

北京小西山 3 种人工林天然更新群落谱系结构及主要树种种间关联性分析

刘 阳^{1,2}, 金莹杉³, 王平玺², 王 梦², 程 峥², 贾忠奎^{1,①}

(1. 北京林业大学 国家林业和草原局油松工程技术研究中心, 北京 100083; 2. 北京市西山试验林场管理处, 北京 100093;
3. 北京市园林绿化科学研究所, 北京 100102)

摘要: 对北京小西山油松(*Pinus tabulaeformis* Carr.) 纯林、栓皮栎(*Quercus variabilis* Bl.) 纯林和油松-栓皮栎混交林天然更新群落的乔木种类进行调查, 基于净谱系亲缘关系指数(NRI)和净最近种间亲缘关系指数(NTI)对 3 种人工林天然更新群落的谱系结构进行分析, 并运用方差比率(VR)、 χ^2 检验、Spearman 秩相关系数和联结系数对主要树种(重要值大于或等于 10%)的种间关联性进行分析。结果表明: 油松纯林、栓皮栎纯林和油松-栓皮栎混交林天然更新群落树种分别有 9 科 12 属 12 种(含变种, 下同)、12 科 16 属 20 种和 12 科 13 属 17 种, 主要树种分别有 7、9 和 8 种。油松纯林天然更新群落的 NRI 和 NTI 值在 5 m×5 m、5 m×10 m 和 10 m×10 m 取样尺度均为负值; 栓皮栎纯林天然更新群落的 NRI 和 NTI 值在 5 m×5 m、5 m×10 m、10 m×10 m 和 10 m×20 m 取样尺度均为正值; 油松-栓皮栎混交林天然更新群落的 NRI 值在 4 个取样尺度均为正值, NTI 值在 5 m×5 m、5 m×10 m 和 10 m×20 m 取样尺度均为负值。油松纯林和油松-栓皮栎混交林天然更新群落主要树种的 VR 值分别为 0.90 和 0.97, 统计量(W)分别为 21.52 和 23.28, 说明群落总体为不显著负关联。油松纯林的 χ^2 检验、Spearman 秩相关系数和联结系数分析获得的正负关联比分别为 1.3、0.8 和 1.3, 而油松-栓皮栎混交林的正负关联比分别为 0.8、1.2 和 0.9。栓皮栎纯林天然更新群落主要树种 VR 值为 0.47, W 值为 11.28, 说明群落总体为显著负关联; χ^2 检验、Spearman 秩相关系数、联结系数分析获得的正负关联比分别为 0.6、1.0 和 0.7。综合分析认为, 北京小西山油松纯林和栓皮栎纯林天然更新群落谱系结构分别以发散和聚集为主, 而油松-栓皮栎混交林天然更新群落谱系结构为不显著聚集, 但在近缘种上主要表现为不显著发散。3 种人工林天然更新群落主要树种的总体关联性为负关联, 群落稳定性较差。

关键词: 北京小西山; 人工林; 天然更新群落; 谱系结构; 种间关联性; 森林经营

中图分类号: Q948.15⁺7; S718.54 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2023)04-0054-09

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2023.04.06

Analyses on phylogenetic structures and interspecific associations between main tree species in natural regeneration communities of three plantations in Xiaoxishan Mountain of Beijing

LIU Yang^{1,2}, JIN Yingshan³, WANG Pingxi², WANG Meng², CHENG Zheng², JIA Zhongkui^{1,①}

(1. Engineering Technology Research Center of *Pinus tabulaeformis* of National Forestry and Grassland Administration, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 2. Beijing Xishan Experimental Forest Farm Management Office, Beijing 100093, China; 3. Beijing Institute of Landscape Architecture, Beijing 100102, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2023, 32(4): 54-62

Abstract: The arbor species in natural regeneration communities of *Pinus tabulaeformis* Carr. pure forest, *Quercus variabilis* Bl. pure forest, and *P. tabulaeformis*-*Q. variabilis* mixed forest in Xiaoxishan Mountain of Beijing were investigated, and the phylogenetic structures of natural regeneration communities in three

收稿日期: 2023-02-11

基金项目: 国家重点研发计划专项(2017YFD0600501)

作者简介: 刘 阳(1991—), 男, 河北唐山人, 硕士, 工程师, 主要从事森林生态方面的研究。

①通信作者 E-mail: jiazk@163.com

引用格式: 刘 阳, 金莹杉, 王平玺, 等. 北京小西山 3 种人工林天然更新群落谱系结构及主要树种种间关联性分析[J]. 植物资源与环境学报, 2023, 32(4): 54-62.

plantations were analyzed based on net relatedness index (NRI) and nearest taxon index (NTI), meanwhile, the interspecific associations between main tree species (important value greater than or equal to 10%) were analyzed by using variance ratio (VR), χ^2 test, Spearman rank correlation coefficients, and association coefficients. The results show that the tree species in natural regeneration community of *P. tabuliformis* pure forest, *Q. variabilis* pure forest, and *P. tabuliformis*-*Q. variabilis* mixed forest are 12 species (including varieties, the same below) in 12 genera of 9 families, 20 species in 16 genera of 12 families, and 17 species in 13 genera of 12 families, respectively, and the main tree species are 7, 9, and 8 species, respectively. The NRI and NTI values of natural regeneration community of *P. tabuliformis* pure forest are all negative at the sampling scales of 5 m×5 m, 5 m×10 m, and 10 m×10 m; those of natural regeneration community of *Q. variabilis* pure forest are all positive at sampling scales of 5 m×5 m, 5 m×10 m, 10 m×10 m, and 10 m×20 m; the NRI values of natural regeneration community of *P. tabuliformis*-*Q. variabilis* mixed forest are all positive at four sampling scales, while the NTI values are all negative at the sampling scales of 5 m×5 m, 5 m×10 m, and 10 m×20 m. The VR values of main tree species in natural regeneration community of *P. tabuliformis* pure forest and *P. tabuliformis*-*Q. variabilis* mixed forest are 0.91 and 0.97, respectively, the statistics (W) are 21.52 and 23.28, respectively, indicating that the communities are not significantly negatively associated in general. The positive and negative association ratios of *P. tabuliformis* pure forest obtained by χ^2 test, Spearman rank correlation coefficients, and association coefficients analyses are 1.3, 0.8, and 1.3, respectively, while those of *P. tabuliformis*-*Q. variabilis* mixed forest are 0.8, 1.2, and 0.9, respectively. The VR value of main tree species in natural regeneration community of *Q. variabilis* pure forest is 0.47, the W value is 11.28, indicating that this community is significantly negatively associated in general; the positive and negative association ratios obtained by χ^2 test, Spearman rank correlation coefficients, and association coefficients analyses are 0.6, 1.0, and 0.7, respectively. It is suggested that the phylogenetic structures of natural regeneration communities of *P. tabuliformis* pure forest and *Q. variabilis* pure forest in Xiaoxishan Mountain of Beijing are mainly divergent and aggregated, respectively, and that of natural regeneration community of *P. tabuliformis*-*Q. variabilis* mixed forest is non-significantly aggregated, but it is mainly non-significantly divergent in related species. The overall association between main tree species in natural regeneration communities of three plantations is negative association, and the community stability is relatively poor.

Key words: Xiaoxishan Mountain of Beijing; plantation; natural regeneration community; phylogenetic structure; interspecific association; forest management

生境过滤和种间相互作用是基于生态位理论的群落形成的重要因子,因此,从群落谱系角度分析群落内共存物种的亲缘关系有助于更准确地探明群落的形成机制^[1]。群落谱系结构可通过种间谱系距离观测值与零假设期望值的差异来检测,分为聚集、发散和随机3种类型,研究依据是生态位保守假说中的谱系生态位保守假说,即亲缘关系密切的物种倾向于共享相似的生态位^[2]。在群落形成过程中,若生境过滤起到主要作用,则会筛选出生态位相似、亲缘关系较近的物种,导致谱系聚集;若相似生态位的物种间关系以排斥为主,则会导致群落内物种的亲缘关系较远,表现为谱系发散^[3];如果中性理论起主要作用,则表现为谱系随机^[4]。研究表明:植物群落谱系结构受到空间尺度、环境因子和外界干扰的影响^[5-7]。例如:Swenson等^[8]研究发现,空间尺度小于100 m²时热带森林群落的谱系结构趋于发散,反之则

趋于聚集;宋凯等^[9]认为,采伐措施能够显著影响古田山森林群落的谱系结构;闫瑞亚等^[10]认为,阿拉善荒漠灌丛群落的谱系结构受水分和极端温度影响明显;徐璐等^[11]认为,青藏高原高寒草甸植物群落谱系结构随海拔梯度差异变化明显。

种间关联对研究群落内物种的环境适应性、种间关系、分布、种群进化及群落演替规律有重要意义^[12-14]。基于物种的研究方法仅能分析群落内物种间的相互关系^[15],若不控制环境异质性就无法确定群落内物种不能共存究竟是物种竞争导致的还是环境变异导致的^[16]。在实际研究中,研究者常将种间关联与生态位结合起来开展相关研究,以期了解物种对资源的利用特征和种间关系^[17]。通常认为,生态位重叠值大于0.5表示种间具有较大的资源利用相似性和竞争关系,但生态位重叠值高并不意味着种间一定存在激烈的竞争关系^[18]。通过群落谱系结构分析

种间亲缘关系,可以从局域生境对进化历史影响的角度探究群落物种组成的现状和成因^[19],因此,将其与种间关联结合能够为群落种间关系分析提供新思路。

油松(*Pinus tabulaeformis* Carr.)和栓皮栎(*Quercus variabilis* Bl.)是中国北方山区的主要造林树种,在水土保持、生态环境改善、物种多样性维持、涵养水源等方面发挥重要作用^[20-21]。本研究以北京小西山人工林中油松纯林、栓皮栎纯林和油松-栓皮栎混交林的天然更新树种为研究对象,对3种人工林天然更新群落的谱系结构和主要树种种间关联性进行了分析,以期在北京小西山人工林森林经营提供理论参考。

1 研究区概况和研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于北京西郊小西山的北京市西山试验林场。该区域属暖温带大陆性季风气候,冬春干旱多风,年均降水量约630 mm,且降水主要集中在7月至8月^[22]。小西山海拔多在200~400 m,最高峰克勒峪海拔800 m;成土母岩以硬砂岩为主,土壤为山地褐土,土层较薄,一般30~50 cm。该区域森林为二十世纪五六十年代人工造林并抚育后形成的郁闭成林,主要林分有油松纯林、侧柏 [*Platycladus orientalis* (Linn.) Franco] 纯林、栓皮栎纯林、元宝槭 (*Acer truncatum* Bunge) 纯林、油松-栓皮栎混交林等,主要树种有侧柏、油松、栓皮栎、元宝槭、栎树 (*Koelreuteria paniculata* Laxm.)、黄栌 (*Cotinus coggygria* var. *cinereus* Engl.)、刺槐 (*Robinia pseudoacacia* Linn.) 等,

林下灌木种类主要有酸枣 [*Ziziphus jujuba* var. *spinosa* (Bunge) Hu ex H. F. Chow.]、小花扁担杆 [*Grewia biloba* var. *parviflora* (Bunge) Hand.-Mazz]、荆条 [*Vitex negundo* var. *heterophylla* (Franch.) Rehd.]、蚂蚱腿子 [*Pertya dioica* (Bunge) S. E. Freire] 等。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置及植被调查 于2021年,采用典型样地法对林场内的油松纯林、栓皮栎纯林、油松-栓皮栎混交林进行调查。其中,油松纯林为1960年人工植苗造林的林分,种植时株龄2 a;栓皮栎纯林和油松-栓皮栎混交林均为1959年人工播种造林形成的林分。供试林分在2015年实施间伐、修枝等抚育措施,间伐后郁闭度为0.7,开展调查时林分郁闭度为0.8,林下天然更新的耐阴树种幼树开始生长并形成更新层,处于近自然森林经营中质量选择阶段^[23]。在每种林分中随机设置3个面积20 m×20 m的样地,依次编号,调查并记录每个样地的经度、纬度、海拔、坡向、坡位、平均树高、平均胸径,具体情况见表1。在每个样地内随机设置1个面积10 m×20 m的样方,采用相邻格子法^[24]将每个样方划分成8个面积5 m×5 m的小样方,调查并记录每个小样方内林下天然更新乔木种类的名称、冠幅和株高。其中,冠幅采用卷尺(精度1 mm)测量,株高采用测高仪(精度0.1 m)或竹竿(竹竿测高后用卷尺确定具体数值)测量。

1.2.2 不同取样尺度的群落谱系结构分析 基于调查结果,采用可变尺度的相邻格子样方法^[24],选取5 m×5 m、5 m×10 m、10 m×10 m、10 m×20 m取样尺度分析3种人工林天然更新群落的谱系结构。使用

表1 北京小西山3种人工林各样地的基本信息

Table 1 Basic information of each plot of three plantations in Xiaoxishan Mountain of Beijing

样地编号 ¹⁾ No. of plot ¹⁾	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔/m Elevation	坡向 Slop aspect	坡位 Slop position	平均树高/m Mean height	平均胸径/cm Mean diameter at breast height
P1	E116°11'25"	N40°00'42"	300	北 North	中 Middle	10.8	15.9
P2	E116°11'26"	N40°00'40"	320	东北 Northeast	中 Middle	12.4	16.0
P3	E116°11'27"	N40°00'40"	330	北 North	中 Middle	11.1	17.0
P4	E116°11'50"	N40°58'00"	335	东 East	中 Middle	12.7	16.4
P5	E116°11'35"	N39°58'29"	220	东 East	中 Middle	15.1	27.5
P6	E116°11'05"	N39°58'26"	210	东 East	下 Lower	16.7	21.9
P7	E116°11'45"	N39°58'27"	160	东 East	中 Middle	10.3	14.7
P8	E116°11'50"	N39°58'24"	160	北 North	下 Lower	11.9	16.8
P9	E116°11'54"	N39°58'25"	170	北 North	下 Lower	12.3	21.1

¹⁾ P1, P2, P3: 油松纯林 *Pinus tabulaeformis* Carr. pure forest; P4, P5, P6: 栓皮栎纯林 *Quercus variabilis* Bl. pure forest; P7, P8, P9: 油松-栓皮栎混交林 *P. tabulaeformis*-*Q. variabilis* mixed forest.

R 4.0.3 软件完成数据分析,使用 plantlist 软件包将物种按照被子植物分类系统Ⅲ (APG Ⅲ) 进行整理,使用 V.PhyloMaker 软件包构建系统发育树^[25]。采用净谱系亲缘关系指数 (net relatedness index, NRI) 和净最近种间亲缘关系指数 (nearest taxon index, NTI) 表征 3 种人工林天然更新群落的谱系结构。首先计算样方内所有种对的平均谱系距离 (mean phylogenetic distance, MPD) 和最近相邻谱系距离的平均值 (mean nearest taxon distance, MNTD), 然后与群落谱系关系的零模型进行比较。零模型假定群落内物种间的谱系关系是随机的, 随机交换群落间的物种名 999 次, 计算每次交换后随机零模型下群落的 MPD 和 MNTD 值, 利用随机分布结果将观测值标准化, 最终分别获得 NRI 和 NTI 值, 正值则群落谱系结构聚集, 表明亲缘关系近的物种易出现在同一群落中; 负值则群落谱系结构发散, 表明群落中存在较多亲缘关系较远的物种; 零则群落谱系结构随机^[3]。其中, NRI 值更加侧重于度量群落中所有物种的整体聚集程度, 而 NTI 值主要用于量化亲缘关系相对较近的物种的聚集程度^[26]。使用 R 4.0.3 软件中的 picante 软件包计算 NRI 和 NTI 值, 采用 *t* 检验进行显著性分析。

1.2.3 天然更新群落主要树种的种间关联性分析
根据 3 种人工林天然更新树种的相对频度、相对密度和相对盖度计算各树种的重要值, 将重要值大于或等于 10% 的树种作为天然更新群落的主要树种^[27], 并采用 R 4.0.3 软件中的 spaa 软件包分析种间关联性。

采用方差比率 (*VR*) 分析各群落的种间总体关联性^[28]。*VR* > 1 表示正关联, *VR* < 1 表示负关联, *VR* = 1 表示无关联。采用统计量 (*W*) 分析 *VR* 值偏离 1 的显著程度^[28], 计算公式为 $W = N \cdot VR$, 式中, *N* 为小样方数, 本研究中为 24。若 *W* 处于 χ^2 的 90% 置信区间 [$\chi^2_{0.95}(N) < W < \chi^2_{0.05}(N)$], 表示总体关联不显著 ($P > 0.05$), 否则总体关联显著 ($P \leq 0.05$)。

基于树种是否存在构建 2×2 联列表, 并统计 a、b、c、d 值。a 为种对中 2 个树种同时出现的样方数; b 和 c 为种对中 2 个树种仅有 1 个树种出现的样方数; d 为种对中 2 个树种均未出现的样方数^[29]。

使用 Yates 连续校正公式计算非连续性数据的 χ^2 值^[30], 分析天然更新群落主要树种的种间关联性。 $\chi^2 < 3.841$, 表示种间关联不显著 ($P > 0.05$); $3.841 \leq \chi^2 < 6.635$, 表示种间关联显著 ($0.01 < P \leq 0.05$); $\chi^2 \geq 6.635$, 表示种间关联极显著 ($P \leq 0.01$)。

根据 ad 和 bc 值判定关联性, 其中, ad > bc 表示正关联, ad < bc 表示负关联, ad = bc, 表示无关联。值得注意的是, 群落内各样方中均有分布的树种与其他树种间的关联性无法进行 χ^2 检验, 这类树种为偏离种^[31]。

采用 Spearman 秩相关系数和联结系数 (*AC*) 检验种间关联性^[32]。2 个系数的值域均为 [-1, 1], 正值表示正关联, 负值表示负关联, 且数值越接近 1 和 -1 表示关联性越强, 而数值为 0 表示无关联。当 ad > bc 时, $AC = (ad - bc) / [(a + b)(b + d)]$; 当 ad < bc 且 d ≥ a 时, $AC = (ad - bc) / [(a + b)(a + c)]$; 当 ad < bc 且 d < a 时, $AC = (ad - bc) / [(b + d)(c + d)]$ 。

2 结果和分析

2.1 树种组成及重要值分析

统计结果 (表 2) 表明: 北京小西山 3 种人工林天然更新群落树种共有 21 种, 不同林型天然更新群落树种丰富度从高到低依次为栓皮栎纯林、油松-栓皮栎混交林、油松纯林。油松纯林天然更新群落树种有 9 科 12 属 12 种 (含变种, 下同), 构树 [*Broussonetia papyrifera* (Linn.) L'Hér. ex Vent.] 重要值最高 (186.6%), 君迁子 (*Diospyros lotus* Linn.) 重要值 (40.2%) 次之, 共 7 个树种重要值大于 10%, 且未发现油松更新幼苗。栓皮栎纯林天然更新群落树种有 12 科 16 属 20 种, 栎树重要值最大 (54.4%), 君迁子 (52.9%) 和栓皮栎 (46.5%) 重要值较大, 共 9 个树种重要值大于 10%, 油松重要值仅为 1.4%。油松-栓皮栎混交林天然更新群落树种有 12 科 13 属 17 种, 元宝槭重要值最大 (78.4%), 栓皮栎重要值 (61.8%) 次之, 共 8 个树种重要值大于 10%, 油松重要值为 4.6%。

2.2 谱系结构分析

谱系结构分析结果 (表 3) 表明: 油松纯林天然更新群落的净谱系亲缘关系指数 (NRI) 在 5 m×5 m、5 m×10 m 和 10 m×10 m 取样尺度为负值, 在 10 m×20 m 取样尺度为正值; 并且, NRI 值在 5 m×5 m 和 5 m×10 m 取样尺度分别达到极显著 ($P < 0.01$) 和显著 ($P < 0.05$) 水平, 但在 10 m×10 m 和 10 m×20 m 取样尺度未达到显著水平, 说明油松纯林天然更新群落谱系结构在 5 m×5 m、5 m×10 m 和 10 m×10 m 取样尺度分别表现为极显著、显著和不显著发散, 而在 10 m×20 m 取样尺度表现为不显著聚集。栓皮栎纯

表2 北京小西山3种人工林天然更新群落树种组成及重要值
Table 2 Composition and important values of tree species in natural regeneration communities of three plantations in Xiaoxishan Mountain of Beijing

种类 Species	在不同人工林中的重要值/% ¹⁾ Important value in different plantations ¹⁾		
	Pt	Qv	Pt-Qv
构树 <i>Broussonetia papyrifera</i>	186.6	29.4	21.1
君迁子 <i>Diospyros lotus</i>	40.2	52.9	37.1
栓皮栎 <i>Quercus variabilis</i>	14.7	46.5	61.8
黑弹树 <i>Celtis bungeana</i>	12.5	1.8	9.9
蒙桑 <i>Morus mongolica</i>	10.9	36.3	30.7
元宝槭 <i>Acer truncatum</i>	10.6	13.5	78.4
苦木 <i>Picrasma quassioides</i>	10.0	1.4	—
栾树 <i>Koelreuteria paniculata</i>	4.4	54.4	11.2
黄栌 <i>Cotinus coggygria</i> var. <i>cinereus</i>	3.9	17.6	17.8
山桃 <i>Prunus davidiana</i>	3.8	13.8	7.1
花曲柳 <i>Fraxinus chinensis</i> subsp. <i>rhynchophylla</i>	1.2	0.8	0.8
臭椿 <i>Ailanthus altissima</i>	1.2	1.4	5.0
桑 <i>Morus alba</i>	—	6.3	0.9
刺槐 <i>Robinia pseudoacacia</i>	—	3.7	—
侧柏 <i>Platycladus orientalis</i>	—	—	10.5
油松 <i>Pinus tabuliformis</i>	—	1.4	4.6
山杏 <i>Prunus sibirica</i>	—	2.9	1.7
白蜡树 <i>Fraxinus chinensis</i>	—	2.0	0.8
槲栎 <i>Quercus aliena</i>	—	10.8	0.8
槐 <i>Styphnolobium japonicum</i>	—	1.6	—
黄连木 <i>Pistacia chinensis</i>	—	1.6	—

¹⁾ Pt: 油松纯林 *Pinus tabuliformis* Carr. pure forest; Qv: 栓皮栎纯林 *Quercus variabilis* Bl. pure forest; Pt-Qv: 油松-栓皮栎混交林 *P. tabuliformis*-*Q. variabilis* mixed forest. —: 未发现 Not found.

表3 北京小西山3种人工林不同取样尺度天然更新群落的净谱系亲缘关系指数(NRI)和净最近种间亲缘关系指数(NTI)¹⁾
Table 3 Net relatedness indexes (NRI) and nearest taxon indexes (NTI) of natural regeneration communities of three plantations in Xiaoxishan Mountain of Beijing at different sampling scales¹⁾

取样尺度 Sampling scale	不同人工林的NRI值 NRI value of different plantations			不同人工林的NTI值 NTI value of different plantations		
	Pt	Qv	Pt-Qv	Pt	Qv	Pt-Qv
5 m×5 m	-0.450 **	0.605 **	0.099	-0.255	0.738 **	-0.095
5 m×10 m	-0.528 *	0.633 *	0.147	-0.207	0.790 **	-0.097
10 m×10 m	-0.366	0.528	0.296	-0.064	0.618	0.046
10 m×20 m	0.377	0.724	0.427	0.386	0.342	-0.071

¹⁾ Pt: 油松纯林 *Pinus tabuliformis* Carr. pure forest; Qv: 栓皮栎纯林 *Quercus variabilis* Bl. pure forest; Pt-Qv: 油松-栓皮栎混交林 *P. tabuliformis*-*Q. variabilis* mixed forest. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$.

林和油松-栓皮栎混交林天然更新群落的NRI值在4个取样尺度为正值;并且,栓皮栎纯林天然更新群落的NRI值在5 m×5 m和5 m×10 m取样尺度分别达到极显著和显著水平,但在10 m×10 m和10 m×

20 m取样尺度未达到显著水平,而油松-栓皮栎混交林天然更新群落的NRI值在4个取样尺度未达到显著水平,说明栓皮栎纯林天然更新群落谱系结构在5 m×5 m和5 m×10 m取样尺度分别表现为极显著和显著聚集,而栓皮栎纯林天然更新群落谱系结构在10 m×10 m和10 m×20 m取样尺度以及油松-栓皮栎混交林天然更新群落谱系结构在4个取样尺度表现为不显著聚集。

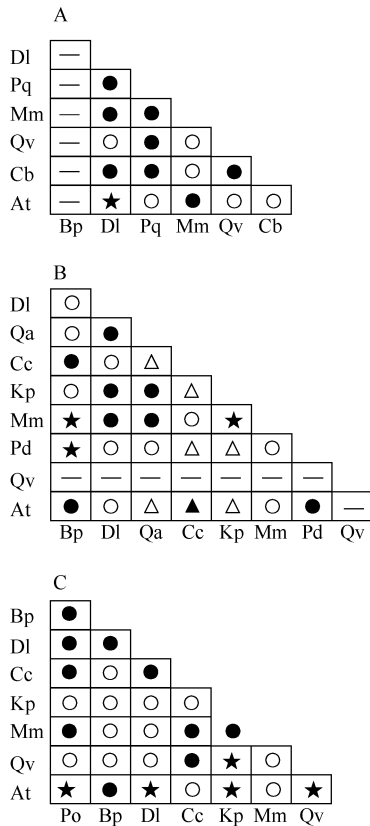
由表3还可见:油松纯林天然更新群落的净最近种间亲缘关系指数(NTI)在5 m×5 m、5 m×10 m和10 m×10 m取样尺度为负值,在10 m×20 m取样尺度为正值;并且,NTI值在4个取样尺度未达到显著水平,说明油松纯林天然更新群落谱系结构在5 m×5 m、5 m×10 m和10 m×10 m取样尺度表现为不显著发散,在10 m×20 m取样尺度表现为不显著聚集。栓皮栎纯林天然更新群落的NTI值在4个取样尺度为正值;并且,NTI值在5 m×5 m和5 m×10 m取样尺度达到极显著水平,但在10 m×10 m和10 m×20 m取样尺度未达到显著水平,说明栓皮栎纯林天然更新群落谱系结构在5 m×5 m和5 m×10 m取样尺度表现为极显著聚集,在10 m×10 m和10 m×20 m取样尺度表现为不显著聚集。油松-栓皮栎混交林天然更新群落的NTI值在5 m×5 m、5 m×10 m和10 m×20 m取样尺度为负值,在10 m×10 m取样尺度为正值;并且,NTI值在4个取样尺度未达到显著水平,说明油松-栓皮栎混交林天然更新群落谱系结构在5 m×5 m、5 m×10 m和10 m×20 m取样尺度表现为不显著发散,在10 m×10 m取样尺度表现为不显著聚集。

2.3 主要树种种间关联性分析

2.3.1 总体关联性分析 分析结果表明:油松纯林天然更新群落7个主要树种的方差比率(VR)为0.90;统计量(W)为21.52,介于 $\chi^2_{0.95}(24)$ 和 $\chi^2_{0.05}(24)$ 之间,说明该林分天然更新群落主要树种总体表现为不显著负关联。栓皮栎纯林天然更新群落9个主要树种的VR值为0.47;W值为11.28,小于 $\chi^2_{0.95}(24)$,说明该林分天然更新群落主要树种总体表现为显著负关联。油松-栓皮栎混交林天然更新群落8个主要树种的VR值为0.97;W值为23.28,介于 $\chi^2_{0.95}(24)$ 和 $\chi^2_{0.05}(24)$ 之间,说明该林分天然更新群落主要树种总体表现为不显著负关联。

2.3.2 种间关联性分析 χ^2 检验结果(图1)表明:构树为油松纯林天然更新群落的偏离种,剩余6个主

要树种组成的 15 个种对中不显著正关联种对有 8 对 (占比 53.3%), 无关联种对有 1 对 (占比 6.7%), 不显著负关联种对有 6 对 (占比 40.0%), 群落正负关联比为 1.3。栓皮栎为栓皮栎纯林天然更新群落的偏离种, 剩余 8 个主要树种组成的 28 个种对中显著正关联种对有 1 对 (占比 3.6%), 不显著正关联种对有 8 对 (占比 28.6%), 无关联种对有 3 对 (占比 10.7%), 不显著负关联种对有 10 对 (占比 35.7%), 显著负关联种对有 6 对 (占比 21.4%), 群落正负关联比为 0.6。



●: 不显著正关联 Non-significant positive association; ○: 不显著负关联 Non-significant negative association; ▲: 显著正关联 Significant positive association; △: 显著负关联 Significant negative association; ★: 无关联 No association; —: 无统计数据 No statistics. Bp: 构树 *Broussonetia papyrifera* (Linn.) L'Hér. ex Vent.; Dl: 君迁子 *Diospyros lotus* Linn.; Pq: 苦木 *Picrasma quassioides* (D. Don) Benn.; Mm: 蒙桑 *Morus mongolica* (Bur.) Schneid.; Qv: 栓皮栎 *Quercus variabilis* Bl.; Cb: 黑弹树 *Celtis bungeana* Bl.; At: 元宝槭 *Acer truncatum* Bunge; Qa: 槲栎 *Quercus aliena* Bl.; Cc: 黄栌 *Cotinus coggygria* var. *cinereus* Engl.; Kp: 栎树 *Koelreuteria paniculata* Laxm.; Pd: 山桃 *Prunus davidiana* (Carr.) Franch.; Po: 侧柏 *Platycladus orientalis* (Linn.) Franco.

A: 油松纯林 *P. tabuliformis* pure forest; B: 栓皮栎纯林 *Q. variabilis* pure forest; C: 油松-栓皮栎混交林 *P. tabuliformis-Q. variabilis* mixed forest.

图 1 北京小西山 3 种人工林天然更新群落主要树种的 χ^2 检验结果
Fig. 1 χ^2 test results of main tree species in natural regeneration communities of three plantations in Xiaoxishan Mountain of Beijing

油松-栓皮栎混交林天然更新群落中 8 个主要树种组成的 28 个种对中不显著正关联种对有 10 对 (占比 35.7%), 无关联种对有 5 对 (占比 17.9%), 不显著负关联种对有 13 对 (占比 46.4%), 群落正负关联比为 0.8。
2.3.3 种间关联性检验 油松纯林天然更新群落主要树种 Spearman 秩相关系数和联结系数 (AC) 分析结果 (表 4) 显示: 从 Spearman 秩相关系数看, 有 9 对种对呈正关联, 11 对种对呈负关联, 仅蒙桑 [*Morus mongolica* (Bur.) Schneid.] - 苦木 [*Picrasma quassioides* (D. Don) Benn.] 种对无关联, 群落正负关联比为 0.8。从 AC 看, 正关联种对有 8 对, 负关联种对有 6 对, 群落正负关联比为 1.3, 并且, 较强负关联 ($AC \leq -0.5$) 种对有 4 对, 而无较强正关联 ($AC \geq 0.5$) 种对。

栓皮栎纯林天然更新群落主要树种 Spearman 秩相关系数和 AC 分析结果 (表 5) 显示: 从 Spearman 秩相关系数看, 正关联和负关联的种对数均为 18 对, 群落正负关联比为 1.0。从 AC 看, 正关联种对有 11 对, 负关联种对有 16 对, 群落正负关联比为 0.7, 并且, 较强负关联种对有 11 对, 较强正关联种对仅有 2 对。

油松-栓皮栎混交林天然更新群落主要树种 Spearman 秩相关系数和 AC 分析结果 (表 6) 显示: 从 Spearman 秩相关系数看, 有 15 对种对呈正关联, 13 对种对呈负关联, 群落正负关联比为 1.2。从 AC 看, 正关联种对有 13 对, 负关联种对有 15 对, 群落正负关

表 4 北京小西山油松纯林天然更新群落主要树种的 Spearman 秩相关系数和联结系数分析¹⁾
Table 4 Analyses on Spearman rank correlation coefficients and association coefficients between main tree species in natural regeneration community of *Pinus tabuliformis* Carr. pure forest in Xiaoxishan Mountain of Beijing¹⁾

种类 Species	Spearman 秩相关系数 (横线下方) 和联结系数 (横线上方) Spearman rank correlation coefficient (below the line) and association coefficient (above the line)						
	Bp	Dl	Pq	Mm	Qv	Cb	At
Bp	—	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Dl	-0.44	—	0.05	0.02	-0.20	0.05	0.03
Pq	0.11	-0.18	—	0.05	0.00	0.25	-0.50
Mm	-0.05	0.25	0.00	—	-0.47	-1.00	0.20
Qv	-0.25	0.13	0.03	-0.16	—	0.17	-1.00
Cb	0.06	-0.22	0.35	-0.35	0.09	—	-0.50
At	0.26	-0.07	-0.17	0.10	-0.43	-0.22	—

¹⁾ Bp: 构树 *Broussonetia papyrifera* (Linn.) L'Hér. ex Vent.; Dl: 君迁子 *Diospyros lotus* Linn.; Pq: 苦木 *Picrasma quassioides* (D. Don) Benn.; Mm: 蒙桑 *Morus mongolica* (Bur.) Schneid.; Qv: 栓皮栎 *Quercus variabilis* Bl.; Cb: 黑弹树 *Celtis bungeana* Bl.; At: 元宝槭 *Acer truncatum* Bunge.

表5 北京小西山栓皮栎纯林天然更新群落主要树种的 Spearman 秩相关系数和联结系数分析¹⁾Table 5 Analyses on Spearman rank correlation coefficients and association coefficients between main tree species in natural regeneration community of *Quercus variabilis* Bl. pure forest in Xiaoxishan Mountain of Beijing¹⁾

树种 Species	Spearman 秩相关系数(横线下)和联结系数(横线上) Spearman rank correlation coefficient (below the line) and association coefficient (above the line)								
	Bp	Dl	Qa	Cc	Kp	Mm	Pd	Qv	At
Bp	—	-0.20	-0.71	0.22	-1.00	0.00	-0.14	0.00	0.22
Dl	-0.58	—	0.10	-0.60	0.30	0.05	-0.31	0.00	-0.60
Qa	-0.59	0.32	—	-0.60	0.73	0.40	-0.28	0.00	-0.60
Cc	0.67	-0.39	-0.59	—	-0.78	-0.50	0.43	0.00	0.50
Kp	-0.49	0.54	0.25	-0.46	—	0.20	-0.62	0.00	-0.78
Mm	-0.08	0.30	0.22	0.12	0.12	—	-0.14	0.00	-1.00
Pd	0.48	-0.20	-0.32	0.56	-0.57	0.07	—	0.00	0.40
Qv	-0.29	0.24	0.07	-0.15	0.72	0.07	-0.44	—	0.00
At	0.72	-0.48	-0.51	0.72	-0.65	-0.17	0.54	-0.39	—

¹⁾ Bp: 构树 *Broussonetia papyrifera* (Linn.) L'Hér. ex Vent.; Dl: 君迁子 *Diospyros lotus* Linn.; Qa: 槲栎 *Quercus aliena* Bl.; Cc: 黄栌 *Cotinus coggygia* var. *cinereus* Engl.; Kp: 栎树 *Koelreuteria paniculata* Laxm.; Mm: 蒙桑 *Morus mongolica* (Bur.) Schneid.; Pd: 山桃 *Prunus davidiana* (Carr.) Franch.; Qv: 栓皮栎 *Quercus variabilis* Bl.; At: 元宝槭 *Acer truncatum* Bunge.

表6 北京小西山油松栓皮栎混交林天然更新群落主要树种的 Spearman 秩相关系数和联结系数分析¹⁾Table 6 Analyses on Spearman rank correlation coefficients and association coefficients between main tree species in natural regeneration community of *Pinus tabulaeformis* Carr.-*Quercus variabilis* Bl. mixed forest in Xiaoxishan Mountain of Beijing¹⁾

树种 Species	Spearman 秩相关系数(横线下)和联结系数(横线上) Spearman rank correlation coefficient (below the line) and association coefficient (above the line)							
	Po	Bp	Dl	Cc	Kp	Mm	Qv	At
Po	—	0.35	0.52	0.10	-0.60	0.10	-1.00	0.20
Bp	0.39	—	0.45	-0.18	-0.39	-0.19	-1.00	0.39
Dl	0.48	0.42	—	0.36	-0.43	-0.10	-1.00	0.14
Cc	0.14	0.01	0.30	—	-0.25	0.06	0.25	-0.50
Kp	-0.31	-0.20	-0.41	-0.28	—	0.50	1.00	-0.11
Mm	0.23	-0.09	0.04	0.05	0.18	—	-1.00	-0.50
Qv	-0.59	-0.46	-0.49	-0.03	0.41	-0.36	—	-1.00
At	0.53	0.32	0.46	0.31	-0.20	-0.08	-0.01	—

¹⁾ Po: 侧柏 *Platycladus orientalis* (Linn.) Franco; Bp: 构树 *Broussonetia papyrifera* (Linn.) L'Hér. ex Vent.; Dl: 君迁子 *Diospyros lotus* Linn.; Cc: 黄栌 *Cotinus coggygia* var. *cinereus* Engl.; Kp: 栎树 *Koelreuteria paniculata* Laxm.; Mm: 蒙桑 *Morus mongolica* (Bur.) Schneid.; Qv: 栓皮栎 *Quercus variabilis* Bl.; At: 元宝槭 *Acer truncatum* Bunge.

联比为 0.9, 并且, 较强负关联种对有 8 对, 较强正关联种对有 3 对。

3 讨论和结论

植物群落的谱系结构与空间尺度具有一定的相关性^[33], 小尺度上的密度制约效应和大尺度上的环境异质性都会对植物群落的谱系结构产生影响^[34]。

从净谱系亲缘关系指数(NRI)和净最近种间亲缘关系指数(NTI)看, 北京小西山油松纯林天然更新群落谱系结构在 5 m×5 m、5 m×10 m 和 10 m×10 m 取样尺度均表现为发散, 而在 10 m×20 m 取样尺度表现为聚集, 表明在环境差异不大的情况下, 油松纯林天然更新群落在小空间尺度上密度制约作用较强, 而在相对较大空间尺度上密度制约作用减弱^[35], 这可能是因为油松纯林天然更新群落中小空间范围内构树占据极大优势, 导致该林分其他树种因竞争生存资源而相互排斥^[36]。栓皮栎纯林天然更新群落谱系结构在供试的 4 个取样尺度均表现为聚集, 并在 5 m×5 m 和 5 m×10 m 取样尺度表现为显著聚集, 在 10 m×10 m 和 10 m×20 m 取样尺度表现为不显著聚集, 这可能是因为栓皮栎纯林样地间的差异导致样地生境出现异质性, 致使共存树种的生态位差异变大。总体来看, 油松-栓皮栎混交林天然更新群落的谱系结构在各取样尺度表现为不显著聚集, 但在近缘种上则表现为不显著发散, 造成这一结果的原因可能是近缘种的种间竞争作用和群落总体生境过滤(NRI 大于 0, NTI 小于 0)在群落构建过程中共同发挥作用, 在天然更新群落形成初期, 环境过滤作用占据主导地位, 而在天然更新群落形成后期, 随着相似生态位物种的生长及数量增长, 植物生长所需资源无法得到满足, 种间竞争加剧, 导致亲缘关系最近的物种在群落中由聚集逐渐变为分散^[37]。

由于本研究只涉及更新层群落, 研究结果与垂直层次无关, 故只需要考虑物种对环境的趋同性或不相

似性及其相互依存或相互排斥产生的影响。 χ^2 检验结果能够定性描述各种对中2个树种的关联性是否显著,但无法反映树种间的数量关系^[38],综合 χ^2 检验与 Spearman 秩相关系数和联结系数结果可以更准确地分析群落种间关联的显著性程度。油松纯林和油松-栓皮栎混交林天然更新群落主要树种的 χ^2 检验结果显示关联不显著。油松纯林天然更新群落主要树种的 Spearman 秩相关系数小于1,联结系数中正关联种对数量多于负关联种对,但多数正关联种对的关联性较弱,而多数负关联种对的关联性较强;油松-栓皮栎混交林天然更新群落主要树种的 χ^2 检验和联结系数的正负关联比均小于1,且联结系数中较强负关联种对数量多于较强正关联种对。结合方差比率结果,这2个人工林天然更新群落主要树种均呈不显著负关联。结合这2个人工林天然更新群落谱系结构特征,推测油松纯林天然更新群落主要树种的总体关联性与种间竞争有关,油松-栓皮栎混交林天然更新群落主要树种的总体关联性则与近缘种的种间竞争和生境过滤共同作用有关。栓皮栎纯林天然更新群落主要树种 χ^2 检验和联结系数中负关联种对数量多于正关联种对,且 χ^2 检验中显著负关联种对数量是正关联种对数量的6倍,结合方差比率结果,该人工林天然更新群落主要树种总体表现为显著负关联,这可能与树种存有不同生境偏好有关。随着群落演替逐渐接近顶级群落,共存植物物种组成的稳定性不断提高^[39],种间关系也逐渐趋向正关联,物种在群落中共存且更加稳定^[40]。本研究中,北京小西山3种人工林天然更新群落主要树种的总体关联性均为负关联,说明这3个人工林天然更新群落的稳定性较差,处于群落演替初始阶段^[41]。值得注意的是,北京小西山油松纯林中油松的天然更新能力较差,需要通过实施森林经营措施来促进群落内油松的更新。油松-栓皮栎混交林中阔叶树种的更新能力较强,已经有部分栓皮栎幼树高度接近乔木层,这是因为油松在森林演替过程中属于先锋树种,而栎类树种作为群落演替后期的优势种具有更强的竞争力^[42]。

根据上述研究结果,在北京小西山油松纯林的森林经营中,建议适当清除林下构树等干扰树种的幼苗以释放生态位空间,降低天然更新幼苗间的种间竞争,促进群落向顶级群落演替。同时,间伐可以制造出更多的林窗,利于油松和栎类树种更新生长,为幼苗进入林冠层创造有利条件^[43]。结合本研究中不同

尺度下油松人工林谱系结构结果,在油松纯林森林经营中可适当间伐出面积在100 m²以内的林窗。栓皮栎纯林和油松-栓皮栎混交林天然更新群落中亲缘关系较近的树种因生境偏好相同而聚集,从而导致近缘种产生竞争排斥,在这2个人工林的森林经营过程中低强度的抚育间伐干预可提高生境异质性,同时可提高天然更新群落中主要树种的离散程度,减小这些树种个体间的竞争压力^[44]。

综上所述,北京小西山油松纯林和栓皮栎纯林天然更新群落谱系结构分别以发散和聚集为主,而油松-栓皮栎混交林天然更新群落谱系结构为不显著聚集,但在近缘种上则主要表现为不显著发散。3种人工林天然更新群落主要树种的总体关联性为负关联,群落稳定性较差,应采取适当的森林经营措施。另外,本研究中谱系结构的分析缺少功能性状对群落构建的解释,需要谱系生态位保守假说作为前置理论假设,后续研究可以对功能性状的系统发育信号进行检验,以期揭示群落形成的主要原因。

参考文献:

- [1] 柴永福,许金石,刘鸿雁,等. 华北地区主要灌丛群落物种组成及系统发育结构特征[J]. 植物生态学报, 2019, 43(9): 793-805.
- [2] 牛红玉,王峥峰,练璐瑜,等. 群落构建研究的新进展:进化和生态相结合的群落谱系结构研究[J]. 生物多样性, 2011, 19(3): 275-283.
- [3] WEBB C O, ACKERLY D D, MCPEEK M A, et al. Phylogenies and community ecology [J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 2002, 33(1): 475-505.
- [4] 陈瑶,李云红,田松岩,等. 东北红豆杉林植物群落谱系结构特征[J]. 森林与环境学报, 2022, 42(5): 498-505.
- [5] VAMOSI S M, HEARD S B, VAMOSI J C, et al. Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure[J]. Molecular Ecology, 2009, 18(4): 572-592.
- [6] 杨紫玲,田民霞,喻舞阳,等. 不同空间尺度西藏色季拉山急尖长苞冷杉群落谱系结构特征[J]. 应用生态学报, 2020, 31(5): 1505-1510.
- [7] 王衷涵,吴初平,钱海源,等. 冰雪灾害前后的浙江古田山亚热带常绿阔叶林群落谱系结构变化[J]. 中国科学:生命科学, 2020, 50(4): 373-383.
- [8] SWENSON N G, ENQUIST B J, THOMPSON J, et al. The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities [J]. Ecology, 2007, 88(7): 1770-1780.
- [9] 宋凯,米湘成,贾琪,等. 不同程度人为干扰对古田山森林群落谱系结构的影响[J]. 生物多样性, 2011, 19(2): 190-196.
- [10] 闫瑞亚,姜安如. 阿拉善荒漠灌丛群落谱系结构及其影响因子

- [J]. 西北植物学报, 2019, 39(11): 2072-2081.
- [11] 徐璐, 刘旻霞, 穆若兰, 等. 高寒草甸植物群落谱系结构与多样性格局[J]. 中国环境科学, 2021, 41(3): 1387-1397.
- [12] 张悦, 郭利平, 易雪梅, 等. 长白山北坡3个森林群落主要树种间联结性[J]. 生态学报, 2015, 35(1): 106-115.
- [13] 赵丽娅, 钟韩珊, 齐开, 等. 围封和放牧对科尔沁沙地植物群落间关联的影响[J]. 生态学报, 2021, 41(9): 3724-3733.
- [14] 沈年华. 紫金山栓皮栎群落主要乔木种群的种间联结性[J]. 江苏林业科技, 2022, 49(3): 42-47.
- [15] 徐满厚, 刘敏, 翟大彤, 等. 植物种间联结研究内容与方法评述[J]. 生态学报, 2016, 36(24): 8224-8233.
- [16] GÖTZENBERGER L, DE BELLO F, BRÄTHEN K A, et al. Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects[J]. Biological Reviews, 2012, 87(1): 111-127.
- [17] 张乐满, 兰波, 张东升, 等. 三峡水库涪陵—奉节段消落带优势草本植物生态位与种间联结性研究[J]. 生态学报, 2022, 42(8): 3228-3240.
- [18] 沈雪梨, 吴远密, 朱艺璇, 等. 濒危植物百花山葡萄群落物种生态位特征与种间联结研究[J]. 植物科学学报, 2020, 38(2): 195-204.
- [19] 李梦佳, 何中声, 江蓝, 等. 戴云山物种多样性与系统发育多样性海拔梯度分布格局及驱动因子[J]. 生态学报, 2021, 41(3): 1148-1157.
- [20] 刘平, 马履一, 贾黎明, 等. 北京低山油松人工林径阶结构及林下植物多样性特征[J]. 北京林业大学学报, 2011, 33(3): 57-63.
- [21] 闫东锋, 贺文, 杨喜田. 栓皮栎人工林灌木层植物多样性的空间分布及其与光环境的关系[J]. 应用生态学报, 2020, 31(11): 3605-3613.
- [22] 高敏, 任云卯, 周晓东, 等. 抚育间伐对西山林场侧柏林冠层可燃物特征及潜在火行为的影响[J]. 北京林业大学学报, 2022, 44(8): 56-65.
- [23] 王小平, 陆元昌, 秦永胜. 北京近自然森林经营技术指南[M]. 北京: 中国林业出版社, 2008: 26-27.
- [24] 贾炜炜, 解希涛, 姜生伟, 等. 大兴安林新林林业局3种林分类型天然更新幼苗幼树的空间分布格局[J]. 应用生态学报, 2017, 28(9): 2813-2822.
- [25] JIN Y, QIAN H. V.PhyloMaker: an R package that can generate very large phylogenies for vascular plants[J]. Ecography, 2019, 42: 1353-1359.
- [26] 陈欢欢, 许格希, 马凡强, 等. 川西亚高山暗针叶林及其采伐次生林林下分层谱系结构[J]. 林业科学, 2020, 56(7): 1-11.
- [27] 李雪云, 潘萍, 欧阳勋志, 等. 闽楠天然次生林幼树幼苗更新特征及空间分布格局[J]. 东北林业大学学报, 2018, 46(9): 11-15.
- [28] SCHLUTER D. A variance test for detecting species associations, with some example applications[J]. Ecology, 1984, 65(3): 998-1005.
- [29] 王伯荪, 彭少麟. 南亚热带常绿阔叶林种间联结测定技术研究 I. 种间联结测式的探讨与修正[J]. 植物生态学与地植物学丛刊, 1985, 9(4): 274-285.
- [30] SHAO L Y, ZHANG G F. Niche and interspecific association of dominant tree populations of *Zelkova schneideriana* communities in eastern China[J]. Botanical Sciences, 2021, 99(4): 823-833.
- [31] 裴顺祥, 法蕾, 杜满义, 等. 种间关系对中条山油松人工林天然更新及群落稳定性的影响[J]. 林业科学研究, 2022, 35(1): 150-157.
- [32] 施晨阳, 蒋天雨, 赖文峰, 等. 宁夏六盘山毛榛群落灌木层优势种的生态位和种间联结分析[J]. 植物资源与环境学报, 2022, 31(4): 85-94.
- [33] 柴永福, 岳明. 植物群落构建机制研究进展[J]. 生态学报, 2016, 36(15): 4557-4572.
- [34] 黄建雄, 郑凤英, 米湘成. 不同尺度上环境因子对常绿阔叶林群落的谱系结构的影响[J]. 植物生态学报, 2010, 34(3): 309-315.
- [35] 姜晓燕, 梁林峰, 毕润成, 等. 山西霍山植物群落谱系结构的格局[J]. 西北植物学报, 2016, 36(12): 2505-2512.
- [36] 金超, 吴初平, 丁易, 等. 午潮山常绿次生阔叶林主要木本植物功能群及其演替特征[J]. 生态学报, 2021, 41(8): 3053-3066.
- [37] 崔佳佳, 铁牛. 大兴安岭北部森林群落结构及植物多样性特征研究[J]. 西北林学院学报, 2021, 36(2): 24-30.
- [38] 许宝坤, 许晓岗, 李垚, 等. 黄山常绿阔叶林甜槠群落优势种间关联分析[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2019, 43(4): 77-84.
- [39] PERRY G L W, ENRIGHT N J, MILLER B P, et al. Spatial patterns in species-rich sclerophyll shrublands of southwestern Australia[J]. Journal of Vegetation Science, 2008, 19(5): 705-716.
- [40] 张明霞, 王德祥, 康冰, 等. 秦岭华山松天然次生林优势种群的种间关联性[J]. 林业科学, 2015, 51(1): 12-21.
- [41] 金莹杉, 翟明普, 马润国, 等. 北京西山风景林林下更新种空间分布特征研究[J]. 西北林学院学报, 2007, 22(3): 11-15.
- [42] 于飞, 王得祥, 史晓晓, 等. 不同生态条件下松栎混交林3种优势乔木种群的更新规律[J]. 西北植物学报, 2013, 33(5): 1020-1026.
- [43] WANG G L, LIU F. The influence of gap creation on the regeneration of *Pinus tabulaeformis* planted forest and its role in the near-natural cultivation strategy for planted forest management[J]. Forest Ecology and Management, 2011, 262(3): 413-423.
- [44] 郝珉辉, 李晓宇, 夏梦洁, 等. 抚育采伐对蛟河次生针阔混交林功能结构和谱系结构的影响[J]. 林业科学, 2018, 54(5): 1-9.

(责任编辑: 佟金凤)