

# 长白山红松林主要树种空间格局的模拟分析

侯向阳\* 韩进轩

(中国科学院自然资源综合考察委员会,北京 100101)

**摘要** 本文引入依坐标点集的空间格局模拟分析法研究了长白山红松林主要树种的格局分布,以及红松不同年龄级格局分布的动态。结果表明:红松在不同的林型、不同的生长发育阶段表现不同的空间格局,乔木层红松属随机型分布,在红松云冷杉林中非随机性较强;随着年龄级增长,红松的空间格局从聚集向随机发展,林木的随机自稀是种群格局动态变化的重要原因。

**关键词** 红松林 空间格局 模拟分析 随机自稀

## SIMULATION ANALYSIS OF SPATIAL PATTERNS OF MAIN SPECIES IN THE KOREAN-PINE BROADLEAVED FOREST IN CHANGBAI MOUNTAIN

Hou Xiangyang and Han Jinxuan

(Commission for Integrated Survey of Natural Resources, CAS, Beijing 100101)

**Abstract** Spatial patterns of main species and of different various age classes of Korean-pines in the Korean-pines broadleaved forest in Changbai mountain were studied using pattern simulation analysis method based on coordinate data sets. The results are as follows: (1) Spatial pattern of Korean-pine changed in different forest types and developmental stages. Adult Korean-pines distributed randomly but the aggregation is stronger in *Pinus koraiensis*-*Picea jezoensis*-*Abies nephrolepis* forest. (2) Patterns of Korean-pine changed from aggregation to randomness and random self-thinning is an important factor of the dynamics.

**Key words** Korean-pine broadleaved forest, Spatial pattern, Simulation analysis, Random-self-thinning

植物生态学家对植物种群个体在空间中的分布感兴趣已有较长的历史。格局分析有助于了解种群的生物学特性以及与环境因子相互作用的基本规律,了解与空间分布相联系的生态过程。格局分析的数量指标可以为生物多样性保护、更新经营、抽样研究等提供可靠依据。前人采用分布方法、方差区组分析法等格局分析方法对长白山红松林主要树种

本文于1995-06-14收到,1996-01-31收到修改稿。

中科院长白山森林生态系统定位研究站资助。

\* 现在中国农科院科研部工作。

的空间格局进行过研究(阳含熙等,1985),其结果也不统一。本文引入依树木坐标点集的空间格局模拟分析法,分析长白山红松林主要树种的格局分布及其动态。

## 1 调查样地及研究方法

### 1.1 调查样地

本项工作在长白山西坡海拔 1100m 左右的云冷杉红松林和北坡海拔 800m 左右的阔叶红松林内进行。

研究地区气候属于受季风影响的温带大陆性山地气候。年平均气温为 3.3℃,最热月平均气温 19.3℃,最冷月平均气温 -16.2℃;年降水量 800mm,生长季(5~9 月)降水量 616mm,占全年降水量的 76.9%。

调查样地概况如表 1。样地 I 设置在 1986 年 8 月下旬发生的一次灾害性风灾干扰迹地上。样地内全部上层木均倒覆。调查工作结合伐木工人清理倒木进行。野外调查采用设置样条进行系统取样的方法。样条宽 10m,长 50m,每个样条内又分为 5 个 10m×10m 的样方。样地 I 设置 15 个样条,样条平行排布,面积 0.75hm<sup>2</sup>。调查内容:(1)林木的种名、高度、胸径、平面坐标位置;(2)取距地面 4m 高处年轮盘,清查年轮数。样地 II 设置 10 个样条,面积 0.5hm<sup>2</sup>。记录:(1)上层林木的种名、高度、胸径、平面坐标。样地 II 大树的年龄通过胸径和树木年龄的回归方程计算而得。

表 1 样地设置情况一览表  
Table 1 Discription of sampled plots

样地编号 No.	I	II
取样地点 Location	风倒区指挥部	大阳叉
海拔 Altitude	1100m	800m
坡向 Slope direction	西北	北
坡度 Aspects	5°	3°
土壤类型 Soil types	山地暗棕色森林土	山地暗棕色森林土
土层厚度 Soil depth	50cm 以上	50cm 以上
林型 Forest types	云冷杉阔叶红松林	阔叶红松林
林分组成 Forest composition	红松:冷杉:鱼鳞云杉为 5:2:1 <sup>1)</sup>	红松:水曲柳:紫椴:色木槭为 3:3:3:1 <sup>2)</sup>
林木种数 No. of trees species	8	9
样方数 Number of quardrats	75	50

1) *Pinus koraiensis*; *Abies nephrolepis*; *Picea jezoensis* is 5:2:1 2) *Pinus koraiensis*; *Fraxinus mandshurica*; *Tilia amurensis*; *Acer mono* is 3:3:3:1

### 1.2 研究方法

本文重点采用 Ripley(1977)提出的依坐标点集的空间格局模拟分析法。本法属于距离方法。通常的分析格局的距离方法是用无样地方法获得点与点之间、个体与个体之间的距离数据,导出一些指数,用检验统计量来检验潜在的空间格局的假设。如 Hopkins 和 Skellam(1954)的 A 值法分析点到最近植株的平方距离与同种植株到最近同种植株的距离的关系,Clark 和 Evans(1954)的 R 值法用观察平均距离与期望平均距离之比作为非随机性的指标 R, Pielou(1959)和 Mountford(1961)的  $\alpha$  值法用  $\alpha = W\pi\beta$  作为非随机性的指标。

本项工作首先在研究样地内测定每个植株的坐标位置,绘制植物种群的坐标图。考虑到研究目标之一是分析红松在不同发育阶段的格局动态及制约机制,在年龄分析的基础上分别绘制 60~120、120~180、180~240 3 个年龄级的红松的坐标位置图。

按照一维数据集构造一阶矩(平均值  $\mu$ )和二阶矩(方差  $\sigma^2$ )的相似方法,构造二维数据集的一阶矩(密度  $\lambda$ )和二阶矩(协方差  $K$ )。对于一个点集坐标图, $\lambda$  是单位面积的期望点数, $K$  是点间距离分布的测度。 $K$  值随规模变化而变化,二阶矩可以化为函数  $K(t)$ ,其中  $t$  是  $0 \rightarrow \infty$  的距离。 $K(t)$  的定义是: $\lambda K(t)$  代表距离任一点(或树)  $t$  范围内存在的其它同种树的期望株数。 $K(t)$  的计算公式为:

$$\hat{K}(t) = \Sigma K(X, Y) / \hat{\lambda}^2 A \quad (1)$$

式中,  $A$  是研究样地的面积( $\text{m}^2$ ),  $\hat{\lambda}$  是密度的估计(株/ $\text{m}^2$ ),  $K(x, y)$  是以点  $X$  为圆心以点  $Y$  到  $X$  的距离为半径的圆落在研究样地范围内的圆周的比例的倒数。事实上  $K(X, Y)$  是一个加权因子; $\Sigma K(X, Y)$  是距离不超过  $t$  的所有不同点对的值取和。 $K(t)$  的变体  $L(t) = \sqrt{K(t)}/\pi$  是距离  $t$  的线性函数, $L(t)$  在点随机分布时可以稳定方差,比  $K(t)$  更有用。

对于所有的空间分布的模型, $L(t)$  的理论值是未知的,须对模型进行重复模拟来估计。为了检验某一数据集是否符合某一特定模型,先用该模型产生一系列符合参数的坐标点集,计算  $L(t)$ 。重复这个过程 20 或 100 次,得出 20 或 100 组  $L(t)$  的模拟值。由特定  $t$  的  $L(t)$  的最大值和最小值组成的包络,是该模型的置信区间。若由观察数据计算的  $L(t)$  的任一部分落在包络之外,则拒绝该模型;若落在包络之内,则接受该模型。模拟 20 次用于  $\alpha=0.05$  水平的检验,模拟 100 次用于  $\alpha=0.01$  水平的检验。对于随机模型,落在包络外的  $L(t)$  对应的  $t$  值是聚块大小的估计。

在样地 I 红松云冷杉林型中,模拟分析的树种有红松(*Pinus koraiensis*)、冷杉(*Abies nephrolepis*)、鱼鳞云杉(*Picea jezoensis*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、枫桦(*Betula costata*)。在样地 II 阔叶红松林中,分析树种有红松、紫椴、色木槭(*Acer mono*)、枫桦、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、春榆(*Ulmus japonica*)等。红松按 60~120、121~180 和 181~240 的年龄段划分为 3 个不同的年龄级分别进行模拟分析。

## 2 结果分析

### 2.1 两种林型主要树种的空间格局

依距离测定的空间格局的模拟分析结果如表 2 和图 1、图 2。

在红松云冷杉林中,紫椴、枫桦的实测  $L(t)$  完全落在模拟计算的 95% 的置信包络中,属随机分布;红松、冷杉、鱼鳞云杉的  $L(t)$  曲线与随机模型的置信上限几乎重叠,即使在某些区间落在置信区间内或置信区间外,幅度也极小,因而 3 种的空间格局皆在随机分布和聚集分布的边缘。结合分布检验(表 3),红松、冷杉同时拒绝泊松分布和负二项分布,而鱼鳞云杉同时接受泊松分布和负二项分布。红松、冷杉、鱼鳞云杉在红松云冷杉林中只是轻度聚集。

表 2 两种林型主要树种的格局分布

Table 2 Patterns of main trees in two forest types

样地 Sampled plots	红松云冷杉林(I)	红松阔叶林(II)
	<i>P. koraiensis</i> - <i>A. nephrolepis</i> - <i>P. jezoensis</i> forest	<i>P. koraiensis</i> -Broadleaf mixed forest
红松 <i>P. koraiensis</i>	轻度聚集 Light aggregation	随机 Random
冷杉 <i>A. nephrolepis</i>	轻度聚集 Light aggregation	—
鱼鳞云杉 <i>P. jezoensis</i>	轻度聚集 Light aggregation	—
紫椴 <i>T. amurensis</i>	随机 Random	聚集 Aggregation
枫桦 <i>B. costata</i>	随机 Random	聚集 Aggregation
色木槭 <i>A. mono</i>	—	随机 Random
水曲柳 <i>F. mandshurica</i>	—	聚集 Aggregation
春榆 <i>U. japonica</i>	—	聚集 Aggregation

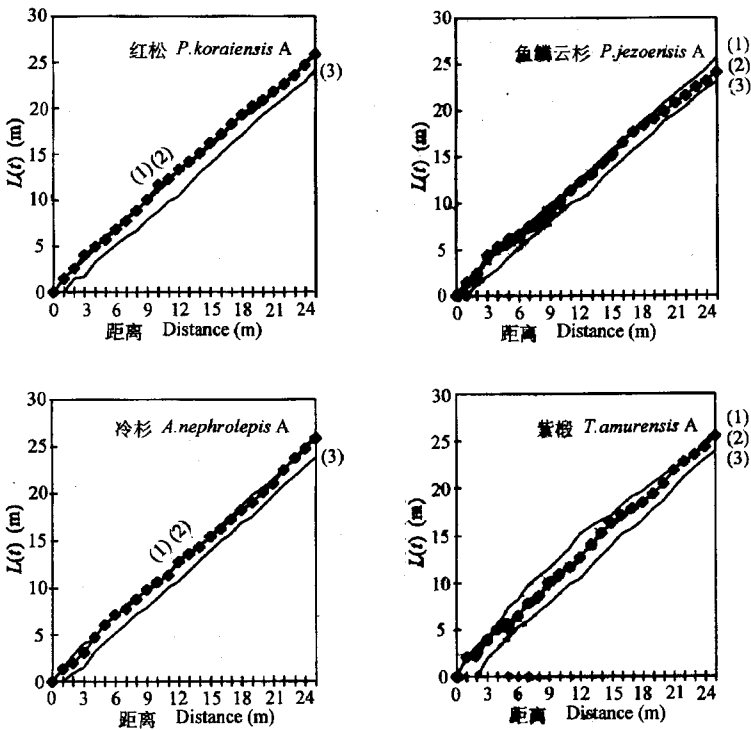


图 1 红松云冷杉林主要树种空间格局模拟分析

Fig. 1 Spatial pattern simulation analysis of main trees species in *P. koraiensis*-*P. jezoensis*-*A. nephrolepis* Forest

(1) 上限 Upper limit (2) 实测值 Observed value (3) 下限 Lower limit

(图 2~图 4 同此 From Fig. 2 to Fig. 4 are the same as Fig. 1)

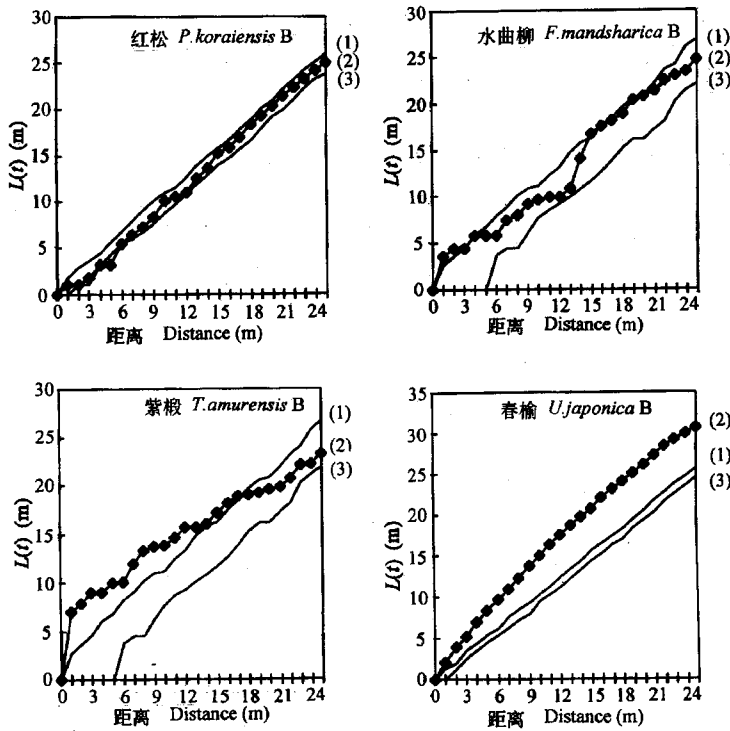


图2 红松阔叶林主要树种空间格局模拟分析

Fig. 2 Spatial pattern simulation analysis of main trees species in *P. koraiensis*-Broadleaf mixed forest

表3 红松云冷杉林主要树种分布检验

Table 3 Distribution testing of main trees in *P. koraiensis*-*P. jezoensis*-*A. nephrolepis* forest

检验方法 Testing methods		红松 <i>P. koraiensis</i>	鱼鳞云杉 <i>P. jezoensis</i>	冷杉 <i>A. nephrolepis</i>
分布指数 Distribution index	<i>ID</i> <i>d</i> 统计量	1.34 2.63	1.08 0.48	1.17 0.95
泊松分布 Poisson distribution	$X^2$ 自由度 $H_0$	17.4 4 —	4.95 3 +	15.43 4 —
格林指数 Green's index	<i>GI</i>	0.008	0.001	0.002
负二项分布 Negative binomial distribution	$X^2$ 自由度 $K$ $H_0$	8.14 3 4.71 —	3.40 2 12.60 +	14.25 3 8.57 —

$H_0$ : 零假设

在红松阔叶林中,落在置信上限之上的树种有春榆、枫桦、紫椴、水曲柳,属聚集分布,其中,春榆、枫桦的聚集强度最大,聚集规模为 0~25m 以上,枫桦在 7~8m 的半径范围内达到聚集峰值,紫椴的聚集强度略低于春榆和枫桦,聚块规模在 0~17m 的半径范围内,峰值出现在 1~5m 的范围,水曲柳只表现较弱的聚集性,在  $t$  为 0~3m 和 15~16m 的半径区间有较小幅度  $L(t)$  落在置信包络之外;红松、色木槭的  $L(t)$  曲线落在置信包络之内,两种为随机分布。

红松在两种林型中的分布略有差异,在红松阔叶林中呈随机分布,在红松云冷杉林中有轻度的聚集,总的来说趋于随机分布。空间格局模拟分析可以较为清晰地反映某些格局检验方法的互为矛盾的原因。事实上,在模拟分析过程中最大限度地利用了坐标图的信息,而不像分布方法、方差分析法那样将二维数据资料化为一维的样方指数,也不像距离方法那样化为邻体指数,因而检验能力较强。

### 2.2 不同年龄级红松的空间格局

树种在不同发育阶段、不同年龄级会表现不同的空间格局。这种格局变化反映了树木的死亡格局和干扰格局。最早注意死亡格局即树木自稀过程与树木的空间格局的关系的是 Connell(1970)和 Janzen(1970)。Connell-Janzen 假说是从扩展 Paine(1966)的捕食假说而来的,认为在成熟森林中树种在发育过程中,在死亡格局的控制下有向随机或均匀发展的趋势。Hubbell(1980)从种对适宜生存和生长的生境条件的专一性以及林隙更新等方面提出森林空间动态模型。干扰是控制森林空间动态模型的重要因素之一。检验红松不同年龄级空间格局的动态变化可以反映红松林森林动态的控制机理。

将样地 I 和样地 II 的红松按 60~120、121~180 和 181~240 的年龄段划分为 3 个不同的年龄级,用坐标点集的模拟分析法分析不同年龄级的红松的空间格局,结果如图 3、图 4。可以看出,两种林外型中处于 60~120 龄的红松都有轻度的聚集,样地 I 红松云冷杉林中,在 21~23m 的半径范围内有轻度聚集,样地 II 红松阔叶林中在 5~7m 和 22~25m 的范围内有轻度聚集。在 121~180 的年龄区段中,样地 I 的  $L(t)$  的曲线与置信上限

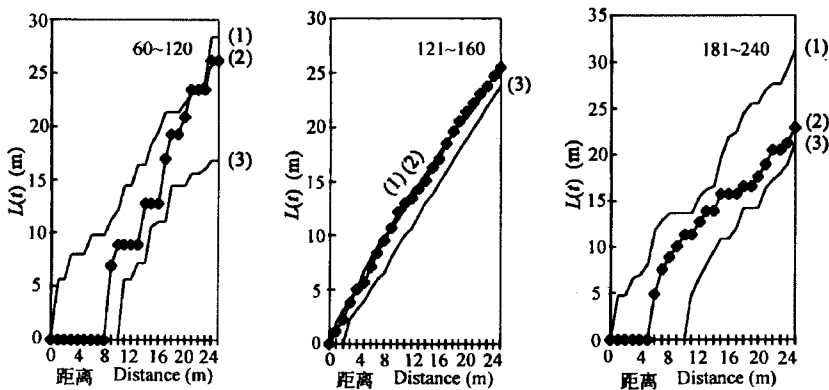


图 3 红松云冷杉林不同年龄级空间格局模拟分析

Fig. 3 Spatial pattern simulation analysis of *P. koraiensis* in varied classes in *P. koraiensis*-*P. jezoensis*-*A. nephrolepis* Forest

有重叠的趋势,表明红松种群处于随机和聚集的边缘;样地Ⅱ的实际  $L(t)$  完全落在包络区间内,属随机分布。在 181~240 的年龄段中,两个样地的实际  $L(t)$  均落在包络之中,为随机分布。综上所述,随着红松年龄级的上升,红松的空间格局有从轻度聚集向随机过渡的趋势,老龄红松多以随机散布的方式生存。

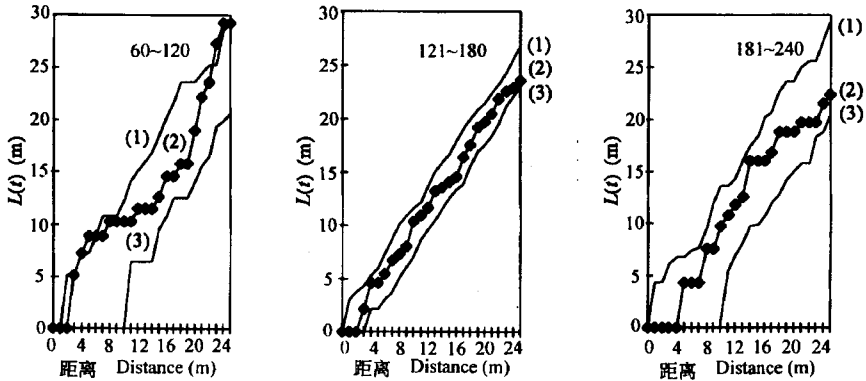


图 4 红松阔叶林红松不同年龄级空间格局模拟分析

Fig. 4 Spatial pattern simulation analysis of *P. koraiensis* in varied classes in *P. koraiensis*-broadleaf mixed forest

考虑到一种格局下树木随机自疏会改变空间格局,因此,仅以不同年龄级空间格局的变化并不能直接拒绝或接受 Connell-Janzen 模型。直接的检验方法是,从低龄级红松中随机选取与高龄级红松同等株数的红松,分析其格局分布,并作为期望分布与高龄级红松的格局分布对比,若高龄分布比期望分布聚集性强,则拒绝随机死亡模型,否则接受随机死亡模型。在样地Ⅰ和样地Ⅱ中,分别检验了 121~180 和 181~240 两个年龄级,结果表明各龄级分布均比期望分布更趋均匀,说明红松在生长过程中是通过随机死亡而完成自稀过程的。

### 3 讨论

1) 依坐标点集的模拟分析法计算距离随机点  $t$  范围内的同种树种的期望株数。该方法克服了将二维的坐标资料转换为一维的样方指数的分布方法和转为距离指数的距离方法丢失信息的缺陷,有较强的检验能力。用分布方法检验云冷杉红松林的主要树种的空间格局时,红松和冷杉同时拒绝随机分布和负二项分布,在模拟分析图上可以看到  $L(t)$  与置信包络的上限几乎重叠,可以直观地看出两个种群的分布处于随机和聚集的边缘。模拟分析法和 Greig-Smith 的均方区组法都可分析聚集规模的大小,但人们常发现方差曲线的类型、峰值区均不易确定,尤其在取样面积较小时,方差的波动很大,较大的区组规模的方差值不足以作为判定凭据,模拟分析法可以清晰地给出聚集规模的大小。

2) 红松种群的空间格局在不同的林型、不同的发育阶段以及不同的群落演替阶段均有不同的表现。在红松云冷杉林和红松阔叶林中,红松的空间格局基本上是随机型的。但前者随机性较强。红松云冷杉林中的伴生树种多为泊松分布,而在红松阔叶林中伴生树种

多为聚集分布。伴生树种对空间因素如干扰、死亡等的反应的差异是导致红松在不同林型中空间格局变化的原因。

3)红松种群在阶段发育过程中,空间格局从聚集向随机发展。幼苗期斑块状萌发生长呈现较强的聚集性。格局的均匀化趋势是红松种群自调节机理之一,有利于红松占有和利用环境资源,维持种群稳定。Sternner(1986)曾将老龄树木呈现比期望格局更均匀的格局的现象称作排斥现象,排斥与 Connell-Janzen 假说一致,即种群是通过随机死亡实现自稀过程的。引起随机自稀的因素很多,包括资源性和干涉性竞争、机械拥挤、病虫害等等。与斑块状林隙干扰相关的森林动态模型在长白山红松林中似不起显著作用。

### 参 考 文 献

- 阳含熙等,1985:长白山北坡红松阔叶林主要树种的分布格局,森林生态系统研究,5:1~14。
- 周纪纶等,1992:植物种群生态学,高等教育出版社,96~123。
- Connell, J. H. ,1970:On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. in *Dynamics of Numbers in Populations*. Netherlands. pp. 298~312.
- Hubbell, S. P. ,1986:Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos*, 35:214~229.
- Janzen, D. H. ,1970:Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*. 104:501~528.
- Reply, B. D. ,1977:Modelling spatial pattern. *Journal of the Royal Statistical Society*. London. B39:172~212.
- Sternner, R. W. *et al.* ,1986:Testing for life historical changes in spatial patterns of four tropical tree species. *Journal of Ecology*. 74:621~633.