天目山常绿阔叶林优势种群及其空间分布格局

汤孟平¹ 周国模¹ 施拥军¹ 陈永刚¹ 吴亚琪¹ 赵明水²

(1 浙江林学院环境科技学院 浙江临安 311300) (2 天目山国家级自然保护区管理局 浙江临安 311300)

摘要 常绿阔叶林是浙江省天目山国家级自然保护区重点保护植被类型,研究常绿阔叶林优势种群及其空间分布格局,可正确认识优势种群在常绿阔叶林中的地位和作用,为常绿阔叶林的保护和恢复重建提供理论依据。在天目山国家级自然保护区内,选择典型常绿阔叶林设置样地,样地大小 100 m × 100 m。用全站仪测定每株树木坐标。用优势度分析法确定群落优势种。采用 Ripley's $K(d)$ 函数分析优势种群空间分布格局和种间关联关系。结果表明,常绿阔叶林的优势树种数随大小级的增大而增加,但优势树种的聚集程度却降低。常绿灌木连蕊茶 (*Camellia fraterna*) 在幼苗、幼树中占绝对优势。在中树和大树中,以细叶青冈 (*Cyclobalanopsis gracilis*)、青冈 (*Cyclobalanopsis glauca*) 和短尾柯 (*Lithocarpus brevipendulus*) 为主,形成多优势种结构特征。连蕊茶、细叶青冈和青冈具有较稳定的显著聚集分布特征。豹皮樟 (*Litsea coreana* var. *sinensis*) 和短尾柯的分布格局波动较大。从整体上看,5 个优势种群的分布格局都呈显著聚集分布特征。连蕊茶与细叶青冈、短尾柯、豹皮樟,以及细叶青冈与短尾柯、青冈与豹皮樟都有较强的物种空间依赖性。青冈和短尾柯相互独立生长,有显著负关联性。同科、属的细叶青冈和青冈也表现出显著负关联性。研究认为,种间关联关系具有传递性,可以从已知 3 个种的两对种间关联关系推出第三对种间关联关系。已知种间关联关系越显著,且尺度范围越宽,那么种间关联关系传递的稳定性也越高。结果认为,常绿阔叶树种是天目山国家级自然保护区常绿阔叶林群落的优势种,优势种均呈显著聚集分布,多数优势种间有较强的种间关联性。

关键词 常绿阔叶林 优势度 优势种 空间分布格局 Ripley's $K(d)$ 函数

STUDY OF DOMINANT PLANT POPULATIONS AND THEIR SPATIAL PATTERNS IN EVERGREEN BROADLEAVED FOREST IN TIANMU MOUNTAIN, CHINA

TANG Meng-Ping¹ ZHOU Guo-Mo¹ SHI Yong-Jun¹ CHEN Yong-Gang¹ WU Ya-Qi¹ and ZHAO Ming-Shui²

(1 School of Environmental Technology, Zhejiang Forestry University, Lin'an, Zhejiang 311300, China)
(2 Management Office, National Nature Reserve of Tianmu Mountain, Lin'an, Zhejiang 311300, China)

Abstract Background and Aims Evergreen broadleaved forest is an important vegetation type in National Nature Reserve of Tianmu Mountain, Zhejiang Province. Study of dominant plant populations and their spatial patterns can reveal the roles of these populations and provide a theoretical basis for forest protection and restoration.

Methods A typical plot of 100 m × 100 m was surveyed and dominance index analysis was applied to determine dominant plant populations. Ripley's $K(d)$ function was applied to diagnose spatial patterns and spatial associations between species pairs.

Key Results The number of dominant tree species increases with size class, but the degree of aggregation decreases. The evergreen shrub *Camellia fraterna* dominates seedling and small-tree size class. *Cyclobalanopsis gracilis*, *Cyclobalanopsis glauca* and *Lithocarpus brevipendulus* dominate mid- and large-tree classes and have structural characteristics of multi-dominant tree species. *Camellia fraterna*, *Cyclobalanopsis gracilis* and *Cyclobalanopsis glauca* have stable and significant aggregated spatial patterns. Spatial patterns of *Litsea coreana* var. *sinensis* and *Lithocarpus brevipendulus* vary greatly. In general, the five dominant populations have aggregated distributions. *Camellia fraterna* and *Cyclobalanopsis gracilis* or *Lithocarpus brevipendulus* or *Litsea coreana* var. *sinensis*, *Cyclobalanopsis gracilis* and *Lithocarpus brevipendulus*, and *Cyclobalanopsis glauca* and *Litsea coreana* var. *sinensis*, are significantly spatially independent of each other. *Cyclobalanopsis glauca* and *Lithocarpus brevipendulus* are negatively associated with each other, so are *Cyclobalanopsis gracilis* and

Cyclobalanopsis glauca. The association between species pairs is transferable, in that the association of the third species pairs can be deduced from the known association of two species pairs in three species; the more significant the association of species pairs and the wider the distance scale, the more stable the transference is.

Conclusions The dominant evergreen broadleaved tree species in Tianmu Mountain National Nature Reserve are significantly aggregated, and most are strongly associated.

Key words Evergreen broadleaved forest, Dominance index, Dominant species, Spatial pattern, Ripley's $K(d)$ function

植物种群空间分布格局是指种群个体在植物群落中的空间分布,它是种群自身特性、种间关系及环境条件综合作用的结果,也是影响种群发展的重要因素(操国兴等,2003)。种群空间分布格局有多种诊断方法,如负二项式、方差均值比、平均拥挤指数、Morisita 指数和 Cassie 指数等(吴宁,1995;郑元润,1997;张峰和上官铁梁,2000;于大炮等,2004),但 Ripley's $K(d)$ 函数可以分析任意距离尺度的分布格局,因而是最常用的分析方法(Szwagrzyk,1992;Cressie,1993;Moer,1993;Batista & Maguire,1998;Hanus *et al.*,1998;Wells & Getis,1999;张金屯,1998;王峥峰等,1998;Wang *et al.*,2003;程晓莉等,2003;赵常明等,2004;汤孟平等,2003)。

常绿阔叶林是我国亚热带地区最复杂、生产力最高、生物多样性最丰富的地带性植被类型之一,对保护环境、维持全球性碳循环平衡和人类持续发展都具有极重要的作用(包维楷等,2000)。分布于浙江省天目山国家级自然保护区境内的常绿阔叶林是区内重点保护植被类型,已针对常绿阔叶林的生物多样性(周重光,1996)、垂直分布带(章皖秋等,2003)以及资源数据库(王文娟和王传昌,2004)等方面开展了研究。进一步研究常绿阔叶林种群结构与空间分布格局,对阐明常绿阔叶林种群生态特性、群落形成及其稳定性与演替规律等有重要意义(达良俊等,2004)。本研究采用 Ripley's $K(d)$ 函数分析方法对浙江天目山国家级自然保护区的常绿阔叶林优势种群及其空间分布格局进行研究,旨在正确认识优势种群在常绿阔叶林中的地位和作用,为常绿阔叶林的保护和恢复重建提供理论依据。

1 研究地区和研究方法

1.1 研究地区概况

浙江天目山国家级自然保护区位于浙江省西北部临安市境内的西天目山,距省会杭州 94 km,地理坐标为 $119^{\circ}23'47'' \sim 119^{\circ}28'27''$ E, $30^{\circ}18'30'' \sim 30^{\circ}24'55''$ N。年平均气温 $14.8 \sim 8.8^{\circ}\text{C}$; $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 积温 $5100 \sim 2500^{\circ}\text{C}$;年降水量 $1390 \sim 1870$ mm;相对湿

度 $76\% \sim 81\%$ 。自然保护区受海洋暖湿气候影响较深,具有中亚热带向北亚热带过渡特征,森林植被十分茂盛。由于区内地势较为陡峭,海拔上升快,气候差异大,植被的分布有着明显的垂直界限,自山麓到山顶垂直带谱为:海拔 850 m 以下为常绿阔叶林,主要乔木树种有青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)、细叶青冈(*Cyclobalanopsis gracilis*)、苦槠(*Castanopsis sclerophylla*)、豹皮樟(*Litsea coreana* var. *sinensis*)、枫香(*Liquidambar formosana*)、榉树(*Zelkova schneideriana*)等;灌木层有连蕊茶(*Camellia fraterna*)、木(*Loropetalum chinense*)、紫楠(*Phoebe sheareri*)、山胡淑(*Lindera glauca*)、中国绣球(*Hydrangea chinensis*)等;850~1100 m 为常绿、落叶阔叶混交林,主要乔木树种有小叶青冈(*Cyclobalanopsis myrsinaefolia*)、石栎(*Lithocarpus glabra*)、天目木姜子(*Litsea auriculata*)、短柄枹(*Quercus glandulifera* var. *brevipetidata*)、交让木(*Daphniphyllum macropodum*)等;灌木层有接骨木(*Sambucus williamsii*)、金缕梅(*Hamamelis mollis*)、马银花(*Rhododendron ovatum*)等;1100~1380 m 为落叶阔叶林,主要乔木树种有小叶白辛树(*Pterostyrax corymbosus*)、白栎(*Quercus fabri*)、茅栗(*Castanea seguinii*)、灯台树(*Cornus controversa*)、化香树(*Platycarya strobilacea*)、天目槭(*Acer sinopurpurascens*)、黄山松(*Pinus taiwanensis*)等;灌木层有盐肤木(*Rhus chinensis*)、野鸦椿(*Euscaphis japonica*)等;1380~1500 m 为落叶矮林,主要树种有天目琼花(*Viburnum sargentii*)、湖北海棠(*Malus hupehensis*)、三桠乌药(*Lindera obtusiloba*)、四照花(*Dendrobenthamia japonica* var. *chinensis*)等。

1.2 调查方法

选择保存较完好的常绿阔叶林设置样地,样地大小 $100\text{ m} \times 100\text{ m}$ 。用相邻格子调查方法,把样地划分为 100 个 $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ 的调查单元。在每个调查单元内,对高度大于或等于 1.5 m 的木本植物进行每木调查,记录树木种类,测定每株树木的胸径、树高、活枝下高、冠幅等因子;对高度小于 1.5 m 的木本植物同样进行每木调查,调查因子中除基径取代胸径外,其它调查因子相同。采用激光对中全站

仪(徕卡 TCR702Xrange)测定每株树木基部三维坐标 (x, y, z) , 其中 x, y 是平面直角坐标, z 是海拔高度。应当指出, 青冈种群的繁殖包括有性繁殖的实生和无性繁殖的萌生(克隆生长)两种形式(Fahrig , 1994 ; 胡小兵和于明坚, 2003)。无论哪种形式, 所产生的个体都占居一定的生长空间, 因此在调查中均视为独立个体, 测定其基部坐标。

1.3 数据分析方法

1.3.1 种群大小级划分

由于常绿阔叶林的青冈等树种坚硬, 难于钻芯测定年龄。故均采用大小级结构代替年龄结构分析种群分布格局动态。根据基径或胸径对木本植物种群进行大小级划分(胡小兵和于明坚, 2003)。种群大小级共分 5 级：

- 幼苗 树高 ≤ 1.5 m , 基径 < 1 cm ;
- 幼树 树高 ≤ 1.5 m , 基径 ≥ 1 cm ;
- 小树 树高 > 1.5 m , 胸径 < 5 cm ;
- 中树 树高 > 1.5 m , 5 cm $\leq$ 胸径 < 10 cm ;
- 大树 树高 > 1.5 m , 胸径 ≥ 10 cm。

1.3.2 优势种确定

优势种是指对群落结构和群落环境的形成有明显控制作用的植物种。群落不同层次可以有各自的优势种(孙儒泳等, 2002)。种群大小级划分相应地把群落木本植物分为 5 级, 每级的优势种就是优势树种。各级优势树种按优势度分析法确定(Ohsawa , 1984 ; 达良俊等, 2004)。方法是首先计算某级每个种的相对断面面积(%) 并作为优势度, 按优势度从大到小排序。然后, 通过下式确定该级优势种数

$$D = \frac{1}{N} \left[\sum_{i \in r} (x_i - x)^2 + \sum_{j \in u} x_j^2 \right] \tag{1}$$

式中 x_i 为排序在前的上位种的相对断面面积, x 为优势种所占的理想百分比, x_j 为上位种以外的剩余种的相对断面面积, N 为总种数。如果某级只有 1 个优势树种, 则优势树种的理想百分比为 100% ; 如果有 2 个优势树种, 则它们的理想百分比为 50% ; 如果有 3 个优势树种, 则理想百分比为 33.3% , 依次类推, 分别计算 D 值。当 D 为最小值时的上位种数为群落在该级的优势树种数。计算时, 断面面积可以是树干基部断面面积或胸高断面面积。分级确定优势树种后, 把群落在 2 个以上大小级都是优势树种的树种作为群落乔灌层优势种, 分析其种内分布格局和种间关联关系。

1.3.3 种群空间分布格局

种群空间分布格局采用 Ripley 's $K(d)$ 函数分

析方法(Ripley , 1977)。考虑边缘效应的 Ripley 's $K(d)$ 函数形式为

$$\hat{K}(d) = A \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N \frac{w_{ij}(d)}{N^2} \quad (i \neq j) \tag{2}$$

式中 N 为样地树木株数, d 为距离尺度, w_{ij} 为以树木 i 为圆心、 d_{ij} 为半径的圆在样地中的周长部分与圆周长之比的倒数, d_{ij} 为树木 i 与 j 之间的距离, 且 $d_{ij} \leq d$; A 为样地面积。

Besag 和 Diggle(1977)提出用 $\hat{L}(d)$ 取代 $\hat{K}(d)$, 并对 $\hat{K}(d)$ 作开平方的线性变换, 以保持方差稳定。在随机分布假设下, $\hat{L}(d)$ 的期望值等于 0。 $\hat{L}(d)$ 公式为

$$\hat{L}(d) = \sqrt{\frac{\hat{K}(d)}{\pi}} - d \tag{3}$$

$\hat{L}(d)$ 与 d 的关系图可用于检验依赖于尺度的分布格局类型。如果 $\hat{L}(d) = 0$, 表示随机分布 ; 如果 $\hat{L}(d) > 0$, 表示聚集分布 ; 如果 $\hat{L}(d) < 0$, 表示均匀分布。

Ripley 's $K(d)$ 函数可以推广到类间格局分析, 如不同树种之间的空间关联关系分析。类 1 和类 2 间的 $K_{12}(d)$ 估计值计算公式(Lotwick & Silverman , 1982)

$$\hat{K}_{12}(d) = \frac{N_2 \hat{K}_{12}^*(d) + N_1 \hat{K}_{21}^*(d)}{N_1 + N_2} \tag{4}$$

$$\hat{K}_{12}^*(d) = \frac{A}{N_1 N_2} \sum_{i=1}^{N_1} \sum_{j=1}^{N_2} w_{ij}(d) \tag{5}$$

$$\hat{K}_{21}^*(d) = \frac{A}{N_1 N_2} \sum_{i=1}^{N_1} \sum_{j=1}^{N_2} w_{ji}(d) \tag{6}$$

式中 N_1 和 N_2 分别是类 1 和类 2 的个体数, 其它符号同公式 2)。

对于类间分析, 与公式 3 类似, 有

$$\hat{L}_{12}(d) = \sqrt{\frac{\hat{K}_{12}(d)}{\pi}} - d \tag{7}$$

如果 $\hat{L}_{12}(d) = 0$, 表示两类之间是相互独立的 ; 如果 $\hat{L}_{12}(d) > 0$, 表示两类之间是聚集的, 即正关联 ; $\hat{L}_{12}(d) < 0$, 表示两类之间是分散的, 即负关联。

实际观测分布的 $\hat{L}(d)$ 或 $\hat{L}_{12}(d)$ 偏离 0 的 95% 上下包迹线即置信区间采用 Monte Carlo 方法求得(Moeur , 1993 ; Peterson & Squiers , 1995)。若实际分布的 $\hat{L}(d)$ 或 $\hat{L}_{12}(d)$ 值落在包迹线内, 则符合随机分布或类间相互独立 ; 若在包迹线以上, 则呈显著聚集分布或类间显著正关联 ; 若在包迹线以下, 则呈显著均匀分布或类间显著负关联。本研究模拟次数均取 200 次(Moeur , 1993), 最大距离尺度取样地边长的一半 50 m(张金屯 , 1998)。

2 结果分析

2.1 优势树种与优势种

按照种群大小级划分标准 ,分级计算各树种的相对断面面积 ,并按降序排列。再根据公式 (1)确定各大小级的优势树种(表 1)。

表 1 常绿阔叶林分级优势树种
Table 1 Dominant tree species of each class in evergreen broadleaved forest

树种 Tree species	大小级 Tree size class				
	幼苗 Seedling	幼树 Young	小树 Small	中树 Middle	大树 Big
连蕊茶 <i>Camellia fraterna</i>	✓	✓	✓		
细叶青冈 <i>Cyclobalanopsis gracilis</i>	✓		✓	✓	✓
豹皮樟 <i>Litsea coreana</i> var. <i>sinensis</i>	✓		✓	✓	✓
青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>			✓	✓	✓
短尾柯 <i>Lithocarpus brevipaudatus</i>				✓	✓
榿树 <i>Torreya grandis</i>				✓	✓
木 <i>Loropetalum chinensis</i>				✓	✓
杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>					✓
山合欢 <i>Albizia kalkora</i>					✓
枫香 <i>Liquidambar formosana</i>					✓
白栎 <i>Quercus fabri</i>					✓
黄连木 <i>Pistacia chinensis</i>					✓
蓝果树 <i>Nyssa sinensis</i>					✓
樟树 <i>Zelkova schneideriana</i>					✓
天目木姜子 <i>Litsea auriculata</i>					✓
优势树种数 Dominant tree species number	3	1	4	6	14

可见 ,优势树种数随大小级的增大而增加(表 1)。幼苗有 3 个优势树种 :连蕊茶、细叶青冈、豹皮樟 ;幼树只有 1 个优势树种 :连蕊茶 ;小树有 4 个优势树种 :连蕊茶、细叶青冈、豹皮樟、短尾柯(*Lithocarpus brevipaudatus*),中树有 6 个优势树种 ,大树有 14 个优势树种。常绿灌木连蕊茶多分布于小树以下等级中 ,常绿乔木细叶青冈和豹皮樟几乎在所有大小级(幼树除外)都是优势树种。说明 ,常绿阔叶树种在常绿阔林不同大小级均占优势。

统计结果显示 ,调查群落中 ,至少在 1 个大小级是优势树种的树种共 15 个。分级计算这些优势树种在各大小级的相对基部面积比例 ,可以进一步分析它们在不同大小级的优势程度(图 1)。容易看出 ,连蕊茶在幼苗和幼树的优势度都在 50% 以上 ,占绝对优势 ,形成单优势种结构特征。在小树级 ,连蕊茶仍占较大优势。随着大小级增大 ,连蕊茶逐渐消失 ,而优势树种数逐渐增加。在大树级 ,形成以细叶青冈、青冈、短尾柯为主 ,并包含多个落叶树种如枫香、白栎、天目木姜子的多优势种结构特征。根据年龄结构(大小级)动态可见 ,群落常绿阔叶优势树种的年龄结构是稳定型 ,落叶优势树种天然更新困

难 ,其年龄结构表现为衰退型。可以预见 ,随着群落的演替 ,常绿阔叶树种的优势将进一步加强。

图 1 各大小级优势树种的优势度比较
Fig.1 Comparison of dominant degree of dominant tree species in each class

根据表 1 和图 1 的上述分析,不存在所有大小级都占优势的树种。为此,确定在 2 个以上大小级均为优势树种的 5 个常绿阔叶树种 连蕊茶、细叶青冈、豹皮樟、青冈、短尾柯作为群落乔灌层优势种群,分析其种内分布格局和种间关联关系。

2.2 优势种空间分布格局及动态

在种群发育过程中,分布格局不是一成不变的,而是随时间表现出动态变化的过程(操国兴等, 2003)。本文基于以空间大小差异代替时间变化的

理论,以一次性调查结果来分析 5 个优势种群在不同发育阶段分布格局及动态变化(图 2)。图中,横坐标 d 表示距离尺度,纵坐标是 $L(d)$ 估计值。连蕊茶在中树和大树分别仅有 19 和 1 株,不作分布格局分析。

连蕊茶在幼苗、幼树、小树以及整个种群都呈显著聚集分布(图 2a),结果与操国兴等(2003)的研究一致。表明连蕊茶在种群发育过程中,没有改变聚集分布格局,这主要与物种亲代的种子散布习性有

图 2 群落 5 个优势种的空间分布格局
Fig.2 Spatial patterns of five dominant tree species in the community

关 连蕊茶果实成熟时 ,种子散布离母树不远 ,子代个体主要分布在母树周围 ,从而使连蕊茶种群表现为聚集分布。

细叶青冈在幼树的聚集程度有所降低。但总体来看 ,在 5 个大小级和整个种群均表现为较显著聚集分布趋势(图 2b)。青冈在所有大小级表现为聚集分布趋势 ,这一显著聚集分布特征与细叶青冈相似(图 2c)。表明 ,青冈与细叶青冈同属壳斗科、青冈属 ,兼有实生和萌生两种聚集繁殖方式 ,在种群发育的各阶段都保持聚集分布的基本特征。但两个种群分布格局也存在差异 ,细叶青冈从幼苗到大树阶段 ,分布格局曲线出现波动 ,在幼树和大树阶段波动较大。这是由于群落中细叶青冈明显占优势 ,分布范围大 ,受种内、种间竞争和环境干扰影响多于青冈种群 ,引起不同阶段分布格局的波动。尤其在幼树阶段波动较大 ,当距离尺度大于 45 m 时 ,细叶青冈的分布格局甚至从显著聚集变为随机分布。

豹皮樟的分布格局波动最大。在幼苗是显著聚集的 ,在幼树以上阶段出现分布格局较大波动。幼树分布格局曲线基本跌落到随机分布的上包迹线以下 ,聚集趋势大为削弱。小树级大部分尺度(小于 43 m)又恢复到显著聚集分布。中树在 37 m 以下尺度也是聚集分布。过渡到大树时 ,大部分尺度(4 m 以上)是随机分布。可见 ,豹皮樟在幼树时进入格局调整阶段 ,聚集趋势开始减弱。但种群整体分布格局主要呈显著聚集分布(尺度小于 43 m)(图 2d)。

短尾柯幼树分布格局波动较大 ,从距离尺度 10 m 以下的聚集分布过渡到距离尺度 10 m 以上的随机分布。其它大小级均表现为显著聚集分布。短尾柯种群整体分布格局是显著聚集的(图 2e)。

相比较而言 ,优势度较高的连蕊茶、细叶青冈和青冈 ,在各大小级的聚集分布趋势明显 ,分布格局也比较稳定 ,表明其分布格局取决于种本身繁殖方式和种内竞争关系。豹皮樟和短尾柯在不同发育阶段的分布格局波动较大 ,表明这些种随年龄增长 ,分布格局受种间和环境等多因素影响较大 ,不断调整分布格局 ,导致分布格局十分不稳定。但从整体来看 ,格局波动并未改变 5 个优势种群都呈显著聚集分布的特征 ,表现出优势种群与聚集分布的高度相关性。

容易看出 ,细叶青冈、豹皮樟、青冈、短尾柯 4 个优势种在幼树以上大小级的分布格局曲线左侧都有一个尖峰 ,说明这些种在群落中存在小尺度团状分布 ,多个团状分布复合形成更大尺度格局。细叶青冈和短尾柯的这一分布特征最明显 ,这种现象与此

类物种的种子较重、下种后移动范围小以及无性繁殖习性(胡小兵和于明坚 2003)都有密切关系。

2.3 优势种间关联关系

优势种间关联关系反映优势种间空间依赖性。5 个优势种的成对种间组合共 10 个 :连蕊茶和细叶青冈、连蕊茶和青冈、连蕊茶和豹皮樟、连蕊茶和短尾柯、细叶青冈和青冈、细叶青冈和豹皮樟、细叶青冈和短尾柯、青冈和豹皮樟、青冈和短尾柯、豹皮樟和短尾柯。利用 Ripley 's $K(d)$ 的类间分析 ,可以分析这 10 个种间关联关系(图 3)。图中 ,横坐标 d 表示距离尺度 ,纵坐标是种间 $L_{12}(d)$ 估计值。

图 3 优势种间关联关系

Fig.3 Interspecific spatial association of dominant tree species
A 连蕊茶 *Camellia fraternal* B 细叶青冈 *Cyclobalanopsis gracilis*
C 青冈 *Cyclobalanopsis glauca* D 豹皮樟 *Litsea coreana* var. *sinensis*
E 短尾柯 *Lithocarpus brevicaudatus*

有 5 个种间组合呈显著正关联,分别是 连蕊茶和细叶青冈(A&B)、连蕊茶和短尾柯(A&E)、连蕊茶和豹皮樟(A&D)、细叶青冈和短尾柯(B&E)、青冈和豹皮樟(C&D)。表明,灌木树种连蕊茶可以与乔木树种细叶青冈、短尾柯、豹皮樟相伴生长,有较强的空间依赖性。只有青冈和短尾柯(C&E)这 1 个种间组合在所有尺度是显著负关联,说明青冈和短尾柯是相互分离的,难以共处生长。细叶青冈和青冈(B&C)在小于 40 m 的尺度是显著负关联,在大于 45 m 尺度是显著正关联,表明细叶青冈和青冈由于生态位相近,在绝大部分尺度下不能共存。其余 3 个种间组合,在不同尺度下有不同的种间关联性:在小尺度存在种间显著负关联,如豹皮樟和短尾柯(D&E,尺度 8~23 m)、连蕊茶和青冈(A&C,尺度 3~23 m);在大尺度是显著正关联,如豹皮樟和短尾柯(D&E,尺度大于 29 m)、连蕊茶和青冈(A&C,尺度 24 m 以上)、细叶青冈和连蕊茶(B&D,尺度 21 m 以上);少数尺度关联性不显著。说明这 3 个种间组合没有稳定的种间关联性(图 3)。

根据以上 10 个种间关联关系分析可以看出,种间关联关系具有传递性。也就是说可以从已知 3 个种的 2 对种间关联关系推出第三对种间关联关系。例如,已知连蕊茶和细叶青冈(A&B)是显著正关联,又知道连蕊茶和短尾柯(A&E)也是显著正关联,则可推出细叶青冈和短尾柯(B&E)存在显著正关联,事实正是如此。再如,已知连蕊茶和细叶青冈(A&B)是显著正关联,又知道细叶青冈和青冈(B&C)是显著负关联(小于 40 m 尺度),则可推出连蕊茶和青冈也存在显著负关联(A&C,3~23 m 尺度)。容易验证,图 3 中任何 3 个种间都存在这样的关联关系传递性。需要说明,已知种间关联关系越显著,且距离尺度范围越宽,则种间关联关系传递的稳定性也越高。

2.4 优势种数与分布格局的关系

把每一个大小级的优势树种合并在一起,可以分析大小级、优势树种数与分布格局之间的关系(图 4)。结果表明,在优势树种数较少的幼苗、幼树和小树级呈显著聚集分布,在优势树种数较多的中树和大树级,聚集分布尺度减小(中树)或显著性减弱(大树)。说明,随大小级的增大,优势树种数增加,而优势树种的聚集程度却降低。这是由于随大小级的增加,树木种内竞争和稀疏加剧,使占绝对优势树种的优势度降低,从而优势树种数量增加(图 1),优势树种分布趋向分散。这一现象与 Moeu(1993)的研究:

大树趋于均匀分布的结论基本一致。

图 4 优势树种数与分布格局的关系

Fig.4 Relation between dominant tree species number and pattern
括号内为优势种数量 The number of dominant tree species in the parentheses

3 结 论

天目山自然保护区常绿阔叶林的优势树种数随大小级的增大而增加,但优势树种的聚集程度却降低。常绿灌木连蕊茶在幼苗和幼树中占绝对优势,在小树中仍占较大优势。在中树和大树中,以细叶青冈、青冈和短尾柯为主,形成多优势种结构特征。群落大树级的落叶优势树种由于天然更新困难,其年龄结构呈衰退型,常绿阔叶树种保持了群落稳定进展演替趋势。优势度较高的连蕊茶、细叶青冈和青冈具有较稳定的显著聚集分布特征。豹皮樟和短尾柯的分布格局波动较大。从整体上看,5 个优势种群的分布格局都呈显著聚集分布特征,表明优势种群与聚集分布的高度相关性,这一特征是群落优势种群具有相似的物种亲代种子散布习性和更新方式所致。

灌木树种连蕊茶与乔木树种细叶青冈、短尾柯、豹皮樟,以及细叶青冈和短尾柯、青冈和豹皮樟都有较强的物种空间依赖性。但青冈和短尾柯相互独立生长,有显著负关联性。同科、属的细叶青冈和青冈也表现出显著负关联。研究发现,种间关联关系具

有传递性,可以从已知 3 个种的 2 对种间关联关系推出第三对种间关联关系。已知种间关联关系越显著,且尺度范围越宽,那么种间关联关系传递的稳定性也越高。

结果认为,常绿阔叶树种是天目山国家级自然保护区常绿阔叶林群落的优势种,优势种均呈显著聚集分布,多数优势种间有较强的种间关联性。

4 讨 论

习惯上,群落按乔木、灌木、草本分层确定优势种。这种分层对木本植物而言过于粗放,尤其在乔木层,无论树木高低和大小均视为同一层,不利于分析不同物种在更精细层次上的结构特征。因此,把木本植物层划分不同大小级,再分析优势种在不同大小级的分布格局,已成为种群分布格局研究的发展趋势(蔡飞和宋永昌,1997;金则新,2001;吴大荣和朱政德,2003;胡小兵和于明坚,2003;操国兴等,2003)。

目前,大多数种群分布格局研究采用与距离无关的方法。胡小兵和于明坚(2003)根据 20 m × 20 m 的调查样方,采用方差/均值比等 4 种方法研究浙西北常绿阔叶林中青冈种群的分布格局。结果认为,青冈种群不同大小级的动态分布格局为从聚集分布到随机分布。操国兴等(2003)基于 5 m × 5 m 样方,采用方差/均值比等 7 种方法研究川鄂连蕊茶种群分布格局。结果表明,川鄂连蕊茶种群在不同发育阶段,空间格局由聚集分布变为接近随机分布。金则新(2001)采用 5 m × 5 m 样方,利用方差/均值比等 4 种方法研究短尾柯种群分布格局,结果认为是聚集分布。应当说明,采用多种与距离无关的方法研究种群分布格局,反映出这类方法中任何一种都没有把握得到可靠的结果。同时注意到,其研究结论仅限于给定取样尺度。如果取样尺度改变,结果可能不同。因此,王巍等(1999)指出,采用单一尺度计算种群的空间分布格局,求得的结果只能代表那个尺度上的格局,无法得知其它空间尺度上的分布格局情况。建议样地面积要足够大,并且可以进行任意大小尺度的空间分布格局分析。王巍等(1999)所调查的 2 个样地面积分别为 50 m × 30 m 和 20 m × 100 m。

本研究基于 100 m × 100 m 的大样地,采用与距离有关的 Ripley's $K(d)$ 函数分析方法,可以分析任意尺度的分布格局,对分布格局的判断是真实可靠的。结果表明,连蕊茶和青冈种群在各大小级均呈

显著聚集分布,这一结论与胡小兵和于明坚(2003)、操国兴等(2003)研究结果基本接近,其主要差别在大树级上,不能排除尺度是影响结果的重要原因之一。短尾柯种群整体分布格局是聚集分布,这一结论与金则新(2001)的研究基本一致。但本方法同时还揭示在不同发育阶段,短尾柯分布格局存在较大的波动现象,波动最大的阶段可能是经营上通过人为干扰调整种群结构的最佳时机。有关细叶青冈和豹皮樟种群分布格局可比较的研究实例则少见。

通常采用基于 2 × 2 列联表的成对物种联结系数进行种间关联关系分析(刘健等,1999;周先叶等,2000)。但是,物种联结系数同样存在尺度局限性。而 Ripley's $K(d)$ 函数分析方法不仅可以分析种群空间分布格局,还可以分析种间关联关系,且不受尺度限制。本研究表明,应用 Ripley's $K(d)$ 函数分析方法所得到的分布格局曲线,可直观地分析种间关联关系及其传递性,从而把成对物种间关系分析拓展到多物种间关系分析。

显然,可同时分析种群空间分布格局和种间关联关系是 Ripley's $K(d)$ 函数分析方法的优点,在研究群落内部植物种内或种间的空间关系中具有广阔的应用前景。应当指出,这种方法需要测定植物个体的位置坐标,外业和内业工作量大,成本较高。确定合理的取样面积,改进算法,提高工作效率是进一步应用此方法的发展方向。

参 考 文 献

- Bao WK (包维楷), Liu ZG (刘照光), Liu CL (刘朝禄), Yuan YF (袁亚夫), Liu RD (刘仁东) (2000). Fifteen-year changes of tree layer in secondary *Castanopsis-Schima* humid evergreen broad-leaved forest in central subtropics of western China. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 24, 702 – 709. (in Chinese with English abstract)
- Batista J, Maguire D (1998). Modeling the spatial structure of tropical forests. *Forest Ecology*, 110, 293 – 314.
- Besag JE, Diggle PJ (1977). Simple Monte Carlo tests for spatial pattern. *Applied Statistics*, 26, 327 – 333.
- Cheng XL (程晓莉), An SQ (安树青), Li Y (李远), Zhuo YW (卓元午), Guan YJ (管永健), Liu SR (刘世荣) (2003). The individual distribution patterns and soil elements heterogeneity during the degradation of grassland in Ordo. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 27, 503 – 509. (in Chinese with English abstract)
- Cai F (蔡飞), Song YC (宋永昌) (1997). A study on the structure and dynamics of *Schima superba* population on Wuyi Moun-

- tain. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 21, 138 – 148. (in Chinese with English abstract)
- Cao GX (操国兴), Zhong ZC (钟章成), Liu Y (刘芸), Xie DT (谢德体) (2003). The study of distribution pattern of *Camellia rosthorniana* population in Jinyun Mountain. *Journal of Biology* (生物学杂志), 20(1), 10 – 12. (in Chinese with English abstract)
- Cressie N (1993). *Statistics for Spatial Data*. Wiley, New York, 900.
- Da LJ (达良俊), Yang YC (杨永川), Song YC (宋永昌) (2004). Population structure and regeneration types of dominant species in an evergreen broadleaved forest in Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province, eastern China. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 28, 376 – 384.
- Fahrig L (1994). The advantage of long-distance clonal spreading in highly disturbed habitats. *Evolutionary Ecology*, 11, 172 – 187.
- Hanus M, Hann DW, Marshall DD (1998). Reconstructing the spatial pattern of trees from routine stand examination measurements. *Forest Science*, 44, 125 – 133.
- Hu XB (胡小兵), Yu MJ (于明坚) (2003). Size structure and distribution pattern of *Cyclobalanopsis glauca* population in evergreen broad-leaved forests. *Journal of Zhejiang University* (Science Edition) (浙江大学学报(理学版)), 30, 574 – 579. (in Chinese with English abstract)
- Jin ZX (金则新) (2001). Dominant population structure and trend of deciduous broad-leaved forest in the Tiantai Mountains of Zhejiang. *Journal of Zhejiang Forestry College* (浙江林学院学报), 18, 245 – 251. (in Chinese with English abstract)
- Liu J (刘健), Deng WZ (邓旺灶), Wei DH (韦德煌), Xu JP (许建平) (1999). Interspecific association of the predominant species in a natural coniferous-broadleaved mixed forest. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology* (应用与环境生物学报), 5, 468 – 472. (in Chinese with English abstract)
- Lotwick HW, Silverman BW (1982). Methods for analysing spatial processes of several types of points. *Journal of the Royal Statistical Society Series B-Statistical Methodology*, 44, 406 – 413.
- Moeur M (1993). Characterizing spatial patterns of trees using stem-mapped data. *Forest Science*, 39, 756 – 775.
- Ohsawa M (1984). Difference of vegetation zones and species strategies in the subalpine region of M. Fuji. *Vegetatio*, 57, 15 – 52.
- Peterson CJ, Squiers ER (1995). An unexpected change in spatial pattern across 10 years in an aspen-white-pine forest. *Journal of Ecology*, 83, 847 – 855.
- Ripley BD (1977). Modelling spatial pattern. *Journal of the Royal Statistical Society Series B-Statistical Methodology*, 39, 172 – 212.
- Sun RY (孙儒泳), Li QF (李庆芬), Niu CJ (牛翠娟), Lou AR (娄安如). *Basic Ecology* (基础生态学) 2nd edn. Higher Education Press, Beijing, 140 – 141. (in Chinese)
- Szwagrzyk J (1992). Small-scale patterns of trees in a mixed *Pinus sylvestris*-*Fagus sylvatica* forest. *Forest Ecology and Management*, 51, 301 – 315.
- Tang MP (汤孟平), Tang SZ (唐守正), Lei XD (雷相东), Zhang HR (张会儒), Hong LX (洪玲霞), Feng YM (冯益明) (2003). Edge correction of Ripley's $K(d)$ function on population spatial pattern analysis. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 23, 1533 – 1538. (in Chinese with English abstract)
- Wang W (王巍), Liu CR (刘灿然), Ma KP (马克平), Yu SL (于顺利) (1999). Population structure and dynamics of *Quercus liaotungensis* in two broad-leaved deciduous forests in Dongling Mountain, northern China. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 41, 425 – 432. (in Chinese with English abstract)
- Wang WJ (王文娟), Wang CC (王传昌) (2004). The construction of forest resources database of Tianmu Mountain Nature Reserve. *Fujian Geography* (福建地理), 19(1), 30 – 34. (in Chinese with English abstract)
- Wang ZF (王峥嵘), An SQ (安树青), Zhu XL (朱学雷), Yang XB (杨小波) (1998). Distribution pattern of tree populations in tropical forest and comparison of its study methods. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 9, 575 – 580. (in Chinese with English abstract)
- Wang ZF, Peng SL, Liu SZ, Li Z (2003). Spatial pattern of *Cryptocarya chinensis* life stages in lower subtropical forest, China. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 44, 159 – 166.
- Wells ML, Getis A (1999). The spatial characteristics of stand structure in *Pinus torreyana*. *Plant Ecology*, 143, 153 – 170.
- Wu DR (吴大荣), Zhu ZD (朱政德) (2003). Preliminary study on structure and spatial distribution pattern of *Phoebe bournei* in Luo Boyan Nature Reserve in Fujian Province. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 39(1), 23 – 30. (in Chinese with English abstract)
- Wu N (吴宁) (1995). Spatial pattern and relationship of dominant species in a *Picea brachytyla* community on Gongga Mountain. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 19, 270 – 279. (in Chinese with English abstract)
- Yu DP (于大炮), Zhou L (周莉), Dong BL (董百丽), Dai LM (代力民), Wang QL (王庆礼) (2004). Structure and dynamics of *Betula ermanii* population on the northern slope of Changbai Mountain. *Chinese Journal of Ecology* (生态学报), 23(5), 30 – 34. (in Chinese with English abstract)
- Zhang F (张峰), Shangguan TL (上官铁梁) (2000). Population

patterns of dominant species in *Elaeagnus mollis* communities, Shanxi. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 21, 480 – 484. (in Chinese with English abstract)

Zhang JD (张金屯) (1998). Analysis of spatial point pattern for plant species. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 22, 344 – 349. (in Chinese with English abstract)

Zhang WQ (章皖秋), Li XH (李先华), Luo QZ (罗庆州), Zhang WM (张卫民), Zhao J (赵军), Shan YB (单勇兵) (2003). Spatial distribution of vegetation in Tianmu Mountain Nature Reserve based on RS and GIS data. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 22(6), 21 – 27. (in Chinese with English abstract)

Zhao CM, Chen QH, Qiao YK, Pan KW (2004). Structure and spatial pattern of a natural *Abies faxoniana* population on the eastern edge of Qinghai-Tibetan Plateau. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 28, 341 – 350.

Zheng YR (郑元润) (1997). The applicability of various methods in analysis of *Picea mongolica* population spatial distribution pattern. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 21, 480 – 484. (in Chinese with English abstract)

Zhou CG (周重光) (1996). The ecological characteristic of forest biodiversity of Tianmu Mountain and its sustainability. *Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology* (浙江林业科技), 16 (5), 1 – 7. (in Chinese with English abstract)

Zhou XY (周先叶), Wang BS (王伯荪), Li MG (李鸣光), Zan QJ (贲启杰) (2000). An analysis of interspecific associations in secondary succession forest communities in Heishiding Natural Reserve, Guangdong Province. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 24, 332 – 339. (in Chinese with English abstract)

责任编辑 : 张金屯 责任编辑 : 刘丽娟