

DOI:10.12171/j.1000-1522.20190305

## 紫椴次生林枯立木与活立木数量及空间结构特征分析

刘月 许丽颖 王玉娇 于江波 杨立学

(东北林业大学林学院, 黑龙江 哈尔滨 150040)

**摘要:**【目的】通过分析两种干扰模式(未择伐、择伐)下紫椴次生林中枯立木和活立木的数量及空间结构特征,探究林分生长状态、演替过程以及枯立木形成的主要原因,为紫椴次生林的生长、保护以及经营提供依据。【方法】分析活立木、枯立木物种组成、径级结构、高度级结构及空间结构。【结果】(1)在择伐林分中,紫椴和色木槭以及其他活立木占优势地位的树种在枯立木中也同样占优势地位,而未择伐林分中,紫椴在活立木和枯立木中占优势,但色木槭只在活立木中占优势,枯立木中并不多见。(2)两个林分中小径阶的活立木和枯立木均占优势,径阶结构均大致呈倒J型。两个林分活立木高度级结构大致呈左偏山峰状,而枯立木大致呈倒J型,小个体枯立木所占比例较大,因此可以分析出两个林分枯立木形成的主要原因是林木间竞争。(3)由空间结构参数三元分析可知,两个林分中呈随机分布、高度混交且占优势的活立木较多。而大多数枯立木处于随机分布、劣势状态,且周围林木均为其他树种或仅有1株为同树种。(4)通过枯立木结构参数四元分布可知,两个林分枯立木总体呈现随机分布,具有很强的种间混交,且大小分化很明显。四元分布能反映出该状态下的枯立木周围存在3~4株活立木。【结论】以上信息进一步说明林木种间竞争是该种林分枯立木形成的主要原因。该研究分析了2种紫椴次生林活立木及枯立木空间结构及数量特征,不仅可以探究该类型次生林枯立木形成的主要原因,也为其保护和经营提供了理论依据。

**关键词:** 紫椴次生林;活立木;枯立木;空间结构;择伐;种间竞争;三元分布;四元分布

**中图分类号:** S750;S792.36 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-1522(2020)06-0068-12

**引文格式:** 刘月,许丽颖,王玉娇,等.紫椴次生林枯立木与活立木数量及空间结构特征分析[J].北京林业大学学报,2020,42(6):68-79. Liu Yue, Xu Liying, Wang Yujiao, et al. Characteristics analysis of quantity and spatial structure of standing live and dead trees in *Tilia amurensis* secondary forest on the west slope of Zhangguangcailing, northeastern China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2020, 42(6): 68-79.

### Characteristics analysis of quantity and spatial structure of standing live and dead trees in *Tilia amurensis* secondary forest on the west slope of Zhangguangcailing, northeastern China

Liu Yue Xu Liying Wang Yujiao Yu Jiangbo Yang Lixue

(College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin150040, Heilongjiang, China)

**Abstract:** [Objective] The aim of this study was to provide a basis for the growth, protection and management of *Tilia amurensis* secondary forest by analyzing the quantity and spatial structure characteristics of standing live and dead trees and exploring the growth state, succession process and the main causes of standing dead trees under two disturbance modes (non-cutting and selective cutting). [Method] The research was conducted by analyzing the species composition, diameter structure, height structure and spatial structure of standing live and dead trees. [Result] (1) *Tilia amurensis*, *Acer mono*, as well as other dominant tree species in living trees also had a dominant position in dead trees in selective cutting stand, while only *Tilia amurensis* was dominate among the living trees and standing dead trees in

收稿日期: 2019-09-05 修回日期: 2020-04-10

基金项目: 国家重点研发计划项目(2017YFD0600606), 中央高校基本科研业务费专项(2572019CP16)。

第一作者: 刘月。主要研究方向: 森林经营。Email: 837370311@qq.com 地址: 150040 黑龙江省哈尔滨市和兴路26号东北林业大学林学院。

责任作者: 杨立学, 博士, 教授。主要研究方向: 森林培育, 森林经营。Email: ylx\_0813@163.com 地址: 同上。

本刊网址: <http://j.bjfu.edu.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

non-cutting stand, but *Acer mono* was only dominate in the living trees, and it was rare in dead standing trees. (2) The standing live and dead trees of the small diameter were dominant in all two stands, and the diameter distribution was roughly inverted J type. The height class distribution of living trees was roughly left-skewed distribution in two stands, while the standing dead trees were inverted J type, meanwhile, the small standing dead trees accounted for a large proportion. Therefore, it could be analyzed that the main reason for the formation of dead trees in the two stands was the competition among trees. (3) The trivariate distribution of spatial structure parameters had shown that there were more dominant living trees, which were randomly distributed, highly mixed and dominant in two stands. Whereas, most of the standing dead trees were randomly distributed, in disadvantaged state, and the surrounding trees were all other tree species or only one was the same tree species. (4) The quadrivariate distribution of spatial structure parameters showed that the standing dead trees of the two stands were randomly distributed in general with good mixture of species and obvious size differentiation. There were three or four standing live trees around one standing dead trees in that state. [Conclusion] It further indicates that inter-species competition is the main reason for the formation of standing dead trees. This study analyzed the spatial structure and quantitative characteristics of standing live and dead trees in the secondary forest of *Tilia amurensis*. Therefore it is not only exploring the formation of dead standing trees in the secondary forest, but also provides a theoretical basis for its protection and management.

**Key words:** *Tilia amurensis* secondary forest; living tree; dead standing tree; spatial structure; selective cutting; interspecific competition; trivariate distribution; quadrivariate distribution

林分结构是指构成林分的林木结构和功能<sup>[1]</sup>,反映了林木之间的相互关系,在森林生态系统中发挥着重要作用<sup>[2-3]</sup>。林分结构由各种生物和非生物因素决定,受到物种组成特征、气候、土壤和干扰等影响,表征森林的动态变化和持续变化的特征<sup>[4-5]</sup>。林分结构包括林分的空间结构和非空间结构。非空间结构不仅可以用来表达林分的平均特征,也可以度量林木的生长。林木生长一般包含胸径和树高两个方面,这两个重要的变量很大程度上也取决于林分的立地质量<sup>[6]</sup>。空间结构是指林内林木在垂直或水平方向上的分布及其属性在空间上的排列方式<sup>[7]</sup>。它对林木生长和林分稳定有着重要的影响,同时与林分发展前景以及经营方式密切相关。而次生林很难靠自然演替过程去实现林分结构的自身优化,虽然在林分生长的过程中会出现自然稀疏的现象,这可能会适度降低林分密度,但这并不会解决林分结构的问题。这些结构问题不仅限制了林木的材积生长甚至容易引起火灾、病虫害等森林隐患<sup>[8-9]</sup>,因此对天然次生林林分进行优化是十分重要的任务。林木个体生长发育和存活不仅取决于自身的特性,而且取决于林木对环境资源的利用能力以及林木间相互作用。林木间的相互作用影响着林木的生长、形态和存活<sup>[10-11]</sup>。林分演替更新过程及生态学机制综合作用导致林木在各个发育阶段均出现死亡的现象<sup>[12]</sup>,因此活立木和枯立木物种组成、径级结构、空间结构可反映林分生长状态和所处的演替阶段。

枯立木是健康森林生态系统的重要组成部分,也是影响森林物种多样性的一个关键因素<sup>[13]</sup>,在北方天然次生林中生物量所占比例为地上木本植物的25%<sup>[14]</sup>。它们不但为野生动物等提供栖息地,而且在养分循环中起着不可或缺的作用,例如水分和养分储存<sup>[15]</sup>、碳储存<sup>[16]</sup>,林木再生的种子床<sup>[17-18]</sup>,并且作为数千真菌<sup>[19]</sup>、苔藓植物<sup>[20]</sup>、地衣<sup>[21]</sup>和甲虫<sup>[22]</sup>的栖息地和食物来源<sup>[23]</sup>。在一些国家(如德国、瑞士、荷兰),枯立木受到长期监测,已经成为可持续森林经营管理的指标之一。近年来对枯立木的研究主要集中在枯立木多样性和数量,以及枯木对腐木物种生态的影响等方面<sup>[24-26]</sup>,同时还提出了一些对于枯立木管理的建议,即保留一定的枯立木数量及质量(大小、位置、树种等)。虽然很多研究建议增加枯立木数量和/或枯立木多样性<sup>[27]</sup>,但是很少提及实现枯立木空间结构以及在林分管理中的作用。

紫椴(*Tilia amurensis*)是椴树科(Tiliaceae)椴树属的落叶阔叶乔木,是东北植被区阔叶红松(*Pinus koraiensis*)混交林群落的主要伴生种,为国家II级保护植物<sup>[28]</sup>。作为东北地区重要的造林树种和蜜源植物,其生态价值和经济价值都十分显著。由于紫椴苗期出现匍匐现象,致使紫椴人工更新十分困难,加之长期以来过量采伐和轻视经营抚育,导致野生紫椴种群的数量和质量逐年下降,蓄积大幅减少<sup>[29]</sup>。目前对紫椴种群的研究更趋向于树种竞争、空间分布格局等<sup>[29-32]</sup>,而对于紫椴天然次生林中活立木及

枯立木的结构特征鲜有报道。本研究运用空间结构参数的三元分布及四元分布对2个不同干扰类型(择伐和未择伐)紫椴次生林中活立木与枯立木的树种组成、径阶结构、树高级结构及空间结构特征进行分析,既分析不同干扰类型下紫椴次生林空间结构特征,同时也对枯立木形成的主要原因进行探讨,为该地区紫椴次生林的恢复、保护以及林分结构的调整提供理论依据,对制定合理的经营方案具有重大的理论和现实的意义。

## 1 研究区概况及样地经营历史

### 1.1 研究区概况

研究区位于黑龙江省尚志市国有林场管理局小九林场(45°11'~45°25'N, 127°38'~127°51'E)。林场内天然林面积为1.0万hm<sup>2</sup>,总蓄积为90.9万m<sup>3</sup>,软阔叶次生林面积为0.7万hm<sup>2</sup>,蓄积为62.5万m<sup>3</sup>,珍贵硬阔叶次生林面积为0.1万hm<sup>2</sup>,蓄积量为10.6万m<sup>3</sup>。20世纪90年代,以木材生产为目标,对一定面积的天然林进行择伐经营,但采伐强度较弱,还有一定面积的天然林采取封山育林措施,保证不受人为干扰。因此,该区最常见的林分类型为择伐经营和未择伐两种干扰类型的天然次生林。其中该区属长白山山系张广才岭西坡,地形为典型山区地貌,海拔介于200~832m,地势起伏较大。属大陆性中温带季风气候,全年平均气温2.3℃,年降水量550~740mm。该区顶级植被为红松阔叶混交林,经多次采伐,逐渐形成天然阔叶次生林。主要乔木树种有紫椴、色木槭(*Acer mono*)、糠椴(*Tilia mandshurica*)、青楷槭(*Acer tegmentosum*)、白桦(*Betula platyphylla*)、黑桦(*B. davurica*)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*)、黄菠萝(*Phellodendron amurense*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、青杨(*Populus cathayana*)、山杨(*P. davidiana*)、枫桦(*Betula costata*)等。灌木有平榛(*Corylus heterophylla*)、暴马丁香(*Syringa reticulata*)、忍冬(*Lonicera japonica*)、绣线菊(*Spiraea salicifolia*),草本植物有苔草(*Carex siderosricta*)、掌

叶铁线蕨(*Adiantum pedatum*)、蚊子草(*Filipendula palmata*)、白花碎米荠(*Cardamine leucantha*)、旱芹(*Apium graveolens*)为主。

### 1.2 样地概况及经营历史

选择同一林班内林龄、海拔、坡向、坡度相似的紫椴混交林,设立2块固定样地。第1块样地(未择伐林分)为100m×80m,内有大量灌木,平均高度为1.65m,平均盖度为41.5%。由于山脚下均为农业用地,交通极不方便,未发现任何放牧及采伐活动痕迹。并且根据林场提供的经营资料记载,自建场以来未对林分采取任何经营措施。对胸径较大的林木进行年轮分析,其树龄大致在100年生以上。第2块样地(择伐林分)同为100m×80m,灌木较第1块样地密度小,但种类更多,平均高度为0.69m,平均盖度为19.3%。在林分中分布一定数量的软枣猕猴桃(*Actinidia arguta*)等藤本植物。该林班于1999年经历过1次择伐,其蓄积择伐强度约为10%,主要采伐的树种为大径阶的紫椴和色木槭,经营目标是木材生产。我们在调查数据时采用相邻网格调查法,将每块样地划分为20个20m×20m的小样方。以小样方为调查单位,对每棵胸径≥5cm的林木进行测量,记录其树种名称、胸径、树高、冠幅、枝下高及相对坐标值,基本概况见表1。为避免边缘效应,设置5m的缓冲区。在进行空间参数的计算时,缓冲区内林木不可做为对象木,只做相邻木。

## 2 数据分析

### 2.1 径阶分布

将两个林分中的林木胸径以2cm为径阶进行划分,然后计算不同径阶内林木的株数,应用Sigmaplot12.5建立株数-直径分布曲线图,分析林分的直径结构分布情况。

### 2.2 相对多度及相对显著度

乔木树种的相对多度=(该树种在林分内的株数/林分内所有树种的株数总和)×100%

乔木树种的相对显著度=(该树种断面积总和/所有树种断面积总和)×100%

表1 标准地基本概况

Tab. 1 General condition of sample plots

样地编号 Sample plot No.	坡度 Slope degree/(°)	坡向 Slope aspect	平均海拔 Average altitude/m	郁闭度 Crown density	断面积/(m <sup>2</sup> ·hm <sup>-2</sup> ) Basal area/(m <sup>2</sup> ·ha <sup>-1</sup> )	林分平均胸径 Mean stand DBH/cm	林分密度/(株·hm <sup>-2</sup> ) Stand density/(plant·ha <sup>-1</sup> )	树种组成 Tree species composition
1	27	西南 Southwest	378	0.80	30.4	15.1	1 291	3紫2色1蒙1白 3杂
2	24	西南 Southwest	420	0.84	29.8	14.7	1 235	4色3紫1糠1青 1杂

注:紫为紫椴;色为色木槭;蒙为蒙古栎;白为白桦;糠为糠椴;青为青楷槭;杂为其他树种。Notes:紫, *Tilia amurense*; 色, *Acer mono*; 蒙, *Quercus mongolica*; 白, *Betula platyphylla*; 糠, *Tilia mandshurica*; 青, *Acer tegmentosum*; 杂, other tree species.

### 2.3 空间结构参数

运用空间结构分析程序 Winkelmass1.0 计算样地内林木的空间结构参数角尺度、混交度、大小比数及活立木比<sup>[33]</sup>。计算公式见表 2, 各参数的数值及意义见表 3。

### 2.4 空间参数的三元分布及四元分布

3 个结构参数属于离散型随机变量, 每个结构参数有 5 种可能取值, 因此三者联合概率分布应有 125 个组合, 得到 3 个结构参数频率值(在一个结构参数组合的林木株数分布频率)的三元分布图。而对 4 个空间结构参数进行交叉分类, 具有 625 个不同结构组合, 得到 4 个结构参数的相对频率分布, 即为结构参数的四元分布<sup>[34]</sup>。本文采用三元分布对两个林分枯立木和活立木进行分析, 对比两个林分枯

立木及活立木的空间结构, 进而利用四元分布对枯立木进行分析, 揭示枯立木形成原因。

以往的研究表明, 森林空间格局的发展过程是从聚集到随机分布, 树木的随机分布一般是最合理的水平格局<sup>[35-36]</sup>。同样样地的混交度越大, 其结构就越好, 优势树木在样地中的比例就越高, 林分质量也就越好<sup>[37-38]</sup>。因此空间结构参数的三元分布联合的最佳微观结构<sup>[39-40]</sup>为 MWU[1.00, 0.50, 0.00], 林分处在最佳微观结构的林木越多, 其林分质量越高<sup>[39]</sup>。对比而来我们认为较差微观结构一般为 MWU[0.00, 0.00 和 1.00, 1.00], 林分经营对于微观结构的改变一般是增加林分最佳微观结构的林木, 减少林分较差微观结构的林木, 整体提高林分质量。

表 2 空间结构参数

Tab. 2 Spatial structure parameters

参数 Parameter	公式 Formula	备注 Remark
混交度 Mingling	$M_i = \frac{1}{n} \sum_j V_{ij}$	当参照树 <i>i</i> 与第 <i>j</i> 株相邻木非同种时, $V_{ij}$ 取值为1; 否则取值为0 The value of $V_{ij}$ is 1 when the reference tree <i>i</i> is not the same species as that of the adjacent trees of strain <i>j</i> ; otherwise, the value is 0
角尺度 Uniform angle index	$M_i = \frac{1}{n} \sum_j Z_{ij}$	当第 <i>i</i> 个角 <i>a</i> 小于标准角 $a_0$ 时, $Z_{ij}$ 取值为1; 否则取值为0 When the first angle <i>a</i> is smaller than the standard $a_0$ , the $Z_{ij}$ value is 1; otherwise, the value is 0
大小比数 Neighbourhood comparison	$U_i = \frac{1}{n} \sum_j K_{ij}$	当相邻木 <i>j</i> 比参照树 <i>i</i> 小, $K_{ij}$ 取值为0; 否则取值为1 When the adjacent tree <i>j</i> is smaller than the reference tree <i>i</i> , the value of $K_{ij}$ is 0; otherwise, the value is 1
活立木比 Living tree ratio	$L_i = \frac{1}{4} \sum_{j=1}^4 l_{ij}$	当相邻木 <i>j</i> 为枯立木时, $l_{ij}$ 取值为0; 否则取值为1 When the adjacent tree <i>j</i> is standing dead tree, the value of $l_{ij}$ is 0; otherwise it's 1

表 3 角尺度、混交度、大小比数和活立木比各参数的数值及意义

Tab. 3 Specific values and meanings of uniform angle index, mingling, dominance and living tree ratio

角尺度 Uniform angle index		混交度 Mingling		大小比数 Neighbourhood comparison		活立木比 Living tree ratio	
参数值 Parameter value	意义 Meaning	参数值 Parameter value	意义 Meaning	参数值 Parameter value	意义 Meaning	参数值 Parameter value	意义 Meaning
$W = 0.00$	非常均匀分布 Very regular distribution	$M = 0.00$	无混交 No mixture	$U = 0.00$	优势状态 Predominant state	$L = 0.00$	参照树周围4株相邻木无活立木 4 adjacent trees around the reference tree without living trees
$W = 0.25$	均匀分布 Regular distribution	$M = 0.25$	低混交 Low mixture	$U = 0.25$	亚优势状态 Subdominant state	$L = 0.25$	参照树周围4株相邻木有1株活立木 There is 1 living tree among 4 adjacent trees around the reference tree
$W = 0.50$	随机分布 Random distribution	$M = 0.50$	中度混交 Medium mixture	$U = 0.50$	中庸状态 Medium state	$L = 0.50$	参照树周围4株相邻木有2株活立木 There are 2 living trees among 4 adjacent trees around the reference tree
$W = 0.75$	团状分布 Clumped distribution	$M = 0.75$	高度混交 High mixture	$U = 0.75$	中庸向劣势过渡状态 From medium to disadvantaged state	$L = 0.75$	参照树周围4株相邻木有3株活立木 There are 3 living trees among 4 adjacent trees around the reference tree
$W = 1.00$	聚集分布 Very clumped distribution	$M = 1.00$	极强混交 Complete mixture	$U = 1.00$	劣势状态 Absolutely disadvantaged state	$L = 1.00$	参照树周围4株相邻木有4株活立木 There are 4 living trees among 4 adjacent trees around the reference tree



## 2.5 数据处理与分析

本文利用林分空间结构分析软件(Winkelmass 1.0)计算林木空间结构参数(W、M、U和L),利用Excel的数据透视表计算核心区林木分布(一元、二元、三元及四元分布)相对频率,并采用Origin 9.5b进行绘图。

## 3 结果与分析

### 3.1 活立木与枯立木树种组成

两样地枯立木数量相差不大,也未发现过多倒木,其中样地1枯立木株数密度为75株/hm<sup>2</sup>,平均胸径为7.514 cm,样地2枯立木株数密度为86株/hm<sup>2</sup>,

平均胸径为9.124 cm。紫椴在两个林分中无论是枯立木还是活立木在密度和胸高断面积均占很大比例,样地1紫椴枯立木相对多度与相对显著度分别为58.33%和43.91%,活立木相对多度与相对显著度分别为43.56%和42.47%。样地2紫椴枯立木相对多度与相对显著度分别为42.40%和25.84%,活立木相对多度与相对显著度分别为33.33%和29.86%。数量上,样地1的活立木,紫椴、色木槭、蒙古栎均占很大比例,密度均不小于70株/hm<sup>2</sup>(表4),枯立木中紫椴比例最大,其他树种密度均小于6株/hm<sup>2</sup>;但对于断面积,大叶榆和黄菠萝所占比例很大,其显著度分别为11.94%和10.8%。样地2的活立

表4 活立木及枯立木树种组成的数量特征

Tab. 4 Tree species attributes of living trees and dead standing trees

	样地1 Sample plot 1				样地2 Sample plot 2			
	树种 Tree species	密度/ (株·hm <sup>-2</sup> ) Density/ (plant·ha <sup>-1</sup> )	断面积/ (m <sup>2</sup> ·hm <sup>-2</sup> ) Basal area/ (m <sup>2</sup> ·ha <sup>-1</sup> )	平均胸径 Mean DBH/ cm	树种 Tree species	密度/ (株·hm <sup>-2</sup> ) Density/ (plant·ha <sup>-1</sup> )	断面积/ (m <sup>2</sup> ·hm <sup>-2</sup> ) Basal area/ (m <sup>2</sup> ·ha <sup>-1</sup> )	平均胸径 Mean DBH/ cm
活立木 Living tree	紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	529	10.089	15.781	色木槭 <i>Acer mono</i>	485	5.777	11.865
	色木槭 <i>Acer mono</i>	323	4.246	12.463	紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	311	7.148	17.721
	蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>	70	2.331	19.212	青楷槭 <i>Acer tegmentosum</i>	89	0.426	8.073
	黄菠萝 <i>Phellodendron amurense</i>	40	0.756	16.421	椴椴 <i>Tilia mandshurica</i>	75	1.718	17.531
	大叶榆 <i>Ulmus laevis</i>	38	0.947	17.732	白桦 <i>Betula platyphylla</i>	34	2.114	30.482
	白桦 <i>Betula platyphylla</i>	30	1.449	24.581	蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>	28	1.373	25.313
	其他 Others	187	3.921	16.961	枫桦 <i>Betula costata</i>	26	1.545	28.964
					其他 Others	98	2.260	18.685
枯立木 Dead standing tree	紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	44	0.232	8.644	色木槭 <i>Acer mono</i>	33	0.114	7.135
	大叶榆 <i>Ulmus laevis</i>	6	0.064	12.434	紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	29	0.193	9.123
	黄菠萝 <i>Phellodendron amurense</i>	5	0.064	13.043	青楷槭 <i>Acer tegmentosum</i>	5	0.012	6.234
	蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>	5	0.018	7.491	水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	4	0.043	12.423
	山槐 <i>Albizia kalkora</i>	5	0.026	9.321	白桦 <i>Betula platyphylla</i>	3	0.074	19.563
	山杨 <i>Populus davidiana</i>	5	0.016	6.974	枫桦 <i>Betula costata</i>	3	0.078	18.134
	白桦 <i>Betula platyphylla</i>	1	0.102	35.962	胡桃楸 <i>Juglans mandshurica</i>	3	0.006	6.426
	花曲柳 <i>Fraxinus rhynchophylla</i>	1	0.005	8.123	椴椴 <i>Tilia mandshurica</i>	3	0.007	6.595
	椴椴 <i>Tilia mandshurica</i>	1	0.005	8.123	蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>	3	0.095	21.764
	青楷槭 <i>Acer tegmentosum</i>	1	0.003	6.424	裂叶榆 <i>Ulmus laciniate</i>	1	0.007	9.575
					水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i>	1	0.006	9.264
					大叶榆 <i>Ulmus laevis</i>	1	0.086	11.312

木, 色木槭、紫椴、青楷槭、糠椴密度均不小于 75 株/ $\text{hm}^2$ , 枯立木中紫椴和色木槭比例最大, 其他树种密度均小于 5 株/ $\text{hm}^2$ ; 但对于断面积, 白桦和枫桦所占比例很大, 其显著度分别为 11.49% 和 12.07%。样地 1 活立木的主要树种(紫椴、色木槭、蒙古栎)平均胸径均小于 20 cm, 枯立木的主要树种平均胸径小于 13 cm, 个体较小的林木所占比例较大。样地 2 活立木的主要树种(紫椴、色木槭、青楷槭)平均胸径均小于 18 cm, 主要枯立木树种紫椴和色木槭平均胸径较小, 分别为 7.135 和 9.123 cm, 而枫桦和白桦平均胸径较大, 分别为 18.134 和 19.563 cm。

### 3.2 活立木与枯立木径阶结构特征

两个样地活立木径阶大致均呈倒 J 型分布(图 1)。由图 1 可以看出, 样地 1 的径阶分布范围是 5~47 cm, 活立木胸径主要分布在 5~11 cm, 占全部活立木的 40.0%, 其他径阶的活立木比例均小于 10.0%。样地 2 的径阶分布的幅度较样地 1 宽, 其分布范围是 5~49 cm, 活立木胸径主要分布在 5~11 cm, 占全部活立木的 43.7%, 同样其他活立木比例均小于 10.0%, 两个样地的林木均属于增长型结构。两个林分垂直结构分布也十分相似, 约有 43% 以上的活立木处在 7~13 m 范围内, 处在 13~15 m、15~17 m、17~19 m 3 个树高级的活立木比例均超过 10%, 其他树高级的活立木比例均小于 10%, 整体呈左偏单峰分布(图 2)。

样地 1 枯立木径阶呈单峰型分布(图 3), 即随着径阶的增大, 枯立木的株数呈先增多后减少的趋势, 其中胸径在 7~9 cm 的个体数量较多为 29 株, 占总

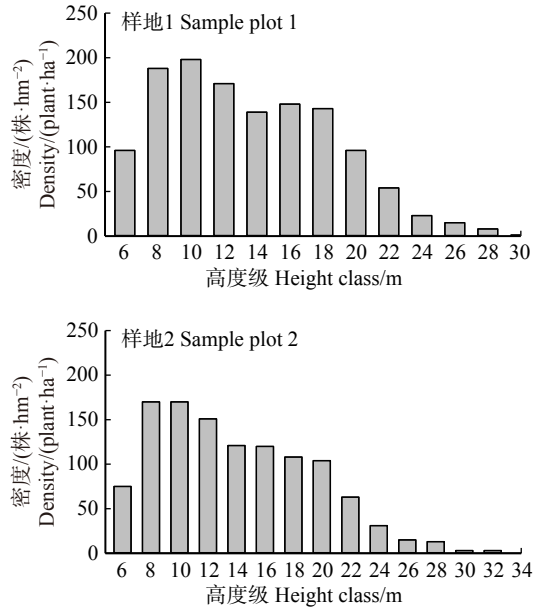


图 2 样地 1 和样地 2 活立木高度级分布

Fig. 2 Height class distribution of living trees in sample plot 1 and 2

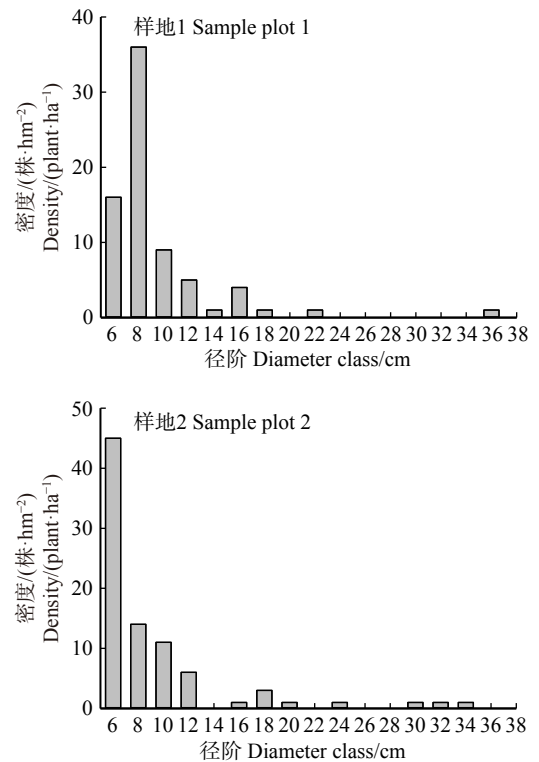


图 3 样地 1 和样地 2 枯立木径级分布

Fig. 3 Diameter class distribution of dead standing trees in sample plot 1 and 2

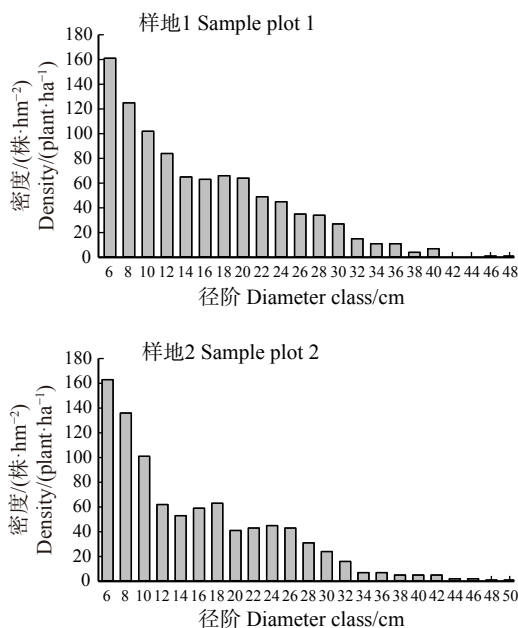


图 1 样地 1 和样地 2 活立木径级分布

Fig. 1 Diameter class distribution of living trees in sample plot 1 and 2

株数的 48.33%, 胸径在 5~7 cm, 占总株数的 21.67%, 胸径在 9~11 cm 和 11~13 cm 的分别占总株数的 11.67% 和 6.67%, 而胸径大于 13 cm 的只占总株数的 11.67%。样地 2 枯立木径阶分布大致呈倒“J”型, 枯立木株数随着径阶的增大急剧下降, 其中枯立木胸径为 5~7 cm 的个体数量最大为 36 株, 占总数的

52.17%，胸径为7~9 cm、9~11 cm和11~13 cm的枯立木株数相差不多，累计占总数的36.23%，而大于胸径13 cm的枯立木株数很少。从林分垂直结构看，样地1中，树高为3~9 m的枯立木株数占比为72.9%，11~13 m的比例为11.9%，其他树高级仅占15.2%，说明样地1绝大多数枯立木处在小于9 m的范围内，该林分的平均树高为13.0 m，因此绝大多数枯立木低于平均数高，位于林层的下部。样地2处在5~11 m的枯立木占73.9%，其他的均小于6%，与样地1相同，绝大多数枯立木低于平均树高13.5 m，处在林层下部(图4)。

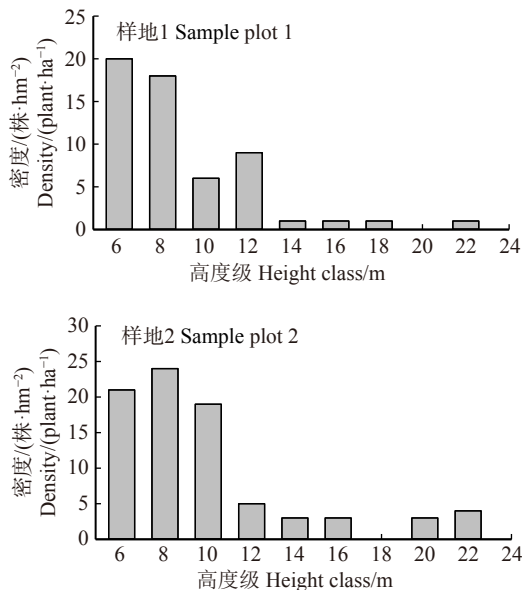


图4 样地1和样地2枯立木高度级分布

Fig. 4 Height class distribution of dead standing trees in sample plot 1 and 2

### 3.3 三元分布

#### 3.3.1 活立木三元分布

样地1中，角尺度-混交度-大小比数的125个关系组合中，活立木在98个空间结构参数的组合上有频率值，样地2中的活立木在87个空间结构参数的组合上存在频率值(图5)。两个林分林木空间分布存在一定规律，在保持大小比数与混交度不变的情况下，随着角尺度的变大，活立木分布频率值呈现先增大后减小的趋势，角尺度为0.5的林木株数最多，占两个林分活立木总株数的58%以上，由此可见两个林分活立木大多处于随机分布。在角尺度和大小比数保持不变的情况下，随着混交度的增加，林木株数也逐渐增加，混交度为1与0.75的林木株数均最大，占两个林分活立木总株数的50%以上，可见两个林分的活立木大多处于强混交状态。两个林分中各大小比数等级上的林木株数相差不多，两个林分各优势状态的林木株数差别不大。样地1的活

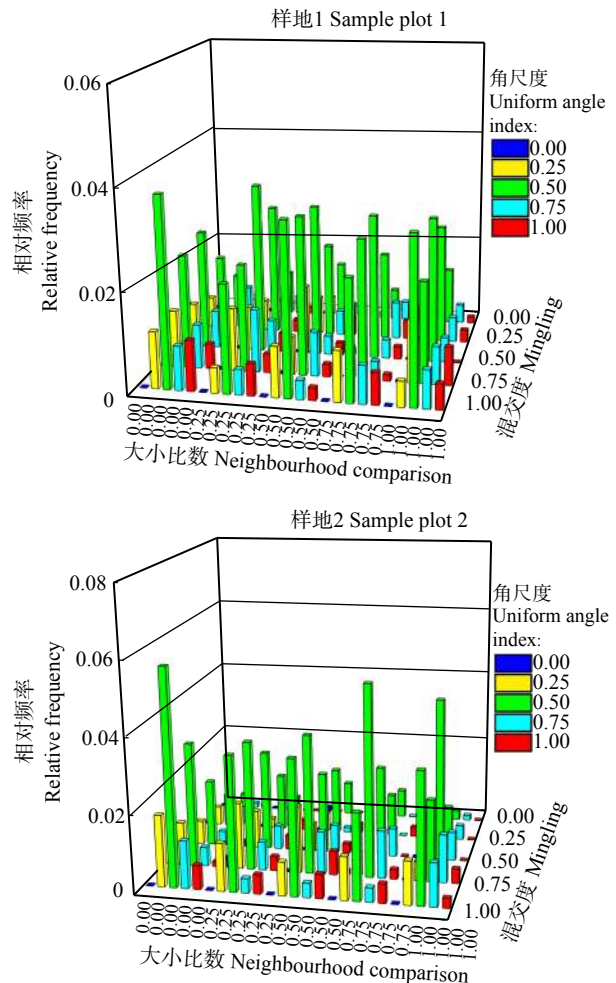


图5 样地1和样地2活立木空间结构参数的三元分布

Fig. 5 Trivariate distribution of spatial structure parameters of living trees in sample plot 1 and 2

立木处在结构参数组合为MWU[1.00, 0.50, 0.00]的株数比例最高为0.039。样地1中的活立木处在最佳微观结构MWU[1.00, 0.50, 0.00]分布频率值为0.039，较差微观结构的活立木处在MWU[0.00, 1.00和0.00, 1.00]的分布频率值为0.0013。样2的活立木处在结构参数组合为MWU[1.00, 0.50, 0.00]的株数比例最高为0.058。样地2中的活立木处在最佳微观结构MWU[1.00, 0.50, 0.00]分布频率值为0.058，较差微观结构的林木MWU[0.00, 1.00和0.00, 1.00]的分布频率值为0。

#### 3.3.2 枯立木三元分布

样地1中枯立木在34个空间结构参数的组合上有频率值，而样地2中的枯立木在39个空间结构参数的组合上存在频率值(图6)。两个林分的枯立木在保持大小比数与混交度不变的情况下，随着角尺度的变大，林木分布频率值呈现先增大后减小的趋势，角尺度为0.5的枯立木株数最多，占两个林分枯立木总株数的55%以上，由此可见两个林分枯立木大多随机分布。在角尺度和大小比数保持不变的

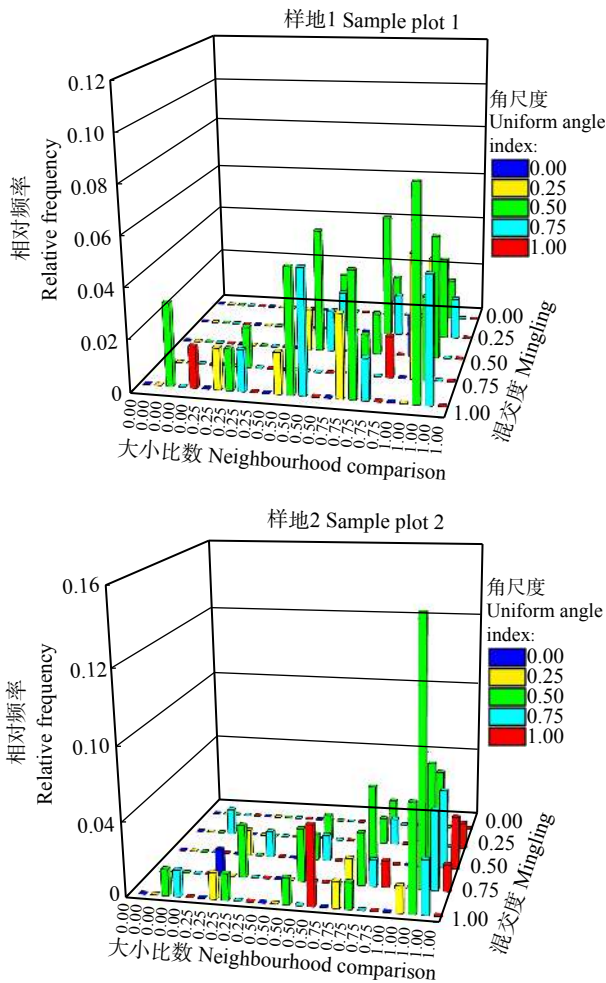


图 6 样地 1 和样地 2 枯立木空间结构参数的三元分布

Fig. 6 Trivariate distribution of spatial structure parameters of dead standing trees in sample plot 1 and 2

情况下,随着混交度的增加,林木株数也逐渐增加,样地 1 中混交度为 1 的枯立木株数最多,占林分总枯立木株数的 45.7%;样地 2 混交度为 0.75 的枯立木株数最多,占总枯立木株数的 34.8%,由此可见两个林分枯立木大多处于强混交状态,其周围多为其他树种。由图 6 可知,两个林分处在大小比数为 1 和 0.75 的林木较多,占总枯立木株数 40% 以上,因此两个林分劣势枯立木株数比例较大。样地 1 的枯立木处在结构参数组合为 MWU[1.00, 0.50, 1.00] 的株数比例最高为 0.085。样 2 的枯立木处在结构参数组合为 MWU[0.75, 0.50, 1.00] 的株数比例最高为 0.145。

### 3.3.3 枯立木四元分布

样地 1 中,角尺度-混交度-大小比数-活立木比的 125 个关系组合中,样地 1 中林木在 45 个空间结构参数的组合上有频率值(图 7),样地 2 中的林木在 39 个空间结构参数的组合上存在频率值(图 8)。在样地 1 中,相同活立木比和大小比数等级下,同一混交度下处在角尺度等于 0.5 的枯立木较多,大多枯

立木处于均匀分布,而在同一分布格局的枯立木大多混交度为 1,大多枯立木混交度较强。不同活立木比和大小比数等级下林木结构组合为 MW[1.00, 0.50] 林木株数比例较大,达到 23.73%;样地 2 中相同活立木比和大小比数等级下,同一混交度下处在角尺度等于 0.5 的枯立木较多,大多枯立木处在随机分布,而在同一分布格局的枯立木大多混交度为 1 和 0.75,大多枯立木混交度较强。不同活立木比和大小比数等级下林木结构组合为 MW[0.75, 0.50] 林木株数比例较大,达到 23.19%。样地 1 中最常见林木空间结构组合为 MWUL[1.00, 0.50, 1.00, 1.00], 频率值为 8.47%,其次是 MWUL[0.50, 0.50, 1.00, 1.00], 频率值为 5.08%。样地 2 中最常见林木空间结构组

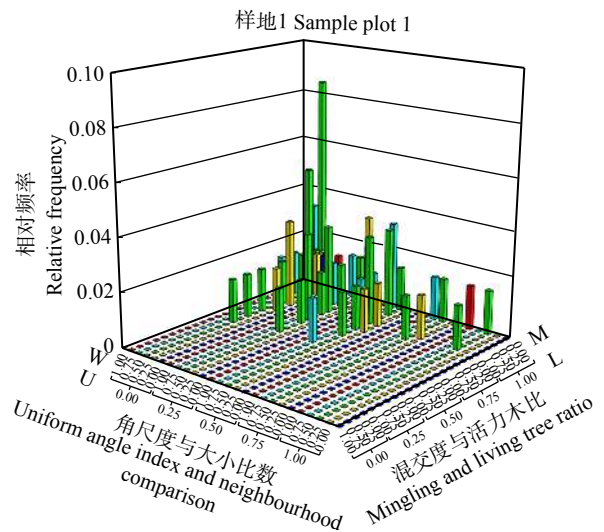


图 7 样地 1 中枯立木空间结构参数的四元分布

Fig. 7 Quadrivariate distribution of spatial structure parameters of dead standing trees in sample plot 1

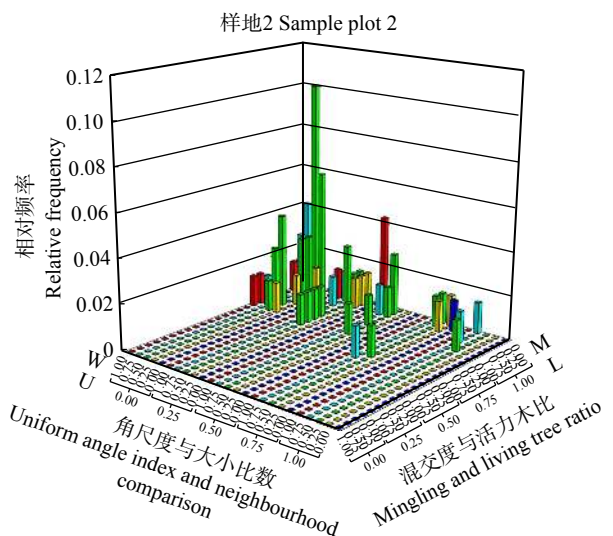


图 8 样地 2 中枯立木空间结构参数的四元分布

Fig. 8 Quadrivariate distribution of spatial structure parameters of dead standing trees in sample plot 2



合为 MWUL[0.75, 0.50, 1.00, 1.00], 频率值为 10.15%, 其次是 MWUL[1.00, 0.50, 1.00, 1.00], 频率值为 5.80%。

## 4 讨 论

在择伐林分中, 紫椴、色木槭和青楷槭活立木均占优势地位, 这 3 个树种的枯立木也同样占优势地位, 这是因为活立木的树种组成可以决定枯立木的树种组成<sup>[41]</sup>, 未择伐林分中, 紫椴、色木槭、蒙古栎占优势地位, 但枯立木只有紫椴占优势, 由于择伐经营对林分内环境的改变, 及色木槭和蒙古栎的生态位和生活史策略<sup>[42]</sup> 决定其在该类型林分中死亡率较低。与其他树种相比, 两个林分中活立木密度和断面积较高的树种, 枯立木中这些树种的密度和断面积也同样较高, 这不仅取决于这些物种自身特性, 而且与其演替过程中的地位和繁殖策略有关<sup>[43]</sup>。张广才岭林区原地带性顶极群落阔叶红松林的演替过程中一般林型变化包括: 演替初期为白桦山杨林, 演替中期为蒙古栎为主的硬阔叶混交林, 演替中后期为以紫椴和色木槭为主的硬阔叶混交林, 演替亚顶级为红松为主的针阔混交林<sup>[44]</sup>。在本研究中, 中生性树种紫椴和阴性树种色木槭在演替过程中逐渐占据优势地位, 形成紫椴次生林, 但其小个体林木也存在很强的种间竞争<sup>[32]</sup>, 因此在两个林分中紫椴和色木槭活立木及个体较小的枯立木均占优势地位。

林木的径阶分布可以反映出其生长状况和死亡格局<sup>[45]</sup>, 对枯立木和活立木径阶结构的研究能预测其演替方向, 揭示种群龄级变化。两个林分中的活立木的径阶主要集中于 < 11 cm, 总体呈倒“J”型分布, 即小径阶活立木在两个林分中占优势。活立木中小径阶个体多表明紫椴种群为增长型种群, 且更能够发挥存活和群体效应<sup>[43]</sup>, 有利于种群更新以及生物多样性的保护。紫椴次生林树龄组成较丰富, 研究区内林木树高差较大, 达 20 m 以上。林分水平上, 43% 以上的活立木处于 7~13 m, 树高集中分布在中高度级范围内, 整体呈左偏山峰状, 且树高分布规律连续, 可以看出不同树高的活立木对光的竞争非常激烈。未择伐林分枯立木整体径阶分布呈左偏山峰状, 48.33% 的枯立木处在径阶 7~9 cm, 择伐林分整体呈倒“J”型分布, 52.17% 的枯立木处在 5~9 cm, 同样小径阶的枯立木在两个林分均占优势, 这与前人研究结果类似<sup>[41,46]</sup>, 形成机制也大致相同, 紫椴次生林枯立木形成主要是小径阶个体比较脆弱而被抑制有关。枯立木的形成还与树高有关<sup>[47]</sup>, 未择伐林分约有 72.9% 的枯立木处于 3~9 m, 择伐林分处于 5~11 m 的占 73.9%, 且大部分树高都低于林分平均高, 位于林分的下层, 生长受到限制。在天然林中,

光照直接影响着林木的演替过程<sup>[48]</sup>。无论是枯立木的径级结构还是树高结构, 个体较小的林木占优势, 个体较大的林木与个体较小的林木存在不对称的光竞争<sup>[49-51]</sup>, 个体小的林木较脆弱, 由于个体大的林木的进入林分的上层, 其林冠大大减少林分透光度, 导致个体小的林木低于光补偿点而死亡<sup>[52]</sup>, 活立木小个体较多, 对枯立木小个体产生也有一定的影响。因此, 两个林分中林木间的竞争是枯立木形成的主要原因。

林分中活立木和枯立木的空间分布格局、大小分化程度、种间隔离程度以及活立木比值是枯立木和活立木空间结构特征的重要体现, 是生物因素、非生物因素与自然随机过程共同作用的结果, 对群落演替、更新均产生重要影响<sup>[53]</sup>。由林分三元分布可知: (1) 两个林分中超过 50% 的活立木呈随机分布, 并且处于随机分布状态的活立木多为极强混交。两个林分活立木水平分布格局趋于合理, 林分整体呈高度混交, 优势木的株数略多于劣势木。未择伐林分的活立木处在“最佳微观结构组合”为 MWU [1.00, 0.50, 0.00] 的株数比例最高为 3.90%。样 2 的活立木处在最佳微观结构 MWU [1.00, 0.50, 0.00] 的株数比例最高为 5.80%。可以说明两个林分中呈随机分布、完全混交且优势的活立木较多, 且择伐林分该状态的活立木株数比例更大。这表明择伐经营林分的空间结构更加合理。(2) 两个林分 1/2 以上的枯立木呈随机分布, 且随机分布的枯立木具有很强的混交度, 枯立木当中劣势木更多, 枯立木分布的随机性这一结论与前人研究的不同生态系统中枯立木较大尺度分布格局一致<sup>[41]</sup>, 说明枯立木形成是随机的。未择伐林分的枯立木处在结构参数组合为 MWU [1.00, 0.50, 1.00] 的株数比例最高为 8.50%, 样 2 的枯立木处在结构参数组合为 MWU [0.75, 0.50, 1.00] 的株数比例最高为 14.50%。说明两个林分大多数枯立木为随机分布和劣势状态, 且周围林木均为其他树种或仅有 1 株为同树种。这表明两个林分中的形成有可能是由于林木的种间竞争。

林木的生长、形态和存活受林木间竞争所影响, 林木间竞争主要指对水、光、气、热和营养元素的竞争。枯立木的形成的原因主要有火烧、竞争和衰老死亡<sup>[12]</sup> 3 个方面。树木衰老死亡的特征之一就是出现了倒木, 本研究的两个林分中, 近 20 年来没有遭受过火烧, 样地中几乎看不到倒木, 枯立木上也没有明显的虫害痕迹, 因此, 林木也没有达到寿命终极阶段, 因此枯木形成的主要原因还是林木间的竞争。本研究通过四元分布分析可知, 未择伐林分中最常见林木空间结构组合为 MWUL [1.00, 0.50, 1.00, 1.00],

频率值 8.47%, 其次是 MWUL[0.50, 0.50, 1.00, 1.00], 频率值为 5.08%, 说明择伐林分中最常见林木空间结构组合为 MWUL[0.75, 0.50, 1.00, 1.00], 频率值为 10.15%, 其次是 MWUL[1.00, 0.50, 1.00, 1.00], 频率值为 5.80%。说明两个林分枯立木总体呈现随机分布, 有很强的种间混交, 且大小分化很明显。这与前面三元分布反映出枯立木的空间结构信息一致, 并且四元分布能反映出该状态下的枯立木周围存在 3~4 株活立木。以上信息进一步说明林木种间竞争是该种林分枯立木形成的主要原因。而且当前及以往的研究表明枯立木大多处在随机分布和劣势的状态, 对于该种林分来说, 在林分经营过程中该状态的枯立木是否对应该保留, 这还需要在以后的工作中进行深入研究。从研究结果来看, 树木空间结构及枯立木的形成受种间竞争的影响, 然而要阐明树木死亡的具体原因及其相对重要性却非易事, 有待深入研究。

## 5 结 论

本研究旨在了解紫椴次生林活立木和枯立木空间结构特征及该林分枯立木形成的主要原因, 利用这些分析来进行森林管理经营、推断森林植被的恢复状况。我们利用林木径阶分布、高度级分布及林分空间结构对枯立木进行分析, 探究该林分枯立木形成的主要原因是种间竞争。此外, 空间结构参数的多元分布分析可以全面、准确地描述枯立木的空间状态, 体现出枯立木及周围林木空间分布、大小分化、混交状态及成活状态, 利用该方法可以探讨枯立木形成的主要原因。

分析两个林分枯立木和活立木数量和空间特征, 我们得到了一个重要的信息, 对于未采取人工经营措施的天然次生林来说, 不能一概而论地保护起来, 也应该进行适度的经营, 促进林分演替, 从而提高林分质量。对于两个林分来说, 均存在较强的种间竞争, 紫椴枯死木会逐渐增加, 立地条件会下降, 我们主要采取择伐调整林分结构, 补植促进群落演替的经营方式。并利用林木空间结构参数多元分布精准和直观地选择和判别采伐木。在选择采伐木的过程中, 首先选取处在“较差微观结构”的活立木为主要采伐对象, 其次选取结构组合为 WU[0.00, 1.00], WU[0.25, 0.75], WU[0.00, 0.75], WU[0.25, 1.00] 的林木进行伐除。紫椴次生林一般是红松阔叶混交林多次受到破坏后, 由伴生的阔叶树种萌发后衍生出来的<sup>[49]</sup>, 出于长远的考虑, 保护的目标不仅应锁定在保护优势种或者稀有种以及物种丰富度上, 还应该保护整个群落的物种多样性, 从而保障群落的稳定,

才能更好地保护优势物种<sup>[54]</sup>, 因此想要恢复两个林分的顶级群落, 应考虑在两个林分下补植一些红松幼苗, 促进林分往更好的方向进行演替。

## 参 考 文 献

- [1] 惠刚盈, 胡艳波, 徐海, 等. 结构化森林经营 [M]. 北京: 中国林业出版社, 2007.  
Hui G Y, Hu Y B, Xu H, et al. Structure-based forest management[M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2007.
- [2] Zhang L J, Hui G Y, Hu Y B, et al. Spatial structural characteristics of forests dominated by *Pinus tabulaeformis* Carr.[J/OL]. PLoS ONE, 2018, 13: e0194710 (2018-04-13) [2018-10-22]. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0194710>.
- [3] Sun J, Yu X, Wang H, et al. Effects of forest structure on hydrological processes in China[J]. Journal of Hydrology, 2018, 561(1): 187-199.
- [4] Oliver C D, Larson B C. Forest stand dynamics: updated edition[M]. New York: McGraw-Hill Book Company, 1996.
- [5] Fang L H, Legendre P, LaFrankie J V, et al. Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest[J]. *Journal of Vegetation Science*, 1997, 8(1): 105-114.
- [6] 欧光龙, 王俊峰, 肖义发, 等. 思茅松天然林单木生物量地理加权回归模型构建[J]. 林业科学研究, 2014, 27(2): 213-218.  
Ou G L, Wang J F, Xiao Y F, et al. Modeling individual biomass of *Pinus kesiya* var. *langbianensis* natural forests by geographically weighted regression[J]. *Forest Research*, 2014, 27(2): 213-218.
- [7] 龚直文, 亢新刚, 顾丽, 等. 天然林林分结构研究方法综述[J]. 浙江林学院学报, 2009, 26(3): 434-443.  
Gong Z W, Kang X G, Gu L, et al. Research methods on natural forest stand structure: a review[J]. *Journal of Zhejiang Forestry College*, 2009, 26(3): 434-443.
- [8] Houghton R A. The worldwide extent of land-use change[J]. *Bioscience*, 1994, 44(5): 305-313.
- [9] Dobson A P, Bradshaw A D, Baker A J M. Hopes for the future: restoration ecology and conservation biology[J]. *Science*, 1997, 277: 515-522.
- [10] 李博, 陈家宽, 沃金森. 植物竞争研究进展[J]. 植物学通报, 1998, 15(4): 18-29.  
Li B, Chen J K, Watkinson A R. A literature review on plant competition[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 1998, 15(4): 18-29.
- [11] 段仁燕, 王孝安. 太白红杉种内和种间竞争研究[J]. *植物生态学报*, 2005, 29(2): 242-250.  
Duan R Y, Wang X A. Intraspecific and interspecific competition in *Larix chinensis*[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29(2): 242-250.
- [12] Franklin J F, Shugart H H, Harmon M E, et al. Tree death as an ecological process: the causes, consequences, and variability of tree mortality[J]. *Bioscience*, 1987, 37(8): 550-556.
- [13] Jonsson B, Kruys N, Ranius T, et al. Ecology of species living on dead wood-lessons for dead wood management[J]. *Silva Fennica*, 2005, 39(2): 289-309.

- [14] Siitonen J. Ecology of woody debris in boreal forests forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: fennoscandian boreal forests as an example[J]. *Ecological Bulletins*, 2001, 51(49): 11–21.
- [15] Harmon M E, Franklin J F, Swanson F J, et al. Role of coarse woody debris in temperate ecosystems[J]. *Advances in Ecological Research*, 2004, 34(15): 159–234.
- [16] Harmon M E. Carbon sequestration in forests: addressing the scale question[J]. *Journal of Forestry*, 2001, 99(4): 24–29.
- [17] Zielonka T. When does dead wood turn into a substrate for spruce replacement?[J]. *Journal of Vegetation Science*, 2006, 17(6): 739–746.
- [18] Lachat T, Brang P, Bolliger M, et al. Totholz im wald: entstehung, bedeutung und förderung[J]. *Merkbl Prax*, 2014, 52(1): 1–12.
- [19] Junninen K, Similä M, Kouki J, et al. Assemblages of wood-inhabiting fungi along the gradients of succession and naturalness in boreal pine-dominated forests in Fennoscandia[J]. *Ecography*, 2006, 29(1): 75–83.
- [20] Ódor P, Heilmann-Clausen J, Christensen M, et al. Diversity of dead wood inhabiting fungi and bryophytes in semi-natural beech forests in Europe[J]. *Biological Conservation*, 2006, 131(1): 58–71.
- [21] Uliczka H, Angelstam P. Assessing conservation values of forest stands based on specialised lichens and birds[J]. *Biological Conservation*, 2000, 95(3): 343–351.
- [22] Similä M, Kouki J, Martikainen P, et al. Saproxylic beetles in managed and seminatural Scots pine forests: quality of dead wood matters[J]. *Forest Ecology and Management*, 2003, 174(1–3): 365–381.
- [23] Sverdrup-Thygeson A, Gustafsson L, Kouki J, et al. Spatial and temporal scales relevant for conservation of dead-wood associated species: current status and perspectives[J]. *Biodiversity and Conservation*, 2014, 23(3): 513–535.
- [24] Heilmann-Clausen J, Christensen M. Fungal diversity on decaying beech logs: implications for sustainable forestry[J]. *Biodiversity and Conservation*, 2003, 12(5): 953–973.
- [25] Heilmann-Clausen J, Aude E, Christensen M, et al. Cryptogam communities on decaying deciduous wood: does tree species diversity matter?[J]. *Biodiversity and Conservation*, 2005, 14(9): 2061–2078.
- [26] Müller J, Büttler R. A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests[J]. *European Journal of Forest Research*, 2010, 129(6): 981–992.
- [27] 国家林业局. 国家重点保护野生植物名录(第一批)[J]. *植物杂志*, 1999(5): 4–11.  
State Administration of Forestry. List of national key protected wild plant (first batch)[J]. *Journal of Plants*, 1999(5): 4–11.
- [28] Dale M R T, Gibson D J. Spatial pattern analysis in plant ecology[J]. *Quarterly Review of Biology*, 2002, 15(1): 195–196.
- [29] 唐杨, 陈红, 童跃伟, 等. 长白山阔叶红松林不同强度择伐后关键树种的竞争关系[J]. *应用生态学报*, 2019, 30(5): 1469–1478.
- Tang Y, Chen H, Tong Y W, et al. Competition of key tree species with selective cutting at different intensities in broadleaved-Korean pine mixed forest in the Changbai Mountain, China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, 30(5): 1469–1478.
- [30] 许梅, 董树斌, 张德怀, 等. 北京市紫椴种群空间分布格局研究[J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2017, 45(8): 81–88.  
Xu M, Dong S B, Zhang D H, et al. Study on spatial distribution pattern of *Tilia amurensis* population in Beijing[J]. *Journal of Northwest A & F University*, 2017, 45(8): 81–88.
- [31] 张东来, 张玲. 帽儿山林区紫椴群落物种多样性、种间关系及对环境因子的响应[J]. *森林工程*, 2015, 31(6): 41–44, 166.  
Zhang D L, Zhang L. Study on species diversity, interspecific association and response to environmental factors of *Tilia amurensis* community in Maoer Mountain[J]. *Forest Engineering*, 2015, 31(6): 41–44, 166.
- [32] 殷东生, 葛文志, 张凤海, 等. 色木槭天然次生林种群竞争关系研究[J]. *植物研究*, 2012, 32(1): 105–109.  
Yin D S, Ge W Z, Zhang F H, et al. Competition relationship of populations of natural secondary *Acer mono* forest[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2012, 32(1): 105–109.
- [33] 赵中华, 刘灵, 王宏翔, 等. 红花尔基沙地樟子松天然林枯立木特征分析[J]. *林业科学研究*, 2017, 30(5): 788–796.  
Zhao Z H, Liu L, Wang H X, et al. Dead standing trees characteristics analysis of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* natural forest in Honghuaerji[J]. *Forest Research*, 2017, 30(5): 788–796.
- [34] 张岗岗, 刘瑞红, 惠刚盈, 等. 林分空间结构参数 N 元分布及其诠释: 以小陇山锐齿栎天然混交林为例[J]. *北京林业大学学报*, 2019, 41(4): 21–31.  
Zhang G G, Liu R H, Hui G Y, et al. N-variate distribution and its annotation on forest spatial structural parameters: a case study of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* natural mixed forest in Xiaolong Mountains, Gansu Province of northwestern China[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2019, 41(4): 21–31.
- [35] Pommerening A. Evaluating structural indices by reversing forest structural analysis[J]. *Forest Ecology and Management*, 2006, 224(3): 266–277.
- [36] 陈亚南, 杨华, 马士友, 等. 长白山 2 种针阔混交林空间结构多样性研究[J]. *北京林业大学学报*, 2015, 37(12): 48–58.  
Chen Y N, Yang H, Ma S Y, et al. Spatial structure diversity of semi-natural and plantation stands of *Larix gmelini* in Changbai Mountains, northeastern China[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2015, 37(12): 48–58.
- [37] 汤孟平, 娄明华, 陈永刚, 等. 不同混交度指数的比较分析[J]. *林业科学*, 2012, 48(8): 46–53.  
Tang M P, Lou M H, Chen Y G, et al. Comparative analyses on different mingling indices[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2012, 48(8): 46–53.
- [38] 王宏翔. 天然林林分空间结构的二阶特征分析[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2017.  
Wang H X. Analysis of second-order characteristics of stand



- spatial structure of natural forests[D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2017.
- [39] 万盼. 经营方式对甘肃小陇山锐齿栎天然林分质量的影响[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2018.
- Wan P. Impacts of forest management methods on stand quality of natural *Quercus aliena* var. *acuteserrata* forest in Xiaolongshan, Gansu Province[D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry Sciences, 2018.
- [40] 白超. 空间结构参数及其在锐齿栎天然林结构动态分析中的应用[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2016.
- Bai C. Spatial structure parameters and the application on studying structure dynamics of natural *Quercus aliena* var. *acuteserrata* forest[D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry Sciences, 2016.
- [41] 卢志军, 鲍大川, 郭屹立, 等. 八大公山中亚热带山地常绿阔叶阔叶混交林物种组成与结构[J]. *植物科学学报*, 2013, 31(4): 336–344.
- Lu Z J, Bao D C, Guo Y L, et al. Community composition and structure of Badagongshan (BDGS) forest dynamic plot in a mid-subtropical mountain evergreen and deciduous broadleaved mixed forest, central China[J]. *Plant Science Journal*, 2013, 31(4): 336–344.
- [42] Iida Y, Kohyama T S, Kubo T, et al. Tree architecture and life-history strategies across 200 co-occurring tropical tree species[J]. *Functional Ecology*, 2011, 25(6): 1260–1268.
- [43] 马芳, 王顺忠, 冯金朝, 等. 北京东灵山暖温带落叶阔叶林枯立木与活立木空间分布格局[J]. *生态学报*, 2018, 38(16): 5717–5725.
- Ma F, Wang S Z, Feng J C, et al. Spatial distribution patterns of snag and standing trees in awarm temperate deciduous broadleaved forest in Dongling Mountain, Beijing[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(16): 5717–5725.
- [44] 陆龙龙. 长白山林区阔叶红松林不同演替阶段群落结构特征研究[D]. 吉林: 北华大学, 2019.
- Lu L L. Study on community structure characteristics of different succession stages of broadleaved Korean pine forest in Changbai Mountain[D]. Jilin: Beihua University, 2019.
- [45] Bond-Lamberty B, Wang C, Gower S T, et al. Corrigendum: aboveground and belowground biomass and sapwood area allometric equations for six boreal tree species of northern Manitoba[J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2014, 32(8): 1441–1450.
- [46] Fraver S, Jonsson B G, Jönsson M, et al. Demographics and disturbance history of a boreal old-growth *Picea abies* forest[J]. *Journal of Vegetation Science*, 2008, 19: 789–798.
- [47] Eskelson B N I, Temesgen H, Hagar J C, et al. A comparison of selected parametric and imputation methods for estimating snag density and snag quality attributes[J]. *Forest Ecology and Management*, 2012, 272: 26–30.
- [48] Morris E C. Effect of localized placement of nutrients on root competition in selfthinning populations[J]. *Annals of Botany*, 1999, 78(3): 353–364.
- [49] Silvertown J W. Introduction to plant population ecology[M]. New York: Longman Scientific and Technical, 1993.
- [50] Ogawa K. Time-trajectory of mean phytomass and density during a course of self-thinning in a sugi (*Cryptomeria japonica* D. Don) plantation[J]. *Forest Ecology and Management*, 2005, 214(1): 104–110.
- [51] Ogawa K. Relationships between mean shoot and root masses and density in an overcrowded population of hinoki (*Chamaecyparis obtusa* (Sieb. et Zucc.) Endl.) seedlings[J]. *Forest Ecology and Management*, 2005, 213(1–3): 391–398.
- [52] 周永斌, 殷有, 殷鸣放, 等. 白石砬子国家级自然保护区天然林的自然稀疏[J]. *生态学报*, 2011, 31(21): 6469–6480.
- Zhou Y B, Yin Y, Yin M F, et al. Self-thinning of natural broadleaved forests in Baishilazi Nature Reserve[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(21): 6469–6480.
- [53] Escandón A B, Susana P, Rojas R K, et al. Sprouting extends the regeneration niche in temperate rain forests: the case of the long-lived tree *Eucryphia cordifolia*[J]. *Forest Ecology and Management*, 2013, 310(1): 321–326.
- [54] Travaini A, Delibes M, Ferreras P, et al. Diversity, abundance or rare species as a target for the conservation of mammalian carnivores: a case study in southern Spain[J]. *Biodivers Conserv*, 1997, 6(4): 529–535.

(责任编辑 赵勃  
责任编辑委 雷相东)