

DOI: 10.5846/stxb201801050031

王大伟, 国庆喜. 阔叶红松林大径级个体对树木空间分布的影响. 生态学报, 2018, 38(23): - .

Wang D W, Guo Q X. The influence of large trees on spatial distribution in broadleaved Korean pine forests. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(23): - .

阔叶红松林大径级个体对树木空间分布的影响

王大伟, 国庆喜*

东北林业大学, 哈尔滨 150040

摘要:对森林空间结构的研究一直是生态学重要研究内容之一, 林分中大径级个体直接影响周围林分的空间格局, 当大径级个体成为倒木或枯立木时会造成较大林隙, 这也将导致周围空间格局发生变化。利用小兴安岭凉水自然保护区内 10.4 hm² 样地的调查数据, 统计了样地内乔木树种组成, 分析计算样地内树木个体间的分布规律, 探究大径级个体对周围邻木空间分布的影响。研究表明: 样地中共有乔木 24 种, 共计 7412 株(去除分株), 隶属于 11 科 18 属, 林分中大径级个体周围存在由小径级树木聚集生长形成的环形结构, 该环形结构随着邻木径级的变化而变化, 2 级邻木 ($5.0 \leq \text{DBH} < 10.0$ cm) 主要在距离大径级个体 3—7 m 范围内形成环形结构, 3 级邻木 ($10.0 \leq \text{DBH} < 30.0$ cm) 主要在距离大径级个体 3—6 m 范围内形成环形结构, 而 1 级邻木 ($1.0 \leq \text{DBH} < 5.0$ cm) 与 4 级邻木 ($30.0 \leq \text{DBH} < 50.0$ cm) 并未形成环形结构, 经分析环形结构的产生与林分内个体间的竞争存在密切关系, 并且该结构与林隙斑块动态理论间存在内在联系, 该结构是森林动态变化的一种表现形式, 会伴随林木的生长产生或消失。另外研究表明大径级个体胸径的变化对邻木的环形结构分布范围也有一定影响, 当大径级个体胸径增加时邻木的聚集范围有收缩的趋势。本次实验采用单次获取的林木数据, 对于环形结构随时间的变化情况还有待进一步探究。

关键词: 林木空间格局; 林隙; 林隙动态理论; 阔叶红松林

The influence of large trees on spatial distribution in broadleaved Korean pine forests

WANG Dawei, GUO Qingxi*

Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract: Forest spatial structure has always been an important topic of ecology research. This research has a key significance on the management and maintenance of forests. However, the research has yet not attained robust knowledge on these processes. Moreover, there is a lack of reliable supporting data, and research on changes in forest spatial patterns is not sufficient. Large trees in forest stands affect spatial pattern directly; large trees cause large gaps when they fall or become dead standing trees, thus resulting in changes in spatial patterns. In this study, we used 10.4 hm² of forest sample data at Liangshui Nature Reserve in the Lesser Khingan Mountains (Northeast China). We obtained location coordinates, DBH of each individual tree in the sample, and analyzed the forest spatial patterns to elucidate the distribution among individuals within the forest stand. We statistically analyzed the composition of tree species and explored the effect of large trees on the spatial distribution of adjacent trees. The results showed that a total of 24 tree species in 18 genera and 11 families were recorded among the 7412 individuals. Additionally, a circular structure of small trees surrounded a large tree, and the circular structure changed with the diameter of the small trees. The diameter class 2 of adjacent trees ($5.0 \leq \text{DBH} < 10.0$ cm) form circular structures in the radius of 3—7 m from large diameter individuals and diameter class 3 of adjacent trees ($10.0 \leq \text{DBH} < 30.0$ cm) form circular structures in the radius of 3—6 m from large diameter class individuals.

基金项目: 科技部科技基础性工作专项(2012FY112000)

收稿日期: 2018-01-05; 网络出版日期: 2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gqx@nefu.edu.cn

However, the circular structure was not found in diameter class 1 of adjacent trees ($1.0 \leq \text{DBH} < 5.0$ cm) and diameter class 4 of adjacent trees ($30.0 \leq \text{DBH} < 50.0$ cm). The formation of a circular structure was closely related to the competition among individuals in the forest, and there was an internal relationship between structure and dynamic theory. Structure is also a manifestation of dynamic change in forests, which will appear or disappear with forest growth. In addition, the change in large trees' diameter class affects the distribution of the circular structure. The larger the diameter of the large tree, the narrower the scope of gather, the more obvious the circular structure. This shows that the traditional explanations that the degree of aggregation of adjacent trees decreases near large trees, and the larger the diameter of larger trees, the lower the degree of aggregation, are not always correct. However, this study used single-time data, further studies are required to determine changes in circular structures over time.

Key Words: forest spatial pattern; gap; gap dynamics theory; broadleaved Korean pine forest

森林空间格局的研究是林分经营的理论基础,是林分特征的重要内容。近年来,关于森林空间结构研究的报道很多,多集中在利用空间结构参数对林分空间格局进行分析及聚集指数的选择和对比上,如汤孟平等将 Ripley's $k(d)$ 函数进行边缘矫正,并对天目山常绿阔叶林优势种群进行了空间结构分析^[1],夏富才等利用角尺度、混角度、大小比数对长白山阔叶红松林的空间分布格局进行了研究^[2],惠刚盈等在林木空间分布格局研究中将 Ripley K-函数的 L-函数、双相关函数、角尺度方法进行详细的比较分析^[3],贾炜玮等利用 7 种聚集度指数判定天然更新幼苗幼树的分布格局及格局强度^[4]。但由于调查工作量的限制和所需调查周期较长,对于森林空间格局形成的机制、原因及未来演变方向的研究还很少。目前大多数学者认同的森林空间动态理论为林隙斑块动态理论,该理论认为森林的更新是由林隙引起,逐渐形成不同发育阶段的斑块,每个斑块在其组成、结构和动态等方面对周围的林分有明显的异质性^[5]。这些斑块在时间和空间上处于一个动态变化的状态,进而推动了森林的变化。基于该理论,段仁燕等解释了太白红杉林循环过程中不同斑块之间生物多样性的差异^[6],曹敏等综合分析了热带森林中斑块动态与物种多样性的维持^[7]。

在林隙斑块动态理论中林隙起着关键性作用,林隙在森林动态变化、物种多样性维持和森林群落的空间结构等方面都具有重要的意义^[8-11]。一般而言,形成的林隙面积大小与林隙形成木的径级大小呈正比^[12],达到一定径级且达到主林冠层后的树木,往往具有形成较大林隙的潜能^[13],同时由于林分中大径级个体的强竞争力,对周围相邻个体的生长具有很大的影响,在一定程度上控制着周围林分的格局分布,当这些大径级个体倒下或者枯死会形成较大林窗,这势必又会对周围的林分空间格局和其动态变化造成较大的影响,所以研究森林中大径级个体对周围的空间结构的影响对分析林分未来发展趋势具有一定意义。本研究以黑龙江省小兴安岭凉水地区的阔叶红松林为研究对象,通过分析林分内大径级林木与中小径级林木位置关系,探究大径级个体对森林群落空间格局及其演变的影响,以期对森林的动态变化研究提供新的参考。

1 研究区概况

研究区位于黑龙江省凉水国家级自然保护区,地处我国小兴安岭山脉的东南段——达里带岭支脉的东坡。该区处于欧亚大陆的东缘,具有明显的温带大陆性季风气候特征。冬季严寒、干燥而多风雪,夏季气温较高,降水集中,年平均气温 -0.3°C , 年均最高气温 7.5°C , 年均最低气温 -6.6°C , 年均降水量 676 mm。地带性土壤为暗棕色森林土,该地区植被群落类型复杂多样,分布有大片较原始的红松针阔叶混交林,是我国目前保存下来最为典型和完整的原生红松针阔叶混交林分布区之一。样地地理坐标为 $128^{\circ}52'12.62''\text{E}$, $47^{\circ}13'1.16''\text{N}$, 海拔 418 m, 总面积达 10.4 hm^2 , 主要树种有红松 (*Pinus koraiensis*)、紫椴 (*Tilia amurensis*)、花楷槭 (*Acer ukurunduense*)、青楷槭 (*Acer tegmentosum*)、色木槭 (*Acer mono*)、冷杉 (*Abies fabri*)、蒙古栎 (*Quercus mongolica*)、水曲柳 (*Fraxinus mandshurica*)、黄菠萝 (*Phellodendron amurense*)、胡桃楸 (*Juglans mandshurica*)、暴马丁香 (*Sycirculara reticulata*)、枫桦 (*Betula costata*)、裂叶榆 (*Ulmus laciniata*)、稠李 (*Prunus padus*) 等。

2 研究方法

2.1 样地设置及数据调查

在凉水自然保护区内建立 10.4 hm² (400 m×260 m) 的固定样地, 整个样地划分为 260 个 20 m×20 m 的连续样方, 把每个样方进一步划分为 16 个 5 m×5 m 的小样方, 调查记录样地内所有 DBH≥1.0 cm 的木本植物种名、胸径且进行挂牌定位, 并建立数据库。

2.2 树木径级的划分

森林的空间格局和变化过程主要由乔木树种决定, 同时也为了满足样本量需求, 所以本次研究选取乔木树种做为研究对象。根据凉水样地所调查的数据, 并参考相关林木径级划分方法^[14-15], 将样地内所有乔木划分 5 个等级, 分别为 1 级木 (1.0≤DBH<5.0 cm)、2 级木 (5.0≤DBH<10.0 cm)、3 级木 (10.0≤DBH<30.0 cm)、4 级木 (30.0≤DBH<50.0 cm)、5 级木 (DBH≥50.0 cm)。

2.3 树木空间格局的确定

在树木空间格局分析中, 为探究易形成大林隙的大径级个体周围其他个体 (主要为中幼龄木) 的分布情况, 将 5 级木做为中央木 (以下简称中央木) 来进行研究, 以每棵中央木为研究中心, 以 1 m 为距离间隔, 探究其周围 15 m 范围内邻木的分布规律, 则 1 级邻木在距中央木 $i-(i+1)$ m 距离范围的密度为 $\rho_{i-(i+1)}$ 。

$$\rho_{i-(i+1)} = \frac{n_{i-(i+1)}}{\pi((i+1)^2 - i^2)} \quad (i = 0, 1, 2, \dots, 14, 15) \quad (1)$$

式中, $n_{i-(i+1)}$ 为 $i-(i+1)$ m 范围内 1 级邻木的株数, 将中央木的 15 个距离范围按照其 1 级邻木的密度从大到小排列, 将前 3 个区域作为邻木高密度分布区, 即邻木聚集区, 统计所有中央木的 1 级邻木聚集区。以各距离范围成为聚集区的次数代表在该距离范围存在 1 级邻木聚集的中央木株数。按照上述方法分别计算出在不同范围内存在 2、3、4 级邻木聚集的中央木株数

3 结果与分析

3.1 研究区内树种组成与径级结构

据统计样地内 DBH≥1.0 cm 的木本植物共计 11718 株 (去除分枝), 隶属于 20 科 34 属 46 种, 其中乔木 24 种, 共计 7412 株 (去除分枝), 隶属于 11 科 18 属, 各径级乔木树种组成如表 1。

表 1 不同径级乔木树种组成

Table 1 Tree species composition of all diameter class

径级 Diameter class	乔木物种数 Number of tree species	乔木数量/株 Number of trees	主要乔木树种 Main tree species
1 级木 (1.0≤DBH<5.0 cm)	20	3189	花楷槭 <i>Acer ukurunduense</i> ; 青楷槭 <i>Acer tegmentosum</i> ; 色木 <i>Acer mono</i> ; 暴马丁香 <i>Sycirculara reticulata</i> ; 裂叶榆 <i>Ulmus laciniata</i>
2 级木 (5.0≤DBH<10.0 cm)	20	1234	花楷槭 <i>Acer ukurunduense</i> ; 色木 <i>Acer mono</i> ; 青楷槭 <i>Acer tegmentosum</i> ; 枫桦 <i>Betula costata</i> ; 暴马丁香 <i>Sycirculara reticulata</i>
3 级木 (10.0≤DBH<30.0 cm)	21	1827	色木 <i>Acer mono</i> ; 冷杉 <i>Abies fabri</i> ; 紫椴 <i>Tilia amurensis</i> ; 青楷槭 <i>Acer tegmentosum</i> ; 枫桦 <i>Betula costata</i> ; 红松 <i>Pinus koraiensis</i>
4 级木 (30.0≤DBH<50.0 cm)	16	583	红松 <i>Pinus koraiensis</i> ; 紫椴 <i>Tilia amurensis</i> ; 冷杉 <i>Abies fabri</i>
5 级木 (DBH≥50.0 cm)	11	579	红松 <i>Pinus koraiensis</i>

3.2 中央木对不同径级邻木分布格局的影响

通过对样地数据计算分析, 得到在不同距离范围内存在各级邻木 (1 级木、2 级木、3 级木、4 级木) 聚集的中央木株数分布情况如图 1, 其中横坐标为到中央木的距离范围, 纵坐标为中央木株数。

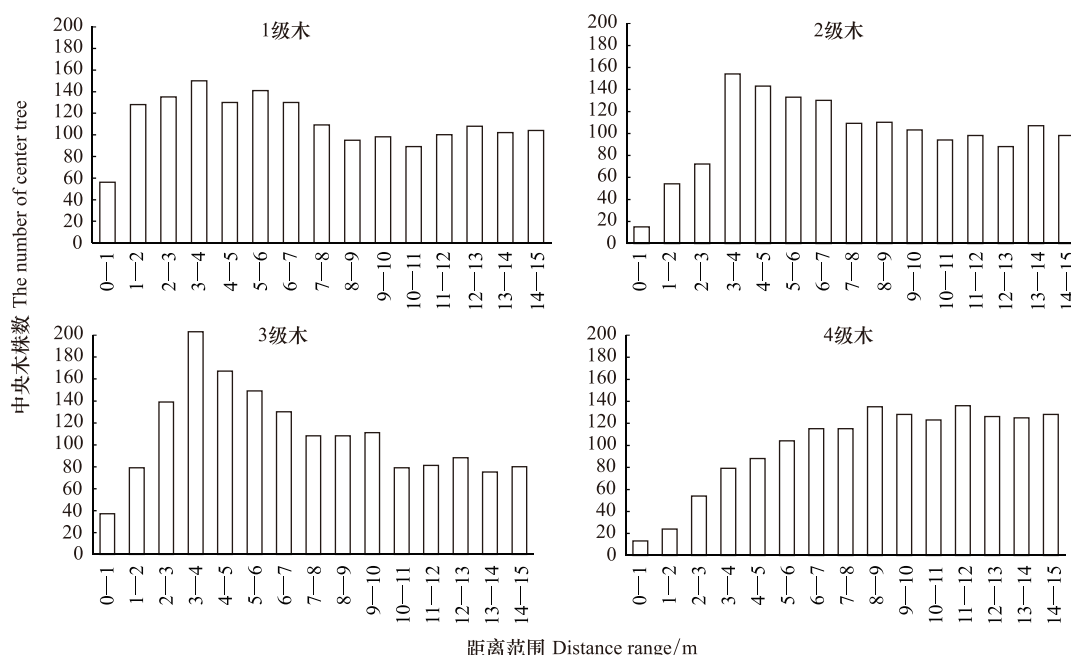


图1 不同距离范围内存在各径级邻木聚集的中央木株数分布情况

Fig.1 The quantitative distribution of center trees surrounded by different diameter class individuals in different distance range

从图中可以看出在1—7 m 范围内存在1级邻木聚集的中央木株数均较高,但无明显的集中聚集区,7 m 后存在1级木聚集生长的中央木数量明显减少且保持基本稳定,这也就是说,1级木易在距中央木1—7 m 范围内存活。存在2级木聚集的区域主要集中在距离中央木3—7 m 范围内,且聚集现象较为明显,即2级木易在中央木3—7 m 范围内聚集生长形成环形结构,总体趋势为随着距离增加存在2级木聚集情况的中央木株数先升高后降低,在3—4 m 处达到峰值。3级木与2级木类似,聚集区主要集中在距离中央木3—6 m 范围内,即3级木易在中央木3—6 m 范围内聚集生长形成环形结构,总体趋势为随着距离增加存在3级木聚集情况的中央木株数先升高后降低,在3—4 m 处达到峰值。4级木聚集区域不明显,在距离中央木0—7 m 范围内存在4级木聚集的中央木株数随着距离的增加逐渐增加,7 m 之后中央木株数随着距离增加上下波动,保持基本稳定,存在4级木聚集生长的中央木株数也总体偏低。此外,图中4组数据的标准差分别为24.20,35.15,42.55,40.02,标准差越大,中央木株数分布的波动性越大,这进一步说明了存在3级木聚集的中央木株数分布的聚集区更明显,即中央木在3—6 m 处形成由3级木组成环形结构的可能性最大。

3.3 不同径级中央木对邻木分布格局的影响

经以上分析,2级木与3级木分别在3—7 m 和3—6 m 处对中央木(5级木)有聚集生长的现象,为进一步探究中央木径级不同是否对聚集现象有影响,将中央木径级进一步划分为3个等级,分别为Ⅰ级木($50.0 \leq \text{DBH} < 60.0 \text{ cm}$)、Ⅱ级木($60.0 \leq \text{DBH} < 70.0 \text{ cm}$)、Ⅲ级木($\text{DBH} \geq 70.0 \text{ cm}$)。根据2.3中的方法,分别计算出存在2,3级邻木聚集的Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ级中央木株数。将各距离范围内存在邻木聚集现象的中央木株数与15 m 距离范围内存在该级邻木聚集现象的中央木总株数相比,比值即为该级邻木在该距离范围内的聚集比率 R 。

$$R_{i-(i+1)} = \frac{C_{i-(i+1)}}{\sum_{i=0}^{15} C_{i-(i+1)}} \quad (i = 0, 1, 2, \dots, 14, 15) \quad (2)$$

经计算在不同范围内存在2,3级邻木聚集的各径级中央木占比情况如图2。其中横坐标为到中央木的距离范围,纵坐标为中央木株数所占比率。

从分布图中可以看出存在2级邻木聚集的Ⅰ级中央木分布比率峰值不明显,在3—7 m 范围内比率都较高,但随着中央木径级的增加聚集区域逐渐集中,当中央木为Ⅲ级木时2级邻木的聚集区由原来的3—7 m 变

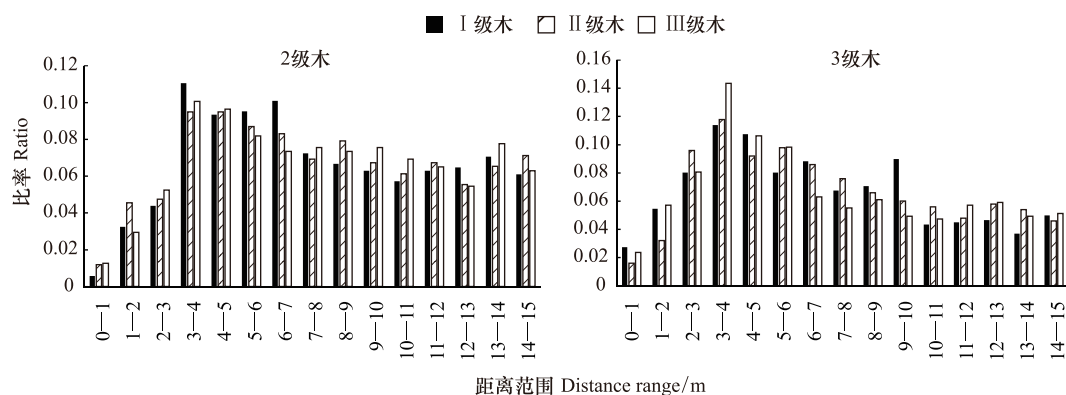


图2 不同距离范围内存在小树聚集的各径级中央木分布比率

Fig.2 The ratio distribution of center trees in different diameters surrounded by small trees in different distance range

为3—6 m。与2级木类似,随着中央木径级的增加,存在3级木聚集的中央木分布比率的峰值也逐渐明显,以Ⅲ级中央木的比率峰值最为突出。综上所述当中央木径级增加时,2、3级邻木的聚集区域更加集中,也就是说所形成的环形结构更加明显,2级邻木随着中央木径级的增加聚集区域发生了收缩,主要聚集区域变为3—6 m与3级木保持一致,即在距大径级中央木3—6 m处存在由2级木和3级木共同形成的环形结构。

4 讨论

从不同径级邻木对中央木聚集的结果分析得出,在距离中央木3—7 m和3—6 m范围内存在2级木和3级木聚集的现象,形成小树围绕大树的环形结构。这与Moravie等人1997年通过对印度西高止山脉热带雨林样地的观察得到的环形结构相吻合^[16],证明小树围绕大树聚集生长产生环形结构这一现象不仅在热带雨林中存在,在中国东北部的红松异龄混交林中同样存在。另外本研究表明,在距中央木1—7 m范围内有1级邻木高密度生长,这也再一次验证了2015年Nakagawa在日本人工同龄冷杉林场所提出的幼树在大树周围更易存活的这一假说^[17],为森林的生长与演替方面的研究提供了新的参考。如图3所示,从竞争角度解释这一现象产生的原因是中央木竞争强度随着中央木距离的增加而降低,在距离中央木较近区域很难形成径级较大个体,在距离中央木相对较远的区域可形成大径级个体4级木,其竞争强度随着中央木距离的增加而增加,叠加后在中央木与大径级邻木间竞争强度较低,在能够满足自身生长需求的情况下该区域部分邻木生长成为2、3级邻木,且分布密度较大,形成围绕中央树聚集生长的环形结构。由于该区域总体竞争强度依旧较低,为幼龄树木提供了一个“庇护区”,1级木也就在该区域更易存活,进而在该处高密度分布。传统关于大树和小树之

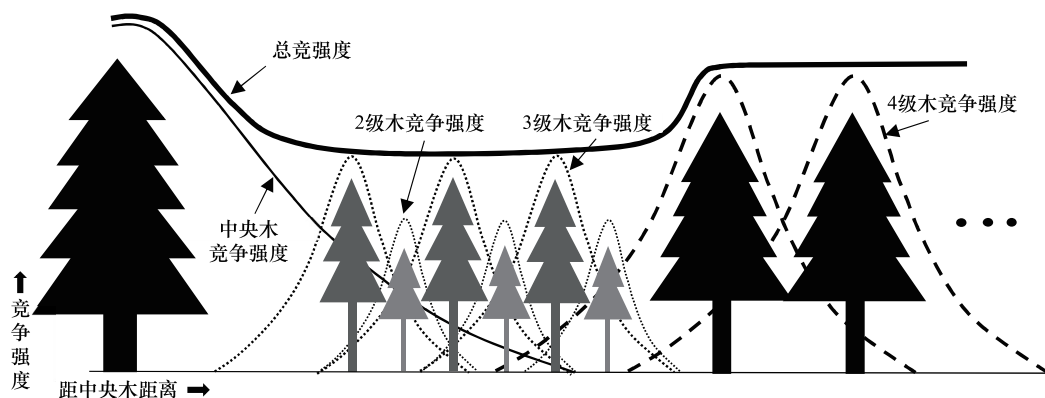


图3 竞争强度空间变化示意图

Fig.3 The schematic diagram of the spatial variation of competition intensity

间竞争和空间结构关系是中央木竞争强度大,对邻木的排斥力大,在距离中央木较近处邻木聚集程度下降,并且中央木径级越大这种聚集程度越低^[18-21],而本研究结果表明小径级邻木在距中央木一定距离范围内出现聚集生长,峰值后存在小径级邻木聚集的中央木株数随着距离增加反而下降,这一现象说明传统的解释不总是正确的,因此关于竞争和小树围绕大树这一空间结构之间的矛盾应被重新考虑。

从研究结果可以看出,在距离大径级中央木 3—6 m 范围内存在由 2、3 级邻木聚集生长形成环形结构,在距离中央木较近区域则没有聚集生长的现象,这种现象产生的原因可能是由于周围邻木胸径增加到一定值时,由于中央木的高竞争力在距离中央木较近处无法满足其生长,使邻木胸径保持在较低水平,当距离中央木较远时胸径才能进一步增加,形成环形结构,这与 Wyszomirski 和 Weiner 在 2009 年提出的植物的大小与邻近植物的大小有一定的相关性,植物会由于周围的竞争而抑制生长^[22]相一致。此外本次研究发现 4 级木 ($30.0 \leq \text{DBH} < 50.0 \text{ cm}$) 没有明显的聚集区域,不易形成环形结构。这可能是因为当邻木胸径生长达到一定范围时资源的需求加大,从而使个体间的竞争加大,在距离中央木较近的区域不能满足其快速生长,甚至会导致在中央木附近没有该径级邻木,由于个体基数小所以很难形成环形结构,另外由于邻木间也存在较强的竞争关系,迫使该径级邻木间很难聚集分布,因此 4 级邻木在距离中央木足够远的区域,在满足其生存条件情况下可呈现接近均匀的随机分布,没有成环现象。另外研究结果表明当中央木径级增加,2、3 级邻木聚集生长的区域更加集中,即使环形结构的分布范围变窄,且环形结构更加明显。这一现象产生的原因可能是中央木径级越大,对周围邻木的竞争强度越大,导致能够满足 2、3 级邻木生长的区域缩小,进而使其聚集生长的区域更加集中。

根据上述讨论,结合林隙斑块动态理论我们可以提出以下林木空间格局演变情况,如图 4 所示,当大径级中央木 A 死亡时会在其林冠下造成大面积的林隙,林隙在森林演替与更新中扮演重要角色,为幼树提供主要的生长场所^[23]。根据以往研究表明,林隙对小径级的个体的建立与生长具有显著促进作用^[24-25],林下小树是林窗的最直接受益者,在林窗的促进下生长速度加快,能够迅速填充林隙,在该过程中环上邻木 B、C 可能由于距离适中,生长状况良好逐渐形成新的中央木 B、C,进而再形成新的环形结构,结合研究结果,环形结构

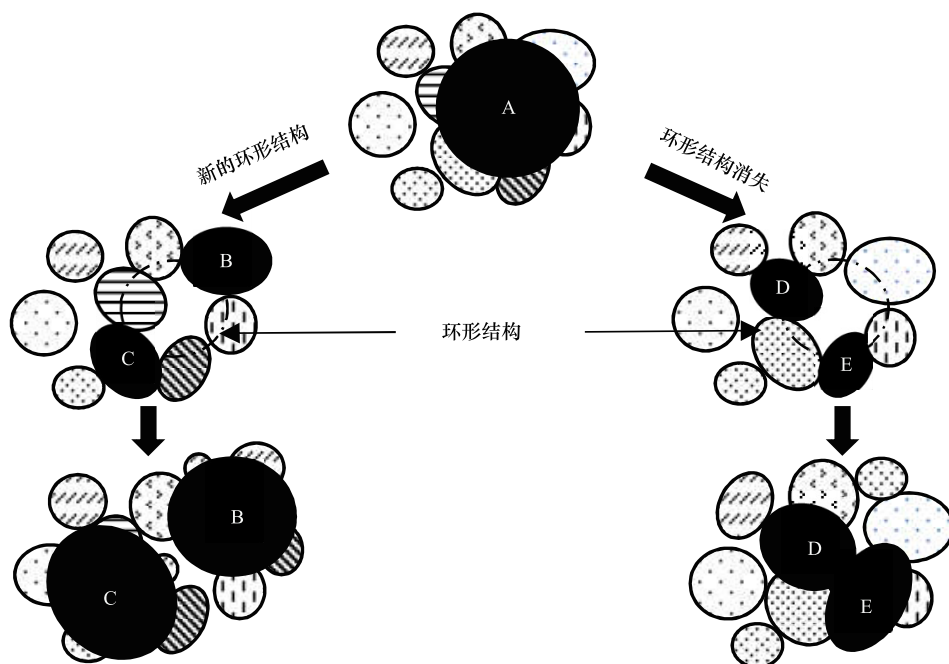


图 4 林木空间格局演变示意图

Fig.4 The schematic diagram of forest spatial pattern evolution

A: 中央木, central tree; B、C、D、E: 环形结构上的邻木, adjacent trees on circular structure

主要由 2 级木和 3 级木组成,由于树种特性及径级优势,新的中央木很可能为红松、紫椴等树种的 3 级木,另一种情况可能是距离较近的邻木 D、E 快速生长与周围其他邻木共同填补林隙,但却未能形成新的环形结构,导致环形结构消失。除此之外在距离中央木较远区域的较大个体,生长不受周围所有中央木的影响,当所需资源能够满足自身需求时,也会逐渐生长成为大径级的个体,成为新的中央木,形成环形结构。

本次研究亦存在不足之处,在探究中央木对周围邻木分布格局的影响过程中没有考虑其他因素影响,邻木的胸径以及邻木的分布格局除了受中央木的影响,还与地形因子和其他生物因子相关,受到水分、光照、养分、土壤等条件的制约^[26-30]。另外不同树种竞争强度不同,本研究没有区分各乔木树种,在一定程度上影响了分析的准确性。一些学者关于小树围绕大树聚集生长的研究是基于非竞争因素,如种子散播、环境异质性等^[31-32],而本次研究是以竞争为基础来分析环形结构的产生,那么这种小树围绕大树聚集生长的现象是由哪种因素造成的,或者哪种因素是主导因素还未得到解决,将这种现象产生的原因更加细化有一定的科学意义。另外本研究采用的是单次获取的林木数据,林分生长及环形结构随着时间会发生变化,本次研究并未涉及林分空间结构随时间的变化情况,有待进一步探索。

参考文献 (References):

- [1] 汤孟平,唐守正,雷相东,张会儒,洪玲霞,冯益明. Ripley's $K(d)$ 函数分析种群空间分布格局的边缘校正. 生态学报, 2003, 23(8): 1533-1538.
- [2] 夏富才,赵秀海,潘春芳,贾玉珍,汪金松. 长白山阔叶红松林林分空间结构. 应用与环境生物学报, 2010, 16(4): 529-534.
- [3] 惠刚盈,李丽,赵中华,党普兴. 林木空间分布格局分析方法. 生态学报, 2007, 27(11): 4717-4728.
- [4] 贾炜玮,解希涛,姜生伟,李凤日. 大兴安岭新林林业局 3 种林分类型天然更新幼苗幼树的空间分布格局. 应用生态学报, 2017, 28(9): 2813-2822.
- [5] 葛剑平. 森林生态学建模与仿真. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 1996.
- [6] 段仁燕,王孝安,黄敏毅,王志高,汪超. 太白红杉林斑块结构与群落特征. 植物生态学报, 2009, 33(3): 460-468.
- [7] 曹敏,付先惠,杨一光,唐勇,何永涛. 热带森林中的斑块动态与物种多样性维持. 生物多样性, 2000, 8(2): 172-179.
- [8] Gray A N, Spies T A. Gap size, within-gap position and canopy structure effects on conifer seedling establishment. Journal of Ecology, 1996, 84(5): 635-645.
- [9] Schliemann S A, Bockheim J G. Methods for studying treefall gaps: A review. Forest Ecology and Management, 2011, 261(7): 1143-1151.
- [10] Glenn-Lewin D C, Peet R K, Veblen T T. Plant succession: theory and prediction. Journal of Ecology, 1993, 81(4): 830-831.
- [11] Clarke P J, Kerrigan R A. Do forest gaps influence the population structure and species composition of mangrove stands in northern Australia? Biotropica, 2000, 32(4): 642-652.
- [12] 李贵才,何永涛,韩兴国. 哀牢山中山湿性常绿阔叶林林窗特征研究. 生态学杂志, 2003, 22(3): 13-17.
- [13] 朱良军,金光泽,杜文先,王晓春. 小兴安岭凉水典型阔叶红松林林冠干扰特征分析. 北京林业大学学报, 2016, 38(6): 17-27.
- [14] 霍萌萌,郭东罡,张婕,王治明,上官铁梁,李润强,刘卫华. 灵空山油松-辽东栎林乔木树种群落学特征及空间分布格局. 生态学报, 2014, 34(20): 5925-5935.
- [15] 郝占庆,李步杭,张健,王绪高,叶吉,姚晓琳. 长白山阔叶红松林样地(CBS): 群落组成与结构. 植物生态学报, 2008, 32(2): 238-250.
- [16] Moravie M A, Pascal J P, Auger P. Investigating canopy regeneration processes through individual-based spatial models: application to a tropical rain forest. Ecological Modelling, 1997, 104(2/3): 241-260.
- [17] Nakagawa Y, Yokozawa M, Hara T. Competition among plants can lead to an increase in aggregation of smaller plants around larger ones. Ecological Modelling, 2015, 301: 41-53.
- [18] Moeur M. Spatial models of competition and gap dynamics in old-growth *Tsuga heterophylla*/*Thuja plicata* forests. Forest Ecology and Management, 1997, 94(1/3): 175-186.
- [19] Ward J S, Parker G R, Ferrandino F J. Long-term spatial dynamics in an old-growth deciduous forest. Forest Ecology and Management, 1996, 83(3): 189-202.
- [20] Dovčiak M, Frelich L E, Reich P B. Discordance in spatial patterns of white pine (*Pinus strobus*) size-classes in a patchy near-boreal forest. Journal of Ecology, 2001, 89(2): 280-291.
- [21] Keiwa K, Kikuzawa K. Changes of spatial dispersions in trees with same sizes during the development of an *Abies sachalinensis* stand. Journal of the

- Japanese Forestry Society, 1987, 69(12): 465-471.
- [22] Wyszomirski T, Weiner J. Variation in local density results in a positive correlation between plant neighbor sizes. *American Naturalist*, 2009, 173(5): 705-708.
- [23] Nagel T A, Svoboda M, Rugani T, Diaci J. Gap regeneration and replacement patterns in an old-growth *Fagus-Abies* forest of Bosnia-Herzegovina. *Plant Ecology*, 2010, 208(2): 307-318.
- [24] 刘妍妍, 金光泽, 李凤日. 典型阔叶红松林林隙对幼苗建立的影响. *科学通报*, 2014, 59(24): 2396-2406.
- [25] 国庆喜, 葛剑平, 马承慧, 李传荣. 长白山红松混交林林隙状况与更新研究. *东北林业大学学报*, 1998, 26(1): 4-7.
- [26] Ye J, Hao Z Q, Xie P, Li J G. Habitat associations of saplings and adults in an old-growth temperate forest in the Changbai mountains, northeastern China. *Forestry Studies in China*, 2011, 13(1): 13-22.
- [27] Zhang L W, Mi X C, Shao H B, Ma K P. Strong plant-soil associations in a heterogeneous subtropical broad-leaved forest. *Plant and Soil*, 2011, 347(1/2): 211-220.
- [28] Baret S, Cournac L, Thébaud C, Edwards P, Strasberg D. Effects of canopy gap size on recruitment and invasion of the non-indigenous *Rubus alceifolius* in lowland tropical rain forest on Réunion. *Journal of Tropical Ecology*, 2008, 24(3): 337-345.
- [29] 杨惠滨, 国庆喜. 地形与竞争因子对红松胸径与年龄关系的影响. *生态学报*, 2016, 36(20): 6487-6495.
- [30] Chai Z Z, Wang D X. Environmental influences on the successful regeneration of pine-oak mixed forests in the Qinling mountains, China. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2016, 31(4): 368-381.
- [31] Valenta K, Hopkins M E, Meeking M, Chapman C A, Fedigan L M. Spatial patterns of primary seed dispersal and adult tree distributions: *Genipa americana* dispersed by *Cebus capucinus*. *Journal of Tropical Ecology*, 2015, 31(6): 491-498.
- [32] Bagchi R, Henrys P A, Brown P E, Burslem D F R P, Diggle P J, Gunatilleke C V S, Gunatilleke I A U N, Kassim A R, Law R, Noor S, Valencia R L. Spatial patterns reveal negative density dependence and habitat associations in tropical trees. *Ecology*, 2011, 92(9): 1723-1729.