



弄岗喀斯特季节性雨林蚬木种群时空格局动态研究

陈扬宇, 王斌, 李冬兴, 陆芳, 李健星, 陶旺兰, 郭屹立, 向悟生, 李先琨

引用本文:

陈扬宇, 王斌, 李冬兴, 等. 弄岗喀斯特季节性雨林蚬木种群时空格局动态研究[J]. 热带亚热带植物学报, 2026, 34(1): 21–33.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4964>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

极小种群博罗红豆的群落物种组成和空间分布格局

Species Composition and Spatial Distribution Pattern of *Ormosia boluoensis* with Extremely Small Population

热带亚热带植物学报. 2020, 28(3): 301–309 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4151>

草海国家级自然保护区华山松群落特征及物种多样性研究

热带亚热带植物学报. 2020, 28(1): 44–52 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4063>

微生境对鼎湖山锥表观遗传变异的影响

热带亚热带植物学报. 2020, 28(1): 62–69 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4059>

元江干热河谷主要环境因子(气温和降水)变化规律及蕨类植物的分布响应

Variation of Major Environmental Factors (Temperature and Precipitation) in Yuanjiang Dry-hot Valley and the Response of Pteridophytes

热带亚热带植物学报. 2020, 28(6): 537–546 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4198>

安徽宁国珍稀濒危植物华东黄杉的种群动态研究

Studies on Population Dynamics of An Endangered Plant of *Pseudotsuga gaussenii* in Ningguo, Anhui Province

热带亚热带植物学报. 2020, 28(4): 385–393 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4177>

向下翻页, 浏览PDF全文

弄岗喀斯特季节性雨林蚬木种群时空格局动态研究

陈扬宇^{1,2,3}, 王斌^{2,3}, 李冬兴^{2,3}, 陆芳^{2,3}, 李健星^{2,3}, 陶旺兰^{2,3}, 郭屹立^{2,3},
向悟生^{2,3*}, 李先琨^{2,3}

(1. 广西师范大学, 广西 桂林 541001; 2. 广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所, 广西喀斯特植物保育与恢复生态重点实验室, 广西 桂林 541006; 3. 弄岗喀斯特生态系统广西野外科学观测研究站, 广西 崇左 532499)

摘要: 蚬木(*Excentrodendron tonkinense*)是国家 II 级重点保护野生植物, 也是喀斯特季节性雨林建群种之一, 但种群仍面临环境干扰的威胁。为探究其种群空间分布动态特征, 该研究基于广西弄岗喀斯特季节性雨林 15 hm² 样地 2011—2021 年的种群和环境调查数据, 采用空间点格局方法和零膨胀模型研究了种群分布动态与环境因子之间的关系。结果表明, 10 a 间种群个体数量从 1 851 株减少到 1 786 株, 不同年份小径级(1~5 cm)数量占比均超过 50%, 径级结构均呈倒“J”型。3 个年份种群在 0~50 m 尺度为显著的聚集分布, 且种群整体聚集强度变化主要受到小树空间分布格局聚集程度的驱动。种群分布范围主要受到生境中土壤含水率、全磷和全钾的显著影响, 其多度变化受到生物和非生物因子的共同影响。种群空间分布有较强的生境特异性, 成年树偏好凹凸度小且多样性较低的生境, 而小树则偏好植物多样性高的生境。在保护较好的条件下, 仍需对蚬木种群数量进行动态监测。在具体保护实践中, 需要重点保护坡地生境, 减少人为干扰。

关键词: 蚬木; 时间动态; 空间分布; 径级结构; 零膨胀模型

doi: 10.11926/jtsb.4964

CSTR:32235.14.jtsb.4964

Dynamic Study on the Spatio-Temporal Pattern of *Excentrodendron tonkinense* Population in Nonggang Karst Seasonal Rainforest, South China

CHEN Yangyu^{1,2,3}, WANG Bin^{2,3}, LI Dongxing^{2,3}, LU Fang^{2,3}, LI Jianxing^{2,3}, TAO Wanglan^{2,3},
GUO Yili^{2,3}, XIANG Wusheng^{2,3*}, LI Xiankun^{2,3}

(1. Guangxi Normal University, Guilin 541001, Guangxi, China; 2. 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, Guangxi, China; 3. Nonggang Karst Ecosystem Observation and Research Station of Guangxi, Chongzuo 532499, Guangxi, China)

Abstract: *Excentrodendron tonkinense*, a national second-class key protected wild plant and one of the dominant species in the karst seasonal rainforest, still faces the threat of environmental disturbances. To explore the spatial distribution dynamics of its population, this study analyzed the relationship between population distribution dynamics and environmental factors based on the population and environmental survey data of a 15 hm² plot in the karst seasonal rainforest of Nonggang, Guangxi from 2011 to 2021, using spatial point pattern methods and zero-inflated models. The results showed that the number of individuals in the population decreased from 1 851 to

收稿日期: 2024-09-03 接受日期: 2025-01-09

基金项目: 国家自然科学基金项目(32360281, 32260276); 弄岗喀斯特生态系统广西野外科学观测研究站科研能力建设项目(桂科 23-026-273); 广西自然科学基金项目(2022GXNSFBA035552)资助

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 32360281, 32260276), the Project for Scientific Research Capacity Building of Nonggang Karst Ecosystem Observation and Research Station of Guangxi (Grant No. Guike23-026-273), the Project for Natural Science in Guangxi (Grant No. 2022GXNSFBA035552).

作者简介: 陈扬宇(2000 年生), 硕士研究生, 主要从事森林生态学研究。E-mail: 457726587@qq.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xwusheng@qq.com

1 786 over 10 years. The proportion of small diameter classes (1–5 cm) was over 50% in all years, and the diameter class structure was inverted “J” shaped. The population was significantly aggregated at the 0–50 m scale in three years, and the overall aggregation intensity of the population was mainly driven by the aggregation degree of the spatial distribution pattern of small trees. The distribution range of the population was significantly affected by soil moisture content, total phosphorus and total potassium in the habitat, and its abundance changes were influenced by both biotic and abiotic factors. The spatial distribution of the population had strong habitat specificity. Adult trees preferred habitats with low concavity and low diversity, while small trees preferred habitats with high plant diversity. Under well-protected conditions, the population size of *E. tonkinense* still needs to be dynamically monitored. In specific conservation practices, it is necessary to focus on protecting slope habitats and reducing human disturbances.

Key words: *Excetrodendron tonkinense*; Temporal dynamics; Spatial distribution; Diameter class structure; Zero-inflated Poisson model

我国桂西南喀斯特季节性雨林分布区是全球生物多样性热点地区之一^[1], 在保存生物多样性和维持区域生态安全方面具有重要地位。蚬木(*Excetrodendron tonkinense*)是喀斯特季节性雨林的主要建群种之一^[2]。作为广西三大硬木之一, 蚬木具有制作砧板、家具等多种用途, 以往由于有限的保护措施而遭到大量的砍伐, 且蚬木雌雄异株, 种子败育率高, 导致其种群数量持续下降^[3]。在最新的《国家重点保护野生植物名录》中, 蚬木被列为国家 II 级重点保护野生植物^[4]。前期研究表明, 在一些小面积样地中蚬木种群幼树数量相对较少, 种群更新状况较差^[2], 而在大样地中蚬木种群相对稳定, 但是在发育前期和后期生存状态不稳定, 且喀斯特区域的土壤条件会使蚬木种群受到破坏后不易恢复^[5]。作为群落主要建群种, 蚬木种群的数量和空间分布动态可能会对喀斯特季节性雨林的群落结构和功能产生重要影响。因此, 蚬木种群的有效保护和恢复对于喀斯特季节性雨林的稳定维持和生态功能的发挥具有重要意义。

物种的空间分布格局是多种生态过程共同作用的结果, 如物种相互作用和生境异质性等^[6]。通过种群空间分布格局的研究, 不仅有助于了解种群空间分布的特点以及种群利用资源的状态和发展方向^[7], 同时通过种群不同年龄级个体的空间分布格局的分析, 可揭示不同发育阶段个体在种群稳定维持中的地位 and 动态变化规律^[8]。刘伟明等认为不同年龄级个体在空间聚集程度上有差异是源于生境过滤、种子扩散限制和种内种间竞争^[9], 这也是植物种群的一种生存策略和适应机制^[10]。因此, 物种的空间分布格局研究对揭示种群动态、群落结构

形成和稳定维持的机制具有重要作用。关于濒危植物种群的空间分布格局方面已经开展了大量的研究^[10–13], 这些研究为大量濒危植物物种的保护提供了依据。然而, 以往的研究大部分都是基于单次调查数据开展研究^[13–14], 濒危植物种群空间分布格局在时空尺度上的变化规律和机制还不了解。

生境保护是濒危植物保护最重要的一环^[15]。因此, 理解濒危物种的空间分布与环境之间的关系对于开展科学保护和恢复措施具有重要意义^[16]。以往的研究表明, 地形、土壤养分和水分等非生物因子, 以及物种多样性和邻体相互作用等生物因子对于濒危物种的空间分布和动态过程存在不同程度的影响^[17], 而且影响不同物种空间分布的主导生物因子和非生物因子存在很大差异^[18]。对濒危植物华南五针松(*Pinus kwangtungensis*)的生境特征分析表明, 华南五针松更偏好硝态氮和速效钾含量较高的生境^[13], 而对濒危植物景宁木兰(*Yulania sinostellata*)的研究表明, 其种群更偏好土壤有效磷和速效钾较高的区域^[19]。因此, 不同濒危植物种群对群落及土壤等局域生境条件偏好不同。在不同濒危植物具体的保护和恢复实践中, 分析目标物种空间分布与生境因子的关联, 确定影响目标物种空间分布的主导生境因子, 是指导珍稀濒危植物保护和恢复的重要基础^[12], 然而目前很多珍稀濒危植物偏好的生境特征仍不清楚。

对濒危植物蚬木已开展了较多研究, 主要集中在种群结构和群落特征、生理生态特性和营林管理等方面^[20–21], 也有关注其地理分布与气候和地质背景条件的关系^[4]。然而, 在局域尺度上, 蚬木种群的空间分布与土壤养分、水分和多样性等生物和非

生物生境因子的关系目前仍不清楚。本研究在蚬木种群集中分布的弄岗北热带喀斯特季节性雨林建立了1个15 hm² (300 m×500 m)的大型样地, 基于样地内所有胸径(DBH)≥1 cm的蚬木个体和其他木本植物在2011、2016和2021年的3次调查监测数据, 结合地形、土壤等环境因子的测量数据, 通过空间点格局分析和零膨胀模型分析, 拟探讨10 a间, 蚬木种群径级分布随时间的变化规律和种群空间分布的时空格局动态, 以及蚬木种群局域空间分布的驱动力, 为蚬木种群的有效保护和恢复提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究地概况

广西弄岗国家级自然保护区(106°42′~107°04′ E, 22°13′~22°33′ N)的总面积为10 080 hm², 具有较明显的干湿交替季节。年均气温约22℃, 最高气温39.9℃, 最低气温-0.2℃; 年均降雨量1 200~1 500 mm, 集中于5月—9月, 约占全年总降雨量的76%^[22]。弄岗保护区地貌类型以喀斯特峰丛深切圆洼地为主, 该地貌由多个石山山峰和洼地镶嵌组成。山峰的密度最大可达80个/km²。山峰顶部海拔

约为400~500 m, 洼地底部海拔约为150~200 m。植被类型主要有3类: 旱生型山顶矮林、喀斯特石山季节性雨林和喀斯特洼地季节性雨林。弄岗保护区内共计维管植物184科810属1 752种, 广西特有植物101种, 喀斯特(岩溶)特有植物278种^[23]。

1.2 样地建立及概况

研究平台为弄岗北热带喀斯特季节性雨林15 hm²监测样地, 位于弄岗保护区弄岗片区的陇母隍, 样地植被为典型喀斯特山地季节性雨林。样地建设的方法参考热带森林科学中心(Center for Tropical Forest Science, CTFS)样地建设标准^[24], 于2011年建成。样地东西长为500 m, 南北宽为300 m(图1)。海拔为180~370 m, 平均海拔260 m。使用全站仪将15 hm²的样地划分成375个20 m×20 m样方, 随后对样方内所有胸径大于1 cm的蚬木个体及其它木本植物进行挂牌和定位测量, 记录物种名、坐标、胸径、树高、冠幅及存活状态等信息, 胸径测量位于植物个体离地表面1.3 m处, 2011年完成第1次调查, 其后在2016年和2021年完成了2次复查。

2011年的调查结果表明, 弄岗15 hm²样地共有68 010株胸径≥1 cm的木本植株, 分属于56科157属223种。主要优势树种有蚬木、闭花木(*Cleistan-*

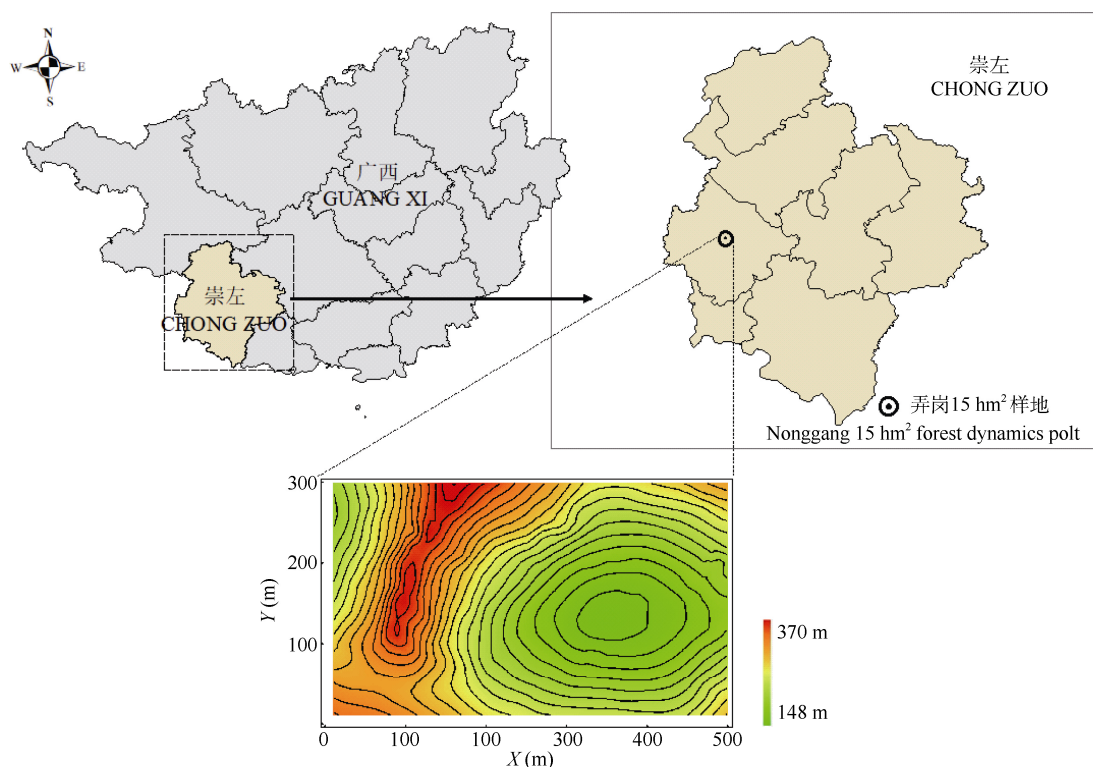


图1 研究区域位置和样地地形示意图

Fig. 1 Study area and sampling sites

thus sumatranus)、黄梨木(*Boniodendron minus*)、对叶榕(*Ficus hispida*)等^[24]。主要优势树种径级结构均呈倒“J”形, 未出现断层^[24], 显示群落更新状态良好。

1.3 非生物环境因子计算和测定

参照 Harms^[25]和 Valencia^[26]的方法, 获取样地中 375 个 20 m×20 m 样方的海拔、凹凸度、坡度和坡向等地形因子。其中, 坡向采用公式进行转换, 将 0°~360°的罗盘测量值转化成 0~1 之间的值, 公式为^[25-26]: $TRASP = (\pi \div 180)(\text{aspect} - 30)/2$, 式中, TRASP 表示坡向指数, aspect 表示坡向方向角度。TRASP 为 0~1, 值越大表示生境越干热。

使用土钻采集了 375 个 20 m×20 m 样方的表层土壤(0~20 cm)样品, 将采集的土壤带回实验室后, 进行理化性质分析。分析指标包括土壤含水量(SWC)、总碳(C)、总氮(N)、全磷(P)、全钾(K)等 9 个土壤理化性质指标。SWC 采用烘干法测定, 土壤 pH 值通过电位法测定; 土壤 C、N 含量通过德国元素分析仪(vario MACRO cube)测定; 土壤 P 的测定采用 NaOH 熔融-钼锑抗比色法; 土壤有机质(SOC)的测定采用重铬酸钾容量法(外加热法); 土壤 K 含量的测定采用 NaOH 熔融-火焰光度法; 土壤 Ca、Mg 含量的测定采用盐酸硝酸高氯酸消解处理, 原子吸收分光光度法^[27-28]。

1.4 生物环境因子计算

以 375 个 20 m×20 m 样方为单位, 根据植物调查所得到的数据, 计算每个样方内的物种平均胸径(dbh)、个体的密度(density)、丰富度(richness)和多样性指数(Shannon-Weiner index, shan)等。

1.5 种群的径级结构分析

参考前人^[29-30]的方法划分龄级, 结合实际调查, 将蚬木径级划分为 10 级。I 级: $1 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 2.5 \text{ cm}$; II 级: $2.5 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 5 \text{ cm}$; III 级: $5 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 10 \text{ cm}$; IV 级: $10 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 15 \text{ cm}$; V 级: $15 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 20 \text{ cm}$; VI 级: $20 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 25 \text{ cm}$; VII 级: $25 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 30 \text{ cm}$; VIII 级: $30 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 40 \text{ cm}$; IX 级: $40 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 50 \text{ cm}$; X 级: $\geq 50.0 \text{ cm}$, 其中, I 和 II 级为幼龄级, III~IX 级为中龄级, X 级为老龄级。

1.6 种群空间分布格局分析

为避免累积效应的影响, 使用 $g(r)$ 函数来描述蚬木种群的分布格局, $g(r)$ 函数用环代替了 Ripley's K 函数中的圆, 利用 2 圆心之间的距离, 计算以任 1 点为圆心、 r 为半径的圆环区域内点的数量来进行

点格局分析, 计算过程中消除了累积效应^[31]。Ripley's K 函数和 $g(r)$ 函数公式如下:

$$K(r) = \frac{A}{n^2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{I_r(u_{ij})}{w_{ij}} (i \neq j), \quad g(r) = dk(r)/2\pi dr^2, \quad \text{式}$$

中, A 为样地面积; n 为样地内个体总数; r 为空间尺度; w_{ij} 为消除边界效应的权重; u_{ij} 为点 i 到点 j 之间的距离; I 为指示函数。

本研究采用完全空间随机模型(complete spatial randomness, CSR)作为零模型, 使用 Monte Carlo 进行 999 次的随机模拟, 利用模拟得出的最大值和最小值获得上下包迹线, 并根据包迹线区间截取 99% 的置信水平。若实际分布的 $g(r)$ 值落在包迹线(阴影区间)内, 则种群空间分布格局呈随机分布; 若在包迹线(阴影区间)以上, 则为聚集分布; 若在包迹线(阴影区间)以下, 则为均匀分布^[31]。

为了检验不同年份之间种群空间分布格局是否存在显著差异, 参考 Zhu 等^[32]的方法, 以不同年份 $g(r)$ 函数的差值作为统计检验变量, 采用 Monte Carlo 进行 999 次的随机模拟获取不同尺度下 $g(r)$ 差值的上下包迹线, 以此构建不同尺度的 99% 置信区间, 如果差值落入上下包迹线内说明两个年份间的聚集强度差异不显著; 如果大于上包迹线, 则最近年份的聚集强度显著高于之前年份; 如果差值小于下包迹线, 则最近年份的聚集强度显著低于之前年份。之前的研究表明, 空间点格局分析尺度应小于样地最小边长的一半^[32], 因此本研究选择最大的分析尺度为 150 m。

由于种群不同发育阶段的空间分布格局可能存在差异, 且这种差异可能与扩散限制和生境过滤等种群数量维持机制有着紧密关系^[33], 因此, 在对不同年份蚬木种群所有个体进行分析的基础上, 本研究将个体划分小树和成年树 2 个发育阶段, 进一步探究不同发育阶段种群空间分布格局的动态变化。依据野外观测结果及结合欧芷阳等^[21]的划分方法, 将 I 和 II 级(即 $1 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 5 \text{ cm}$)的个体划分为小树(这些个体一般不能开花结果), 将 III 级以上(即 $\text{DBH} \geq 5 \text{ cm}$)的个体划分为成年树。以上数据分析过程在 R 4.2.3 软件的“spatstat”包中完成。

1.7 蚬木种群多度分布与环境因子关系分析

基于弄岗样地的蚬木种群调查数据, 考虑了生态学数据中常见的尺度依赖、数据非正态性、过多零值、空间自相关等问题, 故采用零膨胀泊松模型

(Zero-inflated Poisson, ZIP)研究蚬木种群空间分布的关键影响因子^[23]。以 375 个 20 m×20 m 样方为单位, 样方未出现蚬木个体其响应变量为 0, 样方出现了蚬木个体响应变量为 N (个体数量)。在此之前使用 VIF (方差膨胀因子系数)筛选去除共线性较大的变量, 去除高方差膨胀因子系数(VIF)>10 的环境变量^[34], 采用“car”包中的“vif”函数执行。结果显示总氮、总碳的 VIF 值大于 10, 所以去除总碳、总氮 2 个变量, 之后 ZIP 的拟合采用的是 R 4.2.3 软件“pscl”包中的“zeroinfl”函数来完成。由于 DBH≤1 cm 幼苗个体的出现受种子扩散影响而存在一定的随机性^[32], 且之前的研究也表明蚬木幼苗阶段的生存状态极不稳定^[2], 由此幼苗出现的生境无法真实反映种群偏好的生境特征。因而, 本研究仅将蚬木种群生存状态较为稳定的 DBH≥1 cm 所有个体纳入研究, 并对小树和成年树不同发育阶段分别进行模型拟合分析, 以探究种群整体和不同发育阶段偏好的生境特征。

2 结果和分析

2.1 蚬木数量动态及径级结构

在 2011、2016、2021 年, 样地内蚬木种群的个体数量分别为 1 851、1 904、1 786 株。从 2011 年至 2021 年间, II 级和 IV~X 级的数量为增加趋势, I 级和 III 级个体为减少趋势, 数量增加最多的为 II 级, 增加了 51 株; 数量减少最多的为 I 级, 减少了 108 株。

蚬木种群的径级结构整体变化不大, 均呈倒“J”型(图 2)。在 2011 年, 小径级的个体数量最多, 其

中, I 级占比 47.7%, 其次为 II 级, 占比 18.69%; 大径级个体数逐渐变少, VII~X 级合计仅占种群个体数的 3.94%。在 2016 年, I 级个体数量最多, 占比 46.95%, 其次为 II 级, 占比 20.43%; 大径级个体数逐渐变少, VII~X 级合计仅占种群个体数的 4.94%。在 2021 年, I 级个体数量最多, 占比 43.39%, 其次为 II 级, 占比 22.23%; 大径级个体数逐渐变少, VII~X 级合计仅占种群个体数的 6.77%。

2.2 种群空间分布格局

从图 3 可见, 蚬木个体的主要分布区域为样地的西南角中坡处和北侧相对海拔较低的坳口, 尤其在样地的北侧坡地分布最为集中, 在海拔较高的坡顶则几乎无分布, 空间上呈现斑块分布。2021、2016、2011 年 3 个年份蚬木的空间分布范围总体变化不大。

$g(r)$ 函数的研究结果表明(图 4~6), 2011、2016 和 2021 年蚬木种群所有个体、成年树和小树在尺度<50 m, 其实际空间分布观测值高于随机模拟产生的上包迹线, 说明蚬木所有个体和不同年龄级的个体在样地小尺度上为显著的聚集分布, 聚集强度与尺度相关, 聚集强度随尺度增大而减小, 尺度在 75~150 m 时, 其实际空间分布观测值会短暂位于随机模拟产生的上下包迹线之中, 而后低于随机模拟产生的下包迹线, 说明蚬木所有个体和不同年龄级的个体在样地 75~100 m 会出现短暂随机分布, 在尺度>100 m 则变为均匀分布。

从不同年份之间空间分布格局差异的模拟分析结果来看, 在 2011—2016 年蚬木种群所有个体

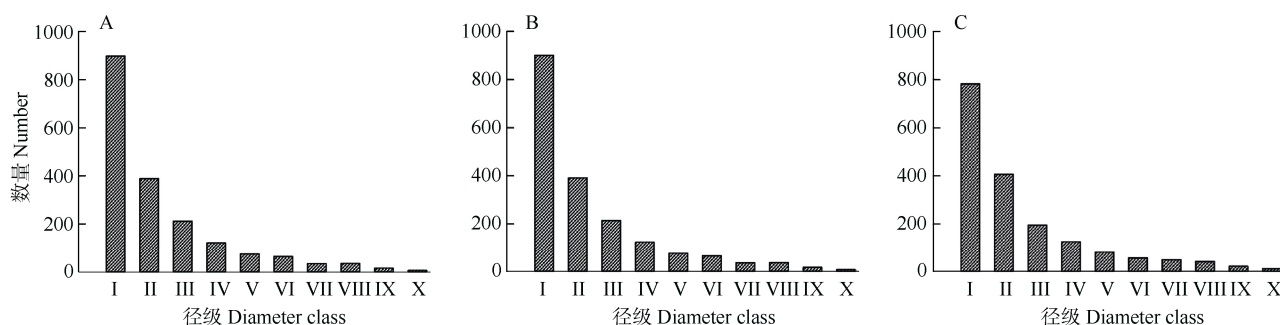


图2 弄岗蚬木种群不同年份径级结构。A: 2011年; B: 2016年; C: 2021年; I: 1 cm≤DBH<2.5 cm; II: 2.5 cm≤DBH<5 cm; III: 5 cm≤DBH<10 cm; IV: 10 cm≤DBH<15 cm; V: 15 cm≤DBH<20 cm; VI: 20 cm≤DBH<25 cm; VII: 25 cm≤DBH<30 cm; VIII: 30 cm≤DBH<40 cm; IX: 40 cm≤DBH<50 cm; X: ≥50.0 cm

Fig. 2 Diameter class distribution of *Excentrodendron tonkinense* populations in Nonggang. A: 2011; B: 2016; C: 2021; I: 1 cm≤DBH<2.5 cm; II: 2.5 cm≤DBH<5 cm; III: 5 cm≤DBH<10 cm; IV: 10 cm≤DBH<15 cm; V: 15 cm≤DBH<20 cm; VI: 20 cm≤DBH<25 cm; VII: 25 cm≤DBH<30 cm; VIII: 30 cm≤DBH<40 cm; IX: 40 cm≤DBH<50 cm; X: ≥50.0 cm.

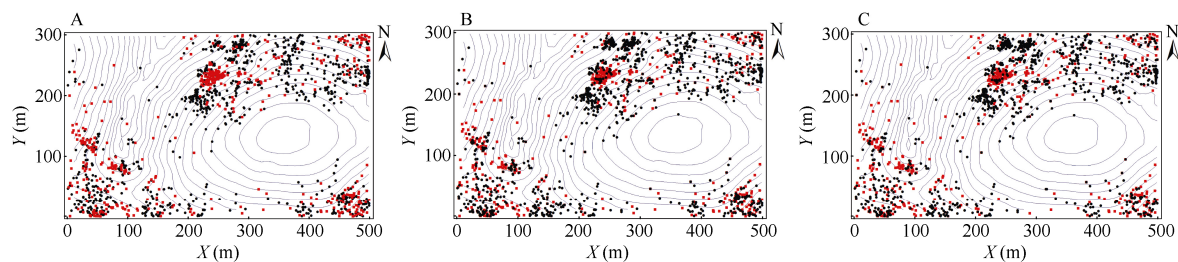


图 3 弄岗蚬木个体的空间分布。A: 2011 年; B: 2016 年; C: 2021 年; 黑点代表小树; 红点代表成年树。

Fig. 3 Spatial distribution of *Excetrodendron tonkinense* in Nonggang. A: 2011; B: 2016; C: 2021. Black dots represent saplings, red dots represent adult trees.

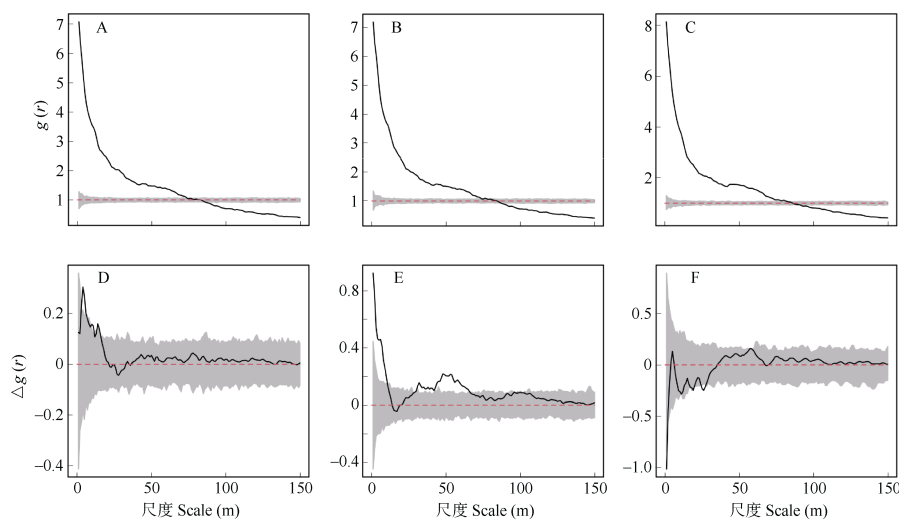


图 4 蚬木种群所有个体的空间分布格局(A-C)及其差异(D-F)。黑色实线表示实际 $g(r)$ 的函数值; 灰色阴影表示 $g(r)$ 函数 99% 置信区间上下包迹线; 红色虚线表示 $g(r)$ 函数期望值。A: 2011; B: 2016; C: 2021; D: 2016—2011 年; E: 2021—2016 年; F: 2021—2011 年。下同

Fig. 4 Spatial distribution (A-C) and spatial distribution difference (D-F) of *Excetrodendron tonkinense* population. Black solid lines represent the actual functional values of the pair-correlation function [$g(r)$], gray shaded areas represent upper limit and lower limit on the 95% confidence interval of the function [$g(r)$], red dotted lines represent expected value of the function [$g(r)$]. A: 2011; B: 2016; C: 2021; D: 2016—2011; E: 2021—2016; F: 2021—2011. The same below

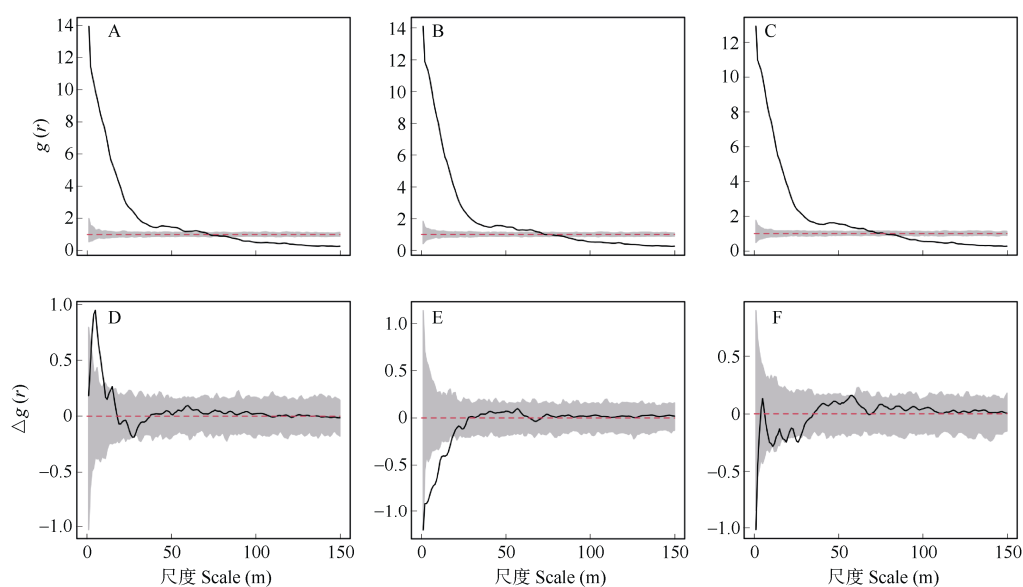


图 5 蚬木种群成年树在不同年份的空间分布格局及其差异

Fig. 5 Spatial distribution and spatial distribution difference of adult trees in different years

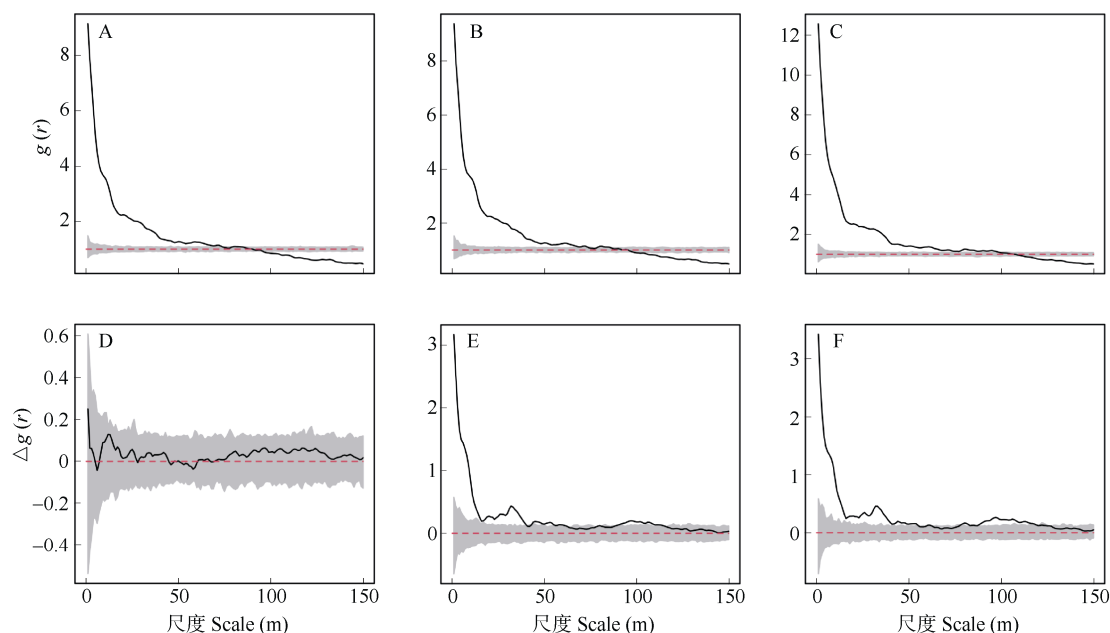


图6 蚬木种群小树在不同年份的空间分布格局及其差异

Fig. 6 Spatial distribution and spatial distribution difference of saplings in different years

的空间分布格局相对变化较小, 只在尺度 $<15\text{ m}$ 聚集强度轻微增加(图 4: D); 从不同的时间段来看, 在 2016—2021 年间, 种群所有个体仅在 $0\sim10\text{ m}$ 和 $50\sim60\text{ m}$ 上的聚集强度显著增强, 在尺度 $<70\text{ m}$ 差异不显著(图 4: E)。而在 2011—2021 年间的空间分布格局在 $0\sim50\text{ m}$ 上存在显著差异, 说明尺度在 $0\sim50\text{ m}$ 上 2021 年的聚集强度显著高于 2011 年, 而在尺度 $20\sim30\text{ m}$ 差异不显著(图 4: F)。

在 2011—2016 年蚬木种群成年树仅在尺度 $0\sim15\text{ m}$ 的聚集强度显著增加, 其余尺度下则变化不大(图 5: D)。从不同的时间段看, 成年树的空间格局变化会呈现不同的特征, 在 2016—2021 年间, 在尺度 $0\sim15\text{ m}$ 的聚集强度则显著降低(图 5: E), 但在 2011—2021 年间的空间分布格局在所有尺度上均差异不显著(图 5: F)。

在 2011—2016 年蚬木种群小树在所有尺度的聚集强度均变化不显著(图 6: D)。在不同的时间段, 小树的空间格局变化也会呈现不同的特征, 在 2016—2021 年期间, 在尺度 $<50\text{ m}$ 的聚集强度则显著增加, 而其余尺度则变化不大(图 6: E), 但在 2011—2021 年间的空间分布格局除在尺度 $<50\text{ m}$ 的聚集强度显著增加, 在尺度 100 m 时出现聚集强度短暂增加外, 其余尺度变化不大(图 6: F)。

2.3 种群偏好的生境特征

零膨胀泊松回归模型分为 2 部分, 第 1 部分二

项式逻辑回归解释的是环境因子如何影响蚬木的分布范围(0 到 1 的过程), 第 2 部分泊松对数回归则解释的是蚬木的多度分布(1 到 N 的过程)。从表 1 可见, 蚬木所有个体零膨胀泊松回归模型的二项式逻辑回归结果中, 含水率、全磷和全钾对蚬木分布范围有显著影响, 生物因子和其他地形及土壤因子对蚬木的局域分布范围影响不显著。泊松对数回归的结果表明, 地形因子中的海拔和凹凸度、土壤因子中的全磷、钙含量和 pH 、生物因子中的树种丰富度和香农指数均对蚬木的多度有显著影响。

蚬木种群成年树蚬零膨胀泊松回归模型拟合结果如表 2 所示, 二项式逻辑回归结果中, 土壤因子中含水率、容重、全磷和全钾对蚬木成年树分布范围有显著影响, 地形因子和生物因子则均无显著影响; 泊松对数回归的结果表明, 生物因子中丰富度和香农指数、地形因子中的凹凸度、土壤因子中的全磷、钙含量及 pH 对蚬木成年树的多度分布均有显著影响。

在蚬木种群小树蚬零膨胀泊松回归模型拟合结果(表 3)中, 二项式逻辑回归结果表明土壤因子中全磷、全钾和镁、生物因子中的树种丰富度对蚬木小树分布范围有显著影响; 泊松对数回归的结果表明地形因子中的海拔、土壤因子中的含水率、全磷、钙含量和 pH 、生物因子中的树种丰富度和香农指数对蚬木小树的多度分布有显著影响。

表 1 生物和非生物因子影响蚬木所有个体分布的最优零膨胀泊松回归模型

Table 1 Zero-inflated Poisson regression model for effects of environmental factors on distribution of *Excentrodendron tonkinense*

回归组分 Regression component	变量 Variable	系数 Coefficient	P
二项式逻辑回归 Binomial logistic regression	截距 Intercept	0.606	0.889
	含水率 Water content	0.058	0.031
	全磷 TP	2.159	<0.001
	全钾 TK	-0.729	<0.001
泊松对数回归 Poisson logarithmic regression	截距 Intercept	3.574	<0.001
	丰富度 Richness	-0.017	0.002
	香农指数 Shannon index	-0.333	<0.001
	海拔 Elevation	-0.004	0.004
	凹凸度 Convex	0.071	<0.001
	全磷 TP	-1.727	<0.001
	钙 CAC	-0.060	<0.001
	pH	0.497	<0.001

表 2 环境因子影响蚬木成年树分布的零膨胀泊松回归模型

Table 2 Zero-inflated Poisson regression model for effects of environmental factors on adult distribution of *Excentrodendron tonkinense*

回归组分 Regression component	变量 Variable	系数 Coefficient	P
二项式逻辑回归 Binomial logistic regression	截距 Intercept	1.401	0.830
	含水率 Water content	0.112	0.001
	容重 Bulk	3.257	0.045
	全磷 TP	2.046	0.005
	全钾 TK	-0.660	0.003
泊松对数回归 Poisson logarithmic regression	截距 Intercept	3.320	0.032
	香农指数 Shannon index	-1.138	<0.001
	凹凸度 Convex	-0.119	<0.001
	全磷 TP	-1.126	<0.001
	钙 CAC	-0.111	<0.001
	pH	0.756	<0.001

表 3 生物和非生物因子影响蚬木小树分布的零膨胀泊松回归模型

Table 3 Zero-inflated Poisson regression model for effects of environmental factors on sapling distribution of *Excentrodendron tonkinense*

回归组分 Regression component	变量 Variable	系数 Coefficient	P
二项式逻辑回归 Binomial logistic regression	截距 Intercept	1.528	0.754
	丰富度 richness	-0.067	0.023
	全磷 TP	2.453	<0.001
	全钾 TK	-0.852	<0.001
	镁 MAG	0.318	0.011
泊松对数回归 Poisson logarithmic regression	截距 Intercept	2.972	0.008
	丰富度 Richness	-0.029	<0.001
	香农指数 Shannon index	0.605	<0.001
	海拔 Elevation	-0.004	0.027
	含水率 Water content	-0.052	<0.001
	全磷 TP	-1.511	<0.001
	钙 CAC	-0.087	<0.001
	pH	0.613	<0.001

3 讨论和结论

本研究通过大型森林样地调查和较长时间监

测，探讨了蚬木种群数量和空间分布变化，结合生物和非生物环境因子，深入分析了蚬木种群局域空间分布变化的环境影响机制，从而为该种群的保护

和恢复提供科学依据。

3.1 蚬木种群结构时间动态

濒危植物的种群结构特征及其与种群数量动态的关系一直是保护生物学研究的重要内容^[12]。种群的年龄结构可以作为判断种群是否衰退的依据。一般认为,具有间歇型和倒“J”型的种群更新良好^[12,35]。我们10 a的监测表明,在2011—2021年间蚬木的种群结构始终呈现出倒“J”型,即种群中幼龄和中年个体占据主导,老龄个体相对较少。以往的研究均认为倒“J”型的结构特征表明种群具有较好的更新能力和增长潜力^[2,12,35],然而本研究表明,蚬木种群结构与数量动态并不存在严格的对应关系。虽然为倒“J”型的增长型结构,但蚬木种群在10 a间数量总体呈现减少的趋势,表明仅根据种群的结构特征判断种群的数量动态并不完全可靠。这对于濒危植物的保护工作具有重要的启示意义,在实际保护中,即使对植物种群的栖息生境提供了良好保护,也要对种群的数量变化进行长期监测,以了解种群结构和数量动态及其内部和外部的驱动因素,从而制定科学合理的保护对策实现更有效的保护。

此外,长期保护仍需关注气候变化等更大尺度的影响因素。在喀斯特地区,全球变化导致的喀斯特地质性干旱可能会对其中的濒危保护植物产生重要影响^[5]。本研究结果表明,作为易受外部环境影响的蚬木小树数量与土壤含水量呈极显著负相关,且与海拔也呈显著负相关,表明蚬木幼龄阶段对含水量有较高的要求,既不能适应海拔较高的干旱条件,也不能适应洼地含水量较高的条件。而从种群所有个体来看,土壤含水量与成年树的分布范围呈显著正相关。因此综合而言,未来长期干旱可能会影响到蚬木成年树的分布,进而影响到林冠的分布,并最终影响位于林冠下层对水分条件要求较高的蚬木幼龄个体。在实际保护策略中,可在蚬木分布的关键区域实施土壤水分管理措施,如在海拔较高的位置建立简易集水设施,在长期干旱时期对易旱的高海拔区域进行适当补水,而在低海拔水分条件过高的区域可适当打开林窗,创造适宜的土壤水分条件和林下微环境,以利于幼苗幼树生长。此外,还应开展蚬木的人工繁育研究,通过人工育苗和移栽技术,扩大其种群数量,并选择在适宜生境中进行种植,以增加其分布范围和遗传多样性^[5]。

3.2 蚬木种群空间格局时间动态

本研究表明,蚬木空间上呈现斑块分布。空间

点格局分析表明,种群在10 a间0~50 m时均为聚集分布格局,且种群所有个体、成年树和小树在所有年份的0~50 m均表现为聚集分布格局。之前基于小样地的研究表明,蚬木种群在0~30 m也呈现聚集分布^[31],本研究结果明确了蚬木种群在0~50 m时呈聚集分布,揭示了在75~150 m会呈随机分布或均匀分布。这与郭屹立等^[31]认为种群在较小尺度上的聚集分布可能取决于种内或种间竞争、种子扩散限制等因素的结果一致。在自然界中,植物种群的聚集分布是一种常见状态^[36],这是因为在自然界中普遍存在的生境异质性、植物种子扩散限制、个体之间的竞争或互惠共生的关系等都会导致聚集分布的出现^[37]。姚蓓等^[38]的研究表明植物的扩散限制可以使热带森林中的树种在空间上形成隔离,而种内形成聚集分布,且种内空间聚集的范围及程度与种子传播方式紧密相关。种群空间分布格局对于尺度的依赖性很大,在较小尺度上,植物个体能够通过根系或树冠直接作用,且与种子萌发和传播等生物特性关系密切,随着尺度的增大,则由地形地貌、光照、水分等自然条件决定^[39]。动物搬运传播种子的物种通常比风媒传播或重力传播的物种聚集程度更低,因为动物搬运传播的物种扩散距离通常更远^[38]。蚬木种子较小且有薄翅,属于风媒传播类型,且野外监测未发现其存在萌蘖等无性繁殖方式,因此其聚集格局可能与其种子传播方式密切相关。此外,喀斯特陡峭而多变的峰丛地貌导致土壤、光照、水分等资源分布不均,从而影响着植物的空间格局^[20]。蚬木种群个体在小尺度上形成的“斑块”状分布,从整个大样地看,这些斑块镶嵌分布于整个群落中。因此生境异质性可能也是蚬木聚集分布格局形成的原因之一。

从时间尺度的变化来看,蚬木种群空间分布格局的聚集强度在研究时段呈现较显著的动态特征。具体来看,种群在0~10 m时的聚集强度均显著增加,成年个体的空间格局总体变化较小,而小树个体的聚集强度呈显著增加趋势。这种现象在藏东南急尖长苞冷杉种群中也被观察到^[13],其原因可能与植物大开花导致2016—2021年间种群结实出现大年并出现大量小树有关^[40]。

有研究认为聚集分布有利于种群抵抗不良环境^[41],因为聚集分布可以通过种群内个体的相互庇护(如降低植食动物和昆虫的取食压力)和资源共享来提高生存能力^[42]。然而,聚集分布虽然增

强了种群抵抗不良环境的能力,但可能不利于种群的扩散^[43]。本研究结果表明蚬木种群无论大树还是小树在 0~50 m 时均呈较强的聚集格局,而且聚集强度随时间变化而增强,这可能是由于种群适应性或气候变化引起,因为气候变化导致的温度变化和降水变化等都会使植物适生区变小^[44],因此可能会影响种群在更大空间尺度的扩散能力。这为蚬木具体的保护和恢复策略提供科学基础,即在蚬木的具体保护和恢复实践中,可以适当密植,同时通过人工繁育定植措施,扩大种群的分布范围,从而促进种群复壮和扩散。

3.3 蚬木空间分布的影响因子及其偏好的生境条件

生境异质性是影响物种分布的主要因素之一^[45]。物种的生态位分化使得不同物种分布具有生境特异性,物种分布在其偏好的生境中而具有更高的适合度^[46],最终导致不同的物种在其不同的生境中具有自我生存优势^[22]。本研究发现,蚬木种群主要分布于喀斯特峰丛洼地的坡地生境,而在山坡顶部和洼地生境几乎无分布,表明蚬木的空间分布存在明显的生境特异性。

在局域尺度上,地形、土壤和生物因子是植物空间分布的主要影响因子^[47]。地形变化可以调节局域尺度光照、温度和水分等环境因子的再分配,形成多样化的微生境,从而影响了植物的空间分布^[20]。土壤因子,如土壤水分、养分含量(如氮、磷、钾、钙等)和 pH 值^[48],不仅直接影响植物的生长状况,还通过土壤微生物群落间接作用于植物群落结构。生物因子,特别是物种丰富度及种间关系,通过竞争、共生等机制进一步塑造了植物的空间分布^[49]。本研究表明,从整体上看,蚬木种群在空间上的有无分布主要与土壤水分、全磷和全钾有关;但蚬木的多度分布则受到地形(海拔和凹凸度)、土壤(全磷、钙、pH)和生物因子(物种丰富度)的综合影响。这表明在局域尺度上,蚬木种群的空间分布范围(即有无)主要受到土壤因子含水率、全磷、钙含量和 pH 的控制,但在不同生境中种群数量的多少则受到地形、土壤和生物因子的综合控制。从种群不同的发育阶段来看,蚬木成年树个体较多的生境具有物种多样性较低、凹凸度较小、土壤全磷和钙含量较小、pH 值较高等特征。而蚬木小树个体数较多的生境则与大树不完全相同,小树更偏向于物种多样性较高、海拔较高而土壤含水率较低的生境。

综上,本研究表明在自然状态下,蚬木种群偏好喀斯特峰丛洼地中凹凸度较大的坡地生境,在土壤全磷和钙含量相对较低的坡地生境中蚬木个体、成树和小树的数量较多,且偏好于物种相对简单的群落环境,但蚬木成年树和小树偏好的生境并不完全相同。因此,在具体实践中,蚬木种群的野外恢复需要综合考虑地形、土壤及生物因子的影响,可根据蚬木不同年龄阶段偏好的生境来选择和设计野外恢复的地段。

参考文献

- [1] ZACHOS F E, HABEL J C. Biodiversity Hotspots: Distribution and Protection of Conservation Priority Areas [M]. Heidelberg: Springer, 2011.
- [2] LI X K, JIANG Z C, HUANG Y Q, et al. Dynamics of dominant population and its influence on karstification in Southwest Guangxi, China [J]. Acta Geosci Sin, 2008, 29(2): 253–259. [李先琨, 蒋忠诚, 黄玉清, 等. 桂西南岩溶山地优势植物种群动态及其对岩溶作用的影响 [J]. 地球学报, 2008, 29(2): 253–259. doi: 10.3321/j.issn:1006-3021.2008.02.018.]
- [3] GAO H. A biological study of *Excentrodendron hsienmu* H. T. Chang and R. H. Miao and its significance in conservation ecology [D]. Chengdu: Sichuan University, 2006. [高辉. 蚬木 *Excentrodendron hsienmu* H. T. Chang & R. H. Miao 的生物学研究及其保护生态学意义 [D]. 成都: 四川大学, 2006.]
- [4] WEI Y L, WANG B, LI D X, et al. Prediction of potential suitable areas for endangered karst obligate plant *Excentrodendron tonkinense* in China [J]. Guihaia, 2023, 43(3): 429–441. [韦玉莲, 王斌, 李冬兴, 等. 濒危喀斯特专性植物蚬木在中国的潜在适生区预测 [J]. 广西植物, 2023, 43(3): 429–441. doi: 10.11931/guihaia.gxzw202204081.]
- [5] XIANG W S, WANG B, DING T, et al. Age structure and quantitative dynamics of *Excentrodendron hsienmu* population in a karst seasonal rain forest in South China [J]. Chin J Ecol, 2013, 32(4): 825–831. [向悟生, 王斌, 丁涛, 等. 喀斯特季节性雨林蚬木种群结构和数量动态 [J]. 生态学杂志, 2013, 32(4): 825–831. doi: 10.13292/j.1000-4890.2013.0185.]
- [6] LIANG G D, TIAN Y C, WU B, et al. Structural characteristics, spatial patterns and interspecific and intraspecific associations of mangroves in typical islands of Guangxi Beibu Gulf [J]. Acta Ecol Sin, 2022, 42(17): 7244–7255. [梁高都, 田义超, 吴彬, 等. 广西北部湾典型海岛红树林的结构特征、空间格局及种间种内关联性 [J]. 生态学报, 2022, 42(17): 7244–7255. doi: 10.5846/stxb202106071508.]
- [7] PAN Y F, ZHUO W H, JIANG Y, et al. Spatial distribution pattern and

- correlation analysis of *Cyclobalanopsis glauca* dominant population in karst hills of Guilin [J]. *Guihaia*, 2023, 43(3): 527–535. [盘远方, 卓文花, 姜勇, 等. 桂林岩溶石山青冈优势种群空间分布格局及关联分析 [J]. *广西植物*, 2023, 43(3): 527–535. doi: 10.11931/guihaia.gxzw.202112052.]
- [8] JIANG X Q, LIU Y H, ZHAO B Y. Structure characteristics and spatial distribution of *Abies fargesii* population in Shennongjia National Nature Reserve, China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2009, 29(5): 2211–2218. [蒋雪琴, 刘艳红, 赵本元. 湖北神农架地区巴山冷杉(*Abies fargesii*)种群结构特征与空间分布格局 [J]. *生态学报*, 2009, 29(5): 2211–2218. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2009.05.005.]
- [9] LIU M W, ZHAO C M, CHEN C L, et al. Spatial distribution patterns and intraspecific and interspecific spatial associations of *Quercus myrsinifolia* population in Shennongjia, China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2024, 35(4): 1033–1043. [刘明伟, 赵常明, 陈聪琳, 等. 神农架小叶青冈种群的空间分布格局及种内种间空间关联 [J]. *应用生态学报*, 2024, 35(4): 1033–1043. doi: 10.13287/j.1001-9332.202404.006.]
- [10] CHEN R. Spatial distribution patterns of *Tetracentron sinense* Oliv. natural populations and their influencing factors [D]. Nanchong: China West Normal University, 2023. [陈锐. 珍稀植物水青树自然种群的空间分布格局及其影响因素 [D]. 南充: 西华师范大学, 2023. doi: 10.27859/d.cnki.gxhsf.2023.000940.]
- [11] LI M M, LIU P C, KONG W M, et al. Population structure and dynamic characteristics of the endangered *Pseudotsuga forrestii* Craib. [J]. *Acta Ecol Sin*, 2022, 42(13): 5504–5515. [李敏敏, 刘鹏程, 孔维民, 等. 濒危植物澜沧黄杉种群结构及动态特征 [J]. *生态学报*, 2022, 42(13): 5504–5515. doi: 10.5846/stxb202001100087.]
- [12] LI X K, SU Z M, XIANG W S, et al. Study on the structure and spatial pattern of the endangered plant population of *Abies yuanbaoshanensis* [J]. *Acta Ecol Sin*, 2002, 22(12): 2246–2253. [李先琨, 苏宗明, 向悟生, 等. 濒危植物元宝山冷杉种群结构与分布格局 [J]. *生态学报*, 2002, 22(12): 2246–2253. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2002.12.031.]
- [13] GONG Y N, LIU Z F, SHUI K C, et al. Spatial distribution and habitat characteristic of *Pinus kwangtungensis* in the Guangdong Nanling 20 hm² forest dynamics plot [J]. *Guihaia*, 2022, 42(7): 1204–1212. [龚粤宁, 刘志发, 水坤春, 等. 广东南岭 20hm² 样地华南五针松空间分布与生境特征研究 [J]. *广西植物*, 2022, 42(7): 1204–1212. doi: 10.11931/guihaia.gxzw202108019.]
- [14] PLISCOFF P, LUEBERT F, HILGER H H, et al. Effects of alternative sets of climatic predictors on species distribution models and associated estimates of extinction risk: A test with plants in an arid environment [J]. *Ecol Modell*, 2014, 288: 166–177. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2014.06.003.
- [15] BEN-SAID M. Spatial point-pattern analysis as a powerful tool in identifying pattern-process relationships in plant ecology: An updated review [J]. *Ecol Process*, 2021, 10(1): 56. doi: 10.1186/s13717-021-00314-4.
- [16] CAISSY P, KLEMET-N'GUESSAN S, JACKIW R, et al. High conservation priority of range-edge plant populations not matched by habitat protection or research effort [J]. *Biol Conserv*, 2020, 249: 108732. doi: 10.1016/j.biocon.2020.108732.
- [17] CHUINE I. Why does phenology drive species distribution? [J]. *Philos Trans Roy Soc B: Biol Sci*, 2010, 365(1555): 3149–3160. doi: 10.1098/rstb.2010.0142.
- [18] ENGELBRECHT B M J, COMITA L S, CONDIT R, et al. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests [J]. *Nature*, 2007, 447(7140): 80–82. doi: 10.1038/nature05747.
- [19] WU Y F, XU J E, SHEN Y M, et al. Distribution characteristics of the endangered plant *Magnolia sinostellata* and its correlation analysis with habitat soil properties [J]. *For Resour Manage*, 2023(1): 62–70. [邬宇峰, 徐建恩, 申亚梅, 等. 濒危植物景宁木兰分布特征及其与生境土壤性质的关联分析 [J]. *林业资源管理*, 2023(1): 62–70. doi: 10.13466/j.cnki.lyzygl.2023.01.008.]
- [20] SHEN W H, OU Z Y, PANG S L, et al. Relationship between the spatial distributions of dominant arbor species and environmental factors of *Excentrodendron hsienmu* community in southwest Guangxi, China [J]. *Guihaia*, 2017, 37(6): 694–701. [申文辉, 欧芷阳, 庞世龙, 等. 桂西南蚬木群落优势树种分布与环境因子的关系 [J]. *广西植物*, 2017, 37(6): 694–701. doi: 10.11931/guihaia.gxzw201603002.]
- [21] OU Z Y, PANG S L, TAN Z Q, et al. Effects of forest structure on natural regeneration of *Excentrodendron hsienmu* population in southwest Guangxi, China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2017, 28(10): 3181–3188. [欧芷阳, 庞世龙, 谭长强, 等. 林分结构对桂西南蚬木种群天然更新的影响 [J]. *应用生态学报*, 2017, 28(10): 3181–3188. doi: 10.13287/j.1001-9332.201710.001.]
- [22] HUANG F Z, WANG B, DING T, et al. Numerical classification of associations in a northern tropical karst seasonal rain forest and the relationships of these associations with environmental factors [J]. *Biodiv Sci*, 2014, 22(2): 157–166. [黄甫昭, 王斌, 丁涛, 等. 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*, 2014, 22(2): 157–166. doi: 10.3724/SP.J.1003.2014.10155.]
- [23] WANG B, XIANG W S, DING T, et al. Spatial distribution of standing dead trees abundance and its impact factors in the karst seasonal rain forest, Nonggang, southern China [J]. *Chin Sci Bull*, 2014, 59(35): 3479–3490. [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. doi: 10.1360/N972014-00421.]

- [24] WANG B, HUANG Y S, LI X K, et al. Species composition and spatial distribution of a 15 ha northern tropical karst seasonal rain forest dynamics study plot in Nonggang, Guangxi, southern China [J]. Biodiv Sci, 2014, 22(2): 141–156. [王斌, 黄俞淞, 李先琨, 等. 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, 2014, 22(2): 141–156. doi: 10.3724/SP.J.1003.2014.13195.]
- [25] HARMS K E, CONDIT R, HUBBELL S P, et al. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot [J]. J Ecol, 2001, 89(6): 947–959. doi: 10.1111/j.1365-2745.2001.00615.x.
- [26] VALENCIA R, FOSTER R B, VILLA G, et al. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: Large forest plot in eastern Ecuador [J]. J Ecol, 2004, 92(2): 214–229. doi: 10.1111/J.0022-0477.2004.00876.X.
- [27] BAI K D, LV S H, NING S J, et al. Leaf nutrient concentrations associated with phylogeny, leaf habit and soil chemistry in tropical karst seasonal rainforest tree species [J]. Plant Soil, 2019, 434(1/2): 305–326. doi: 10.1007/s11104-018-3858-4.
- [28] SCRIMGEOUR C. Soil Sampling and Methods of Analysis. 2nd Edition, Boca Raton, FL, USA: CRC Press, 2008. doi: 10.1017/S0014479708006546.
- [29] WANG M, CHEN J S, DU F. Community characteristics and population structure of the narrowly distributed endemic species *Burretiodendron kydiifolium* [J]. For Res, 2018, 31(4): 1–8. [王萌, 陈建设, 杜凡. 狭域特有种元江蚬木群落特征及种群结构分析 [J]. 林业科学研究, 2018, 31(4): 1–8. doi: 10.13275/j.cnki.lykxyj.2018.04.001.]
- [30] ZHAO J H, YE Y Q, SUN X D, et al. Population dynamics and spatial distribution of the rare and endangered plant *Tsuga chinensis* var. *tschekingensis* in Wuyishan, Jiangxi Province [J]. Acta Ecol Sin, 2022, 42(10): 4032–4040. [赵家豪, 叶钰倩, 孙晓丹, 等. 江西武夷山珍稀濒危植物南方铁杉种群动态与空间分布 [J]. 生态学报, 2022, 42(10): 4032–4040. doi: 10.5846/stxb202011052827.]
- [31] GUO Y L, WANG B, XIANG W S, et al. Spatial distribution of tree species in a tropical karst seasonal rainforest in Nonggang, Guangxi, southern China [J]. Biodiv Sci, 2015, 23(2): 183–191. [郭屹立, 王斌, 向悟生, 等. 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, 2015, 23(2): 183–191. doi: 10.17520/biods.2014126.]
- [32] ZHU Y, MI X C, REN H B, et al. Density dependence is prevalent in a heterogeneous subtropical forest [J]. Oikos, 2010, 119(1): 109–119. doi: 10.1111/j.1600-0706.2009.17758.x.
- [33] JIA W W, XIE X T, JIANG S W, et al. Spatial distribution pattern of seedlings and saplings of three forest types by natural regeneration in Daxin'an Mountains Xinlin Forestry Bureau, China [J]. Chin J Appl Ecol, 2017, 28(9): 2813–2822. [贾炜玮, 解希涛, 姜生伟, 等. 大兴安岭新林林业局 3 种林分类型天然更新幼苗幼树的空间分布格局 [J]. 应用生态学报, 2017, 28(9): 2813–2822. doi: 10.13287/j.1001-9332.201709.014.]
- [34] SINGH D, SLIK J W F, JEON Y S, et al. Tropical forest conversion to rubber plantation affects soil micro- & mesofaunal community & diversity [J]. Sci Rep, 2019, 9(1): 5893. doi: 10.1038/s41598-019-42333-4.
- [35] DA L J, YANG Y C, SONG Y C. Population structure and regeneration types of dominant species in an evergreen broadleaved forest in Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province, eastern China [J]. Acta Phytocool Sin, 2004, 28(3): 376–384. [达良俊, 杨永川, 宋永昌. 浙江天童国家森林公园常绿阔叶林主要组成种的种群结构及更新类型 [J]. 植物生态学报, 2004, 28(3): 376–384. doi: 10.17521/cjpe.2004.0054.]
- [36] GREIG-SMITH P. Quantitative Plant Ecology [M]. 3rd ed. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1983.
- [37] QI K. Spatial pattern and interspecific associations of main species in a *Pinus tabulaeformis* forest in Heilihe [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2011. [奇凯. 黑里河天然油松林主要植物种空间格局和空间关联 [D]. 北京: 北京林业大学, 2011.]
- [38] YAO B, YU J P, LIU X J, et al. Effect of seed traits on spatial aggregation of trees in a subtropical evergreen broad-leaved forest [J]. Biodiv Sci, 2015, 23(2): 157–166. [姚蓓, 余建平, 刘晓娟, 等. 亚热带常绿阔叶林种子性状对木本植物聚集格局的影响 [J]. 生物多样性, 2015, 23(2): 157–166. doi: 10.17520/biods.2014007.]
- [39] WANG D L, LI W Z, CAO Z, et al. Spatial pattern of *Quercus wutai-shanica* in natural secondary forest of Huanglong Mountain [J]. Acta Ecol Sin, 2016, 36(9): 2677–2685. [王道亮, 李卫忠, 曹铸, 等. 黄龙山天然次生林辽东栎种群空间格局 [J]. 生态学报, 2016, 36(9): 2677–2685. doi: 10.5846/stxb201406141233.]
- [40] SUHAIMI A H, KOBAYASHI M J, SATAKE A, et al. An ecological transcriptome approach to capture the molecular and physiological mechanisms of mass flowering in *Shorea curtisii* [J]. PeerJ, 2023, 11: e16368. doi: 10.7717/peerj.16368.
- [41] HAN L, WANG H Z, PENG J, et al. Spatial distribution patterns and dynamics of major population in *Populus euphratica* forest in upper reaches of Tarim River [J]. Acta Bot Boreali-Occid Sin, 2007, 27(8): 1668–1673. [韩路, 王海珍, 彭杰, 等. 塔里木河上游天然胡杨林种群空间分布格局与动态研究 [J]. 西北植物学报, 2007, 27(8): 1668–1673. doi: 10.3321/j.issn:1000-4025.2007.08.027.]
- [42] HAN D Y, YANG Y X, YANG Y. Changes of plant species diversity, and interspecific correlation in a degraded swamp community along drainage gradients on the Zoig(e) Plateau of China [J]. Chin J Plant Ecol, 2012, 36(5): 411–419. [韩大勇, 杨永兴, 杨杨. 若尔盖高原退

- 化沼泽群落植物多样性及种间相关性沿排水梯度的变化 [J]. 植物生态学报, 2012, 36(5): 411–419. doi: 10.3724/SP.J.1258.2012.00411.]
- [43] CAI T R, GUO J, WANG Z Y, et al. Spatial pattern analysis of clonal growth of *Robinia pseudoacacia* in mountainous areas based on SSR molecular markers [J]. Sci Silv Sin, 2023, 59(6): 19–27. [蔡天润, 郭佳, 王紫怡, 等. 基于 SSR 分子标记的山地刺槐克隆生长空间格局分析 [J]. 林业科学, 2023, 59(6): 19–27. doi: 10.11707/j.1001-7488.LYKX20220483.]
- [44] ZHANG X J, CHEN C, GAO F F, et al. Spatial distribution of *Larix gmelinii* forests in northeast China and its response to climate change [J]. Chin J Ecol, 2022, 41(6): 1041–1049. [张喜娟, 陈琛, 郇飞飞, 等. 中国东北兴安落叶松林空间分布及其对气候变化的响应 [J]. 生态学杂志, 2022, 41(6): 1041–1049. doi: 10.13292/j.1000-4890.202205009.]
- [45] LI L, HUANG Z L, YE W H, et al. Spatial distributions of tree species in a subtropical forest of China [J]. Oikos, 2009, 118(4): 495–502. doi: 10.1111/j.1600-0706.2009.16753.x.
- [46] CODY M L. Niche theory and plant growth form [J]. Vegetatio, 1991, 97(1): 39–55. doi: 10.1007/BF00033900.
- [47] YU M, ZHOU Z Y, KANG F F, et al. Gradient analysis and environmental interpretation of understory herb-layer communities in Xiaoshengou of Lingkong Mountain, Shanxi, China [J]. Chin J Plant Ecol, 2013, 37(5): 373–383. [余敏, 周志勇, 康峰峰, 等. 山西灵空山小蛇沟林下草本层植物群落梯度分析及环境解释 [J]. 植物生态学报, 2013, 37(5): 373–383. doi: 10.3724/SP.J.1258.2013.00039.]
- [48] LI L, WEI S G, MA J M, et al. Relative effects of habitat heterogeneity and dispersal limitation on species diversity maintenance in south subtropical evergreen broad-leaved forest [J]. Sci Silv Sin, 2020, 56(10): 1–10. [李林, 魏识广, 马姜明, 等. 生境异质性和扩散限制对南亚热带常绿阔叶林群落物种多样性的相对作用 [J]. 林业科学, 2020, 56(10): 1–10. doi: 10.11707/j.1001-7488.20201001.]
- [49] LIU H F. The importance of terrain niche and dispersal process in the warm temperate forest community assembly [D]. Beijing: Minzu University of China, 2013. [刘海丰. 地形生态位和扩散过程对暖温带森林群落构建重要性研究 [D]. 北京: 中央民族大学, 2013.]