

# 不同空间尺度西藏色季拉山急尖长苞冷杉群落谱系结构特征

杨紫玲<sup>1,2,3</sup> 田民霞<sup>1,4</sup> 喻舞阳<sup>5</sup> 罗建<sup>1,2</sup> 郑维列<sup>1,2</sup> 王国严<sup>1,5,6\*</sup>

(<sup>1</sup>西藏高原森林生态教育部重点实验室, 西藏林芝 860000; <sup>2</sup>西藏农牧学院高原生态研究所, 西藏林芝 860000; <sup>3</sup>西藏林芝高山森林生态系统国家野外科学观测研究站, 西藏林芝 860000; <sup>4</sup>西藏工布江达县文化和旅游局, 西藏工布江达 860200; <sup>5</sup>西藏农牧学院资源与环境学院, 西藏林芝 860000; <sup>6</sup>成都理工大学生态资源与景观研究所, 成都 610051)

**摘要** 基于西藏色季拉山 4 hm<sup>2</sup> 亚高山暗针叶林固定样地调查数据, 分析了急尖长苞冷杉群落内 6 个径级 (1~2、2~4、4~7、7~11、11~16、>16 cm) 的植物在 5 个空间尺度 (5 m×5 m、10 m×10 m、20 m×20 m、50 m×50 m、100 m×100 m) 上的谱系结构。结果表明: 不同空间尺度上, 该群落的净谱系亲缘关系指数 (NRI) 和净最近种间亲缘关系指数 (NTI) 值均大于零, 整体上表现为谱系聚集。在小空间尺度 (5 m×5 m) 上, 谱系结构聚集强度最大。在所有空间尺度上, 群落内小径级个体表现为谱系聚集, 随着径级的增大 (DBH>7 cm), 逐渐表现为谱系发散, 且发散程度随径级增加而增大。小径级个体的谱系聚集强度随空间尺度而增大; 而大径级个体 (DBH>7 cm) 的谱系发散程度随空间尺度增加而增大。小径级群落的生境过滤和大径级群落的竞争排斥作用可能是驱动该区域急尖长苞冷杉群落构建的主要生态学过程。

**关键词** 色季拉山; 亚高山暗针叶林; 群落构建; 谱系结构; 径级

**Phylogenetic structure of *Abies georgei* var. *smithii* community at different spatial scales in Sygera Mountains of Tibet, China.** YANG Zi-ling<sup>1,2,3</sup>, TIAN Min-xia<sup>1,4</sup>, YU Wu-yang<sup>5</sup>, LUO Jian<sup>1,2</sup>, ZHENG Wei-lie<sup>1,2</sup>, WANG Guo-yan<sup>1,5,6\*</sup> (<sup>1</sup>Key Laboratory of Forest Ecology in Tibet Plateau, Ministry of Education, Linzhi 860000, Tibet, China; <sup>2</sup>Research Institute of Tibet Plateau Ecology, Tibet Agriculture and Animal Husbandry University, Linzhi 860000, Tibet, China; <sup>3</sup>National Key Station of Field Scientific Observation and Experiment, Linzhi 860000, Tibet, China; <sup>4</sup>Gongbu-Jiangda County Culture and Tourism Bureau, Gongbu-Jiangda 860200, Tibet, China; <sup>5</sup>College of Resource and Environment, Tibet Agriculture and Animal Husbandry University, Linzhi 860000, Tibet, China; <sup>6</sup>Institute of Ecological Resources and Landscape Architecture, Chengdu University of Technology, Chengdu 610051, China).

**Abstract:** We analyzed the phylogenetic structure of trees within six diameter classes (1–2, 2–4, 4–7, 7–11, 11–16, >16 cm) in quadrats with different size of 5 m×5 m, 10 m×10 m, 20 m×20 m, 50 m×50 m, 100 m×100 m in a *Abies georgei* var. *smithii* community in a 4 hm<sup>2</sup> stem-mapping plot located in subalpine dark coniferous forest of Sygera Mountains, southeast Tibet. In various spatial scales, both net relatedness index (NRI) and nearest taxon index (NTI) of the community were larger than zero, indicating a clustered phylogenetic structure with the largest clustering intensity at small spatial scale (5 m×5 m). Community of small-size classes were phylogenetically clustering. In large-size classes (DBH>7 cm) phylogenetic over dispersion became more common, with dispersion increased with increasing tree size under all spatial scales. The intensity of phylogenetic clustering in young trees increased with increasing spatial scales, while the intensity of over dispersion in large trees (DBH>7 cm) increased with spatial scale. Our results suggested that environmental filtering in small-size trees and competitive exclusion in large-size trees might be the main

本文由西藏农牧学院 2016 年生态学科建设项目和国家自然科学基金项目 (31860123, 31560153) 资助 This work was supported by the 2016 Ecological Discipline Construction Project of Tibet Agriculture and Animal Husbandry University and the National Natural Science Foundation of China (31860123, 31560153).

2019-11-24 Received, 2020-03-10 Accepted.

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangguoyan@yeah.net

ecological processes driving community assembly in this region.

**Key words:** Sygera Mountains; subalpine dark coniferous forest; community assembly; phylogenetic structure; diameter class.

群落构建主要研究生物多样性的形成和维持机制,一直是群落生态学研究的重点<sup>[1-2]</sup>。然而,研究群落内物种的丰富度时几乎不考虑物种间的亲缘关系<sup>[3-6]</sup>,而群落现有种库的物种分布和组成不是简单的对环境因子的响应,还包括生物因子在内的种间竞争等作用下形成特定功能和适应能力的物种集合<sup>[7-9]</sup>。以系统发育为基础的群落谱系结构研究,能够从进化历史和生态过程两个方面更深入地探讨群落构建和维持机制<sup>[10-12]</sup>。

2000 年 Webb<sup>[13]</sup> 首次将谱系树 (phylogenetics tree) 运用到热带雨林森林群落构建机制的研究中。之后,系统地阐述了建立包含区域群落内所有物种的超级系统进化树,获得通过检测亲缘关系指数来判断群落是否存在谱系结构的具体操作方法<sup>[14]</sup>。

研究群落谱系结构,是通过历史进化角度深入分析群落构建现状及成因,为研究群落构建的不同生态学机制提供试验解决方法,有助于全面了解群落的组合过程<sup>[15-16]</sup>。物种亲缘关系所度量的群落谱系结构反映了进化与生态过程对群落结构的影响,是一个了解群落建造成因的全新角度。尽管目前已开展了大量森林群落谱系结构的相关研究,但绝大多数集中于热带、亚热带及温带,主要林型为常绿阔叶林及针阔混交林<sup>[15]</sup>,对亚高山暗针叶林研究较少。藏东南的森林资源丰富而独特,是开展生物多样性维持机制等生态学研究的天然实验室。

本研究以藏东南色季拉山 4 hm<sup>2</sup> 生物多样性动态永久观测样地为平台,分析了不同时空尺度上群落谱系结构特征,揭示藏东南色季拉山植物群落构建的谱系学机理和生态学过程,与其他森林类型对比,推断区域群落生物多样性维持机制,为群落生态学理论研究和青藏高原亚高山森林生物多样性保护提供数据基础。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

本研究地位于青藏高原东南部的色季拉山 (29°35'—29°57' N, 94°25'—94°45' E), 其为念青唐古拉山向南延伸的余脉,属湿润山地暖温带、半湿润山地温带气候<sup>[17]</sup>,是目前我国保存比较完好的原始森林之一。全年降水量为 500~1200 mm;海拔从

高到低的年均温为-2~12℃。雨热同期、昼夜温差大、长冬无夏、春秋相连是该区域气候最明显的特征。

1.2 样地设置与调查

2013 年在色季拉山鲁朗林海风景区,建立一个 4 hm<sup>2</sup> (200 m×200 m) 以急尖长苞冷杉 (*Abies georgei* var. *smithii*) 为建群种的永久检测样地<sup>[18]</sup>。于 2019 年 10 月进行群落学复查。

1.3 谱系树的构建

将调查到的物种信息 (包含科、属、种) 输入到植物谱系库在线软件 Phylomatic 中,使用由软件 Phylocom 提供的算法 BLADJ,利用分子及化石定年数据<sup>[19]</sup>,计算出谱系树中每一个分化节点发生的时间,对 Phylomatic 输出的谱系树添加枝长,从而产生包含群落内 18 种木本植物的谱系树。在以往的森林群落谱系结构研究中,大多只涉及被子植物。研究样地位于亚高山,其建群种急尖长苞冷杉为裸子植物,考虑到研究的实际意义,本研究包括了急尖长苞冷杉和高山柏 (*Sabina squamata*) 两种裸子植物。

1.4 谱系指数的选择

采用国际上相对成熟、使用广泛的净谱系亲缘关系指数 (net relatedness index, NRI) 和净最近种间亲缘关系指数 (net nearest taxa index, NTI) 两种模型<sup>[14]</sup>来分析种间的谱系关系。群落的系统发育结构是显著的发散、聚集还是随机,与所采用的零模型紧密相关,本研究使用样方随机抽取法,公式如下:

$$NRI_s = -1 \times \frac{MPD_s - MPD_r}{SD(MPD_r)} \tag{1}$$

$$NTI_s = -1 \times \frac{MNTD_s - MNTD_r}{SD(MNTD_r)} \tag{2}$$

式中:MPD 为平均谱系距离 (mean phylogenetic distance);MNTD 为最近种间平均谱系距离 (mean nearest taxon distance);s 为物种亲缘关系实际观察值;r 为物种在谱系树上通过随机模拟获得的平均期望值;SD 为标准差。NRI 和 NTI 大于 0,表明物种在谱系结构上呈聚集趋势;NRI 和 NTI 小于 0,表明物种在谱系结构上呈发散趋势;NRI 和 NTI 等于 0,表明物种在谱系结构上是随机的,群落构建由生物、非生物作用共同主导。

1.5 分析方法

为探讨不同空间尺度下不同龄级植物的谱系结构,将 200 m×200 m 的大样地随机划分为边长 5、10、20、50、100 m 的正方形小样方,根据该样地内木本植物的径级结构特点,按径级大小划分为 6 个尺度(1~2、2~4、4~7、7~11、11~16、>16 cm)来研究不同龄级植物的谱系结构。

通过对不同尺度上所有物种数的 MPD、MPD<sub>r</sub>、NRI 和 NTI 的中位差进行计算,分析群落谱系结构的分散程度,并采用 Wilcoxon rank-sum 非参数检验方法分析不同尺度上和不同径级间成对 NRI 和 NTI 及不同空间尺度上实际观察值 MPD 与随机零模型期望值 MPD<sub>r</sub> 的差异是否有统计学意义。

$$MAD = \text{median} [ |x_i - \text{median}(x_i)| ] \tag{3}$$
$$MAD = \text{median} [ |x_i - \text{median}(x_i)|, |x_2 - \text{median}(x_i)|, |x_3 - \text{median}(x_i)|, \dots, |x_n - \text{median}(x_i)| ] \tag{4}$$

式中:MAD 为中位差; $x_i$ 为观察数据 MPD、MPD<sub>r</sub> 或 NRI、NTI 的任意单个个体;median( $x_i$ )为观察数据的中位数。

使用基于 R3.0.2 中的 phytools、picante 等软件包进行统计分析;使用 R3.0.2 的基础绘图包作图。

2 结果与分析

2.1 不同空间尺度上群落谱系结构

色季拉山冷杉群落大样地内 MPD 的中位差均为正值(图 1),表明群落谱系结构在任何空间尺度下都是聚集的。在 5 m×5 m 尺度下,群落谱系结构聚集程度较高,而随着空间尺度的增大,样方内物种所形成的群落谱系结构聚集程度逐渐降低。Wilcoxon 符号秩检验发现,统计检测谱系距离观测值与零假设期望值的差异在小空间尺度上十分显著,而随着空间尺度的增大,此值逐渐微弱。这表明在小空间尺度上,群落谱系结构显著聚集,物种亲缘关系较近,而随着空间尺度的增大,聚集程度显著降低,物种亲缘关系逐渐疏远,谱系结构向随机发展。通过对色季拉山冷杉植物群落不同空间尺度上实际值与观察值进行比较,发现在群落保守性状的前提下,生境过滤是导致该群落构建的主要因素。

不同空间尺度上,NRI 和 NTI 均为正值,且变化趋势一致,表明在不同空间尺度上,该群落谱系结构都呈现出聚集的趋势,随着空间尺度的增大,群落谱系结构聚集程度逐渐降低,与 MPD 表现趋势相似。

2.2 不同径级的群落谱系结构

对 6 个径级木本植物的谱系结构分析表明,不

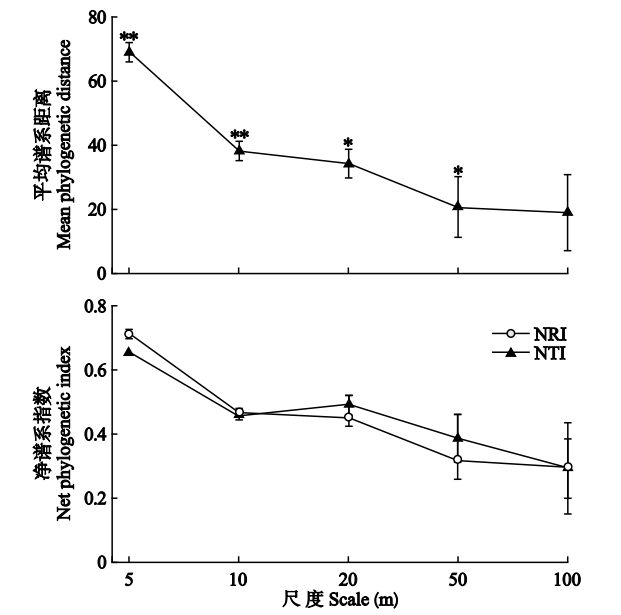


图 1 5 个空间尺度上各个指数的中位差  
Fig.1 Median deviation of each index at five spatial scales.  
NRI: 净谱系亲缘关系指数 Net relatedness index; NTI: 净最近种间亲缘关系指数 Net nearest taxa index. 下同 The same below. \*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$ .

同的空间尺度上不同径级的群落谱系结构呈现出不同的趋势(图 2)。在不同空间尺度上,小径级上群落谱系结构呈现聚集趋势,随着植物径级的增大,其聚集强度逐渐降低,直至出现谱系发散。

在 5 m×5 m 较小的空间尺度上,随着个体径级的增大,群落谱系结构表现出先聚集后发散的趋势,当植物径级为 4~7 cm 时,群落谱系结构表现出随机特征,中性过程对群落构建起主要作用。当植物胸径>11 cm 时,NRI 和 NTI 出现较大差异,这表明最近种间亲缘关系与群落内所有物种亲缘关系差异较大,这可能是由群落特殊的物种构成造成的。表明在小空间及小径级尺度上生境过滤是群落构建的主要成因。在 100 m×100 m 较大的空间尺度上,随着木本植物径级的变化,群落谱系结构同样表现出先聚集后显著发散的趋势,说明随着径级增大,大空间尺度上竞争排斥对群落的构建逐渐起主导作用。当植物径级在 4~16 cm 时,NRI 和 NTI 出现较大差异,表明小径级和大径级在大空间尺度上群落内物种及最近种间亲缘关系较近,而中径级在大空间尺度上,群落内物种及最近种间亲缘关系有差异。

2.3 不同空间尺度下不同径级的群落谱系结构

由图 2 可以看出,在色季拉山冷杉植物群落,空间尺度和植物径级大小是影响其群落构建的重要因素。NRI 和 NTI 均可代表群落谱系结构,而 NRI 侧重从整体上描述群落中物种形成的谱系结构<sup>[20]</sup>,通

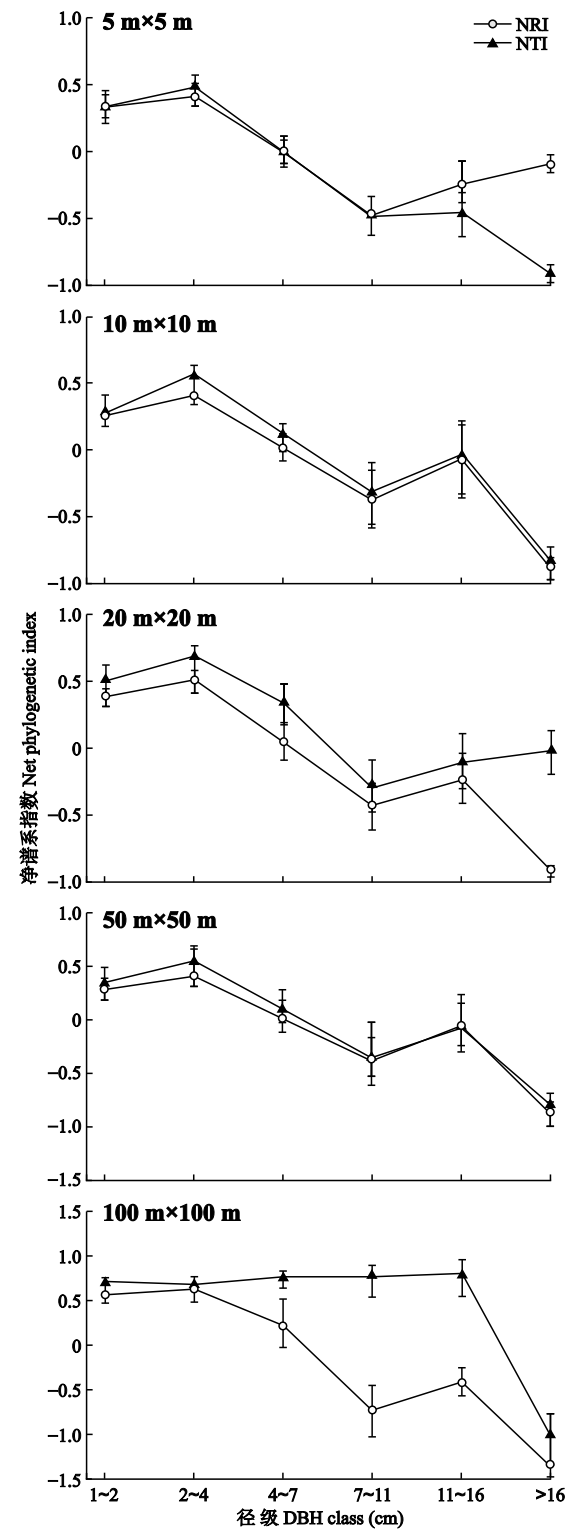


图2 5个空间尺度上6个径级木本植物谱系指数  
Fig.2 Phylogenetic indices of woody plants in six DBH class diameters at five spatial scales.

过对比不同尺度上植物不同径级下的NRI值,发现在色季拉山冷杉植物群落,在不同空间尺度下,植物径级大小对群落谱系结构具有显著影响。

在小径级结构(<4 cm)上,NRI>0,群落谱系结

构整体呈现聚集趋势,随着空间尺度的增大,聚集程度愈加显著。在中径级结构(4~7 cm)上,在空间尺度为10 m×10 m、20 m×20 m时,物种在谱系结构上表现为随机,表明中性过程在群落构建中起主导作用。在大径级结构(≥7 cm)上,群落谱系结构均呈现发散趋势,尤其当大径级>16 cm时,群落谱系结构发散程度十分显著。小径级上,物种在小样方内的谱系结构聚集或发散程度较低,甚至出现谱系随机(4 cm≥DBH>7 cm)的情况,而随着植物径级和空间尺度同时增大,群落谱系结构聚集或发散程度逐渐显著(图3)。表明在小样方内,对于径级较小的物种,生境过滤是群落构建的主导因素,而随着样方面积的增大,径级越大的物种之间竞争越激烈,进而竞争排斥成了群落构建的主导因素。

对不同空间尺度上各个径级段NRI和NTI的值进行Wilcoxon符号秩检验(表1),发现除了样方面积在50 m×50 m和100 m×100 m空间尺度上,DBH>16 cm的物种所形成的群落谱系结构发散程度显著,其他空间尺度和径级大小双重因素控制下

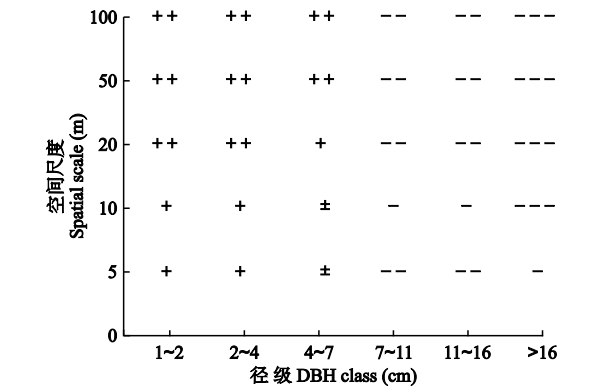


图3 急尖长苞冷杉植物群落在5个空间尺度和6个径级上的谱系结构  
Fig.3 Phylogenetic structure of *Abies georgei* var. *smithii* community in six diameter classes and five spatial scales.  
+: 谱系聚集 Phylogenetically clustered; ±: 谱系随机 Phylogenetically random; -: 谱系发散 Phylogenetically overdispersed. +/-  $P>0.05$ ; +/+/-  $P<0.05$ ; +/+/-/-  $P<0.01$ .

表1 不同径级木本植物在6个空间尺度上NRI和NTI的Wilcoxon检验  
Table 1 Wilcoxon test of NRI and NTI for woody plants in different diameter classes and six spatial scales

空间尺度 Spatial scale (m)	径级 Diameter class (cm)					
	1~2	2~4	4~7	7~11	11~16	>16
5×5	0.347	0.826	0.530	0.503	0.502	0.501
10×10	0.896	0.987	0.626	0.523	0.488	0.487
20×20	0.965	0.962	0.973	0.828	0.553	0.400
50×50	0.428	0.678	0.993	0.992	0.916	0.016 *
100×100	0.970	0.656	0.970	0.987	0.941	0.001 **

\*  $P<0.05$ ; \*\*  $P<0.01$ .



形成的群落谱系结构聚集或发散程度均不显著。

### 3 讨 论

色季拉山冷杉植物群落谱系结构无论在何种空间尺度上均表现为谱系聚集,随着空间尺度的不断增大,群落谱系结构聚集程度呈现下降趋势。与 Swenson 等<sup>[12]</sup>对亚洲和美洲 6 个大样地的研究结果相似,大多数群落的谱系结构在小空间尺度上为聚集状态。说明该区域物种在小尺度上相对来说亲缘关系较近,生态位过程中的环境过滤是影响研究区域群落构建的主要过程,而随着空间尺度的增加,这种作用的主导性逐渐降低,这与杨洁等<sup>[20]</sup>对哀牢山常绿阔叶林中分尺度研究结果一致。

从不同径级水平来看,小径级上的物种是谱系聚集的,相反,大径级上的物种则表现出显著的谱系发散趋势。这表明,小径级的物种所形成的群落是环境过滤所主导的,而种间竞争排斥则是影响大径级物种群落构建的主要过程。本研究结果与对长白山阔叶混交林<sup>[21]</sup>、暖温带-北亚热带过渡带落叶阔叶林<sup>[22]</sup>的研究相似。

当把空间尺度和时间尺度(不同径级)融合起来分析群落谱系结构时,谱系聚集、谱系发散以及谱系随机的结果变得更加清晰。随着空间尺度的增大,幼树所形成的群落谱系结构聚集强度和大树所形成的群落谱系结构发散程度均显著增强。当植物径级 $\leq 7$  cm 时,这种聚集和发散程度均不显著,而当植物径级 $\geq 7$  cm 时,聚集和发散程度变为显著,这表明该群落内植物径级以 7 cm 为临界点两端谱系结构呈现的趋势显著度不同。这可能与该地的物种组成相关,当植物径级达到 7 cm 时,群落走向林冠层的强筛选阶段。色季拉山区域林型郁闭,地形复杂,母树种子的扩散受到多种因素限制,同种或异种幼苗幼树聚集生长,即表现为谱系聚集;随着树木的增长,同种物种甚至亲缘物种之间竞争加强,出现密度制约型死亡,导致现存活的小空间尺度内个体间谱系距离变远,整体上群落谱系结构表现为谱系发散<sup>[15]</sup>。例如,在调查中发现,建群种急尖长苞冷杉每年都会有大量的幼苗围绕母株产生,但其存活周期却十分短暂,在高密度幼苗的生长竞争过程中可能因光照、水分等条件限制而死亡。

在小空间尺度上( $<10$  m),小径级(1~4 cm)的物种在谱系上表现为聚集。该条件下,小径级的物种大多为灌木和小乔木,例如柳叶忍冬(*Lonicera lanceolata*)、杯萼忍冬(*Lonicera inconspicua*)、黄杯杜

鹃(*Rhododendron wardii*)、白蓓紫斑杜鹃(*R. prinei-pis* var. *vellereum*)和薄毛海绵杜鹃(*R. aganniphum* var. *schizopeplium*)等。这种亲缘关系较近的物种组成造成了在小径级上物种对相似生态位的共同需求,在环境筛的作用下形成谱系聚集。另外,环境异质性对种子的局部扩散也具有相当重要的作用,由于重力、流水等作用,往往导致集聚在坑、沟等地方,从而使幼苗初期成片生长<sup>[23]</sup>。Bin 等<sup>[24]</sup>基于偏 Mantel 检验的方法,分析了地形异质性和不同空间尺度对群落物种组成和谱系结构的影响,发现扩散限制和地形异质性和小尺度下群落构建具有重要作用。中径级(4~7 cm)的物种在小空间尺度表现为谱系随机,可能是群落谱系结构由小径级的谱系聚集向大径级的谱系发散的中间过渡阶段。在小空间尺度上环境筛作用随着径级增大逐渐减弱,而竞争排斥作用逐渐加强,导致群落在该径级范围呈现谱系随机的特征。大径级( $>7$  cm)的物种在小空间尺度表现为谱系发散。在该径级(年龄)阶段,种内竞争排斥是群落构建的主要成因。近距离范围内树木经过幼年阶段激烈的近缘种间资源竞争和死亡淘汰,存活个体多为经过强烈的生态位分化、对资源利用模型差异化的远缘个体,因而群落呈谱系发散特征。这与 Wright<sup>[25]</sup>对热带雨林物种共存机制的研究结果相似,密度制约作为竞争排斥过程中相当重要的一个机制,在小空间范围内,在一定程度上限制了同种物种的生长,随着空间尺度的变大,这种制约会相对减弱甚至消失。

在大空间尺度上( $>20$  m),中小径级( $DBH \leq 7$  cm)的个体均表现为在谱系聚集,且聚集程度较小尺度上更显著,随着空间尺度的增大,环境过滤对小径级群落构建起主导作用更加明显。大径级( $>7$  cm)的个体在大空间尺度上位谱系发散,且发散程度较小尺度上显著增强,表明在大尺度条件下,群落构建中生境过滤及中性过程所起的作用越来越弱,随着尺度的增加,生态位分化也增加,邻体尺度上同种或者近缘种之间的环境过滤作用已被大径级个体间的密度制约和竞争排斥作用所取代,生物地理过程亦决定着群落的谱系结构。与 Swenson 等<sup>[26]</sup>研究的结果相同,他们对热带雨林中 5 个大型动态样地中植物群落谱系结构进行研究,发现在大空间尺度上,大径级物种所形成的群落谱系结构发散,而且发散程度极显著。

### 参考文献

- [1] 牛克昌, 刘泽宁, 沈泽昊, 等. 群落构建的中性理论

和生态位理论. 生物多样性, 2009, **17**(6): 579-593 [Niu K-C, Liu Y-N, Shen Z-H, *et al.* Community assembly: The relative importance of neutral theory and niche theory. *Biodiversity Science*, 2009, **17**(6): 579-593]

[2] Rosindell J, Hubbell SP, Etienne RS. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography at age ten. *Trends in Ecology and Evolution*, 2011, **26**: 340-348

[3] Monk CD, Child GI, Nicholson SA. Species diversity of a stratified oak-hickory community. *Ecology*, 1969, **50**: 468-470

[4] Loya Y. Community structure and species diversity of hermatypic corals at Eilat, Red Sea. *Marine Biology*, 1972, **13**: 100-123

[5] Tunnicliffe V. High species diversity and abundance of the epicenter community in an oxygen-deficient basin. *Nature*, 1981, **294**: 354-356

[6] Goldberg DE, Miller TE. Effects of different resource additions on species diversity in an annual plant community. *Ecology*, 1990, **71**: 213-225

[7] Emerson BC, Gillespie RG. Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. *Trends in Ecology and Evolution*, 2008, **23**: 619-630

[8] Kraft NJB, Valencia R, Ackerly DD. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 2008, **322**: 580-582

[9] Cornwell WK, Ackerly DD. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 2009, **79**: 109-126

[10] Wang X, Swenson NG, Wiegand T, *et al.* Phylogenetic and functional diversity area relationships in two temperate forests. *Ecography*, 2013, **36**: 883-893

[11] Kraft NJB, Ackerly DD. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs*, 2010, **80**: 401-422

[12] Swenson NG, Erickson DL, Mi X, *et al.* Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in temperate and tropical tree communities. *Ecology*, 2012, **93**: S112-S125

[13] Webb CO. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: An example for rain forest trees. *The American Naturalist*, 2000, **156**: 145-155

[14] Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, *et al.* Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, **33**: 475-505

[15] 牛红玉, 王峥峰, 练琚愉, 等. 群落构建研究的新进展: 进化和生态相结合的群落谱系结构研究. 生物多样性, 2011, **19**(3): 275-283 [Niu H-Y, Wang Z-F, Lian J-Y, *et al.* New progress in community assembly: Community phylogenetic structure combining evolution and ecology. *Biodiversity Science*, 2011, **19**(3): 275-283]

[16] 闫帮国, 文维全, 张健, 等. 放牧干扰梯度下川西亚高山植物群落的组合机理. 植物生态学报, 2010, **34**(11): 1294-1302 [Yan B-G, Wen W-Q, Zhang J, *et al.* Plant community assembly rules across a subalpine grazing gradient in western Sichuan, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, **34**(11): 1294-1302]

[17] 郑维列. 西藏色季拉山报春花种质资源及其生境类

型. 园艺学报, 1992, **19**(3): 261-266 [Zheng W-L. Germplasm resources and habitat types of *Primula* in Sejila Mountain, Tibet. *Acta Horticulturae Sinica*, 1992, **19**(3): 261-266]

[18] 解传奇, 田民霞, 赵忠瑞, 等. 西藏色季拉山急尖长苞冷杉种群点格局分析. 应用生态学报, 2015, **26**(6): 1617-1624 [Xie C-Q, Tian M-X, Zhao Z-R, *et al.* Spatial point pattern analysis of *Abies georgei* var. *smithii* in forest of Sygera Mountains in southeast Tibet, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2015, **26**(6): 1617-1624]

[19] Wikstrom N, Savolainen V, Chase MW. Evolution of the angiosperms: Calibrating the family tree. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2001, **268**: 2211-2220

[20] 杨洁, 卢孟孟, 曹敏, 等. 中山湿性常绿阔叶林系统发育和功能性的  $\alpha$  及  $\beta$  多样性. 科学通报, 2014, **59**(24): 2349-2358 [Yang J, Lu M-M, Cao M, *et al.*  $\alpha$  and  $\beta$  diversity of phylogeny and functional traits in a moist evergreen broad-leaved forest in Zhongshan. *Chinese Science Bulletin*, 2014, **59**(24): 2349-2358]

[21] 李晓宇, 廖嘉星, 侯嫚嫚, 等. 不同尺度下长白山次生杨桦林群落系统发育结构研究. 北京林业大学学报, 2016, **38**(12): 14-20 [Li X-Y, Liao J-X, Hou M-M, *et al.* Multi-scale analysis on community phylogenetic structure of secondary *Populus davidiana*-*Betula platyphylla* forest in Changbai Mountains, northeastern China. *Journal of Beijing Forestry University*, 2016, **38**(12): 14-20]

[22] 任思远, 王婷, 祝燕, 等. 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. 生物多样性, 2014, **22**(5): 574-582 [Ren S-Y, Wang T, Zhu Y, *et al.* Phylogenetic structure of individuals with different DBH sizes in a deciduous broad-leaved forest community in the temperate-subtropical ecological transition zone, China. *Biodiversity Science*, 2014, **22**(5): 574-582]

[23] Andrew NG, Thomas AS. Microsite controls on tree seedling establishment in conifer forest canopy gaps. *Ecology*, 1997, **78**: 2458-2473

[24] Bin Y, Wang ZG, Wang Z, *et al.* The effects of dispersal limitation and topographic heterogeneity on beta diversity and phylobeta diversity in a subtropical forest. *Plant Ecology*, 2010, **209**: 237-256

[25] Wright SJ. Plant diversity in tropical forests: A review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 2002, **130**: 1-14

[26] Swenson NG, Enquist BJ, Thompson J, *et al.* The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities. *Ecology*, 2007, **88**: 1770-1780

作者简介 杨紫玲, 女, 1996 年生, 硕士研究生。主要从事理论生态学和群落生态学研究。E-mail: 812543167@qq.com

责任编辑 孙 菊

开放科学(资源服务)标识码(OSID):

