

# 北京东灵山辽东栎 (*Quercus liaotungensis*) 林沿海拔梯度的物种多度分布

冯 云<sup>1,2</sup>, 马克明<sup>1,\*</sup>, 张育新<sup>1,2</sup>, 祁 建<sup>1,2</sup>, 张洁瑜<sup>1,2</sup>

(1. 中国科学院生态环境研究中心城市与区域生态国家重点实验室, 北京 100085 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

**摘要** 多度格局对理解群落结构具有重要意义。选用 5 个描述种-多度关系的生态位模型 (断棍模型 BSM、生态位优先占领模型 NPM、生态位重叠模型 ONM、随机分配模型 RAM、优势优先模型 DPM), 分乔、灌、草 3 层分别对北京东灵山辽东栎林进行了研究。结果表明: 在乔木层, 沿海拔梯度从低海拔到高海拔, 能很好地反映物种多度格局变异的模型有由 RAM、NPM 向 DPM 过渡的趋势; NPM 和 BSM 均能较好地模拟灌木层的绝大多数海拔段, 但 NPM 的效果更好; 草本层以 BSM 的模拟效果最好。生态位模型可以反映出辽东栎林乔木层物种多度分布沿海拔存在的明显变异, 而灌木层和草本层物种多度分布沿海拔梯度无明显变化或很难由生态位模型反映出来, 是否引入新的模型方法, 如中性模型、近中性模型, 还有待于进一步研究。

**关键词** 海拔梯度; 生态位模型; 辽东栎; 群落多度格局

文章编号: 1000-0933 (2007) 11-4743-08 中图分类号: Q948 文献标识码: A

## Species abundance distribution of *Quercus liaotungensis* forest along altitudinal gradient in Dongling Mountain, Beijing

FENG Yun<sup>1,2</sup>, MA Ke-Ming<sup>1,\*</sup>, ZHANG Yu-Xin<sup>1,2</sup>, QI Jian<sup>1,2</sup>, ZHANG Jie-Yu<sup>1,2</sup>

1 State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China

2 Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China

*Acta Ecologica Sinica* 2007 27 (11) 4743 ~ 4750.

**Abstract**: Species abundance pattern plays a key role in understanding community structure. In this study, the species abundance patterns of tree, shrub and herb layers in a oak (*Quercus liaotungensis*) forest in Dongling Mountain, Beijing, China, were studied respectively with five niche models, including broken stick model (BSM), niche preemption model (NPM), overlapping niche model (ONM), random assortment model (RAM) and dominance preemption model (DPM). The models that well describing trees abundance patterns have a trend of RAM or NPM to DPM from the low to the high altitude. Most of the shrubs abundance patterns can be well fitted by both NPM and BSM, however the result of NPM is always better. While BSM is the only best fitting model for the herbs. It is obvious that the niche models are suitable in expressing the significant variation of tree species abundance along altitude, but they could not work well in those shrub and

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30470315); 国家自然科学基金委创新研究群体基金项目 (40621601); 中国科学院野外台站基金资助项目

收稿日期: 2007-04-02; 修订日期: 2007-09-17

作者简介: 冯云 (1981 ~), 女, 山东人, 硕士生, 主要从事景观生态学研究. E-mail: fengyun0110@163.com

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: mkm@rcees.ac.cn

致谢: 在野外调查中, 得到了天津师范大学刘新成老师, 西北农林科技大学张文辉老师, 北京林业大学夏兵、周亮、金明、唐厚军、庄建磊、黄莎, 中国环境科学研究院王海华等的大力帮助, 在此一并表示衷心感谢!

**Foundation item**: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30470315); Foundation of Innovational Research Group of NSFC (No. 40621601); Foundation of Field Research Station of CAS

**Received date** 2007-04-02; **Accepted date** 2007-09-17

**Biography**: FENG Yun, Master candidate, mainly engaged in landscape ecology. E-mail: fengyun0110@163.com

herb layers. Other models , such as the neutral theory , might be more suitable to explain the abundance distribution of the understory , which is worth to be considered in further studies.

**Key Words :** altitudinal gradient ; niche model ; *Quercus liaotungensis* ; community abundance pattern

物种多度格局的理论和应用研究属当前生态学的前沿领域。种-多度是群落结构数量化研究的主要途径之一 ,种-多度关系是群落结构研究最基本的方面之一<sup>[1,2]</sup>。多度反映了一个物种占用资源并把资源分配给各个个体的能力<sup>[3]</sup> ,不同的群落具有不同的多度组成 ,研究群落中物种的多度组成比例关系-多度格局<sup>[4]</sup>对理解群落的结构具有重要意义<sup>[5]</sup>。群落多度格局模型的理论研究和应用研究已有很多 ,如对模型的比较评价<sup>[6,7]</sup> ,指示群落的演替过程<sup>[8]</sup> ,检测生态系统破坏<sup>[9]</sup> ,解释物种的资源分配和种群的组织方式<sup>[10,11]</sup>以及不同物种之间的相互制约关系<sup>[12]</sup> ;目前国内应用群落多度格局模型进行的研究也很多<sup>[13~15]</sup>。然而 ,森林生态系统是多度格局研究的薄弱环节 ,沿海拔梯度的退化森林物种多度格局研究尚未见报道 ,所以 ,应用群落多度模型研究森林群落沿海拔梯度的变化 ,将弥补群落多度格局应用研究的不足 ,并为揭示退化森林的多度分布机制提供帮助。

辽东栎林是我国暖温带典型的地带性植被。但因所处地区人口众多、经济发达 ,强烈的人类活动使其遭受严重破坏 ,恢复退化辽东栎林、保护生物多样性成为改善该区生态环境的重要途径之一。本项研究以北京东灵山地区的辽东栎 (*Quercus liaotungensis*)群落为研究对象 ,沿海拔梯度采用生态位模型模拟的方法 ,进行群落水平的物种多度格局研究 ,试图揭示其多度格局沿海拔梯度的变异规律 ,探讨其变异的原因 ,以期能了解退化森林的植被多样性分布、保护退化森林和恢复区域生物多样性提供帮助。

1 研究区域概况与调查方法

北京东灵山 (40°00' ~ 40°02' N , 115°26' ~ 115°30' E)位于北京市西郊的门头沟区 ,与河北省毗邻 ,距市区约 100km。东灵山为小五台山余脉 ,属太行山系。海拔高度多在 1000m 以上 ,最高峰为 2303m。地质构造上位于华北陆台中部燕山沉降带 ,地貌以山地侵蚀结构类型为主 ,地势陡峭 ,河流下切严重 ,地带性土壤类型为肥沃褐色土和棕色森林土<sup>[16]</sup>。该区域属于暖温带半湿润大陆季风气候 ,寒冷期长 ,积温低 ,冻土期长 ,生长季短 ,年均温 5 ~ 10℃ ,无霜期约 195d ,年降雨量 500 ~ 650mm ,多集中于夏季 ,春旱严重。东灵山辽东栎林主要分布在海拔 400 ~ 1700m 范围内 ,但由于人类活动的影响 ,辽东栎林在海拔 1000m 以下已经不多见。植被类型之间存在着一定的演替关系 ,并随海拔梯度大致呈现垂直分布规律<sup>[17]</sup>。

本研究采用样方调查法 ,在西坡选择 10 个山体组成连续的海拔梯度 ,范围为 1020 ~ 1770 m ,该范围是东灵山的中山落叶阔叶林带<sup>[17]</sup> ,也是辽东栎林在东灵山的主要海拔分布范围。10 条样线的海拔范围分别为 : 1770 ~ 1676m、1670 ~ 1610m、1600 ~ 1546m、1540 ~ 1490m、1480 ~ 1400m、1395 ~ 1330m、1320 ~ 1250m、1240 ~ 1170m、1160 ~ 1060m、1055 ~ 1020m ,为便于论述 ,分别用 A<sub>1</sub>、A<sub>2</sub>、A<sub>3</sub>、A<sub>4</sub>、A<sub>5</sub>、A<sub>6</sub>、A<sub>7</sub>、A<sub>8</sub>、A<sub>9</sub>、A<sub>10</sub>表示。样地的宽度是 10m ,因海拔和坡度的不同 ,样地的长度从 80 ~ 180m 不等。在辽东栎林内调查单元为 10m × 10m ,在每一个 10m × 10m 的样方内 ,对每株乔木进行测度并记录胸径、层盖度和高度 ,对灌木进行测度并记录多度、盖度和高度 ,在每一样方内 ,随机选择 3 个 1m × 1m 的小样方 ,以便更详细的测度草本植被 ,在小样方内对每一草本物种记录其盖度、高度和多度。

2 数据处理

2.1 模型的选择、拟合与评价

2.1.1 模型的选择

群落多度格局是通过研究物种之间的多度关系来理解群落的组织结构变化 ,即判定每个物种在群落中的地位变化 ,选用生态位模型 (niche model)描述群落多度格局。生态位模型反映了一个种在群落中的资源利用、竞争能力、抗干扰能力等方面的综合特征<sup>[5,6]</sup>。生态位模型也叫资源分配模型 ,这类模型把种的多度与生

态位的占有或分配密切地联系起来。

本文涉及到生态位模型中的 5 个常用模型:断棍模型 (broken stick model, BSM),生态位优先占领模型 (niche preemption model, NPM),生态位重叠模型 (overlapping niche model, ONM),随机分配模型 (random assortment model, RAM),优势优先模型 (dominance preemption model, DPM)。

不同模型代表了不同的生态学过程,一个群落的物种多度格局可能同时适合多个模型,由于每个模型的数学和生态学意义不同,群落每适合一个模型就表明了它的一种可能的生态学过程<sup>[18]</sup>。此类研究可以帮助从格局推导过程,即从物种多度格局去推测多度格局的维持机制,所以,所提出的理论只可能仅仅是观察到的格局的一种产生机制,只是充分条件,而不是必要条件<sup>[19]</sup>。

(1)断棍模型 (BSM)

BSM<sup>[20]</sup>或称为分割线段模型、随机生态位假说 (random niche boundary hypothesis),其中多度反应了资源在几个竞争种之间的随机分配是沿着一维梯度进行的。该模型假定一个群落中的总生态位 (资源总量)是单位长度为 1 的一条棒,在其上随机设置  $S-1$  个点,于是形成了  $S$  个随机线段,代表生态位被  $S$  个种所占有,这  $S$  个种分类地位、竞争能力相近,而且同时在群落中出现。将线段从最长到最短排列,相当于将种从最普通到最罕见排列,则第  $i$  个种的期望个体数比例  $P_i$  为:

$$P_i = \frac{1}{S} \sum_{x=i}^S \frac{1}{x}$$

(2)生态位优先占领模型 (NPM)

NPM<sup>[21]</sup>假设在总观测物种数为  $S$  的群落中,最成功种 (被认为是具有最大竞争能力的种)占有总资源的  $k$  份,第二最成功种占有剩余资源的  $k$  份,即  $k(1-k)$ ,依此类推,直到剩下的资源不能再维持一个物种生存为止。这样就形成了一个几何序列,则第  $i$  个种的多度所占比例期望值  $P_i$  为:

$$P_i = k(1-k)^{i-1}$$

NPM 的数据组织形式是种重要性顺序-多度表,而不是种-多度分布。尽管最后在形式上是几何序列,有时却被描述成“几何级数模型 (geometric series model)”,这实际上是不准确并起误导作用的<sup>[21-22]</sup>。

(3)生态位重叠模型 (ONM)

与 BSM 一样,ONM<sup>[20]</sup>假设生态位总量为一条棒,每个种的多度等于棒上的随机的两个点的距离,各个种是彼此独立的。每个种取其所需资源比例,这样群落的总生态位或资源总量不再是 1,因为各个种之间可能有重叠。连续的  $P_i$  (第  $i$  个种的多度所占比例)可由下式获得 (物种相对多度从小到大排列):

$$1 - P_i = [(2i) / (2i + 1)] [1 - P_{i+1}]$$

ONM 从理论上说包含更多的生态学意义,而且结果易解释。相对统计类模型,生态学家更喜欢这个模型<sup>[23]</sup>。

(4)随机分配模型 (RAM)

RAM<sup>[24]</sup>假定一个群落中各个种的多度之间没有联系,种间竞争不存在,多数情况下物种不能全部占用其生态位。这样的群落体系的一个最大的特点是没有足够的时间提供给基于资源竞争的内部关系去发展进化,因此在整个生态位空间中,各个物种的生态位也不可能达到比较好的分配<sup>[23]</sup>。第  $i$  个最优物种的期望多度所占比例  $P_i$  为:

$$P_i = 0.5i / (1 - 0.5^S)$$

从数学理论上来说,RAM 与当  $k = 0.5$  时的 NPM 是一致的;但在生态学方面,RAM 包含的信息更丰富<sup>[23]</sup>。

(5)优势优先模型 (DPM)

DPM 认为在群落中最优势种优先占用总生态位的一半以上,次优势种再占用剩余的一半以上,以此类推。DPM 实际上是 NPM 当  $k > 0.5$  时的特殊形式,它保证优势种优先利用资源,所有种在生态位占有上明显形成一个等级。Tokeshi 认为,该模型的  $k$  值应该等于 0.75<sup>[14]</sup>。第  $i$  个种的多度所占比例期望值  $P_i$  为:

$$P_i = k(1-k)^{i-1} = 0.75(1-0.75)^{i-1}$$

2.1.2 模型的拟合和评价

由以上的理论分布,求出其中的参数,将参数代入后求出相应的理论多度值<sup>[1-25-26]</sup>。

研究证明,通过 $\chi^2$  统计量进行分布的适合性检验和物种多度序列图相结合的方法可以对各种理论分布模型拟合效果进行评价和比较<sup>[27]</sup>。 $\chi^2 = \frac{(O - E)^2}{E}$  统计量中, $O$  为实际观测值, $E$  为理论值。根据 $\chi^2$  适合性检验的原理,只要 $\chi^2 < \chi^2_{\alpha, df}$  ( $\alpha$  为显著水平,取 0.05, $df$  为自由度)就认为对应的生态位模型是可以接受的,当然 $\chi^2$  越小,模型的拟合效果就越好。在图 1  $a_2$ 、 $b_2$ 、 $c_2$  中 $\chi^2_{\alpha, df}$  标识为 CP (对照 comparison)。

2.2 多度指标的选择

“多度”这一概念在生态学中不是唯一定义的,统计学家倾向于定义为个体数量,但没有理由不用别的指标进行测度,因为对很多植物,个体计数有时候是不可能的,甚至是不合理的<sup>[28]</sup>。MacArthur 曾用重要值作为多度指标<sup>[20]</sup>。本文亦采用重要值作为物种的多度指标。

重要值 = (相对多度 + 相对高度 + 相对盖度)/3

3 结果

仔细观察乔木层的生态位模型拟合效果图(图 1  $a_2$ )可见,在海拔  $A_1$ 、 $A_2$ 、 $A_4$  和  $A_5$  拟合效果最好的是 DPM,其次好的分别是 RAM、RAM、NPM、NPM;RAM 在  $A_3$ 、 $A_6$  和  $A_9$  海拔段拟合的很好;NPM 能很好的拟合  $A_7$ 、 $A_8$  和  $A_{10}$  海拔段的群落多度格局。其他模型的拟合效果都相差甚远。

从灌木层的模型拟合效果(图 1  $b_2$ )来看,NPM 能较好的拟合海拔  $A_2 \sim A_{10}$ ,BSM 和 RAM 分别在  $A_3 \sim A_{10}$  和  $A_2$  海拔段的拟合效果也很好;在  $A_1$  海拔段拟合最好的模型是 DPM,NPM 的拟合效果也不错。

图 1  $c_2$  草本层的模型拟合效果显示,NPM 在海拔  $A_8$  的拟合效果最好,其次是 BSM,除此之外,BSM 在其他海拔段的拟合效果是最好的,ONM 在海拔  $A_1$ 、 $A_2$  和  $A_4 \sim A_6$  的效果也很好,NPM 也能较好的拟合  $A_3$  和  $A_7$  海拔段。

4 讨论

所研究区域乔木层的优势种是辽东栎。辽东栎林木本植物群落是比较稳定的群落类型<sup>[29]</sup>,种群的空间占据能力较强<sup>[30]</sup>,空间分布占绝对优势地位<sup>[31]</sup>。该种群适应性强,从山体下部到山体上部,种群密度有所增加,幼苗、幼树个体数量的比例也增加<sup>[32]</sup>。从总体上看,辽东栎林正处于进展演替阶段,如果不加人为的干扰和破坏,辽东栎林会向演替的顶极方向发展,群落将进一步向成熟林方向发展,形成更稳定的、能充分利用环境资源的群落结构<sup>[32~34]</sup>。

对乔木层来说,能很好地描述其群落多度格局的生态位模型从低海拔到高海拔有由 RAM、NPM 到 DPM 过渡的趋势,即从低海拔到高海拔,辽东栎地位从非绝对优势到绝对优势、生态位分配从不合理到比较合理、群落演替从非顶极到顶极方向变化。这与乔木层的实际情况比较符合:在低海拔,由于人类活动比较频繁等干扰,导致辽东栎林的生存环境不断变化,从而生态位的分配是变化的、非等级的,由于群落总生态位不断变化,大多数情况下,物种不能全部占用其生态位,所以,在整个生态位空间中,各个物种的生态位也不可能达到比较好的分配,因此,辽东栎林就不可能演替到顶极,群落也就不可能发育成成熟林<sup>[32~34]</sup>。由乔木层物种-多度序列图(图 1  $a_1$ )看,低海拔处群落的物种均匀性均较好<sup>[4,5]</sup>,说明辽东栎虽然是优势种,但在群落中并没有占据绝对的优势地位。相对于灌木层和草本层,乔木物种的树高、冠幅、根系都很强大,在资源竞争方面占有优势,灌木层和草本层对乔木物种的生长影响也就非常小。随海拔高度的不断上升,干扰不断减少,在自然环境条件下,随海拔升高逐渐降低的多样性<sup>[30]</sup>,使优势种辽东栎的作用越来越大,逐渐先占据生态位,抑制了稀有种和常见种的发展,辽东栎林群落结构向更稳定的、能充分利用环境资源的顶极方向发展,因此群落的物种均匀性越来越差(图 1  $a_1$ )。辽东栎的优势地位越来越明显( $K = 0.75$ )。由此可见,辽东栎林向顶极方向发展是群落演替的必然结果,与东灵山辽东栎林的植物多样性的研究结果相符<sup>[30]</sup>。但由于种种原因,即使在高海拔地段群落也许只是刚刚进入顶极演替阶段(RAM、NPM 在高海拔地段的拟合效果仅次于 DPM)。另有研究表明,辽东栎 30 龄种群中的个体之间的竞争非常激烈,大小结构表现为衰退状态,50 龄的辽东栎种群具有稳定的结构,能够长时间生存发展下去<sup>[35]</sup>。但现在东灵山辽东栎林中最大的个体只有 40 多年,因此辽东栎林

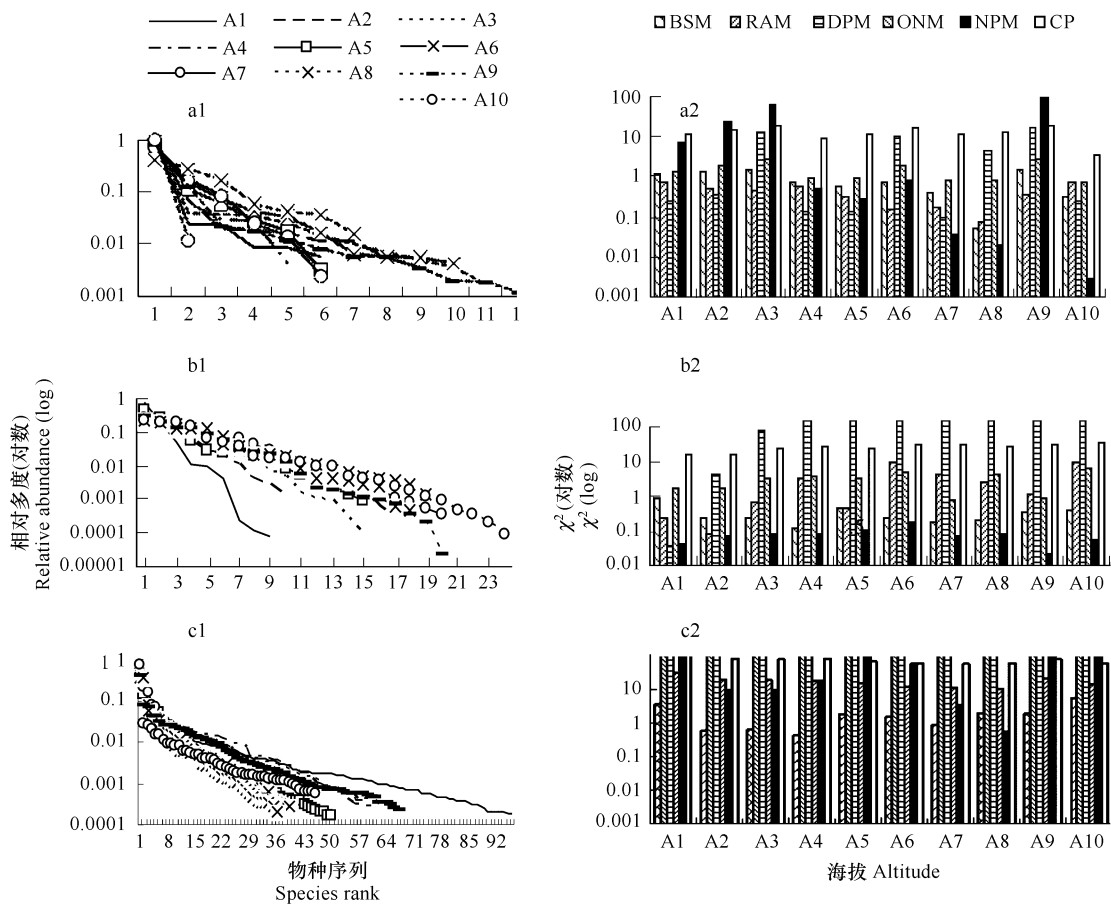


图 1 物种-多度序列图和沿海拔不同生态位模型的  $\chi^2$  适合性检验

Fig. 1 Species-abundance diagram and  $\chi^2$  fitting test on different niche models along the altitude

a1、b1、c1 分别为乔木层、灌木层和草本层的物种多度序列图 a2、b2、c2 分别为乔木层、灌木层和草本层的沿海拔不同生态位模型的  $\chi^2$  适合性检验 a1、b1、c1 are the species-abundance diagram of tree layer , shrub layer and herb layer ; a2、b2、c2 are the  $\chi^2$  fitting test on different niche models along the altitude of tree layer , shrub layer and herb layer

正处于从衰退到稳定的过渡状态 ,并且这种衰退只是暂时的 ,有潜力发育至稳定的群落结构。

NPM 仅适合于研究物种贫乏的环境或者群落演替的早期阶段<sup>[36]</sup> ,而 May 曾经指出 ,BSM 只有在物种多度近于相等的群落拟合效果较好<sup>[37]</sup>。NPM 和 BSM 适合于灌木层群落多度结构的描述 ,说明灌木层的物种个体数量上的优势没有得到足够的发展 ,各物种的数量虽然有差别 ,但是不显著<sup>[38]</sup>。优势种辽东栎的生长势必会影响林下灌木层的采光和水分、养分等的获取 ,灌木层物种的生态位需求不会得到充分的满足 ,这也是灌木层形成此种群落多度格局的重要原因。实地观测显示灌木层优势种绒毛绣线菊在最高海拔处的平均相对高度为 0.779m ,远高于其它海拔段的平均相对高度 (0.135 ~0.573m) ,同时 DPM 在高海拔处的模拟效果要好于 NPM 和 BSM ,物种均匀性较其它海拔段差 (图 1 b1) ,说明优势种绒毛绣线菊在高海拔处的生态位和资源占有上有优势。

草本层的群落多度格局与灌木层的很相似 ,BSM 和 NPM 能很好地拟合其群落多度结构 ,ONM 在高海拔段的拟合效果也很好 ,说明各物种的个体数量差异不大 ,均匀性很好 (图 1 c1) ,物种相互间的依赖性不强 ,但是各个种之间的生态位可能有重叠 ,不同物种利用资源的差异性不显著。乔木层和灌木层物种与草本层物种之间在水分、养分等资源的竞争会影响草本层物种的生长 ,因而草本层得不到足够资源进行生态位的竞争 ,这是草本层物种个体数量差异小 ,均匀性较好的主要原因。

物种分布格局和维持机制一直是群落生态学研究的核心问题 ,其中的关键是物种的共存机制<sup>[39]</sup>。传统的物种共存理论认为 ,群落内的不同物种如果要共存则必须有生态位的分化<sup>[40]</sup>。长期以来 ,生态位分化的思想在这一研究领域占据着主导地位。中性理论<sup>[41-42]</sup>假设群落是饱和的 ,并且群落中所有的个体在生态学上都是完全等同的。它第一次从基本生态学过程出发 ,给出了群落物种多度分布的机理性解释 ,在解释生态位理论所不能解释的热带雨林树种的相对多度分布等方面获得了巨大成功<sup>[37-41-42]</sup>。中性理论意义重大<sup>[43]</sup> ,它的进一步发展和完善将依赖于理论和实验研究两方面的进展<sup>[39]</sup>。中性理论不要求共存物种间有生态位分化 ,因而生态位在中性理论中没有发挥作用的空间。另有生态学家认为 ,生态位理论和中性理论应是互补而不是矛盾的<sup>[44-47]</sup> ,群落结构应是具有竞争等级的近中性<sup>[39-48]</sup>。

从本文的研究结果来看 ,乔木层的生态位模型研究是成功的 ,它能很好地模拟出群落多度格局沿海拔梯度的变异 ,生态学解释也很理想。对于灌木层和草本层 ,物种-多度序列图 (图 1 b1、c1 )显示沿海拔梯度物种均匀性是有变化的 ,而由生态位模型的拟合结果 (图 1 b2、c2 )反映出的沿海拔梯度的群落多度格局变异并不显著。再者 ,中性理论的两个假设是苛刻的<sup>[44]</sup> ,任何一个群落包括热带雨林都很难满足 ;至于东灵山辽东栎林各层的群落结构是不是近中性理论进化的结果 ,还有待于进一步的研究。中性理论和近中性理论也许在解释灌木层和草本层的群落多度格局方面存在潜力。

References :

[1] Ma K P , Liu C R , Yu S L , *et al.* Plant community diversity in Dongling Mountain , Beijing , China Ⅲ. Species-abundance relations of several types of forest communities. *Acta Ecologica Sinica* , 1997 , 17 ( 6 ) : 573 — 583.

[2] Wilson J B. Plant community structure and its relation to the vertical complexity of communities : dominance/diversity and spatial rank consistency. *Oikos* , 1994 , 70 ( 1 ) : 91 — 98.

[3] Kaspari M. Taxonomic level , trophic biology and the regulation of local abundance. *Global Ecology & Biogeography* , 2001 , 10 : 229 — 244.

[4] Tokeshi M. Species abundance patterns and community structure. *Advances in Ecological Research* , 1993 , 24 : 111 — 186.

[5] Zhang J T. Review on species abundance patterns in communities. *Rural Eco-Environment* , 1997 , 13 ( 14 ) : 48 — 54.

[6] Peng S L , Yin Z Y , Ren H , *et al.* Advances in research on the species-abundance relationship models in multi-species collection. *Acta Ecologica Sinica* , 2003 , 23 ( 8 ) : 1590 — 1605.

[7] Etienne R S , Olff H. Confronting different models of community structure to species-abundance data : a Bayesian model comparison. *Ecology Letters* , 2005 , 8 : 493 — 504.

[8] Gray J S. Species-abundance patterns. In : Gee J H R , Giller P S , eds. *Organization of communities-past and present*. Oxford : Oxford University Press , 1987. 53 — 67.

[9] Hill J K , Hamer C H. Using species abundance models as indicators of habitat disturbance in tropical forest. *Journal of Applied Ecology* , 1998 , 35 : 458 — 460.

[10] Moullot D , George-Nascimento M , Poulin R. How parasites divide resources : a test of the niche apportionment hypothesis. *Journal of Animal Ecology* , 2003 , 72 : 757 — 764.

[11] Fesl C. Niche-oriented species-abundance models : different approaches of their application to larval chironomid (Diptera) assemblages in a large river. *Journal of Animal Ecology* , 2002 , 71 : 1085 — 1094.

[12] Johansson F , Englund G , Brodin T , Gardfjell H. Species abundance models and patterns in dragonfly communities : effects of fish predators. *Oikos* , 2006 , 114 : 27 — 36.

[13] Shi P L , Li W H , Wang J X , *et al.* Species-abundance relation of herb communities in subalpine timberline ecotone of Wolong Natural Reserve , Sichuan Province , China. *Acta Ecologica Sinica* , 2000 , 20 ( 3 ) : 384 — 389.

[14] Qiu L L , Yin X Q. Soil fauna abundance pattern in a sloping field of Zuojia Nature Teserve , Jilin Province , China. *Acta Pedologica Sinica* , 2006 , 43 ( 4 ) : 629 — 634.

[15] Liao C Z. Application of various patterns to the study on relative abundance of bird species in the Jiangshi Nature Reserve Zone of Fujian Province. *Chinese Journal of Eco-Agriculture* , 2004 , 12 ( 2 ) : 36 — 39.

[16] Sun S Z. The characteristics of the geology , geomorphology and soils in Donglingshan mountain region. In : Chen L Z ed. *Study on the structure and function of the forest ecosystem in warm temperate zone*. Beijing : Science Press , 1997. 10 — 27.

[17] Ma K P , Chen L Z , Yu S L , *et al.* The major community types in Donglingshan mountain region. In : Chen L Z ed. *Study on the structure and*

function of the forest ecosystem in warm temperate zone. Beijing : Science Press ,1997. 56 — 75.

[18 ] Ma K M. Advances of the study on species abundance pattern. Acta Ecologica Sinica ,2003 ,27 ( 3 ) :412 — 426.

[19 ] Hu X S ,He F L. Neutral theory in macroecology and population genetics. Oikos ,2006 ,113 ( 3 ) :548 — 556.

[20 ] MacArthur R H. On the relative abundance of bird species. Proceedings of Natural Academic Sciences of USA ,1957 ,43 :293 — 295.

[21 ] Whittaker R H. Evolution and measurement of species diversity. Taxon ,1972 ,21 :213 — 251.

[22 ] Pielou E C. Ecological Diversity. A Wiley-interscience Publication ,1975. 21 — 23.

[23 ] Zhang J T. Species abundance patterns in some broad-leaved deciduous forests in New York ,USA. Acta Ecologica Sinica ,1999 ,23 ( 6 ) :481 — 489.

[24 ] Tokeshi M. Niche apportionment or random assortment :Species abundance patterns revisited. Journal of Animal Ecology ,1990 ,59 :1129 — 1146.

[25 ] Zhang J T. Methods in quantitative vegetation ecology. Beijing :China Science and Technology Press ,1995. 46 — 53.

[26 ] Zhang J T. Quantitative ecology. Beijing :Science Press ,2004. 60 — 71.

[27 ] Magurran A E. Ecological diversity and its measurement. New Jersey :Princeton University Press ,1988.

[28 ] Kempton R A. The structure of species abundance and measurement of diversity. Biometrics ,1979 ,35 :307 — 321.

[29 ] Zhao Z H ,Yang F J ,Cong P T ,et al. Study on the species diversity of ligneous plant in *Quercus liaotungensis* Forest in Dongling Mountain. Bulletin of Botanical Research ,2002 22 ( 4 ) :439 — 443.

[30 ] Cong P T ,Yu J H ,Zhao Z H ,et al. Studies on ecological field of *Quercus liaotungensis* Forest ,Dongling Mountain. Bulletin of Botanical Research ,2001 ,21 ( 1 ) :147 — 151.

[31 ] Zu Y G ,Zhao Z H ,Cong P T ,et al. Fractal analysis on spatial distribution patterns of population from *Quercus liaotungensis* Forest in Dongling Mountain ,Beijing. Bulletin of Botanical Research ,2000 ,20 ( 1 ) :112 — 119.

[32 ] Zhang W H ,Zhao Z H ,Sun H Q ,et al. Study on population diameter structures of tree and shrub dominant plants in *Quercus liaotungensis* Forest in Dongling Mountain in Beijing. Bulletin of Botanical Research ,2002 22 ( 1 ) :84 — 90.

[33 ] Zhang W H ,Sun H Q ,Zhao Z H ,et al. Water adaptation characteristics of dominant plants in *Quercus liaotungensis* Forest at Dongling Mountain ,Beijing. Acta Phytoecologica Sinica ,2001 25 ( 4 ) :438 — 443.

[34 ] Cong P T ,Zhao Z H ,Zhang W H ,et al. The research of succession process of *Quercus liaotungensis* community on Dongling Mountain with Continous Time Markov Approach. Bulletin of Botanical Research ,2000 20 ( 4 ) :438 — 443.

[35 ] Wang W ,Liu C R ,Ma K P ,et al. Population structure and dynamics of *Quercus liaotungensis* in two broad-leaved deciduous forests in Dongling Mountain ,northern China. Acta Botanica Sinica ,1999 ,41 ( 4 ) :425 — 432.

[36 ] Hubbel S P. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. In : Monographs in Population Biology. Princeton : Princeton University Press ,2001. 375.

[37 ] May R M. Patterns of species abundance and diversity. In :Coddy M L ,Diamond J M eds. Ecology and evolution of communities. Cambridge : Harvard University Press ,81 — 120.

[38 ] Wu C Z ,Hong W ,Zheng Q R. Application of various patterns to the study on species relative abundance in *Tsoongiodendron odorum* community. Journal of Tropical and Subtropical Botany ,2001 ,9 ( 3 ) :235 — 242.

[39 ] Zhou S R ,Zhang D Y. Neutral theory in community ecology. Acta Ecologica Sinica ,2006 ,30 ( 5 ) :868 — 877.

[40 ] Zhang D Y. Researches on theoretical ecology. Beijing :Higher Education Press ,2000. 151 — 191.

[41 ] Hubbell S P. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. Functional Ecology ,2005 ,19 ,166 — 172.

[42 ] Hubbell S P. Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. Ecology ,2006 ,87 ,1387 — 1398.

[43 ] Alonso D ,Etienne R S and McKane A J. The merits of neutral theory. TRENDS in Ecology and Evolution ,2006 ,21 ( 8 ) :451 — 457.

[44 ] Chave J. Neutral theory and community ecology. Ecology Letters ,2004 ,7 :241 — 253.

[45 ] Holt R D. Emergent neutrality. Trends in Ecology and Evolution ,2006 ,21 ( 10 ) :531 — 533.

[46 ] Adler P B ,HilleRisLambers J ,Levine J M. . A niche for neutrality. Ecology Letters ,2007 ,10 :95 — 104.

[47 ] Gravel D ,Canham C D ,Beaudet M et al. Reconciling niche and neutrality :the continuum hypothesis. Ecology Letters ,2006 ,9 :399 — 409.

[48 ] Zhang D Y ,Jiang X H. A hypothesis for the origin and maintenance of within-community species diversity. Chinese Biodiversity ,1997 ,5 ( 3 ) :161 — 167.

参考文献 :

[ 1 ] 马克平 ,刘灿然 ,于顺利 ,等. 北京东灵山地区植物群落多样性的研究 Ⅲ. 几种类型森林群落的种-多度关系研究. 生态学报 ,1997 ,17 ( 6 ) 573 ~ 583.

[ 5 ] 张金屯. 群落中物种多度格局的研究综述. 农村生态环境 ,1997 ,13 ( 4 ) :48 ~ 54.

[6] 彭少麟,殷祚云,任海,等. 多物种集合的种-多度关系模型研究进展. 生态学报 2003 23 (8) :1590~1605.

[13] 石培礼,李文华,王金锡,等. 四川卧龙亚高山林线生态交错带群落的种-多度关系. 生态学报 2000 20 (3) :384~389.

[14] 邱丽丽,殷秀琴. 左家自然保护区坡地土壤动物物种-多度分布格局研究. 土壤学报 2006 43 (4) :629~634.

[15] 廖成章. 福建将石自然保护区鸟类物种相对多度模型的拟合研究. 中国生态农业学报 2004 12 (2) :36~39.

[16] 孙世洲. 东灵山地区的地质、地貌和土壤. 见:陈灵芝主编. 暖温带森林生态系统结构与功能研究. 北京:科学出版社,1997. 10~27.

[17] 马克平,陈灵芝,于顺利,等. 北京东灵山地区植物群落的基本类型. 见:陈灵芝主编. 暖温带森林生态系统结构与功能研究. 北京:科学出版社,1997. 56~75.

[18] 马克明. 物种多度格局研究进展. 植物生态学报 2003 27 (3) :412~426.

[25] 张金屯. 植被数量生态学方法. 北京:中国科学技术出版社,1995. 46~53.

[26] 张金屯. 数量生态学. 北京:科学出版社,2004. 60~71.

[29] 赵则海,杨逢建,丛沛桐,等. 东灵山辽东栎林木本植物多样性研究. 植物研究 2002 22 (4) :439~443.

[30] 丛沛桐,于景华,赵则海,等. 东灵山辽东栎林植物生态场研究. 植物研究 2001 21 (1) :147~151.

[32] 张文辉,赵则海,孙海芹,等. 东灵山辽东栎林优势林木种群直径结构的研究. 植物研究 2002 22 (1) :84~90.

[33] 张文辉,孙海芹,赵则海,等. 北京东灵山辽东栎林优势植物水分适应特性. 植物生态学报 2001 25 (4) :438~443.

[34] 丛沛桐,赵则海,张文辉,等. 东灵山辽东栎群落演替的连续时间马尔可夫过程研究. 植物研究 2000 20 (4) :438~443.

[35] 王巍,刘灿然,马克平,等. 东灵山两个落叶阔叶林中辽东栎群落结构和动态. 植物学报 1999 41 (4) :425~432.

[38] 吴承祯,洪伟,郑群瑞. 福建万木林保护区观光木群落物种相对多度模型的拟合研究. 热带亚热带植物学报 2001 9 (3) :255~242.

[39] 周淑荣,张大勇. 群落生态学的中性理论. 植物生态学报 2006 30 (5) :868~877.

[40] 张大勇. 理论生态学研究. 北京:高等教育出版社,2000. 151~191.

[48] 张大勇,姜新华. 群落内物种多样性发生与维持的一个假说. 生物多样性 1997 5 (3) :161~167.