

密度制约对宝天曼落叶阔叶林锐齿栎死亡前后分布格局的影响

王 婷¹ 任思远¹ 袁志良² 祝 燕³ 潘 娜¹ 李鹿鑫¹ 叶永忠^{2*}

¹ (河南农业大学林学院, 郑州 450002)

² (河南农业大学生命科学学院, 郑州 450002)

³ (中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093)

摘要: 为了在温带和亚热带的过渡带中验证森林树木死亡是否受密度制约的影响, 我们在宝天曼国家级自然保护区选择1个100 m×100 m的暖温带落叶阔叶林样地, 用双变量函数 $g(r)$ (the pair-correlation function)研究了锐齿栎(*Quercus aliena* var. *acuteserrata*)死亡前(活树和枯木统称为死亡前树木)和死亡后(活树为死亡后树木)的分布格局。把样地中的锐齿栎分为幼树(1 cm ≤ DBH < 10 cm)、小树(10 cm ≤ DBH < 20 cm)和成年树(DBH ≥ 20 cm)3个不同的生长阶段来研究密度制约对空间分布格局的影响机制。结果表明: (1)死亡前锐齿栎在 $r > 5$ m尺度呈聚集分布, 死亡后幼树(1 cm ≤ DBH < 10 cm)和成年树(DBH ≥ 20 cm)在1–25 m尺度呈现随机分布, 死亡后小树(10 cm ≤ DBH < 20 cm)在 $r < 1.5$ m和2.5–4.5 m的尺度为随机分布, 在 $r > 5$ m的尺度呈聚集分布; (2)采用随机标签零模型和案例-对照设计的方法, 排除生境异质性影响后, 将幼树和小树的分布格局作为案例, 将成年树的分布格局作为对照, 并代表生境异质性的作用, 通过小径级树木与成年树分布格局的对比发现, 密度制约效应对死亡前后的锐齿栎分布格局均具有影响; (3)幼树和小树在成年树周围的分布死亡前为显著聚集分布格局, 死亡后剩余树木的聚集强度下降; 随着与成年树之间距离的增加, 死亡后的幼树(仅包括现存的活树)逐渐向随机分布格局演替。本研究初步表明锐齿栎空间格局受生境异质性的影响并呈现出显著的聚集效应, 排除生境异质性影响后, 锐齿栎死亡前后的空间格局受到密度制约的影响, 这一结果为Janzen-Connell假说提供了支持。

关键词: 落叶阔叶林, *Quercus aliena* var. *acuteserrata*, 密度制约, 分布格局, Janzen-Connell假说, 宝天曼国家级自然保护区

Effects of density dependence on the spatial patterns of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* trees in deciduous broad-leaved forest in the Baotian-man Nature Reserve, central China

Ting Wang¹, Siyuan Ren¹, Zhiliang Yuan², Yan Zhu³, Na Pan¹, Luxin Li¹, Yongzhong Ye^{2*}

¹ Forestry College, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002

² College of Life Sciences, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002

³ State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Science, Beijing 100093

Abstract: To determine the contribution of density dependence to tree mortality in the transitional region between temperate and subtropical zone, a deciduous broad-leaf forest plot (100 m×100 m) in the Baotian-man National Nature Reserve was selected and a pair-correlation function $g(r)$ (the pair-correlation function) was employed to examine the spatial pattern of a single species. Individuals of the dominant species *Quercus aliena* var. *acuteserrata* were divided into three growth stages: saplings (1 cm ≤ DBH < 10 cm), juveniles (10 cm ≤ DBH < 20 cm), and adult trees (DBH ≥ 20 cm). Each stage was then divided into pre-mortality (including all living and dead trees) and post-mortality (only living trees) status to examine the contribution

收稿日期: 2014-05-26; 接受日期: 2014-07-16

基金项目: 国家自然科学基金(31270493)和植被与环境变化国家重点实验室 2012 年开放课题(LVEC-2012kf06)

*通讯作者 Author for correspondence. E-mail: yeyzh@163.com

of density dependence to the spatial patterns of *Q. aliena* var. *acuteserrata*. The results showed that: (1) Pre-mortality *Q. aliena* var. *acuteserrata* trees showed an aggregated distribution pattern at $r > 5$ m scale. Post-mortality *Q. aliena* var. *acuteserrata* saplings and adult trees had a random distribution pattern at a 1–25 cm scale. Post-mortality juveniles had a random distribution pattern at $r < 1.5$ m and 2.5–4.5 m scales and an aggregated distribution pattern at $r > 5$ m scale. (2) The spatial pattern of adult trees was regarded as a control pattern accounting for environmental heterogeneity. The spatial pattern of pre- and post-mortality saplings and juveniles showed density-dependent distribution responses by random labeling null model with a case-control design; (3) Pre-mortality saplings and juveniles showed a clumped distribution around adult trees, whereas the post-mortality saplings and juveniles displayed a weak clustering with mortality caused by density dependence. With increasing distance to adult trees, post-mortality saplings and juveniles showed a gradually increasing random distribution. Our findings indicate that habitat heterogeneity contributes to the spatial distribution of *Q. aliena* var. *acuteserrata* with an aggregation effect. After the effect of habitat heterogeneity was removed, spatial distribution of *Q. aliena* var. *acuteserrata* trees with different pre-mortality and post-mortality status were all affected by density dependence effect in the Baotianman National Nature Reserve. These conclusions provide support for the Janzen-Connell hypotheses.

Key words: deciduous broad-leaf forest, *Quercus aliena* var. *acuteserrata*, density dependence, distribution pattern, Janzen-Connell hypotheses, Baotianman National Nature Reserve

树木的死亡通常涉及到竞争、病原体的感染、机械损伤、气候引发的环境变化和当地土壤因子的约束等许多相互作用的因素(Franklin *et al.*, 1987; Waring, 1987), 然而要揭示出究竟是哪些因素导致了树木的死亡并确定其重要性却十分困难(Franklin *et al.*, 1987; Das *et al.*, 2008)。许多验证模型利用树木生长和死亡之间的关系进行模拟, 发现在排除气候、毁灭性、随机性的因子后, 竞争是唯一可能影响树木死亡的因素(Pacala *et al.*, 1996; Bugmann, 2001; Moravie & Robert, 2003)。其中密度制约假说假定, 同种个体之间通过资源竞争、有害生物侵害(如病原微生物)和化感作用等方式相互损害, 为其他物种的生存腾出空间和资源, 因此, 部分个体的死亡能够促进物种共存(Wright, 2002; Comita & Hubbell, 2009)。在温带森林中已有研究证明了密度制约效应是引发树木死亡的主要因素(如Monserud *et al.*, 2004; Temesgen & Mitchell, 2005; Bravo-Oviedo *et al.*, 2006)。当出现密度制约效应时, 幼树和小树会进行自我稀疏而死亡(Yoda *et al.*, 1963; Oliver & Larson, 1990), 而大树通常是由病原体和病菌的感染而导致死亡。

植物种群的空间分布格局是种群个体在群落中的空间分布, 是种群自身特性、种间关系以及环境条件综合作用的结果(Sterner *et al.*, 1986), 在一定程度上能解释群落结构的发展历史和环境变化

过程对物种的生长、繁殖、死亡、资源利用及对干扰的反应等产生的影响(Hubbell, 2001; 张俊艳等, 2014)。因而, 研究树木种群的空间分布格局, 有助于了解密度制约效应对森林中树木种群动态的影响(He & Duncan, 2000), 其调控作用主要包括两个方面: (1)通过树木空间分布的变化来推导密度制约效应(Hubbell, 2004; Wiegand & Moloney, 2004; Getzin *et al.*, 2006), 侧重邻体密度。密度制约是发生在邻体之间的调节机制, 如果密度制约发生, 存活下来的个体分布将变得更规则, 聚集的程度随着径级的增加而下降(Sterner *et al.*, 1986; Barot *et al.*, 1999); (2)通过比较每个种群不同生活史阶段(成年树、小树和幼树)在空间上的关联性, 分析更新体(小树、幼树)与成年树在不同距离上的格局变化, 推测距离制约是否在成年树周围的种子、幼苗、幼树等不同更新阶段发生, 探讨Janzen-Connell假说的距离制约效应是否影响物种的空间格局。

锐齿栎(*Quercus aliena* var. *acuteserrata*)林是河南落叶阔叶林区较为稳定的主要森林植被类型之一, 分布在宝天曼国家级自然保护区海拔1,300 m以上, 为群落的主要建群种, 形成大范围的纯林和混交林, 对生态系统结构和功能的维持起着重要作用(卢训令等, 2010)。本文拟通过研究宝天曼国家级自然保护区内锐齿栎死亡前后空间格局的变化来揭示密度制约效应的影响: 运用双关联 $g(r)$ 函数探

讨论密度制约的稀疏效应的影响; 利用不同生活史阶段的锐齿栎死亡前后空间分布的关联性以及空间格局的动态变化, 来探讨Janzen-Connell假说的距离制约的影响。以期了解保护区内锐齿栎种群空间格局的动态变化及其影响因素。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

宝天曼自然保护区(地理坐标33°25′–33°33′ N, 111°53′–112°00′ E)位于河南省南阳市内乡县境内, 地处暖温带向北亚热带的过渡区, 也是我国中部地区唯一保存较完好的综合性森林生态系统类型。山体呈东南西北走向, 最高峰宝天曼海拔1,830 m。保护区内生境类型多样、物种丰富, 其中植物主要属于壳斗科、槲树科、槭树科、松科、山茱萸科、桦木科等, 优势树种有锐齿栎、华山松(*Pinus armandii*)等。土壤可划分为山地棕壤、山地黄棕壤和山地褐土3种, 土壤pH值为6.5左右, 年均气温15.1℃, 年均降水量885.6 mm, 多集中分布于6–8月的雨季(宋朝枢, 1999)。

1.2 植物群落及环境数据调查

参照BCI 50 ha样地的技术规范(Condit, 1995, <http://www.ctfs.si.edu/>), 我们于2010年7月在宝天曼自然保护区建立了1个1 ha (100 m×100 m)的锐齿栎群落样地。样地建好后, 划分成为25个20 m×20 m的样方, 随后依据经典植物群落学方法对每个小样方内胸径DBH ≥ 1 cm的个体进行每木调查, 记录每个个体所处小样方号、坐标、胸径、高度、冠幅, 以及每个样方内锐齿栎的存活状况。基于样方调查数据把宝天曼锐齿栎分为幼树(1 cm≤DBH< 10 cm)、小树(10 cm≤DBH<20 cm)和成年树(DBH ≥ 20 cm)进行分析。

1.3 数据分析

1.3.1 点格局分析

采用关联函数 $g(r)$ 分析树木在不同尺度上的分布格局。其中双关联函数 $g(r)$ 一般由Ripley's K函数推演而来(Ripley, 1976; Wiegand & Moloney, 2004; Illian *et al.*, 2008)。Ripley's K(r)函数是研究以样方内任意点为圆心、 r 为半径的圆内植物个体数的函数。 $L(r)$ 为Ripley's K(r)函数的变形, 当 $L(r)>0$ 时, 表示样地中的点在 r 尺度上聚集分布; 当 $L(r)<0$ 时, 则表示样地中的点在 r 尺度上均匀分布; 若 $L(r)=0$ 则表

示样地中的点在 r 尺度上呈随机分布。 $g(r)$ 函数同样是由Ripley's K函数衍生而来, 是基于对所有定位的成对个体之间距离的格局分析, 是距离依赖关联性函数。当 $g(r)>1$ 时, 表示聚集分布; 当 $g(r)<1$ 时, 则表示规则分布; 若 $g(r)=1$ 则表示随机分布。

$$K(r) = \frac{A}{n^2} \sum_{i=1}^{n_1} \sum_{j=1}^{n_2} \frac{I_r(d_{ij})}{W_{ij}} \quad (i \neq j) \quad (1)$$

$$L(r) = \sqrt{\frac{K(r)}{\pi}} - r \quad (2)$$

$$g(r) = \frac{dK(r)}{dr} / 2\pi r \quad (3)$$

其中, A 为研究样方的面积, $I_r(d_{ij})$ 为指示函数, d_{ij} 为圆心点 i 和点 j 之间的距离。当 $d_{ij} \leq r$ 时, $I_r(d_{ij})=1$, 当 $d_{ij} > r$ 时, $I_r(d_{ij})=0$; W_{ij} 为权重值, 以便消除边界效应。为提高植物种群空间格局分析的精度, 应用Monte Carlo循环999次, 产生置信度为99%的包迹线, 来检验点格局分析结果的显著性。

1.3.2 完全空间随机模型

采用完全空间随机模型(complete spatial randomness, CSR)作为零假设来检验生境异质性是否显著影响树木的空间分布。生境异质性效应能够导致树木的聚集程度增加, 在模拟检验过程中 $L(r)$ 函数能够增加所显示的检测值, 而 $g(r)$ 则表现微弱(Wiegand & Moloney, 2004), 故我们采用 $L(r)$ 函数来检验生境异质性效应(Besag, 1977)。

1.3.3 双变量随机标签零模型

使用双变量 $g(r)$ 函数随机标签零模型和案例–对照设计来检验植物在不同生长阶段密度制约效应对种群的调节作用, 使用案例–对照设计来说明生境异质性对种群的影响(Diggle & Chetwynd, 1991; Gatrell *et al.*, 1996)。由于导致生境异质性效应的因子难以用数值指标量化, 故假定生境异质性对树木的影响随着生长阶段的变化成比例地增加, 到了成年树时期, 分布格局基本稳定, 这样成年树的分布格局就显示了生境异质性作用的结果。用成年树在整个样地的分布作为对照格局来代表生境异质性因子, 小树和幼树作为案例格局, 用案例与对照的比较, 排除生境异质性对树木的作用来研究树木之间真实的相互作用, 从而推断它们之间发生的生物学过程。

首先检验生境异质对宝天曼锐齿栎种群分布的影响,通过排除异质性与否来分析种群分布特征,探讨种群分布的主要驱动因子,进而检验密度制约效应对不同生长时期锐齿栎种群的调节作用。然后采用随机标签零模型案例-对照设计(random labeling null model with case-control design),排除生境异质,探讨纯粹的密度制约效应在宝天曼阔叶林群落中的作用,进而使用双变量随机标签零模型来比较成对的 $g(r)$ 函数值,研究不同生长时期个体间的相互关系。

以幼树和小树作为案例,成年树作为对照代表生境异质的作用。在分析中a代表幼树,b代表小树,c代表成年树; $g_{ac}(r)$ 、 $g_{bc}(r)$ 分别表示以幼树和小树为案例时周围的对照个体(大树)的分布强度,通过将小径级树木格局与成年树格局相比,排除生境异质对树木的作用来研究树木之间的相互作用,从而推断它们之间发生的生物学过程。 $g_{aa}(r)$ 、 $g_{bb}(r)$ 表示案例周围的案例个体的分布强度。如果案例相对于对照没有表现出额外的格局,那么符合随机标签零假设,案例是两者复合格局的随机取样,则 $g_{ac}(r)=g_{aa}(r)$ 、 $g_{bc}(r)=g_{bb}(r)$ 。如果在某一尺度 r 上 $g_{ac}(r)-g_{aa}(r)<<0$ 、 $g_{bc}(r)-g_{bb}(r)<<0$,则表示案例的点出现在案例周围的频率高于对照的点出现在对照周围的频率,说明幼树或者小树有独立于成年树聚集的格局。在这种聚集的格局里,树木生长在适合的生境里,个体的死亡可以排除生境异质的影响。从幼树到小树聚集格局的降低,表示存在密度制约效应,聚集格局降低的程度指示密度制约效应的强度。用公式(4)来检验密度制约的统计分析:

$$d(r)=d_j(r)-d_s(r) \quad (4)$$

$d_j(r)$ 是 $g_{bc}(r)-g_{bb}(r)$ 在模拟尺度 r 上的值, $d_s(r)$ 是 $g_{ac}(r)-g_{aa}(r)$ 在模拟尺度 r 上的值,从幼树到小树如果 $d(r)>0$ 表示密度制约效应存在。

1.3.4 独立性零模型

采用独立性零模型(null model of independence)来检验两个不同生活史阶段的空间关联性,探讨两组个体之间的相互作用。通过999次Monte Carlo随机模拟计算99%的置信区间。在单变量分析中, $g(r)$ 高于上包迹线为聚集分布,低于下包迹线为规则分布,在上下包迹线间为随机分布。在双变量分析中, $g(r)$ 高于上包迹线表示两类格局为显著正相关,这

种相互作用能够解释为两者存在相互关联的效应;在上下包迹线间为无关联;低于下包迹线为显著负相关,这种负关联能够解释为两者存在相互排斥的效应。

2 结果

2.1 锐齿栎死亡前的分布格局

宝天曼1 ha样地中锐齿栎枯木和活树的分布格局分别如图1和图2所示。由图1可以看出,锐齿栎枯木在0–5 m的尺度上为随机分布,在 $r>5$ m尺度上呈聚集分布。图2中 $g(r)$ 值在 $r>1$ m尺度上都大于1, $L(r)$ 在0–30 m尺度都大于0,表现为强烈的聚集效应,说明锐齿栎活树在 $r>1$ m尺度上都表现为聚集分布。一般来讲,小尺度上的聚集是植物之间相互作用引起的,而大尺度上的聚集可以解释为由生境异质引起,这充分说明生境异质显著影响锐齿栎的空间分布。

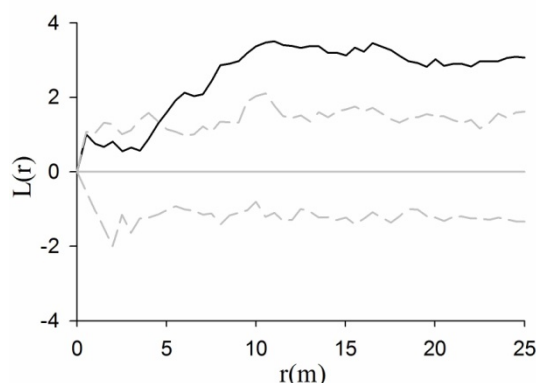


图1 宝天曼1 ha样地(100 m×100 m)中锐齿栎枯木的点格局分析。黑色实线为实际点格局,虚线之间为置信区间。

Fig. 1 Spatial patterns of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* deadwoods in the 1-ha plot in the Baotianman National Nature Reserve. The solid black line represents the point pattern of the dead trees, the confidence interval is showed by the region between the two dashed gray lines.

2.2 不同生长阶段锐齿栎死亡后的分布格局

宝天曼不同径级锐齿栎枯木的格局分布如图3所示。由图中完全空间随机模型分析可以看出,幼树枯木个体在1–25 m尺度上都呈现为随机分布(图3A),小树的枯木在 $r<1.5$ m和2.5–4.5 m的尺度下为随机分布(图3B),在 $r>4.5$ m尺度上为集群分布,成年树枯木个体在0–25 m尺度上均为随机分布(图3C)。

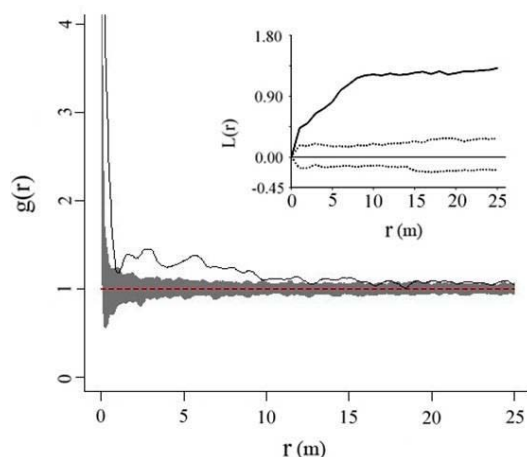


图2 宝天曼1 ha样地锐齿栎活树的分布格局, 基于完全随机模型下的双关联函数 $g(r)$ 和 $L(r)$ 函数的格局分析。黑色实线表实际点的格局, 灰色区间和虚线之间代表置信区间。

Fig. 2 Spatial patterns of living *Q. aliena* var. *acuteserrata* trees in the 1-ha plot in Baotianman Nature Reserve. It presents the double correlation functions $g(r)$ and $L(r)$ functions pattern analysis with complete spatial randomness model. The solid black line represents the point pattern of the living trees, the confidence interval is shown by the gray part and the region between the two dashed lines.

2.3 密度制约效应对锐齿栎分布格局的影响

采用随机标签零模型案例-对照设计, 分析宝天曼锐齿栎密度制约效应, 结果如图4所示。从图4中可以看出: (1)幼树作为案例时, 死亡前(图4A1)在1–5 m尺度上表现为聚集分布, 6–7 m尺度表现为规则分布, $r > 7$ m尺度大部分表现为随机分布, 在1–6

m 尺度表现出密度制约效应, 其中1–6 m尺度内密度制约效应比较显著; 死亡后(图4A2)在2–5 m尺度表现为聚集分布, 6–7 m尺度表现为规则分布, 0–2 m、 $r > 8$ m尺度大多表现为随机分布, 在1–8 m 尺度表现出密度制约效应。(2)小树作为案例时, 死亡前(图4B1) 0–5 m尺度表现为聚集分布, $r > 5$ m尺度表现为随机分布, 在0–7 m尺度表现出密度制约效应; 死亡后(图4B2)在0–6 m尺度表现为聚集分布, 6–7 m尺度表现为规则分布, 14–25 m尺度表现为随机分布, 在0–5 m尺度表现出密度制约效应。

2.4 距离制约效应对锐齿栎分布格局的影响

运用双关联函数 $g_{12}(r)$ 和独立性零模型分析不同生长阶段锐齿栎死亡前后的关联性, 结果如图5所示。由图5看出, 锐齿栎不同生长阶段分布格局之间的关联性是不同的。成年树与小树死亡前(图5B1, E1)和死亡后(图5B2, E2)均表现出显著的正关联, 表明小树在 $r < 10$ m的尺度上主要与成年树呈聚集的分布格局, 倾向于分布在成年树周围; 更新体(小树和幼树)死亡前(图5A1, D1)和死亡后(图5A2, D2)在2–10 m尺度上也都存在正相关, 但死亡前聚集程度显著, 死亡后聚集强度下降, 且都在1.5–2 m尺度上无关联, 呈现随机分布格局, 幼树和成年树之间空间结构死亡前后变化很大, 死亡前(图5C1, F1)大部分尺度呈现聚集分布, 表现为正相关, 死亡后(图5C2, F2)大部分尺度呈现随机分布, 表现为无相关。总体来讲, 更新体与成年体在2–10 m尺度上的分布

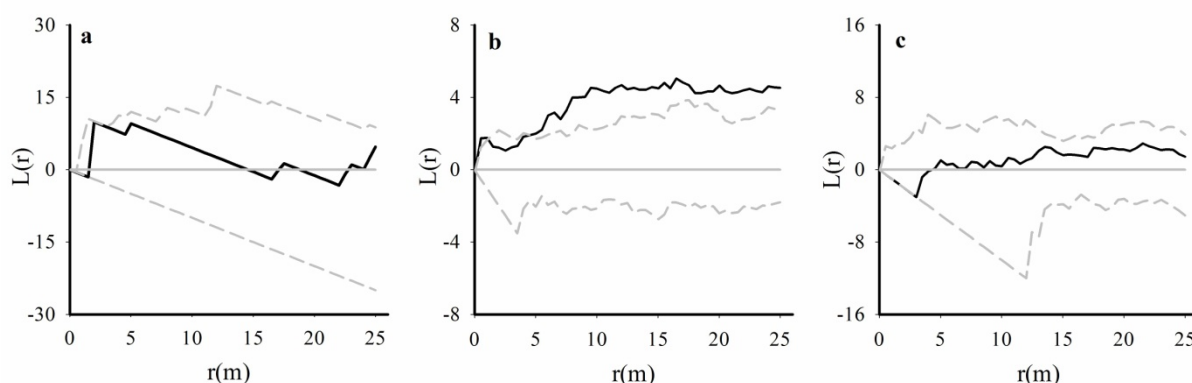


图3 宝天曼1 ha样地不同径级间锐齿栎枯木点格局分析, A为幼树, B为小树, C为成年树。黑实线表实际点的格局, 虚线之间代表置信区间。

Fig. 3 Point pattern analysis of *Q. aliena* var. *acuteserrata* deadwoods at different growth stages in the 1-ha plot in the Baotianman National Nature Reserve. The solid black line represents the point pattern of the dead trees, the confidence interval is shown by the region between the dotted lines. A, Saplings ($1 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 10 \text{ cm}$); B, Juveniles ($10 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 20 \text{ cm}$); C, Adult trees ($\text{DBH} \geq 20 \text{ cm}$).

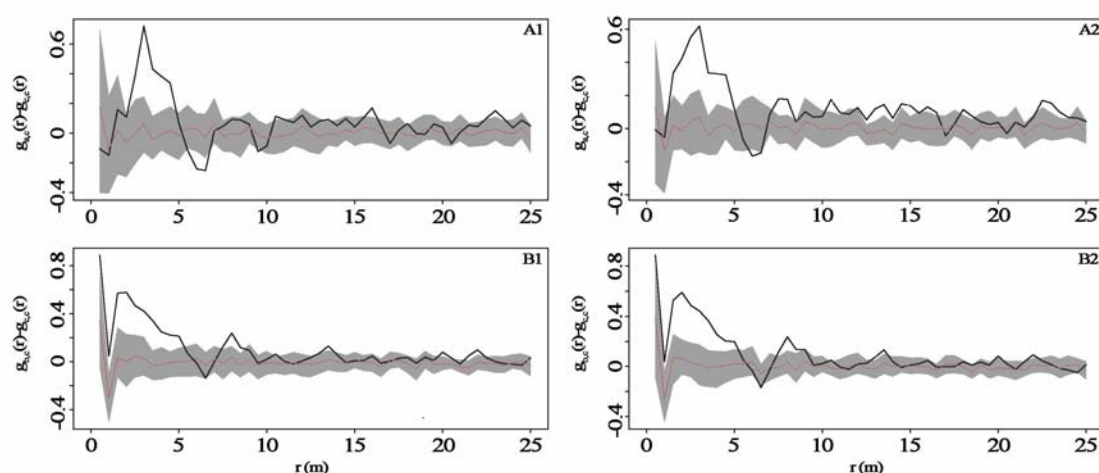


图4 宝天曼锐齿栎密度制约效应分析。以成年树的格局作为对照代表生境异质性, 幼树或小径级树木的格局作为案例格局, a为幼树, b为小树, c为成年树; A1、B1分别为死亡前幼树、小树为案例的密度制约效应分析, A2、B2分别为死亡后幼树、小树为案例的密度制约效应分析。

Fig. 4 Examples for density dependent effect within a case-control design in the 1-ha plot in the Baotianman National Nature Reserve. The pattern of adult trees serves as “control”, which corrects for possible heterogeneity in habitat quality, the pattern of smaller size classes serves as “cases”. A, Saplings ($1 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 10 \text{ cm}$); B, Juveniles ($10 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 20 \text{ cm}$); C, Adult trees ($\text{DBH} \geq 20 \text{ cm}$). A1 and B1 represent the negative density dependence analysis of pre-mortality saplings and juveniles; A2 and B2 show the negative density dependence analysis of post-mortality saplings and juveniles, respectively.

格局成正关联, 在16–23 m尺度都与成年树呈现随机分布关系, 表现为无关联。

3 讨论

3.1 锐齿栎死亡前后的分布格局与生境异质性

在自然森林群落, 大部分的物种呈现聚集分布格局, 少部分呈随机分布, 极少部分呈规则分布 (Greig-Smith, 1983)。生境异质性能导致种群呈聚集分布格局, 但是扩散限制又是制约同种聚集的主要因素 (Murrell *et al.*, 2002; Hardy & Sonke, 2004; Battles *et al.*, 2011)。Condit (2000) 发现在热带森林样地中, 许多物种在聚集的分布区, 邻体密度随着距离增加急剧下降, 不受地形的影响。本研究发现, 当不排除环境异质性时, 锐齿栎活树和枯死木都表现出聚集分布格局; 排除了生境异质性后, 锐齿栎活树和枯死木表现出局部的聚集分布, 局部的扩散限制对局部的聚集起到重要作用。这是因为局部聚集降低了种间竞争发生的几率, 有限的资源会导致种内竞争加剧。森林样地内物种这种局部的聚集, 为密度制约导致的死亡发生提供了机会。

3.2 密度制约效应对锐齿栎分布格局的影响

在温带落叶森林中, HilleRisLambers等 (2002)

发现几个桦属 (*Betula*) 的个体死亡普遍受密度制约的影响。我们在对地处暖温带—北亚热带过渡带的宝天曼锐齿栎群落中锐齿栎死亡前后格局变化是否受密度制约的影响进行了调查, 本研究结果表明: (1) 更新体 (幼树和小树) 和成年树的分布格局在 0–5 m 尺度上类似, 表明扩散限制在起作用; (2) 成年树聚集强度比更新体高, 死亡前后都有这种格局, 更新体周围的大树较多, 更新体的生长较慢, 随着时间的变化, 成年树会随着树龄的增长而自然死亡; (3) 在 $r > 5 \text{ m}$ 尺度上密度制约效应不明显, 在 $r \leq 5 \text{ m}$ 尺度上密度制约效应显著。用不同生长阶段锐齿栎死亡前后空间格局的变化来分析密度制约效应发生时, 应考虑到密度制约效应的表现具时滞性, 体现了时间积累的优势, 能更多地捕捉到密度制约的信号 (Ratikainen *et al.*, 2008); 然而, 一般每 5 年间隔的样地调查, 相对于植物在自然环境里的生长是较短的时间段, 密度制约效应很难积累, 甚至强烈的密度制约信号也不易发现 (Wright, 2002)。排除了生境异质性对密度制约检验的干扰, 小尺度上更新体聚集强度增加, 证明了密度制约效应的存在。由于大树受到密度制约导致死亡的作用可以忽略不计, 小树和幼树死亡后的空间格局分布

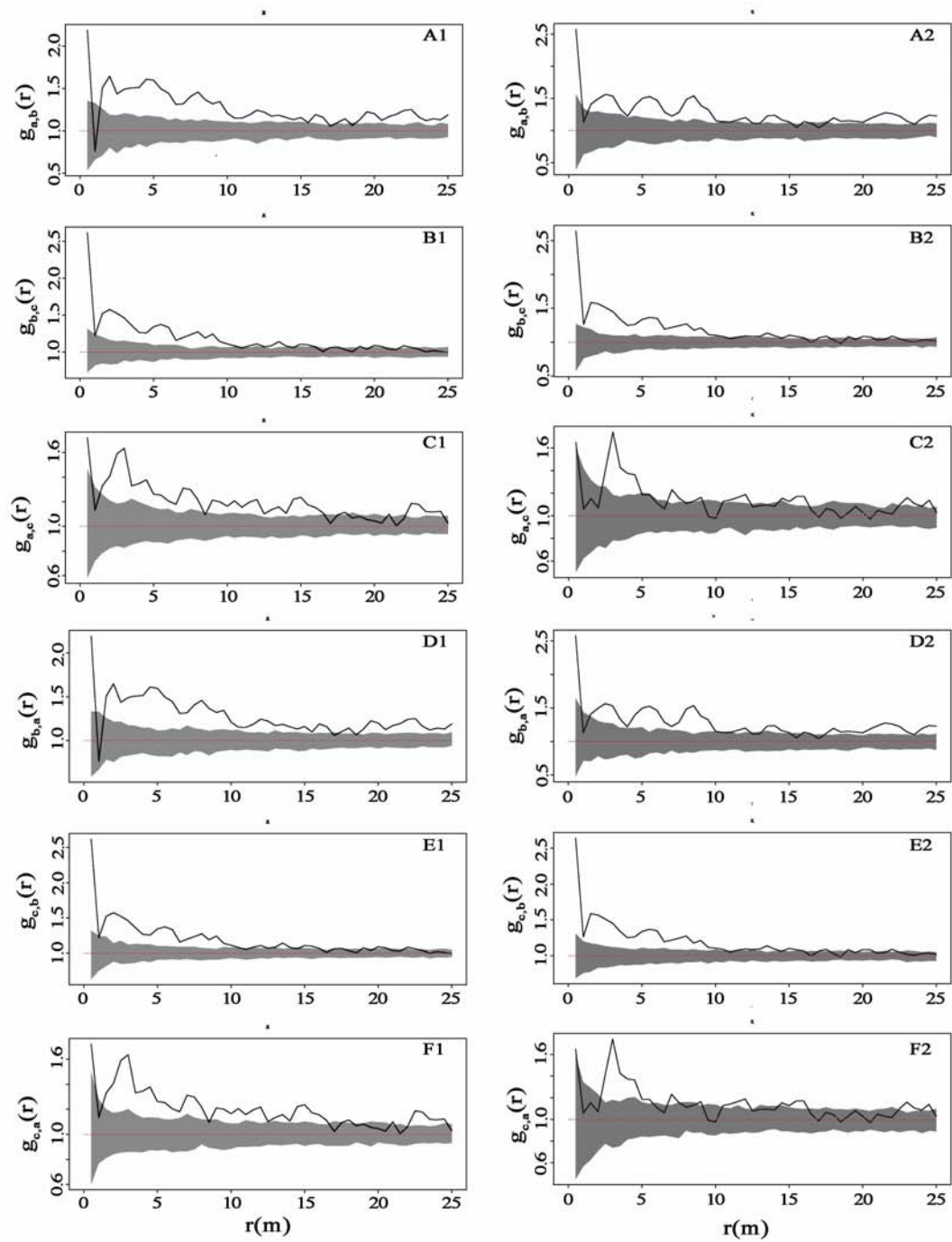


图5 运用双关联函数 $g_{12}(r)$ 和独立性零模型分析不同生长阶段锐齿栎死亡前后的关联性。A1到F1为死亡前,A2到F2为死亡后。a为幼树,b为小树,c为成年树。Monte Carlo模拟循环999次取99%的置信区间(灰色区间)。

Fig. 5 Comparative analysis of the correlation of pre-mortality and post-mortality of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* trees at different growth stages by using double correlation functions $g_{12}(r)$ and random labeling null model. A1 to F1 for pre-mortality trees, A2 to F2 for post-mortality trees. a, Saplings ($1\text{ cm} \leq \text{DBH} < 10\text{ cm}$); b, Juveniles ($10\text{ cm} \leq \text{DBH} < 20\text{ cm}$); c, Adult trees ($\text{DBH} \geq 20\text{ cm}$). It shows the 99% confidence interval (grey section) after 999 times circles with Monte Carlo simulation.

向着成年树的空间格局分布演替。

3.3 距离制约效应对锐齿栎分布格局的影响

本研究发现宝天曼锐齿栎幼树在死亡前倾向

于出现在大树周围,与小树和幼树之间的聚集程度相比,幼树与成年树的分布表现出显著的聚集分布;而幼树死亡后,幼树在成年树周围聚集强度下

降,逐渐向小树与成年树远距离随机分布方向演替。同种个体之间的这种影响有助于物种的共存(HilleRisLambers *et al.*, 2002),有几项研究已经证明了距离对幼树成活的影响(Howe *et al.*, 1985; Packer & Clay, 2000; Hyatt *et al.*, 2003)。

从本研究结果来看,造成宝天曼锐齿栎死亡后更新体与成年树这种分布格局的一个主要原因,是局部扩散方式导致大部分种子落在繁殖体树下,这样大部分更新个体就会聚集在成年树周围(祝燕, 2009)。另一方面,更新缓慢、死亡后的幼树和小树与成年树有很小的相关性及无相关性。相对于小树和幼树之间高频率的聚集,更新体在成年树周围聚集的频率较低。在幼树阶段,幼树和成年树空间分布在 $r > 10$ m尺度上几乎不存在关联性,表现为随机分布;在小树阶段,小树和成年树空间分布在 $r > 5$ m尺度上不存在关联性,同样表现为随机分布。在自然森林里,树木分布格局变化的一般趋势为在幼树阶段呈现明显的聚集分布,在小树阶段表现为随机或者均匀分布,聚集程度随着树木径级的增加而降低。本研究中锐齿栎更新体与成年树之间的正相关性表明了锐齿栎种间竞争比种内竞争更强烈,更新体主要受成年树作用的影响。更新体竞争相对较弱,加之环境等因素,限制了宝天曼锐齿栎的更新。

致谢: 感谢河南内乡宝天曼国家级自然保护区管理局在整个调查研究工作中给予的大力支持,以及二位匿名审稿专家提出的宝贵意见,在此一并致谢!

参考文献

- Franklin JF, Shugart HH, Harmon ME (1987) Tree death as an ecological process. *BioScience*, **37**, 550–556.
- Barot S, Gignoux J, Menaut JC (1999) Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analyses. *Ecology*, **80**, 1987–2005.
- Besag J (1977) Contribution to the discussion of Dr. Ripley's paper. *Journal of the Royal Statistical Society*, **B39**, 193–195.
- Bravo-Oviedo A, Sterba H, del Río M, Bravo F (2006) Competition-induced mortality for mediterranean *Pinus pinaster* Ait and *P. sylvestris* L. *Forest Ecology and Management*, **222**, 88–98.
- Bugmann H (2001) A review of forest gap models. *Climatic Change*, **51**, 259–305.
- Comita LS, Hubbell SP (2009) Local neighborhood and species' shade tolerance influence survival in a diverse seedling bank. *Ecology*, **90**, 328–334.
- Condit R, Ashton PS, Baker P, Bunyavejchewin S, Gunatilleke S, Gunatilleke N, Hubbell SP, Foster RB, Itoh A, LaFrankie J V, Lee HS, Losos E, Manokaran N, Sukumar R, Yamakura T (2000) Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, **288**, 1414–1418.
- Condit R (1995) Research in large long-term tropical forest plots. *Trends in Ecology and Evolution*, **10**, 18–22.
- Das A, Battles J, van Mantgem PJ, Stephenson NL (2008) Spatial elements of mortality risk in old-growth forests. *Ecology*, **89**, 1744–1756.
- Diggle PJ, Chetwynd AG (1991) Second order analysis of spatial clustering for inhomogeneous populations. *Biometrics*, **47**, 1155–1163.
- Gatrell AC, Bailey TC, Diggle PJ (1996) Spatial point pattern analysis and its application in geographical epidemiology. *Transactions of the Institute of British Geographers*, **21**, 256–274.
- Getzin S, Dean C, He FL, Trofymow J, Wiegand K, Wiegand T (2006) Spatial patterns and competition of tree species in a Douglas fir chronosequence on Vancouver Island. *Ecography*, **29**, 671–682.
- Greig-Smith P (1983) *Quantitative Plant Ecology*, 3rd edn. Blackwell, Oxford.
- Hardy OJ, Sonké B (2004) Spatial pattern analysis of tree species distribution in a tropical rain forest of Cameroon: assessing the role of limited dispersal and niche differentiation. *Forest Ecology and Management*, **197**, 191–202.
- He FL, Duncan RP (2000) Density dependent effects on tree survival in an old growth Douglas fir forest. *Journal of Ecology*, **88**, 676–688.
- HilleRisLambers J, Clark JS, Beckage B (2002) Density dependent mortality and the latitudinal gradient in species diversity. *Nature*, **417**, 732–735.
- Howe HF, Schupp EW, Westley LC (1985) Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology*, **66**, 781–791.
- Hubbell SP, Ahumada JA, Condit R, Foster RB (2001) Local neighborhood effects on long-term survival of individual trees in a Neotropical forest. *Ecological Research*, **16**, 859–875.
- Hubbell SP (2004) Two decades of research on the BCI forest dynamics plot. In: *Tropical Forest Diversity and Dynamism: Findings from a Large-Scale Plot Network*, pp. 8–30. University of Chicago Press, Chicago.
- Hyatt LA, Rosenberg MS, Howard TG, Bole G, Fang W, Anastasia J, Gurevitch J (2003) The distance dependence prediction of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis. *Oikos*, **103**, 590–602.
- Illian J, Penttinen A, Stoyan H, Stoyan D (2008) *Statistical Analysis and Modelling of Spatial Point Patterns*. Scitech Book News.
- Monserud RA, Thomas L, Hubert S (2004) Are self-thinning constraints needed in a tree-specific mortality model? *Forest Science*, **50**, 848–858.
- Moravie MA, Robert A (2003) A model to assess relationships between forest dynamics and spatial structure. *Journal of*

- Vegetation Science*, **14**, 823–834.
- Murrell D, Purves D, Law R (2002) Intraspecific aggregation and species coexistence. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**, 211–212.
- Oliver CD, Larson BC (1990) *Forest Stand Dynamics*. McGrawHill, New York.
- Pacala SW, Canham CD, Saponara J, Silander JA, Kobe RK, Ribbens E (1996) Forest models defined by field measurements: estimation, error analysis and dynamics. *Ecological Monographs*, **66**, 1–43.
- Packer A, Clay K (2000) Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree. *Nature*, **404**, 278–281.
- Ratikainen II, Gill JA, Gunnarsson TG, Sutherland WJ, Kokko H (2008) When density dependence is not instantaneous: theoretical developments and management implications. *Ecology Letters*, **11**, 184–198.
- Ripley BD (1976) The second-order analysis of stationary point processes. *Journal of Applied Probability*, **13**, 255–266.
- Song CS (宋朝枢) (1999) *Scientific Investigation in the Baotianman Nature Reserve* (宝天曼自然保护区科学考察集). China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese)
- Sterner RW, Ribic CA, Schatz GE (1986) Testing for life historical changes in spatial patterns of four tropical tree species. *Journal of Ecology*, **74**, 621–633.
- Temesgen H, Mitchell SJ (2005) An individual-tree mortality model for complex stands of southeastern British Columbia. *Western Journal of Applied Forestry*, **20**, 101–109.
- Waring RH (1987) Characteristics of trees predisposed to die. *BioScience*, **37**, 569–574.
- Wiegand TA, Moloney K (2004) Rings circles and null models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, **104**, 209–229.
- Wright SJ (2002) Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, **130**, 1–14.
- Yoda K, Kira T, Ogawa H, Hozumi K (1963) Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. *Journal of Biology, Osaka City University*, **14**, 107–129.
- Lu XL (卢训令), Hu N (胡楠), Ding SY (丁圣彦), Liao BH (廖秉华), Fang HP (房会普) (2010) Study on photosynthetic ecophysiological characteristics of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* in the Funiu Mountain Nature Reserve. *Journal of Henan University (Natural Science)* (河南大学学报(自然科学版)), **40**, 617–621. (in Chinese with English abstract)
- Zhang JY (张俊艳), Cheng KW (成克武), Zang RG (臧润国) (2014) The spatial distribution patterns and associations of the principal trees and shrubs in a natural tropical coniferous forest on Hainan Island, China. *Biodiversity Science* (生物多样性), **22**, 129–140. (in Chinese with English abstract)
- Zhu Y (祝燕) (2009) *The Prevalence of Density Dependence in Gutianshan Subtropical Evergreen Broadleaved Forest, China* (古田山亚热带常绿阔叶林密度制约普遍性研究). PhD dissertation, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing. (in Chinese with English abstract)

(责任编辑: 郝占庆 责任编辑: 周玉荣)