

DOI: 10.20103/j.stxb.202310272333

孙博, 国庆喜. 胜山阔叶红松林粗木质残体空间分布格局. 生态学报, 2024, 44(13): 5706-5716.

Sun B, Guo Q X. Spatial point pattern analysis for coarse woody debris in a mixed broadleaved-Korean pine forest in Shengshan, China. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(13): 5706-5716.

胜山阔叶红松林粗木质残体空间分布格局

孙 博, 国庆喜*

东北林业大学生态研究中心, 哈尔滨 150040

摘要:为探究胜山阔叶红松(*Pinus koraiensis*)林粗木质残体(Coarse woody debris, CWD)的形成过程及机制,采用点格局分析法对 10.4 hm²大型样地内不同分类的 CWD 的空间格局、空间关联性进行了研究。结果表明:(1)总 CWD 在 0—7 m 尺度聚集分布,7—50 m 尺度随机分布。(2)腐烂等级 5 级 CWD、倒木、伐根在所有尺度随机分布;其他 CWD 随尺度增大由聚集分布转为随机分布,但格局尺度不同(在 2—10 m 之间)。(3)大、中径级与小径级 CWD 在 0—4 m、0—6 m 尺度正相关;高腐烂等级与低腐烂等级 CWD 在 0—5 m 尺度以内正相关;枯立木与倒木在 0—4 m 尺度正相关;落叶松(*Larix gmelinii*)CWD 与小径级、腐烂等级 2 级的红皮云杉(*Picea koraiensis*)CWD 在 0—3 m 尺度正相关,与中径级、腐烂等级 1、2 级在 13—16 m 尺度负相关。胜山阔叶红松林 CWD 的形成是由树种特性、小尺度的个体竞争、大尺度的自然衰老、外界干扰、生境异质性等共同决定的;大、中径级对小径级 CWD、先形成对后形成 CWD、枯立木对倒木具有一定的正向影响,落叶松对红皮云杉 CWD 在小尺度有正向影响,而在稍大尺度有负面影响;在一定程度上揭示了该林型 CWD 的形成过程和机制。

关键词:粗木质残体;点格局分析;空间分布;空间关联性;阔叶红松林

Spatial point pattern analysis for coarse woody debris in a mixed broadleaved-Korean pine forest in Shengshan, China

SUN Bo, GUO Qingxi*

Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract: To investigate the formation process and mechanism of coarse woody debris (CWD) in the mixed broadleaved-Korean pine forest, point pattern analysis was used to study the spatial distribution and spatial association of CWD of different categories within a large permanent plot of 10.4 hm². The results showed that: (1) Overall, CWD exhibited an aggregated distribution at scales of 0—7 m, which transitioned to a random distribution as the scale increased. (2) The CWD of decomposition level 5 and logs exhibited a random distribution at all scales, while other CWD shifted from an aggregated distribution to a random distribution, but with different pattern scales (between 2—10 m). (3) Medium diameter class CWD and small diameter class CWD, as well as high decomposition level CWD and low decomposition level CWD, changed from being positively association (0—6 m) to being independent. Further investigation revealed that there was positive association (0—5 m) between high decomposition level CWD and low decomposition level CWD within each diameter class. Additionally, a positive association (0—4 m) was observed between decomposition level 2 CWD of large diameter class and small diameter class. Only the snags and logs had positive correlation (0—4 m). The association between CWD of *Larix gmelinii* and *Picea koraiensis* transitioned from positive (2—4 m) to negative (12—17 m), and then to independent. Positive correlations were found between CWD of *Larix gmelinii* and small diameter class, as well as

基金项目:国家科技部科技基础性工作专项(2012FY112000)

收稿日期:2023-10-27; 网络出版日期:2024-04-25

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gqx@nefu.edu.cn

decay class 2 of *Picea koraiensis* at scale of 0—3 m, while negative correlations were observed between CWD of *Larix gmelinii* and mid-diameter class, decay class 1 and 2 of *Picea koraiensis* at scale of 13—16 m. The formation of CWD in the mixed broadleaved-Korean pine forest may be attributed to tree species characteristics, individual competition at small scales, natural aging, external disturbances, habitat heterogeneity, and other factors. Large and medium diameter classes have a positive influence on small diameter class, earlier mortality has a positive effect on later mortality, the snags have a positive impact on logs. *Larix gmelinii* has a positive influence on *Picea koraiensis* individuals at a small scale but a negative influence at a slightly larger scale. This study provides insights into the formation process and mechanism of CWD in this forest type.

Key Words: coarse woody debris; point pattern analysis; spatial distribution; spatial association; mixed broadleaved-Korean pine forests

粗木质残体(Coarse woody debris, CWD)是林木死亡后累积在森林生态系统中的,主要包括枯立木、倒木、和根桩等^[1]。CWD 作为森林生态系统中重要的结构性和功能性组成要素^[1-6],在树种更新、森林生态系统养分循环和长期碳贮存、维持生境异质性和生物多样性等诸多方面都发挥着关键作用^[7-9],因此引起了研究者的广泛关注^[10-12]。

空间格局分析是研究植物群落空间分布特征及其潜在形成机制的重要手段,也是研究植物种群自身特征、种内种间相互作用的重要手段^[13-14]。点格局分析法是其中最重要、最常用的方法,它剔除了种群密度的影响,可以分析研究对象在任意尺度下的空间分布格局^[15]。CWD 的产生在森林中是一个重要的生态过程^[16]。林木自然生长、随机死亡,种群的空间格局不会发生明显改变^[17];个体竞争、外界干扰等导致的死亡,则会使种内、种间的空间关联性发生显著改变^[18]。当前国内外对 CWD 的研究多关注于 CWD 的储量、分解速率、养分含量等方面^[19-22]。国内也有关于 CWD 空间格局、空间关联性的报道^[12,23-24],但相关研究少,且样地面积小、点格局分析方法存在改进空间。

在样地设置上,样地面积对空间格局分析的结果影响显著^[25]。首先,前人通过对大样地(9 hm²)CWD 的研究发现,CWD 在 0—96 m 尺度聚集分布,96—140 m 随机分布,140 m 以上均匀分布^[26]。这意味着在小样地上进行空间格局分析,只能得到 CWD 呈聚集分布的结果,无法全面揭示 CWD 的空间格局。其次,在大样地内研究可以减少边缘效应对 CWD 产生的影响,更有利于揭示 CWD 的动态结构、空间格局及其形成原因。另外,北方地区 CWD 密度较低,为保证格局分析结果的可靠性,需要依托大样地以获取足够的 CWD 数据。因此在北方地区 CWD 的空间格局研究中,大样地具有不可替代的优势。在分析方法上,相较于具有累积效应的 K 函数、 L 函数^[27], $g(r)$ 函数(成对相关函数)能更好地跨尺度评估点格局^[28-30],已得到广泛使用。格局重建技术(Pattern reconstruction techniques)是双变量点格局分析的一种零模型构建方法^[31-34]。相较于传统方法,该技术能在保留主、次格局各自空间结构的条件下,打破格局间潜在的关联性,得到更准确的分析结果。

阔叶红松(*Pinus koraiensis*)林是东北地区森林演替的顶极群落,历史上由于过度采伐,只有部分地区残存着少量的原始林。对 CWD 空间格局、空间关联性的研究,将揭示林木的生长、死亡过程,掌握森林的动态变化,对阔叶红松林的恢复与保护具有重要意义。为此,本研究依托胜山 10.4 hm²大型原始阔叶红松林样地,通过对 CWD 基础特征、空间格局、空间关联性的统计分析,主要从径级、腐烂等级、存在形式、树种 4 个方面探索森林 CWD 的形成机制及其背后的生态过程,以为该地区阔叶红松林的保护和管理提供理论依据。

1 研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于黑龙江黑河地区胜山国家级自然保护区(49° 29' 35" N, 126° 52' 7" E),地处大、小兴安岭交

错过过渡地带,是红松林天然分布的北界。年平均气温 $-2\text{ }^{\circ}\text{C}$,年平均降水量为 $550\text{--}620\text{ mm}$ 。样地地形平缓,平均海拔 551 m ,最大高差 45 m 。样地内胸径(DBH)大于 1 cm 的木本植物共有 29 种,其中乔木 16 种,灌木 13 种,木质藤本 3 种。林隙被旺盛生长的草灌层占据,活立木随尺度增大由聚集分布转为随机分布。小径木多,红皮云杉(*Picea koraiensis*)、白桦(*Betula platyphylla*)占优势,红松(*Pinus koraiensis*)斑块状分布。

1.2 样地设置及数据调查

在胜山自然保护区设置了一块 10.4 hm^2 ($400\text{ m}\times 260\text{ m}$)阔叶红松林大型样地,将样地划分为 260 个 $20\text{ m}\times 20\text{ m}$ 的连续样方,把每个样方细分为 16 个 $2.5\text{ m}\times 2.5\text{ m}$ 的小样方,调查记录样地内CWD的种名、胸径、高度、腐烂等级及坐标信息,并建立数据库。

调查标准:参考通用标准^[2]并结合实地调查情况,确定调查标准为枯立木 $\text{DBH}\geq 5.0\text{ cm}$ 、倒木 $\text{DBH}\geq 10.0\text{ cm}$ 、根桩和伐根基径(D_0) $\geq 10.0\text{ cm}$ 。

调查内容:(1)CWD的存在形式:枯立木、倒木、根桩、伐根;(2)测量指标:枯立木的胸径、高度,倒木的中央直径、长度,根桩、伐根的基径、高度;(3)坐标系的建立:以每个小样方的西南角为原点,各自建立坐标系,记录小样方内CWD的坐标;(4)腐烂等级:参考森林生态系统CWD分类系统^[4],划分为 $1\text{--}5$ 级。

1.3 CWD的径级划分与树种选择

以胸径大小划分径级,并以此作为区分不同生活史阶段是森林生态系统研究的常用方法。根据调查数据,把CWD划分为(根桩、伐根以基径 D_0 为划分依据):小径级($\text{DBH}<10\text{ cm}$)、中径级($10\text{ cm}\leq\text{DBH}<20\text{ cm}$)、大径级($\text{DBH}\geq 20\text{ cm}$)。

树种的选择以CWD单位面积数量(密度,株/ hm^2)为标准,选择最具代表性的四种主要树种:红皮云杉、白桦、大黄柳(*Salix raddeana*)、落叶松。

1.4 CWD的点格局分析

CWD空间格局的点格局分析采用 $g(r)$ 函数的单变量形式,公式如下:

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

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} 为边缘校正系数; $dk(r)$ 代表函数 $k(r)$ 的微分; $d(r)$ 代表半径 r 的微分。

零模型选择异质性泊松过程(Heterogeneous poisson process, HPP)。密度函数的非参数估计选择带宽为 30 m 的Epanecnikov核函数。 $g(r)$ 函数值高于上包迹线为聚集分布,处于上下包迹线内为随机分布,低于下包迹线为均匀分布。

CWD空间关联性的点格局分析采用 $g(r)$ 函数的双变量形式,公式如下:

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

式中, n_1 和 n_2 分别为不同类别的CWD的株数, i 和 j 分别代表不同类别的CWD个体, $dK_{12}(r)$ 代表函数 $K_{12}(r)$ 的微分,其余符号与单变量形式公式一致。

零模型的构建采用格局重建技术。 $g_{12}(r)$ 函数值高于上包迹线表示呈正相关,低于下包迹线呈负相关,位于包迹线内相互独立。

1.5 数据处理

枯立木、倒木体积的计算参考了活立木的二元材积公式,根桩、伐根视为圆柱体计算体积。数据整理使用R 4.2.0和Excel 2021。点格局分析使用Programita 2018^[28,31],将 199 次Monte Carlo随机模拟中的第五个最大值和最小值用作 95% 可靠度的上下包迹线。由于在更大尺度上空间格局和空间关联性不再变化,因此最大分析尺度选择 50 m ,步长值为 1 m 。格局重建使用软件Pattern Reconstruction Dic 2021^[32]。绘图使用软件

SigmaPlot 14.0。

2 结果与分析

2.1 CWD 的基础特征

样地内 CWD 的密度为 107 株/hm², 断面积为 36.63 m²/hm², 体积为 12.06 m³/hm²(表 1)。各径级 CWD 的密度、断面积、体积存在差异, 密度表现为小径级>中径级>大径级, 断面积、体积表现为大径级>中径级>小径级。随腐烂等级的升高, CWD 的密度、体积先上升(1—2 级)后下降(2—5 级); 断面积则呈上升趋势, 但腐烂等级 2 级 CWD 例外, 其断面积高于其他腐烂等级。腐烂等级 5 级 CWD 密度、体积最低, 却有着较高的断面积。根据调查数据可知, 5 级 CWD 中伐根的占比 75.0%, 远高于其他腐烂等级。这说明很久以前样地上发生过采伐, 这曾是 CWD 形成的重要原因。

表 1 胜山阔叶红松林 10.4 hm² 固定样地 CWD 的基础特征

Table 1 Basic characteristics for CWD in a 10.4 hm² plot of Shengshan Korean pine broad-leaved forest

类别 Category	分级 Classification	密度 Density(株/hm ²)	断面积 Basal area(m ² /hm ²)	体积 Volume(m ³ /hm ²)
径级分布 Diameter calsses	小径级	53	2.27	0.91
	中径级	30	4.62	2.15
	大径级	24	29.75	9.00
腐烂等级 Decomposition levels	1 级 Level 1	25	3.46	2.02
	2 级 Level 2	35	10.41	5.27
	3 级 Level 3	30	6.46	2.12
	4 级 Level 4	11	7.38	1.42
	5 级 Level 5	6	8.93	1.23
树种 Species	红皮云杉 <i>Picea koraiensis</i>	26	4.10	2.94
	白桦 <i>Betula platyphylla</i>	25	3.59	1.68
	大黄柳 <i>Salix raddeana</i>	12	1.02	0.40
	落叶松 <i>Larix gmelinii</i>	10	10.04	2.81
	其他	35	17.88	4.23
存在形式 Existing forms	枯立木	87	13.04	6.98
	倒木	9	6.31	3.98
	根桩	5	5.86	0.31
	伐根	6	11.43	0.79
总体 Total		107	36.63	12.06

CWD: 粗木质残体 Coarse woody debris

2.2 CWD 的空间格局

2.2.1 总 CWD 的空间格局

整体来看, CWD 密度由南向北逐渐降低, 东西方向无变化(图 1)。随尺度增大, 总 CWD 由聚集分布转为随机分布, 格局尺度为 7 m(图 2)。这说明 CWD 的空间格局由小尺度上的个体竞争和大尺度上的生境异质性共同决定。

2.2.2 各径级 CWD 的空间格局

小、中、大三种径级 CWD 的空间分布随尺度变化的趋势一致, 均由聚集分布转变为随机分布(图 3), 但三者的格局尺度不同, 分别为 8 m、3 m、2 m。小径级 CWD 在 0—3 m 尺度上的聚集强度最高, 中径级次之, 大径级最低。聚集强度是密度在空间格局上的反映, 密度越高聚集强度越高。这与小径级 CWD 密度最高一致。

2.2.3 各腐烂等级 CWD 的空间格局

与各径级 CWD 相似, 腐烂等级 1—4 级 CWD 随尺度的增大均由聚集分布转为随机分布, 格局尺度分别为

8 m、7 m、6 m、4 m,但5级 CWD 在所有尺度上均为随机分布(图 4)。这可能是 CWD 腐烂速度的差异导致的。

2.2.4 各主要树种 CWD 的空间格局

随尺度的增大,四种主要组成树种 CWD 的空间格局均由聚集分布转为随机分布,但聚集强度、格局尺度有所不同(图 5)。红皮云杉格局尺度最大(12 m),是其他树种格局尺度的两倍以上。这是因为红皮云杉作为耐荫树种,能广泛存活在林下。因此红皮云杉的 CWD 分布范围更广,格局尺度也更大。大黄柳在 0—5 m 尺度上的聚集强度高于其他树种,这与大黄柳能够通过萌蘖的方式无性繁殖有关。

2.2.5 各存在形式 CWD 的空间格局

不同存在形式的 CWD 有着不同的形成原因,也呈现出不同的空间格局。随尺度的增大,枯立木和根桩由聚集分布转为随机分布,格局尺度分别为 10 m、3 m;倒木、伐根在所有尺度上均为随机分布(图 6)。

2.3 CWD 的空间关联性

2.3.1 各径级 CWD 的空间关联性

为探究不同径级 CWD 的空间关系,本研究对各径级 CWD 的空间关联性进行了分析。结果显示:随尺度的增大,只有中径级与小径级在 0—6 m 尺度正相关(图 7),大径级与中、小径级均不存在空间关联性。这说明中径级 CWD 对小径级 CWD 的形成具有促进作用。

2.3.2 各腐烂等级 CWD 的空间关联性

CWD 腐烂等级的不同意味着形成时期的不同,而先形成与后形成的 CWD 间可能存在一定的关联。因此本研究对各腐烂等级 CWD 进行了空间关联性分析,结果显示:高腐烂等级与低腐烂等级 CWD 间存在正相关(图 8)。这说明先形成的 CWD 对后续 CWD 的形成具有促进作用。

2.3.3 同腐烂等级的各径级 CWD 的空间关联性

由于 CWD 的径级和腐烂等级并非对应,而是彼此交叉,对径级或腐烂等级空间关联性的单独分析很可能会受到另一种的干扰。为此,本研究分析了小、中、大三种径级的各腐烂等级 CWD 空间关联性,结果发现(图 9):在小尺度上,同径级的各腐烂等级 CWD 间存在一定的正相关,但与前文未区分径级的腐烂等级空间关联性分析的结果不同,且彼此之间存在差异,这证明了上述推测。

CWD 的腐烂等级会影响对径级空间关联性的分析,这可能是大径级 CWD 与中、小径级 CWD 不存在空间关联性的原因。为了排除腐烂等级的影响,进一步探究各径级 CWD 的空间关系,本研究分别对腐烂等级 1—4 级的各径级 CWD 空间关联性进行了分析(腐烂等级 5 级 CWD 数量少,未纳入分析)。结果发现,腐烂等级 1—4 级的中径级与小径级 CWD 分别在 0—5 m、0—4 m、0—1 m、2—6 m 尺度呈正相关,腐烂等级 2 级的大径级与小径级 CWD 在 0—4 m 尺度呈正相关(图 10)。

2.3.4 各主要树种 CWD 的空间关联性

不同树种 CWD 的空间关联性分析结果显示,落叶松与白桦在 0—1 m 尺度正相关,落叶松与红皮云杉在

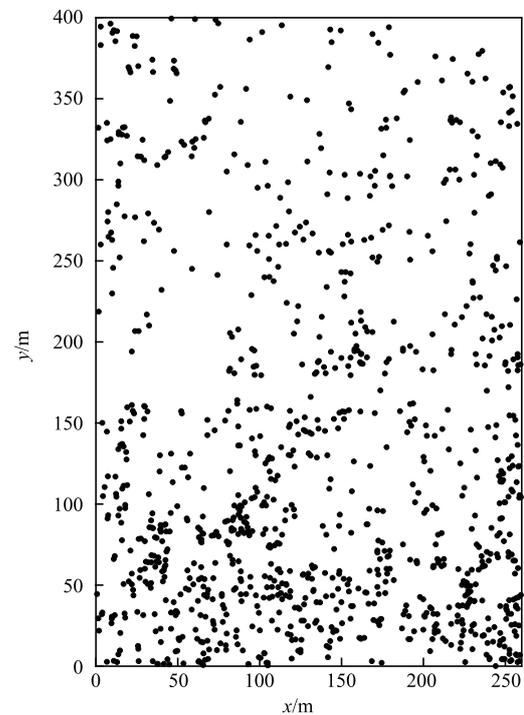


图 1 总 CWD 的空间分布图

Fig.1 Spatial distribution plot of all CWD

CWD: 粗木质残体 Coarse woody debris

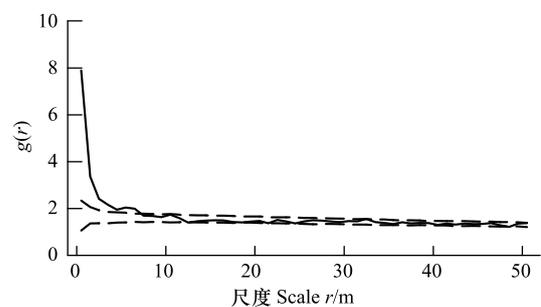


图 2 总 CWD 的空间格局

Fig.2 Spatial pattern of all CWD

实线表示函数数值,虚线表示包迹线

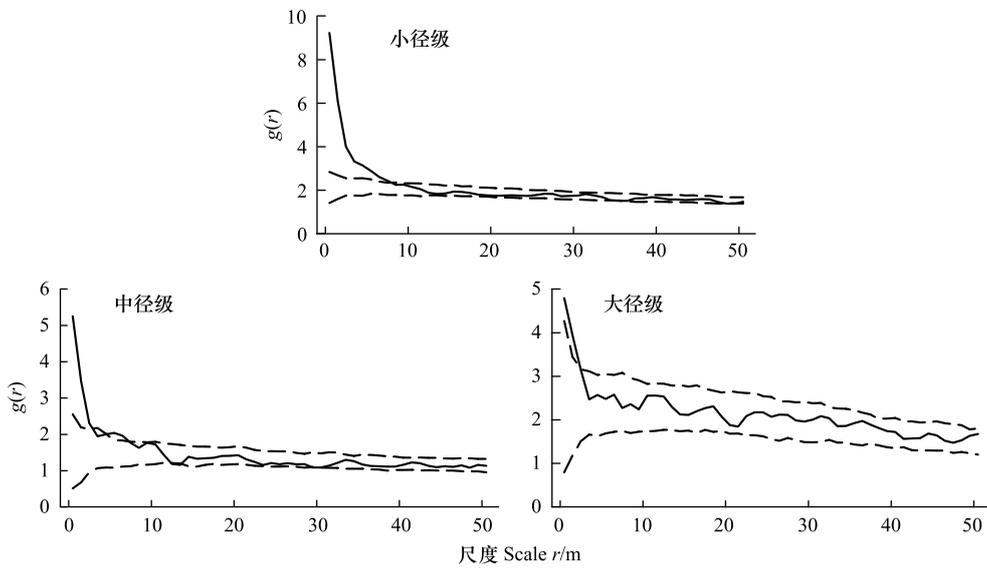


图 3 各径级 CWD 的空间格局

Fig.3 Spatial pattern of CWD by diameter class

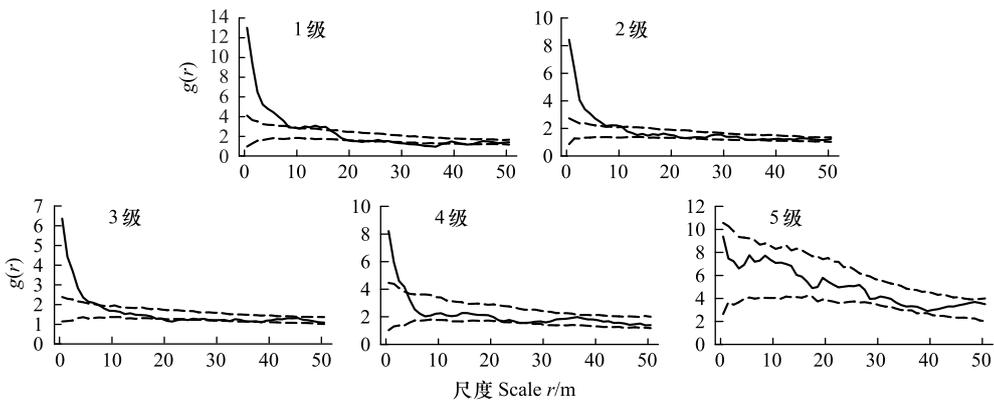


图 4 各腐烂等级 CWD 的空间格局

Fig.4 Spatial pattern of CWD by decomposition level

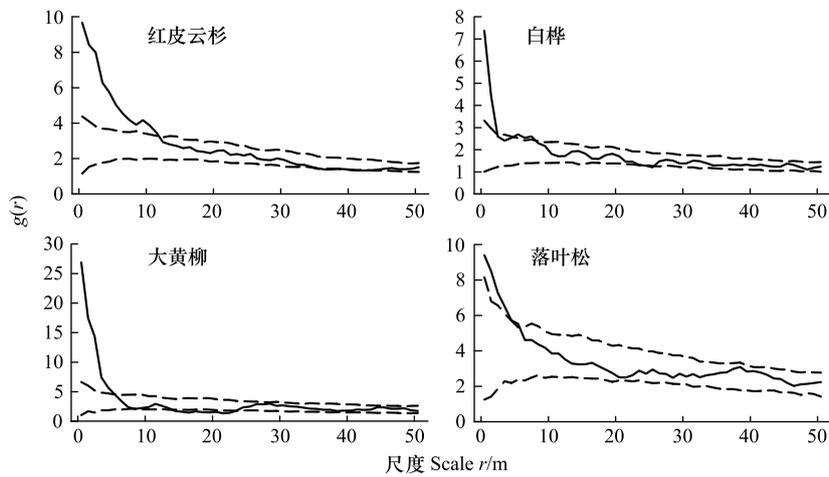


图 5 主要树种 CWD 的空间格局

Fig.5 Spatial pattern of the primary species CWD

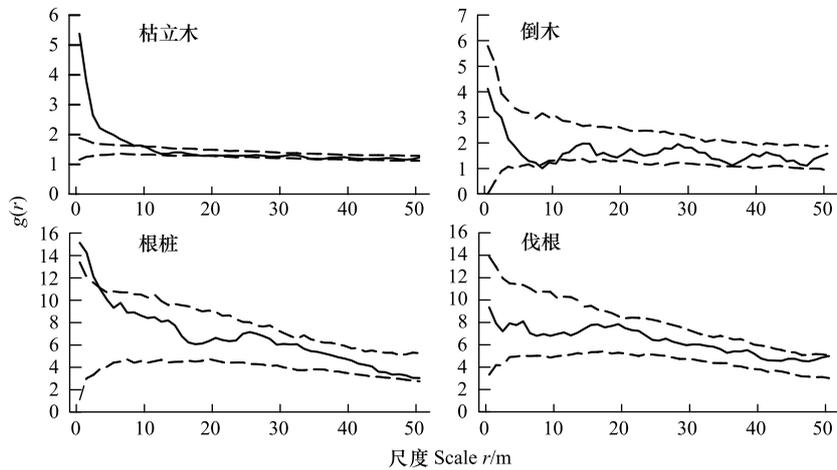


图 6 各存在形式 CWD 的空间格局

Fig.6 Spatial pattern of CWD by existing forms

2—4 m 尺度正相关而在 12—17 m 尺度负相关,其他树种间均相互独立(图 11)。落叶松与白桦同为喜光树种,趋向于生存在相同的生境中,因此形成的 CWD 正相关。

2.3.5 落叶松与红皮云杉 CWD 的空间关联性

为探究落叶松与红皮云杉 CWD 空间关联性的来源,本研究进一步分析了落叶松与各径级、各腐烂等级的红皮云杉 CWD 的空间关联性(落叶松 CWD 数量少,未分径级)。结果发现,与落叶松 CWD 正相关的是小径级、腐烂等级 2 级的红皮云杉 CWD,尺度分别为 1—3 m、0—1 m;负相关的是中径级、腐烂等级 1 级、2 级的红皮云杉 CWD,尺度分别为 13—15 m、13—16 m、13—

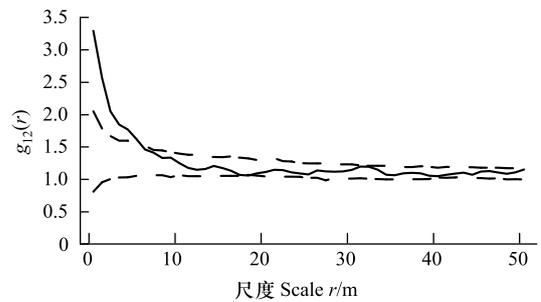


图 7 中径级与小径级 CWD 的空间关联性

Fig.7 Spatial associations between medium and small diameter class CWD

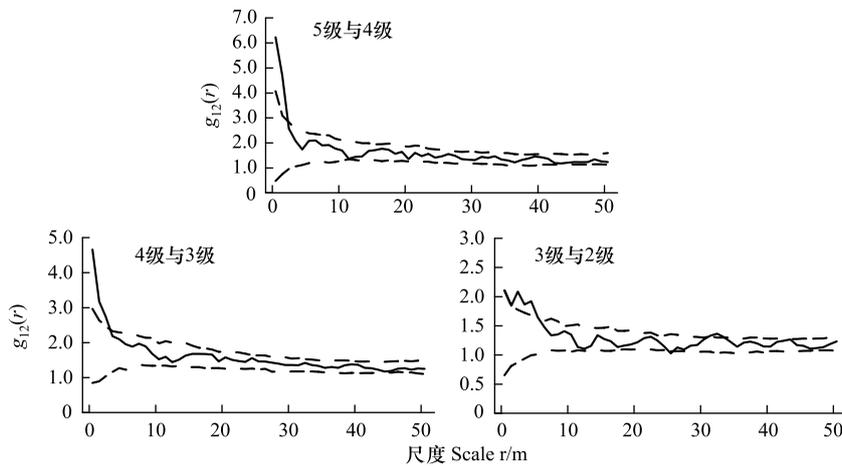


图 8 各腐烂等级 CWD 的空间关联性

Fig.8 Spatial associations between different decomposition level CWD

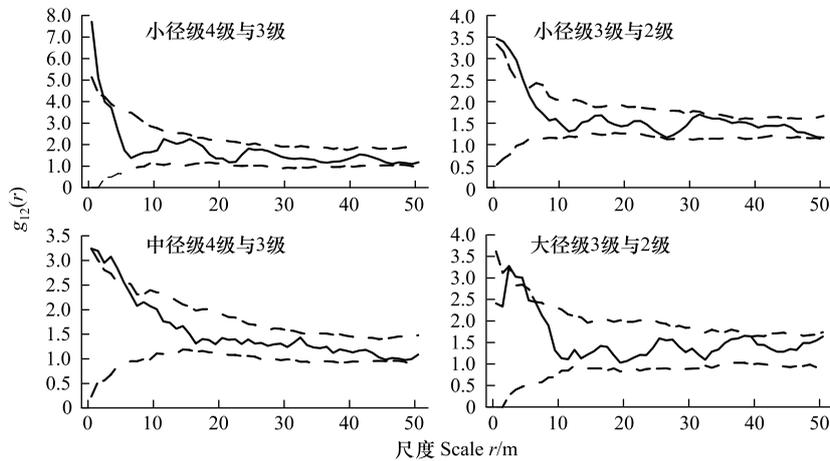


图 9 相同径级的各腐烂等级 CWD 的空间关联性

Fig.9 Spatial associations between different decomposition level CWD at the same diameter class

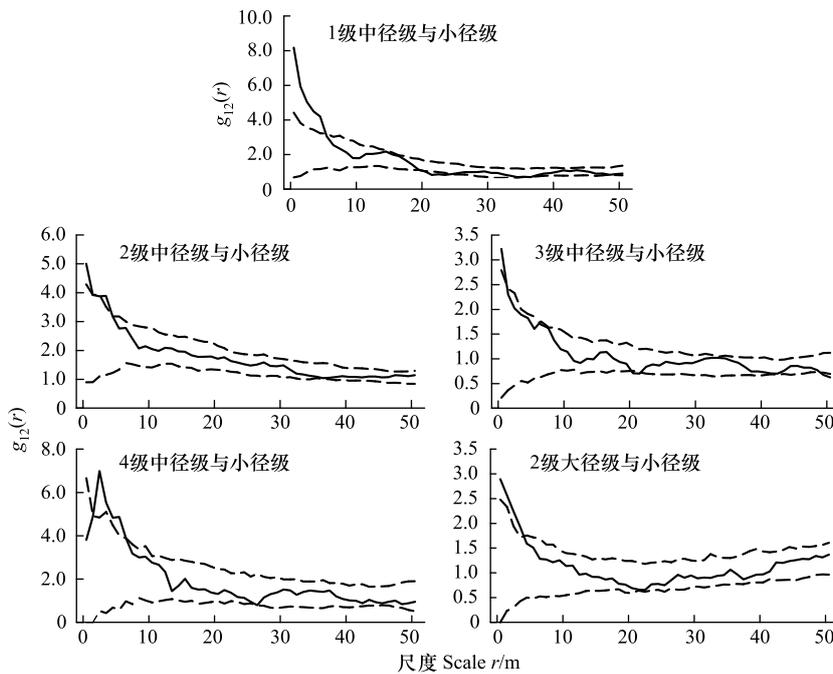


图 10 相同腐烂等级的各径级 CWD 的空间关联性

Fig.10 Spatial associations between different diameter class CWD at the same decomposition level

15 m(图 12、13)。

2.3.6 各存在形式 CWD 的空间关联性

由于形成原因的相关性,不同存在形式的 CWD 在空间上可能存在关联。在四种存在形式 CWD 的空间关联性分析中,仅枯立木与倒木在 0—4 m 尺度正相关(图 14),因为倒木的形成与枯立木密切相关;而其他存在形式的 CWD 间不相关,以及倒木、伐根的随机分布,都与曾经发生的人为干扰有很大关系,高强度的采伐破坏了自然状态下的空间格局。

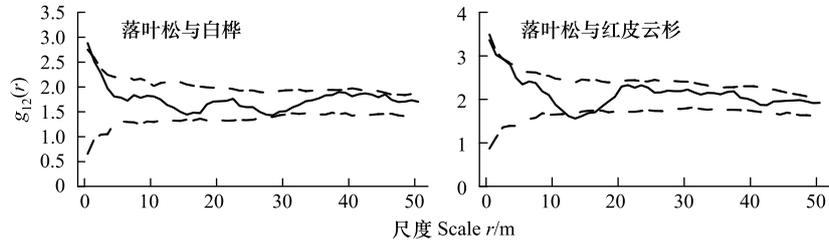


图 11 各主要树种 CWD 的空间关联性

Fig.11 Spatial associations between different primary species CWD

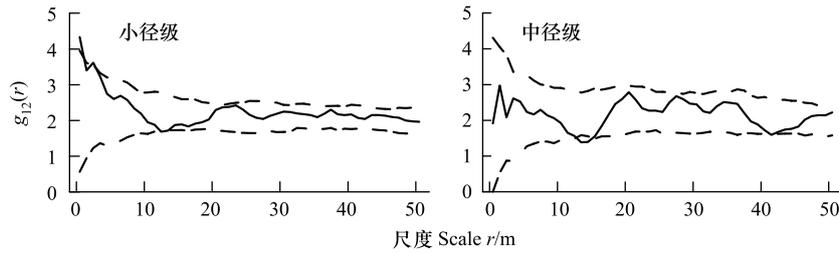


图 12 落叶松与不同径级的红皮云杉 CWD 的空间关联性

Fig.12 Spatial associations between CWD of *Larix gmelinii* and different diameter class *Picea koraiensis*

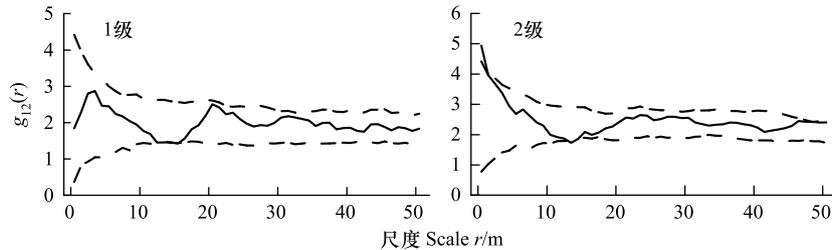


图 13 落叶松与不同腐烂等级的红皮云杉 CWD 的空间关联性

Fig.13 Spatial associations between CWD of *Larix gmelinii* and different decomposition level *Picea koraiensis*

3 讨论

物种空间格局的形成往往是其自身特性、种间关系以及环境条件综合作用的结果^[35]。径级代表了个体的生活史阶段,而不同径级 CWD 空间格局反映了群落的死亡动态^[26]。CWD 的格局尺度、聚集强度随着径级的升高而降低(图 3),这反映了林内更新的幼树在生长发育过程中资源需求和个体竞争的变化。决定小树生长发育的关键在于斑块性分布的环境资源和外界干扰^[36-38]。随着生长的进行,个体对环境资源的需求提高,个体竞争加剧,密度制约效应显现。于是间距小的小径级个体死亡形成小径级 CWD,间距大的存活并形成中径级、大径级 CWD。因此大径级、中径级 CWD 的聚集强度比小径级低,大径级 CWD 几乎在所有尺度上都为随机分布。这与前人研究一致^[39],也与本研究活

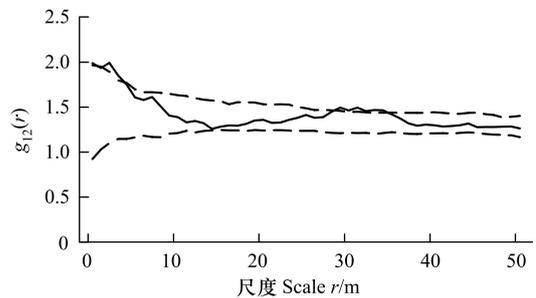


图 14 枯立木与倒木的空间关联性

Fig.14 Spatial association between snags and logs

立木的空间格局相呼应。不同腐烂等级 CWD 的空间格局反映了林内发生的干扰和死亡^[27]。腐烂等级 1—4 级的 CWD 随尺度的增大由聚集分布转为随机分布,5 级 CWD 在所有尺度上均为随机分布(图 5)。而同地区的研究发现,随尺度的增大所有腐烂等级 CWD 均可视为由聚集分布转为随机分布^[26]。出现这种差异的原因可能是林分所受的干扰程度不同。本研究样地内存在大量高腐烂等级的伐根,这说明林分曾经受到严重的人为干扰。在自然条件下,各腐烂等级 CWD 的空间分布都应该随尺度的增大由聚集分布转为随机分布。常绿阔叶混交林保存良好、原生性强^[23],对其 CWD 空间格局的研究结果支持了这一猜想。

空间关联性在一定程度上反映了物种在空间上的相互影响。本研究发现,各腐烂等级的中径级、小径级 CWD 在不同的尺度正相关,腐烂等级 2 级的大径级、小径级 CWD 在小尺度正相关。这说明,大径级、中径级 CWD 对周围小径级 CWD 的形成有正向影响。结合调查数据,发现 CWD 与小径级活立木在 0—5 m 尺度负相关,与中径级活立木在 0—1 m 尺度正相关。另外在实地调查中发现,林隙植被以草本、灌木为主,极少有幼树更新。据此可以得出,本研究区域的林分更新主要在活立木个体周围进行。一方面围绕大径级、中径级活立木发生更新、竞争,产生小径级 CWD;另一方面大径级、中径级 CWD 的形成解除了对草灌层的压制,部分小径级活立木在与草灌层的竞争中势弱死亡形成小径级 CWD。本研究结果与常绿落叶阔叶混交林有所不同^[23],原因有两个。一是本研究的 CWD 中针叶树种占比高,而针叶树种 CWD 的腐烂速度慢^[40],这对大径级 CWD 分解时间的影响更大,导致大径级 CWD 与中径级、小径级 CWD 的时间一致性差。二是研究区的生境异质性导致 CWD 斑块状分布。而前人研究的取样面积小,受样地设置的随机性的影响大,结果可能仅反映了某一小块内 CWD 的空间关联性,不能完全揭示该研究区的 CWD 的空间关系。因此,CWD 空间关联性的研究应在大样地上进行。

本研究发现高腐烂等级与低腐烂等级 CWD 间仅在小尺度(0—6 m)正相关,在分析的所有尺度都未出现负相关。这说明先形成的 CWD 对小范围内后续 CWD 的形成有积极作用。这个结果与常绿落叶阔叶混交林的不同^[23],而与另一项针阔混交林的相似^[12]。这可能与活立木的组成和空间分布有关,需要进一步分析。

空间关联性也受到生境偏好等树种特性的影响。落叶松与红皮云杉 CWD 在一定尺度上存在空间关联性,这是由生境偏好和生境异质性决定的。对落叶松与红皮云杉活立木的空间关联性分析结果显示,两者在 0—7 m 尺度正相关。红皮云杉耐荫、耐寒、适应性强,其生境偏好与落叶松互补;红皮云杉生长在落叶松周围承受的竞争较小,而在距落叶松较远的稍大尺度与其他树种的竞争占劣势,因此两者 CWD 具有空间关联性。

本研究聚焦于胜山阔叶红松林下已经存在的 CWD,分析了 CWD 的空间格局和空间关联性,初步掌握了 CWD 的形成动态和生态过程。活立木对 CWD 的形成和分布也有着很大的影响^[41],国内相关研究也已经出现^[42—43],但未见从空间格局、空间关联性角度对两者关系的研究。本研究对活立木的空间格局及其与 CWD 的空间关联性有所涉及,但为了更充分地探究 CWD 的形成机制,还需要对活立木与 CWD 的空间格局进行更细致的研究。

参考文献(References):

- [1] Harmon M E, Franklin J F, Swanson F J, Sollins P, Gregory S V, Lattin J D, Anderson N H, Cline S P, Aumen N G, Sedell J R, Lienkaemper G W, Cromack K, Cummins K W. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 1986, 15: 133-302.
- [2] Harmon M E, Sexton J. Guidelines for measurements of woody detritus in forest ecosystems; US LTER publication No 20. Seattle, WA, USA: US LTER network office, University of Washington 1996.
- [3] 侯平,潘存德.森林生态系统中的粗死木质残体及其功能. *应用生态学报*, 2001, 12(2): 309-314.
- [4] 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(1): 158-167.
- [5] 何东进,何小娟,洪伟,刘勇生,卞莉莉,覃德华,游惠明.森林生态系统粗死木质残体的研究进展. *林业科学研究*, 2009, 22(5): 715-721.
- [6] 李世吉,杨礼攀.森林粗木质物残体(CWD)的研究进展. *林业调查规划*, 2009, 34(3): 37-44.
- [7] Köster K, Metslaid M, Engelhart J, Köster E. Dead wood basic density, and the concentration of carbon and nitrogen for main tree species in managed hemiboreal forests. *Forest Ecology and Management*, 2015, 354: 35-42.
- [8] Dittrich S, Jacob M, Bade C, Leuschner C, Hauck M. The significance of deadwood for total bryophyte, lichen, and vascular plant diversity in an old-growth spruce forest. *Plant Ecology*, 2014, 215(10): 1123-1137.

- [9] Bunnell F L, Houde I. Down wood and biodiversity—implications to forest practices. *Environmental Reviews*, 2010, 18: 397-421.
- [10] Buettel J C, Ondei S, Brook B W. Look down to see what's up: a systematic overview of treefall dynamics in forests. *Forests*, 2017, 8(4): 123.
- [11] Ulanova N G. The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review. *Forest Ecology and Management*, 2000, 135(1/2/3): 155-167.
- [12] Chen X, Bai S B. Effects of moso bamboo expansion on the spatial pattern of coarse woody debris in secondary coniferous and broad-leaved mixed forest in Wuxie national forest park, China. *Forests*, 2023, 14(7): 1402.
- [13] Usher M, Greig-Smith P. Quantitative plant ecology, third edn. *Journal of Applied Ecology*, 1984, 21: 1085.
- [14] 张金屯. 植物种群空间分布的点格局分析. *植物生态学报*, 1998(4): 57-62.
- [15] Ripley B D. Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B: Methodological*, 1977, 39(2): 172-192.
- [16] Bin Y, Lian J Y, Wang Z, Ye W, Cao H. Tree mortality and recruitment in a subtropical broadleaved monsoon forest in South China. *Journal of Tropical Forest Science*, 2011, 23: 57-66.
- [17] 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.
- [18] 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(6): 1-8.
- [19] Ward A, Cansler C A, Larson A J. Black carbon on coarse woody debris in once- and twice-burned mixed-conifer forest. *Fire Ecology*, 2017, 13(2): 143-147.
- [20] Yemshanov D, Haight R G, Rempel R, Liu N, Koch F H. Protecting wildlife habitat in managed forest landscapes—how can network connectivity models help? *Natural Resource Modeling*, 2021, 34(1): e12286.
- [21] 张运根. 亚热带低山丘陵次生阔叶林米楮粗木质残体的短期分解速率与养分释放规律. *甘肃农业大学学报*, 2023(5): 172-180.
- [22] 王一帆, 谌小勇, 邹东军, 雷俊杰, 吴小红, 王钧, 闫文德, 梁小翠. 湘南典型次生林粗木质残体生物量、碳储量和养分特征. *生态学报*, 2022, 42(8): 3441-3448.
- [23] 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): 4933-4943.
- [24] 任毅华, 罗大庆, 周尧治, 方江平, 卢杰. 西藏色季拉山急尖冷杉原始林粗木质残体空间格局分析. *生态学报*, 2019, 39(21): 8048-8057.
- [25] 宋厚娟, 叶吉, 蔺菲, 原作强, 郝占庆, 王绪高. 取样面积对森林木本植物空间分布格局分析的影响. *科学通报*, 2014, 59(24): 2388-2395.
- [26] 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.
- [27] 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.
- [28] Wiegand T, Moloney K A. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 2004, 104(2): 209-229.
- [29] Schurr F M, Bossdorf O, Milton S J, Schumacher J. Spatial pattern formation in semi-arid shrubland: *a priori* predicted versus observed pattern characteristics. *Plant Ecology*, 2004, 173(2): 271-282.
- [30] Perry G L W, Miller B P, Enright N J. A comparison of methods for the statistical analysis of spatial point patterns in plant ecology. *Plant Ecology*, 2006, 187(1): 59-82.
- [31] Wiegand T, Moloney K A. *Handbook of spatial point pattern analysis in ecology*. Boca Raton, FL: Chapman and Hall/CRC press, 2013.
- [32] Wiegand T, He F L, Hubbell S P. A systematic comparison of summary characteristics for quantifying point patterns in ecology. *Ecography*, 2013, 36(1): 92-103.
- [33] Illian J, Penttinen A, Stoyan H, Stoyan D. *Statistical Analysis and Modelling of Spatial Point Patterns*. Chichester, England: John Wiley & Sons, 2008.
- [34] Tscheschel A, Stoyan D. Statistical reconstruction of random point patterns. *Computational Statistics & Data Analysis*, 2006, 51(2): 859-871.
- [35] 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.
- [36] Moerum M. Characterizing spatial patterns of trees using stem-mapped data. *Forest Science*, 1993, 39(4): 756-775.
- [37] 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.
- [38] 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(7): 1414-1418.
- [39] von Oheimb G, Westphal C, Härdtle W. Diversity and spatio-temporal dynamics of dead wood in a temperate near-natural beech forest (*Fagus sylvatica*). *European Journal of Forest Research*, 2007, 126(3): 359-370.
- [40] 孙秀云, 王传宽. 东北主要树种倒木分解释放的 CO₂ 通量. *生态学报*, 2007(12): 5130-5137.
- [41] Ma F, Zhuang L W, Wang S Z, Sang W G. Coarse woody debris features of a warm temperate deciduous broad-leaved forest, Northern China. *Journal of Forestry Research*, 2021, 32(3): 1105-1114.
- [42] 马芳. 东灵山暖温带落叶阔叶林木本植物动态与物种共存机制研究[D]. 北京: 中央民族大学, 2019.
- [43] 陈镜园, 毕连柱, 宋国华, 张伟, 王全波, 刘妍妍, 金光泽. 小兴安岭丰林阔叶红松林木质残体的贮量特征分析. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2016, 40(6): 76-84.