

• 研究报告 •

喀斯特季节性雨林木本植物胸高断面积分布格局 及其对地形因子的响应

郭屹立^{1,2} 王 斌^{1,2} 向悟生^{1,2} 丁 涛^{1,2} 陆树华^{1,2} 黄甫昭^{1,2}
文淑均^{1,2} 李冬兴^{1,2} 何运林^{1,2} 李先琨^{1,2*}

1 (广西喀斯特植物保育与恢复生态学重点实验室, 广西壮族自治区/中国科学院广西植物研究所, 广西桂林 541006)

2 (广西友谊关森林生态系统国家定位观测研究站, 广西凭祥 532699)

摘要: 森林生态系统地上生物量的分布格局是物种分布格局的重要内容。局域尺度内因地形差异引起的生境异质性是地上生物量分布格局形成的环境基础。本文以弄岗北热带喀斯特季节性雨林15 ha动态监测样地2011年第一次普查数据中每木个体为研究对象, 尝试以每20 m × 20 m样方内所有个体及不同径级类群的胸高断面积之和为本植物地上生物量的衡量指标, 利用广义可加模型对喀斯特季节性雨林中胸高断面积之和的空间分布格局进行研究, 定量分析了其对7个地形因子的响应。结果表明, 洼地、山坡和山脊3种生境类型中, 所有个体的胸高断面积之和山坡最高、山脊最低, 且山脊与山坡、洼地的差异均显著; 广义可加模型结果显示, 不同地形因子对胸高断面积之和的解释偏差差异明显, 其中海拔、坡向、凹凸度、岩石裸露率对胸高断面积之和的解释偏差依次降低, 而干旱度指数、坡度和地形湿润指数解释偏差相对较小。喀斯特季节性雨林木本植物胸高断面积之和空间分布的异质性及其与地形因子之间的关系, 反映了胸高断面积之和在地形因子对土壤、水分和光照等条件重分配影响下的多重响应机制及生长策略。

关键词: 格局; 胸高断面积; 地形因子; 贡献率; 弄岗动态监测样地; 北热带喀斯特季节性雨林

Responses of spatial pattern of woody plants' basal area to topographic factors in a tropical karst seasonal rainforest in Nonggang, Guangxi, southern China

Yili Guo^{1,2}, Bin Wang^{1,2}, Wusheng Xiang^{1,2}, Tao Ding^{1,2}, Shuhua Lu^{1,2}, Fuzhao Huang^{1,2}, Shujun Wen^{1,2}, Dongxing Li^{1,2}, Yunlin He^{1,2}, Xiankun Li^{1,2*}

1 Guangxi Key Laboratory of Plant Conservation and Restoration Ecology in Karst Terrain, Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences, Guilin, Guangxi 541006

2 Guangxi Youyiguan Forest Ecosystem National Research Station, Pingxiang, Guangxi 532699

Abstract: Spatial patterns of aboveground biomass are important aspect of species distribution patterns, whereas the environmental heterogeneity caused by the topographical differences in the scope of local scales is the environmental basis for the formation and evolution of this pattern in natural forest systems. In this study, we examined the spatial patterns of total basal area of woody plants, to quantitatively analyze the response mechanisms of the spatial patterns of total basal area to the seven topographic factors using a generalized additive model in a fully mapped 15 ha permanent plot in a northern tropical seasonal rainforest in a karst landscape in southern China. We used the total basal area of all the individuals and each DBH class in each 20 m × 20 m quadrat as a standard to measure the value of aboveground biomass of woody plants. Results showed that the hillside had the highest total basal area but the lowest was found at the ridge of the three habitat types. The total basal area of the ridge was significantly different between the hillside and the depression. Topographic factors had definite effects on the total basal area of woody plants, with the following se-

收稿日期: 2015-07-18; 接受日期: 2015-11-02

基金项目: 国家自然科学基金(31500342)、广西自然科学基金(2015GXNSFBA139050)和中国科学院西部之光项目(人字(2014) 91 号)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: xiankunli@163.com

quence: elevation > aspect > convexity > rock-bareness rate (RBR) > altitude above channel (ACH) > slope > topographic wetness index (TWI). All topographical factors were statistically significant with the exception of the TWI and slope showing marginally significant. The relationships between the spatial variation of total basal area of woody plants and topographic factors reflected the response mechanisms and growth strategies of woody plants in a tropical seasonal rainforest under the effects of the redistribution of soil, water and light conditions.

Key words: pattern; basal area; topographic factors; contribution rate; Nonggang Dynamics Forest Plot; tropical karst seasonal rainforest

地上生物量是在一定的气候、水文、生态等条件下植物个体生长发育的结果。水热条件的组合状况对植物地上生物量的生产具有重要影响。区域尺度上,气候是影响植物地上生物量的重要因子;局域尺度上,地形可以通过形成微气候等影响植物地上生物量的分布格局。地形作为环境条件的一种综合指示,通过控制太阳辐射和大气降水的空间再分配格局,往往能营造局部微气候(Cantón et al, 2004),进而通过影响其他非生物变量如土壤类型、土壤含水量、土壤营养循环和光照条件等的变化来影响植物地上生物量的分布格局(Chauvel et al, 1987; Luizão et al, 2004)。地形因子在决定森林生态系统地上生物量中起重要作用(McEwan & Muller, 2006; McEwan et al, 2011),如山谷地形条件下,常会出现沟谷河流和大石等异常情况(Lin et al, 2012),从而减小植物地上生物量分布。然而,不同地区地形因子对地上生物量的影响并不相同(Takyu et al, 2003; Alves et al, 2010)。地形因子主要包括海拔、坡度、坡位、坡向和凹凸度等,而且这些因子也容易获得。这些地形因子的获得将有助于理解森林生态系统植物地上生物量的空间分布特点及其与环境因子之间的相互作用等。

分布于我国西南部的云南、贵州、广西等省份的中国西南喀斯特区是世界3大喀斯特集中分布区之一(李阳兵等, 2002),其喀斯特山地地质、地貌形态丰富(蒋忠诚和袁道先, 1999),主要由锥状峰丛和圆形或多边形洼地组成,发育着独特且类型多样的热带和亚热带喀斯特植被生态系统(李先琨等, 2003)。其中,在热带气候条件下发展起来的喀斯特季节性雨林是全球最为独特的森林生态系统,被认为是隐地带性的土壤演替顶极群落(孙鸿烈, 2005)。这一群落类型虽历经人类干扰和环境变化影响,但目前仍保存着众多特有种类(Clements et al, 2006)。

这些种类适应了喀斯特生态系统中强碱性和极干旱土壤的严酷环境(Sutherland et al, 2012)。

广义可加模型(generalized additive models, GAM)能有效处理生态学中自变量的非线性问题,是研究物种资源-环境变量关系的有效模型之一(Guisan et al, 2002)。本研究在弄岗北热带喀斯特季节性雨林15 ha森林动态监测样地第一次全面普查的基础上,以单位面积内所有个体的胸高断面面积之和为木本植物地上生物量的衡量指标,利用GAM分析了胸高断面面积之和的空间分布格局及其对不同地形因子的响应。主要探讨:(1)喀斯特季节性雨林中胸高断面面积之和在不同生境中的分布格局;(2)地形因子影响木本植物胸高断面面积之和分布格局的规律性及其相对贡献率等。

1 方法

1.1 研究区域概况

广西弄岗国家级自然保护区位于广西壮族自治区龙州县和宁明县交界处,呈东南-西北长条状,由弄岗、陇呼和陇瑞3个片区组成,总面积10,077 ha。该保护区保存有我国目前面积最大、最原始、最独特的热带喀斯特季节性雨林。区内地层主要分布有下石炭统至下二叠统,岩性为灰岩、白云质灰岩和白云岩等,属北热带湿润气候、裸露型岩溶地貌(邓自强, 1988)。有关该样地的地貌、土壤、气候等特征详见王斌等(2014)。

按照国际通用的CTFS (Center for Tropical Forest Science)样地建设规范(Condit, 1998),于2011年由广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所在保护区的弄岗片区建立了一个15 ha的永久森林动态监测样地。该样地是中国森林生物多样性监测网络(CForBio, www.cfbiodiv.org)中唯一的典型热带喀斯特森林监测样地,也是目前全球喀斯特地区最大

的一块固定森林动态监测样地(王斌等, 2014)。样地东西长500 m, 南北长300 m, 海拔范围180–370 m, 包括了从山脊、山坡到洼地等一系列喀斯特区典型的“峰丛–洼地”生境类型, 具有很强的生境异质性。

1.2 数据收集

根据喀斯特季节性雨林地质、地貌特征, 使用全站仪将样地划分为1,500个10 m × 10 m的样方, 并记录每个10 m点海拔。标记并调查样方内所有胸径(DBH) ≥ 1 cm的木本植物个体, 记录其种名、DBH、坐标及生长状况等。2011年第一次调查结果显示: 样地内DBH ≥ 1 cm的木本植物独立个体共68,010株, 包括分枝、萌枝在内的活体个数为95,471株, 隶属于56科157属223种, 其中国家重点保护植物8种, 广西特有植物30种(黄甫昭等, 2014; 王斌等, 2014)。根据CTFS样地建设标准, 本次调查未将木质藤本植物纳入调查范围。

为使后续研究结果能和其他样地进行比较, 本文在进行数据分析时采用CTFS统一的20 m × 20 m样方。研究以2011年样地第一次调查数据为基础, 以包括根萌、枝萌、枯立木等在内的所有个体为研究对象, 以每20 m × 20 m样方内所有个体的胸高断面面积之和(total basal area)作为衡量地上生物量的指标, 单位m²。为分析样方(20 m × 20 m)内不同径级个体的胸高断面面积之和对地形因子响应的差异性, 将所有个体划分为DBH < 2.5 cm、2.5–7.5 cm、7.5–22.5 cm和 ≥ 22.5 cm等4个径级类群进行分析比较, 并用GAM进行地形因子解释(表1)。

依据全站仪定位得到的海拔数据计算每个20 m × 20 m样方的平均海拔、坡度、坡向和凹凸度等(Harms et al, 2001; Valencia et al, 2004)。其中平均海拔为样方4个顶点海拔的平均值; 凹凸度是样方的平均海拔减去与该样方相邻的8个样方平均海拔的平均值, 处于边缘的样方的凹凸度为样方中心的海拔值减去4个顶点海拔的平均值; 坡度是从样方4个顶点任取3个顶点组成一个平面, 4个顶点可以组合成4个不同的平面, 这4个平面与样方投影面的夹角的平均值就是样方的坡度值。由于缺少样地土壤水分数据, 采用地形湿润指数(topographic wetness index, TWI)和干旱度指数(altitude above channel, ACH)来反映土壤湿度状况。TWI被定义为每个样方的上坡的面积和样方局域坡度的比值, 在计算时使用Tarboton (1997)的无限流向演算法, 相关介绍和

计算方法参见Kanagaraj等(2011)和Punchi-Manage等(2013)。应用踏查法对样地内岩石裸露情况进行评估: 由全程参与样地第一次普查工作的两位工作人员分别对样地内每个10 m × 10 m样格内的4个5 m × 5 m小样格依次进行调查评估, 取其二人平均值计为该5 m × 5 m小样格岩石裸露率(rock-bareness rate, RBR), 再按平均值进行转化得到20 m × 20 m样方内的岩石裸露率。综上, 共设置7个地形因子。依据黄甫昭等(2014)运用多元回归树法(multivariate regression tree, MRT)划分的生境类型, 将弄岗样地合并为洼地、山坡和山脊等3类(郭屹立等, 2015a)。

1.3 数据处理

广义可加模型是广义线性模型(generalized linear model, GLM)的半参数扩展(semi-parametric extensions), 其假设函数是相加的, 函数的组成成分是光滑函数(Hastie & Tibshiran, 1990; Wood, 2006a)。GAM可用于响应变量与解释变量之间的关系是非线性或非单调的数据分析, 常用来直接处理响应变量与多个解释变量之间的非线性关系(Guisan et al, 2002)。GAM通过连接函数来建立响应变量的数学期望值与预测变量的光滑函数间的关系, 其数学公式为(Wood, 2006b):

$$G[E(Y)] = \beta_0 + f_1(x_1) + \dots + f_n(x_n) \quad (1)$$

式中, $E(Y)$ 为响应变量的数学期望值; $G[\]$ 为连接函数, 它的选择依赖于响应变量的分布形式; β_0 为常数截距项; f_1, \dots, f_n 为 n 个环境变量 X 的平滑函数, 通常使用光滑样条函数(smoothing spline function)拟合。

在GAM参数选择时, 首先确定样地内每20 m × 20 m样方内胸高断面面积之和的概率密度分布呈现近正态分布, 因此连接函数选择identity函数(Wood, 2006a)。为检验每一模型的适合程度, 对其偏差系数(D^2)进行估算(Swartzman et al, 1992):

$$D^2 = (ND - RD)/ND \quad (2)$$

式中, ND 为空模型偏差, RD 为剩余偏差。 D^2 值越接近1, 说明模型剩余偏差越小, 模型拟合度越好。

利用赤池信息准则(Akaike Information Criterion, AIC)检验逐步加入地形因子后的模型拟合程度, 其值越小说明模型的拟合效果越好(Burnham & Anderson, 2002)。利用 F 检验和卡方检验分别评估地形因子的显著性及其对非参数效果的非线性贡献

率。 AIC 的计算公式(Hastie & Tibshirani, 1990)如下:

$$AIC = D + 2df\phi \quad (3)$$

式中, D 为偏差(参差平方和); df 为有效自由度; ϕ 为离差参数(方差)。

由于个别地形因子数据分布不具备正态性, 如地形湿润指数和干旱度指数等, 故使用Spearman秩相关检验法检验不同地形因子间的相关性。GAM拟合基于R软件mgcv包中的gam函数(Wood, 2006b)进行, 所有数据分析和绘图均在R 3.1.1 (R Core Team, 2014)中实现。

2 结果

2.1 胸高断面面积的空间分布格局

总体上, 喀斯特季节性雨林的胸高断面面积之和在样地内分布差异明显, 呈现出山坡生境中胸高断面面积之和略高, 而山脊最低的梯度格局(图1)。依据海拔将样地划分为洼地(180–224.6 m)、山坡(224.6–315.3 m)和山脊(315.3–370 m) 3种生境类型, 不同生境每样方内胸高断面面积之和的平均值分别为 $0.945 \text{ m}^2 (\pm 0.015)$ 、 $0.950 \text{ m}^2 (\pm 0.021)$ 和 $0.763 \text{ m}^2 (\pm 0.027)$, 且洼地($t = 5.824, P < 0.001$)和山坡($t = 5.441, P < 0.001$)均与山脊间差异极显著, 而洼地与山坡间无显著差异($t = 0.188, P = 0.851$)。

根据选取的喀斯特季节性雨林胸高断面面积之和数据建立的响应地形变量的GAM预测结果表明: 在海拔上, 210–280 m范围内每样方胸高断面面积之和较为稳定, 且明显高于180–210 m和280–370 m两个海拔段, 其中315–370 m范围内每样方胸高断面面积之和最低, 基本符合上述分布格局(图2)。在坡向上, 每样方内胸高断面面积之和呈现多峰状, 大体为南坡和北坡较低、西南坡和西北坡较高; 在坡度上, 总体表现为随坡度增大而胸高断面面积之和逐渐变小的趋势; 在岩石裸露率上, 随着其升高胸高断面面积之和呈逐渐增大的趋势, 当它超过80%后胸高断面面积之和逐渐降低; 在凹凸度、地形湿润指数和干旱度指数上, 因为数据存在较多极端值, 其规律性并不具有实质性意义, 但地形湿润指数和干旱度指数的平滑函数分别在右端和左端的95%置信区间都较大, 这是因为在此范围内样本量较少, 数据存在极端值的缘故。

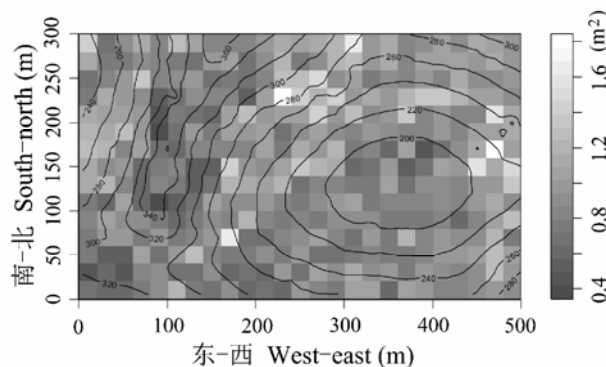


图1 弄岗喀斯特季节性雨林胸高断面面积之和(m^2)的分布格局

Fig. 1 Spatial patterns of total basal area of karst seasonal rainforest in Nonggang, Guangxi

2.2 GAM模拟结果

为了检验模型中每个地形因子的重要性, 本研究采用逐步法获得GAM模拟结果。该模型对胸高断面面积之和的总偏差解释率为39.4%, 其中贡献最大的为海拔, 解释偏差为16.1%; 其次为坡向和凹凸度, 其解释偏差分别为12.3%和4.7%; 影响程度最低的为地形湿润指数, 对偏差的解释率仅为0.4%。卡方检验表明, 海拔、坡向、凹凸度和岩石裸露率等对非参数效果的非线性贡献率均具有显著性, 而地形湿润指数、坡度和干旱度指数则为边际显著, 其非参数平滑效果明显低于前4个地形因子(图2), 但加入3种地形因子后模型的 AIC 值略微继续变小, 表明模型的拟合程度有所提高。

不同径级类群的GAM拟合结果存在一定差异, 但总体上海拔对胸高断面面积之和的解释偏差最高, 尤其是2.5–7.5 cm径级类群, 其单因子解释偏差高达42.1%; 小径级类群($\text{DBH} < 2.5 \text{ cm}$)的累积解释偏差低于所有个体和其他径级类群; 相反, 中等径级类群(2.5–7.5 cm)的累积解释偏差明显高于所有个体和其他径级类群; 其他两个较大径级类群的累积解释偏差则大致相当。此外, 不同径级类群中不同地形因子的贡献拟合值差异明显, 总体表现为凹凸度、坡向和海拔的拟合值较高, 而坡度、地形湿润指数和干旱度指数较低(表1)。

2.3 胸高断面面积之和与地形因子相关性

Spearman秩相关检验表明, 喀斯特季节性雨林中胸高断面面积之和与海拔呈显著负相关, 与坡向呈显著正相关, 而与坡度、凹凸度、地形湿润指数和

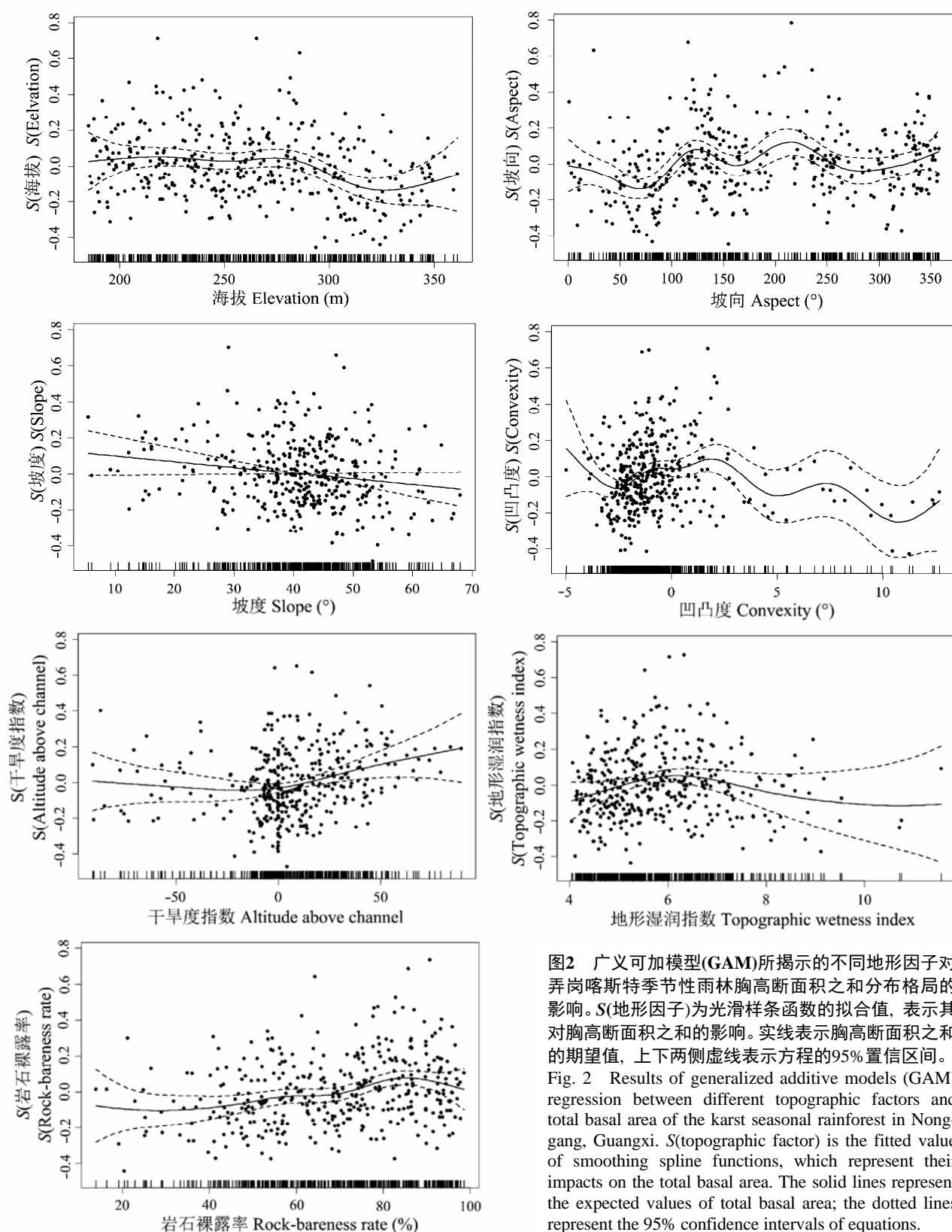


图2 广义可加模型(GAM)所揭示的不同地形因子对弄岗喀斯特季节性雨林胸高断面积之和分布格局的影响。 $S(\text{地形因子})$ 为光滑样条函数的拟合值,表示其对胸高断面积之和的影响。实线表示胸高断面积之和的期望值,上下两侧虚线表示方程的95%置信区间。
Fig. 2 Results of generalized additive models (GAM) regression between different topographic factors and total basal area of the karst seasonal rainforest in Nonggang, Guangxi. $S(\text{topographic factor})$ is the fitted value of smoothing spline functions, which represent their impacts on the total basal area. The solid lines represent the expected values of total basal area; the dotted lines represent the 95% confidence intervals of equations.

干旱度指数等相关性并不显著。不同地形因子间多存在显著相关性,如海拔与坡度、坡向、凹凸度和

干旱度指数等4个地形因子均存在显著正相关性,与地形湿润指数存在显著负相关性;地形湿润指数

表1 喀斯特季节性雨林胸高断面面积之和与地形因子的广义可加模型(GAM)检验
Table 1 Tests of generalized additive models (GAM) for modeling total basal area in the Nonggang karst seasonal rainforest and topographic factors

径级 DBH Class (cm)	环境参数 Environmental parameters	r^2_{adj}	累计解释偏差 Cumulative explained deviation (%)	赤池信息准则 Akaike Information Criterion (AIC)
所有个体 All individuals	海拔 Elevation	0.148	16.1	-88.071
	坡向 Aspect	0.256	28.4	-130.984
	凹凸度 Convexity	0.291	33.1	-142.770
	岩石裸露率 Rock-bareness rate	0.313	36.0	-148.860
	地形湿润指数Topographic wetness index	0.314	36.4	-149.909
	坡度 Slope	0.322	37.4	-152.044
	干旱度指数 Altitude above channel	0.336	39.4	-156.461
DBH < 2.5	海拔 Elevation	0.113	12.6	-2,416.026
	坡向 Aspect	0.153	18.4	-2,425.371
	凹凸度 Convexity	0.193	22.8	-2,441.038
	岩石裸露率 Rock-bareness rate	0.266	29.7	-2,477.055
	地形湿润指数Topographic wetness index	0.303	34.0	-2,492.105
	坡度 Slope	0.311	34.9	-2,495.940
	干旱度指数 Altitude above channel	0.328	36.3	-2,506.965
2.5 ≤ DBH < 7.5	海拔 Elevation	0.412	42.1	-1,340.583
	坡向 Aspect	0.432	44.7	-1,348.138
	凹凸度 Convexity	0.462	48.9	-1,360.737
	岩石裸露率 Rock-bareness rate	0.481	51.1	-1,371.831
	地形湿润指数Topographic wetness index	0.505	53.1	-1,390.343
	坡度 Slope	0.540	57.6	-1,407.893
	干旱度指数 Altitude above channel	0.540	57.8	-1,410.145
7.5 ≤ DBH < 22.5	海拔 Elevation	0.194	21.0	-448.036
	坡向 Aspect	0.267	29.5	-476.660
	凹凸度 Convexity	0.305	34.4	-490.249
	岩石裸露率 Rock-bareness rate	0.316	36.2	-492.008
	地形湿润指数Topographic wetness index	0.334	38.0	-498.367
	坡度 Slope	0.339	38.5	-507.223
	干旱度指数 Altitude above channel	0.381	43.6	-522.046
22.5 ≤ DBH	海拔 Elevation	0.263	27.4	-193.325
	坡向 Aspect	0.321	34.7	-216.574
	凹凸度 Convexity	0.326	35.4	-216.982
	岩石裸露率 Rock-bareness rate	0.335	36.5	-220.844
	地形湿润指数Topographic wetness index	0.345	37.8	-225.257
	坡度 Slope	0.392	42.8	-250.109
	干旱度指数 Altitude above channel	0.398	43.7	-251.184

与除坡向外的其他5个地形因子均存在显著负相关(表2)。这表明7个地形因子间存在明显的共线性问题。

3 讨论

地形因子与植物地上生物量的非线性关系源自于地形对植物生长环境的影响,在一定程度上印

证了地形因子将对局域尺度内的水热资源进行再分配(Wood, 2001)。地形通过直接或间接地影响光照、水分、土壤营养等对植物的生长和分布产生重要影响(Lai et al, 2009; Punchi-Manage et al, 2013)。本文利用GAM对喀斯特季节性雨林木本植物胸高断面面积之和与地形因子的关系进行定量研究,初步揭示了地形因子对地上生物量的影响。结果表明,

表2 不同地形因子间的Spearman秩相关性分析
Table 2 The Spearman correlations (*rho* values) between different topographic factors

	坡度 Slope (SLO)	凹凸度 Convexity (CON)	坡向 Aspect (ASP)	地形湿润指数 Topographic wet- ness index (TWI)	干旱度指数 Altitude above channel (ACH)	岩石裸露率 Rock-bareness rate (RBR)	胸高断面积之和 Total basal area
海拔 Elevation (ELE)	0.578**	0.466**	0.052	-0.701**	0.289**	0.450**	-0.147*
SLO		0.336**	0.205*	-0.631**	0.220**	0.509**	-0.080
CON			0.025	-0.564**	0.518**	0.300**	0.051
ASP				-0.098	-0.159*	0.140*	0.134*
TWI					-0.629**	-0.326**	0.035
ACH						-0.016	0.083
RBR							0.044

*表示显著相关($P < 0.05$, 双尾检验); **表示极显著相关($P < 0.01$, 双尾检验)。
*, Significant correlation ($P < 0.05$, double-tailed test); **, Very significant correlation ($P < 0.01$, double-tailed test).

不同生境间胸高断面积之和差异显著, 总体表现出山脊最低、山坡最高的格局; 不同地形因子对胸高断面积之和的贡献率达到39.4%, 其中海拔的贡献率最大, 而地形湿润指数的贡献率最低。但地处暖温带的东灵山森林动态监测样地中地形因子对胸高断面积之和的广义线性模型(GLM)拟合的决定系数仅为7.2% (刘海丰等, 2012)。

已有研究发现, 植物地上生物量最大值出现在地形比较平坦和低海拔的区域, 同时海拔和凹凸度是植物地上生物量最强的预测因子(McEwan et al, 2011)。Lin等(2012)研究发现, 亚热带古田山样地中低海拔山脊拥有最大的生物量, 其次是低海拔和高海拔山谷。Marshall等(2012)认为植物最大地上生物量出现在坡度小的中海拔区域, 而在高海拔地区植物生长可能受到环境胁迫。Mascaro等(2011)在巴拿马热带雨林中的研究发现, 坡度是最强的驱动因子, 并且在陡峭的坡上拥有最大的地上生物量。暖温带东灵山样地中胸高断面积之和随海拔的升高而增大, 但海拔对其变异的解释率较低(刘海丰等, 2012)。在本研究中, 坡度较缓的中、低坡位(海拔220–280 m)拥有最大的地上生物量。可见, 在不同的森林类型中地形因子对植物地上生物量分布格局的影响并不相同, 这可能是由于不同森林类型或地质背景中地形因子差异形成了不同的水、热、光、土壤等环境因子组合而造成的。此外, 全球尺度下, 纬度地带性气候类型的差异也是造成地形因子对植物地上生物量的影响存在较大差异的原因之一。

特殊的富钙、偏碱的地球化学背景以及丰富多样的生境类型是喀斯特季节性雨林的典型特征之一。独特的峰丛–洼地地质、地貌特征使得从山脊

到洼地的环境条件差异明显, 所受自然干扰的方式和强度也各不相同。尽管喀斯特山地相对海拔并不高(300–600 m), 但由于受到长时间的太阳直射、雨水冲刷等作用, 在山脊形成了陡峭、干旱、贫瘠、缺土、高温、高岩石裸露率等极端环境条件, 从生理上限制了树木的生长量; 而谷底洼地则由于周围山峰的遮挡和藤本植物在乔木中上层的缠绕对光线的遮挡, 导致林内日照时间较短, 且常伴有季节性水淹等, 因此在谷底形成了庇荫、潮湿的环境条件(黄甫昭等, 2014; 郭屹立等, 2015b)。此外, 低坡位与洼地交界地区还会受到山崩形成的滚石干扰。土壤是喀斯特季节性雨林植物生长的重要限制因子, 在喀斯特独特的地质、地貌特征下雨水的冲刷使得山脊土壤稀少, 而在洼地得以富集。

坡向与环境中的光照条件关系密切(John et al, 2007), 而光照条件对植物地上生物量有着极其重要的影响。此外, 地上生物量还可能受季风气候影响, 如东灵山样地中东坡的胸高断面积之和显著高于西坡(刘海丰等, 2012)。喀斯特季节性雨林中坡向虽然对地上生物量的贡献拟合值最大, 但是二者总体呈现出多波峰趋势, 且并未在阳坡(90°左右)而是在西北坡(210°左右)表现出最大胸高断面积之和, 近阳坡(80°左右)附近表现最低。一方面, 这可能受基于喀斯特独特的峰丛–洼地的地质、地貌等特征形成的周围连续随机分布的锥状峰丛的遮阴作用影响; 另一方面, 也可能是在热带地区由于光照条件普遍较好, 不同坡向接收光照强度的差异性并不明显, 而水热条件组合起更重要的作用。

凹凸度是影响水分存留时间的重要因子, 其与土壤湿度有一定的关联性: 凹凸度越小越有利于水

分的存留, 生境愈潮湿(Engelbrecht et al, 2005; McEwan et al, 2011; 郭屹立等, 2015a)。凹凸度负值多出现在喀斯特季节性雨林的洼地, 这里土层较厚, 但常伴有季节性水淹; 而凹凸度正值多出现在高坡位和山脊, 这里岩石裸露率较高, 土壤多位于随机、零星、不规则分布的石沟、石缝等, 土层薄、养分贫瘠、土壤干旱等。剔除部分极端值后, 在一定范围内随着凹凸度值的增大, 胸高断面积之和也表现出增加的趋势。这可能是因为在凹凸度为负值时由于土壤湿度大、土壤透气性差等抑制了植物生长; 也可能是因为在洼地及其周围低坡位有大量的藤本植物覆盖在乔木中上层, 抑制了木质非藤本植物的个体生长, 而在胸高断面积之和统计过程中并未将藤本植物纳入。

海拔是温度、光照、水分等多因子的综合体。喀斯特季节性雨林中胸高断面积之和在不同生境中表现出山坡最大、洼地次之、山脊最低的格局。一般而言, 植物群落地上生物量随海拔的升高而下降(刘兴良等, 2005)。本研究中, 海拔与除坡向外的其他5个地形因子均有显著相关性, 表明海拔在喀斯特季节性雨林中对地上生物量的形成具有重要作用, 也是光、水、温、土壤等形成梯度的重要原因。在海拔较低的洼地生境中, 土层深厚且土壤肥沃、潮湿, 岩石裸露率较低; 随着海拔的升高, 岩石裸露率逐渐升高, 在山脊生境中常形成成片裸露的岩石, 仅在石沟、石缝中分布有少量贫瘠、干旱的土壤。此外, 由于喀斯特峰丛-洼地的独特性, 坡度也表现出随着海拔升高而逐渐变大的趋势。

此外, 胸高断面积之和与地形因子的相关性还与径级大小有关, 这可能是因为不同径级植物个体所经历的生态学过程不同。比如, 小径级个体(DBH < 2.5 cm)的累积解释偏差低于所有个体和其他径级个体, 表明群落中种群更新受地形因子的影响较小, 这可能与种群更新的随机性有关。此外也可能与该阶段受较强的密度制约引起的个体死亡率较高有关。相反, 中等径级个体(DBH为2.5–7.5 cm)的累积解释偏差明显高于所有个体和其他径级个体, 这表明种群能否有效更新受地形因子影响较大。该阶段可能受生境过滤、种间竞争等生态学过程影响导致死亡率维持在较高水平, 而生长于适宜生境中的个体则具有较高的存活率, 故表现出较高的累积解释偏差。随着个体的生长, 密度制约和生境过滤

等过程引起的个体死亡率逐渐降低, 此时个体死亡多由其他随机过程引起, 故其累积解释偏差略有回落。这些过程体现了地形因子对胸高断面积之和以及植物群落结构影响的复杂性和多样性。

在GAM的实际运用过程中, 共曲线性是一个普遍却又不可忽视的问题, 而共曲线性是共线性的非参数表现。当模型中有共曲线性时, 被估计的参数可能变得不稳定, 受起始函数的影响较大(邓建明等, 2015)。在实际应用中常使用方差膨胀因子来分析预测变量的共线性(郭福涛等, 2010), 可利用AIC法则选择最优模型(Wood, 2004; Dong et al, 2012)。研究发现, 喀斯特季节性雨林不同地形因子间多存在显著相关性, 表现出明显的共线性问题。但本研究使用GAM的目的在于探索不同地形因子对喀斯特季节性雨林地上生物量分布格局形成的贡献率的相对大小, 不在于选取最优拟合模型。此外, 经检验本研究根据GAM拟合的方程具有显著性, 且各变量均具有显著性或边际显著性, 符合统计学意义。

本研究仅以单位面积内的胸高断面积之和作为衡量喀斯特季节性雨林中植物地上生物量的唯一指标, 忽略了物种水平和个体水平在材质密度、个体大小等方面的特征差异, 因而在方法上存在一定不足。研究仅能粗略估计喀斯特季节性雨林中植物地上生物量的分布格局及其随地形变量的变化趋势。目前, 关于我国西南喀斯特森林生态系统中森林碳储量的精细化研究尚处于空白阶段, 而基于喀斯特特有物种或广布种的异速生长方程亦是如此。喀斯特季节性雨林生态系统的脆弱性使得常规的破坏性解析木取样和地下根系取样存在一定困难, 因此碳储量研究在该区存在较大难度。通过建立固定监测样地对不同物种和不同生境布设生长环等长期动态监测是解决这一难题的重要途径, 亦是弄岗北热带喀斯特季节性雨林今后研究的重要方向之一。

参考文献

- Alves LF, Vieira SA, Scaranello MA, Camargo PB, Santos FAM, Joly CA, Martinelli LA (2010) Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). *Forest Ecology and Management*, 260, 679–691.
- Burnham KP, Anderson DR (2002) *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Ap-*

- proach, 2nd edn. Springer, New York.
- Cantón Y, Del Barrio G, Solé-Benet A, Lázaro R (2004) Topographic controls on the spatial distribution of ground cover in the Tabernas badlands of SE Spain. *Catena*, 55, 341–365.
- Chauvel A, Lucas Y, Boulet R (1987) On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia. *Brazil Experientia*, 43, 234–241.
- Clements R, Sodhi N S, Schilthuizen M, Ng PK (2006) Limestone karsts of Southeast Asia: imperiled arks of biodiversity. *BioScience*, 56, 733–742.
- Condit R (1998) *Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and a Comparison with Other Plots*. Springer, Berlin.
- Deng JM, Qin BQ, Wang BW (2015) Quick implementing of generalized additive models using R and its application in bluegreen algal bloom forecasting. *Chinese Journal of Ecology*, 34, 835–842. (in Chinese with English abstract) [邓建明, 秦伯强, 王博雯 (2015) 广义可加模型在R中的快捷实现及蓝藻水华预测分析中的应用. *生态学杂志*, 34, 835–842.]
- Deng ZQ (1988) Report on the investigation of karst geology from Nonggang Natural Reserve. Guihaia, (S1), 1–16. (in Chinese) [邓自强 (1988) 广西弄岗自然保护区综合考察报告. *广西植物*, S1, 1–16.]
- Dong X, Bennion H, Maberly SC, Sayer CD, Simpson GL, Battarbee RW (2012) Nutrients exert a stronger control than climate on recent diatom communities in Esthwaite Water: evidence from monitoring and palaeolimnological records. *Freshwater Biology*, 57, 2044–2056.
- Engelbrecht BMJ, Kursar TA, Tyree MT (2005) Drought effects on seedling survival in a tropical moist forest. *Trees: Structure and Function*, 19, 312–321.
- Guisan A, Edwards Jr TC, Hastie T (2002) Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling*, 157, 89–100.
- Guo FT, Hu HQ, Jin S, Ma ZH, Zhang Y (2010) Relationship between forest lightning fire occurrence and weather factors in Daxing'an Mountains based on negative binomial model and zero-inflated negative binomial models. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 571–577. (in Chinese with English abstract) [郭福涛, 胡海清, 金森, 马志海, 张扬 (2010) 基于负二项和零膨胀负二项回归模型的大兴安岭地区雷击火与气象因素的关系. *植物生态学报*, 34, 571–577.]
- Guo YL, Wang B, Xiang WS, Ding T, Lu SH, Huang FZ, Li DX, Wen SJ, He YL, Li XK (2015a) Sprouting characteristics of tree species in 15 ha northern tropical karst seasonal rain forest dynamics plot in Nonggang, Guangxi, southern China. *Chinese Journal of Ecology*, 34, 955–961. (in Chinese with English abstract) [郭屹立, 王斌, 向悟生, 丁涛, 陆树华, 黄甫昭, 李冬兴, 文淑均, 何运林, 李先琨 (2015a) 弄岗北热带喀斯特季节性雨林15 ha样地萌生特征分析. *生态学杂志*, 34, 955–961.]
- Guo YL, Wang B, Xiang WS, Ding T, Lu SH, Huang FZ, Li DX, Wen SJ, He YL, Li XK (2015b) Dynamics of density-dependent effects of tree species in a 15 ha seasonal rain forest plot in northern tropical karst in Nonggang, Guangxi, southern China. *Chinese Science Bulletin*, 60, 1602–1611. (in Chinese with English abstract) [郭屹立, 王斌, 向悟生, 丁涛, 陆树华, 黄甫昭, 李冬兴, 文淑均, 何运林, 李先琨 (2015b) 弄岗喀斯特季节性雨林15 ha样地密度制约效应分析. *科学通报*, 60, 1602–1611.]
- Harms KE, Condit R, Hubbell SP, Foster RB (2001) Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology*, 89, 947–959.
- Hastie TJ, Tibshirani RJ (1990) *Generalized Additive Models*. CRC Press, Boca Raton.
- Huang FZ, Wang B, Ding T, Xiang WS, Li XK, Zhou AP (2014) Numerical classification of associations in a northern tropical karst seasonal rain forest and the relationships of these associations with environmental factors. *Biodiversity Science*, 22, 157–166. (in Chinese with English abstract) [黄甫昭, 王斌, 丁涛, 向悟生, 李先琨, 周爱萍 (2014) 弄岗北热带喀斯特季节性雨林群丛数量分类及与环境的关系. *生物多样性*, 22, 157–166.]
- Jiang ZZ, Yuan DX (1999) Dynamics features of the epikarst zone and their significance in environment sand resources. *Acta Geoscientica Sinica*, 20, 302–308. (in Chinese with English abstract) [蒋忠诚, 袁道先 (1999) 表层岩溶带的岩溶动力学特征及其环境和资源意义. *地球学报*, 20, 302–308.]
- John R, Dalling JW, Harms KE, Yavitt JB, Stallard RF, Mirabello M, Hubbell SP, Valencia R, Navarrete H, Vallejo M, Foster RB (2007) Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104, 864–869.
- Kanagaraj R, Wiegand T, Comita LS, Huth A (2011) Tropical tree species assemblages in topographical habitats change in time and with life stage. *Journal of Ecology*, 99, 1441–1452.
- Lai JS, Mi XC, Ren HB, Ma KP (2009) Species-habitat associations change in a subtropical forest of China. *Journal of Vegetation Science*, 20, 415–423.
- Li XK, Su ZM, Lü SH, Ou ZL, Xiang WS, Qu Z, Lu SH (2003) The spatial pattern of natural vegetation in the karst regions of Guangxi and the ecological signal for ecosystem rehabilitation and reconstruction. *Journal of Mountain Science*, 21, 129–139. (in Chinese with English abstract) [李先琨, 苏宗明, 吕仕洪, 欧祖兰, 向悟生, 区智, 陆树华 (2003) 广西岩溶植被自然分布规律及对岩溶生态恢复重建的意义. *山地学报*, 21, 129–139.]
- Li YB, Hou JJ, Xie DT (2002) The recent development of research on karst system of Southwest China. *Scientia Geographica Sinica*, 22, 365–370. (in Chinese with English abstract) [李阳兵, 侯建筠, 谢德体 (2002) 中国西南岩溶生态研究进展. *地理科学*, 22, 365–370.]
- Lin DM, Lai JS, Muller-Landau HC, Mi XC, Ma KP (2012) Topographic variation in aboveground biomass in a sub-

- tropical evergreen broad-leaved forest in China. PLoS ONE, 7, e48244.
- Liu HF, Xue DY, Sang WG (2012) Effect of topographic factors on the relationship between species richness and above-ground biomass in a warm temperate forest. Ecology and Environmental Sciences, 21, 1403–1407. [刘海丰, 薛达元, 桑卫国 (2012) 地形因子对暖温带森林群落物种丰富度—地上生物量关系的影响. 生态环境学报, 21, 1403–1407.]
- Liu XL, Shi ZM, Yang DS, Liu SR, Yang YP, Ma QY (2005) Advances in study on changes of biodiversity and productivity along elevational gradient in mountainous plant community. World Forestry Research, 18(4), 27–34. (in Chinese with English abstract) [刘兴良, 史作民, 杨冬生, 刘世荣, 杨玉坡, 马钦彦 (2005) 山地植物群落生物多样性与生物生产力海拔梯度变化研究进展. 世界林业研究, 18(4), 27–34.]
- Luizão RCC, Luizão FJ, Paiva RQ, Monteiro TF, Sousa LS, Kruijt B (2004) Variation of carbon and nitrogen cycling processes along a topographic gradient in a central Amazonian forest. Global Change Biology, 10, 592–600.
- Marshall AR, Willcock S, Platts PJ, Lovetta JC, Balmford A, Burgess ND, Latham JE, Munishi PKT, Salter R, Shimah DD, Lewis SL (2012) Measuring and modelling aboveground carbon and tree allometry along a tropical elevation gradient. Biological Conservation, 154, 20–33.
- Mascaro J, Asner G P, Muller-Landau H C, van Breugel M, Hall J, Dahlin K (2011) Controls over aboveground forest carbon density on Barro Colorado Island, Panama. Biogeosciences, 8, 1615–1629.
- McEwan RW, Lin YC, Sun IF, Hsieh CF, Su SH, Chang LW, Song GZM, Wang HH, Hwang JL, Lin KC, Yang KC, Chiang JM (2011) Topographic and biotic regulation of aboveground carbon storage in subtropical broad-leaved forests of Taiwan. Forest Ecology and Management, 262, 1817–1825.
- McEwan RW, Muller RN (2006) Spatial and temporal dynamics in canopy dominance of an old-growth central Appalachian forest. Canadian Journal of Forest Research, 36, 1536–1550.
- Punchi-Manage R, Getzin S, Wiegand T, Kanagaraj R, Gunatilleke CVS, Gunatilleke IAUN, Wiegand K, Huth A (2013) Effects of topography on structuring local species assemblages in a Sri Lankan mixed dipterocarp forest. Journal of Ecology, 101, 149–160.
- R Core Team (2014) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org> (accessed 2014-12-1)
- Sun HL (2005) Ecosystem of China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [孙鸿烈 (2005) 中国生态系统. 科学出版社, 北京.]
- Sutherland WJ, Aveling R, Bennun L, Chapman E, Clout M, Côté IM, Depledge MH, Dicks LV, Dobson AP, Fellman L, Fleishman E, Gibbons DW, Keim B, Lickorish F, Lindenmayer DB, Monk KA, Norris K, Peck LS, Prior SV, Scharlemann JPW, Spalding M, Watkinson AR (2012) A horizon scan of global conservation issues for 2012. Trends in Ecology and Evolution, 27, 12–18.
- Swartzman G, Huang CH, Kaluzny S (1992) Spatial analysis of Bering Sea groundfish survey data using generalized additive models. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 49, 1366–1378.
- Takyu M, Aiba SI, Kitayama K (2003) Changes in biomass, productivity and decomposition along topographical gradients under different geological conditions in tropical lower montane forests on Mount Kinabalu, Borneo. Oecologia, 134, 397–404.
- Tarboton DG (1997) A new method for the determination of flow directions and upslope areas in grid digital elevation models. Water Resources Research, 33, 309–319.
- Valencia R, Foster RB, Villa G, Condit R, Svenning JC, Hernández C, Romoleroux K, Losos E, Magård E, Balslev H (2004) Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. Journal of Ecology, 92, 214–229.
- Wang B, Huang YS, Li XK, Xiang WS, Ding T, Huang FZ, Lu SH, Han WH, Wen SJ, He LJ (2014) Species composition and spatial distribution of a 15 ha northern tropical karst seasonal rain forest dynamics study plot in Nonggang, Guangxi, southern China. Biodiversity Science, 22, 141–156. (in Chinese with English abstract) [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 (2014) 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, 22, 141–156.]
- Wood SN (2001) mgcv: GAMs and generalized ridge regression for R. R News, 1, 20–25.
- Wood SN (2004) Stable and efficient multiple smoothing parameter estimation for generalized additive models. Journal of the American Statistical Association, 99, 673–689.
- Wood SN (2006a) Low rank scale invariant tensor product smooths for generalized additive mixed models. Biometrics, 62, 1025–1036.
- Wood SN (2006b) Generalized Additive Models: An Introduction with R. Chapman and Hall/CRC Press, London.