

DOI: 10.5846/stxb202006051462

夏梦洁, 王晓霞, 郝珉辉, 赵秀海, 张春雨. 吉林蛟河针阔混交林功能性状分布格局及其对地形因素的响应. 生态学报, 2021, 41(7): 2794-2802.
Xia M J, Wang X X, Hao M H, Zhao X H, Zhang C Y. Distribution pattern of functional traits and its response to topographic factors in a conifer and broad-leaved mixed forest in Jiaohe, Jilin province. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(7): 2794-2802.

吉林蛟河针阔混交林功能性状分布格局及其对地形因素的响应

夏梦洁¹, 王晓霞², 郝珉辉¹, 赵秀海¹, 张春雨^{1,*}

1 北京林业大学国家林业和草原局森林经营工程技术研究中心, 北京 100083

2 吉林省林业勘察设计院, 长春 130022

摘要: 森林群落的构建过程及其内在机制是生态学研究热点问题。植物功能性状是指能够代表植物的生活史策略, 反映植物对环境变化响应的一系列植物属性。通过植物功能性状的分布格局及其对环境因素的响应有助于推测群落的构建过程及其内在作用机制。以吉林蛟河 21.12hm² 温带针阔混交林样地为研究对象, 采集并测量了样地内 34 种木本植物的 6 种不同的功能性状。以 20m × 20m 的样方为研究单元, 通过计算平均成对性状距离指数 (mean pairwise trait distance; PW) 和平均最近邻体性状距离指数 (mean nearest neighbor trait distance; NN) 来探讨群落中单个性状和综合性状的分布格局。同时结合地形因子采用回归分析探讨功能性状的分布格局对局域生境变化的响应。基于 PW 的结果显示: 单个性状中除叶面积外, 其余性状的分布格局均为聚集分布多于离散分布; 基于 NN 的结果显示: 除叶面积和最大树高外, 其余性状的分布格局为聚集分布多于离散分布。此外, 由 6 种单个性状组成的综合性状的分布格局同样为聚集分布多于离散分布。基于回归分析的结果显示: 森林群落中功能性状的分布格局受到海拔、坡度和坡向等因素的显著影响, 而凹凸度的影响则不显著。研究结果表明包括环境过滤和生物相互作用的非随机过程能够影响温带针阔混交林的群落构建过程, 中性过程对该区域群落构建过程的影响不显著。

关键词: 功能性状; 功能性状结构; 群落构建机制; 环境因素

Distribution pattern of functional traits and its response to topographic factors in a conifer and broad-leaved mixed forest in Jiaohe, Jilin province

XIA Mengjie¹, WANG Xiaoxia², HAO Minhui¹, ZHAO Xiuhai¹, ZHANG Chunyu^{1,*}

1 Research Center of Forest Management Engineering of State Forestry and Grassland Administration, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 Forestry Survey and Design Institute of Jilin Province, Changchun 130022, China

Abstract: Understanding the mechanism and process of community assembly is a key issue in ecological research. Functional traits, which represent plant physiological, morphological, and phenological attributes, have decisive effects on plant growth, survival, reproduction and dispersal. Examining the spatial distribution pattern of plant functional traits and its response to local environmental variation is helpful to speculate the underlying processes and mechanisms that regulate community assembly. In this study, we explored the underlying mechanisms of community assembly using the dataset from a 21.12hm² temperate conifer and broad-leaved mixed forest plot in Jiaohe, Northeast China. Four topographic attributes, including elevation, convexity, slope, and aspect, were measured as local environmental factors. Six functional traits, namely leaf area, specific leaf area, leaf carbon content, leaf nitrogen content, leaf carbon to nitrogen ratio, and maximum tree height, were collected and measured for all 34 woody species that present in this temperate forest plot. Two functional

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31971650, 31600480)

收稿日期: 2020-06-05; 网络出版日期: 2021-01-28

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zcy_0520@163.com

structure indices, including the mean pair-wise trait distance (PW) and the mean nearest neighbor trait distance (NN), were used to explore the spatial distribution pattern of plant traits. Furthermore, regression analyses were used to investigate the response of trait patterns to environmental variation. Based on the results of PW, we found that, except for the leaf area traits, the remaining traits mainly showed the clumped spatial patterns. The results based on NN showed that, except for the leaf area and maximum tree height, the remaining traits presented the clumped spatial patterns. The results of regression analyses showed that the distribution patterns of functional traits were significantly affected by elevation, slope, and aspect. In contrast, convexity had no significant effect on trait distribution in this temperate forest community. Our results indicate that the non-random processes including environmental filtering and biological interactions played important roles in regulating forest community assembly, while the role of neutral process was not significant in this temperate conifer and broad-leaved mixed forest.

Key Words: functional traits; functional trait structures; community assembly; environmental variables

群落构建机制与构建过程是生态学研究热点问题,生态位理论和中性理论是解释群落构建过程的两个主要理论。生态位理论认为生态位完全相同的物种不能共存于群落中,环境过滤和生物间相互作用是影响生物多样性格局的两个重要过程^[1-2]。而中性理论则认为群落中的物种多样性是由长时间物种的随机迁入迁出和生态漂移形成的^[3-5]。扩散限制是中性理论的重要推论,即随着空间距离的增加,群落的相似性会降低,因此扩散限制也是影响群落构建的重要过程。

植物功能性状是指能够影响植物本身的生理、生态学过程,反映植物对环境变化响应的一系列功能属性,因此常被用来探讨群落的构建机制与构建过程^[6-7]。例如 Freschet 等在不同的森林类型中利用两种叶片性状即叶氮含量和比叶面积验证了生物和非生物因子共同驱动群落的构建^[8]。有研究显示不同性状在相同空间尺度下的分布格局不同,例如:比叶面积在局域尺度下呈聚集分布时,而种子大小则表现为离散分布,表明不同功能性状对不同生态过程的响应不同^[9-11]。此外,近年来生态学家试图将植物性状的分布格局与特定生境条件相联系^[12],这对于森林群落的经营管理和多样性保护具有十分重要的意义。将群落功能性状的分布与局域尺度的环境因子联系起来,有助于检验出不同环境因子对性状分布格局的影响,并推测相应的生态学过程。

本研究通过植物的叶面积、比叶面积、叶碳含量、叶氮含量、叶碳氮比和最大树高 6 类主要功能性状,以 21.12 hm² 大面积森林固定监测样地群落调查数据为基础,分析了 20m × 20m 空间尺度下的群落功能性状分布格局,并评估生态位过程和中性过程在吉林蛟河针阔混交林群落构建机制中的相对重要性。本研究同时结合样地内海拔高度、坡度、坡向和凹凸度四种地形因子,探讨不同地形因子对森林群落中性状分布的影响。研究旨在揭示吉林蛟河温带针阔混交林中功能性状的分布格局及其对生境变化的响应,并推测其背后的群落构建机制和构建过程。

1 研究方法

1.1 研究区概况与样地设置

本研究区位于吉林省蛟河林业试验区管理局,地理位置为 43°57.897'—43°58.263'N, 127°42.789'—127°43.310'E。该气候属于受季风影响的温带大陆性气候,年均温为 3.8℃,最热月为 7 月,平均气温 21.7℃,最冷月为 1 月,平均气温 -18.6℃,年均降水量 695.9mm。该地区林分类型为典型的次生针阔混交林,土壤类型为棕色森林土,土层厚度为 20—100cm^[13]。2009 年建立面积为 21.12hm² (660m × 320m) 的固定森林监测样地,样地最低海拔为 425.3m,最高海拔为 525.8m,相对最大高差为 100.5m,地势变化较大。样地群落调查过程中,记录了样地内所有胸径 (DBH) 大于 1cm 的木本植物的物种名称、胸径、树高、冠幅和相对位置坐标,并挂牌标记进行长期监测。样地内主要树种有胡桃楸 (*Juglans mandshurica*)、紫椴 (*Tilia amurensis*)、蒙古栎

(*Quercus mongolica*)、色木槭(*Acer mono*)和红松(*Pinus koraiensis*)等。

1.2 地形因子测量

地形因子可以综合反映样地内土壤养分和水分状况,并在一定程度解释群落内植物的生长状况^[14],本研究中我们采用海拔高度、凹凸度、坡度和坡向这四个地形因子记为环境因子。将整个研究区域划分为 528 个 20m × 20m 的样方,采用 Harm 等人的计算方法计算地形因子^[15]。具体计算过程为:每个样方 4 个顶点海拔值的平均值为该样方的平均海拔高度;目标样方的海拔减去与之相邻的 8 个样方的海拔平均值为该样方的凹凸度,其中,山脊为正值,洼地为负值;分别连接每个样方的 3 个顶点形成 4 个三角形平面,每个平面与该样方投影夹角的平均值为目标样方的坡度;4 个平面与正北方向的角度平均值为目标样方的坡向^[15-17]。基于该样地,已开展的相关研究表明,森林中不同的树种具有不同的生境偏好,树种的生长和分布都会受到地形因子的显著影响^[13, 18-19],并且有研究表明环境因子对树种分布的影响可能是通过物种所具有的功能性状而发挥作用^[16]。但地形因子如何影响树种功能性状的分布格局目前仍然不十分清楚,有开展必要进一步的研究。

1.3 功能性状样品的采集与测定

本研究选择样地内胸径(DBH)大于 5cm 的乔木和大灌木树种作为研究对象,共计 34 个种。于 2017 年生长季采集并测量了样地内 34 个树种的 6 类关键功能性状数据,包括:叶面积、比叶面积、叶碳含量、叶氮含量、叶碳氮比和最大树高。叶片性状反映植物的生活史策略及其对环境条件的响应^[20],叶面积反映植物对光的捕获能力,比叶面积反映植物在生长过程中的资源获取能力;叶氮含量表示植物在叶经济型谱上的位置,反映植物的资源获取能力^[6];叶碳含量是植物生长过程中维持碳平衡的重要参数^[21];叶碳氮比反映林木的碳氮代谢情况以及营养利用率。最大树高作为茎干性状的代表,反映植物光学生态位和综合竞争能力^[16, 22]。功能性状样品的采集和测定均参照 Cornelissen 等人的要求进行,常见种的采样株数在 30 株以上,部分稀有种的采样株数在 10 株以上^[23];最大树高为样地内每个树种最高的前 5% 个体的平均值^[17]。

1.4 构建功能性状树

在获取叶面积、比叶面积、叶碳含量、叶氮含量、叶碳氮比和最大树高的性状数据,首先对原始性状数据进行对数转化,然后通过主成分分析获取能够代表所有功能性状的主成分,选取其中综合解释量在 90% 以上的主成分作为综合功能性状因子,通过计算欧氏距离生成性状距离矩阵,采用最远距离法对性状距离矩阵进行系统聚类,生成功能性状聚类树^[24]。

1.5 计算功能性状分布格局

本文计算了分别基于 6 种单个性状和一种综合性状的性状聚类,采用平均成对性状距离指数(mean pairwise trait distance; PW)和平均最近邻体性状距离指数(mean nearest neighbor trait distance; NN)计算样地内每个 20 m × 20 m 的样方的功能性状分布格局^[25-26]。这两种算法均需要通过性状聚类树随机转换实现,利用观察到的 PW 值和 NN 值量化群落性状分布结构,保持物种数量及个体数不变,将聚类树的末端树种随机转换 999 次,计算零模型下的功能性状分布,采用随机分布结果将观测值标准化,使我们获得标准条件下的 PW 和 NN 值即 S.E.S.PW 和 S.E.S.NN,计算 S.E.S.PW 和 S.E.S.NN 的公式如下:

$$S.E.S.PW = -1 \times (PW_{act} - \text{mean}(PW_{rand})) / \text{sd}(PW_{rand})$$

$$S.E.S.NN = -1 \times (NN_{act} - \text{mean}(NN_{rand})) / \text{sd}(NN_{rand})$$

式中, PW_{act} 代表实际观察到的平均成对性状距离, $\text{mean}(PW_{rand})$ 代表零模型随机转换 999 次物种后的成对性状距离模拟值的平均值, $\text{sd}(PW_{rand})$ 代表零模型模拟值的标准差;同理, NN_{act} 表示实际观察到的群落平均最近

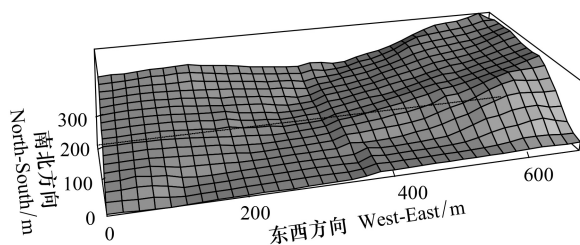


图1 样地地形示意图

Fig.1 Schematic diagram of the forest plot

邻体性状距离, $\text{mean}(NN_{\text{rand}})$ 代表零模型随机转换 999 次物种后的最近邻体性状距离模拟值的平均值, $\text{sd}(NN_{\text{rand}})$ 代表零模型模拟值的标准差。S.E.S.PW(或 S.E.S.NN) 值大于零代表功能性状呈聚集分布格局, 小于零代表功能性状呈离散分布格局, 等于零代表功能性状随机分布。

1.6 功能性状分布对地形变化的响应

本研究采用海拔高度、坡度、坡向和凹凸度这 4 个地形因子为环境变量, 结合组合功能性状的分布格局, 运用逐步回归的方法分析不同地形因子对综合功能性状格局的解释程度, 探讨影响样地内群落构建的主要驱动因子。本研究相关计算均在统计软件 R.3.5.1 中完成, 分别采用了“vegan”、“picante”软件包^[27-28]。

2 结果

2.1 植物功能性状树

本研究采用最远距离法进行系统聚类得到功能性状聚类树(图 2), 与直接反映植物进化关系的系统发育树不同, 功能性状树主要反映了植物生态功能与生态策略之间的相似性(即性状与性状之间的相似性)。例如: 本研究中山杨、白桦都属于先锋树种, 具有较大的比叶面积、较高的叶氮含量和较低的木质密度, 因此在功能性状树上的位置相近; 色木槭、拧筋槭、糠椴、紫椴等属于硬阔树种, 其叶片为单叶, 具有较小的叶面积和较高的木质密度, 因此在功能性状树上的位置相近; 水曲柳、花曲柳和黄檗同属于硬阔树种, 但其叶片为复叶, 具有较大的叶面积和较高的木质密度, 因此在功能性状树上的位置相近; 而水榆花楸、稠李、山丁子、青楷槭、簇毛槭、千金榆、鼠李、黑樱桃、毛榛和花楸等灌木或小乔木则聚为一类, 这一类树种的最大特征为其最大树高较小, 是样地内典型的亚林层树种。此外, 还有部分树种以其独特的性状特征单独划分为一类, 例如胡桃楸(复叶树种)以其极大的叶面积, 怀槐(豆科固氮树种)以其极高的叶氮含量等特征单独聚为一类, 反映了此类树种在样地内独特的生态地位。

2.2 植物功能性状分布格局

基于平均成对性状距离(PW)的研究结果显示(表 1; 图 3): 单个性状中, 叶面积的分布格局为离散分布(即图 3 中蓝色区域)多于聚集分布(即图 3 中红色区域), 在全部 528 个样方中, 有 432 个样方(81.8%)呈现为离散分布; 除叶面积外, 其余性状的分布格局均为聚集分布多于离散分布。基于平均最近邻体性状距离(NN)的研究结果显示(表 1; 图 4): 单个性状中, 叶面积和最大树高分布格局为离散分布多于聚集分布, 在全部 528 个样方中, 分别有 79.9% 和 60.0% 的样方呈现为离散分布, 而其余性状的分布格局为聚集分布多于离散分布(表 1; 图 4)。总体而言基于平均最近邻体性状距离和平均成对性状距离的研究结果具有较高的一致性。此外, 由 6 种单个性状组成的综合性状因子的分布格局同样为表现为聚集分布多于离散分布(表 1; 图 5)。

表 1 性状呈聚集分布和离散分布的样方比例/%

Table 1 Proportion of aggregation and dispersion patterns

	S.E.S.PW		S.E.S.NN	
	结构聚集(显著聚集) Aggregation (significant)	结构分散(显著分散) Dispersion (significant)	结构聚集(显著聚集) Aggregation (significant)	结构分散(显著分散) Dispersion (significant)
叶面积 Leaf area	18.2(1.5)	81.8(25.6)	20.1(0.8)	79.9(22.7)
比叶面积 Specific leaf area	98.1(27.3)	1.9(0.0)	73.5(25.2)	26.5(0.0)
叶氮含量 Leaf nitrogen	92.8(7.8)	7.2(0.0)	89.0(4.9)	11.0(0.0)
叶碳含量 Leaf carbon	69.3(3.8)	30.7(0.2)	76.7(8.3)	23.3(1.1)
叶碳氮比 Carbon to nitrogen ratio	81.1(10.0)	18.9(0.4)	86.9(6.6)	13.1(0.4)
最大树高 Maximum tree height	61.4(9.7)	38.6(5.3)	40.0(4.5)	60.0(23.3)
综合性状因子 All traits	48.9(4.4)	51.1(0.8)	60.4(4.0)	39.6(0.6)

S.E.S.NN 和 S.E.S.PW 分别表示 PW 和 NN 标准化效应值, 括号数值内表示性状分布呈显著聚集或显著离散 ($P < 0.05$) 的样方比例

2.3 环境变量对功能性状分布格局的影响

本研究利用综合性状因子计算了局域环境变量, 包括海拔高度(ELE)、坡度(SLO)、坡向(ASP)和凹凸度

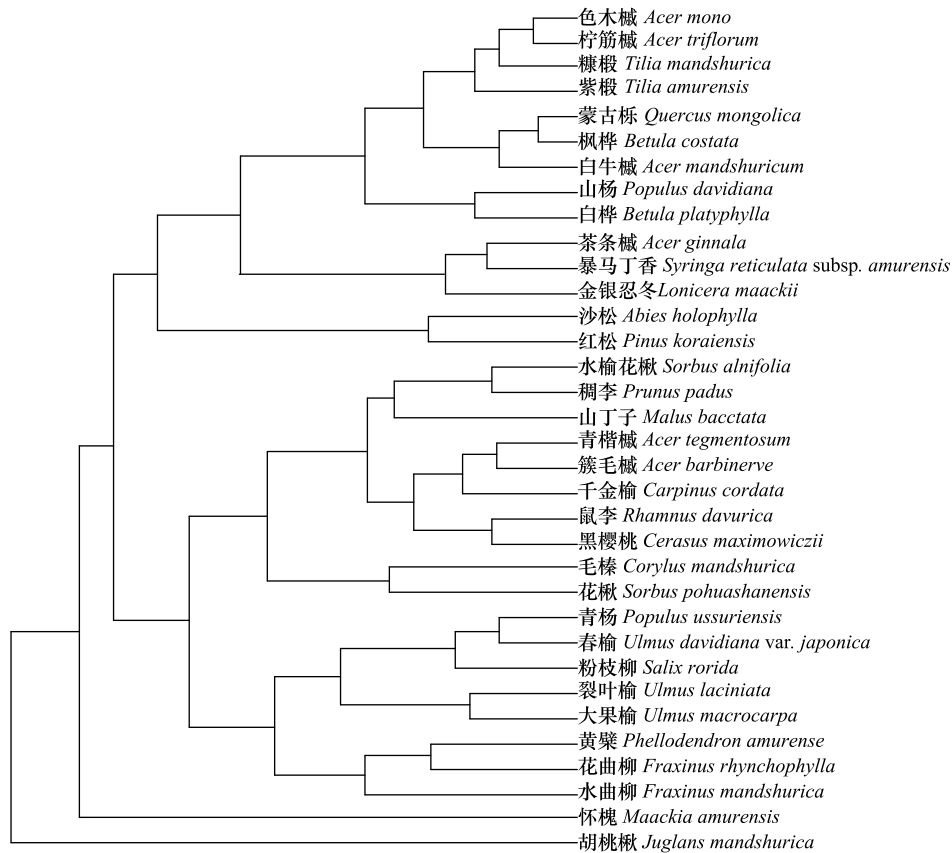


图2 综合性状聚类树

Fig.2 Clustering tree based on functional traits

(CON)对功能性状分布格局的相对解释程度。研究基于逐步回归的算法,结果发现局域环境变量对 S.E.S. PW 的解释量为 37.4%,对 S.E.S.NN 的解释量为 23.6%,其具体公式为:

$$S.E.S.PW = 0.380ELE + 0.366SLO + 0.088ASP;$$

$$S.E.S.NN = 0.306ELE + 0.288SLO + 0.074ASP,$$

结果显示在已知的环境因子中,海拔高度、坡度和坡向对群落功能性状分布格局的影响显著,而凹凸度则对功能性状分布无显著影响,被排斥在回归模型之外。群落功能性状分布格局与局域环境变量显著相关,表明环境过滤在该研究区域内发挥着重要作用。

3 讨论

3.1 平均成对性状距离指数和平均最近邻体性状距离指数

平均成对性状距离指数(PW)和平均最近邻体性状距离指数(NN)都可以用来探讨群落功能性状的分布格局,这两种方法都是基于距离矩阵来量化群落功能性状的分布格局^[29]。不同的是PW侧重于对整体群落分析,是分析性状分布格局的基础^[25],它用于衡量群落中所有物种的平均相关性^[10],侧重于整个群体的平均值;而NN指数则是测量亲缘关系最近物种对之间的相关性^[30],显示的是群落功能性状聚类树的终端性状分布格局。有研究认为这两种方法都具有检测环境过滤的作用,而NN指数更易检测相似性限制带来的影响^[30]。PW指数和NN指数计算同一区域的性状分布格局,结果出现偏差,可能是性状在样地区域内分布不均造成的,本研究结果显示最大树高在不同计算方法下的结果存在差异,可能与该性状在样方内的分布不均匀有关^[31]。

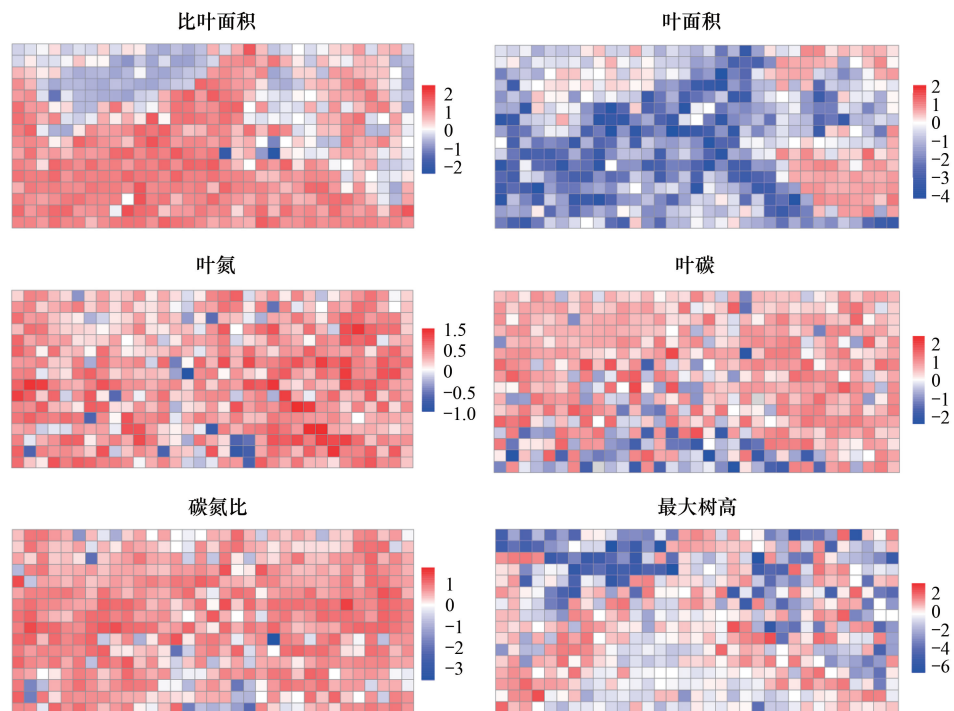


图3 植物功能性状分布格局(基于平均成对性状距离法)

Fig.3 Distribution patterns of plant functional traits (based on the mean pairwise trait distance)

红色表示性状聚集分布,蓝色表示性状离散分布,颜色越深表示性状聚集或离散分布的程度越明显

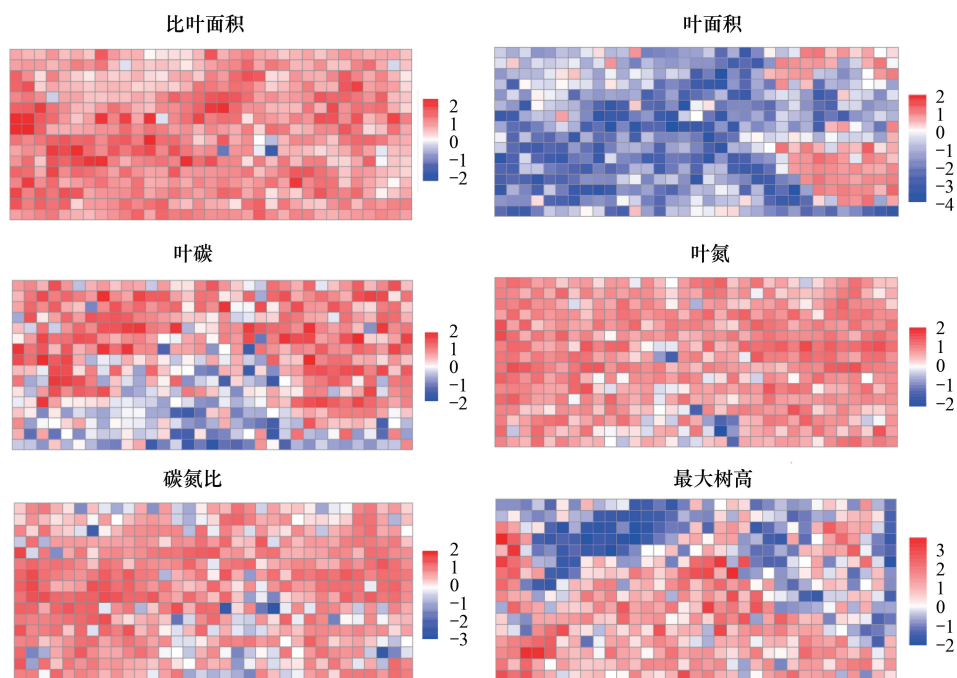


图4 植物功能性状分布格局(基于平均最近邻体性状距离法)

Fig.4 Distribution patterns of plant functional traits (based on the mean nearest neighbor trait distance)

红色表示性状聚集分布,蓝色表示性状离散分布,颜色越深表示性状聚集或离散分布的程度越明显

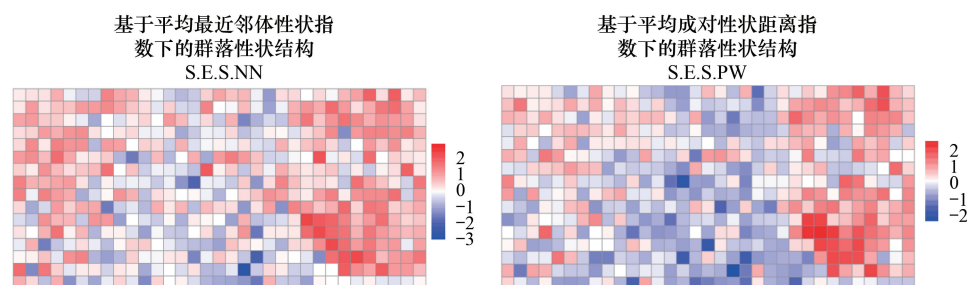


图5 综合性状因子的分布格局

Fig.5 Distribution patterns based on all six traits

红色表示性状结构聚集,蓝色表示性状结构离散,颜色越深表示性状的聚集或离散程度越明显

3.2 功能性状分布格局与群落构建机制

已开展的相关研究表明,森林中不同的树种具有不同的生境偏好,树种的生长和分布都会受到地形因子的显著影响^[13, 18-19],并且有研究表明环境因子对树种分布的影响可能是通过物种所具有的功能性状而发挥作用^[16]。因此,生态学家通过量化群落中功能性状的分布格局来推断影响群落构建的生态学机制。不同的功能性状反映了植物不同的生理、生态特征和生活史策略,因此其在群落中的分布格局以及其对生境变化的响应也会存在差异。环境过滤和相似性限制可以通过作用于不同类型的功能性状来影响群落中物种和性状的分布格局^[32]。研究显示,环境会过滤掉不适生的性状,导致适生性状呈聚集状态^[33],而离散的性状分布则是由功能性状之间的相似性限制造成,其与生态位分化有关。一般认为物种所具有的性状越相似,物种间的竞争就越激烈,而竞争导致某些具有相似性状的物种占据不同的生态位,使物种或性状的分布呈离散格局^[34]。在此基础上,有研究认为与生产力相关的功能性状在小尺度上是聚集的,尤其是与叶的相对生长速率,叶片寿命和叶片的营养物质相关的性状^[35]。本研究显示叶碳含量、叶氮含量和叶碳氮比等直接反映叶片营养物质的性状以及反映植物生长过程的比叶面积均呈显著聚集状态,综合性状结构同样呈显著聚集分布格局,与前人的研究结果较为一致^[36-37]。研究显示竞争型性状在群落内容易呈离散分布的结构^[26],而叶面积呈显著离散分布,可能与研究区域的林分类型有关。此外,最大树高在两种不同运算下结果有差异,该研究结果与 Swenson 等的研究类似,可能是由于最大树高在不同样方内分布不均,导致 PW 和 NN 计算结果不同^[31]。

本研究结果显示叶氮含量、叶碳含量和比叶面积等性状在群落中呈聚集分布,反映了环境过滤在群落构建中的重要作用,该结果与温带和热带地区的研究结果类似^[9],但组合性状分布结构显示,虽然呈显著聚集结构的样方较多,但样地中也有很多有离散趋势的样方,这表明除环境过滤外,生物之间的相互作用对该地区的群落构建也有影响,非随机过程是影响该地区群落构建的主要驱动因子^[38]。

3.3 地形因子与群落功能性状分布

本文从综合功能性状的角度,结合局域的地形因子,利用不同的功能性状结构指数,对两种计算结果回归分析显示,地形因子对性状分布格局影响显著。有研究指出,在环境条件较差的区域,例如低海拔干旱和高海拔霜冻地区,由于环境过滤作用的影响,群落的功能性状结构通常呈聚集分布,而在环境条件适宜的低海拔地区,生物间的竞争作用强烈,而环境过滤的作用并不明显,因此群落的功能性状结构多呈离散分布^[39]。性状分布呈现的这种差异既来自生态位保守的影响,也是性状对每个特定的环境条件的适应性反应^[40]。在我们的研究区域内,如图5综合性状分布格局显示,样地东部和西北部海拔较高处的功能性状格局多呈聚集分布,样地中部多呈离散分布,从图1的地形图中可以看出,聚集分布多处于上坡带,海拔高度和地面凹凸度均有较大幅度的改变,而离散分布多处于地势低平、环境条件较为温和的区域。

凹凸度、海拔高度、坡度和坡向这四种地形因子与综合性状结构逐步回归分析显示,海拔和坡度坡向对群落性状分布具有显著影响,凹凸度的影响很小,基本忽略不计,而在 Liu 等人^[16]的研究中,发现海拔高度和地

形凹凸度对性状分布的影响最大,研究结果的差异可能与研究地的地形条件不同有关。有研究指出,海拔较高的区域,温度和大气压降低,太阳辐射增加,可以影响植物的生长进程^[41]。样地地形图显示,整块样地的地形变化差异显著,将样地一分为二,明显东部地区海拔高,西部地区海拔趋于平缓,样地生境存在明显的异质性,这种生境异质性很大程度上影响了资源的利用情况^[42],并进一步影响了功能性状的分布格局。在这种地形条件下,坡度能够显著影响到植物对土壤水分、养分以及光照等资源的获取与利用,从而对植物的性状进行选择 and 过滤,进而影响了群落的物种和性状分布格局。

4 结论

本研究从植物功能性状的角度出发,结合环境因子,探讨影响蛟河地区群落构建的主要驱动机制。研究表明,不同性状的分布格局不同,比叶面积、叶碳含量、叶氮含量、叶碳氮比在研究区域内呈明显的聚集分布,表示环境过滤对物种的功能性状分布格局具有重要作用;叶面积呈明显的离散分布,表示相似性限制的重要作用;最大树高在不同计算方法下的分布结果有差异。研究显示,环境因子对性状分布具有显著影响,其中海拔高度的影响最为显著,表明环境过滤的重要作用。综上所述,本研究认为非随机过程是蛟河针阔混交林群落构建的主要驱动因子,环境过滤和生物之间的相似性限制是群落内物种和功能性状分布格局的主要决定因素。

参考文献 (References):

- [1] Weiher E, Clarke G D P, Keddy P A. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos*, 1998, 81 (2): 309-322.
- [2] Siefert A, Ravenscroft C, Weiser M D, Swenson N G. Functional beta-diversity patterns reveal deterministic community assembly processes in eastern North American trees. *Global Ecology and Biogeography*, 2013, 22(6): 682-691.
- [3] Etienne R S, Alonso D. A dispersal-limited sampling theory for species and alleles. *Ecology Letters*, 2005, 8(11): 1147-1156.
- [4] Rosindell J, Hubbell S P, Etienne R S. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography at age ten. *Trends in ecology & evolution*, 2011, 26(7): 340-348.
- [5] 柴永福, 岳明. 植物群落构建机制研究进展. *生态学报*, 2016, 36(15): 4557-4572.
- [6] 周道玮. 植物功能生态学研究进展. *生态学报*, 2009, 29(10): 5644-5655.
- [7] 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境 and 生态系统功能. *植物生态学报*, 2007, 31(1): 150-165.
- [8] Freschet G T, Dias A T C, Ackerly D D, Aerts R, Van Bodegom P M, Cornwell W K, Dong M, Kurokawa H, Liu G F, Onipchenko V G, Ordoñez J C, Peltzer D A, Richardson S J, Shidakov I I, Soudzilovskaia N A, Tao J P, Cornelissen J H C. Global to community scale differences in the prevalence of convergent over divergent leaf trait distributions in plant assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, 2011, 20(5): 755-765.
- [9] Swenson N G, Enquist B J. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany*, 2007, 94(3): 451-459.
- [10] Webb C O. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *American Naturalist*, 2000, 156(2): 145-155.
- [11] 房帅, 原作强, 蔺菲, 叶吉, 郝占庆, 王绪高. 长白山阔叶红松林木本植物系统发育与功能性状结构. *科学通报*, 2014, 59(24): 2342-2348.
- [12] Anderson M J, Crist T O, Chase J M, Vellend M, Inouye B D, Freestone A L, Sanders N J, Cornell H V, Comita L S, Davies K F, Harrison S P, Kraft N J B, Stegen J C, Swenson N G. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 2011, 14(1): 19-28.
- [13] 郝琅辉, 张忠辉, 赵珊珊, 张春雨, 赵秀海. 吉林蛟河针阔混交林树木生长的空间关联格局. *生态学报*, 2017, 37(6): 1922-1930.
- [14] Westoby M, Falster D S, Moles A T, Vesk P A, Wright I J. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33: 125-159.
- [15] Harms K E, Condit R, Hubbell S P, Foster R B. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology*, 2001, 89(6): 947-959.
- [16] Liu J J, Tan Y H, Slik J W F. Topography related habitat associations of tree species traits, composition and diversity in a Chinese tropical forest. *Forest Ecology and Management*, 2014, 330: 75-81.

- [17] 郝珉辉, 李晓宇, 夏梦洁, 等. 抚育采伐对蛟河次生针阔混交林功能结构和谱系结构的影响. 林业科学, 2018, 54(5): 1-9.
- [18] Zhang C Y, Zhao Y Z, Zhao X H, Von Gadow K. Species-habitat associations in a northern temperate forest in China. *Silva Fennica*, 2012, 46(4): 501-519.
- [19] 郝珉辉, 张忠辉, 赵珊珊, 赵秀海, 叶尔江·拜克吐尔汗, 张春雨. 吉林蛟河针阔混交林树木生长与生境的关联性. 生态学报, 2017, 37(10): 3437-3444.
- [20] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [21] Boerner R E J. Foliar nutrient dynamics and nutrient use efficiency of four deciduous tree species in relation to site fertility. *Journal of Applied Ecology*, 1984, 21(3): 1029-1040.
- [22] Moles A T, Warton D I, Warman L, Swenson N G, Laffan S W, Zanne A E, Pitman A, Hemmings F A, Leishman M R. Global patterns in plant height. *Journal of Ecology*, 2009, 97(5): 923-932.
- [23] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich D E, Reich P B, Ter Steege H, Morgan H D, Van Der Heijden M G A, Pausas J G, Poorter H. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2003, 51(4): 335-380.
- [24] Petchey O L, Gaston K J. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 2002, 5(3): 402-411.
- [25] Liu X J, Swenson N G, Zhang J L, Ma K P. The environment and space, not phylogeny, determine trait dispersion in a subtropical forest. *Functional Ecology*, 2013, 27(1): 264-272.
- [26] Weiher E, Keddy P A. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos*, 1995, 74(1): 159-164.
- [27] Oksanen J, Guillaume B F, Kindt R, Legendre P, Minchin P R, O'Hara R B, Simpson G L, Solymos P, Stevens M H H, Wagner H. *Vegan: community ecology package*. R package version 2.0-9, 2013, 2(9): 1-295. <http://vegan.r-forge.r-project.org>.
- [28] Kembel S W, Cowan P D, Helmus M R, Cornwell W K, Morlon H, Ackerly D D, Blomberg S P, Webb C O. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 2010, 26(11): 1463-1464.
- [29] Swenson N G, Enquist B J. Opposing assembly mechanisms in a neotropical dry forest: implications for phylogenetic and functional community ecology. *Ecology*, 2009, 90(8): 2161-2170.
- [30] Kraft N J B, Cornwell W K, Webb C O, Ackerly D D. Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *The American Naturalist*, 2007, 170(2): 271-283.
- [31] Swenson N G, Erickson D L, Mi X C, Bourg N A, Forero-Montaña J, Ge X J, Howe R, Lake J K, Liu X J, Ma K P, Pei N C. Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in temperate and tropical tree communities. *Ecology*, 2012, 93(sp8): S112-125.
- [32] Ingram T, Shurin J B. Trait-based assembly and phylogenetic structure in northeast pacific rockfish assemblages. *Ecology*, 2009, 90(9): 2444-2453.
- [33] Ågren G I, Fagerström T. Limiting dissimilarity in plants: randomness prevents exclusion of species with similar competitive abilities. *Oikos*, 1984, 43(3): 369-375.
- [34] MacArthur R H. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology*, 1958, 39(4): 599-619.
- [35] 黄建雄, 郑凤英, 米湘成. 不同尺度上环境因子对常绿阔叶林群落的谱系结构的影响. 植物生态学报, 2010, 34(3): 309-315.
- [36] Reich P B, Uhl C, Walters M B, Ellsworth D S. Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 Amazonian tree species. *Oecologia*, 1991, 86(1): 16-24.
- [37] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1997, 94(25): 13730-13734.
- [38] Lake J K, Ostling A. Comment on "Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest". *Science*, 2009, 324(5930): 1015-1015.
- [39] Kluge J, Kessler M, Kluge J. Phylogenetic diversity, trait diversity and niches: species assembly of ferns along a tropical elevational gradient. *Journal of Biogeography*, 2011, 38(2): 394-405.
- [40] Diniz-Filho J A F, Bini L M, Rodríguez M Á, Rangel T F L V B, Hawkins B A. Seeing the forest for the trees: partitioning ecological and phylogenetic components of Bergmann's rule in European Carnivora. *Ecography*, 2007, 30(4): 598-608.
- [41] Körner C. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 2007, 22(11): 569-574.
- [42] Goldberg D, Novoplansky A. On the relative importance of competition in unproductive environments. *Journal of Ecology*, 1997, 85(4): 409-418.