北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

基于Ripley *L*函数的云冷杉针阔混交林优势树种幼树的空间格局分析

许芳泽 孙海龙 史景宁 贺丹妮 王福增 向玮

Spatial pattern analysis of dominant tree species saplings in spruce-fir coniferous and broadleaved mixed forests based on Ripley *L* function

Xu Fangze, Sun Hailong, Shi Jingning, He Danni, Wang Fuzeng, Xiang Wei

引用本文:
许芳泽, 孙海龙, 史景宁, 贺丹妮, 王福增, 向玮. 基于Ripley *L*函数的云冷杉针阔混交林优势树种幼树的空间格局分析[J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(10):1–10. doi: 10.12171/j.1000–1522.20230237
Xu Fangze, Sun Hailong, Shi Jingning, He Danni, Wang Fuzeng, Xiang Wei. Spatial pattern analysis of dominant tree species saplings in spruce–fir coniferous and broadleaved mixed forests based on Ripley *L* function[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(10):1–10. doi: 10.12171/j.1000–1522.20230237

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230237

您可能感兴趣的其他文章
Articles you may be interested in

长白山云冷杉针阔混交林幼苗幼树空间分布与关联性
Spatial distribution and association of seedlings and saplings in a spruce–fir forest in the Changbai Mountains area of northeastern China
北京林业大学学报, 2020, 42(4): 1–11. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190071

长白山云冷杉针阔混交林林木空间利用率混合模型
Mixed model of forest space utilization in spruce–fir coniferous and broadleaved mixed forest of Changbai Mountains, northeastern China
北京林业大学学报, 2020, 42(5): 71–79. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190112

林窗对黄檗幼树空间分布及生长发育的影响
Effects of forest gaps on spatial distribution and growth of *Phellodendron amurense* saplings
北京林业大学学报, 2024, 46(2): 9–17. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220030

温带云冷杉混交林凋落物养分的空间分布特征
Spatial distribution characteristics of litter nutrients in temperate spruce–fir mixed forests
北京林业大学学报, 2021, 43(3): 73–84. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200065

云冷杉针阔混交林枫桦种子雨时空分布及种子萌发特性研究
Spatiotemporal distribution and seed germination characteristics of *Betula costata* seed rain in the spruce–fir mixed forest
北京林业大学学报, 2020, 42(12): 32–39. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200077

长白山天然云冷杉针阔混交林主要树种胸径生长与林分空间结构的关系
Relationship between stand spatial structure and DBH increment of principal species in natural spruce–fir mixed forest in Changbai Mountains of northeastern China
北京林业大学学报, 2022, 44(9): 1–11. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210280

DOI:10.12171/j.1000−1522.20230237

基于 Ripley *L* 函数的云冷杉针阔混交林优势树种幼树的空间格局分析

许芳泽[1]　孙海龙[2]　史景宁[1]　贺丹妮[1]　王福增[2]　向　玮[1]
（1. 北京林业大学森林资源和环境管理国家林草局重点实验室，北京 100083；2. 吉林省长白山森工集团汪清林业分公司，吉林 延吉 133200）

摘要:【目的】林下幼树的生长和分布通常决定着森林未来林分的结构组成和生长动态，探究优势树种幼树的空间分布格局及种间关联性，以期为森林生态系统的恢复和森林演替动态的预测提供科学依据。**【方法】**以吉林省汪清县金沟岭林场 1 hm^2 云冷杉针阔混交林样地内的 5 个优势树种（臭冷杉、鱼鳞云杉、红松、紫椴和五角槭）幼树为研究对象，分别使用一元 Ripley *L* 和二元 Ripley *L* 函数对 5 种幼树的种间空间关联性以及幼树与中树、成树间的种内空间关联性进行分析。**【结果】**（1）样地内共调查到幼树 471 株，数量上表现为臭冷杉（357）> 鱼鳞云杉（47）> 紫椴（23）> 五角槭（12）> 红松（14），臭冷杉占据绝对优势。（2）臭冷杉、鱼鳞云杉和紫椴幼树的空间格局在 0 ~ 50 m 范围内，随尺度增加表现为聚集–均匀–随机的分布模式；五角槭以聚集分布为主，仅在 23 ~ 28 m 尺度上呈随机分布；红松在 14 ~ 21 m、31 ~ 36 m 及 39 ~ 50 m 尺度上呈聚集分布，在其余尺度上均呈随机状态分布。（3）幼树种间关系在中小尺度（0 ~ 36 m）上以显著的空间正相关为主，在大尺度（36 ~ 50 m）以不相关为主，仅臭冷杉幼树在 42 ~ 50 m 上与其余树种呈显著空间负相关，表明 5 种幼树间保持着良好的共存的关系。（4）种内空间关联性在 0 ~ 50 m 尺度上以正相关为主，仅臭冷杉幼树与成树在 42 ~ 50 m 较大尺度上存在显著空间负相关，表明种内促进作用明显。**【结论】**在水平结构上，影响该林分幼树空间分布格局及其关联性的主要因素是种子的扩散限制及环境异质性，幼树在小尺度上以聚集分布为主；在垂直结构上，主林层对幼树具有明显的“庇护效应”，5 种幼树种内、种间均存在着良好的互利共生的关系。因此，在天然云冷杉针阔混交次生林的恢复中，建议根据林分经营需要，在 0 ~ 36 m 的小尺度上进行以上幼树的聚集性补植补种，聚集程度为臭冷杉 > 云杉 > 红松，以提高幼树的存活率，促进其天然更新。

关键词：混交林；幼树；Ripley *L* 函数；空间分布格局；空间关联性
中图分类号：S791.142；S791.18；S791.247　　**文献标志码：**A　　**文章编号：**1000−1522(2024)10−0001−10
引文格式：许芳泽，孙海龙，史景宁，等. 基于 Ripley *L* 函数的云冷杉针阔混交林优势树种幼树的空间格局分析［J］. 北京林业大学学报，2024，46(10)：1−10. Xu Fangze, Sun Hailong, Shi Jingning, et al. Spatial pattern analysis of dominant tree species saplings in spruce-fir coniferous and broadleaved mixed forests based on Ripley *L* function［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(10): 1−10.

Spatial pattern analysis of dominant tree species saplings in spruce-fir coniferous and broadleaved mixed forests based on Ripley *L* function

Xu Fangze[1]　Sun Hailong[2]　Shi Jingning[1]　He Danni[1]　Wang Fuzeng[2]　Xiang Wei[1]
(1. State Key Laboratory of Forest Resource and Environmental Management, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;
2. Wangqing Forestry Branch of Changbai Mountain Forest Industry Group, Yanji 133200, Jilin, China)

Abstract:［**Objective**］The structure and dynamics of dominant tree species saplings determine the structure and growth dynamics of future stand. Investigating the spatial distribution patterns and interspecies

收稿日期: 2023−09−19　**修回日期:** 2023−12−25
基金项目: 国家重点研发计划（2022YFD2200502-04），国家自然科学基金项目（32160366）。
第一作者: 许芳泽，博士生。主要研究方向：森林生长收获模型。Email: Fangzexu1217@163.com　地址：100083 北京市海淀区北京林业大学林学院。
责任作者: 向玮，博士，教授。主要研究方向：森林生长收获模型。Email: wxiang@bjfu.edu.cn　地址：同上。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn; http://journal.bjfu.edu.cn

associations of dominant tree seedlings is of significant theoretical and practical importance for the restoration of forest ecosystems and the prediction of forest succession dynamics. [**Method**] This study focused on five dominant tree species in a 1-hectare mixed coniferous and broadleaved forest plot in the Jingouling Forest Farm, Wangqing County, Jilin Province of northeastern China. The spatial correlations between five kinds of saplings and the intraspecific spatial correlations between saplings and juveniles and adults were analyzed by univariate Ripley *L* and bivariate Ripley *L* functions. [**Result**] A total of 471 saplings were investigated in the plot, and the quantity size was as follows: *Abies nephrolepis* (357) > *Picea jezoensis* var. *komarovii* (47) > *Tilia amurensis* (23) > *Acer pictum* subsp. *mono* (22) > *Pinus koraiensis* (14). *Abies nephrolepis* occupied an absolute advantage. The spatial patterns of *Abies nephrolepis*, *Picea jezoensis* var. *komarovii* and *Tilia amurensis* saplings with the increase of scale conformed to the aggregation-uniform-random distribution pattern; the scales of aggregated distribution of *Pinus koraiensis* were 14−21 m, 31−36 m and 39−50 m, and other scales were random. *Acer pictum* subsp. *mono* distributed randomly in 0−50 m and distributed aggregately at few scales (23−38 m). The interspecific relationships between saplings were mostly positively correlated with the significant indigenous space (0−36 m), uncorrelated on the 36−42 m scale, and only saplings of *Abies nephrolepis* were negatively correlated with the significant indigenous space on a large scale (42−50 m), indicating that the five saplings maintained a good relationship of mutual benefit and symbiosis. The intraspecific correlation was mainly spatial positive correlation, and there was a significant negative correlation between saplings and adult trees in large scale (42−50 m). [**Conclusion**] The spatial distribution and associations of saplings in this forest stand are primarily influenced by seed dispersal limitations and environmental heterogeneity at the horizontal structure level. Saplings predominantly exhibit an aggregated distribution at smaller scales. In the vertical structure, the main forest layer provides a significant “shelter effect” for the saplings. There exists a beneficial symbiotic relationship both within and between the five sapling species. Therefore, in the restoration of natural mixed secondary forest of spruce and fir, it is feasible to conduct seeding of these saplings at a small scale of 0−36 m, based on forest management needs. The degree of aggregation should prioritize fir, followed by spruce, and then pine, to enhance the survival rate of saplings and promote their nature regeneration.

Key words: mixed forests; saplings; Ripley *L* function; spatial distribution pattern; spatial correlation

幼树是林木发育的重要阶段，其存活与生长也是决定森林天然更新成功与否的关键[1]。林分中幼树的空间格局可以反映林分的更新特征、树种组成与变化规律及潜在的生态学过程。在混交林中，幼树的空间分布格局及其与其他树种的相互作用，影响着主林层的群落构建与演替动向[2]，是维系整个森林生态系统平衡和保护森林植被多样性的重要因素[3]。因此，探究混交林中优势树种幼树的空间格局与空间关联性，有助于理解林分资源竞争模式下的天然更新的空间结构特征，对揭示森林群落动态变化过程有重要意义[4−5]。以往对于林木空间格局的研究多集中在单一树种的主林层，如沈志强等[6]、何熙祥等[7]等分别对藏东南川滇高山栎（*Quercus aquifolioides*）林、胡杨（*Populus euphratica*）荒漠林的空间格局与种内关联性进行了研究，为解释树种空间分布的生境异质性与森林资源的经营管理提供了依据。然而，针对混交林中幼树的空间分布规律以及形成机制的研究较少，混交林天然更新的空间结构特征与演替规律尚不明确。

天然云冷杉针阔混交林曾是我国长白山地区的顶级地带性植被。然而，由于历史上过度砍伐等不合理经营活动，目前该地区云冷杉林以次生林为主，且大多天然更新不良[8]。近年来，学者们对长白山地区云冷杉针阔混交林的更新问题进行了深入研究，主要集中在林隙更新情况[9]、幼树树高生长模拟[10]等方面。这些研究为云冷杉针阔混交林的演替与恢复提供了一定的经营指导。然而，该地区主要树种幼树的空间格局及形成机制尚不明确。因此，进一步探索各树种幼树的空间格局及种内与种间的关联性，对揭示云冷杉针阔混交林幼树层的共存机制具有重要意义。

进行植物种群空间格局分析的方法种类有很多，空间点格局分析法（spatial point pattern analysis）以植物个体的空间坐标为研究对象，能够最大限度

地利用二维空间点信息，被认为是量化多尺度植物空间格局与关联性的较好方法之一[11]。Ripley *L* 函数是分析植物空间点格局的常用函数，与其他函数相比，Ripley *L* 函数的期望值接近于 0，同时与尺度有线性关系，可以在随机分布的假设条件下，保持方差的稳定性[12]，能够更准确、直观、便捷地反映植物种群的空间格局与空间关联性，多适用于分析空间异质性较高的混交林[13−14]。

本研究以长白山地区云冷杉针阔混交林的优势树种幼树为研究对象，使用点格局分析方法 Ripley *L* 函数对其在不同空间尺度上的空间分布格局、种内与种间的空间关联性进行分析，以期回答以下科学问题：(1)云冷杉针阔混交林更新幼树的数量特征如何?(2)云冷杉针阔混交林各幼树优势种群的空间分布格局、种内及种间关联性有什么规律?影响其形成的机制是什么?旨在为优化林分结构、协调树种间的关系、促进该地区森林的天然更新提供理论依据。

1　研究区概况与研究方法

1.1　研究区概况

研究区隶属于吉林省延边朝鲜族自治州的金沟岭林场(43°07′ ~ 43°52′N，130°05′ ~ 131°35′E)，海拔 300 ~ 1 200 m，山坡坡度多在 5° ~ 25°，低山丘陵盆地地貌，季风性气候，年日照时长约为 2 360 h，年无霜期达 130 d，年均温约为 10 ℃，年降水量约为 650 mm。土壤类型属于中低山灰化土棕壤。天然云冷杉针阔混交次生林是该地区主要的森林类型[15]。该森林类型植被丰富，常见针叶树种有鱼鳞云杉(*Picea jezoensis*)、红皮云杉(*Picea koraiensis*)、臭冷杉(*Abies nephrolepis*)和红松(*Pinus koraiensis*)；常见阔叶树种有五角槭(*Acer pictum* subsp. *mono*)、枫桦(*Betula costata*)、山杨(*Populus davidiana*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、水曲柳(*Fraaxinus mandshuria*)、青楷槭(*Acer tegmentosum*)和花楷槭(*Acer ukurunduense*)；常见灌木有暴马丁香(*Syringa reticulate*)、刺五加(*Acanthopana xsenticousus*)和榛子(*Corulus heterophylla*)；常见草本有宽叶薹草(*Carex siderosticra*)、山芹菜(*Spuriopimpinella brachycarpa*)。

1.2　样地设置与数据调查

于 2013 年在天然云冷杉针阔混交次生林中设置立地条件相对均一、幼苗幼树株数适中、具有代表性的 1 hm^2(100 m × 100 m)样地，样地海拔跨度选取样地西南角为原点，东西方向为 *x* 轴，南北方向为 *y* 轴，建立二维平面直角坐标系。采用相邻格子法将样地划分成 100 个 10 m × 10 m 的小样方，对小样方内胸径(DBH) > 1 cm 的林木进行挂牌，记录其树种、胸径、坐标、树高、冠幅等因子，共调查到 15 个树种：臭冷杉、红皮云杉、红松、鱼鳞云杉、紫椴、紫杉(*Taxus cuspidate*)、长白落叶松(*Larix olgensis*)、五角槭、白牛槭、枫桦、白桦、水曲柳、山杨、青楷槭、花楷槭。林分郁闭度为 0.71，树种组成为 2 冷 2 红 1 云 1 落 1 枫 1 杨 1 椴 1 色 + 榆–白。

1.3　研究对象及生长阶段的划分

本研究将 1 cm ≤ DBH < 5 cm 的林木定义为幼树[16]，异龄混交林中树木年龄难以确定，常用胸径代替年龄来反映种群的生活史阶段[17]。为深入分析优势树种的种内空间关联性，参照前人的研究[18]，按胸径将树木划分为 3 个生长阶段：幼树(1 cm ≤ DBH < 5 cm)、中树(5 cm ≤ DBH < 25 cm)和成树(DBH ≥ 25 cm)。

1.4　研究方法

1.4.1　重要值计算

重要值(importance value，IV)可以反映一个物种在群落中的优势程度[19]。分别计算样地乔木层与幼树层的重要值，通过比较重要值的大小确定优势树种。

$$\mathrm{IV} = (F_\mathrm{r} + D_\mathrm{r} + P_\mathrm{r})/3$$

式中：F_r 为相对频度(%)，即某一树种(幼树)的频度/样地中全部树种(幼树)的频度总和；D_r 为相对多度(%)，即某一树种(幼树)的个体数/样地中全部树种(幼树)的总个体数；P_r 为相对显著度(%)，即某一树种(幼树)胸高处断面积之和/样地中全部树种(幼树)胸高处断面积之和。

1.4.2　空间点格局分析

使用空间点格局分析中的 Ripley *L* 函数对云冷杉针阔混交林优势树种幼树的进行空间点格局分析。Ripley *L* 函数由 Ripley *K* 函数转换而来，能够反映植物种群在空间上的分布格局，公式及推导过程如下

$$K(r) = \frac{A}{n^2}\sum_{i=1}^{n}\sum_{j=1}^{n}\frac{1}{W_{ij}}I_r\left(u_{ij}\right)(i \neq j)$$

式中：A 为样地面积，n 为样地内的所有幼树总株数，u_{ij} 为第 i 株幼树到 j 株幼树的距离，当 $u_{ij} \leqslant r$ 时，$I_{r(u)} = 1$，当 $u_{ij} > r$ 时，$I_{r(u)} = 0$；W_{ij} 表示以 i 点为圆心、u_{ij} 为半径的圆的面积与样地面积 A 的比值，即第 i 株样木被观测到的概率，边界效应可以通过加权函数去除。

$$L(r) = \sqrt{\frac{K(r)}{\pi}} - r$$

当 $L(r) > 0$ 时，幼树的分布状态为聚集分布；当

$L(r)=0$时，为随机分布；当$L(r)<0$时，为均匀分布。

由 Ripley K 函数转换而来的二元 Ripley L 函数分析种内及种间的空间关联性，二元函数公式如下

$$K_{12}(r)=\frac{A}{n_1 n_2}\sum_{i=1}^{n}\sum_{j=1}^{n}\frac{1}{W_{ij}}I_r\left(u_{ij}\right)(i\neq j)$$

式中：n_1与n_2分别为幼树 1(或生长阶段 1)和幼树 2(生长阶段 2)的个体数量，u_{ij}为第 i 株树木到 j 株树木的距离，其他指标与公式(1)中相同指标意义相同。

同理，$K_{12}(r)$可转换为如下公式

$$L_{12}(r)=\sqrt{\frac{K_{12}(r)}{\pi}}-r$$

当$L_{12}(r)>0$时，种间或种内的空间关系呈空间正相关；$L_{12}(r)=0$时呈不相关；$L_{12}(r)<0$时呈负相关。

将完全随机过程(complete spatial randomness process，CSR)作为零模型，这一过程不考虑个体受其他因素的影响，假设每个个体之间相互独立，且个体在研究区域中任一位置出现的概率相同，空间分布格局的统计分析主要都以它为零模型[12]。通过蒙特卡洛(Monte-Carlo)拟合检验以及计算置信区间来比较不同尺度上观测值$L(r)$偏离零模型的程度。其中，确定空间尺度为 0 ~ 50 m，步长 1 m，经过 99 次重复拟合得到 95% 的置信区间，得到上下包迹线间的置信范围。通过判断函数值$L(r)$、$L_{12}(r)$与包迹线之间的位置关系，确定幼树的空间分布格局及关联性。当包迹线位于置信区间之上表示为聚集分布(呈正相关)，位于置信区间内则为随机分布(呈不相关)，位于置信区间之下则为均匀分布(呈负相关)。

数据分析均使用 R 软件(4.0.2)完成，空间分布格局和种间关联性采用 spatial 包结合自主编程实现，制图采用 ggplot2 程序包实现。

2 结果与分析

2.1 优势树种的数量特征

样地乔木共 1 436 株(表 1)，其中，幼树 471 株，包括 9 个树种(臭冷杉、红皮云杉、红松、鱼鳞云杉、紫椴、五角槭、水曲柳、山杨和青楷槭)。5 种优势树种幼树的数量表现为臭冷杉 > 鱼鳞云杉 > 紫椴 > 五角槭 > 红松，数量总和达 98.3%，重要值总和达 96.6%，在幼树层中占据优势与主导地位。优势树种不同生长阶段的株数及占比如表 2 所示。臭冷杉的幼树株数占比(61.4%)大于中树(33.2%)及成树(5.3%)，而其他树种都呈现出中树数量占比最大，幼树次之，成树最少的趋势。总之，该林分中幼、中树占比较大，林分属于中、幼龄林。

表 1 树种组成及优势树种幼树的重要值

Tab. 1 Tree species composition and importance values (IV) of dominant tree species saplings

树种 Tree species	总体数量 Total amount	幼树数量 Number of sapling	乔木层重要值 Important value of tree layer	幼树重要值 Important value of sapling
臭冷杉 *Abies nephrolepis*	581	357	0.263	0.619
鱼鳞云杉 *Picea jezoensis* var. *komarovii*	163	47	0.117	0.112
紫椴 *Tilia amurensis*	144	23	0.116	0.100
五角槭 *Acer pictum* subsp. *mono*	84	22	0.100	0.080
红松 *Pinus koraiensis*	100	14	0.112	0.055
其他 Others	364	8	0.292	0.034
所有树种 Total tree species	1 436	471	1	1

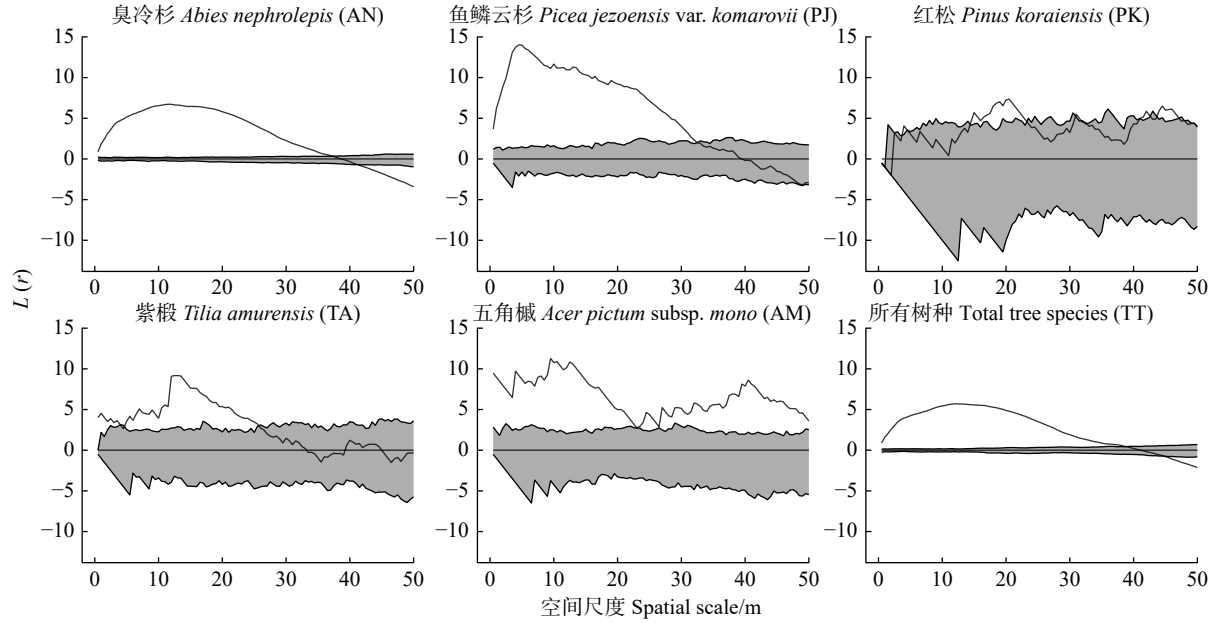
表 2 各优势树种不同生长阶段的株数及占比

Tab. 2 Plant number and proportion at different growth stages of each dominant tree species

树种 Tree species	幼树 Sapling		中树 Medium tree		成树 Adult tree	
	株密度/(株·hm^{-2}) Plant density/(tree·ha^{-1})	百分比 Proportion/%	株密度/(株·hm^{-2}) Plant density/(tree·ha^{-1})	百分比 Proportion/%	株密度/(株·hm^{-2}) Plant density/(tree·ha^{-1})	百分比 Proportion/%
臭冷杉 *Abies nephrolepis*	357	61.4	193	33.2	31	5.3
鱼鳞云杉 *Picea jezoensis* var. *komarovii*	47	28.8	99	60.7	17	10.4
红松 *Pinus koraiensis*	14	14.6	51	53.1	31	32.3
紫椴 *Tilia amurensis*	23	16.0	96	66.7	25	17.4
五角槭 *Acer pictum* subsp. *mono*	22	26.2	52	61.9	10	11.9
所有树种 Total tree species	463	43.4	491	46.0	114	10.6

2.2　优势树种幼树的空间分布格局

对更新优势树种的幼树进行点格局分析（图 1）。臭冷杉幼树呈现出先聚集分布（0 ~ 37 m），后随机分布（37 ~ 42 m）再均匀分布（42 ~ 50 m）的空间格局，且聚集强度呈先增大后减小的趋势，在 r = 12 m 尺度上聚集性最强；鱼鳞云杉、紫椴的幼树均呈现出先聚集分布（0 ~ 35 m、0 ~ 27 m）后随机分布（35 ~ 50 m、27 ~ 50 m）的状态；反映红松幼树的空间格局的曲线呈多峰，聚集分布与随机分布状态交替出现，在 14 ~ 23 m、31 ~ 36 m 以及 40 ~ 50 m 尺度上呈现出聚集状态，但 $L(r)$ 的值始终较小，而在 0 ~ 14 m、21 ~ 31 m 以及 36 ~ 39 m 尺度上呈现出随机分布状态；五角槭在 0 ~ 50 m 空间尺度内主要呈聚集状态分布，仅在 23 ~ 28 m 处呈随机分布。整体来看，5 个优势树种幼树整体呈现出聚集–随机–均匀分布的空间格局，这一空间格局与臭冷杉幼树较为相似，表明该林分中臭冷杉幼树株数较多，主导着幼树层的空间分布格局。



实线代表 *L* (*r*) 的实际值，灰色区域代表用零模型进行 99 次模拟形成的置信区间。下同。Solid line stands for *L* (*r*) value of spatial pattern, and gray area represents the confidence interval formed after 99 simulations with the zero model. The same below.

图 1　优势树种幼树的空间分布格局

Fig. 1　Spatial distribution patterns of saplings of dominant tree species

2.3　优势树种幼树的种间空间关联性

臭冷杉幼树与其他优势树种幼树（鱼鳞云杉、红松、紫椴和五角槭）在尺度 0 ~ 38 m 上以显著的正相关关系为主（图 2）。随着尺度增大，正相关性逐渐减弱。在 38 ~ 42 m 尺度上，相关性不显著，在 > 42 m 尺度上，则呈显著的负相关关系，$L_{12}(r)$ 值在−2.5 ~ 7.5 之间。鱼鳞云杉幼树与红松幼树及紫椴幼树在 0 ~ 36 m 尺度上呈现显著正相关，>36 m 尺度上则不相关；与五角槭幼树仅在 30 ~ 37 m 尺度表现为不相关，其余尺度上均呈现显著正相关。红松幼树与紫椴幼树在 0 ~ 15 m、35 ~ 50 m 尺度上表现为不相关，其余尺度上表现为显著正相关；与五角槭幼树在 0 ~ 50 m 尺度内始终呈显著正相关；紫椴幼树与五角槭幼树亦以显著正相关为主，仅在 22 ~ 23 m 尺度上表现为不相关。总体而言，除臭冷杉幼树与其余优势树种幼树存在显著负相关性外，幼树种间的空间关联性以显著正相关为主。

2.4　优势树种幼树的种内空间关联性

臭冷杉、鱼鳞云杉幼树与同种中、成树间的关联度均随着尺度的增大呈现先增大、后减小的趋势（图 3）。臭冷杉幼树与中、成树的分别在 0 ~ 46 m、0 ~ 38 m 呈显著正相关，46 ~ 50 m、38 ~ 42 m 尺度上表现为不相关，幼树与成树在 42 ~ 50 m 尺度上呈显著负相关；鱼鳞云杉幼树与中、成树分别在 0 ~ 14 m、0 ~ 32 m 尺度上呈显著正相关，但幼树与中树的关联度始终低于其与成树的关联度，在 14 ~ 50 m、32 ~ 50 m 尺度上则表现为不相关；红松幼树与中树、成树在 0 ~ 50 m 尺度内均表现为不相关。紫椴幼树与中树 0 ~ 16 m、24 ~ 25 m 呈显著正相关，与成树在 0 ~ 18 m 尺度上呈现显著空间正相关，其余尺度为不相关；五角槭幼树与中、成树在 0 ~ 50 m 内以显著正相关为主，仅与成树在 r = 23 m、26 m 尺度上表现为不相关。整体而言，5 种幼树的种内空间关联性以显著正相关和不相关为主，只有臭冷杉幼树与成树

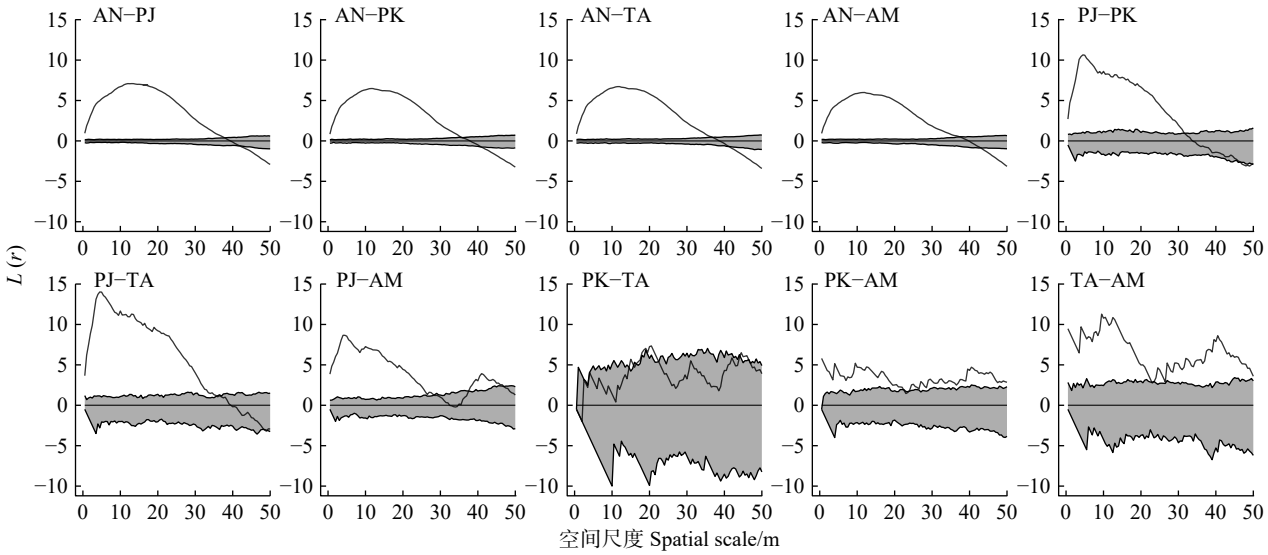
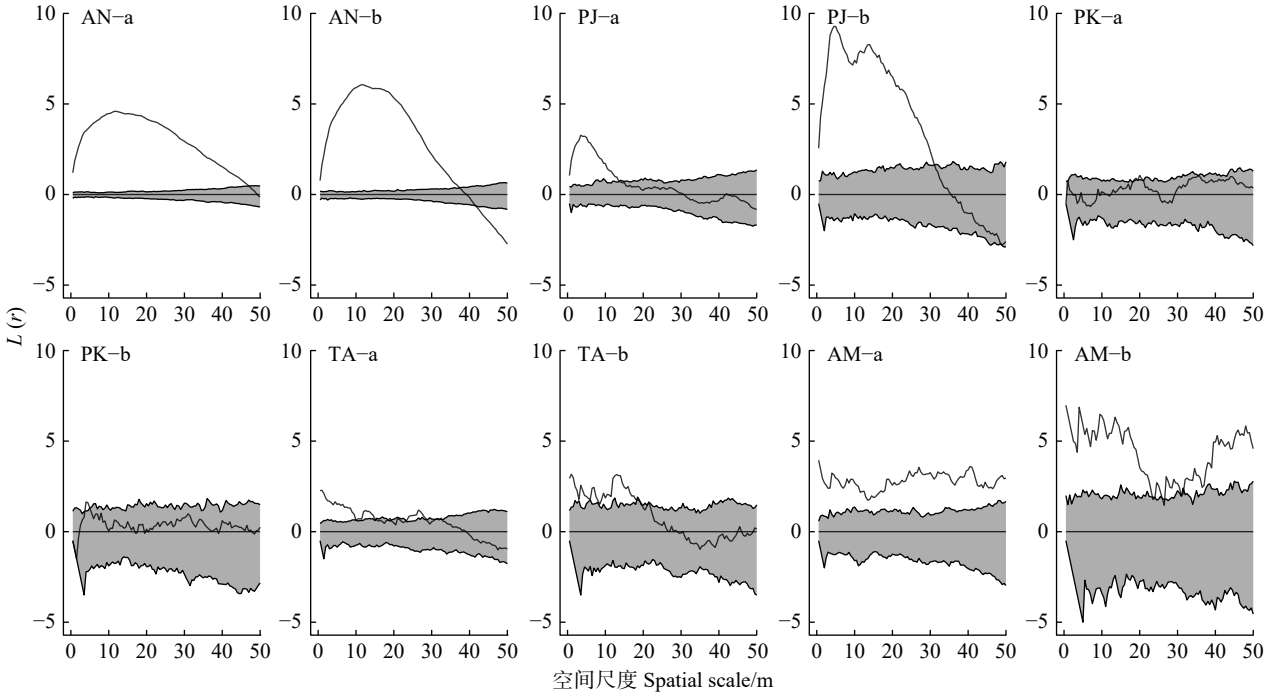


图 2 优势树种幼树的种间空间关联性

Fig. 2 Interspecific spatial association of saplings of dominant tree species



a 中树 Medium tree; b 成树 Adult tree

图 3 优势树种幼树与中、成树的种内空间关联性

Fig. 3 Intra-specific spatial correlations between saplings, medium and adult trees of dominant tree species

在较大尺度上存在负相关。

3 讨 论

3.1 云冷杉针阔混交林的幼树组成与空间分布格局

本研究所调查到的 15 个乔木树种中，臭冷杉、鱼鳞云杉、红松、紫椴和五角槭既是该样地中乔木层的优势树种，也是幼树层的优势树种。该林分中林下更新树种主要为臭冷杉，且臭冷杉幼树个体数量远多于中、成树个体数量。株数随径级的增加而减小，属于增长型种群，说明该种群受人类活动干扰较小，拥有较大的更新储备，更新潜力大，这可能主要得益于臭冷杉在幼树阶段即喜光也耐阴，对环境的适应性较强，存活率高[20]。而云杉的中、成树数量虽然在该林分中占据一定优势，但因其在幼树阶段对生长环境要求严苛，只能存活在种源充足且具备林窗或其他林中空地的林分条件下，故幼树数量较少，中树数量最多，属于稳定性种群[21]。红松幼树株数仅 14 株，与其中树、大树成树的数量极不匹配。这主要是由于研究区内的红松种子散播过程受到严重的人为干扰，限制了幼苗幼树的存活与生长，导致红

松幼树数量少，天然更新不良[22]。阔叶树中，五角槭、椴树可能由于其种子不易萌发，且与灌草的竞争激烈，林下更新受阻，导致幼树数量较少[23−24]。

混交林中小径级树木个体通常受种子的扩散限制和生境异质性的影响，而呈聚集分布[25]。本研究中，无论是各个优势树种幼树还是幼树总体，均呈现较强的聚集分布，符合上述观点。这主要是因为长白山地区生境异质性较高，水分和土壤条件分布不均所致的[19]。同时，幼树以聚集状态分布可以通过改变微气候与小生境环境增加群体优势与抗逆性，使得个体存活率得以提高，有利于种群的扩张[26]。由于幼树对光照、营养等需求的不同，该林分中针、阔叶及大、小乔木的幼树还存在空间利用策略的分化，如对于针叶树种的臭冷杉、鱼鳞云杉，幼树的聚集程度随着尺度的增加不断降低，逐渐呈现出均匀分布甚至是随机分布的状态。这主要由于臭冷杉、鱼鳞云杉的种子量大且具翅，种子的传播的均依靠风力传播[20, 27]，研究区林分郁闭度和林分密度都较大限制了种子的远距离传播，从而导致以上树种幼树在小尺度范围内呈现聚集性分布，随着尺度的逐渐增大，种源的数量减少，分布形式转为随机分布。阔叶树种中，五角槭属于小乔木，在幼树阶段对光照需求较高，与灌、草植物的竞争激烈，因此在幼树阶段主要以聚集状态分布为主。紫椴的则属于大乔木，种子较大，主要依靠重力传播，且具有长期休眠性，不易萌发[24]，因此紫椴种子传播的距离较小，紫椴幼树数量较少，在小尺度内呈现聚集分布，随着尺度增大，种子传播不足，因此其在更大尺度内则呈随机分布。红松幼树在空间上主要表现为随机分布，这与红松树木个体的数量较少有关，且红松种子的扩散受到人为干扰严重[22]，种源少，繁殖能力差，因此有限的个体数量是其在空间上呈现随机分布的主要原因，这也是限制当地红松更新的主要原因。另外，本研究幼树总体在 0 ~ 38 m的尺度上表现为显著的聚集分布，这与前人研究所得的长白山云冷杉林幼苗幼树在 1 ~ 10 m 小尺度范围上以聚集分布为主的结论有较大的出入[28]，这可能与研究样地的尺度及所选定的分析函数不同有关。同时，两者在树种组成上的差异也是原因之一，本研究树种组成丰富，针阔叶树种占比相当。而在前人的研究中，树种组成以臭冷杉、鱼鳞云杉及红松等针叶树种占主体，这些针叶树种的幼树易在小尺度内形成林斑、林窗等异质性的光环境[29]，幼树更容易容易受其影响在较小尺度呈聚集状态分布。

3.2　幼树的种间空间关联性

混交林中，随着林分演替进程的推进，不同树种之间经过竞争和淘汰后形成最有利于互利共生的格局，表现为较强的空间正关联性[30]。这与本研究结果一致，幼树优势种群多呈现正相关，表明 5 个优势种群在幼树层是良好的伴生树种，保持着良好的互利共生的关系，存在着明显的促进作用，这主要归因于各树种之间的不同的生物学特性，如：(1)耐阴程度的不同：在幼树阶段，臭冷杉、云杉、紫椴属于耐阴树种[29,31]，红松则属于阳性树种[32]；(2)根的形态差异：臭冷杉、鱼鳞云杉与红松均属于浅根系树种[33−34]，而伴生树种五角槭则属于深根系树种[35]，这些对光、土壤养分等资源需求的差异性有效减缓了 5 种幼树间的竞争作用，实现了对资源环境的最优化利用。臭冷杉幼树与鱼鳞云杉、红松、五角槭及紫椴幼树，鱼鳞云杉幼树与红松、紫椴幼树在较大尺度上呈现不相关，表明以上树种在较大尺度上并不相互依赖，他们独立地利用着生境资源，也进一步说明种间关联性可能随着空间尺度而改变[36]。同时，臭冷杉作为绝对优势树种，具有较强的生命力和环境适应能力，能够在整个林分演替过程中长期存在，与鱼鳞云杉、红松具有相似的生态位，在大尺度上，可能由于资源竞争加剧或光环境梯度的变化，导致臭冷杉与其他树种在更大尺度上呈负相关。同时，臭冷杉幼树与紫椴幼树、五角槭幼树在大尺度上的空间负关联一方面说明了针叶与阔叶树种有着不同的生境偏好[37]，另一方面也说明了该林分的幼树在较大空间尺度上出现了种间隔离的现象。

还有研究表明，种间的竞争强度与群落的演替进程有关。先锋树种在群落形成初期具有较强的竞争能力，随着演替的进行，先锋树种的竞争能力逐渐降低[38]。本研究验证了这一观点，在该林分中，先锋树种白桦、山杨等树种的幼树目前分布较少，而臭冷杉、鱼鳞云杉幼树占据着优势地位。臭冷杉、鱼鳞云杉幼树的分布格局随着尺度的增大逐渐趋于均匀分布，与其他树种的关联性随着尺度的增大而逐渐减弱，甚至转为负相关。这表明臭冷杉、鱼鳞云杉幼树在幼树层将逐渐脱颖而出，独立生存。因此，推测该林分在未来会进一步向以云冷杉为主要树种的顶级群落演替。此外，根据实地调查发现，红松受到人为干扰天然更新受阻，紫椴、五角槭等阔叶树种在幼树期与灌草竞争激烈且处于劣势地位，因此，需要通过补植、破穴和割灌除草等更为科学有效的经营方式改善幼树的生长环境。

3.3　幼树与中、成树的种内空间关联性

林木生长的主要竞争压力来自于种内[39]。但本研究幼树与中、成树之间几乎没有排斥的现象，种内关联性以空间正相关为主。由此可见，在云冷杉针

阔混交林的次生林恢复过程中，优势树种种内促进作用明显，这印证了林木个体之间的“庇护与被庇护”效应[40]。母树能够降低环境温度、增加土壤水分、生成更多的营养物质，防止极端气候条件对幼树产生伤害[41]。在本研究中，臭冷杉、鱼鳞云杉及紫椴均为耐阴树种，林分中的中树与成树以其树冠所形成的良好遮荫效果为种子的萌发、幼苗幼树的存活提供了湿润、高养分的稳定微环境，促进了幼树的存活。同时此结果也一定程度上解释了 5 个树种能在当前林分中占据优势的原因，即成树与中树能够促进更新幼树的存活与生长。相反，有研究表明，蒙古栎大径级植株与小径级林木之间呈现显著的空间负相关，二者对资源的激烈竞争产生排斥，造成了蒙古栎幼树存活率低、天然更新不良的局面[42]。因此，为了促使臭冷杉等耐阴树种幼苗幼树具有更好的更新环境，可根据本研究的结果确定人工补植点距母树的最佳距离，促进目的树种的林下更新。本研究还发现，臭冷杉、鱼鳞云杉及紫椴幼树与其他生长阶段之间的空间关联性随着尺度的增大而减弱，这可能是由于种内的竞争和密度制约效应会随着尺度的增大而开始显现。王大伟等[43]对阔叶红松种群空间关联性的研究也得出了相似的结论。此外，本研究中臭冷杉、鱼鳞云杉、五角槭幼树与成树的空间关联性均强于在同一空间尺度上其与中树的空间关联性这可能是由于成树的下种能力强于中树，在其周围散播的种量大。红松幼树与中树、成树之间始终无空间相关性，这是由于红松种子的传播受到了采集松子等严重的人为干扰导致种量过少，更新不良，幼树的存活脱离了与母树的自然空间分布规律，表现为不相关，这也是限制当地红松更新的主要原因。因此，应当注意减少对红松的人为干扰，并进行补植或补种，以此来恢复红松的天然更新。

4 结　　论

本研究从云冷杉针阔混交林优势树种幼树的空间分布规律入手，探讨了幼树更新特征形成的潜在原因。研究得出：(1)该林分中以臭冷杉、鱼鳞云杉、红松、紫椴及五角槭为优势树种，且幼树层的优势树种与乔木层的优势树种一致，林分更新稳定，其中臭冷杉在幼树层中占据绝对优势；(2)在林分的水平结构上，影响幼树空间分布格局及其关联性的主要因素是种子的扩散限制及环境异质性，幼树的空间分布格局及其种间空间关联性具有明显的空间尺度依赖性，小尺度上多呈现聚集分布，大尺度则多以随机状态或均匀状态分布，当尺度大于 36 m 时出现种间隔离现象；(3)在林分的垂直结构上，受母树的“庇护效应”的影响，主林层的林木在小尺度上可以促进幼树的存活与生长，但随着尺度增大，种内竞争与负密度制约效应的影响，幼树与中、成树的分布表现为不相关或负相关。

因此，本研究可以为云冷杉针阔次生林的的天然更新恢复提供参考：(1)为了提高幼树的存活率，建议按照“喜光先锋树种(杨树、枫桦)–阳性树种(红松)–耐阴树种(臭冷杉、云杉、紫椴)”的修复基本规律促进植被的天然更新；(2)根据本研究的结果，在小范围内分批次聚集补植臭冷杉、鱼鳞云杉、红松的针叶树种，且聚集程度冷杉 > 云杉 > 红松，以期发挥臭冷杉等母树作为护理植物的作用，促进目的树种的林下更新，而在大范围内则需要分散补植，减弱负密度制约效应，尽可能提高存活率；(3)此外，根据实地调查发现，红松更新受限于人为干扰，紫椴、五角槭等阔叶树种在幼树期与灌草竞争激烈，可以通过对补植、扩穴和割灌除草等更为科学有效的经营方式改善幼树的生长环境，从而提升该林分天然更新的质量，促进该林分的正向演替。

参 考 文 献

[1] Wright S J, Kitajima K, Kraft N J B, et al. Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees[J]. Ecology, 2010, 91(12): 3664−3674.

[2] Figueroa-Rangel B L, Olvera-Vargas M. Regeneration patterns in relation to canopy species composition and site variables in mixed oak forests in the Sierra de Manantlan Biosphere Reserve, Mexico[J]. Ecological Research, 2000, 15: 249−261.

[3] Du X C, Ren Y, Dang G D, et al. Distribution and plant community associations of the understory bamboo fargesia Qinlingensis in the Foping National Nature Reserve, China[J]. Annals of Forest Science, 2011, 68: 1197−1206.

[4] Pham V H, 陈昌雄, 洪伟, 等. 不同林分下胖大海幼树幼苗更新分布格局 [J]. 森林与环境学报, 2015, 35(4): 377−384.
Pham V H, Chen C X, Hong W, et al. Distribution pattern of *Sterculia lychnophora* saplings regeneration in the different forest stands[J]. Journal of Forest and Environment, 2015, 35(4): 377−384.

[5] 闫海冰, 韩有志, 杨秀清, 等. 关帝山云杉天然更新与土壤有效氮素异质性的空间关联性 [J]. 应用生态学报, 2010, 21(3): 533−540.
Yan H B, Han Y Z, Yang X Q, et al. Nature regebreation of *Pecia* and heterogeneity of soil available nitrogen in Guandi Moutanin[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2010, 21(3): 533−540.

[6] 沈志强, 华敏, 丹曲, 等. 藏东南川滇高山栎种群不同生长阶段的空间格局与关联性 [J]. 应用生态学报, 2016, 27(2): 387−394.
Shen Z Q, Hua M, Dan Q, et al. Spatial pattern analysis and associations of *Quercus aquifolioides* population at different growth stages in Southeast Tibet, China[J]. Chinese Journal of

Applied Ecology, 2016, 27(2): 387−394.

[7] 何熙祥, 玉米提·哈力克, 董宗炜, 等. 水分梯度下胡杨荒漠河岸林种内竞争与空间格局研究 [J]. 生态学报, 2023, 43(18): 1−10.
He X X, Halik ÜMÜT, Dong Z W, et al. Spatial distribution pattern and intraspecific competition of *Poplus euphratica* riparian forests under different water gradients[J]. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(18): 1−10.

[8] 郑小贤. 长白山森林研究 [M]. 北京: 中国林业出版社. 2014.
Zheng X X. Research on the forest of Changbai Mountain[M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2014.

[9] 李晖, 杨华, 谢榕. 长白山云冷杉林林隙冠层特征及与幼苗幼树的关系 [J]. 北京林业大学学报, 2021, 43(7): 54−62.
Li H, Yang H, Xie R. Canopy characteristics in gaps and its relationship with seedlings and saplings in a spruce-fir forest in the Changbai Mountain area of northeastern China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2021, 43(7): 54−62.

[10] 卢军, 张会儒, 雷相东, 等. 长白山云冷杉针阔混交林幼树树高-胸径模型 [J]. 北京林业大学学报, 2015, 37(11): 10−25.
Lu J, Zhang H R, Lei X D, et al. Height-diameter models for saplings in a spruce-fir mixed forest in Changbai Mountains[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2015, 37(11): 10−25.

[11] 张金屯. 数量生态学 [M]. 北京: 科学出版社. 2004.
Zhang J T. Quantitative ecology[M]. Beijing: Science Press, 2004.

[12] 张金屯. 植物种群空间分布的点格局分析 [J]. 植物生态学报, 1998, 22(4): 57−62.
Zhang J T. Analysis of spatial piont pattren for plant species[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 1998, 22(4): 57−62.

[13] 董灵波, 刘兆刚, 张博,等. 基于 Ripley L 和 O-ring 函数的森林景观空间分布格局及其关联性 [J]. 应用生态学报, 2014, 25(12): 3429−3436.
Dong L B, Liu Z G, Zhang B, et al. Forest landscapes' spatial point patterns and associations based on Ripley *L* and O-ring functions[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2014, 25(12): 3429−3436.

[14] 池森, 王从军, 黎庆菊, 等. 喀斯特次生林幼树更新空间分布格局及种间关联性 [J]. 应用生态学报, 2020, 31(12): 3989−3996.
Chi S, Wang C J, Li Q J, et al. Spatial distribution and interspecific associations of regenerating saplings in karst secondary forests[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2020, 31(12): 3989−3996.

[15] 郭韦韦. 长白山云冷杉针阔混交林天然更新的优化结构和数量标准研究 [D]. 北京: 北京林业大学, 2017.
Guo W W. Optimized structure and quantitative standard of natural regeneration in a spurce-fir mixed broadleaf-conifer forest in Changbai Mountains[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2017.

[16] 陈大珂. 天然次生林: 结构、功能、动态与经营 [M]. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 1994.
Chen D K. Natural secondary forests-structure, function, dynamics and management[M]. Harbin: Northeast Forestry University Press, 1994.

[17] Frost I, Rydin H. Spatial pattern and size distribution of the animal-dispersed tree *Quercus robur* in two spruce dominated forests[J]. Ecology Science, 2000, 7(1): 38−44.

[18] 张赟, 张春雨, 赵秀海, 等. 长白山次生林乔木树种空间分布格局 [J]. 生态学杂志, 2008, 27(10): 1639−1646.
Zhang Y, Zhang C Y, Zhao X H, et al. Spatial distribution patterns of tree species in a secondary forest in Changbai Mountains[J]. Chinese Journal of Ecology, 2008, 27(10): 1639−1646.

[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.
Zhao H Y. The analysis of structure and growth dynamics of saplings in spruce-fir forest in Changbai Mountain[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2012.

[20] 滕毅, 张青, 亢新刚,等. 长白山臭冷杉种群结构与动态 [J]. 中南林业科技大学学报, 2017, 37(3): 49−56.
Teng Y, Zhang Q, Kang X G, et al. Population structures and dynamics of *Abies nephrolepis* in Changbai Mountain[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2017, 37(3): 49−56.

[21] 程福山, 刘志宇, 吴蒙嘉,等. 云冷杉天然次生林种子雨时空分布特征 [J]. 东北林业大学学报, 2021, 49(6): 16−18, 52.
Cheng F S, Liu Z Y, Wu M J, et al. Temporal and spatial distribution of seed rain in natural spruce-fir mixed forest[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2021, 49(6): 16−18, 52.

[22] 朴正吉. 红松: 为何幼树难觅?[J]. 森林与人类, 2018(8): 68−77.
Piao Z J. Korean pine : why saplings are hard to find?[J]. Forest and Human, 2018(8): 68−77.

[23] 钱多多, 匡旭, 王绪高,等. 2006—2017 年长白山阔叶红松林木本植物种子雨的时空动态 [J]. 应用生态学报, 2019, 30(5): 1487−1493.
Qian D D, Kuang X, Wang X G, et al. Spatio-temporal dynamics of woody plants seed rains in broad-leaved Korean pine mixed forest in Changbai Mountains from 2006 to 2017, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2019, 30(5): 1487−1493.

[24] 陈香茗, 赵秀海, 夏富才, 等. 长白山紫椴种子雨的时空分布格局 [J]. 东北林业大学学报, 2011, 39(1): 7−10.
Chen X M, Zhao X H, Xia F C, et al, Spatial temporal dynamics of seed rain of *Tilia amurensis* in forest stands in Changbai Mountain[J]. Journal of Northeast Forestry university, 2011, 39(1): 7−10.

[25] 兰航宇, 段文标, 陈立新. 小兴安岭天然针阔混交林主要树种空间格局及其联性 [J]. 生态学报, 2019, 39(18): 6660−6669.
Lan H Y, Duan W B, Chen L X, et al. Spatial point patterns and associations of populations in the coniferous and deciduous broadleaved mixed forest in Xiaoxing'an Mountain[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(18): 6660−6669.

[26] 陈材, 唐光大, 董晓全,等. 雷州半岛风水林灌木层优势种群空间分布格局与关联性 [J/OL]. 应用生态学报, 2023 [2023−09−10]. DOI: 10.13287/j.1001-9332.202402.006.
Chen C, Tang G D, Dong X Q, et al, Spatial distribution pattern and correlation of dominant populations in the shrub layer of Fengshui forests in Leizhou Peninsula, China[J/OL]. Chinese

Journal of Applied Ecology, 2023 [2023−09−10]. DOI: 10.13287/j.1001-9332.202402.006.

[27] 程福山. 吉林汪清云冷杉林种子雨和幼苗时空格局研究 [D]. 吉林: 北华大学, 2021.
Cheng F S. Spatial-temporal pattern of seed rain and seedlings in spruce-fir forest of Wangqing Country, Jilin Province[D]. Jilin: Beihua University, 2021.

[28] 杨华, 李艳丽, 沈林, 等. 长白山云冷杉林幼苗幼树空间分布格局及其更新特征 [J]. 生态学报, 2014, 34(24): 7311−7319.
Yang H, Li Y L, Shen L, et al. Spatial distribution patterns of seedling and sapling in a spruce-fir forest in the Changbai Mountains area in northeastern China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(24): 7311−7319.

[29] He D N, Peng D L, Yang H, et al. The response of seedlings and saplings to canopy structure and light in different gaps in a spruce-fir mixed stand in Changbai Mountains, China[J]. Forest Ecology and Management, 2023, 546: 121365.

[30] 彭舜磊, 闫小婷, 齐光, 等. 伏牛山栓皮栎群落优势种群种间关联动态分析 [J]. 森林与环境学报, 2018, 38(3): 326−333.
Peng S L, Yan X T, Qi G, et al. Interspecific association dynamic changes among the dominant species of *Quercus variabilis* community in Funiushan National Nature Reserve[J]. Journal of Forest and Environment, 2018, 38(3): 326−333.

[31] 周振钊, 范春楠, 郭忠玲, 等. 长白山红松阔叶林林隙及更新特征 [J]. 北华大学学报 (自然科学版), 2019, 20(2): 161−167.
Zhou Z Z, Fan C N, Guo Z L, et al. Gap and regeneration characteristics of Korean pine broad-leaved forest in Changbai Mountain[J]. Journal of Beihua University (Natural Science), 2019, 20(2): 161−167.

[32] 金鑫, 胡万良, 丁磊, 等. 遮阴对红松幼苗生长及光合特性的影响 [J]. 东北林业大学学报, 2009, 37(9): 12−13, 47.
Jin X, Hu W L, Ding L, et al. Effect of shading on the growth and photosynthetuc characteristics of *Pinus koraiensi*[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2009, 37(9): 12−13, 47.

[33] 任浩, 高国强, 马耀远, 等. 不同年龄红松根系氮素吸收及其与根形态和化学性状的关系 [J]. 北京林业大学学报, 2021, 43(10): 65−72.
Ren H, Gao G Q, Ma Y Y, et al. Root nitrogen uptake and its relationship with root morphological and chemical traits in Pinus koraiensis at different ages[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2021, 43(10): 65−72.

[34] 纪文文, 王立海, 时小龙, 等. 基于树木雷达的小兴安岭典型树种粗根分布及其影响因素研究 [J]. 北京林业大学学报, 2020, 42(5): 33−41.
Ji W W, Wang L H, Shi X L, et al. Coarse root distribution and its influencing factors of typical species in Lesser Xing'an Range based on tree radar unit[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2020, 42(5): 33−41.

[35] 孙慧杰. 色木槭形态特征及播种育苗方法 [J]. 特种经济动植物, 2013, 16(4): 36.
Sun H J. Morphological characteristics and sowing and seedling raising methods of *Acer mono*[J]. Journal of Special Economic Animals and Plant, 2013, 16(4): 36.

[36] Maciel-Nájera J F, Hernández-Velasco J, Gonzalez-Elizondo M. Unexpected spatial patterns of natural regeneration in typical uneven-aged mixed pine-oak forests in the Sierra Madre Occidental, Mexico[J]. Global Ecology and Conservation, 2020, 23: 1111−1123.

[37] Fibich P, Lep J, Novotny V, et al. Spatial patterns of tree species distribution in New Guinea primary and secondary lowland rain forest[J]. Journal of Vegetation Science, 2016, 27(12): 328−339.

[38] 张凌宇. 大兴安岭中部天然次生林种子雨动态、更新分布格局及影响因子研究 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2020.
Zhang L Y. Seed rain dynamics, regeneration distribution pattern and influencing factors of natural secondary forests in the central of Greater Xin'an Mountains[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2020.

[39] 王磊, 孙启武, 郝朝运. 皖南山区南方红豆杉种群不同龄级立木的点格局分析 [J]. 应用生态学报, 2010, 21(2): 272−278.
Wang L, Sun Q W, Hao C Y. Pattern analysis of different age-class *Taxus chinensis* var. *mairei* individuals in mountainous area of southern Anhui Province[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2010, 21(2): 272−278.

[40] Stoll P, Prati D. Intraspecific arrregation alters competitive interactions in experimental plant communities[J]. Ecology, 2001, 82(2): 319−327.

[41] Flores J, Jurado E. Are nurse-protégé interactions of dominant woody species in desert-oasis ecotone of South Junggar Basin, NW China[J]. Journal of Plant Interactions, 2014, 9(1): 738−744.

[42] 李艳丽, 杨华, 邓华锋. 蒙古栎–糠椴天然混交林空间格局研究 [J]. 北京林业大学学报, 2019, 41(3): 33−41.
Li Y L, Yang H, Deng H F. Spatial distribution patterns of *Quercus mongolica* and *Tilia mandshurica* natural mixed forests[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2019, 41(3): 33−41.

[43] 王大伟. 小兴安岭阔叶红松林大径级个体对邻木空间格局的影响 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2019.
Wang D W. The influence of large trees on spatial distribution of adjacent trees in bordleaved Korean pine forests in Xiaoxing'an Mountains[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2019.

（责任编辑 范 娟
责任编委 惠刚盈）