•研究报告•

海南尖峰岭热带山地雨林2种夹竹桃科植物的空间分布格局与关联性

何增丽¹ 许 涵² 秦新生^{1*} 唐光大¹ 李意德²¹ (华南农业大学中国南方石灰岩植物研究中心, 华南农业大学林学与风景园林学院, 广州 510642)² (中国林业科学研究院热带林业研究所, 广州 510520)

摘要: 根类药用植物在生产栽培过程中常产生连作障碍, 原因之一是其容易产生化感作用, 而化感作用是密度制约产生的主要原因之一。夹竹桃科植物是重要的药用植物, 也是热带植物区系的主要科。为探究自然条件下密度制约是否存在于根类药用植物中, 本文以海南尖峰岭60 ha森林动态监测样地中两种常见的夹竹桃科根类药用植物盆架树(*Alstonia rostrata*)和尖蕾狗牙花(*Tabernaemontana bufalina*)为研究对象, 采用点格局分析的成对相关函数Ripley's $g(r)$, 结合完全随机零模型和异质泊松零模型, 分析了它们的空间分布格局、种内和种间空间关联, 并采用Berman-test方法分析了地形因子对其种群分布的影响。结果表明: (1)盆架树和尖蕾狗牙花在0–100 m的研究尺度上主要表现为聚集分布, 但随着尺度的增大, 聚集程度降低, 逐渐变为随机分布。(2)盆架树和尖蕾狗牙花各龄级的分布特征类似: 幼树和中龄树个体在较大尺度范围内为聚集分布, 而成年树个体在0–100 m尺度上为随机分布或均匀分布。(3)在小尺度上, 盆架树的幼树与中龄树呈空间正关联, 与成年树呈空间负关联, 而中龄树与成年树空间无关联。尖蕾狗牙花各龄级间在0–65 m的尺度范围内以空间正关联为主。(4)在0–49 m尺度内盆架树与尖蕾狗牙花呈显著空间正相关。盆架树的中龄树和成年树与同龄级的尖蕾狗牙花都表现为空间无显著关联, 而幼树与尖蕾狗牙花幼树存在明显的空间正关联。(5)盆架树和尖蕾狗牙花幼树的分布与海拔、凹凸度显著正相关, 中龄树的分布与凹凸度显著正相关, 而成年树中只有盆架树的分布与海拔正相关。从现有格局推断: 生境异质性和扩散限制影响盆架树和尖蕾狗牙花空间格局的形成, 相对于尖蕾狗牙花, 密度制约对盆架树空间格局形成的影响更显著。

关键词: 盆架树; 尖蕾狗牙花; 根类药用植物; 化感作用; 种间联结; 尖峰岭

Spatial distribution patterns and association of two Apocynaceae plants in the tropical mountain rainforests of Jianfengling, Hainan Island, China

Zengli He¹, Han Xu², Xinsheng Qin^{1*}, Guangda Tang¹, Yide Li²¹ South China Limestone Plants Research Center, College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642² Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Guangzhou 510520

Abstract: Medicinal root plants often produce a continuous crop obstacle due to allelopathy during cultivation. Apocynaceae plants are important medicinal plants belonging to tropical flora. Allelopathy is one of the major causes of density dependence. To explore whether density dependence likely exists in root type medicinal plants under natural conditions, we analyzed the species distribution and spatial intraspecific and interspecific correlations of two root medicinal plants of Apocynaceae (*Alstonia rostrata* and *Tabernaemontana bufalina*), using a point pattern analysis of pair correlation function Ripley's $g(r)$ method with complete spatial randomness (CSR) and heterogeneous Poisson (HP). The impacts of topographic factors on the distributions of

收稿日期: 2017-03-23; 接受日期: 2017-07-01

基金项目: 中国林业科学研究院中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金(CAFYBB2017ZE001, RITFYWZX201505)、国家自然科学基金(31670628)和尖峰岭国家级森林生态站运行费

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: qinxinsheng@scau.edu.cn

the two species were analyzed using a Berman-test. Results showed that the spatial patterns of the *A. rostrata* and *T. bufalina* were mainly aggregated at 0–100 m scales, while the former's spatial pattern was still aggregated and the latter became a random pattern within this scale. The spatial patterns of *A. rostrata* and *T. bufalina* changed similarly with increases in age stage, as young and middle-aged trees showed aggregated distributions within a larger scale, while adult trees became randomly or uniformly distributed. The spatial association between different age classes individuals of *A. rostrata* showed that the relationship between young and middle-aged trees was positively associated at the small scale, while it was negatively associated between young and adult trees, and there was no association between middle-aged and adult trees. Positive associations were found between different age classes individuals of *T. bufalina* within the larger scale (0–65 m), which indicated that different DBH class individuals were consistent with environmental selection. Interspecific associations between *A. rostrata* and *T. bufalina* showed positive associations at 0–49 m scale. The spatial association between middle-aged, adult trees of *A. rostrata* and similarly aged trees of *T. bufalina* showed no significant correlation, while obvious positive spatial correlation was found between young trees of these two species. Significant positive correlation was found between young trees of these two species and elevation and convexity. We also found significant positive correlations between convex and middle-aged trees of these two species, while only adult trees of *A. rostrata* showed positive correlation with the degree of slope. We inferred that environmental heterogeneity and diffusional limitation played important roles in the formation of current spatial patterns of woody Apocynaceae in the tropical montane rainforest of Jianfengling, while compared to *T. bufalina*, density dependence plays a more significant impact on the spatial patterns of *A. rostrata*.

Key words: *Alstonia rostrata*; *Tabernaemontana bufalina*; root medicinal plants; allelopathy; interspecific association; Jianfengling

种群空间格局指种群内的所有个体在一定水平空间范围内的分布状况,它最直接地体现了自然界各种共存机制相互作用的结果(李海涛, 1995)。研究种群空间格局有助于认识种内、种间关系及种群与环境因子的相互作用规律,了解各种群在群落中的地位和生态学功能(李海涛, 1995; 张金屯, 1998; Guo et al, 2013)。密度制约、扩散限制、生境异质性和Janzen-Connell假说等都会影响种群空间格局(Connell, 1971; 农友等, 2015; 郭屹立等, 2015a; 陈云等, 2016)。目前,对空间格局的研究主要集中在群落优势种或主要种(梁爽等, 2014; 农友等, 2015)、珍稀濒危植物(黄明钗等, 2013)等类群上,而对群落专科或专属植物(马建梅等, 2013; 龙成等, 2015)及根类药用植物(张鲜花等, 2012)等的空间格局研究较少。

盆架树 (*Alstonia rostrata*) 和尖蕾狗牙花 (*Tabernaemontana bufalina*) 都为夹竹桃科萝藦木亚科的根类药用植物,盆架树为乔木,是热带山地雨林典型的伴生种类(曾庆波等, 1997),尖蕾狗牙花为灌木。这 2 个物种含量最多的一类化合物是生物碱,且大部分为单萜吲哚类生物碱,其中的含氧单萜具有很强的化感活性(张秋菊等, 2012; Zhang et al, 2015; Yang et al, 2016)。绝大多数根类药用植物在生

产中会产生连作障碍,原因之一是其药效成分常为化感物质(张爱华等, 2011),而化感作用也是密度制约效应产生的原因之一(Wright, 2002)。对根类药用植物化感作用的研究通常只在实验室中进行(王田涛等, 2012),但在自然条件下,化感物质经过自然途径进入土壤,并与土壤及其微生物等环境因子相互作用后,才对植物的种子萌发和幼苗生长等产生影响(张爱华等, 2011)。因此,有必要研究自然生态条件下根类药用植物的空间分布格局以及密度制约效应是否影响其空间格局的形成。

扩散限制和生境异质性也是影响物种空间分布格局的重要原因(郭屹立等, 2015a; 农友等, 2015)。从植物的空间格局来推测格局形成的过程是目前广泛使用的方法(Mcintire & Fajardo, 2009)。基于此,本文选取尖峰岭热带山地雨林这 2 种常见的夹竹桃科根类药用植物为研究对象,采用点格局方法分析了它们的空间分布格局、种内和种间空间关联,并采用Berman-test方法分析了地形因子对其种群分布的影响,试图从其格局推断密度制约效应是否存在,以及生境异质性和扩散限制在格局形成中的作用,以期为研究根类药用植物的化感作用以及科学地保护和利用药用植物资源提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

尖峰岭地区(18°20′–18°57′ N, 108°41′–109°12′ E)位于海南省西南部乐东县和东方市交界处, 总面积约64,000 ha (李艳朋等, 2016)。最高峰海拔1,412.5 m, 其气候、土壤和植被具有明显的垂直带谱, 其中在海拔650–1,350 m的热带山地雨林是尖峰岭地区分布面积最广的植被类型(蒋有绪和卢俊培, 1991; 李意德等, 2002)。

海南尖峰岭60 ha森林动态监测样地海拔介于866.3–1,016.7 m间, 正好处在热带山地雨林区的中间, 土壤类型主要为砖黄壤–黄壤, 属低纬度热带岛屿季风气候, 雨热同期, 干湿两季明显。2010–2012年间, 年均降水量1,305–3,686 mm, 年平均温度19.8℃, 最冷和最热月平均气温分别为10.8℃和27.5℃(李意德等, 2012; 许涵等, 2015)。

1.2 研究方法

1.2.1 调查方法

海南尖峰岭热带山地雨林60 ha样地是参照美国史密森热带研究所(Smithsonian Tropical Research Institute)热带森林研究中心(Center for Tropical Forest Science, CTFS)的调查技术规范(Condit, 1998)于2012年建立的。样地南北宽600 m, 东西长1,000 m。整个样地划分为1,500个20 m × 20 m样方。野外调查记录样地内所有胸径(DBH) ≥ 1 cm 的乔灌木树种的学名、胸径及生长情况, 并测量个体空间位置坐标, 坐标值直接用距离(m)表示。同时利用每个20 m × 20 m样方4个顶点海拔数据计算每个样方的海拔、坡度、凹凸度等参数: 海拔为4个顶点海拔的平均值; 凹凸度为该样方的平均海拔减去与其相邻8个样方海拔的平均值, 处在样地边缘的样方的凹凸度为该样方中心点的海拔减去4个顶点海拔的平均值; 样方4个顶点组合成4个平面, 这4个平面与样

方投影面夹角的平均值即为该样方的坡度值(Yamakura, 1995)。尖峰岭样地海拔介于866.3–1,016.7 m, 凹凸度介于–7.68至7.19, 坡度介于1.74°–49.25°。

1.2.2 不同龄级阶段划分标准

采用径级结构代替年龄来划分种群的不同龄级。样地中, 盆架树的平均胸径为15.2 cm, 最大胸径为95.0 cm; 尖蕾狗牙花的平均胸径为1.7 cm, 最大胸径为11.1 cm。根据不同物种的生物学特性和生长情况, 采用不同的方式划分幼树、中龄树和成年树。盆架树是乔木, DBH在1–10 cm为幼树, 10–20 cm为中龄树, ≥ 20 cm为成年树; 尖蕾狗牙花为灌木或小乔木, DBH在1–2 cm为幼树, 2–3 cm为中龄树, ≥ 3 cm为成年树。虽然这样划分径级并不能非常科学准确地定义幼树、中龄树和成年树, 但有利于分析的简化。表1和图1分别为按此方式划分的各龄级的株数及其在样地中的散点分布图。

1.2.3 点格局分析方法

Ripley’s $g(r)$ 函数是由Ripley’s $K(r)$ 函数衍化而来(Ripley, 1976), 运用Ripley’s $g(r)$ 函数对样地中的盆架树和尖蕾狗牙花整体和各龄级的分布格局及其空间关联进行分析。

Ripley’s $K(r)$ 函数是以任意点为圆心, r 为半径的圆内期望点数与样方内点密度的比值。公式为:

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

式中, A 为样地面积; n 为样地中个体总数; r 表示空间尺度; d_{ij} 为圆心点*i*到点*j*之间的距离, 当 $d_{ij} \leq r$ 时, $I_r(d_{ij}) = 1$, $d_{ij} > r$ 时, $I_r(d_{ij}) = 0$ 。 W_{ij} 为边界效应修正的权重(祝燕, 2009)。

双变量的Ripley’s $K(r)$ 函数:

$$K_{12}(r) = \frac{A}{n_1 n_2} \sum_{i=1}^{n_1} \sum_{j=1}^{n_2} \frac{I_r(d_{ij})}{W_{ij}} (i \neq j) \tag{2}$$

表1 海南尖峰岭60 ha森林动态监测样地中盆架树和尖蕾狗牙花种群各龄级株数
Table 1 Number of *Alstonia rostrata* and *Tabernaemontana bufalina* with different ages in the 60 ha forest dynamics plot in Jianfengling, Hainan Island.

树种 Tree species	幼树 Young trees (%)	中龄树 Middle-aged trees (%)	成年树 Adult trees (%)	总数 Total (%)
盆架树 <i>Alstonia rostrata</i>	1,098 (56.25)	296 (15.16)	558 (28.59)	1,952 (100)
尖蕾狗牙花 <i>Tabernaemontana bufalina</i>	2,459 (74.05)	751 (22.61)	111 (3.34)	3,321 (100)

图1 海南尖峰岭60 ha森林动态监测样地中盆架树和尖蕾狗牙花各龄级的散点分布图。△ 幼树；□ 中龄树；● 成年树。

Fig. 1 Scatter distribution patterns of *Alstonia rostrata* and *Tabernaemontana bufalina* with different ages in the 60 ha forest dynamics plot in Jianfengling, Hainan Island. △ Young trees; □ Middle-aged trees; ● Adult trees.

n_1 与 n_2 表示具有不同属性(如不同种群、不同龄级)的个体数量,其余参数与式(1)相同。

$g(r)$ 函数以圆环代替 $K(r)$ 函数中的圆,分析的是圆环内所有植株的总多度,因而消除了Ripley's $K(r)$ 函数的累积效应,表示在某一特定距离种群具有何种空间分布关系,表达式为(Illian et al, 2008):

$$g(r) = \frac{1}{2\pi r} \cdot \frac{dK(r)}{dr} \quad (3)$$

对应Ripley's $K(r)$ 函数, $g(r)$ 函数也有相应的单变量和双变量公式。

本文使用的零模型有两种: (1)完全空间随机模型(CSR), 假设种群的空间分布不受任何生物或非生物过程的影响, 常用来检验生境异质性是否影响种群的空间分布; (2)异质泊松模型(HP), 是一种排除生境异质性的零假设模型, 主要用于模拟物种与其生境之间的相互关系(郭屹立, 2015a)。本文采用高斯核函数(Diggle, 2003)进行密度估计, 选取标准差 $\sigma = 15$ m以消除大尺度上的生境异质性对空间格局的影响。通过199次Monte Carlo随机模拟, 分别利用模拟的最大值和最小值生成上下两条包迹线, 计算99%的置信区间。若实际分布的 $g(r)$ 值落在包迹线内, 则符合零模型, 为随机分布或种间无关联; 若在包迹线以上, 则呈聚集分布或种间显著正关联; 若在包迹线以下, 则呈均匀分布或种间显著负关联。

1.2.4 地形因子对物种分布格局的影响

用Berman-test法检验物种种群总体及各生长阶段个体分布是否依赖于某一环境变量。计算所有个

体在位置 x_i 处的环境变量 $v(x_i)$ 的平均值 S_{obs} , 以 $20 \text{ m} \times 20 \text{ m}$ 样方为单位沿x轴或y轴每次移动一个单位产生零假设模型, 计算每个零假设模型相应的 S_{sim} , 显著度由 S_{obs} 在 S_{sim} 中的排序位置决定(Zhu et al, 2013; 梁爽等, 2014; 郭屹立等, 2015b)。本研究分别选用每个 $20 \text{ m} \times 20 \text{ m}$ 样方的海拔、坡度、凹凸度为环境变量进行Berman-test分析。

全部统计分析和绘图均在 R3.3.2 (<https://www.r-project.org/>)软件中完成。

2 结果

2.1 种群的空间分布格局

基于完全空间随机模型(CSR)的成对相关函数分析结果表明(图2A、B、C、D): 盆架树总体在2–98 m的尺度上为聚集分布, 其他尺度为随机分布; 幼树在研究尺度上都为聚集分布; 中龄树在4–20 m和41–99 m聚集分布; 成年树在0–4 m的尺度上均匀分布。剔除生境异质性的异质泊松模型(HP)的成对相关函数分析结果显示(图2A、B、C、D): 盆架树总体在6–16 m的尺度上为聚集分布, 幼树在0–22 m聚集分布, 中龄树在研究尺度上为随机分布, 成年树在0–5 m为均匀分布。表明剔除生境异质性后, 盆架树总体、幼树及中龄树在较大尺度上的聚集分布变为随机分布, 即生境异质性对盆架树大尺度上的分布有显著影响。

基于完全空间随机模型(CSR)的成对相关函数分析结果表明(图2E、F、G、H): 尖蕾狗牙花总体在0–81 m尺度上为聚集分布, 其他尺度为随机分

图2 海南尖峰岭60 ha森林动态监测样地中盆架树和尖蕾狗牙花各龄级的点格局分析。实线表示成对相关函数, 虚线表示99%包迹线。零模型为完全空间随机模型(CSR)和 $\sigma = 15$ m的异质泊松模型(HP)。

Fig. 2 Point pattern analysis of *Alstonia rostrata* and *Tabernaemontana bufalina* with different ages in the 60 ha forest dynamics plot in Jianfengling, Hainan Island. (T), (Y), (M), (A) represent the total, young trees, middle-aged trees and adult trees, respectively. Solid lines are pair-correlation functions, and dotted lines are 99% confidence envelopes. Null models: complete spatial randomness (CSR) model and Heterogeneous Poisson (HP) model with $\sigma = 15$ m.

布; 幼树在0–80 m尺度上为聚集分布; 中龄树在0–71 m聚集分布; 成年树在0–3 m和25–33 m的尺度上呈微弱的聚集分布。基于异质泊松模型(HP)的成对相关函数分析结果显示(图2E、F、G、H): 尖蕾狗牙花总体在0–33 m尺度上为聚集分布; 幼树在0–31 m聚集分布; 中龄树在0–16 m聚集分布; 成年树在78–86 m的尺度上为微弱的均匀分布, 表明生境异质性对尖蕾狗牙花分布的影响与对盆架树的类似。

2.2 种内关联

盆架树各龄级间的空间关联表现为(图3A、B、C): 盆架树中龄树与幼树在0–21 m的尺度上空间正关联; 成年树与幼树在0–7 m的小尺度上呈空间负关联, 44–53 m的大尺度上呈微弱的空间正关联; 成年树与中龄树在0–100 m的尺度上无关联。

尖蕾狗牙花各龄级之间的空间关联表现为(图3D、E、F): 幼树与中龄树在0–74 m的尺度上呈空

间正关联; 幼树与成年树在0–65 m的尺度上大体为空间正关联; 成年树与中龄树在0–34 m和52–65 m的尺度上大体为空间正关联。综上, 尖蕾狗牙花各龄级之间在0–65 m的尺度上以空间正关联为主, 可能是因为同一物种所有个体对环境资源的选择是相同的。

2.3 种间关联

盆架树总体与尖蕾狗牙花总体在0–49 m的尺度呈显著空间正关联, 其他尺度空间无关联(图4A)。盆架树为热带山地雨林中典型的伴生乔木种, 而尖蕾狗牙花主要为灌木层树种, 两者在一定尺度上的正相互作用有利于充分利用资源, 从而保持物种稳定共存。

盆架树幼树与尖蕾狗牙花幼树在0–47 m的尺度上大体为空间正关联, 这与两种群总体空间正关联相似; 与尖蕾狗牙花中龄树在29–57 m的尺度上大体为空间正关联; 与尖蕾狗牙花成年树在

图3 海南尖峰岭60 ha森林动态监测样地中盆架树和尖蕾狗牙花各龄级的种内空间关联。实线表示成对相关函数, 虚线表示99%包迹线。零模型为完全空间随机模型(CSR)。

Fig. 3 Spatial association of intraspecific individuals of *Alstonia rostrata* and *Tabernaemontana bufalina* with different ages in the 60 ha forest dynamics plot in Jianfengling, Hainan Island. (T), (Y), (M), (A) represent the total, young trees, middle-aged trees and adult trees, respectively. Solid lines are pair-correlation functions, and dotted lines are 99% confidence envelopes. Null model: complete spatial randomness (CSR) model.

49–52 m的尺度呈微弱的空间负关联; 其他尺度空间无关联。

盆架树中龄树与尖蕾狗牙花幼树在19–31 m空间正关联, 与尖蕾狗牙花中龄树、成年树在研究尺度上无显著空间关联。

盆架树成年树与尖蕾狗牙花幼树在7–52 m尺度上大体为空间正关联, 与尖蕾狗牙花中龄树在0–51 m的尺度内以空间正关联为主, 与尖蕾狗牙花成年树为随机分布。

2.4 地形因子对两个种群个体空间分布的影响

Berman-test分析结果表明(表2): 盆架树和尖蕾狗牙花种群的所有个体分别与其不同生长阶段的个体和某一地形因子的关联性具有很好的一致性。在变化范围内, 样地的3个地形因子与盆架树和尖蕾狗牙花都不存在负相关。其中盆架树总体与坡度、海拔、凹凸度都正相关, 成年树仅与坡度正相关, 中龄树仅与凹凸度正相关, 幼树与海拔、凹凸度正相关, 其他无关联。尖蕾狗牙花总体及各龄级

均与坡度无关联; 与海拔呈正相关, 主要体现在其幼树与海拔的正关联上; 与凹凸度也呈正相关, 主要体现在其幼树、中龄树与凹凸度的正关联上。

3 讨论

盆架树和尖蕾狗牙花在研究尺度上主要表现为聚集分布, 与自然界大部分群落优势种群或主要种群在一定尺度呈聚集分布的规律一致(祝燕等, 2011; 郭屹立等, 2015a; 龙成等, 2015)。影响种群空间分布的因素很多, 如生境异质性、扩散限制、密度制约等(梁爽等, 2014; 郭屹立等, 2015a; 陈云等, 2016)。尖蕾狗牙花和盆架树在30–81 m的较大尺度范围内都呈聚集分布, 而排除生境异质性后, 两者在大尺度上的聚集分布变为随机分布(图2), 可以推测生境异质性影响这两个种群的空间分布格局。盆架树和尖蕾狗牙花的幼树和中龄树个体在较大尺度范围内为聚集分布, 而其成年树个体在研究尺度上为随机分布或均匀分布(图2)。可见生境异质性对

盆架树和尖蕾狗牙花幼树和中龄树的分布格局表现出明显影响, 而对其成年树的影响却不明显。地形是多种环境因子的复合, 影响温度和降水的空间再分配及土壤养分的空间分布, 部分反映了环境因子对植物空间分布的影响(区余端等, 2011; 张昌顺等, 2012)。本文地形因子的分析结果也表现出生境

图 4 海南尖峰岭 60 ha 森林动态监测样地中盆架树和尖蕾狗牙花各龄级的种间关联。实线表示成对相关函数, 虚线表示 99% 包迹线。零模型为完全空间随机模型(CSR)。

Fig. 4 Spatial association of interspecific individuals of *Alstonia rostrata* and *Tabernaemontana bufalina* with different ages in the 60 ha forest dynamics plot in Jianfengling, Hainan Island. (T), (Y), (M), (A) represent the total, young trees, middle-aged trees and adult trees, respectively. Solid lines are pair-correlation functions, and dotted lines are 99% confidence envelopes. Null model: complete spatial randomness (CSR) model.

表2 地形因子对海南尖峰岭60 ha森林动态监测样地中盆架树和尖蕾狗牙花各龄级个体分布格局的影响
Table 2 Influences of topographic factors on the distribution of the individuals of *Alstonia rostrata* and *Tabernaemontana bufalina* with different ages in the 60 ha forest dynamics plot in Jianfengling, Hainan Island

地形因子 Topographic factors	盆架树 <i>Alstonia rostrata</i>				尖蕾狗牙花 <i>Tabernaemontana bufalina</i>			
	总体 Total	幼树 Young tree	中龄树 Middle-aged tree	成年树 Adult tree	总体 Total	幼树 Young tree	中龄树 Middle-aged tree	成年树 Adult tree
坡度 Slope	+	n	n	+	n	n	n	n
海拔 Elevation	+	+	n	n	+	+	n	n
凹凸度 Convex	+	+	+	n	+	+	+	n

+代表显著正相关; n代表无相关性, 显著度 $P \leq 0.025$ 。
+, Significant positive correlation; n, Uncorrelated; $P \leq 0.025$.

异质性对两个树种的幼树和中龄树的影响比成年树更加明显: 两树种幼树的分布与海拔、凹凸度显著正相关, 中龄树的分布与凹凸度显著正相关, 而成年树中只有盆架树的分布与海拔正相关。成年树的分布格局是幼树、中龄树经过多年的生境筛选作用而形成的, 它的分布更能体现出一个种群对生境的偏好(郭屹立等, 2015b)。在本研究中, 生境异质性的对两树种成年树的影响不明显, 这可能是因为盆架树和尖蕾狗牙花的负密度制约超过了生境异质性对其聚集分布的影响。

密度制约是作用于邻体之间的一种机制, 它产生的内在原因有资源竞争、化感作用等(Wright, 2002)。在较小的尺度上, 盆架树的成年树不仅表现出均匀分布, 还与其幼树空间负关联, 而尖蕾狗牙花成年树表现出随机分布, 与其幼树、中龄树空间正关联(图2, 3)。可以推测密度制约效应影响了盆架树的空间格局形成, 而对尖蕾狗牙花影响不明显。这可能与两个树种的生活型有关: 盆架树为小乔木, 尖蕾狗牙花为灌木, 盆架树的成年树个体比尖蕾狗牙花根系更庞大, 因而分泌化感物质的范围更大, 影响的同种邻近个体范围更广; 也可能是因为盆架树的成年树对资源(光照、营养、空间等)的需求更大, 竞争能力也更强, 而使同种个体难以在其周围生存。盆架树的成年树与其幼树表现为空间负关联, 而与尖蕾狗牙花幼树、中龄树表现为空间正关联, 这可能是因为盆架树的化感作用可能更多的是自毒作用, 而对尖蕾狗牙花的他感作用并不显著, 这也符合Janzen-Connell假说。

当使用消除生境异质性的HP零模型分析, 盆架树种群整体及其幼树仍为聚集分布, 且主要集中在大于22 m的尺度上, 而尖蕾狗牙花及其幼树的聚集分布主要集中在0–31 m的尺度上, 且其聚集尺度

范围和聚集程度比盆架树更大(图2), 这很可能是受扩散限制的影响。扩散限制使种群只能生活在靠近母株的一定范围内, 从而使物种呈聚集分布。而种子的传播方式和树种所属的林层都会影响种子的扩散过程, 进而影响种群分布格局, 一般靠重力传播种子的植物及林下层植物传播种子的能力更弱, 形成的聚集度更高(Wang et al, 2010)。尖蕾狗牙花是灌木层树种, 且其每个蓇葖果具10–20粒种子, 种子无毛, 较多的种子只能由重力扩散在母树周围; 而盆架树是属于10–30 m林层的乔木树种, 每个蓇葖果的种子数多, 且种子扁平, 两端被棕黄色的缘毛。对比可见, 盆架树比尖蕾狗牙花种子的传播能力更强, 传播范围更广, 故尖蕾狗牙花在小尺度上的聚集度比盆架树更大。

综上所述, 生境异质性、扩散限制都影响盆架树和尖蕾狗牙花空间格局的形成, 而由化感作用产生的自毒作用或对非生物资源的竞争而引起的负密度制约对盆架树空间格局的影响比对尖蕾狗牙花更显著。扩散限制和密度制约对盆架树和尖蕾狗牙花空间格局的影响程度与其生活型有关, 这从某种程度上也说明物种生活型能够用来预测物种分布格局, 这与郭屹立等(2015a)的结论一致。

致谢: 感谢大样地建设及调查过程中参与的各位调查人员的辛勤工作, 华南农业大学的庄雪影教授、黄久香副教授、周庆副教授、林元震副教授、林家怡副研究员、郑明轩实验师、梁爽、钟泳林、曾思金、周玉洁、林伟通等在数据处理分析过程中提供了大力支持和帮助, 在此表示感谢!

参考文献

Chen Y, Wang T, Li PK, Yao CL, Yuan ZL, Ye YZ (2016)

- Community characteristics and spatial distribution of dominant tree species in a deciduous broad-leaved forest of Muzhaling, Henan, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 1179–1188. (in Chinese with English abstract) [陈云, 王婷, 李培坤, 姚成亮, 袁志良, 叶永忠 (2016) 河南木札岭温带落叶阔叶林群落特征及主要乔木空间分布格局. *植物生态学报*, 40, 1179–1188.]
- Condit R (1998) *Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and A Comparison with Other Plots*. Springer-Verlag, Berlin.
- 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*, 86, 298–312.
- Diggle PJ (2003) *Statistical Analysis of Spatial Point Patterns*, 2nd edn. Hodder Education Publishers, London.
- Guo YL, Wang B, Xiang WS, Ding T, Lu SH, Huang FZ, Li DX, Wen SJ, He YL, Li XK (2015a) Dynamics of density-dependent effects of tree species in a 15 ha seasonal rain forest plot in northern tropical karst in Nonggang, Guangxi, southern China. *Chinese Science Bulletin*, 60, 1602–1611. (in Chinese) [郭屹立, 王斌, 向悟生, 丁涛, 陆树华, 黄甫昭, 李冬兴, 文淑均, 何运林, 李先琨 (2015b) 弄岗喀斯特季节性雨林15 ha样地密度制约效应分析. *科学通报*, 60, 1602–1611.]
- Guo YL, Wang B, Xiang WS, Ding T, Lu SH, Huang YS, Huang FZ, Li DX, Li XK (2015b) Spatial distribution of tree species in a tropical karst seasonal rainforest in Nonggang, Guangxi, southern China. *Biodiversity Science*, 23, 183–191. (in Chinese with English abstract) [郭屹立, 王斌, 向悟生, 丁涛, 陆树华, 黄俞淞, 黄甫昭, 李冬兴, 李先琨 (2015a) 广西弄岗北热带喀斯特季节性雨林监测样地种群空间点格局分析. *生物多样性*, 23, 183–191.]
- GuoYL, Lu JM, Franklin SB, Wang QG, Xu YZ, Zhang KH, Bao DC, Qiao XJ, Huang HD, Lu ZJ, Jiang MX (2013) Spatial distribution of tree species in a species-rich subtropical mountain forest in central China. *Canadian Journal of Forest Research*, 43, 826–835.
- Huang MC, Shi YC, Wei X, Wu LF, Wu RH, Pan ZP, Cao HL (2013) Point pattern analysis of rare and endangered plant *Camellia nitidissima* Chi. *Chinese Journal of Ecology*, 32, 1127–1134. (in Chinese with English abstract) [黄明钊, 史艳财, 韦霄, 吴林芳, 吴儒华, 潘子平, 曹洪麟 (2013) 珍稀濒危植物金花茶的点格局分析. *生态学杂志*, 32, 1127–1134.]
- Illian J, Penttinen A, Stoyan H, Stoyan D (2008) *Statistical Analysis and Modelling of Spatial Point Patterns*. John Wiley & Sons, London.
- Jiang YX, Lu JP (1991) *Tropical Forest Ecosystem of Jianfengling, Hainan Island, China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [蒋有绪, 卢俊培 (1991) 中国海南岛尖峰岭热带林生态系统. 科学出版社, 北京.]
- Li HT (1995) Introduction to studies of the pattern of plant population. *Chinese Bulletin of Botany*, 12(2), 19–26. (in Chinese) [李海涛 (1995) 植物种群分布格局研究概况. *植物学通报*, 12(2), 19–26.]
- Li YD, Chen BF, Zhou GY (2002) *Research and Conservation of Tropical Forest and the Biodiversity—A Special Reference to Hainan Island, China*. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [李意德, 陈步峰, 周光益 (2002) 中国海南岛热带森林及其生物多样性保护研究. 中国林业出版社, 北京.]
- Li YD, Xu H, Luo TS, Chen DX, Lin MX (2012) *Data Set of China Ecosystem Positioning Observation and Research, Volume of Forest Ecosystem, Jianfengling, Hainan Station (Data Set of Biological Species)*. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [李意德, 许涵, 骆士寿, 陈德祥, 林明献 (2012) 中国生态系统定位观测与研究数据集, 森林生态系统卷, 海南尖峰岭站(生物物种数据集). 中国农业出版社, 北京.]
- Li YP, Xu H, Li YD, Luo TS, Chen DX, Zhou Z, Lin MX, Yang H (2016) Scale-dependent spatial patterns of species diversity in the tropical montane rain forest in Jianfengling, Hainan Island, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 861–870. (in Chinese with English abstract) [李艳朋, 许涵, 李意德, 骆士寿, 陈德祥, 周璋, 林明献, 杨怀 (2016) 海南尖峰岭热带山地雨林物种多样性空间分布格局的尺度效应. *植物生态学报*, 40, 861–870.]
- Liang S, Xu H, Lin JY, Li YD, Lin MX (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, 1273–1282. (in Chinese with English abstract) [梁爽, 许涵, 林家怡, 李意德, 林明献 (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, 1273–1282.]
- Long C, Yang XB, Long WX, Li DH (2015) Population structure and spatial patterns of five *Syzygium* species in tropical evergreen monsoon elfin forest, Tongguling. *Scientia Silvae Sinicae*, 51(2), 18–27. (in Chinese with English abstract) [龙成, 杨小波, 龙文兴, 李东海 (2015) 铜鼓岭热带常绿季雨矮林5种蒲桃属植物的种群结构及空间格局. *林业科学*, 51(2), 18–27.]
- Ma JM, Liang Q, Liu JF, Chen ZF, Zheng SQ (2013) Spatial distribution pattern of *Eurya* nectar plant and environmental factor in Daiyun Mountain. *Apiculture of China*, 64(4), 26–30. (in Chinese with English abstract) [马建梅, 梁勤, 刘金福, 陈志芳, 郑世群 (2013) 戴云山柃属蜜源植物空间分布及其环境因子研究. *中国蜂业*, 64(4), 26–30.]
- Mcintire EJ, Fajardo A (2009) Beyond description: the active and effective way to infer processes from spatial patterns. *Ecology*, 90, 46–56.
- Nong Y, Zheng L, Jia HY, Lu LH, Huang DW, Huang BH, Lei LQ (2015) Community characteristics and spatial distribution of dominant tree species in a secondary forest of Daqing Mountains, southwestern Guangxi, China. *Biodiversity Science*, 23, 321–331. (in Chinese with English abstract) [农友,

- 郑路, 贾宏炎, 卢立华, 黄德卫, 黄柏华, 雷丽群 (2015) 广西大青山次生林的群落特征及主要乔木种群的空间分布格局. 生物多样性, 23, 321–331.]
- Ou YD, Su ZY, Li ZK, Lin YH (2011) Effects of topographic factors on the distribution patterns of ground plants with different growth forms in montane forests in north Guangdong, China. Chinese Journal of Applied Ecology, 22, 1107–1113. (in Chinese with English abstract) [区余端, 苏志尧, 李镇魁, 林义辉 (2011) 地形因子对粤北山地森林不同生长型地表植物分布格局的影响. 应用生态学报, 22, 1107–1113.]
- Ripley BD (1976) The second-order analysis of stationary point processes. Journal of Applied Probability, 13, 255–266.
- Wang XG, Ye J, Li BH, Zhang J, Lin F, Hao ZQ (2010) Spatial distributions of species in an old-growth temperate forest, northeastern China. Canadian Journal of Forest Research, 40, 1011–1019.
- Wang TT, Wang Q, Wang HZ, Zhang EH (2012) Autotoxicity of *Angelica sinensis* and allelopathy on tested plants. Acta Agrestia Sinica, 20, 1132–1138. (in Chinese with English abstract) [王田涛, 王琦, 王惠珍, 张恩和 (2012) 当归自毒作用及其对不同作物的化感效应. 草地学报, 20, 1132–1138.]
- Wright SJ (2002) Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. Oecologia, 130, 1–14.
- Xu H, Li YD, Lin MX, Wu JH, Luo TS, Zhou Z, Chen DX, Yang H, Li GJ, Liu SR (2015a) Community characteristics of a 60 ha dynamics plot in the tropical montane rain forest in Jianfengling, Hainan Island. Biodiversity Science, 23, 192–201. (in Chinese with English abstract) [许涵, 李意德, 林明献, 吴建辉, 骆士寿, 周璋, 陈德祥, 杨怀, 李广建, 刘世荣 (2015) 海南尖峰岭热带山地雨林60 ha动态监测样地群落结构特征. 生物多样性, 23, 192–201.]
- Yamakura T (1995) Topography of a large-scale research plot established within a tropical rain forest at Lambir, Sarawak. Tropics, 5, 41–56.
- Yang ML, Chen J, Sun M, Zhang DB, Gao K (2016) Antifungal indole alkaloids from *Winchia calophylla*. Planta Medica, 82, 712–716.
- Zeng QB, Li YD, Chen BF, Wu ZM, Zhou GY (1997) Research and Management of Tropical Forest Ecosystem. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [曾庆波, 李意德, 陈步峰, 吴仲民, 周光益 (1997) 热带森林生态系统研究与管理. 中国林业出版社, 北京.]
- Zhang AH, Gao YG, Xu YH, Lei FJ, Zhang LX (2011) Advances in studies on allelopathy of medicinal plants in China. Chinese Traditional and Herbal Drugs, 42, 1885–1890. (in Chinese with English abstract) [张爱华, 郜玉钢, 许永华, 雷锋杰, 张连学 (2011) 我国药用植物化感作用研究进展. 中草药, 42, 1885–1890.]
- Zhang DB, Yu DG, Sun M, Zhu XX, Yao XJ, Zhou SY (2015) Ervatamines A–I, anti-inflammatory monoterpenoid indole alkaloids with diverse skeletons from *Ervatamia hainanensis*. Journal of Natural Products, 78, 1253–1261.
- Zhang JT (1998) Analysis of spatial point pattern for plant species. Acta Phytocologica Sinica, 22, 344–349. (in Chinese with English abstract) [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, 344–349.]
- Zhang QJ, Zhang AH, Sun JB, Zhang LX (2012) Advances of research on allelopathic potencial of terpenoids in plants. Ecology and Environmental Sciences, 21, 187–193. [张秋菊, 张爱华, 孙晶波, 张连学 (2012) 植物体中萜类物质化感作用的研究进展. 生态环境学报, 21, 187–193.]
- Zhang CS, Xie GD, Chen L, Pei S, Fan N (2012) Effects of topography and tree structure on the distribution patterns of understory plants in the transitional area between China's southern subtropical zone and the northern edge of the tropical zone. Resources Science, 34, 1232–1239. (in Chinese with English abstract) [张昌顺, 谢高地, 陈龙, 裴厦, 范娜 (2012) 地形和乔木结构对热带北缘与南亚热带过渡带林下植被分布的影响. 资源科学, 34, 1232–1239.]
- Zhang XH, An SZ, Wang XR, Xiong ZY (2012) Spatial distribution patterns of *Aconitum leucostomum*. Acta Agrestia Sinica, 20, 428–433. (in Chinese with English abstract) [张鲜花, 安沙舟, 王显瑞, 熊增艳 (2012) 白喉乌头种群空间分布格局初步研究. 草地学报, 20, 428–433.]
- Zhu Y (2009) The prevalence of density dependence in Gutianshan subtropical evergreen broadleaved forest, China. PhD dissertation, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing. (in Chinese with English abstract) [祝燕 (2009) 古田山亚热带常绿阔叶林密度制约普遍性研究. 博士学位论文, 中国科学院植物研究所, 北京.]
- Zhu Y, Bai F, Liu HF, Li WC, Li L, Li GQ, Wang SZ, Sang WG (2011) Population distribution patterns and interspecific spatial associations in warm temperate secondary forests, Beijing. Biodiversity Science, 19, 252–259. (in Chinese with English abstract) [祝燕, 白帆, 刘海丰, 李文超, 李亮, 李广起, 王顺忠, 桑卫国 (2011) 北京暖温带次生林种群分布格局与种间空间关联性. 生物多样性, 19, 252–259.]
- Zhu Y, Getzin S, Wiegand T, Ren HB, Ma KP (2013) The relative importance of Janzen-Connell effects in influencing the spatial patterns at the Gutianshan subtropical forest. PLoS ONE, 8(9), e74560.

(责任编辑: 王绪高 责任编辑: 黄祥忠)