DOI: 10.5846/stxb201809182033
王大伟,国庆喜.小兴安岭阔叶红松林大径级个体对同种邻木分布的影响.生态学报,2019,39(21): - .
Wang D W, Guo Q X. The influence of large trees on distribution of same species adjacent trees in broadleaved Korean pine forests in Xiaoxing'an Mountains. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(21): - .

小兴安岭阔叶红松林大径级个体对同种邻木分布的影响

王大伟,国庆喜*
东北林业大学, 哈尔滨 150040

摘要:利用小兴安岭凉水自然保护区内 10.4 hm^2样地的调查数据,统计并分析样地内乔木树种的组成与分布,借助混交度计算方法探究大径级个体周围同种邻木分布情况,并分析其产生的原因及大径级个体在其中发挥的作用,研究结果表明:(1)大径级个体(DBH≥50.0 cm)与其周围 5—6 m 范围内的邻木的混交程度最低,易形成围绕大径级个体(以下简称中央木)的同种邻木环形结构,该环形结构在一定程度上推动着未来的森林演替与更新;(2)距离中央木 15 m 范围内的中小径级个体(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))与中央木均保持较高的混交程度,而 4 级木(30.0≤DBH<50.0 cm)、5 级木(DBH≥50.0 cm)与中央木的混交程度明显下降,以 5 级木最低,这种现象的产生与密度制约及物种共存机制存在密切关系。本文通过研究不同物种及不同生长阶段(不同径级)的林木分布,揭示了凉水地区阔叶红松林中大径级个体周围邻木分布格局特征及其成因,论证了大径级个体在控制周围林分结构、维持物种多样性及推动森林演替中的重要作用,为阔叶红松林的经营及管理提供了数据支撑。

关键词:森林群落结构;林木空间格局;密度制约;阔叶红松林

The influence of large trees on distribution of same species adjacent trees in broadleaved Korean pine forests in Xiaoxing'an Mountains

WANG Dawei, GUO Qingxi*
Northeast Forestry University, *Harbin* 150040, *China*

Abstract: The spatial pattern of forests depends on their internal characteristics, interspecific relationships, external environmental characteristics, and interactions with different individuals of the same species plant. At the same time, it also determines the spatial situation of growth competition among trees and provides habitats of animals, plants, and microorganisms and it is one of the important research contents of forest ecology. We used the survey data of 10.4 hm^2 plots in the Xiaoxing'an Mountains Liangshui Nature Reserve to analyze the composition and distribution of arbor species in the plots. We used the calculation method of mixed degree to explore the distribution of same species adjacent trees around large-diameter individuals, and analyzed the causes and the role of large-diameter individuals. Research indicates: (1) Large diameter individuals (DBH is greater than 50.0cm) have the lowest degree of mixing with neighboring trees in the range of 5—6 m around it, and it is easy to form the same species adjacent trees circular structure surrounding large diameter individuals (hereinafter referred to as the central tree), which promotes the future forest succession and renewal to a certain extent; (2) The middle and small level individuals within the range of 15 m from the central trees (diameter class 1 of adjacent trees (1.0<DBH<5.0 cm), diameter class 2 of adjacent trees (5.0<DBH<10.0 cm), and diameter class 3 of

基金项目:科技部科技基础性工作专项(2012FY112000)
收稿日期:2018-09-18; **网络出版日期**:2019-00-00
* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gqx@ nefu.edu.cn

adjacent trees (10.0<DBH<30.0 cm)) maintain a high degree of mixing with the central trees. However, the degree of mixing of diameter class 4 of adjacent trees (30.0<DBH<50.0 cm) and diameter class 5 of adjacent trees (DBH≥50.0 cm) with the central trees were significantly decreased, and diameter class 5 of adjacent trees was the lowest. This phenomenon is closely related to conspecific negative density dependence (CNDD) and species coexistence mechanism. In this paper, by studying the distribution of trees in different species and different growth stages (different diameter classes), we revealed the forest spatial pattern characteristics and the cause of formation of the trees around the large diameter individuals in broad-leaved Korean pine forests in Liangshui, and demonstrated the important role of large diameter individuals in controlling the structure of surrounding forests, maintaining species diversity and promoting forest succession, which provides data support for the sustainable management of broadleaved Korean pine forest. In addition, this study adopted single-time forest data. Whether the influence of large diameter individuals on the surrounding forest structure and species diversity will change with time remains to be further studies. Therefore, long-term dynamic observation study of forest community is urgently needed.

Key Words: forest community structure; forest spatial pattern; conspecific negative density dependence; broadleaved Korean pine forest

林分的空间格局取决于林分内部特征、种间关系、外部环境特征、以及同种植物不同个体间的相互作用[1-4],同时也决定着林木间的生长竞争空间态势,以及林分内动植物及微生物的生境状况[5, 6]。林分内个体的空间分布与其形成的生态学过程密切相关[7],对其空间分布格局的研究有助于对产生该空间格局的生态过程的进一步理解[8]。近些年,关于林分空间格局及群落结构方面的研究有很多,并取得了一定进展,如吴晓莆等人对我国东北地区多块阔叶红松林样地的群落结构及物种多样性进行了比较[9],孙越等人从物种组成、种-面积曲线、径级分布结构等方面分析了吉林省蛟河地区的次生针阔混交林组成和群落结构特征[10],刘帅等人在南洞庭湖龙虎山次生林基于 Voronoi 图进行林分空间模型及分布格局研究[11]。但目前关于林分内个体的空间分布及分布规律的研究还有待深入,多为空间结构参数、聚集指数及物种多样性测度的选择和对比[12-14],从宏观角度对群落进行划分和分析,无法以个体为研究对象,探究其与周围相邻个体的关系,很难对林分空间结构及物种分布规律做出详细具体的判断。若以群落内起重要作用的个体为研究对象,探究其周围的林分结构及物种分布,则可以从另一角度分析整个群落的结构特征及空间格局。

林分中大径级个体对推动林分结构动态变化及提高物种多样性起到重要作用[15-17],由于大径级个体较强的竞争力且对周围物种分布具有较强的影响,在一定程度上控制着周围林分结构。种子散播以较大径级母株为中心,但由于诸多因素会造成母株周围的同种邻体的负密度制约现象,如被母株所携带专一性病原菌或害虫等有害生物侵害[18-20],同种邻体间对资源的竞争等[21, 22],这势必会对大径级个体周围的群落结构、物种空间分布格局、物种多样性造成较大影响[23]。因此对大径级个体周围的林分结构及同种邻木分布的研究对林分未来的发展趋势具有一定意义,且可以在一定程度上对物种共存机制及密度制约理论进行验证和探究。

森林空间结构的动态变化对解释密度制约和物种共存至关重要[24, 25]。目前关于密度制约的研究所采用的方法多为采用小时间尺度内种子或幼苗的萌发和成活率来检验密度制约效应[26-28]。但相关研究采用的最大时长数据也不过为 20 年的动态数据,而 20 年对于漫长的植物生活史来说并不算长[29]。林分结构在一定程度上反映了密度制约在树木生长过程中长时间的累积效应[26]。因此除了长期对幼苗的死亡率的分析来验证密度制约外,另一种可行的方法就是通过分析不同生长阶段林分结构及其变化趋势,进而对密度制约及物种共存机制进行探究[30-33]。

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,通过分析大径级个体周围不同距离范围,不同径级的邻木分布情况,并借鉴混交度的相关计算方法,探究大径级个体对其周围林分空间结构及同种邻木分布的影响,以期为森林结构、种间关系及物种共存机制的研究提供新的参考。

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,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,冬季寒冷干夏季温热多雨,年平均气温-0.3℃,年均最高气温 7.5℃,年均最低气温-6.6℃,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,森林覆盖率为 98%。样地地理坐标为 128°52′12.62″E,47°13′1.16″N,海拔 418 m,总面积达 10.4 hm^2,据统计样地内 DBH≥1.0 cm 的木本植物共计 11718 株,隶属于 20 科 34 属 46 种,主要树种有红松(*Pinus koraiensis*)、花楷槭(*Acer ukurunduense*)、青楷槭(*Acer tegmentosum*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、色木槭(*Acer mono*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、冷杉(*Abies fabri*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*)、黄菠萝(*Phellodendron amurense*)、暴马丁香(*Sycirculara reticulata*)、、裂叶榆(*Ulmus laciniata*)枫桦(*Betula costata*)等。

2　研究方法

2.1　样地设置及数据调查

本文依据 2013 年凉水自然保护区阔叶红松林 10.4 hm^2(400 m×260 m)大型样地全面实测数据,将该样地划分为 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 的木本植株物种名、胸径(DBH)及坐标信息,并建立数据库。

2.2　树木径级的划分

森林结构及其变化过程主要由乔木树种决定,所以本次研究选取乔木树种做为研究对象,据之前的研究样地内乔木树种 24 种,共计 7412 株,隶属于 11 科 18 属[34]。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[35, 36],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),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 *Acer ukurunduense*;青楷槭 *Acer tegmentosum*; 色木 *Acer mono*;暴马丁香 *Sycirculara reticulata*; 裂叶榆 *Ulmus laciniata*
2 级木(5.0≤DBH<10.0 cm)	20	1234	花楷槭 *Acer ukurunduense*;色木 *Acer mono*; 青楷槭 *Acer tegmentosum*;枫桦 *Betula costata*; 暴马丁香 *Sycirculara reticulata*
3 级木(10.0≤DBH<30.0 cm)	21	1827	色木 *Acer mono*;冷杉 *Abies fabri*;紫椴 *Tilia amurensis*; 青楷槭 *Acer tegmentosum*;枫桦 *Betula costata*; 红松 *Pinus koraiensis*
4 级木(30.0≤DBH<50.0 cm)	16	583	红松 *Pinus koraiensis*;紫椴 *Tilia amurensis*; 冷杉 *Abies fabri*
5 级木(DBH≥50.0 cm)	11	579	红松 *Pinus koraiensis*

2.3　大径级个体与不同距离范围邻木混交程度的确定

为探究大径级与其周围不同距离范围邻木混交情况,以每棵中央木为研究中心,以 1 m 为距离间隔,探究大径级个体与周围 15 m 范围内不同距离范围内邻木的树种混交程度,本文采取的混交程度计算方法借鉴了传统混交度计算方法,混交度的概念是由 Gadow 和 Füldner 等人提出[37, 38],之后惠刚盈等人、汤孟平等人、胡

艳波等人分别对混交度的计算方法、指数进行优化整理[39-41]。传统混交度的计算方法为选取对象木及其周围最近的 4 株邻木作为一个结构单元,计算出该对象单木的混交度,同时通过添加限定参数,来描述邻木所占比例及邻木间的树种差别,随后通过计算所有单株林木混交度的均值来得到整片林地的混交度。但本文是为了探究中央木周围邻木与中央木的树种差别,即邻木中与中央木为非同种的个体所占比例,进而分析中央木与周围不同距离范围内多株邻木的混交情况,不需区分邻木间的树种差异,因此本文计算混交程度没有限定邻木株数。则中央木与距中央木 i—(i+1)m 距离范围内的邻木的混交程度为 $M_{i-(i+1)}$。

$$M_{i-(i+1)} = \frac{1}{n_{i-(i+1)}} \sum_{j=1}^{n_{i-(i+1)}} v_j \quad (i = 0,1,2,\cdots 14,15) \tag{1}$$

式中,$n_{i-(i+1)}$为 i—(i+1)m 范围内邻木的株数,当中央木与 i—(i+1)m 范围内第 j 株相邻木非同种时,v_j=1,同种时,v_j=0。以此来计算出该中央木与不同距离范围内邻木的混交程度。

2.4 混交程度的划分

当所选邻木与中央木树种均保持一致,混交程度为 0,当所选邻木与中央木树种均不相同,邻木与中央木的混交程度为 1,因此对于任意一棵中央木,其与周围所选邻木的混交程度都应该在[0,1]之间,参照相关混交度划分方法[40],将中央木与邻木间的混交程度进行如下划分:弱混交(0≤M≤0.25)、较弱混交(0.25<M≤0.5)、较强混交(0.5<M≤0.75)、强混交(0.75<M ≤1)。分别计算每株中央木与 不同距离范围内邻木和不同径级邻木的混交程度,并分别统计落入 4 种混交程度范围的中央木株数。

2.5 大径级个体与不同距离范围邻木混交情况的分析

但由于中央木不同距离范围所包含的面积不等,导致所包含的邻木株数也相差较大,在距离中央木较近区域甚至没有邻木出现,除此之外由于地形等多种复杂原因,也会导致部分中央木在某些区域没有邻木,因此在不存在邻木的区域无法计算与邻木的混交程度,造成了不同距离范围内可计算混交程度的中央木株数不等,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。

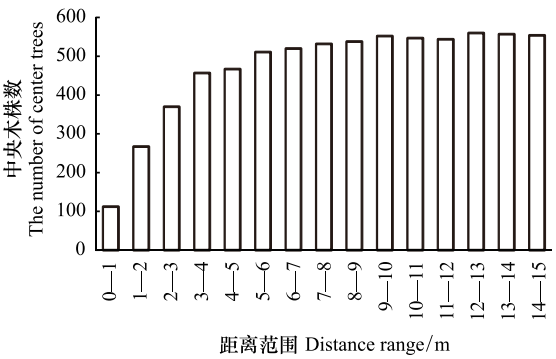

图 1 各距离范围内可统计混交程度的中央木株数分布

Fig. 1 The quantitative distribution of center trees whose mingling can be calculated at different distances

由于不同距离范围可统计的中央木株数不等,这会造成属于不同混交程度的中央木在各距离范围内分布株数变化也较大,影响中央木与周围邻木混交情况的判断, 为了解决这一问题,将各距离范围内属于不同混交程度(弱混交、较弱混交、较强混交、强混交)的中央木株数与该距离范围内可计算混交度的中央木总株树相比,比值做为该距离范围内不同混交程度中央木的比率 R,用该比率代替株数来反应中央木混交情况。

$$R_{i-(i+1)} = \frac{C_{i-(i+1)}}{T_{i-(i+1)}} \quad (i = 0,1,2,\cdots 14,15) \tag{2}$$

式中, $C_{i-(i+1)}$ 为在距离中央木 i—(i+1)m 范围内属于不同混交程度的中央木株数,$T_{i-(i+1)}$为 i—(i+1)m 范围内可计算混交程度的中央木总株数。

2.6 大径级个体与其周围不同径级邻木混交程度的确定

和中央木与不同距离范围内邻木混交程度的计算方法类似,所选取的邻木为距中央木 15 m 范围内不同径级的邻木,则中央木与 k 径级邻木混交程度为 M_k。

$$M_k = \frac{1}{n_k} \sum_{j=1}^{n_k} v_j \quad (k = 1,2,3,4,5) \tag{3}$$

式中,n_k为 k 径级邻木的株数,当中央木与 k 径级邻木的第 j 株相邻木非同种时,v_j=1,同种时,v_j=0。以此来

计算出该中央木与不同径级邻木的混交程度,进而统计与不同径级邻木的混交程度属于不同等级的中央木株数。

3　结果与分析

3.1　中央木与不同距离范围邻木混交程度

经计算在不同范围内各混交程度的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。

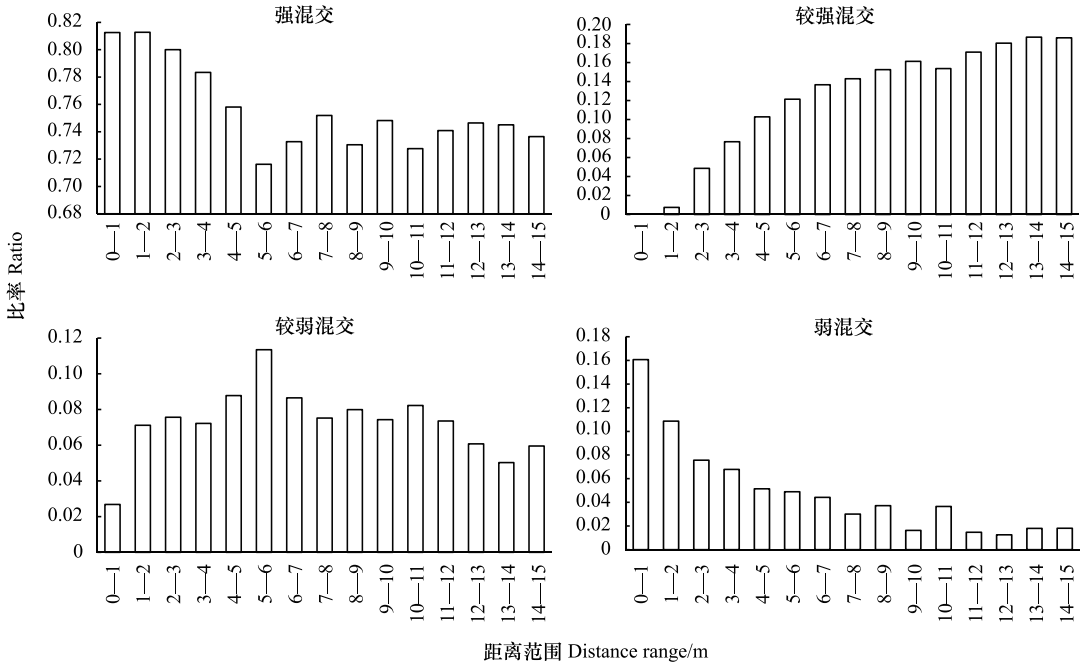

图 2　不同距离范围内各混交程度的中央木所占比率

Fig.2　The ratio distribution of center trees in different mingling in different distance range

从图中可以看出在中央木周围任意距离范围内,与邻木混交程度为强混交的中央木株数远大于其他混交程度,即中央木易与周围邻木形成强混交,保持非同一树种。在距中央木 0—6 m 范围内,与邻木的混交程度为强混交的中央木株数比率随着距离的增加逐渐下降,6 m 后比率先升高后在一定范围内上下波动,保持基本稳定;在较强混交中,中央木株数比率随着距离增加逐渐升高;较弱混交中,中央木株数比率的大致趋势为随着距离增加先升高后下降,在 5—6 m 范围内达到峰值; 弱混交中,中央木株数比率随着距离的增加逐渐降低。综上所述,4 种混交程度的中央木株数比率分布趋势各不相同,但总体上与邻木保持强混交的中央木株数比率最大。

3.2　中央木与不同径级邻木混交程度

通过计算每株中央木周围 15 m 范围内不同径级邻木与该中央木混交程度,得到不同混交程度范围内的中央木株数分布情况如图 3。其中横坐标为邻木径级,纵坐标为中央木株数,竖坐标为混交程度。

从图中可以看出中央木与 1、2、3 级邻木易保持强混交程度,即距离中央木周围 15 m 范围内 1、2、3 级邻木易与中央木保持非同种;中央木与 4 级邻木的混交程度的总体趋势为随着混交程度增加,中央木株数先增加后降低,在较强混交处达到峰值,但与其他径级邻木相比,波动性不大,但中央木周围的 4 级邻木与中央木的树种保持一致性要较 1、2、3 级邻木有所增强,混交程度多保持在 0.25-0.75 范围内;而多数中央木与其周围的 5 级邻木易保持弱混交程度,即中央木周围的 5 级木多与中央木为同一树种。

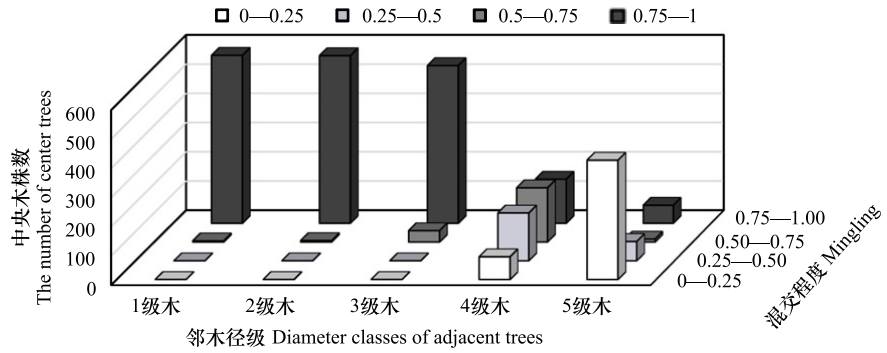

图 3 不同径级邻木与中央木混交程度及中央木株数的分布情况

Fig.3 Distribution of the mingling between central trees and adjacent trees of different diameter classes and the quantitative of center trees

4 讨论

由 Janzen 和 Connell 所提出密度制约假说从资源竞争、有害生物侵害等方面解释了热带森林维持较高物种多样性的原因[42-43],且森林的群落结构更多地依赖于同种的密度制约,而不是物种间的相互作用[44-45],密度制约假说包含两个过程:(1)散落在母株周围的种子数量与离母株距离成反比;(2)距离母株越近,越易被母株所携带的宿主专一的植物病原菌侵染,也越易被母株周围的捕食者所发现,所以距离母株越近,种子和幼苗的死亡率越高,该理论示意图如图 4。由图可以看出只有与中央木达到一定距离,可存活的幼苗才能达到最大值,进而在该距离范围内形成较多的同种中小径级邻木,所以在该处与邻木保持强混交程度的中央木株数最少,与邻木保持弱混交或较弱混交的中央木株树最多。从中央木与不同距离范围邻木混交程度的结果分析得出,与邻木保持强混交度的中央木占比在 5—6 m 处达到谷值,而与邻木保持较弱混交的中央木比率在 5—6 m 处达到峰值,即与中央木为同种的幼苗最易存活的区域大致出现在距离中央木 5—6 m,在该处强混交度株数比率最低,较弱混交株树比率最高,与假说相符合。

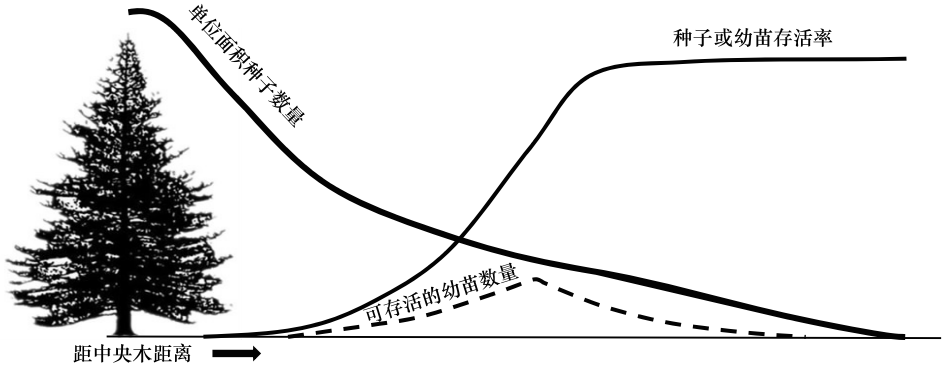

图 4 Janzen-Connell 假说示意图

Fig.4 The schematic diagram of Janzen-Connell Hypothesis

从图 2 与邻木保持弱混交的中央木比率分布图可以看出,虽然在整体水平上与邻木为弱混交度的中央木占比处于较低水平,但弱混交的中央木比率随着距离增加而降低,似乎与密度制约假说不符,现分析如下:根据图 1 可以看出距离中央木越近,可统计混交程度的中央木株数越少,即大部分中央木,在距离其较近区域没有邻木出现,无法计算与邻木的混交程度,另一方面,由于划分面积小,竞争强度大,即使距离中央木较近区域存在邻木,邻木的株数也很少,多数情况下,在距离中央木 0—2 m 范围内只存在 1 株邻木,所以大部分可计算混交程度的中央木计算结果为 1,即强混交,个别中央木计算结果为 0,即弱混交,并不会产生其他数值,但由于没有其他混交程度计算结果,可统计混交程度的中央木株数又少,所以造成在距离中央木较近区域,弱混交

程度的中央木比率相对较高,并未与密度假说相矛盾。

从中央木与不同径级邻木的混交结果可以看出,中央木周围的中小径级邻木(1、2、3 级邻木)多与中央木保持非同一树种。根据密度制约假说,由于母株周围有害生物的侵害,且幼苗自身低抵御能力有限,一经侵害很难正常生长,极易死亡,使得周围同种幼苗的生长率和存活率较低[46],因此能够生长成为中小径级的同种个体数量也有限,造成与中央木同种的邻木间距增加,为其他有相似资源需求的不同种个体腾出了空间和资源,这样加大了中央木周围中小径级邻木的物种多样性[17],从而增强了中小径级邻木与中央木的混交程度,这表明当邻木胸径达到 1.0 cm 以上时,与中央木为同种的邻木生长及分布仍受到密度制约的影响,与 Stoll 等人在原始低原龙脑香林的研究结果一致[47],证明负密度制约不仅对幼苗存在影响,对中小径级邻木的生长及分布格局同样发挥作用,且这种现象不仅存在于热带雨林,在中国东北部的红松异龄混交林中同样存在。而由于部分树种的生物特性及寿命限制,使部分邻木无法继续生长成为 4、5 级木,从而使 4、5 级邻木物种多样性水平大大降低,中央木与 4、5 级邻木的混交程度也随之发生改变。凉水样地的 4 级木主要为红松、紫椴、冷杉,且中央木多数为红松,混交程度主要集中在 0.25—0.75 范围内,这说明中央木周围的 4 级木半数左右与中央木保持同一树种。而 5 级木(中央木)的树种主要为红松,且由于密度制约及竞争作用,中央木 15 m 范围内存在的 5 级木数量有限,一般为 1—2 株,甚至部分中央木周围不存在 5 级邻木,因此使得中央木周围的 5 级木多数与中央木保持同一树种,混交程度较低。

经上述讨论分析得出,在距离中央木 5—6 m 范围内中央木与邻木的混交水平较低,即与中央木保持同一树种的邻木占比最大,这在一定程度上形成了围绕中央木的同种邻木环形结构,而中央木多为红松树种,因此该环形结构上的邻木也多为红松树种,根据林隙斑块动态理论,当中央木死亡,造成较大林隙,周围邻木生长得以释放,由于树种特性及寿命限制,下一代中央木极易从环形结构的同种邻木即红松邻木中产生,并形成自己的环形结构,进而推动森林的演替与更新如图 5。图中圆形大小代表树木胸径大小,不同填充代表不同树种。

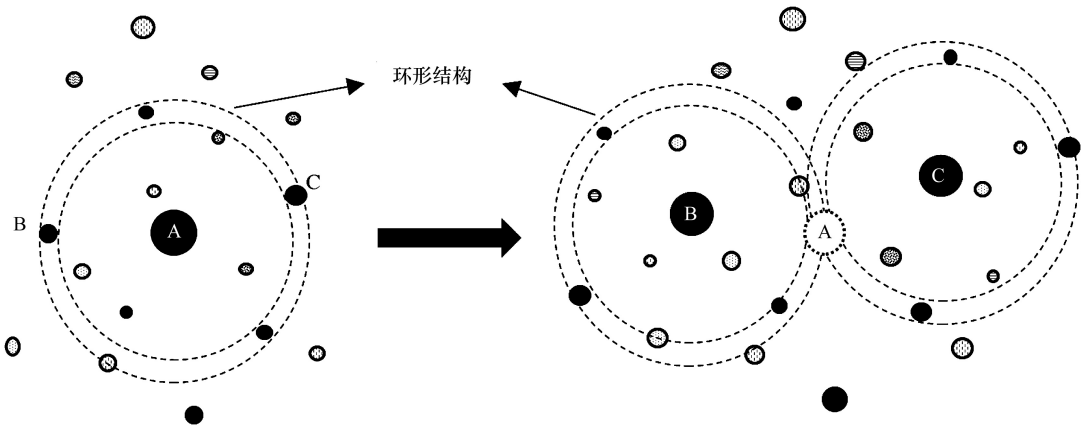

图 5　林木空间格局演变示意图

Fig.5　The schematic diagram of forest spatial pattern evolution

A:中央木, central tree;B、C:环形结构上的同种邻木,same species adjacent trees on circular

本文以样地内大径级个体作为研究对象,探究其周围不同距离范围、不同径级邻木与中央木的混交程度,借此分析中央木周围同种邻木的分布情况,并详细阐述了其形成原因及变化趋势,从混交度角度解释了密度制约假说及物种共存机制,也进一步解释说明了原始红松林中大径级个体在提高物种多样性及推动森林演替和更新中发挥的重要作用。但本文没有考虑地形、土壤、水分等外界条件对林分结构的影响,在一定程度上影响了结果的准确性,除大径级木(5 级木)对群落结构有影响外,其他较大径级(3、4 级木)对群落结构也有一定影响,本文并未探究,另外本次研究采用的为单次林木数据,大径级个体对周围林分结构的影响是否会随着

时间的变化而发生改变还有待进一步验证,因此迫切需求森林群落长期的动态观测研究。

参考文献(References):

[1] 惠刚盈. 基于相邻木关系的林分空间结构参数应用研究. 北京林业大学学报, 2013, 35(4): 1-8.

[2] 惠刚盈, K.v.Gadow, 胡艳波, 陈伯望. 林木分布格局类型的角尺度均值分析方法. 生态学报, 2004, 24(6): 1225-1229.

[3] 李明辉, 何风华, 刘云, 潘存德. 林分空间格局的研究方法. 生态科学, 2003, 22(1): 77-81.

[4] 李先琨, 苏宗明, 向悟生, 宁世江, 唐润琴, 欧祖兰, 李瑞棠. 濒危植物元宝山冷杉种群结构与分布格局. 生态学报, 2002, 22(12): 2246-2253.

[5] 李燕, 刘成功, 李秀芹, 宋曰钦, 万志兵, 胡茶青. 岭南林场混交林林分空间结构特征分析. 分子植物育种, 2018, 16(11): 3768-3776.

[6] 赵中华, 惠刚盈, 袁士云, 刘文桢, 王润喜. 小陇山锐齿栎天然林空间结构特征. 林业科学, 2009, 45(3): 1-6.

[7] Ramsay PM. Handbook of spatial point-pattern analysis in ecology. Journal of Applied Statistics, 2015, 42(4): 916-917.

[8] Burns SL, Goya JF, Arturi MF, Yapura PF, Perez CA. Stand dynamics, spatial pattern and site quality in Austrocedrus chilensis forests in Patagonia, Argentina. Forest Systems, 2013, 22(2): 170-178.

[9] 吴晓莆, 朱彪, 赵淑清, 朴世龙, 方精云. 东北地区阔叶红松林的群落结构及其物种多样性比较. 生物多样性, 2004, 12(1): 174-181.

[10] 孙越, 夏富才, 赵秀海, 轩志龙, 徐敏敏, 李良. 张广才岭温带次生针阔混交林物种组成和群落结构特征. 生态学报, 2017, 37(10): 3425-3436.

[11] 刘帅, 吴舒辞, 王红, 张江, 李建军, 王传立. 基于 Voronoi 图的林分空间模型及分布格局研究. 生态学报, 2014, 34(6): 1436-1443.

[12] 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.

[13] 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.

[14] 茹文明, 张金屯, 张峰, 张桂萍, 刘瑞祥. 历山森林群落物种多样性与群落结构研究. 应用生态学报, 2006, 17(4): 561-566.

[15] 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.

[16] 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.

[17] 祝燕, 米湘成, 马克平. 植物群落物种共存机制:负密度制约假说. 生物多样性, 2009, 17(6): 594-604.

[18] Bell T, Freckleton RP, Lewis OT. Plant pathogens drive density-dependent seedling mortality in a tropical tree. Ecology Letters, 2006, 9(5): 569.

[19] Carson WP, Anderson JT, Schnitzer SA. Challenges associated with testing and falsifying the Janzen-Connell hypothesis: a review and critique. Tropical forest community ecology, 2008, 210-241.

[20] Li R, Yu S, Wang Y, Christian S, Zang R. Distance-dependent effects of soil-derived biota on seedling survival of the tropical tree legume Ormosia semicastrata. Journal of Vegetation Science, 2009, 20(3): 527—534.

[21] Wallace ZP, Lovett GM, Hart JE, Machona B. Effects of nitrogen saturation on tree growth and death in a mixed-oak forest. Forest Ecology & Management, 2007, 243(2): 210-218.

[22] Wright JS. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. Oecologia, 2002, 130(1): 1-14.

[23] Silvertown J, Law R. Do plants need niches? Some recent developments in plant community ecology. Trends in Ecology & Evolution, 1987, 2(1): 24-26.

[24] Kembel SW, Hubbell SP. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. Ecology, 2006, 87(sp7): 86-99.

[25] 王慧杰, 常顺利, 张毓涛, 谢锦, 何平, 宋成程, 孙雪娇. 天山雪岭云杉森林群落的密度制约效应. 生物多样性, 2016, 24(3): 252-261.

[26] 丁文勇, 翁东明, 金毅, 张宏伟, 程樟峰, 郭瑞, 于明坚. 清凉峰自然保护区台湾水青冈群落优势种群密度制约效应分析. 浙江大学学报(理学版), 2014, 41(5): 583-592.

[27] 郭屹立, 王斌, 向悟生, 丁涛, 陆树华, 黄甫昭, 李冬兴, 文淑均, 何运林, 李先琨. 弄岗喀斯特季节性雨林 15ha 样地密度制约效应分析. 科学通报, 2015, (17): 1602-1611.

[28] 刘晓静, 任思远, 李鹿鑫, 叶永忠, 袁志良, 王婷. 宝天曼国家级自然保护区落叶阔叶林密度制约效应对树木存活的影响. 生物多样性, 2016, 24(6): 639-648.

[29] Hubbell SP, Ahumada JA, Condit R, Foster RB. Local neighborhood effects on long-term survival of individual trees in a neotropical forest. Ecological Research, 2001, 16(5): 859-875.

[30] Getzin S, Wiegand T, Wiegand K, He F. Heterogeneity influences spatial patterns and demographics in forest stands. Journal of Ecology, 2008, 96(4): 807-820.

[31] Moeur M. Spatial models of competition and gap dynamics in old-growth Tsuga heterophylla/Thuja plicata forests. Forest Ecology & Management, 1997, 94(1—3): 175-186.

[32] Plotkin JB, Chave J, Ashton PS. Cluster analysis of spatial patterns in Malaysian tree species. American Naturalist, 2002, 160(5): 629.

[33] Stoll P, Bergius E. Pattern and process: competition causes regular spacing of individuals within plant populations. Journal of Ecology, 2005, 93(2): 395—403.

[34] 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, (23): 1-7.

[35] 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.

[36] 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.

[37] Füldner K. Zur Strukturbeschreibung in Mischbeständen. Forstarchiv, 1995, 66: 235-240.

[38] Gadow KV, Füldner K. Zur Beschreibung forstlicher Eingriffe. Forstwissenschaftliches Centralblatt Vereinigt Mit Tharandter Forstliches Jahrbuch, 1995, 114(1): 151-159.

[39] 胡艳波, 惠刚盈. 一种新的基于混交度的林木种群分布格局测度方法. 北京林业大学学报, 2015, 37(1): 9-14.

[40] 惠刚盈, 胡艳波. 混交林树种空间隔离程度表达方式的研究. 林业科学研究, 2001, 14(1): 23-27.

[41] 汤孟平, 唐守正, 雷相东, 周国模, 谢志新. 两种混交度的比较分析. 林业资源管理, 2004(4): 25-27.

[42] Connell JH. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. Dynamics of Populations, 1971, 298(298-312.

[43] Janzen DH. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. American Naturalist, 1970, 104(940): 501-528.

[44] Chen L, Comita LS, Wright SJ, Swenson NG, Zimmerman JK, Mi XC, Hao ZQ, Ye WH, Hubbell SP, Kress WJ, Uriarte M, Thompson J, Nytch CJ, Wang XG, Lian JY, Ma KP. Forest tree neighborhoods are structured more by negative conspecific density dependence than by interactions among closely related species. Ecography, 2018, 41(7): 1114-1123.

[45] Zhu Y, Queenborough SA, Condit R, Hubbell SP, Ma KP, Comita LS. Density-dependent survival varies with species life-history strategy in a tropical forest. Ecology Letters, 2018, 21(4): 506-515.

[46] Hammond DS, Brown VK, Newbery DM, Prins HHT, Brown ND. Disturbance, phenology and life-history characteristics: factors influencing distance/density-dependent attack on tropical seeds and seedlings. 1998, 51-78.

[47] Stoll P, Newbery DM. Evidence of species-specific neighborhood effects in the dipterocarpaceae of a Bornean rain forest. Ecology, 2005, 86(11): 3048-3062.