

DOI: 10.5846/stxb201306021270

杨华, 李艳丽, 沈林, 亢新刚. 长白山云冷杉针阔混交林主要树种空间分布及其关联性. 生态学报, 2014, 34(16): 4698-4706.

Yang H, Li Y L, Shen L, Kang X G. Spatial distributions and associations of main tree species in a spruce-fir forest in the Changbai Mountains area in northeastern China. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(16): 4698-4706.

长白山云冷杉针阔混交林主要树种空间分布及其关联性

杨 华*, 李艳丽, 沈 林, 亢新刚

(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:应用点格局分析方法 *O*-ring 函数, 分析了长白山云冷杉针阔混交林主要树种以及各生长阶段的空间分布格局和空间关联性。结果表明: (1) 林分整体、主要建群种冷杉、云杉和红松的径级分布呈倒“J”型分布, 属于增长型种群。 (2) 林分整体、冷杉、色木槭在 0—10 m 小尺度上均呈聚集分布, 其他尺度上以随机分布为主, 云杉、红松和椴树在整个研究尺度上以随机分布为主。 (3) 冷杉和色木槭在较低龄级阶段小尺度上呈明显的聚集分布, 较大尺度上呈随机分布或者均匀分布, 冷杉聚集程度随着龄级增大而降低。 (4) 在冷杉、云杉、红松、椴树和色木槭 5 个树种组成的 10 个种对中, 冷杉与红松、云杉与红松在小尺度 0—10 m 范围上以正相关为主; 色木槭与冷杉、红松、椴树在小尺度 0—5 m 范围上主要以正相关为主; 云杉和冷杉、椴树、色木槭在整个研究尺度上均以不相关为主。椴树和冷杉、色木槭在 10—25 m 尺度范围上以负相关为主。 (5) 幼龄层冷杉与乔木层冷杉在小尺度上呈显著负相关, 与乔木层其他树种主要表现为不相关。

关键词:空间格局; 空间关联; *O*-ring 函数; 生长阶段; 云冷杉林

Spatial distributions and associations of main tree species in a spruce-fir forest in the Changbai Mountains area in northeastern China

YANG Hua*, LI Yanli, SHEN Lin, KANG Xingang

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

Abstract: An observational field plot, covering an area of 60×60m, was established to analyze the spatial distributions and associations of the main tree species in a spruce-fir coniferous and broadleaved mixed forest in the Changbai Mountain area in northeastern China. The spatial coordinates, diameters at breast height (DBH), diameters at ground height (DGH) and heights (*H*) of all trees with a height exceeding 30 cm and a dbh less than 5 cm were measured. The univariate *O*-ring function was used to analyze the spatial distribution patterns of the main tree species while the bivariate *O*-ring function statistic was used to analyze intraspecific and interspecific relationships among different trees. The distribution of tree diameters at breast height (DBH) of the entire community and of individual tree species follows the shape of an inverse J, which is rather unexpected because the distribution of dbh's in these forests is usually bimodal. All the *Abies nephrolepis* and *Acer mono* trees show an aggregated spatial distribution at short distances and a random distribution at other scales while *Picea koraiensis*, *Pinus koraiensis* and *Tilia amurensis* are randomly distributed at all scales. At different growth stages, the main tree species have different spatial distributions. Seedlings and saplings of *Abies nephrolepis* and *Acer mono* are spatially aggregated at close ranges but show uniform or random distributions at large scales. Spatial associations between the seedlings, saplings and big trees were also studied. As expected, the intensity of the spatial aggregation is declining with

基金项目: 林业公益性行业科研项目 (201104051)

收稿日期: 2013-06-02; 修订日期: 2014-06-21

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

increasing dbh's. With few exceptions, pairs of the five main tree species, show mostly positive association at short distances.

Key Words: spatial distribution; spatial association; *O*-ring function; growth stage; spruce-fir forest

森林空间结构是指同一森林群落内物种的空间关系,即种群的分布格局及其属性在空间上的排列方式^[1]。种群的空间分布格局和种间的空间关联是空间格局分析的两个主要研究内容,是种群生态关系在空间上的两种表现形式^[2]。空间分布是由种群本身生物学特性、种内种间关系以及环境条件的共同影响决定的。种间关联性是指不同种群在空间上的相互关系,通常是由生境差异影响物种分布引起的^[3]。焦文婧等^[4]对灵空山自然保护区油松-辽东栎林建群种关联性进行了研究,郭忠玲等^[5]对长白山落叶阔叶混交林主要树种树木种群的种间关联性进行了研究,刘金福等^[6]对天然格氏栲林乔木层种群种间关联性做了相应的研究,而对金沟岭林场云冷杉针阔混交林种群空间分布及其种群关联性的研究还较鲜见。开展种群空间格局的研究,有助于了解种群在不同生境中的相互关系、相互作用以及与环境之间的关系,预测群落消长动态,揭示群落演替的内在机制。

云冷杉林也称暗针叶林,主要由云杉属(*Picea*)和冷杉属(*Abies*)组成的常绿、阴暗、潮湿的森林群落,是我国寒温带森林类型中分布最广的常绿针叶林,具有较高的经济价值和生态价值。部分学者已经对云冷杉林进行了大量的科学研究,主要集中在直径结构^[7]、生长过程及生长模型^[8]、空间结构^[9-11]、更新^[12]和生态位特征^[13]等方面,但有关云冷杉针阔混交林优势种群及不同龄级的分布和空间关系的研究尚不多见。本文运用点格局分析方法 *O*-ring 统计分析了云冷杉针阔混交林主要树种不同生长阶段的空间分布,林分上层乔木与下层幼龄个体种内和种间的空间关联性,以期从空间格局角度深入认识云冷杉林群落结构,为协调种间关系,指导该地区森林恢复以及林业生态环境建设提供理论依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区域位于吉林省汪清林业局境内东部金沟

岭林场(130°5′—130°20′E,43°17′—43°25′N),属长白山老爷岭山脉雪岭支脉,森林覆盖率为98%。属低山丘陵地貌,海拔为300—1100 m,坡度10°—25°,阳坡较陡阴坡平缓。气候属于受季风影响的温带大陆性山地气候,夏季温暖多雨,冬季寒冷。年均气温4℃左右,年均降水量600—700 mm,雨量主要集中在7月份。本区属于低山灰化土灰棕壤区,母岩为玄武岩。调查区植被资源以臭冷杉(*Abies nephrolepis*)、红皮云杉(*Picea koraiensis*)和红松(*Pinus koraiensis*)为主要建群树种,伴生树种有枫桦(*Betula costata*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、色木槭(*Acer mono*)、白桦(*Betula platyphylla*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、山杨(*Populus davidiana*)、青楷槭(*Acer tegmentosum*)、花楷槭(*Acer ukurunduense*)等。下木以忍冬(*Lonicera japonica*)、暴马丁香(*Syringa reticulata* var. *amurensis*)、榛子(*Corulus heterophylla*)为主。草本层植物种类主要包括宽叶苔草(*Carex siderosticta*)和山芹菜(*Spuriopimpinella brachycarpa*)等。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置

2012年8月采用典型取样法在汪清林业局金沟岭林场检查法Ⅱ大区内,设立了60 m×60 m天然云冷杉针阔混交林固定样地,坡度大约为5°,坡位为中坡,坡向为阴坡,海拔为600 m左右。调查时在整个样地上依据相邻网格法布设了36个10 m×10 m的小样方,调查样地内所有乔木胸径(DBH)≥5 cm的树种名称、树高、胸径和冠幅,并且记录所有树高(*H*)≥30 cm且DBH<5 cm的乔木幼苗幼树的树种名称、地径和苗高。并且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树种的坐标。

1.2.2 数据分析

为了分析云冷杉针阔混交林主要树种不同生长阶段之间的空间分布格局,本文采用林木胸径大小代替林木年龄的大小的方法^[14]。根据植物的生长特性将林木划分为林分下层幼龄树(*S*)包括更新幼

苗 ($H \geq 30$ cm, $DBH < 1$ cm) 和幼树 (1 cm $\leq$ $DBH < 5$ cm)、林分中层木 (5 cm $\leq$ $DBH < 25$ cm) 和林分上层木 ($DBH \geq 25$ cm)^[15], 4 个生长阶段分别有 635、222、364、83 株树木。

点格局分析法是把植物个体都视为二维空间平面中的点^[16-17], 从而对其进行分析研究, 本文采用单变量 O -ring 统计分析林分整体及其主要树种不同生长阶段的空间分布格局, 采用双变量 O -ring 统计分析主要树种之间及其上层乔木个体与幼龄个体间的空间关联性。本文采用完全空间随机过程 (CSR) 模型^[18], 根据蒙特卡洛模拟结果, 单变量 $O(r)$ 值在上下包迹线围成的区间之内空间分布为随机分布, 区间以上为聚集分布, 区间以下为均匀分布。对于双变量分析, 比较样地内主要树种相同生长阶段的空间关联性时, 让两个物种格局都随机变化, 选用完全空间随机零假设; 分析不同生长阶段种内和种间的关联性时, 假设小树的空间分布受大树的影响, 即采用前提条件假设 (antecedent condition null model), 林分中幼龄个体的位置随机变化, 大树位置不变。根据蒙特卡洛模拟结果, 如果双变量 $O(r)$ 值在上下包迹线围成的区间之内, 表明接受零假设两者相互独立, 区间以上则两者空间上正相关, 区间以下则两者空间上负相关。

数据分析通过生态学软件 Programita (Wiegand and Moloney, 2008 版)^[18] 完成, 空间尺度采用 0—30 m, 进行 Monte Carlo 循环模拟 99 次得到由两条包迹线围成的 99% 的置信区间。

2 结果与分析

2.1 云冷杉针阔混交林树种组成及径级结构

样地共调查到 13 种乔木, 共计 1304 株。林分平均胸径为 15.2 cm, 平均胸高断面积为 23.7 m²/hm², 树种组成为 4 冷杉 2 云杉 1 红松 1 椴树 1 色木 1 枫桦+白桦+杨树+青楷槭+花楷槭。冷杉、云杉和红松 3 个建群种所占比例较大, 胸高断面积比例之和高达 75.2%; 白桦、杨树等喜光先锋树种在林分中所占比例极小, 胸高断面积之和只有 6.1%。冷杉、云杉、红松、椴树和色木槭小径级个体 ($DBH \leq 10$ cm) 相对较多, 分别占各自总数的 81.0%、51.0%、50.0%、78.0% 和 96%, 特别是冷杉径级分布呈明显的倒“J”型 (图 1), 林内更新良好, 属于增长型种群。白桦个体数量较少, 胸径多数集中在 20—25 cm 范围内, 呈衰退趋势。调查中没有发现枫桦更新幼苗和幼树, 枫桦中树较多; 云杉幼树相对较少; 椴树天然更新的幼苗较少, 而幼树数量较大, 占椴树种群的 39.0%。

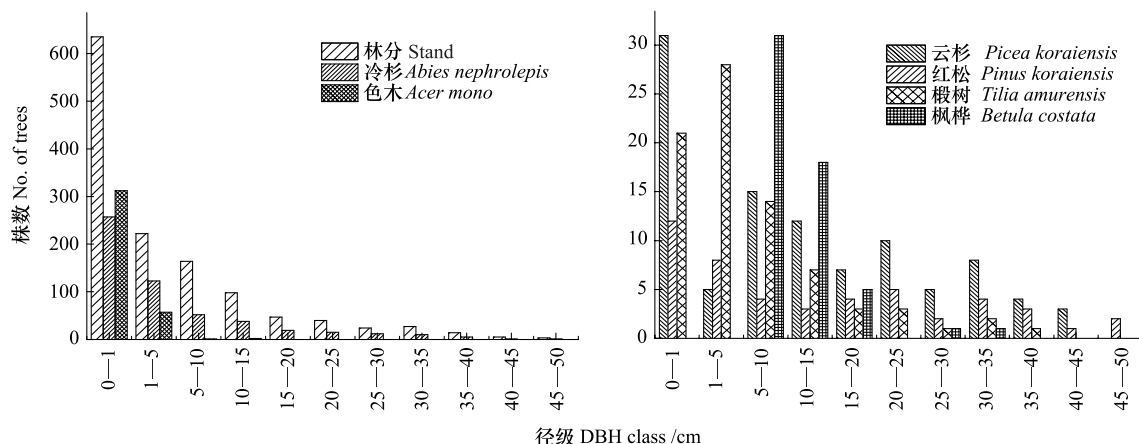


图 1 云冷杉针阔混交林主要树种的径级结构

Fig.1 DBH class distributions of main tree species in the study area

2.2 主要树种的空间分布格局

树种在林分空间分布的密度随尺度变化有明显不同, 表现出明显的空间异质性 (图 2)。从林分整

体来看, 幼苗数量最多, 幼苗阶段呈明显的聚集分布, 幼树数量虽少, 仍呈明显的聚集分布, 中层木和上层木阶段主要表现为随机分布。

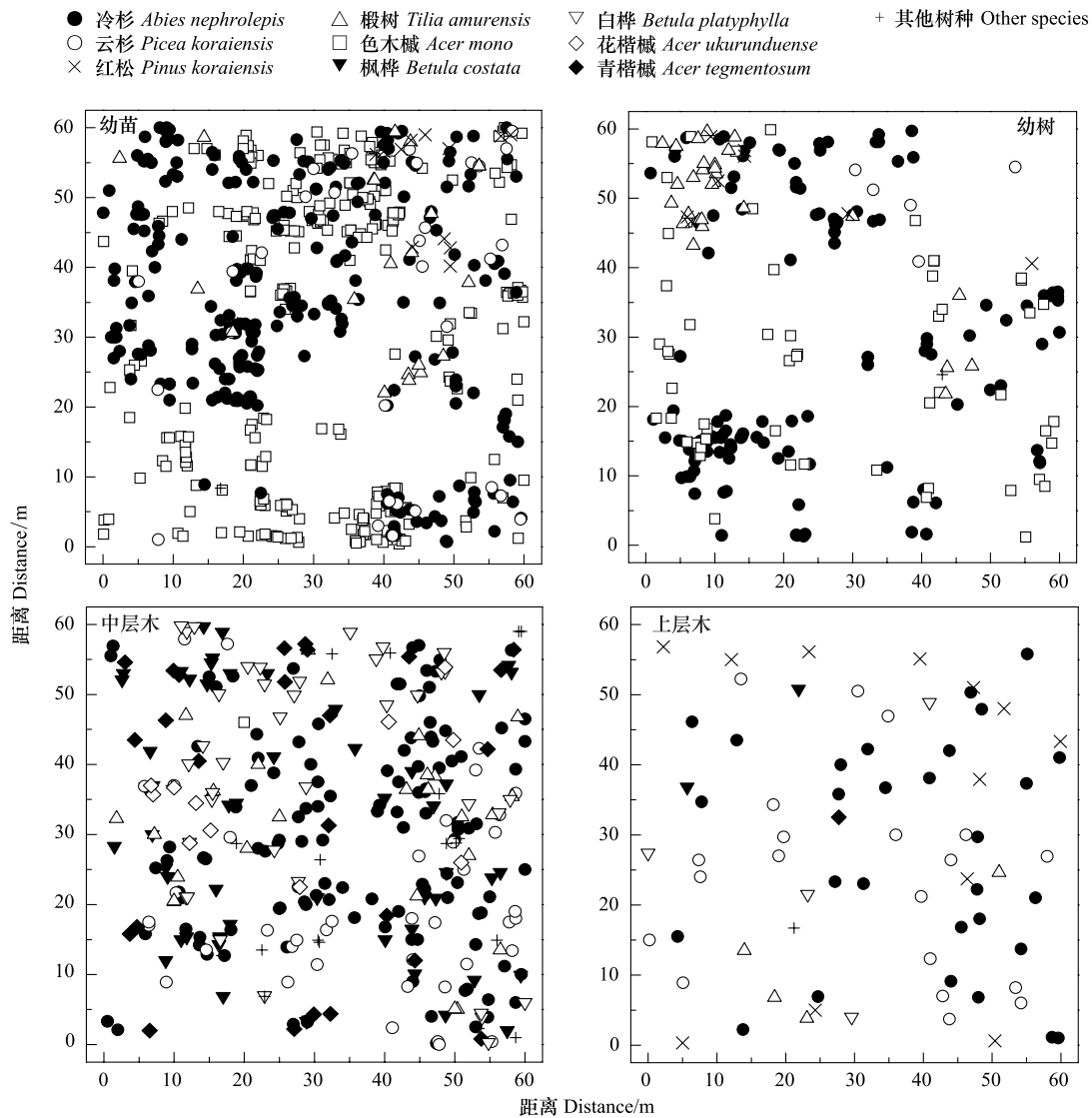


图 2 云冷杉针阔混交林乔木树种不同生长阶段个体的空间分布图
Fig.2 Point patterns of individuals of main tree species at different growth stages in the study area

对样地内所有树种进行单变量 O -ring 统计发现,整个林分在小尺度 0—10 m 范围上呈聚集分布,14—16 m,21—24 m,29 m 尺度上呈均匀分布,其他尺度上呈随机分布。冷杉在 0—10、12、17、19、30 m 尺度上呈聚集分布,在 27—28 m 尺度上呈均匀分布,其他尺度上呈随机分布。云杉在 2 m 尺度上呈聚集分布,其他尺度上均呈随机分布。红松在 5,28 m 尺度上呈聚集分布,其他尺度上均呈随机分布。色木槭在 0—11 m 尺度上呈聚集分布,在 14,22,28 m 尺度上呈均匀分布,其他尺度上均呈随机分布。椴树在 8,26 m 尺度上呈聚集分布,21 m 尺度上呈均匀分布,其他尺度上均呈随机分布(图 3)。

2.3 主要树种不同生长阶段的空间分布格局

对样地所有 $H \geq 30$ cm 的主要树种进行单变量 O -ring 统计分析发现(表 1),不同生长阶段空间格局表现为随着种群生长,林分整体、冷杉、红松、椴树、色木槭聚集强度减小,逐渐趋于随机分布。林分整体在幼苗和幼树阶段在 0—15 m 较小尺度上均呈聚集分布,随着尺度增加,幼树阶段在 25—30 m 出现均匀分布。冷杉幼苗、幼树、中层木分别在 0—15、0—15 m 和 0—6 m 上呈聚集分布,其他尺度呈随机分布,大树在所有空间尺度上呈随机分布。云杉幼苗在 0—5 m 上呈聚集分布,其他生长阶段的云杉在所有尺度上主要呈随机分布。红松每个生长阶段的株数均较少,主要呈随机分布。椴树的幼树和中层

木在空间上主要呈随机分布。

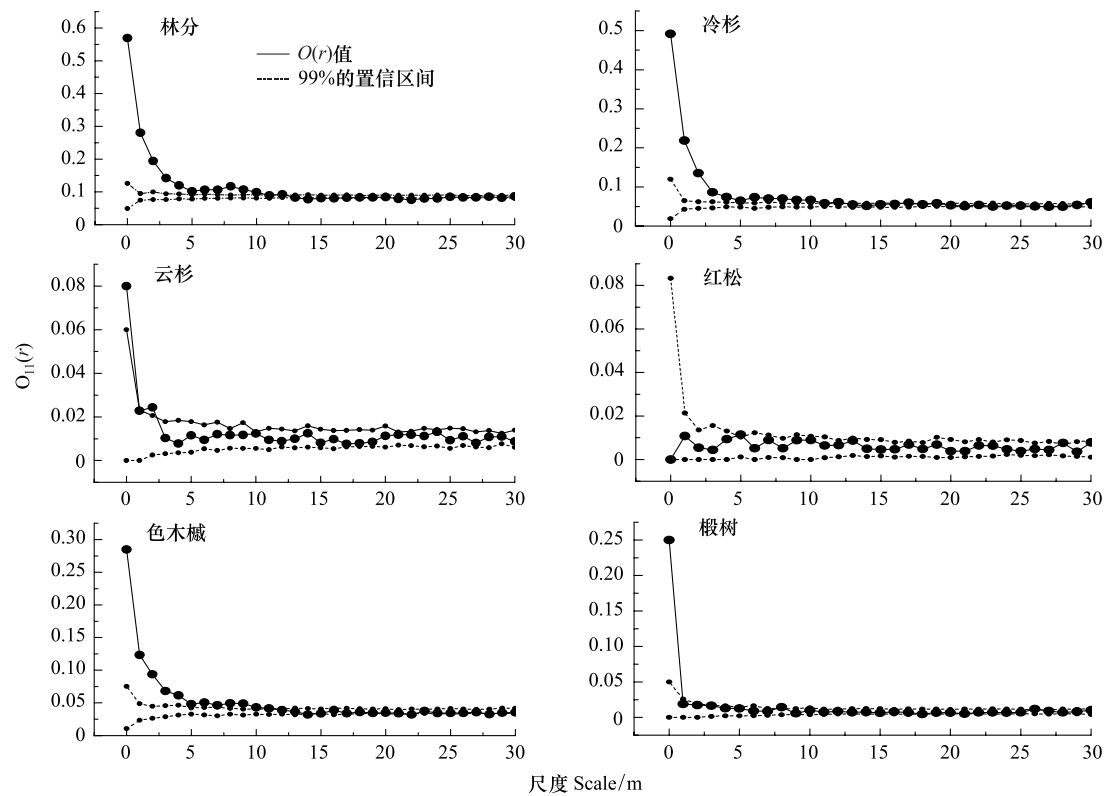


图 3 云冷杉针阔混交林主要树种的空间分布格局
Fig.3 Spatial distribution patterns of dominant tree species in the study area

表 1 长白山云冷杉针阔混交林主要树种不同生长阶段的空间分布

物种 Species	生长阶段 Growth stage	尺度 Scale/m					
		0—5	5—10	10—15	15—20	20—25	25—30
林分	幼苗	a	a	a	r	R	r
Stand	幼树	a	a	a	r	R	R(+)
	中层木	r	r	r	r	R	r
	上层木	r	r	r	r	R	r
	层木	r	r	r	r	R	R(+)
冷杉	幼苗	a	a	a(+)	r	R	r
<i>Abies nephrolepis</i>	幼树	a	a	a(+)	r	R(+)	r
	中层木	a	r(+)	r	r	R	r
	层木	r	r	r	r	R	R(+)
云杉	幼苗	a	r	r	r	R	r
<i>Picea koraiensis</i>	中层木	r	r	r	r	R	r
红松	幼苗	r(+)	r(+)	r	r	R	r
<i>Pinus koraiensis</i>	中层木	r	r(+)	r(+)	r	R	r
椴树	幼树	r(+)	r(+)	r	r	R	r
<i>Tilia amurensis</i>	中层木	r	r	r(+)	r	R	r
色木槭	幼苗	a	a	a(+)	r	R	r
<i>Acer mono</i>	幼树	a	a	r	r	R	r

a 聚集分布;a(+)研究尺度上的聚集分布多于随机分布;r 随机分布;r(+)研究尺度上的随机分布多于聚集分布;R 均匀分布;R(+)研究尺度上的均匀分布多于随机分布;置信区间为 99%

2.4 主要树种的空间关联性

O-ring 双变量统计空间关联性表明,冷杉、云杉、红松、色木和椴树 5 个树种的空间联结关系见表 2,其他树种由于株数较少,主要表现为不相关或仅存在个别尺度的相关性。冷杉与红松,云杉与红松

在小尺度 0—10 m 上主要表现为正相关。色木与冷杉、红松、椴树在小尺度 0—5 m 范围上主要以正相关为主。云杉和冷杉、椴树、色木在整个研究尺度上均以不相关为主。椴树和冷杉、色木在 10—25 m 尺度范围上主要表现为负相关。

表 2 长白山云冷杉针阔混交林主要树种之间不同尺度上的空间关系
Table 2 Spatial relationships among the main tree species in the study area

物种 Species	尺度 Scale/m					
	0—5	5—10	10—15	15—20	20—25	25—30
冷杉-云杉 <i>Abies-Picea</i>	n(+)	n(+)	p(+)	n	N	n
冷杉-红松 <i>Abies-Pinus</i>	p	p(+)	n	n	N	n
冷杉-色木 <i>Abies-Acer</i>	p(+)	n(+)	N	N(+)	N	n
冷杉-椴树 <i>Abies-Tilia</i>	n(+)	n	N(+)	N(+)	N	n
云杉-椴树 <i>Picea-Tilia</i>	n	p(+)	n	n	N	n
红松-椴树 <i>Pinus-Tilia</i>	p(+)	n(+)	n(+)	N(+)	N	n
红松-云杉 <i>Pinus-Picea</i>	p	p(+)	p(+)	n	N	n
色木-云杉 <i>Acer-Picea</i>	n(+)	n(+)	n	n	N	n
色木-红松 <i>Acer-Pinus</i>	p(+)	n	N(+)	N(+)	N	N(+)
色木-椴树 <i>Acer-Tilia</i>	p(+)	n(+)	N(+)	N	N(+)	n

p 表示显著正相关;p(+)表示研究尺度上的正相关多于不相关;n 表示空间独立;n(+)表示研究尺度上的不相关多于正相关;N 表示显著负相关;N(+)表示研究尺度上的负相关多于不相关

2.5 主要树种不同生长阶段种间和种内的空间关联性

根据研究数据,因为上层木株数较少,所以本文将上层木和中层木统一定义为乔木层个体,将幼苗幼树定义为幼龄层个体。本文主要研究乔木层和幼龄层个体之间的空间关联性。组成幼龄层的树种有冷杉、色木槭、云杉、红松和椴树,其中以冷杉和色木槭为主。组成乔木层的树种有冷杉、云杉、红松和椴树,其他树种株数较少。文中只研究幼龄层冷杉和色木槭与乔木层冷杉、云杉、红松和椴树的关系。幼龄冷杉和乔木冷杉在 0—5、7—14、18、20—21 m 尺度上呈负相关,在 26、29—30 m 尺度上呈正相关,其他尺度上不相关;幼龄冷杉与乔木云杉在 10—11 m 尺度上呈负相关,其他尺度上不相关;幼龄冷杉和乔木红松在 1、6、18 m 尺度上呈正相关,在 9 m 尺度上呈负相关,其他尺度上不相关。幼龄冷杉和乔木椴树在 3—4、7—9、18 m 尺度上呈正相关,在 20—21、24—26 m 尺度上呈负相关,其他尺度上不相关。幼龄色木槭与乔木冷杉在 4、8、12、17、25—28、30 m 尺度上呈负相关,其他尺度上不相关;幼龄色木槭和乔木云杉在 7、13—14 m 尺度上呈正相关,在 18、27—28 m 尺度上不相关;幼龄色木槭和乔木红松在 17、

21—22 m 尺度上呈负相关,其他尺度上不相关;幼龄色木槭和乔木椴树在 12 m 尺度上呈负相关,其他尺度上不相关。

3 讨论

林分整体水平上,冷杉株数最多,蓄积量最大,色木槭株数次之,但多集中在幼苗幼树阶段,蓄积量较小。林分整体、冷杉和色木槭在小尺度 0—10 m 范围上均以聚集分布为主,随着尺度增加聚集程度减弱,逐渐趋于随机分布,并有向均匀分布发展的趋势。云杉、红松和椴树除在极个别的尺度上呈聚集分布,在其他尺度上均呈随机分布。冷杉和红松、云杉和红松在小尺度上呈显著正相关,表明冷杉、云杉和红松生态位接近,可以在林分内共同利用资源,建立良好的共存关系。随着演替的进行,优势树种冷杉、云杉和红松将占据绝对优势形成稳定的顶级群落结构。色木槭与冷杉、云杉、红松和椴树在小尺度上均有正相关出现,这与色木槭的生物学特性有关,色木槭属于中性树种具有较宽的生态位,能够与其他树种共存,对生境的适应性强^[19]。

4 个生长阶段中,因为幼苗株数最多,此阶段的林分整体、冷杉和色木槭在小尺度 0—10 m 范围上

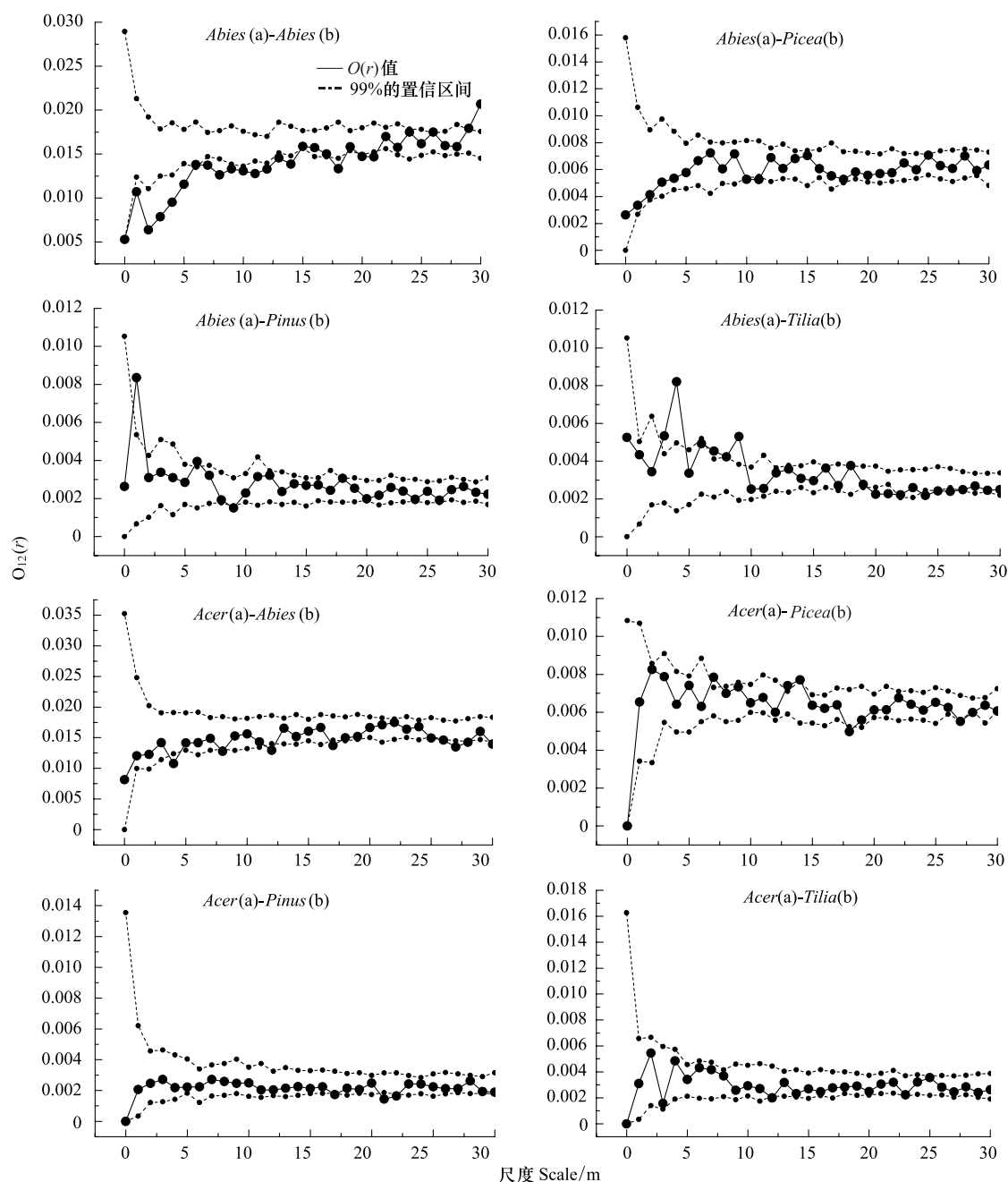


图4 云冷杉针阔混交林幼龄层个体与乔木层个体的空间关联性

Fig.4 Intraspecies and interspecies spatial associations of small and big trees of main species

(a)代表幼龄层个体;(b)代表乔木层个体;实线表示 $O(r)$ 值,虚线表示 99%的置信区间

呈明显的聚集分布,随着尺度增加,聚集程度减弱,逐渐趋于随机分布,云杉、红松和椴树主要呈随机分布。幼树阶段,株数明显少于幼苗株数,此阶段的林分整体、冷杉和色木槭在小尺度上仍呈聚集分布,其他树种主要呈随机分布。中层木和上层木阶段,林分整体和所有树种均以随机分布为主。幼龄冷杉和乔木冷杉在小尺度上主要表现为负相关,随尺度增加负相关程度减弱至不相关,逐渐趋于正相关,而正

相关强度随尺度的增大而减弱。

林分整体、冷杉和色木槭的格局变化,一定程度上说明了种群的发展趋势,种内种间的竞争作用下,种群格局由聚集分布到随机分布再到均匀分布,随机分布只是中间状态^[20]。张建等^[21]和张莉等^[22]的研究结果表明,植物一般在林分低林层(幼龄)多呈聚集分布,随林层增高聚集性减小,趋于随机分布或者均匀分布,本文也符合这一规律。树木在不同生

长阶段会表现出不同的空间分布格局^[23],这与林分内林木竞争、更新方式、自然稀疏以及环境变化密切相关。冷杉具有大量的更新幼苗和幼树,这是其种群在林分中持续处于优势地位的主要原因^[24],随着种群的生长,光照、水分、土壤等资源有限,生存空间不能满足生长的需求,竞争加剧等,使聚集的个体间出现分化,产生自然稀疏,密度下降,聚集强度降低或者趋于随机分布^[25-26]。色木幼苗幼树较多,是其呈聚集分布的主要原因,其他生长阶段的株数极少,说明色木很难进入主林层,随着种群的生长,种内和种间的竞争日益激烈,造成较大的死亡率。

本文通过对云冷杉针阔混交林空间分布格局和空间关联性分析表明,在以冷杉、云杉和红松为优势树种的云冷杉针阔混交林中,冷杉的幼龄个体在母树下及其附近进行更新和生长很困难,存活率较低,而更趋于分布在母树一定距离的范围内,根据计算结果可以进行人为干扰为冷杉、云杉分别制造 25 m 和 30 m 的林窗以促进云冷杉种群的更新,希望为今后对云冷杉林的人工抚育提供依据。冷杉的这种“同种排斥”现象与 Janzen 和 Connell 的距离制约假说相一致,Tanaka 认为种子或者幼苗距离母树越近,被病原体侵害和动物捕食的概率越大而出现更高的死亡率^[27]。另一方面,这种现象可能源于相同树种的大龄级个体为了满足自身的生长发育,不断地与幼龄个体争夺空间内有限的环境资源和营养物质,幼龄个体很难正常生长发育。

森林的空间格局对空间尺度有很强的依赖性^[28],林木的空间分布格局因尺度不同而产生变化,环境异质性和斑块性都有可能产生在不同尺度上产生不同的分布格局^[29]。本研究是在云冷杉针阔混交林林分中设定的典型样地,讨论林分水平空间分布特征,某些树种的个体数或是某一生长阶段的个体数较少,空间格局的分析意义不大,因此没有对其进行分析。若分析群落水平的空间格局,还需要在更大尺度进一步开展研究。

References:

- [1] Hui G Y, Li L, Zhao Z H, Dang P X. The comparison of methods in analysis of the tree spatial distribution pattern. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(11): 4717-4728.
- [2] Zhang J T, Meng D P. Spatial pattern analysis of individuals in different age-classes of *Larix principis-rupprechtii* in Luya mountain reserve, Shanxi, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(1): 35-40.
- [3] Zhu Y, Bai F, Liu H F, Li W C, Li L, Li G Q, Wang S Z, Sang W G. Population distribution patterns and interspecific spatial associations in warm temperate secondary forests, Beijing. *Biodiversity Science*, 2011, 19(2): 252-259.
- [4] Jiao W J, Guo D G, Zhang J, Shangguan T L. Spatial associations of constructive species in *Pinus tabulaeformis-Quercus wutaishanica* forest in Lingkong Mountain Nature Reserve, Shanxi Province of China. *Chinese Journal of Ecology*, 2012, 31(12): 3050-3057.
- [5] Guo Z L, Ma Y D, Zheng J P, Liu W F, Jin Z F. Biodiversity of tree species, their populations' spatial distribution pattern and interspecific association in mixed deciduous broadleaved forest in Changbai Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(11): 2013-2018.
- [6] Liu J F, Hong W, Fan H B, Lin R F. Study on the inter-specific association of species in the vegetation layer in *Castanopsis kawakamii* forest. *Scientia Silvae Sinicae*, 2001, 37(4): 117-123.
- [7] 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.
- [8] 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.
- [9] 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.
- [10] 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.
- [11] 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.
- [12] Huang X F, Kang X G. A review on the study of regeneration of natural spruce-fir mixed stand of coniferous and broad-leaved trees in China. *World Forestry Research*, 2004, 17(5): 34-38.
- [13] Liu W, Cao W. Niche characteristics of main plant species in spruce-fir forests in Changbai Mountains. *Chinese Journal of Ecology*, 2011, 30(8): 1766-1774.
- [14] Zhang X W, Zhang X P, Guo C Y, Ding J H. Quantitative

- dynamics of *Pteroceltis tatarinowii* populations in Huangcangyu Nature Reserve of Anhui Province, East China. Chinese Journal of Ecology, 2012, 31(2): 282-291.
- [15] Zhang Y, Zhang C Y, Zhao X H, Wu Y X, Zhou H C. Spatial distribution patterns of tree species in a secondary forest in Changbai Mountain. Chinese Journal of Ecology, 2008, 27(10): 1639-1646.
- [16] Yang H X, Zhang J T, Wu B, Li X S, Zhang Y Y. Point pattern analysis of artemisia ordosica population in the mu us sandy land. Journal of Plant Ecology, 2006, 30(4): 563-570.
- [17] Allen M S, Thapa V, Arévalo J R, Palmer M W. Windstorm damage and forest recovery: accelerated succession, stand structure, and spatial pattern over 25 years in two Minnesota forests. Plant Ecology, 2012, 213(11): 1833-1842.
- [18] Wiegand T, Moloney K A. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. Oikos, 2004, 104(2): 209-229.
- [19] Zhao H Y. The Analysis of Structure and Growth Dynamic of Saplings in Spruce-Fir Forest in Changbai Mountain [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2012: 36-52.
- [20] Wang B Y, Yu S X. Multi-scale analyses of population distribution patterns. Chinese Journal of Plant Ecology, 2005, 29(2): 235-241.
- [21] 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.
- [22] Zhang L, Zhang X P, Lu C, Li X H. Spatial pattern of *Pteroceltis tatarinowii* populations in Langya Mountain of Anhui Province. Scientia Silvae Sinicae, 2012, 48(2): 9-15.
- [23] 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.
- [24] Yang G T, Erich H, Sun B, Zhang J. Picea-Abies forests of the northeast China. Bulletin of Botanical Research, 1994, 14(3): 313-328.
- [25] He F, Duncan R P. Density-dependent effects on tree survival in an old-growth Douglas-fir forest. Journal of Ecology, 2000, 88(4): 676-688.
- [26] Druckenbrod D L, Shugart H H, Davies I. Spatial pattern and process in forest stands within the Virginia piedmont. Journal of Vegetation Science, 2005, 16(1): 37-48.
- [27] Tanaka H. Seed demography of three co-occurring *Acer* species in a Japanese temperate deciduous forest. Journal of Vegetation Science, 1995, 6(6): 887-896.
- [28] 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.
- [29] Zhang J T. Analysis of spatial point pattern for plant species. Chinese Journal of Plant Ecology, 1998, 22(4): 344-349.
- 参考文献:**
- [9] 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.
- [10] 龚直文, 亢新刚, 顾丽, 高延, 冯启祥, 姚景春. 长白山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.
- [11] 杜志, 亢新刚, 包昱君, 杨鑫霞. 长白山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.
- [12] 黄新峰, 亢新刚. 我国天然云冷杉针阔混交林更新研究进展. 世界林业研究, 2004, 17(5): 34-38.
- [13] 刘巍, 曹伟. 长白山云冷杉群落主要种群生态位特征. 生态学杂志, 2011, 30(8): 1766-1774.
- [14] 张兴旺, 张小平, 郭传友, 丁建华. 安徽皇藏峪自然保护区青檀种群数量动态. 生态学杂志, 2012, 31(2): 282-291.
- [15] 张赞, 张春雨, 赵秀海, 武耀祥, 周海城. 长白山次生林乔木树种空间分布格局. 生态学杂志, 2008, 27(10): 1639-1646.
- [16] 杨洪晓, 张金屯, 吴波, 李晓松, 张友炎. 毛乌素沙地油蒿种群点格局分析. 植物生态学报, 2006, 30(4): 563-570.
- [19] 赵浩彦. 长白山云冷杉林幼树结构和生长动态分析 [D]. 北京: 北京林业大学, 2012: 36-52.
- [20] 王本洋, 余世孝. 种群分布格局的多尺度分析. 植物生态学报, 2005, 29(2): 235-241.
- [21] 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.
- [22] 张莉, 张小平, 陆畅, 李晓红. 安徽琅琊山青檀种群空间格局. 林业科学, 2012, 48(2): 9-15.
- [24] 杨国亭, Erich H, 孙冰, 张捷. 中国东北的云冷杉林. 植物研究, 1994, 14(3): 313-328.
- [28] 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.
- [29] 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.