

DOI: 10.20103/j.stxb.202304190805

刘椽锰, 税伟, 江聪, 简小枚, 郭平平, 朱粟锋. 暖湿化气候情景下喀斯特木本植物群落构建机制. 生态学报, 2024, 44(6): 2452-2463.

Liu Y M, Shui W, Jiang C, Jian X M, Guo P P, Zhu S F. Community assembly mechanisms of karst woody plants under climate warming and humidification. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(6): 2452-2463.

暖湿化气候情景下喀斯特木本植物群落构建机制

刘椽锰¹, 税伟^{1,*}, 江聪², 简小枚³, 郭平平⁴, 朱粟锋⁵

1 福州大学环境与安全工程学院, 福州 350116

2 北京大学城市与环境学院, 北京 100871

3 中国科学院城市环境研究所 城市环境与健康重点实验室, 厦门 361021

4 厦门大学环境与生态学院, 厦门 361102

5 中国林业科学研究院 森林生态环境与自然保护研究所, 北京 100091

摘要: 云南喀斯特区域是滇桂黔岩溶石漠化重点治理区之一, 探讨气候暖湿化下植物群落演替阶段的构建特征是生态恢复和森林管理可持续的关键。以气候暖湿化为背景, 将喀斯特天坑作为天然“开顶式气室”, 天坑南坡地下森林为群落演替顶极。联合系统发育和功能性状探讨演替序列(坑外针阔混交林, 坑外常绿阔叶林, 坑内常绿阔叶林)的群落构建机制。结果发现: (1) 演替前期植物性状的系统发育信号较弱, 叶长宽比、叶面积、叶厚度和比叶面积的系统发育信号显著, 但功能性状的保守性较弱; 演替后期植物性状转为趋同进化, 系统发育信号均不显著。(2) 演替阶段植物群落的系统发育多样性逐渐降低, 并与物种丰富度显著正相关。(3) 系统发育指数 NRI(净亲缘指数)和 NTI(最近种间亲缘指数)由小于 0 转为大于 0, 功能性状结构指数 TraitSESMPD(标准化平均配对性状距离指数)和 TraitSESMNTD(标准化平均最近相邻性状距离指数)均大于 0。演替阶段的群落构建过程由生境过滤和物种间相互作用所主导。(4) 系统发育和功能性状结构指数主要与土壤含水量、全磷和速效钾含量显著负相关。演替阶段下土壤水分和养分受限时群落趋于聚集, 群落构建过程支持生态位假说。研究可为喀斯特植物群落构建机制提供新思路, 可为群落结构优化提供科学参考。

关键词: 功能性状; 系统发育; 群落构建; 喀斯特

Community assembly mechanisms of karst woody plants under climate warming and humidification

LIU Yuanmeng¹, SHUI Wei^{1,*}, JIANG Cong², JIAN Xiaomei³, GUO Pingping⁴, ZHU Sufeng⁵

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

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

3 Key Lab of Urban Environment and Health, Institute of Urban Environment, Chinese Academy of Sciences, Xiamen 361021, China

4 College of Environment and Ecology, Xiamen University, Xiamen 361102, China

5 Ecology and Nature Conservation Institute, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

Abstract: Karst landforms in Yunnan is one of the priorities of karst desertification management in Yunnan-Guangxi-Guizhou provinces. Exploring the community assembly characteristics of succession stages under climate warming and humidification is essential for ecological restoration and sustainable forest management. In the context of climate warming and humidification, karst tiankeng was taken as the natural “open top chamber” and the underground forest on tiankeng’s south slope as the community succession apex. The community assembly mechanism in successional sequences (mixed

基金项目: 国家自然科学基金项目(41871198)

收稿日期: 2023-04-19; **网络出版日期:** 2023-12-22

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

coniferous forest outside the tiankeng, evergreen broadleaf forest outside the tiankeng, and evergreen broadleaf forest inside the tiankeng) is explored, which is based on phylogenetic and functional traits. The results showed that: (1) the phylogenetic signals of plant traits were lower in the early succession stage, with significant phylogenetic signals for leaf aspect ratio, leaf area, leaf thickness, and specific leaf area, while functional traits were less conserved. In the late succession stages, the plant traits evolved convergently and none of the phylogenetic signals were significant. (2) The phylogenetic diversity of plant communities gradually decreased during the succession stage, and was significantly and positively correlated with species richness. (3) The phylogenetic indices for NRI (Net Relatedness Index) and NTI (Nearest Taxon Index) shifted from less than 0 to greater than 0, and the functional trait structure indices for TraitSESMPD (Standard Effect Size of Mean Pairwise Trait Distance) and TraitSESMNTD (Standard Effect Size of Mean Nearest Trait Distance) were both greater than 0. Community assembly processes in successional stages were driven by environmental filtering and interspecific interaction. (4) Phylogenetic and functional trait structure indices were negatively correlated with soil water content, total phosphorus, and available potassium. Under the successional stage, the community tended to assemble when soil water and nutrients were limited, and the community assembly process supported the ecological niche hypothesis. Our findings will contribute new perspectives to the community assembly mechanism of karst plant and provide scientific reference for community structure optimization.

Key Words: functional trait; phylogeny; community assembly; karst landforms

全球变暖如何影响植被生长是全球领域的前沿科学问题,在预测群落在未来的结构、功能和动态方面受到广泛关注,早在 20 世纪初便有相关研究进行了系统探讨^[1-2]。长期观测、控制实验和模型模拟发现,气候变暖对植物物候、植被生长、碳循环和植物群落结构特征等方面产生较大影响^[3-5]。例如,在大兴安岭发现气候变暖影响了蒙古栎种群的进展趋势^[6]。北半球高纬度地区发现气温升高会使俄罗斯北部森林植被北移^[7]、东北阔叶红松林在二氧化碳倍增下出现明显暖干气候变化^[8]。阔叶红松林的树种结构会发生改变^[9]。此外,暖干化趋势会影响植物演替初期的开花性状^[10]。在喀斯特生态脆弱区的研究中,植物群落的乔木种群和耐阴种群逐渐增加,优势种的更替具有一定的连续性^[11]。即气候变化显著影响了木本植物群落多样性、功能性状和系统发育结构。

喀斯特天坑是岩溶作用形成的一种规模最大的个体形态。相关研究揭示天坑具有物种保护库和地表乡土物种避难所的价值,对地表植物群落恢复具有重要意义^[12-14]。天坑坑内地下森林植物类型丰富,坑外喀斯特地表区域则表现出植物群落退化、干旱缺水、土地退化等生态问题^[15-16]。实时气候监测发现天坑内温度变化趋势较地表更平稳,坑内温度与坑外相差约 2℃,湿度差约 7%,具有“保温”和“增湿”的小气候效应^[17],坑内的小气候生境对其植物群落具有重要作用,这为探讨气候情景下的群落演替特征提供了绝佳场所。前人研究将其称为天然的开顶式气室(Open Top Chamber, OTC)^[18]。木本植物群落在其生态恢复扮演了重要角色,是多数陆地生物多样性赖以生存的基础。目前仍缺乏将天坑作为模拟未来气候变化的实验室,结合暖湿化演替情景探讨其群落构建机制的研究。

群落构建机制的研究中,谱系发育和功能性状是评价植物群落结构、功能复杂性的重要指标和揭示群落演替特征的重要研究方向^[19]。早期的研究发现群落生态相似性并不总与亲缘关系相关^[20-23]。对于喀斯特生态脆弱区来说,确定植物群落的构建过程对于保持水土、涵养水源、防止植被退化等极为重要。因此,基于全球气候趋于暖湿化的情景,本文以云南天坑群中的深陷塘、巴家陷塘和邵家陷塘天坑(“模式坑”)坑内南坡植物群落为例,采用“空间分布代替时间特征”的方法,在野外踏查的基础上试图构建以天坑内地下森林为顶级群落的演替序列,联合系统发育和功能性状探讨生态位过程和中性过程在群落构建中的作用大小,为脆弱喀斯特生态恢复和森林管理实践提供科学参考。

1 研究区与研究方法

1.1 研究区概况

云南喀斯特位于沾益区的曲靖市中部(25°35′—25°57′ N 和 103°29′—103°39′ E),群落调查范围约 18.22 km²(图 1)。研究区靠近珠江源,属于国家级自然保护区——海峰湿地的保护范围,是滇黔桂岩溶石漠化国家级水土流失重点治理区。地形特征在岩溶作用机制下发育了多种喀斯特负地形。年均温 14.5℃,年均降雨量约 1000 mm,存在季节性干旱缺水现象,总体属于亚热带高原季风气候类型区域。在退耕还林措施下森林覆盖率不断提高,目前达到 47.4%。

喀斯特植物群落调查范围内的负地形包括深陷塘、巴家陷塘、邵家陷塘等。群落以常绿林为主,部分区域以松科(*Pinaceae*)、壳斗科(*Fagaceae*)植物群落为主,次生演替明显。部分喀斯特天坑内地下森林林层结构完整,与地表的植物群落在多样性特征上差异较大,但群落类型与坑外类似。负地形的圈闭作用使坑内具有水热条件充足、温度恒定的小生境特征,小气候实时监测发现,坑内温度与坑外相差约 2℃,湿度差约 7%。具体而言,白天坑内温度较坑外低,而夜晚坑内温度较坑外更高;白天和夜间的坑内湿度较坑外更高,类似于“开顶式气室”的增温效应,是探讨植物群落特征的理想场所。

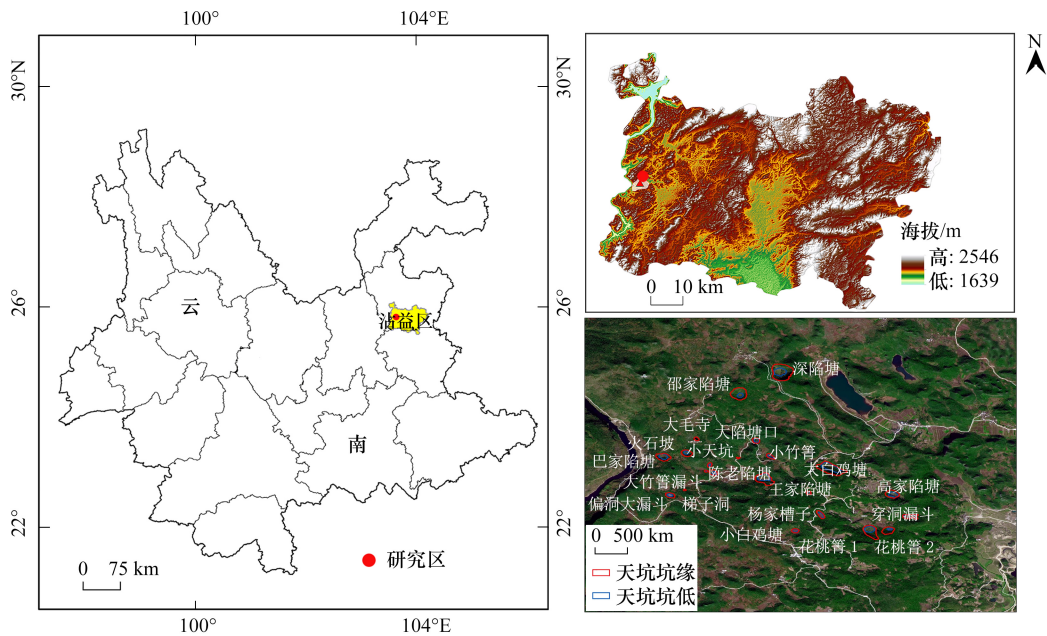


图 1 研究区概况

Fig.1 Overview of the study area

1.2 演替情景的样方设计

群落调查采用“空间代替时间”的方法,即在同一时间内,根据暖湿化演替的自然情景,调查处于不同演替阶段的植物群落。植物群落调查和土壤调查的时间跨度为 2018—2021 年。调查记录包括样方内乔灌的物种组成、数量、胸径和株高、经纬度和高程等(表 1)。

当地名为深陷塘天坑、巴家陷塘天坑和邵家陷塘天坑范围较大,开敞程度较高,坑内森林茂密,植物物种多样性较高。前人的研究发现实地监测的天坑地下森林具有显著的小气候效应,与天坑外的地表相比具有暖湿化的气候特征^[17]。此外,天坑内南坡的植物群落以青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)、爆杖花(*Rhododendron spinuliferum*)等壳斗科、杜鹃花科为主,较符合常绿阔叶林的形态。坑外地表以云南松(*Pinus yunnanensis*)、云南油杉(*Keteleeria evelyniana*)、球花石楠(*Photinia glomerata*)和头状四照花(*Cornus oblonga*)等针阔混交林和

球花石楠、清香木(*Pistacia weinmanniifolia*)、栓皮栎(*Quercus variabilis*)、帽斗栎(*Quercus guyavifolia*)等常绿阔叶林。故构建“针阔混交林(天坑外地表植物群落的普遍分布模式)-常绿阔叶林(天坑外在气候暖湿化过渡环境的群落分布模式)-常绿阔叶林(天坑内在暖湿化环境下植物群落的演替顶极模式)”的演替序列,代表气候暖湿化下植物群落演替的一般情景。选取的各个演替阶段均处于大气候条件控制的地段,生境条件相似。

表 1 模式天坑群的基本信息
Table 1 Survey information of pattern tiankeng group

名称 Name	纬度 Latitude	经度 Longitude	长径/m Long diameter	短径/m Short diameter	平均深度/m Average depth	样方数量 Sample number
巴家陷塘 Bajiaxiantang	25°47'6.4"	103°33'40.7"	240	198	70	3
深陷塘 Shenxiantang	25°48'11.2"	103°34'45.8"	422	349	149	3
邵家陷塘 Shaojiaxiantang	25°47'37.5"	103°34'35.5"	277	248	122	1

每个演替阶段的样方选取 5 个以上重复。其中,叶功能性状是通过 20 m×20 m 乔木样方内按“梅花五点法”布设 5 个 5 m×5 m 的灌木样方,并将其合并为一个灌木样方。土壤样方是在乔木样方内采集 3 份 0—20 cm 深的土样并混合为 1 份。演替第一阶段针阔混交林共 6 个样方。演替第二阶段地表的常绿阔叶林共 6 个样方。演替第三阶段以深陷塘天坑、邵家陷塘天坑和巴家陷塘天坑坑内的常绿阔叶林为研究对象,坑内样方分别在深陷塘天坑南坡选取 3 个样方、巴家陷塘天坑南坡选取 3 个样方和邵家陷塘天坑南坡选取 1 个样方以满足典型性和代表性,总共为 7 个乔灌木混合样方(图 2)。

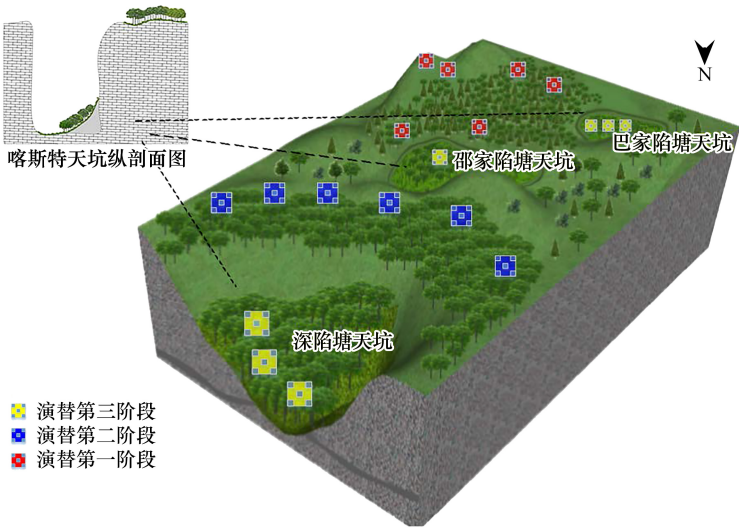


图 2 暖湿化情景下木本植物群落的演替阶段
Fig.2 Sampling of woody communities in successional stages under climate warming and humidification

1.3 性状与土壤样品的采集测定

1.3.1 植物功能性状

主要采用叶片的结构性状(相对稳定且能较好表征植物为获取最大化资源而采取的生态策略)。测定的性状包括叶长宽比(Leaf aspect ratio, LAR, mm)、叶面积(Leaf area, LA, cm²/g)、叶厚度(Leaf thickness, LT, mm)、比叶面积(Specific leaf area, SLA, cm²/g)、叶干物质含量(Leaf dry matter content, LDMC, g/g)等指标。对于生长较高物种使用高枝剪采集叶片性状,在样方内选取目标物种长势良好的 10 株(个体数少的均匀采摘),在每株个体的中冠位置采摘 5 片完整、健康的成熟叶片,使用精度为 0.001 g 的电子天平和叶面积仪分别测量叶鲜重、叶长、叶宽和叶片面积。叶厚度使用 0.02 mm 精度的游标卡尺测量叶片主脉处,重复测量三次取

均值。最后,将测量后的叶片置入 80℃ 的烘箱,烘干 48 h 至恒重后称重其叶干重。比叶面积和叶干物质含量根据叶面积、叶干重和叶鲜重计算。

1.3.2 土壤因子

使用环刀在每个样地按梅花五点取样法采集深度为 0—20 cm、直径 4 cm 的土壤样品,用于测定土壤含水量(SWC)和土壤容重(SBD)。剩余土壤样品自然风干,用于测量土壤化学性质。其中,土壤有机碳(SOC)采用重铬酸钾-硫酸加热氧化方法测定;土壤全氮(STN)经浓硫酸消煮的土壤样品采用硼酸吸收获取;土壤速效氮(SAN)利用凯氏碱解蒸馏法测定;土壤全钾(STK)和土壤速效钾(SAK)利用火焰光度计法测定;土壤全磷(STP)和土壤有效磷(SAP)采用钼锑抗比色法测定。土壤性状由福建省农业科学院土壤肥料研究所委托测定。

1.4 谱系发育和功能性状树构建

谱系发育树是根据调查物种的科属种信息得到。并在网页版的中国植物志查询植物种名的拉丁名整理为文本文件导入 R 语言,利用“plantlist”函数获得物种科属信息。随后根据“phylomatic”函数包得到 Newick 文件,即以被子植物分类系统 III (APG III) 为基础构建的谱系发育树文件^[24]。利用“picante”函数可视化和后续实验数据处理。功能性状数据经过通过欧式距离计算标准化处理后得到功能性状树,随即使用聚类法进行层次聚类得到功能性状聚类树。

1.5 植物功能性状的系统发育信号

采用 K 值检验法是根据 Blomberg^[25] 等提出系统发育信号检验方法。通过实际的性状值与布朗运动模型的预测值进行比较,如果结果相近,即数值上表现为 $K=1$,则说明该研究群落性状的进化接近布朗运动,具有一定的系统发育保守性; $K>1$,说明该群落的功能性状进化保守; $K<1$,说明该群落的功能性状保守性较弱, K 值越是趋近于 0,功能性状的进化越趋近于随机^[26]。通过比较群落的实际 K 值与随机置换 999 次系统发育树分支末端物种得到的零模型 K 值,可检验功能性状系统发育信号是否具有显著性。如果零模型 K 值小于实际 K 值($P<0.05$),则认为该群落的功能性状的系统发育信号显著,否则为不显著^[27]。以上分析过程基于 R 语言的“Kcalc”和“multiPhylosignal”函数包计算 K 值及 P 值。

1.6 系统发育多样性指数

系统发育多样性(Phylogenetic Diversity, PD)指一个区域内所有物种的系统发育分支长度之和,反映了物种演化的历史。指数越大,进化差异越大,多样性越大,对生物多样性保护和群落管理实践有重要意义。选用 Faith 系统发育多样性指数研究演替阶段下的系统发育多样性特征^[28]。计算公式如下:

$$PD = \sum_{c \in C} L_c \quad (1)$$

式中, C 表示系统发育树上物种最短路径上的所有分支之和, c 代表连接节点的一段分支, L_c 为 c 的分支长度。

1.7 系统发育和功能性状结构指数

系统发育指数包括净亲缘关系指数(NRI)和最近亲缘关系指数(NTI)。在调查的植物群落样方时,得到物种对的初始平均系统发育距离(MPD)和初始平均最近相邻谱系距离(MNTD),将该物种对与零模型随机比较 999 次之后,得到需要的 MPD 和 MNTD。NRI 即 MPD 的标准效应值,NTI 即 MNTD 的标准效应值^[22]。

功能性状结构指数包括标准化平均配对性状距离(TraitSESMPD)和标准化平均最近相邻性状距离(TraitSESMNTD)^[29-30]。基于功能性状聚类树,分别通过平均配对性状距离(TraitMPD)和平均最近相邻性状距离(TraitMNTD)计算求得。计算公式如下:

$$NRI = -1 \times \frac{(\text{MPD}_{\text{obs}} - \text{mean}(\text{MPD}_{\text{rand}}))}{\text{sd}(\text{MPD}_{\text{rand}})} \quad (2)$$

$$NTI = -1 \times \frac{(\text{MNTD}_{\text{obs}} - \text{mean}(\text{MNTD}_{\text{rand}}))}{\text{sd}(\text{MNTD}_{\text{rand}})} \quad (3)$$

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

(4)

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

(5)

式中,MPD_{obs}、MNTD_{obs}、traitMPD_{obs}、traitMNTD_{obs}是实际观测值;MPD_{rand}、MNTD_{rand}、traitMPD_{rand}、traitMNTD_{rand}是零模型生成随机零群落 MPD、MNTD、traitMPD、traitMNTD 的值;mean (MPD_{rand})、mean (MNTD_{rand})、mean(traitMPD_{rand})、mean (traitMNTD_{rand}) 是零模型中计算的平均值;sd (MPD_{rand})、sd (MNTD_{rand})、sd(traitMPD_{rand})、sd(traitMNTD_{rand})是在零模型中生成随机群落指数的标准差。

谱系发育指数和功能性状结构指数均等于 0 时,表示谱系结构和功能性状结构自由扩散。谱系发育指数和功能性状结构指数大于 0,即谱系结构和功能性状结构聚集。谱系发育指数和功能性状结构指数小于 0,代表谱系结构和功能性状结构发散。

1.8 数据处理

演替阶段的系统发育多样性指数的可视化采用 anova 进行组间比较,运用方差分析时,对于不符合正态分布,方差不齐的因子使用置换检验获取 P 值,随后用“ggplot2”包进行数据可视化。系统发育多样性指数和物种丰富度的相关性分析使用线性模型拟合。依赖于 R 中“ape”包、“vegan”包、“picante”包和“plantlist”包得到性状的系统发育信号 K 值和 P 值、系统多样性 PD、系统发育指数 NRI 和 NTI、功能性状结构指数 TraitSESMPD 和 TraitSESMNTD。并采用高斯核密度估计方法分析亲缘关系指数的正负趋势特征,从而探究群落亲缘关系指数和功能性状结构指数趋于聚集、发散或者随机分布(直接、有效避免群落构建机制中假中性现象的产生)^[31]。为探讨系统发育指数和功能性状结构指数与环境因子的关系,使用 Pearson 相关检验彼此之间的相关性特征。

2 结果与分析

2.1 性状的系统发育信号

演替第一阶段的叶长宽比的 K 值大于 1(P<0.05),即叶长宽比具有较显著的系统发育保守性;此外,叶面积、叶厚度和比叶面积的系统发育信号显著,但 K 小于 1,说明该演替阶段性状的系统发育保守性不强;而叶干物质含量的 K 值均小于 1,P>0.05;总体上,性状表现出系统发育反信号(K<1,P<0.05),即功能性状的系统发育保守性弱。演替第二阶段的叶长宽比的系统发育保守性显著;叶面积性状具有显著的系统发育信号,但 K 小于 1;其余性状均无显著的系统发育信号;总体上,性状的系统发育信号不显著。演替第三阶段,性状的系统发育信号均不显著。表明在暖湿化演替阶段下,植物群落的系统发育保守性较弱,植物功能性状趋同进化(表 2)。

表 2 演替阶段下植物功能性状的系统发育信号

性状 Trait	演替第一阶段 Stage 1		演替第二阶段 Stage 2		演替第三阶段 Stage 3	
	K	P	K	P	K	P
叶长宽比 LAR	1.549	0.001 **	2.4	0.001 **	0.65	0.697
叶面积 LA	0.3	0.038 *	0.894	0.001 **	0.519	0.082
叶厚度 LT	0.314	0.02 *	0.248	0.302	0.19	0.778
叶干物质含量 LDMC	0.143	0.179	0.043	0.995	0.169	0.636
比叶面积 SLA	0.392	0.009 **	0.225	0.336	0.294	0.565

Stage 1: 演替第一阶段 Succession stage 1; Stage 2: 演替第二阶段 Succession stage 2; Stage 3: 演替第三阶段 Succession stage 3; LAR: 叶长宽比 Leaf aspect ratio; LA: 叶面积 Leaf area; LT: 叶厚度 Leaf thickness; LDMC: 叶干物质含量 Leaf dry matter content; SLA: 比叶面积 Specific leaf area; * P<0.05, ** P<0.01, *** P<0.001;

2.2 植物群落的系统发育多样性特征

演替阶段的系统发育多样性逐渐降低,但没有显著差异;植物物种产生的分支进化较少,物种趋同进化的种类较多。此外,植物物种的系统发育多样性与物种丰富度为显著正相关(相关系数为 0.77, $P < 0.001$),线性拟合关系的调整决定系数为 0.57。表明植物物种越丰富,系统发育多样性越高(图 3)。

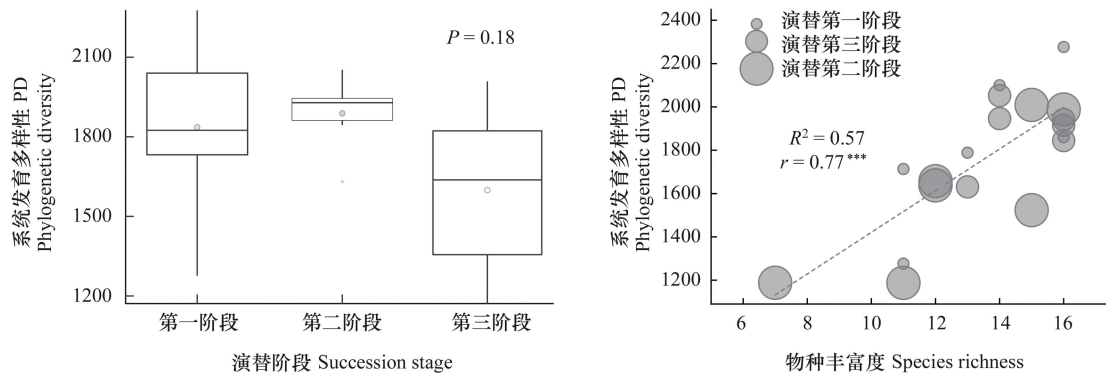


图 3 演替阶段的系统发育多样性及其与物种丰富度的关系特征

Fig.3 Phylogenetic diversity of succession stages and its relationship with species richness

2.3 植物群落的系统发育和功能性状结构特征

由高斯核密度估计结果可知,在暖湿化演替阶段下,系统发育指数总体的 NRI 和 NTI 由小于 0 转为大于 0(图 4)。在演替第一阶段,NRI 小于 0 的部分占总体的 88.4%,NTI 指数小于 0 占据总体的 53%,谱系发育结构发散。演替第二阶段,NRI 大于 0 占总体的 48.3%,而 NTI 指数小于 0 占据总体的 95.1%,谱系发育结构仍以发散为主。演替第三阶段,NRI 大于 0 占总体的 78.2%,NTI 指数大于 0 占总体 58.1%,群落谱系发育结构聚集。表明暖湿化情景下植物群落演替初期谱系发育结构以发散为主,演替后期以聚集为主。演替阶段上的系统发育结构逐渐增大,但差异不显著。

功能性状结构指数 TraitSESMPD 和 TraitSESMNTD 均大于 0,即功能性状结构趋于聚集(图 5)。具体而言,演替初期的 TraitSESMPD 以大于 0 为主,功能性状结构聚集,演替中后期的植物群落功能性状结构的聚集特征更显著,但在演替阶段之间并无显著差异。

2.4 系统发育和功能性状结构与土壤环境的关系

系统发育指数和功能性状结构指数之间、土壤因子之间以及二者之间具有较显著的相关性(图 6)。具体而言,系统发育指数 NRI 和功能性状结构指数 TraitSESMPD 之间显著正相关($r = 0.85, P < 0.001$),而功能性状结构指数 TraitSESMPD 和 TraitSESMNTD 之间也显著正相关($r = 0.55, P < 0.05$)。土壤因子之间也具有较显著的相关性,SWC 与 STN($r = 0.50, P < 0.05$)、STP($r = 0.48, P < 0.05$)和 SAK($r = 0.63, P < 0.01$)之间显著正相关;SBD 与 STN($r = -0.58, P < 0.01$)、STP($r = -0.56, P < 0.05$)和 SAN($r = -0.67, P < 0.01$)间显著负相关,而与 SAP($r = 0.46, P < 0.05$)显著正相关;SOC 与 STN($r = 0.60, P < 0.01$)和 SAN($r = 0.73, P < 0.001$)显著正相关;STP 与 STK($r = 0.51, P < 0.05$)、SAK($r = 0.78, P < 0.001$)和 SAN($r = 0.72, P < 0.001$)显著正相关,而与 SAP($r = -0.56, P < 0.05$)显著负相关;STK 与 SAK($r = 0.66, P < 0.01$)显著正相关,而与 SAP($r = -0.75, P < 0.001$)显著负相关;SAK 与 SAP($r = -0.47, P < 0.05$)显著负相关,而与 SAN($r = 0.59, P < 0.01$)显著正相关。

系统发育指数、功能性状结构指数与土壤因子间仍具有显著的相关性特征。具体而言,NRI 与 SWC($r = -0.63, P < 0.01$)、STP($r = -0.48, P < 0.05$)和 SAK($r = -0.48, P < 0.05$)显著负相关;NTI 与 SWC($r = -0.48, P < 0.05$)、STP($r = -0.52, P < 0.05$)和 SAN($r = -0.49, P < 0.05$)显著负相关,而与 SBD($r = 0.58, P < 0.01$)显著正相关;TraitSESMPD 与 SWC($r = -0.5, P < 0.05$)、STK($r = -0.5, P < 0.05$)、SAK($r = -0.50, P < 0.05$)显著负相关;而 TraitSESMNTD 与土壤因子之间的负相关性较强,但无显著相关性特征。总体上,系统发育指数、功能性状结

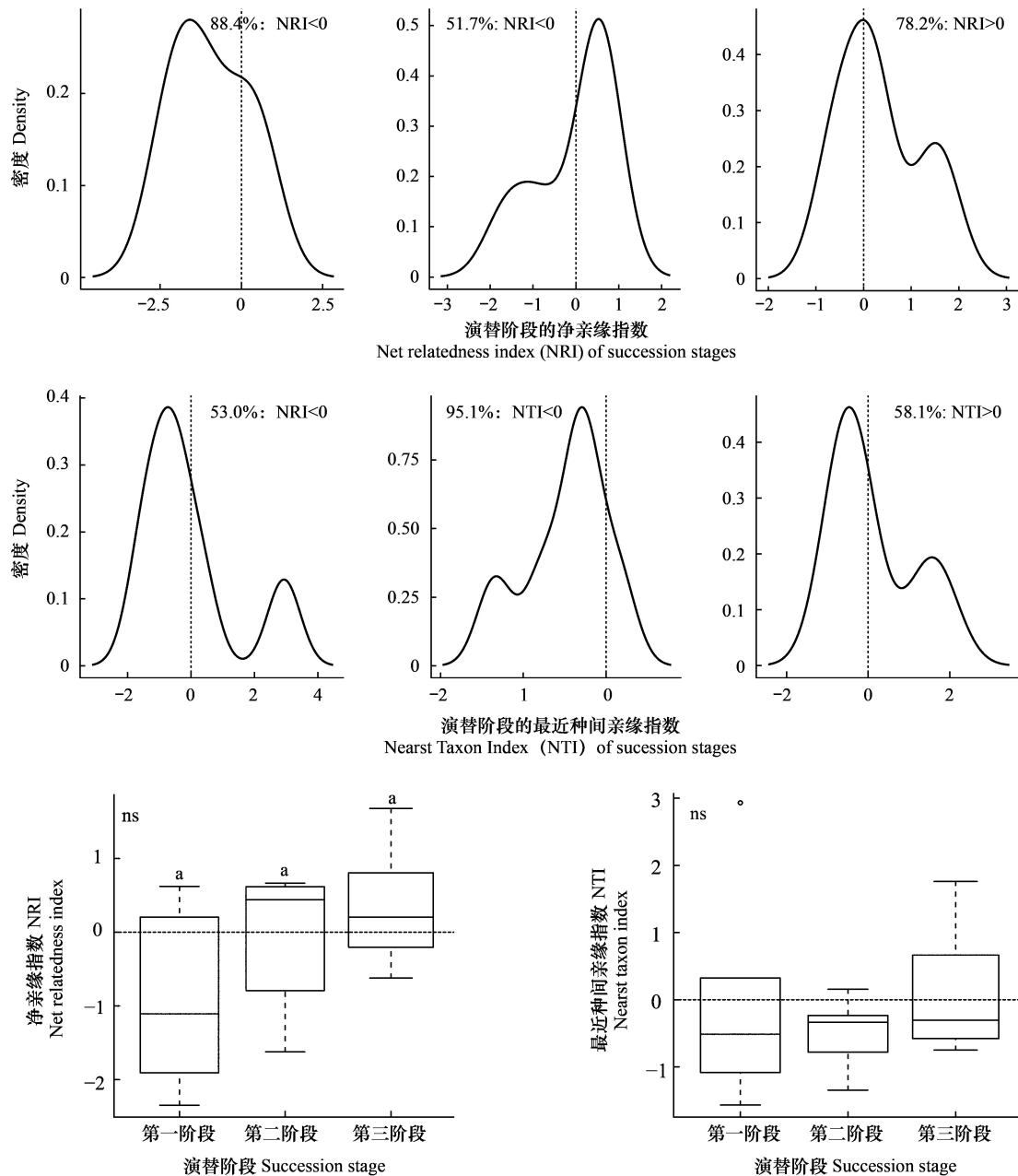


图4 植物群落在演替阶段的系统发育结构特征

Fig.4 Characterization of phylogenetic structure for plant communities in succession stages

构指数与土壤含水量、土壤全磷和土壤速效钾之间具有较强的相关性,表明演替阶段的群落系统发育和功能性状极易受到土壤含水量、土壤磷和钾含量的限制。

3 讨论

3.1 演替阶段功能性状和系统发育的不一致性

喀斯特木本植物群落的演替第一阶段植物叶片性状的系统发育信号显著但 K 值小于 1 (叶长宽比除外)。说明叶片性状在演替初期受系统发育历史的作用不强,亲缘关系较近的物种未表现出更加相似的叶性状特征,这种相似性可以通过系统发育信息体现,系统发育信号既能揭示物种进化对性状的影响,也能体现环境因素对植物功能性状的作用^[32]。到演替后期,性状的系统发育信号均不显著。表明进化历史对其植物群落影

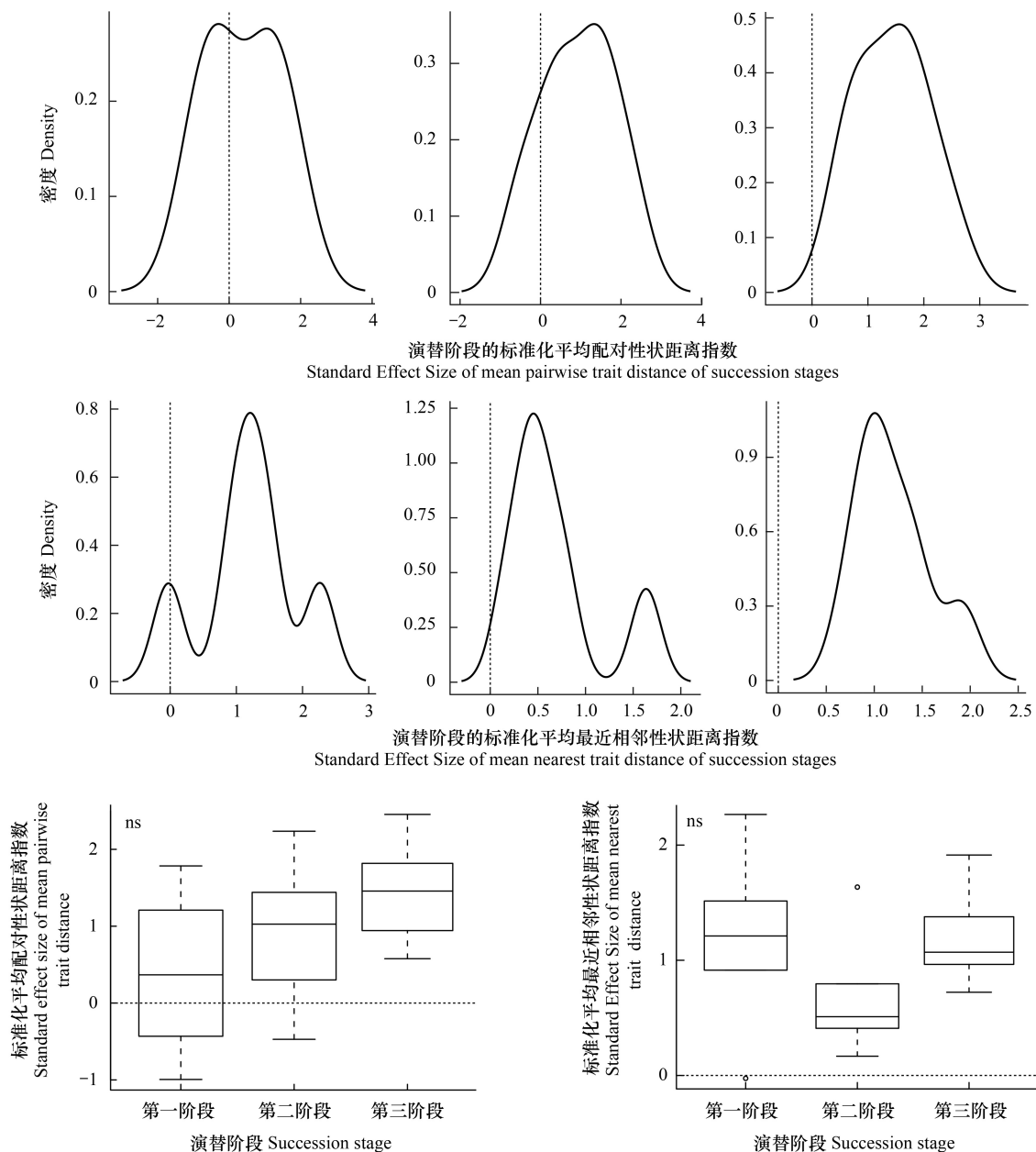


图5 植物群落在演替阶段的功能性状结构特征

Fig.5 Characterization of functional traits structure for plant communities in succession stages

响程度较小,可能是因为演替阶段的植物群落的生境异质性较小,天坑内外植物群落采取类似的生态策略适应不同演替阶段的生境,从而导致环境筛选对物种扩散的影响不大。结合部分性状具有显著的系统发育信号来看,植物群落可能同时受到进化历史和生境作用的影响^[33]。例如,叶长宽比则表现出显著的系统发育信号,表明亲缘关系较近的物种在叶长宽比的性状上表现出更加相似的特征,在环境筛选和生物间的相互作用上来看,环境筛选在叶长宽比的性状上产生较大影响。

在整个演替阶段上,性状从保守进化为性状趋同进化。然而,整个演替阶段的植物性状 K 值小于 1 (仅叶长宽比除外),可能是在气候暖湿化的生境中植物群落对环境产生了适应特征,使得性状的变化与系统发育关系不大,系统发育与性状格局不能完全对应。艾比湖典型植物群落的研究也发现,植物功能性状中仅叶宽、叶厚度和叶干物质含量的系统发育信号显著,而其余性状的系统发育信号均不显著^[26]。中山湿性常

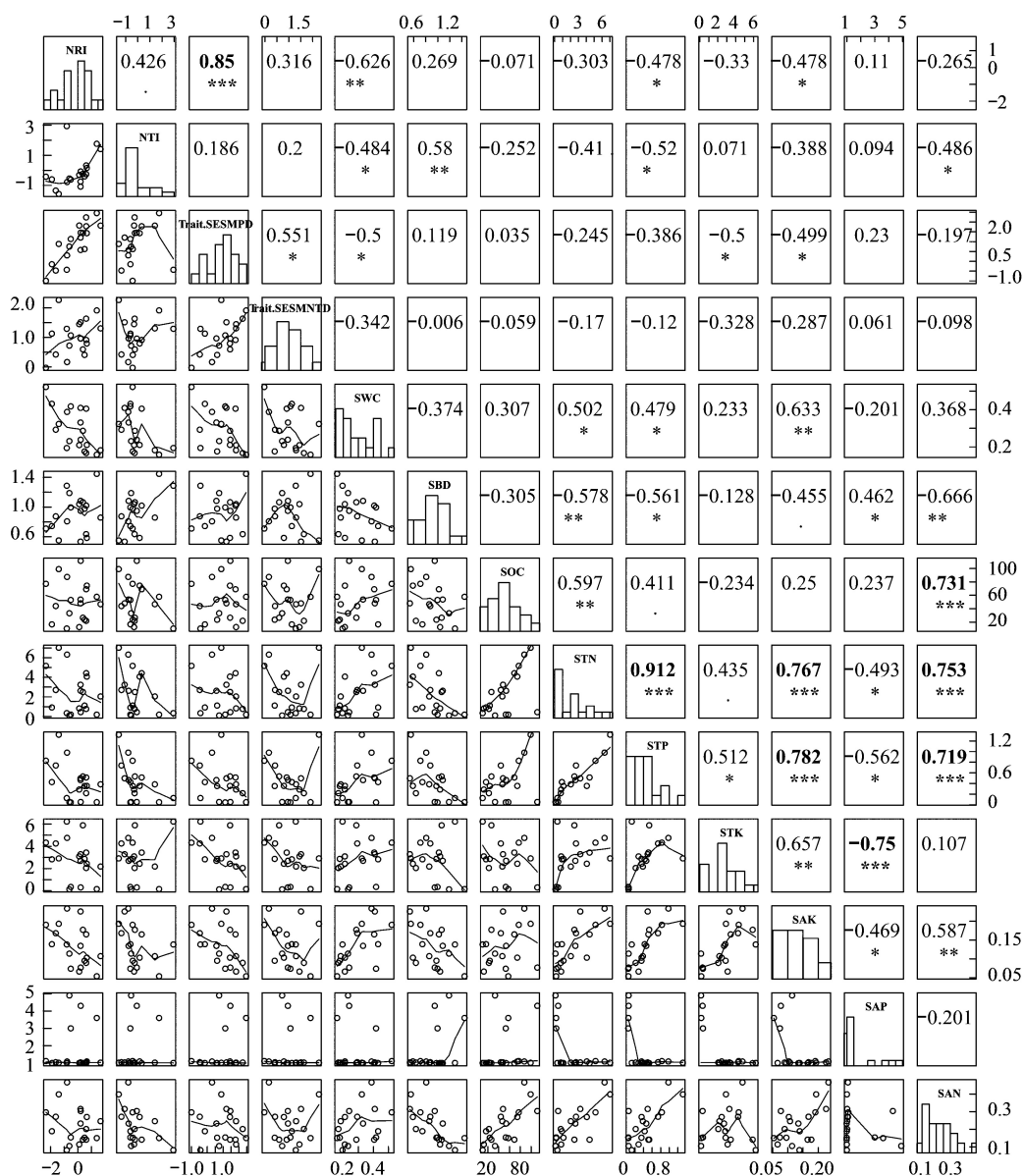


图6 植物群落的系统发育指数、功能性状结构指数与土壤因子的 Pearson 相关系数

Fig.6 Pearson correlation coefficients between phylogenetic index, functional trait index and soil factors

SWC: 土壤含水量 Soil water content; SBD: 土壤容重 Soil bulk density; SOC: 土壤有机碳 Soil organic carbon; STN: 土壤全氮 Soil total nitrogen; STP: 土壤全磷 Soil total phosphorus; STK: 土壤全钾 Soil total potassium; SAK: 土壤速效钾 Soil available potassium; SAP: 土壤有效磷 Soil available phosphorus; SAN: 土壤速效氮 Soil available nitrogen

绿阔叶林^[27]的研究发现 8 类功能性状的系统发育信号显著,但低于布朗模型的预期值。可能是因为一些植物性状难以检测出显著的系统发育信号,进化遗传和环境因素同时影响了植物功能性状^[34—35]。也有研究表明这可能与选取研究区的生态系统有关,环境条件比较贫瘠时,生境比较脆弱而敏感,植物采取性状趋同的进化方式才能在特定的环境中生存。天坑内环境在小气候的作用下比较适合物种生存,但在喀斯特的大气候环境中,坑内植物群落产生的变化较小。此外,由于选取的退化天坑坑壁的圈闭作用较小,对坑内植物物种仅具有一定的保护作用,物种在坑内外相似的环境中长期适应,造成亲缘关系较远的物种在性状上产生趋同效应,导致功能性状有时不表现出显著的系统发育信号。然而,当物种过于相似时,受限于资源获取可能会在物种间产生限制相似性的作用。

3.2 暖湿化演替阶段下生态位作用主导的群落构建特征

联合系统发育和功能性状结构指数比物种多样性更能反映出更多群落信息,在研究生物多样性格局中具有举足轻重的地位^[36-37]。通过与零模型的比较,系统发育结构指数表明暖湿化情景下喀斯特木本植物群落的系统发育结果由发散转为聚集。可能是因为在演替前期,喀斯特区植物群落的物种受到较强的扩散限制作用,整个演替阶段上生境过滤因素主导了植物群落保持着较远的亲缘关系呈现发散结构,这与热带云雾林群落的研究类似^[38]。到演替后期,物种间的生态位分化明显,种间竞争排斥主导了群落构建过程,可能是因为坑内的小气候与地表存在一定差异,虽然温度与湿度较适合物种生存,但光资源有限,这加剧了物种对资源的掠夺,种间相互排斥作用成为群落构建的主导。在功能性状格局下,喀斯特木本植物群落的功能性状结构趋于聚集,符合之前性状系统发育信号的检测结果。与前人的研究结果一致^[31],表明喀斯特植物群落构建过程由生境过滤和竞争排斥共同主导。在演替前期,通过环境筛选进入群落的物种基本为先锋物种,此时的生境中能够获取的资源比较充足,群落结构发散。随着演替的进行,天坑中的植物群落生存环境的开敞度较小,能够获取的资源受限,种间的生态位分化明显,部分先锋树种被筛选掉,剩余物种对光、水分、养分等资源的竞争较强,占据不同生态位形成较为稳定的群落格局。

暖湿化演替阶段下的系统发育和功能性状均表现出非随机结构,观测到的演替阶段群落系统发育结构指数 NTI 和功能性状结构指数 TraitSESMNTD 均比随机分布的高。因此,本研究结果支持生态位作用在喀斯特木本植物群落构建中更重要。然而,由于系统发育和功能性状格局不完全一致,生境过滤影响群落构建这个因素不能得到总体一致的证明。一些研究认为使用单一物种库会割裂环境过滤和限制相似性作用,过分夸大或忽略某些作用机制,可能需要进一步开发和利用新的分析手段^[22]。最近的一项研究则认为,基于观测的数据较难剥离其他干扰因素,但通过同时检验多个生境过滤的期望有助于降低这种情况^[39]。

4 结论

从植物群落的系统发育信号、系统发育多样性特征、群落的系统发育和功能性状结构探讨暖湿化情景下植物群落构建机制,进一步探讨植物系统发育结构、功能性状结构与土壤环境的关系。结果发现演替阶段上植物功能性状的系统发育信号保守性转为性状趋同进化。演替阶段上的系统发育多样性逐渐降低,并与物种丰富度显著正相关。系统发育结构特征由发散转为聚集,而功能性状结构特征均聚集,群落聚集由生物间的竞争排斥作用主导。Pearson 分析显示演替阶段上的群落构建过程主要与土壤含水量、磷和钾含量显著负相关。暖湿化演替阶段下的群落构建过程支持生态位理论假说,未来还需对暖湿化演替情景的假设进行量化表征,结合气象监测仪器对局部区域的光照、温度、湿度作长时间序列监测或者控制性实验更利于对喀斯特植物群落构建过程作更为科学合理的解释。

参考文献 (References):

- [1] 吴循,周青. 气候变暖对陆地生态系统的影响. 中国生态农业学报, 2008, 16(1): 223-228.
- [2] 徐小锋,田汉勤,万师强. 气候变暖对陆地生态系统碳循环的影响. 植物生态学报, 2007, 31(2): 175-188.
- [3] Zhu C, Cui E Q, Xia J Y. Both day and night warming reduce tree growth in extremely dry soils. *Environmental Research Letters*, 2020, 15(9): 094074.
- [4] Yang Z L, Zhang Q A, Su F L, Zhang C H, Pu Z C, Xia J Y, Wan S Q, Jiang L. Daytime warming lowers community temporal stability by reducing the abundance of dominant, stable species. *Global Change Biology*, 2017, 23(1): 154-163.
- [5] Zhang Y C, Piao S L, Sun Y, Rogers B M, Li X Y, Lian X, Liu Z H, Chen A P, Peñuelas J. Future reversal of warming-enhanced vegetation productivity in the Northern Hemisphere. *Nature Climate Change*, 2022, 12(6): 581-586.
- [6] 周晓峰,张远东,孙慧珍,柴一新,王义弘. 气候变化对大兴安岭北部蒙古栎种群动态的影响. 生态学报, 2002, 22(7): 1035-1040.
- [7] 齐晔. 北半球高纬度地区气候变化对植被的影响途径和机制. 生态学报, 1999, 19(4): 474-477.
- [8] 吴正方. 东北阔叶红松林分布区生态气候适宜性及全球气候变化影响评价. 应用生态学报, 2003, 14(5): 771-775.
- [9] 吴正方,邓慧平. 东北阔叶红松林全球气候变化响应研究. 地理学报, 1996, 51(S1): 81-91.
- [10] 宋小艳,王根绪,冉飞,杨燕,张莉,肖瑶. 东北大兴安岭演替初期泰加林灌草层典型植物开花物候与生长对模拟暖干化气候的响应. 植

- 物生态学报, 2018, 42(5): 539-549.
- [11] 欧祖兰, 李先琨, 苏宗明. 广西阳朔岩溶植被演替过程种群变化及物种多样性. 生态科学, 2005, 24(4): 295-297, 309.
- [12] 税伟, 陈毅萍, 简小枚, 江聪, 王前锋, 郭平平. 喀斯特原生天坑植物群落空间格局特征——以云南沾益天坑为例. 应用生态学报, 2018, 29(6): 1725-1735.
- [13] 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.
- [14] 郭平平, 税伟, 江聪, 简小枚, 朱粟锋, 张永永, 冯洁, 陈毅萍. 退化天坑倒石堆林下优势物种生态位特征. 应用生态学报, 2019, 30(11): 3635-3645.
- [15] Shui W, Liu Y M, Jiang C, Sun X, Jian X M, Guo P P, Li H, Zhu S F, Zong S L, Ma M Q. Are degraded Karst tiankengs coupled with microclimatic underground forests the refugia of surface flora? Evidence from China's Yunnan. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2022, 10: 1015468.
- [16] 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.
- [17] 孙晓瑞. 喀斯特退化天坑生态系统服务[D]. 福州: 福州大学, 2020.
- [18] Yang G, Peng C, Liu Y Z, Dong F. Tiankeng: an ideal place for climate warming research on forest ecosystems. *Environmental Earth Sciences*, 2019, 78(2): 46.1-46.3.
- [19] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展. 中国科学: 生命科学, 2015, 45(4): 325-339.
- [20] Losos J B. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, 2008, 11(10): 995-1003.
- [21] Cavender-Bares J, Ackerly D, Baum D, Bazzaz F. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *The American Naturalist*, 2004, 163(6): 823-843.
- [22] 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.
- [23] 税伟, 冯洁, 李慧, 江聪, 孙祥, 刘稼猛, 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.
- [24] Webb C O, Donoghue M J. Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular Ecology Notes*, 2005, 5(1): 181-183.
- [25] Blomberg S P, Garland T Jr, Ives A R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 2003, 57(4): 717-745.
- [26] 王诗韵, 吕光辉, 蒋腊梅, 王恒方, 李岩, 王金龙. 不同尺度下艾比湖典型植物群落功能多样性和系统发育多样性研究. 生态环境学报, 2020, 29(5): 889-900.
- [27] 杨洁, 卢孟孟, 曹敏, 李捷, 林露湘. 中山湿性常绿阔叶林系统发育和功能性状的 α 及 β 多样性. 科学通报, 2014, 59(24): 2349-2358.
- [28] 刘珉璐, 潘翔, 陈庆辉, 陈鹏. 系统发育多样性与系统发育结构在岛屿植物群落保护中的意义——以蜈支洲岛为例. 热带亚热带植物学报, 2017, 25(5): 419-428.
- [29] Batalha M A, Pipenbaher N, Bakan B, Kaligarić M, Škornik S. Assessing community assembly along a successional gradient in the North Adriatic Karst with functional and phylogenetic distances. *Oecologia*, 2015, 178(4): 1205-1214.
- [30] Shivaprakash K N, Ramesh B R, Umashaanker R, Dayanandan S. Functional trait and community phylogenetic analyses reveal environmental filtering as the major determinant of assembly of tropical forest tree communities in the Western Ghats biodiversity hotspot in India. *Forest Ecosystems*, 2018, 5: 25.
- [31] 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.
- [32] 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.
- [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] Ding Y, Zang R G, Letcher S G, Liu S R, He F L. Disturbance regime changes the trait distribution, phylogenetic structure and community assembly of tropical rain forests. *Oikos*, 2012, 121(8): 1263-1270.
- [35] Swenson N G. The assembly of tropical tree communities—the advances and shortcomings of phylogenetic and functional trait analyses. *Ecography*, 2013, 36(3): 264-276.
- [36] Li X H, Zhu X X, Niu Y, Sun H. Phylogenetic clustering and overdispersion for alpine plants along elevational gradient in the Hengduan Mountains Region, southwest China. *Journal of Systematics and Evolution*, 2014, 52(3): 280-288.
- [37] Li X H, Sun H. Phylogenetic pattern of alpine plants along latitude and longitude in Hengduan Mountains Region. *Plant Diversity*, 2017, 39(1): 37-43.
- [38] 程毅康, 张辉, 王旭, 龙文兴, 李超, 方燕山, 符明期, 朱孔新. 功能多样性和谱系多样性对热带云雾林群落构建的影响. 植物生态学报, 2019, 43(3): 217-226.
- [39] Cadotte M W, Tucker C M. Should environmental filtering be abandoned? *Trends in Ecology & Evolution*, 2017, 32(6): 429-437.