



# 小兴安岭凉水谷地云冷杉林群落组成与空间格局

张觅<sup>①</sup>, 米湘成<sup>②</sup>, 金光泽<sup>①\*</sup>

① 东北林业大学生态研究中心, 哈尔滨 150040;

② 中国科学院植物研究所, 植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093

\* 联系人, E-mail: taxus@126.com

2014-02-11 收稿, 2014-05-21 接受, 2014-07-07 网络版发表

国家自然科学基金(31270473)资助

**摘要** 谷地云冷杉林是小兴安岭地区谷地的顶极群落, 在我国温带植被类型中占有重要地位. 本研究基于凉水谷地云冷杉林 9.12 hm<sup>2</sup> 动态监测样地, 分析了群落物种组成和径级结构, 并运用点格局方法分析 16 个主要物种不同生活史阶段的空间分布格局, 探讨密度制约效应在优势种不同生活史阶段所发挥的作用. 结果表明: (1) 样地内木本植物共有 44 种, 胸径≥1 cm 的独立个体 35656 株, 隶属于 14 科 29 属; (2) 林冠层、林下层树种和优势种冷杉与红皮云杉的径级分布均呈倒“J”型, 灌木层的径级分布呈“L”型; (3) 主要物种幼树 I (1 cm≤胸径<5 cm) 在 1~50 m 尺度上主要呈现聚集分布, 随着尺度增大, 聚集强度逐渐减小; 幼树 II (5 cm≤胸径<10 cm) 随着尺度增大呈现出由聚集分布向随机分布变化; 成年树(胸径≥10 cm) 则呈近似随机分布或均匀分布; (4) 优势种冷杉幼树 I 和幼树 II 与成年树利用生境的方式均不同, 而红皮云杉幼树 I 与成年树利用生境的方式不同, 幼树 II 与成年树利用生境的方式相同; 冷杉与红皮云杉的幼树 I 与幼树 II 均在 1~50 m 尺度上呈现相对于成年树额外的聚集, 在尺度>5 m 时, 随着径级增大, 这种额外的聚集逐渐减小, 说明密度制约效应起作用.

## 关键词

谷地云冷杉林  
群落组成与结构  
空间分布格局  
密度制约

小兴安岭地区的云冷杉林大部分分布在海拔 200~300 m、地势平坦、地形单一的河谷地带, 形成以冷杉(*Abies nephrolepis*)和红皮云杉(*Picea koraiensis*)为主的谷地云冷杉林<sup>[1]</sup>. 谷地云冷杉林是小兴安岭地区谷地的顶极群落, 在我国东北温带针叶林植被类型中占有重要地位<sup>[2]</sup>. 在全球变暖的背景下, 谷地云冷杉林内的部分多年冻土层逐渐融化, 森林生境发生较大变化, 对群落组成和空间分布格局产生重要影响<sup>[3]</sup>. 并且, 随着近年来经济的发展, 人为活动对云冷杉林的干扰也随之增加, 对云冷杉群落多样性格局的动态变化产生了重要的影响.

群落中的种子传播、生境异质性、干扰和密度制约等多个过程均影响种群的动态变化, 从而影响种群的空间分布格局<sup>[4-7]</sup>. Plotkin 等人<sup>[8]</sup>发现种群不同

生活史阶段的聚集强度随空间尺度的变化而变化, Comita 等人<sup>[9]</sup>和 Lai 等人<sup>[10]</sup>发现同一物种在不同生活史阶段对环境的响应不同, 因此, 对比不同生活史阶段的空间格局有助于探索潜在的生态学过程及其对群落构建产生的作用<sup>[7]</sup>. 然而, 大尺度的生境异质性会掩盖种子传播和不同生活史阶段个体数变化的实际情况, 种群动态和生态学反馈会以复杂的方式相互影响, 使空间格局分析变得复杂<sup>[11,12]</sup>. 谷地云冷杉林平坦的地势可减小生境异质性对生态学过程的影响, 使种子传播不受地形因子的影响, 有利于对空间格局分析中密度制约效应等的探索.

热带与亚热带森林中, 同种个体之间的密度制约效应为其他物种的生存提供了空间和资源, 从而促进物种共存<sup>[13-15]</sup>. 在北美温带森林中, 幼树阶段

**引用格式:** 张觅, 米湘成, 金光泽. 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, 2014, 59: 2377-2387

Zhang M, Mi X C, Jin G Z. Composition and spatial patterns of the Liangshui spruce-fir valley forest in the Xiao Hinggan mountains (in Chinese). Chin Sci Bull (Chin Ver), 2014, 59: 2377-2387, doi: 10.1360/N972014-00072

受密度制约效应影响的物种比例与以往热带森林研究中受密度制约效应影响的物种比例相似,因此有可能在温带地区物种受密度制约影响的程度并不低于热带森林<sup>[16]</sup>; Zhang 等人<sup>[17]</sup>在对长白山地区老龄林常见种的研究中发现常见种密度制约和种间竞争共同作用于种群的构建; Piao 等人<sup>[18]</sup>发现密度制约效应在小兴安岭典型阔叶红松(*Pinus koraiensis*)林不同林层物种的种群构建中均扮演重要角色. 20世纪80年代, 李文华<sup>[1]</sup>研究了小兴安岭谷地云冷杉林不同林层特点及其在群落中所起的作用, 并阐述其更新与演替规律, 之后鲜有对于我国东北地区谷地云冷杉林中群落结构与空间格局的研究.

基于上述原因, 本研究基于小兴安岭凉水地区 9.12 hm<sup>2</sup> 谷地云冷杉林动态监测样地, 研究样地的群落组成、结构; 分析主要物种的不同生活史阶段的空间分布及多尺度空间格局; 量化优势种冷杉与红皮云杉不同生活史阶段的空间格局变化, 验证密度制约效应是否发挥作用.

## 1 研究方法

### 1.1 样地概况

研究区位于黑龙江省伊春市带岭区的凉水国家级自然保护区(47°10'50"N, 128°53'20"E), 地处我国东北部小兴安岭南坡达里带岭支脉东坡. 本地区属温带大陆性季风气候, 冬季寒冷而漫长, 夏季温暖而短暂. 年均气温较低, 为-0.3 左右. 年均最高与最低气温分别为 7.5 和-6.6 . 年均相对湿度 78%左右, 降水较多, 达 676.0 mm. 年蒸发量为 805.4 mm. 该地区由于溪流的湿润小气候与谷地的逆温现象产生局部生境, 在这些局部生境中形成以云杉、冷杉为主要树种的谷地云冷杉林<sup>[1]</sup>. 谷地云冷杉林属天然暗针叶林, 海拔约 350 m, 地势平坦(图 1); 多年冻土层厚大约 30 cm, 土壤主要为坡积或冲积母质上发育的腐殖质沼泽土或泥炭腐殖质沼泽土.

### 1.2 样地设置与样方调查

2006 年, 在凉水自然保护区内, 建立了面积为 9.12 hm<sup>2</sup> (380 m×240 m)的谷地云冷杉林生物多样性动态监测样地. 参照 BCI 50 hm<sup>2</sup> 样地的技术规范标准, 用全站仪将样地分成 912 个 10 m×10 m 的样方. 随后逐个样方进行调查, 样地内所有胸径(diameter at

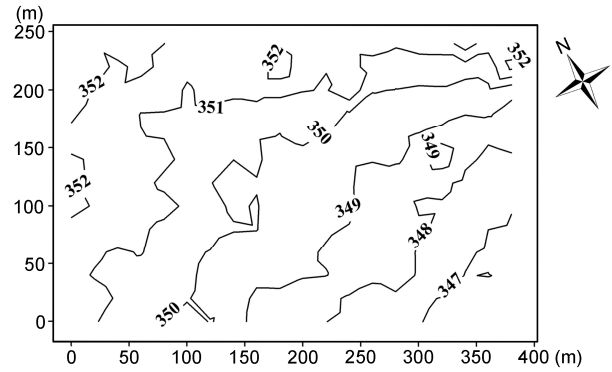


图 1 凉水谷地云冷杉林动态监测样地地形图

breast height, DBH)≥1 cm 的木本植物准确鉴定出种名, 测量其胸径、树高、坐标, 记录状态(存活、倒伏、枯立), 并对其定位挂牌<sup>[19]</sup>, 于 2011 年进行了复查.

### 1.3 数据分析

(i) 物种组成. 重要值(important value, IV)=(相对密度+相对频度+相对优势度)/3<sup>[20]</sup>.

(ii) 林层与生活史阶段的划分. 按照小兴安岭凉水地区阔叶红松林林层的划分标准<sup>[18]</sup>, 最大树高大于 20 m 的树种为林冠层树种, 最大树高介于 5~20 m 为林下层树种, 最大树高小于 5 m 为灌木层树种, 以下简称林冠层、林下层和灌木层.

在相同的环境条件下, 同一物种的径级和生活史阶段对环境的适应性具有一致性<sup>[21]</sup>, 因此采用径级结构代替各生活史阶段, 计算不同生活史阶段种群的空间分布格局. 参照小兴安岭阔叶红松林物种组成与径级结构研究<sup>[18]</sup>中径级结构的划分标准, 并结合谷地云冷杉林样地内种群的实际情况, 将 DBH 的等级划分为幼树 I 幼树 II 和成年树, 如表 1 所示.

(iii) 空间分布格局. 将样地中独立个体数 ≥30(每个物种每个径级的平均个体数 ≥10, 适合作空间点格局分析的最少个体数量)的物种定义为主要物种, 分析其生活史阶段在 50 m 尺度范围内的空间分布格局. 主要物种共有 16 种, 包括 10 种林冠层树种(冷杉、红皮云杉等)、4 种林下层树种(稠李(*Prunus*

表 1 凉水谷地云冷杉林各林层生活史阶段的划分标准

林层	幼树 I (cm)	幼树 II (cm)	成年树 (cm)
林冠层	1.0<DBH<5.0	5.0<DBH<10.0	DBH>10.0
林下层	1.0<DBH<3.0	3.0<DBH<6.0	DBH>6.0
灌木层	1.0<DBH<2.0	2.0<DBH<3.0	DBH>3.0

padus)、花楸(*Sorbus pohuashanensis*)等)和 2 种灌木层物种(毛榛子(*Corylus mandshurica*)和黄花忍冬(*Lonicera chrysantha*)).

空间分布格局采用 Ripley<sup>[22,23]</sup>提出的  $K$  函数(公式 1)和对关联函数  $g(r)$ (pair-correlation function)(公式 2), 计算 50 m 尺度范围内主要物种 3 个生活史阶段的聚集强度, 观察聚集强度随尺度的变化规律.

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

其中,  $n$  为物种在样地内总的个体数,  $u_{ij}$  为个体  $i$  和  $j$  之间的距离;  $r$  为以目标树为圆点的取样圆半径, 当  $u_{ij} \leq r$  时,  $I_r(u_{ij})=1$ , 当  $u_{ij} > r$  时,  $I_r(u_{ij})=0$ ;  $W_{ij}$  为边缘校正系数, 是指以个体  $i$  为圆心, 以  $u_{ij}$  为半径的圆在样地中面积的比例;  $A$  为样地面积<sup>[30]</sup>.

$$g(r) = K'(r)/2\pi r, \quad (2)$$

其中,  $K'(r)$  为  $K(r)$  的导数, 当  $g(r)=1$ , 分布格局为泊松分布(完全随机分布); 当  $g(r)>1$ , 为聚集分布; 当  $g(r)<1$ , 为均匀分布,  $g(r)$  值大小代表聚集强度大小<sup>[29]</sup>.

$g(r)$  函数是以中心树为圆心、半径为  $r$  的圆环中个体密度的期望, 再除以格局的聚集强度  $\lambda$ . 由于  $g(r)$  函数的非聚集属性, 利用它进行点格局分析时需要借助零模型来观察实际过程与理论过程之间的差异<sup>[24]</sup>. 凉水谷地云冷杉林样地中地形因子对于种群空间格局的影响较弱, 因此采用完全空间随机(complete spatial randomness)零模型, 观察不同物种各径级的空间分布格局与匀质泊松分布的差异. 完全空间随机零模型假设物种分布完全随机, 没有潜在的生物学过程发挥作用, 是最简单也是应用最广泛的零模型.

(iv) 优势种的密度制约效应. 凉水谷地云冷杉林优势种明显, 由于优势种的分布格局对于群落结

构的形成具有决定性作用, 本研究选取 2 个个体数(占样地中总个体数 54.57% 和 14.46%)及重要值(45.28% 和 21.71%)最大的树种冷杉和红皮云杉作为研究对象, 分析其空间格局特点. 以往研究显示, 随着种群个体的增大, 密度制约效应增强, 从而使种群变稀疏, 增大种群中邻居间的距离<sup>[25]</sup>. 虽然该样地地形因子作用不明显, 但不可排除生境异质性仍然在一定程度上影响种群空间格局的形成. 因此, 本研究应用案例-对照设计(case-control design)中的随机标记(random-labelling)零模型<sup>[7]</sup>, 以双变量对关联函数来估计优势种的密度制约效应. 案例-对照的方法假设成年树经过多年的生境过滤, 在一定程度上反映了较大尺度上的潜在生境异质性<sup>[26,27]</sup>, 所以将冷杉和红皮云杉的成年树作为对照, 非成年树(幼树 I 和幼树 II)作为案例, 对比非成年树与成年树分布格局的差异, 从而排除潜在的生境异质性.

定义对照为格局 1, 案例为格局 2, 利用 2 个检验统计量  $g_{12}(r)-g_{11}(r)$  和  $g_{21}(r)-g_{22}(r)$  来计算实际格局与双变量随机标记格局的差异<sup>[28]</sup>. 在随机稀疏情况下, 认为  $g_{12}(r)=g_{21}(r)=g_{11}(r)=g_{22}(r)$ . 其中,  $g_{12}(r)-g_{11}(r) \approx 0$  表明在  $r$  尺度上, 非成年树与成年树以相同的方式分布在成年树周围, 即在  $r$  尺度上以相同的方式利用生境, 表现出相似的分布格局; 否则利用生境的方式不同, 分布格局也不同. 统计量  $g_{21}(r)-g_{22}(r) \ll 0$  说明无论生境异质性是否存在, 非成年树相对于成年树具有额外的聚集现象; 随着径级的增大, 聚集强度减小的程度, 反映了密度制约效应的强度<sup>[7]</sup>.

以上完全空间随机零模型和随机标记零模型利用 999 次 Monte Carlo 模拟产生 95% 的上下包迹线, 主要假说与相关点格局分析(表 2). 点格局分析采用 R language<sup>[29]</sup>的 spatstat<sup>[30]</sup>程序包中的相关函数进行运算.

表 2 主要假说与相关点格局分析<sup>a)</sup>

假说	检验统计量	零模型	点格局分析
(a) 优势种的非成年树与成年树表现出不同的格局, 说明利用生境的方式不同	双变量 $g_{12}(r)-g_{11}(r)$ 1=control=adults 2=cases=saplings 或 juveniles	随机标记零模型 Random-Labelling	若 $g_{12}(r)-g_{11}(r) \approx 0$ , 案例的统计量在包迹线内, 案例与对照利用生境的方式相同; 若统计量超出包迹线, 案例与对照利用生境的方式不同
(b) 优势种的非成年树相对于成年树表现出额外的聚集, 随着径级增大, 大尺度上聚集强度减小, 说明密度制约效应产生	双变量 $g_{21}(r)-g_{22}(r) \ll 0$	随机标记零模型 Random-Labelling	若 $g_{21}(r)-g_{22}(r) \ll 0$ , 案例的统计量小于下包迹线, 案例相对于对照表现出额外的聚集; 若统计量在包迹线内, 案例未表现出额外的聚集

a) 所有统计量的计算在  $r \leq 50$  m 尺度上实现

## 2 研究结果

### 2.1 物种组成

样地中共有存活的独立个体 35656 株, 包括分枝在内的个体为 41999 株(表 3), 分属于 14 科 29 属 44 种, 其中裸子植物 1 科 3 属 4 种, 被子植物 13 科 26 属 40 种. 下文统计的数据均以独立个体数为基础. 样地中重要值 $\geq 1\%$ 的物种有 9 种, 这些物种的多度与胸高断面积分别占样地总多度与胸高断面积的 96.27% 和 98.72%. 参考 Hubbell 和 Foster<sup>[31]</sup>的定义, 将个体数小于 1 株  $\text{hm}^{-2}$  的物种定义为稀有种, 1~10 株  $\text{hm}^{-2}$  的为偶见种, 发现样地内有稀有种 20 种, 占总物种数的 45.45%; 偶见种 11 种, 占总物种数的 25%. 另外, 样地中常绿树种 4 种, 占样地中总个体数的 77.29%; 落叶树种 40 种, 占样地总个体数的 22.71%. 样地中物种的种子传播方式主要有 3 种, 包括重力传播、动物传播和风力传播.

### 2.2 垂直结构

3 个林层幼树 I 到成年树阶段个体数均逐级递减, 符合群落正常更新规律(表 4). 3 个林层物种数相差不大, 分别为 12, 15 和 17 种, 但个体总数差异较大. 林冠层个体数是林下层与灌木层个体总数的 34 倍, 占样地总个体数的 97.12%, 林下层与灌木层个体稀少. 可见, 样地内林冠层树种占绝对优势.

### 2.3 各林层和优势种的径级分布

林冠层、林下层和 2 个优势种的径级分布均呈近倒“J”型, 灌木层的径级分布呈“L”型(图 2). 林冠层、林下层与灌木层均存在大量  $\text{DBH} < 3 \text{ cm}$  的个体, 分别占该林层总个体数的 41.51%, 61.94% 和 91.82%, 随着径级增大, 个体数逐渐减少. 林冠层 89.51% 的个体集中在 1~10 cm 上; 林下层 93.49% 的个体集中在 1~6 cm 上; 灌木层在  $1.5 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 2 \text{ cm}$  范围内个体数最多,  $\text{DBH} < 2 \text{ cm}$  个体数占灌木层总个体数的 47.66%. 2 个优势种的个体数均为  $2 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 3 \text{ cm}$  最多, 其次为  $1 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 2 \text{ cm}$  和  $3 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 4 \text{ cm}$ . 冷杉与红皮云杉  $\text{DBH} \geq 20 \text{ cm}$  的个体数占各自总个体数的比例相差很大, 分别为 1.27% 和 14.39%, 说明红皮云杉由非成年树到成年树的存活几率较大. 总体看来, 样地中 3 个林层和优势树种种群均属增长型, 林下存在丰富的幼龄个体, 种群更新状态良好.

### 2.4 空间分布格局

(i) 各林层不同生活史阶段的空间分布. 林冠层 3 个生活史阶段的个体均遍布整个样地, 林下层与灌木层个体分布稀疏(图 3). 16 个主要物种的个体数占样地总个体数的 99.40%, 其中林冠层 10 种、林下层 4 种、灌木层 2 种.

(ii) 主要物种的空间分布格局. 冷杉 3 个径级个体均遍布整个样地; 红皮云杉幼树 I 与幼树 II 呈现明显的斑块分布, 成年树遍布整个样地(图 4).

2 个优势种 3 个生活史阶段的空间格局均呈现聚集分布(图 5), 冷杉幼树 I 在 1~50 m 尺度上呈现聚集分布; 幼树 II 在 1~40 m 尺度上聚集, 在  $r > 40 \text{ m}$  尺度上随机; 成年树在  $r = 1 \text{ m}$  及  $r = 50 \text{ m}$  尺度上随机, 在其余尺度上均聚集, 随着径级的增大, 冷杉的聚集强度依次降低. 红皮云杉的空间格局与冷杉相似, 幼树 I 在 1~50 m 尺度上呈现聚集分布; 幼树 II 在 1~38 m 尺度上聚集, 在  $r > 38 \text{ m}$  尺度上随机; 成年树在  $r \leq 3 \text{ m}$  及  $r = 50 \text{ m}$  尺度上随机, 在其余尺度上均聚集, 红皮云杉的聚集强度也随径级的增大而降低.

除冷杉和红皮云杉外, 其他 14 个主要物种的幼树 I 均主要表现为聚集分布, 大部分幼树 II 随距离的增加由聚集向随机过渡, 成年树主要表现为随机分布(图 S1~3). 林冠层树种中, 只有兴安落叶松 (*Larix gmelinii*) 幼树 I 在  $r > 10 \text{ m}$  尺度上呈现随机分布, 其余 7 个树种幼树 I 均在 1~50 m 尺度上聚集; 除花楷槭 (*Acer ukurunduense*) 幼树 II 在 1~50 m 尺度上聚集, 枫桦 (*Betula costata*) 在 1~50 m 尺度上随机外, 其余林冠层树种幼树 II 均在 1~50 m 尺度上先聚集, 后随机; 8 个林冠层树种的成年树在 1~50 m 尺度上均主要表现为随机分布, 少数尺度上轻微聚集(图 S1). 林下层树种中, 稠李和大黄柳 (*Salix raddeana*) 3 个生活史阶段的个体均在小尺度 ( $r < 10 \text{ m}$ ) 上主要呈现聚集分布, 大尺度上随机分布; 花楸和色木槭 (*Acer mono*) 幼树 I 和幼树 II 在  $r < 5 \text{ m}$  尺度上主要呈现聚集分布, 其余尺度上主要呈现随机分布(图 S2). 灌木层物种中, 毛榛子 3 个生活史阶段均呈现随尺度增大, 由聚集分布向随机分布过渡; 黄花忍冬的幼树 I 在 1~50 m 尺度上主要呈现聚集分布, 幼树 II 由聚集向随机过渡(图 S3).

### 2.5 优势种的密度制约效应

优势种冷杉与红皮云杉案例-对照设计的结果均

表3 凉水谷地云冷杉林物种组成<sup>a)</sup>

树种	多度	平均胸径 (cm)	最大胸径 (cm)	胸高断面积 (m <sup>2</sup> /hm <sup>2</sup> )	重要值 (%)	种子传播 方式
冷杉 <i>Abies nephrolepis</i>	19456(20848)	4.78(4.63)	75.10	6.58418	45.19(41.84)	I 或 II
红皮云杉 <i>Picea koraiensis</i>	5156(5304)	8.37(8.20)	67.00	8.88574	21.71(20.23)	I 或 II
花楷槭 <i>Acer ukurunduense</i>	3430(6242)	3.13(2.97)	35.70	0.61436	6.94(10.72)	III
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	2131(2215)	3.01(2.98)	54.00	0.33919	4.44(3.97)	I 或 II
毛赤杨 <i>Alnus sibirica</i>	1210(2096)	5.77(4.87)	26.00	0.65929	2.95(4.20)	III
枫桦 <i>Betula costata</i>	947(1021)	3.73(3.64)	35.20	0.19397	2.03(1.88)	III
鱼鳞云杉 <i>Picea jezoensis</i>	815(840)	4.92(4.83)	63.30	0.54990	2.27(2.06)	I 或 II
白桦 <i>Betula platyphylla</i>	707(749)	12.15(11.75)	59.20	1.59761	3.47(3.31)	III
兴安落叶松 <i>Larix gmelinii</i>	473(475)	30.46(30.34)	110.00	5.47498	8.33(8.03)	I 或 II
毛榛子 <i>Corylus mandshurica</i>	294(847)	2.03(1.90)	4.00	0.02852	0.56(1.38)	I 或 II
青楷槭 <i>Acer tegmentosum</i>	273(353)	3.38(3.17)	14.30	0.04541	0.56(0.62)	III
稠李 <i>Prunus padus</i>	190(288)	2.95(2.85)	10.90	0.00476	0.38(0.49)	I 或 II
花楸 <i>Sorbus pohuashanensis</i>	188(214)	2.57(2.52)	8.30	0.00019	0.37(0.36)	I 或 II
大黄柳 <i>Salix raddeana</i>	99(136)	3.56(3.40)	10.00	0.01681	0.20(0.24)	III
黄花忍冬 <i>Lonicera chrysantha</i>	38(62)	2.10(1.92)	4.10	0.00221	0.07(0.10)	II
色木槭 <i>Acer mono</i>	35(37)	3.00(3.09)	8.60	0.00408	0.07(0.06)	III
山杨 <i>Populus davidiana</i>	29(29)	3.05(3.05)	15.90	0.00419	0.06(0.05)	III
鼠李 <i>Rhamnus davarica</i>	27(28)	2.56(2.58)	5.10	0.00186	0.05(0.05)	II
春榆 <i>Ulmus japonica</i>	27(27)	6.56(6.56)	14.50	0.01280	0.07(0.06)	III
暴马丁香 <i>Syringa reticulata</i> var. <i>mandshurica</i>	20(28)	3.61(3.37)	12.40	0.00385	0.04(0.05)	I 或 II
紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	18(23)	3.83(4.51)	16.80	0.00675	0.04(0.05)	II 或 III
瘤枝卫矛 <i>Euonymus pauciflorus</i>	14(17)	1.54(1.56)	6.30	0.00037	0.03(0.03)	II
朝鲜接骨木 <i>Sambucus coreana</i>	14(27)	2.14(2.16)	2.00	0.00144	0.03(0.04)	II
谷柳 <i>Salix taraiensis</i>	12(16)	2.75(2.61)	5.40	0.00116	0.02(0.03)	III
蒿柳 <i>Salix viminalis</i>	8(14)	2.44(2.69)	5.00	0.00098	0.02(0.02)	III
珍珠梅 <i>Sorbaria sorbifolia</i>	8(13)	1.28(1.28)	2.00	0.01549	0.02(0.02)	I 或 II
水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i>	7(7)	3.37(3.37)	5.30	0.00075	0.01(0.01)	III
杏 <i>Prunus armeniaca</i>	4(4)	3.13(3.13)	3.80	0.02725	0.01(0.01)	II
山桃稠李 <i>Prunus maackii</i>	4(4)	10.55(10.55)	17.00	0.00035	0.01(0.01)	II
刺玫果 <i>Rosa acicularis</i>	4(4)	1.80(1.80)	2.00	0.00011	0.01(0.01)	II
刺五加 <i>Acanthopanax senticosus</i>	3(5)	1.50(1.44)	1.70	0.00009	0.01(0.01)	II
乌苏里鼠李 <i>Rhamnus ussuriensis</i>	2(3)	2.50(2.27)	2.60	0.00014	0.00(0.00)	II
旱柳 <i>Salix matsudana</i>	2(2)	1.60(1.60)	1.80	0.00004	0.00(0.00)	III
龙牙楸木 <i>Aralia elata</i>	1(2)	2.40(2.40)	5.80	0.00010	0.00(0.00)	II
光萼溲疏 <i>Deutzia glabrata</i>	1(2)	2.80(2.40)	1.80	0.00010	0.00(0.00)	II
胡桃楸 <i>Juglans mandshurica</i>	1(1)	2.10(2.10)	2.40	0.00004	0.00(0.00)	I 或 II
早花忍冬 <i>Lonicera praeflorens</i>	1(3)	1.80(1.53)	2.80	0.00006	0.00(0.00)	II
东北山梅花 <i>Philadelphus schrenkii</i>	1(2)	1.90(1.70)	1.90	0.00005	0.00(0.00)	II
大青杨 <i>Populus ussuriensis</i>	1(1)	1.40(1.40)	3.40	0.00002	0.00(0.00)	III
山梨 <i>Pyrus ussuriensis</i>	1(2)	3.40(3.10)	2.80	0.00017	0.00(0.00)	II
五蕊柳 <i>Salix pentandra</i>	1(1)	6.40(6.40)	2.10	0.00035	0.00(0.00)	III
三蕊柳 <i>Salix triandra</i>	1(4)	5.80(2.78)	1.40	0.00038	0.00(0.00)	III
糠椴 <i>Tilia mandschurica</i>	1(1)	1.50(1.50)	6.40	0.00002	0.00(0.00)	II 或 III
鸡树条荚蒾 <i>Viburnum sargentii</i>	1(2)	2.80(2.55)	1.50	0.00011	0.00(0.00)	II
总计	35656(41999)	4.15(3.99)		25.22091		

a) 括号内为树干的的多度及平均胸径. I, 重力; II, 动物; III, 风

表4 各林层不同生活史阶段的个体数

林层	幼树 I	幼树 II	成年树	总计
林冠层	24722	6275	3632	34629
林下层	355	205	39	599
灌木层	204	189	35	428
总计				35656

与假说(a)、(b)(表2)一致(图6和7). 由统计量  $g_{12}(r)-g_{11}(r)$ , 冷杉幼树 I 在  $r \leq 3$  m 和  $26 \text{ m} < r \leq 50$  m 尺度上与成年树具有相同格局, 利用生境的方式相同; 幼树 II 在  $r \leq 2$  m 和  $32 \text{ m} < r \leq 50$  m 尺度上与成年树具有相同的格局, 利用生境的方式相同; 在其他尺度上, 幼树 I 和幼树 II 均呈现与成年树不同的格局, 说明除了在成年树周围 2 m 范围内, 非成年树与成年树在中小尺度上利用生境的方式不同(图6). 由统计量  $g_{21}(r)-g_{22}(r)$ , 冷杉幼树 I 与幼树 II 均产生相对于成年树额外的聚集, 在  $r \geq 2$  m 尺度上, 由幼树 I 到幼树 II 的过程中, 相对于成年树额外的聚集强度降低, 这种额外聚集强度的降低说明冷杉由幼树 I 到幼树 II 阶段, 密度制约效应发挥一定作用(图6). 红皮云杉幼树 I 在  $4 \text{ m} < r < 47$  m 中的大部分尺度上与成年树格局有显

著差异, 表明幼树 I 在这些尺度上与成年树利用生境的方式不同; 幼树 II 除 10, 41 m 尺度以外, 在 1~50 m 的其他尺度上均与成年树以相同的方式利用生境. 红皮云杉非成年树出现相对于成年树额外的聚集, 在  $r > 15$  m 尺度上, 随着径级增大, 这种聚集强度减小, 显示出密度制约效应起作用(图7).

### 3 讨论

#### 3.1 物种组成与径级结构

凉水谷地云冷杉林动态监测样地群落的物种组成与 20 世纪 80 年代李文华<sup>[1]</sup>对谷地云冷杉林的调查基本一致, 均以红皮云杉和冷杉为优势种, 混生树种以红松和鱼鳞云杉(*Picea jezoensis*)为主, 分层现象明显, 林下有大量天然更新的幼树 II. 凉水地区的谷地云冷杉林  $9.12 \text{ hm}^2$  与阔叶红松林  $9 \text{ hm}^2$  样地在物种组成上存在较多共有物种(37种), 都属于长白山区系小兴安岭亚系, 也存在一些差异<sup>[32]</sup>. 在谷地云冷杉林出现而阔叶红松林没有出现的物种有兴安落叶松、杏(*Prunus armeniaca*)、旱柳(*Salix matsudana*)等 7 种;

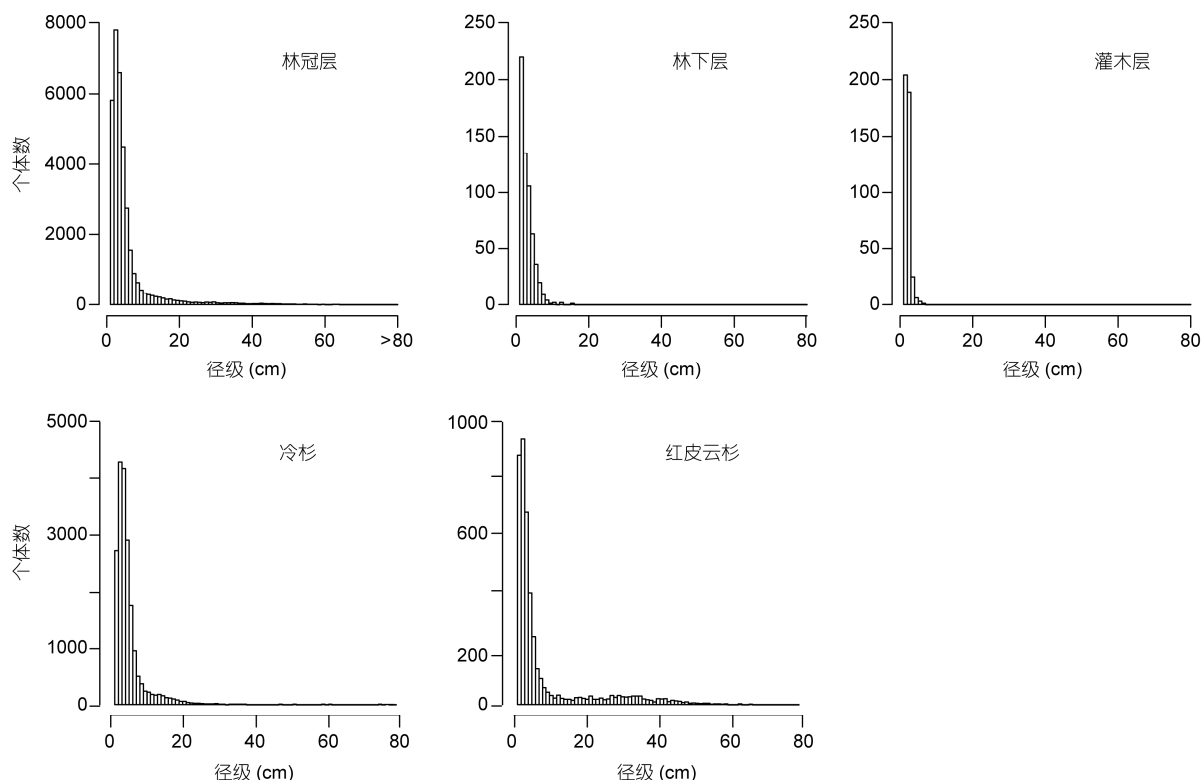


图2 各林层和优势种的径级分布

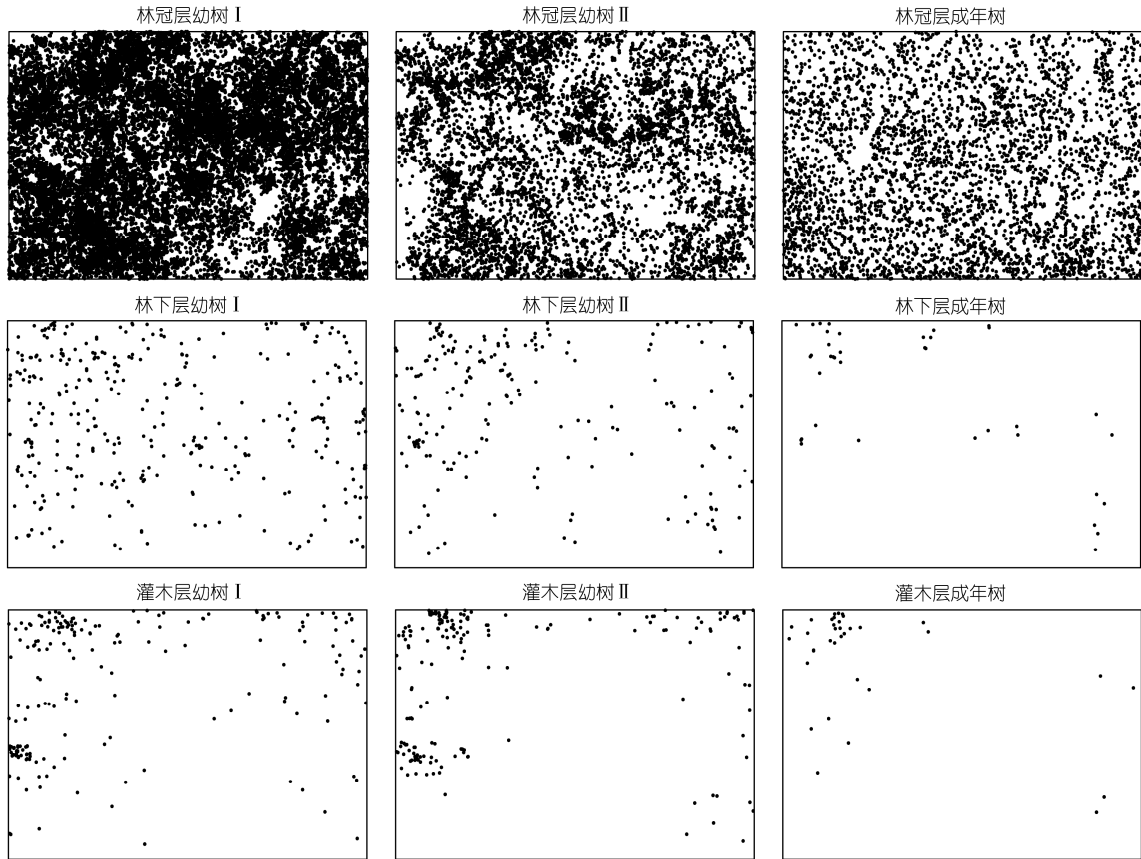


图 3 各林层 3 个生活史阶段空间分布

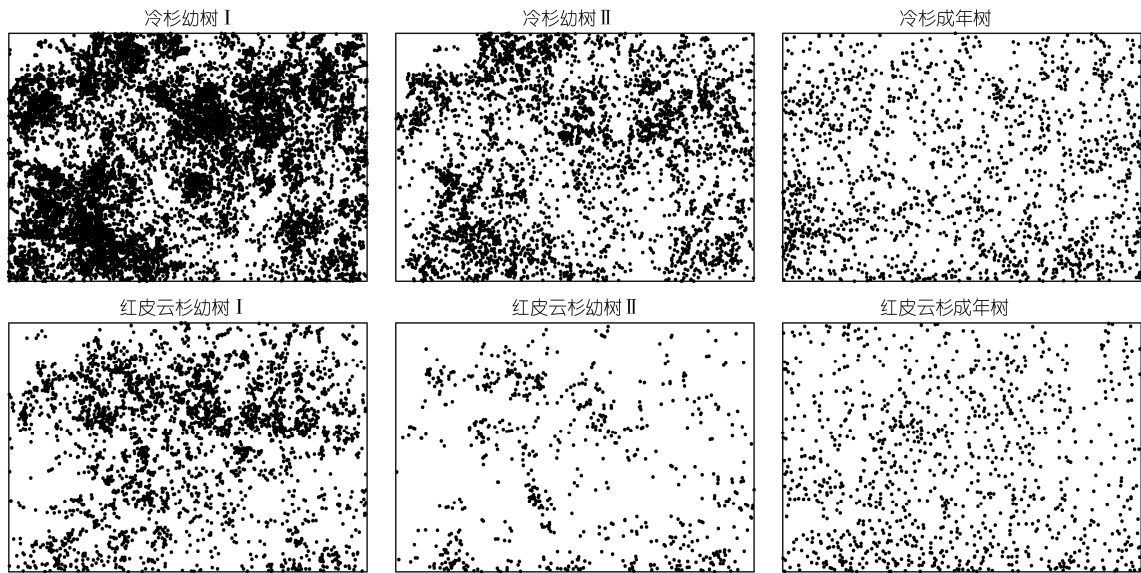


图 4 优势种 3 个生活史阶段的空间分布

阔叶红松林中出现而谷地云冷杉林没有出现的物种有裂叶榆(*Ulmus laciniata*)、暖木条夹蒾(*Viburnum burejaeticum*)、山槐(*Maackia amurensis*)等 11 种。谷

地云冷杉和阔叶红松林中个体数最多的物种分别为冷杉和毛榛子, 分别占样地总个体数的 1/2 和 1/5 左右。谷地云冷杉林的伴生树种主要为花楷槭、红松等

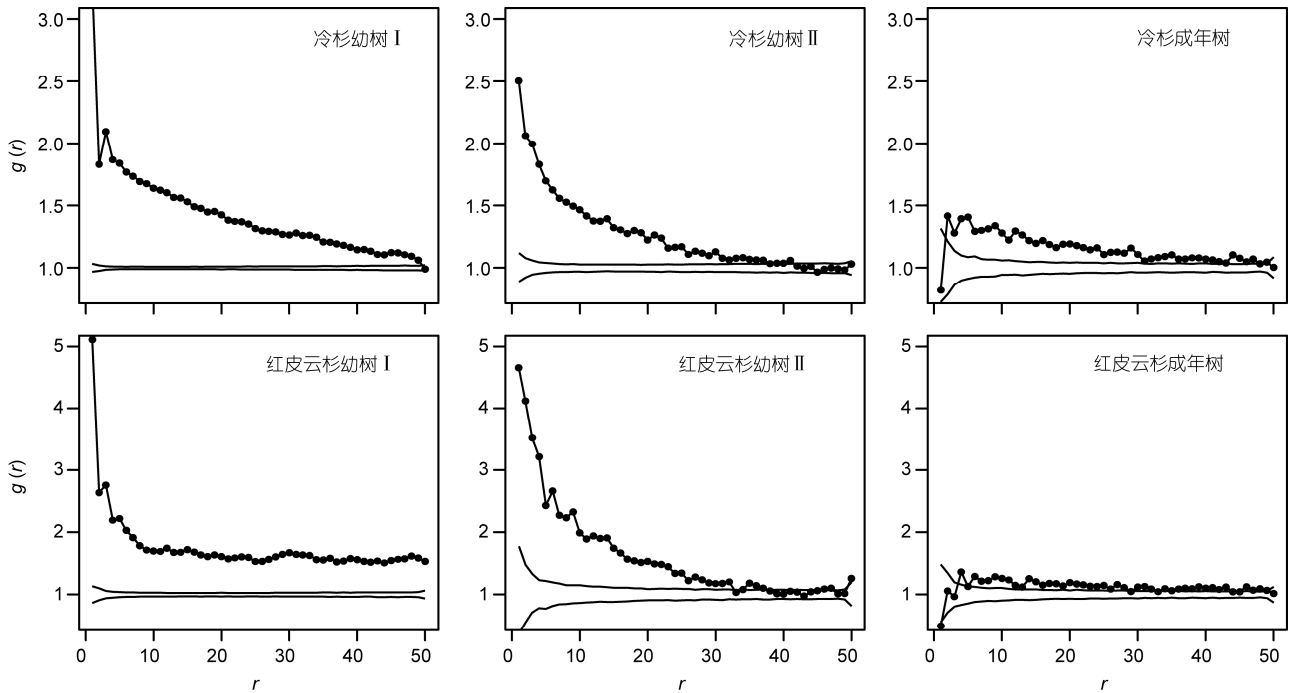


图5 优势种3个生活史阶段的空间分布格局

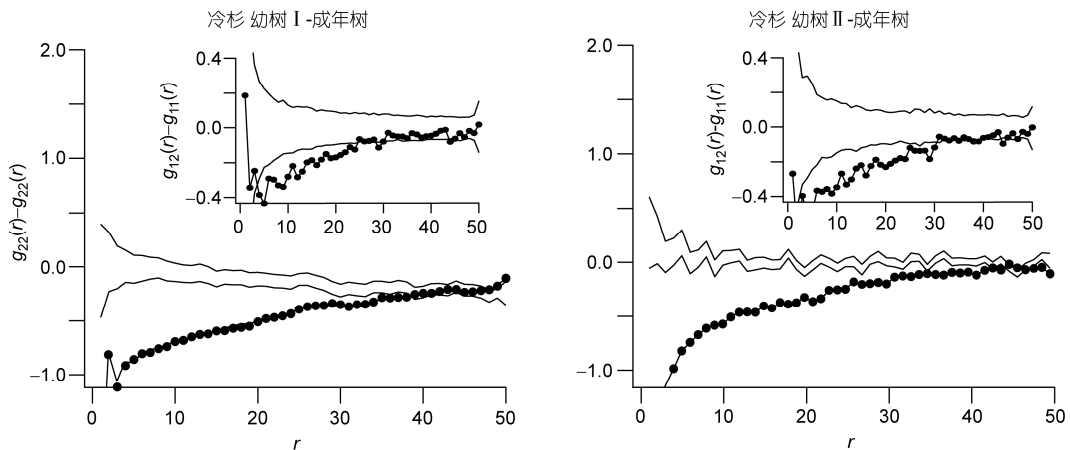


图6 冷杉案例-对照设计双变量  $g(r)$

耐阴性树种,阔叶红松林的伴生树种主要为花楷槭、紫椴(*Tilia amurensis*)、枫桦(*Betula costata*)等阔叶树种。同一区域地形的差异会造成物种组成的较大差异,即谷地存在明显的逆温层,温度低,土壤含水率高,且有岛状永冻层,故呈现以针叶树为主的现象;山地由于不存在逆温层,阔叶树种的比例较高<sup>[32]</sup>。另外,2个样地不同林层的径级结构相似,谷地云冷杉林样地灌木层和阔叶红松样地林下层的径级分布呈“L”型,其他林层均为倒“J”型,这说明两个样地均

具有大量的小径级个体,群落林下更新状态良好。

### 3.2 主要物种的空间分布格局

由各林层3个生活史阶段所有个体的空间分布(图3)可以看出,林冠层3个生活史阶段个体均遍布整个样地,但10个林冠层主要物种的空间分布显示出不同物种对生境的不同偏好,其中毛赤杨(*Alnus sibirica*)、鱼鳞云杉表现出明显的斑块聚集,毛赤杨和枫桦、鱼鳞云杉和白桦的空间分布存在互补关系



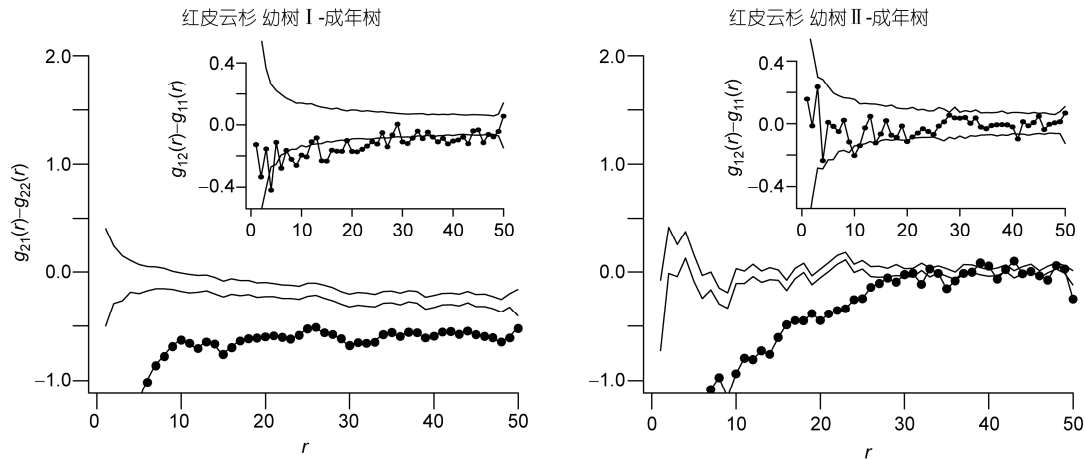


图 7 红皮云杉案例-对照设计双变量  $g(r)$

(图 S1). 不同的定居历史可能造成不同物种空间分布格局的差异<sup>[33]</sup>, 有限的空间与资源也可能造成一定程度的生态位分化现象<sup>[34]</sup>. 灌木层 3 个生活史阶段个体均在样地边缘分布较多(图 S3), 而林冠层毛赤杨、鱼鳞云杉、白桦(*Betula platyphylla*)3 个生活史阶段个体在样地边缘分布较少(图 S1). 谷地云冷杉林由于树木根系浅, 易遭受风灾, 造成树木风倒或风折, 造成较大林隙. 样地中间云冷杉风倒木与风折木形成的林窗为演替先锋树种白桦等树种<sup>[1]</sup>提供了更多的空间和光照. 本研究发林冠层 3 个生活史阶段个体数均比林下层和灌木层多(表 2), Canham 等人<sup>[35]</sup>发现, 林冠层物种组成与丰富度对于下层物种分布的影响归因于光照条件, 由于林冠层个体分布较密集(图 3), 林下个体接受的光照不足, 使得下层物种生长受抑制, 而下层所有存活的物种都是耐阴种或中性物种.

本研究应用点格局分析中的单变量对关联函数, 以完全随机的泊松分布为零模型, 计算主要物种不同径级的聚集强度(图 5, 图 S1~3). 16 个主要物种 3 个生活史阶段的幼树 I 均在 1~50 m 尺度上主要表现为聚集分布, 聚集强度随尺度增大而减小, 这可能与种子的传播限制或生物学特性有关. 16 个主要物种中, 一些树种种子靠重力或动物传播(如冷杉、红皮云杉、鱼鳞云杉、红松等), 其他树种依靠风力传播(如花楷槭、毛赤杨、枫桦、白桦等), 平坦的地势和密集的植株限制了种子的远距离传播, 大部分种子聚集在母株周围, 因此其幼树 I 呈聚集分布, 远离母株的幼树 I 则聚集程度减弱<sup>[20]</sup>. 随着径级增大, 个体对光照、水分、营养和空间等的需求增加, 导致个体间相

互作用增强, 自疏或它疏作用加剧, 从而造成种群随径级增大而聚集强度减弱. 这种稀疏作用可能是由密度制约效应所导致<sup>[36,37]</sup>. 毛赤杨、白桦和毛榛子成年树的强烈聚集反映了一定程度的生境偏好.

### 3.3 优势种密度制约效应

本研究在优势种的案例-对照设计中发现, 密度制约在幼树 I 到幼树 II、幼树 II 到成年树的阶段均发挥作用. 冷杉和红皮云杉虽然都为样地中的优势种, 但是冷杉的幼树 I 和幼树 II 与成年树利用生境的方式不同, 而只有红皮云杉幼树 II 与成年树利用生境的方式相同(图 6), 这可能是由于物种专一性的资源分布不均, 导致成年树与非成年树之间的非对称竞争<sup>[7]</sup>. 在林下个体生长过程中, 密集的非成年树充分利用林下空间, 同时加剧种内的争夺性竞争<sup>[38]</sup>, 造成大量非成年树死亡, 使冷杉和红皮云杉非成年树相对于成年树产生的额外聚集程度减弱(图 6 和 7), 说明由幼树 I 到成年树阶段有持续的密度制约效应产生.

综上所述, 本研究介绍小兴安岭凉水谷地云冷杉林 9.12 hm<sup>2</sup> 动态监测样地的群落组成和径级结构, 主要物种随着径级的增大, 聚集强度逐渐减小. 针对优势种群格局随生活史阶段的变化, 利用点格局方法进行分析, 发现密度制约效应在优势种群生长过程中有重要的作用. 本研究在分析优势种密度制约效应的过程中, 用双变量对关联函数的方法去除了大尺度的生境异质性, 这可能忽略了样地中实际的生境作用, 结合土壤因子及林窗的分布可以更有效

地探索密度制约所发挥的作用。然而,密度制约效应只是群落构建过程中的一个方面,需要结合传播限制、生境过滤等因素进一步探索小兴安岭凉水谷地云冷杉林物种共存的机理。

## 参考文献

- 1 李文华. 小兴安岭谷地云冷杉林群落结构和演替的研究. 自然资源, 1980, 4: 17–29
- 2 《中国森林》编辑委员会. 中国森林. 第二卷. 北京: 中国林业出版社, 1999
- 3 金光泽, 刘志理, 蔡慧颖, 等. 小兴安岭谷地云冷杉林粗木质残体的研究. 自然资源学报, 2009, 24: 1256–1266
- 4 He F, Pierre L, James V L. Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. J Veg Sci, 1997, 8: 105–114
- 5 Dale M R T. Spatial pattern analysis in plant ecology. J Ecol, 2000, 88: 366–370
- 6 Perry J N, Liebhold A M, Rosenberg M S, et al. Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. Ecography, 2002, 25: 578–600
- 7 Getzin S, Wiegand T, Wiegand K, et al. Heterogeneity influences spatial patterns and demographics in forest stands. J Ecol, 2008, 96: 807–820
- 8 Plotkin J B, Chave J, Ashton P S. Cluster analysis of spatial patterns in Malaysian tree species. Am Nat, 2002, 160: 629–644
- 9 Comita L S, Condit R, Hubbell S P. Developmental changes in habitat associations of tropical trees. J Ecol, 2007, 95: 482–492
- 10 Lai J, Mi X, Ren H, et al. Species–habitat associations change in a subtropical forest of China. J Veg Sci, 2009, 20: 415–423
- 11 Condit R, Ashton P S, Baker P, et al. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. Science, 2000, 288: 1414–1418
- 12 Wang X, Wiegand T, Wolf A, et al. Spatial patterns of tree species richness in two temperate forests. J Ecol, 2011, 99: 1382–1393
- 13 Wright J S. Plant diversity in tropical forests: A review of mechanisms of species coexistence. Oecologia, 2002, 130: 1–14
- 14 Bell T, Freckleton R P, Lewis O T. Plant pathogens drive density-dependent seedling mortality in a tropical tree. Ecol Lett, 2006, 9: 569–574
- 15 Zhu Y, Mi X, Ren H, et al. Density dependence is prevalent in a heterogeneous subtropical forest. Oikos, 2010, 119: 109–119
- 16 Lambers J H R, Clark J S, Beckage B. Density-dependent mortality and the latitudinal gradient in species diversity. Nature, 2002, 417: 732–735
- 17 Zhang J, Hao Z, Sun I F, et al. Density dependence on tree survival in an old-growth temperate forest in northeastern China. Ann Forest Sci, 2009, 66: 1–9
- 18 Piao T, Comita L S, Jin G, et al. Density dependence across multiple life stages in a temperate old-growth forest of northeast China. Oecologia, 2013: 1–11
- 19 Condit R. Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and a Comparison with Other Plots. Heidelberg: Springer, 1998. 177–201
- 20 Mueller-Dombois D, Ellenberg H. Aims and Methods of Vegetation Ecology. New York: John Wiley, 1974
- 21 李立, 陈建华, 任海保, 等. 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, 2010, 34: 241–252
- 22 Ripley B D. The second-order analysis of stationary point processes. J Appl Probab, 1976, 13: 255–266
- 23 Ripley B D. Modelling spatial patterns. J R Stat Soc B (Methodological), 1977, 39: 172–212
- 24 Stoyan D, Stoyan H. Fractals, Random Shapes, and Point Fields: Methods of Geometrical Statistics. Chichester: Wiley, 1994
- 25 Moeur M. Spatial models of competition and gap dynamics in old-growth *Tsuga heterophylla/Thuja plicata* forests. Forest Ecol Manag, 1997, 94: 175–186
- 26 Diggle P J, Chetwynd A G. Second-order analysis of spatial clustering for inhomogeneous populations. Biometrics, 1991: 1155–1163
- 27 Gatrell A C, Bailey T C, Diggle P J, et al. Spatial point pattern analysis and its application in geographical epidemiology. Trans Inst Br Geo, 1996, 21: 256–274
- 28 Getzin S, Dean C, He F, et al. Spatial patterns and competition of tree species in a Douglas-fir chronosequence on Vancouver Island. Ecography, 2006, 29: 671–682
- 29 Friedrich L. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2003, ISBN 3–900051–07–0, <http://www.R-project.org>
- 30 Baddeley A, Turner R. Spatstat: An R package for analyzing spatial point patterns. J Stat Softw, 2005, 12: 1–42
- 31 Hubbell S P, Foster R B. Commonness and rarity in an ectropical forest: Implications for tropical tree conservation. In: Soulé M E, ed. Conservation Biology: Science of Scarcity and Diversity. Sunderland: Sinauer Press, 1986. 205–231
- 32 徐丽娜, 金光泽. 小兴安岭凉水典型阔叶红松林动态监测样地: 物种组成与群落结构. 生物多样性, 2012, 20: 470–481
- 33 Chase J M. Community assembly: When should history matter? Oecologia, 2003, 136: 489–498

- 34 Harms K E, Condit R, Hubbell S P, et al. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha Neotropical forest plot. *J Ecol*, 2001, 89: 947–959
- 35 Canham C D, Coates K D, Bartemucci P, et al. Measurement and modeling of spatially explicit variation in light transmission through interior cedar-hemlock forests of British Columbia. *Can J For Res*, 1999, 29: 1775–1783
- 36 Janzen D H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am Nat*, 1970, 104: 501–528
- 37 Connell J H. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: den Boer P J, Gradwell G R, eds. *Dynamics of Numbers in Populations*. Centre for Agricultural Publication and Documentation, Wageningen, 1971. 298–312
- 38 He F, Duncan R P. Density-dependent effects on tree survival in an old-growth Douglas fir forest. *J Ecol*, 2000, 88: 676–688

## Composition and spatial patterns of the Liangshui spruce-fir valley forest in the Xiao Hinggan mountains

ZHANG Mi<sup>1</sup>, MI XiangCheng<sup>2</sup> & JIN GuangZe<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China;

<sup>2</sup> State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

Spruce-fir forest climax communities in the valleys of the Xiao Hinggan mountains represent an important zonal vegetation common in the temperate forests of northeastern China. Using a dynamic 9.12 ha spruce-fir valley forest plot in Liangshui National Natural Reserve, we analyzed species composition, diameter at breast height (DBH) size class distribution, and spatial patterns of species distribution for 16 major species. We also investigated density-dependent effects at different life history stages of dominant species. We documented 44 woody species (35656 individuals), belonging to 14 families and 29 genera. The DBH distribution of individuals for canopy and understory of two dominant species generally showed a reverse “J” type distribution. Shrubs exhibited an “L” type distribution. Saplings of major species had a clumped distribution across a scale of 1–50 m, while aggregation intensity decreased as scale increased. The aggregation of juveniles shifted from a clumped to a random distribution as scale increased. Adults exhibited random or uniform distributions. Case-control analysis of dominant species revealed that *Abies nephrolepis* saplings and juveniles exploit their habitat in a different manner compared with adults. *Picea koraiensis* saplings exploited the available habitat differently to adult individuals, with juveniles behaving in a similar manner as adults. *A. nephrolepis* and *P. koraiensis* saplings and juveniles were more clustered compared with adults; this clustering declined with increasing size class suggesting the occurrence of density-dependent thinning.

**spruce-fir valley forest, community composition and structure, spatial distribution pattern, density dependence**

doi: 10.1360/N972014-00072

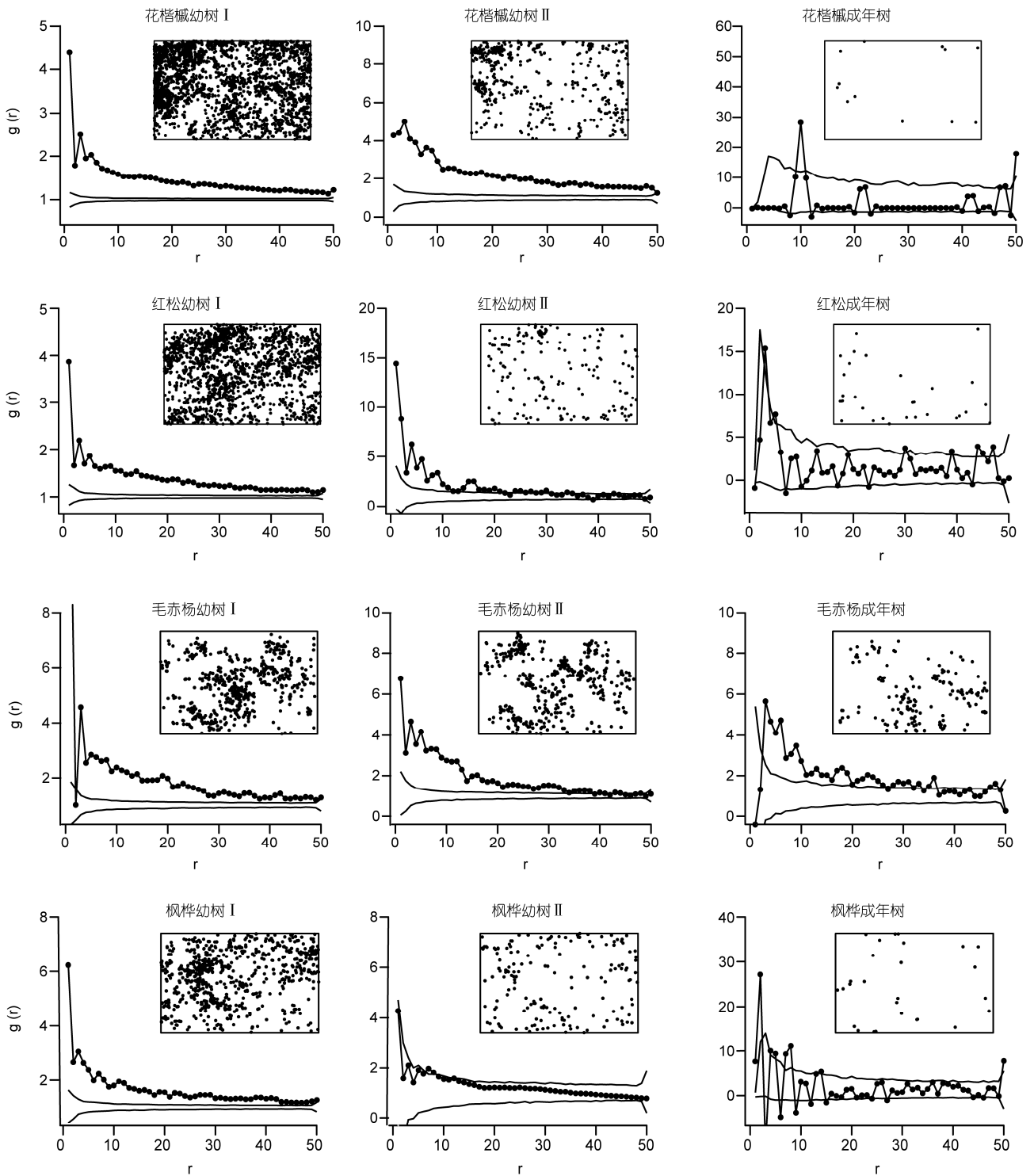
### 补充材料

图 S1 林冠层树种空间分布格局

图 S2 林下层树种空间分布格局

图 S3 灌木层物种空间分布格局

本文的以上补充材料见网络版 [csb.scichina.com](http://csb.scichina.com). 补充材料为作者提供的原始数据, 作者对其学术质量和内容负责.



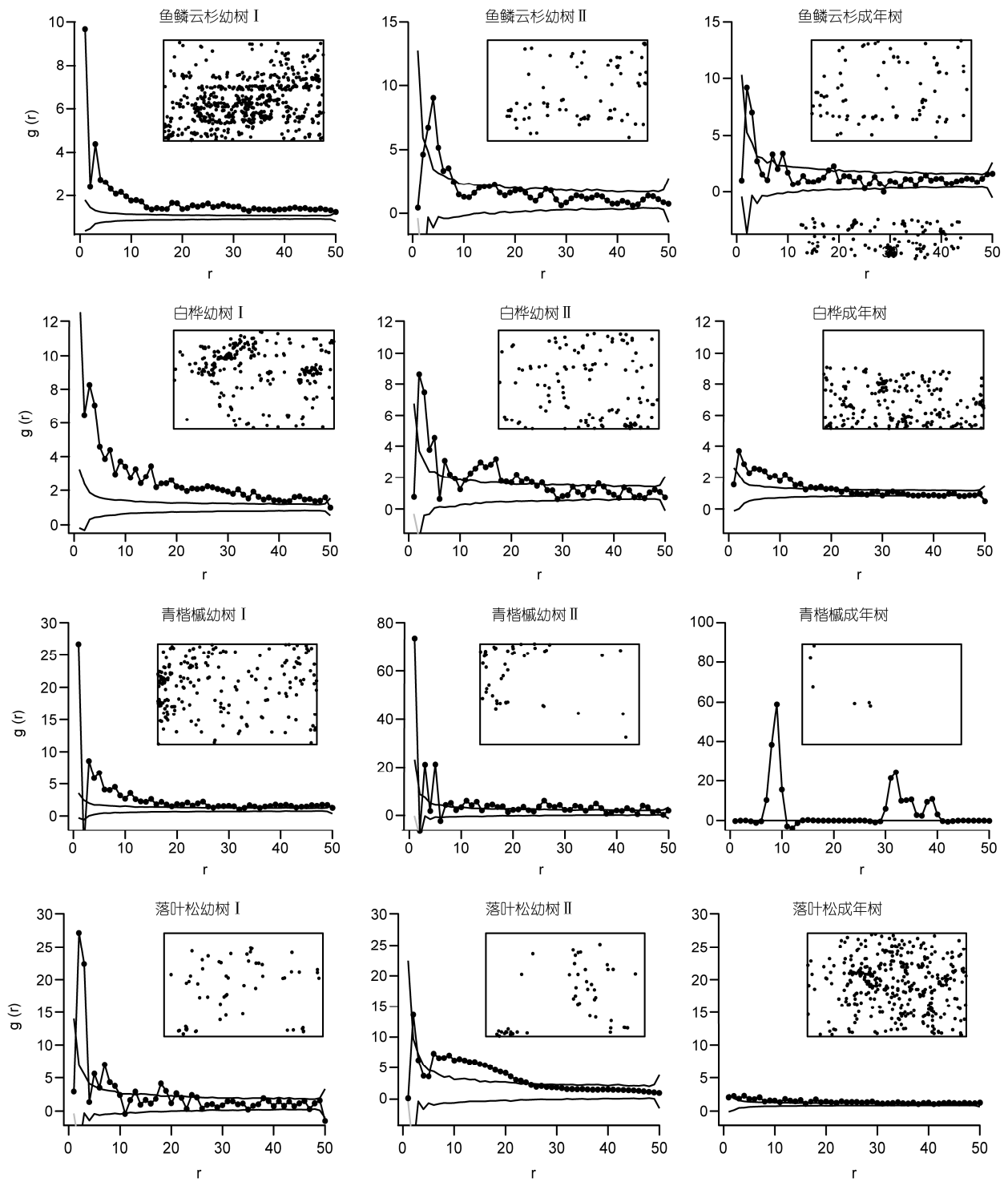


图 S1 林冠层树种空间分布格局

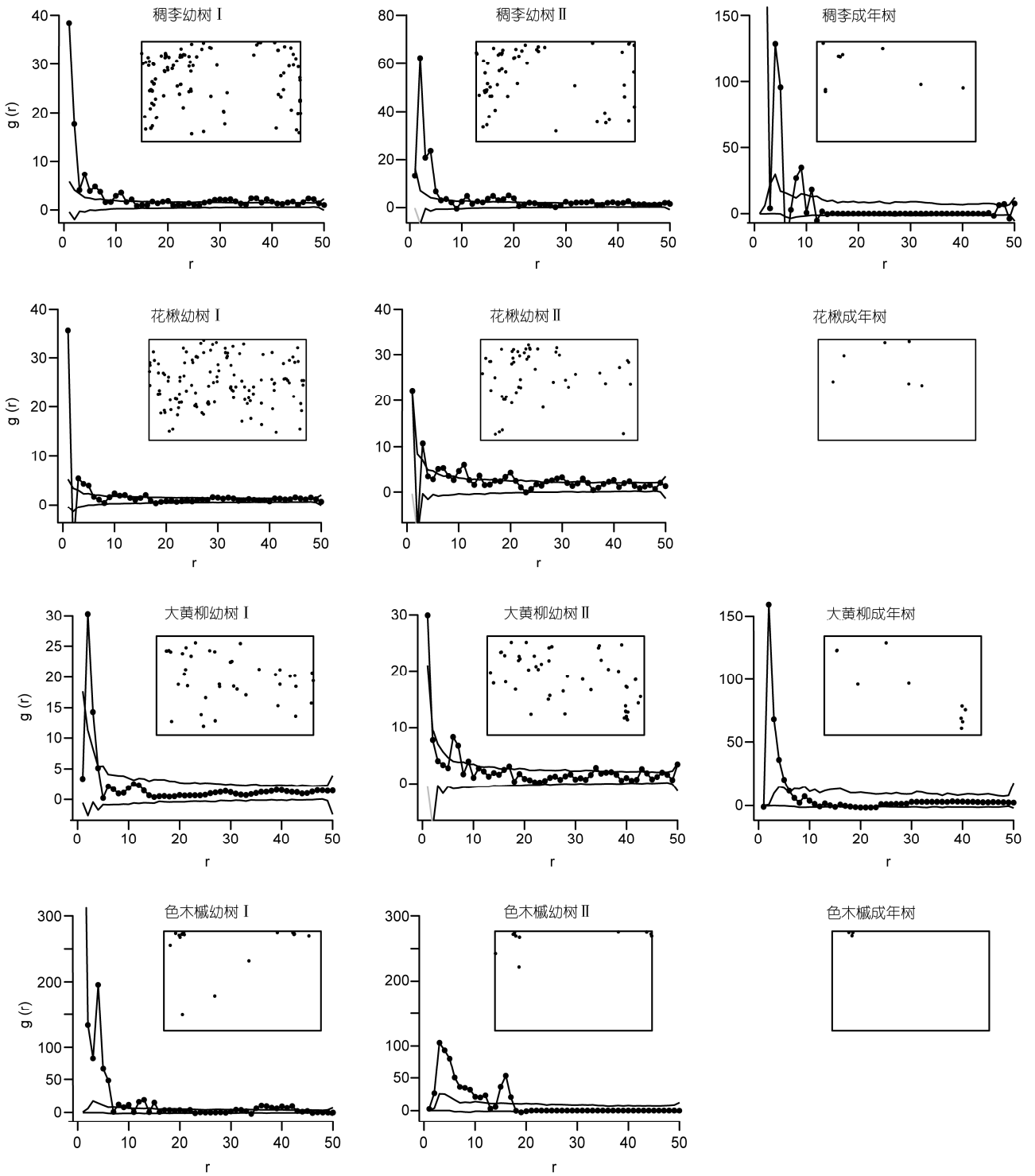


图 S2 林下层树种空间分布格局

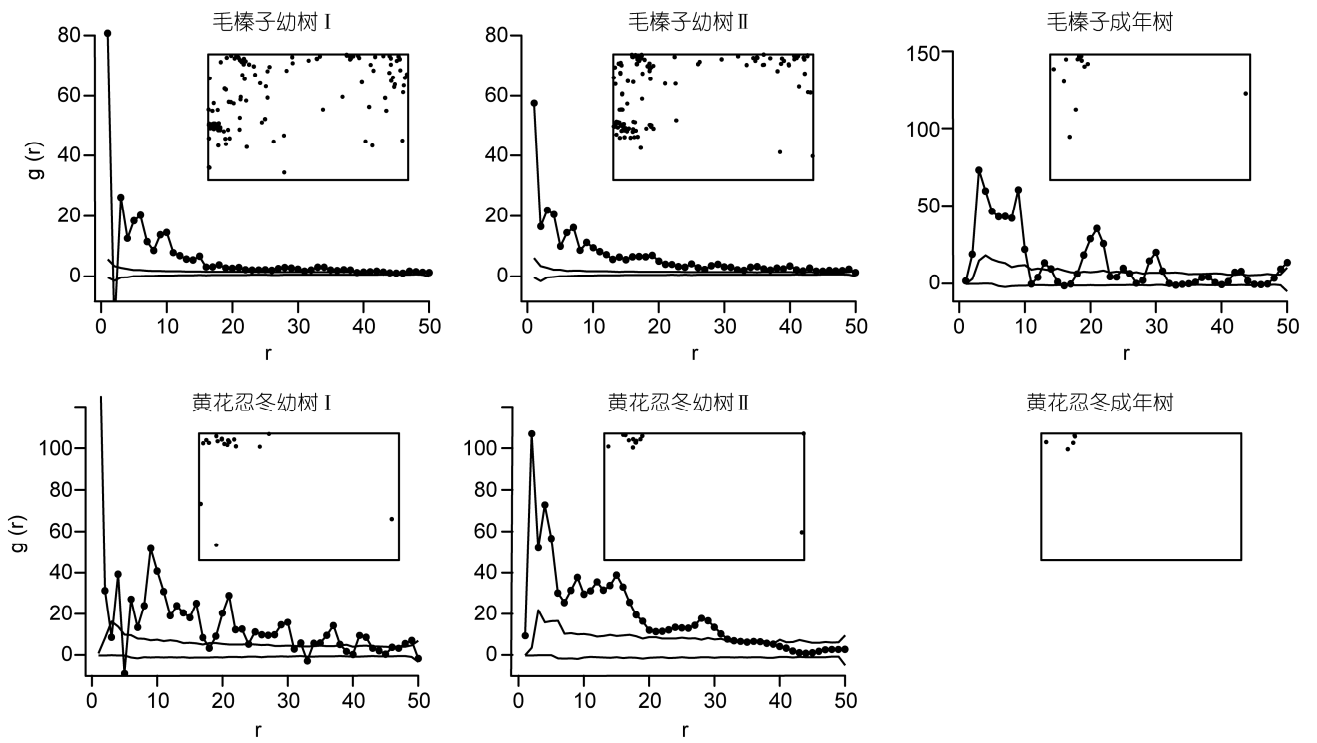


图 S3 灌木层物种空间分布格局