科学通报 2013 年 第 58 卷 第 13 期: 1204 ~ 1212
论 文 www.scichina.com csb.scichina.com
《中国科学》杂志社 SCIENCE CHINA PRESS

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

饶米德[①②], 冯刚[②], 张金龙[②], 米湘成[②*], 陈建华[①*]

① 浙江师范大学化学与生命科学学院, 金华 321004;
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
* 联系人, E-mail: mixiangcheng@ibcas.ac.cn; sky78@zjnu.cn

2012-11-02 收稿, 2013-02-18 接受
国家自然科学基金(31170401)和浙江省自然科学基金(Y5100361)资助

摘要 系统发育 β 多样性包含了物种间的系统发育信息, 为群落生态学的研究提供了新的视角. 系统发育 β 多样性与传统的物种 β 多样性的结合, 有利于全面了解群落构建机制. 本研究以古田山 24 hm^2 森林样地为研究对象, 通过模型模拟不同生态学过程下的群落, 分析不同尺度下物种和系统发育 β 多样性指数的距离衰减效应, 揭示古田山样地植物群落的构建机制. 结果表明: (1) 古田山样地群落的物种及系统发育多样性, 存在明显的距离衰减格局; (2) 生境过滤和扩散限制共同作用, 可以更好地解释物种 β 多样性维持机制; (3) 系统发育 β 多样性维持机制运用不同指数, 得到不同的结果, 根据最近邻体指数(D_{nn})的结果, 推断生境过滤和扩散限制共同作用在维持古田山样地群落系统发育 β 多样性中起主要作用, 根据平均成对指数(D_{pw})表明, 在 20 m×20 m 尺度上, 生境过滤和扩散限制共同作用对群落系统发育 β 多样性解释得最好, 但随尺度增大, 即在 40 m×40 m 和 50 m×50 m 尺度上, 生境过滤是解释群落系统发育结构的主要过程. 系统发育 β 多样性与物种 β 多样性的格局都表明了生境过滤和扩散限制在古田山常绿阔叶林生物多样性维持中的重要作用.

关键词
物种 β 多样性
系统发育 β 多样性
距离衰减效应
群落构建

β 多样性是"沿着某一环境梯度的物种替代程度"[1,2], 作为联系局部多样性(α 多样性)与区域多样性(γ 多样性)的纽带, 在决定群落多样性格局中起重要作用[3]. 物种的替代程度能够反映物种沿环境梯度适应程度的变化或物种自身的扩散能力, 为人们推断生态学过程提供依据. 根据生态位保守的假设, 即近缘种通常趋向于拥有相似的性状, 拥有相似性状的物种则通常占据相似的生态位, 可以采用物种之间的系统发育相似性来代表物种间的生态位相似性. 然而, 传统的物种 β 多样性并不能提供种间的亲缘关系信息[4~6], 因此, 为获取群落间亲缘关系的相异性, 人们将群落之间系统发育关系的相异性进行量化[7], 提出系统发育 β 多样性的概念, 以反映不同群落间系统发育上的相异程度[8,9], 为群落生态学研究提供新的视角.

根据群落 β 多样性格局的差异, 人们可以推断群落构建机制在不同群落中的作用, 如基于中性理论的随机过程和扩散限制, 基于生态位理论的生境过滤作用[10~13], 以及它们之间的共同作用等. 随机过程是指群落内个体的繁殖、存活和扩散都具内禀的不确定性和波动性, 其对小种群的影响最大[14]. 扩散限制主要指种子离开母体后, 由于各种原因不能到达其合适的萌发地点[15,16]. 生境过滤指的是某种生境对具有适应该生境相似性状的一类物种进行选择

引用格式: 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
Rao M D, Feng G, Zhang J L, et al. Effects of environmental filtering and dispersal limitation on species and phylogenetic beta diversity in Gutianshan National Nature Reserve (in Chinese). Chin Sci Bull (Chin Ver), 2013, 58: 1204–1212, doi: 10.1360/972012-1582

的过程. 虽然生态学家对这些生态学过程进行了长期的研究, 但是关于这些过程在群落构建过程中的相对重要性认识不足.

在用β多样性研究群落构建过程时, 人们普遍运用群落的距离衰减效应(distance-decay)的方法进行研究[17~21]. 本研究引入距离-系统发育 β 多样性曲线表示随距离增加, 群落系统发育相似性衰减的效应, 或者指群落的系统发育相异性随距离增加而增加. 物种β多样性主要受物种聚集程度的影响, 生境过滤和扩散限制都能够增加同种聚集程度[22~25], 但生境过滤在较大尺度上产生的种内聚集强度要低于扩散限制在较小的尺度上产生的种内聚集强度[26,27], 而生境过滤和扩散限制共同作用下的聚集程度介于这 2 个过程的单独作用之间[24,25]. 因此, 可以预测, 图 1(a)中物种 β 多样性大小关系是扩散限制＞生境过滤和扩散限制共同作用＞生境过滤＞随机过程. 对于系统发育 β 多样性, 在生态位保守的假设下, 4 个生态学过程中, 生境过滤作用使具有相似功能性状的近缘物种聚集在某一生境的群落中, 系统发育β多样性较大. 相反, 扩散限制作用下的群落系统发育 β 多样性则表现为随机. 而生境过滤和扩散限制共同作用时, 扩散限制能提高同种聚集程度(图 1(b)). 据此预测, 系统发育β多样性的顺序是生境过滤和扩散限制共同作用＞生境过滤＞扩散限制＞随机过程. 因此, 系统发育β多样性可以从不同于物种β多样性的角度来理解群落的构建.

本研究以浙江古田山 24 hm^2 森林样地为研究对象, 通过分别模拟不同群落构建过程, 即完全随机、生境过滤、扩散限制及生境过滤和扩散限制共同作用下构建的植物群落, 将实际观测的物种及系统发育 β 多样性, 分别与模拟群落的物种及系统发育β多样性的结果进行比较, 检验以上的预测, 探讨以下问题:

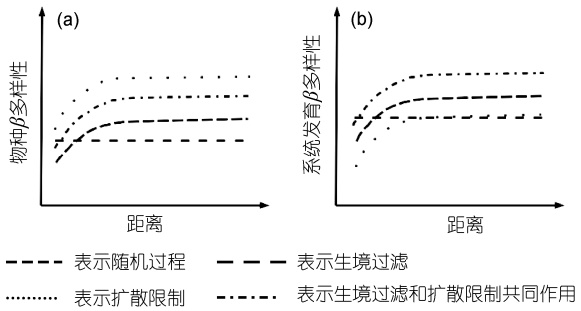

图 1 不同生态学过程下 β 多样性预测

(1) 古田山 24 hm^2 森林样地的物种及系统发育β多样性格局及尺度依赖效应; (2) 影响古田山 24 hm^2 森林样地植物群落 β 多样性格局的主要机制.

1 材料与方法

1.1 样地概况

研究区域位于浙江省开化县的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), 保护区内为典型的亚热带常绿阔叶林. 保护区总面积 8107 hm^2, 地形复杂, 山势较陡, 属中亚热带季风气候, 年平均温度为 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[28].

古田山 24 hm^2 森林样地(29°15′6.06″~29°15′20.64″N, 118°07′0.6″~118°07′24″E), 东西长 600 m, 南北宽 400 m, 参照 CTFS (center for tropical forest science)样地的方法建设(http://www.ctfs.si.edu/), 标定并调查样地内所有胸径(DBH)≥1 cm 的木本植物. 调查内容包括每株植物的物种名、胸径和坐标等, 并挂牌标记[29].

1.2 系统发育树构建

采用 DNA 条码技术(DNA barcoding)获取植物 DNA 序列, 构建分子系统树[30], 选用 *rbcL*, *matK* 和 *trnH-psbA* 3 个基因片段的组合, 推断群落内所有出现物种的系统发育关系. 具体方法如下: (1) 取小片植物嫩叶, 采用试剂盒法提取植物叶片组织的总 DNA; (2) PCR 扩增和测序, 分别用 3 对引物对植物的 *rbcL*, *matK* 和 *trnH-psbA* 3 个基因进行 PCR 扩增和测序, *rbcL* 片段长约 540 bp, *matK* 片段长约 900 bp, *trnH-psbA* 片段长度为 300~800 bp, 并在 GenBank 中搜索每一条序列, 进行 Blast 比对[31]; (3) 利用 Vector NTI 软件包中的 ContigExpress 程序进行 DNA 序列的校对, 以及正反测序片断的拼接; (4) 利用 MUSCLE 软件[32]分别对 3 个基因进行比对; (5) 采用 R phylotools 程序包[33]将完成比对的序列建成超级矩阵; (6) 采用 RAxML 软件[34]分别设定 3 个基因的分隔 GTR+GAMMA 模型, 用极大似然法建立系统发育树; (7) 进行 1000 次快速 bootstrap 检验, 确定最优进化树各节点的支持率; (8) 采用 r8s 软件包[35]用非参数

速率平滑法(NPRS), 依据内部的化石节点, 将最优极大似然进化树转换成等距进化树(ultrametric tree)[36,37]. 最终获得的是样地中 156 个物种的系统发育树.

1.3 不同群落构建过程下的群落模型

本研究选取了古田山 24 hm^2 样地内个体数≥24, DBH≥1 cm 的 100 个物种进行模拟. 利用地形因子和土壤因子代表群落生境异质性. 地形因子包括海拔、凹凸度、坡度和坡向[38]. 土壤因子包括全氮、全磷、全碳、有效氮(包括硝态氮和铵态氮)、有效磷、有效钾、有效铝、有效钙、有效镁、有效铜、有效锌、有效锰、有效铁、有效硅、有效硼、有效钠、容重、土壤含水率、氮矿化速率和 pH[39]. 为了降低冗余的信息, 减少过度拟合, 对地形因子和土壤因子进行了主成分分析(PCA), 选取能解释 99.94%信息量的前四轴作为环境因子变量[25].

(ⅰ) 模型描述. 物种空间分布格局的形成是多种生态学过程综合作用的结果. 生境过滤和扩散限制作用是影响物种空间分布格局的 2 种最重要的因素. 本研究中, 利用 4 种空间统计模型模拟不同群落空间分布格局, 分别为同质性泊松(homogeneous Poisson process)模型, 异质性泊松(heterogeneous Poisson process)模型, 同质性托马斯(homogenous Thomas process)模型, 异质性托马斯(heterogeneous Thomas process)模型, 探讨生境过滤和扩散限制在群落格局维持中的作用. 4 种模型模拟的群落具体如下: (1) 同质性泊松分布模型模拟的群落中, 在给定的区域内, 每一个物种的分布都以物种分布的平均密度 α 随机生成[22,40]. 在这个过程中, 每一个个体都是随机且独立的分布, 为物种空间分布格局提供了一个零模型[25]. (2) 相比于同质性泊松分布模型, 异质性泊松分布模型加入了物种的分布对环境因子的响应, 样方中每个物种分布的密度与该样方的环境因子有关. 这一过程比同质性泊松分布多了环境因子的参数, 采用主成分分析的前四轴作为环境因子, 因此增加了 4 个环境因子参数 β_j (j=1~4), 即物种分布密度与对应的主成分线性回归系数, 用以描述树木密度和生境异质性之间的相关性. 该模型用以检验生境过滤对物种 β 多样性和系统发育 β 多样性的影响[24,40]. (3) 同质性托马斯模型模拟的是以同质性泊松模型模拟产生的母树分布为基础, 加入扩散限制作用的一个子代聚集分布过程[24], 因此该过程也称泊松斑块过程(poisson cluster process). 该模型首先通过泊松过程随机生成强度为 κ 的母树聚集中心, 然后以强度为 μ 的泊松过程生成其子代, 每一株母树的子代之间相互独立, 且在母树周围呈平均值为 0, 标准偏差为 δ 的各项同性的正态分布, 即每个物种的分布由 κ, μ, δ 这 3 个参数确定[23,41]. 该过程代表排除了生境异质性, 只考虑扩散限制作用的物种空间分布格局. (4) 异质性托马斯模型与同质性托马斯模型类似, 但每个样方中物种的密度与该样方的生境有关, 二者之间的关系由同质性托马斯模型中的 3 个参数及异质性泊松分布模型中的参数 β_j (j=1~4)确定. 模拟的是生境过滤和扩散限制共同作用形成的物种空间分布格局[25,42]. 本研究中, 4 个模型模拟所运用的 R 软件[43]中的代码可由 Shen 等人[24]文章的附件获取(http://www.esapubs.org/archive/ecol/E090/217/suppl-1.htm).

(ⅱ) 模型参数. 用古田山森林样地的物种分布数据估算模型参数. 在同质性泊松分布过程中, 参数 α 利用每一物种的密度进行估算; 异质性泊松分布过程, 表示物种-生境关系的参数 β_j (j=1~4)利用极大似然法进行估算[44]; 扩散限制参数(κ, μ, δ)的估算, 通过比较实际 $\hat{k}(r)$ 与理论 K 函数, 用最小差异法(minimum contrast method)估算[45]. 异质性托马斯过程中参数的估算利用的是 Waagepetersen 和 Guan[42]的二步法. 当物种-生境关系能通过生境不同量化时, 则用异质性 K 函数代替同质性 K 函数[46].

1.4 β 多样性指数

(ⅰ) Chao-Jaccard 相异性指数($\hat{J}_{\mathrm{abd}}$). Chao-Jaccard 相异性指数是 Chao 等人[47]在传统的 Jaccard 相异性指数的基础上提出来的. 传统的 Jaccard 相异性指数在计算群落间相似性时受样本量大小的影响, 在物种多样性高的热带森林中系统地低估了群落的相似性. Chao-Jaccard 相异性指数通过对某一个体是否属于两群落的共有物种进行概率估计, 从而估计了未观测到物种对相异性指数的影响. 与传统的 Jaccard 相异性指数相比, Chao-Jaccard 相异性指数减少了样本量大小对结果的影响, 具体计算公式如下:

$$\hat{J}_{\mathrm{abd}} = 1 - \frac{\hat{U}\hat{V}}{\hat{U} + \hat{V} - \hat{U}\hat{V}}, \tag{1}$$

其中, $\hat{U}$ 和 $\hat{V}$ 分别表示各自群落中, 对未观测到的共有物种进行估计后, 两群落共有物种的频率分布总和(包括观测到的物种及未观测到的物种)[47].

(ⅱ) 平均成对系统发育距离(mean pairwise phylogenetic distance, D_{pw})指数. D_{pw} 为多度加权的群落平均成对系统发育距离, 计算的是 2 个群落不同物种之间的平均系统发育距离[48]. 计算公式如下:

$$D_{pw}=\frac{\sum_{i=1}^{n_{k_1}} f_i \overline{\delta_{ik_2}}+\sum_{j=1}^{n_{k_2}} f_j \overline{\delta_{jk_1}}}{2},\quad 物种\ i\neq 物种\ j, \tag{2}$$

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; f_i 表示在群落 k_1 中物种 i 的相对多度; $\overline{\delta_{jk_1}}$ 表示群落 k_2 中物种 j 与群落 k_1 中所有物种的平均成队系统发育距离; n_{k_2} 表示群落 k_2 中的物种数目; f_j 表示在群落 k_2 中物种 j 的相对多度[6].

(ⅲ) 平均最近邻体系统发育距离(mean nearest neighbor distance, D_{nn})指数. D_{nn} 为多度加权的群落平均最近系统发育距离, 计算的是 2 个群落间亲缘关系最近的物种之间的平均系统发育距离[6]. 计算公式如下:

$$D_{nn}=\frac{\sum_{i=1}^{n_{k_1}} f_i \min\delta_{ik_2}+\sum_{j=1}^{n_{k_2}} f_j \min\delta_{jk_1}}{2},$$
$$物种\ i\neq 物种\ j, \tag{3}$$

其中, n_{k_1} 表示群落 k_1 中的物种数目; $\min\delta_{ik_2}$ 表示群落 k_1 中的物种 i 与群落 k_2 中亲缘关系最近物种间的系统发育距离; f_i 表示物种 i 在群落 k_1 中的相对多度; n_{k_2} 表示群落 k_2 中的物种数目; $\min\delta_{jk_1}$ 表示群落 k_2 中的物种 j 与群落 k_1 中亲缘关系最近物种间的系统发育距离; f_j 表示物种 j 在群落 k_2 中的相对多度[6].

一般来说, 现有的研究多采用不同的零模型方法对 D_{pw} 和 D_{nn} 进行标准化, 以便群落在不同的物种丰富度情况下 D_{pw} 和 D_{nn} 进行比较. 但是另一方面, 标准化 D_{pw} 和 D_{nn} 也影响生境过滤和传播限制过程对群落系统发育结构的判断, 如采用随机交换系统发育树上物种的零模型, 虽然消除了不同物种丰富度对 D_{pw} 和 D_{nn} 的影响, 但这个零模型也模拟了物种的聚集格局, 因此也消除了传播限制对 D_{pw} 和 D_{nn} 的影响[49]. 因此为了更好地分析生境过滤和传播限制对系统发育结构的影响, 本研究中不采用零模型对 D_{pw} 和 D_{nn} 标准化.

1.5 数据分析

首先分别利用计算参数的 4 种空间统计模型对每一物种在古田山 24 hm^2 样地的空间分布进行模拟, 在各物种相互独立的假设下[50], 将所有物种的空间分布进行重叠, 得到模拟群落, 每种模型都模拟出 100 个模拟群落. 本研究中, 由于裸子植物与样地中的其他植物系统发育距离比较远, 容易使结果产生偏差, 因此计算时去除了马尾松. 将整个样地划分为 20 m × 20 m 的样方, 计算两两样方之间的 Chao-Jaccard 相异性指数 D_{pw} 和 D_{nn}, 按样方间距离将样方对分组, 并计算出每一组物种 β 多样性及系统发育 β 多样性平均值, 作出表示群落间 β 多样性随距离增加而呈现差异性递增的距离-β 多样性曲线. 分别将实际 β 多样性观测值与每种模型 β 多样性模拟值比较, 分析生境过滤和扩散限制作用对群落 β 多样性的影响. 笔者利用同样的方法在 40 m×40 m 和 50 m×50 m 的尺度上进行分析.

1.6 模型拟合效果检验

根据统计模型选择中广泛应用的赤池信息量准则(akaike's information criteria, *AIC*)选择最优的群落拟合模型[51,52], 在样本的残差符合正态分布的情况下, *AIC* 值可以近似估计为

$$AIC=n\ln R+2k, \tag{4}$$

其中, n 表示检验模型使用的样本数; k 代表模型中的参数个数; R 代表模型观测值与模拟值的残差平方和[53].

AIC 判断标准结合了模型的准确性和简洁性: 模型的预测与真实数据越接近, 即公式中残差越小, 且模型所含的参数越少, 即 *AIC* 值越小, 则模型越优.

运用 R 软件[43]进行相关计算, 其中主成分分析(PCA)和 Chao-Jaccard 相异性指数的计算运用的是 Vegan 程序包[54], D_{pw} 和 D_{nn} 的计算运用的是 Picante 程序包[55].

2 结果

2.1 物种及系统发育 β 多样性

选用 Chao-Jaccard 相异性指数计算物种 β 多样性得出, 不同尺度上, 古田山 24 hm^2 样地实际群落的物种 β 多样性均呈现随距离增大而增大的趋势(图 2(a)~(c)). 类似的, 分别选用 D_{pw} 和 D_{nn} 指数, 得到的不同尺度样地实际群落系统发育 β 多样性的结果一

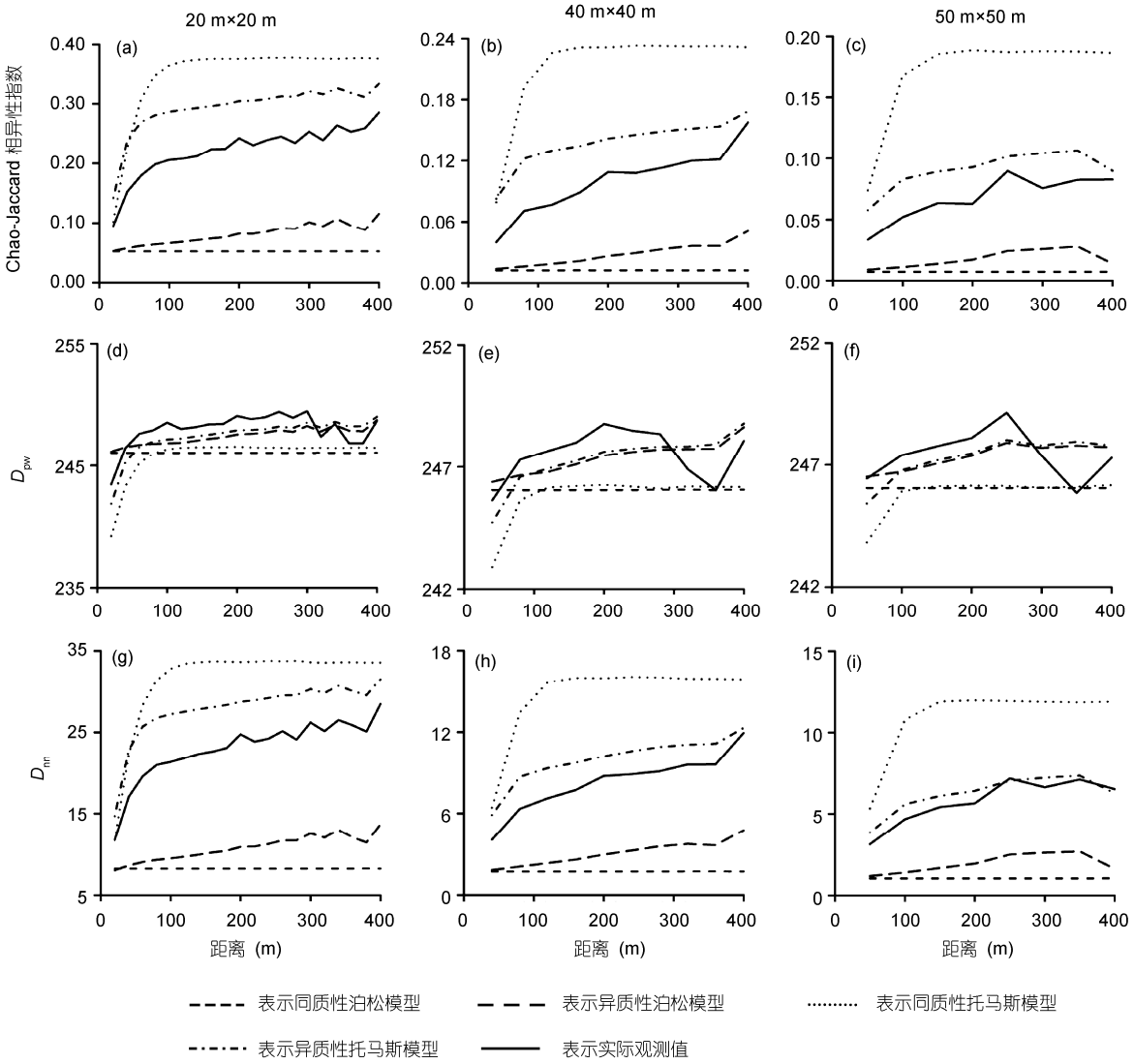

图 2 不同尺度上不同生态学过程的 β 多样性

致显示(图 2(d)~(f), 图 2(g)~(i)), 群落系统发育 β 多样性也呈现随距离增大而增大的趋势.

2.2 β 多样性的模型拟合

采用同质性泊松模型、异质性泊松模型、同质性托马斯模型、异质性托马斯模型得到 4 种模拟群落后, 在 20 m×20 m, 40 m×40 m 和 50 m×50 m 这 3 个尺度上, 分别对古田山样地群落的距离-β 多样性曲线进行拟合(图 2). 根据表 1 中每个模型的 *AIC* 值, 判断模型的模拟效果.

不同尺度上距离-β多样性曲线拟合结果(图 2(a)~(c))与图 1(a)中的预测一致, 即 4 种模型拟合得到的物种 β 多样性大小为同质性托马斯模型＞异质性托马斯模型＞异质性泊松模型＞同质性泊松模型. 其中, 异质性托马斯模型在不同尺度上的 *AIC* 值均为最小(表 1), 表明异质性托马斯模型与实际观测值拟合得最好.

采用 D_{pw} 指数计算系统发育 β 多样性, 得到 4 种模型的距离-β多样性曲线拟合结果如图 2(d)~(f)所示. 不同尺度上群落间的系统发育 β 多样性大小总体上同在图 1(b)中预测结果的趋势相符, 即 D_{pw} 指数总体上都随距离的增加而增大, 当距离较小时, 异质性泊松模型＞同质性泊松模型＞异质性托马斯模型＞同质性托马斯模型. 随着距离增大除同质性泊松模型保持不变之外, 其他 3 种模型的系统发育 β 多样性增大, 当群落间距离达到一定值之后, 系统发育 β 多样

表 1 不同 β 多样性指数及不同尺度下 4 种模型的 *AIC* 值

指数	尺度	同质性泊松模型	异质性泊松模型	同质性托马斯模型	异质性托马斯模型
Chao-Jaccard 相异性指数	20 m×20 m	7.77	7.60	14.96	29.40
	40 m×40 m	22.35	18.69	14.03	25.76
	50 m×50 m	25.57	20.76	13.27	26.85
D_{pw}	20 m×20 m	95.97	77.87	99.28	76.72
	40 m×40 m	36.41	32.21	41.88	38.42
	50 m×50 m	26.68	25.65	32.54	32.88
D_{nn}	20 m×20 m	170.76	170.69	153.70	139.72
	40 m×40 m	63.67	66.69	67.00	50.30
	50 m×50 m	44.13	48.56	49.36	24.53

性最大的为异质性托马斯模型, 其次是异质性泊松模型, 异质性托马斯模型的值与同质性泊松模型相近. 从模型检验结果 *AIC* 值可以看出(表 1), 20 m × 20 m 尺度上表现为异质性托马斯模型的拟合效果最好, 在 40 m×40 m 和 50 m×50 m 尺度上, 则表现为异质性泊松模型的拟合效果最好.

系统发育 β 多样性的另一个指数 D_{nn} 与 D_{pw} 指数得出的结果不同, 这和图 1(b)中的预测结果不一致. 在 3 个尺度上的距离-β 多样性曲线(图 2(g)~(i))表现为, 同质性托马斯模型＞异质性托马斯模型＞异质性泊松模型＞同质性泊松模型. 根据模型拟合效果 *AIC* 值(表 1), 不同尺度上, 与观测值拟合最好的均为异质性托马斯模型.

3 讨论

β 多样性作为多样性格局的一种表现形式, 能够将局域生态学过程与区域的生态学过程联系起来. 物种 β 多样性与系统发育 β 多样性的结合, 从空间和时间 2 个方面, 为揭示群落生态学过程提供了更全面的依据. 本研究中, 利用群落间普遍存在的距离衰减现象[17,20], 分别得到不同尺度下群落物种及系统发育 β 多样性随距离增加而变化的曲线. 结果表明, 古田山样地群落的物种和系统发育 β 多样性都表现出了较为明显地随距离增大而增大的趋势, 古田山森林群落同样存在距离衰减格局.

4 种模拟群落的物种 β 多样性大小与在图 1(a)中的预测相一致, 即异质性托马斯模型对物种 β 多样性的拟合效果最好, 表明生境过滤和扩散限制共同作用, 可以较好地预测古田山样地物种 β 多样性格局, 有效地解释古田山样地群落的物种 β 多样性维持机制. 本研究结果与 Shen 等人[24]对古田山样地种-面积曲线的研究结果是一致的: 生境异质性和扩散限制的共同作用能较好地解释古田山样地的种面积关系; Legendre 等人[56]对古田山样地物种 β 多样性进行分析, 认为生态位相关的确定性过程和中性过程共同决定群落的组成结构; Wang 等人[57]运用类似的方法, 模拟不同生态学过程对长白山和 Wabikon 两个温带森林样地种-面积关系和物种 β 多样性的作用, 均得出生境过滤和扩散限制共同作用能较好地解释实际群落的种-面积关系和物种 β 多样性.

对于系统发育 β 多样性的维持机制, 本研究运用的 2 个指数计算得到的结果所揭示的生态学过程不同. 运用 D_{nn} 指数模拟的结果与在图 1(b)中所预测的结果并不一致, 即不同尺度上, 对谱系 β 多样性格局的预测最好的均是异质性托马斯模型, 说明在本研究的 4 个生态学过程中, 生境过滤和扩散限制共同作用可以更好地解释系统发育 β 多样性维持机制. 利用 D_{pw} 指数得到的结果与在图 1(b)中所预测的结果基本一致, 但不同尺度结果并不一致, 在 20 m × 20 m 尺度上, 同 D_{nn} 指数一样, 拟合效果最好的是异质性托马斯模型. 而随着研究尺度的增大, 在 40 m × 40 m 和 50 m × 50 m 这 2 个尺度上, 异质性泊松模型的拟合效果最佳. 由于生境异质性一般在较大的尺度上起作用[26,27,56], 因而推断随着尺度的增大, 古田山样地生境异质性的相对重要性增加, 这与 Legendre 等人[56]在利用物种 β 多样性分析古田山森林群落多样性维持机制的结果是一致的. Bin 等人[58]在对鼎湖山的系统发育 β 多样性研究中得到类似的结果.

推测 2 种系统发育 β 多样性指数所得结果不同的原因是它们所反映的群落属性不同. D_{pw} 反映的是 2 个群落靠近系统发育树根节点分枝的差异, 表示不同类群在整个系统发育树上的聚集程度, 能较好地反映群落生境的差异[7,31]. 而图 1(b)中的预测主要

是基于生境对群落系统发育结构的影响，因此 D_{pw} 指数计算得出的系统发育 β 多样性与图 1(b)的预测较为一致. 另一方面, D_{nn} 主要反映 2 个群落靠系统发育树末端分枝的差异，表示不同类群在某一特定分枝上的局部聚集程度，主要反映群落对资源利用策略的差异上更具优势[7,31]，因此与图 1(b)中的预测有所不同.

从本文的研究结果来看，系统发育 β 多样性与物种 β 多样性二者的结合，使人们从不同的方面认识群落，从而得到更全面真实的结果. 未来结合群落物种组成、系统发育结构和功能结构的研究，将从多个侧面进一步揭示植物群落构建的生态学过程.

参考文献

1 Whittaker R H. Evolution and measurement of species diversity. Taxon, 1972, 21: 213–251
2 Rodriguez P, Arita H T. Beta diversity and latitude in North American mammals: Testing the hypothesis of covariation. Ecography, 2004, 27: 547–556
3 Cornell H V, Lawton J H. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: A theoretical perspective. J Anim Ecol, 1992, 61: 1–12
4 Webb C O, Ackerly D D, McPeek M A, et al. Phylogenies and community ecology. Annu Rev Ecol Syst, 2002, 33: 475–505
5 Graham C H, Fine P V A. Phylogenetic beta diversity: Linking ecological and evolutionary processes across space in time. Ecol Lett, 2008, 11: 1265–1277
6 Swenson N G, Anglada-Cordero P, Barone J A. Deterministic tropical tree community turnover: Evidence from patterns of functional beta diversity along an elevational gradient. Proc Biol Sci, 2011, 278: 877–884
7 Swenson N G, Erickson D L, Mi X C, et al. Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in temperate and tropical tree communities. Ecology, 2012, 93: S112–S125
8 Chave J, Chust G, Thébaud C. The importance of phylogenetic structure in biodiversity studies. In: Storch D, Marquet P L, Brown J H, eds. Scaling Biodiversity. Cambridge: Cambridge University Press, 2007. 151–167
9 Hardy O J, Senterre B. Characterizing the phylogenetic structure of communities by an additive partitioning of phylogenetic diversity. J Anim Ecol, 2007, 95: 493–506
10 Woodward F I, Diament A D. Functional approaches to predicting the ecological effects of global change. Funct Ecol, 1991, 5: 202–212
11 Weiher E, Keddy P A. The assembly of experimental wetland plant-communities. Oikos, 1995, 73: 323–335
12 Ackerly D D. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. Int J Plant Sci, 2003, 164: S165–S184
13 Hubbell S P. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton: Princeton University Press, 2001
14 Bonsall M B, Hastings A. Demographic and environmental stochasticity in predator-prey metapopulation dynamics. J Anim Ecol, 2004, 73: 1043–1055
15 李宁, 白冰, 鲁长虎. 植物种群更新限制——从种子生产到幼树建成. 生态学报, 2011, 31: 6624–6632
16 杜彦君, 马克平. 森林种子雨研究进展与展望. 生物多样性, 2012, 20: 94–107
17 Condit R, Pitman N, Leigh E G, et al. Beta-diversity in tropical forest trees. Science, 2002, 295: 666–669
18 Tuomisto H, Ruokolainen K, Yli-Halla M. Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. Science, 2003, 299: 241–244
19 Soininen J, McDonald R, Hillebrand H. The distance decay of similarity in ecological communities. Ecography, 2007, 30: 3–12
20 Morlon H, Chuyong G, Condit R, et al. A general framework for the distance-decay of similarity in ecological communities. Ecol Lett, 2008, 11: 904–917
21 Morlon H, Schwilk D W, Bryant J A, et al. Spatial patterns of phylogenetic diversity. Ecol Lett, 2011, 14: 141–149
22 Plotkin J B, Potts M D, Leslie N, et al. Species-area curves, spatial aggregation, and habitat specialization in tropical forests. J Theor Biol, 2000, 207: 81–99
23 Seidler T G, Plotkin J B. Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees. PLoS Biol, 2006, 4: 2132–2137
24 Shen G C, Yu M J, Hu X S, et al. Species-area relationships explained by the joint effects of dispersal limitation and habitat heterogeneity. Ecology, 2009, 90: 3033–3041
25 Cheng J J, Mi X C, Nadrowski K, et al. Separating the effect of mechanisms shaping species-abundance distributions at multiple scales in a subtropical forest. Oikos, 2012, 121: 236–244

26 Wiegand T, Gunatilleke S, Gunatilleke N. Species associations in a heterogeneous Sri lankan dipterocarp forest. Am Nat, 2007, 170: E77–E95
27 Getzin S, Wiegand T, Wiegand K, et al. Heterogeneity influences spatial patterns and demographics in forest stands. J Ecol, 2008, 96: 807–820
28 楼炉焕, 金水虎. 浙江古田山自然保护区种子植物区系分析. 北京林业大学学报, 2000, 22: 33–39
29 祝燕, 赵谷风, 张俪文, 等. 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, 2008, 32: 262–273
30 裴男才. 利用植物 DNA 条形码构建亚热带森林群落系统发育关系——以鼎湖山样地为例. 植物分类与资源学报, 2012, 34: 263–270
31 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
32 Edgar R C. MUSCLE: Multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. Nucleic Acids Res, 2004, 32: 1792–1797
33 Zhang J L, Mi X C, Pei N C. Phylotools: Phylogenetic tools for ecologists. R package version 0.0.7.4. 2010
34 Stamatakis A. RAxML-VI-HPC: Maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. Bioinformatics, 2006, 22: 2688–2690
35 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
36 Kress W J, Erickson D L, Jones F A, et al. Plant DNA barcodes and a community phylogeny of a tropical forest dynamics plot in Panama. Proc Natl Acad Sci USA, 2009, 106: 18621–18626
37 Lemey P, Rambaut A, Drummond A J, et al. Bayesian phylogeography finds its roots. PLoS Comput Biol, 2009, 5: e1000520
38 宫贵权, 程积民, 米湘成, 等. 古田山常绿阔叶林木本植物与生境的相关性. 中国水土保持科学, 2007, 5: 79–83
39 Zhang L W, Mi X C, Shao H B, et al. Strong plant-soil associations in a heterogeneous subtropical broad-leaved forest. Plant Soil, 2011, 347: 211–220
40 Illian J. Statistical Analysis and Modelling of Spatial Point Patterns. Chichester: John Wiley, 2008
41 Potts M D, Davies S J, Bossert W H, et al. Habitat heterogeneity and niche structure of trees in two tropical rain forests. Oecologia, 2004, 139: 446–453
42 Waagepetersen R, Guan Y T. Two-step estimation for inhomogeneous spatial point processes. J Roy Stat Soc B, 2009, 71: 685–702
43 R Development Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2009
44 Møller J, Waagepetersen R P. Statistical Inference and Simulation for Spatial Point Processes. Boca Raton: Chapman & Hall/CRC, 2004
45 Stoyan D, Stoyan H. Fractals, Random Shapes, and Point Fields: Methods of Geometrical Statistics. New York: Wiley, 1994
46 Baddeley A J, Moller J, Waagepetersen R. Non- and semi-parametric estimation of interaction in inhomogeneous point patterns. Stat Neerl, 2000, 54: 329–350
47 Chao A, Chazdon R L, Colwell R K, et al. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. Ecol Lett, 2005, 8: 148–159
48 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
49 Swenson N G, Stegen J C, Davies S J, et al. Temporal turnover in the composition of tropical tree communities: Functional determinism and phylogenetic stochasticity. Ecology, 2012, 93: 490–499
50 Volkov I, Banavar J R, Hubbell S P, et al. Patterns of relative species abundance in rainforests and coral reefs. Nature, 2007, 450: 45–49
51 Burnham K P, Anderson D R. Model Selection and Multi-model Inference: A Practical Information-Theoretic Approach. Heidelberg: Springer, 2002
52 宋喜芳, 李建平, 胡希远. 模型选择信息量准则 *AIC* 及其在方差分析中的应用. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2009, 37: 88–92
53 Webster R, Mcbratney A B. On the akaike information criterion for choosing models for variograms of soil properties. J Soil Sci, 1989, 40: 493–496
54 Oksanen J, Blanchet F G, Kindt R, et al. Vegan: Community ecology package. R Package Version 1.17–4. 2010
55 Kembel S W, Ackerly D D, Blomberg S P, et al. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. R Package Version 1.5–2. 2012
56 Legendre P, Mi X C, Ren H B, et al. Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. Ecology, 2009, 90: 663–674
57 Wang X G, Wiegand T, Wolf A, et al. Spatial patterns of tree species richness in two temperate forests. J Ecol, 2011, 99: 1382–1393
58 Bin Y, Wang Z G, Wang Z M, et al. The effects of dispersal limitation and topographic heterogeneity on beta diversity and phylobetadiversity in a subtropical forest. Plant Ecol, 2010, 209: 237–256

Effects of environmental filtering and dispersal limitation on species and phylogenetic beta diversity in Gutianshan National Nature Reserve

RAO MiDe[1,2], FENG Gang[2], ZHANG JinLong[2], MI XiangCheng[2] & CHEN JianHua[1]

[1] *College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, China;*
[2] *State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China*

Phylobetadiversity can provide new insights into assembly mechanisms of community ecology because it incorporates phylogenetic information. The combination of phylobetadiversity and traditional species beta diversity is of great benefit to research that attempts to explain the mechanisms of community assemblages. To reveal the community assembly mechanisms of a 24-hm^2 forest plot established in Gutianshan National Nature Reserve, Kaihua County, Zhejiang, China, our study used four spatial statistical models to simulate model communities created in four ways: purely random processes, environmental filtering, dispersal limitations and the combination of environmental filtering and dispersal limitation. Then we analyzed the distance-decay of similarity of these four model communities and observed communities based on the plot in the Gutianshan National Nature Reserve. Our results showed (1) an obvious distance-decay relationship exists for species and phylogenetic similarity in the Gutianshan plot; (2) the combined effects of environmental filtering and dispersal limitation can best explain the mechanisms involved in structuring species beta diversity in the plot; and (3) different results were produced using pairwise (D_{pw}) and nearest neighbor (D_{nn}) metrics. The results from the nearest neighbor metric (D_{nn}) suggested that the combined effects of environmental filtering and dispersal limitation shape the community phylogenetic structure of the plot. Additionally, the results from the pairwise metric (D_{pw}) showed that the combined effect of environmental filtering and dispersal limitation can best explain the community phylogenetic structure at the scales of 20 m^2×20 m^2, while environmental filtering is the main force shaping community phylogenetic structure at scales of 40 m^2×40 m^2 and 50 m^2×50 m^2. The combined patterns observed when considering both phylobetadiversity and traditional species beta diversity reflected the important roles of habitat filtering and dispersal limitation in diversity maintenance of this subtropical forest habitat.

species beta diversity, phylogenetic beta diversity, distant-decay relationship, community assembly

doi: 10.1360/972012-1582