

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201507024

郭屹立, 王斌, 向悟生, 等. 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[J]. 广西植物, 2016, 36(2):154-161
GUO YL, WANG B, XIANG WS, et al. Spatial distribution and habitat-association of snags in the tropical karst seasonal rainforest of Southwest Guangxi, China[J]. Guihaia, 2016, 36(2):154-161

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

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}, 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, 广西壮族自治区广西植物研究所, 中国科学院
广西桂林 541006; 2. 广西友谊关森林生态系统定位观测研究站, 广西凭祥 532699)

摘要: 枯立木是森林生态系统物质循环和能量流动的重要组成部分, 对森林群落动态和演替具有重要作用。该研究以位于桂西南的弄岗北热带喀斯特季节性雨林 15 hm² 森林动态监测样地为平台, 以样地中 2011 年第一次植被调查数据胸径(diameter at breast height, DBH) ≥ 1 cm 的枯立木为研究对象, 在充分考虑空间自相关的基础上分析其不同径级(小径级, 1 cm ≤ DBH < 5 cm; 中径级, 5 cm ≤ DBH < 15 cm; 大径级, 15 cm ≤ DBH) 的空间分布格局、枯立木多度与环境因子的相关性及生境关联性。结果表明: 枯立木所有个体和小径级分别在 0~4 m 和 0~5 m 尺度上表现为聚集分布, 其它尺度为随机分布; 中径级和大径级在 0~30 m 尺度上均为随机分布。大径级与凹凸度表现为显著负相关, 所有个体和小径级与干旱度指数和样方内所有植株个体数为显著正相关, 所有个体和小径级与样方内最大胸径和平均胸径呈显著负相关。所有个体和小径级与 3 种生境类型间的关联性并不显著; 中径级与山坡呈正关联性、与山脊呈负关联性、与山谷无显著关联性; 大径级与山谷呈正关联性、与山坡无显著关联性、与山脊呈负关联性。在喀斯特季节性雨林中, 枯立木空间分布格局总体表现为随机分布, 仅小径级在小尺度内聚集分布, 而较大径级在样地中表现出一定的生境关联性; 树木死亡过程可能是小尺度内密度制约、大尺度内生境过滤和个体自然衰老等生态学过程形成的。

关键词: 空间点格局, 相关性, 环境因子, 枯立木, 喀斯特季节性雨林

中图分类号: Q948.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2016)02-0154-08

Spatial distribution and habitat-association of snags in the tropical karst seasonal rainforest of Southwest Guangxi, China

GUO Yi-Li^{1,2}, WANG Bin^{1,2}, XIANG Wu-Sheng^{1,2}, DING Tao^{1,2}, LU Shu-Hua^{1,2},
HUANG Fu-Zhao^{1,2}, WEN Shu-Jun^{1,2}, LI Dong-Xing^{1,2}, LI Xian-Kun^{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 541006, China; 2. Guangxi Youyiguan Forest Ecosystem National Research Station, Pingxiang 532699, China)

Abstract: Snag is an important component of forest ecosystems, and studying the spatial distribution of snags abundance

收稿日期: 2015-07-23 修回日期: 2015-09-28

基金项目: 国家自然科学基金(31500342); 广西自然科学基金(2015GXNSFBA139050); 中国科学院“西部之光”项目(人字(2014)91号) [Supported by the National Natural Science Foundation of China (31500342); the Natural Science Foundation of Guangxi (2015GXNSFBA139050); “Western Light” Project of the Chinese Academy of Sciences ((2014)91)].

作者简介: 郭屹立(1981-), 男, 河南鹤壁人, 博士, 助理研究员, 主要从事植被生态学和恢复生态学研究, (E-mail) yiligu810414@163.com。

* 通讯作者: 李先琨, 研究员, 主要从事植物生态学和恢复生态学方面的研究, (E-mail) xiankunli@163.com。

and its impacting factors will provide insights of the mechanism of tree death and the succession of community. The objective of this study was to understand how snags would vary with environmental factors, and to infer the underlying mechanisms. Our study was based on data from a 15 hm² study plot investigation in tropical karst seasonal rain forest, Southwest Guangxi, China. The snags with DBH (diameter at breast height) larger than 1 cm were classified. And the spatial distribution of snags abundance and its impact factors like spatial and topographic variables were analyzed using point pattern analysis with K2(r)-index and habitat associations analysis with Torus-translation tests. Snags were mostly randomly distributed in the plot, but aggregated at local scales of 0–5 m for small group. Snags and the small group were significantly positively with ACH (altitude above channel) and abundance, but negatively the mean DBH and maximum DBH of each 20 m×20 m quadrat. The large group was only significantly negatively with convexity, while the middle group was no significant correlation with any environmental factors. Density of snags had no habitat association with three habitat types, but the density of larger groups was different significantly associated with three habitat types. The spatial patterns of snags of karst tropical seasonal rainforest had spatio-temporal discrepancy. Snags were randomly distributed in the mass. The spatial patterns of snags might be formed by density dependence at local scales, but habitat filter and intrinsic aging at larger scales.

Key words: spatial distribution pattern, correlation, environmental factors, snags, karst seasonal rainforest

枯立木是森林生态系统中一个的重要组成部分,在生态系统碳存贮和碳循环等过程中发挥不可替代的作用(Teodosiu & Bouriaud, 2012)。它是菌类植物的生存附体,是原生和食腐动物的食物来源,还是野生动物造穴、栖居、觅食、避难和繁殖后代等行为特征的重要场所(Kebli et al, 2012)。枯立木的形成过程包含众多重要的生态学过程(Zhang et al, 2009; Bin et al, 2011; Wang et al, 2012)。因此,揭示枯立木分布格局的形成过程和机制对理解森林生态系统树木死亡机理及群落动态规律具有重要意义。

树木死亡是森林生态系统中一个重要且复杂的生态学过程,形成这一生态学过程的原因很多,如密度制约(种间/种内竞争、病原菌、动物取食等)、生境过滤、个体自然衰老以及其它随机性事件等(Metcalf et al, 2009; Wang et al, 2012; 王利伟等, 2011; Baldeck et al, 2013)。时间和空间尺度均会影响树木死亡格局的产生,如大的空间尺度上生境过滤和小尺度上密度制约等生物因素都可能起到较大作用;大龄级个体可能由自然衰老引起,而小龄级个体则可能由密度制约、自然随机性事件等引起(Gray & He, 2009; Metcalf et al, 2009)。通常,树木死亡这一生态学过程是由多种因素共同作用引起的结果(Franklin et al, 1987)。而要揭示这一过程,需要对枯立木的空间分布及其影响因子开展多方位的量化分析。

目前,国外围绕树木死亡原因和过程、时空变异以及对生态系统的影响等开展了研究(Rouvinen et al, 2002; Lutz & Halpern, 2006; Liu et al, 2007;

Bigler & Veblen, 2011)。而国内关于树木死亡的研究主要涉及倒木储量、分解速率以及粗木质物残体(coarse woody debris, CWD)和细木质残体(fine woody debris, FWD)在森林生态系统物质循环中的作用(唐旭利和周国逸, 2005; 刘翠玲等, 2009; 刘妍妍和金光泽, 2010)等。此外,对枯立木的多度格局和死亡动态也进行了广泛研究(王利伟等, 2011; 王斌等, 2014b; 卢志军等, 2015; 玉宝等, 2015)。

本研究以位于广西壮族自治区弄岗国家级自然保护区的北热带喀斯特季节性雨林 15 hm² 动态监测样地中的枯立木为对象,分析其空间分布及其与环境因子的相关性,以期为揭示喀斯特季节性雨林树木死亡机制及群落更新动态提供依据。已有研究认为该区具有生境异质性强、群落结构复杂、特有种丰富、物种生境关联性强、密度制约不普遍等特征(黄俞淞等, 2013; 黄甫昭等, 2014; 王斌等, 2014a; 郭屹立等, 2015a, b)。结合前期研究我们认为,树木死亡过程在较大的尺度上受生境异质性影响强烈,存在明显的生境关联性,而在较小的尺度上存在因密度制约引起的死亡,此外还与个体的龄级有关。基于此,我们拟回答以下问题:(1) 不同径级枯立木的空间分布格局;(2) 不同径级枯立木的分布和形成过程的影响因素。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

弄岗国家级自然保护区位于广西壮族自治区崇

左市的龙州和宁明两县交界处,大致呈东南-西北长条状分布,由弄岗、陇瑞和陇呼3大片区组成,总面积约10 077 hm²。保护区内目前仍保存着我国少有的面积较大的生态系统较为完整的典型北热带喀斯特山地季节性雨林植被类型。其土壤类型主要有淋溶红色石灰土、棕色石灰土、水化棕色石灰土、黑色石灰土及原始石灰土等。据1971-2000年水文气象统计,该地区年均降水量1 150~1 550 mm,最多达2 043 mm,最少仅890 mm,降雨量季节分布不均匀,有明显的干湿交替季节,年均气温22℃。

广西植物研究所依照CTFS (Center for Tropical Forest Science)大型固定监测样地建设标准建立了弄岗北热带喀斯特季节性雨林15 hm²(300 m × 500 m, 22°25' N, 106°57' E)定位样地。整个样地包括从山顶、山坡到洼地等一系列喀斯特山地典型的“峰丛-洼地”生境类型,具有较强的生境异质性。其它样地概况参见黄甫昭等(2014)和王斌等(2014a)。

1.2 植被调查

弄岗喀斯特季节性雨林15 hm²样地于2010年7月开工,并于2011年底完成第1次植被调查。植被调查指标主要包括样地内所有DBH ≥ 1 cm的木质非藤本个体(包括萌枝和根萌在内),记录其物种名称、胸径、坐标及生长状况等信息。据统计,样地内DBH ≥ 1 cm的独立个体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。主要优势种有闭花木(*Cleistanthus sumatranus*)、苹婆(*Sterculia monosperma*)和广西牡荆(*Vitex kwangsiensis*)等(王斌等,2014a)。

据统计,样地内DBH ≥ 1 cm的枯立木个体共计2 454株,胸径多度呈典型的倒“J”型分布,表现为小径级个体数量较多,而随着径级的增大,个体数量迅速下降。为使分析具有数量统计学意义,避免统计学中零值过多等问题,根据个体的DBH将所有枯立木个体划分为3种径级:小径级,1 cm ≤ DBH < 5 cm,计1 344株;中径级,5 cm ≤ DBH < 15 cm,计715株;大径级,15 cm ≤ DBH,计195株。

1.3 数据分析

选择依据单变量成对相关函数[Univariate pair-correlation function, $g(r)$]所改进的 $K_2(r)$ 函数(K_2 -index)对枯立木数据进行空间点格局分析。 $K_2(r)$ 函数用来描述连续距离间所期望点(points)的数目差异,而 $g(r)$ 则为连续圆环内所期望点的数目差异

(Schiffers et al, 2008)。与 $g(r)$ 不同, $K_2(r)$ 并不用来阐述一系列距离范围,而是用来揭示事件不是随机分布的系列距离范围的上限,能更准确描绘出小尺度内点分布格局。二者存在公式(1)所示关系。与 $g(r)$ 相反, $K_2(r) > 0$ 表示规则分布, $K_2(r) < 0$ 表示聚集分布, $K_2(r) = 0$ 则为随机分布。有关 $K_2(r)$ 函数介绍可参考Schiffers et al(2008)和Zhu et al(2013)。应用Monte Carlo循环999次,产生置信度为99%的包迹线以检验点格局分析结果的显著性。相关分析过程在spatstat (Baddeley & Turner, 2005)和spatial (Venables & Ripley, 2002)软件包中实现。

$$\hat{K}_2(r) = \hat{g}(r + \Delta r) - \hat{g}(r - \Delta r) / 20r \quad (1)$$

用全站仪所得到的精确海拔数据来计算每个20 m × 20 m样方的平均海拔、平均坡向、平均坡度和平均凹凸度等4个地形指标(Harms et al, 2001; Valencia et al, 2004),其中平均坡向进行正弦(sine)和余弦(cosine)转换(Legendre et al, 2009)。由于缺少土壤水分数据,所以用地形湿润指数(topographic wetness index, TWI)和干旱度指数(altitude above channel, ACH)来反映土壤湿度状况,计算方法参见Punchi-Manage et al(2013),合计7个地形因子。此外,依据每木调查得到的每样方内所有植株个体数、胸高断面积(cross-sectional area at breast height, CBH)、最大胸径和平均胸径等4个生物因子,共计11个环境因子。

参照Itoh et al(2010)改进后的Torus-translation研究方法,采用校正后的标准差(adjusted-standard deviation)来检验枯立木分布格局与环境因子的相关性。如果经校正后观察值的标准差比95%置信区间的模拟值小,说明枯立木分布和该环境因子显著相关。本研究在Itoh et al(2010)研究方法的基础之上采用Spearman相关系数来分析枯立木分布格局和该地形因子的相关性,如果观察到的相关系数大于或小于97.5%的模拟值,则表明 $P < 0.05$ 。此外,我们依据Comita et al(2007)改进后的Torus-translation法检验枯立木分布格局与样地中采用多元回归树法(multivariate regression tree, MRT, De'ath, 2002)划分为8种群丛类型(黄甫昭等, 2014)的结论进行归类后的3种生境类型(郭屹立等, 2015c; 图1)的生境关联性。

本文 $K_2(r)$ 空间点格局分析、Torus-translation检验及其它相关统计分析和绘图等均在R 3.2.0 (R Core Team)中完成。

2 结果与分析

2.1 枯立木的空间分布格局

总体上,小径级在相对海拔较高的区域分布较多,而大径级在相对海拔较低的区域分布较多(图1),这可能与相对海拔较高区域多分布小乔木和灌木物种有关。枯立木所有个体和小径级分别在0~4 m 和 0~5 m 较小的尺度上表现为聚集分布,其它尺度为随机分布(图 2:a, b);而中径级和大径级则在0~30 m 尺度内均表现为随机分布事件,其中大径级在局域尺度上(5~6 m)表现为规则分布(图 2:c, d)。

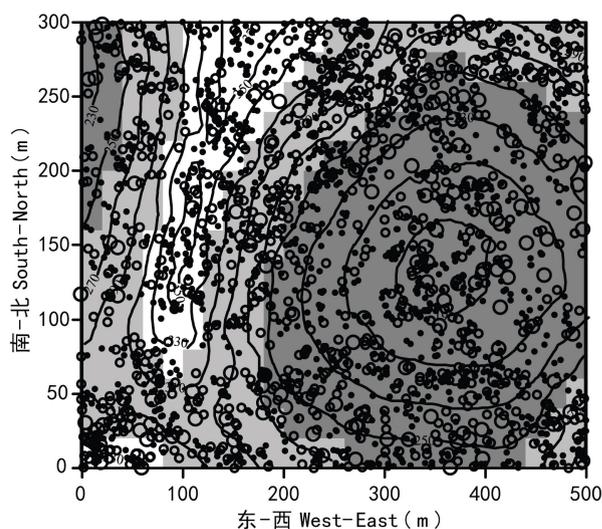


图1 弄岗 15 hm² 样地生境地形图及样地内枯立木直观空间分布图 白色为山脊;浅灰色为山坡;灰色为谷底。“·”小径级(1 cm ≤ DBH < 5 cm);“o”中径级(5 cm ≤ DBH < 15 cm);“○”大径级(15 cm ≤ DBH)。

Fig. 1 Contour map and visual snags spatial distribution of the 15 hm² Nonggang forest dynamic plot White is ridge; light gray is slope; gray is valley. “·” small individuals (1 cm ≤ DBH < 5 cm); “o” middle individuals (5 cm ≤ DBH < 15 cm); “○” large individuals (15 cm ≤ DBH).

2.2 枯立木和环境因子的相关性

枯立木的分布格局总体上和环境因子的相关性并不明显,仅与少数环境因子表现出显著相关性。其中,枯立木所有个体与平均胸径(Spearman's rho = -0.2396, $P < 0.001$, 图 3:a)和最大胸径(Spearman's rho = -0.1422, $P < 0.001$)呈显著负相关,而与干旱度指数(Spearman's rho = 0.2603, $P < 0.001$)和样方内所有个体数(Spearman's rho = 0.3611, $P < 0.001$, 图 3:b)呈显著正相关;小径级个体与平均胸径(Spearman's rho = -0.2987, $P < 0.001$)

和最大胸径(Spearman's rho = -0.1881, $P < 0.001$)呈显著负相关,而与干旱度指数(Spearman's rho = 0.2432, $P < 0.001$)和样方内所有个体数(Spearman's rho = 0.4235, $P < 0.001$)呈显著正相关;中径级个体与所有环境因子相关性并不显著;大径级个体仅与凹凸度呈显著负相关(Spearman's rho = -0.1448, $P < 0.001$)。

2.3 枯立木的生境关联性分析

不同径级与不同生境的关联性差异较为明显,其中枯立木所有个体及其小径级与3种生境类型均不存在显著关联性;中径级与山坡呈正关联、与山脊呈负关联、与山谷无显著关联性;大径级与山谷呈正关联、与山坡无显著关联、与山脊呈负关联(表1)。这表明在运用 Tours-translation 剔除空间自相关后,枯立木总体上在样地中呈随机分布,但较大径级个体在样地中表现出一定的生境关联性,如中径级多分布在山坡、大径级多分布于山谷而较少分布于山脊等。

表1 枯立木的生境关联性分析

Table 1 Analysis of habitat associations of snags of the 15 hm² Nonggang forest dynamic plot

径级 DBH classes	山脊 Ridge	山坡 Slope	谷底 Valley
1 cm ≤ DBH < 5 cm	/	/	/
5 cm ≤ DBH < 15 cm	/	+	-
15 cm ≤ DBH	-	/	+
总体 All individuals	/	/	/

+: 正关联; /: 无关联; -: 负关联。

+: Positive association; /: No association; -: Negative association.

3 讨论与结论

喀斯特地区生境特殊性主要表现在水平空间的高度异质性和垂直剖面的多层次性(郭柯等, 2011)。其独特的峰丛-洼地地质、地貌特征形成了从山顶到洼地土壤、水分、光照、岩石裸露率等环境条件发生一系列急剧的变化(王斌等, 2014b; 郭屹立等, 2015b)。地形对种群的分布格局存在着直接和间接的影响:首先是相对海拔、坡度、坡向的直接影响,其次是地形因子引起光照、温度、水分以及土壤资源的再分配等的间接影响(黄甫昭等, 2014)。而对森林植被产生直接的空间资源再分配,是影响林分发展和群落演替的重要因子(刘妍妍等, 2009)。山脊的土壤稀薄、养分缺乏、竞争激烈等形成的“土壤生态位”特化更容易形成枯立木(Yamada

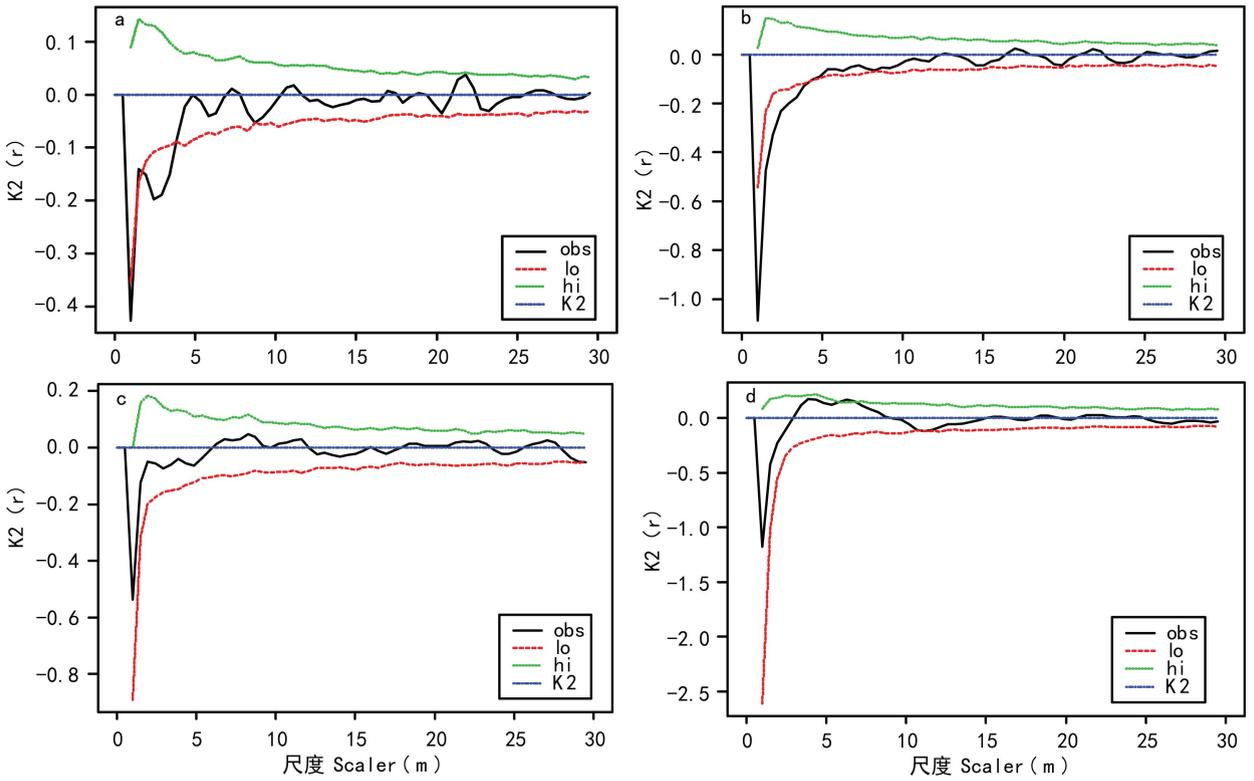


图2 弄岗 15 hm² 样地枯立木空间点格局分析 a. 所有枯立木; b. 小径级; c. 中径级; d. 大径级的单变量 K2(r) 函数点格局分析
 Fig. 2 Point pattern analysis of snags spatial distribution of the 15 hm² Nonggang forest dynamic plot a-d. Univariate spatial pattern analysis of K2(r)-index a. All individuals of snags; b. Small individuals of snags; c. Middle individuals of snags; d. Large individuals of snags

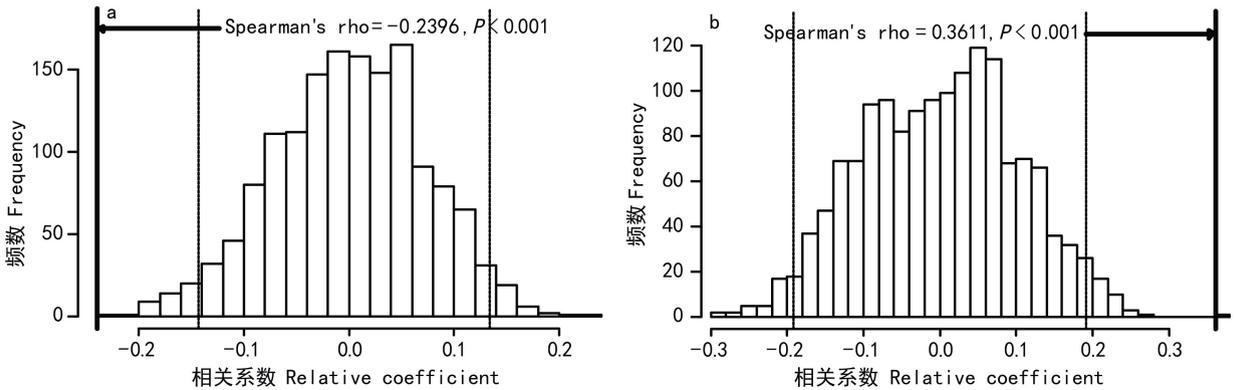


图3 枯立木分布格局与环境因子的相关性分析 虚线为 5%~95% 区间; 实线为实际相关系数位置; 以枯立木所有个体与样方内平均胸径和所有植株个体为例。
 Fig. 3 Analysis of correlation of snags spatial distribution and environmental factors of the 15 hm² Nonggang forest dynamic plot Dashes lines are interval of 5%-95%; Solid lines are the actual position of relative coefficient; Take the correlations of mean DBH and all individuals in the quadrats to snags spatial distribution as examples.

et al, 2006; 卢志军等, 2015)。因此, 喀斯特独特的地质、地貌特征以及由此引发的生物因素将会是影响枯立木分布格局的重要因素之一。总体上, 喀斯特季节性雨林中枯立木小径级在相对海拔较高地区分布较多, 大径级在相对海拔较低地区分布较多; 而

小径级在较小的尺度上呈聚集分布, 但总体以随机分布为主。

在本研究喀斯特季节性雨林样地中, 枯立木的空间点格局表现为小尺度(0~5 m)的聚集分布, 其它尺度则为随机分布, 尤其是径级较大的个体。这

一结论与卢志军等(2015)在八大公山常绿落叶阔叶混交林中得出枯立木在0~30 m尺度内以聚集分布为主的结论不同。一方面可能是因为群落结构和类型差异;另一方面可能是因为选择的分析函数不同。在使用单变量成对相关函数($g(r)$)分析后,弄岗喀斯特季节性雨林样地中仅小径级在0~24 m尺度内为聚集分布,其它尺度及较大径级则均为随机分布。相比 $g(r)$ 函数, $K2(r)$ 函数在异质性格局中,尤其是生态学过程发生在多尺度空间时更具有优越性(Schiffers et al, 2008)。

本研究中,中径级和大径级受环境因子影响很弱,这在其空间点格局和与环境因子的相关性分析中得到了验证。其中大径级仅与凹凸度呈显著负相关性,这一结论与不同地形中分布的物种特性有关。由于受光照、水分、土壤、岩石裸露率等环境因素的影响,相对海拔较高地区(如山脊、高坡位等)的物种多以耐旱、耐贫瘠、喜光的小乔木和灌木为主,如毛叶铁榄(*Sinosideroxylon pedunculatum*)、山榄叶柿(*Diospyros siderophylla*)、清香木(*Pistacia weinmannifolia*)、黄梨木(*Boniodendron minius*)。而相对海拔较低地区(谷底)则多以耐涝、耐荫的高大乔木和小乔木为主(黄甫昭等, 2014),如劲直刺桐(*Erythrina stricta*)、广西牡荆(*V. kwangsiensis*)、苹婆(*S. monosperma*)、对叶榕(*Ficus hispida*)等。这一结论在枯立木与3种生境类型的关联性分析中得到了验证,如大径级与山脊存在显著负关联、与谷底存在显著正关联。

小径级受环境因素影响较为明显,与干旱度指数和样方内所有植株个体数呈显著正相关,与样方内植株个体的平均胸径和最大胸径呈显著负相关。其中,地形因子中干旱度指数与小径级的正相关性亦与以上论述一致,即相对海拔较高的干旱地区因水分、养分匮乏等有较多的小径级死亡个体,这也可能是因为小径级个体易受干旱影响导致死亡率较高;而与样方内所有植株个体数的正相关性可能是因为植株个体多的样方内多以小树为主,因此种间、种内竞争以及密度制约引起个体死亡率增大等原因造成的;平均胸径和最大胸径较大的样方因存在胸径较大的个体,其周围往往个体较少,由于对资源获取的绝对优势,幼苗个体很难进入大树周围。

在对物种多度进行关联性分析的时候,物种多度数据通常伴随数据非正态性、零值过多、空间自相关的问题,进而可能会影响模型的拟合效果(Leg-

endre, 1993; Wang et al, 2009; Itoh et al, 2010; 王斌等, 2014b)。王斌等(2014b)运用零膨胀负二项模型以避免数据非正态性且零值过多等问题,分析了3种取样尺度下(5 m×5 m, 10 m×10 m, 20 m×20 m)枯立木多度的空间分布及其影响因子等,研究得出弄岗样地枯立木的空间分布受空间尺度、地形、群落类型等多重影响,表明随着取样尺度的增大枯立木多度与海拔、坡度、凹凸度等因子的相关性逐渐减弱,而与空间相邻因子的相关性逐渐增强。而本研究选用基于20 m×20 m尺度内枯立木多度数据,运用 $K2(r)$ 函数和Torus-translation检验法分析枯立木多度在样地内的空间分布格局及其与3种生境的关联性,在研究对象和分析方法选择时充分考虑了取样大小,以尽量避免数据非正态性、零值过多和空间自相关等问题。本研究在研究对象的取样大小和研究方法选择上较好地避免了上述问题。

枯立木空间分布格局的形成常隐含着诸多生态学过程,是生物因素如密度制约(Zhang et al, 2009)、非生物因素如生境过滤(Baldeck et al, 2013)以及自然随机过程等共同作用的结果。弄岗喀斯特季节性雨林样地中,不同径级枯立木形成的生态学过程差异明显。小径级个体的易受性,对环境、种间、种内竞争等更为敏感等特征故受密度制约和生境过滤的双重影响死亡率较高;中径级和大径级树木死亡过程为随机过程,与生境过滤和个体自然衰老有关,而与密度制约等机制关系不大。

致谢 中国科学院植物研究所郭柯研究员、米湘成副研究员、任海保博士、赖江山博士等参加了样地选址并给予调查监测技术指导;中国科学院生物多样性委员会、广西师范大学生命科学学院学生志愿者、广西弄岗国家级自然保护区管理局在样地建设期间给予了指导和帮助。

参考文献:

- BADDELEY A, TURNER R, 2005. Spatstat: an R package for analyzing spatial point patterns [J]. *J Stat Softw*, 12(6):1-42.
- BALDECK CA, HARMS KE, YAVITT JB, et al, 2013. Habitat filtering across tree life stages in tropical forest communities [J]. *Proc Roy Soc B-Biol Sci*, 280(1766):1-8.
- BIGLER C, VEBLEN T, 2011. Changes in litter and dead wood loads following tree death beneath subalpine conifer species in northern Colorado [J]. *Can J For Res*, 41(2):331-340.
- BIN Y, LIAN J, WANG Z, et al, 2011. Tree mortality and recruitment in a subtropical broadleaved monsoon forest in South China [J]. *J Trop For Sci*, 23(1):57-66.
- COMITA LS, CONDIT R, HUBBELL SP, 2007. Developmental

- changes in habitat associations of tropical trees [J]. *J Ecol*, 95 (3):482-492.
- DE'ATH G, 2002. Multivariate regression trees: a new technique for modeling species-environment relationships [J]. *Ecology*, 83 (4):1 105-1 117.
- FRANKLIN JF, SHUGART HH, HARMON ME, 1987. Tree death as an ecological process [J]. *Biodivers Sci*, 37(8):550-556.
- GRAY L, HE F, 2009. Spatial point-pattern analysis for detecting density-dependent competition in a boreal chronosequence of Alberta [J]. *For Ecol Manag*, 259(1):98-106.
- GUO YL, WANG B, XIANG WS, et al, 2015a. Spatial distribution of tree species in a tropical karst seasonal rainforest in Nonggang, Guangxi, southern China [J]. *Biodivers Sci*, 23 (2):183-191. [郭屹立, 王斌, 向悟生, 等, 2015a. 广西弄岗北热带喀斯特季节性雨林监测样地种群空间点格局分析 [J]. *生物多样性*, 23(2):183-191.]
- GUO YL, WANG B, XIANG WS, et al, 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 [J]. *Chin Sci Bull*, 60(17):1 602-1 611. [郭屹立, 王斌, 向悟生, 等, 2015b. 弄岗喀斯特季节性雨林 15 ha 样地密度制约效应分析 [J]. *科学通报*, 60(17):1 602-1 611.]
- GUO YL, WANG B, XIANG WS, et al, 2015c. Sprouting characteristics of tree species in 15 ha northern tropical karst seasonal rain forest dynamics plot in Nonggang, Guangxi, southern China [J]. *Chin J Ecol*, 34(4):955-961. [郭屹立, 王斌, 向悟生, 等, 2015c. 弄岗北热带喀斯特季节性雨林 15 ha 样地木本植物萌生特征 [J]. *生态学杂志*, 34(4):955-961.]
- HARMS KE, CONDIT R, HUBBELL SP, et al, 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot [J]. *J Ecol*, 89(6):947-959.
- HUANG FZ, WANG B, DING T, et al, 2014. Numerical classification of associations in a northern tropical karst seasonal rain forest and the relationships of these associations with environmental factors [J]. *Biodivers Sci*, 22(2):156-166. [黄甫昭, 王斌, 丁涛, 等, 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 [J]. *生物多样性*, 22(2):156-166.]
- HUANG YS, WU WH, JIANG RH, et al, 2013. Primary study on species diversity of plant in Longgang National Nature Reserve of Guangxi [J]. *Guihaia*, 33(3):346-355. [黄俞淞, 吴望辉, 蒋日红, 等, 2013. 广西弄岗国家级自然保护区植物物种多样性初步研究 [J]. *广西植物*, 33(3):346-355.]
- ITO H, OHKUBO T, NANAMI S, et al, 2010. Comparison of statistical tests for habitat associations in tropical forests: A case study of sympatric dipterocarp trees in a bornean forest [J]. *For Ecol Manag*, 259(3):323-332.
- KEBLI H, BRAIS S, KERNAGHAN G, et al, 2012. Impact of harvesting intensity on wood-inhabiting fungi in boreal aspen forests of Eastern Canada [J]. *For Ecol Manag*, 279(1):45-54.
- LEGENDRE P, MI X, REN H, et al, 2009. Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of china [J]. *Ecology*, 90(3):663-674.
- LEGENDRE P, 1993. Spatial autocorrelation: trouble or a new paradigm [J]. *Ecology*, 74(6):1 659-1 673.
- LI XK, SU ZM, LÜ SH, et al, 2003. The spatial pattern of natural vegetation in the karst regions of Guangxi and the ecological signal for ecosystem rehabilitation and reconstruction [J]. *J Mount Sci*, 21(2):129-139. [李先琨, 苏宗明, 吕仕洪, 等, 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 [J]. *山地学报*, 21(2):129-139.]
- LIU CL, PAN CD, LIANG Y, 2009. Storage and decomposition dynamics of coarse woody debris in *Picea schrenkiana*-*Dryopteris filix-mas* stand [J]. *Arid Land Geogr*, 32(2):175-182. [刘翠玲, 潘存德, 梁瀛, 2009. 鳞毛蕨天山云杉林粗死木质残体贮量及其分解动态 [J]. *干旱区地理*, 32(2):175-182.]
- LIU D, KELLY M, GONG P, et al, 2007. Characterizing spatial-temporal tree mortality patterns associated with a new forest disease [J]. *For Ecol Manag*, 253(1):220-231.
- LIU YY, JIN GZ, 2010. Character of coarse woody debris in a mixed broad-leaved Korean pine forest in Xiaoxing' an Mountains, China [J]. *Sci Sil Sin*, 46(4):8-14. [刘妍妍, 金光泽, 2010. 小兴安岭阔叶红松林粗死木质残体基础特征 [J]. *林业科学*, 46(4):8-14.]
- LIU YY, JIN GZ, 2009. Influence of topography on coarse woody debris in a mixed broadleaved-Korean pine forest in Xiaoxing' an Mountains, China [J]. *Acta Ecol Sin*, 29(3):1 398-1 407. [刘妍妍, 金光泽, 2009. 地形对小兴安岭阔叶红松 (*Pinus koraiensis*) 林粗死木质残体分布的影响 [J]. *生态学报*, 29(3):1 398-1 407.]
- LU ZJ, LIU FL, WU H, et al, 2015. Species composition, size class, and spatial patterns of snags in the Badagongshan (BDGS) mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest in central China [J]. *Biodivers Sci*, 23(2):167-173. [卢志军, 刘福玲, 吴浩, 等, 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 [J]. *生物多样性*, 23(2):167-173.]
- LUTZ JA, HALPERN CB, 2006. Tree mortality during early forest development: a long-term study of rates, causes, and consequences [J]. *Ecol Monogr*, 76(2):257-275.
- METCALF CJE, HORVITZ CC, TULJAPURKAR S, et al, 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 [J]. *Ecology*, 90(10):2 766-2 778.
- PUNCHI-MANAGE R, GETZIN S, WIEGAND T, et al, 2013. Effects of topography on structuring local species assemblages in a Sri Lankan mixed dipterocarp forest [J]. *J Ecol*, 101(1):149-160.
- R Core Team, 2015. R: A language and environment for statistical computing, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria [EB/OL]. URL <http://www.R-project.org/>.
- ROUVINEN S, KUULUVAINEN T, SIITONEN J, 2002. Tree mortality in a *Pinus sylvestris* dominated boreal forest landscape in Vienansalo wilderness, eastern Fennoscandia [J]. *Silva Fenn*, 36(1):127-145.
- SCHIFFERS K, SCHURR FM, TIELBÖRGER K, et al, 2008. Dealing with virtual aggregation a new index for analyzing heterogeneous point patterns [J]. *Ecography*, 31(5):545-555.
- TANG XL, ZHOU GY, 2005. Coarse woody debris biomass and its potential contribution to carbon cycle in successional subtropical forests of southern China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 29(4):559-568. [唐旭利, 周国逸, 2005. 南亚热带典型森林演替类型粗死木质残体贮量及其对碳循环的潜在影响 [J]. *植物生态学报*, 29(4):559-568.]
- TEODOSIU M, BOURIAUD OB, 2012. Deadwood specific density and its influential factors: a case study from a pure Norway spruce old-growth forest in the Eastern Carpathians [J]. *For Ecol Manag*, 283(1):77-85.
- VALENCIA R, FOSTER RB, VILLA G, et al, 2004. Tree species

- distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador [J]. *J Ecol*, 92(2):214–229.
- VENABLES WN, RIPLEY BD, 2002. *Modern Applied Statistics with S*. 4th [M]. New York: Springer
- WANG B, HUANG YS, LI XK, et al, 2014a. Species composition and spatial distribution of a 15 ha northern tropical karst seasonal rain forest dynamics study plot in Nonggang, Guangxi, southern China [J]. *Biodivers Sci*, 22(2):141–156. [王斌, 黄俞淞, 李先琨, 等, 2014a. 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 [J]. 生物多样性, 22(2):141–156.]
- WANG B, XIANG WS, DING T, et al, 2014b. Spatial distribution of standing dead trees abundance and its impact factors in the karst seasonal rain forest, Nonggang, southern China [J]. *Chin Sci Bull*, 59(35):3 479–3 490. [王斌, 向悟生, 丁涛, 等, 2014b. 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 [J]. 科学通报, 59(35):3 479–3 490.]
- WANG LW, LI BH, YE J, et al, 2011. Dynamics of short-term tree mortality in broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest in the Changbai Mountains [J]. *Biodivers Sci*, 19(2):260–270. [王利伟, 李步杭, 叶吉, 等, 2011. 长白山阔叶红松林树木短期死亡动态 [J]. 生物多样性, 19(2):260–270.]
- WANG XG, COMITA LS, HAO ZQ, et al, 2012. Local-scale drivers of tree survival in a temperate forest [J]. *PLoS One*, 7: e29469.
- WANG ZG, YE WH, CAO HL, et al, 2009. Species-topography association in a species-rich subtropical forest of China [J]. *Basic Appl Ecol*, 10(7):648–655.
- YAMADA T, TOMITA A, ITOH A, et al, 2006. Habitat associations of Sterculiaceae trees in a Bornean rain forest plot [J]. *J Veget Sci*, 17(5):559–566.
- YU B, ZHANG QL, WANG LM, 2015. Analysis on distribution pattern characteristics of standing dead trees in *Larix gmelinii* overcutting forest [J]. *For Res*, 28(1):81–87. [玉宝, 张秋良, 王立明, 2015. 兴安落叶松过伐林枯立木分布格局特征分析 [J]. 林业科学研究, 28(1):81–87.]
- ZHANG J, HAO ZQ, SUN IF, et al, 2009. Density dependence on tree survival in an old-growth temperate forest in northeastern China [J]. *Ann For Sci*, 66(2):1–9.
- ZHU Y, GETZIN S, WIEGAND T, et al, 2013. The relative importance of Janzen-Connell effects in influencing the spatial patterns at the Gutianshan subtropical forest [J]. *PLoS One*, 8:74 560.

(上接第 223 页 Continue from page 223)

参考文献:

- ARNOLD K, BORDOLI L, KOPP J, et al, 2006. The SWISS-MODEL workspace: a web-based environment for protein structure homology modelling [J]. *Bioinformatics*, 22(2):195–201.
- ANDERSON CR, JENSEN EO, LLEWELLYN DJ, et al, 1996. A new hemoglobin gene from soybean: a role for hemoglobin in all plants [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 93(12):5 682–5 687.
- GARROCHO-VILLEGAS V, ARREDONDO-PETER R, 2008. Molecular cloning and characterization of a Moss (*Ceratodon purpureus*) nonsymbiotic hemoglobin provides insight into the early evolution of plant nonsymbiotic hemoglobins [J]. *Mol Biol Evol*, 25(7):1 482–1 487.
- GOPALASUBRAMANIAM SK, KOVACS F, VIOLANTE-MOTA F, et al, 2008. Cloning and characterization of a caesalpinoid (*Chamaecrista fasciculata*) hemoglobin: the structural transition from a nonsymbiotic hemoglobin to a leghemoglobin [J]. *Proteins*, 72(1):252–260.
- LIRA-RUAN V, SARATH G, KLUCAS RV, et al, 2001. Synthesis of hemoglobins in rice (*Oryza sativa* var. *Jackson*) plants growing in normal and stress conditions [J]. *Plant Sci*, 161(2):279–287.
- LIU YG, WHITTIER RF, 1995. Thermal asymmetric interlaced PCR: automatable amplification and sequencing of insert end fragments from P1 and YAC clones for chromosome walking [J]. *Genomics*, 25(3):674–681.
- PESCE A, COUTURE M, DEWILDE S, et al, 2000. A novel two-over-two α -helical sandwich fold is characteristic of the truncated hemoglobin family [J]. *EMBO J*, 19(11):2 424–2 434.
- ROSS EJH, LIRA-RUAN V, ARREDONDO-PETER R, et al, 2002. Recent insights into plant hemoglobins [J]. *Rev Plant Biotechnol*, 1:173–189.
- ROSS EJH, STONE JM, ELOWSKY CG, et al, 2004. Activation of the *Oryza sativa* non-symbiotic haemoglobin-2 promoter by the cytokinin-regulated transcription factor, ARR1 [J]. *J Exp Bot*, 55(403):1 721–1 731.
- SCHWEDE T, KOPP J, GUEX N, et al, 2003. SWISS-MODEL: An automated protein homology-modeling server [J]. *Nucleic Acids Res*, 31(13):3 381–3 385.
- TAMURA K, STECHER G, PETERSON D, et al, 2013. MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0 [J]. *Mol Biol Evol*, 30(12):2 725–2 729.
- TAYLOR ER, NIE XZ, MACGREGOR AW, et al, 1994. A cereal haemoglobin gene is expressed in seed and root tissues under anaerobic conditions [J]. *Plant Mol Biol*, 24(6):853–862.
- TREVASKIS B, WATTS RA, ANDERSSON CR, et al, 1997. Two hemoglobin genes in *Arabidopsis thaliana*: the evolutionary origins of leghemoglobins [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 94(22):12 230–12 234.
- VINOGRADOV S, HOOGEWIJS D, BAILLY X, et al, 2006. A phylogenomic profile of globins [J]. *BMC Evol Biol*, 6(1):31.
- WATTS RA, HUNT PW, HVITVED AN, et al, 2001. A hemoglobin from plants homologous to truncated hemoglobins of microorganisms [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 98(18):10 119–10 124.