

DOI: 10.20103/j.stxb.202406041284

刘明伟, 赵常明, 陈聪琳, 徐凯, 徐文婷, 熊高明, 葛结林, 邓滢, 申国珍, 谢宗强. 神农架南坡小叶青冈+曼青冈林木质残体空间分布及地形关联. 生态学报, 2025, 45(5): 2374-2385.

Liu M W, Zhao C M, Chen C L, Xu K, Xu W T, Xiong G M, Ge J L, Deng Y, Shen G Z, Xie Z Q. Spatial distribution and topographic associations of woody debris in *Cyclobalanopsis myrsinifolia*+*Cyclobalanopsis oxyodon* forest on the southern slopes of Shennongjia. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(5): 2374-2385.

神农架南坡小叶青冈+曼青冈林木质残体空间分布及地形关联

刘明伟^{1,2,3}, 赵常明^{1,2}, 陈聪琳^{1,2,3}, 徐 凯^{1,2}, 徐文婷^{1,2}, 熊高明^{1,2}, 葛结林^{1,2}, 邓 滢^{1,2}, 申国珍^{1,2}, 谢宗强^{1,2,3,*}

1 中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093

2 国家植物园, 北京 100093

3 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 木质残体(WD)是森林生态系统的重要组成部分,对群落结构、营养循环、碳储存和生态系统生产力具有重大贡献。以神农架南坡小叶青冈+曼青冈常绿阔叶林为研究对象,把WD分径级I($2.5\text{ cm} \leq d < 7.5\text{ cm}$)、径级II($7.5\text{ cm} \leq d < 12.5\text{ cm}$)、径级III($d \geq 12.5\text{ cm}$),分析群落各径级和各存在形式WD的物种组成、径级结构、空间分布格局及地形关联。结果发现:(1)该群落WD物种组成丰富,共有54种,隶属于25科40属,其中毛黄栌、球核荚蒾和曼青冈的WD数量最多,总体和各存在形式径级结构呈倒“J”型,数量上径级I>径级II>径级III。(2)WD总体空间分布格局随着尺度的增加聚集程度逐渐降低。径级I分布趋势与总体类似,径级II表现为在整个尺度上聚集和随机分布交替变换,径级III主要以随机分布为主;枯立木和倒木分布趋势与径级I类似,但倒木从聚集到随机分布的变化发生在更小尺度内;枯桩分布趋势与径级II类似,不过聚集与随机分布交替的波动幅度更为平缓。(3)不同径级和不同存在形式WD分布在缓坡地形中的比例较高,物种与地形关联结果显示物种与山脊和沟谷地形之间关联性较显著,与缓坡和陡坡地形无显著关联。研究表明,先锋物种正逐渐被淘汰,该群落处于演替阶段中后期;WD空间格局的形成主要受密度制约、生境过滤和个体自然衰老的影响;缓坡地形是群落中环境条件相对较好的区域,适宜大部分物种的繁殖生长。研究揭示了WD在亚热带北缘常绿阔叶林群落中的数量特征及分布规律,为探索该地区植被演替、地形对生态过程的影响提供了科学依据。

关键词: 物种组成;点格局分析;群落演替;生境过滤;分布规律

Spatial distribution and topographic associations of woody debris in *Cyclobalanopsis myrsinifolia*+*Cyclobalanopsis oxyodon* forest on the southern slopes of Shennongjia

LIU Mingwei^{1,2,3}, ZHAO Changming^{1,2}, CHEN Conglin^{1,2,3}, XU Kai^{1,2}, XU Wenting^{1,2}, XIONG Gaoming^{1,2}, GE Jieli^{1,2}, DENG Ying^{1,2}, SHEN Guozhen^{1,2}, XIE Zongqiang^{1,2,3,*}

1 State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

2 China National Botanical Garden, Beijing 100093, China

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Woody debris (WD) is a critical component of forest ecosystems, playing a significant role in community structure, nutrient cycling, carbon storage, and ecosystem productivity. This study focused on the evergreen broadleaf forest

基金项目: 国家自然科学基金项目(U23A2021, 32271641)

收稿日期: 2024-06-04; **采用日期:** 2025-01-20

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xie@ibcas.ac.cn

dominated by *Cyclobalanopsis myrsinifolia*+*Cyclobalanopsis oxyodon* on the southern slope of the Shennongjia Mountains. WD is classified into three diameter classes; Diameter class I ($2.5 \text{ cm} \leq d < 7.5 \text{ cm}$), Diameter class II ($7.5 \text{ cm} \leq d < 12.5 \text{ cm}$), and Diameter class III ($d \geq 12.5 \text{ cm}$). We analyzed the species composition, diameter class structure, spatial distribution patterns, and topographic associations of WD among different classes and forms. The results show that: (1) The WD species composition in this community is diverse, with 54 species from 25 families and 40 genera. The most abundant WD species are *Cotinus coggygia* var. *pubescens*, *Viburnum propinquum*, and *Cyclobalanopsis oxyodon*. The overall and form-specific diameter class structures follow an inverted "J" shape, with the number of individuals in Diameter class I > Diameter class II > Diameter class III. (2) The overall spatial distribution pattern of WD becomes less aggregated as the scale increases. The distribution trend of Diameter class I mirrors that of the overall pattern. Diameter class II shows alternating aggregated and random distributions across scales. Diameter class III predominantly exhibits a random distribution. The distribution trends of snags and logs are similar to those of Diameter class I, but the transition from aggregated to random distribution occurs at a smaller scale. The distribution trend of stumps resembles that of Diameter class II, with a more gradual fluctuation between aggregated and random distributions. (3) WD of different diameter classes and forms is more prevalent in gentle slope topography. Species-topographic associations indicate significant correlations between species and ridges or valley topographic, but no significant associations with gentle or steep slopes. The study suggests that the pioneer species are being gradually replaced, and the community is in the mid-to-late succession stage. The formation of WD spatial patterns is mainly influenced by density, habitat filtering, and natural senescence of individuals. Gentle slope topography represents relatively favorable environmental conditions for the reproduction and growth of most species in the community. This study reveals the quantitative characteristics and distribution patterns of WD in subtropical evergreen broadleaf forest communities on the northern edge of the subtropics, providing scientific insights into vegetation succession and the influence of topography on ecological processes in this region.

Key Words: species composition; point pattern analysis; community succession; habitat filtering; distribution patterns

森林生态系统中的木质残体(Woody Debris, WD)是由树木的自然死亡、相互竞争、自然灾害或人为活动引起的树木残体所形成,通常包括枯立木、倒木、枯枝和枯桩等,是森林生态系统中重要的组成部分之一^[1-3]。作为树木生命周期的终结阶段,WD 承载着丰富的生态功能。包括为多种生物提供栖息地和食物来源,如昆虫、真菌、鸟类、小型哺乳动物等,使得它们之间形成复杂的生态相互作用,构成了森林生态系统中重要的食物链和生态网^[4-5]。此外,WD 分解后释放出的有机物质为周围植物提供了养分,推动了森林中养分的循环和再利用^[6-7]。并且 WD 中富含的碳储量也对气候变化和碳循环起着重要的影响^[3, 8]。因此,对 WD 的研究不仅有助于理解森林生态系统的结构和功能,对维持生物多样性和森林生态系统的健康也具有重要意义。

空间分布格局一直是生态学的研究热点之一,它反映了森林生态系统中的多个关键生态过程,包括群落的形成、物种间的相互作用和环境异质性对群落的影响等^[9-10]。WD 作为树木死亡后的残留体,其空间分布格局可以揭示森林的动态变化、种内和种间的竞争关系、共生关系等生态互动,有助于理解森林的演替过程和生态功能变化^[11-12]。生境过滤作为影响物种空间分布格局的主要原因之一,通过环境因素(如地形、土壤、气候、水分和光照等)的限制作用筛选出适应这些条件的物种,从而影响物种的分布和群落结构^[13-15]。其中,地形因素如坡度、坡向和海拔等对森林内部的微环境条件产生重要影响,进而影响树木的生长、死亡和 WD 的分布。例如,王科等^[16]在茂兰喀斯特常绿落叶阔叶混交林中发现,小径级粗木质残体倾向于分布在上坡位、急险坡和半阳坡,大径级倾向于分布在平缓坡和半阴坡。郭屹立等^[17]发现在桂西南喀斯特季节性雨林中,小径级枯立木在海拔较高地区分布较多,原因是高海拔干旱区域较多,水分、养分等比较匮乏导致小径级死亡率较高,受环境因素影响较为明显;大径级在海拔较低地区分布较多,主要是低海拔多以耐阴的高大乔木为主,是物种自身生存策略的结果,受环境影响较弱。因此,死亡个体与地形的关联分析能进一步揭示生境过

滤对其空间分布格局的作用机制,是检验物种在不同生境条件下生存适宜性的重要方式之一。

神农架处于我国亚热带和暖温带的气候过渡区域,拥有中亚热带常绿阔叶林地区与北亚热带常绿落叶阔叶混交林地区过渡地带的典型植被类型,是生态学研究热点地区^[18]。神农架具有完整的山地植被垂直带谱,其中处于神农架南坡的基带植被常绿阔叶林是中亚热带北缘的重要植被类型,植被组成上与中亚热带典型常绿阔叶林有所差异,更多的掺入暖温带、温带成分,落叶物种和数量增加^[19-20]。该区域沟壑纵横、地形起伏多变,坡度大、坡向复杂,对该植被类型的分布格局和生态过程产生着显著影响。此前对神农架南坡常绿阔叶林物种生态位与种间联结、优势种的空间分布格局等方面开展了研究^[21-22],但对 WD 的研究还处于空白阶段。本文依托神农架南坡常绿阔叶林森林动态监测固定样地,分析其 WD 的物种组成、径级结构、空间分布格局及与地形的关联,探讨 WD 在群落中的数量特征、分布规律及其对森林演替的影响。

1 区域概况与研究方法

1.1 研究区概况

研究区地处我国地貌二级台阶的秦岭高原向江汉平原过渡带上,位于大巴山东延余脉——神农架的南坡,海拔 260—2426.4 m。气候温暖湿润,属于北亚热带季风气候,年均气温 12.8℃,年均降水量 1100 mm。由于海拔高差大、地形地貌复杂,山体从低海拔到高海拔具有明显的自然垂直带特征,气候依次呈现出北亚热带、暖温带、温带、寒温带的类型,土壤发育有山地黄壤、山地黄棕壤、山地棕壤等类型^[23]。2022 年于海拔 828—947 m 的常绿阔叶林建立了 1 hm² (100 m × 100 m) 的森林动态监测固定样地,样地地形复杂多样,海拔落差达 119 m (图 1)。植被类型属小叶青冈 (*Cyclobalanopsis myrsinifolia*) + 曼青冈 (*Cyclobalanopsis oxyodon*) 群系,乔木层主要物种有小叶青冈、曼青冈、多脉鹅耳枥 (*Carpinus polyneura*)、毛黄栌 (*Cotinus coggygria* var. *pubescens*)、化香树 (*Platycarya strobilacea*) 等;灌木层主要物种为球核荚蒾 (*Viburnum propinquum*)、冬青叶鼠刺 (*Itea ilicifolia*)、巫山新木姜子 (*Neolitsea wushanica*)、红茴香 (*Illicium henryi*) 等^[22]。

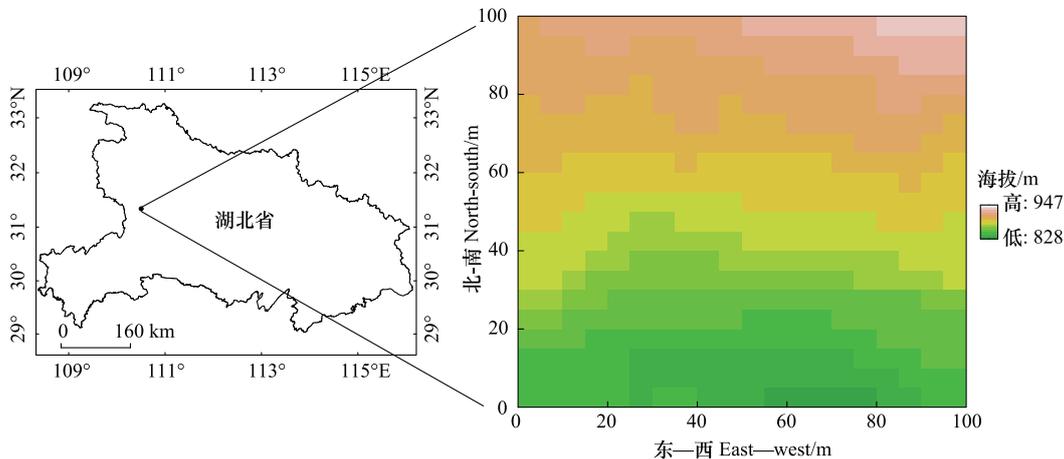


图 1 神农架南坡小叶青冈+曼青冈林样地的地理位置和海拔分异

Fig.1 Geographic location and altitudinal variation of *Cyclobalanopsis myrsinifolia*+*Cyclobalanopsis oxyodon* forest plot on the southern slope of Shennongjia

1.2 野外调查

利用实时动态载波相位差分技术 (Real-time kinematic, RTK) 将样地划分为 100 个 10 m × 10 m 的样格,每个样格进一步划分为 4 个 5 m × 5 m 的小样格,测量每个小样格的海拔。于 2022 年 7 月对样地中胸径 ≥ 1 cm 的木本植物进行每木检尺、挂牌并定位,记录物种名称、坐标、胸径、树高、冠幅等信息。对样地中的枯立木、枯桩、倒木 (包括没有主干的树段) 进行同步调查。其中,枯立木调查胸径 ≥ 2.5 cm、长度 ≥ 1 m 的个体,记录树

名、坐标、胸径、树高、分解状态等;枯桩调查基径 ≥ 5 cm、长度 < 1 m 的个体,倒木调查大头直径 ≥ 5 cm、长度 ≥ 1 m 的个体,记录树名、坐标、大头直径(基径)、小头直径、长度、分解状态等。在野外调查时,尽量将 WD 鉴定到种。

1.3 数据处理

物种组成分析中,为避免倒木有的是枯桩的倒下部分,有的是大径级枯立木落下的枝干,导致物种组成存在重复统计,因此只统计枯立木和枯桩的物种组成,死亡个体占比率中也只考虑枯立木和枯桩个体。

根据群落类型与样地 WD 径级情况,枯立木以胸径为标准,其他两类以大头直径为标准,以 5 cm 为间隔,把 WD 分为 3 个径级:径级 I($2.5 \text{ cm} \leq d < 7.5 \text{ cm}$),径级 II($7.5 \text{ cm} \leq d < 12.5 \text{ cm}$),径级 III($d \geq 12.5 \text{ cm}$)。枯立木与上述总体划分一致,枯桩和倒木划分 $5 \text{ cm} \leq d < 10 \text{ cm}$ 为径级 I, $10 \text{ cm} \leq d < 15 \text{ cm}$ 为径级 II, $d \geq 15 \text{ cm}$ 为径级 III。

采用点格局方法中的单变量成对相关函数(pair correlation function) $g(r)$ [24] 分析 WD 的空间分布格局。选择完全空间随机零假设模型(complete spatial randomness, CSR),通过 199 次 Monte-Carlo 随机模拟,得到由两条包迹线包围的 99% 置信区间。当实际分布的 $g(r)$ 函数值位于置信区间上方时,判定为聚集分布;位于置信区间内时,判定为随机分布;位于置信区间下方时,判定为均匀分布。

选取 100 个 $10 \text{ m} \times 10 \text{ m}$ 样格的海拔、坡度、坡向和凹凸度作为地形因子,其计算方法参照森林动态监测样地的常用方法 [25-26],但为了提高处于样地边缘样格凹凸度的精准度,本研究增加了样地周围一圈的地形测量,即测量了 $110 \text{ m} \times 110 \text{ m}$ 的 5 m 精度海拔。结合物种—重要值矩阵,采用多元回归树(Multivariate regression tree, MRT) [27] 的方法将样地划分为山脊、缓坡、陡坡和沟谷 4 类地形,各类型所占样格数分别为 16、32、23、29 个(图 2)。运用 Torus-translation 法来检验物种 WD 与 4 类地形的关联性。若实际值大于期望值的 97.5%,则认为某物种的 WD 与该类地形存在显著正关联;若实际值小于期望值的 2.5%,则认为存在显著负关联;若实

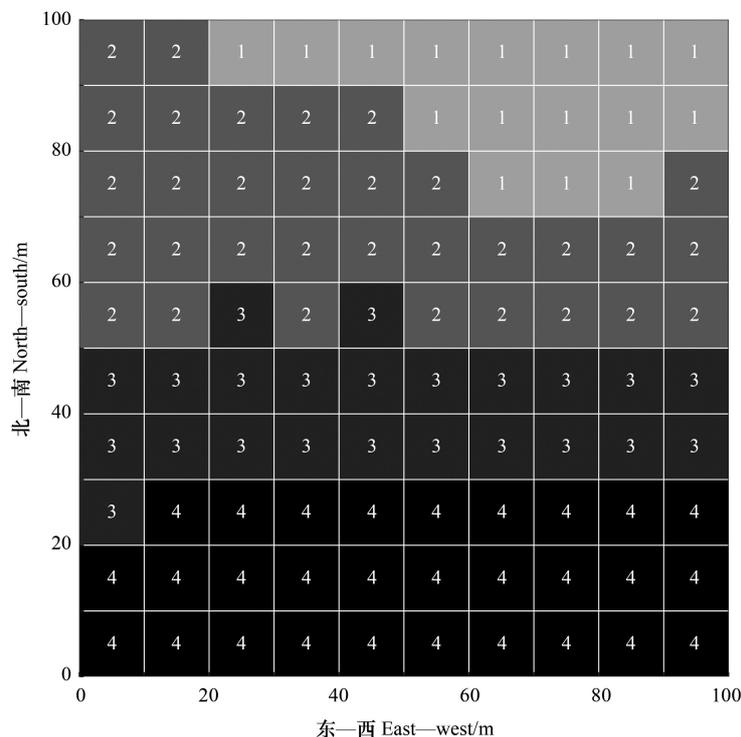


图 2 神农架南坡小叶青冈+曼青冈林样地地形分类

Fig.2 Topographic classification of *Cyclobalanopsis myrsinifolia*+*Cyclobalanopsis oxyodon* forest plot on the southern slope of Shennongjia
不同颜色的方块及数字代表不同的地形类别: 1:山脊;2:缓坡;3:陡坡;4:沟谷

际值在这两个值之间,则认为不存在显著关联性^[25]。为了满足样本量的最低要求,只选择 WD 个体数 ≥ 25 的物种进行关联分析^[28]。以上数据分析和绘图均在 Excel 2019 和 R4.2.1 中完成。

2 结果与分析

2.1 群落 WD 的物种组成与径级结构

群落内共调查到 907 株 WD,其中枯立木 645 株,枯桩 50 株,倒木 212 株。枯立木和枯桩鉴定到种的有 659 株(36 株未能识别),隶属于 25 科 40 属 54 种,包括乔木物种 520 株,灌木物种 139 株。在科、属和种水平上,漆树科、壳斗科和忍冬科的个体数量占总个体数的比例较大,分别为 27.63%、21.73%和 13.81%;黄栌属、荚蒾属和青冈属的占比较高,分别为 27.34%、13.81%和 11.22%;毛黄栌的数量最多,占比 27.34%,其次是球核荚蒾和曼青冈,分别为 13.53%和 5.61%。死亡个体占比率中,毛黄栌、锥栗(*Castanea henryi*)和化香树的占比最高,分别为 53.07%、45.16%和 30.23%(表 1)。

表 1 神农架南坡小叶青冈+曼青冈林 WD 数量前 10 物种

Table 1 Top 10 species of WD number in *Cyclobalanopsis myrsinifolia*+*Cyclobalanopsis oxyodon* forest on the southern slope of Shennongjia

物种 Species	死亡个体 Dead individual	活立木 living trees	死亡占比 Percentage of deaths/%
毛黄栌 <i>Cotinus coggygia</i> var. <i>pubescens</i>	190	168	53.07
球核荚蒾 <i>Viburnum propinquum</i>	94	600	13.54
曼青冈 <i>Cyclobalanopsis oxyodon</i>	39	602	6.08
包果柯 <i>Lithocarpus cleistocarpus</i>	33	101	24.63
冬青叶鼠刺 <i>Itea ilicifolia</i>	32	379	7.79
小叶青冈 <i>Cyclobalanopsis myrsinifolia</i>	31	854	3.50
锥栗 <i>Castanea henryi</i>	28	34	45.16
化香树 <i>Platycarya strobilacea</i>	26	60	30.23
小果润楠 <i>Machilus microcarpa</i>	25	171	12.76
多脉鹅耳枥 <i>Carpinus polyneura</i>	20	244	7.58

WD: 木质残体 Woody debris

群落总体 WD 平均直径为 7.72 cm,总体径级结构呈倒“J”型,个体主要集中在 10 cm 直径以下,占到了总数的 78.83%。其中,径级 I 的数量最多,个体数占总个体数的 58.43%,径级 II 占比 27.78%,径级 III 数量较少,占比 13.78%。根据不同存在形式分别统计径级结构,枯立木、枯桩和倒木径级结构与群落总体类似,都为倒“J”型,径级 I 占比分别为 66.98%、50.00%和 64.15%,径级 II 占比分别为 22.33%、28.00%和 24.06%,径级 III 占比分别为 10.70%、22.00%和 11.79%(图 3)。

2.2 不同径级和存在形式 WD 的空间分布格局

通过分析不同径级 WD 的空间分布格局,发现总体的分布格局随着尺度的增加聚集程度降低,由聚集分布向随机分布转变,具体为在 20 m 和 23—25 m 尺度上随机分布,其余都为聚集分布;径级 I 分布趋势与总体类似,在 17 m 和 20—25 m 尺度上随机分布,其余都为聚集分布;径级 II 则是在全部尺度上表现为聚集分布和随机分布交替变换,具体呈现在 2—5 m、10—12 m、16—17 m、19—21 m 和 22—24 m 尺度上为随机分布,其余尺度上为聚集分布;径级 III 表现为在大部分尺度上都呈现随机分布,只有少数尺度上呈现聚集分布,具体表现在 0—2 m 和 5—6 m 尺度上呈现聚集分布,其余尺度上为随机分布(图 4)。

分析不同存在形式 WD 的空间分布格局,结果显示各存在形式呈现出不同的空间分布格局。枯立木在 17 m 尺度之前主要以聚集分布为主,之后则是以随机分布为主;枯桩在整个尺度上主要呈现聚集和随机交替分布为主,具体为 0—4 m、8—15 m、18—22 m 尺度上为聚集分布,其余为随机分布;倒木呈现随着尺度的增加由聚集分布向随机分布转变,10 m 尺度之前为聚集分布,之后为随机分布(图 5)。

2.3 群落 WD 的分布与地形的关联性

总体上 WD 分布在缓坡地形的个体居多,占总个体的 43.66%。各径级也是在缓坡地形中分布最多,各占

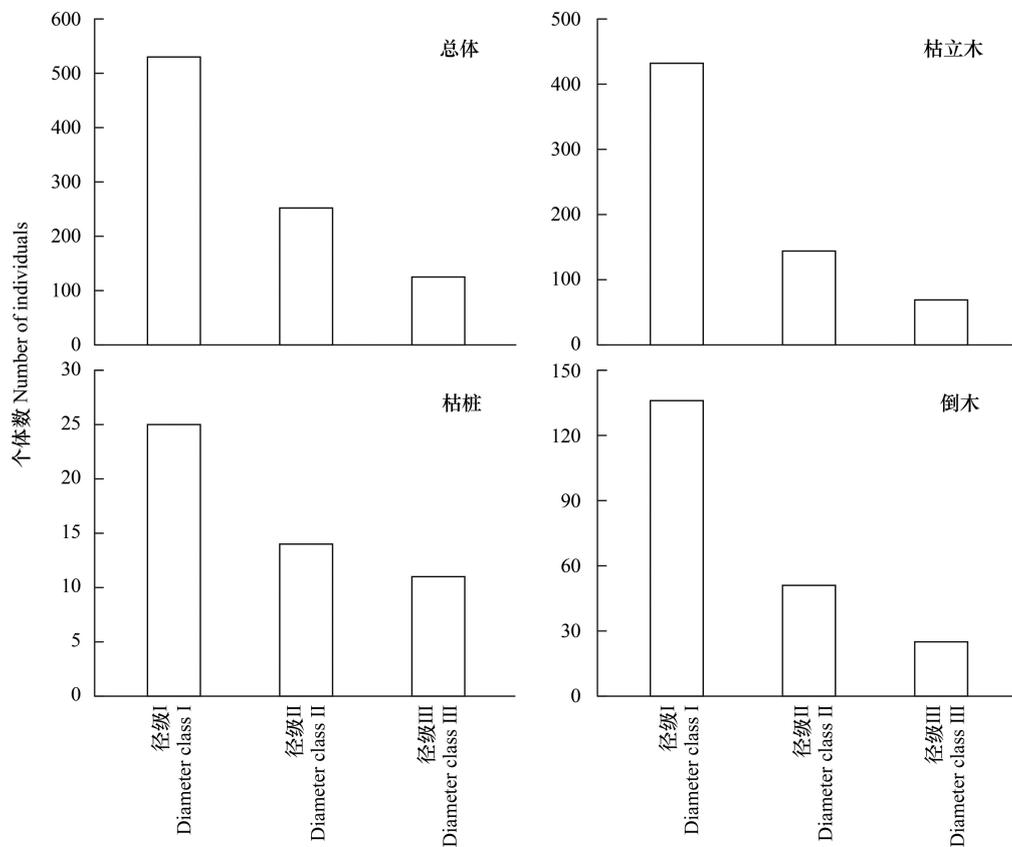


图 3 神农架南坡小叶青冈+曼青冈林 WD 径级结构

Fig.3 Diameter class structure of WD in *Cyclobalanopsis myrsinifolia*+*Cyclobalanopsis oxyodon* forest on the southern slope of Shennongjia
WD: 木质残体 Woody debris

比为:径级 I 占 45.28%,径级 II 占 44.05%,径级 III 占 36.00%。在沟谷地形中,径级 III 的分布占比相对较高,达到了 26.40%。在其他 2 种地形中,各径级之间的分布相差不大。各存在形式同样大多分布在缓坡地形中,各占比为:枯立木占 41.24%,枯桩占 44.00%,倒木占 50.94%。在山脊地形中,枯桩的分布相对占比较高,为 32.00%。在陡坡地形中,枯立木的分布相对占比较高,为 21.71%。沟谷地形中各存在形式占比差距不大(图 6)。

通过分析枯立木和枯桩 WD 个体数 ≥25 株的 9 种植物与地形的关联,发现在 4 种地形中,只有山脊和沟谷地形与物种之间存在显著关联性,缓坡和陡坡地形与物种之间基本无显著关联。具体而言,包果柯 (*Lithocarpus cleistocarpus*)、毛黄栌和锥栗与山脊地形呈显著负关联,与其他地形均无显著关联;化香树与山脊地形呈显著正关联,与其余地形无显著关联;小果润楠 (*Machilus microcarpa*) 与沟谷地形呈显著负关联,与其余地形无显著关联;冬青叶鼠刺、小叶青冈、曼青冈和球核茱萸与地形之间均无显著关联(表 2)。

表 2 神农架南坡小叶青冈+曼青冈林物种 WD 地形关联分析

Table 2 Topographic association of WD species in *Cyclobalanopsis myrsinifolia* + *Cyclobalanopsis oxyodon* forest on the southern slope of Shennongjia

物种名 Species	关联性 Association	山脊 Ridge	缓坡 Gentle slope	陡坡 Steep slope	沟谷 Valley
冬青叶鼠刺 <i>altea ilicifolia</i>	关联性	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	死亡占比/%	2.60	11.46	7.77	5.33
包果柯 <i>Lithocarpus cleistocarpus</i>	关联性	-	n.s.	n.s.	n.s.
	死亡占比/%	26.32	27.42	18.18	0
化香树 <i>Platycarya strobilacea</i>	关联性	+	n.s.	n.s.	n.s.
	死亡占比/%	36.36	17.86	17.65	27.27

续表

物种名 Species	关联性 Association	山脊 Ridge	缓坡 Gentle slope	陡坡 Steep slope	沟谷 Valley
小叶青冈 <i>Cyclobalanopsis myrsinifolia</i>	关联性	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	死亡占比/%	3.87	3.49	3.88	1.37
小果润楠 <i>Machilus microcarpa</i>	关联性	n.s.	n.s.	n.s.	-
	死亡占比/%	0	4.92	14.29	15.38
曼青冈 <i>Cyclobalanopsis oxyodon</i>	关联性	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	死亡占比/%	10.42	7.29	4.76	4.08
毛黄栌 <i>Cotinus coggygia</i> var. <i>pubescens</i>	关联性	-	n.s.	n.s.	n.s.
	死亡占比/%	66.67	56.63	36.76	41.30
球核荚蒾 <i>Viburnum propinquum</i>	关联性	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	死亡占比/%	12.14	14.73	10.90	17.98
锥栗 <i>Castanea henryi</i>	关联性	-	n.s.	n.s.	n.s.
	死亡占比/%	62.07	14.29	38.89	100

+表示显著正关联,-表示显著负关联,n.s.表示无显著关联

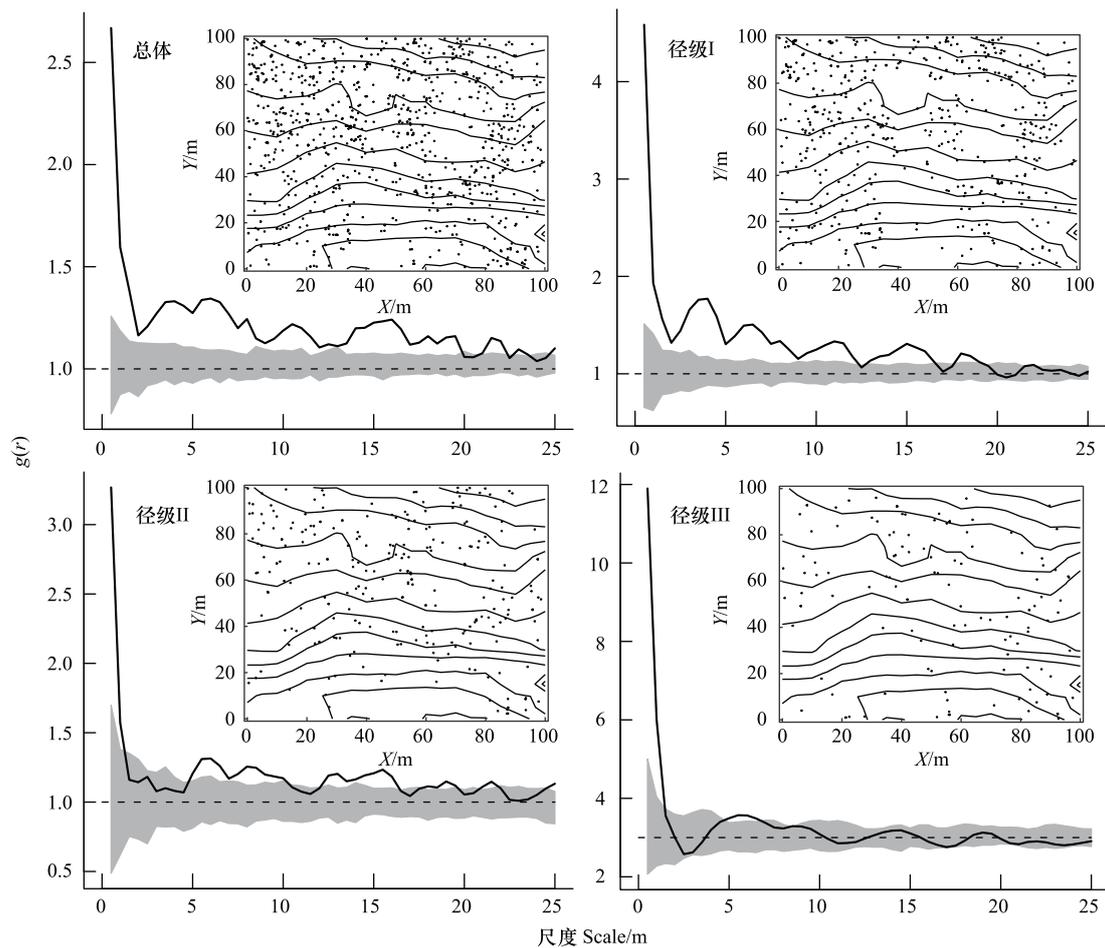


图 4 神农架南坡小叶青冈+曼青冈林各径级 WD 空间分布格局

Fig.4 Spatial distribution pattern of WD in different diameter classes in *Cyclobalanopsis myrsinifolia*+*Cyclobalanopsis oxyodon* forest on the southern slope of Shennongjia

大图:空间分布格局的判定; $g(r)$:单变量成对相关函数;黑色实线: $g(r)$ 函数观测值;黑色虚线: $g(r)$ 函数期望值;灰色区域:置信区间;小图:对应大图的空间分布观测值; X :东—西; Y :北—南;

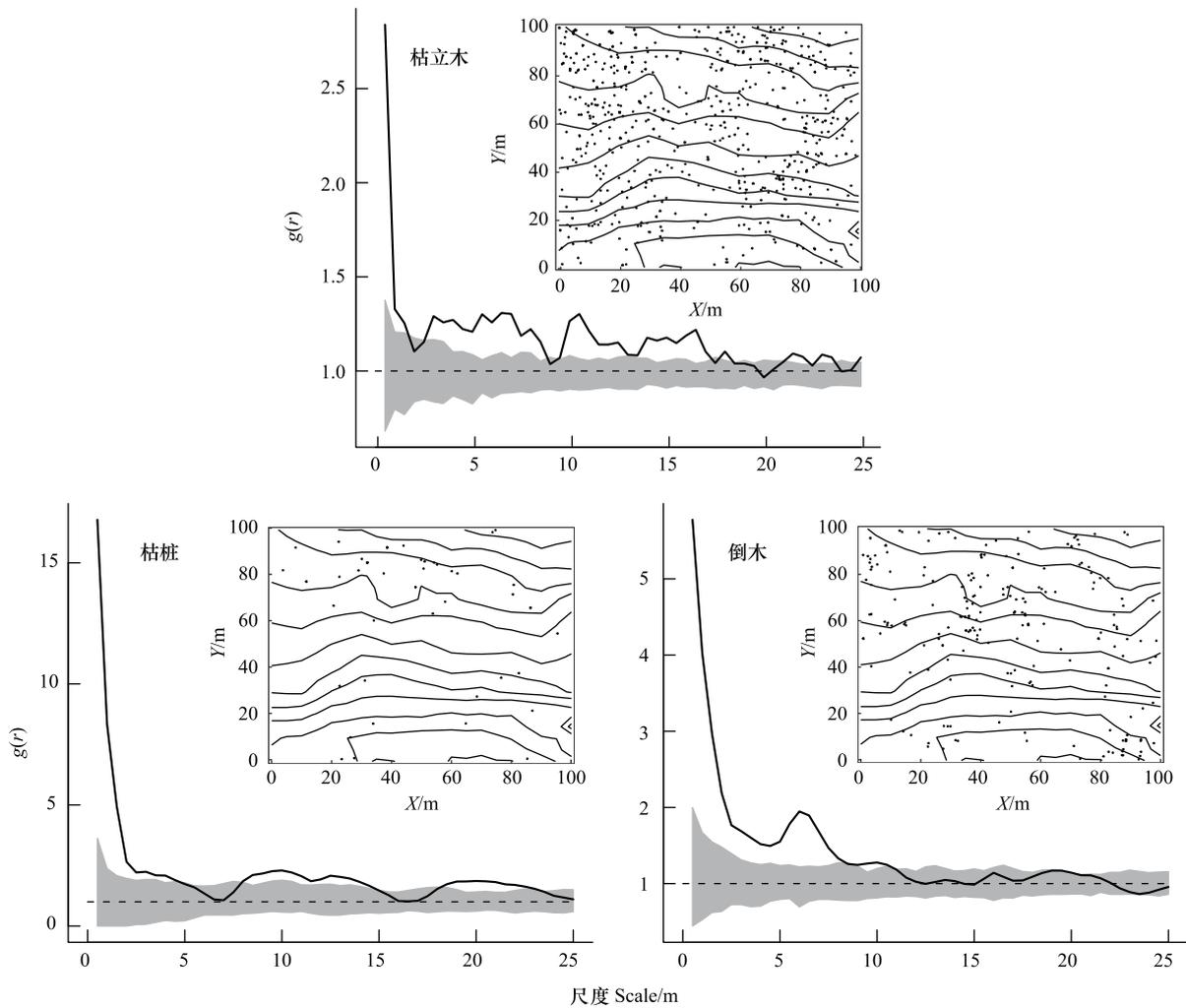


图 5 神农架南坡小叶青冈+曼青冈林各存在形式 WD 空间分布格局

Fig.5 Spatial distribution pattern of WD in different form in *Cyclobalanopsis myrsinifolia*+*Cyclobalanopsis oxyodon* forest on the southern slope of Shennongjia

3 讨论

3.1 群落 WD 的物种组成与径级结构

森林群落中 WD 的组成来源于活立木直接倾倒,或由部分枯立木的分解、凋落逐渐形成,与现存的活立木物种有直接的联系^[29]。卢志军等^[28]发现杜鹃花科、壳斗科和樟科在八大公山常绿落叶阔叶混交林中的枯立木最多,主要是由这 3 个科的活立木占优势决定的。鲁梦珍等^[30]发现樟科、大戟科和大风子科在喀斯特常绿阔叶林中为死亡个体数最多的 3 个科,同样这 3 个科的活体树木多度排名也靠前。本研究中,WD 的物种组成十分丰富,个体数最多的科、属,如壳斗科、黄栌属、青冈属等在活立木中的多度也占有很大的优势,但物种水平上毛黄栌的 WD 数量远高于作为建群种的小叶青冈,并且高于其活树的个体,死亡个体占比超过 50%,这可能与其生活史策略和演替驱动有关。毛黄栌属小乔木,根系发达、萌蘖性强,生命周期较短,具有喜光,耐寒、耐干旱、耐盐碱的特征,常生于半阳坡及阴坡,密集生长,自成群落,是一种先锋物种^[31]。一般而言,先锋物种在演替最初具有较高的存活率和快速的生长速度,但随着演替发展,先锋物种的数量逐渐减少,构成 WD 的大部分^[32]。因此,毛黄栌、化香树和锥栗等属于演替阶段中被逐渐淘汰的物种,导致其 WD 数量较多,具有较高的死亡个体占比,这也进一步支持了该群落处于演替中后期阶段的观点^[21]。

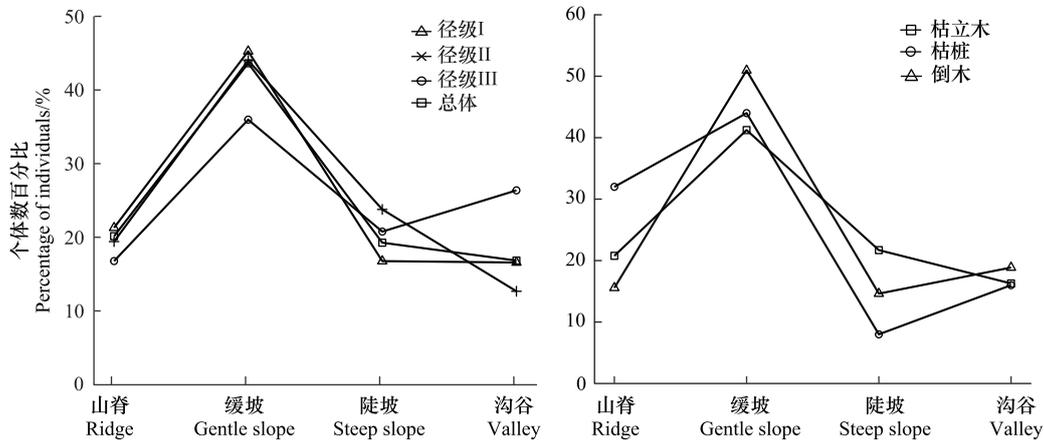


图 6 神农架南坡小叶青冈+曼青冈林 WD 在不同地形中的占比

Fig.6 Percentage of WD in different topographic in *Cyclobalanopsis myrsinifolia*+*Cyclobalanopsis oxyodon* forest on the southern slope of Shennongjia

群落总体和各存在形式 WD 的径级结构都呈倒“J”型,即小径级个体的 WD 数量高于中、大径级。通常情况下,小径级的个体由于体积较小,根系和林冠发育不够成熟,因此在对有限资源和空间的竞争中处于劣势地位,导致它们无法获得足够的养分、水分和阳光,从而影响其生长和发育导致大量死亡^[33]。大径级个体的死亡大多是因为自身生命周期到达极限造成的自然衰老死亡,而由于每棵树木的生命周期不同,同一时期内很少会出现大径级个体大量死亡的现象。因此在自然森林群落中,死亡个体的径级结构多为倒“J”型。这类结构也反映出群落处于相对稳定和成熟的演替阶段,没有受到过多的人为或自然灾害干扰。

3.2 群落 WD 的空间分布格局

空间分布格局反映了物种在环境中的相对位置关系,在一定程度上可以揭示物种之间或物种与环境之间的相互作用。WD 的空间分布格局与活树相似,也蕴含着复杂的生态学过程,主要受生物因素和非生物因素共同作用^[28]。本研究中,WD 空间分布格局表现为随着尺度的增大聚集程度降低,但径级 II 呈现聚集与随机交替分布,径级 III 则是大部分为随机分布格局。结合空间分布图可知,该群落的 WD 密度较高,在整个群落中都有着密集分布,因此在 0—20 m 尺度内呈现为聚集的空间分布格局。但由于受到尺度依赖性的影响,当尺度大于 20 m 后,物种的聚集程度会随着尺度的增加而降低^[34],因而会出现随机分布的空间格局。群落中的优势物种传播方式多以重力传播为主^[22],扩散限制导致大部分种子在母株附近生长发育,容易形成小径级活立木个体的聚集分布格局。随着自疏作用增强,导致小径级死亡个体(径级 I)的空间分布格局也是以聚集分布为主。径级 II 处于中径级,种内种间加大了对有限资源和空间的争夺,自疏和他疏导致死亡的个体不断增多,表现出聚集的分布倾向^[35]。但因该群落地形复杂,山脊、洼地和陡坡陡崖等小生境的存在增加了空间的异质性,使得聚集分布的空间格局并不稳定。因此,径级 II 的 WD 在整个尺度上受密度制约和生境过滤的综合作用,呈现出聚集和随机交替分布的空间格局。径级 III 属于大径级个体,死亡前经历了多次自疏和他疏等密度制约的影响,物种相互之间的空间距离相对较远。当死亡发生时,死亡的原因通常是衰老或者是生态系统中的演替淘汰等自然因素所导致^[36]。因此在空间上,死亡区域的分布呈现出较高的随机性,很少受到特定环境或竞争因素的局限,最终呈现随机分布的空间格局。

不同存在形式 WD 的空间分布格局结果中,枯立木的空间格局与总体和径级 I 类似,大部分都为聚集分布,枯立木径级结构主要以小径级为主,因此与上述径级 I 空间格局形成原因类似,主要是受到活立木自身种子扩散限制和种内种间竞争等的影响^[37]。枯桩出现先聚集后随机并交替分布的空间格局,一方面,聚集可能受到枯立木或倒木分布的影响,即一片区域中存在较多的枯立木死亡形成枯桩,导致聚集分布,从枯桩的空间分布图中也可以明显的看出枯桩聚集在死亡个体较多的缓坡地形中。另一方面,枯桩的组成还包括很多大径

级个体死亡后倒伏形成,自身的倒伏必然要经历很长的腐朽过程,这个过程中更多的是受生物因素和非生物因素的随机影响较大^[2]。如自然环境中风、雨等因素使得枯立木折断形成枯桩,一些小型动物的啃食也会加快枯立木的倒塌而留下枯桩。无论是自身的腐朽还是外界环境促进,或是共同作用交互的影响,这些因素具有较大的不确定性,使得枯桩形成聚集分布转向随机分布交替的空间格局。倒木的空间格局趋势同样与径级 I 类似,随着尺度的增加由聚集向随机分布转变,但不同之处在于聚集向随机转变的尺度变的更小了,径级 I 到 17 m 尺度才转为随机分布,倒木在 10 m 尺度就转为了随机分布。倒木通常是由于自然干扰(如风暴、病虫害、土壤不稳定)导致树木突然倒伏,其形成是即时性事件^[38],倒伏的位置不受种子扩散距离的限制,因此其分布受到环境干扰影响更多,且这种干扰通常在局部尺度上产生。此外,与上述枯桩类似,倒木的分布更容易受到植被密度和结构的影响,在植被稠密的区域倒木往往更密集,而在稀疏区域则可能更分散。因此,倒木的聚集分布只能局限在一定尺度内,并在较小尺度内就会转为随机分布的格局。

3.3 群落 WD 的分布与地形的关联性

在丘陵或山区的森林群落中,地形是影响同一气候区植被格局的关键因素之一,也是为植物群落提供栖息地多样性的重要环境梯度^[39-40]。植被的分布与地形紧密相关,地形塑造了不同尺度下的空间异质性,对光照、温度、水分、土壤养分等基本生态要素进行着再分配^[41],不仅对群落结构和物种的分布具有显著影响,也对 WD 的分布及其腐烂等级产生影响^[42]。因此进行死亡物种与地形的关联分析可以了解到物种在不同生境中的偏好性,以及地形因素对死亡物种分布的影响^[30]。本研究中,不同径级和不同存在形式 WD 的分布数量都是在缓坡地形中最多。一方面,缓坡地形正好处于山脊地形的下方,WD 中的倒木可能容易从山脊向下滚落至缓坡地形得到保留和积累,图 6 中枯桩在山脊地形中相较其他存在形式占比最多,倒木占比最少,并且倒木在缓坡地形中占比最多,反映了这一现象的可能性。另一方面,缓坡地形光照资源比较充足,植物的萌生能力比其他生境要强^[43],灌木物种也倾向于在此处地形中生长,从而会使得小径级的个体不断增多,形成更为密集的植被覆盖。活树在缓坡地形上的密集生长导致更频繁的竞争、密度制约和树木倒伏等生态过程,这些因素都会使得缓坡地形中形成更多的 WD。本研究发现,缓坡地形中径级 I 的 WD 个体比例要高于其他径级,径级 I 中同时包括灌木物种的大部分个体,也从侧面印证了这一观点。沟谷地形中径级 III 的 WD 个体比例要比其他径级高,主要与活树对沟谷生境的适应特点有关。沟谷拥有丰富的水分和土壤养分等资源,喜阴耐湿的物种偏好在此处生长。但是,沟谷的光照条件相对不足使得喜阳植物难以生存,土壤水分过多和透气性差也会抑制不耐水湿条件植物的生长^[44],在这种环境下,大径级植株更具竞争优势,下层植物获取光照等资源有限、个体数量相对较少。因此,沟谷地形中大径级树木的日渐衰老和死亡,导致大径级 WD 的积累。

物种在生境中的出现频率或丰度是度量其生境适应性的重要指标。如果某物种与某类生境呈现正相关或中性关系,说明该物种能够在该生境中找到适合的生存条件,并且能够长期维持在该生境中^[25]。基于此,物种的死亡个体与生境的关联性也能反映出物种是否适宜在某类生境中生存,只是与物种生前的关联结果相反。本研究中,先锋种化香树 WD 与山脊地形呈显著正关联,死亡占比率相较其他地形也是最高的,主要是化香树在森林演替的早期阶段能迅速发展并形成密集的种群^[21, 45],后随种间种内竞争加剧,其他物种入侵并形成复杂的群落结构,降低了化香树的生存优势,导致其个体大量死亡和种群衰退^[46]。随着群落演替的继续发展,小叶青冈、曼青冈等中生性物种因更能适应复杂的群落结构和阴蔽的生长条件逐渐成为优势种,群落向以中生性物种为主的顶极群落发展。包果柯、毛黄栌和锥栗的 WD 与山脊地形呈显著负关联,表明光照充足的山脊地形适宜这些喜阳耐旱的物种生长。但死亡占比率却都较高,原因与上述化香树类似,不同之处在于它们种群的衰退在各地形中都比较明显,相较之下山脊地形面积较小,死亡个体密度相对其他地形较低,因此呈现出负相关的结果。小果润楠与沟谷地形呈显著负关联,意味着在沟谷地形中小果润楠的死亡个体相对分散。小果润楠喜湿润、肥沃的土壤,沟谷地形相对湿润的环境和土壤中丰富的钠、磷、钾等养分^[47]为其提供了适宜的生存条件。冬青叶鼠刺、小叶青冈、曼青冈和球核荚蒾与任一类地形都没有显著关联,它们目前的死亡占比率也处于较低的水平,可能是因为它们具有较宽的生态位和较强的定殖能力与资源竞争能力^[21],使得它们

能够在不同地形中生存并成为群落的主要优势种,因此他们的 WD 在各类地形中分布都较为均匀。

4 结论

神农架南坡小叶青冈+曼青冈林 WD 物种组成丰富,径级结构呈倒“J”型,毛黄栌、化香树等阳性先锋物种正逐渐被淘汰,群落处于演替的中后期阶段。WD 的空间分布格局中各径级和各存在形式表现出不同的分布规律和影响机制。径级 I 个体主要受到活立木种子扩散限制和密度制约的影响,径级 II 个体是生境过滤和密度制约综合作用的结果,径级 III 则与个体自然衰老有较大关系。枯立木形成原因与径级 I 类似,枯桩和倒木则受环境影响较大,随机性较高。各径级和各存在形式 WD 主要分布在群落的缓坡地形中,表明了缓坡地形是群落中环境条件相对较好的区域,适宜大部分物种的繁殖生长。物种 WD 与地形关联结果显示出了不同物种对地形生境的偏好性和差异性,有助于深刻理解该群落物种潜在的分布过程和生存策略。

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] 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.
- [3] 曹彦, 游巍斌, 王方怡, 巫丽芸, 何东进. 森林生态系统粗木质残体碳储量研究进展. *生态学报*, 2021, 41(20): 7913-7927.
- [4] Kebli H, Brais S, Kernaghan G, Drouin P. Impact of harvesting intensity on wood-inhabiting fungi in boreal aspen forests of Eastern Canada. *Forest Ecology and Management*, 2012, 279: 45-54.
- [5] Sullivan T P, Sullivan D S, Klenner W. Fate of postharvest woody debris, mammal habitat, and alternative management of forest residues on clearcuts: a synthesis. *Forests*, 2021, 12(5): 551.
- [6] Gorgolewski A, Rudz P, Jones T, Basiliko N, Caspersen J. Assessing coarse woody debris nutrient dynamics in managed northern hardwood forests using a matrix transition model. *Ecosystems*, 2020, 23(3): 541-554.
- [7] Kim R H, Son Y, Lim J H, Lee I K, Seo K W, Koo J W, Noh N J, Ryu S R, Hong S K, Ihm B S. Coarse woody debris mass and nutrients in forest ecosystems of Korea. *Ecological Research*, 2006, 21(6): 819-827.
- [8] Russell M B, Fraver S, Aakala T, Gove J H, Woodall C W, D'Amato A W, Ducey M J. Quantifying carbon stores and decomposition in dead wood: A review. *Forest Ecology and Management*, 2015, 350: 107-128.
- [9] 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.
- [10] 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.
- [11] Gonzalez-Polo M, Fernández-Souto A, Austin A T. Coarse woody debris stimulates soil enzymatic activity and litter decomposition in an old-growth temperate forest of Patagonia, Argentina. *Ecosystems*, 2013, 16(6): 1025-1038.
- [12] Sverdrup-Thygesen A, Gustafsson L, Kouki J. Spatial and temporal scales relevant for conservation of dead-wood associated species: current status and perspectives. *Biodiversity and Conservation*, 2014, 23(3): 513-535.
- [13] Shen G C, He F L, Waagepetersen R, Sun I F, Hao Z Q, Chen Z S, Yu M J. Quantifying effects of habitat heterogeneity and other clustering processes on spatial distributions of tree species. *Ecology*, 2013, 94(11): 2436-2443.
- [14] Sommer B, Harrison P L, Beger M, Pandolfi J M. Trait-mediated environmental filtering drives assembly at biogeographic transition zones. *Ecology*, 2014, 95(4): 1000-1009.
- [15] Butterfield B J. Environmental filtering increases in intensity at both ends of climatic gradients, though driven by different factors, across woody vegetation types of the southwest USA. *Oikos*, 2015, 124(10): 1374-1382.
- [16] 王科, 戚玉娇. 茂兰喀斯特常绿阔叶混交林粗木质残体数量特征及与地形的关系. *生态科学*, 2020, 39(6): 16-24.
- [17] 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.
- [18] 谢宗强, 申国珍, 周友兵, 樊大勇, 徐文婷, 高贤明, 杜彦君, 熊高明, 赵常明, 祝燕, 赖江山. 神农架世界自然遗产地的全球突出普遍价值及其保护. *生物多样性*, 2017, 25(5): 490-497.
- [19] 马明哲, 申国珍, 熊高明, 赵常明, 徐文婷, 周友兵, 谢宗强. 神农架自然遗产地植被垂直带谱的特点和代表性. *植物生态学报*, 2017, 41(11): 1127-1139.
- [20] 乔秀娟, 姜庆虎, 徐耀粘, 李伟, 江明喜. 湖北自然植被概况: 植被研究历史、分布格局及其群落类型. *中国科学: 生命科学*, 2021, 51

- (3): 254-263.
- [21] 陈聪琳, 赵常明, 刘明伟, 徐凯, 徐文婷, 熊高明, 葛结林, 邓滢, 申国珍, 谢宗强. 神农架南坡小叶青冈+曼青冈常绿阔叶林主要木本植物生态位与种间联结. *生态学报*, 2024, 44(11): 4889-4903.
- [22] 刘明伟, 赵常明, 陈聪琳, 徐凯, 徐文婷, 熊高明, 谢宗强. 神农架小叶青冈种群的空间分布格局及种内种间空间关联. *应用生态学报*, 2024, 35(4): 1033-1043.
- [23] 舒化伟, 邓少兵, 朱远军, 申国珍, 谭小丹, 别兆荣, 甘良喜, 李冰冰, 李军堂, 徐文婷. 万朝山自然保护区的自然遗产价值及其保护. *国土与自然资源研究*, 2020(5): 83-86.
- [24] Wiegand T, Moloney K A. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 2004, 104(2): 209-229.
- [25] Harms K E, Condit R, Hubbell S P, Foster R B. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of ecology*, 2001, 89(6): 947-959.
- [26] Valencia R, Foster R B, Villa G, Condit R, Svenning J C, Hernández C, Romoleroux K, Losos E, Magård E, Balslev H. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology*, 2004, 92(2): 214-229.
- [27] De' Ath G. Multivariate regression trees: a new technique for modeling species-environment relationships. *Ecology*, 2002, 83(4): 1105.
- [28] 卢志军, 刘福玲, 吴浩, 江明喜. 八大公山常绿落叶阔叶混交林枯立木物种组成、大小级与分布格局. *生物多样性*, 2015, 23(2): 167-173.
- [29] 李杰, 李远发, 韦丽婷, 刘通. 南盘江流域次生林中枯倒木的数量和结构特征. *生态学杂志*, 2024, 43(7): 2055-2065.
- [30] 鲁梦珍, 曾馥平, 宋同清, 彭晚霞, 张浩, 苏樑, 刘坤平, 谭卫宁, 杜虎. 喀斯特常绿落叶阔叶林死亡个体空间分布格局及生境关联. *生物多样性*, 2022, 30(4): 36-44.
- [31] 肖宋高, 张卓文, 刘琪. 宜昌夷陵区立地条件对毛黄栌生长的影响. *西南林学院学报*, 2009, 29(3): 31-34.
- [32] 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.
- [33] 涂洪润, 李娇凤, 刘润红, 梁士楚, 兰泽南, 章欣仪, 康馨丹, 姜勇. 桂林岩溶石山櫟木种群空间格局及其关联性. *应用生态学报*, 2019, 30(8): 2621-2630.
- [34] 王明慧, 陈昭铨, 李帅锋, 黄小波, 郎学东, 胡子涵, 尚瑞广, 刘万德. 云南普洱季风常绿阔叶林不同种子扩散方式的优势种空间点格局分析. *生物多样性*, 2023, 31(9): 86-95.
- [35] Gray L, He F L. Spatial point-pattern analysis for detecting density-dependent competition in a boreal chronosequence of Alberta. *Forest Ecology and Management*, 2009, 259(1): 98-106.
- [36] 陈科屹, 张会儒, 张博, 何友均. 云冷杉天然次生林死木分布格局及空间关联性. *应用生态学报*, 2021, 32(8): 2745-2754.
- [37] 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.
- [38] Lin Y, Hulting M L, Augspurger C K. Causes of spatial patterns of dead trees in forest fragments in Illinois. *Plant Ecology*, 2004, 170: 15-27.
- [39] Hara M, Hirata K, Fujihara M, Oono K. Vegetation structure in relation to micro-landform in an evergreen broad-leaved forest on Amami Ohshima Island, south-west Japan. *Ecological Research*, 1996, 11(3): 325-337.
- [40] Diao Y F, Zhang S, Liu Y L, Jin G Z, Tian S Y, Liu Y K. Effects of topography on radial growth of tree species with different mycorrhizal types. *Forests*, 2023, 14(3): 546.
- [41] 杨永川, 达良俊. 丘陵地区地形梯度上植被格局的分异研究概述. *植物生态学报*, 2006, 30(3): 504-513.
- [42] 刘妍妍, 金光泽. 地形对小兴安岭阔叶红松(*Pinus koraiensis*)林粗木质残体分布的影响. *生态学报*, 2009, 29(3): 1398-1407.
- [43] 郭屹立, 王斌, 向悟生, 丁涛, 陆树华, 文淑均, 皇甫昭, 李冬兴, 李先琨. 弄岗北热带喀斯特季节性雨林 15hm² 样地木本植物萌生特征. *生态学杂志*, 2015, 34(4): 955-961.
- [44] 王艳红, 李帅锋, 郎学东, 黄小波, 刘万德, 徐崇华, 苏建荣. 地形异质性对云南普洱季风常绿阔叶林物种多样性的影响. *植物生态学报*, 2020, 44(10): 1015-1027.
- [45] 马芳, 王顺忠, 冯金朝, 桑卫国. 北京东灵山优势种群树木死亡对空间格局与生境的影响. *生态学报*, 2018, 38(21): 7669-7678.
- [46] 马芳, 王顺忠, 冯金朝, 桑卫国. 北京东灵山暖温带落叶阔叶林枯立木与活立木空间分布格局. *生态学报*, 2018, 38(16): 5717-5725.
- [47] 王家鸣, 许涵, 李意德, 林明献, 周璋, 骆土寿, 陈德祥. 地形异质性对尖峰岭热带山地雨林木本植物群落结构及多样性的影响. *林业科学*, 2018, 54(1): 1-11.