

DOI: 10.13332/j.1000-1522.20160258

不同尺度下长白山次生杨桦林群落系统发育结构研究

李晓宇^{1,2} 廖嘉星¹ 侯嫚嫚¹ 范秀华²

(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 北京林业大学理学院)

摘要: 本文研究了长白山 5.2 hm² 次生杨桦林样地的群落构建机制。以样地内 47 种胸径 ≥ 1 cm 的木本植物为研究对象, 构建了物种间的系统发育树, 并分析了不同空间尺度和不同径级结构下群落的系统发育结构。结果显示, 随着空间尺度的增大, 群落系统发育结构的发散程度先增大后减小; 而随着径级的增加, 群落的系统发育结构呈现向发散变化的趋势。这表明竞争排除作用和非生物的筛选作用共同影响群落构建的结果。其中, 在较小的尺度上竞争排除作用是决定群落构建的主要因素; 而在较大尺度上则是非生物的过滤作用起主要作用。通过对群落系统发育 β 多样性与空间因子、环境因子进行方差分解, 发现环境因子对系统发育 β 多样性的解释力较强。其中, 土壤水分和土壤深度起最重要的作用。

关键词: 群落构建; 群落系统发育; 空间尺度; 径级结构; 环境解释

中图分类号: S718.5 文献标志码: A 文章编号: 1000-1522(2016)12-0014-07

LI Xiao-yu^{1,2}; LIAO Jia-xing¹; HOU Man-man¹; FAN Xiu-hua². **Multi-scale analysis on community phylogenetic structure of secondary *Populus davidiana*-*Betula platyphylla* forest in Changbai Mountains, northeastern China.** *Journal of Beijing Forestry University* (2016) 38(12): 14-20 [Ch 40 ref.]

1 Key Laboratory for Forest Resources & Ecosystem Processes of Beijing, Beijing Forestry University, Beijing, 100083, P. R. China;

2 College of Science, Beijing Forestry University, Beijing, 100083, P. R. China.

This study aims to test the phylogenetic structure of a secondary *Populus davidiana*-*Betula platyphylla* forest (PBF) for multiple-spatial scale and ranked diameter class in Changbai Mountains of northeastern China, for the purpose of understanding the underlying mechanism of forest community assembly. We built a phylogeny tree based on 47 woody species whose DBH ≥ 1 cm. The results showed that with the increase of spatial scale, the dispersion degree of phylogenetic structure first increase then decrease; and with the increase of diameter class, the phylogenetic structure changed to overdispersion trend. These results suggested that the community was influenced by the effects of competitive exclusion and the abiotic filtering. Specifically, in small spatial scale, the phylogenetic structure is mainly decided by the effects of competitive exclusion; while in large spatial scale, the phylogenetic structure is mainly decided by the effects of abiotic filtering. By decomposing phylo-beta diversity with spatial factors and environmental factors, we find that environmental factors are powerful in explaining phylo-beta diversity. Among which, soil moisture and soil depth are the key factors to interpret phylo-beta diversity variance.

Key words community assembly; community phylogeny; spatial scale; diameter-class distribution; environmental interpretation

收稿日期: 2016-08-11 修回日期: 2016-10-28

基金项目: 国家自然科学基金项目(31670643、31600480)。

第一作者: 李晓宇。主要研究方向: 森林生态学、光与植物生理生态学。Email: leexiaoyuli@hotmail.com 地址: 100083 北京市海淀区清华东路35号北京林业大学理学院。

责任作者: 范秀华 教授。主要研究方向: 森林生态学、光与植物生理生态学。Email: blfanxh@bjfu.edu.cn 地址: 同上。

本刊网址: <http://j.bjfu.edu.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

群落构建(community assembly)这一概念最初于 1975 年由 Diamond 提出,意指物种聚合形成群落的非随机过程^[1]。近年来,随着群落生态学研究的深入,种库(species pool)、扩散限制(dispersal limitation)、环境过滤(environmental filtering)、生态位(niche)等诸多概念和理论逐渐提出^[2-3],试图对群落的构建过程及规则进行解释。研究群落的系统发育结构有助于阐明群落构建过程^[4-6],尤其是群落生物多样性在时间和空间尺度上的变化^[7]。

尺度问题是生态学家长期关注的热点之一^[8-9],在研究群落构建规则的过程中考虑各因素与空间尺度的相关性十分重要,有助于判断何种构建规则起主要作用。通常情况下生物的影响表现在较小的空间尺度上^[10],而环境作用往往表现在较大的尺度上^[11]。在研究森林群落的构建规则时,往往需要较大的尺度^[12]。群落的系统发育结构受到个体径级水平差异、群落环境条件以及研究尺度等因素的影响而表现出不同的结构状态^[13-16]。当群落构建规则符合中性理论(neutral theory)^[17]时,应符合下列 3 点预测^[16]: 1) 群落的系统发育结构不能决定物种是否在群落中出现; 2) 不同径级间的树木系统发育结构无区别; 3) 群落系统发育结构的发散程度与空间尺度无关。而竞争排除模型(competitive exclusion model)^[18-20]认为,在小尺度上竞争取代出现,对群落构建起主要作用。该理论假定物种的亲缘关系越相近,其生态位特性越相近,并提出 3 点预测^[16]: 1) 竞争排除作用使得共存物种间的系统发育结构发散; 2) 如果竞争排除作用在较小的尺度上更为强烈,随着空间尺度的降低,系统发育结构的发散程度将逐渐增加; 3) 在小尺度上,由于竞争稀释作用,随着植物个体大小的增加,群落系统发育结构的发散程度逐渐增加。最后,非生物过滤模型(abiotic filtering model)^[4, 21]假定物种迁移到某个特定位置的过程受到非生物过滤作用的影响,应具有以下特征: 1) 共存物种具有相似的性状; 2) 在中到大尺度上系统发育结构通常聚集^[4]; 3) 在个体生长的过程中,由于作用于性状的筛选持续进行,其系统发育结构会更为聚集^[22]。在研究过程中通过对比上述预测结果与实际群落系统发育结构随不同径级、不同尺度的变化规律,可以对群落构建过程中的构建规则和构建过程进行推测与研究。

长期以来,对于长白山次生杨桦林的研究主要集中在物种组成与群落结构^[23-24]、多尺度下的多样性格局^[25]以及群落演替^[26]等经典领域。本文通过研究不同空间尺度和径级结构下群落的系统发育结构特征,试图回答以下问题: 1) 随着空间尺度的变

化,长白山次生杨桦林群落的构建规则是否发生变化? 2) 不同径级的个体是否受到相同的构建规则影响? 个体发育过程中受生物因素和非生物因素的影响是否一致? 3) 环境因子在群落构建过程中是否起重要作用? 哪些环境因素更为重要?

1 研究地概况与研究方法

1.1 研究地概况

研究样地位于吉林省安图县白河林业局光明林场,地理坐标为 42°19'10"N, 128°07'49"E。研究区域属于受季风影响的温带大陆性山地气候,年平均气温 3.6℃。最热月为 7 月,平均气温 19.6℃;最冷月为 1 月,平均气温 -15.4℃。全年最高气温为 32.3℃,极端最低气温为 -37.6℃。年平均降水量为 707 mm。样地土层厚度为 20~100 cm,属于山地暗棕色森林土。

研究样地的建立依据 CTFS (Center for Tropical Forest Science) 样地建设标准,于 2005—2007 年期间,选取长白山典型次生杨桦林,建立了面积为 5.2 hm² 的永久性监测样地。样地长 260 m,宽 200 m,平均海拔 899 m。整个样地被划分为 130 个 20 m × 20 m 的样方。为精确定位每个植株个体的相对位置,进一步将每个 20 m × 20 m 的样方划分为 16 个 5 m × 5 m 的亚样方,调查记录样地内所有胸径(diameter at breast height, DBH) ≥ 1 cm 的存活木本植株的种类、树高、胸径、冠幅(包括东西冠幅长和南北冠幅长)以及枝下高,并标挂号牌。

本研究样地属于次生杨桦林群落,林分在约 50 年前遭受过轻度择伐,后经自然更新逐渐恢复。样地内共监测到木本植株个体 31 382 株,隶属于 17 科 30 属,共 47 种。物种数量排名前 10 的植物分别为髭脉槭(*Acer barbinerve*)、色木槭(*A. mono*)、毛榛(*Corylus mandshurica*)、暴马丁香(*Syringa reticulata* var. *amurensis*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、青楷槭(*A. tegmentosum*)、紫花槭(*A. pseudo-sieboldianum*)、山杨(*Populus davidiana*)、臭冷杉(*Abies nephrolepis*)和春榆(*Ulmus davidiana* var. *japonica*)。样地内木本植物平均胸径为 4.7 cm,胸径最大的 5 个树种分别为白桦(*Betula platyphylla*)、紫椴、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、山杨和蒙古栎(*Quercus mongolica*)。

1.2 环境因子测定

本研究测定了叶面积指数、土壤水分、土壤深度、土壤 pH 值、土壤有机质、土壤全氮、土壤全磷和土壤全钾,共 8 个环境因子。测定叶面积指数时,在每个样方中随机选取 2 个位置,使用冠层分析仪(WinSCANOPY™ 2003, Regent Instrument)分别拍摄

距离地面 1 m 处的半球状照片,并使用 WinSCANOPY 和 XLScanopy 软件进行处理^[27-28]。于 2006 年 8 月期间,经连续多个晴天后,用手持土壤水分测定仪(HH2 Delta-T Devices Moisture Meter, Delta)测定样方表层土壤湿度。每个样方内采集 2 个表层(0~20 cm)土壤样品,同时测定土层深度。土壤样品的实验分析依据《土壤农业化学分析方法》^[29]的相关操作进行,分别测定土壤 pH 值、土壤有机质、土壤全氮、土壤全磷和土壤全钾 5 个指标。每个样方的环境因子指标,均采用重复样本的平均值。

1.3 群落系统发育树的构建

本研究选取样地内所有木本植物(共 47 种)构建系统发育树。首先,将 47 个物种的科属信息输入到网页版 Phylocom 软件中,并选用 R20120829 数据库自动构建物种的系统发育树型结构^[30-31]。然后在 Phylocom 软件中依据 Wikstrom 提供的被子植物科的分化年代信息^[32],利用 BLADJ 算法进行标定,从而计算出系统发育树各节点间的分支长度,得到具有枝长信息的系统发育树。各节点的位置反映了各个物种与其共同祖先的分化时间,进而反映物种间亲缘关系的远近。

1.4 系统发育结构指数的选择

本研究采用净系统发育亲缘关系指数(net relatedness index, NRI)^[4]来表示群落系统发育结构,其与净最近种间亲缘关系指数(net nearest taxa index, NTI)^[4]的计算结果基本一致^[16],但 NRI 指数侧重于从整体上、而非分支末端结构描述群落中各个物种间的系统发育结构^[33]。计算时首先假定本调查中的 47 个物种组成一个局域物种库,然后计算小样方内全部物种的平均系统发育距离(mean phylogenetic distance, MPD),保持每个小样方中的物种个体总数和物种数量不变,从物种库中随机抽取物种,共重复 99 次,进而获得该样方在随机零模型下的物种 MPD 分布,最后通过随机分布的计算结果将观察值标准化,进而获得 NRI 值。计算公式为^[34]:

$$NRI = -\frac{MPD - MPD'}{SD(MPD')} \quad (1)$$

式中:MPD 表示实际观察值,MPD'表示通过在系统发育树上进行随机抽样后得到的平均值,SD(MPD')表示随机抽样结果的标准偏差。当 NRI > 0 时,说明小样方中的物种在系统发育结构上呈聚集状态,此时非生物的过滤作用是调节群落构建的主要作用,决定物种共存的原因是近缘种共享相似的生境条件^[31];若 NRI < 0,则说明小样方中的物种在系统发育结构上呈发散状态,生物的过滤作用起主要作

用,近缘种之间竞争排除导致群落由亲缘关系较远的物种组成^[4];当 NRI = 0 时,表明群落中各个物种在系统发育结构上是随机的,中性过程在群落构建过程起重要作用。对于 NRI 指数的计算,使用 R-3.3.1 中的 picante 软件包完成。

1.5 数据分析

1.5.1 尺度划分

本研究依照 2 种不同的方法对样地内乔木个体进行划分:1) 不同的空间尺度。将样地划分为 5 m × 5 m、10 m × 10 m、20 m × 20 m、40 m × 40 m 共 4 个不同空间尺度的样方。分别计算不同尺度内各个样方的 NRI 值,以此来检验群落系统发育结构是否具有尺度依赖性。通过对各个空间尺度下的 NRI 值进行 NRI = 0 的 *t* 检验,判断群落的系统发育结构与零模型之间是否具有显著性差异;并对各个尺度下的 NRI 值进行方差分析,以判断其相互间是否具有差异。2) 不同径级尺度。根据各树种的胸径大小,将研究样地内乔木个体划分为 1 cm ≤ DBH < 5 cm, 5 cm ≤ DBH < 15 cm 和 DBH ≥ 15 cm 共 3 个不同的径级。分别计算每个径级下的 NRI 平均值,并对其进行 NRI = 0 的 *t* 检验。通过比较分析不同径级树木间的系统发育结构,探究树木在个体发育过程中受到的生态学影响是否一致。

1.5.2 系统发育 β 多样性分析

在分析群落的系统发育 β 多样性时,我们使用平均成对系统发育距离指数(mean pairwise phylogenetic distance, D_{pw})表示样方之间的系统发育结构差异变化。该指数计算样方两两之间的平均成对系统发育距离,其计算方法如下^[35]:

$$D_{pw} = \frac{\sum_{i=1}^{n_{k_1}} f_i \bar{\delta}_{ik_2} + \sum_{j=1}^{n_{k_2}} f_j \bar{\delta}_{jk_1}}{2}, \quad j \neq i \quad (2)$$

式中: $\bar{\delta}_{ik_2}$ 表示群落 k_1 的物种 i 与群落 k_2 中所有物种的平均成对系统发育距离; $\bar{\delta}_{jk_1}$ 表示群落 k_2 的物种 j 与群落 k_1 中所有物种的平均成对系统发育距离; n_{k_1} 、 n_{k_2} 分别表示群落 k_1 和 k_2 中的物种总数; f_i 、 f_j 分别表示物种 i 在群落 k_1 和物种 j 在群落 k_2 中的相对多度; D_{pw} 为多度加权的群落平均成对系统发育距离,其结果表示 2 个群落不同物种之间的平均系统发育距离。

为研究环境因子和空间因子对系统发育结构的影响,本研究在 20 m × 20 m 的尺度上,利用单独的空间因子、单独的环境因子以及空间因子和环境因子结合共 3 种方式对 D_{pw} 指数进行方差分解。空间因子为各样方之间在样地中的空间距离,环境因子

为各样方之间环境条件的差异,采用标准化之后的叶面积指数、土壤深度、土壤水分、土壤 pH 值、土壤有机质、土壤全氮、土壤全磷和土壤全钾进行衡量。这里使用 MRM 算法(multiple regression on distance matrices) 进行方差分解,该算法是对偏 Mantel 检验(partial Mantel test) 的简单扩展,可以有效地对多个矩阵进行方差分解^[36]。具体计算使用 R-3.3.1 软件完成。

2 结果与分析

2.1 不同空间尺度上的群落系统发育结构

分别计算 4 个尺度上的 NRI 平均值(表 1),并对 NRI 计算结果进行 $NRI = 0$ 的 t 检验,结果均显著。表明在所有的研究尺度上群落的系统发育结构均呈发散状态,且发散程度先增大后减小。通过多重比较可以看出,随着研究尺度的增大,群落的系统发育结构呈现明显的变化趋势,且具有显著性差异。在 4 个研究尺度中,20 m × 20 m 尺度上的群落系统发育结构发散程度最大,5 m × 5 m 尺度上的最小。

表 1 各空间尺度上的 NRI 值
Tab. 1 NRI value in different spatial scales

| 尺度 Scale | 样方数量 Number of cell | 平均值 Mean value of NRI | 标准差 Standard deviation | <i>P</i> |
|-------------|---------------------------|-----------------------------|------------------------------|----------|
| 5 m × 5 m | 2 017 | -0.261a | 1.037 | <0.001 |
| 10 m × 10 m | 520 | -0.660b | 1.007 | <0.001 |
| 20 m × 20 m | 130 | -0.838b | 0.806 | <0.001 |
| 40 m × 40 m | 30 | -0.483ab | 0.807 | 0.001 |

注: 不同小写字母表示不同空间尺度之间的差异显著。Note: Different lowercase letters indicate significant differences among different spatial scales.

2.2 不同径级的群落系统发育结构

通过分析样地内不同径级个体间的系统发育结构(图 1),可以发现随着径级的增加,NRI 值呈明显的下降趋势,即整个样地的系统发育结构随着径级的增加由聚集向随机发展。从不同的空间尺度分析(图 2),随着空间尺度的增大,小径级(1 cm ≤ DBH < 5 cm) 个体的群落系统发育结构呈明显的由聚集向发散变化的趋势,中径级(5 cm ≤ DBH < 15 cm) 和大径级(DBH ≥ 15 cm) 的个体则表现为由随机向发散变化的趋势。

2.3 环境因子和空间因子对群落系统发育 β 多样性的解释力度

在 20 m × 20 m 的尺度上,分别将各个环境因子(叶面积指数、土壤深度、土壤水分、土壤 pH 值、土壤有机质、土壤全氮、土壤全磷和土壤全钾) 单独以

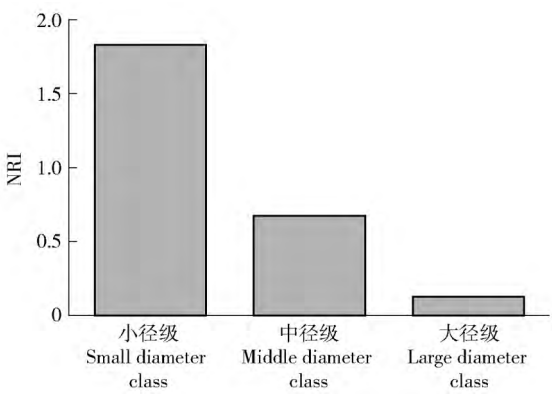
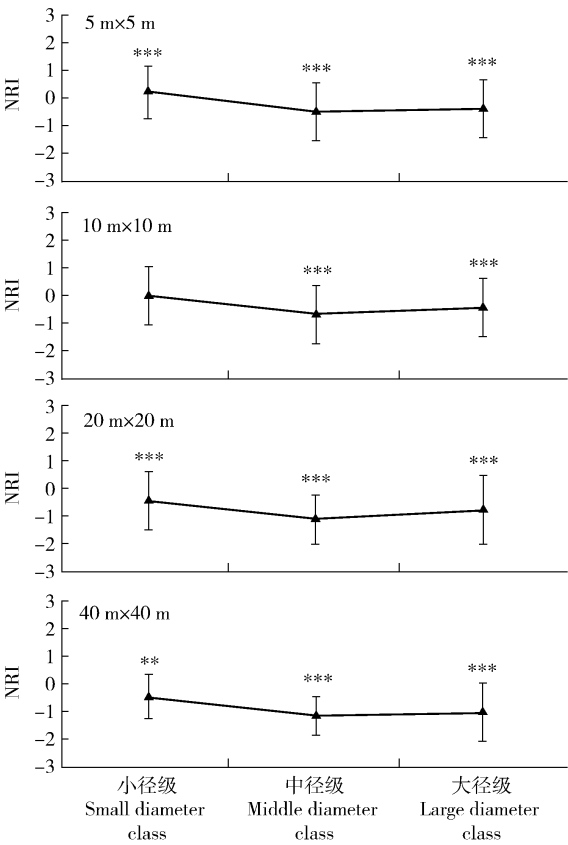


图 1 不同径级的 NRI 值
Fig. 1 NRI value of different diameter classes



** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$ 。下同。 ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$ 。The same below.

图 2 不同空间尺度上不同径级群落的 NRI 分布
Fig. 2 NRI distribution in different diameter classes under varied different spatial scales

及综合与各样方的空间因子对 D_{pw} 指数进行方差分解。比较各环境因子和空间因子对系统发育 β 多样性的解释能力强弱。结果表明环境因子较空间因子的解释能力为大,且除土壤全氮和叶面积指数外各个环境因子单独的解释能力均较空间因子为大(表 2)。其中土壤水分和土壤深度的解释能力最强,表明这二者对于群落的系统发育结构有着较为重要的影响。

表2 20 m × 20 m 尺度上方差分解结果

Tab. 2 Results of variance partitioning in 20 m × 20 m scale

| 环境因子 Environmental factor | 解释变量 Explanatory variable | 调整 R^2 Adjusted R^2 |
|--|------------------------------|----------------------------|
| 土壤有机质 Soil organic matter | a + b + c | 0.005 746*** |
| | a + b | 0.001 629*** |
| | b + c | 0.004 404*** |
| 土壤全氮 Soil total nitrogen | a + b + c | 0.003 356*** |
| | a + b | 0.001 629*** |
| | b + c | 0.001 514*** |
| 土壤全磷 Soil total phosphorus | a + b + c | 0.008 924*** |
| | a + b | 0.001 629*** |
| | b + c | 0.007 432*** |
| 土壤全钾 Soil total potassium | a + b + c | 0.005 055*** |
| | a + b | 0.001 629*** |
| | b + c | 0.003 313*** |
| 土壤 pH 值 Soil pH value | a + b + c | 0.004 600*** |
| | a + b | 0.001 629*** |
| | b + c | 0.003 358*** |
| 土壤水分 Soil moisture | a + b + c | 0.027 980*** |
| | a + b | 0.001 629*** |
| | b + c | 0.027 270*** |
| 土壤深度 Soil depth | a + b + c | 0.015 180*** |
| | a + b | 0.001 629*** |
| | b + c | 0.013 500*** |
| 叶面积指数 Leaf area index | a + b + c | 0.001 983*** |
| | a + b | 0.001 629*** |
| | b + c | 0.000 294 |
| 综合环境因子 Comprehensive environmental factor | a + b + c | 0.041 900*** |
| | a + b | 0.001 629*** |
| | b + c | 0.041 100*** |

注: a + b + c 表示环境因子和空间因子解释的部分, a + b 表示空间因子解释的部分, b + c 表示环境因子解释的部分。Notes: a + b + c means the joint explaining part of environmental and spatial factors, a + b means the explaining part of spatial factors, b + c means the explaining part of environmental factors.

3 结论与讨论

3.1 群落构建中的竞争排除作用

在所有的研究尺度上(5 m × 5 m、10 m × 10 m、20 m × 20 m 及 40 m × 40 m), 群落的系统发育结构均呈发散状态。这是由于亲缘关系相近的物种往往具有相近的生态位偏好^[6, 37], 在较小的空间尺度上竞争排除作用强, 难以共存; 而亲缘关系相对较远的物种由于利用的环境资源不同, 因而可以生存在一起。这一结果与房帅等^[38]对长白山阔叶红松林的研究结果是一致的。对于 3 个不同径级水平的个体, 随着研究尺度的增大, 系统发育结构均呈现向发散转变的趋势, 这种变化是竞争排除作用的结果^[4, 21]。随着径级水平的增大, 群落的系统发育结构呈明显的发散趋势, 这与热带地区次生林演替过

程的研究结果相一致^[33, 39]。不同径级的个体对尺度效应的响应相似, 但随着径级的增大其发散程度增大, 这是由于在个体生长的过程中竞争排除作用持续进行, 因而大径级的个体表现为更为发散的状态。

3.2 群落构建中的非生物过滤作用

本研究结果中群落系统发育结构的发散程度先增大后减小, 这可能是由于样地内部分灌木物种(如髭脉槭、毛榛等)会萌生大量的个体, 占据一定的生存空间和环境资源, 导致其他物种的个体难以生存。而这一效应随着尺度的增大会被逐渐稀释, 因而在 20 m × 20 m 尺度上表现得最为发散; 而随着尺度的进一步增大, 竞争排除作用又被削弱了, 群落的系统发育结构表现得更加聚集, 这可能因为非生物过滤作用随着尺度的增大起到了更为重要的作用。同时, 本研究包含部分灌木物种, 这些物种本身不能成长为较大径级的个体, 也使得小径级个体的系统发育结构更为聚集。因此, 小径级个体间竞争排除作用较弱, 非生物过滤作用是决定其出现的主要因素。

3.3 群落系统发育 β 多样性的影响因素

上述研究表明, 在群落构建的过程中, 物种的组成并非是随机的, 2 种不同的作用机制共同决定群落的构建。在较小尺度上竞争排除作用较为重要, 在较大尺度上非生物过滤作用对于长白山次生杨桦林群落的构建起重要作用。通过对系统发育 β 多样性的研究可以发现何种非生物因素起更为重要的作用。空间因子和系统发育 β 多样性的关系反映了群落的物种组成是否具有空间依赖性, 即扩散限制是否起重要作用, 从而有助于判断群落的构建过程是否有赖于中性过程^[40]。方差分解的结果显示, 总的环境因子对于群落物种的构成起更为重要的作用。其中土壤水分和土壤深度的解释力最大, 说明二者在过滤作用中起主要作用, 而空间因子则起到了相对较弱的作用。

综上所述, 通过对不同空间尺度和径级水平的研究可以从时间和空间上加深对物种共存机制的理解。对于系统发育结构的研究表明, 竞争排除过程和非生物的筛选过程对长白山次生杨桦林的群落构建起到了重要作用, 而中性过程并未表现出明显的作用。

参 考 文 献

- [1] CODY M L, DIAMOND J M. Ecology and evolution of communities [M]. Cambridge: Harvard University, 1975.
- [2] VELLEND M. Conceptual synthesis in community ecology [J]. The Quarterly Review of Biology, 2010, 85: 183–206.

- [3] GÖTZENBERGER L, DE BELLO F, BRÄTHEN K A, et al. Ecological assembly rules in plant communities: approaches, patterns and prospects [J]. *Biological Reviews*, 2012, 87: 111–127.
- [4] WEBB C O, ACKERLY D D, MCPHEE M A, et al. Phylogenies and community ecology [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33: 475–505.
- [5] CAVENDER-BARES J, KOZAK K H, FINE P V A, et al. The merging of community ecology and phylogenetic biology [J]. *Ecology Letters*, 2009, 12(7): 693–715.
- [6] VAMOSI S M, HEARD S B, VAMOSI J C, et al. Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure [J]. *Molecular Ecology*, 2009, 18(4): 572–592.
- [7] JARZYNA M A, JETZ W. Detecting the multiple facets of biodiversity [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2016, 31(7): 527–538.
- [8] LEVIN S A. The problem of pattern and scale in ecology [J]. *Ecology*, 1992, 73: 1943–1967.
- [9] WIENS J A. Spatial scaling in ecology [J]. *Functional Ecology*, 1989, 3(4): 385–397.
- [10] BYCROFT C M, NICOLAOU N, SMITH B, et al. Community structure (niche limitation and guild proportionality) in relation to the effect of spatial scale, in a *Nothofagus* forest sampled with a circular transect [J]. *New Zealand Journal of Ecology*, 1993, 17: 95–101.
- [11] CORNWELL W K, SCHWILK D W, ACKERLY D D. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume [J]. *Ecology*, 2006, 87(6): 1465–1471.
- [12] WILSON J B, STEEL J B, NEWMAN J E, et al. Quantitative aspects of community structure examined in a semi-arid grassland [J]. *Journal of Ecology*, 2000, 88(5): 749–756.
- [13] SWESON N G, ENQUIST B J, PITHER J, et al. The problem and promise of scale dependency in community phylogenetics [J]. *Ecology*, 2006, 87(10): 2418–2424.
- [14] CAVENDER-BARES J, ACKERLY D D, BAUM D A, et al. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities [J]. *The American Naturalist*, 2004, 163(6): 823–843.
- [15] CAVENDER-BARES J, KEEN A, MILES B. Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale [J]. *Ecology*, 2006, 87: S109–S122.
- [16] SWENSON N G, ENQUIST B J, THOMPSON J, et al. The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities [J]. *Ecology*, 2007, 88(7): 1770–1780.
- [17] HUBBELL S P. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography [M]. Princeton: Princeton University Press, 2001.
- [18] TILMAN D. Competition and biodiversity in spatially structured habitats [J]. *Ecology*, 1994, 75(1): 2–16.
- [19] ROUGHGARDEN J. Competition and theory in community ecology [J]. *The American Naturalist*, 1983, 122(5): 583–601.
- [20] HARDIN G. The competitive exclusion principle [J]. *Science*, 1960, 131: 1292–1297.
- [21] WEIHER E, KEDDY P A. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns [J]. *Oikos*, 1995, 74(1): 159–164.
- [22] SILVERTOWN J, DODD M, GOWING D, et al. Phylogeny and the hierarchical organization of plant diversity [J]. *Ecology*, 2006, 87: S39–S49.
- [23] 夏富才, 赵秀海, 彭道黎, 等. 长白山次生杨桦林林分结构 [J]. *华南农业大学学报*, 2013, 34(3): 383–387.
- XIA F C, ZHAO X H, PENG D L, et al. Stand structure of secondary poplar-birch forest in Changbai Mountain [J]. *Journal of South China Agricultural University*, 2013, 34(3): 383–387.
- [24] 郝占庆, 张健, 李步杭, 等. 长白山次生杨桦林样地: 物种组成与群落结构 [J]. *植物生态学报*, 2008, 32(2): 251–261.
- HAO Z Q, ZHANG J, LI B H, et al. Natural secondary poplar-birch forest in Changbai Mountain: species composition and community structure [J]. *Journal of Plant Ecology*, 2008, 32(2): 251–261.
- [25] 要伊桐, 元正龙, 魏彦波, 等. 长白山次生杨桦林树种多样性格局多尺度分析 [J]. *北京林业大学学报*, 2014, 36(6): 86–92.
- YAO Y T, YUAN Z L, WEI Y B, et al. Multi-scale analysis on tree diversity pattern in a secondary *Populus davidiana*-*Betula platyphylla* forest in Changbai Mountains, northeastern China [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2014, 36(6): 86–92.
- [26] 张春雨, 赵秀海, 赵亚洲. 长白山温带森林不同演替阶段群落结构特征 [J]. *植物生态学报*, 2009, 33(6): 1090–1100.
- ZHANG C Y, ZHAO X H, ZHAO Y Z. Community structure in different successional stages in north temperate forests of Changbai Mountains, China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2009, 33(6): 1090–1100.
- [27] JONCKHEERE I, FLECK S, NACKAERTS K, et al. Review of methods for in situ leaf area index determination: Part I. Theories, sensors and hemispherical photography [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2004, 121(1–2): 19–35.
- [28] WEISS M, BARET F, SMITH G J, et al. Review of methods for in situ leaf area index (LAI) determination: Part II. Estimation of LAI, errors and sampling [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2004, 121(1–2): 37–53.
- [29] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法 [M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.
- LU R K. Analysis methods of soil agro-chemistry [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2000.
- [30] WEBB C O, DONOGHUE M J. Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics [J]. *Molecular Ecology Notes*, 2005, 5(1): 181–183.
- [31] WEBB C O. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees [J]. *The American Naturalist*, 2000, 156(2): 145–155.
- [32] WIKSTRÖM N, SAVOLAINEN V, CHASE M W. Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree [J]. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 2001, 268: 2211–2220.
- [33] LETCHER S G. Phylogenetic structure of angiosperm communities during tropical forest succession [J]. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 2010, 277: 97–104.
- [34] WEBB C O, ACKERLY D D, KEMBEL S W. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait

- evolution [J]. *Bioinformatics* ,2008 ,24: 2098–2100.
- [35] SWENSON N G , ANGLADA-CORDERO P , BARONE J A. Deterministic tropical tree community turnover: evidence from patterns of functional beta diversity along an elevational gradient [J]. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* , 2011 ,278: 877–884.
- [36] SWENSON N G. *Functional and phylogenetic ecology in R* [M]. New York: Springer ,2014.
- [37] PRINZING A , DURKA W , KLOTZ S , et al. The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism [J]. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* , 2001 , 268: 2383–2389.
- [38] 房帅 原作强 蒯菲 等. 长白山阔叶红松林木本植物系统发育与功能性状结构[J]. *科学通报* 2014 ,59(24) : 2342–2348.
FANG S , YUAN Z Q , LIN F , et al. Functional and phylogenetic structures of woody plants in broad-leaved Korean pine mixed forest in Changbai Mountains , Jilin , China [J]. *Chinese Science Bulletin* ,2014 ,59(24) : 2342–2348.
- [39] SCHWEIZER D , MACHADO R , DURIGAN G , et al. Phylogenetic patterns of Atlantic forest restoration communities are mainly driven by stochastic , dispersal related factors [J]. *Forest Ecology and Management* ,2015 ,354: 300–308.
- [40] 周淑荣 张大勇. 群落生态学的中性理论[J]. *植物生态学报* , 2006 ,30(5) : 868–877.
ZHOU S R , ZHANG D Y. Neutral theory in community ecology [J]. *Journal of Plant Ecology* ,2006 ,30(5) : 868–877.
- (责任编辑 唐 敏 冯秀兰
责任编辑 臧润国 张春雨)