

DOI: 10.11929/j.swfu.201810020

引文格式: 谭雪莲, 敬小丽, 阚蕾, 等. 亚热带常绿阔叶林锥和木荷枯立木点格局分析 [J]. 西南林业大学学报 (自然科学), 2019, 39(1): 132-138.

亚热带常绿阔叶林锥和木荷枯立木点格局分析

谭雪莲 敬小丽 阚蕾 苏志尧 张璐

(华南农业大学林学与风景园林学院, 广东广州 510642)

摘要: 在广东省康禾自然保护区 10 hm² 常绿阔叶林样地中, 设置 1 000 个样方调查枯立木, 选取主要树种锥及木荷运用单变量成对相关函数 $g(r)$ 函数进行个体点格局分析, 采用标记相关函数 $k_{\text{mm}}(r)$ 以枯立木胸高断面积为标记进行标记点格局分析, 探究枯立木空间分布格局的形成原因。结果表明: 锥和木荷枯立木个体径级结构均表现为“L”型, 小径级个体死亡多, 随着径级的增大, 死亡个体数减少。锥枯立木个体空间分布格局在 0~50 m 尺度下表现为聚集分布, 随着尺度的增大, 聚集程度降低; 木荷枯立木个体空间分布格局在 0~4.3 m 以及 8.7~14.0 m 时表现为聚集分布, 4.4~8.6 m 以及 14.1 m 后均表现为随机分布。锥及木荷枯立木同种个体间无显著相关性, 表明同种枯立木在死亡前个体间无竞争作用。枯立木个体在生长发育早期死亡较多, 其空间分布格局的形成可能主要是受活立木种子的扩散限制、密度制约和生境过滤的多重影响, 而大径级枯立木主要是由于自然衰老导致其死亡。

关键词: 自然保护区; 标记相关函数; 多度; 断面积; 锥; 木荷

中图分类号: S718.5

文献标志码: A

文章编号: 2095-1914(2019)01-0132-07

Spatial Point Patterns of Snags of *Castanopsis chinensis* and *Schima superba* in a Subtropic Evergreen Broad-leaved Forest

Tan Xuelian, Jing Xiaoli, Kan Lei, Su Zhiyao, Zhang Lu

(College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, Guangzhou Guangdong 510642, China)

Abstract: We established 1000 quadrats in 10 hm² subtropic evergreen broad-leaved forest located in the Guangdong Kanghe Provincial Nature Reserve. Using spatial point pattern analysis and marked point pattern analysis with dominant species of *Castanopsis chinensis* and *Schima superba*, we determined the spatial point pattern of individual and basal area to explore the formation of spatial patterns of snags. The results showed that the most snags of *C. chinensis* and *S. superba* were those with small DBH, and the abundance of snags decreased with the DBH increased. The snags of *C. chinensis* showed an aggregated distribution at the scale of 0-50 m, and the aggregation declined as the scale enlarged; the snags of *S. superba* showed randomly distribution at the scale of 4.4-8.6 m and 14.1-50 m, and aggregated at local scale of 0-4.3 m and 8.7-14.0 m. The basal area of *C. chinensis* and *S. superba* showed that snags were independent, which indicated no competition among snags. *C. chinensis* and *Schima superba* died more in their early stages. The formation of snags of these two species might be influenced by

收稿日期: 2018-10-11; 修回日期: 2018-12-20

基金项目: 广东省省级林业发展及保护专项资金林业科技创新项目(2017KJCX037)资助; 广东省自然科学基金自由申请项目(2015A030313403)资助。

第1作者: 谭雪莲(1994—), 女, 硕士研究生。研究方向: 森林生态学。Email: 3380183587@qq.com。

通信作者: 张璐(1973—), 女, 博士, 副教授。研究方向: 森林生态学及保护生物学。Email: zhanglu@scau.edu.cn。

dispersal limitation of seeds and density dependence as well as environment filter, the lager trees might die because of intrinsic aging.

Key words: natrue reserve; mark correlation function; abundance; basal area; *Castanopsis chinensis*; *Schima superba*

枯立木作为森林生态系统中的重要组成部分^[1], 是森林生态系统的重要碳库^[2-3], 在碳循环^[4] 以及为其他有机体^[5-6] 提供生境等环节中发挥着不可忽视的作用。枯立木的形成是森林生态系统中的一个重要且复杂的生态学过程, 其原因有很多, 如竞争、衰老、生境过滤、自然灾害以及病虫害等^[7]。近年来, 随着对枯立木的深入认识, 其独特的生态价值使生态学学者越来越重视对枯立木的研究^[8], 研究内容主要集中在枯立木的基础特征(物种组成、多度、径级结构、储量、分布格局)^[7,9], 分解速率^[10] 以及生境关联^[11-12] 等方面。

种群的空间分布格局是种群的基本特征之一, 其空间分布是一系列生态过程综合作用的结果, 不仅反映了群落中种间和种内关系, 也反映了种群和生境的关系^[13]。由于种群的空间分布格局与尺度密切相关, 因此可以用点格局分析将群落中的个体看成点, 以个体的坐标值为基础, 分析不同尺度下的空间分布格局^[14], 揭示森林群落构建机制。目前对于枯立木空间分布格局的研究多数集中于枯立木个体的空间分布^[9,15], 然而种群的空间分布格局形成机制非常复杂, 而枯立木个体数所反映的信息有限, 因此将个体属性诸如树高、胸径、胸高断面积等作为标记进行标记点格局分析更能反映枯立木空间分布格局的形成机制^[16]。本研究以广东省康禾自然保护区的 10 hm² 亚热带常绿阔叶林固定样地中的主要树种锥 (*Castanopsis chinensis*) 和木荷 (*Schima superba*) 枯立木为研究对象, 运用空间点格局分析成对相关函数研究主要树种枯立木个体空间分布格局, 并将枯立木胸高断面积 (BA) 作为个体标记, 运

用标记点格局分析标记相关函数研究枯立木胸高断面积分布格局, 以期揭示亚热带常绿阔叶林树木死亡机制, 为森林群落更新提供参考。

1 研究区概况

康禾自然保护区 (23°25'49" ~ 23°31'39"N, 116°30'3" ~ 116°37'44"E) 位于广东省河源市东源县, 保护区总面积 6 494 hm², 属于半山区半丘陵地区, 成土母岩为花岗岩和砂岩, 土壤以赤红壤为主。保护区地处中亚热带和南亚热带交界处, 年平均气温 21.1 °C, 年平均无霜期 343.3 d, 年平均日照时数 2 003.6 h, 年平均降水量 1 912 mm^[17]。地带性典型植被为亚热带常绿阔叶林, 主要以壳斗科 (Fagaceae) 和山茶科 (Theaceae) 树种占优势。活立木中主要的乔木树种有锥、木荷、罗伞树 (*Ardisia quinquegona*)、鼠刺 (*Itea chinensis*)、多毛茜草树 (*Aidia pycnantha*)。

2 研究方法

2.1 样地设置与调查

在康禾自然保护区内选择地带性典型植被群落亚热带常绿阔叶林设置 10 hm² 固定样地, 样地呈长方形, 西北-东南方向长 500 m, 西南-东北方向宽 200 m, 利用全站仪将整个样地分为 250 个 20 m × 20 m 的大样方, 每个大样方分为 4 个 10 m × 10 m 的小样方, 共 1 000 个样方。在每个小样方内采用逆时针顺序调查胸径 (DBH) 不小于 2 cm 且树高 (H) 不小于 1.3 m 的木本植物 (不含藤本)^[18], 记录其种名、树高、胸径、分枝高并编号, 同时标注其在样方中的位置。样地中活立木和枯立木基本数量特征统计结果见表 1。

表 1 样地中活立木和枯立木基本数量特征

Table 1 Quantitative characteristics of standing living trees and snags in the study site

种名	属名	科名	多度	频度	平均胸径 ±S.E./cm	平均树高 ±S.E./m
活立木 锥 (<i>Castanopsis chinensis</i>)	栲属 (<i>Castanopsis</i>)	壳斗科 (Fagaceae)	9 942	850	11.60±0.10	11.90±0.07
木荷 (<i>Schima superba</i>)	木荷属 (<i>Schima</i>)	山茶科 (Theaceae)	6 642	842	7.38±0.08	8.41±0.06

续表 1

种名	属名	科名	多度	频度	平均胸径 ±SE/cm	平均树高 ±SE/m
枯立木 罗伞树 (<i>Ardisia quinquegona</i>)	紫金牛属 (<i>Ardisia</i>)	紫金牛科 (Myrsinaceae)	4 942	513	1.58±0.01	3.02±0.01
鼠刺 (<i>Itea chinensis</i>)	鼠刺属 (<i>Itea</i>)	鼠刺科 (Escalloniaceae)	3 119	644	2.92±0.03	4.57±0.03
多毛茜草树 (<i>Aidia pycnantha</i>)	茜草属 (<i>Aidia</i>)	茜草科 (Rubiaceae)	1 803	234	2.93±0.06	4.45±0.05
锥 (<i>Castanopsis chinensis</i>)	栲属 (<i>Castanopsis</i>)	壳斗科 (Fagaceae)	277	195	8.78±0.43	5.78±0.24
木荷 (<i>Schima superba</i>)	木荷属 (<i>Schima</i>)	山茶科 (Theaceae)	71	58	7.72±0.97	4.44±0.31
油茶 (<i>Camellia oleifera</i>)	茶属 (<i>Camellia</i>)	山茶科 (Theaceae)	68	30	2.50±0.06	2.88±0.15
黄樟 (<i>Cinnamomum porrectum</i>)	樟属 (<i>Cinnamomum</i>)	樟科 (Lauraceae)	63	54	6.33±0.70	5.63±0.40
华润楠 (<i>Machilus chinensis</i>)	润楠属 (<i>Machilus</i>)	樟科 (Lauraceae)	53	41	5.16±0.48	4.57±0.32

研究区枯立木中常见的木本植物有锥、木荷、油茶 (*Camellia oleifera*)、黄樟 (*Cinnamomum porrectum*)、华润楠 (*Machilus chinensis*)。本样地的枯立木中锥的数量占绝对优势,其次为木荷,在活立木中锥和木荷为优势种(表 1),因此本研究选择锥和木荷的枯立木进行分析。

2.2 枯立木径级划分

本研究参考 Sweeney 等^[19]的划分方法,根据样地枯立木胸径实测值,将枯立木胸径分为 4 级,幼苗 ($2\text{ cm} \leq \text{DBH} \leq 10\text{ cm}$),小树 ($10\text{ cm} < \text{DBH} \leq 20\text{ cm}$),中树 ($20\text{ cm} < \text{DBH} \leq 30\text{ cm}$),大树 ($\text{DBH} > 30\text{ cm}$)。

2.3 空间点格局分析

2.3.1 个体空间分布格局分析

个体空间分布格局分析采用完全随机模型 (CSR),用 Monte-Carlo 模拟进行置信度检验,计算得出 99% 的置信区间并绘图。当在 r 距离时 $g(r)$ 实际观测值高于置信区间上限则为聚集分布,位于置信区间内则为随机分布,低于置信区间下限则为均匀分布。种群个体空间点格局选用单变量成对相关函数 $g(r)$ 进行分析^[20],表达式为:

$$g(r) = dK(r) / (dr \cdot 2\pi r) \quad (1)$$

$$K(r) = \frac{A}{n^2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{1}{W_{ij}} I_r(u_{ij}) \quad (2)$$

式中: r 表示空间尺度, u_{ij} 表示 i 个体和 j 个体之间的距离, W_{ij} 是以为 i 圆心 u_{ij} 为半径的圆落在面积 A 中的比例, n 为样地中个体总数。

2.3.2 标记点格局分析

标记点格局分析采用随机标记模型 (RLM) 进行置信度检验并绘图。当在 r 距离时 $k_{\text{mm}}(r)$ 实

际观测值高于置信区间上限则标记之间为正相关,位于置信区间内则标记之间无相关性,低于置信区间下限则标记之间为负相关。数据分析均在 R (3.4.4) spatstat 包中进行, $g(r)$ 和 $k_{\text{mm}}(r)$ 分别用 pcf 和 markcorr 函数计算^[21]。胸高断面面积标记点格局选用标记相关函数 $k_{\text{mm}}(r)$ 分析^[22],表达式为:

$$k_{\text{mm}}(r) = \frac{\sum_{o,u} M(o)M(u)}{\sum (M \times M')} \quad (3)$$

式中: o 和 u 代表距离 r 的 2 个植物个体, $M(o)$ 、 $M(u)$ 分别表示 2 个植物个体的标记属性, M 、 M' 是从标记的边际分布中独立抽取的随机标记,表示标记的均值。 $k_{\text{mm}}(r)$ 是 $M(o)$ 、 $M(u)$ 的非标准化均值。

3 结果与分析

3.1 主要树种枯立木径级分布

在康禾自然保护区亚热带常绿阔叶林固定样地中共记录到锥的枯立木个体数为 277 株,木荷的枯立木个体数为 71 株,锥和木荷枯立木径级分布见图 1。由图 1 可知,锥的枯立木种群中幼苗 ($2\text{ cm} \leq \text{DBH} \leq 10\text{ cm}$)、小树 ($10\text{ cm} < \text{DBH} \leq 20\text{ cm}$)、中树 ($20\text{ cm} < \text{DBH} \leq 30\text{ cm}$)、大树 ($\text{DBH} > 30\text{ cm}$) 分别占 66.06%、24.91%、7.94%、1.08%,而木荷枯立木种群中幼苗、小树、中树、大树分别占 78.87%、11.27%、7.04%、2.82%。锥和木荷枯立木径级分布都呈“L”型分布。随径级的增大,锥和木荷枯立木个体数都减少,且二者枯立木中幼树和小树所占比例都较高,小径级枯立木个体数量在枯立木径级分布中优势显著,这表明锥和木荷在生长发育的早期死亡率较高。

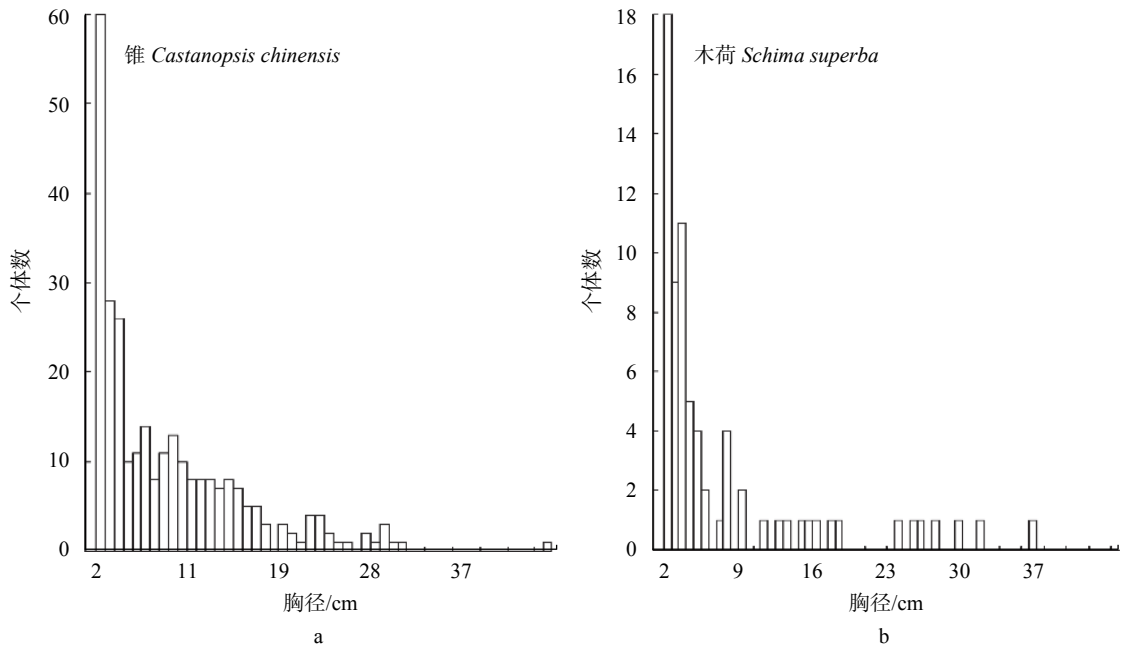


图 1 锥和木荷枯立木径级分布
Fig. 1 DBH class of snags of *C. chinensis* and *S. superba*

3.2 主要树种枯立木个体空间点格局

锥和木荷枯立木个体空间分布见图 2。由图 2 可知，锥的枯立木个体表现为聚集分布，符合自然群落中种群聚集分布的一般规律，并且胸高断面积小的个体数量占多数，随着胸高断面积增大，个体数减少。木荷的枯立木个体则表现为小尺度聚集分布，大尺度上随机分布，多数死亡个体为胸高断面积较小的个体，其枯立木数量特征与锥一致。

锥和木荷枯立木的空间分布格局分析结果见

图 3。由图 3 可知，锥枯立木个体在 0~50 m 的空间尺度上均表现为聚集分布，且随着尺度的增大聚集强度减弱，当尺度增加到接近 50 m 时逐渐表现为随机分布；木荷的枯立木空间分布格局稍显复杂，在 0~4.3 m 以及 8.7~14.0 m 时表现为聚集分布，4.4~8.6 m 以及 14.1 m 后均表现为随机分布。总体来看，锥在 0~50 m 的尺度上为聚集分布，木荷在小尺度上聚集分布，尺度增大表现为随机分布，这与空间分布图（图 2）的直观表现一致。

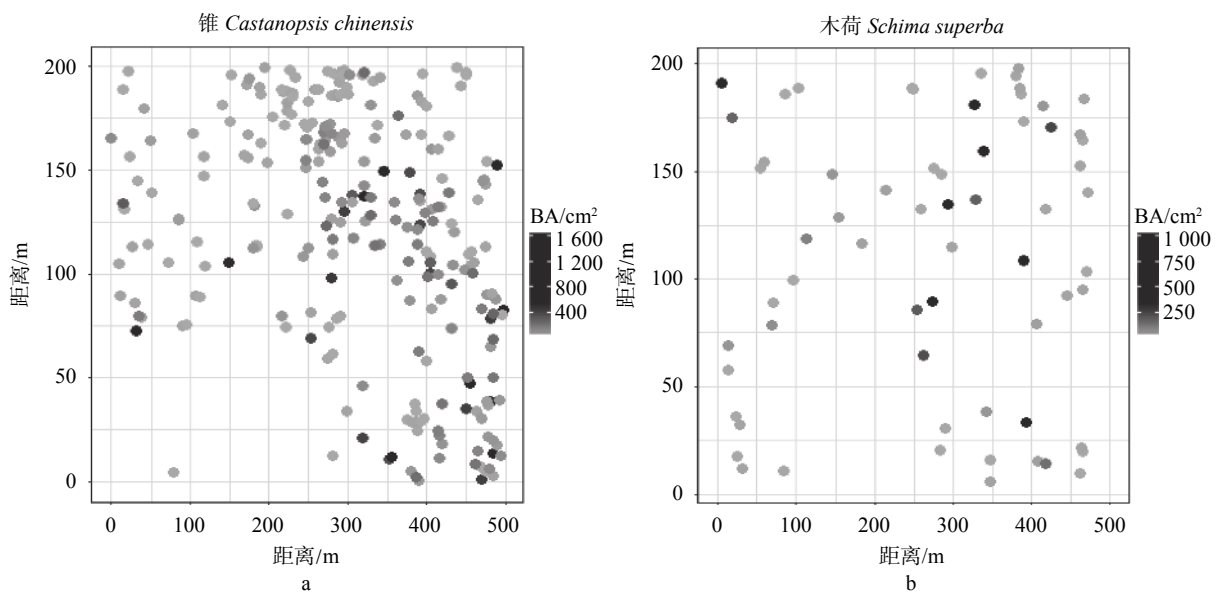


图 2 锥和木荷枯立木个体空间分布
Fig. 2 The scatter diagram of snags of *C.s chinensis* and *S. superba*

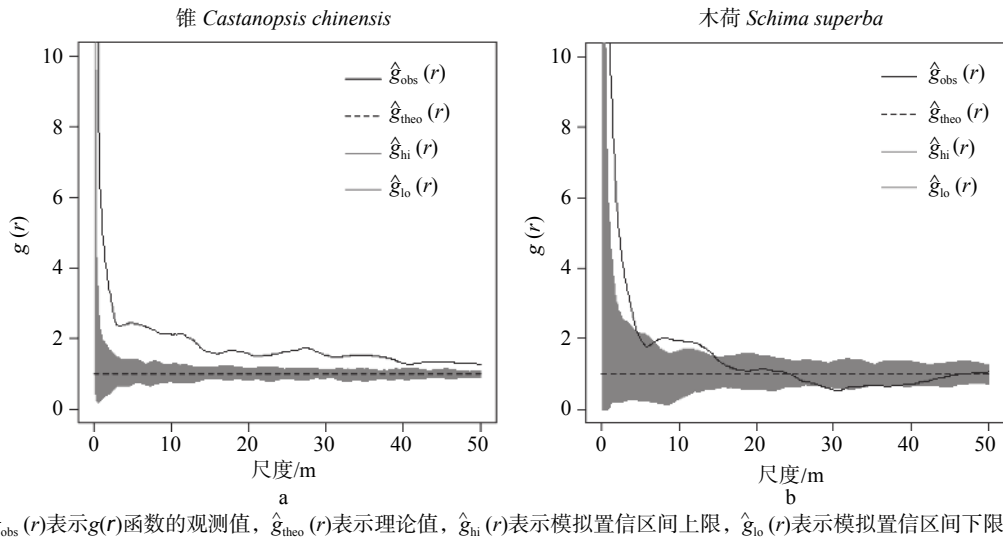


图3 锥和木荷枯立木个体点格局分析尺度

Fig. 3 The spatial point pattern analysis of snags of *C. chinensis* and *S. superba*

3.3 主要树种枯立木胸高断面面积标记点格局

锥和木荷枯立木胸高断面面积空间分布格局结果如图4。由图4可知，锥枯立木胸高断面面积标记间在0~50m的多数尺度表现为不相关，标记间相互独立，仅在24.3~27.2m的尺度下表现为正相关；木荷枯立木胸高断面面积标记间在0~50

m的尺度下多位于置信区间内，标记间不相关，只在24.5~26.3m的尺度下表现为正相关。锥和木荷枯立木个体标记间均表现为不相关，这表明其死亡个体之间不存在竞争，个体死亡的原因可能与活立木的竞争有关，即活立木通过密度制约导致同种个体枯立木的形成。

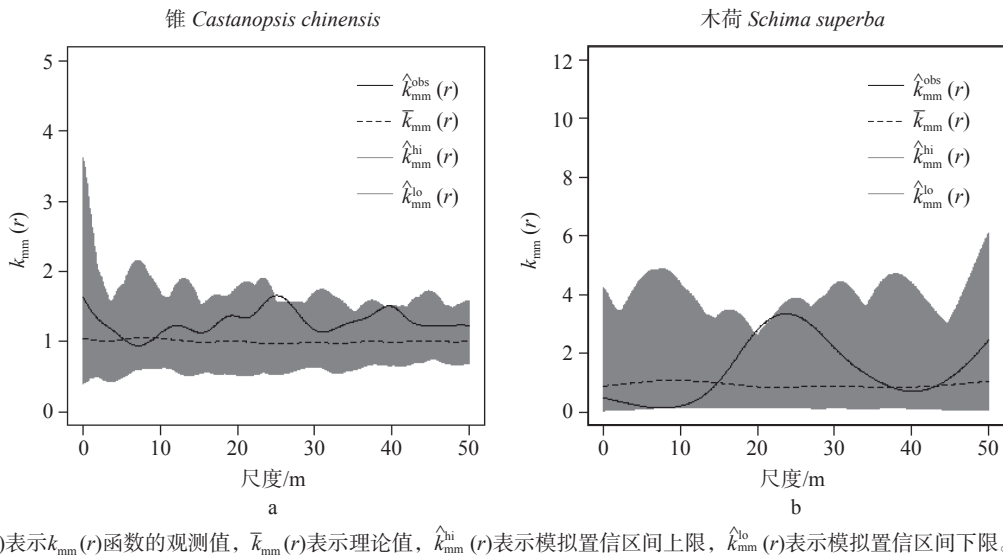


图4 锥和木荷枯立木胸高断面面积点格局分析

Fig. 4 The spatial point patterns analysis for basal area of *C. chinensis* and *S. superba*

4 结论与讨论

在森林生态系统中，树木死亡是很正常且重要的过程，发生在树木发育的各个阶段。锥是亚热带常绿阔叶林森林群落演替稳定阶段的优势中性树种，木荷是亚热带常绿阔叶林中典型的阳性

先锋树种，在枯立木中锥和木荷也是数量最多的^[23]，这可能是由于在森林群落演替过程中，木荷作为先锋树种，生长快，在其成林后为其他中性树种如锥创造了良好的环境，随着群落演替的进行，中性树种生长良好，使林下郁闭度增加，导致先锋树种不能自然更新，而使群落最后成为

以中性树种如锥为优势种的稳定群落。而锥个体之间又通过密度制约以及自疏作用等淘汰部分个体以维持森林群落的稳定, 因此锥和木荷作为亚热带常绿阔叶林群落的优势种, 其死亡的个体也是最多的。

研究发现样地内锥和木荷枯立木主要形成于幼苗阶段, 枯立木的径级结构呈“L”型, 径级组成较完整, 小径级的枯立木占据优势。随着径级的增大, 枯立木个体数逐渐减少。该结果与其他地方枯立木特征相同, 如周小勇等^[24]等对鼎湖山针阔混交林4a演替过程的分析发现幼树减少的最多, 说明幼树在生长发育过程中死亡较多; 弄岗喀斯特季节性雨林枯立木多度的研究也表明随着径级的增大枯立木个体数减少^[12]。小径级个体死亡多, 大径级个体死亡较少, 可能是由于小径级个体比较脆弱, 易受环境因子的影响^[11, 25], 如果光照、水分、营养得不到满足小径级个体将会容易死亡。而大径级的个体随着个体的生长发育, 竞争能力增强, 通过自疏作用淘汰其他同种个体, 减小种内竞争, 使自己获得足够的资源。此外大径级个体抵抗能力更强, 不易受到环境变化的影响, 因此大径级更多可能是由于自然衰老死亡。

聚集分布格局是自然界中常见的物种分布方式, 本研究结果表明锥在0~50m的尺度上均表现为聚集分布, 随着尺度增加, 聚集强度减弱; 而木荷表现为在小尺度上聚集分布, 大尺度上随机分布。郭屹立等^[11]对桂西南喀斯特季节性雨林枯立木空间分布的研究表明在小尺度上为聚集分布, 而卢志军等^[7]对八公山落叶阔叶混交林枯立木的研究表明在0~30m的尺度下为聚集分布, 结果都与本研究不同。这可能是由于研究对象不同, 本研究从种水平来分析, 对象的个体数相对来说少一些, 对结果有一定的影响。枯立木的空间分布格局与林木死亡前的空间分布格局有关, 林木死亡前后的空间分布格局相近。本研究中, 木荷的枯立木在小尺度呈聚集分布, 而在大尺度呈随机分布, 说明木荷枯立木的空间分布格局在小尺度主要受生境过滤等作用的影响, 而在大尺度上主要受扩散限制等作用的影响。因为木荷蒴果成熟开裂后, 其种子轻薄, 其扩散受到风等随机因素的影响较大。锥的果实为坚果, 果大而重, 其传播距离较近, 因此表现为聚集分布。此外, 随着尺度的增大, 锥越来越接近随机分布, 木荷也表现为随机分布, 这说明随着距离的增

大, 同种个体之间竞争减弱。

现有的枯立木点格局分析多从个体多度来分析, 但是胸高断面积可以反映储量, 更能反映种内的竞争关系。总体来看, 锥及木荷枯立木同种个体间无显著相关性, 表明同种枯立木在死亡前个体之间无竞争作用。这说明树木死亡不是由于同种个体之间的资源竞争导致共同死亡。此外研究地内部分区域地表被岩石覆盖, 缺乏植物生长所需的土壤, 不利于植物生长, 因此也可能是由于环境恶劣, 使植物无法生长发育而形成枯立木, 即生境过滤可能也是枯立木空间分布格局形成的原因之一。枯立木的空间分布对于群落动态有重要影响, 树木死亡可以改善群落内物种间的竞争关系, 改变森林的光环境, 其形成的腐殖质可以向土壤内释放有机物^[12], 本研究仅分析了主要树种枯立木多度和胸高断面积的空间分布格局, 未涉及主要树种枯立木的种间关系、枯立木与活立木之间的关系研究以及枯立木的空间分布格局的生境关联分析, 因此将标记点格局用于枯立木种间竞争关系、枯立木与活立木关系以及枯立木与生境关联分析将有助于更深入地探索枯立木分布格局的形成机制。

锥和木荷在其个体生长发育早期死亡率较高, 锥枯立木个体的空间分布格局在0~50m尺度下表现为聚集分布, 随着尺度增大, 聚集程度减弱; 木荷枯立木个体的空间分布格局在小尺度下表现为聚集分布, 大尺度下为随机分布。锥及木荷枯立木同种个体间无显著相关性, 表明同种枯立木在死亡前个体之间无竞争作用。锥和木荷枯立木个体空间分布格局的形成可能主要受活立木种子的扩散限制、密度制约和生境过滤的多重影响。

[参 考 文 献]

- [1] Cousins S J M, Battles J J, Sanders J E, et al. Decay patterns and carbon density of standing dead trees in California mixed conifer forests [J]. *Forest Ecology and Management*, 2015, 353: 136–147.
- [2] 赵嘉诚, 李海奎. 广东省森林死木碳库特征 [J]. *生态学报*, 2018, 38(2): 550–559.
- [3] 顾丽, 屈宏胜, 王广儒, 等. 黄土高原天然次生林木质残体的基础特征 [J]. *福建农林大学学报(自然科学版)*, 2016, 45(1): 30–34.
- [4] Carmichael M J, Helton A M, White J C, et al. Stand-

- ing Dead Trees are a Conduit for the Atmospheric Flux of CH₄ and CO₂ from Wetlands [J]. *Wetlands*, 2018, 38(1): 133–143.
- [5] Riffell S, Verschuyf J, Miller D, et al. Biofuel harvests, coarse woody debris, and biodiversity: A meta-analysis [J]. *Forest Ecology and Management*, 2011, 261(4): 878–887.
- [6] Pasanen H, Junninen K, Boberg J, et al. Life after tree death: Does restored dead wood host different fungal communities to natural woody substrates? [J]. *Forest Ecology and Management*, 2018, 409: 863–871.
- [7] 卢志军, 刘福玲, 吴浩, 等. 八大公山常绿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*, 2015, 23(2): 167–173.
- [8] Onodera K, Tokuda S. Do larger snags stand longer?: snag longevity in mixed conifer–hardwood forests in Hokkaido, Japan [J]. *Annals of Forest Science*, 2015, 72(5): 621–629.
- [9] 安云, 丁国栋, 高广磊, 等. 华北土石山区天然次生林枯立木数量特征与分布格局 [J]. *水土保持通报*, 2012, 32(4): 246–250.
- [10] Oberle B, Ogle K, Zanne A E, et al. When a tree falls: Controls on wood decay predict standing dead tree fall and new risks in changing forests [J]. *PLOS ONE*, 2018, 13(5): e0196712.
- [11] 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.
- [12] 王斌, 向悟生, 丁涛, 等. 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*, 2014, 59(35): 3479–3490.
- [13] 梅军林, 庄枫红, 马姜明, 等. 桂林喀斯特地区克隆生长红背山麻杆种群的点格局分析 [J]. *生态学报*, 2017, 37(9): 3164–3171.
- [14] Baddeley A, Turner R. spatstat: An R Package for Analyzing Spatial Point Patterns [J]. *Journal of Statistical Software*, 2005, 12(12): 1–42.
- [15] 玉宝, 张秋良, 王立明. 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*, 2015, 28(1): 81–87.
- [16] Grabarnik P, Myllymäki M, Stoyan D. Correct testing of mark independence for marked point patterns [J]. *Ecological Modelling*, 2011, 222(23/24): 3888–3894.
- [17] 徐明锋, 胡砚秋, 李文斌, 等. 土壤养分对亚热带天然林物种分布的影响 [J]. *中南林业科技大学学报*, 2014, 34(9): 91–97.
- [18] Iwashita D K, Litton C M, Giardina C P. Coarse woody debris carbon storage across a mean annual temperature gradient in tropical montane wet forest [J]. *Forest Ecology and Management*, 2013, 291(2): 336–343.
- [19] Sweeney O F M, Martin R D, Irwin S, et al. A lack of large-diameter logs and snags characterises dead wood patterns in Irish forests [J]. *Forest Ecology and Management*, 2010, 259(10): 2056–2064.
- [20] 贾美玉, 张金屯, 梁钰, 等. 五台山林线过渡带华北落叶松格局过程和尺度分析 [J]. *生态学报*, 2018, 38(20): 1–8.
- [21] Gray L, He F. Spatial point-pattern analysis for detecting density-dependent competition in a boreal chronosequence of Alberta [J]. *Forest Ecology and Management*, 2009, 259(1): 98–106.
- [22] 胡砚秋, 李文斌, 崔佳玉, 等. 亚热带常绿阔叶林优势种个体及生物量的点格局分析 [J]. *生态学报*, 2016, 36(4): 1066–1072.
- [23] 杨方方, 李跃林. 鼎湖山粗死木质残体生物量特征 [J]. *应用与环境生物学报*, 2011, 17(5): 750–752.
- [24] 周小勇, 黄忠良, 史军辉, 等. 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 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2004, 12(4): 323–330.
- [25] 张璐, 敬小丽, 苏志尧, 等. 亚热带常绿阔叶林枯立木与冠层结构的关系 [J]. *森林与环境学报*, 2018, 38(1): 64–70.

(责任编辑 陆 驰)

