

# 广西大青山次生林的群落特征及主要乔木种群的空间分布格局

农友<sup>1,2\*</sup> 郑路<sup>1,2</sup> 贾宏炎<sup>1,2</sup> 卢立华<sup>1,2</sup> 黄德卫<sup>1,2</sup> 黄柏华<sup>1,2</sup> 雷丽群<sup>1,2</sup>

1 (中国林业科学研究院热带林业实验中心, 广西凭祥 532600)

2 (广西友谊关森林生态系统国家定位观测研究站, 广西凭祥 532600)

**摘要:** 本文依托广西友谊关森林生态系统国家定位观测研究站在大青山设置的1 ha长期监测样地, 分析了森林群落的物种组成、区系特征及乔木种群的径级结构, 并用点格局分析方法的O-ring统计对主要乔木植物种群的空间分布格局及其空间关联性进行了研究, 旨在深入探讨该区域次生林的物种多样性特点及其维持机制, 分析影响优势树种空间分布格局的可能因素。大青山次生林共调查到植物109种, 其中乔木58种、灌木29种、草本22种, 樟科为样地内物种最丰富的科, 区系组成以泛热带成分为主; 乔木树种的径级结构接近倒“J”形, 主要种群的个体集中分布于中小径级范围(1–5 cm), 林分结构合理, 更新良好。从物种多度、胸高断面积和重要值来看, 大叶栎(*Quercus griffithii*)和锈毛梭子果(*Eberhardtia aurata*)是群落中的共优种, 其个体数占总个体数的30.8%, 鸭公树(*Neolitsea chunii*)、广东琼楠(*Beilschmiedia fordii*)和尖连蕊茶(*Camellia cuspidata*)为群落的主要伴生树种。用完全随机模型不排除生境异质性的条件下, 主要种群多数呈聚集分布; 用异质性随机模型排除生境异质性的条件下, 主要种群的聚集程度显著下降, 仅在小尺度上呈聚集分布; 主要树种均在一定尺度上表现为两两间正相关, 且在0–50 m的大部分尺度上显示出相互独立的特点, 没有表现出负相关。

**关键词:** 空间分布格局, 空间相关性, 物种组成, 次生林, 南亚热带

## Community characteristics and spatial distribution of dominant tree species in a secondary forest of Daqing Mountains, southwestern Guangxi, China

You Nong<sup>1,2\*</sup>, Lu Zheng<sup>1,2</sup>, Hongyan Jia<sup>1,2</sup>, Lihua Lu<sup>1,2</sup>, Dewei Huang<sup>1,2</sup>, Bohua Huang<sup>1,2</sup>, Liqun Lei<sup>1,2</sup>

1 Experimental Center of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Pingxiang, Guangxi 532600

2 Guangxi Youyiguan Forest Ecosystem National Research Station, Pingxiang, Guangxi 532600

**Abstract:** In order to determine species characteristics and the factors affecting distribution patterns of dominant tree species of secondary forests in Daqing Mountains, we analyzed community composition, DBH size structure, species distribution and spatial correlations using a point pattern analysis of O-ring statistical method. There were a total of 109 species including 58 tree species, 29 shrub species and 22 herb species in a 1 ha plot. The floristic composition was pan-tropical with *Quercus griffithii* and *Eberhardtia aurata* as the co-dominant species. These two species accounted for 30.8% of the total number of individuals. *Neolitsea chunii*, *Beilschmiedia fordii* and *Camellia cuspidata* were the secondary tree species of the community. The DBH size structure of the populations showed a reverse J-shaped pattern with a greater number of small diameter (1–5 cm) individuals. Species spatial distribution with environmental heterogeneity was aggregated but decreased significantly with increasing spatial scales. Spatial distribution and heterogeneity were independent at most spatial scales among the main species populations.

**Key words:** spatial distribution, spatial correlation, species composition, secondary forest, lower subtropical area

收稿日期: 2014-07-10; 接受日期: 2015-01-26

基金项目: “十二五”农村领域国家科技计划项目(2012BAD22B0105)、基于经营班尺度的森林立地分类与评价项目(CAFYBB2012001)、中国林科院中央级公益性科研院所基本科研业务专项资金项目(CAFYBB2014QA033)和广西自然科学基金青年基金项目(2014GXNSFBA118100)

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

群落组成与空间格局研究为了解物种共存机制提供了重要信息(Loreau *et al.*, 2001; Tilman *et al.*, 2006), 有助于认识种群特征、种群间以及种群与环境之间相互作用的基本规律(He & Duncan, 2000; John *et al.*, 2007)。植物种群空间分布格局是种群个体在群落中的空间分布状况, 它取决于自身和群落环境(张金屯和孟东平, 2004), 反映了种群个体大小、分布等在空间上的相互关系, 是种群的重要属性之一, 在一定程度上影响着种群的发展(Sterner *et al.*, 1986; 操国兴等, 2003)。物种生长、繁殖、死亡、资源利用及对干扰的反应等均受到种群空间格局的显著影响(He *et al.*, 1997)。物种间不同的空间关系导致了群落结构的不同, 决定了物种间的竞争及空间分布格局, 直接影响到不同层次树种的空间分布类型及种子散布能力, 与群落的更新机制密切相关(Hao *et al.*, 2007), 能在一定程度上解释群落结构的发展历史和环境变化过程, 进而预测植被演替的趋势(Hubbell, 2001; 胡艳波等, 2003)。植物种群的空间分布格局往往与研究的尺度密切相关(Harms *et al.*, 2001; Wiegand & Moloney, 2004), 同时又受到生境异质性和扩散限制的影响, 在较小的尺度上可能是由种内竞争、种间竞争、种子扩散限制等因素决定, 而在较大的尺度上则可能取决于种群分布区的环境异质性(Harms *et al.*, 2001; Lin *et al.*, 2011)。物种组成、群落结构、空间分布格局和生物多样性保护等研究往往依托于固定样地建设所提供的平台(Condit *et al.*, 2000; 马克平, 2008; Legendre *et al.*, 2009)。

大青山位于广西西南部, 其次生林以亚热带常绿阔叶树种为主, 康冰等(2006)对其种群演替动态进行了研究, 但有关其主要物种组成及其空间分布格局至今未见相关报道。亚热带区域保存较好的次生常绿阔叶林已不多, 研究其物种组成和空间分布格局并揭示其演变规律, 对该区域植物多样性保护及亚热带人工针叶纯林的近自然化改造等均具有重要意义。基于此, 本文依托广西大青山次生林1 ha固定监测样地, 分析其物种组成、区系特征、乔木种群的径级结构、主要乔木树种的空间分布格局及其空间关联性, 旨在深入探讨该区域物种多样性特点及其维持机制, 分析影响优势树种空间分布格局的可能因素。

## 1 方法

### 1.1 研究区概况

研究区域为友谊关森林生态系统国家定位观测研究站在大青山建立的1 ha固定监测样地(22°18'15.17" N, 106°41'50.50" E), 该区域地处亚热带南缘, 与北热带毗邻, 属于亚热带季风气候区。年平均气温21.5℃, 最冷月(1月)平均气温13.5℃, 最热月(7月)平均气温27.6℃,  $\geq 10^\circ\text{C}$ 的年积温7,500℃, 年降雨量1,400 mm (康冰等, 2006)。大青山主峰海拔1,045 m, 地带性土壤为中酸性火山岩和花岗岩发育而成的砖红壤(含紫色土), 土层平均厚度0.5–1.0 m (黄承标等, 2011)。其地形复杂, 地势陡峭, 具有气温高、雨量充沛、湿度大、人为干扰较少的特点。

### 1.2 样地构建及野外调查

2013年, 经过实地踏查, 选择大青山次生林保存较好的山顶东北坡, 参照巴拿马Barro Colorado Island (BCI) 50 ha热带雨林样地的技术规范(Condit, 1998), 结合当地地形地貌, 设置东西宽100 m、南北长100 m, 面积为1 ha的固定监测样地(海拔960–1,040 m)进行长期观测。用全站仪将样地划分成25个20 m × 20 m的样方, 再把每个样方划分成4个10 m × 10 m和16个5 m × 5 m的小样方, 每个20 m × 20 m样方的4个角用带有样方编号的水泥桩作永久标记。

以5 m × 5 m的小样方为基本调查单元, 对每个DBH  $\geq 1.0$  cm的木本植物挂铝牌标记, 记录种名、胸径、树高、坐标等。每个20 m × 20 m的样方中, 选择东北角及西南角的两个5 m × 5 m小样方作为灌草层的补充调查样方, 记录灌木、DBH < 1 cm的乔木幼苗和草本植物的种名、个体数、高度、盖度等数据。野外工作于2013年12月至2014年1月进行。

### 1.3 数据分析

#### 1.3.1 物种多样性的测度

物种丰富度指数( $S$ ) = 样方内出现的物种数目 (1)

$$\text{Shannon-Wiener指数 } H' = -\sum_{i=1}^S P_i \ln P_i \quad (2)$$

$$\text{Simpson指数 } D = 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2 \quad (3)$$

$$\text{Pielou均匀度指数 } J_{sw} = H' / \ln S \quad (4)$$

式中,  $P_i = N_i/N$ , 即某个物种的相对多度,  $N_i$ 为种*i*的

株数,  $N$ 为种*i*所在样方所有物种的总株数(Magurran, 1988)。

1.3.2 乔木重要值的测度

重要值( $IV$ ) = 相对多度(%) + 相对频度(%) + 相对胸高断面积(%), 范围为0–300%。

1.3.3 地理区系及径级的划分

物种的地理区系参考吴征镒(1991)的分类标准。参考王磊等(2010)和郭垚鑫等(2011)的方法, 并结合实际调查, 将乔木径级划分为10级: I级: 1.0–2.5 cm; II级: 2.5–5.0 cm; III级: 5.0–10.0 cm; IV级: 10.0–15.0 cm; V级: 15.0–20.0 cm; VI级: 20.0–25.0 cm; VII级: 25.0–30.0 cm; VIII级: 30.0–40.0 cm; IX级: 40.0–50.0 cm; X级:  $\geq 50.0$  cm。

1.3.4 点格局分析

本文采用Wiegand-Molloney’s *O-ring*统计方法分析一定尺度范围内优势种的空间分布格局。在Ripley’s  $K$ 函数和Mark相关函数的基础上, 用半径为*r*、宽度为*w*的圆环替代Ripley’s  $K$ 函数计算中所使用的半径为*r*的圆, 并根据圆环内的点平均数目, 量化出一定距离等级上物种的空间分布。其原理和计算过程详见文献Wiegand和Moloney (2004, 2014)。

*O-ring*统计方法要求慎重选择零模型(null model) (Wiegand & Moloney, 2004)。本文选择完全空间随机模型(complete spatial randomness, CSR) (Getzin *et al.*, 2008)作为零假设来检验包含生境异质性的优势种群分布格局; 采用异质性Poisson过程(heterogeneous poisson process, HP)模型对排除生境异质性效应的优势种群分布格局进行检验。同时, 利用双变量统计分析比较样地内不同种群两两之间的空间关联性。因小尺度的聚集可能是植物之间相互作用引起的, 而大于10 m的尺度上, 如果树种呈聚集分布, 则可能是生境异质性效应在起作用(Stoyan & Penttinen, 2000)。因此, 本文采用异质性Poisson过程模型消除点密度不均后再进行结果检验, 用移动窗口方法(moving window)使空间点的

随机分布限定在半径< 10 m的范围内。

本文的*O-ring*统计分析通过Programita (2014版)软件完成。研究尺度0–50 m, 设定栅格大小为1 m  $\times$  1 m, 圆环宽度为3 m。根据相应的零假设模型, 为了提高植物种群空间分布的分析精度, 应用Monte Carlo循环99次, 产生置信度为99%的包迹线以检验点格局分析的显著性。根据Monte Carlo模拟结果, 对于空间分布, 若*O(r)*值位于上包迹线之上, 则为聚集分布; 若位于上下包迹线之间, 则为随机分布; 若位于下包迹线之下, 则为均匀分布。对于种间相关性, 若*O<sub>ii</sub>(r)*值位于上包迹线之上, 则二者空间上正关联; 若位于上下包迹线之间, 表明二者相互独立; 若位于下包迹线之下, 则二者空间上负关联。

2 结果

2.1 群落特征及其物种多样性

共调查到植物109种, 其中, 乔木3,026株, 隶属于29科45属58种; 灌木390株, 隶属于22科29属29种; 草本4,782株, 隶属于15科22属22种。樟科为物种最丰富的科。样地内木本植物共包括9个植物区系成分, 其组成以泛热带成分为主, 同时混有东亚(热带、亚热带)及热带南美间断及旧世界热带等成分。物种丰富度、Shannon-Wiener指数、Simpson指数和*J<sub>sw</sub>*均匀度指数等均表现出乔木层>灌木层>草本层的规律(表1)。乔木树种的径级分布呈近似倒“J”形, 即随着径级的增加, 株数逐渐减少(图1)。主要种群的个体集中分布于中小径级范围(1–5 cm) (图2), 林分内小径木和中径木较多, 大径木较少, I、II径级的个体数量占总个体数的58.67%。按树种重要值( $IV$ )排序, 样地中 $IV \geq 10\%$ 的树种有12种(表2), 这些物种的多度与胸高断面积分别占样地总多度与总胸高断面积的76.31%与77.66%。

2.2 主要乔木种群的空间分布格局

样地中种群的分布点图可直观反映不同种群

表1 大青山1 ha次生林样地群落层次及其多样性  
Table 1 Forest stratification and diversity in the 1-ha secondary forest plot of Daqing Mountains

层次 Stratification	物种丰富度指数 Species richness ( <i>S</i> )	Shannon-Wiener指数 Shannon-Wiener index ( <i>H'</i> )	Simpson指数 Simpson index ( <i>D</i> )	均匀度指数 Evenness index ( <i>J<sub>sw</sub></i> )
乔木层 Tree Layer	58	2.95	0.91	0.73
灌木层 Shrub Layer	29	2.25	0.82	0.70
草本层 Herb Layer	22	2.02	0.78	0.65

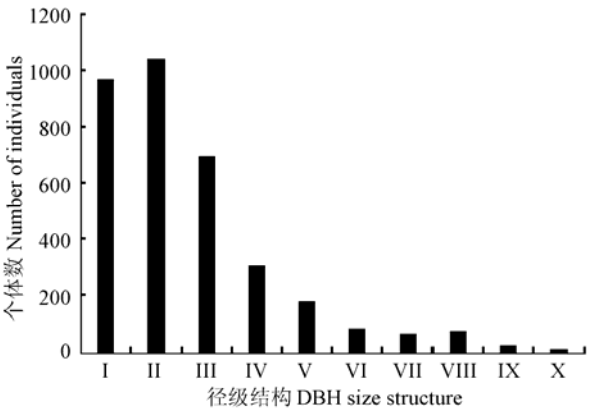


图1 大青山1 ha次生林样地乔木径级结构  
Fig. 1 DBH size structure of trees in the 1-ha secondary forest plot of Daqing Mountains  
I: 1.0–2.5 cm; II: 2.5–5.0 cm; III: 5.0–10.0 cm; IV: 10.0–15.0 cm; V: 15.0–20.0 cm; VI: 20.0–25.0 cm; VII: 25.0–30.0 cm; VIII: 30.0–40.0 cm; IX: 40.0–50.0 cm; X: ≥50.0 cm.

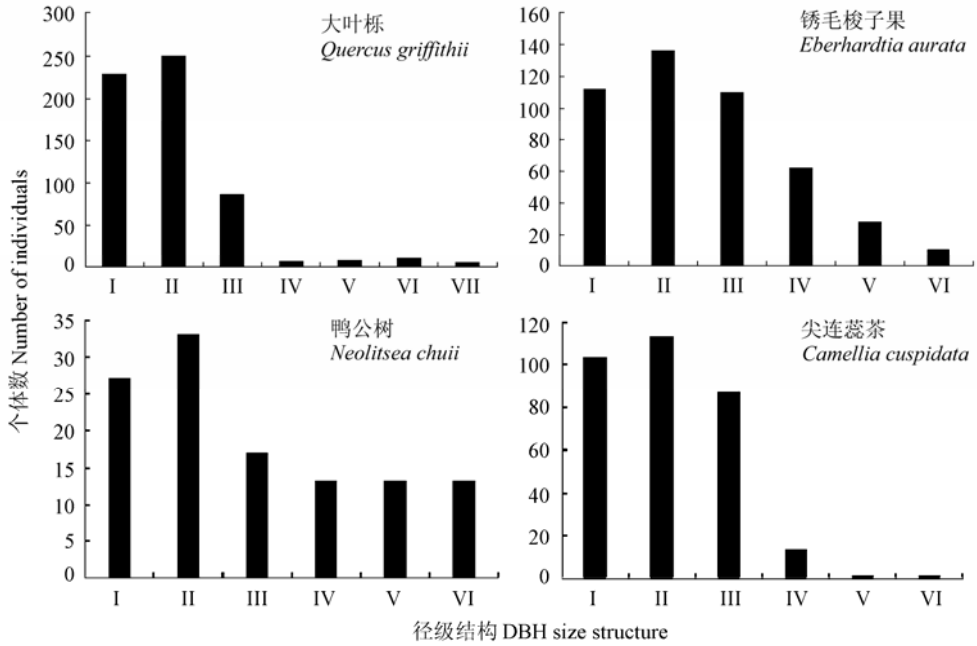


图2 大青山1 ha次生林样地主要乔木种群径级结构  
Fig. 2 DBH size structure of main tree species in the 1-ha secondary forest plot of Daqing Mountains  
I: 1.0–2.5 cm; II: 2.5–5.0 cm; III: 5.0–10.0 cm; IV: 10.0–15.0 cm; V: 15.0–20.0 cm; VI: 20.0–25.0 cm; VII: 25.0–30.0 cm.

表2 大青山1 ha次生林样地主要树种重要值  
Table 2 The importance value of main tree species in the 1-ha secondary forest plot of Daqing Mountains

种名 Species	个体数 Individuals	胸高断面积 Basal area (cm <sup>2</sup> )	重要值 Importance value (%)
大叶栎 <i>Quercus griffithii</i>	594	29,800.92	33.59
锈毛梭子果 <i>Eberhardtia aurata</i>	459	26,591.51	28.83
鹿角锥 <i>Castanopsis lamontii</i>	107	44,791.11	21.98
尖连蕊茶 <i>Camellia cuspidata</i>	318	10,046.76	17.69
木姜子 <i>Litsea pungens</i>	75	22,724.85	13.58
鸭公树 <i>Neolitsea chuii</i>	123	16,414.89	13.50
广东琼楠 <i>Beilschmiedia fordii</i>	121	13,834.18	13.34
罗浮锥 <i>Castanopsis faberi</i>	39	27,981.65	13.16
环鳞烟斗柯 <i>Lithocarpus corneus</i>	127	15,114.14	13.02
桂南木莲 <i>Manglietia chingii</i>	75	20,219.74	12.77
柠檬金花茶 <i>Camellia limonia</i>	142	6,196.79	11.00
海南山龙眼 <i>Helicia hainanensis</i>	129	5,881.87	10.28

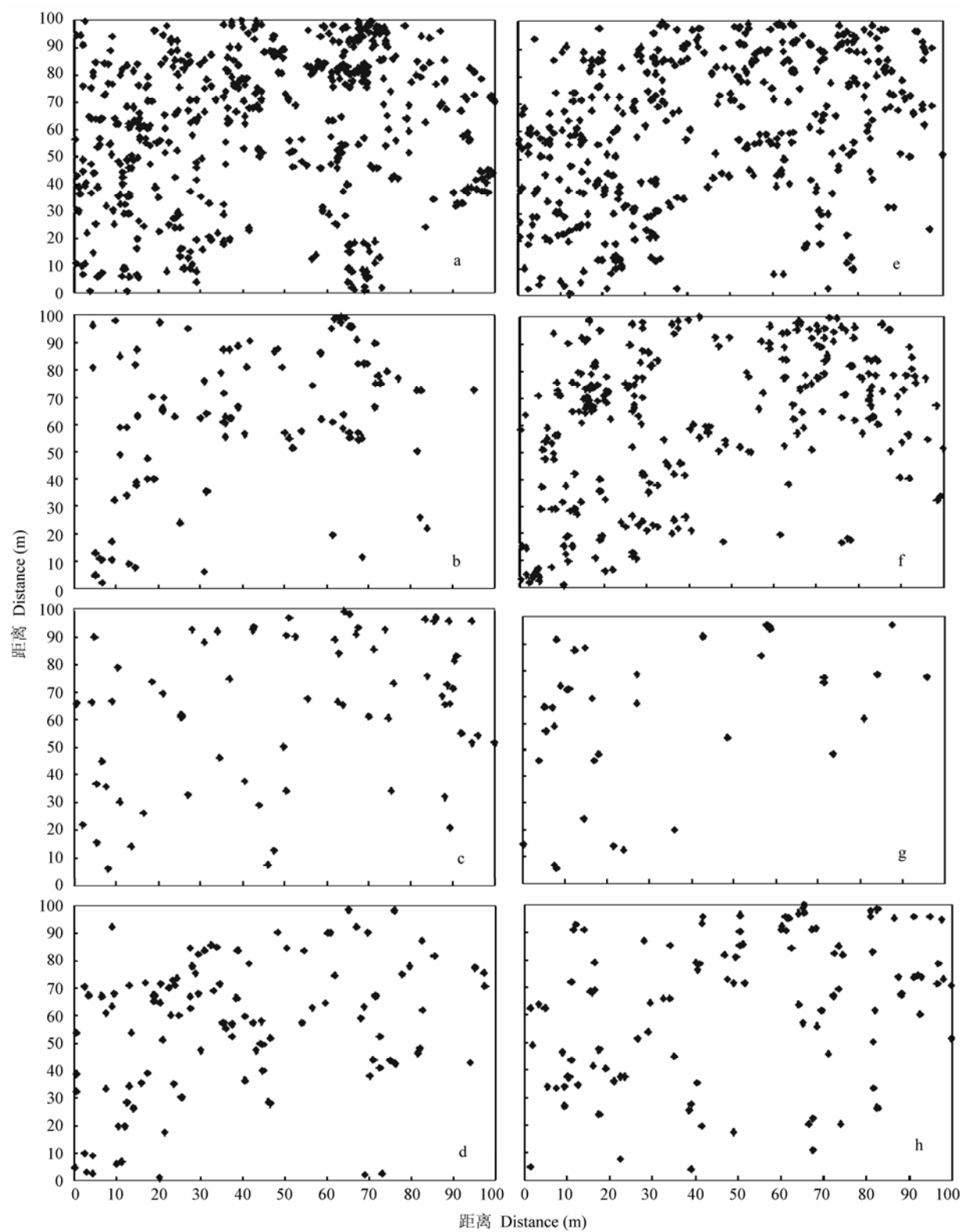


图3 大青山1 ha次生林样地中主要物种的分布。(a)大叶栎;(b)鹿角锥;(c)木姜子;(d)鸭公树;(e)锈毛梭子果;(f)尖连蕊茶;(g)罗浮锥;(h)广东琼楠。  
Fig. 3 The distribution of main species in the 1-ha secondary forest plot of Daqing Mountains. (a) *Quercus griffithii*; (b) *Castanopsis lamontii*; (c) *Litsea pungens*; (d) *Neolitsea chuii*; (e) *Eberhardia aurata*; (f) *Camellia cuspidata*; (g) *Castanopsis faberi*; (h) *Beilschmiedia fordii*.

的分布情况。大叶栎(*Quercus griffithii*)、锈毛梭子果(*Eberhardtia aurata*)和尖连蕊茶(*Camellia cuspidata*)的个体数较多, 聚集程度也较明显。8个主要树种中, 罗浮锥(*Castanopsis faberi*)和鸭公树(*Neolitsea chuii*)在样地西北部的聚集程度最为明显, 其他树种则在样地东北部的聚集程度较高(图3)。

2.2.1 生境异质性对空间分布格局的影响

结果表明, 样地中树种分布受生境异质性的影响很大。8个主要树种中除木姜子(*Litsea pungens*) 在10–15 m、48–50 m的尺度上呈随机分布外, 其余树种均在0–50 m的尺度上呈聚集分布(表3)。

2.2.2 排除生境异质性的空间分布格局

排除生境异质性的情况下, 该样地内8个主要树种的分布均呈现一致的规律, 即在小尺度下为聚集分布, 在大尺度下为随机分布, 并在0–50 m的大部分尺度上呈随机分布(图4)。其中, 鸭公树在1 m时种群聚集程度最大,  $O(r)$ 值为1.70; 木姜子在2 m时种群聚集程度最大,  $O(r)$ 值为2.34; 广东琼楠(*Beilschmiedia fordii*)和罗浮锥在3 m时种群聚集程度最大,  $O(r)$ 值分别为2.78和5.60; 锈毛梭子果和鹿角锥(*Castanopsis lamontii*)在5 m时种群聚集程度最大,  $O(r)$ 值分别为1.40和4.02; 大叶栎在8 m时种群聚集程度最大,  $O(r)$ 值为2.33; 尖连蕊茶在7 m时种群聚集程度最大,  $O(r)$ 值分别为2.77。

2.3 主要种群的空间关联性

在1 ha固定监测样地中, 选取重要值 $\geq 15.0\%$ 的所有物种大叶栎、锈毛梭子果、鹿角锥、尖连蕊茶进行空间关联性分析。

O-ring统计分析表明, 主要树种两两间的空间关联性各异, 但均在一定尺度上表现为正相关, 且在0–50 m的大部分尺度上呈相互独立的特点, 没有表现出负相关(图5)。其中, 大叶栎–尖连蕊茶最大正关联强度为2.29; 大叶栎–鹿角锥最大正关联强度为4.53; 大叶栎–锈毛梭子果最大正关联强度为2.40; 鹿角锥–尖连蕊茶最大正关联强度为3.19; 鹿角锥–锈毛梭子果最大正关联强度为3.52; 锈毛梭子果–尖连蕊茶最大正关联强度为2.80。

3 讨论

3.1 物种组成与乔木径级结构

大青山次生林样地树种组成丰富, 乔木树种较多, 灌木、草本种类较少, 区系组成以泛热带成分为主, 符合亚热带物种组成的一般规律(谢正生等, 1998; 廖成章等, 2003; 孟繁华, 2006)。乔木层中, 从物种多度、胸高断面积和重要值看, 大叶栎和锈毛梭子果为群落的优势种; 鸭公树、广东琼楠和尖连蕊茶等为主要伴生种, 主要分布于林分的中下层, 这些伴生树种虽然重要值较大, 但胸径较小、个体数较少。

径级结构是衡量植物群落稳定性和生长发育状况的重要指标。样地内 $DBH \geq 1\text{ cm}$ 的树木的总胸高断面积为 $31.31\text{ m}^2/\text{ha}$ , 乔木最大胸径为71.9 cm(罗浮锥)。乔木群落的径级结构接近倒“J”形, 主要种群的个体集中分布于中小径级范围, 林分结构合理, 更新状况良好, 说明群落处于稳定增长的状态。从径级结构可以看出,  $DBH \leq 10\text{ cm}$ 的个体数量居多, 占78.95%。样地中 $DBH > 10\text{ cm}$ 的个体比

表3 生境异质性对主要树种空间分布格局的影响  
Table 3 Effects of habitat heterogeneity on the spatial distribution pattern of main tree species

种名 Species	尺度 Scale (m)				
	0–10	11–20	21–30	31–40	41–50
大叶栎 <i>Quercus griffithii</i>	a	a	a	a	a
广东琼楠 <i>Beilschmiedia fordii</i>	a	a	a	a	a
尖连蕊茶 <i>Camellia cuspidata</i>	a	a	a	a	a
鹿角锥 <i>Castanopsis lamontii</i>	a	a	a	a	a
罗浮锥 <i>Castanopsis faberi</i>	a	a	a	a	a
木姜子 <i>Litsea pungens</i>	a (+)	a (0)	a	a	a (+)
锈毛梭子果 <i>Eberhardtia aurata</i>	a	a	a	a	a
鸭公树 <i>Neolitsea chuii</i>	a	a	a	a	a

a, 聚集分布; a (+), 研究尺度上的聚集分布大于随机分布; a (0), 研究尺度上的聚集分布等于随机分布。  
a, Aggregated distribution; a (+), Aggregation distribution is more than random distribution in the research scales; a (0), Aggregation distribution equal to the random distribution in the research scales.

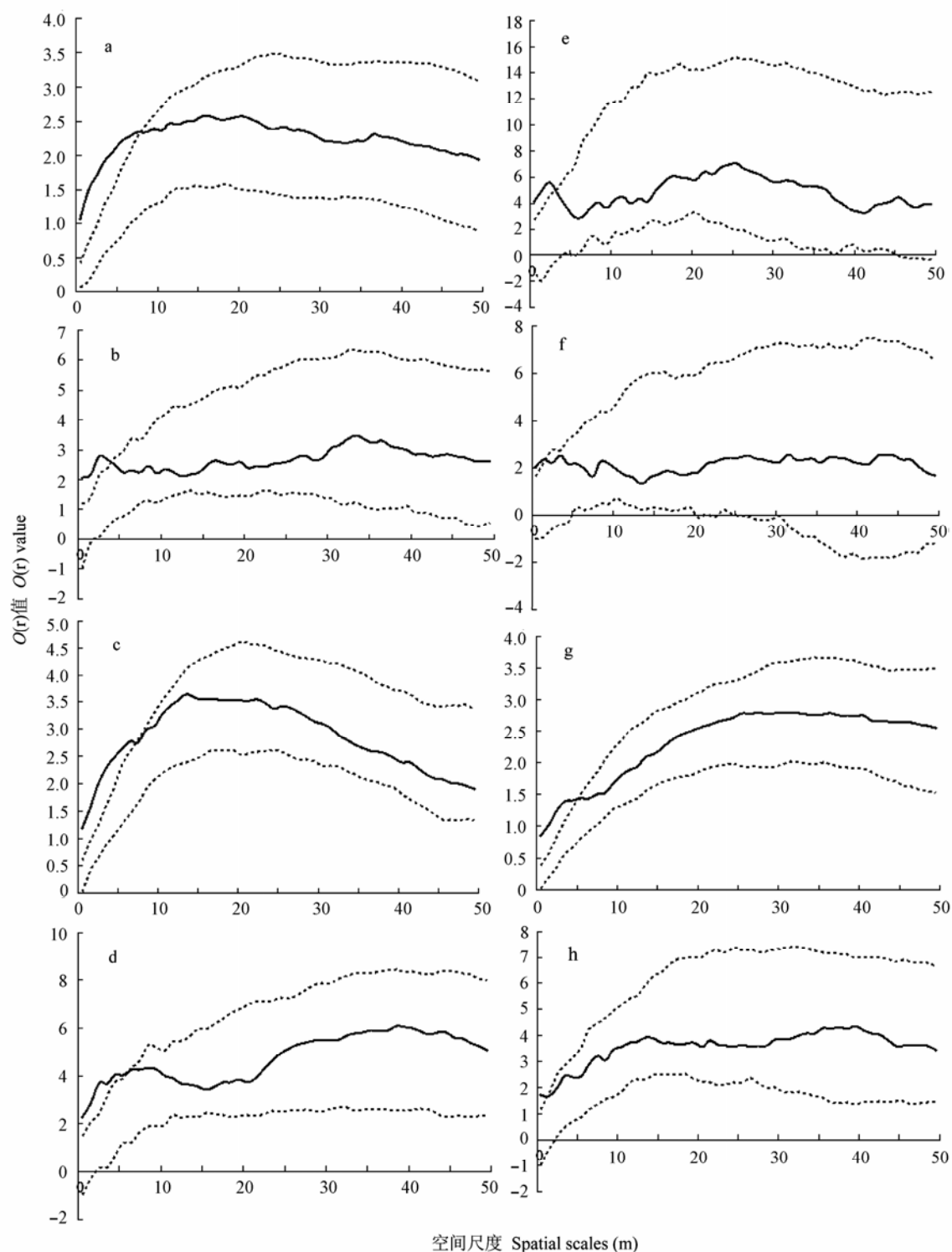
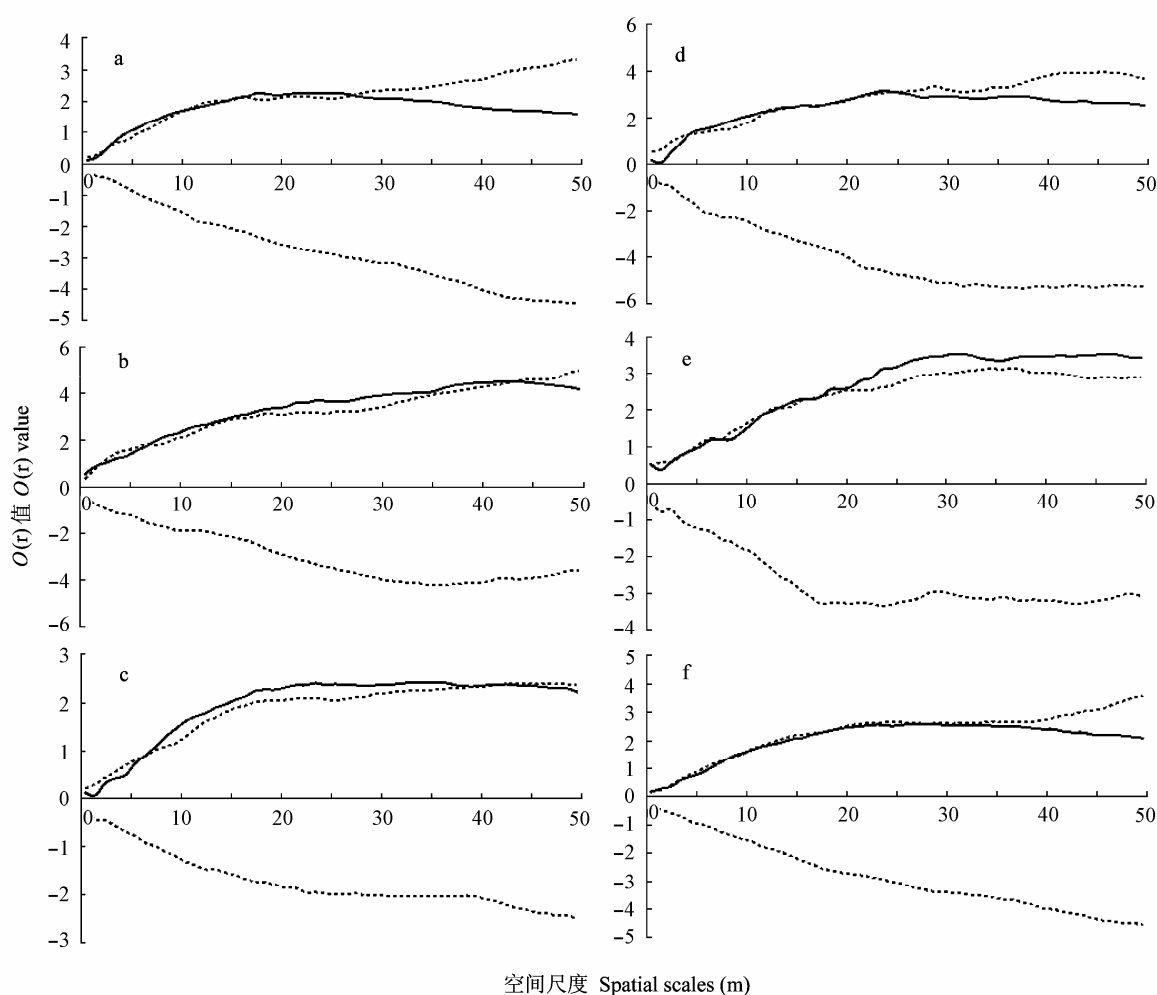


图4 排除生境异质性后主要种群的点格局分析。实线为分析数据的 $O(r)$ 值, 虚线为包迹线, 表示所模拟的99%置信区间。(a) 大叶栎; (b) 广东琼楠; (c) 尖连蕊茶; (d) 鹿角锥; (e) 罗浮锥; (f) 木姜子; (g) 锈毛梭子果; (h) 鸭公树。

Fig. 4 Spatial distribution pattern of the main populations without environmental heterogeneity effect. The solid line is the analysis of the data of  $O(r)$ , the dotted line is the envelope curve, representing the 99% confidence intervals of the simulation. (a) *Quercus griffithii*; (b) *Beilschmiedia fordii*; (c) *Camellia cuspidata*; (d) *Castanopsis lamontii*; (e) *Castanopsis faberi*; (f) *Litsea pungens*; (g) *Eberhardia aurata*; (h) *Neolitsea chunii*.



**图5** 大青山次生林主要种群的种间关系分析。实线为分析数据的 $O_{12}(r)$ 值, 虚线为包迹线, 表示所模拟的99%置信区间。(a) 大叶栎-尖连蕊茶; (b) 大叶栎-鹿角锥; (c) 大叶栎-锈毛梭子果; (d) 鹿角锥-尖连蕊茶; (e) 鹿角锥-锈毛梭子果; (f) 锈毛梭子果-尖连蕊茶。

**Fig. 5** Interspecific analysis of main populations in the secondary forest of Daqing Mountains. The solid line is the analysis of the data of  $O_{12}(r)$ , the dotted line is the envelope curve, representing the 99% confidence interval of the simulation. (a) *Quercus griffithii*-*Camellia cuspidata*; (b) *Quercus griffithii*-*Castanopsis lamontii*; (c) *Quercus griffithii*-*Eberhardia aurata*; (d) *Castanopsis lamontii*-*Camellia cuspidata*; (e) *Castanopsis lamontii*-*Eberhardia aurata*; (f) *Eberhardia aurata*-*Camellia cuspidata*.

例为21.05%, 高于CTFS (Center for Tropical Forest Science)中热带雨林区的大样地, 如BCI、Pasoh、Sinharaja样地(均低于10%) (Knight, 1975; Manokaran & LaFrankie, 1990; Gunatilleke, 2004), 高于南亚热带季风气候林区的大样地, 如鼎湖山样地(16.42%) (叶万辉等, 2008), 而低于CTFS中热带季风雨林区的大样地, 如HKK (Huai Kha Khaeng, Thailand) (27.10%)、Mudumalai (58.97%)样地(Condit *et al.*, 2000), 体现了其南亚热带季风气候的特征。

### 3.2 主要种群的空间分布格局

种群分布格局是物种与环境长期相互作用的

结果, 生物因子和非生物因子均可影响种群的分布格局(郭垚鑫等, 2011; 张毓涛等, 2011)。研究表明, 生境异质性(Harms *et al.*, 2000; Queenborough *et al.*, 2007)和限制性扩散(Grubb, 1977)是导致物种聚集分布的重要因素(Zhang *et al.*, 2010)。在较小尺度上, 物种的分布格局主要由种内种间竞争、种子的扩散机制决定; 而较大尺度上的空间分布格局则更多受到生境异质性的影响(Hao *et al.*, 2007; 郭垚鑫等, 2011)。物种的空间分布格局一般受到亲代种子散布习性的影响(操国兴等, 2003), 小尺度的聚集分布可能与树种的密度和传播特性有关(Hubbell, 1979;



Murrell, 2009)。

本研究中,在不排除生境异质性的影响时,主要种群的分布格局多数呈聚集分布;用异质性随机模型排除生境异质性的影响后,主要种群的聚集程度显著下降,在小尺度下为聚集分布,在大尺度下为随机分布,并以随机分布为主。说明南亚热带次生林物种的空间分布受到环境异质性影响。大青山次生林主要树种如大叶栎、锈毛梭子果、鹿角锥、罗浮锥等的果实均较大,掉落的种子因重力作用,多在林缘或母树周围聚集分布,这也是导致这些种群呈现聚集分布的一个重要因素。同时,壳斗科植物种子是啮齿类动物的取食对象,动物取食、搬运、贮藏种子等的过程可能是导致种群在大尺度下呈随机分布的因素之一。大青山次生林的空间分布与环境异质性、生物因子(如种子散布方式或生物学特性、动物的取食干扰)等密切相关,但如何定量分析不同组分、不同因子的贡献大小,是一个值得探讨的问题。

### 3.3 主要种群的空间关联性

种间关联是群落形成、演化的基础和重要的数量、结构指标,也是种间关系的一种表现形式和群落分类的依据(岳永杰等, 2009)。优势种间的关联关系反映了其空间依赖性(汤孟平等, 2006)。伴生树种与群落的优势树种保持互利共生的关系,对群落的稳定和物种多样性的维持具有重要的作用(安惠君, 2003)

大青山次生林主要树种均在一定尺度上表现为两两间正相关,但在大部分尺度上呈现相互独立的特点。居于林木上层的优势种与下层的伴生树种(如大叶栎、鹿角锥、锈毛梭子果与尖连蕊茶之间)在个别中小尺度上为正关联,说明它们之间有一定的依赖性;但在大尺度上相互独立,说明它们之间没有明显的种间竞争,其生态位重叠较少。上层优势种如大叶栎、鹿角锥、锈毛梭子果两两之间在大部分尺度上为正关联,体现了它们利用资源的相似性和较大的生态位重叠。

一般而言,群落处于演替初期时,物种间的关联程度往往较低,甚至会出现较大程度的负关联,种间竞争较为激烈(郭忠玲等, 2004);随着群落演替的发展,物种间正关联程度将会逐步增大;当演替到顶极阶段时,群落结构及种类组成将逐渐趋于稳定,种间关系表现为明显正关联(王磊等, 2010;

郭垚鑫等, 2011)。本次研究的所有种对大多在不同尺度上呈现相互独立的特点,说明大青山次生林植物群落结构及种类组成还不是很稳定,应该是一个演替前期的先锋群落。随着演替的继续进行,今后树种之间的竞争将更加激烈,物种更替现象将更频繁。因此,在经营管理过程中,可采取择伐等手段,缓和种间矛盾,人为促进天然更新。

**致谢:** 野外调查得到中国林业科学院热带林业实验中心青山实验场的大力支持,李俊锋、文光发、吴显达等参与野外调查,在此一并致谢。

### 参考文献

- An HJ (安惠君) (2003) *Study on the Spatial Structure of the Broad-leaved Korean Pine Forest* (阔叶红松林空间结构研究). PhD dissertation, Beijing Forestry University, Beijing. (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)
- Condit R (1998) *Tropical Forest Census Plots: Method and Results from Barro Colorado Island, Panama and a Comparison with Other Plot*. Springer Verlag, Berlin.
- Condit R, Ashton PS, Baker P, Bunyavejchewin S, Gunatilleke S, Gunatilleke N, Hubbell SP, Foster RB, Itoh A, LaFrankie JV, Lee HS, Losos E, Manokaran N, Sukumar R, Yamakura T (2000) Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, **288**, 1414–1418.
- Getzin S, Wiegand T, Wiegand K, He F (2008) Heterogeneity influences spatial patterns and demographics in forest stands. *Journal of Ecology*, **96**, 807–820.
- Grubb P (1977) Maintenance of species-richness in plant communities: importance of regeneration niche. *Biological Reviews*, **52**, 107–145.
- Gunatilleke S (2004) *Ecology of Sinharaja Rain Forest and the Forest Dynamics Plot in Sri Lanka's Natural World Heritage Site*. WHT Publications, Sri Lanka.
- Guo YX (郭垚鑫), Kang B (康冰), Li G (李刚), Wang DY (王得祥), Yang GH (杨改河), Wang DW (王大伟) (2011) Species composition and point pattern analysis of standing trees in secondary *Betula albosinensis* forest in Xiaolongshan of west Qinling Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **22**, 2799–2806. (in Chinese with English abstract)
- Guo ZL (郭忠玲), Ma YD (马元丹), Zheng JP (郑金萍), Liu WD (刘万德), Jin ZF (金哲峰) (2004) Biodiversity of tree species, their populations' spatial distribution pattern and interspecific association in mixed deciduous broadleaved

- forest in Changbai Mountain. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **15**, 2013–2018. (in Chinese with English abstract)
- Hao ZQ, Zhang J, Song B, Ye J, Li BH (2007) Vertical structure and spatial associations of dominant tree species in an old growth temperate forest. *Forest Ecology and Management*, **252**, 1–11.
- Harms KE, Wright JS, Calderón O, Hernandez A, Herre EA (2000) Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature*, **404**, 493–495.
- Harms KE, Condit R, Hubbell SP, Foster RB (2001) Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology*, **89**, 947–959.
- He F, Legendre P, LaFrankie JV (1997) Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science*, **8**, 105–114.
- He F, Duncan RP (2000) Density-dependent effects on tree survival in an old-growth Douglas fir forest. *Journal of Ecology*, **88**, 676–688.
- Hu YB (胡艳波), Hui GY (惠刚盈), Qi JZ (戚继忠), An HJ (安慧君), Hao GM (郝广明) (2003) Analysis of the spatial structure of nature Korean pine broadleaved forest. *Forest Research* (林业科学研究), **16**, 523–530. (in Chinese with English abstract)
- Huang CB (黄承标), Lu LH (卢立华), Wen YG (温远光), Cai DX (蔡道雄), Lü GY (吕广阳), Huang J (黄竞) (2011) Vertical distribution of main meteorological elements in Daqingshan forest zone of Guangxi. *Guizhou Agricultural Sciences* (贵州农业科学), **39**, 90–95. (in Chinese with English abstract)
- Hubbell SP (1979) Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest. *Science*, **203**, 1299–1309.
- Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- John R, Dalling JW, Harms KE, Yavitt JB, Stallard RF, Mirabello M, Hubbell SP, Valencia R, Navarrete H, Vallejo M (2007) Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **104**, 864–869.
- Kang B (康冰), Liu SR (刘世荣), Wen YG (温远光), Zhang YJ (张跃进), Jiang ZM (姜在民), Chang JG (常建国) (2006) Population dynamics during succession of secondary natural forest in Daqingshan, Guangxi, China. *Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), **30**, 931–940. (in Chinese with English abstract)
- Knight DH (1975) A phytosociological analysis of species-rich tropical forest on Barro Colorado Island, Panama. *Ecological Monographs*, **45**, 259–284.
- Legendre P, Mi X, Ren H, Ma K, Yu M, Sun IF, He F (2009) Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. *Ecology*, **90**, 663–674.
- Liao CZ (廖成章), Hong W (洪伟), Wu CZ (吴承祯), Wang XG (王新功), Cheng Y (程煜), Feng L (封磊) (2003) Study on the spatial of species diversity for the subtropical evergreen broadleaf forest in Fujian Province. *Guihaia* (广西植物), **23**, 517–522. (in Chinese with English abstract)
- Lin YC, Chang LW, Yang KC, Wang HH, Sun IF (2011) Point patterns of tree distribution determined by habitat heterogeneity and dispersal limitation. *Oecologia*, **165**, 175–184.
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime JP, Hector A, Hooper DU, Huston MA, Raffaelli D, Schmid B, Tilman D, Wardle DA (2001) Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, **294**, 804–808.
- Ma KP (马克平) (2008) Large scale permanent plots: important platform for long term research on biodiversity in forest ecosystem. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)* (植物生态学报), **32**, 237. (in Chinese)
- Magurran AE (1988) *Ecological Diversity and Its Measurement*. Princeton University Press, Princeton.
- Manokaran N, LaFrankie JV Jr (1990) Stand structure of Pasoh Forest Reserve, a lowland rain forest in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Forest Science*, **3**, 14–24.
- Meng FH (孟繁华) (2006) *Study on Species Diversity and Conservation the Flora of Yuanbaoshan Nature Reserve* (元宝山植物物种多样性及其保护研究). PhD dissertation, Guangxi Normal University, Guilin. (in Chinese with English abstract)
- Murrell DJ (2009) On the emergent spatial structure of size-structured populations: when does self-thinning lead to a reduction in clustering. *Journal of Ecology*, **97**, 256–266.
- Queenborough SA, Burslem DFRP, Garwood NC, Valencia R (2007) Habitat niche partitioning by 16 species of Myristicaceae in Amazonian Ecuador. *Plant Ecology*, **192**, 193–207.
- 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.
- Stoyan D, Penttinen A (2000) Recent applications of point process methods in forestry statistics. *Statistical Science*, **15**, 61–78.
- Tang MP (汤孟平), Zhou GM (周国模), Shi YJ (施拥军), Chen YG (陈永刚), Wu YQ (吴亚琪), Zhao MS (赵明水) (2006) Spatial patterns in evergreen broadleaved forest in Tianmu Mountain, China. *Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), **30**, 743–752. (in Chinese with English abstract)
- Tilman D, Reich PB, Knops JMH (2006) Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature*, **441**, 629–632.
- Wang L (王磊), Sun QW (孙启武), Hao CY (郝朝运), Tian SN (田胜尼), Zhang SS (张姗姗), Chen YK (陈一锟), Zhang XP (张小平) (2010) Point pattern analysis of different age-class *Taxus chinensis* var. *mairei* individuals in mountainous area of southern Anhui Province. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **21**, 272–278. (in Chinese with English abstract)

- Wiegand T, Moloney KA (2004) Rings circles and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, **104**, 209–229.
- Wiegand T, Moloney KA (2014) *A Handbook of Spatial Point Pattern Analysis in Ecology*. Chapman and Hall/CRC Press, Boca Raton, FL.
- Wu ZY (吴征镒) (1991) The areal-types of Chinese genera of seed plants. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **13** (Suppl.4), 1–139. (in Chinese with English abstract)
- Xie ZS (谢正生), Gu YK (古炎坤), Chen BG (陈北光), Su ZY (苏志尧) (1998) Species diversity of the natural forest communities in Nanling National Nature Reserve, Guangdong. *Journal of South China Agricultural University* (华南农业大学学报), **19**(3), 61–66. (in Chinese with English abstract)
- Ye WH (叶万辉), Cao HL (曹洪麟), Huang ZL (黄忠良), Lian JY (练琚愉), Wang ZG (王志高), Li L (李林), Wei SG (魏识广), Wang ZM (王章明) (2008) Community structure of a 20 hm<sup>2</sup> lower subtropical evergreen broadleaved forest plot in Dinghushan, China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)* (植物生态学报), **32**, 274–286. (in Chinese with English abstract)
- Yue YJ (岳永杰), Yu XX (余新晓), Li GT (李钢铁), Fan DX (樊登星), Ye JD (叶俊道) (2009) Spatial structure of *Quercus mongolica* forest in Beijing Songshan Mountain Nature Reserve. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **20**, 1811–1816. (in Chinese with English abstract)
- Zhang JT (张金屯), Meng DP (孟东平) (2004) Spatial pattern analysis of individuals in different age-classes of *Larix gmelinii* in Luyashan Mountain, China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **24**, 35–40. (in Chinese with English abstract)
- Zhang J, Song B, Li BH, Ye J, Wang XG, Hao ZQ (2010) Spatial patterns and associations of six congeneric species in an old-growth temperate forest. *Acta Oecologica*, **36**, 29–38.
- Zhang YT (张毓涛), Li JZ (李吉政), Chang SL (常顺利), Li X (李翔), Lu JJ (芦建江) (2011) Spatial distribution pattern of *Picea schrenkiana* var. *tianshanica* population and its relationships with topographic factors in middle part of Tianshan Mountain. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **22**, 2799–2806. (in Chinese with English abstract)

(责任编辑: 王希华 责任编辑: 黄祥忠)