



•研究报告•

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

鲁梦珍^{1,2,3}, 曾馥平^{1,2,3}, 宋同清^{1,2}, 彭晚霞^{1,2}, 张浩^{1,2}, 苏樑^{1,2}, 刘坤平^{1,2}, 谭卫宁⁴, 杜虎^{1,2*}

1. 中国科学院亚热带农业生态研究所亚热带农业生态过程重点实验室, 长沙 410125; 2. 中国科学院环江喀斯特生态系统观测研究站/广西喀斯特生态过程与服务重点实验室, 广西环江 547100; 3. 中国科学院大学, 北京 100049; 4. 广西木论国家级自然保护区管理中心, 广西环江 547100

摘要: 树木死亡在森林动态中发挥着重要作用, 环境因子是影响树木死亡的重要因素。为了阐明喀斯特常绿落叶阔叶林死亡个体空间分布格局及其与环境的相关性, 本研究以木论25 ha森林动态监测样地的两次木本植物调查数据为基础, 分析了死亡个体的物种组成、径级结构、分布格局及其与生境的关联。结果表明, 样地内共有死亡个体17,306株, 隶属57科130属194种; 其中, 死亡率排名前三的科和属分别为八角枫科、蔷薇科、大风子科以及山麻杆属(*Alchornea*)、火棘属(*Pyracantha*)、八角枫属(*Alangium*); 在物种水平上, 山麻杆(*Alchornea trewioides*)、毛桐(*Mallotus barbatus*)、野桐(*Mallotus japonicus*)等死亡率较高。样地内死亡个体的平均胸径为3.83 cm, 最大47.11 cm; 径级分布呈倒“J”型。从分布格局来看, 样地内大部分死亡个体在0–50 m的尺度上呈聚集分布, 部分大径级树木死亡个体趋向于随机分布。生境关联分析发现, 个体死亡率与山顶、陡坡、缓坡、洼地呈正关联的物种数分别为41种、13种、41种和38种, 呈负关联的物种数分别为38种、67种、33种和10种, 与各生境无关联的物种数分别为4种、3种、9种和35种; 多度排名前20的物种其个体死亡率均与4种生境类型呈现出正关联或者负关联; 不同径级个体死亡率都与山顶生境呈正关联, 与缓坡生境呈负关联, 其中5 cm ≤ DBH < 10 cm和10 cm ≤ DBH < 15 cm个体死亡率均与洼地生境呈正关联; DBH ≥ 15 cm个体死亡率与陡坡生境呈正关联, 与洼地生境呈负关联。在喀斯特亚热带常绿落叶阔叶林中, 死亡个体空间分布格局总体表现为聚集分布, 树木死亡受生境作用的影响较大。

关键词: 树木死亡; 径级结构; 空间点格局分析; 生境关联; 喀斯特生态系统

鲁梦珍, 曾馥平, 宋同清, 彭晚霞, 张浩, 苏樑, 刘坤平, 谭卫宁, 杜虎 (2022) 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, 30, 21340. doi: 10.17520/biods.2021340.

Lu MZ, Zeng FP, Song TQ, Peng WX, Zhang H, Su L, Liu KP, Tan WN, Du H (2022) Spatial distribution pattern and habitat-association of snags in karst evergreen deciduous broad-leaved mixed forests. Biodiversity Science, 30, 21340. doi: 10.17520/biods.2021340.

Spatial distribution pattern and habitat-association of snags in karst evergreen deciduous broad-leaved mixed forests

Mengzhen Lu^{1,2,3}, Fuping Zeng^{1,2,3}, Tongqing Song^{1,2}, Wanxia Peng^{1,2}, Hao Zhang^{1,2}, Liang Su^{1,2}, Kunping Liu^{1,2}, Weining Tan⁴, Hu Du^{1,2*}

1 Key Laboratory of Agro-ecological Processes in Subtropical Region, Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academy of Sciences, Changsha 410125

2 Guangxi Key Laboratory of Karst Ecological Processes and Services/Huanjiang Observation and Research Station of Karst Ecosystem, Huanjiang, Guangxi 547100

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

4 Management Center for Guangxi Mulun National Nature Reserve, Huanjiang, Guangxi 547100

收稿日期: 2021-08-29; 接受日期: 2022-01-06

基金项目: 国家自然科学基金(42071073; 31971487)、广西重点研发计划(桂科AB17129009)、中国科学院青年创新促进会项目(2021366)和河池市特聘专家项目

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: hudu@isa.ac.cn

<https://www.biodiversity-science.net>

ABSTRACT

Aims: Tree mortality is a natural demographic process that plays a key role in determining forest dynamics and succession. Elucidating spatial patterns and driving factors of tree mortality would help researchers to better predict forest dynamics. In this respect, studies of the relationships between dead individuals and their habitats can aid the analysis of spatial distribution patterns. Previous studies on tree mortality have focused mainly on the causes and processes of tree death, temporal and spatial variabilities, impacting on ecosystems, and the abundance patterns and death dynamics of snags. Therefore, this study aims to determine the distribution patterns of dead individuals at different scales and the relationship between snags and habitats in a karst forest.

Methods: Using the data collected from two surveys of a 25 ha forest dynamic plot in the Mulun National Nature Reserve in Guangxi, China, we analyzed the species composition, size class structure and spatial patterns of snags, and its association with habitats. First, the univariate pair correlation was employed to analyze the distribution pattern of dead individuals of different species. Then, the Torus-translation method was utilized to analyze tree mortality and habitat-type associations.

Results: A total of 17,306 snag individuals, belonging to 57 families, 130 genera, and 194 species were found in the plot. The three families with the highest numbers of dead trees were Alangiaceae, Rosaceae, and Flacourtiaceae, with *Alchornea*, *Pyracantha*, and *Alangium* being the top three genera and *Alchornea trewioides*, *Mallotus barbatus*, and *Mallotus japonicus* the top three species with the highest mortality rates. The average diameter at breast height (DBH) of the snags was 3.83 cm, with the maximum DBH being 47.11 cm. The snags had an inverse J-type tree size structure. Within the scale of 0–50 m, the snags were mostly aggregated in the plot, but some large-sized trees were randomly distributed. The numbers of species whose mortality were positively associated with a hilltop, steep slope, gentle slope, and depression were 41, 13, 41, and 38, respectively, whereas the numbers of species with a negative association with the same habitat types were 38, 67, 33, and 10, respectively. Those of species with no association with hilltop, steep slope, gentle slope, and depression were 4, 3, 9, and 35, respectively. Among the 20 most dominant trees in the area, all were found to have either a positive or negative association with the four habitat types, with the mortality of each size class being positively correlated with hilltops but negatively correlated with gentle slopes.

Conclusion: Our study revealed that the distribution of snags in the surveyed plot was aggregated in a karst evergreen and deciduous broad-leaved forest in the Mulun National Nature Reserve,. This indicates that tree mortality was nonrandom and more highly impacted by the habitat type and topography.

Key words: tree mortality; DBH class structure; point pattern analysis; habitat association; karst ecosystem

树木死亡在森林动态中发挥着重要作用(Franklin et al, 1987),在个体生长发育的不同阶段都会发生,是森林生态系统能量流动和物质循环的关键环节(Chambers et al, 2000; Hilger et al, 2012)。树木死亡后能为森林生态系统中的其他个体提供资源和空间,进而促进物种共存(朱宇, 2018)。正确理解树木死亡的空间格局和驱动因素有助于我们准确地预测森林动态(Wang et al, 2012)。通常,树木死亡受多种因素共同作用,一般可分为生物因素和非生物因素(Franklin et al, 1987),这些死亡驱动因素反映着不同的生态过程^①。其中,生物因素主要包括树木自身衰老死亡及病虫害和生物竞争(Metcalfe et al, 2009; 卢志军等, 2015);非生物因素主要包括火灾、洪水、冰雪灾害等(朱宇, 2018)。一般而言,在不同的时间和空间尺度上,这些机制的作用强度可

能不同(王斌等, 2014)。例如,生境过滤等可能是在较大的尺度上发挥作用,生物竞争等可能是在中小尺度上发挥作用,而自然死亡可能不受尺度制约。所以死亡个体多尺度空间格局能在一定程度上反映各种维持机制在森林群落中的作用过程(Metcalfe et al, 2009; 王斌等, 2014)。开展死亡个体的空间分布格局及其影响因子等方面的研究,有助于我们更好地理解森林树木死亡的原因、森林群落的动态规律等问题。

生境-物种多度关系一直是生态学研究的核心内容之一(Keitt et al, 2002)。生态位理论认为每个树种都有其特定的生态位,从而避免了物种间的直接竞争,保证了群落的稳定(Wright, 2002)。因此,在植物群落中,不同的树种为了能够在群落中稳定共存,都会逐渐进化到适应各自生存的环境从而表现出一定的生境相关性(Hubbell, 1983; Debski et al, 2002)。开展死亡个体生境关联分析是对其空间分布

^① 吴浩 (2016) 亚热带常绿落叶阔叶混交林枯立木空间格局及树木死亡驱动因子研究. 硕士学位论文, 中国科学院武汉植物园, 武汉.

格局分析的深化,主要是为了了解生境因素对死亡个体空间分布格局的影响。

我国西南喀斯特地区生态系统生境异质性强、群落结构复杂、植被类型复杂多样(郭柯等, 2011; Liu et al, 2020)。广西木论和贵州荔波连片的喀斯特常绿落叶阔叶混交林是目前世界上保存最好、面积最大、代表性最强的原生性喀斯特森林集中连片区(郑颖吾, 1999; 陈惠君, 2019),其物种丰富多样,生境异质性极高。前人已对喀斯特森林植被群落组成特征、多样性、空间格局、演替动态变化及植被与环境关系等进行了研究(Du et al, 2017; 张芳, 2019^①; 张芳等, 2020; 贺忠权等, 2021),但对喀斯特树木死亡特征及影响因素的研究较少。已有研究发现生境对喀斯特森林树木分布有重要影响(郭屹立等, 2016; Du et al, 2017),因此我们认为喀斯特森林物种死亡与生境条件关系密切。本研究基于对木论国家级自然保护区大型森林动态监测样地的连续调查,分析了胸径 ≥ 1 cm的所有木本植物死亡个体的组成、空间分布特征及其与生境的关联性,以期揭示亚热带喀斯特常绿落叶阔叶林树木死亡机理及森林群落动态规律提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

木论国家级自然保护区位于广西环江毛南族自治县西北部(25°07′–25°12′ N, 107°54′–108°05′ E),总面积10,800 ha,海拔400–1,000 m。该区年均温19.4℃,年降水量1,500 mm,主要集中于4–9月,年均无霜期310 d,年均相对湿度79%,气候温暖,雨量充沛,为中亚热带季风气候。2014年,在该保护区内按照CTFS (the Centre for Tropical Forest Science)的标准建立了25 ha (500 m \times 500 m)的森林动态监测样地(25°8′ N、108°0′ E,以下简称木论样地)。样地海拔在442.6–651.4 m之间,整个样地生境异质性强,包括了山顶、山坡、洼地等系列典型的“峰丛–洼地”生境类型。样地内主要物种有小果厚壳桂 (*Cryptocarya metcalfiana*)、梾子皮 (*Itoa orientalis*)、圆果化香树 (*Platycarya longipes*)、香叶树 (*Lindera communis*)和齿叶黄皮 (*Clausena*

dunniana) (Du et al, 2017)。

1.2 植被调查

2014年完成样地首次植被调查。调查前运用全站仪和RTK (real-time kinematic)将整个样地划分成625个20 m \times 20 m样方,调查时以400 m²的样方作为基本单元,测定样方内所有胸径(DBH) ≥ 1 cm的木本植物的胸径和坐标,记录其物种名称等信息(陈惠君等, 2019)。于2019年进行第一次复查,对样地中所有已挂牌树木测量其胸径及记录存活状态(存活或者死亡)。

1.3 数据分析

选择单变量双关联函数(pair correlation function, $g(r)$)分析死亡树木在不同尺度上的分布格局。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,由其衍生的 $g(r)$ 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(Wiegand & Moloney, 2004; Illian, 2008)。 $g(r)$ 是观察到某一对点被分开距离 r 的几率,除以对应泊松过程的几率,通过R语言中的spatstat包实现(r 取值0–50 m),采用999次Monte Carlo模拟产生99%置信区间(Zhang et al, 2009)。 $g(r) > 1$ 表示聚集分布; $g(r) < 1$ 表示规则分布;若 $g(r) = 1$ 则表示随机分布(马芳等, 2018)。为了进行生境关联分析,选用625个20 m \times 20 m样方的海拔、坡度、坡向和凹凸度4个主要地形因子,通过多元回归树(multivariate regression tree, MRT)分析(De'Ath, 2002),将样地分为山顶、陡坡、缓坡和洼地4类生境(Du et al, 2017)。运用Torus转换(Torus-translation)检验法对样地每个物种个体死亡率(个体死亡率 = 死亡个体数/总个体数)进行生境关联分析,对死亡个体的实际相对密度与零分布模型中的期望密度进行比较,如果实际值大于期望值的97.5%或小于期望值的2.5%,则认为死亡个体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)(Harms et al, 2001)。为了满足分析本身对样本数量的最低要求,生境关联分析只考虑死亡个体数 ≥ 25 的物种,根据个体的DBH将所有死亡个体划分为4个径级:径级I: 1 cm \leq DBH $<$ 5 cm;径级II: 5 cm \leq DBH $<$ 10 cm;径级III: 10 cm \leq DBH $<$ 15 cm;径级IV: DBH ≥ 15 cm。所有数据分析及绘图均在R 4.0.2

^① 张芳 (2019) 喀斯特峰丛洼地典型森林植被与土壤的协同演变. 硕士学位论文,中国科学院亚热带农业生态研究所,长沙。

和Origin中实现。

2 结果

2.1 死亡个体的物种组成及径级结构

2.1.1 死亡个体的物种组成

本论样地共有DBH ≥ 1 cm的死亡个体17,306株, 平均密度为692.24株/ha, 隶属57科130属194种, 其中樟科、大戟科、大风子科、茜草科和蔷薇科死亡个体数最多, 分别占各科个体总数的11.91%、23.97%、32.25%、19.43%和35.28%。死亡个体数排名靠前的属分别是厚壳桂属(*Cryptocarya*)、山胡椒属(*Lindera*)和火棘属(*Pyracantha*), 分别占各属个体总数的8.52%、33.01%和42.08%。小果厚壳桂、香叶树和梾子皮的死亡个体数最多, 分别占总数的15.61%、8.18%和5.60% (图1)。从死亡率的角度分析, 死亡率排名前五的科分别为八角枫科、蔷薇科、大风子科、马鞭草科和木犀科; 排名前5的属分别为山麻杆属(*Alchornea*)、火棘属、八角枫属(*Alangium*)、花椒属(*Zanthoxylum*)和柞木属(*Xylosma*)。在物种水平上, 山麻杆(*Alchornea trewioides*)、毛桐(*Mallotus barbatus*)、野桐(*Mallotus japonicus*)等死亡率较高 (表1)。

2.1.2 死亡个体的径级结构

本论样地内死亡个体平均DBH为3.83 cm, 最大47.11 cm。死亡个体的径级结构呈倒“J”型(图2), 即小径级死亡个体数多于大径级死亡个体数。其中, 径级I的死亡个体占总数的78.67% (13,615株); 径级II占15.91% (2,754株); 径级III占3.63% (629株); 径级IV占1.77% (307株)。

2.2 死亡个体的空间分布格局

在0–50 m尺度上, 本论样地的死亡个体主要表现为聚集分布(图3B)。死亡个体径级的点格局分析显示: 径级I和径级II的死亡个体在0–50 m的尺度上一直表现为聚集分布(图3D, F); 径级III的死亡个体空间分布稍显复杂, 在0–7 m和17–22 m表现为聚集分布, 超过23 m后均为随机分布(图3H); 径级IV的死亡个体在0–2 m表现为随机分布, 3–45 m表现为聚集分布, 超过45 m又表现为随机分布(图3J)。

2.3 死亡个体的生境关联分析

死亡个体与生境的关联分析结果表明: 本论样地个体死亡率与山顶、陡坡、缓坡、洼地呈正关联

的物种数分别为41种、13种、41种和38种; 呈负关联的物种数分别为38种、67种、33种和10种; 无关联的物种数分别为4种、3种、9种和35种(图4)。通过分析样地内死亡个体数排名前20的物种个体死

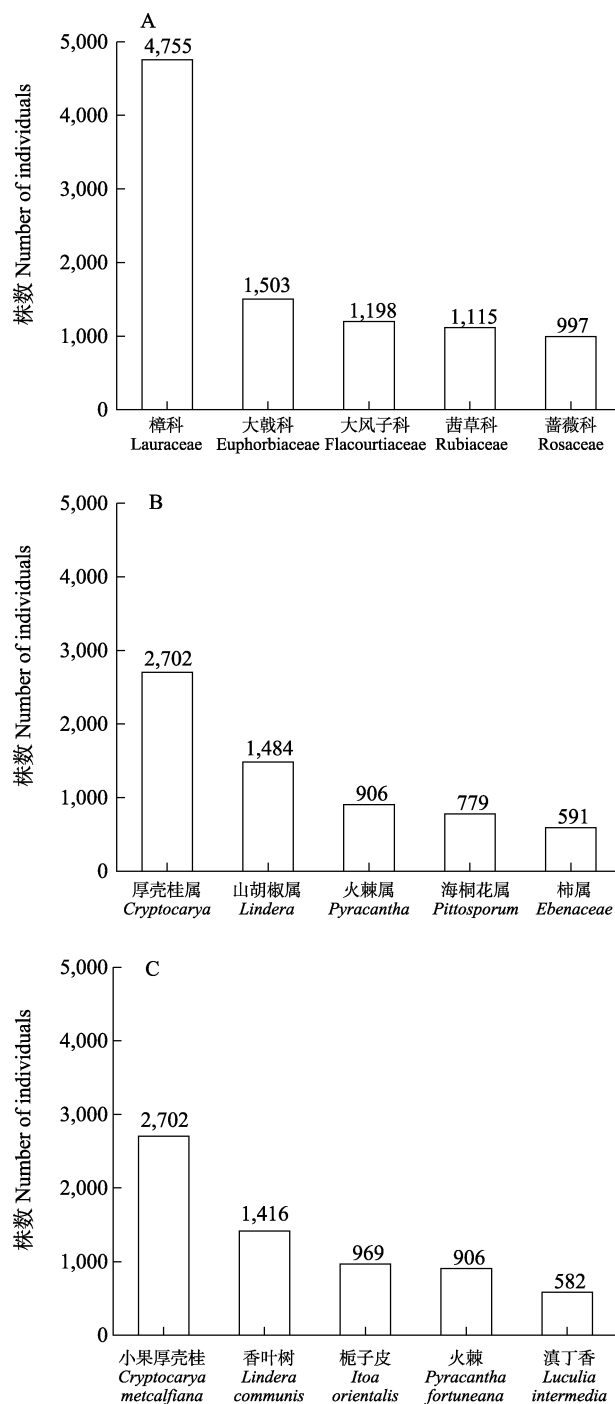


图1 本论25 ha森林动态监测样地内死亡个体数排名前五的科(A)、属(B)和种(C)

Fig. 1 The top five families (A), genera (B) and species (C) of snags in the 25 ha Mulun forest dynamic plot

表1 木论25 ha森林动态监测样地内死亡率排名前五的科、属、种
Table 1 The top five families, genera and species of mortality rate in the 25 ha Mulun forest dynamic plot

科名 Families	死亡率 Mortality rate (%)	属名 Genera	死亡率 Mortality rate (%)	种名 Species	死亡率 Mortality rate (%)
八角枫科 Alangiaceae	39.21	山麻杆属 <i>Alchornea</i>	60.15	山麻杆 <i>Alchornea trewioides</i>	60.2
蔷薇科 Rosaceae	35.28	火棘属 <i>Pyracantha</i>	42.08	毛桐 <i>Mallotus barbatus</i>	55.57
大风子科 Flacourtiaceae	32.25	八角枫属 <i>Alangium</i>	39.21	野桐 <i>Mallotus japonicus</i>	42.7
马鞭草科 Verbenaceae	27.31	花椒属 <i>Zanthoxylum</i>	37.19	火棘 <i>Pyracantha fortuneana</i>	42.08
木犀科 Oleaceae	24.58	柞木属 <i>Xylosma</i>	34.65	紫麻 <i>Oreocnide frutescens</i>	40.4

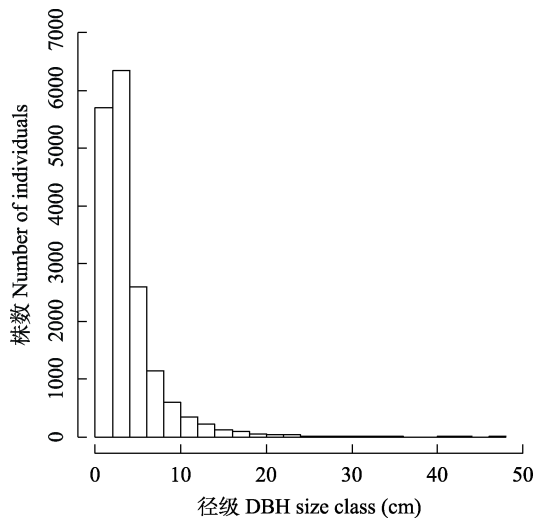


图2 木论25 ha森林动态监测样地内死亡个体径级分布
Fig. 2 Distribution of snag individuals across different DBH size classes in the 25 ha Mulun forest dynamic plot

亡率与生境的关系,发现小果厚壳桂的个体死亡率只与山顶生境呈正关联,与其余3种生境类型皆呈负关联。罗伞(*Brassaiopsis glomerulata*)、广西海桐(*Pittosporum kwangsiense*)和杜茎山(*Maesa japonica*) 3个物种的个体死亡率与山顶和洼地生境呈正关联,与陡坡和缓坡生境呈负关联。香叶树、梔子皮、伞花木(*Eurycorymbus cavaleriei*)和南岭柞木(*Xylosma controversum*)的个体死亡率与山顶和陡坡生境呈正关联,而与洼地和缓坡生境呈负关联。个体死亡率与洼地生境呈正关联的物种还有子楝树(*Decaspermum gracilentum*)、齿叶黄皮及矮小天仙果(*Ficus erecta*),剩下的物种中只有小叶山柿(*Diospyros dumetorum*)与洼地生境呈负关联,其余物种个体死亡率皆与洼地生境呈无关联(表2)。

样地不同径级与不同生境关联性结果显示,所有个体及各径级个体死亡率都与山顶生境呈正关联,与缓坡生境呈负关联。此外,所有个体及径级I

的个体死亡率与陡坡生境呈负关联,而与洼地未呈现显著的关联性。径级II和径级III的个体死亡率均与洼地生境呈正关联,与陡坡生境呈负关联。径级IV的个体死亡率与陡坡生境呈正关联,与洼地生境呈负关联(表3)。

3 讨论

木论样地中死亡个体数最多的3个科分别是樟科、大戟科和大风子科,这3个科的活体树木多度排名也靠前。死亡个体数最多的3个属分别是厚壳桂属、山胡椒属和火棘属。在物种水平上,小果厚壳桂、香叶树和梔子皮死亡个体数较多,其活体树木多度排名分别为第一、第二和第四,这说明活体树木在样地内的优势度决定着其死亡个体的物种组成^①。而优势树种齿叶黄皮和密花树(*Rapanea nerifolia*)的死亡个体并不多且死亡率较低,这可能与物种本身的属性有关,因为它们多分布于海拔较高的区域,对高岩石出露率的生境有较好的适应性。样地中死亡率最高的科属种分别是八角枫科、山麻杆属和山麻杆,而山麻杆多为灌木或小乔木,且多分布在坡上,岩石裸露率高,在资源竞争中处于相对弱势地位,这可能会降低树木的存活率。

样地内死亡个体的径级结构整体呈倒“J”型,即小径级个体的死亡数远大于大径级个体的死亡数。这与八大公山常绿落叶阔叶混交林(卢志军等, 2015)、弄岗喀斯特季节性雨林(王斌等, 2014)、鼎湖山针阔混交林(周小勇等, 2004)的死亡木径级结构相似。由此可以看出样地内生物间的相互作用对树木死亡有重要影响(Coomes et al, 2003)。因为大径级个体相对较强壮,在地上、地下资源(土壤水、光和养分)竞争中可能具有相对优势,小径级个体对

① 吴浩 (2016) 亚热带常绿落叶阔叶混交林枯立木空间格局及树木死亡驱动因子研究. 硕士学位论文, 中国科学院武汉植物园, 武汉.

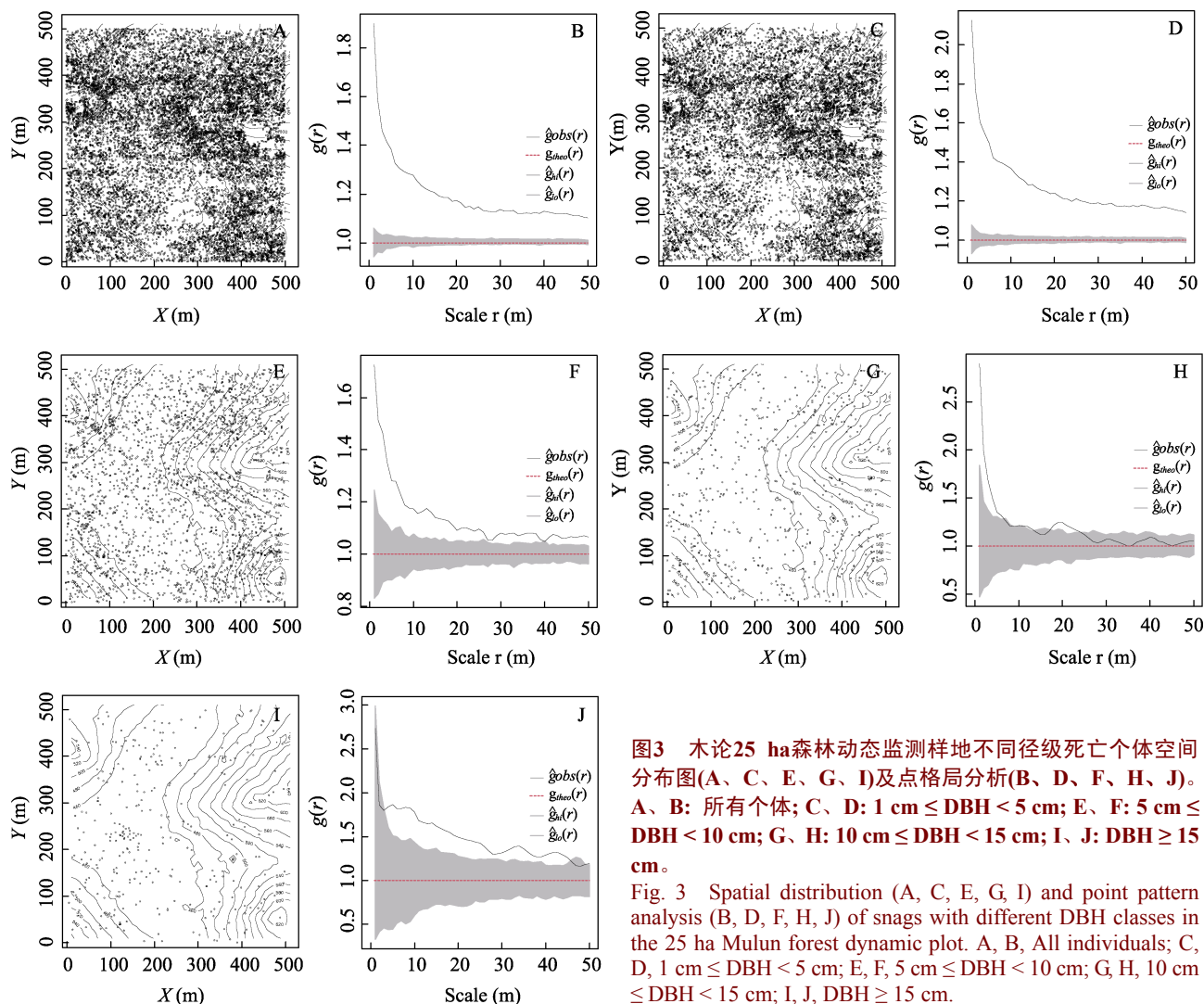


图3 木论25 ha森林动态监测样地不同径级死亡个体空间分布图(A、C、E、G、I)及点格局分析(B、D、F、H、J)。A、B: 所有个体; C、D: $1\text{ cm} \leq \text{DBH} < 5\text{ cm}$; E、F: $5\text{ cm} \leq \text{DBH} < 10\text{ cm}$; G、H: $10\text{ cm} \leq \text{DBH} < 15\text{ cm}$; I、J: $\text{DBH} \geq 15\text{ cm}$ 。

Fig. 3 Spatial distribution (A, C, E, G, I) and point pattern analysis (B, D, F, H, J) of snags with different DBH classes in the 25 ha Mulun forest dynamic plot. A, B, All individuals; C, D, $1\text{ cm} \leq \text{DBH} < 5\text{ cm}$; E, F, $5\text{ cm} \leq \text{DBH} < 10\text{ cm}$; G, H, $10\text{ cm} \leq \text{DBH} < 15\text{ cm}$; I, J, $\text{DBH} \geq 15\text{ cm}$.

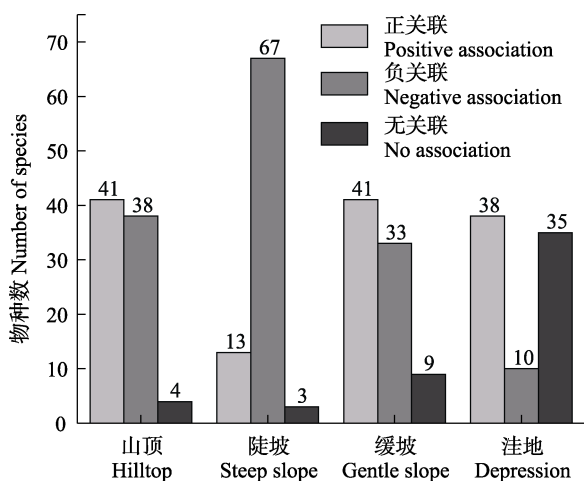


图4 木论25 ha森林动态监测样地个体死亡率与4种生境呈不同关联性的物种数

Fig. 4 Number of species whose individual mortality associated with each of the four habitat types in the 25 ha Mulun forest dynamic plot

于环境压力的反应更为敏感, 因此在竞争中常处于弱势, 难以与大径级个体相抗衡^①。另外, 木论样地活体树木径级结构亦呈倒“J”型(兰斯安等, 2016), 与死亡个体径级结构一致。说明样地内活立木多的径级内, 其对应的死亡个体数也多, 表明该喀斯特亚热带森林群落结构较完整且相对稳定, 受人为干扰较少。

由不同径级死亡个体的空间分布图可知, 大径级死亡个体多分布在海拔(地势)较低的地区, 而小径级个体的分布覆盖整个样地。由不同径级空间点格局分析结果可知, 径级I和径级II的死亡个体在0–50 m尺度内呈聚集型分布格局, 径级III的死亡个体在大尺度上呈随机分布, 小尺度内呈聚集分布,

① 吴浩 (2016) 亚热带常绿落叶阔叶混交林枯立木空间格局及树木死亡驱动因子研究。硕士学位论文, 中国科学院武汉植物园, 武汉。

表2 木论25 ha森林动态监测样地死亡个体数前20物种的个体死亡率与生境关联

Table 2 Habitat associations of individual mortality among 20 species with the most snags in the 25 ha Mulun forest dynamic plot

物种 Species	死亡率 Mortality rate (%)	多度 Abundance	山顶 Hilltop	陡坡 Steep slope	缓坡 Gentle slope	洼地 Depression
小果厚壳桂 <i>Cryptocarya metcalfiana</i>	8.52	2,702	+	—	—	—
香叶树 <i>Lindera communis</i>	33.83	1,416	+	+	—	—
圆果化香树 <i>Platycarya longipes</i>	12.40	439	—	—	+	0
梾子皮 <i>Itoa orientalis</i>	31.85	969	+	+	—	—
罗伞 <i>Brassaiopsis glomerulata</i>	14.71	427	+	—	—	+
子楝树 <i>Decaspermum gracilentum</i>	15.11	422	—	—	+	+
小叶山柿 <i>Diospyros dumetorum</i>	21.79	556	+	—	+	—
齿叶黄皮 <i>Clausena dunniana</i>	11.05	323	—	—	+	+
火棘 <i>Pyracantha fortuneana</i>	40.08	906	—	—	+	0
密花树 <i>Rapanea neriifolia</i>	12.03	232	—	—	+	0
滇丁香 <i>Luculia intermedia</i>	33.18	582	—	—	0	0
小巴豆 <i>Croton tiglium</i>	29.25	466	+	—	+	0
广西海桐 <i>Pittosporum kwangsiense</i>	16.29	326	+	—	—	+
伞花木 <i>Eurycorymbus cavaleriei</i>	17.14	260	+	+	—	—
四子海桐 <i>Pittosporum tonkinense</i>	18.61	369	—	—	0	0
青篱柴 <i>Tirpitzia sinensis</i>	21.03	225	—	—	+	0
杜茎山 <i>Maesa japonica</i>	31.91	285	+	—	—	+
矮小天仙果 <i>Ficus erecta</i>	23.59	188	—	—	+	+
野桐 <i>Mallotus japonicus</i>	42.68	188	+	—	—	0
南岭柞木 <i>Xylosma controversum</i>	34.65	228	+	+	—	—

—代表负关联, 0代表无关联, +代表正关联。

—, 0 and + in the table means negative association, no association, and positive association, respectively.

表3 木论25 ha森林动态监测样地死亡个体径级生境关联性分析

Table 3 Habitat associations of DBH classes of the snags in the 25 ha Mulun forest dynamic plot

径级 DBH classes	山顶 Hilltop	陡坡 Steep slope	缓坡 Gentle slope	洼地 Depression
1 cm ≤ DBH < 5 cm	+	—	—	0
5 cm ≤ DBH < 10 cm	+	—	—	+
10 cm ≤ DBH < 15 cm	+	—	—	+
15 cm ≤ DBH	+	+	—	—
总体 All individuals	+	—	—	0

—代表负关联, 0代表无关联, +代表正关联。

—, 0 and + in the table means negative association, no association, and positive association, respectively.

而大径级个体(径级IV)则在大尺度上更趋向于随机分布。这一方面可能与样地活体树木分布格局有关, 即平均胸径较大的个体多分布在地势较低的洼地, 且分布密度较低, 小径级个体则分布广泛, 覆盖整个样地且分布密度较高, 因此不同径级死亡个体的空间分布也呈相似规律^①。另一方面, 不同径级在不同区域的分布导致其死亡的原因可能不同, 如

小径级个体对环境、种内、种间竞争等更为敏感, 故易受密度制约和生境过滤的双重影响, 从而导致死亡率较高; 大径级树木的死亡与生境过滤和个体自然衰老有关, 因此更趋向于随机分布。样地内大树的死亡, 一方面是因为土层浅薄的地方不容易固持大树, 遭受强风等极端天气时容易连根一起倒伏。另一方面是有些先锋种如梾子皮长到一定大小就自然衰老死亡了, 因此大径级个体死亡更趋向于随机型分布格局。此外, 木论样地地势较高的地区光

① 兰斯安 (2017) 喀斯特常绿落叶阔叶混交林木本植物群落特征及尺度效应. 硕士学位论文, 中国科学院亚热带农业生态研究所, 长沙。

照强烈、岩石裸露度高,土壤斑块化严重,植物强烈聚集型生长,又因水分和养分缺乏等胁迫,而造成小径级树木死亡较多,且分布相对聚集(王斌等, 2014)。木论样地不同径级与不同生境关联性结果也显示,径级IV的个体死亡率与陡坡生境呈正关联,与洼地生境呈负关联,说明大径级个体在陡坡生境死亡率较高,更适合在洼地生长。

已有研究表明,物种生长在不适宜的生境中,往往会因为得不到充足的水分、养分、光照而具有较高的死亡率(朱宇, 2018)。生境异质性与物种生境偏好共同作用导致的生境过滤效应是物种生态位分化的一种形式(Harms et al, 2001)。进行生境关联分析是了解环境因素对树木死亡影响的重要途径之一(卢志军等, 2015)。木论样地死亡个体与生境的关联分析结果表明个体死亡率与山顶和洼地生境呈正关联的物种数较陡坡生境多,说明样地内物种在洼地和山顶生境的死亡率较高,而在陡坡生境死亡率较低,这是因为山顶生境光照强烈、岩石裸露度高,水分、养分不足,死亡率高。而洼地生境由于地势低,光照不足,且土壤湿度高,透气性差等原因,耐阴物种存活率高,对于耐旱耐阴机制不达的物种,由于对山顶生境干旱和洼地生境光照不足等条件的不适应而不容易存活。在死亡个体多度排名前20的物种中,小果厚壳桂、香叶树和梾子皮等个体死亡率与山顶生境呈正关联,说明这3个物种在山顶生长不适,死亡率高。这是由于山顶周围岩石裸露率高,土层薄,养分不足,光照强烈(文丽等, 2015),不喜光不耐旱的物种在生境恶劣、水分不足的山顶很容易死亡。而罗伞和广西海桐等不耐涝的物种表现为死亡率与洼地生境呈正关联,与陡坡和缓坡生境呈负关联,说明这2个物种在洼地生长不适,死亡率高,更适合在坡上生长。这是由于木论样地内降雨集中,洼地生境由于地形原因光照不足,土壤湿度较高,透气性差,树木根系容易霉烂而造成树木的死亡。总体来看,20个物种的个体死亡率与4种生境类型均呈现出正关联或者负关联,说明与同为亚热带区域的八大公山非喀斯特常绿落叶阔叶林生境对于树木死亡影响较小不同^①,木论喀斯特常绿落叶阔叶林中物种的个体死亡受生

境作用的影响较大。

ORCID

杜虎  <https://orcid.org/0000-0002-9645-399X>

参考文献

- Chambers JQ, Higuchi N, Schimel JP, Ferreira LV, Melack JM (2000) Decomposition and carbon cycling of dead trees in tropical forests of the central Amazon. *Oecologia*, 122, 380–388.
- Chen HJ, Du H, Song TQ, Peng WX, Zhang H, Su L, Zeng FP (2019) Numerical classification of associations and their stabilities of karst evergreen deciduous broad-leaved mixed forests in Mulun National Nature Reserve. *Biodiversity Science*, 27, 1056–1068. (in Chinese with English abstract) [陈惠君, 杜虎, 宋同清, 彭晚霞, 张浩, 苏樑, 曾馥平 (2019) 木论喀斯特常绿落叶阔叶混交林群丛数量分类及稳定性. *生物多样性*, 27, 1056–1068.]
- Coomes DA, Duncan RP, Allen RB, Truscott J (2003) Disturbances prevent stem size-density distributions in natural forests from following scaling relationships. *Ecology Letters*, 6, 980–989.
- De'Ath G (2002) Multivariate regression trees: A new technique for modeling species–environment relationships. *Ecology*, 83, 1105–1117.
- Debski I, Burslem DFRP, Palmiotto PA, Lafrankie JV, Lee HS, Manokaran N (2002) Habitat preferences of *Aporosa* in two Malaysian forests: Implications for abundance and coexistence. *Ecology*, 83, 2005–2018.
- Du H, Hu F, Zeng FP, Wang KL, Peng WX, Zhang H, Zeng ZX, Zhang F, Song TQ (2017) Spatial distribution of tree species in evergreen-deciduous broadleaf karst forests in Southwest China. *Scientific Reports*, 7, 15664.
- Franklin JF, Shugart HH, Harmon ME (1987) Tree death as an ecological process. *BioScience*, 37, 550–556.
- Guo K, Liu CC, Dong M (2011) Ecological adaptation of plants and control of rocky-desertification on karst region of Southwest China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 991–999. (in Chinese with English abstract) [郭柯, 刘长成, 董鸣 (2011) 我国西南喀斯特植物生态适应性与石漠化治理. *植物生态学报*, 35, 991–999.]
- Guo YL, Wang B, Xiang WS, Ding T, Lu SH, Huang FZ, Wen SJ, Li DX, Li XK (2016) Spatial distribution and habitat-association of snags in the tropical karst seasonal rainforest of Southwest Guangxi, China. *Guihaia*, 36, 154–161. (in Chinese with English abstract) [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 (2016) 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*, 36, 154–161.]
- 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.

^① 吴浩 (2016) 亚热带常绿落叶阔叶混交林枯立木空间格局及树木死亡驱动因子研究. 硕士学位论文, 中国科学院武汉植物园, 武汉.

- He ZQ, Liu CC, Cai XL, Guo K (2021) Types and community characteristics of karst mixed evergreen and deciduous broad-leaved forests in the central Guizhou Plateau, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 670–680. (in Chinese with English abstract) [贺志权, 刘长成, 蔡先立, 郭柯 (2021) 黔中高原喀斯特常绿与落叶阔叶混交林类型及群落特征. *植物生态学报*, 45, 670–680.]
- Hilger AB, Shaw CH, Metsaranta JM, Kurz WA (2012) Estimation of snag carbon transfer rates by ecozone and lead species for forests in Canada. *Ecological Applications*, 22, 2078–2090.
- Hubbell SP (1983) Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for conservation. In: *Tropical Rain Forest: Ecology and Management* (eds Sutton SL, Whitmore TC, Chadwick AC), pp. 9–20. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- Illian BJ (2008) Statistical analysis and modelling of spatial point patterns. *Technometrics*, 47, 516–517.
- Keitt TH, Bjørnstad ON, Dixon PM, Citron-Pousty S (2002) Accounting for spatial pattern when modeling organism–environment interactions. *Ecography*, 25, 616–625.
- Lan SA, Song M, Zeng FP, Du H, Peng WX, Qin WG, He TG (2016) Species composition of woody plants in evergreen-deciduous broad-leaved karst forests, Southwest China. *Guihaia*, 36, 1156–1164. (in Chinese with English abstract) [兰斯安, 宋敏, 曾馥平, 杜虎, 彭晚霞, 覃文更, 何铁光 (2016) 喀斯特常绿落叶阔叶混交林木本植物组成特征. *广西植物*, 36, 1156–1164.]
- Liu L, Zeng FP, Song TQ, Wang KL, Du H (2020) Stand structure and abiotic factors modulate karst forest biomass in Southwest China. *Forests*, 11, 443.
- Lu ZJ, Liu FL, Wu H, Jiang MX (2015) Species composition, size class, and spatial patterns of snags in the Badagongshan (BDGS) mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest in Central China. *Biodiversity Science*, 23, 167–173. (in Chinese with English abstract) [卢志军, 刘福玲, 吴浩, 江明喜 (2015) 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*, 23, 167–173.]
- Ma F, Wang SZ, Feng JC, Sang WG (2018) 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*, 38, 7669–7678. (in Chinese with English abstract) [马芳, 王顺忠, 冯金朝, 桑卫国 (2018) 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*, 38, 7669–7678.]
- Metcalf CJE, Horvitz CC, Tuljapurkar S, Clark DA (2009) 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*, 90, 2766–2778.
- Wang B, Xiang WS, Ding T, Huang FZ, Wen SJ, Li DX, Guo YL, Li XK (2014) Spatial distribution of standing dead trees abundance and its impact factors in the karst seasonal rain forest, Nonggang, southern China. *Chinese Science Bulletin*, 59, 3479–3490. (in Chinese with English abstract) [王斌, 向悟生, 丁涛, 黄甫昭, 文淑均, 李冬兴, 郭屹立, 李先琨 (2014) 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*, 59, 3479–3490.]
- Wang XG, Comita LS, Hao ZQ, Davies SJ, Ye J, Lin F, Yuan ZQ, Reinhart KO (2012) Local-scale drivers of tree survival in a temperate forest. *PLoS ONE*, 7, e29469.
- Wen L, Song TQ, Du H, Wang KL, Peng WX, Zeng FP, Zeng ZX, He TG (2015) The succession characteristics and its driving mechanism of plant community in karst region, Southwest China. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 5822–5833. (in Chinese with English abstract) [文丽, 宋同清, 杜虎, 王克林, 彭晚霞, 曾馥平, 曾昭霞, 何铁光 (2015) 中国西南喀斯特植物群落演替特征及驱动机制. *生态学报*, 35, 5822–5833.]
- Wiegand T, Moloney KA (2004) Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 104, 209–229.
- Wright JS (2002) Plant diversity in tropical forests: A review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130, 1–14.
- Zhang F, Du H, Zeng FP, Peng WX, Song TQ (2020) Changes of woody community structure and diversity in karst peak-cluster depressions in Southwest China. *Acta Ecologica Sinica*, 40, 4094–4104. (in Chinese with English abstract) [张芳, 杜虎, 曾馥平, 彭晚霞, 宋同清 (2020) 西南喀斯特峰丛洼地林木本植物群落结构与多样性变化. *生态学报*, 40, 4094–4104.]
- Zhang J, Hao ZQ, Sun IF, Song B, Ye J, Li BH, Wang XG (2009) Density dependence on tree survival in an old-growth temperate forest in northeastern China. *Annals of Forest Science*, 66, 204.
- Zhou XY, Huang ZL, Shi JH, Ouyang XJ, Li J, Zhang C (2004) Short-term dynamics of community composition and structure during succession of coniferous and broad-leaved mixed forest in Dinghushan. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 12, 323–330. (in Chinese with English abstract) [周小勇, 黄忠良, 史军辉, 欧阳学军, 李炯, 张池 (2004) 鼎湖山针阔混交林演替过程中群落组成和结构短期动态研究. *热带亚热带植物学报*, 12, 323–330.]
- Zhu Y (2018) Tree Mortality and Species Coexistence in a Typical Mixed Broadleaved-Korean Pine (*Pinus koraiensis*) Forest. PhD dissertation, Northeast Forestry University, Harbin. (in Chinese with English abstract) [朱宇 (2018) 典型阔叶红松林树木死亡与物种共存研究. 博士学位论文, 东北林业大学, 哈尔滨.]
- Zheng YW (1999) Introduction to Mulun Karst Forest Region. Science Press, Beijing. (in Chinese) [郑颖吾 (1999) 木论喀斯特林区概论. 科学出版社, 北京.]

(责任编辑: 王绪高 责任编辑: 黄祥忠)