



中亚热带喀斯特常绿落叶阔叶林空间结构特征

淦江^{1,2,3}, 杜虎^{1,2}, 宋同清^{1,2}, 彭晚霞^{1,2}, 曾馥平^{1,2}, 黄国勤^{1*}

(1 江西农业大学生态科学研究中心, 南昌 330045; 2 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; 3 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)

摘 要:喀斯特常绿落叶阔叶林是中国西南喀斯特地区非地带性顶极森林群落, 该研究基于相邻木关系的角尺度、混交度和大小比数 3 个结构参数, 对木论国家级自然保护区常绿落叶阔叶林 25 hm² 大型固定监测样地整体、上木层、下木层及其优势物种的空间结构特征进行了分析, 以期揭示其森林空间结构现状, 为喀斯特植被恢复重建提供依据。结果表明: (1) 样地群落整体为轻度聚集分布格局, 接近随机分布, 物种高度混交且个体间大小分化程度相近, 上木层呈现随机分布、强度混交和中庸偏亚优势状态, 下木层呈现聚集分布、强度混交和中庸偏劣势状态。 (2) 样地内优势物种大多处于轻度聚集分布、强度混交且中庸偏劣势的状态。 (3) 林木大小比数与胸径、树高均呈显著负相关关系, 混交度与胸径、树高均呈显著正相关关系, 随林木的生长发育, 树种优势度逐渐增大, 物种多样性逐渐增强。研究认为, 木论常绿落叶阔叶林空间结构尚未完全稳定, 正处于演替中后期, 具有发育成顶极群落的潜力。

关键词:角尺度; 混交度; 大小比数; 喀斯特生态系统; 木论

中图分类号: Q948.15⁺7 **文献标志码:** A

Spatial Structural Characteristics of Mixed Evergreen and Deciduous Broad-leaved Forest in Mid-subtropical Karst, China

GAN Jiang^{1,2,3}, DU Hu^{1,2}, SONG Tongqing^{1,2},
PENG Wanxia^{1,2}, ZENG Fuping^{1,2}, HUANG Guoqin^{1*}

(1 Research Center on Ecological Sciences, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China; 2 Key Laboratory of Agro-ecological Processes in Subtropical Region, Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academic of Sciences, Changsha 410125, China; 3 Guangxi Key Laboratory of Karst Ecological Processes and Services, Huanjiang Karst Ecosystem Observation and Research Station, Chinese Academy of Sciences, Huanjiang, Guangxi 547100, China)

Abstract: The mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest in karst is a non-zonal climax forest community in southwest China. This study used three structural parameters based on the relationship between adjacent trees to analyze the spatial structural characteristics of the overall, canopy, and understory and dominant species in a 25 hm² fixed monitoring plot of the mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest, in order to reveal the spatial structural status of the forest and provide a scientific basis for karst vegetation restoration and reconstruction. The results showed that: (1) the overall distribution pattern of the plot community was slightly aggregated and close to random distribution, with highly mixed species and similar size differentiation among individuals. The upper wood layer showed random distribution, mixed

收稿日期: 2022-08-16; 修改稿收到日期: 2023-05-06
基金项目: 国家自然科学基金项目 (42071073, 31971487); 中国科学院青年创新促进会项目 (2021366); 广西重点研发计划项目 (桂科 AB17129009); 河池市特聘专家项目
作者简介: 淦江 (1997—), 男, 硕士研究生, 主要从事喀斯特森林群落生态研究。E-mail: ganjiang1997@foxmail.com
* 通信作者: 黄国勤, 教授, 主要从事生态学、资源环境与可持续发展等研究。E-mail: hgqjxauhq@sina.com

intensity, and moderate subdominant, while the lower wood layer showed aggregated distribution, mixed intensity, and moderate partial dominance. (2) Most of the dominant species in the plots were in the state of mild aggregation distribution, mixed intensity, and moderate to inferior. (3) The ratio of tree size was significant negatively correlated with DBH and tree height, while the degree of mixing was significant positively correlated with DBH and tree height. With the growth and development of trees, the dominance of tree species gradually increased, and species diversity gradually increased. It was concluded that the spatial structural of the mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest has not been completely stable, is in the middle and late succession, and has the potential to develop into a climax community.

Key words: uniform angle index; mingling; dominance; Karst ecosystem; Mulun

林分空间结构是指树木在林地上的分布格局及其属性在空间上的排列方式,是森林发展过程中的重要驱动因子,它不仅对林木间的竞争状况及空间生态位起着决定性作用,还在很大程度上决定了森林的稳定性、发展的可能性和经营空间大小^[1-3]。掌握林分空间结构特征,有助于了解森林的发展历史、现状和生态系统未来的发展方向^[4],在改善现有森林群落结构、促进森林可持续发展、充分发挥森林生态系统功能等方面均具有重要意义。

森林空间分布格局的相关研究一直是生态学的研究热点,目前,研究方法主要有 Moran 指数法、Getis 系数法、Ripley's K(r)函数以及最近邻体分析法等^[5],但这些方法大多仅对林木水平分布格局进行研究,不能准确完整地反映森林空间结构特征。中国学者惠刚盈等^[6]提出了基于相邻木关系的林分空间结构参数,可简洁地量化描述林木个体的空间分布格局、树种隔离状况和生长优劣程度,被广泛应用于森林空间结构研究。近年来,许多学者利用角尺度、混交度和大小比数 3 个空间结构参数,对不同气候带、不同类型的森林空间结构特征开展了大量研究,但这些研究大多采用结构参数一元分布法及均值分析法,仅能单独地描述林分某一方面的结构特征^[7],且研究对象多集中于小面积样地,难以覆盖森林群落组成中的大多数木本植物^[8]。因此,以大型固定森林样地为研究平台,采用结构参数二元分布法分析森林上木层和下木层空间结构,更有利于准确而全面地了解林木微观结构特征。

位于广西北部的木论国家级自然保护区保存着原生性最强的喀斯特非地带性顶极群落——亚热带常绿落叶阔叶林,景观异质性强,岩溶作用强烈,生境类型复杂,物种构成丰富,群落结构合理^[9],是研究喀斯特背景下森林群落问题的理想场所。前期有学者从物种组成^[10]、空间格局^[11]、多样性^[12]、群落更新^[13]等方面对喀斯特常绿落叶阔叶林进行了诸多研究,而较少关注空间结构特征。本研究以木论

国家级自然保护区内中亚热带喀斯特常绿落叶阔叶林 25 hm² 大型固定监测样地为研究对象,基于每木调查数据,利用角尺度、混交度和大小比数 3 个空间参数进行量化分析,以期深入研究喀斯特森林种群格局和构建机制奠定基础,为脆弱区喀斯特植被恢复重建提供科学依据。

1 研究区域与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于广西环江毛南族自治县境内的木论国家级自然保护区(25°07′—25°12′N, 107°54′—108°5′E),保护区总面积约 89.69 km²,海拔在 400~1 000 m 之间,平均坡度为 35°。研究区属于中亚热带季风气候,全年气候温和,雨量充沛,年平均气温 19.4℃,年降雨量 1 500 mm,主要集中在 4—9 月,年平均日照时数 1 451 h,平均相对湿度 76%。区内土层浅薄,岩石出露率高,土壤类型主要以碳酸盐岩发育的深色或棕色石灰土为主^[14]。该区域为典型喀斯特常绿落叶阔叶林分布区,森林覆盖率达 94.8%,以小果厚壳桂(*Cryptocarya metcalfeana*)、梾子皮(*Itoa orientalis*)、香叶树(*Lindera communis*)和圆果化香(*Platycarya longipes*)等为群落优势种,常见乔木树种还有掌叶木(*Handeliidendron bodinieri*)、灰岩棒柄花(*Cleidion bracteosum*)、青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)、南酸枣(*Choerospondias axillaris*)、伞花木(*Eurycorymbus cavaleriei*)等^[15]。

1.2 样地设置与调查

2014 年,按照 CTFS 全球森林生物多样性监测规范,在研究区内建立了 1 块 25 hm² (500 m×500 m)的森林动态监测样地,并对整个样地进行植被调查。首先利用全站仪和 RTK 将整个样地划分为 625 个 20 m×20 m 的样方,样方四角用水泥桩做永久标记,再将每个样方分成 16 个 5 m×5 m 的小样方,精确测量每个小样方内所有胸径(DBH)≥1 cm

的木本植物的坐标并挂牌编号,记录每个挂牌个体的编号、种名、坐标、胸径、树高等信息。

1.3 数据处理

本研究采用惠刚盈等^[6]提出的基于4株最近相邻木关系的林分空间结构参数来对样地整体、下木层和上木层进行空间结构的量化分析,即用角尺度(uniform angle index, W)来描述林木个体在水平地面上的分布格局^[16],用混交度(mingling, M)来体现树种空间隔离程度^[17]和用大小比数(dominance, U)来反映林木个体的大小分化程度^[18],具体计算方法^[19]如下:

(1)角尺度: $W_i = \frac{1}{4} \sum_{j=1}^4 Z_{ij}$,其中, Z_{ij} 为离散型变量,其含义为当相邻木 j 的 α 角大于标准角 $\alpha_0 = 72^\circ$ 时, $Z_{ij} = 0$;否则 $Z_{ij} = 1$ 。 W_i 取值有5种情况0、0.25、0.50、0.75和1,分别代表很均匀、均匀、随机、不均匀和很不均匀分布。 $\overline{W}$ 表示群落平均角尺度,计算式为 $\overline{W} = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^4 Z_{ij}$,式中, N 为群落中参照木总株数, $\overline{W}$ 取值在区间 $[0.475, 0.517]$ 内表示林木为随机分布,小于0.475为均匀分布,大于0.517为聚集分布^[20]。

(2)混交度: $M_i = \frac{1}{4} \sum_{j=1}^4 Z_{ij}$,其中, Z_{ij} 为离散型变量,其含义为当参照木 i 与相邻木 j 同树种时, $Z_{ij} = 0$;否则 $Z_{ij} = 1$ 。 M_i 取值有5种情况0、0.25、0.50、0.75和1,分别代表零度、弱度、中度、强度和极强度混交。 $\overline{M}$ 表示群落平均混交度,计算式为 $\overline{M} = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N M_i$,式中, N 为群落中参照木总株数。

(3)大小比数: $U_i = \frac{1}{4} \sum_{j=1}^4 Z_{ij}$,其中, Z_{ij} 为离散型变量,其含义为当相邻木 j 比参照木 i 小时, $Z_{ij} = 0$;否则 $Z_{ij} = 1$ 。 U_i 取值有5种情况0、0.25、0.50、0.75和1,分别代表优势、亚优势、中庸、劣势和绝对劣势。 $\overline{U}$ 表示群落平均大小比数,计算式为 $\overline{U} = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N U_i$,式中, N 为群落中参照木总株数。

本研究依据Du等^[21]提出的木论25 hm²样地林木层次划分标准,按照胸径大小将样地内全部乔木分为上木层(DBH≥8 cm)和下木层(1 cm≤DBH<8 cm)进行空间结构分析。利用空间结构分析软件Winkelmass1.0计算样地内全部林木的角尺度、混交度和大小比数数值,计算时设置5 m缓冲区以避免边缘效应对群落空间结构的影响。利用Excel

对样地整体、上层和下层林木的一元分布和二元分布频率分布值进行统计,并利用K-S法检验不同群落间的差异显著性,采用Origin 2018绘图。同时,对样地内重要值前10位的优势物种的空间结构参数进行统计分析,其中物种重要值=(相对多度+相对频度+相对盖度)/3^[22]。最后,利用SPSS 23.0软件对样地内全部林木的角尺度、混交度、大小比数、胸径和树高进行Person相关性分析,显著水平为0.01。

2 结果与分析

2.1 样地空间结构一元分布特征

由图1可知,样地整体、上木层和下木层在水平分布格局上存在较大相似性,角尺度频率值均随等级的增大而先增大后减小,在随机分布轴($W_i = 0.50$)上取得最大频率值,整体和下木层均为轴线右端频率值略高于左端,而上木层则是左端频率值略高于右端,3类群落各等级频率值均介于0.006~0.571之间,其中处于很均匀分布($W_i = 0.00$)和很不均匀分布($W_i = 1.00$)的林木株数均较少,共占总数的3%~8%,处于随机分布状态($W_i = 0.50$)的林木比例最高,均在56%以上。在树种隔离程度方面,整体和下木层的混交度频率值均表现为先上升后下降,而上木层频率值则是随角尺度等级的增大而迅速增大,整体、下木层和上木层各等级频率值均介于0.088~0.517之间,在零度混交($M = 0.00$)、弱度混交($M = 0.25$)和中度混交($M = 0.50$)状态下的林木分布频率值最小为0.318,而强度、极强度混交($M_i = 0.75$ 、 $M_i = 1.00$)状态的林木分布频率值最大为0.682。在树种竞争态势方面,样地整体、上木层和下木层在5个大小比数等级上的频率值均接近0.200,且呈现先下降后上升的变化趋势,其中整体和下木层均为绝对劣势木($U_i = 1.00$)数量最多,劣势木($U_i = 0.75$)数量最少,而上木层则是处于优势($U_i = 0.00$)状态的林木株数最多,处于亚优势($U_i = 0.25$)状态的林木株数最少。此外,样地整体林木的 $\overline{W}$ 、 $\overline{M}$ 和 $\overline{U}$ 分别为0.532、0.713和0.500,下层林木的 $\overline{W}$ 、 $\overline{M}$ 和 $\overline{U}$ 分别为0.533、0.688和0.502,冠层林木的 $\overline{W}$ 、 $\overline{M}$ 和 $\overline{U}$ 分别为0.492、0.765和0.499,群落不同层次之间3种空间结构参数的分布差异均不显著($P > 0.05$)。

2.2 样地空间结构二元分布特征

2.2.1 样地整体空间结构二元分布 从样地整体M-W二元分布图可以看出(图2),每列混交度上的

频率值随角尺度的降低而先增大后减小,并在随机分布轴($W=0.50$)上,各混交度频率值之和达最大值为 0.566,轴线左右两端频率值接近。处于中度混交($M=0.50$)和很均匀分布($W=0.00$)的林木株数最少,约为 0.05%,处于极强度混交($M=1.00$)和随机分布($W=0.50$)的林木株数最多,约为 28.9%。由样地整体 M-U 二元分布图可知(图 2),在同样大小比数等级上,频率值随混交度等级的降低而先减小后增大,处于非强度混交($M_i=0.00$ 、 $M_i=0.25$ 和 $M_i=0.50$)的林木株数相差不大,均占总株数 10%左右,林木大多处于强度混交($M=0.75$)和极强度混交($M=1.00$)状态,比例约为 68.2%。在极强度混交($M=1.00$)状态和绝对劣势($U=1.00$)状态的组合中,林木分布频率值最大为 0.104,与极强度混交($M=1.00$)状态下优势木($U=0.00$)的分布频率值仅相差 0.0002,在中度混交($M=0.50$)状态和亚劣势($U=0.75$)状态的组合中,林木分布频率值最小为 0.018。在样地整体 W-

U 的组合中(图 2),随着角尺度等级的提高,每行大小比数对应的频率值先增加后减少,并在随机分布轴($M=0.50$)上达到最大值,处于零度混交($W=0.00$)和极强度混交($W=1.00$)状态下林木的大小比数各等级频率值均较低,样地内随机分布的绝对劣势木($W=0.50$, $U=1.00$)株数最多,占总株数的 11.5%左右,很均匀分布分布的劣势木($W=0.00$, $U=0.75$)株数最少,约为 0.1%。

2.2.2 样地上木层空间结构二元分布 由样地上木层 M-W 二元分布图可以看出(图 3),每列混交度上的频率值均随角尺度等级的增加而先增大后减小,呈正态分布。在随机分布轴($W=0.50$)上,混交度各频率值之和最大为 57.1%,而很均匀分布($W=0.00$)的林木比例不足 1%,很不均匀分布($W=1.00$)的林木株数也较少,仅占总数的 3.2%左右,处于随机分布的极强度混交($M=1.00$, $W=0.50$)林木组合数量最多,约为 29.5%,处于很均匀分布的零度混交($M=0.00$, $W=0.00$)林木组合数量最

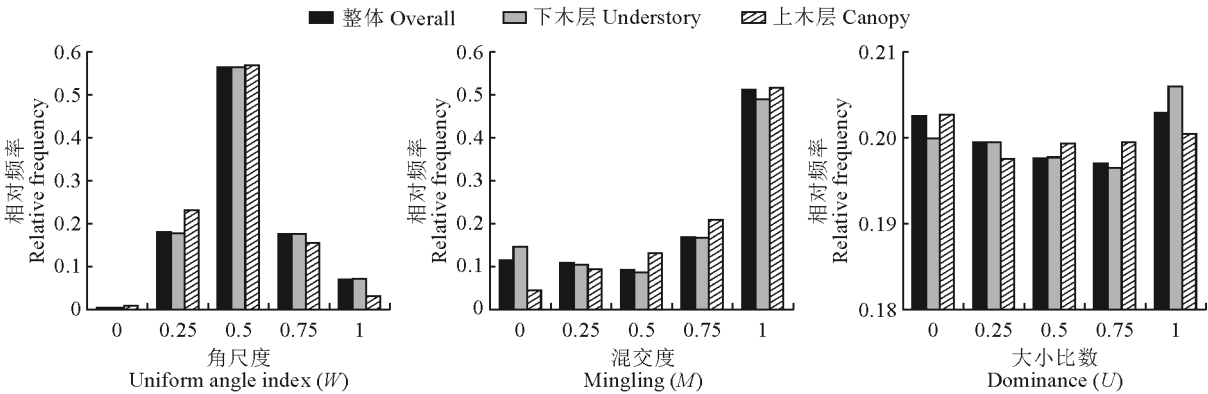


图 1 常绿落叶阔叶林空间结构参数一元分布

Fig. 1 The univariate distribution of spatial structural parameters of the mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest

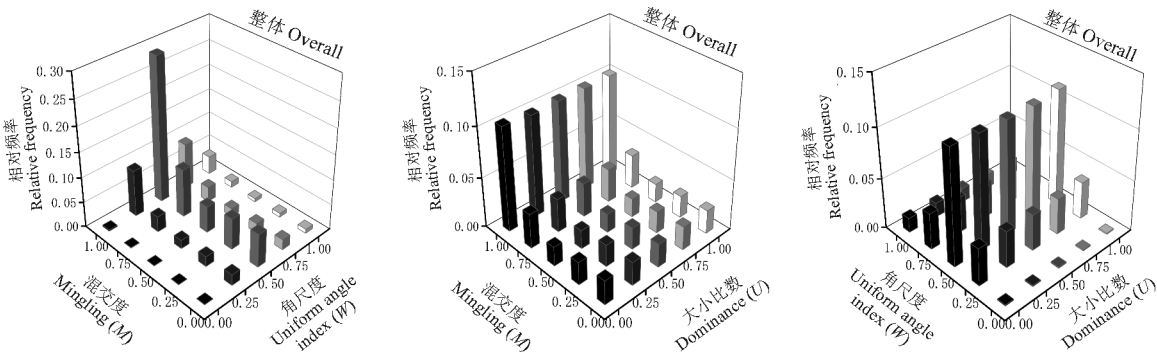


图 2 常绿落叶阔叶林整体空间结构参数二元分布

Fig. 2 The binary distribution of spatial structural parameters of the overall stand of the mixed ever green and deciduous broad-leaved forest

少,几乎为零。在样地上木层 M-U 组合中(图 3),随着混交度等级的增加,每行大小比数对应的林木株数逐渐增加,增幅也在增大,在空间结构特征为极强度混交($M=1.00$)和优势状态($U=0.00$)时,林木分布频率值达最大值,约为 10.5%,为零度混交($M=0.00$)和亚优势状态($U=0.25$)时,林木分布频率值取最小值,约为 0.09%。在样地上木层 W-U 的二元分布图中(图 3),随着角尺度等级的提高,大小比数频率值先增加后减小,并在 $W=0.50$ 时频率值最大,总和为 57.1%,上层林木分布频率值随角尺度等级的增加变化不明显,在 $W=0.50$ 和 $U=0.00$ 的组合上林木株数最多,约占总株数的 11.6%,在 $W=0.00$ 和 $U=0.25$ 的组合上林木株数最少,约占总株数的 0.2%。

2.2.3 样地下木层空间结构二元分布 由样地下木层 M-W 二元分布图可知(图 4),混交度变化趋势与整体和上木层相似,每列角尺度上频率值都随混交度等级的提高而先减小后增大,中度混交($M=0.50$)状态的林木总数最少,仅占 8.8%,强度混交

($M=1.00$)状态的林木株数最多,约为 49.2%。在 25 个 M-W 频率分布组合中,林木为极强度混交且随机分布($M=1.00, W=0.50$)组合的频率值最大为 27.8%,远高于其他组合,处于中度混交且均匀分布($M=0.50, W=0.00$)状态的林木株数最少,不足 50 株。在样地下木层的 M-U 的组合中(图 4),弱度混交($M=0.25$)的频率值之和与中度混交($M=0.50$)的频率值之和大致相等,均在 10.0%上下,极强度混交状态下林木的大小比数频率值均在 10.0%左右,最大频率值出现在极强度混交的绝对劣势木($M=1.00, U=1.00$)中为 10.1%,最小频率值出现在中度混交的劣势木($M=0.05, U=0.75$)中为 1.7%。由样地下木层 W-U 二元分布图可知(图 4),随着大小比数等级的提高,每行角尺度对应的频率值先减小后增大,但各等级上分布频率值基本相等,均为劣势木($U=0.75$)的频率值最小,绝对劣势木($U=1.00$)的频率值最大,下层林木中随机分布的绝对劣势木($W=0.50, U=1.00$)株数最多,约占总株数的 11.7%,均匀分布的劣势木($W=0.00,$

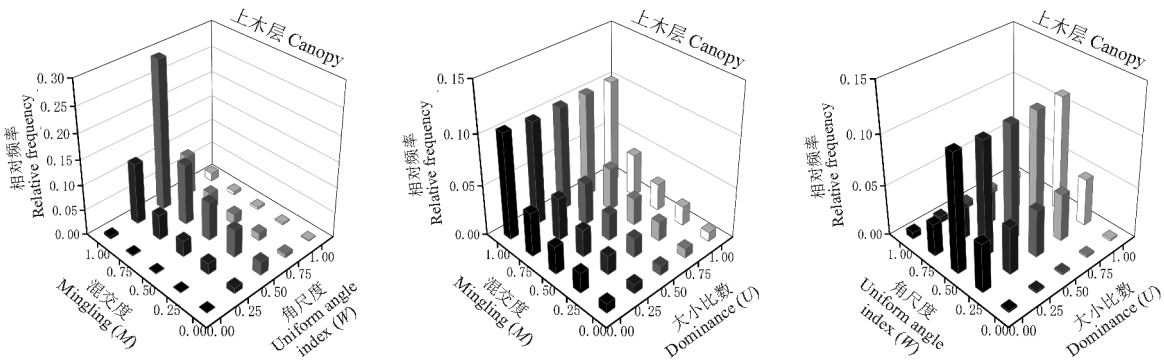


图 3 常绿落叶阔叶林上木层空间结构参数二元分布

Fig. 3 The binary distribution of spatial structure parameters of the canopy of the mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest

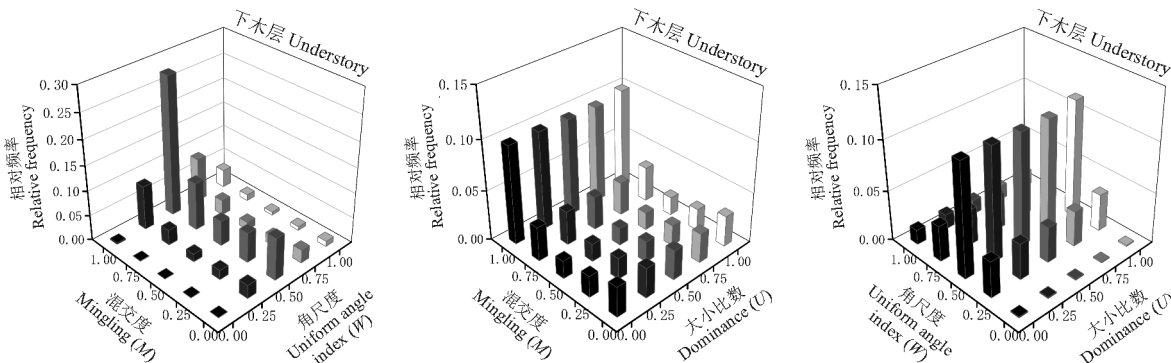


图 4 常绿落叶阔叶林下木层空间结构参数二元分布

Fig. 4 The binary distribution of spatial structure parameters of the understory of the mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest

表 1 常绿落叶阔叶林优势物种的 3 种空间结构参数

Table 1 Three spatial structural parameters of dominant species of the mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest

树种 Species	角尺度 Uniform angle index	混交度 Mingling	大小比数 Dominance	平均树高 Average trees height/m	平均胸径 Average DBH/cm	重要值 Important value, IV/%	个体数 Individuals
小果厚壳桂 <i>Cryptocarya metcalfiana</i>	0.522	0.275	0.546	4.182	4.855	15.520	31734
香叶树 <i>Lindera communis</i>	0.530	0.858	0.497	4.066	5.479	3.371	4186
圆果化香 <i>Platycarya longipes</i>	0.552	0.798	0.338	6.637	5.951	2.238	3530
梾子皮 <i>Itoa orientalis</i>	0.523	0.908	0.258	9.886	8.675	4.365	3044
罗伞 <i>Brassaiopsis glomerulata</i>	0.527	0.821	0.550	4.311	4.377	2.058	2898
子楝 <i>Decaspermum gracilentum</i>	0.533	0.890	0.573	2.943	4.130	1.549	2787
齿叶黄皮 <i>Clausena dunniana</i>	0.549	0.740	0.579	2.944	3.893	1.404	2685
小叶山柿 <i>Diospyros dumetorum</i>	0.531	0.928	0.588	3.357	4.310	1.777	2549
火棘 <i>Pyracantha fortuneana</i>	0.541	0.866	0.539	2.734	4.323	1.461	2151
密花树 <i>Rapanea neriifolia</i>	0.552	0.884	0.593	3.015	3.886	1.102	1926

表 2 常绿落叶阔叶林空间结构参数与树高、胸径的相关性

Table 2 Correlation between spatial structural parameters and tree height and DBH of the mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest

空间结构参数 Spatial structure parameter	角尺度 Uniform angle index	混交度 Mingling	大小比数 Dominance	胸径 DBH
混交度 Mingling	0.023 **	1		
大小比数 Dominance	−0.020 **	−0.057 **	1	
胸径 DBH	0.002	0.095 **	−0.617 **	1
树高 Tree height	−0.005	0.063 **	−0.585 **	0.794 **

注: ** 表示在 0.01 级别(双尾),相关性显著

Note: ** means the correlation is significant at the 0.01 level (two-tailed)

$U=0.75$)株数最少,约占总株数的 1.1%。

2.3 样地优势物种的空间结构特征

由表 1 可知,样地内重要值前 10 位的物种平均角尺度均高于 0.517,为轻度聚集分布 G 格局,其中小果厚壳桂的平均角尺度最小为 0.522,圆果化香的平均角尺度最大为 0.552。在平均混交度方面,除小果厚壳桂为 0.275,呈弱度混交状态外,其他优势种平均混交度均超过 0.740,处于强度混交或极强度混交状态。从平均大小比数可以看出,优势物种与相邻木间的分化程度大多接近,基本处于中庸偏劣势状态,仅圆果化香和梾子皮处于亚优势水平。

2.4 样地整体空间结构参数的相关性

由表 2 可知,大小比数与胸径、树高之间均存在显著负相关性($P<0.01$),而混交度则与胸径、树高均呈显著正相关($P<0.01$)。在空间结构参数

之间,大小比数与角尺度、混交度之间均呈显著负相关($P<0.01$),而角尺度与混交度之间则表现为显著正相关($P<0.01$)。

3 讨 论

林木空间分布格局是种群生物学特性、种内种间关系以及环境等综合作用的结果,反映了种群个体在水平空间上的相互关系^[23-24],主要有聚集分布、随机分布和均匀分布 3 种类型。一般来说,原生林在演替成顶极群落的过程中,其水平分布格局通常是由聚集分布向随机分布扩散^[25-26]。张岗岗等^[27]研究结果显示小陇山油松天然林和锐齿栎天然林经过长期发展后,最终会形成随机分布的典型天然林群落分布格局;薛卫星等^[28]研究发现,鄂西南天然林整体空间分布格局趋于随机分布,将逐渐演替为顶极群落;Li 等^[29]研究表明,随着演替的不断进行,西南南盘江森林群落冠层物种的分布格局会逐渐向随机分布转变;McDonald 等^[30]在对美国杜克森林 2 hm² 样地空间格局的研究中也指出,随着红槭和栎树不断的生长发育,其水平分布格局逐渐由聚集分布演化为随机分布。本研究中木论常绿落叶阔叶混交林群落平均角尺度为 0.532,表现为轻度聚集分布格局,大部分林木趋于随机分布,表明该样地为典型的近熟期原生林,空间结构总体较为稳定,但与成熟的顶极原生林群落^[31-33]相比仍有差距,处于演替阶段的中后期,经过长期自然演替发展,林木聚集强度可能会逐渐减弱,分布可能会逐渐趋于稀疏,群落结构稳定性逐渐增强,最终有可能发

育成典型的中亚热带非地带性喀斯特常绿落叶阔叶混交林顶极群落。

木论常绿落叶阔叶林不同层次空间结构特征的研究结果显示,下木层空间结构特征与群落整体基本相同,均呈现强度混交、中庸态势的轻度聚集分布格局,但群落整体物种多样性略高、优势度稍明显,而上木层则处于强度混交、中庸偏亚优势的随机分布状态,相比群落整体林木物种异质性和生长优势度均更强,由此可见,群落整体空间结构主要是由下木层决定的。同时,这也表明与下木层相比,上木层分布逐渐趋于稀疏,相邻木中几乎不会出现同一物种,个体竞争能力更强,空间结构更为理想。这可能是由于上木层物种的环境适应能力更强,资源利用效率更高,从而占据了群落的上层空间,获得了更充分的光照、水分和营养等生长资源,且林木在生长过程中受到的竞争压力也会随胸径的增大而减小^[34]。

通过将角尺度、混交度和大小比数两两联合建立结构参数二元分布,可以同时提供森林群落更多的空间结构信息^[35-36]。从样地整体的 M-W 二元分布图可以很直观地看出,处于随机分布的林木在极强度混交状态的频率值远远高于其他 24 四种组合,也就是说群落中处于随机分布状态的极强度混交林木株数远远多于其他分布状态。通过 W-U 二元分布图可知,处于随机分布的林木在大小比数各等级上的分布频率值均在 0.10 左右,表明处于随机分布的林木株数在大小比数各等级上的相差不大。从上木层和下木层空间结构参数的二元分布来看,上木层和下木层中处于随机分布状态的中庸木所占比例分别约为 11% 和 10%,处于强、极强度混交状态的中庸木所占比例分别约为 13% 和 10%,处于强、极强度混交状态且呈随机分布格局的林木所占比例约为 41% 和 28%。通常情况下,天然林群落在向顶级群落演替的过程中,林木混交程度越高,大小分化差异越明显,空间分布格局越趋于随机分布,其林分空间结构就越合理^[37]。因此,可认为本研究中上木层空间结构优于下木层,更接近相对稳定状态。

本研究中,10 个优势物种的平均角尺度介于 0.522~0.552 之间,均高于 0.517,说明样地内优势物种均为轻度聚集的分布格局,与 Du 等^[21]、Zhang 等^[38]关于喀斯特常绿落叶阔叶林大部分原生物种具有聚集分布特征的观点相似。有学者认为,生境异质性和种子扩散限制均会导致林木种群的聚集分布^[39]。木论喀斯特常绿落叶阔叶林土壤养分含量较低、岩石出露率较高、地形起伏较大、生境异质程

度极高^[12],因此形成了复杂多样的微生境,为林木生长发育提供了丰富的生态位选择,优势物种因其不同的适应能力和生长习性在不同生境中聚集分布。如喜阴耐湿的小果厚壳桂和梾子皮在洼地广泛分布,而罗伞主要生长在土层浅薄、岩石出露率高的山坡,耐旱性强的圆果化香和密花树则常见于环境条件恶劣的山顶。从平均混交度来看,除小果厚壳桂外,其他优势树种均处于强、极强度混交状态,这是由于样地内存有大面积洼地,土肥条件较好,温度和湿度适宜,但阳光资源稀缺,极其适合小果厚壳桂生长^[10],所以其个体数量最多且远多于其他树种,林分密度极高,种内竞争较弱,因此表现为弱度混交状态。在平均大小比数方面,除梾子皮和圆果化香为亚优势态势外,其他优势树种均为中庸偏劣势态势,个体间生长优势差异不明显,这是由于梾子皮和圆果化香在样地内个体数量多且树形高大,占据了群落的上层空间,能获取充足的生长资源,同时这也说明了样地下层林木存在更为激烈的种间与种内竞争。

相关性结果显示,林木大小比数与其胸径、树高均呈显著负相关性,即大小比数随胸径和树高的增大而减小,说明在森林演替过程中,林木胸高断面积越大,越能占据上层空间,其竞争能力就越强,群落空间结构就越可能趋于稳定,与 Li 等^[40]关于西南松栎混交林林木优势度会随其个体大小的增加而增加的研究结果类似。而林木混交度与其胸径、树高则呈现显著正相关性也就是说随着林木胸径和树高的增大,混交强度呈现增强的趋势,与陈婷婷等^[41]关于武夷山常绿阔叶林空间结构参数相关性的研究结果相同,这可能是由于受到密度制约机制的影响^[42-43],随着林木的生长发育,同树种个体间竞争加剧,导致死亡率上升,随后竞争压力逐渐减小,参照木周围出现同种相邻木的概率降低。在 3 个空间结构参数中,大小比数与角尺度之间呈显著负相关,即随着林木大小分化程度加深,其越可能趋于聚集分布,这证实了上文中该样地群落形成过程中优势物种多表现以聚集分布形式存在的结果,前人关于本样地物种分布格局的研究也有相似的结果^[12]。

近年来,以大型固定监测样地为主的森林多样性监测方法可为森林群落演替、物种共存和生物多样性保护等研究提供丰富、翔实的科学数据作为支撑,是当前生态学研究中最活跃的领域之一^[44]。本研究基于 25 hm² 样地对中亚热带喀斯特常绿落叶阔叶混交林进行空间结构研究,结果发现该群落经

过长期自然演替,空间结构相对较为稳定,整体处于轻度聚集分布、强度混交和中庸偏亚优势的状态,且上木层空间结构优于下木层,正朝着顶极群落发展,该结果为研究喀斯特森林植物种类组成、种群动态和群落演替及恢复提供了参考依据。但本研究缺少对林木密集度的研究^[45],尚不能直观地体现林木个

体间的疏密程度,在今后长期监测过程中将增加相关指标调查,补充相关数据,以期未来通过角尺度、混交度、大小比数和密集度 4 个空间结构参数相互联合,建立结构参数多元分布,更全面系统地分析中亚热带喀斯特常绿落叶阔叶林的空间结构特征。

参考文献:

[1] POMMERENING A. Evaluating structural indices by reversing forest structural analysis[J]. *Forest Ecology and Management*, 2006, **224**(3): 266-277.

[2] 惠刚盈,李 丽,赵中华,等. 林木空间分布格局分析方法[J]. *生态学报*, 2007, **27**(11): 4 717-4 728.

HUI G Y, LI L, ZHAO Z H, *et al.* The comparison of methods in analysis of the tree spatial distribution pattern[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, **27**(11): 4 717-4 728.

[3] 汤孟平. 森林空间结构分析与优化经营模型研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2003.

[4] JERRY F, FRANKLIN. Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example[J]. *Forest Ecology and Management*, 2002, **155**(1/3): 399-423.

[5] 孔 雷,杨 华,亢新刚,等. 林木空间分布格局研究方法综述[J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2011, **39**(5): 119-125.

KONG L, YANG H, KANG X G, *et al.* Review on the methods of spatial distribution pattern in forest[J]. *Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition)*, 2011, **39**(5): 119-125.

[6] 惠刚盈. 基于相邻木关系的林分空间结构参数应用研究[J]. *北京林业大学学报*, 2013, **35**(4): 1-9.

HUI G Y. Studies on the application of stand spatial structure parameters based on the relationship of neighborhood trees[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2013, **35**(4): 1-9.

[7] 吴晓永,杨 华,吕延杰,等. 云杉—白桦混交林结构特征分析[J]. *北京林业大学学报*, 2019, **41**(1): 64-72.

WU X Y, YANG H, LÜ Y J, *et al.* Analysis of structure characteristics in *Picea asperata*-*Betula platyphylla* mixed forests[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2019, **41**(1): 64-72.

[8] 施国杉,刘 峰,陈 典,等. 云南纳板河热带季节雨林 20 ha 动态监测样地的树种组成与群落分类[J]. *生物多样性*, 2021, **29**(1): 10-20.

SHI G S, LIU F, CHEN D, *et al.* Species composition and

community classification of the 20-ha tropical seasonal rainforest dynamics monitoring plot in the Naban River, Yunnan[J]. *Biodiversity Science*, 2021, **29**(1): 10-20.

[9] 杜 虎,彭晚霞,宋同清,等. 桂北喀斯特峰丛洼地植物群落特征及其与土壤的耦合关系[J]. *植物生态学报*, 2013, **37**(3): 197-208.

DU H, PENG W X, SONG T Q, *et al.* Plant community characteristics and its coupling relationships with soil in depressions between Karst hills, North Guangxi, China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2013, **37**(3): 197-208.

[10] 兰斯安,宋 敏,曾馥平,等. 喀斯特常绿落叶阔叶混交林木本植物组成特征[J]. *广西植物*, 2016, **36**(10): 1 156-1 164.

LAN S A, SONG M, ZENG F P, *et al.* Species composition of woody plants in evergreen-deciduous broad-leaved Karst forests, Southwest China[J]. *Guihaia*, 2016, **36**(10): 1 156-1 164.

[11] DU H, PENG W X, SONG T Q, *et al.* Spatial pattern of woody plants and their environmental interpretation in the Karst forest of southwest China[J]. *Plant Biosystems-an International Journal Dealing with All Aspects of Plant Biology*, 2015, **149**(1): 121-130.

[12] 胡 芳,曾馥平,杜 虎,等. 桂西北喀斯特常绿落叶阔叶混交林物种多样性分布格局的尺度效应[J]. *生态学报*, 2018, **38**(17): 6 074-6 083.

HU F, ZENG F P, DU H, *et al.* Scale-dependent spatial patterns for species diversity in a Karst evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest of northwest Guangxi[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, **38**(17): 6 074-6 083.

[13] 张 芳,杜 虎,曾馥平,等. 喀斯特峰丛洼地原生林群落更新动态[J]. *生态学报*, 2019, **39**(22): 8 516-8 525.

ZHANG F, DU H, ZENG F P, *et al.* Regeneration dynamics of primary forest in the Karst peak-cluster depression[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, **39**(22): 8 516-8 525.

[14] SU L, DU H, ZENG F P, *et al.* Soil and fine roots ecological stoichiometry in different vegetation restoration stages in a Karst area, southwest China[J]. *Journal of Environmental Management*, 2019, **252**: 109 694.

[15] DU H, LIU L, SU L, *et al.* Seasonal changes and vertical distribution of fine root biomass during vegetation restoration in a Karst area, southwest China[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, **9**: 2 001.

[16] HUI G Y, POMMEKENING A. Analysing tree species and size diversity patterns in multi-species uneven-aged forests of Northern China [J]. *Forest Ecology and Management*, 2014, **316**: 125-138.

[17] 惠刚盈, 胡艳波, 赵中华. 基于相邻木关系的树种分隔程度空间测度方法[J]. 北京林业大学学报, 2008, **30**(4): 131-134.

HUI G Y, HU Y B, ZHAO Z H. Evaluating tree species segregation based on neighborhood spatial relationships[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2008, **30**(4): 131-134.

[18] 赵中华, 惠刚盈, 胡艳波, 等. 基于大小比数的林分空间优势度表达方法及其应用[J]. 北京林业大学学报, 2014, **36**(1): 78-82.

ZHAO Z H, HUI G Y, HU Y B, *et al.* Method and application of stand spatial advantage degree based on the neighborhood comparison[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2014, **36**(1): 78-82.

[19] 潘 婷, 喻素芳, 姚贤宇, 等. 南盘江流域铁坚油杉种群空间结构特征分析[J]. 西北植物学报, 2017, **37**(7): 1 414-1 421.

PAN T, YU S F, YAO X Y, *et al.* Spatial structure characteristics of *Keteleeria davidiana* population in the Nanpan River basin[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2017, **37**(7): 1 414-1 421.

[20] 胡艳波, 惠刚盈, 王宏翔, 等. 随机分布的角尺度置信区间及其应用[J]. 林业科学研究, 2014, **27**(3): 302-308.

HU Y B, HUI G Y, WANG H X, *et al.* Uniform angle index(W) confidence interval of the random distribution and its application[J]. *Forest Research*, 2014, **27**(3): 302-308.

[21] DU H, HU F, ZENG F P, *et al.* Spatial distribution of tree species in evergreen-deciduous broadleaf Karst forests in southwest China[J]. *Scientific Reports*, 2017, **7**: 15 664.

[22] 姚 珊, 郭其强, 盘金文, 等. 马尾松人工林发育过程中林下灌草群落优势种生态位动态分析[J]. 西北植物学报, 2021, **41**(8): 1 417-1 424.

YAO S, GUO Q Q, PAN J W, *et al.* Dominant species of shrub-grass community under forest during the development of *Pinus massoniana* plantation niche dynamic analysis[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2021, **41**(8): 1 417-1 424.

[23] WULDER M A, HALL R J, COOPS N C, *et al.* High spatial resolution remotely sensed data for ecosystem characterization[J]. *BioScience*, 2004, **54**(6): 511-521.

[24] 张金屯. 植物种群空间分布的点格局分析[J]. 植物生态学报, 1998, **22**(4): 344-349.

ZHANG J. Analysis of spatial point pattern for plant species [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 1998, **22**(4): 344-349.

[25] 王连贺, 党坤良, 常 伟, 等. 秦岭南坡锐齿栎次生林空间结构特征分析[J]. 西北植物学报, 2015, **35**(11): 2 315-2 323.

WANG L H, DANG K L, CHANG W, *et al.* Spatial structure characteristics of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* secondary forest on south slope of Qinling Mountains[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2015, **35**(11): 2 315-2 323.

[26] 李远发, 明安刚, 叶绍明, 等. 红松次生混交林中针叶树与阔叶树的结构差异[J]. 西北植物学报, 2017, **37**(8): 1 645-1 656.

LI Y F, MING A G, YE S M, *et al.* Structural differences between conifer and hardwood species in natural secondary Korean pine mixed forest [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2017, **37**(8): 1 645-1 656.

[27] 张岗岗, 王得祥, 柴宗政, 等. 小陇山 2 种典型天然林空间结构参数分布特征[J]. 林业科学研究, 2015, **28**(4): 531-537.

ZHANG G G, WANG D X, CHAI Z Z, *et al.* Distribution characteristics of two typical natural forest spatial structure parameters in Xiaolongshan[J]. *Forest Research*, 2015, **28**(4): 531-537.

[28] 薛卫星, 郭秋菊, 艾训儒, 等. 鄂西南天然林主要乔木树种物种组成及林分空间结构动态变化研究[J]. 西北植物学报, 2021, **41**(6): 1 051-1 061.

XUE W X, GUO Q J, AI X R, *et al.* Study on the dynamic changes of main tree species composition and stand spatial structure of natural forest in southwest Hubei[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2021, **41**(6): 1 051-1 061.

[29] LI Y F, LI M H, MING A G, *et al.* Spatial pattern dynamics among co-dominant populations in early secondary forests in Southwest China [J]. *Journal of Forestry Research*, 2021, **32**(4): 1 373-1 384.

[30] MCDONALD R I, PEET R K, URBAN D L. Environmental correlates of oak decline and red maple increase in the north Carolina piedmont[J]. *Castanea*, 2002, **67**(1): 84-95.

[31] 胡尔查, 王晓江, 张文军, 等. 乌拉山自然保护区白桦种群的年龄结构和点格局分析[J]. 生态学报, 2013, **33**(9): 2 867-2 876.

HU E C, WANG X J, ZHANG W J, *et al.* Age structure and point pattern of *Butula platyphylla* in Wulashan Natural Reserve of Inner Mongolia[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, **33**(9): 2 867-2 876.

[32] 李帅锋, 刘万德, 苏建荣, 等. 云南兰坪云南红豆杉种群年龄结构与空间分布格局分析[J]. 西北植物学报, 2013, **33**

(4): 792-799.

LI S F, LIU W D, SU J R, *et al.* Age structure and spatial distribution patterns of *Taxus yunnanensis* population in Lanping County, Yunnan Province[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2013, **33**(4): 792-799.

[33] 张 莹, 李婷婷, 张钦弟, 等. 太岳山主要树种空间分布格局及其维持机制研究[J]. 西北植物学报, 2017, **37**(4): 782-789.

ZHANG M, LI T T, ZHANG Q D, *et al.* Study on the spatial distribution patterns and maintaining mechanisms of dominant trees in Taiyue Mountain, Shanxi[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2017, **37**(4): 782-789.

[34] 李颜斐. 中亚热带杉木人工林空间结构及种内竞争关系[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2020.

[35] 李远发. 林分空间结构参数二元分布的研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2013.

[36] LI Y F, HUI G Y, ZHAO Z H, *et al.* Spatial structural characteristics of three hardwood species in Korean pine broad-leaved forest-validating the bivariate distribution of structural parameters from the point of tree population[J]. *Forest Ecology and Management*, 2014, **314**: 17-25.

[37] 陈亚南, 杨 华, 马士友, 等. 长白山 2 种针阔混交林空间结构多样性研究[J]. 北京林业大学学报, 2015, **37**(12): 48-58.

CHEN Y N, YANG H, MA S Y, *et al.* Spatial structure diversity of semi-natural and plantation stands of *larix gmelini* in Changbai Mountains, northeastern China[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2015, **37**(12): 48-58.

[38] ZHANG Z H, HU G, ZHU J D, *et al.* Aggregated spatial distributions of species in a subtropical Karst forest, southwestern China[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2013, **6**(2): 131-140.

[39] 祝 燕, 白 帆, 刘海丰, 等. 北京暖温带次生林种群分布格局与种间空间关联性[J]. 生物多样性, 2011, **19**(2): 252-259.

ZHU Y, BAI F, LIU H F, *et al.* Population distribution patterns and interspecific spatial associations in warm temperate secondary forests, Beijing [J]. *Biodiversity Science*, 2011, **19**(2): 252-259.

[40] LI Y F, HE J, YU S F, *et al.* Spatial structures of different-sized tree species in a secondary forest in the early succession stage[J]. *European Journal of Forest Research*, 2020, **139**(2): 709-719.

[41] 陈婷婷, 徐 辉, 杨 青, 等. 武夷山常绿阔叶林空间结构参数分布特征[J]. 生态学报, 2018, **38**(5): 1 817-1 825.

CHEN T T, XU H, YANG Q, *et al.* Spatial distribution characteristics of an evergreen broad-leaved forest in the Wuyi Mountains, Fujian Province, southeastern China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, **38**(5): 1 817-1 825.

[42] CARSON W, ANDERSON J, LEIGH E, *et al.* Challenges associated with testing and falsifying the janzen-connell hypothesis: A review and critique[J]. *Tropical forest community ecology*, 2008: 210-41.

[43] 祝 燕, 米湘成, 马克平. 植物群落物种共存机制: 负密度制约假说[J]. 生物多样性, 2009, **17**(6): 594-604.

ZHU Y, MI X C, MA K P. A mechanism of plant species coexistence: The negative density-dependent hypothesis[J]. *Biodiversity Science*, 2009, **17**(6): 594-604.

[44] ANDERSON-TEIXEIRA K J, DAVIES S J, BENNETT A C, *et al.* CTFs-ForestGEO: A worldwide network monitoring forests in an era of global change[J]. *Global Change Biology*, 2015, **21**(2): 528-549.

[45] 胡艳波, 惠刚盈. 基于相邻木关系的林木密集程度表达方式研究[J]. 北京林业大学学报, 2015, **37**(9): 1-8.

HU Y B, HUI G Y. How to describe the crowding degree of trees based on the relationship of neighboring trees[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2015, **37**(9): 1-8.

(编辑:潘新社)