

沿海拔梯度变化的哀牢山亚热带森林群落系统发育结构

卢孟孟^{1,2*} 黄小翠^{1,2*} 慈秀芹^{1,2} 杨国平¹ 李捷^{1**}

1 (中国科学院西双版纳热带植物园 植物系统发育与保护生物学实验室, 昆明 650223)

2 (中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 为揭示森林群落系统发育结构在海拔梯度上的变化及其驱动因素, 本研究以云南哀牢山西坡的亚热带森林群落为研究对象, 以APG III系统为基础框架, 结合DNA条形码序列信息解决末端分类单元亲缘关系的方法, 构建了哀牢山森林群落系统发育进化树, 采用净亲缘指数(net relatedness index, NRI)和最近亲缘指数(nearest taxon index, NTI), 探讨了不同植被类型的森林群落系统发育结构和沿海拔梯度的变化规律。结果表明, 从整体的海拔变化趋势上来看, 哀牢山森林群落系统发育结构随海拔上升由系统发育聚集(phylogenetic clustering)走向发散(phylogenetic overdispersion)或聚集程度降低。在低海拔地区, 群落表现为系统发育聚集, 表明生态位理论中的生境过滤作用在群落构建和生物多样性的维持中起着主导作用; 在中海拔地区, 出现了聚集与发散两种群落系统发育结构并存的现象, 推测可能是生境过滤和竞争排斥两种生态过程共同作用的结果; 在高海拔地区, 群落的系统发育结构因选择的指数不同而出现相反的结果, NRI表现出系统发育聚集, 而NTI却表现为随机或发散, 考虑到高海拔地区的环境胁迫可能促使植物发生趋同进化, 推测其群落构建的生态学过程需要更为综合的研究。本研究揭示群落系统发育结构沿海拔梯度确实存在显著的变化, 证明在生态群落的构建过程中非随机过程起到促进乃至关键作用。

关键词: 群落系统发育, DNA条形码, 海拔梯度, 哀牢山

Phylogenetic community structure of subtropical forests along elevational gradients in Ailao Mountains of southwest China

Mengmeng Lu^{1,2*}, Xiaocui Huang^{1,2*}, Xiuqin Ci^{1,2}, Guoping Yang¹, Jie Li^{1**}

1 Laboratory of Plant Phylogenetics and Conservation, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223

2 University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: Understanding the maintenance of biodiversity and community assembly is a central issue in community ecology. Here, we examined patterns of the community phylogenetic structure of subtropical forests along an elevational gradient in the Ailao Mountains of southwest China. We surveyed all trees with diameter at breast height ≥ 1 cm in 16 plots, and constructed a community phylogeny from DNA barcode sequence data with a constraint tree based on Angiosperm Phylogeny Group (APG) III. We found that the community structure changed from phylogenetically clustered to phylogenetically overdispersed with increasing elevation. Co-occurring trees at low-elevation communities tended to be more closely related than expected by chance, implying that these communities were structured primarily by habitat filtering. Clustered and over-dispersed phylogenetic compositions were showed in mid-elevation communities, suggesting that these communities are structured by habitat filtering or competitive exclusion. At high-elevation sites, NRI (Net Relatedness Index) showed clustering, but NTI (Nearest Taxon Index) showed randomness or over-dispersion. We therefore interpreted our results with caution. It is possible that convergent evolution

收稿日期: 2014-01-10; 接受日期: 2014-05-09

基金项目: 中国科学技术基础性工作专项(2012FY110400, 2011FY120200)和中国科学院热带森林生态学重点实验室的支持。

* 共同第一作者 Equally contributed to this paper.

** 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: jieli@xtbg.ac.cn

may be occurred independently in distantly related lineages under higher environmental stress at high elevations. Taken together, the results of our study provide insight into the potential role of elevational gradients in shaping community composition and phylogenetic diversity.

Key words: community phylogeny, DNA barcoding, elevational gradient, Ailao Mountains

生物多样性维持机制即群落构建(community assembly)的成因, 一直以来都是群落生态学研究领域的热点和焦点之一(牛克昌等, 2009)。生物群落的形成和维持是一个长期的演化过程, 是进化过程与生态过程共同作用的结果(Johnson & Stinchcombe, 2007; 牛红玉等, 2011)。在20世纪90年代之前, 生态学家主要从群落的环境条件和群落内的生态学过程(如捕食、竞争、互利共生、干扰等)来解释现有群落的结构、组成和多样性等特征, 几乎不考虑群落构建过程中的历史因素(Monk *et al.*, 1969; Loya, 1972; Tunnicliffe, 1981; Goldberg & Miller, 1990)。但是, 缺乏对群落构建历程具有重要影响的历史因素的研究, 去探讨并解释群落构建的成因显然是不全面的。

群落系统发育(community phylogeny)研究将系统发育生物学的方法运用到群落生态学中, 利用群落内物种的系统发育状况来推测历史因素对现有群落的影响, 通过分析群落内物种间的亲缘关系探究影响群落构建的主要原因(Webb, 2000; Webb *et al.*, 2002)。群落系统发育研究主要是通过两个群落系统发育关系指数, 即净亲缘指数(net relatedness index, NRI)和最近亲缘指数(nearest taxon index, NTI), 将群落内物种间的系统发育距离和标准化零模型(即假设物种随机分布)下的系统发育距离进行比较, 统计二者间的差异, 用于检测群落是否存在系统发育结构。如果群落系统发育关系指数与零模型假设没有显著差异, 说明群落不存在系统发育结构或系统发育随机(phylogenetically randomness); 如果显著大于零模型假设, 说明群落具有系统发育结构, 表现为系统发育聚集(phylogenetically clustering); 相反, 如果显著小于零模型假设, 说明群落系统发育发散(phylogenetically over-dispersion)。达尔文早在1859年就曾说过, 和属外的物种相比, 同属内的物种在生活习性和结构上具有更近的相似性, 当它们相互之间发生竞争时, 也比与属外物种的竞争激烈得多(Darwin, 1859)。这一观点与群落系统发育研究中生态位保守的假设(即亲缘关系越

近的物种, 生态特征越相似)是一致的。在一个群落里, 如果是生境筛选作用占主导地位, 那么相同生境将筛选出适应能力相似、亲缘关系偏近的物种, 表现为系统发育聚集; 相反, 竞争排斥作用会使生态位相似的物种无法共存于同一环境, 则群落内物种亲缘关系较远, 表现为系统发育发散。据此, 在生态性状保守的前提下, 我们就可以从群落现有的系统发育表现形式, 推测群落构建过程中的主导因素(表1)。

在最初的群落系统发育研究中, 多数学者主要是通过PhyloMatic方法(Webb & Donoghue, 2005)来探究群落内所有物种间的系统发育关系, 但这种方法也存在一些不足。首先, 采用PhyloMatic方法所构建的系统发育树往往具有明显的多分支结构(polytomy), 尤其是当同一科属所含物种数目较多时这种现象更加明显; 其次, 基于APG系统构建的发育树缺乏裸子植物的信息, 而有些裸子植物也是群落建群种, 如云南的云南松(*Pinus yunnanensis*)林和长白山的阔叶红松(*P. koraiensis*)林等(裴男才等, 2011b)。

DNA条形码的快速兴起, 极大地促进了群落系统发育生态学的发展, 为精确地构建群落系统发育关系提供了新的技术。其中比较典型的研究, 如Kress等(2009)发现由DNA条形码建立的系统发育树为末端的低阶分类阶元提供了更为准确的系统位置, 并且得到的物种系统发育关系增加了拒绝零假设的概率; Gonzalez等(2010)认为, DNA条形码所构建的物种间精确的系统发育关系, 可以提高有关群落结构计算的统计力; Pei等(2011)和裴男才(2012)综合使用进化速率不同的DNA条形码片段, 相对准确地构建出鼎湖山南亚热带森林植物群落的系统发育关系。然而, Kress等(2010)在亚热带地区波多黎各森林样地的研究发现, 单独利用DNA条形码序列所构建的群落系统发育关系与APG系统(APG III, 2009)相比, 在较高的分类阶元即目水平上存在较大的出入, 需要利用APG系统的大框架作为约束树(constraint tree), 并对各分支末端的类群配合使用DNA条形码的建树方法, 才能获得群落

表1 不同生态性状进化特征和不同群落构建过程下的群落期望系统发育结构(参考Webb *et al.*, 2002; Kraft *et al.*, 2007)
Table 1 Patterns of community phylogenetic dispersion predicted to be produced by various community assembly processes and different evolutionary characteristic of ecological traits (From Webb *et al.*, 2002; Kraft *et al.*, 2007)

群落构建过程 Community assembly processes	生态性状的进化特征 Evolutionary characteristic of ecological traits	
	系统发育保守 Phylogenetically conserved*	系统发育趋同 Phylogenetically convergent
中性构建 Neutral assembly	系统发育随机 Random dispersion	系统发育随机 Random dispersion
生境过滤作用 Habitat filtering	系统发育聚集 Cluster dispersion	系统发育发散 Over-dispersion
竞争排斥作用 Competitive exclusion	系统发育发散 Over-dispersion	系统发育随机或系统发育聚集 Random or cluster dispersion

* 本研究未涉及群落中生态性状的问题, 均假设生态性状具有系统发育保守性。
* Ecological traits were not included in our study, and were assumed to be phylogenetically conserved.

物种间精确的系统发育关系(裴男才等, 2011)。

生物多样性在大陆(continent)或地区(region)尺度上随海拔的升高会出现较大的变化(Wiens *et al.*, 2007)。早期的研究认为, 这种海拔梯度变化格局与纬度梯度变化格局相似, 即随着海拔的上升生物多样性降低(Kikkawa & Williams, 1971; Terborgh, 1977)。但是之后在不同地区开展的大量研究却发现, 随着海拔高度的不断升高, 物种丰富度呈现“单峰”分布的格局(Rahbek, 1997; 王国宏, 2002; McCain, 2005; Oomen & Shanker, 2005; 牛跃等, 2008)。海拔作为影响山地森林群落结构和物种组成的重要因素之一, 集合了温度、水分、风力、光照和土壤等诸多生态因子的综合影响(Gaston, 2000), 并且在海拔梯度上温度的变化速率要比在纬度梯度上快1,000倍(Walter, 1979)。研究生物在不同海拔梯度下的变化规律, 对于揭示植物群落的环境梯度变化规律、了解植物适应性和物种多样性沿海拔梯度的变化趋势等具有重要意义。

现在越来越多的研究采用群落系统发育的方法, 较好地解释了群落成分的空间变化(Stevens, 2006; Emerson & Gillespie, 2008; Vamosi *et al.*, 2009)。其中一些研究从生物群落的系统发育角度来推测多样性沿海拔变化的驱动因素(Bryant *et al.*, 2008; Graham *et al.*, 2009; Machac *et al.*, 2011)。如Bryant等(2008)检测了北美落基山脉沿海拔梯度5个地点的微生物和植物群落的系统发育结构, 发现微生物群落全部表现为系统发育聚集, 而植物群落却是随着海拔的升高由聚集走向发散, 并且发散程度越来越显著; 而Graham等(2009)在厄瓜多尔的安第斯山脉对189个蜂鸟的研究、Machac等(2011)对3个温带山地蚂蚁群落的研究却表明, 群落系统发育结构在高海拔地区表现为系统发育聚集, 在低海拔地

区表现为系统发育发散, 揭示了物种间竞争作用的存在。虽然上述研究得出了截然相反的结论, 但是均证实群落系统发育结构沿海拔梯度存在某种显著的变化, 说明在生态群落的构建过程中有非随机过程起着促进乃至关键作用, 这就为探讨生物多样性格局的形成与维持机制、物种的共存与环境适应以及物种灭绝的后果提供了新的角度和依据。

哀牢山地处云贵高原、横断山脉和青藏高原三大自然地理区域的结合部, 是生物多样性较丰富及植物区系地理成分荟萃之地(牛跃等, 2008)。哀牢山由于山体高大宽厚, 高差悬殊较大, 具有明显的垂直气候特征, 且海拔梯度升高引起的气候因子变化效应使得动物、植物以及土壤微生物等也相应呈现垂直分带现象(吴征镒等, 1983)。哀牢山西坡的森林植被类型多样, 根据物种组成、植被结构、气候以及土壤环境等特征, 从海拔1,300–2,750 m大致可以划分为3个植被带: 山体中下部的亚热带季风常绿阔叶林(海拔高度1,300–2,100 m)、山体中部的中山湿性常绿阔叶林(海拔高度2,100–2,600 m)和山顶部的苔藓矮林(海拔高度2,600–2,750 m)。这种显著的山体垂直分布格局是开展生物多样性沿海拔梯度变化研究的理想场所。本研究以对温度变化极为敏感的山地植被为研究对象(Walter, 1979; Cavender-Bares *et al.*, 2009), 开展哀牢山亚热带森林群落系统发育研究, 分析不同植被类型的森林群落系统发育结构和沿海拔梯度的变化, 从而推测群落构建的生态学过程。

1 方法

1.1 野外样方建立与样品采集

以哀牢山西坡作为主要研究区域, 在沿海拔梯度分布的3种植被类型中选取16个群落样点(表2)。

在每个样点上分别建立20 m×30 m的群落样方, 调查和记录样方内所有胸径大于1 cm的乔木树种的名称、树高、胸径等信息, 同时采集样方内每个树种用于DNA提取的叶片或树皮材料、凭证标本以及照片。哀牢山西坡16个样点共采集到144个树种, 涉及49科(按APG III系统), 其中包含两种裸子植物。

1.2 DNA提取、扩增及排序

使用天根公司的试剂盒完成所有植物样品的总DNA提取。选择叶绿体*rbcL*、*matK*、基因间隔区*trnH-psbA*与核基因ITS等4个分子标记作为研究的扩增片段。PCR参照国际生命DNA条形码联盟植物工作组推荐的反应体系(CBOL Plant Working Group, 2009), 并作出优化和调整。扩增产物送北京六合华大基因科技有限公司(BGI)完成测序。得到的序列使用软件Sequencher 4.14(Gene Codes Corporation, Ann Arbor, Mich.)进行拼接和校对, *rbcL*、*matK*和ITS等3个DNA片段在Geneious 6.1.5(Biomatters Ltd.)中选择Clustal X(Larkin *et al.*, 2007)排序, 而*trnH-psbA*由于序列长度变化大, 用软件SATé(Liu *et al.*, 2009)进行排序。

1.3 哀牢山森林群落系统发育树构建

构建方法主要参考Kress等(2010)的研究, 以APG III系统为大框架作“约束树”, 用4个分子标记

得到的DNA分子序列来解决末端分类单元确切的系统位置。具体步骤是: 先将APG认可的物种名录提交到PhyloMatic在线软件上运行, 获得哀牢山森林群落的简易系统发育关系, 以科为分类单元, 把科内的所有物种平行化(collapse), 形成APG系统的“约束树”; 再将4个DNA片段分别排序后合并成一个联合矩阵, 即DNA序列超矩阵; 然后把DNA超矩阵和“约束树”在CIPRES超级远程计算机(Miller *et al.*, 2010)的RAxML程序上(Stamatakis, 2006)进行最大似然方法ML分析, 并通过500次的重复来获得拓扑结构上的节点支持率, 将各节点的支持率附在拓扑结构最优的系统发育树上; 最后用r8s软件包(Sanderson, 2003)非参数速率平滑法(NPRS)对系统发育树进行处理, 进而获得用于群落系统发育结构分析的进化树。

1.4 群落物种多样性和系统发育多样性分析

依据样方调查材料, 采用物种丰富度(*S*)、Shannon-Wiener指数(*H*)、Simpson优势度指数(*D*)和Pielou均匀度指数(*E*)(马克平, 1994), 比较和评价哀牢山3种典型植被森林群落多样性的差异。

$S = \text{样地内的植物物种总数}$

$H' = -\sum_i (P_i \ln P_i)$ (Shannon, 1949)

表2 哀牢山西坡3种植被类型不同海拔梯度的样方信息
Table 2 The information of samples collected from three vegetation types on the west slope of Ailao Mountains along an elevational gradient

植被类型 Vegetation types	编号 Number	样方地点 Location	海拔 Elevation (m)	纬度 Latitude	经度 Longitude
山底季风常绿阔叶林 Seasonal evergreen broad-leaved forest	Plot 1	响水河1 Xiangshuihe 1	1,393	24°27'9.5"N	100°54'55"E
	Plot 2	响水河2 Xiangshuihe 2	1,430	24°27'17"N	100°53'53"E
	Plot 3	道班 Daoban	1,440	24°26'13"N	100°54'09"E
	Plot 4	三棵桩 Sankezhuang	1,481	24°27'39"N	100°54'21"E
	Plot 5	大黑丫口1 Daheiyakou 1	2,015	24°30'12"N	100°53'01"E
	Plot 6	大黑丫口2 Daheiyakou 2	2,020	24°30'21"N	100°53'01"E
	Plot 7	大黑丫口3 Daheiyakou 3	2,055	24°30'13"N	100°53'12"E
中山湿性常绿阔叶林 Mountain humid evergreen broad-leaved forest	Plot 8	生态站入口 Entrance to forest ecosystem research station	2,395	24°31'07"N	101°0'53"E
	Plot 9	6 ha样地1 Plot 1 (6 ha)	2,495	24°32'12"N	101°01'36"E
	Plot 10	6 ha样地2 Plot 2 (6 ha)	2,500	24°32'18"N	101°01'32"E
	Plot 11	6 ha样地3 Plot 3 (6 ha)	2,505	24°32'22"N	101°01'16"E
	Plot 12	6 ha样地4 Plot 4 (6 ha)	2,510	24°32'18"N	101°01'41"E
	Plot 13	6 ha样地5 Plot 5 (6 ha)	2,516	24°32'33"N	101°01'11"E
	Plot 14	小新厂低部 Foot of Xiaoxinchang	2,522	24°32'57"N	101°01'37"E
山顶苔藓矮林 Mountain mossy evergreen broad-leaved forest	Plot 15	三棵树山顶 Hilltop in Sankeshu	2,666	24°32'10"N	101°01'52"E
	Plot 16	小新厂山顶 Hilltop in Xiaoxinchang	2,720	24°33'48"N	101°01'26"E

$$D = 1 - \sum_{i=1}^s P_i^2 \quad (\text{Simpson, 1949})$$

$$E = H' / \ln S \quad (\text{Pielou, 1969})$$

对群落系统发育多样性的分析采用系统发育多样性Faith's PD指数(Faith, 1992)和系统发育beta多样性PhyloSor指数来量化, 在R软件(R Development Core Team, 2005)中完成计算。系统发育多样性Faith's PD指数是指某一样地中分类单元系统发育分支长度之和(Faith, 1992; Kembler *et al.*, 2010), 值越小, 表明该样地内物种的系统发育多样性在整个区域的系统发育多样性占有的比重越小, 在R程序的软件包picante中计算得到。系统发育beta多样性PhyloSor指数是指两个群落共有物种的枝长和占两个群落所有物种的枝长和的比例, 计算公式为:

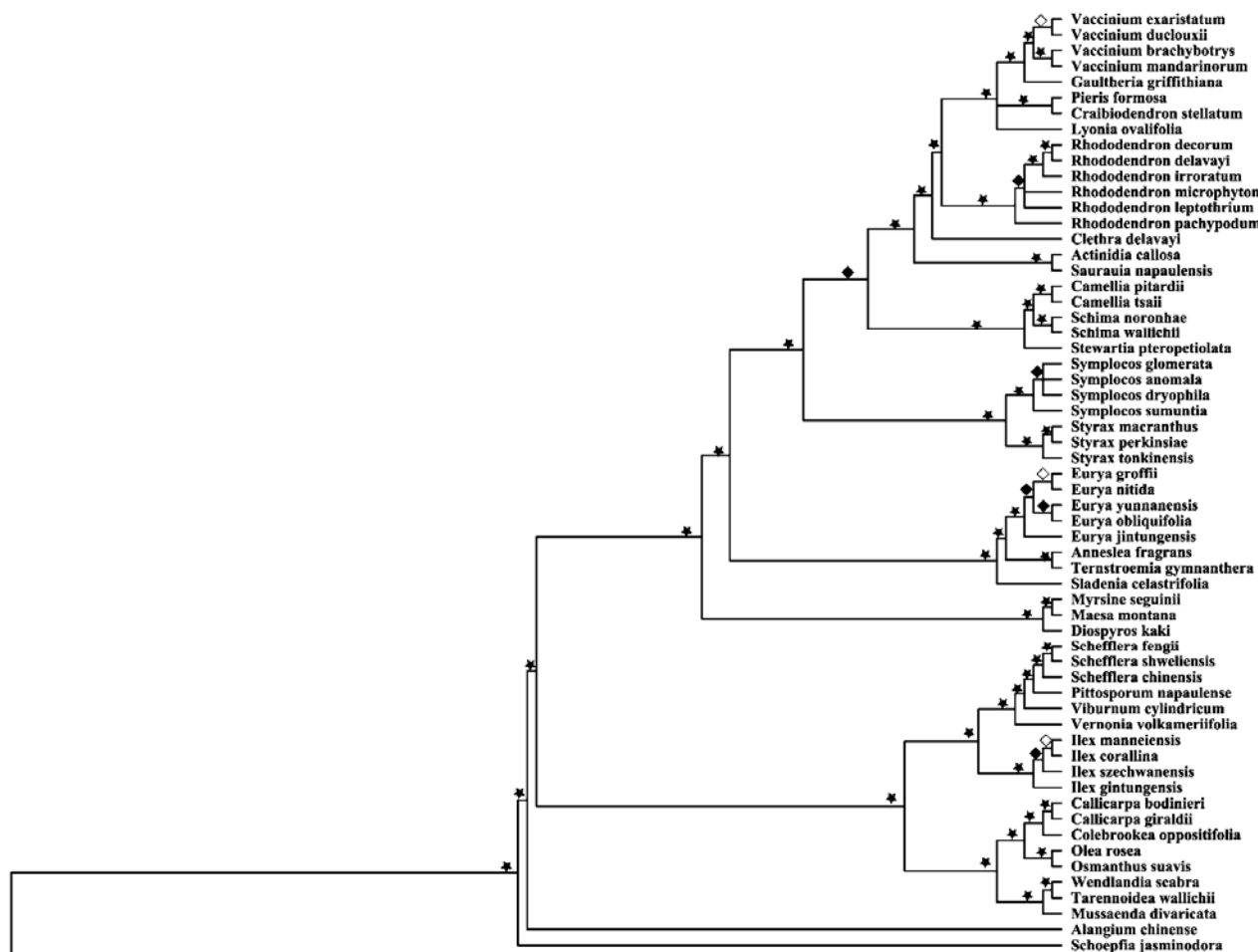
$$\text{PhyloSor}_{ij} = 2BL_{ij} / (BL_i + BL_j)$$

其中 BL_i 、 BL_j 分别为群落i和群落j内所有物种系统发育结构的枝长和, BL_{ij} 为两个群落内共有物种系统

发育结构的枝长和(Bryant *et al.*, 2008)。PhyloSor比值越大, 表明这两个群落间的相似性越高。

1.5 群落系统发育结构

为了测量群落内物种之间的亲缘关系, 使用R软件中的picante软件包计算平均系统发育距离(MPD)和平均最近系统发育类群的距离(MNPD)。这两个参数可转换成净亲缘关系指数(NRI)和最近种间亲缘关系指数(NTI)。采用的方法是: 先建立代表森林群落物种库的超级系统发育树, 再将实际的每个群落与标准化的零模型作比较, 统计实际观测值与零假设期望值间的差异。零模型的构建采用群落中所有物种于系统进化树末端随机置换999次的方法, 保持每次零模型和生成的系统进化树具有相同的物种数目。如果量化后的群落指数显著大于零模型, 则反映出该群落系统发育聚集(物种之间的亲缘关系比预期的近); 反之, 则表明该群落系统发育发散(物种之间的亲缘关系比预期的远), 从而可推



→ (转下页)

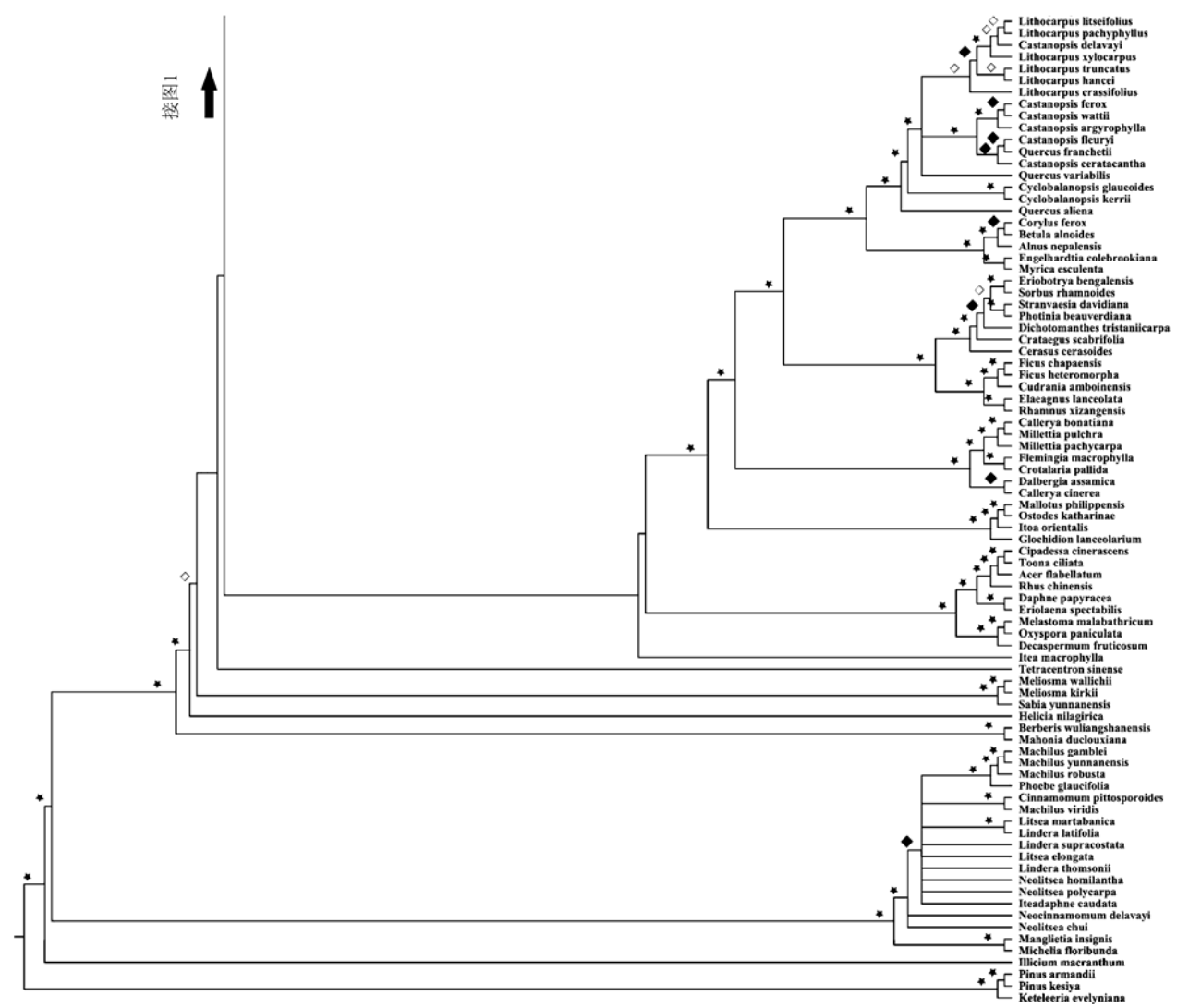


图1 利用DNA条形码与APG III系统相结合得到的哀牢山森林群落的16个样地144个物种系统发育进化树。每个节点靴带支持率数值用星号($\geq 85\%$, 高度支持)、菱形(空白)($70\sim 84\%$, 中度支持)、菱形(黑色填充)($50\sim 69\%$, 较弱支持)表示。
Fig. 1 A community phylogeny of 144 species from 16 plots along the elevational gradients in Ailao Mountains. The community phylogeny is constructed based on a maximum likelihood analysis of *rbcL*, *matK*, *psbA-trnH* and ITS sequence data with APG III as a constraint tree. Nodes with strong ($\geq 85\%$), moderate ($70\sim 84\%$) and/or weak ($50\sim 69\%$) bootstrap support are indicated by an asterisk, a diamond filled with blank and a diamond filled with black, respectively.

断群落装配的关键过程。 NRI 和 NTI 计算公式如下:

$$NRI_{\text{sample}} = -1 \times \frac{MPD_{\text{sample}} - MPD_{\text{rand sample}}}{SD(MPD_{\text{rand sample}})} \quad (1)$$

$$NTI_{\text{sample}} = -1 \times \frac{MNTD_{\text{sample}} - MND_{\text{rand sample}}}{SD(MNTD_{\text{rand sample}})} \quad (2)$$

本研究借鉴了Bryant等(2008)和Ghosh-Harihar等(2014)的研究策略, 将调查得到的所有树种作为物种库, 然后计算群落内物种间的谱系距离, 通过统计方法检测其与随机模型下的谱系距离是否有显著差异来获得谱系结构。使用Student t -检验, 确

定不同海拔梯度(低、中、高)的群落系统发育结构是否显著不同于零模型。所有的 NRI 值和 NTI 值计算时未进行多度加权。

2 结果

2.1 物种多样性和系统发育多样性沿海拔梯度的变化

对于哀牢山垂直分布的3种植被类型而言, 低海拔的季风常绿阔叶林的丰富度和Shannon-Wiener指数最高, 并随着海拔的升高呈现逐渐降低的趋

势;而Simpson优势度指数和Pielou均匀度指数变化不明显(附图1)。应用DNA条形码并结合APG III系统构建的包含144个物种的群落系统发育树如图1所示。基于该发育关系得到的系统发育beta多样性PhyloSor指数与空间距离呈明显的负相关关系(图2)。而群落系统发育多样性PD指数在不同的植被类型间没有显著的变化,但海拔相近的样方之间差异较为明显(图2)。

2.2 群落系统发育结构沿海拔梯度的变化规律

在整体的变化趋势上,两个群落系统发育指数NRI和NTI都支持哀牢山群落系统发育结构随着海拔梯度的上升呈现出聚集程度逐渐降低至随机或发散的变化规律,但统计学上没有达到显著性($R^2 = 0.08$, $P = 0.294$)。考虑到本研究在高海拔地区仅有两个样方,如去除这两个样方进行分析,则发现由NRI反映的聚集程度降低的趋势具有统计学上的显著性($R^2 = 0.34$, $P = 0.03$)。在相同植被类型的不同样方之间,群落系统发育结构也存在一定的变化(图3)。在低海拔季风常绿阔叶林中,绝大多数群落NRI和NTI显著大于零,表现为系统发育聚集,但随海拔梯度的升高,聚集程度降低,个别样方甚至表现为系统发育随机(如plot 7);在中海拔2,400–2,550 m上的中山湿性常绿阔叶林群落中,出现了多种群落系统发育结构,一部分样地仍然是系统发育聚集,

另一部分表现为系统发育发散;在高海拔的山顶苔藓矮林中,NRI指数大于零,表现为系统发育聚集,但NTI指数接近或小于零,表现为系统发育随机或发散,两个指数得出了相反的结果。

3 讨论

3.1 群落多样性和系统发育多样性沿海拔梯度的变化

本研究中选取的4个群落多样性指数更多地是表现出了随海拔升高逐渐降低的变化趋势。这与施济普等(2005)对该地区的研究结果一致,但与牛跃等(2008)得出的“单峰”格局不符。造成这一差异的原因可能是,本研究样方设置中对低海拔地区群落样方的选取主要参考了施济普等(2005)的研究地点,而未选择牛跃等(2008)研究中所涉及的位于山体下部(1,100–1,300m)、具有较低生物多样性的季风常绿阔叶林这一海拔区域,因为在野外调查时我们发现该区域的季风常绿阔叶林破坏严重,已经难以找到保存完好的原生林。PhyloSor指数显示,群落间的相似性随着海拔差异的增加逐渐而降低的规律在哀牢山亚热带森林群落中依然适用,与之前诸多研究结果也是一致的(如Soininen *et al.*, 2007; Bryant *et al.*, 2008),表明群落系统发育beta多样性会随空间距离增大而降低。

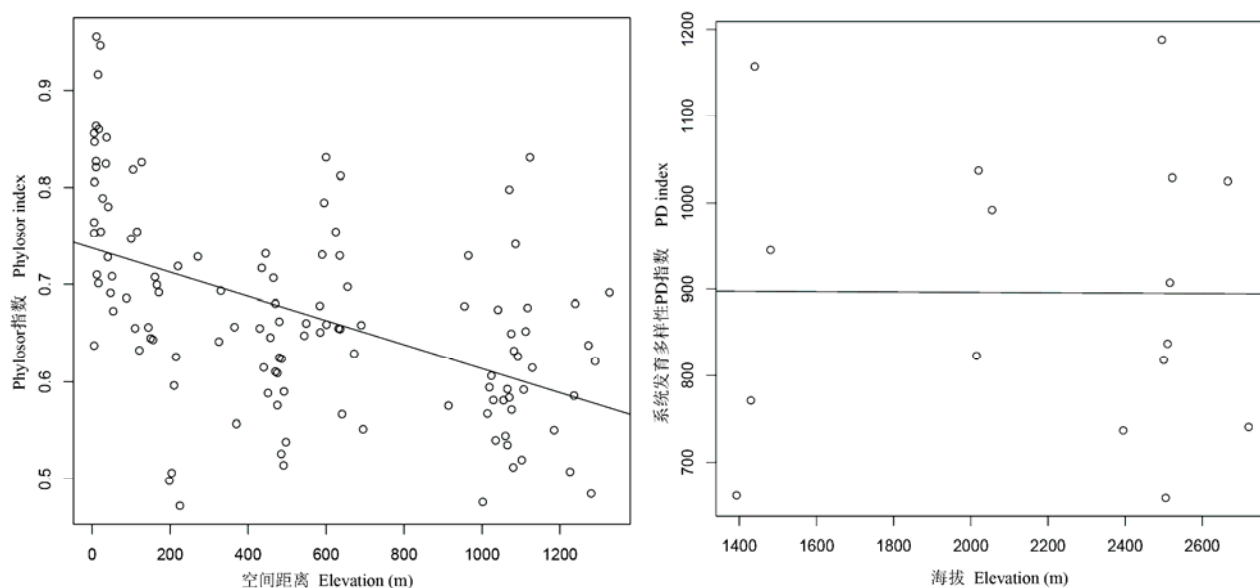


图2 系统发育多样性PhyloSor指数和PD指数随海拔梯度变化的趋势

Fig. 2 Variation in community phylogenetic diversity along the elevation gradient from two indices: PhyloSor and PD

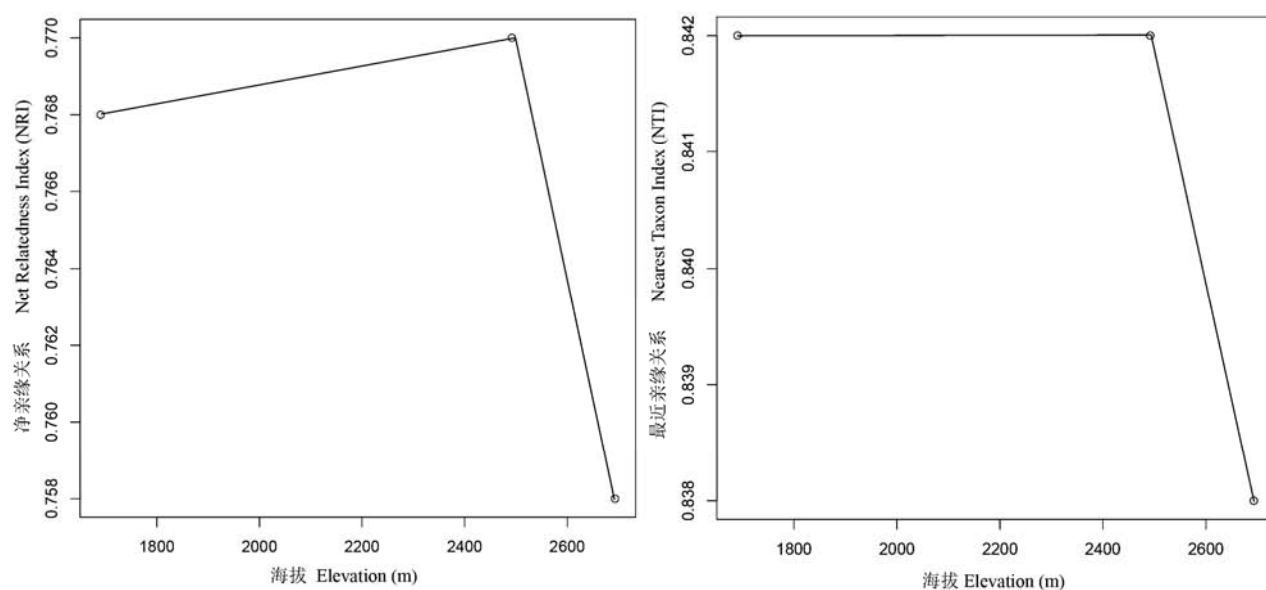


图3 两个群落系统发育指数(NRI和NTI)随海拔梯度的变化趋势

Fig. 3 Variation in community phylogenetic relatedness along the elevation gradient as measured with the NRI and NTI

3.2 哀牢山森林群落沿海拔梯度的构建过程和驱动因素

哀牢山森林群落系统发育结构随着海拔梯度的上升由系统发育聚集走向发散或聚集程度降低,呈现出非随机的状态,说明中性理论预测群落随机的系统发育结构在哀牢山地区并不适用,暗示在该地区森林中生态位过程对于群落的组成和维持更加重要。在生态位理论中,生境过滤和竞争排斥是两个相反的过程,前者使得物种间的系统发育结构相对聚集,而后者使得亲缘关系近的物种不能共存,系统发育结构相对发散(牛红玉等, 2011)。哀牢山森林群落系统发育结构在低海拔表现出系统发育聚集,说明生境过滤作用起着主导作用。对此有两种可能的解释:其一,低海拔地区受温度和水分等的影响比高海拔地区小得多,地形异质性和生境异质性都较小,促使进化程度相似的类群得以共存;其二,低海拔地区的森林群落受到的人为干扰较多(非破坏性的干扰),干扰(如砍伐、火烧等)作为一种环境过滤器会促使群落系统发育聚集(Mo *et al.*, 2012),这可能也是造成低海拔群落系统发育结构聚集的一个重要因子(Dinnage, 2009; 牛红玉等, 2011)。中海拔地区出现了多种系统发育结构(聚集、发散和随机),我们推测可能是由于随着海拔的上升,中海拔的生境异质性要比低海拔复杂得多,群落物种间会更倾向于采取不同的资源利用策略,物

种间的竞争作用会加剧,同时存在生境过滤和竞争排斥两种生态过程的相互作用,从而表现出了更多的系统发育结构。

两个群落系统发育指数NRI和NTI反映出的高海拔地区群落(山顶苔藓矮林)的系统发育结构相反,NRI表现出系统发育聚集,而NTI却表现为随机或发散。NRI和NTI是两个相互联系却又有不同的系统发育指数,前者基于群落整体水平的亲缘关系,反映发生在整个系统树上的系统发育模式,而后者仅仅基于最近的系统发育关系,主要针对系统进化树的末端(Kraft *et al.*, 2007)。NRI和NTI不一致或相反的结果也出现在其他的研究中,例如Bryant等(2008)发现这两个指数在检测高海拔地区的植物群落系统发育时表现不一致,通过NRI指数的变化趋势,认为在高海拔地区系统发育结构更趋向发散;Kress等(2009)在检测不同生境下不成熟森林的系统发育时出现了NRI小于零,而NTI大于零的现象,只是NTI的统计结果不显著($P = 0.17$)。

有研究显示,哀牢山高海拔的山顶苔藓矮林由于承受较强的紫外线辐射和大风等环境胁迫,小叶所占的比例要比中山湿性常绿阔叶林高^①;同时,You等(2013)对哀牢山的山顶苔藓矮林开展了微气象学研究,发现植物在高海拔地区承受了更强的干

①施济普 (2007) 云南山顶苔藓矮林群落生态学与生物地理学研究. 硕士学位论文, 中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明。

旱胁迫。以上研究结果反映在高强度的环境压力下,高海拔地区的物种可能发生了趋同进化。然而,生境过滤后虽聚集了性状相似的物种,但它们之间的亲缘关系并不相近,表现为谱系发散;而另外一些因竞争排斥作用留下的具有不同性状的物种间亲缘关系可能会没有规律,表现为谱系随机或者谱系聚集,正如本研究NRI指数所反映的结果。

鉴于NRI和NTI反映出来的趋势存在差异,加之本研究在高海拔地区样方过少,我们认为进一步探讨高海拔地区群落的系统发育结构及其驱动因素,还需要通过增加更多的取样,并结合植物功能性状进行综合研究。

3.3 物种库和零模型对群落系统发育的影响

物种库和零模型的选择对群落系统发育生态学研究的结果有着很大影响(Kooyman *et al.*, 2011)。物种库是指一个地区可进入某一特定群落的潜在物种数目(方精云等, 2009),但在实际的研究中很难验证一个群落的实际物种库,本研究中选取群落内所有物种作为小尺度物种库是目前来说相对合理的一种选择。Swenson等(2006)研究发现,物种库的空间尺度越大,越有可能发生系统发育聚集。在未来的研究中,针对不同的研究区域范围和类群,如何更为合理地选择物种库,需要进一步改进。同时,目前选择的零模型也不完善,应该全面考虑群落中的物种丰富度和多度以及生态学特征,并将进化特征和群落生态学性状特征结合起来(Kraft *et al.*, 2007)。因此,将来需要更多的研究来验证NRI和NTI指数的准确性并寻找更加合理的模型,增加统计分析和解决问题的能力。

本研究揭示了哀牢山森林群落的系统发育结构随海拔梯度的升高呈现由聚集走向发散或聚集程度降低的变化规律,表明在亚热带森林中生态位过程较中性过程而言对群落的构建发挥着更为重要的作用。生境过滤在低海拔群落构建中起到主要作用,海拔梯度和较多的人为干扰可能是造成该地区系统发育聚集的原因;生境过滤和竞争排斥在中海拔森林群落的构建中共同发挥作用;高海拔群落的系统发育结构及其驱动因素尚需进一步的研究。利用群落系统发育方法来理解和探讨群落装配的过程,对全球气候变化下生物多样性的保护与维持有着非常重要的意义,但考虑到本研究还存在不足之处,如受客观条件的限制在高海拔地区选取的群

落样方过少,以及缺乏小生境的环境因子和群落的功能性状特征数据等,在今后的研究中需要开展综合的多维度研究来进一步深入探讨森林群落构建的机制。

致谢:野外考察得到了云南省林业厅、哀牢山国家级自然保护区景东管理局、中国科学院西双版纳热带植物园哀牢山生态站的大力支持;物种鉴定工作由中国科学院昆明植物研究所李锡文研究员完成;采样工作得到了中国科学院西双版纳热带植物园植物系统发育与保护生物学实验室李朗博士、李恒、刘志芳等人的协助,图片绘制工作得到了中国科学院热带森林生态学重点实验室(西双版纳热带植物园)杨洁博士的帮助,在此一并表示感谢。

参考文献

- APG III (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **161**, 105–121.
- Bryant JA, Lamanna C, Morlon H, Kerkhoff AJ, Enquist BJ, Green JL (2008) Microbes on mountain sides: contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **105**, 11505–11511.
- Cavender-Bares J, Kozak KH, Fine PVA, Kembel SW (2009) The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, **12**, 693–715.
- CBOL Plant Working Group (2009) A DNA barcode for land plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **106**, 12794–12797.
- Darwin C (1859) *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. John Murray, London.
- Dinnage R (2009) Disturbance alters the phylogenetic composition and structure of plant communities in an old field system. *PLoS ONE*, **4**, e7071.
- Emerson BC, Gillespie RG (2008) Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. *Trends in Ecology and Evolution*, **23**, 619–630.
- Faith DP (1992) Systematics and conservation: on predicting the feature diversity of subsets of taxa. *Cladistics*, **8**, 361–373.
- Fang JY (方精云), Wang XP (王襄平), Tang ZY (唐志尧) (2009) Local and regional processes control species richness of plant communities: the species pool hypothesis. *Biodiversity Science (生物多样性)*, **17**, 605–612. (in Chinese with English abstract)
- Gaston KJ (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, **405**, 220–226.
- Ghosh-Harihar M (2014) Phylogenetic and ecomorphological structure of assemblages of breeding leaf warblers (Phyllo-

- scopidae) along Himalayan elevational gradients. *Journal of Biogeography*, **41**, 1193–1203.
- Graham CH, Parra JL, Rahbek C, McGuire JA (2009) Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **106**, 19673–19678.
- Goldberg DE, Miller TE (1990) Effects of different resource additions on species diversity in an annual plant community. *Ecology*, **71**, 213–225.
- Gonzalez MA, Roger A, Courtois EA, Jabot F, Norden N, Paine CET, Baraloto C, Thébaud C, Chave J (2010) Shifts in species and phylogenetic diversity between sapling and tree communities indicate negative density dependence in a lowland rain forest. *Journal of Ecology*, **98**, 137–146.
- Johnson MTJ, Stinchcombe JR (2007) An emerging synthesis between community ecology and evolutionary biology. *Trends in Ecology and Evolution*, **22**, 250–257.
- 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.
- Kikkawa J, Williams EE (1971) Altitude distribution of land birds in New Guinea. *Search*, **2**, 64–65.
- Kraft NJB, Cornwell WK, Webb CO, Ackerly DD (2007) Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *The American Naturalist*, **170**, 271–283.
- Kress WJ, Erickson DL, Jones FA, Swenson NG, Perez R, Sanjurjo O, Bermingham E (2009) Plant DNA barcodes and a community phylogeny of a tropical forest dynamics plot in Panama. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **106**, 18621–18626.
- 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.
- Kooyman R, Rossetto M, Cornwell W, Westoby M (2011) Phylogenetic tests of community assembly across regional to continental scales in tropical and subtropical rain forests. *Global Ecology and Biogeography*, **20**, 707–716.
- Larkin MA, Blackshields G, Brown NP, Chenna R, McGettigan PA, McWilliam H, Valentin F, Wallace IM, Wilm A, Lopez R, Thompson JD, Gibson TJ, Higgins DG (2007) Clustal W and Clustal X version 2.0. *Bioinformatics*, **23**, 2947–2948.
- Liu K, Raghavan S, Nelesen S, Linder CR, Warnow T (2009) Rapid and accurate large-scale coestimation of sequence alignments and phylogenetic trees. *Science*, **324**, 1561–1564.
- Loya Y (1972) Community structure and species diversity of hermatypic corals at Eilat, Red Sea. *Marine Biology*, **13**, 100–123.
- Ma KP (马克平) (1994) The measurement of community diversity. In: *Principles and Methodologies of Biodiversity Studies* (生物多样性研究的原理与方法) (eds Qian YQ (钱迎倩), Ma KP (马克平)), pp. 141–165. China Science and Technology Press, Beijing. (in Chinese)
- Machac A, Janda M, Dunn RR, Sanders N (2011) Elevational gradients in phylogenetic structure of ant communities reveal the interplay of biotic and abiotic constraints on diversity. *Ecography*, **34**, 364–371.
- McCain CM (2005) Elevational gradients in diversity of small mammals. *Ecology*, **86**, 366–372.
- Miller MA, Pfeiffer W, Schwartz T (2010) Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. In: *Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE)*, pp. 1–8, New Orleans, LA.
- Mo XX, Shi LL, Zhang YJ, Zhu H, Slik JWF (2013) Change in phylogenetic community structure during succession of traditionally managed tropical rainforest in Southwest China. *PLoS ONE*, **8**, e71464.
- Monk CD, Child GI, Nicholson SA (1969) Species diversity of a stratified oak-hickory community. *Ecology*, **50**, 468–470.
- Niu HY (牛红玉), Wang ZF (王峥嵘), Lian JY (练琚愉), Ye WH (叶万辉), Shen H (沈浩) (2011) New progress in community assembly: community phylogenetic structure combining evolution and ecology. *Biodiversity Science* (生物多样性), **19**, 275–283. (in Chinese with English abstract)
- Niu KC (牛克昌), Liu YN (刘怿宁), Shen ZH (沈泽昊), He FL (何芳良), Fang JY (方精云) (2009) Community assembly: the relative importance of neutral theory and niche theory. *Biodiversity Science* (生物多样性), **17**, 579–593. (in Chinese with English abstract)
- Niu Y (牛跃), Liu Y (刘洋), Zhang YP (张一平), Gao JB (高进波) (2008) Vertical distribution patterns of plant species diversity in Ailao Mountains. *Journal of West China Forestry Science* (西部林业科学), **37**, 27–34. (in Chinese with English abstract)
- Oomen MA, Shanker K (2005) Elevational species richness patterns emerge from multiple local mechanisms in Himalayan woody plants. *Ecology*, **86**, 3039–3047.
- Pei NC, Lian JY, Erickson DL, Swenson NG, Kress WJ, Ye WH, Ge XJ (2011) Exploring tree-habitat associations in a Chinese subtropical forest plot using a molecular phylogeny generated from DNA barcode loci. *PLoS ONE*, **6**, e21273.
- Pei NC (裴男才), Zhang JL (张金龙), Mi XC (米湘成), Ge XJ (葛学军) (2011) Plant DNA barcodes promote the development of phylogenetic community ecology. *Biodiversity Science* (生物多样性), **19**, 284–294. (in Chinese with English abstract)
- Pei NC (裴男才) (2012) Building a subtropical forest community phylogeny based on plant DNA barcodes from Dinghushan plot. *Plant Diversity and Resources* (植物分类与资源学报), **34**, 263–270. (in Chinese with English abstract)
- Pielou EC (1969) *Introduction to Mathematical Ecology*. Wiley-Interscience, New York.
- Rahbek C (1997) The relationship among area, elevation, and regional species richness in Neotropical birds. *The American*

- Naturalist*, **149**, 875–902.
- R Development Core Team (2013) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2013. URL <http://www.R-project.org>. ISBN 3-900051-07-0.
- Sanderson MJ (2003) r8s: inferring absolute rates of molecular evolution and divergence times in the absence of a molecular clock. *Bioinformatics*, **19**, 301–302.
- Shannon CE, Weaver W (1949) *A Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press, Urbana, IL.
- Shi JP (施济普), Zhao CJ (赵崇奖), Zhu H (朱华) (2005) Characteristics and species composition of main vegetation types on west slope of the Ailao Mountains in Yunnan. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology* (应用与环境生物学报), **11**, 1–7. (in Chinese with English abstract)
- Simpson EH (1949) Measurement of diversity. *Nature*, **163**, 688.
- Soininen J, McDonald R, Hillebrand H (2007) The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography*, **30**, 3–12.
- Stamatakis A (2006) RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics*, **22**, 2688–2690.
- Stevens RD (2006) Historical processes enhance patterns of diversity along latitudinal gradients. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **273**, 2283–2289.
- Swenson NG, Enquist BJ, Pither J, Thompson J, Zimmerman JK (2006) The problem and promise of scale dependency in community phylogenetics. *Ecology*, **87**, 2418–2424.
- Terborgh J (1977) Bird species diversity on an Andean elevation gradient. *Ecology*, **58**, 1007–1019.
- Tunncliffe V (1981) High species diversity and abundance of the epibenthic community in an oxygen-deficient basin. *Nature*, **294**, 354–356.
- You GY, Zhang YP, Liu YH, Schaefer D, Gong HD, Gao JB, Lu ZY, Song QH, Zhao JB, Wu CS, Yu L, Xie YN (2013) Investigation of temperature and aridity at different elevations of Mt. Ailao, SW China. *International Journal of Biometeorology*, **57**, 487–492.
- Vamosi SM, Heard SB, Vamosi JC, Webb CO (2009) Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular Ecology*, **18**, 572–592.
- Walter H (1979) *Vegetation of the Earth*. Springer, New York.
- Wang GH (王国宏) (2002) Species diversity of plant communities along an altitudinal gradient in the middle section of northern slopes of Qilian Mountains, Zhangye, Gansu. *Biodiversity Science* (生物多样性), **10**, 7–14. (in Chinese with English abstract)
- Webb CO (2000) Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist*, **156**, 145–155.
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 475–505.
- Webb CO, Donoghue MJ (2005) Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular Ecology Notes*, **5**, 181–183.
- Wiens JJ, Parra-Olea G, Garcia-Paris MM, Wake DB (2007) Phylogenetic history underlies elevational biodiversity patterns in tropical salamanders. *Proceedings of the Royal Society B*, **274**, 919–928.
- Wu ZY (吴征镒), Qu ZX (曲仲湘), Jiang HQ (姜汉桥) (1983) *Research of Forest Ecosystem on Ailao Mountains, Yunnan* (云南哀牢山森林生态系统研究). Yunnan Science and Technology Press, Kunming. (in Chinese)

(责任编辑: 米湘成 责任编辑: 周玉荣)

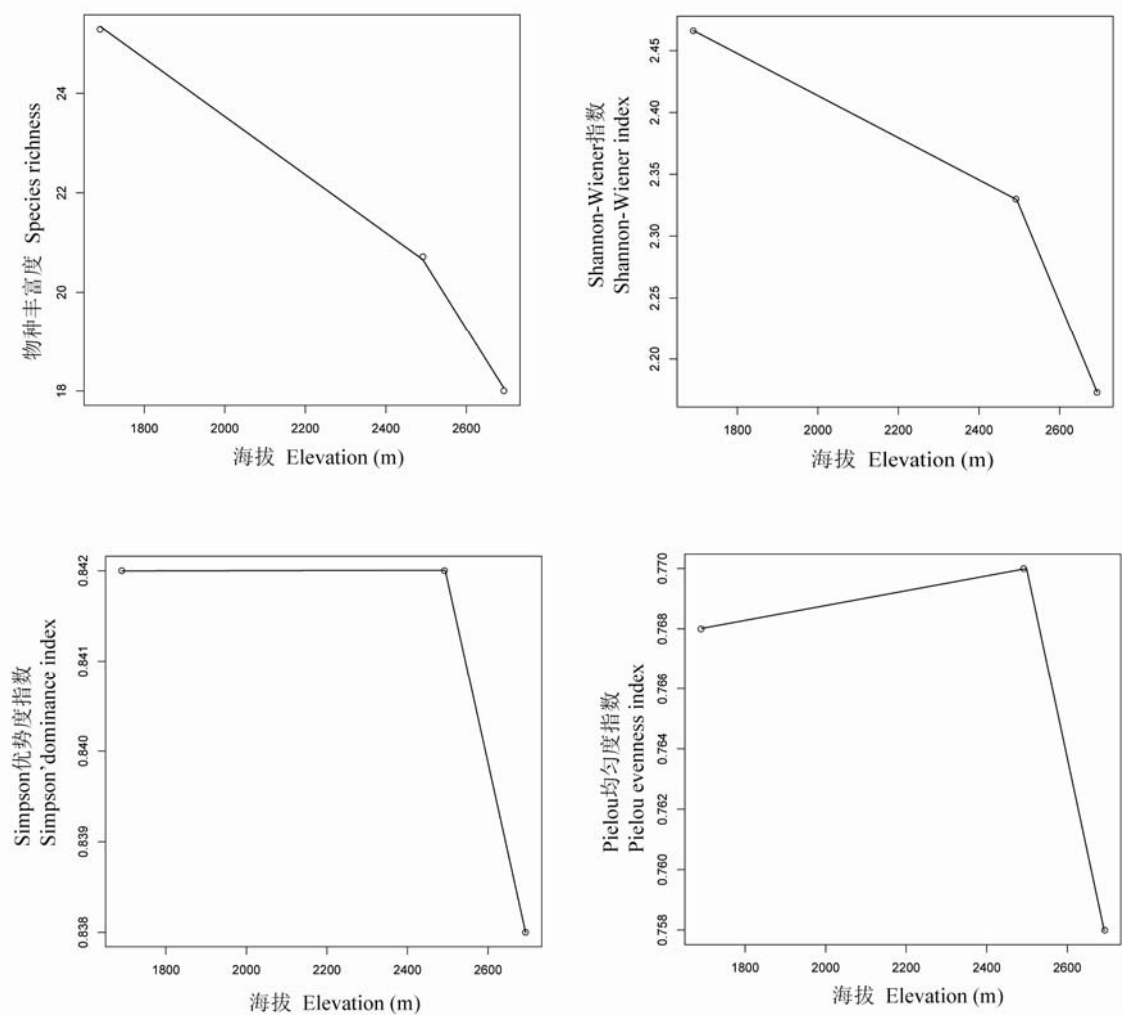
附录 Supplementary Material

附图1 哀牢山亚热带不同植被类型的群落丰富度、优势度、均匀度和多样性指数

Fig. S1 Species richness, evenness and species diversity of different vegetation types in Ailao Mountains

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/w2014-011-1.pdf>

卢孟孟,黄小翠,慈秀芹,杨国平,李捷. 沿海拔梯度变化的哀牢山亚热带森林群落系统发育结构. 生物多样性, 2014, 22(4): 438-448. <http://www.biodiversity-science.net/CN/article/downloadArticleFile.do?attachType=PDF&id=9873>



附图1 哀牢山亚热带不同植被类型的群落丰富度、优势度、均匀度和多样性指数

Fig. S1 Species richness, evenness and species diversity of different vegetation types in Ailao Mountains

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/w2014-011-1.pdf>