

DOI: 10.13332/j.cnki.jbfu.2014.06.013

通过种群互作阐释森林群落多样性格局

张春雨

(北京林业大学森林资源与生态系统过程北京市重点实验室)

摘要:生态位理论、中性理论和近中性理论等都倾向于从群落水平上解释群落构建。目前利用种群互作和种群动态理论解释群落生态学现象的理论基础仍旧十分薄弱。建立种群生态与群落生态联系,推动种群生态和群落生态学理论相互融合,必将大大促进群落构建理论的快速发展。本文简单回顾了生态位理论和中性理论等群落构建理论,重点梳理了建立在种群动态和种群互作基础上的群落构建研究进展。种群动态过程包括出生、死亡、迁入和迁出,在基本种群动态过程基础上,物种相对多度分布可用 Dirichlet 分布模型和中性模型进行描述。ISAR (individual species-area relationships) 模型建立在种-面积关系和 Ripley K 函数基础上,实现了从“植物个体”角度描述一个物种周围不同尺度上相邻物种的丰富度状况。非对称竞争在植物群落邻体关系中普遍存在,描述了资源在竞争植物之间进行的不平等分配。结合 ISAR 模型和非对称竞争现象,从种群互作角度阐述了“邻域多样性”格局构建的相关评价方法和理论。

关键词:生态位理论; 中性理论; 区域种库理论; 种群动态过程; 非对称竞争

中图分类号:S718.54 **文献标志码:**A **文章编号:**1000-1522(2014)06-0060-06

ZHANG Chun-yu. **Explaining diversity patterns of forest community through species interactions.** *Journal of Beijing Forestry University*(2014)**36**(6) 60-65 [Ch,65 ref.] The Key Laboratory for Forest Resources & Ecosystem Processes of Beijing of Beijing Forestry University, Beijing, 100102, P. R. China.

Niche theory, the neutral theory and nearly neutral theory tend to explain community assemblage mechanism at the community level. Theoretical foundations explaining the phenomenon of community ecology using species interactions and population dynamics theory are still very weak. Establishing relations between population ecology and community ecology and integrating the theories of population ecology and community ecology, will greatly promote the rapid development of the theories on community assemblage. This paper reviewed the development of community assemblage theories, including ecological niche theory and the neutral theory, and mainly sorted out research advances of community assemblage based on the population dynamics and species interactions. Population dynamics processes include birth, death, immigration and emigration. On the basis of basic population dynamics process, the species abundance distribution can be described by Dirichlet model and neutral theory model. With individual species-area relationship (ISAR) model and Ripley K function, describing species richness around target species at different scales from the perspective of individual plant becomes realized. Asymmetric competition is common in adjacent relations of plant communities, which presents the unequal allocations of resources among the competitive plants. Combining ISAR model and the phenomenon of asymmetric competition, the evaluation methods and theories regarding the assemblage of neighborhood diversity were discussed from the perspective of species interactions.

Key words ecological niche theory; neutral theory; regional species pool theory; population dynamics process; asymmetric competition

收稿日期: 2014-09-20 修回日期: 2014-10-08
基金项目: 北京高等学校青年英才计划资助项目(YETP0739)、教育部新世纪优秀人才支持计划项目(NCET-12-0781)、2014年度北京市科技创新基地培育与发展工程专项(Z141105004414013)。
作者简介: 张春雨,博士,副教授。主要研究方向:森林群落结构组建机制。Email:zcy_0520@163.com 地址:100083 北京市清华东路35号北京林业大学林学院。
本刊网址: http://journal.bjfu.edu.cn

群落构建规律和生物多样性形成机制一直是生态学的核心命题。目前大量综述性文献对生态位理论、中性理论和种库理论的发展作了系统阐述^[1-5]。生态学家们已经意识到生态位理论强调的确定性过程与中性理论关注的随机过程可以共同发挥作用,决定了群落的组装格局。但目前还缺少普适性的理论框架整合这两个生态学过程。Harper^[6]提出以植物生活史为纲的植物种群动态模型,标志着植物种群生态学的诞生。现代种群生态学主要研究种群时空动态、种群之间的相互作用过程以及种群调节机理;植物群落生态学则主要关注植物群落的结构、功能、形成、动态及其与所处环境的关系。种群生态学是群落生态学的基础,二者在概念、理论和研究手段上有着众多的交叉和联系;但建立种群生态与群落生态之间的关系,用种群生态理论解释群落生态学现象的理论基础还十分薄弱。推动种群生态和群落生态学理论相融合,必将大大促进群落构建理论的快速发展。本文简单回顾了生态位理论和中性理论等群落构建理论,重点梳理了建立在种群动态和种群互作基础上的群落组建研究进展。

1 经典群落构建理论

1.1 生态位理论

生态学家 Grinnell 最早提出生态位概念,认为生态位是“一个种或者一个亚种恰好能够占据的最后分布单位”,实际上属于空间生态位。在此基础上,相继出现了“营养生态位”和“ n 维超体积生态位”概念。1932 年 Gause^[7]在草履虫实验的基础上提出竞争排斥法则,强调具有相似资源需求,即占有相同生态位的物种无法共存。根据竞争排斥法则 2 个共存物种不可能完全相似,其相似性存在 1 个阈值,超过阈值以后剧烈竞争将导致一方被排除,物种无法共存,这个临界相似性被称为极限相似性^[8]。如果不同物种占据不同的生态位^[9],种间竞争就决定了物种的存活和发育过程^[10],因此极限相似性理论可用于解释植物群落构建机制。

20 世纪 80 年代以后,生态学家们陆续发现很多特殊生物群落无法用生态位理论加以解释。最著名的案例就是浮游生物悖论,在均质水体环境中大量相似的浮游物种能够稳定共存^[11]。热带雨林拥有极高的物种多样性,也无法用传统生态位理论加以解释^[12]。虽然生态位理论不断受到挑战和质疑,但直到现在生态位理论仍是解释群落构建的重要理论基础^[13-14]。

1.2 中性理论

利用传统生态位理论对一些群落模式进行预测

时遇到困难,生态学家们就开始寻找其他途径来解释群落组装格局。MacArthur 等^[15]忽略物种间差异,采用物种迁入、迁出速率和出生、死亡速率来解释岛屿物种多样性。Hubbell^[16]结合遗传学中性理论形成了群落中性理论基本假设:中性理论假设群落中各物种在生态功能上是等价的,所有物种具有相同的出生率、死亡率、迁移率和物种形成速率。中性理论建立在扩散限制和生活史权衡的基础上,否定了基于功能性状的物种生态位分化和种间作用对群落构建的影响^[17]。大量研究显示植物群落构建无法单独利用中性过程加以解释^[18-19]。资源竞争和物种入侵的随机过程共同决定了群落构建,将随机过程与生态位相结合形成了随机生态位理论^[20]。Stokes 等^[21]评估了生态位分化和中性随机过程在灌木群落构建过程中的相对作用。他们发现随机扩散过程首先支配了灌木群落构建,随后物种互作过程决定了群落结构发育。因此,整合生态位和中性理论可能是寻找群落构建普适性机制的发展方向。此外,Zhou 等^[22]发现随着群落大小增加,共存时间随种间竞争能力差异增大而呈大幅下降趋势,而扩散限制对竞争共存时间的影响相对较小。他们提出的近中性模型,进一步促进了基于随机过程的物种多样性维持理论的发展。

1.3 区域过程理论

局域群落是指生活在局域空间中竞争相似或相同有限资源的同一营养级的物种集合^[1]。岛屿生物地理学理论的诞生使人们逐渐意识到区域过程在局域群落构建中具有不容忽视的作用^[23]。景观生态学^[24]、中性理论^[25]、宏生态学^[26]以及集合群落理论^[27]的快速发展证实了大尺度格局和过程的存在。Ricklefs^[28]比较了局域群落和区域群落概念:局域群落从“垂直视角”描述了在一个随意划定的面积内物种的出现,“垂直视角”是指将出现于不同生境的物种累加(或者说堆砌)起来形成局域群落集合;区域群落则从“水平视角”来描述种群沿着生态学或地理学梯度的分布规律^[29-31]。该分布模式是在与资源、竞争者和消费者协同进化过程中形成的,综合反映了一个区域内生态环境的异质性状况、生物个体对物理环境和植被类型的适应、生物个体传播到一个与世隔绝的适宜生境的能力以及一个种群的生产能力。在区域群落尺度上,物种多样性最终取决于出生与死亡、物种灭绝与新物种分化的动态平衡。方精云等^[4]从区域种库出发对解释物种多样性维持的区域过程理论进行了系统的阐述。

2 以种群生态学理论为基础的群落构建

2.1 利用种群动态理论解释群落构建

生态学家们一直试图通过种群动态过程推导生态学群落的组装规律,但这个目标很长时间都未能实现。Engen 等^[32]率先开展了这方面的研究,利用种群动态过程解释群落的物种多度分布格局。采用 Gamma 模型拟合物种的多度分布格局;分别利用泊松过程和逻辑斯谛增长方程模拟新物种分化和密度制约效应;通过特定种群增长速率下获得的恒定环境变异来模拟环境波动。当物种平均增长率为正值时,物种形成和灭绝速率达到稳定状态,此时物种相对多度分布的稳态模型为 Dirichlet 分布。

种群动态基本过程包括出生、死亡、迁入和迁出。He^[33]在基本种群动态过程的基础上推导出一个描述相对多度分布的对称中性模型,证实了相对物种多度格局可以通过基本种群动态过程加以推导。这个建立在种群动态基础上的中性模型完美地拟合了热带森林、北美种禽、英国洛桑蚜虫、美国河口鱼类的相对物种多度格局。该模型将群落格局与控制种群动态的4个基本过程联结在一起,有助于在中性理论和生态位理论之间架起一座桥梁。但他同时指出中性领域和生态位世界中群落观察格局和内在驱动机制并不是一一对应的关系,从观察格局推导出的内在驱动机制的可靠性仍需要进一步加以验证。

2.2 利用种间互作解释群落构建

经典生物多样性测度方法可在植物群落水平上度量物种的丰富度和均匀度。例如传统种-面积关系(SAR)描述了植物群落中物种丰富度随着样地面积的变化规律,是为数不多的、被广泛接受的“植物群落生态学的定律之一”^[34]。但这些传统方法很难从单株植物角度捕获到多样性的空间变异^[35-36]。大量控制植物群落构建的生态学过程主要发生在反映植物邻体关系的局域尺度上^[37],因此从植物种水平检验生物多样性的形成与维持机制具有重要意义^[38-39]。植物间相互作用和繁殖体散布机制等都会影响群落多样性的形成过程^[36],但群落水平研究很大程度上掩盖了这些机制所起的作用。

Rayburn 等^[40]在种-面积关系和 Ripley K 函数基础上提出 ISAR (Individual species-area relationships) 模型,综合考虑植物空间格局和邻体尺度上物种数量和分布,描述了一个目标种周围不同尺度上物种的丰富度状况,可称之为“邻域多样性”。ISAR 模型框架从“植物个体”角度评价了多样性空间格局,并将其与潜在作用机制相联系^[36],

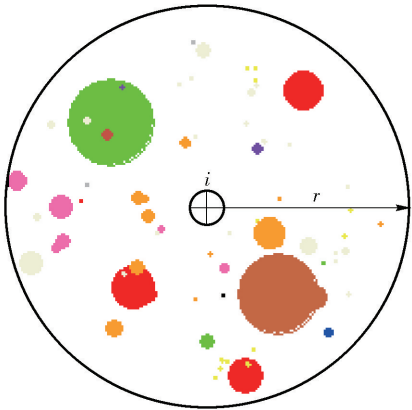
使得研究植物种与群落维持之间的关系成为可能。ISAR 形状由3个基本机制决定^[40]:1)植物-植物相互作用。目标种与其他种净相互作用为正值时,目标种将导致比预期更高的邻域多样性;相反地,净负相互作用则导致比预期更低的邻域多样性;当正负相互作用平衡时,邻域多样性符合预期状态^[36]。由于 ISAR 未将所有成对相互作用完全分离开,因此即使一些成对相互作用很强,目标种仍会表现为中性作用;2)植物-环境相互作用。当前植物格局可以很好地利用环境控制理论加以解释^[41-42]。植物具有明显的生境资源依赖性,低营养、高光照、高温以及干旱季节较低的土壤湿度成为幼苗建立和存活的限制因子^[43-46]。因此,当周围环境适合植物的生长、发育和繁殖,或由于环境恶劣不适于植物生存时,都会导致邻域多样性偏离中性状态;3)目标种的空间分布格局。受种子散布限制和环境异质性影响,温带、热带和亚热带森林中绝大多数树种趋于聚集性分布^[47-49]。目标种的空间分布会影响到 ISAR 函数,目标种的局部优势性越强,邻域多样性则越低。因此,观察到的促进效应可能并不是来源于潜在的种间正向作用,而是由目标种个体的聚集性分布导致的。

2.3 利用非对称竞争解释群落构建

非对称竞争在植物群落邻体关系中普遍存在,是指植物对空间、光照、水分和土壤营养等资源的竞争过程中,资源在竞争植物之间进行不平等的分配。在对光照资源竞争过程中,大植株通过遮荫作用对小植株保持竞争优势,反之小植株则很难对大植株形成竞争优势。Hara^[50]认为邻体竞争虽然不是严格意义上的单向竞争,小植株也会在一定程度上影响大植株;但这种竞争绝对是非对称性的,大植株具有明显的竞争优势^[51]。非对称竞争通常考虑单向竞争,即一个种相对于其他种占据绝对优势^[52-53]。以往研究通常关注不同物种在资源获取能力上的差异,却忽视了个体水平上的非对称竞争^[54-55]。非对称性竞争中少数个体占据了绝大部分资源,作用机制主要包括个体大小优势和高度优势^[56]。Zhang 等^[57]在 ISAR 模型中增加“非对称竞争”构建了 mISAR 模型,用以计算目标种周围不大于目标个体的邻体的物种丰富度。

在邻体关系中,目标个体要想决定“邻域多样性”状况,植株必须足够大能够影响相邻个体的生长和存活。该假设可概括为大小关系: $D_i \geq kD_j$ (其中: D_i 为目标个体胸径, k 为相对大小参数, D_j 为相邻个体胸径)。当 $k > 1$ 时,目标个体相对于邻体具有明显的大小优势。因此,理论上 k 值的取值范围

应为 $0 \leq k \leq 1$ 。ISAR 和 mISAR 分别是 $k = 0$ 和 $k = 1$ 的特例：ISAR 中 $k = 0$ ，则 $D_i \geq 0$ ；mISAR 中 $k = 1$ ，则 $D_i \geq D_j$ 。为了阐释 mISAR 框架下 k 值对邻体多样性影响，在以目标个体 i 为圆心、 r 为半径的圆形区域内模拟了 12 个种共计 85 个邻体的数据（图 1），模拟邻体的胸径大小结构如图 2 所示。



圆大小表示邻体植株的相对胸径值，颜色表示不同的物种。
图 1 邻体关系模拟示意图
Fig. 1 Schematic diagram of simulated neighboring relationships

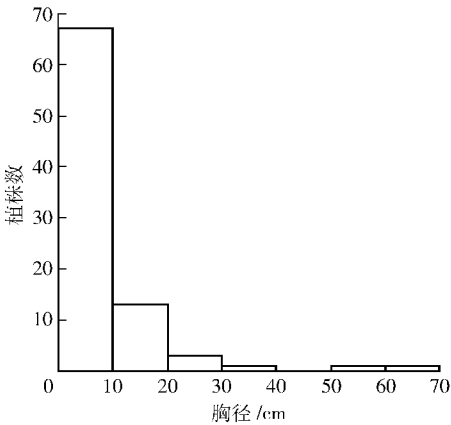


图 2 模拟邻体的胸径大小分布
Fig. 2 Size structure of DBH of simulated neighbors

当 $D_i = 20$ cm 和 $D_i = 40$ cm 时， k 值几乎对邻域多样性没有影响；当 $D_i = 5$ cm 时，邻域多样性随着 k 值增大而减小（图 3）。当目标个体越大时，剔除掉的大于目标个体的邻体也就越少。因此，邻域多样性受目标个体大小和 k 取值的共同影响。由于确定 k 值较困难，为使问题简单化 mISAR 采取了相对保守的 k 值。

3 大样地监测实验平台

1980 年，Hubble 在巴拿马建立了世界首个 50 hm^2 森林动态监测样地。目前，大型森林动态样地已经成为检验生态学理论的重要平台。在林业公益性行业科研专项“典型森林生态系统样带监测与经

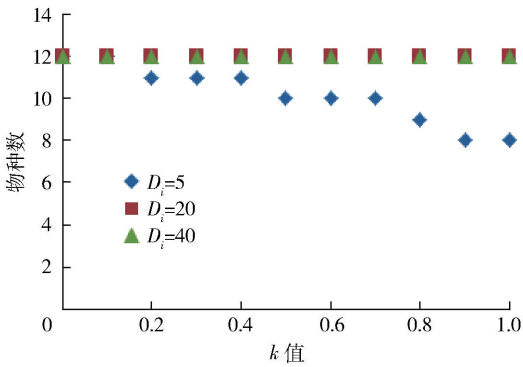


图 3 不同 k 值下邻域物种丰富度比较
Fig. 3 Comparison of species richness in neighborhoods under different k values

营技术研究”的支持下，北京林业大学牵头构建了东北阔叶红松林监测样带（黑龙江凉水样地、吉林蛟河样地、吉林长白山样地）、中部油松林监测样带（内蒙古克旗样地、内蒙古黑里河样地、内蒙古乌拉山样地、北京松山样地、山西太岳山样地）、西部云冷杉林监测样带（新疆西天山样地、甘肃祁连山样地、四川九寨沟样地、云南老君山样地、云南玉龙雪山样地），共计 26 块固定监测样地，分布于全国 10 个省（直辖市、自治区），合计面积 280 hm^2 。样地中全部 1 cm 以上木本植物都实现了空间定位监测。基于上述森林监测样带数据，系统阐述了典型森林的种子传播和幼苗建立，种群生长、发育和繁殖过程，森林群落结构和多样性构建机制等。针对东北天然次生林生态系统经营粗放、森林生产力低和生物多样性丧失加剧的客观现实，结合吉林蛟河大样地开展森林采伐定位监测研究。在中龄林、近熟林和成熟林样地中开展采伐实验，将样地一半面积根据“生态采伐原则”进行采伐处理，对应的另一半作为对照面积（图 4）。从森林经营角度出发，拟合不同树种的树高-直径关系方程，发现增加林分密度和林木位于垂直层的相对位置信息将显著提高模型预测精度^[58]。通过采伐事件精准定位分析，探讨了人类森林经营活动对森林结构的影响^[59]。

本专栏组织了 6 篇文章利用吉林长白山、蛟河大样地数据，采用 ISAR 理论框架分别从种群和群落水平检验了温带森林群落“邻域多样性”格局组建过程中，生态位理论强调的确定性过程与中性理论关注的随机过程的相对重要性。吉林蛟河采用 3 个次生针阔混交林样地：1 个面积 520 m × 420 m 的中龄林样地^[60]，2 个 660 m × 320 m 的近熟林样地（图 4）。近熟林对照样地和经营样地的林分环境和林分结构基本一致，此时获得的邻域多样性构建机制是否完全一致？由于不涉及森林采伐问题，计算

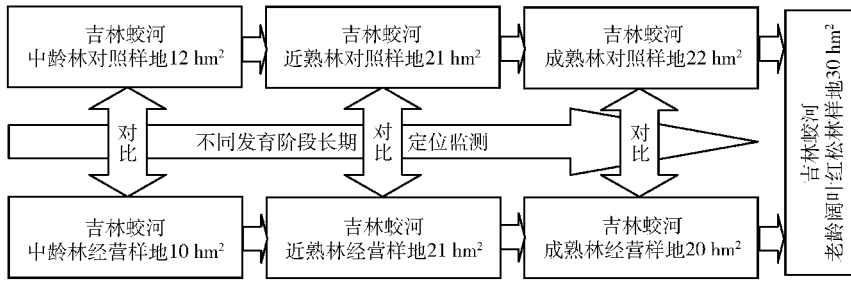


图4 吉林蛟河样地的设置框架

Fig. 4 Framework of research plots in Jiaohe of Jilin Province

使用近熟林经营样地采伐前的植被清查数据。比较2个近熟林样地的研究结果^[61-62],可知种群水平上同一树种对局域群落多样性的维持作用可能不尽相同,但在群落水平上的累积效果却是惊人地一致。吉林长白山则采用了5个不同林型的260 m×200 m监测样地数据^[63-65],这种设计有助于读者对不同林型、不同海拔林分进行相互比较。研究结果对于森林经营实践中,通过林分结构调整来调控生物多样性具有重要指导意义。

参 考 文 献

- [1] 周淑荣,张大勇. 群落生态学的中性理论[J]. 植物生态学报, 2006,30(5):868-877.
- [2] 张立敏,陈斌,李正跃. 应用中性理论分析局域群落中的物种多样性及稳定性[J]. 生态学报,2010,30(6):1556-1563.
- [3] 牛克昌,刘泽宁,沈泽昊,等. 群落构建的中性理论和生态位理论[J]. 生物多样性,2009,17(6):579-593.
- [4] 方精云,王襄平,唐志尧. 局域和区域过程共同控制着群落的物种多样性: 种库假说[J]. 生物多样性,2009,17(6):605-612.
- [5] 朱璧如,张大勇. 基于过程的群落生态学理论框架[J]. 生物多样性,2011,19(4):389-399.
- [6] HARPER J L. Population biology of plants [M]. London: Academic Press,1977.
- [7] GAUSE G F. Experimental studies on the struggle for existence [J]. Journal of Experimental Biology,1932,9:389-402.
- [8] MACARTHUR R H, WILSON E O. The theory of island biogeography [M]. Princeton:Princeton University Press,1967.
- [9] MACARTHUR R H. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous eastern coniferous forests [J]. Ecology, 1958, 39: 599-619.
- [10] CONNELL J H. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus Stellatus* [J]. Ecology, 1961, 42(4):710-723.
- [11] HUTCHINSON G E. The paradox of the plankton [M]. The American Naturalist, 1961, 95:137-145.
- [12] HUBBELL S P, FOSTER R B. Biology, chance, and history and the structure of tropical rain forest tree communities [M]// DIAMOND J, CASE T J. Community ecology. New York: Harper,1986:314-329.
- [13] SPATHARIS S, MOUILLOT D, CHI T D, et al. A niche-based modeling approach to phytoplankton community assembly rules [J]. Oecologia, 2009, 159: 171-180.
- [14] WARFE D M, PETTIT N E, MAGIEROWSKI R H, et al. Hydrological connectivity structures concordant plant and animal assemblages according to niche rather than dispersal processes [J]. Freshwater Biology, 2013, 58: 292-305.
- [15] MACARTHUR R, LEVINS R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species [J]. The American Naturalist, 1967, 101:377-385.
- [16] HUBBELL S P. The unified neutral theory of biogeography and biodiversity [M]. Princeton: Princeton University Press, 2001.
- [17] HUBBELL S P. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence [J]. Functional Ecology, 2005, 19: 166-172.
- [18] THOMPSON R, TOWNSEND C. A true with neutral theory: local deterministic factors, species traits and dispersal limitation together determine patterns of diversity in stream invertebrates [J]. Journal of Animal Ecology, 2006, 75:476-484.
- [19] GRAVE D, CANHAM C D, BEAUDET M, et al. Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis [J]. Ecology Letters, 2006, 9(4):399-409.
- [20] TILMAN D. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2004, 101: 10854-10861.
- [21] STOKES C J, ARCHER S R. Niche differentiation and neutral theory: an integrated perspective on shrub assemblages in a parkland savanna [J]. Ecology, 2010, 91(4): 1152-1162.
- [22] ZHOU S R, ZHANG D Y. A nearly neutral model of biodiversity [J]. Ecology, 2008, 89: 248-258.
- [23] MACARTHUR R H, WILSON E O. An equilibrium theory of insular zoogeography [J]. Evolution, 1963, 17:373-387.
- [24] TURNER G, GARDNER R H, O' NEILL V. Landscape ecology in theory and practice: pattern and process [M]. New York: Springer, 2001.
- [25] HUBBELL S P. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest [J]. Science, 1979,203: 1299.
- [26] BLACKBURN T M, GASTON K J. Linking patterns in macroecology [J]. Journal of Animal Ecology, 2001, 70: 338-352.
- [27] HOLYOAK M, LEIBOLD M A, HOLT R D. Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities [M]. Chicago: University of Chicago Press, 2005.
- [28] RICKLEFS R E. Disintegration of the ecological community [J]. The American Naturalist, 2008, 172, 6: 741-750.

[29] PULLIAMHR. On the relationship between niche and distribution [J]. Ecology Letters, 2000, 3:349-361.

[30] PYKE C R, CONDIT R, AGUILAR S, et al. Floristic composition across a climatic gradient in a Neotropical lowland forest [J]. Journal of Vegetation Science, 2001, 12:553-566.

[31] BUTT N, MALHI Y, PHILLIPS O, et al. Floristic and functional affiliations of woody plants with climate in western Amazonia[J]. Journal of Biogeography, 2008, 35:939-950.

[32] ENGEN S, LANDE R. Population dynamics models generating the lognormal species abundance distribution [J]. Mathematical Biosciences, 1996, 132: 169-183.

[33] HE F. Deriving a neutral model of species abundance from fundamental mechanisms of population dynamics [J]. Functional Ecology, 2005, 19: 187-193.

[34] WORTHEN W B. Community composition and nested-subset analyses: basic descriptors for community ecology [J]. Oikos, 1996,76(3): 417-426.

[35] SHIMATANI K, KUBOTA Y. Quantitative assessment of multispecies spatial pattern with high species diversity [J]. Ecological Research,2004, 19: 149-163.

[36] WIEGAND T, GUNATILLEKE C V, GUNATILLEKE I A, et al. How individual species structure diversity in tropical forests[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2007, 104: 19029-19033.

[37] ILLIANJ B, MØLLER J, WAAGEPETERSEN R P, et al. Hierarchical spatial point process analysis for a plant community with high biodiversity [J]. Environment Ecology Statistic, 2009, 16: 389-405.

[38] TURKINGTON R, HARPER J L. The growth, distribution and neighbour relationships of *Trifoliumrepens* in a permanent pasture. I. Ordination, pattern and contact[J]. Journal of Ecology, 1979, 67: 201-218.

[39] MAHDI A, LAW R. On the spatial organization of plant species in a limestone grassland community[J]. Journal of Ecology, 1987, 75:459-476.

[40] RAYBURN A P, WIEGAND T. Individual species-area relationships and spatial patterns of species diversity in a Great Basin, semi-arid shrubland [J]. Ecography, 2012, 35: 341-347.

[41] WHITTAKER R H. Vegetation of the great smoky mountains[J]. Ecological Monographs, 1956, 26: 1-79.

[42] BRAY J R, CURTIS J T. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin [J]. Ecological Monographs, 1957, 27: 325-349.

[43] UHL C, BUSCHBACHER R, SERRAO A S. Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession[J]. Journal of Ecology, 1988, 76: 663-681.

[44] NEPSTAD D C. Forest regrowth in abandoned pastures of eastern Amazonia: limitations to tree seedling survival and growth. Dissertation[M]. New Haven: Yale University Press, 1989.

[45] GERHARDT K. Tree seedling development in tropical dry abandoned pasture and secondary forest in Costa Rica[J]. Journal of Vegetation Science, 1993,4: 95-102.

[46] HOOPER E, CONDIT R, LEGENDRE P. Responses of 20 native tree species to reforestation strategies for abandoned farmland in panama[J]. Ecological Applications, 2002, 12(6):1626-1641.

[47] SEIDLER T G, PLOTKIN J B. Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees[J]. PLoS Biology, 2006, 4(11): e344. doi: 10.1371/journal.pbio.0040344.

[48] 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]. Journal of Ecology,2004, 92: 214-229.

[49] RÉJOU-MÉCHAIN M, FLORES O, BOURLAND N, et al. Spatial aggregation of tropical trees at multiple spatial scales[J]. Journal of Ecology, 2011, 99: 1373-1381.

[50] HARA T. Dynamics of size structure in plant populations [J]. Trends in Ecology and Evolution, 1988, 3:129-133.

[51] WEINER J. Size hierarchies in experimental populations of annual plants[J]. Ecology, 1985,66:743-752.

[52] CRAWLEY M J, MAY R M. Population dynamics and plant community structure: competition between annuals and perennials [J]. Journal of Theoretical Biology, 1987, 125:475-489.

[53] REES M, LONG M J. Germination biology and the ecology of annual plants[J]. American Naturalist, 1992, 139: 484-508.

[54] REYNOLDS H L, PACALA S W. An analytical treatment of root-to-shoot ratio and plant competition for soil nutrient and light[J]. American Naturalist, 1993, 141:51-70.

[55] REES M, BERGELSON J. Asymmetric light competition and founder control in plant communities [J]. Journal of Theoretical Biology,1997, 184:353-358.

[56] FRECKLETON R P, WATKINSON A R. Asymmetric competition between plant species[J]. Functional Ecology, 2001, 15: 615-623.

[57] ZHANG C Y, JIN W B, GAO L S, et al. Scale dependent structuring of spatial diversity in two temperate forest communities [J]. Forest Ecology and Management, 2014, 316: 110-116.

[58] TEMESGEN H, ZHANG C Y, ZHAO X H. Modelling tree height-diameter relationships in multi-species and multi-layered forests: a large observational study from Northeast China[J]. Forest Ecology and Management, 2014, 316: 78-89.

[59] ZHANG C Y, ZHAO X H, GADOW K V. Analyzing selective harvest events in three large forest observational studies in North Eastern China [J]. Forest Ecology and Management, 2014, 316: 100-109.

[60] 魏彦波,程艳霞,李金功,等. 植物多样性促进种支配局域空间多样性结构[J]. 北京林业大学学报,2014,36(6): 66-72.

[61] 范春雨,元正龙,赵秀海. 吉林蛟河近熟林树种多样性格局尺度依赖性分析[J]. 北京林业大学学报,2014,36(6):73-79.

[62] 徐卫,程明杰,林天喜,等. 吉林蛟河近熟林树种多样性格局组建机制研究[J]. 北京林业大学学报,2014,36(6): 80-85.

[63] 要伊桐,元正龙,魏彦波,等. 长白山次生杨桦林树种多样性格局多尺度分析[J]. 北京林业大学学报,2014,36(6): 86-92.

[64] 马志远,石玲,吴相菊,等. 长白山次生针阔混交林乔木多样性维持机制研究[J]. 北京林业大学学报,2014,36(6): 93-98.

[65] 高杰,张君,程艳霞,等. 长白山不同林型空间格局及树种多样性多尺度分析[J]. 北京林业大学学报,2014,36(6): 99-105.

(责任编辑 李文军)