

山西霍山白桦种群不同龄级立木的点格局分析

何艳华, 闫明, 武丽君, 张直峰, 毕润成*

(山西师范大学生命科学学院, 山西临汾 041004)

摘要: 以山西霍山地区的先锋树种之一白桦(*Betula platyphylla*)为研究对象,在霍山七里峪林场典型地段设置一个 50 m × 50 m 的样方,应用点格局分析方法对其不同龄级(I级、II级、III级和IV级)个体的分布格局及相互关系进行了研究。结果表明:(1)白桦种群不同龄级的个体间密度也不相同,中间龄级II级(7 cm < DBH ≤ 14 cm)和III级(14 cm < DBH ≤ 21 cm)的密度较大,幼龄和老龄个体密度小,年龄结构为衰退型;(2)除I级(DBH ≤ 7 cm)外,其余3个龄级集群分布特征比较明显,且随着龄级的增加,集群特征有更明显的趋势;(3)除I级和II级、II级和III级、II级和IV级(DBH > 21 cm)之外,其余龄级间基本都是小尺度下负关联,并随尺度的增大关联性逐渐变得不显著。

关键词: 白桦; 点格局分析; 龄级; 负关联

中图分类号: Q948.1

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2011)06-0662-06

Spatial Pattern Analysis of Individuals in Different Age-classes of *Betula platyphylla* in Huoshan Mountain of Shanxi Province

HE Yan-Hua, YAN Ming, WU Li-Jun, ZHANG Zhi-Feng, BI Run-Cheng*

(College of Life Science, Shanxi Normal University, Linfen, Shanxi 041004, China)

Abstract: *Betula platyphylla* is a pioneer plant and is distributed intensively in Huoshan mountain. One 50 m × 50 m quadrat was established in Qiliyu from which we recorded the DBH of each individual and the spatial points of all individuals were mapped. The data were analyzed by point pattern analysis. All individuals were divided into four DBH classes: DBH I (DBH ≤ 7 cm); DBH II (7 cm < DBH ≤ 14 cm); DBH III (14 cm < DBH ≤ 21 cm); DBH IV (DBH > 21 cm). The results of this study showed: (1) The densities of four age-classes varied in the order: age-class II > age-class III > age-class I > age-class IV. The middle age-classes II and III had many more individuals than age-classes I and IV, which indicated that the population was currently in decline. (2) The individuals of all age-classes focused on clumping distribution in space, except the age-class I. The feature of clumping distribution became more significant with increasing age. (3) The relationships between individuals in different age-classes were significantly correlated with each other on a small scale, but became non-significant with increasing scale, except for age-classes I and II, age-classes II and III, and age-classes II and IV.

Key words: *Betula platyphylla*; Spatial pattern analysis; Age-classes; Low-significantly correlated

植物种群的空间格局是研究种群特征、种群间相互作用以及种群与环境关系的重要手段,空间格局分析在生态学领域中的应用越来越普遍^[1]。植物种群在群落中的分布一般有3种类型,即随机分

布、集群分布和均匀分布,这些分布类型的确定与样方大小关系十分密切^[2,3],也就是说种群的分布类型与空间尺度有重要关系。一个种在小尺度下可能呈现集群分布,而在大尺度下可能为随机分布或均

收稿日期: 2011-03-28, 修回日期: 2011-07-24。

基金项目: 山西省出国留学基金(20081073); 山西师范大学基金项目(YZ08009)。

作者简介: 何艳华(1986-), 女, 山西临汾人, 硕士研究生, 主要从事植物生态学研究。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: sxcrcbi@126.com)。

匀分布。两个种的关联关系在一种尺度下可能是正关联,而在另一种尺度下则可能是负关联或者没有显著的相关性^[4]。这样,传统的取样方法和分析方法,无论样方大小是多么的合理,都不能全面反映一个种在空间的分布特点和种间的相互关系^[5]。点格局分析方法可以分析各种尺度下的种群格局和种间关系^[6],在拟合分析的过程中最大限度地利用坐标图的信息,因而检验能力较强^[7]。从20世纪90年代起,我国学者陆续运用点格局分析法研究了不同生活习性的植物种群的分布格局^[7-13],得以从多种尺度上很好地研究植物种群的分布格局。

白桦(*Betula platyphylla*),喜光、喜酸性土壤,耐瘠薄严寒,适应性强,分布广,易在针叶林采伐迹地上更新,是山西霍山地区的先锋树种之一^[14]。白桦在山西霍山地区主要分布在油松阔叶林次生灌丛区,在霍山西坡海拔1900~2551 m间,白桦与山杨组成小叶林带,也出现白桦与油松、辽东栎混交的现象^[15]。刘世芳、郭来锁^[15]对山西省白桦次生林的分布及生长特性进行了研究,并认为应以太岳霍山地区作为山西省桦木生产的主要基地。毕润成、王玮玲^[14]对山西霍山森林群落主要物种的生态位进行了研究,认为白桦是除油松外生态位宽度最大而选择性系数较小的物种,这与白桦在山西霍山分布广、适应性较强有密切关系。但白桦种群在山西霍山地区是如何分布的,其分布方式与空间尺度、种群的大小结构之间又有什么关系呢?为了弄清这些问题,我们对这一地区白桦的点分布格局进行了研究,希望为更好地保护白桦种群与霍山地区的生态环境提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域自然概况

霍山七里峪林场地处山西省霍山市境内,地理位置为36°21'~36°45'N,111°40'~112°20'E^[16],面积2039.3 hm²,核心区1117.9 hm²。属暖温带季风气候,年平均气温为9.3~12.3℃,最冷月(1月)平均气温-3.5~-4.5℃;极端最高气温39~40℃。极端最低气温-18~-34℃,10℃以上积温在3000~4000℃,无霜期120~130 d,年降水量为500~700 mm。春末易发生干热风,伏旱明显,秋季多阴雨天气,冬季冷、干等是该区植被发育的限制条件。土壤以褐土为主,随海拔升高依次为石灰性褐土、褐土

性土、淋溶褐土、棕色森林土、山地草甸土等^[17]。七里峪属暖温带落叶阔叶林区域,地带性植被是落叶阔叶林,现状植被为天然或人工次生林类型^[16,17]。

1.2 取样

点格局分析取样要求取一个样地,面积要适当大,以便使种群的各种格局都能出现。样地以长方形或正方形为好。在森林群落格局分析中,样地的边长应在50 m以上,因为小于50 m大尺度的格局可能被忽略^[5]。2009年6月在山西霍山七里峪海拔1900 m处,选择白桦(*Betula platyphylla*)生长良好的区域,设立一块50 m×50 m的典型样地,记录白桦的数量及每个个体的位置,以坐标值表示,坐标值用距离直接表示,分析时最好将其转换为0~1之间的值^[18]。记录每木的树高、胸径、冠幅,灌木层和草本层主要物种的高度、盖度以及所在地的海拔、坡向、坡度、温度、湿度等环境因子。

样地中共有白桦242株。以径级的大小确定龄级,虽然龄级和径级不同,但在同一环境下同一树种的龄级和径级对环境的反应规律具有一致性^[19]。根据白桦个体的胸径(DBH)大小分为4个龄级:龄级Ⅰ(DBH≤7 cm);龄级Ⅱ(7 cm<DBH≤14 cm);龄级Ⅲ(14 cm<DBH≤21 cm);龄级Ⅳ(DBH>21 cm)。其中Ⅰ级有39株;Ⅱ级有105株;Ⅲ级有72株;Ⅳ级有26株。为了研究方便将所有的白桦称为总个体。

1.3 点格局分析

采用Programita程序包对白桦种群不同龄级的分布格局及龄级间的关系进行分析。

1.3.1 种群各龄级分布格局分析

密度(λ)和协方差(k)是二维数集的一次和二次特征结构。对于点格局, λ 是单位面积内的期望点数, k 是点间距离分布的测定指标, k 随着尺度的变化而变化。

该二次特征结构可以简化为一个函数方程 $K(t)$ ^[18,20]:

$$K(t) = \lambda^{-1} (\text{从某一随意点起距离 } t \text{ 以内的其余期望点数}) \quad (1)$$

式中, t 可以是>0的任何值, K 为单位面积上的平均点数,可以用 n/A 来估计, A 为样地面积, n 为总点数(白桦个体数)。在实践中用下式估计^[18]:

$$\hat{K}(t) = \left[\frac{A}{n_2} \right] \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{1}{W_{ij}} I_t(u_{ij}) \quad (i \neq j) \quad (2)$$

式中, u_{ij} 为两个点 i 和 j 之间的距离, 当 $u_{ij} \leq t$ 时, $I_t(u_{ij}) = 1$, 当 $u_{ij} > t$ 时, $I_t(u_{ij}) = 0$; W_{ij} 为以点 i 为圆心、以 u_{ij} 为半径的圆周长在面积 A 中的比例, 其为一个点(植株)可被观察到的概率^[5,18], 这里为权重是为了消除边界效应(Edge effect), 实际上 $\hat{K}(t)/\pi$ 平方根在表现格局关系时更有用, 因为在随机分布下, 其可使方差保持稳定, 同时它与 t 有线性关系, 用 $H(t)$ 表示 $\hat{K}(t)/\pi$:

$$H(t) = \sqrt{\hat{K}(t)/\pi} \quad (3)$$

将 $H(t)$ 的值减去 t , 得到:

$$\hat{H}(t) = \sqrt{\hat{K}(t)/\pi} - t \quad (4)$$

在随机分布下, 在 $\hat{H}(t)$ 所有的尺度 t 下均应等于 0, 若 $\hat{H}(t) > 0$, 则在尺度 t 下种群为集群分布, 若 $\hat{H}(t) < 0$, 则为均匀分布。

用 Monte-Carlo 拟合检验计算上下包迹线, 即置信区间。假定种群是随机分布, 则用随机模型拟合一组点的坐标值, 对每一 t 值计算 $\hat{H}(t)$; 同样用随机模型再拟合新一组点坐标值, 分别计算不同尺度 t 的 $\hat{H}(t)$ 。这一过程重复进行直到达到事先确定的次数, $\hat{H}(t)$ 的最大值和最小值分别为上下包迹线的坐标值。拟合次数在 95% 的置信水平上应为 20 次。

用 t 作为横坐标, 上下包迹线作为纵坐标绘图, 置信区间一目了然。用种群实际分布数据(点图)计算得到不同尺度下的 $\hat{H}(t)$ 值若在包迹线以内, 则白桦种群为随机分布; 若 $\hat{H}(t)$ 的值大于包迹线, 说明个体显著偏离随机分布, 呈集群分布; 若小于包迹线, 则说明个体也显著偏离随机分布, 呈均匀分布。

1.3.2 龄级间关系分析

考虑到白桦在不同的发育阶段的格局动态及制约机制, 所以分析两个龄级的关系实际上是两个龄级的点格局分析, 即多元点格局分析, 相比之下单种格局分析可以认为是某个特定龄级个体间的关系研究, 因此对第一个种 $K(t)$ 可以写成 $K_{11}(t)$, 对第二个种可以写成 $K_{22}(t)$ 。要求两个龄级的个体在距离(尺度) t 内的数目, 也就是要求 $K_{12}(t)$ 的值, 其定义和计算原理与单种格局相近。 $K_{12}(t)$ 可以用下式估计^[6]:

$$\hat{K}_{12}(t) = \frac{A}{n_1 n_2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{1}{W_{ij}} I_t(u_{ij}) \quad (5)$$

式中, n_1 和 n_2 分别为龄级 I 和龄级 II 的个体数(点数), A 、 $I_t(u_{ij})$ 和 W_{ij} 含义同(2)式, 不同的是 i 和 j 分别代表龄级 I 和龄级 II 的个体, 同样计算:

$$\hat{H}_{12}(t) = \sqrt{\hat{K}_{12}(t)/\pi} - t \quad (6)$$

当 $\hat{H}_{12}(t) = 0$ 表明两个种在 t 尺度下无关联性, 当 $\hat{H}_{12}(t) > 0$ 表明二者为正关联, $\hat{H}_{12}(t) < 0$ 表明二者为负关联。仍用 Monte-Carlo 检验拟合包迹线, 以检验两个龄级是否显著关联。

2 结果与分析

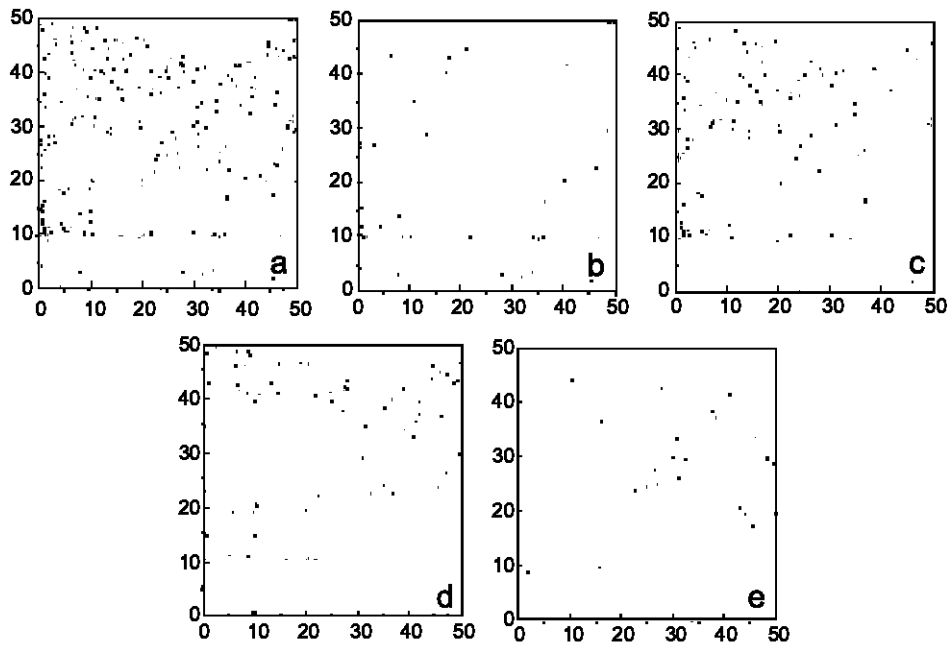
2.1 种群各龄级分布格局分析

从山西霍山白桦总个体及 4 个龄级在 50 m × 50 m 样地中的分布点(图 1)可以看出, 白桦总个体及各龄级的密度差别较大, 总个体(图 1:a)的密度为 968 株/hm², 龄级 I(图 1:b)的密度为 156 株/hm², 龄级 II(图 1:c)的密度为 420 株/hm², 龄级 III(图 1:d)的密度为 288 株/hm², 龄级 IV(图 1:e)的密度为 104 株/hm²。各龄级的密度顺序为: 龄级 II > 龄级 III > 龄级 I > 龄级 IV。从图 1 来看, 总个体及各龄级的分布都比较集中, 但不能确定具体的分布格局及这种分布与尺度的关系。

树种在不同发育阶段、不同年龄级会出现不同的空间格局, 这与森林群落的稀疏过程、干扰格局以及环境变化有密切关系^[2,7]。同一龄级的个体在不同尺度下也有不同的分布格局, 这主要与环境条件的空间变化相联系^[7]。用点格局分析方法分析白桦种群总个体及 4 个龄级的空间分布格局分析结果见图 2。从图 2 中可以看出, 白桦种群总个体在尺度 0 ~ 16 m 时呈集群分布, 大于 16 m 时变为随机分布; 龄级 I 在尺度 0 ~ 5 m 时呈集群分布, 5 ~ 21 m 时呈随机分布, 大于 21 m 时变为均匀分布; 龄级 II 在所有尺度下均呈集群分布; 龄级 III 在尺度 0 ~ 18 m 呈集群分布, 大于 18 m 时变为随机分布; 龄级 IV 除在较小尺度 0 ~ 2 m 时呈随机分布, 其余尺度下均呈集群分布。白桦种群不同生活史阶段都有集群生长的特点, 较小尺度下集群分布特征较明显, 且随着个体的增大, 集群分布的程度大体呈递增的趋势。

2.2 龄级间的关系分析

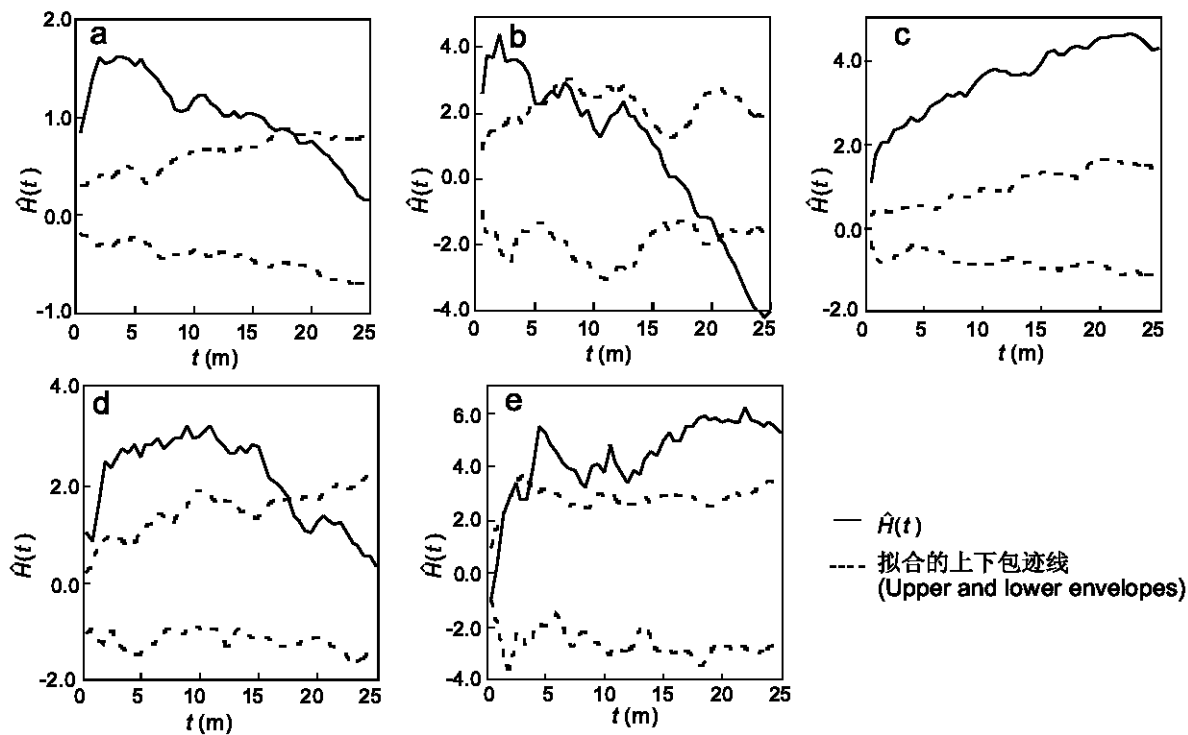
从白桦种群 4 个龄级间的相互关系分析结果可



a: 总个体; b: 龄级 I; c: 龄级 II; d: 龄级 III; e: 龄级 IV。图中的纵横坐标表示样地大小(单位: m)。
a: Total individual; b: Age-class I; c: Age-class II; d: Age-class III; e: Age-class IV. Vertical and horizontal coordinates in the figure meaning margin of the plot(Unit: m).

图 1 白桦种群的空间分布散点图

Fig. 1 The distribution of *Betula platyphylla* in the plot



图中 x 轴坐标 t 用空间距离 m 表示,最大值为样地边长的一半(25 m)。
The x-axis of the figure meaning distance m the maximum is the half of the side plots(25 m).

图 2 白桦点格局分析

Fig. 2 Results of point pattern analysis of *Betula platyphylla*

以看出(图 3), 龄级 I 和龄级 II 之间, 在尺度 0 ~ 11 m 之间关联不显著, 大于 11 m 时逐渐变为负关联; 龄级 I 和龄级 IV, 在尺度 2 ~ 18 m 时呈负关联, 其余尺度下关联均不显著; 龄级 I 和龄级 III, 在尺度 0 ~ 15 m 之间呈负关联, 大于 15 m 时关联逐渐变得不显著; 龄级 II 和龄级 III 在所有尺度下均呈负关联; 龄级 II 和龄级 IV 在所有尺度下呈负关联; 龄级 III 和龄级 IV 在尺度 0 ~ 10 m 时呈负关联, 大于 10 m 时变得关联不显著。白桦种群不同龄级之间的关系, 除龄级 I 和 II 在小尺度下关联不显著, 随尺度的增大变为负关联, 龄级 II 和 III、龄级 II 和 IV 在所有尺度下均呈负关联外, 其余的龄级间基本都是小尺度下负关联, 随尺度的增大关联性逐渐变得不显著。

3 讨论

山西霍山白桦种群在不同龄级下其密度也不相同(图 1), 从龄级 II 的 420 株/hm² 到龄级 IV 的 104 株/hm²。从种群年龄结构来看, 中间龄级 II、III 的密度较大, 幼龄个体和老龄个体的密度较小, 符合衰退性种群的年龄结构变化规律。在当地的群落演替中, 只是一个过渡阶段, 在长期的群落演替中,

将会被其它更新力较强的伴生种所取代。这与杨慧等^[21]对北京东灵山地区白桦种群年龄结构的研究结果一致。白桦为速生植物, 又为喜光物种。幼苗由于得不到充足的阳光而存活率低, 到中龄期, 随着龄级的增大, 植株高度迅速上升, 能够接收到充足的阳光, 占据有利的生存空间, 存活率增大。随着个体生活史的进行, 由于病虫害、种内种间竞争等原因产生自疏它疏效应^[22], 存活率减小, 所以会出现中间龄级个体的密度较大, 幼龄和老龄个体的密度较小的结果。这与实际调查中发现的样地中幼苗和老龄个体数量较少的现象相符。

在自然条件下, 植物种群分布格局一般都属于聚集分布^[12,23], 白桦种群也是如此, 4 个龄级在较小尺度下都有集群生长的特点, 其中大龄级的集群分布特征更为明显, 这主要决定于种群的生物学特征。因为同一植物种的个体对环境等条件的要求基本上是一致的^[7]。白桦种群在较小尺度下呈集群分布, 主要由两个因素决定: 一是白桦自身无性繁殖产生的后代使其在一定的空间内聚集分布, 这有利于提高种群的生存和竞争力。刘振国等^[10]对冷蒿的研究以及周赛霞等^[12]对荷叶铁线蕨的研究都表明, 植物自身的

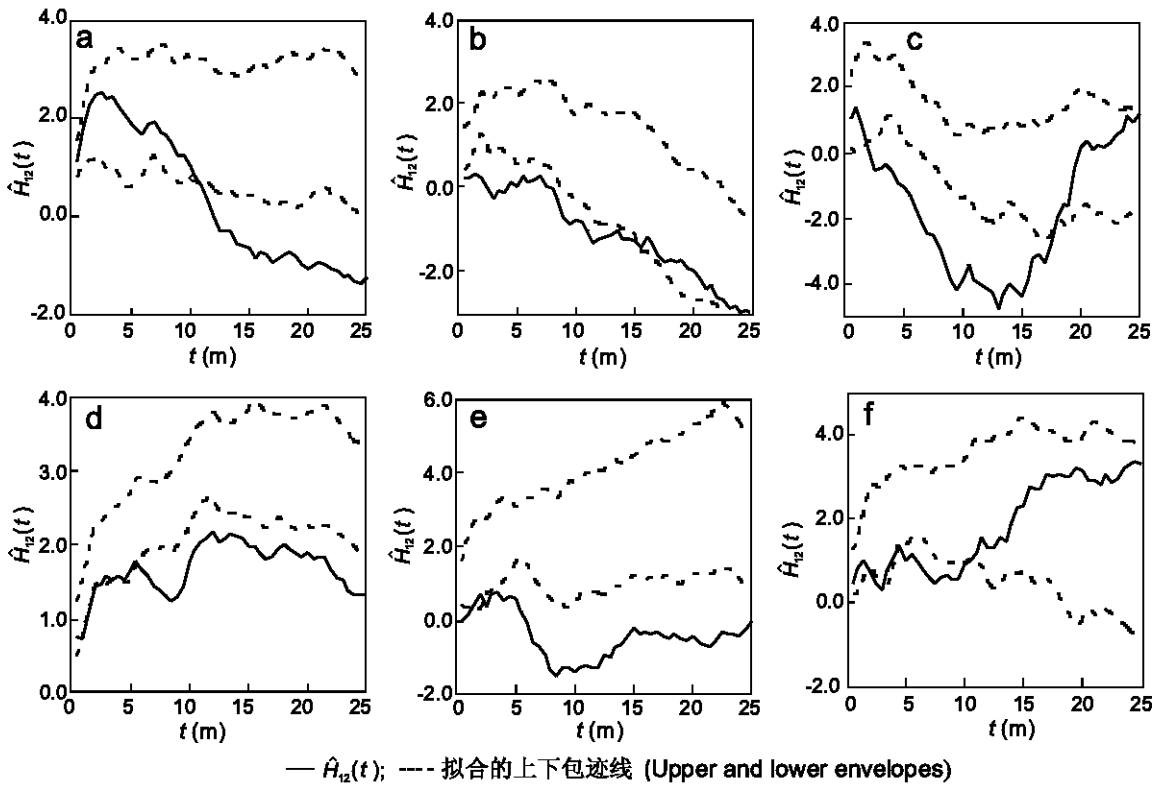


图 3 白桦各龄级之间关系的点格局分析
Fig. 3 Point pattern analysis of paired age-classes associations of *Betula platyphylla*

无性繁殖使得其在小尺度内呈聚集分布。二是白桦自身为喜光物种,易在森林砍伐或破坏后产生的林窗内生长,它是一种典型的林窗植物,对生境的特殊要求使得白桦只能在一定范围内生长。

白桦种群不同龄级之间的关系,龄级 I 和 II 在小尺度下关联不显著,并随尺度的增大变为负关联,龄级 II 和 III、龄级 II 和 IV 在所有尺度下均呈负关联,其余龄级间基本都是小尺度下负关联,随尺度的增大关联性逐渐变得不显著。龄级 I 和龄级 II 之间之所以在小尺度下关联不显著,并随尺度的增大变为负关联,这是由白桦自身无性繁殖的生物学特性决定的,聚集型的分布有利于幼苗幼树的存活与维持^[13,22]。龄级 I 和龄级 II 个体都比较小,在大尺度下的分布分散不利于白桦的生存和生长。因此随尺度的增大负关联变得越来越显著。生长到一定阶段后,大径级的白桦产生的树荫妨碍了小径级白桦的生长,而且小尺度下阻碍作用更明显。因此会出现较小径级与较大径级个体在小尺度下的负相关。除此之外白桦种群不同龄级之间这种小尺度下负相关、大尺度下关联不显著的相关关系与其自身的分布格局也有一定的关系。种群的空间分布和空间关联性是一致的^[11],白桦种群在较小的空间尺度上倾向于集群分布,具有一定的空间负关联;大于某临界尺度时倾向于随机分布,同时空间关联变得微弱。负关联是由于空间排挤、竞争、他感作用以及不同的环境要求^[24],从实际情况来看,霍山白桦种群不同龄级之间的这种关系主要是由竞争造成的,较小尺度下竞争激烈,呈显著的负相关,随尺度的增大,空间排挤逐渐缓和,关联性逐渐变得不显著。这与史宇等^[26]对北京山区黑桦的研究结论相似,说明白桦种群的内部结构不稳定,处于群落内部竞争激烈的演替阶段。

参考文献:

- [1] Silvertown J, Antonovics J. Integrating Ecology and Evolution in a Spatial Context [M]. Oxford, UK: Cambridge University Press, 2001.
- [2] Greig-Smith P. Quantitative Plant Ecology [M]. London: Blackwell Scientific Publications, 1983: 21-36.
- [3] Sewart G H, Rose A B. The significance of life history strategies in the developmental history of mixed beech forests [J]. *New Zealand Vegetation*, 1990, 87: 101-114.
- [4] Sterner R W. Testing for life historical changes in spatial patterns of four tropical tree species [J]. *J Ecol*, 1986, 74: 621-633.
- [5] 张金屯. 植物种群空间分布的点格局分布 [J]. *植物生态学报*, 1998, 22(4): 344-349.
- [6] Diggle P J. Statistical Analysis of Spatial Point Patterns [M]. New York: Academic Press, 1983.
- [7] 张金屯, 孟东平. 芦芽山华北落叶松林不同龄级立木的点格局分析 [J]. *生态学报*, 2004, 24(1): 35-40.
- [8] 汤孟平, 周国模, 施拥军, 陈永刚, 吴亚琪, 赵明水. 天目山常绿阔叶林优势种群及其分布格局 [J]. *植物生态学报*, 2006, 30(5): 743-752.
- [9] 钱宝英, 黎云祥, 廖咏梅, 张亚爽, 杨子松, 冯图. 淫羊藿分株种群特征及其与箭叶淫羊藿空间分布的点格局分析 [J]. *云南植物研究*, 2005, 27(5): 479-488.
- [10] 刘振国, 李镇清. 不同放牧强度下冷蒿种群小尺度空间格局 [J]. *生态学报*, 2004, 24(2): 227-234.
- [11] 杨洪晓, 张金屯, 吴波, 李晓松, 张友炎. 毛乌素沙地油蒿种群点格局分析 [J]. *植物生态学报*, 2006, 30(4): 563-570.
- [12] 周赛霞, 江明喜, 黄汉东. 三峡库区特有植物荷叶铁线蕨种群分布格局研究 [J]. *武汉植物学研究*, 2008, 26(1): 59-63.
- [13] Silvertown J, Charlesworth D. Introduction to Plant Population Biology [M]. 4th ed. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 2001: 106-171.
- [14] 毕润成, 王玮玲. 山西霍山森林群落主要种生态位的研究 [J]. *西北植物学报*, 1999, 19(6): 198-205.
- [15] 刘世芳, 郭来锁. 我省白桦次生林的分布及生长特性 [J]. *山西林业科技*, 1983, 2(3): 20-25.
- [16] 茹文明, 张金屯, 毕润成, 张峰, 张桂萍. 山西霍山森林群落下物种多样性的研究 [J]. *生态学杂志*, 2005, 24(10): 1139-1142.
- [17] 丁献华, 毕润成, 张慧芳, 闫明. 霍山七里峪植物群落的种类组成和生活型谱分析 [J]. *安徽农业科学*, 2010, 38(22): 12032-12033, 12108.
- [18] Ripley B D. Spatial Statistics [M]. New York: Wiley, 1981: 10-200.
- [19] Frost I, Rydin H. Spatial pattern and size distribution of the animal-dispersed *Quercus rubur* in two spruce-dominated forests [J]. *Ecoscience*, 2000, 7: 38-44.
- [20] Legendre P, Fortin M. Spatial pattern and ecological analysis [J]. *Vegetation*, 1989, 80: 107-138.
- [21] 杨慧, 娄安如, 高益军, 宋宏涛. 北京东灵山地区白桦种群生活史特征与空间分布格局 [J]. *生态学报*, 2007, 31(2): 272-282.
- [22] 林羽, 任坚毅, 岳明. 太白山牛皮桦-巴山冷杉混交林空间格局及关联性研究 [J]. *武汉植物学研究*, 2009, 27(1): 47-54.
- [23] 张文辉, 许晓波, 周建云, 谢宗强. 濒危植物秦岭冷杉种群空间分布格局及动态 [J]. *西北植物学报*, 2005, 25(9): 1840-1847.
- [24] 李博, 杨持, 林鹏. 生态学 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 122-123.
- [25] 史宇, 余新晓, 岳永杰, 张振明, 甘敬, 王小平, 李金海. 北京山区黑桦天然次生林不同种群的格局分析 [J]. *北京林业大学学报*, 2009, 31(5): 35-41.