



中国亚热带森林动态监测样地常绿和落叶木本被子植物谱系结构及生态习性差异

车 俭^{1,3} 郑 洁^{1,3} 蒋 娅³ 金 毅^{1,3*} 乙 引^{1,2*}

¹西南喀斯特山地生物多样性保护国家林业和草原局重点实验室, 贵州师范大学, 贵阳 550025; ²贵州省植物生理与发育调控重点实验室, 贵州师范大学, 贵阳 550025; ³贵州师范大学生命科学学院, 贵阳 550025

摘 要 常绿和落叶木本被子植物是组成东亚地区亚热带阔叶林的两个主要植物类群。探索常绿和落叶木本被子植物的生态位差异, 对于推测亚热带阔叶林群落的生物多样性维持机制, 具有重要意义。该研究采用线性回归模型和Mantel检验多元回归等统计手段, 分析了中国亚热带地区8个森林动态监测样地的常绿和落叶木本被子植物谱系和生态习性差异。主要结果: (1) 该研究的788个被子植物分类单元的叶习性(常绿和落叶)具有一定的谱系保守性。常绿和落叶植物对光照、温度、水分、土壤反应和土壤肥力因子的生态习性均有差异, 表现为常绿植物偏好较低的光照和土壤pH, 以及较高的温度、水分和土壤肥力; 落叶植物则相反。(2) 样地内落叶较常绿植物的种间谱系散布更收敛, 但生态习性散布更发散; 样地间落叶较常绿类群的谱系组成差异更小, 但生态习性差异更大; 样地间落叶类群的谱系组成差异随年平均气温差异的增大而增大。(3) 落叶/常绿植物物种数量的比例随年平均气温升高而降低, 而旱季持续时间和年降水量等因子的影响不明显。该研究证实了我国亚热带地区8个森林动态监测样地内的常绿和落叶木本被子植物在谱系和生态习性上均存在巨大差异, 生态位分化在很大程度上是促进亚热带阔叶林群落内生物多样性维持的重要机制。

关键词 叶习性; 生态位; 生物多样性; 亚热带森林; 中国森林生物多样性监测网络

车俭, 郑洁, 蒋娅, 金毅, 乙引 (2020). 中国亚热带森林动态监测样地常绿和落叶木本被子植物谱系结构及生态习性差异. 植物生态学报, 44, 1007–1014. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0174

Separation of phylogeny and ecological behaviors between evergreen and deciduous woody angiosperms in the subtropical forest dynamics plots of China

CHE Jian^{1,3}, ZHENG Jie^{1,3}, JIANG Ya³, JIN Yi^{1,3*}, and YI Yin^{1,2*}

¹Key Laboratory of National Forestry and Grassland Administration on Biodiversity Conservation in Karst Mountainous Areas of Southwestern China, Guizhou Normal University, Guiyang 550025, China; ²Key Laboratory of Plant Physiology and Developmental Regulation of Guizhou Province, Guizhou Normal University, Guiyang 550025, China; and ³School of Life Sciences, Guizhou Normal University, Guiyang 550025, China

Abstract

Aims Evergreen (EBL) and deciduous broad-leaved (DBL) woody angiosperms are two major plant groups in the subtropical broad-leaved forests of eastern Asia. Exploring the separation between these two groups in ecological niche, will shed light on the biodiversity maintenance mechanisms of subtropical broad-leaved forests.

Methods Adopting statistical methods including the linear regression model and the multiple regression method of Mantel test, we compared the phylogeny and ecological behaviors of the two plant groups in eight forest dynamics plots in China.

Important findings We found that (1) leaf habit, be either EBL or DBL, was phylogenetically conserved in the 788 study angiosperm taxa. EBLs and DBLs differed in ecological behaviors towards light, temperature, water, soil reaction and soil fertility. EBLs prefer low light and soil pH, high temperature, water and soil fertility; while the opposite was true for DBLs. (2) Within plot, DBLs were more clustered in phylogenetic dispersion, but more overdispersed in ecological behavior, compared with EBLs; similarly, between plots, DBLs were less diverse in phylogenetic composition, but more diverse in ecological behaviors, than EBLs. On the other hand, divergence in phylogenetic composition of DBLs between plots increased with difference in mean annual temperature (MAT).

收稿日期Received: 2020-05-29 接受日期Accepted: 2020-08-10

基金项目: 国家自然科学基金委员会-贵州省人民政府喀斯特科学研究中心项目(U1812401)和贵州省科学技术基金(黔科合基础[2020]1Z013). Supported by the Joint Fund of the National Natural Science Foundation of China and the Karst Science Research Center of Guizhou Province (U1812401), and the Natural Science and Technology Foundation of Guizhou Province ([2020]1Z013).

* 通信作者Corresponding author (Jin Yi: codon@126.com; Yi Yin: gzkllpdr@gznu.edu.cn)

Further, we found that (3) the ratio of DBLs to EBLs in species richness decreased with *MAT* increased, but not with dry season length or annual precipitation. The findings show that EBLs and DBLs of the eight study plots differ in both phylogeny and ecological behaviors, and imply that niche separation may be a major mechanism that maintains the biodiversity of subtropical broad-leaved forests.

Key words leaf habit; ecological niche; biodiversity; subtropical forest; Chinese Forest Biodiversity Monitoring Network

Che J, Zheng J, Jiang Y, Jin Y, Yi Y (2020). Separation of phylogeny and ecological behaviors between evergreen and deciduous woody angiosperms in the subtropical forest dynamics plots of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 1007–1014. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0174

阔叶林是东亚亚热带地区的主要植被类型(Kira, 1991)。其中, 常绿被子植物是组成亚热带阔叶林的主要类群, 但落叶被子植物也具有高的物种丰富度(宋永昌, 2013)。探究两类植物的共存机制, 有助于理解亚热带阔叶林群落的生物多样性维持机制。

在群落尺度上, 常绿和落叶被子植物通常在亚热带阔叶林内共同存在(祝燕等, 2008; 方晓峰等, 2016)。两类植物之所以能够在阔叶林群落内共存, 被认为与其对于地形和土壤条件(Tang & Ohsawa, 2002; Fang *et al.*, 2017), 以及光照(Miura *et al.*, 2001; Jin *et al.*, 2018)等环境因子需求的差异有关。但是, 由于物种共存涉及到生态位的多个维度(Kraft *et al.*, 2015), 以往研究缺乏对于常绿和落叶被子植物生态位总体差异的综合分析。了解常绿和落叶被子植物的谱系差异(Cadotte *et al.*, 2017), 结合两者对光照、温度、水分和土壤条件等主要环境因子的生态习性(Ellenberg *et al.*, 2001; 宋永昌, 2013)差异, 可进一步加深对两者生态位差异特点的认识。

在地区尺度上, 随纬度升高, 亚热带阔叶林呈现出常绿被子植物优势度逐渐下降, 而落叶被子植物优势逐渐上升的格局。在更高纬度, 阔叶林类型由常绿阔叶林渐变为常绿落叶阔叶混交林, 直到过渡为落叶阔叶林(吴征镒, 1980; 宋永昌, 1999)。常绿与落叶被子植物在地区尺度上呈现此起彼伏分布格局的原因, 被认为与两者的气候生态位存在差异有关(Kira, 1991)。落叶被子植物通过落叶的方式, 度过季节性低温和干旱等气候恶劣时期, 被认为较适应季节性差异大的气候; 常绿被子植物的叶片全年留存并进行光合作用, 被认为较适应季节性差异不大的气候(Givnish, 2002)。其中, 气温和降水被认为是常绿和落叶被子植物气候生态位分化的主要环境因子(Kira, 1991; Zhang *et al.*, 2009; 黄永涛等, 2015), 但对于其驱动群落水平常绿和落叶被子植

物相对优势的了解还较少(Song *et al.*, 2014; Ge & Xie, 2017; 张田田等, 2020)。

探索亚热带阔叶林内常绿和落叶被子植物的生态位多维度差异, 有助于深入了解两类植物在阔叶林内共存的原因, 以及阔叶林群落的生物多样性维持机制。伴随中国森林生物多样性监测网络(Chinese Forest Biodiversity Monitoring Network, CforBio)的构建(米湘成等, 2016), 以及近期关于亚热带阔叶林相关研究成果和数据(宋永昌等, 2015; Ricklefs & He, 2016)的发表, 本研究得以探讨亚热带阔叶林内常绿和落叶被子植物的生态位总体差异, 进而推测两类植物共存的原因。据此, 本研究综合分析了我我国亚热带地区8个森林动态监测样地内常绿和落叶木本被子植物在谱系和生态习性(宋永昌等, 2015)方面的差异情况, 以及导致群落内两类植物的谱系、生态习性和物种数量相对优势在地区尺度上发生变化的气候因子。

1 材料和方法

1.1 样地概况

本研究中, 8个森林动态监测样地的地理分布范围为23.17°–29.80° N, 110.42°–121.78° E; 样地面积5–50 hm²; 平均海拔350.0–1 531.5 m; 年平均气温11.5–20.9 °C; 年降水量1 375.0–4 067.0 mm; 单个样地所含个体(胸径(DBH) ≥ 1 cm)多度30 945–264 391株, 物种数110–238个(宋永昌等, 2015; Ricklefs & He, 2016)。本研究的788个被子植物分类单元, 包括747个种和41个种下单元, 分属于91科267属(附录I)。根据叶习性划分, 502个分类单元为常绿植物, 286个为落叶植物。

1.2 谱系树和生态习性树构建

通过“S. PhyloMaker”函数中的“Scenario 3”构建788个被子植物分类单元的谱系树(Qian & Jin, 2016)。其中, 种以下分类单元被加到物种枝长的1/2

处。根据构建的谱系树分析叶习性的谱系保守性, 采用geiger软件包(Pennell *et al.*, 2014)的“fit.Discrete”函数进行计算, 具体步骤见Cadotte和Daives (2016)。

788个被子植物分类单元的生态习性为宋永昌等(2015)参照Ellenberg等(2001)所选用的5项生态指示值, 包括光照(L)、温度(T)、水分(W)、土壤反应(R)和土壤肥沃度(N)。L反映植物所处生境中的光强度; T反映植物分布环境的热量水平; W反映植物生长环境的水分条件; R和N分别表示植物对土壤pH和土壤肥力的要求。具体划分标准参见宋永昌(2013)。

针对生态习性树的构建, 首先是采用vegan软件包(Oksanen *et al.*, 2017)中“decostand”函数的“standardize”参数标准化各个生态习性指标值, 方法为减去平均值, 然后除以单位方差, 目的是将各变量的变异控制在相同的数量尺度, 以便进行比较; 然后用“dist”函数的“euclidean”距离参数计算种间总体生态习性的欧氏距离矩阵; 然后用“hclust”函数进行聚类分析, 聚类方法采用非加权组平均法(UPGMA); 最后采用ape软件包(Paradis *et al.*, 2004)中“as.phylo”函数转换为树状数据格式(即phylo)。

1.3 统计分析

净亲缘关系指数(NRI)为群落内部物种间谱系距离标准化后的指标, 反映群落内物种间的谱系关系。NRI越大, 谱系关系越近; 反之则越远(Webb *et al.*, 2008)。净生态习性关系指数(NFRI)与NRI的计算方法一致, 但其反映的是群落内物种间的生态习性关系。NFRI越大, 生态习性越相似; 反之则越不相似。通过Phylocom 4.2软件(Webb *et al.*, 2008)的“comstruct”函数, 采用零模型2计算每个样地内常绿和落叶植物的NRI和NFRI。采用Wilcoxon符号秩检验分析常绿和落叶植物NRI和NFRI的差异。

群落间的平均种间谱系距离(β MPD)反映群落间谱系组成的绝对差异。 β MPD越大, 群落间谱系距离越大, 反之则越小(Webb *et al.*, 2008)。群落间的平均种间生态习性距离(β MFPD)与 β MPD的计算方式一致, 但其反映的是群落间物种生态习性的绝对差异。 β MFPD越大, 生态习性距离越大; 反之则越小。

群落间谱系组成差异(β NRI)为 β MPD标准化后的指标, 反映群落间的谱系组成差异。 β NRI越大, 谱系组成越相似; 反之则越不相似(Webb *et al.*, 2008)。群落间生态习性组成差异(β NFRI)与 β NRI的

计算方式一致, 但其反映的是群落间的物种生态习性差异。 β NFRI越大, 生态习性组成越相似; 反之则越不相似。通过Phylocom 4.2软件的“comdist”函数, 采用零模型2计算样地内和样地间常绿和落叶植物的 β NRI和 β NFRI矩阵(Webb *et al.*, 2008)。采用Wilcoxon符号秩检验分析常绿与落叶植物 β NRI和 β NFRI的差异。

为了解环境条件对样地内的落叶和常绿木本被子植物谱系结构和生态习性(即NRI和NFRI)的影响, 采用线性回归模型进行分析, 通过“lm”函数实现。其中, 模型因变量为各样地内的落叶或常绿植物NRI或NFRI, 自变量为样地面积、岛屿(即是否位于岛屿上, 因有2个样地位于台湾岛上), 旱季持续时间, 年平均气温, 年降水量(Ricklefs & He, 2016)。然后, 采用模型选择选出最优模型, 通过MuMIn软件包(Bartoń, 2016)的“dredge”和“model.sel”函数实现。模型间拟合显著差异的评价标准为两者的校正后赤池信息准则(AICc)差异 ≥ 2 。

为了解环境条件对样地间落叶和常绿木本被子植物谱系和生态习性组成差异(即 β NRI和 β NFRI)的影响, 采用Mantel检验的多元回归手段进行分析, 通过ecodist软件包中的“MRM”函数实现(Goslee & Urban, 2007)。其中, 模型因变量为样地间的落叶或常绿植物 β NRI或 β NFRI矩阵, 自变量为样地面积、旱季持续时间、年平均气温、年降水量差异的欧氏距离矩阵, 以及岛屿(即是否位于岛屿上)的Gower距离矩阵。

由于叶习性具有谱系保守性, 采用了谱系线性回归模型分析常绿和落叶植物间的生态习性差异。该模型通过phylolm软件包的“phylolm”函数实现, 因变量为生态习性指标值, 自变量为叶习性, 模型同时控制谱系关系的作用。

为了解气候因素对于落叶与常绿被子植物交替分布格局形成的影响, 设置了“落叶/常绿”作为评价指标。该指标表示一个样地内的落叶被子植物种类数量与常绿被子植物种类数量的比值。该指标数值增高, 说明落叶被子植物优势升高; 反之, 则为常绿被子植物优势升高。采用线性回归模型分析气候因素的影响, 通过“lm”函数实现。模型因变量为落叶/常绿, 自变量为样地面积、岛屿(即是否位于岛屿上)、旱季持续时间、年平均气温、年降水量(Ricklefs & He, 2016)。然后, 采用模型选择选出最优模型,

通过MuMIn软件包的“dredge”和“model.sel”函数实现。模型间拟合显著差异的评价标准为两者的AICc差异 ≥ 2 。以上所有统计分析在R3.2.4中进行(R Core Team, 2016)。

2 结果

2.1 常绿和落叶木本被子植物的谱系和生态习性差异

788个木本被子植物分类单元的叶习性具有一定的谱系保守性(Pagel's $\lambda = 0.961$, $p < 0.001$)。谱系线性回归模型结果显示, 常绿和落叶木本被子植物的各项生态习性均存在差异(图1; 附录II)。其中, 常绿植物在温度、水分和土壤肥力上高于落叶植物; 落叶植物对光照的要求较高, 在土壤反应上则偏向于高pH土壤。

8个样地的常绿和落叶木本被子植物种间谱系和生态习性散布情况存在明显差异(图2), 并呈现出相反格局(对比图2A和2B)。相对于常绿植物, 落叶植物的谱系关系更聚集($p < 0.05$, Wilcoxon符号秩检验; 图2A), 但生态习性却更发散($p < 0.05$, Wilcoxon符号秩检验; 图2B)。另一方面, 8个样地的常绿和落叶被子植物类群间谱系和生态习性组成同样也呈现出相反格局(对比图3A和3B)。其中, 谱系组成表现为各样地落叶植物间相似性最高, 其次为落叶与常绿植物间, 最低为常绿植物间($p < 0.05$, Wilcoxon符号秩检验; 图3A); 生态习性组成则表现为各样地落叶植物间相似性最低, 其次为落叶与常绿植物间, 最高为常绿植物间($p < 0.05$, Wilcoxon

符号秩检验; 图3B)。

2.2 常绿和落叶木本被子植物的谱系、生态习性及其物种丰富度比例的驱动环境因子

针对8个样地落叶木本被子植物NRI的最优线性拟合模型不包含任何自变量, 提示各环境因子对落叶植物谱系结构收敛程度的影响不明显; 落叶植物NFI的最优拟合模型虽然包含了降水量, 但作用也不显著(效应强度0.118, $p = 0.536$)。针对8个样地常绿木本被子植物NRI的最优拟合模型仅包含样地面积(效应强度-0.769, $p = 0.016$), 表明随面积增大, 谱系结构更加发散; 常绿植物NFI的最优线性模型结果不包含任何自变量, 提示各环境因子对落叶植物的谱系结构影响不明显。

样地间落叶和常绿木本被子植物 β NRI和 β NFI的Mantel检验多元回归分析显示, 落叶植物 β NRI受到年平均气温的影响(表1), 表现为随着年平均气温差异的增大, 样地间 β NRI越小, 即样地间的谱系组成差异增大。另一方面, 样地间常绿植物谱系和生态习性组成受到环境条件的影响均不明显。

落叶/常绿物种数量比例与环境因子的最优线性回归模型的自变量为年平均气温(附录III), 表现为随年平均气温升高, 落叶植物种类数量相对于常绿植物的比例下降, 常绿植物在群落中所占优势更明显(图4)。其他气候因子, 如年降水量和旱季时间, 在模型选择过程中被去除, 提示无明显影响。

3 讨论

常绿和落叶被子植物是组成东亚亚热带阔叶林

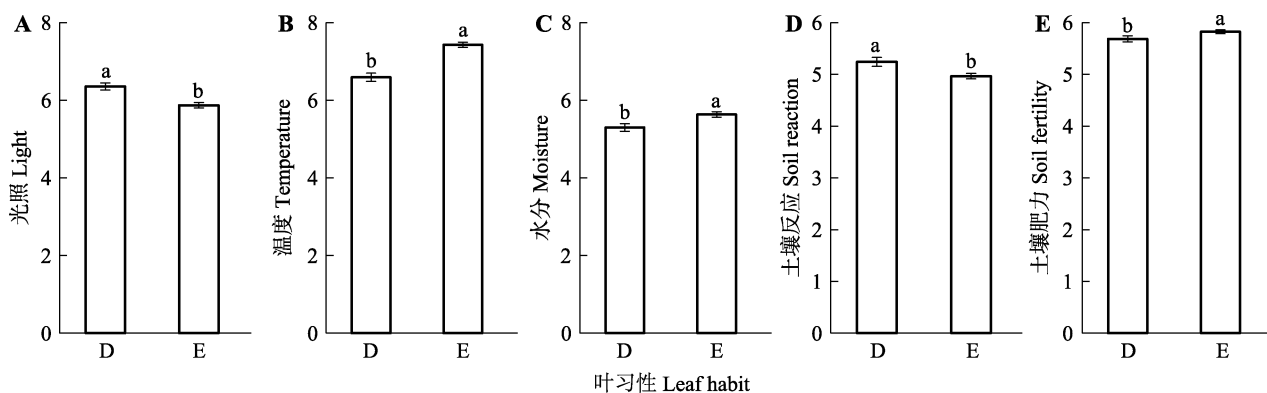


图1 常绿和落叶木本被子植物的各项生态习性对比(平均值 \pm 标准误差)。D, 落叶木本被子植物; E, 常绿木本被子植物。柱形上方字母不同, 说明两者间有显著差异($p < 0.05$), p 值由谱系线性回归模型估计(附录II)。

Fig. 1 Difference in each ecological behavior between evergreen and deciduous plants (mean \pm SE). D, deciduous woody angiosperms; E, evergreen woody angiosperms. Different letters above the bars indicate significant difference ($p < 0.05$). p -value is estimated by the phylogenetic linear regression model (Supplement II).

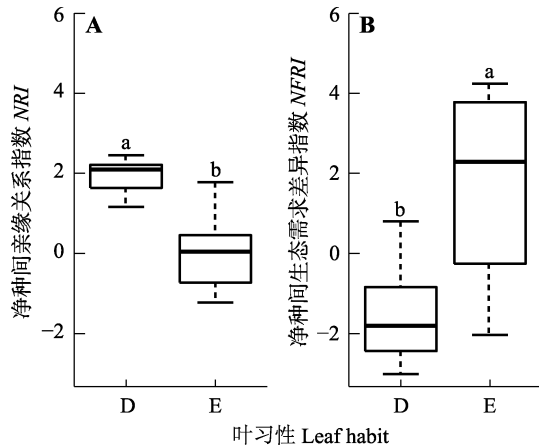


图2 样地常绿和落叶物种的谱系(A)和生态习性聚集情况(B)。D, 落叶木本被子植物; E, 常绿木本被子植物。箱线图上方字母不同说明两者间有显著差异($p < 0.05$, Wilcoxon 符合秩检验)。

Fig. 2 Phylogenetic (A) and ecological behavior dispersions (B) of evergreen and deciduous plants of the eight plots. D, deciduous woody angiosperms; E, evergreen woody angiosperms. *NRI*, net relatedness index; *NRFRI*, net functional relatedness index. Different lowercase letters above the boxes indicate significant difference ($p < 0.05$, Wilcoxon signed-rank test with p -value adjusted by false discovery rate).

的两个主要植物类群, 均具有丰富的物种多样性, 并且主要分布于我国亚热带地区(宋永昌, 2013)。本研究针对我国亚热带地区8个动态监测样地阔叶林群落, 分析发现两类植物在谱系和生态习性上均具有明显差异。

在群落尺度上, 与常绿木本被子植物相比, 森

林内的落叶木本被子植物种间亲缘关系更近, 但种间生态习性差异却更大; 上升到地区尺度, 与常绿木本被子植物类群相比, 不同样地森林群落的落叶木本植物类群之间, 同样也呈现出亲缘关系更近, 但生态习性差异更大的分布格局, 均提示亚热带阔叶林内, 常绿木本被子植物类群具有较高的谱系多样性, 而落叶木本被子植物则具有较为多样的生态习性。常绿植物具有较高的谱系多样性, 与传统对于叶片常绿是初生性状, 而落叶是次生性状的认识一致(Bews, 1927)。初生性状具有较长进化历史, 而次生性状则相反(Axelrod, 1966)。尤其是本研究788个分类单元叶习性进化具有一定的谱系保守性, 说明进化历史上的落叶性状并非随机产生。另一方面, 落叶植物具有多样的生态习性, 表明落叶植物类群在演化历程中, 生态需求辐射到覆盖广阔的资源空间, 体现了该类群适应环境的灵活多样。这也与落叶被子植物在北半球热带到温带地区的纬度梯度, 以及各地区海拔梯度上广泛分布相符合。此外, 年平均气温差异越大, 群落间落叶植物谱系组成差异也越大, 提示亚热带地区的气候条件, 对于落叶木本被子植物分布仍具有一定的约束作用。

常绿和落叶木本被子植物各项生态习性均有差异, 提示阔叶林内的两类植物存在着明显生态位分化。其中, 落叶植物偏好高光照但凉爽、土壤干燥贫瘠的环境; 而常绿植物则位于低光照但温暖、土

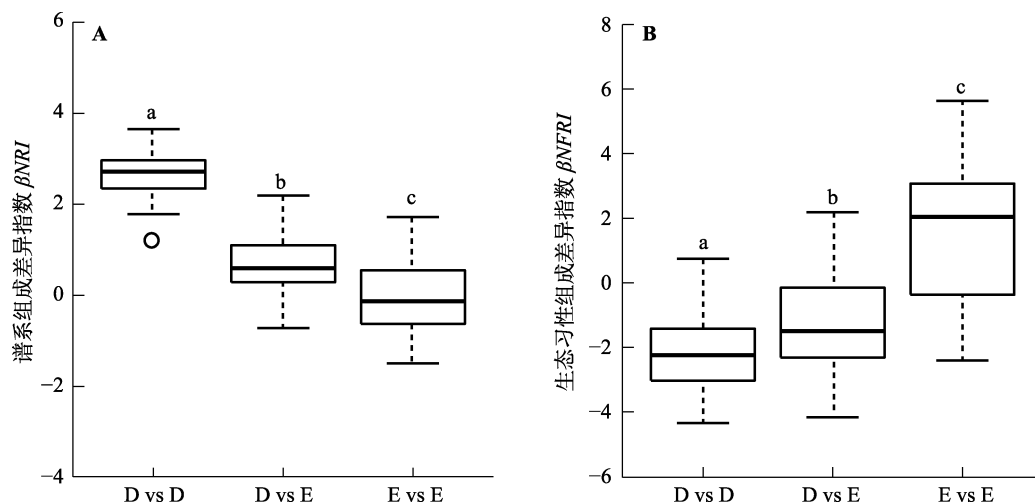


图3 样地常绿和落叶木本被子植物类群的谱系(A)和生态习性组成差异情况(B)。D, 落叶木本被子植物; E, 常绿木本被子植物。箱线图上方字母不同说明两者间有显著差异($p < 0.05$, Wilcoxon秩和检验, p 值经过伪发现率校正)。

Fig. 3 Phylogenetic (A) and ecological behavior compositional differences (B) of evergreen and deciduous woody angiosperms of the eight plots. D, deciduous woody angiosperms; E, evergreen woody angiosperms. Different letters above the boxes indicate significant difference ($p < 0.05$, Wilcoxon signed-rank test with p -value adjusted by false discovery rate). βNRI , inter-sample net relatedness index; $\beta NRFRI$, inter-sample net functional relatedness index.

表1 中国亚热带8个森林样地间常绿和落叶木本被子植物谱系组成差异指数(βNRI)和生态习性组成差异指数($\beta NFRI$)的Mantel检验多元回归手段分析结果

Table 1 Results of the multiple regression method of Mantel test of net relatedness index among samples (βNRI) and net functional relatedness index among samples ($\beta NFRI$) of deciduous and evergreen woody angiosperms among the eight forest plots

影响因子 Predictor variable	落叶木本被子植物 D		常绿木本被子植物 E	
	βNRI	$\beta NFRI$	βNRI	$\beta NFRI$
样地面积 A	0.225	0.303	0.063	0.716
岛屿 I	0.211	0.783	-0.617	2.154
年降水量 AP	0.156	0.574	0.425	-0.465
旱季时间 DS	0.090	0.168	-0.035	0.667
年平均气温 MAT	-0.222*	-0.217	-0.018	-0.332

D, deciduous woody angiosperms; E, evergreen woody angiosperms. A, area; AP, annual precipitation; DS, dry season length; I, island; MAT, mean annual temperature. *, $p < 0.01$.

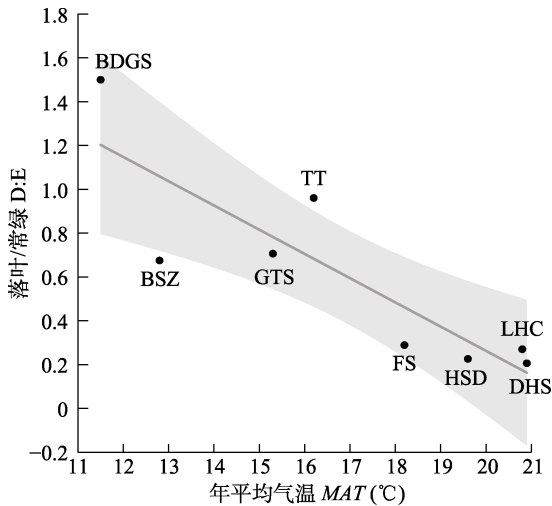


图4 落叶和常绿木本被子植物物种数比例随年平均气温的变化。BDGS, 八大公山; BSZ, 百山祖; DHS, 鼎湖山; FS, 福山; GTS, 古田山; HSD, 黑石顶; LHC, 莲花池; TT, 天童。黑色实心点表示样地, 深灰色线段表示最优线性回归模型(附录III)拟合的落叶和常绿植物丰富度比例的均值, 灰色阴影部分为均值的95%置信区间。线性回归模型的 $R^2_{adj} = 0.707$ 。

Fig. 4 Variation in the ratio of deciduous: evergreen woody angiosperm richness with mean annual temperature. MAT, mean annual temperature; D:E, the ratio of deciduous and evergreen woody angiosperms in species richness. BDGS, Badagongshan; BSZ, Baishanzu; DHS, Dinghushan; FS, Fushan; GTS, Gutianshan; HSD, Heishiding; LHC, Lienhua-chi; TT, Tiantong. Each solid black circle represents a plot, the dark grey line represents the mean of deciduous: evergreen plants richness ratio, and the grey area represents 95% confidence interval of the mean, as fitted by the best supported linear regression model (Supplement III). Adjusted r -square of the linear regression model is $R^2_{adj} = 0.707$.

壤湿润肥沃的环境。落叶植物对于高光照的偏好, 也与以往研究(Miura *et al.*, 2001; Duan *et al.*, 2015; Jin *et al.*, 2018)所发现的常绿阔叶林林窗内的高光照环境更有利于落叶植物更新相一致, 也与叶经济

谱假说(Reich, 2014)的预测一致。而落叶植物对于凉爽和土壤贫瘠环境的偏好, 则可能与落叶性状相关, 在此类环境(例如, 群落演替早期, 较高纬度或高海拔地区)中, 可通过落叶避免受到季节性低温或干旱的伤害, 从而形成对常绿植物的竞争优势(Givnish, 1979, 2002)。而在低光照、温暖、土壤湿润而肥沃的低纬度常绿阔叶林环境中, 则是可以全年进行光合作用的常绿植物处于竞争优势地位(Escudero & del Arco, 1987; Givnish, 2002)。

常绿和落叶木本被子植物在我国亚热带地区尺度上分布的地理更替, 主要受到气温控制, 由于常绿被子植物对温度的要求较落叶被子植物更高(图1B), 因此温度降低更有利于落叶被子植物。该发现也进一步印证气温对于我国乃至东亚地区植被区划和森林分布的巨大影响(Kira, 1991; Ge & Xie, 2017), 以及气候生态位分化(Kira, 1991)对常绿和落叶被子植物在地区尺度上共存的重要意义。另外, 与张田田等(2020)的发现一致, 降水量和旱季持续时间没有明显影响, 则可能与东亚亚热带地区通常较为湿润, 旱季不明显有关, 在这样的情况下, 落叶在耐受季节性干旱方面的优势, 可能在地区尺度上难以体现出明显差异。

总之, 常绿和落叶木本被子植物在谱系和生态习性上的明显分化, 提示两类植物的生态位有较大差异, 可能是两类植物能够在亚热带阔叶林内共存, 进而促进亚热带阔叶林生物多样性维持的重要内因。在此基础上, 亚热带地区阔叶林内的常绿和落叶被子植物在物种数量上的相对优势, 则受到地区尺度气候条件的调节。

致谢 感谢贵州师范大学博士科研启动基金(11904-0519083)的资助。

参考文献

Axelrod (1966). Origin of deciduous and evergreen habits in temperate forests. *Evolution*, 20, 1–15.
Bartón K (2016). MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.15.6. [2019-12-21] <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>.
Bews JW (1927). Studies in the ecological evolution of angiosperms. *The New Phytologist*, 26(2), 65–84.
Cadotte MW, Davies TJ (2016). *Phylogenies in Ecology*. Princeton University Press, Princeton, USA.
Cadotte MW, Davies TJ, Peresneto PR (2017). Why phylogenies do not always predict ecological differences.

- Ecological Monographs*, 87, 535–551.
- Duan R, Huang M, Kong X, Wang Z, Fan W (2015). Ecophysiological responses to different forest patch type of two codominant tree seedlings. *Ecology and Evolution*, 5, 265–274.
- Ellenberg H, Weber HE, Duell R, Wirth V, Werner W (2001). Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas (3 Aufl). *Scripta Geobotanica*, 18, 1–262.
- Escudero A, del Arco JM (1987). Ecological significance of the phenology of leaf abscission. *Oikos*, 49, 11–14.
- Fang XF, Shen GC, Yang QS, Liu HM, Ma ZP, Deane DC, Wang XH (2017). Habitat heterogeneity explains mosaics of evergreen and deciduous trees at local-scales in a subtropical evergreen broad-leaved forest. *Journal of Vegetation Science*, 28, 379–388.
- Fang XF, Yang QS, Liu HM, Ma ZP, Dong S, Cao Y, Yuan MJ, Fei XY, Sun XY, Wang XH (2016). Distribution of species abundance of evergreen and deciduous woody plants in the evergreen broad-leaved forests at Tiantong, Zhejiang. *Biodiversity Science*, 24, 629–638. [方晓峰, 杨庆松, 刘何铭, 马遵平, 董舒, 曹烨, 袁铭皎, 费希旻, 孙小颖, 王希华 (2016). 天童常绿阔叶林中常绿与落叶物种的物种多度分布格局. 生物多样性, 24, 629–638.]
- Ge JL, Xie ZQ (2017). Geographical and climatic gradients of evergreen versus deciduous broad-leaved tree species in subtropical China: implications for the definition of the mixed forest. *Ecology and Evolution*, 7, 3636–3644.
- Givnish TJ (1979). On the adaptive significance of leaf form//Solbrig OT, Jain S, Johnson GB, Raven PH. *Topics in Plant Population Biology*. Palgrave, London. 375–407.
- Givnish TJ (2002). Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. *Silva Fennica*, 36, 703–743.
- Goslee SC, Urban DL (2007). The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data. *Journal of Statistical Software*, 22, 1–19.
- Huang YT, Yao L, Ai XR, Lü SA, Ding Y (2015). Quantitative classification of the subtropical evergreen-deciduous broadleaved mixed forest and the deciduous and evergreen species composition structure across two national nature reserves in the southwest of Hubei, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 990–1002. [黄永涛, 姚兰, 艾训儒, 吕世安, 丁易 (2015). 鄂西南两个自然保护区亚热带常绿落叶阔叶混交林类型及其常绿和落叶物种组成结构分析. 植物生态学报, 39, 990–1002.]
- Jin Y, Russo SE, Yu M (2018). Effects of light and topography on regeneration and coexistence of evergreen and deciduous tree species in a Chinese subtropical forest. *Journal of Ecology*, 106, 1634–1645.
- Kira T (1991). Forest ecosystems of east and southeast Asia in a global perspective. *Ecological Research*, 6, 185–200.
- Kraft NJ, Godoy O, Levine JM (2015). Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112, 797–802.
- Mi XC, Guo J, Hao ZQ, Xie ZQ, Guo K, Ma KP (2016). Chinese forest biodiversity monitoring: scientific foundations and strategic planning. *Biodiversity Science*, 24, 1203–1219. [米湘成, 郭静, 郝占庆, 谢宗强, 郭柯, 马克平 (2016). 中国森林生物多样性监测: 科学基础与执行计划. 生物多样性, 24, 1203–1219.]
- Miura M, Manabe T, Nishimura N, Yamamoto S (2001). Forest canopy and community dynamics in a temperate old-growth evergreen broad-leaved forest, south-western Japan: a 7-year study of a 4-ha plot. *Journal of Ecology*, 89, 841–849.
- Oksanen JF, Blanchet G, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Szoecs E, Wagner H (2017). vegan: Community Ecology Package. R package version 2.4-3. [2020-04-09]. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Paradis E, Claude J, Strimmer K (2004). Analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20, 289–290.
- Pennell MW, Eastman JM, Slater GJ, Brown JW, Uyeda JC, Fitzjohn RG, Alfaro ME, Harmon LJ (2014). geiger v2.0: an expanded suite of methods for fitting macroevolutionary models to phylogenetic trees. *Bioinformatics*, 30, 2216–2218.
- Qian H, Jin Y (2016). 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 Core Team (2016). R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [2020-04-12]. <https://www.R-project.org/>.
- Reich PB (2014). The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102, 275–301.
- Ricklefs RE, He F (2016). Region effects influence local tree species diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113, 674–679.
- Song K, Kohyama T, Da L (2014). Transition patterns across an evergreen-deciduous broad-leaved forest ecotone: the effect of topographies. *Journal of Vegetation Science*, 25, 1257–1266.
- Song YC (1999). Perspective of the vegetation zonation of forest region in eastern China. *Acta Botanica Sinica*, 41, 541–552. [宋永昌 (1999). 中国东部森林植被带划分之我见. 植物学报, 41, 541–552.]
- Song YC (2013). *Evergreen Broad-leaved Forests in China*. Science Press, Beijing. [宋永昌 (2013). 中国常绿阔叶

- 林. 科学出版社, 北京.]
- Song YC, Yan ER, Song K (2015). Synthetic comparison of eight dynamics plots in evergreen broadleaf forests, China. *Biodiversity Science*, 23, 139–148. [宋永昌, 阎恩荣, 宋坤 (2015). 中国常绿阔叶林8大动态监测样地植被的综合比较. 生物多样性, 23, 139–148.]
- Tang CQ, Ohsawa M (2002). Coexistence mechanisms of evergreen, deciduous and coniferous trees in a mid-montane mixed forest on Mt. Emei, Sichuan, China. *Plant Ecology*, 161, 215–230.
- Webb CO, Ackerly DD, Kembel SW (2008). Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, 24, 2098–2100.
- Wu ZY (1980). *Vegetation of China*. Science Press, Beijing. [吴征镒 (1980). 中国植被. 科学出版社, 北京.]
- Zhang L, Luo T, Zhu H, Daly C, Deng K (2009). Leaf life span as a simple predictor of evergreen forest zonation in China. *Journal of Biogeography*, 37, 27–36.
- Zhang TT, Wang X, Jin Y, Yu JP, Ren HB, Qian HY, Chen SW, Ma KP, Yu MJ (2020). Comparative study on species composition between Gutianshan and other eastern typical evergreen broad-leaved forests in China. *Guihaia*, 40, 1061–1070. [张田田, 王璇, 金毅, 余建平, 任海保, 钱海源, 陈声文, 马克平, 于明坚 (2020). 古田山与中国其他东部典型常绿阔叶林物种组成特征的比较. 广西植物, 40, 1061–1070.]
- Zhu Y, Zhao GF, Zhang LW, Shen GC, Mi XC, Ren HB, Yu MJ, Chen JH, Chen SW, Fang T, Ma KP (2008). Community composition and structure of Gutianshan forest dynamic plot in a mid-subtropical evergreen broad-leaved forest, East China. *Chinese Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 262–273. [祝燕, 赵谷风, 张俐文, 沈国春, 米湘成, 任海保, 于明坚, 陈建华, 陈声文, 方腾, 马克平 (2008). 古田山中亚热带常绿阔叶林动态监测样地——群落组成与结构. 植物生态学报, 32, 262–273.]
- 责任编辑: 阎恩荣 编辑: 赵航

附录I 中国亚热带8个森林动态监测样地91个被子植物科的谱系树

Supplement I Phylogeny of the 91 angiosperm families of eight subtropical forest dynamics plots of China

<https://www.plant-ecology.com/fileup/PDF/cjpe.2020.0174-S1.pdf>

附录II 中国亚热带8个森林动态监测样地落叶与常绿木本被子植物的各项生态习性差异的谱系线性回归模型拟合结果

Supplement II Results of difference between evergreen and deciduous woody angiosperms in each ecological behavior as fitted by the phylogenetic linear regression model in eight subtropical forest dynamics plots of China

<https://www.plant-ecology.com/fileup/PDF/cjpe.2020.0174-S2.pdf>

附录III 环境因子对中国亚热带8个森林动态监测样地落叶与常绿木本被子植物比例影响的线性回归模型选择结果

Supplement III Results of comparison of linear model of environmental factors effects on deciduous versus evergreen woody angiosperms species richness ratio of each plot in eight subtropical forest dynamics plots of China

<https://www.plant-ecology.com/fileup/PDF/cjpe.2020.0174-S3.pdf>

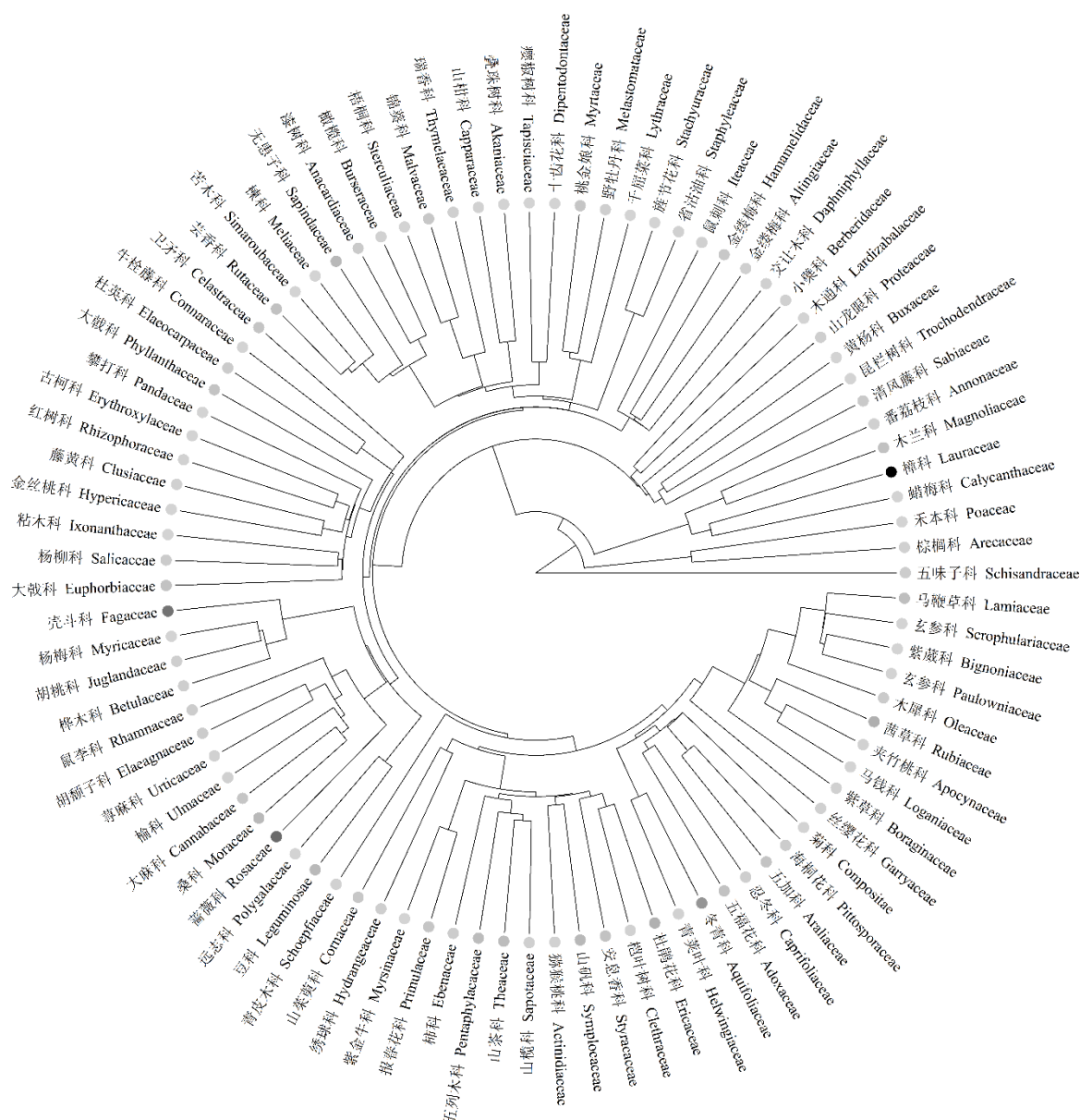
车俭, 郑洁, 蒋娅, 金毅, 乙引 (2020). 中国亚热带 8 大森林动态监测样地常绿和落叶木本被子植物谱系结构及生态习性差异. 植物生态学报, 44, 1007–1014. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0174

Che J, Zheng J, Jiang Y, Jin Y, Yi Y (2020). Separation of phylogeny and ecological behaviors between evergreen and deciduous woody angiosperms in eight forest dynamics plots of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 1007–1014. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0174

<https://www.plant-ecology.com/CN/10.17521/cjpe.2020.0174>

附录 I 中国亚热带 8 个森林动态监测样地 91 个被子植物科的谱系树。

Supplement I Phylogeny of the 91 angiosperm families of eight subtropical forest dynamics plots of China.



图中每个科所对应的圆点颜色越深, 则所含种类越多。

The degree of shade of a circle is proportional to the number of taxa it contains.

车俭, 郑洁, 蒋娅, 金毅, 乙引 (2020). 中国亚热带 8 大森林动态监测样地常绿和落叶木本被子植物谱系结构及生态习性差异. 植物生态学报, 44, 1007–1014. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0174

Che J, Zheng J, Jiang Y, Jin Y, Yi Y (2020). Separation of phylogeny and ecological behaviors between evergreen and deciduous woody angiosperms in eight forest dynamics plots of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 1007–1014. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0174

<https://www.plant-ecology.com/CN/10.17521/cjpe.2020.0174>

附录 II 中国亚热带 8 个森林动态监测样地落叶与常绿木本被子植物的各项生态习性差异的谱系线性回归模型拟合结果

Supplement II Results of difference between evergreen and deciduous woody angiosperms in each ecological behavior as fitted by the phylogenetic linear regression model in eight subtropical forest dynamics plots of China

生态习性 Ecological behavior	估计值 Estimate	下限 Lower CI	上限 Upper CI	<i>p</i>
光照 Light	-0.484	-0.602	-0.367	<0.001
温度 Temperature	0.836	0.719	0.950	<0.001
水分 Moisture	0.336	0.216	0.451	<0.001
土壤肥力 Soil fertility	0.137	0.070	0.204	<0.001
土壤反应 Soil reaction	-0.275	-0.365	-0.180	<0.001

估计值为常绿种与落叶种各生态习性之差的谱系线性模型估计值, 其中正值表示常绿植物的某个生态习性值大于落叶植物, 负值则为常绿植物小于落叶植物。下限和上限, 分别为估计值的 95% 置信区(CI)间的上下限。*p* 为估计值与 0 无差异的可能性大小。

Estimate, the estimate of difference in ecological behavior between evergreen and deciduous plants, with positive value indicating evergreen plants have higher ecological behavior than deciduous plants, negative value indicating evergreen plants have lower ecological behavior than deciduous plants. Lower CI and upper CI, the lower and upper limits of the 95% confidence interval (CI) of the estimate, respectively. *p* possibility of the estimate be not different from zero.

车俭, 郑洁, 蒋娅, 金毅, 乙引 (2020). 中国亚热带 8 大森林动态监测样地常绿和落叶木本被子植物谱系结构及生态习性差异. 植物生态学报, 44, 1007–1014. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0174

Che J, Zheng J, Jiang Y, Jin Y, Yi Y (2020). Separation of phylogeny and ecological behaviors between evergreen and deciduous woody angiosperms in eight forest dynamics plots of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 1007–1014. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0174

<https://www.plant-ecology.com/CN/10.17521/cjpe.2020.0174>

附录 III 环境因子对中国亚热带 8 个森林动态监测样地落叶与常绿木本被子植物比例影响的线性回归模型选择结果

Supplement III Results of comparison of linear model of environmental factors effects on deciduous versus evergreen woody angiosperms species ratio of each plot in eight subtropical forest dynamics plots of China

截距 Intercept	面积 Area	岛屿 Island	旱季 DM	年平均气温 MAT	年降水量 MAP	自由度 df	AICc	Δ	ω
0.604				-0.395		3	10.021	0.000	0.844
0.604						2	15.478	5.457	0.055
0.604			-0.537		-0.503	4	16.764	6.743	0.029
0.604				-0.387	-0.104	4	17.513	7.492	0.020
0.604	0.059			-0.420		4	18.912	8.891	0.010
0.620		+		-0.382		4	19.246	9.225	0.008
0.604			0.012	-0.401		4	19.337	9.316	0.008
0.712		+				3	19.364	9.343	0.008
0.604			-0.192			3	19.522	9.501	0.007
0.604					-0.134	3	20.357	10.336	0.005
0.604	-0.124					3	20.461	10.440	0.005
0.752		+	-0.266			4	24.741	14.721	0.001
0.710	-0.117	+				4	28.019	17.998	0.000
0.604	-0.096		-0.177			4	28.420	18.399	0.000
0.722		+			0.024	4	28.684	18.663	0.000
0.604	-0.143				-0.152	4	28.795	18.774	0.000
0.604			-0.315	-0.208	-0.334	5	30.576	20.555	0.000
0.604	-0.104		-0.523		-0.506	5	32.789	22.768	0.000
0.523		+		-0.446	-0.208	5	34.647	24.626	0.000
0.578		+	-0.558		-0.552	5	35.242	25.222	0.000
0.604	0.040			-0.405	-0.098	5	35.935	25.914	0.000
0.614	0.055	+		-0.410		5	37.535	27.514	0.000
0.604	0.060		0.018	-0.430		5	37.542	27.521	0.000
0.625		+	-0.013	-0.371		5	37.901	27.880	0.000
0.748	-0.074	+	-0.253			5	42.978	32.957	0.000
0.705	-0.119	+			-0.014	5	46.681	36.660	0.000
0.521		+	-0.319	-0.268	-0.445	6	82.836	72.815	0.000
0.604	-0.040		-0.349	-0.172	-0.365	6	86.179	76.158	0.000
0.563	-0.112	+	-0.554		-0.584	6	88.124	78.103	0.000
0.519	0.050	+		-0.471	-0.206	6	90.189	80.168	0.000
0.611	0.057	+	0.008	-0.418		6	93.530	83.509	0.000
0.523	-0.029	+	-0.344	-0.239	-0.465	7	Inf	Inf	0.000

最优模型以粗体标出。截距, 模型截距; 样地面积, 样地的投影面积; 岛屿, 是否位于岛屿上, 可分为大陆和岛屿; 旱季, 旱季持续时间; AICc, 根据样本数量修正过后的赤池信息准则(AIC)值; Δ , 模型与 AICc 最小模型间的 AICc 值差异; ω , 模型为最优模型的概率。岛屿列的“+”号表示模型中含有该变量。

The best supported model is in bold. Intercept, intercept of the model; Area, projected area of a plot; Island, whether the plot is located on an island, can be either mainland or island; DM, dry month; MAT, mean annual temperature; MAP, mean annual precipitation; DF, degree of freedom; AICc, AIC (Akaike information criterion) corrected by limited sample size; Δ , difference in AICc between the model and the parsimonious model; ω , possibility of the model be the best supported model. “+” in the “Island” column indicates the model include this variable.