

广西植物

Guihaia

ISSN 1000-3142, CN 45-1134/Q

《广西植物》网络首发论文

题目：云南鸡足山火干扰 40 年形成的云南松林空间分布格局及关联性
作者：李金婕，张彩彩，邓云，张楚然，苏维翰，李生发，李逢昌，唐志忠，林露湘
网络首发日期：2024-07-24
引用格式：李金婕，张彩彩，邓云，张楚然，苏维翰，李生发，李逢昌，唐志忠，林露湘. 云南鸡足山火干扰 40 年形成的云南松林空间分布格局及关联性[J/OL]. 广西植物. <https://link.cnki.net/urlid/45.1134.q.20240722.1559.007>



网络首发：在编辑部工作流程中，稿件从录用到出版要经历录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿等阶段。录用定稿指内容已经确定，且通过同行评议、主编终审同意刊用的稿件。排版定稿指录用定稿按照期刊特定版式（包括网络呈现版式）排版后的稿件，可暂不确定出版年、卷、期和页码。整期汇编定稿指出版年、卷、期、页码均已确定的印刷或数字出版的整期汇编稿件。录用定稿网络首发稿件内容必须符合《出版管理条例》和《期刊出版管理规定》的有关规定；学术研究成果具有创新性、科学性和先进性，符合编辑部对刊文的录用要求，不存在学术不端行为及其他侵权行为；稿件内容应基本符合国家有关书刊编辑、出版的技术标准，正确使用和统一规范语言文字、符号、数字、外文字母、法定计量单位及地图标注等。为确保录用定稿网络首发的严肃性，录用定稿一经发布，不得修改论文题目、作者、机构名称和学术内容，只可基于编辑规范进行少量文字的修改。

出版确认：纸质期刊编辑部通过与《中国学术期刊（光盘版）》电子杂志社有限公司签约，在《中国学术期刊（网络版）》出版传播平台上创办与纸质期刊内容一致的网络版，以单篇或整期出版形式，在印刷出版之前刊发论文的录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿。因为《中国学术期刊（网络版）》是国家新闻出版广电总局批准的网络连续型出版物（ISSN 2096-4188，CN 11-6037/Z），所以签约期刊的网络版上网络首发论文视为正式出版。

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202404019

云南鸡足山火干扰 40 年形成的云南松林空间分布格局 及关联性

李金婕¹, 张彩彩^{1*}, 邓云^{2*}, 张楚然^{2,3}, 苏维翰², 李生发⁴,
李逢昌⁴, 唐志忠⁴, 林露湘^{2,5}

(1. 大理大学 东喜玛拉雅研究院, 云南 大理 671003; 2. 中国科学院西双版纳热带植物园 热带森林生态学重点实验室, 云南 勐腊 666303; 3. 云南大学 生态与环境学院教育部西南跨境生态安全重点实验室, 昆明 650091; 4. 大理市余金庵国有林场, 云南 大理 671009;
5. 云南西双版纳森林生态系统国家野外科学观测研究站, 云南 勐腊 666303)

摘要: 云南松 (*Pinus yunnanensis*) 作为中国西南地区的乡土树种及植树造林的先锋树种, 其形成的大面积云南松天然林和人工林具有丰富的林产资源, 在林业建设和可持续发展中起着关键作用。但是, 随着全球变化的加剧, 云南松林由于其含油量高、燃点低等特征, 更容易发生火灾。为探究火干扰后处于演替初期云南松林的群落组成特征、优势种的空间分布格局及关联性, 按照全球森林观测网络的标准技术规范, 在云南鸡足山建立了 1 块 1 hm² 的云南松林动态监测样地 (40 年前为亚热带半湿润常绿阔叶林)。基于调查数据, 分析群落组成和径级结构特征, 采用 $g(r)$ 函数分析云南松不同发育阶段、群落内不同叶习性优势木本植物的空间分布格局及关联性, 以此明晰演替初期云南松群落的内在发展机制。结果表明: (1) 1 hm² 样地内共记录到胸径 ≥ 1 cm 的独立生长的木本植物个体为 3 088 株, 隶属 14 科 21 属 30 种, 其中常绿木本植物 23 种, 落叶木本植物 7 种。(2) 云南松和落叶型植物响叶杨 (*Populus adenopoda*) 的径级结构呈偏正态型, 属于稳定型种群, 常绿型木本植物水红木 (*Viburnum cylindricum*)、华山松 (*Pinus armandii*) 和美丽马醉木 (*Pieris formosa*) 的径级结构呈倒“J”型, 说明常绿型植物更新良好, 小径级个体更多, 未来更容易取代云南松林。(3) 云南松 3 个发育阶段 (幼树、中树和成树) 的空间分布以聚集为主, 成树随着尺度的增大有向随机或均匀分布转变的趋势。(4) 云南松幼树与中树和成树呈正相关, 而中树和成树则表现为不相关, 说明云南松种群内部整体关系良好。云南松与群落内优势的常绿和落叶植物呈负相关或者不相关, 说明存在对光照和水分等限制性资源的竞争。综上所述, 该云南松群落整体结构稳定, 当前云南松仍是群落演替早期的绝对优势物种, 其不同发育阶段的空间分布以聚集为主, 成树的分布在未来可能会从聚集转变向随机或均匀分布, 反映了负密度制约效应的累积。云南松不同发育间正向的空间关联也是群落演替初期的重要特征。但是, 随着演替的发展, 常绿型植物可能会替代云南松的优势地位, 使得群落往亚热带半湿润常绿阔叶林的方向发展。

关键词: 云南松, 空间分布, 径级结构, 空间关联, 演替

中图分类号: Q948 **文献标志码:** A

基金项目: 国家自然科学基金-云南省联合基金 (U1902203); 国家自然科学基金 (32160268); 中央财政林草生态保护恢复资金资助项目 (WNLY-2022-06-018); 云南省基础研究专项重大项目 (202101BC070002); 云南省重点研发计划项目 (202303AC100009)。

第一作者: 李金婕 (2003—), 本科, 主要从事群落生态学研究, (E-mail) 2762192182@qq.com。

***通信作者:** 张彩彩, 博士, 助理研究员, 主要从事群落生态学研究, (E-mail) zhangcc@eastern-himalaya.cn;
邓云, 博士, 助理研究员, 主要从事群落生态学研究, (E-mail) dy@xtbg.org.cn。

Spatial distribution and associations of *Pinus yunnanensis* forests formed by 40 years of fire disturbance in Jizu Mountain, Yunnan

LI Jinjie¹, ZHANG Caicai^{1*}, DENG Yun^{2*}, ZHANG Churan^{2,3}, SU Weihai², LI Shengfa⁴,
LI Fengchang⁴, TANG Zhizhong⁴, LIN Luxiang^{2,5}

(1. Institute of Eastern-Himalaya Biodiversity Research, Dali University, Dali 671003, Yunnan, China; 2. CAS Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, Yunnan, China; 3. Key Laboratory for Transboundary Ecosystem Security of Southwest China of Ministry of Education, School of Ecology and Environmental Science, Yunnan University, Kunming 650091, China; 4. Yu Jin'an State-owned Forest Farm, Dali 671009, Yunnan, China; 5. National Forest Ecosystem Research Station at Xishuangbanna, Mengla 666303, Yunnan, China)

Abstract: *Pinus yunnanensis*, native to southwest China, is widely used as a pioneer species for afforestation. Large areas of *P. yunnanensis* natural forests and plantations provide abundant forestry resources, playing a key role in forestry construction and sustainable development. However, the high oil content and low ignition point of *P. yunnanensis* make it susceptible to frequent wildfires, especially with the intensification of global change. To investigate the community composition, spatial distribution and associations of dominant species in early post-fire regeneration of *P. yunnanensis* forests, a 1 hm² dynamic monitoring plot of *P. yunnanensis* forest was established in Jizu Mountain, Yunnan Province, following the standard protocol of the forest global earth observation network. This area was a subtropical semi-humid evergreen broad-leaved forest 40 years ago. We analyzed community composition and diameter class structures based on census data. The $g(r)$ function was used to analyze the spatial patterns and associations between *P. yunnanensis* in different diameter classes and dominant woody plants with different leaf habits. The results were as follows: (1) There were 3 088 individuals (DBH ≥ 1 cm), belonging to 30 species from 14 families and 21 genera, including 23 evergreen and 7 deciduous species in 1 hm² dynamic plot. (2) The diameter structure of *P. yunnanensis* and *Populus adenopoda* was skew-normal and belonged to stable populations. While the diameter structure of *Viburnum cylindricum*, *Pinus armandii* and *Pieris formosa* was inverted "J" type, indicating successful regeneration of with a higher number of small-diameter individuals. This suggests that they may eventually replace *P. yunnanensis* forests. (3) The spatial distribution of *P. yunnanensis* at three developmental stages (saplings, juveniles, adults) was mainly aggregated, and the distribution of adults may shift from aggregated to random or uniform distribution patterns as the scale increases. (4) The saplings of *P. yunnanensis* were mainly positively correlated with juvenile and adult trees, while juvenile and adult trees were uncorrelated. This suggests that a healthy relationship within the *P. yunnanensis* population. Additionally, *P. yunnanensis* showed negative or no correlation with the dominant evergreen and deciduous plants, indicating that competition for limited resources such as light and water. In summary, the structure of the *P. yunnanensis* community is stable, and *P. yunnanensis* remaining the dominant species in the early stage of community succession. The spatial distribution of its different developmental

stages is dominated by aggregation. However, the distribution of adults may shift to random or uniform distributions in the future, reflecting cumulative effects of negative density-dependence. Positive spatial associations between different diameter classes are also an important feature in the early stage of community succession. However, as succession progresses, evergreen plants may replace the dominant position of *P. yunnanensis*, leading the community towards a subtropical semi-humid evergreen broad-leaved forest.

Key words: *Pinus yunnanensis*, spatial distribution, diameter structure, spatial association, succession

种群年龄结构指不同年龄的个体在时间和空间上的组成和装配情况,是由种群自身的生物学特性和所在环境共同决定的,能够体现种群当前的结构状态、对环境的适应能力以及生存现状和未来发展趋势 (Begon et al., 1981; 金慧等, 2019)。根据不同发育阶段个体数量的配置特征,种群的年龄结构可分为3种模式:小径级个体多,年龄结构呈倒“J”型更新良好的增长型种群;中等径级个体数量较多,年龄结构呈“钟”型的稳定型种群;大径级个体多,小径级个体少,年龄结构呈不规则金字塔型的衰退型种群 (Mackenzie et al., 2004; 沈莉芹, 2019)。种群空间分布格局指一定区域内物种个体在空间上的配置情况,能够反映物种的扩散模式、种内种间相互作用、环境因素及其它随机事件对种群结构和功能的影响 (Law et al., 2009; Dimov et al., 2013)。种群在不同发育阶段空间分布格局的变化反映了整个生活周期中群落构建驱动力的转变 (Zhu et al., 2010)。一般而言,由小径级向大径级的发展过程中,其空间分布格局从由扩散限制和生境异质性主导的聚集分布,转变为以密度制约为主导的随机分布,最后呈现均匀分布模式 (Gavrikov & Stoyan, 1995; Li et al., 2009; Zhu et al., 2010)。

云南松为松科松属常绿乔木,是暖温性针叶林的代表树种。它主要以云贵高原为起源和分布中心,广泛分布于我国西南地区。云南松林不仅是该地区荒山造林的先锋树种,而且因其木材的轻软和多样化用途,具有重要的生态、经济以及社会效益 (张锦堂等, 2022)。然而,云南松作为林火干扰的主要作用对象,在人类活动日益频繁的背景下,林火发生频率和面积都有显著的增加趋势,这对云南松林的结构和功能造成了严重的影响 (戴丛蕊等, 2011; 韩杰等, 2016)。近年来科学家们对演替中后期的云南松群落进行了较多的研究,涉及到天然云南松林的种群结构及动态 (黄小波等, 2018; 何斌等, 2021)、更新限制因素 (杨永洁等, 2020; 付志高等, 2021) 和植冠种子库特征 (苏文华等, 2017) 等多个方面。例如,林素汀 (2020) 发现云南云龙天池火干扰后的云南松种群结构呈倒“S”型。由于云南松植冠种子库的释放,较小龄级的个体数量会出现明显的增长高峰。然而受土壤营养和光照等因素的限制,许多幼苗无法成功定植,导致个体数量随后急剧下降。相比之下,关于火后演替早期云南松林的组成特征、径级结构、空间分布格局及关联性的研究仍然较为缺乏。

本研究以云南滇西高原鸡足山为研究区域,利用云南松林 1 hm² 动态监测样地木本植物调查数据,采用径级代替龄级和 $g(r)$ 函数分析的方法,通过对群落内优势树种径级结构、空间分布格局及关联性的研究,拟探究关于演替初期云南松群落组成特征的3个关键科学问题: (1) 演替初期云南松林群落基本组成特征是什么; (2) 云南松群落中优势树种的径级结构和空间分布格局具有哪些特征; (3) 群落内优势种种内和种间空间关联性如何。本研究将为演替初期云南松林的物种共存机制研究奠定基础,也为云南松林的保护、修复和管理提供理论依据和数据支撑。

1 研究区概况

云南鸡足山，位于云南省大理白族自治州东部宾川县境内 (25°56′ —26°00′ N、100°20′ —100°25′ E)，是一个地理位置独特、生物多样性高的山脉。海拔范围为 1 140~3 320 m，覆盖了从干暖河谷到高山的多种生态带 (吴征镒，1987)。气候数据显示，山体中下部的年平均温度为 11.9 °C，最热月 (平均温度 17.3 °C) 和最冷月 (平均温度 4.7 °C) 的温差较大，年平均降水量为 1 192.3 mm (彭明春和党承林，1999)。由于受西南季风的影响，该区域呈现出明显的干湿季节分明的特点，旱季从每年的 11 月持续至次年 4 月，雨季为每年 5 月至 10 月，这种季节性的降水模式对于该区域的植被组成具有重要的影响 (吴征镒，1987)。鸡足山的植被具有典型的中国—喜马拉雅植物区系特征，组成植被的优势种很大一部分是中国特有种，反映了该区域植被在全球生物地理和生态研究中的重要性 (彭明春和党承林，1999；马雪梅，2011)。

2 研究方法

2.1 样地设置

2023 年 4 月，按照全球森林观测网络 (Forest Global Earth Observatory, Forest GEO) 样地建设的标准规程，在鸡足山建设了一块 1 hm² 的云南松林动态监测样地 (100 m×100 m) (以下简称鸡足山云南松林样地) (图 1)，样地海拔范围为 2 700~2 730 m (图 1)。云南鸡足山以亚热带半湿润常绿阔叶林为地带性植被，白柯 (*Lithocarpus dealbatus*)、元江锥 (*Castanopsis orthacantha*)、银木荷 (*Schima argentea*) 等为代表树种 (张楚然等，2024)。目前，该样地火干扰后形成了以云南松为优势种的次生林。以西南角为样地原点，用全站仪将样地划分为 25 个 20 m×20 m 的样方，再将每个 20 m×20 m 的样方进一步划分为 16 个 5 m×5 m 的小样方作为基本调查单元，对小样方内所有 DBH≥1 cm 的木本植物个体进行刷漆标记、挂牌编号，并进行物种鉴定，记录其种名、坐标和胸径等信息。

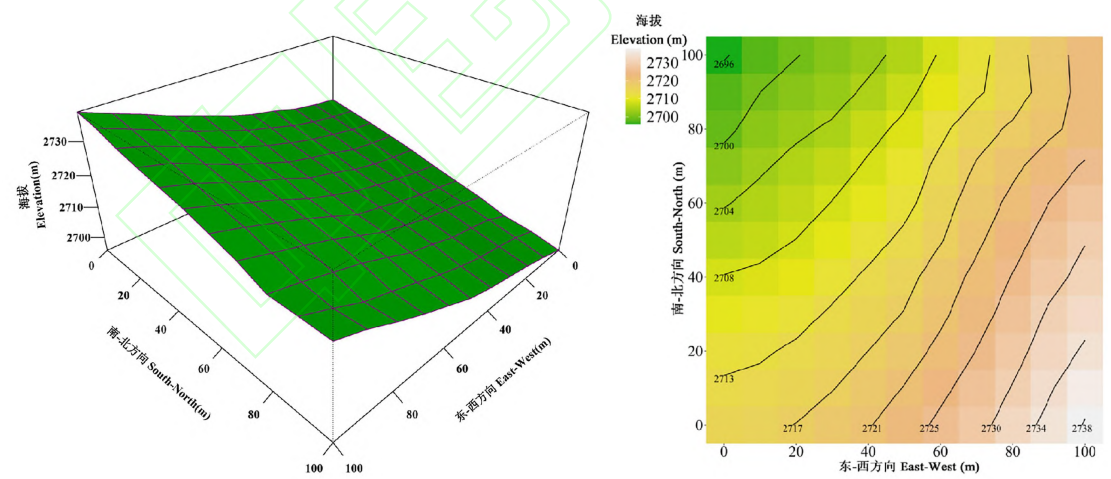


图 1 云南鸡足山云南松林 1 hm² 动态监测样地地形图

Fig. 1 Topographic map of the 1 hm² dynamic monitoring plot of *Pinus yunnanensis* forest in Jizu Mountain, Yunnan

2.2 径级划分

由于本研究样地内木本植物独立木个体数量较多，基于前人的研究，本研究采用了以个体外部形态特征 (如树高或苗高、胸径或地径) 代替年龄结构的的方法 (高贤明等，2001)。因此，径级代替龄级的方式被用于分析样地内所有木本植物、云南松及常绿和落叶植物优势树种的径级结构。

2.3 空间点格局分析

根据云南松的生活史特征及样地的实际情况 (黄小波等, 2018), 本研究把云南松种群划分为 3 个发育阶段进行空间格局的分析: 幼树 ($1\text{ cm}<\text{DBH}\leq 7.5\text{ cm}$)、中树 ($7.5\text{ cm}<\text{DBH}\leq 22.5\text{ cm}$) 和成树 ($\text{DBH}>22.5\text{ cm}$)。

本研究采用 Ripley 提出的 $g(r)$ 函数分析空间分布格局的方法 (Ripley, 1997), 以完全空间随机 (complete spatial randomness, CSR) 为零模型来分析云南松 3 个发育阶段的空间分布格局 (张金屯和孟东平, 2004)。使用 Monte-Carlo 拟合检验计算置信区间, 获取 99%置信水平的上下包迹线。 $g(r)$ 高于上包迹线为聚集分布; $g(r)$ 低于下包迹线为均匀分布; $g(r)$ 在上下包迹线之间为随机分布。利用双变量成对相关函数 $g_{12}(r)$ 分析云南松 3 个发育阶段间及其与群落内其他常绿型植物和落叶型植物间的空间关联性 (张金屯和孟东平, 2004), 同样获得 99%置信水平的上下包迹线, 若 $g_{12}(r)$ 值在包迹线之间, 两者呈不相关; $g_{12}(r)$ 值在包迹线下面, 两者呈负相关; $g_{12}(r)$ 值在包迹线上面, 两者呈正相关。

3 结果与分析

3.1 群落物种组成

云南鸡足山云南松林 1 hm^2 动态监测样地内共记录到木本植物独立个体 3 088 株, 分支 953 株, 隶属 14 科 21 属 30 种。其中, 常绿型植物 23 种, 落叶型植物 7 种 (表 1)。常绿型植物 (除云南松外) 记录到独立个体 1 316 株, 落叶型植物独立个体 43 株。从群落物种重要值的角度来看, 重要值最大的为云南松, 占比为 51%, 是群落内的绝对优势物种。常绿型植物重要值较大的物种分别是水红木 (*Viburnum cylindricum*)、华山松 (*Pinus armandii*) 和美丽马醉木 (*Pieris formosa*), 落叶型植物重要值最大的为响叶杨 (*Populus adenopoda*)。稀有种 (每 hm^2 个体数 ≤ 1) 共 6 种, 占样地树种总数的 20%。样地内详细的物种信息见表 1。

表 1 云南鸡足山云南松林 1 hm^2 动态监测样地物种组成

Table 1 Species composition of the 1 hm^2 dynamic monitoring plot of *Pinus yunnanensis* forest in Jizu Mountain, Yunnan

树种名称 Species name	总植株数 Number of total stems	相对密度 Relative density (%)	相对频度 Relative Frequency (%)	相对显著度 relative significance (%)	重要值 Importance value	叶习性 Leaf habit
云南松 <i>Pinus yunnanensis</i>	1 729	55.937	10.040	87.040	51.006	常绿 Evergreen
水红木 <i>Viburnum cylindricum</i>	349	11.291	9.639	1.704	7.544	常绿 Evergreen
华山松 <i>Pinus armandii</i>	182	5.888	8.835	5.344	6.689	常绿 Evergreen
美丽马醉木 <i>Pieris formosa</i>	189	6.147	6.024	1.183	4.451	常绿 Evergreen
珍珠花 <i>Lyonia ovalifolia</i>	132	4.270	6.827	0.453	3.850	常绿 Evergreen
宽钟杜鹃 <i>Rhododendron beesianum</i>	105	3.397	4.819	1.064	3.093	常绿 Evergreen
锥序荚蒾 <i>Viburnum pyramdatum</i>	55	1.779	6.827	0.097	2.901	常绿 Evergreen
厚皮香 <i>Ternstroemia gymnanthera</i>	67	2.200	5.622	0.755	2.859	常绿 Evergreen
大白杜鹃 <i>Rhododendron decorum</i>	88	2.847	4.016	0.744	2.536	常绿 Evergreen
马缨杜鹃 <i>Rhododendron delavayi</i>	56	1.812	4.418	0.815	2.348	常绿 Evergreen
蓝黑果荚蒾 <i>Viburnum atrocyaneum</i>	18	0.582	4.819	0.040	1.814	常绿 Evergreen
银木荷 <i>Schima argentea</i>	15	0.485	4.016	0.107	1.536	常绿 Evergreen
石灰花楸 <i>Sorbus folgneri</i>	13	0.421	3.614	0.070	1.368	常绿 Evergreen
响叶杨 <i>Populus adenopoda</i>	32	1.035	2.410	0.068	1.171	落叶 Deciduous
壶壳柯 <i>Lithocarpus echinophorus</i>	8	0.259	2.811	0.081	1.050	常绿 Evergreen

蔓胡颓子 <i>Elaeagnus glabra</i>	7	0.226	2.811	0.077	1.038	常绿 Evergreen
白碎米花 <i>Rhododendron spiciferum</i>	13	0.421	1.606	0.019	0.682	常绿 Evergreen
盐源锥蚂蚱 <i>Sunhangia elegans</i>	5	0.162	1.606	0.009	0.592	落叶 Deciduous
头状四照花 <i>Cornus capitata</i>	5	0.162	1.205	0.177	0.514	常绿 Evergreen
毛脉高山栎 <i>Quercus rehderiana</i>	3	0.097	1.205	0.080	0.461	常绿 Evergreen
云南越橘 <i>Vaccinium duclouxii</i>	3	0.097	1.205	0.011	0.438	常绿 Evergreen
元江锥 <i>Castanopsis orthacantha</i>	3	0.097	1.205	0.006	0.436	常绿 Evergreen
紫药女贞 <i>Ligustrum delavayanum</i>	3	0.097	1.205	0.005	0.436	常绿 Evergreen
云南杜鹃 <i>Rhododendron yunnanense</i>	2	0.065	0.803	0.022	0.297	落叶 Deciduous
刺叶高山栎 <i>Quercus spinosa</i>	1	0.032	0.402	0.016	0.150	常绿 Evergreen
云南凹脉柃 <i>Eurya cavinervis</i>	1	0.032	0.402	0.008	0.147	常绿 Evergreen
云南小檗 <i>Berberis yunnanensis</i>	1	0.032	0.402	0.003	0.146	落叶 Deciduous
峨眉蔷薇 <i>Rosa omeiensis</i>	1	0.032	0.402	0.001	0.145	落叶 Deciduous
冷地卫矛 <i>Euonymus frigidus</i>	1	0.032	0.402	0.000	0.145	落叶 Deciduous
麻栎 <i>Quercus acutissima</i>	1	0.032	0.402	0.000	0.145	落叶 Deciduous

3.2 径级结构

云南松样地所有木本植物的径级结构呈倒“J”型 (图 2: a)。样地内个体的最小胸径为 1.05 cm，最大胸径为 51.82 cm，平均胸径为 9.76 cm (图 2: a)。群落整体表现为小径级数量多，大径级个体数量少，其中 DBH≤10 cm 的独立个体共有 2 093 株，占全部个体的 68%。云南松种群的径级分布呈偏态型，总体上以 DBH=11 cm 为峰值向两边递减，81%的云南松个体集中在 7≤DBH≤22 cm，共有 1 405 株，其中幼树 228 株，中树 1 373 株，成树 128 株 (图 2: b)；常绿型植物水红木、华山松和美丽马醉木的径级结构均呈倒“J”型，具有小径级个体数量多、成树数量少的特点 (图 2: c, d, e)；落叶型植物响叶杨的个体数量相对较少，且缺少 DBH>6 cm 的个体，径级结构总体呈偏态分布 (图 2: f)。

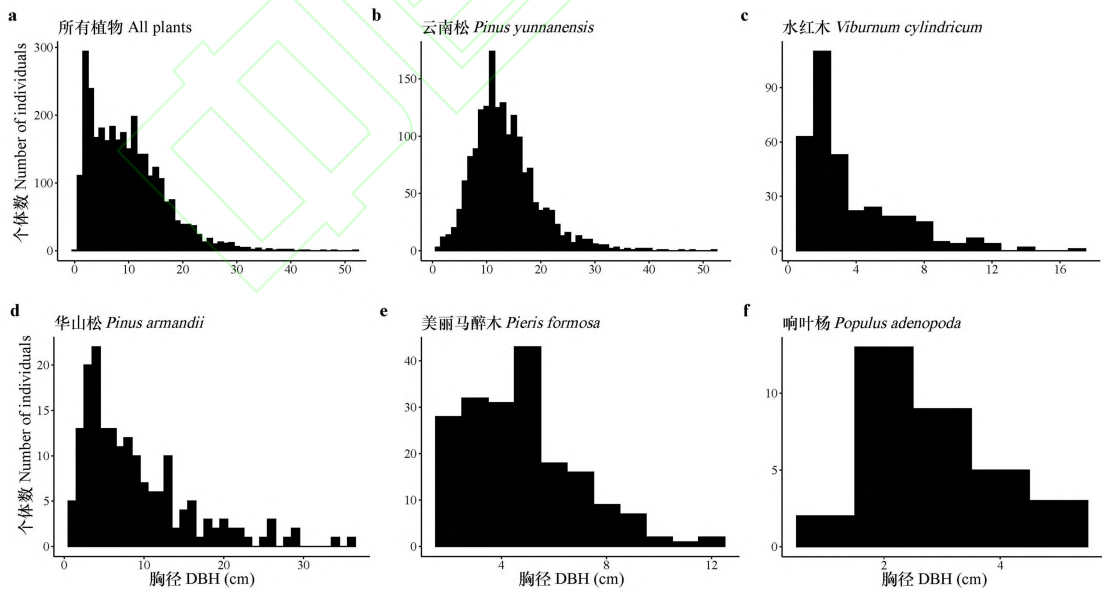
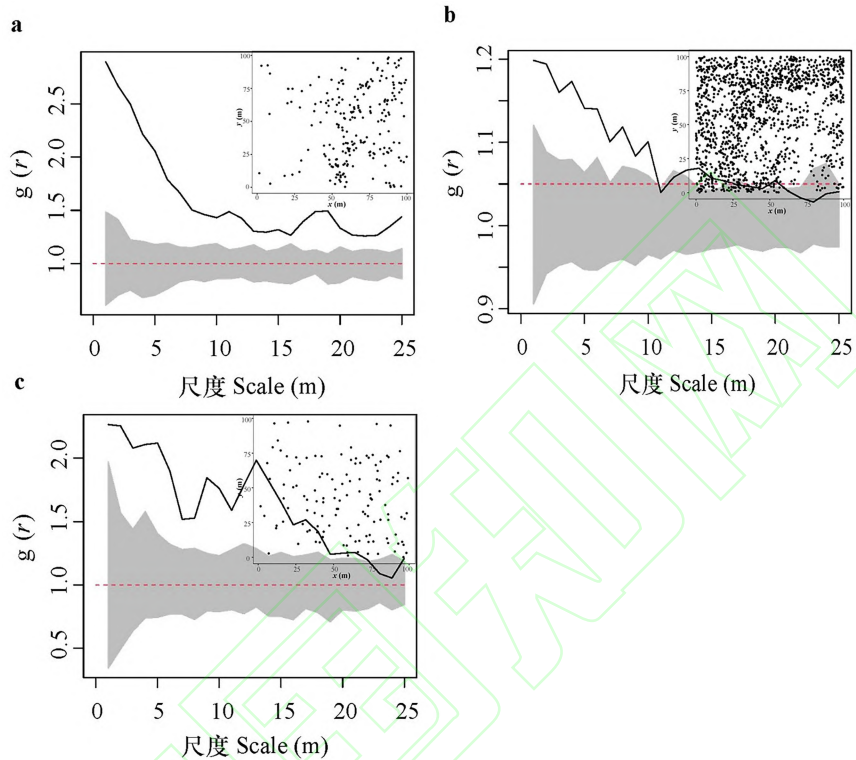


图 2 云南鸡足山云南松林 1 hm²动态监测样地内木本植物的径级结构

Fig. 2 Diameter classes structures for woody plants of the 1 hm² dynamic monitoring plot of *Pinus yunnanensis* forest in Jizu Mountain, Yunnan

3.3 空间分布格局

完全随机模型分析发现，云南松种群在 3 个发育阶段整体上呈聚集分布模式。随着空间尺度的增加，幼树的聚集程度降低（图 3：a）。中树的聚集程度在 0~11 m 尺度上逐渐降低，随后在大尺度上逐渐转变为随机分布（图 3：b）。成树在大部分尺度上都是聚集分布，但是在 22~25 m 尺度上表现为随机分布（图 3：c）。如图 4 所示，3 种常绿型植物水红木（图 4：a）、华山松（图 4：b）、美丽马醉木（图 4：c）以及 1 种落叶型植物响叶杨（图 4：d）的种群整体上都表现为聚集分布。说明演替早期云南松林的物种分布以聚集为主。

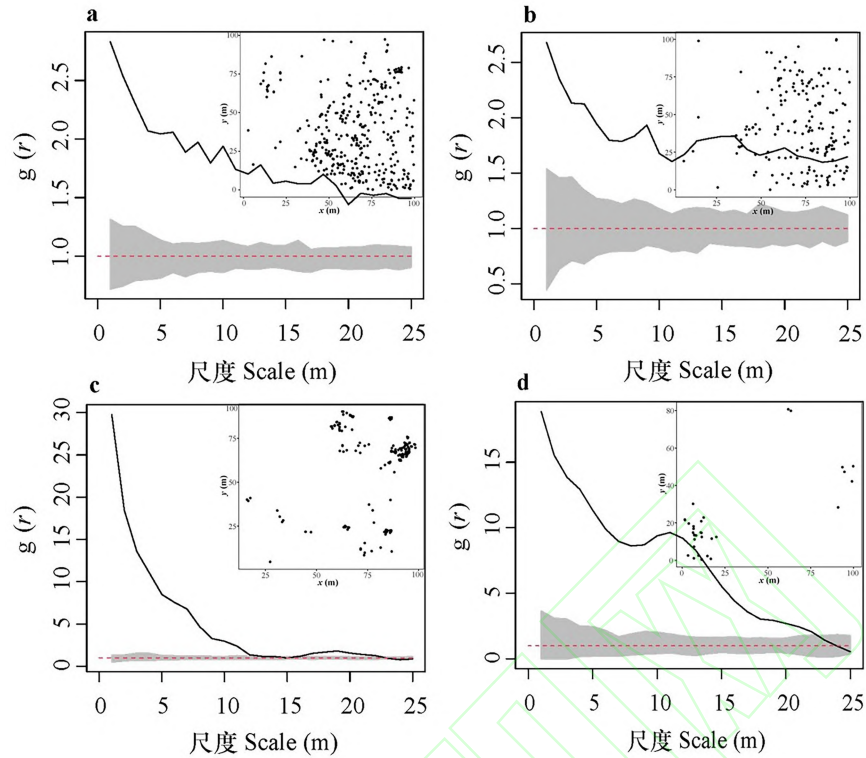


a. 幼树; b. 中树; c. 成树。

a. Sapling; b. Juvenile; c. Adult.

图 3 云南鸡足山云南松林 1 hm² 动态监测样地内云南松种群的空间分布格局
(以完全空间随机为零模型)

Fig. 3 Spatial distribution of *Pinus yunnanensis* population in the 1 hm² dynamic monitoring plot of *Pinus yunnanensis* forest in Jizu Mountain, Yunnan (CSR)



a. 水红木; b. 华山松; c. 美丽马醉木; d. 响叶杨。

a. *Viburnum cylindricum*; b. *Pinus armandii*; c. *Pieris formosa*; d. *Populus adenopoda*.

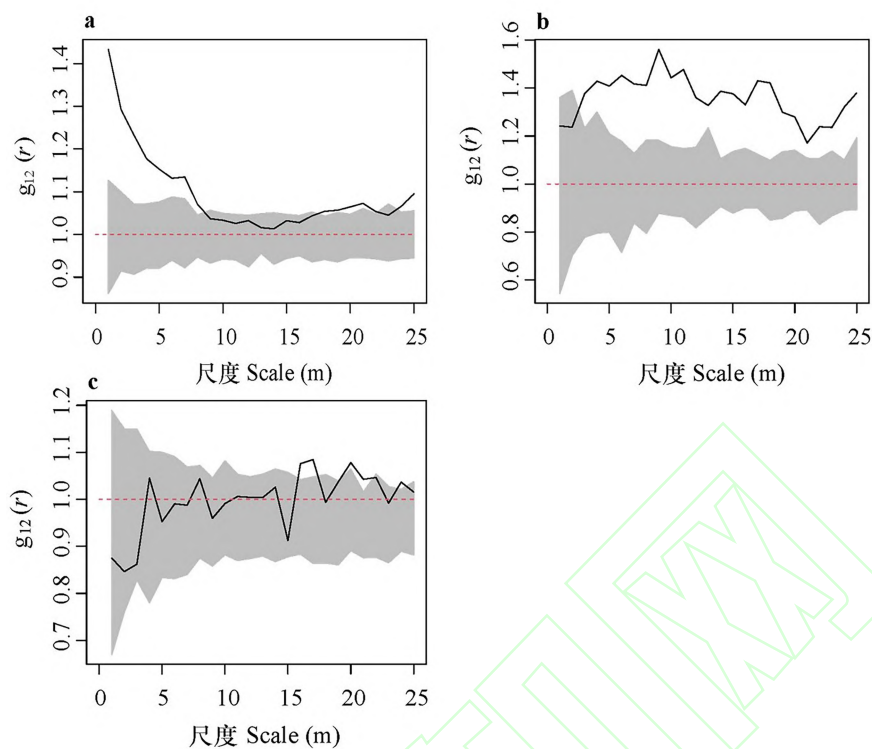
图 4 云南鸡足山云南松林 1 hm² 动态监测样地内不同叶习性植物的空间分布格局
(以完全空间随机为零模型)

Fig. 4 Spatial distribution of different leaf habits species in the 1 hm² dynamic monitoring plot of *Pinus yunnanensis* forest in Jizu Mountain, Yunnan (CSR)

3.4 云南松种内和种间关联性

云南松幼树和中树在 0~8 m 尺度上呈正相关关系, 其余尺度内表现为不相关和微弱的正相关交替出现 (图 5: a); 幼树和成树几乎在所有尺度上都呈正相关 (图 5: b); 中树和成树在整个尺度范围内几乎均呈不相关关系 (图 5: c)。

云南松与群落内其他常绿型和落叶型植物的种间关联以负相关和不相关为主 (图 6)。例如, 云南松与水红木、华山松在所有尺度范围内呈负相关关系 (图 6: a, b); 云南松与美丽马醉木和响叶杨整体表现为不相关关系 (图 6: c, d)。

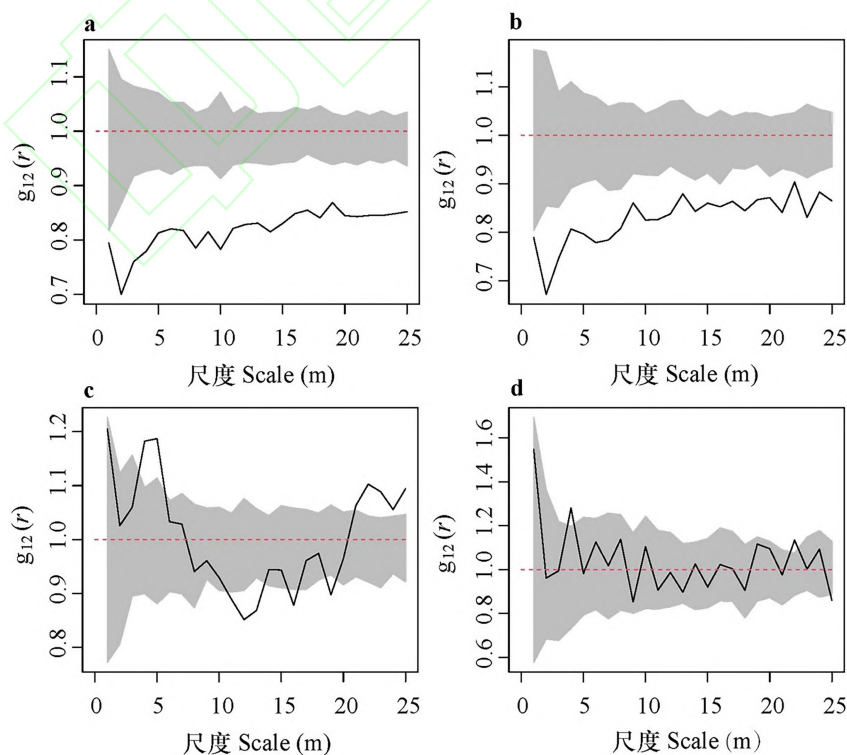


a. 幼树和中树; b. 幼树和成树; c. 中树和成树。

a. Sapling and juvenile; b. Sapling and adult; c. Juvenile and adult.

图5 云南鸡足山云南松林 1 hm² 动态监测样地内云南松种群不同径级的空间关联性

Fig. 5 Spatial association of *Pinus yunnanensis* population at different diameter classes in the 1 hm² dynamic monitoring plot of *Pinus yunnanensis* forest in Jizu Mountain, Yunnan



a. 云南松和水红木; b. 云南松和华山松; c. 云南松和美丽马醉木; d. 云南松和响叶杨。

a. *Pinus yunnanensis* and *Viburnum cylindricum*; b. *Pinus yunnanensis* and *Pinus armandii*; c. *Pinus yunnanensis* and *Pieris formosa*; d. *Pinus yunnanensis* and *Populus adenopoda*.

图 6 云南鸡足山云南松林 1 hm² 动态监测样地内云南松与群落内不同叶习性植物的关联性

Fig. 6 Spatial associations between *Pinus yunnanensis* and species of different leaf habits in the 1 hm² dynamic monitoring plot of *Pinus yunnanensis* forest in Jizu Mountain, Yunnan

4 讨论

4.1 云南松群落物种组成和径级结构

云南鸡足山云南松林 1 hm² 动态监测样地的研究揭示了该地区云南松林的物种组成和生态特性。样地内共记录到 30 个物种, 隶属 14 科 21 属, 其中云南松以 1 729 株的个体数量和占总重要值 51% 的绝对优势地位。但是相较于处于演替中后期的原始云南松林, 例如云南云龙天池云南松由 47 种木本植物 (高度 ≥ 1.3 m, 该样地由 24 个面积为 20 m \times 20 m, 20 m \times 30 m, 30 m \times 30 m 和 30 m \times 40 m 的样方组成) 组成 (沈莉芹, 2019), 本样地物种数量整体偏低, 说明目前阶段的云南松林生物多样性和林下物种组成尚未充分恢复。另外, 本研究发现鸡足山 1 hm² 样地云南松相对显著度占 87%, 而沈莉芹 (2019) 发现云龙天池云南松群落中, 云南松相对显著度占比为 74%, 略低于本研究结果, 说明火干扰促成了演替初期耐火树种云南松的优势地位。已有研究表明, 稀有种寿命较长, 并且大多物种幼苗更新良好, 能长期稳定地存在于群落中 (刘菊莲等, 2023)。本研究发现, 刺叶高山栎 (*Quercus spinosa*) 和云南凹脉柃 (*Eurya cavinervis*) 等稀有种是亚热带半湿润常绿阔叶林中的常见树种。它们在演替初期的云南松林中的出现预示着随着演替的进展, 这些物种可能会在群落中增加, 促进生态系统向更多样化和稳定的状态转变。

云南鸡足山云南松林群落内所有木本植物和常绿型木本植物径级结构均呈倒“J”型 (图 2), 说明样地内的小径级个体较多, 年龄结构合理, 树种更新良好, 群落能够进行良好的自我更新。而云南松种群的径级结构呈现偏态分布, 中等径级个体数量较多, 年龄结构表现为稳定型 (图 2: b)。这与黄小波等 (2018) 对云龙天池云南松原始林年龄结构呈倒“J”型的研究结果不同。说明不同演替阶段云南松种群的径级结构会发生转变, 也表明不同演替类型会影响优势树种的径级结构。演替早期云南松林年龄结构呈偏态分布的主要原因是: (1) 云南松具有较强的耐火能力。本研究样地的云南松林 40 年前为亚热带半湿润常绿阔叶林, 相比于阔叶树种, 云南松较厚的树皮, 延迟开放的球果等特性, 在经受火灾干扰后, 能够存活下来的云南松个体成长为现在的成树。(2) 植冠种子库释放。火的高温刺激周围云南松林球果的开放 (苏文华等, 2017; 司宏敏, 2019), 使得种子小且具有翅的云南松种子通过风媒传播并更新成为现在的中等径级的个体。(3) 土壤种子库萌发。火干扰消除森林的地表枯枝落叶层, 改变小气候和土壤养分, 增加了林下光的可获得性, 促进土壤种子库内贮存的强阳性云南松种子的萌发, 形成现在的小径级个体 (Deya & Hartman, 2005)。(4) 幼苗补充不足。调查发现, 本研究样地内几乎未见云南松幼苗, 尽管每年 12 月有部分云南松的种子萌发成为幼苗, 但是由于松针等凋落物的覆盖, 幼苗的根难以在土壤中快速定殖, 这导致它们在次年 4 月的旱季因缺乏水分而快速枯死。此外, 大多数常绿木本植物个体倾向于集中在较小的径级范围内, 这一现象暗示这些植物进入云南松林的时间较晚。云南松林林冠相对郁闭后为这些能够耐阴的植物的进入提供了有利条件。我们观察到林下幼苗主要由水红木、美丽马醉木等常绿植物组成, 这一发现表明, 随着演替的持续, 如果云南松的幼苗和小径级个体不能得到有效的补充, 更新良好的常绿木本植物可能会逐渐增强其在群落中的优势地位, 最终取代云南松成为优势类群, 使得整个群落向常绿阔叶林的顶级方向发展。

4.2 空间分布格局及关联性

点格局分析表明,云南松在三个不同的发育阶段(幼树、中树和成树)均表现出以聚集分布为主的特点(图3)。一般而言,小尺度上的聚集是由扩散限制所致,生境过滤会引起较大尺度上种群的聚集分布模式(Condit et al., 2000)。本研究观察到幼树主要聚集分布在样地的东北角,而中树在样地西北角聚集的程度更高(图3: a, b),说明幼树和中树偏好不同的生境,这和火后植物的更新主要受地形和土壤因子的影响的研究结果是一致的。云南松种子较小且有翅,成树释放的球果主要借助风力传播,易于扩散到样地低洼或平缓处(例如,样地西北角有一条小沟穿过)堆积,导致中树呈聚集分布模式(王瑞红等, 2013)。这与何斌等(2021)对黔西北地区天然云南松林空间分布的研究结果幼龄期和中龄期由于扩散限制、群体效应容易表现为聚集分布保持一致。本研究发现云南松成树之所以呈聚集分布可能是由生境过滤所致。群落正处于火后演替初期,云南松个体年龄偏小且林分郁闭度不高,云南松是强阳性树种,因此,只有在光资源可获得性高的生境中才可以良好的发育。这与随着龄级的增大,受密度制约和限制性资源的影响,空间分布格局趋向于均匀或随机分布的研究结果不同(Erfanifard & Sheikholeslami, 2017)。各发育阶段聚集分布模式有利于增加种群在群落中的竞争能力以及对环境的适应(Kang et al., 2007)。随着演替的进行,云南松的种群密度会不断累积,种内竞争加剧,个体被专一性病原菌和植食性昆虫攻击的概率变大。成树从聚集转变为随机分布,甚至有向均匀分布转变的趋势,这也说明密度制约效应的自疏现象具有累积效应(Janzen, 1970; Connell, 1971)。

本研究发现云南松种群不同发育阶段的空间关联性以正相关和不相关为主,说明该区域云南松种内关系良好或生态位重叠较少,没有发生明显的竞争(图5)。幼树与中树在中小尺度空间上的正相关关系反映了这两个发育阶段个体对环境资源的选择具有一致性,形成了相互依存的生态关系(宋思倩等, 2023)。幼树和成树表现出显著的正相关关系,这和以往研究发现的成树通过密度制约或者不对称竞争对幼树产生负关联的研究结果是不一致的(朱文婷等, 2022)。可能是因为森林火灾干扰后,成树和幼树之间可能并不存在母代和子代的关系。因此,成树所携带的专一病原菌等并不能直接作用于幼树。中树和成树之间在所有尺度上的几乎都表现为不相关关系可能是因为火后演替初期资源充足,有足够的生态位空间满足中树和成树的生长发育。也可能是因为样地内成树个体相对较少,相互间的距离较大,和中树不存在竞争关系(高郅等, 2018)。这与袁凤军等(2013)对滇中云南松天然林研究发现的同径级间竞争激烈的结果相反。说明不同演替阶段维持云南松群落构建的机制存在差异。早期群落构建的主要驱动力可能是环境过滤,而后期则可能是生物间的竞争。

云南松与群落中的常绿型和落叶型植物多以负相关和不相关关系为主,仅有云南松和美丽马醉木在小尺度范围内存在微弱的正相关关系(图6)。一般而言,群落处于演替初期时,物种间的关联程度往往较低,甚至会出现较大程度的负关联,种间竞争较为激烈(郭忠玲等, 2004)。随着群落演替的发展,物种间的正关联性逐步增强,群落内多种物种逐渐趋向于稳定共存(杜道林等, 1995)。本研究样地正处于群落演替恢复早期,云南松和常绿型植物具有相似的环境需求,生态位重叠较高,存在竞争关系,所以呈现出负相关关系。此外,样地内云南松林下幼苗稀少,幼树得不到补充,而常绿型木本植物个体数量仅次于云南松,且年龄结构为增长型,更新良好。随着演替的进行,常绿阔叶林可能将逐渐替代云南松林成为区域顶级群落。云南松与落叶型植物响叶杨在所有尺度范围内均无显著相关性,说明它们对光照和水分等限制性资源不存在种间竞争。这与祝燕等(2011)对1 hm²暖温带次生林样地的研究发现大部分物种之间无相关性结果类似。总体而言,云南松与响叶杨表现为聚集分布模式,各自形成了不同的生境斑块,因此在大尺度范围内物种之间相互隔离或无相关性。森林群落中物种间的相互作用和动态变化,有益于群落的演替和稳定群落结构的形成(Yao et al., 2022)。

对演替早期的云南鸡足山云南松林 1 hm² 动态监测样地物种组成、优势树种云南松和不同叶习性木本植物径级结构和空间分布格局的研究,有助于认识火后演替初期云南松林的形成和维持机制。随着演替的进行,云南松可能会被亚热带半湿润常绿阔叶林的优势种所替代,从而形成区域地带性的顶级群落。为了促进火干扰后的森林自我修复,建议采取如移栽演替中后期半湿润常绿阔叶林的幼苗、人工促进云南松自疏、抚育幼苗等人工辅助措施,以促进云南松林群落快速向亚热带半湿润常绿阔叶林方向的发展。

致谢 大理市余金庵国有林场为样地建设提供后勤保障,马郎、马玖、魏兆喆、陈明苗、孙文娟、姜凌生、高熙、罗仙舒等参与样地建设,特此感谢!

参 考 文 献:

- BEGON M, MORTIMER M, 1981. Population ecology: a unified study of animal and plants [M]. London, UK: Blackwell Science Ltd.
- CONDIT R, ASHTON PS, BAKER P, et al., 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species [J]. Science, 288 (5470): 1414-1418.
- CONNELL JH, 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees, dynamics of population [M]. The Netherlands: Center for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen: 298-312.
- DAI CR, GU BW, LI JH, 2011. The relationship between the severely affected forest fire season in Yunnan and the abnormal change of the Pacific Ocean surface temperature [J]. Journal of Yunnan University, 33(S1): 188-191. [戴丛蕊, 顾本文, 李金槐, 2011. 云南林火重灾年与太平洋海温异常变化关系的研究 [J]. 云南大学学报, 33(S1): 188-191.]
- DEYA DC, HARTMAN GW, 2005. Returning fire to ozark highland forest ecosystems: effects on advance regeneration [J]. Forest Ecology and Management, 217(1): 37-53.
- DIMOV LD, CHAMBERS JL, LOCKHART BR, 2013. Tree species exhibit complex patterns of distribution in bottomland hardwood forests [J]. Annals of Forest Science, 70(8): 813-823.
- DU DL, LIU YC, LI R, 1995. Studies on the Interspecific association of dominant species in a subtropical *Catanopsis Fargesii* forest of Jinyun mountain, China [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 19(2): 149-157. [杜道林, 刘玉成, 李睿, 1995. 缙云山亚热带栲树林优势种群间联结性研究 [J]. 植物生态学报, 19(2): 149-157.]
- ERFANIFARD Y, SHEIKHOLESAMI N, 2017. Competitive interactions of Persian oak coppice trees (*Quercus brantii* var. *persica*) in a pure dry woodland revealed through point pattern analysis [J]. Folia Geobotanica, 52: 113-127.
- FU ZG, LI LF, 2021. Short term effects of compound and phosphate fertilizer on the growth of juvenile *Pinus yunnanensis* plantation [J]. Forest Resources Management, (1): 189-196. [付志高, 李莲芳, 2021. 复合肥和磷肥混施对云南松幼林生长的短期效应分析 [J]. 林业资源管理, (1): 189-196.]
- GAO XM, WANG W, DU XJ, et al., 2001. Size structure, ecological significance and population origin of *Quercus wutaishanica* forest in Beijing mountainous area [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 25(6): 673-678. [高贤明, 王巍, 杜晓军, 等, 2001. 北京山区辽东栎林的径级结构、种群起源及生态学意义 [J]. 植物生态学报, 25(6): 673-678.]
- GAO T, XUE JL, LI ZQ, et al., 2018. Analysis of structure and spatial pattern of *Pinus yunnanensis* population in Chayu County [J]. Journal of Plateau Agriculture, 2(6): 669-675.

- [高郅, 薛敬丽, 李照青, 等, 2018. 察隅县云南松种群结构与空间格局分析 [J]. 高原农业, 2(6): 669-675.]
- GAVRIKOV V, STOYAN D, 1995. The use of marked point processes in ecological and environmental forest studies [J]. Environmental and Ecological Statistic, 2(4): 331-344.
- GUO ZL, MA YD, ZHENG JP, et al., 2004. Biodiversity of tree species, their populations spatial distribution pattern and interspecific association in mixed deciduous broadleaved forest in Changbai Mountain [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 15(11): 2013-2018. [郭忠玲, 马元丹, 郑金萍, 等, 2004. 长白山落叶阔叶混交林的物种多样性、种群空间分布格局及种间关联性研究 [J]. 应用生态学报, 15(11): 2013-2018.]
- HAN J, YING LX, LI GX, et al., 2016. Spatial patterns of species diversity in the herb layer of early post-fire regeneration in mixed *Pinus yunnanensis* forests [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 40(3): 200-211. [韩杰, 应凌霄, 李贵祥, 等, 2016. 云南松混交林火烧迹地更新早期草本层物种多样性的空间格局 [J]. 植物生态学报, 40(3): 200-211.]
- HE B, LI Q, LI YZ, et al., 2021. Quantitative dynamics and spatial distribution pattern of *Pinus yunnanensis* population in northwest of Guizhou Province [J]. Forest Resources Management, (2): 149-157. [何斌, 李青, 李仰征, 等, 2021. 黔西北地区云南松种群数量动态及空间分布格局 [J]. 林业资源管理, (2): 149-157.]
- HUANG XB, LI SF, SU JR, et al., 2018. Distribution of *Pinus yunnanensis* natural population in Yunlong Tianchi National Nature Reserve [J]. Forest Research, 31(4): 47-52. [黄小波, 李帅锋, 苏建荣, 等, 2018. 云龙天池云南松自然种群分布格局分析 [J]. 林业科学研究, 31(4): 47-52.]
- JANZEN DH, 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests [J]. The American Naturalist, 104 (940): 501-528.
- JIN H, ZHAO Y, LIU LJ, et al., 2019. Quantitative characteristics and population dynamics of the endangered plant *Thuja koraiensis* in Changbai Mountain, China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 30(5): 1563-1570. [金慧, 赵莹, 刘丽杰, 等, 2019. 长白山区濒危植物朝鲜崖柏种群数量特征及动态 [J]. 应用生态报, 30(5): 1563-1570.]
- KANG HJ, CHEN ZL, LIU P, et al., 2007. The population structure and distribution pattern of *Emmenopterys henryi* in Dapanshan Natural Reserve of Zhejiang Province [J]. Acta Ecologica Sinica, 27(1): 389-396.
- LAW R, ILLIAN J, BUESLEM DFRP, et al., 2009. Ecological information from spatial patterns of plants: Insights from Point Process Theory [J]. Journal of Ecology, 97(4): 616-628.
- LI L, HUANG Z, YE W, et al., 2009. Spatial distributions of tree species in a subtropical forest of China [J]. Oikos, 118(4): 495-502.
- LIN ST, 2020. Study on population dynamics of *Pinus yunnanensis* natural forest under fire disturbance based on dendrochronology [D]. Kunming: Yunnan University. [林素汀, 2020. 基于树木年轮分析的火灾干扰下云南松天然林种群动态研究 [D]. 昆明: 云南大学.]
- LIU JL, WEI BL, WU YN, et al., 2023. Size structure and spatial association of different species of an evergreen broad-leaved forest in Jiulong Mountain, Zhejiang Province [J]. Journal of Zhejiang A & F University, 40(3): 598-607. [刘菊莲, 韦博良, 吴雁南, 等, 2023. 浙江九龙山常绿阔叶林不同物种的径级结构及空间关联 [J]. 浙江农林大学学报, 40(3): 598-607.]

- MA XM, 2011. Research Progress on Biodiversity in Jizushan Provincial Natural Reserve [J]. Forest Inventory and Planning, 36(2): 73-76. [马雪梅, 2011. 鸡足山省级自然保护区生物多样性研究进展 [J]. 林业调查规划, 36(2): 73-76.]
- MACKENZIE A, BALL AS, VIRDEE SR, 2004. Ecology (第二版, 影印版)[M]. Beijing: Science Press.
- PENG MC, DANG CL, 1999. The study on community diversity of both *Castanopsis orthacantha* and *C. delavayi* communities at Jizu Mountain, Yunnan [J]. Journal of Yunnan University, 21(2): 156-159. [彭明春, 党承林, 1999. 云南鸡足山元江栲群落和高山栲群落的群落多样性研究 [J]. 云南大学学报, 21(2): 156-159.]
- RIPLEY BD, 1977. Modelling spatial patterns [J]. Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological), 39(2): 172-192.
- SHEN LQ, 2019. Community structure and population dynamics of old-growth *Pinus yunnanensis* forest in Mt. Wubao, Yunlong County, Yunnan Province [D]. Kunming: Yunnan University. [沈莉芹, 2019. 云南云龙县五宝山天然云南松林群落结构及其种群动态特征 [D]. 昆明: 云南大学.]
- SI HM, 2019. The regularity of fire occurrence in natural Yunnan pine forest and the effect of fire on population dynamics [D]. Kunming: Yunnan University. [司宏敏, 2019. 云南松天然林火发生规律及过火对种群动态的影响 [D]. 昆明: 云南大学.]
- SONG SJ, DING S, PANG CM, et al., 2023. Population structure and spatial distribution pattern of *Cyclobalanopsis gracilis* in the evergreen and deciduous broad-leaved forest in Mount Tianmu [J]. Journal of Zhejiang A & F University, 40(5): 1073-1081. [宋思婧, 丁山, 庞春梅, 等, 2023. 天目山常绿落叶阔叶混交林细叶青冈种群结构与空间分布格局 [J]. 浙江农林大学学报, 40(5): 1073-1081.]
- SU WH, CUI FT, ZHAO YJ, et al., 2017. Canopy seed bank and serotinous cones of *Pinus yunnanensis* forests [J]. Acta Ecologica Sinica, 37(2): 541-548. [苏文华, 崔凤涛, 赵元蛟, 等, 2017. 云南松球果延迟开放及其植冠种子库 [J]. 生态学报, 37(2): 541-548.]
- WANG RH, XIANG BQZ, PAN G, 2013. The population structure spatial distribution pattern of *Abies georgei* var. *Smithii* seedling [J]. Shandong Forestry Science and Technology, 43(5): 1-5. [王瑞红, 向巴曲珍, 潘刚, 2013. 西藏色季拉山急尖长苞冷杉幼苗种群结构及空间格局研究 [J]. 山东林业科技, 43(5): 1-5.]
- WU ZY, 1987. Vegetation in Yunnan [M]. Beijing: Science Press. [吴征镒, 1987. 云南植被 [M]. 北京: 科学出版社.]
- YANG YJ, ZHANG QQ, LI LF, et al., 2020. Effects of hormones and substrates involved slow-release fertilizer on seedling growth of *Pinus yunnanensis* [J]. Journal of Northeast Forestry University, 48(8): 6-10. [杨永洁, 张青青, 李莲芳, 等, 2020. 激素和基质及缓释肥对云南松苗木生长的影响 [J]. 东北林业大学学报, 48(8): 6-10.]
- YAO L, WANG Z, WU C, et al., 2022. Competition and facilitation co-regulate spatial patterns and coexistence in a coniferous and broad-leaved mixed forest community in Zhejiang, China [J]. Forests, 13(9): 1356.
- YUAN FJ, CUI K, LIAO SX, et al., 2013. Spatial structure of *Pinus yunnanensis* forest in central yunnan plateau [J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 26(3): 1223-1226. [袁凤军, 崔凯, 廖声熙, 等, 2013. 滇中云南松天然林空间结构特征 [J]. 西南农业学报, 26(3): 1223-1226.]

- ZHANG CR, LI SF, LI FC, et al., 2024. Habitat association and community classification of woody plants in the 20 ha forest dynamics plot of subtropical semi-humid evergreen broad-leaved forest in the Jizu Mountains, Yunnan [J]. Biodiversity Science, 32(1): 5-19. [张楚然, 李生发, 李逢昌, 等, 2024. 云南鸡足山亚热带半湿润常绿阔叶林 20 ha 动态监测样地木本植物生境关联与群落数量分类 [J]. 生物多样性, 32(1): 5-19.]
- ZHANG JT, MENG DP, 2004. Spatial pattern analysis of individuals in different age-classes of *Larix principisrupprechtii* in Luya mountain reserve, Shanxi, China [J]. Acta Ecologica Sinica, 24(1): 35-40. [张金屯, 孟东平, 2004. 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, 24(1): 35-40.]
- ZHANG JT, PAN ZL, TIAN YH, et al., 2022. Age structure and dynamics of *Pinus yunnanensis* population in Yunlong Tianchi Nature Reserve [J]. Acta Ecologica Sinica, 42(22): 9091-9099. [张锦堂, 潘志立, 田云海, 等, 2022. 云龙天池国家级保护区云南松种群年龄结构及动态分析 [J]. 生态学报, 42(22): 9091-9099.]
- ZHU WT, LIU HK, HE R, et al., 2022. Spatial point pattern analysis and spatio-temporal dynamics of *Abies georgei* var. *smithii* forests in southeast Tibet [J]. Acta Ecologica Sinica, 42(22): 8977-8984. [朱文婷, 刘海坤, 何睿, 等, 2022. 藏东南急尖长苞冷杉群落空间点格局分析及其时空动态 [J]. 生态学报, 42(22): 8977-8984.]
- ZHU Y, BAI F, LIU HF, et al., 2011. Population distribution patterns and interspecific spatial associations in warm temperate secondary forests, Beijing [J]. Biodiversity Science, 19(2): 252-259. [祝燕, 白帆, 刘海丰, 等, 2011. 北京暖温带次生林种群分布格局与种间空间关联性 [J]. 生物多样性, 19(2): 252-259.]
- ZHU Y, MI X, REN H, et al., 2010. Density dependence is prevalent in a heterogeneous subtropical forest [J]. Oikos, 119(1): 109-119.