

DOI: 10.5846/stxb202202210407

强亚琪, 范春雨, 张春雨. 长白山暗针叶林群落物种多样性维持机制. 生态学报, 2023, 43(5): 1884-1891.

Qiang Y Q, Fan C Y, Zhang C Y. Species diversity maintenance mechanism of dark coniferous forests community in Changbai Mountain. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(5): 1884-1891.

长白山暗针叶林群落物种多样性维持机制

强亚琪, 范春雨*, 张春雨

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: 植物群落物种多样性维持机制一直是生态研究的热点话题, 其中生态位理论和中性理论是被普遍接受的两种理论观点, 但是目前关于生态位理论和中性理论在群落物种多样性维持中的相对重要性还没有统一论。基于长白山暗针叶林群落数据, 采用单物种-面积关系模型探究特定树种对邻域物种丰富度的影响, 并借助同质性和异质性泊松零模型检验其显著性。(1) 群落水平上, 在 3—15 m 空间尺度上, 促进种占据优势地位, 在 >15 m 空间尺度上, 中性种逐渐取代促进种起主导作用, 抑制种比例较低, 并且随着空间尺度变化幅度不大。(2) 物种水平上, 采用同质性泊松零模型检验树种对邻域物种丰富度的影响, 臭冷杉、花楷槭、青楷槭在 0—20 m 空间尺度上对邻域物种丰富度增加起促进作用, 黄落叶松、鱼鳞云杉在 0—20 m 空间尺度上抑制了邻域物种丰富度增加。花楸树、黑桦和硕桦在全部研究尺度上表现为中性种, 髭脉槭、大青杨、红松等在不同研究尺度上表现为不同的作用效果。剔除了生境过滤作用的异质性泊松零模型检验结果与同质性泊松零模型结果差异不显著, 表明研究样地内生境过滤作用对多样性格局形成影响不大, 各树种间的相互作用对群落物种组成影响较大, 进一步证明了生态位理论能够解释长白山暗针叶林物种多样性维持。

关键词: 单物种-面积关系模型; 物种多样性; 生境过滤; 种间互作

Species diversity maintenance mechanism of dark coniferous forests community in Changbai Mountain

QIANG Yaqi, FAN Chunyu*, ZHANG Chunyu

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

Abstract: The maintenance mechanism of plant community species diversity has always been a hot topic in ecological research. Niche theory and neutral theory are two widely accepted theoretical viewpoints, but the relative importance of niche theory and neutral theory in the maintenance of community species diversity has not been unified. Based on the data of dark coniferous forest community in Changbai Mountain, this study used the individual species-area relationship model (ISAR) to explore the impacts of specific tree species on neighborhood species richness, and used homogeneity and heterogeneity Poisson zero model to test its significance. The results showed that: (1) at the community level, in the 3—15 m spatial scale, the promoting species occupied the dominant position. At scale >15 m, the neutral species gradually replaced the accumulators, the proportion of repellers species was low, and the change range with the spatial scale was small. (2) At the species level, the homogeneity Poisson zero model was used to test the influence of tree species on the neighborhood species richness. At the spatial scale of 0—20 m, *Abies nephrolepis*, *Acer ukurunduense* and *Acer tegmentosum* promoted the increase of species richness in the neighborhood, while *Larix olgensis* and *Picea jezoensis* inhibited the increase of neighborhood species richness. *Sorbus pohuashanensis*, *Betula dahurica* and *Betula costata* were neutral species at the

基金项目: 国家自然科学基金项目 (32001312)

收稿日期: 2022-02-21; 网络出版日期: 2022-10-21

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

scale of 0—20 m. *Acer barbinerve*, *Populus cathayana*, and *Pinus koraiensis* showed different effects on different scales. There was no significant difference between the results of heterogeneity Poisson null model excluding habitat filtering and homogeneous Poisson null model, indicating that habitat filtering had little effect on the formation of diversity pattern in the study plot. It was mainly due to the interaction between tree species contributed to the species composition structure of the community, which further proved that niche theory could explain the maintenance of species diversity in dark coniferous forest of Changbai Mountain.

Key Words: ISAR models; species diversity; habitat filtering; interspecific interaction

物种多样性形成和维持机制一直是生态学领域的研究热点^[1-2]。生态学家对此提出了众多的理论和假说,如中性理论、生态位理论、区域过程理论等,其中被普遍接受的两种理论是生态位理论和中性理论。生态位理论主要强调种内和种间的竞争作用^[3-4]。中性理论则强调群落个体水平的随机统计性,其与生态位理论最鲜明的不同点就是它不依靠环境因子和物种特性来解释群落物种多样性的成因^[5]。虽然两种理论的根本观点不同,但有研究表明这两种理论不是互相排斥的^[6],而是在群落中共同发挥作用。因此,借助群落物种组成结构探究生态位理论和中性理论在物种多样性维持中的相对重要性具有重要的理论意义。

群落物种共存与物种在空间的排列有关,物种的空间分布信息反映了很多生态学过程。随着空间统计技术的发展,人们能够利用的空间信息日渐增多,大量的生物学模型被应用到空间过程模拟之中,将这些模型与空间统计量结合有助于深入理解格局背后的生态学过程^[7]。单物种-面积关系模型 (ISAR) 是在传统的种-面积关系 (SAR) 和 Ripley'K 函数基础上提出的^[8]。模型主要受到三种作用机制的影响:其一是植物种间互作;其二是植物与环境之间的相互作用;其三是目标物种空间分布^[9]。通过对比实际群落与零假设群落树木个体邻域内物种数量的高低,对物种多样性格局进行评价,如果目标种的邻域物种丰富度高(低)于期望值范围,那就认定它为促进(抑制)种;如果它的邻域物种丰富度在期望值范围内,则为中性种^[10]。单物种-面积关系直观地表达了单个树种对邻域多样性的影响,结合空间随机模型可以量化种间互作、生境过滤等不同生态学过程对于群落物种多样性维持的影响^[11]。目前使用单物种-面积关系模型的研究有很多,如 Wiegand 等针对巴拿马巴洛科罗拉多岛的 50 hm²样地和斯里兰卡的 25 hm²样地建立了单物种-面积模型,结果显示在大尺度上大多数树种表现为中性作用^[10]。徐卫等在对吉林蛟河近熟林的研究得到温带针阔混交林群落中,中性种和促进种共同决定群落局域物种多样性的组成^[12]。Zhang 等在研究温带森林群落中也通过构建单物种-面积模型发现促进种在温带针阔混交林物种多样性构建中起到了主导作用^[11]。

零模型的选择对于利用单物种-面积关系识别促进种、抑制种和中性种十分重要,空间数据模拟最为常用的两类模型是同质性和异质性泊松零模型。同质性泊松零模型能够产生完全随机的点格局分布,该零模型模拟下研究区域内任意点都具有相同的点密度特征,可以有效模拟种群空间分布。异质性泊松零模型在进行空间格局拟合时,根据样地实际的点分布密度函数随机确定个体分布位置,从而模拟生境过滤这一生态学过程,可以排除由生境异质性导致的种间促进或抑制作用的假象^[13]。

以往对物种多样性的研究多是从群落角度出发,从种群角度来解释群落生态学的现象理论相对薄弱^[9],利用单物种-面积关系不仅可以从植物种水平检验物种多样性的形成与维持机制,也可以显示出单个物种在维持群落物种多样性稳定上的贡献,具有很高的应用价值。目前,对长白山北坡落叶松林,暗针叶林的群落结构和物种格局已有很多研究,而对暗针叶林群落水平上物种多样性维持机制的研究较少^[14-19]。暗针叶林主要由云冷杉等耐荫常绿针叶树种组成^[20-21],林下光照弱,阴暗潮湿,林下植物以苔藓为主,因此能够较少的受到火灾影响,有“生物多样性避难所”之称^[22],而其独特的物种组成特征,不仅对全球气候变化十分敏感,在涵养水源、保持水土、调节气候、野生动物保护、防风固沙等方面也具有十分重要的作用^[23]。本文基于单物种-面积关系模型,以长白山暗针叶林群落物种为研究对象,从单个物种角度分析物种对群落物种多样性格局的影响,讨论生境异质性和种间互作在多样性维持中的作用,以期对温带针阔混交林群落物种多样性的维持

与保护提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于吉林省长白山地区(41°41′49″—42°25′18″N, 127°42′55″—128°16′48″E), 该地区属于受季风影响的温带大陆性山地气候, 除具有一般山地气候的特点外, 还有明显的垂直气候变化。总的特点是冬季漫长寒冷, 夏季短暂温凉, 春季风大干燥, 秋季多雾凉爽。年均温在-7℃至3℃之间, 7月份平均气温不超过10℃, 1月平均气温在-20℃左右, 年均降水量在700—1400 mm之间, 降水主要集中在6—8月。土壤类型为山地棕色针叶林土, 有机质含量较高, 土壤显酸性或微酸性。主要树种有臭冷杉(*Abies nephrolepis*)、鱼鳞云杉(*Picea jezoensis*)、花楸树(*Sorbus pohuashanensis*)、花楷槭(*Acer ukurunduense*)、红松(*Pinus koraiensis*)、青楷槭(*Acer tegmentosum*)、髭脉槭(*Acer barbinerve*)、黄落叶松(*Larix olgensis*)、硕桦(*Betula costata*)、小楷槭(*Acer komarovii*)、黑桦(*Betula dahurica*)、大青杨(*Populus ussuriensis*)、紫花槭(*Acer pseudosieboldianum*)等。

1.2 研究样地

2008年, 在暗针叶林群落中建立5.2 hm²固定样地。采用全站仪将监测样地划分为20 m×20 m的连续样地, 用水泥桩标记20 m结点位置。为了便于测量植株的相对位置, 将每个20 m×20 m样地进一步划分成16个5 m×5 m样方, 记录样地内所有胸径≥1 cm的木本植物种名、胸径、树高、冠幅(东西冠幅长、南北冠幅长)及枝下高, 并挂牌标记。测量植株到5 m×5 m样方4个顶点的距离, 并换算为其在整个样地内的相对坐标。样地中共监测到19个树种, 其中13个树种株数大于30个, 另外6个树种株数均小于30, 数量过少, 代表性较低, 所以本文选取13个株数大于30的树种进行研究。

1.3 数据分析

用ISAR模型计算以目标种任意个体为圆心、 r 为半径的圆内所有物种数量^[10]。研究尺度设置为0—20 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在研究样地内。采用泊松点格局零模型, 检验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)。零模型所模拟的空间格局中点与点之间不存在相互作用, 为了排除环境筛选作用影响, 进一步比较同质性泊松零模型和异质性泊松零模型的检验结果。计算过程如下:

(1) 计算单物种-面积关系函数值:

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

其中, $P_{ij}(0, r)$ 表示物种 j 不出现在以目标个体 i 为圆心, r 为半径的圆区域内概率, N 为物种个体数。

(2) 零模型结果检验

首先使用同质性和异质性泊松零模型分别计算13个物种1—20 m尺度上的单物种-面积关系值。为了判断目标树种为多样性促进种、抑制种或者中性种, 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ISAR值进行比较。最后, 使用配对 t 检验分析两个泊松零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, 以此检验生境过滤对物种空间分布影响。

1.4 数据处理

采用R 4.0.2软件的spatstat包和spatial segregation包进行单物种-面积关系函数不同零模型的点格局计算, 并且使用R 4.0.2软件的ggplot2包进行绘图。其他数据处理采用Excel 2019软件完成。

2 结果与分析

2.1 ISAR模型结果分析

在5.2 hm²研究样地内不同树种的ISAR值差异较明显。综合所有尺度, 紫花槭邻域范围内物种丰富度最

高,黄花落叶松最低。相较于阔叶树种,针叶树种的 ISAR 值明显偏低,除花楸树的 ISAR 值稍小于臭冷杉外,其他阔叶树种的 ISAR 值均大于针叶树种(图 1)。不同树种 ISAR 曲线变化趋势基本一致,在 10 m 样圆半径内逐渐上升至最大值,之后趋于平缓(图 2)。

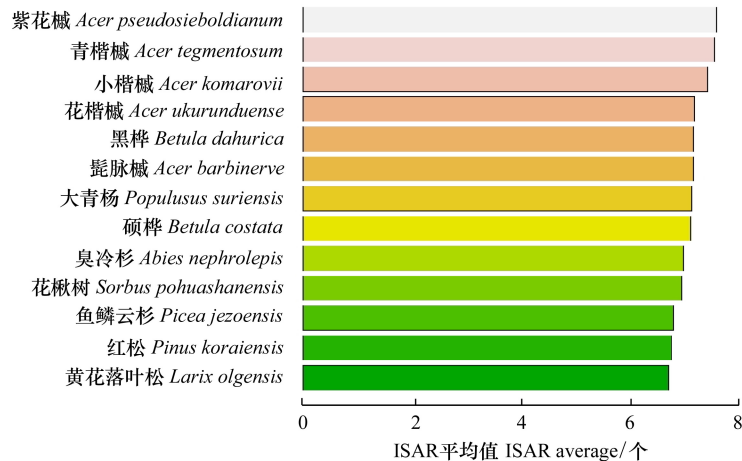


图 1 13 个树种的 ISAR 均值

Fig.1 ISAR average of 13 tree species

ISAR: 单物种-面积关系模型 Individual species-area relationship model

利用异质性泊松零模型检验偏离中性状态显著性,即将 ISAR 观测值与异质性泊松零模型获得的 95% 置信区间相比较。硕桦 ISAR 值落在 95% 置信区间内为中性种;青楷槭 ISAR 值大于置信区间上限为多样性促进种;黄花落叶松 ISAR 值小于置信区间下限为抑制种(图 3)。

2.2 群落水平物种多样性格局组建分析

比较同质性泊松零模型和异质性泊松零模型得出的促进种、抑制种和中性种比例(图 4)。在同质性泊松零模型检验下,0—2 m 尺度上中性种比例高于促进种和抑制种,3—15 m 尺度上促进种比例稍高于中性种和抑制种,在 16—20 m 尺度上中性种的比例高于促进种和抑制种;在异质性泊松零模型检验下,0—1 m 尺度上中性种比例高于促进种和抑制种,2—12 m 尺度上促进种比例高于中性种和抑制种,14—20 m 尺度上中性种比例高于促进种和抑制种。综合来看,中性种在 0—2 m 较小尺度和 16—20 m 较大尺度上占优势,多样性促进种在 3—15 m 尺度上占优势。同质性泊松零模型与异质性泊松零模型检验获得的群落物种多样性结构相似,但在部分尺度上存在差异。

采用配对样本 t 检验分析两种泊松零模型下群落物种多样性结构差异(图 5)。异质性泊松零模型下促进种、抑制种和中性种的比例与同质性泊松零模型下的比例没有显著差异($P>0.05$)。异质性泊松零模型虽然剔除了生境过滤影响,但两种零模型所得结果仍没有显著差异,表明生境过滤作用对长白山暗针叶林群落物种多样性构建和维持的影响效果不显著。

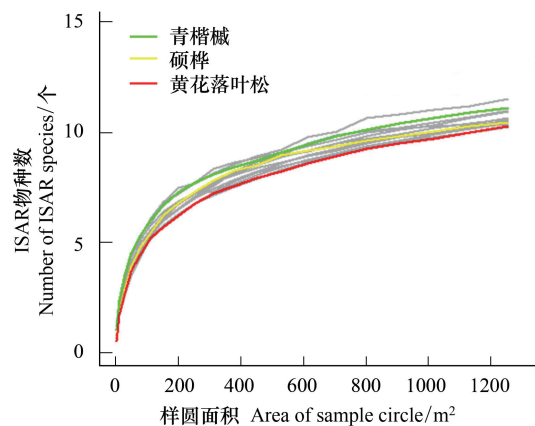


图 2 13 个树种的 ISAR 模型分析结果及三个示例树种 ISAR 曲线

Fig.2 The empirical ISAR analysis for 13 common species (gray lines) and three example species

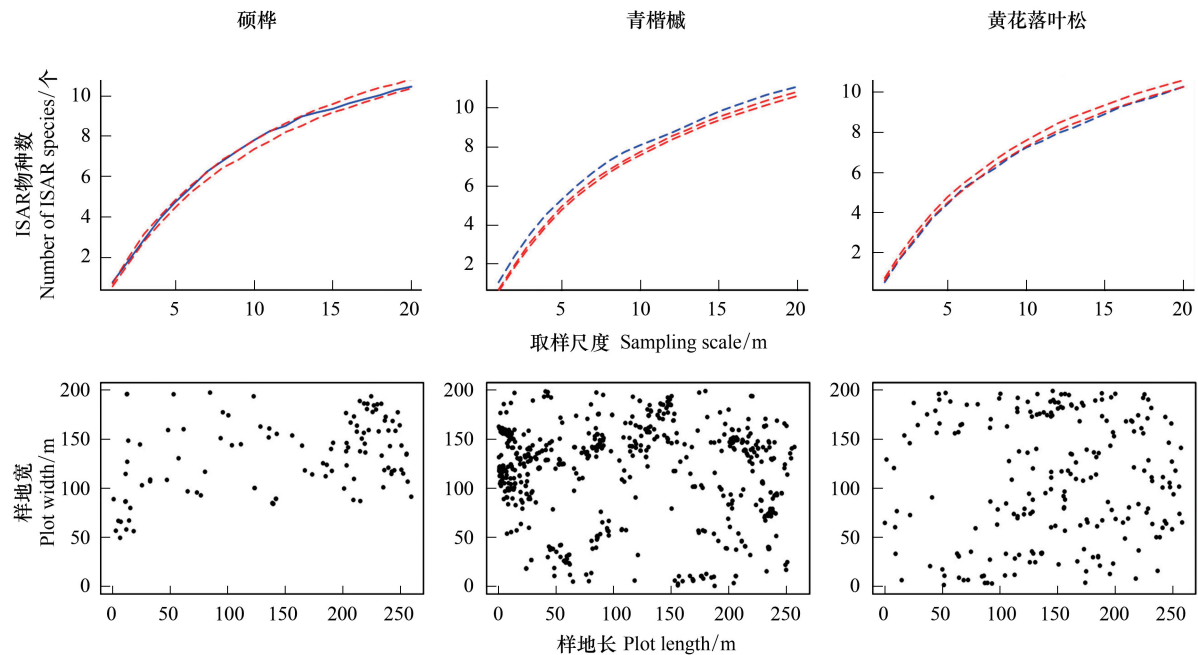


图 3 示例树种 ISAR 模型分析及植株空间分布图

Fig.3 The empirical ISAR analysis and the spatial distribution for three example species in the plot

图中蓝色实线代表实际观测数据计算的 ISAR 值,红色虚线代表同质性泊松零模型计算的 95%置信区间

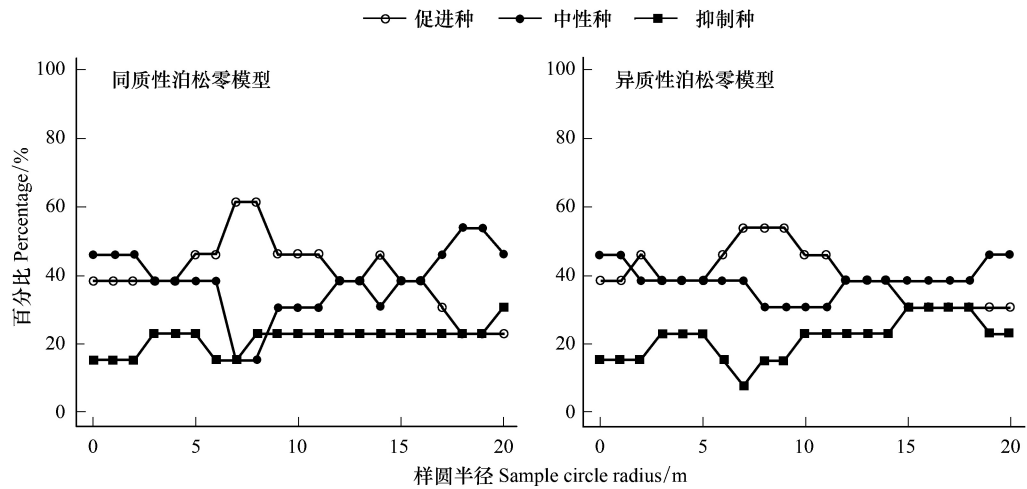


图 4 不同零模型检验到的群落促进种、抑制种和中性种的比例

Fig.4 The ratios of promoted species, inhibited species and neutral species examined by different zero models

2.3 物种水平多样性格局组建分析

采用同质性泊松零模型来检验不同树种对邻域多样性的影响(表 1),臭冷杉、花楷槭、青楷槭在 0—20 m 空间尺度上对邻域物种丰富度增加起促进作用,黄花落叶松、鱼鳞云杉在 0—20 m 空间尺度上抑制了邻域物种丰富度的增加。花楸树、黑桦和硕桦在 0—20 m 研究尺度上表现为中性种,其他树种均在不同研究尺度上具有不同的属性(促进种、抑制种或中性种),如红松在 0—10 m 尺度上为中性种,在 11—20 m 尺度上为抑制种;小楷槭在<15 m 尺度上促进了邻域物种丰富度的增加,而在≥16 m 尺度上则表现为中性种;大青杨与小楷槭情况相反,在 0—10 m 尺度上表现为中性种,在>10 m 尺度上却表现为促进种。

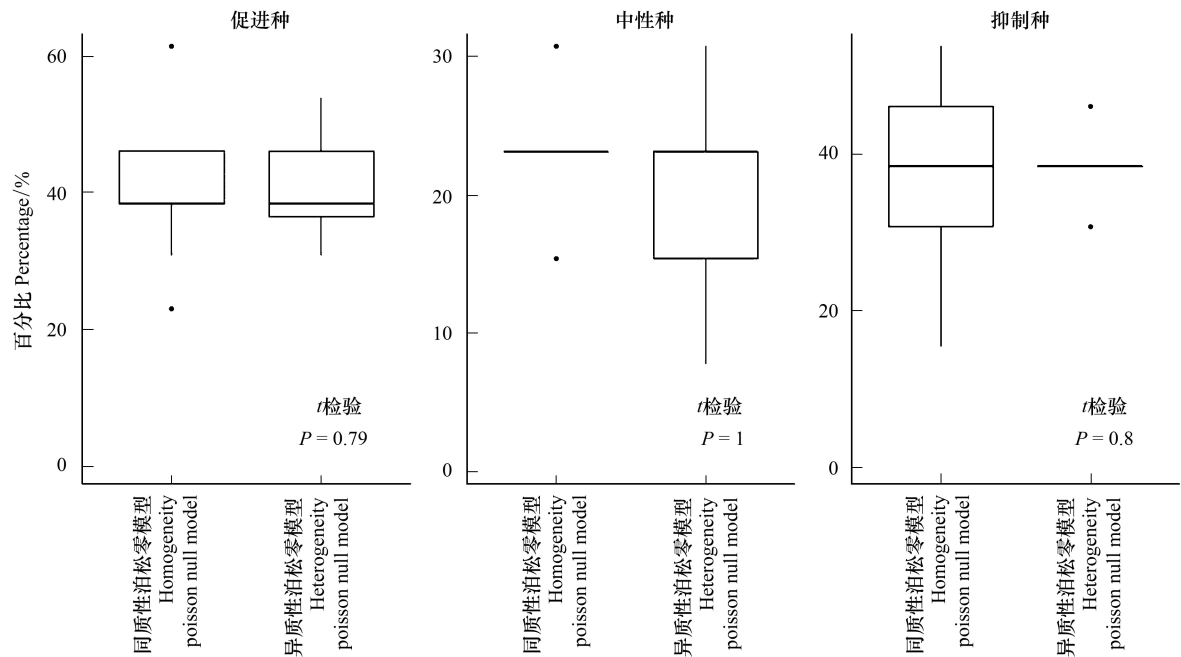


图5 配对样本 *t* 检验得到的同质性泊松零模型和异质性泊松零模型下的群落物种多样性结构差异

Fig.5 The structural differences of community species diversity between homogenous poisson's zero model and heterogeneous poisson's zero model obtained by paired sample *t* test

表 1 同质性泊松零模型检验下不同树种的 ISAR 分析结果

Table 1 ISAR analysis results of different tree species under homogenous Poisson model

物种 Species	平均胸径/cm Average DBH	总株数/株 Total Individuals	密度/(株/hm ²) Density	尺度 Scale/m			
				1—5	6—10	11—15	16—20
髭脉槭 <i>Acer barbinerve</i>	3.4	318	61.2	a	a	n	n
臭冷杉 <i>Abies nephrolepis</i>	7	6260	1203.8	a	a	a	a
硕桦 <i>Betula costata</i>	18	112	21.5	n	n	n	n
黑桦 <i>Betula dahurica</i>	13.7	69	13.5	n	a	n	n
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	31.3	608	116.9	n	n	r	r
花楷槭 <i>Acer ukurunduense</i>	4.7	1899	365.2	a	a	a	a
花楸树 <i>Sorbus pohuashanensis</i>	12.5	43	8.3	n	n	n	n
紫花槭 <i>Acer pseudosieboldianum</i>	4.3	31	6	n	a	n	n
黄落叶松 <i>Larix olgensis</i>	40.9	215	41.3	r	r	r	r
青楷槭 <i>Acer tegmentosum</i>	3.8	586	112.7	a	a	a	a
大青杨 <i>Populus ussuriensis</i>	44.3	35	6.7	n	n	a	a
小楷槭 <i>Acer komarovii</i>	6.6	90	17.3	a	a	a	n
鱼鳞云杉 <i>Picea jezoensis</i>	16.7	2389	459.4	r	r	r	r

a: 促进种 Accumulator; r: 抑制种 Repeller; n: 中性种 Neutral; ISAR: 单物种-面积关系模型 Individual species-area relationship model

3 讨论

3.1 群落水平物种多样性格局组建讨论

本研究使用单物种-面积关系模型结合同质性泊松零模型和异质性泊松零模型检验长白山暗针叶林特定树种对邻域物种丰富度的影响。异质性泊松零模型剔除了生境过滤影响,能够更好地检验特定树种对于邻域物种多样性维持作用。通过异质性泊松零模型的检验结果发现,促进种在 3—15 m 尺度上起主要作用,在 0—2 m 和 16—20 m 尺度上大多数物种表现为中性作用,即中性作用分别体现在较小尺度和较大尺度上。在

吉林蛟河近熟林的一项研究表明,0—20 m 空间尺度上促进种占优势地位,在>20 m 尺度上中性种占据主导地位^[13]。本研究与之不同的结果是中性种在0—2 m 小尺度上占据了相对优势,该结果与生态场的弥散性和叠加性理论有关,任何物种在相距一定距离时会发生相互作用,距离越近,相互作用越强,随着距离扩大,相互作用也会逐渐减弱。同时,生态场的叠加性经常伴随消减性叠加的情况^[24]。因此,0—2 m 尺度上主要体现中性作用可能是多个物种间复合效应的消减性叠加导致的。本研究结果也进一步印证了在温带森林群落构建过程中,小尺度上种间互作显著,但是在尺度上占主导作用的仍是中性过程^[25]。

异质性泊松零模型相较于同质性泊松零模型剔除了生境过滤作用的影响,但两种模型的检验结果不存在显著差异($P>0.05$),这一结果说明在长白山暗针叶林森林群落中,生境过滤的影响对于群落水平上的物种多样性组建作用并不显著,大多数个体均生长在其适宜的生境中。而魏彦波等在使用同质性泊松和异质性泊松零模型对吉林蛟河针阔混交林 1—50 m 尺度的研究中得到生境异质性对群落中物种多样性格局有较大的影响^[26]。目前,对生境过滤作用的研究中,Myers 等发现在温带森林中生境过滤作用较为显著^[27],但强度受空间尺度影响较大。Wang 等^[28]的研究中发现,大尺度的研究更适用于对生境过滤等生态学过程的检测,小尺度则无法区分种间互作和生境过滤现象的影响,因此,对生境过滤现象的研究要注重对空间尺度的选择。

自 Hubbell 等生态学家提出中性理论以来,围绕生态位理论和中性理论的争论一直没有停止,随着研究的深入,研究者们发现生态位理论和中性理论可以融合起来共同解释群落构建和维持的机制^[29]。同一植物群落中,中性过程和生态位过程可以在不同的空间尺度上起作用^[26,30],本文的研究结果也表明生态位理论和中性理论可以共同解释群落多样性的构建过程,二者的相对作用与空间尺度密切相关。

3.2 物种水平多样性格局组建讨论

从单个物种角度探究影响邻域多样性构建的因素有助于揭示局域尺度上的邻体关系。树木之间的相互作用主要受到树种特性的影响。据表 1 可知,树种对邻域范围多样性的贡献程度,与树木个体大小有关。在生态位理论中,占据相同生态位的物种,一般存在很强的竞争作用,不能实现共存^[31]。树木之间的竞争主要体现在对周围资源的占有和利用上^[32—33],存在明显的非对称性,竞争力较强的树木,一般生长状况良好,表现为树高和胸径的绝对优势。该群落中径级较小的树种,包括青楷槭、臭冷杉、花楷槭、髭脉槭,小楷槭平均胸径均<10 cm,它们均在一定尺度范围内表现为促进邻域物种多样性。产生这一结果的原因是这些树种在与其他树种的资源竞争中处于劣势,不会造成生存威胁。红松、大青杨的平均胸径均>20 cm,它们对邻域物种多样性的作用随尺度的变化一致,在 0—10 m 尺度上表现为中性,在 11—20 m 尺度上起抑制作用。相对于其他树种,这两个树种对于资源的竞争明显占据主导地位,按照非对称性竞争理论,其对邻域物种的影响应主要表现为中性或抑制作用。

据图 1 和表 1,阔叶树种的 ISAR 值明显高于针叶树种,且阔叶树种对邻域物种丰富度的影响多表现为促进或中性作用,在各尺度上均没有出现明显的抑制作用。通过这一结论可以推断,树木对邻域物种丰富度的影响与树木种类有关。鱼鳞云杉和黄花落叶松都是长白山森林中分布较为广泛的树种,二者在 0—20 m 研究尺度上均表现为抑制作用。而根据云杉属物种的生物学和生态学特性,云杉属物种是浅根性树种,主根不明显,侧根发达,较耐荫耐寒,有较强的适应性,多分布于气候干冷,土壤为酸性而湿润的地方^[15],同时,形成的林层郁闭度高,林下较为阴暗。黄花落叶松的枯枝落叶中含有树脂和叶酸,进入土壤后,在松脂和叶酸逐年积累作用下,会造成土壤酸化,结构紧密,板结,透气性差等,从而限制了种子发芽和幼苗生长。许多研究表明,阔叶林相较于针叶林分解地表枯落物的速率更快^[34],因此提高了邻域土壤养分和含水量,进而能够对邻域物种生长在一定程度上起到促进作用。此外,部分树种如硕桦等在暗针叶林中种子扩散受到一定限制,呈聚集状态分布,且种子萌发率较低^[35],也在一定程度上影响了邻域物种丰富度。

4 结论

本研究基于长白山暗针叶林 5.2 hm² 的样地数据,运用单物种-面积关系模型结合同质性和异质性泊松零

模型检验结果分别在群落水平和物种水平讨论群落物种多样性的维持机制,得到结论如下:(1)在群落物种多样性格局构建过程中,中性种和促进种的相对优势随尺度变化而变化,代表生态位过程和中性过程的主导地位与尺度密切相关;(2)生境过滤现象对该群落物种多样性维持的影响较不显著。

参考文献 (References):

- [1] 贾梦可. 广西弄岗国家级自然保护区生物多样性的研究进展及保护措施. 南方农业, 2018, 12(36): 119-120, 126.
- [2] 史雪威, 张路, 张晶晶, 欧阳志云, 肖赓. 西南地区生物多样性保护优先格局评估. 生态学杂志, 2018, 37(12): 3721-3728.
- [3] Chesson P. Mechanisms of maintenance of species diversity. Annual Review of Ecology and Systematics, 2000, 31: 343-366.
- [4] 陈磊, 米湘成, 马克平. 生态位分化与森林群落物种多样性维持研究展望. 生命科学, 2014, 26(2): 112-117.
- [5] 范春雨. 吉林蛟河针阔混交林群落构建机制及其对采伐干扰的响应[D]. 北京: 北京林业大学, 2018: 1-114.
- [6] Myers J A, Harms K E. Seed arrival, ecological filters, and plant species richness: a meta-analysis. Ecology Letters, 2009, 12(11): 1250-1260.
- [7] 陈艳雯. 实验检验相似性限制假说和生境过滤假说[D]. 上海: 华东师范大学, 2015: 1-73.
- [8] Rayburn A P, Wiegand T. Individual species-area relationships and spatial patterns of species diversity in a Great Basin, semi-arid shrubland. Ecography, 2012, 35(4): 341-347.
- [9] 张春雨. 通过种群互作阐释森林群落多样性格局. 北京林业大学学报, 2014, 36(6): 60-65.
- [10] Wiegand T, Gunatilleke C V S, Gunatilleke I A U N, 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.
- [11] Zhang C Y, Jin W B, Gao L S, Zhao X H. Scale dependent structuring of spatial diversity in two temperate forest communities. Forest Ecology and Management, 2014, 316: 110-116.
- [12] 徐卫, 程明杰, 林天喜, 程艳霞. 吉林蛟河近熟林树种多样性格局组建机制研究. 北京林业大学学报, 2014, 36(6): 80-85.
- [13] 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. 北京林业大学学报, 2014, 36(6): 73-79.
- [14] 匡旭, 邢丁亮, 张昭臣, 宋厚娟, 王芸芸, 房帅, 原作强, 叶吉, 蔺菲, 王绪高, 郝占庆. 长白山北坡云冷杉林和落叶松林物种组成与群落结构. 应用生态学报, 2014, 25(8): 2149-2157.
- [15] 高露双, 王晓明, 赵秀海. 长白山过渡带红松和鱼鳞云杉径向生长对气候因子的响应. 植物生态学报, 2011, 35(1): 27-34.
- [16] 陈亚南. 落叶松云冷杉林空间结构多样性及择伐模型的研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2016: 1-59.
- [17] 郭跃东, 张会儒, 卢军, 王卓晖. 长白山北坡云冷杉阔叶混交林的物种多度格局. 林业科学, 2021, 57(5): 93-107.
- [18] 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.
- [19] 郝占庆, 吴钢, 邓红兵, 李静, 曹伟. 长白山北坡暗针叶林群落特征(英文). 生态学报, 2000, 20(6): 916-921.
- [20] 陈欢欢, 许格希, 马凡强, 刘顺, 张森森, 曹向文, 陈健, 赵广东, 杨洪国, 史作民. 川西亚高山暗针叶林及其采伐次生林林下分层谱系结构. 林业科学, 2020, 56(7): 1-11.
- [21] 段斐, 方江平, 周晨霓. 西藏原始暗针叶林凋落物有机碳释放特征与土壤有机碳库关系研究. 水土保持学报, 2020, 34(3): 349-355.
- [22] Smirnova O V, Geraskina A P, Korotkov V N. Tall herb dark coniferous forests as modern refugia of biological diversity of Northern Eurasia (on example of Pechora-Ilych Nature Reserve). BIO Web of Conferences, 2020, 24: 00083.
- [23] 樊金控. 中国云冷杉林高效利用研究. 北京: 科学出版社, 2018: 9-10.
- [24] 邹锐. 生态场理论及生态场特性. 生态学杂志, 1995, 14(1): 49-53.
- [25] 李林, 魏识广, 马姜明, 叶万辉, 练璐瑜. 生境异质性和扩散限制对南亚热带常绿阔叶林群落物种多样性的相对作用. 林业科学, 2020, 56(10): 1-10.
- [26] 魏彦波, 程艳霞, 李金功, 王贵春. 植物多样性促进种支配局域空间多样性结构. 北京林业大学学报, 2014, 36(6): 66-72.
- [27] Myers J A, Chase J M, Jiménez I, Jørgensen P M, Araujo-Murakami A, Paniagua-Zambrana N, Seidel R. Beta-diversity in temperate and tropical forests reflects dissimilar mechanisms of community assembly. Ecology Letters, 2013, 16(2): 151-157.
- [28] Wang X G, Wiegand T, Swenson N G, Wolf A T, Howe R W, Hao Z Q, Lin F, Ye J, Yuan Z Q. Mechanisms underlying local functional and phylogenetic beta diversity in two temperate forests. Ecology, 2015, 96(4): 1062-1073.
- [29] 牛克昌, 刘泽宁, 沈泽昊, 何芳良, 方精云. 群落构建的中性理论和生态位理论. 生物多样性, 2009, 17(6): 579-593.
- [30] 刘宪钊, 李卫珍, 王金龙, 陆元昌, 谢阳生. 两种不同起源华北落叶松林空间点格局及植物多样性. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2017, 41(6): 102-108.
- [31] Levine J M, HilleRisLambers J. The importance of niches for the maintenance of species diversity. Nature, 2009, 461(7261): 254-257.
- [32] Daniels R F, Burkhardt H E, Clason T R. A comparison of competition measures for predicting growth of loblolly pine trees. Canadian Journal of Forest Research, 1986, 16(6): 1230-1237.
- [33] 张丽云. 中亚热带典型针阔混交林生长竞争与直径结构的关系[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2013: 1-66.
- [34] 杜姣姣, 周运超, 白云星, 张薰元. 阔叶树种引入后马尾松人工林土壤水文物理性质研究. 水土保持研究, 2021, 28(4): 105-112.
- [35] 程福山, 周末, 吴嘉豪, 姜润华, 关乃千, 王玉文, 王硕, 夏富才. 云冷杉针阔混交林枫桦种子雨时空分布及种子萌发特性研究. 北京林业大学学报, 2020, 42(12): 32-39.