BIODIVERSITY SCIENCE 生物多样性

2022, 30 (10): 22504, pages 1–23
doi: 10.17520/biods.2022504

•综述• 创刊30周年纪念专刊

中国森林生物多样性监测网络: 二十年群落构建机制探索的回顾与展望

米湘成[1#], 王绪高[2#], 沈国春[3#], 刘徐兵[4], 宋晓阳[5], 乔秀娟[6], 冯刚[7], 杨洁[5], 毛子昆[2], 徐学红[1], 马克平[1*]

1. 中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室浙江钱江源森林生物多样性国家野外科学观测研究站, 北京 100093; 2. 中国科学院沈阳应用生态研究所中国科学院森林生态与管理重点实验室/辽宁省陆地生态碳中和重点实验室, 沈阳 110016; 3. 华东师范大学生态与环境科学学院浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 上海 200241; 4. 中山大学生命科学学院/有害生物控制与资源利用国家重点实验室, 广州 510275; 5. 中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 云南勐腊 666303; 6. 中国科学院武汉植物园中国科学院水生植物与流域生态重点实验室, 武汉 430074; 7. 内蒙古大学生态与环境学院蒙古高原生态学与资源利用教育部重点实验室, 省部共建草地生态学国家重点实验室培育基地, 呼和浩特 010021

摘要: 中国森林生物多样性监测网络(CForBio)目前已经沿纬度梯度从寒温带到热带布设23个大型森林动态样地, 监测1,893种木本植物, 代表我国木本植物种类的近1/6。CForBio的主要目标之一是研究森林群落的构建机制。本文综述了近20年来CForBio在群落构建机制探索方面取得的进展, 包括生物多样性时空格局、生境过滤、生物相互作用、局域扩散和区域因素以及利用新技术取得的新认知等。CForBio研究发现: (1)生境过滤和扩散限制共同决定种–面积关系及β多样性等多样性格局, 但二者的相对作用在不同样地及不同尺度存在差异; (2)生境过滤对局域群落构建的作用广泛存在, 但很难量化其对群落构建的重要性; (3)同种负密度制约在不同气候带样地普遍存在, 负密度制约的强度主要由植物菌根类型介导, 并随植物生活史类型、功能性状及环境变化而变化; (4)扩散限制在局域群落构建中发挥关键作用, 而区域因素如区域地质历史、区域物种库大小等塑造不同生物地理区群落之间的生物多样性差异; (5)宏观和微观两个方面的新技术促进群落构建机制的研究。在宏观方面, 遥感技术以低成本使大范围、多尺度的连续群落生物多样性监测和时空比较研究成为可能; 另一方面, 叶绿体基因技术和代谢组学等微观技术能促进推导群落构建的分子机制。同时, 本文还总结了以往研究的不足, 并展望了基于森林动态样地开展群落构建机制研究的未来发展, 特别强调了: (1)关注群落构建研究中的尺度问题; (2)深入开展多维度(物种、功能和系统发育)、多营养级生物互作相关的研究; (3)拓展全球变化对群落构建影响的研究; (4)融合观测–实验–模型多种手段开展群落构建机制的研究; (5)连结“群落构建理论研究”和“森林管理实践”。总之, 中国森林生物多样性监测网络的长期监测和联网研究是森林群落构建机制研究的重要基础, 也是推动群落构建理论、解决森林管理难题的重要平台。

关键词: 森林生物多样性; 群落构建; 格局; 生境过滤; 生物相互作用; 局域扩散

米湘成, 王绪高, 沈国春, 刘徐兵, 宋晓阳, 乔秀娟, 冯刚, 杨洁, 毛子昆, 徐学红, 马克平 (2022) 中国森林生物多样性监测网络: 二十年群落构建机制探索的回顾与展望. 生物多样性, 30, 22504. doi: 10.17520/biods.2022504.
Mi XC, Wang XG, Shen GC, Liu XB, Song XY, Qiao XJ, Feng G, Yang J, Mao ZK, Xu XH, Ma KP (2022) Chinese Forest Biodiversity Monitoring Network (CForBio): Twenty years of exploring community assembly mechanisms and prospects for future research. Biodiversity Science, 30, 22504. doi: 10.17520/biods.2022504.

Chinese Forest Biodiversity Monitoring Network (CForBio): Twenty years of exploring community assembly mechanisms and prospects for future research

Xiangcheng Mi[1#], Xugao Wang[2#], Guochun Shen[3#], Xubin Liu[4], Xiaoyang Song[5], Xiujuan Qiao[6], Gang Feng[7], Jie Yang[5], Zikun Mao[2], Xuehong Xu[1], Keping Ma[1*]

1 *Zhejiang Qianjiangyuan Forest Biodiversity National Observation and Research Station, State Key Laboratory of Vegetation and*

收稿日期: 2022-08-31; 接受日期: 2022-10-27
基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项(B类) (XDB31030000)和国家自然科学基金(31770478; 32271596; 31870404)

共同第一作者 Co-first authors

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: kpma@ibcas.ac.cn

Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences (CAS), Beijing 100093
2 CAS Key Laboratory of Forest Ecology and Management, Key Laboratory of Terrestrial Ecosystem Carbon Neutrality, Liaoning Province, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016
3 Zhejiang Tiantong Forest Ecosystem National Observation and Research Station, School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241
4 School of Life Sciences and State Key Laboratory of Biocontrol, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275
5 CAS Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303
6 Key Laboratory of Aquatic Botany and Watershed Ecology, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074
7 Ministry of Education Key Laboratory of Ecology and Resource Use of the Mongolian Plateau and Inner Mongolia Key Laboratory of Grassland Ecology, School of Ecology and Environment, Inner Mongolia University, Hohhot 010021

ABSTRACT

Background & Aim: Since 2004, the Chinese Forest Biodiversity Monitoring Network (CForBio) has established 23 large forest dynamics plots along a latitude gradient ranging from cold temperate forests to tropical forests in China. The forest dynamics plots include about 1,893 species, representing one-sixth of the known tree diversity in China. With > 700 papers and > 400 papers published in international journals, CForBio researchers have made significant contributions toward understanding mechanisms of forest community assembly. This review summarizes the progresses achieved by CForBio researchers, including knowledge of the spatiotemporal patterns of plant communities, the roles of habitat filtering, biotic interactions, effects of dispersal limitation and regional effects in structuring plant communities, and the application of new technologies in understanding community assembly.

Review Results: (1) Habitat filtering and dispersal limitation jointly affect the diversity patterns such as species–area relationship and β diversity, but their relative effects vary among plots and across scales. (2) Habitat filtering generally plays an important role in forest community assembly. However, it is difficult to quantify its relative importance. (3) Conspecific negative density dependence (CNDD) is prevalent in these CForBio plots across latitudes. In addition, the strength of CNDD is found to be mediated by plant mycorrhizal type, and varies with life history, functional traits and environmental change. (4) Dispersal limitation predominantly shapes community structure at local scales, whereas regional effects, such as regional pool size and geological history, strongly determine spatial patterns of biodiversity among communities over broader biogeographic regions. (5) New technologies provide novel ways to advance studies of community assembly from both macro and micro-perspectives. On one hand, remote sensing enables us to monitor forest community biodiversity from local to large scales in a cost-effective way. On the other hand, transcriptomics and metabolomics enable us to precisely infer molecular mechanisms of community assembly.

Perspectives: This review also discusses the limitations in current community assembly studies and proposes some issues and potential topics to be considered for future studies. We discuss the vital role of CForBio in promoting the application and future development of community assembly studies, including (1) the spatiotemporal scale problem; (2) the multi-dimensional (taxonomic, functional, and phylogenetic diversity) and multi-trophic biotic interactions; (3) the advantages of interdisciplinary and multipath approaches such as the “observational evidence-controlled experiment-ecosystem model” methodology; (4) the effect of global change on community assembly; and (5) the applications of community assembly findings for addressing forest management challenges. In conclusion, the long-term forest biodiversity monitoring is fundamental for a comprehensive understanding of community assembly and serves as an important platform for bridging studies on theories of assembly and on forest management challenges.

Key words: forest biodiversity; community assembly; pattern; habitat filtering; biotic interaction; dispersal limitation

森林生态系统具有最丰富的植物多样性，同时也是最主要的陆地碳汇(Pan et al, 2011)。一方面，随着人口、经济剧增以及城市化的加速，我国森林生物多样性遭到破坏，高等植物受威胁物种的比例达11% (覃海宁和赵莉娜, 2017)；另一方面，政府实施的退耕还林(草)、天然林保护等重大生态工程改善了生态环境，使我国森林生物多样性得到了较好的保护；第九次全国森林资源清查(2014–2018年)结果表明，我国森林覆盖面积已经从第一次清查时的12.69%增加到22.96% (国家林业和草原局, 2019)。在我国不同森林区生物多样性破坏和保护并存的同时，建立国家水平的监测网络来观测森林生物多样性的变化趋势、研究不同区域森林生物多样性变化的驱动和维持机制，在全球变化背景下提出森林生物多样性的适应性管理策略显得非常迫切。

作为国家尺度的生物多样性监测网络之一，中国森林生物多样性监测网络(Chinese Forest Biodiversity Monitoring Networks, CForBio)自2004年开始，沿纬度梯度在不同气候带(从寒温带到热带北缘；附录1)建设大型森林动态样地(面积不少于15 ha)，目前已经建成了23个，总面积665.6 ha，监测1,893种木本植物。自第一个大型森林样地建设完成至今，CForBio已历经近20年发展，研究人员围绕森林群落构建机制这一主题累计发表论文700多篇，其中国际刊物论文400多篇。本文回顾了CForBio的发展历程，系统梳理了CForBio在群落构建机制探索方面取得的研究进展、存在的研究空缺和潜在发展方向，以期明晰CForBio未来在群落构建机制研究的发展重点。

1 森林生物多样性研究与CForBio的发展历程

传统的森林生物多样性研究通常基于小型样地进行观测和理论分析，存在样地面积小、监测时间短等问题，无法涵盖群落中众多稀有物种，难以反映群落生物多样性在多个尺度上的长期变化趋势，不足以深入认识群落构建机制(米湘成等, 2016; 马克平等, 2019)。针对这些问题，建立大型森林动态样地长期监测中国主要森林类型的生物多样性变化，研究变化的驱动机制及群落构建机制十分必要。2004年2月，中国科学院生物多样性委员会在北京香山召开森林生物多样性监测研讨会(Mapping Plot—Beijing Workshop)。会上，全球森林生物多样性监测网络主任Stuart Davis博士与加拿大阿尔伯塔大学何芳良教授梳理了当前森林动态样地网络发展现状和发展趋势，台湾东海大学孙义方教授对样地建立方法进行了介绍。中国科学院生物多样性委员会决定启动中国森林生物多样性监测网络建设项目，按照CTFS (Center of Tropical Forest Science，现改为Forest Global Earth Observatory, ForestGEO)样地建设的技术规范(Condit, 1998)建设森林动态大样地，投入经费150万元。项目于2004年正式启动(附录1)，首先在长白山地区建成了一个25 ha温带森林样地，这是我国第一个大型森林动态样地，也是全球第一个温带森林样地。2005年在浙江古田山建立了24 ha中亚热带森林样地、在广东鼎湖山建立了20 ha南亚热带森林样地；2007年在云南西双版纳建立了20 ha热带季节雨林样地。此后，又陆续建成了亚热带高海拔的八大公山25 ha样地、喀斯特季雨林的弄岗15 ha样地、暖温带中部的东灵山20 ha样地、暖温带南部的宝天曼25 ha样地等。同时，联合高校和其他研究单位建立了若干大型森林动态样地，如：小兴安岭丰林和凉水的红松阔叶林样地、浙江天童的常绿阔叶林样地、大兴安岭的寒温带针叶林样地等(米湘成等，2016；马克平等，2019)。

在推动大型森林动态样地建设的同时，CForBio也通过举办系列专题培训班和研讨会加强研究能力建设。CForBio邀请了一批国内外生物多样性监测和研究方面的知名教授对CForBio研究人员进行专题培训和指导，如：加拿大阿尔伯特大学何芳良教授讲授空间统计学并培养了大量年轻学者；加拿大蒙特利尔大学Pierre Legendre教授、台湾东海大学孙义方教授、ForestGEO科学家Richard Condit、Joseph Wright、Nathan Swenson、Liza Comita和Helene Muller-Landau等，为CForBio研究人员举办了“数量生态学”“种子生态学与植物功能性状”“R语言”“群落系统发育生态学”“种内密度制约”以及“动态样地数据管理”等培训，极大地提升了CForBio研究人员的数据分析与研究能力。同时，CForBio也举办了一系列研讨会，如：2007–2016年共举办了10届海峡两岸森林动态样区研讨会，两岸学者在动态样地的建设和研究方面进行了广泛而深入的学术交流；2011–2017年，获中美双方国家基金委员会资助，CForBio和ForestGEO每年在美国或中国举办一次问题讨论和数据分析研讨班，加强我国学者的能力提升，加深与ForestGEO各样地的交流。

经过监测和分析方法的培训，采用统一的监测标准和标准的分析方法，各样地研究人员主要聚焦在生物多样性静态格局的分析，围绕物种的空间分布格局、生态位过程和中性过程在群落构建中的相对作用、种内和种间相互作用等主题开展研究。近年来进一步开展多样地之间的比较研究，以及长时序群落生物多样性动态研究，推进了我国森林群落构建机制的研究(米湘成等，2016；马克平等，2019)。

2 森林生物多样性格局和群落构建机制研究进展

2.1 生物多样性时空格局

生物多样性格局是生物多样性在地理空间上的分布，能够直观地反映生物及环境因素对物种分布的影响(Gaston, 2000)，研究生物多样性格局及其驱动机制是生物多样性保护研究的重要基础(Kratochwil & Okologie, 1999)。

种群个体的分布一直是生态学理论的中心问题，但是由于传统的样方调查方法没有个体的坐标数据，不能进行空间格局分析。在具备了个体详细坐标信息的动态监测大样地中，利用空间点格局的方法可以分析群落物种个体的空间分布格局，从而推断物种分布的影响因素。依托CForBio平台，研究人员发现不同植被类型的群落中物种以聚集分布为主(Jin et al, 2007; Li et al, 2009; Lan et al, 2011; Guo et al, 2013)，随空间尺度增加而聚集程度降低，且稀有种的聚集程度较优势种和常见种更高(张健等, 2007; Wang et al, 2010; 毛子昆等, 2020)。在较平坦的生境中，生境异质性对物种空间分布的影响比其他非生境聚集过程要小，地形复杂的生境则相反(Shen et al, 2013)。

在群落水平上，研究生物多样性格局最常用到的指标有β多样性、种–面积关系、个体种–面积曲线等。β多样性衡量群落物种组成的空间转换(Kraft et al, 2011)，在CForBio多个森林动态样地中都进行了其空间格局的研究，结果表明确定性过程和随机过程共同决定了树木β多样性的变化格局(Legendre et al, 2009; Qiao et al, 2015; Wang et al, 2015; Guo et al, 2018)，但确定性过程和随机性过程在不同样地中的相对重要程度存在差异(Feng et al, 2016)。如在古田山和八大公山样地中两种作用重要程度相当(Legendre et al, 2009; Qiao et al, 2015)，而在弄岗喀斯特森林中环境异质性非常大，因此确定性作用的影响更加强烈(Guo et al, 2018))。Yang等(2015)在西双版纳热带季节雨林动态样地还开展了功能性状和系统发育β多样性研究，发现在该样地环境距离对功能性状或系统发育β多样性的解释力度均比空间距离大，且环境距离的解释力度随空间尺度的增大而增大。不同过程对β多样性的影响还存在明显的尺度依赖性，通常在大尺度上生境过滤起主要作用，中尺度上扩散限制作用最强，而种间关系仅在小空间尺度上起作用(Wang et al, 2015)。种–面积关系描述了物种数随面积增加的规律(Lomolino, 2000)，也在CForBio得到广泛的关注。Shen等(2009)在古田山运用不同空间分布模型分析种–面积关系，发现生态位过程和中性过程共同决定了群落结构。Ren等(2022)进一步研究了不同空间尺度上种–面积关系的变化规律，发现古田山亚热带森林的种–面积关系在小尺度上符合幂函数并且在30 m尺度处存在明显的转换。Wang等(2013)在长白山样地首次将系统发育和功能多样性引入到种–面积关系的研究，探讨了随机分布、环境异质性、扩散限制对群落结构的影响，结果表明系统发育多样性和功能多样性也随着面积增加而增加，环境异质性和扩散限制均能影响系统发育和功能多样性与面积的关系，其中扩散限制的作用较大。

近年来，随着样地间合作增加，区域内和区域间生物多样性格局变化的研究也随之增加。如Wang等(2011)以长白山温带森林样地和美国威斯康辛温带森林样地为研究平台，探讨环境异质性、扩散限制及这二者共同作用对种–面积关系和β多样性的影响，发现二者的共同作用能较好解释物种分布格局。Yang等(2013)利用全球9个大型森林动态样地的树种分布数据分析了个体系统发育多样性–面积关系，发现系统发育的累积种(accumulator)和排斥种(repeller)均表现出显著的系统发育信号，且主要在较小的邻域尺度内起作用。Wang等(2018)以8个温带森林动态样地为研究平台，探讨β多样性的格局及其组分的影响因子，发现温带森林群落物种周转所占比例高于嵌套格局，扩散限制和生境过滤对二者的相对作用不同：扩散限制对物种周转的作用强于生境过滤，而对嵌套格局的作用与生境过滤相当。Qiao等(2021)基于CForBio 12个大型动态样地基础物种的研究发现，中国森林基础物种对群落物种多样性格局存在强烈的影响，且基础物种数存在显著的纬度梯度格局。

虽然生物多样性格局，如种–面积曲线、β多样性、物种–多度分布曲线等都是反映群落统计规律的，但是不同的生态学过程可能产生非常相似的格局，因此解释格局的各个假说很难得到排他性的检

验(Gaston et al, 2008)。近20年来, 研究人员越来越清楚这些格局反映了一些基本生态格局的不同方面, 是密切关联且数学上可相互推导的, 如物种的聚集程度和不同尺度上的物种–多度分布等(Storch et al, 2008), 因此May等(2015)建议同时检验多个生物多样性格局来推断生态学过程。另一方面, 仅从这些格局似乎难以推断物种共存机制。最近一项研究中, Wiegand等(2021)利用树种的空间分布数据、空间统计和动力学理论, 揭示了空间格局与种间相互作用系数的关系及其对多物种动态和共存的影响。他们发现, 只有当类似动物传播的机制存在, 更新的个体在远离母树的位置产生聚集时, 才能产生稀有种优势并与其他中性的竞争物种共存。因此, 将这些静态的空间格局与群落动态共同进行分析, 可能是未来生物多样性格局研究的发展方向之一。

2.2 生境过滤

生境过滤指非生物环境筛选特定性状物种进入局域群落的过程。它常被称为“环境筛” (Keddy, 1992), 与扩散限制和生物互作一起, 被认为是群落构建的三大过程(HilleRisLambers et al, 2012)。生境过滤的核心观点是: 在不同的环境中, 物种常常具备不同的适合度, 因此就会形成不同的种群数量。这一认知已被总结为检验生境过滤的第一个期望: 物种多度、分布和存活状态等会随着非生物环境梯度发生变化。由于森林动态样地内详细记录了环境数据和每个物种的个体分布, CForBio平台由此成为了检验该期望的绝佳平台, 并为该期望的检验做出了突出贡献。例如在热带、亚热带、暖温带和温带森林中, 多数树种的分布(胸径大于1 cm的个体)受地形和土壤等环境因子的显著影响(谢玉彬等, 2012; Wang et al, 2014; Qiao et al, 2015; Fang et al, 2017; Guo et al, 2016; Song et al, 2016; Liu Q et al, 2018; Shi et al, 2019; 朱文婷等, 2021)。许多研究还发现环境因子对林下植物幼苗的存活、生长、分布(田锴等, 2013; 赵雪等, 2013; Pu et al, 2017; Xia et al, 2019; Xu et al, 2019; Martini et al, 2020), 林下灌木的分布(Chen et al, 2016)及林下土壤种子库(Martini et al, 2020; Zou et al, 2021)等都存在显著影响, 甚至依赖其他树木生长的藤本植物的分布也受地形、土壤养分等环境因子的影响(Liu & He, 2021)。除了植物之外, Wang等(2016)、Gao等(2017)和Shang等(2021)还发现环境因子对土壤微生物的物种组成也有很大影响, Chen等(2019)证明了环境因子对鸟类分布有显著影响。环境因子还能影响食果动物的平均访果时间和取食量(Tongkok et al, 2020)、陆生甲虫的物种组成(Gao et al, 2020)。但是, 生境过滤对不同生活型物种、不同生活史阶段的种群作用不同(刘海丰, 2013; 陈云等, 2014; 韩大校和金光泽, 2017)。例如, Bai等(2012)和Lu等(2015)发现地形条件对幼苗生长的影响较弱; Yang等(2016)发现生境过滤对树木分布的影响广度和强度随着生活史阶段从小树到成树而增强, 可能与生境过滤的累积效应、不同生活史阶段资源分配和利用策略的差异有关。此外, Oktavia和Jin (2019)发现在种群个体数较多的生境中, 小树的相对生长量反而更低, 个体死亡率更高, 可能与生境过滤导致种群密度变化后引起的其他生态过程(如同种密度制约, 详见第4节)强度变化有关(Lu et al, 2015)。

由于功能性状直接决定植物对环境的适应, 有许多研究从功能性状角度探讨生境过滤。一般认为, 如果生境过滤在局域自然群落起较大作用, 那么群落功能性状均值和性状权衡会随着非生物环境梯度发生变化。这是生境过滤的第二个期望, 且得到大样地观测结果的基本证实。例如, Liu等(2012)和刘志理等(2017)发现土壤肥力与叶面积、叶面积指数和木材密度显著相关。Liu等(2014)和Zhang等(2020)发现地形因子能显著影响植物种子质量、干材密度、最大树高、木质部对干旱引起栓塞的抵御能力等。蒋裕良等(2016)发现地形等环境因子还显著影响植物的花色。除了这些表型或生理性状外, 植物的一些其他性状也表现出强烈的环境相关性。例如, Zhang等(2016)和Zhu等(2017b)发现环境因子能影响树木的生长速率和死亡率, 且对不同菌根类型的树木生长影响不同(Ren et al, 2021), 但Wu等(2017)没有发现类似规律。郭屹立等(2016)发现植物群落胸高断面积之和与环境因子显著相关。Lin DM等(2012)、Xu等(2015)、Liu等(2020)发现地形条件显著影响种群生物量, 且这种影响在物种间具有较大差异。Yang等(2014)和Asefa等(2017)还发现环境因子能影响不同物种间的性状权衡。此外, 同一物种的叶面积、木材密度、叶干物质含量、叶氮含量甚至是遗传结构等也随环境而发生变化(马金等,

2015; Oktavia & Jin, 2020; Qadir, 2021)。同时，种内功能性状分化也通过影响群落中物种的存活率、生长率和死亡率以及对环境的响应来调节群落的物种共存(Yang et al, 2018)，如采用个体水平功能性状的树木生长模型要优于常用的物种水平性状模型(Liu et al, 2016; Yang et al, 2021, 2022)。

此外，性状的离散程度也能检验生境过滤对群落构建的影响。如果生境过滤在局域自然群落中起较大作用，那么群落内某一非生物环境中的功能性状会更加相似，从而降低功能性状多样性。这一逻辑衍生了生境过滤研究中的第三期望：不同物种的性状在相同环境下具有趋同性。当系统发育距离相近的物种具有更相似的功能性状时，生境过滤会导致某一非生物环境中存在系统发育格局聚集(phylogenetic clustering)，同时降低系统发育多样性；不同环境则驱使系统发育格局发散，系统发育多样性增加。例如Liu等(2013)、Li等(2019)、Wei等(2020)发现环境因子对物种间性状发散程度有很大影响，但不同生活史阶段会有变化。Asefa等(2019)通过点格局过程建模方法，证明了环境因子对系统发育β多样性有显著影响。进一步研究发现，不同环境能显著增加群落间的系统发育β多样性(Shi et al, 2021)，同一环境能显著降低系统发育β多样性(王薇等, 2014)。不过，以往研究也出现了不支持生境过滤期望的结果。例如，Xu等(2016)发现单一的低磷环境能够促使植物物种系统发育结构发散；王薇等(2014)发现生境过滤能增加单一环境中幼苗的系统发育α多样性。这些结果表明，通过系统发育格局检验生境过滤的作用存在诸多不确定性；其他生态过程，如邻体尺度的密度制约(王薇等, 2014)和扩散限制(Asefa et al, 2019)等，都会干扰生境过滤对群落系统发育结构的作用。

生境过滤对群落的作用也存在尺度依赖性(Kraft et al, 2015)。不同空间尺度下生境过滤对群落的作用存在差异(Yuan et al, 2016)，且不同环境因子形成的过滤效应也具有不同的尺度特征(Zhu et al, 2017b)。但多数研究发现，随空间尺度的增加，生境过滤的影响会增加。例如，Lin等(2013)发现环境因子对群落物种分布的解释度随着取样样方尺度的增加而增加。类似的尺度规律也适用于群落功能特征(Li et al, 2019)。土壤磷含量对叶面积的影响也随着尺度的增加而增加(Liu et al, 2021)。这些尺度依赖的生境过滤作用说明，不同空间尺度上主导群落构建的过程可能存在较大差异。

上述有关生境过滤的4类研究极大加深了对森林群落构建机制的理解，但也出现了较多不符合预期的观测结果。多数生态学家已逐渐认识到，上述推论都只是生境过滤的必要非充分条件(Kraft et al, 2015)。其他诸如扩散限制、种间竞争等都可能产生或干扰上述的期望格局。例如当种间竞争受适合度差异主导时，竞争也会形成生境过滤所期望的功能性状或系统发育结构聚集的格局(Mayfield & Levine, 2010)。扩散限制也会限制部分物种无法到达某一局域群落，因此它能改变检验生境过滤的物种库组成，进而影响检测生境过滤的能力。虽然已有理论工作在剥离扩散限制的作用后仍观测到了非生物环境对物种分布的显著影响(Shen et al, 2013; Asefa et al, 2020)，但缺乏基于实际物种扩散数据的研究工作。基于观测数据的研究很难剥离这些干扰因素，但可以通过同时检验多个生境过滤的期望来降低该类错误发生的概率(Cadotte & Tucker, 2017)。

为严格检验生境过滤对群落构建的影响，Kraft等(2015)提出了通过控制实验排除生物因素的影响。不过这种方式也存在一些问题，例如多数植物不仅受环境的影响，同时也能改变其周围的非生物环境，进而影响自身及其他物种对非生物环境的适应能力。例如，桂旭君等(2019)展示了由林冠结构导致的林下不同高度上光照、空气温度等微环境的变化。其他研究也发现地形因子对叶凋落量(Guo et al, 2019; 贾梦可等, 2020)、地表凋落物层(Wang et al, 2019)有显著影响，而植物凋落叶的多少又会进一步显著影响土壤养分含量(Xia et al, 2015, 2016)。不同的森林结构也能显著改变到达地面的光照强度，进而改变林下土壤呼吸速率(Shi et al, 2016; Han et al, 2020)，调节林下幼苗生长存活(Lin et al, 2014)，改变林下幼苗多样性(徐耀粘等, 2020)。同时，林窗密度也能显著影响林下幼苗更新(Jin et al, 2018)。Li等(2021)还发现树木种类对根际真菌物种组成存在很大影响。这些生物对微环境的改变最终会影响到生境过滤对群落的作用，因此，Thakur和Wright (2017)提议生境过滤中要考虑生物对非生物环境的改造作用。

总之，上述基于CForBio平台的研究表明，生境过滤对局域群落构建的作用广泛存在，但严格检验生境过滤并非易事。由于非生物环境与某些生物互作往往交织在一起，是否要剥离生境过滤和生物互作各自的效应，非生物环境究竟如何影响物种的种群动态等值得进一步探讨。这些问题的答案将能帮助我们理解和预测人类活动和气候变化干扰下局域森林群落的结构和动态。

2.3 生物相互作用

2.3.1 密度制约机制

同种密度制约效应(conspecific negative density dependence)是森林群落构建和物种多样性维持的重要生态学过程(Wright, 2002; 祝燕等, 2009; Chen et al, 2019)。由于同种个体间的资源竞争、天敌侵害(比如病原微生物、植食动物捕食)等相互损害的行为，导致在较小的空间尺度内，同种个体密度高的情况下个体生长率低，死亡率高，从而为其他物种的生存提供空间和资源，促进物种共存。国际同行围绕同种密度制约效应开展了大量研究工作(Basset et al, 2019; Comita & Stump, 2020; Hülsmann et al, 2020; Terborgh, 2020)，过去20年间我国学者基于森林动态样地也开展了大量密度制约效应的群落学研究工作(Chen et al, 2010; Zhu et al, 2010; Lu et al, 2015; Wu et al, 2016; Kuang et al, 2017; Pu & Jin, 2018; Song et al, 2020)。

尽管大部分关于密度制约效应的研究都来自热带地区(祝燕等, 2009)，但这一机制在我国许多高纬度生态系统(如温带森林中)同样得到了许多研究证据的支持(Jia et al, 2020)。通过比较热带(海南霸王岭)、亚热带(广东黑石顶)和温带(吉林长白山)的样地调查数据(Xiao et al, 2012)，也发现专一性病原菌驱动的密度制约机制和群落补偿效应对植物群落结构的调节作用是热带和温带地区都存在的一种普遍现象。树种间邻体的相互作用具有系统发育依赖性，即系统发育距离近的树种间具有更强烈的负效应(Pu & Jin, 2018)。然而，这一系统发育密度制约效应在西双版纳热带森林中并不明显，并且受到了生境过滤效应的掩盖(Wu et al, 2016)。最新的研究证据显示，密度制约效应不仅在不同植物类群间不同(Lu et al, 2015; Jiang et al, 2020)，还具有种内变异，不同基因型的种群间抵抗天敌的能力不同，聚集的病原菌群落也存在差异(Liu XB et al, 2015; Shao et al, 2018; Wang et al, 2022)。

同种密度制约效应的种间变化也受到植物生活型、叶片物候型、种子扩散类型的影响(Lu et al, 2015)。同种密度制约效应还与植物性状有关，例如从枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM)树种和耐阴树种更容易受到病原菌的影响，而不耐阴的树种更容易受到植食动物的侵害(Jia et al, 2020)。树种防御能力相关的功能性状可以预测同种密度制约效应的种间变化(Song et al, 2021)。植物受到密度制约效应的强度与植物生活史阶段(Zhu et al, 2015)及其生长防御策略相关(Zhu et al, 2018)。相比于丛枝菌根植物，外生菌根(ectomycorrhiza, EM)可以减少病原菌对植物的侵害(Marx, 1972)，其受到同种密度制约效应的影响较弱(Chen et al, 2019; Jiang et al, 2020)。由于引起同种密度制约效应的天敌类群存在显著的种间变化，因此在群落水平上针对不同天敌类群进行综合研究十分必要。

进入人类世以来，森林生态系统正经历着快速且剧烈的环境变化，受到日益严峻的高温和干旱威胁(Brodribb et al, 2020; McDowell et al, 2020)。在此大背景下，环境(特别是气候变化)与密度制约的相互作用对物种共存机制的影响应给予更多的关注，以利于预测森林群落未来的结构、功能和动态(Valladares et al, 2015)。在我国亚热带常绿阔叶林中，密度制约效应和生境的相互作用共同制约幼苗群落的更新(Chen et al, 2010)，在我国温带针叶林的研究也显示密度制约和环境作用的重要性具有强烈的种间变异(Zhu et al, 2017a)。同时，同种密度制约效应具有显著的季节动态(Lin LX et al, 2012)和年际动态(Song et al, 2018)。在西双版纳热带季节雨林，幼苗间的同种密度制约效应在旱季强于雨季(Lin LX et al, 2012)，且该地区年均温的增加增强了同种密度制约效应(Song et al, 2018)，温带地区的研究也报道了密度制约效应的年际波动性(Kuang et al, 2017)。密度制约响应气候变化的生态学过程和机理尚不明确。控制实验结果表明，增温加强了病原菌引起的同种密度制约效应可能是原因之一(Liu & He, 2021)。

虽然似乎森林群落的负密度制约促进物种共存已经成为共识(Adler et al, 2018)，但Detto等(2019)

指出前人的调查研究中普遍存在统计偏差。而关于该效应的早期实验研究则多集中在物种水平及报道该效应是否存在(Comita et al, 2014)，针对该效应发生机制的实验研究近年来才有所增加。在群落水平针对该效应发生和调控机制开展的系统性研究工作则更加缺乏(Jia et al, 2020; Hazelwood et al, 2021)，对该效应的种间变化规律和时空特征仍然缺乏足够的研究(Song et al, 2021)。不同的森林群落中，密度制约机制是否促进以及在多大程度上促进物种共存，仍然是群落生态学一个有待回答的重要问题。

2.3.2　植物与微生物互作机制

植物与土壤微生物之间的相互作用被认为是森林群落中物种共存的重要驱动因素，特别是由专一性土壤病原真菌驱动的密度和距离制约效应对植物群落结构有重要的调节作用(Bever et al, 2012; Liu Y et al, 2015)。研究人员通过长期幼苗动态监测揭示了同种成树密度制约现象，利用高通量测序阐明了寄主植物密度与土壤病原菌浓度之间的正相关关系，并进一步运用控制实验证明土壤病原菌是成树密度制约效应的重要驱动者(Liu Y et al, 2015; Liang et al, 2016)，揭示了成树密度制约在群落水平和种群水平上促进幼苗补偿的现象，进而从土壤微生物群落结构动态的角度阐明了密度制约机制的形成过程(Liang et al, 2016)。

植物–土壤反馈作用中的另外一个主要驱动因子为菌根真菌(mycorrhizal fungi)。菌根真菌能够与93%以上的陆生植物形成共生体，是自然界中普遍存在的互利共生现象(Smith & Read, 2008)。森林群落中最主要的两个菌根真菌类型分别是丛枝菌根真菌和外生菌根真菌。其中，丛枝菌根真菌能与绝大多数树种形成共生关系，而外生菌根真菌的寄主则只限于少数植物类群。菌根真菌能够降低病原菌对植物的侵害，提高植物抵御恶劣环境的能力，促进寄主在贫瘠土地上的定植，提高植物群落的生产力等。正是由于植物与菌根真菌之间的这些正反馈作用，菌根真菌普遍被认为能够提高寄主植物在与其他物种共存时的竞争优势，抵消土壤病原菌的负反馈作用(Liang et al, 2015)。因此，传统上认为菌根真菌与植物的互利共生不利于森林群落的物种共存。另一方面，菌根真菌可以通过地下菌丝网络(common mycelial network, CMN)实现不同植物个体间的物理连接，进而形成遍布林下土壤的物质和信号传输的高速通路。野外调查发现，AM植物的根际土壤和根系内聚集了相对更多的病原真菌(Chen et al, 2019; Liang et al, 2020)。因而，植物幼苗在连接不同类型菌根菌丝网络时，其密度制约方向与强度如何被调节成为本领域关注的热点问题之一。其中，利用0.5 μm或35–50 μm孔径尼龙网制作的原位内生长环控制幼苗与外部菌根菌丝网络的连接，可以直观地分离土壤病原真菌和菌根真菌的不同作用。Liang等利用该装置分别在AM树种和EM树种占优势的生境中进行不同菌根类型幼苗交互移栽实验(Liang et al, 2020)和密度梯度实验(Liang et al, 2021)，揭示了菌根菌丝网络在抵消密度制约强度、调节幼苗更新动态中的关键作用，并阐明了AM和EM树种两大类群间植物–土壤反馈强度差异的形成机制。

菌根真菌与高等植物根系形成的共生体中，菌丝能够为寄主植物吸收矿物营养特别是磷元素，而寄主植物则将光合作用产物碳水化合物及其他的营养物质输送给菌根真菌(Smith & Read, 2008)。在马来西亚婆罗洲热带雨林和华南地区南亚热带森林的幼苗盆栽实验证实了植物–土壤正反馈作用驱动的限制性磷资源分割利用机制(Liu XB et al, 2018)。群落中共存的寄主植物通过与不同类别的菌根真菌合作，实现了对土壤中限制性营养元素不同形态化合物的差异化利用，其中EM植物对复杂的有机磷化合物有显著偏好，而AM植物则只能利用简单的有机磷和无机磷，最终促进了热带亚热带树种间的生态位分化和稳定共存。

因为EM树种的幼苗在母树下通常具有正的密度依赖效应，同时利用土壤中复杂有机营养物质的能力更强，能够在土壤较为贫瘠的生境斑块中拥有更高的适合度(Mao et al, 2019)，进而形成了一定的竞争优势，提高了该类群在森林群落中的相对多度甚至形成EM植物的局部单优群落，而AM植物则因聚集了相对更多的病原菌而具有更强的密度制约效应，对群落多样性有更大的影响(Mao et al, 2019)。这些植物与土壤微生物的相互作用最终塑造了从热带到寒温带森林群落的外貌和结构，在空间结构复杂、层次多样的热带雨林和亚热带常绿阔叶

林中，能够长得更高、占据冠层优势地位的往往是营养获取能力强、具有正反馈的EM树种，包括龙脑香科和壳斗科等，而下层则是物种丰富、多样性极高的AM树种(图1)，不同类型的菌根植物在生境异质性条件下占据各自的更新生态位，共同组成了森林群落的生物多样性。

2.4　局域扩散和区域因素

除了生境过滤和生物之间相互作用，局域尺度的扩散限制是另外一个影响森林生物多样性与群落构建的重要局域过程，也是CForBio研究的主要问题之一(Shen et al, 2009; Feng et al, 2016; Chen et al, 2019)。植物群落中的扩散限制主要指由于传播者数量或种类的不足和限制，阻碍了种子到达适合的萌发地点(饶米德等，2013; Dent & Estrada-Villegas, 2021)。扩散限制的重要作用已经在CForBio中得到了广泛验证，包括不同森林类型(温带、亚热带、热带)、不同生物多样性维度(物种多样性、系统发育多样性、功能多样性)、不同生物类群等(Legendre et al, 2009; Gao et al, 2015; Yang et al, 2015; Wang et al, 2018)。例如，在古田山亚热带森林的研究发现，与生境过滤相比较，扩散限制与生境过滤对植物群落物种多样性与系统发育多样性格局具有相似的解释能力，且扩散限制在小尺度上的作用更大，而随着尺度的增大生境过滤的作用逐渐变大(Legendre et al, 2009b; 饶米德等, 2013)。同时，扩散限制也能更好地解释中国北方与北美温带森林动态样地的植物群落物种组成(Wang et al, 2018)。此外，研究表明扩散限制也能显著影响森林土壤微生物群落组成，并且影响的强度随森林演替阶段的不同而发生变化(Gao et al, 2015; Wang et al, 2016)。

更为重要的是，越来越多的研究表明在区域地质历史过程、物种库和环境等区域因素与局域生态因子共同作用下形成了局域群落生物多样性、物种组成与结构(Ricklefs, 1987; Mittelbach et al, 2007;

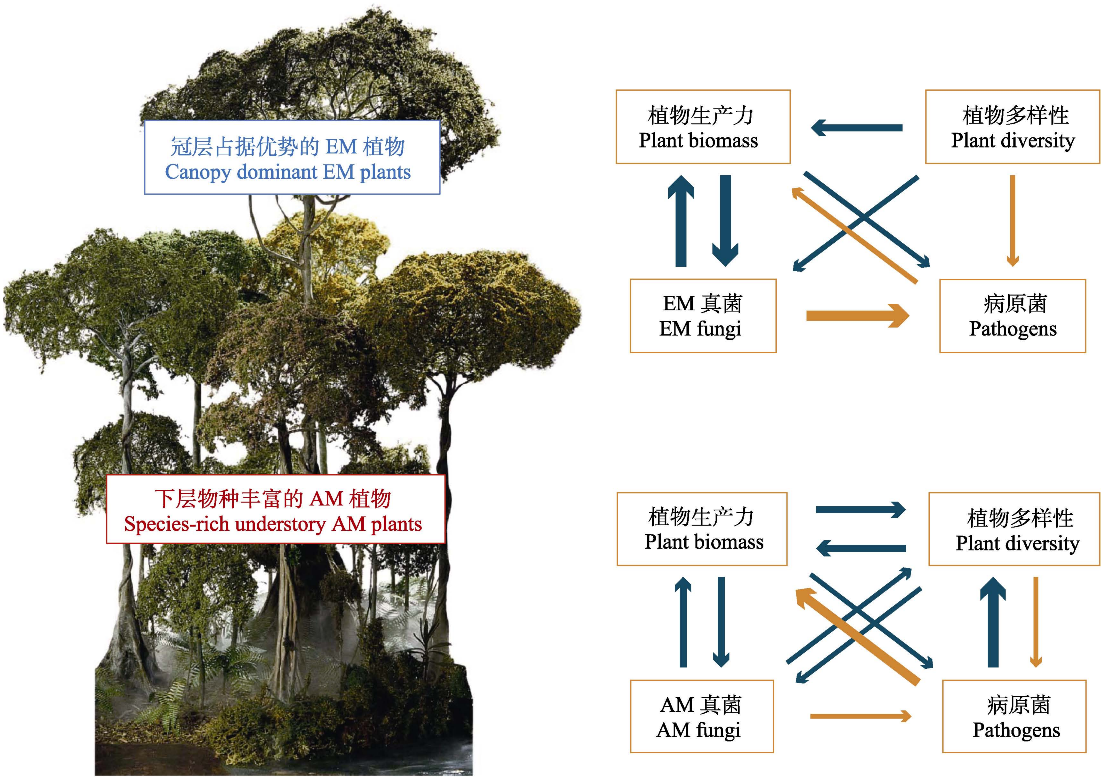

图1　植物–土壤反馈作用下不同类型菌根植物的更新生态位差异塑造了森林群落的物种组成和空间结构。右图改自Tedersoo等(2020)，蓝色和橙色箭头分别代表促进和抑制作用，箭头宽度代表相应作用过程的相对重要性。

Fig.1　Plant–soil feedback effects and relative regeneration niches among tree species with different mycorrhizal types regulating the species composition and spatial structure of forest communities. AM, Arbuscular mycorrhiza; EM, Ectomycorrhiza. Right panel is modified from Tedersoo et al (2020), blue and orange arrows indicate positive and negative effects, respectively; arrow width depicts the relative importance of the effect.

Harrison & Cornell, 2008)。基于CForBio的样地，研究人员也初步探讨了区域因素对我国森林生物多样性与群落结构的影响(Feng et al, 2014, 2015; Cao et al, 2021; Wang et al, 2021)。例如，基于11个中国森林样地的研究表明冰期间冰期的气候变化显著影响中国森林群落的系统发育结构(Feng et al, 2014)。而最近的一项研究发现冰期间冰期的气候变化对我国东北地区森林群落的木本植物多样性和草本植物多样性影响相反，即冰期间冰期的温度变化促进了木本植物丰富度，但降低了草本植物丰富度(Wang et al, 2021)。此外，通过比较基于不同物种库(东亚物种库与全球物种库)的系统发育结构的差异，发现洲际迁徙和局部种化均显著影响我国森林群落的系统发育结构(Feng et al, 2014)。近期基于东亚地区森林动态监测网络21个大型森林动态样地的数据研究分析了β多样性的纬度梯度格局，发现在控制了地形和γ多样性的影响后，热带地区仍比温带地区拥有更高的β多样性，表明热带地区更稳定的气候条件和更高的生产力允许物种产生更高的生境专一性以及利用稀有资源和空间的能力(Cao et al, 2021)。Zhong等(2021)利用全球45个森林动态样地的数据评估了丛枝菌根和外生菌根对β多样性及其组成的贡献，结果发现纬度梯度上β多样性格局高度依赖于菌根类型的变化，主要受到丛枝菌根的影响。Chu等(2019)利用全球23个森林动态样地的数据分析了大尺度生物多样性格局，发现气候显著影响树木多样性，其直接影响明显大于间接影响，可能是热带气候造成的更快的进化速率和更窄的生态位宽度所引起的。

目前基于CForBio的扩散限制影响的相关研究大多是简单地将样方之间的距离或空间排列作为扩散限制的度量，并未开展实际的扩散限制相关的调查、观测与实验。而样方之间的距离或空间排列与环境因子的分布密切相关，如利用土壤和地形数据共同分析时，扩散限制对群落构建的影响就小于仅用地形数据所得到的结果，因为加入土壤数据后其空间结构减少了空间结构代表的扩散限制的作用(Chang et al, 2013)。同时，随着当前全球变化的影响日趋加剧，全球森林的大中型哺乳动物及鸟类等植物种子传播者的种群数量下降或灭绝(Emer et al, 2019; Fricke et al, 2022)，理解传播对群落构建的作用对预测群落多样性的变化十分重要。未来应该利用CForBio的数十个大型或面积不等的长期森林动态样地，通过长时间系统的观测与实验，采用先进的追踪技术与分子分析方法更深入地探讨局域扩散限制的影响(Dent & Estrada-Villegas, 2021)。同时，结合基因组学等新技术手段，深入探讨揭示区域过程对森林生物多样性与群落构建的影响。

2.5 新技术应用带来新的认知

现代技术的发展从宏观和微观两个方面促进群落构建机制的研究。在宏观方面，随着激光雷达、高光谱在森林生物多样监测研究上的应用，克服了目前典型样地监测面积小、覆盖森林类型有限、监测成本高的缺陷，使大范围、多尺度、低成本的连续群落生物多样性监测和时空比较研究成为可能(徐岩等, 2021)。同时，叶绿体基因组(plastid genome)技术和代谢组学(metabolomics)等微观技术的利用能更好地推导群落构建的分子机制(Han et al, 2017; Jin et al, 2022)，并预测将来的生物多样性变化。这些技术提供了新的视角，将进一步推动生物多样性监测和研究的发展。

随着新一代测序技术的发展，叶绿体基因组技术已用于重建更精确的种间系统发育关系。同时，转录组学(transcriptomics)方法也被引入群落生态学中，根据种间决定关键功能的数十至数百个同源基因的相似性来推导关键的群落生态过程。如Jin等(2022)采用叶绿体基因组79种蛋白编码基因重建了中国亚热带地区6个样地580个物种的系统树，并用这个系统树与DNA条形码(*rbc*L + *mat*K + *trn*H – *psb*A)所重建的系统树和由全球74,533个维管植物生成的系统发育骨架所产生的名录系统树进行了比较。结果发现，利用叶绿体基因组构建的群落系统树，其建树效果要明显优于DNA条形码片段，尤其在同属种比例较高的群落中，应尽可能使用分辨率较高的叶绿体基因组树，以得到更为准确的指数和生态推断结果。Han等(2017)通过转录组学手段检测了物种间与光相关的同源基因相似性对古田山85种木本植物幼苗存活的影响，发现与光相关的15个基因本体中有3个是与幼苗存活相关的，反映了光环境的过滤作用。

代谢组学利用植物代谢过程产生的代谢产物组分的差异，能够从更深层次揭示植物群落的构建

机制。植物次生代谢物(plant secondary metabolite, PSM)由一些分子量较低的化合物组成(Wink, 2004)，它们通过对抗环境压力、防御食草动物和病原体形成植物防御的综合体系，调控植物对环境的适应以及与群落成员的互作，从而影响植物的适合度、群落组成和生态系统功能(Richards et al, 2015; Wink, 2018)。与植物的形态性状如木质密度和比叶面积等及少数生理性状相比，植物次生代谢物能更好地推导产生生态学格局的生理生态过程，并预测将来的生物多样性变化。在群落学水平上，次生代谢产物更相似的物种更容易共享自然天敌，由此产生的密度制约效应为稀有种提供了生存空间，这也是森林植物共存的主要驱动因素(Janzen, 1970; Connell, 1971)。基于代谢组学可以从数千个候选化合物中识别出与特定天敌相关的化合物类型，能够从生产者–消费者维度揭示影响植物群落构建的因素。使用标准化代谢组学可以研究不同生物地理区域中次生代谢物的差异，进而推断不同区域物种组成差异的潜在原因。例如，通过对西双版纳样地中大戟科26个树种次生代谢产物和其他功能性状的比较研究，证实树种基于次生代谢产物的化学防御轴上的生态位分化是促进近缘种共存的机制之一(Wang et al, 2022)。

随着激光雷达、高光谱在森林生物多样监测研究中的应用，基于地面监测，激光雷达技术能提供高分辨率的单木和样地的冠层结构参数，同时高光谱技术能反演冠层重要的功能性状，如冠层的叶绿素、氮、水分和干物质等含量，能以低成本方法进行大范围、多尺度的连续监测，为森林生物多样性监测与研究开辟了新的前景(郭庆华等，2016)。Zhang等(2016)发现，在南亚热带森林鼎湖山样地，无人机近地面遥感获得的高分辨率林冠参数可以很好地揭示森林群落结构和生物多样性的关系。Yi等(2022)利用激光雷达技术量化了亚热带9个不同演替阶段的1 ha森林样地的冠层结构多样性，与以往大多数研究结论相反，该研究发现冠层结构多样性对生产力存在负效应，这种负效应可能源于上层和下层树冠对光资源的不对称竞争，林下层叶面积与总体生产力之间的负相关关系为不对称竞争机制提供了进一步的证据。Wang等(2022)采用激光雷达量化了8个20–30 ha森林动态样地的冠层最大高度，发现地形导致的水分差异比辐射差异更能影响群落尺度冠层结构中最大冠层高度的变化，验证了最大树高的“水分限制假说”；同时，从温带到热带森林，最大冠层高度的主要影响因素呈现由辐射主导到水分限制主导的变化，暗示了全球气候变化背景下降水变化可能会改变群落结构。

3 问题与展望

3.1 森林群落构建的尺度问题

森林群落构建过程存在明显的时空尺度效应。Wang等(2015)通过对2个25 ha温带森林动态样地多样性格局的研究，发现生境过滤主要在150–250 m尺度发挥作用，扩散过程则在< 150 m尺度发挥作用，而种间互作在< 20 m尺度起关键作用。另外，森林群落多样性、生态系统功能及两者的关系也随空间尺度发生变化(Chisholm et al, 2013; Gonzalez et al, 2020)。因此，多空间尺度的对比研究不仅代表着未来森林群落构建机制的重要发展方向(例如密度制约机制) (Hülsmann et al, 2021)，也是运用群落构建理论解决森林管理难题的必然趋势(Manning et al, 2019)。另一方面，群落构建机制也会随森林演替(长时间尺度)和干扰(短时间尺度)发生变化，并对森林多样性和生态系统功能造成影响(Gonzalez et al, 2020)。例如，近期样地研究发现，林分结构复杂性及其驱动的种间竞争作用会随森林演替发生变化，是决定受干扰森林生产力等多功能恢复的重要因素(Yuan et al, 2021; Yi et al, 2022)。未来工作应该侧重长期数据的运用，从气候变化、干扰作用、森林群落构建过程等综合角度研究森林生物多样性、碳汇功能等的动态变化规律(Finzi et al, 2020)。

3.2 多维度、多营养级生物互作

生物互作是森林群落构建的重要驱动过程，长期以来备受关注，当代物种共存理论更是格外强调种内和种间关系在物种长期稳定共存中的核心地位(Chesson, 2000; 储诚进等，2017)。然而，目前相关研究主要集中于单营养级(植物)、单一维度(物种)生物互作，研究结论比较局限。在多维度研究方面，生物多样性不仅包括物种丰富度，还包括功能性状和系统发育多样性(Swenson & Enquist, 2009)，综合考虑物种在功能和系统发育等其他维度的信息，可以深入揭示驱动生物互作规律的关键机制(Webb et al, 2002; Jia et al, 2020)。另外，近年来的森林群落研究在植物菌根(Tedersoo et al, 2020; Chaudhary et al, 2022)、光谱特征(Cavender-Bare et al, 2020)等方面取得了一系列新的进展。在此基础上，依托CForBio平台的研究发现了这些植物特征对植物间关系乃至群落多样性和生态系统功能的影响机制(Mao et al, 2019; Zhong et al, 2021)，极大丰富了生物互作的研究维度。未来的生物互作研究应该结合植物学、生态学新进展(如地下功能性状)，从新角度揭示生物互作的驱动机制及其对森林群落构建的影响过程(Wiegand et al, 2021)。

在多营养级互作方面，针对森林群落内植物–动物–微生物等多营养级生物关系的研究相对薄弱，由于跨营养级的生物关系是生物互作的关键组成部分(王晴晴等, 2021)，这将导致对生物互作的认识较为片面并低估其对群落构建机制的贡献。近年来，随着高通量测序等方法的不断成熟，大量研究开始关注植物–微生物关系，发现土壤微生物是决定森林群落多样性的关键因素之一(Chen et al, 2019; Liang et al, 2020)，极大推动了群落构建理论的更新发展。另一方面，借助红外相机、采样调查、围栏实验等方法，陆续有研究揭示昆虫、动物、鸟类等在森林中的活动规律及其对植物群落的影响过程(谢文华, 2014; Zou et al, 2015; Jia et al, 2018; Wang et al, 2022)。然而，目前关于多营养级生物互作的驱动机制及其对生物多样性维持和生态系统多功能的影响过程仍然存在诸多挑战(Eisenhauer et al, 2019)。例如，近期研究通过实验 + 模型的方式，探讨了多营养级物种对生物多样性–生态系统功能关系的驱动作用(王少鹏, 2020; Albert et al, 2022)，然而这些实验和模型结果多适用于物种较少的生态系统，很难揭示物种异常丰富的森林生态系统的真实情况。未来的森林研究需要发展多类型、长时间的多营养级生物监测平台，构建“野外观测 + 实验模拟 + 模型预测”的一体化综合研究体系，深入回答以下科学问题：(1)多营养级物种共存网络：自然森林群落内，不同营养级生物如何实现稳定共存？(2)多营养级群落稳定性：多营养级生物互作随环境条件(空间)和群落演替(时间)如何变化？(3)多营养级群落功能性：各营养级生物如何决定森林群落构建过程和生态系统功能？

3.3　全球变化与森林群落构建机制

近百年来，受到人类干扰和全球变化(如气温升高、降水改变、土地利用变化等)的持续影响，全球森林遭受了极大破坏，生物多样性和生态系统功能不断变化(McDowell et al, 2020)。全球变化通过调控生物与生物、生物与环境之间的关系，进而改变森林群落的构建过程并决定森林的动态变化(McDowell et al, 2020; Collins et al, 2022)。然而，考虑到生物的多样性(植物、动物、微生物等)和生物关系的复杂性(竞争、互惠、寄生等)，未来的研究需要结合森林地上–地下的群落特征，从多维度(如物种、功能性状、系统发育)、多营养级角度揭示全球变化对生物关系的驱动机制(Davies et al, 2021; 贺强, 2021)。例如，Schleuning等(2020)提出了基于“响应性状(response traits)、匹配性状(matching traits)和扩散性状(dispersal traits)”的植物–动物互作研究框架，这不仅为研究多营养级生物互作对全球变化的响应机制提供了新思路，同时也强调了长期、多类型的森林监测数据对全球变化研究的重要意义。

另外，全球变化可改变森林局域环境(水热条件、光照、土壤等)，并通过生境过滤和生物–环境互馈等过程影响森林群落的构建过程(HilleRisLambers et al, 2012)。因此，在全球变化背景下，森林局域环境的长期监测和局域环境–生物互馈的研究越来越重要，但这方面工作仍很欠缺(de Frenne et al, 2021)。近年来，森林动态样地结合长期监测数据发现局域环境和年际气象条件对森林幼苗更新具有重要作用，显著影响森林群落构建过程(Uriarte et al, 2018; Xu et al, 2022)。此外，由于森林结构和环境条件具有高度的时空变异性，未来工作应该更加关注多时空尺度对比研究，发展多尺度普适的森林群落构建规律和机制，并在全球变化背景下，为森林生物多样性保护和森林管理实践提供切实可信的参考依据。

3.4　观测–实验–模型融合研究揭示群落构建机制

由于森林群落构建规律十分复杂且随环境和时间变异明显，因此未来应该采取“野外观测 + 实验模拟 + 模型预测”的多途径综合手段开展研究，揭示群落构建的复杂规律并模拟构建过程以确定关键机制。其中，实验模拟 + 模型方法可以模拟复杂过程：例如生物多样性与生态系统功能(BEF)研

究运用大型控制实验结合邻域模型方法，验证了邻域交互作用对森林群落多样性和生产力关系的驱动作用(Fichtner et al, 2018)，确定了生物互作在BEF理论体系中的关键地位。另外，野外观测 + 模型方法可以揭示复杂规律：森林动态样地可以为模型提供详细的森林结构、过程、动态以及环境参数，为准确预测森林未来变化提供巨大帮助(McDowell et al, 2020)。近期研究通过整合森林动态样地观测数据和森林动态模型，成功将个体、物种水平的空间过程与群落水平的多样性动态进行联系，结果发现远离母树的聚集性分布(对应动物传播和埋藏种子、林窗下的更新过程等)有利于树种之间的稳定共存，实现了群落构建理论的新突破(Wiegand et al, 2021)。最后，野外观测 + 实验模拟可以确定关键机制：近期的密度制约研究通过长期的野外幼苗调查数据及菌根实验方法，发现EM真菌可以提高幼苗的存活率和生长速率，造成EM树种没有密度制约效应并成为群落优势种，从而确定了EM树种获得优势的关键途径(Liang et al, 2020)。在全球变化背景下，这种多途径融合的研究方式将变得越来越重要，而集中全球性的森林监测网络(如ForestGEO; Davies et al, 2021)、实验平台(如TreeDivNet; https://treedivnet.ugent.be)和大型地球系统模型(McDowell et al, 2020)开展整合研究，是准确预测未来全球森林变化趋势、制定森林管理策略的重要科学基础。

3.5 群落构建机制的应用前景

随着森林群落构建机制研究的不断积累，目前已经对森林更新、生长、死亡动态变化(McDowell et al, 2020)、群落多样性维持机制(HilleRisLambers et al, 2012)以及生物量、生产力等碳积累过程(Muller-Landau et al, 2021)有了较为深入的认识。然而，由于目前的森林群落构建机制研究多集中于局域和邻域尺度(例如，密度制约机制，Hülsmann et al, 2021)、实验和观测研究经常发现相悖结论(Hagan et al, 2021)、理论研究与管理实践的关注点不同(Coll et al, 2018)等，导致群落构建理论研究难以直接解决森林管理实践中面临的难题(例如，如何调整群落结构以提高森林固碳能力，抚育造林中的物种选择等; Manning et al, 2019)。近年来，依托CForBio平台，结合长期积累的森林调查数据和树种特性数据(例如，功能性状)，通过量化不同树种在维持森林群落多样性、提高生态系统功能的作用潜力(原作强等 2022)，在不同环境条件下(如土壤肥力条件)提出了具体的树种管理方式(例如，不同菌根类型树种的混合比例; Mao et al, 2019)，可以为植树造林和森林管理过程中的树种选择及群落结构优化提供科学参考。

综上所述，CForBio作为森林动态样地长期监测平台，以其时间长、尺度大、对整个生活史全面监测的独特优势，可以作为“天然试金石”，检验和发展森林群落构建理论，并连结森林群落构建理论和森林管理实践(Coll et al, 2018)。另外，森林动态样地可以为生态系统模型提供详细的森林结构、过程、动态以及环境参数，是森林模型研究的“天然百宝箱”，为准确预测森林未来变化提供巨大帮助(McDowell et al, 2020)。因此，森林动态样地的长期监测工作是实现多营养级结合、多方法融合、多时空尺度整合的森林群落构建机制研究体系的重要基础。未来森林群落构建机制研究应该特别重视积累长期的观测证据，“尝试回答森林长期管理面临的急迫难题”，推动相关研究从“理论探究”到“实践应用”的转变，为森林生物多样性保护和应对全球变化等做出重要贡献。

参考文献

Adler PB, Smull D, Beard KH, Choi RT, Furniss T, Kulmatiski A, Meiners JM, Tredennick AT, Veblen KE (2018) Competition and coexistence in plant communities: Intraspecific competition is stronger than interspecific competition. Ecology Letters, 21, 1319–1329.

Albert G, Gauzens B, Loreau M, Wang SP, Brose U (2022) The hidden role of multi-trophic interactions in driving diversity–productivity relationships. Ecology Letters, 25, 405–415.

Asefa M, Brown C, Cao M, Zhang GC, Ci XQ, Sha LQ, Li J, Lin LX, Yang J (2019) Contrasting effects of space and environment on functional and phylogenetic dissimilarity in a tropical forest. Journal of Plant Ecology, 12, 314–326.

Asefa M, Cao M, Zhang GC, Ci XQ, Li J, Yang J (2017) Environmental filtering structures tree functional traits combination and lineages across space in tropical tree assemblages. Scientific Reports, 7, 132.

Asefa M, Wen HD, Brown C, Cao M, Xu K, Hu YH (2020) Ecological drivers of tree assemblage in tropical, subtropical and subalpine forests. Journal of Vegetation Science, 31, 107–117.

Bai XJ, Queenborough SA, Wang XG, Zhang J, Li BH, Yuan ZQ, Xing DL, Lin F, Ye J, Hao ZQ (2012) Effects of local biotic neighbors and habitat heterogeneity on tree and shrub seedling survival in an old-growth temperate forest. Oecologia, 170, 755–765.

Basset Y, Miller SE, Gripenberg S, Ctvrtecka R, Dahl C, Leather SR, Didham RK, Laseke S, Brady S (2019) An entomocentric view of the Janzen-Connell hypothesis. Insect Conservation and Diversity, 12, 1–8.

Bever JD, Platt TG, Morton ER (2012) Microbial population and community dynamics on plant roots and their feedbacks on plant communities. Annual Review of Microbiology, 66, 265–283.

Brodribb TJ, Powers J, Cochard H, Choat B (2020) Hanging by a thread? Forests and drought. Science, 368, 261–266.

Cadotte MW, Tucker CM (2017) Should environmental filtering be abandoned? Trends in Ecology & Evolution, 32, 429–437.

Cao K, Condit R, Mi XC, Chen L, Ren HB, Xu WB, Burslem DFRP, Cai CR, Cao M, Chang LW, Chu CJ, Cui FX, Du H, Ediriweera S, Gunatilleke CSV, Gunatilleke IUAN, Hao ZQ, Jin GZ, Li JB, Li BH, Li YD, Liu YK, Ni HW, O'Brien MJ, Qiao XJ, Shen GC, Tian SY, Wang XH, Xu H, Xu YZ, Yang LB, Yap SL, Lian JY, Ye WH, Yu MJ, Su SH, Chang-Yang CH, Guo YL, Li XK, Zeng FP, Zhu DG, Zhu L, Sun IF, Ma KP, Svenning JC (2021) Species packing and the latitudinal gradient in beta-diversity. Proceedings of Royal Society B: Biological Sciences, 288, 20203045.

Cavender-Bares J, Gamon JA, Townsend PA (2020) Remote Sensing of Plant Biodiversity. Springer International Publishing, Cham.

Chang LW, Zeleny D, Li CF, Chiu ST, Hsieh CF (2013) Better environmental data may reverse conclusions about niche- and dispersal-based processes in community assembly. Ecology, 94, 2145–2151.

Chaudhary VB, Holland EP, Charman-Anderson S, Guzman A, Bell-Dereske L, Cheeke TE, Corrales A, Duchicela J, Egan C, Gupta MM, Hannula SE, Hestrin R, Hoosein S, Kumar A, Mhretu G, Neuenkamp L, Soti P, Xie YC, Helgason T (2022) What are mycorrhizal traits? Trends in Ecology & Evolution, 37, 573–581.

Chen L, Mi XC, Comita LS, Zhang LW, Ren HB, Ma KP (2010) Community-level consequences of density dependence and habitat association in a subtropical broad-leaved forest. Ecology Letters, 13, 695–704.

Chen L, Swenson NG, Ji NN, Mi XC, Ren HB, Guo LD, Ma KP (2019) Differential soil fungus accumulation and density dependence of trees in a subtropical forest. Science, 366, 124–128.

Chen Y, Yuan ZL, Li PK, Cao RF, Jia HR, Ye YZ (2016) Effects of environment and space on species turnover of woody plants across multiple forest dynamics plots in East Asia. Frontiers in Plant Science, 7, 1533.

Chen Y, Yuan ZL, Ren SY, Wei BL, Jia HR, Ye YZ (2014) Correlation analysis of soil and species of different life forms in Baotianman Nature Reserve. Chinese Science Bulletin, 59, 2367–2376. (in Chinese with English abstract) [陈云, 袁志良, 任思远, 韦博良, 贾宏汝, 叶永忠 (2014) 宝天曼自然保护区不同生活型物种与土壤相关性分析. 科学通报, 2367–2376.]

Chesson P (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. Annual Review of Ecology and Systematics, 31, 343–366.

Chisholm RA, Muller-Landau HC, Rahman AK, Bebber DP, Bin Y, Bohlman SA, Bourg NA, Brinks J, Bunyavejchewin S, Butt N, Cao HL, Cao M, Cárdenas D, Chang LW, Chiang JM, Chuyong G, Condit R, Dattaraja HS, Davies S, Duque A, Fletcher C, Gunatilleke N, Gunatilleke S, Hao ZQ, Harrison RD, Howe R, Hsieh CF, Hubbell SP, Itoh A, Kenfack D, Kiratiprayoon S, Larson AJ, Lian JY, Lin DM, Liu HF, Lutz JA, Ma KP, Malhi Y, McMahon S, McShea W, Meegaskumbura M, Razman SM, Morecroft MD, Nytch CJ, Oliveira A, Parker GG, Pulla S, Punchi-Manage R, Romero-Saltos H, Sang WG, Schurman J, Su SH, Sukumar R, Sun IF, Suresh HS, Tan S, Thomas D, Thomas S, Thompson J, Valencia R, Wolf A, Yap S, Ye WH, Yuan ZQ, Zimmerman JK, Coomes D (2013) Scale-dependent relationships between tree species richness and ecosystem function in forests. Journal of Ecology, 101, 1214–1224.

Chu CJ, Lutz JA, Král K, Tomáš V, Yin X, Myers JA, Abiem I, Alonso A, Bourg M, Burslem DFRP, Cao M, Chapman H, Condit R, Fang SQ, Fischer GA, Gao LM, Hao ZQ, Hau BCH, He Q, Hector A, Hubbell SP, Jiang MX, Jin GZ, Kenfack D, Lai JS, Li BH, Li XK, Li YD, Lian JY, Lin LX, Liu YK, Liu Y, Luo YH, Ma KP, McShea W, Memiaghe H, Mi XC, Ni M, O’Brien MJ, Oliveira AA, Orwig DA, Parker GG, Qiao XJ, Ren HB, Reynolds G, Sang WG, Shen GC, Su ZY, Sui XH, Sun IF, Tian SY, Wang B, Wang XH, Wang XG, Wang YS, Weiblen GD, Wen SJ, Xi NX, Xiang WS, Xu H, Xu K, Ye WH, Zhang BW, Zhang JX, Zhang XT, Zhang YM, Zhu K, Zimmerman J, Storch D, Baltzer JL, Anderson-Teixeira KJ, Mittelbach GG, He FL (2019) Direct and indirect effects of climate on richness drive the latitudinal diversity gradient in forest trees. Ecology Letters, 22, 245–255.

Chu CJ, Wang YS, Liu Y, Jiang L, He FL (2017) Advances in species coexistence theory. Biodiversity Science, 25, 345–354. (in Chinese with English abstract) [储诚进, 王酉石, 刘宇, 蒋林, 何芳良 (2017) 物种共存理论研究进展. 生物多样性, 25, 345–354.]

Coll L, Ameztegui A, Collet C, Löf M, Mason B, Pach M, Verheyen K, Abrudan I, Barbati A, Barreiro S, Bielak K, Bravo-Oviedo A, Ferrari B, Govedar Z, Kulhavy J, Lazdina D, Metslaid M, Mohren F, Pereira M, Pericu S, Rasztovits E, Short l, Spathelf P, Sterba H, Stojanovic D, Valsta L, Zlatanov T, Ponett Q (2018) Knowledge gaps about mixed forests: What do European forest managers want to know and what answers can science provide? Forest Ecology and Management, 407, 106–115.

Collins CG, Elmendorf SC, Smith JG, Shoemaker L, Szojka M, Swift M, Suding KN (2022) Global change re-structures alpine plant communities through interacting abiotic and biotic effects. Ecology Letters, 25, 1813–1826.

Comita LS, Queenborough SA, Murphy SJ, Eck JL, Xu KY, Krishnadas M, Beckman N, Zhu Y, Gómez-Aparicio L (2014) Testing predictions of the Janzen-Connell hypothesis: A meta-analysis of experimental evidence for distance- and density-dependent seed and seedling survival. Journal of Ecology, 102, 845–856.

Comita LS, Stump SM (2020) Natural enemies and the maintenance of tropical tree diversity: Recent insights and implications for the future of biodiversity in a changing world. Annals of the Missouri Botanical Garden, 105, 377–392.

Condit R (1998) Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and a Comparison with Other Plots. Springer, Berlin.

Connell JH (1971) On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. Dynamics of Populations, 298, 312.

Davies SJ, Abiem I, Abu Salim K, Aguilar S, Allen D, Alonso A, Anderson-Teixeira K, Andrade A, Arellano G, Ashton PS, Baker PJ, Baker ME, Baltzer JL, Basset Y, Bissiengou P, Bohlman S, Bourg NA, Brockelman WY, Bunyavejchewin S, Burslem DFRP, Cao M, Cárdenas D, Chang LW, Chang-Yang CH, Chao KJ, Chao WC, Chapman H, Chen YY, Chisholm RA, Chu CJ, Chuyong G, Clay K, Comita LS, Condit R, Cordell S, Dattaraja HS, de Oliveira AA, den Ouden J, Detto M, Dick C, Du XJ, Duque Á, Ediriweera S, Ellis EC, Obiang NLE, Esufali S, Ewango CEN, Fernando ES, Filip J, Fischer GA, Robin Foster R, Giambelluca T, Giardina C, Gilbert GS, Gonzalez-Akre E, Gunatilleke IAUN, Gunatilleke CVS, Hao ZQ, Hau BCH, He FL, Ni HW, Howe RW, Hubbell SP, Huth A, Inman-Narahari F, Itoh A, Janík D, Jansen PA, Jiang MX, Johnson DJ, Jones FA, Kanzaki M, Kenfack D, Kiratiprayoon S, Král K, Krizel L, Lao S, Larson AJ, Li YD, Li XK, Litton CM, Liu Y, Liu SR, Lum SKY, Luskin MS, Lutz JA , Luu HT, Ma KP, Makana JR, Malhi Y, Martin A, McCarthy C, McMahon SM, McShea WJ, Memiaghe H, Mi XC, Mitre D, Mohamad M, Monks L, Muller-Landau HC, Musili PM, Myers JA, Nathalang A, Ngo KM, Norden N, Novotny V, O’Brien MJ, Orwig D, Ostertag R, Papathanassiou K, Parker GG, Pérez R, Perfecto I, Phillips RP, Pongpattananurak N, Pretzsch H, Ren HB, Reynolds G, Rodriguez LJ, Russo SE, Sack L, Sang WG, Shue J, Singh A, Song GZM, Sukumar R, Sun IF, Suresh HS, Swenson NG, Tan S, Thomas SC, Thomas D, Thompson J, Turner BL, Uowolo A, Uriarte M, Valencia R, Vandermeer J, Vicentini A, Visser M, Vrska T, Wang XG, Wang XH, Weiblen GD, Whitfeld TJS, Wolf A, Wright SJ, Xu H, Yao TL, Yap SL, Ye WH, Yu MJ, Zhang MH, Zhu DG, Zhu L, Zimmerman JK, Zuleta D (2021) ForestGEO: Understanding forest diversity and dynamics through a global observatory network. Biological Conservation, 253, 108907.

de Frenne P, Lenoir J, Luoto M, Scheffers BR, Zellweger F, Aalto J, Ashcroft MB, Christiansen DM, Decocq G, de Pauw K, Govaert S, Greiser C, Gril E, Hampe A, Jucker T, Klinges DH, Koelemeijer IA, Lembrechts JJ, Marrec R, Meeussen C, Ogée J, Tyystjärvi V, Vangansbeke P, Hylander K (2021) Forest microclimates and climate change: Importance, drivers and future research agenda. Global Change Biology, 27, 2279–2297.

Dent DH, Estrada-Villegas S (2021) Uniting niche differentiation and dispersal limitation predicts tropical forest succession. Trends in Ecology & Evolution, 36, 700–708.

Detto M, Visser MD, Wright SJ, Pacala SW (2019) Bias in the detection of negative density dependence in plant communities. Ecology Letters, 22, 1923–1939.

Eisenhauer N, Schielzeth H, Barnes AD, Barry KE, Bonn A, Brose U, Bruelheide H, Buchmann N, Buscot F, Ebeling A, Ferlian O, Freschet GT, Giling DP, Hättenschwiler S, Hillebrand H, Hines J, Isbell F, Koller-France E, König-Ries B, Jochum M (2019) A multitrophic perspective on biodiversity–ecosystem functioning research. Advances in Ecological Research, 61, 1–54

Emer C, Galetti M, Pizo MA, Jordano P, Verdú M (2019) Defaunation precipitates the extinction of evolutionarily distinct interactions in the Anthropocene. Science Advances, 5, eaav6699.

Fang XF, Shen GC, Yang QS, Liu HM, Ma ZP, Deane DC, Wang XH, Duarte L (2017) Habitat heterogeneity explains mosaics of evergreen and deciduous trees at local-scales in a subtropical evergreen broad-leaved forest. Journal of Vegetation Science, 28, 379–388.

Feng G, Mi XC, Bøcher PK, Mao LF, Sandel B, Cao M, Ye W, Hao Z, Gong H, Zhang Y, Zhao X, Jin GZ, Ma KP, Svenning JC (2014) Relative roles of local disturbance, current climate and paleoclimate in determining phylogenetic and functional diversity in Chinese forests. Biogeosciences, 11, 1361–1370.

Feng G, Mi XC, Eiserhardt WL, Jin GZ, Sang WG, Lu ZJ, Wang XH, Li XK, Li BH, Sun IF, Ma KP, Svenning JC (2015) Assembly of forest communities across East Asia—Insights from phylogenetic community structure and species pool scaling. Scientific Reports, 5, 9337.

Feng G, Mi XC, Yan H, Li FYH, Svenning JC, Ma KP (2016) CForBio: A network monitoring Chinese forest biodiversity. Science Bulletin, 61, 1163–1170.

Fichtner A, Härdtle W, Bruelheide H, Kunz M, Li Y, von Oheimb G (2018) Neighbourhood interactions drive overyielding in mixed-species tree communities. Nature Communications, 9, 1144.

Finzi AC, Giasson MA, Plotkin AAB, Aber JD, Boose ER, Davidson EA, Dietze MC, Ellison AM, Frey SD, Goldman E, Keenan TF, Melillo JM, Munger JW, Nadelhoffer KJ, Ollinger SV, Orwig DA, Pederson N, Richardson AD, Savage K, Tang JW, Thompson JR, Williams CA, Wofsy SC, Zhou ZX, Foster DR (2020) Carbon budget of the harvard forest long-term ecological research site: Pattern, process, and response to global change. Ecological Monographs, 90, e01423.

Fricke EC, Ordonez A, Rogers HS, Svenning JC (2022) The effects of defaunation on plants' capacity to track climate change. Science, 375, 210–214.

Gao C, Shi NN, Chen L, Ji NN, Wu BW, Wang YL, Xu Y, Zheng Y, Mi XC, Ma KP, Guo LD (2017) Relationships between soil fungal and woody plant assemblages differ between ridge and valley habitats in a subtropical mountain forest. New Phytologist, 213, 1874–1885.

Gao C, Zhang Y, Shi NN, Zheng Y, Chen L, Wubet T, Bruelheide H, Both S, Buscot F, Ding Q, Erfmeier A, Kühn P, Nadrowski K, Scholten T, Guo LD (2015) Community assembly of ectomycorrhizal fungi along a subtropical secondary forest succession. New Phytologist, 205, 771–785.

Gao MX, Qiao ZH, Hou HY, Jin GZ, Wu DH (2020) Factors that affect the assembly of ground-dwelling beetles at small scales in primary mixed broadleaved-Korean pine forests in north-east China. Soil Ecology Letters, 2, 47–60.

Gaston KJ (2000) Global patterns in biodiversity. Nature, 405, 220–227.

Gaston KJ, Chown SL, Evans KL (2008) Ecogeographical rules: Elements of a synthesis. Journal of Biogeography, 35, 483–500.

Gonzalez A, Germain RM, Srivastava DS, Filotas E, Dee LE, Gravel D, Thompson PL, Isbell F, Wang SP, Kéfi S, Montoya J, Zelnik YR, Loreau M (2020) Scaling-up biodiversity-ecosystem functioning research. Ecology Letters, 23, 757–776.

Gui XJ, Lian JY, Zhang RY, Li YP, Shen H, Ni YL, Ye WH (2019) Vertical structure and its biodiversity in a subtropical evergreen broad-leaved forest at Dinghushan in Guangdong Province, China. Biodiversity Science, 27, 619–629. (in Chinese with English abstract) [桂旭君, 练琚愉, 张入匀, 李艳朋, 沈浩, 倪云龙, 叶万辉 (2019) 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林群落垂直结构及其物种多样性特征. 生物多样性, 27, 619–629.]

Guo QH, Wu FF, Hu TY, Chen LH, Liu J, Zhao XQ, Gao S, Pang SX (2016) Perspectives and prospects of unmanned aerial vehicle in remote sensing monitoring of biodiversity. Biodiversity Science, 24, 1267–1278. (in Chinese with English abstract) [郭庆华, 吴芳芳, 胡天宇, 陈琳海, 刘瑾, 赵晓倩, 高上, 庞树鑫 (2016) 无人机在生物多样性遥感监测中的应用现状与展望. 生物多样性, 24, 1267–1278.]

Guo YL, Xiang WS, Wang B, Li DX, Mallik AU, Chen HYH, Huang FZ, Ding T, Wen SJ, Lu SH, Li XK (2018) Partitioning beta diversity in a tropical karst seasonal rainforest in Southern China. Scientific Reports, 8, 17408.

Guo YL, Chen HYH, Mallik AU, Wang B, Li DX, Xiang WS, Li XK (2019) Predominance of abiotic drivers in the relationship between species diversity and litterfall production in a tropical karst seasonal rainforest. Forest Ecology and Management, 449, 117452.

Guo YL, Lu JM, Franklin SB, Wang QG, Xu YZ, Zhang KH, Bao DC, Qiao XJ, Huang HD, Lu ZJ, Jiang MX (2013) Spatial distribution of tree species in a species-rich subtropical mountain forest in central China. Canadian Journal of Forest Research, 43, 826–835.

Guo YL, Wang B, Mallik AU, Huang FZ, Xiang WS, Ding T, Wen SJ, Lu SH, Li DX, He YL, Li XK (2016) Topographic species–habitat associations of tree species in a heterogeneous tropical karst seasonal rain forest, China. Journal of Plant Ecology, 10, 450–460.

Guo YL, Wang B, Xiang WS, Ding T, Lu SH, Huang FZ, Wen SJ, Li DX, He YL, Li XK (2016) Responses of spatial pattern of woody plants' basal area to topographic factors in a tropical karst seasonal rainforest in Nonggang, Guangxi, southern China. Biodiversity Science, 24, 30–39. (in Chinese with English abstract) [郭屹立, 王斌, 向悟生, 丁涛, 陆树华, 黄甫昭, 文淑均, 李冬兴, 何运林, 李先琨 (2016) 喀斯特季节性雨林木本植物胸高断面积分布格局及其对地形因子的响应. 生物多样性, 24, 30–39.]

Hagan JG, Vanschoenwinkel B, Gamfeldt L (2021) We should not necessarily expect positive relationships between biodiversity and ecosystem functioning in observational field data. Ecology Letters, 24, 2537–2548.

Han BC, Umaña MN, Mi XC, Liu XJ, Chen L, Wang YQ, Liang Y, Wei W, Ma KP (2017) The role of transcriptomes linked with responses to light environment on seedling mortality in a subtropical forest, China. Journal of Ecology, 105, 592–601.

Han DX, Jin GZ (2017) Influences of topography and competition on DBH growth in different growth stages in a typical mixed broadleaved-Korean pine forest, northeastern China. Journal of Beijing Forestry University, 39(1), 9–19. (in Chinese with English abstract) [韩大校, 金光泽 (2017) 地形和竞争对典型阔叶红松林不同生长阶段树木胸径生长的影响. 北京林业大学学报, 39(1), 9–19.]

Han MG, Tang M, Shi BK, Jin GZ (2020) Effect of canopy gap size on soil respiration in a mixed broadleaved-Korean pine forest: Evidence from biotic and abiotic factors. European Journal of Soil Biology, 99, 103194.

Harrison S, Cornell H (2008) Toward a better understanding of the regional causes of local community richness. Ecology Letters, 11, 969–979.

Hazelwood K, Beck H, Paine CET, Andersen K (2021) Negative density dependence in the mortality and growth of tropical tree seedlings is strong, and primarily caused by fungal pathogens. Journal of Ecology, 109, 1909–1918.

He Q (2021) Biotic interactions and ecosystem dynamics under global change: From theory to application. Chinese Journal of Plant Ecology, 45, 1075–1093. (in Chinese with English abstract) [贺强 (2021) 生物互作与全球变化下的生态系统动态: 从理论到应用. 植物生态学报, 45, 1075–1093.]

HilleRisLambers J, Adler PB, Harpole WS, Levine JM, Mayfield MM (2012) Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 43, 227–248.

Hülsmann L, Chisholm RA, Hartig F (2021) Is variation in conspecific negative density dependence driving tree diversity patterns at large scales? Trends in Ecology & Evolution, 36, 151–163.

Janzen DH (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. The American Naturalist, 104, 501–528.

Jia MK, Guo YL, Li DX, Wang B, Xiang WS, Wang AL, Liu SY, Ding T, Huang FZ, Wen SJ, Lu SH, Li XK (2020) Spatio-temporal dynamics of leaf litter in a karst seasonal rainforest in southwest Guangxi. Biodiversity Science, 28, 455–462. (in Chinese with English abstract) [贾梦可, 郭屹立, 李冬兴, 王斌, 向悟生, 王爱龙, 刘晟源, 丁涛, 黄甫昭, 文淑均, 陆树华, 李先琨 (2020) 桂西南喀斯特季节性雨林叶凋落量的时空动态. 生物多样性, 28, 455–462.]

Jia SH, Wang XG, Yuan ZQ, Lin F, Ye J, Lin GG, Hao ZQ, Bagchi R (2020) Tree species traits affect which natural enemies drive the Janzen-Connell effect in a temperate forest. Nature Communications, 11, 286.

Jia SH, Wang XG, Yuan ZQ, Lin F, Ye J, Hao ZQ, Luskin MS (2018) Global signal of top-down control of terrestrial plant communities by herbivores. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 115, 6237–6242.

Jiang F, Zhu K, Cadotte MW, Jin GZ, Beckman N (2020) Tree mycorrhizal type mediates the strength of negative density dependence in temperate forests. Journal of Ecology, 108, 2601–2610.

Jiang YL, Bai KD, Guo YL, Wang B, Li DX, Li XK, Liu ZS (2016) Floral traits of woody plants and their habitat differentiations in a northern tropical karst forest. Biodiversity Science, 24, 148–156. (in Chinese with English abstract) [蒋裕良, 白坤栋, 郭屹立, 王斌, 李冬兴, 李先琨, 刘志尚 (2016) 北热带喀斯特森林木本植物花性状及其生境分异. 生物多样性, 24, 148–156.]

Jin GZ, Li R, Li ZH, Kim JH (2007) Spatial pattern of *Acer tegmentosum* in the mixed broadleaved-Korean pine forest of Xiaoxing’an Mountains, China. Journal of Korean Forest Society, 96, 730–736.

Jin L, Liu JJ, Xiao TW, Li QM, Lin LX, Shao XN, Ma CX, Li BH, Mi XC, Ren HB, Qiao XJ, Lian JY, Hao G, Ge XJ (2022) Plastome-based phylogeny improves community phylogenetics of subtropical forests in China. Molecular Ecology Resources, 22, 319–333.

Jin Y, Russo SE, Yu MJ (2018) Effects of light and topography on regeneration and coexistence of evergreen and deciduous tree species in a Chinese subtropical forest. Journal of Ecology, 106, 1634–1645.

Keddy PA (1992) Assembly and response rules: Two goals for predictive community ecology. Journal of Vegetation Science, 3, 157–164.

Kraft NJB, Adler PB, Godoy O, James EC, Fuller S, Levine JM (2015) Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. Functional Ecology, 29, 592–599.

Kraft NJB, Comita LS, Chase JM, Sanders NJ, Swenson NG, Crist TO, Stegen JC, Vellend M, Boyle B, Anderson MJ, Cornell HV, Davies KF, Freestone AL, Inouye BD, Harrison SP, Myers JA (2011) Disentangling the drivers of β diversity along latitudinal and elevational gradients. Science, 333, 1755–1758.

Kratochwil A, Okologie F (1999) Biodiversity in Ecosystems: Some Principles. Springer, Dordrecht.

Kuang X, Zhu K, Yuan ZQ, Lin F, Ye J, Wang XG, Wang YY, Hao ZQ (2017) Conspecific density dependence and community structure: Insights from 11 years of monitoring in an old-growth temperate forest in Northeast China. Ecology and Evolution, 7, 5191–5200

Lan GY, Hu YH, Cao M, Zhu H (2011) Topography related spatial distribution of dominant tree species in a tropical seasonal rain forest in China. Forest Ecology and Management, 262, 1507–1513.

Legendre P, Mi XC, Ren HB, Ma KP, Yu MJ, Sun IF, He FL (2009) Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. Ecology, 90, 663–674.

Li L, Huang ZL, Ye WH, Cao HL, Wei SG, Wang ZG, Lian JY, Sun IF, Ma KP, He FL (2009) Spatial distributions of tree species in a subtropical forest of China. Oikos, 118, 495–502.

Li XC, Qian X, Gao C, Seitz S, Scholten T, Wang YL, Yao H, Gan HY, Guo LD (2021) Plant identity strongly structures the root-associated fungal community in a diverse subtropical forest. Basic and Applied Ecology, 55, 98–109.

Li YP, Bin Y, Xu H, Ni YL, Zhang RY, Ye WH, Lian JY (2019) Understanding community assembly based on functional traits, ontogenetic stages, habitat types and spatial scales in a subtropical forest. Forests, 10, 1055.

Liang MX, Liu XB, Etienne RS, Huang FM, Wang YF, Yu SX (2015) Arbuscular mycorrhizal fungi counteract the Janzen-Connell effect of soil pathogens. Ecology, 96, 562–574.

Liang MX, Liu XB, Gilbert GS, Zheng Y, Luo S, Huang FM, Yu SX (2016) Adult trees cause density-dependent mortality in conspecific seedlings by regulating the frequency of pathogenic soil fungi. Ecology Letters, 19, 1448–1456.

Liang MX, Johnson D, Burslem DFRP, Yu SX, Fang M, Taylor JD, Taylor AFS, Helgason T, Liu XB (2020) Soil fungal networks maintain local dominance of ectomycorrhizal trees. Nature Communications, 11, 2636.

Liang MX, Shi LQ, Burslem DFRP, Johnson D, Fang M, Zhang XY, Yu SX (2021) Soil fungal networks moderate density-dependent survival and growth of seedlings. New Phytologist, 230, 2061–2071.

Lin DM, Lai JS, Muller-Landau HC, Mi XC, Ma KP (2012) Topographic variation in aboveground biomass in a subtropical evergreen broad-leaved forest in China. PLoS ONE, 7, e48244.

Lin F, Comita LS, Wang XG, Bai XJ, Yuan ZQ, Xing DL, Hao ZQ (2014) The contribution of understory light availability and biotic neighborhood to seedling survival in secondary versus old-growth temperate forest. Plant Ecology, 215, 795–807.

Lin GJ, Stralberg D, Gong GQ, Huang ZL, Ye WH, Wu LF (2013) Separating the effects of environment and space on tree species distribution: From population to community. PLoS ONE, 8, e56171.

Lin LX, Comita LS, Zheng Z, Cao M (2012) Seasonal differentiation in density-dependent seedling survival in a tropical rain forest. Journal of Ecology, 100, 905–914.

Liu HF, Sang WG, Xue DY (2013) Topographical habitat variability of dominant species populations in a warm temperate forest. Chinese Journal of Ecology, 32, 795–801. (in Chinese with English abstract) [刘海丰, 桑卫国, 薛达元 (2013) 暖温带森林优势种群的地形生境变异性. 生态学杂志, 32, 795–801.]

Liu JJ, Tan YH, Slik JWF (2014) Topography related habitat associations of tree species traits, composition and diversity in a Chinese tropical forest. Forest Ecology and Management, 330, 75–81.

Liu L, Zeng FP, Song TQ, Wang KL, Du H (2020) Stand structure and abiotic factors modulate karst forest biomass in Southwest China. Forests, 11, 443.

Liu Q, Bi LZ, Song GH, Wang QB, Jin GZ (2018) Species–habitat associations in an old-growth temperate forest in northeastern China. BMC Ecology, 18, 20.

Liu XB, Burslem DFRP, Taylor JD, Taylor AFS, Khoo E, Majalap-Lee N, Helgason T, Johnson D (2018) Partitioning of soil phosphorus among arbuscular and ectomycorrhizal trees in tropical and subtropical forests. Ecology Letters, 21, 713–723.

Liu XB, Etienne RS, Liang MX, Wang YF, Yu SX (2015) Experimental evidence for an intraspecific Janzen-Connell effect mediated by soil biota. Ecology, 96, 662–671.

Liu XJ, Swenson NG, Wright SJ, Zhang LW, Song K, Du YJ, Zhang JL, Mi XC, Ren HB, Ma KP (2012) Covariation in plant functional traits and soil fertility within two species-rich forests. PLoS ONE, 7, e34767.

Liu XJ, Swenson NG, Zhang JL, Ma KP (2013) The environment and space, not phylogeny, determine trait dispersion in a subtropical forest. Functional Ecology, 27, 264–272.

Liu XJ, Swenson NG, Lin DM, Mi XC, Umaña MN, Schmid B, Ma KP (2016) Linking individual-level functional traits to tree growth in a subtropical forest. Ecology, 97, 2396–2405.

Liu Y, Fang SQ, Chesson P, He FL (2015) The effect of soil-borne pathogens depends on the abundance of host tree species. Nature Communications, 6, 10017.

Liu Y, He FL (2021) Warming intensifies soil pathogen negative feedback on a temperate tree. New Phytologist, 231, 2297–2307.

Liu ZL, Bi LZ, Song GH, Wang QB, Liu Q, Jin GZ (2017) Influence of topography on leaf area index in a typical mixed broadleaved-Korean pine forest in Xiaoxing'an Mountains, China. Chinese Journal of Applied Ecology, 28, 2856–2862. (in Chinese with English abstract) [刘志理, 毕连柱, 宋国华, 王全波, 刘琪, 金光泽 (2017) 地形对典型阔叶红松林叶面积指数分布的影响. 应用生态学报, 28, 2856–2862.]

Liu ZL, Li B, Jin GZ (2021) Scale-dependent changes in the contributions of biotic and abiotic factors to leaf area index in a natural forest in Northeast China. Forest Ecology and Management, 479, 118540.

Lomolino MV (2000) Ecology's most general, yet protean pattern: The species–area relationship. Journal of Biogeography, 27, 17–26.

Lu JM, Johnson DJ, Qiao XJ, Lu ZJ, Wang QG, Jiang MX (2015) Density dependence and habitat preference shape seedling survival in a subtropical forest in central China. Journal of Plant Ecology, 8, 568–577.

Ma J, Wu LF, Wei X, Ye WH, Cao HL, Shen H (2015) Habitat adaptation of two dominant tree species in a subtropical monsoon forest: Leaf functional traits and hydraulic properties. Guihaia, 35, 261–268. (in Chinese with English abstract) [马金, 吴林芳, 韦霄, 叶万辉, 曹洪麟, 沈浩 (2015) 鼎湖山季风常绿阔叶林两种优势树种的生境适应研究: 叶片功能性状和水力结构特征. 广西植物, 35, 261–268.]

Ma KP, Mi XC, Zhu L, Du XJ, Xu XH, Liu YN, Feng G, Cao M, Lin LX, Jiang MX, Dang HS, Hao ZQ, Jin GZ, Li XK, Ni HW, Sang WG, Tian SY, Wang XH, Xu K, Ye WH, Yu MJ, Zeng FP (2019) Chinese forest biodiversity monitoring networks: Biodiversity science synthesis platform. In: Change and Its Effects of Ecosystems in China (ed. Fu BJ), pp. 251–278. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [马克平, 米湘成, 朱丽, 杜晓军, 徐学红, 刘忆南, 冯刚, 曹敏, 林露湘, 江明喜, 党海山, 郝占庆, 金光泽, 李先琨, 倪宏伟, 桑卫国, 田松岩, 王希华, 许琨, 叶万辉, 于明坚, 曾馥平 (2019) 中国森林生物多样性监测网络: 生物多样性科学综合研究平台. 见: 中国生态系统变化及

效应(傅伯杰主编), pp. 251–278. 高等教育出版社, 北京.]

Manning P, Loos J, Barnes AD, Batáry P, Bianchi FJJA, Buchmann N, de Deyn GB, Ebeling A, Eisenhauer N, Fischer M, Fründ J, Grass I, Isselstein J, Jochum M, Klein AM, Klingenberg EOF, Landis DA, Lepš J, Lindborg R, Meyer ST, Temperton VM, Westphal C, Tscharntke T (2019) Transferring biodiversity–ecosystem function research to the management of 'real-world' ecosystems. Advances in Ecological Research, 61, 323–356.

Mao ZK, Hao ZQ, Yuan ZQ, Lin F, Ye J, Kuang X, Wang XG (2020) Abundance-asymmetry in conspecific aggregation and interspecific interaction. Scientia Sinica Vitae, 50, 381–390. (in Chinese with English abstract) [毛子昆, 郝占庆, 原作强, 蔺菲, 叶吉, 匡旭, 王绪高 (2020) 物种聚集分布与种间关系的多度不对称性. 中国科学: 生命科学, 50, 381–390.]

Mao ZK, Corrales A, Zhu K, Yuan ZQ, Lin F, Ye J, Hao ZQ, Wang XG (2019) Tree mycorrhizal associations mediate soil fertility effects on forest community structure in a temperate forest. New Phytologist, 223, 475–486.

Martini F, Xia SW, Zou CB, Goodale UM (2020) Seedling growth and survival responses to multiple soil properties in subtropical forests of South China. Forest Ecology and Management, 474, 118382.

Marx DH (1972) Ectomycorrhizae as biological deterrents to pathogenic root infections. Annual Review of Phytopathology, 10, 429–454.

May F, Huth A, Wiegand T (2015) Moving beyond abundance distributions: Neutral theory and spatial patterns in a tropical forest. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 282, 20141657.

Mayfield MM, Levine JM (2010) Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. Ecology Letters, 13, 1085–1093.

McDowell NG, Allen CD, Anderson-Teixeira K, Aukema BH, Bond-Lamberty B, Chini L, Clark JS, Dietze M, Grossiord C, Hanbury-Brown A, Hurtt GC, Jackson RB, Johnson DJ, Kueppers L, Lichstein JW, Ogle K, Poulter B, Pugh TAM, Seidl R, Turner MG, Uriarte M, Walker AP, Xu CG (2020) Pervasive shifts in forest dynamics in a changing world. Science, 368, eaaz9463.

Mi XC, Guo J, Hao ZQ, Xie ZQ, Guo K, Ma KP (2016) Chinese forest biodiversity monitoring: Scientific foundations and strategic planning. Biodiversity Science, 24, 1203–1219. (in Chinese with English abstract) [米湘成, 郭静, 郝占庆, 谢宗强, 郭柯, 马克平 (2016) 中国森林生物多样性监测: 科学基础与执行计划. 生物多样性, 24, 1203–1219.]

Mittelbach GG, Schemske DW, Cornell HV, Allen AP, Brown JM, Bush MB, Harrison SP, Hurlbert AH, Knowlton N, Lessios HA, McCain CM, McCune AR, McDade LA, McPeek MA, Near TJ, Price TD, Ricklefs RE, Roy K, Sax DF, Schluter D, Sobel JM, Turelli M (2007) Evolution and the latitudinal diversity gradient: Speciation, extinction and biogeography. Ecology Letters, 10, 315–331.

Muller-Landau HC, Cushman KC, Arroyo EE, Martinez Cano I, Anderson-Teixeira KJ, Backiel B (2021) Patterns and mechanisms of spatial variation in tropical forest productivity, woody residence time, and biomass. New Phytologist, 229, 3065–3087.

National Forestry and Grassland Administration (2019) China Forest Resources Report (2014–2018). China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [国家林业和草原局 (2019) 中国森林资源报告(2014–2018). 中国林业出版社, 北京.]

Oktavia D, Jin GZ (2019) Species–habitat association affects demographic variation across different life stages in an old-growth temperate forest. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 40, 125482.

Oktavia D, Jin GZ (2020) Variations in leaf morphological and chemical traits in response to life stages, plant functional types, and habitat types in an old-growth temperate forest. Basic and Applied Ecology, 49, 22–33.

Pan YD, Birdsey RA, Fang JY, Houghton R, Kauppi PE, Kurz WA, Phillips OL, Shvidenko A, Lewis SL, Canadell JG, Ciais P, Jackson RB, Pacala SW, McGuire AD, Piao SL, Rautiainen A, Sitch S, Hayes D (2011) A large and persistent carbon sink in the world's forests. Science, 333, 988–993.

Pu XC, Zhu Y, Jin GZ (2017) Effects of local biotic neighbors and habitat heterogeneity on seedling survival in a spruce-fir valley forest, northeastern China. Ecology and Evolution, 7, 4582–4591.

Pu XC, Jin GZ (2018) Conspecific and phylogenetic density-dependent survival differs across life stages in two temperate old-growth forests in Northeast China. Forest Ecology and Management, 424, 95–104.

Qadir QM (2021) Analysis of the reliability of LoRa. IEEE Communications Letters, 25, 1037–1040.

Qiao XJ, Li QX, Jiang QH, Lu JM, Franklin S, Tang ZY, Wang QG, Zhang JX, Lu ZJ, Bao DC, Guo YL, Liu HB, Xu YZ, Jiang MX (2015) Beta diversity determinants in Badagongshan, a subtropical forest in central China. Scientific Reports, 5, 17043.

Qiao XJ, Zhang JX, , Wang Z, Xu YZ, Zhou TY, Mi XC, Cao M, Ye WH, Jin GZ, Hao ZQ, Wang XG, Wang XH, Tian SY, Li XK, Xiang WS, Liu YK, Shao YN, Xu K, Sang WG, Zeng FP, Ren HB, Jiang MX, Ellison AM (2021) Foundation species across a latitudinal gradient in China. Ecology, 102, e03234.

Qin HN, Zhao LN (2017) Evaluating the threat status of higher plants in China. Biodiversity Science, 25, 689–695. (in Chinese) [覃海宁, 赵莉娜 (2017) 中国高等植物濒危状况评估. 生物多样性, 25, 689–695.]

Rao MD, Feng G, Zhang JL, Mi XC, Chen JH (2013) Effects of environmental filtering and dispersal limitation on species and phylogenetic beta diversity in Gutianshan National Nature Reserve. Chinese Science Bulletin, 58, 1204–1212. (in Chinese with English abstract) [饶米德, 冯刚, 张金龙, 米湘成, 陈建华 (2013) 生境过滤和扩散限制作用对古田山森林物种和系统发育β多样性的影响. 科学通报, 58, 1204–1212.]

Ren HB, Svenning JC, Mi XC, Lutz JA, Zhou JX, Ma KP (2022) Scale-dependent species–area relationship: Niche-based versus stochastic processes in a typical subtropical forest. Journal of Ecology, 110, 1883–1895.

Ren J, Fang S, Lin GG, Lin F, Yuan ZQ, Ye J, Wang XG, Hao ZQ, Fortunel C (2021) Tree growth response to soil nutrients and neighborhood crowding varies between mycorrhizal types in an old-growth temperate forest. Oecologia, 197, 523–535.

Richards LA, Dyer LA, Forister ML, Smilanich AM, Dodson CD, Leonard MD, Jeffrey CS (2015) Phytochemical diversity drives plant–insect community diversity. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 112, 10973–10978.

Ricklefs RE (1987) Community diversity: Relative roles of local and regional processes. Science, 235, 167–171.

Schleuning M, Neuschulz EL, Albrecht J, Bender IMA, Bowler DE, Dehling DM, Fritz SA, Hof C, Mueller T, Nowak L, Sorensen MC, Böhning-Gaese K, Kissling WD (2020) Trait-based assessments of climate-change impacts on interacting species. Trends in Ecology & Evolution, 35, 319–328.

Shang RG, Li SF, Huang XB, Liu WD, Lang XD, Su JR (2021) Effects of soil properties and plant diversity on soil microbial community composition and diversity during secondary succession. Forests, 12, 805.

Shao XN, Brown C, Worthy SJ, Liu L, Cao M, Li QM, Lin LX, Swenson NG (2018) Intra-specific relatedness, spatial clustering and reduced demographic performance in tropical rainforest trees. Ecology Letters, 21, 1174–1181.

Shen GC, He FL, Waagepetersen R, Sun IF, Hao ZQ, Chen ZS, Yu MJ (2013) Quantifying effects of habitat heterogeneity and other clustering processes on spatial distributions of tree species. Ecology, 94, 2436–2443.

Shen GC, Yu MJ, Hu XS, Mi XC, Ren HB, Sun IF, Ma KP (2009) Species–area relationships explained by the joint effects of dispersal limitation and habitat heterogeneity. Ecology, 90, 3033–3041.

Shi BK, Gao WF, Cai HY, Jin GZ (2016) Spatial variation of soil respiration is linked to the forest structure and soil parameters in an old-growth mixed broadleaved-Korean pine forest in northeastern China. Plant and Soil, 400, 263–274.

Shi H, Xie FL, Zhou Q, Shu X, Zhang KR, Dang CQ, Feng SY, Zhang QF, Dang HS (2019) Effects of topography on tree community structure in a deciduous broad-leaved forest in North-Central China. Forests, 10, 53.

Shi W, Wang YQ, Xiang WS, Li XK, Cao KF (2021) Environmental filtering and dispersal limitation jointly shaped the taxonomic and phylogenetic beta diversity of natural forests in southern China. Ecology and Evolution, 11, 8783–8794.

Smith SE, Read D (2008) Mycorrhizal Symbiosis, 3rd edn. Academic Press, London.

Song XY, Lim JY, Yang J, Luskin MS (2021) When do Janzen-Connell effects matter? A phylogenetic meta-analysis of conspecific negative distance and density dependence experiments. Ecology Letters, 24, 608–620.

Song XY, Nakamura A, Sun ZH, Tang Y, Cao M (2016) Elevational distribution of adult trees and seedlings in a tropical montane transect, Southwest China. Mountain Research and Development, 36, 342–354.

Song XY, Johnson DJ, Cao M, Umaña MN, Deng XB, Yang XF, Zhang WF, Yang J (2018) The strength of density-dependent mortality is contingent on climate and seedling size. Journal of Vegetation Science, 29, 662–670.

Song XY, Yang J, Cao M, Lin LX, Sun ZH, Wen HD, Swenson NG (2020) Traits mediate a trade-off in seedling growth response to light and conspecific density in a diverse subtropical forest. Journal of Ecology, 109, 703–713.

Storch D, Izling AL, Reif J, Polechov J, Izlingov E, Gaston KJ (2008) The quest for a null model for macroecological patterns: Geometry of species distributions at multiple spatial scales. Ecology Letters, 11, 771–784.

Swenson NG, Enquist BJ (2009) Opposing assembly mechanisms in a neotropical dry forest: Implications for phylogenetic and functional community ecology. Ecology, 90, 2161–2170.

Tedersoo L, Bahram M, Zobel M (2020) How mycorrhizal associations drive plant population and community biology. Science, 367, eaba1223.

Terborgh J (2020) At 50, Janzen-Connell has come of age. BioScience, 70, 1082–1092.

Thakur MP, Wright AJ (2017) Environmental filtering, niche construction, and trait variability: The missing discussion. Trends in Ecology & Evolution, 32, 884–886.

Tian K, Chen L, Mi XC, Ma KP, Chen JH (2013) The effect of habitat filtering on tree seedling distribution in a subtropical evergreen broadleaf forest in China. Chinese Science Bulletin, 58, 3561–3569. (in Chinese with English abstract) [田锴, 陈磊, 米湘成, 马克平, 陈建华 (2013) 亚热带常绿阔叶林木本植物幼苗分布格局及其对生境过滤的响应. 科学通报, 58, 3561–3569.]

Tongkok S, He XL, Alcantara MJM, Saralamba CP, Nathalang A, Chanthorn W, Brockelman WY, Lin LX (2020) Composition of frugivores of *Baccaurea ramiflora* (Phyllanthaceae) and effects of environmental factors on frugivory in two tropical forests of China and Thailand. Global Ecology and Conservation, 23, e01096.

Uriarte M, Muscarella R, Zimmerman JK (2018)

Environmental heterogeneity and biotic interactions mediate climate impacts on tropical forest regeneration. Global Change Biology, 24, e692–e704.

Valladares F, Bastias CC, Godoy O, Granda E, Escudero A (2015) Species coexistence in a changing world. Frontiers in Plant Science, 6, 866.

Wang J, Yang QS, Qiao Y, Zhai DL, Jiang LF, Liang GP, Sun XY, Wei N, Wang XH, Xia JY (2019) Relative contributions of biotic and abiotic factors to the spatial variation of litter stock in a mature subtropical forest. Journal of Plant Ecology, 12, 769–780.

Wang QG, Xu YZ, Lu ZJ, Bao DC, Guo YL, Lu JM, Zhang KH, Liu HB, Meng HJ, Qiao XJ, Huang HD, Jiang MX (2014) Disentangling the effects of topography and space on the distributions of dominant species in a subtropical forest. Chinese Science Bulletin, 59, 5113–5122.

Wang QQ, Gao Y, Wang R (2021) Review on impacts of global change on food web structure. Chinese Journal of Plant Ecology, 45, 1064–1074. (in Chinese with English abstract) [王晴晴, 高燕, 王嵘 (2021) 全球变化对食物网结构影响机制的研究进展. 植物生态学报, 2021, 45, 1064–1074.]

Wang SP (2020) Food web structure and functioning: Theoretical advances and outlook. Biodiversity Science, 28, 1391–1404. (in Chinese with English abstract) [王少鹏 (2020) 食物网结构与功能: 理论进展与展望. 生物多样性, 28, 1391–1404.]

Wang SY, Jiménez-Alfaro B, Pan SA, Yu JH, Sanaei A, Sayer EJ, Ye J, Hao ZQ, Fang S, Lin F, Yuan ZQ, Wang XG (2021) Differential responses of forest strata species richness to paleoclimate and forest structure. Forest Ecology and Management, 499, 119605.

Wang W, Rao MD, Chen SW, Zhu DH, Mi XC, Zhang JT (2014) Effects of negative density dependence and habitat filtering on temporal variation in phylogenetic community structure of seedlings in a mid-subtropical forest. Chinese Science Bulletin, 59, 1844–1850. (in Chinese with English abstract) [王薇, 饶米德, 陈声文, 朱大海, 米湘成, 张金屯 (2014) 负密度制约和生境过滤对古田山幼苗系统发育多样性时间变化的影响. 科学通报, 59, 1844–1850.]

Wang XG, Wiegand T, Wolf A, Howe R, Davies SJ, Hao ZQ (2011) Spatial patterns of tree species richness in two temperate forests. Journal of Ecology, 99, 1382–1393.

Wang XG, Wiegand T, Swenson NG, Wolf A, Howe R, Hao ZQ, Lin F, Ye J, Yuan ZQ (2015) Mechanisms underlying local functional and phylogenetic beta diversity in two temperate forests. Ecology, 96, 1062–1073.

Wang XG, Li H, Bezemer TM, Hao ZQ (2016) Drivers of bacterial beta diversity in two temperate forests. Ecological Research, 31, 57–64.

Wang XG, Swenson NG, Wiegand T, Wolf A, Howe R, Lin F, Ye J, Yuan ZQ, Shi S, Bai XJ, Xing DL, Hao ZQ (2013) Phylogenetic and functional diversity area relationships in two temperate forests. Ecography, 36, 883–893.

Wang XG, Wiegand T, Anderson-Teixeira KJ, Bourg NA, Hao ZQ, Howe R, Jin GZ, Orwig DA, Spasojevic MJ, Wang SZ, Wolf A, Myers JA, Baselga A (2018) Ecological drivers of spatial community dissimilarity, species replacement and species nestedness across temperate forests. Global Ecology and Biogeography, 27, 581–592.

Wang XG, Ye J, Li BH, Zhang J, Lin F, Hao ZQ (2010) Spatial distributions of species in an old-growth temperate forest, northeastern China. Canadian Journal of Forest Research, 40, 1011–1019.

Wang XZ, Sun SW, Sedio B, Glomglieng S, Cao M, Cao KF, Yang JH, Zhang JL, Yang J (2022) Niche differentiation in both microhabitat and trophic interactions contributes to high local diversity of Euphorbiaceae in a tropical tree assemblage. Journal of Ecology, doi: 10.22541/au.165278884.48564777/v1.

Webb CO, Ackerly DD, McPeek MA, Donoghue MJ (2002) Phylogenies and community ecology. Annual Review of Ecology and Systematics, 33, 475–505.

Wei SG, Li L, Lian JY, Nielsen SE, Wang ZG, Mao LF, Ouyang XJ, Cao HL, Ye WH (2020) Role of the dominant species on the distributions of neighbor species in a subtropical forest. Forests, 11, 352.

Wiegand T, Wang XG, Anderson-Teixeira KJ, Bourg NA, Cao M, Ci XQ, Davies SJ, Hao ZQ, Howe R, Kress WJ, Lian JY, Li J, Lin LX, Lin YC, Ma KP, McShea W, Mi XC, Su SH, Sun IF, Wolf A, Ye WH, Huth A (2021) Consequences of spatial patterns for coexistence in species-rich plant communities. Nature Ecology and Evolution, 5, 965–973.

Wink M (2004) Phytochemical diversity of secondary metabolites. Encyclopedia of Plant & Crop Science, 915–919.

Wink M (2018) Plant secondary metabolites modulate insect behavior–steps toward addiction? Frontiers in Physiology, 9, 364.

Wright JS (2002) Plant diversity in tropical forests: A review of mechanisms of species coexistence. Oecologia, 130, 1–14.

Wu H, Franklin SB, Liu JM, Lu ZJ (2017) Relative importance of density dependence and topography on tree mortality in a subtropical mountain forest. Forest Ecology and Management, 384, 169–179.

Wu JJ, Swenson NG, Brown C, Zhang CC, Yang J, Ci XQ, Li J, Sha LQ, Cao M, Lin LX (2016) How does habitat filtering affect the detection of conspecific and phylogenetic density dependence? Ecology, 97, 1182–1193.

Xia SW, Cao M, Yang XD, Chen J, Goodale UM (2019) Fine scale heterogeneity of soil properties causes seedling spatial niche separation in a tropical rainforest. Plant and Soil, 438, 435–445.

Xia SW, Chen J, Schaefer D, Detto M (2015) Scale-dependent soil macronutrient heterogeneity reveals effects of litterfall in a tropical rainforest. Plant and Soil, 391, 51–61.

Xia SW, Chen J, Schaefer D, Goodale UM (2016) Effect of topography and litterfall input on fine-scale patch consistency of soil chemical properties in a tropical rainforest. Plant and Soil, 404, 385–398.

Xiao L, Yu SX, Li MG, Wang YF (2012) Community compensatory trend prevails from tropical to temperate forest. PLoS ONE, 7, e38621.

Xie WH, Yang XF, Yu JJ, Li JN, Tao SL, Lu ZJ, Wang XZ, Xiao ZS (2014) A survey of mammals and birds using camera traps in Badagongshan Forest Dynamics Plot, Central China. Biodiversity Science, 22, 816–818. (in Chinese) [谢文华, 杨锡福, 于家捷, 李俊年, 陶双伦, 卢志军, 王学志, 肖治术 (2014) 运用红外相机对八大公山森林动态样地鸟兽的初步调查. 生物多样性, 22, 816–818.]

Xie YB, Ma ZP, Yang QS, Fang XF, Zhang ZG, Yan ER, Wang XH (2012) Coexistence mechanisms of evergreen and deciduous trees based on topographic factors in Tiantong region, Zhejiang Province, eastern China. Biodiversity Science, 20, 159–167. (in Chinese with English abstract) [谢玉彬, 马遵平, 杨庆松, 方晓峰, 张志国, 阎恩荣, 王希华 (2012) 基于地形因子的天童地区常绿树种和落叶树种共存机制研究. 生物多样性, 20, 159–167.]

Xu WM, Ci XQ, Song CY, He TH, Zhang WF, Li QM, Li J (2016) Soil phosphorus heterogeneity promotes tree species diversity and phylogenetic clustering in a tropical seasonal rainforest. Ecology and Evolution, 6, 8719–8726.

Xu Y, Zhang CL, Jiang RJ, Wang ZF, Zhu MC, Shen GC (2021) UAV-based hyperspectral images and monitoring of canopy tree diversity. Biodiversity Science, 29, 647–660. (in Chinese with English abstract) [徐岩, 张聪伶, 降瑞娇, 王子斐, 朱梦晨, 沈国春 (2021) 无人机高光谱影像与冠层树种多样性监测. 生物多样性, 29, 647–660.]

Xu YZ, Franklin SB, Wang QG, Shi Z, Luo YQ, Lu ZJ, Zhang JX, Qiao XJ, Jiang MX (2015) Topographic and biotic factors determine forest biomass spatial distribution in a subtropical mountain moist forest. Forest Ecology and Management, 357, 95–103.

Xu YZ, Liu JM, Wan D, Liu MT, Jiang MX (2020) Effects of canopy structure and topography on seedling species diversity in an evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest. Plant Science Journal, 38, 733–742. (in Chinese with English abstract) [徐耀粘, 刘检明, 万丹, 刘梦婷, 江明喜 (2020) 林冠结构和地形对亚热带常绿落叶阔叶林林下幼苗物种多样性和功能多样性的影响. 植物科学学报, 38, 733–742.]

Xu YZ, Wan D, Xiao ZQ, Wu H, Jiang MX (2019) Spatio-temporal dynamics of seedling communities are determined by seed input and habitat filtering in a subtropical montane forest. Forest Ecology and Management, 449, 117475.

Xu ZC, Johnson DJ, Zhu K, Lin F, Ye J, Yuan ZQ, Mao ZK, Fang S, Hao ZQ, Wang XG (2022) Interannual climate variability has predominant effects on seedling survival in a temperate forest. Ecology, 103, e3643.

Yang J, Cao M, Swenson NG (2018) Why functional traits do not predict tree demographic rates? Trends in Ecology & Evolution, 33, 326–336.

Yang J, Song XY, Zambrano J, Chen YX, Cao M, Deng XB, Zhang WF, Yang XF, Zhang GC, Tang Y, Swenson NG (2021) Intraspecific variation in tree growth responses to neighbourhood composition and seasonal drought in a tropical forest. Journal of Ecology, 109, 26–37.

Yang J, Swenson NG, Cao M, Chuyong GB, Ewango CEN, Howe R, Kenfack D, Thomas D, Wolf A, Lin LX (2013) A phylogenetic perspective on the individual species-area relationship in temperate and tropical tree communities. PLoS ONE, 8, e63192.

Yang J, Swenson NG, Zhang GC, Ci XQ, Cao M, Sha LQ, Li J, Ferry Slik JW, Lin LX (2015) Local-scale partitioning of functional and phylogenetic beta diversity in a tropical tree assemblage. Scientific Reports, 5, 12731.

Yang QS, Shen GC, Liu HM, Wang ZH, Ma ZP, Fang XF, Zhang J, Wang XH (2016) Detangling the effects of environmental filtering and dispersal limitation on aggregated distributions of tree and shrub species: Life stage matters. PLoS ONE, 11, e0156326.

Yang XD, Yan ER, Chang SX, Wang XH, Zhao YT, Shi QR (2014) Twig–leaf size relationships in woody plants vary intraspecifically along a soil moisture gradient. Acta Oecologica, 60, 17–25.

Yang YH, Shi Y, Sun WJ, Chang JF, Zhu JX, Chen LY, Wang X, Guo YP, Zhang HT, Yu LF, Zhao SQ, Xu K, Zhu JL, Shen HH, Wang YY, Peng YF, Zhao X, Wang XP, Hu HF, Chen SP, Huang M, Wen XF, Wang SP, Zhu B, Niu SL, Tang ZY, Liu LL, Fang JY (2022) Terrestrial carbon sinks in China and around the world and their contribution to carbon neutrality. Science China Life Sciences, 65, 861–895.

Yi XX, Wang NN, Ren HB, Yu JP, Hu TY, Su YJ, Mi XC, Guo QH, Ma KP (2022) From canopy complementarity to asymmetric competition: The negative relationship between structural diversity and productivity during succession. Journal of Ecology, 110, 457–465.

Yuan ZQ, Ali A, Loreau M, Ding F, Liu SF, Sanaei A, Zhou WM, Ye J, Lin F, Fang S, Hao ZQ, Wang XG, Le Bagousse-Pinguet Y (2021) Divergent above- and below-ground biodiversity pathways mediate disturbance impacts on temperate forest multifunctionality. Global Change Biology, 27, 2883–2894.

Yuan ZQ, Gazol A, Lin F, Wang XG, Ye J, Suo YY, Fang S, Mellard J, Hao ZQ (2016) Scale-dependent effect of biotic interactions and environmental conditions in community assembly: Insight from a large temperate forest plot. Plant Ecology, 217, 1003–1014.

Yuan ZQ, Wang X, Mao ZK, Lin F, Ye J, Fang S, Wang XG, Hao ZQ (2022) Study on carbon sequestration rates of typical tree species in temperate forest. Journal of Beijing Forestry University, 44, doi: 10.12171/j.1000-1522.20220256. (in Chinese with English abstract) [原作强, 王星, 毛子昆, 蔺菲, 叶吉, 房帅, 王绪高, 郝占庆 (2022) 典型温带树种固碳速率研究. 北京林业大学学报, 44, doi: 10.12171/j.1000−1522.20220256.]

Zhang J, Hao ZQ, Song B, Ye J, Li BH, Yao XL (2007) Spatial distribution patterns and associations of *Pinus koraiensis* and *Tilia amurensis* in broad-leaved Korean pine mixed forest in Changbai Mountains. Chinese Journal of Applied Ecology, 18, 1681–1687. (in Chinese with English abstract) [张健, 郝占庆, 宋波, 叶吉, 李步杭, 姚晓琳 (2007) 长白山阔叶红松林中红松与紫椴的空间分布格局及其关联性. 应用生态学报, 18, 1681–1687.]

Zhang ZC, Papaik MJ, Wang XG, Hao ZQ, Ye J, Lin F, Yuan ZQ (2016) The effect of tree size, neighborhood competition and environment on tree growth in an old-growth temperate forest. Journal of Plant Ecology, 10, 970–980.

Zhao X, Liu YY, Jin GZ (2013) Effects of topography on seedling regeneration in a mixed broadleaved-Korean pine forest in Xiaoxing’an Mountains, Northeast China. Chinese Journal of Applied Ecology, 24, 3035–3042. (in Chinese with English abstract) [赵雪, 刘妍妍, 金光泽 (2013) 地形对阔叶红松林幼苗更新的影响. 应用生态学报, 24, 3035–3042.]

Zhong YL, Chu CJ, Myers JA, Gilbert GS, Lutz JA, Stillhard J, Zhu K, Thompson J, Baltzer JL, He FL, LaManna JA, Davies SJ, Aderson-Teixeira KJ, Burslem DFRP, Alonso A, Chao KJ, Wang XG, Gao LM, Orwig DA, Yin X, Sui XH, Su ZY, Abiem I, Bissiengou P, Bourg N, Butt N, Cao M, Chang-Yang CH, Chao WC, Chapman H, Chen YY, Coomes DA, Cordell S, de Oliveira AA, Du H, Fang SQ, Giardina CP, Hao ZQ, Hector A, Hubbell SP, Janík D, Jansen PA, Jiang MX, Jin GZ, Kenfack D, Král K, Larson AJ, Li BH, Li XK, Li YD, Lian JY, Lin LX, Liu F, Liu YK, Liu Y, Luan FC, Luo YH, Ma KP, Malhi Y, McMahon SM, McShea W, Memiaghe H, Mi XC, Morecroft M, Novotny V, O’Brien MJ, de Ouden J, Parker GG, Qiao XJ, Ren HB, Reynolds G, Samonil P, Sang WG, Shen GC, Shen ZQ, Song GZM, Sun IF, Tang H, Tian SY, Uowolo AL, Uriarte M, Wang B, Wang XH, Wang YS, Weiblen GD, Wu ZH, Xi NX, Xiang WS, Xu H, Xu K, Ye WH, Yu MJ, Zeng FP, Zhang MH, Zhang YM, Zhu L, Zimmerman JK (2021) Arbuscular mycorrhizal trees influence the latitudinal beta-diversity gradient of tree communities in forests worldwide. Nature Communications, 12, 3137.

Zhu WT, Xie FL, Li T, He NJ, Zhang KR, Zhang QF, Dang HS (2021) Species–habitat association of a deciduous broadleaved forest in the subtropical and temperate transition zone. Chinese Journal of Applied Ecology, 32, 2755–2762. (in Chinese with English abstract) [朱文婷, 谢峰淋, 李涛, 何念军, 张克荣, 张全发, 党海山 (2021) 亚热带-温带气候过渡区落叶阔叶林物种–生境关联分析. 应用生态学报, 32, 2755–2762.]

Zhu Y, Cai HY, Jiang F, Jin GZ (2017a) Variation of the biotic neighbourhood and topographic effects on tree survival in an old-growth temperate forest. Journal of Vegetation Science, 28, 1166–1177.

Zhu Y, Comita LS, Hubbell SP, Ma KP (2015) Conspecific and phylogenetic density-dependent survival differs across life stages in a tropical forest. Journal of Ecology, 103, 957–966.

Zhu Y, Hogan JA, Cai HY, Xun YH, Jiang F, Jin GZ (2017b) Biotic and abiotic drivers of the tree growth and mortality trade-off in an old-growth temperate forest. Forest Ecology and Management, 404, 354–360.

Zhu Y, Mi XC, Ma KP (2009) A mechanism of plant species coexistence: The negative density-dependent hypothesis. Biodiversity Science, 17, 594–604. (in Chinese with English abstract) [祝燕, 米湘成, 马克平 (2009) 植物群落物种共存机制: 负密度制约假说. 生物多样性, 17, 594–604.]

Zhu Y, Mi XC, Ren HB, Ma KP (2010) Density dependence is prevalent in a heterogeneous subtropical forest. Oikos, 119, 109–119.

Zhu Y, Queenborough SA, Condit R, Hubbell SP, Ma KP, Comita LS (2018) Density-dependent survival varies with species life-history strategy in a tropical forest. Ecology Letters, 21, 506–515.

Zou CB, Martini F, Xia SW, Castillo-Diaz D, Goodale UM (2021) Elevation and micro environmental conditions directly and indirectly influence forests’ soil seed bank communities. Global Ecology and Conservation, 26, e01443.

Zou Y, Sang WG, Axmacher JC (2015) Resilience of insect assemblages to climate change in mature temperate mountain forests of NE China. Journal of Insect Conservation, 19, 1163–1172.

(责任编委: 臧润国　责任编辑: 黄祥忠)

附录　Supplementary Material

附录1　中国森林生物多样性监测网络样地基本信息

Appendix 1　Basic information of forest dynamic plots in Chinese Forest Biodiversity Monitoring Network (CForBio)

https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2022504-1.pdf