

地形对森林群落年龄及其空间格局的影响

胡志伟¹ 沈泽昊^{1*} 吕楠¹ 赵俊¹ 李道兴² 陈华³ 王功芳²

(¹ 北京大学环境学院生态学系 地表过程分析与模拟教育部重点实验室 北京 100871)

(² 湖北省宜昌市大老岭国家森林公园 湖北宜昌 443000) (³ 湖北省宜昌市林业勘测设计院 湖北宜昌 443000)

摘要 地形已被广泛认为是植被环境时空异质性的主要来源,但其对山地森林群落动态的影响及其机理仍不清楚。作者在三峡大老岭选取一块 200 m × 100 m 的常绿落叶阔叶林样地,在样地植物群落调查的同时,建立了 1:500 的数字高程模型,并利用树木年轮数据和分种的胸径-年龄幂函数模型,推算了全部 10 m × 10 m 单元样方的群落年龄。统计了样地群落的年龄结构及其代表种的构成特征,并利用多元回归结合方差分析方法分析了地形和生物因子对群落年龄结构的影响与途径。结果表明:1)幂函数模型很好地拟合了 16 个树种的胸径-年龄数量关系;2)样地内群落斑块的年龄介于 14~179 年,平均值在 95 年左右;3)代表样方群落年龄的树种共有 24 个,而前 5 种即在 68.5% 的样方中决定群落的年龄;4)回归分析表明群落年龄受到溪流影响指数、坡位、坡度、样方内受干扰木胸面积和树种生长指数等因素的显著影响。显示沟谷地表径流冲击和表土侵蚀等坡面过程带来的干扰明显影响群落发育过程的空间格局,具有不同生态习性树种的潜在年龄也限制了群落的现实年龄;5)地形主要通过控制地表干扰体系的时空分布和不同物种的选择性分布两方面而对群落动态与年龄产生影响。但由于生态格局自身的复杂性与随机性和分析方法带来的误差,使基于地形的群落年龄格局预测结果还存在较大的不确定性。

关键词 地形 常绿落叶阔叶混交林 群落年龄 空间格局 干扰 大老岭

IMPACTS OF TOPOGRAPHY ON THE SPATIAL PATTERN OF THE AGE OF FOREST COMMUNITY

HU Zhi-Wei¹, SHEN Ze-Hao^{1*}, LÜ Nan¹, ZHAO Jun¹, LI Dao-Xing², CHEN Hua³, and WANG Gong-Fang²

¹Department of Ecology, College of Environmental Sciences, and Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, Peking University, Beijing 100871, China, ²Dalaoling National Forest Park, Yichang, Hubei 443000, China, and ³Yichang Forest Inventory and Design Institute, Yichang, Hubei 443000, China

Abstract *Aims* Our objective is to assess the impacts of topography, a main source of spatial and temporal environmental heterogeneity, on the dynamics of mountain forest communities.

Methods We sampled a 200 m × 100 m plot of mixed evergreen broad-leaved and deciduous forest at Mt. Dalaoling in the Three Gorges Region of China using a 10 m × 10 m grid. We measured the topography and set up a digitalized elevation model with resolution of 1:500. We then took tree ring samples of 16 common tree species, fitted species specific diameter-age models and estimated community age in each of the 200 grids. Multivariate linear regression and ANOVA were applied to analyze the relationship between community age and habitat variables.

Important findings Power model successfully describes the quantitative relationship between *DBH* and age in all species. Community ages of the grids range from 14 to 179 years old, with a mean of 95 years old. The oldest individuals in the grids include 24 tree species, but the top 5 species make up the oldest individuals in 68.5% of the grids. Significant correlations exist between estimated community age and stream impact index, position, slope, sum of basal area of disturbed trees, and growth rate index, implying that soil erosion critically impacts community development, although species-specific potential age is a constraint of community age. We suggest that topography impacts on community age by controlling the spatial pattern of disturbance regime (by surface erosion), and habitat choice of species with diversified ecological strategies. However, our quantitative estimate of community age has considerable uncertainty due to the complexity of the object studied and

收稿日期:2006-05-25 接受日期:2006-12-08

基金项目:国家自然科学基金项目(30000024 和 30470313)

本文工作的树木年轮分析部分得到中国科学院植物研究所张齐兵研究员的大力帮助,野外工作得到宜昌市大老岭国家森林公园管理部门的大力支持

* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: shzh@urban.pku.edu.cn

the method applied.

Key words topography, mixed evergreen broad-leaved and deciduous forests, community age, spatial pattern, disturbance, Mt. Dalaoling

Watt(1947)指出植物群落是由处于不同阶段(Phase)的群落片断构成,这些片断在空间中散布,并沿进展或衰退的方向演替,构成格局与过程相联系的镶嵌体。Bormann和Likens(1979)根据对Hubbard Brook实验林的长期研究,再次提出植物群落是不同演替阶段的群落单元构成的流动镶嵌体(Shifting mosaic)。这种认识发展成为空间明确的(Spatially explicit)生态模型,结合尺度概念的考虑,用于解释和预测环境格局与生态过程的相互作用,被视为生态学范式的一次革新(Turner, 1989; Wu & Levin, 1994; Mladenoff & Baker, 1999; Gratzner *et al.*, 2004)。

但在多数情况下,获取大尺度上空间明确的环境和生物信息仍然面临着技术上的限制,对其动态的掌握则更加困难(Urban *et al.*, 2002)。因此,基于野外观测数据的群落-环境数量分析通常忽视样本的年龄差异,其隐含的假设是样方群落都处在一个同期的发育状态中。由于缺少环境和群落变化信息,隐藏了植物与其生物、非生物环境的相互作用和动态响应过程。其结果,植被数据中相当大比例的变异往往不能为一次测定的环境信息所解释(Borcard *et al.*, 1992; 沈泽昊等, 2000b; 王国宏和杨利民, 2001; Dimböck *et al.*, 2002)。

地形是不同尺度上环境时空异质性的重要来源。它不仅控制着基本生态因子,如光照、温度、水分和土壤养分等的空间格局,而且影响各种环境过程带来的干扰的频率与强度分布,因此对于植物群落的结构与动态具有指示意义(Swanson *et al.*, 1988; Formann, 1995)。在对异质空间内生态格局的分析和预测研究中,地形特征通常被当作替代指标,来克服对直接生境因子空间格局测度的困难(Whittaker, 1956; Austin *et al.*, 1984)。近10年来,地形信息的应用已经发展成一种常规途径(Franklin, 1995; Guisan & Zimmermann, 2000; 沈泽昊和赵俊, 2007)。地形对植被动态和生态过程影响的研究,也逐渐活跃起来(Carmel & Kadmon, 1999; Taylor & Skinner, 2003; Keeton & Franklin, 2004; 沈泽昊等, 2004; 邱扬等, 2004; Resler, 2006)。但在复杂地形中,关于地形特征与影响植物群落动态的其它因素之间的关系,以及地形特征对群落发育程度(如年

龄)的影响和指示能力等,我们仍然缺乏了解。

本文目的是探讨地形对山地森林群落动态的影响与机制。根据我们对一个常绿落叶阔叶混交林样地地形与植物群落的观测和实验数据,分析该群落的年龄特征,并具体探讨以下问题:1)群落年龄的地形格局;2)群落年龄的影响因素;3)地形对群落动态的影响及其途径。

1 取样和分析方法

1.1 研究区域和样地概况

观测样地设置在长江三峡之西陵峡北岸,湖北宜昌大老岭国家森林公园核心保护区内。关于大老岭地区的自然环境和植被生态状况见诸相关的研究(张全发等, 1990; 沈泽昊等, 2000a)。这一地区自20世纪50年代起归属宜昌市大老岭国营林场管辖,1995年建立国家级森林公园,在其核心区域保存了大片天然次生混交林,人为干扰不明显。

我们在森林公园核心区选取一片发育成熟的常绿落叶阔叶混交林群落,设置固定观测样地。垂直投影面积 $100\text{ m} \times 200\text{ m}$,海拔 $1\ 652 \sim 1\ 745\text{ m}$,样地的长边跨过一条沟谷。将样地划分为200个面积为 $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ 的样方,在每个样方4角建立定位标志。

1.2 取样和分析方法

1.2.1 DEM和地形特征分析

对样地测绘了比例尺1:500的地形图,对地形图进行数字化,建立1 m精度的数字高程模型。图1显示了与调查样方分辨率对应的($10\text{ m} \times 10\text{ m}$)栅格化地形图。

基于地形数据,利用ArcGIS9.0计算出每个 $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ 栅格的环境因子指标(表1)。

1.2.2 样地植物群落和干扰调查

对每个 $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ 样方中 $DBH \geq 2\text{ cm}$ 的活立木进行每木调查,确定其种类、坐标位置,测量胸围、高度。记录每个样方中灌木层和草本层的物种,统计和估测相应的多度(株数)、盖度。记录每一样方内 $DBH \geq 5\text{ cm}$ 的受干扰木,测量距基部1.3 m处的株围。根据状态分类为翻倒、枯立、折断、折枝。记录样地内出现的林隙,以椭圆简化描述,测量林隙的中心点坐标和长、短轴的长度和方向,并据此计算每

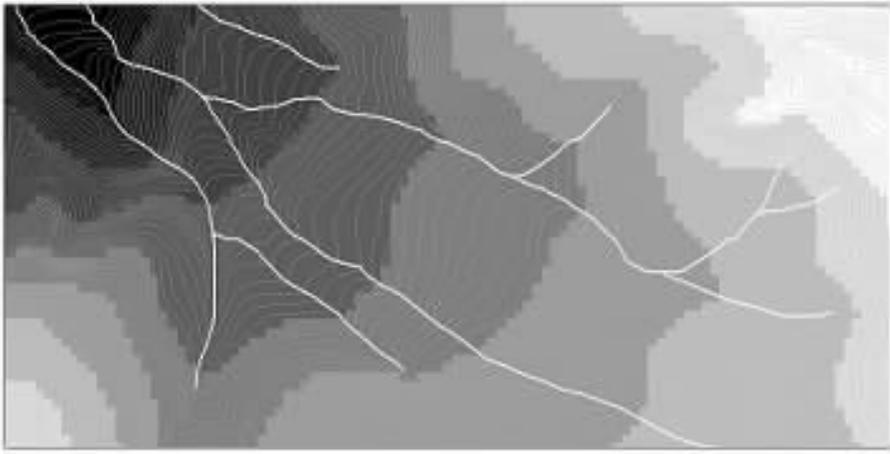


图 1 样地数字高程模型

Fig. 1 The digital elevation model of the sampling plot

表 1 样方地形指标定义

Table 1 Definitions of topographic indices of the plots

因子 Factor	定义 Definition	值域 Value range
海拔 Elevation (<i>elev</i>)	利用等高线图插值 Interpolation from contour	1 652 ~ 1 745 m
坡度 Slope angle (<i>slop</i>)	根据 ArcGIS9.0 中 Spatial analysis 模块的定义	5° ~ 49°
水平曲率 Plan curvature (<i>plan</i>)	According to the algorithms in the spatial analysis module of ArcGIS9.0	- 14.43 ~ 18.05
垂直曲率 Profile curvature (<i>prof</i>)		- 12.02 ~ 12.17
坡向 Slope aspect (<i>aspe</i>)	根据 ArcGIS9.0 和 Parker (1982) Follow ArcGIS9.0 and Parker (1982)	0° ~ 180°
坡位 Slope position (<i>posi</i>)		0 ~ 100
溪流影响 Stream impact (<i>si</i>)	<i>si</i> = 2 : 有溪流经过 Passed by stream ; <i>si</i> = 1 : 相邻 8 个栅格中至少 1 个有溪流经过 With at least one of 8 neighbors passed by stream ; <i>si</i> = 0 : 其它 Others	0, 1, 2

个样方林隙面积的百分比。

1.2.3 树芯取样和年轮测量

确定样地内种群数量较大、径级分布较宽的 16 个树种,随机选择健康立木,使用生长锥进行树芯取样,同时测量胸径。采取分径级取样的方法:每 5 cm 一个径级,每一径级取样不低于 6 个个体。对于生长缓慢的树种,相应增加每个径级内的取样数量。对于 $DBH \leq 5$ cm 的苗木,采用近地面主干伐断的方法取样,观测截面以获取年龄和株径数据。对取得的树芯进行打磨抛光处理,在显微镜下判读年轮数。

1.2.4 胸径-年龄关系建模和样方群落年龄重建

比较线性函数、幂函数和指数函数拟合的种群年龄-胸径关系模型。对所有种,幂函数模型: $DBH = \alpha(\text{Age})^\beta$ 的 r^2 最大,结果最优。16 个种的模型参数、方差分析和检验结果见表 2。16 个树种生长模型的方差分析均通过了 0.001 水平的 F 检验,模型参数均通过 t 检验。

以样方内最老的树木年龄来代表样方年龄,建立整个样地群落的年龄格局。由于样方面积仅为

10 m × 10 m,这种替代方法是合理的。具体步骤:

1) 选取各样方中胸径最大的 5 株树木,作为最大年龄的候选者。

2) 对属于上述 16 种的个体,利用模型估算其年龄。

3) 对其它 12 种树木,因为种群数量太少,不足以获得具有合理径级结构的树芯样本,故仅对最大胸径个体采集树芯,直接读出其年龄。

4) 比较候选树木的估算年龄,选择最大者代表样方群落年龄,最终共包括 24 种乔木。

1.2.5 树木生长指数

年龄-胸径关系的幂函数模型可以用于比较不同树种在群落中平均径生长速度,反映了物种生长竞争策略的差异。将 16 个树种年龄-胸径关系幂函数模型曲线在特定年龄(本文选择 170 龄)的胸径预测值由大到小的次序定义为其树木生长指数。

对于没有年龄-胸径关系模型的树种,根据对样地群落树种-生境关系的 CCA 排序结果(另文发表),并参考同一区域的相关研究(沈泽昊等,

表 2 样地群落主要树种胸径-年龄关系的幂函数模型
Table 2 The power models of age-diameter relationship for main tree species

种名 Species name	参数估计 Parameter estimation	t 检验 t -test		$n - 2$	模型回归分析的 F 检验 F test for ANOVA of models		
		t	Sig.		F	Sig.	
包石栎 <i>Lithocarpus cleistocarpus</i>	α	0.502	4.430	0.000	35	209.922	0.000
	β	0.918	14.489	0.000			
短柱桉 <i>Eurya loquaiana</i>	α	0.602	3.504	0.004	19	86.229	0.000
	β	0.711	9.286	0.000			
灯台树 <i>Cornus controversa</i>	α	1.241	4.872	0.001	25	164.531	0.000
	β	0.764	15.418	0.000			
华中樱桃 <i>Cerasus conradinae</i>	α	0.421	3.673	0.001	28	154.916	0.000
	β	1.017	11.712	0.000			
雷公鹅耳枥 <i>Carpinus fargesii</i>	α	0.436	6.466	0.000	32	487.684	0.000
	β	0.956	22.084	0.000			
亮叶桦 <i>Betula luminifera</i>	α	1.004	4.681	0.010	20	73.860	0.000
	β	0.814	14.617	0.000			
亮叶水青冈 <i>Fagus lucida</i>	α	0.533	3.769	0.001	29	151.011	0.000
	β	0.888	12.289	0.000			
米心水青冈 <i>Fagus engleriana</i>	α	0.681	3.946	0.001	29	146.283	0.000
	β	0.818	12.095	0.000			
青栲 <i>Cyclobalanopsis myrsinaefolia</i>	α	0.401	3.224	0.004	21	136.048	0.000
	β	0.976	11.664	0.000			
四照花 <i>Dendrobenthamia japonica</i> var. <i>chinensis</i>	α	0.564	3.787	0.001	27	128.606	0.000
	β	0.865	11.340	0.000			
锐齿槲栎 <i>Quercus aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	α	0.523	4.593	0.000	44	220.279	0.000
	β	0.921	14.842	0.000			

2000c) 从上述 16 种中选择生态位近似者(且系统关系尽可能相似),借用其模型指数。并通过上述规则模型借用推广到 24 个树种:雷公鹅耳枥(*Carpinus fargesii*)——千金榆(*C. cordata*)、坚桦(*Betula chinensis*);石灰花楸(*Sorbus folgneri*)——美脉花楸(*S. caloneura*);青栲(*Cyclobalanopsis myrsinaefolia*)——多脉青冈(*C. multinervis*);四照花(*Dendrobenthamia japonica* var. *chinensis*)——野茉莉(*Styrax japonica*)、毛肋杜鹃(*Rhododendron augustini*)、灯台树(*Cornus controversa*)——漆树(*Toxicodendron vernicifluum*)、化香(*Platycarya strobilaceae*)、水青树(*Tetracentron sinense*);亮叶水青冈(*Fagus lucida*)——武当木兰(*Magnolia sprengeri*)、吴茱萸五加(*Acanthopanax evodiaefolius*);短柱桉(*Eurya brevistyla*)——四川杜鹃(*Rhododendron sutchunense*) (破折号后面的物种为借用模型者)。

1.2.6 群落年龄影响因子的多元回归模型

根据用于代表样方年龄的树木分布,剔除 6 个指示木分布在样地边缘线上的样方,以消除边缘效应。因此,样本量 $n = 194$ 。采用多元线性回归模型结合方差分析(ANOVA),分析地形及其它因素对群

落年龄的影响。因为样方年龄分布基本符合正态分布(图 2),故在模型中直接以样方年龄(age)为因变

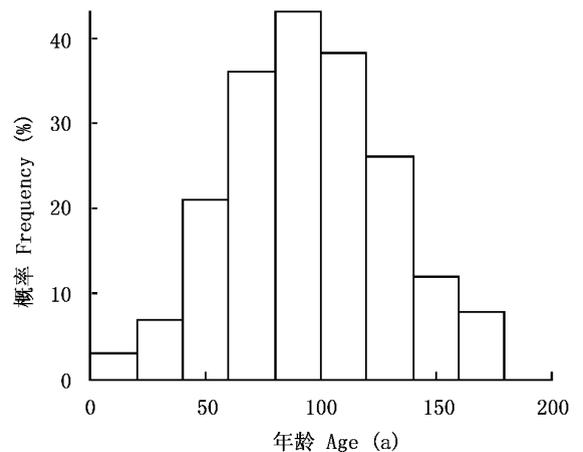


图 2 样方群落年龄的概率分布
Fig.2 Frequency distribution of plot age

量,包括以下几个方面的自变量:1)生长速率指数(Growth rate index, gri):按照图 2 显示的树木径生长速度从大到小的次序,分别赋予从小到大的正整数次序值 1~16;2)群落干扰:林隙面积占样方面积的

百分比 (Gap area ratio, *gar*, 取值 0 ~ 100) 样方中受干扰木胸高断面面积之和 (Disturbed-tree basal area, *dba*) 3) 环境因子 坡向、坡度、坡位、溪流影响指数、坡面的水平和垂直曲率 7 个地形指标 (表 1) 4) 空间因子 样方的 *x*、*y* 坐标, 以反映空间自相关的影响。

模型拟合、方差分析和统计检验均用 R2.3.1 软件完成。

2 实验结果

2.1 树种的年龄-胸径关系模型

从年龄-胸径模型拟合的曲线来看 (图 3), 在相同年龄情况下, 大叶杨 (*Populus lasiocarpa*)、灯台树、亮叶桦 (*Betula luminifera*)、华中樱桃 (*Cerasus conradinae*) 这几种阳性树种的径生长最快, 它们通常也是

群落次生演替中的先锋种。锥栗 (*Castanea henryi*)、茅栗 (*C. seguinii*) 这两种建群种的生长速度一开始居中, 但到达一定年龄后加速。这与其从群落演替中期开始占据林冠上层空间, 生长释放密切相关。群落稳定状态下, 一组以壳斗科为主优势种及其伴生种径生长速度处于中等位置, 彼此比较接近。其次序是: 青栲 > 锐齿槲栎 (*Quercus aliena* var. *acute-serrata*)、包石栎 (*Lithocarpus cleistocarpus*) > 雷公鹅耳枥 > 三桠乌药 (*Lindera obtusiloba*) > 亮叶水青冈 > 石灰花楸。米心水青冈 (*Fagus engleriana*) 具丛生习性, 生物生长量分散到多个分株, 因此单株测定的径生长速度值偏小。常见的林下伴生小乔木, 包括常绿的短柱柃和落叶的四照花径生长最慢, 这与它们处于冠层下部遮荫的群落地位相吻合。

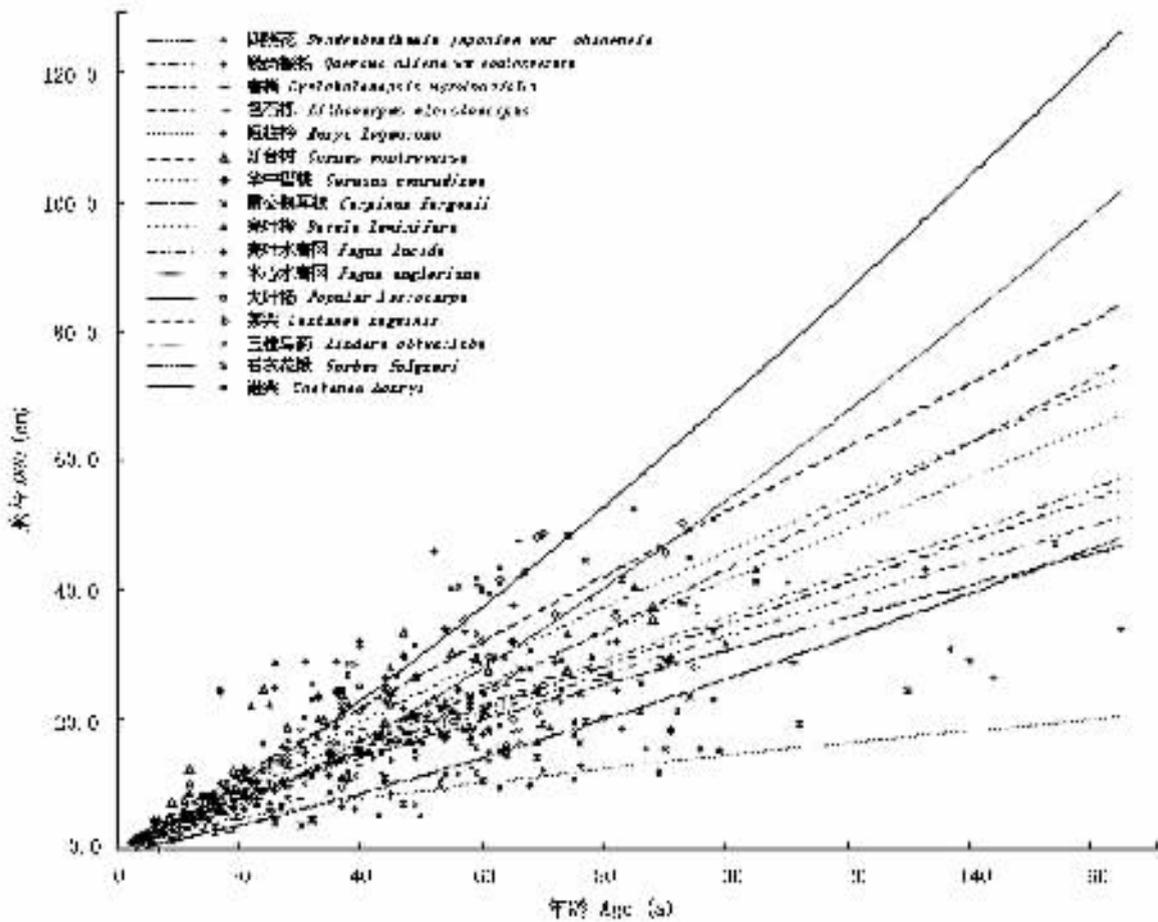


图 3 16 个树种的年龄-径生长幂函数模型
Fig.3 The power models for the age-diameter growth for the 16 tree species

2.2 群落年龄及其空间格局

利用前述算法得到的样方年龄统计结果见图 2。除一株位于样方边缘线之外 (*x* = -0.1 m) 的米

心水青冈达到 349 年之外, 200 个样方群落斑块的年龄介于 14 ~ 179 年之间, 平均样方年龄为 95 年。其中, 85% 的样方年龄在 50 ~ 150 年之间, 表明在物种

预期年龄与环境因素的共同影响下,群落的更新周期在 180 年左右。

迭加地形的样方群落年龄分布显示(图 4),总体上,样地中部群落样方年龄相对较年轻,以 100 年以下年龄群落为主;其地形对应于相对平缓的谷底部分,样地长边两侧样方年龄较大,对应的地形坡度较大、相对位置较高。另外,相同年龄级的样方往往邻接成片分布,显示了群落年龄格局的空间自相关性。其中,平缓沟谷部分的同龄级样方聚集程度高,

斑块面积较大,而陡坡地上的同龄级样方的聚积程度较轻,同龄斑块面积较小,即群落的年龄异质性较强。

2.3 样方最大年龄树种的频率和分布

成为样方中最大年龄个体的树种包括 24 种,在概率上高度集中于少数树种,其中前 3 种即占据了 48% 的样方。最大年龄个体的种类集中在属于壳斗科的群落优势种,包括分布频率前 10 种中的 5 种,总共占据了 63% 的样方(表 3)。

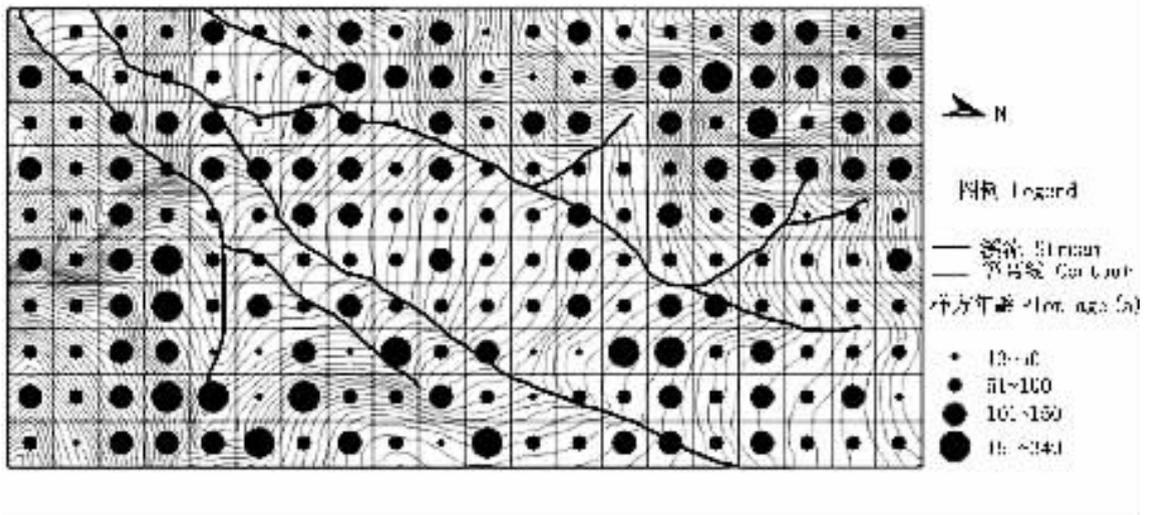


图 4 样地中样方群落年龄级的空间格局

Fig.4 Spatial pattern of age classes of community grids in plot

表 3 样地诸样方最大年龄树种统计

Table 3 Species demography of the oldest trees in the grids of the plot

种名 Specie name	频率 Frequency	年龄范围 Age rang	平均值 ± 标准偏差 Mean ± SD
米心水青冈 <i>Fagus engleriana</i>	33	14 ~ 169	106.2 ± 43.7
茅栗 <i>Castanea seguinii</i>	33	43 ~ 163	104.4 ± 23.1
锥栗 <i>Castanea henryi</i>	30	72 ~ 145	95.0 ± 16.2
锐齿槲栎 <i>Quercus aliena var. acuteserrata</i>	21	88 ~ 179	117.0 ± 26.4
三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>	20	15 ~ 144	88.8 ± 24.9
大叶杨 <i>Populus lasiocarpa</i>	9	50 ~ 78	61.4 ± 9.9
包石栎 <i>Lithocarpus cleistocarpus</i>	9	30 ~ 66	53.2 ± 10.0
亮叶桦 <i>Betula luminifera</i>	6	70 ~ 134	98.4 ± 28.0
石灰花楸 <i>Sorbus folgneri</i>	5	80 ~ 173	114.5 ± 36.3
雷公鹅耳枥 <i>Carpinus fargesii</i>	5	27 ~ 78	60.3 ± 20.6
青栲 <i>Cyclobalanopsis myrsinaefolia</i>	5	12 ~ 72	50.5 ± 24.3
亮叶水青冈 <i>Fagus lucida</i>	3	91 ~ 122	111.5 ± 11.7
灯台树 <i>Cornus controversa</i>	3	53 ~ 119	95.5 ± 36.6
漆树 <i>Toxicodendron vernicifluum</i>	3	20 ~ 77	40.1 ± 32.2
其它(10种) Others (10 species)	1 或(or) 2	24 ~ 169	

以代表样方年龄的个体统计,不同树种的年龄分布特征表明,群落优势种米心水青冈、锥栗、茅栗、锐齿槲栎、亮叶水青冈等具有最大的年龄期望值,稳定群落的主要伴生种三桠乌药、石灰花楸等年龄期望值也较大;阳性树种漆树、大叶杨和常绿种包石栎、青栲的平均最大年龄则很小。

不同种类的最大年龄个体在分布上有一定的共性(图5):米心水青冈多在湿润平坦的生境成为样方内最大年龄个体,短柱柃、四照花、包石栎、青栲和雷公鹅耳枥主要分布在坡度较大的阴坡;大叶杨、亮

叶桦、灯台树主要与低平湿润环境中的林隙生境有关,大多为林隙形成生境释放后迅速生长,作为先锋种占据冠层,锐齿槲栎、锥栗、茅栗作为样地中的主要优势种,在样地中分布比较连续,特别是在阳坡的上部优势更为明显。

2.4 群落年龄格局的影响因子分析

为了反映空间信息对环境因子效应的影响,比较包含或不包含样方三维坐标的两个模型。模型参数估计和 *t* 检验结果见表4。利用方差分析对模型整体的 *F* 检验见表5。

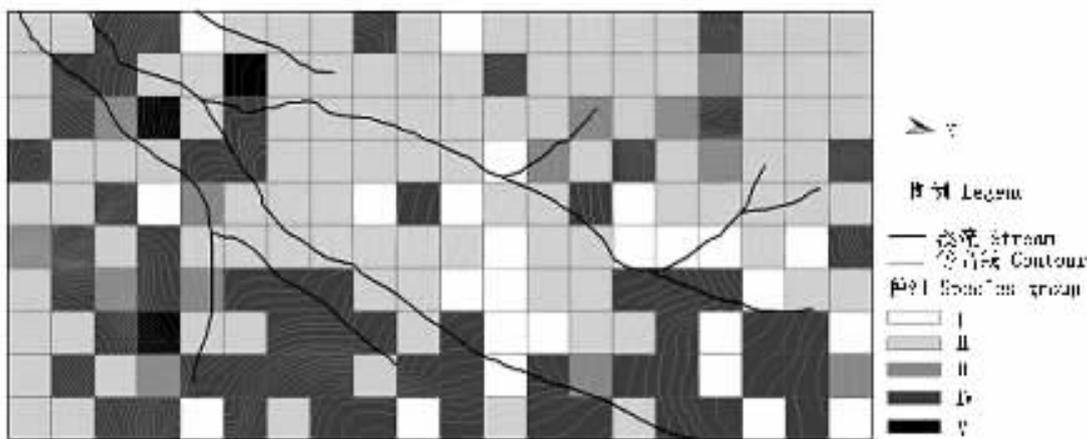


图5 群落最大年龄个体树种分布图

Fig.5 The pattern of maximum-age species in the grids of the plot

表4 两种多元回归模型的参数分析和 *t* 检验

Table 4 Coefficients analysis and *t*-test of two multiple regression models

参数 Coefficient	估计 Estimation		标准误 SE		<i>t</i>		<i>p</i>	
	M1	M2	M1	M2	M1	M2	M1	M2
截距 Intercept	260.7	409.2	265.7	571.3	0.981	0.716	0.328	0.475
<i>si</i>	-126.5	-12.88	4.719	4.938	-2.681	-2.609	0.008**	0.0099**
<i>posi</i>	0.188	0.193	0.078	0.791	2.409	2.434	0.017*	0.016*
<i>slop</i>	0.531	0.451	0.249	0.293	2.130	1.540	0.035*	0.125
<i>dba</i>	-0.0004	-0.0004	0.0002	0.0002	-2.011	-1.996	0.046*	0.047*
<i>gri</i>	1.073	1.162	0.567	0.598	1.891	1.943	0.060*	0.054*
<i>gar</i>	-0.110	-0.112	0.083	0.084	-1.319	-1.338	0.189	0.182
<i>aspe</i>	0.861	0.087	0.083	0.090	1.041	0.961	0.299	0.338
<i>prof</i>	134.2	148.2	531.9	535.2	0.252	0.277	0.801	0.782
<i>plan</i>	-129.9	-143.6	531.3	534.6	-0.244	-0.269	0.807	0.789
<i>elev</i>		0.265		0.336		0.790		0.430
<i>Y</i>		0.061		0.112		0.543		0.588
<i>X</i>		-0.023		0.098		-0.234		0.815

*** : *p* < 0.001 ** : *p* = 0.001 ~ 0.01 * : *p* = 0.01 ~ 0.05 其它 Others : *p* = 0.05 ~ 0.1 *dba* : 受干扰木断面积 Disturbed-tree basal area
gar 林隙面积比 Gap area ratio *gri* 树种生长速率指数 Growth rate index *aspe*、*elev*、*plan*、*posi*、*prof*、*si*、*slop* : 见表1 See Table 1

表 5 两个模型的方差分析和 F 检验
Table 5 ANOVA and F test on two regression models

模型 Model	残差 Residual SE	自由度 df	变量数 No. of variables	R^2	F	p
1	32.07	181	10	0.160 8	3.136	0.000 57
2	32.22	178	13	0.162 2	2.651	0.002 05

$\ln(\text{formula} = \text{age} \sim \text{gri} + \text{gar} + \text{dba} + \text{slop} + \text{aspe} + \text{posi} + \text{plan} + \text{prof} + \text{si}, \text{data} = \text{plotage})$ (1)

$\ln(\text{formula} = \text{age} \sim x + y + \text{elev} + \text{gri} + \text{gar} + \text{ba} + \text{slop} + \text{aspe} + \text{posi} + \text{plan} + \text{prof} + \text{si}, \text{data} = \text{plotage})$ (2)

对模型参数估计及其 t 检验表明(表 4), x 、 y 和海拔(Elevation, elev) 在两个模型中均不显著, 它们加入与否对除截距之外的其它参数的估计值影响不大。两个模型中溪流影响指数(Stream impact, si) 都在 $p < 0.001$ 的水平上高度显著; 其次是和样方坡位(Slope position, posi) dba 都在 $0.01 \sim 0.05$ 的水平上显著; gri 也是接近显著的。当模型不包含空间位置变量时, 样方坡度也在 $0.01 \sim 0.05$ 的水平上显著。 gar 与 dba 样方反映干扰强度, 但表现不明显; 坡面水平和垂直曲率均不显著。

参数估计值的正负表明, 群落年龄与群落中受干扰程度负相关, 受到强烈干扰的群落年龄小; 生长速度慢的优势树种对应的群落年龄较大; 受溪流影响越小、坡位越高、坡度越大(山脊和凸坡), 群落年龄越大。

两个模型整体都高度显著地通过了 F 检验(表 5), 分别解释了样方数据中 16.08% 和 16.22% 的变

化。 R^2 表明样方三维空间位置信息对模型的影响不大, 但这只表明群落年龄不存在整个样地尺度(x 0 ~ 200, y 0 ~ 100) 的变化趋势, 并不能排除空间因素在其它尺度上对格局的影响, 和环境因子的空间自相关格局对群落格局的影响。

2.5 地形与其它因素的相关性

模型变量之间的相关系数反映了群落生境与结构之间的相互作用(表 6)。

1) gri 属于物种的内在生物属性, 与生境(地形) 因子没有因果关系。

2) 林冠空隙与地形特征关系较密切, 分别与水平曲率、坡度和溪流影响指数显著或接近显著相关。 dba 只与坡向存在接近显著的相关性, 但 gar 与坡度高度显著相关。

3) X 、 Y 、 elev 分别是样方的三维空间坐标。尽管在回归模型中均不显著, 但分别与多个地形和群落结构指标之间存在显著相关性, 表明地形和群落结构的自相关格局的存在。

4) 从 prof 、 plan 和 si 指数之间高度显著的相关性可以看出, 这几个指标主要反映了地形表面过程的强度。而坡向、坡度是相对独立的因素。

表 6 样方地形变量与其它生境因子之间的相关系数矩阵

Table 6 The matrix of partial correlation coefficients between grid age and the interpretive variables after controlling the spatial factors (X , Y , elev)

dba	gar	aspe	slop	posi	plan	prof	si	p
X	0.030	0.193**	0.372***	-0.362***	0.162*	0.024	-0.054	-0.191**
Y	-0.005	0.024	-0.006	0.265***	-0.01	-0.052	0.008	0.063
elev	-0.036	0.100	0.030	-0.101	0.372***	0.151*	-0.202***	-0.437***
gri	0.058	0.035	-0.093	0.120	-0.025	-0.041	0.061	0.090
dba		0.115	0.135*	-0.063	0.040	0.045	0.018	-0.033
gar			0.094	-0.126*	-0.089	-0.144*	0.107	0.120*
aspe				-0.464***	-0.18*	-0.104	0.004	0.177*
slop					0.145*	0.09	0.081	-0.027
posi						0.619***	-0.565***	-0.644***
plan							-0.616***	-0.456***
prof								0.418***

*** : $p < 0.001$ ** : $p = 0.001 \sim 0.01$ * : $p = 0.01 \sim 0.05$ 其它 Others : $p = 0.05 \sim 0.1$ dba 、 gar 、 gri : 见表 4 See Table 4 aspe 、 elev 、 plan 、 posi 、 prof 、 si 、 slop : 见表 1 See Table 1

3 讨论

植物群落发育过程可以归结为干扰破坏现有植被和植被更新林隙郁闭两个过程的综合(Watt, 1947; Bormann & Likens, 1979; Pickett & White, 1985)。群落中任何一个斑块的年龄就处在这个升降循环的某一阶段。作为遗传习性的物种潜在寿命和环境中的生物、非生物因子的影响,将共同决定植物个体和群落的现实年龄。问题在于不同因素的影响大小及彼此之间的相互关系。

数据分析结果表明,群落年龄与自然干扰过程关系最为密切。*si*、*posi* 和 *dba* 分别从不同角度反映了这一影响因素。更确切地讲,首先是低坡位、溪流附近的地表径流冲蚀和地表沉积物的侵蚀搬运过程阻碍了树木的更新。相对频繁的干扰事件甚至使群落长期处于幼年状态;其次,不同成因的树木死亡(特别是大树)都会中断群落的发育,使其回到演替早期。在数据中,代表群落年龄的是干扰后的更新苗或更新前的苗木。

坡度和坡位都是显著影响树木年龄的因素。数据表明两者具有正相关关系,即坡位越高,坡度越大,这往往是山地地貌发育中期的小地形特征(邹豹君, 1985)。对不同山地森林群落的相关研究发现,中上坡位的群落结构更稳定、更成熟(Hara *et al.*, 1996)。部分原因在于中上坡位地下水位低,适应这类生境的树木根系垂直发育,抗倒伏性强。相反,低坡位沟谷生境因地下水位高、土壤较疏松,适应这类生境的树种根系浅而平铺,稳定性差,生长快而材质较疏松,因此易受机械干扰的损害(Chen *et al.*, 1997; Yanagisawa & Fujita, 1999)。

另外,植物个体的寿命取决于该物种的潜在寿命阈值。不同物种在生长速度与潜在寿命之间存在

权衡(Trade-off)的生态对策,生长速度快通常寿命较短(先锋种),生长速度慢则寿命较长(耐荫种)(Kobo *et al.*, 1995)。因此,胸径生长速度的相对值对群落年龄的影响实际上反映了不同树种潜在寿命的差异。尽管潜在寿命是物种的遗传属性,与现实生境无关,但具有不同潜在寿命的物种对生境的选择则受到地形的影响。如生长迅速的先锋种大叶杨和亮叶桦等通常能够抢占地表侵蚀过程中在沟谷低地形成的光照、水分充足的空白生境上,而石灰花楸和亮叶水青冈等耐荫种类则通常能在(对应于不同地形的)较成熟的林下更新。

从本文数据和相关研究可以推断,地形变化对于森林群落的年龄具有显著的影响。其机制可能存在于直接和间接两方面。前者包括不同地形部位对应的水文、地貌过程强度和频率不同,从而形成不同频率和强度分布的干扰体系,如低坡位的径流冲刷、陡坡的滑坡和崩塌较为频繁等。间接的方面包括植物对不同地形部位水土条件形成形态、生理适应,如根系、材质差异等;另外,不同传播和更新策略的树种对与地形相关的更新生态位会有不同的选择。

尽管对这一群落年龄的影响因素考虑比较全面,分析也显示了年龄与上述变量的显著相关性。但所采用的指标仅解释了约 16% 的年龄变化,即用上述模型还不能很好地预测群落年龄的分布。原因在哪里?

由于本文的年龄是采用胸径-年龄回归模型结合胸径测量值推算的,为了估计模型带来的误差,我们直接对胸径测量值与上述变量进行回归分析。结果表明(表 7),还是同样的变量控制着群落的发育,但是能解释的变化量达到 34% ($R^2 = 0.3471$, $F_{10,181} = 8.699$, $p = 2.779e-12$)。

此外,利用单株树木的年龄代替群落的年龄同

表 7 胸径-因子回归模型的参数分析和 *t* 检验
Table 7 Coefficients analysis and *t*-test of DBH-habitat factor regression model

参数 Coefficients	估计 Estimation	标准误 SE	<i>t</i>	<i>p</i>
截距 Intercept	172.2	302.6	0.569	0.570
<i>gri</i>	-5.251	0.646	-8.129	6.77e-14***
<i>slop</i>	0.699	0.284	2.462	0.015*
<i>posi</i>	0.207	0.089	2.332	0.021*
<i>si</i>	-10.400	5.373	-1.935	0.055
<i>dba</i>	-0.00035	0.0002	-1.753	0.081

posi、*si*、*slop*: 见表 1 See Table 1 *dba*: 见表 4 See Table 4

样存在着误差,考虑到该代表木在样方中的具体位置也各有不同,这些误差和不确定性也会降低模型的准确性。

本文利用测绘的样地数字高程模型推算样方单元的各个地形特征指标,所采用的基本计算单元(空间分辨率)为 2 m。根据计算实验比较,这是对样方地形变化最理想的估算尺度。但地形变化的尺度本身并非单一,而是连续变化的。因此地形数据提取的尺度、地形变化的实际尺度、以及植物对生境变化产生响应的特征尺度都是不同的。这些因素必然给预测模型带来不确定性。

随机过程是群落生态内在属性的一部分(Hubbell 2005)。尽管上述分析足以反映地形及其它因子对样方植物群落年龄及其空间格局的影响与机理,但对异质地形中植物群落年龄的预测仍面临对象本身的复杂性和方法的局限,今后的工作将有待于两方面的深入研究。

参 考 文 献

- Austin MP, Cunningham RB, Fleming PM (1984). New approaches to direct gradient analysis using environmental scalars and statistical curve-fitting procedures. *Vegetatio*, 55, 11 – 27.
- Borcard D, Legendre P, Drapeau P (1992). Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73, 1045 – 1055.
- Bormann FH, Likens GE (1979). *Pattern and Process in a Forested Ecosystem*. Springer-Verlag, New York, 23.
- Carmel Y, Kadmon R (1999). Effects of grazing and topography on long-term vegetation changes in a Mediterranean ecosystem in Israel. *Plant Ecology*, 145, 243 – 254.
- Chen Z, Hsieh C, Jiang F, Hsieh T, Sun I (1997). Relations of soil properties to topography and vegetation in a subtropical rain forest in southern Taiwan. *Plant Ecology*, 132, 229 – 241.
- Dirnböck T, Hobbs RJ, Lambeck RJ, Caccetta PA (2002). Vegetation distribution in relation to topographically driven processes in southwestern Australia. *Applied Vegetation Science*, 5, 147 – 158.
- Formann RTT (1995). *Land Mosaics: the Ecology of Landscapes and Regions*. Cambridge University Press, Cambridge, 69.
- Franklin J (1995). Predictive vegetation mapping: geographical modeling of biospatial patterns in relation to environmental gradients. *Progress in Physical Geography*, 19, 474 – 499.
- Gratzer G, Canham C, Dieckmann U, Fischer A, Iwasa Y, Law R, Lexer MJ, Sandmann H, Spies TA, Splachtna BE, Szwagrzyk J (2004). Spatio-temporal development of forests—current trends in field methods and models. *Oikos*, 107, 3 – 15.
- Guisan A, Zimmermann NE (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135, 147 – 186.
- Hara M, Hirata K, Oono K (1996). Relationship between micro-landform and vegetation structure in an evergreen broad-leaved forest on Okinawa Island, S-W. Japan. *Natural History Research*, 4, 27 – 35.
- Hubbell SP (2005). Neutral theory in community ecological and hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology*, 19, 166 – 172.
- Keeton WS, Franklin JF (2004). Fire-related landform associations of remnant old-growth trees in the southern Washington Cascade Range. *Canadian Journal of Forest Research*, 34, 2371 – 2381.
- Kobo RK, Pacala SW, Silander JA, Canham CD (1995). Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. *Ecological Applications*, 5, 517 – 532.
- Mladenoff DJ, Baker WL (1999). Development of forest and landscape modeling approaches. In: Mladenoff DJ, Baker WL eds. *Spatial Modeling of Forest Landscape Change: Approaches and Applications*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 1 – 13.
- Parker AJ (1982). The topographic relative moisture index: an approach to soil moisture assessment in mountain terrain. *Physical Geography*, 3, 160 – 168.
- Pickett STA, White PS (1985). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, New York, 153.
- Qiu Y (邱扬), Fu BJ (傅伯杰), Wang J (王军), Chen LD (陈利顶) (2004). Spatiotemporal variability of the soil erosion and its relations to the influencing factors on the Loess Plateau, China. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, 24, 1871 – 1877. (in Chinese with English abstract)
- Resler LM (2006). Geomorphic controls of spatial pattern and process at alpine treeline. *The Professional Geographer*, 58, 124 – 138.
- Shen ZH (沈泽昊), Jin YX (金义兴), Zhao ZE (赵子恩), Wu JQ (吴金清), Huang HD (黄汉东) (2000a). A study on the classification of forest communities of Dalaoling region at the Three Gorges. *Wuhan Journal of Botany (武汉植物学研究)*, 18, 99 – 107. (in Chinese with English abstract)
- Shen ZH (沈泽昊), Zhang XS (张新时), Jin YX (金义兴) (2000b). The spatial pattern and topographic interpretation of the forest vegetation at Dalaoling region in the Three Gorges. *Acta Botanica Sinica (植物学报)*, 42, 1089 – 1095. (in Chinese with English abstract)
- Shen ZH (沈泽昊), Zhang XS (张新时), Jin YX (金义兴) (2000c). An analysis of the topographic patterns of the chief

- woody species at Dalaoling Mountain in the Three Gorges region. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 24, 581 – 587. (in Chinese with English abstract)
- Shen ZH (沈泽昊), Lü N (吕楠), Zhao J (赵俊), Li DX (李道兴), Wang GF (王功芳) (2004). The topographic pattern of seed rain of a mountain mixed evergreen and deciduous forest community. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 24, 1981 – 1987. (in Chinese with English abstract)
- Shen ZH (沈泽昊), Zhao J (赵俊) (2007). Prediction of the spatial patterns of species richness based on the plant-topography relationship: an application of GAMs approach. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 27, 953 – 963. (in Chinese with English abstract)
- Swanson FJ, Kratz TK, Caine N, Woodmansee RG (1988). Landform effects on ecosystem patterns and processes. *BioScience*, 38, 92 – 98.
- Taylor AH, Skinner CN (2003). Spatial patterns and controls on historical fire regimes and forest structure in the Klamath Mountains. *Ecological Applications*, 13, 704 – 719.
- Turner MG (1989). Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20, 171 – 197.
- Urban DL, Goslee S, Pierce KB, Lookingbill TR (2002). Extending community ecology to landscapes. *Ecoscience*, 9, 200 – 212.
- Wang GH (王国宏), Yang LM (杨利民) (2001). Gradient analysis and environmental interpretation of woody plant communities in the middle section of the northern slopes of Qilian Mountain, Gansu, China. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 25, 733 – 740. (in Chinese with English abstract)
- Watt AS (1947). Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*, 35, 1 – 22.
- Whittaker RH (1956). Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs*, 26, 1 – 80.
- Wu J, Levin SA (1994). A spatial patch dynamic modeling approach to pattern and process in an annual grassland. *Ecological Monographs*, 64, 447 – 464.
- Yanagisawa N, Fujita N (1999). Different distribution patterns of woody species on a slope in relation to vertical root distribution and dynamics of soil moisture profile. *Ecological Research*, 14, 165 – 177.
- Zhang QF (张全发), Zheng Z (郑重), Jin YX (金义兴) (1990). Studies on the forest succession in Dalao Ridge, Hubei Province. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学报), 14, 110 – 119. (in Chinese with English abstract)
- Zou BJ (邹豹君) (1985). *Principles of Local Geomorphology* (小地貌学原理). The Commercial Publisher, Beijing, 219. (in Chinese)

责任编辑:张齐兵 责任编辑:张丽赫