•研究报告•

鹞落坪落叶阔叶林蔷薇科主要树种的空间分布格局及种间关联性

梁栋栋¹ 彭 杰¹ 高改利³ 洪 欣^{3*} 周守标^{2*} 储 俊⁴ 王 智⁵¹ (安徽师范大学地理与旅游学院, 安徽芜湖 241000)² (安徽师范大学生态与环境学院, 安徽芜湖 241000)³ (安徽大学资源与环境工程学院, 合肥 230601)⁴ (鹞落坪国家级自然保护区管委会, 安徽安庆 246133)⁵ (生态环境部南京环境科学研究所, 南京 210042)

摘要: 为探讨大别山森林群落的构建和演替机制, 本文基于安徽鹞落坪落叶阔叶林11.56 ha动态监测样地的定位监测资料, 采用最近邻分析和O-ring函数、Monte Carlo拟合和零模型选取的方法, 分析了落叶阔叶林蔷薇科主要树种水榆花楸(*Sorbus alnifolia*)、山樱花(*Cerasus serrulata*)和中华石楠(*Photinia beauverdiana*)不同年龄阶段的空间分布格局及种间关联性。结果表明: (1)在整个样地中3个树种的小树和成年树阶段都为聚集分布, 且随年龄增加聚集性减弱, 在老树阶段转为随机和均匀分布。(2)在0–50 m尺度范围内, 以完全随机模型(complete spatial randomness, CSR)为零假设时, 3个树种整体及小树都在小尺度(≤ 10 m)上呈聚集分布, 成年树与老树多为随机分布。以异质性泊松模型(heterogeneous Poisson, HP)为零假设时, 树种的聚集与生境异质性间呈负相关, 3个树种只在 ≤ 4 m尺度上出现聚集现象。(3) 3个树种种内各个年龄段之间在较大范围内多为负相关和无显著相关性, 同时各树种及不同年龄段之间受种间竞争和密度制约效应影响在小尺度上(≤ 10 m)多为负相关, 随尺度增加相关性减弱。综合而言, 大别山落叶阔叶林中蔷薇科植物的分布格局整体上多为聚集分布, 随树龄增加聚集性减弱, 在中大尺度上受生境异质性效应的影响显著, 在小尺度上多为负相关, 各树种内部各龄级相互之间也多为负相关。

关键词: 鹞落坪国家级自然保护区; 落叶阔叶林; 蔷薇科; 最近邻分析; O-ring函数; 空间分布格局

Spatial distribution pattern and interspecific correlation analysis of main species of Rosaceae in a deciduous broad-leaved forest in Yaoluoping

Dongdong Liang¹, Jie Peng¹, Gaili Gao³, Xin Hong^{3*}, Shoubiao Zhou^{2*}, Jun Chu⁴, Zhi Wang⁵¹ School of Geography and Tourism, Anhui Normal University, Wuhu, Anhui 241000² School of Ecology and Environmental, Anhui Normal University, Wuhu, Anhui 241000³ School of Resources and Environmental Engineering, Anhui University, Hefei 230601⁴ Yaoluoping National Nature Reserve Administration Committee, Anqing, Anhui 246133⁵ Nanjing Institute of Environmental Sciences, Ministry of Ecology and Environment, Nanjing 210042

Abstract: In order to discuss community construction and succession mechanism in Dabie Mountains, three main species of the Rosaceae in the Yaoluoping National Nature Reserve were taken as the object of study by using nearest-neighbor analysis and different zero models. An 11.56 ha forest dynamic plot was established in the Yaoluoping National Nature Reserve according to CTFS technical standards. *Sorbus alnifolia*, *Cerasus serrulata* and *Photinia chinensis* were the three most abundant tree species. The three species were divided into three age groups: small tree, adult tree and old tree according to DBH frequency distributions. Based on nearest neighbor analysis, O-ring functions, Monte Carlo fitting and zero model selection, spatial distribution patterns and interspecific correlations of the three main species were analyzed and compared. This study

收稿日期: 2020-01-09; 接受日期: 2020-02-28

基金项目: 安徽省自然科学基金(1908085QC1)、安徽鹞落坪国家级自然保护区大型固定样地修缮项目和牯牛降国家级自然保护区森林生态系统大样地生物多样性监测项目

* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: zhoushoubiao@vip.163.com; hongxin@ahu.edu.cn

found three major conclusions: (1) The three species were aggregated across all age stages, although aggregation weakened with increasing age. (2) In the DBH range of 0–50 m, trees of the three species were clustered on small scales (≤ 10 m), while adults and older trees were mostly randomly distributed. Additionally, habitat heterogeneity decreased tree aggregation and tree species aggregate on smaller scales (≤ 4 m). (3) Most of the three species were negatively correlated or not significantly correlated with other age groups. Competitive and density-dependent effects seemed to impact species negatively on a small scale as well (≤ 10 m), though correlation decreased with scale. In conclusion, Rosaceae plants in the deciduous broad-leaved forests of Dabie Mountains are mostly aggregately distributed depending on tree age, though habitat heterogeneity impacts aggregation.

Key words: Yaoluoping National Nature Reserve; broadleaved deciduous forest; Rosaceae; nearest neighbour analysis; O-ring function; spatial distribution pattern

植物群落内物种的关联性以及空间分布关系与形成该格局的生态学过程密切相关,对物种空间分布格局的研究不仅能够了解物种的空间分布特点,还可以在一定程度上反映种群的发展趋势,有助于更深刻地认识群落演替的过程和机制(Stoll et al, 2005; 倪瑞强等, 2013; Wiegand et al, 2014; 陈俊等, 2018)。通过最近邻分析法可以分析全局尺度下树种的空间分布格局(胡美娟等, 2015),而使用空间点格局分析(Ripley, 1977)能够量化研究区域内植物个体在不同尺度上的空间分布格局和种间的关联性,从而揭示植物种群的生态学特性和形成机制(Wiegand et al, 2007; Ghorbani, 2013; 杨华等, 2014; 张俊艳等, 2014; 沈志强等, 2016)。近年来,国内外学者以热带雨林、亚热带常绿阔叶林建立的动态监测样地为平台,通过点格局等方法对优势物种的空间分布格局是否受生境异质性影响以及物种之间的空间关联性等开展了大量研究(李立等, 2010; Rayburn et al, 2011; 范娟等, 2012; 闫海冰等, 2018)。但迄今为止,在温带-亚热带过渡区落叶阔叶林开展物种空间分布格局的研究却较少。

鹞落坪国家级自然保护区位于安徽省大别山东南部的岳西县境内,该保护区位于大别山腹地,地跨长江、淮河分水岭,具有“襟东带西、南北过渡”的区域地理特征(李珍等, 2008)。气候上属于暖温带大陆气候区与北亚热带季风气候区交界处,在植物区划上属于北亚热带常绿落叶阔叶林与暖温带落叶阔叶林交错地带,植被垂直分布规律明显,低海拔森林植被类型为常绿阔叶林,随海拔上升呈现向落叶阔叶林变化的趋势(韩也良, 1981)。在保护区海拔1,000 m以上的区域内存在典型的次生落叶阔叶林生态系统,蔷薇科植物组成的群落是该区域森林

植被的重要组成部分(王丽等, 2019)。蔷薇科植物是一类具有重要经济价值的类群(邹东廷等, 2019),但蔷薇科植物构成的群落在大别山主峰往往不形成主要群落,具有明显的生境偏好而聚集生长在向阳、水湿条件较好、土壤肥沃的缓坡地段。

本研究采用点格局的分析方法研究了鹞落坪高海拔山地落叶阔叶林中蔷薇科的主要树种水榆花楸(*Sorbus alnifolia*)、山樱花(*Cerasus serrulata*)和中华石楠(*Photinia beauverdiana*)的分布格局与生境异质性之间的关系,同时对其在不同生长阶段的空间关联性进行分析,旨在从空间格局角度认识该地区蔷薇科优势种群的生物学特性,揭示这一类群的生态学特性和群落演替机制,以期为大别山落叶阔叶林的保护和恢复提供理论依据。

1 研究方法

1.1 样地设置与调查方法

2014–2016年,原环境保护部南京环境科学研究所、安徽师范大学、安徽大学在安徽省鹞落坪国家级自然保护区仰天窝建立了一个面积11.56 ha的森林生物多样性长期监测样地($30^{\circ}57'46''$ – $30^{\circ}57'47''$ N, $116^{\circ}04'41''$ – $116^{\circ}04'41''$ E)(郝文芳, 2010; 林勇等, 2017)。整个样地投影呈 $340\text{ m} \times 340\text{ m}$ 正方形,最低海拔1,320 m,最高海拔1,451 m。参照CTFS样地的技术规范(Condit, 1998),用全站仪将样地划分为289个 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ 的样方,对植物群落中所有胸径(diameter at breast height, DBH) $\geq 1\text{ cm}$ 的木本植物个体进行调查,包括物种名称、DBH、坐标等。该样地共有24,910株独立个体,分属于35科57属103种,按各科所含物种数,蔷薇科为优势科(王丽等, 2019)。

1.2 主要树种选择及龄级划分

本研究通过重要值对样地内优势科蔷薇科的树种进行排序。重要值(IV) = (相对频度 + 相对优势度 + 相对多度)/3, 其中, 相对频度(RF) = (某个种在统计样方中出现的次数/所有种出现的总次数) × 100%; 相对优势度(RD) = (某个种的胸高断面积/所有种的胸高断面积之和) × 100%; 相对多度(RA) = (某个种的株数/所有种的总株数) × 100%。样地内蔷薇科树种有7属16种, 重要值排序见表1, 选择重要值最大的3个物种: 水榆花楸、山樱花和中华石楠作为本次的研究对象。

由于树木的年龄检测难度较大, 本文采用径级结构代替年龄结构来分析种群格局动态(陈科屹等, 2018; 马芳等, 2018), 并将径级频率分布折线中较大的转折点作为该树种龄级划分的标准。绘制种群径级频率分布图(附录1), 结合每个树种个体的实际情况, 将其依据胸径的大小等级分别分为小树、成年树和老树, 分别统计其存活个体数。3个树种均为小树和成年树所占比重较大。

1.3 最近邻分析

最近邻分析(nearest neighbor analysis, ANN)是基于空间距离的方法, 将随机分布模式下的预期最近邻距离与离得最近的点的平均距离进行对比, 并采用欧式距离方法来计算两点之间的直线距离, 通过最近邻指数(nearest neighbor index, NNI)来判断“点”的空间聚集性(王劲峰, 2006)。

$$NNI = \frac{\sum_{i=1}^n d_i}{n} \bigg/ \frac{1}{2\sqrt{n/A}} \quad (1)$$

式中, A 是研究区总面积, d_i 是第 i 棵树与其最近的树之间的距离, n 为每类树种的总株数。

当最近邻指数接近1时, 个体呈随机分布; 小于1时呈聚集分布; 大于1时呈均匀分布。用 Z 检验获得的 Z 值及其置信水平反映实测平均距离和预期平均距离的偏离程度(Wasserstein & Lazar, 2016)。 Z 值为负且值越小, 个体越趋于聚集分布; 正值且越大则显著偏向均匀分布; 位于二者之间则为随机分布。

1.4 O-ring函数分析法

Ripley K函数是植被空间点格局分析中最常用的方法, 但在大尺度格局分析中容易受到小尺度累积效应的影响, 即存在明显的尺度累积效应。因此

我们采用通过用圆环来代替Ripley K函数中圆的O-ring统计方法(Weiler & Naef, 2003; Wiegand & Moloney, 2004), 该方法可有效地消除Ripley K函数中尺度的累积效应影响。本文通过R语言中的“spatstat”和“maptools”软件包进行点格局分析。

$$O(r) = \frac{\sum_{i=1}^n Points[R_i^w(r)]}{\sum_{i=1}^n Area[R_i^w(r)]} \quad (2)$$

$$O_{12}(r) = \frac{\frac{1}{n_1} \sum_{i=1}^{n_1} Points_2[R_{1,i}^w(r)]}{\frac{1}{n_1} \sum_{i=1}^{n_1} Area[R_{1,i}^w(r)]} \quad (3)$$

式中, r 为半径, w 为圆环宽度, n, n_1 为样地某树种的个体数量, $R_i^w(r), R_{1,i}^w(r)$ 是样地内第 i 个圆的圆心, $Points$ 表示该圆内植物个体数, $Area$ 为该圆环的面积。

1.5 Monte Carlo拟合和零模型选取

采用O-ring统计进行单变量分析, 如果样点呈明显的聚集分布, 则采用异质性泊松模型(heterogeneous Poisson, HP), 否则采用空间随机零假设模型(complete spatial randomness, CSR)。对双变量分析时如果样点分布明显受环境因素影响, 则采用随机标签零假设模型(random labeling, RL)或异质性泊松模型, 否则应采用独立零假设模型(吴初平等, 2018)。通过199次Monte Carlo模拟获得由两条包迹线围成的置信区间, 对于单变量得到的种内关系, 如果 $O(r)$ 值在置信区间以上, 则判定该树种为聚集分布, 在置信区间以下, 则判定该树种为均匀分布, 在置信区间内, 则判定该树种为随机分布。对于双变量得到的种间关系, 如果 $O_{12}(r)$ 值在置信区间以上, 则判定两个树种为显著正相关, 在置信区间以下, 则判定两者为显著负相关, 在置信区间内, 则判定两者无显著相关性, 即关联性不大。

2 结果

2.1 不同径级的空间分布格局及动态

基于ArcGIS10.4软件对3个树种的小树、成年树和老树进行平均最近邻分析(表2), 可以看出3个主要树种的最近邻指数明显小于0.9, 且 Z 值也都为负值, 说明均呈现显著聚集分布。从不同径级结构来看, 3个树种在小树和成年树阶段也都为显著

聚集分布,但是水榆花楸在成年树阶段聚集水平要高于小树阶段,而山樱花和中华石楠在小树阶段聚集水平要显著高于成年树阶段。在老树阶段水榆花楸、山樱花和中华石楠分别呈随机分布、均匀分布和不显著聚集分布。

2.2 不同零假设模型下的种群空间分布格局

单变量O-ring函数及完全空间随机零模型(CSR)分析结果表明(图1),3个主要树种在整体上表现出聚

集格局。山樱花整体在0–16 m尺度上基本为聚集分布,大于16 m则逐渐转为随机分布。中华石楠整体在0–30 m尺度大致为聚集分布,大于30 m向随机分布过渡。从不同径级结构来看,3个树种的成年树与老树多为随机分布,小树在小尺度下为聚集分布,当尺度增加到一定范围(山樱花: > 17 m、中华石楠: > 8 m、水榆花楸: > 30 m)时,则呈随机分布。

在异质性泊松零模型下3个树种基本呈随机或

表1 鹞落坪国家级自然保护区内蔷薇科树种重要值
Table 1 Ranking of importance values of Rosaceae species in the Yaoluoping National Nature Reserve

物种 Species	个体数量 Number	相对频度 Relative frequency (%)	相对优势度 Relative dominance (%)	相对多度 Relative abundance (%)	重要值 Importance value (%)
水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	1,147	4.62	5.34	5.34	5.10
山樱花 <i>Cerasus serrulata</i>	305	1.23	1.74	1.47	1.48
中华石楠 <i>Photinia beauverdiana</i>	348	1.40	0.61	1.13	1.05
湖北花楸 <i>Sorbus hupehensis</i>	122	0.49	0.97	0.85	0.77
短梗稠李 <i>Padus brachypoda</i>	40	0.16	0.55	0.36	0.36
毛叶石楠 <i>Photinia villosa</i>	119	0.48	0.23	0.36	0.36
杜梨 <i>Pyrus betulifolia</i>	61	0.25	0.30	0.33	0.29
稠李 <i>Padus racemosa</i>	51	0.21	0.21	0.29	0.24
短叶中华石楠 <i>Photinia beauverdiana</i> var. <i>brevifolia</i>	88	0.35	0.06	0.11	0.18
小叶石楠 <i>Photinia parvifolia</i>	48	0.19	0.21	0.09	0.16
石楠 <i>Photinia serrulata</i>	73	0.29	0.07	0.12	0.16
湖北海棠 <i>Malus hupehensis</i>	69	0.28	0.05	0.13	0.15
三裂绣线菊 <i>Spiraea trilobata</i>	58	0.23	0.03	0.08	0.11
细齿稠李 <i>Padus obtusata</i>	17	0.07	0.05	0.15	0.09
绣线菊 <i>Spiraea salicifolia</i>	43	0.17	0.04	0.06	0.09
麻叶绣线菊 <i>Spiraea cantoniensis</i>	37	0.15	0.02	0.04	0.07

表2 鹞落坪国家级自然保护区蔷薇科3个主要树种不同龄级最近邻距离分析法结果
Table 2 The nearest neighbor analysis (ANN) result of three main species of Rosaceae in different ages in the Yaoluoping National Nature Reserve

树种 Species	龄级 Age	最近邻指数 Nearest neighbor index	Z	置信水平 Confidence level (P)	分布类型 Distribution type
水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	小树 Small tree	0.76	-8.68	0.00	显著聚集 Significant gathered
	成年树 Adult tree	0.68	-16.61	0.68	显著聚集 Significant gathered
	老树 Old tree	0.97	-0.47	0.64	随机 Random
	整体 All	0.63	-24.09	0.00	显著聚集 Significant gathered
山樱花 <i>Cerasus serrulata</i>	小树 Small tree	0.76	-6.15	0.00	显著聚集 Significant gathered
	成年树 Adult tree	0.81	-3.72	0.00	显著聚集 Significant gathered
	老树 Old tree	1.36	3.26	0.00	均匀 Uniform
	整体 All	0.79	-7.17	0.00	显著聚集 Significant gathered
中华石楠 <i>Photinia beauverdiana</i>	小树 Small tree	0.67	-8.94	0.00	显著聚集 Significant gathered
	成年树 Adult tree	0.72	-5.84	0.00	显著聚集 Significant gathered
	老树 Old tree	0.86	-1.32	0.19	聚集但不显著 Aggregated but not significant
	整体 All	0.66	-12.19	0.00	显著聚集 Significant gathered

图1 鹫落坪国家级自然保护区蔷薇科3个主要树种不同龄级的空间分布格局(基于完全随机模型CSR)

Fig. 1 Spatial patterns of three main species of Rosaceae in different ages based on complete spatial randomness (CSR) models in the Yaoluoping National Nature Reserve

均匀分布, 只在部分小尺度上呈聚集分布。如图2所示, 水榆花楸整体在小于4 m尺度、成年树在小于3 m尺度上才呈聚集分布, 山樱花和中华石楠只有整体在小于2 m尺度上呈聚集分布。说明在树种分布格局形成中生境异质性起到了重要的作用。

2.3 基于双变量O-ring函数的空间关联性分析

2.3.1 种间关联关系

通过双变量O-ring函数对水榆花楸-山樱花、水榆花楸-中华石楠以及山樱花-中华石楠的整体之间进行空间关联性分析。根据图3所示, 整体上水榆花楸与山樱花的空间分布在0-1 m上无明显关联性, 在其他所有尺度上均为负相关。水榆花楸与中华石楠的空间分布也仅在0-2 m尺度上无明显关联性, 在其他所有尺度上均为负相关, 但随着尺度的增大负相关性减弱。山樱花与中华石楠在0-1 m尺度上无明显关联性, 在1-18 m尺度上表现为负相关, 在18-50 m尺度上基本无关联性。

2.3.2 种内不同径级的空间关联性

如图4所示, 水榆花楸小树与成年树在0-3 m尺度上为显著正相关, 在3-20 m尺度上为负相关, 20-50 m尺度上无明显相关性; 小树与老树基本无明显相关性; 成年树与老树在0-2 m尺度上为显著正相关, 其余尺度上基本无明显相关性。山樱花小树与成年树在0-2 m上为显著正相关, 2-50 m尺度上基本无明显相关性; 小树与老树基本无明显相关性; 成年树与老树在0-1 m尺度上为显著正相关, 其余尺度基本无明显相关性。中华石楠小树与成年树在0-2 m尺度上无明显相关性, 在2-15 m尺度上为负相关, 在15-50 m尺度上无明显相关性; 小树与老树基本无明显相关性; 成年树与老树在0-2 m尺度上呈正相关, 其余尺度上无明显相关性。

2.3.3 种间不同径级的空间关联关系

通过双变量O-ring函数分别对水榆花楸、山樱花、中华石楠3个树种的不同龄级之间进行空间关

图2 鹞落坪国家级自然保护区蔷薇科3个主要树种不同龄级的空间分布格局(基于异质性泊松模型HP)

Fig. 2 Spatial patterns of three main species of Rosaceae in different ages based on heterogeneous Poisson (HP) models in the Yaoluoping National Nature Reserve

图3 鹞落坪国家级自然保护区蔷薇科3个主要树种整体之间的空间关联性

Fig. 3 Spatial correlation among the three main species of Rosaceae as all in the Yaoluoping National Nature Reserve

关联性分析。结果显示, 3个树种各龄级相互之间多为负相关或无显著相关性, 且随距离的增加, 相关性减弱(表3)。其中, 水榆花楸的小树与山樱花的小树和成年树, 水榆花楸的成年树与山樱花的小树都呈现显著负相关, 并且在两者的小树体现尤其明显, 可能是因为两者生态位重叠相互竞争的原因, 而两者的成年树之间却呈现随机分布格局。水榆花楸和中华石楠之间的负相关主要体现在两者的成年树

和小树之间, 尤其是水榆花楸的老树、成年树对中华石楠的小树、成年树都表现为明显负相关, 水榆花楸成年树对中华石楠的生长抑制性更加明显。中华石楠成年树对水榆花楸小树表现出一定的抑制性, 而中华石楠老树与水榆花楸各个径级之间都呈现随机关系。山樱花和中华石楠两者的小树在尺度小于18 m时呈现相互竞争关系; 成年树和对方的小树之间在小于20 m的尺度下为负相关, 两者成年树

图4 鹞落坪国家级自然保护区蔷薇科3个主要树种不同年龄段之间的空间关联性

Fig. 4 Spatial correlation among different age groups in three main species of Rosaceae in the Yaoluoping National Nature Reserve

之间在尺度小于14 m时互为负相关; 山樱花的老树在小于14 m的尺度下与中华石楠的小树、成年树为负相关, 中华石楠的老树与山樱花的小树在小于6 m尺度下为随机分布关系, 但在6–12 m的尺度下为负相关, 而中华石楠的老树与山樱花的成年树、老树呈现随机分布关系, 并且在22–24 m尺度下还呈现正相关性。

3 讨论

种群聚集强度的变化是种群的一种生存策略或适应机制(Hubbell, 2006)。鹞落坪国家级自然保护区落叶阔叶林主要种群分布格局基本上以集群分布为特征, 并且研究的3种蔷薇科主要树种在不同年龄阶段也主要呈聚集分布, 这可能与蔷薇科植物种子的传播限制有关(Grubb, 1977)。空间关联性的研究进一步加深了对蔷薇科植物空间格局形成过程的理解, 水榆花楸、山樱花的小树与成年树、成

年树和老树之间在小尺度上为显著正相关, 这与其强烈的聚集分布格局是一致的。这种现象的产生可能是由于扩散限制导致种内不同生长阶段个体聚集在一起, 也可能是由于不同生长阶段个体的生境偏好相对一致。此外, 由于鹞落坪样地次生林处于植被演替顶极格局形成前, 故聚集分布特征明显; 而随着树龄增加, 聚集性减弱, 是因为种内、种间相互竞争, 以及蔷薇科常见病虫害等自疏效应促使聚集程度减弱(林玥等, 2009), 导致在老树阶段多为随机和均匀分布。

群落结构的不同会导致种群间的空间关联性出现较大的差异。不同树种之间的空间关联性结果表明3个主要树种整体之间均在小尺度上表现出明显的负相关, 并且不同树种的不同年龄段之间也都趋于负关联, 相关性随尺度增加而减弱。说明在小尺度上, 蔷薇科主要树种之间可能对同种资源利用相同, 生态位重叠, 所以种间相互竞争导致的他疏

表3 鹵落坪国家级自然保护区3个主要树种各年龄组相互之间的空间关联性
Table 3 Spatial correlation among different age groups of three main tree species in the Yaoluoping National Nature Reserve

物种1 Species 1	物种2 Species 2	尺度 Scale (m)														
		0	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26	28
S.s	C.s	ns	ns	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	ns	ns	-
S.s	C.a	+	-	ns	-	-	-	-	-	ns	-	-	-	ns	-	-
S.s	C.o	ns	ns	ns	ns	ns	-	ns	-	ns	ns	-	ns	ns	ns	ns
S.s	P.s	ns	ns	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	ns	ns	-
S.s	P.a	ns	-	-	-	-	-	-	-	ns	-	-	-	-	ns	-
S.s	P.o	ns	ns	ns	ns	-	-	ns	ns	ns	-	-	ns	ns	ns	ns
S.a	C.s	ns	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
S.a	C.a	ns	ns	ns	-	-	-	-	-	ns	-	ns	-	ns	ns	-
S.a	C.o	ns	ns	ns	ns	ns	-	ns	ns	-	ns	+	ns	ns	ns	ns
S.a	P.s	ns	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
S.a	P.a	ns	ns	-	-	-	-	-	-	-	-	ns	ns	-	-	-
S.a	P.o	ns	ns	ns	ns	-	ns	ns	ns	ns	ns	+	ns	ns	ns	ns
S.o	C.s	ns	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
S.o	C.a	ns	ns	-	-	-	-	-	-	-	ns	ns	-	ns	-	ns
S.o	C.o	ns	ns	ns	ns	-	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
S.o	P.s	ns	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	ns	-	ns
S.o	P.a	ns	-	-	-	-	-	-	-	ns	-	-	ns	-	-	ns
S.o	P.o	ns	ns	ns	-	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
C.s	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	ns	ns	-	ns	ns
C.s	P.a	ns	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	ns	ns	ns	-
C.s	P.o	ns	ns	ns	-	-	-	-	ns	ns	ns	-	ns	ns	-	ns
C.a	P.s	ns	-	-	-	-	-	-	-	ns	ns	-	ns	ns	ns	ns
C.a	P.a	ns	-	-	-	-	ns	-	-	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
C.a	P.o	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
C.o	P.s	ns	-	-	-	-	-	-	-	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
C.o	P.a	ns	ns	-	-	-	-	-	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
C.o	P.o	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

表中S指水榆花楸; C指山樱花; P指中华石楠。s为小树, a为成年树, o为老树。如S.s指水榆花楸小树, C.o指山樱花老树。+表示两者之间正相关; -表示两者之间负相关; ns表示两者之间无显著相关性。
S refers to *Sorbus alnifolia*; C refers to *Cerasus serrulata*; P refers to *Photinia beauverdinia*. s is a small tree, a is an adult tree, and o is an old tree. For example, S.s means small tree of *Sorbus alnifolia* and C.o refers to old tree of *Cerasus serrulata*. + means positive correlation between two species; - means negative correlation between two species; ns means no significant correlation between two species.

效应是成熟期个体随机分布格局产生的可能原因。

在小尺度上形成的空间分布格局主要受种群自身生物学特性的影响,而在较大尺度上的空间分布格局则更多地受到生境异质性的作用(Harms et al, 2000; Queenborough et al, 2007)。在大于 10 m 的尺度上,如果偏离完全随机零模型表现聚集,可以解释为受到生境异质性的影响(Getzin et al, 2008)。中华石楠在大于 8 m 尺度上向随机分布过渡,而山樱花小树在 17 m 尺度以下表现为聚集分布,水榆花楸则在 0–50 m 尺度全部呈现聚集分布格局,说明生境异质性在蔷薇科植物种群空间分布格局的形成中可能发挥了作用。我们通过单变量 $O(r)$ 函数及完全空间随机零模型进行进一步分析,发现所有物种均在一定尺度上表现出显著的空间聚集格局;在使用异质性泊松模型作为零假设后,树种在大部分尺度范围内呈随机分布或均匀分布的格局,说明物种的分布与生境显著相关,提示生境异质性可能是大别山高海拔山地落叶阔叶林木本植物多样性维持的重要机制。

参考文献

- Chen J, Ai XR, Yao L, Chen SY (2018) Point pattern analysis of two species of *Cyclobalanopsis* in large plot in Mulinzi Nature Reserve. *Scientia Silvae Sinicae*, 54, 1–10. (in Chinese with English abstract) [陈俊, 艾训儒, 姚兰, 陈思艺 (2018) 木林子大样地两个青冈属优势种的点格局对比. 林业科学, 54, 1–10.]
- Chen KY, Zhang HR, Lei XD (2018) Spatial pattern of *Quercus mongolica* in natural secondary forest. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 3462–3470. (in Chinese with English abstract) [陈科屹, 张会儒, 雷相东 (2018) 天然次生林蒙古栎种群空间格局. 生态学报, 38, 3462–3470.]
- Condit R (1998) *Tropical Forest Census Plots*. Springer, Berlin.
- Fan J, Zhao XH, Wang JS, Zhang CY, He J, Xia FC (2012) Spatial patterns of dominant species in a subtropical evergreen broad-leaved forest in Jiulian Mountain, Jiangxi Province, China. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 2729–2737. (in Chinese with English abstract) [范娟, 赵秀海, 汪金松, 张春雨, 何俊, 夏富才 (2012) 江西九连山亚热带常绿阔叶林优势种空间分布格局. 生态学报, 32, 2729–2737.]
- Getzin S, Wiegand T, Wiegand K, He FL (2008) Heterogeneity influences spatial patterns and demographics in forest stands. *Journal of Ecology*, 96, 807–820.
- Ghorbani M (2013) Cauchy cluster process. *Metrika*, 76, 697–706.
- Grubb PJ (1977) Maintenance of species-richness in plant communities: The importance of the regeneration niche. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 52, 107–145.
- Han YL (1981) Discussion on the spectral base of vertical vegetation belt on the southern slope of Dabie Mountain in Anhui Province. *Journal of Anhui Normal University (Natural Science)*, 2, 110–125. (in Chinese) [韩也良 (1981) 对安徽大别山南坡植被垂直带谱基带的讨论. 安徽师大学报(自然科学版), 2, 110–125.]
- Hao WF (2010) *Ecological Processes and Mechanisms of the Recovering Succession of Abandoned Farmland in the Hilly and Gully Loess Region of North Shaanxi*. PhD dissertation, Northwest A & F University, Yangling. (in Chinese with English abstract) [郝文芳 (2010) 陕北黄土丘陵区撂荒地恢复演替的生态学过程及机理研究. 博士学位论文, 西北农林科技大学, 杨凌.]
- Harms KE, Wright SJ, Calderon O, Hernandez A, Herre EA (2000) Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature*, 404, 493–495.
- Hubbell SP (2006) Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. *Ecology*, 87, 1387–1398.
- Hu MJ, Hou GL, Zhou NX, Li ZJ, Qi XY, Fang YL (2015) Spatial distribution patterns and multi-scale features of the Lushan forest landscape. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 5294–5305. (in Chinese with English abstract) [胡美娟, 侯国林, 周年兴, 李在军, 亓秀云, 方叶林 (2015) 庐山森林景观空间分布格局及多尺度特征. 生态学报, 35, 5294–5305.]
- Li L, Chen JH, Ren HB, Mi XC, Yu MJ, Yang B (2010) Spatial patterns of *Castanopsis eyrei* and *Schima superba* in mid-subtropical broad-leaved evergreen forest in Gutianshan National Nature Reserve, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 241–252. (in Chinese with English abstract) [李立, 陈建华, 任海保, 米湘成, 于明坚, 杨波 (2010) 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, 34, 241–252.]
- Li Z, Zhou ZZ, Wang WG, Shen SB (2008) The floristic analysis of vascular plants in Yaoluoping Nature Reserve from Anhui Province. *Journal of Biology*, 25, 26–30. (in Chinese with English abstract) [李珍, 周忠泽, 汪文革, 沈三宝 (2008) 安徽鹞落坪自然保护区维管植物区系分析. 生物学杂志, 25, 26–30.]
- Lin Y, Ren JY, Yue M (2009) Spatial patterns and associations in a birch-fir forest in Mt. Taibai. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 27, 47–54. (in Chinese with English abstract) [林玥, 任坚毅, 岳明 (2009) 太白山牛皮桦-巴山冷杉混交林空间格局及关联性研究. 武汉植物学研究, 27, 47–54.]
- Lin Y, Ai XR, Yao L, Huang W, Chen S (2017) Niches of main dominant species of different community types in Mulinzi Nature Reserve. *Journal of Natural Resources*, 32, 223–234. (in Chinese with English abstract) [林勇, 艾训儒, 姚兰, 黄伟, 陈斯 (2017) 木林子自然保护区不同群落类型主要优势种群的生态位研究. 自然资源学报, 32, 223–234.]

- Ma F, Wang SZ, Feng JC, Sang WG (2018) Spatial distribution pattern of snag and standing trees in a warm temperate deciduous broad-leaved forest in Dongling Mountain, Beijing. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 5717–5725. (in Chinese with English abstract) [马芳, 王顺忠, 冯金朝, 桑卫国 (2018) 北京东灵山暖温带落叶阔叶林枯立木与活立木空间分布格局. *生态学报*, 38, 5717–5725.]
- Queenborough SA, Burslem D, Garwood NC, Valencia R (2007) Habitat niche partitioning by 16 species of Myristicaceae in Amazonian Ecuador. *Plant Ecology*, 192, 193–207.
- Rayburn AP, Schiffrers K, Schupp EW (2011) Use of precise spatial data for describing spatial patterns and plant interactions in a diverse Great Basin shrub community. *Plant Ecology*, 212, 585–594.
- Ripley BD (1977) Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society Series B: Methodological*, 39, 172–212.
- Shen ZQ, Hua M, Dan Q, Lu J, Fang JP (2016) Spatial pattern analysis and associations of *Quercus aquifolioides* population at different growth stages in Southeast Tibet, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 27, 387–394. (in Chinese with English abstract) [沈志强, 华敏, 丹曲, 卢杰, 方江平 (2016) 藏东南川滇高山栎种群不同生长阶段的空间格局与关联性. *应用生态学报*, 27, 387–394.]
- Wang JF (2006) *Spatial Analysis*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [王劲峰 (2006) 空间分析. 科学出版社, 北京.]
- Wang L, Chang JL, Zhou SB, Wang XY, Zhang JQ, Yan SK, Zhang JM, Chen X, Zhao X, Wang Z (2019) Species diversity and interspecific association of trees in the Yaoluoping National Nature Reserve. *Acta Ecologica Sinica*, 39, 309–319. (in Chinese with English abstract) [王丽, 常锦利, 周守标, 王晓英, 张佳期, 闫少凯, 张金铭, 陈鑫, 赵昕, 王智 (2019) 鹞落坪国家级自然保护区乔木物种多样性与种间联结. *生态学报*, 39, 309–319.]
- Wasserstein RL, Lazar NA (2016) The ASA's statement on p-values: Context, process, and purpose. *The American Statistician*, 70, 129–133.
- Weiler M, Naef F (2003) An experimental tracer study of the role of macropores in infiltration in grassland soils. *Hydrological Processes*, 17, 477–493.
- 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.
- Wu CP, Yuan WG, Sheng WX, Huang YJ, Chen QB, Shen AH, Zhu JR, Jiang B (2018) Spatial distribution patterns and associations of tree species in typical natural secondary forest communities in Zhejiang Province. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 537–549. (in Chinese with English abstract) [吴初平, 袁位高, 盛卫星, 黄玉洁, 陈庆标, 沈爱华, 朱锦茹, 江波 (2018) 浙江省典型天然次生林主要树种空间分布格局及其关联性. *生态学报*, 38, 537–549.]
- Yan HB, Ma HJ, Feng F, Liang N, Shi C, Yang XQ, Han YZ (2018) Spatial distribution patterns and associations of typical tree species in different regions. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 29, 369–379. (in Chinese with English abstract) [闫海冰, 马慧晶, 冯帆, 梁楠, 史婵, 杨秀清, 韩有志 (2018) 不同区域典型树木的空间分布格局及关联性. *应用生态学报*, 29, 369–379.]
- Yang H, Li YL, Shen L, Kang XG (2014) Spatial distributions and associations of main tree species in a spruce-fir forest in the Changbai Mountains area in northeastern China. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 4698–4706. (in Chinese with English abstract) [杨华, 李艳丽, 沈林, 亢新刚 (2014) 长白山云冷杉针阔混交林主要树种空间分布及其关联性. *生态学报*, 34, 4698–4706.]
- Zhang JY, Cheng KW, Zang RG (2014) The spatial distribution patterns and associations of the principal trees and shrubs in a natural tropical coniferous forest on Hainan Island, China. *Biodiversity Science*, 22, 129–140. (in Chinese with English abstract) [张俊艳, 成克武, 臧润国 (2014) 海南岛热带天然针叶林主要树种的空间格局及关联性. *生物多样性*, 22, 129–140.]
- Zou DT, Wang QG, Luo A, Wang ZH (2019) Species richness patterns and resource plant conservation assessments of Rosaceae in China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 1–15. (in Chinese with English abstract) [邹东廷, 王庆刚, 罗奥, 王志恒 (2019) 中国蔷薇科植物多样性格局及其资源植物保护现状. *植物生态学报*, 43, 1–15.]

(责任编辑: 储诚进 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 鹞落坪国家级自然保护区蔷薇科3个主要树种的径级结构

Appendix 1 DBH class structure of three main species of Rosaceae in the Yaoluoping National Nature Reserve

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020015-1.pdf>

梁栋栋, 彭杰, 高改利, 洪欣, 周守标, 储俊, 王智 (2020) 鹞落坪落叶阔叶林蔷薇科主要树种的空间分布格局及种间关联性. 生物多样性, 28 (8):1008–1017. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2020015>

附录1 鹞落坪国家级自然保护区蔷薇科3个主要树种的径级结构
Appendix 1 DBH class structure of three main species of Rosaceae in the Yaoluoping National Nature Reserve