•研究报告•

停止人为去除植物功能群后的高寒草甸 多样性恢复过程与群落构建

孙德鑫 刘 向 周淑荣*

(复旦大学生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 上海 200438)

摘要: 已有大量研究利用功能性状或系统发育来推断群落构建机制, 然而不同过程可能会导致相似的格局。本文基于对甘南高寒草甸植物功能群去除处理后群落恢复过程的跟踪调查, 对比了物种多样性、功能多样性和系统发育多样性的动态变化, 并分析了物种定殖与消失过程对功能多样性和系统发育多样性变化的影响。结果表明: 去除不同数量功能群的群落中: (1)包括物种丰富度(SR)、Shannon-Wiener指数(H')和Simpson指数(D)在内的传统物种多样性均随时间快速上升并与自然群落趋同, 不同群落的均匀度指数(J)随时间呈增加趋势并趋于相似; 功能多样性(FD)与系统发育多样性(PD)呈现出与物种多样性相似的动态变化趋势, 而平均配对距离(MPD/MPD_a 、 MFD/MFD_a)则向中等程度聚集。(2)不同群落的功能群和物种组成在短期内均恢复到与自然群落非常相似的程度。(3)物种定殖与消失过程的功能格局是群落恢复过程中趋同效应的主要驱动力。本研究揭示了高寒草甸植物功能群去除停止后群落短期内快速恢复的过程, 说明在小尺度且周边具有大范围未退化草甸的情况下, 无论物种多样性、功能多样性还是系统发育多样性都具有较快的恢复能力, 同时说明了利用群落系统发育多样性格局来推断群落构建机制的局限性。

关键词: 功能多样性; 系统发育多样性; 物种多样性; 恢复; 高寒草甸

Dynamical changes of diversity and community assembly during recovery from a plant functional group removal experiment in the alpine meadow

Dexin Sun, Xiang Liu, Shurong Zhou*

Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Fudan University, Shanghai 200438

Abstract: Recently, numerous studies have used functional trait or phylogeny to infer the mechanisms of community assembly. However, different processes may lead to similar patterns of diversity. In an alpine meadow plant community in Gannan, we compared the dynamical changes in species diversity, functional diversity and phylogenetic diversity with experimental removal of plant functional groups. We assessed how colonization and extinction affected diversity dynamics after removing functional groups. We found that for communities receiving removals of different number of functional groups, species richness (SR), Shannon-Wiener index (H'), Simpson index (D), and evenness index (J) rapidly converged to the levels for natural communities. Moreover, functional diversity (FD) and phylogenetic diversity (PD) showed the similar trends as species diversity, while the mean pairwise distances (MPD/MPD_a and MFD/MFD_a) converged to medium levels. Next, species and functional group compositions recovered to the levels of natural communities within a short period. Finally, we found that functional patterns of species colonization and extinction was the main driver of the community recovery. This study indicates that the diversity of species, functions, and phylogeny of plant communities in alpine meadows can recover quickly from functional group removal at small scales when close to natural alpine meadows.

Key words: functional diversity; phylogenetic diversity; species diversity; recovery; alpine meadow

收稿日期: 2018-02-21; 接受日期: 2018-04-24

基金项目: 国家自然科学基金(31770518)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zhshrong@fudan.edu.cn

群落的结构与动态自生态学学科诞生以来便成为其研究的核心问题之一(Götzenberger et al, 2012),也是理解群落构建过程的重要途径(Clements, 1916; Gleason, 1927; Bhaskar et al, 2014)。而现有研究对于群落的属性仍存争议(Clements, 1916; Gleason, 1927; Bhaskar et al, 2014)。一种观点认为群落与环境之间存在一对一的专属关系,在不考虑物种迁入序列的情况下,在相似环境中的局域群落最终会收敛为单一的结构,从而形成一种单稳态状态,也就是说相同生境下,群落随演替的进展最终会呈现趋同效应(Clements, 1916; Chase, 2003; Fukami et al, 2005)。另外一种观点认为即使在相似的环境下,由于物种迁入序列差异,最终导致群落组成上的差异,从而显示多稳态现象(Gleason, 1927),而这种现象在相关的理论与实验研究中也得到了一定程度的验证(Luh & Pimm, 1993; Samuels & Drake, 1997; Fukami & Nakajima, 2011)。

干扰是影响群落物种多样性和组成的重要因素(Connell & Slatyer, 1977; Platt & Connell, 2003),一般情况下,群落受到不同类型、强度和频度的干扰后可能会产生不同的植被恢复的速度与方向(Pascarella et al, 2000; Chazdon, 2003; 缪宁等, 2014),且由于保留种与先锋种的传播等因素的存在,会加快恢复的过程(Holl, 1999; 缪宁等, 2014)。以往对于干扰后的群落恢复或群落恢复演替过程研究中通常只以基于分类学的物种多样性(物种丰富度、Simpson多样性指数等)作为主要指标,同时也基本确立了受到干扰后的群落随着恢复的进程呈现出物种多样性升高、群落间趋同的结论(杨莹博等, 2010; 赵丽娅等, 2017)。但生态系统的功能却更多地依赖于群落中不同物种所具有的特定功能性状(Hooper & Vitousek, 1997; Díaz et al, 2004)。实际上,除基于分类学的物种多样性度量指标(如物种丰富度、Shannon-Wiener指数和Simpson指数等)外,结合植物功能性状的功能多样性(functional diversity, Petchey & Gaston, 2002)以及群落内物种进化历史的系统发育多样性(Faith, 1992),同时应用零模型(null model)检验,在研究群落构建以及生态系统功能等方面发挥了重要作用(Purschke et al, 2013; Li et al, 2015),近年来这种方法也开始在国内相关研究中逐渐得到了应用(车应弟等, 2017)。

但是,众多利用功能和系统发育格局来推断群

落构建机制的研究也遭到了不少质疑,因为同样的格局可能是完全不同的过程所导致的。例如,收敛的系统发育格局虽然很可能是环境过滤导致的,而竞争排除往往使系统发育格局趋于发散(Webb et al, 2002; Cavender-Bares et al, 2009),但同时竞争排除也可能淘汰竞争能力较弱的一组生态学上相似的物种,从而导致收敛的功能或系统发育格局(Mayfield & Levine, 2010)。跟踪群落功能和系统发育的动态变化以及从主导动态变化的物种定殖和消失过程出发可能会获得进一步的证据。例如有研究发现,随着演替进展,亲缘关系较远的物种的定殖(入侵)而不是近缘种的消失(即竞争排除)使得群落功能和系统发育格局随着演替趋于发散(Li et al, 2015)。然而已有的研究多侧重于对单一起点(如弃耕)恢复过程的追踪描述,缺乏不同起始条件下恢复过程的比较研究。

我们在连续4年去除不同数量的功能群之后,跟踪调查经历不同去除干扰的植物群落中物种、功能和系统发育多样性的变化进程,探讨了以下两个科学问题:(1)受到不同去除干扰的草甸群落,其物种多样性、功能多样性、系统发育多样性的动态变化规律是否一致,并随着群落恢复呈现趋同效应?(2)停止去除后物种的定殖与消失过程在功能性状与系统发育方面所呈现的格局是否有所不同?是否可以从中推断群落的构建机制?

1 材料与方法

1.1 研究地自然概况

实验地位于甘肃省甘南藏族自治州玛曲县境内的兰州大学高寒草甸与湿地生态系统定位研究站,地理位置35°58' N, 101°53' E, 海拔约3,500 m。年平均气温1.2℃,最冷月(1月)平均气温-10.7℃,最热月(7月)平均气温11.7℃。年平均降水量620 mm(Lü et al, 2017),85%的降雨集中在6-9月。土壤平均厚度80 cm,为高山草甸土(Liu et al, 2017)。实验地植被群落为典型高寒草甸,主要以禾本科、菊科、毛茛科等多年生草本植物为优势种,如早熟禾属(*Poa*)、嵩草属(*Kobresia*)、披碱草属(*Elymus*)、针茅属(*Stipa*)等禾草,以及橐吾属(*Ligularia*)、风毛菊属(*Saussurea*)等双子叶植物(Liu et al, 2015)。

1.2 实验设计

为研究经历不同干扰后的植物群落恢复和构

建过程, 本研究先进行了功能群去除实验。于2011年6月设置85个间距为3 m、直径1 m的样圆。将整个实验地所发现的54个常见物种根据其自然属性、生殖能力以及扩散方式等特性分为4个功能群: 禾本科与莎草科(A)、菊科(B)、豆科(C)以及杂草(D)。功能群随机组合为15种处理: 分别为ABCD、ABC、ABD、BCD、ACD、AB、AC、AD、BC、BD、CD、A、B、C、D, 并以覆盖全部功能群的ABCD组合作为自然对照, 每种处理5个重复, 另增加10个仅去除稀有种(稀有种定义为相对多度小于5%的物种)的处理(X)(去除稀有种的数量和种类视原样圆内所含有的稀有种而定)。从2011年至2014年, 每年分两次(6月初与7月初)贴地去除非目标功能群中所有物种的地上部分(例如: ABC功能群组合的样方中去除D功能群), 并于每年8月物种生长季的高峰期收集小样圆(每个样方中心直径为0.5 m小样圆)中物种数、物种的多度及地上生物量(Liu et al, 2015; 宋非凡, 2015^①)。2014年后不再进行人工去除, 使样方植物群落自然恢复, 并将2014年8月的群落调查定为群落恢复起点, 且于2015年8月与2016年8月分别调查记录小样圆中的物种构成, 主要包括物种丰富度和多度。以去除第三年(2013年)为研究起点, 并以2013–2016年为时间序列研究去除不同功能群组合后的群落恢复动态(其中2013–2014年作为去除效应对比)。同时将2014年与2016年的群落物种进行对比, 并划分为消失种(2014年群落中存在, 2016年在群落中消失的物种)、保留种(2014年与2016年群落中均存在的物种)和定殖种(2014年群落中不存在, 2016年群落中出现的物种), 以探究恢复过程中的物种功能与系统发育关系的变化规律。

1.3 植物功能性状

本研究测定了5种对植物竞争或扩散能力至关重要的性状, 分别为: 植物最大株高(cm)、叶片氮含量(mg/g)、叶片磷含量(mg/g)、平均种子质量(mg)和比叶面积(cm²/g) (Walker et al, 1999; Flynn et al, 2011)。植物性状获得过程详见Liu等(2015), 在此仅作简单描述: 我们在样地周边自然群落中随机选择每种植物的50株成熟个体测量高度, 并采集每种植物50片成熟健康叶片, 使用惠普Scanjet G-4010扫描仪扫描成图片, 利用图像分析软件ImageJ计算叶

面积。(1)通过性状数据标准化获得性状矩阵;(2)利用欧氏距离将性状矩阵转化为距离矩阵;(3)将距离矩阵层次聚类生成功能系统树图(Petchey & Gaston, 2002), 并用于后续的功能多样性分析。

1.4 构建系统发育树

为衡量物种间的系统发育关系, 本研究通过构建系统发育树计算了系统发育多样性指数。植物系统发育分析的详细构建过程见Liu等(2015)。在此对系统发育树构建过程仅作简单描述: (1)采集样地中所有物种的健康叶片, 通过CTAB法对叶绿体中*rbcL*和*matK*两条基因片段进行提取、扩增与测序(Kress et al, 2010); (2)使用Clustal X对两条片段进行比对(Larkin et al, 2007); (3)利用R软件(R Core Team, 2017) *phangorn*包中的“modelTest”函数(Schliep, 2011)进行模型检测并选择最优碱基替代模型;(4)利用PhyML 3.0构建最大似然发育树(Guindon et al, 2010)和MrBayes构建贝叶斯发育树(Ronquist & Huelsenbeck, 2003), 并分别通过运行500次bootstrap replicates检验系统发育树节点支持率;(5)利用R软件*ape*包中的“chronopl”函数(Paradis et al, 2004)将系统发育树转换为超度量树(Sanderson, 2002), 利用所得到的超度量树进行接下来的系统发育多样性分析。

1.5 数据分析

1.5.1 物种多样性

物种多样性是群落的基本特征, 可以表征群落的组成结构, 也可以反映植物群落的特点(Brakenhelm & Liu, 1998)。选取物种丰富度(SR)指数、涵盖了群落物种丰富度与均匀度的综合多样性指数: Shannon-Wiener指数(H') (Shannon, 1948)和Simpson指数(D) (Simpson, 1949), 以及度量群落中物种分布均匀程度的Pielou均匀度指数(J) (Pielou, 1966)作为传统基于分类学的物种多样性测度方法(Deng et al, 2015)。计算公式如下:

物种丰富度(SR):

$$SR = S \quad (1)$$

Shannon-Wiener指数(H'):

$$H' = -\sum p_i \ln p_i \quad (2)$$

Simpson指数(D):

$$D = 1 - \sum p_i^2 \quad (3)$$

Pielou均匀度指数(J):

① 宋非凡 (2015) 群落系统发育多样性和功能性状多样性对青藏高原高寒草甸植物群落生产力的影响. 硕士学位论文, 兰州大学, 兰州.

$$J = - \frac{\sum p_i \ln(p_i)}{\ln S} \quad (4)$$

其中, S 表示总的物种数, p_i 表示第 i 个物种的相对多度。

1.5.2 系统发育多样性

本研究中利用系统发育多样性来研究群落恢复过程中群落系统发育水平的动态变化。基于构建的系统发育树,利用R软件(R Core Team, 2017)的 *picante*包(Kembel et al, 2010)计算常用系统发育多样性指数:物种系统发育总支长(Faith'PD, phylogenetic diversity, PD)(Faith, 1992)与平均配对距离(mean pairwise phylogenetic distance, MPD) (Webb et al, 2002), 其中MPD利用多度加权后表示为 MPD_a 。其中PD表征群落中物种在系统发育水平上的丰富程度, MPD表示群落中物种两两之间在系统发育水平上的平均距离, 表征群落物种在系统发育水平上的聚散程度。利用MPD与零模型进行比较得到系统发育格局并以此推断群落构建过程。此外, 分别计算消失种、定殖种与保留种之间的系统发育β多样性指标—— βMPD , 并利用零模型检验消失种、定殖种与保留种之间的系统发育关系。

1.5.3 功能多样性

功能多样性表征群落内物种功能性状的组成和分布(Petchey & Gaston, 2002), 本研究利用构建的功能系统树图计算常用的功能多样性指数:物种功能性状总距离FD (计算方法同Faith'PD)和平均配对功能距离(mean pairwise functional distance, MFD), 其中MFD多度加权后表示为 MFD_a 。MFD表征群落物种功能性状的聚集或离散程度, 可与零模型进行比较并通过功能性状格局推断群落构建过程。同时, 计算消失种与保留种以及定殖种与保留种之间的功能β多样性指标—— βMFD , 并利用零模型检验消失种、定殖种与保留种之间的功能关系。

1.5.4 零模型的建立

零模型通常被用来与系统发育多样性与功能多样性的观测值进行比较, 从而判断系统发育和功能格局。本研究将系统发育和功能多样性以及物种定殖和消失过程与零模型进行比较, 从而得到标准化效应值SES, 公式如下:

$$SES = (V_{obs} - V_{null}) / SD_{null} \quad (5)$$

其中, SES是最终得到的标准化效应值, 且 $SES > 0$

表示群落趋于发散, $SES > 1.96$ 表示群落显著发散; 而 $SES < 0$ 表示群落趋于收敛, $SES < -1.96$ 表示群落显著收敛; V_{obs} 为实际观测值, 在本研究中表示MPD、MFD、 βMPD 和 βMFD , V_{null} 分别表示群落组成随机重组999次得到的模拟值MPD、MFD、 βMPD 或 βMFD 的平均数, SD_{null} 表示群落组成随机重组999次得到的MPD、MFD、 βMPD 或 βMFD 的标准差。从而得到SES.MPD、SES.MFD以及定殖种和消失种分别的SES. βMPD 与SES. βMFD 。

需要指出的是在计算定殖种与保留种的SES (SES. βMPD 与SES. βMFD)时, 定殖种随机过程为: 2014年中不存在的物种均为潜在定殖种, 在潜在定殖种种库中抽取与实际定殖物种数目相同的物种。而消失种随机过程为: 2014年中存在的物种均为潜在消失种, 在潜在消失种种库中抽取与实际观测到的消失物种数目相同的物种, 而潜在消失种种库中剩余的部分物种即为保留种(Li et al, 2015)。

接下来, 分别将初始系统发育多样性和功能多样性(2014年)与SES. βMPD 和SES. βMFD 进行回归分析(期间通过检验删除离群值), 以探究群落组成趋同或趋异的驱动力。

1.5.5 群落组成对应分析

本研究利用对应分析(correspondence analysis, CA)来探究群落组成上的差异程度, 这种方法可以较为直观地判断群落组成差异。

2 结果

2.1 群落物种、功能和系统发育多样性的动态变化

由于去除效应的存在, 2013–2014年间SR的变化不明显(图1A)。在恢复开始时(2014年)不同处理之间存在明显的差别, 恢复一年后(2015年)组间差异快速减小, SR趋近相似, 而恢复两年后(2016年)组间SR差异不显著($P > 0.05$)。同样地, Shannon-Wiener指数、Simpson指数以及Pielou均匀度指数在2013–2014年间由于去除效应大部分群落未显示明显变化(图1B、C、D)。随恢复进展不同处理的上述3个多样性指标迅速趋同, 并最终在2016年达到组间差异不显著($P > 0.05$), 表明群落在物种丰富度和均匀度方面都恢复到了极为相近的水平。

同样, 2013–2014年间FD的变化不显著。在恢复的开始(2014年), 不同处理组之间存在明显的差别, 到2015年组间趋近相似, 最终在2016年呈现差异不

图1 群落恢复过程中物种多样性(平均数 ± 标准误)变化。图例表示功能群组合: 禾本科与莎草科(A)、菊科(B)、豆科(C)、杂草(D)以及稀有种(X)。

Fig. 1 Changes in species diversity (mean ± SE) during restoration. Legends show the combination of functional groups: Poaceae and Cyperaceae (A), Asteraceae (B), Fabaceae (C), others (D) and rare species (X).

显著($P > 0.05$)(图2A)。MFD在2013–2014年间同样变化不明显,但组间差异明显,且不同处理间差异在2014–2015年间快速趋近相似,并最终在2016年呈现组间差异不显著($P > 0.05$)。不同的是MFD_a呈现先升高而后微弱下降的趋势(图2C),同样在2016年达到组间差异不显著($P > 0.05$)。

此外,PD在2013–2014年间由于去除效应变化并不明显,随恢复进行,不同处理间快速趋同,到2016年各组间呈差异不显著($P > 0.05$)(图3A)。MPD随恢复进程,各组向较高水平组靠拢(图3B),最终在2016年稳定在 0.27 ± 0.01 水平,并达到各组差异不显著($P > 0.05$)。而MPD_a在2014–2015年间,各组均呈现显著升高,而在2015–2016年间微弱波动

(图3C),同样在2016年各组间达到差异不显著($P > 0.05$)。

从功能群组成来看,停止去除之后,在2014–2015年间不同处理间功能群的组成(这里以物种相对多度表示)快速恢复到相似(图4),到2016年不同处理间功能群组成相似度达到0.88,且形成功能群相对多度分别约为18.1% (A)、19.9% (B)、9.6% (C)和52.4% (D)的群落。

群落组成的对应分析表明,2013–2014年间由于去除效应群落组成差异较大,2014–2015年间群落的组成差异迅速减小,到2016年绝大部分样方物种组成较为集中(图5),说明绝大多数群落的物种组成均极为相似,呈现出快速趋同的现象。

图2 群落恢复过程中功能多样性(平均数 ± 标准误)变化。图例表示功能群组合: 禾本科与莎草科(A)、菊科(B)、豆科(C)、杂草(D)以及稀有种(X)。

Fig. 2 Changes in functional diversity (mean ± SE) during restoration. Legends show the combination of functional groups: Poaceae and Cyperaceae (A), Asteraceae (B), Fabaceae (C), others (D) and rare species (X).

图3 群落恢复过程中系统发育多样性(平均数 ± 标准误)变化。图例表示功能群组合: 禾本科与莎草科(A)、菊科(B)、豆科(C)、杂草(D)以及稀有种(X)。

Fig. 3 Changes in phylogenetic diversity (mean ± SE) during restoration. Legends show the combination of functional groups: Poaceae and Cyperaceae (A), Asteraceae (B), Fabaceae (C), others (D) and rare species (X).

2.2 功能性状和系统发育格局

从系统发育格局来看,随恢复进程,部分群落 *SES.MPD* 向大于零的方向发展,表现出发散趋势,还有部分呈现随机格局(图6A);而群落功能性状格局方面,几乎所有群落 *SES.MFD* 均向小于零的方向发展,表现出收敛趋势(图6B)。

从系统发育 β 多样性零模型检验的结果来看,定殖种与保留种的 *SES. β MPD* 和初始系统发育多样性之间并没有显著的关系(图7A, $P = 0.1432$)。同样,消失种与保留种的 *SES. β MPD* 和初始系统发育多样性之间也没有显著的关系(图7C, $P = 0.1974$),但几乎所有的群落消失种与保留种的 *SES. β MPD* 均趋于发散(*SES. β MPD* > 0),即系统发育距离更远的物种消失。由此推断不同功能群去除停止后,群落系统发育多样性 *PD* 的趋同可能是由于物种多样性的趋

同以及亲缘关系较远物种消失共同作用导致的。

而定殖种 *SES. β MFD* 与初始功能多样性之间显著负相关(图7B, $P = 0.0324$),且随着初始功能多样性增加呈现由发散到收敛的过程。也就是说,与保留种功能性状差异较大的定殖种进入了初始功能多样性较低的群落,而初始功能多样性较高的群落中则是与保留种之间功能性状较相似的物种进入,因此定殖过程中由发散到收敛的过程驱动了群落间功能多样性的趋同。相反, *SES. β MFD* 与初始功能多样性之间呈显著的正相关(图7D, $P = 0.039$),消失种与保留种之间随初始功能多样性的升高而趋于发散,意味着保留较少功能群造成初始功能多样性较低的群落中功能性状差异较小的物种消失,在初始功能多样性较高的群落中差异较大的物种消失,因此物种消失过程的逐步发散也同样驱动

图4 群落恢复过程中不同功能群相对多度变化。图例表示功能群: 禾本科与莎草科(A)、菊科(B)、豆科(C)以及杂草(D)。
Fig. 4 Changes in relative abundance of different functional groups during restoration. Legends show functional groups: Poaceae and Cyperaceae (A), Asteraceae (B), Fabaceae (C), and others (D).

了群落间功能多样性的趋同。

3 讨论

3.1 功能群去除停止后短期内植物群落的恢复动态

在2013–2014年, 由于人工去除的作用, 不同处理之间的群落差异较大, 导致其整体的相似性程度较低。在这一阶段, 不同处理的群落差异性来源主要有两个方面: 其一, 不同处理之间, 物种丰富度的差异较大。其中, 保留单功能群处理(如A、B、C)的物种丰富度最低, 一般在5–10种左右, 而保留多个功能群处理的群落(如ABCD)的物种丰富度较高, 一般在25种左右。其二, 不同处理间所包含的物种在生态学上具有很大差异。在同为保留单功能群的处理中, 即使其物种丰富度相似, A和B两个处

理下的物种组成也完全不同。

去除不同数量功能群的植物群落在恢复两年后(2016年), 组间SR、Shannon-Wiener指数、Simpson指数和Pielou均匀度指数均无显著性差异, 表明不同处理下各群落的物种多样性得到了较好的恢复, 同时物种多样性随群落恢复而上升并逐渐呈现出群落间趋同效应也与群落恢复相关研究一致(杨莹博等, 2010)。物种的平均配对距离(包括MFD和MPD)均恢复到与自然对照无显著性差异。在2013年和2014年维持功能群人工去除时, 样方内物种的平均配对距离(包括MFD和MPD)的差异较大。仅包含有一种功能群的样方内物种平均配对距离较小, 但包含有两个亲缘关系或功能性状差异较大的功能群样方(如AB、AC)的物种平均配对距离较大。

图5 群落恢复过程中群落物种组成的对应分析图
Fig. 5 Correspondence analysis (CA) of community composition during restoration

图6 群落恢复过程中系统发育和功能性状格局(平均数 $\pm$ 标准误)。图例表示功能群组合: 禾本科与莎草科(A)、菊科(B)、豆科(C)、杂草(D)以及稀有种(X)。
Fig. 6 The patterns of phylogeny and functional trait during restoration (mean $\pm$ SE). Legends show the combination of functional groups: Poaceae and Cyperaceae (A), Asteraceae (B), Fabaceae (C), others (D) and rare species (X).

图7 消失种/定殖种与保留种平均配对距离/平均配对功能距离标准化效应值与群落初始系统发育多样性/功能多样性之间关系

Fig. 7 The relationship between $SES, \beta MPD$ / $SES, \beta MFD$ of extinct species / colonists to residents and initial phylogenetic diversity / functional diversity

经过两年的恢复后, 随着大量非目标物种从保有的地下根系中破土而出, 周边自然群落物种定殖或通过种子萌发, 处理样方的多样性迅速恢复, 同时其群落结构也趋近于自然状态。部分原本样方内物种平均配对距离较小的群落(如A、B、C等单功能群群落)的MFD和MPD迅速增大, 而部分原本样方内物种平均配对距离较大的群落(如AB、AC)的MFD和MPD则变小。无论初始状态下样方内物种平均配对距离较大或较小, 经过两年的恢复后, 其MFD和MPD均趋向于接近自然状态。表明处理样方的恢复良好, 在短时间内恢复到了自然状态下的物种、功能和系统发育多样性水平。在较短的时间内, 去除不同功能群后植物群落的上述多样性指标之间迅

速趋同, 并与对照群落之间差异不显著, 主要有以下原因: 第一, 甘南高寒草甸草本植物的生长型主要为多年生或两年生, 在前期的去除处理过程中, 每年使用剪刀人工去除地上部分的非目标物种两次(分别在每年的6月和7月)(宋非凡, 2015^①)。该去除方式能够较好地移除地上部分的非目标物种, 但无法直接去除非目标种地下部分的生物量(主要是根系)。恢复过程开始后, 非目标物种仍旧存活的根系可能在恢复过程中起到了重要作用。第二, 该去除实验仅去除非目标物种地上部分的生物量, 并未对样方的土壤种子库作移除。因此, 在恢复开始

① 宋非凡 (2015) 群落系统发育多样性和功能性状多样性对青藏高原高寒草甸植物群落生产力的影响。硕士学位论文, 兰州大学, 兰州。

后,处理样方的土壤种子库在样方恢复过程中可能起到了重要作用。第三,该实验主要在小尺度上开展,样方为直径1 m的圆形,恢复开始后,样方外的非目标植物物种的种子即可通过风、昆虫等途径传播至处理样方内,进一步加快了恢复过程。

3.2 功能和系统发育格局

由于此前研究表明,本研究使用功能性状均未表现或仅表现较弱系统发育信号,因此推测系统发育趋向发散可能是由生境过滤主导的(详见车应弟等, 2017),而功能性状趋向收敛同样印证了群落构建过程中生境过滤的存在,这与本研究地点的其他相关研究一致(车应弟等, 2017)。

在本研究中,就物种定殖和消失而言,功能性状较系统发育具有更好的预测能力。从定殖种与保留种之间的功能 β 多样性标准化效应值($SES.\beta MFD$)来看,随着初始功能多样性升高, $SES.\beta MFD$ 由发散到收敛;即对于初始功能多样性较低的群落,与保留种性状差异较大的定殖种扩散到群落中来,而对于初始功能多样性较高的群落,与保留种功能性状较为相似的物种定殖进入。同时,消失种与保留种之间 $SES.\beta MFD$ 随初始功能多样性升高而呈现逐步发散的格局,初始功能多样性越高的群落,则消失种与保留种之间功能性状差异越显著,从而驱动群落间功能性状的趋同。这可能是不同功能群去除处理导致群落的抗性不同(Peay et al, 2012),或者生物或非生物环境条件的改变造成的(Valientebanuet & Verdu, 2013)。但从系统发育 β 多样性标准化效应值来看, $SES.\beta MPD$ 与群落初始系统发育多样性并无显著关系,但注意到消失种相对于保留种普遍呈现发散的格局,因此可以推测群落定殖过程中物种随机进入群落中代替了与保留种系统发育关系较远的消失种,从而可能导致群落间系统发育的趋同。考虑到本研究所使用的 5 个功能性状中,只有植物最大株高和叶片磷含量具有较为微弱的系统发育信号,而叶片氮含量、平均种子质量和比叶面积 3 个功能性状不具有系统发育信号(Liu et al, 2015),我们认为 $SES.\beta MPD$ 和 $SES.\beta MFD$ 提供的信息有所差异, $SES.\beta MFD$ 综合了与植物竞争、资源利用策略相关的 5 个性状,所构成的功能多样性指标较包含有大量未知和不相关性状信息的系统发育多样性指标更能够预测高寒草甸恢复过程中的物种定殖与消失状况。这与之前在同一地点的研究发现功能

多样性,而不是系统发育多样性,更能够预测物种之间的相互作用强度和方向是一致的(Lü et al, 2017)。同样地,在大量其他地点的研究中,也有报道植物功能性状和功能性状多样性较系统发育多样性更能够预测物种间的相互作用关系、生产力和生产力的稳定性(Venail et al, 2015)、生产力的抽样效应和互补效应(Cadotte, 2017)等。以上事例进一步说明功能多样性和系统发育多样性对不同生态学过程的预测能力可能存在体系的差异。

综上所述,本研究揭示了甘南高寒草甸中,经过一段时间的人工去除功能群处理后进行恢复的群落,仅需要两年左右的时间,不仅物种多样性得以恢复,而且功能多样性和系统发育多样性也以相似的速度恢复到自然群落水平。群落间物种、功能和系统发育多样性的趋同效应也预示生态系统功能得到了较好的恢复;恢复过程所用时间较短且恢复程度较好。物种定殖和消失过程的功能格局可能是驱动群落恢复过程中趋同的主要原因,但系统发育和功能格局的不同步性也说明在利用群落系统发育格局去推断群落构建机制时需要谨慎,综合考察对物种共存和群落构建具有重要作用的功能性状是否具有系统发育信号可能是必需的,也可能在预测不同的生态学过程时,功能性状或系统发育适用性有一定差异。

参考文献

- Bhaskar R, Dawson TE, Balvanera P (2014) Community assembly and functional diversity along succession post-management. *Functional Ecology*, 28, 1256–1265.
- Brakenhielm S, Liu Q (1998) Long-term effects of clear-felling on vegetation dynamics and species diversity in a boreal pine forest. *Biodiversity and Conservation*, 7, 207–220.
- Cadotte MW (2017) Functional traits explain ecosystem function through opposing mechanisms. *Ecology Letters*, 20, 989–996.
- Cavender-Bares J, Kozak KH, Fine PVA, Kembel SW (2009) The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12, 693–715.
- Chase JM (2003) Community assembly: When should history matter? *Oecologia*, 136, 489–498.
- Chazdon RL (2003) Tropical forest recovery: Legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6, 51–71.
- Che YD, Liu MX, Li LR, Jiao J, Xiao W (2017) Exploring the community assembly of subalpine meadow communities based on functional traits and community phylogeny. *Chinese*

- Journal of Plant Ecology, 41, 1157–1167. (in Chinese with English abstract) [车应弟, 刘旻霞, 李俐蓉, 焦骄, 肖卫 (2017) 基于功能性状及系统发育的亚高寒草甸群落构建. 植物生态学报, 41, 1157–1167.]
- Clements FE (1916) Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation. Carnegie Institution of Washington, Washington, DC.
- Connell JH, Slatyer RO (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. The American Naturalist, 111, 1119–1144.
- Deng L, Shangguan Z, Sweeney S (2015) “Grain for Green” driven land use change and carbon sequestration on the Loess Plateau, China. Scientific Reports, 4, 7039.
- Díaz S, Hodgson JG, Thompson K, Cabido M, Cornelissen JHC, Jalili A, Montserratmarti G, Grime JP, Zarinkamar F, Asri Y (2004) The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. Journal of Vegetation Science, 15, 295–304.
- Faith DP (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. Biological Conservation, 61, 1–10.
- Flynn DFB, Mirotchnick N, Jain M, Palmer MI, Naeem S (2011) Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity-ecosystem function relationships. Ecology, 92, 1573–1581.
- Fukami T, Nakajima M (2011) Community assembly: Alternative stable states or alternative transient states? Ecology Letters, 14, 973–984.
- Fukami T, Bezemer TM, Mortimer SR, der Putten WH (2005) Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. Ecology Letters, 8, 1283–1290.
- Gleason HA (1927) Further views on the succession-concept. Ecology, 8, 299–326.
- Götzenberger L, de Bello F, Bräthen KA, Davison J, Dubuis A, Guisan A, Lepš J, Lindborg R, Moora M, Pärtel M (2012) Ecological assembly rules in plant communities—Approaches, patterns and prospects. Biological Reviews, 87, 111–127.
- Guindon S, Dufayard J, Lefort V, Anisimova M, Hordijk W, Gascuel O (2010) New algorithms and methods to estimate maximum-likelihood phylogenies: Assessing the performance of PhyML 3.0. Systematic Biology, 59, 307–321.
- Holl KD (1999) Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: Seed rain, seed germination, microclimate, and soil. Biotropica, 31, 229–242.
- Hooper DU, Vitousek PM (1997) The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. Science, 277, 1302–1305.
- Kembel SW, Cowan PD, Helmus MR, Cornwell WK, Morlon H, Ackerly DD, Blomberg SP, Webb CO (2010) Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. Bioinformatics, 26, 1463–1464.
- Kress WJ, Erickson DL, Swenson NG, Thompson J, Uriarte M, Zimmerman JK (2010) Advances in the use of DNA barcodes to build a community phylogeny for tropical trees in a Puerto Rican forest dynamics plot. PLoS ONE, 5, e15409.
- Larkin MA, Blackshields G, Brown NP, Chenna R, McGettigan PA, McWilliam H, Valentin F, Wallace IM, Wilm A, Lopez R (2007) Clustal W and Clustal X Version 2.0. Bioinformatics, 23, 2947–2948.
- Li S, Cadotte MW, Meiners SJ, Hua Z, Jiang L, Shu W (2015) Species colonisation, not competitive exclusion, drives community overdispersion over long-term succession. Ecology Letters, 18, 964–973.
- Liu J, Zhang X, Song F, Zhou S, Cadotte MW, Bradshaw CJA (2015) Explaining maximum variation in productivity requires phylogenetic diversity and single functional traits. Ecology, 96, 176–183.
- Liu X, Lü S, Sun D, Bradshaw CJA, Zhou S (2017) Species decline under nitrogen fertilization increases community-level competence of fungal diseases. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 284, 20162621.
- Luh HK, Pimm SL (1993) The assembly of ecological communities: A minimalis approach. Journal of Animal Ecology, 62, 749–765.
- Lü S, Liu X, Venail P, Zhou S (2017) Functional dissimilarity, not phylogenetic relatedness, determines interspecific interactions among plants in the Tibetan alpine meadows. Oikos, 126, 381–388.
- Mayfield MM, Levine JM (2010) Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. Ecology Letters, 13, 1085–1093.
- Miao N, Zhou ZL, Shi ZM, Feng QH (2014) Successional dynamics of community structure and species diversity after clear-cutting of faxon fir (*Abies faxoniana*) forest stands. Acta Ecologica Sinica, 34, 3661–3671. (in Chinese with English abstract) [缪宁, 周珠丽, 史作民, 冯秋红 (2014) 岷江冷杉林皆伐后次生群落结构和物种多样性的演替动态. 生态学报, 34, 3661–3671.]
- Paradis E, Claude J, Strimmer K (2004) APE: Analyses of phylogenetics and evolution in R language. Bioinformatics, 20, 289–290.
- Pascarella JB, Aide TM, Serrano MI, Zimmerman JK (2000) Land-use history and forest regeneration in the Cayey Mountains, Puerto Rico. Ecosystems, 3, 217–228.
- Peay KG, Belisle M, Fukami T (2012) Phylogenetic relatedness predicts priority effects in nectar yeast communities. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 279, 749–758.
- Petchey OL, Gaston KJ (2002) Functional diversity (FD), species richness and community composition. Ecology Letters, 5, 402–411.
- Pielou EC (1966) Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession. Journal of Theoretical Biology, 10, 370–383.
- Platt WJ, Connell JH (2003) Natural disturbances and directional replacement of species. Ecological Monographs, 73,

507–522.

- Purschke O, Schmid BC, Sykes MT, Poschlod P, Michalski SG, Durka W, Kühn I, Winter M, Prentice HC (2013) Contrasting changes in taxonomic, phylogenetic and functional diversity during a long-term succession: Insights into assembly processes. *Journal of Ecology*, 101, 857–866.
- R Core Team (2017) R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>. (accessed on 2017-11-30)
- Ronquist F, Huelsenbeck JP (2003) MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19, 1572–1574.
- Samuels CL, Drake JA (1997) Divergent perspectives on community convergence. *Trends in Ecology & Evolution*, 12, 427–432.
- Sanderson MJ (2002) Estimating absolute rates of molecular evolution and divergence times: A penalized likelihood approach. *Molecular Biology and Evolution*, 19, 101–109.
- Schliep KP (2011) phangorn: Phylogenetic analysis in R. *Bioinformatics*, 27, 592–593.
- Shannon CE (1948) A mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal*, 27, 379–423.
- Simpson EH (1949) Measurement of diversity. *Nature*, 163, 688.
- Valientebanuet A, Verdu M (2013) Plant facilitation and phylogenetics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 44, 347–366.
- Venail P, Gross K, Oakley TH, Narwani A, Allan E, Flombaum P, Isbell F, Joshi J, Reich PB, Tilman D (2015) Species richness, but not phylogenetic diversity, influences community biomass production and temporal stability in a re-examination of 16 grassland biodiversity studies. *Functional Ecology*, 29, 615–626.
- Walker B, Kinzig A, Langridge J (1999) Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: The nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems*, 2, 95–113.
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 33, 475–505.
- Yang YB, Xin XJ, Aide XC, Yang X, Wang SM, Chu CJ, Ren ZW, Wang G (2010) Plant diversity variations in zo-ror-mound communities along a successional stage in sub-alpine meadow. *Acta Prataculturae Sinica*, 19(1), 14–20 (in Chinese with English abstract) [杨莹博, 辛小娟, 艾得协措, 杨雪, 王绍美, 储诚进, 任正炜, 王刚 (2010) 鼯鼠土丘植被恢复演替过程中的物种多样性变化. *草业学报*, 19(1), 14–20.]
- Zhao LY, Gao DD, Xiong BQ, Chen T, Li YQ, Li FR (2017) Relationship between the aboveground biomass and species diversity of sandy communities during the process of restoring succession in the Horqin Sandy Land, China. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 4108–4117. (in Chinese with English abstract) [赵丽娅, 高丹丹, 熊炳桥, 陈涛, 李艳蕾, 李锋瑞 (2017) 科尔沁沙地恢复演替进程中群落物种多样性与地上生物量的关系. *生态学报*, 37, 4108–4117.]

(责任编辑: 蒋林 责任编辑: 黄祥忠)