



山西太岳山森林演替过程中建群种的 动态特征和种间关系

段晓梅, 张钦弟*, 毕润成

(山西师范大学 生命科学学院, 山西临汾 041004)

摘要: 为解释太岳山白桦(*Betula platyphylla*)林向华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)林演替的生态过程, 该研究以不同演替阶段的调查样地数据为基础, 通过空间代替时间构建演替的时间序列, 即从白桦林演替至白桦+华北落叶松混交林再到华北落叶松林的过程; 采用点格局分析法和 Monte-Carlo 拟合检验对演替过程中白桦和华北落叶松种群的分布格局及其相互关系进行研究。结果表明: (1) 山西太岳山白桦种群年龄级结构呈“纺锤”型, 种群呈衰退的趋势; 白桦种群逐渐被华北落叶松(年龄级结构呈“金字塔”的增长型)种群所取代。(2) 从白桦林演替至华北落叶松林的过程中, 白桦种群由集群分布趋向于随机分布, 驱动力主要是华北落叶松侵入扩散而形成的种间排斥; 华北落叶松集群尺度逐步增大, 驱动力主要是种群拓殖和种内竞争。(3) 白桦和华北落叶松二者的种间关系, 在白桦林阶段无显著相关, 在混交林阶段由于排斥呈现显著负相关关系, 华北落叶松林阶段二者无明显相关, 二者种间关系的变化主要来自于群落剩余资源驱动下的种内种间竞争。

关键词: 山西太岳山; 演替; 格局动态; 点格局分析; 种间关系

中图分类号: Q948.15⁺4

文献标志码: A

Dynamic Analysis on Spatial Pattern of *Betula platyphylla* and *Larix principis-rupprechtii* in the Succession Process in Taiyue Mountain of Shanxi Province

DUAN Xiaomei, ZHANG Qindi*, BI Runcheng

(College of Life Sciences, Shanxi Normal University, Linfen, Shanxi 041004, China)

Abstract: The dynamics characteristics of population patterns in the vegetation succession are rarely explored. Scale, pattern and process of ecological succession are three intertwined concepts in modern ecology. Succession research will inevitably involve scale and pattern analyses. Species spatial patterns and inter-specific associations at any scale can be analyzed based on point pattern analysis with spatial mapped points of individuals' distribution. Therefore, it is suitable to discuss the relationships between species pattern in the vegetation succession process which have attracted much attention from ecologists. The aim of the present work is to study the spatial pattern formation and relative importance of intra and interspecific competition in dominant tree species of *Betula platyphylla* and *Larix principis-rupprechtii* in the vegetation succession process in Taiyue Mountain. The selected forest communities were treated as a time series of successional stages for the traditional space-for-time succession approach by applying the point pattern analy-

收稿日期: 2014-02-21; 修改稿收到日期: 2014-06-09

基金项目: 山西省化学优势重点学科建设生态化学子项目(912019); 山西省青年科技研究基金(2013021030-3); 山西师范大学校科学研究基金(ZR1218); 山西师范大学生命学院科学研究基金(SMYKZ-19)

作者简介: 段晓梅(1989—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事植物生态学研究。E-mail: dxm_0105@163.com

* 通信作者: 张钦弟, 讲师, 主要从事植物生态学方面研究。E-mail: nyzqd@126.com

sis. In the present research, ecological succession of *B. platyphylla* and *L. principis-rupprechtii* in Taiyue Mountain were dynamic characteristics and interspecific relationship. The series reflected the process from *B. platyphylla* as the monodominant community to *B. platyphylla* and *L. principis-rupprechtii* as the co-dominant communities and then to *L. principis-rupprechtii* as the monodominant community; Point pattern analysis and Monte-Carlo simulation test were used to analyze the spatial pattern of the two dominant species and their interaction relationship. The following conclusions were drawn. (1) The population structure of Taiyue *B. platyphylla* was spindle type, presenting a de-clining trend. By *L. principis-rupprechtii* age class structure is gradually replaced "pyramid" the growth of the population. (2) During the process from *B. platyphylla* to *L. principis-rupprechtii* as the monodominant community reflected, the spatial pattern of *B. platyphylla* changed from clumped to nearly random distribution, which was mainly caused by the colonization and expansion of *L. principis-rupprechtii* and the resulted interspecific competition. Besides, the spatial scale of *L. principis-rupprechtii* community gradually increased, with the species colonization and intraspecific competition as the major cause, which was driven by the intraspecific competition caused by the self-thinning effects and the colonization and expansion of *L. principis-rupprechtii* and the resulted interspecific competition. (3) In terms of the interspecific competition between the two species (*B. platyphylla* and *L. principis-rupprechtii*), no obvious relationship was found when *B. platyphylla* acted as the monodominant community, significant negative relationship was identified at the co-dominant stage, and no obvious relationship when *L. principis-rupprechtii* became the dominant species. The change of relationship between the two species was mainly driven by the intraspecific and interspecific competition for residual resources.

Key words: Taiyue Mountain of Shanxi Province; succession; pattern dynamics; point pattern analysis; interspecific relationship

演替是一个群落代替另一个群落的过程,是朝着一个方向连续变化的过程^[1-2]。由于生态演替过程与格局之间存在着密切联系, Greig-Smith 认为植物种群空间格局能够揭示群落演替^[3]。空间格局 (spatial pattern) 是指植物种群的基本特征^[4], 种群的空间分布格局有很强的尺度依赖性^[5], 因此对演替过程中空间格局的分析必然涉及到尺度问题。点格局分析 (point pattern analysis) 克服了传统方法只能分析单一尺度空间分布格局的缺点, 很快被发展并应用于植物种群多尺度空间分布格局和 2 个物种之间多尺度空间关联的研究^[6], 是目前较为理想的格局分析方法, 但目前应用于分析群落演替过程中种群格局动态和种间关系的研究还较少。

白桦 (*Betula platyphylla*) 为喜光、耐寒、生长较快的多年生落叶乔木, 属桦木科, 在中国东北、华北山区以及黄土高原南部地区形成大面积纯林或混交林。对于白桦生活史特征和空间分布格局^[7-8]、群落结构与物种组成^[9]、年龄结构和点格局分析^[10]等方面已经有了一些报道。一般认为, 白桦林是整个群落演替过程中的一个过渡阶段, 是一个不稳定的群落类型, 随后逐渐被其他针叶林树种所取代^[10]。

华北落叶松 (*Larix principis-rupprechtii*) 主要分布在山西、河南和河北等山地, 是华北广阔山地

半湿润少林地区针叶林的主要建群种之一。是华北的重要用材林、水源涵养林、景观风景林等, 对于华北落叶松年龄结构和点格局分析^[11]、空间异质性^[12]、径向变化季节特征^[13]、枯落物持水特征及其载持降雨^[14]以及数量生态学^[15]等已有一些报道。然而, 在太岳山分布有白桦纯林, 与华北落叶松林一起成为了该山区的森林群落类型, 但尚未见到对该地区白桦林-华北落叶松的格局动态的系统研究。

因此, 本实验采用空间代替时间的方法选取代表不同演替阶段的各种典型样地, 应用点格局分析研究白桦和华北落叶松在演替过程中的格局动态和种间关系, 期望从种群空间格局和种间关系的角度, 深入认识太岳山白桦林逐步向华北落叶松林演替的生态过程和规律, 为该区次生林改造、植被恢复和生物多样性保护等提供理论依据。

1 研究区域概况与研究方法

1.1 研究区域概况

研究区位于太岳山的北部腹地, 东接灵空山, 北连石膏山和绵山, 是太岳山国家森林公园, 约北纬 $36^{\circ}21' \sim 36^{\circ}45'$, 东经 $111^{\circ}40' \sim 112^{\circ}21'$, 最高海拔 2 566.5 m。本区气候属暖温带大陆性气候, 年平均气温 $9.3^{\circ}\text{C} \sim 12.3^{\circ}\text{C}$, 无霜期 160~180 d, 年降水

量 500~700 mm。研究区的地带性土壤为褐土,由于海拔高差大,土壤垂直分异明显,从低到高垂直带谱为:石灰性褐土带、褐土性土带、淋溶褐土带、棕色森林土、山地草甸。植被垂直带沿海拔上升依次为:灌草丛及农田带(800~1 000 m)、低中山针叶林带(1 000~1 300 m)、针叶阔叶混交林带(1 300~2 000 m)、落叶阔叶林带(1 400~2 150 m)和山地矮林和草甸带(2 000~2 566.5 m)^[16-17]。

1.2 调查取样

在对研究区域全面调查的基础上,认为从白桦林起始演替为华北落叶松林的途径:白桦林(C1)→白桦+华北落叶松混交林(C2)→华北落叶松林(C3),按各样地所处环境特征尽量相似的原则,采用空间代替时间的方法选取代表不同演替阶段和演替时间互不相同的 3 个典型群落样地进行调查。调查样地大小为 50 m×50 m,记录白桦和华北落叶松每个个体的树高、胸径、坐标位置等数量指标,高度在 2.5 m 以下的幼苗和幼树不计胸径,同时记录样地的海拔、坡向、坡度等环境数据;在每个 50 m×50 m 样地的四角和中心各设置 1 个 10 m×10 m 的样方进行群落学调查,每个 10 m×10 m 样方随机设置 2 个 5 m×5 m 的灌木样方和四角设置 4 个 1 m×1 m 的草本样方,分别记录各个植物种的盖度和高度,乔木还要记录其株数、胸径等数据。

1.3 数据分析

利用白桦和华北落叶松的年龄结构和重要值,分析演替途径上种群结构和优势度的变化趋势。

1.3.1 种群龄级划分 由于实际测得树木的年龄比较困难,所以本实验采用径级结构代替年龄结构的方法分析种群分布格局动态,虽然径级和龄级不同,但在相同的环境条件下,同一树种的径级和龄级对环境的反应规律具有一致性^[18]。根据调查数据和已有报道^[19-21],将胸径在 10 cm 和高度在 2.5 m 以下的幼苗或者幼树均划分为第一龄级,其后以 5 cm 为步长增加一级,即 10 cm≤胸径<15 cm,作为第二龄级,以此类推。统计各龄级株数,得到二者的年龄结构。

第 1 龄级:幼苗、幼树,树高≤2.5 m,胸径<10 cm;第 2 龄级:幼树,树高>2.5 m,10 cm≤胸径<15 cm;第 3 龄级:中树,树高>2.5 m,15 cm≤胸径<20 cm;第 4 龄级:中树,树高>2.5 m,20 cm≤胸径<25 cm;第 5 龄级:成树,树高>2.5 m,25 cm≤胸径<30 cm;第 6 龄级:成树,树高>2.5 m,胸径≥30 cm。

1.3.2 重要值公式 计算重要值使用 10 m×10 m 的样方数据,乔木重要值的计算公式为:

重要值=(相对多度+相对显著度+相对高度)/3

1.3.3 种群分布格局分析 根据白桦、华北落叶松个体在 50 m×50 m 样地的坐标,采用 Programita 软件(2008 版)中 Ripley's K 函数进行种群空间分布格局和种间关系分析,在实践中, $\hat{K}(t)$ 用下式估算^[22]:

$$\hat{K}(t) = \left(\frac{A}{n^2} \right) \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{1}{W_{ij}} It(u_{ij}) \quad (i \neq j) \quad (1)$$

式中, u_{ij} 为 2 个点 i 和 j 之间的距离;当 $u_{ij} \leq t$ 时, $It(u_{ij})=1$,当 $u_{ij} > t$ 时, $It(u_{ij})=0$; W_{ij} 为以点 i 为圆心, u_{ij} 为半径的圆周长在面积 A 中的比例,其为一个点(植株)可被观察到的概率,这里为权重,是为了消除边界效应^[22]。

实际上 $\hat{K}(t)/\pi$ 平方根在表现格局关系时更有用,因为在随机分布下,其可使方差保持稳定,同时它与 t 有线性关系,用 $H(t)$ 表示 $\hat{K}(t)/\pi$:

$$H(t) = \sqrt{\hat{K}(t)/\pi} \quad (2)$$

将 $H(t)$ 的值减去 t ,得到的值 $\hat{H}(t)$:

$$\hat{H}(t) = \sqrt{\hat{K}(t)/\pi} - t \quad (3)$$

在随机分布下, $\hat{H}(t)$ 在所有的尺度 t 下均应等于 0,若 $\hat{H}(t) > 0$,则在尺度 t 下种群为集群分布,若 $\hat{H}(t) < 0$,则为均匀分布。

1.3.4 种间关系分析 2 个种的关系分析实际上是 2 个种的点格局分析,也叫多元点格局分析,上述的单种格局分析可以认为是种内个体间的关系研究,因此对第一个种 $K(t)$ 可以写成 $K_{11}(t)$,对第二个种可以写成 $K_{22}(t)$ 。所以证明 $K_{12}(t)$ 可以用下式估计^[22]:

$$\hat{K}_{12}(t) = \frac{A}{n_1 n_2} \sum_{i=1}^{n_1} \sum_{j=1}^{n_2} \frac{1}{W_{ij}} It(u_{ij}) \quad (i \neq j) \quad (4)$$

式中, n_1 和 n_2 分别为种 1 和种 2 的个体数(点数), A 、 $It(u_{ij})$ 和 W_{ij} 含义同(1)式,不同的是 i 和 j 分别代表种 1 和种 2 的个体,同样计算:

$$\hat{H}_{12}(t) = \sqrt{\hat{K}_{12}(t)/\pi} - t \quad (5)$$

当 $\hat{H}_{12}(t) = 0$ 表明 2 个种在 t 尺度下无关联性,当 $\hat{H}_{12}(t) > 0$ 表明二者为正关联,当 $\hat{H}_{12}(t) < 0$ 表明二种为负相关。

本实验仍用 Monte-Carlo 检验拟合包迹线,以检验 2 个种是否显著地关联。

分析时取空间尺度 t 的间隔为 0.5 m, t 的最大值是样地边长的一半,即 25 m。用 Monte-Carlo 拟

合检验计算上下包迹线,即置信区间,重复进行 99 次,置信水平达 99%。若实际数据计算的函数值或值落在包迹线内,则物种随机分布或格局之间相互独立;若在包迹线以上,则呈显著聚集分布或格局间显著正关联;若在包迹线以下,则呈显著均匀分布或格局间显著负关联^[5]。

2 结果与分析

2.1 重要值分析

该研究区 3 个群落中白桦和华北落叶松种群的重要值见表 1,由表 1 可以看出,沿 C1→C2→C3 演替途径,白桦的重要值依次变小,而华北落叶松重要值表现为依次增大,其中群落 C1 白桦是优势种,华北落叶松分布很少;群落 C2 中两者达到一种平衡状态;群落 C3 中,白桦逐渐被华北落叶松所取代。从以上分析可以看出,在演替途径中白桦林最终被更新能力强的华北落叶松所取代。

2.2 年龄结构分析

图 1 的 C1~C3 分别是白桦和华北落叶松的年龄结构图。沿群落 C1→C2→C3 的演替途径中白桦和华北落叶松的年龄结构可以看出,白桦种群第 1

龄级的幼苗和幼树较少,个体数仅为 17 株,占白桦样本数量的 5.1%;以胸径为 10~25 cm(第 2、3、4 龄级)的中树最多,个体数为 253 株,占白桦样本数量的 75.7%;第 5 龄级以上的成年树总数为 64 株,占总样本数量的 19.2%。这表明该区白桦种群呈“纺锤”型,有衰退的趋势。同时,对比华北落叶松的龄级可以发现,该种群呈现“金字塔”型,种群不断增长。另外,对比华北落叶松的龄级可以发现,二者在更新能力上有明显差异,表现在第 2、3 龄级上的白桦匮乏,而华北落叶松数量丰富。

纵观白桦林和华北落叶松群落的年龄结构,白桦林的中树和成树比例最大,而幼苗和幼树的比例次之,华北落叶松的幼苗、幼树和中树的比例最大,而成树比例很小。从这一特征来看,白桦林群落属于衰退型群落,而华北落叶松属增长型群落,在长期的群落演替中,白桦将会被更新能力强的华北落叶松所取代。

2.3 白桦和华北落叶松的分布格局分析

研究区 3 个 50 m×50 m 的针阔混交林样地中,白桦和华北落叶松的空间分布如图 2,图中第一行(I)是白桦,第二行(II)是华北落叶松,横、纵坐标均代表 50 m,树木个体坐标值用实测距离值表示。由图 2 可以看出,白桦和华北落叶松密度在各个演替阶段差异很大,沿着 C1→C2→C3 的演替路线,白桦密度呈下降趋势,其中 C3 群落中仅有零星个体分布,而华北落叶松密度却呈现上升趋势,群落 C1 中分布很少。

演替过程中,白桦和华北落叶松在 3 个不同阶段群落中的点格局分析结果见图 3,其中上行(I)

表 1 3 个群落中白桦和华北落叶松的重要值
Table 1 The importance value of *B. platyphylla* and *L. principis-rupprechtii* in 3 communities

群落编号 Community code	重要值 Importance value	
	白桦 <i>B. platyphylla</i>	华北落叶松 <i>L. principis-rupprechtii</i>
C1	0.85	0.13
C2	0.44	0.50
C3	0.06	0.86

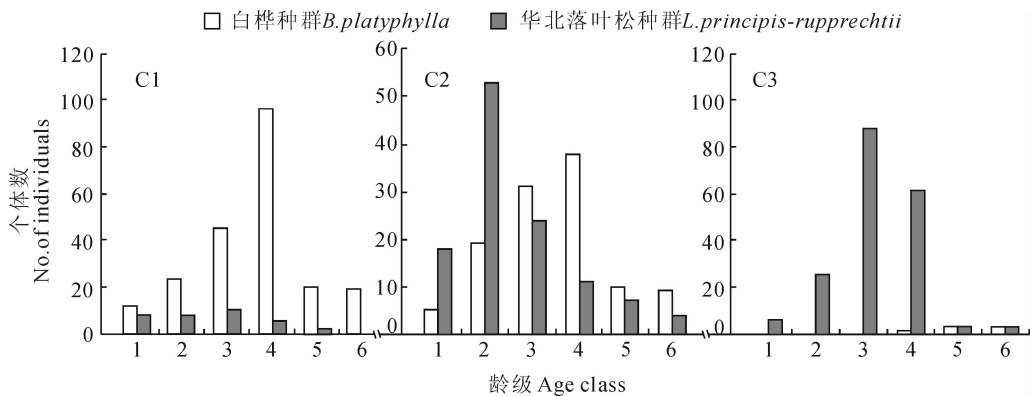


图 1 白桦和华北落叶松种群在 3 个不同演替阶段的群落年龄结构
C1. 白桦林群落;C2. 白桦+华北落叶松混交林群落;C3. 华北落叶松林群落;下同
Fig. 1 Age class structure of *B. platyphylla* and *L. principis-rupprechtii* population in 3 communities
C1. Community of *B. platyphylla*; C2. Community of *B. platyphylla*+*L. principis-rupprechtii*;
C3. Community of *L. principis-rupprechtii*. The same as below

是白桦,下行(Ⅱ)是华北落叶松,分析时取 t 的间隔为 0.5 m、最大值为 25 m。由图 3 可知,在群落 C1 中白桦种群在 0~10 m 尺度上呈集群分布,大于 10 m 尺度则表现为随机分布;华北落叶松种群在 0~

0.5 m,大于 15.5 m 尺度上呈随机分布,在 0.5~15.5 m 尺度上则表现为集群分布。这是由于研究区白桦具有“丛生”现象所致。群落 C2 中,白桦种群在所有尺度上均呈集群分布;华北落叶松种群在

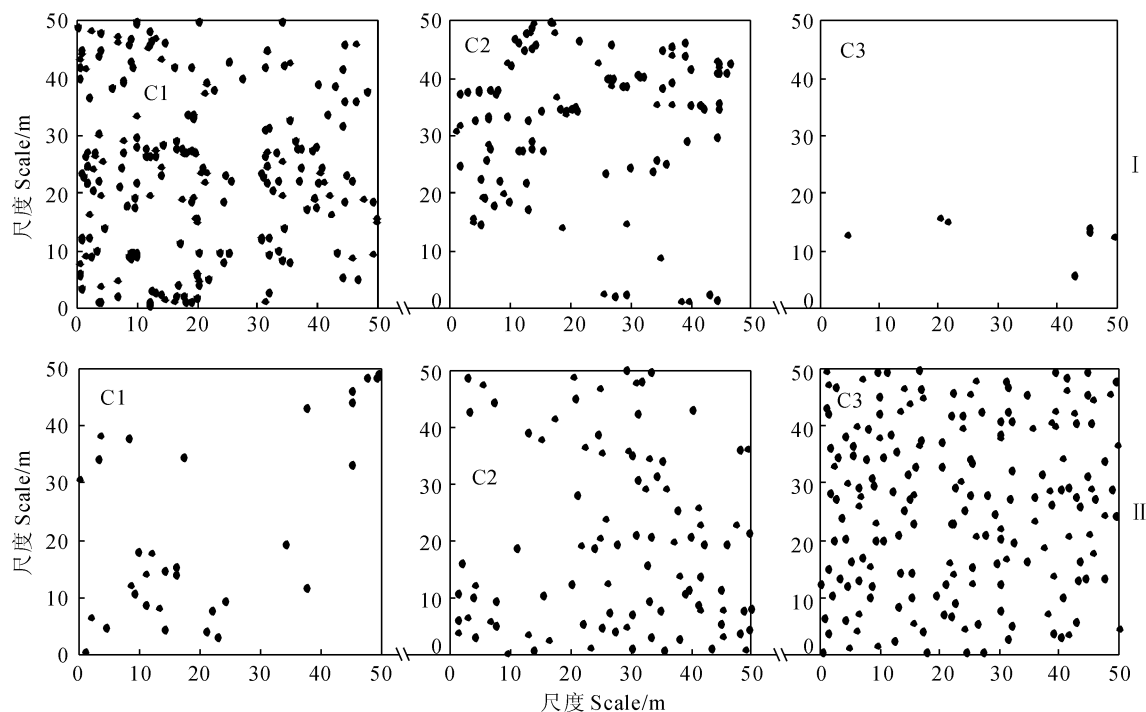


图 2 白桦(Ⅰ)和华北落叶松(Ⅱ)在 3 个不同演替阶段的群落空间分布

Fig. 2 Spatial distribution of *B. platyphylla*(Ⅰ) and *L. principis-rupprechtii*(Ⅱ) in 3 communities

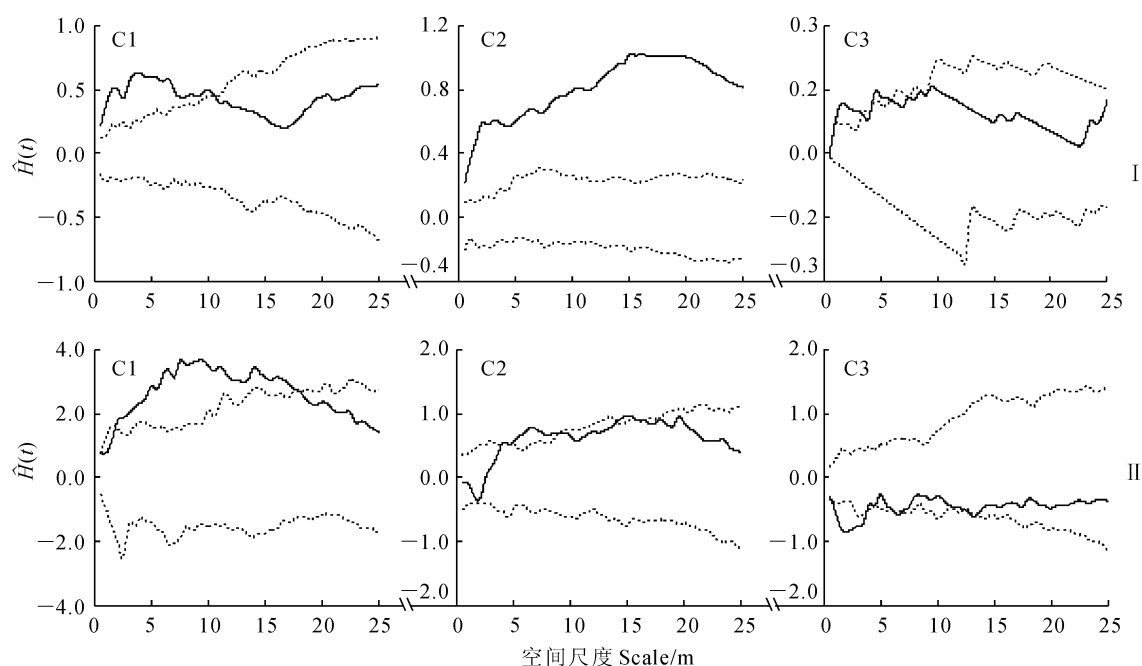


图 3 白桦(Ⅰ)和华北落叶松(Ⅱ)在 3 个不同演替阶段的群落空间分布格局

Fig. 3 Spatial patterns of *B. platyphylla*(Ⅰ) and *L. principis-rupprechtii*(Ⅱ) in 3 communities

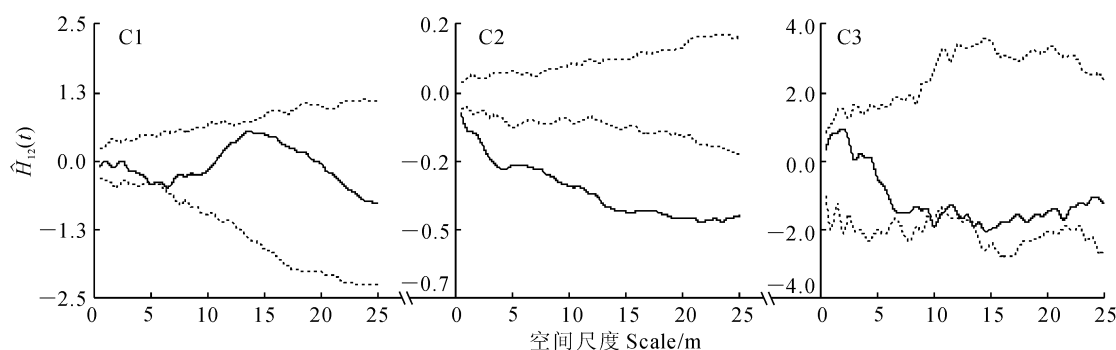


图4 白桦和华北落叶松在3个不同演替阶段群落中的种间关系

Fig. 4 Spatial associations between *B. platyphylla* and *L. principis-rupprechtii* in 3 communities

5~10 m 尺度上呈集群分布,小于5 m、大于10 m 尺度上趋向于随机分布。群落C3中,白桦种群在0~5 m 尺度上呈集群分布,而在大于5 m 尺度上呈随机分布;华北落叶松种群在0~5 m 尺度上呈均匀分布,大于5 m 尺度则趋向于随机分布。

从演替系列上看,白桦单优群落演替为华北落叶松单优群落,即C1→C2→C3,白桦种群由集群分布趋向于随机分布,而华北落叶松种群由集群分布趋向于随机分布,小尺度上表现为由随机分布趋向于均匀分布。

2.4 白桦和华北落叶松的种间关系分析

白桦和华北落叶松在太岳山针阔混交林各群落中的种间关系分析结果见图4。由图4可知,群落C1中,白桦和华北落叶松的种间关系在0~25 m 尺度下均表现为无显著相关;群落C2中,二者在所有尺度呈显著负相关。在群落C3中,二者在所有尺度趋向于无显著相关。

3 讨论

演替是生态系统最常见的自然现象之一,演替理论是合理经营、有效利用自然资源以及改造、恢复与重建退化生态系统的重要理论基础^[23]。演替不仅是生态系统在时间序列上的替代过程,也是生态系统在空间上的动态演变。格局是演替的主要空间属性,它与生态演替过程存在着密切联系,Greig-Smith 认为种群空间格局分析是研究群落演替的重要手段^[3]。植物种群空间分布格局是指种群个体在植物群落中的空间分布,它是种群自身特性、种间关系及环境条件综合作用的结果,也是影响种群发展的重要因素^[21,24]。

从本实验以空间代替时间构建的太岳山白桦林-华北落叶松的演替系列来看,群落C1是白桦单优群落,为演替的起始阶段,以幼苗和幼树等(4龄

级以下)为主,数量多,密度大,在10 m 尺度以内为集群分布,说明白桦种群形成的斑块直径约在10 m 左右;华北落叶松是次优势种,主要是幼苗和幼树出现在白桦群落中,因而华北落叶松在小尺度上呈集群分布,在大尺度上由于数量较少,整体呈随机分布;从群落C1→C2→C3,华北落叶松优势龄级逐渐增大,由于起始密度大,竞争光照、水分等资源导致自疏效应加剧,华北落叶松种群分布格局由集群分布逐渐转变为随机分布,自疏作用不仅降低了种内竞争,同时为林下更新苗提供了空间和光照,为华北落叶松的侵入创造了有利的生存条件。在群落C3中,0~5 m 小尺度上竞争更为激烈,表现为均匀分布。已有研究表明在单一树种的样地中,随着树龄增大,种内竞争导致了种群的分布格局逐渐趋向于均匀分布,这种集群强度的降低有利于保障存活个体获取足够的环境资源,是种群的一种生存策略和适应机制^[18,25-28]。

从群落C1→C2→C3反映的是白桦单优群落被华北落叶松侵入成功,并逐渐演替为华北落叶松单优群落的过程。在此过程中,由于林下幼苗和幼树的作用,华北落叶松种群由C1中0.5~15.5 m 尺度集群分布,发展壮大为群落C2中呈现集群分布,至群落C3阶段在所能测定的尺度内呈随机分布。与此同时,由于华北落叶松种群的侵入和壮大,白桦个体数量减少,它的分布格局由C1演替初期的大斑块逐步破碎化为白桦—华北落叶松共优阶段(C2),至C3华北落叶松单优群落阶段,仅剩几颗树龄较大的成年白桦呈零星分布,因此群落C3中白桦空间格局呈随机分布,说明随着龄级的增大,种群个体因对光照、水分和土壤养分等有限资源的争夺加剧,致使种群产生自疏效应,个体数量减少,聚集程度不断减弱,最终表现为随机分布格局^[29]。

这一演替过程其实质是白桦和华北落叶松的个

体数量、斑块大小彼消此长的一个竞争过程,演替的结果和二者的竞争能力相关。点格局的空间关联分析结果是种群空间关系的表象,正负关联特征可能是物种间相互作用结果,也可能是物种生境趋同或趋异的表现。从群落 C1→C2→C3 演替路线,在演替的起始阶段群落 C1,白桦和华北落叶松的种间关系不明显,至 C2 白桦和华北落叶松共优阶段,二者呈现显著负相关,至 C3 华北落叶松单优群落阶段,二者关系不明显。

本研究区白桦和华北落叶松群落的环境和气候

条件基本一致,而群落处于不同的发展阶段,结构存在明显差异。因此,采用空间差异代替时间变化的方法,根据不同的发展阶段设样,分析格局动态变化。格局变化的驱动力随着演替路径不同而有所差异。从白桦林单优群落演替至华北落叶松单优群落,白桦林格局变化的驱动力主要来自于种内竞争引起的自疏现象和华北落叶松侵入扩散而形成的种间关系,二者种间关系的变化来自于群落剩余资源驱动下的种内种间竞争。

参考文献:

- [1] WANG X T(王鑫厅),WANG W(王 炜),LIANG C ZH(梁存柱). Changes in the population spatial distribution pattern of *Leymus chinensis* in degraded steppe community during restorative succession in Inner Mongolia,China[J]. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报),2009,**33**(1):63—70(in Chinese).
- [2] WANG X T(王鑫厅),HOU Y L(侯亚丽),LIU F(刘 芳),*et al.* Point pattern analysis of dominant populations in a degraded community in *Leymus chinensis*+*Stipa grandis* steppe in Inner Mongolia,China[J]. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报),2011,**35**(12):1 281—1 289(in Chinese).
- [3] GREIG-SMITH P. The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of plant communities[J]. *Annals of Botany*, 1952,**16**(2):293—316.
- [4] YANG H X(杨洪晓),ZHANG J T(张金屯),WU B(吴 波),*et al.* Point pattern analysis of *Artemisia ordosica* population in the Mu Us Sandy Land[J]. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报),2006,**30**(4):563—570(in Chinese).
- [5] ZHANG Q D(张钦弟),BI R CH(毕润成),ZHANG J T(张金屯),*et al.* Dynamic analysis on spatial pattern of dominant tree species of cold-temperate coniferous forest in the succession process in the Pangquangou Nature Reserve[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2012,**32**(18):5 713—5 720(in Chinese).
- [6] LI H D(李海东),SHEN W SH(沈渭寿),FANG Y(方 颖),*et al.* Point pattern analysis of several psammophyte populations in the riparian ecotone in the middle reaches of Yarlung Zangbo River of Tibet,China[J]. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报),2011,**35**(8): 834—843(in Chinese).
- [7] YANG H(杨 慧),LOU A R(娄安如),GAO Y J(高益军),*et al.* Life history characteristics and spatial distribution of the betula platyphylla population in the Dongling Mountain Region,Beijing,China[J]. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报),2007,**31**(2):271—282(in Chinese).
- [8] DU ZH(杜 志),KANG X G(亢新刚),MENG J H(孟京辉),*et al.* Spatial distribution patterns and associations of dominant tree species in poplar-birch secondary forest stand in Changbai Mountains[J]. *Journal of Northeast Forestry University* (东北林业大学学报),2013, **41**(4):36—42(in Chinese).
- [9] HAO ZH Q(郝占庆),ZHANG J(张 健),LI B H(李步杭),*et al.* Natural secondary poplar birch forest in Changbai Mountain:species composition and community structure[J]. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报),2008,**32**(2):251—261(in Chinese).
- [10] HU E CH(胡尔查),WANG X J(王晓江),ZHANG W J(张文军),*et al.* Age structure and point pattern of *Butula platyphylla* in Wulashan Natural Reserve of Inner Mongolia[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报),2013,**33**(9):2 867—2 876(in Chinese).
- [11] ZHANG J T(张金屯),MENG D P(孟东平). Spatial pattern analysis of individuals in different age-classes of *Larix principis-rupprechtii* in Luya mountain reserve,Shanxi,China[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报),2004,**24**(1):35—40(in Chinese).
- [12] SHI ZH J(时忠杰),WANG Y H(王彦辉),XIONG W(熊 伟),*et al.* The spatial heterogeneity of throughfall under the *Larix principis-rupprechtii* single tree's canopy[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报),2006,**26**(9):2 877—2 885(in Chinese).

- [13] DONG M Y(董满宇),JIANG Y(江 源),WANG M CH(王明昌),*et al.* Seasonal variations in the stems of *Larix principis-rupprechtii* at the treeline of the Luya Mountains[J]. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报),2012,**32**(23):7 430—7 439(in Chinese).
- [14] MO F(莫 菲),YU P T(于澎涛),WANG Y H(王彦辉),*et al.* The water-holding capacity of litter layers in the forests of *Larix principis-rupprechtii* and *Betula albo-sinensis* in Liupan Mountain and their rainfall interception process[J]. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报),2009,**29**(6):2 868—2 876(in Chinese).
- [15] ZHANG Q D(张钦弟). Quantitative ecology of *Larix principis-rupprechtii* forest in the Pangquangou Nature Reserve[D]. Beijing:Beijing Normal University,2011.
- [16] WANG Y L(王祎玲),ZHANG Q D(张钦弟),HAO X J(郝晓杰),*et al.* Structure and spatial distribution of *Acer ginnala* population in Qiliyu,Shanxi[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*(西北植物学报),2012,**32**(5):1 027—1 035(in Chinese).
- [17] GAO L X(高利霞),BI R CH(毕润成),YAN M(闫 明). Species abundance distribution patterns of *Pinus tabulaeformis* forest in Huoshan Mountain of Shanxi Province,China[J]. *Acta Phytoecologica Sinica*(植物生态学报),2011,**35**(12):1 256—1 270(in Chinese).
- [18] LI L(李立),CHEN J H(陈建华),REN H B(任海宝),*et al.* Spatial patterns of *Castanopsis eyrei* and *Schima superba* in mid-subtropical broadleaved evergreen forest in Gutianshan National Reserve,China[J]. *Acta Phytoecologica Sinica*(植物生态学报),2010,**34**(3):41—252(in Chinese).
- [19] LI L(李 林),WEI SHI G(魏识广),HUANG ZH L(黄忠良),*et al.* Regenerative condition and analysis of spatial distribution pattern of two relic plants in Mao'ershan Mountain,China[J]. *Acta Phytoecologica Sinica*(植物生态学报),2012,**36**(2):144—150(in Chinese).
- [20] WEI X Z(魏新增),HUANG H D(黄汉东),JIANG M X(江明喜),*et al.* Quantitative characteristics and spatial distribution patterns of *Euptelea pleiospermum* populations in Riparian Zones of the Shengnongjia Area,Central China[J]. *Acta Phytoecologica Sinica*(植物生态学报),2008,**32**(4):825—837(in Chinese).
- [21] TANG M P(汤孟平),ZHOU G M(周国模),SHI Y J(施拥军),*et al.* Study of dominant plant populations and their spatial patterns in evergreen broadleaved forest in Tianmu Mountain,China[J]. *Acta Phytoecologica Sinica*(植物生态学报),2006,**30**(5):743—752(in Chinese).
- [22] ZHANG J T(张金屯). Analysis of spatial point pattern for plant species[J]. *Acta Phytoecologica Sinica*(植物生态学报),1998,**22**(4):344—349(in Chinese).
- [26] WANG B Y(王本洋),YU SH X(余世孝),WANG Y F(王永繁). Fractal analysis of the dynamics of population patterns during vegetation succession[J]. *Acta Phytoecologica Sinica*(植物生态学报),2006,**30**(6):924—930(in Chinese).
- [23] SUZÁN-AZPIRI H,ENRÍQUEZ-PEÑA G,MALDA-BARRERA G. Population structure of the Mexican Baldcypress (*Taxodium mucronatum* Ten.) in Queretaro,Mexico[J]. *Forest Ecology and Management*,2007,**242**(2/3):243—249.
- [24] HUBBELL S P. Neutral theory and the evolution of ecological equivalence[J]. *Ecology*,2006,**87**(6):1 387—1 398.
- [25] NANAMI S,KAWAGUCHI H,YAMAKURA T. Spatial pattern formation and relative importance of intra-and interspecific competition in codominant tree species,*Podocarpus nagi* and *Neolitsea aciculate*[J]. *Ecological Research*,2011,**26**(1):37—46.
- [26] KENKEL N C. Pattern of self-thinning in Jack pine;testing the random mortality hypothesis[J]. *Ecology*,1988,**69**(4):1 017—1 024.
- [27] KENKEL N C,HENDRIE M L,BELLA I E. A long-term study of *Pinus banksiana* population dynamics[J]. *Journal of Vegetation Science*,1997,**8**(2):241—254.
- [28] ZHANG J(张 健),HAO ZH J(郝占庆),SONG B(宋 波),*et al.* Spatial distribution patterns and associations of *Pinus koraiensis* and *Tilia amurensis* in broadleaved Korean pine mixed forest in Changbai Mountains[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*(应用生态学报),2007,**18**(8):1 681—1 687(in Chinese).
- [29] LIU T(刘 彤),ZHAO X J(赵新俊),CUI Y H(崔运河),*et al.* Spatial associations and patterns of *Arabidopsis thaliana* and its adjacent species in the middle part of northern Tianshan Mountain[J]. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报),2008,**28**(4):1 842—1 849(in Chinese).