



• 研究报告 •

三江平原沼泽湿地4种优势植物空间格局对不同水位环境的响应

付裕¹, 黄康祥¹, 蔡锦枫¹, 陈慧敏¹, 任久生^{1,2*}, 万松泽¹, 张扬¹, 任珩³, 毛璐¹, 石福习^{1,4*}

1. 江西农业大学林学院鄱阳湖流域森林生态系统保护与修复国家林业与草原局重点实验室, 南昌 330045; 2. 东华理工大学江西省大气污染成因与控制重点实验室, 南昌 330013; 3. 中国科学院西北生态环境资源研究院中国生态系统研究网络临泽内陆河流域研究站, 兰州 730000; 4. 中国科学院东北地理与农业生态研究所湿地生态与环境重点实验室, 长春 130102

摘要: 水文过程是沼泽湿地最基本的生态过程, 理解物种空间格局形成机制及其种群特征随水位环境变化的规律对于科学指导沼泽湿地植被恢复具有重要意义。本研究分别选择三江平原季节性积水与常年积水沼泽, 应用点格局方法中的完全空间随机模型、泊松聚块模型和嵌套双聚块模型分析了毛茛草(*Carex lasiocarpa*)、漂筏藎草(*C. pseudocuraica*)、狭叶甜茅(*Glyceria spiculosa*)、小叶章(*Deyeuxia angustifolia*) 4个主要优势植物种群的空间格局, 并测定了不同水位环境条件下的种群密度和个体大小特征。结果表明: 在沼泽湿地中, 4个优势种群在0–200 cm的尺度范围内都偏离了完全随机模型, 表现为集体性聚集分布特征, 且聚集距离主要集中在0–50 cm之间。随着水位的升高, 毛茛草种群密度、个体生物量、株高和基径都呈显著增大趋势, 但其聚集强度变弱; 而小叶章种群密度和个体大小则显著降低, 其聚集强度增大; 漂筏藎草和狭叶甜茅种群密度、个体大小和聚集强度变化并不显著。在季节性积水区, 4个物种在小尺度上均偏离了泊松聚块模型, 符合嵌套双聚块模型, 即在大聚块中分布较高密度的小聚块。但是, 在常年积水区, 仅毛茛草、漂筏藎草和狭叶甜茅3个物种符合嵌套双聚块模型, 而小叶章种群则符合泊松聚块模型, 说明在高水位胁迫下小叶章种群空间格局的大聚块中不存在较高密度的小聚块。综上所述, 水位环境胁迫主要通过影响繁殖分配、种内竞争、易化作用以及个体大小变异等生物学过程共同决定着三江平原淡水沼泽湿地植物种群的斑块化分布特征, 不同零模型可以帮助解释种群空间分布格局的形成机制。

关键词: 点格局; 零模型; 个体大小; 沼泽湿地; 三江平原

付裕, 黄康祥, 蔡锦枫, 陈慧敏, 任久生, 万松泽, 张扬, 任珩, 毛璐, 石福习 (2022) 三江平原沼泽湿地4种优势植物空间格局对不同水位环境的响应. 生物多样性, 30, 21392. doi: 10.17520/biods.2021392.

Fu Y, Huang KX, Cai JF, Chen HM, Ren JS, Wan SZ, Zhang Y, Ren H, Mao R, Shi FX (2022) Responses in spatial pattern of four dominant species to different water level environments in a freshwater marsh in the Sanjiang Plain. Biodiversity Science, 30, 21392. doi: 10.17520/biods.2021392.

Responses in spatial pattern of four dominant species to different water level environments in a freshwater marsh in the Sanjiang Plain

Yu Fu¹, Kangxiang Huang¹, Jinfeng Cai¹, Huimin Chen¹, Jiusheng Ren^{1,2*}, Songze Wan¹, Yang Zhang¹, Heng Ren³, Rong Mao¹, Fuxi Shi^{1,4*}

1 Key Laboratory of State Forestry and Grassland Administration on Forest Ecosystem Protection and Restoration of Poyang Lake Watershed, College of Forestry, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045

2 Jiangxi Province Key Laboratory of the Causes and Control of Atmospheric Pollution, School of Water Resources and Environmental Engineering, East China University of Technology, Nanchang 330013

3 Linze Inland River Basin Research Station, Chinese Ecosystem Research Network, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000

4 Key Laboratory of Wetland Ecology and Environment, Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Changchun 130102

收稿日期: 2021-09-27; 接受日期: 2021-12-27

基金项目: 国家自然科学基金(42067049; 32160357; 41907407)、江西省自然科学基金(20202BABL213035)和江西省教育厅科学技术研究项目(GJJ190209)

* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: renjiusheng@126.com; shifuxi2008@163.com

<https://www.biodiversity-science.net>

ABSTRACT

Aims: Instability of hydrological regimes is one of the most basic ecological processes in wetlands. Our objective is to determine how changing water level environments impacts the spatial patterns of marsh plants in the freshwater wetlands in the Sanjiang Plain, Northeast China.

Methods: We analyzed the spatial distribution patterns of populations for four dominant species (*Carex lasiocarpa*, *C. pseudocuraica*, *Glyceria spiculosa*, *Deyeuxia angustifolia*) in the seasonal inundated (SI) marsh and perennial inundated (PI) marsh in the Ecological Experiment Station of Mire Wetland in the Sanjiang Plain. We utilized a small-scale point pattern analysis based on three null models, including: complete spatial randomness process (CSR), Poisson cluster process (Neyman-Scott process, NS), and nested double-cluster process (DC). We then tested the population density and individual size characteristics of each species.

Results: Regardless of water level conditions, the four main dominant species were completely diverged from the CSR model, and the aggregation distance was primarily focused on 0–50 cm scale. These results indicate that there is a stronger aggregation in small scales for these marsh plants species, but the aggregated intensity was expressed in differences among water level environments. With the rising water level, the population density, individual aboveground biomass, plant height, and stem base diameter of *C. lasiocarpa* exhibited a significantly increasing trend, but its aggregated intensity became weaker. By contrast, these individual size parameters of *D. angustifolia* exhibited a dramatically decreasing trend, whereas its aggregated intensity increases. In addition, the changes in individual sizes and aggregated intensity of the other two species (i.e., *C. pseudocuraica* and *G. spiculosa*) were not significant. In seasonal inundated (SI) marsh, the four main dominant species were diverged from the NS model in small-scales, but their spatial distributions fit better with the DC model at 0–200 cm scale, indicating that there is a series of clustered patterns under slight flood stress. In the perennial inundated (PI) marsh, the spatial patterns of three species (i.e., *C. lasiocarpa*, *C. pseudocuraica* and *G. spiculosa*) also fit better with the DC model at 0–200 cm scale. However, the spatial patterns of *D. angustifolia* fit well with the NS model, implying the small-scale clustering disappeared with the intensification of flooding stress.

Conclusion: Hydrologic regimes may determine the patch patterns of marsh plants in the Sanjiang Plain, primarily via variations in reproductive allocation, intraspecific competitions, facilitation effect and individual sizes. The application of the various null models could help explain the formation mechanisms of the population spatial distribution patterns more efficiently.

Key words: point pattern; null models; individual sizes; marsh; Sanjiang Plain

物种的空间格局一直是生态学研究的基本内容之一(Watt, 1947; Wiegand et al, 2007; Velázquez et al, 2016)。由于物种的空间格局与生态过程之间存在密切关联, 因此通过定量分析物种的空间格局可以帮助了解植物种群的生物学特性(如生活史策略、喜光、耐阴和克隆特性等)、种间作用(竞争或易化)及其与环境因子之间的相互关系等重要的生态学过程(Condit et al, 2000; Lin et al, 2011; 黄运峰等, 2012; 王鑫厅等, 2020)。近些年来, 点格局分析方法作为最主要的物种空间格局定量分析方法在国内外被广泛使用(Perry et al, 2002; Wang et al, 2010; 王鑫厅等, 2012; 黄小等, 2020), 其最大的特点是可以比较灵活地选择完全空间随机模型(complete spatial randomness, CSR)、泊松聚块模型(Poisson cluster process/Neyman-Scott process, NS)、嵌套双聚块模型(nested double-cluster process, DC)等不同的零模型来定量分析实测空间格局特征, 进而比较准

确地分析物种格局形成的生态过程(王鑫厅等, 2012, 2020)。此外, 点格局分析方法还克服了传统方法只能分析单一尺度物种空间分布的局限性, 使得对物种格局的研究能够在相对连续的尺度上进行(Wiegand & Moloney, 2004; 王鑫厅等, 2011)。因此, 通过基于不同零模型的点格局分析方法可以更好地帮助揭示不同环境条件下植物种群空间格局特征及其形成的潜在生态学机制。

水文过程是湿地最基本的生态过程, 湿地环境中水文条件的变化会显著影响植物的生长发育、繁殖分配和竞争关系, 从而决定植物群落的物种组成及其空间分布格局的形成(杨娇等, 2014; Zhang et al, 2014; Shi et al, 2015)。首先, 湿地植物对水位变化的响应最直观地反映在植物的个体大小性状上, 如单株生物量、株高、节间距、分枝数、基径等形态特征。研究发现, 随着水位的升高, 植物的个体大小一般会降低, 如某些对水分敏感的挺水植物毛秆野

古草(*Arundinella hirta*)等会通过降低个体大小来适应水淹胁迫(Zeng et al, 2006; 董海鹏等, 2022)。大量小型化的植物个体往往会高度聚集在一起, 从而使得种群格局在空间上表现为强聚集分布或斑块化特征(王鑫厅等, 2012; Ren et al, 2020)。其次, 随着水位的升高, 湿地植物会通过降低有性繁殖分配, 增加无性繁殖体的营养分配, 以确保个体自我更新。例如, 随水位或土壤含水量的增加, 淡水沼泽湿地植物对有性繁殖的投入大大减少, 植物趋向于通过无性繁殖快速占领空间, 从而影响种群密度及其空间格局(Shi et al, 2015; Bai et al, 2021; 董海鹏等, 2022)。再者, 植物间的互作类型(竞争或促进)及互作强度亦会随着环境条件的变化而改变, 从而造成植物空间格局的变化。胁迫梯度假说(stress gradient hypothesis)认为, 随着环境胁迫的增加, 植物间的促进作用强度将增加, 而竞争作用将减弱(Bertness & Callaway, 1994; Callaway & Walker, 1997)。研究表明, 在湿地生态系统中, 当水位对植物生长产生胁迫时, 物种间的竞争关系会逐渐减弱或者消失, 甚至转化为促进作用(杨娇等, 2014)。例如, 随着水淹程度的增加, 湿地植物的种内竞争作用减弱, 而促进作用增强, 从而形成聚集分布(Pennings et al, 2005; 于国磊, 2011)。目前, 关于异质生境下湿地不同水位环境如何通过改变植物繁殖分配、个体性状和竞争关系共同影响植物种群空间格局的研究仍然较少。

三江平原地处我国东北地区, 是由黑龙江、乌苏里江与松花江3条大江在东北平原内部汇流并经过不断的冲积形成的。同时, 由于特殊的地形和水文环境条件, 三江平原也是我国最大的淡水沼泽分布区之一(赵魁义, 1990)。在三江平原的沼泽分布区内, 最主要的优势物种为毛茛草(*Carex lasiocarpa*)、漂筏藁草(*C. pseudocuraica*)、狭叶甜茅(*Glyceria spiculosa*)、小叶章(*Deyeuxia angustifolia*)等具有克隆习性的多年生草本植物(高福元和石福习, 2015), 这些植物在空间上一般呈带状分布于季节性积水和常年积水等不同水位环境下的沼泽湿地中(Shi et al, 2015)。因而, 不同水文情势驱动的植物个体大小、繁殖分配和植物相互关系变化可能会对三江平原沼泽湿地中不同植物种群空间格局造成显著影响。鉴于此, 本文选择三江平原季节性积水沼泽与

常年积水沼泽为研究对象, 基于完全空间随机模型、泊松聚块模型和嵌套双聚块模型的点格局分析方法, 研究了不同水位环境条件下4个主要优势植物种群的空间格局类型及其形成机制, 探讨了水位环境条件变化对物种空间格局的影响, 以期揭示三江平原沼泽湿地植物种群对水位环境的响应规律以及适应策略。

1 研究方法

1.1 样地选择与取样

实验于2012年9月在中国科学院三江平原沼泽湿地生态试验站设置的沼泽湿地长期观测场进行(47°35' N, 133°31' E)。该样地位于别拉洪河与浓江的河间地带, 地势平坦开阔, 平均海拔56 m, 土壤主要为腐殖质沼泽土、草甸沼泽土和草甸土, 潜育层广泛发育, 在蝶形洼地形成的常年积水区和季节性积水区沼泽湿地, 由内向外植物群落一般以毛茛草群落和小叶章-毛茛草混合群落为主, 植被的总覆盖度70%–95%。季节性积水沼泽区土壤含水量在80%–120%之间, 优势种小叶章的盖度为45%–75%; 常年积水沼泽区积水深度在10–45 cm之间, 优势种毛茛草的盖度为60%–90%。该区属温带大陆性季风气候, 年平均气温2.5℃, 年降水量558 mm, 主要集中在7–8月, 占全年降水量的65%以上(Shi et al, 2015)。

本研究在参照摄影定位法的基础上, 采用邻近格子法测定了栖息于常年积水区和季节性积水区沼泽湿地群落中4个优势物种毛茛草、漂筏藁草、狭叶甜茅和小叶章的空间分布(王鑫厅等, 2011; 高福元和石福习, 2015)。测定时, 在季节性积水区和常年积水区各设置1个具有代表性的4 m × 4 m正方形群落样方, 先用竹杆将每个4 m × 4 m的样方分割成256个25 cm × 25 cm的亚样方, 再用25 cm × 25 cm的小样方框(框内小格子的面积为5 cm × 5 cm)以逆时针方向依次放置256次, 记录样方内主要植物植株个体或株丛的相对坐标位置。每个物种分别选择6–10株不同个体, 测定其在不同水位环境条件下的种群密度、单株生物量、株高和基径等个体大小特征。

1.2 点格局分析

本研究主要运用Ripley's K 函数和 $L(r)$ 函数进行4种优势物种分株种群的点格局分析。Ripley's K 函

数为(Ripley et al, 1977; Diggle, 2003):

$$\hat{K}(r) = \frac{1}{A} \sum_{i=1}^n \sum_{j \neq i} \frac{w_{ij}}{\lambda^2} I(d_{ij} \leq r) \quad (1)$$

式中, A 为样方面积; λ 为模型估计参数, 指样方内物种个体密度; d_{ij} 为两随机点间的距离; w_{ij} 为边界效应修正的权重; n 是样方内点事件的数量; I 为指示函数, 当 $d_{ij} \leq r$ 时, $I = 1.0$, 当 $d_{ij} > r$ 时, $I = 0$ 。

$L(r)$ 是Ripley's K 函数进行线性化和方差稳定校正后得到的, 二者存在如下关系(Besag, 1977; Ripley et al, 1977; Diggle, 2003):

$$L(r) = \sqrt{\hat{k}(r) / \pi} - r \quad (2)$$

当 $L(r) = 0$ 时, 个体显示为完全空间随机分布, $L(r) > 0$ 时为聚集分布, $L(r) < 0$ 时为均匀分布。在应用 $L(r)$ 函数进行点格局分析时, 一般会将实测值与选定的零模型通过Monte-Carlo方法绘制置信区间来判断目标点格局的分布状况, 如果实测值在包迹线以上, 则符合聚集分布; 在包迹线以内, 则符合随机分布; 在包迹线以下, 则符合均匀分布。本研究中, 设定步长为1 cm, Monte-Carlo拟合20次, 置信水平为95%, 置信区间通过最大值和最小值获得。

1.3 零模型选择

选择合适的零模型是成功运用点格局方法分析种群空间格局的关键, 其有助于更加合理地解释实测数据与零模型发生偏离的原因(Wiegand & Moloney, 2004; 王鑫厅等, 2012)。在本研究中, 分别选择完全空间随机模型、泊松聚块模型和嵌套双聚块模型分析三江平原不同水位环境条件下沼泽湿地4种主要优势种群空间格局的分布特征, 详细的零模型参数见附录1。

1.3.1 完全空间随机模型

完全空间随机模型是最简单、最常用的一种零模型, 其实质是均质泊松过程(homogeneous Poisson process, HP)。在均质泊松过程中, 假设任何一点(或个体)在研究区域内任何一个位置上出现(或发生)的机会是相同的, 物种的空间分布不受任何生物或非生物过程影响, 属于空间上完全随机。均质泊松过程的Ripley's K 函数同上文定义。

1.3.2 泊松聚块模型

泊松聚块模型又称作均质托马斯过程(homogeneous Thomas process, TH), 主要模拟物种

子代个体受扩散限制而聚集分布于母株周围的情况, 描述的是一种聚块机制(Diggle, 2003; 黄运峰等, 2012)。在均质托马斯过程中, 假设母体事件以完全空间随机过程发生, 而每一个母体在其周围按一定的概率分布产生随机数量的子代个体, 且这些子代个体在空间分布上遵循某双变量概率密度函数。如果子代个体的数量遵循泊松分布且其在空间的位置相对母体而言符合双变量高斯分布, 那么, 子代个体的发生就符合泊松聚块过程(Wiegand & Moloney, 2004; Lin et al, 2011; 王鑫厅等, 2012)。泊松聚块模型的Ripley's K 函数表达式如下:

$$k(r, \sigma, \rho) = \pi r^2 + \frac{1 - \exp(-r^2 / 4\sigma^2)}{\rho} \quad (3)$$

其中, r 为尺度, ρ 为母体Poisson分布的密度或强度, σ^2 为高斯分布的方差。

1.3.3 嵌套双聚块模型

嵌套双聚块模型亦称作异质托马斯过程(inhomogeneous Thomas process, ITH), 主要用于估计生境关联与扩散限制的联合效应。在环境条件均质的情况下, 其实质是泊松聚块过程的子代产生自己的后代个体的情况, 描述的是一种多聚块机制(Lin et al, 2011; 黄运峰等, 2012; 王鑫厅等, 2012; Ren et al, 2020)。嵌套双聚块模型的Ripley's K 函数表达式如下:

$$k(r, \sigma_1, \rho_1, \sigma_2, \rho_2) = \pi r^2 + \frac{1 - \exp(-r^2 / 4\sigma_1^2)}{\rho_1} + \pi r^2 + \frac{1 - \exp(-r^2 / 4\sigma_2^2)}{\rho_2}$$

且 $\sigma_{sum}^2 = \sigma_1^2 + \sigma_2^2$ (4)

其中, 参数 r 、 ρ 和 σ^2 的意义同泊松聚块模型, 下角标1代表第一代, 下角标2代表第二代。

1.4 数据处理

采用GetData Graph Digitizer 2.22进行种群个体坐标数据的采集, 点格局模拟计算在Programita 2010软件中完成(Wiegand & Moloney, 2004)。季节性积水区和常年积水区不同物种的单株生物量、植株高度和基径的差异采用独立样本 t 检验, 差异性的显著水平设为0.05, 采用R 4.1.1 (R Core Team, 2021)软件包完成统计分析。

2 结果

2.1 种群密度和个体大小差异

从季节性积水区到常年积水区, 毛茳草种群密度呈显著增大趋势, 漂筏茳草和狭叶甜茅的种群密度都有不同程度的降低现象, 而小叶章的种群密度降低最为明显(图1)。具体来看, 在季节性积水沼泽中, 小叶章分株种群的密度最大, 为3,231株(图1d), 其次是漂筏茳草(图1b)和毛茳草(图1a), 狭叶甜茅分株种群密度最小, 仅139株(图1c); 在常年积水沼泽中, 毛茳草分株种群的密度增大到7,188株(图1e), 而漂筏茳草和狭叶甜茅种群密度分别降低到206株(图1f)和117株(图1g), 小叶章分株种群的密度降低到仅14株(图1h)。

从季节性积水区到常年积水区, 不同物种的个体大小性状随水位的增高亦有不同响应(图2)。具体来看, 随着水位的增加, 毛茳草的单株生物量(图2a)、植株高度(图2b)和基径(图2c)都呈显著增大趋势($P < 0.05$), 但小叶章的单株生物量(图2j)、植株高度(图2k)和基径(图2l)却呈极显著降低趋势($P <$

0.01)。然而, 漂筏茳草和狭叶甜茅的单株生物量(图2d, 2g)、植株高度(图2e和图2h)随水位的增加无显著变化($P > 0.05$), 漂筏茳草的基径(图2f)亦无显著变化($P > 0.05$), 仅狭叶甜茅的基径(图2i)有增大趋势($P < 0.05$)。

2.2 季节性积水环境中的点格局分析

在季节性积水沼泽中, 在0–200 cm尺度范围内, 毛茳草、漂筏茳草、狭叶甜茅和小叶章基本上都偏离了完全随机模型, 且不同物种的偏离程度有所不同(图3)。其中, 狭叶甜茅偏离完全随机模型的程度最大(图3c), 其次是毛茳草和漂筏茳草(图3a, b), 小叶章随着尺度的增大聚集强度呈逐渐增大趋势(图3d); 通过泊松聚块模型模拟发现, 毛茳草、漂筏茳草、狭叶甜茅和小叶章种群分别在0–14 cm (图3e)、0–21 cm (图3f)、0–35 cm (图3g)和0–21 cm (图3h)尺度上偏离了泊松聚块模型, 在15–200 cm (图3e)、22–200 cm (图3f)、36–200 cm (图3g)和22–200 cm (图3h)尺度上符合泊松聚块模型; 进一步通过嵌套双聚块模型模拟发现, 在小尺度范围内偏离了泊松聚块模型的毛茳草、漂筏茳草、狭叶甜茅和小叶章

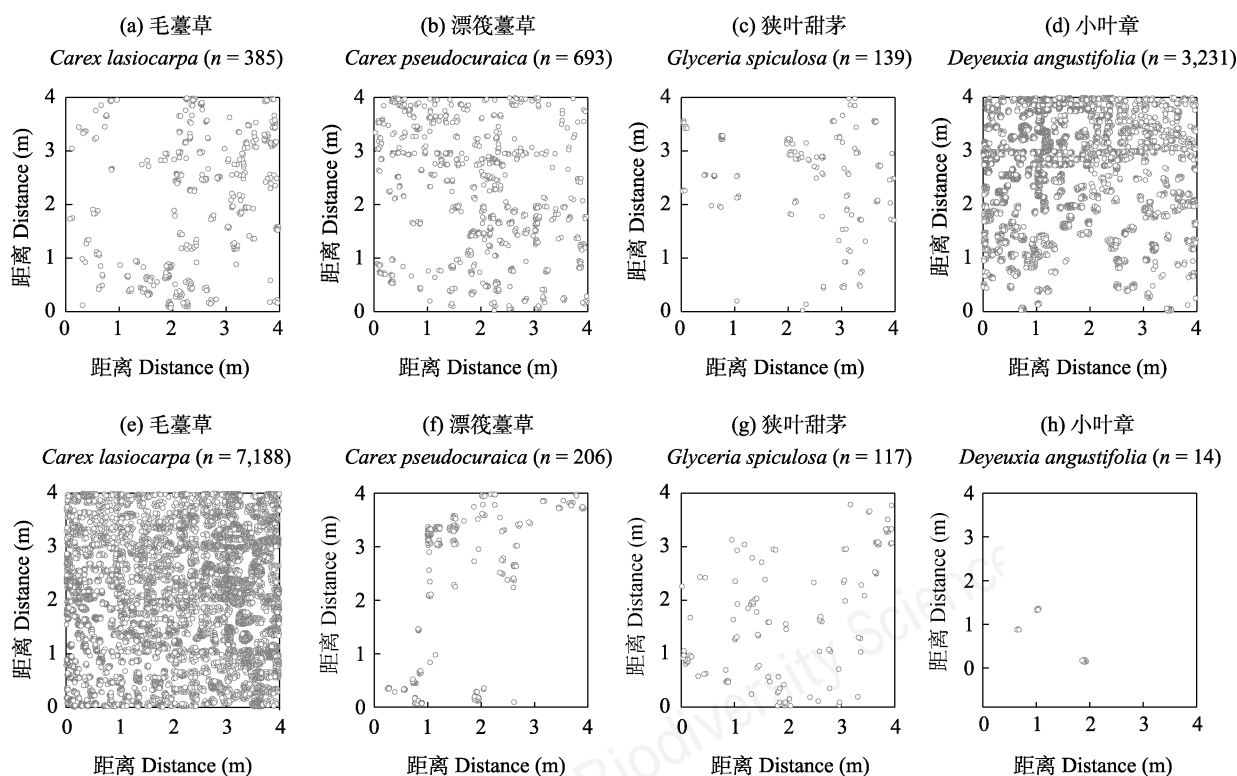


图1 三江平原4个优势物种在季节性积水沼泽(a–d)和常年积水沼泽(e–h)的个体分布点位图

Fig. 1 Individual distribution locus map of four dominant species in seasonal inundated marsh (a–d) and perennial inundated marsh (e–h) in the Sanjiang Plain

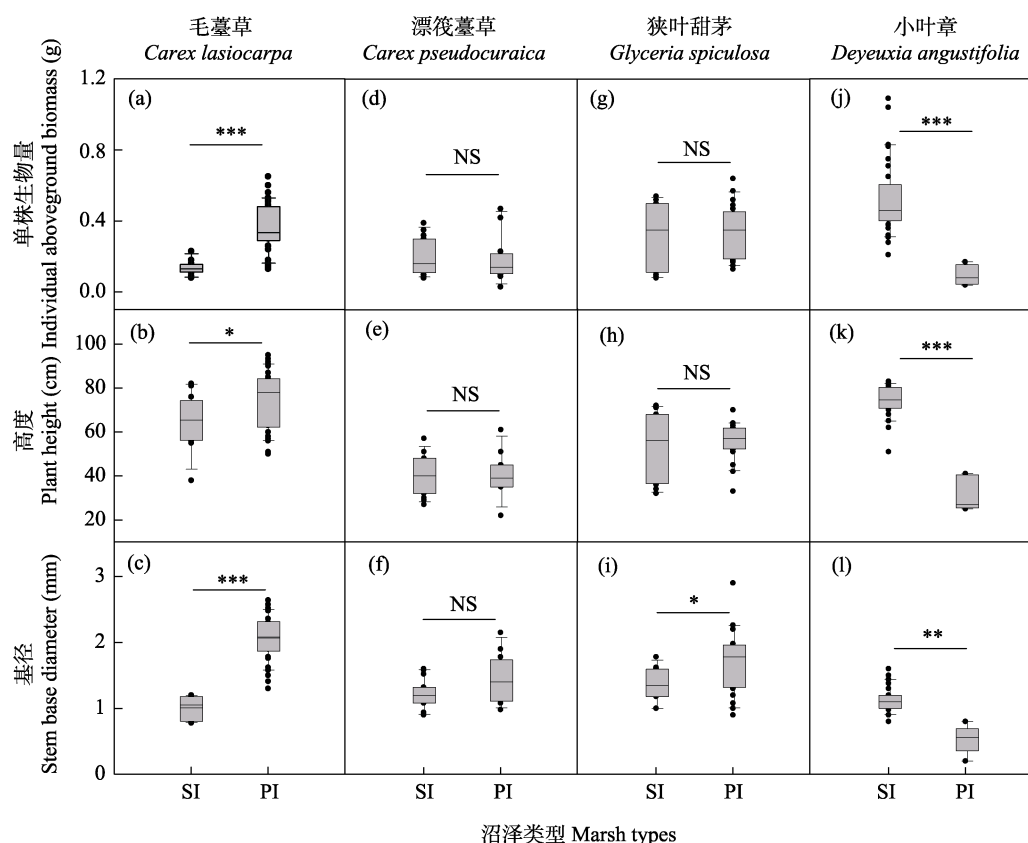


图2 三江平原季节性积水沼泽(SI)和常年积水沼泽(PI) 4个优势物种的单株生物量、植株高度和基径变化。NS: $P > 0.05$; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$ 。

Fig. 2 Variations in individual aboveground biomass, plant height and stem base diameter of four dominant species in seasonal inundated (SI) marsh and perennial inundated (PI) marsh in the Sanjiang Plain. NS, $P > 0.05$; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$.

种群在0–200 cm尺度上均符合嵌套双聚块模型(图3i–l)。

2.3 常年积水环境中的点格局分析

在常年积水沼泽中, 毛茛草、漂筏茛草、狭叶甜茅和小叶章也均偏离了完全随机模型, 且不同物种偏离程度不同(图4)。其中, 小叶章偏离完全随机模型的程度最大(图4d), 其次是漂筏茛草和狭叶甜茅(图4b, c), 毛茛草偏离完全随机模型的程度最小(图4a); 通过泊松聚块模型模拟发现, 毛茛草、漂筏茛草、狭叶甜茅分别在0–17 cm (图4e)、0–37 cm (图4f)、0–35 cm (图4g)尺度上偏离了泊松聚块模型, 在18–200 cm (图4e)、38–200 cm (图4f)、36–200 cm (图4g)尺度上符合泊松聚块模型, 而小叶章种群则在0–200 cm尺度上完全符合泊松聚块模型(图4h)。进一步通过嵌套双聚块模型模拟发现, 在小尺度范围内偏离了泊松聚块模型的毛茛草、漂筏茛草和狭叶甜茅也均在0–200 cm尺度上符合嵌套双聚块模型(图4i–k)。

3 讨论

3.1 三江平原沼泽湿地主要植物聚集分布格局及形成机制

本文应用点格局分析中的完全空间随机模型模拟了三江平原沼泽湿地毛茛草、漂筏茛草、狭叶甜茅和小叶章4个主要植物种群在小尺度范围内的空间格局类型。研究发现, 不管是季节性积水环境还是常年积水环境, 这4个植物种群在0–200 cm尺度范围内基本都偏离了完全空间随机模型, 说明三江平原沼泽湿地主要植物种群表现为聚集分布, 且聚集距离主要在0–50 cm之间, 随着尺度的增大, 聚集强度有逐渐减弱的趋势, 这与之前的研究结果基本一致(高福元和石福习, 2015; Ren et al, 2020)。实际上, 三江平原沼泽湿地植物种群的这种集体性聚集分布往往使之在空间上呈现出斑块化特征(高福元和石福习, 2015; Ren et al, 2020; Bai et al, 2021)。然而, 利用简单的完全空间随机模型仅能检

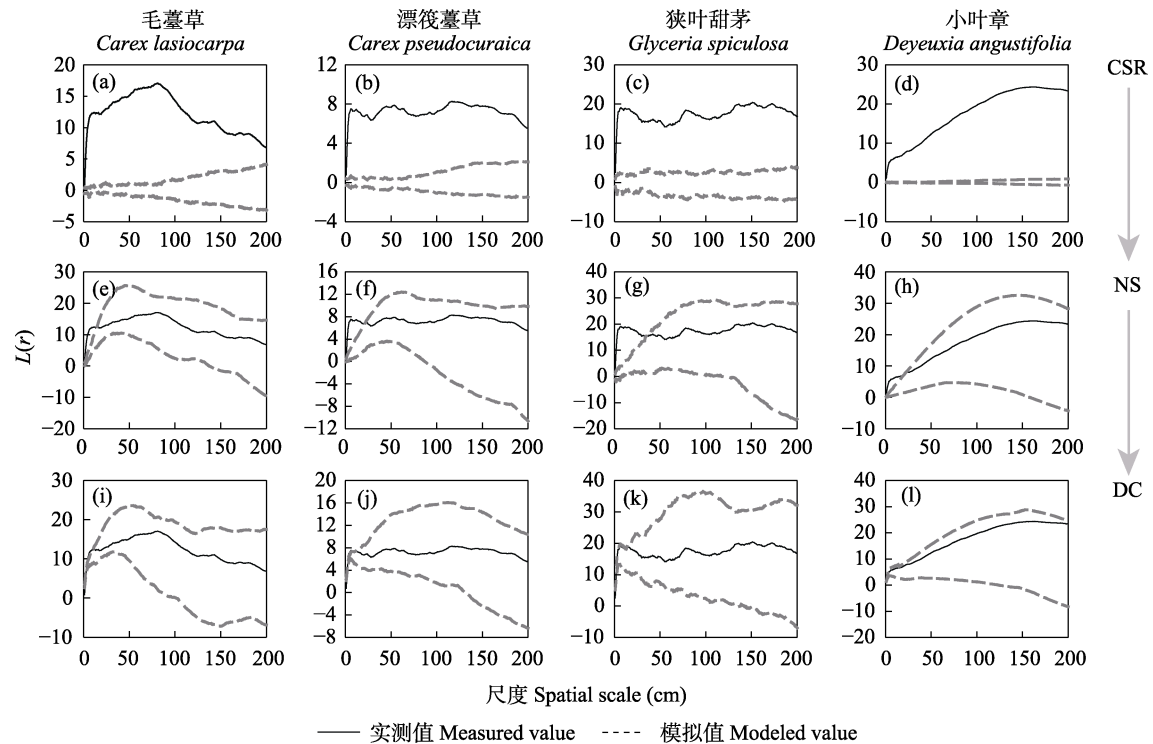


图3 4个优势物种在季节性积水环境中基于完全空间随机模型(CSR)、泊松聚块模型(NS)和嵌套双聚块模型(DC)的点格局分析
Fig. 3 Point pattern analysis of four dominant species based on complete spatial randomness (CSR), Poisson cluster process (NS) and nested double-cluster process (DC) in seasonal inundated (SI) marsh

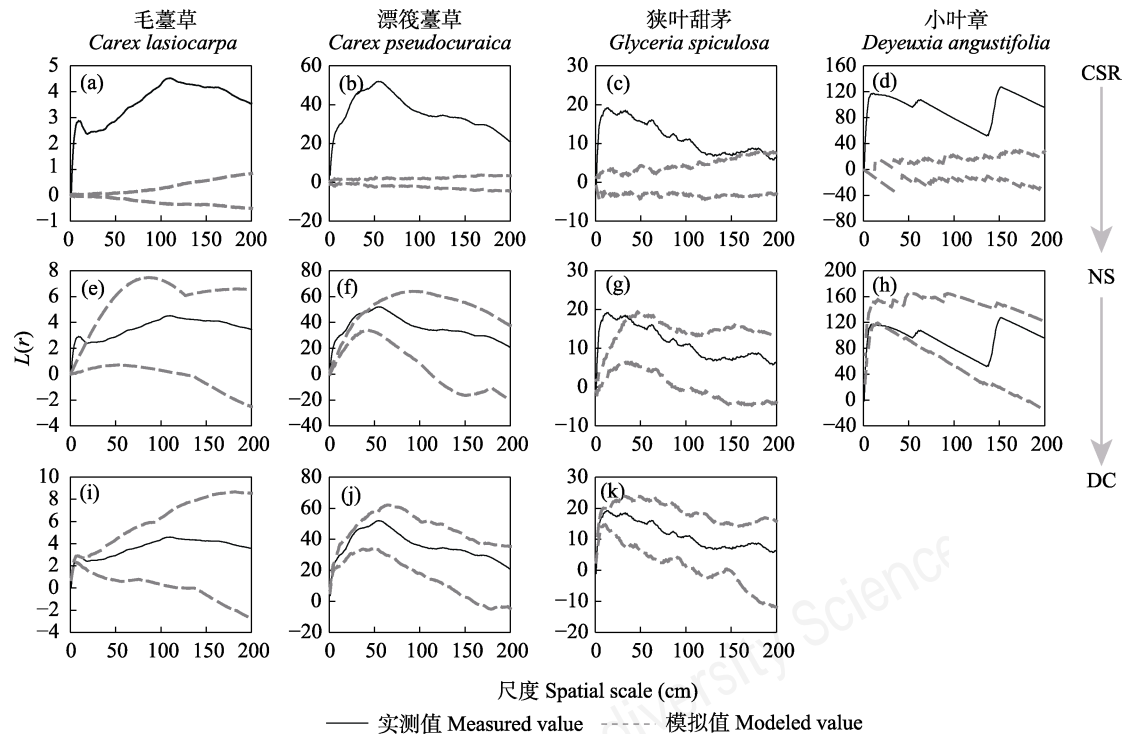


图4 4个优势物种在常年积水环境中基于完全空间随机模型(CSR)、泊松聚块模型(NS)和嵌套双聚块模型(DC)的点格局分析
Fig. 4 Point pattern analysis of four dominant species based on complete spatial randomness (CSR), Poisson cluster process (NS) and nested double-cluster process (DC) in perennial inundated (PI) marsh

验植物种群在不同尺度下的空间格局类型, 无法描述植被聚集分布或斑块化的形成机制。因此, 很早就有学者通过泊松聚块模型和嵌套双聚块模型来检验植物种群在空间上呈斑块化现象的潜在机制, 并取得了很好的效果(王鑫厅等, 2011, 2012)。

本研究选择泊松聚块模型模拟了扩散限制作用对毛茳草、漂筏茳草、狭叶甜茅和小叶章物种空间格局的影响。结果表明, 在季节性积水和常年积水沼泽中, 4个主要植物种群在50–200 cm尺度范围内均符合泊松聚块模型, 说明扩散限制作用是三江平原沼泽湿地植物空间分布最重要的生态过程。扩散限制作为中性理论的一个重要基础, 对植物群落结构及空间分布具有显著的影响, 是造成物种空间聚集的重要原因之一(Levine & Murrell, 2003; Wiegand et al, 2007; Lin et al, 2011; 黄运峰等, 2012)。然而, 与种子扩散限制引起的树木空间聚集分布不同的是, 在湿地生态系统中, 草本植物在小尺度范围内的集体性聚集分布可能与其营养繁殖特性引起的扩散限制有很大关系(高福元和石福习, 2015)。由于上述4个物种都是具有克隆习性的挺水植物(王丽等, 2009; Shi et al, 2015; Bai et al, 2021), 它们一般会通过根状茎等无性繁殖方式在母体周围产生新个体而呈现出聚集分布, 所以三江平原沼泽湿地优势种群表现出的集体性聚集分布格局当为母体营养繁殖的结果(高福元和石福习, 2015; Ren et al, 2020), 这与之前在草原生态系统的研究结果也基本一致(王鑫厅等, 2011, 2012; 李月飞等, 2019)。因此, 在三江平原沼泽湿地中, 植物这种特殊的无性繁殖方式引起的扩散限制可能是决定植物种群形成聚集分布的最主要因素。

但是, 泊松聚块模型并不能完全模拟4个主要优势植物种群在0–200 cm尺度范围内的空间分布, 除了常年积水环境中的小叶章以外, 在季节性积水和常年积水沼泽中的所有物种在小尺度范围内均偏离了泊松聚块模型, 说明除了植物无性繁殖引起的扩散限制作用外, 可能还有其他生态过程影响着三江平原沼泽湿地的物种空间格局。在本研究中, 由于选择的是地表平坦、尺度较小的生境均质群落片断, 这就排除了生境异质性对物种聚集分布的影响, 因此, 进一步选择嵌套双聚块模型模拟了物种空间格局形成的多聚块机制。结果表明, 季节性积

水环境中的4个物种以及常年积水环境中的毛茳草、漂筏茳草和狭叶甜茅, 在0–200 cm尺度上均符合嵌套双聚块模型, 说明这些物种在大聚块中均分布着较高密度的小聚块, 存在多聚块机制。研究表明, 具有克隆繁殖特性的植物一般会通过营养繁殖在母体周围产生分株种群, 分株种群又继续繁殖形成下一级分株系统, 所有的分株系统在空间上就构成了一种多聚块的斑块分布特征(高福元和石福习, 2015)。因此, 合理选择具有不同生态指示意义的零模型可以更好地揭示水位环境胁迫条件下植物种群的空间分布格局及其形成机制。

3.2 不同水位环境对沼泽湿地植物空间格局的影响

湿地环境中水文条件的不稳定性及空间分布不均造成的生境异质性被认为是影响植物生长繁育和空间格局变化的首要非生物因子(Loreti et al, 2016; 董海鹏等, 2022)。首先, 本研究结果表明, 随着水位的升高, 4个优势物种的种群密度发生了显著变化, 说明水位条件对不同植物的繁殖分配方式造成了较大影响(Bai et al, 2021; 董海鹏等, 2022), 种群密度的变化可能会通过种内竞争变异引起物种聚集强度的变化(Pennings et al, 2005; 于国磊, 2011; 杨娇等, 2014)。研究表明, 种内竞争变弱会引起植物种群内部个体之间产生正向的生态关系, 容易导致种群自身分布格局向聚集分布转变, 种群的聚集强度往往会增大; 相反, 种内竞争增强则会引起种群内部之间产生负向的生态关系或无关, 种群格局则会由聚集分布向随机分布或均匀分布转变, 聚集强度往往会降低(赵成章等, 2010; 郝红敏等, 2017)。从季节性积水区到常年积水区, 毛茳草种群密度增加了18.7倍, 说明其根茎繁殖能力显著增强, 这与之前的盆栽实验结果一致(王丽等, 2009; Shi et al, 2015)。毛茳草种群密度的增大导致其种群内部的个体竞争大大增加, 所以随水位的升高其偏离完全随机模型的程度降低, 聚集强度变弱; 相反, 高水位胁迫使得小叶章种群密度变为仅有0.88株/m², 说明高水位条件会显著抑制小叶章的营养繁殖投入(Xie et al, 2009; Shi et al, 2015; 董海鹏等, 2022)。所以, 随着水位的升高, 小叶章种群内部的个体竞争变弱, 其偏离完全随机模型的程度变大, 聚集强度也变高。此外, 高水位胁迫条件也不同程度地降低了漂筏茳草和狭叶甜茅种群密度, 但仅观测到漂

筏藁草增加了其聚集强度, 狭叶甜茅的聚集强度变化不大, 这可能是由于随着水位的上升狭叶甜茅种群密度比漂筏藁草种群密度降低较少的原因。因此, 在沼泽湿地生态系统中, 植物营养繁殖投入变异及其引起的种内竞争关系强弱变化可能是植物种群空间格局响应不同水位环境的重要因素之一。

除种群密度的影响外, 三江平原沼泽湿地季节性积水和常年积水环境条件下主要植物种群这种集体性的多聚块和斑块化分布格局也符合胁迫梯度假说。研究表明, 在环境胁迫条件下, 同种个体之间往往可以通过相互帮助来共同抵御外界不利条件, 且这种易化或促进作用与环境胁迫的强度成正相互作用关系 (Bertness & Callaway, 1994; Callaway & Walker, 1997), 这也就意味着环境胁迫程度越强, 植物种群越容易形成空间上的聚块以及多聚块格局。例如, 近期研究发现, 分布于内蒙古的大针茅(*Stipa grandis*)草原原生群落中竞争是主要的相互作用, 所以大针茅种群在小尺度范围内呈均匀分布, 而在长期过度放牧群落中植物正相互作用逐渐占据主导地位, 从而导致种群表现为强聚集分布格局, 且存在多聚块机制(王鑫厅等, 2020)。三江平原沼泽湿地中, 季节性积水和常年积水环境都存在不同程度的水位缺氧胁迫, 因此, 所有物种基本都符合嵌套双聚块模型, 即在大聚块中分布较高密度的小聚块, 这种格局是种群易化作用的结果。值得注意的是, 小叶章种群在季节性积水环境中符合嵌套双聚块模型, 存在多聚块机制。但是在常年积水环境中, 小叶章种群仅符合泊松聚块模型, 说明在高水位胁迫条件下其空间格局的大聚块中不存在较高密度的小聚块, 这主要是因为与其他3种植物相比, 小叶章缺少呼吸根, 在高水位环境条件下幼苗个体很难进行大规模的营养繁殖(Colmer, 2003; Xie et al, 2009; Ren et al, 2020), 在4 m × 4 m的取样范围内, 小叶章种群仅存在3个大聚块, 也间接证明了这一点。因此, 环境胁迫造成的种群易化作用对沼泽湿地不同水位环境对植物种群空间格局的影响也具有非常重要的作用。

此外, 植物个体性状的表型可塑性变异亦被认为是影响植物种群空间格局响应环境胁迫的重要生物因素。例如, 在严重退化的内蒙古典型羊草(*Leymus chinensis*)群落中, 植物个体会趋于小型化,


这主要是由于为了抵御过度放牧的选择压力, 大量小型化的羊草种群个体会聚集在一起, 从而使得种群格局表现为嵌套双聚块过程(王鑫厅等, 2012)。本研究中, 随着水位的升高, 三江平原沼泽湿地植物的个体大小存在3种变异(图2): (1)小叶章种群植物个体也同羊草一样表现出了小型化现象。但是, 这种小型化与内蒙古典型草原植物在放牧压力下的小型化原因不同。三江平原沼泽湿地小叶章植物个体小型化并不是种群密度增大引起的, 主要是由于高水位胁迫造成植物个体缺氧影响了植物的发育, 从而最终影响种群的空间格局(Xie et al, 2009; Shi et al, 2015; Ren et al, 2020; 董海鹏等, 2022)。(2)随水位的增加, 毛藁草种群植物个体显著增大, 趋于大型化。早期的水位控制实验已表明, 水分增多会明显促进毛藁草植物的根茎繁殖, 同时也会增加其地上和地下生物量(王丽等, 2009; Zhang et al, 2014; Shi et al, 2015)。高水位胁迫下, 毛藁草大量繁殖形成的多聚块及其个体大型化可能有利于植物个体之间增加通气组织对氧气的传输性, 以便更好地适应沼泽湿地缺氧环境(Colmer, 2003)。(3)随水位的增加, 漂筏藁草和狭叶甜茅植物个体并没有发生明显的小型化或大型化趋势, 这可能与这2种植物自身的水位生态位有关(Shi et al, 2015; Bai et al, 2021)。因此, 环境胁迫造成的植物表型可塑性变异并不一定只是个体小型化, 而可能存在多种变异途径, 在今后的研究当中需引起更多关注。


总之, 本研究基于3种零模型对不同水位环境条件下的三江平原沼泽湿地4种主要优势植物毛藁草、漂筏藁草、狭叶甜茅和小叶章种群进行了小尺度点格局分析, 发现三江平原沼泽湿地植物普遍存在着多聚块过程, 水位环境胁迫主要通过扩散限制、种内竞争、易化作用以及个体大小变异等生物因素共同决定着沼泽湿地植物种群空间分布格局的形成。

致谢: 感谢德国赫尔霍姆茨环境研究中心的Thorsten Wiegand博士提供Programita分析软件。

ORCID

任久生  <https://orcid.org/0000-0003-4499-5858>

万松泽  <https://orcid.org/0000-0001-9976-1878>

毛璐  <https://orcid.org/0000-0002-0469-2281>

石福习  <https://orcid.org/0000-0003-3314-1056>

参考文献

- Bai JS, Tang HR, Chen FY, Lou YJ (2021) Functional traits response to flooding depth and nitrogen supply in the helophyte *Glyceria spiculosa* (Gramineae). *Aquatic Botany*, 175, 103449.
- Bertness MD, Callaway R (1994) Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 9, 191–193.
- Besag JE (1977) Contribution to the discussion of Dr. Ripley's paper. *Journal of the Royal Statistical Society B: Statistical Methodology*, 39, 193–195.
- Callaway RM, Walker LR (1997) Competition and facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78, 1958–1965.
- Colmer TD (2003) Long-distance transport of gases in plants: A perspective on internal aeration and radial oxygen loss from roots. *Plant, Cell & Environment*, 26, 17–36.
- Condit R, Ashton PS, Baker P, Bunyavejchewin S, Gunatilleke S, Gunatilleke N, Hubbell SP, Foster RB, Itoh A, LaFrankie JV, Lee HS, Losos E, Manokaran N, Sukumar R, Yamakura T (2000) Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, 288, 1414–1418.
- Diggle PJ (2003) *Statistical Analysis of Spatial Point Patterns*. Arnold Press, London.
- Dong HP, Cao HJ, Xie LH, Huang QY, Yang LB, Ni HW, Wang JF (2022) Effect of water level difference in heterogeneous habitats on sexual reproductive allocation of *Deyeuxia angustifolia*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 33, 378–384. (in Chinese with English abstract) [董海鹏, 曹宏杰, 谢立红, 黄庆阳, 杨立宾, 倪红伟, 王继丰 (2022) 异质生境水位差异对小叶章有性繁殖分配的影响. *应用生态学报*, 33, 378–384.]
- Gao FY, Shi FX (2015) Small-scale point pattern analysis based on different null models for detecting spatial patterns of dominant species in Sanjiang Plain, China. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 2029–2037. (in Chinese with English abstract) [高福元, 石福习 (2015) 基于不同零模型的三江平原沼泽湿地主要物种小尺度点格局分析. *生态学报*, 35, 2029–2037.]
- Hao HM, Lu R, Jia C, Liu Y, Wu GL (2017) Structure and dynamic characteristics of shrub patch of *Artemisia ordosica* in the cross areas of wind water erosion. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 37, 773–781. (in Chinese with English abstract) [郝红敏, 路荣, 贾超, 刘玉, 武高林 (2017) 水蚀风蚀交错带黑沙蒿灌丛斑块种群结构及动态特征研究. *西北植物学报*, 37, 773–781.]
- Huang X, Zhu J, Yao L, Ai XR, Wang J, Wu ML, Zhu Q, Chen SL (2020) Structure and spatial distribution pattern of a native *Metasequoia glyptostroboides* population in Hubei. *Biodiversity Science*, 28, 463–473. (in Chinese with English abstract) [黄小, 朱江, 姚兰, 艾训儒, 王进, 吴漫玲, 朱强, 陈绍林 (2020) 水杉原生种群结构及空间分布格局. *生物多样性*, 28, 463–473.]
- Huang YF, Ding Y, Zang RG, Li XC, Zou ZC, Han WT (2012) Spatial pattern of trees in tropical lowland rain forest in Bawangling of Hainan Island, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 269–280. (in Chinese with English abstract) [黄运峰, 丁易, 臧润国, 李大成, 邹正冲, 韩文涛 (2012) 海南岛霸王岭热带低地雨林树木的空间格局. *植物生态学报*, 36, 269–280.]
- Levine JM, Murrell DJ (2003) The community-level consequences of seed dispersal patterns. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 549–574.
- Li YF, Chen L, Li XB, Zhang YF, Su Y (2019) Point pattern analysis of an *Artemisia scoparia* seedling population under different soil conditions in a desert steppe. *Acta Ecologica Sinica*, 39, 6273–6281. (in Chinese with English abstract) [李月飞, 陈林, 李学斌, 张义凡, 苏莹 (2019) 荒漠草原不同土壤条件下猪毛蒿幼苗种群的点格局分析. *生态学报*, 39, 6273–6281.]
- Lin YC, Chang LW, Yang KC, Wang HH, Sun IF (2011) Point patterns of tree distribution determined by habitat heterogeneity and dispersal limitation. *Oecologia*, 165, 175–184.
- Loreti E, van Veen H, Perata P (2016) Plant responses to flooding stress. *Current Opinion in Plant Biology*, 33, 64–71.
- Pennings SC, Grant MB, Bertness MD (2005) Plant zonation in low-latitude salt marshes: Disentangling the roles of flooding, salinity and competition. *Journal of Ecology*, 93, 159–167.
- Perry JN, Liebhold AM, Rosenberg MS, Dungan J, Miriti M, Jakomulska A, Citron-Pousty S (2002) Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. *Ecography*, 25, 578–600.
- R Core Team (2021) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Ren H, Shi FX, Mao R, Guo YD, Zhao WZ (2020) Response of individual sizes and spatial patterns of *Deyeuxia angustifolia* to increasing water level gradient in a freshwater wetland. *Environmental Science and Pollution Research*, 27, 17085–17092.
- Ripley BD (1977) Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society B: Statistical Methodology*, 39, 172–192.
- Shi FX, Song CC, Zhang XH, Mao R, Guo YD, Gao FY (2015) Plant zonation patterns reflected by the differences in plant growth, biomass partitioning and root traits along a water level gradient among four common vascular plants in freshwater marshes of the Sanjiang Plain, Northeast China. *Ecological Engineering*, 81, 158–164.
- Velázquez E, Martínez I, Getzin S, Moloney KA, Wiegand T (2016) An evaluation of the state of spatial point pattern

- analysis in ecology. *Ecography*, 39, 1042–1055.
- Wang L, Song CC, Hu JM, Liao YJ (2009) Responses of *Carex lasiocarpa* clonal reproduction to water regimes at different growth stages. *Acta Ecologica Sinica*, 29, 2231–2238. (in Chinese with English abstract) [王丽, 宋长春, 胡金明, 廖玉静 (2009) 不同生长阶段毛苔草(*Carex lasiocarpa*)克隆繁殖对水文情势的响应. *生态学报*, 29, 2231–2238.]
- Wang XG, Wiegand T, Hao ZQ, Li BH, Ye J, Lin F (2010) Species associations in an old-growth temperate forest in Northeastern China. *Journal of Ecology*, 98, 674–686.
- Wang XT, Chai J, Jiang C, Tai Y, Chi YY, Zhang WH, Liu F, Li SY (2020) Population spatial pattern of *Stipa grandis* and its response to long-term overgrazing. *Biodiversity Science*, 28, 128–134. (in Chinese with English abstract) [王鑫厅, 柴静, 姜超, 邵阳, 迟延艳, 张维华, 刘芳, 李素英 (2020) 典型草原大针茅种群空间格局及对长期过度放牧的响应. *生物多样性*, 28, 128–134.]
- Wang XT, Hou YL, Liang CZ, Wang W, Liu F (2012) Point pattern analysis based on different null models for detecting spatial patterns. *Biodiversity Science*, 20, 151–158. (in Chinese with English abstract) [王鑫厅, 侯亚丽, 梁存柱, 王伟, 刘芳 (2012) 基于不同零模型的点格局分析. *生物多样性*, 20, 151–158.]
- Wang XT, Hou YL, Liu F, Chang Y, Wang W, Liang CZ, Miao BL (2011) Point pattern analysis of dominant populations in a degraded community in *Leymus chinensis* + *Stipa grandis* steppe in Inner Mongolia, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 1281–1289. (in Chinese with English abstract) [王鑫厅, 侯亚丽, 刘芳, 常英, 王伟, 梁存柱, 苗百岭 (2011) 羊草 + 大针茅草原退化群落优势种群空间点格局分析. *植物生态学报*, 35, 1281–1289.]
- Watt AS (1947) Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*, 35, 1–22.
- Wiegand T, Gunatilleke S, Gunatilleke N, Okuda T (2007) Analyzing the spatial structure of a Sri Lankan tree species with multiple scales of clustering. *Ecology*, 88, 3088–3102.
- Wiegand T, Moloney KA (2004) Rings, circles, and null models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 104, 209–229.
- Xie YH, Ren B, Li F (2009) Increased nutrient supply facilitates acclimation to high-water level in the marsh plant *Deyeuxia angustifolia*: The response of root morphology. *Aquatic Botany*, 91, 1–5.
- Yang J, Li EH, Cai XB, Wang Z, Wang XL (2014) Research progress in response of plants in wetlands to water level change. *Wetland Science*, 12, 807–813. (in Chinese with English abstract) [杨娇, 厉恩华, 蔡晓斌, 王智, 王学雷 (2014) 湿地植物对水位变化的响应研究进展. *湿地科学*, 12, 807–813.]
- Yu GL (2011) Effects of waterlogging on intraspecific interactions of the clonal herb *Alternanthera philoxeroides*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 973–980. (in Chinese with English abstract) [于国磊 (2011) 水淹对克隆植物空心莲子草种内关系的影响. *植物生态学报*, 35, 973–980.]
- Zeng B, Fu TF, Ulrich S, Arnd JK (2006) Different responses of sexual and asexual reproduction of *Arundinella hirta* to flooding. *Frontiers of Biology in China*, 1, 46–49.
- Zhang XH, Mao R, Gong C, Yang GS, Lu YZ (2014) Effects of hydrology and competition on plant growth in a freshwater marsh of northeast China. *Journal of Freshwater Ecology*, 29, 117–128.
- Zhao CZ, Gao FY, Wang XP, Sheng YP, Shi FX (2010) Fine-scale spatial patterns of *Stellera chamaejasme* population in degraded alpine grassland in upper reaches of Heihe, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 1319–1326. (in Chinese with English abstract) [赵成章, 高福元, 王小鹏, 盛亚萍, 石福习 (2010) 黑河上游高寒退化草地狼毒种群小尺度点格局分析. *植物生态学报*, 34, 1319–1326.]
- Zhao KY (1999) *Mires in China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [赵魁义 (1999) 中国沼泽志. 科学出版社, 北京.]

(责任编辑: 林露湘 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 使用泊松聚块模型和嵌套双聚块模型的单变量分析结果

Appendix 1 Results of univariate analyses using Poisson cluster process and the univariate double-cluster model process

<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2021392-1.pdf>

付裕, 黄康祥, 蔡锦枫, 陈慧敏, 任久生, 万松泽, 张扬, 任珩, 毛璐, 石福习 (2022) 三江平原沼泽湿地 4 种优势植物空间格局对不同水位环境的响应. 生物多样性, 30, 21392. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2021392>

附录1 使用泊松聚块模型和嵌套双聚块模型的单变量分析结果
Appendix 1 Results of univariate analyses using Poisson cluster process and the univariate double-cluster model process

沼泽类型 Marsh type	物种 Species	n	复合大尺度聚块格局 Pattern of compound larger-scale clustering				小尺度聚块格局 Pattern of small-scale clustering			
			σ_1	$100\rho_1$	$A\rho_1$	er	σ_2	$100\rho_2$	$A\rho_2$	er
季节性积水沼泽 Seasonal inundated marsh (SI)	毛薹草 <i>Carex lasiocarpa</i>	385	19.913	0.01204	19.26	0.04149	2.074	0.19010	304.16	0.02039
	漂筏薹草 <i>Carex pseudocuraica</i>	693	30.167	0.01732	27.72	0.05635	2.351	0.22956	367.29	0.02198
	狭叶甜茅 <i>Glyceria spiculosa</i>	139	40.003	0.00521	8.34	0.13734	2.020	0.06342	101.46	0.05137
	小叶章 <i>Deyeuxia angustifolia</i>	3,231	72.245	0.00268	4.29	0.00969	2.627	0.42406	678.50	0.00521
常年积水沼泽 Perennial inundated marsh (PI)	毛薹草 <i>Carex lasiocarpa</i>	7,188	50.794	0.02466	39.45	0.00077	3.116	0.57562	920.99	0.00241
	漂筏薹草 <i>Carex pseudocuraica</i>	206	19.903	0.00374	5.99	0.00991	2.510	0.03401	54.41	0.00946
	狭叶甜茅 <i>Glyceria spiculosa</i>	117	18.991	0.01975	31.60	0.01316	3.019	0.04857	77.70	0.02601
	小叶章 <i>Deyeuxia angustifolia</i>	14	3.309	0.00131	2.10	0.02053	—	—	—	—

A: 研究区域的面积(400 cm × 400 cm); n: 格局中点的数目; σ_1 和 σ_2 : 聚块尺度参数; ρ_1 和 ρ_2 : 母体格局的密度; $A\rho$: 研究区域中母体的数量; er: 为模型估计的误差(单位: cm)。
A, Size of study area (400 cm × 400 cm); n, Number of points of the pattern; σ_1 and σ_2 , Parameter describing the cluster size; ρ_1 and ρ_2 , Intensity of the parent pattern; $A\rho$, Number of parents in the plot of size A; er, Fraction of the total sum of squares of the empirical g and L function not explained by the fit (unit: cm).