

海南岛3个林区热带云雾林植物多样性变化

王茜茜¹ 龙文兴^{1*} 杨小波¹ 熊梦辉¹ 康勇¹ 黄瑾¹ 王旭² 洪小江³
周照骊³ 陆雍泉⁴ 方精⁴ 李时兴⁴

¹海南大学热带作物种质资源保护与开发利用教育部重点实验室, 园艺园林学院, 海口 570228; ²海南大学环境与植物保护学院, 海口, 570228; ³海南省霸王岭国家级自然保护区管理局, 海南昌江 572722; ⁴海南省黎母山省级自然保护区管理局, 海南琼中 572929

摘要 以分布在海南岛西部(霸王岭国家级自然保护区, 21个样方)、西南部(尖峰岭国家级自然保护区, 12个样方)和中部(黎母山省级自然保护区, 15个样方)的热带云雾林为研究对象, 研究 α 及 β 物种多样性、功能多样性、谱系多样性的变化, 为植物多样性的保护提供科学依据。结果表明: 尖峰岭群落树木个体多度、物种丰富度最大, 黎母山群落树木个体多度、物种丰富度最小; 黎母山群落间物种组成差异最大, 霸王岭群落间物种组成差异最小, 海南岛霸王岭(西部)、尖峰岭(西南部)和黎母山(中部)3个林区热带云雾林物种多样性差异可能与空气温度和相对湿度有关。尖峰岭群落内功能丰富度、Rao's二次熵最低, 功能均匀度最高, 群落间平均成对性状距离最小, 反映群落构建主要受环境筛选影响; 霸王岭群落Rao's二次熵最高, 功能均匀度最低, 群落间平均成对性状距离最大, 反映群落构建主要受限制相似性影响; 黎母山群落内功能丰富度最高, 群落间平均最近性状距离最大, 表明限制相似性在黎母山热带云雾林群落构建中的作用更重要。霸王岭群落内谱系多样性、物种间平均最近相邻谱系距离均较大, 反映物种间谱系关系趋于发散; 黎母山群落内谱系多样性、物种间平均成对谱系距离及群落间平均成对谱系距离均最小, 反映物种间谱系关系趋于聚集; 而尖峰岭群落内物种间平均成对谱系距离、群落间平均成对谱系距离最大, 但物种间平均最近相邻谱系距离最小, 反映物种间谱系关系既具有发散又具有聚集的共存格局。因此, 海南岛热带云雾林群落植物多样性变化格局与环境及物种间相互作用有关。

关键词 物种多样性; 功能多样性; 谱系多样性; 热带云雾林; 海南岛

引用格式: 王茜茜, 龙文兴, 杨小波, 熊梦辉, 康勇, 黄瑾, 王旭, 洪小江, 周照骊, 陆雍泉, 方精, 李时兴 (2016). 海南岛3个林区热带云雾林植物多样性变化. 植物生态学报, 40, 469–479. doi: 10.17521/cjpe.2016.0021

Patterns of plant diversity within and among three tropical cloud forest communities in Hainan Island

WANG Xi-Xi¹, LONG Wen-Xing^{1*}, YANG Xiao-Bo¹, XIONG Meng-Hui¹, KANG Yong¹, HUANG Jin¹, WANG Xu², HONG Xiao-Jiang³, ZHOU Zhao-Li³, LU Yong-Quan⁴, FANG Jing⁴, and LI Shi-Xing⁴

¹Key Laboratory of Protection and Development Utilization of Tropical Crop Germplasm Resource, Ministry of Education, College of Horticulture and Landscape Agriculture, Hainan University, Haikou 570228, China; ²College of Environment and Plant Protection, Hainan University, Haikou 570228, China; ³Administration of Bawangling National Natural Reserve, Changjiang, Hainan 572722, China; and ⁴Administration of Limushan National Natural Reserve, Qiongzong, Hainan 572929, China

Abstract

Aims We explored α and β species diversity, functional diversity and phylogenetic diversity distribution patterns in three tropical cloud forests along environmental gradients in air temperature and precipitation.

Methods We sampled plots in three tropical cloud forests which are located in the west (Bawangling, 21 plots, BWL), the southwest (Jianfengling, 12 plots, JFL), and the central of Hainan Island (Limushan, 15 plots, LMS). We collected species data and functional trait data including plant height, specific leaf area, chlorophyll content, leaf thickness and wood density. We assessed the differences within- and among-community species diversity, functional diversity and phylogenetic diversity in these three tropical cloud forests using the Kruskal-Wallis test.

Important findings The tropical cloud forests in JFL had the highest species abundance and richness whereas the lowest in LMS. However, the Bray-Curtis and Jaccard dissimilarity coefficients showed the opposite distribution patterns (i.e. the highest in LMS whereas the lowest in BWL). Distinct distribution patterns in species diversity across the three tropical cloud forests may be explained by the air temperature and relative humidity. The functional evenness (FEve) within communities was the highest while functional richness (FRic), Rao's quadratic

收稿日期Received: 2016-01-13 接受日期Accepted: 2016-03-26

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: oklong@hainu.edu.cn)

entropy (RaoQ) and the mean pairwise trait distance among communities were the lowest in JFL, indicating that habitat filtering plays an important role in community assembly. BWL had the highest RaoQ and mean pairwise trait distance among communities, and the lowest FEve, which demonstrated that limiting similarity would be prevalent in forest communities assembled. LMS had the highest FRic within communities and mean nearest trait distance among communities, leading to a limiting similarity influencing forest communities. BWL had the highest Faith phylogenetic diversity (PD) within communities and mean nearest phylogenetic distance among communities, reflecting an overdispersed pattern in phylogenetic structures. LMS had the lowest PD and mean pairwise phylogenetic distance within and among communities, suggesting that a clustered pattern in phylogenetic structures. The mean pairwise phylogenetic distance within and across communities were the highest in JFL while the mean nearest phylogenetic distance within communities was the lowest, indicating that phylogenetic clustering and overdispersion patterns co-occur in this forest. We conclude that both plant species interactions and environmental filtering determine the distribution patterns of plant species diversity, functional diversity and phylogenetic diversity both within and among three tropical cloud forests in Hainan Island.

Key words species diversity; functional diversity; phylogenetic diversity; tropical cloud forest; Hainan Island

Citation: Wang XX, Long WX, Yang XB, Xiong MH, Kang Y, Huang J, Wang X, Hong XJ, Zhou ZL, Lu YQ, Fang J, Li SX (2016). Patterns of plant diversity within and among three tropical cloud forest communities in Hainan Island. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 469–479. doi: 10.17521/cjpe.2016.0021

植物多样性是植物与其他生物及环境相互作用形成的生态组合及与此有关的各种生态过程。它是植物长期进化的结果,与生态系统功能关系紧密(范娟, 2015; Venail *et al.*, 2015),也是人类赖以生存的基础。对物种多样性、功能多样性和谱系多样性的综合研究有助于更好地理解植物多样性的变化规律(Butterfield *et al.*, 2013; Spasojevic *et al.*, 2014),为植物多样性的保护提供科学依据。

物种多样性是植物多样性最直观的表现, α 物种多样性是对群落内物种数量及分布均匀度的测量,体现了群落内物种通过资源竞争而形成的共存关系。 β 物种多样性对解释生态系统功能、生物多样性保护及生态系统管理有重大意义(Legendre *et al.*, 2005)。物种多样性的变化格局与海拔梯度(Swenson *et al.*, 2011)、演替阶段(卜文圣, 2013)、森林类型(薛倩妮, 2015)、生境类型(范娟, 2015; Pereira *et al.*, 2007)等密切相关。功能多样性通常指影响生态系统功能的物种或有机体性状的数值和范围(Mason & de Bello, 2013)。已有研究表明功能多样性比物种多样性能更好地预测生态系统过程及其功能(Cadotte *et al.*, 2011),且功能多样性指数有揭示群落形成过程的潜能(Mouchet *et al.*, 2010)。 α 和 β 功能多样性用于解释群落内和群落间物种功能相似性与物种分布的关系(Mason & de Bello, 2013),揭示空间尺度和环境异质性对群落构建的各个生态过程的影响(Swenson, 2013)。例如Swenson等

(2012)用 α 和 β 多样性分析温带和热带森林群落构建,发现样方内及样方间功能性状都表现出聚集分布,揭示了环境筛同时作用于群落内和群落间物种共存。谱系多样性强调系统进化多样性并能反映生物的亲缘关系特征,能从进化角度研究群落物种组成现状和成因,因而能解释生物多样性分布格局(Rosauer *et al.*, 2009)。受物种库大小和环境异质性的影响, α 谱系多样性和 β 谱系多样性分别提供了群落内和群落间物种亲缘关系信息,揭示不同空间尺度和环境梯度下物种间谱系相似性与群落构建的关系(Butterfield *et al.*, 2013)。

热带云雾林指潮湿热带地区经常被云雾掩盖的森林(Stadtmüller, 1987),主要分布在热带美洲、热带非洲和热带亚洲地区海拔500–3 900 m的山顶或山脊(Bubb *et al.*, 2004)。海南岛的热带山顶矮林是典型的热带云雾林(龙文兴等, 2011b),属于阔叶林植被型亚纲山地常绿苔藓林植被型组(吴征镒, 1995)。热带云雾林内山风强烈、气温低、云雾多,土壤含水量常处于饱和状态(龙文兴等, 2011b);植物对一些环境因子(如温度和降水等)的变化十分敏感,因而植物多样性可能有独特的分布格局。龙文兴等对海南霸王岭地区热带云雾林群落的环境特征(龙文兴等, 2011b)、结构特征(龙文兴等, 2011a)、植物功能性状分异规律(Long *et al.*, 2011a, 2011b)及群落构建规律(Long *et al.*, 2013; Long *et al.*, 2015)做过初步研究。本研究以海南岛西部(霸王岭国家级自然保

护区)、西南部(尖峰岭国家级自然保护区)和中部(黎母山省级自然保护区)的热带云雾林为研究对象, 基于群落物种数据、5类重要功能性状以及系统发育进化树, 研究 α 及 β 物种多样性、功能多样性和谱系多样性变化, 阐明海南岛不同林区热带云雾林植物多样性变化规律, 为森林植物多样性保护及管理提供借鉴。

1 材料和方法

1.1 研究样地概况

海南岛地处 18.14° – 20.02° N, 108.62° – 111.05° E, 属于热带北缘。地形中部高四周低, 降雨东部多西部少, 南部温度比北部高; 西南和西部受西南季风影响, 干季更显著; 中部山区云雾较多、温度较低。海南岛热带云雾林主要分布在霸王岭、黎母山、五指山、尖峰岭等林区海拔1 200 m以上的山顶(胡玉佳和李玉杏, 1992)。本研究主要以气象因子(如水分梯度和温度梯度)为环境因子轴, 分别在海南岛西部(霸王岭国家级自然保护区)、西南部(尖峰岭国家级自然保护区)和中部(黎母山省级自然保护区)的典型热带云雾林——热带山顶矮林分布区设置样地(图1), 样地概况如表1所示。

1.2 数据收集

1.2.1 群落物种调查

2013–2014年, 用徕卡全站仪(Leica TPS1200+, Leica Geosystems, Heerbrugg, Switzerland)在霸王岭、尖峰岭和黎母山热带云雾林分布区分别设置21、12、15个 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ 的样方。样方间距离50 m以上, 用邻格法将每个 400 m^2 的样方划分为16个 $5\text{ m} \times 5\text{ m}$ 的小样方。调查小样方内所有胸径 $\geq 1\text{ cm}$ 植株的物种名、胸径和高度。根据《中国植物志》确定个体物种名, 现场无法确认的物种制成标本请专家

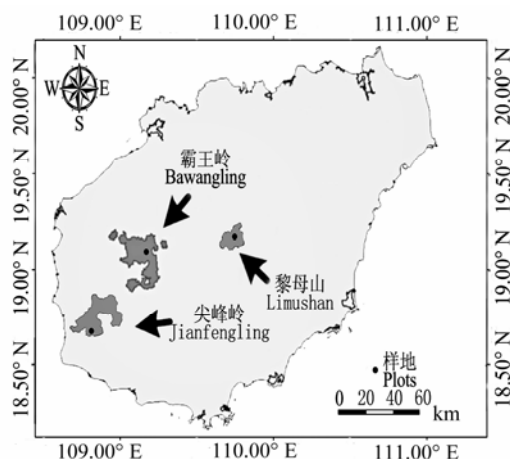


图1 样地分布图。

Fig. 1 Distribution of the study sites.

鉴定。调查植株: 尖峰岭6 879株, 235种; 霸王岭9 714株, 117种; 黎母山3 809株, 148种。

1.2.2 植物功能性状的选择和测定

功能性状的选择原则是: 反映植物重要生活史过程, 代表植物生态策略; 对环境因子变化响应迅速, 并对生物地球化学循环等生态功能产生影响; 容易测定但具有重要生态学意义。选取的5个功能性状包括2个主茎特征(木材密度(WD, $\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$)、植株高度(H, m))和3个叶片特征(叶片厚度(LTh, mm)、比叶面积(SLA, $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$)、叶绿素含量(Chl, SPAD))。

在每个 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ 的样方中, 测定所有胸径 $\geq 5\text{ cm}$ 的植株(包括乔灌木和藤本)的功能性状。植株高度是用测高仪测量的树干基部到树冠的最长距离。每个植物个体采集2–3片成熟的、受太阳光直射的、健康的冠层叶片(Cornelissen *et al.*, 2003), 叶片厚度用数显游标卡尺(SF2000, Guilin, China)测量; 叶绿素含量用便携式叶绿素仪(SPAD-502 Plus,

表1 样地概况

Table 1 Information of the study sites

研究样地 Study site	海拔 Elevation (m)	经度 Longitude (E)	纬度 Latitude (N)	坡度 Slope ($^{\circ}$)	样方数 No. of plots	样方面积 Plot area (m^2)	优势种 Dominant species
尖峰岭 Jianfengling	1 187.17–1 397.19	108.87°	18.72°	10–65	12	4 800	罗浮锥 <i>Castanopsis fabri</i> , 丛花厚壳桂 <i>Cryptocarya densiflora</i> , 美丽新木姜子 <i>Neolitsea pulchella</i> , 黄叶树 <i>Xanthophyllum hainanense</i>
霸王岭 Bawangling	1 313.24–1 385.24	109.21°	19.08°	2–45	21	8 400	蚊母树 <i>Distylium racemosum</i> , 赤楠 <i>Syzygium buxifolium</i> , 九节 <i>Psychotria asiatica</i> , 黄杞 <i>Engelhardia roxburghiana</i>
黎母山 Limushan	1 363.73–1 403.32	109.76°	19.18°	3–42	15	6 000	野茶 <i>Camellia sinensis</i> var. <i>assamica</i> , 岭南青冈 <i>Cyclobalanopsis championii</i> , 罗浮锥 <i>Castanopsis fabri</i> , 细枝柃 <i>Eurya loquaiana</i>

每个样方面积为 400 m^2 。

The area for each plot is 400 m^2 .

Konica Minolta Holdings, Tokyo, Japan)测量; 叶面积用叶面积仪(LI-COR 3100C Area Meter, LI-COR, Lincoln, USA)测定。然后将叶片装入信封, 放于80 °C烘箱烘至恒定质量, 用电子天平(AR2140, Ohaus, Parsippany, USA)称量干质量。比叶面积是叶面积与干质量的比值。

在采集叶片样品的同时, 从每个植株上截取4根直径为2–3 cm、长约10 cm的枝条, 去皮后用排水法测量枝条体积。然后将枝条装入信封放于80 °C烘箱烘至恒定质量, 称量其干质量, 根据枝条干质量与体积之比计算出木材密度。研究发现热带森林树木枝条密度与木材密度显著相关(Bu *et al.*, 2014), 所以可用植物枝条密度表示木材密度, 这样可避免用生长锥钻取年轮条对树木的伤害。

1.3 数据分析

1.3.1 物种多样性

用树木个体多度和物种丰富度表示20 m × 20 m样方的 α 物种多样性。采用改良后的Bray-Curtis相异性指数(Bray & Curtis, 1957)、Jaccard相异性指数(Jaccard, 1912)计算 β 物种多样性。二者的计算均基于数量数据, 具体计算由R 3.2.2 (<https://cran.r-project.org>) vegan软件包中的vegdist函数完成。

1.3.2 功能多样性

选择3个相互独立的功能多样性指数来计算 α 功能多样性(Mouchet *et al.*, 2010): 功能丰富度(FRic)、功能均匀度(FEve)和Rao's二次熵(RaoQ), 具体计算由R 3.2.2 FD软件包中的dbFD函数完成。

采用平均成对性状距离(Dpw)和平均最近相邻性状距离(Dnn)度量群落间 β 功能多样性, Dpw、Dnn分别由R 3.2.2 picante软件包中的comdist、comdistnt函数完成。

1.3.3 谱系树的建立及谱系多样性

Qian和Jin (2015)在Zanne等(2014)的谱系树基础上进一步更新、扩展建立了PhytoPhylo谱系树。在Qian和Jin (2015)的谱系树基础上, 基于样地物种数据, 用S. PhyloMaker函数建立了本文研究的谱系树, 结果会输出以不同方式添加物种的3种谱系树(e.g., Scenario 1, Scenario 2, Scenario 3)。我们选用第三种谱系树(Scenario 3), 该谱系树将PhytoPhylo中没有的物种以多分枝形态添加到其父母分类单元下, 用BLADJ算法为其分配枝长(Webb *et al.*, 2008; Qian & Jin, 2015)。

用种间平均成对谱系距离(MPD)、平均最近相邻谱系距离(MNND)和Faith谱系多样性(PD)(Faith, 1992)表示 α 谱系多样性。PD是某一样地中分类单元谱系分支长度占谱系中所有分支长度之和的比例, 由Phylocom 4.2 (Webb *et al.*, 2008)里的pd计算; MPD、MNND分别由R 3.2.2 picante软件包中的mpd、mntd函数完成。

β 谱系多样性描述的是同一时间两个处于不同地理位置上的群落间的谱系距离, 可反映群落间亲缘关系的相异性(Graham & Fine, 2008)。采用平均成对谱系距离(Dpw)和平均最近相邻谱系距离(Dnn)度量群落间 β 谱系多样性。

1.3.4 基于功能性状的谱系信号检验

结合系统发育进化树, 用Blomberg等(2003)提出的基于Brownian motion进化模型的 K 值法来检测谱系信号的强弱, 分析功能性状与物种进化历史的相关性。 K 值是类群间性状差异偏离于随机过程的度量, 计算方法如下: $K = 1$ 表示功能性状沿谱系树随机变化, 符合布朗运动进化模型(Brownian motion model), $K > 1$ 表示功能性状表现出比按布朗运动模型方式进化更强的谱系信号, 而 $K < 1$ 表示进化更弱的谱系信号。谱系信号的显著性可通过比较功能性状在整个谱系树中标准化独立差的方差观测值和零模型的随机化检验得到。具体计算由phytools包中的phylosig函数完成。

1.3.5 数据及其标准化处理

现有研究多用不同零模型对MPD、MNND、Dpw及Dnn进行标准化处理, 以排除群落间物种数不同所造成的影响, 但标准化的观察值会影响生境过滤和扩散限制过程对群落谱系结构的判断。比如随机化谱系树上物种的零模型虽然消除了不同物种数对MPD、MNND、Dpw及Dnn的影响, 但该零模型也限制了物种的空间扩散, 因此也消除了扩散限制对MPD、MNND、Dpw和Dnn的影响(Swenson *et al.*, 2012)。因而本文不采用零模型对MPD、MNND、Dpw和Dnn标准化。功能多样性、谱系多样性的计算均采用多度加权。

群落的总体植物多样性分析用每个林区4 800 m²样地面积的数据。热带云雾林群落内及群落间植物多样性比较用每个林区20 m × 20 m样方数据, 用Kruskal-Wallis检验比较尖峰岭、霸王岭、黎母山间的植物多样性差异; 该函数还可进行林区间的多重

比较, 用Bonferroni法进行 p 值调整。所有数据统计分析及作图由R 3.2.2软件(R Development Core Team, 2015)完成。

2 结果

2.1 物种多样性变化规律

在4 800 m²样方中, 尖峰岭、霸王岭、黎母山的多度分别为6 879、5 225和2 951, 丰富度分别为235、99和136。20 m × 20 m样方中, 尖峰岭、霸王岭、黎母山热带云雾林树木个体多度、物种丰富度均有显著差异($p < 0.001$)。尖峰岭的树木个体多度和丰富度最高, 黎母山的树木个体多度和丰富度最低(图2 A、2B)。

在4 800 m²样方中, 尖峰岭与霸王岭、黎母山间的Bray-Curtis指数分别为0.73和0.77, Jaccard指数分

别为0.84和0.87; 霸王岭与黎母山间的Bray-Curtis指数为0.88, Jaccard指数为0.94。20 m × 20 m样方中, 尖峰岭、霸王岭、黎母山热带云雾林Bray-Curtis相异性指数、Jaccard相异性指数均有显著差异($p < 0.001$)。黎母山与尖峰岭的Bray-Curtis相异性指数、Jaccard相异性指数差异不显著, 但都显著高于霸王岭(图2 C、2D)。

2.2 功能多样性变化规律

尖峰岭、霸王岭、黎母山热带云雾林总体群落FRic分别为0.000 17、0.000 04、0.000 15; FEve分别为0.58、0.54、0.64; Rao's二次熵分别为0.007、0.011、0.008。20 m × 20 m样方中, 尖峰岭、霸王岭、黎母山热带云雾林群落的FRic ($p < 0.001$)、FEve ($p < 0.05$)、Rao's二次熵($p < 0.001$)均差异显著。黎母山热带云雾林的FRic最高, 尖峰岭最低(图3A);

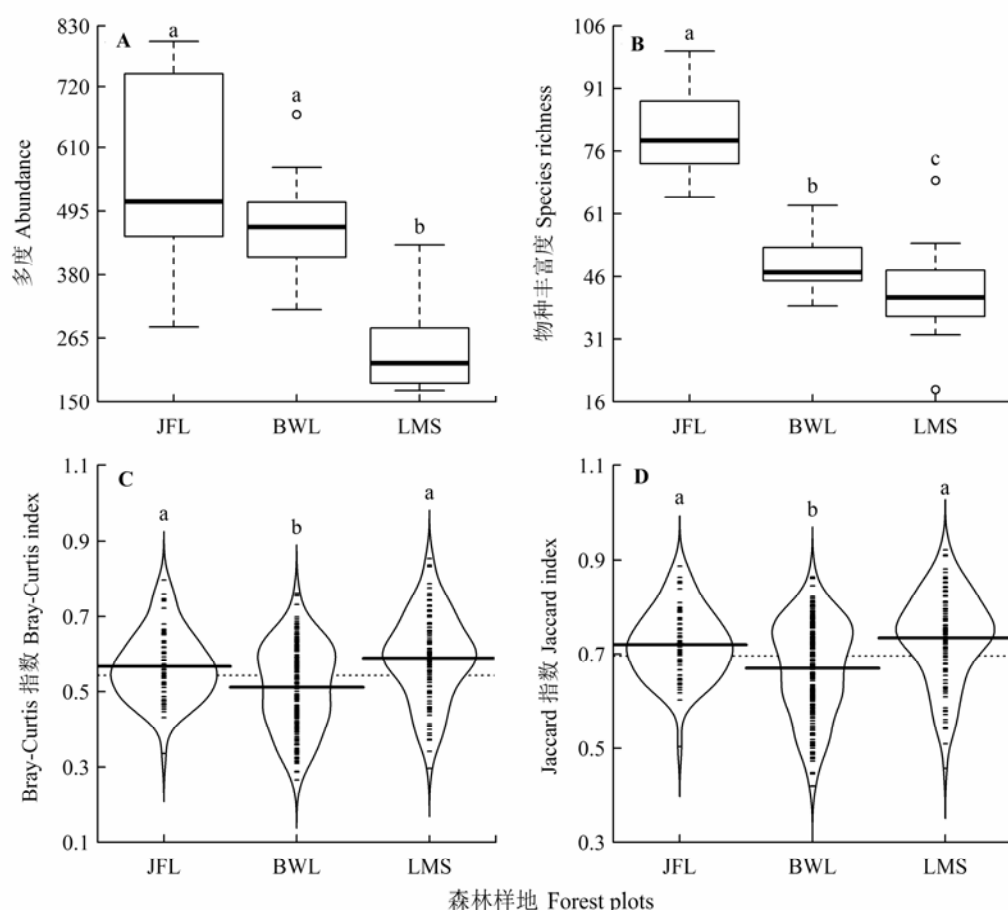


图2 尖峰岭(JFL)、霸王岭(BWL)和黎母山(LMS)热带云雾林 α (A、B)及 β (C、D)物种多样性比较。图中不同小写字母表示样地间有显著差异($p < 0.05$)。粗实线表示中位数, 虚线表示整体平均值。

Fig. 2 Comparisons in α (panel A and B) and β (panel C and D) species diversity among Jianfengling (JFL), Bawangling (BWL) and Limushan (LMS). Different low-case letters indicate significant differences among plots ($p < 0.05$). Heavy horizontal lines indicate median values and dashed horizontal lines indicate mean values.

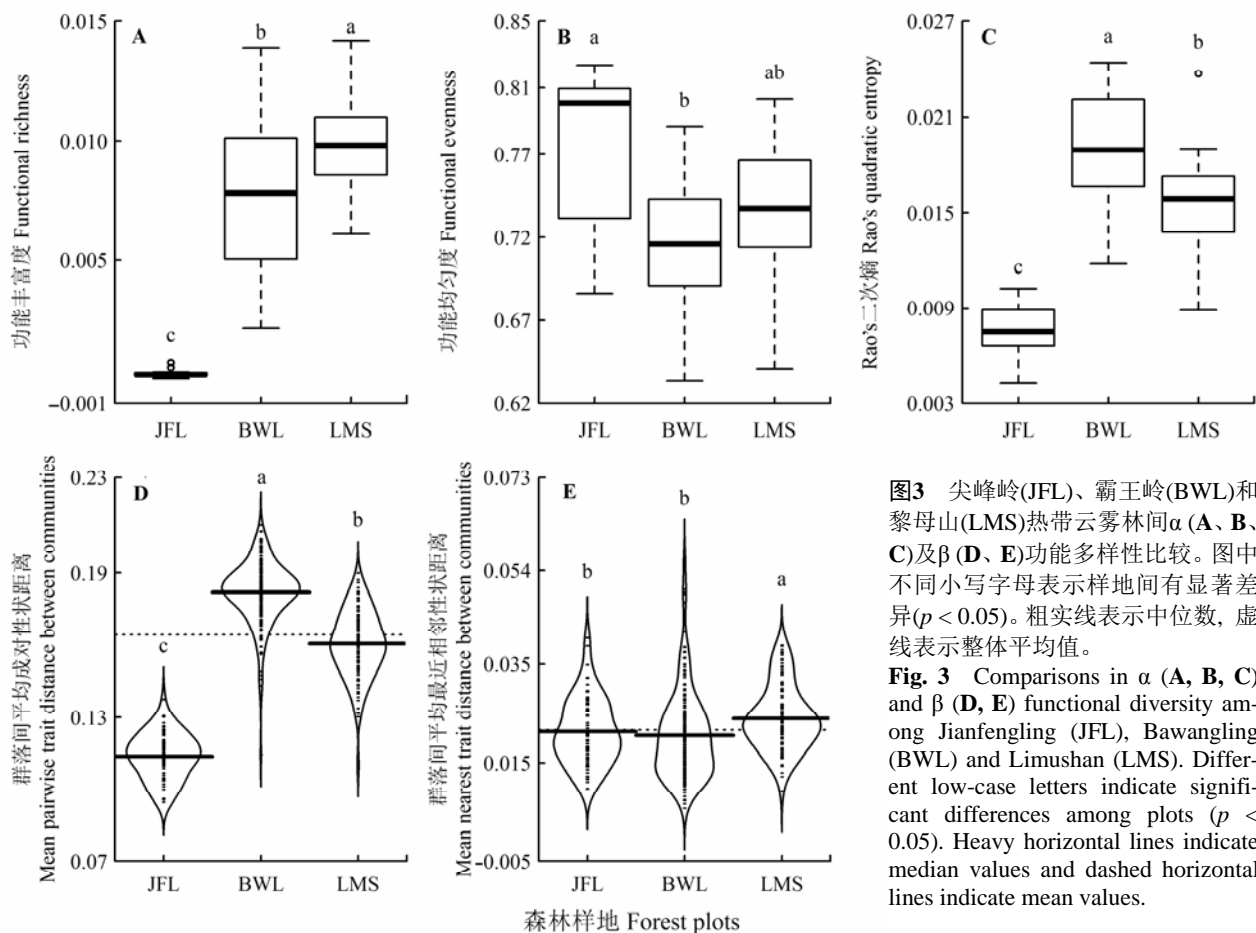


图3 尖峰岭(JFL)、霸王岭(BWL)和黎母山(LMS)热带云雾林间 α (A、B、C)及 β (D、E)功能多样性比较。图中不同小写字母表示样地间有显著差异($p < 0.05$)。粗实线表示中位数, 虚线表示整体平均值。

Fig. 3 Comparisons in α (A, B, C) and β (D, E) functional diversity among Jianfengling (JFL), Bawangling (BWL) and Limushan (LMS). Different low-case letters indicate significant differences among plots ($p < 0.05$). Heavy horizontal lines indicate median values and dashed horizontal lines indicate mean values.

尖峰岭热带云雾林的FEve最高, 霸王岭最低(图3B); 霸王岭热带云雾林的Rao's二次熵最大, 尖峰岭最小(图3C)。

分析总体 β 功能多样性, 尖峰岭与霸王岭、黎母山的Dpw分别为0.14、0.13, Dnn分别为0.03和0.02; 霸王岭与黎母山Dpw为0.15, Dnn为0.04。20 m \times 20 m样方中, 尖峰岭、霸王岭、黎母山热带云雾林群落间Dpw、Dnn均差异显著($p < 0.001$)。霸王岭热带云雾林Dpw最大, 尖峰岭最小(图3D), 尖峰岭和霸王岭的Dnn无显著差异, 但都显著低于黎母山(图3E)。

2.3 谱系多样性变化规律

尖峰岭、霸王岭、黎母山热带云雾林总体PD为0.76、0.46、0.56, MPD为264.88、236.70、239.68, MNND为48.56、81.48、50.35。20 m \times 20 m样方中, 尖峰岭、霸王岭、黎母山热带云雾林群落的PD ($p < 0.001$)、MPD ($p < 0.05$)、MNND ($p < 0.001$)均差异显著。霸王岭热带云雾林群落的PD最大, 黎母山最

小(图4A)。尖峰岭、黎母山均与霸王岭的MPD无显著差异, 尖峰岭显著高于黎母山(图4B)。霸王岭热带云雾林群落的MNND最大, 尖峰岭最小(图4C)。

尖峰岭与霸王岭、黎母山热带云雾林总体群落的Dpw分别为267.89、261.75, Dnn分别为33.34、20.35; 尖峰岭与黎母山热带云雾林总体Dpw为257.69, Dnn为47.69。20 m \times 20 m样方中, 尖峰岭、霸王岭、黎母山热带云雾林群落间的Dpw、Dnn均存在显著差异($p < 0.001$)。尖峰岭的Dpw最大, 黎母山最小(图4D)。黎母山Dnn最大, 霸王岭最小(图4E)。

2.4 功能性状的系统发育信号

霸王岭样地中只有叶绿素含量、叶厚度、木材密度检测到显著的谱系信号($p < 0.05$; 表2), 黎母山样地中植株高度、比叶面积、叶绿素含量、叶厚度、木材密度5个功能性状均检测出显著的谱系信号($p < 0.05$), 而尖峰岭样地中5个功能性状的谱系信号均不显著。

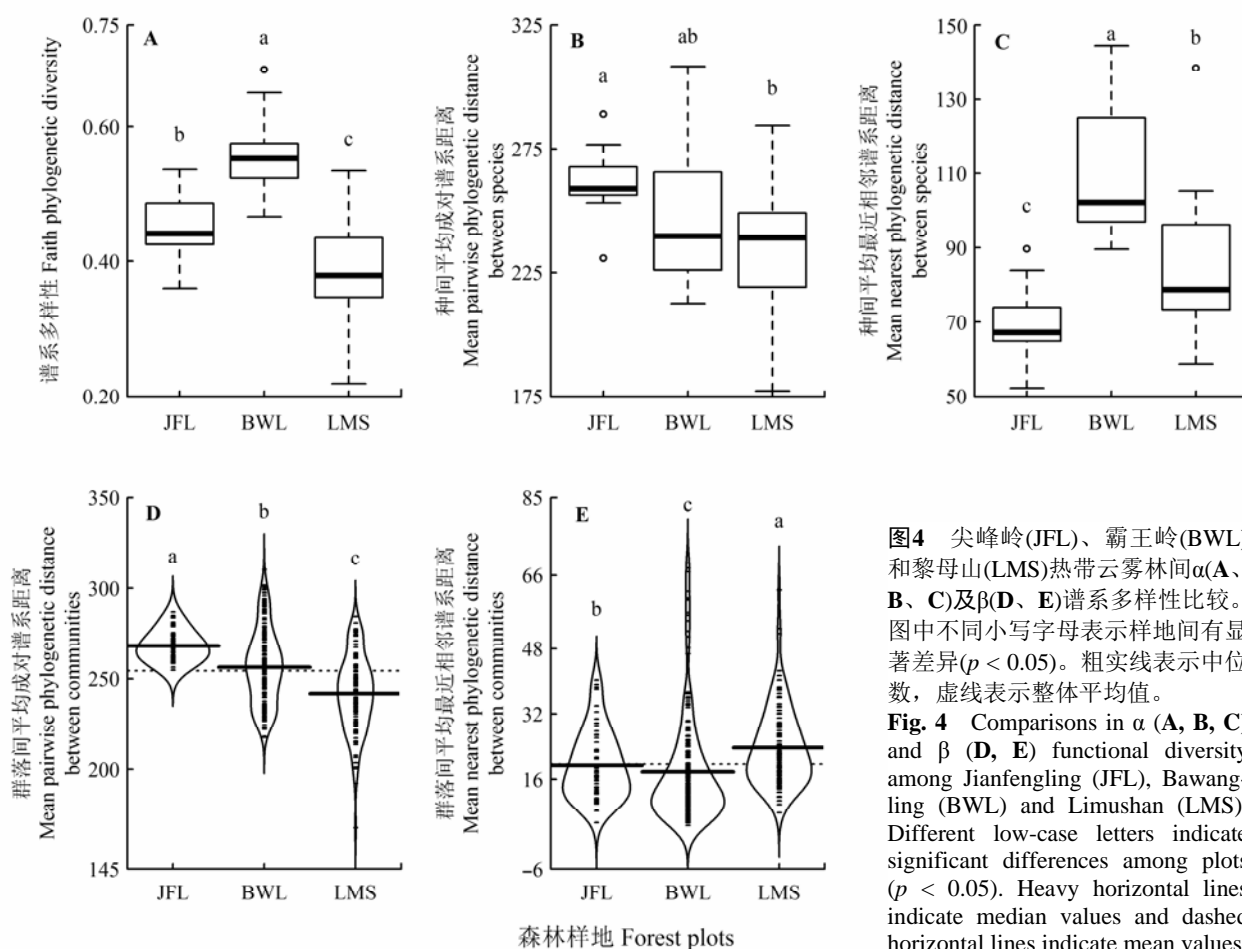


图4 尖峰岭(JFL)、霸王岭(BWL)和黎母山(LMS)热带云雾林间 α (A、B、C)及 β (D、E)谱系多样性比较。图中不同小写字母表示样地间有显著差异($p < 0.05$)。粗实线表示中位数, 虚线表示整体平均值。

Fig. 4 Comparisons in α (A, B, C) and β (D, E) functional diversity among Jianfengling (JFL), Bawangling (BWL) and Limushan (LMS). Different low-case letters indicate significant differences among plots ($p < 0.05$). Heavy horizontal lines indicate median values and dashed horizontal lines indicate mean values.

表2 霸王岭、尖峰岭和黎母山热带云雾林植物功能性状的谱系信号

Table 2 Phylogenetic signal in functional traits in tropical cloud forests in Bawangling, Jianfengling and Limushan

性状 Trait	霸王岭 Bawangling		黎母山 Limushan		尖峰岭 Jianfengling	
	K	p	K	p	K	p
植株高度 Plant height (H)	0.228	0.114	0.068	0.014	0.050	0.162
比叶面积 Specific leaf area (SLA)	0.294	0.059	0.098	0.006	0.037	0.282
叶绿素含量 Chlorophyll content (Chl)	0.223	0.042	0.225	0.001	0.053	0.073
叶厚度 Leaf thickness (LTh)	0.255	0.048	0.141	0.001	0.044	0.151
木材密度 Wood density (WD)	0.358	0.004	0.095	0.014	0.023	0.505

K, 谱系信号。

K, phylogenetic signal.

3 讨论

3.1 三个林区物种多样性的空间变化格局与环境条件差异有关

树木个体多度、物种丰富度整体变化格局是尖峰岭最大, 黎母山最小。这可能与3个样地的环境条件差异有关。由于地理位置差异, 尖峰岭(海南岛西南部)平均气温最高, 霸王岭(海南岛西部)次之, 黎母山最低(海南岛中部), 热带云雾林植物往往受空气低温胁迫影响(Long *et al.*, 2011b), 因而尖峰岭热

带云雾林群落温度胁迫可能最弱, 黎母山最强, 温度影响3个样地的物种多样性分布格局。3个林区热带云雾林群落中, 尖峰岭样地的平均海拔最低, 坡度最大(表1), 黎母山样地的平均海拔最大, 坡度最小。因而尖峰岭热带云雾林群落地形变化较大, 生境异质性强, 物种多样性最大。本文结果与Pereira等(2007)的研究结果一致, 物种多样性随生境异质性的增加而增加。

本文研究群落 β 多样性时没有采用基于二元数据的多样性指数, 而是选择了考虑每一物种个体数

doi: 10.17521/cjpe.2016.0021

量的多样性指数Bray-Curtis指数、Jaccard指数(马克平等, 1995)。基于数量数据的 β 多样性指数, 明确了常见种和偶见种对 β 多样性的贡献程度, 结果更加准确。三个林区间Bray-Curtis指数、Jaccard指数有显著差异。黎母山地处海南中部山区, 空气湿度相对较大, 热带云雾林中云雾降水较丰富, 样方间空气相对湿度差异较大, 因而样方间物种组成差异较大; 而尖峰岭和霸王岭地处海南西南部和西部地区(五指山雨影区), 又受到西南季风的影响, 空气湿度相对较小, 不同样方间空气湿度较为一致, 因而样方间物种组成差异较小。

3.2 环境筛影响尖峰岭功能多样性, 而限制相似性影响霸王岭和黎母山功能多样性

功能丰富度指数主要揭示群落中有多少生态位空间被物种占据, 既取决于物种所占据的功能生态位, 也取决于功能特征值的范围(Mouchet *et al.*, 2010); 功能丰富度低意味着群落内有生态空间未被有效利用, 以致生产力低下(范娟, 2015)。功能均匀度指数主要衡量群落内资源的利用效率, 该值高说明资源利用充分、均匀, 该值低则表明有资源过度利用, 而其他资源未被利用或利用得少(Schleuter *et al.*, 2010)。Rao's二次熵综合了功能丰富度和功能分散度信息, 该值高往往表明群落受到限制相似性的影响, 该值低则表明环境筛对群落的影响更大。尖峰岭热带云雾林群落功能丰富度、Rao's二次熵最低, 而功能均匀度最高, 说明尖峰岭热带云雾林群落受环境筛的影响更大一些, 使群落中物种具有相近的功能性状(Lohbeck *et al.*, 2012)。有研究认为, 随着物种丰富度的增加, 功能丰富度也增大(Mouchet *et al.*, 2010), 但尖峰岭热带云雾林群落物种丰富度最高, 功能丰富度最低, 这可能是因为海拔和坡度对功能丰富度有一定的影响(范娟, 2015), 尖峰岭样地海拔、坡度变化大, 生境异质性强, 有利于物种多样性的增加(Pereira *et al.*, 2007), 但由于环境筛的限制作用, 使群落中具有相同适合度的物种稳定共存(Cornwell *et al.*, 2006)。Rao's二次熵在尖峰岭最小也间接验证了这一点。霸王岭热带云雾林群落Rao's二次熵最高, 而功能均匀度最低, 说明限制相似性对霸王岭热带云雾林群落起作用, 共存的物种在资源利用策略上生态位高度分化(Mason *et al.*, 2012)。黎母山热带云雾林群落物种丰富度最低, 但不同样方间的物种组成差异最大, 功能丰富度也最

高, 说明该群落生态空间利用率高, 物种间生态位分化程度高, 限制相似性作用于群落共存(Mason *et al.*, 2012)。

霸王岭热带云雾林的Dpw最大, 尖峰岭最小; 黎母山热带云雾林的Dnn最大, 霸王岭最小, 与Dpw呈现出不一样的变化格局。Dpw指的是两个群落不同物种或个体间的平均功能性状距离, 主要揭示不同群落物种在整个功能性状树上的聚集和发散程度, 而Dnn计算的是一个群落中的物种与另一群落中与其功能性状距离最近的物种间的平均功能性状距离, 着重说明不同群落物种在功能性状树的某一末端分枝上的局部聚集和发散程度(Webb *et al.*, 2008)。尖峰岭热带云雾林群落Dpw最小, 这可能是由于生境过滤的作用, 使尖峰岭热带云雾林群落的功能性状呈现出趋同性。Swenson等(2012)曾提出生境过滤作用会使同一生境内群落间的功能性状差异较小, 即 β 功能多样性较小。霸王岭热带云雾林群落的Dpw最大, 而Dnn最小, 这可能与群落间物种多度分布存在较大差异有关(Swenson *et al.*, 2012), 例如当群落1中有51个物种A、3个物种B, 而群落2中有4个物种A、48个物种B时, 这种物种多度格局将会使Dpw较大, 但并不存在Dnn差异。黎母山热带云雾林群落的Dnn最大, 可能是由于该群落样方间物种组成差异最大, 又受到限制相似性的影响。

3.3 霸王岭物种间谱系关系趋于发散, 黎母山物种间谱系关系趋于聚集, 尖峰岭则呈现出发散和聚集两种格局

各谱系多样性指数能反映不同的群落结构特征。MPD是群落中全部物种对间的平均进化距离, 可以很好地表示群落中物种的整体聚集程度(Webb, 2000), 是描述群落谱系多样性的基础指标。MNND是任一物种与群落中和自己亲缘关系最近的一个物种间的平均进化距离, 反映群落中物种的局部聚集程度。Dpw着重强调不同分类单元在整个谱系树上的聚集程度, 反映2个群落靠近谱系树根节点分枝的差异, 从而可以更好地揭示群落生境的差异。Dnn则反映不同分类单元在某一特定分枝上的局部聚集程度, 着重强调2个群落进化特异性上的差异, 揭示群落对资源利用策略的差异(Feng *et al.*, 2012)。

本研究发现, 尖峰岭的MPD和Dpw最大, 反映

群落中物种间亲缘关系较远, 群落谱系结构相对发散。其可能原因是尖峰岭热带云雾林群落海拔、坡度变化大, 生境异质性强, 受种间竞争作用的影响, 导致谱系结构相对发散, 物种倾向于采取差异化的资源利用策略(Devictor *et al.*, 2010; Helmus & Ives, 2012; 王薇等, 2014); 但是尖峰岭热带云雾林群落物种间MNND较小, 反映了谱系结构相对聚集。其可能原因是尖峰岭热带云雾林群落虽然物种丰富度较高, 但由于环境筛的作用, 一些物种有较近的亲缘关系, 在谱系树上的进化枝长较小; 同时尖峰岭群落样方间生境差异大, 有利于样方内更相似的物种共存(Webb, 2000), 因此尖峰岭热带云雾林群落的谱系结构既有发散特征又有聚集特征。

霸王岭热带云雾林物种间MNND较大, 说明物种间谱系关系较为发散; 但PD最大, 与物种丰富度的变化格局并不完全一致, 说明物种丰富度大的群落其谱系多样性不一定大。其可能原因是霸王岭热带云雾林物种间竞争作用较强(Long *et al.*, 2013), 生态位高度分化使物种间亲缘关系较远, 进化枝长较大, 群落谱系较发散(Spasojevic *et al.*, 2014)。该特征也能通过群落间的Dnn在3个地方云雾林中最小的特征反映出来, 说明受生境异质性影响, 群落内部个体之间存在趋同的生态策略。

黎母山的PD、MPD及Dpw均是最小的, 可能由于黎母山热带云雾林群落海拔相对较高, 气温低、山风强烈、空气湿度相对较大, 环境相对恶劣, 在环境筛(如低温)的作用下, 群落谱系结构呈现出聚集的状态(Helmus & Ives, 2012)。黎母山的PD分布格局可能与其物种丰富度相关, 即较少物种组成群落的PD也较小, 而Dnn所反映的特征不明显。

3.4 三个林区热带云雾林功能性状与谱系结构变化不一致

黎母山热带云雾林植株高度、比叶面积、叶绿素含量、叶厚度、木材密度及霸王岭热带云雾林植物叶绿素含量、叶厚度、木材密度等均检测到显著的谱系信号, 这说明物种进化历史对两个林区热带云雾林植物的功能性状有影响。杨洁等(2014)在哀牢山亚热带中山湿性常绿阔叶林中检测到比叶面积、叶绿素含量、叶厚度等都具有显著谱系信号, 我们的研究结果与之一致。但植物功能性状 K 值都小于1, 比布朗模型的预期值低(表2), 且 K 值都较小, 因而环境差异对功能性状的影响较大。

本研究中, β 功能多样性与 β 谱系多样性的变化格局并不完全一致, 可能是因为3个热带云雾林群落功能性状的谱系信号都较弱($K < 1$)。有研究者指出功能性状谱系信号较弱时, 生态位过程和中性过程共同作用于群落构建, 群落的谱系结构和功能性状会呈现出相反的变化格局(Swenson *et al.*, 2012), 因此单独用谱系结构或功能性状来推断群落构建和物种共存的成因可能会导致错误的结论(Swenson, 2013; 杨洁等, 2014)。部分功能性状并不能完全代表物种的实际生态位(Swenson, 2013), 本文仅选取了5个功能性状, 这可能也导致了谱系结构和功能性状的变化格局不完全一致。因此, 为准确推测不同生态学过程对群落构建的影响, 需同时考虑物种的谱系结构和重要功能性状信息。

总之, 海南岛3个林区物种多样性的空间变化格局与环境条件差异有关; 环境筛影响尖峰岭热带云雾林群落的功能多样性, 而限制相似性对霸王岭和黎母山热带云雾林群落的功能多样性影响更大; 霸王岭群落物种间谱系关系相对更为发散, 黎母山群落物种间谱系关系相对更为聚集, 尖峰岭则存在发散和聚集两种格局; 谱系结构和功能性状的变化格局不完全一致, 在以后的研究中需综合考虑谱系结构和功能性状对群落构建的影响。我们的研究表明海南岛热带云雾林群落植物多样性变化格局可能与环境及物种间相互作用有关。

基金项目 海南自然科学基金创新研究团队项目(2016CXTD003)、国家自然科学基金(31260109)、科技部科技基础专项(2013FY111600-3)、海南省自然科学基金(312064)和中国科学院战略先导专项项目(XDA05050206)。

致谢 本研究受到海南大学青年基金(qnjj1210)资助, 特此致谢。

参考文献

- Blomberg SP, Garland T, Ives AR (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57, 717–745.
- Bray JR, Curtis JT (1957). An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27, 325–349.
- Bu WS (2013). *The Relationship Between Biodiversity and Ecosystem Functioning in Natural Tropical Forests of Hainan Island, China*. PhD dissertation, Chinese Academy of Forestry, Beijing. 40–59. (in Chinese with English

- abstract) [卜文圣 (2013). 海南岛热带天然林生物多样性与生态系统功能关系的研究. 博士学位论文, 中国林业科学研究院, 北京. 40–59.]
- Bu WS, Zang RG, Ding Y (2014). Field observed relationship between biodiversity and ecosystem functioning during secondary succession in a tropical lowland rainforest. *Acta Oecologica*, 55, 1–7.
- Bubb P, May I, Miles L, Sayer J (2004). *Cloud Forest Agenda*. UNEP-WCMC, Cambridge, UK.
- Butterfield BJ, Cavieres LA, Callaway RM, Cook BJ, Kikvidze Z, Lortie CJ, Michalet R, Pugnaire FI, Schöb C, Xiao S, Zaitchek B, Anthelme F, Björk RG, Dickinson K, Gavilán R, Kanka R, Maalouf JP, Noroozi J, Parajuli R, Phoenix GK, Reid A, Ridenour W, Rixen C, Wipf S, Zhao L, Brooker RW (2013). Alpine cushion plants inhibit the loss of phylogenetic diversity in severe environments. *Ecology Letters*, 16, 478–486.
- Cadotte MW, Carscadden K, Nicholas M (2011). Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48, 1079–1087.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, ter Steege H, Morgan HD, van der Heijden MGA, Pausas JG, Poorter H (2003). A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335–380.
- Cornwell WK, Schwilk DW, Ackerly DD (2006). A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume. *Ecology*, 87, 1465–1471.
- Devictor V, Moullot D, Meynard C, Jiguet F, Thuiller W, Mouquet N (2010). Spatial mismatch and congruence between taxonomic phylogenetic and functional diversity: The need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters*, 13, 1030–1040.
- Faith DP (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61, 1–10.
- Fan J (2015). *Spatial and Temporal Pattern of Biodiversity and Its Correlation with Aboveground Biomass in Coniferous and Broadleaved Mixed Forests of Jiaohe, Jilin*. PhD dissertation, Beijing Forestry University, Beijing. 73–77. (in Chinese with English abstract) [范娟 (2015). 吉林蛟河针阔混交林生物多样性时空格局及其与地上部分生物量的关系. 博士学位论文, 北京林业大学, 北京. 73–77.]
- Feng G, Zhang JL, Pei NC, Rao MD, Mi XC, Ren HB, Ma KP (2012). Comparison of phylobetadiversity indices based on community data from Gutianshan forest plot. *Chinese Science Bulletin*, 57, 623–630.
- Graham HG, Fine PVA (2008). Phylogenetic beta diversity linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecology Letters*, 11, 1265–1277.
- Helmus MR, Ives AR (2012). Phylogenetic diversity-area curves. *Ecology*, 93(suppl. 8), S31–S43.
- Hu YJ, Li YX (1992). *Tropical Rain Forest in Hainan Island*. Guangdong Higher Education Press, Guangzhou. (in Chinese). [胡玉佳, 李玉杏 (1992). 海南岛热带雨林. 广东高等教育出版社, 广州.]
- Jaccard P (1912). The distribution of the flora in the alpine zone. *New Phytologist*, 11(2), 37–50.
- Legendre P, Borcard D, Peres-Neto PR (2005). Analyzing β diversity: Partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecology Monographs*, 75, 435–450.
- Lohbeck M, Poorter L, Paz H, Pla L, van Breugel M, Martínez-Ramos M, Bongers F (2012). Functional diversity changes during tropical forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14(2), 89–96.
- Long WX, Schamp BS, Zang RG, Ding Y, Huang YF, Xiang YZ (2015). Community assembly in a tropical cloud forest related to specific leaf area and maximum species height. *Journal of Vegetation Science*, 26, 513–523.
- Long WX, Zang RG, Ding Y (2011a). Air temperature and soil phosphorus availability correlate with trait differences between two types of tropical cloud forests. *Flora*, 206, 896–903.
- Long WX, Zang RG, Ding Y (2011a). Community characteristics of tropical montane evergreen forest and tropical montane dwarf forest in Bawangling National Nature Reserve on Hainan Island, South China. *Biodiversity Science*, 19, 558–566. (in Chinese with English abstract) [龙文兴, 臧润国, 丁易 (2011a). 海南岛霸王岭热带山地常绿林和热带山顶矮林群落特征. 生物多样性, 19, 558–566.]
- Long WX, Zang RG, Ding Y, Huang YF (2013). Effects of competition and facilitation on species assemblage in two types of tropical cloud forest. *PLoS ONE*, 8(4), e60252. doi: 10.1371/journal.pone.0060252.
- Long WX, Zang RG, Ding Y, Yang M, Chen SW (2011b). Environmental characteristics of tropical cloud forests in the rainy season in Bawangling National Nature Reserve on Hainan Island, South China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 137–146. (in Chinese with English abstract) [龙文兴, 臧润国, 丁易, 杨敏, 陈少伟 (2011b). 海南岛霸王岭热带云雾林雨季的环境特征. 植物生态学报, 35, 137–146.]
- Long WX, Zang RG, Schamp BS, Ding Y (2011b). Within- and among-species variation in specific leaf area drive community assembly in a tropical cloud forest. *Oecologia*, 167, 1103–1113.
- Ma KP, Liu CR, Liu YM (1995). Biological community diversity measure II. β diversity measure method. *Chinese Biodiversity*, 3, 38–43. (in Chinese) [马克平, 刘灿然, 刘玉明 (1995). 生物群落多样性的测度方法II. β 多样性的测度方法. 生物多样性, 3, 38–43.]
- Mason NWH, de Bello F (2013). Functional diversity: A tool

- for answering challenging ecological questions. *Journal of Vegetation Science*, 24, 777–780.
- Mason NWH, Richardson SJ, Peltzer DA, de Bello F, Wardle DA, Allen RB (2012). Changes in coexistence mechanisms along a long-term soil chronosequence revealed by functional trait diversity. *Journal of Ecology*, 100, 678–689.
- Mouchet MA, Villéger S, Mason NWH, Mouillot D (2010). Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24, 867–876.
- Pereira JAA, Oliveira-Filho AT, Lemos-Filho JP (2007). Environmental heterogeneity and disturbance by humans control much of the tree species diversity of Atlantic montane forest fragments in SE Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 16, 1761–1784.
- Qian H, Jin Y (2015). An updated megaphylogeny of plants, a tool for generating plant phylogenies and an analysis of phylogenetic community structure. *Journal of Plant Ecology*, 9, 233–239.
- R Development Core Team (2015). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Rosauer D, Laffan SW, Crisp MD, Donnellan SC, Cook LG (2009). Phylogenetic endemism: A new approach for identifying geographical concentrations of evolutionary history. *Molecular Ecology*, 18, 4061–4072.
- Schleuter D, Daufresne M, Massol F (2010). A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs*, 80, 469–484.
- Spasojevic MJ, Grace JB, Harrison S, Damschen EI (2014). Functional diversity supports the physiological tolerance hypothesis for plant species richness along climatic gradients. *Journal of Ecology*, 102, 447–455.
- Stadtmüller T (1987). *Cloud Forest in the Humid Tropics: A Bibliographic Review*. United Nations University, Tokyo, Japan.
- Swenson NG (2013). The assembly of tropical tree communities—The advances and shortcomings of phylogenetic and functional trait analyses. *Ecography*, 36, 264–276.
- Swenson NG, Anglada-Cordero P, Barone JA (2011). Deterministic tropical tree community turnover: Evidence from patterns of functional β diversity along an elevational gradient. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, 877–884.
- Swenson NG, Erickson DL, Mi XC, Bourg NA, Forero-Montaña 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(suppl. 8), S112–S125.
- Venail P, Gross K, Oakley TH, Narwani A, Allan E, Flombaum P, Isbell F, Joshi J, Reich PB, Tilman D, Ruijven JV, Cardinale BJ (2015). Species richness, but not phylogenetic diversity, influences community biomass production and temporal stability in a re-examination of 16 grassland biodiversity studies. *Functional Ecology*, 29, 615–626.
- 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 (Chinese Version)*, 19, 1844–1850. (in Chinese) [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, 19, 1844–1850.]
- 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 D, Kembel S (2008). Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and character evolution. *Bioinformatics*, 24, 2098–2100.
- Wu ZY (1995). *Vegetation of China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴征镒 (1995). 中国植被. 科学出版社, 北京.]
- Xue QN (2015). *Functional Diversity Research of Forest Communities in Qiliyu, Shanxi*. PhD dissertation, Shanxi Normal University, Linfen, Shanxi. 13–21. (in Chinese with English abstract) [薛倩妮 (2015). 山西七里峪森林群落功能多样性研究. 博士学位论文, 山西师范大学, 山西临汾. 13–21.]
- Yang J, Lu MM, Cao M, Li J, Lin LX (2014). Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in mid-mountain humid evergreen broad-leaved forest. *Chinese Science Bulletin (Chinese Version)*, 24, 2349–2358. (in Chinese) [杨洁, 卢孟孟, 曹敏, 李捷, 林露湘 (2014). 中山湿性常绿阔叶林系统发育和功能性状的 α 及 β 多样性. 科学通报, 24, 2349–2358.]
- Zanne AE, Tank DC, Cornwell WK, Eastman JM, Smith SA, FitzJohn RG, McGlinn DJ, O'Meara BC, Moles AT, Reich PB, Royer DL, Soltis DE, Stevens PF, Westoby M, Wright IJ, Aarssen L, Bertin RI, Calaminus A, Govaerts R, Hemmings F, Leishman MR, Oleksyn J, Soltis PS, Swenson NG, Warman L, Beaulieu JM (2014). Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. *Nature*, 506, 89–92.

责任编辑: 李意德 责任编辑: 王 蔚



植物生态学报官网



微信订阅号
期刊及学科
相关信息发布



微信服务号
稿件状态查询
全文检索浏览