

DOI: 10.5846/stxb201303150432

杨华,李艳丽,沈林,亢新刚,岳刚,王妍.长白山云冷杉林幼苗幼树空间分布格局及其更新特征.生态学报,2014,34(24):7311-7319.

Yang H, Li Y L, Shen L, Kang X G Yue G, Wang Y. Spatial distribution patterns of seedling and sapling in a spruce-fir forest in the Changbai Mountains area in northeastern China. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(24): 7311-7319.

长白山云冷杉林幼苗幼树空间分布格局 及其更新特征

杨 华*, 李艳丽, 沈 林, 亢新刚, 岳 刚, 王 妍

(北京林业大学 省部共建森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083)

摘要:长白山云冷杉阔混交林是我国东北主要的森林类型之一,其乔木树种幼苗幼树的结构和动态决定着未来林分的结构和生长动态。在长白山地区设置一块具有代表性的云冷杉针阔混交林幼苗幼树更新样地,统计分析幼苗幼树更新特征,绘制地径结构图、树高结构图及其空间分布图。运用点格局分析中的单变量 *O*-ring 统计方法,分析更新树种的空间分布格局;用双变量 *O*-ring 统计方法,分析更新树种间的空间关联性。研究结果表明:(1)更新树种组成有冷杉(*Abies nephrolepis*)、色木槭(*Acer mono*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、红皮云杉(*Picea koraiensis*)、红松(*Pinus koraiensis*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、春榆(*Ulmus japonica*) 7 种,其中以冷杉、色木槭为主,更新幼苗幼树的地径近似呈倒 J 型分布,树高结构近似呈双峰分布;(2)所有更新树种、冷杉、色木槭在小尺度 1—10 m 的范围内呈聚集分布,随着尺度增加,聚集程度减弱,逐渐趋于均匀分布和随机分布,紫椴、云杉和红松在空间所有尺度上以随机分布为主;(3)更新树种之间的空间关联性在小尺度范围上正关联性比较多,较大尺度范围上负关联性比较多,随着尺度增加,空间关联性减弱。

关键词:云冷杉林;幼苗幼树更新;空间分布格局;点格局分析;*O*-ring 函数

Spatial distribution patterns of seedling and sapling in a spruce-fir forest in the Changbai Mountains area in northeastern China

YANG Hua*, LI Yanli, SHEN Lin, KANG Xingang, YUE Gang, WANG Yan

Key Laboratory for Silviculture and Conservation of the Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Abstract: To describe the seedling and sapling distribution patterns of a spruce-fir coniferous and broadleaved mixed forest in the Changbai Mountain area, one sample plot covering 60×60 m was established. The spatial coordinates, diameters at ground height (DGH) and heights (*H*) of all trees with a height exceeding 30 cm and a diameter at breast height (DBH) less than 5 cm were measured. Based on these data from the sample plot, by the method of point pattern analysis, and the univariate *O*-ring function statistic was used to analyze the spatial patterns of the main regeneration tree species. The bivariate *O*-ring function statistic was used to analyze the spatial correlations among different regeneration tree species. The following 15 tree species were recorded in this plot: *Abies nephrolepis*, *Picea asperata*, *Pinus koraiensis*, *Betula platyphylla*, *Betula costata*, *Tilia amurensis*, *Acer tegmentosum*, *A. mono*, *A. ukurunduense*, *Populus davidiana*, *Phellodendron amurense*, *Taxus mairei*, *Quercus mongolica*, *Fraxinus mandshurica* and *Ulmus japonica*. The following 7 regeneration tree species were recorded: *Abies nephrolepis*, *Acer mono*, *Tilia amurensis*, *Picea koraiensis*, *Pinus koraiensis*, *Quercus mongolica* and *Ulmus japonica*. *Abies nephrolepis* and *Acer mono* are the most common species, which account for 87.40 percent of total, while *Tilia amurensis*, *Picea koraiensis* and *Pinus koraiensis* take second place, which account for 12.25 percent of total. Only few

基金项目:林业公益性行业科研项目(201104051)

收稿日期:2013-03-15; 网络出版日期:2014-03-19

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: huayang8747@163.com

Quercus mongolica and *Ulmus japonica* were encountered, which account for 0.35 percent of total. The number of individuals decreased with increasing dgh and height of the regeneration tree species. The distribution of ground diameter follows the shape of an inverse J. The distribution of heights shows a bimodal shape. *Abies nephrolepis* and *Acer mono* show an aggregated spatial distribution at distances between 0 and 10 m. With increasing scale the distribution of all regeneration trees is uniform at first, then random. *Tilia amurensis*, *Picea koraiensis* and *Pinus koraiensis* are mostly randomly distributed at all scales, perhaps because of the limited number of these three tree species. Generally, the associations of regeneration tree species show positive correlations at small scales and negative correlations at larger scales. With increasing scale, the correlation intensity is declining. *Abies nephrolepis* and *Tilia amurensis*, and *Picea koraiensis* and *Tilia amurensis*, do not show a positive spatial correlation; The spatial relationship between *Abies nephrolepis* and *Picea koraiensis*, and *Abies nephrolepis* and *Pinus koraiensis* is not negative; There are no obvious spatial correlations between *Picea koraiensis* and *Pinus koraiensis*.

Key Words: spruce-fir forest; seedling and sapling regeneration; spatial distribution pattern; point pattern analysis; O-ring function

森林更新是一个重要的生态学过程,是森林生态系统动态研究中的主要内容^[1]。近年来,部分学者已对森林更新做了大量的研究^[2-5],特别是对长白山阔叶红树林研究的比较多^[6-7]。我国东北长白山地区云冷杉林是重要的用材林和风景林,同时发挥着保持水土、涵养水源的作用,能抵挡一定的寒风侵袭^[8]。以往对长白山云冷杉林的研究主要以乔木层个体(DBH) ≥ 5 cm)为主,胡云云等^[9]及赵俊卉等^[10]对其直径结构、生长过程和生长模型进行了相应的研究,龚直文等^[11-12]及杜志等^[8]对其不同演替阶段的树种空间分布格局和种间关联性做了相关的分析,但是对胸径小于5 cm的幼苗幼树研究较少,如果没有持续不断的更新幼苗幼树的补充,上层林木组成的森林结构就不稳定,更不能持续的发挥森林最大的生态效益、社会效益和经济效益,而且乔木树种的幼苗幼树的结构和动态决定着未来林分的结构和生长动态,所以有必要对DBH < 5 cm的幼苗幼树做进一步的研究。

种群的空间分布格局是种内个体在其生存环境空间中的配置方式,是由物种的生物学特性,以及种内种间关系和环境因子综合作用的结果^[13]。林木空间分布格局一般分为3种类型,即随机分布、聚集分布和均匀分布^[8, 14-15]。本文采用点格局分析的O-ring函数分析天然更新空间分布格局及其种间关联性,探索长白山地区云冷杉林幼苗幼树更新规律,为进行合理的人为干扰提供科学依据,使云冷杉林向更理想的林分结构发展,实现云冷杉林的可持续经营。

1 研究区概况和研究方法

1.1 研究区概况

研究地位于吉林省汪清县境内东北部金沟岭林场(130°10' E, 43°22' N),属长白山系老爷岭山脉雪岭支脉,经营面积16286 hm²。该林区地貌属低山丘陵,海拔300—1200 m,坡度多在5°—25°之间,个别陡坡在35°以上。本区属季风性气候,全年平均气温3.9℃左右,1月气温最低,平均-32℃左右;7月气温最高,平均22℃左右,年降水量600—700 mm,且多集中在7月份。早霜从9月中旬开始,晚霜延至翌年5月末,生长期为120 d;积雪平均厚达50 cm。本区属低山灰化土灰棕壤区,母岩为玄武岩。研究区内的乔木树种组成以鱼鳞云杉(*Picea jezoensis*)、红皮云杉(*Picea koraiensis*)和臭冷杉(*Abies nephrolepis*)为主,其他树种有白桦(*Betula platyphylla*)、山杨(*Populus davidiana*)、色木槭(*Acer mono*)、枫桦(*Betula costata*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、青楷槭(*Acer tegmentosum*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)等。主要灌木包括忍冬(*Lonicera japonica*)、胡枝子(*Lespedeza bicolor*)、柳叶绣线菊(*Spiraea salicifolia*)、珍珠梅(*Sorbaria sorbifolia*)等。主要的草本植物以苔草(*Carex tristachya*)和禾本科草类为代表。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置

经过实地考察在金沟岭林场选择立地条件一致、地势平坦、更新幼苗幼树株数适中,具有代表性

的云冷杉针阔混交林中设置 100 m×100 m 的固定样地,在 1 hm²大样地中央设置 60 m×60 m 的更新样地。该样地林分类型为云冷杉针阔混交异龄林,其中云杉、冷杉和红松 3 个主要树种的平均年龄分别为 65、62a 和 78a,林分郁闭度为 0.8,灌木植物种类比较少,所以该文不考虑灌木植物对云冷杉林更新幼苗幼树的影响。用相邻格子法将样地分成 36 个 10 m×10 m 的小样方进行每木检尺,调查样地内所有乔木的树种名称、树高、胸径和冠幅,并且记录所有树高≥30 cm 且 DBH<5 cm 的乔木更新幼苗幼树的树种名称、地径(DGH)、苗高,并编号挂永久标牌。地径是使用游标卡尺,通过测量距离地面 1 cm 高处的树木直径测得的。以样地西南角为原点,东西方向为 x 轴,南北方向为 y 轴,采用相对坐标(x, y)的方式记录样地内所有乔木和乔木更新幼苗幼树的坐标。在样地四角及中心分别设置 5 个 2 m×2 m 灌木样方和 1 m×1 m 草本样方,分别记录灌木层植被和草本层植物名称、株数、高度和盖度。

1.2.2 数据分析

根据地径的大小将幼苗幼树以 10 mm 为一个地径级分成 8 个等级:Ⅰ级 0 mm<DGH<10 mm;Ⅱ级 10 mm≤DGH<20 mm;Ⅲ级 20 mm≤DGH<30 mm;Ⅳ级 30 mm≤DGH<40 mm;Ⅴ级 40 mm≤DGH<50 mm;Ⅵ级 50 mm≤DGH<60 mm;Ⅶ级 60 mm≤DGH<70 mm;Ⅷ级 70 mm≤DGH<80 mm^[16]。根据树高大小,以 30 cm 为起测高度,分 8 个等级:Ⅰ级 0.3 m≤ H ≤0.5 m;Ⅱ级 0.5 m< H ≤1.0 m;Ⅲ级 1.0 m< H ≤1.5 m;Ⅳ级 1.5 m< H ≤2.0 m;Ⅴ级 2.0 m< H ≤2.5 m;Ⅵ级 2.5 m< H ≤3.0 m;Ⅶ级 3.0 m< H ≤4.0 m;Ⅷ级 H <4.0 m 且 DBH<5 cm,分别统计每个地径级和高度级的更新幼苗幼树株数^[17]。

点格局分析,是以树木个体空间分布的坐标点图为基础,能够分析各种尺度下的幼苗幼树的分布格局和种间关系^[14],二阶点格局分析的 Ripley's K

函数和 O -ring 函数得到了广泛的应用^[6, 18-19], O -ring 函数分析方法是基于 Ripley's K 函数和 Mark 相关函数发展起来的,其使用圆环代替 Ripley's K 中的圆作为统计工具,有效的消除了 Ripley's K 分析中大尺度易受小尺度累积效应的影响,理论上提高了格局分析的精确性^[8, 15, 20-22]。 O -ring 函数统计包括单变量 O -ring 统计和双变量 O -ring 统计,单变量 O -ring 统计用来分析某一变量的空间分布格局,双变量 O -ring 统计用来分析两个变量间的空间关联性^[23]。本文应用单变量 O -ring 统计来研究幼苗幼树的空间分布格局,用双变量 O -ring 统计来研究主要更新幼苗幼树之间的空间关联性。

其定义式为:

$$O(r) = \lambda g(r)$$

$$g(r) = \frac{dK(r)}{dr} / 2\pi r$$

在完全随机的情况下 $O(r) = \lambda$;若 $O(r) > \lambda$ 表示空间聚集;而当 $O(r) < \lambda$ 时,表示空间均匀分布。为了消除边缘效应,可将研究区域划分为许多小格,则 O -ring 函数的估计值为:

$$O^w(r) = \frac{\sum_{i=1}^n \text{Point}[R_i^w(r)]}{\sum_{i=1}^n \text{Area}[R_i^w(r)]} \quad (1)$$

$$O_{12}^w(r) = \frac{\frac{1}{n_1} \sum_{i=1}^{n_1} \text{Point}_2[R_{1i}^w(r)]}{\frac{1}{n_1} \sum_{i=1}^{n_1} \text{Area}[R_{1i}^w(r)]} \quad (2)$$

式(1)为单变量 O -ring 计算公式,式(2)为双变量 O -ring 计算公式,式(2)中: n_1 为物种 1 的点总数; $[R_{1i}^w(r)]$ 表示以物种 1 中以第 i 个点为圆心、 r 为半径、 w 为宽的圆环; $\text{Points}_2[X]$ (式 3)计算了区域 X 内物种 2 的点总数; $\text{Area}[X]$ (式 5)为区域 X 的面积。

$$\text{Points}_2[R_{1i}^w(r)] = \sum_{\text{all } x} \sum_{\text{all } y} S(x, y) P_2(x, y) I_r(x_i, y_i, x, y) \quad (3)$$

$$I_r(x_i, y_i, x, y) = \begin{cases} 1 & r - \frac{w}{2} \leq \sqrt{(x - x_i)^2 + (y - y_i)^2} \leq r + \frac{w}{2} \\ 0 & \text{其他} \end{cases} \quad (4)$$

$$\text{Area}[R_{1i}^w(r)] = z^2 \sum_{\text{all } x} \sum_{\text{all } y} S(x, y) I_r(x_i, y_i, x, y) \quad (5)$$

式中, (x_i, y_i) 是物种 1 中第 i 点的坐标; $S(x, y)$ 是一个变量,如果坐标 (x, y) 在研究区域 X 内, $S(x, y)$

$= 1$, 否则 $S(x, y) = 0$; $P_2(x, y)$ 表示每个单元格内包含物种 2 的点数; $I_i(x_i, y_i, x, y)$ (式 4) 是一个以物种 1 中第 i 点为中心、 r 为半径的圆而变化的变量; Z^2 表示单元格的面积。单变量统计是通过假设 2 个物种的点相同来进行计算的。

在 O -ring 统计中, 基于空间异质性、植物繁殖特征的差别等原因, 对于零模型 (Null model) 准确选择极为重要^[23-24]。本文采用完全空间随机过程 (CSR) 模型, 使用 Monte Carlo 模拟, 若函数值 $Oii(r)$ 在上包迹线上, 则为聚集分布; 若函数值 $Oii(r)$ 在上下包迹线之间, 则为随机分布; 若函数值 $Oii(r)$ 在下包迹线下, 则为均匀分布。

数据分析过程使用生态学软件 Programita 完成,

采用的空间尺度为 30 m, 步长为 1 m, 99 次 Monte Carlo 模拟得到 99% 的置信区间。

2 结果与分析

2.1 样地树种组成

样地内共调查到乔木 15 种, 见表 1, 其中冷杉、云杉和红松为该群落的优势树种; 更新树种有冷杉 (*Abies nephrolepis*)、色木槭 (*Acer mono*)、紫椴 (*Tilia amurensis*)、红皮云杉 (*Picea koraiensis*)、红松 (*Pinus koraiensis*)、蒙古栎 (*Quercus mongolica*)、春榆 (*Ulmus japonica*) 7 种 (表 2), 冷杉和色木槭在所有更新树种中占有绝对优势, 其次是椴树、云杉和红松, 它们共同构成了幼苗幼树的主体。冷杉作为优势种, 更新

表 1 树种数量特征
Table 1 Quantitative characteristic of large trees

树种 Tree species	株数 Abundance	平均胸径/cm Mean diameter at breast height	平均断面积/(m ² /hm ²) Mean basal area	断面积/% Mean basal area
冷杉 <i>Abies nephrolepis</i>	469	16.38	9.8959	0.4184
红皮云杉 <i>Picea koraiensis</i>	154	19.87	4.774	0.2019
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	94	21.08	3.2806	0.1387
枫桦 <i>Betula costata</i>	159	11.05	1.5264	0.0645
白桦 <i>Betula platyphylla</i>	55	17.66	1.3475	0.0570
紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	121	11.65	1.2826	0.0542
青楷槭 <i>Acer tegmentosum</i>	108	9.89	0.8316	0.0352
色木槭 <i>Acer mono</i>	27	13.13	0.3645	0.0154
花楷槭 <i>Acer ukurunduense</i>	33	7.90	0.1617	0.0068
山杨 <i>Populus davidiana</i>	3	18.97	0.0846	0.0036
黄菠萝 <i>Phellodendron amurense</i>	4	15.23	0.0728	0.0031
紫杉 <i>Taxus mairei</i>	1	12.10	0.0115	0.0005
蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>	1	10.20	0.0082	0.0003
水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i>	1	8.50	0.0057	0.0002
春榆 <i>Ulmus japonica</i>	1	5.50	0.0024	0.0001
合计 Total	1231	15.22	23.65	1.0000

表 2 更新树种数量特征
Table 2 Quantitative characteristic of regeneration trees

树种 Tree species	数量 Abundance	数量/% Abundance%	平均地径/mm Mean diameter at ground height	平均苗高/m Mean height
冷杉 <i>Abies nephrolepis</i>	380	44.34	19.86	1.33
色木槭 <i>Acer mono</i>	369	43.06	14.82	1.55
紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	49	5.72	27.87	2.48
红皮云杉 <i>Picea koraiensis</i>	36	4.20	13.12	0.83
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	20	2.33	20.66	1.64
蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>	2	0.23	26.59	2.40
春榆 <i>Ulmus japonica</i>	1	0.12	19.20	1.75
合计 Total	857	100.00	17.90	1.48

数量是最多的,且冷杉耐荫性极强,正好适合在云冷杉林下的环境生长。色木槭比较多的原因可能是色木槭种子易散播,而且其幼苗较耐荫,使其在云冷杉林分中较为容易更新。从乔木更新树种组成上来看,调查到的 7 种更新幼苗幼树均在该样地存在的乔木树种范围内。

2.2 更新幼苗幼树地径结构和高度结构

对于地径和树高的研究,该文首先将样地内所有更新树种作为一个整体不分树种进行统计分析,下文简称所有更新树种,然后分别对冷杉和色木槭单个树种进行分析,其他树种数量太少,分析意义不

大。地径结构分布见图 1,样地内所有更新树种的个体数,冷杉和色木槭的个体数都是Ⅱ级最多,Ⅰ级次之,Ⅰ级幼苗株数不是最多的原因可能是苗高<30 cm 的幼苗不在计数范围内;高度结构分布见图 1,所有更新树种和冷杉除了Ⅰ级幼苗株数最多外,在Ⅳ级又出现了一个高峰值,色木则是Ⅳ级更新株数是最多的,每级的个体数差异不是很显著。总体来讲,更新幼苗幼树的株数随着地径和树高的增大而减少,地径分布曲线近似呈倒 J 型,树高分布曲线近似呈双峰型分布。

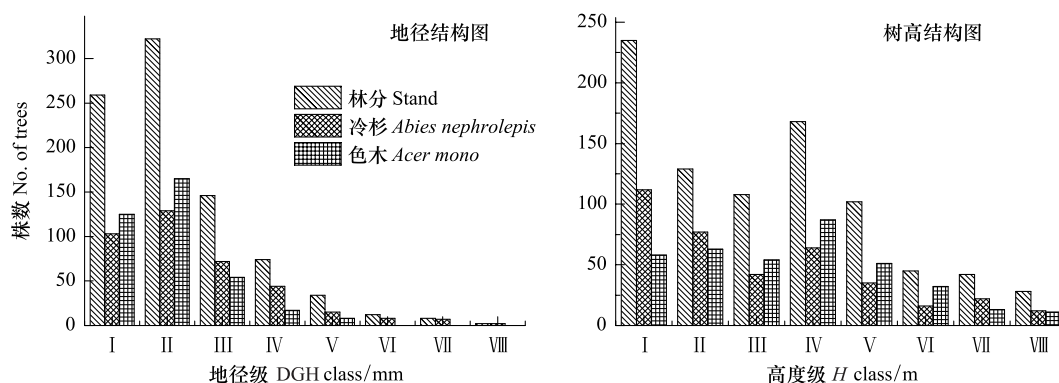


图 1 地径结构图和树高结构图

Fig.1 Diameter at ground height (DGH) class distribution of number of trees and H class distribution of number of trees

2.3 更新幼苗幼树地径和树高的空间分布

为了清晰、明了的看出样地内更新树木的空间分布情况以及地径和高度结构的空间分布情况,该文分别绘制了更新幼苗幼树的地径空间分布图,和树高空间分布图(图 2)。图 2 中可以看出,小径级的树木个体数明显偏多且分布比较聚集,大径级树木个体数较少且分布比较随机;每个高度级上的更新株数差异没有地径显著。样地东南方向上有一个大约 10 m×10 m 的斑块上没有更新幼苗幼树的记录,原因是在外业调查前当地刚刚经历了一场极大的台风,风倒木将幼苗幼树覆盖,导致幼苗幼树被压或死亡。

2.4 主要更新树种的空间分布格局

更新的主要树种空间分布格局见表 3,该文只对所有更新树种整体和分别对冷杉、色木、紫椴、云杉和红松 5 个树种的空间分布格局进行分析,其他树种数量太少,分布不明显,没有代表性。由表 3 可知,所有更新树种在 1—10、12 m 尺度上表现出聚集分布,在 14—16、21—24 m 尺度上表现出均匀分布,

在 11、13、17—20、25—30 m 尺度上表现出随机分布。冷杉在空间尺度 1—13、16—19 m 范围上均表现出聚集分布,在 14、15、20—22、25、30 m 尺度上表现出随机分布,而在 23、24、26—29 m 尺度上表现出均匀分布。色木在小尺度 1—10 m 范围上表现出聚集分布,在 11—13、15—21、23—27、29、30 m 尺度都表现出随机分布,而在 14、22、28 m 尺度上表现出均匀分布。紫椴在 2—3、8 m 尺度上呈聚集分布,而在其他尺度上均呈随机分布;云杉在 1—2、5 m 尺度上呈聚集分布,在 10—11 m 尺度上呈均匀分布,在其他尺度上均呈随机分布;红松只在 7、23 m 尺度上呈聚集分布,其他尺度上均呈随机分布。

所有更新树种、冷杉、色木槭在小尺度 1—10 m 的范围上都呈聚集分布,冷杉和色木槭个体数量优势是其在小尺度上聚集分布的主要原因,所有更新树种随着尺度的增加出现均匀分布后又趋于随机分布。紫椴、云杉和红松在空间上主要表现为随机分布,这与树木个体数量有关,种源少,繁殖能力差,没有适宜的生存环境都能导致更新数量稀少,有限的

个体数量是其在空间上呈随机分布的主要原因。

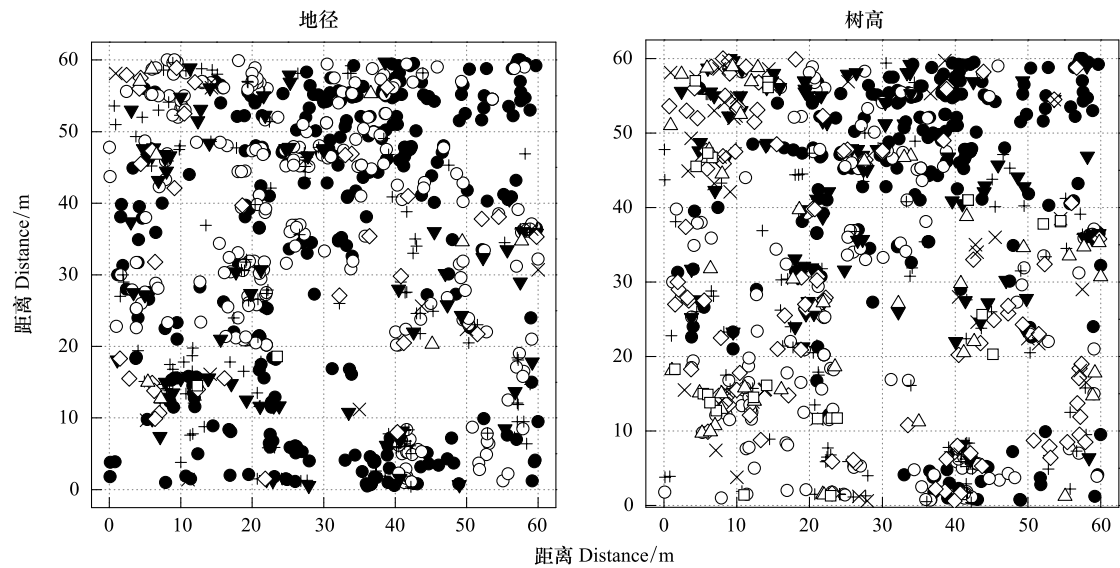


图2 地径和树高空间分布图

Fig.2 DGH class spatial distribution of tree species and H class spatial distribution of tree species

● 0 mm<DGH<10 mm, n=259; ○ 10 mm≤DGH<20 mm, n=322; + 20 mm≤DGH<30 mm, n=146; ▼ 30 mm≤DGH<40 mm, n=74; ◇ 40 mm≤DGH<50 mm, n=33; × 50 mm≤DGH<60 mm, n=12; △ 60 mm≤DGH<70 mm, n=9; □ 70 mm≤DGH<80 mm, n=2
● 0.3 m≤H<0.5 m, n=235; ○ 0.5 m≤H<1.0 m, n=129; + 1.0 m≤H<1.5 m, n=108; ▼ 1.5 m≤H<2.0 m, n=168; ◇ 2.0 m≤H<2.5 m, n=102; × 2.5 m≤H<3.0 m, n=45; △ 3.0 m≤H<4.0 m, n=43; □ H≥4.0 m and DBH<5 cm, n=27

表3 更新树种的空间分布格局

Table 3 Spatial distribution patterns of regeneration tree species

树种 Tree species	尺度 Scale/m															
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
总体 All	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	r	+	r	—	—
冷杉 <i>Abies nephrolepis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	r	r
色木 <i>Acer mono</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	r	r	r	—	r
椴树 <i>Tilia amurensis</i>	r	r	+	+	r	r	r	r	+	r	r	r	r	r	r	r
云杉 <i>Picea koraiensis</i>	+	+	+	r	r	+	r	r	r	r	—	—	r	r	r	r
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	r	r	r	r	r	r	r	+	r	r	r	r	r	r	r	r

树种 Tree species	尺度 Scale/m															
	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	
总体 All	—	r	r	r	r	—	—	—	—	r	r	r	r	r	r	
冷杉 <i>Abies nephrolepis</i>	+	+	+	+	r	r	r	—	—	r	—	—	—	—	r	
色木 <i>Acer mono</i>	r	r	r	r	r	r	—	r	r	r	r	r	—	r	r	
椴树 <i>Tilia amurensis</i>	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	
云杉 <i>Picea koraiensis</i>	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	r	r	r	r	r	r	r	+	r	r	r	r	r	r	r	

+ 表示聚集分布;- 表示均匀分布;r 表示随机分布;置信区间为 99%

2.5 主要更新幼苗幼树之间的空间关联性

主要更新树种之间的空间联结关系见表4,冷杉和色木槭在1—3、8—9、26、28 m尺度上显著正相关,在13—18、22 m尺度上显著负相关,在其他尺度

上都表现出不相关。冷杉和紫椴在3 m尺度上表现出正相关关系,在6、9、11—12、15、18—26 m范围上表现出负相关关系,在其他尺度上不具有空间关联性。冷杉和云杉在2、4—7、12—13、15、17—19、30 m

尺度上显著正相关,而在其他尺度范围上都表现出不相关。冷杉和红松在 2—5、7—9、13 m 尺度上表现出正的空间关联性,在其他尺度上不具有空间关联性。色木槭和紫椴在小尺度 1、6、8 m 范围上呈正相关,而在大尺度 17—18、21—22、24 m 范围上呈负相关关系。色木槭和云杉在 14 m 尺度上呈正相关,在 11 m 尺度上呈负相关。色木槭和红松在 1、28 m 尺度上呈正相关,在 10、13—17 m 尺度上表现出负相关关系。云杉和紫椴在 19、21 m 尺度上呈负相

关,在其他尺度范围上不相关。紫椴和红松在小尺度 3 m 范围上呈正相关,在较大尺度 18、22 m 范围上呈负相关。

总体上来看小尺度上树种间正的关联性比较多,较大尺度上树种间负的关联性比较多;随着尺度增加,种间关联性减弱。冷杉和紫椴、云杉和紫椴之间几乎不存在正相关关系,冷杉和云杉、冷杉和红松之间不存在负相关关系,云杉和红松之间呈不相关关系。

表 4 更新幼苗幼树之间的空间关联性
Table 4 Spatial association of regeneration tree species

树种 Tree species	尺度 Scale/m															
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
冷色 * <i>Abies</i> and <i>Acer</i>	+	+	+	+	r	r	r	r	+	+	r	r	r	-	-	-
冷椴 * <i>Abies</i> and <i>Tilia</i>	r	r	r	+	r	r	-	r	r	-	r	-	-	r	r	-
冷云 * <i>Abies</i> and <i>Picea</i>	r	r	+	r	+	+	+	+	r	r	r	r	+	+	r	+
冷红 * <i>Abies</i> and <i>Pinus</i>	r	r	+	+	+	+	r	+	+	+	r	r	r	+	r	r
色椴 * <i>Acer</i> and <i>Tilia</i>	+	+	r	r	r	r	+	r	+	r	r	r	r	r	r	r
色云 * <i>Acer</i> and <i>Picea</i>	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	-	r	r	+	r
色红 * <i>Acer</i> and <i>Pinus</i>	+	+	r	r	r	r	r	r	r	r	-	r	r	-	-	r
云椴 * <i>Picea</i> and <i>Tilia</i>	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
云红 * <i>Picea</i> and <i>Pinus</i>	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
椴红 * <i>Tilia</i> and <i>Pinus</i>	r	r	r	+	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r

树种 Tree species	尺度 Scale/m															
	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	
冷色 * <i>Abies</i> and <i>Acer</i>	-	-	-	r	r	r	-	r	r	r	+	r	+	r	r	
冷椴 * <i>Abies</i> and <i>Tilia</i>	r	r	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r	r	r	r	
冷云 * <i>Abies</i> and <i>Picea</i>	r	+	+	+	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	+	
冷红 * <i>Abies</i> and <i>Pinus</i>	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	
色椴 * <i>Acer</i> and <i>Tilia</i>	r	-	-	r	r	-	-	r	-	r	r	r	r	r	r	
色云 * <i>Acer</i> and <i>Picea</i>	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	
色红 * <i>Acer</i> and <i>Pinus</i>	-	-	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	+	r	r	
云椴 * <i>Picea</i> and <i>Tilia</i>	r	r	r	-	r	-	r	r	r	r	r	r	r	r	r	
云红 * <i>Picea</i> and <i>Pinus</i>	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	
椴红 * <i>Tilia</i> and <i>Pinus</i>	r	r	-	r	r	r	-	r	r	r	r	r	r	r	r	

冷色*:冷杉和色木;冷椴*:冷杉和紫椴;冷云*:冷杉和云杉;冷红*:冷杉和红松;色椴*:色木和紫椴;色云*:色木和云杉;色红*:色木和红松;云椴*:云杉和紫椴;云红*:云杉和红松;椴红*:紫椴和红松;+表示正相关;-表示负相关;r表示不相关;置信区间为 99%

3 讨论

该文通过对以冷杉、云杉和红松为优势种的云冷杉林幼苗幼树特征的研究表明,其林下主要更新树种为冷杉和色木槭,更新幼苗幼树的数量随着地径和树高的增大而减小,其地径近似呈倒 J 型分布,其树高结构近似呈双峰分布,但是色木槭胸径生长显著慢于冷杉和云杉等优势树种,每年进入上层林

木数量较少,所以色木槭在上层林木中并不具有优势。云杉大树在云冷杉林中虽占据一定的优势,然而云杉幼苗幼树数量却不多,可能是因为云杉大树下不适合云杉更新,冷杉林冠下更新起来的树种仍以冷杉为主,只有在出现林窗或其他林中空地且又有种源的情况下,才有云杉幼苗的发生和生长,所以云杉更新株数较少^[25]。

森林的空间格局与空间尺度密切相关^[26-27],空

间分布格局随着尺度的变化而变化,本研究中所有树种、冷杉和色木槭在小尺度 1—10 m 范围上以聚集分布为主,所有树种随着尺度的增加最后趋于随机分布,这与以往的研究结果相符^[21];不同树种之间的正相关主要发生在小尺度范围上,负相关主要发生在较大尺度范围上,空间关联性随尺度的增大而减弱,并趋于不相关。冷杉和云杉、冷杉和红松之间正相关显著,没有表现出负相关关系,而云杉和红松之间则没有明显的空间关联性,这说明冷杉、云杉和红松在幼苗幼树阶段的生长是相互促进的。冷杉、云杉和红松具有相似的生态位,具有相似的生物学和生态学特性,所需生境相同,3 个树种都适于在气候寒冷湿润且土壤肥沃的条件下生长,同时具有较强的耐荫性,可以共同利用资源,故它们能够稳定的共存。对于冷杉和色木槭、冷杉和紫椴、色木槭和紫椴等其他种对在某一尺度范围上呈正相关,而在另一尺度范围上呈负相关,又有可能表现出不相关的关系,在小尺度上,不同的空间格局和空间关联性可能是由于不同程度的种内或者种间竞争、种子扩散限制等因素所致;而在较大的尺度上,不同的空间格局和空间关联性则可能是由物种分布的异质性或斑块性,以及不同的环境条件决定的^[28]。

对于长白山云冷杉林幼苗幼树的更新特征及其分布格局的研究,不仅局限于对 $DBH < 5\text{ cm}$ 且 $H \geq 0.3\text{ m}$ 的幼苗幼树的研究分析,还应包括乔木层个体 ($DBH \geq 5\text{ cm}$) 对幼苗幼树生长的影响以及灌木、草本植物对更新幼苗幼树的影响。

References:

- [1] Han Y Z, Wang Z Q. Spatial heterogeneity and forest regeneration. Chinese Journal of Applied Ecology, 2002, 13(5): 615-619.
- [2] Liang J P, Wang A M, Liang S F. Disturbance and forest regeneration. Forest Research, 2002, 15(4): 490-498.
- [3] Song X Z, Zhang Z T, Xiao W F, Li D S, Zhang H L. Regeneration dynamics of logging gaps in *Populus davidiana*-*Betula platyphylla* secondary forests in Changbai Mountain. Scientia Sinicae, 2008, 44(3): 13-20.
- [4] Xu Z B, Dai L M, Chen J Q, Wang Z, Dai H C, Li X. Natural regeneration condition in *Pinus koraiensis* broad-leaved mixed forest. Acta Ecologica Sinica, 2001, 21(9): 1413-1420.
- [5] Bai X J, Queenborough S A, Wang X G, Zhang J, Li B H, Yuan Z Q, Xing D L, Lin F, Ye J, Hao Z Q. Effects of local biotic neighbors and habitat heterogeneity on tree and shrub seedling survival in an old-growth temperate forest. Oecologia, 2012, 170(3): 755-765.
- [6] Chen B B, Zhao X H, Ni R Q, Huang Z. Composition and spatial pattern of tree seedlings in Korean pine broadleaved forest in Changbai mountains. Journal of Northeast Forestry University, 2012, 40(10): 39-42.
- [7] Ding S J, Zhang C Y, Xia F C, Zhao X H, Ni R Q, Fan J, He H J. Habitat associations of understorey species spatial distribution in old growth broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) forest. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(11): 3334-3342.
- [8] Du Z, Kang X G, Bao Y J, Yang X X. Spatial distribution patterns and associations of tree species during different succession stages in spruce-fir forests of Changbai Mountains, northeastern China. Journal of Beijing Forestry University, 2012, 34(2): 14-19.
- [9] Hu Y Y, Kang X G, Zhao J H. Variable relationship between tree age and diameter at breast height for natural forests in Changbai mountains. Journal of Northeast Forestry University, 2009, 37(11): 38-42.
- [10] Zhao J H, Kang X G, Zhang H D, Liu Y. Relationships between coefficient of variation of diameter and height and competition index of main coniferous trees in Changbai Mountains. Chinese Journal of Applied Ecology, 2009, 20(8): 1832-1837.
- [11] Gong Z W, Gu L, Kang X G, Yang H, Zhao H Y. Spatial pattern of forests during secondary succession in Changbai Mountain, northeastern China. Journal of Beijing Forestry University, 2010, 32(2): 92-99.
- [12] Gong Z W, Kang X G, Gu L, Gao Y, Feng Q X, Yao J C. Interspecific association among arbor species in two succession stages of spruce-fir conifer and broadleaved mixed forest in Changbai Mountains, Northeastern China. Journal of Beijing Forestry University, 2011, 33(5): 28-33.
- [13] Liu S J, Su Z X. T-square study on spatial pattern and regeneration of *Betula albo-sinensis* Burkull population on west slope of Jiuding Mountain. Chinese Journal of Applied Ecology, 2004, 15(1): 1-4.
- [14] Zhang J T. Analysis of spatial point pattern for plant species. Acta Phytocologica Sinica, 1998, 22(4): 344-349.
- [15] Zhang J T. Quantitative Ecology. Beijing: Science Press, 2011: 248-258.
- [16] Yang X. Gap characteristics and disturbance regime in a dark coniferous forest in Changbai Mountain areas. Acta Ecologica Sinica, 2002, 22(11): 1845-1831.
- [17] Kang H J, Chen Z L, Liu P, Hao C Y, Wei F M. The population structure and distribution pattern of *Emmenopterys henryi* in Dapanshan Natural Reserve of Zhejiang Province. Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(1): 389-396.
- [18] Chen L, Zhao X H, Zhang Y. Spatial distribution patterns and associations of *Pinus koraiensis* and *Tilia amurensis* in Tilia-Korean pine forest on the north slope of Changbai Mountain, northeastern China. Journal of Beijing Forestry University, 2009, 31(3): 6-10.
- [19] Zhang Y, Zhao Y Z, Zhang C Y, Zhao X H. Structure and spatial distribution of *Pinus tabulaeformis* population in the Songshan

- Nature Reserve, Beijing, China. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2009, 15(2): 175-179.
- [20] Zhang J, Hao Z Q, Song B, Ye J, Li B H, Yao X L. 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, 2007, 18(8): 1681-1687.
- [21] Yan H B, Han Y Z, Yang X Q, Wang L Y, Xiang X Y. Spatial distribution patterns and associations of tree species in typical natural secondary mountain forest communities of Northern China. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(9): 2311-2321.
- [22] Rodríguez-Pérez J, Wiegand T, Traveset A. Adult proximity and frugivore's activity structure the spatial pattern in an endangered plant. Functional Ecology, 2012, 26(5): 1221-1229.
- [23] Wiegand T, Moloney K A. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. Oikos, 2004, 104(2): 209-229.
- [24] Stoyan D, Penttinen A. Recent applications of point process methods in forestry statistics. Statistical Science, 2000, 15(1): 61-78.
- [25] Li B, Fan J S, Che X Q. A review of studies on structural features, regeneration features and management of natural Spruce-Fir mixed stand of Coniferous and Broadleaved trees in China. World Forestry Research, 2012, 25(3): 43-49.
- [26] Condit R, Ashton P S, Baker P, Bunyavejchewin S, Gunatilleke S, Gunatilleke N, Hubbell S P, Foster R B, Itoh A, LaFrankie J V, Lee H S, Losos E, Manokaran N, Sukumar R, Yamakura T. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. Science, 2000, 288(5470): 1414-1418.
- [27] He F L, Duncan R P. Density-dependent effects on tree survival in an old-growth Douglas fir forest. Journal of Ecology, 2000, 88(4): 676-688.
- [28] Yang X Q, Han Y Z. Population structure and spatial point patterns of individuals in natural secondary poplar-birch forest in Guandi mountain. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2010, 30(9): 1895-1901.
- 混交林森林天然更新条件的研究. 生态学报, 2001, 21(9): 1413-1420.
- [6] 陈贝贝, 赵秀海, 倪瑞强, 黄珍. 长白山阔叶红松林乔木树种幼苗组成与空间分布. 东北林业大学学报, 2012, 40(10): 39-42.
- [7] 丁胜建, 张春雨, 夏富才, 赵秀海, 倪瑞强, 范娟, 何怀江. 老龄阔叶红松林下层木空间分布的生境关联分析. 生态学报, 2012, 32(11): 3334-3342.
- [8] 杜志, 亢新刚, 包昱君, 杨鑫霞. 长白云冷杉林不同演替阶段的树种空间分布格局及其关联性. 北京林业大学学报, 2012, 34(2): 14-19.
- [9] 胡云云, 亢新刚, 赵俊卉. 长白山地区天然林林木年龄与胸径的变动关系. 东北林业大学学报, 2009, 37(11): 38-42.
- [10] 赵俊卉, 亢新刚, 张慧东, 刘燕. 长白山主要针叶树种胸径和树高变异系数与竞争因子的关系. 应用生态学报, 2009, 20(8): 1832-1837.
- [11] 龚直文, 顾丽, 亢新刚, 杨华, 赵浩彦. 长白山森林次生演替过程中林木空间格局研究. 北京林业大学学报, 2010, 32(2): 92-99.
- [12] 龚直文, 亢新刚, 顾丽, 高延, 冯启祥, 姚景春. 长白云冷杉针阔混交林两个演替阶段乔木的种间联结性. 北京林业大学学报, 2011, 33(5): 28-33.
- [13] 刘守江, 苏智先. 四川九顶山西坡红桦林天然种群空间格局及更新研究. 应用生态学报, 2004, 15(1): 1-4.
- [14] 张金屯. 植物种群空间分布的点格局分析. 植物生态学报, 1998, 22(4): 344-349.
- [15] 张金屯. 数量生态学. 北京: 科学出版社, 2011: 248-258.
- [16] 杨修. 长白山暗针叶林林隙一般特征及干扰状况. 生态学报, 2002, 22(11): 1825-1831.
- [17] 康华靖, 陈子林, 刘鹏, 郝朝运, 韦福民. 大盘山自然保护区香果树种群结构与分布格局. 生态学报, 2007, 27(1): 389-396.
- [18] 陈列, 赵秀海, 张赞. 长白山北坡椴树红松林空间分布及其空间关联. 北京林业大学学报, 2009, 31(3): 6-10.
- [19] 张赞, 赵亚洲, 张春雨, 赵秀海. 北京松山油松种群结构及空间分布格局. 应用与环境生物学报, 2009, 15(2): 175-179.
- [20] 张健, 郝占庆, 宋波, 叶吉, 李步杭, 姚晓琳. 长白山阔叶红松林中红松与紫椴的空间分布格局及其关联性. 应用生态学报, 2007, 18(8): 1681-1687.
- [21] 闫海冰, 韩有志, 杨秀清, 王丽艳, 项小英. 华北山地典型天然次生林群落的树种空间分布格局及其关联性. 生态学报, 2010, 30(9): 2311-2321.
- [25] 李冰, 樊金拴, 车小强. 我国天然云冷杉针阔混交林结构特征、更新特点及经营管理. 世界林业研究, 2012, 25(3): 43-49.
- [28] 杨秀清, 韩有志. 关帝山次生杨桦林种群结构与立木的空间点格局. 西北植物学报, 2010, 30(9): 1895-1901.

参考文献:

- [1] 韩有志, 王政权. 森林更新与空间异质性. 应用生态学报, 2002, 13(5): 615-619.
- [2] 梁建萍, 王爱民, 梁胜发. 干扰与森林更新. 林业科学研究, 2002, 15(4): 490-498.
- [3] 宋新章, 张智婷, 肖文发, 李冬生, 张慧玲. 长白山杨桦次生林采伐林隙幼苗更新动态. 林业科学, 2008, 44(3): 13-20.
- [4] 徐振邦, 代力民, 陈吉泉, 王战, 戴洪才, 李昕. 长白山红松阔叶