



生态学杂志  
*Chinese Journal of Ecology*  
ISSN 1000-4890, CN 21-1148/Q

## 《生态学杂志》网络首发论文

题目：空间维度对大兴安岭不同演替阶段天然林物种多度格局的影响  
作者：苏文浩，王晓楠，董灵波  
收稿日期：2024-06-04  
网络首发日期：2025-05-06  
引用格式：苏文浩，王晓楠，董灵波. 空间维度对大兴安岭不同演替阶段天然林物种多度格局的影响[J/OL]. 生态学杂志.  
<https://link.cnki.net/urlid/21.1148.Q.20250502.2032.002>



**网络首发：**在编辑部工作流程中，稿件从录用到出版要经历录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿等阶段。录用定稿指内容已经确定，且通过同行评议、主编终审同意刊用的稿件。排版定稿指录用定稿按照期刊特定版式（包括网络呈现版式）排版后的稿件，可暂不确定出版年、卷、期和页码。整期汇编定稿指出版年、卷、期、页码均已确定的印刷或数字出版的整期汇编稿件。录用定稿网络首发稿件内容必须符合《出版管理条例》和《期刊出版管理规定》的有关规定；学术研究成果具有创新性、科学性和先进性，符合编辑部对刊文的录用要求，不存在学术不端行为及其他侵权行为；稿件内容应基本符合国家有关书刊编辑、出版的技术标准，正确使用和统一规范语言文字、符号、数字、外文字母、法定计量单位及地图标注等。为确保录用定稿网络首发的严肃性，录用定稿一经发布，不得修改论文题目、作者、机构名称和学术内容，只可基于编辑规范进行少量文字的修改。

**出版确认：**纸质期刊编辑部通过与《中国学术期刊（光盘版）》电子杂志社有限公司签约，在《中国学术期刊（网络版）》出版传播平台上创办与纸质期刊内容一致的网络版，以单篇或整期出版形式，在印刷出版之前刊发论文的录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿。因为《中国学术期刊（网络版）》是国家新闻出版广电总局批准的网络连续型出版物（ISSN 2096-4188，CN 11-6037/Z），所以签约期刊的网络版上网络首发论文视为正式出版。

# 空间维度对大兴安岭不同演替阶段天然林物种多度格局的影响

苏文浩 王晓楠 董灵波\*

(东北林业大学林学院, 哈尔滨 150000)

**摘要** 为揭示水平和垂直维度对大兴安岭地区不同演替阶段群落构建过程和物种多度格局的影响, 本研究以新林林业局翠岗林场 3 个不同演替阶段(白桦林 *Betula platyphylla*、兴安落叶松-白桦混交林 *Larix gmelinii*-*Betula platyphylla* 和兴安落叶松林 *Larix gmelinii*) 的 100 m×100 m 固定调查样地数据为基础, 采用不同物种多度模型对各演替阶段天然林中不同林层(大树层、幼树层和更新层)和不同抽样尺度(100~10000 m<sup>2</sup>)下的物种多度分布进行拟合, 并采用  $\chi^2$  检验确定最佳模型, 进而量化各群落不同空间维度下的群落构建机制。结果表明: (1) 不同时空维度下大兴安岭地区的最优物种多度模型不同, 生态位优先占领模型和 Zipf-Mandelbrot 模型对大兴安岭地区的群落拟合效果最好。(2) 天然林局域群落中性过程较强, 随着抽样尺度的增大中性过程减弱而生态过程增强; 白桦林和混交林大树层的物种多度格局受抽样尺度影响较小, 但随着林层变小其受抽样尺度影响逐渐增大; 兴安落叶松林大树层的物种多度格局受尺度影响较大, 而更新层的物种多度格局受尺度影响较小; (3) 群落中林层越大群落构建生态过程越强, 中性过程越弱。

**关键词** 演替阶段; 林层; 抽样尺度; 群落构建机制

**Effects of spatial dimensions on species abundance patterns of natural forests in different succession stages in the Khingan Mountains.** SU Wenhao, WANG Xiaonan, DONG Lingbo\* (Northeast Forestry University, Harbin 150000, China).

**Abstract:** To reveal the impacts of horizontal and vertical dimensions on the community assembly processes and species abundance patterns of communities at different succession stages in the Greater Khingan Mountains region, this study was based on the data from 100 m×100 m fixed survey plots in Cuigang Forest Farm of Xinlin Forestry Bureau. These plots were from three different succession stages, namely, the *Betula platyphylla* forest, the *Larix gmelinii*-*Betula platyphylla* mixed forest, and the *Larix gmelinii* forest. Different species abundance models were used to fit the species abundance distributions of different forest layers (the large tree layer, the sapling layer, and the regeneration layer) in the natural forests at each succession stage and under different sampling scales (ranging from 100 m<sup>2</sup> to 10000 m<sup>2</sup>). The  $\chi^2$  test was employed to determine the optimal model, and then the community assembly mechanisms of each community under different spatial dimensions were quantified. The results showed that: (1) The optimal species abundance models in the Greater Khingan Mountains region varied under different spatial and temporal dimensions. The Niche Preemption Model and the Zipf-Mandelbrot Model exhibited the best fitting effects for the communities in the Greater Khingan Mountains region. (2) The neutral processes in the local communities of natural forests were relatively strong. As the sampling scale increased, the neutral processes weakened while the ecological processes strengthened. The species abundance patterns of the large tree layer in the *Betula platyphylla*

“十四五”国家重点研发计划(2022YFD2200502)和黑龙江省头雁创新团队计划项目(森林资源高效培育技术研发团队)资助。

收稿日期: 2024-06-04 接受日期: 2025-03-14

\*通信作者 E-mail: farrell0503@126.com

forest and the mixed forest were less affected by the sampling scale. However, as the forest layer became smaller, the influence of the sampling scale on it gradually increased. The species abundance pattern of the large tree layer in the *Larix gmelinii* forest was greatly affected by the scale, while the species abundance pattern of the regeneration layer was less affected by the scale. (3) The larger the forest layer in the community, the stronger the ecological processes of community assembly and the weaker the neutral processes.

**Keywords:** successional stage; tree layer; observation scale; community assembly mechanism

日益严重的森林退化已成为全球性环境问题，如何促进退化林和次生林修复已成为林学与生态学研究共同目标（Food and Agriculture Organization, 2021; Hua *et al.*, 2022）。生态系统的恢复力本质上依赖于群落演替过程，而次生林的自然恢复正是通过不同演替阶段的群落构建实现的（Walker *et al.*, 2003）。在群落演替的连续变化中，生态位过程和随机过程的动态平衡主导着群落构建机制，这种机制转变会直接体现在物种多度格局特征上（Chase, 2014; Vellend, 2016）。因此，解析不同演替阶段物种多度格局的形成机制，不仅能够揭示次生林恢复的群落构建规律，而且能为人工干预促进森林恢复提供关键理论依据。

群落构建（community assembly）理论作为群落生态学研究的核心论题，其发展经历了从传统生态位理论、中性理论到整合框架的演进（Vellend, 2016）。Vellend (2016)提出的群落构建综合框架将复杂生态过程提炼为四个基本维度（fundamental dimensions）：扩散（dispersal）、生态漂变（ecological drift）、选择（selection）和物种形成（speciation）。其中“选择”维度对应传统生态位理论的核心机制，涵盖生境过滤和竞争排除等确定性过程，其余三个维度则解释中性理论强调的随机性过程（Hubbell, 2001; Matthews *et al.*, 2015）。研究证实，这些过程的主导地位会随演替阶段推进、空间尺度变化（从林冠层到林下层）发生动态转变（牛克昌等, 2009; 闫琰等, 2012; 刘梦雪, 2010）。

物种多度格局具有显著的空间维度依赖性，其形成机制在群落演替进程中呈现动态演变特征（Bhaskar *et al.*, 2014）。具体而言，不同演替阶段、空间尺度和林层的群落构建过程可能产生分异的（divergent）或趋同的（convergent）物种多度格局：当确定性过程（如生境过滤）与随机性过程（如扩散限制）的相互作用产生等效结果时，不同构建机制可能形成相似格局（Vellend, 2016）。例如，Villa(2019)通过模型验证发现，生态位优先占领模型最能解释森林演替早期阶段的多度分布特征；而 Lanta(2023)在次生林恢复研究中则观察到确定性过程的主导作用。这些证据表明，群落演替阶段的判定可借助多度格局特征进行生态诊断。在水平空间维度上，主导生态过程存在尺度依赖性（scale-dependence）：小尺度观测通常符合中性模型预测，随着取样尺度扩大，生态位模型的解释力显著增强（Cheng *et al.*, 2012; Wu *et al.*, 2019）。这种尺度效应源于局域随机过程（如个体扩散）与广域确定性过程（如环境筛选）的相对权重变化（Chase, 2014）。在垂直空间维度上，不同林层（canopy strata）的微环境异质性导致生活史策略分化。冠层乔木通过光竞争形成优势种群，其多度分布受光资源分配主导；而林下层幼苗的存活则受林隙动态调控。例如，红松（*Pinus koraiensis*）幼苗期依赖适度遮荫以避免光抑制，成树期则需充足光照促进光合作用（董伊晨等, 2017）。这种垂直梯度上的资源分割（resource partitioning）最终塑造了多度格局的层间差异。因此本研究从演替、水平空间抽样尺度和垂直空间维度 3 个维度综合探究大兴安岭林区寒温带森林的物种多度格局和群落构建机制。

大兴安岭林区是我国重要的天然林林区和用材林基地，但由于长期经营不当和过量采伐，该林区大面积的天然原始林已逐渐退化为次生林。兴安落叶松林（*Larix gmelinii*）是大兴安岭地区寒温带气候条件下形成的顶极群落（顾云春, 1985）。大兴安岭地区的典型演替序列为先锋白桦林（*Betula platyphylla*）、落叶松-白桦混交林（*Larix gmelinii*-*Betula*

*platyphylla*) 和兴安落叶松林 (*Larix gmelinii*) (王绪高等, 2004;周超凡等, 2021)。但实际群落演替过程往往受种源情况、干扰等多种因素(火烧因素、采伐方式、人工更新干扰方式等)共同影响,如兴安落叶松受干扰后群落演替可能会逆行演替或偏途演替,或由于白桦种源缺失,裸地会从落叶松林阶段直接开始演替,但不同林分演替所能达到的顶极演替群落均为兴安落叶松林(周超凡等, 2021)。为了加速大兴安岭林区次生林的恢复,前期研究系统揭示了大兴安岭次生林恢复的关键机制:董灵波等(2020)阐明了次生林空间分布的尺度依赖性特征,董灵波等(2022)解析了演替进程中优势树种竞争动态的阶段变化规律,肖晨等(2023)则构建了林隙环境驱动的更新预测模型。这些成果为理解单一维度的调控机制奠定了基础,但尚未揭示时间、空间与垂直结构的多维度交互作用对群落构建的协同效应。本研究采用空间代替时间的方法,通过查阅大兴安岭林区新林林业局翠岗林场林区经营档案,选用3个不同演替阶段且未受明显干扰(包括人为和自然)的林分为基础构建演替序列,通过整合时间(演替阶段)、空间(水平尺度梯度)和垂直结构(林层分化)3个维度的物种多度格局分析,系统解析大兴安岭寒温带森林的群落构建机制,为次生林恢复提供跨尺度生态调控策略,为大兴安岭林区次生林的恢复提供科学依据。

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于黑龙江省大兴安岭林区新林林业局翠岗林场(51°55'N—52°02'N, 124°11'E—124°53'E)。气候属于寒温带大陆性气候,植被属于大兴安岭山地寒温带针叶林,分布广泛且具有代表性的乔木树种有兴安落叶松(*Larix gmelinii*)、樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)、云杉(*Picea asperata*)、白桦(*Betula platyphylla*)、山杨(*Populus davidiana*)和毛赤杨(*Alnus sibirica*)等。

### 1.2 样地设置与调查

在全面踏查基础上,于2017年选取不同演替阶段的天然林设置固定调查样地,包括白桦林(先锋阶段, BF)、兴安落叶松-白桦混交林(过渡阶段, BLF)和兴安落叶松林(顶极阶段, LF)。各样地面积均为1 hm<sup>2</sup> (100 m×100 m),采用相邻格网法(5 m×5 m)对样地内胸径(DBH)≥1 cm的乔木个体进行每木调查,包括树种、胸径、树高、冠幅、坐标和生长状况等。样地基本信息和样地内树种基本概况如表1所示。

表1 不同演替阶段群落基本概况

Table 1 Basic status of community in different succession stages

群落特征Community characteristics	先锋阶段	过渡阶段	顶极阶段
	Pioneer stage	Transition stage	Top stage
经纬度 Longitude and latitude	124°53'06 N	124°52'02 N	124°39'32 N
	52°04'19 E	52°04'14 E	52°01'42 E
海拔 Elevation (m)	565.5	546	457
坡度 Slope gradient (°)	<5	<5	6
坡向 Aspect	无	无	北
土壤类型 Soil type	暗棕壤	暗棕壤	暗棕壤
树种组成 Tree species composition	9白1落	6落4白	7落1樟1云1白
	-柳-杨-毛-钻	-樟-云-杨-柳-枫-毛-杨	+山-柳-毛
平均胸径 Mean DBH (cm)	8.22±5.90	11.44±5.28	7.93±4.65
平均树高 Mean height (m)	9.48±5.66	12.44±4.47	9.21±4.15
最大胸径 Max DBH (cm)	35.5	34.1	34.4
最大树高 Max height (m)	23.2	28.2	25.7
胸高断面面积 Basal area (m <sup>2</sup> hm <sup>-2</sup> )	13.70	19.50	21.12
多度 Abundance (individuals hm <sup>-2</sup> )	2148	1649	3203
大树层胸高断面面积 Basal area of large tree (m <sup>2</sup> hm <sup>-2</sup> )	11.68	17.13	14.26

大树层多度 Abundance of large tree (N)	701	927	906
更新层胸高断面积 Basal area of sampling ( $\text{m}^2 \text{hm}^{-2}$ )	1.81	2.30	6.22
更新层多度 Abundance of sampling (individuals $\text{hm}^{-2}$ )	359	488	1441
更新层胸高断面积 Basal area of regeneration ( $\text{m}^2 \text{hm}^{-2}$ )	0.24	0.08	0.64
更新层多度 Abundance of regeneration (N)	1228	198	861

注: DBH: 胸径; 云: 云杉; 白: 白桦; 落: 兴安落叶松; 杨: 山杨; 樟: 樟子松; 柳: 柳树; 毛: 毛赤杨; 枫: 枫桦; 钻: 钻天柳 下同。

Note: DBH: Diameter at breast height; 云: *Picea asperata*; 白: *Betula platphylla*; 落: *Larix gmelinii* (Ruprecht) Kuzeneva; 杨: *Populus davidiana*; 樟: *Pinus sylvestris* var. *mongolica*; 柳: *Salix babylonica*; 毛: *Alnus sibirica*; 枫: *Betula costata*; 钻: *Salix arbutifolia*.

The same below.

### 1.3 林层划分

林分内不同大小个体所需要的环境资源差异较大且受种间竞争不同, 因此依据生长阶段对林分划分可近似视为按照生态位划分。根据样地调查数据并参考Hu等(2012)研究, 将乔木层 ( $1 \text{ cm} \leq D$ ) 内的个体按照生长阶段划分为: 大树层 ( $10 \text{ cm} \leq D$ )、幼树层 ( $5 \text{ cm} < D \leq 10 \text{ cm}$ ) 和更新层 ( $1 \text{ cm} \leq D < 5 \text{ cm}$ )。

### 1.4 尺度取样方法

参照尉文等(2021)和程佳佳等(2011)研究, 采用随机取样的方法分别随机抽取  $10 \text{ m} \times 10 \text{ m}$ 、 $15 \text{ m} \times 15 \text{ m}$ 、 $20 \text{ m} \times 20 \text{ m}$ 、 $25 \text{ m} \times 25 \text{ m}$ 、 $30 \text{ m} \times 30 \text{ m}$ 、 $40 \text{ m} \times 40 \text{ m}$ 、 $50 \text{ m} \times 50 \text{ m}$ 、 $60 \text{ m} \times 60 \text{ m}$ 、 $70 \text{ m} \times 70 \text{ m}$ 、 $80 \text{ m} \times 80 \text{ m}$  和  $90 \text{ m} \times 90 \text{ m}$  尺度的样方。每个尺度下抽取10000次作为重复, 并统计每个尺度下各样方的物种多度分布值, 取其平均值作为该尺度的物种多度分布值。

### 1.5 相对重要值

不同时空尺度下群落内的总多度大小差距过大, 模型的拟合结果很难比较, 因此本研究将群落内物种的多度量化成重要值使所有群落内重要值总和相同。物种的相对重要值 (important value,  $IV$ ) 是衡量物种在群落中地位和作用的综合指标 (方精云等, 2009; 王育松等, 2010), 相对重要值利用物种的相对多度 (relative abundance,  $RA$ )、相对频率 (relative frequency,  $RF$ ) 和相对优势度 (relative dominance,  $RD$ ) 计算。计算公式为:

$$IV = (RA + RF + RD) / 3 \times 100 \quad (1)$$

### 1.6 物种多度模型

参考之前的研究 (苏文浩等, 2024), 本研究选择拟合物种多度分布模型包括统计模型和机理模型, 其中机理模型包括生态位模型和中性模型。统计模型: 对数正态模型 (LNM), 生态位模型: 断棍模型 (BSM)、生态位优先占领模型 (NPM)、Zipf-Mandelbrot模型 (ZMM) 和中性模型: Volkov模型 (VM)。拟合结果在95%置信水平下, 使用卡方 ( $\chi^2$ ) 统计量来比较不同水平尺度和林层下物种多度模型的拟合结果,  $\chi^2$  值越小、 $P$  值越大表明模型拟合效果越好。各模型具体计算公式和详细解释详见表2。

表2 物种多度模型及公式

Table 2 Species abundance model and formula

物种多度模型	公式	公式解释
Species abundance model	Formula	Formula explanation
对数正态模型	$P_i = e^{\log(\mu) + \log(\sigma)\Phi}$	$P_i$ 为第 $i$ 个物种的多度; $\mu$ 和 $\sigma$ 分别为正态分布的均值和方差; $\Phi$ 为正态偏差
Log normal model		

断棍模型  
Broken stick model

$$P_i = \frac{1}{N} \sum_{x=1}^n \frac{1}{x}$$

生态位优先占领模型  
Niche preemption model

$$P_i = k(1-k)^{i-1}$$

Zipf-Mandelbrot 模型  
Zipf-Mandelbrot model

$$P_i = Jc_1(i+\beta)^{-\alpha}$$

Volkov 模型  
Volkov model

$$S_{(n)} = \theta \frac{J!}{n!(J-n)!} \frac{\Gamma(n+y)}{\Gamma(J+y)} \frac{\Gamma(J-n+\gamma-y)}{\Gamma(\gamma-y)} \exp\left(-\frac{y\theta}{\gamma}\right) dy$$

$$\Gamma_{(z)} = \int_0^{\infty} t^{z-1} e^{-t} dt$$

$$\gamma = \frac{m(J-1)}{1-m}$$

群落物种丰富度为  $n$ ，在棍子上随机设置  $n-1$  个点，将其分成  $n$  段，每一段的长度即对应一个种的多度， $x$  是第几个物种， $N$  为总生态位资源。

模型假设第一个物种占总生态位资源的  $k$  份，第二个物种占剩余资源的  $k$  份，占据资源为总资源的  $k(1-k)$  份，

$P_i$  是第  $i$  个种的理论多度， $J$  是群落内总多度，参数  $c$  取代了表示模型预测的最丰富物种的多度所占比例的  $P_1$ ，增加的参数  $\beta$  可理解为生态学上的环境潜在多样性，如生态位多样性。

$J$  为样地内的个体数； $\theta$  是基本生物多样性指数； $y$  为某个物种的多度； $\Gamma(z)$  是 Gamma 分布，它表示  $S$  个物种出现时所需的多度  $n$  的分布； $t$  是某个物种含有  $n$  个个体的时间。 $\gamma$  为迁移到局域群落的个体数； $m$  为迁移系数。

## 2 结果与分析

### 2.1 抽样尺度对群落整体物种多度格局的影响

不同演替阶段的林分的生态位模型拟合效果受抽样尺度影响不同（图 1）。先锋白桦林的最优模型为 LNM（表 3）；随着抽样尺度变大，NPM、ZMM 和 LNM 的拟合效果先变差后变好，在 100~2500 m<sup>2</sup> 拟合效果迅速变差，2500~10000 m<sup>2</sup> 逐渐变好；BSM 拟合效果不好，且无明显变化。落-白混交林阶段的最优模型为 NPM，随着抽样尺度变大，NPM 和 ZMM 的拟合效果先变差后变好，在 10000 m<sup>2</sup> 抽样尺度下的拟合效果最好；BSM 模型拟合效果不好，且无明显变化。在兴安落叶松林阶段，抽样尺度在 100~625 m<sup>2</sup> 最优模型为 NPM，抽样尺度在 625~10000 m<sup>2</sup> 的最优模型为 LNM。随着抽样尺度变大，NPM、ZMM 和 LNM 的拟合效果先变差后变好，BSM 模型的拟合效果逐渐变好，且相对于先锋阶段和过渡阶段拟合效果更好。

在不同演替阶段的乔木层群落中性模型的拟合效果不同（图 2）。在先锋白桦林中，随着抽样尺度增大乔木层的中性模型的拟合效果逐渐变好；过渡群落兴安落叶松-白桦林的中性模型的拟合效果在 3 个演替阶段中最差；在顶极群落兴安落叶松林中，随着观测尺度增大中性模型的拟合效果在乔木层逐渐变差。

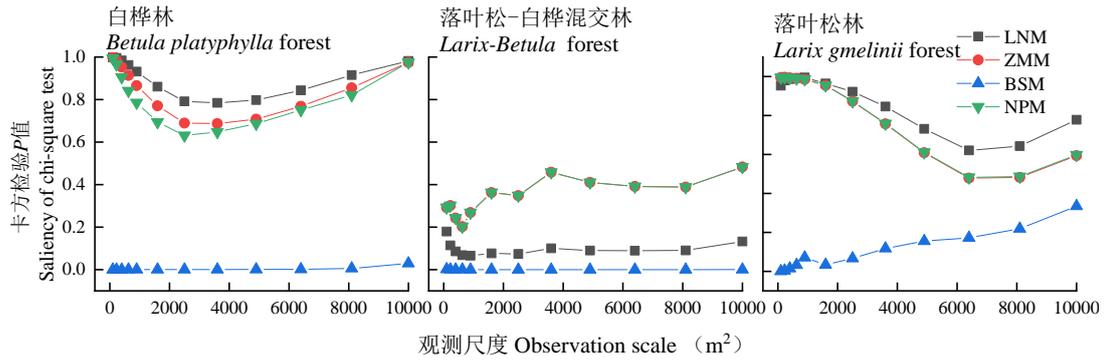


图1 不同演替阶段群落不同样方尺度下生态模型拟合卡方检验P值

Fig.1 P values of the chi-square test for fitting ecological models of communities at different successional stages under different quadrat scales

注: LNM: 对数正态模型, NPM: 生态位优先占领模型, ZMM: Zipf-Mandelbrot 模型, BSM: 断棍模型。下同。

Note: LNM: Log normal model, NPM: Niche preemption model, ZMM: Zipf-Mandelbrot model; BSM: Broken stick model. The same below.

表3 不同演替阶段不同林层的最优生态模型

Table 3 Best niche models for different tree layers in different successional stages

林层 Forest layer	先锋阶段 Pioneer stage	过渡阶段 Transition stage	顶极阶段 Top stage
乔木层 Tree layer	LNM	NPM	NPM: 100~625 m <sup>2</sup> LNM: 625~10000 m <sup>2</sup>
大树层 Large tree layer	ZMM	NPM	NPM: 100~1600 m <sup>2</sup> ZMM: 2500~4900 m <sup>2</sup>
幼树层 Sapling layer	ZMM	NPM	ZMM
更新层 Regeneration layer	NPM: 100~6400 m <sup>2</sup> BSM: 8100~10000 m <sup>2</sup>	NPM: 100 m <sup>2</sup> -900, 6400-10000 m <sup>2</sup> BSM: 1600~4900 m <sup>2</sup>	NPM: 100~400 m <sup>2</sup> ZMM: 625~10000 m <sup>2</sup>

注: LNM: 对数正态模型, NPM: 生态位优先占领模型, ZMM: Zipf-Mandelbrot 模型, BSM: 断棍模型。下同。

Note: LNM: Log normal model, NPM: Niche preemption model, ZMM: Zipf-Mandelbrot model; BSM: Broken stick model. The same below.

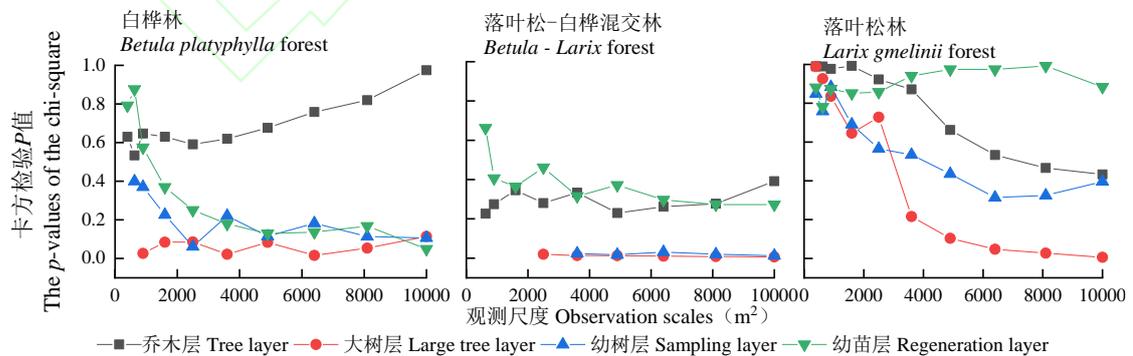


图2 不同演替阶段群落各林层在不同抽样尺度下中性模型卡方检验P值

Fig.2 P values of the chi-square test of the neutral model for each forest layer of communities at different successional stages under different sampling scales

## 2.2 抽样尺度对不同林层物种多度格局的影响

不同林层物种多度格局受抽样尺度的影响不同（图 2、3），在先锋群落白桦林中，大树层、幼树层和更新层的最优生态模型分别为 ZMM、ZMM、NPM（100~6400 m<sup>2</sup>）和 BSM（8100~10000 m<sup>2</sup>）（表 3）。在 3 个林层中，4 个生态位模型随着抽样尺度增大，模型的拟合效果均先变差后变好。林层越大，生态位模型的拟合效果受尺度影响越小；随着林层变小，模型拟合效果受尺度影响越大，其中更新层受尺度影响越大。NPM 和 ZMM 的拟合曲线相似，BSM 模型只在更新层的较大尺度拟合效果有明显变好，在较大林层和较小尺度的拟合均不好。

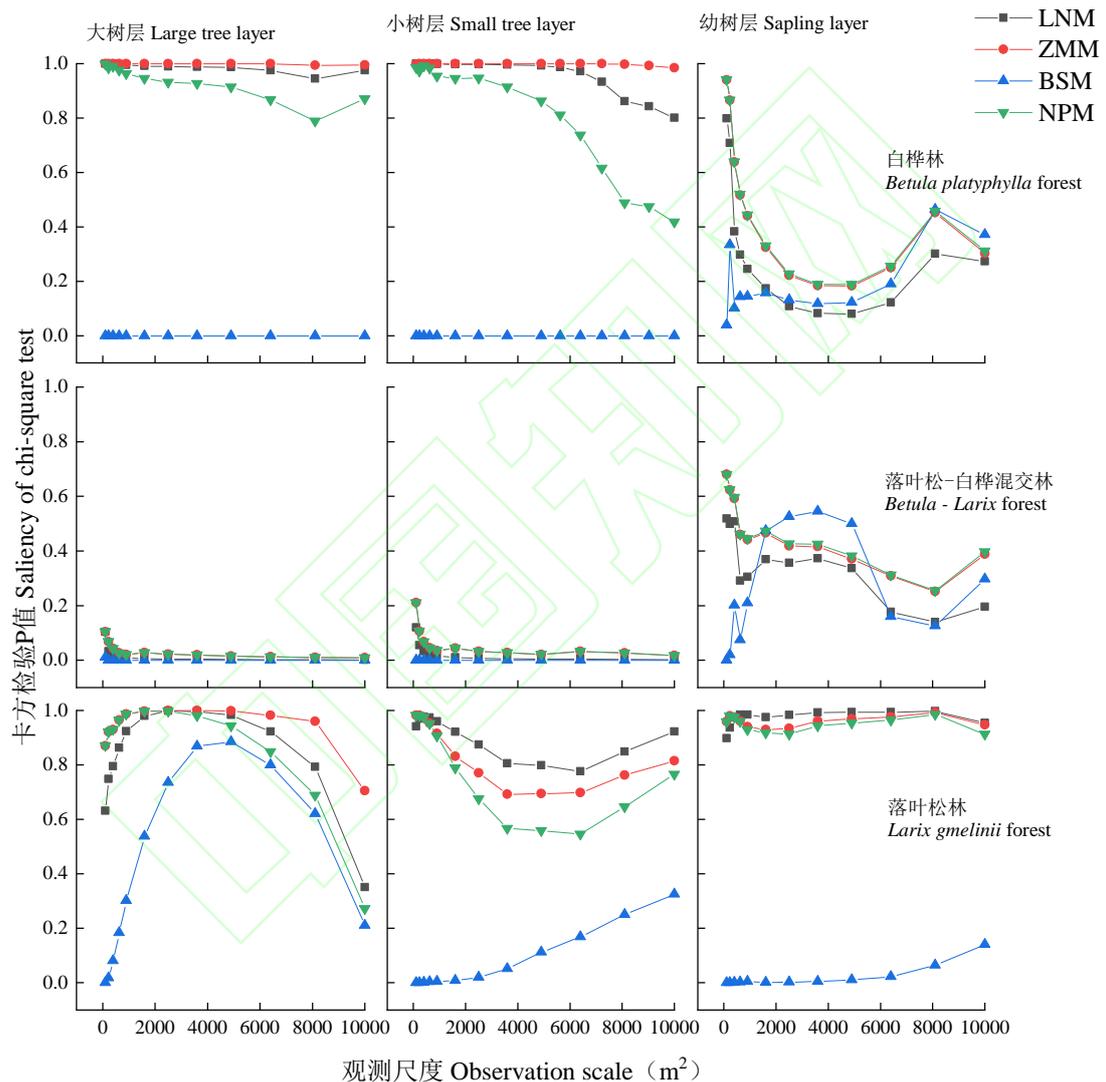


图3 不同演替阶段乔木群落内不同生长阶段的林层在不同观测尺度下物种多度模型拟合卡方检验P值

Fig.3 P values of the chi-square test for fitting the species abundance model of forest layers at different growth stages within the arbor community at different succession stages under different observation scales

在过渡群落兴安落叶松-白桦混交林中，大树层、幼树层和更新层的最优生态模型分别为 NPM，NPM，NPM（100~900 m<sup>2</sup>，6400~10000 m<sup>2</sup>）和 BSM（1600~4900 m<sup>2</sup>）（表 3）。随着抽样尺度变大，NPM、ZMM 和 LNM 模型拟合效果先变差后变好，BSM 模型拟合效果先变好后变差，BSM 模型对更新层中间尺度（1600~4900 m<sup>2</sup>）群落的拟合效果最

好。生态位模型对大树层和幼树层的拟合效果受尺度影响较小、对更新层的拟合效果受尺度影响较大。其中生态位模型对大树层的拟合效果差于幼树层，且大树层和幼树层的拟合效果明显较先锋群落的拟合效果差。

在顶极群落兴安落叶松林中，大树层、幼树层和更新层的最优生态模型分别为 NPM (100~1600 m<sup>2</sup>)、ZMM (2500~4900 m<sup>2</sup>)、ZMM、NPM (100~400 m<sup>2</sup>)和 ZMM (625~10000 m<sup>2</sup>) (表 3)。其中大树层的物种多度模型拟合结果受尺度影响较大，生态模型的拟合效果均先变好后边差。幼树层和更新层相对大树层的拟合结果受尺度影响较小，NPM、ZMM 和 LNM 模型的拟合效果随着抽样尺度增大先变差后变好，BSM 模型随着抽样尺度增大逐渐变好。生态位模型对顶极群落的拟合效果相对与过渡阶段的拟合效果更好，其中 BSM 模型在顶极群落的大树层和幼树层拟合效果相对先锋阶段和过渡阶段更好。

中性模型对不同林层物种多度格局拟合效果受抽样尺度的影响不同，局域群落下随着林层的变低中性模型的拟合效果逐渐变好，在区域群落下的 3 个林层的模型拟合效果均不好，其中大树层中性模型拟合结果差且受尺度影响较小。随着抽样尺度变大，中性模型在大树层和幼树层的拟合效果无明显变化且拟合效果不好。中性模型对更新层的拟合效果相对较大林层更好，且在局域群落的拟合效果好于区域群落。随着林层变小中性模型拟合效果逐渐变好，其中更新层的拟合效果受尺度影响较小拟合效果较好。中性模型对不同演替阶段的更新层的拟合效果均最好而对大树层的效果均最差，先锋群落和过渡群落的大树层的拟合效果均不好且不受尺度影响，在顶极群落的所有林层和所有群落的更新层中，局域群落的中性明显拟合效果均好于区域群落。

### 3 讨论

研究发现，不同演替阶段的林分生态模型和中性模型的拟合效果不同，其中生态位模型对先锋白桦林和顶极兴安落叶松林相较于兴安落叶松-白桦混交林的拟合效果更好。这是因为在大兴安岭林区演替初期，生境条件严苛，样地生境异质性低，生境过滤控制群落构建 (Myers *et al.*, 2013; Qiao *et al.*, 2015)，物种多样性的维持机制是确定的，所以生态位模型的拟合效果较好；在兴安落叶松-白桦混交林中，种间竞争控制群落构建，但所有选用的模型拟合效果均不好，这是由于群落构建过程复杂，选用的模型不能较好地表达种间竞争；演替至顶极群落，种间竞争减弱、群落生境异质性增大，生境过滤减弱但仍控制群落构建。群落内的大多数物种有更好的耐阴性，种子的传播受扩散限制的作用减弱，中性作用增强 (候嫚嫚等, 2017)，所以生态位模型对先锋白桦林和顶极兴安落叶松林的拟合效果较好，而中性模型对顶极群落的拟合效果更好。

#### 3.1 抽样尺度对不同演替阶段群落构建的影响

群落物种多度格局受尺度影响不同，其中先锋白桦林和顶极兴安落叶松林受尺度影响变化较大，兴安落叶松-白桦混交林的拟合效果受尺度影响均较小。在兴安落叶松林内随着观测尺度的变大，生态位模型的拟合效果先变差后变好，中性模型拟合效果变差。这是由于在一个足够小的局域群落中生境均一，群落内的物种丰富度和多度都较小，群落内个体的生态性等价，局域群落的物种数减少可能是由于选择或生态漂变导致 (Hubbell, 2001)，中性过程与生态位过程得到的结果相似。当观测尺度增大，生境异质性变大，生态位变多，局域群落可容纳的物种丰富度大、多度增大，由生态漂变导致的物种数量减少的概率减小，中性过程减弱而生态过程增强，BSM 模型拟合效果变好，说明在小尺度的局域群落相对于大尺度的区域群落波动性更大；而先锋白桦林群落构建由扩散导致树种增多的影响相对于顶极群落由扩散导致树种增多的影响较大，所以随着观测尺度增大，先锋群落受扩散过程影响变大，采用中性模型拟合先锋群落群落构建过程的效果变好。总而言之，在局域尺度下中性过程较强，随着观测尺度的增大中性过程减弱，生态过程增强。

### 3.2 垂直维度对不同演替阶段群落构建机制的影响

本研究发现：林层越大中性模型拟合效果越差，生态位模型拟合越好；随着林层的变小中性模型拟合效果变好，生态位模型拟合变差。这与 Hu 等（2012）的研究结果相同。Hu 等（2012）研究发现，较小树木的分布更多受中性过程调节，而较大树木的分布更多受确定性过程调节。这是由于林分内的幼苗受扩散限制影响较大，林分内的大树受生境过滤影响较大，且林窗对不同高度的群落构建影响不同（Roxane *et al.*, 2021; Wu *et al.*, 2023）。

先锋白桦林内林层越高的个体进入群落定殖越早，大树层内个体是由率先定殖的幼苗生长而成的大树个体，率先定殖的幼苗受生境过滤影响较大，所以大树层的物种多度格局主要受生境过滤的影响，且在过去的研究中树木的死亡是随机的。但研究发现，树木的死亡受确定性因素影响，证明群落最初的演替是确定的而不是随机的（Matthews *et al.*, 2015; David *et al.*, 2022）。当群落演替到顶极阶段，林分内的垂直空间分层，林下的光照资源分布并不均匀，生境异质性高且生境条件变好，可容纳定殖的树种变多，受扩散限制的影响变小，幼苗层局域群落构建由中性随机过程主导。所以，在林分内林层越大，群落构建过程越确定，林层越小，群落构建过程越随机；在局域尺度下中性过程较强，随着观测尺度的增大中性过程减弱，生态过程增强。

观测尺度对不同生长阶段的林层的物种多度格局影响不同，如在先锋白桦林中，随着观测尺度的增大乔木层的中性模型拟合效果逐渐变好，而在不同林层的中性模型拟合效果逐渐变差，这是由于群落构建的复杂性，单一对群落的物种多度格局分析可能掩盖其中群落构建机制，而对林层按照生长阶段的划分能揭示群落不同林层的群落构建过程（Matthews *et al.*, 2015）。先锋阶段和过渡阶段群落的大树层的物种多度格局受尺度影响较小，随着林层的变小受尺度影响变大；而顶极兴安落叶松林的更新层的物种多度格局受尺度影响较小，随着林层变大受尺度影响变大，这是由于不同演替阶段区域群落的物种库和局域群落的物种库大小差异和林窗数量大小不同（Wu *et al.*, 2023）。

群落构建过程受多种环境条件影响，很难通过单一角度就判断整个群落的构建过程。现有的生态位模型不能代表全部的生态过程和种间关系，群落构建过程是一个复杂、连续的动态过程，多种因素和机制都可能发挥作用，包括环境过滤、种间竞争和随机扩散等。因此，解释群落构建需要综合考虑多种模型和生态过程。同一种物种多度格局形成的原因可能并不相同，不同尺度不同维度不同生境条件下可能具有相似的物种多度分布，但其群落构建的驱动力可能并不相似，这是由于群落构建过程复杂多样，未来希望通过系统解析多尺度驱动因子的协同效应，构建相对简单的动态模型去解释群落构建机制的复杂性。

本研究的重点不仅是选取最优模型。在以往的研究中，对群落物种多度格局的研究往往只是聚焦于尺度对整体群落的影响，而未考虑到尺度对不同林层的影响不同。本研究的创新点正是依据胸径的大小对群落进行林层划分，并通过探究不同演替阶段、抽样尺度和林层下的森林群落的物种多度格局变化和模型拟合效果的变化，进一步探究群落构建机制在群落中不同维度的动态变化指导大兴安岭地区大面积的退化次生林的恢复，在森林经营中通过人为经营活动代替生态过程，人为选择代替自然选择制定森林经营应用方案：冠下补植模拟扩散：在先锋白桦林补植兴安落叶松幼苗，加速演替至混交林阶段；分层恢复策略：退化群落：按目标林层（大树/小树/幼苗）补植不同胸径苗木，优化物种多度分布；干扰后群落：结合择伐调整多度格局，替代自然选择与生态漂变；数据驱动决策：基于物种多度曲线计算补植/采伐量；整合地方林场数据与历史研究，定制差异化经营方案；生态-经济协同：改善兴安落叶松胸径-树高关系，促进林木生长；调控优势种（白桦、兴安落叶松）与稀有种比例，提升群落韧性及生态功能。通过多尺度、多维度解析物种多度格局与构建机制，大兴安岭次生林恢复可依托“人工干预模拟自然过程”策略，实现生态修复与资源可持续利用的双重目标。

## 4 结论

本研究基于大兴安岭林区不同演替阶段的天然林构建演替序列, 分析了大兴安岭林区天然林群落不同水平和垂直空间维度下的群落构建过程。研究表明, 不同时空维度下大兴安岭地区的最优物种多度模型不同, 生态位优先占领模型和Zipf-Mandelbrot模型多数演替阶段及维度下展现出最优综合拟合效果。在大兴安岭林区不同演替阶段的森林群落中, 垂直维度上林层越大, 群落构建过程越确定, 林层越小, 群落构建过程越随机; 水平梯度观测尺度越小群落构建过程越随机, 观测尺度越大群落构建过程越确定先锋阶段和过渡阶段大树层的物种多度格局受水平尺度影响较小, 但随着林层变低其受水平尺度影响逐渐增大; 顶极群落大树层的物种多度格局受尺度影响较大, 而幼树层的物种多度格局受尺度影响较小。因此, 制定森林经营方案时应根据经营林分的演替阶段、抽样尺度和林层大小的不同调整群落物种多度格局, 以达到促进退化林修复的目的。

## 参考文献

- 程佳佳, 米湘成, 马克平, 等. 2011. 亚热带常绿阔叶林群落物种多度分布格局对取样尺度的响应. 生物多样性, **19**(2): 168-177.
- 董灵波, 马 榕, 田栋元, 等. 2022. 大兴安岭天然林不同演替阶段共优势种种群结构与动态. 应用生态学报, **33**(8): 2077-2087.
- 董灵波, 田栋元, 刘兆刚. 2020. 大兴安岭次生林空间分布格局及其尺度效应. 应用生态学报, **31**(5): 1476-1486.
- 董伊晨, 刘艳红. 2017. 红松不同苗龄幼苗叶性状对温度和光照变化的响应. 生态学报, **37**(17): 5662-5672.
- 方精云, 王襄平, 沈泽昊, 等. 2009. 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范. 生物多样性, **17**(6): 533-548.
- 顾云春. 1985. 大兴安岭林区森林群落的演替. 植物生态学与地植物学丛刊, **9**(1): 64-70.
- 候嫚嫚, 李晓宇, 王均伟, 等. 2017. 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. 生态学报, **37**(22): 7503-7513.
- 刘梦雪, 刘佳佳, 杜晓光, 等. 2010. 亚高寒草甸不同生境植物群落物种多度分布格局的拟合. 生态学报, **30**(24): 6935-6942.
- 牛克昌, 刘怿宁, 沈泽昊, 等. 2009. 群落构建的中性理论和生态位理论. 生物多样性, **17**(6): 579-593.
- 苏文浩, 王晓楠, 董灵波. 2024. 大兴安岭不同演替阶段天然林物种多度格局模拟. 生态学报, **44**(10): 4412-4422.
- 王绪高, 李秀珍, 贺红士, 等. 2004. 大兴安岭北坡兴安落叶松林火后植被演替过程研究. 生态学杂志, **23**(5): 35-41.
- 王育松, 上官铁梁. 2010. 关于重要值计算方法的若干问题. 山西大学学报(自然科学版), **33**(2): 312-316.
- 尉 文, 宋文超, 郭毅春, 等. 2021. 长白山锐齿栎林物种-多度分布格局. 应用生态学报, **32**(5): 1717-1725.
- 肖 晨, 田栋元, 马 榕, 等. 2023. 兴安落叶松天然林更新数量相容性预测模型. 应用生态学报, **34**(9): 2345-2354.
- 闫 琰, 张春雨, 赵秀海. 2012. 长白山不同演替阶段针阔混交林群落物种多度分布格局. 植物生态学报, **36**(9): 923-934.
- 周超凡, 张会儒, 卢 军, 等. 2021. 东北主要天然次生林干扰与演替规律. 林业科学研究, **34**(4): 175-183.
- Bhaskar R, Dawson TE, Balvanera P. 2014. Community assembly and functional diversity along succession post-management. *Functional Ecology*, **28**: 1256-1265.
- Chase JM. 2014. Spatial scale resolves the niche versus neutral theory debate. *Journal of Vegetation Science*, **25**: 319-322.
- Chase JM. 2014. Spatial scale resolves the niche versus neutral theory debate. *Journal of Vegetation Science*, **25**: 319-322.
- Cheng JJ, Mi XC, Nadrowski K, et al. 2012. Separating the effect of mechanisms shaping species-abundance distributions at multiple scales in a subtropical forest. *Oikos*, **121**: 236-244.

- David B, Claire F, Guillaume D, *et al.* 2022. Tropical tree mortality has increased with rising atmospheric water stress. *Nature*, **608**: 528-533.
- Food and Agriculture Organization. 2021. Global Forest Resources Assessment 2020: Report. Rome: FAO. doi: 10.4060/ca9825en.
- Hu YH, Sha LQ, Blanchet FG, *et al.* 2012. Dominant species and dispersal limitation regulate tree species distributions in a 20-ha plot in Xishuangbanna, southwest China. *Oikos*, **121**: 952-960.
- Hua FY, Wang L, Yu DW. 2022. Secondary forest regeneration benefits old-growth specialist bats in a fragmented tropical landscape. *Scientific Reports*, **12**: 18097.
- Hubbell SP. 2001. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton: Princeton University Press.
- Lanta V, Mudrák O, Dvorský M, *et al.* 2023. Multifaceted diversity changes reveal community assembly mechanisms during early stages of post-logging forest succession. *Plant Ecology*, **224**: 335-347.
- Matthews JT, Whittaker JR. 2015. On the species abundance distribution in applied ecology and biodiversity management. *Journal of Applied Ecology*, **52**: 443-454.
- Matthews TJ, Borges PAV, Whittaker RJ. 2015. Multidimensional taxon axes influence alpha and beta diversity in European island floras. *Ecography*, **38**: 1044-1053.
- Myers JA, Chase JM, Jiménez I, *et al.* 2013. Beta-diversity in temperate and tropical forests reflects dissimilar mechanisms of community assembly. *Ecology Letters*, **16**: 151-157.
- Qiao X, Jabot F, Tang ZY, *et al.* 2015. Latitudinal gradient in tree community assembly processes evidenced in Chinese forests. *Global Ecology and Biogeography*, **24**: 314-323.
- Roxane B, David B, Thomas D. 2021. Fine-scale tree spatial patterns are shaped by dispersal limitation which correlates with functional traits in a natural temperate forest. *Journal of Vegetation Science*, **32**: e1370.
- Vellend M. 2016. The Theory of Ecological Communities. Princeton: Princeton University Press.
- Villa PM, Martins SV, Rodrigues AC, *et al.* 2019. Testing species abundance distribution models in tropical forest successions: Implications for fine-scale passive restoration. *Ecological Engineering*, **135**: 28-35.
- Walker LR, del Moral R. 2003. Primary Succession and Ecosystem Rehabilitation. Cambridge: Cambridge University Press.
- Wu AC, Deng XW, He HL, *et al.* 2019. Responses of species abundance distribution patterns to spatial scaling in subtropical secondary forests. *Ecology and Evolution*, **9**: 5338-5347.
- Wu DN, Lu DL, Zhu JJ, *et al.* 2023. Spatial and temporal regeneration patterns within gaps in the primary forests vs. secondary forests of Northeast China. *Frontiers in Plant Science*, **14**: 1305535.

**作者简介** 苏文浩，男，2000年生，硕士研究生，主要研究方向为森林的可持续经营和群落生态学。E-mail: sw@nefu.edu.cn

**责任编辑** 张敏