

长白山针阔混交林主要树种空间分布及其环境解释

常新华¹ 赵秀海¹ 曾凡勇² 张春雨¹

(1 北京林业大学森林培育与保护教育部重点实验室 2 中国林业科学研究院科技处)

摘要:利用 Moran's I 指数和双相关函数 $g(r)$ 分析 7 个主要树种的空间分布格局, 检验了环境因子与树种空间分布之间的关系。结果表明: 色木槭幼树和小树不具有空间自相关结构, 其他树种或生长阶段均呈显著正空间自相关。同一树种的不同生长阶段(幼树、小树、大树)具有不同的空间分布特征; 7 个树种在绝大多数空间距离上呈随机分布, 少数空间距离上呈聚集分布, 并且这种聚集性主要表现在较小的空间尺度上。环境变量对紫椴的空间分布具有较强的解释能力, 对紫椴幼树、小树及大树空间变异的解释能力分别为 23.6%、19.7% 和 27.5%。环境因子分别解释了蒙古栎幼树 2.4% 和小树 27.1% 的空间变异, 香杨小树 6.8% 的空间变异, 对蒙古栎和香杨大树空间分布的解释能力较低。环境因子对臭松、红松、色木槭及白桦的空间分布无显著影响。树木种群的空间自相关性是 7 个优势树种形成特定空间格局的主要原因。

关键词: 空间分布格局; 空间自相关; Moran's I 指数; 长白山

中图分类号: S714.7 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-1522(2009)01-0007-06

CHANG Xin-hua¹; ZHAO Xiu-hai¹; ZENG Fan-yong²; ZHANG Chun-yu¹. **Spatial distribution of main tree species and their environmental interpretations in conifer and broadleaved mixed forests of Changbai Mountains, northeastern China.** *Journal of Beijing Forestry University* (2009) 31(1) 7-12 [Ch, 27 ref.]

¹ Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Beijing Forestry University, 100083, P. R. China;

² Division of Science & Technology, Chinese Academy of Forestry, Beijing, 100091, P. R. China.

Moran's I index and mark correlation function $g(r)$ were used to study the spatial distribution pattern of seven main tree species in conifer and broadleaved mixed forests in Changbai Mountains of northeastern China, and to test the correlations between environmental factors and species abundance patterns. The results showed that, saplings and small trees of *Acer mono* didn't have significant spatial correlation, whereas other tree species or life stages showed significant positive spatial correlation. Different growth stages (saplings, young and mature trees) of specific tree species appeared different spatial structures; all seven tree species showed randomness at the majority of the studied spatial distances, and aggregation only at a few spatial distances. In addition, the aggregation distribution mainly appeared at small spatial scales. Environment variables exhibited strong interpretation power for spatial distribution of *Tilia amurensis*; 23.6%, 19.7% and 27.5% for saplings, young and mature trees, respectively. However, environment factors only explained spatial variations of 2.4% and 27.1% for saplings and young trees of *Quercus mongolica* respectively, and 6.8% for young trees of *Populus koreana*. Environmental factors had no explanation power for mature trees of *Q. mongolica* and *P. koreana*. These environmental factors didn't exhibit significant impact on spatial distribution of *Abies nephrolepis*, *Pinus koraiensis*, *Acer mono* and *Betula platyphylla*. It is concluded that spatial correlations of tree populations generate specific spatial patterns in the seven studied tree species in the Changbai Mountains

收稿日期: 2008-03-19

<http://www.bjfujournal.cn>, <http://journal.bjfu.edu.cn>

基金项目: “十一五”国家科技支撑计划项目(2006BAD03A0804)、国家自然科学基金项目(30771716)、“948”国家林业局引进项目(2004-4-29)。

第一作者: 常新华, 博士, 助理研究员。主要研究方向: 森林生态学及生态系统管理。电话: 010-62338106 Email: xhchang@bjfu.edu.cn 地址: 100083 北京清华东路北京林业大学 53 信箱。

责任作者: 赵秀海, 博士, 教授, 博士生导师。主要研究方向: 森林生态学及森林经营学。电话: 010-62336082 Email: zhaoxh@bjfu.edu.cn 地址: 100083 北京清华东路北京林业大学林学院。

of northeastern China.

Key words spatial distribution pattern; spatial auto correlation; Moran's I index; Changbai Mountains

植物水平空间分布格局是指构成植物群落的植物个体在水平空间上的配置方式。树种的繁殖特性以及环境因子诱导作用,被认为是树种在空间形成特定空间结构的两个主要诱因。树种的空间分布主要取决于树种的繁殖特性及种子传播方式^[1-3],环境状况(光照、土壤、水分、营养及地形等)也在一定程度上影响物种的水平分布格局^[4-5]。

植物种群的空间分布特征以及环境因子对植物种群空间分布的影响,已成为生态学者广泛关注的问题^[6-7]。孙伟中等^[8]及侯向阳等^[9]分别对长白山原始红松阔叶林主要树种的空间分布格局进行了研究。Hao等^[10]以大面积固定样地为基础,对原始红松阔叶林中优势树种不同生长阶段的空间格局及空间关系进行了分析。但长白山地区树种空间分布格局的形成机制仍不清楚,树种的空间自相关性以及环境因子在树种空间结构形成过程中所起的作用仍需做进一步的探讨。本文通过 1.6 hm² 固定样地数据检验了针阔混交林中 7 个优势树种(臭松(*Abies nephrolepis*)、红松(*Pinus koraiensis*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、色木槭(*Acer mono*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、香杨(*Populus koreana*)、白桦(*Betula platyphylla*))的空间格局,探讨了树木种群的空间分布格局形成原因(种群自身的空间自相关)以及环境因子对树种空间分布的影响。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区自然概况

研究区位于长白山自然保护区内,海拔 890 m,地理位置为 42°19'10"N, 128°07'49"E。属受季风影响的温带大陆性山地气候,年平均气温为 3.3°C,最热 8 月平均温度 20.5°C,最冷 1 月平均温度 -16.5°C,极端最高温度 32.3°C,极端最低气温 -37.6°C。年平均降水量在 600~900 mm 之间。土壤为山地暗棕色森林土,土层厚度 20~80 cm。地势平坦,坡度小于 5°。林分为受人为干扰较小的针阔混交林,林龄 120 年左右。森林树种组成包括:红松、蒙古栎、紫椴、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、色木槭、青楷槭(*Acer trjmentosum*)、白牛槭(*A. mandshuricum*)、花楷槭(*A. ukurunduense*)、怀槐(*Maackia amurensis*)、黄菠萝(*Phellodendron amurense*)、枫桦(*Betula costata*)、青杨(*Populus ussuriensis*)、白桦和香杨等。

1.2 研究方法

于 2006 年 7 月建立 1.6 hm² (100 m × 160 m) 固

定样地,将其进一步划分为 40 个 20 m × 20 m 的连续样方。记录样地内所有胸径(DBH) ≥ 1 cm 的乔木个体种名、胸径、树高、冠幅、枝下高及相对坐标。整个样地内调查到 24 个树种,共计 4 984 株乔木。文中研究的 7 个优势树种概况如表 1 所示。为了研究树木种群不同生长阶段多度(每个 20 m × 20 m 样方内株数)格局与环境因子间的关系,假设树木胸径与生长年龄相对应^[11],根据胸径划分为幼树(1 cm ≤ DBH < 5 cm)、小树(5 cm ≤ DBH < 15 cm)及大树(DBH ≥ 15 cm) 3 个生长阶段(见表 1)。

表 1 研究样地中 7 个优势树种特征
TABLE 1 General features of seven dominant tree species in the sample plots

物种	生长阶段			合计
	幼树 (1 cm ≤ DBH < 5 m)	小树 (5 cm ≤ DBH < 15 m)	大树 (DBH ≥ 15 cm)	
臭松	18	64	77	159
红松	47	27	108	182
蒙古栎	31	97	108	236
色木槭	329	87	81	497
紫椴	109	180	183	472
香杨	0	25	22	47
白桦	0	36	25	61

在每个 20 m × 20 m 样方内取两个土壤样品。室内土壤样品分析方法依据文献[12]的操作步骤进行,测定全氮、全磷、全钾、速效氮、速效磷、速效钾、土壤有机质含量及土壤 pH 值。用手持土壤水分测定仪(HH2 DeLla-T Devices Moisture Meter)测量每个样方表层(0~20 cm)土壤水分含量。为了评价林分光照状况,在 2006 年 8 月无云晴天,使用冠层分析仪(WinSCANOPY 系统)在每个 20 m × 20 m 样方内距地面 1 m 处拍摄两张半球状照片,用对应的 WinSCANOPY 和 XLS canopy 软件计算林下总光量子通量密度以及冠层结构指标叶面积指数。

1.2.1 双相关函数

Ripley's $K(r)$ 近年来被大量应用于格局研究。该函数被用来分析以某个点为圆心, r 为半径的圆内点的空间格局,量度结果包含了圆内的全部信息。因此 Ripley's $K(r)$ 或 $L(r)$ 是累计量度函数,在每个大尺度上的量度结果包括了全部小尺度上的信息^[13-14]。双相关函数 $g(r)$ 以 Ripley's $K(r)$ 或 $L(r)$ 为基础^[15],用圆环代替了 Ripley's $K(r)$ 或 $L(r)$ 函数的圆,计算某个个体周围以 r 为半径的一定宽度圆环内邻体的平均数,从而区分出了特定距离级上的点格局^[16]。通常在 r 个等距离 dr 上计算空间点的强度, $r = tdr$ ($t = 1, 2, \dots, t_{max}$)。则圆 tdr 与 $(t-1)$

1)dr 之间的面积为 $S(r) = \pi(td r)^2 - \pi((t-1)dr)^2$ 。在这个环形面积内出现一个点的概率为 $P(r) = N(td r) - N((t-1)dr)$ 。因此, 双相关函数可表达为: $g(r) = P(r) / (\lambda S(r)) = [K(td r) - K((t-1)dr)] / S(r)$ 。为了评价空间点格局偏离完全随机分布的程度, 本文通过 10 000 次随机模拟计算 95% 置信区间, 当 $g(r)$ 位于上包迹线以上时为聚集分布, 位于下包迹线以下时为均匀分布, 位于上下包迹线之间时为随机分布。

1.2.2 空间自相关分析

局部 Moran's I 统计量是一种常用的检验变量局部空间相关性的统计量^[17-18]。空间自相关系数 Moran's I 可用如下公式计算:

$$I(d) = \frac{n \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n W_{ij} (x_i - \bar{x})(x_j - \bar{x})}{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2 \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n W_{ij}}$$

式中: x_i 和 x_j 分别为种群 x 在配对空间单元 i 和 j 上的株数, \bar{x} 为种群在 n 个空间单元上的株数平均值。 W_{ij} 为根据空间单元 i 和 j 的相对位置计算的二元相邻权重, 当空间单元 i 和 j 位于相同的行或列, 并且它们之间的距离等于 d , 即空间单元 i 和 j 相连接时, $W_{ij} = 1$; 否则, $W_{ij} = 0$ 。本文将样点间最大空间距离分为 6 段, 在 6 个滞后距离级上计算 7 个优势树种的 Moran's I ($d=1, 2, \dots, 6$), 并通过 999 次置换(permutation)检验计算 Moran's I 的显著性。

1.2.3 空间变异分割

变异分割是一种用两个或多个解释变量来定量分割反应变量的分析方法。当用环境矩阵 X 和描述样点空间关系的矩阵 W 来分割物种组成或种群丰富度矩阵 Y 时, Y 的空间变异可被分割为 4 部分: 环境因子独立作用部分[a]; 空间因子和环境因子交互作用部分[b]; 空间因子独立作用部分[c]; 空间因子和环境因子不能解释的部分[d]^[19]。为了评价空间结构的重要性, Borcard 等^[20-21]早在 1992 年就将取样点地理坐标多项式(即趋势面)作为空间变量引入统计模型, 该方法可以描述大尺度的地形变化, 但无法描述小尺度的局部地理变异。一种新的多变量空间格局分析方法——相邻矩阵主坐标已经被广泛使用, 这种方法克服了趋势面无法充分表达小生境特征的缺点^[22]。

本文将种群丰富度数据(即每个 20 m × 20 m 样方中的株数)定义为反应矩阵 Y , 由全氮、全磷、全钾、速效氮、速效磷、速效钾、有机质、土壤 pH 值、土壤水分、总光量子密度、叶面积指数 11 个变量构成环境矩

阵 X , 相邻矩阵主坐标作为空间矩阵 W 。应用向前选择法评价解释变量(环境因子和空间变量)与反应变量(种群丰富度格局)间的关系, 并通过 999 次随机置换删除冗余变量, 选择最佳环境变量及空间变量组合。使用选定的环境变量和空间变量, 通过 RDA 方法来分割反应变量的空间变异。利用调整决定系数 R^2 来估计不同解释部分的贡献率^[23]。用 R 软件的“vegan”包进行变异分离计算^[24]。

2 结果与分析

2.1 树种分布空间自相关分析

Moran's I 值通常介于 -1 与 1 之间, 当 Moran's I 值为 0 时, 植物种群不存在空间自相关, 当具有较高的空间自相关时, 其值接近于 1 或 -1。利用 Moran's I 指数分析树种空间自相关性(表 2), 所有 Moran's I 值均大于 0, 7 个树种的各生长阶段(幼树、小树和大树)都未表现出均匀分布趋势。显著的空间自相关暗示着一个非随机性空间分布格局, 即种群存在特定的空间格局。臭松、红松、紫椴、白桦的各生长阶段在部分滞后距离级上呈显著的正空间自相关, 在空间上呈聚集分布。蒙古栎幼树($d=1, 4$)及小树($d=1, 2, 4$)呈显著的正空间自相关, 蒙古栎大树则无显著的空间自相关性, 在空间上呈随机性分布。色木槭幼树及小树不具有空间自相关结构, 大树($d=1, 2, 4$)则呈显著的正空间自相关。香杨(小树和大树)不具有显著的空间自相关性。

2.2 树种空间分布格局

应用双相关函数 $g(r)$ 分析臭松、红松、蒙古栎、色木槭、紫椴、香杨及白桦的空间点格局。结果表明: 臭松、红松、蒙古栎、色木槭、紫椴、香杨、白桦不同生长阶段具有不同的空间分布特征。空间格局与空间尺度密切相关。臭松、红松、蒙古栎、色木槭、紫椴、香杨、白桦的不同生长阶段在绝大多数空间距离上为随机分布, 在少数空间距离上呈聚集分布, 并且这种聚集性主要表现在较小的空间尺度上(表 3)。树种的这种聚集性分布主要来源于树种本身的空间自相关性以及周围环境因子的诱导作用。

2.3 环境因子对树种空间分布的影响

为了进一步评价环境因子对植物种群空间分布的影响, 利用解释变量(环境因子及空间变量)对反应变量(树木种群多度分布)进行定量分离(表 4)。结果表明, 环境因子对臭松、红松、色木槭及白桦的空间分布无显著影响($P > 0.05$)。环境变量对紫椴空间分布具有较强的解释能力, 对紫椴幼树、小树及大树空间变异的解释能力分别为 23.6%、19.8% 和 27.5%。

表2 优势树种的空间自相关分析
TABLE 2 Spatial autocorrelation analysis of dominant tree species

物种	生长阶段	滞后距离级					
		1	2	3	4	5	6
臭松	幼树	0.030*	0.425	0.118	0.478	0.026*	0.653
	小树	0.075	0.034*	0.599	0.081	0.294	0.864
	大树	0.012*	0.000***	0.787	0.020*	0.004**	0.653
红松	幼树	0.028*	0.157	0.643	0.484	0.436	0.398
	小树	0.245	0.013*	0.093	0.005**	0.434	0.707
	大树	0.067	0.001**	0.872	0.015*	0.115	0.708
蒙古栎	幼树	0.014*	0.205	0.251	0.017*	0.282	0.819
	小树	0.048*	0.003**	0.272	0.004**	0.106	0.777
	大树	0.067	0.646	0.234	0.340	0.624	0.859
色木槭	幼树	0.427	0.680	0.387	0.499	0.211	0.845
	小树	0.130	0.268	0.754	0.622	0.582	0.661
	大树	0.016*	0.000***	0.899	0.009**	0.055	0.217
紫椴	幼树	0.098	0.017*	0.875	0.595	0.870	0.122
	小树	0.000***	0.001**	0.008**	0.075	0.005**	0.012*
	大树	0.000***	0.289	0.056	0.407	0.586	0.992
香杨	小树	0.051	0.124	0.833	0.069	0.251	0.745
	大树	0.076	0.945	0.068	0.087	0.413	0.900
白桦	小树	0.022*	0.141	0.026*	0.473	0.270	0.531
	大树	0.016*	0.116	0.331	0.831	0.798	0.500

注:*** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$ 。下同。

环境因子可以解释了蒙古栎幼树 2.4%和蒙古栎小树 27.1%的空间变异。但环境因子对蒙古栎大树的分布影响并不显著 ($P > 0.05$)。环境因子解释了香杨小树 6.8%的空间变异,对香杨大树分布则无显著影响 ($P > 0.05$)。空间变量对树木种群的空间变异具有较高的解释能力(表 4),说明一些未知的独立于环境因子的空间过程在树木种群空

间结构的形成过程中起了重要作用,这部分空间结构被认为来自于生物性机制或历史事件^[19-20]成份居多。空间因子和环境因子未能解释的部分主要反映了群落自身互作、人类活动以及一些未涉及的环境因子、干扰事件或随机因子对植物种群格局的影响^[20]。

3 结论与讨论

热带森林中绝大多数树种在空间上呈聚集分布,少数呈随机分布^[13,25-27]。温带针阔混交林中红松呈聚集分布,色木槭、蒙古栎呈随机分布^[8]。温带阔叶红松林中紫椴^[9]呈聚集分布。本文中臭松、红松、蒙古栎、色木槭、紫椴、香杨、白桦在局部空间尺度上均呈聚集性分布。林龄及林型差异是色木槭和蒙古栎在不同林分中表现出不同空间分布格局的主要原因。

Legendre 等^[19]认为植物种群的空间自相关,即同种植物种群内不同个体之间的相互吸引或排斥关系制约着植物空间结构的形成。此外,当植物种群的环境或生物学控制因素,以及历史动态(人类活动、干扰或历史事件)等外在因素存在空间结构性时,也会导致植物种群形成一定的空间结构。通常群落结构的异质性主要来源于环境变量的物理驱动力以及群落结构对环境的空间依赖性^[22],利用环境控制模型可以对植物分布进行较好的解释^[24]。本文研究表明,种群的空间自相关性是臭松、红松、蒙古栎、色木槭、紫椴、香杨、白桦在林内形成特定空

表4 树种空间分布的环境及空间解释 %

TABLE 4 Environmental and spatial interpretations of spatial distribution of tree species

物种	生长阶段	变异分割			
		[a]	[b]	[c]	[d]
臭松	幼树	—	—	—	—
	小树	—	—	—	—
	大树	—	—	—	—
红松	幼树	—	—	—	—
	小树	—	—	—	—
	大树	—	—	—	—
蒙古栎	幼树	2.4	2.4	23.9	77.5
	小树	27.1	18.3	36.1	55.1
	大树	—	—	—	—
色木槭	幼树	—	—	—	—
	小树	—	—	—	—
	大树	—	—	—	—
紫椴	幼树	23.6	19.8	28.9	67.3
	小树	19.8	19.8	37.3	64.2
	大树	27.5	25.1	60.4	37.1
香杨	小树	6.8	3.5	41.3	55.4
	大树	—	—	—	—
白桦	小树	—	—	—	—
	大树	—	—	—	—

表 3 优势树种的空间分布格局
TABLE 3 Spatial distribution patterns of dominant tree species

物种	生长阶段	空间尺度/m																																						
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33-34	35	36-39	40			
臭松	幼树	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
	小树	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
	大树	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
红松	幼树	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
	小树	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
	大树	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
蒙古栎	幼树	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
	小树	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
	大树	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
色木属	幼树	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
	小树	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
	大树	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
紫椴	幼树	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
	小树	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
	大树	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
香杨	小树	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
	大树	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
白桦	小树	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
	大树	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	

注: ○为聚集分布; ○为随机分布。

间格局的主要原因。环境因子对紫椴的空间变异具有较高的解释能力,紫椴在空间的聚集性格局是该树种的空间自相关性以及环境因子共同作用的结果。

除了蒙古栎小树外,文中选取的 11 个环境因子对其他树种空间分布变异的解释能力均较差,说明由于某个树种生长、死亡、种子传播以及竞争动态等

生物学过程所引起的空间自相关结构,是针阔混交林主要树种在空间形成特定空间结构的诱因。

参 考 文 献

- [1] LAAGA-LINDBERG S, HEDDERSON T A, LONGTON R E. Rarity and reproduction characters in the British hepatic flora [J]. *Lindbergia*, 2000, 25:78-84.
- [2] HEDEN S H, ERICSON L. Epiphytic macrolichens as conservation indicators: Successional sequence in *Populus tremula* stands [J]. *Biol Conserv*, 2000, 93:43-53.
- [3] HEDEN S H, BOLYUKH V O, JONSSON B G. Spatial distribution of epiphytes on *Populus tremula* in relation to dispersal mode [J]. *Journal of Vegetation Science*, 2003, 14(2):233-242.
- [4] HEEGAARD E, HANGELBROEK H H. The distribution of *Ulota crispa* at a local scale in relation to both dispersal and habitat-related factors [J]. *Lindbergia*, 1999, 24:65-74.
- [5] HEEGAARD E. Patch dynamics and/or the species-environmental relationship in conservation bryology [J]. *Lindbergia*, 2000, 25: 85-88.
- [6] BROWN J H, MEHLMAN D W, STEVENS G C. Spatial variation in abundance [J]. *Ecology*, 1995, 76:2 029-2 043.
- [7] BROWN J H, STEVENS G C, KAUFMAN D M. The geographic range: Size, shape, boundaries and internal structure [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1996, 27:597-623.
- [8] 孙伟中, 赵士洞. 长白山北坡椴树阔叶红松林群落主要树种分布格局的研究 [J]. 应用生态学报, 1997, 8(2):119-122.
SUN W Z, ZHAO S D. Distribution patterns of main tree species in *Tilia* broadleaf Korean pine forest on northern slope of Changbai Mountains [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1997, 8(2): 119-122.
- [9] 侯向阳, 韩进轩. 长白山红松林主要树种空间格局的模拟分析 [J]. 植物生态学报, 1997, 21(3): 242-249.
HOU X Y, HAN J X. Simulation analysis of spatial patterns of main species in the Korean pine broadleaved forest in Changbai Mountain [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 1997, 21(3):242-249.
- [10] HAO Z Q, ZHANG J, SONG B, et al. Vertical structure and spatial associations of dominant tree species in an old-growth temperate forest [J]. *Forest Ecology and Management*, 2007, 252: 1-11.
- [11] STERNER R W, RIBIC C A, SCHATZ G E. Testing for life historical changes in spatial patterns of four tropical tree species [J]. *Journal of Ecology*, 1986, 74: 621-633.
- [12] 中国土壤学会. 土壤农业化学分析方法 [M]. 北京: 中国农业科学技术出版社, 1999.
Soil Science Society of China. *Soil agricultural chemical analysis procedure* [M]. Beijing: China Agricultural Science and Technology, 1999.
- [13] CONDIT R, ASHTON P S, BAKER P, et al. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species [J]. *Science*, 2000, 288: 1 414-1 418.
- [14] GEORGE L W P, MILLER B P, ENRIGHT N J. A comparison of methods for the statistical analysis of spatial point patterns in plant ecology [J]. *Plant Ecology*, 2006, 181(1):59-82.
- [15] RIPLEY B D. *Spatial statistics* [M]. New York: John Wiley & Sons, 1981.
- [16] WIEGAND T, MOLONEY K A. Rings, circles and null models for point pattern analysis in ecology [J]. *Oikos*, 2004, 104: 209-229.
- [17] SOKAL R R, ODEN N L. Spatial autocorrelation in biology (I): Methodology [J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1978, 10:199-228.
- [18] SOKAL R R, ODEN N L. Spatial autocorrelation in biology (II): Some biological implications and four applications of evolutionary and ecological interest [J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1978, 10:229-249.
- [19] LEGENDRE P, LEGENDRE L. *Numerical ecology* [M]. 2nd ed. Amsterdam: Elsevier Science BV, 1998.
- [20] BORCARD D, LEGENDRE P, DRAPEAU P. Partialling out the spatial component of ecological variation [J]. *Ecology*, 1992, 73: 1 045-1 055.
- [21] BORCARD D, LEGENDRE P. Environmental control and spatial structure in ecological communities: An example using oribatid mites (Acari, Oribatei) [J]. *Environmental and Ecological Statistics*, 1994, 1(1):37-53.
- [22] BORCARD D, LEGENDRE P. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbor matrices [J]. *Ecological Modelling*, 2002, 153:51-68.
- [23] PERES -NETO P R, LEGENDRE P, DRAY S, et al. Variation partitioning of species data matrices: Estimation and comparison of fractions [J]. *Ecology*, 2006, 87:2 614-2 625.
- [24] 张春雨, 赵秀海, 夏富才. 长白山次生林树种空间分布及环境解释 [J]. 林业科学, 2008, 44(8):1-8.
ZHANG C Y, ZHAO X H, XIA F C. Spatial distribution of tree species and environmental interpretations in a secondary forest in Changbai Mountains [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2008, 44(8):1-8.
- [25] HE F, LEGENDRE P, LAFRANKIE J V. Distribution patterns of tree species in a Malaysia tropical rain forest [J]. *Journal of Vegetation Science*, 1997, 8:105-114.
- [26] PLOTKIN J B, POTTS M D, LESLIE N, et al. Species-area curves, spatial aggregation, and habitat specialization in tropical forests [J]. *Journal of Theoretical Biology*, 2000, 207:81-99.
- [27] PLOTKIN J B, CHAVE J, ASHTON P S. Cluster analysis of spatial patterns in Malaysian tree species [J]. *The American Naturalist*, 2002, 160(5):629-644.

(责任编辑 赵 勃)