

DOI: 10.5846/stxb201901080069

廉敏, 铁军. 山西陵川南方红豆杉自然保护区鹅耳枥植物群落谱系结构特征. 生态学报, 2020, 40(7): 2267-2276.

Lian M, Tie J. Phylogenetic structure characteristics of *Carpinus turczaninowii* community in *Taxus chinensis* Nature Reserve in Lingchuan, Shanxi Province. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(7): 2267-2276.

山西陵川南方红豆杉自然保护区鹅耳枥植物群落谱系结构特征

廉 敏¹, 铁 军^{2,3,*}

1 山西师范大学生命科学学院, 临汾 041004

2 长治学院生物科学与技术系, 长治 046011

3 太行山生态与环境研究所, 长治 046011

摘要: 分析植物群落谱系结构, 可以探究乔木层、灌木层和草本层物种对环境变化的响应情况。以山西陵川南方红豆杉自然保护区鹅耳枥群落为研究对象, 采用样方法, 分别从不同径级和不同坡向对鹅耳枥群落净谱系亲缘关系指数 (Net relatedness index, NRI) 和净最近种间亲缘关系指数 (Nearest taxon index, NTI) 进行研究, 探讨了鹅耳枥群落沿着径级梯度形成群落谱系结构特征, 进而分析了鹅耳枥群落构建的历史进程。结果表明: (1) 该保护区鹅耳枥群落乔木层 (26 种)、灌木层 (32 种) 和草本层 (39 种) 谱系结构树可分为 5 个类群、5 个类群和 4 个类群; 乔木层 (86.67% 的样地, 下同) 和灌木层 (73.33%) 物种群落谱系结构呈谱系发散格局 (NRI<0, NTI<0), 但草本层 (86.67%) 物种群落谱系结构呈谱系聚集格局 (NRI>0, NTI>0)。 (2) 鹅耳枥群落乔木层中, DBH 在 I 级至 II 级间, NRI 指数随着 DBH 的增大而减小, NTI 指数随着 DBH 的增大而增大; 在 II 级至 V 级之间, 随着植物 DBH 增大 NRI 指数和 NTI 指数值均呈下降趋势; 而且在不同 DBH 水平上群落 NRI 和 NTI 指数均差异显著 ($P<0.05$), 说明随着径级的增大, 群落谱系结构由谱系聚集变为谱系发散。 (3) 灌木层物种谱系结构在阴坡和阳坡均呈聚集型, 乔木层阴坡物种的谱系结构呈发散型 (NRI<0, NTI<0), 乔木层阳坡和草本层阴阳坡群落均无法判定群落谱系结构是聚集还是发散。

关键词: 鹅耳枥; 谱系结构; 径级; 坡向

Phylogenetic structure characteristics of *Carpinus turczaninowii* community in *Taxus chinensis* Nature Reserve in Lingchuan, Shanxi Province

LIAN Min¹, TIE Jun^{2,3,*}

1 College of Life Science, Shanxi Normal University, Linfen 041004, China

2 Changzhi College, Department of Biological Sciences and Technology, Changzhi 046011, China

3 Ecological and Environmental Research Institute of Taihang Mountain, Changzhi 046011, China

Abstract: By analyzing the phylogenetic structure of plant community, the response of species to environmental changes in tree layer, shrub layer, and herbaceous layer can be explored. *Carpinus turczaninowii* community in *Taxus chinensis* Nature Reserve in Lingchuan, Shanxi province were surveyed and compared. The net relatedness index (NRI) and nearest taxon index (NTI) of *Carpinus turczaninowii* community from different spatial scale and different sloping directions were studied by the method of sampling analysis. The phylogenetic structure characteristics of *Carpinus turczaninowii* community formed along the spatial scale gradient were discussed and the historical process of the construction of *Carpinus turczaninowii* community was analyzed. The results showed that: (1) the phylogenetic tree of *Carpinus turczaninowii* community in these

基金项目: 山西省自然科学基金项目 (2012011034-6, 2010011041-2); 山西省高等学校大学生创新创业训练项目 (2014427); 山西省“1331 工程”优势特色学科建设项目

收稿日期: 2019-01-08; **网络出版日期:** 2019-12-26

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: tiejun74@163.com

reserve arbor layer (26 species), shrub layer (32 species), and herbaceous layer (39 species) could be divided into 5 groups, 5 groups, and 4 groups, respectively. Arbor layer (86.67% of the plot, the below is same) and shrub layer (73.33%) species community phylogenetic structure were phylogenetically overdispersed ($NRI < 0$, $NTI < 0$), but the herbaceous layer (86.67%) species community phylogenetic structure were phylogenetically clustered ($NRI > 0$, $NTI > 0$). (2) In the arbor layer of *Carpinus turczaninowii* community, from the first stage to the second stage, the NRI index decreased with the increasing of the diameter at breast height (DBH), but the NTI index increased. From the second stage to the fifth stage, with the increasing of DBH, the NRI index and the NTI index showed a decreasing trend; at different DBH level, NRI and NTI index was significant difference ($P < 0.05$). The results showed that the community phylogenetic structure changed from phylogenetic clustering to phylogenetic overdispersing. (3) The species of shrub layer were phylogenetically clustered on the shady and sunny slopes. The species on the shady slope in arbor layer were phylogenetically overdispersed ($NRI < 0$, $NTI > 0$). The arbor layer on sunny slope and herbaceous layer on both shady and sunny slope community were unable to determine whether the phylogenetic structure of the community was clustered or overdispersed.

Key Words: *Carpinus turczaninowii*; phylogenetic structure; spatial scale; slope direction

群落谱系结构不但可以反映现有群落形成的历史过程和群落组成特征,在全面了解长期群落构建、种间关系和群落聚群等进化和生态学进程有着重要作用^[1];而且群落谱系结构变化还可以反映环境因素对群落构建和维持的影响^[2]。以前的群落结构研究主要集中在群落物种组成^[3]、群落的种间关系^[4]和群落的空间结构^[5]等方面的研究,但是最近几十年来逐渐往群落谱系结构分析发展。群落谱系结构往往与生境过滤、竞争作用和生态位分化等群落组配规则存在密切的关系。生境过滤往往使群落谱系结构趋于聚集,而竞争作用或者生态位分化往往使群落谱系结构趋于发散。据报道,局部群落谱系结构可受到不同空间尺度^[6]、人为干扰^[7-8]、环境因子^[9]等诸多因素的影响,一般可表现出谱系聚集型、谱系发散型和谱系随机型 3 种类型^[10-11]。若群落谱系结构表现为谱系聚集型,说明该群落各物种间的亲缘关系较近;若该群落谱系结构表现为谱系发散型,说明该群落不同物种间的亲缘关系较远^[12];若该群落谱系结构表现为谱系随机型,说明物种分布趋向随机^[13]。近年来,关于群落谱系结构研究主要集中在群落在小尺度扰动后,地表植被、种子库和植被再生后是否在时间序列上表现出相同的系统发育模式^[14]、坡位变化对高寒灌丛群落谱系结构的影响^[15]、探究青藏高原亚高山草甸坡地的谱系结构^[16]、相邻物种竞争是否会驱动形成群落谱系结构^[17]以及生境过滤是否会使群落谱系结构表现为谱系聚集^[18]等方面。总的来说,目前国内外关于群落谱系结构的研究多在生境过滤^[18]、人为干扰^[7-8]等因素是否会导致亲缘关系相近的物种聚集起来,进而竞争^[18]是否会导致群落谱系结构表现为谱系发散以及不同群落类型群落的谱系结构研究^[19]。地形因素是影响植物群落物种组成的重要因素之一^[15,16],尤其是在山体坡面上通过重力和水力作用改变生境中土壤的养分状况,进而在不同坡位上群落物种组合有所差异^[15]。据报道,木本植物群落和草本植物群落对环境因子变化的响应模式不同^[19]。因此,开展群落谱系结构研究,可了解山地森林群落构建、种间关系和群落动态格局,推断木本植物群落和草本植物群落演变过程具有重要意义。

鹅耳枥(*Carpinus turczaninowii*)又称穗子榆,隶属桦木科(Betulaceae)鹅耳枥属(*Carpinus*)植物,在国内主要分布于辽宁南部、山西、河北、河南、山东、陕西、甘肃等地。鹅耳枥多生于海拔 500—2000 m 的山坡或山谷林中,山顶及贫瘠山坡亦能生长^[20]。鹅耳枥喜欢在阴坡杂木林中生长,落叶乔木,株形紧凑,果穗奇特,枝叶浓密,木材坚硬,纹理精细,是园林绿化的良好树种,也是制作农业工具或家具的优良木材;其果实可榨油具有很高的经济价值,还具有涵养水源、防风固沙等作用^[21]。目前,关于山西鹅耳枥的研究主要集中在鹅耳枥林的聚类 and 排序^[22]和群落数量分析^[23]等方面,而对其群落谱系结构方面的研究鲜有报道。从不同海拔、不同坡向变化研究群落谱系结构可以全面反映环境变化对乔木层、灌木层和草本层物种谱系结构的影响。本研究

以山西陵川南方红豆杉自然保护区内鹅耳枥群落为研究对象,系统统计了鹅耳枥群落乔木层、灌木层和草本层各物种之间的净谱系亲缘关系指数和净最近种间亲缘关系指数,进一步探究了不同径级和不同坡向下鹅耳枥群落谱系结构的变化,揭示鹅耳枥群落的谱系特征与环境因子之间的关系,为山西陵川南方红豆杉自然保护区鹅耳枥群落的保护管理提供理论依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

山西陵川南方红豆杉自然保护区位于晋城市陵川县东南部的夺火乡、马圪当乡和古郊乡境内(35°34.796'—35°49.228' N, 113°21.401'—113°29.401' E),距离县城 30—70 km。保护区山体陡峭,气候温和,水源充足,森林茂盛,海拔 628—1469 m,相对高差约 841 m,属暖温带半湿润大陆性季风气候,该保护区植被丰富,有林面积 16423.6hm²,森林覆盖率达 85%以上,年平均气温 5—11℃,年最高温度 34.5℃,极端最低温度-23.7℃,1 月份均温-7—3.8℃,7 月份均温 13.87—23.8℃,年降水量 503—673 mm^[24-26]。

该保护区植被类型属于暖温带落叶阔叶林,在乔木层中除了国家一级重点保护植物南方红豆杉(*Taxus chinensis* var. *mairei*)外,还有辽东栎(*Quercus wutaishanica*)、栓皮栎(*Quercus variabilis*)和鹅耳枥(*Carpinus turczaninowii*)等优势种;在灌木层中有连翘(*Forsythia suspensa*)、灰栒子(*Cotoneaster acutifolius*)、溲疏(*Deutzia scabra*)和鞘柄菝葜(*Smilax stans*)等优势种;草本层主要以一叶兰(*Aspidistra elatior*)、球果堇菜(*Viola collina*)、唐松草(*Thalictrum aquilegifolium* var. *sibiricum*)和苔草(*Carex* spp)为主。鹅耳枥林主要分布在保护区海拔 850—1200 m 地段,呈地带性分布,为保护区主要森林类型之一。鹅耳枥多长在基岩缝里或坡度较大的生境,土壤为山地褐土或碳酸盐褐土,土壤腐殖质层 1—3 cm,枯枝落叶层 2—4 cm,土层厚 10—25 cm。

1.2 研究方法

1.2.1 样方设置

2015—2018 年间,在保护区内海拔 850—1200 m 鹅耳枥主要集中分布的地段,依据海拔、坡度和坡向等生境特点设定 30 个样方,从海拔 860 m 处开始,每隔 20 m 为一个样带,共设置 7 个样带。每一个样带设定 4—5 个样方,其中阳坡和阴坡各设定 2—3 个样方,乔木样方为 10 m×10 m,并在乔木样方内设置灌木样方(5 m×5 m)和草本样方(1 m×1 m)各 4 个。共调查乔木样方 30 个,灌木样方和草本样方各 120 个。调查时,记录样方内乔木的种名、株数和胸径、灌木和草本植物的种名和株数或多度;用 GPS 测量海拔和经纬度,同时记录坡向、坡位等环境因子^[26]。

1.2.2 谱系树的构建

将 30 个样方中的 99 个物种及其科属信息输入到在线植物谱系数据库 Phylomatic 软件^[27]中,选择 Zanne 等^[28]维管植物进化树提取山西陵川南方红豆杉自然保护区鹅耳枥群落谱系树。Zanne 进化树以 APG III^[29]维管植物分类系统为骨架,其分支长度代表了演化时间(利用化石数据推定)^[30]。

1.2.3 谱系指数的选择

采用净谱系亲缘关系指数(Net relatedness index, NRI)和净最近种间亲缘关系指数(Nearest taxon index, NTI)衡量每个样地内共存物种间的谱系分散度。因为 NRI 是基于群落整体的相互关系,它展现了群落的整体结构,并且在检测谱系聚集方面更强大;NTI 只基于最近的谱系领域,不受更高层次的谱系结构的影响,并且在检测谱系发散方面更全面^[31]。

NRI 指数和 NTI 指数分别对应平均谱系距离(Mean phylogenetic distance, MPD)和最近谱系距离(Mean nearest phylogenetic taxon distance, MNTD)的标准化测度^[32]。其中,MPD 是指群落中所有物种对间平均的进化距离;MNTD 则代表任意一个物种与群落中与自己亲缘关系最近的一个物种的平均进化距离。NRI 指数和 NTI 指数的计算公式分别如下:

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

$$NTI_{\text{sample}} = -1 \times \frac{MNTD_{\text{sample}} - MNTD_{\text{randsample}}}{SD(MNTD_{\text{randsample}})}$$

式中, NRI_{sample} 、 NTI_{sample} 、 MPD_{sample} 和 $MNTD_{\text{sample}}$ 代表群落中实际的观测值; $MPD_{\text{randsample}}$ 和 $MNTD_{\text{randsample}}$ 代表物种在谱系树上随机后获得的平均值, SD 为标准偏差。若 $NRI > 0$, 说明样方内的物种谱系结构为聚集型; 若 $NRI < 0$, 说明样方中的物种谱系结构为发散型; 若 $NRI = 0$, 说明样方内的物种谱系结构为随机型^[11,33]。

1.3 数据处理

利用 R 程序包 Plantlist 查询和处理植物学名; 用 Phylomatic (version 3) 在线软件和 Tree View X 构建鹅耳枥群落谱系树; 应用 Phylocom 4.2 软件求 30 个样方内不同径级 (I. $DBH < 5$ cm; II. 5 cm $\leq DBH < 10$ cm; III. 10 cm $\leq DBH < 15$ cm; IV. 15 cm $\leq DBH < 20$ cm; V. $DBH \geq 20$ cm) 和不同坡向 (阴坡、阳坡) 鹅耳枥群落的 NRI 指数和 NTI 指数。

用 Excel 2013 和 SPSS 19.0 软件进行处理数据, 统计结果中差异显著性水平为 $P = 0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 鹅耳枥群落结构谱系树

2.1.1 乔木层物种谱系树

保护区内鹅耳枥群落乔木层 26 种植物构建的谱系树可分为 5 个类群 (图 1)。第一类群: 由拐枣 (*Hovenia acerba*)、小叶朴 (*Celtis bungeana*)、朴树 (*Celtis sinensis*)、华桑 (*Morus cathayana*)、辽东栎和栓皮栎等 12 种植物组成, 占乔木种类总数的 46.15%。第二类群: 由红麸杨 (*Rhus punjabensis* var. *sinica*)、火炬树 (*Rhus typhina*) 和青麸杨 (*Rhus potaninii*) 等 9 种植物组成, 占乔木种类总数的 34.62%。第三类群: 由八角枫 (*Alangium chinense*)、君迁子 (*Diospyros lotus*) 和白蜡树 (*Fraxinus chinensis*) 3 种植物组成, 占乔木种类总数的 11.54%。而南方红豆杉和侧柏 (*Platycladus orientalis*) 则成各一类群, 各占乔木种类总数的 3.85%。

2.1.2 灌木层物种谱系树

保护区内鹅耳枥群落灌木层 32 种植物的谱系树可分为 5 个类群 (图 2)。第一类群: 由木本香薷 (*Elsholtzia stauntoni*)、三花蕈 (*Caryopteris terniflora*) 和窄叶紫珠 (*Callicarpa japonica*) 等 15 种植物组成, 占灌木种类总数的 46.87%。第二类群: 由异叶榕 (*Ficus heteromorpha*)、小叶鼠李 (*Rhamnus parvifolia*) 和悬钩子 (*Rubus corchorifolius*) 等 12 种植物组成, 占灌木种类总数的 37.5%。第三类群: 由竹叶椒 (*Zanthoxylum planispinum*)、黄栌和扁担杆 (*Grewia biloba*) 3 种植物组成, 占灌木种类总数的 9.37%。直穗小檗 (*Berberis dasystachya*) 和鞘柄菝葜 (*Smilax stans*) 各成一类群, 各占灌木种类总数的 3.13%。

2.1.3 草本层物种谱系树

保护区内鹅耳枥群落草本层 39 种植物的谱系树可分为 4 个类群 (图 3)。第一类群: 由雀麦 (*Bromus japonica*)、苍耳 (*Xanthium sibiricum*) 和苔草等 10 种植物组成, 占草本植物种类总数的 25.64%。第二类群: 包

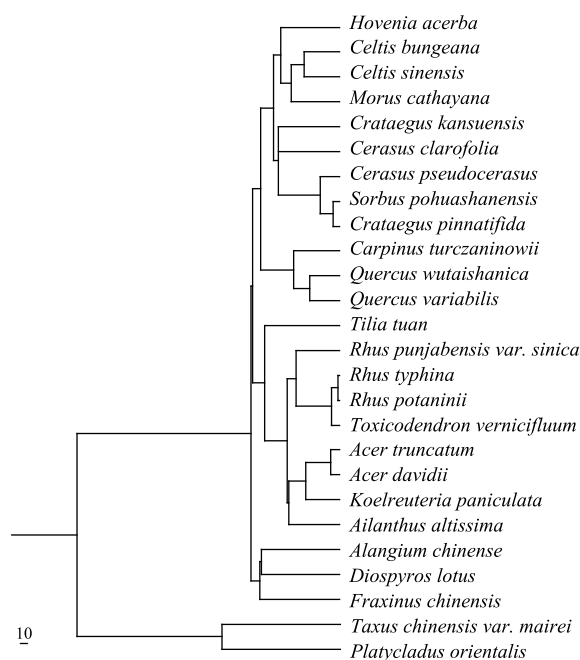


图 1 山西陵川南方红豆杉自然保护区鹅耳枥群落乔木层物种谱系树

Fig.1 Species phylogenetic tree of arbor layer of *Carpinus turczaninowii* community in *Taxus chinensis* Nature Reserve in Lingchuan, Shanxi Province

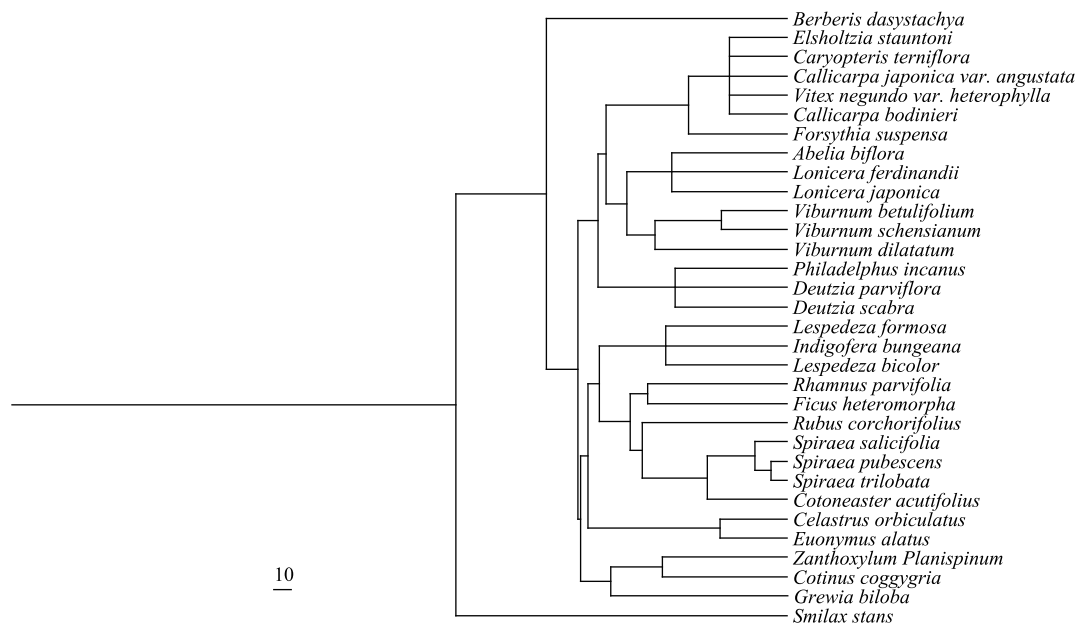


图 2 山西陵川南方红豆杉自然保护区鹅耳枥群落灌木层物种谱系树

Fig.2 Species phylogenetic tree of shrub layer of *Carpinus turczaninowii* community in *Taxus chinensis* Nature Reserve in Lingchuan, Shanxi Province

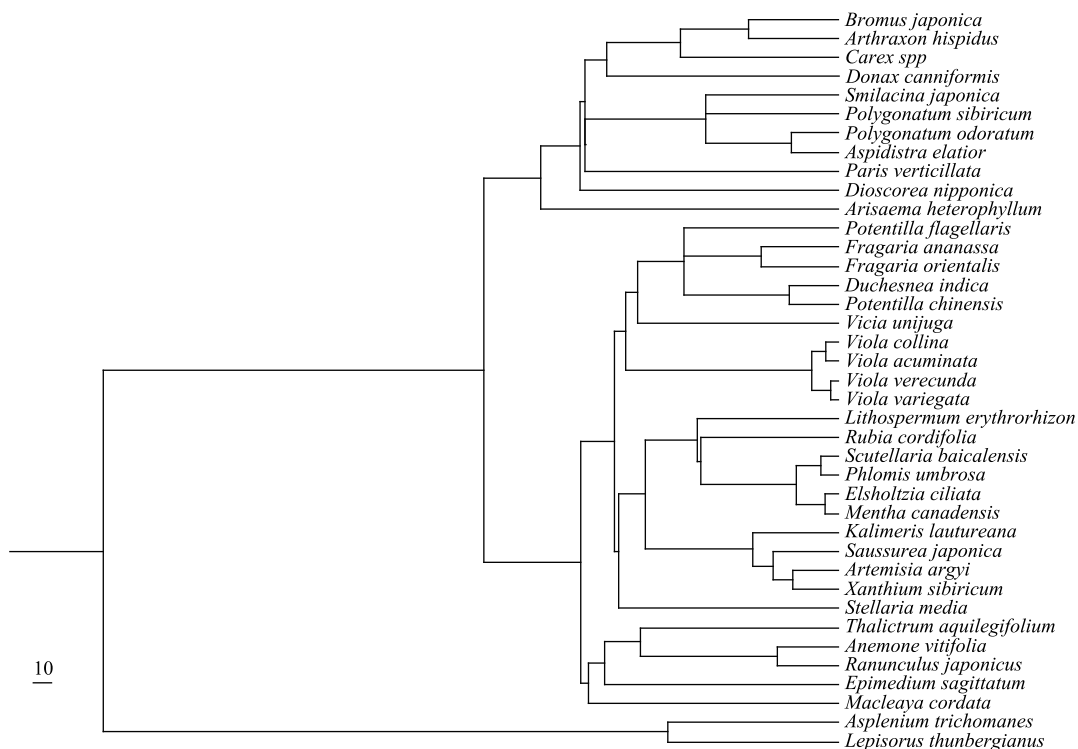


图 3 山西陵川南方红豆杉自然保护区鹅耳枥群落草本层物种谱系树

Fig.3 Species phylogenetic tree of herbaceous layer of *Carpinus turczaninowii* community in *Taxus chinensis* Nature Reserve in Lingchuan, Shanxi Province

含葡枝委陵菜(*Potentilla flagellaris*)、北重楼(*Paris verticillata*)和东方草莓(*Fragaria orientalis*)等 26 种,占草本种类总数的 66.67%。第三类群:由铁角蕨(*Asplenium trichomanes*)和瓦韦(*Lepisorus thunbergianus*)组成,占比为 5.13%。天南星(*Arisaema heterophyllum*)独自成为一个类群,占比为 2.56%。

2.2 鹅耳枥群落谱系结构特征

由表 1 可看出,在自然保护区内鹅耳枥群落(30 个样方)乔木层中,除了 1、12、27 号 3 个样方的净谱系亲缘关系指数(NRI)和最近种间亲缘关系指数(NTI)值正负不一致,无法判断其群落谱系结构外,25 号样方的 NRI(0.1120)和 NTI(1.8760)值均大于 0,说明群落谱系结构趋向于聚集(NRI>0,NTI>0);其余 26 个样方的 NRI 和 NTI 值均小于 0,故群落谱系结构趋向于发散(NRI<0,NTI<0)。在灌木层中,除了 1、4、13、25 号 4 个样方的 NRI 和 NTI 值正负不一致,无法判断群落谱系结构外,2、3、7、9 号四个样方的 NRI 和 NTI 值均大于 0,

表 1 山西陵川南方红豆杉自然保护区鹅耳枥群落乔木层、灌木层和草本层的净谱系亲缘关系指数(NRI)指数、最近种间亲缘关系指数(NTI)指数

Table 1 NRI and NTI of arbor layer, shrub layer and herbaceous layer between *Carpinus turczaninowii* community in *Taxus chinensis* Nature Reserve in Lingchuan, Shanxi Province

样方号 Sample number	乔木层 Arbor layer		灌木层 Shrub layer		草本层 Herbaceous layer	
	净谱系 亲缘关系指数 Net relatedness index	最近种间 亲缘关系指数 Nearest taxon index	净谱系 亲缘关系指数 Net relatedness index	最近种间 亲缘关系指数 Nearest taxon index	净谱系 亲缘关系指数 Net relatedness index	最近种间 亲缘关系指数 Nearest taxon index
1	-0.4924	0.0728	0.3651	-0.0500	0.9440	2.0174
2	-1.7970	-1.9173	0.3971	1.3321	-0.4842	0.3770
3	-1.4331	-1.2895	0.1033	0.9090	1.2863	1.9830
4	-1.9496	-2.2170	0.3608	-0.5255	0.2849	0.5840
5	-1.8154	-1.6002	-0.4590	-0.3953	-0.0576	-0.9210
6	-1.7057	-1.8765	-1.8930	-1.6971	0.4200	1.1452
7	-1.8541	-2.2014	0.7842	1.0941	0.1174	-0.0440
8	-1.4605	-0.4895	-1.5993	-2.3214	-0.9670	0.2600
9	-1.8069	-1.5036	0.0611	0.2265	0.4985	0.3210
10	-2.3202	-2.3848	-1.3438	-1.4275	0.4948	0.9236
11	-1.3433	-1.7714	-2.6117	-1.4075	-1.3169	-0.6381
12	-0.1578	0.9599	-2.2279	-1.1168	0.1924	0.3342
13	-1.2734	-1.2379	-0.3258	0.4034	0.1849	0.8261
14	-1.9953	-1.6811	-0.1968	-0.1177	0.2055	0.9477
15	-1.9845	-1.6289	-2.6245	-1.9582	0.3916	1.1288
16	-1.4499	-1.5035	-1.7060	-1.1818	0.6613	2.0674
17	-0.9228	-0.7863	-2.0583	-1.2870	-0.1951	0.4816
18	-1.8163	-1.8163	-1.7951	-1.5814	0.3133	0.0246
19	-1.1271	-1.2217	-2.3646	-1.0221	-0.0138	-0.3221
20	-0.7580	-0.4150	-1.9961	-2.0975	0.5391	1.8292
21	-1.4854	-1.4854	-1.8352	-2.0533	0.3417	0.5037
22	-0.9145	-1.0139	-1.6901	-0.9815	0.3696	0.9298
23	-0.6318	-0.6731	-2.7570	-1.8895	0.4281	0.3485
24	-0.8283	-0.7773	-0.4517	-0.7382	0.1160	0.3651
25	0.1120	1.8760	-0.3304	0.1135	0.2182	0.3621
26	-0.9152	-0.9152	-0.3722	-0.1973	0.5814	1.3708
27	0.2810	-1.1022	-1.6191	-1.1990	-1.0976	-0.3737
28	-0.5053	-0.4464	-1.1977	-1.3744	0.5566	2.0223
29	-0.3940	-0.1760	-1.6605	-0.8815	0.4217	1.4146
30	-0.7058	-1.0794	-1.6013	-0.8695	0.7349	1.7381

说明群落各物种间亲缘关系较近($NRI>0, NTI>0$);其余 22 个样方的 NRI 和 NTI 值均小于 0, 故群落各物种间亲缘关系较远($NRI<0, NTI<0$)。而在草本层中, 2、7、8、17 号 4 个样方的 NRI 和 NTI 值正负不一致, 无法判断群落谱系结构, 5、11、19、27 号 4 个样方的 NRI 和 NTI 值均小于 0, 群落谱系结构趋向于发散($NRI<0, NTI<0$);其余 22 个样方的 NRI 和 NTI 值均大于 0, 群落谱系结构趋向于聚集($NRI>0, NTI>0$)。

2.3 不同径级鹅耳枥群落谱系结构

由图 4 可看出, 保护区内鹅耳枥群落乔木层中, 从 I 级至 II 级, NRI 指数随着植物 DBH 增大而减小, 而 NTI 指数随着植物 DBH 增大而增大;在 II 级至 V 级之间, 随着植物 DBH 增大 NRI 指数($t = -10.856, P = 0.002$)和 NTI 指数($t = -4.091, P = 0.026$)值均呈下降趋势;而且在不同 DBH 水平上群落 NRI 和 NTI 指数均差异显著($P<0.05$), 说明随着乔木树种的不不断生长, 物种间竞争加剧, 鹅耳枥群落乔木层谱系结构越来越趋向于发散模式($NRI<0, NTI<0$)。

2.4 不同坡向鹅耳枥群落谱系结构

不同坡向鹅耳枥群落乔木层、灌木层和草本层的 NRI 指数和 NTI 指数值有一定的差异(图 5)。在乔木层中, 阴坡 NRI 指数(-0.9590) $<$ 阳坡 NRI 指数(-0.2028), 阴坡 NTI 指数(-1.4742) $<$ 阳坡 NTI 指数(0.6353);灌木层阴坡 NRI 指数(3.015) $>$ 阳坡 NRI 指数(2.7514), 阴坡 NTI 指数(2.6778) $>$ 阳坡 NTI 指数(2.1619);但阴阳坡乔木层群落 NRI 指数($t = -1.536, P = 0.367$)、 NTI 指数($t = -0.398, P = 0.759$)和灌木层群落 NTI ($t = 9.381, P = 0.068$)均存在差异不显著($P>0.05$), 但灌木层群落阴阳坡 NRI 指数($t = 21.876, P = 0.029$)差异显著($P<0.05$)。在草本层中, 阴坡 NRI 指数(-1.2156) $<$ 阳坡 NRI 指数(-1.1294), 阴坡 NTI 指数(1.4497) $<$ 阳坡 NTI 指数(0.3130);但阴阳坡 NRI 指数($t = -27.204, P = 0.023$)差异显著($P<0.05$), NTI 指数($t = -1.545, P = 0.366$)存在差异不显著($P>0.05$)。

总的来说, 鹅耳枥群落乔木层阴坡物种的谱系结构呈发散型($NRI<0, NTI<0$), 灌木层物种无论在阴坡还是阳坡均呈谱系聚集型($NRI>0, NTI>0$), 而乔木层阳坡和草本层阴阳坡群落均无法判定群落谱系结构是聚集还是发散($NRI<0, NTI>0$)。

3 讨论

3.1 鹅耳枥群落谱系结构特征分析

据报道, NRI 和 NTI 值只有正负一致时才能反应群落的谱系结构, 若 NRI 指数和 NTI 指数正负不一致则无法判定群落谱系结构^[34]。有报道, 认为在物种间谱系距离不确定的时候选用 NTI 指数测定谱系结构更好, 因为 NTI 指数对谱系不确定的敏感度不高, 而 NRI 指数对谱系不确定的敏感度高, 容易导致测得的谱系结构准确性降低^[34-35]。

本研究发现, 保护区内鹅耳枥群落乔木层(26 种)、灌木层(32 种)和草本层(39 种)植物分别可构建 5 类、5 类和 4 类谱系结构树。研究还发现, 在乔木层中, 有 26 个样方群落谱系结构呈谱系发散, 有 1 个样方群落谱系结构呈谱系聚集, 有 3 个样方无法判断群落谱系结构是聚集还是发散。这是由于保护区内鹅耳枥群落乔木层物种随着树木的生长, 各物种之间竞争加剧, 乔木层物种密度降低, 导致乔木层群落谱系结构易出现谱系发散模式^[36-37]。在灌木层中, 有 22 个样方群落谱系结构呈谱系发散, 有 4 个样方群落谱系结构呈谱系聚

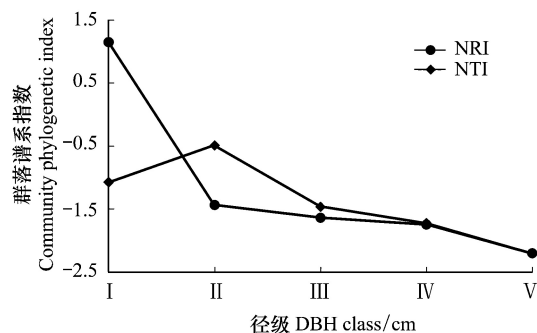


图 4 山西陵川南方红豆杉自然保护区鹅耳枥群落乔木层 NRI 指数和 NTI 指数与径级之间的关系

Fig.4 Relationship between NRI and NTI of Arbor layer and spatial scale of *Carpinus turczaninowii* community in *Taxus chinensis* Nature Reserve in Lingchuan, Shanxi

I. $DBH<5$ cm; II. $5\text{ cm}\leq DBH<10$ cm; III. $10\text{ cm}\leq DBH<15$ cm; IV. $15\text{ cm}\leq DBH<20$ cm; V. $DBH\geq 20$ cm; NRI : 净谱系亲缘关系指数 Net relatedness index; NTI : 净最近种间亲缘关系指数 Nearest taxon index

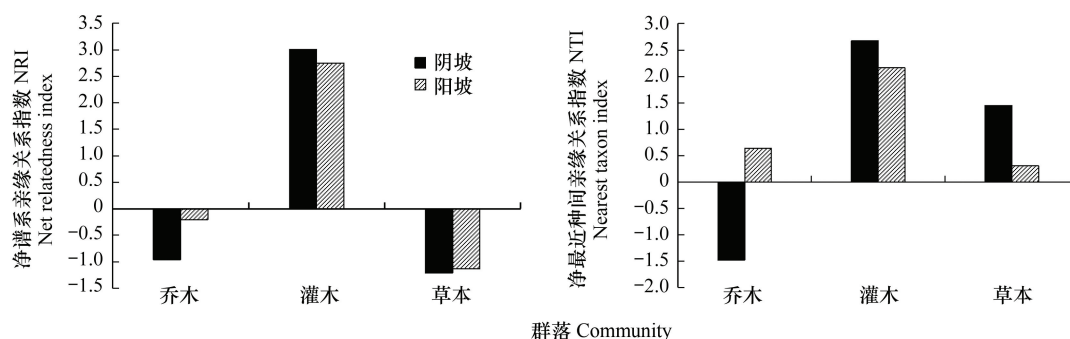


图5 山西陵川南方红豆杉自然保护区鹅耳枥群落不同坡向 NRI 指数和 NTI 指数

Fig.5 NRI and NTI of *Carpinus turczaninowii* community in different slope directions in *Taxus chinensis* Nature Reserve in Lingchuan, Shanxi Province

集,有4个样地无法判断群落谱系结构是聚集还是发散,此研究结果与肖元明等^[9]研究结果相反。这是因为本研究样地内各种干扰较少,导致灌木层群落谱系结构呈现谱系发散模式。而在草本层中,有4个样地群落谱系结构呈谱系发散,有22个样地群落谱系结构呈谱系聚集,有4个样地无法判断群落谱系结构是聚集还是发散,这可能保护区内鹅耳枥群落草本层生活周期短,扩散能力强,在逆境中易快速成活,呈谱系聚集模式^[34, 37]。

3.2 不同径级群落谱系结构的变化

在小径级尺度,物种间竞争较弱,但谱系发散度会随着植物的生长而增加^[38],这是因为同龄群树生长时,生态系统会逐渐趋于稳定,使得近缘物种竞争变大,个体数量减少;因此,当群体中的个体从树苗生长到树木时就会产生强烈的死亡效应^[39]。据报道,小径级(DBH<5 cm)下无法判断群落谱系结构(NRI>0,NTI<0),中径级和大径级下的物种谱系结构表现为谱系发散,表明植物传粉时受到环境的限制使得子代聚集生长,表现为谱系聚集;后代随着不断生长,胸径变粗,与近缘物种间的竞争加剧,使得近缘物种间相隔距离变大,表现为谱系发散^[1]。

本研究结果发现,保护区内鹅耳枥乔木层群落Ⅱ径级至Ⅴ径级之间,随着植物DBH增大而NRI指数和NTI指数值均呈下降趋势,表明鹅耳枥群落乔木层群落谱系结构呈谱系发散型(NRI<0,NTI<0)。此究结果与任思远等^[33]研究结果相一致,而与姜晓燕等^[18]研究结果不一致,这可能因为本研究选取的鹅耳枥群落范围在中低海拔,环境较高海拔地区相对优越,使近缘物种竞争加剧,导致中径级和大径级物种的谱系结构表现为谱系发散。对保护区鹅耳枥群落进行分析发现随着径级的增大,群落谱系结构发散强度逐渐增大,说明群落分布不是随机的,生态位理论在群落构建中起了很大作用^[40]。

3.3 坡向对群落谱系结构的影响

生境过滤是影响许多生态系统中跨资源梯度的群落聚集的一个关键过程^[41]。环境过滤会使物种产生生境偏好,即植物在最适物种的生境中生存良好^[42]。

本研究表明,保护区内鹅耳枥群落乔木层阴坡物种的谱系结构呈发散型(NRI<0,NTI<0),灌木层物种无论在阴坡还是阳坡均呈谱系聚集型(NRI>0,NTI>0),而乔木层阳坡和草本层阴阳坡群落均无谱系结构(NRI<0,NTI>0);阴阳坡乔木层群落NRI指数、NTI指数和灌木层群落NTI均差异不显著($P>0.05$),但灌木层群落NRI指数差异显著($P<0.05$)。说明坡向变化对乔木层和灌木层NRI指数和NTI指数影响不大,这是由于阴阳坡样地内的鹅耳枥、辽东栎和君迁子等高大乔木层物种以及连翘、美丽胡枝子、鞘柄菝葜和陕西莨菪等灌木层物种已经形成较为稳定的群落,光照不再是这些植物生长的限制因子。在草本层中,阴阳坡NRI指数存在差异显著($P<0.05$),NTI指数存在差异不显著($P>0.05$)。这是由于在阴阳坡有瓦韦、铁角蕨和三枝九叶草等喜阴植物和匍枝委陵菜、糙苏、山马兰、风毛菊等喜阳植物共存;另外,球果堇菜、鸡腿堇菜、堇菜和斑叶堇菜等

草本层近缘物种间会存在竞争。说明,在山西陵川南方红豆杉自然保护区鹅耳枥群落环境和资源条件优越,生境过滤作用减弱,近缘物种间竞争加剧^[9]。

参考文献 (References):

- [1] 牛红玉,王峥嵘,练璐愉,叶万辉,沈浩.群落构建研究的新进展:进化和生态相结合的群落谱系结构研究.生物多样性,2011,19(3): 275-283.
- [2] Chang X Y, Zhou T, Peng S L. Change in community phylogenetic structure of tropical forest along the southern coast of China during restoration. Ecosphere, 2015, 6(9): 1-13.
- [3] 宋香静,李胜男,韦玮,郭嘉,于一雷.山东省渤海沿岸滨海湿地草本植物群落物种组成及多样性研究.生态科学,2017,36(4): 30-37, 63-63.
- [4] 简小枚,税伟,陈毅萍,江聪,胡颖,王前锋,黄梦圆.云南中度退化的喀斯特天坑草地植物群落优势种间关系.应用生态学报,2018,29(2): 492-500.
- [5] 李远发,王磊,喻素芳,叶绍明,陆道调.广西滨海过渡区红鳞蒲桃群落的空间结构特征.生态学杂志,2016,35(3): 726-732.
- [6] 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.
- [7] 卜文圣,许涵,臧润国,丁易,张俊艳,林明献.不同采伐干扰方式对热带山地雨林谱系结构的影响.林业科学,2014,50(4): 15-21.
- [8] 宋凯,米湘成,贾琪,任海保,Beber D,马克平.不同程度人为干扰对古田山森林群落谱系结构的影响.生物多样性,2011,19(2): 190-196.
- [9] 肖元明,杨路存,聂秀青,李长斌,熊丰,赵晓辉,周国英.柴达木盆地荒漠灌丛群落谱系结构研究.西北植物学报,2018,38(4): 750-760.
- [10] Letcher S G. Phylogenetic structure of angiosperm communities during tropical forest succession. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2010, 277(1678): 97-104.
- [11] 刘巍,曹伟.长白山植物群落谱系结构及环境因子对其的影响.干旱区资源与环境,2013,27(5): 63-68.
- [12] 唐丽丽,陈国平,冯小梅,赵铁建,石福臣.基于系统发育的燕山东麓植物群落的构建机制.植物研究,2017,37(6): 807-815.
- [13] 张奎汉,鲍大川,郭屹立,卢志军,黄汉东,江明喜.后河自然保护区珍稀植物群落谱系结构的时空变化.植物科学学报,2013,31(5): 454-460.
- [14] Pastore A I, Scherer B P. Changes in community phylogenetic structure in a North American forest chronosequence. Ecosphere, 2016, 7(12): e01592.
- [15] 肖元明,杨路存,聂秀青,李长斌,熊丰,王玲玲,周国英.坡位对高寒灌丛群落谱系多样性和谱系结构的影响.生态学杂志,2019,38(6): 1611-1619.
- [16] Liu M X, Che Y D, Jiao J, Li L R, Jiang X X. Exploring the community phylogenetic structure along the slope aspect of subalpine meadows in the eastern Qinghai-Tibetan Plateau, China. Ecology and Evolution, 2019, 9(9): 5270-5280.
- [17] Tatsumi S, Cadotte M W, Mori A S. Individual-based models of community assembly: neighbourhood competition drives phylogenetic community structure. Journal of Ecology, 2019, 107(2): 735-746.
- [18] 姜晓燕,梁林峰,毕润成,闫明.山西霍山植物群落谱系结构的空间格局.西北植物学报,2016,36(12): 2505-2512.
- [19] 丁洪波,吴兆录,吕东蓬,武秋君,单梦颖,白皓天,罗康.云南东部山区不同类型次生林群落谱系结构特征.生态学杂志,2015,34(10): 2720-2726.
- [20] 程龙霞,金纯子,祝遵凌.鹅耳枥苗期生长特性和叶绿素荧光年变化.上海交通大学学报:农业科学版,2014,32(3): 21-26.
- [21] Ko H N, Kim J M, Bu H J, Lee N H. Chemical constituents from the branches of *Carpinus turczaninowii* with antioxidative activities. Journal of the Korean Chemical Society, 2013, 57(4): 520-524.
- [22] 米湘成,张金屯,上官铁梁,杜雪亮,李学凤.山西蟒河自然保护区鹅耳枥林的聚类和排序.山西大学学报:自然科学版,1994,17(3): 330-335.
- [23] 聂二保,王煜倩,张金屯.太行山南段峡谷区小叶鹅耳枥群落数量分析.中国农业大学学报,2009,14(2): 32-38.
- [24] 张桂萍.陵川山区野生植物资源研究.河南科学,1996,6(S1): 104-106.
- [25] 茹文明,赵安芳,张桂萍,张金屯.山西南方红豆杉分布区种子植物区系分析.山西大学学报:自然科学版,2006,29(4): 440-444.
- [26] 王霞,铁军,刘泽宇.山西陵川南方红豆杉群落优势种生态位特征.生态科学,2017,36(5): 64-72.
- [27] Webb C O, Donoghue M J. Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. Molecular Ecology Notes, 2005, 5(1): 181-183.
- [28] Zanne A E, Tank D C, Cornwell W K, Eastman J M, Smith S A, FitzJohn R G, McGlinn D J, O'Meara B C, Moles A T, Reich P B, Royer D L, Soltis D E, Stevens P F, Westoby M, Wright I J, Aarssen L, Bertin R I, Calaminus A, Govaerts R, Hemmings F, Leishman M R, Oleksyn J,

- Soltis P S, Swenson N G, Warman L, Beaulieu J M. Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. *Nature*, 2014, 506 (7486): 89-92.
- [29] The Angiosperm Phylogeny Group. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2009, 161(2): 105-121.
- [30] 赵鸣飞, 薛峰, 王宇航, 王国义, 邢开雄, 康慕谊, 王菁兰. 山西芦芽山针叶林草本层群落谱系结构与多样性的海拔格局. *植物生态学报*, 2017, 41(7): 707-715.
- [31] Kraft N J, Cornwell W K, Webb C O, Ackerly D D. Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *The American Naturalist*, 2007, 170(2): 271-283.
- [32] Webb C O, Ackerly D D, Kembel S W. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, 2008, 24(18): 2098-2100.
- [33] 任思远, 王婷, 祝燕, 叶永忠, 袁志良, 李聪, 潘娜, 李鹿鑫. 暖温带-北亚热带过渡带落叶阔叶林群落不同径级系统发育结构的变化. *生物多样性*, 2014, 22(5): 574-582.
- [34] 白家焯, 刘卫华, 赵冰清, 张青, 郭东翌. 芦芽山荷叶坪亚高山草甸生物多样性. *应用生态学报*, 2018, 29(2): 389-396.
- [35] 蔡佳瑶, 丁媛媛, 童鑫, 王忍忍, 龚筱羚, 陈小勇, 沈国春. 物种谱系不确定性对群落谱系格局指标的影响. *应用生态学报*, 2018, 29(3): 790-796.
- [36] 胡忠军, 薛文杰, 徐宏发. 紫柏山林麝分布区植物群落乔木层结构特征. *生态学杂志*, 2007, 26(6): 775-780.
- [37] 许格希, 史作民, 唐敬超, 许涵, 杨怀, 刘世荣, 李意德, 林明献. 物种多度和径级尺度对于评价群落系统发育结构的影响: 以尖峰岭热带山地雨林为例. *生物多样性*, 2016, 24(6): 617-628.
- [38] Enquist B J, Haskell J P, Tiffney B H. General patterns of taxonomic and biomass partitioning in extant and fossil plant communities. *Nature*, 2002, 419(6907): 610-613.
- [39] Enquist B J, Niklas K J. Invariant scaling relations across tree-dominated communities. *Nature*, 2001, 410(6829): 655-660.
- [40] Webb C O, Ackerly D D, Donoghue M J. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33(1): 475-505.
- [41] Cornwell W K, Ackerly D D. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 2009, 79(1): 109-126.
- [42] Chuyong G B, Kenfack D, Harms K E, Thomas D W, Condit R, Comita L S. Habitat specificity and diversity of tree species in an African wet tropical forest. *Plant Ecology*, 2011, 212(8): 1363-1374.