



祁连山大野口流域青海云杉种群空间格局及其关联性

拓 锋^{1,2} 刘贤德^{1,2*} 刘润红³ 赵维俊² 敬文茂² 马 剑² 武秀荣² 赵晶忠²
马雪娥²

¹甘肃农业大学林学院, 兰州 730070; ²甘肃省祁连山水源涵养林研究院(甘肃祁连山森林生态系统国家定位观测研究站, 甘肃祁连山森林生态监测与评估国际科技合作基地, 甘肃省森林生态与冻土水文水资源重点实验室, 甘肃省祁连山森林生态系统野外科学观测研究站), 甘肃张掖 734000; ³兰州大学生命科学学院, 兰州 730000

摘 要 研究青海云杉(*Picea crassifolia*)种群不同发育阶段的空间分布格局及其关联性, 能揭示其种群的发展规律, 推断其潜在的生态学过程或影响机制, 进而为该种群的配置、种植和森林的经营与管理等提供指导。该研究基于祁连山大野口流域 10.2 hm²青海云杉动态监测样地调查资料, 分析了青海云杉群落的物种组成和径级结构, 并采用点格局方法, 通过单变量成对相关函数和双变量成对相关函数对不同年龄阶段青海云杉种群的空间分布格局及其空间关联性进行分析。结果表明: (1)青海云杉种群的径级结构呈倒“J”型分布, 属增长型种群, 种群自然更新状况良好。(2)青海云杉种群4个径级的个体在小尺度上呈聚集分布, 但随着空间尺度的增大, 聚集强度逐渐减弱, 趋向随机分布; 较小径级的个体常呈聚集分布, 而随着径级增大, 也趋向于随机分布。(3)青海云杉大树个体在小尺度(<4 m)范围内与其他径级个体都呈负关联, 随着尺度的增加, 大树与幼树表现出正关联且关联性随尺度的增加而减弱, 而与小树、中树则表现为无关联或者微弱的负关联; 径级相近的个体空间关联性为正关联或无关联, 随着个体径级间差距增大, 空间关联性转变为无关联或负关联。研究表明, 祁连山大野口流域青海云杉种群的分布格局及其关联性随空间尺度和发育阶段而变化, 这是由种群自身的生物生态学特性、种内种间关系以及环境条件共同作用的结果。

关键词 祁连山; 青海云杉种群; 成对相关函数; 径级结构; 空间分布格局; 空间关联

拓锋, 刘贤德, 刘润红, 赵维俊, 敬文茂, 马剑, 武秀荣, 赵晶忠, 马雪娥 (2020). 祁连山大野口流域青海云杉种群空间格局及其关联性. 植物生态学报, 44, 1172–1183. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0177

Spatial distribution patterns and association of *Picea crassifolia* population in Dayekou Basin of Qilian Mountains, northwestern China

TA Feng^{1,2}, LIU Xian-De^{1,2*}, LIU Run-Hong³, ZHAO Wei-Jun², JING Wen-Mao², MA Jian², WU Xiu-Rong², ZHAO Jing-Zhong², and MA Xue-E²

¹College of Forestry, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China; ²Gansu Province Qilian Water Resource Conservation Forest Research Institute (Gansu Qilian Mountain Forest Eco-system of the State Research Station, Gansu Qilian Mountain Forest Ecological Monitoring and Evaluation International Science and Technology Cooperation Base, Key Laboratory of Hydrology and Water Resources of Forest Ecology and Frozen Soil of Gansu Province, Gansu Qilian Mountain Forest Ecosystem Observation and Research Station), Zhangye, Gansu 734000, China; and ³School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

Abstract

Aims Exploring the spatial distribution pattern and the association among different developmental stages of *Picea crassifolia* populations can reveal the succession patterns of the populations, infer their potential ecological mechanisms, and thus provide guidance for the configuration, planting, forest management and management of the populations.

Methods Based on the survey data of a *P. crassifolia* dynamic monitoring plot (10.2 hm²) in Dayekou basin, Qilian Mountains, China. The species composition and diameter structure of the community were analyzed, and the point pattern method was used to analyze the spatial distribution pattern and spatial correlation of *P. crassifolia* populations at different age stages through univariate pairwise correlation functions and bivariate pairwise correlation functions.

收稿日期Received: 2020-06-01 接受日期Accepted: 2020-09-21

基金项目: 甘肃省自然科学基金(18JR4RA002)。Supported by the Natural Science Foundation of Gansu Province (18JR4RA002).

* 通信作者Corresponding author (liuxiande666@163.com)

Important findings The results showed that: (1) The diameter class structure of *P. crassifolia* population was an inverted “J” shape, indicating that the population was a growing population and the population was in good natural renewal status. (2) The individuals of four diameter classes in the *P. crassifolia* population were aggregated at a small scale, but as the spatial scale increased, the aggregation intensity gradually weakened and tended to be randomly distributed. Moreover, individuals of smaller diameter classes used to be aggregated, but as the diameter increased, they also tended to be randomly distributed. (3) The big trees in the *P. crassifolia* population were negatively correlated with other diameter classes at a small scale (<4 m). As the scale increased, the big trees and young trees showed a positive association and the correlation decreased with increasing scale. However, as the scale increased, big trees showed no or weakly negative correlation with small and medium trees. In addition, the spatial association of individuals with similar diameter classes showed positive or no association. As the difference between individual diameter classes increased, their spatial association changed to no or negative association. In conclusion, the spatial distribution patterns and association of *P. crassifolia* population in Dayekou Basin of Qilian Mountains varied with the spatial scale and developmental stage, which was the result of the combined effects of the population’s bioecological characteristics, intraspecific and interspecific relationships, and environmental conditions.

Key words Qilian Mountains; *Picea crassifolia* population; pairwise correlation function; diameter structure; spatial distribution patterns; spatial association

Ta F, Liu XD, Liu RH, Zhao WJ, Jing WM, Ma J, Wu XR, Zhao JZ, Ma XE (2020). Spatial distribution patterns and association of *Picea crassifolia* population in Dayekou Basin of Qilian Mountains, northwestern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 1172–1183. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0177

种群的空间格局是指特定时间内, 种群所有个体在其水平生活空间内的分布状况及其属性在空间上的配置特征, 往往是由种群自身生物学特性、种内种间竞争、环境条件等因素综合作用的结果(林玥, 2008; Liu *et al.*, 2020)。种群的空间分布格局和空间关联性是种群空间格局研究的2个主要内容, 也是种群生态关系在空间格局上的两种表现形式(张金屯和孟东平, 2004)。大量研究表明种群的空间分布格局与空间关联性关系密切, 聚集分布和空间正关联表明种群内部正向(互惠)的生态关系, 规则分布和空间负关联则表明种群内部负向(互斥)的生态关系, 随机分布和空间无关联则代表着种群内部不存在明确的生态关系(杨洪晓, 2006)。因此, 研究植物种群的空间分布格局及其关联性不仅能够了解种群的空间水平结构与生物、生态学习性(如生活史策略、是否喜光或耐阴等)、种群间相互作用、种群与环境因子的相互作用规律(如植物与生长环境间的适合度、生境异质性等)以及种群在群落中的地位和生态学功能, 更重要的是可以揭示这种分布格局及其关联性的潜在成因, 进而推演种群动态变化的生态学过程(如种内和种间竞争、种子扩散和干扰等), 深化对群落结构的认识, 揭示植物群落的生物多样性形成和维持机制(McDonald *et al.*, 2003; Hou *et al.*, 2004; Wiegand & Moloney, 2004; Nathan, 2006; Wang *et al.*, 2010; Guo *et al.*, 2013)。

空间分布格局的研究方法众多, 早期的研究方法主要有: 以频度/密度为基础的样方法、以距离为基础的无样地法、方差区组分析法、双向轨迹方差分析、 χ^2 检验和分形理论等(张金屯, 1998; 王本洋和余世孝, 2005)。传统的样方取样和分析方法常基于单一尺度(固定大小样方)的若干样方, 常采用 χ^2 分析法和方差/均值比率法等统计分析方法, 然而种群空间分布格局及其关联性对种群密度和空间尺度均有很强的依赖性, 在不同的尺度上往往表现出不同的类型, 故早期的取样和分析方法只能研究特定尺度下种群的空间分布格局特征, 难以全面地反映森林内物种的空间分布特点和种间关系(He *et al.*, 1997; 李立等, 2010)。鉴于上述研究方法的局限性, Ripley (1977)和Diggle (1983)分别提出和完善了点格局分析法, 以分析各种尺度上的空间分布格局。该方法以数字化的植物个体位置信息为基本数据, 将每个个体都视为二维空间中的一个点, 所有个体组成了植物种的空间分布图, 然后在空间分布图的基础上进行种群空间格局分析。其优点是能最大限度地利用点与点之间的距离, 不仅能够提供全面的空间格局信息, 而且具有较强的检验能力, 克服了传统研究方法中尺度单一等不足, 可以分析任意尺度下种群的空间格局特征及种内、种间关系(Wiegand & Moloney, 2004; Schleicher *et al.*, 2011; 沈志强等, 2016; 涂洪润等, 2019)。因此, 空间点格局分

DOI: 10.17521/cjpe.2020.0177

析法在种群空间格局分布特征及潜在生态过程假说的研究方面得到了广泛应用。

祁连山是中国西部的主要山脉之一,位于青藏高原、蒙古高原、黄土高原三大高原交汇带,是石羊河、黑河、疏勒河等6大内陆河和黄河流域的重要水源产流地,维系着河西乃至西部地区生存与发展的命脉,在国家生态建设中具有十分重要的战略地位(Gao *et al.*, 2013; Zhu *et al.*, 2017)。祁连山山地森林的主要建群种——青海云杉(*Picea crassifolia*),为松科云杉属(*Picea*)乔木,是中国青藏高原东北边缘特有树种,多以纯林形式存在,呈带状或斑块状分布于海拔2 300–3 300 m的阴坡和半阴坡,分布面积占祁连山水源涵养林面积的24.74%,占乔木林面积的75.72%,对于维系祁连山的生物多样性、水源涵养功能乃至区域生态平衡都具有至关重要的作用(田凤霞等, 2012; 何芳兰等, 2016; 张华等, 2016)。部分学者(赵丽琼等, 2010; 张华等, 2016)虽然已对青海云杉种群空间格局及其关联性进行了研究,但是已有研究的空间尺度相对较小,仅能揭示小尺度下的种群空间分布格局,难以客观地反映青海云杉种群空间分布的特点和种内关系。鉴于此,本研究基于祁连山大野口流域10.2 hm²青海云杉动态监测样地数据,采用空间点格局分析方法中的成对相关函数对不同径级青海云杉种群的空间分布格局及其关联性进行分析,旨在阐明:(1)祁连山大野口流域青海云杉种群不同径级个体的空间分布格局及其关联性如何随空间尺度进行变化;(2)不同径级个体的空间分布格局及其关联性形成的潜在生态学过程与影响机制。上述科学问题的合理解答,能从空间格局的角度客观地揭示青海云杉种群发展规律,可以为制定该种群的配置、种植与保护管理措施提供指导,并对祁连山地区的植被恢复与重建、生物多样性保护等具有重要的意义和价值。

1 材料和方法

1.1 研究样地概况

研究样地位于祁连山中段北坡大野口流域青海云杉林内,地理位置为100.25° E, 38.53° N。样地最低海拔2 856 m,最高海拔2 962 m,最大高差106 m,坡向西北,坡度13°。根据祁连山水源涵养林研究院的资料,样地所在的大野口流域气候属于温带大陆性高寒半湿润山地气候,雨热同期,冬季寒冷漫长,

夏季短暂,年平均气温5.4 °C,最冷月(1月)平均气温为-12.5 °C,最热月(7月)平均气温为19.6 °C,年降水量为300–500 mm,主要集中在6–9月,年平均相对湿度60% (1994–2004年),年蒸发量为1 488 mm。样地的成土母质为钙质岩,土壤类型为山地森林灰褐土,土壤pH 6.3–7.9,厚度约1 m。林分起源为天然次生林,为青海云杉纯林,林分结构简单,郁闭度较高,林下光照不足。青海云杉群落成层现象明显,可明显划分为乔木层、灌木层、草本层和苔藓层4个层次(赵丽琼等, 2010)。其中,乔木树种组成单一,除青海云杉外,只有少量祁连圆柏(*Juniperus przewalskii*);灌木生长发育不良,物种较少,主要有金露梅(*Potentilla fruticosa*)、银露梅(*Potentilla glabra*)、鬼箭锦鸡儿(*Caragana jubata*)、吉拉柳(*Salix gilashanica*)、鲜黄小檗(*Berberis diaphana*)和高山绣线菊(*Spiraea alpina*);草本植物物种较丰富,主要有黑穗薹草(*Carex atrata*)、珠芽蓼(*Polygonum viviparum*)、针茅(*Stipa capillata*)和马蔺(*Iris lactea*)等典型高山草甸植物。苔藓层发育良好,盖度达80%以上,厚度约10 cm,主要物种有山羽藓(*Abietinella abietina*)、欧灰藓(*Hypnum cupressiforme*)和匍灯藓(*Plagiomnium cuspidatum*)等(李效雄等, 2013)。

1.2 样地设置与调查

参照CTFS (Center for Tropical Forest Science) 和中国森林生物多样性监测网络(CForBio)的大样地建立与监测技术规范(Condit, 1995)(<http://www.ctfs.si.edu/>),于2010–2011年在祁连山国家级自然保护区大野口流域的相对平坦的青海云杉林内建立了一块面积10.2 hm²的青海云杉动态监测样地。整个样地呈长方形,以样地西北角为原点,南北方向为x轴(长340 m),东西方向为y轴(宽300 m),利用全站仪将整个样地划分成255个20 m × 20 m的样方(附录I),进一步将每个20 m × 20 m的样方细分成16个5 m × 5 m的小样方,对小样方内所有胸径(DBH) ≥ 1.0 cm的木本个体及其分支进行涂漆,挂牌标记以便进行永久监测,测量其相对坐标(x, y)、胸径、冠幅、枝下高,记录生长状况(存活、倒伏或枯立)等信息。采用全站仪测定每个样方的海拔高度,并绘制等高线地形图(附录II)。首次调查结果表明,样地内共记录到DBH ≥ 1.0 cm的活立木19 927株,枯死木411株(李效雄等, 2013)。

1.3 统计与分析

1.3.1 种群径级划分

虽然径级和龄级之间存在差异,但在同样的环境条件下,树木的径级和龄级对生境条件的响应规律具有一致性。青海云杉寿命很长,在100–140年以后生长才缓慢下来,少数林木在300–400年仍能持续缓慢生长。已有研究表明,其胸径和树龄具有明显的线性关系, $y = 0.2133x - 1.1136$, $R^2 = 0.9849$ (y 为胸径, x 树龄)。如:当胸径为5.0、12.5以及22.5 cm时分别大致对应树龄30、64和111年(杨文娟, 2018)。因此可以用胸径来反映种群的生活史阶段(Frost & Rydin, 2000; 李立等, 2010)。从而该研究采用径级结构(胸径大小)代替年龄结构,分析不同径级青海云杉种群分布格局及其关联性的变化。该研究参照李妍(2013)对青海云杉种群径级结构的划分标准,同时结合样地内青海云杉胸径的实际情况以及青海云杉的生活史特点,依据青海云杉胸径大小将其划分为:径级I(幼树, $1 \text{ cm} \leq DBH < 5.0 \text{ cm}$)、径级II(小树, $5.0 \text{ cm} \leq DBH < 12.5 \text{ cm}$)、径级III(中树, $12.5 \text{ cm} \leq DBH < 22.5 \text{ cm}$)、径级IV(大树, $DBH \geq 22.5 \text{ cm}$) 4个不同径级。

1.3.2 种群空间分布格局

该研究以Ripley (1977)提出的Ripley's K ($K(r)$)函数为基础,采用单变量成对相关函数($g(r)$),以样地中每个植株的空间坐标为基础,分析不同径级青海云杉个体在不同尺度下的分布格局。其中, $K(r)$ 函数的计算公式(Besag, 1977; Haase, 1995)如下:

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

式中: r 为空间尺度,即以目标树为圆点的取样圆半径; A 为研究样地面积; n 为样地内某一植物种群的个体总数; u_{ij} 为个体 i 到个体 j 之间的距离; W_{ij} 为边界效应校正系数,是指以点 i 为圆心、 u_{ij} 为半径的圆落在样地面积 A 中的弧长与其自身圆周长的比值; I 为指示函数,当 $u_{ij} > r$ 时, $I_r(u_{ij}) = 0$; 当 $u_{ij} \leq r$ 时, $I_r(u_{ij}) = 1$ 。

$g(r)$ 由 K 函数衍生而来。与 $K(r)$ 相比, $g(r)$ 能有效消除小尺度累积效应的缺点,在评估聚集程度方面的研究中得到了广泛的应用(Diggle, 2003)。 $g(r)$ 与 K 函数的关系为:

$$g(r) = \frac{1}{2\pi r} \cdot \frac{dK(r)}{dr} \quad (2)$$

式中:若 $g(r) = 1$,种群在 r 尺度上呈随机分布;若

$g(r) < 1$,种群在 r 尺度呈规则分布;若 $g(r) > 1$,种群在 r 尺度呈聚集分布。

1.3.3 空间关联性分析

两个径级之间的空间关联性分析,实际上是2个径级之间的多变量点格局分析,也叫多元点格局分析(张金屯, 2004)。该研究采用双变量成对相关函数($g_{12}(r)$),分析不同径级青海云杉个体的空间关联性。其计算公式如下所示:

$$g_{12}(r) = \frac{1}{2\pi r} \cdot \frac{dK_{12}(r)}{dr} \quad (3)$$

式中:当 $g_{12}(r) = 1$ 时,2个不同径级个体在 r 尺度下无显著关联性; $g_{12}(r) < 1$ 时,2个径级个体在 r 尺度呈显著负关联; $g_{12}(r) > 1$ 时,2个不同径级个体在 r 尺度呈显著正关联。

由于 $g(r)$ 的非聚集属性,利用它进行点格局分析时需利用零模型来观察实际过程和理论过程之间的差异(Stoyan & Penttinen, 2000)。祁连山大野口流域青海云杉林样地地势相对平坦,地形因子对于种群空间格局及其关联性影响较弱,因此采用完全空间随机零模型作为零模型,即假设物种的空间分布完全随机,没有潜在的生物学过程发挥作用,观察青海云杉种群不同径级个体的空间分布格局及其关联性,与匀质泊松分布是否存在差异(张觅等, 2014)。空间尺度设定为0–60 m,步长为1 m。采用蒙特卡罗(Monte-Carlo)随机模拟999次产生置信度为99%的包迹线,以检验物种分布格局及关联性是否显著。在单变量分析中,若实际分布的 $g(r)$ 值落在包迹线之内,则符合零模型,为随机分布;若在上包迹线以上,则呈聚集分布;若在下包迹线以下,则为规则分布。在双变量分析中,若实际分布的 $g_{12}(r)$ 值落在包迹线之间,表示接受零假设,说明不同径级间个体相互独立,无空间相关性;若在上包迹线以上,则两径级间为正相关;若落在下包迹线以下,则两径级间为负相关关系(Hao *et al.*, 2017)。该研究所有统计与分析均在R 4.0.1软件中“spatstat”程序包(Baddeley & Turner, 2005)的相关函数中完成。

2 结果和分析

2.1 青海云杉种群及其群落的径级结构

青海云杉种群空间分布及其群落的径级结构如图1和图2所示,在10.2 hm²青海云杉群落样地内共有 $DBH \geq 1 \text{ cm}$ 的植株个体19 927株,隶属于3科3

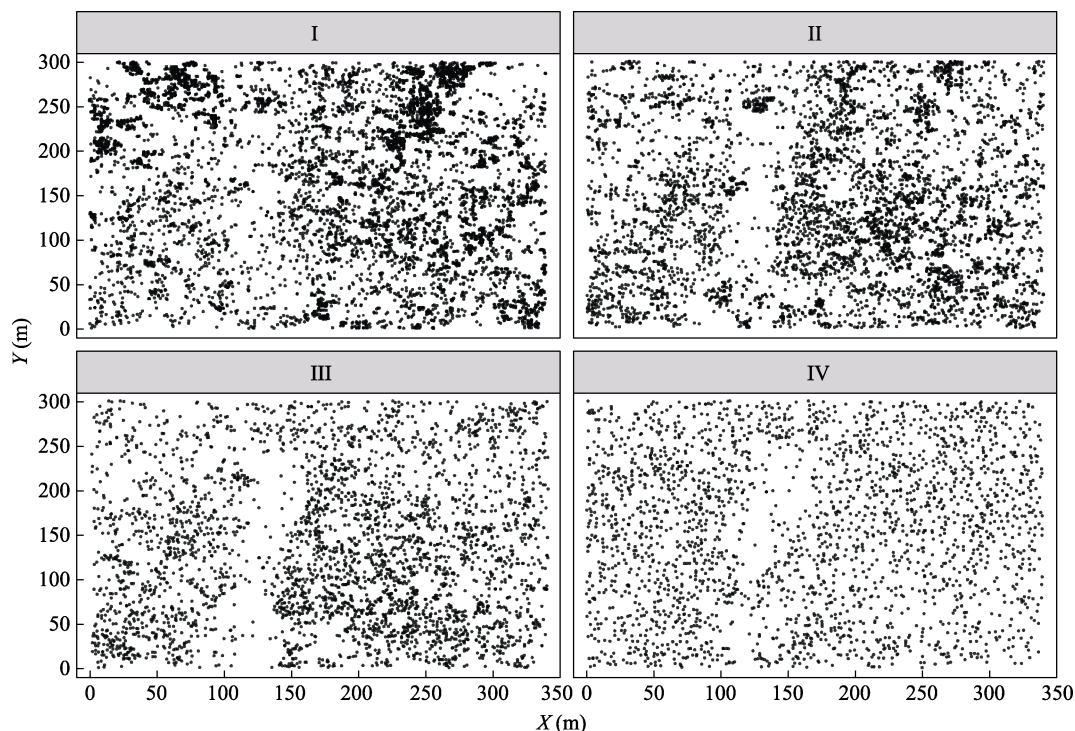


图1 祁连山大野口流域10.2 hm²森林动态监测样地青海云杉种群不同径级个体的空间分布图。I, 径级I (幼树); II, 径级II (小树); III, 径级III (中树); IV, 径级IV (大树)。

Fig. 1 Spatial distribution of *Picea crassifolia* individuals with different diameter at breast height (DBH) in the forest dynamics plot of 10.2 hm² in Dayekou Basin of Qilian Mountains, northwestern China. I, diameter class I (saplings); II, diameter class II (small trees); III, diameter class III (medium trees); IV, diameter class IV (big trees).

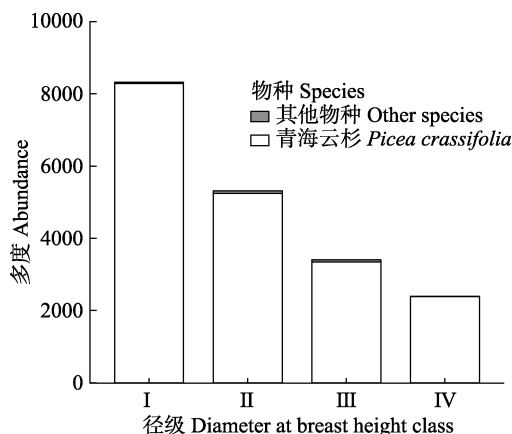


图2 祁连山大野口流域10.2 hm²森林动态监测样地内各物种的径级结构。按胸径划分个体大小。I, 1–5 cm; II, 5–12.5 cm; III, 12.5–22.5 cm; IV, ≥22.5 cm。

Fig. 2 Size structure of all individuals in the forest dynamics plot of 10.2 hm² in Dayekou Basin of Qilian Mountains, northwestern China. The size of individuals was estimated by their diameter at breast height (DBH). I, 1–5 cm; II, 5–12.5 cm; III, 12.5–22.5 cm; IV, ≥22.5 cm.

属3种, 密度为1 954株·hm⁻², 平均胸径为10.1 cm, 径级I、II、III和IV的个体数分别为8 539、5 444、3 493和2 451株, 分别约占总个体数的42.85%、

27.32%、17.53%和12.3%。其中, 青海云杉个体19 726株, 密度为1 933株·hm⁻², 种群平均胸径为10.1 cm, 径级I、II、III和IV的个体数分别为8 489、5 367、3 428和2 442株, 分别约占总个体数的42.6%、26.93%、17.2%和12.25%。其他物种4个径级之和只占到总体个数的1%左右。从个体数量和胸径等数据来看, 青海云杉均占有绝对优势, 因此该样地是以青海云杉为建群种的单优植物群落。此外, 样地内有大量小径级个体储备, 个体数量随径级增大而逐渐减少, 种群的径级结构近似于倒“J”型, 属增长型种群, 种群更新良好。

2.2 不同径级青海云杉种群的空间分布格局

$g(r)$ 函数分析结果(图3)表明, 随尺度变化, 4个不同径级青海云杉种群的空间分布格局有所差异。样地中处于径级I的青海云杉幼苗在0–46 m尺度上呈聚集分布, 在46–60 m的尺度上逐渐趋于随机分布; 小树和中树在0–60 m的尺度上均呈现聚集分布; 大树在0–2 m尺度上呈规则分布, 2–8 m的尺度上呈随机分布, 8–15 m的尺度上呈聚集分布, 在15–60 m的尺度上呈随机分布。总体来看, 不同径级的青海

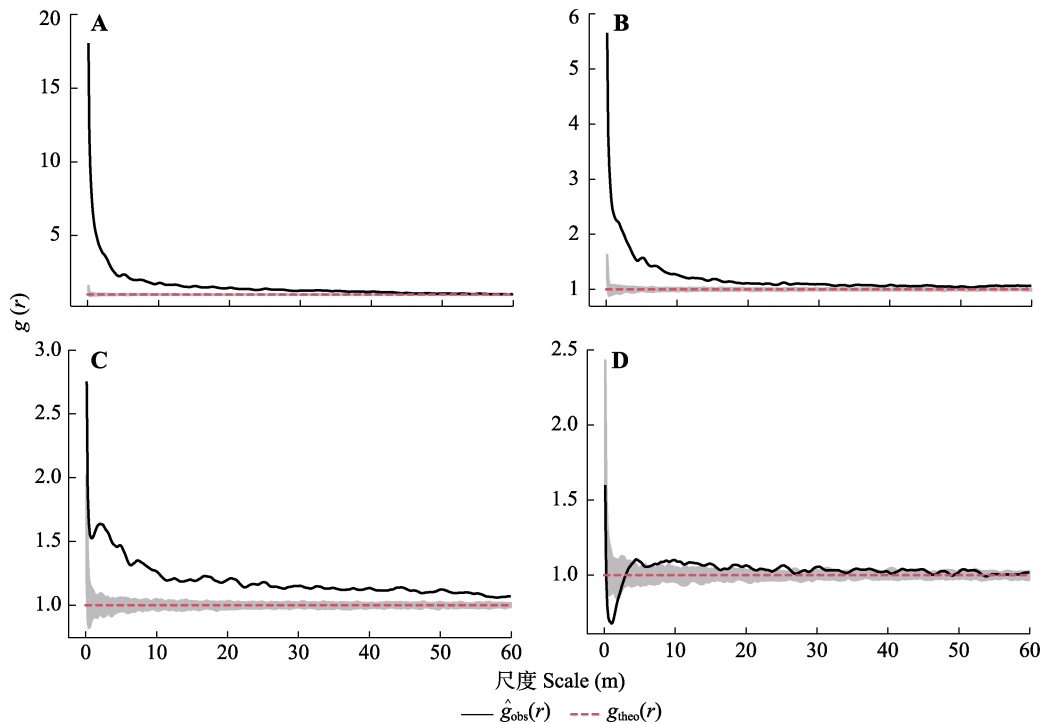


图3 祁连山大野口流域10.2 hm²森林动态监测样地内青海云杉种群不同径级个体间的空间格局。**A**, 径级I (幼树)。**B**, 径级II (小树)。**C**, 径级III (中树)。**D**, 径级IV (大树)。r, 以目标树为圆点的取样圆半径; $\hat{g}_{\text{obs}}(r)$, 单变量成对相关函数 $g(r)$ 的函数值; $\hat{g}_{\text{theo}}(r)$, $g(r)$ 函数的期望值; 灰色阴影部分为99%的置信区间。

Fig. 3 Spatial distribution pattern of *Picea crassifolia* individuals with different diameter at breast height (DBH) in the forest dynamics plot in Dayekou Basin of Qilian Mountains, northwestern China. **A**, DBH class I (saplings). **B**, DBH class II (small trees). **C**, DBH class III (medium trees). **D**, DBH class IV (big trees). r, the radius of the sampling circle with the target tree as the centroid; $\hat{g}_{\text{obs}}(r)$, the function value of the pair-correlation function ($g(r)$); $\hat{g}_{\text{theo}}(r)$, the expected value of the $g(r)$ function; the gray shaded part is the 99% confidence interval.

云杉个体在较小尺度内均表现为聚集分布, 随着空间尺度的增加, 呈现由聚集分布趋向于随机分布。此外, 较小径级的个体常呈聚集分布, 而随着径级增大, 呈现由聚集分布趋向于随机分布。从青海云杉群落及其种群的散点分布图(图1)也可以看出, 不同径级的青海云杉在样地内多呈聚集分布或随机分布。

2.3 青海云杉种群不同径级间的空间关联

由青海云杉种群不同径级间的空间关联图(图4)可知, 青海云杉种群4个不同径级个体间的空间关联性格局各异。样地中处于幼树与小树的青海云杉个体在0–19 m的尺度上呈正关联, 19–43 m表现为微弱的正关联, 大于43 m后无关联; 幼树与中树在0–1 m呈正关联, 1–2 m无关联, 2–34 m为负关联, 大于34 m后无关联; 幼树和大树在0–5 m内呈负关联, 5–7 m无关联, 7–8 m呈正关联, 9–12 m又呈现无关联, 大于12 m后呈正关联且随着尺度增大关联性减弱; 小树与中树在0–60 m的尺度上都呈正关联, 且随着尺度的增加关联性减弱; 小树和大树在0–10 m

上呈负关联, 10–28 m上无关联, 大于28 m后呈负关联; 中树和大树在0–4 m呈负关联, 在4–25 m无关联, 大于25 m后基本呈负关联。从整体上来看, 在小尺度(<4 m)范围内大树个体与其他径级个体都呈负关联, 随着尺度的增大, 大树与幼树表现出正关联且关联性随尺度的增大而减弱, 而与小树、中树则表现为无关联或者微弱的负关联; 在所有尺度内, 径级相近的个体空间关联性呈正关联或无关联, 随着个体径级间差距增大, 它们之间的空间关联性转变为无关联或呈负关联。

3 讨论

3.1 青海云杉种群的径级结构

植物种群的径级结构是指不同径级组的个体在种群内所占比例和配置情况(田润炜等, 2016), 是种群的生殖特性与外界环境相互作用的结果, 在一定程度上体现了种群的径级结构特征和生长发育状况, 进而可以预测种群和群落的动态发展趋势(涂洪润等, 2019)。本研究发现, 样地内青海云杉种群的幼

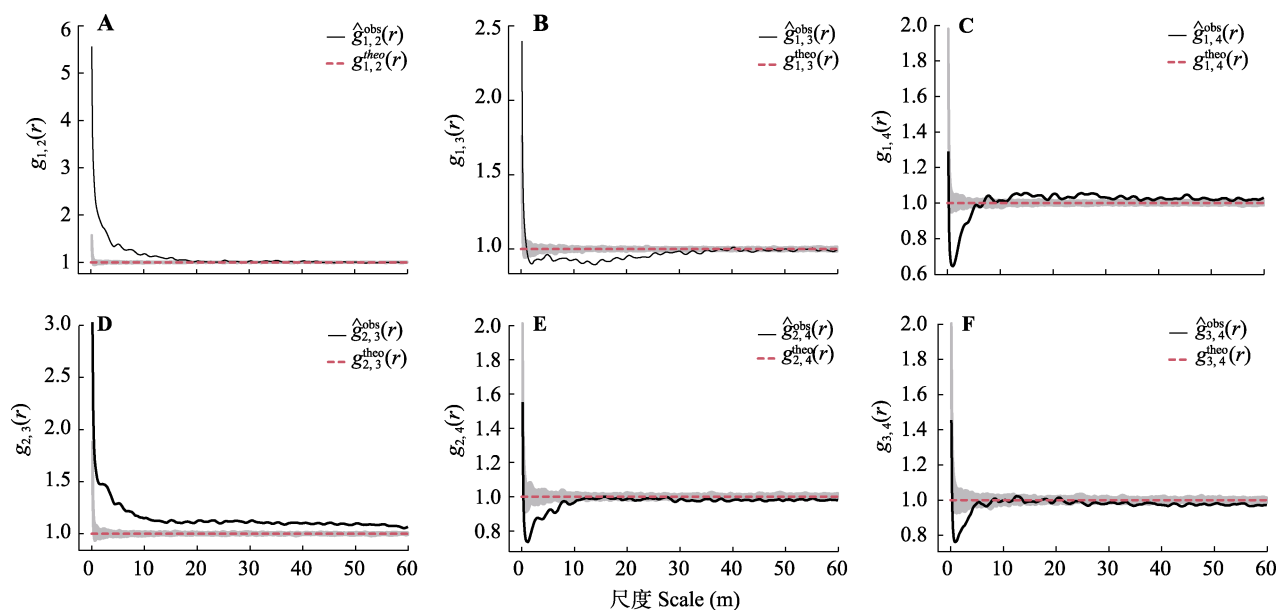


图4 祁连山大野口流域10.2 hm²森林动态监测样地内青海云杉种群不同径级个体间的空间关联性。A, 幼树与小树。B, 幼树与中树。C, 幼树与大树。D, 小树与中树。E, 小树与大树。F, 中树与大树。 r , 以目标树为圆点的取样圆半径; $\hat{g}_{i,j}^{obs}(r)$, 双变量成对相关函数 $g_{i,j}(r)$ 的函数值; $g_{i,j}^{theo}(r)$, $g_{i,j}(r)$ 函数的期望值; 灰色阴影部分为99%的置信区间; 1–4表示4个径级。

Fig. 4 Spatial association of *Picea crassifolia* individuals with different diameter at breast height in the forest dynamics plot in Dayekou Basin of Qilian Mountains, northwestern China. A, Saplings and small trees. B, Saplings and medium trees. C, Saplings and big trees. D, Small trees and medium trees. E, Small trees and big trees. F, Medium trees and big trees. r , the radius of the sampling circle with the target tree as the dot; $\hat{g}_{i,j}^{obs}(r)$, the function value of the bivariate pair-correlation function ($g_{i,j}(r)$); $g_{i,j}^{theo}(r)$, the theoretical value of the $g_{i,j}(r)$ function; the gray shaded part is the 99% confidence interval; 1–4 indicate four different diameter classes.

苗和小树个体储备较为丰富, 其种群径级结构呈倒“J”型分布, 这说明该种群属增长型种群, 种群天然更新能力良好, 只要未来不遭受强烈干扰, 种群数量会保持逐渐增长。这与李效雄等(2012)和张华等(2016)分别对祁连山大野口流域和天老池小流域的青海云杉种群结构的研究结果一致。这可能是由青海云杉种群的生物学特性与环境因素共同作用的结果。已有研究表明, 森林更新过程中最重要和最敏感的阶段是幼苗阶段(李晓笑等, 2011; 赵阳等, 2018), 林内有限的资源和空间往往成为种群更新的重要限制因素(项小燕等, 2016)。青海云杉种群的幼苗和小树个体数量多主要是由其生殖特性决定, 其种群可以产生大量高质量种子, 自然萌发形成的幼苗大都集中分布在林窗下, 形成大量小径级个体, 占据有利资源, 这是其种群在群落中持续处于优势地位的主要原因。随着小径级个体的生长, 它们对光照、水分、土壤养分等环境资源和空间需求随之增加, 由于环境资源和空间有限, 种内和种间竞争加剧, 出现强烈的自疏和他疏现象, 竞争能力弱的幼苗和小树在竞争中会大量死亡, 只有少量小径级

个体能够成功转化为大径级个体, 造成样地内仅存在少量的中树和大树, 这成为该青海云杉种群更新和发展的“瓶颈”(张婕等, 2014; 白卫国等, 2017; 于世川等, 2017)。因此, 要实现种群数量的稳定增长, 必须加强对种群结构的保护, 尤其要重视对幼苗和小树及其生存环境的保护和改善。

3.2 青海云杉种群不同径级个体的空间分布格局

森林的空间格局与空间尺度密切相关, 物种的空间分布格局随着尺度的变化而变化(Condit *et al.*, 2000; 杨华等, 2014)。一般来说, 小尺度上的物种分布格局主要受种群自身生物学特性(如种内种间竞争、种子扩散限制和幼苗补充过程等)影响, 而大尺度上物种的空间分布则主要受生境异质性(如光照、土壤养分、水分和温度等)影响(Shen *et al.*, 2013)。本研究表明, 青海云杉种群不同径级的青海云杉个体在较小尺度内均表现为聚集分布, 随着空间尺度的增加, 呈现由聚集分布到随机分布的变化趋势。这一结果与国内外大多数有关种群空间格局的研究结果一致(刘建泉, 2004; Guo *et al.*, 2013; 张觅等, 2014; 张华等, 2016)。这是因为同一种群的不同个

体对生境条件的需求基本上是一致的(张金屯和孟东平, 2004), 且聚集分布有利于种群个体相互庇护, 从而抵御外界不利环境, 以提高存活率(Diggle, 1981)。此外, 生境的异质性容易引起种群聚集生长, 同时由于植株对光照、水分、养分等资源的竞争较大(李海东等, 2011), 导致聚集强度随着空间尺度的增大而呈现下降趋势, 表现为在较小尺度上植株倾向于聚集分布逐渐过渡为在较大尺度上的随机分布。

通常认为, 由于物种的生态学和生物学特性、种子扩散限制和生境异质性等机制的影响, 较小径级的物种常呈聚集分布, 尤其在小尺度上更加明显(祝燕等, 2011)。而随着径级增大, 种内和种间为争夺有限资源和空间的竞争也大大增强, 常呈随机或规则分布, 聚集强度也随径级的增加而降低(Condit *et al.*, 2000)。本研究结果也符合这一规律。样地内的青海云杉种群的幼树、小树和中树这类低龄级个体多呈聚集分布, 这一方面可能是由于青海云杉的种子具有种翅, 主要依靠风力传播, 使得大多数种子散落在母树周围一定范围内且随着距离的增大其种子传播的数量逐渐下降, 这些生物学特性使其形成聚集分布的空间分布特征。实地调查过程中也发现, 青海云杉幼苗大都集中分布于林窗下, 在阴蔽的林冠下, 出现幼苗和小树死亡现象, 在地被层特别是苔藓层较厚的地方, 幼苗较少。另一方面, 低龄级种群个体较小, 处在群落的下层, 对光、热、水和土壤养分等生态因子的竞争能力较弱, 聚集可以提高其竞争能力以及抵御外界不良环境, 提高成活率。此外, 小生境的异质作用导致幼树与小树分布不均匀, 如局部地形、土壤和植被等环境因子的差异, 以及采伐、自然灾害等形成的林窗, 都为低龄级个体的大量繁殖和生长创造了良好的条件(张华等, 2016)。随着种群年龄的增长, 个体对光照、水分、营养等资源和空间的需求不断增加, 种内和种间竞争加剧而出现强烈的自疏和他疏现象, 导致大量林木死亡, 种群密度下降, 聚集强度逐渐减弱, 种群由聚集分布向随机分布或规则分布转变。此外, 大树主要呈随机分布, 这可能是因为大树位于林冠层, 高度较高, 树冠基本定型, 根系也伸展到一定程度, 种内竞争加剧, 自疏效应使得种群的聚集分布格局被打破, 由聚集分布向随机分布转变。

3.3 青海云杉种群不同径级个体的空间关联性分析

种群内不同径级个体的空间关联性描述了某一特定的时间内植物种群组成个体之间的空间分布关系及功能关系(Shields *et al.*, 2014; 王慧杰等, 2016)。这种关系是种群内不同径级个体间、种群与环境长期相互作用的结果, 通过它可以揭示种群的现状并预测种群发展趋势(涂洪润等, 2019)。空间正关联反映了种群内部正向(互惠)的生态关系, 空间负关联意味着种群内部负向(互斥)的生态关系, 空间无关联则反映了种群内部无明确的生态关系(张金屯, 1998)。该研究发现小尺度(<4 m)下大树个体与其他径级个体都呈负关联, 随着尺度的增大, 大树与幼树表现出正关联且关联性随尺度的增大而减弱, 而与小树、中树则表现为无关联或者微弱的负关联。小尺度下大树与其他径级个体都呈负关联, 表明在一定范围内其他径级个体都受到大树的排斥, 这可能是因为大树个体对土壤水分、光等资源的需求量更大, 竞争能力更强, 从而使得其周围其他径级个体的分布密度非常小(张华等, 2016)。也有研究表明青海云杉凋落物对种子的萌发和幼苗的生长有自毒作用(王丽红等, 2017), 而大树周围凋落物一般也较为丰富, 导致大树周围种子和幼苗的生长受到抑制。实际调查中也发现在大树周围尤其是林冠下其他径级个体数量很少。大树个体和幼树个体在较大尺度上表现出正关联且随着尺度的增大, 关联性逐渐减弱, 这很可能是由种子扩散限制所引起的(梁爽等, 2014), 大树产生的种子数量较多, 幼树的分布在一定程度上能反映种子的分布, 大树和幼树的关联性变化特点与青海云杉种子主要通过风力传播的特点具有一致性。此外, 在较大尺度下, 大树个体与小树、中树个体都表现为无关联或者微弱的负关联, 一方面表明随着尺度的增大, 大树对小树和中树的影响逐渐降低, 竞争趋于和缓, 另一方面随着径级的增大, 大树与其他径级个体关联性也发生变化, 说明不同径级青海云杉空间关联性随着发育阶段而变化, 这可能是由种群自身的生物生态学特性、种内种间关系以及环境条件共同作用的结果。

该研究还发现径级相近的个体空间关联性呈正关联或无关联, 随着个体径级间差距增大, 它们之间的空间关联性转变为无关联或负关联, 这说明同一物种不同径级的个体之间同时存在竞争、依赖以及无明确的生态关系, 这是由于物种具有一致的生

境偏好所造成的(杨洪晓等, 2006)。径级相近个体的空间关联性呈正关联, 表明它们相伴出现, 对生境的选择具有一致性, 在空间分布上是相互依存的。这可能是由于它们生长发育阶段相近, 对环境资源的需求具有相似性和生态位存在重叠, 但小径级个体相对幼小, 对光照、水分和土壤养分等资源的竞争能力相对较弱, 需要借助高大植株的庇护, 才得以提高存活率, 而较大径级的植株个体可以改善样地的小生境, 使得邻近径级的个体更适宜生存, 彼此共享资源(涂洪润等, 2019)。同时, 由于物种专一性的资源分布不均, 种内竞争具有非对称性的特点, 也就是说当径级相近时, 不同径级间关系较协调(Getzin *et al.*, 2008)。而无关联则说明个体间互不干扰, 个体在前期发育过程中已经占据适宜的生态位, 与种内其他径级个体间的关联性不高, 能各自生长发育(涂洪润等, 2019)。随着个体间径级差距增加, 它们之间的关联性转变成无关联甚至负关联, 说明随着个体间径级差距的加大, 它们的空间正关联关系逐渐减弱, 当个体间差异较大时, 大径级个体在竞争中处于优势地位, 可能导致小径级个体的生长发育迟滞或者死亡, 使其周围小径级个体很少(Kenkel, 1988), 这也间接证实了随着个体大小的生长变化, 青海云杉种群的空间分布存在一个从聚集分布到随机分布的自疏过程。

此外, 不同径级的青海云杉个体在较小尺度内均表现为聚集分布, 随着空间尺度的增加, 呈现由聚集分布趋向于随机分布, 这说明祁连山大野口流域青海云杉种群的分布格局及其关联性随空间尺度及发育阶段而变化, 且种群的空间分布格局与其空间关联性存在一定的关系。不同径级青海云杉种群的空间分布格局及其关联性的变化, 使得青海云杉种群能充分利用样地内有限的资源, 有利于青海云杉种群的生存和稳定发展, 同时也对整个青海云杉群落的生存和发展起到了促进作用。

4 结论

综上所述, 该研究首次基于10.2 hm²青海云杉动态监测样地调查资料, 分析了祁连山大野口流域青海云杉种群不同径级个体的空间格局及其关联性。研究发现, 祁连山大野口流域青海云杉种群的分布格局及其关联性随空间尺度及发育阶段而变化, 这是由种群自身的生物生态学特性、种内种间关系

以及环境条件综合作用的结果, 且不同空间尺度及不同发育阶段青海云杉种群分布格局的形成可能存在不同的机制。该研究结果进一步加深了我们对祁连山青海云杉种群空间分布格局及其关联的认识, 进而有利于更好地理解其潜在生态学过程或影响机理。但仅仅靠物种空间格局及其关联性的分析还无法对许多问题给予合理的解释, 因为不一样的生态过程可以产生相同的格局, 而相同的格局也可能是多个不同的生态学过程共同作用的结果。因此, 未来应对固定监测样地内的青海云杉个体进行长期动态监测, 基于长时间序列的群落结构和环境因子数据, 进一步探讨扩散限制、竞争排除和生境过滤等因素对青海云杉林物种共存的影响。

致谢 感谢中国科学院沙漠与沙漠化重点实验室开放基金(KLDD-2019)资助。

参考文献

- Baddeley A, Turner R (2005). spatstat: an R package for analyzing spatial point patterns. *Journal of Statistical Software*, 12, 1–42.
- Bai WG, Xu HL, Wu QB, Li TH, Li JB, Liao GY (2017). Ecological study of *Keteleeria davidiana* populations of Yachang forest farm in Guangxi Zhuang Autonomous Region. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 41, 71–76. [白卫国, 徐惠玲, 吴庆标, 李铁华, 李加博, 廖国勇 (2017). 广西雅长林区铁坚油杉种群结构分布研究. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 41, 71–76.]
- Besag JE (1977). Contribution to the discussion of Dr Ripley's paper. *Journal of the Royal Statistical Society B*, 39, 193–195.
- Condit R (1995). Research in large, long-term tropical forest plots. *Trends in Ecology & Evolution*, 10, 18–22.
- 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.
- Diggle PJ (1981). Binary mosaics and the spatial pattern of heather. *Biometrics*, 37, 531–539.
- Diggle PJ (2003). *Statistical Analysis of Spatial Point Patterns*. Arnold Press, London.
- Frost I, Rydin H (2000). Spatial pattern and size distribution of the animal-dispersed tree *Quercus robur* in two spruce-dominated forests. *Écoscience*, 7, 38–44.
- Gao LL, Gou XH, Deng Y, Liu WH, Yang MX, Zhao ZQ (2013). Climate-growth analysis of Qilian juniper across

- an altitudinal gradient in the central Qilian Mountains, northwest China. *Trees*, 27, 379–388.
- Getzin S, Wiegand T, Wiegand K, He F (2008). Heterogeneity influences spatial patterns and demographics in forest stands. *Journal of Ecology*, 96, 807–820.
- Guo YL, Lu JM, Franklin SB, Wang QG, Xu YZ, Zhang KH, Bao DC, Qiao XJ, Huang HD, Lu ZJ, Jiang MX (2013). Spatial distribution of tree species in a species-rich subtropical mountain forest in central China. *Canadian Journal of Forest Research*, 43, 826–835.
- Haase P (1995). Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's K-function: introduction and methods of edge correction. *Journal of Vegetation Science*, 6, 575–582.
- Hao HM, Huang Z, Lu R, Jia C, Liu Y, Liu BR, Wu GL (2017). Patches structure succession based on spatial point pattern features in semi-arid ecosystems of the water-wind erosion crisscross region. *Global Ecology and Conservation*, 12, 158–165.
- He FL, Legendre P, Lafrankie JV (1997). Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science*, 8, 105–114.
- He FL, Xu XY, Yu QS, Liu HJ, He FY, Ma JM, Jin HX (2016). A study on the comparison of community structural characteristics and species diversity between plantations and natural forests of *Picea crassifolia* in Qilian Mountains. *Journal of Northwest Forestry University*, 31, 1–7. [何芳兰, 徐先英, 尉秋实, 刘虎俊, 贺访印, 马俊梅, 金红喜 (2016). 祁连山青海云杉人工林与天然林群落结构特征及物种多样性比较研究. 西北林学院学报, 31, 1–7.]
- Hou JH, Mi XC, Liu CR, Ma KP (2004). Spatial patterns and associations in a *Quercus-Betula* forest in Northern China. *Journal of Vegetation Science*, 15, 407–414.
- Kenkel NC (1988). Pattern of self-thinning in jack pine: testing the random mortality hypothesis. *Ecology*, 69, 1017–1024.
- Li HD, Shen WS, Fang Y, Yan SG, Zhang H, Zhao W (2011). Point pattern analysis of several psammophyte populations in the riparian ecotone in the middle reaches of Yarlung Zangbo River of Tibet, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 834–843. [李海东, 沈渭寿, 方颖, 燕守广, 张慧, 赵卫 (2011). 雅鲁藏布江中游河岸带几种主要沙生植物种群点格局分析. 植物生态学报, 35, 834–843.]
- Li L, Chen JH, Ren HB, Mi XC, Yu MJ, Yang B (2010). Spatial patterns of *Castanopsis eyrei* and *Schima superba* in mid-subtropical broad-leaved evergreen forest in Gutianshan National Reserve, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 241–252. [李立, 陈建华, 任海保, 米湘成, 于明坚, 杨波 (2010). 古田山常绿阔叶林优势树种甜槠和木荷的空间格局分析. 植物生态学报, 34, 241–252.]
- Li XX, Liu XD, Zhao WJ (2013). Community structure of a dynamical plot of *Picea crassifolia* forest in Qilian Mountains, China. *Journal of Desert Research*, 33, 94–100. [李效雄, 刘贤德, 赵维俊 (2013). 祁连山青海云杉林动态监测样地群落特征. 中国沙漠, 33, 94–100.]
- Li XX, Wang QC, Cui GF, Yang CD (2011). Structure and dynamic characteristics of a wild population of endangered *Abies fanjingshanensis*. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 31, 1479–1486. [李晓笑, 王清春, 崔国发, 杨传东 (2011). 濒危植物梵净山冷杉野生种群结构及动态特征. 西北植物学报, 31, 1479–1486.]
- Li Y (2013). *Study on Picea crassifolia Dynamics and Regeneration in the Eastern Slope of Helan Mountain*. Master degree dissertation, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi. 13–14. [李妍 (2013). 贺兰山东坡青海云杉种群动态及更新特征研究. 硕士学位论文, 西北农林科技大学, 陕西杨凌. 13–14.]
- Liang S, Xu H, Lin JY, Li YD, Lin MX (2014). Spatial distribution pattern of the dominant species *Girardinia subaequalis* in tropical montane rainforest of Jianfengling, Hainan Island, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 1273–1282. [梁爽, 许涵, 林家怡, 李意德, 林明献 (2014). 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, 38, 1273–1282.]
- Lin Y, Ren JY, Yue M (2008). Population structure and spatial analysis of *Betula albo-sinensis* at Taibai Mountain, northwestern China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 1335–1345. [林玥, 任坚毅, 岳明 (2008). 太白山红桦种群结构与空间分析. 植物生态学报, 32, 1335–1345.]
- Liu JQ (2004). Spatial pattern of *Picea crassifolia* population in Qilianshan nature conservation. *Journal of Northwest Forestry University*, 19, 152–155. [刘建泉 (2004). 祁连山保护区青海云杉种群分布格局的研究. 西北林学院学报, 19, 152–155.]
- Liu PC, Wang WD, Bai ZQ, Guo ZJ, Ren W, Huang JH, Xu Y, Yao J, Ding Y, Zang RG (2020). Competition and facilitation co-regulate the spatial patterns of boreal tree species in Kanas of Xinjiang, northwest China. *Forest Ecology and Management*, 467, 118167. DOI: 10.1016/j.foreco.2020.118167.
- McDonald RI, Peet RK, Urban DL (2003). Spatial pattern of *Quercus* regeneration limitation and *Acer rubrum* invasion in a Piedmont forest. *Journal of Vegetation Science*, 14, 441–450.
- Nathan R (2006). Long-distance dispersal of plants. *Science*, 313, 786–788.
- Ripley BD (1976). The second-order analysis of stationary point processes. *Journal of Applied Probability*, 13, 255–266.
- Schleicher J, Wiegand K, Ward D (2011). Changes of woody plant interaction and spatial distribution between rocky and sandy soil areas in a semi-arid savanna, South Africa. *Journal of Arid Environments*, 75, 270–278.

- Shen GC, He FL, Waagepetersen R, Sun IF, Hao ZQ, Chen ZS, Yu MJ (2013). Quantifying effects of habitat heterogeneity and other clustering processes on spatial distributions of tree species. *Ecology*, 94, 2436–2443.
- Shen ZQ, Hua M, Dan Q, Lu J, Fang JP (2016). Spatial pattern analysis and associations of *Quercus aquifolioides* population at different growth stages in Southeast Tibet, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 27, 387–394. [沈志强, 华敏, 丹曲, 卢杰, 方江平 (2016). 藏东南川滇高山栎种群不同生长阶段的空间格局与关联性. 应用生态学报, 27, 387–394.]
- Shields JM, Jenkins MA, Saunders MR, Zhang H, Jenkins LH, Parks AM (2014). Age distribution and spatial patterning of an invasive shrub in secondary hardwood forests. *Forest Science*, 60, 830–840.
- Stoyan D, Penttinen A (2000). Recent applications of point process methods in forestry statistics. *Statistical Science*, 15, 61–78.
- Tian FX, Zhao CY, Feng ZD, Peng SZ, Peng HH (2012). Eco-hydrological effects of Qinghai spruce (*Picea crassifolia*) canopy and its influence factors in the Qilian Mountains. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 62–72. [田凤霞, 赵传燕, 冯兆东, 彭守璋, 彭焕华 (2012). 祁连山青海云杉林冠生态水文效应及其影响因素. 生态学报, 32, 62–72.]
- Tian RW, Cai XB, Liu LY, Jiang XH, Tursun B, Abrahman M (2016). Characteristics of the age structure and dynamics of *Malus sieversii* population. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 36, 811–817. [田润炜, 蔡新斌, 刘丽燕, 江晓珩, 布早拉木·吐尔逊, 买尔燕古丽·阿不都热合曼 (2016). 新疆野苹果种群年龄结构特征与动态分析. 西北植物学报, 36, 811–817.]
- Tu HR, Li JF, Liu RH, Liang SC, Lan ZN, Zhang XY, Kang XD, Jiang Y (2019). Spatial distribution patterns and association of *Loropetalum chinense* population in karst hills of Guilin, Southwest China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 30, 2621–2630. [涂洪润, 李娇凤, 刘润红, 梁士楚, 兰泽南, 章欣仪, 康馨丹, 姜勇 (2019). 桂林岩溶石山榿木种群空间格局及其关联性. 应用生态学报, 30, 2621–2630.]
- Wang BY, Yu SX (2005). Multi-scale analyses of population distribution patterns. *Acta Phytocologica Sinica*, 29, 235–241. [王本洋, 余世孝 (2005). 种群分布格局的多尺度分析. 植物生态学报, 29, 235–241.]
- Wang HJ, Chang SL, Zhang YT, Xie J, He P, Song CC, Sun XJ (2016). Density-dependent effects in *Picea schrenkiana* forests in Tianshan Mountains. *Biodiversity Science*, 24, 252–261. [王慧杰, 常顺利, 张毓涛, 谢锦, 何平, 宋成程, 孙雪娇 (2016). 天山雪岭云杉森林群落的密度制约效应. 生物多样性, 24, 252–261.]
- Wang LH, Zhao DP, Chen GL (2017). Autotoxicity of litters from *Picea crassifolia* on its seed germination and seedling growth. *Molecular Plant Breeding*, 15, 4275–4281. [王丽红, 赵东平, 陈贵林 (2017). 青海云杉凋落物对种子萌发和幼苗生长的自毒作用. 分子植物育种, 15, 4275–4281.]
- Wang XG, Ye J, Li BH, Zhang J, Lin F, Hao ZQ (2010). Spatial distributions of species in an old-growth temperate forest, northeastern China. *Canadian Journal of Forest Research*, 40, 1011–1019.
- Wiegand T, Moloney K (2004). Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 104, 209–229.
- Xiang XY, Wu GL, Duan RY, Wang ZG, Zhang ZX, Wang GY, Zhang XP (2016). Studies on population structure and dynamics of *Pinus dabeshanensis*. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 25, 55–62. [项小燕, 吴甘霖, 段仁燕, 王志高, 张中信, 王广艳, 张小平 (2016). 大别山五针松种群结构及动态研究. 长江流域资源与环境, 25, 55–62.]
- Yang H, Li YL, Shen L, Kang XG, Yue G, Wang Y (2014). Spatial distribution patterns of seedling and sapling in a spruce-fir forest in the Changbai Mountains area in north-eastern China. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 7311–7319. [杨华, 李艳丽, 沈林, 亢新刚, 岳刚, 王妍 (2014). 长白山云冷杉林幼苗幼树空间分布格局及其更新特征. 生态学报, 34, 7311–7319.]
- Yang HX, Zhang JT, Wu B, Li XS, Zhang YY (2006). Point pattern analysis of *Artemisia ordosica* population in the Mu Us sandy land. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 30, 563–570. [杨洪晓, 张金屯, 吴波, 李晓松, 张友炎 (2006). 毛乌素沙地油蒿种群点格局分析. 植物生态学报, 30, 563–570.]
- Yang WJ (2018). *Spatial Distribution, Structural Characteristics and Evapotranspiration of Qinghai Spruce Forests in the Qilian Mountains, Northwest China*. PhD dissertation, Chinese Academy of Forestry, Beijing. 56–57. [杨文娟 (2018). 祁连山青海云杉林空间分布和结构特征及蒸散研究. 博士学位论文, 中国林业科学研究院, 北京. 56–57.]
- Yu SC, Zhang WH, You JJ, Deng L, Huang CZ, Xing ZL, Fan RR, He T (2017). Effect of thinning on *Quercus wutaishanica* trees form quality by the analytic hierarchy process in Huanglong Mountains. *Scientia Silvae Sinicae*, 53(11), 104–113. [于世川, 张文辉, 尤健健, 邓磊, 黄财智, 邢忠利, 樊蓉蓉, 何婷 (2017). 抚育间伐对黄龙山辽东栎林木形质的影响. 林业科学, 53(11), 104–113.]
- Zhang H, Huang Q, Zhao CY, Zhang L, Xu CH, Kang YR (2016). Spatial pattern analysis of individuals in different age-classes of *Picea crassifolia*. *Chinese Journal of Ecology*, 35, 1182–1187. [张华, 黄琴, 赵传燕, 张兰, 徐春华, 康雅茸 (2016). 青海云杉不同龄级立木的点格局分析. 生态学杂志, 35, 1182–1187.]
- Zhang J, Shangguan TL, Duan YH, Guo W, Liu WH, Guo DG (2014). Age structure and dynamics of *Quercus*

- wutaishanica* population in Lingkong Mountain of Shanxi Province, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25, 3125–3130. [张婕, 上官铁梁, 段毅豪, 郭微, 刘卫华, 郭东罡 (2014). 灵空山辽东栎种群年龄结构与动态. 应用生态学报, 25, 3125–3130.]
- Zhang JT (1998). Analysis of spatial point pattern for plant species. *Acta Phytoecologica Sinica*, 22, 344–349. [张金屯 (1998). 植物种群空间分布的点格局分析. 植物生态学报, 22, 344–349.]
- Zhang JT, Meng DP (2004). Spatial pattern analysis of individuals in different age-classes of *Larix principis-rupprechtii* in Luya Mountain reserve, Shanxi, China. *Acta Ecologica Sinica*, 24, 35–40. [张金屯, 孟东平 (2004). 芦芽山华北落叶松林不同龄级立木的点格局分析. 生态学报, 24, 35–40.]
- Zhang M, Mi XC, Jin GZ (2014). Composition and spatial patterns of the Liangshui spruce-fir valley forest in the Xiao Hinggan Mountains. *Chinese Science Bulletin*, 59, 2377–2391. [张冕, 米湘成, 金光泽 (2014). 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, 59, 2377–2391.]
- Zhao LQ, Huang HG, Liang DS, Zhang XL (2010). Spatial distribution pattern of *Picea crassifolia* population in Dayekou, Gansu Province. *Journal of Beijing Forestry University*, 32(4), 59–64. [赵丽琼, 黄华国, 梁大双, 张晓丽 (2010). 甘肃大野口青海云杉种群的空间分布格局. 北京林业大学学报, 32(4), 59–64.]
- Zhao Y, Qi R, Jiao J, Chen XL, Cao JH, Feng YM, Yang MM (2018). The population structure and dynamic characteristics of *Picea purpurea* at the Gahai-zecha area. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 7447–7457. [赵阳, 齐瑞, 焦健, 陈学龙, 曹家豪, 冯宜明, 杨萌萌 (2018). 尕海-则岔地区紫果云杉种群结构与动态特征. 生态学报, 38, 7447–7457.]
- Zhu X, He ZB, Du J, Chen LF, Lin PF, Li J (2017). Temporal variability in soil moisture after thinning in semi-arid *Picea crassifolia* plantations in northwestern China. *Forest Ecology and Management*, 401, 273–285.
- Zhu Y, Bai F, Liu HF, Li WC, Li L, Li GQ, Wang SZ, Sang WG (2011). Population distribution patterns and interspecific spatial associations in warm temperate secondary forests, Beijing. *Biodiversity Science*, 19, 252–259. [祝燕, 白帆, 刘海丰, 李文超, 李亮, 李广起, 王顺忠, 桑卫国 (2011). 北京暖温带次生林种群分布格局与种间空间关联性. 生物多样性, 19, 252–259.]

责任编辑: 李镇清 责任编辑: 李 敏

附录 I 祁连山大野口流域青海云杉 10.2 hm² 森林动态监测样地网格示意图

Supplement I Grid of the 10.2 hm² forest dynamics plot of *Picea crassifolia* population in Dayekou basin of Qilian Mountains, northwestern China

<https://www.plant-ecology.com/fileup/1005-264X/PDF/cjpe.2020.0177-S1.pdf>

附录 II 祁连山大野口流域青海云杉 10.2 hm² 森林动态监测样地地形图

Supplement II Topography map of the 10.2 hm² forest dynamics plot of *Picea crassifolia* population in Dayekou basin of Qilian Mountains, northwestern China

<https://www.plant-ecology.com/fileup/1005-264X/PDF/cjpe.2020.0177-S2.pdf>

拓锋, 刘贤德, 刘润红, 赵维俊, 敬文茂, 马剑, 武秀荣, 赵晶忠, 马雪娥 (2020). 祁连山大野口流域青海云杉种群空间格局及其关联性. 植物生态学报, 44, 1172–1183. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0177

Ta F, Liu XD, Liu RH, Zhao WJ, Jing WM, Ma J, Wu XR, Zhao JZ, Ma XE (2020). Spatial distribution patterns and association of *Picea crassifolia* population in Dayekou Basin of Qilian Mountains, northwestern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 1172–1183. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0177

<https://www.plant-ecology.com/CN/10.17521/cjpe.2020.0177>

附录I 祁连山大野口流域青海云杉10.2 hm²森林动态监测样地网格示意图

Supplement I Grid of the 10.2 hm² forest dynamics plot of *Picea crassifolia* population in Dayekou basin of Qilian Mountains, northwestern China

1501	1502	1503	1504	1505	1506	1507	1508	1509	1510	1511	1512	1513	1514	1515	1516	1517
1401	1402	1403	1404	1405	1406	1407	1408	1409	1410	1411	1412	1413	1414	1415	1416	1417
1301	1302	1303	1304	1305	1306	1307	1308	1309	1310	1311	1312	1313	1314	1315	1316	1317
1201	1202	1203	1204	1205	1206	1207	1208	1209	1210	1211	1212	1213	1214	1215	1216	1217
1101	1102	1103	1104	1105	1106	1107	1108	1109	1110	1111	1112	1113	1114	1115	1116	1117
1001	1002	1003	1004	1005	1006	1007	1008	1009	1010	1011	1012	1013	1014	1015	1016	1017
0901	0902	0903	0904	0905	0906	0907	0908	0909	0910	0911	0912	0913	0914	0915	0916	0917
0801	0802	0803	0804	0805	0806	0807	0808	0809	0810	0811	0812	0813	0814	0815	0816	0817
0701	0702	0703	0704	0705	0706	0707	0708	0709	0710	0711	0712	0713	0714	0715	0716	0717
0601	0602	0603	0604	0605	0606	0607	0608	0609	0610	0611	0612	0613	0614	0615	0616	0617
0501	0502	0503	0504	0505	0506	0507	0508	0509	0510	0511	0512	0513	0514	0515	0516	0517
0401	0402	0403	0404	0405	0406	0407	0408	0409	0410	0411	0412	0413	0414	0415	0416	0417
0301	0302	0303	0304	0305	0306	0307	0308	0309	0310	0311	0312	0313	0314	0315	0316	0317
0201	0202	0203	0204	0205	0206	0207	0208	0209	0210	0211	0212	0213	0214	0215	0216	0217
0101	0102	0103	0104	0105	0106	0107	0108	0109	0110	0111	0112	0113	0114	0115	0116	0117

拓锋, 刘贤德, 刘润红, 赵维俊, 敬文茂, 马剑, 武秀荣, 赵晶忠, 马雪娥 (2020). 祁连山大野口流域青海云杉种群空间格局及其关联性. 植物生态学报, 44, 1172–1183. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0177

Ta F, Liu XD, Liu RH, Zhao WJ, Jing WM, Ma J, Wu XR, Zhao JZ, Ma XE (2020). Spatial distribution patterns and association of *Picea crassifolia* population in Dayekou Basin of Qilian Mountains, northwestern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 1172–1183. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0177

<https://www.plant-ecology.com/CN/10.17521/cjpe.2020.0177>

附录II 祁连山大野口流域青海云杉10.2 hm²森林动态监测样地地形图

Supplement II Topography map of the 10.2 hm² forest dynamics plot of *Picea crassifolia* population in Dayekou basin of Qilian Mountains, northwestern China

