

DOI: 10.5846/stxb201806211358

任毅华, 罗大庆, 周尧治, 方江平, 卢杰. 西藏色季拉山急尖长苞冷杉原始林粗木质残体空间格局分析. 生态学报, 2019, 39(21): - .

Ren Y H, Luo D Q, Zhou Y Z, Fang J P, Lu J. Spatial distribution patterns of coarse woody debris in the *Abies georgei* var. *smithii* pristine forest in the Sejila Mountain. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(21): - .

西藏色季拉山急尖长苞冷杉原始林粗木质残体空间格局分析

任毅华^{1, 2, 3}, 罗大庆^{1, 2, 3, *}, 周尧治^{1, 2, 3}, 方江平^{1, 2, 3}, 卢杰^{1, 2, 3}

1 西藏农牧学院高原生态研究所, 林芝 860000

2 西藏林芝高山森林生态系统国家野外科学观测研究站, 林芝 860000

3 西藏高原森林生态教育部重点实验室, 林芝 860000

摘要:粗木质残体(Coarse woody debris, CWD)的空间格局反映了森林群落的死亡格局和干扰格局,在一定程度上体现了群落内林木的死亡过程。采用相邻网格法对色季拉山急尖长苞冷杉(*Abies georgei* var. *smithii*)原始林 1 hm²固定样地内 CWD 进行调查,从 CWD 类型、腐烂等级、径级三个方面对 CWD 空间分布格局进行分析。结果表明:样地内 CWD 总密度为 582 株/hm²,倒木占 55.33%,是 CWD 的主要输入形式。CWD 密度在腐烂等级上的分布可用多项式拟合($R^2 = 0.9973$),在径级上的分布可用指数衰减模型拟合($R^2 = 0.9746$),且在不同类型、腐烂等级及径级上的分布差异较大。在 50 m 尺度内,CWD 整体表现为小尺度的集群分布和中、大尺度的随机分布。在 3 种 CWD 分类中,仅有大枯枝、I 级腐烂、径级 I CWD 在小尺度或中尺度表现为较强的集群分布,其余则均以随机分布为主,只是在个别尺度达到或接近集群分布。不同类型 CWD 间整体关联不显著,只有枯立木与大枯枝在 0—21 m 尺度内达到显著负关联。CWD 空间分布格局是急尖长苞冷杉原始林的重要结构特征,在很大程度上决定着林下植物群落及林型自然更新格局。

关键词:急尖长苞冷杉林;粗木质残体;死亡木;点格局分析;西藏

Spatial distribution patterns of coarse woody debris in the *Abies georgei* var. *smithii* pristine forest in the Sejila Mountain

REN Yihua^{1,2,3}, LUO Daqing^{1,2,3, *}, ZHOU Yaoshi^{1,2,3}, FANG Jiangping^{1,2,3}, LU Jie^{1,2,3}

1 Res. Institute of Tibet Plateau Ecology, Tibet Agriculture & Animal Husbandry University, Linzhi 860000, China

2 National Forest Ecosystem Observation & Research Station of Tibet Linzhi, Linzhi 860000, China

3 Tibet Key Laboratory of Forest Ecology in Plateau Area, Ministry of Education, Linzhi 860000, China

Abstract: The spatial pattern of coarse woody debris (CWD) reflects the death and disturbance patterns of forest communities, and to some extent, the death of forest trees. The adjacent grid method was used to investigate the CWD, in a 1 hm² fixed plot, of the original *Abies georgei* var. *smithii* forest in the Sejila Mountain and analyze the spatial distribution of CWD from three perspectives: CWD type, decay grade, and diameter grade. The results showed that the total density of CWD in the plot was 582 plants/hm², among which the inverted wood, the main form of CWD, accounted for 55.33%. The distribution of CWD density at the decay level can be fitted by a polynomial ($R^2 = 0.9973$), while the distribution at the diameter level can be fitted by an exponential decay model ($R^2 = 0.9746$), which is greatly affected by its types, decay grades, and diameter classes. Over a 50 m area, the overall performance of CWD displays a cluster distribution at a small-

基金项目:西藏特色农牧资源研发协同创新中心(高原生态项目);西藏自治区自然科学基金项目(ZR 2018 ZR G-17)

收稿日期:2018-06-21; **网络出版日期:**2019-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: dqluo0894@163.com

scale and random distribution at medium and large scales. Among the three CWD classifications, only the large dead branches, the first-grade decay, and the diameter-level I CWD displayed a strong cluster distribution at a small-scale or mesoscale and the rest were basically distributed randomly, but only reached or approached the cluster distribution at individual scales. The overall correlation between different types of CWD was not significant, and only the dead standing trees and large dead branches reached a significant negative correlation over a 0—21 m scale. The spatial distribution pattern of CWD is an important structural feature of the primitive forest of *Abies georgei* var. *smithii*, which largely determines the natural regeneration pattern of understory plant communities and forest types.

Key Words: *Abies georgei* var. *smithii* forest; coarse woody debris; dead wood; point pattern analysis; Tibet

空间分布格局是森林群落结构的重要特征之一^[1-3],在一定程度上可反映群落的形成、干扰过程及环境异质性对森林群落的影响等生态过程^[4-6],因此空间格局分析是认识群落生态学过程的重要方法,同时也是研究种群特征、种内与种间关系以及种群与环境关系的重要手段^[7]。传统的空间格局分析通常受种群密度和空间尺度的影响,具有一定的局限性^[8-11],而点格局分析能够显示空间格局发生的所有尺度,且不受种群密度影响,其结果与传统方法相比更为直观,也更接近实际。

生长和死亡是森林生态系统动态过程的两个重要方面,但在以往的点格局分析应用中,通常都以活立木为研究对象^[3, 12-15],以死亡木为研究对象较为少见^[6, 16]。粗木质残体(Coarse woody debris, CWD)是指森林中因各种自然干扰和人为干扰而形成的具有一定粗头直径的倒木、枯立木、大枯枝、树桩和粗根残体,是森林生态系统重要的结构性和功能性单元^[17-20],承担着碳平衡、养分循环、水土保持、生物多样性保育、促进森林更新、为动植物和微生物提供栖息地等诸多生态功能^[21-26]。在过去几十年内,有关 CWD 研究虽然受到广泛重视,但多集中在数量特征^[27-28]、储量^[29-31]、分解^[32-34]、生态功能^[35-37]等方面。空间格局研究虽然也有涉及,但多以传统分析方法为主^[38-40],由于该方法受样地大小限制,只能分析固定尺度下的空间分布格局,因此难以客观揭示 CWD 的发生规律。

急尖长苞冷杉(*Abies georgei* var. *smithii*)原始林是我国藏东南暗针叶林的典型代表,也是色季拉山顶级植被类型,且为成过熟原始林,人为干扰少,林下 CWD 资源极为丰富。本研究依托 1 hm²(100 m×100 m)固定样地,调查 CWD 的类型、大小头直径、腐烂等级、坐标等基本信息,分析其空间分布格局,从类型、腐烂等级、径级 3 个方面探讨了 CWD 的空间分布规律,其结果可为进一步研究藏东南高山森林生态系统 CWD 形成机制,分析群落结构及林木动态特征提供基础数据,以期为该区域原始林的管护提供理论依据。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

色季拉山位于西藏东南部林芝市巴宜区境内,属念青唐古拉山脉,与喜马拉雅山脉东端向北发展的山系相邻,是尼洋河流域和帕隆藏布江流域的分水岭, G318 国道横贯其中。色季拉山地理位置特殊,海拔高度落差大(2100—5300 m),属高山寒温带湿润气候区,植被类型丰富。研究区位于色季拉山东坡,海拔 3800 m,年平均气温 2.0—4.5 °C,最暖月(7 月)平均气温 11.1 °C,最冷月(1 月)平均气温 -13.98 °C。年均降水量 1134.1 mm,蒸发量 544.0 mm,年均相对湿度 78.83%。植被乔木层是单一的急尖长苞冷杉纯林,林下灌木主要有杜鹃(*Rhododendron* spp.)、蔷薇(*Rosa* spp.)、忍冬(*Lonicera* spp.)、花楸(*Sorbus* spp.)等。乔木层平均胸径 37.0 cm,平均树高 33.4 m,郁闭度 0.6—0.8,地形起伏较大,地表苔藓层发达,土壤为酸性棕壤土,石砾含量大。

1.2 研究方法

1.2.1 CWD 基础特征调查

2017 年 9 月,在研究区设置一个 100 m×100 m 固定样地,并划分为 25 个 20 m×20 m 的小样方,采用相邻网格法对样地内 CWD 基础特征进行调查。具体步骤为:

(1)CWD 相关标准 CWD 相关标准主要涉及 CWD 的定义及其腐烂等级的划分,不同学者对 CWD 定义有不同的理解^[6, 17, 18, 20],而 CWD 分解过程也会因树种、树龄、环境等不同而有所差异,为方便研究结果的比较和统一,本研究采用前期工作所设定的 CWD 标准^[20]。

(2)CWD 类型 CWD 通常包括倒木、枯立木、大枯枝、树桩和粗根残体。本研究中,由于粗根残体处于地下,不便于调查,因此不作为研究对象。不同类型 CWD 标准见表 1。

表 1 5 种 CWD 类型定义

Table 1 The definition of 5 types of CWD

CWD 类型 Types of CWD	特征 Characteristics
倒木 Logs	倾斜度 $>45^\circ$ 、大头直径 >10 cm、长度 >1 m 的含有主干的死亡木
枯立木 Snags	倾斜度 $<45^\circ$ 、大头直径 >10 cm、高度 >2 m 的死亡木
大枯枝 Large branch	掉落在林地内的、大头直径 >10 cm、长度 >1 m 的、不含主干的死亡木
树桩 Stumps	与枯立木相似,但高度 <2 m 的地表根桩

(3)基础数据的获取 对样地内 CWD 进行每木检尺并编号。用测高仪量取 CWD 高度,用皮尺量取长度,用测径仪量取大小头直径,对于无法获取小头直径的枯立木,则量取基径和胸径。记录 CWD 类型、腐烂等级、倒向及坐标等。以 CWD 大头直径为标准,根据调查数据,以 20 cm 为一个径级,将 CWD 分为 4 个径级:径级 I, $10 \leq d < 30$ cm;径级 II, $30 \leq d < 50$ cm;径级 III, $50 \leq d < 70$ cm;径级 IV, 70 cm 以上。

1.2.2 CWD 空间点格局分析

CWD 空间分布格局采用 Ripley 的 L 函数进行分析, L 函数由 Ripley 的 K 函数改进而来,详细数学原理见参考文献^[3, 6, 10]。采用 Monte-Carlo 拟合检验计算上下包迹线,即置信区间。拟合检验 100 次,对应 99% 的置信水平。在点格局分析图中,观测值在上包迹线以上为集群分布,在上、下包迹线之间为随机分布,在下包迹线以下为均匀分布;在关联度分析图中,观测值在上包迹线以上为正关联,在上、下包迹线之间关联不显著,在下包迹线以下为负关联。

1.2.3 数据分析

利用 ADE4 点格局软件分析 CWD 空间分布格局。本文采用最大距离尺度为样地边长的一半,即 50 m,用随机模型 Monte-Carlo 模拟检验 100 次,得到 99% 置信区间。采用 AutoCAD 2014 软件绘制 CWD 空间分布点图,用 Excel 2016 软件绘制 CWD 点格局分析图。

2 结果

2.1 CWD 整体密度及分布格局

固定样地内,CWD 总密度为 582 株/hm²(图 1)。对 438 株倒木和大枯枝的倒向进行了简单统计(图 2),可知 CWD 的倒向分为 3 个明显层次,其中正北、东北和西北倒向的 CWD 明显占优势,占总 CWD 的 50.91%;正东和正西次之,占 23.29%;东南、西南和正南最少,占 25.80%(图 2)。通过测定,25 个小样方平均坡向为 $8^\circ 12'$,说明 CWD 在倒向上的分布与固定样地的坡向存在一定的一致性。图 1 虽然能体现 CWD 呈一定的集群分布,但却体现不出其分布的空间尺度。

对固定样地内所有 CWD 空间分布进行点格局分

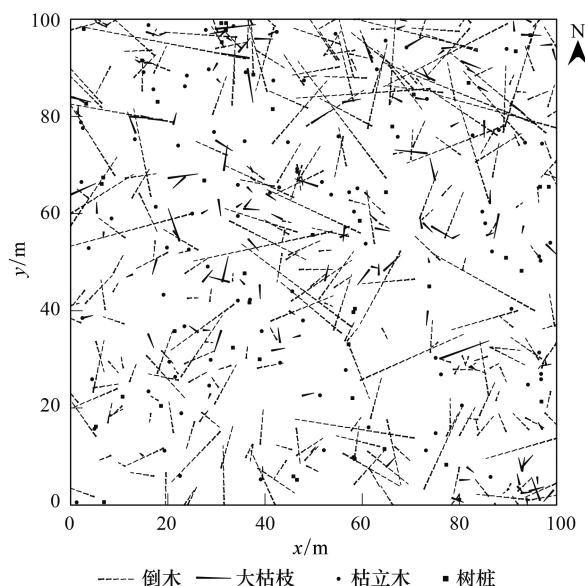


图 1 固定样地 CWD 整体空间分布

Fig.1 The overall spatial distribution of CWD in fixed sample

图中线段细头所指方向为 CWD 倒向

析(图3),在0—50 m的空间尺度内,CWD在0—10 m尺度内呈现显著的集群分布,当尺度大于10 m时,则为随机分布。

2.2 不同类型 CWD 的密度和点格局分析

不同类型 CWD 的密度差异很大,其密度顺序为倒木(322 株/hm²)>大枯枝(118 株/hm²)>枯立木(96 株/hm²)>树桩(46 株/hm²)。其中倒木占 CWD 总密度的 55.33%,占绝对优势,是 CWD 的主要输入形式(图4)。

不同类型 CWD 的形成方式不同,其空间分布格局也不同。对 4 种类型 CWD 进行点格局分析(图5),结果表明:倒木在 0—10 m 尺度内,达到显著的集群分布;在 11—33 m 尺度内,表现为显著的随机分布;在 33—50 m 尺度内,又出现均匀分布。枯立木和树桩在 0—50 m 尺度内基本呈现随机分布。大枯枝在 0—30 m 尺度内,呈显著的集群分布,随着尺度的继续增大,又转为随机分布。

不同类型 CWD 的形成并非孤立,而是有一定的关联。为验证这种关联,本文对不同类型 CWD 间的相关性进行了点格局分析(图6)。结果表明:倒木与枯立木、倒木与树桩、枯立木与树桩并无显著关联;倒木与大枯枝、大枯枝与树桩的关系较为相似,即在个别尺度表现出一定的负关联,但总体无显著关联;枯立木与大枯枝在 0—21 m 尺度内接近或达到显著负关联,在 21 m 尺度以上则关联不显著;所有类型 CWD 的关联度在大尺度上均趋向于不显著。

2.3 不同腐烂等级 CWD 的密度和点格局分析

CWD 随分解时间的延长腐烂程度逐渐加深,因此腐烂等级可在一定程度上可反映 CWD 在时间尺度上的分布规律^[20]。色季拉山急尖长苞冷杉原始林下 CWD 密度在不同腐烂等级上的分布可用多项式拟合($R^2 = 0.9973$)(图7),密度顺序为 I 级(38.14%)>II 级(19.42%)=V 级(19.42%)>III 级(12.02%)>IV 级(11.00%)。

在空间分布格局上,I 级 CWD 在 0—35 m 尺度内表现为显著的集群分布,在 35 m 尺度以上则转为随机分布;II 级、III 级、IV 级、V 级总体呈随机分布,只是在个别尺度达到显著的集群分布(图8)。

2.4 不同径级 CWD 的密度和点格局分析

CWD 密度随径级的变化可用指数衰减模型拟合($R^2 = 0.9746$),径级 I(337 株/hm²)>径级 II(138 株/hm²)>径级 III(83 株/hm²)>径级 IV(24 株/hm²)(图9)。

对不同径级 CWD 进行点格局分析(图10),径级 I 在 0—10 m 尺度内呈显著的集群分布,在 10 m 以上尺度转为随机分布(图10 a);II、III、IV 径级在 0—50 m 尺度内整体呈随机分布,只是在个别尺度不显著(图10 b-d)。

3 讨论

色季拉山急尖长苞冷杉原始林下 CWD 总密度为 582 株/hm²,其中倒木占 55.33%,是 CWD 主要输入形

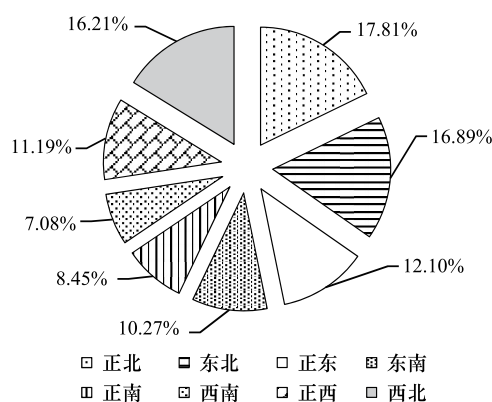


图2 CWD 倒向统计图

Fig.2 Statistics on the direction of the fall

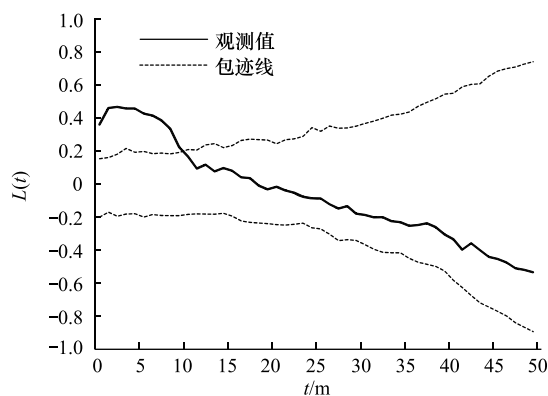


图3 固定样地 CWD 整体点格局分析

Fig. 3 Analysis on the whole Point pattern of CWD in fixed sample

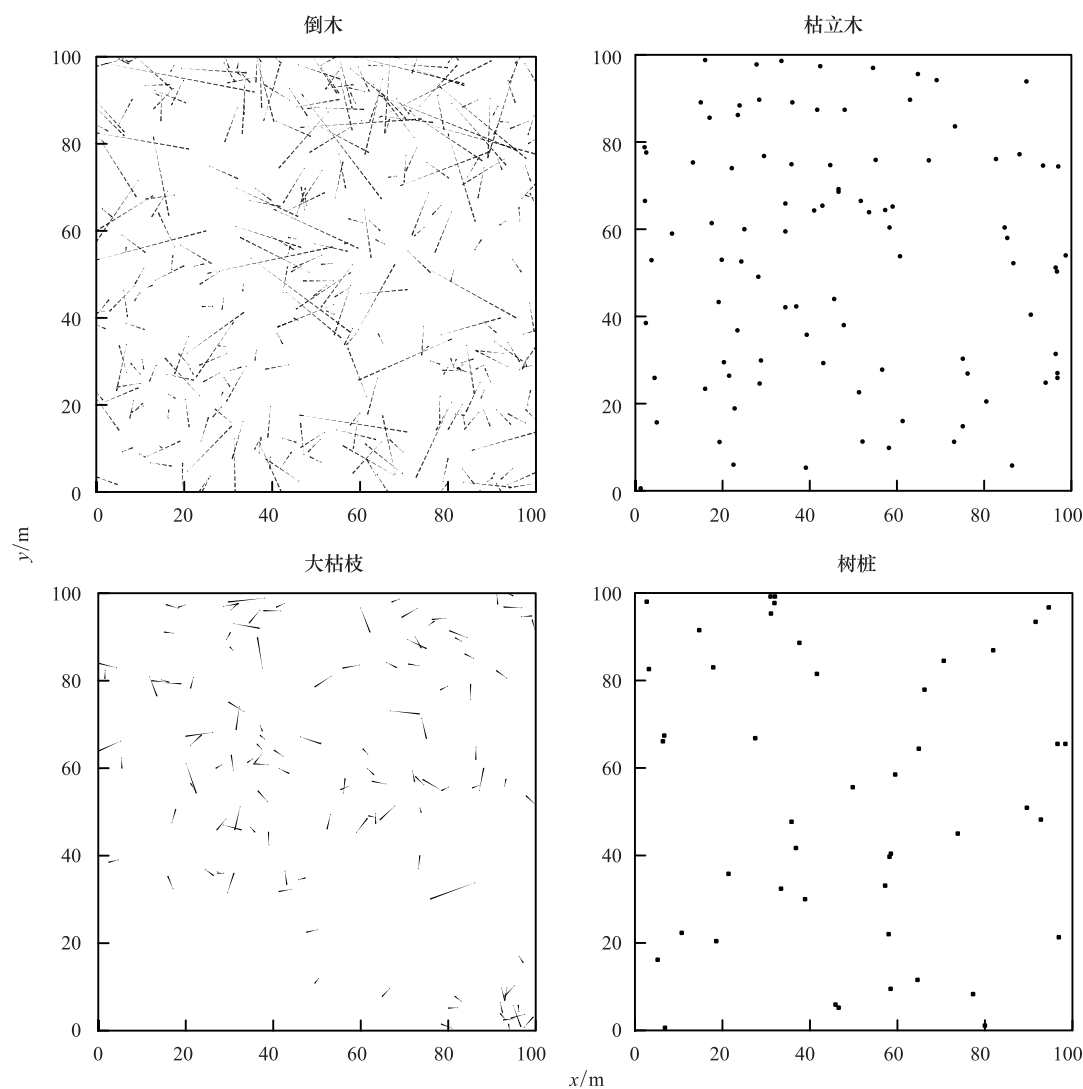


图4 不同类型 CWD 空间分布图

Fig.4 Spatial distribution of different types of CWD

式。树桩明显少于倒木,一方面可能是因为急尖长苞冷杉属于浅根树种,易连根拔倒,不形成树桩;另一方面可能与二者的分解速度有关,相对于倒木而言,树桩比表面积大,破碎化程度高,蓄水能力强,分解速度快。因此在同一环境下,有利于积累更多的倒木和更少的树桩。倒木密度远高于大枯枝,这可能与二者的分解速度以及本研究对 CWD 的界定有关。有研究表明 CWD 的分解速度与直径呈负相关关系^[41, 42],大枯枝为侧枝,基径总体较小,因此其分解速度高于倒木;此外,本研究定义 CWD 的起始基径为 10 cm,大枯枝经短时间分解后,便会因基径小于 10 cm 而超出 CWD 界定范畴。倒木密度大于枯立木,说明对于基径 10 cm 以上的急尖长苞冷杉而言,外界干扰对其影响强于种内竞争。

本研究中 CWD 总密度远高于小兴安岭阔叶红松林生态系统(380 株/hm²)和长白山阔叶红松林生态系统(114 株/hm²)^[43-44]。此外,若是将 CWD 的基径标准考虑在内,其密度差异还会更大。本研究将 10 cm 作为判定 CWD 的起始基径,后两者则是以 2.0 cm 为标准,有关研究也表明小径级对 CWD 数量贡献更大^[43]。这种差异可能与环境差异及不同树种的抗干扰能力有关。色季拉山急尖长苞冷杉林为成过熟原始林,林内坡度大,活立木平均胸径 37.69 cm,多数大径级活立木心腐情况严重,抗外界干扰能力差,因此有机会形成更多的 CWD。

在空间分布上,CWD 整体呈东西走向的一定带状分布,这可能与样地内环境在南北走向的异质性相关,

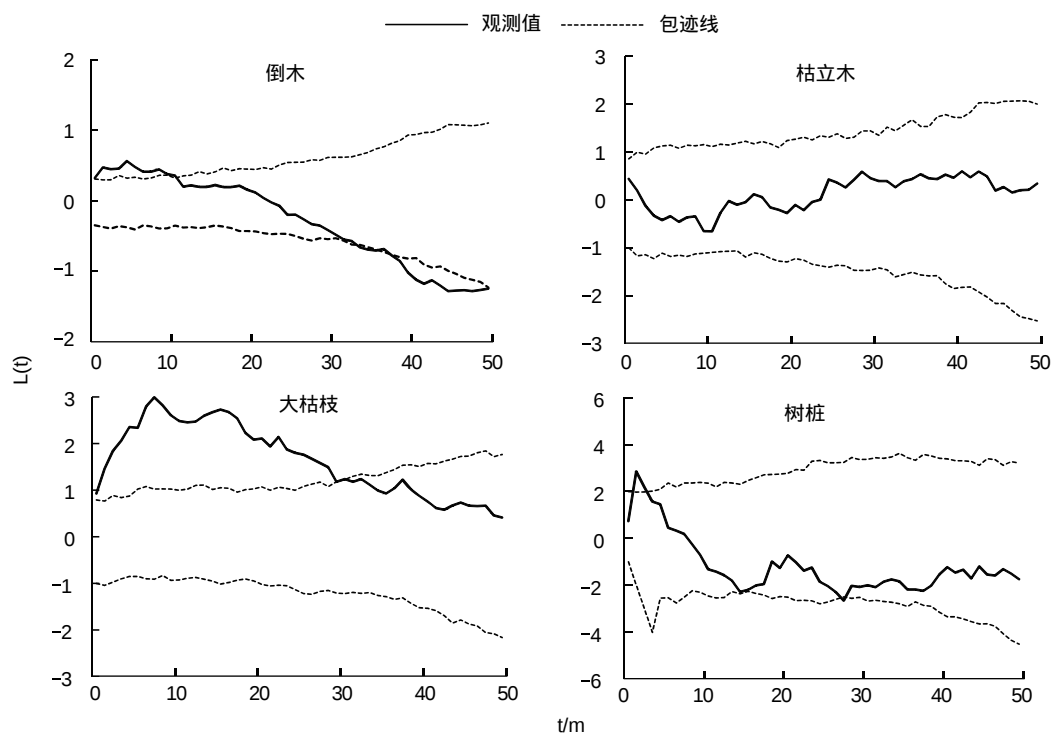


图5 不同类型 CWD 点格局分析

Fig.5 Point pattern analysis of different types CWD

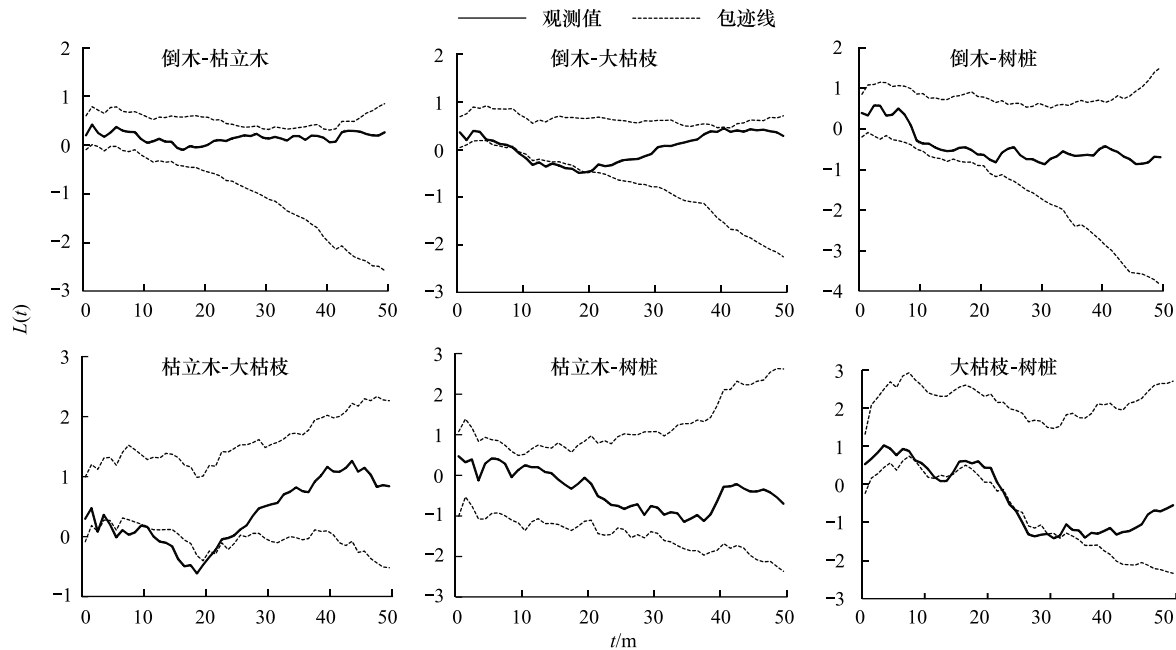


图6 不同类型 CWD 间关系的点格局分析

Fig.6 Point pattern analysis of the relationship between different types of CWD

而其倒向与坡向也存在一定的一致性,更说明地形条件对 CWD 的空间分布有着重要影响。

腐烂程度是 CWD 分解过程的反映^[20]。本研究中,随腐烂程度的加深,CWD 密度呈先降低后增加的趋势,这可能与 CWD 的分解过程有关。CWD 分解是淋溶、微生物活动与自然粉碎综合作用的结果^[18,34]。在 CWD 形成初期,其分解以淋溶和自然粉碎为主,分解速度较慢,因此积累了较多的低腐烂等级 CWD;随着分

解过程的进行,微生物活动开始增强,分解速度随之加快,因此不利于中腐烂等级 CWD 的积累;随着进一步分解,其化学元素组成的变化,尤其是 C/N、C/P 和 N/P 等元素比值的变化,对分解的抑制作用逐步增强^[45],从而延长了高腐烂等级 CWD 在林内的滞留时间。本研究的前期工作也表明,色季拉山急尖长苞冷杉林下倒木后期的分解速度非常缓慢^[20]。

同一环境下同一树种的径级和龄级对环境的响应具有一致性^[3],在一定程度上,纯林森林生态系统的径级结构是其年龄结构的反映。因此 CWD 的径级结构从某方面反映了森林生态系统中活立木的死亡过程。急尖长苞冷杉原始林下 CWD 密度随径级的增高呈指

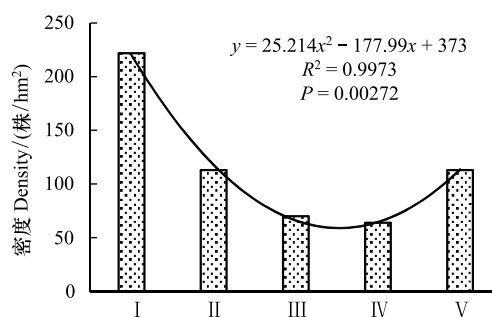


图7 不同腐烂等级 CWD 分布

Fig. 7 Density distribution of different decay grade CWD density distribution

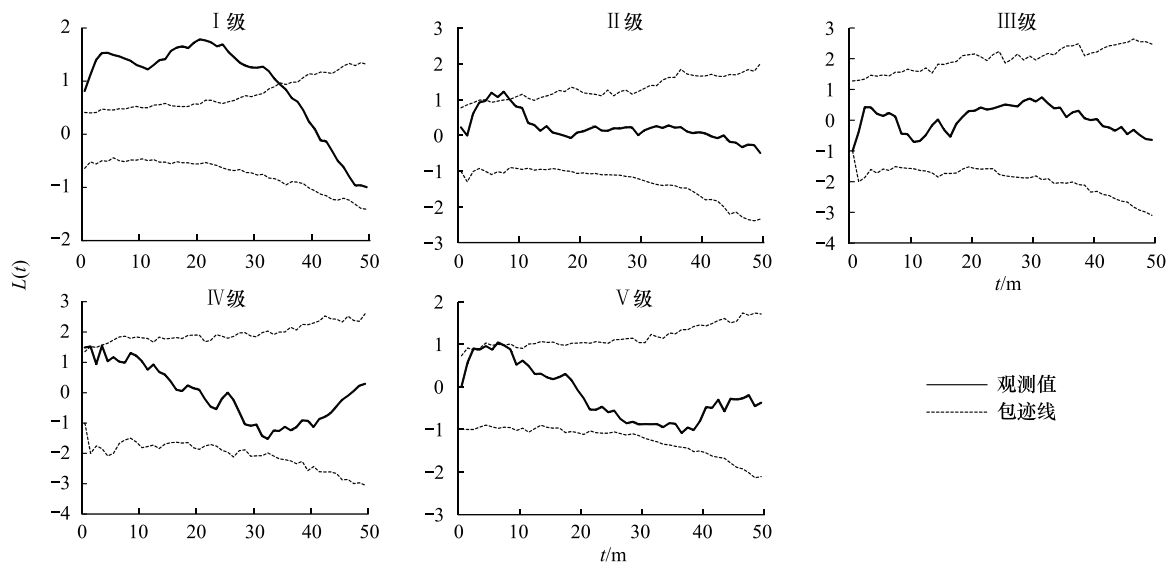


图8 不同腐烂等级 CWD 点格局分析

Fig.8 CWD Point pattern analysis of different decay grades

数衰减,这与小兴安岭阔叶红松林生态系统 CWD 的正态分布差异较大^[6],这可能与二者的径级划分方法有关。后者采用非等距法将径级划分为 $2.0\text{ cm} \leq d < 2.5\text{ cm}$ 、 $2.5\text{ cm} \leq d < 7.5\text{ cm}$ 、 $7.5\text{ cm} \leq d < 22.5\text{ cm}$ 、大于 22.5 cm 等 4 个径级,而本研究则以 20 cm 为 1 个径级,将 CWD 划分为 $10\text{ cm} \leq d < 30\text{ cm}$ 、 $30\text{ cm} \leq d < 50\text{ cm}$ 、 $50\text{ cm} \leq d < 70\text{ cm}$ 、 70 cm 以上等 4 个径级。非等距划分法将小径木又划分为多个径级,无形中减少了每个小径级 CWD 的数量,因此呈现一定的正态分布。这 2 种径级划分方法各有优缺点,树木基径的生长与树木年龄并非线性关系,采用非等距划分法在一定程度上也许能够体现不同龄级林木对 CWD 的贡献,但等距划分法更能客观展示现存 CWD 的结构特征,有利于分析 CWD 的生态功能。

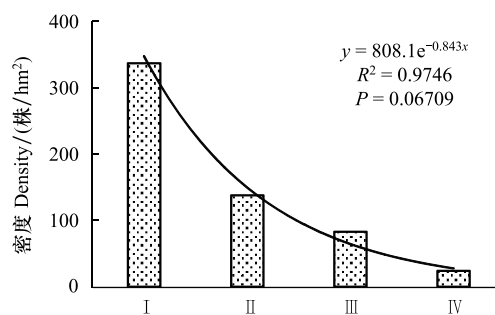


图9 不同径级 CWD 密度

Fig.9 CWD density of different diameter classes

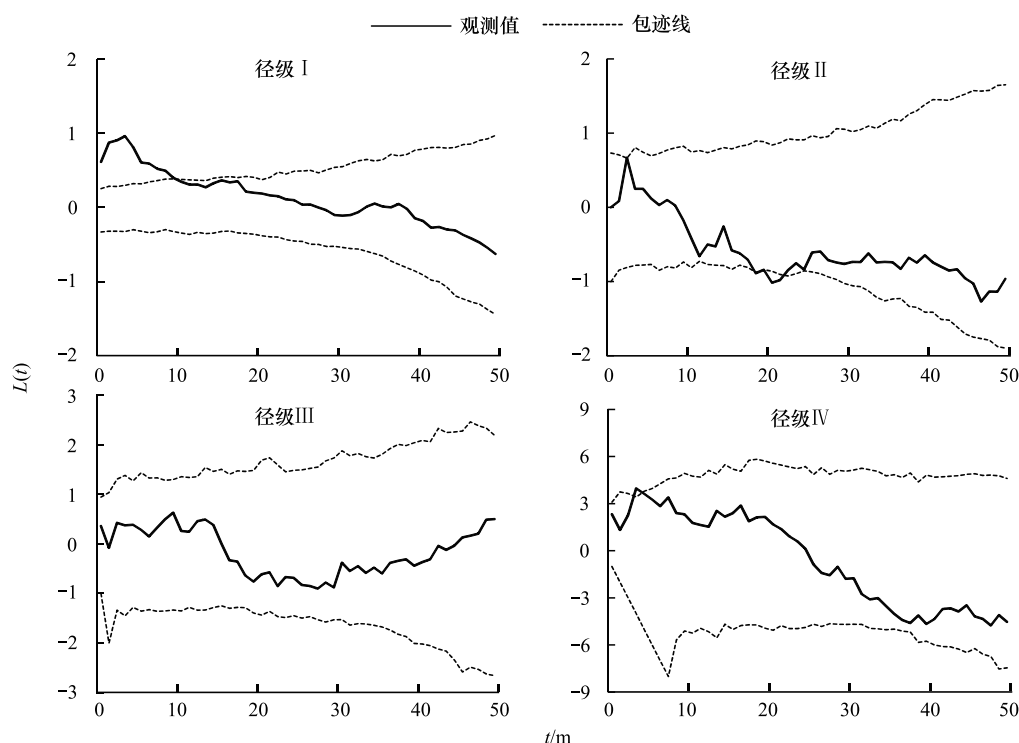


图 10 不同径级 CWD 点格局分析

Fig.10 Analysis of CWD Point pattern of different diameter classes

CWD 的空间格局反映了树木的死亡格局和干扰格局^[6],不同存在形式 CWD 因其形成方式、分解速度以及对环境的响应机制不同而具有不同的分布格局。本研究从类型、腐烂程度和径级 3 个方面对 CWD 进行划分,分析其空间分布格局。结果表明,仅有大枯枝、I 级腐烂和径级 I 的 CWD 在小尺度或中尺度内表现出较强的集群分布,其余类型 CWD 则基本呈现随机分布,只是在个别尺度达到或接近集群分布,这种结果可能与时间尺度有关。随分解时间的延长,CWD 腐烂程度逐渐加深,I 级腐烂 CWD 腐烂程度轻,可推断其在林内存在时间较短;大枯枝和小径级 CWD 基径较小,比表面积大,分解速度快,经短期分解后便因基径减小而超出本研究对 CWD 的定义范畴。因此,现存的大枯枝、I 级腐烂、径级 I CWD 大多是在近几年形成,具有时间尺度上的一致性,而其余类型 CWD 则不具备这一特征。例如,倒木、枯立木涵盖了所有腐烂等级,具有较长的时间跨度;而中、高腐烂等级及中、大径级 CWD 则涵盖了不同类型的 CWD,而不同类型 CWD 分解速度不同,因此也不具备时间尺度上的一致性。对稳定的顶级群落而言,在没有人为干扰情况下,CWD 的形成应是林分的自然稀疏、异常气候及生理死亡综合作用的结果。其中自然稀疏和生理死亡是一个稳定而漫长的过程,由此形成的 CWD 分布格局与活立木有着密切关系;只有异常气候有可能在短时间内形成大量集群分布的 CWD,而不同时间尺度上的异常气候所产生的 CWD 在空间分布格局上可能会相互影响,致使 CWD 空间分布格局发生变化。CWD 在森林生态系统中具有长期性和复杂性等特点,但有关时间尺度上的 CWD 分布格局研究还尚少^[46],今后若能以此为切入点,分析 CWD 的空间分布格局,对于揭示 CWD 的形成机制、进一步分析其生态功能具有重要意义。

不同类型 CWD 在形成过程中应是相互关联的,但本研究结果显示只有枯立木与大枯枝、大枯枝与树桩在某些尺度达到显著的负关联,其余关联不显著,这与常规认识有所相悖,可能也和时间尺度有关。从 CWD 的聚集强度来看,本研究结果与小兴安岭阔叶红松林和天山云杉幼林生态系统的差异较大^[6,16],这一方面可能与不同生态系统的环境、物种组成及林龄结构的差异有关;另一方面可能还是和时间尺度有关。后二者 CWD 总体基径偏小,按上述推论,现存的小基径 CWD 在时间尺度具备一定的一致性,因此具有明显的集群分

布。此外,小兴安岭阔叶红松林生态系统的研究结果也显示 CWD 随着径级的增加,其聚集强度逐渐减弱^[6]。本研究中,CWD 基径明显偏大,因此聚集强度不是非常明显。

空间分布格局是森林生态系统结构特征的一个重要方面,亦是了解植物群落结构特征的重要方法之一。点格局分析作为目前较为成熟的空间格局分析方法,可以分析不同空间尺度下群落的分布格局,在近年来得到了广泛应用^[11-45, 47, 48]。CWD 作为森林生态系统重要的结构性和功能性单元^[17-20],其空间分布格局对林下自然更新、生物多样性及群落结构有着重要影响^[17, 26]。但点格局分析法在 CWD 方面的应用还略显不足,今后应进一步加强该方面的应用研究,以便更好的探索 CWD 生态功能发挥机制。

参考文献(References):

- [1] Busing R T, White P S. Effects of area on old-growth forest attributes: implications for the equilibrium landscape concept. *Landscape Ecology*, 1993, 8(2): 119-126.
- [2] 徐化成, 范兆飞, 王胜. 兴安落叶松原始林林木空间格局的研究. *生态学报*, 1994, 14(2): 155-160.
- [3] 张金屯, 孟东平. 芦芽山华北落叶松林不同龄级立木的点格局分析. *生态学报*, 2004, 24(1): 35-40.
- [4] Beets P N, Hood I A, Kimberley M O, Oliver G R, Pearce S H, Gardner J F. Coarse woody debris decay rates for seven indigenous tree species in the Central North Island of New Zealand. *Forest Ecology and Management*, 2008, 256(4): 548-557.
- [5] Duncan R P, Stewart G H. The temporal and spatial analysis of tree age distributions. *Canadian Journal of Forest Research*, 1991, 21(12): 1703-1710.
- [6] 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.
- [7] 张金屯. 植被数量生态学方法. 北京: 中国科学技术出版社, 1995: 257-259.
- [8] Toft C A, Fraizer T. Spatial dispersion and density dependence in a perennial desert shrub (*chrysothamnus nauseosus*: asteraceae). *Ecological Monographs*, 2003, 73(4): 605-624.
- [9] Stewart G H, Rose A B. The significance of life history strategies in the developmental history of mixed beech (*Nothofagus*) forests, New Zealand. *Vegetatio*, 1990, 87(2): 101-114.
- [10] 李明辉, 何风华, 刘云, 潘存德. 天山云杉种群空间格局与动态. *生态学报*, 2005, 25(5): 1000-1006.
- [11] 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.
- [12] 胡尔查, 王晓江, 张文军, 海龙, 张雷, 张胜利, 徐鹏雁. 乌拉山自然保护区白桦种群的年龄结构和点格局分析. *生态学报*, 2013, 33(9): 2867-2876.
- [13] 胡砚秋, 李文斌, 崔佳玉, 苏志尧. 亚热带常绿阔叶林优势种个体及生物量的点格局分析. *生态学报*, 2016, 36(4): 1066-1072.
- [14] 杨云方, 丁晖, 徐海根, 方炎明, 陈晓, 伊贤贵, 徐辉, 杨青, 温小荣, 徐鲜均. 武夷山典型常绿阔叶林4个主要植物种群点格局分析. *生态与农村环境学报*, 2013, 29(2): 184-190.
- [15] 樊登星, 余新晓. 北京山区栓皮栎林优势种群点格局分析. *生态学报*, 2016, 36(2): 318-325.
- [16] 李建贵. 天山云杉幼林死亡木的大小结构与空间分布格局. *新疆农业大学学报*, 2003, 26(1): 5-9.
- [17] 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.
- [18] 魏书精, 孙龙, 魏书威, 胡海清. 森林生态系统粗木质残体研究进展. *浙江农林大学学报*, 2013, 30(4): 585-598.
- [19] 袁杰, 侯琳, 张硕新. 森林粗木质残体研究进展. *西北林学院学报*, 2011, 26(4): 90-98.
- [20] 马豪霞, 任毅华, 侯磊, 王博文, 郑维列. 西藏色季拉山急尖长苞冷杉林粗木质残体储量与倒木分解研究. *西北林学院学报*, 2016, 31(5): 68-73.
- [21] 赵嘉诚, 李海奎. 广东省森林死木碳库特征. *生态学报*, 2018, 38(2): 550-559.
- [22] 吴春生, 刘苑秋, 魏晓华, 李晓东, 刘亮英, 欧阳勋志, 郭晓敏, 张文元, 莫其锋. 中亚热带典型森林倒木生物量、碳储量及其分布格局. *林业科学研究*, 2016, 29(3): 307-316.
- [23] 熊丹阳, 张华, 侯荣, 弋灵均, 伏捷, 祝业平, 金郁. 古冰缘地貌森林粗木质残体水分和养分保持功能研究. *西北植物学报*, 2016, 36(10): 2058-2069.
- [24] 马豪霞, 任毅华, 郑维列. 西藏色季拉山急尖长苞冷杉林粗木质残体养分元素特征. *中南林业科技大学学报*, 2018, 38(1): 106-110.
- [25] 刘双江, 辛颖, 赵雨森, 任清胜. 大兴安岭火烧森林生态系统粗木质残体持水特征. *水土保持学报*, 2015, 29(5): 277-281.
- [26] 陈镜园. 典型阔叶红松林粗木质残体对幼苗更新的影响[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2016.
- [27] 任毅华, 李江荣, 罗大庆. 藏东南暗针叶林粗木质残体的数量特征. *河南农业科学*, 2014, 43(9): 137-140, 145.
- [28] 何东进, 何小娟, 洪伟, 覃德华, 刘进山, 蔡昌棠. 天宝岩猴头杜鹃林粗死木质残体数量特征. *福建林学院学报*, 2008, 28(4): 293-298.

- [29] 刘志华, 常禹, 胡远满, 李月辉, 王金海, 荆国志, 张红新, 张长蒙. 呼中林区与呼中自然保护区森林粗木质残体储量的比较. 植物生态学报, 2009, 33(6): 1075-1083.
- [30] 王飞, 张秋良, 王冰, 包也, 高孝威, 李大勇, 叶冬梅. 不同年龄杜香-兴安落叶松林粗木质残体贮量及特征. 生态学杂志, 2012, 31(12): 2981-2989.
- [31] 杨方方, 李跃林. 鼎湖山粗死木质残体生物量特征. 应用与环境生物学报, 2011, 17(5): 750-752.
- [32] 吕明和, 周国逸, 张德强, 官丽莉. 鼎湖山锥栗粗木质残体的分解和元素动态. 热带亚热带植物学报, 2006, 14(2): 107-112.
- [33] 杨丽韞, 代力民. 长白山北坡苔藓红松暗针叶林倒木分解及其养分含量. 生态学报, 2002, 22(2): 185-189.
- [34] 袁杰, 蔡靖, 侯琳, 张硕新. 秦岭火地塘天然次生油松林倒木储量与分解. 林业科学, 2012, 48(6): 141-146.
- [35] 杨玉盛, 郭剑芬, 林鹏, 何宗明, 陈光水. 格氏栲天然林与人工林粗木质残体碳库及养分库. 林业科学, 2005, 41(3): 7-11.
- [36] 杨达, 贺红士, 吴志伟, 梁宇, 黄超, 罗旭, 肖江涛, 张庆龙. 火干扰对大兴安岭呼中林区地上死木质残体碳储量的影响. 应用生态学报, 2015, 26(2): 331-339.
- [37] 郭剑芬, 杨玉盛, 钟凌芳, 贺旭东. 森林粗木质残体的贮量和碳库及其影响因素. 林业科学, 2011, 47(2): 125-133.
- [38] 罗大庆, 郭泉水, 黄界, 潘刚, 辛学兵, 郑维列. 西藏色季拉原始冷杉林死亡木特征研究. 生态学报, 2004, 24(3): 635-639.
- [39] 班勇, 徐化成, 李湛东. 兴安落叶松老龄林落叶松林木死亡格局以及倒木对更新的影响. 应用生态学报, 1997, 8(5): 449-454.
- [40] 赵秀海. 长白山红松针阔混交林中倒木的分布格局. 吉林林学院学报, 1995, 11(4): 200-204.
- [41] 王顺忠, 谷会岩, 桑卫国. 粗木质残体贮量和分解进展. 生态学杂志, 2014, 33(8): 2266-2273.
- [42] Zell J, Kändler G, Hanewinkel M. Predicting constant decay rates of coarse woody debris—a meta-analysis approach with a mixed model. Ecological Modelling, 2009, 220(7): 904-912.
- [43] 刘妍妍, 金光泽. 小兴安岭阔叶红松林粗木质残体基础特征. 林业科学, 2010, 46(4): 8-14.
- [44] 陈华, 徐振邦. 长白山红松针阔混交林倒木站杆树种组成和贮量的调查. 生态学杂志, 1992, 11(1): 17-22.
- [45] 宋泽伟, 唐建维. 西双版纳热带季节雨林的粗死木质残体及其养分元素. 生态学杂志, 2008, 27(12): 2033-2041.
- [46] Yuan J, Jose S, Zheng X F, Cheng F, Hou L, Li J X, Zhang S X. Dynamics of coarse woody debris characteristics in the Qinling mountain forests in China. Forests, 2017, 8(10): 403.
- [47] 杨小林, 罗健, 鲍隆友. 濒危植物大花黄牡丹种群结构与分布格局. 西南林学院学报, 2006, 26(6): 6-9.
- [48] 牛丽丽, 余新晓, 岳永杰. 北京松山自然保护区天然油松林不同龄级立木的空间点格局. 应用生态学报, 2008, 19(7): 1414-1418.