香格里拉普达措国家公园长苞冷杉 种群空间分布格局及关联性

顾荣'张彩彩'*和正华'杨荣'陈瑶'冯萍'斯那取宗'赵冬莲'益西央初'吴俊华'林露湘'

(¹大理大学东喜玛拉雅研究院,云南大理 671003;²香格里拉普达措国家公园管理局,云南迪庆 674499;³中国科学院西双版 纳热带植物园热带森林生态学重点实验室,昆明 650201)

> 植物种群不同发育阶段的空间分布格局及关联性能够反映植物种群的现状和发 摘 要 展趋势,并揭示其背后潜在的生态过程。本研究以云南省香格里拉普达措国家公园亚高山 寒温性针叶林 1 hm²永久固定监测样地内的优势种长苞冷杉(Abies georgei)为对象,分析其 种群径级结构,并采用 Ripley L 函数探究其不同发育阶段空间分布格局及相互关联性。结 果表明:(1)长苞冷杉的径级结构呈"金字塔"型分布,幼树(1 cm≤DBH<5 cm)、中树(5 cm ≤DBH<15 cm)和成树(DBH≥15 cm)个体数量分别占整个种群数量的47.42%、31.55%和</p> 21.03%,种群结构为增长型,更新状态良好;(2)不同发育阶段长苞冷杉的空间分布格局存 在差异。以完全空间随机为零模型,幼树和中树分别在 0~45、0~35 m 的尺度上呈显著的 聚集分布;成树在所有尺度上呈随机分布;以异质泊松点过程为零模型去除生境异质性的 效应后,幼树、中树和成树基本在所有尺度上呈随机分布,说明生境异质性是导致长苞冷杉 种群不同径级空间聚集分布的主要原因;(3)幼树与中树在邻体尺度上呈显著正相关空间 关联,幼树与成树、中树与成树均在邻体尺度上呈显著的负相关空间关联,并随着尺度的增 大而逐渐减弱,最后呈不相关空间关联。潜在的负密度制约机制驱动长苞冷杉从幼树和中 树的聚集分布转为成树的随机分布;长苞冷杉幼树和中树可能受同样的生境过滤影响而呈 聚集分布,并导致二者呈现正相关空间关联,而潜在的成树对中树的不对称竞争以及潜在 的专一性病原菌和害虫对幼树的攻击可能导致成树与中树、成树与幼树的负相关空间关 联。

关键词 空间点格局; Ripley L 函数; 空间关联性; 零模型; 生境异质性

Population spatial distribution pattern and association of *Abies georgei* in Shangri-La **Potatso National Park.** GU Rong¹, ZHANG Cai-cai^{1*}, HE Zheng-hua², YANG Rong², CHEN Yao², FENG Ping², SINA Qu-zong², ZHAO Dong-lian², YIXI Yang-chu², WU Jun-hua², LIN Lu-xiang³ (¹Institute of Eastern-Himalaya Biodiversity Research, Dali University, Dali 671003, Yunnan, China; ²Potatso National Park Administration of Shangri-La, Diqing 674499, Yunnan, China; ³CAS Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201, China).

Abstract: The spatial distribution pattern and association of plant species at different developmental stages can reflect the status and growth trend of plant populations, and also can uncover the underlying ecological processes. We investigated the population of *Abies georgei* in a 1-hm² dynamic plot, which was the dominant species in the subalpine cold temperate coniferous forest in Shangri-La Potatso National Park. We analyzed the diameter class structure of *A. georgei*, and the spatial distribution pattern for each of the three different developmental stages of *A. georgei* popu-

NSFC-云南省联合基金(U1902203)和国家自然科学基金项目(31860164)资助。

收稿日期: 2021-03-04 接受日期: 2021-08-21

^{*} 通讯作者 E-mail: zhangcc@ eastern-himalaya.cn

lation and their spatial associations using Ripley's L function. We found that: (1) The diameter class structure of A. georgei population presented a form of pyramid. The individual number of saplings (1 cm $\leq DBH < 5$ cm), mid-sized trees (5 cm $\leq DBH \leq 15$ cm), and adults ($DBH \geq 15$ cm) accounted for 47.42%, 31.55%, and 21.03% of the total abundance, respectively, indicating a growing population with a good natural regeneration status. (2) The spatial distribution of A. georgei populations differed among different developmental stages. Results from the analysis with complete spatial randomness null model showed that saplings and mid-sized trees tended to be significantly aggregated at 0-45 m and 0-35 m scales respectively, and that adults were randomly distributed at all the scales. We used the heterogeneous Poisson process null model to eliminate the effects of habitat heterogeneity and found that saplings, mid-sized trees and adults were randomly distributed at all the scales. This result indicated that habitat heterogeneity was the main reason for the aggregation of A. georgei population at different developmental stages. (3) Saplings showed positive spatial correlation with mid-sized trees at neighborhood scale. Both were negatively correlated with adults at the neighborhood scale, but such negative correlation turned to be weakened and uncorrelated with increasing spatial scale. The potential negative densitydependence effect may result in the shift of spatial distribution from spatial aggregation for saplings and mid-sized trees to randomness for adults. The aggregated spatial pattern and the resulting positive correlation between saplings and mid-sized trees may be both resulted from habitat filtering. The negative spatial correlation between adults and saplings/mid-sized trees might be caused by the potential asymmetrical competition of adults with mid-sized trees and the attack of specific pathogens and pests on saplings.

Key words: spatial point pattern; Ripley's *L* function; spatial association; null model; habitat heterogeneity.

植物种群是组成植物群落的基本单元,植物种 群的空间分布格局及种间关联性能够反映植物种群 的现状、发展趋势及其背后潜在的生态过程,对理解 群落动态和物种共存机制具有重要意义(Arista, 1995;Wiegand *et al.*,2003;Wang *et al.*,2009;Muvengwi *et al.*,2018)。

植物种群的空间分布格局受种群自身生物学特 性、种内与种间关系和环境异质性等多种生物和非 生物因子的影响(张金屯,1998;Wiegand et al., 2009;Bagchi et al.,2011)。种群空间分布格局在一 定程度上可以反映水平空间上个体之间及个体与环 境之间的相互关系(郑元润,1997),因此不同种群 的空间分布格局差异共同决定了群落组成的空间异 质性。基于种群的空间分布格局可以推导塑造其形 成的多种生态过程,进而为理解群落组成格局形成 的生态学机制提供依据(Condit et al.,2000;Wiegand et al.,2004)。例如,植物种群的空间分布经常和环 境异质性紧密相关,能够反映生态位分化在塑造群 落组成格局中的作用(Harms et al.,2001;John et al.,2007)。

目前,生态学家普遍认为,扩散限制、生境过滤 和负密度制约等生态过程是驱动种群空间分布格局 形成的主要驱动力(Plotkin et al., 2002; Lan et al., 2009;Lin et al., 2011)。扩散限制和生境异质性通 常会导致植物种群呈非随机的空间聚集分布(Getzin et al., 2008; Lin et al., 2011)。例如, Li 等(2009) 发现,生境异质性和扩散限制是影响鼎湖山常绿阔 叶林树种种群聚集分布的两个重要因素。负密度制 约通常导致树种种群的空间格局从较小径级的聚集 分布转变为较大径级的随机分布甚至是均匀分布 (Lan et al., 2009; Zhu et al., 2010; Zhou et al., 2019)。例如,Zhu 等(2010)基于古田山亚热带常绿 阔叶林 24 hm²动态样地的研究发现,树种种群从幼 树到成树的空间聚集程度逐渐减弱,负密度制约是 主导这一变化的主要生态过程:Zhou 等(2019)以佛 坪国家自然保护区中落叶阔叶林为研究对象,发现 多数树种种群在小尺度上呈聚集分布,从幼树到中 树再到成树过程中聚集程度不断减小,负密度制约 导致的种群"自疏"现象是产生这一变化的主要 因素。

种群个体在不同发育阶段所经历的生态过程的 不同,会导致不同发育阶段空间分布格局发生变化 (Condit et al.,2000)。同样种群内不同发育阶段间 的相互作用,也决定了不同发育阶段间的空间关联 性(杨洪晓等,2006)。不同发育阶段间的空间正关 联性来源于对环境的共同适应性;负关联性则反映 了不同发育阶段间的负相互作用,来源于个体间的 相互竞争排斥(Getzin et al.,2006)。通过分析种群 不同发育阶段间的相互作用(王磊等,2010)。例 如,王慧杰等(2016)对天山雪岭云杉的研究发现老 龄树与幼龄树对资源的激烈竞争产生竞争排斥,所 以幼龄树与老龄之间呈显著负相关。

长苞冷杉(Abies georgei) 属松科(Pinaceae) 冷杉 属(Abies),是中国特有种,主要分布于滇西北横断 山地区、西藏东南部和四川西南部,常出现于海拔 3500~4000 m 的山地,是重要的高山林线植物,也是 组成寒温性针叶林的主要树种,在维持亚高山森林 生态系统功能中扮演着重要角色(刘庆等,2001; Panthi,2018)。本研究以云南省香格里拉普达措国 家公园内的长苞冷杉种群为研究对象,将回答如下 两个问题:(1)香格里拉普达措国家公园长苞冷杉 种群结构是否属于更新良好的增长型模式?(2)长 苞冷杉种群的空间分布格局是否随发育阶段而变 化,不同发育阶段呈现出怎样的空间关联性?本研 究将分析长苞冷杉种群的径级结构特征、不同发育 阶段的空间分布格局和空间关联性,旨在了解该地 区长苞冷杉种群生存现状及其发展趋势,并探讨驱 动长苞冷杉种群结构和空间分布格局形成的生态过 程,为该区域长苞冷杉林的保护和管理提供科学 依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

香格里拉普达措国家公园(位置:99°58′50″E— 99°58′53″E,27°50′48″N—27°50′51″N)位于青藏高 原东南缘香格里拉市东部,海拔为 3200~4159 m,该 区域最热月平均气温 13.6 ℃,最冷月平均气温-3.0 ℃,年均气温 5.9 ℃,年均降水量 633.6 mm(唐芳 林,2011;张贇等,2018),总面积约 601.1 km²。该地 区主要受高原季风气候的影响,形成了高山草甸、针 叶林、阔叶林和湿地等多种植被类型(周伟等, 2010)。其内保存着大片原始完整的云冷杉林,其 中长苞冷杉林分布面积最广,是香格里拉普达措国 家公园的重点监测和保护的植被类型。

1.2 样地调查

2020年7月,在香格里拉普达措国家公园长苞

冷杉林发育典型的地段,按CTFS(Centre for Tropical Forest Science)的技术规范(Condit, 1998),建设了一块面积为1 hm²的永久固定监测样地(100 m×100 m)(图1)。首先,用全站仪将整个样地划分为100 个10 m×10 m 的样方;其次,对样地内胸径(diameterat breast height, *DBH*) ≥1 cm 的木本植物进行挂

牌鉴定,并且记录其物种名称、坐标、生活状态和分 枝情况等信息。样地内最低海拔为 3835.5 m,最高 海拔为 3845.1 m,海拔高差为 10.4 m。经调查,样地 内共有 2018 株乔木,隶属 8 科 12 属 14 种(表 1)。 其中长苞冷杉个体数最多,为 1569 株,占样地总个 体数的 77.8%。

1.3 地形因子计算

基于样地 10 m 桩的海拔,计算 20 m×20 m 样 方的海拔、凹凸度、坡向和坡度 4 个地形因子。每个 样方 4 个顶点的平均海拔即为该样方的海拔。每个 样方的海拔减去周围 8 个样方的海拔作为该样方的 凹凸度,对于位于样地边缘的样方,凹凸度则由该样 方的海拔减去其相邻若干样方的海拔获得(Harms *et al.*,2001;Valencia *et al.*,2004)。坡度为每个样方 的任意 3 个顶点构成的 3 个平面与水平面的夹角的 平均值。坡向计算公式为:

 $Aspect = 180 - \arctan(fy/fx) \times (180/\pi) + 90 \times (fy/|fx|)$

式中,fy和fx分别是该样方从北到南和从东到西的海拔差。

1.4 种群的径级结构

按胸径大小划分径级,以1 cm ≤ DBH <5 cm 为 第 Ⅰ级, 胸径每增加5 cm 为一级, 以此类推, 共分



图 1 香格里拉普达措国家公园 1 hm²样地位置图 Fig.1 Location of the 1 hm² plot of *Abies georgei* in Shangri-La Potatso National Park

	1 21	8 8 7	1 0	
序号	种名	科名	属名	个体数
Rank	Species	Family	Genus	No. of
				individuals
1	长苞冷杉 Abies georgei	松科 Pinaceae	冷杉属 Abies	1569
2	唐古特忍冬 Lonicera tangutica	忍冬科 Caprifoliaceae	忍冬属 Lonicera	241
3	云南双盾木 Dipelta yunnanensis	忍冬科 Caprifoliaceae	双盾木属 Dipelta	73
4	峨眉蔷薇 Rosa omeiensis	蔷薇科 Rosaceae	蔷薇属 Rosa	40
5	康边茶藨子 Ribes kialanum	茶藨子科 Grossulariaceae	茶藨子属 Ribes	27
6	西南花楸 Sorbus rehderiana	蔷薇科 Rosaceae	花楸属 Sorbus	33
7	红棕杜鹃 Rhododendron rubiginosum	杜鹃花科 Ericaceae	杜鹃花属 Rhododendron	12
8	毡毛栒子 Cotoneaster pannosus	蔷薇科 Rosaceae	栒子属 Cotoneaster	8
9	铁仔 Myrsine africana	报春花科 Primulaceae	铁仔属 Myrsine	7
10	镰果杜鹃 Rhododendron fulvum	杜鹃花科 Ericaceae	杜鹃花属 Rhododendron	2
11	冰川茶藨子 Ribes glaciale	茶藨子科 Grossulariaceae	茶藨子属 Ribes	3
12	薄皮木 Leptodermis oblonga	茜草科 Rubiaceae	野丁香属 Leptodermis	1
13	高山栎 Quercus semecarpifolia	壳斗科 Fagaceae	栎属 Quercus	1
14	鲜黄小檗 Berberis diaphana	小檗科 Berberidaceae	小檗属 Berberis	1
	合计 Total			2018

表1 香格里拉普达措国家公园1hm²样地内木本植物组成

Table 1 Composition of woody plants in the 1 hm² Abies georgei forest dynamics plot in Shangri-La Potatso National Park

16级。统计各径级长苞冷杉的个体数。

通过在样地中观测发现,该区域长苞冷杉基本 上生长到胸径大于15 cm 后可以进入繁殖阶段。本 研究把长苞冷杉种群划分为3个发育阶段:幼树 (1 cm≤DBH<5 cm)、中树(5 cm≤DBH<15 cm)和 成树(DBH≥15 cm)。

1.5 种群的空间点格局分析

以种群个体在空间的坐标为基本数据,每个个体为二维空间的一个点,所有个体组成空间分布的点图,以点图为基础进行的格局分析称为空间点格局分析(张金屯,1998)。本研究使用 Ripley *L* 函数 对长苞冷杉种群 3 个径级进行空间点格局分析(张金屯,2011)。Ripley *L* 函数由 Ripley *K* 函数衍化而来,在随机分布条件下,可以使方差保持稳定,同时 与尺度 *r* 有线性关系(Ripley,1977)。Ripley *K* 函数 计算公式如下:

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

式中,*A* 为样地面积,*n* 为样地内的个体总数, u_{ij} 为个体*i*和*j*的距离;当 $u_{ij} \le r$ 时, $I_{r(u)} = 1$,当u > r时, $I_{r(u)} = 0$; W_{ij} 是以*i*为圆心、 u_{ij} 为半径的圆在面积*A*中的占比。

将 K(r)转化为 L(r):

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

通过 Monte-Carlo 检验比较不同尺度上观测的

L(r)偏离零模型的程度并计算置信区间来分析种 群空间分布格局。本研究中选取完全空间随机 (complete spatial randomness, CSR)和异质性泊松过 程(heterogeneous Poisson process, HPP)为零模型来 分析长苞冷杉不同发育阶段的空间分布格局,并检 验生境异质对空间分布格局形成的作用。完全空间 随机过程不考虑个体受生物与非生物的影响,假设 每个个体在研究区域中任一位置出现的概率相同, 个体之间相互独立,是用来判断种群空间分布格局 的主要零模型(张金屯,2004)。异质性泊松过程假 设在研究区域内目标个体的密度可以随空间位置的 变化而变化,可以作为揭示环境异质性对种群空间 分布格局影响的零模型,本研究以地形因子作为模 拟异质泊松点过程的协变量。通过比较这两个零模 型的结果可以检验生境异质性是否是种群空间分布 格局形成的主要驱动力(Diggle, 2003;张金屯, 2004) .

采用 Monte-Carlo 随机模拟 999 次进行拟合检 验,得到 99%的置信区间,并生成上下两条包迹线。 *L*(*r*)的分布高于上包迹线为显著的聚集分布;*L*(*r*) 的分布低于下包迹线为显著的均匀分布;*L*(*r*)的分 布在上下包迹线之间为显著的随机分布。

分析两个发育阶段个体间的空间关联性实际上 是基于两个发育阶段的个体在尺度 r 内的数目进行 的双变量点格局分析(张金屯等,2004),计算公式 如下:

$$K_{12(r)} = \frac{A}{n_1 n_2} \sum_{i=1}^{n_1} \sum_{j=1}^{n_2} \frac{1}{W_{ij}} I_r(u_{ij}) \ (i \neq j) \tag{3}$$

式中, n_1 和 n_2 分别代表两个不同发育阶段的个体数, i和j分别代表两个不同发育阶段的个体, u_{ij} 与 W_{ij} 的含义与公式1中相同。

同理将 $K_{12}(r)$ 转化为 $L_{12}(r)$:

$$L_{12}(r) = \sqrt{\frac{K_{12}(r)}{\pi}} - r \tag{4}$$

同理使用 Monte-Carlo 检验,随机模拟 999 次, 得到 99%的置信区间,并生成上下两条包迹线。 L_{12} (r)的分布高于上包迹线,则两者为正相关; $L_{12}(r)$ 的分布在包迹线之间,则两者无相关性; $L_{12}(r)$ 的分 布低于下包迹线,则两者为负相关。

本研究的空间点格局分析均采用 R 软件(4.0.2 版)的 spatstat 包(Baddeley *et al.*,2015)实现。

2 结果与分析

2.1 种群的径级结构

整体上长苞冷杉种群的径级结构呈典型的"金 字塔"型分布模式(图 2)。最小个体胸径为 1.02 cm,最大个体胸径为 82.26 cm。种群数量随径级增 大呈递减趋势,1~5 cm 径级的个体数量最多,为 744 株,占长苞冷杉种群总数量的 47.42%;5~15 cm 径级 个体数次之,为 495 株,占种群总数量的 31.55%;15~90 cm 径级个体数量有 330 株,占种群 总数量的 21.03%,种群为稳定增长型。

2.2 三个发育阶段的种群空间分布格局

以完全空间随机(CSR)为零模型的点格局分析 结果显示,长苞冷杉幼树、中树和成树在空间上呈现 出不同的分布格局。幼树在小于45m的尺度上呈 聚集分布,大于45m的尺度上呈随机分布;聚集强



图 2 香格里拉普达措国家公园内 1 hm²样地内长苞冷杉种 群径级结构

Fig.2 Diameter classes structures of the *Abies georgei* population in the 1 hm² plot in Shangri-La Potatso National Park

度在 0~45 m 的尺度上随尺度的增加呈先增大后减 小趋势,在空间尺度为 r=16 m 时,L(r)达到最大 值,为3.73(图 3A,图 4A);中树在空间尺度 0~35 m 内呈显著聚集分布,大于 35 m 呈随机分布,聚集强 度在 0~35 m 的尺度上呈先增大后减小趋势,在 r= 16 m 时 L(r)值达到最大,为2.83(图 3B,图 4B);成 树在 2~10 m 的尺度上呈微弱的均匀分布,整体呈 随机分布格局(图 3C,图 4C)。以异质泊松过程为 零模型的点格局分析结果显示,幼树、中树和成树整 体呈随机分布格局(图 5)。

2.3 不同发育阶段的空间关联性

幼树与中树在 0~38 m 的尺度上呈显著正相关 的空间关联,在大于 38 m 的尺度上表现为不相关; 幼树与成树在 0~20 m 的尺度上呈显著负相关,在 大于 20 m 的尺度上为不相关;中树与成树在 0~28 m 的尺度上为显著负相关,在大于 28 m 的尺度上为 不相关(图6)。整体上,大树与幼树和中树的负相



图 3 香格里拉普达措国家公园内 1 hm²长苞冷杉的空间分布散点图

Fig.3 Point maps of spatial distribution of *Abies georgei* population in the 1 hm² plot in Shangri-La Potatso National Park 注: A, 幼树; B, 中树; C, 成树。下同。





图 4 香格里拉普达措国家公园内 1 hm²样地内长苞冷杉种群空间点格局分析(以完全空间随机为零模型) Fig.4 Point pattern analysis of *Abies georgei* in the 1 hm² plot in Shangri-La Potatso National Park (based on complete spatial randomness model)



图 5 香格里拉普达措国家公园内 1 hm²样地内长苞冷杉种群空间点格局分析(以异质泊松过程为零模型) Fig.5 Point pattern analysis of *Abies georgei* in Shangri-La Potatso National Park (based on heterogeneous Poisson process)



图 6 香格里拉普达措国家公园 1 hm²样地内长苞冷杉种群的空间关联性

Fig.6 Spatial association of *Abies georgei* population in the 1 hm² plot in Xiangri-La Potatso National Park 注: A, 幼树和中树; B, 幼树和成树; C, 中树和成树。

Note: A, sapling and juvenile; B, sapling and adult; C, juvenile and adult.

关关系主要发生在 30 m 以内的尺度上,随着尺度的 增大,空间关联性变为不相关。

3 讨 论

种群的空间分布格局以及不同发育阶段间的空 间关联性可以为解析驱动种群动态的生态过程提供 启示。本研究发现:香格里拉普达措国家公园的长 苞冷杉种群径级结构稳定,更新潜力大;种群的空间 分布格局从幼树和中树的聚集分布转为成树的随机 分布,成树与幼树和中树之间在邻体尺度上存在显 著的负相关空间关联。

种群的径级结构指不同年龄的个体在种群中的 组成和装配情况,由种群个体自身生长能力和外部 环境所决定(刘贵峰等,2016;Shen *et al.*,2018)。依 据不同发育阶段个体数量的配置,可以将种群结构 分为增长型、稳定型和衰退型。香格里拉普达措国 家公园的长苞冷杉种群具有较大的更新储备,样地 内小径级个体数量远多于大径级个体数量,种群个 体数随径级的增加而减少,径级结构呈金字塔型 (图 3),这说明该种群受人类活动干扰较小,为增长 型种群,保持着稳健的更新能力(Niklas et al., 2003)。该地区长苞冷杉的种群径级结构与邻近区域白马雪山的长苞冷杉种群径级结构相似(张桥英等,2008),可能是由于两个地区具有相似的气候条件。长苞冷杉分布的区域通常冬季严寒,常有大风和大雪造成大树的树干折断,从而形成小林窗,为幼树的更新提供了良好的条件(刘庆,2004)。

种群空间分布格局是多种生态过程共同作用的 结果,通过分析种群空间分布格局及不同发育阶段 个体间的空间关联性可以探讨驱动种群空间格局形 成的潜在生态过程。目前大多数研究认为,扩散限 制、负密度制约和生境过滤等生态过程在种群空间 格局形成过程中起主要作用(Li et al., 2009; Wiegand et al., 2009; Lin et al., 2011; May et al., 2020) 小径级树木个体通常受扩散限制与生境异质性的影 响而呈聚集分布格局(Condit et al., 2000)。随着径 级增大,个体之间对资源的竞争强度增大,种内激烈 的竞争导致种群发生自疏(He et al., 2000),从而使 小径级的聚集分布逐渐转为大径级的随机分布甚至 是均匀分布(蔡飞,2000;梁爽等,2014; Shen et al., 2018)。种子受扩散限制而聚集于母树周围,种子 萌发后,幼树和中树的生境偏好导致不同生境中个 体不均匀死亡,所以中树的聚集程度通常小于幼树 (Lin et al., 2011)。种群空间分布格局具有尺度依 赖性,通常认为小尺度上受自身特性的影响,例如邻 体相互竞争和扩散限制等,在大尺度上主要受生境 异质性的影响。本研究发现以完全随机为零模型 时,长苞冷杉幼树和中树分别在较小的尺度上呈聚 集分布,大树则总体呈随机分布(图4)。长苞冷杉 从幼树和中树的聚集分布转向成树的随机分布,这 可能是由负密度制约机制驱动的,即种群密度越大, 除了种内竞争加强之外,个体受专一性病原菌、植食 性昆虫等天敌的攻击概率也越高,从而造成死亡率 升高(Janzen, 1970; Connell, 1971), 从小径级生长到 大径级,个体之间不断自疏,从而导致空间分布格局 从聚集转向随机或均匀分布。例如,Zhu 等(2010) 在古田山亚热带森林中发现,排除生境异质性的影 响后,83%树种的空间分布格局受负密度制约作用 的影响。本研究以异质泊松过程为零模型的点格局 分析发现,去除环境异质性的效应后,幼树、中树和 成树总体呈随机分布格局(图5),说明样地内的生 境异质性是影响长苞冷杉种群在各个尺度上的空间 分布格局偏离完全空间随机而发生聚集的主要驱 动力。

种内不同发育阶段间的空间关联性是对一定时 间内植物种群组成个体之间相互关系的静态描述 (王磊等,2010),是种群不同发育阶段在环境适应 性与资源竞争能力分化的结果。种群不同发育阶段 之间的空间关联性与尺度有关,在较小尺度上,树种 个体不同径级之间的关联性(正负关联性)较强,随 尺度增大,径级之间的关联性逐渐减弱(杨洪晓等, 2006;牛丽丽等,2008)。本研究发现,长苞冷杉的幼 树与中树在较小尺度上呈显著正相关的空间关联性 (图 6A),说明幼树与中树的空间分布由同类型的 环境过滤所塑造。前人对林窗大小对长苞冷杉更新 影响的研究中发现,在大、中林窗中,大龄幼树占比 较大,幼苗主要分布于光照较弱的过渡区域(刘庆 等,2002;刘庆,2004)。这说明幼苗幼树的更新主要 发生于光照条件较好的区域,例如林窗发生的区域, 幼苗在光照条件较好时,能够较迅速地成长为幼树。 幼树与成树在较小尺度上呈显著负相关的空间关联 性(图 6B),可能是由于存在 Janzen-Connell 效应,即 与成树距离较近的幼树,更容易遭受专一性病原菌 及害虫的攻击 (Janzen, 1970; Connell, 1971; Augspurger,1983)。由于中树比幼树具有更强的抵御病 虫害的能力,中树与成树在较小尺度上同样也表现 为显著负相关的空间关联性(图6C),这可能是由于 二者对限制性资源,例如光的不对称竞争所致,长苞 冷杉成树高度大于中树并对后者产生遮荫作用,从 而抑制中树生长(Canham et al., 2004),并最终对中 树产生竞争排斥效应。在较大尺度上中树与成树呈 现不相关的空间关联,说明随着尺度增大成树对中 树的竞争排斥效应将逐渐消失,这与通常认为的0~ 20 m 是树种发生竞争关系的邻体尺度是一致的 (Hubbell et al., 2001; Uriarte et al., 2004; Queenborough et al., 2007) $_{\circ}$

4 结 论

长苞冷杉种群不同发育阶段的空间分布格局及 其空间关联性具有明显的空间尺度依赖性,是由环 境异质性、负密度制约和种内不对称竞争等生态过 程共同塑造的。香格里拉普达措国家公园长苞冷杉 种群的空间分布格局反映了多种生态过程在维持种 群生存与发展上的作用。未来的研究应该致力于解 析不同生态过程在种群空间分布格局形成中的相对 作用,并上推至群落水平解析多重生态过程在群落 物种共存中的相对作用,为寒温性针叶林的保护与 管理提供科学依据。

参考文献

- 蔡 飞. 2000. 杭州西湖山区青冈种群结构和动态的研究. 林业科学, 36(3): 67-72. [Cai F. 2000. A study on the structure and dynamics of *Cyclobalanopsis glauca* population at hills around West Lake in Hangzhou. *Scientia Silvae Sinicae*, 36(3): 67-72.]
- 梁 爽,许 涵,林家怡,等. 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**(12): 1273-1282. [Liang S, Xu H, Lin JY, *et al.* 2014. Spatial distribution pattern of the dominant species *Gironniera subaequalis* in tropical montane rainforest of Jianfengling, Hainan Island, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, **38**(12): 1273-1282.]
- 刘 庆,吴 彦,何 海,等. 2001. 滇西北白马雪山西坡长 苞冷杉林群落特征的研究. 重庆师范学院学报(自然科 学版), **18**(3): 9-14. [Liu Q, Wu Y, He H, *et al.* 2001. Community characteristics of *Abies georgei* forest on the western slope of Baima snow mountain in northwestern Yunnan. *Journal of Chongqing Normal University* (*Natural Science*), **18**(3): 9-14.]
- 刘 庆,吴 彦. 2002. 滇西北亚高山针叶林林窗大小与更新的初步分析. 应用与环境生物学报, 8(5): 453-459.
 [Liu Q, Wu Y. 2002. Effects of gap size on regeneration of subalpine coniferous forests in northwest Yunnan. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 8(5): 453-459.]
- 刘 庆. 2004. 林窗对长苞冷杉自然更新幼苗存活和生长的 影响. 植物生态学, **28**(2): 204-209. [Liu Q. 2004. The effects of gap size and within gap position on the survival and growth of naturally regenerated *Abies georgei* seedlings. *Chinese Journal of Plant Ecology*, **28**(2): 204-209.]
- 刘贵峰, 刘玉平, 程伟燕, 等. 2016. 大青沟自然保护区主要 森林群落优势种的种群分布格局. 生态学杂志, **35**(8): 2082-2087. [Liu GF, Liu YP, Chen WY, *et al.* 2016. Population distribution patterns of dominant species in major forest communities in Daqinggou Nature Reserve. *Chinese Journal of Ecology*, **35**(8): 2082-2087.]
- 牛丽丽,余新晓,岳永杰. 2008. 北京松山自然保护区天然 油松林不同龄级立木的空间点格局. 应用生态学报, 19 (7):1414-1418. [Niu LL, Yu XX, Yue YJ. 2008. Spatial patterns of different age-class individuals in *Pinus tabulaeformis* forest in Songshan Nature Reserve of Beijing, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 19(7): 1414-1418.]
- 唐芳林. 2011. 国家公园试点效果对比分析——以普达措和

轿子山为例. 西南林业大学学报, **31**(1): 39-44. [Tang FL. 2011. Comparative study of management effect on pilot national parks: A case study on Pudacuo National Park and Jiaozishan. *Journal of Southwest Forestry University*, **31** (1): 39-44.]

- 王慧杰, 常顺利, 张毓涛, 等. 2016. 天山雪岭云杉森林群落 的密度制约效应. 生物多样性, **24**(3): 252-261. [Wang HJ, Chang SL, Zhang YT, *et al.* 2016. Density-dependent effects in *Picea schrenkiana* forests in Tianshan Mountains. *Biodiversity Science*, **24**(3): 252-261.]
- 王 磊, 孙启武, 郝朝运, 等. 2010. 皖南山区南方红豆杉种 群不同龄级立木的点格局分析. 应用生态学报, 21(2): 272-278. [Wang L, Sun QW, Hao CY, et al. 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, 21(2): 272-278.]
- 杨洪晓,张金屯,吴 波,等. 2006. 毛乌素沙地油蒿种群点格局分析. 植物生态学报, 30(4): 563-570. [Yang HX, Zhang JT, Wu B, et al. 2006. Point pattern analysis of Artemisia ordosica population in the Mu Su sandy land. Chinese Journal of Plant Ecology, 30(4): 563-570.]
- 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(4): 344-349. [Zhang JT. 1998. Analysis of spatial point pattern for plant species. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 22(4): 344-349.]
- 张金屯. 2011. 数量生态学(第二版). 北京:科学出版社. [Zhang JT. 2011. Quantitative Ecology, 2rd edn. Beijing: Science Press.]
- 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(1):35-40. [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(1):35-40.]
- 张桥英,罗 鹏,张运春,等. 2008. 白马雪山阴坡林线长苞 冷杉(Abies georgei)种群结构特征. 生态学报, 28(1): 129-135. [Zhang QY, Luo P, Zhang YC, et al. 2008. Ecological characteristics of Abies georgei population at timberline on the north facing slope of Baima Snow Mountain, Southwest China. Acta Ecologica Sinica, 28(1): 129-135.]
- 张 贇, 尹定财, 张卫国, 等. 2018. 普达措国家公园 2 个针 叶树种径向生长对温度和降水的响应. 生态学报, 38 (15): 5383-5392. [Zhang Y, Yin DC, Zhang WG, et al. 2018. Response of radial growth of two conifers to temperature and precipitation in Potatso National Park, Southwest China. Acta Ecologica Sinica, 38(15): 5383-5392.]
- 郑元润. 1997. 不同方法在沙地云杉种群分布格局分析中的

适用性研究. 植物生态学报, **21**(5): 480-484. [Zheng YR. 1997. The applicability of various methods in analysis of *Picea mongolica* population spatial distribution pattern. *Chinese Journal of Plant Ecology*, **21**(5): 480-484.]

- 周 伟,陈宝昆. 2010. 云南碧塔海自然保护区. 昆明: 云南 科学技术出版社. [Zhou W, Chen BK. 2010. Yunnan Bitahai Nature Reserve. Kunming: Yunnan Scientific & Technical Publishers.]
- Arista M. 1995. The structure and dynamics of an Abies pinsapo forest in southern Spain. Forest Ecology and Management, 74: 81-89.
- Augspurger CK. 1983. Seed dispersal of the tropical tree, *Platy-podium elegans*, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. *Journal of Ecology*, **71**: 759–771.
- Baddeley A, Rubak E, Turner R. 2015. Spatial point patterns: Methodology and applications with R. London: Chapman and Hall/CRC Press.
- Bagchi R, Henrys PA, Brown PE, et al. 2011. Spatial patterns reveal negative density dependence and habitat associations in tropical trees. Ecology, 92: 1723–1729.
- Canham CD, LePage PT, Coates KD. 2004. A neighborhood analysis of canopy tree competition: Effects of shading versus crowding. *Canadian Journal of Forest Research*, 34: 778-787.
- Condit R, Ashton PS, Baker P, et al. 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. Science, 288: 1414– 1418.
- Condit R. 1998. Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and a Comparison with Other Plot. Berlin: Springer-Verlag and RG Landes Company.
- Connell JH. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. Dynamics of Populations. Center for Agricultural Publication and Documentation: 298–312.
- Diggle PJ. 2003. The Statistical Analysis of Spatial Point Patterns. New York: Oxford University Press.
- Getzin S, Wiegand T, Wiegand K, et al. 2008. Heterogeneity influences spatial patterns and demographics in forest stands. Journal of Ecology, 96: 807–820.
- Getzin S, Dean C, He F, et al. 2006. Spatial patterns and competition of tree species in a Douglas-fir chronosequence on Vancouver Island. Ecography, 29: 671–682.
- Harms KE, Condit R, Hubbell SP, et al. 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot:
 Habitat associations of trees and shrubs. Journal of Ecology, 89: 947–959.
- He FL, Duncan RP. 2000. Density-dependent effects on tree survival in an old-growth Douglas fir forest. *Journal of Eco-*

logy, 88: 676-688.

- Hubbell SP, Ahumada JA, Condit R, et al. 2001. Local neighborhood effects on long-term survival of individual trees in a neotropical forest. Ecological Research, 16: 859–875.
- Janzen DH. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, **104**: 501–528.
- John R, Dalling JW, Harm KE, et al. 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 104: 864–869.
- Lan GY, Zhu H, Cao M, et al. 2009. Spatial dispersion patterns of trees in a tropical rainforest in Xishuangbanna, southwest China. Ecological Research, 24: 1117–1124.
- Lin YC, Chang LW, Yang KC, et al. 2011. Point patterns of tree distribution determined by habitat heterogeneity and dispersal limitation. Oecologia, 165: 175-184.
- Li L, Huang ZL, Ye WH, et al. 2009. Spatial distributions of tree species in a subtropical forest of China. Oikos, 118: 495-502.
- May F, Wiegand T, Huth A, et al. 2020. Scale-dependent effects of conspecific negative density dependence and immigration on biodiversity maintenance. Oikos, 129: 1072– 1083.
- Muvengwi J, Mbiba M, Chikumbindi J, et al. 2018. Population structure and spatial point-pattern analysis of a mono stand of Acacia polyacantha along a catena in a savanna ecosystem. Forest Ecology and Management, 409: 499-508.
- Niklas KJ, Midgley JJ, Rand RH. 2003. Tree size frequency distributions, plant density, age and community disturbance. *Ecology Letters*, 6: 405-411.
- Panthi S, Bräuning A, Zhou ZK, et al. 2018. Growth response of Abies georgei to climate increases with elevation in the central Hengduan Mountains, southwestern China. Dendrochronologia, 47: 1–9.
- Plotkin JB, Chave J, Ashton PS, et al. 2002. Cluster analysis of spatial patterns in Malaysian tree species. The American Naturalist, 160: 629–644.
- Queenborough SA, Burslem DFRP, Garwood NC, et al. 2007. Neighborhood and community interactions determine the spatial pattern of tropical tree seedling survival. Ecology, 88: 2248–2258.
- Ripley BD. 1977. Modelling spatial patterns. Journal of the Royal Statistical Society, 39: 172–212.
- Shen ZQ, Lu J, Hua M, et al. 2018. Population structure and spatial pattern analysis of Quercus aquifolioides on Sejila Mountain, Tibet, China. Journal of Forestry Research, 29: 405-414.
- Uriarte M, Condit R, Canham CD, et al. 2004. A spatially explicit model of sapling growth in a tropical forest: Does

the identity of neighbours matter? *Journal of Ecology*, **92**: 348-360.

- Valencia R, Foster RB, Villa G, et al. 2004. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: Large forest plot in eastern Ecuador. Journal of Ecology, 92: 214– 229.
- Wiegand T, Jeltsch F, Hanski I, et al. 2003. Using pattern-oriented modeling for revealing hidden information: A key for reconciling ecological theory and application. Oikos, 100: 209–222.
- Wiegand T, Martínez I, Huth A. 2009. Recruitment in tropical tree species: Revealing complex spatial patterns. *The American Naturalist*, **174**: E106–E140.
- Wang X, Hao Z, Zhang J, et al. 2009. Tree size distributions in an old-growth temperate forest. Oikos, 118: 25–36.

- Wiegand T, Moloney KA. 2004. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 104: 209– 229.
- Zhou Q, Shi H, Shu X, et al. 2019. Spatial distribution and interspecific associations in a deciduous broad-leaved forest in north-central China. Journal of Vegetation Science, 30: 1153-1163.
- Zhu Y, Mi XC, Ren HB, et al. 2010. Density dependence is prevalent in a heterogeneous subtropical forest. Oikos, 119: 109-119.

作者简介 顾 荣,女,1996 年生,硕士研究生,主要从事植物生态学研究。E-mail: 1723640996@ qq.com 责任编辑 张 敏

顾荣,张彩彩,和正华,杨荣,陈瑶,冯萍,斯那取宗,赵冬莲,益西央初,吴俊华,林露湘. 2021. 香格里拉普达措国家公园 长苞冷杉种群空间分布格局及关联性. 生态学杂志, **40**(12): 3860-3869.

Gu R, Zhang CC, He ZH, Yang R, Chen Y, Feng P, Sina QZ, Zhao DL, Yixi YC, Wu JH, Lin LX. 2021. Population spatial distribution pattern and association of *Abies georgei* in Shangri-La Potatso National Park. *Chinese Journal of Ecology*, **40**(12): 3860–3869.