



الگوی پراکنش درختان و رقابت آشکوب‌ها در مراحل تحولی جنگل در توده‌های آمیخته گیلان

مریم کاظم‌پور لارسری^{۱*}، کامبیز طاهری آبکنار^۲، رضا اخوان^۳، حسن پوربابائی^۴

۱- دانشجوی دکتری، دانشکده منابع طبیعی دانشگاه گیلان، صومعه سرا، گیلان

۲- دانشیار، دانشکده منابع طبیعی دانشگاه گیلان، صومعه سرا، گیلان

۳- دانشیار پژوهش، موسسه تحقیقات جنگلها و مراتع کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، تهران

۴- استاد، دانشکده منابع طبیعی دانشگاه گیلان، صومعه سرا، گیلان

چکیده

الگوی مکانی و روابط متقابل میان درختان به‌طور خاص منعکس‌کننده مرگ‌ومیر، ایجاد روشن، استفاده از منابع و نیز تعیین‌کننده پویایی جوامع، توسعه زیر آشکوب، استقرار بذور، زنده ماندن اولیه، رویش و رقابت است. در این بررسی سه قطعه نمونه یک هکتاری در سه مرحله تحولی اولیه، بلوغ و پوسیدگی در توده‌های آمیخته راش در پارسل شاهد طرح سیستم با هدف بررسی رقابت آشکوب‌های مختلف ارتفاعی در مراحل مختلف تحولی جنگل انتخاب و کلیه درختان قطورتر از ۷/۵ سانتی‌متر به تفکیک گونه مورد اندازه‌گیری قطر برابر سینه، ارتفاع و تعیین مختصات دکارتی به‌روش فاصله-آزیموت قرار گرفتند. درختان هر قطعه نمونه با توجه به پراکنش در طبقات ارتفاعی به سه لایه آشکوب پایینی، میانی و بالایی تقسیم‌بندی و برای تعیین الگوی پراکنش، رقابت و اجتماع‌پذیری میان آن‌ها از توابع یک و دو متغیره K رایبلی استفاده شد. نتایج نشان داد که در مراحل مختلف تحولی، پراکنش درختان در آشکوب‌ها و در فواصل مختلف یکسان نیست. اجتماع‌پذیری مثبت درختان راش آشکوب‌های بالایی با پایین‌تر در مراحل اولیه و بلوغ و همچنین درختان راش آشکوب بالا با میانی در مرحله پوسیدگی، متأثر از سرشت سایه‌پسندی، محدودیت پراکنش بذور و نقش درختان بزرگتر به‌عنوان پرستار و پناهگاه درختان کوچکتر است. رقابت درختان راش آشکوب میانی با درختان ممرز آشکوب بالا برای دسترسی به حداکثر منابع در هر سه مرحله تحولی مشاهده شد. شناخت الگوها و وقایع طبیعی هدایت شده توسط طبیعت در طول زمان، لازمه اجرای عملیات جنگل‌شناسی هدفمند و متناسب با مراحل تحولی توده‌های جنگلی است.

کلیدواژه‌ها: توابع رایبلی، جنگل، راشستان آمیخته، گیلان



Spatial patterns of trees and height story competition over forest developmental stages in the mixed stands of Guilan

Maryam Kazempour Larsary^{1*}, Kambiz Taheri Abkenar², Reza Akhavan³, Hasan Pourbabaei⁴

1- PhD student, Faculty of Natural Resources, University of Guilan, Somehsara, Iran

2- Associate Professor, Faculty of Natural Resources, University of Guilan, Somehsara, Iran

3- Associate Professor, Research Institute of Forests and Rangelands, Agricultural Research Education and Extension Organization (AREEO), Tehran, Iran

4- Professor, Faculty of Natural Resources, University of Guilan, Somehsara, Iran

Abstract

Spatial patterns of trees and their interactions specifically reflect mortality, gap creation, resource use, and also determine population dynamics such as seed dispersal, understory development, initial survival and establishment, growth, and competition. In this study, three one-hectare sample plots in the three stages of early development, maturity and decay were selected in an untouched mixed beech forest in order to consider competition of trees from different height stories along developmental stages and all trees with a diameter at breast height (DBH) larger than 7.5 cm by species were measured based on chest diameter, height and determination of cartesian coordinates using distance-azimuth method. Then, these stems data were first divided into three groups (lower, middle and upper stories) depending on their location in the vertical strata. The spatial patterns and spatial associations were analyzed among different tree height classes using univariate and bivariate Ripley's K -function. Results showed that spatial pattern varied with canopy strata and scales in different development stages. Positively spatial associations of *Fagus orientalis* at upper and lower stories in initial and optimal staged and also among *F. orientalis* at upper and middle stories in decay stages influenced by shade-tolerance characteristics, seed dispersal limitation and the role of larger nurse trees as a shelter of small trees. Competition for resources was observed between *Fagus orientalis* at the middle story and *Carpinus betulus* at upper story in the all development stages. Recognizing spatial pattern and natural events guided by nature over time are necessary to carry out targeted forestry operations and In proportion to the evolutionary stages of forest stands.

Keywords: Ripley's K -function, Forest, Mixed beech forest, Guilan.

* Corresponding author E-mail address: kazempour87@phd.guilan.ac.ir

مقدمه

راشستان‌های آمیخته در حد ارتفاعی میان‌بند جنگل‌های هیرکانی غالب‌ترین جامعه درختی را تشکیل می‌دهند. وسعت پراکنش این جامعه در مناطق مختلف جنگل‌های یاد شده و وجود تنوع گونه‌ای سبب شده که این جنگل‌ها نسبت به جنگل‌های خالص راش از پیچیدگی‌های بیشتری برخوردار باشند. الگوی مکانی درختان (کپه‌ای، تصادفی و منظم) و روابط متقابل میان آنها (مثبت، خنثی و منفی) منعکس کننده یکپارچگی ساختار جوامع، پویایی و پایداری آنها است که ممکن است در مراحل مختلف تحولی متفاوت باشد (ژنگ^۱ و همکاران، ۲۰۱۰). ساختار عمودی توده، یک عنصر کلیدی برای درک اکوسیستم‌های جنگلی بوده و نقش مهمی در این اکوسیستم‌ها بر عهده دارد (هاو^۲ و همکاران، ۲۰۰۷؛ چنگ^۳ و همکاران، ۲۰۱۴). به طوری که، الگوی پراکنش گونه‌های درختی موجود در آشکوب‌های مختلف و نیز قابلیت پراکندگی بذور آنها با توجه به ارتفاع درختان تغییر می‌کند (کینگ^۴ و همکاران، ۲۰۰۶) بنابراین می‌توان گفت که زادآوری درختان تحت تأثیر ساختار عمودی جنگل است (چن و برادشاو^۵، ۱۹۹۹). تجزیه و تحلیل الگوهای مکانی درختان در کلاسه‌های مختلف ارتفاعی می‌تواند سرنخ مهمی برای کشف فرآیندهای اساسی باشد که چنین الگوهایی را ایجاد کرده‌اند (منابه^۶ و همکاران، ۲۰۰۰؛ دراکن برود^۷ و همکاران، ۲۰۰۵). ناکاشیزوکا^۸ (۲۰۰۱) معتقد است که ساختار عمودی جنگل در مقایسه با فعل و انفعالات بیولوژیکی و آشفته‌گی‌های به‌وقوع پیوسته، تأثیر بیشتری بر همزیستی گونه‌های درختی در مراحل جوانی و بلوغ داشته و همین‌طور نقش مهمی را در توزیع افقی درختان بالغ ایفا می‌کند. این مسئله لزوم تجزیه و تحلیل ساختار عمودی توده و بررسی روابط متنوع درون و بین‌گونه‌ای در طبقات متمایز تاج‌پوشش و در مراحل مختلف تحولی را تأیید می‌کند. در طول دهه‌های گذشته مطالعه بر روی الگوی مکانی و اجتماع‌پذیری میان درختان شدت گرفته است؛ فاجاردو^۹ و همکاران (۲۰۰۶) در جنگل‌های غربی مونتانا، با استفاده از توابع تک و دو متغیره *K* رایپلی، الگوی مکانی نهال‌ها و اجتماع‌پذیری آنها با درختان آشکوب بالا را در توده‌های مدیریت شده و ناهمسال *Ponderosa Douglas-fir* و *pine* بررسی کردند. هاو و همکاران (۲۰۰۷) پراکنش مکانی و الگوی اجتماع‌پذیری چهار گونه درختی غالب را در کلاسه‌های ارتفاعی مختلف با استفاده از حالت‌های تک و دو متغیره آماره *O-ring* در ۲۵ هکتار از جنگل آمیخته معتدله *Pinus koraiensis* در چین مورد بررسی قرار دادند. ژنگ و همکاران (۲۰۱۲) در جنگل سین کیانگ (Xinjiang) چین، نخست درختان *Picea schrenkiana* را از نظر سنی به ۵ کلاسه نهال‌ها، درختان کوچک، متوسط، بزرگ و کهنسال تقسیم کرده و سپس الگوی مکانی و کنش متقابل میان گروه‌های سنی مختلف را با استفاده از تابع *K* رایپلی بررسی کردند. لی^{۱۰} و همکاران (۲۰۱۲) الگوی مکانی هشت گونه غالب درختی از جهت تاج‌پوشش را در جنگل آمیخته نراد با پهن برگان خزان کننده در پارک ملی اُدسان (Odaesan) در جنوب کشور کره مطالعه کردند، آن‌ها گونه‌ها را براساس حضورشان در آشکوب‌ها به سه دسته عمده تقسیم کرده و با استفاده از تابع *K* رایپلی الگوی مکانی و اجتماع‌پذیری درون و بین گونه‌ای را در مراحل مختلف رویشی به منظور تفسیر ساز و کارهای همزیستی گونه‌ها مورد بررسی قرار دادند. مایستر و ملاهی^{۱۱} (۲۰۱۲) در تحقیقی در جنگل‌های بارانی جزایر ایالت کلورادو (Colorado)، در یک سطح ۵۰ هکتاری درختان و درختچه‌های ثبت شده را به چهار دسته درختچه، درختان زیرآشکوب، درختان متوسط و درختان بلند تقسیم و در طول یک دوره ۲۰ ساله الگوی مکانی آنها را با استفاده از آماره *O-ring* بررسی کردند. اخوان^{۱۲} و همکاران (۲۰۱۲) در توده‌های دست نخورده راش کلاردشت به الگوهای متفاوتی در مراحل مختلف تحولی دست یافتند. اخوان و همکاران (۲۰۱۵) با استفاده از حالت‌های تک و دو متغیره آماره *O-ring* الگوی پراکنش و رقابت درون‌گونه‌ای اُرس در مراحل مختلف رویشی را در جنگل‌های لاین استان خراسان رضوی بررسی کردند و به این نتیجه رسیدند که الگوی پراکنش پایه‌های اُرس، عمدتاً کپه‌ای بوده و با افزایش مقیاس تصادفی می‌شود؛ درحالی که، اثر متقابل میان مراحل مختلف رویشی اُرس در بیشتر موارد از نوع جذب و نهایتاً خنثی بود.

اکثر مطالعات صورت گرفته در ایران به بررسی الگوی مکانی، رقابت و اجتماع‌پذیری میان کلاسه‌های مختلف قطری با هم پرداخته و

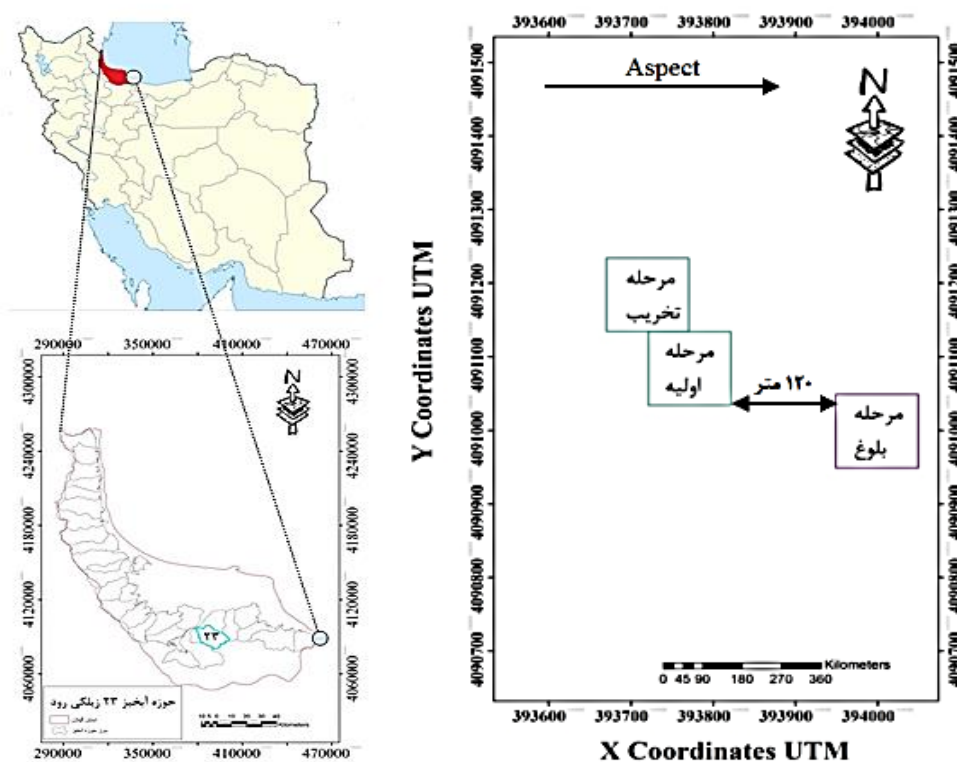
- 1- Zhang
- 2 - Hao
- 3 - Cheng
- 4 - King
- 5 - Chen & Bradshaw
- 6 - Manabe
- 7 - Druckenbrod
- 8 - Nakashizuka
- 9 - Fajardo
- 10 - Lee
- 11 - Myster & Malahy
- 12 - Akhavan

تاکنون مطالعه‌ای در کشور در مورد بررسی رقابت و اجتماع‌پذیری آشکوب‌های مختلف ارتفاعی در یک توده جنگلی انجام نشده است. در نتیجه با توجه به اینکه ارتفاع درختان حساسیت بیشتری در برابر عوامل اکولوژیکی نسبت به سایر متغیرهای درخت از خود نشان می‌دهد (چن و برادشاو، ۱۹۹۹، سالاس^۱، ۲۰۰۶)، هدف از مطالعه حاضر تجزیه و تحلیل الگوهای مکانی درختان در آشکوب‌های مختلف و نیز بررسی روابط درون و بین‌گونه‌ای میان درختان در هر یک از آشکوب‌ها به‌طور جداگانه و همچنین میان آشکوب‌های مختلف در مراحل مختلف تحولی است. شناخت الگوها در مراحل مختلف تحولی، راهنمایی مناسب در استفاده از اثرات مطلوب پدیده‌های رقابت و اجتماع‌پذیری درون و بین‌گونه‌ای در راستای مدیریت نزدیک به طبیعت در منطقه مورد مطالعه و توده‌هایی با خصوصیات مشابه است.

مواد و روش‌ها

معرفی منطقه مورد بررسی

به‌منظور انجام این بررسی، پارسل شاهد شماره ۴۲۱، سری چهار (سیستان) در حوضه آبخیز ۲۳ (زیلکی رود) در منطقه امامزاده هاشم گیلان انتخاب شد که وسعت آن ۵۹ هکتار با جهت عمومی شمالی بود (شکل ۱). متوسط ارتفاع از سطح دریا ۵۵۰ متر و شیب آن عمدتاً بین ۳۰ تا ۶۰ درصد است. براساس داده‌های آب‌وهوایی ۱۰ ساله (۱۳۷۰ تا ۱۳۸۰) نزدیک‌ترین ایستگاه هواشناسی (تاریک‌رود) میانگین بارندگی سالیانه ۱۲۷۳/۱۵ میلی‌متر و متوسط دمای سالیانه ۱۴/۴ سانتی‌گراد است. منطقه فاقد ماه‌های خشک در سال بوده و در طبقه‌بندی اقلیمی به‌روش آمبرژه جزء اقلیم خیلی مرطوب سرد قرار می‌گیرد. تیپ خاک قهوه‌ای اسیدی تا قهوه‌ای جنگلی با pH اسیدی است. این بررسی در توده‌های آمیخته راش-ممرز صورت گرفته که تاکنون تحت هیچ گونه عملیات پرورشی و دخالت جنگل‌شناسی نبوده است. گونه‌های همراه شامل توسکای بیلاقی، پلت، شیردار، انجیلی، ملج و خرمندی هستند (اداره کل منابع طبیعی گیلان، ۱۳۸۷).



شکل ۱- موقعیت منطقه مورد بررسی

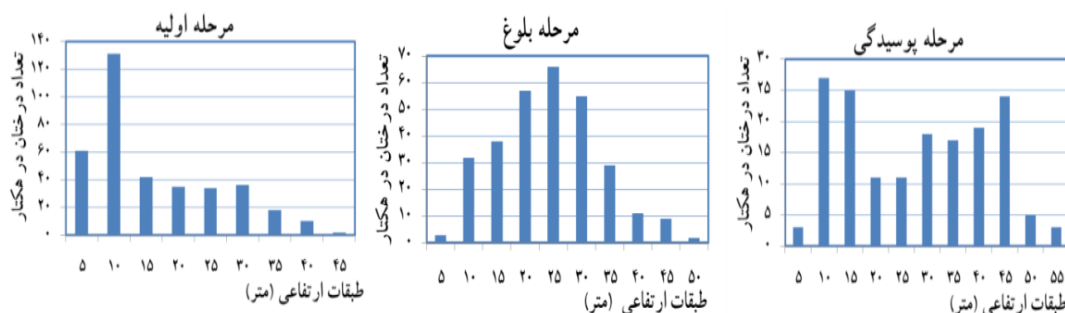
روش پژوهش

پس از انجام جنگل‌گردشی‌های متعدد، سه قطعه نمونه یک هکتاری با ابعاد ۱۰۰×۱۰۰ متر واقع در سه مرحله مختلف تحولی شامل (اولیه، بلوغ و پوسیدگی) در توده‌های آمیخته راش انتخاب شدند؛ بطوری‌که اضلاع این قطعات در جهت شمالی-جنوبی و شرقی-غربی

بودند (اخوان، ۱۳۹۳؛ امانزاده و همکاران، ۱۳۹۴). مرحله اولیه با رشد سریع درختان جوان، رقابت نوری، افزایش موجودی توده و ساختاری ناهمسال و پلکانی مشخص می‌شود، توده در مرحله بلوغ از درختانی با تاج پوشش بسته و همچنین قطر و ارتفاع نسبتاً برابر ولی با سنین بسیار متفاوت تشکیل شده و به جنگلی همسال و مدیریت شده شباهت دارد و در مرحله پوسیدگی با افزایش خشک‌دارها از تراکم و حجم توده کاسته خواهد شد (اخوان و همکاران، ۲۰۱۲). پس از مشخص شدن محدوده قطعات یک هکتاری در جنگل، مختصات گوشه جنوب غربی هر یک از این قطعات به عنوان نقطه مبنا برداشت و برای ثبت مختصات درختان از روش فاصله-آزیموت استفاده شد؛ به این صورت که فاصله و آزیموت درخت اول نسبت به نقطه مبنا به ترتیب با دستگاه Vertex و با قطب نمای سونتو اندازه‌گیری و با استفاده از روابط مثلثاتی به مختصات دکارتی تبدیل شد. در مرحله بعد با اضافه کردن این مختصات به نقطه مبنا، مختصات درخت اول به دست آمد. به همین ترتیب در داخل محدوده‌های یک هکتاری فاصله و آزیموت هر درخت نسبت به درخت منبای مربوطه سنجیده و به مختصات UTM تبدیل شد. همچنین ارتفاع تمامی درختان قطورتر از ۷/۵ سانتی‌متر به تفکیک گونه اندازه‌گیری شد. منبای آشکوب‌بندی، توزیع درختان در طبقات ارتفاعی ۵ متری بوده و با توجه به منحنی ارتفاع هر توده، درختان در سه آشکوب پایینی، میانی و بالایی طبقه‌بندی شدند (هاو و همکاران، ۲۰۰۷). به منظور بررسی الگوی پراکنش درختان (کپه‌ای، منظم و تصادفی) از تابع تک‌متغیره K رایپلی (L) و برای تعیین کنش متقابل درون‌گونه‌ای و همچنین رقابت و اجتماع‌پذیری بین گونه‌های درختی در داخل و میان آشکوب‌ها از فرم دو متغیره K رایپلی (L_{12}) استفاده شد. تابع L_{12} فواصل بین درختان یک گونه با ابعاد مختلف یا فواصل میان گونه‌های مختلف درختی را در یک نقشه توزیع مکانی در نظر می‌گیرد و اگر این تابع بالاتر، پایین‌تر و یا در داخل محدوده مونت کارلو قرار گیرد به ترتیب نشانه وجود ارتباط مکانی مثبت از نوع جذب، ارتباط مکانی منفی از نوع دفع و عدم وجود هر گونه اثر متقابل مثبت یا منفی در بین گونه‌ها یا گروه‌های مختلف مورد بررسی است. از آنجایی که اثر متقابل درختان در فواصل بیش از ۵۰ متر به حداقل خود می‌رسد (سالاس و همکاران، ۲۰۰۶)، تابع L_{12} تا فاصله ۵۰ متری محاسبه شد. در محاسبات انجام شده موقعیت مکانی درختان آشکوب بالاتر (غالب) به دلیل تأثیرگذاری آنها بر رویش درختان آشکوب پایین‌تر، ثابت و موقعیت مکانی درختان آشکوب پایین‌تر به دلیل تأثیرپذیری آنها، متغیر در نظر گرفته شد (ناکاشیزوکا، ۲۰۰۱؛ سیپریوتی و آگیار^۱، ۲۰۰۴؛ هاو و همکاران، ۲۰۰۷). تمامی محاسبات مربوط به توابع یک و دو متغیره K رایپلی (L) با استفاده از نرم‌افزار (پروگرامیتا) Programita نسخه ۲۰۱۰ انجام شد (ویگند و میلونی^۲، ۲۰۱۴).

یافته‌های پژوهش

شکل ۲ توزیع درختان در طبقات ارتفاعی را به تفکیک مراحل تحولی نشان می‌دهد. در مرحله اولیه بیشترین فراوانی در طبقه ارتفاعی ۱۰ متری بود، فراوانی درختان تا طبقه ۳۰ متری تقریباً مشابه و پس از آن کاهش یافت. توزیع در مرحله بلوغ شبیه به یک منحنی نرمال بوده که فراوانی درختان ابتدا افزایش یافته، در طبقه ارتفاعی ۲۵ متری به اوج خود رسیده و سپس کاهش می‌یابد. در مرحله پوسیدگی منحنی در ۲ نقطه دچار شکستگی شدید شد که یکی از طبقه ۱۵ به ۲۰ متری و دیگری از طبقه ۴۵ به ۵۰ متری بود که این شکستگی‌ها منبای آشکوب‌بندی توده قرار گرفت. جدول ۱ فراوانی گونه‌ها در آشکوب‌ها را در هر یک از مراحل تحولی نشان می‌دهد.



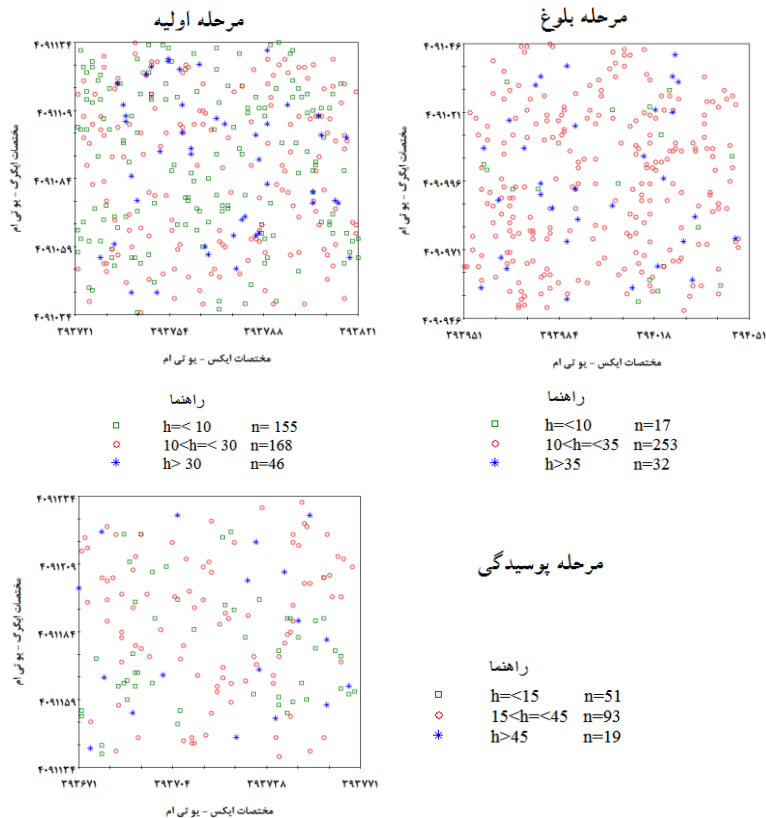
شکل ۲- توزیع ارتفاعی درختان در مراحل مختلف تحولی توده

شکل ۳ نقشه موقعیت مکانی درختان را در مراحل مختلف تحولی نشان می‌دهد. شکل ۴ نشان می‌دهد که الگوی کلی پراکنش درختان در مرحله اولیه در فواصل ۷ تا ۲۲ متر کپه‌ای بوده و پس از آن تصادفی می‌شود. در این مرحله تحولی، درختان آشکوب پایینی تا فواصل

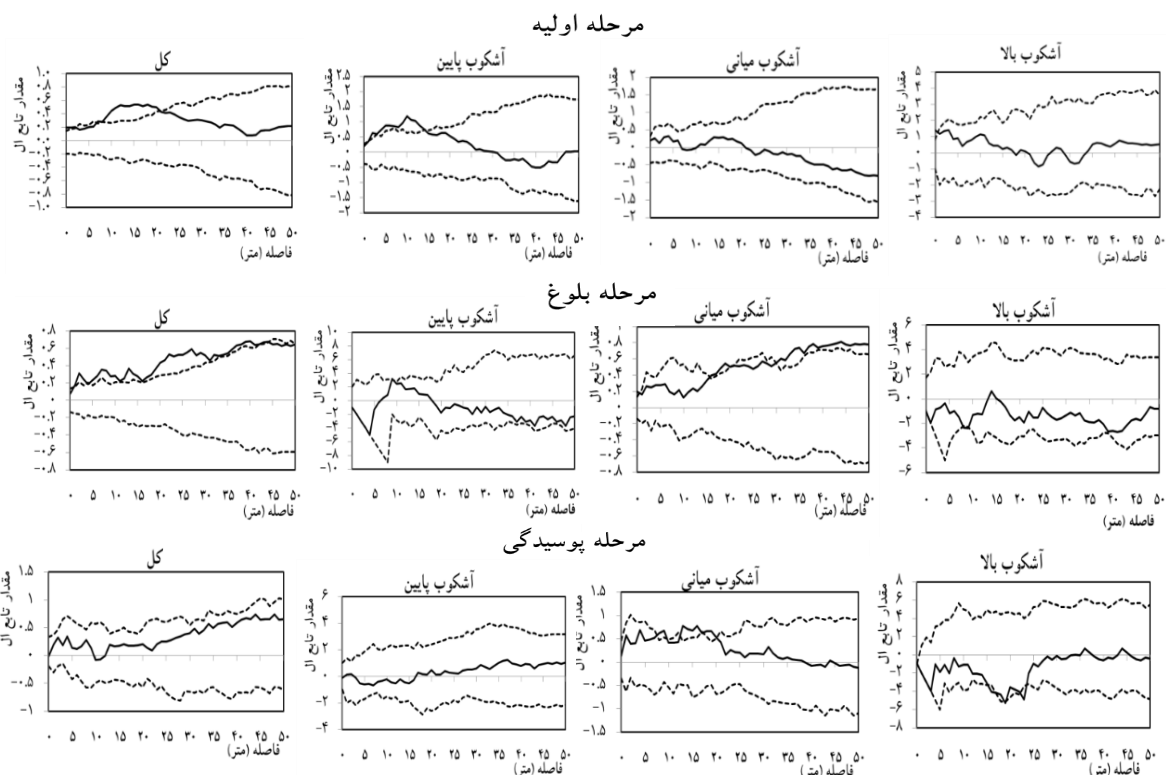
حدود ۱۵ متر الگوی کپه‌ای دارند، در حالی که پراکنش درختان آشکوب‌های میانی و بالایی در تمامی فواصل تصادفی است. در مرحله بلوغ، الگوی کلی پراکنش درختان تا فواصل حدود ۴۱ متری کپه‌ای بوده و پس از آن با معنی‌داری ضعیفی تصادفی می‌شود. پراکنش درختان آشکوب میانی در فواصل ۱۵ تا ۲۰ متر و پس از ۳۰ متر کپه‌ای است، در حالی که درختان آشکوب میانی و بالایی در تمامی فواصل الگوی تصادفی دارند (شکل ۳). در مرحله پوسیدگی، الگوی کلی پراکنش توده و نیز درختان آشکوب پایینی و بالایی تصادفی بود اما درختان آشکوب میانی در فواصل حدود ۱۲ تا ۲۰ متر پراکنش کپه‌ای داشتند (شکل ۴).

جدول ۱- فراوانی درختان در آشکوب‌های پایینی، میانی و بالایی به تفکیک گونه در مراحل مختلف تحولی جنگل

مرحله تحولی	گونه	آشکوب بندی					
		آشکوب پایینی		آشکوب میانی		آشکوب بالایی	
		درصد	فراوانی	درصد	فراوانی	درصد	فراوانی
اولیه	راش	۳۲	۷۴	۲۰	۲۲	۶	۲۲
	ممرز	۷/۶	۸۳	۲۲/۵	۱۵	۴	۱۵
	سایر گونه‌ها	۲/۴	۱۱	۳	۹	۲/۵	۹
	کل	۴۲	۱۶۸	۴۵/۵	۴۶	۱۲/۵	۴۶
بلوغ	راش	۴	۱۳۳	۴۴	۲۸	۹/۳	۲۸
	ممرز	۱/۳	۱۱۹	۳۹/۴	۴	۱/۴	۴
	سایر گونه‌ها	۰/۳	۱	۰/۳	۰	۰	۰
	کل	۵/۶	۲۵۳	۸۳/۷	۳۲	۱۰/۷	۳۲
پوسیدگی	راش	۲۳/۳	۳۱	۱۹	۱۶	۹/۸	۱۶
	ممرز	۳/۷	۴۴	۲۷	۲	۱/۳	۲
	سایر گونه‌ها	۴/۳	۱۸	۱۱	۱	۰/۶	۱
	کل	۳۱/۳	۹۳	۵۷	۱۹	۱۱/۷	۱۹

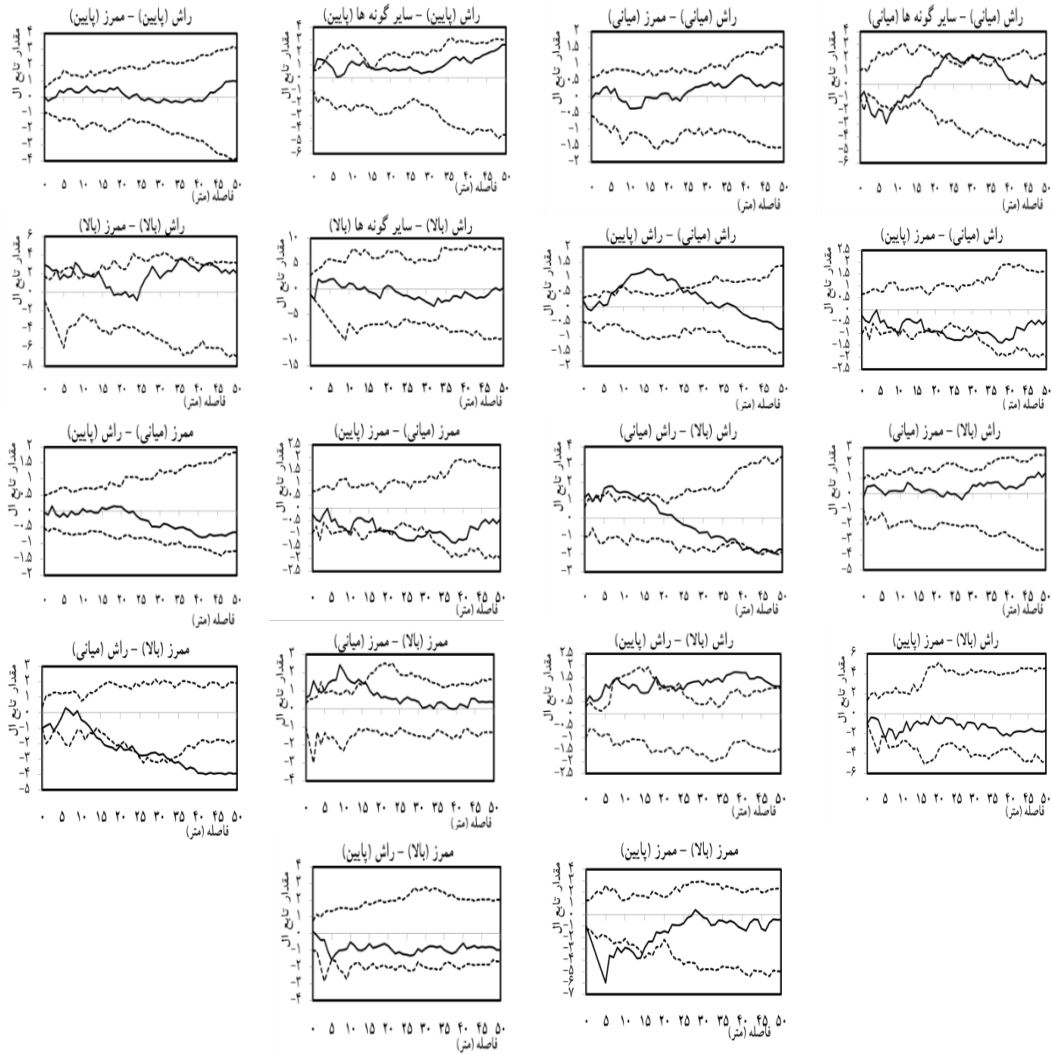


شکل ۳- نقشه توزیع مکانی درختان به تفکیک آشکوب‌ها در مراحل مختلف تحولی جنگل (h: طبقه ارتفاعی به متر؛ n: تعداد درختان)

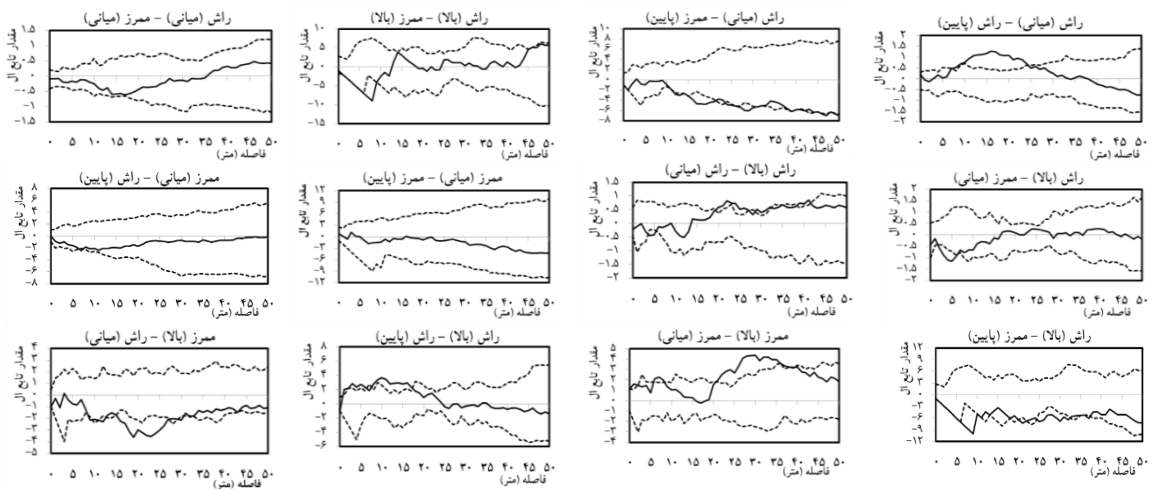


شکل ۴- نمودارهای تابع $L(r)$ (خط ممتد) و حدود مونت کارلو (خط چین) معرف الگوی مکانی درختان به تفکیک آشکوبها در مراحل مختلف تحولی جنگل

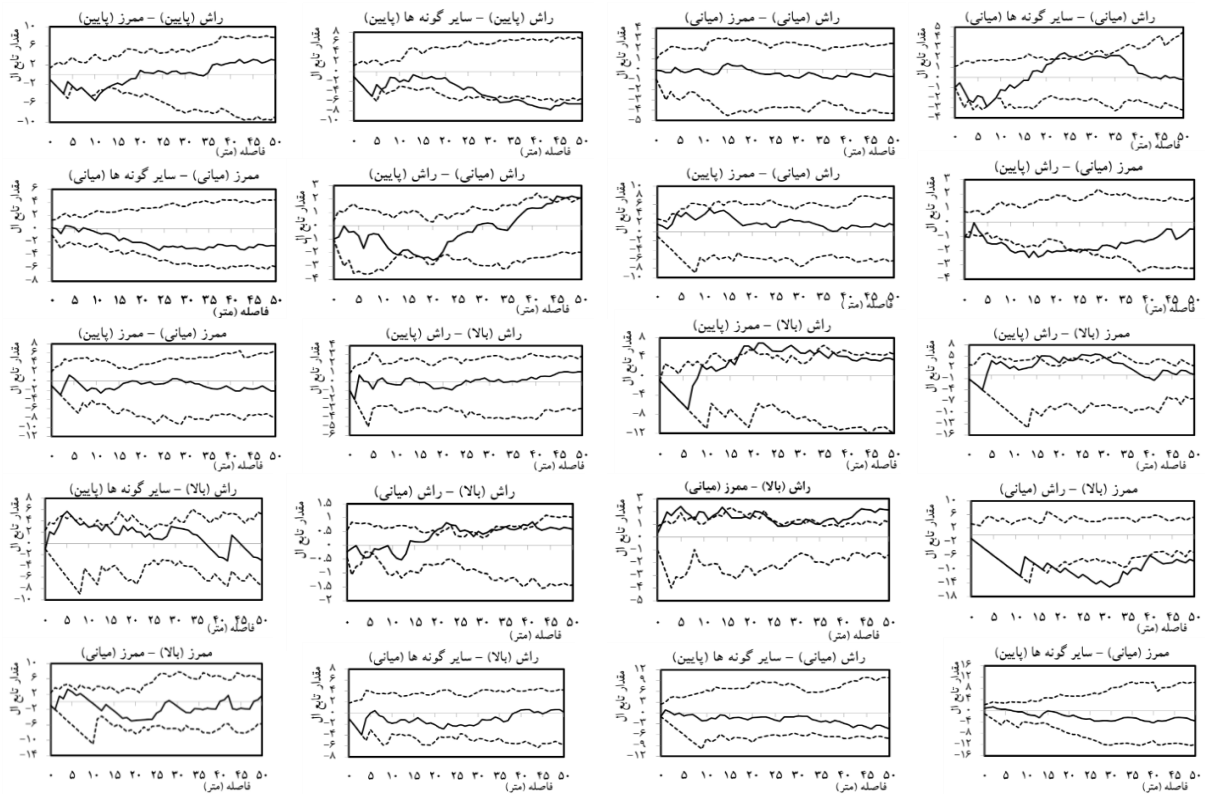
شکل‌های ۵ تا ۷ اثرات متقابل بین‌گونه‌ای درختان را در درون آشکوبها و وضعیت رقابت درون و بین‌گونه‌ای در میان آشکوبها و در مراحل مختلف تحولی را نشان می‌دهند. در مرحله اولیه اثر متقابل مثبت بین درختان راش آشکوب بالا با درختان راش آشکوب میانی و پایینی و همچنین میان درختان راش آشکوب میانی با پایینی دیده می‌شود (شکل ۵). اثر متقابل مثبت میان درختان ممرز آشکوب بالا با درختان هم‌گونه آشکوب پایین در فواصل کم (۱۵ متر) دیده شد (شکل ۵). درختان راش آشکوب میانی، درختان سایر گونه‌ها را در این آشکوب تا فواصل حدود ۱۰ متری و درختان ممرز آشکوب پایین را در فواصل ۲۰ تا ۳۰ متری دفع می‌کنند. اثر متقابل درون‌گونه‌ای میان درختان ممرز آشکوبهای میانی و پایینی در فواصل حدود ۲۰ تا ۳۰ متر نیز از نوع دفع است. درختان ممرز آشکوب بالا، درختان هم‌گونه آشکوب پایین را تا فواصل حدود ۱۵ متری و درختان راش آشکوب میانی را از فاصله حدود ۱۳ متری دفع کردند، بطوری‌که شدت دفع از فاصله ۳۳ متری تا انتهای فاصله مورد بررسی (۵۰ متر) افزایش می‌یابد (شکل ۵). اثرات متقابل میان درختان در مرحله بلوغ در بیشتر موارد و فواصل از نوع خنثی بود (شکل ۶). همانند مرحله اولیه درختان راش آشکوب بالا، درختان هم‌گونه را در آشکوبهای میانی و پایینی و درختان راش آشکوب میانی، درختان هم‌گونه را در آشکوب پایینی جذب می‌کنند، با این توضیح که نقطه شروع و اتمام حالت جذب متفاوت بود. درختان راش آشکوب بالا، درختان ممرز آشکوبهای بالا، میانی و پایینی را در فواصل کوتاه اولیه و درختان ممرز آشکوب بالا، درختان راش آشکوب میانی را در فواصل حدود ۱۰ تا ۲۷ متری دفع می‌کنند (شکل ۶). در مرحله پوسیدگی، تقریباً در تمامی فواصل اثر متقابل مثبت میان درختان راش آشکوب بالا با درختان ممرز آشکوب میانی دیده شد. همچنین درختان راش آشکوب بالا ممرز آشکوب پایین را در فواصل حدود ۱۷ تا ۳۴ متری جذب می‌کنند (شکل ۷). درختان ممرز آشکوب بالا نیز درختان راش آشکوب پایین را در فواصل حدود ۱۵ تا ۳۰ متری جذب کردند. درختان راش آشکوب پایین، سایر گونه‌های این آشکوب را از فاصله ۳۰ متری و درختان ممرز آشکوب بالا، راش میانی را از فاصله ۱۸ متری تا پایان فاصله بررسی دفع و درختان ممرز آشکوب میانی، درختان راش پایین را تا فاصله حدود ۲۵ متری دفع می‌کنند (شکل ۷).



شکل ۵- نمودارهای تابع $L_{12}(r)$ (خط ممتد) و حدود مونت کارلو (خط چین) معرف اثرات متقابل راش- ممرز و راش- سایرگونه‌ها در درون آشکوب‌ها و الگوی اجتماع‌پذیری درون و بین گونه‌ای در میان آشکوب‌های مختلف در مرحله تحولی اولیه (مواردی که در شکل‌های ۵ و ۶ ارائه نشده، به دلیل عدم وجود درخت کافی در یکی از گونه‌های مورد نظر می‌باشد)



شکل ۶- نمودارهای تابع $L_{12}(r)$ (خط ممتد) و حدود مونت کارلو (خط چین) معرف اثرات متقابل راش- ممرز در درون آشکوب‌ها و الگوی اجتماع‌پذیری درون و بین گونه‌ای در میان آشکوب‌های مختلف در مرحله تحولی بلوغ



شکل ۷- نمودارهای تابع $L_{12}(r)$ (خط ممتد) و حدود مونت کارلو (خط چین) معرف اثرات متقابل راش- ممرز و راش- سایر گونه‌ها در درون آشکوب‌ها و الگوی اجتماع‌پذیری درون و بین گونه‌ای در میان آشکوبهای مختلف در مرحله تحولی پوسیدگی

بحث و نتیجه‌گیری

هر یک از مراحل تحولی، ساختاری مختص به خود داشته و با چندین معیار ساختاری و زیستی که عبارتند از فرم، ترکیب و توزیع گونه‌ای، آشکوب‌بندی، پوشش تاجی، شادابی درختان، قانون‌مندی پراکنش درختان در پروفیل افقی و عمودی توده و دیرزیستی درختان تشخیص داده می‌شوند (حسنی و امانی، ۱۳۸۹؛ اخوان و همکاران، ۲۰۱۲). الگوهای آرایه شده در مراحل مختلف تحولی توده‌های آمیخته مورد بررسی متأثر از سرشت اکولوژیکی گونه‌ها و واکنش‌های متنوع آنها به فرآیندهای طبیعی در طول چرخه حیات است. بطوری‌که در مرحله اولیه، الگوی پراکنش کپه‌ای درختان در آشکوب پایین و در مقیاس کوچک (حدود ۳۰ متر) را می‌توان به سرشت سایه‌پسندی، سنگینی و محدودیت پراکنش بذور راش و همچنین نیازمندی این گونه به پرستار در مراحل اولیه حیات نسبت داد، ولی به مرور زمان و با افزایش سن نهال‌ها و رقابتی که با پایه‌های مجاور بر سر منابع دارند، تعدادی از نهال‌ها در کپه‌های تجدیدحیات حذف شده و با بزرگ شدن مقیاس، الگوی کپه‌ای آنها به تصادفی تغییر می‌کند. تغییر نوع الگو از کپه‌ای به تصادفی تحت تأثیر مقیاس بررسی، توسط محققین زیادی به اثبات رسیده است (هاو و همکاران، ۲۰۰۷؛ ونگ^۱ و همکاران، ۲۰۰۳، چنگ و همکاران، ۲۰۱۴). لن^۲ و همکاران (۲۰۱۲) در جنگل‌های استوایی فصلی چین به این نتیجه رسیدند که نهال‌ها دارای الگوی پراکنش کپه‌ای در مقیاس کوچک (۰-۱۰ متر) بوده و در مقیاس بزرگتر (۱۰-۳۰ متر) الگوی پراکنش تصادفی دارند، درحالی‌که درجه کپه‌ای بودن از نهال‌ها به سمت درختان بزرگسال به دلیل مرگ و میر ناشی از رقابت درختان کاهش می‌یابد. فرانکلین^۳ و همکاران (۲۰۰۲) معتقدند که فرآیندهای گوناگونی می‌تواند سبب شکل‌گیری الگوهای کپه‌ای نهال‌ها شود که از آن جمله می‌توان به آشفته‌گی‌های طبیعی یا مکانیکی خاک اشاره کرد که منجر به وجود آورن قطعاتی با شرایط مطلوب برای استقرار بذور یا افزایش منابع موجود در داخل این قطععات می‌شوند که ممکن است وابسته به روشنه‌های تاج‌پوشش باشند. در یک بیان کلی الگوی کپه‌ای نهال‌ها ممکن است در نتیجه خصوصیات ادافیکی رویشگاه در مقیاس کوچک (کاندیت^۴ و همکاران، ۲۰۰۰،

1 - Wang
2 - Lan
3 - Franklin
4 - Condit

اثر آشفستگی‌های گذشته (ایجاد روشنه پس از افتادن درختان) یا فراهم آمدن شرایط مناسب برای زنده‌مانی برخی از گونه‌های درختی موجود در یک آشکوب باشد (وینگند و همکاران، ۲۰۰۶). الگوی تصادفی نهال‌ها در مقیاس بزرگتر ممکن است ناشی از مرگ و میر، آللوپاتی، رقابت، کاهش نور یا مواد غذایی مورد نیاز باشد (اوکولا و کاچی^۱، ۱۹۹۵). مایستر و ملاهی (۲۰۱۲) در بررسی خود در جنگل‌های بارانی جزایر ایالت کلرادو به این نتیجه رسیدند که گروه‌های موجود در ارتفاعات بالاتر تاج‌پوشش توده بر خلاف درختان موجود در زیر آشکوب، الگوی کپه‌ای از خود نشان ندادند. تعدادی از محققین عقیده دارند که الگوی کپه‌ای درختان آشکوب‌های پایین‌تر در نتیجه عدم یکنواختی رویشگاه (چپین^۲ و همکاران، ۱۹۹۴) یا محدودیت پراکنش بذرهاست (هارمز^۳، ۲۰۰۰، هوبل^۴، ۲۰۰۱). در مقابل، برخی دیگر معتقدند که الگوی تصادفی یا یکنواخت درختان آشکوب‌های بالاتر به دلیل رقابت قوی درون و بین‌گونه‌ای میان آنها برای دسترسی به منابع (نور، آب، مواد غذایی و...) است (بویدن^۵ و همکاران، ۲۰۰۵؛ لی و همکاران، ۲۰۱۲). هاو و همکاران (۲۰۰۷) در جنگل‌های آمیخته چین دریافتند که الگوی پراکنش درختان با تاج گسترده و بزرگ (آشکوب فوقانی و میانی) در تمام فواصل، تصادفی یا یکنواخت است، در حالی که، درختان با تاج کوچک (آشکوب زیرین و نهال‌ها) در فواصل کوتاه از الگوی کپه‌ای تبعیت کرده و با توسعه تاج‌پوشش از شدت کپه‌ها کاسته می‌شود.

طی فرآیند تکامل توده‌های جنگلی در مراحل مختلف تحولی، کنش‌های متعددی مانند رقابت و اجتماع‌پذیری درون و بین‌گونه‌ای با توجه به نیازها و خواص‌های اکولوژیکی درختان شکل می‌گیرد که نتیجه این روند بر روی ساختار جنگل و بخش زنده همراه آن نمود پیدا می‌کند (گادو^۶، ۲۰۰۵). در حقیقت، ساختار جنگل برآیندی از کنش متقابل مثبت و منفی بین درختان مستقر در توده و نیز محیط اطراف اطراف است. کنش‌های منفی افراد در جوامع گیاهی نتیجه رقابت برای به انحصار در آوردن مطلق یا نسبی منابع و در مقابل کنش‌های مثبت به دلیل پشتیبانی گونه‌ها از هم و استفاده هماهنگ از منابع محدود قابل مشاهده است؛ ضمن آنکه فقدان همبستگی نشان از عدم نیازهای مشابه به منابع و یا وفور آن و در نتیجه واکنش یکسان آنها دارد، همچنین می‌توان این عدم همبستگی را نتیجه تعادل نیروهای مثبت و منفی دانست (لودویگ و رینولد^۷، ۱۹۹۸).

در مراحل اولیه و بلوغ، اجتماع‌پذیری مثبت میان درختان راش آشکوب بالا با درختان این گونه در آشکوب‌های میانی و پایینی و همچنین میان درختان راش آشکوب میانی با پایینی مشاهده شد. در مرحله پوسیدگی درختان راش آشکوب بالا، راش آشکوب میانی را جذب کردند. محدودیت پراکنش بذور راش و سرشت سایه‌پسندی این گونه این امکان را فراهم می‌آورد که نونهال‌ها و نهال‌های این گونه در زیر تاج‌پوشش درختان مادری پناه بگیرند. اثر متقابل میان درختان ممز آشکوب‌های بالا و میانی در مراحل اولیه و بلوغ از نوع مثبت و جذب بود. چنگ و همکاران (۲۰۱۴)، اجتماع‌پذیری مثبت و قوی میان مراحل جوانی و میان‌سالگی در گونه *Quercus liaotungensis* را به نحوه ارتباط میان آنها و نقش درختان بزرگتر به‌عنوان درختان پرستار و پناهگاهی برای درختان کوچکتر نسبت می‌دهند.

در مرحله اولیه، درختان ممز آشکوب‌های میانی و پایینی و همچنین درختان ممز آشکوب‌های بالایی و پایینی همدیگر را دفع می‌کنند. در مقیاس کوچک، الگوی اجتماع‌پذیری منفی بین افراد یک گونه در آشکوب پایین با درختان مادری در آشکوب بالاتر می‌تواند در نتیجه رقابت یا اثرات وابسته به تراکم باشد که میان پایه‌های جوان و بالغ به‌وقوع می‌پیوندد (کلارک و کلارک^۸، ۱۹۸۴). در مرحله پوسیدگی، اجتماع‌پذیری مثبت میان درختان راش آشکوب بالا با درختان ممز آشکوب‌های پایینی و میانی و همچنین درختان ممز آشکوب بالا با درختان راش آشکوب پایین مشاهده شد. اجتماع‌پذیری مثبت میان افراد یک گونه در آشکوب پایین با افراد گونه دیگری در آشکوب بالا نشان دهنده گستردگی آشیان اکولوژیک گونه‌ای است که می‌تواند به‌خوبی در زیر تاج‌پوشش گونه‌های دیگر رشد کند. به‌عبارت دیگر می‌توان گفت که در زیر تاج‌پوشش درختان آشکوب بالا شرایط مناسب محیطی برای استقرار، زنده‌مانی و رشد درختان آشکوب پایین وجود دارد. تحقیقات یانگ و وو^۹ و نیز هاو و همکاران (۲۰۰۷) تأیید کننده این مطلب است. در واقع، اجتماع‌پذیری مثبت میان زادآوری با درختان بالغ ممکن است برای استقرار آنها در مراحل اولیه تحولی مهم باشد اما پس از آن، نهال‌های بزرگتر به‌دلیل نیازمندی به منابع بیشتر به احتمال زیاد با درختان آشکوب بالاتر وارد رقابت می‌شوند (فاجاردو و همکاران، ۲۰۰۶). الگوی اجتماع‌پذیری منفی میان درختان

1 - Okuda & Kachi

2 - Chapin

3 - Harms

4 - Hubbel

5 - Boyden

6 - Gadov

7 - Ludwig & Reynolds

8 - Clark & Clark

9 - Yang & Wu

ممرز آشکوب بالا با درختان راش آشکوب میانی در هر سه مرحله تحولی شاهدهی بر این مدعا است، ضمن اینکه در هر یک از مراحل تحولی شاهد رقابت بین گونه‌ای میان درختان راش- ممرز و راش با سایر گونه‌ها در درون و بین آشکوب‌ها بوده‌ایم. با مقایسه الگوی اجتماع‌پذیری میان درختان موجود در آشکوب‌های مختلف می‌توان نتیجه گرفت که نیاز گونه‌های مختلف برای استقرار و زنده‌مانی در رویشگاه متفاوت است (بویدن و همکاران، ۲۰۰۵). متفاوت بودن ساختار، تنوع سرشت اکولوژیکی و وجود درجات مختلفی از حساسیت‌ها نسبت به نور و سایر عوامل محیطی تأثیرگذار در طول مرحله تحولی درخت و تفاوت در رویش و دیرزیستی فیزیولوژیکی گونه‌ها ناشی از آمیختگی توده‌های مورد مطالعه را می‌توان از عوامل مؤثر بر متفاوت بودن این کنش‌های متقابل دانست.

با توجه به نتایج بدست آمده، بجز چند مورد استثنا و قابل چشم‌پوشی، در اغلب موارد اثرات متقابل درختان آشکوب‌های مختلف از نوع جذب یا خنثی بوده که نشان می‌دهد مشکل رقابتی خاصی در این توده‌های آمیخته وجود ندارد. تفسیر نتایج حاصله، در افزایش دانش ما نسبت به فواصل مربوط به پشتیبانی یا عدم تحمل‌پذیری گونه‌ها در یک آشکوب یا در میان آشکوب‌ها در هر یک از مراحل تحولی سبب می‌شود که برنامه‌ریزی برای دخالت‌های جنگل‌شناسی و احیای جنگل متناسب با واقعیت طبیعی توده‌ها انتخاب شده و هدفمند باشد تا ضمن اصلاح ساختار و حفظ آمیختگی جنگل، استقرار تجدیدحیات نیز تضمین شود؛ چرا که یک جنگل با ساختار ناهمسال و آمیخته به مراتب نسبت به خطرات طبیعی مقاوم‌تر بوده و همچنین دارای تولیدات پایدار بیشتری است. اگر نشانه گذار قبل از نشانه‌گذاری، مرحله تحولی یا فاز مربوطه توده موردنظر را براساس شواهد موجود درست تشخیص دهد و بداند که هر توده جنگلی در هر مرحله تحولی باید چه تعداد در هکتار، چند آشکوب و چه تعداد درخت در هر آشکوب و ... داشته باشد، بسیار بهتر می‌تواند، درختان لازم برای نشانه‌گذاری را انتخاب کند و در حقیقت این اطلاعات، راهنمایی برای نشانه‌گذار برای نشانه‌گذاری دقیق‌تر درختان است. بنابراین، به‌منظور پیشبرد اهداف مدیریتی و حفظ حالت پلکانی و ناهمسالی در آینده توده، تصمیمات جنگل‌شناسی می‌تواند در مرحله اولیه که عمده درختان در آشکوب‌های میانی و پایینی پراکنش دارند، بر روی انجام عملیات پرورشی در این آشکوب‌ها متمرکز شود تا ضمن کمک به درختان خوب تحت فشار و اجازه رشد قطری حداکثر به درختان سالم، افزایش کیفیت زادآوری و حمایت از گروه‌های جوان و کمک به پرشدن روشنه‌ها، توجه به تنوع گونه‌ای (آمیختگی)، حمایت از گونه‌های نادر و بارز در آشکوب‌های میانی و پایینی نیز مدنظر قرار گیرد. برداشت چوب در این مرحله اقتصادی نخواهد بود. در مرحله بلوغ که طبقات قطور و میان قطر از سهم بیشتری از نظر تعداد و حجم در هکتار برخوردارند، ابتدا بایستی با انجام عملیات پرورشی و تنک کردن آشکوب میانی، محیط را آماده نمود تا ضمن افزایش پایداری درختان و پرورش حجم توده، تجدیدحیات در اواخر این مرحله در روشنه‌های ایجاد شده مستقر شده و دسترسی به اصل استمرار تولید و برآورد نیازهای اجتماعی- اقتصادی نیز امکان‌پذیر شود. در مرحله پوسیدگی، ضمن اینکه نشانه‌گذاری باید مبتنی بر عدم ایجاد روشنه و حمایت از گروه‌های زادآوری مستقر شده باشد، باید پرورش آشکوب‌های میانی و بالایی نیز سرلوحه عملیات اجرایی در این توده‌ها قرار داد. بدین ترتیب جنگل‌شناسان با نگرش اکوسیستمی به جنگل‌ها به دنبال حفظ، استمرار و پایداری جنگل برای نسل‌های بعدی هستند، بطوری‌که با رعایت و ترکیب توأم مبانی اکولوژیک و اقتصادی، شاهد کمترین خسارت ممکن در ساختار و موجودی توده‌های مشابه تحت مدیریت باشیم.

منابع

- اخوان، ر. (۱۳۹۳). الگوی مکانی درختان در مراحل مختلف تحولی جنگل‌های شمال ایران. گزارش نهایی پروژه ملی شماره ۵۴۸۶-۹۰. مؤسسه تحقیقات جنگلها و مراتع کشور، ۴۵ صفحه.
- اخوان، رضا؛ مؤمنی مقدم، تکتم؛ اکبری‌نیا، مسلم و حسینی، سید محسن (۱۳۹۴). بررسی الگوی پراکنش و رقابت درون گونه‌ای ارس (*Juniperus polycarpus* C. Koch) در مراحل رویشی مختلف با استفاده از آماره *O-ring* در جنگل‌های لاین استان خراسان رضوی. مجله منابع طبیعی ایران، ۷۰(۱)، ۱۱۱-۱۲۵.
- اداره کل منابع طبیعی گیلان، ۱۳۸۷. طرح جنگلداری سری چهار سیستان، حوضه آبخیز ۲۳ (ذیلکی)، ۳۵۸ صفحه.
- امان زاده، بیت‌الله؛ پور مجیدیان، محمد رضا؛ ثاقب طالبی، خسرو و حجتی، سید محمد (۱۳۹۴). الگوی مکانی و وضعیت رقابت و اجتماع‌پذیری درختان در توده‌های آمیخته ممرز با استفاده از توابع یک و دو متغیره *K* رایبلی (مطالعه موردی: قطعه شاهد سری سه حوضه ناو اسالم). فصلنامه علمی- پژوهشی تحقیقات جنگل و صنوبر ایران، ۲۳(۱)، ۳۷-۵۲.
- حسینی، مجید و امانی، منوچهر (۱۳۸۹). بررسی ساختار طبیعی راشستانهای شمال ایران در مرحله تحولی بلوغ در جنگل مرس سی سنگده. فصلنامه تحقیقات جنگل و صنوبر ایران، ۱۸(۲)، ۱۶۳-۱۷۶.
- Akhavan, R., Sagheb-Talebi, Kh., Zenner, E.K., & Safavimanesh, F. (2012). Spatial patterns in different forest

- development stages of an intact old-growth Oriental beech forest in the Caspian region of Iran. *European Journal of Forest Research*, 131, 1355–1366. <https://doi.org/10.1007/s10342-012-0603-z>
- Boyden, S., Binkley, D., & Shepperd, W. (2005). Spatial and temporal patterns in structure, regeneration, and mortality of an old-growth ponderosa pine forest in the Colorado Front Range. *Forest Ecology and Management*, 219, 43–55. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.08.041>
- Chapin, F.S., Walker, L.R., Fastie, C.L., & Sharman, L.C. (1994). Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska. *Ecological Monographs*, 64, 149–175. <https://doi.org/10.2307/2937039>
- Chen, J., & Bradshaw, G.A. (1999). Forest structure in space: a case study of an old growth spruce-fir forest in Changbaishan Natural Reserve, PR China. *Forest Ecology and Management*, 120, 219–233. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00543-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00543-X)
- Cheng, X., Hairong, H., Fengfeng, K., Yali, S., & Liu, K. (2013). Point pattern analysis of different life stages of *Quercus liaotungensis* in Lingkong Mountain, Shanxi Province, China. *Journal of Plant Interactions*, 8, 1–9. <https://doi.org/10.1080/17429145.2013.818167>
- Cipriotti, P.A., & Aguiar, M.R. (2004). Effects of grazing on patch structure in a semi-arid two-phase vegetation mosaic. *Journal of Vegetation Science*, 16, 57–66. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02338.x>
- Clark, D.A., & Clark, D.B. (1984). Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *The American Naturalist*, 124, 769–788. <https://www.jstor.org/stable/2461300>
- Condit, R., Ashton, P.S., Baker, P., Bunyavejchewin, S., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., Hubbell, S.P., Foster, R.B., Itoh, A., LaFrankie, J.V., Lee, H.S., Losos, E., Manokaran, N., Sukumar, R., & Yamakura, T. (2000). Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, 288: 1414–1418. <https://doi.org/10.1126/science.288.5470.1414>
- Druckenbrod, D.L., Shugart, H.H., & Davies, I. (2005). Spatial pattern and process in forest stands within the Virginia piedmont. *Journal of Vegetation Science*, 16(1), 37–48. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02336.x>
- Fajardo A., John M., Goodburn A., & Jonathan G. (2006). Spatial patterns of regeneration in managed uneven-aged ponderosa pine/Douglas-fir forests of Western Montana, USA. *Forest Ecology and Management*, 223, 255–266. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.11.022>
- Franklin, J.F., ASpies, R., VanPelt, R., BCarey, A., AThornburgh, D., RaeBerg, D., BLindenmayer, D., EHarmon, M., SKeeton, W., CShaw, D., Bible, K., & Chen, Jiquan. (2002). Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology and Management*, 155 (1–3), 399–423. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00575-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00575-8)
- Harms, K.E., Wright, S.J., Calderon, O., Hernandez, A., & Herre, E.A. (2000). Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature*, 404, 493–495. <https://doi.org/10.1038/35006630>
- Hao, Z., Zhang, J., Song, B., Ye, J., & Li, B. (2007). Vertical structure and spatial associations of dominant tree species in an old-growth temperate forest. *Forest ecology and management*, 252, 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.06.026>
- Hubbell, S.P. (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, 378p.
- King, D.A., Wright, S.J., & Connell, J.H. (2006). The contribution of interspecific variation in maximum tree height to tropical and temperate diversity. *Journal of Tropical Ecology*, 22, 11–24. <https://doi.org/10.1017/S026646740500277>
- Lan, G., Getzin, S., Wiegand, T., Hu, Y., Xie, G., Zhu, H., & Cao, M. (2012). Spatial Distribution and Interspecific Associations of Tree Species in a Tropical Seasonal Rain Forest of China, *PLOS ONE*, 7 (9), 1–10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046074>
- Lee, k., Kim, Y., & Choung, Y. (2012). Spatial Pattern and Association of Tree Species in a Mixed *Abies holophylla*-Broadleaved Deciduous Forest in Odaesan National Park, *Journal of Plant Biology*, 55, 242–250. <https://doi.org/10.1007/s12374-011-0338-2>
- Manabe, T., Nishimura, N., Miura, M., & Yamamoto, S. (2000). Population structure and spatial patterns for trees in a temperate old-growth evergreen broad-leaved forest in Japan. *Plant Ecology*, 151, 181–197. <https://doi.org/10.1023/A:1026512404110>
- Myster, R., & Malahy, M. (2012). Testing aggregation hypotheses among Neotropical trees and shrubs: results from a 50-ha plot over 20 years of sampling, *Tropical Biologia*, 60(3), 1015–1023. <https://doi.org/10.15517/rbt.v60i3.1754>
- Nakashizuka, T., (2001). Species coexistence in temperate, mixed deciduous forests. *Trends Ecology & Evolution*, 16(4), 205–210. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02117-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02117-6)
- Okuda, T., & N., Kachi. (1995). Spatial pattern of adult trees and seedling survivorship *Pentaspadon motleyi* in

- a lowland rain forest in peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Forest Science*, 7, 475-489. <https://www.jstor.org/stable/43581841>
- Salas, C., LeMay, V., Nunez, P., Pacheco, P., & Espinosa, A. (2006). Spatial patterns in an old-growth *Nothofagus oblique* forest in southcentral Chile. *Forest Ecology and Management*, 231, 38-46. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.04.037>
- Wang, Z., Peng, Sh., Liu, Sh., & Li, Zh. (2003). Spatial pattern of *Cryptocarya chinensis* life stages in lower subtropical forest, China. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 44, 159-166. <https://doi.org/10.17221/7/2018-JFS>
- Wiegand, T., Kissling, W.D., Cipriotti, P.A., & Aguiar, M.R. (2006). Extending point pattern analysis for objects of finite size and irregular shape. *Journal of Ecology*, 94, 43-56. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01113.x>
- Wiegand, T., & Moloney, K.A. (2014). *Handbook of Spatial Point-Pattern Analysis in Ecology*. Taylor & Francis. 510p. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01113.x>
- Yang, H., & Wu, Y. (1988). Species composition, age structure and regeneration strategies in broad-leaved Korean pine mixed forest in Changbai Mountain. *Scientia Silvae Sinicae*, 24(1), 18-27.
- Zhange, Y., Li, J., Chang, Sh., Li, X., & Lu, J. (2012). Spatial distribution pattern of *Picea schrenkiana* population in the Middle Tianshan Mountains and the relationship with topographic attributes. *Journal of bArid Land*, 4(4), 457-468, <https://doi.org/10.3724/SP.J.1227.2012.00457>

