

· 研究报告 ·

# 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

许格希<sup>1</sup> 史作民<sup>1,2\*</sup> 唐敬超<sup>1</sup> 许 涵<sup>3</sup>  
杨 怀<sup>4</sup> 刘世荣<sup>1</sup> 李意德<sup>3</sup> 林明献<sup>4</sup>

1 (中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所国家林业局森林生态环境重点实验室, 北京 100091)

2 (南京林业大学南方森林可持续经营创新中心, 南京 210037)

3 (中国林业科学研究院热带林业研究所, 广州 510520)

4 (中国林业科学研究院热带林业研究所试验站, 海南乐东 572542)

**摘要：**研究不同径级尺度群落系统发育多样性有助于了解不同年龄模式下物种的亲缘关系及其群落系统发育结构；但是关于物种多度对群落系统发育结构影响的研究较少。以海南尖峰岭热带山地雨林群落为例，首先在不同径级尺度比较物种多度加权与否分别对4个广泛采用的系统发育指数的影响，继而利用其中2个经过标准化处理的系统发育多样性指数：净种间亲缘关系指数(net relatedness index, NRI)和净最近种间亲缘关系指数(nearest taxon index, NTI)，结合群落的生境类型来量度不同局域生境条件下不同径级尺度木本植物系统发育关系。结果发现：(1) 未考虑物种多度加权的系统发育平均成对距离(mean pairwise distance, MPD)指数比考虑物种多度加权的MPD指数显著地高估了群落整体系统发育多样性，且这种现象在小径级尺度(1 cm DBH < 5 cm)最为明显。因此，在森林监测样地中对于中、小径级群落系统发育结构研究中建议考虑物种多度信息。(2) 从群落组成整体系统发育结构来看，尖峰岭热带山地雨林在几乎所有径级尺度和生境下均倾向于系统发育发散，且随着径级的递增发散程度趋于明显(NRI < 0)。(3) 从群落组成局部系统发育结构来看，尖峰岭热带山地雨林在中、小径级倾向于系统发育聚集(NTI > 0)，而在大径级(DBH ≥ 15 cm)则倾向于系统发育发散(NTI < 0)。总之，研究群落系统发育结构时应考虑物种多度的影响以及径级尺度效应。

**关键词：**热带山地雨林；系统发育多样性；物种多度加权；径级；生境异质性；尖峰岭

## Effects of species abundance and size classes on assessing community phylogenetic structure: a case study in Jianfengling tropical montane rainforest

Gexi Xu<sup>1</sup>, Zuomin Shi<sup>1,2\*</sup>, Jingchao Tang<sup>1</sup>, Han Xu<sup>3</sup>, Huai Yang<sup>4</sup>, Shirong Liu<sup>1</sup>, Yide Li<sup>3</sup>, Mingxian Lin<sup>4</sup>

1 Key Laboratory on Forest Ecology and Environmental Sciences, State Forestry Administration, Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091

2 Co-innovation Centre for Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037

3 Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Guangzhou 510520

4 Experimental Station of Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Ledong, Hainan 572542

**Abstract:** Studying community phylogenetic diversity within forest stands of different diameter classes (i.e. size classes) is helpful for understanding relationships among species at different ages while at the same time community phylogenetic structure. However, little research has been focused on the influence of species abundance on phylogenetic structure of community. This study was conducted in the Jianfengling tropical montane rainforest on Hainan Island. First, we assessed the impact of species abundance on four widely used phylogenetic diversity indices at different size classes. Next, two of the indices (i.e. net relatedness index,

收稿日期: 2016-02-25; 接受日期: 2016-06-05

基金项目: 国家自然科学基金(31290223 和 31570240)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: shizm@caf.ac.cn

NRI and nearest taxon index, NTI) were standardized and used to quantify phylogenetic relatedness of woody plants at different size classes across a series of local habitat types. The results showed that: (1) The unweighted MPD (mean pairwise distance) index significantly overestimated phylogenetic diversity relative to MPD weighted according to species abundance. This overestimation when using unweighted MPD was greatest for small trees and shrubs ( $1\text{ cm} < \text{DBH} < 5\text{ cm}$ ). Therefore species abundance information should be taken into consideration in the study of phylogenetic structure of community when most of the trees and shrubs are young and small. (2) The community phylogenetic structure was most likely overdispersed among almost all size classes and habitats of the Jianfengling tropical montane rainforest ( $\text{NRI} < 0$ ). This phylogenetic overdispersion increased as size class increased. (3) The partial community phylogenetic structure tended to be clustered at middle and small size classes ( $\text{NTI} > 0$ ). However, this pattern continued to show overdispersion within communities made up of large trees ( $\text{DBH} > 15\text{ cm}$ ) ( $\text{NTI} < 0$ ). In summary, studies assessing the influences of species abundance and size classes on community phylogenetic structure are required.

**Key words:** tropical montane rainforest; phylogenetic diversity; weighted species abundance; size classes; habitat heterogeneity; Jianfengling

生态学家长期以来对于度量森林群落生物多样性感兴趣, 试图通过分析群落生物多样性格局来探究群落中物种的形成、共存、灭绝以及随时空的变化规律(Kreft & Jetz, 2007; Magallón & Castillo, 2009)。生物多样性包括物种多样性、功能多样性和系统发育多样性, 从根本上是由于群落中物种的形成、发育、扩散和死亡所决定的(Swenson, 2011)。早期生态学家关注生物多样性, 主要是从物种多样性入手进行研究, 并取得很多重要的研究成果(Huston, 1979; Tilman et al, 1997; 贺金生等, 1998; 郭正刚等, 2003)。近十几年, 功能多样性和系统发育多样性研究得到了快速发展, 尤其是运用系统发育手段从进化的角度认识群落组成物种的生物多样性格局, 有效地补充和完善了群落生物多样性的内容, 同时也为解释群落物种组成格局及构建机制提供了新思路(Webb et al, 2006; Donoghue, 2008; Erickson et al, 2014)。

最早的系统发育多样性指数可追溯到约一个世纪以前的种属比(genus-species ratio)指数(Swenson, 2014), 较小的种属比类似于现在的群落组成系统发育发散, 较大的种属比则意味着群落组成系统发育聚集(Kraft et al, 2007)。但是, 种属比最大的一个缺陷是未能够提供系统进化树上任意两个物种具体分化时间的信息。因此, 生态学家试图通过对局域群落乃至全球植物标本进行DNA测序并构建具有进化时间的系统发育树, 分析物种在系统发育树上的位置及其相互关系, 进而从物种演化的角度揭示群落在局域尺度甚至是全球范围的构

建及其演变过程(Yang et al, 2013)。近年来, 随着基因测序成本的下降及测序技术的标准化, 且受益于分子生物学、生物信息学及计算机等学科的发展, 同时依托于广泛分布于各个植被类型的森林长期固定监测大样地(forest dynamic plot, FDP), 群落生态学研究进入了一个快速的发展阶段, 大量的研究整合群落组成物种系统发育信息(构建物种水平系统发育树)以解释群落构建的生态学和进化过程(Webb & Donoghue, 2005; CBOL Plant Working Group, 2009; Kembel et al, 2010; Letcher et al, 2015), 甚至形成了新的学科——系统发育群落生态学(phylogenetic community ecology) (Webb et al, 2002)。在这个时期, 生态学家和进化生物学家提出许多关于定量描述群落系统发育多样性的指标, 例如基于系统发育树枝长距离矩阵的平均成对系统发育距离(mean pairwise distance, MPD)和平均最近种间系统发育距离(mean nearest taxon distance, MNTD)指数, 以及标准化用于衡量观测到的系统发育多样性与零模型随机生成的预期值之间差异程度的净种间亲缘关系指数(net relatedness index, NRI)和净最近种间亲缘关系指数(nearest taxon index, NTI) (Webb, 2000), 并且进一步利用这些指数度量群落不同径级尺度的系统发育结构(Swenson et al, 2007; Yang et al, 2013)。

热带雨林生态系统在全球生物多样性保护和生态服务功能中起着非常重要的作用(马克平, 2013), 但由于其生物多样性极其丰富、生态系统结构和功能尤为复杂, 这给生态学家的研究带来巨大

挑战。自从第一个50 ha固定监测样地(Barro Colorado Island Forest Dynamics Plot)在巴拿马热带雨林建立以后(1982年完成第一次清查), 生态学家利用系统详细的物种分类和空间分布信息从多尺度研究热带雨林群落组成、结构及其与环境之间的相互作用, 取得了丰硕的成果(Hubbell, 2001)。同时, 随着时间的推移, 长期积累的大样地监测数据为研究热带雨林动态演替及其对气候变化的响应研究提供了有效途径(Anderson-Teixeira et al, 2014)。因此, 生态学家陆续在全球热带和温带主要植被类型中建立了森林固定监测样地(简称“大样地”), 并形成全球性的森林观测研究网络(The Center for Tropical Forest Science and Forest Global Earth Observatory, CTFS-ForestGEO)。

海南岛热带雨林是我国生物多样性丰富的植被类型之一(李意德等, 2012), 但目前关于该地区植物群落系统发育生态学的研究才刚开始, 对群落系统发育结构和空间动态更是缺乏足够的认识。考虑到局域生境异质性(或环境过滤)和近缘种对群落系统发育结构的影响, 本文利用海南尖峰岭热带山地雨林局域生境差异较大的3个1 ha监测样地的物种清查数据, 比较了物种多度和径级尺度对4个广泛采用的系统发育多样性指数(MPD和MNTD, NRI和NTI)的影响; 进而利用其中两个标准化指数(NRI和NTI), 并结合群落局域生境类型分析不同生境条件下不同径级群落的系统发育结构。

## 1 研究区概况

海南尖峰岭热带雨林位于尖峰岭林区(18°20′–18°57′ N, 108°41′–109°12′ E), 现存的热带原始林主要分布于热带常绿季雨林和热带山地雨林中, 总面积为16,627 ha, 是我国现有面积较大、保存较为完整的热带原始森林之一(蒋有绪和卢俊培, 1991; 曾庆波等, 1997; 李意德等, 2002)。受低纬度热带季风气候影响, 尖峰岭林区干湿季节明显, 旱季为11月至翌年4月, 雨季为5–10月。

尖峰岭60 ha森林生物多样性动态监测样地位于海南乐东尖峰岭热带山地雨林林区的五分区原始林内。样地东西长1,000 m, 南北宽600 m, 于2009–2012年按照美国史密森热带研究所(Smithsonian Tropical Research Institute)热带森林研究中心(CTFS-ForestGEO)的标准建立(Condit,

1998)。根据大样地外4 km处的自动气象站(海拔820 m) 2010–2012年的观测数据, 统计得到尖峰岭热带山地雨林年平均降雨量介于1,305–3,686 mm, 年均温为19.8℃, 最冷和最热月均温分别为10.8℃和27.5℃。由于海拔和气候条件的作用, 尖峰岭热带山地雨林土壤类型主要为砖黄壤和山地淋溶表潜黄壤(李意德等, 2012)。

## 2 数据分析方法

### 2.1 系统发育树的构建

在尖峰岭热带山地雨林大样地西南–东北对角线上选择具有明显生境异质性的3个1 ha子样地, 将其中所有胸径DBH≥1 cm的木本植物的物种名录信息输入到PhyloMatic平台(<http://phylodiversity.net/phyloMatic/>) (Webb & Donoghue, 2005), 生成基于APG III分类系统具有进化枝长的系统发育树框架(phyloMatic tree, version: zanne2014) (Bremer et al, 2009; Zanne et al, 2014), 该系统发育树枝长估算基于Congruification算法(Eastman et al, 2013)。利用Phylocom软件(version 4.2)中的BLADJ模块将这些进化枝长添加到进化树上(Webb et al, 2008), 生成具有进化枝长的等距系统发育树(ultrametric tree) (Kress et al, 2009)。利用R语言ape包里multi2di函数对系统发育树多分枝(polytomy)进行随机分解(Paradis et al, 2004), 最终形成二分枝结构的系统发育树。

### 2.2 系统发育多样性指数选择

(1)平均成对系统发育距离(MPD)指群落系统发育树上所有物种两两之间的系统发育距离之和的平均值。该指数能够捕获群落物种组成的整体系统发育差异性。计算方法如下:

$$MPD = \frac{\sum_i \sum_j \delta_{i,j}}{n}, \text{ 物种 } i \neq \text{ 物种 } j \quad (1)$$

其中 $n$ 为群落物种数量, 物种间的系统发育距离枝长构成系统发育距离矩阵 $\delta$ ,  $\delta_{i,j}$ 则是物种 $i$ 和物种 $j$ 的系统发育距离。考虑到群落中物种丰富度往往差异显著, 所以将物种多度加权引入到MPD中使得该指数具有物种丰富度(abundance weighted MPD, 简称为AW-MPD)的系统发育分布信息。计算方法如下(Anderson et al, 2004):

$$AW-MPD = \frac{\sum_i \sum_j \delta_{i,j} f_i f_j}{\sum_i \sum_j f_i f_j}, \text{ 物种 } i \neq \text{ 物种 } j \quad (2)$$

其中 $f_i$ 和 $f_j$ 分别为物种 $i$ 和物种 $j$ 在群落中的相对多度。

(2)平均最近种间系统发育距离(MNTD)是指群落系统发育树上亲缘关系最近的物种两两之间系统发育距离之和的平均值(Webb, 2000), 计算方法如下:

$$MNTD = \frac{\sum_i^n \min \delta_{i,j}}{n}, \text{物种} i \neq \text{物种} j \quad (3)$$

其中 $n$ 为群落组成物种数量,  $\min \delta_{i,j}$ 则是物种 $i$ 和群落其他所有物种最小的系统发育距离。同理将物种多度加权引入到MNTD中(abundance weighted MNTD, 简称为AW-MNTD)。其计算方法如下:

$$AW-MNTD = \frac{\sum_i^n \min \delta_{i,j} f_i}{n}, \text{物种} i \neq \text{物种} j \quad (4)$$

其中 $f_i$ 表示物种 $i$ 在群落中的多度。

(3)净种间亲缘关系指数(NRI)是指群落内实际得到的所有物种平均成对系统发育距离(MPD<sub>obs</sub>)相对于零模型(null model)随机值(MPD<sub>null</sub>)的标准化效应值(standardized effect size) (Webb et al, 2002)。其计算公式如下:

$$NRI = -1 \times \frac{MPD_{obs} - mean(MPD_{null})}{sd(MPD_{null})} \quad (5)$$

其中,  $mean(MPD_{null})$ 是系统发育树上物种随机分配(taxa shuffle)运行999次进行1,000次迭代产生的每个群落999个随机MPD值的平均值,  $sd(MPD_{null})$ 则是这些随机值的标准差。

同样地, 将群落物种多度加权引入到NRI的计算(abundance weighted NRI, 简称为AW-NRI)当中, 也就是将MPD指数变换成AW-MPD指数。计算公式如下:

$$AW-NRI = -1 \times \frac{AW-MPD_{obs} - mean(AW-MPD_{null})}{sd(AW-MPD_{null})} \quad (6)$$

(4)净最近种间亲缘关系指数(NTI)是指群落内亲缘关系最近的物种之间的平均系统发育距离(MNTD<sub>obs</sub>)与零模型随机生成值(MNTD<sub>null</sub>)的标准化效应值(Webb et al, 2002), 其计算方法分别如下:

$$NTI = -1 \times \frac{MNTD_{obs} - mean(MNTD_{null})}{sd(MNTD_{null})} \quad (7)$$

其中 $mean(MNTD_{null})$ 是随机产生的999个MNTD<sub>null</sub>值的平均值,  $sd(MNTD_{null})$ 是这些随机值的标准差。引入物种多度加权后(abundance weighted NTI, 简称为AW-NTI)计算方法如下:

$$AW-NTI = -1 \times \frac{AW-MNTD_{obs} - mean(AW-MNTD_{null})}{sd(AW-MNTD_{null})} \quad (8)$$

## 2.3 数据统计分析

尖峰岭热带山地雨林3块1 ha样地本底数据来源于尖峰岭大样地第一次清查数据。将具有局域生境异质性的样地划分为75个20 m×20 m的样方群落, 样方数量也达到统计学上的要求, 能够从整体上表征尖峰岭热带山地雨林群落构建格局。3块样地共有胸径DBH 1 cm的存活乔灌木22,561株(不包括藤本、枯立木和倒木), 分属56科128属236种, 包含大样地中绝大部分木本植物物种, 分别占尖峰岭60 ha大样地胸径DBH 1 cm乔灌木科属种的90.3%(62科)、82.6%(155属)和81.4%(290种)。样地内优势树种明显, 以大叶蒲葵(*Livistona saribus*)、白颜树(*Gironniera subaequalis*)、厚壳桂(*Cryptocarya chinensis*)、油丹(*Alseodaphne hainanensis*)、四蕊三角瓣花(*Prismatomeris tetrandra*)和海南韶子(*Nephelium topengii*)为最具优势的6个种(许涵等, 2015)。

按照植物的生长发育属性及研究目的, 将尖峰岭热带山地雨林群落划分为4个径级尺度, 粗略代表植物的不同年龄阶段。这4个径级分别为: 小径级(1 cm DBH < 5 cm), 代表幼龄林; 中径级(5 cm DBH < 15 cm), 代表中龄林; 大径级(DBH 15 cm), 代表成熟林; 以及由所有径级组成整体群落水平(DBH 1 cm)。大径级乔木又称为林冠乔木(Swenson et al, 2007)。根据尖峰岭60 ha大样地所有20 m×20 m样方平均海拔、坡度数据进行排序, 将平均海拔和坡度的中位值视为大样地的平均海拔(E, 934.01 m)和坡度(S, 25.45°), 结合凹凸度(C)信息, 同时参照Yang等(2013)的研究, 界定大样地生境类型。最终将E < 934.01 m、S < 25.45°的样方界定为低沟生境; 将坡度E < 934.01 m、S < 25.45°的样方界定为低坡生境; 将E < 934.01 m、S < 25.45°, 同时C > 0的样方划分为高坡生境; 将E < 934.01 m、S < 25.45°、C < 0的样方划分为高沟生境; 将E < 934.01 m、S < 25.45°、C < 0的样方界定为鞍部生境; 将E < 934.01 m、S < 25.45°、C > 0的样方界定为山脊生境。

首先对进行物种多度加权处理前后的各个系统发育多样性指数在每个径级尺度上进行相关性分析, 接着进行一元线性回归拟合分析物种多度加

权对系统发育多样性指数的影响。利用物种多度加权与否的系统发育多样性指数标准化效应值比较分析不同径级群落的系统发育结构, 同时利用样地地形数据运用方差分析(ANOVA)揭示群落系统发育结构对局域生境异质性的响应模式。

所有的系统发育多样性指数的数据分析基于R语言picante包(Kembel et al, 2010), 其他图形绘制基于R语言基础包(R Core Team, 2015)和ggplot2 包(Wickham, 2009)。

3 结果

3.1 不同径级群落分类特征

将样地群落按照不同径级尺度进行划分并统计群落物种组成情况(表1, 植物名录见附录1)。发现尖峰岭热带山地雨林小径级(1 cm DBH < 5 cm)乔灌木植株个体数量占所研究群落所有乔灌木植株的绝大部分(77.88%), 拥有54科123属226种, 占3 ha样地所有乔灌木科、属、种的96.43%、96.09%和95.76%。中径级(5 cm DBH < 15 cm)拥有植株数量仅占样地所有乔灌木植株数量的14.64%, 但拥有植物物种191种, 占研究样地所有乔灌木种数的80.93%, 分属54科(占96.43%)、109属(占85.16%), 中径级种属数量虽然显著小于小径级的数量, 但科的数量与小径级相等。大径级(DBH ≥ 15 cm)植株数量仅占群落所有乔灌木植株数量的7.48%, 但仍包含有42科(75%)、82属(64.06%)、146种(61.86%)。可见尖峰岭热带雨林不同径级尺度乔灌木物种丰富度均非常高(表1)。

3.2 物种多度加权对系统发育多样性指数的影响

当不考虑群落间物种数量差异性的影响时, 尖峰岭热带山地雨林群落木本植物平均成对系统发育距离(MPD)随着径级尺度的变化而表现为大径级

> 中径级 > 小径级(图1A–C), 而小径级的MPD与整体群落水平的MPD相近(图1D)。对MPD指数多度加权与否进行对比(MPD vs. AW-MPD), 发现未考虑物种多度信息的MPD指数普遍高估了群落整体的系统发育多样性, 这在小径级(相关系数 = 0.473)和整体群落(相关系数 = 0.465)表现得尤为显著(表2)。与此同时, 群落木本植物平均最近系统发育距离(MNTD)在不同径级尺度变化规律也表现出类似MPD的径级格局。不同的是, 各个径级的MNTD值与其经过多度加权后的AW-MNTD的指数值差异不是十分明显(图1E–H), 相关系数均显著大于0.7, 也就是说物种多度对各个径级的MNTD指数的影响较弱(表2)。

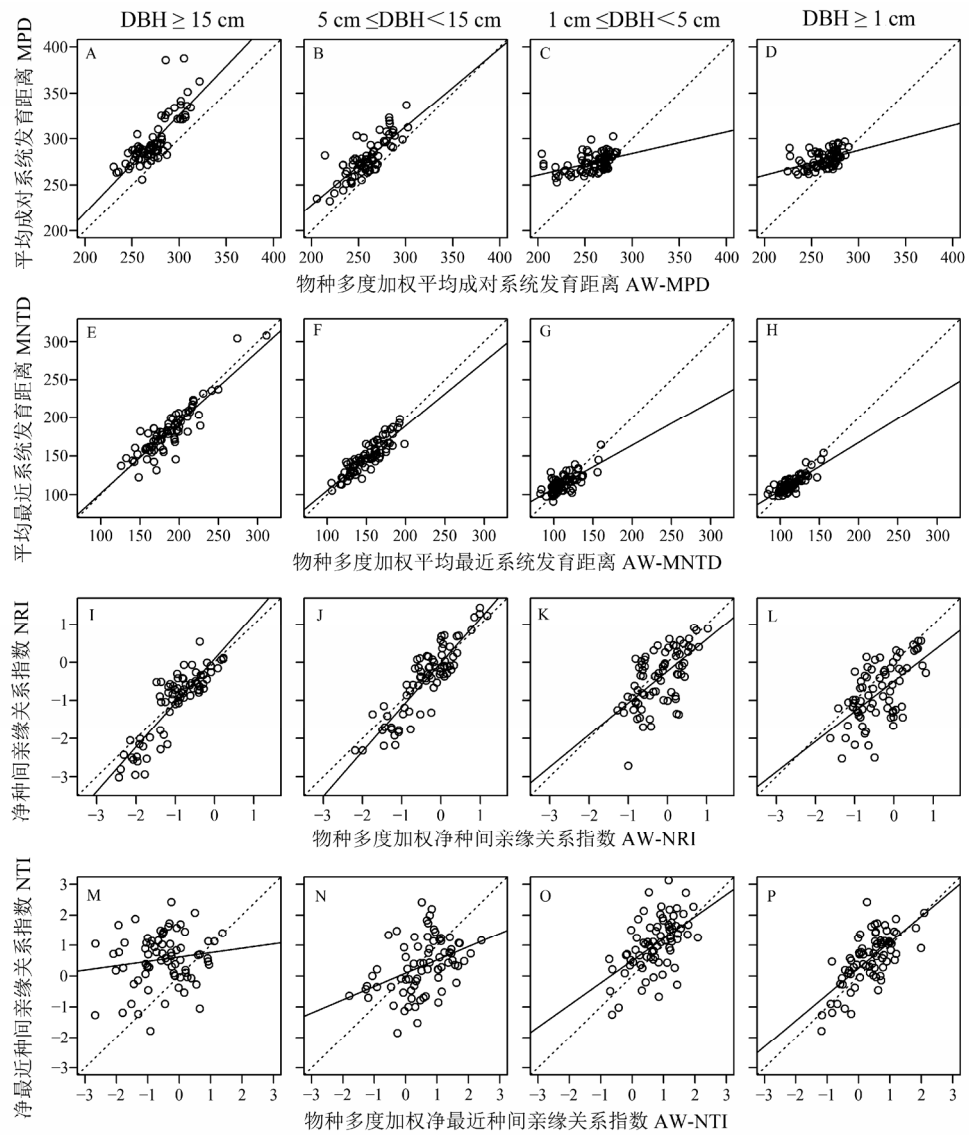
当考虑群落间物种数量差异性的影响且剔除这种影响后发现, 木本植物净种间亲缘关系指数(NRI)在不同径级差异不大, 且与考虑物种多度加权后的AW-NRI之间并未出现关于1:1线显著的偏离(图1 I–L)。而未考虑物种多度的净最近种间亲缘关系指数(NTI)比考虑物种多度的AW-NTI在大径级尺度上表现为明显地高估了系统多样性, 且NTI与AW-NTI不存在显著的相关性(图1M, 表2)。其他2个径级尺度和整体群落在考虑物种多度后的AW-NTI与NTI并无显著的差别(图1N–P), AW-NTI与NTI虽然均表现出一定的相关性, 但相关程度明显弱于NRI和AW-NRI的相关性(表2)。

3.3 不同径级尺度系统发育多样性及对生境的响应

从群落组成木本植物整体的系统发育结构(NRI)看, 除了小径级植物在鞍部生境倾向于表现出系统发育聚集(phylogenetic clustering, NRI > 0)外, 其他所有径级尺度组成木本植物在所有生境类型上均倾向于表现为系统发育发散(phylogenetic

表1 海南尖峰岭热带山地雨林群落不同径级尺度乔灌木植物科属种分布  
Table 1 Distribution of species, genus and families of trees and shrubs in different DBH size classes in Jianfengling tropical montane rainforest community

径级 Size classes	植株数量 Individuals	种数 Species	种百分比 Species percentage (%)	属数 Genus	属百分比 Genus percentage (%)	科数 Families	科百分比 Family percentage (%)
DBH ≥ 15 cm	1,689 (7.48%)	146	61.86	82	64.06	42	75.00
5 cm DBH < 15 cm	3,302 (14.64%)	191	80.93	109	85.16	54	96.43
1 cm DBH < 5 cm	17,570 (77.88%)	226	95.76	123	96.09	54	96.43
DBH < 1 cm	22,561	236	100	128	100	56	100



**图1** 物种多度加权对系统发育多样性指数的影响。虚线表示1:1线，实线是一元线性回归拟合曲线。分布于虚线左侧的散点表示高估了系统发育多样性，分布于虚线右侧的散点表示低估了系统发育多样性。

**Fig. 1** Effects of species weighted abundance on phylogenetic diversity indices. The dash lines are 1:1 lines, and the solid lines are simulated lines based on simple linear regression. Scatter points distributed on the left side of the dash lines indicate overestimation of phylogenetic diversity, while those on the right side indicate underestimation of phylogenetic diversity. MPD, Mean pairwise distance; AW-MPD, Abundance weighted MPD; MNTD, Mean nearest taxon distance; AW-MNTD, Abundance weighted MNTD; NRI, Net relatedness index; AW-NRI, Abundance weighted NRI; NTI, Nearest taxon index; AW-NTI, Abundance weighted NTI.

**表2** 物种多度加权前后系统发育多样性指数Pearson相关性

系统发育多样性指数 Phylogenetic diversity indices	径级 Size classes			
	DBH 15 cm	5 cm DBH < 15 cm	1 cm DBH < 5 cm	DBH 1 cm
MPD vs. AW-MPD	0.797***	0.805***	0.473***	0.465***
MNTD vs. AW-MNTD	0.895***	0.888***	0.725***	0.828***
NRI vs. AW-NRI	0.876***	0.893***	0.621***	0.597***
NTI vs. AW-NTI	0.149	0.406***	0.542***	0.687***

系统发育多样性指数含义见图1。Implications of the phylogenetic diversity indecies are same with Fig. 1. \*\*\*  $P < 0.001$ .

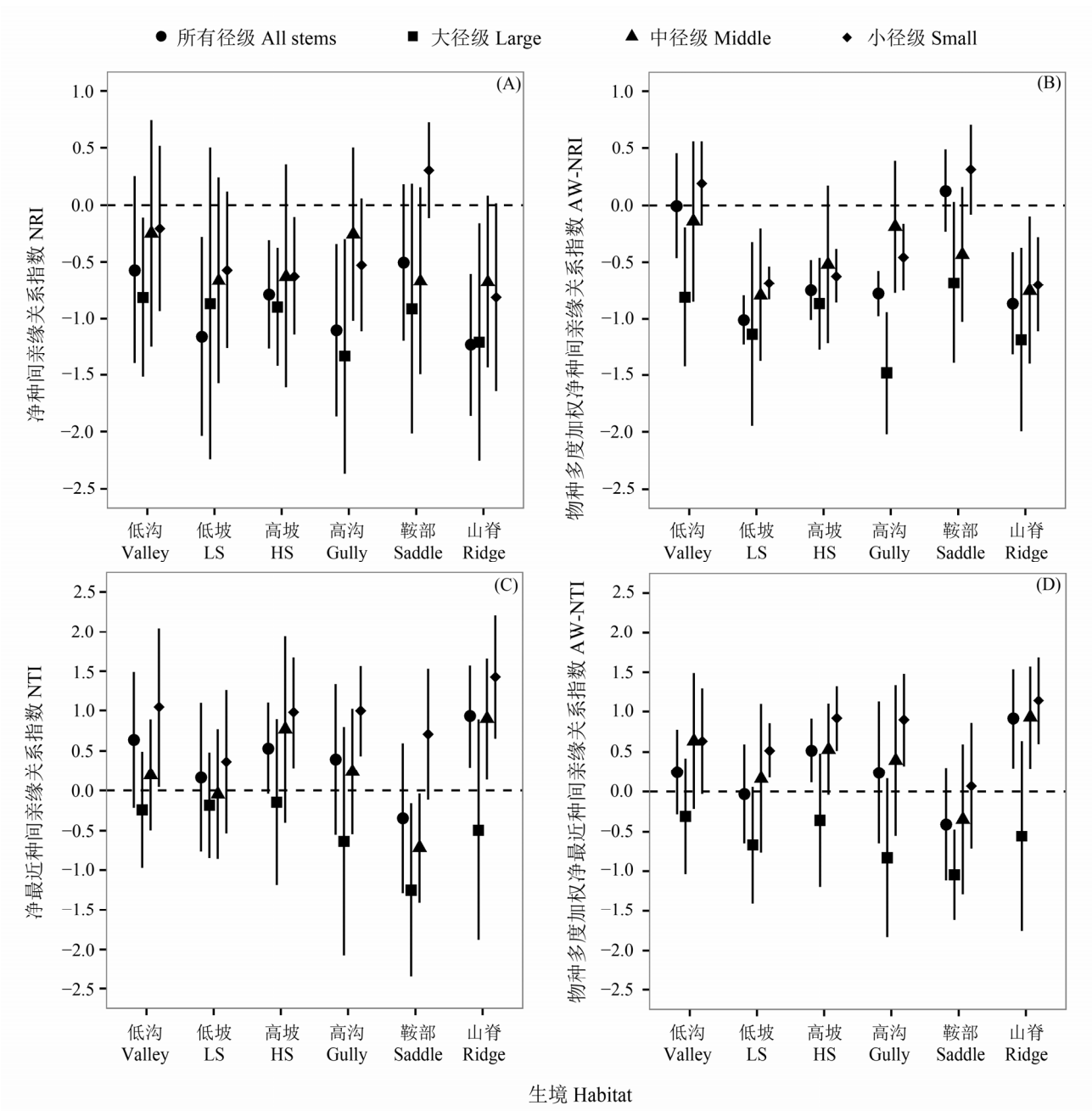


图2 样方(20 m×20 m)群落不同径级尺度木本植物物种多度加权与否的NRI和NTI模式(Mean±SD)及其对生境异质性的响应  
Fig. 2 The patterns (Mean±SD) of phylogenetic dispersion (NRI and NTI) with and without species weighted abundance for woody plants at different size classes in six habitat types at the spatial scale of 20 m×20 m. LS, Low slope; HS, High slope. Size classes: Small, 1 cm DBH < 5 cm; Middle, 5 cm DBH < 15 cm; Large, DBH > 15 cm.

overdispersion,  $NRI < 0$ ) (图2A)。进一步考虑物种多度的影响后(AW-NRI)发现, 小径级木本植物在低沟生境同样较有可能出现系统发育聚集现象(图2B)。综合NRI和AW-NRI来看: 尖峰岭热带山地雨林群落整体结构在样方尺度(20 m×20 m)上倾向于由亲缘关系较远的物种组成, 而且大径级木本植物

的系统发育发散程度在低沟、高沟、鞍部生境显著高于中、小径级植物; 但是大、中径级木本植物整体的系统发育多样性在局域生境中并未表现出显著的差异性, 只有小径级尺度在低沟、鞍部和山脊生境中表现出显著性差异(表3)。

从群落组成局部系统发育结构(NTI)看, 大径

表3 物种多度加权与否的NRI和NTI (mean  $\pm$  SD)关于径级和生境的Tukey多重比较Table 3 Tukey multi-comparison for NRI and NTI (mean  $\pm$  SD) with and without species weighted abundance among different DBH size classes and habitat types.

	生境 Habitat	径级 Size classes					
		DBH 15 cm	5 cm	DBH < 15 cm	1 cm	DBH < 5 cm	DBH 1 cm
净种间亲缘关系指数 Net relatedness index (NRI)	低沟 Valley	-0.81 $\pm$ 0.70 <sup>Ab</sup>	-0.25 $\pm$ 1.00 <sup>Aa</sup>	-0.21 $\pm$ 0.73 <sup>ABa</sup>	-0.57 $\pm$ 0.82 <sup>A</sup>		
	低坡 Low slope	-0.87 $\pm$ 1.37 <sup>Aa</sup>	-0.66 $\pm$ 0.91 <sup>Aa</sup>	-0.57 $\pm$ 0.69 <sup>ABa</sup>	-1.16 $\pm$ 0.88 <sup>A</sup>		
	高坡 High slope	-0.90 $\pm$ 0.52 <sup>Aa</sup>	-0.63 $\pm$ 0.98 <sup>Aa</sup>	-0.62 $\pm$ 0.52 <sup>ABa</sup>	-0.79 $\pm$ 0.48 <sup>A</sup>		
	高沟 Gully	-1.33 $\pm$ 1.03 <sup>Ab</sup>	-0.26 $\pm$ 0.76 <sup>Ab</sup>	-0.53 $\pm$ 0.59 <sup>ABa</sup>	-1.10 $\pm$ 0.76 <sup>A</sup>		
	鞍部 Saddle	-0.91 $\pm$ 1.10 <sup>Aa</sup>	-0.67 $\pm$ 0.91 <sup>Aa</sup>	0.30 $\pm$ 0.42 <sup>Aa</sup>	-0.51 $\pm$ 0.69 <sup>A</sup>		
	山脊 Ridge	-1.21 $\pm$ 1.05 <sup>Aa</sup>	-0.68 $\pm$ 0.76 <sup>Aa</sup>	-0.81 $\pm$ 0.83 <sup>Ba</sup>	-1.23 $\pm$ 0.63 <sup>A</sup>		
物种多度加权净种间亲缘关系指数 Abundance weighted net relatedness index (AW-NRI)	低沟 Valley	-0.81 $\pm$ 0.61 <sup>Ab</sup>	-0.14 $\pm$ 0.71 <sup>Aa</sup>	0.19 $\pm$ 0.37 <sup>Aa</sup>	-0.01 $\pm$ 0.46 <sup>A</sup>		
	低坡 Low slope	-1.13 $\pm$ 0.81 <sup>Aa</sup>	-0.79 $\pm$ 0.58 <sup>Aa</sup>	-0.68 $\pm$ 0.71 <sup>Ba</sup>	-1.01 $\pm$ 0.22 <sup>B</sup>		
	高坡 High slope	-0.87 $\pm$ 0.40 <sup>Aa</sup>	-0.52 $\pm$ 0.69 <sup>Aa</sup>	-0.62 $\pm$ 0.24 <sup>Ba</sup>	-0.75 $\pm$ 0.26 <sup>B</sup>		
	高沟 Gully	-1.48 $\pm$ 0.54 <sup>Ab</sup>	-0.19 $\pm$ 0.58 <sup>Aa</sup>	-0.46 $\pm$ 0.29 <sup>Ba</sup>	-0.78 $\pm$ 0.20 <sup>B</sup>		
	鞍部 Saddle	-0.68 $\pm$ 0.71 <sup>Ab</sup>	-0.43 $\pm$ 0.59 <sup>Aa</sup>	0.31 $\pm$ 0.40 <sup>Aa</sup>	-0.13 $\pm$ 0.36 <sup>A</sup>		
	山脊 Ridge	-1.19 $\pm$ 0.81 <sup>Aa</sup>	-0.46 $\pm$ 0.29 <sup>Aa</sup>	-0.87 $\pm$ 0.45 <sup>Ba</sup>	-0.78 $\pm$ 0.20 <sup>B</sup>		
净最近种间亲缘关系指数 Nearest taxon index (NTI)	低沟 Valley	-0.24 $\pm$ 0.73 <sup>Ac</sup>	0.20 $\pm$ 0.69 <sup>ABbc</sup>	1.04 $\pm$ 1.00 <sup>Aa</sup>	0.64 $\pm$ 0.85 <sup>AB</sup>		
	低坡 Low slope	-0.18 $\pm$ 0.66 <sup>Aa</sup>	-0.04 $\pm$ 0.82 <sup>ABa</sup>	0.36 $\pm$ 0.90 <sup>Aa</sup>	0.16 $\pm$ 0.93 <sup>AB</sup>		
	高坡 High slope	-0.15 $\pm$ 1.04 <sup>Ab</sup>	0.77 $\pm$ 1.17 <sup>Aa</sup>	0.98 $\pm$ 0.70 <sup>Aa</sup>	0.53 $\pm$ 0.57 <sup>AB</sup>		
	高沟 Gully	-0.64 $\pm$ 1.44 <sup>Ab</sup>	0.24 $\pm$ 0.78 <sup>ABa</sup>	1.00 $\pm$ 0.57 <sup>Aa</sup>	0.39 $\pm$ 0.95 <sup>AB</sup>		
	鞍部 Saddle	-1.25 $\pm$ 1.09 <sup>Ab</sup>	-0.72 $\pm$ 0.68 <sup>Ba</sup>	0.71 $\pm$ 0.82 <sup>Aa</sup>	-0.35 $\pm$ 0.94 <sup>B</sup>		
	山脊 Ridge	-0.49 $\pm$ 1.38 <sup>Ab</sup>	0.90 $\pm$ 0.76 <sup>Aa</sup>	1.43 $\pm$ 0.78 <sup>Aa</sup>	0.93 $\pm$ 0.64 <sup>A</sup>		
物种多度加权净最近种间亲缘关系指数 Abundance weighted nearest taxon index (AW-NTI)	低沟 Valley	-0.31 $\pm$ 0.73 <sup>Ab</sup>	0.64 $\pm$ 0.85 <sup>ABa</sup>	0.63 $\pm$ 0.66 <sup>ABa</sup>	0.25 $\pm$ 0.53 <sup>BC</sup>		
	低坡 Low slope	-0.67 $\pm$ 0.73 <sup>Aa</sup>	0.16 $\pm$ 0.93 <sup>ABa</sup>	0.52 $\pm$ 0.34 <sup>ABa</sup>	-0.03 $\pm$ 0.62 <sup>BC</sup>		
	高坡 High slope	-0.36 $\pm$ 0.84 <sup>Ab</sup>	0.53 $\pm$ 0.57 <sup>ABa</sup>	0.92 $\pm$ 0.41 <sup>ABa</sup>	0.51 $\pm$ 0.40 <sup>AB</sup>		
	高沟 Gully	-0.83 $\pm$ 1.00 <sup>Ab</sup>	0.39 $\pm$ 0.95 <sup>ABa</sup>	0.90 $\pm$ 0.58 <sup>ABa</sup>	0.24 $\pm$ 0.89 <sup>BC</sup>		
	鞍部 Saddle	-1.04 $\pm$ 0.57 <sup>Aa</sup>	-0.35 $\pm$ 0.94 <sup>Ba</sup>	0.07 $\pm$ 0.79 <sup>Ba</sup>	-0.41 $\pm$ 0.71 <sup>C</sup>		
	山脊 Ridge	-0.56 $\pm$ 1.19 <sup>Ab</sup>	0.93 $\pm$ 0.64 <sup>Aa</sup>	1.14 $\pm$ 0.55 <sup>Aa</sup>	0.92 $\pm$ 0.62 <sup>A</sup>		

数值后的大写字母表示生境异质性对某一径级群落的影响; 小写字母表示径级对相同生境下群落的影响。显著性水平为 $P = 0.05$ 。由于基于DBH 1 cm的所有个体群落包括大中小径级群落, 考虑存在自相关而不将其与其他径级进行多重比较。

The up case alphabets after the values represent effects of habitat heterogeneity on phylogenetic indices at a DBH size class. The low case alphabets indicate effects of DBH size classes on the indices in a habitat type. Significant test at the level of  $P = 0.05$ . Multi-comparison between DBH 1 cm and the other three DBH size classes are ignored because of autocorrelation.

级木本植物组成依然倾向于系统发育发散, 而中、小径级植物亲缘关系在几乎所有生境中均倾向于系统发育聚集(图2C)。这种倾向在考虑物种多度的影响后(AW-NTI)有所减弱但未发生本质上的改变(图2D)。综合NTI和AW-NTI来看, 尖峰岭热带山地雨林群落在中小径级水平倾向于由亲缘相近的物种组成, 即某一分支(例如科或属分支)可能具有相对更多的物种; 而大径级水平仍然倾向于由亲缘相疏的物种组成。此外, 群落的中、小径级尺度局部近亲物种系统发育多样性在鞍部和山脊生境具有显著性差异, 而大径级群落同样在各种局域群落中未表现出显著性差异。

## 4 讨论

### 4.1 物种多度加权与否的系统发育多样性指数径级分布

MPD和MNTD指数及其标准化效应指数NRI和NTI被广泛应用于陆地生态系统群落构建的研究当中(Castro et al, 2014; Chamberlain et al, 2014), 尤其在热带森林群落中备受青睐(Webb, 2000; Pool et al, 2014; Yang et al, 2014; Erickson et al, 2014)。但是, 以往研究多基于物种在群落中出现与否来计算群落系统发育多样性, 而较少有研究基于物种多度加权量度群落系统发育结构(Feng et al, 2015)。本文基



于海南热带山地雨林不同径级群落评估了以上两种物种分布模式对4个常用系统发育多样性指数的影响(高估或低估或无影响)。结果发现相对于AW-MPD, 未考虑物种多度信息的MPD指数均普遍高估了系统发育多样性。这在物种个体数量最多的小径级尺度表现得尤为明显。随着径级的增大, 这种误差逐渐减弱, 相关性逐渐增强。同样地, 在大径级尺度中AW-NTI也存在着未加权指数明显高估系统发育多样性的现象。因此在径级较小的群落演替早期阶段, 不同种间的多度差异显著, 此时建议考虑多度信息, 将使研究结论更加可信(Lasky et al, 2014)。近年有研究采用物种多度加权的系统发育多样性指标, 例如Feng等(2015)利用基于多度加权的NRI和NTI指数解释东亚森林群落系统发育结构。值得一提的是, 在大、中径级尺度上, 物种多度加权与否对MNTD和NRI的影响相对较小, 这可能是由于这两个尺度的植物在系统发育组成上倾向于由亲缘关系更加疏远的物种聚集而成且种间多度差异较小。Yang等(2013)在西双版纳20 ha大样地的研究结果与此相一致。

此外, 还有许多系统发育多样性指标在本文中并未提及, 但是这些指标或多或少与本文比较的指标之间存在生态学意义上的相似性。例如, 早在1982年提出的Rao's指数(Rao, 1982)与AW-MPD的计算方法完全相同, 不同的是前者可以默认系统发育距离上相同的物种出现(即系统发育距离为0), 但这只是概念上的差异, 并未对输出结果产生影响(Swenson, 2014)。另外, 还有一些基于物种性状随机进化(布朗运动)假设(而不是系统发育距离矩阵)的系统发育多样性指数被提出。例如Helmus等(2007)提出了系统发育物种变异指数(phylogenetic species variability, PSV)、系统发育物种均匀度指数(phylogenetic species evenness, PSE)以及系统发育物种多度指数(phylogenetic species richness, PSR)。但是这些指数在等距系统发育树的条件下与MPD和AW-MPD存在直接的换算关系(Vellend et al, 2011)。

#### 4.2 尖峰岭热带山地雨林群落系统发育结构

尖峰岭热带山地雨林20 m×20 m样方尺度群落组成在不同径级尺度上几乎均呈系统发育发散(NRI < 0), 其中的中、小径级尺度系统发育格局与西双版纳热带雨林群落组成在这两个径级尺度上

的系统发育格局相反(Yang et al, 2013)。但是, 在中、小径级尺度系统发育树局部分支上则趋向于亲缘关系更近的物种聚集在一起(NTI > 0), 而在大径级尺度群落则依然是由亲缘相疏的物种聚集组成(NTI < 0)。总而言之, 随着群落木本植物径级的增长, 群落构建趋向于系统发育发散, 这与Swenson等(2012)在中美洲热带雨林的研究结论一致。

有研究指出, 物种演化过程中可能具有系统发育生态位保守性(Donoghue, 2008; Cooper et al, 2010), 即系统发育亲缘相近的物种倾向于具有更明显的生态相似性(Swenson, 2013)。同时负密度制约也被认为是调节和影响物种共存的关键机制(Kraft et al, 2007)。也就是说在海南尖峰岭热带山地雨林中, 随着植物的生长, 种内和种间竞争趋于激烈, 导致越来越多的物种在大径级尺度被淘汰, 因而塑造出系统发育发散的群落组成结构; 在物种竞争激烈的幼龄林阶段, 系统发育生态位保守性使得亲缘相近且更新能力强的部分物种竞争力强于其他物种, 最终导致局部分支系统发育聚集。这可能是形成了该地以樟科、壳斗科和茜草科等分支为主体具有丰富的物种多度和物种个体数量的原因之一。尖峰岭热带山地雨林物种间系统发育生态位保守性还需进一步对功能性状的系统发育信号(phylogenetic signal)进行检验。

此外, 尖峰岭热带山地雨林群落系统发育多样性在不同局域生境尺度上稍有差异。有研究认为, 在20 m×20 m样方尺度, 生物作用(biotic interaction)是塑造群落系统发育格局的主要因素(Zhu et al, 2015)。但我们的研究发现在土壤相对贫瘠的山脊生境, 环境过滤(habitat filtering)可能也参与群落的构建。因为在这种较差的生境条件下, 物种数量较其他生境明显要少, 而且由于近缘种倾向于占有相似生态位, 由于资源条件的限制, 在这种生境下大径级乔木倾向于由更少的近缘种组成。但是, 有研究指出环境过滤将导致亲缘相近的物种聚集在一起, 而这种现象一般出现在较大尺度(100 m×100 m甚至更大)且具有明显生境异质性的群落(Kraft et al, 2007; Andersen et al, 2014)。

#### 4.3 思考与展望

本文利用尖峰岭热带山地雨林大样地中3块1 ha样地的物种清查数据构建了样地内物种水平的系统发育树, 能够较准确地表征热带雨林群落整体

的系统发育结构。但是部分科属存在多个近缘种的现象(例如樟科樟属、壳斗科栎属和冬青科冬青属),因此在构建系统发育树时出现近缘种未能有效区分的缺陷,只能通过随机分解对这些近缘种进行区分生成二分支系统发育树(Losos, 1994),但这必然给度量平均最近系统发育距离(MNTD)及其标准化指数(NTI)带来一定的误差。因此构建尖峰岭大样地木本植物种水平系统发育树对于准确量化群落系统发育多样性十分重要。值得期待的是,尖峰岭大样地木本植物DNA测序目前已经完成,进入序列匹配阶段,这将给后续的研究奠定坚实基础。

本文选用3块生境具有相对显著差异的样地(许涵等, 2015)进行群落系统发育结构研究,虽然所选样地包括尖峰岭60 ha固定监测样地中的绝大部分乔灌木植物物种(> 90%),但由于面积相对较小,必然会在代表性上出现偏差。利用60 ha固定监测样地所有物种分布数据从不同空间尺度上揭示群落的系统发育结构固然会更加准确,但同时会产生更多难以区分的近缘种多分枝。此外,将尖峰岭热带山地雨林木本植物根据胸径大小人为划分为大、中和小径级,这只是一种粗略代替树木年龄的模式,因为有的物种达到成年但个体由于物种遗传特性、客观环境(例如干旱胁迫)或生物竞争的限制而使胸径小于5 cm或15 cm。本文旨在初步探讨物种多度和径级尺度对群落系统发育多样性结构和指数的影响,关于群落系统发育结构的动态特征将在未来继续深入研究。

**致谢:** 感谢所有参与海南尖峰岭大样地建设的科研工作者、老师、学生和当地工人的辛勤付出。感谢黄继红博士、张金龙博士对于系统发育树构建提出的宝贵意见与帮助。

## 参考文献

- Andersen KM, Turner BL, Dalling JW (2014) Seedling performance trade-offs influencing habitat filtering along a soil nutrient gradient in a tropical forest. *Ecology*, 95, 3399–3413.
- Anderson T, Lachance M, Starmer W (2004) The relationship of phylogeny to community structure: the cactus yeast community. *The American Naturalist*, 164, 709–721.
- Anderson-Teixeira KJ, Davies SJ, Bennett AC, Gonzalez-Akre EB, Muller-Landau HC, Joseph Wright S, Salim AK, Zambrano AMA, Alonso A, Baltzer JL, Basset Y, Bourg NA, Broadbent EN, Brockelman WY, Bunyavechewin S, Burslem DFRP, Butt N, Cao M, Cardenas D, Chuyong GB, Clay K, Cordell S, Dattaraja HS, Deng XB, Detto M, Du XJ, Duque A, Erikson DL, Ewango CEN, Fischer GA, Fletcher C, Foster RB, Giardina CP, Gilbert GS, Gunatilleke N, Gunatilleke S, Hao ZQ, Hargrove WW, Hart TB, Hau BCH, He FL, Hoffman FM, Howe RW, Hubbell SP, Inman-Narahari FM, Jansen PA, Jiang MX, Johnson DJ, Kanzaki M, Kassim AR, Kenfack D, Kibet S, Kinnaird MF, Korte L, Kral K, Kumar J, Larson AJ, Li YD, Li XK, Liu SR, Lum SKY, Lutz JA, Ma KP, Maddalena DM, Makana J-R, Malhi Y, Marthews T, Serudin RM, McMahon SM, McShea WJ, Memiaghe HR, Mi XC, Mizuno T, Morecroft M, Myers JA, Novotny V, de Oliveira AA, Ong PS, Orwig DA, Ostertag R, Ouden JD, Parker GG, Phillips RP, Sack L, Sainge MN, Sang WG, Sri-ngernyuang K, Sukumar R, Sun IF, Sungpalee W, Suresh HS, Tan S, Thomas SC, Thomas DW, Thompson J, Turner BL, Uriarte M, Valencia R, Vallejo MI, Vicentini A, Vrška T, Wang XH, Wang XG, Weiblen G, Wolf A, Xu H, Yap S, Zimmerman J (2014) CTFS-ForestGEO: a worldwide network monitoring forests in an era of global change. *Global Change Biology*, 21, 528–549.
- Bremer B, Bremer K, Chase M, Fay M, Reveal J, Soltis D, Soltis P, Stevens P (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161, 105–121.
- Castro SA, Escobedo VM, Aranda J, Carvallo GO (2014) Evaluating Darwin's naturalization hypothesis in experimental plant assemblages: phylogenetic relationships do not determine colonization success. *PLoS ONE*, 9, e105535.
- CBOL Plant Working Group (2009) A DNA barcode for land plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 106, 12794–12797.
- Chamberlain S, Vázquez DP, Carvalheiro L, Elle E, Vamosi JC (2014) Phylogenetic tree shape and the structure of mutualistic networks. *Journal of Ecology*, 102, 1234–1243.
- Condit R (1998) *Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and a Comparison With Other Plots*. Springer Science & Business Media, New York.
- Cooper N, Jetz W, Freckleton RP (2010) Phylogenetic comparative approaches for studying niche conservatism. *Journal of Evolutionary Biology*, 23, 2529–2539.
- Donoghue MJ (2008) A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 105, 11549–11555.
- Eastman JM, Harmon LJ, Tank DC (2013) Congruification: support for time scaling large phylogenetic trees. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 688–691.
- Erickson DL, Jones FA, Swenson NG, Pei NC, Bourg NA, Chen WN, Davies SJ, Ge XJ, Hao ZQ, Howe RW, Huang CL, Larson AJ, Lum SKY, Lutz JA, Ma KP, Meegaskumbura M, Mi XC, Parker JD, Sun IF, Wright SJ, Wolf AT, Ye WH, Xing DL, Zimmerman JK, Kress WJ (2014) Compar-

- tive evolutionary diversity and phylogenetic structure across multiple forest dynamics plots: a mega-phylogeny approach. *Frontiers in Genetics*, 5, 358.
- Guo ZG, Liu HX, Sun XG, Cheng GD (2003) Characteristics of species diversity of plant communities in the upper reaches of Bailong River. *Acta Phytocologica Sinica*, 27, 388–395. (in Chinese with English abstract) [郭正刚, 刘慧霞, 孙学刚, 程国栋 (2003) 白龙江上游地区森林植物群落物种多样性的研究. *植物生态学报*, 27, 388–395.]
- He JS, Chen WL, Jiang MX, Jin YX, Hu D, Lu P (1998) Plant species diversity of the degraded ecosystems in the Three Gorges region. *Acta Ecologica Sinica*, 18, 399–407. (in Chinese with English abstract) [贺金生, 陈伟烈, 江明喜, 金兴义, 胡东, 路鹏 (1998) 长江三峡地区退化生态系统植物群落物种多样性特征. *生态学报*, 18, 399–407.]
- Helmus MR, Bland TJ, Williams CK, Ives AR (2007) Phylogenetic measures of biodiversity. *The American Naturalist*, 169, E68–E83.
- Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography* (MPB-32). Princeton University Press, New Jersey.
- Huston M (1979) A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*, 113, 81–101.
- Jiang YX, Lu JP (1991) *Forest Ecosystem of Tropical Forest of Jianfengling Mountain, Hainan Island, China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [蒋有绪, 卢俊培 (1991) *中国海南岛尖峰岭热带林生态系统*. 科学出版社, 北京.]
- 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.
- Kreft H, Jetz W (2007) Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104, 5925–5930.
- 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.
- Lasky JR, Uriarte M, Boukili VK, Chazdon RL (2014) Trait-mediated assembly processes predict successional changes in community diversity of tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 111, 5616–5621.
- Letcher SG, Lasky JR, Chazdon RL, Norden N, Wright SJ, Meave JA, Pérez-García EA, Muñoz R, Romero-Pérez E, Andrade A, Andrade JL, Balvanera P, Becknell JM, Bentos TV, Bhaskar R, Bongers F, Boukili V, Brancalion PHS, César RG, Clark DA, Clark DB, Craven D, DeFrancesco A, Dupuy JM, Finegan B, González-Jiménez E, Hall JS, Harms KE, Hernández-Stefanoni JL, Hietz P, Kennard D, Killeen TJ, Laurance SG, Lebrija-Trejos EE, Lohbeck M, Martínez-Ramos M, Massoca PES, Mesquita RCG, Mora F, Muscarella R, Paz H, Pineda-García F, Powers JS, Quesada-Monge R, Rodrigues RR, Sandor ME, Sanaphre-Villanueva L, Schüller E, Swenson NG, Tauro A, Uriarte M, van Breugel M, Vargas-Ramírez O, Viani RAG, Wendt AL, Williamson GB (2015) Environmental gradients and the evolution of successional habitat specialization: a test case with 14 Neotropical forest sites. *Journal of Ecology*, 103, 1276–1290.
- Li YD, Chen BF, Zhou GY, Wu ZM, Zeng QB, Luo TS, Huang SN, Xie MD, Huang Q (2002) *Research and Conservation of Tropical Forest and the Biodiversity: A Species Reference to Hainan Island, China*. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [李意德, 陈步峰, 周光益, 吴仲民, 曾庆波, 骆士寿, 黄世能, 谢明东, 黄全 (2002) *中国海南岛热带森林及其生物多样性保护研究*. 中国林业出版社, 北京.]
- Li YD, Xu H, Luo TS, Chen DX, Lin MX (2012) *Permanent Monitoring and Research Dataset of Chinese Ecosystem: Forest Ecosystem: Jianfengling Station (Bio-Species Checklist)*. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [李意德, 许涵, 骆士寿, 陈德祥, 林明猷 (2012) *中国生态系统定位观测与研究数据集: 森林生态系统卷: 海南尖峰岭站 (生物物种数据集)*. 中国农业出版社, 北京.]
- Losos JB (1994) An approach to the analysis of comparative data when a phylogeny is unavailable or incomplete. *Systematic Biology*, 43, 117–123.
- Losos JB (2008) Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, 11, 995–1003.
- Ma KP (2013) Studies on biodiversity and ecosystem function via manipulation experiments. *Biodiversity Science*, 21, 247–248. (in Chinese) [马克平 (2013) *生物多样性与生态系统功能的实验研究*. *生物多样性*, 21, 247–248.]
- Magallón S, Castillo A (2009) Angiosperm diversification through time. *American Journal of Botany*, 96, 349–365.
- Paradis E, Claude J, Strimmer K (2004) APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20, 289–290.
- Pool TK, Grenouillet G, Villéger S (2014) Species contribute differently to the taxonomic, functional, and phylogenetic alpha and beta diversity of freshwater fish communities. *Diversity and Distributions*, 20, 1235–1244.
- R Core Team (2015) *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. 2014. <http://www.R-project.org>.
- Rao CR (1982) Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical Population Biology*, 21, 24–43.
- Swenson NG (2011) The role of evolutionary processes in producing biodiversity patterns, and the interrelationships between taxonomic, functional and phylogenetic biodiversity. *American Journal of Botany*, 98, 472–480.
- Swenson NG (2013) The assembly of tropical tree communities—the advances and shortcomings of phylogenetic and functional trait analyses. *Ecography*, 36, 264–276.
- Swenson NG (2014) Functional and Phylogenetic Ecology in

- R. Springer Science & Business Media, New York.
- Swenson NG, Enquist BJ, Thompson J, Zimmerman JK (2007) The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities. *Ecology*, 88, 1770–1780.
- Swenson NG, Erickson DL, Mi XC, Bourg NA, Forero-Montaña J, Ge XJ, Howe R, Lake JK, Liu XJ, Ma KP, Pei NC, Thompson J, Uriarte M, Wolf A, Wright SJ, Ye WH, Zhang JL, Zimmerman JK, Kress WJ (2012) Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in temperate and tropical tree communities. *Ecology*, 93, S112–S125.
- Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E (1997) The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277, 1300–1302.
- Vellend M, Cornwell WK, Magnuson-Ford K, Mooers AØ (2011) Measuring phylogenetic biodiversity. In: *Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment* (eds Magurran A, McGill B), pp. 194–207. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Webb CO (2000) Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist*, 156, 143–155.
- Webb CO, Ackerly DD, Kembel SW (2008) Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, 24, 2098–2100.
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 475–505.
- Webb CO, Donoghue MJ (2005) Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular Ecology Notes*, 5, 181–183.
- Webb CO, Losos JB, Agrawal AA (2006) Integrating phylogenies into community ecology. *Ecology*, 87, S1–S2.
- Wickham H (2009) *Ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer Science & Business Media, New York.
- Xu H, Li YD, Lin MX, Wu JH, Luo TS, Zhou Z, Chen DX, Yang H, Li GJ, Liu SR (2015) Community characteristics of a 60 ha dynamics plot in the tropical montane rain forest in Jianfengling, Hainan Island. *Biodiversity Science*, 23, 192–201. (in Chinese with English abstract) [许涵, 李意德, 林明献, 吴建辉, 骆士寿, 周璋, 陈德祥, 杨怀, 李广建, 刘世荣 (2015) 海南尖峰岭热带山地雨林60 ha动态监测样地群落结构特征. *生物多样性*, 23, 192–201.]
- Yang J, Ci XQ, Lu MN, Zhang GC, Cao M, Li J, Lin LX (2014) Functional traits of tree species with phylogenetic signal co-vary with environmental niches in two large forest dynamics plots. *Journal of Plant Ecology*, 7, 115–125.
- Yang J, Zhang GC, Ci XQ, Swenson NG, Cao M, Sha LQ, Li J, Baskin CC, Slik JWF, Lin LX (2013) Functional and phylogenetic assembly in a Chinese tropical tree community across size classes, spatial scales and habitats. *Functional Ecology*, 28, 520–529.
- Zanne AE, Tank DC, Cornwell WK, Eastman JM, Smith SA, FitzJohn RG, McGlenn DJ, O'Meara BC, Moles AT, Reich PB, Royer DL, Soltis DE, Stevens PF, Westoby M, Wright IJ, Aarssen L, Bertin RI, Calaminus A, Govaerts R, Hemmings F, Leishman MR, Oleksyn J, Soltis PS, Swenson NG, Warman L, Beaulieu JM (2014) Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. *Nature*, 506, 89–92.
- Zeng QB, Li YD, Chen BF, Wu ZM, Zhou GY (1997) *Research and Management of Tropical Forest Ecosystem*. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [曾庆波, 李意德, 陈步峰, 吴仲民, 周光益 (1997) 热带森林生态系统研究与管理. 中国林业出版社, 北京.]
- Zhu Y, Comita LS, Hubbell SP, Ma KP (2015) Conspecific and phylogenetic density-dependent survival differs across life stages in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 103, 957–966.

(责任编辑: 葛学军 责任编辑: 时意专)

## 附录 Supplementary Material

附录1 海南尖峰岭热带山地雨林3个1 ha样地不同径级尺度群落的乔灌木植物名录。数字1表示物种在某个径级尺度中存在, 0表示不存在。拉丁科名与APG 分类系统一致。小径级: 1 cm DBH < 5 cm; 中径级: 5 cm DBH < 15 cm; 大径级: DBH 15 cm。

Appendix 1 A checklist of trees and shrubs at different size classes in the three 1 ha plots of the Jianfengling tropical montane rain-forest on Hainan Island. Number of 1 in a size class means species exists at this corresponding size class scale, whereas 0 means species can not be found in that size class. Family names are consistent with those in APG taxonomic system. Size classes: Small, 1 cm DBH < 5 cm; Middle, 5 cm DBH < 15 cm; Large, DBH 15 cm.

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016054-1.pdf>