科学通报 2014 年 第 59 卷 第 24 期: 2388 ~ 2395
专辑: 中国森林生物多样性监测网络十周年纪念 论 文 www.scichina.com csb.scichina.com
《中国科学》杂志社 SCIENCE CHINA PRESS

取样面积对森林木本植物空间分布格局分析的影响

宋厚娟[①②], 叶吉[①], 蔺菲[①②], 原作强[①], 郝占庆[①], 王绪高[①*]

① 中国科学院沈阳应用生态研究所, 森林与土壤生态国家重点实验室, 沈阳 110016;
② 中国科学院大学, 北京 100049
* 联系人, E-mail: wxg_7980@163.com

2014-04-14 收稿, 2014-07-10 接受
国家自然科学基金(31370444, 41101188 和 31100447)和森林与土壤生态国家重点实验室自主课题(LFSE2013-11)资助

摘要 通过物种的空间分布格局推断潜在的生态学过程或影响机制, 是生态学研究的主要内容之一. 然而, 许多研究发现, 即使同一物种, 其空间分布格局也可能存在很大差异, 其原因除各研究所采用的方法不同外, 研究尺度(取样面积)的不同可能也是差异的主要原因. 本研究基于长白山 25 hm^2 温带阔叶红松林样地胸径≥1 cm 木本植物数据, 使用相对邻近密度Ω函数, 探讨不同取样面积对样地内木本植物空间分布格局分析结果的影响. 结果发现: (1) 在取样面积较小时(<1 hm^2), 大多数物种呈随机分布, 随着取样面积的增加, 呈聚集分布的物种所占的比例逐渐增加; (2) 大部分物种的聚集程度随取样面积的增加而增加, 但各物种的聚集程度存在显著差异; (3) 在取样面积较大时(≥1 hm^2), 物种的聚集程度随物种多度的增加而降低, 但在取样面积较小时(<1 hm^2), 物种聚集程度与多度的关系则不明显. 该研究结果进一步加深了我们对物种空间分布格局的认识, 进而有利于更好地理解其潜在生态学过程或影响机理.

关键词
长白山
取样面积
空间分布
聚集程度

通过物种的空间分布格局推断潜在的生态学过程或影响机制, 是生态学研究的主要内容之一[1]. 森林木本植物空间分布格局的研究, 有助于揭示森林群落结构的形成机理[2], 而种群分布格局的研究, 一定程度上可反映森林群落中各种维持机制间的相互作用[3]. 很多研究结果表明大多数物种呈聚集分布, 森林物种分布的优势格局为聚集格局[1,4]. 然而, 也有研究表明, 随机格局要比聚集格局更占优势[5]. 不同的生态学过程或机理能导致物种呈不同空间分布格局. 许多研究表明[6~12], 生境异质性和扩散限制导致物种聚集分布, 而竞争排斥作用可导致物种呈随机分布.

物种的空间分布格局不仅仅依赖于潜在的生态机理, 还受不同的研究方法和研究尺度的影响[13,14]. 在研究方法上, 早期物种空间分布格局的分析方法, 如样方法、方差区组分析法、双向轨迹方差分析和χ^2检验等均存在一定的局限性, 或受到取样面积的影响, 或依赖于种群密度, 都无法全面反映森林内物种的空间分布特点[15]. 因此, Ripley[16]于 1981 年提出点格局分析法(point pattern analysis), 以分析各种尺度上的空间分布格局. 该方法的优势在于将每个个体视为一个二维的空间点, 以所有个体组成的种群空间分布点图为基础进行空间分布格局分析. 但该方法在进行空间格局分析时, 混淆了大尺度与小尺度的效应[4]. 目前, 广泛应用的均是以 Ripley's K 函数为基础进行优化的 $g(r)$[17], *O-ring* 函数和相对邻近密度(relative neighborhood density)Ω函数[4], 均可消除 Ripley's K 函数所带来的累计效应. 其中, Ω函数的优点是它为标准化函数, 且可以允许直接对个体数不同、径级不同的格局进行比较, 更重要的是不受取样面积的影响. 因此本研究使用相对邻近密度Ω函数[4]来量化物种的空间分布格局.

引用格式: 宋厚娟, 叶吉, 蔺菲, 等. 取样面积对森林木本植物空间分布格局分析的影响. 科学通报, 2014, 59: 2388–2395
Song H J, Ye J, Lin F, et al. Effects of sampling scales on spatial patterns of woody species in forests (in Chinese). Chin Sci Bull (Chin Ver), 2014, 59: 2388–2395, doi: 10.1360/N972014-00305

在点格局的研究尺度上，目前研究所用的取样面积从小于 0.05 到 50 hm^2[1,4,18~27]，面积差异较大. 在不同取样面积上，物种空间分布格局可能存在很大差异. 因为不同的环境因子在不同的尺度上具有明显的异质性[28,29]. 大尺度上，物种的空间分布反应出气候梯度[30]；而在小尺度上，则可能反映出与营养和水分相关的土壤异质性和冠层开阔度异质性[31]. 此外，随着尺度的增加，物种的多度也不断地增加，而多度亦是影响物种空间分布格局的重要因素之一[1,4]. 近年来，大型固定森林样地(>20 hm^2)的纷纷建立，为获取大尺度和长期监测的批量数据提供了有利的平台，同时计算机的发展，更为我们完成分析、处理大尺度和批量数据提供了可能，因此，采用点格局法分析物种空间格局的研究[4,16,32]也越来越多，以往的研究主要是侧重于应用点格局的方法来分析空间分布格局，对不同取样面积对物种的空间分布格局分析结果的影响较小. 而研究的尺度对物种的空间分布格局有着重要的影响，因此采用 Ω 函数的点格局法研究不同取样面积对物种空间分布格局分析结果的影响是十分必要的.

本文以长白山 25 hm^2 温带阔叶红松林(以下简称 CBS)大型固定森林监测样地为平台，基于样地胸径 ≥1 cm 木本植物数据，运用点格局法研究以下问题：随着取样面积的增加，呈聚集分布的物种比例如何变化？不同取样面积下，物种的聚集程度有何差异？物种的聚集程度随自身多度的增加如何变化？

1 材料和方法

(ⅰ) 样地概况. CBS 样地为温带阔叶红松林样地，位于长白山北坡自然保护区，42°31′N，128°05′E，面积为 25 hm^2 (500 m×500 m). 主林层林龄约 300 年、平均高约为 26 m，是典型的复层异龄林. 样地平均海拔为 801.5 m，最高海拔 809.5 m，最低海拔 791.8 m. 整个样地较为平缓，但局部地区有一些小的起伏. 2004 年，我们参照 BCI 50 hm^2 热带雨林的技术规范，对样地内所有胸径≥1 cm 的木本植物进行详细的调查、测量、定位并挂牌，2009 年夏完成首次复查. 本研究基于 2009 年复查数据，共记录木本植物 51 种，34926 个独立个体[33].

(ⅱ) 数据分析. Ω 函数由 Ripley's K 函数衍生而来，但 K 函数是一个累计分布函数，而 Ω 函数是一个概率密度函数，$\Omega_{x1,x2}$ 是以 x_1 与 x_2 之间环内个体的数目为基础计算的. 对于一个给定的物种来说，Ω 函数为通过对整个样地内物种个体密度的标准化得到的邻近个体内同种的平均密度，计算公式为 $\Omega_{x1,x2}=D_{x1,x2}/\lambda$[4]，其中式中 $D_{x1,x2}=\Sigma N_{x1,x2}/\Sigma A_{x1,x2}$，$N_{x1,x2}$ 是由半径 $x1$ 和 $x2$ 构成的环内的同种的个体数，$A_{x1,x2}$ 为环的面积，λ是整个样地内特定物种的平均密度.

在 $x1$ 与 $x2$ 之间环内，$\Omega_{x1,x2}=1$ 表明物种呈随机分布，$\Omega_{x1,x2}>1$ 表明物种为聚集分布，$\Omega_{x1,x2}<1$ 表明物种为均匀分布. 我们采用 Monte Carlo 模拟 499 次，检验一个物种的分布是否显著偏离随机分布. 如果观测值 Ω 落在置信区间[2.5,97.5]，那么零假设就不能被拒绝；反之，物种就显著地偏离随机分布，而呈聚集性分布.

关于取样面积的设定，我们是将样地划分成面积相等的栅格，CBS 样地取样面积有 7 种，由小到大依次为 0.01 hm^2 (10 m×10 m)，0.04 hm^2 (20 m×20 m)、0.0625 hm^2 (25 m×25 m)，0.25 hm^2 (50 m×50 m)，1 hm^2 (100 m×100 m)，6.25 hm^2 (250 m×250 m)和 25 hm^2 (500 m×500 m)，所对应的栅格数依次为 2500，625，400，100，25，4 和 1 个. 由于点格局分析中样本量的限制，个体数太少会导致每个栅格内包含的物种不满足分析条件，所以我们只对 CBS 样地内个体数≥400 且每个取样面积下每个栅格内个体数≥10 的物种进行分析. 因此，CBS 样地满足条件的有 14 个物种. 参照 Wang 等人[1]对 CBS 样地耐阴性与种子传播方式的划分标准，对本研究的 14 个物种进行了划分. 平均聚集比例为该取样面积下所有满足分析条件的物种呈聚集分布比例的平均值，而每个物种的聚集比例为该物种呈聚集分布的样方数占其出现的样方总数(比如在 10×10 的尺度下，有假色槭、毛榛和簇毛槭 3 个物种，出现的样方分别为 50，100，150，其中呈聚集分布的样方有 10，50，30，则每个物种的聚集比例为 20%，50%，20%，而该取样面积下的平均聚集比例为 30%=(20%+50%+20%)/3.

我们用相对邻近密度 Ω 函数在 0~5 m 的尺度内分析 CBS 样地内个体数≥400 的物种的空间分布格局. 运用 R2.15.0 (http://www.r-project.org)和 Excel 2010 软件进行数据统计和作图.

2 结果

满足分析条件的 14 个树种以主林层和次林层的树种为主(表 1)；槭树科树种有 4 种，占的比例最高.

表 1 CBS 样地 14 个物种的功能性状信息

样地名称	拉丁名	科	个体数	冠层	耐阴性	种子传播模式
簇毛槭	*Acer barbinerve*	槭树科	3562	林下层	耐阴	风力
色木槭	*Acer mono*	槭树科	6479	次林层	耐阴	风力
假色槭	*Acer pseudo-sieboldianum*	槭树科	4690	次林层	耐阴	风力
青楷槭	*Acer tegmentosum*	槭树科	687	次林层	耐阴	风力
毛榛	*Corylus mandshurica*	桦木科	6925	林下层	耐阴	重力
水曲柳	*Fraxinus mandshurica*	木犀科	667	主林层	中等耐阴	风力
怀槐	*Maackia amurensis*	豆科	642	次林层	中等耐阴	重力
红松	*Pinus koraiensis*	松科	2351	主林层	中等耐阴	动物
东北山梅花	*Philadelphus schrenkii*	虎耳草科	422	林下层	耐阴	重力
稠李	*Padus racemosa*	蔷薇科	452	次林层	耐阴	重力
蒙古栎	*Quercus mongolica*	壳斗科	905	主林层	喜光	动物
暴马丁香	*Syringa reticulata*	木犀科	1405	次林层	喜光	风力
紫椴	*Tilia amurensis*	椴树科	2504	主林层	耐阴阴	重力
春榆	*Ulmus japonica*	榆科	1065	主林层	中等耐阴	风力

在耐阴性方面, 以耐阴为主, 喜光物种只有暴马丁香和蒙古栎 2 个物种; 种子的传播方式以风力传播为主, 其次是重力传播和动物传播.

2.1 呈聚集分布的物种比例随取样面积的变化

7 个取样面积下满足分析条件的物种数依次为 6, 11, 12, 14, 14, 14, 14, 物种数随取样面积的增加而增加. 当取样面积为 0.25 hm^2 (50 m×50 m)时, CBS 样地满足分析条件的物种为 14 种, 即包含了所有满足分析条件的物种. 在取样面积<1 hm^2 (100 m×100 m)时, 大多数物种呈随机分布, 随着取样面积的增加, 呈聚集分布的物种所占的比例逐渐增加, 且增长趋势随面积的增加变缓(图 1(a)). CBS 样地在取样面积为 0.25 hm^2 (50 m×50 m)时, 有 40.28%的物种呈聚集分布, 在取样面积较小时, 聚集的物种主要为毛榛、簇毛槭、青楷槭、稠李和暴马丁香这 5 个物种; 其中除暴马丁香外, 其余 4 个物种均为耐阴种; 毛榛和稠李的种子传播方式为重力传播, 其余 3 个物种为风力传播, 且没有动物传播. 当取样面积为 1 hm^2 (100 m×100 m)时, 物种在该取样面积下的平均聚集比例达 55.8%(图 1(a)). 耐阴和风力传播的物种在相同的取样面积下较其他类型物种更容易聚集, 且聚集比例随着取样面积的增加而增高. 蒙古栎在所有的取样面积下均呈随机分布.

2.2 聚集程度随取样面积的变化

CBS 样地内大部分物种的聚集程度随取样面积的增加而增加(图 1(b)), 而且在面积<1 hm^2 时, 随取样面积变化较快. 聚集程度在 6.25 hm^2 处出现了先下降后上升的趋势, 此拐点主要是受稠李的聚集程度的影响. 每个取样面积下所有物种的聚集程度均随取样面积呈增加的趋势. 虽然整体上聚集程度是随面积的增加而增加的, 但样地内各物种的聚集程度存在显著差异.

分析样地内每个物种的平均聚集程度(聚集指数)随取样面积的变化情况发现, 物种之间在聚集程度上存在显著的差异(图 2). 稠李在各个取样面积下的聚集度均最高. 当取样面积较小(≤0.25 hm^2)时, 聚集程度均随面积的增加而升高, 在面积为 0.25 hm^2 时, 各物种聚集程度发生变化(图 2). 其中, 红松、紫椴、水曲柳主要表现为取样面积增加, 聚集程度下降; 东北山梅花、怀槐和春榆这 3 个物种在面积为 1 hm^2 时聚集程度开始下降. 色木槭、毛榛、假色槭和簇毛槭 4 个物种在取样面积≥1 hm^2 时, 物种的聚集程度随取样面积的增加无明显变化. 青楷槭和暴马丁香这 2 个物种在取样面积≥1 hm^2 时, 聚集程度仍随取样面积

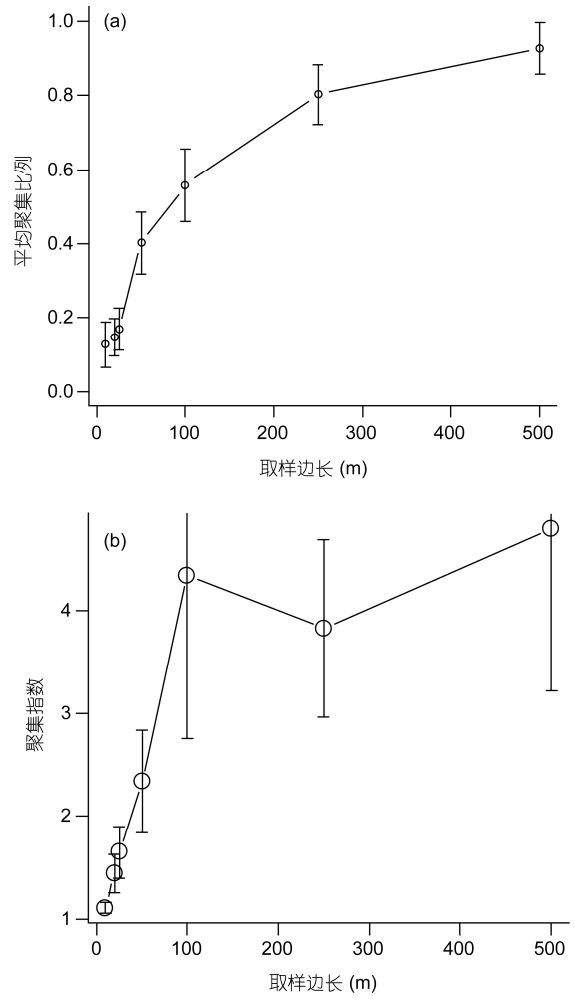


图 1　CBS 样地所有物种的平均聚集比例(a)及平均聚集程度(b)随取样面积(边长)的变化

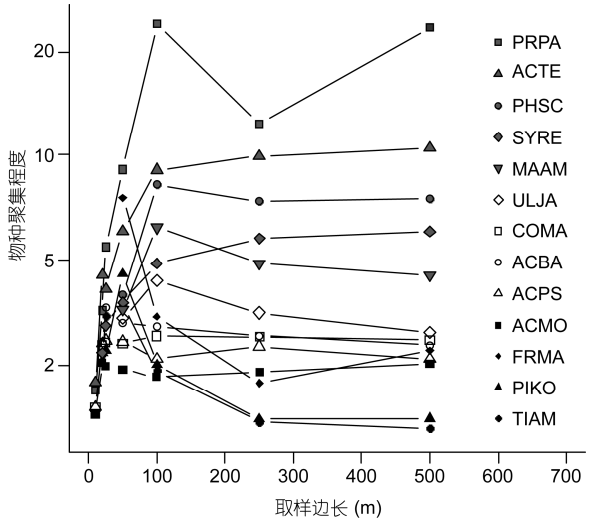


图 2　CBS 样地各物种聚集程度随取样面积(边长)的变化

的增加而增加. 当取样面积为≥6.25 hm^2 时, 大部分物种的聚集程度不受取样面积的影响.

2.3　聚集程度随物种多度的变化

CBS 样地物种的平均聚集程度均随物种多度的增加而增加(图 3). 通过分析各取样面积下物种的聚集程度随多度的变化趋势(图 4)发现, 在大的取样面积下, 物种的聚集程度是随多度的增加而下降. 在取样面积<0.25 hm^2 时, 物种聚集程度与多度并没有表现出相关性; 而当取样面积≥0.25 hm^2 时, 物种的聚集程度随多度的增加而呈下降趋势, 取样面积越大, 趋势越明显.

3　讨论

植物群落学中, 取样面积常常对结果产生决定性的影响[34]. 取样面积较小时, 群落的优势格局多为随机分布格局[5]. 本研究结果表明, 随着取样面积的增加, 呈聚集分布物种的比例增高. 当取样面积达到一定大小时, CBS 森林群落内的优势格局为聚集格局, 这与以往的研究结果一致[1]. 自然情况下, 聚集格局是树木为了生长、存活以及竞争等适应微环境条件而分异的结果[35,36]. Wang 等人[1]采用相对邻近密度Ω函数, 对长白山 25 hm^2 阔叶红松林内个体数≥10 的物种进行空间分布格局的分析表明, 物种的聚集比例受研究尺度影响较大, 而 Condit 等人[4]和 Li 等人[37]分别对 50 hm^2 BCI 热带雨林和鼎湖山 20 hm^2 亚热带森林的空间格局研究表明, 物种的聚集比例受尺度的影响不大. 但本研究发现, 取样面积显著地影

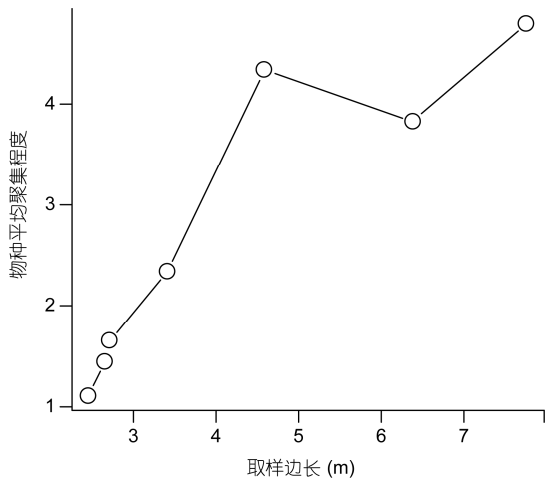


图 3　CBS 样地物种平均聚集程度随平均多度的变化

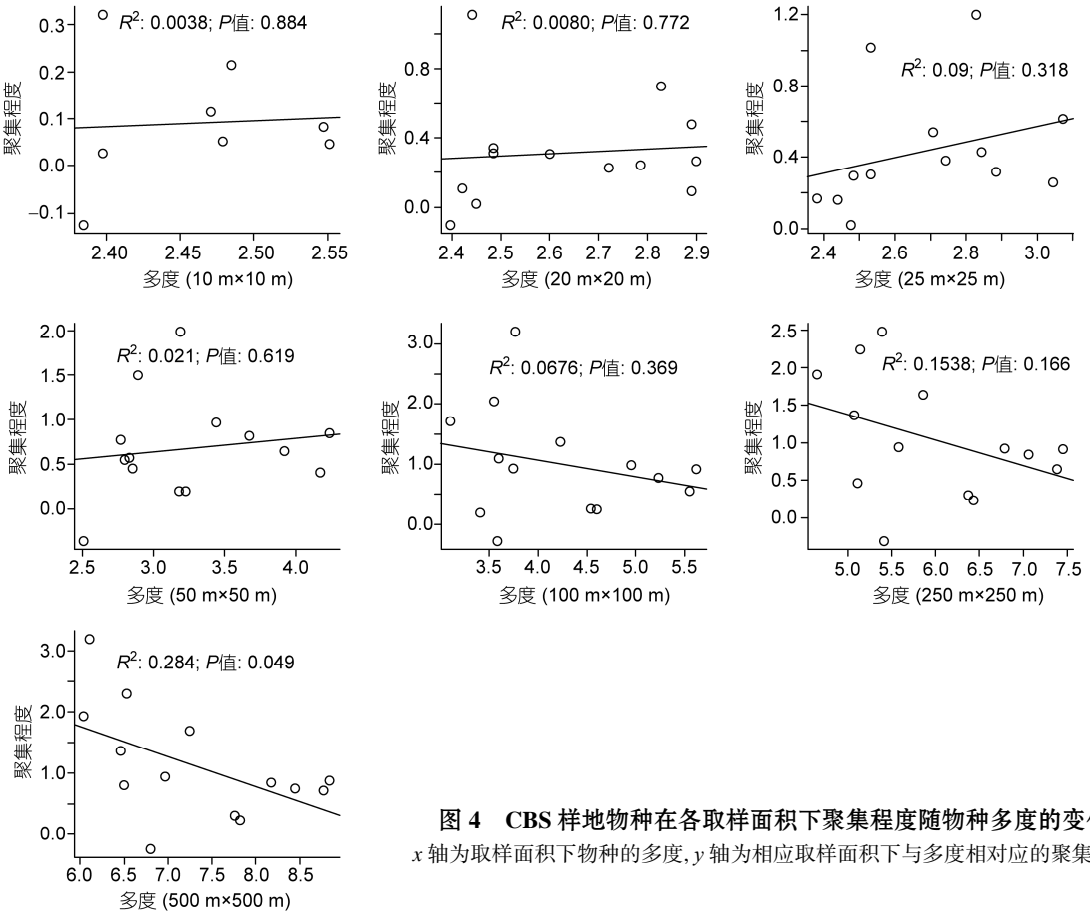


图 4 CBS 样地物种在各取样面积下聚集程度随物种多度的变化

x 轴为取样面积下物种的多度, y 轴为相应取样面积下与多度相对应的聚集程度

响物种聚集的比例, 取样效应的影响随取样面积的增加减弱, 当取样面积达到一定时, 聚集比例变化程度较小. 这可能是由于在自然森林群落内, 物种的聚集比例随物种丰富度的增加而升高. 随着取样面积的增加, 物种的丰富度逐渐增大, 同时群落内稀有种的比例也相应增加, 且稀有种比常见种更容易聚集[4,37,38], 从而导致呈聚集分布的比例随取样面积的增加而增加.

由于取样面积的不同, 导致物种聚集的生态学过程就会不同. 影响物种分布格局的生态学过程主要是种子的扩散限制[39]、环境异质性[40,41]和二者的共同作用[31]. 一般认为, 在小尺度上, 环境差异较小, 种群分布格局主要是种子扩散限制性的影响. 本研究中, CBS 样地在取样面积<0.25 hm^2 (50 m×50 m)时, 聚集的物种主要为毛榛、簇毛槭、青楷槭、稠李和暴马丁香这 5 个物种. 其中有 4 个物种为耐阴物种, 3 个物种的种子扩散方式为风力传播, 风力传播的物种相比动物传播更有利于物种的聚集, 这与以往的研究结果一致[1,4]. 在大尺度上, 空间分布格局更多的是受到生境异质性的作用, 生境异质性或者斑块性存在于所有的生态系统中, 导致了在不同尺度上形成不同的空间分布格局[42,43]. 如稠李、怀槐和暴马丁香主要分布在土壤含水量比较高的样地西北角; 稠李和怀槐为喜湿物种, 偏好湿的生境类型[44,45], 如果取样面积过小, 则可能无法发现此特征. 物种的平均聚集程度随着取样面积的增加而增加. 当取样面积>1 hm^2 时, 各个物种间的聚集程度仍存在很大的差异. 物种聚集程度大的主要为次林层的树种, 如稠李、怀槐、暴马丁香和青楷槭等, 而红松、水曲柳和紫椴等主林层的树种的聚集程度明显低于其他物种, 取样面积越大, 差异越大. 红松、紫椴、水曲柳这 3 个主林层的树种聚集程度较次林层和林下层物种低, 这可能归因于种内或种间对光、水或养分等资源的强烈竞争, 以满足自身的生长需要[43]. 另外, 主林层树种的种子扩散能力比林下层更强, 因而导致聚集程度低于林下层[1].

物种的多度随取样面积的增加而增加, 是影响物种空间分布格局的重要因素之一. 本研究结果表明, 在取样面积较大时, 物种的聚集程度随物种多度的增加而降低, 与 Wang 等人[1]对 CBS 样地树种空间分布的研究结果一致, 多度小的物种比多度大的物种聚集程度更高. 本研究还发现, 在小的取样面积下, 物种的聚集程度与多度没有明显相关性, 而随着取样面积的增加, 二者的关系则更加明显, 但并不是所有的物种都表现出此特征. 众多的生态学过程是导致该现象的一个主要原因, 如竞争作用、随机增补、扩散限制、生境异质性和干扰等多个生态学过程导致[46,47].

以往的研究都是在一个取样面积下对物种的空间格局进行分析, 而且不同的研究取样面积差异比较大. 如阳含熙等人[5]采用χ^2 检验和方差/均值比检验方法对 10 m×10 m 样方进行分析, 结果表明红松和紫椴呈随机分布; 而孙伟中等人[48]采用χ^2 检验和 Pearson 相关系数进行分析, 结果表明这 2 个树种是聚集性分布的. 张健等人[25]采用点格局分析法在 25 hm^2 样地内进行分析, 结果表明红松在 0~100 m 的尺度上, 红松都表现为聚集分布. 这就说明面积过小时, 对物种的空间分布无法给出准确的判断, 甚至会得出完全相反的结论. 单一的取样面积下的物种空间分布格局的研究只能反映物种在特定的取样尺度下的分布特征, 而且当取样面积过小时, 该取样面积下的研究结果很难应用到其他取样尺度的研究中去, 而影响物种空间分布的生态学过程对尺度有着强烈的依赖性, 因而很难判断在该取样面积下影响物种空间分布的生态学过程(生境异质性、扩散限制、竞争等). 从本研究结果可知, 当取样面积达到一定大小时, 不仅可以正确地判断物种的空间分布特征, 还有利于更准确地探讨影响物种分布的生态学过程或机制. 但由于本研究的主要目的是分析取样面积的大小对物种分布格局分析的影响, 对格局的成因及其影响机制的探讨深度有限, 是本研究的一个不足.

4 结论

取样面积对物种空间分布格局分析结果有着显著的影响, 呈聚集分布物种所占的比例随取样面积的增加而增加. 在研究森林木本植物空间分布格局时, 取样面积应尽可能不小于 1 hm^2, 因为当取样面积<1 hm^2 时, 可能会导致物种空间分布格局的错误判断, 甚至得出完全相反的结果. 同时, 在不同的取样尺度下, 物种的聚集程度以及聚集程度随多度表现出的变化也不同. 因此, 在分析森林木本植物的空间分布格局时, 必须要充分考虑取样的面积, 当取样面积过小时, 其所处的生境条件和物种多度均会受到一定的限制, 合理的取样面积会减少由于取样面积过小而导致的结果差异, 进而正确的判断物种的空间分布格局, 有利于更好地理解其潜在生态学过程或影响机理.

参考文献

1 Wang X G, Ye J, Li B H, et al. Spatial distribution of species in an old-growth temperate forest, northeastern China. Can J For Res, 2010, 40: 1011–1019

2 Barot S, Gignoux J, Menaut J C. Demography of a savanna palm tree: Predictions from comprehensive spatial pattern analyses. Ecology, 1999, 80: 1987–2005

3 Greig-Smith P. Quantitative Plant Ecology. Berkeley: University of California Press, 1983

4 Condit R, Ashton P S, Baker P, et al. Spatial patterns in the distribution of tree species. Science, 2000, 288: 1414–1418

5 阳含熙, 李鼎甲, 王本楠, 等. 长白山北坡阔叶红松林主要树种的分布格局. 森林生态系统研究, 1985, 5: 1–14

6 Whittaker R H, Levin S A, Root R B. Reasons for distinguishingniche, habitat and ecotope. Am Nat, 1975, 109: 479–482

7 Pulliam H R. On the relationship between niche and distribution. Ecol Lett, 2000, 3: 349–361

8 Wright J S. Plant diversity in tropical forests: A review of mechanisms of species coexistence. Oecologia, 2002, 130: 1–14

9 SvenningJ C. Environmental heterogeneity, recruitment limitation and the mesoscale distribution of palms in a tropical montane rain forest (Maquipucuna, Ecuador). J Trop Ecol, 2001, 17: 97–113

10 Vormisto J, Svenning J C, Hall P, et al. Diversity and dominance in palm (*Aracaceae*) communities in terra firme forests in the western Amazon basin. J Ecol, 2004, 92: 577–588

11 Svenning J C, Engelbrecht B M, Kinner D A, et al. The relative roles of environment, history andlocal dispersal in controlling the distributions of common tree and shrub species in a tropical forest landscape, Panama. J Trop Ecol, 2006, 22: 575–586

12 Bohlman S, Laurance W, Laurance S G, et al. Importance of soils, topography and geographic distance in structuring central Amazonian tree communities. J Veg Sci, 2008, 19: 863–874
13 Holt A R, Gaston K J, He F L. Occupancy-abundance relationships and spatial distribution: A review. Basic Appl Ecol, 2002, 3: 1–13
14 He F L, Gaston K J. Occupancy, spatial variance, and the abundance of species. Am Nat, 2003, 162: 366–375
15 张健. 长白山阔叶红松林树种的空间分布格局: 机会还是竞争. 硕士学位论文. 沈阳: 中国科学院沈阳应用生态研究所, 2001
16 Ripley B D. Spatial Statistics. New York: Wiley, 1981
17 Galiano E F. Pattern detection in plant populations through the analysis of plant-to-all-plant distances. Vegetatio, 1982, 49: 39–43
18 陈辉, 刘玉宝, 吴承祯, 等. 闽北次生常绿阔叶林主要树种空间分布格局及其应用研究. 应用与环境生物学报, 1999, 5: 561–565
19 侯向阳, 韩进轩. 长白山红松林主要树种空间格局的模拟分析. 植物生态学报, 1997, 21: 242–249
20 韩路, 王海珍, 彭杰, 等. 塔里木河上游天然胡杨林种群空间分布格局与动态研究. 西北植物学报, 2007, 27: 1668–1673
21 闫海冰, 韩有志, 杨秀清, 等. 华北山地典型天然次生林群落的树种空间分布格局及其关联性. 生态学报, 2010, 30: 2311–2321
22 郭忠玲, 马元丹, 郑金萍, 等. 长白山落叶阔叶混交林的物种多样性、种群空间分布格局及种间关联性研究. 应用生态学报, 2004, 15: 2013–2018
23 张赟, 张春雨, 赵秀海, 等. 长白山次生林乔木树种空间分布格局. 生态学杂志, 2008, 27: 1639–1646
24 祝燕, 白帆, 刘海丰, 等. 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, 2011, 19: 252–259
25 张健, 郝占庆, 宋波, 等. 长白山阔叶红松林中红松与紫椴的空间分布格局及其关联性. 应用生态学报, 2007, 18: 1681–1687
26 兰国玉, 胡跃华, 曹敏, 等. 西双版纳热带森林动态监测样地——树种组成与空间分布格局. 植物生态学报, 2008, 32: 287–298
27 韩有志. 林分空间异质性与水曲柳的更新格局和过程. 博士学位论文. 哈尔滨: 东北林业大学, 2001
28 Kneitel J M, Chase J M. Trade-offs in community ecology: Linking spatial scales and species coexistence. Ecol Lett, 2004, 7: 69–80
29 Wu H, Li Z L. Scale issues in remote sensing: A review on analysis, processing and modeling. Sensors, 2009, 9: 1768–1793
30 Rhode K. Latitudinal gradients in species diversity: The search for the primary cause. Oikos, 1992, 65: 514–527
31 Keddy P A. Population ecology on an enviromental gradient: Cakile edentula on a sand dune. Oecologia, 1982, 52: 348–355
32 Wiegand T, Moloney K A. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. Oikos, 2004, 104: 209–229
33 王利伟, 李步杭, 叶吉, 等. 长白山阔叶红松林树木短期死亡动态. 生物多样性, 2011, 19: 260–270
34 尚占环, 姚爱兴, 龙瑞军. 干旱山地生态系统植物群落不同取样尺度下物种数的变化特征. 干旱区地理, 2005, 28: 805–809
35 胡小兵, 于明坚. 青冈常绿阔叶林中青冈种群结构域分布格局. 浙江大学学报(理学版), 2003, 30: 574–579
36 张文辉, 祖元刚, 刘国斌. 十种濒危植物的种群生态学特征及致危因素分析. 生态学报, 2002, 22: 1512–1520
37 Li L, Huang Z L, Ye W H, et al. Spatial distributions of tree species in a subtropical forest of China. Oikos, 2009, 118: 495–502
38 Davis M A, Curran C, Tietmeyer A, et al. Dynamic tree aggregation patterns in a species-poor temperate woodland disturbed by fire. J Veg Sci, 2005, 16: 167–174
39 Grubb P J. The Maintenance of species-richnees in plant communities: The importance ofthe regeneration niche. Biol Rev Camb Philos Soc, 1977, 52: 107–145
40 Harms K E, Wright S J, Calderon O, et al. Pervasivedensity-dependent recruitment enhances seedlingdiversity in a tropical forest. Nature, 2000, 404: 493–495
41 Queenborough S A, Burslem D, Garwood N C, et al. Habitat niche partitioning by16 species of Myristicaceae in Amazonian Ecuador. Plant Ecol, 2007, 192: 193–207
42 Levin S A. The problem of pattern and scale in ecology. Ecology, 1992, 73: 1943–1967
43 Boyden S, Binkley D, Shepperd W. Spatial and temporal patterns in structure, regeneration, and mortality of an old-growth ponderosa pine forest in the Colorado FrontRange. Forest Ecol Manag, 2005, 219: 43–55
44 曲香芝, 李景道. 朝鲜槐黄酮类成分的研究进展. 延边大学医学学报, 1993, 16: 230–232
45 Leather S R. Biological flora of British Isles: *Prunus padus* L. J Ecol, 1996, 84: 125–132
46 Wiegand T, Gunatilleke S, Gunatilleke N. Species associations in a heterogeneous Sri Lankan dipterocarp forest. Am Nat, 2007, 170: E67–E95
47 Cale W G, Henebry G M, Yeakley J A. Inferring process from pattern in natural communities. Bioscience, 1989, 39: 600–606
48 孙伟中, 赵士洞. 长白山北坡椴树阔叶红松林群落主要树种分布格局的研究. 应用生态学报, 1997, 8: 119–122

Effects of sampling scales on spatial patterns of woody species in forests

SONG HouJuan[1,2], YE Ji[1], LIN Fei[1,2], YUAN ZuoQiang[1], HAO ZhanQing[1] & WANG XuGao[1]

[1] *State Key Laboratory of Forest and Soil Ecology, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China;*
[2] *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*

A major objective of ecological research is to infer underlying processes or mechanisms by analyzing the spatial distributions of species. Many studies have shown that spatial distribution patterns vary greatly, even within a species, probably because of the effects of different sampling scales and methods. However, the effects of sampling scale on species spatial distribution patterns have received little research. In this study, we used the relative neighborhood density, Ω, based on the average density of conspecific species in a circular neighborhood around each species, to explore the effects of sampling scale on the spatial distribution patterns of woody plants with dbh ⩾1 cm and ⩾400 individuals in a fully-mapped 25-hm^2 temperate forest plot in Changbai Mountain, Northeast China. Our results showed that: (1) most species were randomly-distributed at sampling scales <1 hm^2, while the percentage of aggregated species increased with sampling scale; (2) the aggregation intensity of most species increased with sampling scale, but varied greatly among species; (3) the aggregation intensity of most species declined with abundance at sampling scales ⩾1 hm^2, while there was no significant relationship between aggregation intensity and abundance at sampling scales <1 hm^2. Our study provides further insights into the spatial distribution of species and increases our understanding of underlying ecological processes or mechanisms.

Changbai Mountain, sampling scale, spatial distribution, aggregation intensity

doi: 10.1360/N972014-00305