

•研究报告•

负密度制约和生境过滤对古田山幼苗 功能多样性年际变化的影响

宋云峰^{1,3#} 陈声文^{2#} 王 薇³ 余建平² 钱海源² 王云泉³
陈 磊³ 米湘成^{3*} 任海保³ 叶 铎¹ 陈建华^{1*} 马克平³

1 (浙江师范大学化学与生命科学学院, 浙江金华 321004)

2 (钱江源国家公园生态资源保护中心, 浙江开化 324300)

3 (中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093)

摘要: 生物多样性的维持机制一直是群落生态学研究的核心内容。目前利用负密度制约和生境过滤分别解释群落多样性空间分布格局的研究较多, 但结合这两种机制来解释功能多样性格局年际变化的研究还很少。本文以古田山亚热带常绿阔叶林24 ha动态监测样地的木本植物幼苗为研究对象, 利用2006年和2007年的幼苗动态监测数据, 比较了幼苗功能 α 和 β 多样性随时间推移而变化的趋势。结果表明: 2006–2007年间, 随着时间的变化, 幼苗群落内与木质密度、比叶面积、叶片氮含量、叶片磷含量4种功能性状相关的功能 α 多样性显著增加, 与气孔密度相关的 α 多样性变化不显著; 幼苗群落间基于5种功能性状的 β 多样性均呈显著增加趋势。综合分析表明, 负密度制约能够促进古田山木本植物幼苗群落内的功能 α 多样性, 而生境过滤只能在一定程度上解释群落的功能 β 多样性。该结论还需要更长期的调查数据来验证。

关键词: 亚热带常绿阔叶林; 幼苗; 古田山; 功能 α 多样性; 功能 β 多样性; 群落构建

Effects of negative density dependence and habitat filtering on the functional diversity of seedlings in the subtropical forest of Gutianshan

Yunfeng Song^{1,3#}, Shengwen Chen^{2#}, Wei Wang³, Jianping Yu², Haiyuan Qian², Yunquan Wang³, Lei Chen³, Xiangcheng Mi^{3*}, Haibao Ren³, Duo Ye¹, Jianhua Chen^{1*}, Keping Ma³

1 College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang 321004

2 Ecological Resource Protection Center, Qianjiangyuan National Park, Kaihua, Zhejiang 324300

3 State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093

Abstract: How forest communities maintain their biodiversity has been challenged ecologists during the last few decades. Negative density-dependence and habitat filtering have been proposed as key players in community assembly. However, few studies have explored how negative density dependence and habitat filtering impact seedling dynamics over time. To test the relative roles of these two mechanisms in community assembly, we analyzed the temporal trends of functional α and β diversity in seedling communities in the 24 ha Gutianshan forest dynamics plot during 2006–2007. We found that functional α diversity within communities significantly increased over time except for functional α diversity associated with stomatal density. Functional β diversity significantly increased with time for five traits (such as wood density, specific leaf area, leaf nitrogen content, leaf phosphorus content and stomatal density) between communities. Our results suggest that negative density dependence can promote functional α diversity at local scales, while habitat filtering can partly explain functional β diversity.

Key words: subtropical evergreen broad-leaved forest; seedling; Gutianshan; functional alpha diversity; functional beta diversity; community assembly

收稿日期: 2017-02-21; 接受日期: 2017-06-08

基金项目: 国家自然科学基金(31170401)

共同第一作者 Co-first authors

* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: mixiangcheng@ibcas.ac.cn; sky78@zjnu.cn

群落生物多样性的维持机制是群落生态学的核心问题之一。目前解释群落多样性维持机理的理论和假说有很多,其中负密度制约(negative density-dependence)和生境过滤(habitat filtering)是两个比较重要的假说(Silvertown, 2004)。负密度制约假说是指同种或亲缘关系较近的物种由于竞争相似的资源、化感作用、病虫害传播等导致相互损害,从而为其他物种提供生存空间和资源,进而提高了群落生物多样性(祝燕等, 2008)。生境过滤是指在排除生物相互作用的情况下,非生物环境对该环境中的生物进行适应性筛选,得到一组具有表现型相似的物种的生态学过程(Kraft et al, 2015)。目前,在大部分研究中生境过滤也指由于种间的相互作用,在特定的生境中具有某一类表现型相似且适应性较强的物种逐渐淘汰适应性较差物种的生态学过程(Gonzalez et al, 2010)。很多研究已经从物种水平上验证了负密度制约和生境过滤在群落构建中的重要作用(Beckage & Clark, 2003; Chen et al, 2010; Zhu et al, 2010)。

植物功能性状是指植物响应生存环境的变化并对生态系统功能有较大影响的植物性状,如叶片的氮磷含量、比叶面积等(Wright et al, 2004)。随着研究的不断深入,植物功能性状分析已成为揭示生物多样性维持机制的重要手段(刘晓娟和马克平, 2015)。目前已经有较多的研究利用功能性状来探讨负密度制约和生境过滤对群落结构的影响(Reich, 2014)。如Uriarte等(2010)发现邻体的生长和存活受物种间平均功能性状距离的影响显著,但受种间系统发育距离的影响较小。Fortunel等(2016)发现在生物多样性很高的热带雨林里,种间功能性状的差异可以反映物种间潜在最大生长速率的差异、部分物种间相互作用的强度以及对邻体密度制约作用的敏感程度。这些研究都表明同种或近缘种的密度制约在群落构建中有重要作用。同时,当生境过滤作用很强时,群落内物种的功能性状会比较相似(Shen et al, 2016)。如Lebrija-Trejos等(2010)发现,在墨西哥的热带次生林中,群落生境和优势物种功能性状之间的密切关系反映了生境过滤在次生林群落构建过程中的重要作用。

但是在较小尺度上,种内和近缘种间的负密度制约作用可能会掩盖较大尺度上的生境过滤作用。如Wang等(2016)研究了长白山、古田山、Panama

(BCI)等5个大型森林样地的系统发育和功能结构,发现在热带森林中小尺度上更强烈的种内和近缘种之间的相互作用可以与生境过滤过程产生协同作用,使物种的空间分布近似独立于它们的生物邻体。如果生境过滤在植物达到幼苗阶段之前已经产生作用,或者几个不同作用机制间彼此平衡,则幼苗到成树过渡期间的物种多样性可能不会发生改变。因此,只比较群落间物种多样性高低的变化不足以区分不同的作用机制(Gonzalez et al, 2010)。目前大多数研究采用群落的空间格局来推断负密度制约与生境过滤的相对作用,很少有研究从群落的时间序列上的变化来研究这两个过程的相对作用。

幼苗阶段是影响物种的定居、更新和物种多样性维持过程的关键时期。在幼苗阶段,病菌和昆虫等有害生物产生的负密度制约效应能够显著影响同种个体的生长和存活,因此负密度制约对幼苗的影响最明显(Gilbert et al, 2001; Wright, 2002)。在古田山亚热带森林中,Zhu等(2010)发现83%的物种都受密度制约效应的影响,Chen等(2010)发现密度制约和生境过滤共同作用于幼苗的群落动态。幼苗群落谱系多样性的变化也受生境过滤和密度制约作用的共同影响(王薇等, 2014)。但是谱系多样性表示的是种间亲缘关系的差异,粗略地代表了种间的生态位差异,而目前还不清楚负密度制约和生境过滤对幼苗群落的功能多样性是否有显著的影响。

基于以上考虑,本研究以古田山24 ha森林动态监测样地中的幼苗为研究对象,预测样地幼苗的功能多样性变化:在群落内,如果负密度制约起主导作用,那么功能性状相似的物种之间相互排斥,同一生境的群落功能结构变得更加发散,物种的功能 α 多样性增加;如果生境过滤起主导作用,群落会淘汰不适应该生境的物种,随着时间的推移,同一生境中群落的功能结构变得更加聚集,物种功能 α 多样性降低。类似地,如果生境过滤起主导作用,随着时间的推移,同一生境内群落之间的 β 多样性会降低;如果生境过滤不起主导作用,而负密度制约效应主要在小尺度上起作用(一般认为 < 50 m),则随着时间的推移,同一生境内的群落间功能 β 多样性将不发生显著变化。本文拟通过检验该样地木本植物幼苗功能多样性的变化趋势,进一步加深对群落生物多样性维持机制的认识,试图为中亚热带森林群落的生物保护和生态恢复提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 样地概况

古田山国家级自然保护区位于浙江开化县, 总面积8,107 ha, 主峰青尖海拔1,258 m, 植被为中亚热带常绿阔叶林。该保护区年均降水量1,963.7 mm, 年平均气温15.3℃, 主要土壤类型为红壤、黄红壤、红黄壤和沼泽土, 呈酸性(胡正华等, 2003)。

古田山24 ha森林动态监测样地(29°15.102'–29°15.344' N, 118°07.010'–118°07.400' E)东西长600 m, 南北宽400 m, 地形极为复杂, 最大海拔高差268.6 m。参照CTFS (Center for Tropical Forest Science)样地建设标准(Condit, 1998), 对样地内所有胸径(DBH) ≥ 1 cm的木本植物进行定位、挂牌, 记录其树种名称、DBH、坐标等。2005年完成首次调查。样地内垂直结构清晰, 主要由林冠层、亚乔木层和灌木层组成(祝燕等, 2008)。

1.2 方法

1.2.1 幼苗调查

2006年在古田山24 ha森林动态监测样地内共设立169个0.5 m²的种子雨收集器, 每个收集器周边2 m处设立3个1 m²的幼苗样方(合称为1个幼苗监测站), 样地内共有507个幼苗样方, 169个幼苗监测站。对样方内所有高度 ≥ 10 cm且DBH < 1 cm的幼苗进行标记。于2006年和2007年的5、8和11月对所有幼苗样方进行调查, 两年调查到幼苗物种数 > 1的幼苗监测站分别为122个和114个, 共计66个物种。

根据土壤和地形因子数据, 通过多元回归树(Graham & Fine, 2008)以及指示种分析(Hardy & Senterre, 2007)的方法, 将古田山24 ha森林动态监测样地分为5种生境类型(Chen et al, 2010)。其中低海拔山谷(生境类型1)中共有51个幼苗监测站, 低海拔山脊(生境类型2)中有56个; 其他3种生境(中海拔斜坡、高海拔斜坡和高海拔山脊)由于幼苗样方数量不足, 没有进行分析。2007年筛选出的114个幼苗监测站包含在2006年的122个幼苗监测站之中。

1.2.2 样品采集和功能性状的测量

由于植物具有可塑性, 其功能性状沿环境梯度有较大的变化(Hulshof & Swenson, 2010)。本研究共调查了59个物种的1,100个幼苗个体, 其中采集20株以上幼苗个体的有53种, 另有较为稀有的6个物种每种采集了10株以上。用枝剪从幼苗的中上部剪

下长10 cm左右的茎, 包括至少10片完整的叶片或复叶中的小叶, 装入自封袋中带回实验站点处理。

测量指标主要有木质密度、气孔密度、比叶面积、叶氮含量和叶磷含量, 这些都是指示植物生活史策略、光合速率等的重要指标, 能很好地代表植物的竞争能力和生活史策略。(1)木质密度的测量: 在采样当天用排水法测量木质样本的鲜体积(Wright et al, 2010), 随后在烘箱中65℃烘干48–72 h至恒重, 然后测量其干重(Liu et al, 2012)。(2)气孔密度的测量: 选取2–3片结构完整、长势健康的叶片, 置于显微镜下观察, 区域面积与气孔个数的比值即为气孔密度, 用同一物种所有样本的气孔密度平均值代表物种水平的气孔密度(郑淑霞和上官周平, 2004)。(3)比叶面积的计算: 将叶片剪去叶柄后用扫描仪(Lide 25, Canon, Japan)扫描, 在300 dpi灰度模式下记录叶片图像, 然后通过WinFOLIA软件(Regent, Canada)计算叶片的投影面积即叶面积, 叶面积除以对应的叶片干重即比叶面积。(4)叶片氮浓度使用凯氏定氮法测定(Kjeltec 2200, FOSS, Sweden), 叶片磷浓度使用钼锑抗分光光度法测定。

1.2.3 数据分析方法

(1)功能性状树的建立。根据系统发育树的建立方法, 用功能性状数据建立功能性状树(Swenson & Enquist, 2009)。将每个物种的各个功能性状取平均值代表物种水平上的功能性状值, 使用R中hclust()函数分别对每个功能性状采用Ward的最小方差法进行聚类, 进而建立5个功能性状树, 分别用来计算功能 α 多样性和功能 β 多样性。

(2)功能 α 多样性指数。使用成对功能性状关系指数(pairwise trait dispersion, SES.PW) (Swenson et al, 2012)来表示。首先需要计算出每个幼苗监测站中所有物种对的平均功能距离(mean trait distance, MTD), 为了排除由于群落间的物种数不同而造成的误差, 需要对MTD进行标准化, 再将功能性状树上的物种名随机交换999次, 获得随机零模型下该样方物种的MTD分布, 利用随机分布结果标准化MTD_{obs}, 最后获得SES.PW。计算公式如下:

$$SES.PW = -1 \times \frac{MTD_{obs} - \text{mean}(MTD_{null})}{sd(MTD_{null})} \quad (1)$$

其中, MTD_{obs}代表观测值, MTD_{null}代表物种在系统发育树上随机交换末端的物种名后计算得到群落

的MTD, $sd(MTD_{null})$ 为标准差。若 $SES.PW > 0$, 表示群落中的物种在功能结构上聚集, 功能 α 多样性低于随机过程的期望值; 若 $SES.PW < 0$, 表示群落中的物种在功能结构上发散, 功能 α 多样性高于随机过程的期望值; 若 $SES.PW = 0$, 表示群落中的物种在功能结构上是随机的。

(3)功能 β 多样性指数。使用平均成对功能性状距离(mean pairwise distance, Dpw) (Swenson et al, 2012)指数来表示。Dpw计算的是两个群落不同物种之间的平均功能性状距离, 计算方法如下:

$$Dpw = \frac{\sum_{i=1}^{n_{k_1}} \bar{\delta}_{ik_2} + \sum_{j=1}^{n_{k_2}} \bar{\delta}_{jk_1}}{n_{k_1} + n_{k_2}} \quad (2)$$

其中 $\bar{\delta}_{ik_2}$ 表示群落 k_1 中物种 i 与群落 k_2 中全部物种的平均成对功能性状距离; n_{k_1} 表示群落 k_1 中的物种数。

功能 β 多样性的标准化方法如下:

$$SES.Dpw = \frac{\beta_{obs} - \bar{\beta}_{null}}{sd(\beta_{null})} \quad (3)$$

其中, β_{obs} 代表观测值(Dpw), $\bar{\beta}_{null}$ 代表通过随机

交换功能性状树上的物种999次后获得的平均值, $sd(\beta_{null})$ 为标准差(Swenson et al, 2012)。若 $SES.Dpw > 0$, 则说明群落间的物种在功能性状结构上距离较大, 功能 β 多样性高于随机过程的期望值; 若 $SES.Dpw < 0$, 则说明群落间的物种在功能结构上距离较小, 功能 β 多样性低于随机过程的期望值; 若 $SES.Dpw = 0$, 则说明群落间的物种在功能结构上是随机的。

采用线性回归模型分析不同年份和生境对功能 α 和 β 多样性的影响, 并采用多重比较来分析年际间的功能多样性变化。数据分析和制图均在R 3.1.3中进行。

2 结果

2.1 2006年和2007年功能 α 多样性的变化格局

从图1中可以看出, 2006年和2007年的木质密度(图1A)、比叶面积(图1C)、叶片氮含量(图1D)和叶片磷含量(图1E)的功能 α 多样性的SES.PW值均大于零, 且2007年的SES.PW值显著小于2006年($P < 0.01$), 说明2007年的这些功能性状的 α 多样性比

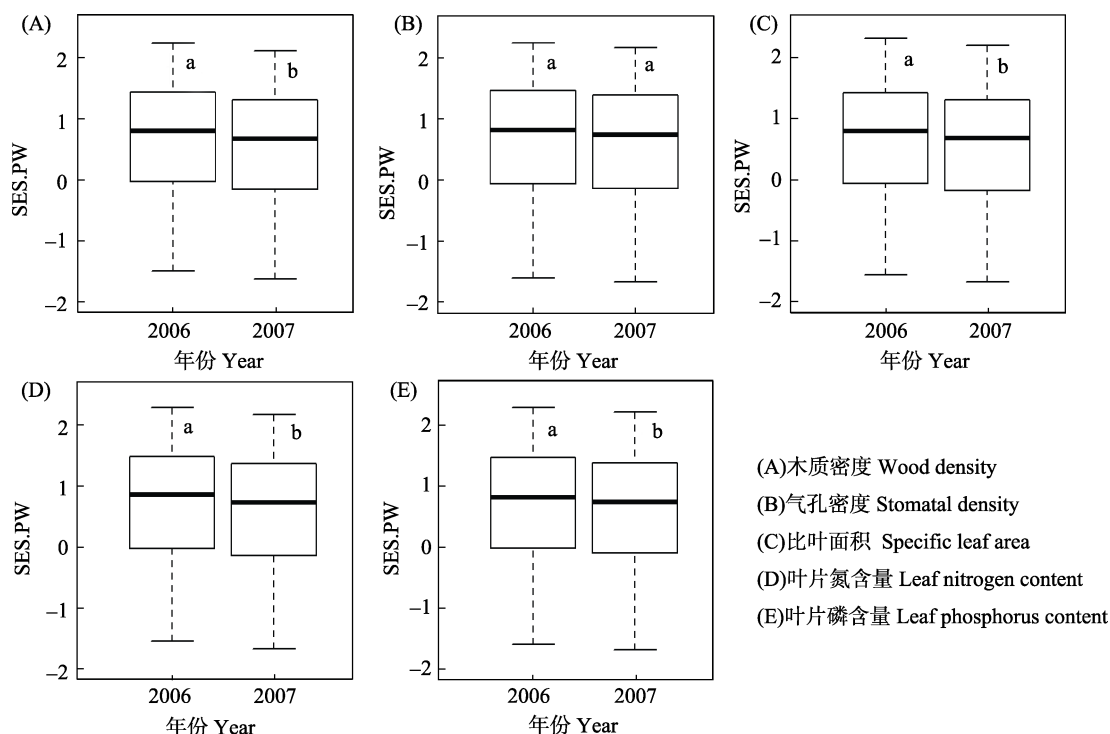


图1 2006年和2007年古田山24 ha森林动态监测样地幼苗的成对功能性状关系指数(SES.PW) (α 多样性)的变化趋势。不同字母表示差异显著($P < 0.01$)。

Fig.1 Changes of pairwise trait dispersion (SES.PW) (α diversity) within seedling community in the 24 ha Gutianshan forest dynamics plot in 2006 and 2007. Different letters indicate significant difference ($P < 0.01$).

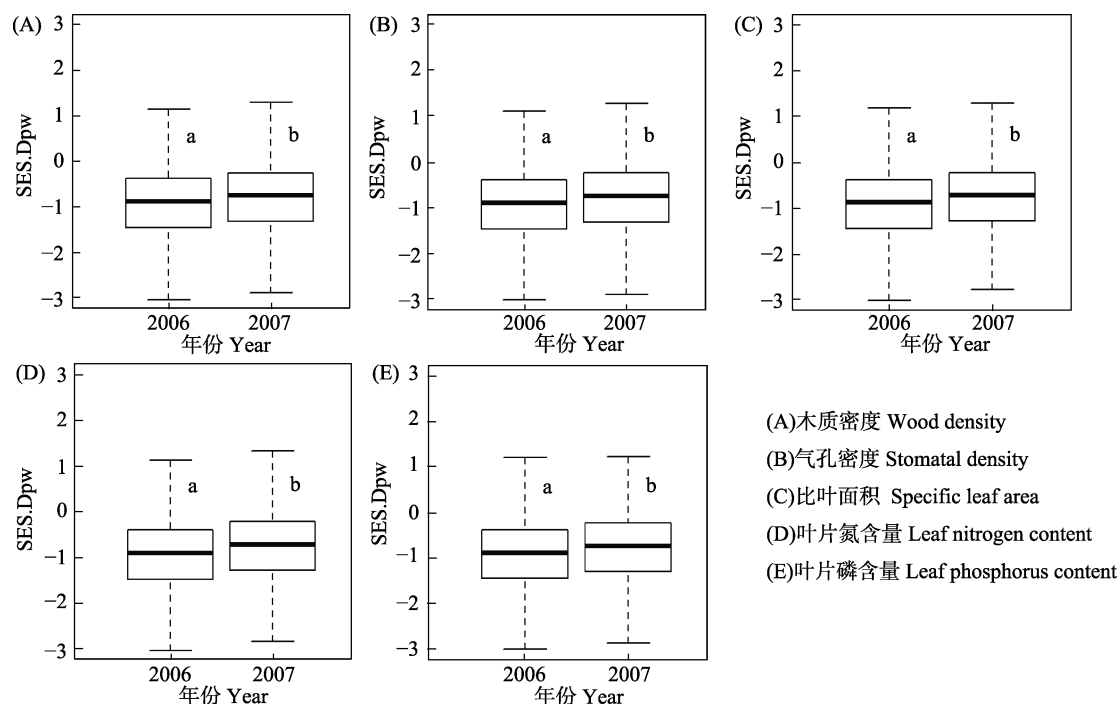


图2 古田山24 ha森林动态监测样地幼苗2006和2007年样方间成对功能性状关系指数(SES.Dpw) (β 多样性)的变化趋势。不同字母表示差异显著($P < 0.01$)。

Fig. 2 Changes of mean pairwise distance (SES.Dpw) (β diversity) within seedling community in the 24 ha Gutianshan forest dynamics plot in 2006 and 2007. Different letters indicate significant difference ($P < 0.01$).

2006年的显著发散,即功能 α 多样性从2006年到2007年呈变大的趋势。2007年气孔密度功能 α 多样性的SES.PW值也小于2006年的,但是并不显著($P = 0.055$) (图1B),说明气孔密度功能 α 多样性从2006年到2007年的变化趋势不显著。

2.2 2006年和2007年功能 β 多样性的变化格局

图2中是2006年和2007年低海拔山谷(生境类型1)和低海拔山脊(生境类型2)内样方间的功能 β 多样性SES.Dpw值的比较。从图中可以看出,2007年的5个指标的功能 β 多样性的SES.Dpw值极显著大于2006年($P < 0.001$),所以由平均成对功能性状距离(SES.Dpw)表示的5个功能 β 多样性从2006年到2007年是显著增加的。

3 讨论

3.1 负密度制约对幼苗功能 α 多样性的影响

从本研究结果来看(图1),除气孔密度外,2007年的木质密度、比叶面积、叶片氮含量和叶片磷含量4个性状所代表的功能 α 多样性都显著大于2006年,说明功能 α 多样性随着时间的推移而增加,这与本研究的预测相符,即负密度制约作用使得物种

的功能 α 多样性随着时间的推移而升高。这与前人的类似研究的结果是一致的。如: Stubbs和Wilson (2004)在新西兰沙丘-灌木群落中验证了由于竞争作用等过程的存在,群落内物种的功能结构是发散的。Grime等(2006)分析了加州木本植物群落物种的功能性状数据,发现由于竞争作用,群落内的功能结构也是发散的,即功能 α 多样性较高。王薇等(2014)在古田山的研究发现群落内幼苗的系统发育 α 多样性随着时间的推移显著增加,这与功能多样性的分析结果是一致的,即负密度制约增加了群落内的 α 多样性。

3.2 生境过滤对幼苗功能 β 多样性的影响

从图2中可以看出,用平均成对功能性状距离(Dpw)计算出的功能 β 多样性均呈显著上升趋势。这与生境过滤和负密度制约假说对功能 β 多样性的预测不相符。许多研究表明:由于生境过滤的作用,导致同一生境内物种的功能性状相似(Webb, 2000; Cavender-Bares et al, 2004; Guevara et al, 2016)。在古田山森林中,王薇等(2014)也发现生境过滤可导致同一生境中群落间的系统发育 β 多样性随着时间的推移而降低,这与本研究的结果是相反的。造成系

统发育 β 多样性和功能 β 多样性结果相反的原因可能有: (1)古田山24 ha森林动态监测样地大部分物种的功能性状都有显著的系统发育信号(曹科等, 2013), 但是系统发育信号的强度K值均小于1, 即系统发育信号较弱, 因此引起功能结构与系统发育结构变化的生态学过程可能不同; (2)功能性状对微环境的响应可能更为敏感。由于古田山样地的生境异质性较强, 同一生境内不同幼苗群落微环境的差异可能也较大, 经过不同微环境生境筛选, 导致存活下来的幼苗的性状较上一年变得更加特化, 使得2007年群落间的功能差异显著大于2006年, 但该假设还需要进一步验证。

综合分析表明, 2006–2007年间的负密度制约促进了古田山木本植物幼苗群落内的功能 α 多样性, 而生境过滤只能在一定程度上解释群落的功能 β 多样性变化。另外, 本研究的结果仅基于两年的幼苗动态, 不同年际气候变化对研究结果也可能会产生一定影响, 该结论还需要更长期的调查数据来进一步验证。

致谢: 感谢浙江大学于明坚教授、责任编辑和两位审稿专家对本文提出的修改意见。

参考文献

- Beckage B, Clark JS (2003) Seedling survival and growth of three forest tree species: the role of spatial heterogeneity. *Ecology*, 84, 1849–1861.
- Cao K, Rao MD, Yu JZ, Liu XJ, Mi XC, Chen JH (2013) The phylogenetic signal of functional traits and their effects on community structure in an evergreen broad-leaved forest. *Biodiversity Science*, 21, 564–571. (in Chinese with English abstract) [曹科, 饶米德, 余建中, 刘晓娟, 米湘成, 陈建华 (2013) 古田山木本植物功能性状的系统发育信号及其对群落结构的影响. *生物多样性*, 21, 564–571.]
- Cavender-Bares J, Ackerly DD, Baum DA, Bazzaz FA (2004) Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *The American Naturalist*, 163, 823–843.
- Chen L, Mi XC, Comita LS, Zhang L, 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.
- Condit R (1998) Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and a Comparison with Other Plots. Springer Science & Business Media, Berlin.
- Fortunel C, Valencia R, Wright SJ, Garwood NC, Kraft NJB (2016) Functional trait differences influence neighbourhood interactions in a hyperdiverse Amazonian forest. *Ecology Letters*, 19, 1062–1070.
- Gilbert GS, Harms KE, Hamill DN, Hubbell SP (2001) Effects of seedling size, El Niño drought, seedling density, and distance to nearest conspecific adult on 6-year survival of *Ocotea whitei* seedlings in Panamá. *Oecologia*, 127, 509–516.
- Gonzalez MA, Roger A, Courtois EA, Jabot F, Norden N, Paine CET, Baraloto C, Thebaud C, Chave J (2010) Shifts in species and phylogenetic diversity between sapling and tree communities indicate negative density dependence in a low-land rain forest. *Journal of Ecology*, 98, 137–146.
- Graham CH, Fine PV (2008) Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecology Letters*, 11, 1265–1277.
- Grime JP, Hodgson JG, Hunt R (2006) Comparative Plant Ecology. Castlepoint Press, Dalbeattie, UK.
- Guevara JE, Damasco G, Baraloto C, Fine PVA, Penuela MC, Castilho C, Vincentini A, Cardenas D, Wittmann F, Targhetta N, Phillips O, Stropp J, Amaral I, Maas P, Monteagudo A, Jimenez EM, Thomas R, Brienen R, Duque A, Magnusson W, Ferreira C, Honorio E, Matos FA, Arevalo FR, Engel J, Petronelli P, Vasquez I R, Steege H (2016) Low phylogenetic beta diversity and geographic neo-endemism in Amazonian white-sand forests. *Biotropica*, 48, 34–46.
- Hardy OJ, Senterre B (2007) Characterizing the phylogenetic structure of communities by an additive partitioning of phylogenetic diversity. *Journal of Ecology*, 95, 493–506.
- Hu ZH, Yu MJ, Ding BY, Fang T, Qian HY, Chen QC (2003) Types of evergreen broad-leaved forests and their species diversity in Gutian Mountain National Nature Reserve. *Chinese Journal of Applied Environmental Biology*, 9, 341–345. (in Chinese with English abstract) [胡正华, 于明坚, 丁炳扬, 方腾, 钱海源, 陈启瑞 (2003) 古田山国家级自然保护区常绿阔叶林类型及其群落物种多样性研究. *应用与环境生物学报*, 9, 341–345.]
- Hulshof CM, Swenson NG (2010) Variation in leaf functional trait values within and across individuals and species: an example from a Costa Rican dry forest. *Functional Ecology*, 24, 217–223.
- 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.
- Lebrija-Trejos E, Pérez-García EA, Meave JA, Bongers F, Poorter L (2010) Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology*, 91, 386–398.
- Liu XJ, Ma KP (2015) Plant functional traits—concepts, applications and future directions. *Scientia Sinica Vitae*, 45, 325–339. (in Chinese with English abstract) [刘晓娟, 马克平 (2015) 植物功能性状研究进展. *中国科学: 生命科学*, 45, 325–339.]
- 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.
- Reich PB (2014) The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102, 275–301.
- Shen Y, Yu SX, Lian JY, Shen H, Cao HL, Lu HP, Ye WH (2016) Inferring community assembly processes from trait diversity across environmental gradients. *Journal of Tropical Ecology*, 32, 290–299.
- Silvertown J (2004) Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 605–611.
- Stubbs WJ, Wilson JB (2004) Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology*, 92, 557–567.
- Swenson NG, Enquist BJ (2009) Opposing assembly mechanisms in a Neotropical dry forest: implications for phylogenetic and functional community ecology. *Ecology*, 90, 2161–2170.
- Swenson NG, Erickson DL, Mi XC, Bourg NA, Forero-Montana J, Ge XJ, Howe R, Lake JK, Liu XJ, Ma KP, Pei NC, Thompson J, Uriarte M, Wolf A, Wright SJ, Ye WH, Zhang JL, Zimmerman JK, Kress WJ (2012) Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in temperate and tropical tree communities. *Ecology*, 93, S112–S125.
- Uriarte M, Swenson NG, Chazdon RL, Comita LS, Kress WJ, Erickson D, Forero-Montana J, Zimmerman JK, Thompson J (2010) Trait similarity, shared ancestry and the structure of neighbourhood interactions in a subtropical wet forest: implications for community assembly. *Ecology Letters*, 13, 1503–1514.
- 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, Kraft NJB, Swenson NG, Davies SJ, Hao ZQ, Howe R, Lin YC, Ma KP, Mi XC, Su SH, Sun IF, Wolf A (2016) Stochastic dilution effects weaken deterministic effects of niche-based processes in species rich forests. *Ecology*, 97, 347–360.
- Webb CO (2000) Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist*, 156, 145–155.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas ML, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.
- Wright SJ (2002) Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130, 1–14.
- Wright SJ, Kitajima K, Kraft NJB, Reich PB, Wright IJ, Bunker DE, Condit R, Dalling JW, Davies SJ, Díaz S, Engelbrecht BMJ, Harms KE, Hubbell SP, Marks CO, Ruiz-Jaen MC, Salvador CM, Zanne AE (2010) Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. *Ecology*, 91, 3664–3674.
- Zheng SX, Shangguan ZP (2004) Stomata-density changes of the plants in the Loess Plateau of China over last century. *Acta Ecologica Sinica*, 24, 2457–2464. (in Chinese with English abstract) [郑淑霞, 上官周平 (2004) 近一世纪黄土高原区植物气孔密度变化规律. *生态学报*, 24, 2457–2464.]
- Zhu Y, Mi XC, Ren HB, Ma KP (2010) Density dependence is prevalent in a heterogeneous subtropical forest. *Oikos*, 119, 109–119.
- Zhu Y, Zhao GF, Zhang LW, Shen GC, Mi XC, Ren HB, Yu MJ, Chen JH, Chen SW, Fang T, Ma KP (2008) Community composition and structure of Gutianshan forest dynamic plot in a mid-subtropical evergreen broad-leaved forest, East China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 262–273. (in Chinese with English abstract) [祝燕, 赵谷风, 张俐文, 沈国春, 米湘成, 任海保, 于明坚, 陈建华, 陈声文, 方腾, 马克平 (2008) 古田山中亚热带常绿阔叶林动态监测样地—群落组成与结构. *植物生态学报*, 32, 262–273.]

(责任编辑: 王希华 责任编辑: 黄祥忠)