

DOI: 10.20103/j.stxb.202307021411

游晨露, 国庆喜. 凉水保护区红松与主要伴生树种的空间关系. 生态学报, 2024, 44(7): 3072-3085.

You C L, Guo Q X. Exploring spatial relationship between *Pinus koraiensis* and major associated tree species in Liangshui National Nature Reserve. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(7): 3072-3085.

凉水保护区红松与主要伴生树种的空间关系

游晨露, 国庆喜*

东北林业大学生态研究中心, 哈尔滨 150040

摘要: 空间关系是影响森林生长与群落演替的重要因素, 种间关系是其重要组成部分, 研究空间关系有利于了解森林群落的生长更新、功能作用与演替进程。利用移动窗口法对凉水自然保护区 10.4 hm² 样地不同径级的红松与主要伴生树种做空间相关性研究, 并进行多尺度比较, 得到不同尺度下不同径级红松与主要伴生树种个体的空间关系特征。研究表明: (1) 红松与伴生树种的相互关系复杂多样, 多种相互关系并存, 表现出阔叶红松林群落结构的复杂性与稳定性。大径级红松压制同径级伴生树种, 二者呈极显著负相关, 但其对小径级伴生树种有庇荫作用, 二者呈极显著正相关。(2) 红松与主要伴生树种的相互关系在不同尺度、径级上均有极显著差异。尺度越大, 红松与主要伴生树种的相关系数变化速率越小; 伴生树种的径级越大, 红松与主要伴生树种的相关系数变化速率越大。(3) 红松与伴生树种的相关性具有尺度特征, 主要表现在大尺度(≥60 m) 范围上, 在小尺度(<60 m) 上相关性较弱。红松与伴生树种在相同径级与不同径级的结合方式上表现出不同的空间关系。同径级的红松与伴生树种的种间关系多表现为负相关, 不同径级的红松与伴生树种种间关系多表现为正相关。(4) 以种间关系确定样方最小面积, 凉水保护区临界样地面积为 60 m×60 m。该研究集中于不同尺度下不同径级的红松与伴生树种的种间关系, 解释优势种红松与伴生树种在森林的空间关系以及群落结构特征, 为东北地区阔叶红松林的森林管理提供参考意见。

关键词: 红松; 伴生树种; 种间关系; 径级; 尺度

Exploring spatial relationship between *Pinus koraiensis* and major associated tree species in Liangshui National Nature Reserve

YOU Chenlu, GUO Qingxi*

Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract: Spatial relationships are important factors affecting forest growth and community succession, and interspecific relationships are important components of it. The study of spatial relationships helps to understand the growth, functional roles, and successional processes of forest communities. The correlation of interspecific relationships is easily influenced by sample size and the number of samples taken. Existing studies often use either small sample sizes with a large number of samples or large sample sizes with a small number of samples to ensure accuracy. Conducting multi-scale studies with a large number of samples can be difficult for data analysis. This study avoids these limitations by using the moving window method and combining it with Pearson correlation coefficient to analyze the interactions and variations between different diameter classes of *Pinus koraiensis* and associated tree species at different scales in the Liangshui National Nature Reserve (10.4 hm² sampling plot) in Heilongjiang Province, and to conduct multi-scale comparisons. The study obtains the spatial relationship characteristics of *Pinus koraiensis* and main associated tree species at different scales and different diameter classes, explores the interaction mechanisms between *Pinus koraiensis* and associated tree species, helps to understand the ecological adaptability and dynamic changes of *Pinus koraiensis* in communities, and reveals the selection and adaptation

基金项目: 国家自然科学基金项目(31210103911)

收稿日期: 2023-07-02; 网络出版日期: 2024-01-12

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

mechanisms of dominant tree species *Pinus koraiensis* to habitats, providing references for the better protection of *Pinus koraiensis* forests. The results show that: (1) the mutual relationships between *Pinus koraiensis* and associated tree species are diverse and exhibit multiple coexisting relationships, demonstrating the complexity and stability of the broad-leaved *Pinus koraiensis* forest community structure. Large size-class *Pinus koraiensis* suppresses associated tree species of the same size class, showing a highly significantly negative correlation, while they provide shade for small size-class associated tree species, showing a highly significantly positive correlation. (2) The mutual relationships between *Pinus koraiensis* and major associated tree species show significant differences at different scales and size classes. The larger the scale, the smaller the rate of change in correlation coefficient between *Pinus koraiensis* and associated tree species. The larger size-class associated tree species have a larger rate of change in the correlation coefficient with *Pinus koraiensis*. (3) The correlation between *Pinus koraiensis* and associated tree species mainly manifests at large scale (≥ 60 m) and is weak at small scale (< 60 m), exhibiting scale characteristics. The combination of *Pinus koraiensis* and associated tree species at the same size class and different size classes show different spatial relationships. The interspecies relationships between *Pinus koraiensis* and associated tree species of the same size class mostly show negative correlation, while the interspecies relationships between *Pinus koraiensis* and associated tree species of different size classes show positive correlation. (4) Based on interspecies relationships, the minimum plot size in the Liangshui National Nature Reserve is determined to be 60 m \times 60 m. This study focuses on the interspecies relationships between different size classes of *Pinus koraiensis* and associated tree species, explaining the spatial relationships of dominant species *Pinus koraiensis* and associated tree species in the forest, and providing reference opinions for future forest management.

Key Words: *Pinus koraiensis*; associated tree species; interspecific relationship; diameter at breast height; scale

空间关系是决定森林生长更新、功能作用以及干扰机制的关键因素之一^[1],它取决于种内与种间关系、林分内部特征与外部环境等多个因素^[2]。了解空间关系能够揭示植物群落维持机制与演替动态^[3],有助于合理安排森林经营活动^[4]。近年来,众多学者对森林空间关系进行了研究,多从物种组成^[5]、生物多样性^[6]、空间结构指数^[7]、聚集指数^[8]、函数模型拟合^[9]等角度出发,集中表现群落空间结构现状与演替结果,无法动态展示群落的空间关系,更无法深层次预测空间格局变化。以群落中起重要作用的优势种为研究对象,以尺度与径级为影响因子,探究优势种与伴生树种的种间关系变化,可以更深层次、更系统化地动态分析群落结构特征及空间关系变化规律。

植物群落中复杂的种间关系是影响林分分布格局的重要因素,不同树种之间的相互作用包括竞争、互利共生、偏利共生、协同等都会影响群落结构的形成。目前优势种群与伴生树种的相关研究主要集中于以微量元素为影响因子^[10-11],空间关系的研究较少。林木的生长情况是影响不同种群间相互关系的重要因素,不同发育阶段的林木具有独特的群落特征^[12]。例如,以胸径(DBH)作为林木年龄的代表值,杨晓慧^[13]用 O-ring 函数分析红松林幼树空间分布及大、小树的空間关联,王大伟等人^[14]计算不同范围内不同径级的同种木对中央木的聚集株数,研究阔叶红松林大径级个体对树木空间分布的影响。森林群落的演变、干扰过程以及环境变化与树种在不同尺度、不同径级的空间关系是紧密相关的^[15]。研究不同空间尺度和不同径级水平的优势种与伴生树种的种间关系,可以从空间与时间上加深对物种竞争与共存的理解,解释群落演替的结果以及未来的发展趋势。目前有不少研究从径级、尺度的角度探索种间联结或聚集度以表现空间关系^[16-17],但此类研究受限于面积小,数据少,精确性有所偏颇^[18]。

种间关系相关性容易受到取样大小与取样数目影响,现有的研究多采用取样尺度小而数目多或者取样尺度大而数目小以保证精确度,想要多尺度研究且样本数目大则会给数据分析带来困难^[18]。本研究采用移动窗口法避开这些局限性,并结合 Pearson 相关系数分析不同径级的红松与伴生树种在不同尺度下的相互作用及其变化,探究红松与伴生树种相互作用机制,有助于了解红松在群落的生态适应性与动态变化,揭示优势树

种红松对生境的选择和适应机制,为更好地保护阔叶红松林提供参考。

1 研究区概况

本研究位于黑龙江省凉水国家级自然保护区,实验样地建立于 2013 年,总面积为 10.4 hm²。地形平缓,北高南低,地理位置 128°52′12.62″E,47°13′1.16″N,海拔 418 m。地处小兴安岭山脉东南部,属温带大陆性季风气候,夏季高温多雨,冬季寒冷干燥,最低温度 -43℃,最高温度 38℃,年平均降水量 676 mm。样地的林分类型是典型的原始阔叶红松林,红松 (*Pinus koraiensis*) 为优势种,混生多种伴生树种如:紫椴 (*Tilia amurensis*)、臭冷杉 (*Abies nephrolepis*)、五角槭 (*Acer pictum*)、裂叶榆 (*Ulmus laciniata*)、青楷槭 (*Acer tegmentosum*)、花楷槭 (*Acer ukurunduense*) 等。

2 研究方法

2.1 样地设置与数据调查

在凉水国家自然保护区建立一块 10.4 hm² (400 m×260 m) 的典型阔叶红松林固定样地。利用全站仪将大样地划分为 260 个 20 m×20 m 的连续样方,每个 20 m×20 m 样方细分为 16 个 5 m×5 m 的小样方。调查记录样地内所有 DBH ≥ 1.0 cm 的乔木的树种、胸径、坐标及样方号,建立数据库。

2.2 林木径级的划分

本次调查选取 DBH ≥ 1.0 cm 的乔木树种为调查对象。根据调查数据并参考相关文献^[13],将红松按照胸径的大小划分为三个径级:小径级 (1.0 cm ≤ DBH < 10.0 cm)、中径级 (10.0 cm ≤ DBH < 50.0 cm)、大径级 (DBH ≥ 50.0 cm)^[4]。综合考虑伴生树种的生长情况,将伴生树种按照胸径的大小分为三个径级:小径级 (1.0 cm ≤ DBH < 10.0 cm)、中径级 (10.0 cm ≤ DBH < 40.0 cm)、大径级 (DBH ≥ 40.0 cm)^[19-20]。

由于小径级树木胸径小,株数多,为了更好反映中径级、大径级树木对小径级树木的影响,小径级树木的参考指标由“胸高断面积”改为“株数”。

2.3 数据处理

本研究主要采用移动窗口法计算红松与伴生树种的相关性^[21]。该方法以 5 m×5 m 栅格为基本单元,对样方进行多种组合,以获得不同大小的窗口数据。本研究的窗口设置如图 1 所示,在样地左上角(东南角)放置窗口,统计窗口内红松和伴生树种的胸高断面积平均值或株数平均值,得到一组数据。将窗口向右移动 5 m 并再次统计数值,得到第二组数据。依次将窗口从左到右,从上到下遍历整个样地,完成特定窗口大小的数据处理。

初始窗口大小为 20 m×20 m,边长每次增加 10 m,最大窗口为 100 m×100 m。其中最小样本组数是 2013 组,最大样本组数是 3773 组。使用 Microsoft Excel 2016 进行数据统计分析,R 4.2.1 计算 Pearson 相关系数与显著性,Origin 2021 绘图。

除此之外,本研究使用了单因素方差分析(ANOVA)和最小显著性差异分析(LSD)检验红松与主要伴生树种的显著性差异,并且采用标准化主轴(standardized major axis, SMA)方法分析尺度与径级差异对红松与伴生树种相互关系的影响。标准化主轴分析使用 R 包“Smatr”分别计算红松与主要伴生树种在不同尺度与不同径级时的回归方程的斜率和截距^[22-23]。如果回归斜率无显著差异($P > 0.05$),则显示共同斜率。如果红松与伴生树种之间没有显著相关关系,则不显示回归线。最后使用 Origin 2021 绘图。

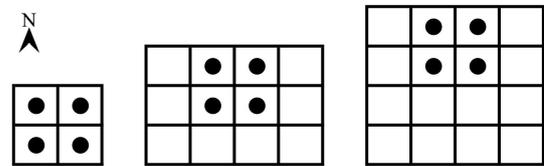


图 1 20 m×20 m 窗口示意图(黑点代表选中区域)

Fig.1 20 m×20 m Window diagram (black dots represent the selected area)

3 结果与分析

3.1 红松与主要伴生树种的径级结构

研究样地树种共有 24 种,隶属于 11 科 18 属,总计 8316 棵。样地总胸高断面积为 11.32 m²,平均胸径为 13.63 cm,最大胸径为 111 cm。小径级、中径级、大径级的红松株数分别为 117 株、392 株、507 株,平均胸高断面积分别为 4.50 cm²,32.98 cm²,66.54 cm²。小径级、中径级与大径级的伴生树种株数分别为 4793 株、1979 株、178 株,平均胸高断面积分别为 3.80 cm²,19.65 cm²,51.18 cm²。红松的胸高断面积占整个林分的 41.68%,占绝对优势;五角槭次之,紫椴、臭冷杉、青楷槭、花楷槭、裂叶榆依次排序。因青楷槭与花楷槭为小径级树种,选取红松、五角槭、紫椴、臭冷杉、裂叶榆做胸径变化图(图 2)。各径级的红松与紫椴、裂叶榆、臭冷杉、五角槭等主要伴生树种的胸径误差幅度大,表明生长情况并不集中,森林层次不明显。红松与主要伴生树种多表现为差异显著:中径级、大径级红松胸径与同径级的 4 种主要伴生树种胸径皆表现出差异显著性;小径级红松胸径与臭冷杉胸径差异不显著,与其余 3 种主要伴生树种胸径皆表现为差异显著。而除了小径级裂叶榆胸径与其余伴生树种胸径差异显著外,各径级伴生树种胸径之间多数表现为差异不显著。

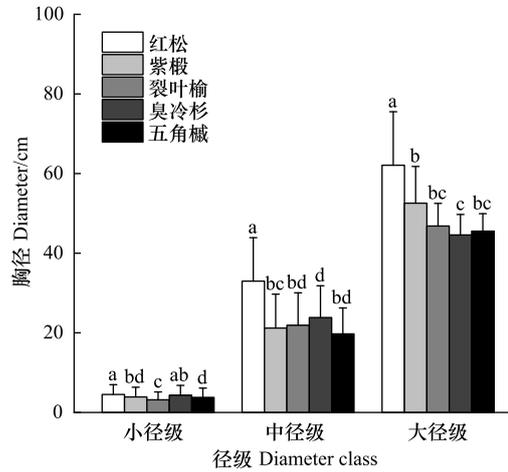


图 2 凉水阔叶红松林红松与 4 个伴生树种的胸径变化
 Fig.2 Changes in DBH of *Pinus koraiensis* and the four associated tree species in broad-leaved *Pinus koraiensis* forest in Liangshui Mountain
 不同小写字母表示同一径级不同树种间差异显著 ($P < 0.05$)

3.2 红松与伴生树种的空间关系

如图 3 所示,小径级红松与各径级伴生树种的相关性表现为正相关:在 20—100 m 的尺度范围内,小径级红松与小径级、中径级伴生树种呈极显著正相关,与大径级伴生树种相关性不显著。其中,小径级红松与小径级、中径级伴生树种的相关系数变化趋势相同:在 20—30 m 的尺度上,相关系数升高;在 30—70 m 尺度上相关系数较为平稳;在 70 m 及以上的尺度上,相关系数随尺度增大而增大。

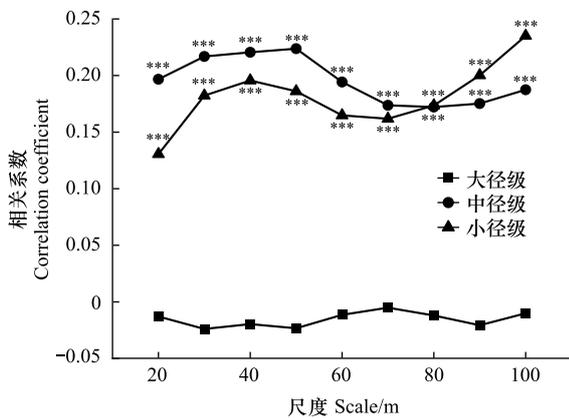


图 3 小径级红松与不同径级伴生树种的相关系数
 Fig.3 Pearson correlation coefficients between small-diameter *Pinus koraiensis* and associated tree species of different diameter levels
 *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$

如图 4 所示,中径级红松与各径级伴生树种的相关系数波动性大。整体而言,中径级红松与小径级伴生树种呈极显著正相关,与中径级伴生树种呈极显著负相关。随着尺度的增加,中径级红松与大径级伴生树种

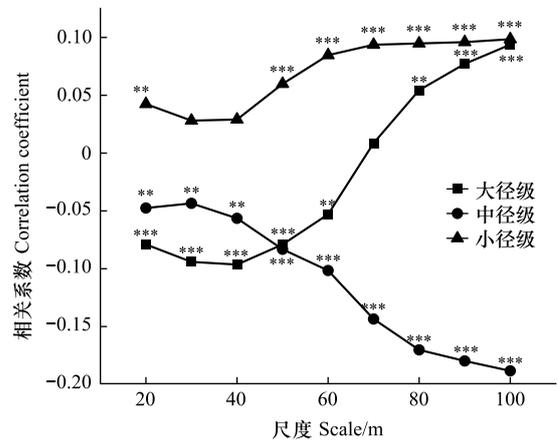


图 4 中径级红松与不同径级伴生树种的相关系数
 Fig.4 Pearson correlation coefficients between medium-diameter *Pinus koraiensis* and associated tree species of different diameter levels

的相关性从负相关转变为正相关,且皆为极显著性。在 50—100 m 的尺度范围内,中径级红松与小径级伴生树种的相关性趋于平稳,相关系数约为 0.1。随着尺度的增加,中径级红松与中径级伴生树种之间的相关性增强,竞争愈加激烈。中径级红松与大径级伴生树种的相关性与尺度关系密切,在 20—60 m 的尺度上,中径级红松与大径级伴生树种表现为竞争关系,而在 80—100 m 的尺度上则相反。

如图 5 所示,大径级红松与各径级伴生树种的相关性具有明显趋势:在 20—100 m 的尺度上,大径级红松与小径级伴生树种呈显著正相关,与大径级伴生树种呈显著负相关,与中径级伴生树种相关性不显著。大径级红松与小径级、大径级伴生树种的变化趋势相同:在 20—70 m 的尺度上,相关性逐渐增强;在 70—100 m 的尺度上,相关性趋于平稳,相关系数绝对值约为 0.40。

3.3 不同尺度下红松与主要伴生树种的空间关系

为了进一步探讨尺度对红松与伴生树种的影响,细化主要伴生树种与红松的相关性差异比较。将相同径级的红松胸径(小径级为树种株数)与五角槭、紫椴、臭冷杉、裂叶榆的胸径(小径级为树种株数)做标准化主轴分析,比较不同尺度下的相关性差异。如图 6 与表 1 可知,红松与五角槭、紫椴、臭冷杉、裂叶榆的斜率在不同尺度下都为极显著差异($P < 0.001$),表明尺度影响红松与主要伴生树种的空间关系。红松与 4 种主要伴生树种的相关性在各尺度的表现不同,小尺度(尺度 < 60 m)回归线与大尺度(尺度 ≥ 60 m)回归线的斜率与截距相差较大,表明红松与主要伴生树种在大、小尺度下相关性差异较大。且当尺度为 60 m、80 m、100 m 时,三条回归线几乎重叠,表明三个尺度下的红松与主要伴生树种的相关系数变化速率相似。

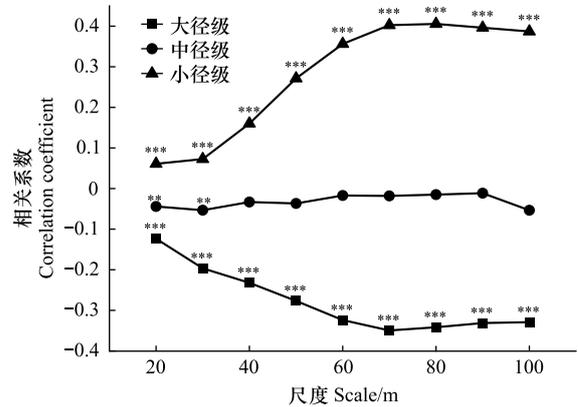


图 5 大径级红松与不同径级伴生树种的相关系数

Fig. 5 Pearson correlation coefficients between large-diameter *Pinus koraiensis* and associated tree species of different diameter levels

表 1 相同径级不同尺度下红松与主要伴生树种相关性的标准化主轴分析

Table 1 Standardized major axis (SMA) analysis of the correlation between *Pinus koraiensis* and its main associated tree species at different scales of the same DBH level

y(伴生树种) y(Associated tree species)	x(红松) x(<i>Pinus koraiensis</i>)	径级 Diameter class	伴生树种 Associated tree species	尺度/m Scale	斜率 Slope	截距 Elevation	R^2	共同斜率检验 Common slope test (P)	截距检验 Intercept difference test (P)	P		
株数 Number	株数	小径级	五角槭	20	0.63	0.13	0.15	<0.001	<0.001	<0.001		
				40	1.01	0.14	0.17			<0.001		
				60	1.67	0.12	0.13			<0.001		
				80	2.42	0.11	0.10			<0.001		
				100	3.03	0.11	0.13			<0.001		
				100	3.03	0.11	0.13			<0.001		
		中径级	紫椴	20	-0.67	0.33	0.01			<0.001	<0.001	0.99
				40	0.91	0.06	0.01			<0.05		
				60	1.34	0.05	0.01			<0.01		
				80	1.87	0.05	0.01			<0.05		
				100	2.30	0.05	0.01			<0.001		
				100	2.30	0.05	0.01			<0.001		
大径级	臭冷杉	20	-0.43	0.15	0.01	<0.001	<0.001	0.26				
		40	-0.42	0.07	0.01	<0.05						
		60	-0.73	0.05	0.01	<0.001						
		80	-1.20	0.06	0.01	<0.001						

续表

y(伴生树种) y(Associated tree species)	x(红松) x(<i>Pinus koraiensis</i>)	径级 Diameter class	伴生树种 Associated tree species	尺度/m Scale	斜率 Slope	截距 Elevation	R^2	共同斜 率检验 Common slope test (P)	截距检验 Intercept difference test(P)	P
胸高断面积 Basal area	胸高断面积	中径级	裂叶榆	100	1.32	0.01	0.01			0.21
				20	-1.87	0.37	0.03	<0.001	<0.001	<0.05
				40	-1.62	0.16	0.03			<0.001
				60	-1.39	0.13	0.04			<0.001
				80	-1.66	0.12	0.04			<0.001
		五角槭	100	-1.72	0.12	0.05			<0.001	
			20	0.39	-6.09	0.01	<0.001	<0.001	0.45	
			40	-0.35	71.47	0.01			<0.01	
			60	-0.30	66.73	0.04			<0.001	
			80	-0.27	64.75	0.11			<0.001	
			紫椴	100	-0.28	64.75	0.13			<0.001
				20	-0.489	138.72	0.01	<0.001	<0.001	<0.001
				40	-0.50	87.95	0.01			0.06
				60	0.48	-9.9	0.01			<0.001
			臭冷杉	80	0.45	-8.47	0.01			<0.001
100	0.44	-7.11		0.03			<0.001			
20	-0.49	138.72		0.01	<0.001	<0.001	<0.05			
40	-0.50	87.95		0.01			<0.01			
60	0.48	-9.90		0.01			<0.05			
80	0.45	-8.47		0.01			<0.05			
胸高断面积 Basal area	胸高断面积	大径级	裂叶榆	100	0.44	-7.11	0.03			<0.05
				20	-0.29	76.57	0.03	<0.001	<0.001	<0.001
				40	-0.18	30.65	0.01			0.17
				60	-0.16	25.32	0.01			<0.001
				80	-0.16	24.85	0.01			<0.001
		五角槭	100	-0.16	23.91	0.04			<0.001	
			20	-0.08	130.68	0.08	<0.001	<0.001	<0.05	
			40	-0.13	75.56	0.22			<0.001	
			60	-0.13	66.14	0.29			<0.001	
			80	-0.10	55.10	0.46			<0.001	
			紫椴	100	-0.09	44.66	0.53			<0.001
				20	-0.26	310.56	0.02	<0.001	<0.001	<0.001
				40	-0.21	158.15	0.02			<0.001
				60	-0.22	142.56	0.01			<0.05
			臭冷杉	80	-0.24	143.30	0.01			0.48
100	-0.27	156.19		0.01			0.43			
20	0.11	53.00		0.01	<0.001	<0.001	<0.001			
40	-0.05	52.11		0.01			<0.001			
60	-0.06	43.38		0.02			<0.001			
80	-0.07	43.11		0.03			<0.001			
裂叶榆	100	-0.08	45.51	0.05			<0.001			
	20	-0.13	170.91	0.06	<0.001	<0.001	<0.001			
	40	-0.09	63.06	0.01			<0.05			
	60	-0.06	41.43	0.02			<0.001			
	80	-0.06	34.78	0.05			<0.001			
	五角槭	100	-0.06	33.35	0.05			<0.001		

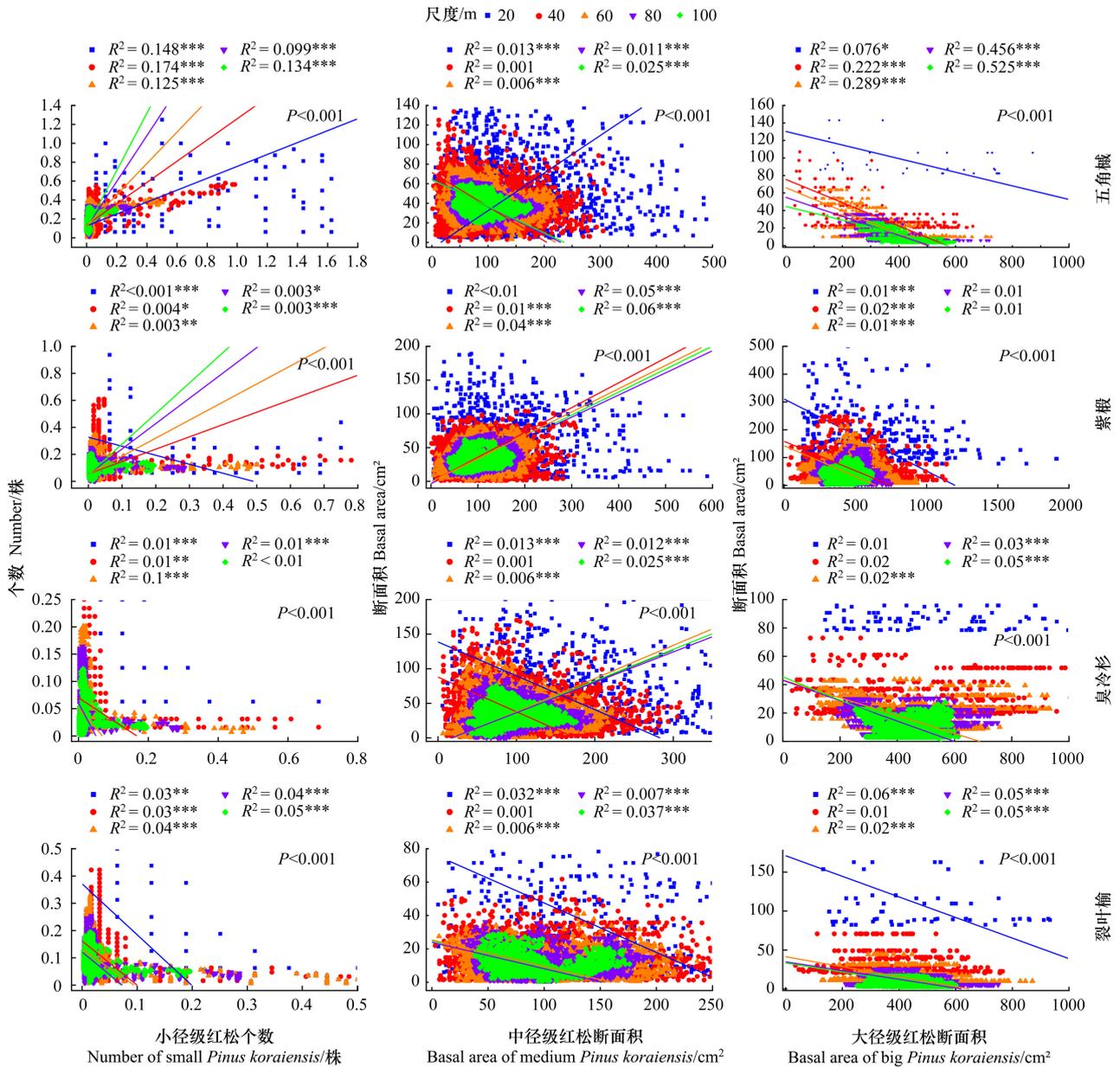


图6 红松与主要伴生树种不同尺度的标准化主轴(SMA)分析

Fig.6 Standardized major axis (SMA) analysis of *Pinus koraiensis* and its main associated tree species at different scales

如果回归斜率无显著差异($P>0.05$),则显示共同斜率。如果红松断面积(或个数)与伴生乔木断面积(或个数)之间没有显著相关关系,则不显示回归线

由表2知,随着尺度的增加,红松与五角槭、紫椴、臭冷杉、裂叶榆的相关性增强。当尺度达到60 m时,相关系数趋于平稳。红松与伴生树种同为小径级时,尺度为20—40 m,相关性逐渐增强,当尺度>40 m,相关系数趋于平稳。红松与伴生树种同为中径级时,尺度为20—60 m,相关系数波动较大,当尺度>60 m,相关系数波动较小。红松与伴生树种同为大径级时,相关系数在20—60 m的尺度范围内波动大,但尺度>60 m后,相关系数波动变小。由此可知,尺度影响红松与伴生树种的空间关系,当尺度较小时,二者相关性较弱,尺度变大时,相关性增强。但尺度对红松与伴生树种的空间关系的影响力是有限的。值得注意的是,在20 m尺度上,小径级五角槭与小径级红松的相关系数仅为0.21,但在100 m尺度上,二者相关系数为0.37;大径级五角槭与大径级红松在20 m尺度上为-0.24,但在100 m尺度上为-0.67。紫椴、臭冷杉与裂叶榆也有这种趋势,

但不如五角槭这么明显。说明随着尺度的增加,红松与伴生树种的相互关系表现愈加明显。

表 2 同径级红松与伴生树种不同尺度下的相关系数

Table 2 Correlation coefficients between *Pinus koraiensis* and associated tree species at the same DBH level and different scales

红松径级 <i>Pinus koraiensis</i> diameter	伴生树种 Associated tree species	r(20 m)	r(30 m)	r(40 m)	r(50 m)	r(60 m)	r(70 m)	r(80 m)	r(90 m)	r(100 m)
小径级 Small diameter	五角槭	0.21***	0.34***	0.33***	0.33***	0.33***	0.31***	0.32***	0.34***	0.37***
	紫椴	0.05**	0.08***	0.09***	0.07***	0.05**	0.05***	0.06**	0.06***	0.09***
中径级 Medium diameter	臭冷杉	-0.05***	-0.06***	-0.06***	-0.07***	-0.07***	-0.05***	-0.03***	0.00	0.04***
	裂叶榆	-0.07***	-0.11***	-0.13***	0.13***	-0.14***	-0.15***	-0.17***	-0.20***	-0.23***
	五角槭	0.01	0.00***	-0.05***	-0.12***	-0.21***	-0.28***	-0.34***	-0.36***	-0.37***
大径级 Big diameter	紫椴	0.06***	0.09***	0.13***	0.16***	0.21***	0.21***	0.22***	0.25***	0.25***
	臭冷杉	0.06***	0.07***	0.08***	0.09***	0.10***	0.10***	0.11***	0.13***	0.16***
	裂叶榆	-0.04***	-0.01	-0.01	-0.03	-0.06***	-0.06***	-0.09***	-0.13***	-0.19***
大径级 Big diameter	五角槭	-0.24***	-0.24***	-0.33***	-0.42***	-0.50***	-0.58***	-0.64***	-0.65***	-0.67***
	紫椴	0.01	-0.01	0.00	-0.03	-0.04	-0.02	-0.02	-0.02	-0.02
	臭冷杉	-0.06***	-0.03	-0.05***	-0.11	-0.14***	-0.17***	-0.18***	-0.20	-0.23***
	裂叶榆	-0.07***	-0.13***	-0.18***	-0.23***	-0.26***	-0.27***	-0.19***	-0.2***	-0.22***

* , $P<0.05$; ** , $P<0.01$; *** , $P<0.001$

3.4 不同径级下红松与主要伴生树种的空间关系

为了进一步探讨径级对红松与伴生树种的影响,细化主要伴生树种与红松的相关性差异比较。选取中间值 60 m 尺度下红松胸高断面面积(小径级为树种株数)与五角槭、紫椴、臭冷杉、裂叶榆胸高断面面积(小径级为树种株数)做标准化主轴分析,比较其不同径级下的相关性差异。如图 7 及表 3 红松与五角槭、紫椴、臭冷杉、裂叶榆的斜率在不同径级下都有极显著差异($P<0.001$),表明径级也是红松与伴生树种空间关系的影响因素之一。小径级红松与小径级五角槭、紫椴、臭冷杉、裂叶榆的株数数值较小,回归线表现为几乎平行于 x 轴,但斜率依然可观。对比 9 种径级组合,小径级红松与中径级、大径级伴生树种的斜率最大,其他径级组合的回归线斜率数值多数 <1 。除此之外,无论红松径级大小,当主要伴生树种的径级越大,斜率的绝对值越大。说明大径级伴生树种对红松影响更大。大径级伴生树种与红松(图 4—5)的相关系数变化可以佐证这一观点。

由表 4 可知,红松与主要伴生树种的径级各不相同,相关关系也呈现出不一样的结果。大径级红松与大径级五角槭表现为极显著负相关,但与小径级五角槭却为极显著正相关。小径级臭冷杉与各径级红松都表现为极显著正相关关系,但当臭冷杉为大径级时,则为极显著负相关。小径级裂叶榆与各径级红松多表现为极显著正相关,但径级加大时,二者相关性立即转变为负相关。说明不同径级的伴生树种与红松具有不同的空间关系。但紫椴与红松在所有径级下几乎都为极显著正相关,说明紫椴是红松良好的伴生树种。

4 讨论

4.1 不同尺度的空间关系变化

一般而言,自然界的植物种在不同尺度上以斑块镶嵌形式存在,具有可预测、可定量描述的特点^[24—25]。分析多尺度上复杂的种间关系能更真实有效地反映空间格局与空间结构的实质^[26—27]。群落的空间关系具有尺度特征,不同的观察尺度下,物种的空间关系有不同的表现^[28]。从研究结果看(图 3—5,表 1),红松与伴生树种的相关性主要表现在大尺度范围上,在小尺度上相关性不明显,表现了空间关系的尺度依赖性。一般认为,在较小的尺度上,物种的空间关系由生物学特性决定^[29];在较大的尺度上,空间关系受环境因素影响^[30]。所以环境因素是影响凉水阔叶红松林空间关系的主要因素。本研究中,红松与伴生树种均为斑块分布。红松更新主要依靠种子重力作用与鼠类的贮藏行为^[31],臭冷杉等伴生树种同样依靠重力作用传播^[32],槭树类树

表 3 不同径级红松与主要伴生树种 60 m 尺度下相关性的标准化主成分分析
 Table 3 Standardized major axis (SMA) analysis of the correlation between *Pinus koraiensis* and its main associated tree species at different DBH levels of the 60 m scale

y (伴生树种 Associated tree species)	x (红松 <i>Pinus koraiensis</i>)	伴生树种 Associated tree species	红松径级- 伴生树种径级 <i>Pinus koraiensis</i> diameter class- associated tree species diameter class	斜率 Slope	截距 Elevation	R^2	共同斜率检验 Common slope test(P)	截距检验 Intercept difference test(P)	P
株数	株数	五角槭	小-小	1.66	0.121	0.13	<0.001	<0.001	<0.001
胸高断面面积	株数		小-中	270.59	34.95	0.01	<0.001	<0.001	<0.001
株数	株数		小-大	-240.89	28.10	0.02	<0.001	<0.001	<0.001
胸高断面面积	胸高断面面积		中-小	-0.01	0.32	<0.01			0.14
胸高断面面积	胸高断面面积		中-中	-0.30	66.73	0.04			<0.001
胸高断面面积	胸高断面面积		中-大	-0.38	48.92	0.01			<0.001
株数	胸高断面面积		大-小	0.01	-0.12	0.19			<0.001
胸高断面面积	胸高断面面积		大-中	0.10	-5.66	0.02			<0.001
胸高断面面积	胸高断面面积		大-大	-0.13	66.14	0.29			<0.001
株数	胸高断面面积	紫椴	小-小	1.34	0.05	0.01	<0.001	<0.001	<0.001
胸高断面面积	株数		小-中	279.18	22.411	0.01	<0.001	<0.001	<0.01
胸高断面面积	株数		小-大	-602.48	57.67	0.01			<0.001
株数	胸高断面面积		中-小	0.01	-0.05	0.25			<0.001
胸高断面面积	胸高断面面积		中-中	0.35	-0.72	0.04			<0.001
胸高断面面积	胸高断面面积		中-大	0.67	-20.10	0.02			<0.001
株数	胸高断面面积		大-小	<0.01	-0.13	0.13			<0.001
胸高断面面积	胸高断面面积		大-中	0.11	-21.19	0.01			<0.001
胸高断面面积	胸高断面面积		大-大	-0.22	142.56	0.01			<0.05
株数	胸高断面面积	臭冷杉	小-小	6.82	1.02	0.03	<0.001	<0.001	<0.001
胸高断面面积	株数		小-中	-380.99	41.12	<0.01	<0.001	<0.001	0.31
株数	株数		小-大	238.15	10.87	<0.01			0.34
株数	胸高断面面积		中-小	0.01	0.43	0.01			<0.001
胸高断面面积	胸高断面面积		中-中	0.48	-9.90	0.01			<0.001
胸高断面面积	胸高断面面积		中-大	0.29	37.64	0.05			<0.001
株数	胸高断面面积		大-小	0.01	-0.06	0.13			<0.001
胸高断面面积	胸高断面面积		大-中	0.16	-38.57	0.13			<0.001
胸高断面面积	胸高断面面积		大-大	-0.06	43.38	0.02			<0.001
株数	胸高断面面积	裂叶榆	小-小	-1.385	0.132	0.04	<0.001	<0.001	<0.001
胸高断面面积	株数		小-中	144.238	8.561	<0.01	<0.001	<0.001	0.94
株数	株数		小-大	-342.84	20.45	0.02			<0.001
株数	胸高断面面积		中-小	0.01	-0.04	0.01			<0.001
胸高断面面积	胸高断面面积		中-中	0.16	25.315	0.01			<0.001
胸高断面面积	胸高断面面积		中-大	-0.21	31.34	0.09			<0.001
株数	胸高断面面积		大-小	<0.01	-0.13	0.01			<0.001
胸高断面面积	胸高断面面积		大-中	0.05	34.713	0.07			<0.001
胸高断面面积	胸高断面面积		大-大	-0.06	41.43	0.02			<0.001

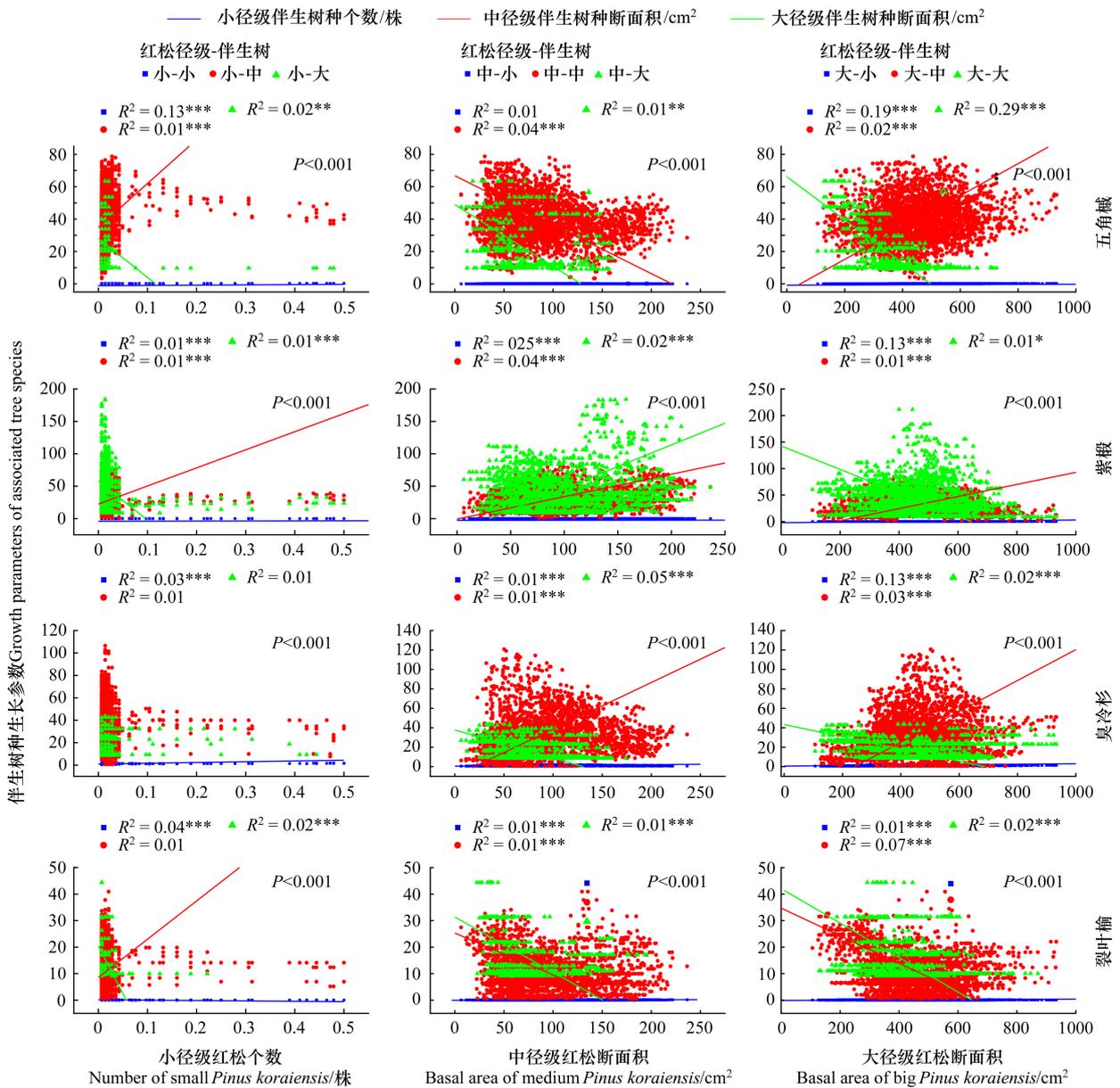


图 7 红松与主要伴生树种 60m 尺度下不同径级的标准化主轴(SMA)分析

Fig.7 Standardized major axis (SMA) analysis of *Pinus koraiensis* and its main associated tree species at different DBH levels at a scale of 60 meters

种多萌蘖繁衍。这些萌发与传播机制造成红松与伴生树种在小尺度上的分布格局更加聚集^[33], 树种种内邻体间紧密, 种内关系密切。研究表明(图 6, 表 1)从小尺度变化到大尺度的过程中, 空间环境的异质性逐渐掩盖负密度制约效应发生的现象, 群落系统发育结构呈现发散的趋势^[34], 种内效应逐渐稀释; 尺度越大, 不同径级之间红松与伴生树种竞争或合作的表现愈加明显^[12]。姚杰等人^[35]对红松幼苗进行实验, 结果为低密度下的红松幼苗显著高于高密度下生长的红松幼苗, 表明负密度制约是红松幼苗的主要影响因素之一。而在大尺度上, 环境异质性能够干扰红松与伴生乔木的种群动态和调节机制, 使得凉水阔叶红松林群落以复杂的方式相互作用, 使得空间格局变得复杂, 负密度制约理论不再适合解释阔叶红松林群落空间关系^[36]。但因为不同的生态过程可以产生相同的森林空间格局, 而相同的森林空间格局可能是几个生态学过程的共同作用^[37]。小尺度空间格局的变化可以由多种因素造成, 红松与伴生树种不同的资源利用方式、传播与萌发机

制、繁殖策略等都可以影响种间的空间关系^[31,38]。

表 4 红松与主要伴生树种 60 m 尺度下不同径级的相关系数

Table 4 Correlation coefficients between *Pinus koraiensis* and main associated tree species at different DBH levels at a scale of 60 meters

红松径级- 伴生树种径级 <i>Pinus koraiensis</i> diameter class-associated tree species diameter class	r (红松-五角槭) r (<i>Pinus koraiensis</i> - <i>Acer pictum</i>)	r (红松-紫椴) r (<i>Pinus koraiensis</i> - <i>Tilia amurensis</i>)	r (红松-臭冷杉) r (<i>Pinus koraiensis</i> - <i>Abies nephrolepis</i>)	r (红松-裂叶榆) r (<i>Pinus koraiensis</i> - <i>Ulmus laciniata</i>)
小-小	0.33***	0.05***	0.16***	-0.14***
小-中	0.14***	0.02	-0.06**	0.08***
小-大	0.05***	-0.05**	0.04*	-0.10***
中-小	-0.02	0.21***	0.08***	0.12***
中-中	-0.21***	0.21***	0.10***	-0.06***
中-大	-0.19***	0.19***	-0.34***	-0.26***
大-小	0.44***	0.37***	0.36***	0.10***
大-中	0.12***	0.08***	0.18***	-0.25***
大-大	-0.50***	-0.03	-0.14***	-0.26***

人们习惯用种-面积曲线确定的最小面积作为群落的临界取样面积,以充分表现群落的种类组成和结构^[39-40]。而数据(图 5—6,表 2)显示种间相关性趋于平稳状态,尺度大小至少需要 60 m。这意味着观察阔叶红松林是否具有稳定的种间关系,尺度应达到 60 m,即从种间相关性的角度而言,样方大小最小面积为 60 m×60 m。受限于传统的种间关系统计学方法,多数研究以群落的最小面积作为样方的大小^[18]。资料显示温带森林群落最小面积为 200—500 m²^[18];从种-面积关系看,凉水红松林最小样方面积应为 45 m×45 m^[41]。但从种间关系出发,这个尺度将更大。这意味着传统的种间关系受限于数据少或面积小,选择最小面积做临界取样面积所得出的种间关系的数据结果可能有所偏颇。本研究通过移动窗口法规避了传统统计方法的局限,大样地保证了本研究可以从多尺度上充分探讨森林群落的相互关系。但利用种间关系选择最小样方面积这一方向,目前缺少相关研究,无法进一步得出结论。

红松与主要伴生树种关系密切,其中紫椴与五角槭表现突出。整体而言,紫椴与红松表现为正相关,这一结果与长白山试验区结果一致^[42-43]。在 ≥ 70 m 的尺度上,小径级紫椴与小径级红松为极显著正相关。在 ≥ 60 m 的尺度上,中径级、大径级紫椴与红松呈明显的正相关,相关性极显著。虽然大径级紫椴与大径级红松呈不显著正相关,但紫椴是大径级伴生树种中数量最多的树种(图 1),表明紫椴是红松良好的伴生树种。与之相反,红松与五角槭多表现为负相关,结果与刘红润在黑龙江省穆棱林业局的红松天然林结果一致,即红松与五角槭的竞争强度较大^[44]。在所有观察尺度上,小径级五角槭与小径级红松有明显的正相关。当红松进一步生长,中径级、大径级的五角槭与中径级红松在 ≥ 60 m 的尺度上竞争激烈。但当红松成为大径级红松时,大径级五角槭被大径级红松压制,数量较少。成熟期后的五角槭与红松具有较强的竞争作用。

4.2 不同径级下的空间关系变化

种群的径级结构能够表现种群的更新状况及其稳定性,一定程度表现出森林的未来发展趋势^[45]。在本研究中,凉水阔叶红松林群落异龄混交、物种数较少、结构简单,红松是群落的优势种群。红松的径级结构是 J 形分布,小径级树木少,大径级树木多。目前样地中小径级红松只有 117 株(图 1),红松更新不足,种群呈现衰退趋势。林下更新苗匮乏是许多原始红松林的特征,大径级树木树冠的遮蔽作用导致的光照减少是制约小径级红松生长和存活的重要因素^[46]。相比之下,伴生树种的径级结构是倒 J 形分布,小径级树木最多,大径级稀少,伴生树种林下更新良好^[47]。

群落的种间关系及变化趋势反映群落结构的稳定性与当前演替阶段,但群落向顶级群落演替发展时,其种间关系变化规律众说纷纭。有研究表明,森林群落的种间关系随着森林不断地演替而呈现出正相关增强的

趋势^[48-49];也有学者认为群落演替进展过程中,种间关系向无关联发展^[50];还有研究表示演替初期群落关系无规律,但到了演替中后期,群落关系表现力较强^[18],目前种间关系变化规律并无统一结论。在本研究中,红松种群与伴生树种的种间关系复杂多样,不同径级的红松与伴生树种以正相关为主,同径级的红松与伴生树种以负相关性为主;小径级的红松与伴生树种种间关系较弱,但大径级红松的种间关系较强。徐丽娜对凉水测量的结果也与此相似^[19]。这不一定表明阔叶红松林群落结构具有松散性,因为不同的生态过程可以产生相同的空间格局^[42],但可以表明群落结构具有复杂性。

阔叶红松林生态系统具有复杂多样的种间关系^[12],红松与伴生树种在不同径级组合时表现出不同的结合关系^[51]。群落不同径级阶段的相互关系是群落与环境长期相互作用的结果,是群落结构合理性的表现,也是群落动态与稳定性的标志^[52]。研究结果发现(图5、图7),大径级树种之间表现出更强的相互关系。原始红松林中大径级树种能够更充分利用水、热、光、土壤等的各种资源,提高种群对环境的适应能力,保证了原始红松林群落的稳定^[12]。结果还发现(图4—5),同径级的红松与伴生树种间关系多表现为负相关,而不同径级的红松与伴生树种间关系多表现为正相关。这样的结果与周先叶的研究结论一致,即中生性群落的种间关联总体表现为显著正相关^[53]。根据原生演替的发展模式,凉水原始红松林作为顶级群落类型应当是最为中生性的类型^[12]。除了幼树,同径级的红松与伴生树种的负相关关系体现了二者的排斥性。幼树的正相关关系可能是因为红松幼树林冠未舒展开,而伴生树种丛生,聚集分布,形成小斑块^[32]。但当幼树成为大径级林木时,同径级红松与伴生树种因林冠空间、光、热、水分及养分等资源相对不足,产生利用性竞争,导致群落的波动^[54]。不同径级红松与伴生树种多表现为正相关,这种现象可能源于生态学特性与树种对环境反应表现出的兼容性^[55]。红松与伴生树种的正相关性有些是因为二者对生境要求表现出互补性^[56],有些是由于红松与伴生树种对资源的共同利用^[12]。阔叶树是红松的天然伴生树种,增加透光性较大的阔叶树种能改善林内光照条件^[46],且落叶为红松提供了适宜的养分^[10],红松在阔叶树下能够良好更新。常绿树种红松可以在早春时期进行光合作用^[12],而阔叶树直到6月中旬才能叶全放,二者光资源利用的时间有所区别,可以共享资源,因此红松与伴生树种能够互存。

5 结论

红松与伴生树种的空间关系具有复杂多样性。一般认为相关系数反映的是种间关系的密切程度^[57],本研究对凉水自然保护区不同尺度与不同径级下的红松与伴生树种进行相关性分析,结果显示:尺度与径级都是影响红松与伴生树种的因素。在水平层面,红松与伴生树种主要表现为极显著正相关;在垂直层面,红松与伴生树种多表现为极显著负相关。红松与伴生树种的相互作用主要发生在大尺度上,具有明显的尺度特征。在两种树种进行相关性比较时,尺度达到60 m之后,相关系数变化速率几乎一样。以上所有表现可能与阔叶红松林的复杂环境及树种生态特性有关,具体原因有待深入调查。

参考文献(References):

- [1] Suzanne B. The role of spatial pattern in controlling forest dynamics. Colorado State University. 2005.
- [2] 张晓红, 张会儒, 卢军, 胡雪凡. 长白山蒙古栎次生林群落结构特征及优势树种空间分布格局. 应用生态学报, 2019, 30(5): 1571-1579.
- [3] Roussel O, Lepart J. Positive and negative interactions at different life stages of a colonizing species (*Quercus humilis*). Journal of Ecology, 2000, 88(3): 401-412.
- [4] 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): 8126-8134.
- [5] 宋厚娟, 叶吉, 师帅, 张昭臣, 匡旭, 邢丁亮, 原作强, 蔺菲, 蔡成军, 王绪高, 郝占庆. 长白山区阔叶红松林残留片段木本植物物种组成与群落结构. 应用生态学报, 2014, 25(5): 1239-1249.
- [6] 李凤英, 纪桂琴, 石福臣. 凉水国家级自然保护区森林群落结构及物种多样性分析. 南开大学学报: 自然科学版, 2009, 42(3): 38-45.
- [7] 夏富才, 赵秀海, 潘春芳, 贾玉珍, 汪金松. 长白山阔叶红松林分空间结构. 应用与环境生物学报, 2010, 16(4): 529-533.
- [8] 张毅锋, 汤孟平. 天目山常绿阔叶林空间结构动态变化特征. 生态学报, 2021, 41(5): 1959-1969.

- [9] 赵维俊, 刘贤德, 敬文茂, 徐丽恒, 牛赞, 齐鹏, 赵永宏. 祁连山青海云杉林群落结构的时空异质性. 应用生态学报, 2015, 26(9): 2591-2599.
- [10] 徐振邦, 戴洪才, 李昕. 主要伴生树种对红松生长的影响. 林业科学, 1992(4): 357-361.
- [11] 任清政. 伴生树种对原始红松林土壤微生物群落结构的影响[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2016.
- [12] 王业蓬. 阔叶红松林. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 1995: 75-430.
- [13] 杨晓惠, 林文树, 刘曦, 吴金卓. 小兴安岭典型阔叶红松林幼树的群落结构动态. 中南林业科技大学学报, 2021, 41(12): 87-97.
- [14] 吴瑶. 不同类型红松林的空间分布格局及异质性研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2014.
- [15] Usher M, Greig-Smith P. Quantitative Plant Ecology, Blackwell, London, 1983: 21-36.
- [16] 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.
- [17] 樊登星, 余新晓. 北京山区栓皮栎林优势种群点格局分析. 生态学报, 2016, 36(2): 318-325.
- [18] 徐满厚, 刘敏, 翟大彤, 刘彤. 植物种间联结研究内容与方法评述. 生态学报, 2016, 36(24): 8224-8233.
- [19] 徐丽娜, 金光泽. 小兴安岭凉水典型阔叶红松林动态监测样地: 物种组成与群落结构. 生物多样性, 2012, 20(4): 470-481.
- [20] 《黑龙江森林》编辑委员会. 黑龙江森林. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 1993: 50-205.
- [21] 刘昕, 国庆喜. 基于移动窗口法的中国东北地区景观格局. 应用生态学报, 2009, 20(6): 1415-1422.
- [22] Warren C R, Adams M A. Distribution of N, Rubisco and photosynthesis in *Pinus pinaster* and acclimation to light. Plant Cell and Environment, 2010, 24: 597-609.
- [23] R Core Team. R: A language and environment for statistical computing Vienna Austria; R Foundation for Statistical Computing. 2017.
- [24] Watt A S. Pattern and process in the plant community. Journal of Ecology, 1947, 35(1/2): 1.
- [25] Hendriks M, Ravenek J M, Smit-Tiekstra A E, Paauw J W V D, Caluwe H D, Putten W H V D. Spatial heterogeneity of plant-soil feedback affects root interactions and interspecific competition. New Phytologist, 2015, 207(3): 830-840.
- [26] García-Cervigón A I, Gazol A, Sanz V, Camarero J J, Olano J M. Intraspecific competition replaces interspecific facilitation as abiotic stress decreases; the shifting nature of plant-plant interactions. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 2013, 15(4): 226-236.
- [27] Ver Hoef J M, Glenn-Lewin D C. Multiscale ordination: a method for detecting pattern at several scales. Vegetatio, 1989, 82(1): 59-67.
- [28] 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.
- [29] Bycroft C M, Nicholas N, Benjamin S, Bastow W J. Community structure (Niche limitation and guild proportionality) in relation to the effect of spatial scale, in a *Nothofagus* forest sampled with a circular transect. New Zealand Journal of Ecology, 1993, 17(2): 95-101.
- [30] Cornwell W K, Schilke D W, Ackerly D D. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. Ecology, 2006, 87(6): 1465-1471.
- [31] 张春雨, 赵秀海, 王新怡, 侯继华. 长白山自然保护区红松阔叶林空间格局研究. 北京林业大学学报, 2006, S2: 45-51.
- [32] 李俊清. 红松林更新与演替过程的研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 1988.
- [33] 侯红亚. 小兴安岭原始阔叶红松林空间结构的研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2014.
- [34] 房帅, 原作强, 蔺菲, 叶吉, 郝占庆, 王绪高. 长白山阔叶红松林木本植物系统发育与功能性状结构. 科学通报, 2014, 59(24): 2342-2348.
- [35] 姚杰, 宋子龙, 张春雨, 孟令君, 赵秀海. 距离和密度制约对吉林蛟河阔叶红松林幼苗生长的影响. 北京林业大学学报, 2019, 41(05): 108-117.
- [36] 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(06): 594-604.
- [37] He F L, Legendre P, LaFrankie J V. Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. Journal of Vegetation Science, 1997, 8(1): 105-114.
- [38] 刘振国, 李镇清. 植物群落中物种小尺度空间结构研究. 植物生态学报, 2005(6): 154-162.
- [39] 方精云, 王襄平, 沈泽昊, 唐志尧, 贺金生, 于丹, 江源, 王志恒, 郑成洋, 朱江玲, 郭兆迪. 植物群落清查的主要内容-方法和技术规范. 生物多样性, 2009, 17(06): 533-548.
- [40] 宋永昌. 植被生态学. 上海: 华东师范大学出版社, 2001.
- [41] 王睿智, 国庆喜. 小兴安岭阔叶红松林木本植物种-面积关系. 生态学报, 2016, 36(13): 4091-4098.
- [42] 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(8):

1681-1687.

- [43] 王均伟. 长白山阔叶红松林主要树种空间格局及环境解释[D]. 北京: 北京林业大学, 2016.
- [44] 刘红润, 李凤日. 红松天然林种内和种间竞争关系的研究. 植物研究, 2010, 30(4): 479-484.
- [45] 王亚飞, 曲美学, 兰航宇, 段文标, 陈立新, 春雪, 汪永英, 韩冬荟. 云冷杉红松林内优势种群的空间格局及种间关联性. 中南林业科技大学学报, 2020, 40(1): 49-58.
- [46] 李俊清, 李景文. 中国东北小兴安岭阔叶红松林更新及其恢复研究(英文). 生态学报, 2003(7): 1268-1277.
- [47] 徐玮泽, 刘琪璟, 孟盛旺, 周光. 长白山阔叶红松林树木种群动态的长期监测. 应用生态学报, 2018, 29(10): 3159-3166.
- [48] 杜道林, 刘玉成, 李睿. 缙云山亚热带栲树林优势种群间联结性研究. 植物生态学报, 1995(2): 149-157.
- [49] 邹顺, 周国逸, 张倩媚, 孟泽, 褚国伟, 徐姗, 夏艳菊. 1992—2015年鼎湖山季风常绿阔叶林群落种间关联动态. 生态学报, 2019, 39(17): 6362-6371.
- [50] 黄世能, 李意德, 骆土寿, 王伯荪. 海南岛尖峰岭次生热带山地雨林树种间的联结动态. 植物生态学报, 2000, 24(5): 569-574.
- [51] 侯向阳, 韩进轩. 长白山红松林主要树种空间格局的模拟分析. 植物生态学报, 1997(3): 47-54.
- [52] 张金屯, 孟东平. 芦芽山华北落叶松林不同龄级立木的点格局分析. 生态学报, 2004(1): 35-40.
- [53] 周先叶, 王伯荪, 李鸣光, 管启杰. 广东黑石顶自然保护区森林次生演替过程中群落的种间联结性分析. 植物生态学报, 2000, (3): 332-339.
- [54] 陈玉凯, 杨小波, 李东海, 农寿千, 吕晓波, 吕洁杰, 杨民, 李小城. 海南霸王岭海南油杉群落优势种群的种间联结性研究. 植物科学学报, 2011, 29(3): 278-287.
- [55] 张悦, 郭利平, 易雪梅, 曹伟, 王远遐, 吴培莉, 姬兰柱. 长白山北坡3个森林群落主要树种种间联结性. 生态学报, 2015, 35(1): 106-115.
- [56] 徐丽娜. 典型阔叶红松林群落结构与动态研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2012.
- [57] 朱利君, 苏智先, 胡进耀, 苏瑞军, 周良. 珙桐群落种间关系的研究. 广西植物, 2006(1): 32-37, 4.