论 寸

www.scichina.com csb.scichina.com



# 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

王薇<sup>①</sup>, 饶米德<sup>①</sup>, 陈声文<sup>②</sup>, 朱大海<sup>③</sup>, 米湘成<sup>④</sup>, 张金屯<sup>①\*</sup>

- ① 北京师范大学生命科学学院, 北京 100875;
- ② 古田山国家级自然保护区, 开化 324300;
- ③ 龙溪-虹口国家级自然保护区,都江堰 611830;
- ④ 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
- \* 联系人, E-mail: zhangjt@bnu.edu.cn

2013-10-14 收稿, 2013-12-25 接受, 2014-04-29 网络版发表国家自然科学基金(31170494, 31170401)资助

**摘要** 负密度制约和生境过滤是解释森林群落物种共存和生物多样性维持机制的重要假说. 已有大量研究表明, 负密度制约通过优势物种的种内竞争及近缘种之间的种间竞争、个体间病菌传播等过程为非优势物种及非亲缘种提供生存空间, 从而使局域群落的系统发育多样性随时间的推移而增加; 由于生境过滤的作用, 特定的生境选择亲缘关系相近的物种, 因而随着时间的推移,同一生境内群落间的系统发育多样性会降低. 前人的研究主要集中于利用负密度制约和生境过滤来解释物种多样性的空间变化格局, 而利用这 2 个机制来解释在时间序列上群落系统发育多样性格局变化的研究还很少. 本文以浙江古田山24 hm² 亚热带常绿阔叶林永久性样地中的幼苗(胸径<1 cm)为研究对象, 利用 2006 和 2007年的幼苗动态监测数据, 分析位于不同生境的 342 个幼苗样方内的系统发育 $\alpha$ 多样性和样方间的系统发育 $\beta$ 多样性随时间的格局变化. 结果表明, 随着时间的变化, 位于同一生境的样方幼苗系统发育 $\alpha$ 多样性显著增加; 而幼苗系统发育 $\beta$ 多样性在同一生境内显著降低. 因此, 在亚热带森林群落中, 负密度制约效应和生境过滤共同维持幼苗群落的物种共存.

#### 关键词

古田山自然保护区 幼苗 负密度制约 生境过滤 系统发育α多样性 系统发育β多样性

群落生物多样性的维持机制一直是生态学研究的核心内容. 负密度制约(negative density dependence)和生态位分化理论(niche differentiation)是目前解释群落生物多样性维持的2个重要机制. 负密度制约假说认为,由于资源竞争、有害生物侵害和化感作用等导致同种物种之间相互损害,从而为其他物种的生存提供了空间和资源,促进了物种共存<sup>[1,2]</sup>. 在热带雨林中,理论模型和观测实验都证实了负密度制约能够减少种间竞争,是物种共存和生物多样性维持的重要机制<sup>[3-5]</sup>. 在亚热带森林中, Zhu 等人<sup>[6]</sup>通

过排除生境异质性而证实了负密度制约机制的存在; 陈英<sup>[7]</sup>发现近缘种降低幼苗邻居的存活率. 生态位分 化理论则强调不同物种通过占有资源生态位的分化 实现共存<sup>[8]</sup>, 生境因子可以通过生境过滤显著地影响 幼苗的生长和存活, 适应生境的物种能够存活并与 其他物种共存, 不适应生境的物种则被淘汰<sup>[9,10]</sup>. 生境过滤是影响群落聚集和物种共存的重要生态学过程<sup>[11,12]</sup>. 在热带和亚热带森林中, 生境因子(如地形因子)的变化使得许多群落物种呈现聚集分布; 物种的空间分布与地形因子具有较高的相关性<sup>[13,14]</sup>.

**引用格式**: 王薇, 饶米德, 陈声文, 等. 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, 2014, 59: 1844–1850 Wang W, Rao M D, Chen S W, et al. Effects of negative density dependence and habitat filtering on temporal variation in phylogenetic community structure of seedlings in a mid-subtropical forest (in Chinese). Chin Sci Bull (Chin Ver), 2014, 59: 1844–1850, doi: 10.1360/972013-1141 近年来,群落系统发育学被引入群落生态学中,为此类研究提供了新的视角<sup>[14,15]</sup>. 群落系统发育学的基本假设之一是物种生态位保守假说,即物种在进化过程中生态位是保守的,亲缘关系越相近的物种其生态位越相似<sup>[16-18]</sup>. 越来越多的研究利用群落内和群落间物种的系统发育格局来解释群落分布格局和导致这种格局的生态学过程<sup>[19-23]</sup>. 其中,负密度制约强调群落内部物种间的相互作用,一般发生在较小的尺度上,可以影响群落的系统发育α多样性;而生境过滤则强调外部环境对群落动态的影响,一般在相对较大的尺度上影响生物多样性,可以同时影响群落的系统发育α和β多样性.

虽然目前很多研究利用负密度制约和生境过滤 来解释物种多样性的空间格局, 如 Swenson 等人[24] 发现, 生境过滤显著地影响 6个温带和热带森林样地 的群落系统发育α和β多样性; 刘巍和曹伟[25]与饶米 德等人[26]也发现, 生境过滤显著地影响长白山温带 森林和古田山亚热带森林群落的系统发育多样性结 构; Gonzalez 等人[27]利用静态数据分析密度制约效应 对群落格局的影响, 发现密度制约影响幼树到成树 的过程中群落的物种组成变化, 但是不同径级间的 系统发育多样性却基本没有改变. 目前还很少有人 研究 2 个机制在时间序列上对群落系统发育多样性 格局动态变化的影响. 基于生态位保守假说, 本文预 测, 在群落内, 如果负密度制约主导群落构建过程, 那么亲缘关系较近的物种之间将相互排斥, 且随着 时间的变化,同一生境的群落系统发育结构将变得 更加发散, 使群落的系统发育α多样性增加; 如果生 境过滤主导群落构建过程, 那么亲缘关系较远的物 种将被过滤, 且随着时间的推移, 群落间的物种系统 发育结构会更加发散,从而使群落间系统发育β多样 性降低.

本文以浙江古田山 24 hm²大样地里的幼苗为研究对象,检验了关于群落系统发育α和β多样性的预测,比较了系统发育α和β多样性随时间的推移而发生的变化,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

研究区域(古田山中亚热带常绿阔叶林森林动态

监测样地)位于浙江省西部的开化县古田山国家级自 然保护区(29°10′19.4″~29°17′41.4″N, 118°03′49.7″~ 118°11′12.2″E). 该区域属中亚热带季风气候, 年平 均温度 15.3℃, 最热月均温 28.9℃, 最冷月均温 4.1℃, 年降水量 1963.7 mm, 年降雨天数约 140 d, 年日照时数 1747.5 h, 无霜期约 250 d. 古田山 24 hm<sup>2</sup> 样地为长方形,南北宽 400 m、东西长 600 m. 古田 山母岩主要由花岗岩组成, 其风化形成的土壤类型 主要有红壤、黄红壤、红黄壤和沼泽土 4 种类型, 24 hm² 样地内的土壤主要是红壤与黄壤,呈酸性[28]. 亚热带常绿阔叶林是古田山保护区最主要的植被类 型, 主要分布于海拔 350~800 m 的山坡和山麓; 另外, 在高海拔地区还分布着大片的黄山松(Pinus taiwanensis Hayata)针阔叶混交林以及黄山松林, 表现出明 显的垂直地带性分布[28]. 样地内共有 159 种木本植 物,常绿阔叶的主要优势种有甜槠(Castanopsis eyrei)、木荷(Schima superba)和马尾松(Pinus massoniana)等.

#### 1.2 数据分析方法

(1) 幼苗调查. 2006 年在古田山大样地内共设立 169个 0.5 m²的种子雨收集器,每个种子雨收集器周边 2 m处设立 3个 1 m²的幼苗样方(即幼苗监测站),样地内共有507个幼苗样方(图1). 对样方内所有胸径小于1 cm 的幼苗进行标记,并鉴定到物种水平.于2006年5,8和11月对幼苗样方进行调查,其中幼苗物种数大于1的监测站点有122个,共计66个物种.于2007年同一时段(相同月份)进行重复调查,由于幼苗的动态变化,只有114个幼苗监测站调查到幼苗,共计61个物种. 根据土壤和地形因子数据,通过多元回归树<sup>[29]</sup>以及指示种分析<sup>[30]</sup>的方法将古田山大样地分为5种生境类型(图2)<sup>[31]</sup>.

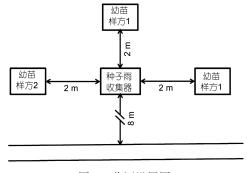


图 1 苗区设置图

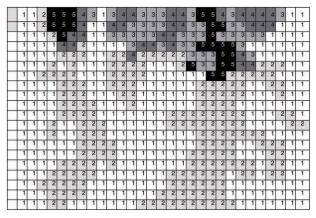


图 2 古田山样地 5 种生境类型

- 1, 低海拔山谷; 2, 低海拔山脊; 3, 中海拔斜坡; 4, 高海拔斜坡; 5, 高海拔山脊
- (2) 系统发育树的建立. DNA 条形码技术 (DNA barcoding)在植物群落生态学中, 特别是在构 建物种间的亲缘关系和计算群落物种的系统发育多 样性方面有较好的应用前景[32]. 对古田山样地内 156 个物种(胸径≥1 cm)的基因片段 rbcLa, matK 和 trnH-psbA 进行测序, 进而建立系统发育树[33]. 其中 主要的步骤有: (i) 选取合适的植物嫩叶进行采样, 利用改良后的溴化十六烷基三甲铵(cetyltrimethyl ammonium bromide, CTAB)法<sup>[34]</sup>对植物叶片的总 DNA 进行提取; (ii) 用 3 对引物对植物叶片的 3 个 基因片段进行 PCR 扩增和基因测序; 然后在基因库 中对基因序列进行搜索并采用 Blast<sup>[35]</sup>比对以检验测 序过程的准确性; (iii) 运用 MUSCLE 软件对这 3 个 基因进行手工校正[36]; (iv) 在 R 软件中采用 phylotools 程序包拼接这3个基因,建立超级矩阵[37]; (V) 在 RAxML 软件中将 rbcLa, matK 和 trnH-psbA 设定为 3 个广义时间可逆模型(general time reversible model, GTR)+GAMMA 模型, 用极大似然法建树[38]; (vi) 进行 bootstrap 检验; (vii) 获得等距离进化树. 采用非参数速率平滑法(r8s 软件包)处理极大似然树 获得等距系统发育树(ultrametric tree)[39]. 最后, 仅保 留了 66 个幼苗物种的系统发育树作为本文的系统发 育树.
- (3) 系统发育 $\alpha$ 多样性指数. 本文用净系统发 亲缘关系指数(net relatedness index, NRI)<sup>[14,19]</sup>来表示 群落的系统发育 $\alpha$ 多样性. 该指数首先计算出样方中 所有物种对的平均进化距离(mean phylogenetic distance, MPD), 为了排除群落间物种数不同所造成的

误差,需要对 MPD 进行标准化,保持物种数量及物种个体数不变,将样方中的物种名在系统发育树上随机交换999次,进而获得该样方中物种在随机零模型下的 MPD 的分布,最后利用随机分布结果将观测值标准化,最后获得 NRI. 计算公式如下,

$$NRI = -1 \times \frac{MPD_{\text{obs}} - \text{mean}(MPD_{\text{null}})}{sd(MPD_{\text{null}})}, \qquad (1)$$

其中,  $MPD_{obs}$ 代表观测值,  $MPD_{null}$ 代表物种在系统发育树上通过随机交换末端的物种后算得的 MPD,  $sd(MPD_{null})$ 为标准差. 若 NRI>0, 说明小样方中的物种在系统发育结构上聚集, 系统发育 $\alpha$ 多样性低于随机过程的期望值; 若 NRI<0, 说明小样方中的物种在系统发育结构上发散, 系统发育 $\alpha$ 多样性高于随机过程的期望值; 若 NRI=0, 则说明小样方中的物种在系统发育结构上是随机的 $\alpha$ 1091.

(4) 系统发育β多样性指数. 本文用平均成对系统发育距离(mean pairwise distance,  $D_{pw}$ )和平均最近系统发育距离(mean nearest taxa distance,  $D_{nn}$ ) 2 个指数来表示群落的系统发育β多样性<sup>[33,40]</sup>.  $D_{pw}$  计算 2 个群落不同物种之间的平均系统发育距离.  $D_{nn}$  指 2 个群落中,一个群落里的物种和另一群落中与其亲缘关系最近的物种的平均系统发育距离.

 $D_{pw}$  计算方法如下,

$$D_{\text{pw}} = \frac{\sum_{i=1}^{n_{k_1}} \overline{\delta_{ik_2}} + \sum_{j=1}^{n_{k_2}} \overline{\delta_{jk_1}}}{n_{k_1} + n_{k_2}},$$
 (2)

其中, $\overline{\delta_{ik_2}}$  表示群落  $k_1$  中物种 i 与群落  $k_2$  中所有物种的平均成对系统发育距离; $n_{k_1}$  表示群落  $k_1$  中的物种数目<sup>[27]</sup>.

 $D_{nn}$ 计算方法如下,

$$D_{\rm nn} = \frac{\sum_{i=1}^{S_{\rm A}} \min \delta_{i\rm B} + \sum_{i=1}^{S_{\rm B}} \min \delta_{j\rm A}}{S_{\rm A} + S_{\rm D}},$$
 (3)

其中,  $S_A$  表示群落 A 中物种的数目;  $\min \delta_{iB}$  表示群落 A 中的物种 i 与群落 B 中所有物种的最近系统发育 距离<sup>[39,40]</sup>.

同样,系统发育β多样性也要进行标准化,其方法与系统发育α多样性指数的标准化方法类似.标准化方法如下,

$$SES = \frac{\beta_{\text{obs}} - \overline{\beta_{\text{null}}}}{sd(\beta_{\text{null}})},$$
 (4)

其中, $eta_{
m obs}$ 代表观测值( $D_{
m pw}$  或  $D_{
m nn}$ ), $\overline{eta_{
m null}}$ 代表通过随

机交换系统发育树上的物种 999 次后获得的平均值,  $sd(\beta_{null})$  为标准差  $[^{24,39]}$ . 若标准化值 (standardized effect size, SES)>0, 则说明样方间的物种在系统发育结构上距离较远,系统发育β多样性高于随机过程的期望值;若 SES<0,则说明样方间的物种在系统发育结构上距离较近,系统发育β多样性低于随机过程的期望值;若 SES=0,则说明样方间的物种在系统发育结构上距离较近,系统发育β多样性低于随机过程的期望值;若 SES=0,则说明样方间的物种在系统发育结构上是随机的.

(5) 混合线性模型. 由于所有的幼苗隶属于幼苗样方,幼苗样方又隶属于每个幼苗监测站点,每个幼苗监测站点的观测值隶属于不同的年份,基于这种明显的时间嵌套结构特性,利用混合线性模型(linear mixed models, LMM)分析系统发育多样性随时间变化的趋势. 混合线性模型(LMM)的公式表述如下,

$$y_{ij} = [\beta_0 + \beta_1]_{\text{fix\_part}} + [u_k]_{\text{random\_part}}, \qquad (5)$$

在公式(5)中第一个方括弧中包含的是模型中的固定效应(fixed effect)变量,其中 $\beta_0$ 和 $\beta_1$ 表示固定效应的截距项, $\beta_0$ 表示不同的生境类型, $\beta_1$ 表示不同的年份;第二个方括弧包含的是随机效应(random effect)变量, $u_k$ 表示幼苗监测站的随机截距项, $y_{ij}$ 表示系统发育多样性的变化趋势.

所有的过程均在 R 软件中分析<sup>[41]</sup>, 混合线性模型在 R 软件包  $lme4^{[42]}$ 中, 系统发育多样性指数在  $phylocom-4.2^{[43]}$ 中进行计算.

### 2 分析结果

#### 2.1 系统发育α多样性随时间的变化格局

在计算系统发育α多样性的过程中,低海拔山谷(生境类型 1)中共监测到 51 个监测站,低海拔山脊(生境类型 2)中有 56 个监测站,其他 3 种生境中仅有的 7 个幼苗监测站没有进行分析. 分别计算 2006 和2007 年时低海拔山谷和低海拔山脊群落内的幼苗系统发育α多样性,分析样地生境内群落系统发育α多样性随时间变化的趋势. 从图 3 中可以看出, 2007 年的 NRI 值显著小于 2006 年的幼苗样方的 NRI 值(P=0.0028),即 2007 年的系统发育α多样性比 2006年的系统发育α多样性显著发散,因此系统发育α多样性随着时间的推移而呈变大的趋势.

#### 2.2 系统发育β多样性随时间的变化格局

图 4 中是 2006 和 2007 年样地生境内群落幼苗系

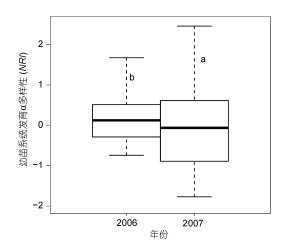


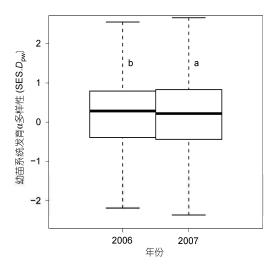
图 3 2006 和 2007 年古田山样地幼苗群落 NRI 值的比较 a, b表示不同年份之间幼苗的系统发育α多样性有显著差异,年间系统发育α多样性的差异采用多重比较计算

统发育β多样性的比较,从图 4 中可以看出 2007 年  $SES.D_{pw}$  和  $SES.D_{nn}$  的值均显著小于相对应的 2006 年 的 值 ( $P_{D_{pw}}$ <0.001, $P_{D_{nn}}$ <0.001),所以  $SES.D_{pw}$  和  $SES.D_{nn}$  随着时间而呈显著减小的趋势.

#### 3 讨论与结论

Swenson 等人<sup>[24]</sup>利用 6 个森林样地的数据, 分析了系统发育α多样性和系统发育β多样性的关系, 验证了生境过滤在群落的形成和多样性维持中起主作用的假设. 但是一个群落格局的形成通常是多个生态学过程共同作用的结果, 而且幼苗相对于成树具有更快的变化动态, 因此, 在此基础上研究了幼苗系统发育α多样性和系统发育β多样性在时间序列上的动态变化, 以更好地反映与之相对应的生态学过程.

群落内幼苗系统发育α多样性随时间变化的趋势表明,低海拔山谷和低海拔山脊这 2 个生境内2007 年幼苗的系统α发育多样性显著大于 2006 年的,说明系统发育α多样性随着时间的推移有变大的趋势. 这个结果支持本文有关密度制约效应导致系统发育α多样性变大的预测,即位于同一个样方内的同种或亲缘关系较近物种的幼苗,会受到同种病菌的侵害或是竞争阳光、水分等影响存活和生长的因子,死亡率较高,这与 Webb 等人[44]的结果是一致的. Webb 等人[44]发现,如果幼苗周围的物种与其亲缘关系较远的话,其存活几率将会增大;而且他们也发现从幼苗到幼树阶段群落的系统发育多样性显著地增



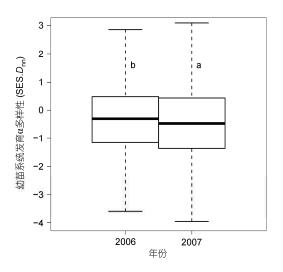


图 4 2006 和 2007 年样地生境内幼苗群落  $D_{pw}$  值和  $D_{nn}$  值的比较

a,b 表示不同年份之间幼苗的系统发育 $\alpha$ 多样性有显著差异,年间系统发育 $\alpha$ 多样性的差异采用多重比较计算

加. 在古田山样地, 陈英<sup>[7]</sup>也发现, 除了同种幼苗的负密度制约效应以外, 近缘种的邻居也同样会降低幼苗的存活率, 但是她没有分析系统发育多样性随时间增加的变化. 在此过程中, 本文将生境划分为不同的类型, 排除了幼苗的物种生境偏好, 与 Chen 等人<sup>[31]</sup>在排除生境偏好以后证明的负密度制约在森林群落多样性维持中的重要作用相一致. 另一方面, 可能一年生幼苗对密度制约和生境过滤都比较敏感. 在法属圭亚那地区的热带雨林中, Gonzalez 等人<sup>[27]</sup>比较了群落中不同径级的物种丰富度和均匀度, 发现密度制约影响群落径级结构的变化, 但是对群落的系统发育多样性影响不大. 这可能是由较大的幼苗(高度大于 30 cm)对近缘种竞争或病虫害传播不敏感造成的.

同一生境内系统发育β多样性随时间变化的趋势 表明,2007年的系统发育β多样性显著低于2006年的, 说明生境过滤对群落的多样性有影响,验证了本文 关于生境过滤导致系统发育β多样性随时间而降低的 预测.这一结论与黄建雄等人<sup>[45]</sup>发现的在较大尺度 上生境过滤是影响古田山亚热带常绿阔叶林物种系 统发育多样性的重要机制是一致的. 饶米德等人<sup>[26]</sup> 通过比较模型模拟不同生态学机制对系统发育β多样性的影响后发现, 生境过滤是影响古田山亚热带常绿阔叶林群落系统发育结构的重要机制. Legendre 等人<sup>[46]</sup>也曾验证了古田山样地中的生境因子能解释 1/3 群落的物种β多样性. Kraft 等人<sup>[47]</sup>通过实验发现, 在热带雨林中, 特别是地形异质性导致的生境过滤, 使得样方内物种的功能性状差异较小, 样方间物种的功能性状差异较大.

负密度制约和生境过滤的重要性在古田山亚热带常绿阔叶林已得到证实.本文通过进一步比较幼苗的系统发育α多样性和系统发育β多样性在时间序列上的变化,分别验证了负密度制约和生境过滤对系统发育多样性格局的影响,为这2种机制在生物多样性维持方面的作用提供了新的证据.本文表明,在亚热带森林群落中,负密度制约和生境过滤共同维持群落的生物多样性.同时,由于本文只有2年的幼苗数据动态,因此本文中密度制约和生境过滤对幼苗动态作用的检验有一定的局限性,有待长期观测数据进一步检验.

#### 参考文献

- 1 Janzen D H. Herbivores and the number of tree species intropical forests. Am Nat, 1970, 104: 501-528
- 2 Connell J H. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: den Boer P J, Gradwell G R, eds. Dynamics of Populations. Wageningen: Center for Agricultural Publishing and Documentation, 1971
- 3 Wright S J. Plant diversity in tropical forests: A review of mechanisms of species coexistence. Oecologia, 2002, 130: 1-14

- 4 Carson W P, Jill T A, Egbert G L, et al. Challenges associated with testing and falsifying the Janzen-Connell hypothesis: A review and critique. In: Carson W P, Schnitzer S A, eds. Tropical Forest Community Ecology. Chichester: Wiley-Blackwell, 2008. 210–241
- 5 祝燕, 米湘成, 马克平. 植物群落物种共存机制: 负密度制约假说. 生物多样性, 2009, 17: 594-604
- 6 Zhu Y, Mi X, Ren H, et al. Density dependence is prevalent in a heterogeneous subtropical forest. Oikos, 2010, 119: 109-119
- 7 陈英. 常绿阔叶林谱系多样性对幼苗存活率的影响. 植物生态学报, 2009, 33: 1084-1089
- 8 Chesson P. Mechanisms of maintenance of species diversity. Annu Rev Ecol Syst, 2000, 31: 343-366
- 9 Harper J L. Population Biology of Plants. London: Academic Press, 1977
- 10 Tilman D, Pacala S. The maintenance of species richness in plant communities. In: Ricklefs R E, Schluter D, eds. Species Diversity in Ecological Communities. Chicago: University of Chicago Press, 1993. 13–25
- 11 Beckage B, Clark J S. Seedling survival and growth of three forest tree species: The role of spatial heterogeneity. Ecology, 2003, 84: 1849–1861
- 12 Lebrija-Trejos E, Perez-Garcia E A, MeaveJ A, et al. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. Ecology, 2010, 91: 386–398
- 13 Webb C O, Peart D R. Habitat associations of trees and seedlings in a Bornean rain forest. J Ecol, 2000, 88: 464-478
- 14 Webb C O. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: Anexample for rain forest trees. Am Nat, 2000, 156: 145-155
- 15 Wiens J J, Graham C H. Niche conservatism: Integrating evolution, ecology and conservation biology. Annu Rev Ecol Syst, 2005, 36: 519–539
- 16 Pei N, Lian J Y, Erickson D L, et al. Exploring tree-habitat associations in a Chinese subtropical forest plot using a molecular phylogeny generated from DNA barcode loci. PLoS One, 2011, 6: e21273
- 17 Weiher E, Keddy P A. Assembly rules, null models, and trait dispersion: New questions from old patterns. Oikos, 1995, 74: 159-164
- 18 Cavender-Bares J, Kozak K H, Fine P V A, et al. The merging of community ecology and phylogenetic biology. Ecol Lett, 2009, 12: 693-715
- 19 Webb C O, Ackerly D D, McPeek M A, et al. Phylogenies and community ecology. Annu Rev Ecol Syst, 2002, 33: 475-505
- 20 Cavender-Bares J, Keen A, Miles B. Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. Ecology, 2006, 87 (Suppl): S109-S122
- 21 Swenson N G, Enquist B J, Pither J, et al. The problem and promise of scale dependency in community phylogenetics. Ecology, 2006, 87: 2418-2424
- 22 Emerson B C, Gillespie R G. Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. Trends Ecol Evol, 2008, 23: 619–630
- Vamosi S M, Heard S B, Vamosi J C, et al. Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. Mol Ecol, 2008, 18: 572–592
- 24 Swenson N G, Erickson D L, Mi X, et al. Phylogenetic and functional  $\alpha$  and  $\beta$  diversity in temperate and tropical tree communities. Ecology, 2012, 93: S112–S125
- 25 刘巍, 曹伟. 长自山植物群落谱系结构及环境因子对其的影响. 干旱区资源与环境, 2013, 27: 63-68
- 26 饶米德, 冯刚, 张金龙, 等. 生境过滤和扩散限制作用对古田山森林物种和系统发育β多样性的影响. 科学通报, 2013, 58: 1204-1212
- Gonzalez M A, Roger A, Courtois E A, et al. Shifts in species and phylogenetic diversity between sapling and tree communities indicate negative density dependence in a lowland rain forest. J Ecol, 2010, 98: 137–146
- 28 胡正华,于明坚,丁炳扬,等. 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, 2003, 9: 341-345
- 29 De'ath G. Multivariate regression trees: A new technique for modeling species-environment relationships. Ecology, 2002, 83: 1105-1117
- 30 Dufrene M, Legendre P. Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. Ecol Monogr, 1997, 67: 345–366
- 31 Chen L, Mi X, Comita L, et al. Community-level consequences of densitydependence and habitat association in a subtropical broad-leaved forest. Ecol Lett, 2010, 13: 695–704
- 32 裴男才, 陈步峰. 生物 DNA 条形码: 十年发展历程、研究尺度和功能. 生物多样性, 2013, 21: 616-627
- 33 冯刚, 张金龙, 裴男才, 等. 系统发育β多样性指数的比较: 以古田山样地为例. 科学通报, 2011, 56: 2857-2864
- 34 Doyle J J. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. Phytochem Bull, 1987, 19: 11-15
- 35 Altschul S F, Gish W, Miller W, et al. Basic local alignment search tool. J Mol Biol, 1990, 215: 403-410
- 36 Edgar R C. Muscle: Multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. Nucleic Acids Res, 2004, 32: 1792-1797
- 37 Zhang J L, Mi X C, Pei N C. Phylotools: Phylogenetic tools for ecologists. R package version 0.0.7.4.201019. Beijing: Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, 2010

- 38 Alexandros S. RAxML-VI-HPC: Maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. Bioinformatics, 2006, 22: 2688–2690
- 39 Sanderson M J. R8s: Inferring absolute rates of molecular evolution and divergence times in the absence of a molecular clock. Bioinformatics, 2003, 19: 301–302
- 40 Swenson N G, Anglada-Cordero P, Barone J A. Deterministic tropical tree community turnover: Evidence from patterns of functional β diversity along an elevational gradient. Proc R Soc B-Biol Sci, 2011, 278: 877–884
- 41 R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2009
- 42 Bates D M, Maechler M, Bolker B. Lme 4: Linear mixed-effects models using s4 classes. R package version 0.999999-0. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. 2012
- 43 Webb C O, Ackerly D D, Kembel S W. Phylocom: Software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. Bioinformatics, 2008, 24: 2098–2100
- Webb C O, Gilbert G S, Donoghue M J. Phylodiversity dependent seedling mortality, size structure, and disease in a Bornean rain forest. Ecology, 2006, 87: S123–S131
- 45 黄建雄, 郑凤英, 米湘成. 不同尺度上环境因子对常绿阔叶林群落的谱系结构的影响. 植物生态学报, 2010, 34: 309-315
- 46 Legendre P, Mi X, Ren H, et al. Partitioning beta diversity in a subtropical broadleaved forest of China. Ecology, 2009, 90: 663-674
- 47 Kraft N J B, Valencia R, Ackerly D D. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. Science, 2008, 322: 580-582

## Effects of negative density dependence and habitat filtering on temporal variation in phylogenetic community structure of seedlings in a mid-subtropical forest

WANG Wei<sup>1</sup>, RAO MiDe<sup>1</sup>, CHEN ShengWen<sup>2</sup>, ZHU DaHai<sup>3</sup>, MI XiangCheng<sup>4</sup> & ZHANG JinTun<sup>1</sup>

- <sup>1</sup> College of Life Science, Beijing Normal University, Beijing 100875, China;
- <sup>2</sup> Gutianshan National Nature Reserve, Kaihua 324300, China;
- <sup>3</sup> Hongkou-Longxi National Nature Reserve, Dujiangyan 611830, China;
- <sup>4</sup> State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

Negative density dependence and habitat filtering are important mechanisms to explain the coexistence of species and the biodiversity patterns of forest communities. Negative density dependence is assumed to enhance phylogenetic  $\alpha$  diversity via negative interactions among individuals within a species or among closely related species via competition for similar resources and the sharing of similar pathogens and predators. In contrast, habitat filtering is hypothesized to reduce phylogenetic  $\beta$  diversity within a habitat by selecting for similar resident species that can tolerate the habitat and by eliminating other species. Previous studies focused mainly on testing these two hypotheses by analyzing the spatial patterns of species diversity. Only a handful of studies have examined the temporal variation in phylogenetic community structure. This study attempted to test these two mechanisms by analyzing the temporal variation in community phylogenetic diversity of seedlings (DBH<1 cm) in 342 quadrats (1 m×1 m) in a mid-subtropical forest in Gutianshan National Nature Reserve, Zhejiang Province, China. We found that the phylogenetic  $\alpha$  diversity of seedling within habitats increased significantly from the year 2006 to 2007. In contrast, the phylogenetic  $\beta$  diversity of seedlings within habitats declined significantly over time. These results suggested that negative density dependence and habitat filtering jointly determined the phylogenetic diversity patterns of communities in this subtropical forest.

Gutianshan National Nature Reserve, seedling, negative density dependence, habitat filtering, phylogenetic  $\alpha$  diversity, phylogenetic  $\beta$  diversity

doi: 10.1360/972013-1141