



中山湿性常绿阔叶林系统发育和功能性的 α 及 β 多样性

杨洁^①, 卢孟孟^{①②}, 曹敏^①, 李捷^①, 林露湘^{①*}

① 中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 西双版纳 666303;

② 中国科学院大学, 北京 100049

* 联系人, E-mail: linluxa@xtbg.ac.cn

2014-05-04 收稿, 2014-07-01 接受, 2014-07-14 网络版发表

国家重点基础研究发展计划(2014CB954100)、国家自然科学基金(31370445)和中国科学院“西部之光”人才培养计划重点项目资助

摘要 群落构建机制一直是群落生态学研究的核心问题. 群落系统发育和功能性的 α 及 β 多样性为探讨生态位过程和中性过程在局域群落构建中的相对作用提供了新的视角. 本研究以哀牢山 6 hm² 中山湿性常绿阔叶林动态监测样地为研究平台, 基于 DNA 条形码构建的群落系统发育树和树种 8 个关键功能性状, 结合地形数据, 分析不同生活史阶段树种在不同空间尺度的系统发育和功能性状 α 及 β 多样性. 研究表明: (1) 各生活史阶段树种在不同空间尺度上均表现出非随机的系统发育和功能性状结构, 系统发育和功能性状聚集程度随空间尺度的增大而增大; (2) 在所有空间尺度上, 系统发育和功能性状的周转都为非随机, 并且环境距离对系统发育和功能性状 β 多样性的解释程度均高于空间距离. 研究结果揭示了环境过滤在中山湿性常绿阔叶林群落构建中起主导作用.

关键词

群落系统发育结构
群落功能性状结构
群落系统发育 β 多样性
群落功能性状 β 多样性
群落构建机制

随着生物多样性丧失的不断加剧, 保护生物多样性的形成和维持机制即群落构建 (community assembly) 机制是生物多样性保护的重要途径. 生态位理论认为共存物种间的生态位分化等确定性因素主导群落构建^[2]; 中性理论支持扩散和随机作用是群落构建的决定因素^[3]. 目前, 越来越多的研究通过整合生态位理论和中性理论共同探讨群落的构建机制^[4,5].

迄今为止, 有关群落构建机制的研究大多从物种维度 (species dimension) 展开^[6,7], 假定物种是独立的进化和功能单元. 然而, 自然群落中的不同物种在进化历史和生态功能上是相互关联的^[8], 现有群落是生态过程和进化过程共同作用的结果. Webb 等人^[9]提出通过分析群落内物种的亲缘关系来推断群落构

建的成因. 物种功能性状在保守进化的情况下, 生境过滤为主的生态过程导致聚集的群落系统发育结构, 而竞争排斥为主的生态过程导致发散的群落系统发育结构. Webb 基于生态位保守理论提出系统发育结构与生态过程的逻辑框架. 生态位保守理论认为, 亲缘关系相近的物种通常具有相似的功能性状^[10], 种间的系统发育相似性可以代替种间的生态相似性^[9]. 然而, 群落中物种功能性状的保守程度并不完全一致, 若群落内物种的功能性状高度分化, 物种间的系统发育关系则不能作为物种生态相似性的综合代表^[10,11].

群落功能性状的多样性是物种功能特征组成的综合格局^[13]. 群落现有的功能性状配置格局是各物种对环境和非环境因子选择差异的结果, 为理解群

引用格式: 杨洁, 卢孟孟, 曹敏, 等. 中山湿性常绿阔叶林系统发育和功能性的 α 及 β 多样性. 科学通报, 2014, 59: 2349–2358

Yang J, Lu M M, Cao M. Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in mid-mountain humid evergreen broad-leaved forest (in Chinese). Chin Sci Bull (Chin Ver), 2014, 59: 2349–2358, doi: 10.1360/N972014-00401

落构建中不同生态过程的相对重要性提供了重要线索^[14,15]。然而,实际研究中往往难以获得群落中所有物种的全部功能性状^[16],部分功能性状并不能完全代表物种在群落中的实际生态位,因而也无法准确推导相关的生态过程^[17]。因此,为有效推测影响群落构建的不同生态学过程,有必要结合物种的系统发育和关键功能性状关系,共同揭示群落构建成因。

随着分子生物学对生物进化历史重建能力的提高,以及功能生态学的发展,利用群落系统发育信息和可量化的植物功能性状来研究群落构建机制的方法得到了广泛应用。利用群落系统发育或功能性状 α 及 β 多样性推断生态位和中性过程在群落构建中的作用受到不少学者的关注^[18~21]。前期研究表明,群落系统发育和功能性状的 α 及 β 多样性与研究尺度密切相关^[22,23],物种间的相互作用和扩散限制发生在群落较小尺度上^[24],环境过滤作用则普遍发生在群落较大尺度上。不同生活史阶段的树种由于对环境的需求和耐受不同,群落系统发育和功能性状的 α 多样性也表现出不同的响应格局。由于需要更多的资源,大树之间更易发生竞争排斥作用,因此群落系统发育和功能性状的 α 多样性更易表现出出发散格局^[22]。物种的进化关系和生态特性在群落间的变化,有助于推断散布限制和环境过滤在群落构建中的相对重要性^[25,26]。尽管使用系统发育或功能性状多样性来推断群落构建机制的研究越来越多,但是,大部

分相关研究并未将群落系统发育和功能性状维度结合起来。而单独基于群落系统发育和功能性状的研究都具有局限性^[17]。

本研究以哀牢山亚热带中山湿性常绿阔叶林6 hm²永久监测样地为平台,基于DNA条形码的分子系统发育树,8类关键功能性状、4类地形因子以及群落调查数据,通过研究群落系统发育和功能性状 α 及 β 多样性,试图回答哀牢山亚热带中山湿性常绿阔叶林群落:(1)树种功能性状是否具有系统发育信号?(2)群落的系统发育结构和功能性状结构在不同树种径级、不同空间尺度和不同生境中是否随机?(3)群落系统发育 β 多样性和功能性状 β 多样性是否会随空间距离或环境距离衰减?(4)群落系统发育和功能性状多样性格局是否一致?

1 材料与方法

(i) 样地概况。哀牢山常绿阔叶林6 hm²动态监测样地位于云南省中部哀牢山国家级自然保护区徐家坝地区,地理位置为101°01'34.7"~101°01'42.0"E, 24°32'9.9"~24°32'20.3"N。整个样地东西长200 m,南北长300 m,最低海拔2488.2 m,最高海拔2537.8 m,相对高差49.6 m(图1),参照CTFS(center for tropical forest science)样地的方法建设。样地主要以木果柯(*Lithocarpus xylocarpus*)为优势种的亚热带中山湿性常绿阔叶林组成,共有乔木种类76种,隶属49属25

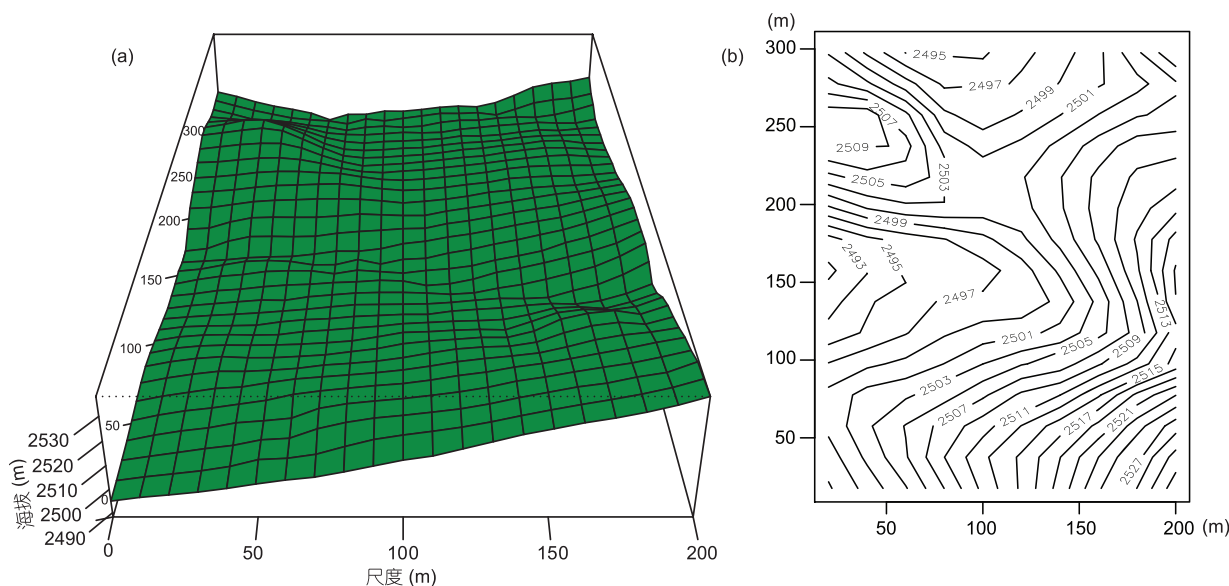


图1 哀牢山6 hm²森林动态监测样地地形图

科。样地内所有胸径大于等于 1 cm 的木本植物均已进行挂牌标记、坐标定位、胸径调查和物种鉴定^[27]。

(ii) 空间尺度、树种径级及生境的划分。为检验群落中平均系统发育和功能性状 α 及 β 多样性是否具有尺度依赖性, 将哀牢山样地划分为 5 m × 5 m, 10 m × 10 m, 20 m × 20 m, 25 m × 25 m, 50 m × 50 m 及 100 m × 100 m 不同尺度的小样方。为检验不同径级树种的分布格局是否受到不同生态学过程的调控, 对哀牢山样地中的冠层树种作径级划分。将样地中最大胸径达到 15 cm 以上的树种视为潜在冠层树种^[17]。依据冠层树种个体径级的频度分析, 划分为小径级树(small): 1 cm ≤ DBH ≤ 5 cm, 中等径级树(medium): 5 cm < DBH ≤ 15 cm, 大树(large): DBH > 15 cm 共 3 类(表 1)。地形因子是土壤水分和养分的综合表现, 环境因子采用平均海拔、凹凸度、坡度和坡向 4 类地形因子。

(iii) 群落系统发育树及功能性状聚类树构建。采用 DNA 条码技术^[28], 通过对树种的 3 个叶绿体基因片段 *rbcL*, *matK*, *trnH-psbA* 和一个核基因片段 ITS 测序, 在 RAxML 软件中, 用极大似然法构建样地 72 个树种的超级系统发育树; 基于非参数速率平滑法(nonparametric rate smoothing, NPRS), 用 r8s 程序对样地树种的超级系统发育树进行分子钟校准以获得等距进化树(ultrametric tree, 图 2)^[29]。根据 Pérez-Harguindeguy 等人^[30]的植物功能性状采集手册, 分别选取代表群落树种叶性状、茎干性状和繁殖体性状的共 8 类关键功能性状(表 2), 通过主成分分析(principal component analysis, PCA)得到能够代表所有功能性状的主成分, 选取前 3 轴作为综合功能性状因子, 将性状矩阵转化为距离矩阵, 根据物种之间的性状距离进行层次聚类, 生成功能性状聚类树^[31]。

(iv) 功能性状的系统发育信号检验。采用 Blomberg 等人^[32]提出的 Brownian motion 进化模型的 K 值来分析系统发育信号。Blomberg's K 是最常用的系统发育信号指数, K 值是类群间性状差异偏离于随机过程的度量。 $K = 1$ 对应布朗运动(Brownian motion

model)进化模型, $K < 1$ 表示功能性状表现出比按布朗运动模型方式进化更弱的系统发育信号, $K > 1$ 表示功能性状表现出比按布朗运动模型方式进化更强的系统发育信号。系统发育信号的显著性可以通过比较功能性状在整个系统发育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。

(v) 群落系统发育和功能性状结构。采用净系统发育亲缘关系指数(net relatedness index, NRI)和平均成对性状距离指数(mean pairwise trait distance, PW)分别计算群落不同径级树种在 6 个空间尺度和不同地形生境的系统发育和功能性状结构^[9,33]。首先计算样方中所有物种对的平均系统发育距离和平均成对性状距离, 保持物种数量及个体数目不变, 将系统发育树或功能性状聚类树末端的物种随机置换 999 次, 从而获得样方中物种在随机零模型下各物种对的平均系统发育距离或平均成对性状距离^[34], 利用随机分布结果将观察值标准化, 获得 NRI 和 $S.E.S PW$ 的值。其计算公式分别为

$$NRI = -1 \times \frac{(MPD_{obs} - \text{mean}(MPD_{rand}))}{sd(MPD_{rand})}, \quad (1)$$

$$S.E.S PW = -1 \times \frac{(PW_{obs} - \text{mean}(PW_{rand}))}{sd(PW_{rand})}, \quad (2)$$

MPD 表示种间平均系统发育距离。 MPD_{obs} 代表实际观察的 MPD 值, MPD_{rand} 代表随机产生的 999 个零群落的 MPD 值, $\text{mean}(MPD_{rand})$ 为零群落 MPD 的平均值, $sd(MPD_{rand})$ 为零群落 MPD 的标准差。 PW 表示平均成对性状距离。 PW_{obs} 代表实际观察的 PW 值, PW_{rand} 代表随机产生的 999 个零群落的 PW 值, PW_{rand} 为零群落 PW 的平均值, $sd(PW_{rand})$ 为零群落的标准差。 $NRI > 0$, 说明小样方的物种在系统发育结构上聚集; $NRI < 0$, 说明小样方的物种在系统发育结构上发散; $NRI = 0$, 说明小样方的物种在系统发育结构上是随机的。 $S.E.S PW > 0$, 说明小样方物种的功能性状结构聚集; $S.E.S PW < 0$, 说明小样方物种的功能性状结构发散; $S.E.S PW = 0$, 说明小样方物种的功能性状结构随机。使用 Student t 检验判断群落系统发育或功能性状结构是否显著偏离于零模型。由于群落尺度上各小样方间物种的 NRI 和 $S.E.S PW$ 可能存在空间自相关^[35], 利用 Moran's I 检验不同尺度上的空间自相关性, 通过 SAR (spatial autoregression analyses)分析去除空间自相关对群落系统发育结构和功能性状结构的影响^[36]。

表 1 哀牢山样地树种径级划分数量

树种径级划分	种	属	科
小径级树	41	28	13
中等径级树	44	31	17
大树	53	37	21
所有个体	76	51	30

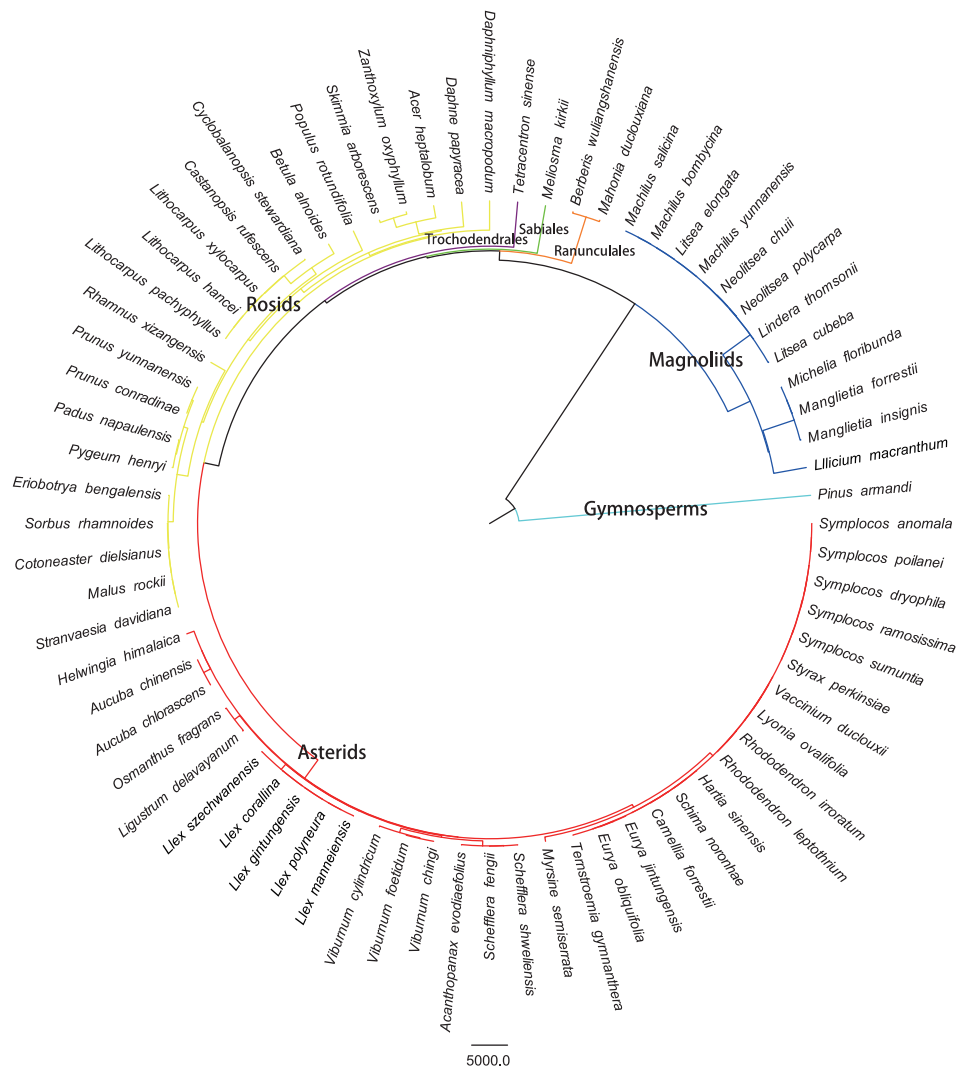


图 2 哀牢山 6 hm² 动态监测样地 72 个物种基于 DNA 条形码建立的群落系统发育树

表 2 8 类树种关键功能性状信息

功能性状	生态策略
叶面积(cm^2)	抗干扰能力, 应对养分胁迫的策略; 高光捕获能力、低叶温和低光捕获能力、高叶温之间的权衡
比叶面积($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$)	资源捕获能力; 低投入、高光合速率、短叶寿命与高投入、低光合速率、长叶寿命之间的权衡
叶绿素含量($\mu\text{g cm}^{-2}$)	代表资源捕获能力的强弱
叶干物质含量(mg g^{-1})	资源分配于生长与分配于抵御病虫害的权衡
叶片厚度(mm)	高投入、抗干扰能力, 长叶寿命与低投入和短叶寿命的权衡
最大树高(m)	高竞争力、高生物量和低竞争力、低生物量之间的权衡
木质阻力(N)	资源分配于生长与分配于抵御病虫害的权衡;
	高生长率、低投入、高死亡率与低生长率、高投入、低死亡率之间的权衡
种子重量(g)	更新策略; 消耗同样的能量是生产大量小种子还是生产少量大种子之间的权衡

(vi) 群落系统发育和功能性状 β 多样性. 采用平均成对距离(mean pairwise distance, D_{pw})指数度量 6 个不同尺度群落间系统发育非相似性(phylogenetic

dissimilarity)或功能非相似性(functional dissimilarity). D_{pw} 反映系统树基部类群在整个系统树上的变化程度^[37]. 计算方式如下:

$$D_{pw} = \frac{\sum_{i=1}^{n_{k1}} f_i \overline{\delta_{ik2}} + \sum_{j=1}^{n_{k2}} f_j \overline{\delta_{jk1}}}{n_{k1} + n_{k2}}, \quad (3)$$

其中 $\overline{\delta_{ik2}}$ 表示群落 $k1$ 中物种 i 与群落 $k2$ 中所有物种的平均成对距离; n_{k1} 表示群落 $k1$ 中的物种数目; f_i 表示在群落 $k1$ 中物种 i 的相对多度^[38]. 假定每个群落物种数量不变, 群落间共同拥有的物种数量不变, 随机置换系统发育树或性状树末端的物种 999 次构建零模型, 比较实际观测的群落系统发育或性状的 D_{pw} 指数与零模型产生的 D_{pw} , 随机化检验以确认群落间的系统发育相似性或功能相似性是否随机构成.

将整个样地划分为 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ 的小样方, 计算 150 个样方中心两两之间的欧式距离作为空间距离. 环境因子采用标准化之后的平均海拔、凹凸度、坡度和坡向, 对标准化之后的矩阵计算欧式距离作为环境距离. 计算 150 个样方两两之间的 D_{pw} , 将各小样方的空间距离、环境距离与 D_{pw} 进行偏 Mantel 检验 (patial mantel test), 用空间距离、环境距离和两者结合的 3 种方式对系统发育 β 多样性值进行方差分解, 比较空间距离和环境距离对群落系统发育和功能性状周转的解释程度. 群落系统发育和功能性状的分析利用 R 软件完成^[39].

2 结果

2.1 功能性状的系统发育信号

哀牢山样地 8 类功能性状的 K 值都小于 1, 低于布朗模型的预期值 (表 3). 但是功能性状的 P 值都小于 0.05, 说明所分析的功能性状与随机模型比较具有显著的群落系统发育信号, 即可以认为哀牢山样地亲缘关系相似的物种具有相似的功能性状.

表 3 哀牢山样地功能性状的系统发育信号检验结果

性状	K 值	物种数量	P 值
叶面积(cm^2)	0.23	72	0.019
比叶面积($\text{cm}^2\text{ g}^{-1}$)	0.16	72	0.039
叶绿素含量(mg g^{-1})	0.63	72	0.025
叶干物质含量(mg g^{-1})	0.43	72	0.005
叶片厚度(mm)	0.57	72	0.001
最大树高(m)	0.71	72	0.002
木质阻力(N)	0.64	72	0.003
种子重量(g)	0.49	72	0.001

2.2 群落系统发育和功能性状结构

除中等径级树种在小尺度上 ($5\text{ m} \times 5\text{ m}$) 的群落系统发育呈随机结构外, 3 个径级树种的平均 NRI 在其余尺度和所有地形上都不是随机的 (Student t 检验, $P < 0.05$, 图 3(a) 和 4(a)). 胸径大于 1 cm 的所有树种在 6 个空间尺度和各地形上均表现出系统发育聚集结构 (图 3(a) 和 4(a)). 小树和中等径级树种在 6 个空间尺度上均表现出系统发育聚集结构, 大树仅在大尺度上 ($50\text{ m} \times 50\text{ m}$ 和 $100\text{ m} \times 100\text{ m}$) 表现出系统发育聚集结构 (图 3(a)). 随着树种径级增加, 6 个空间尺度上群落系统发育结构的聚集程度逐渐降低 (图 3(a)).

除中等径级树种在小尺度上 ($5\text{ m} \times 5\text{ m}$) 的功能性状呈随机结构外, 3 个径级树种的平均 $S.E.S\ PW$ 在其余尺度和地形上均不随机 (Student t 检验, $P < 0.05$, 图 3(b)). 胸径大于 1 cm 的所有树种在 6 个空间尺度和 4 类地形上均表现出功能性状聚集结构. 在所有空间尺度和地形类型上, 所有径级树种均表现出功能性状聚集结构, 小树在 6 个空间尺度上的功能性状聚集程度大于中等径级树种和大树 (图 3(b)).

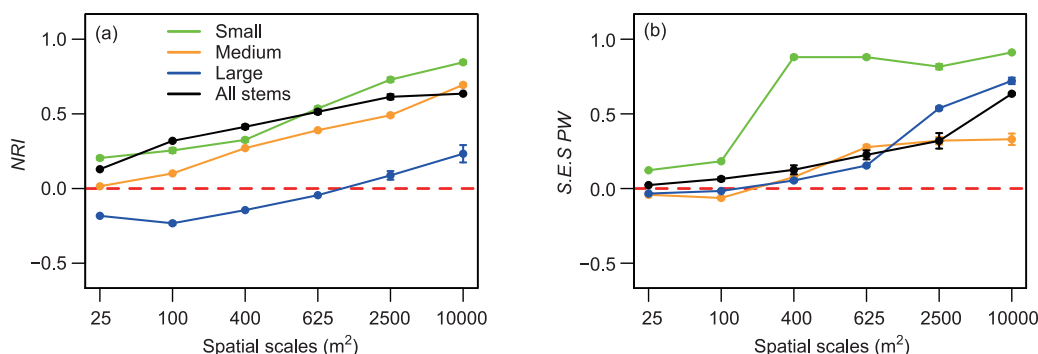


图 3 哀牢山 6 hm^2 样地不同径级树种的系统发育(a)和功能性状结构(b)(平均值 $\pm$ 标准误)在 6 个空间尺度上的分布

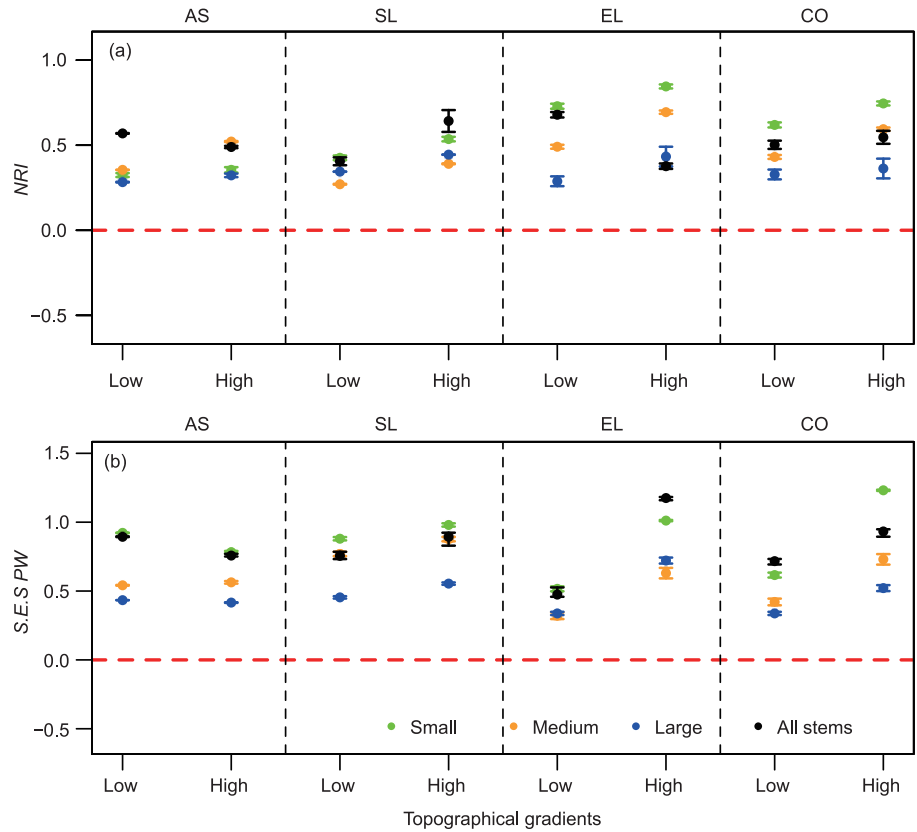


图 4 哀牢山 6 hm² 样地不同径级树种的系统发育(a)和功能性状结构(b)(平均值±标准误)在 4 个地形因子上的分布
AS, 坡度; SL, 坡向; EL, 海拔; CO, 凹凸度

2.3 群落系统发育和功能性状 β 多样性

系统发育和功能性状的 $S.E.S. D_{pw}$ 在各个尺度均偏离零值, 说明系统发育和功能性状的周转在 6 个尺度均为非随机(表 4). 系统发育和功能性状 $S.E.S. D_{pw}$ 的平均值为正值, 与零分布相比较, 观察到的系统发育和功能性状在各尺度小样方间的变化都比预期的更快. 以 20 m × 20 m 尺度为基本样方, 4 个地形因子的环境距离对系统发育和功能性状周转的解释力度大于空间距离对其的解释力度(表 5), 海拔和凹凸度

对系统发育和功能性状 β 多样性的解释力度大于坡度和坡向的解释力度.

3 讨论

3.1 功能性状的系统发育信号

物种功能性状在系统发育树上的分布是否保守, 是基于系统发育结构推断物种共存机制的必要前提^[12]. 当群落中的功能性状具有系统发育信号时, 群落的系统发育结构和群落的功能性状结构才会一

表 4 哀牢山样地 6 个空间尺度系统发育标准化平均成对距离($S.E.S. D_{pw}$, 平均值±标准误)和功能性状标准化平均成对距离($S.E.S. D_{pw}$, 平均值±标准误)

	系统发育标准化平均成对距离	功能性状标准化平均成对距离
5 m × 5 m	0.326 ± 2.34	0.526 ± 3.55
10 m × 10 m	0.267 ± 5.19	0.367 ± 4.17
20 m × 20 m	1.035 ± 4.36	0.935 ± 4.81
25 m × 25 m	1.062 ± 5.63	0.062 ± 5.23
50 m × 50 m	0.621 ± 6.64	0.421 ± 5.90
100 m × 100 m	0.110 ± 2.04	0.210 ± 3.72

表 5 哀牢山样地 20 m × 20 m 尺度上系统发育和功能性状 β 多样性值与空间距离、环境距离的方差分解检验结果

环境因子	解释变量 ^{a)}	群落系统发育 β 多样性	功能性状 β 多样性
坡度	a + b + c	0.011	0.010
	a + b	0.002	0.002
	b + c	0.006	0.005
	a	0.002	0.002
	c	0.008	0.007
坡向	a + b + c	0.012	0.012
	a + b	0.003	0.002
	b + c	0.008	0.007
	a	0.002	0.002
	c	0.009	0.008
海拔	a + b + c	0.018	0.015
	a + b	0.008	0.003
	b + c	0.013	0.009
	a	0.006	0.003
	c	0.011	0.012
凹凸度	a + b + c	0.015	0.012
	a + b	0.006	0.005
	b + c	0.008	0.007
	a	0.003	0.002
	c	0.010	0.010

a) a + b + c 表示环境距离和空间距离解释的部分, a + b 表示空间距离解释的部分, b + c 表示环境距离解释的部分, a 表示去除环境距离影响后空间距离解释的部分, c 表示去除空间距离影响后环境距离解释的部分

致。通过对哀牢山样地树种叶功能性状、茎干功能性状和繁殖体功能性状共 8 类功能性状的系统发育信号检验发现, 8 类功能性状均表现出系统发育信号(表 3), 说明哀牢山样地的功能性状在进化上是保守的, 群落系统发育格局应该和功能性状格局一致。虽然功能性状的系统发育信号随机置换检验结果是显著的($P < 0.05$), 但是, 所有物种的系统发育信号检验 K 值均小于 1, 系统发育信号低于布朗模型的预期值, 因此哀牢山样地群落系统发育和性状格局并不完全一致, 结合群落功能性状格局共同推导群落构建成因才能更加准确。

3.2 群落构建中的生态位过程

通过在不同空间尺度和地形生境设置零模型, 比较得到所观察的群落系统发育和功能性状的结构以及 β 多样性与随机群落的差异程度。中性过程预测观察到的群落系统发育和功能性状的结构是随机的,

且群落系统发育和功能性状的 β 多样性与随机的 β 多样性无差别。研究结果表明, 哀牢山中山湿性常绿阔叶林不同径级树种的系统发育和功能性状结构在中等尺度和大尺度, 以及 4 类地形因子上均表现出非随机的结构, 且观察到的群落系统发育和功能性状的 β 多样性在 5 个不同尺度都比随机的高, 这种结果与中性理论的预测不一致。因此, 本研究的结果支持生态位过程在中山湿性常绿阔叶林群落构建中的作用更重要。

哀牢山样地系统发育和功能性状结构及 β 多样性均表现出尺度依赖性。胸径大于 1 cm 的所有物种, 在所有尺度和地形上都表现出系统发育和功能性状聚集的结构, 随着尺度的增加, 各生活史阶段的树种系统发育和功能性状结构聚集程度增加。不同径级树种在中等尺度和大尺度均表现出系统发育和功能性状聚集结构。系统发育和功能性状结构表明环境过滤是影响群落构建的主要生态过程。通过偏 Mantel 检验, 空间距离对群落的系统发育和功能性状的转换的解释力度远低于环境距离的解释力度, 同时验证了环境过滤在群落构建中的重要性。哀牢山不同生活史阶段树种的系统发育结构与哥斯达黎加的研究结果相似^[22], 同一空间尺度, 随着树种径级的增加, 系统发育聚集结构越来越弱(图 3(a))。在功能性状具有系统发育信号的前提下, 不同径级树种系统发育结构支持随着树种的个体发育, 物种之间的相互作用逐渐增强^[17]。特别是小尺度上的大树, 由于大树之间对有限资源的争夺, 竞争排斥作用导致发散的系统发育结构。

3.3 群落构建中的中性过程

在小尺度上(5 m × 5 m), 中等径级树种呈现随机的系统发育和功能性状结构(图 3), 意味着中性过程在这一尺度上可能发挥作用。同时, 在 20 m × 20 m 空间尺度上, 空间距离对群落系统发育和功能性状 β 多样性的解释力度显著(表 5)。群落系统发育和功能性状结构及 β 多样性的格局均表明中性过程可能在哀牢山样地的小尺度上发挥一定作用。

3.4 基于系统发育和功能性状维度的结果差异及其启示

系统发育和功能性状的现有研究已揭示出不同空间尺度^[19]、树种径级^[22]或者不同森林类型^[26]的系

统发育和功能性状格局并不完全一致. 哀牢山样地不同径级的树种在不同空间尺度和地形中, 群落系统发育和功能性状在 α 及 β 多样性上均表现出一定的差异. 哀牢山功能性状的系统发育信号较弱($K < 1$), 这可能是导致系统发育格局和功能性状格局不一致的主要原因. 目前不少研究认为, 如果群落中性状高度分化, 系统发育距离并不能很好的代表物种之间的生态差别^[40], 单独基于系统发育信息对群落构建和物种共存的研究可能会导致错误的结果^[17]. 因此,

在弱的系统发育信号下, 需结合系统发育和功能性状维度才能较为准确地推导群落构建机制. 系统发育和功能性状的格局不完全一致, 也有可能是对功能性状的采样不完全所造成, 从而导致当前所获得的功能性状并不能代表物种的实际生态位^[17,41]. 因此不管是单独基于系统发育维度还是功能性状维度的研究, 都有其局限性. 将群落的系统发育信息和功能性状信息结合起来, 能够避免仅基于单一维度研究的局限性, 获得更加准确的结果.

致谢 中国科学院西双版纳热带植物园哀牢山生态站为本研究提供大量支持.

参考文献

- 1 Thomas J A, Telfer M G, Roy D B, et al. Comparative losses of british butterflies, birds, and blants and the global extinction crisis. *Science*, 2004, 303: 1879–1881
- 2 Tilman D. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton: Princeton University Press, 1982
- 3 Hubbell S P. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton: Princeton University Press, 2001
- 4 Leibold M A, McPeck M A. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community. *Ecology*, 2006, 87: 1399–1410
- 5 Adler P B, HilleRisLambers J, Levine J M. A niche for neutrality. *Ecol Lett*, 2007, 10: 95–104
- 6 Condit R, Pitman N, Leigh E G, et al. B-diversity in tropical forest trees. *Science*, 2002, 295: 666–669
- 7 Ackerly D D. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *Int J Plant Sci*, 2003, 164: 165–184
- 8 Faith D P, Baker A M. Phylogenetic diversity (PD) and biodiversity conservation: Some bioinformatics challenges. *Evol Bioinform*, 2006, 2: 121–128
- 9 Webb C O, Ackerly D D, McPeck M A, et al. Phylogenies and community ecology. *Annu Rev Ecol Syst*, 2002, 33: 475–505
- 10 Darwin C. *The Origin of Species by Means of Natural Selection*. London: Murray Press, 1859
- 11 Cavender-Bares J, Ackerly D D, Baum D A, et al. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *Am Nat*, 2004, 163: 823–843
- 12 Yang J, Zhang G, Ci X, et al. Functional traits of tree species co-vary with environmental niches in two large forest dynamics plots. *J Plant Ecol*, 2014, 7: 115–125
- 13 McGill B J, Enquist B J, Weiher E, et al. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol Evol*, 2006, 21: 178–185
- 14 Kraft N J B, Valencia R, Ackerly D D. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 2008, 322: 580–582
- 15 Lebrija-Trejos E, Pérez-García E A, Meave J A, et al. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology*, 2010, 91: 386–398
- 16 Baraloto C, Hardy O J, Paine C E T, et al. Using functional traits and phylogenetic trees to examine the assembly of tropical tree communities. *J Ecol*, 2012, 100: 690–701
- 17 Swenson N G. The assembly of tropical tree communities-the advances and shortcomings of phylogenetic and functional trait analyses. *Ecography*, 2013, 36: 264–276
- 18 Kembel S W. Disentangling niche and neutral influences on community assembly: Assessing the performance of community phylogenetic structure tests. *Ecol Lett*, 2009, 12: 949–960
- 19 Kraft N J B, Ackerly D D. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecol Monographs*, 2010, 80: 401–422
- 20 Fine P V A, Kembel S W. Phylogenetic community structure and phylogenetic turnover across space and edaphic gradients in western Amazonian tree communities. *Ecography*, 2011, 34: 552–565
- 21 González-Caro S, Umaña M N, Álvarez E, et al. Phylogenetic alpha and beta diversity in tropical tree assemblages along regional scale environmental gradients in Northwest South America. *J Plant Ecol*, 2014, 7: 145–153

- 22 Swenson N G, Enquist B J, Thompson J, et al. The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities. *Ecology*, 2007, 88: 1770–1780
- 23 Bin Y, Wang Z, Wang Z, et al. The effects of dispersal limitation and topographic heterogeneity on beta diversity and phylobetadiversity in a subtropical forest. *Plant Ecol*, 2010, 209: 237–256
- 24 Weiher E, Keddy P A. Assembly rules, null models, and trait dispersion: New questions from old patterns. *Oikos*, 1995, 74: 159–164
- 25 饶米德, 冯刚, 张金龙, 等. 生境过滤和扩散限制作用对古田山森林物种和系统发育 β 多样性的影响. *科学通报*, 2013, 58: 1204–1212
- 26 Swenson N G, Erickson D L, Mi X, et al. Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in temperate and tropical tree communities. *Ecology*, 2012, 93: S112–S125
- 27 巩合德, 杨国平, 鲁志云, 等. 哀牢山常绿阔叶林树种多样性及空间分布格局. *生物多样性*, 2011, 19: 143–150
- 28 Kress W J, Erickson D L, Jones F A, et al. Plant DNA barcodes and a community phylogeny of a tropical forest dynamics plot in Panama. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 18621–18626
- 29 卢孟孟, 慈秀芹, 杨国平, 等. 亚热带森林乔木树种 DNA 条形码研究——以哀牢山自然保护区为例. *植物分类与资源学报*, 2013, 35: 733–741
- 30 Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnie E, et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot*, 2013, 61: 167–234
- 31 Petchey O L, Gaston K J. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecol Lett*, 2002, 5: 402–411
- 32 Blomberg S P, Garland T, Ives A R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. *Evolution*, 2003, 57: 717–745
- 33 Liu X, Swenson N G, Zhang J, et al. The environment and space, not phylogeny, determine trait dispersion in a subtropical forest. *Funct Ecol*, 2013, 27: 264–272
- 34 Gotelli N J. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*, 2000, 81: 2606–2621
- 35 Diniz-Filho J A F, Bini L M, Hawkins B A. Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. *Glob Ecol Biogeogr*, 2003, 12: 53–64
- 36 Kembel S W, Hubbell S P. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. *Ecology*, 2006, 87: S86–S99
- 37 Webb C O, Ackerly D D, Kembel S W. Phylocom: Software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, 2008, 24: 2098
- 38 Swenson N G. Phylogenetic beta diversity metrics, trait evolution and inferring the functional beta diversity of communities. *PLoS One*, 2011, 6: e21264
- 39 R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2012, <http://www.R-project.org/>
- 40 Losos J B. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecol Lett*, 2008, 11: 995–1003
- 41 Cadotte M W, Cardinale B J, Oakley T H. Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 17012–17017

Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in mid-mountain humid evergreen broad-leaved forest

YANG Jie¹, LU MengMeng^{1,2}, CAO Min¹, LI Jie¹ & LIN LuXiang¹

¹Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 666303, China;

²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Understanding the mechanisms of community assembly is a key issue in the study of biodiversity. Phylogenetic and functional alpha and beta diversity can provide new insights into the relationships of stochastic and deterministic processes underpinning community assembly. To reveal the mechanisms underlying community assembly of mid-mountain humid evergreen broad-leaved forest, we studied a 6-ha forest dynamics plot in the Ailao Mountains of southwestern China. We used molecular phylogeny, eight functional tree-species traits, topographic variation and spatial data to analyze the phylogenetic and functional structure and beta diversity of the tree assemblages. Non-random phylogenetic and functional structure was found in each tree size class across all spatial scales. As spatial scales increased, we observed more extensive phylogenetic structure and greater clustering of functional traits. The turnover of lineages and species functions between subplots was generally non-random. Compared with geographic distance, environmental distance better explained the observed variation in phylogenetic and functional turnover. Our results reveal that environment is the most important factor influencing species filtering in mid-mountain humid evergreen broad-leaved forest.

phylogenetic structure, functional structure, phylogenetic beta diversity, functional beta diversity, mechanisms of community assembly

doi: 10.1360/N972014-00401