



# 片段化森林群落构建的生态过程及其检验方法

刘金亮<sup>1,2</sup> 于明坚<sup>2\*</sup>

<sup>1</sup>温州大学生命与环境科学学院, 浙江温州 325035; <sup>2</sup>浙江大学生命科学院, 杭州 310058

**摘要** 鉴于全球森林均呈现片段化(破碎化)的分布状态, 理解片段化森林群落构建的过程很有必要。该文通过综述群落构建的主要生态过程如生态漂变、扩散、选择和物种形成等在片段化森林群落构建中的相对作用, 发现因片段化森林形成方式的不同, 重构群落(片段化生境中通过次生演替重新形成的森林群落)和解构群落(原有森林被片段化后形成的森林群落)在不同演替阶段所受到的主要生态过程的相对作用有所不同。虽然利用基于群落内物种分布格局推测构建过程(如物种多度分布、零模型结合 $\beta$ 多样性的方法、功能特征的收敛和发散等)、人工控制实验、群落结构动态分析方法对片段化森林中群落构建的过程进行了有效的检验, 但是针对片段化森林群落构建过程的实验性研究仍然不足。未来有待在理论模型、群落构建过程的检验以及理论与物种保护相结合等方面继续开展深入的研究。

**关键词** 群落构建; 生境片段化; 扩散限制; 中性理论; 生态位理论

刘金亮, 于明坚 (2019). 片段化森林群落构建的生态过程及其检验方法. 植物生态学报, 43, 929–945. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0155

## Community assembly processes in fragmented forests and its testing methods

LIU Jin-Liang<sup>1,2</sup> and YU Ming-Jian<sup>2\*</sup>

<sup>1</sup>College of Life and Environmental Science, Wenzhou University, Wenzhou, Zhejiang 325035, China; and <sup>2</sup>College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China

### Abstract

Nowadays, almost all forests in the world are fragmented, and thus, it is necessary to understand how forest fragmentation influence assembly of forest communities. This review summarized the main community assembly processes in the field of community ecology, namely ecological drift, dispersal, selection and speciation, and summarized the relative roles of these community assembly processes in fragmented forests. Due to differences in formation trajectory of different forests in fragmented region, the relative effects of the above four ecological processes are different for different types of forest communities: reassembled community (i.e., forest communities re-assembled through secondary succession in fragmented habitats) and disassembled community (i.e., continuous forest disassembled into fragmented forests). The effects of ecological processes can be effectively tested by analyzing short-term observed species distribution pattern within and among communities (e.g., species abundance distribution analyses, null model combined with beta diversity analyses, and convergence and divergence of functional trait distribution, etc.), controlled experiments, and long-term community monitoring (e.g., community dynamics analysis). Yet, it is insufficient to assess ecological processes undergoing habitat fragmentation by controlled experiments. In the future, studies should focus on developing and testing theoretical models, designing controlled experiments to investigate varied ecological processes undergoing habitat fragmentation, and combining ecological theory with practical biodiversity conservation.

**Key words** community assembly; habitat fragmentation; dispersal limitation; neutral theory; niche theory

Liu JL, Yu MJ (2019). Community assembly processes in fragmented forests and its testing methods. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 929–945. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0155

生境片段化(或破碎化, habitat fragmentation)是指原来连续的生境受自然和人为干扰的影响, 逐渐转变为隔离的且面积较小的斑块(Wilcove *et al.*, 1986; Fahrig, 2003)。人类干扰(如择伐、都市化、公

收稿日期Received: 2019-06-22 接受日期Accepted: 2019-11-08

基金项目: 国家自然科学基金项目(31870401、31901104和31570524)、浙江省自然科学基金项目(LD19C030001)和国家重点研发计划(2018YFE0112800)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31870401, 31901104 and 31570524), the Natural Science Foundation of Zhejiang Province (LD19C030001), and the National Key R&D Program (2018YFE0112800).

\* 通信作者Corresponding author (fishmj@zju.edu.cn)

路和水库建设等)对自然生态系统的破坏以及自然因素(如森林火灾、岛屿等)的影响,造成全球森林植被呈片段化分布(Fahrig, 2003; Didham, 2010; Haddad *et al.*, 2015; Taubert *et al.*, 2018; Liu *et al.*, 2019a)。从全球森林的分布来看,世界上大部分森林斑块面积小于10 hm<sup>2</sup> (Haddad *et al.*, 2015)。森林面积的丧失、隔离度的增加和边缘效应的加剧将显著影响片段化生境中森林群落的结构(Laurance *et al.*, 2006)和演替动态(Benchimol & Peres, 2015; Liu *et al.*, 2019b)。

片段化森林形成后,群落间物种的扩散(含果实/种子的传播和动物的迁移等)将受到限制(扩散限制),并且斑块内生境条件和物种间关系的改变将使得能够适应该环境的物种存活(选择过程),森林斑块面积的减少将增加物种的随机死亡概率(生态漂变),斑块间隔离度的增加会降低基因交流的频率,可能促使新物种的产生(物种形成)(Lasky & Keitt, 2013; Vellend, 2016)。而在已有片段化森林群落的研究中,由于局域群落的定义不明确,且物种组成受救援效应和源-库动态(附件I)的影响(Leibold *et al.*, 2004),使得选择、扩散、生态漂变和物种形成等生态过程在片段化森林中的作用有时会被混淆(Das *et al.*, 2017)。

随着森林植被的恢复,虽然森林总覆盖面积将处于增加趋势,但森林的片段化程度仍可能逐年增加(Kozak *et al.*, 2018; Liu *et al.*, 2019a)。通过对片段化森林群落构建过程的研究和理论整合,我们可以更好地理解不同生态过程对群落内物种组成和多样性的贡献,从而更加有效地指导片段化生境中森林群落的恢复和对生物多样性的保护,对于后续的森林管理、政策制定、生态系统服务功能提升和物种保护等均具有非常重要的意义。

## 1 驱动片段化森林群落构建的过程

森林群落是如何构建的一直以来是群落生态学家感兴趣的话题(HilleRisLambers *et al.*, 2012; Vellend, 2016)。长期以来,群落生态学家对群落构建过程的检验非常多样,并提出了不同的理论或假说进行解释,如种间/种内竞争作用、环境过滤(非生物因子的作用)、扩散限制、密度依赖效应等,但缺乏系统的总结(Vellend, 2010, 2016)。在涉及群落构建过程的相关研究中,比较流行的3个理论框架分别是:

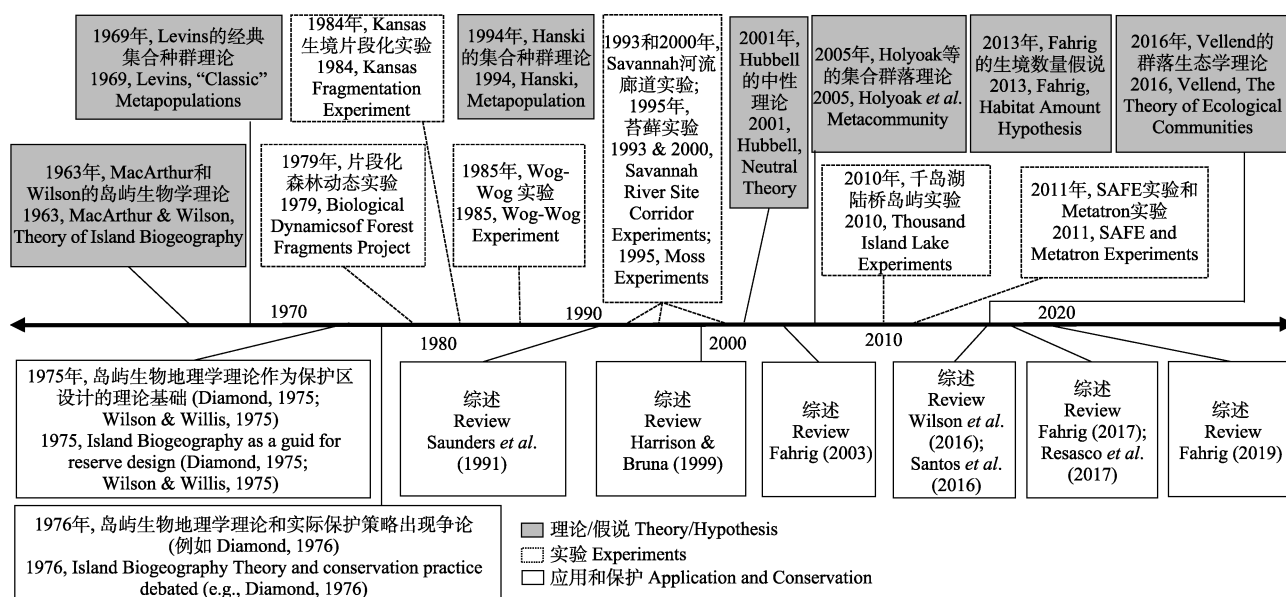
均等化与稳定化的共存机制(Chesson, 2000, 2018)、基于时间和空间尺度上的物种共存机制(Ricklefs & Schluter, 1993)和集合群落理论(Holyoak *et al.*, 2005)。其中集合群落理论是在岛屿生物地理学平衡理论(MacArthur & Wilson, 1963, 1967)和集合种群理论(Levins, 1969; Hanski, 1994)的基础上发展而来的(图1),是解释片段化生境中或岛屿上群落构建的主要理论。Vellend (2016)提出的群落生态学理论,借鉴种群遗传学中的理论框架,并结合上述理论,进一步将已有的生态群落的构建过程整合为4个高阶过程:扩散、生态漂变、选择和物种形成(图2)。但如何利用群落生态学理论分析片段化生境中森林群落的构建过程,尚缺乏系统的总结。因此,本文将基于群落生态学理论中的4个高阶过程,对片段化森林群落构建过程的相关研究进行综述。

### 1.1 扩散

扩散是有机体或其繁殖体离开出生地后的迁移或传播,该过程对群落构建的影响主要依赖于扩散者产生群落(源群落)和抵达群落(汇群落)的大小和物种组成(Holyoak *et al.*, 2005)。与连续森林相比,存在隔离的森林斑块将限制物种在斑块间的自由扩散(如种子传播),即群落间物种的扩散限制。根据源群落和汇群落的相对大小,片段化生境中物种的扩散可以分为两种情形:一是大陆-岛屿模型,该模型中将扩散假定为单向扩散,由无限大的源群落(大陆或大面积斑块)向一个或多个小的、隔离的汇群落(岛屿或小面积斑块)中扩散,源群落的物种组成相对恒定,而汇群落的物种组成变化则高于源群落;二是岛屿模型,该模型中的群落(岛屿或小面积斑块)通过扩散相互联系在一起,形成集合群落(Holyoak *et al.*, 2005)。一般而言,扩散过程对群落构建的作用是受其他生态过程影响的,尤其是选择过程和生态漂变(Ron *et al.*, 2018)。

### 1.2 生态漂变

虽然生态学家已认识到群落内物种组成和多样性的变化具有随机性(Chesson & Warner, 1981),但直到Hubbell (2001)提出群落中性理论后,生态漂变过程才成为解释生态群落构建的主要理论。生态漂变是指群落内物种多度的随机变化过程(Hubbell, 2001; Vellend, 2010)。如果一个群落内所有个体的出生率和死亡率是恒定的,那么生态漂变将是影响该群落构建的唯一过程,即非决定性因子影响群落内



**图1** 关于生境片段化效应和岛屿生物地理学研究中的关键理论和部分验证实验开始的时间轴。参考自Resasco等(2017)。片段化森林动态实验(巴西)详见Laurance等(2011); Kansas生境片段化实验(美国)详见Holt等(1995); Wog-Wog实验(澳大利亚)详见Margules (1992); Savannah河流廊道实验(美国)详见Haddad和Baum (1999)以及Tewksbury等(2002); 苔藓实验详见Gonzalez等(1998)(英国)和Lindo等(2012)(加拿大); 千岛湖陆桥岛屿实验(中国)详见Yu等(2012)和Liu等(2020); SAFE实验(马来西亚)详见Ewers等(2011); Metatron实验(法国)详见Legrand等(2012)。

**Fig. 1** Timeline of key events in fragmentation theory, landscape experiments, and discourse on application for conservation. Figure was redrawn from Resasco *et al.*, (2017). Major experiments and projects and the corresponding references are as following: Biological Dynamics of Forest Fragments Project (BDFFP; Brazil)(Laurance *et al.*, 2011); Kansas Fragmentation Experiment (USA)(Holt *et al.*, 1995); Wog-Wog Habitat Fragmentation Experiment (Wog-Wog; Australia)(Margules, 1992); Savannah River Site Corridor Experiment (SRS Corridor Experiment; USA)(Haddad & Baum, 1999; Tewksbury *et al.*, 2002); Moss Fragmentation Experiments (UK: Gonzalez *et al.* 1998; Canada: Lindo *et al.*, 2012); The Thousand Island Lake Experiments (China)(Yu *et al.*, 2012; Liu *et al.*, 2020); The Stability of Altered Forest Ecosystems (SAFE) Project (Malaysia)(Ewers *et al.*, 2011); Metatron experiment (France)(Legrand *et al.*, 2012).

个体多度的改变, 最终导致仅有一个物种存在于群落内, 而群落内的其他物种则由于漂变作用而被排除(Vellend, 2016)。在此过程中, 每个物种达到单优势种的概率与其出生率和死亡率相关, 并且实现该过程的速率与群落的大小呈负相关关系, 即随着斑块面积的减小, 将增加生态漂变在群落构建过程中的作用(Fukami, 2010)。但该结论的验证主要基于模型预测, 尚缺乏在自然群落中的直接实验证据。在自然生态系统中, 如何直接检验生态漂变的作用仍然存在困难, 而环境因子对物种的筛选作用可以通过比较物种间适合度的差异以及环境因子对物种组成差异的解释度进行验证, 但是没有被环境因子所解释的部分并不能完全归因于生态漂变的作用, 也可能是一些未被控制/测量环境因子的作用(Legendre *et al.*, 2009; Chase & Myers, 2011; Qiao *et al.*, 2015b; Liu *et al.*, 2016)。

### 1.3 选择过程

关于选择过程对植物群落构建的影响, 主要集

中于局域尺度上基于生态位理论的研究, 即非生物环境因子的筛选和种内/种间的竞争作用(Tilman, 1982; Chase & Leibold, 2003; Letten *et al.*, 2017)。植物群落中, 选择过程产生于群落内不同物种个体间适合度的差异(Vellend, 2010)。群落构建过程中, 一般存在3种形式的选择过程: (1)固定选择效应; (2)密度依赖效应; (3)时空选择效应。固定选择效应是指在特定的环境条件下, 如果群落内物种的相对适合度在时间和空间上固定不变, 那么群落内具有最高适合度的物种将会排除其他所有的物种(Vellend, 2010)。密度依赖效应取决于群落内物种间定性(例如竞争、捕食、互利共生和疾病等)和定量的生态关系, 即所研究物种的适合度依赖于群落内同种和异种的个体密度, 包括负密度依赖效应(或被称为负密度制约效应)(祝燕等, 2009)和正密度依赖效应两个方面(Vellend, 2016)。负密度依赖效应的研究内容主要包括: (1)密度依赖的自疏过程(随机死亡假说), 即同种个体的密度与死亡率呈现正相关关系(Kenkel,

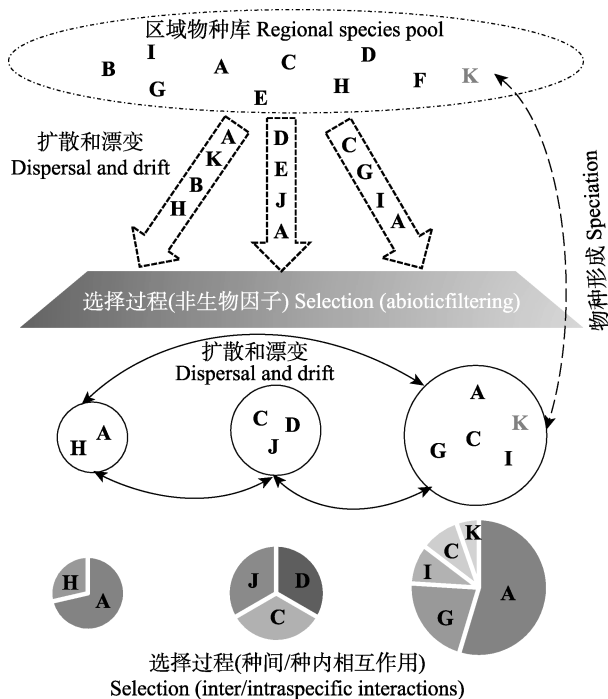


图2 片段化生境中森林群落构建过程的概念图。参考自HilleRisLambers等(2012)和Vellend (2016)。不同的英文字母表示不同的物种; 不同大小的圆圈表示不同面积的斑块, 斑块内不同的扇形面积表示各物种的相对多度。

**Fig. 2** Conceptual cartoon illustrating processes in forest community assembly in fragmented habitats. Redrawn from HilleRisLambers *et al.* (2012) and Vellend (2016). Different letters denote different species; circles of different sizes denote different size patches; different fan-shaped areas in circles denote the relative abundance of each species in one community.

1988); (2)距离依赖的死亡过程(Janzen-Connell假说), 即母树周围同种个体具有较高的密度时, 越靠近母树的同种个体死亡率越高(Janzen, 1970; Hubbell *et al.*, 1990; Hyatt *et al.*, 2003); (3)群落补偿趋势假说, 即群落越大, 负密度依赖作用越强, 越有利于稀有种在群落内的存活(Connell *et al.*, 1984)。负密度依赖效应对群落内的低密度物种更加有利, 故而可以使群落内物种维持稳定的共存状态(祝燕等, 2009)。在片段化生境中, 不管是固定选择效应还是密度依赖效应都可能在时间和空间上存在差异, 即时空选择效应, 该效应也会潜在地影响群落动态。此外, 生境片段化限制了植物种子传播/扩散(Terborgh *et al.*, 2011)以及特异性植食动物组成和数量的改变(Valladares *et al.*, 2006; Emer *et al.*, 2018), 进而影响种子或幼苗被植食的概率(白冰等, 2011; Genua *et al.*, 2017; 骆杨青等, 2017)。生境片段化所产生的边缘效应也能改变植物与天敌之间的关系(Krishnadas *et al.*, 2018)。生境片段化所引起的种间相互作用的

改变, 最终会导致植物个体在空间分布格局上的差异, 影响密度效应的选择强度。

另外, 在Chesson (2000, 2018)所提出的均等化与稳定化的物种共存理论中, 均等化机制反映了物种间竞争排斥的作用, 且强调竞争排斥可能增强生态漂变的作用, 而稳定化机制则反映了负密度依赖作用的选择过程。因此, Chesson (2000, 2018)所提出的理论主要针对物种间竞争共存的作用, 关注的是局域群落内的选择和生态漂变过程。

#### 1.4 物种形成

物种形成是指群落内新物种的产生, 其主要的在大的进化尺度上对局域群落的构建产生影响(Vellend, 2010; Rominger *et al.*, 2016)。目前, 由于研究条件的限制, 大量研究主要关注局域尺度上扩散、生态漂变和选择过程在群落构建中的相对作用, 以至于很多研究中, 物种形成在群落构建中所起的作用被忽略, 而导致相关研究较少(Vellend, 2016)。在本文中, 关于物种形成在片段化森林群落构建过程中的研究和检验方法也不再详细介绍。但是, 需要注意的是, 在大空间尺度上考虑物种多样性的形成差异时, 物种形成过程将变得非常重要(Ricklefs, 2004; Wiens & Donoghue, 2004)。此外, 有时也需要考虑物种形成对局域群落内物种多样性的影响, 如在海洋岛屿上或隔离程度较高的陆地片段化生境中, 物种形成是新物种进入局域群落非常重要的途径之一(Rominger *et al.*, 2016; Santos *et al.*, 2016)。物种形成与扩散迁入均会导致局域群落内物种多样性增加(McPeck, 2007)(图2), 这也是解释局域群落间物种多样性组成在环境梯度(如不同面积或隔离度)上呈现差异( $\beta$ 多样性)的原因之一(Wiens & Donoghue, 2004; Gaston & Blackburn, 2008)。因此, 物种形成过程会通过影响区域物种库, 从而间接地驱动局域群落的构建过程。

#### 1.5 片段化森林群落构建的基本生态过程及相互作用

基于Vellend (2016)的群落生态学理论中提出的4个高阶过程, 片段化森林群落构建的过程可以简单地概括为: 局域群落的构建首先取决于区域物种库中的物种多样性, 区域物种库中的物种由源群落向目标局域群落(汇群落)中扩散, 在扩散过程中, 同时受到选择过程(如环境过滤)和生态漂变的作用, 仅有一部分物种可以扩散到目标局域群落中, 扩散

到目标局域群落中的物种, 将经历生态漂变、非生物(环境过滤)和生物因子(种间和种内的竞争作用等)选择过程, 最终形成具有不同相对多度的物种分布格局(图2)。另外, 局域群落内的物种在长时间的进化过程中, 也会产生新的物种(即物种形成)(图2)。

片段化生境中的森林群落, 并不是由某个生态过程单独作用形成的, 而是4个生态过程共同作用的结果。在探讨选择过程(或生态位过程, niche-based process)和中性过程(扩散限制+生态漂变)在群落构建中的相对作用时, 通常将未被环境因子(反映选择过程)和空间因子(反映扩散过程)所解释的部分归因于随机过程(生态漂变)和其他未测量的环境因子(Legendre *et al.*, 2009; 牛克昌等, 2009; 陈磊等, 2014; Liu *et al.*, 2016)。部分研究也发现所测量的环境因子通常仅能解释亚热带森林群落物种组成差异的20%左右(Liu *et al.*, 2016; Wu *et al.*, 2017a)。另外, Cottenie (2005)通过meta分析发现, 几乎50%的集合群落中物种组成的差异需要用环境和空间因子的共同作用所解释。对于片段化森林而言, 群落间的扩散可以增加有效群落的大小, 从而降低生态漂变的作用, 进而增加选择过程的相对作用(Ron *et al.*, 2018)。在岛屿模型中, 如果仅有生态漂变过程, 而没有选择和物种形成过程, 扩散将通过补偿生态漂变所产生的物种局域灭绝而增加局域群落内的物种多样性, 并且导致群落间的物种相似性增加(Wright, 1940); 但如果没有新物种形成或者扩散者迁入该集合群落, 该集合群落内的物种除保留一个物种外, 其余所有的物种将会由于生态漂变作用而从局域群落中灭绝; 如果同时存在生态漂变、物种形成和扩散过程, 但未受到选择过程的影响, 那么群落内物种的分布格局将决定于群落的大小、整个集合群落的大小和物种形成及扩散的速率(Hubbell, 2001)。在大陆-岛屿模型中, 如果存在生态漂变过程, 而没有选择和物种形成过程, 扩散将促使岛屿上的物种组成与大陆趋同(Holyoak *et al.*, 2005)。另外, 竞争或者天敌侵害等选择过程可导致局域群落内的部分物种消失, 但如果这些物种具有较强的扩散能力, 可扩散到缺乏天敌或竞争者的群落中, 则会与其天敌或者竞争者共存于集合群落中。当物种在不同的局域群落中具有不同的适合度时, 扩散能力强的物种将会排除局域群落内其他的物种(Fukami, 2015)。因此, 针对具有不同面积和隔

离度的片段化森林群落, 受群落内物种属性(如扩散能力、竞争能力等)差异和种间相互作用等的影响, 在不同的空间和时间尺度上, 不同生态过程所起的相对作用是不同的。

## 2 片段化森林群落构建过程的理论研究

岛屿生物地理学平衡理论(MacArthur & Wilson, 1963)的提出, 为岛屿上或片段化生境中群落构建过程的研究提供了最初的理论和模型。该理论主要考虑扩散过程(与岛屿间隔离度相关的扩散限制过程)和生态漂变过程(与岛屿面积相关的群落内随机的定殖率和灭绝率)对于岛屿上物种多样性形成的作用, 但该理论中假定所有的物种是均等的, 且未考虑物种自身的属性、岛屿内/岛屿间的生境异质性差异以及物种间的相互作用, 忽略了选择过程的作用。在ETIB的基础上, 进一步发展形成的中性理论, 主要强调生态漂变和扩散限制的作用, 同时涉及了物种形成的作用(Hubbell, 2001)。随着控制实验或野外观察实验的开展, 对片段化生境中群落的构建过程已进行了大量的检验(图1)。这些实验主要通过控制景观内的斑块面积/数量(Haddad & Baum, 1999; Fahrig, 2013)、斑块间的距离/连接度(Laurance *et al.*, 2011)等, 进而控制群落间物种的扩散等过程, 探讨影响片段化生境中群落构建的主要生态过程。在检验假说的过程中, 也发展出了其他的一些理论或假说(图1)(Santos *et al.*, 2016), 如涉及种间竞争作用的“群落构建规则”(Diamond, 1975), 包含选择过程的集合群落理论(Holyoak *et al.*, 2005), 仅考虑景观内生境数量的生境数量假说(Fahrig, 2013)等。

集合群落理论包含中性过程、斑块动态、物种筛选和质量效应4种理论框架(Leibold *et al.*, 2004; Holyoak *et al.*, 2005)(附件I), 在ETIB和中性理论的基础上, 将选择过程考虑在内, 阐述了片段化生境中群落构建的基本过程。Vellend (2016)所提出的生态群落构建的4个高阶过程中的生态漂变类似于集合群落模型中的中性过程, 扩散和选择过程分别类似于斑块动态和物种筛选。虽然物种形成在集合群落理论中没有被明确排除在外, 但在多数情况下, 集合群落理论中并没有考虑该过程。在Vellend (2016)群落生态学理论提出后, 已有部分研究在片段化/岛屿生境中检验不同的生态过程在群落构建中的相对作用, 如选择过程和生态漂变过程的相对

作用(Liu *et al.*, 2018)、扩散对选择和生态漂变过程相对作用的影响(Ron *et al.*, 2018)等。另外, 通过扩展ETIB理论, 考虑物种间功能特征的差异及其所受面积和隔离度的影响(Jacquet *et al.*, 2017), 以及物种功能性状特征分布与环境因子间的关系, 逐渐成为检验片段化生境中群落构建过程的重要手段(Zambrano *et al.*, 2019)。然而, 针对不同生态过程如何影响片段化森林群落构建的研究仍然十分缺乏, 尤其是对于扩散和物种形成过程的相关检验。

以往的理论/假说(如ETIB、集合群落理论和群落生态学理论)主要针对单一营养级或两个营养级上的生态过程进行分析, 如单一营养级上的种间相互作用及其与非生物因子间的关系(选择过程)。近年来, 在ETIB理论的基础上, 许多研究开始逐渐关注岛屿生物地理学的营养理论, 即将营养级间物种的相互作用对定殖率和灭绝率的影响考虑其中(Gravel *et al.*, 2011)。在片段化生境中, 食物网各营养级间关联物种的次生灭绝是非常普遍的, 越顶级的消费者越容易消失(Ryser *et al.*, 2019), 消费者缺失所引发的下行调控丧失效应通过影响传粉、种子传播和植食等与扩散和选择相关的生态过程, 从而影响片段化森林群落的构建过程(Valladares *et al.*, 2006; Larios *et al.*, 2017; Emer *et al.*, 2018)。Cirtwill和Stouffer (2016)发现, 当考虑岛屿上的营养级结构时, 如果包含上行效应的影响, 能够改进ETIB中对迁移率和灭绝率的预测。但在片段化森林景观中, 针对多营养级上的种间相互作用(如下行效应)在森林群落构建过程的作用研究, 仍鲜有报道。

总体来看, 针对片段化生境中群落构建过程的理论研究, 正逐步从仅针对物种多样性的研究向物种、功能和谱系多样性的整合研究, 从对单一生态过程的检验向对多个生态过程相对作用的检验, 从单一营养级向多营养级间的相互作用, 从局域生态尺度向区域进化尺度等研究方向发展(Rominger *et al.*, 2016; Santos *et al.*, 2016)。

### 3 片段化生境中不同类型森林群落的构建过程

不论控制实验还是野外观察实验, 根据被片段化前后森林所处的状态以及片段化后森林的演替状态, 可以把片段化森林分为两大群落类型: 解构群落和重构群落(Wilson *et al.*, 2016; Collins *et al.*,

2017)。解构群落指处于演替后期的老龄林或成熟林被片段化后形成的森林群落, 出现逆行演替现象, 在演替过程中伴随着物种减少, 如中国西双版纳和巴西亚马孙的热带雨林中形成的片段化森林(Liu & Slik, 2014)。重构群落是指在片段化生境中通过进展演替而重新构建形成的次生林群落, 处于进展演替过程之中, 一般处于演替的前期阶段, 群落内的优势种主要为一些阳性、生长快、扩散能力强的先锋树种(Baldeck *et al.*, 2016; Liu *et al.*, 2019b)。解构群落和重构群落中存在的定殖和灭绝过程将促使群落内的物种组成和多样性发生改变, 然而受选择、生态漂变等过程的影响, 重构群落中定殖的物种组成和数量与解构群落中易于灭绝的物种组成和数量存在差异(Zavaleta *et al.*, 2009)。已有研究证实, 片段化后植物群落的长期动态变化, 如物种 $\beta$ 多样性的变化, 将受到群落起始状态的影响(Collins *et al.*, 2017), 即优先效应的作用(Fukami, 2015)。因此, 依赖于森林群落起始状态的不同, 生境片段化对群落构建过程的影响可能也会不同(图3), 但以往的研究通常忽视了群落的起始状态。已有研究主要关注原来连续的老龄林或成熟林被片段化后形成的解构群落, 对片段化生境中重构群落的构建过程关注较少(Debinski & Holt, 2000; Wilson *et al.*, 2016; Liu *et al.*, 2019b)。

#### 3.1 解构森林的群落构建过程

关于对片段化生境中解构森林群落的研究, 主要集中在生物多样性丰富的热带地区, 比如亚马孙

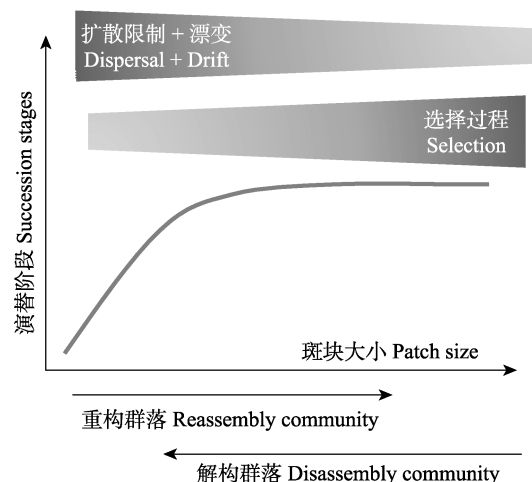


图3 片段化生境中影响解构群落和重构群落主要生态过程的相对作用。

Fig. 3 Relative effects of ecological processes affecting disassembly and reassembly communities in fragmented habitats.



热带雨林(Ewers *et al.*, 2017)和西双版纳热带雨林(Liu & Slik, 2014)等地区。这些森林之前均为连续森林, 随着人类活动, 如砍伐、农业种植、都市化等因素的影响, 逐渐被分割成具有不同隔离度和面积的陆地“森林生境岛屿”。受到边缘效应的影响, 面积较小的“生境岛屿”出现光照强度增加、水分限制加剧和随机干扰事件(如火干扰)频率增加等现象, 将影响不同斑块中物种的组成(Saunders *et al.*, 1991; Ewers *et al.*, 2017)。环境过滤所引起的非生物选择过程是影响解构群落的主要生态过程, 该过程所引起的物种功能属性的改变和群落结构的变化在片段化后的10–15年尤为明显(Laurance *et al.*, 2014)。Das等(2017)对解构森林群落结构和物种组成变化的进一步研究表明, 集合群落中的物种筛选模型(即生物和非生物因子的选择过程)主要影响群落的结构和周转, 而空间连通性(即扩散限制)对群落构建的影响较小。在亚马孙和亚洲东南部片段化森林的研究中也发现, 边缘效应对森林群落动态具有重要的影响(Laurance, 2008; Laurance *et al.*, 2011; Ruffell *et al.*, 2016), 该过程更易导致大树的死亡从而令更多的先锋物种占据空出的生态位(Laurance *et al.*, 2000; Benchimol & Peres, 2015), 故而可以认为这些成熟林群落片段化后所经历的演替过程为“逆行演替”。虽然经历逆行演替, 但是这些森林群落, 尤其是处于边缘的森林群落, 受不同干扰条件的影响, 在经过长期的演替后并不一定会处于演替早期时的群落状态(Ewers *et al.*, 2017)。

### 3.2 重构森林的群落构建过程

迄今关于片段化生境中重构森林群落的研究仍然十分缺乏。我们对片段化生境中森林的重新构建过程可以作如下预测: 1) 重构群落演替的起始阶段, 空间的隔离作用将比斑块面积的大小更加重要, 因短期的干扰或生境质量的改变, 空间的隔离将阻止物种占用适合的生境, 导致种子传播或者强风等随机事件决定了物种的抵达和在斑块上的定殖(Walker *et al.*, 2010)。例如, Kadmon和Pulliam (1995)发现在新近皆伐的湖泊岛屿上空间的隔离增加了风力传播物种的比例, Whittaker等(1997)发现在新近形成的火山岛屿上, 物种早期阶段的定殖可以根据其扩散性状进行预测, 不过在具有近60年片段化历史的千岛湖, 岛屿面积是影响植物群落物种组成的主要因素, 而非空间的隔离(Yu *et al.*, 2012; Baldeck *et al.*,

2016)。2) 当某一物种扩散到某一斑块后, 斑块内已有的种子/幼苗库, 会对后续扩散来的物种的定殖产生影响, 即优先效应, 该效应与决定性过程和随机过程会共同影响片段化生境中群落的构建过程(Fukami, 2015)。3) 物种抵达相应的斑块之后, 斑块内的生境异质性、种间/种内关系和生态漂变等过程将共同决定物种定殖成功的概率和物种组成, 如筛选个体生长快、木质密度低以及喜阳的先锋物种(Baldeck *et al.*, 2016; Liu *et al.*, 2019b, 2020), 或具有菌根的植物物种等(Delavaux *et al.*, 2019)。Baynes等(2016)通过比较砍伐后重构的片段化森林群落与连续森林群落内的物种多样性, 发现重构的森林群落中反而具有更多的稀有种以及较高的 $\beta$ 多样性, 生态漂变过程也会影响片段化森林群落的重构。

通过上面的分析可以看出, 片段化生境中解构群落主要受选择过程如边缘效应的影响, 而重构群落可能主要受到扩散限制和生态漂变的影响(Rominger *et al.*, 2016)(图3), 并且在重构群落的演替过程中, 密度依赖效应(如自疏过程)等选择过程也可能影响其构建过程, 进而影响物种多样性(Krishnadas *et al.*, 2018)。然而, 由于缺乏对重构群落的长期实证研究, 阐释解构群落和重构群落间生态过程的差异仍需要进一步的对比研究。

## 4 检验片段化森林群落构建过程的主要方法

### 4.1 基于物种分布格局推测群落构建过程

在片段化生境中, 区域内的物种(物种库)经过扩散、生态漂变、非生物因子的选择过程以及种内和种间的竞争作用(如密度依赖效应)后, 最终形成具有不同相对多度物种的局域群落(图2)。因此, 可以结合局域群落内/群落间物种个体多度分布或物种组成的差异( $\beta$ 多样性), 以及群落内物种功能特征的分布等, 推测群落的构建过程, 这是当前群落生态学研究中最常用的一种方法(Vellend, 2016; Pearse *et al.*, 2018)。

#### 4.1.1 物种多度分布模型

物种多度分布(SAD)描述了一个取样单元或群落内所有物种的个体多度分布状况, 是一个群落最基本的描述(McGill *et al.*, 2007)。通常, SAD通过物种序列多度图(RAD)进行可视化(Ulrich *et al.*, 2010)。已有大量的研究对群落内RAD的形状进行模型拟合, 如常见的模型有: 对数级数模型、对数正

态模型等近30个模型(McGill *et al.*, 2007)。但是, 如何根据RAD曲线所拟合的模型反映群落的构建过程仍是研究的热点和难点问题。虽然仅通过对不同SAD模型的拟合尚无法准确地推测群落的构建过程, 但在地理尺度上, 通过分析不同环境因子和空间因子等对RAD形状的影响, 可以探讨扩散过程对群落构建的影响(Fattorini *et al.*, 2016)。在全球尺度上, Ulrich等(2016)通过对数级数模型和对数正态模型的拟合, 在纬度梯度上分析了扩散限制和环境过滤对群落构建的影响, 发现处于不同纬度的群落内扩散限制所产生的相对作用不同, 导致了低纬度地区群落内的RAD符合对数级数模型而高纬度地区群落内RAD更加符合对数正态模型。相似地, 在纬度梯度上利用非中性模型对森林群落的RAD进行拟合, 发现随纬度梯度的增加, 环境过滤作用导致实际的SAD模型与中性模型的分化逐渐增加, 即中性过程对群落构建作用的影响减弱, 而非中性过程增加(Qiao *et al.*, 2015a)。Matthews等(2017)发现岛屿间的隔离程度可以改变岛屿上节肢动物的RAD的形状, 但关于岛屿参数如何影响森林群落的RAD尚缺乏研究。SAD不仅可以了解片段化生境中群落构建的过程, 也能够反映群落内稀有种和常见种的分布格局, 通过探讨片段化生境内物种多度的改变, 可应用于生物多样性的管理和应用生态学等方面(Matthews & Whittaker, 2015b)。但在不同面积和隔离度的片段化森林中, 结合RAD形状的改变探讨群落构建过程的研究仍然不足。

#### 4.1.2 $\beta$ 多样性、方差分解和零模型

影响群落构建的生态过程可以单独或共同作用于局域群落内物种的组成和个体多度, 进而影响群落间的 $\beta$ 多样性(Myers & LaManna, 2016)。通常使用方差分解的方法探讨空间因子(扩散限制)、环境因子(选择过程)和随机过程(生态漂变)对群落间 $\beta$ 多样性的相对作用(Legendre & de Cáceres, 2013; 彭思邈等, 2014; Liu *et al.*, 2018; Mori *et al.*, 2018; 刘翔宇等, 2019)。例如, 刘翔宇等(2019)发现中国东部海洋岛屿间的距离和岛屿距大陆的距离是影响群落间物种组成的主要因子, 即扩散限制过程可能是影响海洋岛屿上物种组成的主要因子。

物种形成和扩散可以影响区域物种库内物种的丰富度(即 $\gamma$ 多样性), 区域内高的 $\gamma$ 多样性可以使物种库中的部分物种出现在任何局域群落中, 导致局

域群落间具有高的 $\beta$ 多样性(Kraft *et al.*, 2011)。随着片段化森林面积的减少, 随机漂变作用将使得小面积森林间具有更高的 $\beta$ 多样性, 另外, 较小森林斑块间的生境异质性及其对不同物种的选择过程, 也会产生相似的结果(Liu *et al.*, 2018)。在局域尺度上, 选择过程既可以导致 $\beta$ 多样性的增加, 也可以使其减少(Chase & Myers, 2011)。例如, 片段化景观中存在较强的环境过滤作用, 可以使得群落间物种组成均质化, 与随机群落(零模型)间的 $\beta$ 多样性比较, 将具有更低的 $\beta$ 多样性, 如重构群落中优先选择生长迅速和非耐阴的物种; 相反, 倘若不同群落中的生物和非生物因子选择具有不同属性的物种, 将使得群落间实际的 $\beta$ 多样性比随机群落间的 $\beta$ 多样性更高。值得注意的是, 选择过程也可以与其他过程相互作用以复杂的方式影响 $\beta$ 多样性。例如, 当选择过程相对较弱时, 增加扩散可以使得群落间物种组成均质化,  $\beta$ 多样性降低(Hubbell, 2001); 如果选择过程较强, 物种间的竞争能力不同或者对天敌耐受能力存在差异, 增加群落间物种的扩散可以通过救援效应降低 $\beta$ 多样性(Mouquet & Loreau, 2003)。相对地, 如果各物种在不同生境中的适合度存在差异, 扩散可以使不同的生境选择适应于该生境的物种存活, 从而增加 $\beta$ 多样性。除了选择过程影响群落的构建之外, 如果仅存在物种相对多度的随机扩散, 即生态漂变过程, 同样可以增加 $\beta$ 多样性(Hubbell, 2001)。当然, 局域群落内的生态漂变、选择和扩散也可以影响区域物种库的大小和物种组成(Mittelbach & Schemske, 2015)。因此, 如何有效地区分所观察到的群落间 $\beta$ 多样性格局是由何种生态过程所产生的, 需要结合片段化森林中各局域群落的类型、所处的环境条件的差异、各群落间物种的扩散以及群落内物种的特征属性等, 在控制其他生态过程的基础上, 利用零模型或方差分解等方法, 定量不同生态过程对群落间 $\beta$ 多样性的相对作用, 从而阐释影响片段化森林群落构建的生态过程。

#### 4.1.3 群落内植物功能特征分布

植物功能特征/功能性状指植物的生理、结构和行为特征, 能够指示物种对环境的适应能力, 影响物种在特定生境中的定殖和种间关系(Violle *et al.*, 2007; Lindo *et al.*, 2012)。在过去近20年的研究中, 越来越多的生态学家将物种的功能特征与选择过程结合起来, 通过分析群落内物种功能特征的收敛或



者发散, 探讨环境过滤或竞争作用引起的限制相似性在群落构建过程中的相对作用(Perronne *et al.*, 2017)。当环境过滤影响群落内的物种组成时, 如果具有某一类功能特征的物种更能适应环境而被保留, 此时群落内功能特征的分布表现为收敛(群落内物种间的功能特征更为相似)。在小尺度上, 物种间功能特征属性越相似, 种间竞争将越激烈, 竞争排斥作用可能仅保留具有强竞争力的性状, 使得功能特征仍表现为收敛; 但当物种能够共存时, 此时限制相似性的作用(如群落内物种间的竞争, 天敌介导的密度依赖等过程)会致使功能特征值具有更宽的范围, 引起性状发散(非相似性功能特征), 即生态位分化(Kraft *et al.*, 2008)。目前, 已有多数量度群落功能特征的 $\alpha$ 多样性和 $\beta$ 多样性的指数, 可以反映群落内物种功能性状的分布和多样性(Ackerly & Cornwell, 2007; Mouchet *et al.*, 2010)。因此, 基于群落内实际观察到的性状分布格局, 依赖于性状分布的零模型(随机过程, 即所有个体功能相同且物种随机共存), 可以衡量群落内物种功能特征是收敛的还是发散的, 进而探讨选择过程(环境过滤和种间竞争等)在群落构建中的作用(Kraft *et al.*, 2008)。

在片段化生境中, 根据群落内物种的某一类性状, 如与种群扩散、建立和维持等相关的植物生活史性状(Zambrano *et al.*, 2019), 结合不同大小斑块内的生境条件和隔离度等对群落内功能特征收敛或发散程度的影响, 也能有助于我们理解选择过程或扩散过程在群落构建中的作用(Öckinger *et al.*, 2010; Marini *et al.*, 2012; Jiang *et al.*, 2018)。例如, 结合种子的功能特征, 可以分析扩散限制作用在群落构建过程中的作用(Negoita *et al.*, 2016; Favre-Bac *et al.*, 2017)。有研究发现在越大的岛屿上小种子植物比例更高(种子特征的收敛), 可能是由于大岛上小种子扩散者(鸟类)的比例更高所引起的(Liu *et al.*, 2019c)。

利用植物功能特征的方法区分群落的构建过程, 很可能受到所选择功能特征不同的影响。由于物种在进化过程中, 功能特征通常是保守的, 即进化上亲缘关系越近的物种, 具有越相近的性状。因此, 通过计算群落内物种间的谱系距离, 并且结合零模型计算群落谱系结构相关指数(如净谱系亲缘关系指数、净最近种间亲缘关系指数等), 分析不同环境梯度下群落内的谱系结构的收敛或者发散程度, 也是

分析群落构建过程的一个重要方法(Webb *et al.*, 2002; Kraft & Ackerly, 2010; Lopez *et al.*, 2016)。

## 4.2 人工控制实验

### 4.2.1 统计模型模拟群落和微宇宙实验方法

由于自然群落的构建过程的影响因子非常复杂, 应用格局推测过程的方法, 很难定量区分某一生态过程的具体作用。利用统计模型的方法, 通过构建模拟群落, 设定片段化生境中的物种库、物种扩散能力、定殖率和死亡率以及环境压力等参数, 采用模型模拟的方法, 可以预测在不同面积和隔离度生境中由不同生态过程作用所形成的群落(Hubbell, 2001; Waller *et al.*, 2018)。通过对比预测群落与观察到群落内的物种组成和个体多度分布格局, 可以检验观察到的群落可能受到何种构建过程的作用(Waller *et al.*, 2018)。例如, Lasky和Keitt (2013)通过构建模拟群落的方法, 发现当景观内斑块总面积固定时, 随斑块面积的减少, 环境过滤的作用增强。

此外, 结合微宇宙的实验方法, 也可以构建模拟群落, 通过直接观察不同实验情景下的群落动态, 能够验证某一生态过程在群落构建中的作用(Davies *et al.*, 2009; Altermatt *et al.*, 2015; Ron *et al.*, 2018)。通常利用微生物群落, 通过配置菌落的大小(生态漂变)、菌群间隔度(扩散)、环境胁迫或干扰(选择)、起始菌落的物种组成(优先效应)等, 验证生态群落的构建过程(Jiang & Patel, 2008; Ojima & Jiang, 2017)。然而, 对于森林群落而言, 很难利用微宇宙的实验方法对群落构建过程进行检验, 由微宇宙实验获得的结论是否适用于片段化生境中的森林群落, 仍值得商榷。

### 4.2.2 野外控制实验

野外控制实验也是检验片段化生境中群落构建过程非常有效的手段(Debinski & Holt, 2000; Resasco *et al.*, 2017)。Haddad等(2015)综述了目前世界上已有的针对片段化生境的控制实验(图1), 通过设置控制实验和长期观察, 对片段化生境中或岛屿上群落构建的过程进行了有效的检验(Wilson *et al.*, 2016; Resasco *et al.*, 2017)。例如, 巴西的片段化森林动态实验是目前最大和时间最长的野外控制实验, 通过设置不同大小的森林斑块且控制斑块之间的隔离度差异, 分析森林斑块面积的大小对群落构建过程的影响(Laurance *et al.*, 2011); 美国的Savannah河流廊道实验通过增加斑块间的隔离度, 且控制斑块

的面积差异,分析廊道效应(扩散)在群落构建过程中的作用(Haddad & Baum, 1999; Tewksbury *et al.*, 2002); Kansas生境片段化实验则通过设置不同面积大小和隔离度的片段化斑块,长期监测斑块内群落的动态变化,研究生境片段化对群落构建和演替过程的影响(Holt *et al.*, 1995); 另外, Alexander等(2012)利用此实验在种群水平上分析了种子扩散与斑块间连通性之间的关系,在群落水平上分析了环境过滤和扩散限制的共同作用对群落演替的作用。然而,除上述主要的实验外,基于野外控制实验检验片段化生境中森林群落构建过程的研究仍然不足。

#### 4.3 基于群落结构动态的分析

所有自然种群多度的波动,均受到环境的随机波动、种内和种间竞争以及随机过程等因子影响(Mutshinda *et al.*, 2009)。而群落的构建依赖于群落内各种群的动态变化,即物种多度、物种定殖和灭绝的动态变化,通过分析群落内物种组成或种群多度随时间的动态变化,可以为群落的构建过程提供最直接的证据(McGarigal & Cushman, 2002; Ernest *et al.*, 2008)。Laurance等(2014)通过对比片段化和连续森林中年际间树木的死亡率和更新率,发现环境过滤(如大气中CO<sub>2</sub>浓度)是影响群落构建的主要因子; Damschen等(2019)通过长期监测植物群落的定殖率和死亡率,发现连接度高的片段化群落间能够通过提高定殖率和降低灭绝率而维持更高的物种多样性。另外,通过比较分析一定时间内片段化森林与连续森林内物种组成/功能特征的周转、群落功能特征/谱系结构的收敛或发散,也能揭示各生态过程在森林演替不同阶段的相对作用(Collins *et al.*, 2017)。利用不同大小或隔离度的群落内各种群的多度在时间上的波动趋势,也可以分析生态漂变和选择过程的相对作用(Vellend, 2016)。

基于森林群落内各物种的个体在某一空间尺度上的死亡格局,采用点格局或广义线性(混合)模型的方法可以定量分析种间或者种内竞争所引起的密度依赖效应(Wu *et al.*, 2017b; Zhu *et al.*, 2018)。在片段化生境中,也可以利用不同大小斑块中植物个体在空间上的死亡格局或结合幼苗个体被植食的空间分布格局,分析片段化森林中同种/异种负密度依赖效应的强度(LaManna *et al.*, 2017; Krishnadas *et al.*, 2018)。不过,利用群落内各种群在片段化生境中的个体空间分布变化,分析群落构建过程的实证

研究非常不足。

此外,利用空间代替时间的方法(Wardle *et al.*, 2012),如选择不同年龄的岛屿群、不同群落演替历史岛屿、不同干扰梯度的森林斑块等,通过分析不同群落间物种组成、功能特征和谱系结构的变化,也是检验群落构建过程的方法之一(Wardle *et al.*, 2003; Rominger *et al.*, 2016)。对于森林群落而言,群落内幼苗和成树个体的多度和物种组成的变化,也能够反映生态漂变或者选择过程在由幼苗发展到成树阶段的相对作用(Baldeck *et al.*, 2016)。

总之,检验片段化森林群落构建过程的方法非常多样,在实际的检验中,可以优先考虑基于群落结构动态的分析方法,同时结合控制实验,直接检验影响森林群落构建的主要生态过程。如果缺乏动态数据,则可以利用局域群落内/群落间的物种个体多度分布、物种组成差异、物种功能特征/谱系结构等,结合群落所处的演替状态、生境条件等,选择相应的统计学方法对群落的构建过程进行推测和检验。

### 5 片段化森林群落构建过程对物种保护的启示

自从岛屿生物地理学动态平衡理论(MacArthur & Wilson, 1963, 1967)提出后,由于生境片段化形成的生境斑块与岛屿类似,该理论也成为片段化生境中生物多样性保护和自然保护区设计的理论框架(图1)(Wilson & Willis, 1975; Warren *et al.*, 2015)。但是由于该理论没有考虑物种自身的属性和岛屿间生境的差异等,仅考虑了扩散限制和随机过程对群落构建的影响,使其在群落构建和生物保护中的应用仍存在争论(Diamond, 1975, 1976)。关于片段化生境中,如何利用岛屿生物地理学和群落生态学中所得出的理论对物种进行有效的保护,仍然是保护生物学面临的主要问题(Harrison & Bruna, 1999; Resasco *et al.*, 2017)。其中,保护一个大的保护区还是保护几个小的保护区(SLOSS争论)一直以来是保护生物学家争论的焦点问题(Fahrig, 2017, 2019)。

根据片段化森林构建的主要生态过程(扩散限制、选择过程和生态漂变),如果所有小斑块中的物种,随机来源于大斑块中的物种库(源-库动态),且斑块间物种呈嵌套分布,即生态漂变是形成森林斑块间物种组成差异的主要过程,此时保护一个大的

保护区将变得更为有意义。然而, 已发现显著的嵌套式分布格局仅在9%的系统中出现, 而反嵌套的物种分布格局在16%的系统中出现(Matthews *et al.*, 2015a)。如果小斑块之间存在较高的生境异质性, 不同的斑块上选择不同的物种, 即小面积森林斑块之间存在较高的 $\beta$ 多样性(Liu *et al.*, 2018), 那么小面积的斑块也具有保护价值, 不能被忽略(Tscharntke *et al.*, 2002; Rösch *et al.*, 2015)。基于全球尺度的分析, 也发现小面积的斑块具有一定的保护价值(Wintle *et al.*, 2019)。因此, 在植被恢复和管理中, 如果仅能在多个小面积的斑块上进行植被恢复, 应尽可能地增加斑块之间的生境异质性以及物种组成的差异性, 以维持更高的区域物种多样性。

随着群落大小的变小, 生态漂变作用的增大, 会引起物种在局域群落内的消失(Fukami, 2010)。扩散过程可以通过增加有效群落的大小, 来减少生态漂变的作用。因此, 在片段化生境中, 促进斑块间物种的扩散过程, 可以增加有效群落的大小, 减少生态漂变的作用(Ron *et al.*, 2018)。此外, 增加斑块间的连通性, 也能促进植食性昆虫等天敌和种子扩散者在片段化森林之间的扩散, 稳定食物链结构、避免物种之间级联效应的灭绝过程, 增加同种负密度制约效应的强度等, 进而提高生物多样性(Emer *et al.*, 2018; Seibold *et al.*, 2018)。故而, 增加小面积森林斑块之间的连通性, 降低生态漂变的影响, 也是维持生物多样性的有效手段。

## 6 总结和研究展望

(1)通过对片段化森林群落构建过程的相关理论进行综合分析可知, 扩散、生态漂变、选择和物种形成等群落生态学理论中的4个生态过程(Vellend, 2016), 能够很好地解释片段化森林群落的构建过程。片段化生境具有独特的斑块大小、空间配置以及非亲和性的基质等特点, 虽然为片段化森林群落构建过程的检验提供了便利的条件, 但如何检验和区分不同生态过程在群落构建中的相对作用, 相关研究仍主要集中在理论研究上, 基于长期观察和控制实验的实证研究仍然不足。

(2)选择过程是片段化森林群落构建的一个基本过程, 但已有的岛屿生物地理学平衡理论并未考虑选择过程的作用, 也缺乏包含选择过程的理论模型研究。在未来的研究中, 可以针对4个群落构建的

过程, 结合森林斑块的大小和隔离度, 基于岛屿生物地理学平衡理论模型, 引入选择过程的作用, 构建理论模型, 应用于片段化森林群落构建过程的研究。另外, 结合功能和谱系多样性, 有助于我们深入理解片段化森林群落构建的生态过程(Santos *et al.*, 2016)。

(3)扩散是影响片段化森林构建的主要过程, 关于扩散限制对群落构建的作用, 主要通过分析群落间的地理距离是否对物种或功能特征(与扩散相关)的组成差异具有较高的解释度进行间接衡量。而判定某物种的扩散能力, 主要根据其种子大小、种子传播方式等与扩散相关的功能特征进行定性衡量(Zambrano *et al.*, 2019), 如何定量衡量物种在片段化生境中的扩散距离, 仍是当前研究的难点问题, 有待在研究方法上取得进一步的突破。

(4)对于解构森林群落和重构森林群落而言, 由于其形成方式和演替时间的不同, 理论上不同的生态过程所起的相对作用也存在差异, 但缺乏实证研究。在后续的研究中可设计长期观察和野外人工控制实验, 直接比较重构群落和解构群落的动态变化, 定量区分上述生态过程在重构群落和解构群落不同演替阶段的相对作用, 并将获得的研究结果和原理, 应用到实际重构森林和解构森林的生物多样性保护和生态系统管理中。

(5)虽然在局域尺度和单一营养级上对于片段化生境中的群落构建过程已有充分的研究, 但在区域和进化尺度上理解驱动片段化生境中群落构建的生态过程, 以及考虑群落内多个营养级间的相互作用对群落构建的影响仍是未来研究的热点方向。

**致谢** 感谢浙江大学曾頔博士、浙江师范大学韩文娟博士、The University of Western Australia郑诗璐等对本文内容的修改。

## 参考文献

- Ackerly DD, Cornwell WK (2007). A trait-based approach to community assembly: Partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters*, 10, 135–145.
- Alexander HM, Foster BL, Ford Ballantyne IV, Collins CD, Antonovics J, Holt RD (2012). Metapopulations and metacommunities: Combining spatial and temporal perspectives in plant ecology. *Journal of Ecology*, 100, 88–103.

- Altermatt F, Fronhofer EA, Garnier A, Giometto A, Hammes F, Klecka J, Legrand D, Mächler E, Massie TM, Pennekamp F, Plebani M, Pontarp M, Schtickzelle N, Thuillier V, Petchey OL (2015). Big answers from small worlds: A user's guide for protist microcosms as a model system in ecology and evolution. *Methods in Ecology and Evolution*, 6, 218–231.
- Bai B, Li N, Lu CH (2011). Influence of habitat fragmentation on frugivores and their seed dispersal. *Chinese Journal of Ecology*, 30, 2613–2620. [白冰, 李宁, 鲁长虎 (2011). 生境破碎化对食果动物及种子传播的影响. *生态学杂志*, 30, 2613–2620.]
- Baldeck CA, Kembel SW, Harms KE, Yavitt JB, John R, Turner BL, Madawala S, Gunatilleke N, Gunatilleke S, Bunyavejchewin S, Kiratiprayoon S, Yaacob A, Supardi MNN, Valencia R, Navarrete H, Davies SJ, Chuyong GB, Kenfack D, Thomas DW, Dalling JW (2016). Phylogenetic turnover along local environmental gradients in tropical forest communities. *Oecologia*, 182, 547–557.
- Baynes J, Herbohn J, Chazdon RL, Nguyen H, Firn J, Gregorio N, Lamb D (2016). Effects of fragmentation and landscape variation on tree diversity in post-logging regrowth forests of the Southern Philippines. *Biodiversity and Conservation*, 25, 923–941.
- Benchimol M, Peres CA (2015). Edge-mediated compositional and functional decay of tree assemblages in Amazonian forest islands after 26 years of isolation. *Journal of Ecology*, 103, 408–420.
- Chase JM, Leibold MA (2003). *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. University of Chicago Press, Chicago.
- Chase JM, Myers JA (2011). Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366, 2351–2363.
- Chen L, Mi XC, Ma KP (2014). Niche differentiation and its consequence on biodiversity maintenance in forest communities. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 26, 112–117. [陈磊, 米湘成, 马克平 (2014). 生态位分化与森林群落物种多样性维持研究展望. *生命科学*, 26, 112–117.]
- Chesson P (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31, 343–366.
- Chesson P (2018). Updates on mechanisms of maintenance of species diversity. *Journal of Ecology*, 106, 1773–1794.
- Chesson PL, Warner RR (1981). Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *The American Naturalist*, 117, 923–943.
- Cirtwill AR, Stouffer DB (2016). Knowledge of predator-prey interactions improves predictions of immigration and extinction in island biogeography. *Global Ecology and Biogeography*, 25, 900–911.
- Collins CD, Banks-Leite C, Brudvig LA, Foster BL, Cook WM, Damschen EI, Andrade A, Austin M, Camargo JL, Driscoll DA, Holt RD, Laurance WF, Nicholls AO, Orrock JL (2017). Fragmentation affects plant community composition over time. *Ecography*, 40, 119–130.
- Connell JH, Tracey JG, Webb LJ (1984). Compensatory recruitment, growth, and mortality as factors maintaining rain forest tree diversity. *Ecological Monographs*, 54, 141–164.
- Cottenie K (2005). Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters*, 8, 1175–1182.
- Damschen EI, Brudvig LA, Burt MA, Fletcher Jr RJ, Haddad NM, Levey DJ, Orrock JL, Resasco J, Tewksbury JJ (2019). Ongoing accumulation of plant diversity through habitat connectivity in an 18-year experiment. *Science*, 365, 1478–1480.
- Das AA, John R, Anand M (2017). Does structural connectivity influence tree species distributions and abundance in a naturally discontinuous tropical forest formation? *Journal of Vegetation Science*, 28, 7–18.
- Davies KF, Holyoak M, Preston KA, Offeman VA, Lum Q (2009). Factors controlling community structure in heterogeneous metacommunities. *Journal of Animal Ecology*, 78, 937–944.
- Debinski DM, Holt RD (2000). A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology*, 14, 342–355.
- Delavaux CS, Weigelt P, Dawson W, Duchicela J, Essl F, van Kleunen M, König C, Pergl J, Pyšek P, Stein A, Winter M, Schultz P, Kreft H, Bever JD (2019). Mycorrhizal fungi influence global plant biogeography. *Nature Ecology & Evolution*, 3, 424–429.
- Diamond JM (1975). *Ecology and Evolution of Communities*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, USA.
- Diamond JM (1976). Island biogeography and conservation: Strategy and limitations. *Science*, 193, 1027–1029.
- Didham RK (2010). *Ecological Consequences of Habitat Fragmentation*. John Wiley & Sons, Oxford.
- Emer C, Galetti M, Pizo MA, Guimarães Jr PR, Moraes S, Piratelli A, Jordano P (2018). Seed-dispersal interactions in fragmented landscapes—A metanetwork approach. *Ecology Letters*, 21, 484–493.
- Ernest SKM, Brown JH, Thibault KM, White EP, Goheen JR (2008). Zero sum, the niche, and metacommunities: Long-term dynamics of community assembly. *The American Naturalist*, 172, E257–E269. DOI: 10.1086/592402.
- Ewers RM, Andrade A, Laurance SG, Camargo JL, Lovejoy TE, Laurance WF (2017). Predicted trajectories of tree community change in Amazonian rainforest fragments. *Ecography*, 40, 26–35.
- Ewers RM, Didham RK, Fahrig L, Ferraz G, Hector A, Holt RD, Kapos V, Reynolds G, Sinun W, Snaddon JL, Turner

- EC (2011). A large-scale forest fragmentation experiment: The stability of altered forest ecosystems project. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366, 3292–3302.
- Fahrig L (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 487–515.
- Fahrig L (2013). Rethinking patch size and isolation effects: The habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*, 40, 1649–1663.
- Fahrig L (2017). Ecological responses to habitat fragmentation *per se*. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48, 1–23.
- Fahrig L (2019). Habitat fragmentation: A long and tangled tale. *Global Ecology and Biogeography*, 28, 33–41.
- Fattorini S, Rigal F, Cardoso P, Borges PAV (2016). Using species abundance distribution models and diversity indices for biogeographical analyses. *Acta Oecologica*, 70, 21–28.
- Favre-Bac L, Lamberti-Raverot B, Puijalon S, Ernoult A, Burel F, Guillard L, Mony C (2017). Plant dispersal traits determine hydrochorous species tolerance to connectivity loss at the landscape scale. *Journal of Vegetation Science*, 28, 605–615.
- Fukami T (2010). Community assembly dynamics in space. In: Verhoef HA, Morin PJ eds. *Community Ecology: Processes, Models, and Applications*. Oxford University Press, Oxford, USA. 45–54.
- Fukami T (2015). Historical contingency in community assembly: Integrating niches, species pools, and priority effects. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46, 1–23.
- Gaston KJ, Blackburn TM (2008). *Pattern and Process in Macroecology*. John Wiley & Sons, Oxford.
- Genua L, Start D, Gilbert B (2017). Fragment size affects plant herbivory via predator loss. *Oikos*, 126, 1357–1365.
- Gonzalez A, Lawton JH, Gilbert FS, Blackburn TM, Evans-Freke I (1998). Metapopulation dynamics, abundance, and distribution in a microecosystem. *Science*, 281, 2045–2047.
- Gravel D, Massol F, Canard E, Mouillot D, Mouquet N (2011). Trophic theory of island biogeography. *Ecology Letters*, 14, 1010–1016.
- Haddad NM, Baum KA (1999). An experimental test of corridor effects on butterfly densities. *Ecological Applications*, 9, 623–633.
- Haddad NM, Brudvig LA, Clobert J, Davies KF, Gonzalez A, Holt RD, Lovejoy TE, Sexton JO, Austin MP, Collins CD, Cook WM, Damschen EI, Ewers RM, Foster BL, Jenkins CN, King AJ, Laurance WF, Levey DJ, Margules CR, Melbourne BA, Nicholls AO, Orrock JL, Song DX, Townshend JR (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, 1, e1500052. DOI: 10.1126/sciadv.1500052.
- Hanski I (1994). A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology*, 63, 151–162.
- Harrison S, Bruna E (1999). Habitat fragmentation and large-scale conservation: What do we know for sure? *Ecography*, 22, 225–232.
- 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.
- Holt RD, Robinson GR, Gaines MS (1995). Vegetation dynamics in an experimentally fragmented landscape. *Ecology*, 76, 1610–1624.
- Holyoak M, Leibold MA, Holt RD (2005). *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities*. University of Chicago Press, Chicago.
- Hubbell SP (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Hubbell SP, Condit R, Foster RB, Grubb P, Thomas C (1990). Presence and absence of density dependence in a neotropical tree community. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 330, 269–281.
- Hyatt LA, Rosenberg MS, Howard TG, Bole G, Fang W, Anastasia J, Brown K, Grella R, Hinman K, Kurdziel JP, Gurevitch J (2003). The distance dependence prediction of the Janzen-Connell hypothesis: A meta-analysis. *Oikos*, 103, 590–602.
- Jacquet C, Mouillot D, Kulbicki M, Gravel D (2017). Extensions of Island Biogeography Theory predict the scaling of functional trait composition with habitat area and isolation. *Ecology Letters*, 20, 135–146.
- Janzen DH (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, 104, 501–528.
- Jiang F, Xun YH, Cai HY, Jin GZ (2018). Functional traits can improve our understanding of niche- and dispersal-based processes. *Oecologia*, 186, 783–792.
- Jiang L, Patel SN (2008). Community assembly in the presence of disturbance: A microcosm experiment. *Ecology*, 89, 1931–1940.
- Kadmon R, Pulliam HR (1995). Effects of isolation, logging and dispersal on woody-species richness of islands. *Vegetatio*, 116, 63–68.
- Kenkel NC (1988). Pattern of self-thinning in jack pine: Testing the random mortality hypothesis. *Ecology*, 69, 1017–1024.
- Kozak J, Ziolkowska E, Vogt P, Dobosz M, Kaim D, Kolecka N, Ostafin K (2018). Forest-cover increase does not trigger forest-fragmentation decrease: Case study from the Polish carpathians. *Sustainability*, 10, 1472. DOI: 10.3390/su10051472.
- Kraft NJB, Ackerly DD (2010). Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs*, 80, 401–422.
- 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 diversity along latitudinal and elevational gradients. *Science*, 333, 1755–1758.
- Kraft NJB, Valencia R, Ackerly DD (2008). Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 322, 580–582.
- Krishnadas M, Bagchi R, Sridhara S, Comita LS (2018). Weaker plant-enemy interactions decrease tree seedling diversity with edge-effects in a fragmented tropical forest. *Nature Communications*, 9, 4523.
- LaManna JA, Mangan SA, Alonso A, Bourg NA, Brockelman WY, Bunyavejchewin S, Chang LW, Chiang JM, Chu-yong GB, Clay K, Condit R, Cordell S, Davies SJ, Furniss TJ, Giardina CP, Gunatilleke IAUN, Gunatilleke CVS, He F, Howe RW, Hubbell SP, Hsieh CF, Inman-Narahari FM, Janik D, Johnson DJ, Kenfack D, Korte L, Král K, Larson AJ, Lutz JA, McMahon SM, McShea WJ, Memiaghe HR, Nathalang A, Novotny V, Ong PS, Orwig DA, Ostertag R, Parker GG, Phillips RP, Sack L, Sun IF, Tello JS, Thomas DW, Turner BL, Vela Díaz DM, Vrška T, Weiblen GD, Wolf A, Yap S, Myers JA (2017). Plant diversity increases with the strength of negative density dependence at the global scale. *Science*, 356, 1389–1392.
- Larios L, Pearson DE, Maron JL (2017). Incorporating the effects of generalist seed predators into plant community theory. *Functional Ecology*, 31, 1856–1867.
- Lasky JR, Keitt TH (2013). Reserve size and fragmentation alter community assembly, diversity, and dynamics. *The American Naturalist*, 182, E142–E160. DOI: 10.1086/673205.
- Laurance WF (2008). Theory meets reality: How habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory. *Biological Conservation*, 141, 1731–1744.
- Laurance WF, Andrade AS, Magrach A, Camargo JLC, Campbell M, Fearnside PM, Edwards W, Valsko JJ, Lovejoy TE, Laurance SG (2014). Apparent environmental synergism drives the dynamics of Amazonian forest fragments. *Ecology*, 95, 3018–3026.
- Laurance WF, Camargo JLC, Luizão RCC, Laurance SG, Pimm SL, Bruna EM, Stouffer PC, Bruce Williamson G, Benítez-Malvido J, Vasconcelos HL, Van Houtan KS, Zartman CE, Boyle SA, Didham RK, Andrade A, Lovejoy TE (2011). The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. *Biological Conservation*, 144, 56–67.
- Laurance WF, Delamônica P, Laurance SG, Vasconcelos HL, Lovejoy TE (2000). Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature*, 404, 836.
- Laurance WF, Nascimento HEM, Laurance SG, Andrade A, Ribeiro JELS, Giraldo JP, Lovejoy TE, Condit R, Chave J, Harms KE, D'Angelo S (2006). Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103, 19010–19014.
- Legendre P, de Cáceres M (2013). Beta diversity as the variance of community data: Dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecology Letters*, 16, 951–963.
- 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.
- Legrand D, Guillaume O, Baguette M, Cote J, Trochet A, Calvez O, Zajitschek S, Zajitschek F, Lecomte J, Bénard Q, Le Galliard JF, Clobert J (2012). The Metatron: An experimental system to study dispersal and metaecosystems for terrestrial organisms. *Nature Methods*, 9, 828–833.
- Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M, Gonzalez A (2004). The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7, 601–613.
- Letten AD, Ke PJ, Fukami T (2017). Linking modern coexistence theory and contemporary niche theory. *Ecological Monographs*, 87, 161–177.
- Levins R (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15, 237–240.
- Lindo Z, Whiteley J, Gonzalez A (2012). Traits explain community disassembly and trophic contraction following experimental environmental change. *Global Change Biology*, 18, 2448–2457.
- Liu JJ, Coomes DA, Gibson L, Hu G, Liu JL, Luo YQ, Wu CP, Yu MJ (2019a). Forest fragmentation in China and its effect on biodiversity. *Biological Reviews*, 94, 1636–1657.
- Liu JJ, Coomes DA, Hu G, Liu JL, Yu JJ, Luo YQ, Yu MJ (2019b). Larger fragments have more late-successional species of woody plants than smaller fragments after 50 years of secondary succession. *Journal of Ecology*, 107, 582–594.
- Liu JJ, Slik F, Coomes DA, Corlett RT, Wang YP, Wilson M, Hu G, Ding P, Yu MJ (2019c). The distribution of plants and seed dispersers in response to habitat fragmentation in an artificial island archipelago. *Journal of Biogeography*, 46, 1152–1162.
- Liu JJ, Slik JWF (2014). Forest fragment spatial distribution matters for tropical tree conservation. *Biological Conservation*, 171, 99–106.
- Liu JL, Matthews TJ, Zhong L, Liu JJ, Wu DH, Yu MJ (2020). Environmental filtering underpins the island species-area relationship in a subtropical anthropogenic archipelago. *Journal of Ecology*, 108, 424–432.
- Liu JL, Qian H, Jin Y, Wu CP, Chen JH, Yu SQ, Wei XL, Jin XF, Liu JJ, Yu MJ (2016). Disentangling the drivers of taxonomic and phylogenetic beta diversities in disturbed



- and undisturbed subtropical forests. *Scientific Reports*, 6, 35926. DOI: 10.1038/srep35926.
- Liu JL, Vellend M, Wang ZH, Yu MJ (2018). High beta diversity among small islands is due to environmental heterogeneity rather than ecological drift. *Journal of Biogeography*, 45, 2252–2261.
- Liu XY, Zhao CL, Xu S, Liang QM, Zhu XT, Li L, Yan ER (2019). Beta diversity of vascular plants and its drivers in sea-islands of eastern China. *Biodiversity Science*, 27, 380–387. [刘翔宇, 赵慈良, 许山, 梁启明, 朱晓彤, 李亮, 阎恩荣 (2019). 中国东部海岛维管植物的beta多样性及其驱动因素. 生物多样性, 27, 380–387.]
- Lopez BE, Burgio KR, Carlucci MB, Palmquist KA, Parada A, Weinberger VP, Hurlbert AH (2016). A new framework for inferring community assembly processes using phylogenetic information, relevant traits and environmental gradients. *One Ecosystem*, 1, e9501. DOI: 10.3897/oneeco.1.e9501.
- Luo YQ, Yu MJ, Yu JJ, Zheng SL, Liu JJ, Yu MJ (2017). Effects of plant traits and the relative abundance of common woody species on seedling herbivory in the Thousand Island Lake region. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 1033–1040. [骆杨青, 余梅生, 余晶晶, 郑诗璐, 刘佳佳, 于明坚 (2017). 千岛湖地区常见木本植物性状和相对多度对幼苗植食作用的影响. 植物生态学报, 41, 1033–1040.]
- MacArthur RH, Wilson EO (1963). An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17, 373–387.
- MacArthur RH, Wilson EO (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Margules CR (1992). The Wog-Wog habitat fragmentation experiment. *Environmental Conservation*, 19, 316–325.
- Marini L, Bruun HH, Heikkinen RK, Helm A, Honnay O, Krauss J, Kühn I, Lindborg R, Pärtel M, Bommarco R (2012). Traits related to species persistence and dispersal explain changes in plant communities subjected to habitat loss. *Diversity and Distributions*, 18, 898–908.
- Matthews TJ, Borges PAV, de Azevedo EB, Whittaker RJ (2017). A biogeographical perspective on species abundance distributions: Recent advances and opportunities for future research. *Journal of Biogeography*, 44, 1705–1710.
- Matthews TJ, Cottee-Jones HEW, Whittaker RJ (2015a). Quantifying and interpreting nestedness in habitat islands: A synthetic analysis of multiple datasets. *Diversity and Distributions*, 21, 392–404.
- Matthews TJ, Whittaker RJ (2015b). On the species abundance distribution in applied ecology and biodiversity management. *Journal of Applied Ecology*, 52, 443–454.
- McGarigal K, Cushman SA (2002). Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological Applications*, 12, 335–345.
- McGill BJ, Etienne RS, Gray JS, Alonso D, Anderson MJ, Benecha HK, Dornelas M, Enquist BJ, Green JL, He F, Hurlbert AH, Magurran AE, Marquet PA, Maurer BA, Ostling A, Soykan CU, Ugland KI, White EP (2007). Species abundance distributions: Moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology Letters*, 10, 995–1015.
- McPeck MA (2007). The macroevolutionary consequences of ecological differences among species. *Palaeontology*, 50, 111–129.
- Mittelbach GG, Schemske DW (2015). Ecological and evolutionary perspectives on community assembly. *Trends in Ecology & Evolution*, 30, 241–247.
- Mori AS, Isbell F, Seidl R (2018).  $\beta$ -diversity, community assembly, and ecosystem functioning. *Trends in Ecology & Evolution*, 33, 549–564.
- Mouchet MA, Villéger S, Mason NWH, Mouillot D (2010). Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24, 867–876.
- Mouquet N, Loreau M (2003). Community patterns in source-sink metacommunities. *The American Naturalist*, 162, 544–557.
- Mutshinda CM, O'Hara RB, Woiwod IP (2009). What drives community dynamics? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276, 2923–2929.
- Myers JA, LaManna JA (2016). The promise and pitfalls of  $\beta$ -diversity in ecology and conservation. *Journal of Vegetation Science*, 27, 1081–1083.
- Negoita L, Fridley JD, Lomolino MV, Mittelhauser G, Craine JM, Weiher E (2016). Isolation-driven functional assembly of plant communities on islands. *Ecography*, 39, 1066–1077.
- Niu KC, Liu YN, Shen ZH, He FL, Fang JY (2009). Community assembly: The relative importance of neutral theory and niche theory. *Biodiversity Science*, 17, 579–593. [牛克昌, 刘怿宁, 沈泽昊, 何芳良, 方精云 (2009). 群落构建的中性理论和生态位理论. 生物多样性, 17, 579–593.]
- Öckinger E, Schweiger O, Crist TO, Debinski DM, Krauss J, Kuussaari M, Petersen JD, Pöyry J, Settele J, Summerville KS, Bommarco R (2010). Life-history traits predict species responses to habitat area and isolation: A cross-continental synthesis. *Ecology Letters*, 13, 969–979.
- Ojima MN, Jiang L (2017). Interactive effects of disturbance and dispersal on community assembly. *Oikos*, 126, 682–691.
- Pearse WD, Barbosa AM, Fritz SA, Keith SA, Harmon LJ, Harte J, Silvestro D, Xiao X, Davies TJ (2018). Building up biogeography: Pattern to process. *Journal of Biogeography*, 45, 1223–1230.
- Peng SY, Hu G, Yu MJ (2014). Beta diversity of vascular plants and its influencing factors on islands in the Thousand Island Lake. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 3866–3872. 彭思羿, 胡广, 于明坚 (2014). 千岛湖岛屿维管植物

多样性及其影响因素. 生态学报, 34, 3866–3872.]

- Perronne R, Munoz F, Borgy B, Reboud X, Gaba S (2017). How to design trait-based analyses of community assembly mechanisms: Insights and guidelines from a literature review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 25, 29–44.
- Qiao XJ, Jabot F, Tang ZY, Jiang MX, Fang JY (2015a). A latitudinal gradient in tree community assembly processes evidenced in Chinese forests. *Global Ecology and Biogeography*, 24, 314–323.
- 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 (2015b). Beta diversity determinants in Badagongshan, a subtropical forest in central China. *Scientific Reports*, 5, 17043. DOI: 10.1038/srep17043.
- Resasco J, Bruna EM, Haddad NM, Banks-Leite C, Margules CR (2017). The contribution of theory and experiments to conservation in fragmented landscapes. *Ecography*, 40, 109–118.
- Ricklefs RE (2004). A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, 7, 1–15.
- Ricklefs RE, Schluter D (1993). *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. University of Chicago Press, Chicago.
- Rominger AJ, Goodman KR, Lim JY, Armstrong EE, Becking LE, Bennett GM, Brewer MS, Cotoras DD, Ewing CP, Harte J, Martinez ND, O'Grady PM, Percy DM, Price DK, Roderick GK, Shaw KL, Valdivinos FS, Gruner DS, Gillespie RG (2016). Community assembly on isolated islands: Macroecology meets evolution. *Global Ecology and Biogeography*, 25, 769–780.
- Ron R, Fragman-Sapir O, Kadmon R (2018). Dispersal increases ecological selection by increasing effective community size. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115, 11280–11285.
- Rösch V, Tschamtk T, Scherber C, Batáry P (2015). Biodiversity conservation across taxa and landscapes requires many small as well as single large habitat fragments. *Oecologia*, 179, 209–222.
- Ruffell J, Banks-Leite C, Didham RK (2016). Accounting for the causal basis of collinearity when measuring the effects of habitat loss versus habitat fragmentation. *Oikos*, 125, 117–125.
- Ryser R, Häussler J, Stark M, Brose U, Rall BC, Guill C (2019). The biggest losers: Habitat isolation deconstructs complex food webs from top to bottom. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286, 20191177. DOI: 10.1098/rspb.2019.1177.
- Santos AMC, Field R, Ricklefs RE (2016). New directions in island biogeography. *Global Ecology and Biogeography*, 25, 751–768.
- Saunders DA, Hobbs RJ, Margules CR (1991). Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology*, 5, 18–32.
- Seibold S, Cadotte MW, MacIvor JS, Thorn S, Müller J (2018). The necessity of multitrophic approaches in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 33, 754–764.
- Taubert F, Fischer R, Groeneveld J, Lehmann S, Müller MS, Rödig E, Wiegand T, Huth A (2018). Global patterns of tropical forest fragmentation. *Nature*, 554, 519–522.
- Terborgh J, Alvarez-Loayza P, Dexter K, Cornejo F, Carrasco C (2011). Decomposing dispersal limitation: Limits on fecundity or seed distribution? *Journal of Ecology*, 99, 935–944.
- Tewksbury JJ, Levey DJ, Haddad NM, Sargent S, Orrock JL, Weldon A, Danielson BJ, Brinkerhoff J, Damschen EI, Townsend P (2002). Corridors affect plants, animals, and their interactions in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99, 12923–12926.
- Tilman D (1982). Resource competition and community structure. *Monographs in Population Biology*, 17, 1–296.
- Tschamtk T, Steffan-Dewenter I, Kruess A, Thies C (2002). Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscapes. *Ecological Applications*, 12, 354–363.
- Ulrich W, Kusumoto B, Shiono T, Kubota Y (2016). Climatic and geographic correlates of global forest tree species-abundance distributions and community evenness. *Journal of Vegetation Science*, 27, 295–305.
- Ulrich W, Ollik M, Ugland KI (2010). A meta-analysis of species-abundance distributions. *Oikos*, 119, 1149–1155.
- Valladares G, Salvo A, Cagnolo L (2006). Habitat fragmentation effects on trophic processes of insect-plant food webs. *Conservation Biology*, 20, 212–217.
- Vellend M (2010). Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 85, 183–206.
- Vellend M (2016). *The Theory of Ecological Communities*. Princeton University Press, Princeton.
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.
- Walker LR, Wardle DA, Bardgett RD, Clarkson BD (2010). The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology*, 98, 725–736.
- Waller DM, Mudrak EL, Rogers DA (2018). Do metacommunity mass effects predict changes in species incidence and abundance? *Ecography*, 41, 11–23.
- Wardle DA, Hörnberg G, Zackrisson O, Kalela-Brundin M, Coomes DA (2003). Long-term effects of wildfire on ecosystem properties across an island area gradient. *Science*, 300, 972–975.
- Wardle DA, Jonsson M, Bansal S, Bardgett RD, Gundale MJ, Metcalfe DB (2012). Linking vegetation change, carbon sequestration and biodiversity: Insights from island eco-

- systems in a long-term natural experiment. *Journal of Ecology*, 100, 16–30.
- Warren BH, Simberloff D, Ricklefs RE, Aguilée R, Condamine FL, Gravel D, Morlon H, Mouquet N, Rosindell J, Casquet J, Conti E, Cornuault J, Fernández-Palacios JM, Hengl T, Norder SJ, Rijsdijk KF, Sanmartín I, Strasberg D, Triantis KA, Valente LM, Whittaker RJ, Gillespie RG, Emerson BC, Thébaud C (2015). Islands as model systems in ecology and evolution: Prospects fifty years after Macarthur-Wilson. *Ecology Letters*, 18, 200–217.
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 475–505.
- Whittaker RJ, Jones SH, Partomihardjo T (1997). The rebuilding of an isolated rain forest assemblage: How disharmonic is the flora of Krakatau? *Biodiversity and Conservation*, 6, 1671–1696.
- Wiens JJ, Donoghue MJ (2004). Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 639–644.
- Wilcove DS, McLellan CH, Dobson AP (1986). Habitat fragmentation in the temperate zone. *Conservation Biology*, 6, 237–256.
- Wilson EO, Willis EO (1975). Applied biogeography. In: Cody ML, Diamond JM eds. *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press, Cambridge, USA. 522–534.
- Wilson MC, Chen XY, Corlett RT, Didham RK, Ding P, Holt RD, Holyoak M, Hu G, Hughes AC, Jiang L, Laurance WF, Liu JJ, Pimm SL, Robinson SK, Russo SE, Si XF, Wilcove DS, Wu JG, Yu MJ (2016). Habitat fragmentation and biodiversity conservation: Key findings and future challenges. *Landscape Ecology*, 31, 219–227.
- Wintle BA, Kujala H, Whitehead A, Cameron A, Veloz S, Kukkala A, Moilanen A, Gordon A, Lentini PE, Cadenhead NCR, Bekessy SA (2019). Global synthesis of conservation studies reveals the importance of small habitat patches for biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116, 909–914.
- Wright S (1940). Breeding structure of populations in relation to speciation. *The American Naturalist*, 74, 232–248.
- Wu CP, Vellend M, Yuan WG, Jiang B, Liu JJ, Shen AH, Liu JL, Zhu JR, Yu MJ (2017a). Patterns and determinants of plant biodiversity in non-commercial forests of eastern China. *PLOS ONE*, 12, e0188409. DOI: 10.1371/journal.pone.0188409.
- Wu H, Franklin SB, Liu JM, Lu ZJ (2017b). Relative importance of density dependence and topography on tree mortality in a subtropical mountain forest. *Forest Ecology and Management*, 384, 169–179.
- Yu MJ, Hu G, Feeley KJ, Wu JG, Ding P (2012). Richness and composition of plants and birds on land-bridge islands: Effects of island attributes and differential responses of species groups. *Journal of Biogeography*, 39, 1124–1133.
- Zambrano J, Garzon-Lopez CX, Yeager L, Fortunel C, Cordeiro NJ, Beckman NG (2019). The effects of habitat loss and fragmentation on plant functional traits and functional diversity: What do we know so far? *Oecologia*, 191, 505–518.
- Zavaleta E, Pasari J, Moore J, Hernández D, Suttle KB, Wilmsers CC (2009). Ecosystem responses to community disassembly. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1162, 311–333.
- Zhu Y, Mi XC, Ma KP (2009). A mechanism of plant species coexistence: The negative density-dependent hypothesis. *Biodiversity Science*, 17, 594–604. [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, 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.

特邀编委: 米湘成 实习编辑: 赵航

#### 附件I 文中出现的主要专业名词释义

#### Appendix I Explanation of main professional terms appearing in the essay

<http://www.plant-ecology.com/fileup/1005-264X/PDF/cjpe.2019.0155-A1.pdf>