

功能多样性和谱系多样性对热带云雾林群落构建的影响

程毅康¹ 张辉¹ 王旭¹ 龙文兴^{1,2*} 李超¹ 方燕山³ 符明期³ 朱孔新⁴

¹海南大学热带农林学院, 海口 570228; ²海南省五指山森林生态系统国家定位观测研究站, 海南五指山 572200; ³海南省黎母山省级自然保护区管理局, 海南琼中 572900; ⁴海南省霸王岭林业局, 海南昌江 572700

摘要 近年来, 功能多样性和谱系多样性为探究群落构建机制提供了新方法。为了更准确地了解海南岛高海拔热带云雾林群落构建机制, 该研究以海南岛霸王岭热带云雾林为对象, 测定7个环境因子和13个植物功能性状。利用主成分分析(PCA)筛选环境因子, 以霸王岭、尖峰岭和黎母山热带云雾林分布物种建立区域物种库, 结合模型, 分析Rao二次熵(*RaoQ*)和平均成对谱系距离(*MPD*)变化对植物群落构建的影响。结果表明: 林冠开阔度、土壤全磷含量和坡度是影响植物群落构建的关键环境因子。多数功能性状的系统发育信号很低且不显著, 说明热带云雾林群落的系统发育关系与功能性状随历史进程变化不一致。*RaoQ*和*MPD*的实际观测值都显著低于期望值, 且其标准效应值与土壤磷含量显著相关, 说明生境过滤是驱动热带云雾林群落构建的关键因子, 土壤磷含量是群落构建的关键环境筛。

关键词 群落构建; 功能多样性; 谱系多样性; 环境因子; 热带云雾林

程毅康, 张辉, 王旭, 龙文兴, 李超, 方燕山, 符明期, 朱孔新 (2019). 功能多样性和谱系多样性对热带云雾林群落构建的影响. 植物生态学报, 43, 217–226. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0003

Effects of functional diversity and phylogenetic diversity on the tropical cloud forest community assembly

CHENG Yi-Kang¹, ZHANG Hui¹, WANG Xu¹, LONG Wen-Xing^{1,2*}, LI Chao¹, FANG Yan-Shan³, FU Ming-Qi³, and ZHU Kong-Xin⁴

¹Institute of Tropical Agriculture and Forestry, Hainan University, Haikou 570228, China; ²National Positioning Observation and Research Station of Forest Ecosystem, Wuzhishan, Hainan 572200, China; ³Administration of Limushan Provincial Natural Reserve, Qiongzhong, Hainan 572900, China; and ⁴Forestry Bureau of Bawangling, Changjiang, Hainan 572700, China

Abstract

Aims Phylogenetic and functional diversity are important components of species biodiversity, and are thought to play key roles in the mechanisms of community assembly. In this study, we explore the mechanisms of community assembly in tropical cloud forest plant community in Hainan Island, in southern China, using phylogenetic and functional diversity based methods.

Methods We constructed a species pool of 186 woody plant species from three tropical cloud forest sites in Hainan Island. For these species, we measured 13 functional traits and assessed their phylogenetic signals. In addition, we measured seven environmental factors and assessed their relationships using Principal component analysis (PCA). Then we chose Rao's quadratic entropy (*RaoQ*) and mean pairwise distance (*MPD*) indices to examine the effects of functional diversity and phylogenetic diversity on tropical cloud forest community assembly. To do this we compared these indices to expectations under null models that assume neutral community assembly. We used standard effect sizes to evaluate the influence of environmental factors on community assembly.

Important findings Canopy openness, soil total phosphorus content and slope were significant environmental predictors in tropical cloud forest. The phylogenetic signals of most functional traits were very low and not significant, indicating that the phylogenetic relationship and functional traits were not consistent with the change of historical process. The observed values of *RaoQ* and *MPD* were significantly lower than expected, and their standard effect sizes were significantly correlated with soil phosphorus content, which suggested that habitat filtering

收稿日期Received: 2019-01-04 接受日期Accepted: 2019-02-27

基金项目: 国家自然科学基金(31660163和31870508)和海南省自然科学基金(312064和2016CXTD003D)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31660163 and 31870508), and the Natural Science Foundation of Hainan Province, China (312064 and 2016CXTD003D).

* 通信作者Corresponding author (oklong@hainanu.edu.cn)

driven by soil phosphorus was the key factor driving the community assembly in tropical cloud forest.

Key words community assembly; functional diversity; phylogenetic diversity; environment factor; tropical cloud forest

Cheng YK, Zhang H, Wang X, Long WX, Li C, Fang YS, Fu MQ, Zhu KX (2019). Effects of functional diversity and phylogenetic diversity on the tropical cloud forest community assembly. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 217–226. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0003

群落构建研究一直是生态学研究热点, 准确理解和预测驱动群落构建的关键因子并采取针对性的行动可以缓解全球气候变化所带来的问题(Naeem & Wright, 2003; McGill *et al.*, 2006)。群落构建机制主要分为两类: 侧重物种生态策略差异的生态位过程和侧重物种相同适合度的中性过程(牛克昌等, 2009)。前者包括竞争作用和促进作用等; 后者为随机过程。近年来发现受非生物环境胁迫(如低温、土壤养分缺乏、干旱等)的影响, 促进作用和竞争作用能同时影响同一群落物种共存, 且影响大小随环境胁迫强弱而变化(Kraft *et al.*, 2008; McIntire & Fajardo, 2014; Long *et al.*, 2015a, 2015b)。非生物环境不仅可以作为环境筛影响植物形态结构、生理功能和系统发育关系等, 决定群落中共存物种的组成特征; 也可以通过给植物体提供不同数量和质量的资源而影响其生态位, 促进群落物种共存(He *et al.*, 2009)。

早期的群落构建研究主要是从物种多样性变化角度, 把所有物种视为独立进化的生态等价物, 但不能解释物种进化历史和功能性状信息, 不能准确地揭示群落构建的成因(Webb *et al.*, 2002; Swenson *et al.*, 2012)。在近十余年里, 生态学家们选择功能多样性(functional diversity)和谱系多样性(phylogenetic diversity)来探究群落构建机制(Webb *et al.*, 2002; Swenson *et al.*, 2012; Swenson, 2013)。他们发现群落物种的功能多样性越高, 物种性状的趋异性越强, 物种间因生存策略高度差异使其在群落中生态位高度分化而稳定共存(Spasojevic & Suding, 2012); 而群落谱系结构研究既可以从进化角度分析群落物种组成现状和成因, 又能检验到影响群落物种共存的生态学过程(Cavender-Bares *et al.*, 2009)。群落的组成还受到生物地理和进化历史过程的影响(Cornell, 1985; Ricklefs, 1987), Harrison和Cornell (2008)提出把区域物种库加入到生态学分析中, 可以很好地避免这些干扰。从广义上来说, 区域物种库为对于某个特定群落, 已经在该群落分布以

及所有可能拓殖到该群落但目前并没有分布的潜在物种集合(Srivastava, 1999)。区域物种库概念为物种形成、灭绝和扩散对当地生物多样性的影响提供了新的见解(Eriksson, 1993; Cornell & Harrison, 2014; Zobel & Scheiner, 2016)。因此, 在探究群落的生态学进程(物种间相互作用或者环境筛)对群落的物种、功能性状和系统发育关系的影响时, 区域物种库是一个必不可少的因素(Cornell & Harrison, 2014)。

很多生态学家把热带森林选作验证物种共存机制的理想场所。从空间格局、功能性状、谱系结构等角度阐明了物种多样性的维持机制(Kraft *et al.*, 2008; Paine *et al.*, 2011; Pearse *et al.*, 2013)。但这些研究多数局限于低海拔森林, 对高海拔森林(如热带云雾林)较少涉及。国内外热带云雾林研究集中于群落结构、生物多样性、植物对水分利用和养分循环等方面(Goldsmith *et al.*, 2013; Eller *et al.*, 2015), 部分学者开展了功能性状特征和系统发育的研究(Luna-Vega & Magallón, 2010; Long *et al.*, 2011b, 2015a; 王茜茜等, 2016; Kang *et al.*, 2017)。海南岛的热带云雾林分布在霸王岭、五指山、尖峰岭、黎母山、吊罗山等山顶或山脊, 群落空气温度低, 云雾出现频率高, 风力强劲, 土壤含水量常处于饱和状态; 树木高度和径级小, 树干常弯曲, 小叶革质, 单叶比例高(Long *et al.*, 2011b)。在前期研究中, 发现比叶面积小、高度大的物种在热带云雾林有生存优势(Long *et al.*, 2015a), 在热带云雾林低温和低磷环境中, 竞争作用和促进作用同时影响物种共存; 而基于物种比叶面积功能性状数据时发现生境过滤在较大空间尺度上主导了热带云雾林群落构建过程(Long *et al.*, 2015a, 2015b)。但是, 功能多样性能够根据植物在资源获取、更新繁衍、环境耐受等多个功能性状轴信息, 检验多个生态过程共同作用于群落构建(Spasojevic & Suding, 2012); 而谱系多样性能够利用物种的系统发育状况推测历史因素对现有群落的影响(Webb *et al.*, 2002; Cadotte *et al.*, 2008)。因此通过功能性状和谱系多样性探究热带云雾林群落

构建机制, 可能会有新的研究发现。在海南霸王岭热带云雾林设置固定样地, 测定物种的功能性状、DNA条形码和群落环境因子, 分析功能多样性和谱系多样性对群落构建的影响。我们假设: 受环境因子影响, 热带云雾林的功能多样性和谱系多样性呈聚集状态。

1 材料和方法

1.1 研究样地概况

研究样地位于海南岛霸王岭、尖峰岭和黎母山自然保护区。共设置48个20 m × 20 m热带云雾林固定样地(图1; 表1), 用邻格法将每个20 m × 20 m样方划分为16个5 m × 5 m的小样方。样地所在的森林由原始老龄林(未受干扰)组成, 主要分布在海拔1 250 m以上的山顶或山脊。雨季为5至10月, 旱季

为11月至次年的4月。

1.2 数据收集

1.2.1 物种库的建立

调查5 m × 5 m小样方内所有胸径≥1 cm的植株。根据《中国植物志》确定个体物种名, 现场无法确认的物种做成标本请专家鉴定。尖峰岭群落共调查植株6 879株, 235种; 霸王岭9 714株, 117种; 黎母山3 809株, 148种。三个样地共采集126个物种, 汇总功能性状数据建立物种库。

1.2.2 功能性状测定

功能性状选择原则是: 充分体现植物对胁迫响应、对干扰适应及对环境资源的获取能力; 兼顾反应性状和效应性状。选取13个功能性状, 包括主茎特征: 木材密度(WD)、茎干可溶性糖含量(SS)、茎干氮含量(SN)、茎干磷含量(SP); 叶片特征: 叶片厚

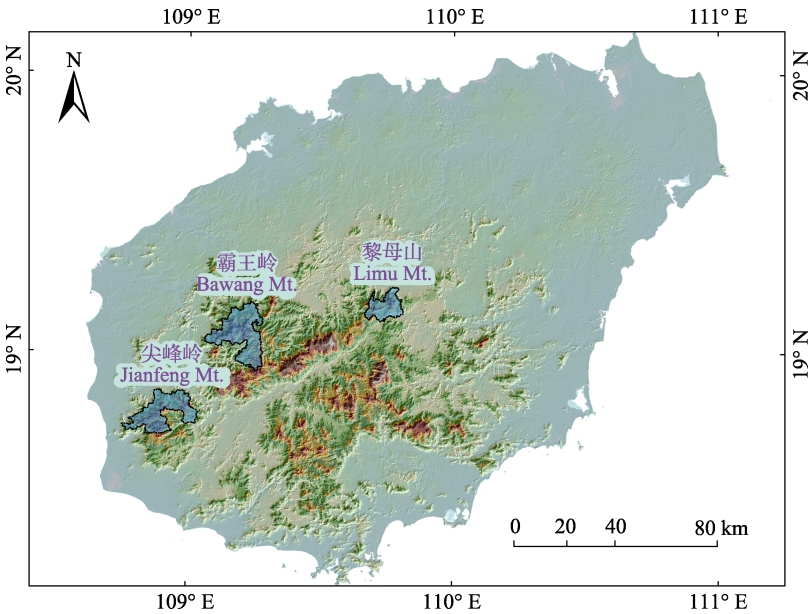


图1 海南岛热带云雾林样地分布图。
Fig. 1 Distribution of the tropical cloud forest study sites in Hainan Island.

表1 海南岛云雾林样地概况
Table 1 Information on the study sites in the tropical cloud forest in Hainan Island

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

每个样方面积为400 m²。
The area for each plot is 400 m².

度(*LTh*)、比叶面积(*SLA*)、叶绿素含量(*Chl*)、叶片可溶性糖含量(*LS*)、叶片氮含量(*LN*)、叶片磷含量(*LP*)；根部特征：根可溶性糖含量(*RS*)、根氮含量(*RN*)、根磷含量(*RP*)。其中根茎叶的可溶性糖含量与植物对环境胁迫的响应能力有关，比叶面积和叶绿素含量与光合作用有关，木材密度与植物水分利用及固碳能力有关。根茎叶的氮磷含量与植物的养分利用与分配有关。

每个物种采集3株个体，每株个体采集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, 广陆, 广西桂林)测量；叶绿素含量用便携式叶绿素仪(SPAD-502 Plus, Konica Minolta, 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烘箱烘干至恒质量，用电子天平(AR2140, Ohaus, Parsippany, USA)称量干质量。比叶面积由叶面积与干质量的比值算得。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的枝条并采取根部样品，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烘箱烘干至恒质量，称量其干质量，根据枝条干质量与体积之比计算木材密度。研究发现热带森林树木枝条密度与木材密度显著相关(硬木: $R^2 = 0.95$, $p < 0.001$ ；软木: $R^2 = 0.93$, $p < 0.001$ ；Bu *et al.*, 2014)，所以可用植物枝条密度表示木材密度，如此可避免用生长锥钻取年轮条对树木的伤害。氮含量用凯氏定氮法测定，磷含量用 $\text{HClO}_4\text{--H}_2\text{SO}_4$ 消化法分解样品，然后用钼蓝比色法测量，可溶性糖含量用蒽酮比色法测定。

1.2.3 DNA条形码的测定

采集3个样地的乔木树种，每个乔木树种选择1–2株胸径 ≥ 5 cm的个体，采集树木新鲜完整叶片，用硅胶干燥。DNA的提取使用成都福际生物技术有限公司的植物总DNA提取试剂盒。选择ITS、*rbcL*、*matK* 3个片段作为研究片段。参照相关的PCR反应体系(CBOL Plant Working Group, 2009)，做出筛选和优化。扩增产物送至北京六合华大基因科技有限公司(BGI)广州分公司进行测序工作。

1.2.4 环境因子的测定

环境因子的测定均以5 m \times 5 m小样方为单位测定，然后取平均值得到20 m \times 20 m样方的平均值。

(1)林冠开度测定：在每个5 m \times 5 m小样方中，将数码相机(D5100, Nikon, Tokyo, Japan)和鱼眼镜头(Sigma F2.8 HSM, Tokyo, Japan)放置在离地面约1.3 m的三脚架上采集图像。对图像的处理先用Sidelook软件确定阈值，然后用Gap Light Analyzer Version 2.0 (GLA)分析处理图像计算林冠开度。

(2)土壤因子测定：在每个5 m \times 5 m小样方中，去除土壤表层凋落物，自上而下取20 cm混合土壤样品，取好的土壤样品混合均匀做好标记带回实验室，自然晾干后，测定土壤有机质含量(*SOM*)、全氮含量(*TN*)、全磷含量(*TP*)、有效氮含量(*AN*)、有效磷含量(*AP*)。土壤有机质含量的测定用重铬酸钾容量法，全磷含量的测定方法是用 $\text{HClO}_4\text{--H}_2\text{SO}_4$ 消化法分解样品，然后用钼锑抗比色法测定，全氮含量用凯氏定氮法测定，有效磷含量用盐酸-氟化铵法测定，有效氮含量用碱解扩散法测定(中国土壤学会农业化学专业委员会, 1983)。

(3)地形因子测定：在每个5 m \times 5 m小样方中，用坡度坡向仪在每个样方的中心位置测量坡度。

1.3 数据分析

1.3.1 环境因子的筛选

为了筛选热带云雾林中的主要环境因子，首先建立20 m \times 20 m样方尺度上样方 \times 环境因子矩阵，然后用主成分分析(PCA)对环境因子进行分析。当累积解释方差比例在78.0%以上时，取前面全部PCA轴，并依照环境因子在PCA轴上的负荷评定其影响作用，取负荷绝对值在0.50以上的环境因子。其次，用Pearson相关性分析环境因子间的相关性，观察PCA判定的主要环境因子与其他环境因子的相关性。

1.3.2 系统发育树的构建

DNA条形码测定后经过序列编辑、比对，条形码的拼接，然后进行系统发育树的构建，主要选用软件Bioedit、Sequencematrix和Mega 6.0，详细方法参考Kang等(2017)。

1.3.3 功能性状的系统发育信号检测

群落谱系关系是影响功能性状的重要因素。通常认为亲缘关系近的物种间性状差异较小，亲缘关系较远的物种间性状差异较大。所以在物种间性状研究中需检验物种的功能性状是否表现出系统发育信号。采用Blomberg's *K* (Blomberg *et al.*, 2003)检验功能性状的系统发育信号强度。若 $K = 1$ ，则表明该功能性状表现出按布朗运动模型的方式进化，这预

示着某种程度的系统发育信号和性状保守性; 若 $K < 1$, 则表示功能性状表现出的系统发育信号比按布朗运动模型进化弱, 若 K 接近于 0, 则说明功能性状表现出的系统发育信号是随机或者发散的; 若 $K > 1$, 则表示功能性状表现出强烈的系统发育信号, 预示功能性状表现出系统发育保守性。功能性状系统发育信号的显著性采用与零模型比较的方式来衡量, 若是实际值大于零模型值的次数达到 950 次以上, 就认为功能性状表现出显著的系统发育信号 ($p < 0.05$)。

1.3.4 功能多样性对群落构建的影响

功能多样性指数选择 Rao 二次熵 ($RaoQ$), 它同时包含物种的相对丰度和物种之间成对功能差异的度量 (Mason *et al.*, 2012), 可以很好地反映群落功能性状的变化, 在生境过滤主导的群落中, 相较于其他的功能多样性指数, $RaoQ$ 对群落构建机制有较好的检验能力 (Botta-Dukát & Czúcz, 2016)。以物种库的功能性状和多度数据为基础, 保证物种数量和个体数目不变, 对物种多度数据随机分配 9 999 次, 得到随机的样方物种多度矩阵, 建立零模型, 得到群落 $RaoQ$ 期望值, 用霸王岭样地的功能性状和多度数据计算 $RaoQ$ 的观测值。用 R 语言中的 randomizeMatrix 和 dbFD 函数计算。运用 Wilcoxon test 检验期望值与观测值的差异性。

1.3.5 谱系多样性对群落构建的影响

选择平均成对谱系距离 MPD 谱系多样性指数, MPD 指数可以预估在聚类树上所有成对分类单元之间的平均谱系距离 (Webb *et al.*, 2008), 可以说明进化树的整体聚类情况 (Webb *et al.*, 2002), 而且 MPD 指数常常是基于物种多度或者基面积加权, 这

种特性可以更好地反映生物和非生物因素相互作用的相对重要性 (Hardy, 2008; Vamosi *et al.*, 2009)。以物种库数据为基础, 构建系统发育树, 保证物种数量和个体数目不变, 系统发育树末端的物种随机置换 9 999 次, 得到群落 MPD 的期望值; 用霸王岭样地的功能性状和多度数据计算 MPD 观测值; 基于 R 语言中的 randomizeMatrix 和 MPD 函数进行计算。运用 Wilcoxon test 检验期望值与观测值的差异性。

1.3.6 环境因子对热带云雾林群落构建的影响

利用 $RaoQ$ 和 MPD 的预期值与观测值计算标准效应值 (SES), 标准效应值计算过程如下:

$$SES.RaoQ = -(RaoQ_{obs} - RaoQ_{null}) / sdRaoQ_{null}$$

$$NRI = -(MPD_{obs} - MPD_{null}) / sdMPD_{null}$$

$RaoQ_{obs}$ 为 $RaoQ$ 观测值, $RaoQ_{null}$ 为预期值的均值, $sdRaoQ_{null}$ 为预期值的标准偏差; NRI 为净种间亲缘关系指数; MPD_{obs} 为 MPD 观测值, MPD_{null} 为预期值的均值, $sdMPD_{null}$ 为预期值的标准偏差。运用单元线性回归, 分析环境因子与标准效应值间相关性, 筛选环境筛。

2 结果

2.1 环境因子 PCA 及相关性分析

前 3 轴的环境因子解释方差分别为 48%、25% 和 11%, 负荷绝对值在 0.50 以上的环境因子是全磷含量、有效磷含量、坡度和林冠开阔度 (表 2)。热带云雾林群落中土壤全磷含量与其他所有变量显著相关 (图 2), 有效磷含量与坡度、有效氮含量、全氮含量显著相关; 林冠开阔度与土壤有机质、有效氮、全氮、全磷含量显著相关 (图 2)。因此林冠开阔度、全磷含量和坡度可能是预测热带云雾林环境变化的重要因子。

表 2 热带云雾林环境因子的主成分分析

Table 2 Principle component analysis (PCA) among environment factors in tropical cloud forest

环境变量 Environmental variable	PCA1	PCA2	PCA3	PCA4
林冠开阔度 CO (%)	-0.33	-	0.89	-0.24
土壤有机质含量 SOM ($g \cdot kg^{-1}$)	-0.35	0.47	-0.23	-0.34
全磷含量 TP ($g \cdot kg^{-1}$)	-0.50	-	-	0.31
全氮含量 TN ($g \cdot kg^{-1}$)	-0.47	-0.11	-0.32	-0.15
有效氮含量 AN ($mg \cdot kg^{-1}$)	-0.47	-0.19	-0.19	-0.19
有效磷含量 AP ($mg \cdot kg^{-1}$)	0.24	0.59	-	-0.48
坡度 SP ($^{\circ}$)	0.13	-0.61	-	-0.66
特征值 Characteristic value	3.32	1.87	0.48	0.17
解释方差比例 Explained variance proportion	0.52	0.27	0.10	0.07
累积解释方差比例 Cumulative explained variance proportion	0.52	0.79	0.89	0.96

加粗数字表示该变量的负荷绝对值大于 0.5。

Data in bold letters indicate that the absolute loadings of environmental variables are over 0.5. CO , canopy openness; SOM , soil organic matter content; TP , total phosphorus content; TN , total nitrogen content; AN , available nitrogen content; AP , available phosphorus content; SP , slope.

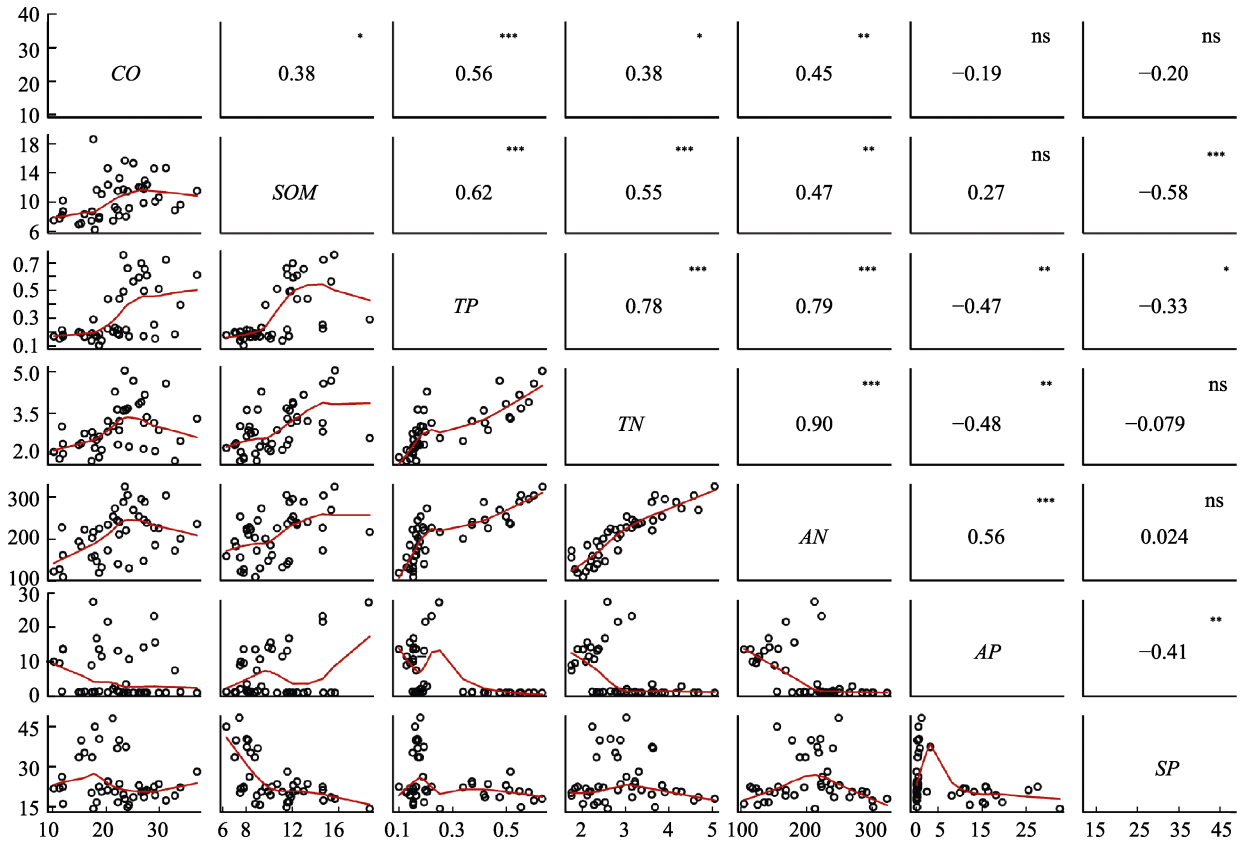


图2 海南岛热带云雾林群落环境因子相关性分析。CO, 林冠开阔度; SOM, 土壤有机质含量; TP, 全磷含量; TN, 全氮含量; AN, 有效氮含量; AP, 有效磷含量; SP, 坡度。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$ 。

Fig. 2 Correlation analysis among environmental factors of Hainan tropical cloud forests. CO, canopy openness; SOM, soil organic matter content; TP, total phosphorus content; TN, total nitrogen content; AN, available nitrogen content; AP, available phosphorus content; SP, slope. *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$.

2.2 系统发育信号

茎秆磷含量的 K 值大于1 (表3), 表现出较强的系统发育保守性; 其他12个功能性状的 K 值均小于1, 没有强的系统发育保守性。叶片氮含量和茎秆磷含量表现出显著的系统发育信号($p < 0.05$), 而其他11个功能性状均未检测到明显的系统发育信号($p > 0.05$), 表明叶片氮含量和茎秆磷含量受物种的进化历史影响较大。

2.3 功能多样性和谱系多样性对群落构建的影响

系统发育树平均节点支持率为 $72.22\% \pm 27.79\%$, 可以用于谱系分析(附录I)。热带云雾林群落的功能多样性和谱系多样性指数都显著低于零模型期望值(图3A、3B; $p < 0.05$), 表明群落功能多样性和谱系多样性都呈现聚集状态。

2.4 环境因子对群落构建的影响

只有土壤全磷含量对 $SES.RaoQ$ 和 NRI 有显著影响(图4A, $p = 0.03$; 图5A, $p = 0.03$), 其他环境因子对标准效应值影响都不显著。

表3 热带云雾林植物功能性状的系统发育信号

Table 3 Phylogenetic signal of plants functional traits in tropical cloud forest

功能性状 Functional trait	K	p
根部氮含量 Root nitrogen content (RN)	0.258	0.639
根部磷含量 Root phosphorus content (RP)	0.405	0.193
根部可溶性糖含量 Root soluble sugar content (RS)	0.210	0.820
叶片氮含量 Leaf nitrogen content (LN)	0.677	0.027
叶片磷含量 Leaf phosphorus content (LP)	0.579	0.055
叶片可溶性糖含量 Leaf soluble sugar content (LS)	0.190	0.857
茎干氮含量 Stem nitrogen content (SN)	0.448	0.195
茎干磷含量 Stem phosphorus content (SP)	4.258	0.005
茎干可溶性糖含量 Stem soluble sugar content (SS)	0.314	0.429
比叶面积 Specific leaf area (SLA)	0.373	0.413
叶绿素含量 Chlorophyll content (Chl)	0.459	0.062
叶片厚度 Leaf thickness (LTh)	0.282	0.589
木材密度 Wood density (WD)	0.294	0.527

3 讨论

3.1 生境过滤影响热带云雾林的群落构建

热带云雾林群落的功能性状格局和系统发育关系格局都是趋同的(图3), 在对功能多样性和谱系多

样性的标准效应值与环境因子拟合时发现, 土壤磷含量是驱动霸王岭热带云雾林群落构建进程的关键环境因子(图4, 图5), 证实了生境过滤的作用主导了群落构建的过程。基于非随机过程的生态位理论

认为, 当物种拓殖到存在特定环境限制条件(例如土壤低磷条件)的群落中, 往往在表型性状上会表现出相似性, 就导致物种功能性状格局趋于聚集(Weiher & Keddy, 1998)。例如, 热带云雾林空气温

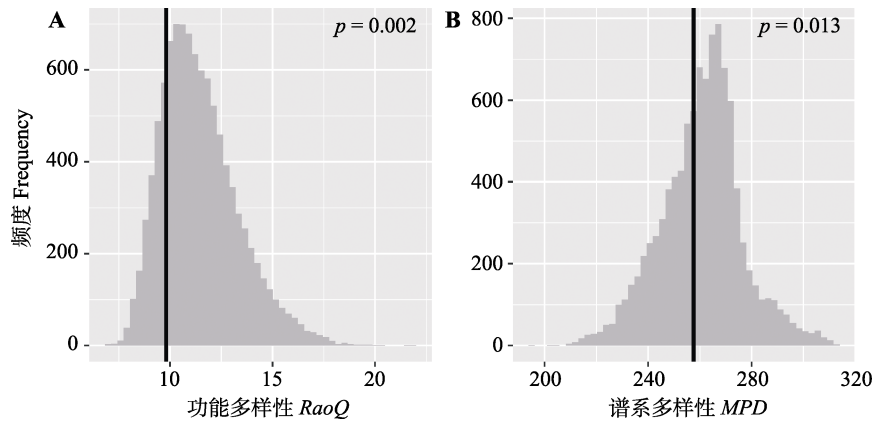


图3 热带云雾林功能多样性和谱系多样性期望值与观测值比较。预期值, 灰色直方图; 观测值, 黑色垂直线。CO, 林冠开阔度; TP, 全磷含量; SP, 坡度。

Fig. 3 Comparison of functional diversity and phylogenetic diversity expectations with observed values in tropical cloud forest. The null distribution is the grey histogram and the observed values are the black vertical bars. MPD, mean pairwise distance; RaoQ, Rao's quadratic entropy.

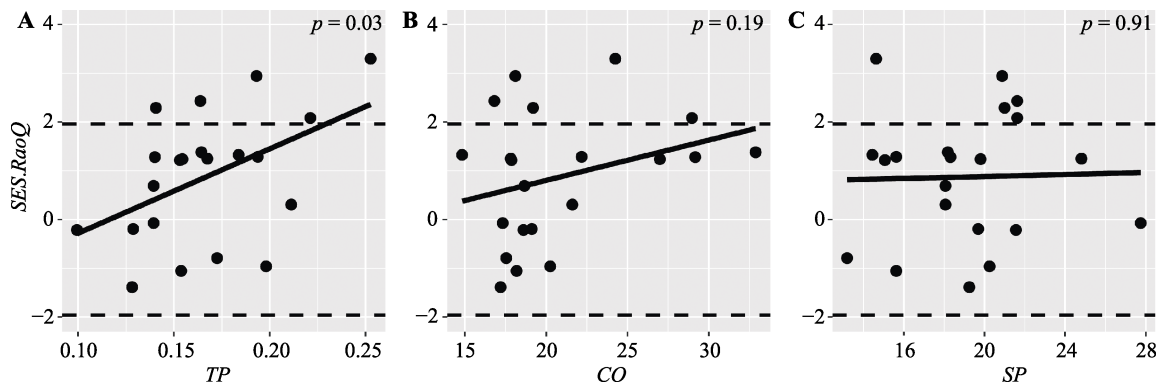


图4 热带云雾林Rao二次熵指数的标准效应值($SES.RaoQ$)沿环境梯度的变化规律。CO, 林冠开阔度; TP, 全磷含量; SP, 坡度。
Fig. 4 Patterns of standard effect size of Rao's quadratic entropy ($SES.RaoQ$) along environmental gradients in tropical cloud forest. CO, canopy openness; TP, total phosphorus content; SP, slope.

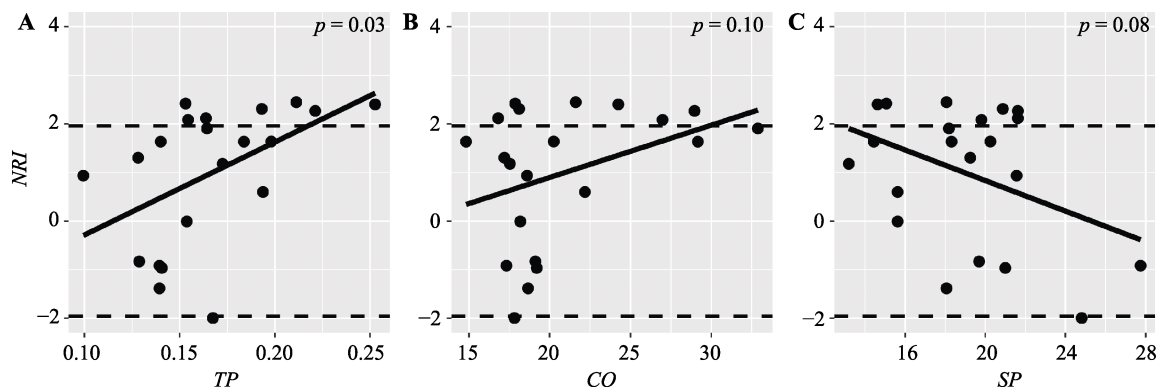


图5 热带云雾林净种间亲缘关系指数(NRI)沿环境梯度的变化规律。CO, 林冠开阔度; TP, 全磷含量; SP, 坡度。
Fig. 5 Patterns of net relatedness index (NRI) along environmental gradients in tropical cloud forest. CO, canopy openness; TP, total phosphorus content; SP, slope.

度低, 风力强劲(Long *et al.*, 2011a), 存在明显的环境限制, 为了应对这种特殊的环境条件, 从野外调查中发现, 群落中多数植物的树木高度、径级较小以对抗强风, 小叶革质用于适应低温环境, 该群落中植物的表型性状表现出很强的一致性, 热带云雾林群落物种亲缘关系较近, 在以前的研究中发现热带云雾林群落中近缘物种之间往往存在着相互促进作用(Long *et al.*, 2015b), 这样可以提高群落内共存物种抵御环境筛(如土壤低磷)的能力, 可以更好地适应热带云雾林的特殊环境。有大量在热带森林群落开展的研究也发现生境过滤往往主导了群落构建的过程(Kraft *et al.*, 2008; Swenson & Enquist, 2009; Kraft & Ackerly, 2010; Mori *et al.*, 2013)。Andersen等(2012)发现热带森林中的林下棕榈在低浓度土壤养分条件下, 物种的功能性状往往都是相似的, 而且性状相似的物种往往比预期表现出更高的共生性。在一些热带森林群落中也发现环境因子的作用会导致群落谱系关系趋同(González-Caro *et al.*, 2014)。因此, 在存在环境限制条件的群落中, 生境过滤作用往往会主导群落的构建过程。

用海南岛3个热带云雾林林区的分布物种建立的物种库, 可以很好地移除群落构建过程中非生物因素(如扩散限制)的影响。Kraft和Ackerly (2010)也提出, 把环境条件相似的群落中的物种纳入物种库, 对于零模型分析十分必要。但是物种库大小的界定一直是很复杂的问题(Pärtel *et al.*, 2011)。Pärtel等(2011)提出了黑暗多样性(dark diversity)的概念, 它代表着有些物种目前并不存在于该研究群落, 但是拥有拓殖到该群落的潜力, 应该被纳入该群落的物种库。这说明我们的研究往往低估了物种库的大小。de Bello等(2012)把黑暗多样性纳入考虑的方案, 发现低估了物种库的情况并不会对研究结果产生很大的影响, 与准确估计物种库的结果大致相同; 但是, 当物种库的大小被高估的时候, 往往会得到性状发散的结果。因此, 在以后的研究中, 区域物种库应该是目前在类似环境条件下生存的物种, 而不应考虑其他不在该环境条件下生存而担忧其生存潜力的物种, 以避免高估物种库的大小。

3.2 功能性状的谱系发育信号

在基于系统发育关系和功能性状的群落构建机制研究中, 有一个非常重要的假设: 系统发育关系更近的物种在生态学意义上总是更相似, 同一个属

的物种往往比非同属的物种在性状上是更相似的, 物种之间的系统发育关系与其功能性状之间有很强的对应关系(Webb *et al.*, 2002)。但是热带云雾林群落中, 功能性状并没有表现出系统发育保守性(表3, $K < 1$), 换言之, 功能性状格局和系统发育格局之间缺乏一致性, 两者之间并没有出现完美的匹配关系(Swenson & Enquist, 2009; Swenson, 2011)。与假设提出的关系不一致, 这种结果可能是很多原因造成的。首先, 系统发育-性状相似性的匹配关系往往出现在较大的分类学尺度上, 并不能在物种水平做到完美的一一对应的关系, 这样说明在不同的分类学尺度上这个假设并不是通用的。其次, Swenson等(2006)认为随机系统发育关系的产生是由于一些功能性状处于非随机的保守状态, 而另一部分却处于非随机的发散状态造成的。如果继续简单地把系统发育和功能性状相似性对应起来, 大量的功能性状信息就被忽略, 那么得到的结论就是错误的。最后, Swenson (2013)也提出系统发育关系只能是判断群落中物种性状相似的一个间接性指标, 而并不是绝对的一一对应关系, 它并不涵盖群落中物种所有功能性状的信息, 因此不能直接把物种的系统发育关系和其功能性状相似性直接匹配在一起。

正是因为基于系统发育的方法存在很大局限性, 很多的生态学家认为基于系统发育关系检验群落构建机制的方法并不合适(Losos, 2008), 也更倾向于使用基于功能性状的检验方法, 甚至提出在功能性状可以测定的条件下, 群落系统发育就不需要考虑了。但是基于功能性状的群落构建机制方法通常就是选择关于群落中物种生态策略或者生理过程相关的一些功能性状(例如形态和结构特征、营养成分等)(Yang *et al.*, 2014), 包括本文也是利用一些营养元素和结构特征的功能性状。但是我们不可能把所有与植物生理生态相关的功能性状全部进行测定, 往往功能性状的选择只是根据一些常用的标准或者在其他研究中得到的结果, 但这些可能并不适用于所有的群落类型; 再者大多数的研究都主要集中于物种水平的功能性状变异, 往往忽略了种内变异情况。由于群落物种间的系统发育关系携带了大量群落历史进化信息, 这些不能由简简单单的功能性状表现出来(Cadotte *et al.*, 2008)。因而研究群落构建机制的时候, 同时兼顾群落物种的功能性状和系统发育关系非常有必要。

我们的研究发现热带云雾林的群落构建主要受到生境过滤的作用, 土壤磷含量是影响热带云雾林群落构建的关键因子。这说明在热带云雾林的经营管理中要重视土壤条件的影响。但本文仅从单一尺度来探讨群落构建机制, 并未考虑到物种种内的功能性状变异, 在未来的研究中可以探究在不同尺度上基于种内和种间功能性状变化的群落构建规律。

参考文献

- Agricultural Chemistry Committee of Soil Society of China (1983). *Agricultural chemical Routine Analysis Method of Soil*. Science Press, Beijing. 186–194. [中国土壤学会农业化学专业委员会(1983). 土壤农业化学常规分析方法. 科学出版社, 北京. 186–194.]
- Andersen KM, Endara MJ, Turner BL, Dalling JW (2012). Trait-based community assembly of understory palms along a soil nutrient gradient in a lower montane tropical forest. *Oecologia*, 168, 519–531.
- Blomberg SP, Garland T, Ives AR (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57, 717–745.
- Botta-Dukát Z, Czúcz B (2016). Testing the ability of functional diversity indices to detect trait convergence and divergence using individual-based simulation. *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 114–126.
- Bu WS, Zang RG, Ding Y (2014). Field observed relationships between biodiversity and ecosystem functioning during secondary succession in a tropical lowland rainforest. *Acta Oecologica*, 55, 1–7.
- Cadotte MW, Cardinale BJ, Oakley TH (2008). Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 17012–17017.
- Cavender-Bares J, Kozak KH, Fine PVA, Kembel SW (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12, 693–715.
- CBOL Plant Wording Group (2009). A DNA barcode for land plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 12794–12797.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Diaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, Steege H, Morgan HD, Heijden A, Pausas JG, Poorter H (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335–380.
- Cornell HV (1985). Local and regional richness of cynipine gall wasps on California oaks. *Ecology*, 66, 1247–1260.
- Cornell HV, Harrison SP (2014). What are species pools and when are they important? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 45–67.
- de Bello F, Price JN, Münkemüller T, Liira J, Zobel M, Thuiller W, Gerhold P, Götzenberger L, Lavergne S, Lepš S, Zobel K, Pärtel M (2012). Functional species pool framework to test for biotic effects on community assembly. *Ecology*, 93, 2263–2273.
- Eller CB, Burgess SSO, Oliveira RS (2015). Environmental controls in the water use patterns of a tropical cloud forest tree species, *Drimys brasiliensis* (Winteraceae). *Tree Physiology*, 35, 387–399.
- Eriksson O (1993). The species-pool hypothesis and plant community diversity. *Oikos*, 68, 371–374.
- Goldsmith GR, Matzke NJ, Dawson TE (2013). The incidence and implications of clouds for cloud forest plant water relations. *Ecology Letters*, 16, 307–314.
- Gonzalez-Caro S, Umana MN, Alvarez E, Stevenson PR, Swenson NG (2014). Phylogenetic alpha and beta diversity in tropical tree assemblages along regional-scale environmental gradients in northwest South America. *Journal of Plant Ecology*, 7, 145–153.
- Hardy OJ (2008). Testing the spatial phylogenetic structure of local communities: Statistical performances of different null models and test statistics on a locally neutral community. *Journal of Ecology*, 96, 914–926.
- Harrison S, Cornell H (2008). Toward a better understanding of the regional causes of local community richness. *Ecology Letters*, 11, 969–979.
- He JS, Wang X, Flynn DFB, Wang L, Schmid B, Fang J (2009). Taxonomic, phylogenetic, and environmental trade-offs between leaf productivity and persistence. *Ecology*, 90, 2779–2791.
- Kang Y, Deng Z, Zang R, Long W (2017). DNA barcoding analysis and phylogenetic relationships of tree species in tropical cloud forests. *Scientific Reports*, 7, 12564. DOI: 10.1038/s41598-017-13057-0.
- Kraft NJB, Ackerly DD (2010). Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs*, 80, 401–422.
- Kraft NJB, Valencia R, Ackerly DD (2008). Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonia forest. *Science*, 322, 580–582.
- Long WX, Schamp BS, Zang RG, Ding Y, Huang YF, Xiang YZ (2015a). Community assembly in a tropical cloud forest related to specific leaf area and maximum species height. *Journal of Vegetation Science*, 47, 416–423.
- Long WX, Xiong MH, Zang RG, Schamp BS, Yang XB, Ding Y, Huang YF, Xiang YZ (2015b). Changes in patterns of species co-occurrence across two tropical cloud forests differing in soil nutrients and air temperature. *Biotropica*, 47, 416–423.
- 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, 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.
- Losos JB (2008). Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species.

DOI: 10.17521/cjpe.2019.0003

- Ecology Letters*, 11, 995–1007.
- Luna-Vega I, Magallón S (2010). Phylogenetic composition of angiosperm diversity in the cloud forests of Mexico. *Biotropica*, 42, 444–454.
- Mason NWH, Richardson SJ, Peltzer DA, Bello FD, 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.
- McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 178–185.
- McIntire EJB, Fajardo A (2014). Facilitation as a ubiquitous driver of biodiversity. *New Phytologist*, 201, 403–416.
- Mori AS, Shiono T, Koide D, Kitagawa R, Ota AT, Mizumachi E (2013). Community assembly processes shape an altitudinal gradient of forest biodiversity. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 878–888.
- Naeem S, Wright JP (2003). Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters*, 6, 567–579.
- Niu KC, Liu YN, Shen ZH, He FL, Fang JY (2009). Community assemble: The relative important of neutral theory and niche theory. *Biodiversity Science*, 17, 579–593. [牛克昌, 刘怿宁, 沈泽昊, 何芳良, 方精云 (2009). 群落构建的中性理论和生态位理论. 生物多样性, 17, 579–593.]
- Paine CET, Baraloto C, Chave J, Hérault B (2011). Functional traits of individual trees reveal ecological constraints on community assembly in tropical rain forests. *Oikos*, 120, 720–727.
- Pärtel M, Szava-Kovats R, Zobel M (2011). Dark diversity: Shedding light on absent species. *Trends in Ecology & Evolution*, 26, 124–128.
- Pearse WD, Jones A, Purvis A (2013). Barro Colorado Island's phylogenetic assemblage structure across fine spatial scales and among clades of different ages. *Ecology*, 94, 2861–2872.
- Ricklefs RE (1987). Community diversity: Relative roles of local and regional processes. *Science*, 235, 206–207.
- Spasojevic MJ, Suding KN (2012). Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns: The importance of multiple assembly processes. *Journal of Ecology*, 100, 652–661.
- Srivastava DS (1999). Using local-regional richness plots to test for species saturation: Pitfalls and potentials. *Journal of Animal Ecology*, 68, 1–16.
- Swenson NG (2011). Phylogenetic beta diversity metrics, trait evolution and inferring the functional beta diversity of communities. *PLOS ONE*, 6, e21264. DOI: 10.1371/journal.pone.0021264.
- 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, Enquist BJ (2009). Opposing assembly mechanisms in a Neotropical dry forest: Implications for phylogenetic and functional community ecology. *Ecology*, 90, 2161–2170.
- 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, Erickson DL, Mi X, Bourg NA, Forero-Montaña J, Ge XJ, Howe R, Lake JK, Liu XJ, Ma KP, Pei NC, Thomson 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, S112–S125.
- Vamosi SM, Heard SB, Vamosi JC, Webb CO (2009). Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular Ecology*, 18, 572–592.
- 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. [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.]
- 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.
- Weiher E, Keddy CPA (1998). Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos*, 81, 309–322.
- Yang J, Zhang G, Ci X, Swenson NG, Cao M, Sha LQ, Li J, Baskin CC, Slik JWF, Lin LX (2014). Functional and phylogenetic assembly in a Chinese tropical tree community across size classes, spatial scales and habitats. *Functional Ecology*, 28, 520–529.
- Zobel M, Scheiner S (2016). The species pool concept as a framework for studying patterns of plant diversity: Official organ of the International Association for Vegetation Science. *Journal of Vegetation Science*, 27, 8–18.

责任编辑: 孙建新 责任编辑: 李 敏

附录I 海南霸王岭热带云雾林系统发育树

Supplement I Phylogenetic tree of tropical cloud forest in Bawangling, Hainan

<http://www.plant-ecology.com/fileup/PDF/cjpe.2019.0003-s1.pdf>



扫码加入读者圈
听语音, 看问答