

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*

张健^{1,2} 郝占庆^{1,*} 宋波³ 叶吉^{1,2} 李步杭^{1,2} 姚晓琳^{1,2}

(¹中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016 ²中国科学院研究生院, 北京 100049 ³美国克莱姆森大学, Clemson SC 29634)

摘要 以长白山阔叶红松林 25 hm² 样地调查数据为基础, 采用点格局分析方法 O-ring 统计, 分析了红松与紫椴两个优势树种在主林层、次林层和林下层的空间分布格局, 以及各林层之间的种内和种间关联性。结果表明: 在小尺度上, 红松和紫椴总体上呈聚集性分布, 但不同林层的分布格局各异。物种在较低的林层呈明显的聚集分布, 而在较高的林层则呈随机或规则分布, 聚集度随林层的增高而降低。主林层与次林层红松在 < 11 m 的尺度内呈明显的正相关。主林层与次林层、林下层紫椴之间呈负相关。红松和紫椴在整体上表现为正相关, 但不同林层间的关联性各异。主林层红松与 3 个林层紫椴之间没有明显的关联性; 次林层红松与次林层紫椴在 > 4 m 的尺度上呈负相关, 而与林下层紫椴没有明显的关联性; 主林层紫椴与次林层红松在 0 ~ 100 m 尺度内都表现为显著正相关。

关键词 点格局分析 空间关联性 空间格局 阔叶红松林 长白山

文章编号 1001-9332(2007)08-1681-07 **中图分类号** S178.5 **文献标识码** A

Spatial distribution patterns and associations of *Pinus koraiensis* and *Tilia amurensis* in broad-leaved Korean pine mixed forest in Changbai Mountains ZHANG Jian², HAO Zhanqing¹, SONG Bo³, YE Ji², LIBU Hang², YAO Xiaolin² (¹Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China; ²Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; ³Clemson University, Clemson SC 29634, USA). -*Chin J Appl Ecol*, 2007, 18(8): 1681-1687.

Abstract Based on the investigation data from a 25 hm² broadleaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest plot in Changbai Mountains of China, the dominant species Korean pine and *Tilia amurensis* were chosen as research objects. One point pattern analysis method O-ring statistics was used to analyze the spatial patterns of the species in three vertical layers, i.e. overstory, mid-story and understorey layers, and the spatial associations of intra- and inter-species between different vertical layers were studied. The results showed that *P. koraiensis* and *T. amurensis* were clumped at smaller scales. Higher layers tended to be randomly or regularly distributed, while lower layers tended to be aggregated at smaller scales. The aggregation degree decreased with canopy height. *P. koraiensis* stems in overstorey layer were significantly positively associated to the stems in midstorey layer at scales < 11 m, and *T. amurensis* in overstorey layer showed negatively correlation with that in midstorey and understorey layers. There was generally a positive correlation between the two species, but the association varied among different layers. No significant correlation was observed between *P. koraiensis* stems in overstorey layer and *T. amurensis* in three layers. *P. koraiensis* stems in midstorey layer showed slightly negative correlation with *T. amurensis* in the same layer at scales > 4 m, but no significant association to *T. amurensis* in understorey layer. *T. amurensis* in overstorey layer was significantly positively associated to *P. koraiensis* in midstorey layer at scales < 100 m.

Key words point pattern analysis, spatial association, spatial pattern, broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) forest, Changbai Mountains

*国家自然科学基金项目 (30570306)、中国科学院知识创新工程重要方向项目 (KZCX2-YW-430) 和国家科技支撑计划资助项目 (2006BAD03A09)。

**通讯作者, E-mail: hzq@iae.ac.cn

2006-10-19 收稿, 2007-05-05 接受。

1 引言

分析物种的空间格局有助于认识该格局形成的生态学过程(如种子扩散、种内和种间竞争、干扰、环境异质性等)、种群的生物学特性及其与环境因子之间的相互关系^[8, 12, 20, 24]。物种的空间格局及物种之间的空间关联性对物种生长、繁殖、死亡、资源利用以及林窗的形成等具有显著的影响^[4, 8, 12, 31]。

关于物种空间格局的研究,国内已经做了一些工作^[9, 24, 26-27, 31, 34]。但由于研究尺度和分析方法的限制,到目前为止,对物种空间分布格局的认识还不够清晰。空间格局对空间尺度具有强烈的依赖性,植物种群在某些尺度上可能服从聚集性分布,而在其他尺度上则可能变成随机分布或均匀分布^[12]。以往的研究大多集中于相对较小的研究样地,研究结果只能在一个相对较小的尺度上才有意义。物种的空间格局随空间尺度的变化、决定物种空间分布格局的因素等问题亟待解决。而传统的空间格局分析方法,如 χ^2 检验、方差区组分析、最近邻距离分析等,已经不能回答上述问题^[34]。因此,二阶统计方法(second order statistics)应运而生^[12, 33]。由于该方法基于配对点之间的距离统计^[20],克服了传统方法只能分析单一尺度空间分布格局的缺点,因此很快被应用到植物种群多尺度空间分布格局和物种间空间关联性的研究之中^[7-8]。

为了研究较大尺度上的物种空间分布格局以及生物多样性的维持机制^[2, 4-5, 10, 14-15, 20],1981年,Hubbell等^[19]在巴拿马 Barro Colorado岛建立了一块面积 50 hm² 的热带雨林样地。他们对样地内胸径 ≥ 1 cm的所有木本植物的物种、胸径、位置进行了准确记录,之后每 5 年复查 1 次,目前已进行了 6 次调查。他们的研究结果对于物种共存机制和群落动态等方面的研究起到了极大的推动作用,许多理论如密度制约死亡^[4, 15, 21]、种子扩散限制^[20]等在热带雨林得到了验证,并且提出了一些新的理论或观点^[4, 14],如群落生态学的中性理论^[14]。近 20 年来,在史密森热带研究所热带雨林研究中心(The Center for Tropical Forest Science of the Smithsonian Tropical Research Institute, CIFS)和哈佛大学阿诺德植物园(Arnold Arboretum of Harvard University)的共同推动下,在热带地区的 14 个国家中建立了 18 块研究样地,形成了热带雨林监测网络,被监测的树木达 300 多万株,6 000 个树种,占热带地区已知树种的 10% (<http://www.ctfs.si.edu>)。但在其他区域,特别

是温带地区,目前还没有开展类似的研究工作。按照 CIFS 森林动态样地的操作规范,中国森林生物多样性研究网络(<http://www.cbiodiv.org>)从 2004 年开始启动,在中国从南到北按主要森林类型建立了 5 块 20~25 hm² 的森林样地。长白山阔叶红松林样地是该网络中建立最早的和温带地区面积最大的森林样地。

红松和紫椴作为长白山阔叶红松林的两个主要树种,其空间分布格局及其空间关联性的研究已有一些报道^[9, 13, 17-18, 25, 29, 32-33]。但受研究尺度和研究方法的限制,其研究仍不够充分,也存在着一些相互矛盾的研究结论,如阳含熙等^[33]在 5 个样地内分别选取了 64 个 10 m \times 10 m 样方,采用 χ^2 检验和方差均值比检验方法进行分析,结果表明红松和紫椴呈随机分布;孙伟中和赵士洞^[25]在 1 hm² 的固定样地中用 χ^2 检验和 Pearson 相关系数分析,结果是两个树种呈聚集性分布。对于两个物种的空间关联性,多数学者认为红松和紫椴表现为正相关^[13, 25, 33]。但这种正相关在不同的生长阶段是否依然存在,至今没能有一个清晰的认识。本文运用点格局分析方法(O-ring)统计对长白山阔叶红松林主要树种红松和紫椴的空间分布格局及其在不同生长阶段的空间关联性进行分析,以期从空间格局的角度认识红松和紫椴种群的生物学特性及其种间关系,并为进一步研究阔叶红松林生物多样性和物种共存机制提供参考。

2 研究地区与研究方法

2.1 研究地概况

研究地位于我国长白山自然保护区北坡的阔叶红松林内(42°12'N, 128°32'E)。该研究地区属于温带季风大陆性山地气候^[8, 18],年平均气温为 3.6℃,最冷月(1月份)平均气温为-15.6℃,最热月(7月份)平均气温为 19.7℃;年平均降水量约 700 mm,且主要集中在 7—9 月(在 480~500 mm 之间)。土壤为山地暗棕色森林土^[1, 29]。阔叶红松林群落类型以红松(*Pinus koraiensis*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)和色木槭(*Acer mono*)等为主要建群种,林分结构复杂,多形成复层混交林^[18]。

2.2 研究方法

2.2.1 样地调查 2004 年夏季,按照 CIFS 森林动态样地操作规范,在长白山自然保护区内建立了 1 块 500 m \times 500 m 的温带阔叶红松林样地。该样地地理坐标为 42°23'N, 128°05'E, 最高海拔 809.5 m。

最低海拔 791.8 m,最大高差 17.7 m.样地物种组成丰富,垂直结构层次明显,林龄约 300年,主林层高约 20~26 m,是典型的复层异龄林.利用全站仪把整个样地分成 625个 20 m×20 m的样方,每个样方再分为 16个 5 m×5 m的小样方,调查记录小样方内胸径≥1 cm所有木本植物的种类、胸径和坐标,并对其定位挂牌^[3].调查结果为:该研究样地共有 38 902株独立个体,分属于 18科 32属 52种,包括了阔叶红松林中的大部分树种.其中,红松为 2 468株,胸高断面积为 9.79 m²·hm⁻²;紫椴的总个体数为 2 927株,胸高断面积为 12.31 m²·hm⁻².两个树种的胸高断面积占样地所有树种总胸高断面积的 51%.综合分析可知,红松、紫椴、蒙古栎和水曲柳等树种在阔叶红松林中占绝对优势,为此选择红松和紫椴作为研究对象.以往的研究表明,阔叶红松林树高>20 m左右时,属主林层;树高在 10~20 m之间属次林层;树高<10 m属林下层^[6,30,33].根据邵国凡等^[23]关于树高与胸径关系的方程,当红松与紫椴的胸径为 30 cm时,树高约为 20 m;当两者的胸径为 10 cm时,树高约为 10 m.因此把红松和紫椴分为 DBH<10 cm, 10 cm≤DBH<30 cm, DBH≥30 cm 3个径级,分别代表主林层、次林层和林下层 3个不同的林层.

2.2.2 数据分析方法 近年来,许多二阶统计方法被用于空间点格局分析^[7,21],其中 Ripley's K函数使用广泛^[12,34].我国学者运用 Ripley's K函数先后研究了森林或草地物种的种群分布格局或物种之间的空间关联性,从多尺度上理解植物种群的生态学特性或过程^[26-27,34].但是, Ripley's K函数在进行空间格局分析时,包括了以某一距离(尺度)为半径的圆中的所有信息,随着距离(尺度)的增大,大距离(尺度)上的分析结果就包括了小距离(尺度)的信息.这种累积性的计算混淆了大尺度与小尺度的效应^[4,22,28].

为此,国外学者开始使用其他的二阶统计方法^[4,22].O-ring统计是基于 Ripley's K函数^[21]和 Markov相关函数^[28],通过计算点在某一距离的发生频率来分析其空间格局,因此能较容易地分析空间格局^[22].该方法用圆环替代了 Ripley's K函数计算中所使用的圆圈,计算环内的点的平均数目,从而孤立了特殊的距离等级^[28].O-ring统计包括单变量 O-ring统计和双变量 O-ring统计.单变量 O-ring统计被用于分析单个对象(如一个种群)的分布格局,而双变量 O-ring统计被用于两个对象(如两个不同的

种群)的空间关联性.按照 Wiegand和 Moloney^[28]的定义,双变量 O-ring统计值 $O_2(r)$ 的计算公式为:

$$O_2^w(r) = \frac{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^{n_1} \text{Points}_2 [R_{i,w}(r)]}{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^{n_1} \text{Area} [R_{i,w}(r)]} \quad (1)$$

式中: n 为格局 1(双变量统计中的对象 1)的点的数目; $R_{i,w}(r)$ 表示以格局 1中第 i 个点为圆心、半径为 r 宽为 w 的圆环; $\text{Points}_2 [X]$ (方程 2)计算了区域 X 中格局 2(双变量统计中的对象 2)的点的数目; $\text{Area} [X]$ (方程 4)是区域 X 的面积.

$$\text{Points}_2 [R_{i,w}(r)] = \sum_{\text{all}x} \sum_{\text{all}y} S(x,y) P_2(x,y) I(x,y; x,y) \quad (2)$$

式中: (x,y) 是格局 1中第 i 个点的坐标; $S(x,y)$ 是一个变量,如果坐标 (x,y) 在研究区域内, $S(x,y) = 1$ 否则 $S(x,y) = 0$; $P_2(x,y)$ 表示落在每个单元格内的格局 2的点的数目; $I(x,y; x,y)$ (方程 3)是一个随格局 1中第 i 个点为中心、半径为 r 的圆而变化的变量:

$$I(x,y; x,y) = \begin{cases} 1 & \text{if } r - \frac{w}{2} \leq \sqrt{(x-x_i)^2 + (y-y_i)^2} \leq r + \frac{w}{2} \\ 0 & \text{otherwise} \end{cases} \quad (3)$$

$$\text{Area} [R_{i,w}(r)] = z \sum_{\text{all}x} \sum_{\text{all}y} S(x,y) I(x,y; x,y) \quad (4)$$

式中, z 表示一个单元格的面积大小.单变量 O-ring统计值 $O(r)$ 通过设定格局 1等于格局 2来计算.

在本研究中,单变量 O-ring统计方法用于分析红松和紫椴在 3个林层的空间分布格局,而双变量 O-ring统计方法用于分析 2个树种的种内和种间关联性.在进行 O-ring统计时,必须仔细选择零假设 (null model),避免空间格局的误判^[28].对于单变量 O-ring统计,首先观察该物种的空间分布,如果该物种没有表现出明显的聚集性分布,则使用完全空间随机 (complete spatial randomness)零假设;如果该物种的分布呈明显的空间异质性,则使用异质性 Poisson过程 (heterogeneous Poisson process)零假设.对于双变量 O-ring统计,比较同一林层的两个种群的空间关联性时,采用完全空间随机零假设,即让两种格局都随机变化;比较不同林层的两个种群的空间关联性时,如主林层的紫椴与林下层的紫椴,假设较高的林层对较低的林层的生长和建成有一定的影响,而较低的林层对较高的林层没有影响^[19],因此

采用前提条件零假设 (antecedent condition null model) , 让较低林层的物种位置随机变化, 而保持较高林层的物种位置不变. 在单变量 $O(r)$ 分析中, 如果在某一距离处, $O(r)$ 值高于置信区间的上限, 该物种在该距离是聚集性分布; 若在置信区间之间, 是随机分布; 低于置信区间的下限, 则是规则分布. 在双变量 $O(r)$ 分析中, 如果在某一距离处, $O(r)$ 值高于置信区间的上限 (低于置信区间的下限) , 则格局 2 与格局 1 在距离 r 处是正 (负) 相关的; 若 $O(r)$ 在置信区间之间, 则表明两个格局之间没有显著的关联性.

数据分析过程使用生态学软件 Programita (Wiegand 2006 版) 完成. 采用的空间尺度为 0 ~ 100 m, 19 次 Monte Carlo 模拟得到 95% 的置信区间.

3 结果与分析

3.1 红松与紫椴的径级结构

由图 1 可以看出, 红松的径级分布近似于正态分布, 林下层的个体数极少, 在整个样地中仅 25 株; 而主林层的个体数则占总个体数的 51.5%; 紫椴在林下层和次林层的个体数相对较少, 而在主林层出现了较多的个体.

3.2 红松的空间分布格局及其在不同林层间的空间关联性

对整个红松种群的空间格局分析可以看出, 在

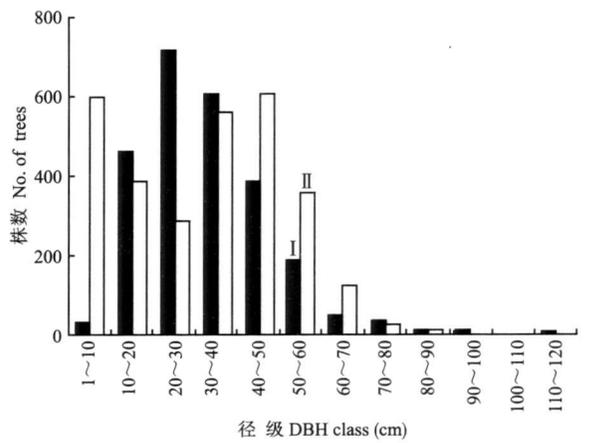


图 1 长白山 25 hm² 阔叶红松林样地中红松 (I) 与紫椴 (II) 的径级结构
Fig. 1 DBH class of *P. koraiensis* (I) and *T. amurensis* (II) in a 25 hm² broad leaved Korean Pine mixed forest plot in Changbai Mountains, China

0 ~ 100 m 的尺度上, 红松都表现为聚集性分布, 且在 < 10 m 的尺度内聚集性较显著 (图 2 a). 主林层的红松在 1 ~ 2 m 尺度内呈规则分布, 在其他尺度上则主要为随机分布, 表明红松种群在主林层存在着强烈的竞争 (图 2 b). 在次林层, 红松主要表现为聚集性分布 (图 2 c). 主林层与次林层的红松在 < 11 m 的尺度内表现出明显的正相关, 表明两个林层的个体之间具有相似的生态位, 可以生长在相同的环境中; 而在 > 11 m 的尺度上, 这种关联性不显著 (图 2 d). 另外, 由于红松在林下层个体数较少, 空间格局和关联性的分析意义不大, 因此没有对其进行分析.

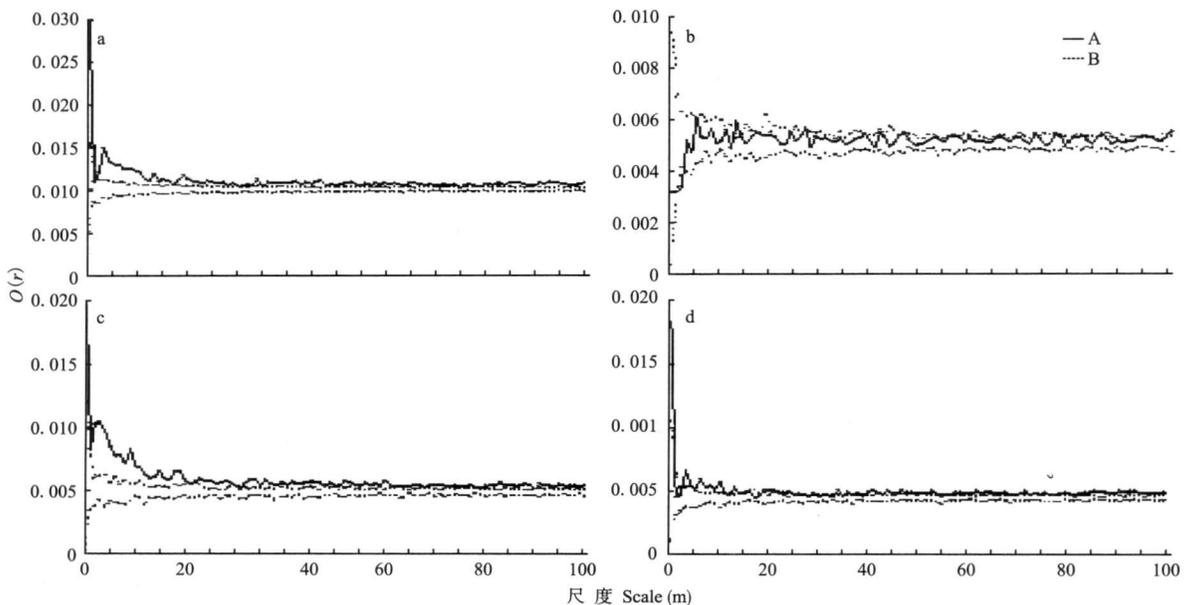


图 2 红松种群的空间分布格局及其不同林层之间的空间关联性
Fig. 2 Spatial patterns of *P. koraiensis* and spatial associations among different vertical layers
a) 整个种群 The total population b) 主林层 Overstorey c) 次林层 Understorey d) 主林层与次林层 Overstorey & understorey A $O(r)$ 值 $O(r)$; B 置信区间 Upper and lower envelopes 下同 The same below

3.3 紫椴的空间分布格局及其不同林层间的空间关联性

随着尺度的变化, 紫椴种群的空间分布格局各异: 在 < 2 m 的尺度内表现出明显的聚集, 在 4 ~ 6 m 尺度内出现了轻微的规则分布, 在 10 ~ 13 m 尺度内又表现出明显的聚集 (图 3 a). 不同林层的紫椴表现

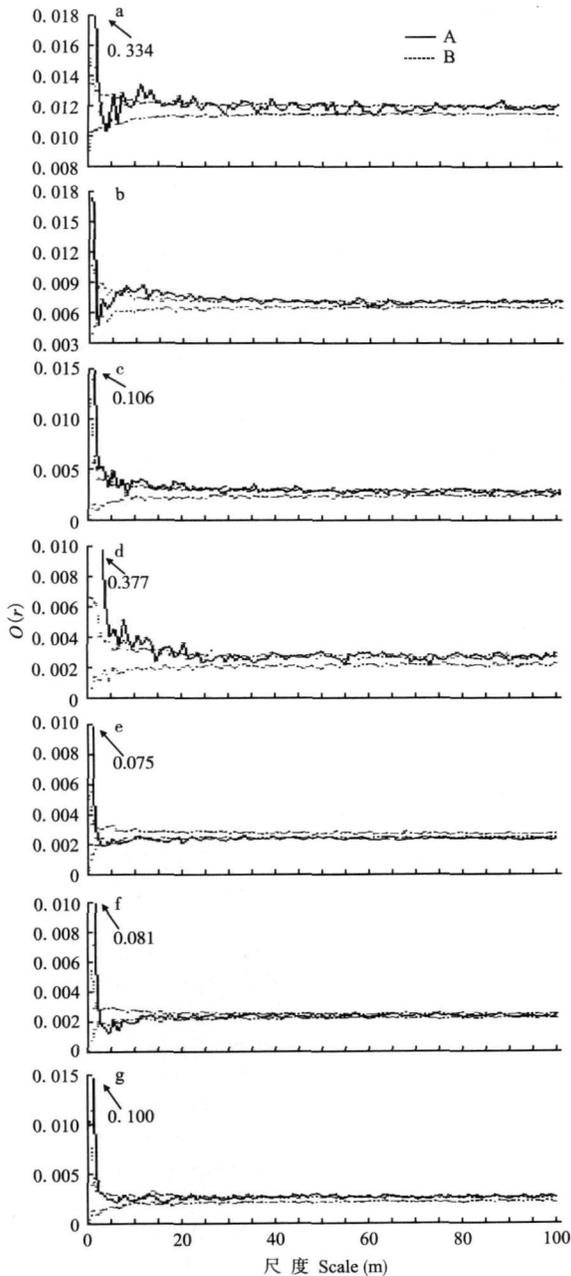


图 3 紫椴种群的空间分布格局及其不同林层之间的空间关联性
 Fig 3 Spatial patterns of *T. amurensis* and spatial associations among different vertical layers
 a) 整个种群 The population b) 主林层 Overstory c) 次林层 Midstory d) 林下层 Understory e) 主林层与次林层 Overstory & midstory f) 主林层与林下层 Overstory & under-story g) 次林层与林下层 Midstory & under-story 箭头表示 $O(r)$ 的最大值 Arrow stands for the maximum of $O(r)$.

出相似的空间分布格局: 在小尺度上呈强烈的聚集, 在较大尺度上则在聚集和随机分布之间变化 (图 3 b- d). 对不同林层紫椴的空间关联性分析可以看出 (图 3 e- g): 主林层与次林层紫椴之间的关联性表现出负相关的趋势, 表明主林层对次林层的生长

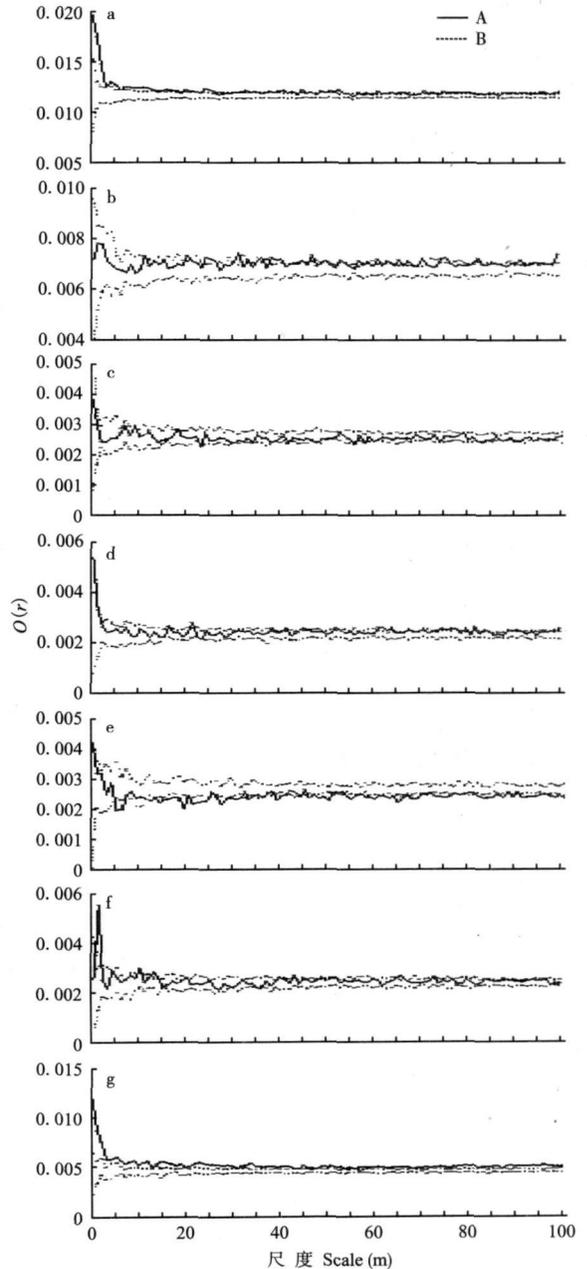


图 4 红松与紫椴在不同林层之间的空间关联性
 Fig 4 Spatial associations of *P. korajensis* (PKO) and *T. amurensis* (TIAM) in different vertical layers
 a) 整个种群 The total population b) 主林层的红松与紫椴 Overstory PKO & TIAM c) 主林层红松与次林层紫椴 Overstory PKO & mid-story TIAM d) 主林层红松与林下层紫椴 Overstory PKO & under-story TIAM e) 次林层的红松与紫椴 Midstory PKO & TIAM f) 次林层红松与林下层紫椴 Midstory PKO & under-story TIAM g) 主林层紫椴与次林层红松 Overstory TIAM & mid-story PKO

有明显的抑制作用;主林层与林下层紫椴的关联性在 3~10 m 尺度内表现为显著负相关,在 >10 m 的尺度上则被随机分布所主导;次林层与林下层紫椴的关联性在 <3 m 的尺度上表现为显著正相关。

3.4 不同林层之间红松与紫椴的空间关联性

从整体上来看,红松和紫椴两个树种之间主要表现为正相关(图 4 a),与前人的结论一致^[13 25 33]。同时,这种正相关在小尺度上比较明显,而在大尺度上并不明显。主林层红松与 3 个林层紫椴之间都没有表现出明显的关联性(图 4 b-d)。在次林层,红松与紫椴在 0~4 m 尺度内没有表现出明显的关联性,而在 >4 m 的尺度上则表现出负相关趋势(图 4 e)。次林层红松与林下层紫椴之间没有明显的空间关联性(图 4 f)。主林层紫椴与次林层红松在 0~100 m 的尺度内都表现为显著正相关(图 4 g),表明红松比较喜欢在紫椴的林冠下生长。

4 讨 论

森林的空间格局与空间尺度紧密相关^[4 11],物种的空间分布格局随尺度而变化。在较小的尺度上,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(如地形、土壤水分等)决定的^[10 12]。

一般来说,物种在较低的林层中呈明显的聚集分布,而在较高的林层则呈随机或者规则性的分布格局,聚集度也随林层的增高而降低^[4]。红松和各个林层紫椴之间的空间格局也符合这一规律。主林层红松在 1~2 m 尺度内的规则分布,表明在阔叶红松林中,红松种群存在激烈的种内竞争,相互之间争夺光、水分和养分等资源,以满足其生存需要,导致了大量树木的死亡,即自疏效应^[8 11]。相反,由于小径级个体需要的资源较少、竞争相对较弱,以及种子散布的限制,从而导致了低林层的红松和紫椴的聚集性分布。

主林层与次林层红松在小尺度上的正相关表明了红松的耐阴特性^[30],可以在自己的林冠下很好地存活和生长;而各个林层紫椴在小尺度上表现出的负相关或者无明显关联性,表明紫椴的耐阴性相对较弱。它的建成需要一定的光环境;同时也表明不同林层之间的竞争比较激烈。红松与紫椴在整体上的正相关与以前的研究结果是一致的^[13 25 33],表明紫椴是红松良好的伴生树种,但是,并不是红松与紫椴

在各个林层之间都表现为正相关。主林层红松和各个林层紫椴无显著关联性,表明紫椴的生长并不依赖于红松;次林层的红松与次林层的紫椴之间的负关联性,表明这个林层的红松与紫椴之间存在比较强烈的种间竞争。相反,主林层紫椴与次林层红松的正相关,表明红松可在紫椴的林冠下较好的存活和生长。

从以上分析结果可以看出, O-ring 统计能够比较直观地反映物种的空间分布格局,并且对尺度比较敏感。同时,无论是 O-ring 统计还是 Ripley's K 函数,零假设的选择都极为重要。应该根据不同的情况选择不同的零假设^[28]。

物种的空间格局及其关联性的分析提供了许多关于其潜在的生态学过程的信息,但仅仅靠物种空间格局的分析不能对很多问题给予合理的回答,因为不同的过程可以产生相同的格局,而相同的格局也许是几个生态学过程的共同作用^[12]。长白山阔叶红松林 25 hm² 样地的建立为相关研究提供了一个很好的研究平台,可以从多个尺度上来探讨森林格局与过程之间的相互关系。物种的空间格局及其关联性分析仅仅是探讨森林的格局与过程之间的关系、物种共存机制等的第一步,其他问题仍需进一步深入研究。

参考文献

- [1] Cheng B-R (程伯容), Xu G-S (许广山), Ding G-F (丁桂芳), et al 1984 Litterfall and its nutrient content of dominant types of forest ecosystem in Changbai Mountain Forest Ecosystem Research (森林生态系统研究), 4: 19-24 (in Chinese)
- [2] Condit R 1995 Research in large long term tropical forest plots Trends in Ecology and Evolution 10: 18-22
- [3] Condit R 1998 Tropical Forest Census Plots Methods and Results from Barro Colorado Island Panama and a Comparison with Other Plots Berlin Springer
- [4] Condit R, Ashton PS, Baker P, et al 2000 Spatial Patterns in the distribution of tropical tree species Science 288: 1414-1418
- [5] Condit R, Ashton PS, Bunyavejchewin S, et al 2006 The importance of demographic niches to tree diversity Science 313: 98-101
- [6] Dai LM (代力民), Sun W-Z (孙伟中), Deng H-B (邓红兵), et al 2002 Age structure of main tree species in community of Tilia broadleaf Korean pine forest on northern slope of Changbai Mountains Scientia Silvae Sinicae (林业科学), 38(3): 73-77 (in Chinese)
- [7] Dale MRT, Dixon P, Fortin MJ, et al 2002 Conceptual and mathematical relationships among methods for spatial analysis Ecology 25: 558-577

- [8] Druckenbrod DL, Shugart HH, Davies J. 2005. Spatial pattern and process in forest stands with in the Virginia Piedmont. *Journal of Vegetation Science*, **16**(1): 37–48
- [9] Guo Q-X (国庆喜), Yang G (杨光). 2006. Neighborhood interference radius of natural *Pinus koraiensis* population. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, **17**(12): 2302–2306 (in Chinese)
- [10] Hams KE, Wright SJ, Coderon Q, et al. 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature*, **404**: 493–495
- [11] He F, Duncan RP. 2000. Density-dependent effects on tree survival in an old-growth Douglas fir forest. *Journal of Ecology*, **88**: 676–688
- [12] He F, Legendre P, LaFrankie J. 1997. Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science*, **8**: 105–114
- [13] Hou X-Y (侯向阳), Han JX (韩进轩). 1997. Simulation analysis of spatial patterns of main species in the Korean pine broad leaved forest in Changbai Mountain. *Acta Phytocologica Sinica (植物生态学报)*, **21**(3): 242–249 (in Chinese)
- [14] Hubbell SP. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton: Princeton University Press
- [15] Hubbell SP, Ahumada JA, Condit R, et al. 2001. Local neighborhood effects on long-term survival of individual trees in a neotropical forest. *Ecological Research*, **16**: 859–875
- [16] Hubbell SP, Foster RB. 1986. Commonness and rarity in a neotropical forest: Implications for tropical tree conservation. // Soule ME, ed. *Conservation Biology: Science of Scarcity and Diversity*. Sunderland: Sinauer Press, 205–231
- [17] Li J-Q (李俊清). 1986. The distribution pattern and dynamic of Korean pine in broad-leaved Korean pine forest. *Journal of Northeast Forestry University (东北林业大学学报)*, **14**(1): 33–37 (in Chinese)
- [18] Li W-H (李文华), Deng K-M (邓坤枚), Li F (李飞). 1981. Study on biomass and primary production of the main ecosystems in Changbai Mountain. *Forest Ecosystem Research (森林生态系统研究)*, **2**: 34–50 (in Chinese)
- [19] Nakashizuka T. 2001. Species coexistence in temperate mixed deciduous forests. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**(4): 205–210
- [20] Nathan R. 2006. Long distance dispersal of plants. *Science*, **313**: 786–788
- [21] Ripley BD. 1981. *Spatial Statistics*. New York: Wiley, 252–252
- [22] Schurr FM, Bossdorf O, Milton SJ, et al. 2004. Spatial pattern formation in semi-arid shrubland: A priori predicted versus observed pattern characteristics. *Plant Ecology*, **173**: 271–282
- [23] Shao G, Schall P, Weishampel JF. 1994. Dynamic simulations of mixed broadleaved—*Pinus koraiensis* forests in the Changbaishan biosphere reserve of China. *Forest Ecology and Management*, **70**(1/3): 169–181
- [24] Song P (宋萍), Hong W (洪伟), Wu C-Z (吴承祯), et al. 2005. Population structure and its dynamics of rare and endangered plant *Asophila spinulosa*. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, **16**(3): 413–418 (in Chinese)
- [25] Sun W-Z (孙伟中), Zhao SD (赵士洞). 1997. Distribution patterns of main tree species in Tilia broad leaf Korean pine forest on northern slope of Changbai Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, **8**(2): 119–122 (in Chinese)
- [26] Tang M-P (汤孟平), Zhou G-M (周国模), Shi Y-J (施拥军), et al. 2006. Spatial patterns in evergreen broad leaved forest in Tiamu Mountain, China. *Journal of Plant Ecology (植物生态学报)*, **30**(5): 743–752 (in Chinese)
- [27] Wang B-Y (王本洋), Yu S-X (余世孝). 2005. Multi-scale analyses of population distribution patterns. *Acta Phytocologica Sinica (植物生态学报)*, **29**(2): 235–241 (in Chinese)
- [28] Weigand T, Moloney KA. 2004. Rings, circles and null models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, **104**: 209–229
- [29] Xu G-S (许广山), Ding G-F (丁桂芳), Zhang Y-H (张玉华), et al. 1980. A primary study on soil humus and its characteristics in the main forests on northern slope of Changbai Mountain. *Forest Ecosystem Research (森林生态系统研究)*, **1**: 215–220 (in Chinese)
- [30] Xu H-C (徐化成). 2001. *Natural Forests of Pinus koraiensis in China*. Beijing: China Forestry Press (in Chinese)
- [31] Xu X (胥晓), Su Z-X (苏智先), Yan X-C (严贤春). 2005. Effects of aspect on distribution pattern of *Taxus chinensis* population in Yele, Sichuan Province: An analysis based on patches information. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, **16**(6): 985–990 (in Chinese)
- [32] Xu Z-B (徐振邦), Dai L-M (代力民), Chen J-Q (陈吉泉), et al. 2001. Natural regeneration condition in *Pinus koraiensis* broad-leaved mixed forest. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, **21**(9): 1413–1420 (in Chinese)
- [33] Yang H-X (阳含熙), Li D-J (李鼎甲), Wang B-N (王本楠), et al. 1985. Distribution patterns of dominant tree species on northern slope of Changbai Mountain. *Forest Ecosystem Research (森林生态系统研究)*, **5**: 1–14 (in Chinese)
- [34] Yang H-X (杨洪晓), Zhang J-T (张金屯), Wu B (吴波), et al. 2006. Point pattern analysis of *Artemisia ordosica* population in the Mu Us sandy land. *Acta Phytocologica Sinica (植物生态学报)*, **30**(4): 563–570 (in Chinese)

作者简介 张 健,男,1982年生,博士研究生.主要从事森林生态学方面的研究. E-mail: zhanjq4@163.com

责任编辑 李凤琴