

帽儿山天然次生林内主要木本植物 空间格局及更新特点

舒 兰 刘兆刚* 董灵波

(东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040)

摘 要 基于帽儿山次生林 1 hm² 样地的调查数据, 将林分分为幼苗(树高 $H < 30$ cm)、幼树(H 在 30~130 cm 或 $H > 130$ cm 同时胸径 $DBH < 5$ cm)、中树(DBH 5~10 cm)、大树($DBH \geq 10$ cm) 4 个大小级, 运用 O-ring 点格局分析方法, 分析帽儿山地区次生林内主要木本植物整体及树种人工补植红松、三大硬阔(水曲柳、胡桃楸、黄菠萝), 以及榆树的各大小级空间格局及其关联性, 探讨该地区次生林更新演替动向, 为该地区森林的可持续经营提供依据。结果表明: 样地内更新幼苗 2894 株·hm⁻², 幼树 3337 株·hm⁻², 林分整体更新情况一般。对林分整体而言, 幼苗分别与大树、中树和幼树在 0~25 m、0~15 m、0~40 m 的空间尺度上呈显著正相关, 而在其余尺度上均呈显著负相关; 幼树与大树、中树分别在 0~15 m、0~25 m 空间尺度上呈显著正相关, 而在其余尺度上无显著关联; 大树与中树则在所有尺度上均无相关性。对林分内优势树种而言, 红松大树与幼树在所有尺度上主要呈负相关, 而三大硬阔、榆树大树与幼树均以不相关为主。人工补植红松幼树与三大硬阔及榆树的各大小级在研究尺度上表现为以负相关为主, 三大硬阔和榆树幼树与其他优势种各大小级只在 20 m 尺度内呈现负相关; 三者两两之间在中树及大树阶段在 20 m 以上的尺度均不相关。帽儿山天然次生林还处于演替的进程当中, 在今后的森林资源管理过程中, 应当采取积极的人工干预措施促进林分更新, 并适时对不合理的空间格局进行调整。

关键词 天然次生林; 幼苗幼树; 空间格局; 更新; 森林经营

Spatial pattern and regeneration characteristics of main woody species in natural secondary forest in Maoershan, Northeast China. SHU Lan, LIU Zhao-gang*, DONG Ling-bo (*School of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China*).

Abstract: Based on the survey data from a 1 hm² plot of the second forest in Maoershan, we divided the stand into four size degrees, including seedlings (tree height $H < 30$ cm), saplings (H 30–130 cm or $H > 130$ cm meanwhile $DBH < 5$ cm), medium trees (DBH 5–10 cm) and big trees ($DBH \geq 10$ cm). The spatial pattern and spatial association of all woody plants and three dominant tree species in four size degrees, as well as the basic forest regeneration, were chosen as study objects, to explore the renewal trend and provide theoretical basis for the sustainable forest management. The O-ring point pattern analysis method was used to analyze the spatial distribution and spatial association. The dominant trees were planted *Pinus koraiensis* and three common broadleaved tree species (*Fraxinus mandshurica*, *Juglans mandshurica*, *Phellodendron amurense*), and *Ulmus pumila*. The results showed that the regeneration of the stand was quite common, with 2894 seedlings·hm⁻² and 3337 saplings·hm⁻². For the whole forest, the seedlings in the stand were positively associated with large trees and medium trees and saplings respectively at the scales of 0–25 m, 0–15 m and 0–40 m, and negatively associated at the subsequent scales. The saplings were positively associated with large trees and medium trees at 0–15 m, 0–25 m respectively, and had no significant association at the subsequent scales. Medium trees showed no significant association with big trees at all the

本文由大兴安岭次生林抚育更新技术研究与示范项目(2017YFC0504103)、黑龙江省森林可持续经营试验示范区建设项目(201522-2)资助。This work was supported by the Research and Demonstration of Natural Secondary Forest Tending and Regeneration Technology in Great Xing'an Mountains (2017YFC0504103), and the Sustainable Forest Management Demonstration of Heilongjiang Province (201522-2).

2018-07-22 Received, 2019-03-07 Accepted.

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lzg19700602@163.com

scales. For the dominant trees, the saplings and seedlings of *Pinus koraiensis* showed negative association at the scale of 0–40 m, while the saplings and seedlings of the three common broadleaved tree species or *Ulmus pumila* were mainly non-associated. There was a negative association between the saplings of *Pinus koraiensis* and each size degree of the three common broadleaved tree species or *Ulmus pumila* at most scale, whereas saplings of the three common broadleaved tree species and *Ulmus pumila* showed a negative association with non-conspecies only at 0–20 m scale. In the medium and large size degrees, there was no significant association between each two of the three dominant tree species at the scale above 20 m. The secondary forest in Maoershan is still under the process of succession. During the process of forest resource management, measures should be taken to promote the renewal, and the unreasonable spatial pattern should be adjusted in time.

Key words: natural secondary forest; seedling and sapling; spatial pattern; regeneration; forest management.

森林更新是森林生态系统繁衍恢复的手段和过程^[1].良好持续的天然更新是森林可持续经营的前提,木本植物幼苗幼树的数量、种类将直接影响森林群落内植物种群的数量、分布格局及结构动态,并最终影响森林群落演替进程^[2].植物种群空间分布格局是指个体在水平空间的配置分布状况,种群空间格局反映了环境变化、各种干扰、竞争作用、生活史策略以及森林更新等各种因子的综合作用,是森林群落发展的重要因素^[3–4].对种群空间分布格局的研究不仅可以了解种群的空间分布特点,同时还可以根据格局的变化及关联性强弱波动推演群落的发展变化趋势,从而探讨群落内物种共存的机制,推断森林群落的演替发展方向^[5–7].

点格局分析方法能够全面有效、多角度地反映种群空间分布格局,在森林空间分布格局研究中广为应用.Cordero 等^[8]通过 O-ring 点格局分析方法对秘鲁 4 个林分空间分布格局及更新进行了研究,发现当地森林中幼苗空间分布格局与大树空间分布格局呈正相关.Mcdonald 等^[9]运用 Ripley $K(d)$ 点格局分析方法对北美东部栎类槭类混交林进行研究,发现其林分空间分布格局受时间变化、环境异质性、干扰等各种因素影响,种群空间分布格局动态变化明显,物种组成优势种也会随格局的动态变化而变化.Gray 等^[10]研究发现,尽管竞争并不一定引起死亡,竞争引起死亡的前提是林分密度足够大,且观测时间足够长,但从幼苗幼树到大树空间格局的转变群落内竞争的存在提供了有力证据.O-ring 函数是在 Ripley K 函数和 Mark 相关函数的基础上发展起来的,能够有效消除 Ripley K 的积累效应^[11].张健等^[12]、赵中华等^[13]分别应用 O-ring 点格局分析方法研究了长白山阔叶红松林中红松(*Pinus koraiensis*)和紫椴(*Tilia amurensis*)的空间格局及关联性,2

种类型阔叶红松林中优势种群空间分布格局及其关联性.而对于同属长白植物区系的帽儿山,点格局分析方法在其林分空间格局的研究中还不多见,目前仅见吴文娟等^[14]采用 Ripley K 点格局分析方法对帽儿山次生林中水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)种群的空间分布格局进行了研究.王义弘^[15]在 20 世纪 80 年代中期对帽儿山次生林更新和演替做了系统的总结和说明,经过几十年的发展,帽儿山森林群落演替进入了新的阶段.

帽儿山地区植被属长白植物区系,原地带性顶极群落为阔叶红松林,原始植被在 20 世纪三四十年代遭到破坏后,经封山育林形成东北地区典型的天然次生林.这些次生林的组成树种中也包括一些原顶极群落中的植物种,而这些原生植物种具有很高的生态经济价值,并在长期演替进程中顽强努力地恢复着其原有地位^[16].生态系统内木本植物幼苗的成功建立对于原有植物种继续保持优势或者新植物种群进入森林生态系统具有重要作用,并且影响着林分上层树种的组成和空间分布格局,对森林的结构和组成至关重要^[17].以往对帽儿山次生林更新及空间格局的研究中均忽略了树高低于 30 cm 的幼苗,缺乏对幼苗格局动态的认识.本研究在野外调查时,将 30 cm 以下的幼苗全部纳入调查范围,记录其种名、地径、状态、坐标等信息,从而在后续分析中可以进一步分析其空间格局,补充对当地森林幼苗的具体认知.通过 O-ring 点格局分析方法对帽儿山次生林木本植物主要树种(组)各大小级树木空间分布格局及关联性进行研究,以期揭示帽儿山天然次生林内幼苗、幼树更新组成与数量特征,木本植物整体各大小级空间格局与关联性,林内天然更新主要树种与人工补植红松空间关联性,为深入理解帽儿山天然次生林内主要物种共存机制以及人工补植对

林分整体格局的影响奠定基础.同时,本研究对科学指导当地“栽针保阔”经营措施的具体实践也具有重要的理论和实践意义.

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

本研究在东北林业大学帽儿山实验林场进行.该地区位于 $45^{\circ}20'—45^{\circ}25'N$, $127^{\circ}30'—127^{\circ}34'E$.平均海拔300 m,年均温 $2.7^{\circ}C$,年均降水量720 mm.属温带大陆性季风气候,地带性土壤为暗棕壤.植被属长白植物区系,原始地带性顶极群落为阔叶红松林,经过反复干扰和破坏演替成为天然次生林相^[14–16,18].其主要树种有白桦(*Betula platphylla*)、山杨(*Populus davidiana*)、水曲柳、黄菠萝(*Phellodendron amurense*)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*)、色木槭(*Acer mono*)、椴树(*Tilia tuan*)、榆树(*Ulmus pumila*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)等,以及人工栽植的红松、落叶松(*Larix olgensis*)等.

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置及种群大小级划分 于2017年7月野外实地踏查,选取帽儿山典型次生林设立样地,样地面积大小为 $100\text{ m}\times 100\text{ m}$.采用相邻格子法将样地划分成100个 $10\text{ m}\times 10\text{ m}$ 的小样方作为调查单元,记录样地内所有胸径 $DBH\geq 5\text{ cm}$ 乔木的树种、状态、胸径、树高、冠幅、坐标等信息;树高 $H<30\text{ cm}$ 为幼苗, H 在 $30\sim 130\text{ cm}$ 或 $H>130\text{ cm}$ 同时胸径 $DBH<5\text{ cm}$ 为幼树,记录样地内所有幼苗幼树的树种、状态、地径、胸径、树高、坐标等信息.

样地平均海拔339 m,海拔高差35.4 m.坡向为北坡,坡位为中下坡,平均坡度 13° .样地西向及南向有地表径流冲积形成的水沟,样地土壤湿度均表现为潮湿,土壤质地为砂土,结构为团粒状,土壤紧实度整体为疏松,平均腐殖质层厚度在15 cm左右.样地所在施业区于1958年首次在林隙内开展补植红松试验,密度为 $500\text{ 株}\cdot\text{hm}^{-2}$;此后,根据补植红松存活状态及林隙变化,在1985年和2012年分别进行了补植,密度分别为250和 $500\text{ 株}\cdot\text{hm}^{-2}$.

通常情况下,同一个环境中种群龄级和径级对环境的反映规律具有一致性,并且不论是生长锥钻芯还是伐倒树木数年轮,测定立木年龄的方法对树木的伤害都很大,所以,采用种群径级代替种群年龄级来研究种群结构^[14,19–20].根据张春雨等^[19]、吴文娟等^[14]将种群大小级划分为:幼苗($H<30\text{ cm}$)、幼树(H 在 $30\sim 130\text{ cm}$ 或 $H>130\text{ cm}$ 同时胸径 $DBH<5\text{ cm}$)、中树

($5\text{ cm}\leq DBH<10\text{ cm}$)和大树($DBH\geq 10\text{ cm}$).

1.2.2 种群空间格局的分析方法 点格局分析以植物个体的空间坐标为基本数据,将每个植物体视为二维空间的一个点,进而对所有个体组成的空间分布的点图进行分析.点格局分析最大限度地利用了空间点的信息,分析结果更接近实际^[21].O-ring函数作为点格局分析方法中的一种,基于邻体密度进行计算的同时分离了特定的距离等级,有效地消除了积累效应,被广泛应用于植物种群空间分布格局及其关联性的研究中^[11–12,22].单变量O-ring函数用于分析单个变量在不同尺度上的空间格局,双变量O-ring函数用于分析两个变量在不同尺度上格局之间的关联性.

在进行O-ring统计分析时,为准确判断空间格局应仔细选择零假设.对于单变量O-ring函数,使用完全空间随机零假设.对于双变量O-ring函数,比较同一林层的两个种群的空间格局关联性时采用完全随机零假设,即让两个种群位置均随机变化;比较不同林层两个种群的空间格局关联性时则应考虑不同发育阶段在时间上的先后,采用先决条件零假设模型,保持较高林层的物种位置不变而让处于低林层的物种位置随机变化^[12,23].

空间尺度采用0~50 m,199次Monte Carlo模拟得到99%的置信区间, $O(r)$ 值高于置信区间上限、在上下限之间、低于置信区间下限,对于单变量O-ring函数分别对应聚集、随机、均匀分布;对于双变量O-ring函数,则分别对应正相关、不相关、负相关^[11].

空间格局分析使用Programita软件完成.图表由Excel 2013软件完成.

2 结果与分析

2.1 群落更新及树种特征

本次共调查到乔木22种,更新幼苗幼树17种(表1),未发现非林分内乔木树种的更新.更新幼苗共 $2894\text{ 株}\cdot\text{hm}^{-2}$,水曲柳更新幼苗数量优势明显,占总更新幼苗数量的80.9%,一年生苗占75.3%.其幼苗平均地径只有1.8 mm,且树高均小于30 cm,幼苗大多尚未木质化,存活稳定性较差.从其幼苗与幼树株数的变化也可看出,更新幼树重要值10以上的树种有色木槭、山丁子(*Malus baccata*)、稠李(*Padus racemosa*),中树重要值10以上的树种有榆树、水曲柳、红松,乔木重要值10以上的树种为榆树、黄菠萝、水曲柳、山杨、白桦、枫桦(*Betula costata*)在乔木

表 1 帽儿山天然次生林内各大小级树种特征
Table 1 Characteristics of tree species of each size degree in Maoershan natural secondary forest

树种 Species	幼苗 Seedling			幼树 Sapling			中树 Middle tree				大树 Big tree			
	多度 Abundance	平均地径 Mean DGH (cm)	重要值 IV	多度 Abundance	平均地径 Mean DGH (cm)	重要值 IV	多度 Abundance	平均胸径 Mean DBH (cm)	优势度 Dominance	重要值 IV	多度 Abundance	平均胸径 Mean DBH (cm)	优势度 Dominance	重要值 IV
榆树 <i>Ulmus pumila</i>	27	0.25±0.13	3.62	170	1.94±1.65	7.06	59	6.98±1.38	9.42	10.86	107	17.99±6.58	15.92	15.99
胡桃楸 <i>Juglans mandshurica</i>	10	0.37±0.10	1.52	218	0.50±0.50	7.84	5	7.84±1.55	1.00	1.04	21	22.81±9.31	5.04	3.93
黄菠萝 <i>Phellodendron amurense</i>	10	0.33±0.15	1.22	90	0.74±0.64	3.72	2	7.45±1.63	0.36	0.45	88	24.06±6.69	21.84	15.00
水曲柳 <i>Fraxinus mandschurica</i>	2341	0.14±0.15	52.01	153	2.70±2.33	6.21	181	6.95±1.33	28.52	26.91	119	16.63±5.67	14.62	15.49
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	68	0.45±0.24	7.18	309	2.26±1.78	9.14	160	7.32±1.33	27.91	23.70	62	12.62±3.08	4.16	6.90
山杨 <i>Quercus mongolica</i>	142	0.21±0.10	7.86	348	0.45±0.33	8.66	37	8.56±0.75	8.61	7.31	159	15.81±4.29	16.92	17.86
蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>	66	0.16±0.06	6.10	17	2.45±2.18	0.97	22	6.78±1.26	3.29	4.38	16	15.86±8.39	2.27	2.59
色木槭 <i>Acer mono</i>	53	0.33±0.39	5.27	419	2.03±1.72	10.97	46	6.65±1.35	6.66	8.13	18	16.46±6.83	2.50	3.12
椴树 <i>Tilia tuan</i>	1	-	0.17	37	2.33±1.23	1.86	14	7.41±1.62	2.53	2.92	13	17.02±6.50	1.70	2.35
山槐 <i>Albizia kalkora</i>	6	0.26±0.12	0.85	24	1.42±0.80	1.01	1	-	0.26	0.25	2	11.50±9.83	0.28	0.37
山丁子 <i>Malus baccata</i>	84	0.24±0.14	5.21	622	1.09±0.75	14.37	7	7.97±1.30	1.43	1.52	6	12.97±7.75	0.68	0.96
茶条槭 <i>Acer ginnala</i>	15	0.21±0.12	1.91	275	1.26±0.83	8.40	7	6.11±0.87	0.84	1.32	2	12.35±1.91	0.12	0.31
白牛槭 <i>Acer mandshuricum</i>	38	0.21±0.06	3.36	53	2.10±2.10	2.46	5	6.16±1.19	0.62	0.92	2	15.75±7.71	0.22	0.35
青楷槭 <i>Acer tegmentosum</i>	4	0.36±0.07	0.67	35	1.47±1.06	1.71	2	8.05±0.64	0.41	0.46	1	-	0.10	0.17
稠李 <i>Padus racemosa</i>	24	0.40±0.36	2.37	512	1.73±0.94	12.78	4	6.68±1.69	0.59	0.63	2	11.30±1.13	0.10	0.31
鼠李 <i>Rhamnus daurica</i>	5	0.44±0.09	0.69	51	1.38±0.96	2.66					2	8.71±6.60	0.15	0.32
云杉 <i>Picea asperata</i>				4	3.51±2.12	0.18	5	5.96±1.04	0.57	0.90	3	7.34±5.52	0.16	0.46
白桦 <i>Betula platphylla</i>							24	7.23±1.63	4.15	4.23	58	16.41±4.69	6.72	7.48
枫桦 <i>Betula costata</i>							5	6.82±1.25	0.75	1.07	23	23.71±6.51	5.52	4.63
落叶松 <i>Larix olgensis</i>							2	7.25±2.62	0.35	0.45	1	22.78±0.00	0.26	0.22
暴马丁香 <i>Syringa reticulata</i>							14	6.15±1.20	1.73	2.55	4	12.55±2.16	0.26	0.63
旱柳 <i>Salix matsudana</i>											3	13.53±9.43	0.46	0.56
合计 Total	2894			3337			602	7.13±1.39	100		712	16.64±6.45		

IV: Important value.

层占一定重要值,但林分内未发现其更新.其作为次生林演替的先锋树种将逐渐退出群落.水曲柳、胡桃楸、黄菠萝三者具有相似的生态位,常在林分内混生,且都是东北地区优良的木材树种,在研究中通常将三者作为一个整体,简称为三大珍贵硬阔或三大硬阔树种^[15,18].三大珍贵硬阔叶树种重要值在各大小级合计分别为 54.76、17.77、28.4、34.42,作为帽儿山地区次生林中的珍贵阔叶树种及原始地带性群落中的主要伴生树种,具有一定的优势.针叶树种共 3 种,以红松为主,红松在各大小级均显示出一定优势,同时,红松、云杉林下均已发现天然更新小苗,数量分别为 15、3,说明当地栽针保阔措施已见成效.榆树具有萌生更新的特性,尽管林分内调查到的榆树幼苗数量较少,但从其幼树中树的数量储备来看,其种群具备在当地森林群落内长期存在并维持一定地位的能力.

样地内胸径大于 1 cm 的树木的总胸高断面面积为 22.08 m² · hm⁻²,乔木最大胸径为 42.3 cm(黄菠萝).林分内胸径大于 1 cm 的个体径级结构大体上呈负指数分布(图 1),随着胸径增大,林木个体株数

逐渐减少,立木个体集中分布于中小径级范围,林分径级结构合理,群落处于稳定增长的状态.

2.2 林分内主要木本植物整体各大小级空间格局及其关联性

林分内主要木本植物整体各大小级空间格局及其关联性见表 2.幼苗、幼树、中树分别在 0~30 m、0~40 m、0~20 m 的尺度上表现为聚集分布,在之后的

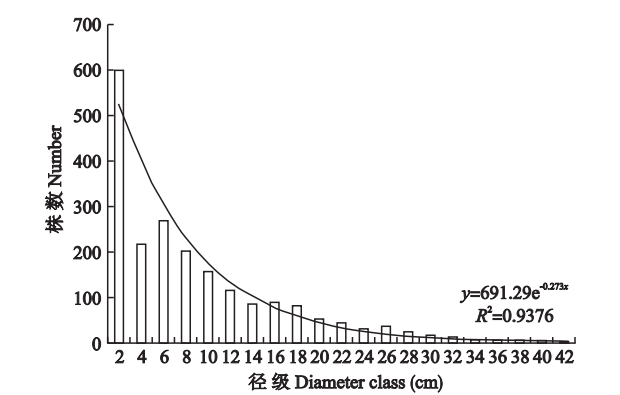


图 1 帽儿山天然次生林内胸径 1 cm 以上个体径级株树分布
Fig.1 Distribution of tree DBH above 1 cm in Maoershan natural secondary forest.

表 2 帽儿山天然次生林内各大小级的空间格局
Table 2 Spatial pattern of each size degree in Maoershan natural secondary forest

大小级 Size degree	尺度 Scale (m)									
	0~5	6~10	11~15	16~20	21~25	26~30	31~35	36~40	41~45	46~50
a	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-
b	+	+	+	+	+	+	+	+	r	r
c	+(r)	+(r)	r(+)	+(r)	r	r	r	r	r	r
d	r(+)	+(r)	r	r	r	r	r	r	r	r
d & a	+	+	+	+	+	r(+)	-(r)	-	-	-
d & b	+(r)	+	+	r(+)	r(+)	r	r	r	r	r(-)
d & c	r	r(+)	r(+)	r(+)	r	r	r	r	r	r
c & a	+	+	+	+(r)	-(r)	-	-	-	-	-
c & b	+	+	+	+	+	r(+)	r	r	r	r
b & a	+	+	+	+	+	+	+	r(+)	-	-

a) 幼苗 Seedling; b) : 幼树 Sapling; c) 中树 Medium tree; d) 大树 Big tree. 对单变量格局分析: +代表聚集分布,-代表均匀分布,r代表随机分布,-(r) 为均匀分布多于随机分布;r(-) 表示随机分布多于均匀分布,+(r) 、(r)+同理,-/+r 表示均匀分布/聚集分布与随机分布一样多;对双变量格局分析: +代表正相关,-代表负相关,r 代表不相关,-(r) 表示负相关多于不相关;r(-) 表示不相关多于负相关,+(r) 、(r)+同理,-/+r表示负/正相关与不相关一样多 For univariate patterns: + stood for clustering distribution, - for regular distribution, r for random distribution, -(r) for more regular distribution than random distribution, r(-) for more random distribution than regular distribution, the same as +(r) and (r)+. -/+r for regular distribution or clustering distribution equivalent to random distribution. For bivariate pattern analysis: + represented positive association, - represented negative association, r represented non-association, -(r) meant more negative association than non-association, and r(-) represented more non-association than negative association, the same as +(r) and (r)+. -/+ r meant that the negative association /positive association was as much as the non-association. 下同 The same below.

尺度上幼苗表现为均匀分布,幼树中树为随机分布;大树在 10 m 以上的尺度上稳定于随机分布.林分不同大小级呈现出不同的空间分布格局,幼苗阶段由于树种繁殖特性及种子散布特性,表现出强烈的聚集分布格局;随着生长发育,森林群落内大量幼苗由于强烈竞争环境资源而发生自然稀疏,个体数量减少,随年龄、径级的进一步增大,保存下来的个体之间竞争趋于稳定,个体数量稳定于一定的范围,林分空间格局也呈现出随机或均匀分布的状态.大树、中树、幼树分别在 0~25 m、0~15 m、0~40 m 的尺度上与幼苗呈正相关,经过一定尺度(10 m)的格局变换,最终在之后的尺度上呈负相关.幼苗在小尺度上与大树、中树、幼树表现出明显的正相关,而在大尺度上又表现出一定的负相关,幼苗生长期较为脆弱,小尺度上上层林木为幼苗提供庇护,而在大尺度上上层林木具有更强的资源利用能力,从而与幼苗表现出一定程度的负相关.大树、中树分别在 0~15 m、0~25 m 的尺度上与幼树呈正相关,在之后的尺度上呈不相关.大树与中树在研究尺度上以不相关为主.

2.3 林分内主要树种空间格局

三大硬阔树种是帽儿山地区原地带性顶极群落阔叶红松林中红松的重要伴生树种,常混生在其自然分布区内的次生林中^[15,24].榆树是帽儿山地区常见树种,具有很强的生态适应性,在各林型中均有分

布^[25].而红松则是原地带性顶极群落内的主要建群种^[12].红松、三大硬阔、榆树三者在调查林分内占据重要地位,选择这些主要树种进行空间格局分析.由样地内主要树种空间分布图可以看到(图 2),红松幼树、三大硬阔幼苗均存在明显的聚集分布.三大硬阔及榆树的幼树、中树、大树均呈随机分布.

由表 3 可以看出,由人工补植的红松幼苗、大树在研究尺度上以随机分布为主,幼树在所有尺度上以聚集分布为主,中树在 40 m 以内的尺度在聚集、随机、均匀分布 3 种格局之间波动,在 40 m 之后的尺度则稳定于随机分布.红松大树、中树、幼树均与幼苗在研究尺度范围内不相关.红松大树与幼树的格局关联在 40 m 以内的尺度上主要表现为负相关,在 40 m 以上不相关;红松大树与中树则在 15 m 以内的尺度上表现出了一定的正相关,在 15 m 以上的尺度稳定为不相关;红松中树与幼树在 0~5 m 尺度上呈正相关,在 5 m 以上的尺度虽有正相关或负相关的波动,但仍以不相关为主.

三大硬阔幼苗在 30 m 以内的尺度呈聚集分布,在 35 m 以上的尺度呈均匀分布;三大硬阔的幼树、中树、大树在所有尺度上均为随机分布.其大树与幼苗在 25 m 以内的尺度上表现为负相关,经过 26~40 m 尺度上的过渡,在 40 m 以上的尺度转变为正相关;中树与幼苗在 20 m 尺度范围内以不相关为主,在 20 m 以上的尺度则以负相关为主;幼树与幼苗在

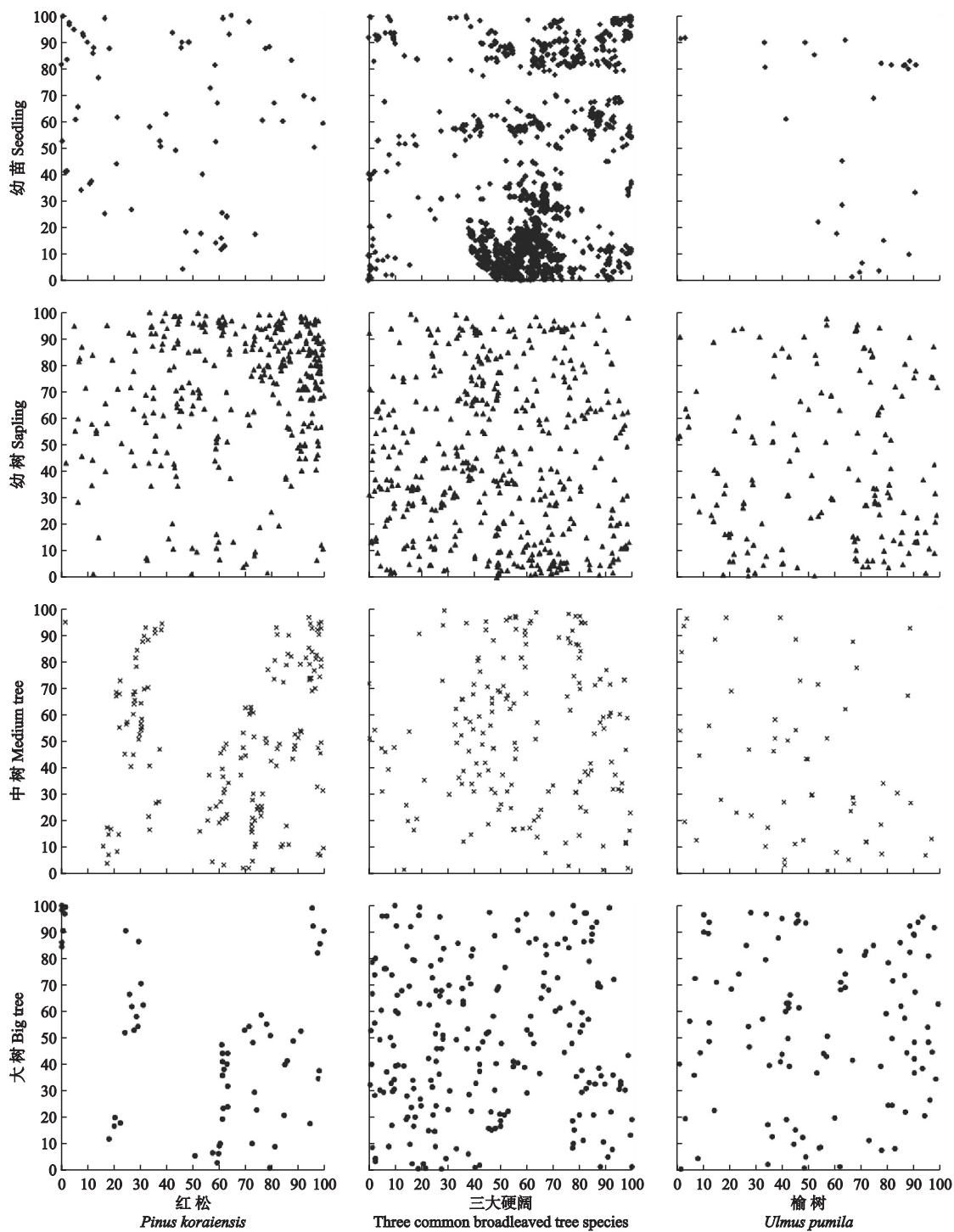


图 2 帽儿山天然次生林内主要树种的空间分布
Fig.2 Spatial distribution of main tree species in Maoershan natural secondary forest.

20 m 尺度范围内呈正相关,21~40 m 尺度上以不相关为主,40 m 以上的尺度上表现出负相关的趋势。大树与幼树及中树、中树与幼树在研究尺度范围内以不相关为主。

榆树幼苗只有 27 株,低于点格局分析的最低样本量要求^[26],所以在分析过程中不对榆树幼苗进行分析。从榆树幼苗的空间分布点图可以看出(图 2),

其存在聚集分布。榆树的其他各大小级在研究尺度上均以随机分布为主,而各大小级两两之间在研究尺度上均以不相关为主。

2.4 主要树种的空间格局关联性

对林分内单个优势树种而言,幼苗数量稀少,其生长不仅受自身大树的影响,更容易受到林下丰富的灌草的影响,存活稳定性极差^[27]。因此在主要树

表 3 帽儿山天然次生林内主要树种的空间格局
Table 3 Spatial pattern of main tree species in Maoershan natural secondary forest

树种 Species	大小级 Size degree	尺度 Scale (m)									
		0~5	6~10	11~15	16~20	21~25	26~30	31~35	36~40	41~45	46~50
Pi	a	r +	r	r(+)	r	r(-)	r	r	r	r(+)	r
	b	+(r)	+	+	+	+	+	+(r)	+(r)	r	r(+)
	c	+(r)	+	+(r)	r(+)	r(-)	r	(-)r	r	r	r
	d	r(+)	r	r	r	r	r(-)	r	r	r	r
	d & a	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
	d & b	r	r(-)	-(r)	-(r)	-(r)	-(r)	r(-)	r	r	r
	d & c	+(r)	r(+)	r(+)	r	r	r	r	r	r	r
	c & a	r	r	r	r(-)	r	r	r	r	r	r(-)
	c & b	+(r)	r(+)	r	r(-)	r	r	r(-)	r	r	r
	b & a	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
Tc	a	+	+	+	+	+	+	-(r)	-	-	-
	b	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
	c	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
	d	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
	d & a	-	-	-	-	-	-(r)	r(-)	r(+)	+	+
	d & b	r	r	r	r	r	r	r	r	r(+)	r(+)
	d & c	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
	c & a	r(-)	r(-)	r(-)	r(+)	-(r)	-	r(+)	r(+)	-(r)	-(r)
	c & b	r	+	r	r	r	r	r	r(-)	r(-)	r
	b & a	+	+	+	+(r)	r(-)	r(-)	(r)+	r(-)	-	-(r)
Ul	b	r(+)	r(+)	r	r	r	r	r	r	r	r
	c	r(+)	r	r	r	r	r	r	r(+)	r(-)	r
	d	r(+)	r	r	r	r(-)	r	r	r	r	r
	d & b	r(-)	r	r(-)	r	r	r	r	r	r	r
	d & c	r(+ -)	r	r	r(-)	r	r	r(-)	r	r(+)	r
	c & b	r(+)	r(+)	r(+)	r	r	r	r	r(-)	r	r

Pi: 红松 *Pinus koraiensis*; Tc: 三大硬阔 Three common broadleaved tree species; Ul: 榆树 *Ulmus pumila*. 下同 The same below.

表 4 帽儿山天然次生林内主要树种空间格局关联性
Table 4 Spatial pattern association of main tree species in Maoershan natural secondary forest

树种对 Species pairs	尺度 Scale (m)									
	0~5	6~10	11~15	16~20	21~25	26~30	31~35	36~40	41~45	46~50
Pi.b & Tc.b	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r
Pi.c & Tc.b	-	-	-	r(-)	r(+)	r(+)	r(+)	r(+)	r	r(+)
Pi.d & Tc.b	-(r)	-	-(r)	r	r	r	r	r	r	r
Pi.c & Tc.c	-(r)	-	-(r)	r	+(r)	+(r)	r(+)	+(r)	+(r)	r(+)
Pi.d & Tc.c	-(r)	-	-(r)	r	r(+)	r	r	r	r	r
Pi.d & Tc.d	-(r)	-	-	r	r	r	r	r	r	r
Tc.d & Pi.c	-(r)	-	r	r	r	r	r(-)	r	r	r
Tc.d & Pi.b	-(r)	-	-	-	-	-	-	-(r)	r(-)	r(-)
Tc.c & Pi.b	r	-(r)	r(-)	r	r	r(-)	-(r)	r	r(-)	r
Pi.b & Ul.b	-	-	-	-	-	-	-	-	-(r)	r(-)
Pi.c & Ul.b	-(r)	-	-(r)	r	r	r	r	r	r	r
Pi.d & Ul.b	-(r)	-	r(-)	r(+)	r	r	r	r	r	r
Pi.c & Ul.c	-(r)	r(-)	r(-)	r(-)	r	r	r	r	r	r
Pi.d & Ul.c	r(-)	r(-)	r(+)	r	r	r	r	r	r	r
Pi.d & Ul.d	r -	-(r)	r(-)	r	r	r	r	r	r	r
Ul.d & Pi.c	r(-)	r(-)	r(+)	r	r(+)	r(+)	r(+)	r	r(-)	r(-)
Ul.d & Pi.b	r	r	r(+)	r	r	r(-)	r	r	r(-)	r
Ul.c & Pi.b	-(r)	-	-	-	-	-	-	-	r(-)	r(-)
Ul.b & Tc.b	r(-)	-(r)	r(-)	r(-)	r	+(r)	+(r)	r(+)	+(r)	r(+)
Ul.c & Tc.b	r -	r(-)	r	r(-)	r	r	r	r	r	r
Ul.d & Tc.b	-(r)	-	r	r	r(+)	r(+)	r	r	r	r
Ul.c & Tc.c	r	r(-)	r	r	r(-)	r	r	r	r	r
Ul.d & Tc.c	r -	r(-)	r(+)	+	r	r(+)	r(+)	r	r	r(+)
Ul.d & Tc.d	r -	r(-)	r	r	r	r	r	r	r	r
Tc.d & Ul.c	r(-)	r(-)	r	r	r	r	r	r	r	r
Tc.d & Ul.b	r	r(-)	r	r(-)	r	r	r	r	r(-)	r
Tc.c & Ul.b	r -	-	r	r(-)	r	r	r(-)	r(-)	r	-(r)

种各生长阶空间格局关联性分析中不对幼苗进行相关分析.红松幼树与三大硬阔及榆树的幼树、中树、大树均表现出了很大尺度的负相关,红松幼树的生长明显会受到三大硬阔、榆树的影响.红松中树与三大硬阔中树在小尺度上(0~15 m)呈负相关,在之后的尺度上则以正相关为主.红松中树与三大硬阔的大树也是在小尺度上(0~10 m)呈负相关,在之后的尺度上以不相关为主.红松中树与榆树中树、大树均以不相关为主.3个主要树种的大树两两之间均在小尺度(15 m内)表现出一定的负相关,在之后的尺度上呈不相关.

三大硬阔的幼树在小尺度上与红松的中树、大树表现为负相关,在更大的尺度上(21 m及以上)则分别表现为正相关为主、不相关.三大硬阔的幼树与榆树幼树在研究尺度上以不相关为主.三大硬阔的幼树与榆树的中树、大树均在小尺度表现为负相关,在20 m以上的尺度呈不相关.相比于红松幼树,三大硬阔的幼树受到的来自同一生长阶段或更年长的生长阶段的其他优势树种的影响较弱.三大硬阔的中树与红松大树、榆树大树在小尺度上呈负相关,在大尺度上则以不相关为主.

榆树幼树与另外两个主要树种的中树、大树均在小尺度上(20 m内)表现出一定的负相关,在更大的尺度上表现为不相关.榆树中树与红松、三大硬阔大树在所有尺度上均以不相关为主.

3 讨论

3.1 更新幼苗幼树树种组成

帽儿山次生林更新幼苗幼树种类组成不及乔木丰富,种类间数量差别很大,且更新个体数量分布极不均匀.30 cm以下幼苗占林分总更新幼苗幼树的46.4%,林分内幼树数量充足,而幼苗数量相对较少,可能是数量过多的幼树对幼苗养分和水分的竞争抑制了幼苗的构建.幼树组成中山丁子、稠李、杂木以萌生更新为主,加和数量占总幼树数量的36.2%,虽然能稳定更新,但萌生更新的方式不利于其遗传多样性的维持^[28].林分内作为红松的主要伴生树种的阔叶树种椴树、蒙古栎、黄菠萝、胡桃楸更新数量较少,一方面可能是因为母树数量较少,另一方面也可能与过高的亚乔木数量有关.以往对帽儿山次生林的研究中也发现,灌木盖度过高会对林分更新造成影响^[29].色木槭类幼树数量多、密度大,既能实生更新又能萌生更新,天然更新能力强,属于稳定更新的种群,但这些树种均为中小乔木,不会成为

群落上层的优势种^[20].帽儿山森林原地带性顶极群落阔叶红松林的演替大致可以归纳为以下几个阶段^[15,18]:阔叶红松林经过采伐、火烧及开垦→软阔叶林→硬阔叶林→针阔混交林→阔叶红松林,调查林分内,软阔叶先锋树种白桦、枫桦明显表现出衰退的趋势,将逐渐退出群落;人工栽植针叶树种生长良好逐渐进入天然下种阶段.从林分内现有树种组成及更新多度频度来看,林分内现有优势树种榆树、三大硬阔、红松在林分内的优势地位将维持一段时间.以往研究中也表明,水曲柳、榆树、椴树、色木槭等是红松的良好伴生树种,可以与红松在林分内长期稳定共存^[5,12,30].

3.2 林分不同大小级格局关联

林分内不同大小级的林木代表林木的不同发育阶段,不同大小级林木空间分布格局差异反映了森林群落内新生个体产生、成年个体死亡、干扰格局以及环境变化,小尺度上格局的形成与种内或种间竞争、种子扩散限制等因素作用紧密,而大尺度上的格局则与环境异质性密切相关^[12].从幼苗、幼树、中树、大树的时间序列看,种群的分布格局是从聚集分布向随机分布发展,幼树、中树的分布格局处于演变的过渡阶段,符合森林群落中种群由小径级到大径级的生长过程中分布格局由聚集分布变为随机分布的一般规律^[13,23,31-33].林分在各发育阶段格局形成的原因可能是:树种繁殖特性以及种子传播使得幼苗表现出聚集分布;幼树格局是幼苗格局的延续和发展,幼树在小尺度上的集群分布有利于维持种群稳定;随着林木年龄增长对资源的需求增大,种内种间竞争趋于激烈,自然稀疏作用增强,林木大量死亡,种群最终表现为均匀或随机分布^[34-35].森林群落空间格局关联与研究的尺度密切相关^[32,36],林分内幼苗分别在0~25、0~15、0~40 m的尺度上与大树、中树、幼树表现为正相关,在之后的尺度表现为负相关,幼树分别在0~15、0~25 m的尺度上与大树、中树表现为正相关,在之后的尺度上不相关,大树与中树以不相关为主.同时可以看到,种群的空间关联性 with 植株形体大小密切相关,形体越相近的个体之间关系越协调,当形体差异很大时,较大的个体很可能对较小的个体产生排斥,群落内非对称的竞争作用容易使处于竞争弱势地位的小径级林木生长发育迟缓或死亡^[27,37].林分内幼苗生长的脆弱性表现为既需要上层林木对其进行庇护,又在与上层林木的资源竞争中处于弱势地位.在森林经营过程中,适当疏开上层林木对促进更新幼苗的建立和生长大

有裨益。

3.3 主要树种空间格局及其关联性

林分内各主要树种镶嵌分布于林分内,与林分中的其他树种及生物共同构成完整的森林群落,林分整体分布格局是林分内所有树种格局的综合。水曲柳幼苗格局与林分内整体幼苗的格局相似,表明优势度越高的树种,其格局对林分整体的格局贡献越大,与王蕾等^[20]对长白山阔叶红松林的研究中得出的结论一致。有研究表明,水曲柳、胡桃楸种群高龄级对低龄级具有一定的抑制作用,水曲柳很难在自身大树形成的生境中更新^[14,38]。在本研究中,三大硬阔大树、中树、幼树分别在0~25、20~50、40~50 m的尺度上对其幼苗表现为负相关,这与林分内三大硬阔种群中水曲柳、胡桃楸数量较多密切相关。在原始阔叶红松林中,红松在林隙内随机更新^[39],红松种群自然演替的格局变化规律为“随机-聚集-随机”^[40],研究区内人工补植红松幼苗随机分布,幼树、中树分别在0~40、0~15 m呈聚集分布,大树呈随机分布,与森林自然演替的规律相符。

林分内红松幼树与同种及非同种优势种的各大小级在研究尺度上均表现为负相关;三大硬阔低龄级与同种或异种优势种的高龄级在小尺度上表现为负相关,而林分整体的幼苗幼树在小尺度上与上层林木均表现为正相关,红松及三大硬阔作为林分内优势种,其更新幼苗幼树明显受到抑制。空间格局及关联体现出树种的生态学习性和生境偏好^[41]。红松在幼年期稍耐阴,随年龄增大需光量逐渐增大,红松幼树和中树均在一定尺度上表现出与同种或异种植株呈负相关。空间点格局的负相关说明了生长可能会受到抑制,标记相关格局^[42]如林木生长的数量特征值的空间关联性可以更具体地反映邻体之间的相互作用及生境变化^[43-44]。在今后的研究中可以对多种标记相关格局进行研究。同属于长白植物区系,本研究中得出的关于红松、三大硬阔、榆树的空间格局及关联性与以往的研究^[12-14]存在差异,林分处于不同的立地环境下植物相互之间具有不同的组织配置方式,森林群落演替的程度不同,林分也会呈现出不同的格局。林分的空间格局是植物生态习性与环境条件在时空尺度下共同作用的结果。在林分的进展演替过程中,负相关的树种对会越来越少,优势树种之间向着不相关的方向发展^[6,45]。本研究中,尽管3个主要树种大树阶段在15 m以上的尺度上两两之间稳定于不相关,但各主要树种及林分整体幼树中树的负相关格局均表明,林分还需要一定时间进行

演替,以达到格局的相对稳定状态。榆树在帽儿山各种类型的次生林内广泛分布,具有很强的生态适应性^[25]。研究林分内榆树整体与红松、三大硬阔无明显格局关联,结合林分内主要树种两两之间的关联性可以看到,红松、三大硬阔、榆树可以在林分内共存。为促进各树种更好地生长更新,可以对林下灌木进行适度的清理,为幼树生长提供更多的空间。同时也可以择伐聚集在一起的生长不良的林木和病腐的林木,促进森林更新。对种群的分布进行适度干预,以更好地发挥森林的生态经济效益,对红松、三大硬阔等优良树种及时采取抚育措施,促进森林群落进展演替。

4 结 论

帽儿山次生林内木本植物从幼苗到大树,优势种数量有所增加,林分各层呈现出多优势种的结构特征。林分更新情况一般,但径级结构合理,林分处于稳定增长的状态。优势树种在林分内尽管优势地位不突出,但优势存在,并且从其更新数量储备来看,各优势树种具备在林分内长期存在并维持一定地位的能力。

林分整体及各优势树种空间格局变化均表现为从小尺度上聚集分布转换为大尺度上随机分布,幼苗与上层林木在不同尺度上正负关联显著,幼树与上层林木则在小尺度上正相关,在之后的尺度上不相关,相比幼树,幼苗更容易受到上层林木的影响。林分整体各大小级相互格局关联也表明,格局关联程度与林木形体差异相关,形体越相近的个体关系越协调。优势树种更新幼苗幼树与上层林木相互之间格局关联与林分整体各大小级格局关联相似,林分整体幼苗格局与三大硬阔幼苗格局相同,优势树种格局对林分整体的格局贡献明显。优势树种中树大树相互之间多以不相关为主,而幼苗幼树之间及幼苗幼树与中树大树之间负相关明显,帽儿山次生林还处于演替的进程之中,随着进一步的进展演替,优势树种之间的关系应该更为协调。

帽儿山次生林是帽儿山森林资源的重要组成部分。本研究的潜在应用意义在于通过对帽儿山次生林的群落结构天然更新树种组成及林分空间格局的研究,进一步了解该地区森林群落的发展趋势,为帽儿山地区森林经营管理提供理论依据。在森林经营管理的过程中,可以采取人工促进更新、配置树种等措施来加快次生林向针阔混交林的演替,促进森林生态系统功能的恢复。此外,空间格局研究问题中尺度

与格局依然是长盛不衰的问题,有待在今后的研究中更进一步地突破。

参考文献

- [1] Han Y-Z (韩有志), Wang Z-Q (王政权). Spatial heterogeneity and forest regeneration. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2002, **13**(5): 615–619 (in Chinese)
- [2] Guo W-W (郭韦韦), Zhang Q (张青), Kang X-G (亢新刚), et al. Species composition and characteristics of saplings for spruce-fir forest at different succession stages in Changbai Mountains. *Journal of Nanjing Forestry University* (Natural Sciences) (南京林业大学学报:自然科学版), 2017, **41**(1): 1–7 (in Chinese)
- [3] Hui G-Y (惠刚盈), Li L (李丽), Zhao Z-H (赵中华), et al. Comparison of methods in analysis of the tree spatial distribution pattern. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2007, **27**(11): 4717–4728 (in Chinese)
- [4] Sterner RW, Ribic CA, Schatz GE. Testing for life historical changes in spatial patterns of four tropical tree species. *Journal of Ecology*, 1986, **74**: 621–633
- [5] Hou H-Y (侯红亚), Wang L-H (王立海). Species composition and main populations spatial distribution pattern in Korean pine broadleaved forest in Xiaoxing'an Mountains of Northeast China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2013, **24**(11): 3043–3049 (in Chinese)
- [6] Zong G (宗国), Bai X-J (白雪娇), Zhang S-Y (张淑媛), et al. Spatial pattern and interspecific spatial association of tree seedlings in a secondary forest in montane region of Eastern Liaoning Province, China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2017, **29**(1): 18–24 (in Chinese)
- [7] Arevalo JR, Fernandezpalacios JM. Spatial patterns of trees and juveniles in a laurel forest of Tenerife, Canary Islands. *Plant Ecology*, 2003, **165**: 1–10
- [8] Cordero I, Jiménez MD, Delgado JA, et al. Spatial and demographic structure of tara stands (*Caesalpinia spinosa*) in Peru: Influence of present and past forest management. *Forest Ecology and Management*, 2016, **377**: 71–82
- [9] McDonald RI, Peet RK, Urban DL. Spatial pattern of *Quercus* regeneration limitation and *Acer rubrum* invasion in a Piedmont forest. *Journal of Vegetation Science*, 2010, **14**: 441–450
- [10] Gray L, He F. Spatial point-pattern analysis for detecting density-dependent competition in a boreal chronosequence of Alberta. *Forest Ecology and Management*, 2009, **259**: 98–106
- [11] Wiegand T, Moloney KA. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 2004, **104**: 209–229
- [12] Zhang J (张健), Hao Z-Q (郝占庆), Song B (宋波), et al. Spatial distribution patterns and associations of *Pinus koraiensis* and *Tilia amurensis* in broad-leaved Korean pine mixed forest in Changbai Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2007, **18**(8): 1681–1687 (in Chinese)
- [13] Zhao Z-H (赵中华), Hui G-Y (惠刚盈), Hu Y-B (胡艳波), et al. Spatial distribution patterns and associations of dominate population in two types of broad-leaved Korean pine mixed forest. *Forest Research* (林业科学研究), 2011, **24**(5): 554–562 (in Chinese)
- [14] Wu W-J (吴文娟), Wang Q-C (王庆成), Xu L-J (许丽娟). Spatial pattern for *Fraxinus mandshurica* population in second growth forest of Maoershan Mountains. *Journal of Northeast Forestry University* (东北林业大学学报), 2013, **41**(10): 54–59 (in Chinese)
- [15] Wang Y-H (王义弘). Regeneration and succession of secondary forest in Maoershan region. *Journal of Northeast Forestry University* (东北林学院学报), 1984, **12** (suppl.1): 39–46 (in Chinese)
- [16] Li J-T (李俊涛), Bao W-L (鲍文龙), Li G-J (李国江). Regulation of structure for natural secondary forest in Maoershan experimental forest farm of Northeast Forestry University. *Journal of Northeast Forestry University* (东北林业大学学报), 2002, **30**(4): 122–124 (in Chinese)
- [17] Chen B-B (陈贝贝). Composition and Spatial Distribution of Tree Seedlings in Different Succession Stages Forests of Changbai Mountain. Master Thesis. Beijing: Beijing Forestry University, 2013 (in Chinese)
- [18] Ren Q-S (任青山), Li R-X (李茹秀), Hong J (洪军), et al. Application of spatial niche analysis method in forest resources evaluation. *Journal of Northeast Forestry University* (东北林业大学学报), 1998, **26**(4): 1–6 (in Chinese)
- [19] Zhang C-Y (张春雨), Zhao X-H (赵秀海), Wang X-Y (王新怡), et al. Spatial pattern and canopy structure of Korean pine broadleaved forests in Changbaishan Mountains. *Journal of Beijing Forestry University* (北京林业大学学报), 2006, **28**(S2): 45–51 (in Chinese)
- [20] Wang L (王蕾), Zhang C-Y (张春雨), Zhao X-H (赵秀海). Spatial pattern of Korean pine broadleaved forests in Changbai Mountains. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 2009, **45**(5): 54–59 (in Chinese)
- [21] Zhang J-T (张金屯). Analysis of spatial point pattern for plant species. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 1998, **22**(4): 57–62 (in Chinese)
- [22] Fan J (范娟), Zhao X-H (赵秀海), Wang J-S (汪金松), et al. Spatial patterns of dominant species in a subtropical evergreen broad-leaved forest in Jiulian Mountain, Jiangxi Province, China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2012, **32**(9): 2729–2737 (in Chinese)
- [23] Guo Y-X (郭垚鑫), Hu Y-N (胡有宁), Li G (李刚), et al. Spatial pattern and spatial association of *Betula albosinensis* at different developmental stages at Taibai Mountain. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 2014, **50**(1): 9–14 (in Chinese)
- [24] Su J-J (苏金娟), Wang X-C (王晓春). Spatio-temporal variations in climate-growth relationships of three hardwood tree species across the north Zhangguangcai Mountains, northeast China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2017, **37**(5): 1484–1495 (in Chinese)
- [25] Yan Y (闫妍). Study on Structure of Main Forest Types for Secondary Forest in Mao'er Mountain. Master Thesis. Harbin: Northeast Forestry University. 2009 (in Chinese)
- [26] Zhu Y (祝燕), Ma K-P (马克平). Point pattern analysis and its application in the study of plant spatial distribution pattern. The 9th National Symposium on Biodiversity Conservation and Sustainable Use, Xiamen,

- 2010: 319–331 (in Chinese)
- [27] Shackleton C. Nearest-neighbour analysis and the prevalence of woody plant competition in South African savannas. *Plant Ecology*, 2002, **158**: 65–76.
- [28] Gao Y-X (高妍夏), Kang B (康 冰), Di W-Z (迪玮峙), *et al.* Regeneration characteristics of *Betula albosinensis* secondary forests in the middle range of Qinling Mountains. *Journal of Northwest A&F University (Natural Sciences)* (西北农林科技大学学报: 自然科学版), 2013, **41**(1): 163–169 (in Chinese)
- [29] Zhou J (周 隽). Study on Regeneration Pattern in Secondary Forest in Maoershan Region. Master Thesis. Harbin: Northeast Forestry University, 2007 (in Chinese)
- [30] Guo L-P (郭利平), Ji L-Z (姬兰柱), Wang Z (王珍), *et al.* Dynamic changes of dominant tree species in broad-leaved Korean pine forest at different succession stages in Changbai Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2011, **22**(4): 866–872 (in Chinese)
- [31] Vargas R, Cuevas JG, Quesne CL, *et al.* Spatial distribution and regeneration strategies of the main forest species on Robinson Crusoe Island. *Revista Chilena De Historia Natural*, 2010, **83**: 349–363
- [32] Condit R, Ashton PS, Baker P, *et al.* Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, 2000, **288**: 1414–1418
- [33] Han W-H (韩文衡), Xiang W-S (向悟生), Ye D (叶 铎), *et al.* Spatial patterns of and specific correlations between dominant tree species in a karst evergreen and deciduous broadleaved mixed forest in Mulun Karst National Nature Reserve. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2010, **21**(11): 2769–2776 (in Chinese)
- [34] Shen Z-Q (沈志强), Hua M (华 敏), Dan Q (丹曲), *et al.* Spatial pattern analysis and associations of *Quercus aquifolioides* population at different growth stages in Southeast Tibet, China. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2016, **27**(2): 387–394 (in Chinese)
- [35] Wang L (王 磊), Sun Q-W (孙启武), Hao C-Y (郝朝运), *et al.* Point pattern analysis of different age-class *Taxus chinensis* var. *mairei* individuals in mountainous area of southern Anhui Province. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2010, **21**(2): 272–278 (in Chinese)
- [36] Harper KA, Bergeron Y, Drapeau P, *et al.* Changes in spatial pattern of trees and snags during structural development in *Picea mariana* boreal forests. *Journal of Vegetation Science*, 2006, **17**: 625–636
- [37] You H-Z (尤海舟), Liu X-L (刘兴良), Miao N (缪宁), *et al.* Individual association and scale effect of spatial pattern of *Quercus aquifolioides* populations along the elevation gradients. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, 2010, **30**(15): 4004–4011 (in Chinese)
- [38] Lin D-Y (林大影), Xian D-Y (鲜冬娅), Xing S-H (邢韶华), *et al.* Interspecific association analysis in dominant species of *Juglans mandshurica* community in Wuling Mountain Nature Reserve of Beijing. *Journal of Beijing Forestry University (北京林业大学学报)*, 2008, **30**(5): 154–158 (in Chinese)
- [39] Hao ZQ, Zhang J, Song B, *et al.* Vertical structure and spatial associations of dominant tree species in an old-growth temperate forest. *Forest Ecology and Management*, 2007, **252**: 1–11
- [40] Zhang G-C (张国春). Regeneration of Different Succession for Korean Pine in Broadleaved Korean pine Forest of Changbai Mountain. Master Thesis. Beijing: Beijing Forestry University, 2011 (in Chinese)
- [41] Elith J, Leathwick JR. Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution & Systematics*, 2009, **40**: 677–697
- [42] Wiegand T, Moloney KA. Handbook of Spatial Point Pattern Analysis in Ecology. Boca Raton, FL, USA: CRC Press, 2013
- [43] Hao M-H (郝珉辉), Zhang Z-H (张忠辉), Zhao S-S (赵珊珊), *et al.* Spatial autocorrelation patterns of tree growth in a coniferous and broad-leaved mixed forest in Jiaohe of Jilin Province. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, 2017, **37**(6): 1922–1930 (in Chinese)
- [44] Law R, Illian J, Burslem DFRP, *et al.* Ecological information from spatial patterns of plants: Insights from point process theory. *Journal of Ecology*, 2009, **97**: 616–628
- [45] Zhang J-C (张家城), Chen L (陈 力). Research on the change trend of dominant tree population distribution patterns during development process of climax forest communities. *Acta Phytocologica Sinica (植物生态学报)*, 1999, **23**(3): 256–268 (in Chinese)

作者简介 舒 兰,女,1993年生,硕士.主要从事森林可持续经营研究. E-mail: 1439987589@qq.com

责任编辑 肖 红