

暖温带–北亚热带过渡带落叶阔叶林群落不同径级系统发育结构的变化

任思远¹ 王 婷^{1*} 祝 燕² 叶永忠¹ 袁志良¹
李 聪³ 潘 娜¹ 李鹿鑫¹

¹ (河南农业大学, 郑州 450002)

² (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)

³ (河南省新郑市气象局, 河南新郑 451100)

摘要: 群落的系统发育结构能够有效地反映各种生态过程对群落组成的影响, 通过研究群落系统发育结构能推断出其形成的生态过程, 对于揭示群落动态具有重要意义。作者将宝天曼1 ha落叶阔叶林样地分为10 m×10 m、20 m×20 m、25 m×25 m三个尺度的样方, 将样地内乔木个体划分为小径级(1 cm ≤ DBH<5 cm)、中径级 (5 cm ≤ DBH<10 cm)、大径级(DBH ≥ 10 cm)三个径级, 通过比较各个阶段系统发育结构的变化, 来分析其群落系统发育结构的生态过程。不同零模型的比较发现, 宝天曼落叶阔叶林群落的净系统发育亲缘关系指数(net relatedness index, NRI)和最近种间亲缘关系指数(net nearest taxa index, NTI)值都随着研究尺度和径级的增加而降低, 表明该群落在不同时空尺度上都表现出群落系统发育结构发散, 而且系统发育密度制约对大径级个体的系统发育结构的影响大于小径级个体。上述结果说明密度制约是地处暖温带–亚热带过渡带的宝天曼落叶阔叶林群落物种多样性维持的重要机制。

关键词: 落叶阔叶林, 群落系统发育结构, 密度制约, 空间尺度, 径级

Phylogenetic structure of individuals with different DBH sizes in a deciduous broad-leaved forest community in the temperate-subtropical ecological transition zone, China

Siyuan Ren¹, Ting Wang^{1*}, Yan Zhu², Yongzhong Ye¹, Zhiliang Yuan¹, Cong Li³, Na Pan¹, Luxin Li¹

¹ Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002

² State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093

³ Xinzheng Meteorological Bureau, Xinzheng, Henan 451100

Abstract: Phylogenetic structure of a community could effectively reflect underlying ecological processes of a community. Understanding phylogenetic structure of a community will help reveal the ecological processes associated with community dynamics. Data in a 1-ha plot were divided into quadrats at three spatial scales (10 m×10 m, 20 m×20 m, and 25 m×25 m) and three DBH sizes (1 cm ≤ DBH<5 cm, 5 cm ≤ DBH<10 cm, DBH ≥ 10 cm) to compare phylogenetic structures and to infer ecological processes of the community in a deciduous broad-leaved forest in the Baotianman National Nature Reserve. It was shown that NRI (net relatedness index) and NTI (net nearest taxa index) decreased with increasing spatial scales and DBH sizes. These results indicated that, phylogenetic structure of this community were overdispersed at different spatial scales and DBH sizes; and phylogenetic density dependence exerted higher effect on larger DBH classes than smaller ones. Our results suggested that phylogenetic density dependence is an important mechanism in regulating species diversity and shaping community structure of the deciduous broad-leaved for-

收稿日期: 2014-06-06; 接受日期: 2014-09-28

基金项目: 国家自然科学基金(31270493)和中科院植物所植被与环境变化国家重点实验室 2012 年开放课题(LVEC-2012kf06)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: tingwang01@126.com

est in the temperate-subtropical ecological transition zone of China.

Key words: deciduous broad-leaved forest, phylogenetic structure, density dependence, spatial scale, DBH sizes

过去的几十年间, 多种理论被提出来解释物种丰富度的调节和物种共存机制(Grubb, 1977; Tilman, 1982; Taylor *et al.*, 1990; Hubbell *et al.*, 2001), 其中生态位过程、中性过程、密度制约3种机制被认为是植物群落多样性维持机制的重要理论(Webb *et al.*, 2002; Kraft *et al.*, 2007)。生态位理论认为群落中不同物种利用资源的能力不同, 当种间相对适合度差异小于种间稳定生态位差异时, 则群落内物种稳定共存(Chesson, 2000)。中性理论假设所有物种的竞争力、迁入迁出率、出生率和死亡率相同, 随机生态漂变、扩散限制是维持群落内物种共存的机制(Hubbell *et al.*, 2001)。Janzen(1970)和Connell(1971)提出了Janzen-Connell假说, 系统描述了密度制约能够维持热带森林高的物种多样性。早期的群落生态学理论通常假定在群落尺度上可以忽略进化过程的影响, 之后人们逐渐认识到区域进化历史和区域物种库对局地群落现有的结构有着重要的影响(Ricklefs, 1987, 2004), 因而分析群落中的物种进化关系对理解群落内现有物种组成具有重要意义(Losos, 1996)。

随着进化生物学与群落生态学的快速融合, 系统进化研究方法也被运用到群落生态学中。使用DNA序列的进化关系来代表物种间的亲缘关系, 不仅能更加有效地衡量群落物种组成, 还可以根据群落内物种功能性状的系统发育信号(phylogenetic signal)来确定种间的生态位保守性, 从而利用种间的系统发育关系替代种间的生态相似性来推断群落生物多样性的构建机制(Webb, 2000; Webb *et al.*, 2002)。在一个群落内生态性状进化的过程中, 当生境过滤为主驱动因素时, 系统发育保守将产生聚集的群落系统发育结构, 系统发育趋同进化将产生发散的群落系统发育结构; 当竞争排斥为主驱动因素时, 系统发育保守将产生发散的群落系统发育结构, 系统发育趋同进化将产生聚集或随机的群落系统发育结构; 当中性过程为主驱动因素时, 将产生随机的群落系统发育结构(Webb *et al.*, 2002; Kraft *et al.*, 2007)。

在群落系统发育结构研究中, 描述局部群落系统发育结构的 α 多样性指数包括群落系统发育结构

多样性(phylogenetic diversity)(Faith, 1992)、系统发育亲缘关系指数(net relatedness index, NRI)和最近种间亲缘关系指数(net nearest taxa index, NTI)(Webb *et al.*, 2002)。NRI是群落平均成对系统发育距离(mean pairwise distance, MPD)与群落随机构建零模型的比较, NTI是群落内平均最近邻体距离与群落随机构建零模型的比较。系统发育结构的聚集程度与NRI和NTI成正相关(Faith, 1994; Webb *et al.*, 2002, 2006; Webb & Pitman, 2002, Cavender-Bares *et al.*, 2006)。若NRI和NTI大于0, 说明样方中的物种比从物种库中随机抽样组成的群落具有更高的系统发育聚集度, 表明群落系统发育结构更聚集; 若NRI和NTI小于0, 则表明种间亲缘关系比从物种库中随机抽样组成的群落更发散; NRI和NTI等于0, 则表明种间亲缘关系与从物种库中随机抽样组成的群落相同, 群落表现为随机的系统发育结构(Webb *et al.*, 2008)。

使用相关的系统发育指数来检测物种共存机制已经在CTFS热带样地(Swenson *et al.*, 2007)和亚热带样地(Liu *et al.*, 2012)得到了较多应用。宝天曼国家级自然保护区地处典型的暖温带-北亚热带过渡区, 复杂多样的气候和地形条件促进了不同植物区系的交汇和融合, 使得本区成为我国同纬度生态结构保存最完整、物种多样性最丰富的地区之一, 然而有关该区森林群落的系统发育结构却鲜有报道。本研究通过对该区1 ha落叶阔叶林森林动态样地不同尺度上的群落系统发育结构进行分析, 拟探讨以下问题: (1)不同零模型模拟的不同尺度样地的系统发育结构如何? (2)不同径级物种和群落在局域尺度上系统发育结构如何变化? (3)影响宝天曼落叶阔叶林群落系统发育结构的生态学机制是什么?

1 方法

1.1 研究区域概况

宝天曼国家级自然保护区地处33°20'12"–33°35'43" N, 111°46'55"–112°03'32" E之间, 位于河南省南阳市内乡县境内, 地处暖温带向北亚热带的过渡区, 是中原地带少有的保存较完整的森林和野生动物类型生态区, 区域内生境类型多样, 物种丰

富,是生物资源的天然基因库。宝天曼年均气温 15.1℃,年均降水量 885.6 mm,土壤可划分为山地棕壤、山地黄棕壤和山地褐土 3 种,土壤 pH 值为 6.5 左右(宋朝枢, 1999)。

1.2 样地设置和调查方法

参照 BCI 50 ha 样地的建立方法(Condit, 1995, <http://www.ctfs.si.edu/>),在宝天曼自然保护区海拔 1,100 m 处建立了一个 1 ha (100 m×100 m)的落叶阔叶林样地,并划分为 25 个 20 m×20 m 的样方,再将每个 20 m×20 m 的样方划分为 16 个 5 m×5 m 的小样方进行调查。对每个小样方内胸径(DBH) ≥ 1 cm 的个体进行每木调查,记录它们的种类、胸径、坐标等,并挂牌标记,以便进行永久监测。

1.3 不同径级的划分

基于野外样方调查数据,将样地划分为 10 m×10 m、20 m×20 m、25 m×25 m 三个尺度来研究群落系统发育结构与尺度的关系。通过对样地全部 58 个树种进行调查,发现每个树种都有胸径大于 20 cm 以上的个体存在,将样地内 DBH ≥ 1 cm 的树木进一步划分为小径级(1 cm ≤ DBH < 5 cm)、中径级(5 cm ≤ DBH < 10 cm)和大径级(DBH ≥ 10 cm)三个径级,来研究不同径级的系统发育结构变化。

1.4 系统发育树的构建

利用在线工具 Phylomatic (Webb & Donoghue, 2005)中数据库构建宝天曼物种系统发育树。该软件以被子植物分类系统 APG III (2009)为基础数据,输入物种后自动输出系统发育树。参照数据库里的化石和分子数据进行年龄估计(Webb, 2000; Wikström *et al.*, 2001; Stevens, 2007),应用 Phylocom 软件(Webb *et al.*, 2008)中的 BLADJ 算法校正样地被子植物物种的系统发育长度,从而产生包含 58 个物种的系统发育树(图 1)。

1.5 系统发育指数选择

选择近年来广泛使用的净系统发育亲缘关系指数(NRI)和最近种间亲缘关系指数(NTI)来研究群落的系统发育结构。NRI 侧重于从整体上描述群落中物种形成的系统发育结构,NTI 侧重最近邻体的种间亲缘关系(Swenson *et al.*, 2007)。通过检测系统发育亲缘关系指数的大小,即统计检测系统发育距离观测值与零假设期望值的差异,来检测群落是否存在系统发育信号(牛红玉等, 2011)。NRI 和 NTI 的计算公式(Webb *et al.*, 2008) 如下:

$$NRI = -1 \times \frac{MPD - \text{rndMPDT}}{\text{sdrndMPD}} \quad (1)$$

$$NTI = -1 \times \frac{MNPd - \text{rndMNPDT}}{\text{sdrndMNPd}} \quad (2)$$

其中 MPD 是不同尺度样方内平均成对分类系统发育距离的实际观测值, rndMPDT 是系统发育库里零模型中的平均成对系统发育距离的期望值, sdrndMPD 是 rndMPDT 的标准偏差, MNPd 是样方内最近系统发育距离的实际观测值, rndMNPDT 是零模型中的最近系统发育距离的期望值, sdrndMNPd 是它的标准偏差。

通过比较每个样方中系统发育距离的观察值和模拟值,来说明相同尺度不同样方间群落系统发育结构是显著的发散、聚集还是随机。系统发育结构度量中所采用的每一种零模型都对对应不同的假设,大致可以归为非约束型和约束型两类(Kembel & Hubbell, 2006)。(1)非约束型:首先计算出样方中所有物种对的平均系统发育距离和最近系统发育距离;然后,保持总体物种数量及物种个体数不变,将小样方中物种的物种名从物种库中随机抽取 999 次,从而获得该样方中物种在随机零模型下的平均系统发育距离和最近系统发育距离的分布;最后,利用随机分布结果将观察值标准化。(2)约束型:采用独立交换算法(independent swap)(Gotelli & Entsminger, 2003),该零模型要求保持每个物种在不同样方中出现的频率不变,每个样方中的物种丰富度不变,但改变物种间共同发生的概率,通过交换矩阵中的棋盘格子实现,即样方/物种中的(0, 1)和(1, 0)对或(1, 0)和(0, 1)对,1/0 表示物种出现/不出现在样方中。从公式(1)、(2)中可以看出, NRI 量度的是所有物种整体的相似度,而 NTI 则更关心最相似的物种间的影响。

1.6 分析方法

用 NRI 和 NTI 来指示局部尺度上群落物种的系统发育结构,检验随着径级的增加,系统发育结构的动态变化,进而探讨影响群落物种组成的构建机制。采用 Wilcoxon rank-sum 非参数检验方法来分析不同尺度上和不同径级间成对 NRI 和 NTI 的差异是否有统计学意义。Wilcoxon rank-sum 检验是把观测值和零假设的中心位置之差的绝对值的秩分别按照不同的符号相加来作为其检验统计量,它适用于 *t* 检验中的成对比较,但并不要求成对数据之差

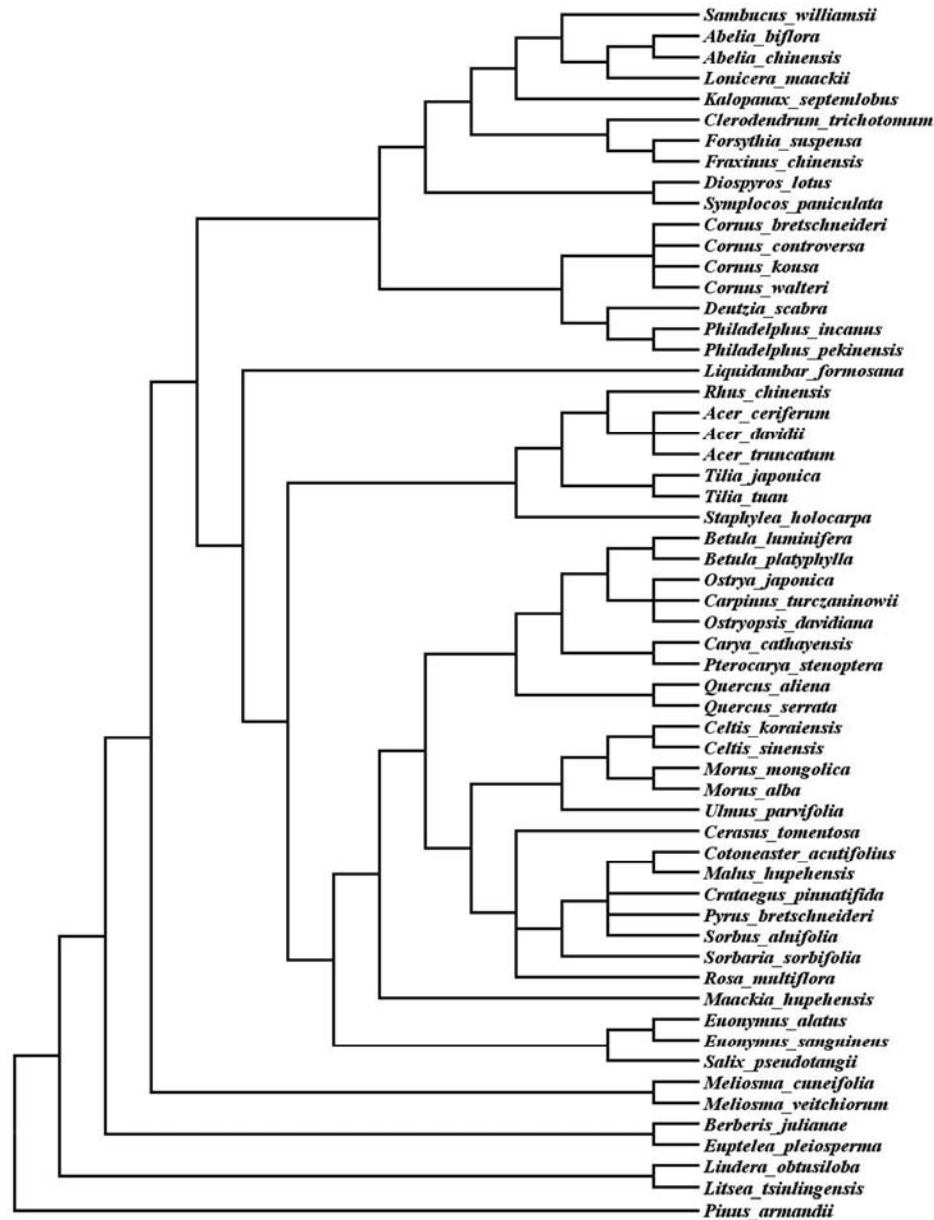


图1 宝天曼落叶阔叶林1 ha森林样地58种木本植物的系统发育关系
Fig. 1 Hypothesized phylogenetic relationship among 58 woody species of the deciduous broad-leaved forest in Baotianman National Nature Reserve

服从正态分布, 只要求对称分布即可。有关NRI、NTI指数的计算利用R-3.1.0 (R-Development Core Team, 2013)中的picante (Kembel *et al.*, 2010)软件包完成。

2 结果

2.1 群落的系统发育结构

不同尺度内DBH≥1 cm的乔木的群落系统发育结构如表1, 2所示。可以看出, 采用约束型零模

型比较时, 随着研究尺度的增大NRI和NTI都呈现降低趋势。具体来看, NRI和NTI在三个尺度上都小于0, 系统发育结构表现为发散, 而且随着研究尺度的增大NRI和NTI值减小, 系统发育发散强度增强。非约束型零模型比较结果显示, 系统发育结构在10 m×10 m尺度上表现为聚集, 在 20 m×20 m、25 m×25 m尺度上表现 为发散, 系统发育发散强度也随着尺度的增大而增强。

不同零模型不同尺度下宝天曼落叶阔叶林样

表1 宝天曼落叶阔叶林不同零模型和不同尺度下平均成对分类系统发育距离(MPD)和净相关指数(NRI)
Table 1 Mean pairwise phylogenetic distance (MPD) and net relatedness index (NRI) with different null models and different spatial scales in a 1-ha deciduous broad-leaved forest plot in Baotianman National Nature Reserve

尺度 Scale	MPD平均随机值 Mean MPD randomization	MPD平均实际测量值 Mean MPD analysis	标准差 SD	净相关指数 NRI	零模型 Null model
10 m×10 m	178.13	262.55	43.57	-1.97	约束型 Constrained
	263.58	262.55	84.12	0.03	非约束型 Unconstrained
20 m×20 m	196.36	288.74	41.59	-2.20	约束型 Constrained
	286.36	288.74	71.55	-0.01	非约束型 Unconstrained
25 m×25 m	201.98	297.13	40.38	-2.27	约束型 Constrained
	293.39	297.13	68.11	-0.04	非约束型 Unconstrained

表2 宝天曼落叶阔叶林不同零模型和不同尺度下平均最近系统发育距离(MNND)和最近邻体指数(NTI)
Table 2 Mean nearest neighbor phylogenetic distance (MNND) and nearest taxon index (NTI) with different null models and different spatial scales in a 1-ha deciduous broad-leaved forest plot in Baotianman National Nature Reserve

尺度 Scale	MNND平均随机值 Mean MNND randomization	MNND平均实际测量值 Mean MNND analysis	标准差 SD	最近邻体指数 NTI	零模型 Null model
10 m×10 m	172.63	238.72	55.80	-1.110	约束型 Constrained
	231.88	238.72	89.65	0.007	非约束型 Unconstrained
20 m×20 m	141.09	199.81	49.40	-1.170	约束型 Constrained
	188.50	199.81	74.82	-0.024	非约束型 Unconstrained
25 m×25 m	133.57	189.81	47.05	-1.180	约束型 Constrained
	179.78	189.81	69.60	-0.034	非约束型 Unconstrained

方的NRI和NTI见图2。从图2可以看出,不同零模型下不同尺度的系统发育结构都存在系统发育聚集或发散的样方,约束型零模型(图2A1, A2, A3, a1, a2, a3)下NRI和NTI值大部分小于0,系统发育结构发散的样方数量大于聚集的样方数量,而且随着尺度的增加NRI和NTI值小于0的样方数量增加,表明群落的系统发育发散强度随着尺度的增加而增强。非约束型零模型(图2B1, B2, B3, b1, b2, b3)下NRI和NTI值分布均匀,但随着尺度的增加,群落系统发育发散强度增强。

2.2 群落不同径级的系统发育结构

随着研究尺度的增加,宝天曼落叶阔叶林群落中从小径级到大径级NRI和NTI逐渐降低(图3),Wilcoxon rank-sum检验表明,在3个尺度上NRI、NTI值与径级的差别都达到显著水平($P<0.05$),不同径级之间成对NRI值随着径级增加而降低(表3)。在不同径级间NRI、NTI值与尺度的差别都达到显著水平($P<0.05$),且NRI和NTI值随着尺度增加而降低。以上结果表明在宝天曼1 ha样地中近缘种的系统发育结构随着样方尺度和径级增加,系统发育结构趋向于发散。

从图3中可以看出,小径级、中径级和大径级个体的NRI、NTI值均随着尺度的增加而降低,表明其系统发育结构随着尺度的增加,发散强度增强;同一尺度下,NRI、NTI值随着径级的增加而降低,表明群落系统发育结构发散强度增强。可见研究尺度对宝天曼森林小径级和中径级阶段系统发育结构的影响较大,而对大径级阶段的NRI值影响不大,小径级和中径级阶段的系统发散强度随着尺度的增加而增强,大径级阶段的NTI值随着尺度的增加而增加。总之,不同尺度的NRI和NTI值都显示出群落系统发育发散强度在小径级向大径级阶段演替过程中增强。

3 讨论

3.1 宝天曼落叶阔叶林群落系统发育结构

运用不同零模型计算出的群落系统发育的NRI和NTI值可以用于检测群落系统发育结构。Kembel(2006)在BCI样地中研究发现,采用不同零模型针对局部扩散限制构建模拟群落时会产生统计I型错误(高估显著程度)和II型错误(低估显著程度)。Kembel(2009)经过对比后又发现约束型零模型能较

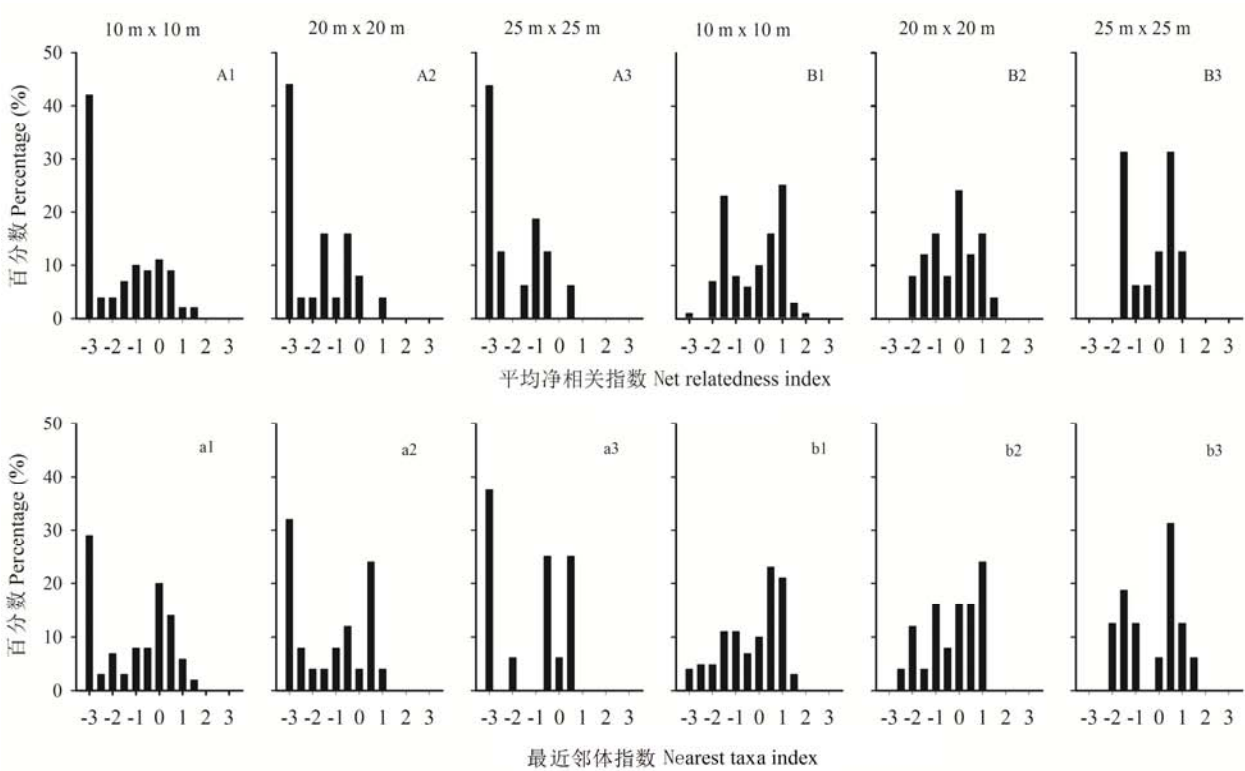


图2 不同尺度下不同零模型的宝天曼森林净相关指数(NRI)和平均最近邻体指数(NTI)。A1, A2, A3, a1, a2, a3为约束型零模型, B1, B2, B3, b1, b2, b3为非约束型零模型。
Fig. 2 Net relatedness index (NRI) and nearest taxon index (NTI) with different null models and different spatial scales in a 1-ha deciduous broad-leaved forest plot in Baotianman National Nature Reserve. A1, A2, A3, a1, a2, a3 for unconstrained null models, and B1, B2, B3, b1, b2, b3 for constrained null models.

表3 宝天曼落叶阔叶林群落系统发育结构指数与径级和尺度的关系

Table 3 The relationship of phylogenetic structure and DBH sizes and sample sizes in a 1-ha deciduous broad-leaved forest plot in Baotianman National Nature Reserve

尺度 Scale (m)	模型 Model	χ^2	df	P
10 m×10 m	NRI vs. DBH	30.19	2	<0.0010
	NTI vs. DBH	34.50	2	<0.0010
20 m×20 m	NRI vs. DBH	3.92	2	0.1409
	NTI vs. DBH	14.78	2	0.0006
25 m×25 m	NRI vs. DBH	7.15	2	0.0280
	NTI vs. DBH	12.64	2	0.0020
径级 DBH class				
A (1 cm≤DBH< 5 cm)	NRI vs. scale	0.93	2	0.6384
	NTI vs. scale	6.51	2	0.0386
B (5 cm≤DBH<10 cm)	NRI vs. scale	3.69	2	0.1574
	NTI vs. scale	0.81	2	0.6671
C (DBH≥10 cm)	NRI vs. scale	5.85	2	0.0538
	NTI vs. scale	2.61	2	0.2712

好地检测生境过滤构建的群落系统发育结构。本研究中非约束型零模型显示, 在完全随机假设下10

m×10 m尺度的系统发育结构表现为聚集。在生态位理论中, 生境过滤将会筛选出生态特征相似的物种

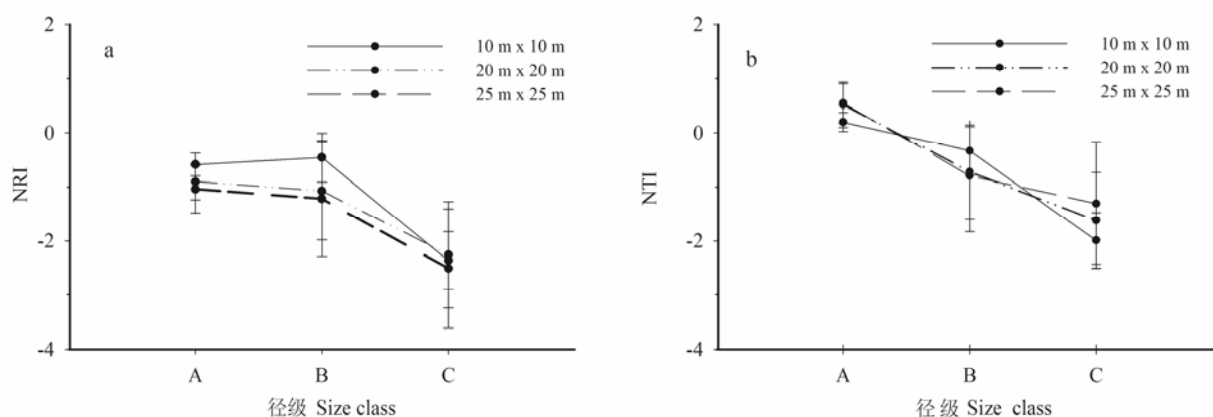


图3 宝天曼落叶阔叶林群落不同径级和不同尺度NRI(a)及NTI(b)的变化。横轴中A: 小径级 $1\text{ cm} \leq \text{DBH} < 5\text{ cm}$; B: 中径级 $5\text{ cm} \leq \text{DBH} < 10\text{ cm}$; C: 大径级 $\text{DBH} \geq 10\text{ cm}$ 。

Fig. 3 Dynamics of NRI(a) and NTI(b) with different DBH sizes and different spatial scales (10 m×10 m, 20 m×20 m, 25 m×25 m) in a 1-ha deciduous broad-leaved forest plot in Baotianman National Nature Reserve. A, Small DBH class ($1\text{ cm} \leq \text{DBH} < 5\text{ cm}$); B, Middle DBH class ($5\text{ cm} \leq \text{DBH} < 10\text{ cm}$); C, Large DBH class ($\text{DBH} \geq 10\text{ cm}$).

共存,使亲缘关系较近的物种的系统发育结构表现为相对聚集(Webb, 2002),袁志良等(2013)对本样地中有关地形因子和土壤因子对物种分布的研究表明,地形和土壤生境分化可在一定程度上解释样地内大部分物种存在生境分化。生境过滤对本研究中 $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ 尺度下系统发育结构有一定的影响,但并不能完全解释生境过滤对系统发育结构的影响。 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ 、 $25\text{ m} \times 25\text{ m}$ 尺度下系统发育结构表现为发散,Wright (2002)和Webb等(2006)的研究结果显示,在小尺度上近缘物种之间的密度制约是维持群落物种生物多样性的一个重要因素,有研究表明群落分类尺度增加导致生态位扩展,进而使群落系统发育结构聚集程度增加(Cavender-Bares *et al.*, 2006; Swenson *et al.*, 2006)。Bin等(2010)在鼎湖山自然保护区基于偏Mantel检验的方法对群落物种组成和系统发育结构的研究发现, $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ 和 $50\text{ m} \times 50\text{ m}$ 的尺度中性过程起重要作用, $100\text{ m} \times 100\text{ m}$ 的尺度下生境过滤起重要作用。

本文总研究面积为 1 ha ,划分的三个研究尺度相对BCI大样地中的尺度为小尺度,密度制约同种或亲缘关系相近的物种之间相互排斥,因此近缘种之间的密度制约能在一定程度上解释群落发散的发育结构。约束型零模型显示在限定样方中物种多度、生境等条件假设下,三个研究尺度下系统发育结构都表现为发散,表明密度制约对系统发育

结构有一定的影响,王婷等(2014)对本样地中锐齿栎(*Quercus aliena* var. *acuteserrata*)死亡前后空间格局分布变化的研究表明,生境异质性和密度制约对其分布都有影响。本研究中两种零模型所得出的结果都表明了密度制约对宝天曼群落系统发育结构有一定影响。

3.2 不同径级系统发育结构变化

通过对宝天曼落叶阔叶林群落不同径级的系统发育结构的研究,在特定尺度上,群落系统发育结构指数随着径级的增加而显著降低,系统发育结构在研究的尺度上随着径级提高,发散强度增强,这说明系统发育密度制约效应在一定程度上影响着宝天曼植物种群的分布格局。从不同径级来看,宝天曼落叶阔叶林中小径级个体的系统发育发散强度较小,而大径级的系统发育发散强度较大,表明大径级之间存在的竞争比较强。树木的径级大小体现了其生长的时间尺度,随着径级增大,群落系统发育结构趋于发散,系统发育结构与时间尺度相关(Swenson *et al.*, 2007)。这可能是由于母树种子受到扩散限制,小径级和中径级个体聚集生长,随着树木个体的长大,彼此之间的竞争加强,存活的个体间地理距离变远,整体表现为系统发育发散(牛红玉等, 2011)。样地中大径级物种个体数大于小径级物种个体数,结合对样地群落系统发育结构进行的时空尺度上的研究结果,可以推断出近缘种之间

的密度制约对群落的更新、物种空间格局的分布、群落结构等有一定的影响,可见密度制约是宝天曼森林群落物种多样性维持的重要机制。

本文的研究结果表明系统发育密度制约效应影响小尺度上宝天曼阔叶森林 $DBH \geq 1$ cm树种的系统发育结构,然而在大尺度上是否影响群落结构还没有确凿的证据。另一方面,Jansen等(2014)和Webb等(2006)的研究证实系统发育相关的密度制约过程能显著提高从种子到幼苗等阶段的群落系统发育结构。由于缺少幼苗数据,不能排除密度制约在宝天曼幼苗期对于提高物种和群落系统发育结构的作用。

致谢: 感谢河南内乡宝天曼国家级自然保护区管理局在整个调查研究工作中给予的大力支持,中国科学院植物研究所米湘成博士、张金龙博士对论文的指导,以及二位匿名审稿专家提出的宝贵意见,在此一并致谢!

参考文献

- APG III (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **161**, 105–121.
- Bin Y, Wang ZG, Wang ZM, Ye WH, Cao HL, Lian JY (2010) The effects of dispersal limitation and topographic heterogeneity on beta diversity and phylobetadiversity in a subtropical forest. *Plant Ecology*, **209**, 237–256.
- Cavender-Bares J, Keen A, Miles B (2006) Phylogenetic structure of floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology*, **87**, S109–S122.
- Chesson PL (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **31**, 343–366.
- Condit R (1995) Research in large, long-term tropical forest plots. *Trends in Ecology and Evolution*, **10**, 18–22.
- Connell JH (1971) On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: *Dynamics of Populations* (eds Boer PJD, Gradwell GR), pp. 298–312. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
- Faith DP (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, **61**, 1–10.
- Faith DP (1994) Phylogenetic pattern and the quantification of organismal biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, **345**, 45–58.
- Gotelli NJ, Entsminger GL (2003) Swap algorithms in null model analysis. *Ecology*, **84**, 532–535.
- Grubb PJ (1977) The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, **52**, 107–145.
- Hubbell SP, Ahumada JA, Condit R, Foster RB (2001) Local neighborhood effects on long-term survival of individual trees in a Neotropical forest. *Ecological Research*, **16**, 859–875.
- Jansen PA, Visser MD, Wright SJ, Rutten G, Muller-Landau HC (2014) Negative density dependence of seed dispersal and seedling recruitment in a Neotropical palm. *Ecology Letters*, **17**, 1111–1120.
- Janzen DH (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, **104**, 501–528.
- Kembel SW (2009) Disentangling niche and neutral influences on community assembly: assessing the performance of community phylogenetic structure tests. *Ecology Letters*, **12**, 949–960.
- Kembel SW, Cowan PD, Helmus MR, Cornwell WK, Morlon H, Ackerly DD, Blomberg SP, Webb CO (2010) Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, **26**, 1463–1464.
- Kembel SW, Hubbell SP (2006) The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. *Ecology*, **87**, S86–S99.
- Kraft NJB, Cornwell WK, Webb CO (2007) Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *The American Naturalist*, **170**, 271–283.
- Liu XB, Liang M, Etienne RS, Wang Y, Staehelin C, Yu SX (2012) Experimental evidence for a phylogenetic Janzen-Connell effect in a subtropical forest. *Ecology Letters*, **15**, 111–118.
- Losos JB (1996) Phylogenetic perspectives on community ecology. *Ecology*, **77**, 1344–1354.
- Niu HY (牛红玉), Wang ZF (王峥嵘), Lian JY (练琚愉), Ye WH (叶万辉), Shen H (沈浩) (2011) New progress in community assembly: community phylogenetic structure combining evolution and ecology. *Biodiversity Science* (生物多样性), **19**, 275–283. (in Chinese with English abstract)
- Ricklefs RE (2004) A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, **7**, 1–15.
- Ricklefs RE (1987) Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, **235**, 167–171.
- Song CS (宋朝枢) (1999) *Scientific Investigation in the Baotianman Nature Reserve* (宝天曼自然保护区科学考察集). China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese)
- Stevens PF (2007) *Angiosperm Phylogeny Website*, version 8. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>. (accessed in October 2013)
- Swenson NG, Enquist BJ, Pither J, Thompson J, Zimmerman JK (2006) The problem and promise of scale dependency in community phylogenetics. *Ecology*, **87**, 2418–2424.
- Swenson NG, Enquist BJ, Thompson J, Zimmerman JK (2007) The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities. *Ecology*, **88**, 1770–1780.
- Taylor DR, Aarssen LW, Loehle C (1990) On the relationship

- between r/K selection and environmental carrying capacity: a new habitat templet for plant life history strategies. *Oikos*, **58**, 239–250.
- Tilman D (1982) *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton. 296pp.
- Wang T (王婷), Ren SY (任思远), Yuan ZL (袁志良), Zhu Y (祝燕), Pan N (潘娜), Li LX (李鹿鑫), Ye YZ (叶永忠) (2014) Effects of density dependence on the spatial patterns of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* trees in deciduous broad-leaved forest in the Baotianman Nature Reserve, central China. *Biodiversity Science* (生物多样性), **22**, 449–457. (in Chinese with English abstract)
- Webb CO (2000) Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist*, **156**, 145–155.
- Webb CO, Ackerly DD, Kembel SW (2008) Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, **24**, 2098–2100.
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 475–505.
- Webb CO, Donoghue MJ (2005) Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular Ecology Notes*, **5**, 181–183.
- Webb CO, Gilbert GS, Donoghue MJ (2006) Phylodiversity-dependent seedling mortality, size structure, and disease in a Bornean rain forest. *Ecology*, **87**, S123–S131.
- Webb CO, Pitman NC (2002) Phylogenetic balance and ecological evenness. *Systematic Biology*, **51**, 898–907.
- Wikström N, Savolainen V, Chase MW (2001) Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, **268**, 2211–2220.
- Wright JS (2002) Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, **130**, 1–14.
- Yuan ZL (袁志良), Chen Y (陈云), Wei BL (韦博良), Zhang BQ (张斌强), Wang DY (汪东亚), Ye YZ (叶永忠) (2013) Species habitat correlation analysis in temperate-subtropical ecological transition zone. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **33**, 7819–7826. (in Chinese with English abstract)

(责任编辑: 米湘成 责任编辑: 周玉荣)