

DOI: 10.5846/stxb201805201107

戚玉娇, 张广奇, 熊志斌, 杨婷婷. 喀斯特常绿落叶阔叶混交林粗木质残体的空间分布格局. 生态学报, 2019, 39(13): - .  
Qi Y J, Zhang G Q, Xiong Z B, Yang T T. Spatial point pattern analysis for coarse woody debris in karst mixed evergreen and deciduous broadleaved forest. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(13): - .

# 喀斯特常绿落叶阔叶混交林粗木质残体的空间分布格局

戚玉娇<sup>1,\*</sup>, 张广奇<sup>1</sup>, 熊志斌<sup>2</sup>, 杨婷婷<sup>2</sup>

1 贵州大学林学院, 贵阳 550025

2 贵州茂兰国家级自然保护区管理局, 黔南州 558400

**摘要:**粗木质残体(coarse woody debris, CWD)是森林生态系统中重要的结构性和功能性组成要素,是维护系统完整性和稳定性的关键。对 CWD 空间格局的研究将有助于深入探索种群格局的形成和森林生态系统的维持机制。采用  $g(r)$  函数对茂兰喀斯特常绿落叶阔叶混交林 1.28 hm<sup>2</sup> 固定样地内不同径级、不同腐烂等级、不同存在形式的 CWD 的空间分布格局及空间关联性进行了研究。结果表明:1) 在 40 m 的空间尺度内, CWD 总体在 0—12 m 尺度上表现为集群分布, 随着尺度的增加格局强度降低, 趋于随机分布, 剔除生境异质性后, 格局尺度降低至 7 m。2) CWD 径级格局表现为: 小径级 > 中径级 > 大径级。拔根倒和干中折断在整个研究尺度上为随机分布, 其他不同径级、不同腐烂等级、不同存在形式的 CWD 均在小规模尺度(2—8 m) 表现为集群分布, 随着尺度的增加聚集强度急剧变小, 趋于随机分布或均匀分布。3) 除了干中折断与树段之间、大径级与小径级之间的 CWD 在空间上相互独立, 其他不同径级、不同腐烂等级或不同存在形式的 CWD 之间均在小规模尺度(2—8 m) 上表现为显著的正相关, 随着尺度的增加空间关联性降低。喀斯特常绿落叶阔叶混交林 CWD 的分布格局可能是在小尺度内由密度制约、在大尺度内由生境过滤和个体自然衰老等生态学过程所形成, 大径级对临近的小径级、先死亡对后死亡、站杆对倒下的个体具有一定的正向影响作用, 在一定程度上揭示了该林型天然更新的作用和机制。

**关键词:**喀斯特; 常绿落叶阔叶混交林; 粗木质残体; 死亡木; 点格局分析

## Spatial point pattern analysis for coarse woody debris in karst mixed evergreen and deciduous broadleaved forest

QI Yujiao<sup>1,\*</sup>, ZHANG Guangqi<sup>1</sup>, XIONG Zhibin<sup>2</sup>, YANG Tingting<sup>2</sup>

1 College of Forestry, Guizhou University, Guiyang 550025, China

2 Maolan National Nature Reserve Management Bureau in Guizhou, Qiannan prefecture 558400, China

**Abstract:** Coarse woody debris (CWD) is one of the most important components in the structure and function of forest ecosystems and it is also key for maintaining system integrity and stability. Therefore, studying spatial patterns of CWD can help us understand the formation of population patterns and the maintenance mechanisms of forest ecosystems. Karst evergreen broadleaved mixed forest is one of the best preserved primordial subtropical forests. To date, there have been few studies of spatial patterns and correlations in this forest, especially research on CWD and its spatial distribution. The pair correlation function  $g(r)$  was used to study the spatial distribution patterns and correlations of CWD of different forms, decomposition levels, and diameter classes in a 1.28 hm<sup>2</sup> fixed plot in Maolan karst mixed evergreen and deciduous broadleaf forest. The results showed that 1) at a spatial scale of 40 m, overall CWD showed a clustered distribution at

**基金项目:**贵州省科技计划项目(黔科合 LH 字[2016]7446 号);国家自然科学基金青年科学基金项目(31700385);贵州省科技计划项目(黔科合平台人才[2017]5788)

**收稿日期:**2018-05-20; **网络出版日期:**2018-00-00

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yjq@gzu.edu.cn

spatial scales  $\leq 12$  m. With an increase in scale, CWD tended to be randomly distributed. After removing habitat heterogeneity, the pattern scale was reduced to 7 m. 2) The distribution pattern of CWD diameter classes was: small tree > medium tree > large tree. CWD, in the form of root inversion and breakage at trunk, was randomly distributed throughout the study area and other types of CWD of different diameters, decay levels, and forms were clustered at a small scale (2—8 m). With an increase in scale, the intensity of aggregation decreased sharply and CWD tended to be randomly or regularly distributed. 3) Aside from the spatial independence of CWD between breakage at trunk and segment, and large and small diameter classes, there were significant positive correlations between different diameter classes, decay levels, and forms at a small scale of 2—8 m. With an increase in scale, the spatial correlation decreased. The distribution patterns of CWD in this Karst forest may be formed by ecological processes such as small-scale density restrictions, large-scale endogenous habitat filtration, and individual natural senescence. The large diameter, earlier mortality, and standing individuals had a positive effect on nearby small diameter, later mortality, and fallen individuals, respectively, which revealed the mechanism of natural regeneration of this forest type.

**Key Words:** karst; mixed evergreen and deciduous broadleaved forest; coarse woody debris; dead wood; point pattern analysis

植物种群空间格局分析是研究植物种群自身特征、种内种间相互作用及种群与环境关系的重要手段<sup>[1-2]</sup>,对深化群落结构的认识,探索植物群落的生物多样性形成和维持机制有着重要意义<sup>[3]</sup>。定量分析空间格局的最重要、最常用的方法是点格局分析法,它可以分析任意尺度的空间分布格局,不受种群密度的影响<sup>[4]</sup>。在群落和格局研究中,活立木空间格局一直是研究的热点<sup>[5-8]</sup>,随着对种群内个体的不断生长、繁殖和死亡,种群的空间格局以及种间关系变化等认识的增强<sup>[9-11]</sup>,死亡木空间格局也逐渐受到关注<sup>[12-14]</sup>。

树木死亡是森林群落动态的重要环节,它对群落内物种组成、群落环境、森林生态系统物质循环以及物种的空间分布有较大影响<sup>[13,15]</sup>,并在群落更新及演替过程中发挥着重要作用<sup>[16]</sup>。粗木质残体(Coarse Woody Debris, CWD)是树木死亡后留在森林生态系统中的,它们在森林生态系统中发挥着许多重要的、独特的生态功能<sup>[16-17]</sup>。树木的死亡直接影响了种群的数量特征,并改变了物种的空间位置<sup>[18]</sup>。若树木是随机死亡的,则物种的空间格局不会发生明显改变<sup>[19]</sup>;而竞争导致的死亡会使物种种内种间相关性发生显著改变<sup>[20]</sup>。近年来,我国学者逐步开展对死亡木空间分布格局的研究,如刘妍妍和金光泽<sup>[21]</sup>对小兴安岭阔叶红松林(*Pinus koraiensis*) CWD 点格局进行了研究;吕亚亚等<sup>[22]</sup>对内蒙古大兴安岭典型混交林倒木空间点格局进行了分析;韦博良等<sup>[23]</sup>对河南省宝天曼锐齿槲栎林(*Quercus aliena* var. *acuteserrata*) 树木死亡对空间格局及种间相关性的影响进行了研究;郭屹立等<sup>[13]</sup>对桂西南喀斯特季节性雨林枯立木的空间格局及生境关联性进行了分析;王婷等<sup>[24]</sup>研究了密度制约对宝天曼落叶阔叶林锐齿槲栎死亡前后分布格局的影响。这些主要集中在对个体死亡木的点格局或者不同物种间死亡木的关系研究上,对群落中不同径级、不同腐烂等级和不同存在形式死亡木空间关联性的研究却少见报道。

喀斯特常绿阔叶混交林是亚热带地区的非地带性顶极群落,是保存最好、原生性较强的原始森林。该森林生境的高度异质性导致群落组成种类相对丰富、结构相对合理,但岩溶地貌显著,地形复杂,土层浅薄,它的存在对喀斯特常绿阔叶混交林的稳定和发展至关重要。目前,对喀斯特森林的研究主要集中在退化森林恢复及群落动态<sup>[25]</sup>、植被组成<sup>[26]</sup>、树种的繁殖更新<sup>[27-28]</sup>、植被和土壤的空间异质性<sup>[29-30]</sup>、物种空间分布<sup>[31-32]</sup>等方面,而在种群空间格局及空间关联性方面的研究较少<sup>[33]</sup>,尤其是对该地区 CWD 的存在及其空间分布格局研究更是鲜见报道。本文以茂兰国家级自然保护区喀斯特常绿阔叶混交林 1.28 hm<sup>2</sup> 国定样地为研究对象,研究其内 CWD 的不同径级、不同腐烂等级和不同存在形式的空间分布特征及关联性,阐明林木生长的动态变化,为该区域森林生态系统保护和可持续管理提供理论依据。

## 1 研究地区和研究方法

### 1.1 研究地区概况

茂兰国家级自然保护区(25°09'—25°21'N, 107°52'—08°05'E)位于贵州省黔南布依族苗族自治州荔波县境内,总面积约 212.85 km<sup>2</sup>,属于中亚热带石灰岩区常绿落叶阔叶混交林,区系成分复杂,生物种类极为丰富,生态系统稳定,是世界上喀斯特地貌区幸存的连片面积最大、保存完整且原生性强的喀斯特森林。区内有维管束植物 154 科 514 属 1203 种,蕨类植物 11 科 20 属 31 种,种子植物 143 科 494 属 1172 种,裸子植物 6 科。海拔 430—1078.6 m,森林覆盖率约为 87%。全区除局部地点覆盖有少量砂页岩外,主要是由纯质石灰岩及白云岩构成的典型喀斯特地貌,岩石裸露率可达 90%以上。该区具有中亚热带山地湿润气候特点,年平均气温为 15.3℃,全年降水量 1752.5 mm,太阳辐射年总量为 63289.8 kW/m<sup>2</sup>。

### 1.2 研究方法

#### 1.2.1 CWD 的基础特征调查

本研究在茂兰国家级自然保护区 1.28 hm<sup>2</sup>(160 m×80 m)的阔叶红松林永久性固定样地中进行,将样地设为 128 个 10 m×10 m 的小样方,采用相邻网格法调查。主要包括:1)调查直径大于 2.5 cm 的 CWD,立木形式的测量胸径,倒伏的测量中央直径;2)确定 CWD 的存在形式:拔根倒、干中折断、根桩、枯立木和树段;3)测量枯立木高度,对倒伏形式的 CWD 进行长度和树倒方向的测量;4)记录 CWD 个体在 10 m×10 m 小样方中的坐标;5)参考相关文献<sup>[21,34]</sup>,将腐烂等级划分为:未腐烂、轻度腐烂、中度腐烂、重度腐烂和完全腐烂 5 级。

#### 1.2.2 CWD 径级划分

以树木的 DBH 大小作为表征树木不同生活史阶段的指标。根据调查数据,把 CWD 的 DBH 分为 3 个等级:径级 I, d<10 cm(小树);径级 II, 10 cm≤d<20 cm(中树);径级 III, d≥20 cm(大树)。

#### 1.2.3 点格局分析

采用单变量成对相关函数  $g(r)$  对整体、不同径级(小树、中树、成树)、不同腐烂等级和不同存在形式的 CWD 进行空间点格局分析。 $g(r)$  函数是在  $K$  函数的基础上衍生而来,是  $K$  函数的概率密度函数,能区分特定尺度上林木的空间关系(集群分布、随机分布或均匀分布),因其能有效剔除  $K$  函数小尺度上的累积效应而得到广泛应用。它是任意 CWD 为圆心,计算半径为  $r$ 、指定宽度的圆环区域内 CWD 数量的概率密度函数,包括单变量和双变量分析,见公式 1 和公式 2<sup>[4,35]</sup>:

$$g(r) = (2\pi r)^{-1} \times dk(r)/dr, \text{ 其中 } k(r) = \frac{A}{n^2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n w_{ij}^{-1} I_r(u_{ij}) \quad (1)$$

式中, $k(r)$  为 Ripley's  $K$  函数; $r$  为尺度; $A$  是样方的面积; $n$  为个体数; $u_{ij}$  为两个点  $i$  和  $j$  之间的距离; $I_r(u_{ij})$  为指示函数,当  $u_{ij} \leq r$  时,  $I_r(u_{ij}) = 1$ , 当  $u_{ij} > r$  时,  $I_r(u_{ij}) = 0$ ;  $w_{ij}$  为权重值,用于边缘校正;  $dk(r)$  代表函数  $k(r)$  的微分;  $d(r)$  代表半径  $r$  的微分。零假设选择完全空间随机模型(complete spatial randomness, CSR)和异质性泊松模型(Heterogeneous Poisson, HP)。CSR 假设物种的空间分布不受任何生物或非生物过程的影响,在研究区域内各点出现的概率相同<sup>[36-37]</sup>。HP 依据表示样地内任意一点位置的密度函数来排除大尺度环境异质性的影响,本研究采用带宽 10m 的高斯核函数进行密度估计,与 CSR 的结果做比较分析。当  $g(r) > 1$  时,分析的物种在尺度  $r$  上呈聚集分布;当  $g(r) = 1$  时,分析的物种在尺度  $r$  上呈随机分布;当  $g(r) < 1$  时,分析的物种在尺度  $r$  上呈规则分布。

采用双变量成对相关函数  $g_{12}(r)$  对不同径级(小树、中树、成树)、不同腐烂等级和不同存在形式的 CWD 空间关联性进行分析。以前提条件假设(antecedent condition, AC)作为零模型,描述一种格局对另一种格局形成控制的情形,在这里用于检验不同腐烂等级树木之间的关联性。即先死亡的个体对后死亡的个体的格局形成是否有影响,因为高腐烂等级林木先于低腐烂等级林木在森林中定植,故假设低腐烂等级林木的空间分

布受高腐烂等级林木位置的影响。同理检验不同径级死亡木之间的关联性 & 不同存在形式死亡木之间的关联性,因大树的死亡可能对小树的死亡有影响,根桩和干中折断等存在形式对树段等的存在位置及格局形成可能有影响。即在某一径级、某一腐烂等级或某一存在形式内以任意 CWD 为圆心,计算半径为  $r$  指定宽度的圆环内另一径级、腐烂等级或不同存在形式的 CWD 株数,以此判别两者之间在多个尺度上的空间关联性<sup>[38]</sup>。

$$g_{12}(r) = (2\pi r)^{-1} \times dK_{12}(r) / d_r, \text{ 其中 } K_{12}(r) = \frac{A}{n_1 n_2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n w_{ij}^{-1} I_r(u_{ij}) \quad (2)$$

式中,  $n_1$  和  $n_2$  分别为不同腐烂等级/存在形式/径级的 CWD 株数,  $i$  和  $j$  分别代表不同腐烂等级/存在形式/径级的 CWD 林木个体,  $dK_{12}(r)$  代表函数  $K_{12}(r)$  的微分,其余符号与式(1)一致。当  $g_{12}(r)$  值位于置信区间之上,两者呈正相关;  $g_{12}(r)$  值位于置信区间之下,两者呈负相关;  $g_{12}(r)$  值位于置信区间之内,两者相互独立。

利用 Programita 2014 进行 CWD 的空间点格局分析,通过重复计算 199 次 Monte Carlo 随机模拟产生的最大值和最小值得到 99% 的置信区间,最大距离尺度为样地最小边长的一半(40 m),步长值为 1 m。

## 2 结果与分析

### 2.1 CWD 的基本统计特征

研究区 CWD 的总密度为 2146 株/hm<sup>2</sup>,断面积为 16.90 m<sup>2</sup>/hm<sup>2</sup>,径级结构呈现明显倒 J 型分布,且分布不均(表 1)。各径级密度差别很大,顺序为小树>中树>大树。胸高断面积的顺序为大树>小树>中树。随着腐烂等级的升高,其断面积和密度整体呈波动上升趋势。断面积和密度最大的为树段,其次是根桩,其他存在形式的较小。

表 1 喀斯特常绿落叶阔叶混交林 1.28 hm<sup>2</sup> 固定样地粗木质残体的基本统计特征

Table 1 Basic statistical characteristics for coarse woody debris in a 1.28 hm<sup>2</sup> plot in karst mixed evergreen and deciduous broadleaved forest

类别 Category	分级 Classification	断面积 Basal area/(m <sup>2</sup> /hm <sup>2</sup> )	密度 Density/(株/hm <sup>2</sup> )
径级分布 Diameter classes	小树(<10 cm)	3.78	1790
	中树(10—20 cm)	3.67	251
	大树(>20 cm)	9.46	105
腐烂等级 Decomposition levels	未腐朽	1.12	250
	轻度腐朽	2.59	561
	中度腐朽	1.42	232
	重度腐朽	8.32	795
存在形式 Existing forms	完全腐朽	3.45	309
	拔根倒	0.56	37
	枯立木	0.71	146
	干中折断	0.13	13
	根桩	7.47	378
	树段	8.03	1573
总体 Total		16.90	2146

### 2.2 CWD 的空间分布特征

#### 2.2.1 CWD 总体的空间分布格局

分布在样地西北部的 CWD 大多长度较长,密度较大,分布于东部地区的 CWD 长度较短(图 1)。CWD 的倒向没有呈现出明显的规律,这可能与样地内微地形的影响有关。基于完全空间随机模型的成对相关函数分析表明,在小于 40 m 的一系列空间尺度上,样地内所有 CWD 在 12 m 内呈集群分布,在大于 12 m 时接近随机和均匀分布,尺度越小格局强度越大;剔除生境异质性的异质泊松模型的成对相关函数分析结果显示,CWD 在不同尺度上的统计分布与完全空间随机模型生成的分布趋势相似,只是格局尺度由 12 m 降低至 7 m

(图 2),说明生境异质性的对 CWD 在大尺度上的分布有一定的影响。因此,后文中的 CWD 格局分布单变量研究均采用剔除生境异质性的异质性泊松零模型。

### 2.2.2 不同径级 CWD 的空间分布格局

异质性泊松零模型的成对相关函数分析结果表明,小径级的 CWD 在小于 8 m 尺度上为聚集分布,大于 8 m 为随机分布;中径级的 CWD 在小于 4 m 尺度上为聚集分布,大于 4 m 趋于随机分布;大径级的 CWD 在小于 2 m 尺度上为聚集分布,大于 2 m 趋于随机分布。格局尺度的关系为小径级>中径级>大径级。从聚集强度来看,3 种径级 CWD 的尺度越小格局强度越大,随着尺度的增大聚集强度急剧减小(图 3)。

### 2.2.3 不同腐烂等级 CWD 的空间分布格局

随着尺度的增大,各腐烂等级的 CWD 均由集群分布转变为随机分布。4 m 左右为未腐烂和中度腐烂的 CWD 由集群分布趋于随机分布的分界尺度,7 m 左右为轻度腐烂的 CWD 由集群分布趋于随机分布的分界尺度,5 m 左右为重度腐烂和完全腐烂的 CWD 由集群分布趋于随机分布的分界尺度(图 4)。

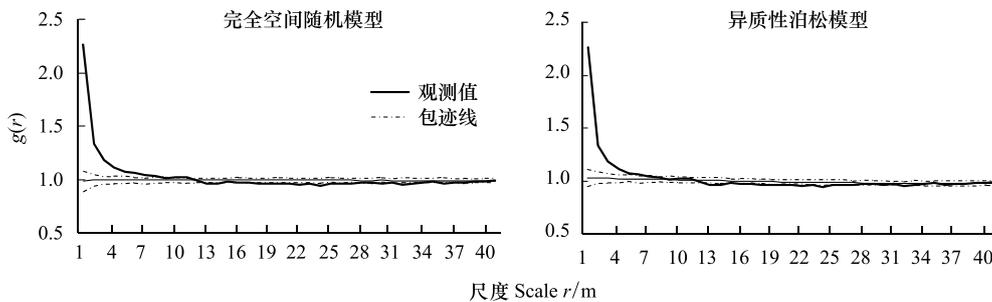


图 2 粗木质残体点格局分布图

Fig.2 Spatial point pattern of coarse woody debris

### 2.2.4 不同存在形式 CWD 分布格局

对不同存在形式的 CWD 空间格局分析表明,除拔根倒和干中折断在 0—40 m 空间尺度上为随机分布外,其他形式 CWD 的双变量函数值在小尺度范围内均超出包迹线的范围,呈现集群分布;枯立木在小于 2 m 的较小尺度上聚集分布,大于 2 m 趋于随机分布;根桩在小于 5 m 尺度上聚集分布,大于 5 m 趋于随机分布;树段在小于 8 m 尺度上聚集分布,大于 8 m 趋于随机分布。从聚集强度来看,枯立木、树段和根桩尺度越小格局强度越大,随尺度的增大格局强度急剧减小(图 5)。

## 2.3 CWD 的空间关联性

### 2.3.1 不同径级 CWD 的空间关联性

大中径级和小径级的 CWD 在 0—2m 尺度上呈正相关,2—12 m 相互独立,大于 12 m 呈负相关;大径级和中小径级的 CWD 在 2 m 尺度内呈正相关,2—17 m 及大于 28 m 时相互独立,17—28 m 呈负相关;中径级和小径级的 CWD 空间关联趋势和大中径级与小径级的 CWD 空间关联趋势相似;大径级和中径级的 CWD 在小于 5 m 尺度呈正相关,大于 5 m 时相互独立;大径级和小径级的 CWD 在 0—17 m 及大于 25 m 时相互独立,17—25 m 呈负相关(图 6)。

### 2.3.2 不同腐烂等级 CWD 的空间关联性

已腐烂与未腐烂的 CWD 在 0—3 m 尺度上呈正相关,3—13m 及大于 25 m 时相互独立,13—25 m 呈负相

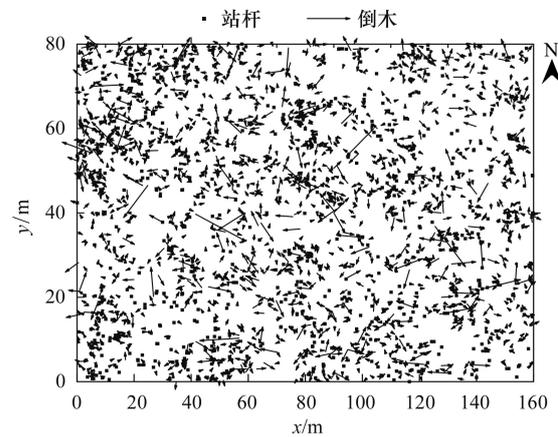


图 1 粗木质残体空间分布图

Fig.1 Spatial distribution of coarse woody debris

箭头方向代表倒木形式 CWD 的实际倒向,点代表站立的枯木(枯立木、干中折断和根桩)

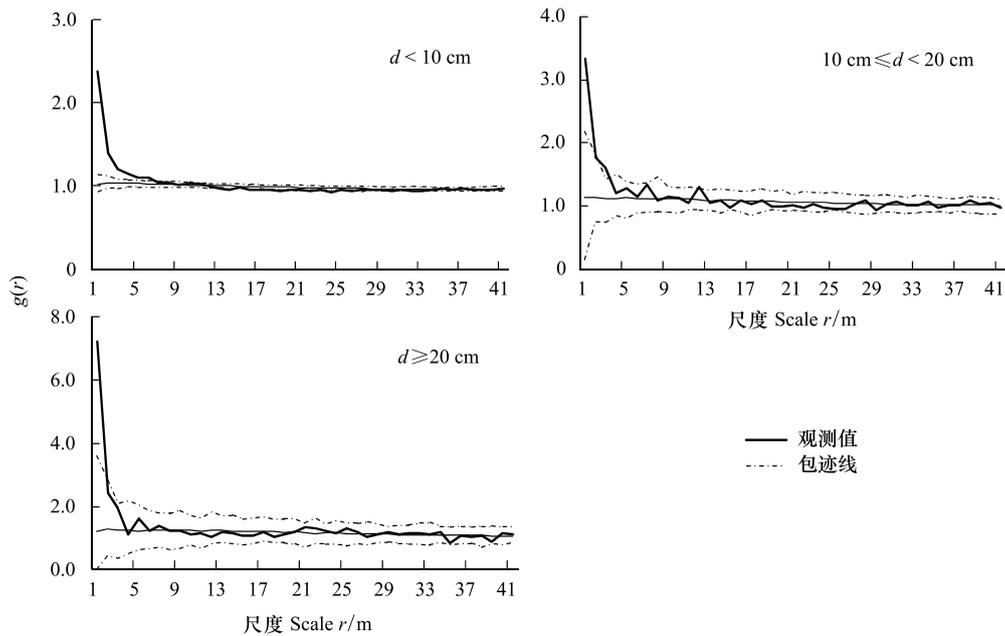


图3 不同径级粗木质残体空间分布格局

Fig.3 Spatial distribution pattern of coarse woody debris with different diameter classes

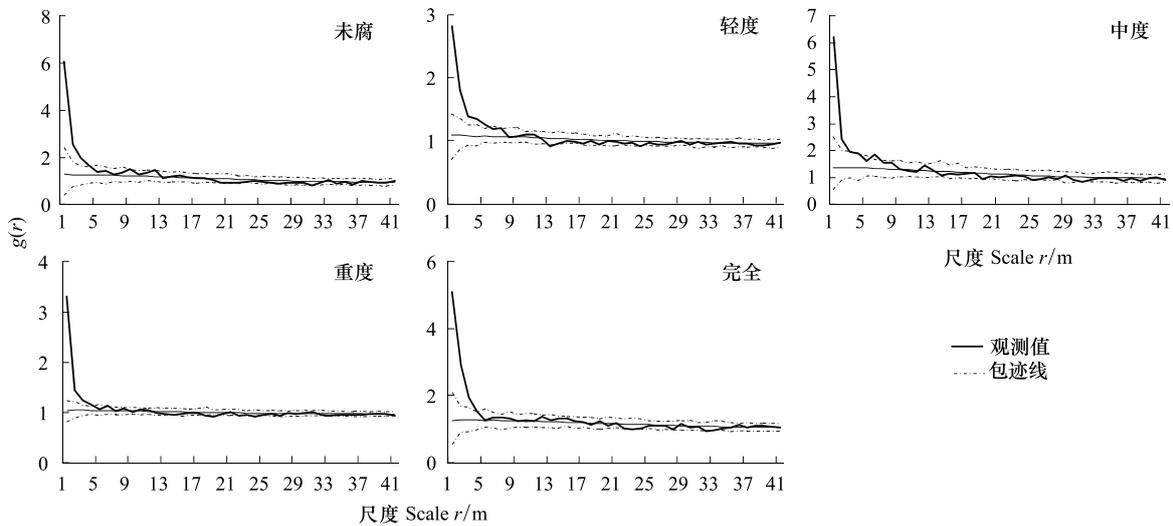


图4 不同腐烂等级粗木质残体空间分布格局

Fig.4 Spatial distribution pattern of coarse woody debris with different decomposition levels

关;完全腐烂与重度腐烂的 CWD 在 0—2 m 尺度上呈正相关,大于 2 m 时相互独立;完全腐烂、重度腐烂与中度腐烂的 CWD 在 2 m 尺度内呈正相关,2—19 m 及大于 29 m 时相互独立,19—29 m 呈负相关;完全腐烂与重度腐烂、中度腐烂、轻度腐烂及未腐烂的 CWD 在小于 5 m 时呈正相关,大于 5 m 相互独立;完全腐烂、重度腐烂与中度腐烂、轻度腐烂及未腐烂的 CWD 在小于 4 m 时呈正相关,4—13 m、25—30 m 及大于 35 m 时相互独立;完全腐烂、重度腐烂、中度腐烂与轻度腐烂、未腐烂 CWD 在小于 7 m 时呈正相关,大于 7 m 时相互独立(图 7)。

### 2.3.3 不同存在形式 CWD 的空间关联性

拔根倒与树段在小于 2 m 尺度及 5—8 m 尺度上呈正相关,其他尺度相互独立;干中折断与树段在整个

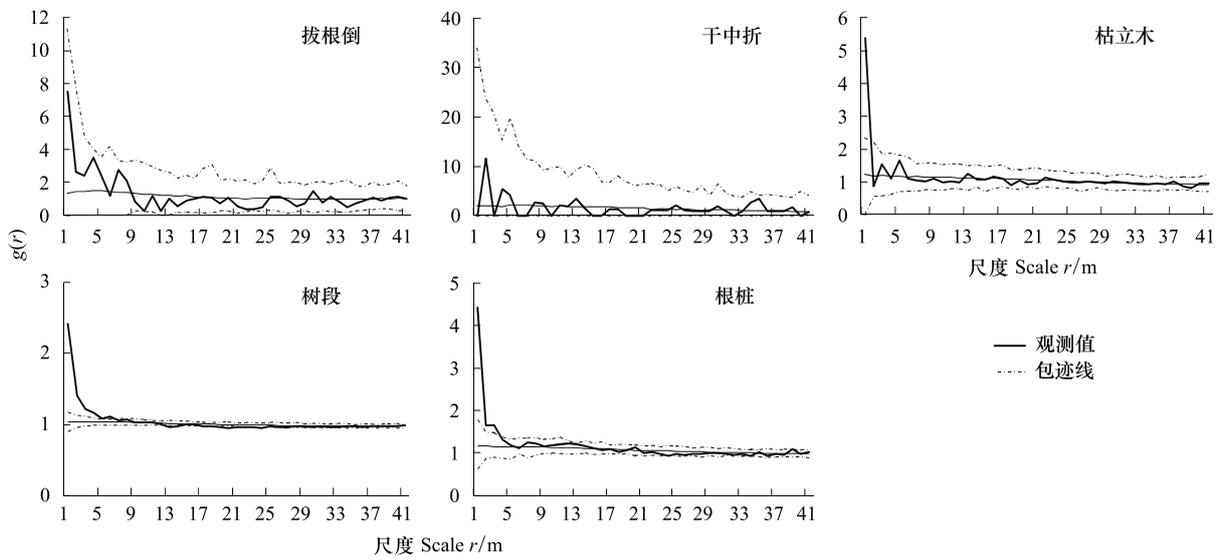


图 5 不同存在形式粗木质残体空间分布格局

Fig.5 Spatial distribution pattern of coarse woody debris with different existing forms

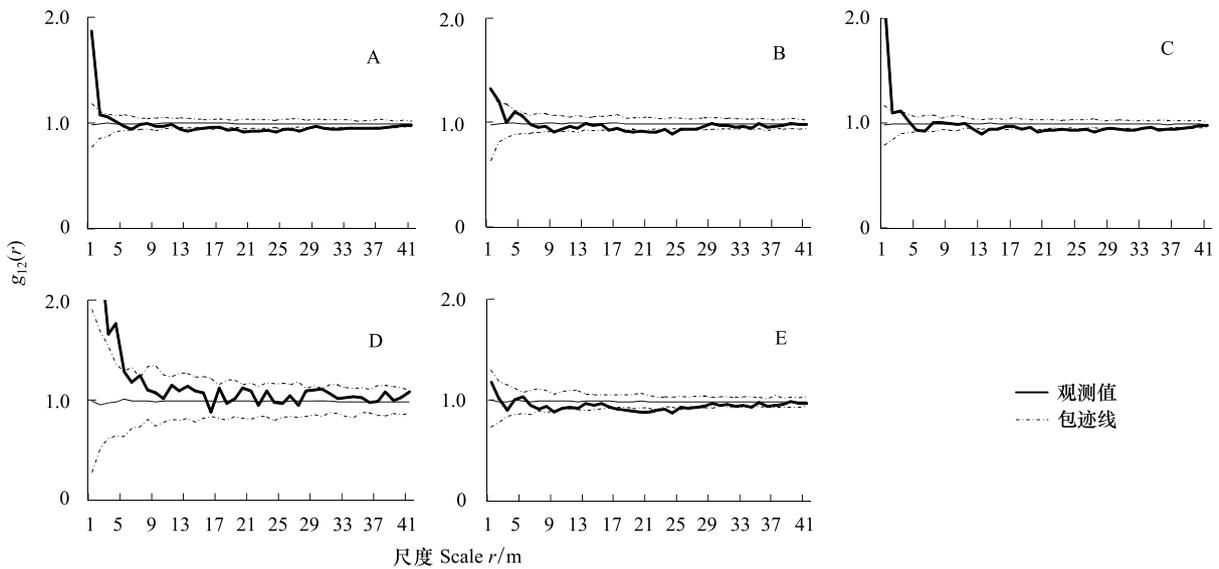


图 6 不同径级粗木质残体空间相关性

Fig.6 Spatial association of coarse woody debris with different diameter classes

A, 大径级和小径级 CWD 的空间关联性; B, 大径级和中小径级 CWD 的空间关联性; C, 中径级和小径级 CWD 的空间关联性; D, 大径级和中径级 CWD 的空间关联性; E, 大径级和小径级 CWD 的空间关联性

40 m 空间尺度上相互独立; 根桩与树段在小于 2 m 尺度上呈正相关, 大于 2 m 相互独立; 枯立木与树段在小于 5 m 时呈正相关, 大于 5 m 相互独立(图 8)。

### 3 讨论

#### 3.1 CWD 的空间分布格局

种群分布格局的形成往往是种群自身特性、种间关系以及环境条件综合作用的结果<sup>[39]</sup>。在对喀斯特常绿阔叶混交林 CWD 总体点格局的分析中, 异质泊松零模型与完全空间随机模型相比, 格局尺度由 12 m 降低

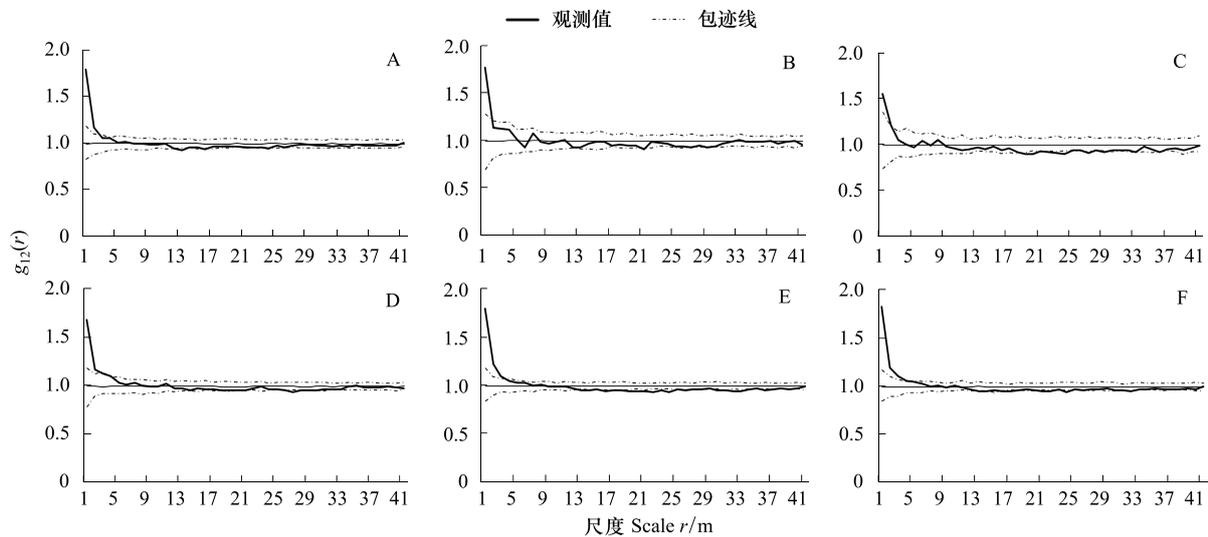


图7 不同腐烂等级粗木质残体的空间相关性

Fig.7 Spatial association of coarse woody debris with different decomposition levels

A, 已腐烂(完全腐烂、重度腐烂、中度腐烂、轻度腐烂)与未腐烂 CWD 的空间关联性; B, 完全腐烂与重度腐烂 CWD 的空间关联性; C, 完全腐烂、重度腐烂与中度腐烂 CWD 的空间关联性; D, 完全腐烂与重度腐烂、中度腐烂、轻度腐烂、未腐烂 CWD 之间的空间关联性; E, 完全腐烂、重度腐烂与中度腐烂、轻度腐烂及未腐烂 CWD 之间的空间关联性; F, 完全腐烂、重度腐烂、中度腐烂与轻度腐烂和未腐烂 CWD 之间的空间关联性

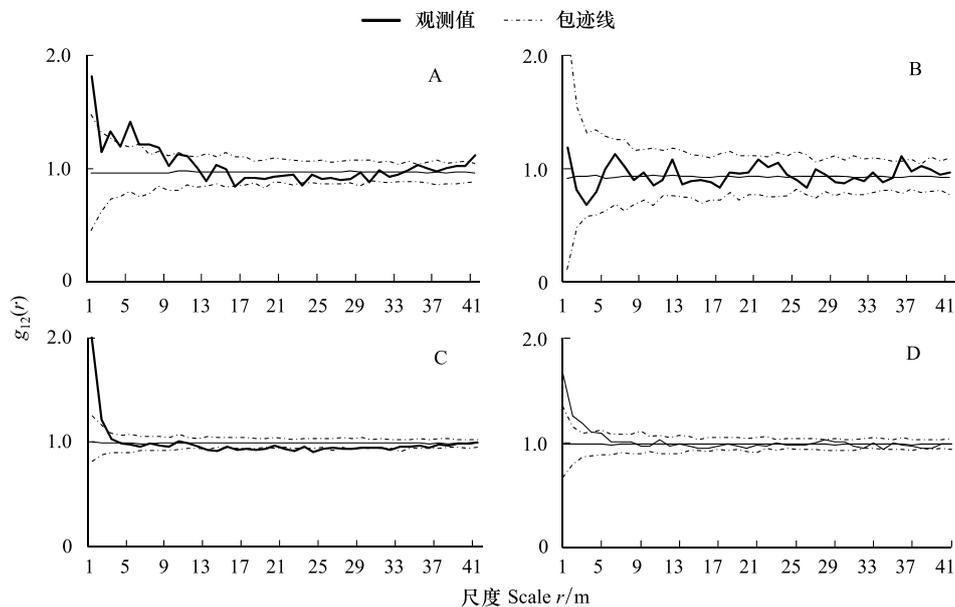


图8 不同存在形式粗木质残体的空间相关性

Fig.8 Spatial association of coarse woody debris with different existing forms

A, 拔根倒与树段形式 CWD 的空间关联性; B, 干中折与树段形式 CWD 的空间关联性; C, 根桩与树段形式 CWD 的空间关联性; D, 枯立木与树段形式 CWD 的空间关联性

至 7 m, 揭示了该区域小生境的强度异质性。即在大于 7 m 尺度上, 地形、土壤、水分、光照等环境因子对 CWD 分布的影响较大, 在小于 7 m 的较小尺度上, 不同程度的种内或种间竞争等因素占主导作用<sup>[40-41]</sup>。本研究结果与郭屹立等<sup>[13]</sup>研究的桂西南喀斯特季节性雨林枯立木在小尺度内表现为聚集分布的格局有相似趋势, 与北方原始阔叶红松林 CWD 的分布虽然总体趋势<sup>[21]</sup>相近, 格局尺度却相差较大。北方原始阔叶红松林 CWD

的格局尺度在几十米至上百米之间,本地区 CWD 的格局尺度却小的多,仅在 12 m 内,原因可能与南北区域气候条件以及群落结构和类型的差异有关。

不同发育阶段、不同存在形式的 CWD 空间格局反映了群落的动态干扰格局和树木的死亡格局<sup>[21]</sup>,径级的大小间接反映了植物的不同生活史阶段。喀斯特常绿阔叶混交林 CWD 各径级密度分布差异明显,小径级个体密度最大,中径级次之,大径级最小(表 1)。结合径级分布的点格局分析得出,随着径级的增大,CWD 格局尺度降低,说明植物生长利用生境方式的转变和不同生长阶段种内和种间竞争的关系。幼树生长和存活依赖于动物取食、养分和水分资源的分布。随着年龄的增长,种内和种间竞争增强,个体对环境资源的要求加剧,大量幼树死亡,少数成长为中树和大树,在稍大尺度上相互关系逐渐缓和,并达到成熟稳定的状态。

除了拔根倒和干中折断在 40 m 内的空间尺度上为随机分布外,其他不同径级、不同腐烂等级和不同存在形式的 CWD 均由小尺度集群分布转变为大尺度随机分布,反映了树木的干扰、死亡及其对种群格局的响应<sup>[2,42]</sup>。本文分析得出格局尺度内种内和种间竞争导致的树木死亡占主导地位,而枯立木则是种内和种间竞争的主要发生形式。因喀斯特地形复杂,生境异质性高,CWD 存在的每个阶段均能受到一个或多个生态因子的支配,随着时间的推移,很多枯立木逐渐倒下或折断,转变为干中折断、根桩和树段等,使得这些存在形式的 CWD 所占比例增加。在调查时我们发现该区域干中折断形式的 CWD 存在数量很少,很多活立木发生于干中折断后,保留的树桩可萌生枝条,即干中折断后保留的大部分树桩作为林木更新(萌生)的基础继续“存活”。所以拔根倒和干中折断形式 CWD 的密度和胸高断面面积较小,根桩和树段占比较大(表 1)。该地区土壤浅薄不连续,岩石裸露率高,生存环境艰苦,其上生长的林木由于资源竞争激烈,生长较慢<sup>[43]</sup>,所以林木的更新除了以种子繁殖外,还以萌蘖为主,这是喀斯特常绿阔叶混交林区别于以实生天然更新为主的非喀斯特区原始林的主要更新策略,也是喀斯特森林适应环境和维持生存的调节机制。

### 3.2 CWD 的空间关联性

空间关联分析用以描述种群的空间关系,正负关联特征可能是物种间相互作用的结果,也可能是物种生境趋同或趋异的表现<sup>[44]</sup>。区内大径级和中径级、中径级和小径级的 CWD 在小尺度内表现出显著的正关联性,说明树木死亡和径级大小有关。大径级木的死亡会压倒周围的中径级木,中径级木死亡也对周围的小径级木的存活产生影响。但结果中大径阶和小径级的 CWD 在 40 m 空间尺度内却未表现出显著的关联性。究其原因可能是样地内大径级 CWD 的个体数量较少(表 1),中径阶死亡的干扰或被压缺少阳光等因素对小径级 CWD 的影响更占主导作用。这种空间关联与吕亚亚等<sup>[22]</sup>研究大兴安岭典型混交林不同径级倒木相互关系以小尺度显著负相关,大尺度相关性减小为主要分布关系的结论不同。吕亚亚等研究的北方原始林树种组成较单一,种间竞争大,研究对象以倒木为主。本研究区物种丰富,研究对象除了倒木还包括枯立木、干中折断和根桩等多种存在形式。

不同腐烂等级的 CWD 在小尺度(2—5 m)内呈显著的正相关,表明前期死亡的 CWD 对后期死亡树木的密度大小和格局分布有一定的影响,这很可能与活立木的空间分布格局有关。树木死亡后给林木的生长提供了较好的养分和空间,其周围新增树木密度增大,资源竞争激烈,死亡率不减。随尺度增大,林木对资源的竞争减弱,先死亡个体对后死亡个体的影响降低,具体需要结合活立木的空间分布做进一步分析。

干中折断与树段在研究尺度内相互独立,其他存在形式及其组合的 CWD 均和树段在小尺度内(2—7 m)呈显著的正相关,验证了不同存在形式的 CWD 形成过程之间的关系。因为树段主要包括无头无尾的倒木和大枝,无头无尾的倒木由根桩和干中折断引起,大枝则由枯立木、根桩、干中折断和活立木掉落的大枝引起。本研究区中干中折断与树段在研究尺度内相互独立可以从两方面来解释,一方面是因为部分树段由根桩引起,另一方面是大部分干中折断后保留的树桩作为萌蘖的根基仍然“存活”而未被计算在内。

CWD 的格局变化与种群发育阶段、生境条件、种间竞争等具有密切的关系<sup>[17]</sup>,同时也是众多因素作用的外在表现。因此,不同存在形式、不同径级、不同腐烂等级 CWD 的空间格局及其空间关联性与空间尺度的关系,可能与形成 CWD 及其邻近的活立木种群与空间尺度的依赖性有关<sup>[21]</sup>。为深入探索不同 CWD 存在的格

局及成因,需进一步开展其与周围活立木的密度及分布关系的研究,为喀斯特常绿阔叶混交林维持机制的深入探索做重要补充。

#### 4 结论

(1)去除空间异质性后,喀斯特常绿落叶阔叶混交林 CWD 总体格局尺度由 12 m 降低至 7 m,说明树木死亡可能是小尺度内密度制约(0—7 m)、稍大尺度上(7—12 m)生境过滤和大尺度上(12—40 m)个体自然衰老等生态学过程所形成。

(2)除了拔根倒和干中折断,其他不同径级、不同腐烂等级、不同存在形式的 CWD 均在小规模尺度(2—8 m)表现为集群分布,随着尺度的增加聚集强度急剧减少,趋于随机分布或均匀分布,符合种群动态分布规律。

(3)大径级对临近的小径级、先死亡对后死亡、枯立木对倒下的个体具有一定的正向影响作用。主要表现在:不同径级、不同腐烂等级或不同存在形式的 CWD 之间在小规模尺度(2—8 m)上表现为显著的正相关,随着尺度的增加空间关联性降低。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] Greig-Smith P. Quantitative Plant Ecology. 3rd ed. Oxford: Blackwell Scientific, 1983.
- [ 2 ] 张金屯. 植物种群空间分布的点格局分析. 植物生态学报, 1998, 22(4): 344-349.
- [ 3 ] McDonald R I, Peet R K, Urban D L. Spatial pattern of *Quercus* regeneration limitation and *Acer rubrum* invasion in a Piedmont forest. Journal of Vegetation Science, 2003, 14(3): 441-450.
- [ 4 ] Ripley B D. Modeling spatial patterns. Journal of the Royal Statistical Society Series B-Methodological, 1977, 39: 172-212.
- [ 5 ] Nguyen H H, Uria-Diez J, Wiegand K. Spatial distribution and association patterns in a tropical evergreen broad-leaved forest of north-central Vietnam. Journal of Vegetation Science, 2016, 27(2): 318-327.
- [ 6 ] Muvengwi J, Mbiba M, Chikumbindi J, Ndagurwa H G T, Mureva A. Population structure and spatial point-pattern analysis of a mono stand of *Acacia polyacantha* along a catena in a savanna ecosystem. Forest Ecology and Management, 2018, 409: 499-508.
- [ 7 ] 李国春, 宋华东, 李琦, 卜书海. 太白山巴山冷杉林主要树种与开花秦岭箭竹的空间点格局分析. 应用生态学报, 2017, 28(11): 3487-3493.
- [ 8 ] 蒋雪琴, 刘艳红, 赵本元. 湖北神农架地区巴山冷杉(*Abies fargesii*)种群结构特征与空间分布格局. 生态学报, 2009, 29(5): 2211-2218.
- [ 9 ] Karjalainen L, Kuuluvainen T. Amount and diversity of coarse woody debris within a boreal forest landscape dominated by *Pinus sylvestris* in vienasalo wilderness, Eastern Fennoscandia. Silva Fennica, 2002, 36(1): 147-167.
- [ 10 ] 刘晓静, 任思远, 李鹿鑫, 叶永忠, 袁志良, 王婷. 宝天曼国家级自然保护区落叶阔叶林密度制约效应对树木存活的影响. 生物多样性, 2016, 24(6): 639-648.
- [ 11 ] 李林, 伍婵翠, 莫德清, 魏识广, 黄忠良. 季风常绿阔叶林建群种的死亡动态格局. 西南林业大学学报, 2014, 34(6): 29-34.
- [ 12 ] Story K A, Weldrick C K, Mews M, Zimmer M, Jelinski D E. Intertidal coarse woody debris: a spatial subsidy as shelter or feeding habitat for gastropods? Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2006, 66(1/2): 197-203.
- [ 13 ] 郭屹立, 王斌, 向悟生, 丁涛, 陆树华, 黄甫昭, 文淑均, 李冬兴, 李先琨. 桂西南喀斯特季节性雨林枯立木的空间格局及生境关联性分析. 广西植物, 2016, 36(2): 154-161.
- [ 14 ] 王利伟, 李步杭, 叶吉, 白雪娇, 原作强, 邢丁亮, 蔺菲, 师帅, 王绪高, 郝占庆. 长白山阔叶红松林树木短期死亡动态. 生物多样性, 2011, 19(2): 260-270.
- [ 15 ] Franklin J F, Shugart H H, Harmon M E. Tree death as an ecological process. BioScience, 1987, 37(8): 550-556.
- [ 16 ] Romero L M, Smith III T J, Fourqurean J W. Changes in mass and nutrient content of wood during decomposition in a south Florida mangrove forest. Journal of Ecology, 2005, 93(3): 618-631.
- [ 17 ] Sturtevant B R, Bissonette J A, Long J N, Roberts D W. Coarse woody debris as a function of age, stand structure, and disturbance in boreal Newfoundland. Ecological Application, 1997, 7(2): 702-712.
- [ 18 ] 王斌, 黄俞淞, 李先琨, 向悟生, 丁涛, 黄甫昭, 陆树华, 韩文衡, 文淑均, 何兰军. 弄岗北热带喀斯特季节性雨林 15 ha 监测样地的树种组成与空间分布. 生物多样性, 2014, 22(2): 141-156.
- [ 19 ] 缪宁, 刘世荣, 史作民, 薛泽冰, 喻泓, 何飞. 青藏高原东缘林线杜鹃-岷江冷杉原始林的空间格局. 生态学报, 2011, 31(1): 1-9.
- [ 20 ] 徐嘉, 费世民, 何亚平, 蒋俊明, 陈秀明, 涂代伦. 川西南山地云南松过熟林上层枯立木和活立木竞争强度研究. 四川林业科技, 2007,

- 28(6): 1-8.
- [21] 刘妍妍, 金光泽. 小兴安岭阔叶红松林粗木质残体空间分布的点格局分析. 生态学报, 2010, 30(22): 6072-6081.
- [22] 吕亚亚, 岳永杰, 段俊杰, 娜丽, 武录义. 内蒙古大兴安岭典型混交林倒木空间点格局分析. 西北农业学报, 2014, 23(11): 204-211.
- [23] 韦博良, 袁志良, 牛帅, 刘霞, 贾宏汝, 叶永忠. 河南省宝天曼锐齿槲栎林树木死亡对空间格局及种间相关性的影响. 植物生态学报, 2017, 41(4): 430-438.
- [24] 王婷, 任思远, 袁志良, 祝燕, 潘娜, 李鹿鑫, 叶永忠. 密度制约对宝天曼落叶阔叶林锐齿栎死亡前后分布格局的影响. 生物多样性, 2014, 22(4): 449-457.
- [25] 喻理飞, 朱守谦, 祝小科, 谢双喜. 退化喀斯特森林恢复评价和修复技术. 贵州科学, 2002, 20(1): 7-13.
- [26] 兰斯安, 宋敏, 曾馥平, 杜虎, 彭晚霞, 覃文更, 何铁光. 喀斯特常绿落叶阔叶混交林木本植物组成特征. 广西植物, 2016, 36(10): 1156-1164.
- [27] 刘济明. 茂兰喀斯特森林中华蚊母村群落土壤种子库动态初探. 植物生态学报, 2000, 24(3): 366-374.
- [28] 龙翠玲, 余世孝, 熊志斌, 魏鲁明. 茂兰喀斯特森林林隙的植物多样性与更新. 生物多样性, 2005, 13(1): 43-50.
- [29] 彭晚霞, 宋同清, 曾馥平, 王克林, 刘璐. 喀斯特常绿落叶阔叶混交林植被的空间异质性. 西北植物学报, 2011, 31(4): 815-822.
- [30] 王华, 陈莉, 宋敏, 宋同清, 曾馥平, 彭晚霞, 杜虎, 苏樑. 喀斯特常绿落叶阔叶混交林土壤磷钾养分空间异质性. 生态学报, 2017, 37(24): 8285-8293.
- [31] 张忠华, 胡刚, 祝介东, 倪健. 喀斯特常绿落叶阔叶混交林物种多度与丰富度空间分布的尺度效应. 生态学报, 2012, 32(18): 5663-5672.
- [32] 张忠华, 胡刚, 倪健. 茂兰喀斯特常绿落叶阔叶混交林树种的空间分布格局及其分形特征. 生态学报, 2015, 35(24): 8221-8230.
- [33] 韩文衡, 向悟生, 叶铎, 吕仕洪, 丁涛, 李先琨. 广西木论保护区喀斯特常绿落叶阔叶混交林优势种空间格局及其相关性. 应用生态学报, 2010, 21(11): 2769-2776.
- [34] 闫恩荣, 王希华, 黄建军. 森林粗死木质残体的概念及其分类. 生态学报, 2005, 25(1): 158-167.
- [35] Stoyan D, Stoyan H. *Fractals, Random Shapes, and Point Fields: Methods of Geometrical Statistics*. Chichester: Wiley, 1994.
- [36] 梁爽, 许涵, 林家怡, 李意德, 林明猷. 尖峰岭热带山地雨林优势树种白颜树空间分布格局. 植物生态学报, 2014, 38(12): 1273-1282.
- [37] Rajala T, Illian J. A family of spatial biodiversity measures based on graphs. *Environmental and Ecological Statistics*, 2012, 19(4): 545-572.
- [38] Wiegand T, Jeltsch F, Hanski I, Grimm V. Using pattern-oriented modeling for revealing hidden information: a key for reconciling ecological theory and application. *Oikos*, 2003, 100(2): 209-222.
- [39] 张健, 郝占庆, 宋波, 叶吉, 李步杭, 姚晓琳. 长白山阔叶红松林中红松与紫椴的空间分布格局及其关联性. 应用生态学报, 2007, 18(8): 1681-1687.
- [40] Harms K E, Wright S J, Calderón O, Hernández A, Herre E A. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature*, 2000, 404(6777): 493-495.
- [41] Wiegand T, Moloney K A. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 2004, 104(2): 209-229.
- [42] 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. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, 2000, 288(5470): 1414-1418.
- [43] 朱守谦, 魏鲁明, 张从贵, 陈正仁. 茂兰喀斯特森林树种生长特点初步研究. 贵州农学院学报, 1995, 14(1): 8-16.
- [44] 向春玲, 张金屯. 东灵山亚高山草甸优势种的点格局分析. 草业科学, 2013, 30(3): 317-321.