

广西木论保护区喀斯特常绿落叶阔叶混交林 优势种空间格局及其相关性*

韩文衡 向悟生 叶 铎 吕仕洪 丁 涛 李先琨**

(广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所, 广西桂林 541006)

摘 要 基于广西木论国家级自然保护区喀斯特常绿落叶阔叶混交林 1 hm² 样地调查数据, 采用点格局方法分析了混交林 4 个优势种群空间格局, 及种内和种间的相关关系. 结果表明: 木论常绿落叶阔叶混交林乔木层 I 亚层以小栎树为主, II 亚层和 III 亚层均以东女贞、铁榄和广西密花树为主; 4 个优势种群不同林层的空间分布格局在 <10 m 尺度上呈显著的聚集分布, >25 m 尺度呈随机分布, 有些尺度呈均匀分布, 10~25 m 尺度内则为聚集分布向随机分布过渡, 且不同树种聚集分布向随机分布转化的临界尺度不同. I 亚层小栎树与 II 亚层 4 个优势种的相关性较弱; III 亚层各优势种与 II 亚层 4 个优势种中, 小栎树与 4 个优势种相关关系波动较大, 东女贞 <50 m 尺度内呈显著正相关, 铁榄与 4 个优势种没有明显的相关性, 广西密花树在 <20 m 尺度没有相关性, 而在 20~50 m 尺度上呈显著负相关.

关键词 喀斯特森林 优势种 空间分布格局 O-ring 函数 木论国家级自然保护区

文章编号 1001-9332(2010)11-2769-08 **中图分类号** Q145 **文献标识码** A

Spatial patterns of and specific correlations between dominant tree species in a karst evergreen and deciduous broadleaved mixed forest in Mulun Karst National Nature Reserve.

HAN Wen-heng, XIANG Wu-sheng, YE Duo, LÜ Shi-hong, DING Tao, LI Xian-kun (Guangxi Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Guilin 541006, Guangxi, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2010, 21(11): 2769–2776.

Abstract: In order to understand the biological characteristics and specific correlations of dominant tree species in a karst characteristic evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest in Mulun National Nature Reserve of Guangxi, a point pattern analysis was made on the spatial distribution patterns and inter- and intraspecific correlations of four dominant species in a one-hectare plot. Among the four species, *Boniodendron minius* dominated in tree sublayer I, while *Ligustrum japonicum*, *Sinosideroxylon wightianum*, and *Rapanea kwangsiensis* dominated in tree sublayers II and III. All the four species had a clumped distribution at scale <10 m, a transition from clumped to random distribution at scale 10–25 m, and a random or regular distribution at scale >25 m. The critical scale from clumped to random distribution varied with species. No significant correlations were observed between the *B. minius* in sublayer I and the dominant species in sublayer II. The correlations of *B. minius* with the dominant species in sublayers II and III showed greater fluctuation, with significant positive correlation for *L. japonicum* at scale <50 m, no significant correlation for *S. wightianum*, and no significant correlation for *R. kwangsiensis* at scale <20 m but significant negative correlation at scale 20–50 m.

Key words: karst forest; dominant species; spatial pattern; O-ring function; Mulun National Nature Reserve.

群落的垂直结构在森林生态系统中占有重要地位^[1], 其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, 从而与群落的更新机制密切相关^[2]. 分析群落不同高度的空间格局能为空间类型的形成原因提供很重要的线索^[3]. 森林群落建群种的分布格局是群落结构的重要特征, 研究其格局的变化对认识群落的结构、格局形成的生态学过程

* 中国科学院“西部行动计划”项目(KZCX-XB2-08)和国家科技支撑计划项目(2008BAC39B02)资助.

** 通讯作者. E-mail: xiankunli@163.com

2010-04-08 收稿, 2010-09-06 接受.

(如种子扩散、种内和种间竞争、干扰、环境异质性等)、种群与环境关系,揭示种群的形成和维持机制具有重要的理论意义^[4-5].近年来国内外学者有关物种空间格局的研究^[2,6]多采用 Ripley 的 K 函数因分析任意尺度的分布格局^[6-7],但其具有累积性会混淆大尺度与小尺度的效应^[8],所以国外学者开始使用其他的二阶统计方法^[1].O-ring 统计基于 Ripley 的 K 函数和 Mark 相关函数^[9],能避免累积效应和更能真实地反映任意尺度的空间分布格局^[10],其应用范围越来越广泛.

我国西南部的喀斯特地区是典型的生态环境脆弱区,石漠化问题较为严重,森林植被的恢复是其生态环境建设的首要任务^[11].目前关于喀斯特区植被空间分布格局的研究不多^[12],尤其是对中亚热带常绿落叶阔叶混交林种群结构与空间分布格局的研究尚未见报道.本文运用点格局分析方法中的 O-ring 统计,对常绿落叶阔叶混交林优势种群不同林层的空间分布格局及空间相关性进行分析,以期从空间分布格局的角度认识常绿落叶阔叶混交林优势种的生物学特性及其种间关系,为进一步研究喀斯特植被的恢复机制提供参考资料.

1 研究地区与研究方法

1.1 研究地区概况

本论国家级自然保护区位于我国广西壮族自治区西北部的环江县,北与贵州省茂兰国家级自然保护区接壤,地理坐标为 25°07′01″—25°12′22″ N, 107°54′01″—108°05′51″ E,面积 8969 hm²,海拔 400 ~ 1000 m.该地区为中亚热带季风气候,年平均气温 15℃~18.7℃;最冷月(1月)平均气温在 3.4℃~8.7℃;最热月(7月)平均气温在 23℃~26.7℃;≥10℃年积温在 4700℃~6300℃;年平均降水量 1530~1820 mm,集中于 4—8 月,年平均相对湿度为 80%~90%,无霜期 235~290 d.土壤主要为石灰土和零星分布的硅质土.该地区的植被属于中亚热带石灰岩常绿落叶阔叶混交林,属隐域性喀斯特森林植被顶极群落类型,从洼地、谷地到山顶均有分布,仅在 800 m 以上山脊或山顶分布有含针叶树成分的常绿落叶阔叶混交林.植被成层现象比较明显,乔木、灌木、草本 3 个层次较为完整,乔木层通常可分为 3 个亚层.该区森林植被连片面积较大、保存较完整,原生性强^[13].

1.2 样地设置及调查

研究样地设在木论自然保护区内保护完好的地

段,选择具有代表性的石灰岩常绿落叶阔叶混交林(25°09.665′—25°09.607′ N, 108°03.168′—108°03.230′ E,海拔 484~559 m)为研究对象.整个样地水平投影面积为 1 hm²(100 m×100 m),坡向为西南坡,坡位为中上坡,平均坡度 31°,岩石裸露度达 60%~70%.样地南部和中部的坡度较大,两者间形成天然的水沟,东南角为洼地和石壁.石槽、石沟和石缝等小地形随处可见.样地土壤为棕色石灰土,土层分布极不均匀,枯枝落叶较丰富.样地内林冠层成层清晰,以小栎树(*Boniodendron minius*)、榔榆(*Ulmus parvifolia*)、掌叶木(*Handeliodendron bodinieri*)等为主;中层常见种为铁榄(*Sinosideroxylon pedunculata*)、东女贞(*Ligustrum japonicum*)、广西密花树(*Rapanea kwangsiensis*)等;下层的种类多属耐阴植物,以九里香(*Murraya exotica*)和齿叶黄皮(*Clausena dunniana*)为主.草本层的组成主要是几种阴生或耐阴的物种,如:啮蚀冷水花(*Pilea longicaulis* var. *erosa*)、贵州悬蒴苣苔(*Hemiboea cavaleriei*)、石韦(*Pyrrosia lingua*)和肾蕨(*Nephrolepis auriculata*)等.本样地调查依照美国 Smithsonian 研究院 CTFS(the Center for Tropical Forest Science)的森林生物多样性监测规范设立固定样地^[14].将样地分为 400 个 5 m×5 m 的小样方进行调查,调查 DBH ≥1 cm 的所有木本植物,挂牌并定位,记录树种名、胸径、树高、枝下高、冠幅等;灌草层记录各物种的高度、盖度、多度等.

1.2.1 垂直层次的划分及优势种的确定 按照物种高度和生长型,群落的垂直结构可划分为 3 层^[14]:第Ⅰ亚层(≥15 m)、第Ⅱ亚层(≥5 m 且<15 m)及第Ⅲ亚层(<5 m).

乔木种群划分成 3 层,每层的优势种就是优势树种.各层优势树种按优势度分析法确定^[15]:

$$D = \frac{1}{N} \left[\sum_{i \in T} (X_i - X)^2 + \sum_{j \in U} X_j^2 \right] \tag{1}$$

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,上位种数为群落优势树种数.

按照种群垂直层次划分标准分别计算各层树种的相对断面积,并按降序排列.再根据式(1)确定各层次的优势树种,并分层计算优势树种的相对断面

积比例,及其不同垂直层次上的优势度。

由图 1 可以看出,第 I 亚层中小栎树占有明显的优势地位,但随着垂直高度下降,其更新格局表现为明显的衰退型;第 II 亚层中,主要分布着东女贞、铁榄、广西密花树、掌叶木等。东女贞、铁榄和广西密花树的数量多、林下幼苗和幼树密度高,天然更新能力强,种群处于稳定的更新状态。但这 3 个树种均为中小乔木^[16],不会成为第 I 亚层中的优势树种。第 III 亚层中的优势树种主要是铁榄、东女贞和广西密花树。从更新格局(垂直结构)上看,群落常绿阔叶优势树种的更新结构是稳定型和增长型,落叶优势树种基本是衰退型。随着群落的演替,常绿阔叶树种的优势将进一步加强。

本研究样地常绿落叶阔叶混交林的优势种为:小栎树、东女贞、铁榄和广西密花树。

1.3 数据处理

O-ring 统计是在 Ripley 的 K 函数和 Mark 相关函数的基础上,通过用圆环替代 Ripley 的 K 函数计算中所使用的圆,计算环上点的平均数目,从而分离了特定的距离等级,避免了累积效应,因此能较容易地分析空间格局^[9]。O-ring 统计包括单变量 O-ring 统计和双变量 O-ring 统计。按照 Wiegand 和 Moloney^[9]的定义,双变量 O-ring 统计值 $O_{12}(r)$ 的计算公式为:

$$\hat{O}_{12}^w(r) = \frac{\frac{1}{n_1} \sum_{i=1}^{n_1} \text{Points}_2[R_{1,i}^w(r)]}{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^{n_1} \text{Area}[R_{1,i}^w(r)]} \quad (2)$$

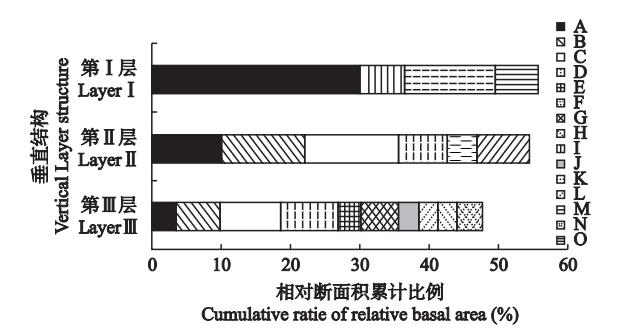


图 1 垂直各层次优势树种的优势度比较
Fig.1 Comparison of dominant degree of dominant species in each vertical structure.

A:小栎树 *Boniodendron minius*; B:东女贞 *Ligustrum japonicum*; C:铁榄 *Sinosideroxylon wightianum*; D:广西密花树 *Rapanea kwangsiensis*; E:齿叶黄皮 *Clausena dunniana*; F:菜豆树 *Radermachera sinica*; G:九里香 *Murraya paniculata*; H:红背山麻杆 *Alchornea trewioides*; I:黄连木 *Pistacia chinensis*; J:欆木 *Loropetalum chinens*; K:榔榆 *Ulmus parvifolia*; L:卵果海桐 *Platyros dumetorum*; M:朴树 *Celtis cinensis*; N:七叶莲 *Schefflera glomerulata*; O:掌叶木 *Handeliidendron bodinieri*. 下同 The same below.

式中: n_1 为格局 1(双变量统计中的对象 1)的点数目; $R_{1,i}^w(r)$ 表示以格局 1 中第 i 个点为圆心、半径为 r 、宽为 w 的圆环; $\text{Points}_2[X]$ (方程 3) 计算了区域 X 中格局 2(双变量统计中的对象 2)的点数目; $\text{Area}[X]$ (方程 5) 是区域 X 的面积。

$$\text{Points}_2[R_{1,i}^w(r)] = \sum_{\text{all } x} \sum_{\text{all } y} S(x,y) P_2(x,y) I_r(x_i,y_i,x,y) \quad (3)$$

式中: (x_i,y_i) 是格局 1 中第 i 个点的坐标; $S(x,y)$ 是一个变量,如果坐标 (x,y) 在研究区域内, $S(x,y) = 1$,否则 $S(x,y) = 0$; $P_2(x,y)$ 表示落在每个单元格内格局 2 的点的数目; I_r (方程 4) 是一个随机格局 1 中第 i 个点为中心、半径为 r 的圆而变化的变量。

$$I_r(x_i,y_i,x,y) = \begin{cases} 1 & \text{if } r - \frac{w}{2} \leq \sqrt{(x-x_i)^2 + (y-y_i)^2} \leq r + \frac{w}{2} \\ 0 & \text{otherwise} \end{cases} \quad (4)$$

$$\text{Area}[R_{1,i}^w(r)] = Z^2 \sum_{\text{all } x} \sum_{\text{all } y} S(x,y) I_r(x_i,y_i,x,y) \quad (5)$$

式中: Z^2 表示一个单元格的面积大小。单变量 O-ring 统计值 $O(r)$ 通过设定格局 1 等于格局 2 来计算。

本研究中,单变量 O-ring 统计方法用于分析混交林 3 个亚层中优势种的空间分布格局,双变量 O-ring 统计方法用于分析 I 亚层和 II 亚层、II 亚层和 III 亚层中优势种种内和种间的相关性。在二阶统计方法中,零模型(null model)的选择不慎会导致空间格局的误判^[9]。因此,对于单变量 O-ring 统计,如果该物种没有明显的簇状分布,则使用完全空间随机(complete spatial randomness, CSR)零模型;假如该物种呈明显的空间异质性,则使用异质性 Poisson 过程(heterogeneous Poisson process)零模型。对于双变量 O-ring 统计,可以比较不同林层间的两个种群的空间相关性,高林层物种对较低林层物种的生长和构建有一定的影响,而较低林层物种对高林层的物种没有影响^[17],所以采用前提条件零模型(antecedent condition null model),让较高林层物种的位置不变,较低林层的物种位置随机变化。在变量 O-ring 分析中, $O(r)$ 值在置信区间内,则为随机分布(或无相关),如果 $O(r)$ 值在置信区间上,是聚集分布(或显著正相关),反之,是均匀分布(或显著负相关)。考虑到裸岩上植物种子难以发芽,物种较难在其上发育更新,因此大面积裸岩模拟为物种非分布区。

O-ring 统计分析过程使用 Programita (Wiegand, 2006 版) 软件完成, 空间尺度为 0 ~ 50 m, 19 次 Monte Carlo 模拟得到 95% 的置信区间. 其他数据分析采用 R 2.9.2 和 Excel 2003 软件完成.

2 结果与分析

2.1 常绿落叶阔叶混交林优势种各林层的空间分布格局

4 个优势种群的空间格局分析可看出 (表 1), 整个优势群落在 <50 m 的尺度内基本表现出显著的聚集分布, 第 I 亚层中, 优势种的空间格局呈现明显的随机分布, II、III 亚层中则表现出显著的聚集分布.

小栎树种群在 <15 m (小尺度, 下同) 基本表现为聚集分布. 第 I 亚层中, 小栎树除在 1 m、8 ~ 10 m、19 m 尺度呈聚集分布外, 其他尺度基本呈随机分布, 在大尺度上某些区域 (32 m、37 ~ 39 m) 还出现了均匀分布, 表明受微环境的阻隔, 种内林下小栎树大树未产生竞争, 但对光资源的竞争比较激烈; II 亚层中的空间分布格局在随机分布和聚集中来回波动, 表明小栎树在中树阶段存在较强的种内竞争, 以聚集分布为主; III 亚层中, 小栎树在 <13 m 表现为显著的聚集分布, 在 ≥13 m 随机分布为主, 表明小栎树母树的结实量较高, 但由于环境异质性, 导致幼树

小尺度上呈斑块状分布.

东女贞种群在 <30 m 基本上呈显著的聚集分布, 在 ≥30 m 则表现为随机分布; 该种群亚林层的空间分布与整个种群的分布相似. 东女贞种子为核果, 主要散布在母树周围, 因此其幼树的分布格局与成树相似. 由于该物种种子存活率较高, 种子的萌发生长对资源的要求较低, 种内的竞争较弱, 从而形成较大尺度的空间聚集.

作为第 II 亚层中的主要优势种之一, 铁榄种群的空间分布格局与东女贞种群有较大的相似性, 整个种群在 <21 m 时表现出显著的聚集分布; II 亚层在 <24 m 为聚集分布, ≥24 m 以随机分布为主; III 亚层中, 种群的聚集尺度较东女贞小, 在 ≥11 m 为聚集分布. 由于铁榄的种子较重, 主要散布在亲代周围, 当亲代随机分布时, 幼树能在亲代林下很好地生长; 而亲代聚集分布时, 林下的幼树较少, 聚集的尺度也小 (图 2).

广西密花树种群的空间分布格局表现出较大的波动性; II 亚层中在 <8 m 尺度以显著聚集分布为主; III 亚层中 <5 m 为显著聚集分布, 而在 8 ~ 9 m 以及多个大尺度呈现出均匀分布. 广西密花树的种子较小, 直径在 4 ~ 5 mm, 果实成熟散落后, 在雨水冲刷作用下, 种子聚集在坑洼中更新发育, 其空间格局在小尺度上表现为聚集分布. 但由于岩石的随机性, 其在某

表 1 不同林层中 4 个优势种的空间分布格局
Tab. 1 Spatial patterns of four dominant tree species at each class

林层 Forest layer	尺 度 Scale (m)																		
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16 ~ 20	21 ~ 30	31 ~ 50
All	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	r(+)	r(+)
I	+	r	r	r	r	r	r	r	r	r	+	r	r	r	r	r	r(+)	r(+)	r(-)
II	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	r(+)
III	+	+	+	+	+	+	+	+	+	r	+	+	+	+	r	+	r(+)	r(-)	r(-)
小栎树 <i>B. minius</i>	r	r	+	r	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	r(+)	r(+)
I	+	+	r	r	r	r	r	r	+	+	+	r	r	r	r	r	r(+)	r(+)	r(-)
II	r	r	+	r	r	r	r	r	+	+	+	+	r	+	r	+	r(+)	r(+)	r(+)
III	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	r	r	r	r(+)	r(-)
东女贞 <i>L. japonicum</i>	r	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	r(+)
II	r	r	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	r(+)
III	+	+	+	+	+	r	+	+	+	r	+	+	+	+	+	+	+	r(+)	r(+)
铁榄 <i>S. pedunculata</i>	r	r	+	+	r	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	r(+)	r(+)
II	r	+	r	+	r	+	+	+	+	+	+	r	+	+	+	+	+	+	r(+)
III	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	r	+	r	+	+	r(+)	r(-)	r(+)
广西密花树 <i>R. kwangsiensis</i>	+	+	+	+	+	+	r	r	r	r	+	r	+	r	+	+	r(+)	r(+)	- (r)
II	+	+	+	+	+	r	+	+	+	r	+	r	+	r	+	r	+	r(+)	r(-)
III	+	+	+	+	+	+	r	r	-	-	r	r	+	r	r	r	r(-)	r(-)	r(-)

All: 4 个优势种的数量 Symbolizes the number of all four species. +: 聚集分布 Clumped; -: 均匀分布 Regular; r: 随机分布 Random; r(+): 随机分布多于聚集分布 There were more random (r) points than clustered (+) points; +(r): 聚集分布多于随机分布 There were more clustered (+) points than random (r) points; r(-): 聚集分布多于均匀分布 There were more random (r) points than regular (-) points; -(r): 均匀分布多于聚集分布 There were more regular (-) points than random (r); 尺度 0 表示点在栏栅内 Scale=0 means that the points were within the cells; 0 表示无数据 0 meant that no point in the study region; Monte Carlo 置信区间为 95% Monte Carlo confidence was constructed at the 95% confidence level (19 simulations).

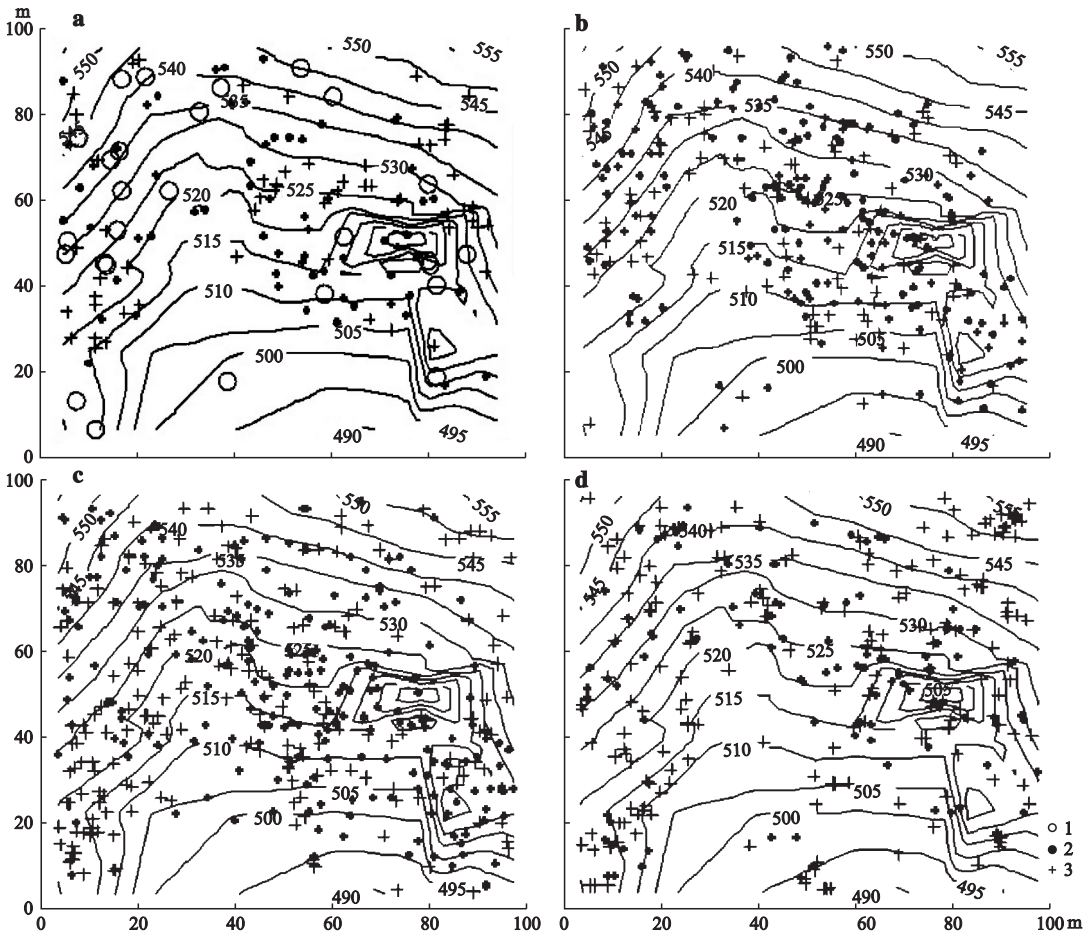


图2 4个优势种的空间分布格局
Fig.2 Spatial distributions of four dominant species.

1) I亚层个体 Individuals of layer I; 2) II亚层个体 Individuals of layer II; 3) III亚层个体 Individuals of layer III. a)小栎树 *B. minius*; b)东女贞 *L. japonicum*; c)铁榄 *S. pedunculata*; d)广西密花树 *R. kwangsiensis*.

些尺度上呈均匀分布.

2.2 常绿落叶阔叶混交林不同林层优势种的空间相关性

在森林生态系统中,幼树获得光资源的机会较少,光的竞争是物种竞争的重要方面^[18].其中,树高比其他生态因子更敏感^[3,19].考虑到I亚层与III亚层的直接竞争较少,本文选取I亚层与II亚层、II亚层与III亚层的优势种进行种间相关分析(表2).

由表2可知,第III亚层的小栎树与第II亚层4个优势种的相关性波动较大,说明土壤、水分等环境因子不是小栎树小树生长的主要限制因子,光资源是其空间格局形成的主要限制因子,而小栎树的叶形和冠幅能使其在林下很好地利用光资源构建种群.第III亚层的东女贞与第II亚层4个优势种的相关性呈显著正相关,表明其小树的耐阴性较强,使东女贞种群能在林下很好地发育、更新,不同林层的空间分布均以聚集分布为主.第III亚层的铁榄与第II

亚层4个优势种的相关关系不明显,其他优势种群的存在对其种群发育更新没有显著的影响,可能是在喀斯特常绿落叶阔叶林中,光资源不是铁榄种群生长的限制性因子.第III亚层的广西密花树与第II亚层4个优势种在<20 m尺度基本没有相关性,20~50 m表现出显著负相关,说明其耐阴性相对较弱,种群的建成需要较强的光环境,因此,广西密花树以斑块分布为主,种群生长受其他优势种群影响较大.

3 讨论与结语

研究表明,物种在较低的林层中呈明显的聚集分布,而在较高的林层中呈随机或者均匀分布格局,聚集度也随林层的增高而降低^[18,19].喀斯特常绿落叶阔叶混交林优势种不同林层的空间分布格局并不完全符合这一规律.在<25 m尺度时,除小栎树外,其他3个优势种都不符合这一规律.例如,东女贞和

表 2 4 个优势种不同林层的空间相关关系
Tab.2 Intra- and interspecific spatial association of four dominant tree species at each class

垂直结构 vertical structure		尺度 Scale (m)																		
Layer I	Layer II	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	15-20	21-30	31-50
小栎树	小栎树 ^{a)}	r	r	r	r	r	r	r	r	r	+	+	+	r	r	r	r	r(+)	r(+)	r(+)
	东女贞 ^{b)}	r	+	r	+	r	r	r	+	+	+	r	r	r	r	r	r	+(r)	+(r)	r(+)
	铁榄 ^{c)}	r	r	r	r	r	r	+	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r(+)	r(+)	r(+)
	广西密花树 ^{d)}	+	+	+	+	r	+	+	+	+	r	+	r	r	r	r	r	r(+)	r(+)	r(-)
Layer II	Layer III	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	15-20	21-30	31-50
小栎树	小栎树	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	+	r	r	+(r)	r(+)	r(+)
	东女贞	+	+	+	+	+	+	r	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+(r)	+(r)	r(+)
	铁榄	r	r	r	r	r	r	+	r	r	+	+	r	r	r	r	r	r(+)	r	r(-)
	广西密花树	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	-(r)	r(-)
东女贞	小栎树	+	r	r	r	+	+	+	r	r	r	r	r	r	r	+	+	r	r	r(-)
	东女贞	r	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	r(+)
	铁榄	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
	广西密花树	r	r	r	-	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r(-)	-(r)	r(-)
铁榄	小栎树	-	-	r	r	r	r	+	+	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r(+)
	东女贞	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	r(+)
	铁榄	r	r	r	r	r	r	+	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r(-)	r(-)
	广西密花树	r	r	r	r	r	r	r	-	-	r	r	r	r	r	r	-	-(r)	-(r)	-(r)
广西密花树	小栎树	r	r	r	r	r	r	r	r	r	+	+	+	+	+	+	+	+(r)	r(+)	r(-)
	东女贞	r	r	r	r	r	r	+	+	r	+	+	+	r	r	+	+	+(r)	+(r)	r(+)
	铁榄	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	+	r	r	r	r	r	r	r
	广西密花树	+	+	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r(-)	r(+)	-(r)

a)小栎树 *B. minius*; b)东女贞 *L. japonicum*; c)铁榄 *S. pedunculata*; d)广西密花树 *R. kwangsiensis*. +:显著正相关 Positive association; -:显著负相关 Negative association; r:无相关 No association; r(+):无相关多于显著正相关 There were more no association (r) than positive association (+); +(r):显著正相关多于无相关 There were more positive association (+) than no association (r); r(-):无相关多于显著负相关 There were more no association (r) than negative association (-). Monte Carlo 置信区间为 95% Monte Carlo confidence was constructed at the 95% confidence level (19 simulations).

铁榄在<25 m 尺度时Ⅲ亚层呈随机分布的尺度比Ⅱ亚层多,广西密花树Ⅲ亚层随机分布的尺度多,而且还出现均匀分布;在≥25 m 尺度时,4 个物种不同林层的空间分布格局基本呈随机分布. 由表 1 可看出,每个树种不同林层在<10 m 尺度呈显著的聚集分布,>25 m 尺度呈随机分布,甚至有些尺度还呈均匀分布,10~25 m 内则为聚集分布向随机分布过渡,且不同的种群聚集分布向随机分布的临界尺度不同. 物种的空间分布格局形成一般与物种亲代的种子散布习性^[20]、种内或种间竞争以及动物摄取相关^[21]. 喀斯特森林由于岩石裸露度高、地形起伏较大,微地形环境复杂、土壤分布极度不均、小生境异质性强,植物种子成熟扩散过程中,部分种子散落在裸露的岩石表面失去萌发机会,或因物理作用随机分散在岩石周围. 当雨水来临时,较轻的种子随水流散布到距离母株更远的地方或小洼地,其空间分布格局本研究发生了较大的改变,如小栎树的蒴果有翅,风媒作用使其种子的分布格局更趋向随机分布,

但本研究中其小树阶段在 13 m 尺度以下表现为显著的聚集分布;铁榄的果实较大,因重力作用主要分布母树周围,而其小树阶段在 11 m 以下呈聚集分布. 因此,第Ⅲ亚层树种在小尺度上呈聚集分布,但由于裸岩和土壤分布的随机性和离散性,使得物种的空间分布格局在大尺度上表现出随机性. 随着植株的生长,物种的自疏现象使较高林层呈随机或均匀分布格局,然而,喀斯特山区小地形的起伏较大,物种空间垂直结构不同,使得水平距离较近的物种不存在明显的竞争关系,较高林层的物种也呈聚集分布现象. 因此,尽管不同物种的生物学特性有所差异,但空间分布格局具有一定的相似性. 这说明在喀斯特森林中,生境的高度异质性是影响物种空间分布格局形成的重要因素之一.

种间相关通常是由于群落生境的差异影响了物种的分布,体现了物种间的竞争关系以及对生境分化的反应^[22]. 喀斯特森林由于微地形复杂,光照、土壤水分和养分等生境特征的不均匀性、不连续性和

复杂多样,以致即使同一地段、坡位、坡向的小生境,其类型和特征也可能存在十分明显的差异。在某些尺度上,物种间对资源利用的相似性导致生态位分化,物种之间表现出显著负相关;而某些尺度上资源充足或物种的微生态位不同,使得物种间和谐共存,甚至出现伴生现象。如东女贞(Ⅱ亚层)与小栎树(Ⅲ亚层)在1 m尺度上表现为显著负相关,2~5 m无相关,6~7 m为显著正相关, ≥ 8 m又表现为无相关;广西密花树(Ⅱ亚层)与东女贞(Ⅲ亚层)的相关关系在显著正相关与无相关之间波动等。因此,在进行人工植被恢复时,除需要选择合适的乡土树种外,还要根据不同的生境特征采用不同的种群密度和空间格局,选择种间相关性较高的物种混交,并对选定种幼苗期进行适当的光资源干扰,从而最大限度地提高资源的利用率和植被恢复的成功率。

O-ring 函数和 Ripley 的 K 函数在了解物种空间分布格局上有着细微差别;O-ring 函数通过发生频率来分析空间格局,比 Ripley 的 K 函数更能直观地表现出某一特定尺度上物种的空间分布类型或物种间相关关系。如要了解某一尺度上物种的空间格局与相关关系,前者更优于后者。不过,不管利用哪种二阶统计方法分析种群的空间格局,最重要的是零模型的选择,应该根据不同的情况选择不同的零模型^[9]。此外,在分析喀斯特山区物种的空间分布格局和种间相关关系时,分析区域的形状尤为重要。由于岩溶区岩石的裸露面积大,种子落在裸岩上无法生长发育,当采用 CSR 或其他零模型时,模拟点会随机落在样地内任意区域,包括物种不能生长的区域,从而使得置信区间不准确,导致结果不能真实地反映群落的空间分布格局与种间相关关系。因此,建议在研究喀斯特山区空间分布格局时,当研究区域岩石裸露面积太大或某一区域存在大岩石,应标识出岩石的坐标和形状,作为物种不可分布的区域。在喀斯特山区研究物种的空间分布格局中,裸岩所带来的差异性以及临界面积的研究将是一个值得探讨的问题。

致谢 外业调查得到中国科学院亚热带农业生态研究所、中国科学院华南植物园和木论自然保护区管理局的大力支持,衷心感谢!

参考文献

- [1] Schurr FM, Bosssdorf O, Milton SJ, *et al.* Spatial pattern formation in semi-arid shrubland: A priori predicted versus observed pattern characteristics. *Plant Ecology*, 2004, **173**: 271–282
- [2] Hao ZQ, Zhang J, Song B, *et al.* Vertical structure and spatial associations of dominant tree species in an old-growth temperate forest. *Forest Ecology and Management*, 2007, **252**: 1–11
- [3] Chen J, Bradshaw GA. Forest structure in space: A case study of an old growth spruce-fir forest in Changbaishan Natural Reserve, PR China. *Forest Ecology and Management*, 1999, **120**: 219–233
- [4] Druckbrod DL, Shugart HH, Davies I. Spatial pattern and process in forest stands with in the Virginia piedmont. *Journal of Vegetation Science*, 2005, **16**: 37–48
- [5] Nathan R. Long-distance dispersal of plants. *Science*, 2006, **313**: 786–788.
- [6] Tang M-P (汤孟平), Zhou G-M (周国模), Shi Y-J (施拥军), *et al.* Spatial patterns in evergreen broad-leaved forest in Tianmu Mountain, China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2006, **30** (5): 743–752 (in Chinese)
- [7] Zhao C-M (赵常明), Chen Q-H (陈庆恒), Qiao Y-K (乔永康), *et al.* Structure and spatial pattern of a natural *Abies faxoniana* population on the eastern edge of Qinghai-Tibetan plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2004, **28** (3): 341–350 (in Chinese)
- [8] Condit R, Ashton PS, Baker P, *et al.* Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, 2000, **288**: 1414–1418
- [9] Wiegand T, Moloney KA. Rings, circles and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 2004, **104**: 209–229
- [10] Perry GLW, Miller BP, Enright NJ. A comparison of methods for the statistical analysis of spatial point patterns in plant ecology. *Plant Ecology*, 2006, **187**: 59–82
- [11] Li X-K (李先琨), He C-X (何成新), Jiang Z-C (蒋忠诚). Method and principles of ecological rehabilitation and reconstruction in fragile Karst ecosystem. *Carsologica Sinica* (中国岩溶), 2003, **22** (1): 12–17 (in Chinese)
- [12] Wang L-J (王丽君), Liang S-C (梁士楚), Li F (李峰), *et al.* Point pattern analysis of *Fraxinus guilinensis* population in Karst mountains of Guilin. *Guihaia* (广西植物), 2008, **28** (5): 633–635 (in Chinese)
- [13] Zheng Y-W (郑颖吾). Introduction of Mulun Karst Forest Region. Beijing: Science Press, 1999 (in Chinese)
- [14] Lan Y-G (兰国玉), Hu Y-H (胡跃华), Cao M (曹

- 敏), *et al.* Establishment of Xishuangbanna tropical forest dynamics plot: Species compositions and spatial distribution patterns. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2008, **32**(2): 287–298 (in Chinese)
- [15] Da L-J (达良俊), Yang Y-C (杨永川), Song Y-C (宋永昌). Population and regeneration types of dominant species in an evergreen broadleaved forest in Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province, eastern China. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 2004, **28**(3): 376–384 (in Chinese)
- [16] Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences (中国科学院植物研究所). Flora Republicae Popularis Sinicae [EB/OL]. (2010-6-22) [2010-6-22]. <http://frps.plantphoto.cn/index.asp>
- [17] Nakshizuka T. Species coexistence in temperate, mix deciduous forests. *Trends in Ecology and Evolution*, 2001, **16**: 205–210
- [18] Kohyama T. Size-structured tree populations in gap dynamics forest—The forest architecture hypothesis for the stable coexistence of species. *Journal of Ecology*, 1993, **81**: 131–143
- [19] Zhang J (张健), Hao Z-Q (郝占庆), Song B (宋波), *et al.* Spatial distribution patterns and association of *Pinus koraiensis* and *Tilia amurensis* in broad-leaved Korean pine mixed forest in Changbai Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2007, **18**(8): 1681–1687 (in Chinese)
- [20] Cao G-X (操国兴), Zhong Z-C (钟章成), Liu Y (刘芸), *et al.* The study of distribution pattern of *Camellia rosthorniana* population in Jinyun Mountain. *Journal of Biology* (生物学杂志), 2003, **20**(1): 10–12 (in Chinese)
- [21] Wiegand T, Gunatilleke S, Gunatilleke N, *et al.* Analyzing the spatial structure of a sri lankan tree species with multiple scales of clustering. *Ecology*, 2007, **88**(12): 3088–3102
- [22] Zhang G-P (张桂萍), Zhang F (张峰), Ru W-M (茹文明). Interspecific correlations among dominant populations of ligneous species in Mianshan Mountain of Shanxi. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2006, **25**(3): 295–298 (in Chinese)

作者简介 韩文衡,男,1983年生,硕士,研究实习员,主要从事恢复生态学、植被生态学研究. E-mail: hwh2222@163.com

责任编辑 李凤琴
