

古田山木本植物功能性状的系统发育信号 及其对群落结构的影响

曹 科^{1,2} 饶米德¹ 余建中³ 刘晓娟² 米湘成² 陈建华^{1*}

1 (浙江师范大学化学与生命科学学院, 浙江金华 321004)

2 (中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093)

3 (古田山国家级自然保护区, 浙江开化 324300)

摘要: 植物功能性状(plant functional trait)的进化历史及其与群落结构的关系是近年来生态研究的热点问题之一。为探究植物功能性状受系统进化历史的影响程度, 以及功能性状是否通过影响物种多度分布进而影响群落结构等问题, 本研究以古田山24 ha永久性监测样地中的156种木本植物为对象, 收集了叶片氮含量、叶片磷含量、叶面积、木质密度、比叶面积和种子重量6种功能性状的数据, 用 K 值法检验了各个功能性状的系统发育信号(phylogenetic signal), 并运用系统发育独立比较(phylogenetic independent contrasts, PIC)的方法分析了各个性状与多度的关系。结果显示, 所有6种功能性状都表现出较强的系统发育信号, 表明本区域木本植物系统发育历史显著地影响这些功能性状; 另一方面, 叶氮含量、叶磷含量、叶面积、木质密度和比叶面积与物种多度显著相关, 而种子重量与物种多度没有显著的相关性, 表明群落内不同物种的资源获取方式可显著地影响群落的结构。

关键词: 植物功能性状, 系统发育信号, 多度, 系统发育独立比较, 古田山

The phylogenetic signal of functional traits and their effects on community structure in an evergreen broad-leaved forest

Ke Cao^{1,2}, Mide Rao¹, Jianzhong Yu³, Xiaojuan Liu², Xiangcheng Mi², Jianhua Chen^{1*}

1 College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang 321004

2 State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093

3 Gutianshan National Nature Reserve, Kaihua, Zhejiang 324300

Abstract: The phylogenetic conservatism of plant functional traits and its association with community structure are important topics in ecological research. Plant functional traits are simultaneously affected by their evolutionary background, local habitat conditions and large-scale climate. In this study we asked whether functional traits have a significant phylogenetic signal and significantly affect species abundance in a community. For this objective, we used data from a 24 ha Gutianshan forest plot, which included species abundance and six functional traits of 156 woody species: leaf nitrogen content, leaf phosphorus content, leaf area, wood density, specific leaf area and seed mass. We found that all functional traits showed significant phylogenetic signal, suggesting that all functional traits are significantly affected by their evolutionary history. We also found that species abundance was correlated with leaf nitrogen content, leaf phosphorus content, leaf area, woody density and specific leaf area except seed mass, suggesting that resource acquisition significantly affects species abundance distribution in a community, and that these functional traits impact community structure in different ways.

Key words: plant functional trait, phylogenetic signal, abundance, phylogenetic independent contrast, Gutianshan

收稿日期: 2013-03-15; 接受日期: 2013-05-26

基金项目: 国家科技支撑计划项目(2012BAC01B05)和浙江省自然科学基金(Y5100361)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: sky78@zjnu.cn

植物功能性状(plant functional traits)是能够响应生存环境的变化并对生态系统过程与功能有一定影响的植物性状,包括叶片大小和寿命、种子大小和质量、冠层高等(Diaz & Cabido, 2001),功能性状反映了物种对光能和土壤养分的利用方式、生活史等各个方面的特征(孟婷婷等, 2007)。目前,国内外已有许多关于植物功能性状与环境因子的相互关系及功能性状之间关系的研究成果。

有研究表明,植物叶性状与植物个体、群落、生态系统功能的基本行为和功能具有密切相关性,可反映植物适应环境变化所形成的生存对策(毛伟等, 2012)。在小尺度上,海拔和凹凸度是影响亚热带常绿阔叶林植物功能性状最关键的两个地形因子,而土壤含水量和全氮含量是影响亚热带常绿阔叶林植物功能性状最主要的土壤因子(丁佳等, 2011)。宝乐和刘艳红(2009)研究了东灵山地区叶功能性状之间的关系、叶功能性状与地形因子的关系,并对不同群落多个叶功能性状进行了比较,发现叶干物质含量和比叶面积最能反映群落间差异。另外, Moles等(2009)通过对全球5,784个物种和222个地点最大树高的数据分析,发现最大树高沿纬度梯度有明显变化。以上研究都表明,植物功能性状的发生和发展受到环境因素的显著影响,植物功能性状的差异是植物对环境异质性长期适应的结果。另一方面,植物功能性状还受到物种进化历史的显著影响:金冬梅(2010)分析了中国东部典型森林174种木本植物叶功能性状在不同气候带群落类型间的差异,木本植物功能性状与物种进化历史的关系及性状间关联的尺度效应,探讨了木本植物叶功能性状沿纬度梯度气候变化的趋势,发现叶面积、叶氮和磷的含量等功能性状与物种谱系联系紧密。

森林木本植物的功能性状同时受到物种进化历史、群落所在的生境以及较大尺度上气候的影响。由于物种进化是影响功能性状的重要因素,一般情况下,亲缘关系近的物种间性状差异较小,亲缘关系较远的物种功能性状差异较大(Felsenstein, 1985)。因此,在研究物种间性状的相关性时,需要考虑物种间的系统发育关系,即检验物种的功能性状是否表现出系统发育信号(phylogenetic signal)。例如, Ackerly和Reich(1999)研究108种被子植物叶片性状间关联时发现,在不同的系统发育阶段,物种的叶片大小与叶片寿命、叶片氮含量及单位面积

叶片光合能力之间的相关性有很大差异。但另一方面,并不是所有的功能性状都与系统进化历史显著相关。某些进化关系较近的物种,如果生活在不同的环境条件下,由于受异质环境的影响比受进化历史的影响更大,功能性状如叶柄长度(Blomberg *et al.*, 2003)等表现为生态功能或形态上的不相似性,没有反映出系统发育信号;另外,不同或在进化上相距甚远的物种由于长期适应相同的环境而产生形态结构上的趋同进化(convergent evolution)现象,如青藏高原不同进化起源的垫状植物枝条向上伸展形成密集的团块状,是适应干旱、低温及强风特殊生境的趋同进化的结果(王玉金等, 2004)。趋同进化可能使亲缘关系较远的物种表现出相近的功能性状(Wake, 1991),这些物种的功能性状有时并不表现出系统发育信号。

为了得到更加准确的功能性状与物种多度的关系,要先运用系统发育独立比较(phylogenetic independent contrasts, PIC)的方法去除系统发育关系对功能性状的显著影响。另外,物种多度也受到系统发育关系的显著影响(Mi *et al.*, 2012),因此也需要对多度做PIC法处理。然而,不加区分地对所有物种的各种性状运用PIC法也可能产生人为的非独立性关系,在研究中需要合理地运用(金冬梅等, 2008)。如有较强的系统发育信号,说明功能性状受到系统发育历史的显著影响,因此只需对能检测到显著的系统发育信号的功能性状进行PIC法处理。目前国内与植物功能性状的系统发育关系仅有少数研究涉及,如Zhang等(2011)利用PIC方法,对中国不同森林618种树木的11个木材性状及其空间分布与环境因子和系统发育的关系进行了分析,发现所有11个木材性状都表现出了显著的系统发育信号,即受到系统发育控制。

不同物种在群落中的多度反映了其种群在森林群落结构中的相对重要性,多度也反映出一个物种占有资源并把资源分配给每个个体的能力。多度越大的种群在群落中可能占有的资源越多,多度较小的种群在群落中能利用的资源较少(Grime, 1998)。不同的群落具有不同的物种多度组成,而功能性状反映了物种对光能和土壤养分等资源的利用方式,因此植物功能性状与多度的相关性分析能够反映出不同尺度下植物功能性状对森林群落结构的影响。如: Niu等(2010)研究了西藏高山地区植

物的功能性状,如最大株高、比叶面积、种子质量等的变化与物种多度变化的关系,发现功能性状的变化可以用于预测放牧对物种多度的影响趋势;Cornwell和Ackerly (2010)在景观与区域尺度上分析了加利福尼亚州沿海木本植物11个功能性状与多度的关系,发现存在以功能性状为基础的非随机的生态过程影响着物种多度的变化。

基于以上考虑,我们以浙江省开化县古田山24 ha永久性监测样地中的156种木本植物为研究对象,运用PIC方法排除了系统发育关系的影响之后,将古田山常绿阔叶林木本植物的功能性状与多度做了相关性分析,试图探讨以下两个问题:(1)植物功能性状是否有显著的系统发育信号?即植物功能性状是否受到系统发育历史的显著影响?(2)功能性状与群落结构是否显著相关?意在阐明不同植物功能性状对森林结构的影响。

1 研究区域概况

古田山国家级自然保护区位于浙江省开化县西部的苏庄镇境内。地理坐标为118°03'50"-118°11'12.2" E, 29°10'19"-29°17'41" N, 总面积8,107 ha,属于中亚热带常绿阔叶林地带(吴征镒, 1980)。

古田山区域地貌具有典型的江南古陆强烈上升山地的特征。区域内地形条件复杂,山峦起伏、沟壑纵横、溪流源短流急,形成了丰富多样的小气候环境。古田山母岩以花岗岩为主,土壤pH值在5.5-6.5之间,呈酸性。古田山土壤基本上是由母岩风化形成,土壤类型主要有红壤、黄红壤、红黄壤和沼泽土4大类(祝燕等, 2008)。

古田山属中亚热带湿润季风区,受夏季风影响较大,一年中气候有明显的季节性变化,雨水丰沛,光、热条件适宜。年平均降水总量1,963.7 mm,相对湿度92.4%。日平均气温15.3℃,最高气温38.1℃,最低气温-6.8℃,年日照总时数1,334.1 h,无霜期约250 d(于明坚等, 2001)。

该保护区保存着面积较大的完好的常绿阔叶林,尤其是海拔800 m以下地段以甜槠(*Castanopsis eyrei*)等为优势种的常绿阔叶林,其植被在我国中亚热带东部常绿阔叶林中具有典型性和代表性(胡正华等, 2003)。

2 方法

2.1 材料采集

本研究的样本采集地点位于古田山自然保护区24 ha永久样地中,采集对象为样地中156种胸径(DBH)≥1 cm的木本植物,每一种选择5-10株长势良好的成年个体,使用高枝剪从每个个体的冠层附近且向阳面剪取至少3根比较完整(包括当年叶和往年叶)的末端小枝,装入自封袋中带回生态站点进行室内处理。当天每个植株要选取至少20片完整的成熟叶片或复叶中的小叶,用扫描仪进行扫描。

2.1.1 叶片氮、磷含量

氮元素和磷元素在植物的新陈代谢中起着非常重要的作用,对光合速率有重要影响(Reich *et al.*, 1994)。叶片氮浓度使用凯氏定氮法测定(Kjeltec 2200, FOSS, Sweden),叶片磷浓度使用钼锑抗分光光度法测定。

2.1.2 叶面积

叶面积是评价植物群落净初级生产力、衡量群落结构是否合理的重要指标之一(张林和罗天祥, 2004)。在采集叶片当天,以采样植株个体为单位,将叶片剪去叶柄后用扫描仪(Lide 25, Canon, Japan)扫描,在300 dpi灰度模式下记录叶片图像,然后通过WinFOLIA软件(Regent, Canada)计算叶片的投影面积。

2.1.3 木质密度

木质密度是能够反映植物在自身构建投资中碳的分配多少的重要变量。在本研究中木质密度采用CTFS(Centre for Tropical Forest Science)的取样方案。用生长锥钻取木本植物木质部,采样当天用排水法测量木质样本的鲜体积。将测完体积的木质样本装入纸质信封,放到烘箱中65℃烘干48-72 h至恒重,然后测量其干重(Liu *et al.*, 2012)。

2.1.4 比叶面积

比叶面积(specific leaf area, m^2/g)即单位质量叶片的面积,表示植物叶片投入的单位质量干物质所能截取光能的能力,与比叶重(LMA, leaf dry mass per area, g/m^2)互为倒数。比叶面积由叶片面积除以相应的叶片干重得到。

2.1.5 种子重量

种子重量能很好地反映植物繁殖策略中的 r -选择和 k -选择理论,与大种子植物相比,小种子植物

有更多的种子数量,而大种子植物及其幼苗面对恶劣环境均有较强的生命力(Westoby *et al.*, 2002)。植物种子由种子雨收集器获得,然后称量其干重。古田山种子数据收集依照CTFS取样方案,具体方法见(Liu *et al.*, 2012)。

2.1.6 多度

对24 ha永久监测样地内胸径 ≥ 1 cm的木本植物个体数进行了统计,得到每个物种的多度(丁佳等, 2011)。

2.2 数据处理

本研究采用K值法检测植物功能性状的系统发育信号,并运用PIC方法结合过原点的相关分析(Garland *et al.*, 1992)衡量植物功能性状与群落物种多度间的关联度。

2.2.1 构建系统发育树

为测定群落的系统发育多样性并衡量物种之间的亲缘关系,采用DNA条形码技术(DNA bar-coding)(Kress *et al.*, 2009),通过对木本植物的*rbcL*, *matK*和*trnH-psbA* 3个基因片段的测序建立古田山样地内156个物种的系统发育树(张金龙, 2011)。简要步骤如下: (1)在植株的嫩叶部位采集样品,用试剂盒法提取样品的总DNA; (2)分别用3对引物对植物的*rbcL*, *matK*和*trnH-psbA* 3个基因片段进行PCR扩增和测序; (3)用MUSCLE软件分别对3个基因进行对比(Edgar, 2004); (4)用Phylotools程序包进行拼接,建立超级矩阵(Zhang *et al.*, 2010); (5)用最大似然法(李涛等, 2004)建立156种木本植物的系统发育树; (6)进行1,000次快速bootstrap检验,以确定各节点的支持率; (7)采用r8s程序包(Sanderson, 2003)及非参数速率平滑法(NPRS) (Kress *et al.*, 2009)对最大似然法系统发育树进行处理,获得等距系统发育树(ultrametric tree)。

2.2.2 K值法

Blomberg等(2003)提出的K值法可以衡量连续型功能性状的系统发育信号的强度,检测功能性状与物种进化历史的相关性,并可在不同的性状间和系统发育树间进行比较。其计算方法如下: 首先计算系统发育树末端物种性状数据的均方误差(MSE₀)与基于系统发育树的方差-协方差矩阵(variance-covariance matrix)计算的均方误差(MSE)的比值,实际的MSE₀/MSE相对于其期望值的比值即为K值(金冬梅, 2010)。如果K值大于1,则表示功

能性状表现出比按布朗运动模型(Brownian motion model)方式进化更强的系统发育信号; 如果K值小于1,表示功能性状表现出比按布朗运动模型方式进化更弱的系统发育信号。衡量功能性状是否有显著的系统发育信号,通常采用与零模型比较的方法,在功能性状的进化与系统发育历史无关的假设下,将系统发育树上的物种随机交换999次,分别计算每次交换后的K值,如果观察值大于95%的零模型的K值,则功能性状表现出显著的系统发育信号,否则功能性状没有显著的系统发育信号。

2.2.3 系统独立比较

Felsenstein(1985)提出的PIC方法,是第一个将系统发育关系中的拓扑结构和枝长完整地运用于系统独立分析的生物统计方法,容易理解且应用广泛,已经成为系统比较方法的一种标准过程(金冬梅等, 2008)。Felsenstein的PIC方法采用的是布朗运动模型,假设性状的分化程度正比于进化时间,其基本原理是依据系统关系的拓扑结构,通过数学方法处理,将N个物种的原始功能性状数据转化成N-1个在理论上不受进化关系影响的相互独立且属于同一分布总体的标准比较值(standardized contrasts)。然后,采用Pearson相关系数(R)来分析功能性状与物种多度的线性相关程度,R的绝对值越大代表功能性状与物种多度的相关程度越高。

本研究中的K值采用R软件包picante(Kembel *et al.*, 2010)的phylosignal()函数计算, PIC方法采用ape软件包(Paradis *et al.*, 2004)中的pic()函数运算。

3 结果

用Blomberg等(2003)提出的方法计算古田山156种木本植物6种功能性状的系统发育信号强度(K值),结果表明: 氮含量、磷含量、叶面积、木质密度、比叶面积和种子重量均能检测到显著的系统发育信号($P < 0.05$)(表1),表明功能性状与系统进化历史的联系非常紧密,其中种子重量的K值相对较大,为0.524,其他5种性状K值在0.121-0.431之间,比叶面积的K值最小。这表明古田山常绿阔叶林的156个物种的功能性状都有显著的系统发育信号,即亲缘关系越近的物种的功能性状越相似,因此需要运用PIC方法结合线性回归进行与物种多度的相关性分析。

采用PIC的方法对古田山样地156种木本植物

表1 古田山常绿阔叶林木本植物功能性状的系统发育信号
Table 1 Phylogenetic signal of functional traits in Gutianshan evergreen broad-leaved forest

功能性状 Functional traits	<i>K</i>	<i>P</i>
叶的氮含量 Leaf nitrogen content	0.238	0.001
叶的磷含量 Leaf phosphorus content	0.250	0.001
叶面积 Leaf area	0.431	0.007
木质密度 Wood density	0.224	0.001
比叶面积 Specific leaf area	0.121	0.009
种子重量 Seed mass	0.524	0.001

*K*值计算方法详见Blomberg等(2003)。

The detailed description of *K* statistics see Blomberg *et al.* (2003).

功能性状与物种多度的相关性进行了分析, 得到各功能性状与物种多度的相关系数 R 值和 P 值。结果表明: 随着氮含量、磷含量、木质密度和比叶面积的增加, 物种多度也显著增加, 表明这4种功能性状与多度有显著的正相关($R>0$, $P<0.05$), 其中氮含量、木质密度和比叶面积与多度有极显著的正相关($R>0$, $P<0.001$), 叶面积与物种多度呈负相关关系($R<0$, $P<0.05$), 而种子重量与多度没有显著的相关性($P>0.05$), 即随种子重量增加, 多度没有显著的变化(图1)。

4 讨论

前人的研究已发现很多植物的功能性状都能检测到显著的系统发育信号(Tieleman *et al.*, 2003; Ackerly, 2004; Laurin, 2004), 说明功能性状在形成和发展过程中受到系统发育历史的显著影响。但是, 这并不能反映环境所起到的作用的强弱。因此, 在分析功能性状与物种多度之间的关系时, 有必要将系统发育关系的影响去除。古田山24 ha样地中木本植物样品中叶氮含量、叶磷含量、叶面积、比叶面积、木质密度和种子重量都能检测到较为显著的系统发育信号($P<0.05$)(表1)。其中种子重量的 K 值较大($K=0.524$), 其他5种性状的 K 值均小于0.5, 说明本区域植物的6种功能性状都受到植物系统发育历史的显著影响, 但是种子重量可能受环境差异的影响较小, K 值相对较大, 其他5种功能性状受到生境差异的影响较大。丁佳等(2011)、Liu等(2012)对古田山功能性状与环境因子相关性的研究结果均支持了我们的推测; Mi等(2012)发现全球森林网络15个样地中不同纬度地带的物种多度也具有显著的系

统发育信号。另外, 比叶面积能检测到较为显著的系统发育信号($P<0.05$), 但其 K 值非常小(仅为0.121), 因此比叶面积可能同时受到系统发育关系和环境因素的影响, 但较其他几个性状受环境因素的影响更大。

采用PIC的方法去除功能性状和物种多度的系统发育信号后, 功能性状与物种多度关系分析的结果表明: 氮含量、木质密度和比叶面积与物种多度有极为显著的正相关($R>0$, 且 $P<0.001$), 磷含量与物种多度存在较为显著的正相关($R>0$, 且 $P<0.05$)(表2)。这是因为: (1)氮含量的高低决定着植物叶片光合能力的强弱(张林和罗天祥, 2004); (2)异速生长法则显示树种越高, 茎木质密度越大(Cornelissen *et al.*, 2003), 由此我们推测, 木质密度大的物种, 能够支持更大的植株高度, 因此在植物群落中可能获得更多的光资源分配, 提高竞争优势; (3)具有较高比叶面积的植物物种, 其叶片的光捕获面积、单位重量的叶氮含量较高, 由此导致较高的净光合速率, 可以为植物争取更多的光资源(Wright *et al.*, 2001), 从而显著提高植物多度。由此推测: 群落中叶氮含量和木质密度较高以及比叶面积较大的物种, 具有较高效率的养分吸收能力和光合能力, 在群落初级生产力中占的比重更大, 进而使其在群落中的相对重要性提高。由于功能性状能够直接或间接地通过影响植物的光、碳等资源的获取速率和生存策略, 来决定群落内种间竞争的胜负, 从而使资源优势物种更好更快地适应局域环境, 在群落中存活更多的个体。因此, 这一结果说明群落中确实存在非中性的、与资源和环境相关的生态学过程, 这些过程影响着物种的多度分布, 从而影响群落结构。Cornwell等(2010)在美国加利福尼亚进行的功能性状与物种多度的关系的研究也发现: 群落各物种的个体数之所以多少不一, 是由非随机的、与功能性状相关的生态过程决定的。另外, 叶片中的磷元素主要分布在核酸以及ATP等能量分子中, 并且磷含量可以通过与氮含量的交互作用影响光合速率(Reich *et al.*, 2009), 对物种多度也有影响, 但是由于古田山土壤中磷元素相对缺乏(丁佳等, 2011), 可能导致相关程度减弱。

出乎意料的是叶面积与物种多度有极为显著的负相关, 这可能是由叶片光合作用与蒸腾作用相对强度的权衡决定的, 某些优势种会采取最大化资

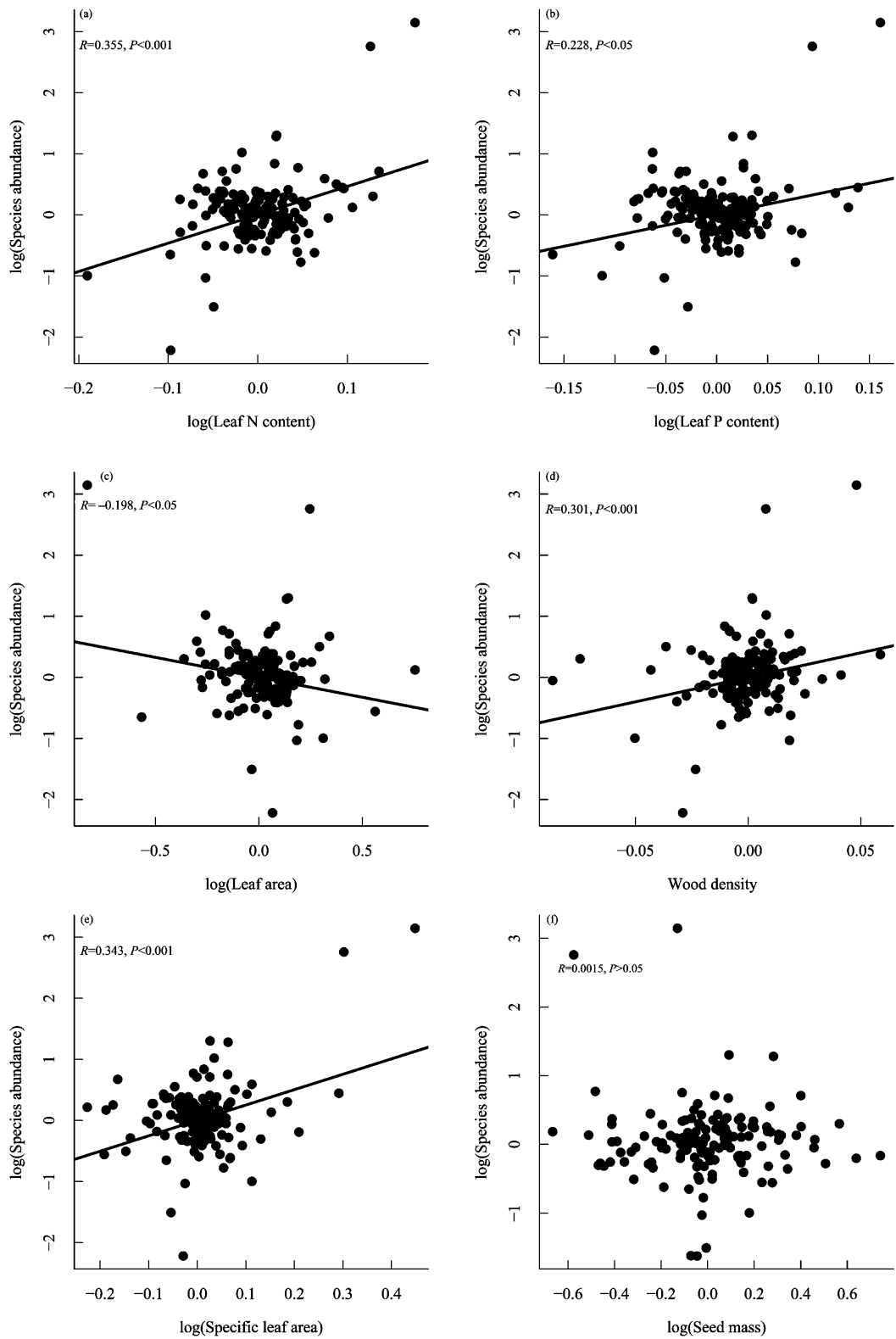


图1 采用PIC方法去除系统发育信号后, 古田山常绿阔叶林木本植物6种功能性状与多度的关系。每个点代表一个物种, 线条表示功能性状与多度的线性关系。

Fig. 1 The relationship between six functional traits of woody plants and species abundance after removing phylogenetic signal with phylogenetic independence contrasts in Gutianshan evergreen broad-leaved forest. Every point stands for one species, the line stands for the linear relationship between the functional trait and species abundance.

源利用并最小化代谢消耗的生态策略(Gianoli *et al.*, 2012), 在一定条件下, 叶面积小的物种能更好地适应环境, 从而存活更多的个体。种子重量与多度没有表现出相关关系($P>0.05$)(图1-f), 可能是由于种子重量主要通过扩散限制等空间过程影响植物的繁殖策略(Westoby *et al.*, 2002), 而与植物的资源获取效率无关, 因此不能直接地影响物种多度分布, 种子重量与多度的关系也可能与环境差异、植株寿命等因素有关。上述结果在古田山以外的相关研究中是否具有普遍性, 还需要更多研究的验证。

综合以上分析, 古田山24 ha样地156种木本植物氮含量、磷含量、叶面积、木质密度、比叶面积和种子重量6种功能性状有显著的系统发育信号, 且前5个性状对群落物种多度的影响较大, 而种子重量与群落物种多度无关。另外, 与金冬梅(2010)、Zhang等(2011)的相关研究相比, 功能性状与物种多度关系的研究拟考虑选取比古田山样地更大的尺度, 如以中国东部沿海不同纬度的森林群落为研究对象, 检验不同群落内部和整体之间功能性状系统发育信号的差异以及不同尺度上功能性状与多度的关联度是否一致等问题, 不同类型森林群落在功能性状系统发育和功能性状对群落结构影响程度的异同也有待进一步研究。

参考文献

- Ackerly DD, Reich PB (1999) Convergence and correlations among leaf size and function in seed plants: a comparative test using independent contrasts. *American Journal of Botany*, **86**, 1272–1281.
- Ackerly DD (2004) Adaptation, niche conservatism, and convergence: comparative studies of leaf evolution in the California chaparral. *The American Naturalist*, **163**, 654–671.
- Bao L (宝乐), Liu YH (刘艳红) (2009) Comparison of leaf functional traits in different forest communities in Mt. Dongling of Beijing. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **29**, 3692–3703. (in Chinese with English abstract)
- Blomberg SP, Garland T, Ives AR (2003) Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, **57**, 717–745.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Diaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, ter Steege H, Morgan HD, van der Heijden MGA, Pausas JG, Poorter H (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **51**, 335–380.
- Cornwell WK, Ackerly DD (2010) A link between plant traits and abundance: evidence from coastal California woody plants. *Journal of Ecology*, **98**, 814–821.
- Diaz S, Cabido M (2001) Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**, 646–655.
- Ding J (丁佳), Wu Q (吴茜), Yan H (闫慧), Zhang SR (张守仁) (2011) Effects of topographic variations and soil characteristics on plant functional traits in a subtropical evergreen broad-leaved forest. *Biodiversity Science* (生物多样性), **19**, 158–167. (in Chinese with English abstract)
- Edgar RC (2004) MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research*, **32**, 1792–1797.
- Felsenstein J (1985) Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*, **125**, 1–15.
- Garland T, Harvey PH, Ives AR (1992) Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Systematic Biology*, **41**, 18–32.
- Gianoli E, Saldaña A, Jiménez-Castillo M (2012) Ecophysiological traits may explain the abundance of climbing plant species across the light gradient in a temperate rainforest. *PLoS ONE*, **7**, e38831.
- Grime JP (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, **86**, 902–910.
- Hu ZH (胡正华), Yu MJ (于明坚), Ding BY (丁炳扬), Fang T (方腾), Qian HY (钱海源), Chen QC (陈启瑞) (2003) Types of evergreen broad-leaved forests and their species diversity in Gutian Mountain National Nature Reserve. *Chinese Journal of Applied Environmental Biology* (应用与环境生物学报), **9**, 341–345. (in Chinese with English abstract)
- Jin DM (金冬梅), Li Y (李妍), Sun SC (孙书存) (2008) Principles and applications of phylogenetic comparative methods. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **28**, 1247–1256. (in Chinese with English abstract)
- Jin DM (金冬梅) (2010) *Leaf Traits of Woody Species in East China Forests and Their Relationships with Climate* (中国东部森林木本植物的叶性状及其与气候的关系). PhD dissertation, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing. (in Chinese with English abstract)
- Kembel SW, Cowan PD, Helmus MR, Cornwell WK, Morlon H, Ackerly DD, Blomberg SP, Webb CO (2010) Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, **26**, 1463–1464.
- Kress WJ, Erickson DL, 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.
- Laurin M (2004) The evolution of body size, Cope's Rule and the origin of amniotes. *Systematic Biology*, **53**, 594–622.
- Li T (李涛), Lai XL (赖旭龙), Zhong Y (钟扬) (2004) The Methods of Constructing Phylogenetic Trees with DNA sequences. *Hereditas(Beijing)*(遗传), **26**, 205–210. (in Chinese with English abstract)

- Liu XJ, Swenson NG, Wright SJ, Zhang LW, Song K, Du YJ, Zhang JL, Mi XC, Ren HB, Ma KP (2012) Covariation in plant functional traits and soil fertility within two species-rich forests. *PLoS ONE*, **7**, e34767.
- Mao W (毛伟), Li YL (李玉霖), Zhang TH (张铜会), Zhao XY (赵学勇), Huang YX (黄迎新), Song LL (宋琳琳) (2012) Research advances of plant leaf traits at different ecology scales. *Journal of Desert Research* (中国沙漠), **32**, 33–41. (in Chinese with English abstract)
- Meng TT (孟婷婷), Ni J (倪健), Wang GH (王国宏) (2007) Plant functional traits, environments and ecosystem functioning. *Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), **31**, 150–165. (in Chinese with English abstract)
- Mi XC, Swenson NG, Valencia R, Kress WJ, Erickson DL, Pérez-Castañeda AJ, Ren HB, Su SH, Gunatilleke N, Gunatilleke S, Hao ZQ, Ye WH, Cao M, Suresh HS, Dattaraja HS, Sukumar R, Ma KP (2012) The contribution of rare species to community phylogenetic diversity across a global network of forest plots. *The American Naturalist*, **180**, E17–E30.
- Moles AT, Warton DI, Warman L, Swenson NG, Laffan SW, Zanne AE, Pitman A, Hemmings FA, Leishman MR (2009) Global patterns in plant height. *Journal of Ecology*, **97**, 923–932.
- Niu KC, Zhang ST, Zhao BB, Du GZ (2010) Linking grazing response of species abundance to functional traits in the Tibetan alpine meadow. *Plant and Soil*, **330**, 215–223.
- Paradis E, Claude J, Strimmer K (2004) APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, **20**, 289–290.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS, Uhl C (1994) Photosynthesis–nitrogen relations in Amazonian tree species. I. Patterns among species and communities. *Oecologia*, **97**, 62–72.
- Reich PB, Oleksyn J, Wright IJ (2009) Leaf phosphorus influences the photosynthesis–nitrogen relation: a cross-biome analysis of 314 species. *Oecologia*, **160**, 207–212.
- Sanderson MJ (2003) r8s: Inferring absolute rates of molecular evolution and divergence times in the absence of a molecular clock. *Bioinformatics*, **19**, 301–302.
- Tieleman BI, Williams JB, Bloomer P (2003) Adaptation of metabolism and evaporative water loss along an aridity gradient. *The Royal Society*, **270**, 207–214.
- Wake DB (1991) Homoplasy: the result of natural selection, or evidence of design limitations? *The American Naturalist*, **138**, 543–567.
- Wang YJ (王玉金), Li XJ (李小娟), Hao G (郝刚), Liu JQ (刘建全) (2004) Molecular phylogeny and biogeography of *Androsace* (Primulaceae) and the convergent evolution of cushion morphology. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), **42**, 481–499. (in Chinese with English abstract)
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ (2002) Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematic*, **33**, 125–159.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M (2001) Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low- rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Functional Ecology*, **15**, 423–434.
- Wu ZY (吴征镒) (1980) *Vegetation of China* (中国植被). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Yu MJ (于明坚), Hu ZH (胡正华), Yu JP (余建平), Ding BY (丁炳扬), Fang T (方腾) (2001) Forest vegetation types in Gutianshan Natural Reserve in Zhejiang. *Journal of Zhejiang University (Agriculture & Life Sciences)* (浙江大学学报(农业与生命科学版)), **27**, 375–380. (in Chinese with English abstract)
- Zhang JL, Mi XC, Pei NC (2010) *PhyloTools: Phylogenetic Tools for Ecologists*. R Package Version 0.0.7.4.201019.
- Zhang JL (张金龙) (2011) *Plant Phylogenetic Diversity Patterns and Their Environmental Determinants: Local and Regional Scales* (植物系统发育多样性格局及其环境解释: 从群落到区域). PhD dissertation, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing. (in Chinese with English abstract)
- Zhang L (张林), Luo TX (罗天祥) (2004) Advances in ecological studies on leaf lifespan and associated leaf traits. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **28**, 844–852. (in Chinese with English abstract)
- Zhang SB, Slik JWF, Zhang JL, Cao KF (2011) Spatial patterns of wood traits in China are controlled by phylogeny and the environment. *Global Ecology and Biogeography*, **20**, 241–250.
- Zhu Y (祝燕), Zhao GF (赵谷凤), Zhang LW (张俐文), Shen GC (沈国春), Mi XC (米湘成), Ren HB (任海保), Yu MJ (于明坚), Chen JH (陈建华), Chen SW (陈声文), Fang T (方腾), Ma KP (马克平) (2008) Community composition and structure of Gutianshan forest dynamic plot in a mid subtropical evergreen broad-leaved forest, east China. *Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), **32**, 262–273. (in Chinese with English abstract)

(责任编辑: 曹坤芳 责任编辑: 周玉荣)