

长白山温带森林不同演替阶段群落功能性状的空间变化

郝姝珺 李晓宇 侯嫚嫚 赵秀海*

北京林业大学国家林业和草原局森林经营工程技术研究中心, 北京 100083

摘要 群落构建机制研究是生态研究的热点。长白山自然保护区拥有完整的原始阔叶红松林生态系统, 近年来随着物种多样性丧失愈发严重, 对该地区开展群落构建机制研究显得尤为重要。该研究以长白山不同演替阶段的3块5.2 hm²固定监测样地(次生杨桦林、次生针阔混交林、原始红松林)为研究对象, 通过采集样地内主要树种的6个关键功能性状(叶面积、比叶面积、叶片厚度、叶氮含量、叶磷含量、最大树高), 分析不同空间尺度下(5 m × 5 m, 10 m × 10 m, 20 m × 20 m, 30 m × 30 m, 40 m × 40 m, 50 m × 50 m和60 m × 60 m)及不同演替阶段群落性状空间值的变化, 结合零模型的模拟结果对长白山温带森林演替过程中的群落构建机制进行讨论。结果表明: 种库大小对于研究结果具有重要影响。在较大的种库下, 环境过滤作用影响显著。而在样地水平进行研究时, 演替早期和中期, 群落性状空间值与零模型模拟值无显著差异, 在演替的晚期, 群落性状空间值显著高于零模型模拟值。结合多个群落功能多样性指数分析发现, 环境过滤和竞争作用共同决定该地区顶级群落的物种组成。在演替早期大量物种迁入, 群落内物种间存在强烈的资源竞争, 而随着演替进行, 部分物种逐渐被竞争排除出群落, 群落中的物种呈现明显的生态位分化, 竞争作用是维持物种共存的主要机制。

关键词 群落构建; 功能性状; 性状空间; 空间尺度

郝姝珺, 李晓宇, 侯嫚嫚, 赵秀海 (2019). 长白山温带森林不同演替阶段群落功能性状的空间变化. 植物生态学报, 43, 208–216. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0295

Spatial variations of community functional traits at different successional stages in temperate forests of Changbai Mountains, Northeast China

HAO Shu-Jun, LI Xiao-Yu, HOU Man-Man, and ZHAO Xiu-Hai*

Research Center of Forest Management Engineering of State Forestry and Grassland Administration, Beijing Forestry University, Beijing 10083, China

Abstract

Aims The community assembly mechanisms are among the focal topics in ecological studies. In Changbai Mountains Nature Reserve, there is an intact primary broadleaved-Korean pine forest ecosystem. With increasing loss of species diversity in recent years, study that explores the community assembly mechanisms in this region is particularly important.

Methods This study was conducted in three large permanent plots, each of the size 5.2 hm², along successional stages (secondary poplar and birch mixed forest, PBF; secondary mixed conifer and broad-leaved forest, CBF; and primary *Tilia amurensis*-*Pinus koraiensis* mixed forest, TKF) in Changbai Mountains. Six functional traits of major tree species were measured, including leaf area, specific leaf area, leaf thickness, leaf nitrogen content, leaf phosphorus content, and maximum tree height. Changes in the spatial values of community traits were analyzed at different spatial scales (5 m × 5 m, 10 m × 10 m, 20 m × 20 m, 30 m × 30 m, 40 m × 40 m, 50 m × 50 m and 60 m × 60 m). By comparing the observed values with expected values of null models, the community assembly mechanisms in temperate forests of Changbai Mountains were explored.

Important findings Results show that the size of species pool has an important impact on the outcome; in a larger species pool, the environmental filtration has a significant impact. At the plot level and for early and intermediate stages of succession, the observed spatial values of community traits do not significantly differ from the expected values. At the late successional stage, the observed spatial values of community traits were greater

收稿日期Received: 2018-11-28 接受日期Accepted: 2019-03-05

基金项目: 国家重点研发计划(2017YFC0504005)和国家自然科学基金(31670643)。Supported by the National Key R&D Program of China (2017YFC0504005), and the National Natural Science Foundation of China (31670643).

* 通信作者Corresponding author (zhaoxh@bjfu.edu.cn)

than the expected values. The analysis of multiple community functional diversity indices shows that the combined processes of habitat filtering and competitive exclusion are the main determinants of the species composition of the climax community in this region. In the early successional stage, large numbers of species are immigrated, and there are strong resource competitions among the species within a community. With progressing succession, some species are excluded, species maintained in the community show significant niche differentiations, and competition is the main mechanism species coexistence.

Key words community assembly; functional trait; trait space; spatial scale

Hao SJ, Li XY, Hou MM, Zhao XH (2019). Spatial variations of community functional traits at different successional stages in temperate forests of Changbai Mountains, Northeast China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 208–216. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0295

群落构建是区域物种库中的物种聚合形成群落的非随机过程(Diamond, 1975)。了解主导群落构建的生态过程有助于认识生物多样性的形成机制并预测生物多样性的动态及其未来分布(周晓果等, 2014)。有生态学家提出可以通过量化功能性状值来估算物种间的相似性, 验证群落构建机制以及物种共存的规律(Weiher *et al.*, 1998; Webb *et al.*, 2002; Stubbs & Wilson, 2004; Grime, 2006; McGill *et al.*, 2006; Kraft *et al.*, 2008; Swenson, 2013; Herben & Goldberg, 2014)。生物竞争作用和环境过滤作用均能影响群落性状值的分布(Weiher *et al.*, 2011), 二者是影响群落构建和物种共存最主要的生态学过程(Kraft & Ackerly, 2014), 但它们往往产生相反的作用效果(Eviner & Chapin, 2003)。竞争作用通过限制具有相近生态位的物种共存导致群落内物种间功能性状差异增大; 而环境过滤作用则导致一定空间尺度下的共存物种具有相近的功能性状(Cornwell *et al.*, 2006)。

一个研究不同群落构建过程相对重要性的经典方法是将群落内所有物种映射到一个 n 维的生态位空间中(Hutchinson, 1957), 通过量化其生态位占据结构, 研究这一结构从物种丰富到物种贫瘠的群落中是如何变化的(Hutchinson, 1978; Litvak & Hansell, 1990)。然而, 由于测量大量物种的实际资源占用状况相对困难, 这种方法很难应用到自然群落中去。近年来, 基于性状的生态学研究方法为研究不同群落间功能空间的变化及其影响机制提供了新的方法(Mouillot *et al.*, 2005; Mason *et al.*, 2011)。功能性状空间与Hutchinson (1957)的 n 维生态位空间类似, 但轴代表功能性状而非资源(Rosenfeld, 2002)。单个个体拥有的 n 个性状向量定义了它在这个空间中的位置, 并且一个物种的所有个体所占据的空间范围大小代表了该物种的性状空间值大小。性状空间格局

的变化, 可以反映何种构建机制在群落构建过程中起主要作用(Cornwell *et al.*, 2006; Li *et al.*, 2017)。当环境过滤发挥主要作用时, 性状空间大小随着物种丰富度的增加而增加, 但总是低于零模型的模拟值(Cornwell *et al.*, 2006; Swenson & Weiser, 2014); 而当资源竞争导致的生态位分化限制物种共存时, 随着物种丰富度的增加, 生态位填充度增加, 性状空间大小会接近或超过零模型的模拟值(Stubbs & Wilson, 2004; Grime, 2006; Swenson & Weiser, 2014)。

近年来许多基于功能性状的研究对群落构建规则进行了探究。如, Baraloto等(2012)发现在热带森林群落的构建过程中生境过滤起主要作用, Li等(2017)研究发现, 在全球尺度上生境过滤作用对于植物群落有重要影响。在对于长白山温带森林群落构建机制的研究中(房帅等, 2014; 李晓宇等, 2016; 侯慢慢等, 2017), 多采用基于树(谱系树或性状树)的研究方法, 但尚有不足, 特别是环境过滤和竞争共同作用的结果与随机过程不易区分(房帅等, 2014; 李晓宇等, 2016)。因此, 本文采用基于性状空间的研究方法, 以长白山典型次生杨桦林、次生针阔混交林、原始椴树红松林永久检测样地构建的演替序列为研究对象, 分析了长白山不同演替阶段群落的功能性状分布特征, 并探究以下问题: (1)不同尺度下群落的性状空间是否发生变化; (2)不同演替阶段群落的性状空间变化趋势是否一致; (3)群落构建过程中, 生境过滤和竞争作用的相对大小如何? 随着演替的进行, 其相对大小是如何发生变化的。

1 材料和方法

1.1 样地概况

研究样地分别位于吉林省安图县白河林业局(次生杨桦林(PBF)、次生针阔混交林(CBF))和长白

山自然保护区(原始椴树红松林(TKF))内,该地区属于受季风影响的温带大陆性气候;年平均气温3.5℃,最冷月1月的平均气温为-15.4℃,最热月7月的平均气温为19.5℃,年降水量为700 mm,多集中在夏季;该地区土壤类型为山地暗棕色森林土。样地建立参照CTFS (Center for Tropical Forest Science)样地布设标准,于2005到2007年选取该地区典型的PBF、CBF和TKF建立了3块5.2 hm²的永久监测样地(图1)。并于同年对样地内所有胸径≥1 cm的木本植物个体的名称、胸径、树高进行了调查,之后每5年进行一次复测调查。3块样地的林龄分别为80年、120年和300年(侯嫚嫚等, 2017),构成了一个由次生林逐渐向顶极植被类型过渡的典型演替序列。PBF主要树种有白桦(*Betula platyphylla*), 紫椴(*Tilia amurensis*), 水曲柳(*Fraxinus mandschurica*), 山杨(*Populus davidiana*), 五角枫(*Acer pictum* subsp. *mono*)等; CBF主要树种有蒙古栎(*Quercus mongolica*), 大青杨(*Populus ussuriensis*), 臭冷杉(*Abies nephrolepis*), 白桦, 紫椴等; TKF主要树种有红松(*Pinus koraiensis*), 鱼鳞云杉(*Picea jezoensis* var. *microsperma*), 紫椴, 臭冷杉, 大青杨等。样地概况如表1所示。

1.2 功能性状采集

功能性状测定方法参考Cornelissen等(2003)的功能性状手册, 分别对3块样地内主要树种的6个功能性状进行采集。各个功能性状指标及其代表的生态学意义见表2。采样对象为样地中胸径≥1 cm的木本植物树种, 每个物种选择6–12株长势良好的成年个体, 使用高枝剪从采样个体的冠层向阳面(南面)剪取较完整的末端小枝, 并随机选取至少20片完整的健康、成熟叶片进行后续处理。

1.3 性状空间计算

性状空间的概念与n维超体积概念相似, 每一轴代表了某一具体性状。某一物种的各个性状的取

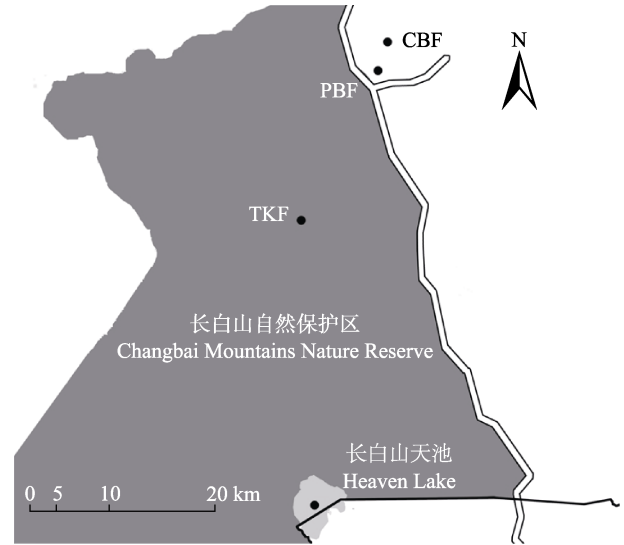


图1 长白山次生杨桦林(PBF)、次生针阔混交林(CBF)、原始椴树红松林(TKF)研究区位置。

Fig. 1 Location of secondary poplar and birch mixed forest (PBF), secondary mixed conifer and broad-leaved forest (CBF), primary *Tilia amurensis*-*Pinus koraiensis* mixed forest (TKF) in Changbai Mountains.

值, 决定了该物种在n维空间中的位置。群落中所有物种组成的空间点云所占据的空间大小, 即性状空间的大小, 表示功能性状值的变化范围。本文利用凸包体积量化群落中物种占据的性状空间体积。假设在一个多维性状空间中, 用以下标准定义凸包体积: 假定在一个n维性状空间中有两个个体位于性状空间边缘, 且分别具有性状 a_1, a_2, \dots, a_n 和 b_1, b_2, \dots, b_n , 那么如果存在一个t值($0 \leq t \leq 1$), 使得一个新个体的性状值满足以下公式:

$$[ta_1 + (1-t)b_1, ta_2 + (1-t)b_2, \dots, ta_n + (1-t)b_n] \quad (1)$$

则该新个体处于原性状空间内部, 反之则处于外部, 性状空间大小被扩张(Cornwell et al., 2006)。计算时, 首先对所有物种的6个功能性状进行数据标准化和主成分分析, 以消除量纲对结果的影响, 并对数据降维。相关计算在统计分析软件R 3.4.1中使用geometry软件包完成。

表1 长白山永久监测样地概况

Table 1 Summary of permanent forest plots in Changbai Mountains

林分类型 Forest type	样地面积 Plot area (hm ²)	经纬度 Longitude & latitude	平均海拔 Average elevation (m)	物种数量 Species number	总胸高断面积 Total basal area (m ²)
次生杨桦林 PBF	5.2 (260 m × 200 m)	42.32° N, 128.13° E	893	69	24.74
次生针阔混交林 CBF	5.2 (260 m × 200 m)	42.35° N, 128.13° E	810	66	32.07
原始椴树红松林 TKF	5.2 (260 m × 200 m)	42.23° N, 128.08° E	1 023	22	56.64

PBF, secondary poplar and birch mixed forest; CBF, secondary mixed conifer and broad-leaved forest; TKF, primary *Tilia amurensis*-*Pinus koraiensis* mixed forest.

表2 功能性状及生态学意义

Table 2 Functional traits and ecological meaning

功能性状 Functional trait	单位 Unit	生态学意义 Ecological meaning
叶面积 Leaf area	mm ²	代表叶片对光的捕获能力, 与环境胁迫和干扰下的生态策略有关 Represents the ability to capture light; linked to ecological strategy with respect to environmental stress and disturbances
比叶面积 Specific leaf area	mm ² ·mg ⁻¹	与叶片光合能力正相关, 与叶片寿命负相关 Positively related to photosynthetic rate and negatively to leaf longevity
叶片厚度 Leaf thickness	mm	代表植物抗干扰和高投入的能力 Represents the ability to defy changes and high investment
叶氮含量 Leaf nitrogen concentration	mg·g ⁻¹	与光合作用蛋白和最大光合速率有关 Related to the proteins in photosynthetic machinery and maximum photosynthetic rate
叶磷含量 Leaf phosphorus concentration	mg·g ⁻¹	与植物最大光合速率以及营养级质量有关 Related to maximum photosynthetic rate and high nutritional quality in food webs
最大树高 Maximum tree height	m	代表植株在光垂直梯度所处的位置及竞争能力 Associated with position of the species in the vertical light gradient of plants and competitiveness

1.4 功能多样性指数计算

利用叶面积、比叶面积、叶片厚度、叶片氮含量、叶片磷含量和最大树高等植物功能性状计算功能多样性指数(FD)。利用各性状的群落加权平均值(CWM)作为量化功能性状组成的指标(Lavorel *et al.*, 2008; 宋彦涛等, 2011)。群落加权平均值通过将各个性状值与物种多度加权计算得出其他量化性状多样性的指数, 包括: 功能均匀度(FEve), 功能分歧度(FDiv), 功能离散度(FDis)和功能熵指数(RaoQ)(Laliberté & Legendre, 2010; 宋彦涛等, 2011)。计算功能多样性指数时, 每块样地以40 m为半径画取样圆, 并重复抽样20次。对性状数据进行标准化处理后, 功能多样性指数计算在R 3.4.1中使用FD软件包完成。

1.5 零模型

利用零模型构建随机群落, 通过对比实际群落与随机群落的性状空间值差异判断群落构建中起主要作用的生态过程。计算时以样地中出现的全部物种作为区域物种库, 假设样地中每一物种出现在任意样方中的概率相同, 对某一空间尺度下的每一个样方, 在该样方实际物种丰富度下, 随机抽取物种库中的物种, 构建对应的随机群落, 计算样方的性状空间值。每个抽样样方重复抽取999次, 计算该尺度下所有样方的模拟值的平均值, 获得该尺度下的性状空间零模型模拟值。为更好地比较不同群落构建机制的相对作用大小, 本研究采用了两种不同的种库构建方式计算零模型模拟值。种库一, 利用每块样地的所有物种构建样地种库; 种库二, 利用3块样地的所有物种构建局域种库。

1.6 统计检验与数据分析

本研究将样地划分为5 m × 5 m、10 m × 10 m、

20 m × 20 m、40 m × 40 m、50 m × 50 m、60 m × 60 m共6个不同空间尺度的样方。分别计算不同尺度内各个样方的性状空间值, 以此来检验群落性状空间值是否具有尺度依赖性。并通过计算性状空间的标准效应值(standardized effect size, SES), 推测主要的构建驱动机制, 计算公式如下:

$$SES_{\text{trait space volume}} = \frac{\text{observed} - \overline{\text{null}}}{SD(\text{null})} \quad (2)$$

observed为实际观测值, $\overline{\text{null}}$ 为随机零模型期望值, $SD(\text{null})$ 为零模型分布的标准偏差。计算结果: 正值表示观测值小于零模型模拟值, 即存在较强的环境过滤作用; 负值表示观测值大于零模型模拟值, 即竞争作用起主要作用。

通过Shapiro-Wilk检验数据正态性后发现, 性状空间值为显著的非正态分布($p < 0.05$), 故采用Wilcoxon符号秩检验方法进行统计检验。而功能多样性指数具有较好的正态性($p > 0.05$), 进而通过bartlett检验数据方差齐性($p > 0.05$, 故认为数据等方差)后使用多重比较分析数据结果。所有统计分析均在软件R 3.4.1中完成。

2 结果

2.1 单个性状群落加权平均值的变化

分别计算3个不同演替阶段群落中6个功能性状的群落加权平均值(图2), 随着演替的进行, 最大树高呈上升趋势; 而叶面积、比叶面积、叶片厚度、氮磷含量均呈下降趋势。但在演替中期(CBF), 磷含量较高。

2.2 群落功能多样性指数计算

不同演替阶段群落功能多样性的变化如图3所

示,随着演替的进行,群落的功能多样性指数中的 *FEve* 指数表现出了上升趋势, *FDiv*、*FDIs*和 *RaoQ* 指数呈一定程度的上升趋势,且3个演替阶段之间存在显著差异($p < 0.05$)。但 *FDiv*和 *RaoQ* 指数在演替中

期最低。

2.3 性状空间随空间尺度的变化

分别计算不同种库条件下6个尺度上的 *SES* 性状空间值,并对性状空间计算结果平均值与零模型

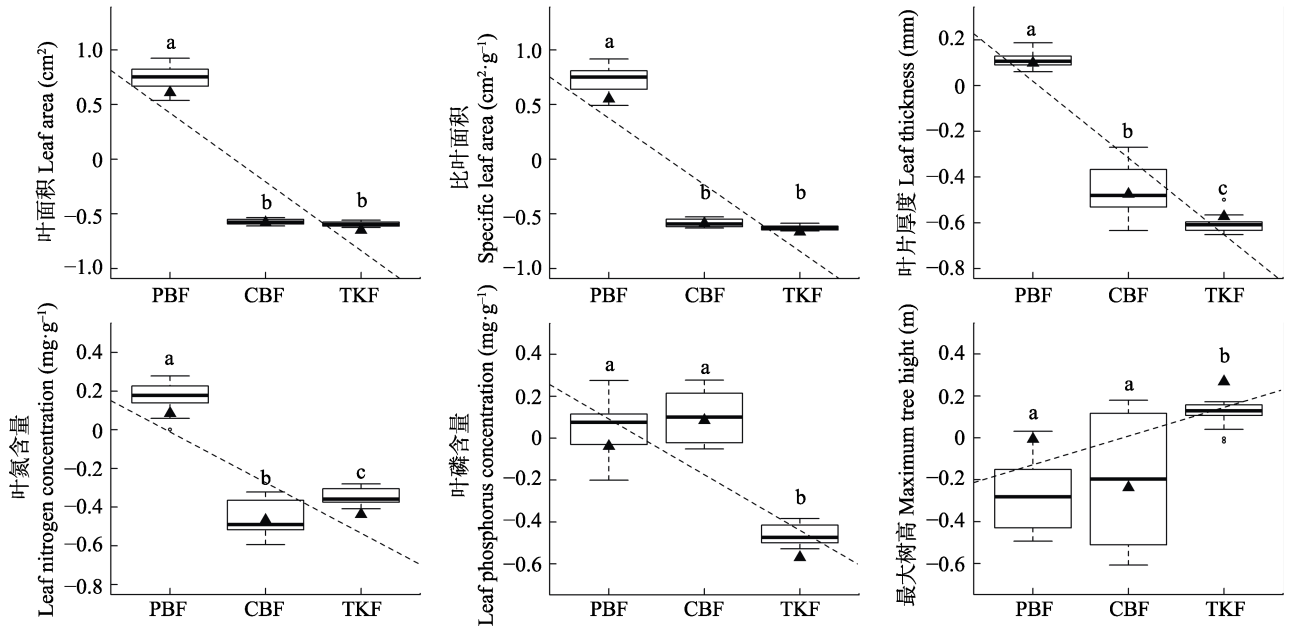


图2 长白山温带森林不同演替阶段样地单个功能性状的加权平均值(CWM)。PBF, 次生杨桦林; CBF, 次生针阔混交林; TKF, 原始椴树红松林。箱型图为重复抽样20次的结果, 黑色三角为样方水平数值; 不同小写字母为多重比较的结果, 表示差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 2 The weighted average (CWM) of individual functional traits at different successional stages in temperate forests of Changbai Mountains. PBF, secondary poplar and birch mixed forest; CBF, secondary mixed conifer and broad-leaved forest; TKF, primary *Tilia amurensis*-*Pinus koraiensis* mixed forest. The box plots show the results of repeated sampling for 20 times. The black triangle is values at plot level; different lowercase letters designate the results of multiple comparisons, and it indicate significant difference ($p < 0.05$).

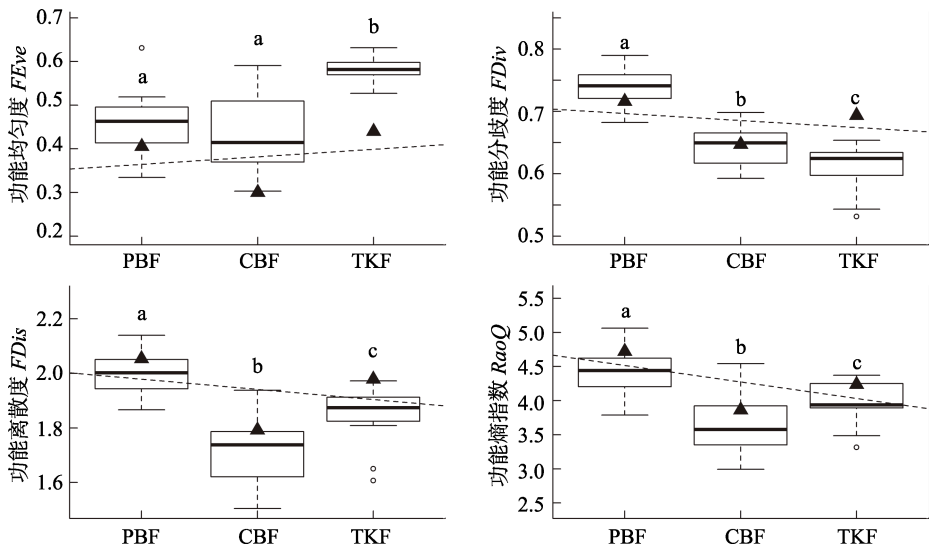


图3 长白山温带森林不同演替阶段功能多样性的变化趋势。PBF, 次生杨桦林; CBF, 次生针阔混交林; TKF, 原始椴树红松林。箱型图为重复抽样20次的结果, 黑色三角为样方水平数值; 不同小写字母为多重比较的结果, 表示差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 3 Trends in functional diversity at different successional stages in temperate forests of Changbai Mountains. PBF, secondary poplar and birch mixed forest; CBF, secondary mixed conifer and broad-leaved forest; TKF, primary *Tilia amurensis*-*Pinus koraiensis* mixed forest. *FEve*, functional uniformity; *FDiv*, functional divergence; *FDis*, functional dispersion; *RaoQ*, functional entropy index. The box plots show the results of repeated sampling for 20 times. The black triangle is the value at plot level; different lowercase letters show the results of multiple comparisons, and it indicate significant difference ($p < 0.05$).

模拟值进行Wilcoxon符号秩检验, 结果如图4所示。结果表明, 使用种库二进行计算时, 3块样地的计算结果均显著小于零模型模拟值($p < 0.001$)。而使用种库一进行计算时, 除阔叶红松林样地外计算结果均显著大于零模型模拟值($p < 0.001$), 两块次生林样地大尺度上的实测值均未显著偏离零模型模拟值。

3 讨论

3.1 性状群落加权平均值和功能性状多样性随演替的变化

CWM值描述了群落中的性状优势(Lohbeck *et*

al., 2015)。叶片是植物获取转化光能及制造有机物的重要器官, 叶片经济型谱能够预测群落的演替进程(Suterine & Edwards, 2013)。本研究发现, 随着演替的进行, 叶面积、比叶面积、叶片厚度和叶片氮磷含量均呈下降趋势。说明在演替早期的物种具有较高的资源获取能力和利用率; 随着演替进行, 杨树、桦树等先锋树种逐渐被针叶树种取代, 植物减少了对光合作用等功能的资源投入。最大树高反映了植物对环境的适应和平衡能力(Ostertag *et al.*, 2015), 与植物抗干扰和竞争能力有关(Satdichanh *et al.*, 2015)。在长白山温带森林的顶级群落中, 最大

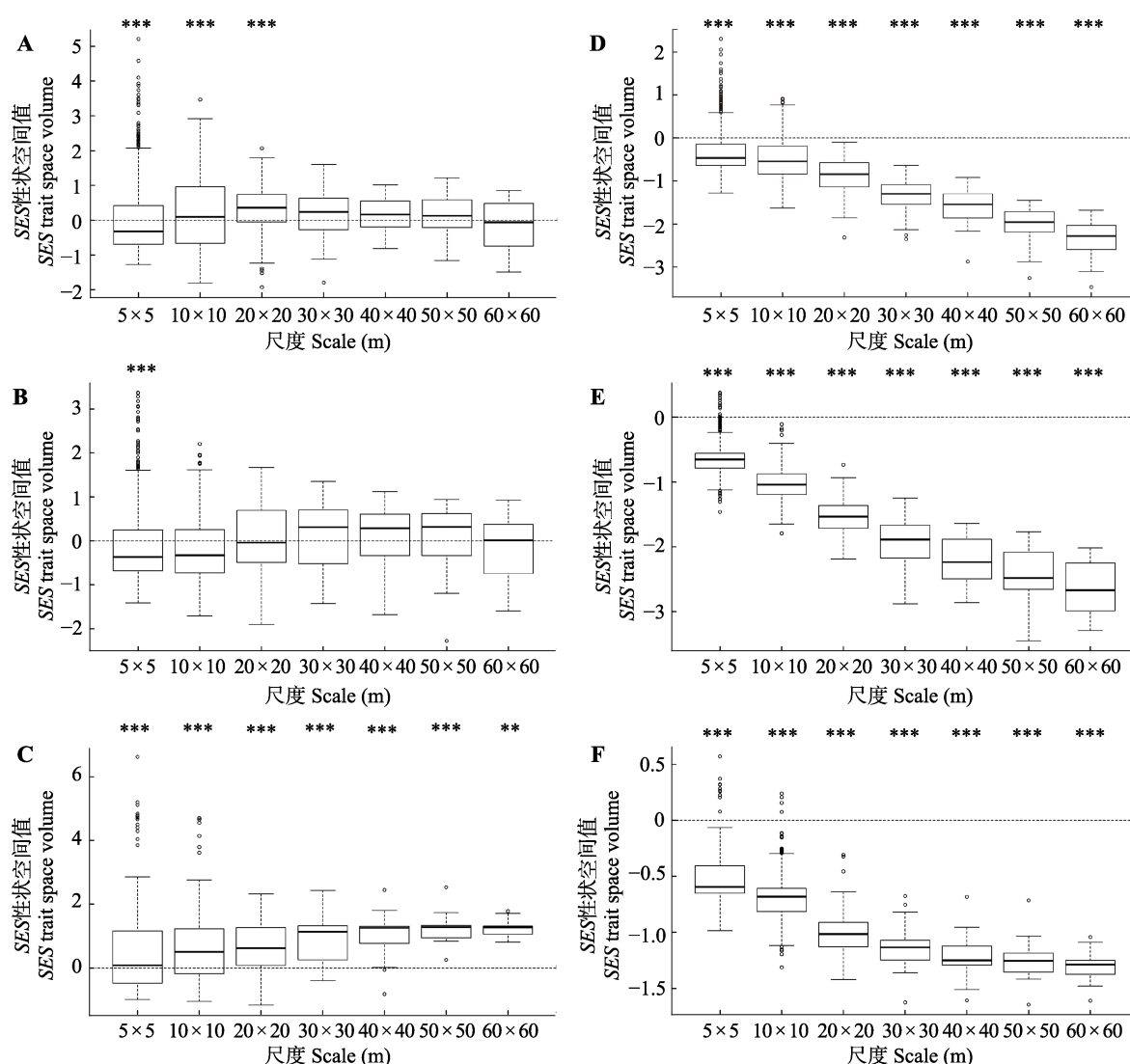


图4 长白山温带森林不同演替阶段群落性状空间值随空间尺度的变化。A, D, 次生杨桦林。B, E, 次生针阔混交林。C, F, 原始椴树红松林。A, B, C, 种库一。D, E, F, 种库二。SES, 标准化效应值。***, $p < 0.001$, 表示性状空间观测值与零模型模拟值存在显著差异。

Fig. 4 Changes in the spatial value of community traits at different succession stages with spatial scale in temperate forests of Changbai Mountains. A, D, Secondary poplar forest. B, E, Secondary coniferous and broad-leaved mixed forest. C, F, Primary *Tilia amurensis*-*Pinus koraiensis* mixed forest. A, B, C, Species pool 1. D, E, F, Species pool 2. SES, standardized effect size. ***, $p < 0.01$, it indicates that there is a significant difference between the eigenspace observations and the zero model simulation values.

树高明显高于演替早期和中期的树种高度。

计算多个功能多样性指数有助于从不同角度分析理解群落的功能多样性(Mason *et al.*, 2005)。功能多样性表示功能性状占据生态位空间的状况和程度(Villéger *et al.*, 2008; Mouchet *et al.*, 2010; Díaz *et al.*, 2011)。*FEve*反映了群落中物种性状分布的均匀程度,也能间接反映群落对资源的利用情况(Mason *et al.*, 2005)。本研究发现随着演替进行, *FEve*均呈上升趋势,说明在演替早期物种间占据的生态位差异较小,群落中的各个物种集中利用某一类环境资源;而在演替后期,功能均匀度增高,说明群落中的各个物种集中占据不同的环境资源,竞争作用决定了群落中物种的组成。*FDiv*和*FDis*的变化趋势受多度较大的物种的功能性状的影响,如果多度大的物种的功能性状靠近性状空间的中心,则*FDiv*与*FDis*较小。演替后期随着物种数量的显著下降,性状间的*FDiv*、*FDis*和*RaoQ*均有所下降。通常功能多样性指数还包括功能丰富度(*FRic*),但*FRic*和性状空间体积具有相似的生态学意义。本文对群落的性状空间体积进行了较为深入的讨论,故不再单独计算群落*FRic*指数。

3.2 群落性状空间的变化

在使用较大的种库(种库二)进行计算时,群落性状空间观测值均显著小于零模型模拟值,表明该地区顶级群落的树种组成依赖于环境因子的作用。Li等(2017)对于稳定森林群落的研究发现,在全球尺度上环境过滤作用在植物群落中表现明显。本研究结果与之一致。在使用较小的种库(种库一)进行计算时,在演替早期,小尺度下性状空间值分布较为发散(图3A),表明此时群落中物种的功能性状有很大差异,这可能是由于不同样方间物种数量分布不均匀导致的,此时,物种大量迁入群落,物种数量超过生态位所能容纳的物种数量,群落内物种间存在激烈的资源竞争。但限制相似机制导致物种间的性状虽具有极大的相似性,但激烈的竞争作用使其互相之间性状不能重叠。在这种激烈的竞争与环境过滤共同作用下,处于演替早期和中期的群落未呈现显著偏离零模型模拟的情况,即假性的中性作用。因此,种库的选择可能对群落结构和局域生态学研究产生较大影响(Lessard *et al.*, 2012a, 2012b; Wang *et al.*, 2013)。此外,本研究可能会忽略种内竞争以及性状相似物种间的竞争作用,有关竞

争与环境过滤的相对作用大小仍有待进一步研究。

3.3 不同演替阶段的群落构建机制

通过对长白山温带森林群落多个功能多样性指数和性状空间的研究表明,在演替的早期阶段,区域种库内的物种迁入群落,物种丰富度较高,超过了环境所能容纳的物种数量,此时群落物种间存在较强的竞争作用,群落内资源利用率较高,物种间功能性状较为相似,但由于限制相似作用不能重叠。随着演替的进行,一部分先锋树种被排除出群落,剩余物种占据不同生态位,物种间性状逐渐趋异,形成稳定的顶级群落类型,表现出较强的竞争作用。

房帅等(2014)对长白山阔叶红松林的研究发现在小尺度上群落中的物种具有相似的功能特性,而随着空间尺度的增加,群落系统发育与功能性状结构趋于随机,表明具有相反作用的非中性过程起主要作用。侯嫚嫚等(2017)通过分析群落的系统发育结构发现,在演替早期,群落系统发育呈聚集结构,随着演替的进行,群落系统发育转变为发散结构,表明随着演替的进行,群落构建机制由环境过滤向竞争作用转变。

本研究在基于性状空间的方法下发现,群落构建过程中环境过滤和竞争共同起作用,在演替早期,能够通过环境筛选的物种迁入群落,先进入群落的多为生长较快的先锋树种,对光、水分、营养等资源竞争较强,此时竞争排除起主导作用,随着演替的进行,物种间的生态位分化明显。而环境过滤作用则在整个演替过程中持续发挥作用。而基于功能性距离和谱系距离的方法(如平均成对系统发育距离(MPD)及平均最近系统发育类群距离(MNTD); Webb *et al.*, 2002)在使用单一种库进行研究时,可能割裂了环境过滤作用和竞争排除作用,不能较好地验证二者的共同作用。因此,对于群落构建机制的研究,单一的方法和局限的种库可能过分夸大或忽略了某些作用机制,进一步开发和利用新的分析手段仍然十分重要。

参考文献

- Baraloto C, Hardy OJ, Paine CT, Dexter KG, Cruaud C, Dunning LT, Chave J (2012). Using functional traits and phylogenetic trees to examine the assembly of tropical tree communities. *Journal of Ecology*, 100, 690–701.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N,

- Gurvich DE (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335–380.
- Cornwell WK, Schilck DW, Ackerly DD (2006). A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume. *Ecology*, 87, 1465–1471.
- Diamond JM (1975). Assembly of species communities. In: Cody ML, Diamond JM eds. *Ecology & Evolution of Communities*. Harvard University Press, Cambridge, USA.
- Díaz S, Quétier F, Cáceres DM, Trainor SF, Pérez-Harguindeguy N, Bret-Harte MS, Finegan B, Peña-Claros M, Poorter L (2011). Linking functional diversity and social actor strategies in a framework for interdisciplinary analysis of nature's benefits to society. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108, 895–902.
- Eviner VT, Chapin III FS (2003). Functional matrix: A conceptual framework for predicting multiple plant effects on ecosystem processes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 455–485.
- Fang S, Yuan ZQ, Lin F, Ye J, Hao ZQ, Wang XG (2014). Functional and phylogenetic structures of woody plants in broad-leaved Korean pine mixed forest in Changbai Mountains, Jilin, China. *Chinese Science Bulletin*, 59, 2342–2348. [房帅, 原作强, 蔺菲, 叶吉, 郝占庆, 王绪高 (2014). 长白山阔叶红松林木本植物系统发育与功能性状结构. 科学通报, 59, 2342–2348.]
- Grime JP (2006). Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, 17, 255–260.
- Herben T, Goldberg DE (2014). Community assembly by limiting similarity vs. competitive hierarchies: Testing the consequences of dispersion of individual traits. *Journal of Ecology*, 102, 156–166.
- Hou MM, Li XY, Wang JW, Liu S, Zhao XH (2017). Phylogenetic development and functional structures during successional stages of conifer and broad-leaved mixed forest communities in Changbai Mountains, China. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 7503–7513. [侯嫋嫋, 李晓宇, 王均伟, 刘帅, 赵秀海 (2017). 长白山针阔混交林不同演替阶段群落系统发育和功能性状结构. 生态学报, 37, 7503–7513.]
- Hutchinson GE (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415–427.
- Hutchinson GE (1978). *An Introduction to Population Ecology*. Yale University Press, New Haven.
- Kraft N, Ackerly DD (2014). The assembly of plant communities. In: Monson RK ed. *The Plant Sciences—Ecology and the Environment*. Springer, Berlin. 67–88.
- Kraft NJ, Valencia R, Ackerly DD (2008). Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 322, 580–582.
- Laliberté E, Legendre P (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299–305.
- Lavorel S, Grigulis K, McIntyre S, Williams NS, Garden D, Dorrough J, Berman S, Quétier F, Thébaud A, Bonis A (2008). Assessing functional diversity in the field—methodology matters! *Functional Ecology*, 22, 134–147.
- Lessard JP, Belmaker J, Myers JA, Chase JM, Rahbek C (2012a). Inferring local ecological processes amid species pool influences. *Trends in Ecology & Evolution*, 27, 600–607.
- Lessard JP, Borregaard MK, Fordyce JA, Rahbek C, Weiser MD, Dunn RR, Sanders NJ (2012b). Strong influence of regional species pools on continent-wide structuring of local communities. *Proceedings Biological Sciences*, 279, 266–274.
- Li XY, Liao JX, Hou MM, Fan XH (2016). Multi-scale analysis on community phylogenetic structure of secondary *Populus davidiana*-*Betula platyphylla* forest in Changbai Mountains, northeastern China. *Journal of Beijing Forestry University*, 38(12), 14–20. [李晓宇, 廖嘉星, 侯嫋嫋, 范秀华 (2016). 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, 38(12), 14–20.]
- Li Y, Shipley B, Price JN, Dantas VDL, Tamme R, Westoby M, Laughlin DC (2017). Habitat filtering determines the functional niche occupancy of plant communities worldwide. *Journal of Ecology*, 106, 1001–1009.
- Litvak MK, Hansell RI (1990). A community perspective on the multi-dimensional niche. *Journal of Animal Ecology*, 59, 931–940.
- Lohbeck M, Poorter L, Martínez-Ramos M, Bongers F (2015). Biomass is the main driver of changes in ecosystem process rates during tropical forest succession. *Ecology*, 96, 1242–1252.
- Mason NW, de Bello F, Doležal J, Lepš J (2011). Niche overlap reveals the effects of competition, disturbance and contrasting assembly processes in experimental grassland communities. *Journal of Ecology*, 99, 788–796.
- Mason NW, Moullot D, Lee WG, Wilson JB (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity. *Oikos*, 111, 112–118.
- McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 178–185.
- Mouchet MA, Villéger S, Mason NW, Moullot D (2010). Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24, 867–876.
- Moullot D, Stubbs W, Faure M, Dumay O, Tomasini JA, Wilson JB, Do Chi T (2005). Niche overlap estimates based on quantitative functional traits: A new family of

- non-parametric indices. *Oecologia*, 145, 345–353.
- Ostertag R, Warman L, Cordell S, Vitousek PM (2015). Using plant functional traits to restore Hawaiian rainforest. *Journal of Applied Ecology*, 52, 805–809.
- Rosenfeld JS (2002). Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, 98, 156–162.
- Satdichanh M, Millet J, Heinemann A, Nanthavong K, Harrison RD (2015). Using plant functional traits and phylogenies to understand patterns of plant community assembly in a seasonal tropical forest in Lao PDR. *PLOS ONE*, 10, e0130151. DOI: 10.1371/journal.pone.0130151.
- Song YT, Wang P, Zhou DW (2011). Methods of measuring plant community functional diversity. *Chinese Journal of Ecology*, 30, 2053–2059. [宋彦涛, 王平, 周道玮 (2011). 植物群落功能多样性计算方法, 生态学杂志, 30, 2053–2059.]
- Stubbs WJ, Wilson JB (2004). Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology*, 92, 557–567.
- Suterine M, Edwards PJ (2013). Convergent succession of plant communities is linked to species' functional traits. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 15, 217–225.
- 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, Weiser MD (2014). On the packing and filling of functional space in eastern North American tree assemblages. *Ecography*, 37, 1056–1062.
- Villéger S, Mason NW, Mouillot D (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89, 2290–2301.
- Wang SP, Tang ZY, Qiao XJ, Shen ZH, Wang XP, Zheng CY, Fang JY (2013). The influence of species pools and local processes on the community structure: A test case with woody plant communities in China's mountains. *Ecography*, 35, 1168–1175.
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 475–505.
- Weiher E, Clarke GP, Keddy PA (1998). Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos*, 81, 309–322.
- Weiher E, Freund D, Bunton T, Stefanski A, Lee T, Bentivenga S (2011). Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 366, 2403–2413.
- Zhou XG, Lu WK, Ye D, Wen YG (2014). Assembly mechanism forest community based on phylogeny and functional traits. *Guangxi Science*, 21, 525–533. [周晓果, 卢文科, 叶铎, 温远光 (2014). 基于系统发育和功能性状的森林群落构建机制. 广西科学, 21, 525–533.]

责任编辑: 郝占庆 责任编辑: 李 敏



扫码加入读者圈
听语音, 看问答