

云龙天池云南松自然种群分布格局分析

黄小波, 李帅锋, 苏建荣*, 刘万德, 郎学东

(中国林业科学研究院资源昆虫研究所, 云南普洱森林生态系统国家定位观测研究站, 云南 昆明 650224)

摘要: [目的] 对云南松种群年龄结构和空间分布格局的变化以及不同生长阶段个体的空间分布格局及空间关联性进行了研究, 从空间格局角度深入认识云南松林群落结构和分布格局及其形成的内在机制。[方法] 基于云南省云龙县天池自然保护区云南松天然林的样地调查数据, 基于云南松的种群径级结构, 采用 Ripley's L 函数点格局方法, 对云南松自然种群的龄级结构、空间分布格局及其不同生长阶段空间关联性进行了系统分析。[结果] 云南松自然种群径级和高度级结构完整, 分布呈倒“J”型; 云南松自然种群整体在 0~40 m 的空间尺度上呈“聚集-随机”的分布格局; 云南松自然种群个体在幼树和小树阶段, 在较大的尺度上呈聚集分布, 随着尺度的增加转变为随机分布, 而在中树阶段完全呈聚集分布, 随着龄级的递增, 大树阶段的空间分布格局呈随机分布; 云南松自然种群不同生长阶段个体间空间关联在所有尺度上基本都呈显著正相关。[结论] 云南松自然种群结构属增长型种群; 云南松自然种群不同生长阶段的个体呈现不同的分布格局, 表现出强烈的空间动态特性; 云南松种群各生长阶段间正向的关系, 有利于种群的维持。

关键词: 云南松; 种群结构; 点格局分析; 空间分布; 空间关联性

中图分类号: S718.5; S791.257

文献标识码: A

文章编号: 1001-1498(2018)04-0047-06

Distribution of *Pinus yunnanensis* Natural Population in Yunlong Tianchi National Nature Reserve

HUANG Xiao-bo, LI Shuai-feng, SU Jian-rong, LIU Wan-de, LANG Xue-dong

(Research Institute of Resource Insects, Chinese Academy of Forestry, the Pu'er Forest Ecosystem Research Station, State Forestry Administration, Kunming 650224, Yunnan, China)

Abstract: [Objective] To study the variations of age structure and spatial distribution pattern of *Pinus yunnanensis* forest as well as the spatial distribution pattern and spatial association of individuals in different growth stages, so as to further understand the intrinsic mechanism of the *P. yunnanensis* population structure and distribution pattern and its formation from the view point of spatial pattern. [Method] This study is based on data from sampling plots of *P. yunnanensis* natural population in Tianchi Nature Reserve of Yunlong County, Yunnan Province. The method of substituting space for time and Ripley's L function (based on the derivatives of Ripley's K function) was used to analyze the structure, spatial distribution patterns and spatial association at different growth stages under different scales of a *P. yunnanensis* natural forest population. [Result] The results showed that the DBH class and height class structure of *P. yunnanensis* natural population were complete, presented an invert J shape. With the scale increased, the distribution of *P. yunnanensis* natural population presented an “aggregate-random” type. At juvenile and small tree stages, the spatial distribution pattern presented an aggregate distribution at large scales, transformed into a random distribution with the scale increased. At medium tree stage, the spatial distribution pattern presented an aggregate distribution. To the stage of large tree, the spatial distribution pattern presented a random distribution.

收稿日期: 2017-12-25

基金项目: 中国林科院基本科研业务费专项(CAFYBB2017ZX002)和林业公益性行业专项(201404211)。

作者简介: 黄小波(1987—), 男, 博士, 助理研究员。主要研究方向: 恢复生态学。

* 通讯作者: 苏建荣, 研究员。研究方向: 种群生态学、恢复生态学及生态系统结构与功能。E-mail: jianrongsu@vip.sina.com

The different growth stages of *P. yunnanensis* natural population was significantly positively correlated at all scales. [Conclusion] The structure of *P. yunnanensis* natural population belonged to a increasing type. *P. yunnanensis* natural population at different growth stages presents different distribution pattern, indicating a strong spatial dynamic characteristic. The positive relationship between the growth stages of *P. yunnanensis* natural population has the advantage for population maintenance.

Keywords: *Pinus yunnanensis*; population structure; point pattern analysis; spatial distribution; spatial association

种群结构和空间格局是了解种群的生物学特性、环境因子相互作用的基本规律及其与空间分布相联系的生态过程的基础^[1],对揭示群落结构的形成、动态变化和维持机制有重要意义。聚集分布、随机分布和均匀分布是反映植物种群内部生态关系的三种空间分布类型^[2]。植物种群的空间分布格局对尺度的大小存在一定程度的依赖性^[3]。此外,种子的扩散限制、竞争关系以及生境异质性等因素也会对植物种群的分布格局产生影响^[4]。

Ripley 提出的点格局分析在很大程度上克服了传统格局分析方法的缺点^[5]。点格局分析具有强大的检测能力,能够最大限度地拟合分析过程中利用坐标信息,在分析种群的空间分布格局时被国内外专家广泛应用^[6]。20世纪90年代,张金屯等^[7]将点格局分析方法引入中国并取得了迅速的发展。近年来,对南亚松(*Pinus latteri* Mason)^[7]、青海云杉(*Picea crassifolia* Kom.)^[8]、思茅松(*Pinus kesiya* Royle ex Gord. var. *langbianensis* (A. Chev.) Gausson)^[9]、红松(*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.)^[10]、云南红豆杉(*Taxus yunnanensis* Cheng et L. K. Fu)^[11]等种群的分布格局及空间关联性的研究,很好地探究了多尺度上植物种群的生态学过程及特性。

云南松(*Pinus yunnanensis* Franch.)是我国特有的树种,主要分布在西南地区,具有重要的生态、经济价值^[12]。目前,部分学者已经对云南松林进行了大量的科学研究^[13-15],而对云南松自然种群分布格局的系统研究报道较少。本文以云南省云龙天池国家级自然保护区内保存完整的云南松自然种群为研究对象,采用典型样方法对研究区内分布集中的云南松自然种群进行了详细调查,并运用点格局等分析方法,对云南松种群年龄结构和空间分布格局的变化以及不同生长阶段个体的空间分布格局及空间关联性进行了研究,旨在探明以下问题:(1)该地区云南松自然种群结构和分布格局是怎样的?(2)不同生长阶段的云南松的空间分布格局呈何种分布,之间的空间关联性又如何?原因何在?(3)根据本研究结果该从何种角度对云南松林进行保护?通过本研究,可以从空间格局角度深入认识云南松林群

落结构和分布格局及其形成的内在机制,为云南松天然林保护和经营管理提供理论依据。

1 研究区概况

选择云南省大理州云龙县境内(25°49'48"~26°14'16" N,99°11'36"~99°20'34" E)的天池国家级自然保护区进行野外样地调查。该保护区内有保存完好的以云南松林为代表的森林生态系统。全区干湿季分明,年均气温 13.2℃左右,年均降水量为 815.5 mm 左右,海拔为 2 100.0~3 638.9 m。野外调查选择云南松自然种群分布的核心区(海拔为 2 500~2 900 m)设定固定样地。研究样地中,云南松林占绝对优势,为地带性植被,乔木上层全部由云南松组成,高度多数为 20~25 m,调查到的最大高度为 35 m,胸径多数为 30~45 cm,调查中最大胸径为 71.8 cm,层盖度 75%;乔木下层主要有云南松、大白杜鹃(*Rhododendron decorum* Franch.)、水红木(*Viburnum cylindricum* Buch. - Ham. ex D. Don)、珍珠花(*Lyonia ovalifolia* (Wall.) Drude)、尼泊尔柃木(*Alnus nepalensis* D. Don)、马缨杜鹃(*Rhododendron delavayi* Franch.)、槲栎(*Quercus aliena* Bl.)、高山栎(*Quercus semecarpifolia* Smith)、麻子壳柯(*Lithocarpus variolosus* (Fr.) Chun)、华山松(*Pinus armandii* Franch.)等;灌木层高 0.5~2.5 m,层盖度 20%,主要有乌桕果(*Vaccinium fragile* Franch.)、羊耳菊(*Inula cappa* (Buch. -Ham) DC.)、小叶忍冬(*Lonicera microphylla* Willd. ex Roem. et Schult)、乌泡子(*Rubus parkeri* Hance)等;草本层高 10~30 cm,层盖度 10%,主要有野古草(*Arundinella anomala* Steud.)、矮小沿阶草(*Ophiopogon bodinieri* var. *pygmaeus* Wang et Dai)、假细锥香茶菜(*Rabdosia coetsoides* C. Y. Wu)、光叶兔儿风(*Ainsliaea glabra* Hemsl.)、野草莓(*Fragaria vesca* L.)等。

2 研究方法

2.1 样地设置与调查

2015年4月,在云南松自然种群集中分布的区域选择1块面积为80 m×80 m的典型样地进行调

查。采用“相邻格子法”将每块样地分割成 256 个 $5\text{ m} \times 5\text{ m}$ 的小样方,根据以往的调查方法^[16]在小样方内对所有高度 $>1.3\text{ m}$ 的云南松个体进行每木调查,利用胸径尺和角规式测高器测量样方内云南松的胸径、树高,并以样方左下角为坐标原点(0,0)量测云南松个体空间位置,坐标值直接用样方投影距离(m)表示。

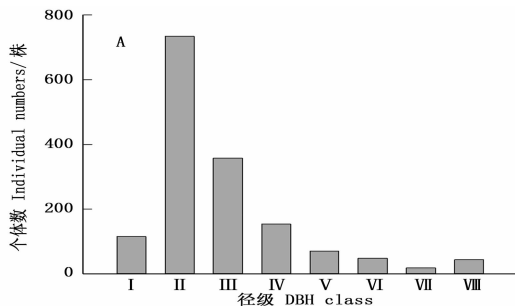
2.2 年龄结构划分

根据相同树种的径级和林木年龄在相同环境下对环境的反应具有一致性的规律^[17],本研究采用径级代替龄级的方法对云南松自然种群的年龄结构进行分析。根据云南松生活史,云南松的径级结构通过径级大小分为 8 级,将 $DBH < 2.5\text{ cm}$ 作为 I 级,以 5 cm 作为级距进行等级划分, $DBH \geq 32.5\text{ cm}$ 作为 VIII 级。云南松的高度级结构分为 6 级, I 级 $1.3 \sim 5\text{ m}$, 5 m 以上以 5 m 为一个间隔划分等级, $\geq 25\text{ m}$ 为 VI 级。分别统计以上各径级和各高度级的个体数,绘制种群结构柱状图。

根据云南松生活史以及样地实际情况,将云南松划分为 4 个不同生长阶段,即幼树($DBH < 2.5\text{ cm}$)、小树($2.5\text{ cm} \leq DBH < 7.5\text{ cm}$)、中树($7.5\text{ cm} \leq DBH < 22.5\text{ cm}$)和大树($DBH \geq 22.5\text{ cm}$)。在此基础上进行不同生长阶段的空间分布格局分析。

2.3 数据分析

本研究采用 Ripley's L 函数对云南松自然种群进行空间格局分析和各龄级个体的空间关联分析。Ripley's L 函数是在 Ripley's K 函数的基础上发展而来,包括单变量和双变量分析^[18]。用 Monte-Carlo 拟合检验计算上下包迹线,即置信区间,并以空间尺度 r 为横坐标,上下包迹线为纵坐标作图。单变量



分析中,种群实际分布数据计算所得的不同尺度下的函数值 $L(r)$ 若大于置信区间的上限则属于随机分布;若处于置信区间之间则属于集群分布;若小于置信区间的下限则属于均匀分布。不同生长阶段个体间的空间关联性实际即点格局的双变量分析,种群实际分布数据计算得到的不同尺度下的函数值若高于置信区间上限说明两类对象间为显著正关联,在置信区间内则无显著关联性,低于置信区间下限则两类对象间具有显著负关联。

点格局和空间关联分析通过 ADE-4 软件完成,空间尺度 r 为样地最短边长的一半,即 40.0 m ,分析步长为 1.0 m ,采用 Monte-Carlo 随机模拟 1 000 次,得到由上下包迹线围成的 99% 置信区间^[11]。采用 Sigmaplot 12.5 软件以及 Excel 2010 绘图和制表。

3 结果与分析

3.1 种群年龄结构

云南松自然种群的年龄结构见图 1。野外共调查到云南松 1 540 株,径级 I ~ VIII 的个体数分别为 115、734、357、154、70、48、18、44 株,径级表现完整, II 级数量所占比例最大,为 47.66%,小径级木个体充足,具有较强的更新能力,云南松自然种群径级图整体上呈倒“J”型(图 1A);高度级结构分析可探讨云南松自然种群个体在垂直空间上的配置状况,可作为龄级估测很好的一个参数,高度级 I ~ VI 的个体数分别为 421、747、204、112、31、25 株,高度级完整无缺失,云南松种群个体在高度级上的分布大致与径级分布类似,最高峰在第 II 级,所占比例为 48.51%,分布呈倒“J”型(图 1B),径级与高度级结构共同说明云南松自然种群属增长型种群。

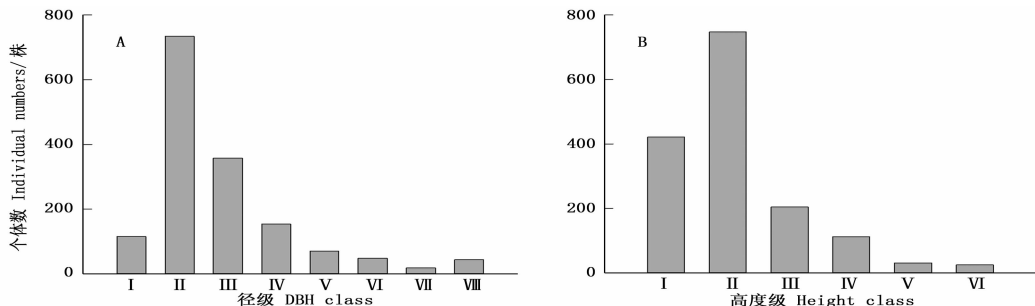


图 1 云南松自然种群径级和高度级结构

Fig. 1 DBH class and height class distribution of *Pinus yunnanensis* natural population

3.2 云南松自然种群的空间格局变化

云南松自然种群个体分布见图 2,横坐标和纵坐标均代表样地的边长 80 m ,云南松个体坐标值用实际测得的距离值表示,可以直观地表现出云南松个体在样地内的空间分布状态,种群密度为 $2\ 406$

株 $\cdot\text{hm}^{-2}$ 。

云南松自然种群整体的点格局分析结果见图 3,空间分布格局在 $0 \sim 31\text{ m}$ 尺度内表现为聚集分布,聚集强度总体较弱;在 $32 \sim 40\text{ m}$ 尺度上表现为随机分布格局。

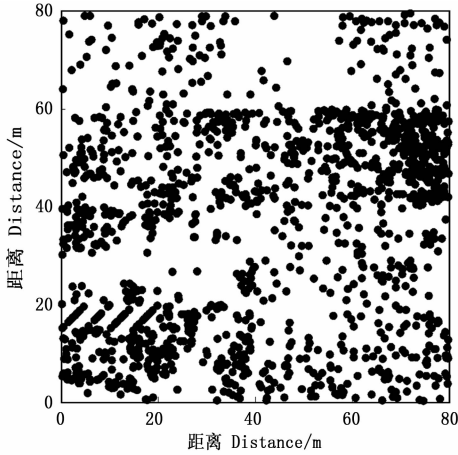
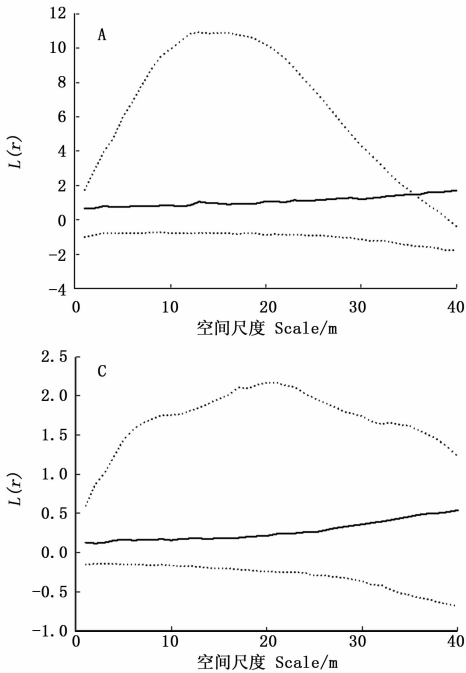


图2 云南松自然种群个体空间分布位点

Fig.2 Mapped point pattern of *Pinus yunnanensis* natural population

3.3 云南松自然种群各生长阶段空间分布的变化

云南松自然种群4个不同生长阶段的空间分布格局与尺度的关系分析结果见图4。幼树和小树的空间分布格局类似,分别在0~35、0~32 m尺度范



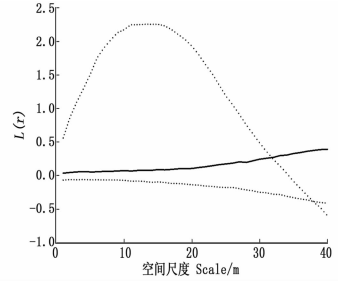
A:幼树 Juvenile trees; B:小树 Small trees; C:中树 Medium trees; D:大树 Large trees

图4 云南松自然种群各生长阶段的空间分布格局

Fig.4 Spatial patterns of *Pinus yunnanensis* natural population in the different growth stages.

3.4 云南松自然种群各生长阶段空间关联

植物种群在每个生长阶段的繁殖和扩散的时空特征在一定程度上能够由不同生长阶段个体分布的空间关联性表现出来^[19]。云南松自然种群各生长阶段个体间的关联性情况见表1,除大树-小树在40 m尺度上以及小树-幼树在2、4~26 m尺度上无关联或相互独立外,在其它尺度上均表现为显著

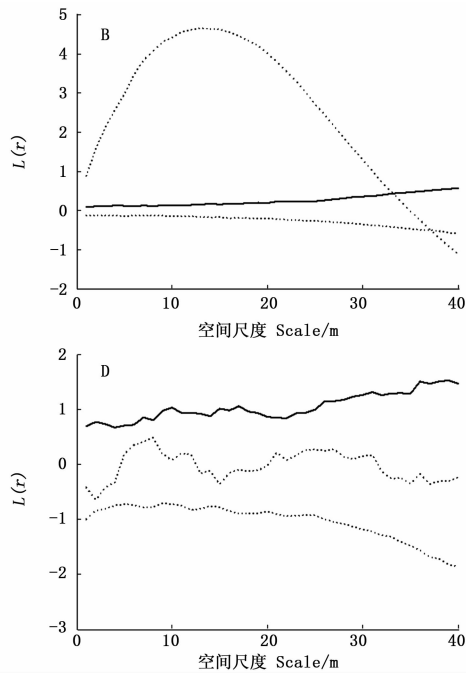


虚线表示99%置信区间,实线表示L(r)函数值。下同。

图3 云南松自然种群个体空间分布格局

Fig.3 The spatial distribution pattern of *Pinus yunnanensis* natural population

围内表现为聚集分布,随着尺度的增加,幼树和小树的空间分布格局均转变为随机分布;中树在所有尺度上均呈聚集分布格局,聚集程度随尺度的增加有缓慢增长的趋势;大树在所有尺度上均表现为随机分布,且随着尺度的增加,随机程度呈缓慢增长趋势。



正相关,且其它生长阶段个体间在所有尺度上均表现为显著正相关。

4 讨论

通常来说,植物种群的年龄结构和空间分布格局是其自身的生物学特性以及与环境因素的相互影响共同决定的,可以反映出种群动态变化规律和群

表1 云南松自然种群各生长阶段空间关联
Table 1 Spatial associations of *Pinus yunnanensis* natural population in different growth stages

关联对象 Association objects	尺度 Scale/m					
	0~1	2	3	4~26	27~39	40
大树-中树 LA-ME	+	+	+	+	+	+
大树-小树 LA-SM	+	+	+	+	+	r
大树-幼树 LA-JU	+	+	+	+	+	+
中树-小树 ME-SM	+	+	+	+	+	+
中树-幼树 ME-JU	+	+	+	+	+	+
小树-幼树 SM-JU	+	r	+	r	+	+

注:“+”表示显著正相关;“r”表示无相关,置信区间为99%。

Note: “+” represents significant positive correlation; “r” represents non-correlation at 99% confidence intervals.

落的发展趋势^[20]。本研究表明,云南松自然种群径级和高度级结构基本一致,近似呈倒“J”型分布,年龄结构为增长型,由于云龙天池自然保护区是以保护云南松为主,该区域受人为干扰较少,云南松自然种群更新的种子来源充沛。调查区域在天池自然保护区,是云南松种群分布的中山地带,水热条件较好,适宜云南松幼苗的定居和存活,且云南松幼龄个体丰富,故种群结构呈增长态势。

有研究表明,森林的空间分布格局与其所选取的空间尺度关联密切^[21]。本研究中,云南松自然种群整体在0~31 m尺度内呈聚集分布,随着尺度的增加又转变为随机分布。这种聚集分布占主导地位且分布格局对尺度有依赖性的研究结果与很多温带、亚热带和热带森林的空间分布格局结果较一致^[22]。云南松自然种群个体间的聚集分布使云南松与其它物种的竞争减弱,而加大了种内的竞争,黄小波等^[16]对该区域天然林内的云南松种内和种间竞争结果佐证了这一点,聚集分布格局产生了较弱的种间竞争,从而实现了不同的物种共存,增加了物种多样性。有研究表明,种群的空间分布格局通常会受多种因素的影响,如较小尺度上的种子扩散限制以及种内和种间竞争因素,较大尺度上的环境异质性因素等^[11]。云南松为强阳性树种,种实充沛,种子小而轻,且种翅较大,主要借助风力传播,传播距离较远,因此,云南松自然种群整体上聚集程度不强,且分布的尺度较大;种子在传播过程中易在低洼处堆积也可导致呈聚集分布,呈聚集分布可抵御外部竞争,利用有限的资源;另外,森林中鸟类和鼠类的取食行为也是其种子扩散方式之一^[23],在实际调查中也发现鸟类和啮齿类动物取食种子的现象,而靠动物扩散的物种更容易表现出聚集分布^[11]。随着尺度的继续增大,环境条件基本保持一致,这是其

呈随机分布的主要原因。有研究表明,大尺度上的随机分布格局,种群中成年树的随机死亡也有可能是其成因之一^[24]。

种群个体的空间分布格局在不同的生长阶段表现出不同的空间分布格局,这样能够让其个体更好地利用环境中有限的资源^[7]。一般认为,低幼龄树分布格局往往呈聚集分布;随着年龄的增加,种群趋向于均匀分布格局;树木年龄的继续增加使种群趋向于随机分布^[25]。而云南松种群各生长阶段空间分布并不完全符合这个规律,具体表现为云南松幼龄(幼树和小树)阶段空间分布在很大尺度上呈聚集分布,这与王磊等^[26]对皖南山区南方红豆杉种群的研究结果类似,可能是由于较小龄级的个体竞争能力有限,呈聚集分布可有效缓解外部竞争压力^[4]。另外,云南松种子虽然借助风力传播,种子依然易散布于母树周围^[27],这也是云南松幼龄个体在很大尺度上呈聚集分布的主要原因。对于中树而言,空间分布格局在所有尺度上呈聚集分布,李永萍^[28]在该区域的云南松研究表明,除幼龄阶段的自疏作用以外,从中龄林到近成熟林阶段,大约有80%的个体被稀疏掉,强烈的第二次自疏作用使中树的空间分布格局呈聚集分布。与张华等^[29]对青海云杉大龄级群体空间分布格局的研究结果类似,云南松到了大树阶段,树冠基本定型,树干粗壮,根部延伸范围广,从而对资源的获取能力以及抵御危害的能力增强,而此时自疏基本结束,分布格局呈随机状态。不同生长阶段所呈现的不同空间分布格局,这有利于种群获得足够的环境资源,是适应环境变化的一种生存策略^[30]。

研究表明,物种间在空间上的生态关系通常有正关联、负关联以及无关联三种关系^[31]。不同生长阶段同一植物种的空间关联性可以描述种群内个体间在一定时期内的相互关系,这种关系包括种群的现状和种群内的相互关系^[26]。本研究发现,各生长阶段的云南松种群之间在所研究的尺度上大部分都呈显著正关联。虽然有研究表明,云南松天然林的主要竞争压力来自种内^[16],但不同龄级云南松个体对环境的要求和适应性是一致的,几乎没有相互排斥的现象,这是由同一树种的个体生物学特性的一致性决定的,体现了植物利用环境资源的相似性和生态位的重叠以及种群内部正向和相互有利的生态关系^[4]。种群不同生长阶段间的空间关联与其

空间分布格局具有一致性^[31],云南松自然种群从幼树到大树四个生长阶段不同的空间分布格局决定了不同阶段的空间关联,这样种群在不同阶段能够充分利用各种环境资源,有利于整个种群的生存和发展。

5 结论

云南松自然种群的年龄结构分析表明该区域云南松自然种群属于增长型种群;云南松自然种群整体空间分布格局在0~31 m尺度内呈聚集分布,随着尺度的增加又转变为随机分布;不同生长阶段的个体呈现不同的分布格局,表现出强烈的空间动态特性;空间关联性分析结果表明云南松自然种群各生长阶段间具有正向的关系,有利于种群的维持。

通过对云南松自然种群年龄结构、空间分布格局以及不同龄级个体间的空间关联性的研究,为以后云南松天然林和人工林的经营提供科学依据。根据本研究结果,在以后的经营管理中,可以参照云南松自然种群的林分结构、树种组成和空间分布格局,通过开辟林窗、人工促进更新、物种配置及位置、合理疏伐等森林经营措施,提高森林生态系统的功能。另外,从研究结果可以看出,云南松幼龄个体往往呈聚集分布,可想而知,幼龄个体承受着外部很大的竞争压力,所以,在云南松林的经营管理中,建议在云南松幼树开始,对幼树周围存在的可构成竞争的林木进行适当疏伐,以增大生存空间,减小竞争压力。

参考文献:

- [1] 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.
- [2] 高福元, 赵成章, 卓木兰草. 高寒退化草地不同海拔梯度狼毒种群分布格局及空间关联性[J]. 生态学报, 2014, 34(3): 605-612.
- [3] Stoyan D, Penttinen A. Recent applications of point process methods in forestry statistics[J]. Statistical Science, 2000, 15(1): 61-78.
- [4] 张俊艳, 成克武, 臧润国. 海南岛热带自然针叶林主要树种的空间格局及其关联性[J]. 生物多样性, 2014, 22(2): 129-140.
- [5] Ripley B D. Spatial statistics[M]. New Jersey: John Wiley & Sons, 2005.
- [6] Tirado R, Pugnaire F I. Shrub spatial aggregation and consequences for reproductive success[J]. Oecologia, 2003, 136(2): 296-301.
- [7] 张金屯, 孟东平. 芦芽山华北落叶松林不同龄级立木的点格局分析[J]. 生态学报, 2004, 24(1): 35-40.
- [8] 赵琼琼, 黄华国, 梁大双, 等. 甘肃大野口青海云杉种群的空间分布格局[J]. 北京林业大学学报, 2010, 32(4): 59-64.
- [9] 黄小波, 李帅锋, 苏建荣, 等. 择伐对思茅松自然种群结构和空间分布格局的影响[J]. 生态学报, 2015, 35(24): 8241-8250.
- [10] 侯红亚, 王立海. 小兴安岭阔叶红松林物种组成及主要种群的空间分布格局[J]. 应用生态学报, 2013, 24(11): 3043-3049.
- [11] 李帅锋, 刘万德, 苏建荣, 等. 云南兰坪云南红豆杉种群年龄结构与空间分布格局分析[J]. 西北植物学报, 2013, 33(4): 792-799.
- [12] 金振洲, 彭 鉴. 云南松[M]. 昆明: 云南科技出版社, 2004.
- [13] 李贵祥, 施海静, 孟广涛, 等. 云南松原始林群落结构特征及物种多样性分析[J]. 浙江林学院学报, 2007, 24(4): 396-400.
- [14] 苗 娟, 周传艳, 李世杰, 等. 不同林龄云南松林土壤有机碳和全氮积累特征[J]. 应用生态学报, 2014, 25(3): 625-631.
- [15] 徐 杨, 邓丽丽, 周 丽, 等. 云南松不同海拔天然群体种实性状表型多样性研究[J]. 种子, 2015, 34(11): 70-79.
- [16] 黄小波, 刘万德, 苏建荣, 等. 云南松天然林的种内和种间竞争[J]. 林业科学研究, 2016, 29(2): 209-215.
- [17] Frost I, Rydin H. Spatial pattern and size distribution of the animal-dispersed tree *Quercus robur* in two spruce-dominated forests[J]. Ecoscience, 2000, 7(1): 38-44.
- [18] Gray L, He F L. Spatial point-pattern analysis for detecting density-dependent competition in a boreal chronosequence of Alberta[J]. Forest Ecology and Management, 2009, 259(1): 98-106.
- [19] 李肇晨, 陈永富, 洪小江, 等. 海南霸王岭陆均松种群年龄结构与点格局分布特征[J]. 生态学杂志, 2015, 34(6): 1507-1515.
- [20] 胡尔查, 王晓江, 张文军, 等. 乌拉山自然保护区白桦种群的年龄结构和点格局分析[J]. 生态学报, 2013, 33(9): 2867-2876.
- [21] Condit R, Ashton P S, Baker P, et al. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species[J]. Science, 2000, 288(5470): 1414-1418.
- [22] 姚 蓓, 余建平, 刘晓娟, 等. 亚热带常绿阔叶林种子性状对木本植物聚集格局的影响[J]. 生物多样性, 2015, 23(2): 157-166.
- [23] Seidler T G, Plotkin J B. Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees[J]. PLoS Biol, 2006, 4(11): e344.
- [24] 邵方丽, 余新晓, 吴海龙, 等. 冀北土石山区天然次生林山杨、白桦种群的空间分布格局[J]. 林业科学, 2012, 48(6): 12-17.
- [25] 张 健, 郝占庆, 宋 波, 等. 长白山阔叶红松林中红松与紫椴的空间分布格局及其关联性[J]. 应用生态学报, 2007, 18(8): 1681-1687.
- [26] 王 磊, 孙启武, 郝朝运, 等. 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.
- [27] 潘 燕, 王 帅, 王崇云, 等. 云南松与云南油杉种子风力传播特征比较[J]. 植物分类与资源学报, 2014, 36(3): 403-410.
- [28] 李永萍. 云龙湖省级自然保护区云南松更新和自疏及其冗余机制的研究[D]. 昆明: 云南大学, 2006.
- [29] 张 华, 黄 琴, 赵传燕, 等. 青海云杉不同龄级立木的点格局分析[J]. 生态学杂志, 2016, 35(5): 1182-1187.
- [30] Hubbell S P. Neutral theory and the evolution of ecological equivalence[J]. Ecology, 2006, 87(6): 1387-1398.
- [31] Molles M C. Ecology: Concept and Application[M]. New York: McGraw Hill, 2009.