DOI: 10.5846/stxb201710251906
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.
Ma F,Wang S Z,Feng J C,Sang W G.The study of the effect of tree death on spatial pattern and habitat associations in dominant populations of Dongling Mountains in Beijing.Acta Ecologica Sinica,2018,38(21):7669-7678.

北京东灵山优势种群树木死亡对空间格局与生境的影响

马 芳[1],王顺忠[2],冯金朝[1],桑卫国[1,2,*]
1 中央民族大学生命与环境科学学院,北京 100081
2 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

摘要: 森林群落动态及其与环境因子关系研究一直是生态学的重要研究内容之一,树木死亡是森林群落动态的重要环节,环境因子是树木死亡的重要影响因素,因此,开展对树木死亡及其与环境相关性研究对分析森林群落动态至关重要。以东灵山暖温带落叶阔叶次生林 20 hm^2动态监测样地为研究对象,对样地优势种群树木死亡前后(死亡前:活立木;死亡后,枯立木、倒木)种群数量特征、空间分布及生境相关性的变化关系进行研究,运用点格局、物种-生境相关性分析等方法对数据进行分析。结果:(1)树木死亡前,多度排序为辽东栎>黑桦>山杨>华北落叶松;树木死亡后,多度排序为山杨>黑桦>辽东栎>华北落叶松;树木死亡前后,随取样尺度增大,分布模式均由聚集向随机过渡。(2)种群与生境关联性分析表明:山杨、黑桦、华北落叶松活立木随机分布,辽东栎聚集于缓坡;山杨、辽东栎枯立木缓坡分布较多,黑桦随机,华北落叶松集中于山脊;山杨、黑桦倒木陡坡较多,辽东栎集中于山脊。(3)不同种群死亡前后的空间格局有明显的尺度依赖性,同时与物种自身生物学特性、密度制约、生境过滤的过程相关。

关键词: 群落动态;多元回归;数量特征;生境异质性

The study of the effect of tree death on spatial pattern and habitat associations in dominant populations of Dongling Mountains in Beijing

MA Fang[1],WANG Shunzhong[2],FENG Jinchao[1],SANG Weiguo[1,2,*]
1 *College of Life and Environmental Sciences, Minzu University of China, Beijing* 100081,*China*
2 *State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change,Institute of Botany,Chinese Academy of Sciences,Beijing* 100093,*China*

Abstract: Research on forest community dynamics and its correlation with environmental factors have been one of the important topics in ecology. Tree death is a vital aspect of forest community dynamics. Environmental factors play significant roles in tree death; therefore, the correlation between wood death and environmental factors for analysis of forest trends need to be studied. The research was performed in a 20 hm^2 warm temperate secondary deciduous broadleaved mixed forest dynamics plot to investigate the population quantity characteristic, spatial distribution, and the relationship of the habitat, before and after tree death (before the death: living tree stand; after death: dead tree stand and log). The data were analyzed using point pattern, species-habitat correlation. The results were as follows: (1) Before the death, *Quercus mongolica*>*Betula dahurica*>*Populus davidiana*>*Larix principis-rupprechtii*. After the death, the order was *P. davidiana*> *B. dahurica*> *Q. mongolica* > *L. principis-rupprechtii*. Before and after the death, the distribution pattern changed from aggregation to random with the increase in sampling scale. (2) The association analysis of populations and habitats showed

基金项目: 国家自然科学基金(31570630)
收稿日期: 2017-10-25; **修订日期:** 2018-08-25
* **通讯作者** Corresponding author.E-mail: swg@muc.edu.cn

?1994-2018 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

that the living standing trees of *P. davidiana*, *B. dahurica*, *L. principis-rupprechtii* were randomly distributed, *Q. mongolica* were clustered on gentle slopes, there was a higher distribution of *P. davidiana* and *Q. mongolica* saplings on the gentle slopes, that of *B. dahurica* was random, and *L. principis-rupprechtii* was concentrated on the ridges. There were many steep slopes of fallen *P. davidiana*, and *B. dahurica*, and *Q. mongolica* that were concentrated on the ridge. (3) The spatial pattern of different populations before and after death, appeared to be obvious scale dependence, and were related to the biological characteristics of the species, density constraints, and the process of habitat filtration.

Key Words: community dynamics; multivariate regression; quantity characteristic; habitat heterogeneity

种群空间分布格局是种群自身特性与物种在有限空间里共存的体现,是多种生态过程共同作用的结果,在一定程度上反映了物种的资源利用方式、种内种间关系以及物种与环境的相互作用[1-2]。随着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会发生一定变化[3]。树木死亡是森林群落动态的重要环节,会发生在个体发育的不同阶段,是森林生态系统能量流动和物质循环的关键环节[4],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[5-6],并在群落更新及演替过程中发挥着重要作用。造成树木死亡而形成枯立木、倒木的原因有多种,例如生境过滤、生物竞争、生理死亡、自然灾害、病害虫害、动物取食、随机事件等[7-8]。森林中树木死亡而形成枯立木、倒木,将会缓和生物之间的竞争关系,改变森林中光资源的格局,其所占领的光资源将得到释放并形成林隙或林窗,使区域内的喜光性树种及草本植物迅速萌发生长,从而对群落组成和结构产生影响,此外其所形成的腐殖质将带来丰富的养分元素,从而进一步影响周围植物群落生长[4]。

树木的死亡直接影响了种群的数量特征,且不同的死亡原因使物种的空间格局和种间相关性发生不同的变化。活立木和枯立木、倒木数量特征、分布格局及其相互关系是种群和群落与环境长期相互作用的结果,是种群结构、群落结构合理性的体现,也是群落动态与稳定性的标志,此外,其分布格局直接表达各种维持机制在森林群落中的相互作用[9],是研究群落结构、种群间相互作用以及种群与环境关系的重要手段[10]。

生境—物种多度关系—分布一直是生态学研究研究的核心内容之一。生态位理论认为群落结构服从环境异质性以及物种之间的相互作用,每个树种适合各自特定的生态位从而避开竞争排斥[11]。因而,在生态位主导的植物群落中,不同树种会进化至适应各自特定的环境从而表现出一定的生境相关性[12-13]。因此,开展种群生境相关分析是对空间分布格局分析的进一步深化,主要目的是了解生境因素对种群空间分布的影响。

本研究以东灵山暖温带落叶阔叶次生林 20 hm^2 动态监测样地为研究对象,对树木死亡前后种群数量特征、空间分布和生境相关性的变化及死树和活树的关系进行研究。运用点格局分析、物种-生境相关性分析等方法对数据进行分析,试图回答以下问题:(1)在树木死亡前后,不同物种的空间格局有何变化?(2)树木死亡前后生境相关性及其变化?希望通过对以上问题的研究深入探讨死亡对群落动态变化的影响,并希望为进一步揭示树木的死亡机制提供更多理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

东灵山地处暖温带落叶阔叶林区,该地区植被具有明显的暖温带落叶阔叶林区域北部亚带植被特色,群落结构相对复杂,是中国暖温带地区开展研究工作较早较多的地点之一。东灵山 20 hm^2 暖温带落叶阔叶次生林动态监测样地(以下简称东灵山样地,缩写 DLS)位于北京市小龙门森林公园保护区中心地带(115°26′E,40°00′N),属暖温带大陆性季风气候,四季分明,年平均气温 4.8℃,最热月(7 月)平均温度 18.3℃,最冷月(1 月)平均温度-10.1℃。全年无霜期约为 195 d。年日照 2600 h。年降水量为 500—650 mm,6—8 月的降水量约占全年降水量的 78%。样地土壤以山地棕壤为主。植被为典型的暖温带落叶阔叶次生林,群落发育良

?1994-2018 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

好[14]。乔木树种主要以辽东栎 *Quercus mongolica*、黑桦 *Betula dahurica*、色木槭 *Acer mono*、山杨 *Populus davidiana*、白桦 *Betula platyphylla* 为主,伴生有大叶白蜡 *Fraxinus rhynchophylla*、胡桃楸 *Juglans mandshurica*、北京花楸 *Sorbus discolor*、蒙椴 *Tilia mongolica*、大果榆 *Ulmus macrocarpa Hance* 等。灌木群落主要有毛叶丁香 *Syringa pubescens*、六道木 *Abelia biflora*、毛榛 *Corylus mandshurica*、小花溲疏 *Deutzia parviflora*、照山白 *Rhododendron micranthum* 等[15]。

1.2　野外调查

2010 年,将 20 hm^2 样地划分为 500 个 20 m×20 m 的单元格,以单元格为基本调查单位,以东北角为样地的起点,西北角为终点,对样地内所有胸径(DBH≥1 cm 的活立木挂牌标记,并记录种名、胸径和坐标。2016 年,以第一次全面调查数据为基础,对样地内所有胸径≥1 cm、高度≥130 cm 的枯立木、倒木进行调查,记录树种,测量胸高直径,记录坐标,辨认腐烂等级。

本研究将山杨、黑桦、辽东栎定为优势种,其他为伴生种,此外,加上样地内唯一的针叶树种华北落叶松 *Larix principis-rupprechtii*(人工种植),作为 4 个种群研究活立木、枯立木、倒木群体分布格局、影响因素及发生机制,其中,活立木代表树木死亡前,枯立木与倒木代表树木死亡后。

1.3　数据分析

物种-生境相关性分析的过程中选取了坡度、凸度和海拔 3 个主要地形因子,用 R 语言中的 mvpart 包(R Development Core Team, 2017)及多元回归树(Multivariate RegressionTree, MRT)[16]的方法,用物种组成和环境参数分别进行多元回归分析,将东灵山样地分为 4 种生境类型: 山脊、陡坡、缓坡和沟谷(图 1、图 2、图 3),4 类生境中沟谷的面积最大,其次为缓坡,陡坡和山脊的面积较小,各类生境的具体参数见图 2。运用 Torus-translation 方法检验物种与生境的相关性,基本原理是: 计算出一个物种在每个生境中的真实分布在随机分布条件下的概率,通过概率确定一个物种是否与某一类生境显著相关[17],这种方法能够排除生境和物种分布的空间自相关,从而使检验更加敏感[18]。运用 Torus 转换对树种的实际相对密度与树种在生境中随机分布的期望相对密度进行比较,从而得到研究样地中相对密度的期望值,如果实际值大于期望值的 97.5%或小于它的 2.5%,则认为物种分布与该类生境存在正关联或负关联,两种情况均不符合,则认为不存在生境关联(随机分布)($\alpha=0.05$,双尾检验)[8,18]。

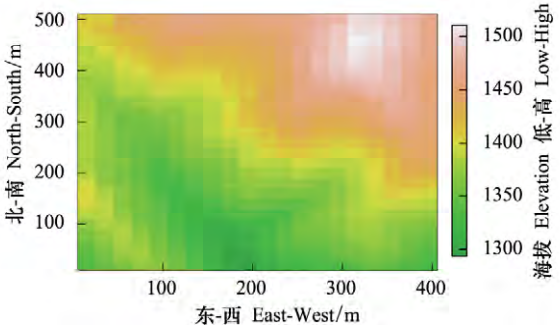


图 1　东灵山 20 hm^2 落叶阔叶林样地海拔分布图

Fig.1　Maps of elevation at the 20 hm^2 plot in Dongling Mountains

采用关联函数 g(r) 分析树木在不同尺度上的分布格局。其中双关联函数 $g(r)$ 一般由 Ripley's K 函数推演而来[19-21],Ripley's $K(r)$ 函数是研究以样方内任意点为圆心、r 为半径的圆内植物个体数的函数,由 Ripley's K 函数衍生的 $g(r)$ 函数是基于对所有定位的成对个体之间距离的格局分析,是距离依赖关联性函数。g 函数通过 R 语言(R Development Core Team, 2017)中的 spatstat 包实现(r 取值 0—50 m)。当 $g(r)>1$ 时,表示聚集分布; 当 $g(r)<1$ 时,则表示规则分布; 若 $g(r)=1$ 则表示随机分布。

$$K(r)=\frac{A}{n^2}\sum_{i=1}^{n}\sum_{j=1}^{n}\frac{I_r(U_{ij})}{W_{ij}}(i\neq j) \tag{1}$$

$$g(r)=\frac{1}{2\pi r}\frac{dK(r)}{d(r)} \tag{2}$$

式中,A 为样地面积,n 为样地中个体总数。u_{ij} 为 i 和 j 两点之间的距离,当个体 i 和 j 的距离 $u\leqslant r$ 时,$I_r(u)$ 为 1,反之则为 0; W_{ij} 为以 i 为圆心 d_{ij} 为半径的圆面积(周长)在面积 A 中所占比例。

?1994-2018 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

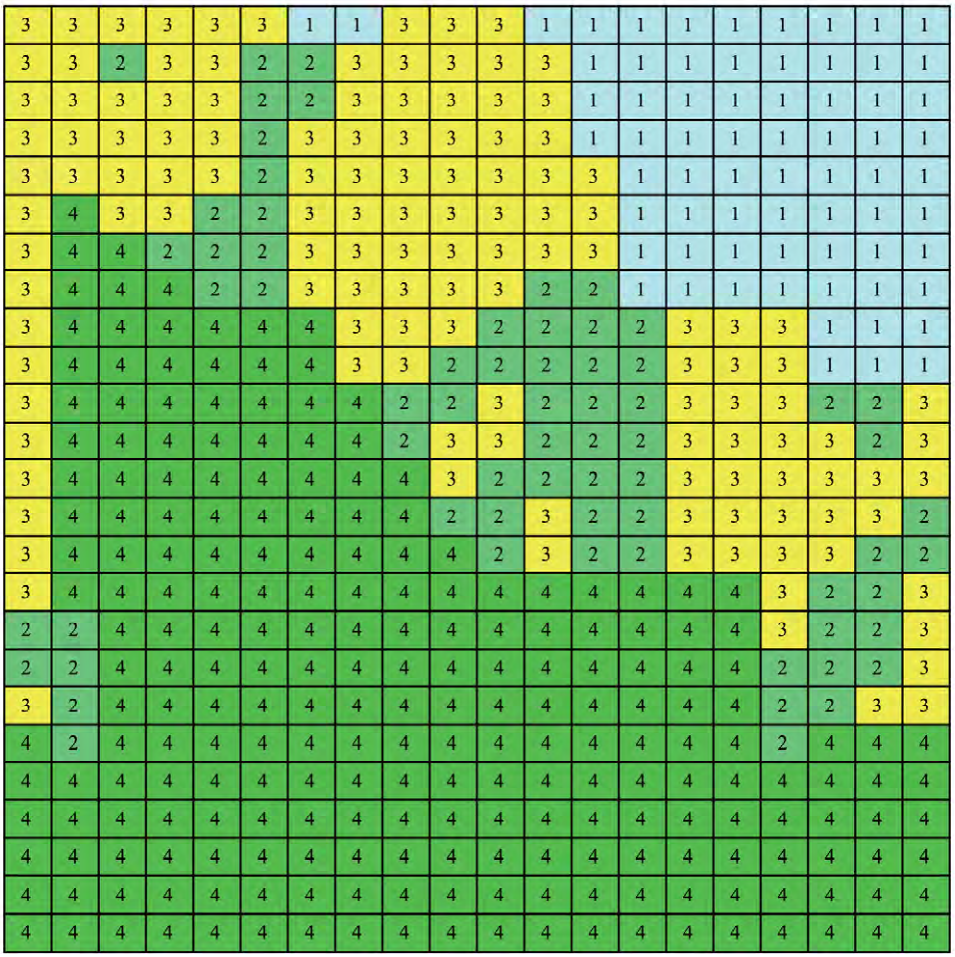


图 2 东灵山 20hm² 落叶阔叶林样地 4 类地形生境分类图

Fig.2 The 20hm² plot in Dongling Mountains divided into four habitat types

不同颜色的方块及数字代表不同的生境类别: 1: 山脊; 2: 陡坡; 3: 缓坡; 4: 沟谷

2 结果

2.1 树木死亡前后种群分布格局

东灵山样地植被为典型的暖温带落叶阔叶次生林，群落发育良好，乔木可高达 20 m，垂直结构复杂，物种多样性丰富。乔木层出现辽东栎、黑桦、色木槭、山杨、白桦、大叶白蜡、胡桃楸、北京花楸、蒙椴、榆树 *Ulmus pumila*、大果榆、糠椴 *Tilia mandshurica* 等种群，且以上种群在样地中重要值均大于 1[15]。结合样地资料，选择山杨、黑桦、辽东栎及唯一针叶树种华北落叶松种群作为对象进行格局等研究。样地中 4 个种群个体分布点图(图 4)，树木的个体间距离坐标值均为实测距离。活立木多度，辽东栎>黑桦>山杨>华北落叶松。枯立木、倒木，多度排序均为山杨>黑桦>辽东栎>华北落叶松。倒木中，华北落叶松多度为 0，可能是因为(1) 华北落叶松在样地内密度小，只在样地东北角占一小部分(2) 华北落叶松为后期人工补栽，合理栽培区域及尺度的选择，使其免于生境过滤和密度制约效应(3) 年龄未达上限。由图 4 可以看出，种群的空间分布格局与尺度密切相关，随着尺度的增大，种群的分布由聚集转为随

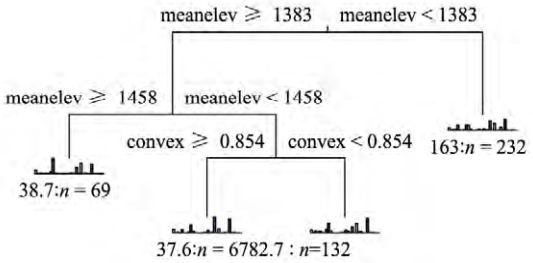


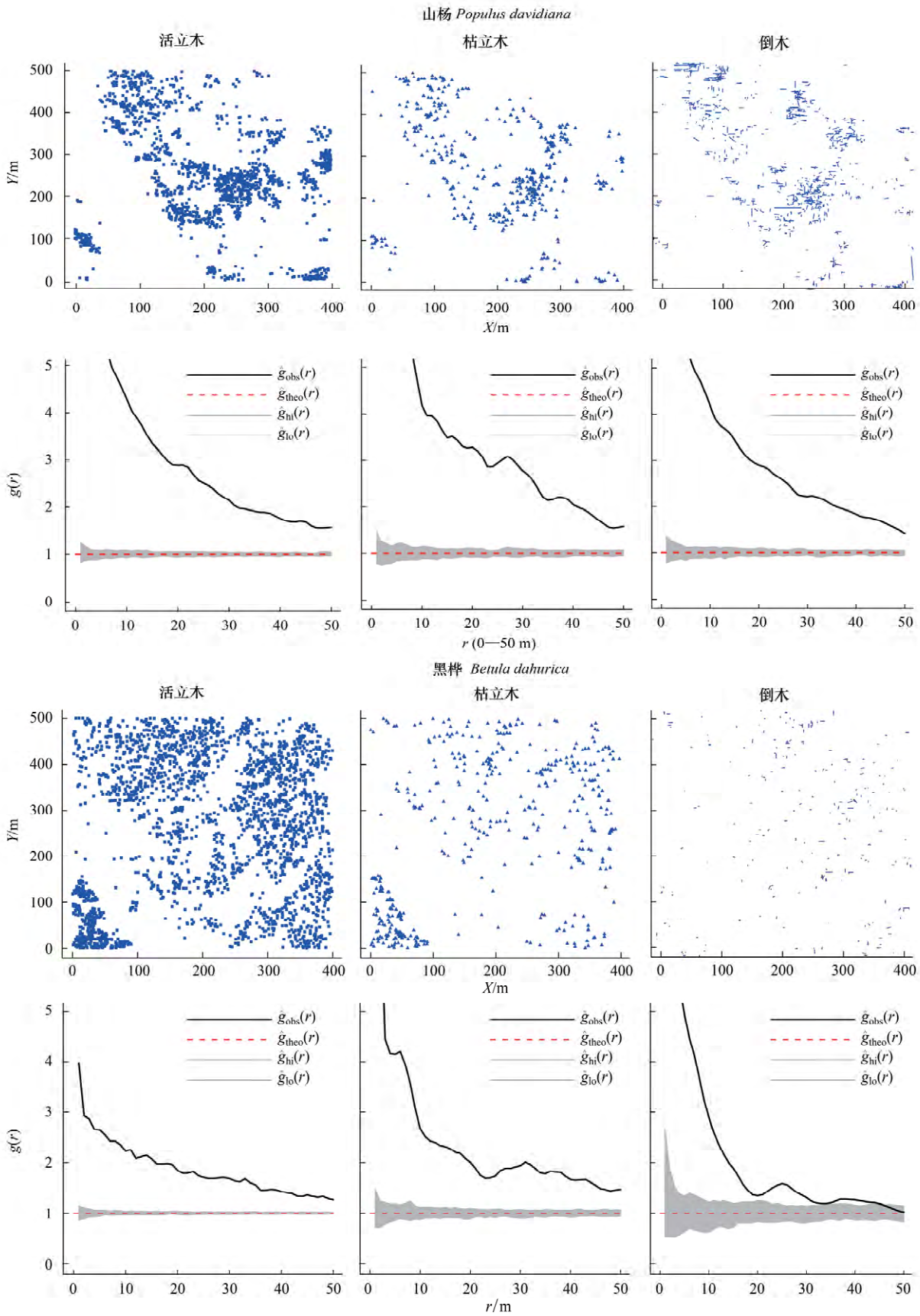
图 3 东灵山 20 hm²落叶阔叶次生林样地生境分类多元回归树

Fig.3 Multivariate regression tree for habitat categorization in the 20 hm² secondary deciduous broadleaved forest in Dongling Mountains

Meanelev，海拔; Convexity，凹凸度; *n*，样方数

?1994-2018 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

机。不同活立木、枯立木和倒木种群多度各异,但随着取样尺度的增加,均由聚集分布过渡为随机分布。经点格局分布验证,黑桦种群倒木在 30 m 尺度随机分布,其他种群均为聚集分布。



?1994-2018 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

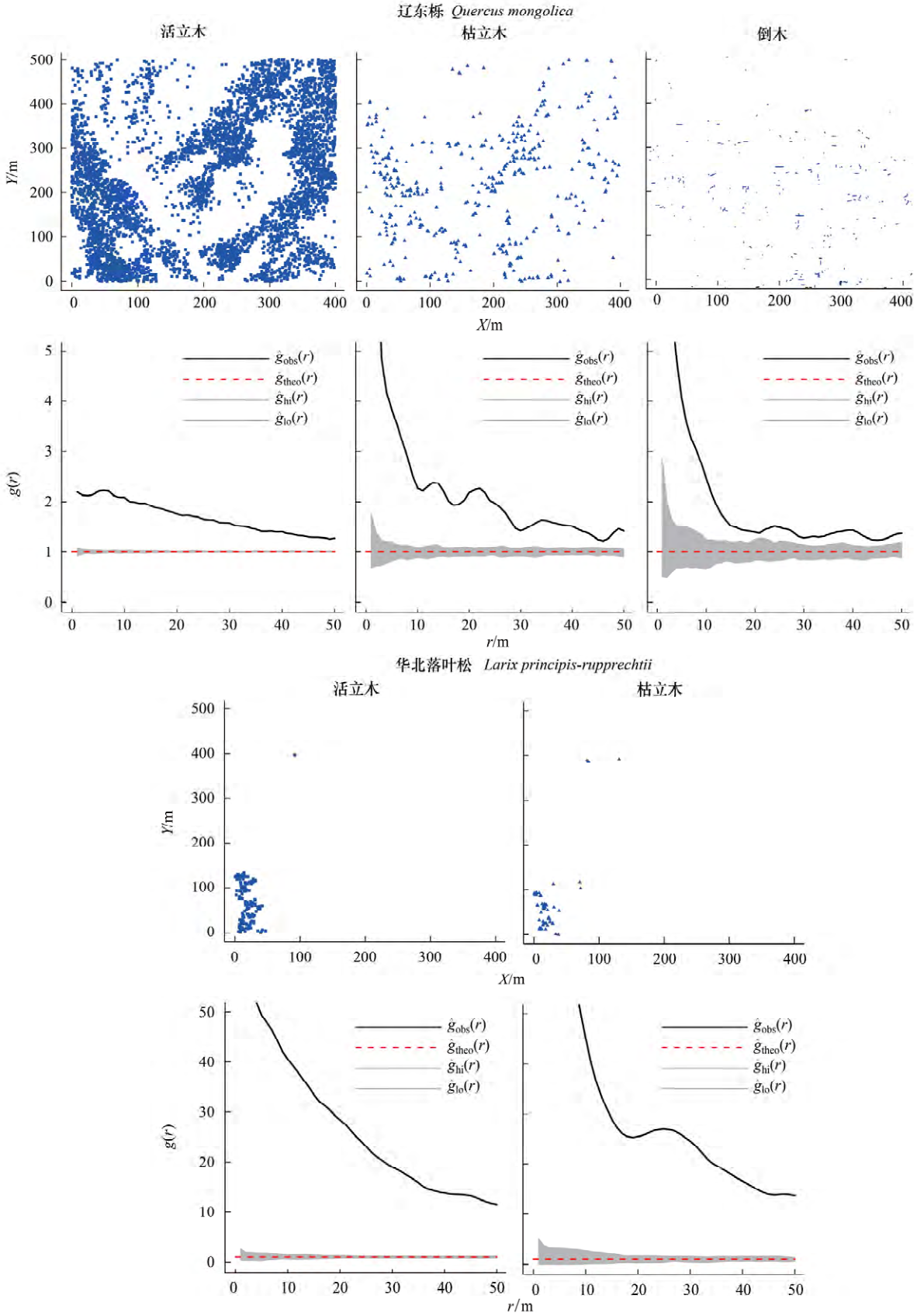


图 4 样地优势种群点格局分析

Fig.4 Point pattern analysis of dominant species in the plot

?1994-2018 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

2.2　树木死亡前后种群生境关联

种群的分布格局是由种群本身的生物学特性及周边生境条件共同作用决定的,是对种群中个体的空间配置的定量描述。不同种群的分布格局随尺度变化而有所不同,这与生境异质性密切相关,此外,还受研究尺度条件约束限制。

山杨生境关联性分析表明,活立木: 随机分布; 枯立木: 与缓坡显著正相关,表示缓坡分布较多,其他生境随机分布; 倒木分布与陡坡正相关,山脊负相关,即倒木陡坡较多,山脊较少。黑桦生境关联性分析表明,活立木、枯立木: 随机分布; 倒木: 与沟谷、陡坡正关联,缓坡、山脊负关联,表明倒木在沟谷、陡坡分布较多,缓坡、山脊分布较少。辽东栎生境关联性分析表明: 活立木、枯立木: 缓坡较多,陡坡较少; 倒木, 沟谷、陡坡较少,山脊较多,缓坡随机分布。华北落叶松生境关联性分析表明: 活立木: 随机分布; 枯立木,与陡坡负关联,山脊正关联; 倒木,样地中未曾发现其倒木分布,不进行生境关联性分析。上述分布出现的原因可能与种群的生境偏好及对生境异质性的适应相关(表 1)。

表 1　树木死亡前后生境关联分析

Table 1　Analyse habitat associations of before or after tree death in the plot

	物种 Species	生境 Habitat	*P*	关联类型 Association type
活立木	山杨 *Populus davidiana*	沟谷	0.0535	随机分布
Live standing tree		缓坡	0.8295	随机分布
		陡坡	0.8875	随机分布
		山脊	0.3105	随机分布
	黑桦 *Betula dahurica*	沟谷	0.8225	随机分布
		缓坡	0.326	随机分布
		陡坡	0.722	随机分布
		山脊	0.25	随机分布
	辽东栎 *Quercus mongolica*	沟谷	0.8575	随机分布
		缓坡	0.993	显著正关联
		陡坡	0.0005	显著负关联
		山脊	0.513	随机分布
	华北落叶松	沟谷	0.376	随机分布
	Larix principis-rupprechtii	缓坡	0.2975	随机分布
		陡坡	0.212	随机分布
		山脊	0.939	随机分布
枯立木 Snag	山杨 *Populus davidiana*	沟谷	0.0585	随机分布
		缓坡	0.97	显著正关联
		陡坡	0.7795	随机分布
		山脊	0.1235	随机分布
	黑桦 *Betula dahurica*	沟谷	0.9355	随机分布
		缓坡	0.203	随机分布
		陡坡	0.67	随机分布
		山脊	0.2465	随机分布
	辽东栎 *Quercus mongolica*	沟谷	0.12	随机分布
		缓坡	1	显著正关联
		陡坡	0.0005	显著负关联
		山脊	0.856	随机分布
	华北落叶松	沟谷	0.248	随机分布
	Larix principis-rupprechtii	缓坡	0.399	随机分布
		陡坡	0.039	显著负关联
		山脊	0.985	显著正关联

?1994-2018 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

续表

	物种 Species	生境 Habitat	*P*	关联类型 Association type
倒木 Log	山杨 *Populus davidiana*	沟谷	0.1095	随机分布
		缓坡	0.936	随机分布
		陡坡	0.998	显著正关联
		山脊	0.005	显著负关联
	黑桦 *Betula dahurica*	沟谷	0.964	显著正关联
		缓坡	0.003	显著负关联
		陡坡	0.9945	显著正关联
		山脊	0.038	显著负关联
	辽东栎 *Quercus mongolica*	沟谷	0.0015	显著负关联
		缓坡	0.287	随机分布
		陡坡	0.008	显著负关联
		山脊	0.998	显著正关联

3 讨论

东灵山样地植被为典型的暖温带落叶阔叶次生林，乔木层的山杨、黑桦、辽东栎种群均为暖温带代表树种，唯一针叶树种华北落叶松也可反应松属树种在暖温带的适应性。

多度反映了物种占用资源并对资源进行分配的能力，不同的群落具有不同的多度组成，研究物种多度关系对理解群落的结构组成具有重要意义[22]。东灵山样地群落密度较大，活立木多度，辽东栎>黑桦>山杨>华北落叶松，而枯立木、倒木，多度排序均为山杨>黑桦>辽东栎>华北落叶松，华北落叶松倒木多度为 0。种群个体多度排序和物种分布与树种自身特性、种子扩散方式及演替阶段相关。辽东栎作为东灵山样地乔木层的优势种，种群的适应能力、空间占据能力较强，空间分布在样地中占绝对优势地位，这与辽东栎活立木多度大而枯立木、倒木多度小形成呼应。样地总体又处于演替进展(中期)阶段，如果不加人为的干扰和破坏，辽东栎林会向演替的顶极方向发展，形成更稳定的、资源利用更充分的群落结构。黑桦多度在活立木、枯立木、倒木中相对持平，但山杨活立木数量较少却占在枯立木和倒木中优势，可能由于作为先锋种，它们进入森林群落时间相对较早、生长相对较快、资源利用率较高，易造成大量个体聚集，由于同一水平空间有限，造成种群内较大的种内竞争，为了争夺空间与阳光，产生自疏现象，因此死亡率升高。此外，调查研究显示，黑桦、山杨种群大径级个体相对匮乏，因此，二者枯立木、倒木多度较高可能也与随着演替进行接近其真实寿命形成自然生理死亡相关。华北落叶松是华北少林地区针叶林建群种，但在阔叶落叶林里，其作为样地内唯一的针叶树种并不占优势，活立木、枯立木多度较小，倒木多度为 0，原因如下(1)活立木：华北落叶松在样地内原始密度小，只在样地东北角占一小部分(2)枯立木、倒木：华北落叶松为后期人工补栽，未参与演替进程，种内种间竞争小，密度制约效应有限，无需自疏；年龄未达上限。

森林群落的组成和结构决定其演替方向的基础，也决定森林植被的生态服务功能[23]，而种群分布格局及其间个体相互关系是种群与群落及环境长期相互作用的结果，是种群、群落结构合理性的体现，也是种群和群落动态与稳定性的标志。因此，种群分布格局对森林植被结构稳定性、物种均匀性、生态位分配合理性、演替进展阶段性等都有重要影响。森林的空间格局与空间尺度紧密相关，本研究选取 0—50 m 尺度观测种群格局分布。东灵山样地中，4 种群活立木、枯立木在 0—50 m 尺度上均呈聚集分布，仅黑桦倒木在 30 m 处随机分布，原因如下：(1)自然群落聚集分布的一般规律表明：同种个体易于聚集在紧邻同种个体的周围[9]，局部的扩散限制对局部的聚集起到重要作用。此外，活立木的聚集分布有利于其相互庇护，抵御外界环境，提高存活机会[24]。(2)树木死亡是群落更新的重要环节，随着演替的不断发生，山杨、黑桦等先锋树种集中死亡，也会

?1994-2018 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

造成枯立木、倒木聚集。(3) 不同生长阶段的更新个体生态位重叠程度高,从而导致紧邻同种个体局部范围内种群密度最高,换言之,物种间共存机制在演替的不同阶段均可发挥作用。由此可见,小尺度水平上,密度制约效应对种群的空间分布格局起主导作用。对此,中性理论给出了合理的解释。中性理论假设群落是饱和的,并且群落中所有的个体在生态学上都是完全等同的。它第一次从基本生态学过程出发,给出了群落物种多度分布的机理性解释[25]。4 种群活立木、枯立木与倒木 0—50 m 尺度上的分布大同小异,但分布机制却有所差别。山杨、辽东栎、华北落叶松种群虽为聚集分布,但过渡为随机分布的趋势明显,黑桦种群倒木率先在 30 m 的尺度上表现为随机分布,这也说明随机过程并不是完全随机,生境异质性、扩散限制可能是构建群落空间结构的重要力量[26]。除此之外,是由于繁殖方式、病虫害以及山地灾害等原因也会产生枯立木、倒木。植物种群空间分布格局是植物自身的生物学特性(种子扩散机制、植物繁殖特性、种内种间竞争等)与环境因素(地形、土壤、水分、光照等)共同作用的结果。

生境关联可以看作树种生态位分化的一种表现[18],因此生境关联分析是了解非生物因素对枯立木、倒木形成作用的重要途径之一[8]。一般情况下,地形因子可以描述生境资源的可利用程度[27-28],因为很多物种的分布和多度易受到生境异质性的影响。种群与生境关联分析表明: 山杨生境关联性分析表明,活立木随机分布; 枯立木在缓坡分布较多; 倒木陡坡较多,山脊较少。黑桦生境关联性分析表明,活立木、枯立木不同生境随机分布; 倒木沟谷、陡坡分布较多,缓坡、山脊分布较少。辽东栎生境关联性分析表明: 活立木、枯立木: 缓坡较多,陡坡较少; 倒木,沟谷、陡坡较少,山脊较多。华北落叶松生境关联性分析表明: 活立木呈随机分布; 枯立木,山脊较多,陡坡较少; 倒木未曾发现。上述分布出现的原因可能与种群的生境偏好及对生境异质性的适应相关。

4 类生境中,活立木主要呈随机分布,可能是因为随尺度增大,由聚集分布到随机分布的变化,是种群发育的一种生存策略和适应机制[29],而辽东栎缓坡较多与物种自身的生境偏好相关。枯立木缓坡分布较多,可能受到林窗、土壤水分养分等其他生态因子的限制,且有限的资源增加了竞争发生的几率,为密度制约导致的死亡提供机会; 倒木集中在山脊与陡坡,与山脊养分贫瘠且地形条件不利于根系延展深入,在外界干扰如风、雨、雪作用下,易形成倒木。此外,地形因子的诱导、斑块效应频发也是枯立木、倒木形成的重要原因。据此可知,优势种群活立木的随机分布是随着演替的进行其对样地生境的适应,与生境形成互助关系的结果,枯立木、倒木的形成是森林群落更新的一个重要环节,与生境的特化密切相关,同时树木的死亡使活立木种群的分布趋于随机,减弱了群落内的竞争,与活立木形成正反馈作用。究其原因,本研究在进行生境关联分析时仅采用了平均海拔、坡度和凹凸度这 3 个地形生境指标进行研究,而且这些因子只能解释群落变化很小的一部分,具有一定的局限性,因此并不能武断地说生境特化在不同样地地形生境中作用不同,因为研究中考虑的生境指标不够全面,群落变化中主要的决定因子除了地形因素,还有土壤、水分、光照等。

样地物种的分布格局归根究底是优势种对环境选择适应及多种生物过程相互作用的结果,随着种群个体的不断生长、繁殖和死亡,种群的空间格局一定会发生变化。对于任何种群活立木的组成分布、枯立木和倒木的形成而言,排除生境异质性,活立木的格局是枯立木和倒木组成和格局形成的基础,密度制约效应及物种的生物学特性是原基础的强化; 不排除生境异质性,地形因子也只能解释物种分布和共存的部分原因,其它的环境因素,如水分、光照等对物种分布和共存的影响都有待进一步研究。

参考文献(References):

[1] 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.

[2] 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.

[3] 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.

[4] 王斌, 向悟生, 丁涛, 黄甫昭, 文淑均, 李冬兴, 郭屹立, 李先琨. 弄岗喀斯特季节性雨林枯立木多度的空间分布及影响因子. 科学通报, 2014, 59(35): 3479-3490.

?1994-2018 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

[5] Domke G M, Woodall C W, Smith J E. Accounting for density reduction and structural loss in standing dead trees: implications for forest biomass and carbon stock estimates in the United States. Carbon Balance and Management, 2011, 6(1): 14.

[6] 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.

[7] Metcalf C J E, Horvitz C C, Tuljapurkar S, Clark D A. A time to grow and a time to die: a new way to analyze the dynamics of size, light, age, and death of tropical trees. Ecology, 2009, 90(10): 2766-2778.

[8] 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.

[9] Greig-Smith P. Quantitative Plant Ecology. Berkeley, California: University of California Press, 1983: 9-9.

[10] 张金屯. 植被数量生态学方法. 北京: 中国科学技术出版社, 1995.

[11] Wright J S. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. Oecologia, 2002, 130(1): 1-14.

[12] Hubbell S P, Foster R B. Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for conservation//Sutton S L, ed. Tropical Rain Forest, Ecology and Management. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1983: 9-20.

[13] Debski I, Burslem D F R P, Palmiotto P A, Lafrankie J V, Lee H S, Manokaran N. Habitat preferences of aporosa in two Malaysian forests: implications for abundance and coexistence. Ecology, 2002, 83(7): 2005-2018.

[14] 马克平, 黄建辉, 于顺利, 陈灵芝. 北京东灵山地区植物群落多样性的研究Ⅱ丰富度、均匀度和物种多样性指数. 生态学报, 1995, 15(3): 268-277.

[15] 刘海丰, 李亮, 桑卫国. 东灵山暖温带落叶阔叶次生林动态监测样地: 物种组成与群落结构. 生物多样性, 2011, 19(2): 232-242.

[16] De´ath G. Multivariate regression trees: a new technique for modeling species-environment relationships. Ecology, 2002, 83(4): 1105-1117.

[17] 王伟, 骆争荣, 周荣飞, 许大明, 哀建国, 丁炳扬. 百山祖常绿阔叶林木本植物的生境相关性分析. 生物多样性, 2011, 19(2): 134-142.

[18] 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.

[19] Ripley B D. The second-order analysis of stationary point processes. Journal of Applied Probability, 1976, 13(2): 255-266.

[20] Wiegand T, Moloney K A. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. Oikos, 2004, 104(2): 209-229.

[21] Illian J, Penttinen A, Stoyan H, Stoyan D. Statistical Analysis and Modelling of Spatial Point Patterns. London: Wiley-Interscience, 2008: 516-517.

[22] 冯云, 马克明, 张育新, 祁建. 辽东栎林不同层植物沿海拔梯度分布的 DCCA 分析. 植物生态学报, 2008, 32(3): 568-573.

[23] 李亮, 刘海丰, 白帆, 祝燕, 李广起, 李文超, 桑卫国. 东灵山 4 种落叶阔叶次生林的物种组成与群落结构. 生物多样性, 2011, 19(2): 243-251.

[24] Ripley B D. Spatial Statistics. New York: Wiley, 1981: 363-381.

[25] 牛克昌, 刘怿宁, 沈泽昊, 何芳良, 方精云. 群落构建的中性理论和生态位理论. 生物多样性, 2009, 17(6): 579-593.

[26] 沈国春. 生境异质性和扩散限制对亚热带和热带森林物种多样性维持的作用[D]. 杭州: 浙江大学, 2010.

[27] Bohlman S A, Laurance W F, Laurance S G, Nascimento H E M, Fearnside P M, Andrade A. Importance of soils, topography and geographic distance in structuring central Amazonian tree communities. Journal of Vegetation Science, 2008, 19(6): 863-874.

[28] Liu J J, Tan Y H, Slik J W F. Topography related habitat associations of tree species traits, composition and diversity in a Chinese tropical forest. Forest Ecology and Management, 2014, 330: 75-81.

[29] Hubbell S P. Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. Ecology, 2006, 87(6): 1387-1398.

?1994-2018 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net