

大明山云贵山茉莉种群的小尺度空间格局

覃林, 温远光, 谭玲, 罗应华

(广西大学林学院, 广西 南宁 530004)

摘要: 种群的空间分布类型与空间关联性是空间格局研究的两个主要内容。应用点格局分析方法对广西大明山云贵山茉莉种群在 0~10 m 尺度上的空间格局及其随尺度的变化规律进行了研究。结果表明: 1. 云贵山茉莉种群在不同尺度 (0~10 m) 上的空间分布差异不显著, 均呈随机分布; 2. 在 0~6.5 m 尺度上, 云贵山茉莉种群 3 个龄级均匀分布特征比较明显, 而在 6.5~10 m 尺度上则为随机分布; 3. 龄级 1 和龄级 2 个体在 0~10 m 尺度上都有显著的正关联; 龄级 1 和龄级 3 个体在尺度 0~2 m 上呈正关联, 而在 2~10 m 尺度上无关联; 龄级 2 和龄级 3 个体在研究尺度上无关联。

关键词: 云贵山茉莉种群; 空间格局; 点格局分析; 大明山

中图分类号: Q948.2

文献标识码: A

空间格局是植物种群的基本特征之一。种群的空间分布类型与空间关联性 (spatial association) 是空间格局研究的两个主要内容^[1]。前者包括集群分布、随机分布和均匀分布 3 种基本类型, 后者则有空间正关联、空间无关联和空间负关联 3 种基本方式; 相应地, 集群分布和空间正关联体现了种群内部正向 (相互有利) 的生态关系, 均匀分布和空间负关联反映了种群内部负向 (相互排斥) 的生态关系, 随机分布和空间无关联则意味着种群内部没有明确的生态关系^[2-3]。

森林群落建群种的分布格局是群落结构的重要特征, 建群种群不同龄级个体的分布格局及其相互关系是种群和群落与环境长期相互作用的结果, 是种群结构、群落结构合理性的体现, 也是种群和群落动态与稳定性的标志^[4]。格局和尺度的概念无疑是相互缠绕在一起的。实际上, 植物主要是和它同种 (intraspecific) 或异种 (interspecific) 的邻近个体 (immediate neighbours) 相互作用, 邻居植物 (neighbour plant) 对目标植物 (target plant) 的影响不论是在地上还是在地下都是明显存在的; 相反, 目标植物

受到局部范围之外的个体的影响不大; 也就是说, 物种小尺度空间结构影响着种群或群落的动态及有关的生态学过程^[5]。

云贵山茉莉 (*Huodendron biaristatum*) 是我国亚热带常绿阔叶林群落中的重要组成成分, 由它构成的云贵山茉莉林是广西常绿阔叶林的主要群系^[6]。在桂东北, 云贵山茉莉林常分布于海拔 500 m 以下的谷地或溪谷边缘潮湿的环境, 在广西大明山, 它可分布到海拔 1 200 m 左右的中山山地, 并成为山地常绿阔叶林的优势种或共优势种, 温远光^[7]研究了该种群的年龄结构及动态。

本文以广西大明山云贵山茉莉群落中的云贵山茉莉种群为研究对象, 选择 0~10 m 的空间尺度域, 利用点格局分析方法定量分析云贵山茉莉种群的空间格局及其随尺度的变化规律, 旨在从空间格局这个基本特征认识云贵山茉莉种群的某些生态学性质或过程, 为亚热带常绿阔叶林退化生态系统的恢复、生物多样性保护与维持等提供参考依据。

收稿日期 (Received date): 2007-11-30; 改回日期 (Accepted): 2008-04-28.

基金项目 (Foundation item): 广西大学博士科研启动基金 (2004)。[Doctor Scientific Research Start Foundation of Guangxi University (2004).]

作者简介 (Biography): 覃林 (1967-), 男, 湖北宣恩人, 博士, 副教授, 主要从事森林生态学研究。[Qin Lin (1967-), male, Xuan'en county of Hubei province, Doctor, associate professor, major in the research of forest ecology.] Tel 0771-3275083, E-mail nihai@gxu.edu.cn

1 研究地与样地

大明山自然保护区位于广西中南部, $23^{\circ}24' \sim 23^{\circ}30'N$, $108^{\circ}20' \sim 108^{\circ}24'E$, 北回归线横贯其中。保护区呈西北至东南不规则长方形, 南北长 21 km, 东西宽 19 km, 一般海拔 1 200 m 左右, 主峰龙头山海拔 1 760.4 m, 相对海拔 1 563 m, 是广西中部最高的山峰。云贵山茉莉群落分布于大明山北段的天坪区。天坪区是大明山保护区的核心区, 海拔 1 200 m 左右; 年平均温度为 $14 \sim 19^{\circ}C$, 最低温度为 $-8^{\circ}C$; 年平均降水量 2 511 mm, 丰水年达 2 827.4 mm; 土壤为山地黄壤。

在天坪区典型设置一块面积 $40\text{ m} \times 20\text{ m}$ 的云贵山茉莉群落样地。样地海拔 1 000 m, 坡度 35° , 坡向西北向。群落乔木层平均高度为 22 m, 主要植物有云贵山茉莉、长叶木姜子 (*Litsea elongata*)、大叶青冈 (*Cyclobalanopsis jenseniana*)、罗浮槭 (*Acer fabri*)、罗葵铃 (*Eurya loquaiana*)、泡花树 (*Meliosma cuneifolia*)、羊角杜鹃 (*Rhododendron cavaleriei*)、灌木层有阴香 (*Cinnamomum bumannii*)、草珊瑚 (*Sarcandra glabra*)、瓜馥木 (*Fissistigma oldhamii*)、云贵山茉莉、罗葵铃、大叶鱼骨木 (*Canthium simile*) 等, 草本层有毛柄短肠蕨 (*Allantodia dilatata*)、刺头复叶耳蕨 (*Arachniodes exilis*)、狭翅铁角蕨 (*Asplenium wrightii*)、瓶蕨 (*Trichomanes auriculata*)、介蕨 (*Dryopteris boryanum*)、线鳞耳蕨 (*Polystichum discretum*) 等。将样地划分 8 个 $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ 的样方, 对每个样方进行群落学调查, 记录胸径 2.5 cm 乔灌木树种的种名、高度、胸径和样方内坐标, 灌木、乔木幼树的种名、个体数、高度和盖度, 同时调查群落的环境因子。用径级确定龄级, 虽然龄级和径级是不同的, 但在同一环境下同一树种的龄级和径级对环境的反应规律具有一致性^[4-8]。参照余世孝等^[9]的方法, 依云贵山茉莉个体胸径 (DBH) 的大小分为 4 个龄级, 即龄级 1. $DBH < 5\text{ cm}$; 龄级 2. $5\text{ cm} < DBH < 10\text{ cm}$; 龄级 3. $10\text{ cm} < DBH < 30\text{ cm}$; $DBH > 30\text{ cm}$ 。样地内共有云贵山茉莉 74 株, 其中龄级 1 为 14 株, 龄级 2 为 23 株, 龄级 3 为 36 株, 龄级 4 没有个体存在。

2 研究方法

度分析点状物体平面分布格局的方法, 称点格局分析法 (point pattern analysis)。植物种群的点格局分析是以植物种的个体在空间的坐标为基本数据, 每个个体都可以视为二维空间的一个点, 这样所有个体就组成空间分布的点图, 以点图为基础进行格局分析^[11]。它可以分析各种尺度下的种群空间格局和种间关系, 在拟合分析的过程中最大限度地利用了坐标图的信息, 因而检验能力较强^[4]。

设 n 是样地内植物个体数, A 是样地面积, 则植物点间距离分布测定指标的估计值 $\hat{K}(t)$ 为^[12]

$$\hat{K}(t) = \left(\frac{A}{n^2}\right) \sum_{i=1}^n \sum_{j=1, j \neq i}^n \frac{1}{W_{ij}} I_t(u_{ij}) \quad (i \neq j)$$

式中 t 为距离尺度, 可以是大于 0 的任何值; u_{ij} 为植物个体和植物个体 j 之间的距离; 当 $u_{ij} \leq t$ 时, $I_t(u_{ij}) = 1$; 当 $u_{ij} > t$ 时, $I_t(u_{ij}) = 0$ W_{ij} 为以点 i 为圆心, 以 u_{ij} 为半径的圆落在面积 A 中的弧长与整个圆周的比值, 其为一个点 (植株) 可被观察到的概率^[11], 这里为权重是为了消除边界效应, 对具有直线边界的样地, W_{ij} 具体计算方法见文献 [12]。

实际上 $\hat{K}(t)/\pi$ 平方根在表现格局关系时更有用, 因为在随机分布下, 其可使方差保持稳定, 同时它与 t 有线性关系, 因而可定义

$$H(t) = \sqrt{\hat{K}(t)/\pi} - t$$

在随机分布下, $H(t)$ 在所有的尺度 t 下均应等于 0 若 $H(t) > 0$ 则在尺度 t 下种群为集群分布; 若 $H(t) < 0$ 则为均匀分布。

分析种群两个龄级的关系实际上是两个龄级的点格局分析, 也叫多元点格局分析^[4]。考虑两个龄级的个体在距离尺度 t 内的关系时, 其 $\hat{K}(t)$ 为^[11]

$$\hat{K}_{12}(t) = \left(\frac{A}{n_1 \times n_2}\right) \sum_{i=1}^{n_1} \sum_{j=1}^{n_2} \frac{1}{W_{ij}} I_t(u_{ij}) \quad (i \neq j)$$

式中 n_1 和 n_2 分别为龄级 1 和龄级 2 的个体数 (点数), A 、 $I_t(u_{ij})$ 和 W_{ij} 含义同前, 不同的是 i 和 j 分别代表龄级 1 和龄级 2 的个体。

显然, W_{ij} 是以龄级 1 的个体 i 为圆心来计算的; 若以龄级 2 的个体 j 为圆心, 则有 W_{ij} 因 $W_{ij} \neq W_{ji}$, 所以, $\hat{K}_{12}(t) \neq \hat{K}_{21}(t)$ 。本文用 $\hat{K}_{12}(t)$ 和 $\hat{K}_{21}(t)$ 的均值来计算龄级 1 和龄级 2 的个体在距离尺度 t 内的关系, 即

$$\begin{aligned} \hat{K}_{12}(t) &= \frac{1}{2} [\hat{K}_{12}(t) + \hat{K}_{21}(t)] \\ &= \frac{1}{2(n_1 \times n_2)} \left[\sum_{i=1}^{n_1} \sum_{j=1}^{n_2} \frac{1}{W_{ij}} I_t(u_{ij}) + \right. \end{aligned}$$

$$\sum_{j=1}^{n_2} \sum_{i=1}^{n_1} \frac{1}{W_{ji}} I_t(u_{ji}) \Bigg]$$

同样方法, 则有

$$L(t) = \sqrt{K_{12}(t) / \pi - t}$$

当 $L(t) = 0$ 表明两个龄级在 t 尺度下无关联性; 当 $L(t) > 0$ 二者为正关联; 当 $L(t) < 0$ 二者为负关联。

为检验 $H(t)$ 或 $L(t) = 0$ 偏离零值的显著程度, 用 Monte- Carlo 拟合检验计算上下包迹线 (Envelopes), 即置信区间。拟合次数对 95% 的置信水平应为 20 次, 99% 的置信水平就为 100 次^[10]。

3 研究结果

3.1 云贵山茉莉种群的空间分布

广西大明山自然保护区云贵山茉莉种群 73 个个体在样地中的分布点图见图 1。用点格局分析法分析该种群空间格局时, 取距离尺度 t 间隔为 1, t 最大值为 10, Monte- Carlo 拟合检验的上下包迹线置信水平为 95%, 点格局分析结果见图 2。从图 2 可明显看出, 云贵山茉莉种群空间分布在研究尺度 0~10 内均呈随机分布, 但在强度上比较接近均匀分布, 这与分布点图 (见图 1) 的直观感觉一致。

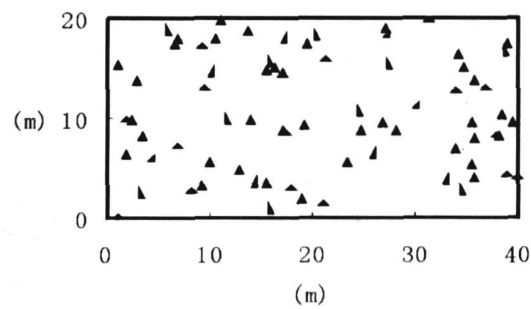


图 1 云贵山茉莉种群在样地中的分布点图
Fig. 1 Mapped point pattern of *Huodendron bariatum* population in the quadrat

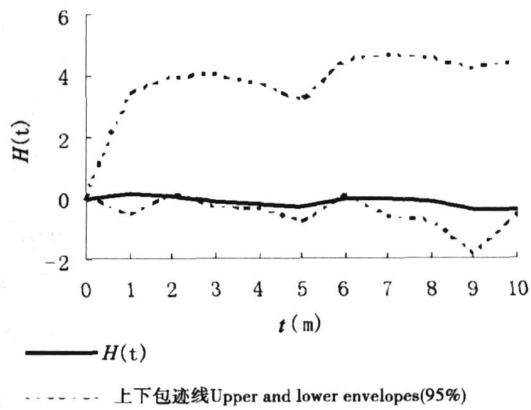


图 2 云贵山茉莉种群的空间分布类型
Fig. 2 Spatial distribution type of *Huodendron bariatum* population in the quadrat

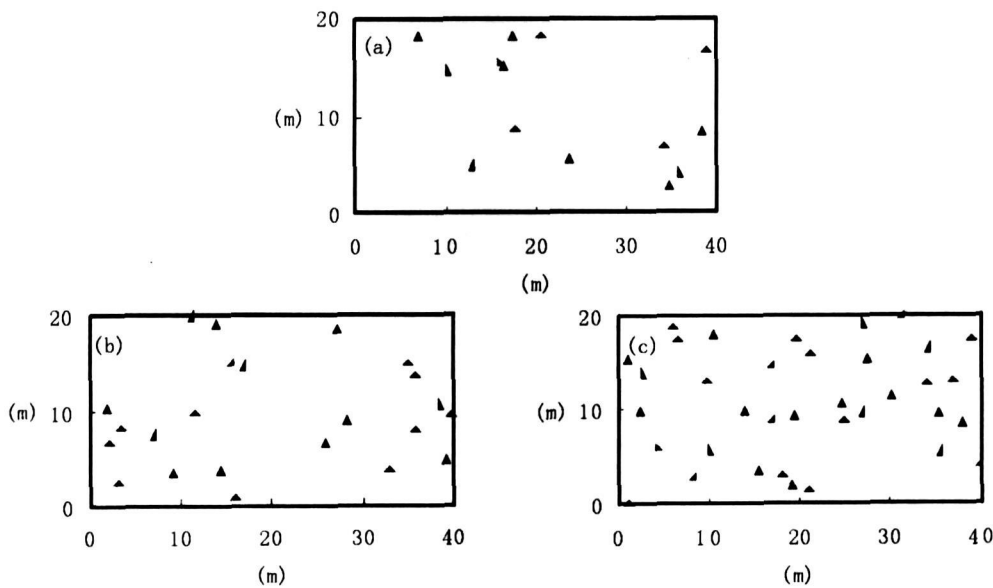


图 3 云贵山茉莉种群各龄级个体在样地中的分布点图
Fig. 3 Mapped point patterns of individuals in the quadrat for different age classes of *Huodendron bariatum* population

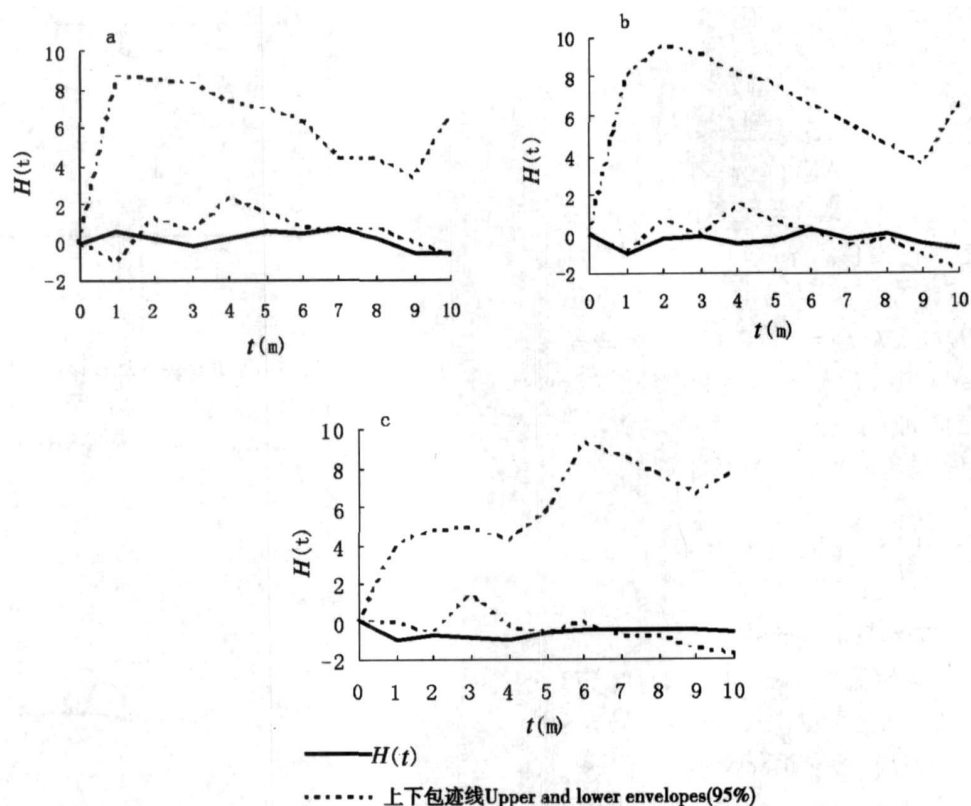


图 4 云贵山茉莉种群各龄级的空间分布类型

Fig. 4 Spatial distribution types of three age-classes of *Huodendron biaristatum* population

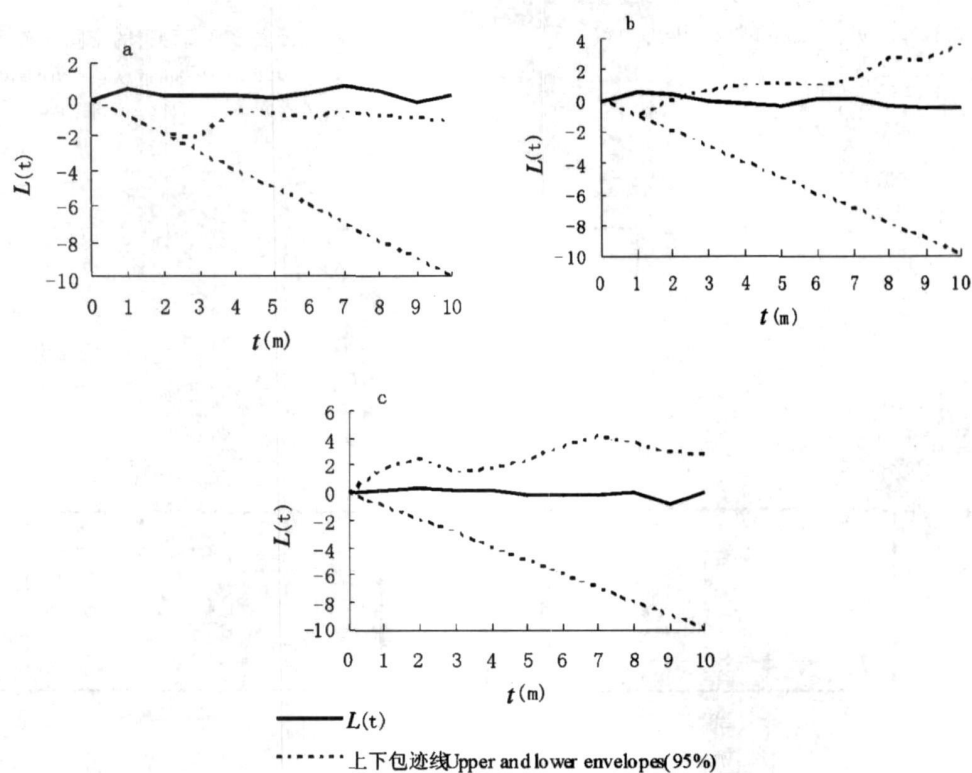


图 5 云贵山茉莉种群任意两个龄级的空间关联

Fig. 5 Spatial association of two age-classes of *Huodendron biaristatum* population

3.2 云贵山茉莉种群各龄级的空间分布

图 3 是大明山云贵山茉莉种群 3 个龄级个体在样地中的分布点图, 图中 (a)、(b)、(c) 分别代表龄级 1 (14 株)、龄级 2 (23 株)、龄级 3 (36 株)。从图 3 以看出, 各龄级个体明显呈非集群分布 (可能是均匀分布或随机分布), 并且也看不出分布类型与尺度的关系。点格局分析结果表明, 龄级 1 的个体在 0~1.5 m 尺度内为随机分布, 当尺度 > 1.5 m 后, 则为均匀分布 (图 4a); 对于龄级 2 尺度在 < 6 m 时, 基本是随机分布, 而尺度 > 6 m 时变为随机分布 (图 4b); 龄级 3 在 0~6.5 m 尺度上呈均匀分布, 但在尺度 6.5~10 m 上其个体又呈随机分布 (图 4c)。

3.3 云贵山茉莉种群各龄级间的空间关系

云贵山茉莉 3 个龄级间的相互关系分析结果见图 5, 其中, a 为龄级 1 和龄级 2 之间的关系图, b 为龄级 1 和龄级 3 之间的关系图, c 为龄级 2 和龄级 3 之间的关系图。由图 5 可知, 在尺度为 0~10 m 上, 龄级 1 和龄级 2 个体之间关系达到显著正关联; 龄级 1 和龄级 3 在 0~2 m 尺度上呈正关联, 而在尺度大于 2 m 后, 两者之间关联性不显著; 龄级 2 和龄级 3 的关系是在研究尺度上关联性均不显著。

4 讨论与结论

小尺度空间结构的研究是 Stowe 和 Wade^[13]提出的, 对草地群落而言, 它是研究几厘米内的格局规模、种间关系以及环境因子的作用等^[14]。然而, 对于森林群落来说, 距离尺度在多大范围内界定为小尺度没有见文献报道; 但是, 张金屯和孟东平^[4]认为, 在森林群落格局分析中, 样地的边长应在 50 m 以上, 因为 < 50 m, 大尺度的格局可能被忽略; 那么, 点格局分析时的距离尺度是在 25 m 以上。因此, 本文运用点格局分析方法, 定量分析广西大明山云贵山茉莉种群在尺度 10 m 内的空间格局可算是小尺度格局。

物种小尺度空间结构形成的主要因素有生境的空间异质性、植物繁殖体的传播、植物之间的相互作用、生物环境 (动物和微生物) 的作用、外界干扰的作用和多因子综合作用^[14]。大明山云贵山茉莉种群的空间分布在尺度 0~10 m 范围内呈随机分布, 说明自然环境条件对该种群格局形成的作用较小; 该种群 3 个龄级个体的空间分布在 < 6.5 m 尺度时基本上以均匀分布为特征, 而在 > 6.5 m 后呈随机

分布; 这种分布规律主要是因为种群同一龄级的个体对环境等条件的基本要求和适应性是一致的, 由于种内个体间竞争而在尺度 0~6.5 m 上呈均匀分布, 但在 6.5~10 m 尺度上, 又因个体偏少而趋于随机分布。

大明山云贵山茉莉龄级 1 与龄级 2 的关系是显著的正关联, 但龄级 1 与龄级 3 以及龄级 2 与龄级 3 的关联性则不显著, 说明该种群两个龄级的形体大小差异越大, 龄级间的正关联关系就越弱。据此推测, 云贵山茉莉母株产生的新生个体可能不是集中分布在母株的附近, 而倾向于分布在与母株保持一定距离的地方, 越是高大的母株越容易产生排斥。这种现象可能源于种内竞争的非对称作用, 即差异愈显著的植株, 它们的竞争作用对弱小竞争者愈加不利, 并导致弱小竞争者的生长发育迟滞或死亡^[15]。

不论从生物学还是生态学上来讲, 植被小尺度空间结构的研究应该把植物作为中心, 确定适当的尺度和采取合理的空间统计方法^[14]。点格局分析方法就是以植物个体为中心, 可以分析不同尺度下种群的空间分布特征及龄级间 (或物种间) 的关系, 因而在空间格局分析方面具有明显的优越性。我国学者已运用点格局分析法研究了森林或草地物种的种群分布格局或空间关联性^[3, 4, 12, 14, 16], 但总的来看, 点格局分析在实践中用的还较少, 应进行广泛的尝试。

参考文献 (References)

- [1] Zhang Jintun. Quantitative Ecology [M]. Beijing: Science Press, 2004. [张金屯. 数量生态学 [M]. 北京: 科学出版社, 2004.]
- [2] Brisson J, Reynolds JF. The effects of neighbors on root distribution acrosetebush (*Larrea tridentata*) population [J]. *Ecology*, 1994, 75: 1693~1702
- [3] Yang Hongxia, Zhang Jintun, Wu Bq, et al. Point pattern analysis of *Artemisia ordosica* population in the Muus sandy land [J]. *Journal of Plant Ecology*, 2006, 30(4): 563~570 [杨洪晓, 张金屯, 吴波, 等. 毛乌素沙地油蒿种群点格局分析 [J]. 植物生态学报, 2006, 30(4): 563~570]
- [4] Zhang Jintun, Meng Dongping. Spatial pattern analysis of individuals in different age classes of *Larix principis-rupprechtii* in Luyamountain reserve, Shanxi, China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(1): 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 [J]. 生态学报, 24(1): 35~40]
- [5] Liu Zhengua, Li Zhenqing. Perspectives on small scale spatial structure of plant species in plant communities [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29(6): 1020~1028 [刘振国, 李镇清. 植物群

- 落中物种小尺度空间结构研究 [J]. 植物生态学报, 2005, 29(6): 1020~ 1028]
- [6] Zhang Yaohong LiXinxian Comparative analysis of the main formations of evergreen broadleaved forest in north-eastern Guangxi [J]. *Journal of Guangxi Agricultural College*, 1991, (4): 97~ 108 [张耀忠, 李信贤. 桂东北常绿阔叶林主要群系的比较研究 [J]. 广西农学院学报, 1991, (4): 97~ 108]
- [7] Wen Yuanguang Preliminary studies on the structure and dynamics of *Huodendron bariastatum* population in Daming mountain [J]. *Journal of Guangxi Agricultural University*, 1998, 17(2): 124~ 130 [温远光. 大明山云贵山茱萸种群结构和动态的初步研究 [J]. 广西农业大学学报, 1998, 17(2): 124~ 130]
- [8] Frost I. Rydin H. Spatial pattern and size distribution of the animal dispersed *Quercus rubra* in two spruce-dominated forests [J]. *Ecology*, 2000, 7: 38~ 44
- [9] Yu Shixiao Zang Runguo Jian Youxu Species richness abundance relationships in four tropical forests on altitudinal gradient in Bawangling natural reserve Hainan [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, 25(3): 291~ 297 [余世孝, 臧润国, 蒋有绪. 海南岛霸王岭不同热带森林类型的种-个体关系 [J]. 植物生态学报, 2001, 25(3): 291~ 297]
- [10] Ripley BD. Modelling spatial pattern [J]. *Journal of the Royal statistical Society. Series B*, 1977, 39: 172~ 192
- [11] Diggle PJ. Statistical Analysis of Spatial Point Patterns [M]. New York: Academic Press, 1983.
- [12] Tang Mengping Tang Shouzheng Lei Xiangdong *et al*. Edge correction of Ripley's $K(d)$ function on population spatial pattern analysis [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(8): 1533~ 1538 [汤孟平, 唐守正, 雷相东, 等. Ripley's $K(d)$ 函数分析种群空间分布格局的边缘校正 [J]. 生态学报, 2003, 23(8): 1533~ 1538]
- [13] Soli P, Prati D. Intraspecific aggregation alters competitive interactions in experimental plant communities [J]. *Ecology*, 2001, 82: 319~ 327
- [14] Liu Zhenguo Li Zhenqing Fine scale spatial pattern of *Artemisia frigida* population under different grazing intensities [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(1): 227~ 234 [刘振国, 李镇清. 不同放牧强度下冷蒿种群小尺度空间格局 [J]. 生态学报, 2004, 24(2): 227~ 234]
- [15] Hou Jihua Huang Jianhui Ma Keping Eleven-year population growth dynamics of major species in a *Quercus liaotungensis* forest in the Dongling mountains, northern China [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28(5): 609~ 615 [侯继华, 黄建辉, 马克平. 东灵山辽东栎林主要树种种群 11 年动态变化 [J]. 植物生态学报, 2004, 28(5): 609~ 615]
- [16] Zhang Jintun. Analysis of spatial point pattern for plant species [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 1998, 22(4): 344~ 349 [张金屯. 植物种群空间分布的点格局分析 [J]. 植物生态学报, 1998, 22(4): 344~ 349]

Fine-scale Spatial Pattern of *Huodendron bariastatum* Population in Daming Mountain Nature Reserve, Guangxi

QIN Lin, WEN Yuanguang, TAN Ling, LUO Yinhua

(Forestry College of Guangxi University, Nanning 530004, China)

Abstract Spatial distribution type and spatial association are two main contents of spatial pattern of population. Fine-scale (0~ 10 m) spatial pattern of *Huodendron bariastatum* population in Daming mountain nature reserve, Guangxi and its scaling principles were studied using the method of point pattern analysis. The results showed that: (1) The spatial distribution types of *Huodendron bariastatum* population at different scales (0~ 10 m) were not significantly different, and had a regular distribution pattern. (2) The spatial distributions of three age-classes of *Huodendron bariastatum* population were regular at 0~ 6.5 m scales, but random at 6.5~ 10 m. (3) At the scale range of 0~ 10 m, the relationship between individuals in age-class 1 & 2 of *Huodendron bariastatum* population was a positive spatial association. The spatial association of age-class 1 & 3 of this population was positive at 0~ 2 m scales, but independent spatial association at 2~ 10 m scales. Independent spatial association of age-class 2 & 3 was existed at all scales examined.

Key words *Huodendron bariastatum* population; spatial pattern; point pattern analysis; Daming mountain nature reserve