

DOI: 10.13332/j.cnki.jbfu.2014.06.015

吉林蛟河近熟林树种多样性格局尺度依赖性分析

范春雨¹ 元正龙² 赵秀海¹

(1 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 2 吉林省蛟河林业实验区管理局)

摘要:生境过滤和扩散限制是影响群落多样性格局组建的主要生态学过程,研究了物种多样性格局组建过程中不同生态学过程起作用的空间尺度。利用单物种-面积模型检验了其中40种木本植物对邻域物种丰富度的影响,并且利用同质性泊松、异质性泊松、同质性托马斯和异质性托马斯过程分析了单物种-面积关系偏离中性状况的显著性。研究表明,毛榛、鼠李、早花忍冬、茶条槭和花曲柳在0~50 m空间尺度上为生物多样性促进种;糠椴和千金榆分别在0~25 m和0~35 m尺度上为生物多样性抑制种;其他绝大多数树种表现为中性种。扩散限制对群落多样性格局组建影响较大,而生境过滤作用影响相对较小。异质性托马斯过程同时剔除了生境过滤和扩散限制影响,分析结果显示0~20 m尺度上促进种在群落中占据支配地位;在>20 m尺度上中性种比例随着空间尺度增加而增大,在群落多样性构建过程中占据主导地位;群落中抑制种比例较低,并且随着空间尺度变化幅度不大。因此,生态位分化和中性作用共同决定了群落多样性结构的构建过程,二者的相对重要性与空间尺度密切相关。

关键词:物种多样性; 扩散限制; 生境过滤; 单物种-面积关系

中图分类号:S718.5 **文献标志码:**A **文章编号:**1000-1522(2014)06-0073-07

FAN Chun-yu¹; YUAN Zheng-long²; ZHAO Xiu-hai¹. **Scale dependence of species diversity pattern in a near-mature forest in Jiaohe of Jilin Province.** *Journal of Beijing Forestry University* (2014) **36** (6) 73-79 [Ch,28 ref.]

1 The Key Laboratory for Forest Resources & Ecosystem Processes of Beijing, Beijing Forestry University, Beijing, 100102, P. R. China;

2 Jiaohe Forestry Administration of Experimental Area, Jilin, 132517, P. R. China.

Both habitat filtering and dispersal limitation are the key ecological processes affecting the structuring of community diversity pattern. The spatial scales at which different ecological processes work were determined in the structuring of species diversity pattern. The effect of 40 woody species on the local species richness was examined by individual species-area relationship model. The significance of deviation of individual species-area relationship from neutral condition was analyzed by homogeneous Poisson process, heterogeneous Poisson process, homogeneous Thomas process and heterogeneous Thomas process. The results revealed that *Corylus mandshurica*, *Rhamnus davurica*, *Lonicera praeiflorens*, *Acer ginnala* and *Fraxinus rhynchophylla* were diversity accumulators at 0-50 m spatial scales. *Tilia mandshurica* at 0-25 m scale and *Carpinus cordata* at 0-35 m scale were diversity repellers, while most of other species were neutrals. The dispersal limitation greatly affected the structuring of community diversity pattern; however, the effect of habitat filtering was relative small. Heterogeneous Thomas model could simultaneously exclude the effects of habitat filtering and dispersal limitation. The results indicated that diversity accumulators were dominant at 0-20 m spatial scales in forest community. The proportion of diversity neutrals at scale >20 m increased with the increasing spatial scales, and the diversity neutrals

收稿日期: 2014-04-29 修回日期: 2014-07-29

基金项目:北京高等学校青年英才计划(YETP0739)、教育部新世纪优秀人才支持计划项目(NCET-12-0781)、北京市共建项目专项“天然林生物多样性保护技术与杨树抗逆机理研究2012”。

第一作者:范春雨。主要研究方向:森林群落多样性。Email:1292559742@qq.com 地址:100083 北京市清华东路35号北京林业大学林学院。

责任作者:赵秀海,教授,博士生导师。主要研究方向:森林群落多样性。Email:zey_0520@163.com 地址:同上。

本刊网址:http://journal.bjfu.edu.cn

dominated the structuring of the community diversity. Diversity repellers kept in a very low proportion at all scales. Thus, the niche differentiation and neutral processes jointly determined the structuring processes of community diversity, and the relative importance of both was closely correlated with the spatial scales.

Key words species diversity; dispersal limitation; habitat filtering; individual species-area relationship

森林群落空间格局直观地反映了很多重要的生态学过程^[1-3],生境过滤和扩散限制机制的相对作用一直是空间格局研究备受关注的课题。土壤、地形和水分等森林生境条件存在着明显空间异质性,生境过滤作用强烈影响着群落物种空间分布、幼苗存活以及群落的 α 多样性和 β 多样性^[4-9]。扩散限制是指植物种子由于传播距离影响而未能到达适宜其萌发的环境,Stokes等^[10]认为扩散限制对物种组成和结构影响较大,解释了较大尺度上聚集结构的产生。异质性生境中资源量是影响物种分布的主要因素^[11-12],而扩散能力通常与空间资源量的占有能力成正比,从而肯定了扩散限制对群落结构构建的重要贡献。

随着人们对空间信息利用更加充分,越来越多的模型应用到空间过程模拟之中,结合相应空间统计量对格局进行合理分析,有助于深入理解潜在生态学机制。Wiegand等人^[13]基于种-面积关系和Ripley'K函数提出单物种-面积关系(ISAR)。如果目标树种提高(或降低)了邻域范围物种丰富度,则被认定为促进种(或抑制种);如果它对邻域范围物种多样性没有显著影响,则为中性种^[14]。基于异速生长理论可知,胸径较大的个体在资源竞争与利用方面具有更大的优势,在分析种间相互作用时应更多地关注个体大小相对优势对生长、存活的影响^[15]。ISAR模型在计量时并未考虑这种植株间相对优势程度,因此Zhang等^[16]将“竞争相对优势度”引入ISAR模型的计算之中。

单物种-面积关系直观表达了单个树种对邻域多样性构建的影响,结合生境过滤作用和扩散限制作用理论模型,可以有效量化生物多样性格局构建过程中不同生态学过程起作用的空间尺度。本文旨在揭示中性过程和生态位理论强调的确定性过程在群落多样性格局构建中的贡献,为温带森林生物多样性保护提供数据支持和理论依据。

1 研究区概况和研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于吉林省蛟河林业试验区管理局,该区域属于受季风影响的温带大陆性山地气候。年均温为3.8℃,7月日均温度为21.7℃,1月日均温度

为-18.6℃,平均年降水量为695.9 mm。为山地暗棕色森林土,土层厚度20~100 cm。属于长白山植物区系,为典型的天然次生针阔混交林,实验区林分林龄为近熟林。

2010年建立660 m×320 m(21.12 hm²;东经127°43'37"~127°44'09"E,北纬43°57'36"~43°57'54"N)固定监测样地,调查样地中所有DBH≥1 cm植株的胸径、树高、冠幅、枝下高,并挂牌定位。样地中共监测到56个树种,本文选取40个植株数大于30的树种进行研究。样地中主要树种包括:水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、白牛槭(*Acer mandshuricum*)、春榆(*Ulmus davidiana* var. *japonica*)、稠李(*Prunus padus*)、怀槐(*Maackia amurensis*)、白桦(*Betula platyphylla*)、色木槭(*Acer mono*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、裂叶榆(*Ulmus laciniata*)、枫桦(*Betula costata*)、簇毛槭(*Acer barbinerve*)、黄檗(*Phellodendron amurense*)、糠椴(*Tilia mandshurica*)、青楷槭(*Acer tegmentosum*)、山杨(*Populus davidiana*)、红松(*Pinus koraiensis*)、鼠李(*Rhamnus davurica*)等。

1.3 数据分析

ISAR函数计算了以目标树种任意个体为圆心、 r 为半径的圆内所有物种数量。考虑竞争相对优势程度,仅将胸径小于目标个体的树种计入到ISAR分析中,即文中所使用的mISAR分析^[16]。研究尺度为0~50 m,步长为1 m。确定与研究半径相同的缓冲区域以保证所有选定个体均出现于研究样地。为了排除不同环境筛选和扩散限制影响,检验出目标树种对邻域范围物种多样性的影响及其显著性(促进、抑制或中性),采用不同机制作用下的点格局零模型(泊松模型或托马斯模型),零模型所模拟的空间格局中点与点之间不存在相互作用,均呈中性状态。具体计算步骤如下:

1)对于目标物种的任意个体,筛选其周围以 r 为半径的邻域范围内所有树种胸径小于目标个体的植株,即: $d_i > d_j$ (d_j 为邻体 j 的胸径, d_i 为目标种 i 的胸径);

2)单物种-面积关系函数值,计算公式为:

$$ISAR(r) = \sum_{j=1}^N (1 - P_{ij}(0,r)) \tag{1}$$

式中： $P_{ij}(0,r)$ 表示物种*j*不出现在以目标物种*i*为圆心、*r*为半径的圆区域内的概率。

3) 零模型选择

同质性泊松模型产生完全随机的空间点格局，使用这一模型可以消除种间相互作用对于空间分布的潜在影响。在进行空间格局分析的时候，同质性泊松模型拟合效果往往不尽人意，因为大部分物种都存在着很强的生境关联性，想要纯粹的探讨植物间的相互作用必须考虑种群分布的生境异质性效应，而异质性泊松模型能够解决这一问题。异质性泊松模型模拟了生境过滤这一生态学过程，进行空间格局拟合时根据样地实际的点分布密度函数确定个体分布位置，能够排除由生境异质性而导致的种间促进或抑制作用的假象。

鉴于群落中多数植物都存在着聚集现象，泊松模型模拟的点格局并不符合实际分布状况。目前普遍采用托马斯模型来模拟所观测到的点聚集格局。同质性托马斯由一定数量的随机且独立分布的聚集结构组成，异质性托马斯模型可看作在同质性托马斯模型基础上的自疏过程，对每个聚集结构内部个体数量及分布按照实际密度函数加以调整^[18]，从而同时剔除扩散限制和生境过滤作用影响，形成更为合理的空间点格局。

为了判断目标树种为多样性促进种、抑制种或者中性种，确定偏离中性状态的显著程度，对计算每个研究尺度上95%的置信区间，与由实际样地数据计算的mISAR值进行比较。为了检验生境过滤和扩散限制作用对空间分布影响，配对*t*检验分析任意两个模型在不同尺度上促进种、中性种和抑制种比例差异显著性。

2 结果与分析

2.1 mISAR 模型分析

在21.12 hm²研究样地内不同树种的mISAR曲线差异明显。在特定空间尺度上白桦周围邻域范围内物种丰富度最多，东北山梅花(*Philadelphus schrenkii*)最低。不同树种mISAR曲线变化趋势基本一致，在20 m样圆半径内逐渐上升达到最大值，之后趋于平缓。因此，研究尺度对mISAR曲线影响显著(图1)。

以蒙古栎、千金榆(*Carpinus cordata*)、毛榛(*Corylus mandshurica*)为例，利用异质性托马斯零模型检验偏离中性状态显著性，将mISAR观测值与异质性托马斯零模型获得的95%置信区间相比较。

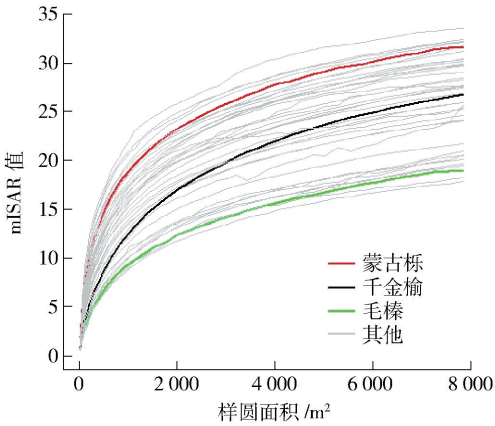


图1 40个树种的mISAR模型分析结果及3个示例树种mISAR曲线
Fig.1 Empirical mISAR analysis for 40 common species (gray lines) and three example species

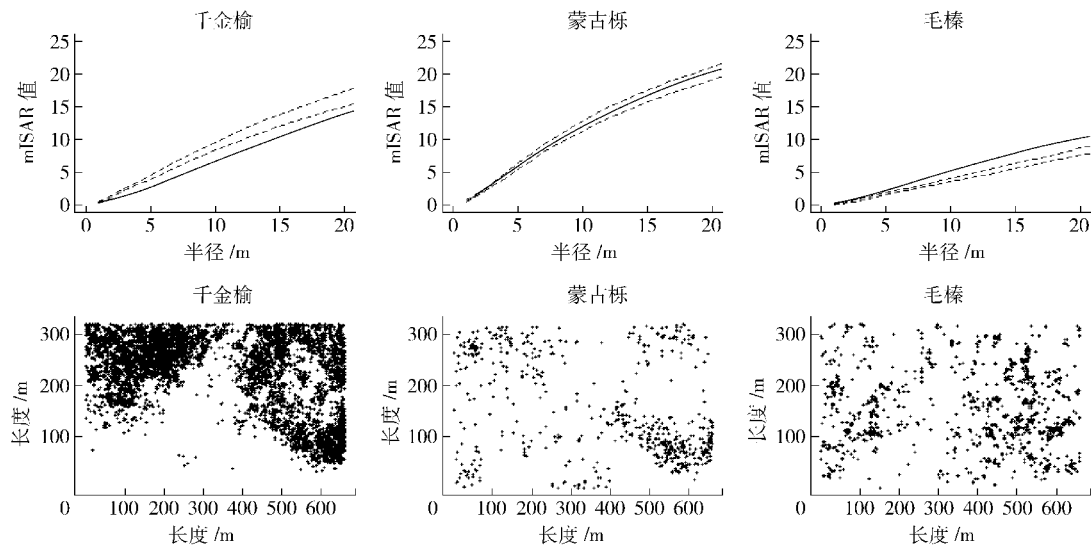
蒙古栎mISAR值落在95%置信区间内为中性种；毛榛mISAR值大于置信区间上限为多样性促进种；千金榆mISAR值小于置信区间下限为抑制种(图2)。

2.2 群落水平上多样性格局组建分析

比较不同零模型下促进种、抑制种和中性种比例。在同质/异质性泊松零模型检验下，促进种比例最高可达93%以上，中性种比例次之，抑制种比例最小；多样性促进种在所有0~50 m研究尺度上均占据优势。同质性泊松模型与异质性泊松模型获得的群落组成结构在中小尺度上类似，但异质性泊松模型在40~50 m尺度上检验到了更多的中性种，这与同质性泊松模型未能剔除环境异质性有关。

同质托马斯模型与异质性托马斯模型获得了相似的组成结构。0~20 m研究尺度上促进种在群落中占据优势地位。在>20 m研究尺度上，中性种比例随着尺度增加而增大，中性种占据群落主导地位。群落中抑制种比例较低，而且随着空间尺度变化幅度不大。总体而言，促进种和中性种共同决定了群落多样性结构的构建过程，二者的相对贡献随着空间尺度而变化。

采用配对样本*t*检验分析不同零模型下群落多样性结构差异(图4)。异质性泊松模型下促进种、中性种比例显著高于同质性泊松模型，抑制种比例则刚好相反($P < 0.01$)。异质性泊松模型剔除了生境过滤影响，但与同时剔除生境过滤和扩散限制影响的异质性托马斯模型相比，促进种、中性种和抑制种比例仍差异显著($P < 0.001$)。因此，生境过滤作用对群落物种多样性构建影响不大。同质性托马斯模型与异质性托马斯模型相比，促进种和中性种比例差异不显著，而抑制种比例存在显著差异($P <$



图中实线代表实际观测数据计算的 mISAR 值,虚线代表异质性托马斯模型计算的 95% 置信区间。

图 2 示例树种 mISAR 模型分析及植株空间分布

Fig. 2 Empirical mISAR analysis and the spatial distribution for three example species in the plot

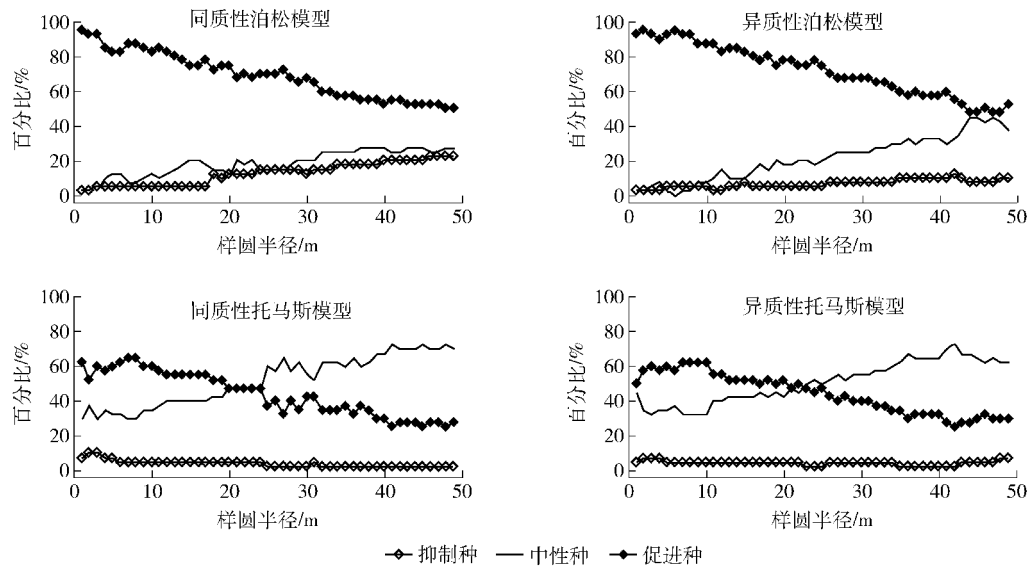
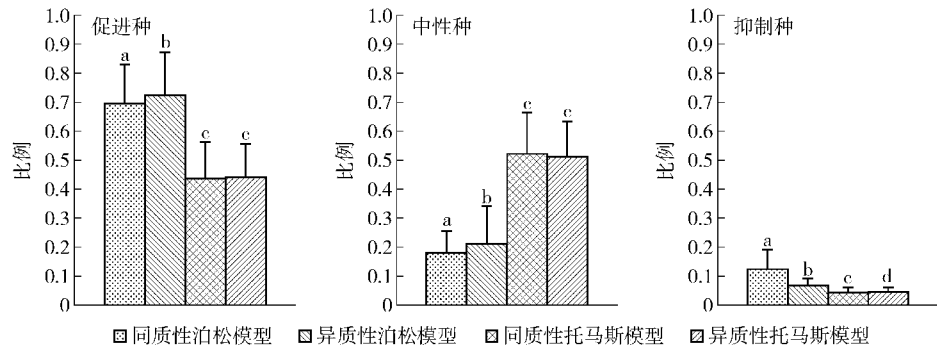


图 3 不同零模型检验到的群落促进种、抑制种和中性种比例

Fig. 3 Proportion of significant diversity accumulators, repellers and neutrals with different null models



图中不同字母代表在 0.05 水平上差异显著。

图 4 不同零模型检验的促进种、抑制种和中性种比例差异显著性检验

Fig. 4 Significance of deviation for the proportion of accumulators, repellers and neutrals with different null models

表 1 异质性托马斯模型下不同树种的 mISAR 分析结果

Tab. 1 Result of mISAR analysis of different tree species with the heterogeneous Thomas model

物种	最大 胸径	密度/ (株·hm ⁻²)	垂直 结构	距离/m									
				1 ~ 5	6 ~ 10	11 ~ 15	16 ~ 20	21 ~ 25	26 ~ 30	31 ~ 35	36 ~ 40	41 ~ 45	46 ~ 50
白 桦	40.0	6.4	林冠层	n	a	n	n	n	n	n	n	n	n
枫 桦	38.7	2.1	林冠层	a	a	a	a	a	a	a	a	n	n
千金榆	43.0	393.9	林冠层	r	r	r	r	r	r	r	n	n	n
白牛槭	46.7	150.4	林冠层	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
色木槭	68.5	240.8	林冠层	r	n	n	n	n	n	n	n	n	a
拧筋槭	60.3	71.3	林冠层	a	a	a	a	a	n	n	n	n	n
稠 李	22.9	64.5	林冠层	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
春 榆	63.2	142.0	林冠层	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
大果榆	57.0	14.2	林冠层	a	a	a	a	a	n	a	n	a	a
裂叶榆	58.3	64.7	林冠层	a	a	a	a	a	a	n	n	n	n
红 松	74.6	35.0	林冠层	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
沙 松	62.2	8.8	林冠层	n	a	a	a	a	a	a	a	a	a
胡桃楸	66.5	115.1	林冠层	a	a	a	a	a	n	n	n	n	n
花曲柳	48.6	11.8	林冠层	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
水曲柳	58.2	51.5	林冠层	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
怀 槐	27.6	4.3	林冠层	a	a	a	a	a	n	n	n	n	a
黄 檗	42.8	37.7	林冠层	a	a	n	n	n	n	n	n	n	r
糠 椴	56.7	82.5	林冠层	r	r	r	r	r	n	n	n	n	n
紫 椴	73.0	105.4	林冠层	n	n	n	n	a	a	a	a	a	a
蒙古栎	89.0	30.6	林冠层	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
山 杨	51.0	5.1	林冠层	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
水榆花楸	59.3	24.6	林冠层	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
暴马丁香	37.2	412.5	亚林层	n	a	n	n	n	n	n	n	n	n
茶条槭	12.2	7.7	亚林层	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
簇毛槭	15.6	53.7	亚林层	a	a	a	a	a	a	a	a	n	n
青楷槭	18.8	5.3	亚林层	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
东北鼠李	11.4	17.1	亚林层	n	n	n	a	a	a	n	n	n	n
鼠李	19.8	33.9	亚林层	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
翅卫矛	5.2	21.4	灌木层	a	a	a	a	a	a	a	n	n	n
卫 矛	5.2	37.4	灌木层	a	a	a	a	n	n	n	n	n	n
瘤枝卫矛	11.0	61.3	灌木层	a	a	a	n	n	n	n	n	n	n
刺五加	6.2	1.8	灌木层	n	a	a	a	a	a	a	a	a	a
东北山梅花	17.0	17.2	灌木层	a	a	a	n	n	n	n	n	n	n
鸡树条荚蒾	3.9	2.3	灌木层	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
暖木条荚蒾	4.0	3.5	灌木层	r	a	a	a	a	a	a	a	n	n
毛 榛	13.3	82.3	灌木层	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
山丁子	18.5	19.1	灌木层	a	n	n	n	n	r	r	r	r	r
金银忍冬	21.2	66.6	灌木层	a	a	a	n	n	n	n	n	n	n
早花忍冬	5.5	3.3	灌木层	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
长白忍冬	4.5	2.5	灌木层	n	a	a	a	a	a	a	a	n	a

注：“a”表示促进种，“r”表示抑制种，“n”表示中性种。拧筋槭(*Acer triflorum*)、大果榆(*Ulmus macrocarpa*)、沙松(*Abies holophylla*)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*)、花曲柳(*Fraxinusrhynchophylla*)、水榆花楸(*Sorbus alnifolia*)、暴马丁香(*Syringa reticulata*)、茶条槭(*Acer ginnala*)、东北鼠李(*Rhamnus schneideri*)、翅卫矛(*Euonymus phellomana*)、卫矛(*E. alatus*)、瘤枝卫矛(*E. pauciflorus*)、刺五加(*Eleutherococcus senticosus*)、鸡树条荚蒾(*Viburnum sargentii*)、暖木条荚蒾(*V. burejaeticum*)、山丁子(*Malus baccata*)、金银忍冬(*Lonicera maackii*)、早花忍冬(*L. praeflorens*)、长白忍冬(*L. ruprechtiana*)。

0.05)。同质性托马斯模型去除了扩散限制影响,与异质性托马斯模型下促进种、中性种比例基本一致,表明扩散限制在群落多样性结构构建过程中发挥了关键性作用。

2.3 物种水平上多样性格局组建分析

采用异质性托马斯模型检验不同树种对群落多样性格局组建的影响,结果显示毛榛、鼠李、早花忍冬(*Lonicera praeflorens*)、茶条槭(*Acer ginnala*)和花曲柳(*Fraxinus rhynchophylla*)在 0~50 m 空间尺度上为生物多样性促进种,糠椴和千金榆分别在 0~25 m 和 0~35 m 尺度上为生物多样性抑制种,其他绝大多数树种表现为中性种。少数树种在不同研究尺度上具有不同的属性(促进、抑制或中性),如胡桃楸(*Juglans mandshurica*)在小尺度上为多样性促进种,在大尺度上为中性种;黄檗在小尺度上促进了局域物种丰富度增加,在较大尺度上抑制了邻域物种丰富度增加。

3 结论与讨论

生境过滤和扩散限制是群落空间结构构建的主要驱动力。Shen 等^[17]利用传统种-面积关系模型来验证影响群落物种多样性的主要生态学过程,发现同时剔除扩散限制和生境过滤作用的托马斯模型对群落种-面积曲线拟合更好;Wang^[18]等通过异质性托马斯模型研究群落系统发育多样性与功能多样性,Yang 等^[19]指出利用扩散限制零模型分析大尺度多样性结构具有较好的效果。本研究中异质性泊松模型比较于同质性泊松模型产生了更多的中性种,这可能是由于某些物种的多样性促进或者抑制作用的显现是生境过滤作用产生的。同质性托马斯模型虽然只消除了扩散限制作用,但与同时消除两种作用的异质性托马斯模型的结果差异很小,相反异质性泊松模型与异质性托马斯模型的差异显著,说明扩散限制作用对于物种分布格局的影响更大。这与之前的很多研究结果一致,如 Zhang 等^[20]也认为在长白山森林群落构建过程中,生境异质性并不是最重要的因素。Shen 等^[17]指出在群落水平上扩散限制的作用更加强烈,本文通过泊松模型与托马斯模型的促进种比例的比较在一定程度上支持了以上结论,但扩散限制和生境过滤作用的相对贡献率仍然需要进一步探讨。

异质性托马斯零模型同时剔除了生境异质性和扩散限制影响,能够有效地检验到特定树种的生物多样性维持作用。异质性托马斯零模型检验发现小尺度上促进种比例较高,意味着促进种在群落多样性结构的构建过程中占据了主导地位。在 >20 m

空间尺度上中性种比例最高,表明植物种间没有显著促进或抑制作用,中性作用决定了群落多样性结构的构建过程。以异质性托马斯零模型为参照,发现同质泊松和异质性泊松零模型高估了促进种和抑制种比例,而低估了中性种比例。因此,泊松零模型夸大了种间作用影响而低估了中性过程影响。

BCI(巴拿马巴洛科罗拉多岛)的 50 hm²样地和 Sri Lanka(斯里兰卡)的 25 hm²样地研究结果显示,在小尺度上 BCI 样地检测到更多抑制种,而 Sri Lanka 样地则主要为多样性促进种;在 >20 m 空间尺度上大多数树种表现为中性作用^[13]。温带针阔混交林研究表明促进种支配了群落多样性结构的构建过程^[16]。热带地区物种丰富度极高,缺少群落构建的关键种,中性作用更为普遍;而温带地区生态位过程则更加普遍,树种间表现为强烈的促进或竞争作用^[21-22]。本文检验到的小尺度上种间促进作用与温带地区以前研究结论基本一致,中性种比例显著增加则进一步佐证了中性理论。

自从 Hubbell^[23-24]提出植物群落生物多样性中性理论以来,关于生态位理论和中性理论的讨论从未停止,生态学家们利用不同方法和大量数据来验证两种看似矛盾的理论,近年来生物学家研究表明,生态位理论与中性理论并不是完全冲突的,可以相互融合共同解释维持群落生物多样性格局的生态学过程^[25-27]。Cadotte^[28]根据竞争-扩散权衡模型提出生态位过程和中性过程可以在不同空间尺度上共存。本文研究表明生态位分化作用和中性过程共同作用于群落多样性的构建过程,二者相对作用与空间尺度密切相关。

参 考 文 献

- [1] HE F L, DUNCAN R P. Density-dependent effects on tree survival in an old-growth Douglas fir forest [J]. Journal of Ecology, 2000, 88: 676-688.
- [2] 倪瑞强,唐景毅,程艳霞,等. 长白山云冷杉林主要树种空间分布及其关联性[J]. 北京林业大学学报, 2013, 35(6): 28-35.
- [3] 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.
- [4] ZHANG C, ZHAO Y, ZHAO X, et al. Species-habitat associations in a northern temperate forest in China [J]. Silva Fennica, 2012, 46(4): 501-519.
- [5] 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: 495-502.
- [6] NAKASHIZUKA T. Species coexistence in temperate, mixed deciduous forests [J]. Trends in Ecology & Evolution, 2001, 16(4): 205-210.
- [7] CHEN L, MI X C, COMITA S L, et al. Community-level consequences of density dependence and habitat association in a

subtropical broad-leaved forest[J]. Ecology Letters, 2010, 13: 695-704.

[8] LALIBERTÉ E, PAQUETTE A, LEGENDRE P, et al. Assessing the scale-specific importance of niches and other spatial processes on beta diversity: a case study from a temperate forest [J]. Oecologia, 2009, 159: 377-388.

[9] LEGENDRE P, MI X C, REN H B, et al. Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China [J]. Ecology, 2009, 90: 663-674.

[10] 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: 1152-1162.

[11] BARTELS S F, CHEN H Y. Is understory plant species diversity driven by resource quantity or resource heterogeneity? [J]. Ecology, 2010, 91 (7): 1931-1938.

[12] WANG X G, HAO Z Q, YE J, et al. Spatial pattern of diversity in an old-growth temperate forest in Northeastern China [J]. Acta Oecologica, 2008, 33: 345-354.

[13] WIEGAND T, GUNATILLEKE C V, GUNATILLEKE I A. How individual species structure diversity in tropical forests [J]. PNAS, 2007, 104: 19029-19033.

[14] 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.

[15] LUU T C, BINKLEY D, STAPE J L. Neighborhood uniformity increases growth of individual *Eucalyptus* trees [J]. Forest Ecology and Management, 2013, 289: 90-97.

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

[17] SHEN G, YU M, HU X, et al. Species-area relationships explained by the joint effects of dispersal limitation and habitat heterogeneity [J]. Ecology, 2009, 90 (11): 3033-3041.

[18] WANG X G, NATHAN G, WIEGAND T, et al. Phylogenetic and functional diversity area relationships in two temperate forest [J]. Ecography, 2013, 36: 1-11.

[19] YANG J, SWENSON N G, CAO M, et al. A phylogenetic perspective on the individual species-area relationship in temperate and tropical tree communities [J]. PLoS ONE, 2013, 8 (5): e63192.

[20] ZHANG C, ZHAO X, GADOW K V. Partitioning temperate plant community structure at different scales [J]. Acta Oecologica, 2010, 36 (3): 306-313.

[21] VOLKOV I, BANAVAR J R, HE F, et al. Density dependence explains tree species abundance and diversity in tropical forests [J]. Nature, 2005, 438: 658-661.

[22] GILBERT B, LECHOWICZ M J. Neutrality, niches, and dispersal in a temperate forest understory [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2004, 101 (20): 7651-7656.

[23] HUBBELL S P. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography [M]. Princeton: Princeton University Press, 2001: 375.

[24] HUBBELL S P. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence [J]. Functional Ecology, 2005, 19: 166-172.

[25] CHAVE J M, MULLER-LANDAU H C, LEVIN S A, et al. Comparing classical community models: theoretical consequences for patterns of diversity [J]. The American Naturalist, 2002, 159 (1): 1-23.

[26] 闫琰,张春雨,赵秀海. 长白山不同演替阶段针阔混交林群落物种多度分布格局 [J]. 植物生态学报, 2012, 36 (9): 923-934.

[27] LETTERS E. Niches versus neutrality: uncovering the drivers of diversity in a species-rich community [J]. Ecology Letters, 2009, 12: 1079-1090.

[28] CADOTTE M W. Concurrent niche and neutral processes in the competition-colonization model of species coexistence [J]. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2007, 274: 2739-2744.

(责任编辑 赵 勃)