

DOI: 10.5846/stxb202107201965

税伟, 冯洁, 李慧, 江聪, 孙祥, 刘椽锰, 张永永, 孙晓瑞. 喀斯特退化天坑不同坡向植物群落系统发育与功能性状结构. 生态学报, 2022, 42(19): 8050-8060.

Shui W, Feng J, Li H, Jiang C, Sun X, Liu Y M, Zhang Y Y, Sun X R. Phylogeny and functional traits structure of plant communities with different slope aspects in the degraded karst tiankeng. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(19): 8050-8060.

喀斯特退化天坑不同坡向植物群落系统发育与功能性状结构

税伟^{1,2,*}, 冯洁^{1,2}, 李慧^{1,2}, 江聪³, 孙祥^{1,2}, 刘椽锰^{1,2}, 张永永^{1,2}, 孙晓瑞^{1,2}

1 福州大学环境与安全工程学院, 福州 350116

2 福州大学空间数据挖掘与信息共享教育部重点实验室, 福州 350116

3 北京大学城市与环境学院, 北京 100871

摘要:喀斯特退化天坑地下森林主要分布在不同坡向的倒石坡上, 探究环境过滤、竞争排斥和随机过程在天坑地下森林群落构建中的作用, 有助于揭示天坑物种避难所价值, 为天坑植物多样性的保护及坑外地表生态恢复提供科学的参考。以云南沾益陷塘退化天坑为例, 综合运用功能性状生态学和系统发育方法, 研究不同坡向植物群落的土壤环境特征、功能性状变异、系统发育信号及系统发育多样性。研究表明: (1) 不同坡向土壤环境差异较大, 相对于南坡和北坡而言, 东坡的土壤环境变异程度最大。(2) 各坡向具有不同的优势种群, 其中壳斗科植物种群多度较大, 在北坡和东坡的黄背栎 (*Quercus pannosa*) 种群数量较大, 在南坡则是青冈 (*Cyclobalanopsis glauca*) 多度最大。各优势物种功能性状在不同坡向存在差异, 整体上变异程度中等, 但南坡优势物种变异程度最大。(3) 叶宽、长宽比、叶厚度、比叶面积具有较强且显著的系统发育信号 ($K > 1, P < 0.05$), 性状进化过程中受遗传因素影响较大; 而叶长、叶面积、叶干重、叶干物质含量、最大树高系统发育信号弱 ($K < 1$), 性状进化过程中受生境因素影响较大。(4) 各坡向植物群落构建过程由生态位理论的环境过滤和竞争排斥作用主导, 坡向从北坡—东坡—南坡的转变过程中, 植物群落构建中环境过滤作用逐渐减小, 竞争排斥作用逐渐增大。北坡可能较长时间内都是以旱生型植物为主要建群种, 而南坡则可能最终演替成亚热带湿润气候型的顶极群落。

关键词:天坑; 系统发育; 功能性状; 坡向

Phylogeny and functional traits structure of plant communities with different slope aspects in the degraded karst tiankeng

SHUI Wei^{1,2,*}, FENG Jie^{1,2}, LI Hui^{1,2}, JIANG Cong³, SUN Xiang^{1,2}, LIU Yuanmeng^{1,2}, ZHANG Yongyong^{1,2}, SUN Xiaorui^{1,2}

1 College of Environment and Safety Engineering, Fuzhou University, Fujian 350116, China

2 Key Laboratory of Spatial Data Mining & Information Sharing of Ministry of Education, Fuzhou University, Fuzhou 350116, China

3 College of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871, China

Abstract: The underground forest of the degraded karst tiankeng is mainly distributed on the inverted stone slopes of different slope aspects. In this paper, we explore the role of environmental filtering, competitive exclusion and random processes in the underground forest community assembly in karst tiankeng, which is helpful to reveal the value of species

基金项目: 国家自然科学基金项目 (41871198)

收稿日期: 2021-07-20; 网络出版日期: 2022-05-24

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

refuge of the karst tiankeng, and provide scientific reference for the protection of tiankeng plant diversity and ecological restoration of surface outside the karst tiankeng. This study took the Shexiantang degraded tiankeng in Zhanyi, Yunnan as an example. Mainly combined with functional trait ecology and phylogenetic methods, we investigated the soil environmental characteristics, functional diversity variation, phylogenetic signals and phylogenetic diversity of plant communities in different slope aspects. The results showed that: (1) the soil environment varied greatly from slope to slope, with the greatest degree of variability on the eastern slope compared to the southern and northern slopes. (2) The dominant populations varied considerably across the slopes, among them, Fagaceae plants had relatively large abundance, *Quercus pannosa* had the highest population abundance on the northern and eastern slopes, and *Cyclobalanopsis glauca* had the highest population abundance on the southern slope. The functional traits of dominant species were different across the slope aspects, the degree of variation was medium on the whole, but the degree of variation was the largest for the dominant species on the southern slope. (3) Leaf width, leaf aspect ratio, leaf thickness and specific leaf area had strong and significant phylogenetic signals ($K > 1$, $P < 0.05$), which showed that the evolution of traits was strongly influenced by genetic factors; While leaf length, leaf area, leaf dry weight, leaf dry matter content and maximum tree height had weak phylogenetic signals ($K < 1$), which indicated that the evolution of traits was greatly influenced by habitat factors. (4) The assembly process of plant community in each slope aspect was dominated by the environmental filtering and competitive exclusion effects of niche theory. During the transition from the slope aspects from north to east and south, the environmental filtering effect of plant community assembly gradually decreased, and the competitive exclusion effect gradually increased. The northern slope may be dominated by xerophytes as the mainly constructive species for a long time, while the southern slope may eventually succeed to a subtropical humid climatic top community in the future.

Key Words: tiankeng; phylogeny; functional traits; slope aspects

喀斯特天坑是一种具有垂直峭壁的圈闭化“负地形”,坑内形成异于地表的局域小生境,为某些植物的生长繁殖提供了“避难所”,坑内形成的独特地下森林,是一座天然的物种保护库^[1-2]。由于天坑不同区域受垂直峭壁影响的程度不同,内部局域环境差异大,植物群落分异明显。在原生天坑坑壁梯度上存在明显的生态交错带^[3],在退化天坑底部的草地群落呈圈层分布,群落物种丰富度和多样性呈“逆洼地效应”^[4],其倒石坡乔灌植物物种多样性高于坑外^[5],不同坡向植物群落类型分异明显,阳坡以壳斗科等耐旱型植物群落为主要建群种,而阴坡随着演替的进行,壳斗科等耐旱型植物优势逐渐减弱^[6]。目前天坑植物群落的研究多集中在物种多样性特征、植物群落的空间特征、不同环境梯度下植物功能性状特征等,而结合系统发育和功能性状研究天坑植物群落构建的则鲜有。

群落构建机制受多种条件影响^[7],不同群落受地方生物因素和非生物因素影响,导致群落类型和演替速度的不同,其系统发育结构也发生改变^[8]。新几内亚低地雨林的次生林系统发育结构聚集,原始林系统发育结构发散,表明随着演替的进行群落构建的主导因素由生境过滤转向生物间的相互作用^[9],然而哥斯达黎加东北部演替早期的热带低地潮湿雨林群落的系统发育结构发散,竞争排斥影响较大^[10]。可见群落的系统发育结构受研究区域的环境因素影响而不同。植物群落构建在小尺度上的研究,地形和土壤因子是非常重要的影响因素,坡向是小尺度研究中的一个典型梯度,对植物群落构建有重要意义^[11-12]。不同坡向其光照强度、土壤温湿度、土壤营养物质含量差异大^[13-14],会影响植物群落的物种组成、物种多样性、功能性状多样性等^[15],导致其群落构建机制可能会发生变化。随着 Blomberg 等^[16]提出系统发育信号检验的发展,系统发育在群落构建中的研究日渐增多。系统发育的方法可以很好地构建微域的物种库,揭示某地区的物种进化历史、过去物种的生态位进化以及当代物种的共存机制^[17]。在天坑圈闭化生境中,发育了多个坡向的倒石坡,具有独特生境的天坑内部又形成了异质性的坡向小生境,因此对坡向植物多样性维持机制的研究,探讨环境作用和生物作用对不同坡向植物群落构建的影响,有助于揭示天坑生物多样性保护库价值,为喀斯特地区植

被恢复提供依据。

功能性状是植物与环境之间长期相互影响的结果^[6],能够指示环境变化,反映植物生态策略,对揭示植物群落构建机制有重要作用^[18-19],本文以云南沾益深陷塘天坑为例,结合植物功能性状和系统发育的方法研究植物群落构建,分析天坑坡向植物群落的功能性状是否具有显著的系统发育信号,通过不同坡向的植物群落系统发育结构和功能性状结构,量化环境过滤、竞争排斥和随机过程在天坑坡向植物群落构建中的作用,为天坑植物多样性的保护提供科学的参考。

1 材料和方法

1.1 区域概况和样方设置

沾益天坑群位于云南省曲靖市(图1),地理坐标在 $25^{\circ}35' - 25^{\circ}57'N$, $103^{\circ}29' - 103^{\circ}39'E$ 之间,其中包含原生天坑和退化天坑,具有丰富的物种多样性^[20]。该地区属于亚热带高原季风气候,昼夜温差较大,年均温在 $13.8 - 14^{\circ}C$,太阳辐射能年总量为 $518.2 \text{ kJ}/\text{cm}^2$,天坑群内土壤主要有红壤、黄棕壤、紫色土及石灰土等。经过对云南喀斯特天坑群的调查,本研究以典型的中度退化天坑——深陷塘天坑为研究对象。深陷塘坑底海

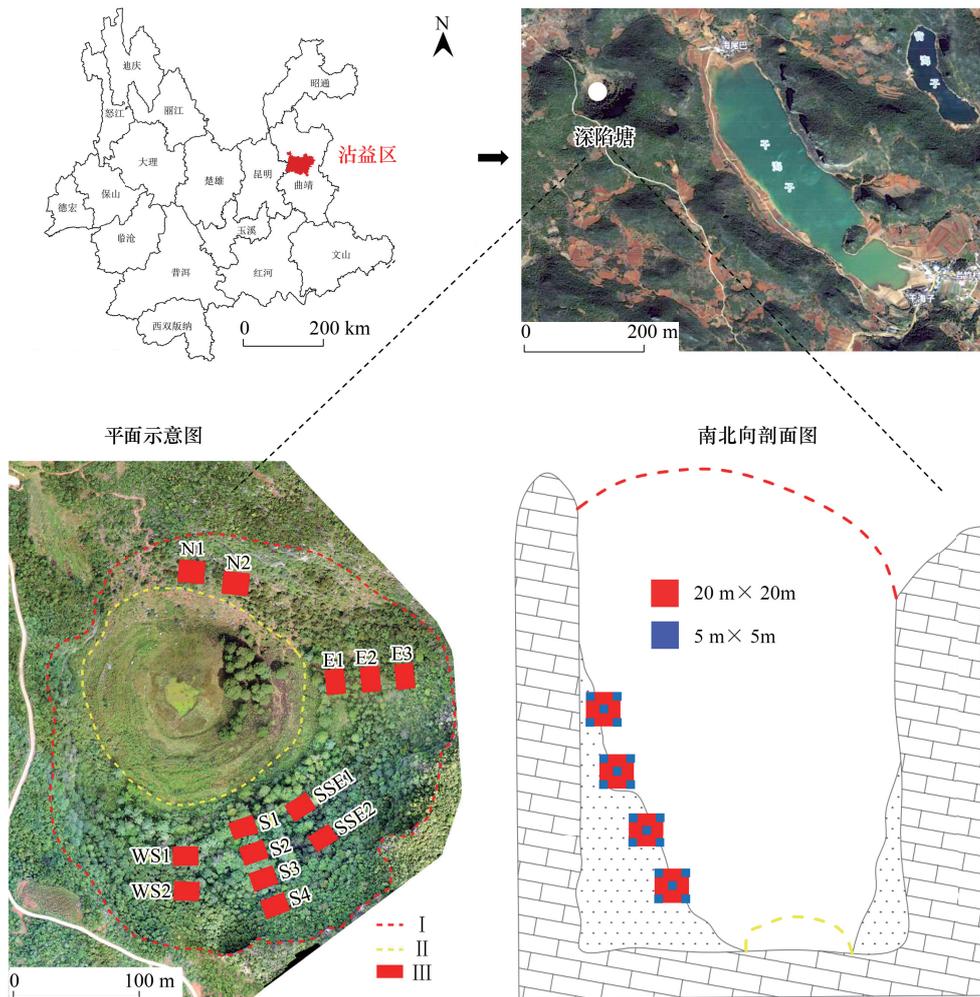


图1 天坑区位图及样方布设示意图

Fig.1 Location map of Tiankeng and schematic diagram of plot layout

N: 北 North; E: 东 East; SSE: 东南偏南 south-southeast.; S: 南 South; WS: 西南 southwest; I: 天坑上部边界 Upper boundary of tiankeng; II: 坑坡下部边界 Lower boundary of tiankeng slope; III: 天坑乔木样方 Arbor quadrat in tiankeng

拔 2028—2031 m, 坑口长径 421.9 m, 短径 348.7 m, 坑深 148.7 m^[5]。西侧为垂直峭壁, 北侧为陡峭退化坑壁, 是天坑的入口, 植被以稀疏耐旱的灌木为主; 东侧上部为垂直峭壁, 下部为倒石坡, 倒石坡上分布着乔灌相间的植被; 南侧是坑内最大的倒石坡, 植被以乔木为主。南侧倒石坡是坑内阴坡, 生境条件较好, 东坡次之, 北坡作为阳坡, 生境条件最差。根据坑内坡长和植物生长分布的实际情况, 在南侧、西南侧、南南东侧、东侧和北侧共布设 13 个 20 m×20 m 的乔木样方, 在每个乔木样方内按照“梅花型”设置 5 个 5 m×5 m 的灌木样方, 共计 65 个灌木样方, 分别调查记录每个样方内植物的物种名、株高、胸径、多度, 利用 GPS 记录经纬度和海拔数据。物种多样性对植物群落有重要影响^[21], 通过计算分析可得不同坡向植物群落 α 多样性, 其中 Margalef 丰富度为南坡>东坡>北坡, 且差异显著, 而不同坡向植物群落的物种多样性和均匀度差异不显著。

1.2 功能性状的采集和测定

根据全球植物功能性状标准化测量手册^[22], 在样方内使用高枝剪采摘每个物种不同植株不同方向的长势良好的 3—5 片叶子。使用精度为 0.02 mm 的电子数显卡尺测叶子主脉一侧 0.25 cm 处, 记录三组数据求平均值; 使用叶面积仪记录每一片叶子的叶长 (LL)、叶宽 (LW)、长宽比 (LWR) 和叶面积 (LA); 鲜叶采用精度为 0.001 g 电子天平称量鲜重, 叶片带回实验室后放入设置为 80℃ 的烘干箱 48 小时至恒重, 然后称量其干重。比叶面积 (SLA) 为叶面积与叶干重的比值; 叶干物质含量 (LDMC) 为叶干重与叶鲜重的比值。

1.3 土壤因子的测定

土壤理化性质指标依托于福建省农科院土壤肥料研究所测定。土壤含水量 (SWC, %) 采用烘干法, 用环刀采集深度为 0—20 cm 土壤样品, 称量其湿重 M , 在温度设置为 105℃ 的烘箱中 6—8 h, 烘干至恒重 M_s , 计算土壤含水量 $SWC = (M - M_s) / M$; 用土壤酸度计测定 pH, 用重铬酸钾氧化法测定土壤有机质 (SOM), 碱解扩散法测定土壤碱解氮 (AN), 土壤全氮 (Total nitrogen, TN) 的测定采用半微量开氏法, 用钼锑抗比色法测定全磷 (TP) 和有效磷 (AP), 用火焰光度计法测定全钾 (TK) 和速效钾 (AK)。

1.4 功能性状的系统发育信号检测

本文根据 Blomberg 等^[16]提出的 K 值检验法分析系统发育信号。 $K = 1$ 定义为 Brownian motion 的进化模型; $K > 1$, 表明功能性状具有比 Brownian motion 模型进化更强的系统发育信号; 反之, $K < 1$, 表明功能性状的系统发育信号较弱。通过实际 K 值与零模型比较, 进而判断功能性状系统发育信号的显著性。当系统发育树分支末端物种随机置换 999 次生成的零模型 K 值小于实际 K 值 ($P < 0.05$), 功能性状具有显著的系统发育信号, 否则说明系统发育信号不显著^[15]。

1.5 群落系统发育和功能性状结构

系统发育树的构建是采用物种的科属信息经过 R 语言的“plantlist”程序包处理, 输入网页版 phylocom 软件中, 得到物种的系统发育的拓扑结构, 该结构是以被子植物分类系统 III (APG III, Angiosperm Phylogeny Group III) 为基础构建。然后经过 phylocom 软件的 BLADJ 算法, 结合分子及化石定年数据拟合系统发育拓扑结构的分支结构, 采用 R 语言“picante”程序包计算得到系统发育树。本文研究中的净亲缘关系指数 (Net relatedness index, NRI) 是群落中所有物种的平均系统发育距离 (Mean pairwise distance, MPD) 的标准效应值, 最近亲缘关系指数 (Nearest taxon index, NTI) 是平均最近相邻谱系距离 (Mean nearest taxon distance, MNTD) 的标准效应值。根据调查样方群落得到实际的 MPD 或 MNTD, 把物种随机置换 999 次构建零模型, 得到随机状态下的 MPD 或 MNTD, 经过标准化得到 NRI 或 NTI^[23—24]。

采用平均配对性状距离 (Mean pairwise trait distance, traitMPD) 和平均最近相邻性状距离 (Mean nearest taxon trait distance, traitMNTD) 计算功能性状结构。TraitSESMPD (Standardized mean pairwise trait distance) 和 traitSESMNT (Standardized mean nearest taxon trait distance) 是基于功能性状聚类树计算求得。

系统发育指数 (NRI 和 NTI) 和功能性状结构指数 (traitSESMPD 和 traitSESMNT) 等于 0 时, 表示谱系结构和功能性状结构自由扩散; 指数大于 0 时, 表示谱系结构和功能性状结构聚集; 指数小于 0 时, 表示谱系结构和功能性状结构发散。

$$NRI = -1 \times \frac{(\text{MPD}_{\text{obs}} - \text{mean}(\text{MPD}_{\text{rand}}))}{\text{sd}(\text{MPD}_{\text{rand}})}$$

$$NTI = -1 \times \frac{(\text{MNTD}_{\text{obs}} - \text{mean}(\text{MNTD}_{\text{rand}}))}{\text{sd}(\text{MNTD}_{\text{rand}})}$$

$$\text{traitSESMPD} = -1 \times \frac{(\text{traitMPD}_{\text{obs}} - \text{mean}(\text{traitMPD}_{\text{rand}}))}{\text{sd}(\text{traitMPD}_{\text{rand}})}$$

$$\text{traitSESMNTD} = -1 \times \frac{(\text{traitMNTD}_{\text{obs}} - \text{mean}(\text{traitMNTD}_{\text{rand}}))}{\text{sd}(\text{traitMNTD}_{\text{rand}})}$$

式中, MPD_{obs} 、 MNTD_{obs} 、 $\text{traitMPD}_{\text{obs}}$ 、 $\text{traitMNTD}_{\text{obs}}$ 是实际观测值; MPD_{rand} 、 $\text{MNTD}_{\text{rand}}$ 、 $\text{traitMPD}_{\text{rand}}$ 、 $\text{traitMNTD}_{\text{rand}}$ 是零模型下随机零群落 MPD、MNTD、traitMPD、traitMNTD 的值; $\text{mean}(\text{MPD}_{\text{rand}})$ 、 $\text{mean}(\text{MNTD}_{\text{rand}})$ 、 $\text{mean}(\text{traitMPD}_{\text{rand}})$ 、 $\text{mean}(\text{traitMNTD}_{\text{rand}})$ 是通过零模型计算的平均值; $\text{sd}(\text{MPD}_{\text{rand}})$ 、 $\text{sd}(\text{MNTD}_{\text{rand}})$ 、 $\text{sd}(\text{traitMPD}_{\text{rand}})$ 、 $\text{sd}(\text{traitMNTD}_{\text{rand}})$ 是零模型下随机零群落的各指数的标准差。

1.6 数据处理

植物功能性状的种内变异是物种性状的标准差与平均值的比值。重要值是用综合性数量指标来反映植物物种在群落中的相对重要性^[25], 本文以重要值的大小作为群落主要优势物种的测度指标^[26-27]。乔木层重要值 = (相对密度 + 相对频度 + 相对显著度) / 3, 灌木层重要值 = (相对密度 + 相对频度 + 相对显著度) / 3。根据单因素方差分析判断不同坡向的系统发育指数、功能性状结构指数的显著性差异。数据整理和多样性指数计算在 Excel 2016 中进行, 系统发育和功能性状结构指数的计算在 R 4.0.2 中实现, 相关制图均在 R 4.0.2 和 Origin 2018 中绘制。

2 结果与分析

2.1 不同坡向土壤环境差异

深陷塘天坑的土壤有机质、有效磷和土壤含水量从北坡到南坡逐渐增大, 土壤 pH 从北坡到南坡逐渐减小。全氮含量在北坡 (2.03 g/kg) 最低, 而东坡和南坡差异不大; 土壤碱解氮含量东坡 (185.2 mg/kg) 最高, 北坡 (105.3 mg/kg) 最低; 土壤全磷在北坡含量 (0.67 g/kg) 最高, 东坡和南坡相差不大; 土壤全钾在南坡含量 (14.33 g/kg) 最高, 东坡含量 (5.10 g/kg) 最低; 土壤速效钾在北坡含量 (139.50 mg/kg) 最高, 东坡含量 (87.93 mg/kg) 最低 (表 1)。从北坡—东坡—南坡, 土壤含水量及土壤营养物质含量有逐渐增大的趋势, 东坡土壤含水量和土壤营养物质介于北坡和南坡之间, 且变异系数较大, 可能是因为东坡处于阴坡和阳坡的交界处, 造成不同坡位样方的土壤环境差异较大。

表 1 深陷塘不同坡向土壤环境因子

Table 1 Soil environmental factors of different slopes aspects of Shenxiantang

坡向 Slope aspect	项目 Item	土壤含水量 SWC/%	土壤 pH	土壤有机质 SOM/ (g/kg)	全氮 TN/ (g/kg)	全磷 TP/ (g/kg)	全钾 TK/ (g/kg)	碱解氮 AN/ (mg/kg)	有效磷 AP/ (mg/kg)	速效钾 AK/ (mg/kg)
北坡	均值	31.63	7.49	55.30	2.03	0.67	11.75	105.3	4.75	139.50
North slope	变异系数/%	44.74	2.17	69.30	55.52	19.45	48.75	25.65	4.47	28.89
东坡	均值	39.50	7.16	64.40	2.66	0.50	5.10	185.20	5.14	87.93
East slope	变异系数/%	23.57	19.21	98.81	94.49	21.99	30.50	71.22	86.61	78.83
南坡	均值	42.06	6.55	68.80	2.65	0.55	14.33	164.67	7.71	113.93
South slope	变异系数/%	13.98	10.74	35.37	38.85	19.93	41.08	39.84	43.74	43.35

SWC: 土壤含水率 Soil water content; SOM: 土壤有机质 Soil organic matter; TN: 全氮 Total nitrogen; TP: 全磷 Total phosphorus; TK: 全钾 Total potassium; AN: 碱解氮 Available nitrogen; AP: 有效磷 Available phosphorus; AK: 速效钾 Available potassium

2.2 不同坡向植物群落组成

本研究共调查 26 科 40 属 47 种物种 (图 2), 其中北坡 15 种, 东坡 20 种, 南坡 45 种。本文取各个坡向重

要值最大的前三个物种来表征该坡向的优势种,因此北坡优势种有黄背栎、长圆叶柞木 (*Swida oblonga*)、球核荚蒾 (*Viburnum propinquum*), 东坡优势种有黄背栎、栓皮栎 (*Quercus variabilis*)、清香木 (*Pistacia weinmannifolia*), 南坡优势种有头状四照花 (*Dendrobenthamia capitata*)、青冈、构树 (*Broussonetia papyrifera*) (表 2)。

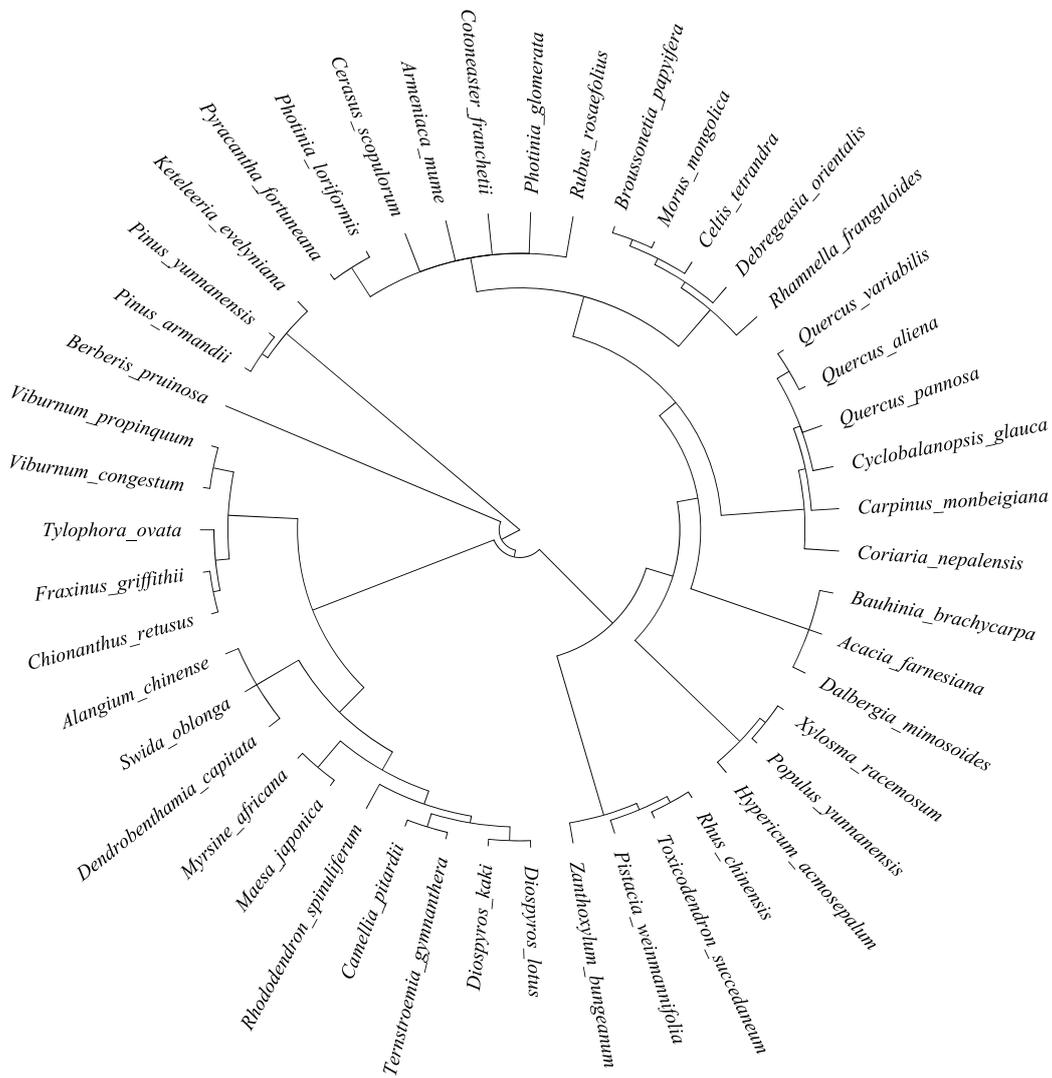


图 2 系统发育树

Fig.2 Phylogenetic tree

Berberis pruinosa: 粉叶小檗; *Toxicodendron succedaneum*: 野漆; *Rhus chinensis*: 盐肤木; *Pistacia weinmannifolia*: 清香木; *Zanthoxylum bungeanum*: 花椒; *Hypericum acmosepalum*: 尖萼金丝桃; *Populus yunnanensis*: 滇杨; *Xylosma racemosum*: 柞木; *Dalbergia mimosoides*: 象鼻藤; *Acacia farnesiana*: 金合欢; *Bauhinia brachycarpa*: 鞍叶羊蹄甲; *Coriaria nepalensis*: 马桑; *Carpinus monbeigiana*: 云南鹅耳枥; *Quercus aliena*: 槲栎; *Quercus variabilis*: 栓皮栎; *Cyclobalanopsis glauca*: 青冈; *Quercus pannosa*: 黄背栎; *Rhamnella franguloides*: 猫乳; *Celtis tetrandra*: 四蕊朴; *Morus mongolica*: 蒙桑; *Broussonetia papyrifera*: 构树; *Debregeasia orientalis*: 水麻; *Photinia loriformis*: 带叶石楠; *Pyracantha fortuneana*: 火棘; *Cotoneaster franchetii*: 西南栒子; *Armeniaca mume*: 梅; *Photinia glomerata*: 球花石楠; *Cerasus scopulorum*: 崖樱桃; *Fraxinus griffithii*: 光蜡树; *Chionanthus retusus*: 流苏树; *Tylophora ovata*: 娃儿藤; *Rubus rosaefolius*: 空心泡; *Viburnum propinquum*: 球核荚蒾; *Viburnum congestum*: 密花荚蒾; *Rhododendron spinuliferum*: 爆杖花; *Camellia pitardii*: 西南红山茶; *Ternstroemia gymnanthera*: 厚皮香; *Diospyros kaki*: 野柿; *Diospyros lotus*: 君迁子; *Myrsine africana*: 铁仔; *Maesa japonica*: 杜茎山; *Alangium chinense*: 八角枫; *Swida oblonga*: 长圆叶柞木; *Dendrobenthamia capitata*: 头状四照花; *Pinus yunnanensis*: 云南松; *Pinus armandii*: 华山松; *Keteleeria evelyniana*: 云南油杉

表 2 不同坡向重要值前 5 的物种

Table 2 The top five importance value species in different slopes

坡向 Slope	物种 Species	重要值 Importance value/%	物种占比 Ratio of dominant species/%	坡向 Slope	物种 Species	重要值 Importance value/%	物种占比 Ratio of dominant species/%
北坡 North slope	黄背栎	36.29	65.00	南坡 South slope	球核荚蒾	9.90	15.11
	长圆叶柞木	18.15	15.25		头状四照花	8.18	0.20
	球核荚蒾	8.68	4.00		头状四照花	30.30	7.88
	马桑	8.37	0.25		青冈	13.99	33.81
栓皮栎	8.03	3.00	构树		7.40	14.19	
东坡 East slope	黄背栎	24.04	32.41	长圆叶柞木	5.88	7.23	
	栓皮栎	20.12	15.11	栓皮栎	5.60	5.81	
	清香木	10.40	17.3				

物种占比为各物种数量占各坡向所有物种数量的比例

2.3 退化天坑不同坡向优势种功能性状变异特征

深陷塘各坡向优势种性状总体变异程度中等,不同性状之间存在差异。从表 3 来看,在北坡,黄背栎功能性状变异程度最大的是叶面积,最小是长宽比,而长圆叶柞木叶厚度变异程度最大,比叶面积变异程度最小,球核荚蒾也是叶面积变异程度最大,但叶宽变异程度最小;东坡黄背栎和栓皮栎都是叶面积变异程度最大,叶长最小,清香木比叶面积变异程度最大,叶宽最小;南坡头照四状花和构树都是叶干重变异程度最大,叶长最小,而青冈叶干物质含量变异程度最大,叶宽最小。三个坡向的优势种中,东坡清香木叶面积变异程度最大(54.26%),而变异程度最小(8.66%)的则是南坡青冈的叶宽。整体上,南坡优势物种变异程度最大,东坡次之,北坡优势物种变异程度最小。

表 3 深陷塘不同坡向优势物种功能性状变异特征

Table 3 Variation characteristics of functional traits of dominant species in different slope directions of Shenxiantang

坡向 Slope	物种名称 Species name	项目 Item	叶长 LL/mm	叶宽 LW/mm	长宽比 LWR	叶面积 LA/mm ²	叶厚度 LT/mm	叶干重 LDW/g	叶干物 质含量 LDMC/(g/g)	比叶面积 SLA/ (cm ² /g)
北坡 North slope	黄背栎	均值	58.29	53.03	1.1	2618.69	0.51	0.5	0.67	51.4
		标准差	12.54	11.21	0.12	984.06	0.15	0.15	0.21	7.61
		变异系数/%	21.51	21.13	10.82	37.58	29.2	29.33	31.17	14.8
	长圆叶柞木	均值	49.87	34.99	1.43	14.71	0.46	0.35	0.59	41.46
		标准差	10.44	4.34	0.28	4.09	0.14	0.07	0.15	4.68
		变异系数/%	20.93	12.40	19.38	27.79	29.60	20.45	24.88	11.29
球核荚蒾	均值	38.46	23.91	1.62	726.53	0.38	0.14	0.7	53.08	
	标准差	13.99	2.64	0.57	283.48	0.09	0.04	0.13	19.11	
	变异系数/%	36.37	11.04	35.12	39.02	24.83	26.00	17.82	36.00	
东坡 East slope	黄背栎	均值	54.10	59.77	0.99	26.50	0.55	0.49	0.60	53.96
		标准差	8.50	27.17	0.22	12.29	0.19	0.16	0.17	12.35
		变异系数/%	15.72	45.46	22.30	46.37	34.95	32.79	28.95	22.89
	栓皮栎	均值	107.22	54.22	2.04	4766.36	0.28	0.6	0.59	79.13
		标准差	13.22	10.72	0.41	1390.61	0.08	0.15	0.16	10.41
		变异系数/%	12.33	19.78	20.23	29.18	28.41	25.64	27.87	13.16
清香木	均值	19.93	14.78	1.35	234.91	0.17	0.04	0.72	64.33	
	标准差	7.54	1.34	0.5	88.99	0.06	0.01	0.08	34.90	
	变异系数/%	37.84	9.04	37.36	37.88	38.54	29.41	11.13	54.26	
南坡	头状四照花	均值	74.64	40.14	1.91	23.77	0.29	0.23	0.42	107.77

续表

坡向 Slope	物种名称 Species name	项目 Item	叶长 LL/mm	叶宽 LW/mm	长宽比 LWR	叶面积 LA/mm ²	叶厚度 LT/mm	叶干重 LDW/g	叶干物 质含量 LDMC/(g/g)	比叶面积 SLA/ (cm ² /g)
South slope	青冈	标准差	12.27	10.23	0.32	6.09	0.07	0.08	0.13	32.45
		变异系数/%	16.43	25.49	16.79	25.63	23.70	32.18	31.18	30.11
		均值	78.83	49.77	1.58	29.16	0.28	0.30	0.52	98.20
		标准差	13.78	4.31	0.25	5.62	0.08	0.05	0.15	17.76
		变异系数/%	17.48	8.66	15.54	19.29	27.88	17.44	28.97	18.09
		均值	54.14	65.55	0.95	29.39	0.30	0.22	0.60	157.11
	构树	标准差	10.25	30.27	0.36	13.65	0.13	0.12	0.23	55.59
		变异系数/%	18.93	46.18	37.31	46.45	45.16	54.12	38.52	35.38

LL: 叶长 Leaf length; LW: 叶宽 Leaf width; LWR: 长宽比 Length-width ratio; LA: 叶面积 Leaf area; LT: 叶厚度 Leaf thickness; LDW: 叶干重 Leaf dry weight; LDMC: 叶干物质含量 Leaf dry matter content; SLA: 比叶面积 Specific leaf area

2.4 退化天坑不同坡向植物功能性状的系统发育信号检验

植物群落构建过程中聚集是环境过滤占主导作用,而发散主要由竞争排斥作用主导。喀斯特天坑深陷塘坡向植物群落的叶长、叶面积、叶干重、叶干物质含量、最大树高的 K 值小于 1,说明功能性状表现出的系统发育信号强度弱,这 5 种功能性状都没有较强的系统发育保守性,性状在进化过程中受生境影响更大;而叶宽、比叶面积、长宽比、叶厚度的 K 值大于 1,说明功能性状表现出的系统发育信号强,受遗传因素影响显著 ($P < 0.05$) (表 4),表明谱系距离近的物种,功能性状的相似度高。

表 4 深陷塘坡向植物功能性状系统发育信号检验

Table 4 Phylogenetic signal test of plant functional traits in different aspects of Shenxiantang

功能性状 Plant functional traits	K	P	功能性状 Plant functional traits	K	P
叶长 LL/mm	0.2677	0.414	叶干重 LDW/g	0.3112	0.502
叶宽 LW/mm	1.4310	0.012	叶干物质含量 LDMC/(g/g)	0.2451	0.426
长宽比 LWR	6.0584	0.001	比叶面积 SLA/(cm ² /g)	1.1639	0.004
叶面积 LA/mm ²	0.4746	0.427	最大树高 H/m	0.7680	0.008
叶厚度 LT/mm	1.0408	0.001			

H: 最大树高 Maximum tree height

2.5 退化天坑不同坡向群落的系统发育和功能性状结构的差异

喀斯特天坑深陷塘北坡植物群落 NRI、NTI 和 traitSESMPD、traitSESMNTD 均大于 0,表明系统发育结构和功能性状结构均聚集。而南坡植物群落的 NRI、NTI 指数和 traitSESMPD、traitSESMNTD 指数均小于 0,表明功能性状结构和功能性状结构均发散。东坡植物群落系统发育两指数结果不一致,NRI 指数小于 0,说明系统发育结构发散;NTI 指数大于 0,表明系统发育结构聚集;功能性状结构指数 traitSESMPD 和 traitSESMNTD 均是大于 0,说明功能性状结构聚集。NRI、NTI 和 traitSESMPD、traitSESMNTD 沿着坡向变化(北坡-东坡-南坡)存在相同的变化趋势,即随着坡向的变化系统发育结构和功能性状结构都是从集聚逐渐转变为发散(图 3)。

3 讨论

3.1 天坑植物群落系统发育与功能性状结构指数随坡向的变化特征

深陷塘天坑受西面垂直峭壁的遮挡影响,不同方位日辐射量不同,坑内湿热环境异于地表,坑内不同坡向生境中植物群落类型不同,其群落构建机制过程存在差异。江聪等^[28]在研究紫茎泽兰(*Eupatorium adenophorum*)入侵巴家陷塘天坑时发现,紫茎泽兰在坑坡灌草地较为集中,主要分布在西南坡,而东北坡基本没有分布,从西南坡到东北坡,植物群落由阳生植物演替为阴生植物。本研究表明,深陷塘各坡向系统发育指

数和功能性状结构指数有相同的变化趋势,即从北坡到南坡,系统发育指数减小,功能性状结构指数也减小。由图 3 可知,北坡的植物群落的系统发育结构和功能性状结构均为聚集,而南坡植物群落的系统发育结构和功能性状结构均为发散,且从北坡到南坡发散程度逐渐上升。在东坡,两种功能性状结构指数均为聚集,而两种系统发育指数结果不同,NRI 指数表明东坡系统发育结构发散,NTI 指数表明东坡系统发育结构聚集。车应弟等^[29]在分析亚高寒草甸群落构建时发现西坡两种系统发育指数也不一致。东坡两种系统发育指数结果不同,可能有两种解释:一是两种系统发育指数侧重点不同,NRI 亲缘指数是基于群落整体水平的,反映的是整个系统发育树的发育模式,而 NTI 亲缘关系是基于系统进化树末端的最近的系统发育关系^[30];二是由于深陷塘西面是垂直峭壁,东坡属于北坡和南坡的坡向过渡地带,环境条件和种间竞争共同影响了该坡的群落构建。受垂直峭壁的遮挡影响,阴坡和阳坡生境分异明显,深陷塘北坡为阳坡,土壤含水量低,土壤养分含量少,植被主要以耐旱的黄背栎等灌木为主,环境对物种的生长影响较大,这与刘旻霞等^[31]的研究结果一致,即环境过滤是阳坡群落构建的主要作用;而深陷塘南坡为阴坡,土层深,土壤含水量高,养分丰富,总生态位宽,植被以头状四照花和构树等阔叶乔木为主,物种多样性高,加剧了一些功能性状相似的物种因生态位重叠范围较大而引起的竞争,这与朱云云等^[32]的研究结果一致,即竞争排斥是阴坡群落构建的主要作用;东坡作为北坡和南坡的过渡地带,乔灌混杂,受环境过滤和竞争排斥的共同作用。从北坡到东坡,再到南坡的植物群落构建过程中,环境过滤作用逐渐减小,竞争排斥作用逐渐增大,植被群落由耐旱性的灌木,逐渐演替为高大的乔木,这三个坡向植物组成构成了一个群落演替系列。

3.2 天坑坡向植物群落构建中的生物过滤机制

群落构建在生物过滤和环境过滤的长期影响下,物种逐渐趋于局域环境物种库的过程^[33],其中种间竞争和种内性状变异是生物过滤的主要生态学过程^[34]。种间竞争是群落结构和植物形态的重要影响因素之一,导致物种间形成生态排序,竞争能力弱的物种逐渐从群落中淘汰,最后形成的共存物种有均等的适合度^[35-36],植物群落逐渐趋于稳定。种内变异多是因为植物功能性状的生态适应性策略,植物功能性状的变异受环境因子(气候、地形、土壤因子等)的影响,但功能性状之间的相互作用也是重要因素^[34]。Ackerly 等^[37]的研究表明由于南北坡光照、湿度等存在差异,导致不同坡向植物的种内功能性状出现变异。本研究中,北坡是阳坡,光照强度大,土壤水分含量低,营养物质相对贫瘠,恶劣的环境使得北坡植物群落的谱系结构聚集,促进了植物功能性状趋同进化。而南坡是阴坡,土壤水分含量高,营养物质丰富,植物群落复杂,属于针阔混交林。林下灌丛茂密,植物群落间竞争排斥占主导作用,导致植物功能性状趋异进化。南坡优势种通过增大种内变异程度来缓冲物种间的竞争作用,提高南坡植物群落的稳定性。这与刘旻霞等^[38]和盘远方等^[39]的研究结果一致,表明由于阴坡和阳坡的生境差异,导致坡向变化是植物功能性状结构存在差异的主要原因。东坡是连接北坡与南坡的生态交错带^[40],生境条件次于南坡,却高于北坡;东坡植物的叶长、叶宽、长宽比、叶面积和叶干重有较小的种内变异,可能是因为东坡以黄背栎和栓皮栎为主要优势建群种,其多度较大,种内变异程度与物种的多度有负相关关系^[34],因为常见种在资源获取的能力方面差异不大,所以种内变异程度较小。

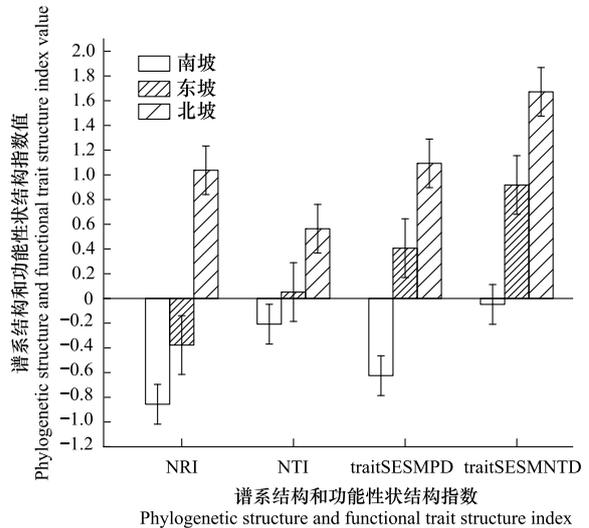


图 3 不同坡向的谱系结构和功能性状结构

Fig. 3 Phylogenetic structures and functional structures of different slope

NRI: 净种间亲缘关系指数 Net relatedness index; NTI: 最近种间亲缘关系指数 Nearest taxon index; trait SEMPD: 标准化种间平均配对性状距离 Standardized mean pairwise trait distance; trait SESMNTD: 标准化种间平均最近相邻性状距离 Standardized mean nearest taxon trait distance

4 结论

本文通过对深陷塘退化天坑不同坡向植物功能性状和系统发育的研究发现:深陷塘天坑不同坡向的系统发育和功能性状结构具有不一致性,但总体是受生态位过程主导。环境过滤是北坡物种共存的主要机制,竞争排斥是南坡物种共存的主要机制,对于东坡这种生境过渡区域,受到环境过滤和竞争排斥的共同作用。坑内植物功能性状受遗传因子和生境的共同作用,在不同的坡向梯度生境中,采取不同的生存策略,揭示了坡向生境对植物群落功能性状的影响。未来可以结合土壤、光照、水分等环境因子,进一步量化环境因子在不同坡向植物群落构建中的作用,为云南喀斯特天坑植物资源保护和繁育、天坑群生态保护和恢复工作提供理论支撑。

参考文献(References):

- [1] 税伟, 陈毅萍, 王雅文, 苏正安, 张素. 中国喀斯特天坑研究起源、进展与展望. 地理学报, 2015, 70(3): 431-446.
- [2] 江聪, 税伟, 简小枚, 陈毅萍, 郭平平. 西南喀斯特退化天坑负地形倒石坡的土壤微生物分布特征. 生态学报, 2019, 39(15): 5642-5652.
- [3] 税伟, 陈毅萍, 简小枚, 江聪, 王前锋. 喀斯特原生天坑垂直梯度上植物多样性特征——以云南沾益天坑为例. 山地学报, 2018, 36(1): 53-62.
- [4] 陈毅萍, 江聪, 简小枚, 税伟, 胡颖, 马婷, 项子源. 云南沾益中度退化天坑草地植物群落水平空间分布特征. 生态学报, 2018, 38(22): 8008-8021.
- [5] 朱粟锋, 江聪, 税伟, 郭平平, 张永永, 冯洁, 高宸, 鲍玉珍. 退化天坑倒石堆阴坡植物群落垂直分布特征——以云南沾益深陷塘为例. 应用生态学报, 2020, 31(5): 1496-1504.
- [6] 冯洁, 江聪, 税伟, 朱粟锋, 郭平平, 孙祥, 张永永, 刘豫猛. 喀斯特退化天坑阴坡阳坡壳斗科植物的功能性状特征. 应用生态学报, 2021, 32(7): 2301-2308.
- [7] 施晶晶, 赵鸣飞, 王宇航, 薛峰, 康慕谊, 江源. 黄土高原腹地人工林下草本层群落构建机制. 植物生态学报, 2019, 43(9): 834-842.
- [8] De Bello F, Thuiller W, Lepš J, Choler P, Clément J C, Macek P, Sebastià M T, Lavorel S. Partitioning of functional diversity reveals the scale and extent of trait convergence and divergence. *Journal of Vegetation Science*, 2009, 20(3): 475-486.
- [9] Whitfield T J S, Kress W J, Erickson D L, Weiblen G D. Change in community phylogenetic structure during tropical forest succession: evidence from New Guinea. *Ecography*, 2012, 35(9): 821-830.
- [10] Letcher S G, Chazdon R L, Andrade A C S, Bongers F, van Breugel M, Finegan B, Laurance S G, Mesquita R C G, Martínez-Ramos M, Williamson G B. Phylogenetic community structure during succession: evidence from three Neotropical forest sites. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2012, 14(2): 79-87.
- [11] 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.
- [12] 朱源, 康慕谊, 江源, 刘全儒. 贺兰山木本植物群落物种多样性的海拔格局. 植物生态学报, 2008, 32(3): 574-581.
- [13] Auslander M, Nevo E, Inbar M. The effects of slope orientation on plant growth, developmental instability and susceptibility to herbivores. *Journal of Arid Environments*, 2003, 55(3): 405-416.
- [14] Tomimatsu H, Hori Y. Effect of soil moisture on leaf ecophysiology of *Parasenecio yatabei*, a summer-green herb in a cool - temperate forest understory in Japan. *Journal of Plant Research*, 2008, 121(1): 43-53.
- [15] Gong X, Brueck H, Giese K M, Zhang L, Sattelmacher B, Lin S. Slope aspect has effects on productivity and species composition of hilly grassland in the Xilin River Basin, Inner Mongolia, China. *Journal of Arid Environments*, 2008, 72(4): 483-493.
- [16] Blomberg S P, Garland T Jr, Ives A R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 2003, 57(4): 717-745.
- [17] Cavender-Bares J, Kozak K H, Fine P V A, Kembel S W. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 2009, 12(7): 693-715.
- [18] 冯秋红, 史作民, 董莉莉. 植物功能性状对环境的响应及其应用. 林业科学, 2008, 44(4): 125-131.
- [19] 龚春梅, 白娟, 梁宗锁. 植物功能性状对全球气候变化的指示作用研究进展. 西北植物学报, 2011, 31(11): 2355-2363.
- [20] 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种间关系. 应用生态学报, 2018, 29(2): 492-500.

- [21] 熊定鹏, 赵广帅, 武建双, 石培礼, 张宪洲. 羌塘高寒草地物种多样性与生态系统多功能关系格局. 生态学报, 2016, 36(11): 3362-3371.
- [22] Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte M S, Cornwell W K, Craine J M, Gurvich D E, Urcelay C, Veneklaas E J, Reich P B, Poorter L, Wright I J, Ray P, Enrico L, Pausas J G, de Vos A C, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson J G, Thompson K, Morgan H D, ter Steege H, van der Heijden M G A, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti M V, Conti G, Staver A C, Aquino S, Cornelissen J H C. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2013, 61(3): 167-234.
- [23] Webb C O, Ackerly D D, McPeck M A, Donoghue M J. Phylogenies and community ecology. *Annual review of Ecology and Systematics*, 2002, 33: 475-505.
- [24] Swenson N G, Enquist B J, Pither J, Thompson J, Zimmerman J K. The problem and promise of scale dependency in community phylogenetics. *Ecology*, 2006, 87(10): 2418-2424.
- [25] 蒋政权, 洪剑明, 胡东. 北京市杨镇湿地植物群落多样性及优势种重要值的研究. 湿地科学, 2004, 2(3): 213-219.
- [26] 林勇, 艾训儒, 姚兰, 黄伟, 陈斯. 木林子自然保护区不同群落类型主要优势种群的生态位研究. 自然资源学报, 2017, 32(2): 223-234.
- [27] 管杰然, 商天其, 伊力塔, 叶诺楠, 余树全. 天目山常绿落叶阔叶混交林优势种生物量变化及群落演替特征. 生态学报, 2017, 37(20): 6761-6772.
- [28] 江聪, 税伟, 简小枚, 郭平平, 陈毅萍. 紫茎泽兰入侵下喀斯特退化天坑的土壤微生物群落特征. 应用生态学报, 2019, 30(6): 2002-2010.
- [29] 车应弟, 刘旻霞, 李俐蓉, 焦骄, 肖卫. 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, 2017, 41(11): 1157-1167.
- [30] Kraft N J B, 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.
- [31] 刘旻霞, 王刚. 高寒草甸植物群落多样性及土壤因子对坡向的响应. 生态学杂志, 2013, 32(2): 259-265.
- [32] 朱云云, 王孝安, 王贤, 邓美皎. 坡向因子对黄土高原草地群落功能多样性的影响. 生态学报, 2016, 36(21): 6823-6833.
- [33] 柴永福, 岳明. 植物群落构建机制研究进展. 生态学报, 2016, 36(15): 4557-4572.
- [34] 许驭丹, 董世魁, 李帅, 沈豪. 植物群落构建的生态过滤机制研究进展. 生态学报, 2019, 39(7): 2267-2281.
- [35] Takahashi K, Tanaka S. Relative importance of habitat filtering and limiting similarity on species assemblages of alpine and subalpine plant communities. *Journal of Plant Research*, 2016, 129(6): 1041-1049.
- [36] Stein A, Gerstner K, Kreft H. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters*, 2014, 17(7): 866-880.
- [37] Ackerly D, Knight C, Weiss S, Barton K, Starmer K. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia*, 2002, 130(3): 449-457.
- [38] 刘旻霞, 马建祖. 阴阳坡植物功能性状与环境因子的变化特征. 水土保持研究, 2013, 20(1): 102-106.
- [39] 盘远方, 陈兴彬, 姜勇, 梁士楚, 陆志任, 黄宇欣, 倪鸣源, 覃彩丽, 刘润红. 桂林岩溶石山灌丛植物叶功能性状和土壤因子对坡向的响应. 生态学报, 2018, 38(5): 1581-1589.
- [40] 石培礼, 李文华. 生态交错带的定量判定. 生态学报, 2002, 22(4): 586-592.