

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201701020

引文格式: 柴勇, 孟广涛, 和丽萍, 等. 高黎贡山中山湿性常绿阔叶林树种的分布格局及其地形影响因子 [J]. 广西植物, 2017, 37(12):1508-1520

CHAI Y, MENG GT, HE LP, et al. Distribution patters of tree species and its influencing factors of topography in a mid-montane humid ever-green broad-leaved forest in Gaoligong Mountains [J]. *Guihaia*, 2017, 37(12):1508-1520

高黎贡山中山湿性常绿阔叶林树种的分布格局及其地形影响因子

柴勇^{1,2}, 孟广涛^{1,2}, 和丽萍¹, 袁春明¹, 邵金平¹, 李品荣¹, 李贵祥^{1,2*}

(1. 云南省林业科学院, 昆明 650201; 2. 云南高黎贡山森林生态系统国家定位观测研究站, 昆明 650201)

摘要: 以云南省高黎贡山国家级自然保护区中山湿性常绿阔叶林为研究对象, 以 200 m × 200 m 动态监测样地的地形数据和群落学调查数据为基础, 采用扩散系数、方差分析及多重比较等方法分析了不同取样面积、生长阶段下树种分布格局的变化特征, 探讨了地形因素对树种分布格局的影响。结果表明: 群落中多数树种呈聚集分布, 少数树种呈随机分布。多数树种的分布格局与取样面积无关, 其中大部分在各取样面积下都呈聚集分布; 少数树种的分布格局受取样面积的影响, 取样面积较小时多呈随机分布, 取样面积较大时多呈聚集分布。群落中约有一半树种的分布格局与其生长阶段无关, 其中大部分在各生长阶段都呈聚集分布。另有一半树种的分布格局受其生长阶段的影响, 其中大部分在幼树阶段表现为聚集分布, 在中树、大树阶段表现为随机分布。方差分析结果表明, 地形异质性对多数树种的聚集分布有重要影响, 其中树种在资源生态位上的分化是控制因素, 而地形对水热资源的再分配是重要因素。

关键词: 分布格局, 地形因素, 空间尺度, 生长阶段, 中山湿性常绿阔叶林

中图分类号: Q948, S718.54 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2017)12-1508-13

Distribution patters of tree species and its influencing factors of topography in a mid-montane humid ever-green broad-leaved forest in Gaoligong Mountains

CHAI Yong^{1,2}, MENG Guang-Tao^{1,2}, HE Li-Ping¹, YUAN Chun-Ming¹,
SHAO Jin-Ping¹, LI Pin-Rong¹, LI Gui-Xiang^{1,2*}

(1. *Yunnan Academy of Forestry*, Kunming 650201, China; 2. *Yunnan Gaoligongshan Forest Ecosystem Research Station*, Kunming 650201, China)

Abstract: The change features for distribution pattern of tree species under different sampling areas and growth stages to explore the influence of topographic factors on the distribution pattern of tree species were analyzed. As the mid-montane

收稿日期: 2017-04-27 修回日期: 2017-05-31

基金项目: 国家林业公益性行业科研专项(201304306); 云南高黎贡山森林生态系统定位研究站建设项目 [Supported by the National Special Fund of R & D for Forestry Public Welfare Industry (201304306); Yunnan Program of Gaoligong Mountains Forest Ecosystem Research Station Construction].

作者简介: 柴勇(1976-), 男, 四川内江人, 博士, 副研究员, 主要从事种群生态学和植被生态学研究, (E-mail) chaiyong@163.com。

* 通信作者: 李贵祥, 研究员, 主要从事森林培育及保护生物学研究, (E-mail) lguixiang7558@126.com。

humid ever-green broad-leaved forest in the Gaoligong Mountains National Nature Reserve of Yunnan Province was taken as the research object, such approaches as diffusion coefficient, variance analysis and multiple comparison were adopted, based on the topographic data and community survey data of 200 m × 200 m dynamic monitoring plots. The results showed that the majority trees in the community exhibited aggregated distributions and a few species were randomly distributed. The distribution pattern of most tree species had nothing to do with the sampling area, most of which exhibited aggregated distributions under each sampling area; the distribution pattern of a few tree species was affected by sampling area, and they were randomly distributed in small areas and exhibited aggregated distributions in large areas. The distribution pattern of about half of the trees in the community was independent of its growth stage, most of which exhibited aggregated distributions in all growth stages. On the other hand, the distribution pattern of the other half species was affected by the growth stage; most young trees exhibited aggregated distribution, and middle trees and large trees showed random distribution. The variance analysis demonstrates that terrain heterogeneity has an important effect on aggregated distribution of most tree species, and that the differentiation of tree species in resource niche is the controlling factor, while the terrain redistribution of hydrothermal resources is an important factor.

Key words: distribution patten, topographical factor, spatial scale, growth stage, mid-montane humid ever-green broad-leaved forest

种群分布格局是指在特定时间内,组成种群的个体在其生活空间中的布局。种群格局的形成,一方面取决于植物自身特性,另一方面与群落环境密切相关(张金屯,2004)。地形作为重要的环境因子,通过直接或间接地影响光照、水分、土壤养分等从而对植物的生长和分布产生重要影响(Lundholm & Larson, 2003; Punchi-Manage et al, 2013),如坡向因子对光照、温度的调控会导致不同坡向植物的多样性不同(Olivero & Hix, 1998),而坡位和坡度因子易导致土壤厚度和水分的空间异质性,引起植物在空间分布上的变化(Tokuchi et al, 1999; Lewis et al, 2004)。另外,地形因子也是造成土壤养分异质性的的重要因素(Tateno & Takeda, 2003),而土壤养分是影响植物分布、个体和种群繁衍、群落动态与物种共存的关键因素(Wijesinghe et al, 2005)。生态位分化理论认为群落中物种共存是物种生态位分异与生境异质性之间权衡的结果(Silvertown, 2004),其表现形式之一就是各树种在不同地形因子影响下所呈现的分布格局差异。地形对植物的空间分布存在重要影响已形成了较多的共识,并受到越来越广泛的关注(区余端等, 2011; 张忠华等, 2011)。然而地形具有明显的尺度特征,不同尺度上的地形差异对植物分布的影响强度不同,尤其在局域尺度上,地形

变化的局限性有时掩盖了某些类群与地形因子间的关系,它们究竟是否受到地形因子的影响或是受到其中哪类地形因子的影响,这还有待于进一步深入研究。

高黎贡山中山湿性常绿阔叶林作为该地区自然生态系统的主体,分布面积广泛,群落类型多样,保存相对完整,在维护地区生态平衡方面发挥着重要的作用。本研究以 4 hm² 动态监测样地调查数据为研究材料,在前期研究基础上(孟广涛等, 2013; Chai et al, 2014; 柴勇等, 2015),对样地中各树种在不同取样面积、生长阶段的分布格局及地形影响因素等进行研究,通过了解群落中不同树种对地形因子的需求和偏好,为进一步探讨该群落与其环境的关系、群落的动态和分布以及生物多样性维持机制等提供依据。

1 材料与amp;方法

1.1 实验样地

实验样地位于云南省高黎贡山国家级自然保护区保山管理局隆阳分局郝亢管理站辖区,地理位置 24°50'9.8"~24°50'17.3" N, 98°45'53.1"~98°46'1.3" E,为边长 200 m 的正方形,投影面积 4 hm²。样地总体属高黎贡山西坡坡面,地势东高西

低,最高海拔2 229 m,最低海拔2 135 m。样地中土壤为黄棕壤,植被类型为中山湿性常绿阔叶林,物种组成丰富,在4 hm²样地中共记录到胸径1.0 cm以上的树木(含部分灌木)10 546株,隶属于35科64属95种,其中个体数在2株以上的84种。植被群落结构、物种组成及多样性特征等参考孟广涛等(2013)。区域气候属亚热带高原季风气候,根据距实验样地约1 km的高黎贡山气象站2011—2016年气象数据,年平均气温12.8℃,最低1月平均气温7.0℃,最高7月平均气温17.8℃,年均降雨量1 369.7 mm。

1.2 样地设置和群落学调查

样地建设技术参照巴拿马BCI样地建设规范(Cao et al, 2008; 兰国玉等, 2008)。整个样地划分为400个10 m × 10 m的样方,以这400个样方的四角作为采样点,用全站仪测得各样点的相对位置及高程(x, y, z),共获取441个地形数据。每个样方再划分为4个5 m × 5 m的小样方,对每个小样方内胸径1.0 cm以上的所有树木进行编号、挂牌,并记录其植物名称、胸径、树高等群落学特征。

1.3 分布格局类型的测定

种群分布格局类型的测定方法较多(李海涛, 1995),本研究选用扩散系数测定了样地中个体数在2株以上的84个树种在四种取样面积[25 m²(5 m × 5 m)、100 m²(10 m × 10 m)、400 m²(20 m × 20 m)、1 600 m²(40 m × 40 m)]及三个生长阶段(幼树:1 cm ≤ DBH < 5 cm; 中树:5 cm ≤ DBH < 20 cm; 大树:DBH ≥ 20 cm)的分布格局。

扩散系数又称方差均值比,其统计学基础是在泊松分布中,方差(S^2)与均值(\bar{x})之比等于1;如果 S^2/\bar{x} 的值大于1,则为集群分布; S^2/\bar{x} 的值小于1,则为均匀分布(张金屯, 2004; 覃林, 2009)。其计算公式如下:

$$S^2 = \frac{\sum X^2 - (\sum X)^2/n}{n-1}, \bar{x} = \frac{\sum X}{n};$$

$$t \text{ 检验公式: } t = \frac{\frac{S^2}{\bar{x}} - 1}{S}, \text{ 其中 } S = \sqrt{\frac{2}{n-1}}.$$

式中, X 为 n 个样方中观测到的个体数, n 为

样方数, $n-1$ 为自由度。

t 检验用来确定实测值与预期值的偏离程度。当 $|t| \leq t_{n-1, 0.05}$ (双侧)时,为随机分布,否则为聚集分布或均匀分布。

1.4 地形数据处理

地形数据处理在Arcgis地理信息系统软件上完成,将441个地形数据导入Arcgis,打开3D Analyst模块,先将高程数据转换为不规则三角网(TIN),再转为栅格表面(Raster)获得数字高程模型(DEM),再打开Spatial Analyst模块,在“表面分析”中分别用坡度、坡向、曲率命令生成坡度、坡向、坡形数据。最后通过栅格重分类及转换成ASC II文件,得到400个10 m × 10 m样方的坡度、坡向及坡形信息。坡位信息利用数字高程模型获取。其中,坡向划为8类,即①北坡(337.5 ~ 22.5°)、②东北坡(22.5 ~ 67.5°)、③东坡(67.5 ~ 112.5°)、④东南坡(112.5 ~ 157.5°)、⑤南坡(157.5 ~ 202.5°)、⑥西南坡(202.5 ~ 247.5°)、⑦西坡(247.5 ~ 292.5°)、⑧西北坡(292.5 ~ 337.5°)。坡度划为6类,即①平坡(0 ~ 5°)、②缓坡(5 ~ 15°)、③斜坡(15 ~ 25°)、④陡坡(25 ~ 35°)、⑤急坡(35 ~ 45°)、⑥险坡(45°以上)。坡形划为5类,即①凹形坡(曲率为-29 ~ -5)、②微凹坡(曲率为-5 ~ 0)、③直线坡(曲率为0)、④微凸坡(曲率为0 ~ 5)、⑤凸形坡(曲率为5 ~ 20)。坡位划为5类,即①下坡(海拔为2 135 ~ 2 155 m)、②中下坡(海拔为2 155 ~ 2 175 m)、③中坡(海拔为2 175 ~ 2 195 m)、④中上坡(海拔为2 195 ~ 2 215 m)、⑤上坡(海拔为2 215 ~ 2 229 m)。

1.5 树种分布与地形因素的方差分析

由于树种分布格局测定结果表明样地中多数树种的分布格局与取样面积无关,即在以上四种取样面积(25、100、400、1 600 m²)下,它们的分布格局都一致,可忽略空间自相关的影响,故仅选取了其中的100 m²作为取样面积来分析树种分布与地形因数的关系。根据地形数据处理结果,将400个10 m × 10 m样方分别按地形因子进行分类,统计各树种在各样方的个体数量,并分别以坡向、坡度、坡形及坡位为因素水平做方差分析,检验不同地形样方中树种平均分布密度的差异显著性。方

差分析中若 $F < F_{0.05}$, 说明树种密度在不同地形样方中没有显著差异, 即可认为树种分布不受地形因子影响。若 $F > F_{0.05}$ 或 $F > F_{0.01}$, 则说明树种密度在不同地形样方中差异达到显著或极显著水平, 即可认为树种分布受地形因子影响, 此时再用最小显著差数法 (LSR 法) 进行多重比较, 以检验树种密度在哪类地形中存在显著差异, 从而判定树种对地形因子的偏好性。方差分析、 F -检验及多重比较方法参考李春喜等 (2005)。所有计算过程在 Microsoft Excel 软件中完成。

2 结果与分析

2.1 高黎贡山中山湿性常绿阔叶林树种的分布格局

2.1.1 不同取样面积的树种分布格局 样地中 84 个树种在四种取样面积的分布类型统计结果见表 1。从表 1 可以看出, 在四种取样面积下, 样地中都有 75% 以上的树种呈聚集分布, 呈随机分布的树种所占比例都在 25% 以下, 反映了样地中多数树种呈聚集分布, 少数树种呈随机分布的特点。进一步分析树种分布格局随取样面积变化的关系 (表 2)。从表 2 可以看出, 84 个树种中有 73 个树种 (占 86.90%) 在四种取样面积下表现一致, 其中有 62 个树种全部表现为聚集分布 ($C \rightarrow C \rightarrow C \rightarrow C$), 有 11 个树种全部表现为随机分布 ($R \rightarrow R \rightarrow R \rightarrow R$)。另外 11 个树种 (仅占 13.10%) 的分布格局随取样面积变化而变化, 如薄片青冈 (拉丁学名见表 2, 下同)、倒卵叶黄肉楠等 10 个树种在 25 m² 时都表现为随机分布, 在 100 m² 时其中有 5 个树种表现为聚集分布 ($R \rightarrow C \rightarrow C \rightarrow C$), 在 400 m² 时又有 3 个树种表现为聚集分布 ($R \rightarrow R \rightarrow C \rightarrow C$ 、 $R \rightarrow R \rightarrow C \rightarrow R$), 在 1 600 m² 时它们几乎全部表现为聚集分布; 粗梗稠李则正好相反, 在 25、100 和 400 m² 时都表现为聚集分布, 在 1 600 m² 时却表现为随机分布 ($C \rightarrow C \rightarrow C \rightarrow R$)。以上结果表明, 样地中多数树种的分布格局与取样面积无关, 少数树种的分布格局受取样面积的影响, 取样面积较小时多表现为随机分布, 取样面积较大时多表现为聚集分布。

2.1.2 不同生长阶段的树种分布格局 样地中 84 个树种在三个生长阶段的分布类型统计结果见表 3。

表 1 高黎贡山中山湿性常绿阔叶林树种
在不同取样面积的分布格局统计

Table 1 Statistics of the distribution patterns of tree species in different sampling areas in a mid-montane humid evergreen broad-leaved forest in Gaoligong Mountains

取样面积 Sampling area (m ²)	分布类型 Distribution pattern	种数 No. of species	所占比例 Percentage (%)
25	聚集分布 Clumped	63	75.00
	随机分布 Random	21	25.00
100	聚集分布 Clumped	68	80.95
	随机分布 Random	16	19.05
400	聚集分布 Clumped	71	84.52
	随机分布 Random	13	15.48
1 600	聚集分布 Clumped	71	84.52
	随机分布 Random	13	15.48

从表 3 可以看出, 在 25 m²、100 m² 两种取样面积下, 幼树阶段树种呈聚集分布的比例分别为 69.62% 和 78.48%, 到中树阶段分别降为 57.89% 和 67.11%, 到大树阶段继续降至 28.81% 和 37.29%, 其它两种面积下也明显表现出大致相同的下降趋势。这说明样地中树种在不同生长阶段表现的分布格局不同, 在幼树和中树阶段多数表现为聚集分布, 在大树阶段多数表现为随机分布。

进一步分析树种分布格局随其生长阶段变化的关系 (表 4), 以 400 m² 取样面积为例, 仅存在幼树、仅存在中树及仅存在大树阶段的树种分别有 6 个、2 个和 2 个, 它们都各有一半呈聚集分布。仅存在幼树及中树阶段的有 17 个树种, 其中在幼树 → 中树过程中分布格局保持不变 ($C \rightarrow C$ 及 $R \rightarrow R$) 的有 11 个树种, 由聚集分布向随机分布转变 ($C \rightarrow R$) 的有 5 个树种, 由随机分布向聚集分布转变 ($R \rightarrow C$) 的仅 1 个树种; 仅存在中树及大树阶段的有 1 个树种, 它在两个阶段都呈随机分布。三个阶段都存在的共有 56 个树种, 其中在幼树 → 中树 → 大

表 2 高黎贡山中山湿性常绿阔叶林树种在不同取样面积的分布格局变化
Table 2 Changes for distribution patterns of tree species in different sampling areas in a mid-montane humid evergreen broad-leaved forest in Gaoligong Mountains

分布类型变化模式 Change models of distribution patterns	种数 No. of species	所占比例 Percentage (%)	代表树种 Tree species of representation
C→C→C→C	62	73.81	保山茜、多花山矾、南亚含笑、硬斗石栎、长果大头茶、长蕊木兰、针齿铁仔等 <i>Aidia shweliensis</i> , <i>Symplocas ramosissima</i> , <i>Michelia doltsopa</i> , <i>Lithocarpus hancei</i> , <i>Gordonia longicarpa</i> , <i>Alcimandra cathcartii</i> , <i>Myrsine semiserrata</i> , et al
R→R→R→R	11	13.10	柏那参、高冬青、黄丹木姜子、景东槭、毛果猴欢喜等 <i>Brassaiopsis glomerulata</i> , <i>Ilex excelsa</i> , <i>Litsea elongata</i> , <i>Acer jingdongense</i> , <i>Sloanea dasycarpa</i> , et al
C→C→C→R	1	1.19	粗榧稠李 <i>Padus napaulensis</i>
R→C→C→C	5	5.95	薄片青冈、倒卵叶黄肉楠、黄樟、柳叶金叶子、香面叶 <i>Cyclobalanopsis lamellosa</i> , <i>Actinodaphne obovata</i> , <i>Cinnamomum porrectum</i> , <i>Craibio- dendron henryi</i> , <i>Lindera caudata</i>
R→R→C→C	2	2.38	短刺栲、棱子吴萸 <i>Castanopsis echidnocarpa</i> , <i>Euodia subtrigonosperma</i>
R→R→R→C	2	2.38	马樱花、少花荚蒾 <i>Rhododendron delavayi</i> , <i>Viburnum oliganthum</i>
R→R→C→R	1	1.19	具嘴荷包果 <i>Xantolis boniana</i>
合计 Total	84	100.00	

注: 4 个字母分别依序表示 25、100、400、1 600 m² 四种取样面积的分布格局类型。C-聚集分布, R-随机分布。

Note: Four letters represent sequentially the distribution patterns in the sampling areas of 25, 100, 400 and 1 600 m², respectively. C-clumped, R-random.

表 3 高黎贡山中山湿性常绿阔叶林树种在不同生长阶段的分布格局统计
Table 3 Statistics of the distribution patterns of tree species at different growth stages in a mid-montane humid evergreen broad-leaved forest in Gaoligong Mountains

取样面积 Sampling area (m ²)	分布类型 Distribution pattern	幼树 Saplings		中树 Medium trees		大树 Adult trees	
		种数 No. of species	所占比例 Percentage (%)	种数 No. of species	所占比例 Percentage (%)	种数 No. of species	所占比例 Percentage (%)
25	聚集分布 Clumped	55	69.62	44	57.89	17	28.81
	随机分布 Random	24	30.38	32	42.11	42	71.19
100	聚集分布 Clumped	62	78.48	51	67.11	22	37.29
	随机分布 Random	17	21.52	25	32.89	37	62.71
400	聚集分布 Clumped	63	79.75	53	69.74	21	35.59
	随机分布 Random	16	20.25	23	30.26	38	64.41
1 600	聚集分布 Clumped	63	79.75	54	71.05	25	42.37
	随机分布 Random	16	20.25	22	28.95	34	57.63

表 4 高黎贡山中山湿性常绿阔叶林树种在不同生长阶段的分布格局变化
Table 4 Changes of the distribution patterns of tree species at different growth stages in a mid-montane humid evergreen broad-leaved forest in Gaoligong Mountains

生长阶段 Growth stages	分布类型 Distribution pattern	取样面积 Sampling area (m ²)				代表树种 Tree species of representation
		25	100	400	1 600	
仅有幼树 Saplings only	C	3	3	3	3	梗花粗叶木、栓瓣柏那参 <i>Lasianthus biermannii</i> , <i>Brassaiopsis suberipetala</i>
	R	3	3	3	3	大花桃叶珊瑚、荷包山桂花 <i>Aucuba grandiflora</i> , <i>Polygala arillata</i>
仅有中树 Medium trees only	C	0	1	1	1	香面叶 <i>Lindera caudata</i>
	R	2	1	1	1	中华纱縠 <i>Alsophila costularis</i>
仅有大树 Adult trees only	C	0	0	1	1	短刺栲 <i>Castanopsis echidnocarpa</i>
	R	2	2	1	1	高冬青 <i>Ilex excelsa</i>
幼树→中树 Saplings →Medium trees	C→C	5	5	6	6	大理茶、单叶常春木 <i>Camellia taliensis</i> , <i>Merrillioanax listeri</i>
	C→R	5	5	5	4	大叶山矾、短序鹅掌柴、密花树 <i>Symplocos grandis</i> , <i>Schefflera bodinieri</i> , <i>Rapanea nerifolia</i>
	R→C	1	2	1	2	粗梗稠李 <i>Padus napaulensis</i>
	R→R	6	5	5	5	大叶鹅掌柴、马樱花 <i>Schefflera macrophylla</i> , <i>Rhododendron delavayi</i>
幼树→大树 Saplings→ Adult trees	无	—	—	—	—	
中树→大树 Medium trees→ Adult trees	R→R	1	1	1	1	具嘴荷包果 <i>Xantolis boniana</i>
幼树→中树→大树 Saplings →Medium trees →Adult trees	C→C→C	11	20	17	18	刺栲、多花山矾、长果大头茶 <i>Castanopsis hystrix</i> , <i>Symplocos ramosissima</i> , <i>Gordonia longicarpa</i>
	C→C→R	20	22	25	23	保山茜、大花八角、沙坝石栎、长蕊木兰 <i>Aidia shweliensis</i> , <i>Illicium majus</i> , <i>Lithocarpus petelotii</i> , <i>Alcimandra cathcartii</i>
	C→R→C	4	2	1	4	腾越枇杷 <i>Eriobotrya tengyuehensis</i>
	C→R→R	7	5	6	5	倒卵叶黄肉楠、多花含笑、红梗润楠 <i>Actinodaphne obovata</i> , <i>Michelia floribunda</i> , <i>Machilus rufipes</i>
	R→C→C	1	0	1	2	蜂房叶山胡椒 <i>Lindera foveolata</i>
	R→C→R	6	1	2	2	丝线吊芙蓉 <i>Rhododendron moulmainense</i>
	R→R→C	1	0	1	0	柳叶金叶子 <i>Craibiodendron henryi</i>
	R→R→R	6	6	3	2	景东槭 <i>Acer jingdongense</i>
合计 Total		84	84	84	84	

注: 3 个字母分别依序表示幼树、中树、大树三个生长阶段的分布格局类型。C-聚集分布,R-随机分布。

Note: Three letters represented sequentially the distribution patterns in the stages of saplings, medium trees and adult trees, respectively. C-clumped, R-random.

树过程中分布格局保持不变(C→C→C 及 R→R→R)的有 20 个树种,由聚集分布向随机分布转变(C→R→R 及 C→C→R)的有 31 个树种,由随机

分布向聚集分布转变(R→C→C 及 R→R→C)的有 2 个树种,另外 3 个树种分布格局出现波动(C→R→C 及 R→C→R)。以上结果表明,样地中有

表 5 高黎贡山中山湿性常绿阔叶林树种分布受不同地形因子影响的方差分析及多重比较结果
Table 5 Results of variance analysis and multiple comparison of tree species distribution affected by different topographic factors in a mid-montane humid evergreen broad-leaved forest in Gaoligong Mountains

树种 (分布类型) Tree species (distribution patterns)	不同地形因子影响的方差分析及多重比较结果 Results of variance analysis and multiple comparison affected by different topographic factors	
受一种地形因子影响(14种): Affected by one topographic factor (14 species)		
仅坡向 Slope aspect only		
大籽山香圆 <i>Turpinia macrosperma</i> (C)	(2.29, <i>F</i> 值, 下同 Value of <i>F</i> , the same below) 7-6, 5, 3	
美丽水锦树 <i>Wendlandia speciosa</i> (C)	(2.40) 6-7, 1, 2, 5, 8, 3	
大叶山矾 <i>Symplocos grandis</i> (C)	(4.83 *) 3 * -4, 6, 5, 7, 8, 1, 2	
黄樟 <i>Cinnamomum porrectum</i> (C)	(2.47) 5 * -7, 1, 2, 4, 6, 8, 3	
仅坡形 Slope shape only		
南亚含笑 <i>Michelia doltsopa</i> (C)	(3.99 *) 5 * -2, 1; 5-3; 4-1	
铜绿山矾 <i>Symplocos aenea</i> (C)	(3.94 *) 5 * -4, 1; 5-2; 3-1	
仅坡位 Slope position only		
红花木莲 <i>Manglietia insignis</i> (C)	(2.73) 4 * -1, 5; 3 * -5; 2 * -5; 3-1; 2-1	
滇琼楠 <i>Beilschmiedia yunnanensis</i> (C)	(5.76 *) 2 * -4, 5; 3 * -4, 5; 2-1	
蜂房叶山胡椒 <i>Lindera foveolata</i> (C)	(2.88) 2 * -1, 5; 3 * -5; 4-5	
怒江柃 <i>Eurya tsaii</i> (C)	(2.56) 3-4, 1, 5	
景东槭 <i>Acer jingdongense</i> (R)	(2.55) 3-5	
棱子吴萸 <i>Euodia subtrigonosperma</i> (R)	(4.33 *) 2 * -4; 5-4; 3-4; 1-4	
具嘴荷包果 <i>Xantolis boniana</i> (R)	(2.50) 1 * -4, 3, 5; 1-2	
梗花粗叶木 <i>Lasianthus biermannii</i> (C)	(3.39 *) 4 * -1, 3, 5; 4-2	
受两种地形因子影响(17种): Affected by two topographic factors (17 species)		
坡向 Slope aspect		坡度 Slope grade
尖叶桂樱 <i>Laurocerasus undulate</i> (C)	(2.76 *) 6 * -2, 1, 3; 7 * -1, 3; 7-2; 4-1, 3	(6.89 *) 5 * -4, 3, 1, 6, 2; 4-2
坡向 Slope aspect		坡位 Slope position
怒江山茶 <i>Camellia saluenensis</i> (C)	(2.96 *) 3 * -7, 6, 5, 8, 4, 1, 2; 7 * -2	(3.69 *) 4 * -5; 1 * -5; 4-2, 3; 1-5; 2-5
大理茶 <i>Camellia taliensis</i> (C)	(3.34 *) 6 * -1, 4, 3; 5 * -4, 3; 7 * -4, 3; 6-2	(3.89 *) 4 * -1; 4-2, 3
乔木茵芋 <i>Skimmia laureola subsp. arborescens</i> (C)	(2.19) 6 * -3, 4; 6-2, 1; 7-2, 1, 3, 4	(6.76 *) 5 * -4, 3, 1, 2; 4 * -1, 2; 3-1, 2
倒卵叶黄肉楠 <i>Actinodaphne obovata</i> (C)	(3.36 *) 3 * -4, 5, 8, 2, 7, 1, 6	(6.76 *) 1 * -4, 5; 1-3; 2-4, 5
坡度 Slope grade		坡位 Slope position
薄片青冈 <i>Cyclobalanopsis lamellose</i> (C)	(5.42 *) 5 * -2, 3, 1; 4 * -1; 6 * -1; 5-6	(5.43 *) 3 * -1, 5; 2 * -5; 4 * -5; 3-4; 2-1
金平木姜子 <i>Litsea chinpingensis</i> (C)	(7.24 *) 5 * -3, 2, 1; 6 * -2, 1; 4 * -2, 1; 3-1	(14.50 *) 2 * -3, 4, 1, 5; 3 * -1, 5; 3-4
双齿山茉莉 <i>Huodendron biaristatum</i> (C)	(2.84) 5 * -1, 6; 4 * -1, 6; 5-2	(6.17 *) 2 * -5, 4; 1 * -5, 4; 3-5, 4
波叶新木姜子 <i>Neolitsea undulatifolia</i> (C)	(2.52) 6 * -2, 1; 4 * -1; 5 * -1; 6-3; 4-2	(7.42 *) 2 * -3, 4, 5; 1 * -4, 5
毛果猴欢喜 <i>Sloanea dasycarpa</i> (R)	(2.41) 4-3, 1, 2, 6	(3.38 *) 1 * -4, 5; 1-2, 3
腺叶桂樱 <i>Laurocerasus phaeosticta</i> (C)	(3.26 *) 5 * -2; 5-1, 6, 4, 3, 2	(5.38 *) 3 * -1, 5; 2 * -5; 3-2, 4; 2-1

续表 5

树种 (分布类型) Tree species (distribution patterns)	不同地形因子影响的方差分析及多重比较结果 Results of variance analysis and multiple comparison affected by different topographic factors			
大花八角 <i>Illicium majus</i> (C)	(5.49 *) 5 * -4,3,1,2; 6 * -1, 2; 6-4, 3		(3.82 *) 3 * -4, 1; 3-5	
大叶鹅掌柴 <i>Schefflera macrophylla</i> (C)	(8.17 *) 6 * -4,5,3,1,2		(3.58 *) 2 * -4, 5; 2-3	
	坡形 Slope shape		坡位 Slope position	
长蕊木兰 <i>Alcimandra cathcartii</i> (C)	(2.48) 3 * -1;3-5; 4-1		(5.73 *) 4 * -2,1,5; 3 * -5	
马蹄荷 <i>Symingtonia populnea</i> (C)	(2.48) 5 * -2, 1; 5-4, 3		(2.73) 2 * -5; 2-4, 1	
黄牛奶树 <i>Symplocos laurina</i> (C)	(6.31 *) 3 * -2, 1; 5 * -1; 6 * -1; 3-4; 5-2		(12.98 *) 5 * -4, 3, 2, 1; 4 * -2, 1; 3 * -1	
华南石栎 <i>Lithocarpus fenestratus</i> (C)	(3.45 *) 5 * -1; 5-2		(4.17 *) 2 * -5; 3 * -5; 2-4, 1; 3-4, 1	
受三种地形因子影响(15种): Affected by three topographic factors (15 species)				
	坡向 Slope aspect	坡度 Slope grade	坡位 Slope position	
星毛鹅掌柴 <i>Schefflera minutistellata</i> (C)	(2.96 *) 6 * -1, 2, 3; 7 * -2, 3; 4 * -3;6-8, 5; 7-2, 3; 4-2; 8-2, 3	(7.87 *) 5 * -4, 3, 2, 1, 6; 4 * -1,6; 3 * -1, 6; 4-2	(3.13) 3 * -5; 3-1, 4; 2-5	
油葫芦 <i>Pyralaria edulis</i> (C)	(4.99 *) 6 * -2, 8, 4, 1, 3; 6-7; 5-4, 1, 3	(8.37 *) 5 * -4, 3, 2, 1; 6 * -3, 2, 1	(6.46 *) 3 * -1, 4, 5; 2 * -4, 5; 2-1	
	坡向 Slope aspect	坡形 Slope shape	坡位 Slope position	
肖樱叶柃 <i>Eurya pseudocerasifera</i> (C)	(2.13) 8 * -1, 3; 4 * -3;8-6, 5, 2; 4-5, 2,1, 7-3	(2.89) 5 * -1; 3 * -1; 5-2; 3-2	(2.94) 5 * -1; 3, 1; 2 * -1; 4-1	
长果大头茶 <i>Gordonia longicarpa</i> (C)	(2.16) 6 * -2,3; 6-8,1; 7-2, 3	(2.58) 5 * -1; 3-1; 4-1	(9.29 *) 5 * -4, 3, 2, 1; 4 * -2, 1; 4-3	
硬斗石栎 <i>Lithocarpus hancei</i> (C)	(3.07 *) 7 * -2, 4, 3; 6 * -3;7-5, 1; 6-4, 3; 8-3; 5-3	(14.61 *) 5 * -3, 2, 1; 4 * -2, 1; 3 * -1; 5-3; 3-1	(12.61 *) 5 * -3, 2, 1; 4 * -2, 1; 3 * -1; 3-2; 2-1	
滇北杜英 <i>Elaeocarpus lacunosus</i> (C)	(3.89 *) 7 * -1, 4, 3; 6 * -4, 3; 5 * -4,3; 7-8; 6-1; 5-1; 2-3	(7.10 *) 3 * -2, 1; 4 * -1; 5 * -1; 4-2; 5-1	(13.89 *) 4 * -5,3,2,1,5 * -1; 3 * -1; 5-2; 3-1	
瑞丽山龙眼 <i>Helicia shueliensis</i> (C)	(4.28 *) 7 * -1, 2, 4, 3; 6 * -4, 3; 7-5, 8; 6-8, 1, 2; 5-3	(4.07 *) 3 * -1; 4 * -1; 5 * -1;	(10.08 *) 4 * -5, 2, 1; 3 * -2, 1; 5-1; 2-1	
保山茜 <i>Aidia shueliensis</i> (C)	(2.87 *) 1 * -7, 4, 8, 6, 2, 3, 5	(2.51) 5-2, 1; 3-1	(3.44 *) 3 * -5, 1; 4 * -5, 1; 2-1	
德宏山茶 <i>Camellia sinensis</i> var. <i>dehungensis</i> (C)	(2.74 *) 5 * -1, 3, 4; 5-2, 8; 7-2, 8, 1, 3, 4	(2.83) 3 * -1; 5 * -1; 3-2; 5-2	(4.63 *) 3 * -2,1,5	
薄叶冬青 <i>Ilex fragilis</i> (C)	(2.87 *) 6 * -2, 3, 4; 6-5, 1, 8; 7-3, 4	(4.11 *) 5 * -1; 5-2; 4-1	(4.42 *) 3 * -2,1; 4-1; 5-1	
	坡度 Slope grade	坡形 Slope shape	坡位 Slope position	
龙陵新木姜子 <i>Neolitsea lunglingensis</i> (C)	(5.53 *) 5 * -1, 2, 3, 6; 4 * -1; 3 * -1; 4-2, 1; 3-1; 6-1	(4.28 *) 5 * -2, 1; 5-3, 2; 4-1	(11.39 *) 3 * -4, 5, 1; 2 * -5, 1; 4 * -1; 3-2	
少花桂 <i>Cinnamomum pauciflorum</i> (C)	(5.30 *) 5 * -2, 6, 1; 4 * -2, 6, 1; 5-3; 4-3; 3-1;	(5.50 *) 5 * -3, 2, 1; 5-4; 4-1	(9.95 *) 3 * -2, 4, 5, 1; 2 * -1; 2-5; 4-1	
沙坝石栎 <i>Lithocarpus petelotii</i> (C)	(10.09 *) 5 * -4, 3, 2, 1; 6 * -2, 1; 5-6; 6-3; 4-1	(5.78 *) 5 * -4, 2, 1, 3;	(7.18 *) 3 * -4, 5; 2 * -4, 5; 1 * -4, 5	
团花新木姜子 <i>Neolitsea homilantha</i> (C)	(2.46) 5 * -1; 6 * -1; 5-2, 3; 6-1; 4-1	(14.18 *) 5 * -4, 3, 2, 1; 4-1	(9.22 *) 3 * -4, 5, 1; 2 * -5, 1	
平顶桂花 <i>Osmanthus corymbosus</i> (C)	(3.16 *) 5 * -2, 1; 4 * -1; 6 * -1; 5-3; 4-2; 6-2	(5.41 *) 5 * -4, 3, 2, 1	(2.64) 3 * -5; 3-4; 2-5	
受四种地形因子影响(8种): Affected by four topographic factors (8 species)				
	坡向 Slope aspect	坡度 Slope grade	坡形 Slope shape	坡位 Slope position
多花山矾 <i>Symplocos ramosissima</i> (C)	(2.47) 7 * -3, 2; 5 * -2; 7-1, 4; 5-1, 4, 3	(3.81 *) 3 * -5, 6; 2 * -5, 6; 3-1; 4-6	(5.82 *) 3 * -4, 5, 2, 1; 4 * -1; 5-1	(34.63 *) 5 * -4, 3, 2, 1;4 * -3, 2, 1

续表 5

树种 (分布类型) Tree species (distribution patterns)	不同地形因子影响的方差分析及多重比较结果 Results of variance analysis and multiple comparison affected by different topographic factors			
毛柄槭 <i>Acer pupipetiolatum</i> (C)	(2.46) 7* -4, 3; 6-3; 1 * -3; 2* -3; 7-5; 6-4; 1-4; 8-3	(2.97) 5* -2, 1; 4* -1; 5-3, 6; 4-2	(6.27*) 5* -3, 2, 1; 4 * -1; 4-2	(11.45*) 3* -2, 1; 4* -2, 1; 5* -1; 5-2; 2-1
针齿铁仔 <i>Myrsine semiserrata</i> (C)	(3.69*) 7* -1, 3; 6* - 1; 7-2, 8, 4; 6-2, 8, 4; 5-1; 2-1	(3.39*) 5* -2, 1, 6; 4 * -1, 6; 3* -6; 2* -6; 5-4, 3; 3-1	(8.68*) 5* -3, 2, 1; 4 * -1; 4-2; 3-1	(8.32*) 5* -4, 3, 2, 1; 4* -2, 1; 3* -2, 1
刺栲 <i>Castanopsis hystrix</i> (C)	(4.06*) 6* -8, 2, 1, 3; 5* -8, 2, 1, 3; 6-4; 5- 4; 7-2, 1, 3	(3.77*) 5* -2, 1; 6* - 1; 4* -1; 5-3, 1; 6-2, 1; 4-2	(5.31*) 5* -2, 1; 3* - 1; 4-1	(5.95*) 3* -2, 5, 1; 3 -4; 4-1
森林榕 <i>Ficus nerifolia</i> (C)	(2.66) 6* -2, 3; 7* -2, 3; 1* -3; 5* -3; 8* - 3; 6-5, 8, 4	(5.39*) 5* -3, 1, 2, 6; 4* -1, 2, 6; 4-3; 3 -6	(3.07) 5* -2, 3; 5-1; 4 -2, 3	(5.92*) 3* -4, 5, 2, 1
腾越枇杷 <i>Eriobotrya tengyuehensis</i> (C)	(5.95*) 6* -8, 4, 1, 2, 3; 7* -4, 1, 2, 3; 5* - 3; 7-8	(10.84*) 5* -6, 3, 2, 1; 4* -2, 1; 5-4; 4-6, 3	(3.20) 5* -1; 4* -1; 5- 3; 4-3	(5.43*) 3* -2, 5, 1; 4 * -1
黑皮插柚紫 <i>Linociera ramiflora</i> (C)	(3.35*) 6* -8, 1, 2, 3; 5* -1, 2, 3; 6-4; 5-8; 7-23	(7.11*) 5* -6, 3, 2, 1; 4* -2, 1; 4-6, 3	(2.75) 5* -1, 3; 4-3; 2 -3	(5.55*) 3* -4, 5, 1; 2 -5, 1
疏花卫矛 <i>Euonymus laxiflorus</i> (C)	(2.18) 6* -8, 4, 1, 2, 3; 7* -1	(3.59*) 5* -3, 2, 1; 5 -6; 4-2, 1	(2.69) 3* -1; 5* -1; 4 * -1;	(5.20*) 3* -4, 2, 1, 5

注: C-聚集分布, R-随机分布。* 表示差异极显著, 无 * 表示差异显著。坡向类型: 1. 北坡(337.5°~22.5°); 2. 东北坡(22.5°~67.5°); 3. 东坡(67.5°~112.5°); 4. 东南坡(112.5°~157.5°); 5. 南坡(157.5°~202.5°); 6. 西南坡(202.5°~247.5°); 7. 西坡(247.5°~292.5°); 8. 西北坡(292.5°~337.5°)。坡度类型: 1. 平坡(0°~5°); 2. 缓坡(5°~15°); 3. 斜坡(15°~25°); 4. 陡坡(25°~35°); 5. 急坡(35°~45°); 6. 险坡(45°以上); 坡形类型: 1. 凹形坡(曲率:-29~5); 2. 微凹坡(曲率:-5~0); 3. 直线坡(曲率: 0); 4. 微凸坡(曲率: 0~5); 5. 凸形坡(曲率: 5~20)。坡位类型: 1. 下坡(海拔: 2 135~2 155 m); 2. 中下坡(海拔: 2 155~2 175 m); 3. 中坡(海拔: 2 175~2 195 m); 4. 中上坡(海拔: 2 195~2 215 m); 5. 上坡(海拔: 2 215~2 229 m)。

Note: C-clumped, R-random. * indicates extremely significant differences ($F > F_{0.01}$) and the blank indicates significant differences ($F > F_{0.05}$). Slope aspect types: 1. North slope (337.5°~22.5°); 2. Northeast slope (22.5°~67.5°); 3. East slope (67.5°~112.5°); 4. Southeast slope (112.5°~157.5°); 5. South slope (157.5°~202.5°); 6. Southwest slope (202.5°~247.5°); 7. West slope (247.5°~292.5°); 8. Northwest slope (292.5°~337.5°). Slope grade types: 1. Flat slope (0°~5°); 2. Gentle slope (5°~15°); 3. Ramp slope (15°~25°); 4. Abrupt slope (25°~35°); 5. Steep slope (35°~45°); 6. Dangerous slope (above 45 degree). Slope shape types: 1. Concave slope (curvature: -29~5); 2. Micro-concave slope: (curvature: -5~0); 3. Straight slope (curvature: 0); 4. Micro-convex slope (curvature: 0~5); 5. Convex slope (curvature: 5~20). Slope position types: 1. Lower slope (altitude: 2 135~2 155 m); 2. Lower-middle slope: (altitude: 2 155~2 175 m); 3. Middle slope (altitude: 2 175~2 195 m); 4. Upper-middle slope (altitude: 2 195~2 215 m); 5. Upper slope (altitude: 2 215~2 229 m).

近半数树种分布格局与其生长阶段无关, 另有半数树种分布格局随树木生长发生变化, 其中多数在幼树阶段表现为聚集分布, 在向中树、大树生长的过程中逐渐向随机分布转变, 而少数树种则正好相反, 它们在幼树阶段表现为随机分布, 在生长的过程中逐渐向聚集分布转变。

2.2 高黎贡山中山湿性常绿阔叶林树种分布与地形因子的关系

分别以坡向、坡度、坡形、坡位为影响因子, 对以上 84 个树种进行方差分析, 结果表明在四个地形因子中, 各有 57、60、57、37 个树种的 F 值没有达到显著水平 ($F < F_{0.05}$), 各有 27、24、27、47 个树

种的 F 值达到了显著或极显著水平 ($F > F_{0.05}$ 或 $F > F_{0.01}$)。综合比较后发现样地中实际共有 30 个树种 (占 35.71%) 的 F 值在四个地形因子中均没有达到显著水平, 说明它们在不同地形的平均分布密度没有显著差异, 即它们分布受地形因子影响不大。其余 54 个树种 (占 64.29%) 的 F 值至少在一个地形因子中达到了显著或极显著水平, 说明这些树种的分布受地形因子的影响较大。它们的方差分析及多重比较结果见表 5。

从表 5 可以看出, 54 个树种中仅 4 个树种呈随机分布, 它们都主要受坡位因子的影响, 如景东槭在中坡、棱子吴萸在中下坡、具嘴荷包果和毛果

猴欢喜在下坡地段数量相对集中,其中毛果猴欢喜还同时受到坡度因子的影响,在陡坡地段也有较多的分布。

其余 50 个树种均呈聚集分布,它们的地形影响因子各有不同。其中仅受一种因子影响的有 11 种,如大籽山香圆、美丽水锦树、黄樟、大叶山矾仅受坡向影响,前三种喜在西坡、西南坡和南坡等阳坡坡面,后一种喜在东坡阴坡坡面;南亚含笑、铜绿山矾仅受坡形影响,它们多聚集在坡形凸起地段;另外 5 种则仅受坡位影响,红花木莲、梗花粗叶木主要聚集在中坡、中上坡地段,滇琼楠、蜂房叶山胡椒和怒江柃主要聚集在中坡、中下坡地段。

同时受两种因子影响的有 16 种,其中受坡向和坡度影响的有 1 种,即尖叶桂樱主要聚集在南坡、西南坡等较向阳或坡度较大的急坡地段;受坡位和坡向影响的有 4 种,大理茶、乔木茵芋、怒江山茶主要聚集在中上坡位,但前二种喜阳坡地段,后一种喜阴坡地段,倒卵叶黄肉楠则主要聚集在下坡位或阴坡地段;受坡位和坡度影响的有薄片青冈、金平木姜子等 7 种,它们都主要聚集在中坡位以下或坡度较大的急陡坡地段;受坡位和坡形影响的有 4 种,长蕊木兰和黄牛奶树主要聚集在中上坡位或坡形均匀地段,马蹄荷和华南石栎则主要聚集在中下坡位或坡形凸起地段。

同时受三种因子影响的有 15 种,其中受坡位、坡向和坡度影响的有星毛鹅掌柴、油葫芦 2 种,主要聚集在中坡位或坡向向阳或坡度较大的急陡坡地段;受坡位、坡形和坡向影响的有肖樱叶柃、长果大头茶等 8 种,它们都主要聚集在中坡位以上或坡形凸起地段,在坡向上除保山茜偏向北坡外,其它 7 个树种都偏向西坡、西南坡等阳坡地段;受坡位、坡形和坡度影响的有龙陵木姜子、少花桂等 4 种,它们主要聚集在中坡位或坡形凸起或坡度较大的急陡坡地段。

同时受四种因子影响的有多花山矾、毛柄槭、针齿铁仔等 8 种,它们主要聚集在中坡位及以上地段,在坡向上主要偏向西坡、西南坡,在坡形上则偏向地形微凸或明显凸起地段,在坡度方面除多花山矾坡度较平缓外,其余都主要聚集在坡度较大的急陡坡地段。

3 讨论

3.1 取样面积、生长阶段对树种分布格局的影响

树种分布格局存在尺度依赖性(Stewart & Rose, 1990; 张金屯, 1998; 覃林, 2009), 同时与生物生长阶段也有一定关系(付必谦, 2006), 但本研究结果表明样地中多数树种的分布格局与二者皆无关, 说明在这里取样面积及树木生长阶段对分布格局的影响并非主导因素。尽管如此, 样地中仍有少数树种空间分布随取样面积发生变化, 在较小面积下多表现为随机分布, 在较大面积下多表现为聚集分布, 这与付必谦(2006)研究结果一致, 与 Sterner et al(1986)、覃林(2009)研究结果刚好相反; 也有少数树种空间分布随生长阶段发生变化, 主要表现为随着树木生长分布格局由聚集分布向随机分布转变。可见, 二者对树种分布格局的影响虽不占主导作用, 但却是客观存在的, 且对不同树种其影响方式和程度也有差异, 因而在研究中仍有必要结合不同取样面积、生长阶段来进行综合判定。

3.2 地形对树种分布格局的影响

森林里的树种多数呈聚集分布, 少数呈随机分布(He et al, 1997; Condit et al, 2000; Plotkin et al, 2002; Bunyavejchewin et al, 2003), 造成聚集分布的原因包括更新对策、种子扩散机制、环境异质性、林窗干扰等(Condit et al, 2000; Mathrew, 2001; Seidler & Plotkin, 2007)。本研究结果表明样地中大部分树种呈聚集分布, 通过地形影响因素的方差分析, 发现地形异质性对多数树种的聚集分布有重要影响。地形对植被并不产生直接作用, 而是通过对光、温度、水分和养分等因素的再分配产生间接影响(赵雪等, 2013)。如在一定高度上随着海拔的升高, 气温逐渐下降, 降水量、相对湿度逐渐增加, 从而植物群落的组成和分布也发生相应的变化(宋永昌, 2001)。在实验样地局域范围内, 坡位变化引起的气温、降水量变化并不明显, 但土壤水分会随坡位上升逐渐减少。受此影响毛果猴欢喜、倒卵叶黄肉楠、具嘴荷包果、双齿山茉莉、滇琼楠、马蹄荷等喜湿润土壤树种主要聚集在

下坡位或中下坡位,多花山矾、肖樱叶柃、长果大头茶、针齿铁仔等较耐干旱树种主要聚集在中坡以上地段。坡度对土壤水分和养分都有影响,一般陡坡处土层较薄,水分较少,无机盐容易淋失,土壤多呈酸性,而缓坡处土层较厚,水分较多,土壤酸性较弱(沈泽昊等,2000;宋永昌,2001)。上述聚集在中下坡、下坡位的喜湿树种对土壤水分要求较高,受坡度影响多不显著。而中坡及以上地段的树种仅多花山矾聚集在 25° 以下的斜坡地段,可能它更喜酸性较弱土壤,其它树种都聚集在 25° 以上的急陡坡地段,说明样地中多数树种对土壤水分要求不高,但喜偏酸性土壤。坡向则主要对光照、温度产生影响,从阴坡到阳坡,光照愈来愈充足,温度相应地升高(Hutchinson et al, 1999; 刘妍妍和金光泽, 2009; 赵雪等, 2015)。高黎贡山总体呈南北走向,样地位于其西坡坡面,因而大部分属阳坡地段。但沟壑交错的复杂地貌仍形成不少东南、东北及北向的坡面,少数较耐荫的树种如倒卵叶黄肉楠、保山茜、怒江山茶及大叶山矾等就更多的聚集在这里。其中倒卵叶黄肉楠除较耐荫蔽外,还喜湿润土壤,受坡位影响主要分布在土壤水分含量较高的下坡位地段,而保山茜、怒江山茶则对土壤水分要求不高,主要分布在中坡位以上地段。大叶山矾可能仅对荫蔽条件敏感,对土壤水分、养分等要求不高,因而其分布仅受坡向影响。其它更多树种则都聚集在光照条件较充裕的南坡、西南坡坡面,其中大籽山香圆、美丽水锦树、黄樟等也可能仅对光照条件较敏感,因而其分布也仅受坡向影响。坡形主要影响土壤湿度,一般凹形坡利于水分的存留,生境较潮湿,凸形坡则相反(Mcewan et al, 2011)。样地中受坡形影响的树种几乎全部同时受坡位因子的影响,它们大都分布在凸形坡及中坡以上地段,对土壤水分要求不高。而对土壤水分要求较高的树种均与坡形因子无显著关联,它们受坡形影响也不显著。

可见,树种空间分布对不同地形因子的响应,源于各树种在资源生态位上的分化,局域尺度内地形对光、温度、水分和养分等资源的再分配则是迎合了各树种对不同水热、养分条件的需求或偏好。因此,树种随地形发生的空间分布变化,实则

是二者围绕资源在供求关系上的权衡,其中树种在资源生态位上的分化是控制因素,而地形对资源的再分配是重要因素,在二者综合作用下,群落中各树种都拥有自己适宜的生存空间,它们对资源的竞争减弱,从而得以在群落中共存。

应用方差分析和多重比较方法对单一地形因子的树木密度进行差异显著性检验,可以在一定程度上判断出各树种对某类地形因子的偏好,如要进一步分析多个地形因子对树木分布的综合影响,则可结合主成分分析(PCA)、典范对应分析(CCA)等方法判断哪些是主要影响因子,哪些是次要影响因子,进而再深入探讨各树种对不同地形因素的响应机制。另外,本文仅对 $10\text{ m}\times 10\text{ m}$ 的样方地形因子进行了分析,若样方再减小或增大,样方地形性质可能发生变化,分析尺度及取样数量也有不同,其分析结果可能产生较大差异。因此,今后还可进一步结合不同尺度进行综合分析,有利于更全面地了解地形对树种分布的影响。

3.3 其它因素对树种分布格局的影响

基于树木密度的分布格局在一定程度上还受种群数量的影响,种群数量越大,越有可能为聚集分布,而种群数量多寡则直接与树种繁殖特性有关。以上方差分析结果表明样地中还有30个树种空间格局(其中18个呈聚集分布)与地形因子无显著相关,它们的分布更有可能受树种本身繁殖特性影响。如有些树种开花结实量大,天然更新能力强,个体数量多而种群密度大,极易形成聚集分布,如单叶常春木(*Merrillioanax listeri*)、多脉水东哥(*Saurauia polyneura*)、密花树(*Rapanea neriifolia*)等年年开花,年年结实,它们都呈聚集分布。那些呈随机分布的树种,在繁殖特性尤其在果实特征方面也可能各有其特殊性,如荷包山桂花(*Polygala arillata*)、大花桃叶珊瑚(*Aucuba grandiflora*)、少花莢蒾(*Viburnum oliganthum*)、聚果九节(*Psychotria morindoides*)的红色浆果易被鸟类取食,毛果猴欢喜(*Sloanea dasycarpa*)的种子具假种皮,高冬青(*Ilex excelsa*)、长尾冬青(*Ilex longecaudata*)的果实具革质内果皮,马樱花(*Rhododendron delavayi*)种子极小飘落时不易进入土壤,景东槭(*Acer jingdongense*)的翅果从母树(树体多高大挺

拔常突出于主林层之上)飘落时也不易进入土壤,它们因种子幸存较少或不易萌发而导致天然更新困难,在群落中个体数量较少而易形成随机分布。

参考文献:

- BUNYAVEJCHEWIN S, LAFRANKIE JV, BAKER PJ, et al, 2003. Spatial distribution patterns of the dominant canopy dipterocarp species in a seasonal dry evergreen forest in western Thailand [J]. *For Ecol Manag*, 175(1): 87-101.
- CAO M, ZHU H, WANG H, et al, 2008. Xishuangbanna tropical seasonal rainforest dynamics plot: Tree distribution maps, diameter tables and species documentation [M]. Kunming: Yunnan Science and Technology Press: 3-6.
- CHAI Y, MENG GT, ZHU H, et al, 2014. Tree species richness and abundance in a 4-ha plot in a mid-montane humid evergreen broad-leaved forest in Gaoligong Mountains of Yunnan province, China [J]. *J Food Agric Environ*, 12(2):1128-1134.
- CHAI Y, MENG GT, LI GX, et al, 2015. Structural characteristics and diversity of the tree species in the mid-montane humid evergreen broad-leaved forest in Gaoligong Mountains, Yunnan [J]. *J W Chin For Sci*, 44(2): 15-23. [柴勇, 孟广涛, 李贵祥, 等, 2015. 高黎贡山中山湿性常绿阔叶林树种结构及多样性特征 [J]. *西部林业科学*, 44(2): 15-23.]
- CONDIT R, ASTON PS, BAKER P, et al, 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species [J]. *Science*, 288(5470): 1414-1418.
- FU BQ, 2006. Experimental principle and method of ecology [M]. Beijing: Science Press: 91-101. [付必谦, 2006. *生态学实验原理与方法* [M]. 北京: 科学出版社: 91-101.]
- HE F, LEGENDRE P, LAFRANKIE JV, 1997. Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest [J]. *J Veg Sci*, 8(1): 105-114.
- HUTCHINSON TF, BOENER REJ, IVERSON LR, et al, 1999. Landscape patterns of understory composition and richness across a moisture and nitrogen mineralization gradient in Ohio (U. S. A) *Quercus* forests [J]. *Plant Ecol*, 144(2): 177-189.
- LAN GY, HU YH, CAO M, et al, 2008. Establishment of Xishuangbanna tropical forest dynamics plot: species compositions and spatial distribution patterns [J]. *J Plant Ecol*, 32(2): 287-298. [兰国玉, 胡跃华, 曹敏, 等, 2008. 西双版纳热带森林动态监测样地一树种组成与空间分布格局 [J]. *植物生态学报*, 32(2): 287-298.]
- LEWIS KJ, TREUMMER LM, THOMPSON RD, 2004. Incidence of tomentosus root disease relative to spruce density and slope position in south-central Alaska [J]. *For Ecol Manag*, 194(1-3): 159-167.
- LI CX, JIANG LN, SHAO Y, et al, 2005. *Biometrics* [M]. 3rd ed. Beijing: Science Press: 91-108. [李春喜, 姜丽娜, 邵云, 等, 2005. *生物统计学* [M]. 第3版. 北京: 科学出版社: 91-108.]
- LIHT, 1995. Introduction to studies of the pattern of plant population [J]. *Chin Bull Bot*, 12(2): 19-26. [李海涛, 1995. 植物种群分布格局研究概况 [J]. *植物学通报*, 12(2): 19-26.]
- LIU YY, JIN GZ, 2009. Influence of topography on coarse woody debris in a mixed broadleaved-Korean pine forest in Xiaoxing'an Mountains, China [J]. *Acta Ecol Sin*, 29(3): 1398-1407. [刘妍妍, 金光泽, 2009. 地形对小兴安岭阔叶红松林粗木质残体分布的影响 [J]. *生态学报*, 29(3): 1398-1407.]
- LUNDHOLM JT, LARSON DW, 2003. Relationships between spatial environmental heterogeneity and plant species diversity on a limestone pavement [J]. *Ecography*, 26(6): 715-722.
- MATHREW DP, 2001. Species spatial patterning in tropical forests [M]. Harvard University: 1-140.
- MCEWAN RW, LIN YC, SUN IF, et al, 2011. Topographic and biotic regulation of aboveground carbon storage in subtropical broad-leaved forests of Taiwan [J]. *For Ecol Manag*, 262(9): 1817-1825.
- MENG GT, CHAI Y, YUAN CM, et al, 2013. Community characteristics of the mid-montane humid evergreen broad-leaved forest in Gaoligong Mountains, Yunnan [J]. *Sci Silv Sin*, 49(3): 144-151. [孟广涛, 柴勇, 袁春明, 等, 2013. 云南高黎贡山中山湿性常绿阔叶林的群落特征 [J]. *林业科学*, 49(3): 144-151.]
- OLIVERO AM, HIX DM, 1998. Influence of aspect and stand age on ground flora of southeastern Ohio forest ecosystems [J]. *Plant Ecol*, 139(2): 177-187.
- OU YD, SU ZY, LI ZK, et al, 2011. Effects of topographic factors on the distribution patterns of ground plants with different growth forms in montane forests in North Guangdong, China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 22(5): 1107-1113. [区余端, 苏志尧, 李镇魁, 等, 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 [J]. *应用生态学报*, 22(5): 1107-1113.]
- PLOTKIN JB, CHAVE J, ASHTON PS, 2002. Cluster analysis of spatial patterns in Malaysian tree species [J]. *Am Nat*, 160(5): 629-644.
- PUNCHI-MANAGE R, GETXIN S, WIEGAND T, et al, 2013. Effects of topography on structuring local species assemblages in a Sri Lankan mixed dipterocarp forest [J]. *J Ecol*, 101(1): 149-160.
- QIN L, 2009. *Statistical ecology* [M]. Beijing: China Forestry Publishing: 42-60. [覃林, 2009. *统计生态学* [M]. 北京: 中国林业出版社: 42-60.]
- SEIDLER T, PLOTKIN JB, 2007. Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees [J]. *Plos Biol*, 4(11): 2132-2137.

- SHEN ZH, ZHANG XS, JIN YX, 2000. Gradient analysis of the influence of mountain topography on vegetation pattern [J]. *Chin J Plant Ecol*, 24(4), 430-435. [沈泽昊, 张新时, 金义兴, 2000. 地形对亚热带山地景观尺度植被格局影响的梯度分析 [J]. *植物生态学报*, 24(4), 430-435.]
- SILVERTOWN J, 2004. Plant coexistence and the niche [J]. *Trend Ecol Evol*, 19(11): 605-611.
- SONG YC, 2001. *Vegetation Ecology* [M]. Shanghai: East China Normal University Press: 173-176. [宋永昌, 2001. *植被生态学* [M]. 上海: 华东师范大学出版社: 173-176.]
- STERNER RW, RIBIC CA, SCHATZ GE, 1986. Testing for life historical changes in spatial patterns of four tropical tree species [J]. *J Ecol*, 74(3): 621-633.
- STEWART GH, ROSE AB, 1990. The significance of life history strategies in the developmental history of mixed beech (*Nothofagus*) forests, New Zealand [J]. *Vegetil*, 87(2): 101-114.
- TATENO R, TAKEDA H, 2003. Forest structure and tree species distribution in relation to topography-mediated heterogeneity of soil nitrogen and light at the forest floor [J]. *Ecol Res*, 18(5): 559-571.
- TOKUCHI N, TAKEDA H, YOSHIDA K, et al, 1999. Topographical variations in a plant-soil system along a slope on MtRyuoh, Japan [J]. *Ecol Res*, 14(4): 361-369.
- WIJESINGHE DK, JOHN EA, HUTCHINGS MJ, 2005. Does pattern of soil resource heterogeneity determine plant community structure? An experimental investigation [J]. *J Ecol*, 93(1): 99-112.
- ZHANG JT, 1998. Analysis of spatial point pattern for plant species [J]. *Chin J Plant Ecol*, 22(4): 344-349. [张金屯, 1998. 植物种群空间分布的点格局分析 [J]. *植物生态学报*, 22(4): 344-349.]
- ZHANG JT, 2004. *Quantitative ecology* [M]. Beijing: Science Press: 243-297. [张金屯, 2004. *数量生态学* [M]. 北京: 科学出版社: 243-297.]
- ZHANG ZH, HU G, ZHU JD, et al, 2011. Spatial heterogeneity of soil nutrients and its impact on tree species distribution in a karst forest of Southwest China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 35(10): 1038-1049. [张忠华, 胡刚, 祝介东, 等, 2011. 喀斯特森林土壤养分的空间异质性及其对树种分布的影响 [J]. *植物生态学报*, 35(10): 1038-1049.]
- ZHAO X, LIU YY, JIN GZ, 2013. Effects of topography on seedling regeneration in a mixed broadleaved-Korean pine forest in Xiaoxing'an Mountains, NorthEast China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 24(11): 3035-3042. [赵雪, 刘妍妍, 金光泽, 2013. 地形对阔叶红松林幼苗更新的影响 [J]. *应用生态学报*, 24(11): 3035-3042.]
- ZHAO X, XU LN, JIN GZ, 2015. Effects of topography on shrub regeneration in a mixed broadleaved-Korean pine forest in the Xiaoxing'an Mountains [J]. *J Chin Divers*, 23(6): 767-774. [赵雪, 徐丽娜, 金光泽, 2015. 地形对典型阔叶红松林灌木更新的影响 [J]. *生物多样性*, 23(6): 767-774.]