

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

韦博良^{1*} 袁志良^{1*} 牛 帅¹ 刘 霞² 贾宏汝³ 叶永忠^{1**}

¹河南农业大学生命科学学院, 郑州 450002; ²河南滑县环境保护局, 河南滑县 456400; ³河南财政金融学院, 郑州 451464

摘 要 树木的死亡是森林生态系统中重要的生态学过程。为了探索树木的死亡如何影响物种的空间格局及种间相关性, 并进一步探寻树木死亡的原因, 运用点格局分析的相关方法, 对宝天曼1 hm²固定样地内树木死亡前后17个物种的空间格局及种间相关性进行了分析。结果表明: (1)树木死亡前后物种的空间格局以聚集分布为主, 但死亡后在较大尺度上表现为聚集分布的物种数减少, 随机分布的物种数增多。(2)树木死亡前后物种与锐齿槲栎(*Quercus aliena* var. *acuteserrata*)的种间相关性均以正相关和不相关为主, 并且死亡后, 在小尺度上表现出正相关物种对数增多, 负相关物种对数减少。(3)物种个体的死亡符合随机死亡假说。死亡前后仅4个物种与锐齿槲栎的种间相关性完全改变, 多数物种的空间格局以及与锐齿槲栎的种间相关性仅在少数尺度上发生改变甚至没有改变, 而且不同物种的变化没有明显的规律。(4)锐齿槲栎死树和13个物种活树存在显著的种间相关性, 但死树活树的种间相关性与死亡前后种间相关性的变化并不完全一致。只有5个物种的活树与锐齿槲栎死树存在竞争, 而且个体死亡后物种与锐齿槲栎之间竞争加剧。个体的死亡是多种因素共同作用的结果, 虽然物种的死亡符合随机死亡假说, 但也存在少数竞争死亡的个体。

关键词 死亡; 随机死亡假说; 空间格局; 种间相关性; 锐齿槲栎

引用格式: 韦博良, 袁志良, 牛帅, 刘霞, 贾宏汝, 叶永忠 (2017). 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, 41, 430–438. doi: 10.17521/cjpe.2016.0297

Effects of tree mortality on the spatial patterns and interspecific associations of plant species in a *Quercus aliena* var. *acuteserrata* forest in Baotianman, Henan, China

WEI Bo-Liang^{1*}, YUAN Zhi-Liang^{1*}, NIU Shuai¹, LIU Xia², JIA Hong-Ru³, and YE Yong-Zhong^{1**}

¹College of Life Sciences, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China; ²Huaxian Environmental Protection Agency, Huaxian, Henan 456400, China; and ³Henan College of Finance and Taxation, Zhengzhou 451464, China

Abstract

Aims Tree mortality is an important ecological process in forest ecosystems. The aims of this study were to determine how tree mortality influences the spatial patterns and interspecific associations of plant species, and what are the causes of tree mortality in a 1 hm² permanent plot in Baotianman National Nature Reserve, Nanyang City, Henan Province.

Methods We conducted field investigations in the plot and used spatial point pattern analysis to examine the spatial patterns and interspecific associations of 17 species prior to and following mortality.

Important findings (1) Most of the species in the study plot showed an aggregated distribution both pre- and post-mortality. However, the number of species showing aggregated distribution decreased and the number of species showing random distribution increased following the mortality event. (2) Most species were positively associated with *Quercus aliena* var. *acuteserrata* both pre- and post-mortality, while some had no apparent association. Following tree mortality, on fine scales, the number of species with positive associations increased, and the number of species with negative associations decreased. (3) Tree mortality was in consistency with the random death hypothesis. The interspecific associations of four species with *Q. aliena* var. *acuteserrata* completely changed following death. For most species, the spatial patterns and the interspecific association with *Q. aliena* var. *acuteserrata* either changed at minor scales or did not change. The variations in spatial patterns or interspecific associations were inconsistent among species. (4) The dead trees of *Q. aliena* var. *acuteserrata* were significantly

收稿日期Received: 2016-09-26 接受日期Accepted: 2017-01-03

* 共同第一作者 Co-first author

** 通信作者 Author for correspondence (E-mail: yeyzh@163.com)

associated with the living trees in 13 species, but the associations between dead and living trees were not in agreement with the changes in interspecific association following mortality. Only five living tree species competed with the dead trees of *Q. aliena* var. *acuteserrata*, and the competition between each of these species and *Q. aliena* var. *acuteserrata* intensified after individual death. Tree mortality is the result of a variety of factors. Although the tree mortality in the study plot was in accordance with the random death hypothesis, there were also a few individuals which were dead from competition.

Key words mortality; random death hypothesis; spatial patterns; interspecific associations; *Quercus aliena* var. *acuteserrata*

Citation: Wei BL, Yuan ZL, Niu S, Liu X, Jia HR, Ye YZ (2017). Effects of tree mortality on the spatial patterns and interspecific associations of plant species in a *Quercus aliena* var. *acuteserrata* forest in Baotianman, Henan, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 430–438. doi: 10.17521/cjpe.2016.0297

种群空间格局是种群自身特性的体现, 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(刘妍妍和金光泽, 2010; 缪宁等, 2011)。物种空间格局的形成是多种生态过程相互作用的结果(范娟等, 2012)。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(李林等, 2014)。

树木死亡是森林群落动态的重要环节, 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(Domke *et al.*, 2011; 王利伟等, 2011; 郭屹立等, 2016), 并在群落更新及演替过程中发挥着重要作用(Rouvinen *et al.*, 2002)。树木死亡的原因很多, 例如树木衰老、自然灾害、病虫害、动物取食以及个体之间的竞争等(Metcalfe *et al.*, 2009; 卢志军等, 2015)。

树木的死亡直接影响了种群的数量特征, 并改变了物种的空间点位(王斌等, 2014)。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。多数研究认为: 若树木是随机死亡的, 则物种的空间格局不会发生明显改变(缪宁等, 2011); 若树木的死亡是由密度制约所致, 则死亡后物种的空间格局更加随机(He & Duncan, 2000; Zhang *et al.*, 2009); 而竞争导致的死亡会使物种种内种间相关性发生显著改变(徐嘉等, 2007)。

对于死亡树木的空间格局以及树木的死亡原因已有一些研究(郭屹立等, 2016)。然而这些研究通常以死亡树木为研究对象, 少有研究检验树木死亡前后种群空间格局和种间相关性的变化, 而对死树和活树的关系以及个体死亡后对物种种间关系影响的研究更加少见。为此, 本研究以宝天曼国家级自然保护区内一个1 hm²动态监测样地作为研究对象, 运用点格局分析的相关方法对数据进行分析, 试图

回答以下几个问题: (1)在树木死亡前后, 不同物种的空间格局以及种间相关性有何变化? (2)死树的种间相关性能否反映树木死亡前后种群的种间相关性的变化? (3)样地内树木死亡的原因是什么? 本研究希望通过对以上几个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 研究地区和研究方法

1.1 研究地区概况

宝天曼国家级自然保护区位于河南省西南部内乡县境内, 地理位置为111.78°–112.06° E, 33.34°–33.60° N, 总面积23 198 hm², 最高峰海拔1 830 m (陈云等, 2014)。宝天曼自然保护区地处暖温带向北亚热带过渡地带, 植被属暖温带落叶林向北亚热带常绿阔叶林过渡的典型代表, 保护区内森林覆盖率高达97.8%, 是我国同纬度天然阔叶林保存最为完好的地区。宝天曼年平均气温15.2 °C, 年降水量885.6 mm, 年蒸发量991.6 mm, 相对湿度68% (袁志良等, 2011)。

1.2 样地调查及样地概况

本研究于宝天曼内一个1 hm²长期监测样地中进行(图1)。参照巴拿马巴洛科罗拉多岛50 hm²热带雨林样地建设的技术规范(袁志良等, 2011), 用全站仪将样地分成25个20 m × 20 m的样方, 每个20 m × 20 m的样方又进一步分为16个5 m × 5 m的小样方。逐一测量记录样方内所有胸径(DBH)大于等于1 cm的木本植物(含死亡树木)的编号、名称、胸径、坐标和生长状况, 获得植物的调查数据。

研究样地为锐齿槲栎(*Quercus aliena* var. *acuteserrata*)林, 该林型是河南落叶阔叶林区的主要森林

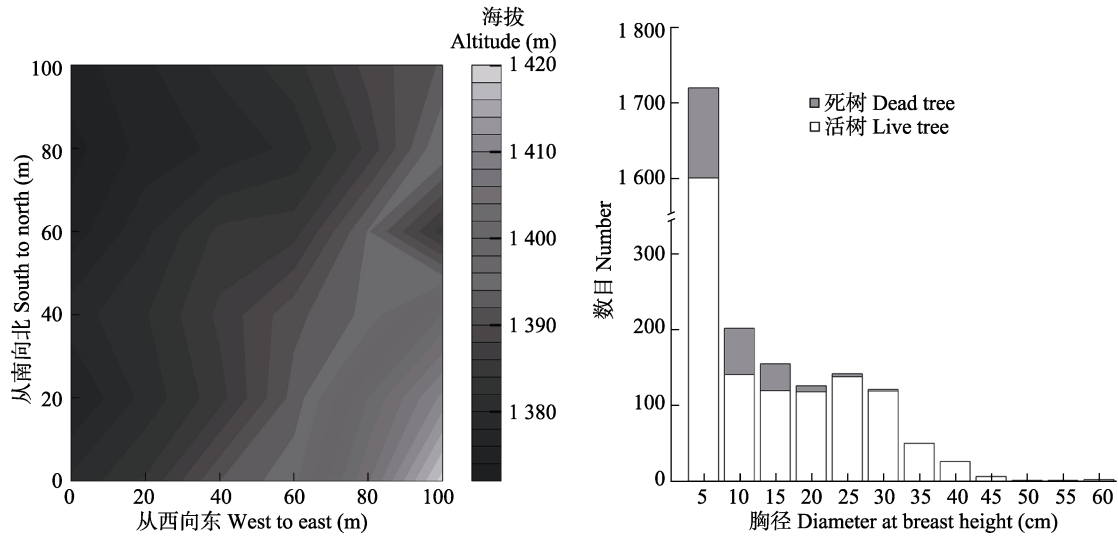


图1 样地地形图及17个物种整体的径级结构。
Fig. 1 Topographic map in the plot and the frequency distribution of diameter at breast height of 17 species.

植被类型(刘玉萃等, 2001)。样地内乔木层主要由锐齿槲栎、华东槲(Tilia japonica)、灯台树(Bothrocaryum controversum)等组成。灌木层主要由连翘(Forsythia suspensa)、白檀(Symplocos paniculata)、海州常山(Clerodendrum trichotomum)等组成。样地内个体数大于30的物种共有20种, 其中有17个物种有死亡个体。而死亡个体数大于10的物种仅有锐齿槲栎和连翘, 其余物种的死亡数均小于等于10(表1)。

1.3 数据分析

为比较树木个体死亡前后空间格局的变化, 本文采用点格局分析 $g(r)$ 函数分别对死亡前的种群(所有活树和死树)以及死亡后的种群(仅活树)的空间格局进行分析(He & Duncan, 2000; Zhang *et al.*, 2009)。由于同一物种对生境的利用是相同的, 为方便比较死亡前后物种空间格局的变化, 选择完全空间随机模型(complete spatial randomness)作为零模型。当 $g(r) > 1$ 时, 分析的物种在尺度 r 上呈聚集分布; 当 $g(r) = 1$ 时, 分析的物种在尺度 r 上呈随机分布; 当 $g(r) < 1$ 时, 分析的物种在尺度 r 上呈规则分布。

物种在自然环境中的死亡原因有多种多样, 为了检验样地内物种的死亡原因, 采用随机标签模型(random labeling)作为零模型(缪宁等, 2009)。该模型在物种的所有个体(包括死树和活树)中随机移除一定数量的个体, 移除的数量与物种真正死亡个体的数量相同, 将这部分个体作为“死树”, 剩下的个体则是经过“随机死亡”后剩余的“活树”(Wiegand & Moloney, 2004)。若个体真实死亡后种群的空间格局

表1 样地内物种活树和死树的基本特征
Table 1 Basic characteristics of living and dead trees of species in the study plot

物种 Species	个体数 Number of individuals	
	活树 Living tree	死树 Dead tree
锐齿槲栎 <i>Quercus aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	572	114
连翘 <i>Forsythia suspensa</i>	258	46
白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	218	6
四照花 <i>Dendrobenthamia japonica</i> var. <i>chinensis</i>	195	5
三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>	167	10
华东槲 <i>Tilia japonica</i>	130	4
灯台树 <i>Bothrocaryum controversum</i>	122	0
山梅花 <i>Philadelphus incanus</i>	119	8
鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i>	118	1
水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	105	1
海州常山 <i>Clerodendrum trichotomum</i>	83	4
崖樱桃 <i>Cerasus scopulorum</i>	69	2
秦岭木姜子 <i>Litsea tsinlingensis</i>	63	6
桦叶荚蒾 <i>Viburnum betulifolium</i>	54	2
卫矛 <i>Euonymus alatus</i>	48	8
华榛 <i>Corylus chinensis</i>	47	2
大槲 <i>Tilia nobilis</i>	40	3
青榨槭 <i>Acer davidii</i>	40	0
金银忍冬 <i>Lonicera maackii</i>	34	7
石枣子 <i>Euonymus sanguineus</i>	30	0

符合“随机死亡”后的空间格局, 则证明物种个体的死亡是随机的; 若不符合, 则说明物种个体的死亡是非随机的, 即个体的死亡可能受到其他因素的影响, 如种内种间竞争、密度制约或自然灾害等(He & Duncan, 2000; 缪宁等, 2009)。

$$g(r) = \frac{dK(r)}{dr} / (2 \times \pi \times r) \quad (1)$$

式中, $g(r)$ 为双关联函数, $K(r)$ 为Ripley's K函数, r 为尺度。

群落中优势物种个体的死亡将直接影响群落的物种组成以及群落结构(李林等, 2014)。由于样地内仅有优势种锐齿槲栎的死树为114棵, 其他物种死树均少于50棵。在分析树木死亡前后物种的种间相关性时, 为确保死亡前后种间相关性变化的准确性, 仅检测锐齿槲栎与其他物种的种间相关性。

本文使用双变量 $g_{12}(r)$ 函数以及独立性零模型(independence model)对树木死亡前后锐齿槲栎与其他物种的相关性进行分析(Wiegand *et al.*, 2007)。独立性零模型保持目标物种的个体位置不变, 让另一个物种个体的位置随机变化。由于种间相关性的不对称, 需要分别检测物种1对物种2的空间相关性以及物种2对物种1的相关性(Getzin *et al.*, 2006)。 $g_{12}(r) = 1$, 表示物种1对物种2无显著影响; $g_{12}(r) > 1$, 表示物种1对物种2表现出正的空间相关性; $g_{12}(r) < 1$, 表示物种1对物种2表现出负的空间相关性。

同时, 本文对锐齿槲栎死树与其他物种活树的相关性也进行了研究。与活树之间的相关性不同, 不同物种活树与死树之间的正相关表明一个物种的死树多分布在另一个物种活树周围, 这个物种的死树可能是与另一个物种竞争而死亡的; 不相关和负相关则表明活树与死树无明显关系。但负相关还可能表明两个物种的活树存在互助作用, 两个物种个体距离越远, 个体受到的互助效应越弱, 越容易死亡(Wiegand & Moloney, 2004; 缪宁等, 2009; Diggle, 2013)。

本研究通过重复计算199次Monte Carlo随机模拟产生的最大值和最小值得到99%的置信区间, $g(r)$ 函数以及Monte Carlo随机模拟都通过R2.15.2中的Spatstat程序包实现(Baddeley & Turner, 2005)。

2 结果和分析

2.1 死亡前后物种的空间格局

在个体死亡前后, 样地内17个物种的空间格局均为聚集分布。虽然死亡前后这些物种空间格局的函数值 $g(r)$ 值发生一定变化, 但物种的格局仅在个别尺度上发生显著改变(附录I)。在格局出现显著变化的11个物种中, 大槲(*Tilia nobilis*)、海州常山、华榛(*Corylus chinensis*)、金银忍冬(*Lonicera maackii*)、秦岭木姜子(*Litsea tsinlingensis*)、锐齿槲栎、水榆花楸(*Sorbus alnifolia*)、四照花(*Dendrobenthamia japonica* var. *chinensis*)和卫矛(*Euonymus alatus*)的格局在少数尺度上由聚集分布变为随机分布; 桦叶荚蒾(*Viburnum betulifolium*)和三桠乌药(*Lindera obtusiloba*)在少数尺度上由随机分布变为聚集分布。此外, 白檀、鹅耳枥(*Carpinus turczaninowii*)、华东槲、连翘、山梅花(*Philadelphus incanus*)和崖樱桃(*Cerasus scopulorum*)这6个物种的空间格局无明显变化。

从图2可知, 树木死亡前后, 物种在小于10 m的尺度上以聚集分布为主, 在大于10 m的尺度上以随机分布为主。死亡前后物种的格局在小于5 m的尺度上没有明显变化; 在7–12 m的尺度上聚集分布的物种数有所减少; 在18–25 m的尺度上聚集分布的物种数明显减少, 而随机分布的物种数增多。但

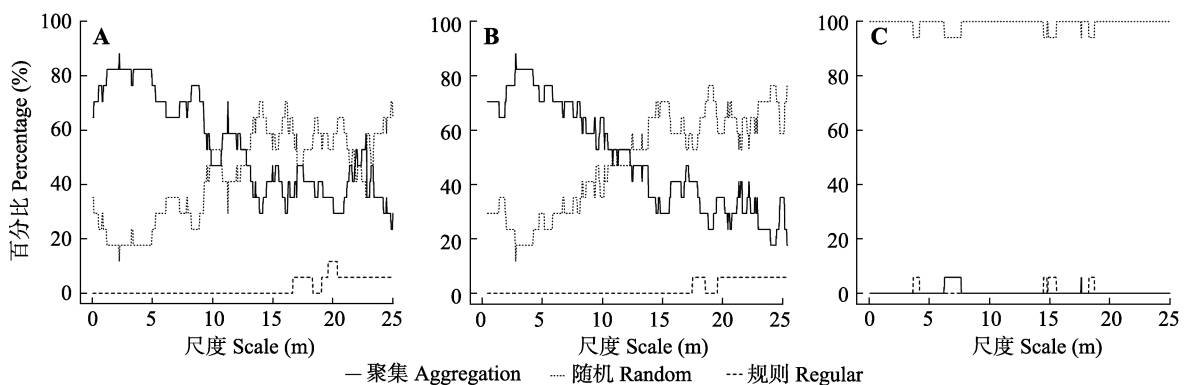


图2 物种个体死亡前(A)、死亡后(B)以及随机死亡(C)的空间分布格局百分比。

Fig. 2 The percentage of spatial distribution patterns of species before individual death (A), after individual death (B), and random individual death (C).

在随机死亡模型下, 物种的空间格局多数表现为随机分布, 仅个别物种在个别尺度上表现出聚集分布或规则分布。

2.2 死亡前后锐齿槲栎与其他物种的种间相关性

树木死亡前后锐齿槲栎与其他物种的相关性变化较小: 锐齿槲栎与白檀、桦叶荚蒾、华东槲和 华榛这4个物种的种间相关性未发生改变, 与其他 12个物种的种间相关性仅在个别尺度上发生改变 (表2)。但由于死亡前锐齿槲栎与海州常山、金银忍 冬、山梅花、卫矛的种间相关性多为不相关或仅在 个别尺度上显著相关, 虽然死亡后锐齿槲栎与这4 个物种的种间相关性仅在个别尺度上发生改变, 但 死亡后的种间相关性与死亡前完全不同。此外锐齿 槲栎与不同物种的相关性存在较大差异, 而死亡前 后种间相关性的变化没有明显规律。

此外, 从种间相关性百分比(图3)来看, 物种之 间的相关性以不相关为主, 并且在大部分尺度上表 现为正相关的物种对数多于负相关, 仅在大于20 m

的尺度上负相关的物种对数多于正相关。死亡前后 种间相关性百分比变化较小, 仅在个别尺度有较大 变化: 死亡后在2 m左右的尺度上表现为正相关的 物种对数明显增加, 不相关的物种对数减少; 在 8–15 m的尺度上, 表现出负相关的物种对数有所减 少, 而不相关的物种对数增多; 在大于22 m的尺度 上, 表现为正相关的物种对数有所减少, 而不相关 的物种对数增多。

2.3 锐齿槲栎死树与其他物种活树的种间相关性

在研究样地中, 锐齿槲栎死树与其他物种活树 之间大多存在显著的相关性(表2)。在除锐齿槲栎外 的16个物种中, 锐齿槲栎死树与海州常山、华东槲、 连翘、秦岭木姜子、三桠乌药、水榆花楸、四照花 和卫矛这8个物种的活树表现出正相关关系, 与白 檀、鹅耳枥和桦叶荚蒾这3个物种的活树表现出负相 关关系, 与大槲和山梅花这2个物种的活树在不同 尺度上同时表现出负相关和正相关关系, 与华榛、 金银忍冬和崖樱桃这3个物种的活树无明显相关性。

表2 树木死亡前后锐齿槲栎和其他物种种间相关性变化及锐齿槲栎死树和其他物种活树的关系
Table 2 Variations in interspecific associations between *Quercus aliena* var. *acuteserrata* and other species both pre- and post-mortality, and associations between the dead trees of *Q. aliena* var. *acuteserrata* and the living trees of other species

物种 Species	死亡前种间相关性 Interspecific associations pre-mortality	死亡后种间相关性 Interspecific associations post-mortality	种间相关性变化 Variation in interspecific associations	死树和活树的关系 Associations between dead trees and living trees
海州常山 <i>Clerodendrum trichotomum</i>	/	–	↓	–
连翘 <i>Forsythia suspensa</i>	–	–	↓	–
三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>	–	–	↓	–
四照花 <i>Dendrobenthamia japonica</i> var. <i>chinensis</i>	–	–	↓	–
卫矛 <i>Euonymus alatus</i>	–+	–	↓	–
金银忍冬 <i>Lonicera maackii</i>	/	–	↓	/
白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	–	–	/	+
桦叶荚蒾 <i>Viburnum betulifolium</i>	–	–	/	+
华东槲 <i>Tilia japonica</i>	+	+	/	–
华榛 <i>Corylus chinensis</i>	/	/	/	/
大槲 <i>Tilia nobilis</i>	–	–	↑	–+
山梅花 <i>Philadelphus incanus</i>	/	+	↑	–+
秦岭木姜子 <i>Litsea tsinlingensis</i>	+	+	↑	–
水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	+	+	↑	–
崖樱桃 <i>Cerasus scopulorum</i>	+	+	↑	/
鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i>	–+	–+	↓↑	+

“–”表示物种之间存在竞争, “+”表示物种之间存在互助, “–+”表示物种之间在部分尺度上存在竞争, 在其他一些尺度上存在互助。“/”表示物种之间无明显变化, 或无明显相关性。“↓”表示死亡后种间竞争增强或互助减弱; “↑”表示死亡后种间竞争减弱或互助增强; “↓↑”表示死亡后种间关系在部分尺度上竞争增强或互助减弱, 在其他一些尺度上竞争减弱或互助增强。

“–” indicates negative association between species. “+” indicates positive association between species. “–+” indicates association between species is negative on some scales, and positive on some other scales. “/” indicates no variation in the interspecific associations between species pre and postmortality, or there was no significant association between species. “↓” indicates interspecific competition becomes stronger or facilitation becomes weaker post-mortality. “↑” indicates interspecific competition becomes weaker or facilitation becomes stronger post-mortality. “↓↑” indicates interspecific competition becomes stronger or facilitation becomes weaker on some scales, and interspecific competition becomes weaker or facilitation becomes stronger on some other scales post-mortality.

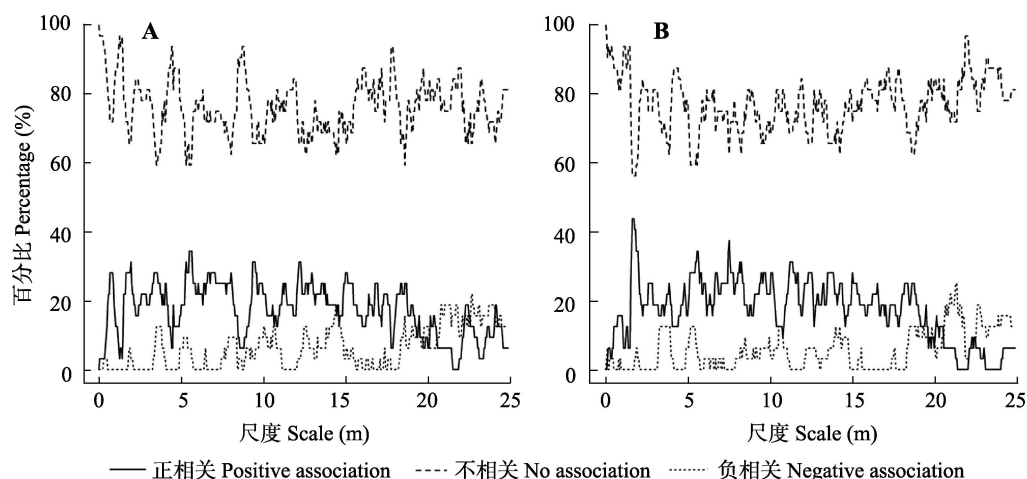


图3 个体死亡前(A)和死亡后(B)锐齿槲栎与其他物种种间相关性的百分比。

Fig. 3 The percentage of interspecific spatial associations between *Quercus aliena* var. *acuteserrata* and other species before individual death (A) and after individual death (B).

3 讨论

3.1 树木死亡前后空间格局的变化

物种个体的死亡对群落内的物种组成以及群落结构有着重要影响(王利伟等, 2011)。在样地调查前的几年内, 样地内没有发生明显的干扰, 树木的死亡多是自然死亡。在通过随机死亡检验时发现, 在树木死亡后, 样地内绝大多数物种的空间格局符合随机死亡假说。这表明样地内多数物种的个体死亡可能是一个随机过程, 物种个体的死亡受种内种间的竞争以及外界干扰等因素的影响较小(He & Duncan, 2000; Zhang *et al.*, 2009)。在研究的17个物种中, 虽然有11个物种的空间格局出现显著变化, 但仅在少数尺度上发生改变, 而且所有物种的空间格局在死亡前后均表现为聚集分布。个体的随机死亡使物种的空间格局保持一种相对的稳定状态, 不会发生较大改变, 这与缪宁等(2009)的研究结果一致。

随着种群中个体的死亡以及新个体的诞生, 种群的空间格局不断地发生改变(Bin *et al.*, 2011)。在研究样地中, 死亡后在18–25 m的尺度上表现出聚集分布的物种百分比明显下降。这表明在物种个体随机死亡后, 物种的空间格局在较大尺度上趋向于随机分布。个体的死亡在一定程度上减弱了物种的聚集效应, 为周围个体的生存提供了空间, 有利于物种的共存(侯红亚和王立海, 2013; 王斌等, 2014)。

3.2 树木死亡前后种间相关性的变化

种间相关性是不同物种长期相互影响的结果,

在没有受到外界因素干扰并且缺乏强烈的种间竞争时, 物种的种间相关性在短时间内不会发生较大改变。在除锐齿槲栎外的16个物种中, 只有4个物种与锐齿槲栎的种间相关性与原来的完全不同, 大多数物种对的种间相关性仅在个别尺度上发生变化, 而且有4个物种与锐齿槲栎的种间相关性未发生改变。虽然个体的死亡会使种间相关性产生一定变化, 但可能由于个体的随机死亡, 这些物种的种间关系并未发生较大改变(Gray & He, 2009)。

树木死亡前后16个物种与锐齿槲栎的种间相关性变化的情况并不一致(表2), 这可能与物种的生物学特性差异有关。多数情况下, 物种由于利用相似的资源而产生竞争, 但不同物种在资源利用方面存在较大差异, 这使得不同物种的种间关系有所不同。随着个体对资源的利用或对环境的改造, 原本存在竞争的物种可能会竞争加剧, 而原本互助的物种之间可能会更加互助。在样地内, 与锐齿槲栎存在竞争的连翘、三桠乌药、四照花和卫矛, 在个体死亡后与锐齿槲栎的竞争加剧; 与锐齿槲栎存在互助的秦岭木姜子、水榆花楸和崖樱桃, 在个体死亡后与锐齿槲栎在更多尺度上表现出互助。另一方面, 物种个体的随机死亡也会使种间相关性发生一定改变。当一个物种随机死亡的树木大多与另一个物种个体距离较近时, 会使死亡后两个物种的种间关系表现为竞争加剧; 而当一个物种随机死亡的树木大多与另一个物种个体距离较远时, 会使死亡后两个物种的种间关系表现为竞争减弱。

多数研究表明,物种之间的相关性主要发生在小尺度上,在大尺度上物种之间的相关性主要受到环境的影响(林玥等, 2008)。在本研究中,在小尺度上,死亡后正相关物种的百分比有所上升,不相关物种的百分比有所下降;而且负相关的物种百分比有所下降,不相关的百分比上升。这表明随着物种个体的死亡,在一定程度上释放了物种之间的竞争压力,减弱了物种间的竞争,有助于保持群落结构的稳定性(张忠华等, 2010)。同时,在较大尺度上,正相关物种对的百分比有所下降,不相关的百分比上升。这可能是由于随着环境中资源的不断消耗,生长在一起的个体容易因资源的短缺而产生自然稀疏所致。

一般而言,处于演替初期的群落中种间相关性以负相关和不相关为主;随着演替的进行,物种间的负相关关系逐渐减弱,正相关关系逐渐增强;当群落演替到顶极阶段时,群落结构及物种组成趋于稳定,种间相关性以正相关和不相关为主(侯红亚和王立海, 2013; 农友等, 2015)。在研究样地内,树木死亡前后种间相关性的百分比均以不相关为主,并且在绝大多数尺度上表现出正相关的物种对数多于负相关的物种对数。这表明样地内物种之间的竞争较弱,并存在较多的互助现象。同时也说明群落的发展已经度过演替初期,群落结构趋于稳定。

3.3 树木死亡的原因

当物种个体的死亡符合随机死亡假说时,该物种的死树与其他物种活树不存在显著的相关性(Gray & He, 2009; Svátek & Matula, 2015)。但在本研究中,锐齿槲栎死树仅与华椴、金银忍冬和崖樱桃这3个物种的活树无显著相关性,与其他物种的活树大多存在显著的相关性。造成这种现象的原因可能主要有2个。一是锐齿槲栎部分个体的死亡是随机死亡,但死亡前锐齿槲栎的种间关系影响了锐齿槲栎死树与其他物种活树的种间关系(Aakala *et al.*, 2012)。当死亡前锐齿槲栎与一个物种个体的距离较近,种间相关性表现为正相关时,锐齿槲栎随机死亡的个体也会离这个物种较近,此时锐齿槲栎死树与该物种活树的种间相关性可能表现为正相关或不相关,而且锐齿槲栎死树与物种活树的种间相关性与死亡前后种间相关性的变化不一致。例如,样地中锐齿槲栎死树与白檀、桦叶荚蒾、华东椴、秦岭木姜子和水榆花楸的活树的种间相关性与死亡前它们的种间相关性一致,但与种间相关性在死亡前后

的变化不一致(表2)。另一个原因是锐齿槲栎部分个体的死亡是竞争所致(Gray & He, 2009)。锐齿槲栎死树与其他物种活树之间存在竞争,而且死亡后锐齿槲栎与其他物种的种间竞争加剧。如样地中锐齿槲栎死树与海州常山、连翘、三桠乌药、四照花和卫矛活树存在竞争,而且死亡后锐齿槲栎与这些物种的竞争加剧(表2)。此外,大椴、山梅花和鹅耳枥与锐齿槲栎的种间关系比较复杂,它们的活树与锐齿槲栎死树都存在正相关关系,死亡后种间竞争都在部分尺度上减弱,但死树活树的相关性或死亡前后种间相关性的变化在不同尺度上都同时有着相反的表现(表2)。活树与死树的关系与死亡前种间关系不一致,而且活树死树存在互助,死亡后种间竞争减弱,此时锐齿槲栎的个体死亡可能也是随机的。

由此可见,虽然样地内锐齿槲栎个体的死亡符合随机死亡假说,而且其空间格局和种间相关性在死亡前后也未发生较大改变,但锐齿槲栎也有因种间竞争而死亡的个体。这可能是由于样地中与锐齿槲栎死树竞争的物种较少,在锐齿槲栎的死亡个体中,因竞争而死亡的个体较少,随机死亡的个体占主导地位。此外,贺金生等(1999)和刘峰等(2000)研究发现,锐齿槲栎幼苗耐阴性较差,种内和种间竞争对锐齿槲栎的死亡都有一定影响。由此可见,树木个体的死亡是一个复杂的过程,受多种因素共同影响(Bin *et al.*, 2011)。

4 结论

树木死亡是森林群落更新的一个重要环节。物种的随机死亡在一定程度上使群落内物种的分布更加随机,减弱了群落内的竞争,但并不足以完全改变物种的空间格局及种间相关性。而且个体的死亡可能是多种因素共同作用的结果。虽然物种个体的死亡符合随机死亡假说,但也有因竞争而死亡的个体。单独检验物种活树与死树的种间关系,或是单独比较树木死亡前后种间相关性的变化,都无法揭示个体的死亡原因,只有两种方法的结合才能更加准确地反映个体的死亡原因。

基金项目 国家科技支撑计划(2008BAC39802)。

参考文献

Aakala T, Fraver S, Palik BJ, D Amato AW (2012). Spatially

- random mortality in old-growth red pine forests of northern Minnesota. *Canadian Journal of Forest Research*, 42, 899–907.
- Baddeley A, Turner R (2005). Spatstat: An R package for analyzing spatial point patterns. *Journal of Statistical Software*, 12(i06), 1–42.
- Bin Y, Lian J, Wang Z, Ye W, Cao H (2011). Tree mortality and recruitment in a subtropical broadleaved monsoon forest in South China. *Journal of Tropical Forest Science*, 23(1), 57–66.
- Chen Y, Yuan ZL, Ren SY, Wei BL, Jia HR, Ye YZ (2014). Correlation analysis of soil and species of different life forms in Baotianman Nature Reserve. *Chinese Science Bulletin*, 59, 2367–2376. (in Chinese) [陈云, 袁志良, 任思远, 韦博良, 贾宏汝, 叶永忠 (2014). 宝天曼自然保护区不同生活型物种与土壤相关性分析. 科学通报, 59, 2367–2376.]
- Diggle P (2013). *Statistical Analysis of Spatial and Spatio-Temporal Point Patterns*. CRC Press, Boca Raton, USA.
- Domke GM, Woodall CW, Smith JE (2011). 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 & Management*, 6(1), 57–62.
- Fan J, Zhao XH, Wang JS, Zhang CY, He J, Xia FC (2012). Spatial patterns of dominant species in a subtropical evergreen broad-leaved forest in Jiulian Mountain Jiangxi Province, China. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 2729–2737. (in Chinese with English abstract) [范娟, 赵秀海, 汪金松, 张春雨, 何俊, 夏富才 (2012). 江西九连山亚热带常绿阔叶林优势种空间分布格局. 生态学报, 32, 2729–2737.]
- Getzin S, Dean C, He F, Trofymow JA, Wiegand K, Wiegand T (2006). Spatial patterns and competition of tree species in a Douglas-fir chronosequence on Vancouver Island. *Ecography*, 29, 671–682.
- Gray L, He F (2009). Spatial point-pattern analysis for detecting density-dependent competition in a boreal chronosequence of Alberta. *Forest Ecology & Management*, 259, 98–106.
- 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.]
- He F, Duncan RP (2000). Density-dependent effects on tree survival in an old-growth Douglas fir forest. *Journal of Ecology*, 88, 676–688.
- He JS, Liu F, Chen WL, Chen LZ (1999). History of disturbance and regeneration strategies of *Fagus engleriana* and *Quercus aliena* var. *acuteserrata* forests in Shennongjia, Hubei Province. *Acta Botanica Sinica*, 41, 887–892. (in Chinese with English abstract) [贺金生, 刘峰, 陈伟烈, 陈灵芝 (1999). 神农架地区米心水青冈林和锐齿槲栎林群落干扰历史及更新策略. 植物学报, 41, 887–892.]
- Hou HY, Wang LH (2013). Species composition and main populations spatial distribution pattern in Korean pine broadleaved forest in Xiaoxing'an Mountains of Northeast China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 24, 3043–3049. (in Chinese with English abstract) [侯红亚, 王立海 (2013). 小兴安岭阔叶红松林物种组成及主要种群的空间分布格局. 应用生态学报, 24, 3043–3049.]
- Li L, Wu CC, Mo DQ, Wei SG, Huang ZL (2014). Dynamics death of constructive species in monsoon evergreen broad leaved forest. *Journal of Southwest Forestry University*, 34(6), 29–34. (in Chinese with English abstract) [李林, 伍婵翠, 莫德清, 魏识广, 黄忠良 (2014). 季风常绿阔叶林建群种的死亡动态格局. 西南林业大学学报, 34(6), 29–34.]
- Lin Y, Ren JY, Yue M (2008). Population structure and spatial analysis of *Betula albo-sinensis* at Taibai Mountain, Northwestern China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 1335–1345. (in Chinese with English abstract) [林玥, 任坚毅, 岳明 (2008). 太白山红桦种群结构与空间分析. 植物生态学报, 32, 1335–1345.]
- Liu F, Chen WL, He JS (2000). Population structure and regeneration of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* in Shennongjia. *Acta Phytocologica Sinica*, 24, 396–401. (in Chinese with English abstract) [刘峰, 陈伟烈, 贺金生 (2000). 神农架地区锐齿槲栎种群结构与更新的研究. 植物生态学报, 24, 396–401.]
- Liu YC, Wu MZ, Guo ZM, Jiang YX, Liu SR, Wang ZY, Liu BD, Zhu XL (2001). Studies on biomass and net production of *Quercus acutidentata* forest in Baotianman Nature Reserve. *Acta Ecologica Sinica*, 21, 1450–1456. (in Chinese with English abstract) [刘玉萃, 吴明作, 郭宗民, 蒋有绪, 刘世荣, 王正用, 刘保东, 朱学凌 (2001). 内乡宝天曼自然保护区锐齿槲栎林生物量和净生产力研究. 生态学报, 21, 1450–1456.]
- Liu YY, Jin GZ (2010). Spatial point pattern analysis for coarse woody debris in a mixed broadleaved-Korean pine forest in Xiaoxing'an Mountains, China. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 6072–6081. (in Chinese with English abstract) [刘妍妍, 金光泽 (2010). 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, 30, 6072–6081.]
- 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 broadleaved 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.]
- Metcalf CJE, Horvitz CC, Tuljapourkar 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.
- Miao N, Liu S, Shi Z, Xue Z, Yu H, He F (2011). Spatial pattern analysis of a *Rhododendron-Abies* virginial forest near timberline on the eastern edge of Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 1–9. (in Chinese with English abstract) [缪宁, 刘世荣, 史作民, 薛泽冰, 喻泓, 何飞 (2011). 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, 31, 1–9.]
- Miao N, Liu SR, Shi ZM, Yu H, Liu XL (2009). Spatial patterns of dominant tree species in sub-alpine *Betula-Abies* forest in West Sichuan of China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 20, 1263–1270. (in Chinese with English abstract) [缪宁, 刘世荣, 史作民, 喻泓, 刘兴良 (2009). 川西亚高山红桦-岷江冷杉林优势种群的空间格局分析. 应用生态学报, 20, 1263–1270.]
- Nong Y, Zheng L, Jia HY, Lu LH, Huang DW, Huang BH, Lei LQ (2015). Community characteristics and spatial distribution of dominant tree species in a secondary forest of Daqing Mountains, southwestern Guangxi, China. *Biodiversity Science*, 23, 321–331. (in Chinese with English abstract) [农友, 郑路, 贾宏炎, 卢立华, 黄德卫, 黄柏华, 雷丽群 (2015). 广西大青山次生林的群落特征及主要乔木种群的空间分布格局. 生物多样性, 23, 321–331.]
- Rouvinen S, Kuuluvainen T, Siitonen J (2002). Tree mortality in a *Pinus sylvestris* dominated boreal forest landscape in Vienansalo wilderness, eastern Fennoscandia. *Silva Fennica*, 36, 127–145.
- Sváték M, Matula R (2015). Fine-scale spatial patterns in oak sprouting and mortality in a newly restored coppice. *Forest Ecology & Management*, 348, 117–123.
- 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) [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素. 科学通报, 59, 3479–3490.]
- Wang LW, Li BH, Ye J, Bai XJ, Yuan ZQ, Xing DL, Lin F, Shi S, Wang XG, Hao ZQ (2011). Dynamics of short-term tree mortality in broad-leaved Korean pine mixed forest in the Changbai Mountains. *Biodiversity Science*, 19, 260–270. (in Chinese with English abstract) [王利伟, 李步杭, 叶吉, 白雪娇, 原作强, 邢丁亮, 蔺菲, 师帅, 王绪高, 郝占庆 (2011). 长白山阔叶红松林树木短期死亡动态. 生物多样性, 19, 260–270.]
- Wiegand T, Gunatilleke S, Gunatilleke N (2007). Species associations in a heterogeneous Sri Lankan dipterocarp forest. *The American Naturalist*, 170, E77–E95.
- Wiegand T, Moloney AK (2004). Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 104, 209–229.
- Xu J, Fei SM, He YP, Jiang JM, Chen XM, Tu DL (2007). The competition intensity between withered and living standing trees in the upper layer of overmature *Pinus yunnanensis* forest in the mountainous area of Southwest Sichuan. *Journal of Sichuan Forestry Science & Technology*, 28(6), 1–8. (in Chinese with English abstract) [徐嘉, 费世民, 何亚平, 蒋俊明, 陈秀明, 涂代伦 (2007). 川西南山地云南松过熟林上层枯立木和活立木竞争强度研究. 四川林业科技, 28(6), 1–8.]
- Yuan ZL, Wang T, Zhu XL, Sha YY, Ye YZ (2011). Patterns of spatial distribution of *Quercus variabilis* in deciduous broadleaf forests in Baotianman Nature Reserve. *Biodiversity Science*, 19, 224–231. (in Chinese with English abstract) [袁志良, 王婷, 朱学灵, 沙迎迎, 叶永忠 (2011). 宝天曼落叶阔叶林样地栓皮栎种群空间格局. 生物多样性, 19, 224–231.]
- Zhang J, Hao Z, Sun IF, Song B, Ye J, Li B, Wang X (2009). Density dependence on tree survival in an old-growth temperate forest in northeastern China. *Annals of Forest Science*, 66, 204.
- Zhang ZH, Hu G, Ni J (2010). Interspecific segregation of old-growth karst forests in Maolan, Southwest China. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 2235–2245. (in Chinese with English abstract) [张忠华, 胡刚, 倪健 (2010). 茂兰喀斯特森林群落的种间分离特征. 生态学报, 30, 2235–2245.]

责任编辑: 郝占庆 责任编辑: 王 葳

附录 I 物种空间格局图

Supplement I Spatial patterns of species

<http://www.plant-ecology.com/fileup/PDF/cjpe2016.0297-S1.pdf>

韦博良, 袁志良, 牛帅, 刘霞, 贾宏汝, 叶永忠 (2017). 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, 41, 430–438. doi: 10.17521/cjpe.2016.0297

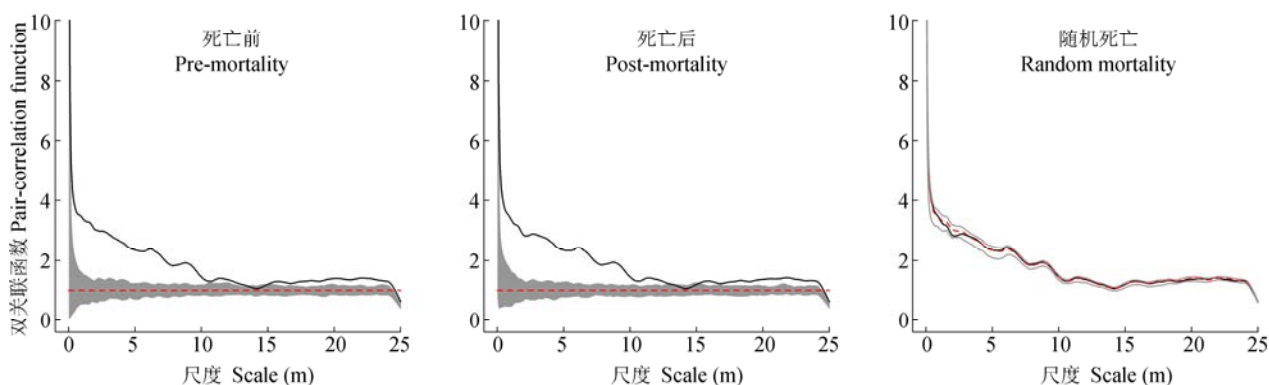
WEI BL, YUAN ZL, NIU S, LIU X, JIA HR, YE YZ (2017). Effects of tree mortality on the spatial patterns and interspecific associations of plant species in a *Quercus aliena* var. *acuteserrata* forest in Baotianman, Henan, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 430–438. doi: 10.17521/cjpe.2016.0297

<http://www.plant-ecology.com/CN/10.17521/cjpe.2016.0297>

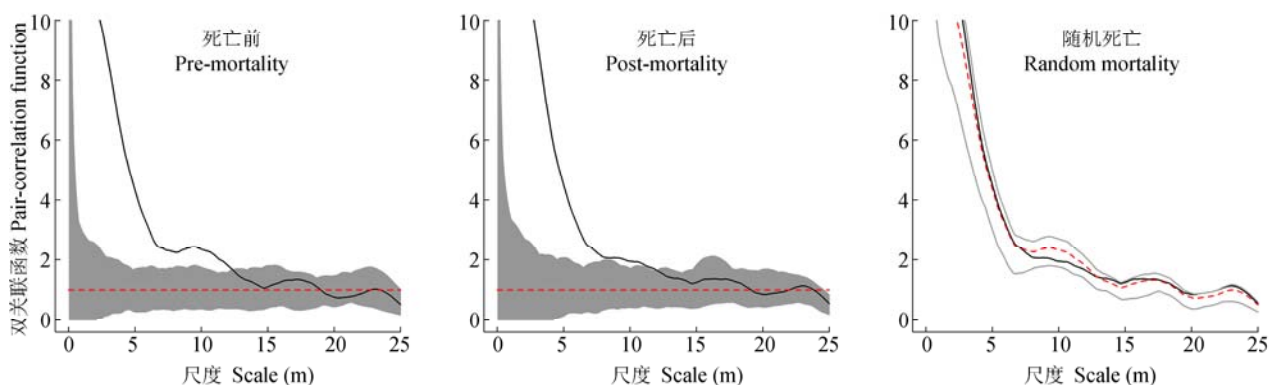
物种空间格局图

Spatial patterns of species

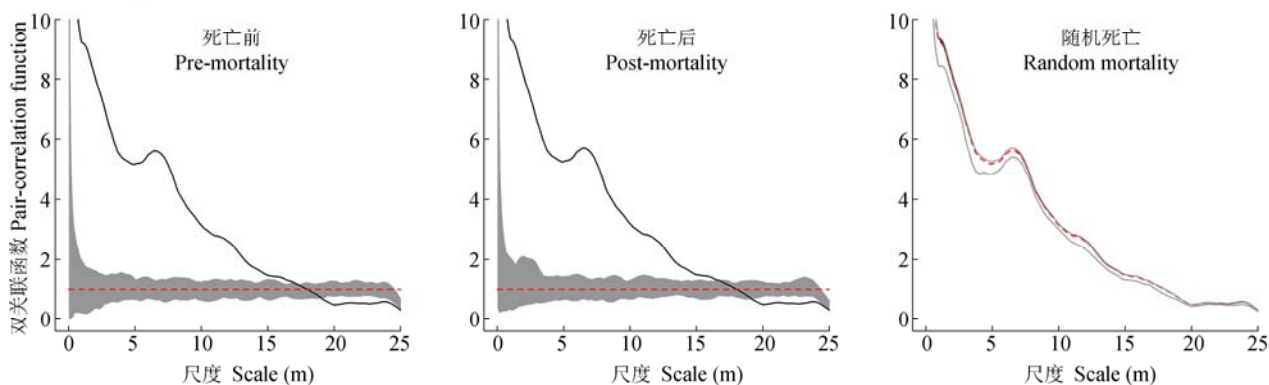
白檀 *Symplocos paniculata*

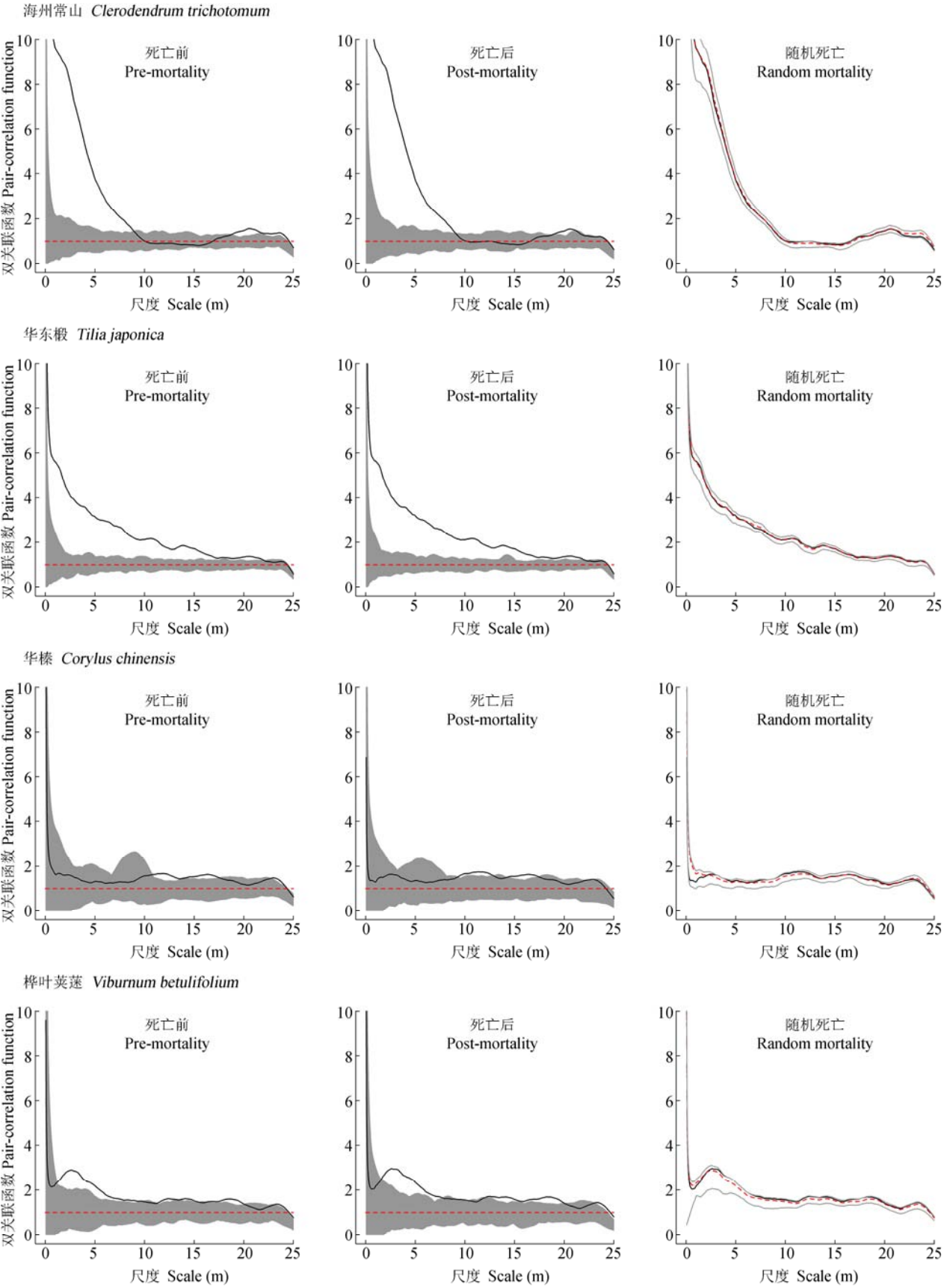


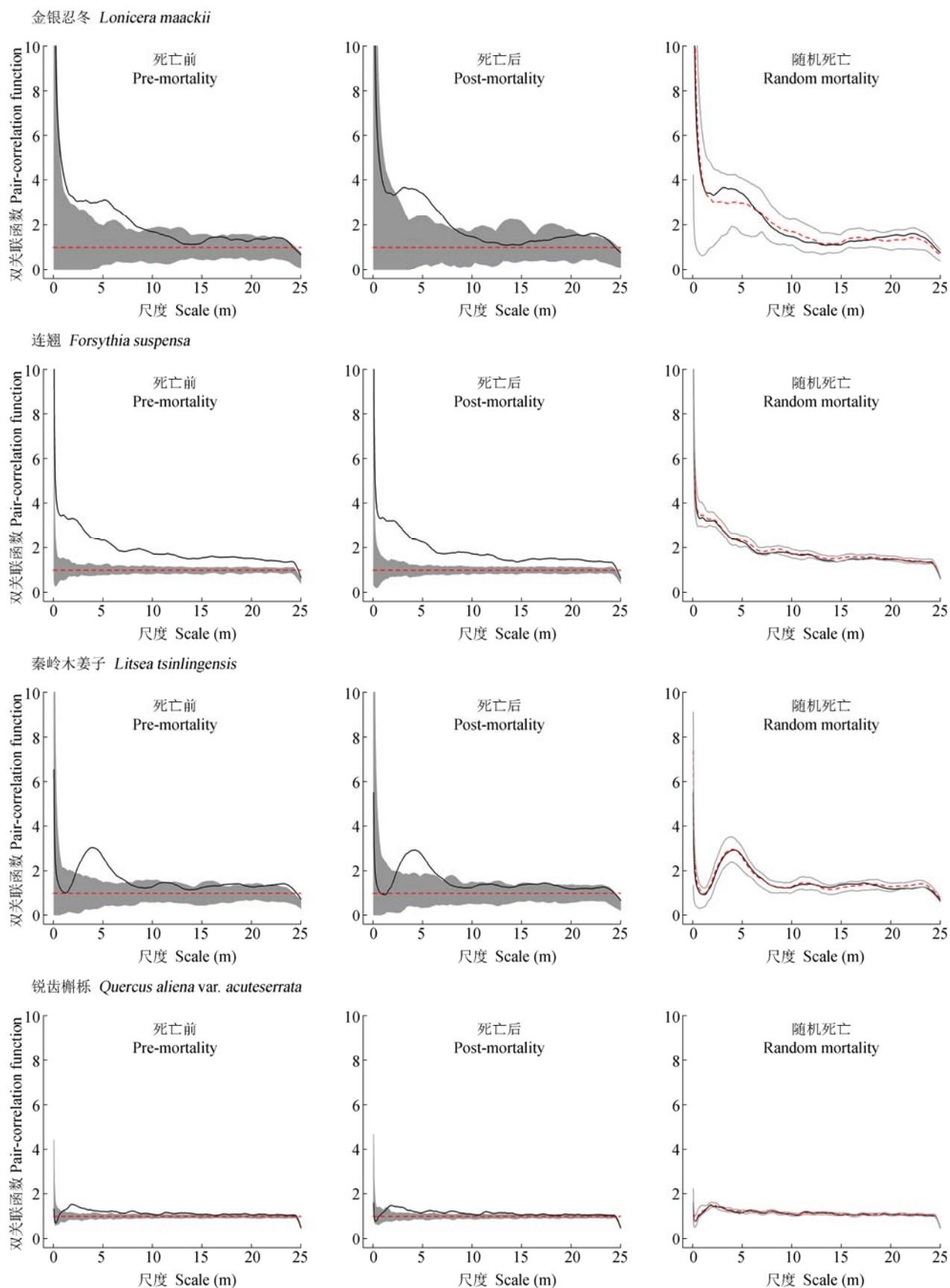
大椴 *Tilia nobilis*

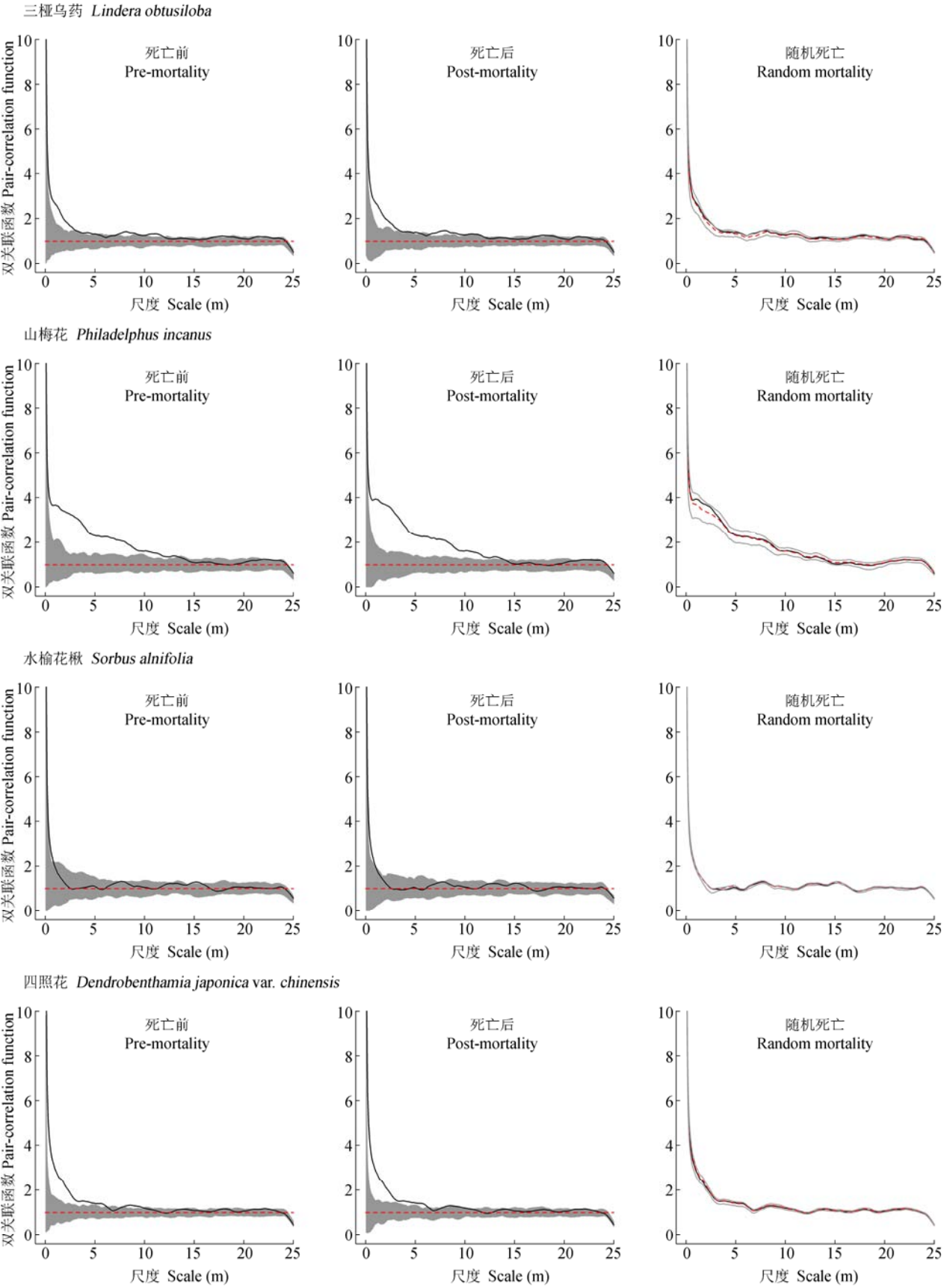


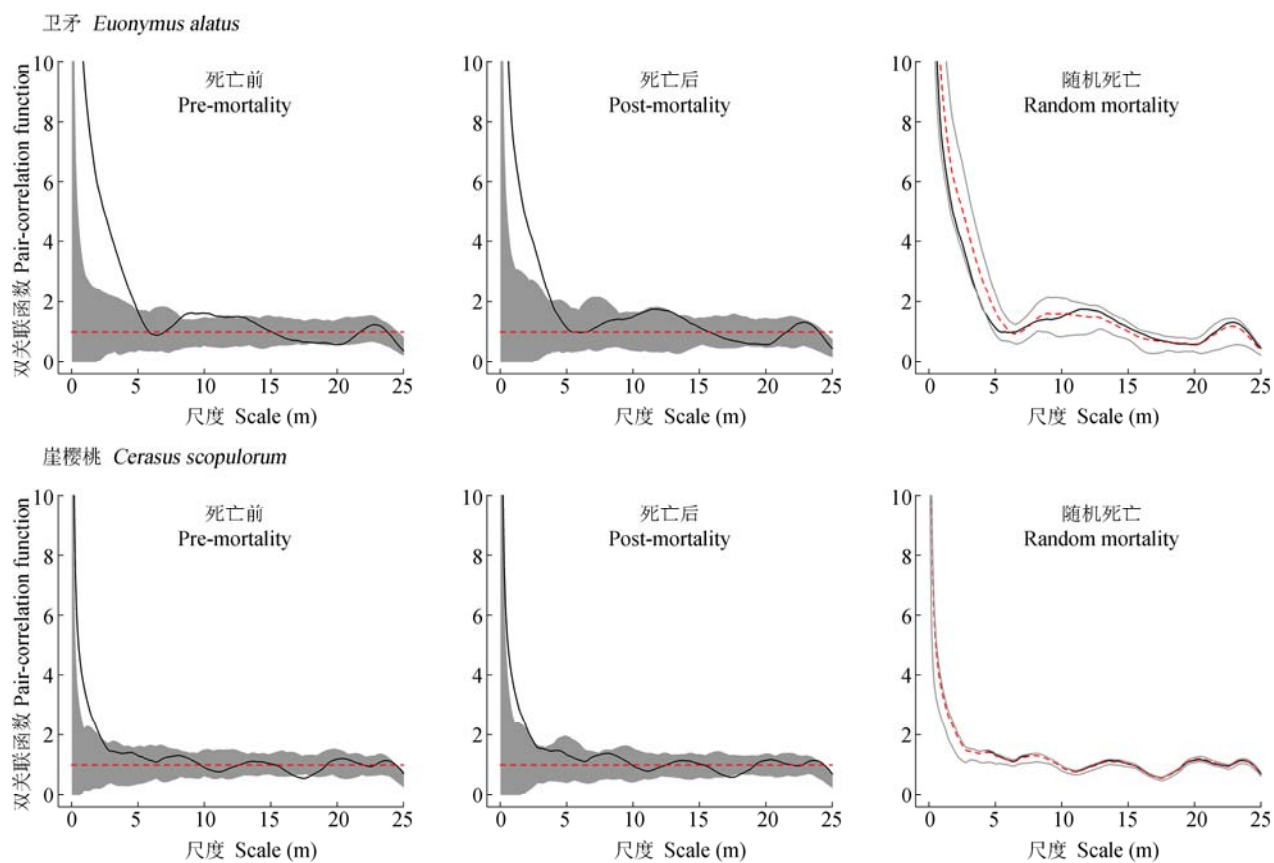
鹅耳枥 *Carpinus turczaninowii*











扫码向作者提问