

DOI: 10.5846/stxb202108172273

李其斌, 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样性及其影响因子. 生态学报, 2022, 42(17): 7147-7155.

Li Q B, Zhang C Y, Zhao X H. Species diversity and influencing factors of coniferous and broad-leaved mixed forest communities in different successional stages of Changbai Mountain. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(17): 7147-7155.

长白山不同演替阶段针阔混交林群落物种多样性及其影响因子

李其斌, 张春雨, 赵秀海*

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

摘要: 基于长白山 3 个 5.2hm² 针阔混交林永久监测样地的野外调查数据, 以胸径 (DBH) ≥ 1 cm 的乔木树种为对象, 运用 R4.0.3 软件计算物种多样性指数以及进行物种多样性相关性分析和多元回归分析, 以探讨生物和非生物因素对不同演替阶段针阔混交林物种多样性的影响。结果表明: (1) 3 个典型针阔混交林的 4 个物种多样性指数均随演替的正向进行而下降, 其中物种丰富度、Shannon-Wiener 指数和 Simpson 指数在 3 个演替阶段存在显著性差异, 而 Pielou 均匀度指数在次生杨桦林与次生针阔混交林阶段差异不显著。(2) 胸径结构变量是影响物种多样性变化的主要驱动因子, 随着演替的进行, 林分密度对物种多样性产生的影响越来越大。(3) 所有土壤因子在针阔混交林阶段对物种多样性指数均表现出显著的影响, 而在次生杨桦林只有土壤全氮与物种多样性指数存在显著相关关系, 土壤全磷在原始椴树红松林阶段是影响物种多样性的主要因素。综上, 研究认为在各演替阶段, 生物和非生物因素均影响着森林群落的物种多样性, 胸径结构和林分密度是影响群落物种多样性的主要因素, 林分中的土壤因子受到不同群落特征的影响产生不同变化, 从而对群落的物种多样性产生影响也有所不同。

关键词: 森林演替; 针阔混交林; 物种多样性; 影响因子

Species diversity and influencing factors of coniferous and broad-leaved mixed forest communities in different successional stages of Changbai Mountain

LI Qibin, ZHANG Chunyu, ZHAO Xiuhai*

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

Abstract: Based on field survey data of three 52 hm² permanent monitoring plots of coniferous and broad-leaved mixed forest in Changbai Mountain, the tree species with diameter at breast height (DBH) ≥ 1 cm were used as the research object. R4.0.3 software was used to calculate the species diversity index and perform species diversity correlation analysis and multiple regression analysis to explore the impact of biotic and abiotic factors on the species diversity of coniferous and broad-leaved mixed forest at different succession stages. The results showed that: (1) the four species diversity indexes of the three typical coniferous and broad-leaved mixed forests decreased with the positive succession, among which the species richness, Shannon-Wiener index and Simpson index showed significant differences in the three succession stages, while the Pielou evenness index showed no significant difference in the secondary poplar-birch forest and the secondary coniferous and broad-leaved mixed forest. (2) The DBH structure variable was the main driving factor affecting the change of species diversity. With the succession, the impact of forest stand density on species diversity was increasing. (3) All soil factors showed significant indigenous effects on the species diversity index in the coniferous and broad-leaved mixed forest stage, while only soil total nitrogen had significant indigenous correlation with the species diversity index in the secondary poplar-birch forest. Soil total phosphorus was the main factor affecting species diversity at the stage of the mixed Tilia and Korean

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31971650)

收稿日期: 2021-08-17; 采用日期: 2022-02-13

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhaoxh@bjfu.edu.cn

pine forest. In summary, the study concluded that in each succession stage, biotic and abiotic factors affected the species diversity of the forest communities. DBH structure and stand density are the main factors affecting the species diversity of the community, and the soil factors in the forest stand are affected by different community characteristics and produce different changes, which have different impacts on the species diversity of the community.

Key Words: forest succession; coniferous and broad-leaved mixed forest; species diversity; impact factors

生态学研究中最重要目标之一是确定影响生物多样性形成的主要因素。了解这些因素及其相对影响能更好理解物种多样性的形成机制。然而,影响物种多样性形成的潜在因素的数量是巨大的^[1-2]。关于森林群落物种多样性影响因子的研究日益增多^[3-4]。森林群落中土壤环境因子直接决定着植物生长所需元素的可利用性,从而影响着植物群落物种多样性^[5-6],其对植被多样性作用机理与其他环境因子有所不同,一定程度上使得环境因子与物种多样性之间的关系更为复杂^[7-9]。土壤影响因子同时通过调节植物营养资源的供给影响森林群落物种组成和分布格局^[10-11]。

生物间的相互作用驱动着生物多样性的进化^[12-13],但由于这种相互作用存在着固有的复杂性,研究相对较少。林分密度和胸径结构是影响植物多样性分布的主要因子,林分密度能直接改变林下层的光照以及影响生物间的相互作用,一定程度对物种多样性动态变化影响较大^[12]。有研究表明,植物物种多样性随着林分密度的增大而变小^[14]。胸径结构的动态变化直接影响着物种多样性,乔木物种多样性指数受周围树种胸径关系的影响而发生变化^[15]。生物因素还可通过影响温度、湿度和光照等环境因子间接影响森林群落的物种多样性。

长白山地区的原始阔叶红松林是物种多样性最丰富的群落类型^[16]。在之前的相关研究中,揭示了地形条件在决定温带森林林分蓄积量、生物量、物种多样性和生产力水平方面的基本作用^[17-18],或者只考虑了单一群落内物种多样性的变化与各因素之间的关系。本研究的目的是量化生物和非生物因子对长白山针阔混交林群落物种多样性的影响,主要研究内容包括:(1)比较针阔混交林演替过程中群落物种多样性差异性;(2)分析各演替阶段的群落物种多样性与生物/非生物因子的关系。旨在温带森林群落生物多样性的形成和维持机制提供生态学依据。

1 研究区概况

试验地位于吉林省白河林业局光明林场,该区域属于温带大陆性山地气候,年平均气温为 3.6℃,年平均降水量 707mm,平均相对湿度约为 72%。主要植被类型为阔叶红松混交林。优势树种包括红松(*Pinus koraiensis*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、臭冷杉(*Abies nephrolepis*)^[19]。

2 研究方法

2.1 野外调查、土样采集与测定

2005—2007 年,在长白山建立了 3 个大小相等(260m×200m)的永久性监测样地:次生杨桦林(演替早期)、次生针阔混交林(演替中后期)和原始椴树红松林(顶级群落阶段),三块样地构成了一个由次生林分逐渐向顶级植被类型过渡的典型演替系列^[20],如表 1 所示。每个监测样地将其进一步划分为 130 个 20m×20m 的连续亚样方,调查样地内所有胸径(DBH)≥1cm 的乔木个体种名、胸径、树高及其位置坐标。每隔 5 年对 3 块样地进行复测^[21]。本研究采用 2017 年三块监测样地的复测数据。

在每个 20m×20m 的亚样方中,使用土钻在每个样方土壤表层(0—20cm)各取两个土壤样品。后于实验室内测定了土壤深度(*Sd*)、全氮(*N*)、全磷(*P*)、全钾(*K*)、有机质含量(*OM*)和含水量(*SW*)和酸碱度(*pH*)等 7 个土壤变量,将其作为本研究的非生物变量。胸径结构和林分密度被用来表示生物变量。林分内树木胸径变异系数(*CVD*)来代表胸径结构,计算每个小样方的单位面积胸高断面面积(*FD*)来代表林分密度。各样地基础数据统计见表 2。

表 1 长白山森林 3 个永久监测样地概况

Table 1 Summary of three permanent forest plots in Changbai Mountain				
林型 Forest type	经纬度 Latitude and longitude		海拔 Altitude/m	样地面积 Plot areas
PBF	42°19.168'N	128°07.817'E	879 (865—894)	5.2hm ² (260m×200m)
CBF	42°20.907'N	128°07.988'E	813 (798—826)	5.2hm ² (260m×200m)
TKF	42°13.684'N	128°04.573'E	1021 (1005—1034)	5.2hm ² (260m×200m)

PBF:次生杨桦林 Secondary poplar-birch forest; CBF:次生针阔混交林 Secondary conifer and broad-leaved mixed forest; TKF:原始椴树红松林 Mixed Tilia and Korean pine forest

表 2 3 个样地中生物和非生物变量描述性统计数据

Table 2 Descriptive of biotic and abiotic variables in the three sample plots			
变量 variables	林分类型 Forest type		
	PBF	CBF	TKF
胸径变异系数 Coefficient variation of DBH	1.2930±0.1430	1.2260±0.2220	1.5150±0.2150
林分密度 Stand density/(m ² /hm ²)	0.0030±0.0007	0.0036±0.0009	0.0058±0.0013
土壤含水量 Soil water content/%	30.9500±11.3600	54.7800±10.9900	28.1900±3.4400
土壤深度 Soil depth/cm	46.5700±15.2200	35.8500±12.6800	27.9200±7.4100
有机质含量 Organic matter/(g/kg)	16.7900±9.1800	17.2400±8.6500	16.4600±9.1300
土壤全磷 Soil total phosphorus/(g/kg)	0.0079±0.0035	0.0051±0.0018	0.0602±0.0167
土壤全钾 Soil total potassium/(g/kg)	2.1620±0.6260	2.2800±0.6200	2.3630±0.6960
土壤全氮 Soil total nitrogen/(g/kg)	0.3064±0.1259	0.4838±0.2937	0.3667±0.1454
土壤酸碱度 Soils acidity or alkalinity/(H ₂ O)	5.3470±0.2810	5.2200±0.3520	5.4940±0.4140

DBH:胸径 Diameter at breast height

2.2 物种多样性计算

本研究选用 4 个常用物种多样性指数:物种丰富度(S)、Simpson 指数(P)、Shannon-Wiener 指数(H) 和 Pielou 指数(E)^[22—23]。计算公式如下:

物种丰富度仅考虑群落的物种数量(S)

Simpson 指数:

$$P = 1 - \sum_{i=1}^s P_i^2$$

Shannon-Wiener 指数:

$$H = - \sum_{i=1}^s P_i \ln P_i$$

Pielou 指数:

$$E = H/\ln S$$

式中, S 为群落中的物种数, N 为观察到的总个体数, P_i 是第 i 个物种的个体数占群落总个体数的比例。

2.3 数据处理

首先采用单因素方差分析(One-way ANOVA)分析各演替阶段间物种丰富度、Simpson 指数、Shannon-Wiener 指数和 Pielou 均匀度指数的差异性。在检验数据符合正态分布后,采用 Pearson 相关性分析物种多样性指数与影响因子之间的关系。然后采用广义线性模型(Generalized linear model)来探讨物种多样性指数的驱动因子。数据分析主要采用 R4.0.3 软件,使用 mass 包进行正态分布检验、单因素方差分析,corplot 包进行相关性分析和 broom 包进行广义线性模型分析^[24]。

3 结果与分析

3.1 不同演替阶段群落物种多样性指数特征

物种丰富度以次生杨桦林阶段最高(19.62),随着演替正向进行逐渐降低,且与次生针阔混交林、原始椴树红松林阶段差异显著($P<0.05$,下同)。Shannon-Wiener 指数与 Simpson 指数均随演替的进行逐渐降低,3 个演替阶段之间差异显著;Pielou 均匀度指数以原始椴树红松林阶段最低(0.7236)、次生杨桦林最高(0.7925),亦表明物种分布的均匀程度随演替而降低,但次生杨桦林与次生针阔混交林阶段差异不显著(表 3)。

表 3 不同演替阶段森林群落的物种多样性指数

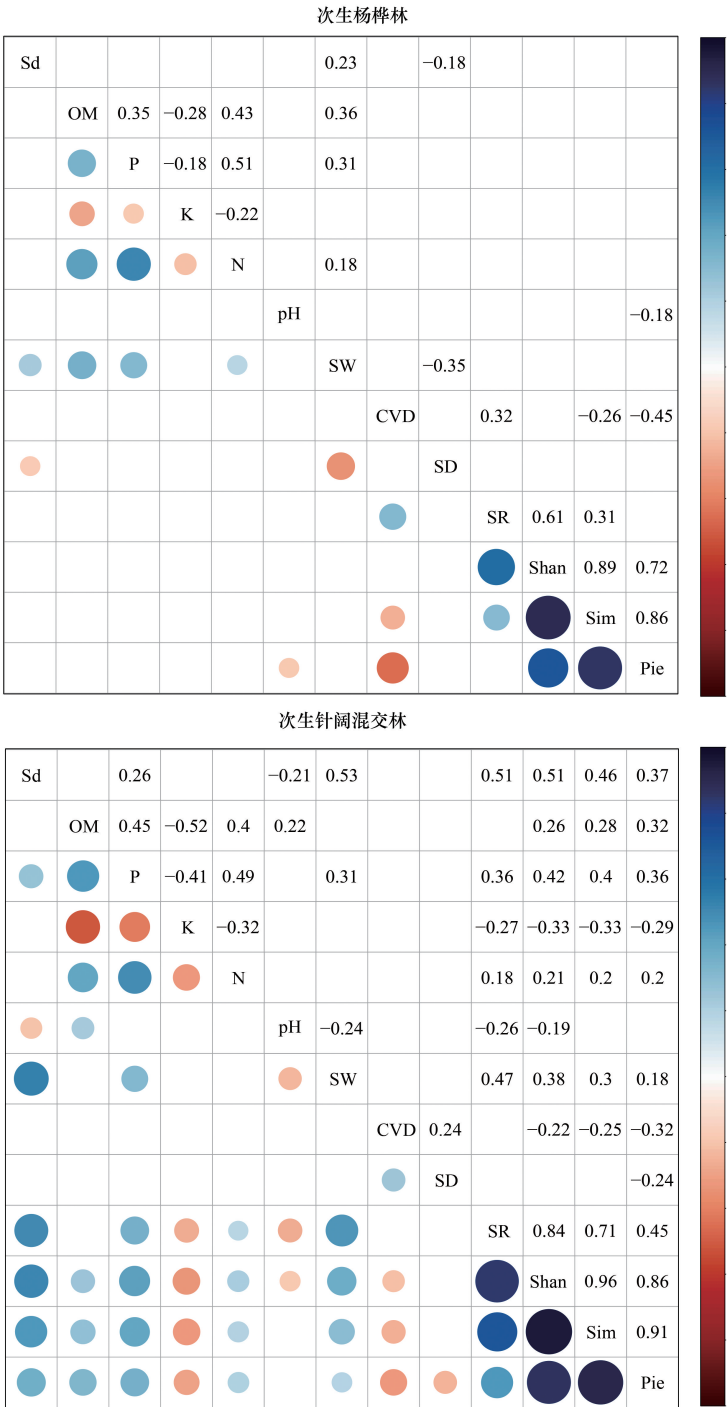
Table 3 Species diversity index of forest communities at different succession stages

林分类型 Forest type	物种丰富度 Species richness	Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index	Simpson 指数 Simpson index	Pielou 均匀度指数 Pielou evenness index
PBF	19.62±3.58a	2.346±0.216a	0.8579±0.0447a	0.7925±0.0579a
CBF	14.47±3.16b	2.091±0.317b	0.8156±0.0732b	0.7874±0.0731a
TKF	7.92±1.50c	1.481±0.202c	0.6911±0.0794c	0.7236±0.0836b

同一列中不同的字母表示物种多样性指数在不同演替阶段间的显著差异性 ($P<0.05$)

3.2 不同演替阶段群落物种多样性与影响因素的相关性分析

相关性分析结果如图 1 所示,在次生杨桦林中,胸径变异系数与物种丰富度显著正相关,而与 Simpson 指



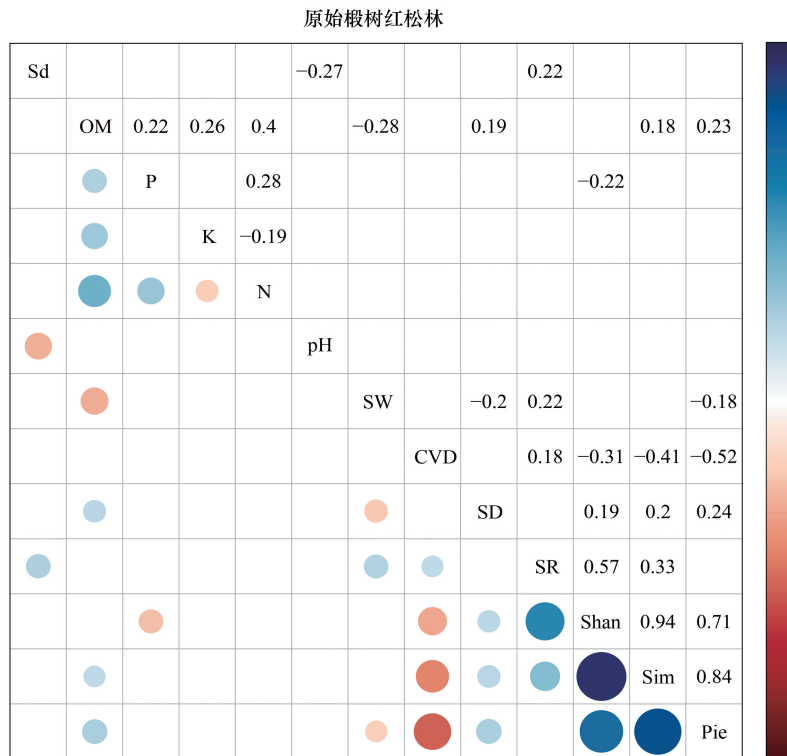


图1 森林群落物种多样性指数与影响因子之间的相关性分析

Fig.1 Correlation analysis between species diversity index and influencing factors for forest communities

Sd:土壤深度 Soil depth; OM:有机质含量 Organic matter; P:土壤全磷 Soil total phosphorus; K:土壤全钾 Soil total potassium; N:土壤全氮 Soil total nitrogen; pH:土壤酸碱度 Soil pH; SW:土壤含水量 Soil water content; CVD:胸径变异系数 Coefficient variation of DBH; SD:林分密度 Stand density; SR:物种丰富度 Species richness index; Shan:Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index; Sim:Simpson 指数 Simpson index; Pie: Pielou 均匀度指数 Pielou evenness index; 存在图形即表示 $P < 0.05$, 蓝色表示正相关, 红色表示负相关; 颜色越深, 圆形越大, 表示相关性越强

数和 Pielou 均匀度指数显著负相关, 土壤 pH 与 Pielou 均匀度指数显著负相关; 在次生针阔混交林中, 胸径变异系数与物种多样性指数显著负相关, 林分密度与 Pielou 均匀度指数显著负相关, 土壤深度、土壤有机质含量、土壤全磷、土壤全氮和土壤含水量均与多样性指数显著正相关, 而土壤全钾与多样性指数均呈显著负相关, 土壤酸碱度此时与物种丰富度和 Shannon-Wiener 指数显著负相关; 在原始椴树红松林中, 胸径变异系数与物种丰富度显著正相关, 与其他 3 个多样性指数均呈显著负相关, 林分密度与 Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数和 Pielou 均匀度指数显著正相关, 土壤深度和土壤含水量与物种丰富度指数显著正相关, 土壤有机质含量则与 Simpson 指数和 Pielou 均匀度指数显著正相关, 同时土壤全磷与 Shannon-Wiener 指数显著负相关。

3.3 不同演替阶段群落物种多样性的驱动因子

对各影响因子与群落物种多样性指数进行广义线性模型 (GLM) 分析 (图 2) 发现, 在次生杨桦林中, 全氮和胸径变异系数对物种丰富度均存在显著正效应 ($P < 0.05$), 而胸径变异系数对 Simpson 指数和 Pielou 均匀度指数均存在显著负效应; 在次生针阔混交林中, 土壤深度对除 Shannon-Wiener 指数外的所有物种多样性指数均存在显著正效应, 而土壤全钾对物种丰富度、Simpson 指数和 Pielou 均匀度指数均存在显著负效应, 胸径变异系数对 Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数和 Pielou 均匀度指数均存在显著负效应, 林分密度对物种丰富度存在显著正效应, 对 Pielou 均匀度指数存在显著负效应; 在原始椴树红松林中, 土壤全磷对物种丰富度、Shannon-Wiener 指数和 Simpson 指数均存在显著负效应, 林分密度对 Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数和 Pielou 均匀度指数存在显著正效应, 而胸径变异系数与之相反。

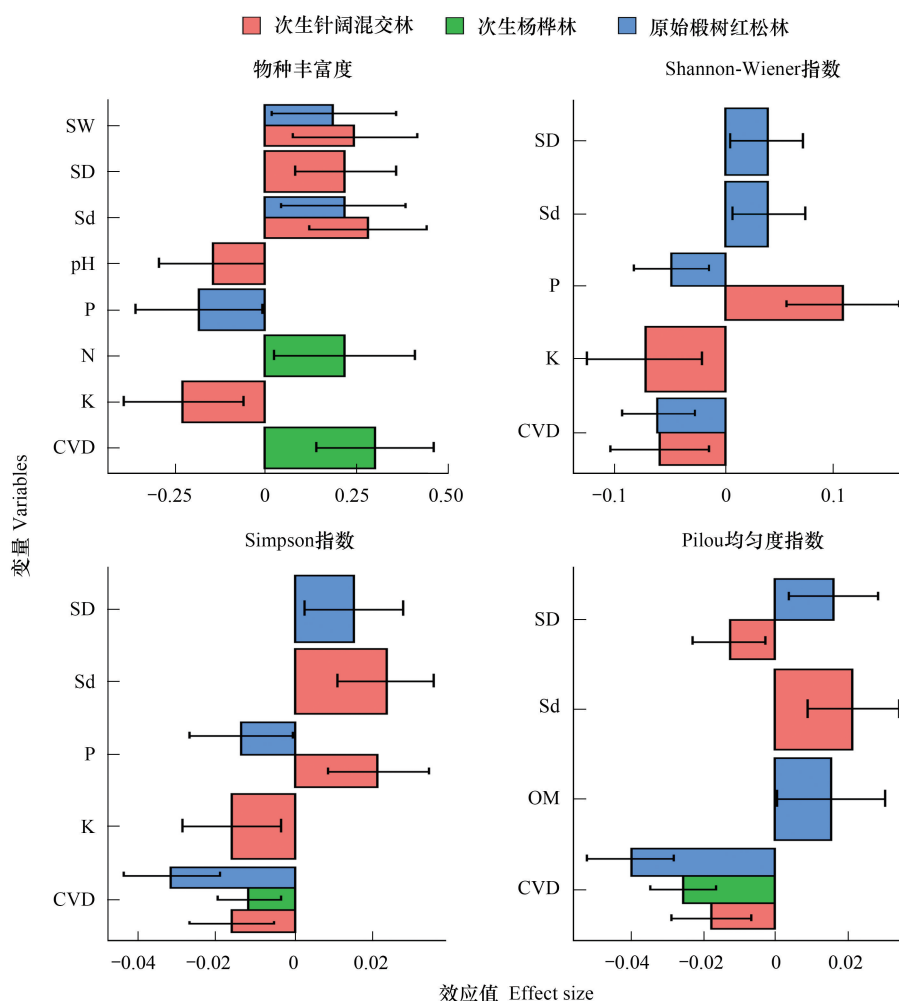


图2 非生物因子和生物因子对物种多样性指数的影响

Fig.2 The influence of abiotic factors and biological factors on species diversity index

PBF: 次生杨桦林 Secondary poplar-birch forest; CBF: 次生针阔混交林 Secondary conifer and broad-leaved mixed forest; TKF: 原始椴树红松林 Mixed Tilia and Korean pine forest; 线条表示 95% 置信区间, 正值表示显著正效应 ($P < 0.05$), 负值表示显著负效应 ($P < 0.05$)

4 讨论

4.1 森林物种多样性与群落演替的关系

长白山温带森林群落物种多样性在正向演替过程中存在显著变化。群落的演替一般伴随着物种多样性的逐渐增大^[25]。也有观点认为, 伴随演替的进行, 群落物种多样性先逐渐增加, 后又逐渐降低并趋向相对稳定, 物种多样性的峰值出现在演替中期阶段^[26-27]。原始阔叶红松林恢复过程中物种丰富度和多样性指数都在逐渐减少, 这可能是因为受环境条件变化的影响, 群落结构因为常见物种比例增大而变得简单。Pielou 均匀度指数随演替变化趋势与中国东部森林群落多样性指数的研究结果一致^[28], 演替初期群落中优势物种比例较大, Pielou 均匀度指数最高。Loucks^[29]的研究结果则发现, 演替进行中 Pielou 均匀度指数先增加后下降, 阴性树种在群落中比例逐渐增大导致了 Pielou 均匀度指数的逐渐降低。

4.2 森林群落物种多样性和生物因子之间的关联性

胸径结构是影响物种多样性的主要生物因素。整体上, 胸径结构变量对物种多样性的影响较大(图2), 说明胸径结构可以较好地解释物种多样性的变异。演替的各个阶段, 胸径结构与物种多样性指数呈显著的负

相关 ($P < 0.05$), 表明随着林分胸径结构的变化, 物种多样性显著减少, 这可能和树种竞争所带来的可用资源减少有关。顶级群落中, 物种种类丰富, 同时物种组成复杂, 中性过程发挥着重要作用^[30]。

而 Tilman 认为在温带森林中, 由于多方面原因, 群落物种相对稀少, 由此发挥作用的是生态位过程^[31]。这与本研究生物的互相作用对东北地区森林群落物种多样性起主导作用的结果一致。此外, 林分密度通过影响光照条件来影响林上层和林下层植物生长, 以及改变群落结构, 从而影响森林群落的物种共存^[32]。次生针阔混交林乔木层的林分密度与物种丰富度、Pielou 均匀度指数相关性极强, 而在原始椴树红松林中林分密度与 Simpson 指数、Shannon-Wiener 指数和 Pielou 指数均表现出显著的相关性 ($P < 0.05$)。这说明随着演替的正向进行, 林分密度在一定程度上提高了群落物种多样性。随着林分密度的增加, 物种多样性呈现增加的趋势, 这与鲁绍伟、刘玉宝等^[33-34]随着林分密度的增大, 群落物种丰富度与多样性指数反而逐渐减小的结果相反, 原因可能是随着林分密度的增加, 适生物种种类增多, 物种多样性提高^[35]。方差分解结果表明, 林分密度和胸径结构两者共同作用对物种多样性指数能解释到 20%—58% 的变异, 而胸径结构对物种多样性指数单独解释率分达到 20%—40%。所以, 在解释不同演替阶段物种多样性格局的影响因子时, 主要还是考虑胸径结构的影响。

4.3 森林群落物种多样性和土壤因子之间的关联性

不同演替阶段森林的物种多样性指数与土壤环境因子存在不同的相关性。土壤养分含量是影响物种多样性的关键因素^[36]。在次生杨桦林中土壤全氮与物种多样性指数显著相关性最高, 这与库车山区新疆假龙胆适生地植物群落多样性的研究结果大致相同^[37], 土壤全氮是主要影响因子, 通过改变土壤性质来影响植物生长, 进而影响到物种多样性^[38-39]。随着土壤全氮含量增加, 物种多样性会降低, 这与 Lu 等^[40]的研究一致, 可能是由于土壤氮含量的增加会使一些喜氮树种在群落中占优势, 而限制其他物种的生长发育。原始椴树红松林中物种多样性指数与全磷的相关性最高, 这与陈晨等^[41]研究影响植物群落物种多样性的主要因素的结果相同。而次生针阔混交林中全磷与物种多样性指数显著正相关, 可能由于物种间竞争作用增强导致必须营养元素磷的利用也有所增加。土壤 pH 只有在次生杨桦混交林中影响物种多样性, 这与 Peña 等^[42]研究土壤 pH 值对山毛榉 (*Fagus longipetiolata*) 林物种多样性影响的结果不一致。土壤最佳养分 pH 的阈值在 5.6—6.8 之间, 低于该阈值范围都将不利于植物的生长^[43]。次生针阔混交林中物种丰富度与土壤含水量显著正相关, 与李梦佳等的研究结果一致^[44], 在于长白山地区有着丰富的降雨量, 而土壤含水量受降水影响, 对群落中优势树种的生长发育产生一定作用, 从而增加了群落的物种丰富度^[45]。在次生针阔混交林和原始椴树红松林中, 土壤有机质对群落物种多样性产生明显影响, 与李张敏^[46]在次生林中有有机质含量对物种多样性影响显著的研究结果一致。本研究中土壤为富含有机质的山地暗棕色森林土, 土壤有机质含量与氮素循环以及水分的存储与利用有直接的关系, 当林分中土壤有机质含量缺乏时会导致物种多样性的降低^[47]。

5 结论

乔木层的物种多样性指数在森林不同演替阶段上存在较大差异, 不同演替阶段的群落物种多样性指数与影响因子的相关性相差较大。胸径结构是影响物种多样性变化的主导因素, 而林分密度在正向演替过程中, 对物种多样性起着越来越重要的作用。不同的土壤因子在森林演替进程中扮演着不同的作用。在未来的群落物种多样性研究中, 应考虑加入地形、气候和光照环境等其他环境因子的作用, 以期对东北温带森林的生态恢复提供理论支持。

参考文献 (References):

- [1] Chave J. The problem of pattern and scale in ecology: what have we learned in 20 years? *Ecology Letters*, 2013, 16(Suppl 1): 4-16.
- [2] Yang S Z, Fan H, Li K W, Ko T Y. How the diversity, abundance, size and climbing mechanisms of woody lianas are related to biotic and abiotic factors in a subtropical secondary forest, Taiwan. *Folia Geobotanica*, 2018, 53(1): 77-88.
- [3] Hu G, Jin Y, Liu J L, Yu M J. Functional diversity versus species diversity: relationships with habitat heterogeneity at multiple scales in a

- subtropical evergreen broad-leaved forest. *Ecological Research*, 2014, 29(5): 897-903.
- [4] Tripp E A, Tsai Y E. Disentangling geographical, biotic, and abiotic drivers of plant diversity in neotropical *Ruellia* (Acanthaceae). *PLoS One*, 2017, 12(5): e0176021.
- [5] 刘艳红. 东北东部森林植物多样性及其影响因素研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2002.
- [6] Wehenkel C, Bergmann F, Gregorius H R. Is there a trade-off between species diversity and genetic diversity in forest tree communities? *Plant Ecology*, 2006, 185(1): 151-161.
- [7] 马志远, 石玲, 吴相菊, 张春雨. 长白山次生针阔混交林乔木多样性维持机制研究. *北京林业大学学报*, 2014, 36(6): 93-98.
- [8] Wiegand T, Gunatilleke C V, Gunatilleke I A, Huth A. How individual species structure diversity in tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(48): 19029-19033.
- [9] Yamamoto N, Yokoyama J, Kawata M. Relative resource abundance explains butterfly biodiversity in island communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(25): 10524-10529.
- [10] Crawford K M, Rudgers J A. Plant species diversity and genetic diversity within a dominant species interactively affect plant community biomass. *Journal of Ecology*, 2012, 100(6): 1512-1521.
- [11] Bin Y, Spence J, Wu L F, Li B H, Hao Z Q, Ye W H, He F L. Species-habitat associations and demographic rates of forest trees. *Ecography*, 2016, 39(1): 9-16.
- [12] 尹达. 山东蒙山森林植物群落物种多样性及其与环境因子关系的研究[D]. 济南: 山东大学, 2016.
- [13] Pommerening A, Svensson A, Zhao Z H, Wang H X, Myllymäki M. Spatial species diversity in temperate species-rich forest ecosystems: Revisiting and extending the concept of spatial species mingling. *Ecological Indicators*, 2019, 105: 116-125.
- [14] Sanjit L, Bhatt D. How relevant are the concepts of species diversity and species richness? *Journal of Biosciences*, 2005, 30(5): 557-560.
- [15] Boullangeat I, Gravel D, Thuiller W. Accounting for dispersal and biotic interactions to disentangle the drivers of species distributions and their abundances. *Ecology Letters*, 2012, 15(6): 584-593.
- [16] 李建, 李晓宇, 曹静, 谭凌照, 赵秀海. 长白山次生针阔混交林群落结构特征及群落动态. *生态学报*, 2020, 40(4): 1195-1206.
- [17] 陈亚南, 杨华, 马士友, 任玫玫. 长白山 2 种针阔混交林空间结构多样性研究. *北京林业大学学报*, 2015, 37(12): 48-58.
- [18] Hao M H, Zhang C Y, Zhao X H, von Gadow K. Functional and phylogenetic diversity determine woody productivity in a temperate forest. *Ecology and Evolution*, 2018, 8(5): 2395-2406.
- [19] 张春雨. 长白山针阔混交林种群结构及环境解释[D]. 北京: 北京林业大学, 2009.
- [20] 贾玉珍, 赵秀海, 孟庆繁. 长白山针阔混交林不同演替阶段的昆虫多样性. *昆虫学报*, 2009, 52(11): 1236-1243.
- [21] Chiang J M, Spasojevic M J, Muller-Landau H C, Sun I F, Lin Y, Su S H, Chen Z S, Chen C T, Swenson N G, McEwan R W. Functional composition drives ecosystem function through multiple mechanisms in a broadleaved subtropical forest. *Oecologia*, 2016, 182(3): 829-840.
- [22] 君珊, 王东波, 周健华, 白晓宇, 白凯. 拉萨河流域浮游植物群落结构特征及与环境因子的关系. *生态学报*, 2019, 39(3): 787-798.
- [23] 温佩颖, 金光泽. 地形对阔叶红松林物种多样性的影响. *生态学报*, 2019, 39(3): 945-956.
- [24] R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.
- [25] 吴彦, 刘庆, 何海, 林波. 亚高山针叶林人工恢复过程中物种多样性变化. *应用生态学报*, 2004, 15(8): 1301-1306.
- [26] Krebs C J. *Ecology: the Experimental Analysis of Distribution and Abundance* (5th ed). San Francisco, CA: Benjamin Cummings, 2001
- [27] Gadow K V, Zhang G Q, Durrheim G, Drew D, Seydack A. Diversity and production in an afro-montane forest. *Forest Ecosystems*, 2016, 3(1): 1-12.
- [28] 吴安驰, 邓湘雯, 任小丽, 项文化, 张黎, 葛蓉, 牛忠恩, 何洪林, 何立杰. 中国典型森林生态系统乔木层群落物种多样性的空间分布格局及其影响因素. *生态学报*, 2018, 38(21): 7727-7738.
- [29] Loucks O L. Evolution of diversity, efficiency, and community stability. *Integrative and Comparative Biology*, 1970, 10(1): 17-25.
- [30] Chave J. Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters*, 2004, 7(3): 241-253.
- [31] Tilman D. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(30): 10854-10861.
- [32] 舒韦维, 卢立华, 李华, 农友, 何日明, 陈海, 黄彪. 林分密度对杉木人工林林下植被和土壤性质的影响. *生态学报*, 2021, 41(11): 4521-4530.
- [33] 鲁绍伟, 刘凤芹, 余新晓, 王树森, 杨新兵, 李春平. 华北土石山区不同造林密度的油松林结构与功能研究. *干旱区资源与环境*, 2007, 21(9): 144-149.
- [34] 刘玉宝. 29 年生杉木林下植物多样性与密度的关系. *福建林学院学报*, 2005, 25(1): 27-30.
- [35] 金锁, 毕浩杰, 刘佳, 刘宇航, 王宇, 齐锦秋, 郝建锋. 林分密度对云顶山柏木人工林群落结构和物种多样性的影响. *北京林业大学学报*, 2020, 42(1): 10-17.

- [36] Long C, Yang X B, Long W X, Li D H, Zhou W, Zhang H. Soil nutrients influence plant community assembly in two tropical coastal secondary forests. *Tropical Conservation Science*, 2018, 11: 194008291881795.
- [37] 常凤, 刘彬, 刘若坤, 马燕宁, 雷维. 库车山区新疆假龙胆适生地植物群落多样性及其环境解释. *草地学报*, 2018, 26(5): 1084-1090.
- [38] 刘冠成, 黄雅曦, 王庆贵, 邢亚娟. 环境因子对植物物种多样性的影响研究进展. *中国农学通报*, 2018, 34(13): 83-89.
- [39] 刘少冲, 陈立新, 段文标, 张超, 李少博, 李亦菲, 李少然, 梁薇薇. 影响不同林型天然红松混交林林隙更新的土壤特征因子. *生态学报*, 2017, 37(12): 4072-4083.
- [40] Lu X K, Mo J M, Gilliam F S, Yu G R, Zhang W, Fang Y T, Huang J. Effects of experimental nitrogen additions on plant diversity in tropical forests of contrasting disturbance regimes in Southern China. *Environmental Pollution*, 2011, 159(10): 2228-2235.
- [41] 陈晨, 王寅, 王健铭, 杨欢, 王雨辰, 徐超, 李景文, 褚建民. 科尔沁沙地植物群落物种多样性及其主要影响因素. *北京林业大学学报*, 2020, 42(5): 106-114.
- [42] Peña L, Amezcga I, Onaindia M. At which spatial scale are plant species composition and diversity affected in beech forests? *Annals of Forest Science*, 2011, 68(8): 1351-1362.
- [43] 任学敏, 杨改河, 王得祥, 秦晓威, 刘振学, 赵双喜, 白宇. 环境因子对巴山冷杉-糙皮桦混交林物种分布及多样性的影响. *生态学报*, 2012, 32(2): 605-613.
- [44] 李梦佳, 何中声, 江蓝, 谷新光, 晋梦然, 陈博, 刘金福. 海拔与土壤因子驱动了戴云山南坡森林树木多样性与系统发育多样性. *生态学报*, 2021(03): 1-10.
- [45] 鲜骏仁, 万芙蓉, 胡庭兴, 杨华. 亚高山针叶林自然恢复过程中的物种多样性变化. *四川农业大学学报*, 2008, 26(2): 158-162, 196.
- [46] 李张敏. 九连山人工和自然恢复森林物种多样性特征及其环境解释[D]. 南昌: 江西农业大学, 2019.
- [47] He M Z, Zheng J G, Li X R, Qian Y L. Environmental factors affecting vegetation composition in the Alxa Plateau, China. *Journal of Arid Environments*, 2007, 69(3): 473-489.