北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

长白山主要林分物种多度分布与性状分布的关系

李晓宇 胡兵 秦江环 赵秀海

Relationship between species abundance distribution and trait distribution in main forest stand of Changbai Mountain, northeastern China

Li Xiaoyu, Hu Bing, Qin Jianghuan, Zhao Xiuhai

引用本文:
李晓宇, 胡兵, 秦江环, 赵秀海. 长白山主要林分物种多度分布与性状分布的关系[J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(8):47–56. doi: 10.12171/j.1000–1522.20230050
Li Xiaoyu, Hu Bing, Qin Jianghuan, Zhao Xiuhai. Relationship between species abundance distribution and trait distribution in main forest stand of Changbai Mountain, northeastern China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(8):47–56. doi: 10.12171/j.1000–1522.20230050

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230050

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

采伐对吉林蛟河阔叶红松林生态功能的短期影响

Short–term effects of tending felling on ecological services of mixed broadleaved–Korean pine forests at Jiaohe in Jilin Province, northeastern China

北京林业大学学报, 2019, 41(9): 40–49. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20180442

长白山阔叶红松林生态系统生产力与温度的关系

Relationship between primary productivity and temperature in broadleaved *Pinus koraiensis* mixed forest in Changbai Mountains of northeastern China

北京林业大学学报, 2018, 40(11): 49–57. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20180275

基于Voronoi图的阔叶红松林空间结构特征分析

Quantitative analysis of spatial structural characteristics of broadleaved Korean pine forest based on Voronoi diagram

北京林业大学学报, 2021, 43(1): 20–26. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200056

长白山阔叶红松林不同演替阶段冠层光谱特征及其与气温的关系

Canopy spectral characteristics of broadleaved Korean pine forest in different successional stages and its relation with temperature in Changbai Mountain of northeastern China

北京林业大学学报, 2021, 43(7): 40–53. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200373

长白山针阔混交林乔木幼苗组成与空间分布

Composition and spatial pattern of tree seedlings in a coniferous and broadleaved mixed forest in Changbai Mountain of northeastern China

北京林业大学学报, 2018, 40(2): 68–75. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20170370

阔叶红松林主要树种光合与光谱反射特性及初级生产力研究

Photosynthetic, spectral reflectance characteristics and primary productivity of main tree species in broadleaved Korean pine forest

北京林业大学学报, 2020, 42(5): 12−24. https://doi.org/10.12171/j.1000−1522.20190364

DOI:10.12171/j.1000−1522.20230050

长白山主要林分物种多度分布与性状分布的关系

李晓宇[1]　胡　兵[1]　秦江环[1,2,3]　赵秀海[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. 中国林业科学研究院资源信息研究所，北京 100091；
3. 国家林业和草原局森林经营与生长模拟重点实验室，北京 100091）

摘要:【目的】探究长白山地区群落物种的多度分布格局及其驱动过程，以及多度分布与性状分布之间的关系，为当地森林经营与修复策略的制定提供理论依据。**【方法】**以长白山不同林分类型的 3 块 5.2 hm^2（次生山杨白桦林、次生针阔混交林、原始红松紫椴林）和 1 块 5 hm^2 原始阔叶红松林固定监测样地为研究对象，通过采集样地内木本个体的 6 个关键功能性状（叶面积、比叶面积、叶片厚度、最大树高、叶片氮含量、叶片磷含量），分析样地的物种多度分布格局、功能性状分布格局以及二者之间的关系。**【结果】**不同林分类型中通过统计检验的模型种类各异，但所有最优模型均为统计模型。在性状分布格局中，最大树高、比叶面积和叶磷含量在 4 块样地均呈现正态分布。然而，功能性状分布格局转化得到的物种分布格局模型显示，尽管部分模型通过了统计检验，但与多度分布结果拟合度不高。**【结论】**在长白山地区，物种多样性的形成并非主要由随机过程驱动，而是受到竞争作用的显著影响，这决定了演替过程中群落物种组成的变化情况。虽然功能性状分布与物种多度分布之间存在一定的联系，但直接通过群落水平性状分布格局推断物种多度的方法尚不准确。

关键词：森林管理；物种多度分布；功能性状；生态模型；阔叶红松林
中图分类号：S750　　**文献标志码：**A　　**文章编号：**1000−1522(2024)08−0047−10
引文格式：李晓宇，胡兵，秦江环，等. 长白山主要林分物种多度分布与性状分布的关系［J］. 北京林业大学学报，2024，46(8)：47−56. Li Xiaoyu, Hu Bing, Qin Jianghuan, et al. Relationship between species abundance distribution and trait distribution in main forest stand of Changbai Mountain, northeastern China［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(8): 47−56.

Relationship between species abundance distribution and trait distribution in main forest stand of Changbai Mountain, northeastern China

Li Xiaoyu[1]　Hu Bing[1]　Qin Jianghuan[1,2,3]　Zhao Xiuhai[1]
(1. Research Center of Forest Management Engineering of National Forestry and Grassland Administration, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;
2. Institute of Forest Resource Information Techniques, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China;
3. Key Laboratory of Forest Management and Growth Modeling, National Forestry and Grassland Administration, Beijing 100091, China)

Abstract:［**Objective**］The study expored the species abundance distribution pattern and its driving process, as well as the relationship between species abundance distribution and trait distribution, so as to provide theoretical support for strategies formulation of local forest management and restoration strategies.［**Method**］The study objects were three forest plots of 5.2 ha (secondary *Populus davidiana-Betula platyphylla* mixed forest, secondary coniferous and broadleaved mixed forest, primary *Pinus koraiensis-Tilia amurensis* mixed forest) and one forest plot of 5 ha (primary broadleaved-*Pinus koraiensis* mixed forest).

收稿日期: 2023−03−07　**修回日期:** 2024−01−15
基金项目: 国家重点研发计划重点专项（2022YFD2201003-01）。
第一作者: 李晓宇。主要研究方向：群落生态学。Email：leexiaoyuli@hotmail.com　地址：100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学生态与自然保护学院。
责任作者: 赵秀海，教授，博士生导师。主要研究方向：森林经营理论与技术。Email：zhaoxh@bjfu.edu.cn　地址：100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学林学院。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn；http://journal.bjfu.edu.cn

Six functional traits, including leaf area, specific leaf area, leaf thickness, max. tree height, leaf nitrogen concentration, and leaf phosphorus concentration, were measured to analyze the distribution patterns of species abundance and functional traits in the sample plot, as well as their relationship. [**Result**] Although the types of the models that had passed statistical tests varied in different stands, all optimal models were statistical models. In the distribution patterns of traits, the max. tree height, specific leaf area, and leaf phosphorus concentration of the 4 sample plots showed a normal distribution. However, the model of species distribution converted from the functional traits distribution showed that although some models had passed statistical tests, it could not fit the real species abundance distribution well. [**Conclusion**] Random process is not the main mechanism driving the formation of species diversity in Changbai Mountain. Instead, competition has a significant effect on species diversity, which determines the change of community species composition during forest succession. There is a correlation between functional trait distribution and species abundance distribution, but community-level trait distribution cannot be applied to infer species abundance distribution directly.

Key words: forestry management; species-abundance distribution; functional traits; ecological model; broadleaved-Korean pine mixed forests

物种多度分布机制是群落生态学研究的核心问题之一。McGill 等[1]认为物种多度分布(species abundance distribution, SAD)是对一个群落中每个物种的多度值的描述，它展示了群落中所有不同物种的多度分布情况[1−3]。因此，SAD 是生态群落基本描述之一。通常，物种多度分布通过多度排序图(rank-abundance diagram, RAD)进行可视化展示，即将经过对数转化的多度值绘制在 y 轴上，同时将物种序列按照顺序绘制在 x 轴上。当绘制多度排序图或者多度分布直方图时，群落的物种多度分布常呈现经典的 J 型曲线或者凹型曲线[1,4−5]。这表明群落的物种多度分布是不均匀的，其中常见种的个体数量较多但种类数量相对较少，而稀有种的个体数量较少但种类数量却相对较多[6−7]。解释这种不均匀性产生的原因是群落生态学的重要任务之一[8−12]。

物种多度分布的形成机制与群落构建机制密切相关，可以分为确定性过程与非确定性过程。确定性过程包括竞争与限制相似作用[13−16]、非生物过滤作用[10,17]以及其他种间相互作用[18]；而非确定性过程主要是指随机过程[11]。理解物种多度分布是理解群落构建过程的一个重要基础。物种多度分布格局不仅描述了群落内所有物种的多度分布情况[1,19]，还可以用来检验生态位分化、扩散限制、密度制约等生态学假说[20]。通过分析物种多度分布格局，我们可以更深入理解这些生态学过程和机制。

自 20 世纪 70 年代以来，出现了大量解释物种多度分布凹型曲线形成机制的研究[21−24]。但描述物种多度分布的模型时，不仅应考虑模型的拟合效果，还应考虑其与生态位或资源轴的关系[25]。物种的功能性状与资源使用策略和适应性密切相关[26−27]，因此，这些功能性状也应与物种多度有所关联[28]。

关于物种的功能性状与环境资源的关系，存在两种不同的猜想。在异质性较高的环境中，常见种可能是那些能够适应多种环境条件的物种。因此这些物种的功能性状应该具有较大的变异性，使它们能够更好地适应各种非生物和生物环境。与此同时，稀有种可能具有更特殊的表型性状，只能利用那些在空间或时间上较为稀少的资源，进而限制了它们定殖和生存的能力[29]。而在异质性较低的环境中，常见种可能因为具有更为优势的表型而被稳定选择；稀有物种则可能因为其表型不适应大多数可用生境，从而表现出更大的变异性[30]。

然而，基于整合分析的相关研究表明，物种的性状通常与其在群落中的相对多度没有直接关系[31]。这表明将性状与多度关联起来是一项复杂的任务。尽管一些尝试将二者联系起来的研究受到了质疑[32−33](可能是由于方法论的局限或数据的不足)，但群落生态学家仍在努力寻找它们之间的联系[34−36]。因此，深入理解功能性状与物种多度格局之间的关系及其影响机制，对于生态学研究具有重要的理论意义。

长期以来，长白山地区森林植被长期遭受不合理采伐，导致大面积的次生林群落形成，进而导致生物多样性严重丧失和生态系统服务能力显著下降[37−38]。因此，了解该地区的群落结构和群落物种多度形成的驱动过程，对于制定有效的森林经营与修复策略至关重要。尽管已有较多研究关注长白山阔叶红松林群落的物种多样性及其功能性状[39−41]，例如张姗等[42]、闫琰等[43]分别对长白山阔叶红松林草本层和木本层物种的多度分布格局进行了探究。但目前关于功能性状与物种多度分布之间联系的研

究仍相对缺乏。

本研究采用统计模型、生态位模型、中性模型，对长白山阔叶红松林及其次生林群落的物种相对多度分布进行了拟合，并探讨了性状分布与物种多度分布之间的关系。旨在探究以下问题:(1)长白山地区原始林和次生林物种多度分布是否适用相同的最优拟合模型，物种分布格局是否存在差异?(2)长白山地区原始林和次生林的性状分布格局具有哪些特点?(3)性状分布格局和物种分布格局是否相关联，以及是否能够基于性状分布来估计物种分布格局。

1　研究区概况及研究方法

1.1　研究区概况

选取中国东北长白山地区的天然阔叶红松林群落为研究对象。研究样地分别坐落在吉林省长白山自然保护区与白河林业局光明林场内。该区域内有大面积温带原始森林，自然资源丰富，为各种珍稀的动植物资源提供了宝贵的自然栖息环境。

研究区属受季风影响的温带大陆性山地气候，年平均气温 3.6 ℃，7 月为最热月，平均气温 19.6 ℃，1 月为最冷月，平均气温–15.4 ℃。年均降水量约 707 mm。在气候条件和山地环境的影响下，保护区内植被类型表现出明显的垂直地带性规律，沿海拔梯度由下及上依次为落叶阔叶林、针阔混交林、暗针叶林、岳桦林和高山苔原。土壤类型为典型的山地暗棕色森林土，土层厚度在 20 ~ 100 mm 之间。

1.2　研究样地布设

样地布设参照热带森林研究中心(center for tropical forest science，CTFS)建设标准，于 2005—2014 年，分别选择次生山杨白桦林(42°19′10″N，128°07′50″E，林龄约 80 年)、次生针阔混交林(42°21′00″N，128°08′00″E，林龄约 120 年)、原始红松紫椴林(42°13′45″N，128°04′33″E，林龄约 300 年)各 5.2 hm^2(200 m × 260 m)，以及原始阔叶红松林(42°20′01″N，127°54′47″E，林龄约 300 年) 40 hm^2(500 m × 800 m)，建立永久监测样地。本研究从 40 hm^2 样地中随机选取 5 hm^2 进行采样调查。

在样地调查时，首先使用全站仪将每块研究样地划分为 20 m × 20 m 的连续小样方，并用水泥桩标记结点位置。在样地建立后的夏季调查样地内所有胸径 ⩾ 1 cm 的木本植物的种类、胸径、树高，并挂牌标记。测量每个植株在小样方中的位置，并换算为其在整个样地内的相对坐标。于 2017 年 7—8 月，对次生杨桦林、次生针阔混交林、原始红松紫椴林进行了复测调查，本研究基于该次调查数据；于 2019 年 7—8 月，对原始阔叶红松林进行了复测调查，本研究基于该次调查数据。样地基本信息参见文献 [44−45]。

1.3　功能性状采集

参照 Cornelissen 等[46]功能性状采集手册，本研究测定了叶面积、比叶面积、叶片厚度、叶片氮含量、叶片磷含量以及最大树高 6 个功能性状指标。样品采集工作于 2016—2018 年每年的 7 月中旬至 8 月中旬进行。采样时，将样地划分为 20 m × 20 m 的小样方，每间隔 20 m 选取一个小样方进行采样。在每个小样方内，随机选取一株胸径 ⩾1 cm 的个体，采集其南面向阳的枝条，并记录采样个体的胸径和物种名称，同时使用测高仪(TruPulse360B，Laser Technology Inc.，USA)测定该个体的树高。选取每个物种测定的所有树高的最大值作该物种的最大树高。所有目标样方全部采集完成后，对样地内较为稀少的物种进行了补充采样。本研究共采集样品 1 473 份，涵盖 19 科 31 属 47 种。

在采集叶片时，阔叶树种选取 20 片，针叶树种选取 100 片较为完整的植物叶片。除去叶柄后，使用扫描仪对叶片进行扫描并计算其投影面积。将扫描后的叶片装入信封，放入烘箱烘干。烘干过程中，首先在 85 ℃ 下烘干 30 min 进行杀青处理，接着在 65 ℃ 下烘干至恒质量。烘干后，称量叶片的干质量。比叶面积是通过叶片面积与相应的叶片干质量的比值得到的。

测定叶片厚度时，每株树木选取 10 ~ 20 片健康成熟的叶片，将叶片叠放整齐后，使用精度为 0.02 mm 的游标卡尺，在分别叶片的上部，中部和下部选取 3 个点测量其厚度，并将 3 个厚度值的平均值记录为该植物个体的叶片厚度。

测量叶片氮含量和磷含量。首先将烘干后的植物叶片用粉碎机充分研磨粉碎，随后将粉碎产物通过 60 目的筛子，以去除无法完全粉碎的叶脉等部分。得到的分析样品通过浓硫酸–过氧化氢法进行消煮，然后使用流动分析仪测定元素含量。最后，将测定结果换算为单位质量叶片中的元素含量。

1.4　多度分布模型

对数正态分布模型(log-normal model)和对数级数模型(log-series model)属于纯统计模型。此类模型的建立并不依赖于生态学理论与过程，而是单独采用某些常见的统计分布函数，如正态分布。或者基于某些统计分布的组合，如连续的 Gamma 分布和对数正态分布与离散二项分布结合，或与负二项分布、泊松分布等结合。其中，对数正态分布模型由 Preston[47]提出，认为物种个体数的对数值符合正态分布。密度函数 $p(x)$表示一个物种具有 x 个个体的

概率，其累积分布函数为 $g(y)$。

$$p(x)=\frac{e^{x\mu+\frac{x^2\sigma}{2}}(2\pi\sigma)^{1/2}}{x!}g(y) \tag{1}$$

$$g(y)=\int_{-\infty}^{\infty}e^{-e^y}\frac{e^{(-y-\mu-x\sigma)^2}}{2\sigma}dy \tag{2}$$

式中：μ 和 σ 均分别表示正态分布的均值和方差。

对数级数模型是 Fisher 等[48]提出的。该模型是负二项式的极限，其中负二项式的离散参数趋于零。生物群落样本中的预期物种数与样本大小的关系为

$$f(x)=\alpha\frac{X^x}{x} \tag{3}$$

式中：$f(x)$ 表示群落中具有 x 个个体的物种的预期数量，α 是对数级数分布的单个参数，通常用作多样性指数。X 则是参数 α 和样本量 N 的函数，随着 N 的增加逐渐趋近于 1，其函数关系为

$$X=\frac{N}{\alpha+N} \tag{4}$$

断棍模型（broken stick model）和生态位优先模型（niche preemption model），是基于生态位过程建立的模型，这类模型通常是基于对一维生态位轴进行分割的不同方式而建立的一系列模型。其中，断棍模型由 MacArthur[49]提出，是一种资源分配模型。

$$n(i)=\frac{N}{S}\sum_{j=i}^{S}1/j \tag{5}$$

式中：$n(i)$是第 i 个物种的多度，S 表示物种丰富度。而第 i 个物种的概率则表示为

$$p(i)=\frac{n(i)}{N}=S^{-1}\sum_{j=i}^{S}1/j \tag{6}$$

生态位优先模型，即几何级数模型（geometric series model），由 Motomura[50]提出。模型中第 i 个物种的概率表示为

$$p(i)=Ck(1-k)^{i-1} \tag{7}$$

式中：k 为模型参数，取值范围为 0 到 1 之间；C 是使 $p(i)$之和等于 1 的归一化常数。

$$C=\frac{1}{1-(1-k)^N} \tag{8}$$

Frontier[51]最早引用 Z-M 分布模型（Zipf-Mandelbrodt distribution model）分析了生态学数据。该模型属于分支过程模型（branching processes model）。这类模型的建立基于分支过程以及现存个体总是来源于祖先个体这一基本认知，能够反映群落构建过程中的某些生态过程。Zipf-Mandelbrodt 分布是一个幂分布，描述了在具有 N 个元素的集合中，某种元素出现的概率或频率。这个概率与集合中元素频率秩的 s 次幂成反比。其密度函数为

$$p(x)=\frac{(x+v)^{-s}}{\sum_{i=1}^{S}(i+v)^{-s}} \tag{9}$$

式中：s 和 v 为模型参数。

中性理论模型（neutral theory model）是基于 Hubbell[11]提出的物种多样性中性理论的多度分布模型。本研究采用 Volkov 等[52]提出的分析解法。它的解是从一组物种的随机动力学模型中推导出来的，并且适用如下规则：使用局域后代取代死亡的个体，其概率最大为（1−m）；使用一个迁入个体来取代一个死亡的个体，其概率为 m。

1.5 功能性状数据转换

Koffel 等[53]提出了一个使用性状数据拟合物种多度分布格局的研究思路。该模型首先将个体水平性状多度分布数据转化为洛伦兹函数（Lorentzian function），并求得其相关参数的值，进而求解物种多度分布函数。其物种多度分布模型为

$$s(\ln n)=\rho w\frac{e^{\ln n(x^*)-\ln n}}{\sqrt{e^{\ln n(x^*)-\ln n-1}}} \tag{10}$$

式中：n 表示物种多度，ρ 表示物种出现的概率密度（通常情况下，其值等于物种多度 n 与物种总数 N 之比），w 代表洛伦兹函数的特征参数—宽度的大小，$n(x^*)$代表洛伦兹函数的峰值大小。

本研究中使用的单个物种的性状数据样本量有限，故难以基于个体水平的性状数据进行准确分析。因此，在后续分析中将 Koffel 的工作进行了简化，对群落水平的性状数据进行了正态拟合，并使用得到的特征参数拟合物种多度分布函数。

1.6 统计检验

单一的统计检验方法不足以全面评估模型的拟合优度。本研究选用 χ^2 检验（Chi-squared test）和 K-S 检验（Kolmogorov-Smirnov test）两种方法，对不同多度分布模型拟合的结果进行统计检验。若两种检验的显著性概率小于 0.05（$P<0.05$），则表示该模型被拒绝；反之则表示模型被接受，即可用该模型描述实测数据的分布格局。

赤池信息量准则（Akaike information criterion，AIC）或贝叶斯信息准则（Bayesian information criterion，BIC）指数，常被用于某些生态学模型的筛选[54]。考虑到本研究中的多度分布模型具有不同的生态学理论基础，为避免参数的数量差异导致的惩罚项差异影响模型评价，未使用 AIC 或 BIC 指数评价模型优度，而直接通过模拟值与观测值的残差平方和的平均值（mean of residual sum of squared，R_{SS}）进行模型优度评价。本研究使用了两种不同的计算方法。

$$R_{SS1} = \ln\left(\frac{\sum(N_{obs} - N_{model})^2}{S}\right) \quad (11)$$

$$R_{SS2} = \frac{\sum(\ln N_{obs} - N_{model})^2}{S} \quad (12)$$

式中: N_{obs} 代表物种多度数据的实际值, N_{model} 代表模型拟合的结果, S 代表物种丰富度。式 11 将计算后的平均残差平方和进行了对数转换, 为 R_{SS1}; 式 12 先将原始数据进行对数转换, 而后计算平均残差平方和, 为 R_{SS2}。

对于功能性状数据采用 K-S 检验和 S-W 正态性检验(Shapiro-Wilk normality test)检验性状数据分布的正态性。$P < 0.05$, 则表示该数据分布不具有正态性; 若 $P > 0.05$, 则表示数据的分布格局符合正态分布。本研究中的计算均使用 R 4.1.3 (R Development Core Team, 2016)完成, 其中 Z-M 分布模型和中性理论模型的计算, 使用了 sads 软件包。

2　结果与分析

2.1　物种多度分布格局

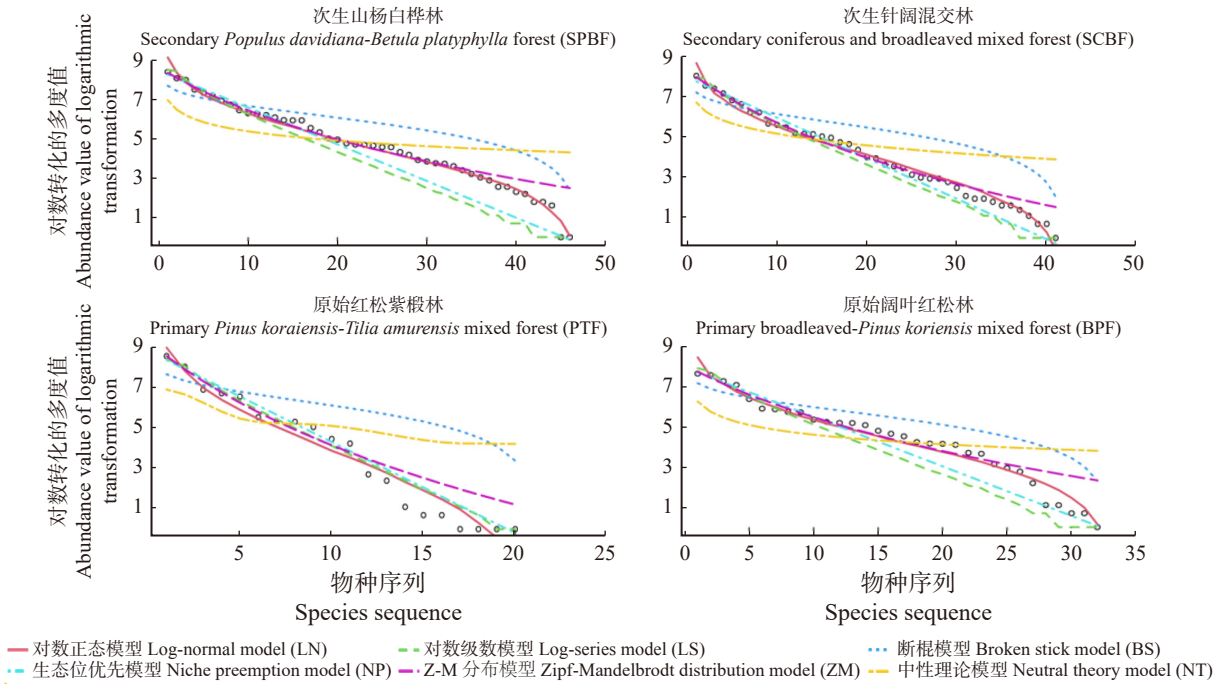
4 块样地的物种多度分布拟合结果如图 1 所示, 结合统计检验结果(表 1)可知, 对数正态模型的拟合结果与实际数据显著相关, 且在除原始红松紫椴林之外的其他 3 块样地中, 该模型具有最小的平均残差平方和(R_{SS2}), 是最优模型。对于原始红松紫椴林, 对数级数模型提供了最优拟合。然而, 在对数级数模型的统计检验中, 由于部分模拟值为 0, χ^2 值无法计算。4 块样地中, 只有原始红松紫椴林样地的拟合显著契合该模型。生态位优先和 Z-M 分布模型对的拟合情况在所有样地中均通过统计检验, 且 R_{SS1} 值均小于比其他模型。断棍模型和中性理论模型的拟合结果则不理想, 其中断棍模型被除原始阔叶红松林外的其余样地拒绝, 而中性理论模型在所有样地中均未能通过 K-S 检验。

2.2　性状数据分布

研究分别计算了 6 种功能性状在群落水平的平均值和标准差大小(表 2)。并检验了每种性状在群落水平的分布是否具有正态性(表 3)。结果表明最大树高、叶片厚度和叶片磷含量的性状分布格局在 4 块样地之间未表现出明显的差异。而叶面积在次生山杨白桦林表现出了较大的变异性, 比叶面积在原始红松紫椴林具有较大的变异性, 且原始椴树红松林的平均叶片氮含量较其他 3 块地低。正态性检验的结果表明最大树高、比叶面积、叶片磷含量在 4 块样地中均表现出一定的正态性分布。而在原始红松紫椴林中, 叶片氮含量也具有一定的正态性。

2.3　转化性状多度分布到物种多度分布

研究使用符合正态性分布的性状数据进行进一步的分析, 并将对数正态转换后的性状数据与物种多度分布数据进行拟合。统计分析结果(表 4)显示, 所有的拟合结果均不能通过 K-S 检验。但是对于 χ^2



空心圆点为实测数据。Hollow circles are measured data.

图 1　物种多度分布模型拟合结果

Fig. 1　Fitting results of species abundance distribution models

表 1 物种多度分布模型统计检验结果

Tab. 1 Statistical test results of species abundance distribution models

模型 Model	指标 Index	次生山杨白桦林 SBPF	次生针阔混交林 SCBF	原始红松紫椴林 PTF	原始阔叶红松林 BPF
对数正态模型 Log-normal model	D	**0.087**	**0.073**	**0.150**	**0.125**
	χ^2	**1.293**	**0.688**	**1.628**	**1.959**
	R_{SS1}	13.217	12.206	12.910	12.335
	R_{SS2}	0.054	0.074	0.555	0.148
对数级数模型 Log-series model	D	**0.217**	**0.122**	**0.150**	**0.250**
	χ^2	NA	NA	NA	NA
	R_{SS1}	10.954	9.670	10.806	10.047
	R_{SS2}	1.180	0.325	0.375	1.006
断棍模型 Broken stick model	D	0.370	0.390	0.450	**0.281**
	χ^2	**20.740**	**25.960**	33.810	**15.150**
	R_{SS1}	12.453	11.789	13.417	11.323
	R_{SS2}	1.942	2.634	8.301	1.797
生态位优先模型 Niche preemption model	D	**0.174**	**0.122**	**0.200**	**0.188**
	χ^2	**28.830**	**0.174**	**4.591**	**6.879**
	R_{SS1}	9.970	9.726	11.324	9.121
	R_{SS2}	0.664	0.175	0.429	0.473
Z-M分布模型 Zipf-Mandelbrodt distribution model	D	**0.174**	**0.146**	**0.350**	**0.188**
	χ^2	**6.830**	**3.830**	**10.380**	**7.380**
	R_{SS1}	8.894	7.937	9.989	9.137
	R_{SS2}	0.394	0.172	1.070	0.600
中性理论模型 Neutral theory model	D	0.413	0.488	0.450	0.344
	χ^2	**23.920**	**26.140**	29.100	**18.630**
	R_{SS1}	13.418	12.456	13.990	12.467
	R_{SS2}	2.409	2.666	6.421	2.415

注：D为K-S检验计算得到的统计量；χ^2为χ^2检验计算得到的统计量。R_{SS1}.平均残差平方和1；R_{SS2}.平均残差平方和2。黑体数字表示通过K-S检验或χ^2检验（$P < 0.05$）。NA表示统计量无法被计算。下同。Notes: D is the statistical result calculated from K-S test; χ^2 value is the statistical result calculated from the χ^2 test. R_{SS1}, residual sum of squared 1; R_{SS2}, residual sum of squared 2. Numbers in bold font indicate passing the K-S test or χ^2 test ($P < 0.05$). NA indicates that the statistical result cannot be calculated. The same below.

表 2 功能性状数据

Tab. 2 Data of functional traits

样地 Sample plot	项目 Item	最大树高 Max. tree height/m	叶片厚度 Leaf thickness/mm	叶面积 Leaf area/mm^2	比叶面积 Specific leaf area/(mm^2·mg^{-1})	叶片氮含量 Leaf nitrogen concentration/(mg·g^{-1})	叶片磷含量 Leaf phosphorus concentration/(mg·g^{-1})
次生山杨白桦林 SBPF	平均值 Mean	19.17	0.18	69.91	233.45	19.22	2.76
	标准差 SD	11.01	0.13	126.09	87.50	4.66	0.63
次生针阔混交林 SCBF	平均值 Mean	20.34	0.19	50.66	231.12	19.16	2.77
	标准差 SD	10.68	0.14	61.42	88.39	4.67	0.62
原始红松紫椴林 PTF	平均值 Mean	21.59	0.23	41.16	226.66	17.90	2.62
	标准差 SD	10.28	0.19	41.71	108.41	4.15	0.46
原始阔叶红松林 BPF	平均值 Mean	19.22	0.16	65.22	259.30	19.63	2.78
	标准差 SD	11.88	0.09	74.18	76.66	4.56	0.54

表 3　功能性状数据正态性检验

Tab. 3　Normality test of functional trait data

样地 Sample plot	统计量 Statistics	最大树高 Max. tree height	叶片厚度 Leaf thickness	叶面积 Leaf area	比叶面积 Specific leaf area	叶片氮含量 Leaf nitrogen concentration	叶片磷含量 Leaf phosphorus concentration
次生山杨白桦林 SBPF	*W*	**0.952**	0.581	0.479	**0.976**	0.911	**0.962**
	D	**0.083**	0.282	0.321	**0.075**	**0.134**	**0.097**
次生针阔混交林 SCBF	*W*	**0.955**	0.573	0.677	**0.975**	0.882	**0.965**
	D	**0.087**	0.305	0.263	**0.072**	**0.162**	**0.082**
原始红松紫椴林 PTF	*W*	**0.943**	0.692	0.819	**0.932**	**0.943**	**0.978**
	D	**0.137**	**0.274**	**0.241**	**0.139**	**0.178**	**0.094**
原始阔叶红松林 BPF	*W*	0.927	0.545	0.699	**0.983**	0.849	**0.975**
	D	**0.109**	0.317	0.278	**0.072**	**0.152**	**0.104**

注: *W*为S-W正态性检验计算得到的统计量。Note: *W* is the statistical result calculated from the Shapiro-Wilk normality test.

表 4　基于性状数据的模型统计检验结果

Tab. 4　Statistical testing results of models based on trait data

样地 Sample plot	功能性状 Functional trait	*D*	χ^2	R_{SS1}	R_{SS2}
次生山杨白桦林 SBPF	最大树高 Max. tree height	0.541	NA	12.684	3.007
	比叶面积 Specific leaf area	0.587	**39.911**	12.538	4.850
	叶片磷含量 Leaf phosphorus concentration	0.630	**44.177**	12.464	5.685
次生针阔混交林 SCBF	最大树高 Max. tree height	0.550	NA	11.730	4.500
	比叶面积 Specific leaf area	0.610	**44.778**	11.622	5.702
	叶片磷含量 Leaf phosphorus concentration	0.707	**49.266**	11.540	6.613
原始红松紫椴林 PTF	最大树高 Max. tree height	0.650	41.622	12.940	11.903
	比叶面积 Specific leaf area	0.650	41.672	12.937	11.887
	叶片氮含量 Leaf nitrogen concentration	0.750	45.541	12.802	13.980
	叶片磷含量 Leaf phosphorus concentration	0.750	46.140	12.781	14.316
原始阔叶红松林 BPF	比叶面积 Specific leaf area	0.594	**30.132**	11.618	5.017
	叶片磷含量 Leaf phosphorus concentration	0.688	**31.927**	11.578	5.525

检验，除原始椴树红松林外，其余 3 块样地的比叶面积和叶磷含量虽均能通过统计检验，但不能显著拟合观测到的物种多度分布数据。且使用 meanRSS$_2$ 评价模型结果时，比叶面积拟合的结果略好于叶磷含量。而原始椴树红松林的所有计算的功能性状均不能通过统计检验。

3　讨　　论

3.1　物种多度分布格局驱动机制

本研究使用了统计模型(对数正态模型和对数级数模型)、生态位模型(生态位优先模型、断棍模型和 Z-M 分布模型)和中性模型(中性理论模型) 3 类分布模型对长白阔叶红松林群落及其次生林群落物种相对多度分布进行了拟合与统计检验。结果显示 4 块样地的驱动机制大体一致，3 类模型中，纯统计模型的拟合效果最好，而中性理论模型的适用性最低。这与其他基于温带和亚热带森林的研究结果一致[55−57]，同时表明随机过程不是驱动长白山地区物种多度形成的主要驱动因素。这也与其他长白山地区基于谱系分析和功能性状研究的结果相一致[58−60]。

本研究选用了两块次生林样地和两块原始林样地，其中两块次生林样地(次生山杨白桦林、次生针阔混交林)的最优模型均为对数正态分布模型。虽然两块原始林样地(原始红松紫椴林、原始阔叶红松林)的最优模型也均为纯统计模型，但是生态位模型的模拟效果与之相差不大。特别是物种数量较少的原始红松紫椴林，生态位优先模型的模拟效果与最优的对数级数模型相差不大。这表明，随着演替的进行决定物种多度分布的机制在逐渐变化，竞争作用在演替顶极群落的构建机制中起了重要作用。这与其他基于长白山地区[58−60]和其他地区[61−62]的研究结果一致，即在演替的早期和中期阶段，群落内的物种丰富度较高，但由于环境过滤作用表现出一定的相似性。而随着演替的进行，先锋树种由于竞争排除作用而被淘汰，群落中剩余的物种占据了不同的生态位，群落的多度分布结构逐渐契合生态位模型。

值得注意的是，本研究使用了不同的统计检验和模型评价方式。结果表明不同的模型评价方式得到的最优模型具有较大区别[54]。使用原始数据计算残差平方和的方式会过分夸大常见种的影响，即在多度排序中靠前的物种的影响。对常见种预测结果更为接近的模型，评价会更好。基于 R_{SS1} 的结果，在

本研究中得到的最优模型均为生态位模型，其中 Z-M 模型的拟合结果好。这在一定程度上表明了，群落中优势物种间的共存机制是竞争作用。而 R_{SS2} 的结果进行分析时，由于缩小了样本间的数值差距，可以更可靠的分析模型的整体拟合效果。此外，由于计算对数转化后的残差时，本研究中各个模型的平均残差平方和基本都小于 1。因此，如果使用 AIC 或 BIC 评价模型时，惩罚项的影响会非常大，导致影响模型评价的主要因素不是拟合程度的优劣而是模型参数的多少。

3.2 功能性状分布及其与物种多度分布的联系

本研究中，4 块样地的功能性状分布未表现出明显的差异性，这可能由于在局域尺度上，环境过滤作用的影响较大[60]，因此样地间的物种组成具有较大的相似性，其功能性状分布也较为接近。本研究所选用的 6 个功能性状指标均与植被对光资源的利用能力相关。同时，群落水平的性状分布还受到乔木和灌木种类的相对数量的影响。次生山杨白桦林和原始阔叶红松林的最大树高和叶片厚度相对较低，即为灌木种类相对较多所导致的。原始红松紫椴林具有较低的叶氮含量，可能是由于样地内豆科植物较少，不具有高叶氮含量的物种所导致。

4 块样地的大部分性状都表现出了一定的正态性分布格局。其中，次生山杨白桦林样地的叶面积具有较大的种间差异性，可能是由于该样地处于演替的早期阶段，具有较高的物种多样性和较多的林下耐阴小灌木导致的。由于比叶面积往往反映了物种之间不同的生存策略[61]，而在占用不同生态位的物种之间往往具有较大的差异性。因此原始红松紫椴林样地的比叶面积具有较大的种间差异性，可能是由于其较小的物种多样性和较高的种间竞争导致的。

通过性状分布格局拟合物种多度分布格局的结果表明。使用部分性状（如比叶面积、叶磷含量）的分布格局可以预测群落物种多度分布，并能通过统计检验。但模型预测的结果比经典的多度分布模型差。而最大树高、叶氮含量也能在一定程度上反映物种多度分布的情况。这表明，功能性状确实能在一定程度上解释物种多度分布格局[62−63]。特别是，比叶面积这类能够反映物种生活史策略的性状，往往是环境过滤作用筛选的对象[44]，进而影响物种的存在情况。4 块样地中，功能性状分布对原始椴树红松林的物种多度分布情况拟合的效果最差。这可能是由于该样地的物种相对较少，其多度分布与经典的 J 型曲线差异较大有关。

然而，不同水平的功能性状的往往表现出不同分布格局[64]，尤其计算群落水平的性状数据时，是否使用物种多度进行加权，结果往往具有很大的差异性[65]。此外，功能性状种内变异的大小[66]，性状之间的重叠和差异性[60]都是探究物种多度格局和局域群落物种构建机制的重要方法。仅从群落水平的功能性状分布格局推断物种多度分布格局的分析方法，不能完全展现出功能性状驱动多样性形成的具体机制。因此，基于不同性状水平的，以及不同尺度和维度的研究是十分必要的。

4 结 论

本研究探讨了长白山地区阔叶红松林及其次生林群落物种多度形成的机制及其与性状分布的关系。研究表明，确定性过程是驱动长白山地区物种多样性形成的主要机制。随着演替的进行，竞争作用的重要性明显增加。功能性状分布格局与物种多度分布格局之间存在联系。特别是比叶面积和叶磷含量与群落物种多度格局显著相关，但直接通过群落水平的性状分布格局对物种多度进行预测的结果尚不准确。

参 考 文 献

[1] McGill B J, Etienne R S, Gray J S, et al. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework[J]. Ecology Letters, 2007, 10: 995−1015.

[2] Gaston K J. Species-range-size distributions: patterns, mechanisms and implications[J]. Trends in Ecology & Evolution, 1996, 11(5): 197−201.

[3] Isaac N J B, Jarzyna M A, Keil P, et al. Data integration for large-scale models of species distributions[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2020, 35(1): 56−67.

[4] Naeem S. Patterns in the distribution and abundance of grassland species[J]. Trends in Ecology & Evolution, 1996, 11(10): 400−401.

[5] Morlon H, White E P, Etienne R S, et al. Taking species abundance distribution beyond individuals[J]. Ecology Letters, 2009, 12: 488−501.

[6] Gaston K J. The multiple forms of the interspecific abundance-distribution relationship[J]. Oikos, 1996, 76: 211−220.

[7] Gaston K J, Blackburn T M, Greenwood J J D, et al. Abundance-occupancy relationships[J]. Journal of Applied Ecology, 2000, 37: S39−S59.

[8] Diamond J M. Assembly of species communities[M]//Cody M L, Diamond J M. Ecology and evolution of communities. Cambridge: Harvard University Press, 1975: 342−444.

[9] Ricklefs R E, Travis J. A morphological approach to the study of avian community organization[J]. The Auk, 1980, 97: 321−338.

[10] Keddy P A. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology[J]. Journal of Vegetation Science, 1992, 3: 157−164.

[11] Hubbell S P. The unified neutral theory of biodiversity and

biogeography[M]. Princeton: Princeton University Press, 2001.

[12] Jung V, Violle C, Mondy C, et al. Intraspecific variability and trait-based community assembly[J]. Journal of Ecology, 2010, 98: 1134−1140.

[13] Hutchinson G E. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals?[J]. The American Naturalist, 1959, 93(870): 145−159.

[14] MacArthur R, Levins R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species[J]. The American Naturalist, 1967, 101: 377−385.

[15] Roughgarden J. Competition and theory in community ecology[J]. The American Naturalist, 1983, 122(5): 583−601.

[16] Meszéna G, Gyllenberg M, Pásztor L, et al. Competitive exclusion and limiting similarity: a unified theory[J]. Theoretical Population Biology, 2006, 69(1): 68−87.

[17] Díaz S, Cabido M, Casanoves F. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale[J]. Journal of Vegetation Science, 1998, 9: 113−122.

[18] Brooker R W, Maestre F T, Callaway R M, et al. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future[J]. Journal of Ecology, 2008, 96: 18−34.

[19] Ulrich W, Ollik M, Ugland K I. A meta-analysis of species-abundance distributions[J]. Oikos, 2010, 119(7): 1149−1155.

[20] Green J L, Plotkin J B. A statistical theory for sampling species abundances [J]. Ecology Letters, 2007, 10(11): 1037−1045.

[21] May R M. Patterns of species abundance and diversity[M]//Cody M L, Diamond J M. Ecology and evolution of communities. Cambridge: Harvard University Press, 1975: 81−120.

[22] Tokeshi M. Species abundance patterns and community structure[J]. Advances in Ecological Research, 1993, 24: 111−186.

[23] Marquet P A, Keymer J A, Cofre H. Breaking the stick in space: of niche models, metacommunities and patterns in the relative abundance of species[M]//Blackburn T M, Gaston K J. Macroecology: concepts and consequences. Oxford: Blackwell Science, 2003: 64−86.

[24] Gray J S, Bjorgesaeter A, Ugland K I. On plotting species abundance distributions[J]. Journal of Animal Ecology, 2006, 75(3): 752−756.

[25] MacArthur R H. On the relative abundance of bird species[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1957, 43: 293−295.

[26] Westoby M, Falster D S, Moles A T, et al. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species[J]. Annual Review of Ecology & Systematics, 2002, 33: 125−159.

[27] Kraft N J B, Valencia R, Ackerly D D. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest[J]. Science, 2008, 322: 580−582.

[28] McGill B J, Enquist B J, Weiher E, et al. Rebuilding community ecology from functional traits[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2006, 21(4): 178−185.

[29] Kevin J G, Tim M B, John H L. Interspecific abundance-range size relationships: an appraisal of mechanisms[J]. Journal of Animal Ecology, 1997, 66(4): 579−601.

[30] Brown J H. On the relationship between abundance and distribution of species[J]. The American Naturalist, 1984, 124(2): 255−279.

[31] Murray B R, Thrall P H, Gill A M, et al. How plant life-history and ecological traits relate to species rarity and commonness at varying spatial scales[J]. Austral Ecology, 2002, 27: 291−310.

[32] Shipley B, Vile D, Garnier E. From plant traits to plant communities: a statistical mechanistic approach to biodiversity[J]. Science, 2006, 314: 812−817.

[33] Haegeman B, Loreau M. Limitations of entropy maximization in ecology[J]. Oikos, 2008, 117: 1700−1710.

[34] Umaña M N, Zhang C C, Cao M, et al. Commonness, rarity, and intraspecific variation in traits and performance in tropical tree seedlings[J]. Ecology Letters, 2015, 18(12): 1329−1337.

[35] Umaña M N, Mi X, Cao M, et al. The role of functional uniqueness and spatial aggregation in explaining rarity in trees[J]. Global Ecology and Biogeography, 2017, 26(7): 777−786.

[36] Mi X, Sun Z, Song Y, et al. Rare tree species have narrow environmental but not functional niches[J]. Functional Ecology, 2021, 35: 511−520.

[37] Dai L, Zhao F, Shao G, et al. China's classification-based forest management: procedures, problems, and prospects[J]. Environmental Management, 2009, 43(6): 1162−1173.

[38] 于大炮, 周旺明, 周莉, 等. 长白山区阔叶红松林经营历史与研究历程 [J]. 应用生态学报, 2019, 30(5): 1426−1434.
Yu D P, Zhou W M, Zhou L, et al. Exploring the history of the management theory and technology of broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) forest in Changbai Mountain region, Northeast China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2019, 30(5): 1426−1434.

[39] 郝占庆, 陶大立, 赵士洞. 长白山北坡阔叶红松林及其次生白桦林高等植物物种多样性比较 [J]. 应用生态学报, 1994, 5(1): 16−23.
Hao Z Q, Tao D L, Zhao S D. Diversity of higher plants in broad-leaved Korean pine and secondary birch of forests on northern slope of Changbai mountain[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 1994, 5(1): 16−23.

[40] 郝占庆, 于德永, 吴钢, 等. 长白山北坡植物群落 β 多样性分析 [J]. 生态学报, 2001, 21(12): 2018−2022.
Hao Z Q, Yu D Y, Wu G, et al. Analysis on β diversity of plant communities on northern slope of Changbai Mountain[J]. Acta Ecologica Sinica, 2001, 21(12): 2018−2022.

[41] Yuan Z, Ali A, Ruiz-Benito P, et al. Above- and below-ground biodiversity jointly regulate temperate forest multifunctionality along a local-scale environmental gradient[J]. Journal of Ecology, 2020, 108(5): 2012−2024.

[42] 张姗, 蔺菲, 原作强, 等. 长白山阔叶红松林草本层物种多度分布格局及其季节动态 [J]. 生物多样性, 2015, 23(5): 641−648.
Zhang S, Lin F, Yuan Z Q, et al. Herb layer species abundance

distribution patterns in different seasons in an old-growth temperate forest in Changbai Mountain, China[J]. Biodiversity Science, 2015, 23(5): 641−648.

[43] 闫琰, 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度分布格局 [J]. 植物生态学报, 2012, 36(9): 923−934.
Yan Y, Zhang C Y, Zhao X H. Species-abundance distribution patterns at different successional stages of conifer and broad-leaved mixed forest communities in Changbai Mountains, China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2012, 36(9): 923−934.

[44] 侯嫚嫚, 李晓宇, 王均伟, 等. 长白山针阔混交林不同演替阶段群落系统发育和功能性状结构 [J]. 生态学报, 2017, 37(22): 7503−7513.
Hou M M, Li X Y, Wang J W, et al. Phylogenetic development and functional structures during successional stages of conifer and broad-leaved mixed forest communities in Changbai Mountains, China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(22): 7503−7513.

[45] 郝姝珺, 李晓宇, 侯嫚嫚, 等. 长白山温带森林不同演替阶段群落功能性状的空间变化 [J]. 植物生态学报, 2019, 43(3): 208−216.
Hao S J, Li X Y, Hou M M, et al. Spatial variations of community functional traits at different successional stages in temperate forests of Changbai Mountains, Northeast China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2019, 43(3): 208−216.

[46] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide[J]. Australian Journal of Botany, 2003, 51: 335−380.

[47] Preston F W. The commonness, and rarity, of species[J]. Ecology, 1948, 29: 254−283.

[48] Fisher R A, Corbet A S, Williams C B. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample from an animal population[J]. Journal of Animal Ecology, 1943, 12: 42−58.

[49] MacArthur R H. On the relative abundance of species[J]. American Naturalist, 1960, 94: 25−36.

[50] Motomura I. On the statistical treatment of communities[J]. Zoologisches Magazin, 1932, 44: 379−383.

[51] Frontier S. Diversity and structure in aquatic ecosystems[J]. Oceanography & Marine Biology, 1985, 23: 253−312.

[52] Volkov I, Banavar J R, Hubbell S P, et al. Neutral theory and relative species abundance in ecology[J]. Nature, 2003, 424: 1035−1037.

[53] Koffel T, Umemura K, Litchman E. et al. A general framework for species-abundance distributions: linking traits and dispersal to explain commonness and rarity[J]. Ecology Letters, 2022, 25(11): 2359−2371.

[54] Aho K, Derryberry D, Peterson T. Model selection for ecologists: the worldviews of AIC and BIC[J]. Ecology, 2014, 95(3): 631−636.

[55] Gao J, Zhang P, Zhang X, et al. Multi-scale analysis on species diversity within a 40-ha old-growth temperate forest[J]. Plant Diversity, 2018, 40(2): 45−49.

[56] Tan L, Zhang P, Zhao X, et al. Analysing species abundance distribution patterns across sampling scales in three natural forests in Northeastern China[J]. iForest-Biogeosciences and Forestry, 2020, 13(6): 482−489.

[57] Wu A, Deng X, He H, et al. Responses of species abundance distribution patterns to spatial scaling in subtropical secondary forests[J]. Ecology and Evolution, 2019, 9(9): 5338−5347.

[58] 李晓宇, 廖嘉星, 侯嫚嫚, 等. 不同尺度下长白山次生杨桦林群落系统发育结构研究 [J]. 北京林业大学学报, 2016, 38(12): 14−20.
Li X Y, Liao J X, Hou M M, et al. Multi-scale analysis on community phylogenetic structure of secondary *Populus davidiana-Betula platyphylla* forest in Changbai Mountains, northeastern China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2016, 38(12): 14−20.

[59] Letcher S G, Chazdon R L, Andrade A C S, et al. Phylogenetic community structure during succession: evidence from three Neotropical forest sites[J]. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 2012, 14(2): 79−87.

[60] Li Y, Shipley B, Price J N, et al. Habitat filtering determines the functional niche occupancy of plant communities worldwide[J]. Journal of Ecology, 2017, 106(3): 1001−1009.

[61] Kunstler G, Falster D, Coomes D A, et al. Plant functional traits have globally consistent effects on competition[J]. Nature, 2016, 529(7585): 204−207.

[62] Laughlin D C, Joshi C, Bodegom P M, er al. A predictive model of community assembly that incorporates intraspecific trait variation[J]. Ecology Letters, 2012, 15(11): 1291−1299.

[63] Laughlin D C, Joshi C. Theoretical consequences of trait-based environmental filtering for the breadth and shape of the niche: New testable hypotheses generated by the Traitspace model[J]. Ecological Modelling, 2015, 307: 10−21.

[64] Carmona C P, de Bello F, Mason N W H, et al. Traits without borders: integrating functional diversity across scales[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2016, 31(5): 382−394.

[65] Lavorel S, Grigulis S K, McIntyre N S G, et al. Assessing functional diversity in the field-methodology matters[J]. Functional Ecology, 2008, 22: 134−147.

[66] Fang S, Cadotte M W, Yuan Z, et al. Intraspecific trait variation improves the detection of deterministic community assembly processes in early successional forests, but not in late successional forests[J]. Journal of Plant Ecology, 2019, 12(4): 593−602.

（责任编辑 范 娟
责任编委 臧润国）