

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

卢志军¹ 刘福玲² 吴浩^{1,3} 江明喜^{1*}

1 (中国科学院武汉植物园水生植物与流域生态国家重点实验室, 武汉 430074)

2 (湖北省咸宁市林业局, 湖北咸宁 437100)

3 (中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 枯立木是森林生态系统的重要组成部分, 对其数量特征(如物种组成和大小级)与分布格局的研究是认识这个特殊类群的起点。本文以湖南八大公山25 ha森林动态监测样地常绿落叶阔叶混交林为研究对象, 以该样地第一次木本植物(DBH \geq 1 cm)调查数据为基础, 分析了枯立木的物种组成、径级结构、分布格局以及生境关联。结果表明, 样地内共有枯立木(DBH \geq 1 cm, 高度 \geq 130 cm, 完全死亡)8,947株。其中, 1 cm \leq DBH < 5 cm枯立木4,258株(47.59%), 5 cm \leq DBH < 10 cm枯立木2,132株(23.84%), 10 cm \leq DBH < 30 cm枯立木2,377株(26.57%), DBH \geq 30 cm枯立木180株(2%); 平均DBH为8.0 cm, 最大DBH为83.5 cm。从分布格局来看, 0–50 m的尺度上, 样地内枯立木主要呈现聚集分布, 但在接近40 m的尺度上, 逐渐变为随机分布。利用多元回归树(multivariate regression tree, MRT)将样地生境分为3类, 运用Torus转换比较某类生境中枯立木密度与物种零分布模型中的期望密度, 结果显示枯立木在山谷中分布较少, 山脊较多, 而在山坡生境则呈现随机分布。鉴定到种的枯立木有724株(8.1%), 隶属于26科84种; 其中, 杜鹃花科、壳斗科和樟科枯立木最多。在物种水平上, 多脉青冈(*Cyclobalanopsis multinervis*)、长蕊杜鹃(*Rhododendron stamineum*)和黄丹木姜子(*Litsea elongata*)枯立木最多; 而优势树种亮叶水青冈(*Fagus lucida*)的枯立木并不多见。

关键词: 点格局分析, 径级结构, 生境关联, 树木死亡, 物种组成

Species composition, size class, and spatial patterns of snags in the Badagongshan (BDGS) mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest in central China

Zhijun Lu¹, Fuling Liu², Hao Wu^{1,3}, Mingxi Jiang^{1*}

1 Key Laboratory of Aquatic Botany and Watershed Ecology, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074

2 Xianning Forestry Bureau, Xianning, Hubei 437100

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: Snag (standing dead tree) is an important component of forest ecosystems. Snag characteristics such as species composition, size class, and spatial patterns correlate with community maintenance mechanisms. Here we examine species composition, size class structure, spatial patterns and habitat associations of snags from a woody plant census of the 25 ha evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest dynamics plot of Badagongshan (BDGS). There were 8,947 snags (DBH \geq 1 cm, height \geq 130 cm, totally dead) in the plot; 4,258 (47.59%) snags with DBH 1–5 cm, 2,132 (23.84%) snags with DBH 5–10 cm, 2,377 (26.57%) snags with DBH 10–30 cm, and 180 (2%) snags with DBH \geq 30 cm. The average snag DBH was 8.0 cm and the maximum was 83.5 cm. At the scale of 0–50 m, snags were mostly aggregated in the plot, but changed to random distributed near the scale of 40 m. Habitat was divided into three categories with a MRT (multiva-

收稿日期: 2014-07-02; 接受日期: 2015-01-15

基金项目: 国家自然科学基金(31070465; 30900178)和中国森林生物多样性监测网络项目

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: mxjiang@wbcas.cn

riate regression tree) analysis. Density of snags was compared to habitat type with expected densities derived from species null distributions with a Torus transformation. Our findings indicate that snags in the BDGS plot were negatively related to valleys, but positively related to ridges, and randomly distributed on slopes. Among all the snags, only 724 (8.1%) snags were identified to species level including 84 species (26 families). At the species level, snags of *Cyclobalanopsis multinervis*, *Rhododendron stamineum* and *Litsea elongata* dominated while snags of *Fagus lucida* was less common.

Key words: point pattern analysis, diameter class, habitat association, tree mortality, species composition

树木死亡是一个重要的生态学过程(Zhang *et al.*, 2009; Bin *et al.*, 2011; Wang *et al.*, 2012), 了解和预测树木死亡是基础生态学和应用生态学中的重要课题(Franklin *et al.*, 1987; Condit *et al.*, 1995)。其中, 部分死亡树木在一定时间内成为枯立木(standing dead tree or snag)。枯立木是森林生态系统的重要组成部分, 对土壤发育、水文、林木生长发育、更新等具有重要意义, 并能为其他生物提供生境(林淑伟等, 2008)。枯立木的形成原因主要包括树木自身衰老死亡、竞争和自疏作用、森林病虫害及野火(Franklin *et al.*, 1987)。枯立木与伐桩和倒木类似, 都是森林生态系统的重要碳库(Luyssaert *et al.*, 2008; Woodall & Liknes, 2008; Hilger *et al.*, 2012), 对森林生态系统的碳循环具有重要影响(安云等, 2012)。从人类认识事物的一般规律来看, 数量特征和空间分布格局是了解特定森林中枯立木的起点。

枯立木的物种组成和径级结构是自身枯立时间的重要决定因素, 对周围哺乳动物和鸟类的多度产生重要影响(Flanagan *et al.*, 1998); 同时, 可为探讨种间/种内竞争(比如密度制约)等物种相互作用, 种群动态以及群落维持机制等问题提供重要信息(Zhang *et al.*, 2009)。空间分布格局是生态学研究中的核心问题之一(Legendre & Fortin, 1989), 是认识生态格局背后生态学过程的起点。对枯立木空间格局的分析是了解枯立木形成原因的切入点之一。生境-物种多度关系一直是生态学研究中的热点问题(Keitt *et al.*, 2002)。因此, 开展枯立木的生境相关分析是对空间分布格局分析的进一步深化, 主要目的是了解生境因素对枯立木空间分布的影响。

现有枯立木研究的空间尺度一般较小, 以大样地(面积大于16 ha)为研究平台的相关研究还比较少见。此外, 纳入研究范围的枯立木直径多设定在10 cm, 亦有采用5 cm和7 cm的案例, 但很少见将直径1 cm的个体纳入研究范围。小的空间尺度和大的胸

径研究范围很难深入探讨枯立木形成的原因及后果, 以及指导制定相应的科学管理对策。

湖南八大公山地区具有中国保护相对完好的亚热带森林, 但管理部门和当地居民对枯立木的认识还停留在20世纪80年代, 即枯立木是森林中多余和无用的部分。而实际上, 森林枯立木的管理是生态林业管理实践当中非常重要的组成部分(McComb & Lindenmayer, 1999)。本文以中国科学院武汉植物园2011年在八大公山建立的25 ha常绿落叶阔叶混交林监测样地为研究对象, 基于该样地第一次木本植物调查数据, 在更大空间尺度上, 分析样地内胸径 ≥ 1 cm的所有枯立木的数量和空间分布特征, 为揭示亚热带山地森林枯立木的形成机制及其生态学后果提供基础信息, 为管理部门科学管理本地区森林中的枯立木提供理论指导。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

八大公山国家级自然保护区(29°39'18"–29°49'48" N, 109°41'45"–110°09'50" E)位于湖南省张家界市桑植县, 地处武陵山系北端, 澧水水系和清江水系分水岭南翼, 中亚热带北缘, 最高峰为斗篷山(1,890.4 m)。本区属于山地湿润季风气候, 年降雨量平均2,105.4 mm, 最高达2,840.1 mm。雨日176 d, 全年相对湿度90%, 属于十分湿润的地区。25 ha(500 m \times 500 m)样地位于该保护区北部的天平山核心区。样地内地形复杂多变, 坡陡顶平。最高海拔1,456 m, 最低海拔1,355 m, 最大高差101 m。属于典型的山地常绿落叶阔叶混交林, 即亮叶水青冈(*Fagus lucida*)–多脉青冈(*Cyclobalanopsis multinervis*)林(卢志军等, 2013)。

1.2 调查方法

用全站仪将整个样地划分成625个20 m \times 20 m的样方, 于2010年7月至2011年11月, 调查样方内所

有DBH ≥ 1 cm, 高度 ≥ 130 cm完全死亡的本木植物(不含竹藤), 记录种名、DBH和坐标, 并挂牌, 以便进行永久监测(每5年对样地内木本植物全面复查一次)。在野外调查过程中, 尽量将枯立木鉴定到种。

1.3 数据分析

选择单变量成对相关函数(pair correlation function)g(r)对枯立木坐标数据进行解释分析(Wiegand & Moloney, 2004; Baddeley *et al.*, 2006; Illian *et al.*, 2008)。g(r)是观察到某一对点被分开距离r的几率, 除以对应泊松过程的几率, 通过R语言(R Development Core Team, 2013)中的spatstat包中的pcf实现(r取值0-50 m, 采用99次Monte Carlo模拟产生99%置信区间envelope) (Zhang *et al.*, 2009)。g(r) = 1对应完全随机(complete randomness), g(r) > 1表明研究对象在距离r上聚集分布, 而g(r) < 1表明是规则分布(Baddeley, 2008)。

为了进行生境关联分析, 计算样地内625个样方的地形因子, 包括海拔、凸凹度、坡度、坡向及样地内238个物种(卢志军等, 2013)的重要值(Lai *et al.*, 2009); 在此基础上, 采用多元回归树(multivariate regression tree, MRT) (De'ath, 2002)将所有样方分为山谷、山坡、山脊3类生境(Lai *et al.*, 2009; Legendre *et al.*, 2009)。运用Torus转换比较某类生境中枯立木实际密度与零分布模型中的期望密度, 如果实际值大于期望值的97.5%或小于它的2.5%, 则认为枯立木分布与该类生境存在正关联或负关联; 两种情况均不符合, 则认为不存在生境关联(随机分布)($\alpha=0.05$, 双尾检验)(Harms *et al.*, 2001)。为了满足分析本身对样本数量的最低要求, 物种水平和科水平枯立木的生境关联分析只考虑个体数 ≥ 25的物种或者科。

2 结果

2.1 枯立木的物种组成

样地内鉴定到种的枯立木总计724株, 隶属于26科84种, 杜鹃花科、壳斗科和樟科枯立木最多(图1)。在物种水平上, 活立木占据优势的多脉青冈, 长蕊杜鹃(*Rhododendron stamineum*)、黄丹木姜子(*Litsea elongata*)枯立木最多, 但优势树种亮叶水青冈的枯立木并不多见。

2.2 枯立木的径级结构

样地内共有枯立木8,947株, 密度为357.88株

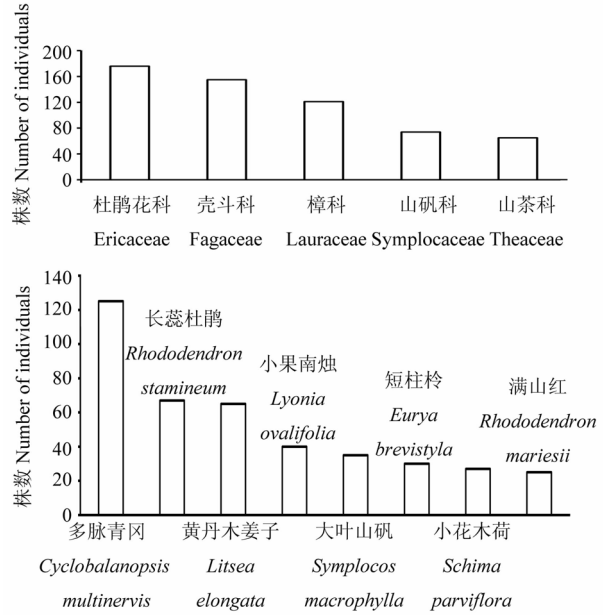


图1 八大公山25 ha样地内枯立木常见科(个体数 ≥ 25)和常见物种(个体数 ≥ 25)
Fig. 1 Common families and species (with ≥ 25 individuals) of snags in the 25 ha Badagongshan (BDGS) plot

/ha, 胸高断面积为3.45 m²/ha。径级分布呈“L”型, 即小径级枯立木数量较多, 随着径级增大, 枯立木数量急剧减少。其中, 1 cm ≤ DBH < 5 cm的4,258株(47.59%), 5 cm ≤ DBH < 10 cm的2,132株(23.84%), 10 cm ≤ DBH < 30 cm的2,377株(26.57%), DBH ≥ 30 cm的180株(2%) (图2)。整个样地枯立木平均DBH为8.0 cm, 最大DBH为83.5 cm。样地内各个径级个体形成枯立木的几率并不相同, 即枯立木的形成在时间尺度上不是一个匀速的过程。

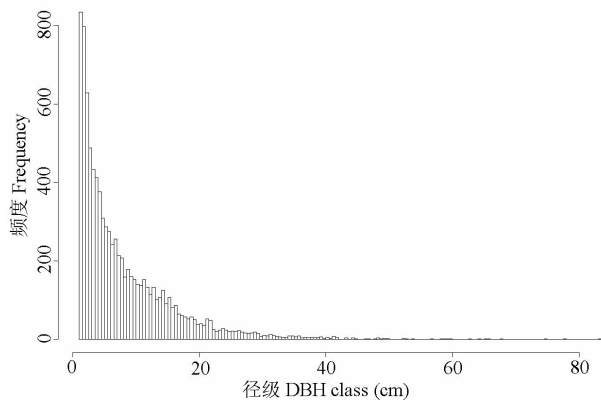


图2 八大公山25 ha样地内枯立木径级分布
Fig. 2 Snag classes based on DBH (diameter at breast height) in the 25 ha Badagongshan (BDGS) plot

2.3 枯立木的空间分布格局

在0–50 m的尺度上, 样地枯立木主要表现为聚集分布(图3B), 与散点图(图3A)的直观表现一致。但随着尺度增大到接近40 m时, 枯立木在样地内逐渐表现为随机分布。枯立木分径级的点格局分析显示: $1\text{ cm} \leq \text{DBH} < 5\text{ cm}$ 枯立木在0–50 m的尺度上一直表现为聚集分布(图3C); $5\text{ cm} \leq \text{DBH} < 10\text{ cm}$ 枯立木在0–20 m聚集分布, 但在超过20 m之后逐渐转变为随机分布(图3D); $10\text{ cm} \leq \text{DBH} < 30\text{ cm}$ 枯立木表现类似, 但临界值在30 m之后(图3E); $\text{DBH} \geq 30\text{ cm}$ 枯立木的空间分布稍显复杂, 0–10 m表现为随机

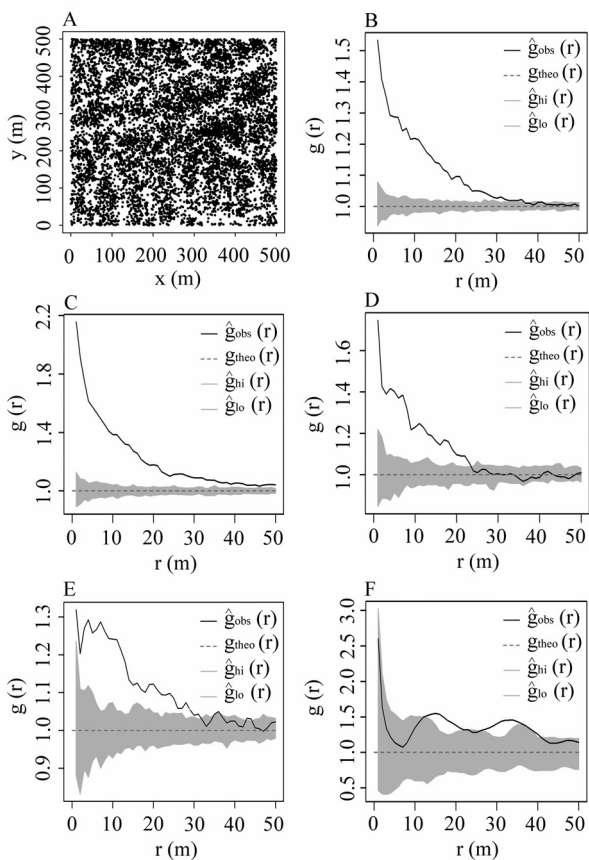


图3 八大公山25 ha样地枯立木空间分布点格局分析。A: 样地内所有胸径 $\geq 1\text{ cm}$ 的枯立木的散点图; B到F: 样地内枯立木单变量 $g(r)$ 点格局分析。B: $\text{DBH} \geq 1\text{ cm}$; C: $1\text{ cm} \leq \text{DBH} < 5\text{ cm}$; D: $5\text{ cm} \leq \text{DBH} < 10\text{ cm}$; E: $10\text{ cm} \leq \text{DBH} < 30\text{ cm}$; F: $\text{DBH} \geq 30\text{ cm}$ 。

Fig. 3 Point pattern analysis of snags spatial distribution in the 25 ha Badagongshan (BDGS) plot. A, Scatterplot of snags with DBH (diameter at breast height) $\geq 1\text{ cm}$; B to F, Univariate spatial distribution point pattern analysis ($g(r)$) of snags. B, $\text{DBH} \geq 1\text{ cm}$; C, $1\text{ cm} \leq \text{DBH} < 5\text{ cm}$; D, $5\text{ cm} \leq \text{DBH} < 10\text{ cm}$; E, $10\text{ cm} \leq \text{DBH} < 30\text{ cm}$; F, $\text{DBH} \geq 30\text{ cm}$.

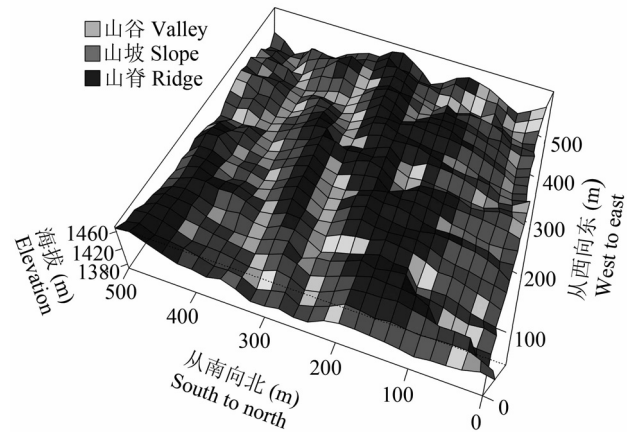


图4 八大公山25 ha样地生境分类(多元回归树方法, MRT)。浅灰: 山谷; 灰色: 山坡; 黑色: 山脊。

Fig. 4 Habitat categorization of the 25 ha Badagongshan (BDGS) plot based on a MRT (multivariate regression tree) analysis. light gray, valley; gray, slop; black, ridge.

分布, 10–40 m聚集分布, 超过40 m又表现为随机分布(图3F)。

2.4 枯立木与生境的相关性分析

枯立木与生境的相关性分析结果表明: 总体上与山谷负关联, 与山脊正关联, 在山坡随机分布; 即山谷枯立木较少, 而山脊枯立木较多。

枯立木个体数超过25的科有5个(杜鹃花科、壳斗科、樟科、山矾科和山茶科), 多数科不存在显著的生境关联, 只有杜鹃花科与山谷生境负关联(表1), 即山谷中杜鹃科的枯立木较少。

枯立木个体数超过25的有8个种, 分别是多脉青冈、长蕊杜鹃、黄丹木姜子、小果南烛(*Lyonia ovalifolia*)、大叶山矾(*Symplocos macrophylla*)、短柱柃(*Eurya brevistyla*)、小花木荷(*Schima parviflora*)和满山红(*Rhododendron mariesii*)。除长蕊杜鹃和小果南烛与山谷生境负关联外, 其他物种不存在显著的生境关联(随机分布)(表2)。

3 讨论

八大公山样地中杜鹃花科、壳斗科和樟科枯立木最多, 这是由这3个科活立木占据优势决定的(卢志军等, 2013)。物种水平上, 多脉青冈、长蕊杜鹃和黄丹木姜子枯立木较多, 而优势树种亮叶水青冈的枯立木并不多, 可能与该物种的生活史策略有关(Iida *et al.*, 2011); 对于檫木(*Sassafras tzumu*), 一般被认为属于演替早期树种, 目前处于逐渐被淘汰阶

表1 八大公山25 ha样地枯立木科水平(个体数≥25)生境关联分析

Table 1 Habitat associations of snags for families with ≥ 25 individuals in the 25 ha Badagongshan (BDGS) plot

科 Family	生境类型 Habitat type	P	关联类型 Association type
杜鹃花科 Ericaceae	山谷 Valley	0.002	显著负关联 Significant negative correlation
	山坡 Slope	0.34	随机分布 Stochastic distribution
	山脊 Ridge	0.88	随机分布 Stochastic distribution
壳斗科 Fagaceae	山谷 Valley	0.04	随机分布 Stochastic distribution
	山坡 Slope	0.44	随机分布 Stochastic distribution
	山脊 Ridge	0.78	随机分布 Stochastic distribution
樟科 Lauraceae	山谷 Valley	0.31	随机分布 Stochastic distribution
	山坡 Slope	0.28	随机分布 Stochastic distribution
	山脊 Ridge	0.73	随机分布 Stochastic distribution
山矾科 Symplocaceae	山谷 Valley	0.76	随机分布 Stochastic distribution
	山坡 Slope	0.60	随机分布 Stochastic distribution
	山脊 Ridge	0.25	随机分布 Stochastic distribution
山茶科 Theaceae	山谷 Valley	0.46	随机分布 Stochastic distribution
	山坡 Slope	0.52	随机分布 Stochastic distribution
	山脊 Ridge	0.45	随机分布 Stochastic distribution

表2 八大公山25 ha样地枯立木物种水平(个体数≥25)生境关联分析

Table 2 Habitat associations of snags for species with ≥25 individuals in the 25 ha Badagongshan (BDGS) plot

物种 Species	生境类型 Habitat type	P	关联类型 Association type
多脉青冈 <i>Cyclobalanopsis multinervis</i>	山谷 Valley	0.10	随机分布 Stochastic distribution
	山坡 Slope	0.52	随机分布 Stochastic distribution
	山脊 Ridge	0.67	随机分布 Stochastic distribution
长蕊杜鹃 <i>Rhododendron stamineum</i>	山谷 Valley	0.004	显著负关联 Significant negative correlation
	山坡 Slope	0.37	随机分布 Stochastic distribution
	山脊 Ridge	0.88	随机分布 Stochastic distribution
黄丹木姜子 <i>Litsea elongata</i>	山谷 Valley	0.76	随机分布 Stochastic distribution
	山坡 Slope	0.12	随机分布 Stochastic distribution
	山脊 Ridge	0.70	随机分布 Stochastic distribution
小果南烛 <i>Lyonia ovalifolia</i>	山谷 Valley	0.02	显著负关联 Significant negative correlation
	山坡 Slope	0.61	随机分布 Stochastic distribution
	山脊 Ridge	0.68	随机分布 Stochastic distribution
大叶山矾 <i>Symplocos macrophylla</i>	山谷 Valley	0.75	随机分布 Stochastic distribution
	山坡 Slope	0.56	随机分布 Stochastic distribution
	山脊 Ridge	0.27	随机分布 Stochastic distribution
短柱柃 <i>Eurya brevistyla</i>	山谷 Valley	0.51	随机分布 Stochastic distribution
	山坡 Slope	0.55	随机分布 Stochastic distribution
	山脊 Ridge	0.25	随机分布 Stochastic distribution
小花木荷 <i>Schima parviflora</i>	山谷 Valley	0.19	随机分布 Stochastic distribution
	山坡 Slope	0.49	随机分布 Stochastic distribution
	山脊 Ridge	0.62	随机分布 Stochastic distribution
满山红 <i>Rhododendron mariesii</i>	山谷 Valley	0.08	随机分布 Stochastic distribution
	山坡 Slope	0.37	随机分布 Stochastic distribution
	山脊 Ridge	0.79	随机分布 Stochastic distribution

段,属于“演替驱动”死亡(Bond-Lamberty *et al.*, 2014)。

因为不同径级树木的死亡格局不同(Iida *et al.*, 2014),所以研究枯立木的径级结构能够揭示群落的“演替驱动”死亡情况(Bond-Lamberty *et al.*, 2014)。八大公山样地小径级的枯立木占据优势,与Fraver等(2008)在瑞典的欧洲云杉(*Picea abies*)老龄林和Ganey(1999)在美国亚利桑那州的研究结果类似,但形成机制不同。八大公山主要由树种的生长型决定,即大灌木和小乔木在样地内占据优势(卢志军等, 2013),而瑞典欧洲云杉林主要与小径级个体比较脆弱而被抑制有关(Fraver *et al.*, 2008)。

种群和群落的空间异质性在诸多生态学理论中发挥着核心作用(Legendre & Fortin, 1989)。与活立木的空间分布格局类似(Zhu *et al.*, 2010),枯立木的空间分布格局背后同样隐含着诸多生态学过程,是生物因素(如密度制约, Zhang *et al.*, 2009)和非生物因素(如生境过滤, Baldeck *et al.*, 2013)综合作用的结果。同时,枯立木的空间分布格局还可能对群落更新,包括萌蘖现象(更新生态位, Escandón *et al.*, 2013)产生重要影响(Harper *et al.*, 2006)。

了解环境及其在植物群落构建中的相对重要性是植物生态学研究的一个基本目标(Phillips *et al.*, 2003)。生境关联可以看作树种生态位分化的一种形式(Harms *et al.*, 2001),因而生境关联分析是了解非生物因素影响枯立木形成的重要途径。很多物种的分布和多度受到小生境物理变量异质性的影响(Webb & Peart, 2000),某类生境资源的可利用程度可以通过地形因子描述(Bohlman *et al.*, 2008; Liu *et al.*, 2014)。八大公山样地山脊上枯立木较多,可能是由于“土壤生态位”特化(Yamada *et al.*, 2006)造成的,山脊土壤较薄,养分缺乏,竞争激烈,更容易形成枯立木。

致谢:感谢中国科学院植物研究所马克平研究员、米湘成副研究员和任海保博士;中南林业科技大学喻勋林教授;上海辰山植物园严岳鸿研究员;八大公山国家级自然保护区工作人员;感谢所有参与八大公山25公顷样地建设的人员。

参考文献

- An Y (安云), Ding GD (丁国栋), Gao GL (高广磊), Liang WJ (梁文俊), He Y (贺宇), Wei B (魏宝), Bao B (鲍彪) (2012) Quantity characteristics and distribution pattern of standing dead trees in natural secondary forests of rocky mountain area in northern China. *Bulletin of Soil and Water Conservation* (水土保持通报), **32**, 246–250. (in Chinese with English abstract)
- Baddeley A (2008) *Analysing Spatial Point Patterns in 'R'*. p. 94. CSIRO, Canberra.
- Baddeley A, Gregori P, Mateu J, Stoica R, Stoyan D (2006) Case studies in spatial point process modelling. In: *Lecture Notes in Statistics* (eds Bickel P, Diggle P, Fienberg S, Gather U, Olkin I, Zeger S), p. 40. Springer, New York.
- Baldeck CA, Harms KE, Yavitt JB, John R, Turner BL, Valencia R, Navarrete H, Bunyavejchewin S, Kiratiprayoon S, Yaacob A, Supardi MNN, Davies SJ, Hubbell SP, Chuyong GB, Kenfack D, Thomas DW, Dalling JW (2013) Habitat filtering across tree life stages in tropical forest communities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **280**, 20130548.
- 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**, 57–66.
- Bohlman SA, Laurance WF, Laurance SG, Nascimento HE, Fearnside PM, Andrade A (2008) Importance of soils, topography and geographic distance in structuring central Amazonian tree communities. *Journal of Vegetation Science*, **19**, 863–874.
- Bond-Lamberty B, Rocha AV, Calvin K, Holmes B, Wang C, Goulden ML (2014) Disturbance legacies and climate jointly drive tree growth and mortality in an intensively studied boreal forest. *Global Change Biology*, **20**, 216–227.
- Condit R, Hubbell SP, Foster RB (1995) Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs*, **65**, 419–439.
- De'ath G (2002) Multivariate regression trees: a new technique for modeling species–environment relationships. *Ecology*, **83**, 1105–1117.
- Escandón AB, Paula S, Rojas R, Corcuera LJ, Coopman RE (2013) Sprouting extends the regeneration niche in temperate rain forests: the case of the long-lived tree *Eucryphia cordifolia*. *Forest Ecology and Management*, **310**, 321–326.
- Flanagan PT, Morgan P, Everett RL (1998) Snag recruitment in subalpine forests. *Northwest Science*, **72**, 303–309.
- Franklin JF, Shugart HH, Harmon ME (1987) Tree death as an ecological process. *BioScience*, **37**, 550–556.
- Fraver S, Jonsson BG, Jönsson M, Esseen PA (2008) Demographics and disturbance history of a boreal old-growth *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science*, **19**, 789–798.
- Ganey JL (1999) Snag density and composition of snag populations on two National Forests in northern Arizona. *Forest Ecology and Management*, **117**, 169–178.

- Harms KE, Condit R, Hubbell SP, Foster RB (2001) Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology*, **89**, 947–959.
- Harper KA, Bergeron Y, Drapeau P, Gauthier S, de Grandpré L (2006) Changes in spatial pattern of trees and snags during structural development in *Picea mariana* boreal forests. *Journal of Vegetation Science*, **17**, 625–636.
- Hilger AB, Shaw CH, Metsaranta JM, Kurz WA (2012) Estimation of snag carbon transfer rates by ecozone and lead species for forests in Canada. *Ecological Applications*, **22**, 2078–2090.
- Iida Y, Poorter L, Sterck F, Kassim AR, Potts MD, Kubo T, Kohyama TS (2014) Linking size-dependent growth and mortality with architectural traits across 145 co-occurring tropical tree species. *Ecology*, **95**, 353–363.
- Iida Y, Kohyama TS, Kubo T, Kassim AR, Poorter L, Sterck F, Potts MD (2011) Tree architecture and life-history strategies across 200 co-occurring tropical tree species. *Functional Ecology*, **25**, 1260–1268.
- Illian J, Penttinen A, Stoyan H, Stoyan D (2008) *Statistical analysis and Modelling of Spatial Point Patterns*. Wiley, London.
- Keitt TH, Ottar N, Bjørnstad ON, Dixon PM, Citron-Pousty S (2002) Accounting for spatial pattern when modeling organism–environment interactions. *Ecography*, **25**, 616–625.
- Lai JS, Mi XC, Ren HB, Ma KP (2009) Species–habitat associations change in a subtropical forest of China. *Journal of Vegetation Science*, **20**, 415–423.
- Legendre P, Fortin MJ (1989) Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, **80**, 107–138.
- Legendre P, Mi XC, Ren HB, Ma KP, Yu MJ, Sun I-F, He F (2009) Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. *Ecology*, **90**, 663–674.
- Lin SW (林淑伟), Chai WY (柴文毅), Chen BR (陈炳容), Fan HL (范海兰), Song P (宋萍), Cai BL (蔡冰玲), Liu LX (刘丽香) (2008) On spatial characters of the dead wood in Wuyi Mountain forest ecosystem. *Journal of Beihua University (Natural Science)* (北华大学学报(自然科学版)), **9**, 356–361. (in Chinese with English abstract)
- Liu JJ, Tan YH, Slik JWF (2014) Topography related habitat associations of tree species traits, composition and diversity in a Chinese tropical forest. *Forest Ecology and Management*, **330**, 75–81.
- Lu ZJ (卢志军), Bao DC (鲍大川), Guo YL (郭屹立), Lu JM (路俊盟), Wang QG (王庆刚), He D (何东), Zhang KH (张奎汉), Xu YZ (徐耀粘), Liu HB (刘海波), Meng HJ (孟红杰), Huang HD (黄汉东), Wei XZ (魏新增), Liao JX (廖建雄), Qiao XJ (乔秀娟), Jiang MX (江明喜), Gu ZR (谷志容), Liao CL (廖春林) (2013) Community composition and structure of Badagongshan (BDGS) Forest Dynamic Plot in a mid-subtropical mountain evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest, central China. *Plant Science Journal* (植物科学学报), **31**, 336–344. (in Chinese with English abstract)
- Luyssaert S, Schulze ED, Börner A, Knohl A, Hessenmöller D, Law BE, Ciais P, Grace J (2008) Old-growth forests as global carbon sinks. *Nature*, **455**, 213–215.
- McComb W, Lindenmayer D (1999) Dying, dead and down trees. In: *Maintaining Biodiversity in Forests Ecosystems* (ed. Hunter ML Jr), pp. 335–372. Cambridge University Press, Cambridge.
- Phillips OL, Vargas PN, Monteagudo AL, Cruz AP, Zans MEC, Sánchez WG, Yli-Halla M, Rose S (2003) Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale approach. *Journal of Ecology*, **91**, 757–775.
- R Development Core Team (2013) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [http://www.R-project.org/\(2014-12-1\)](http://www.R-project.org/(2014-12-1))
- Wang XG, Comita LS, Hao ZQ, Davies SJ, Ye J, Lin F, Yuan ZQ (2012) Local-scale drivers of tree survival in a temperate forest. *PLoS ONE*, **7**, e29469.
- Webb CO, Peart DR (2000) Habitat associations of trees and seedlings in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology*, **88**, 464–478.
- Wiegand T, Moloney KA (2004) Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, **104**, 209–229.
- Woodall WC, Liknes GC (2008) Climatic regions as an indicator of forest coarse and fine woody debris carbon stocks in the United States. *Carbon Balance and Management*, **3**, 5.
- Yamada T, Tomita A, Itoh A, Yamakura T, Ohkubo T, Kanzaki M, Tan S, Ashton P (2006) Habitat associations of Sterculiaceae trees in a Bornean rain forest plot. *Journal of Vegetation Science*, **17**, 559–566.
- Zhang J, Hao ZQ, Sun IF, Song B, Ye J, Li BH, Wang XG (2009) Density dependence on tree survival in an old-growth temperate forest in northeastern China. *Annals of Forest Science*, **66**, 1–9.
- Zhu Y, Mi XC, Ren HB, Ma KP (2010) Density dependence is prevalent in a heterogeneous subtropical forest. *Oikos*, **119**, 109–119.

(责任编辑: 沈泽昊 责任编辑: 闫文杰)