

文章编号: 1008-2786-(2020)2-201-09

DOI:10.16089/j.cnki.1008-2786.000502

# 茂兰国家自然保护区喀斯特森林系统发育结构

王雷宏<sup>a</sup>, 杨俊仙<sup>b</sup>, 曹翠萍<sup>a\*</sup>

(安徽农业大学 a. 林学与园林学院; b. 理学院, 合肥 230036)

**摘 要:** 为了揭示茂兰喀斯特森林群落构建的主导力量, 检测了 11 个典型喀斯特群落的系统发育结构以及与生境的关系。结果表明: 喀斯特森林群落的系统发育多样性与香农威纳指数、物种丰富度的变化趋势基本是一致的, 各群落在物种系统进化上累积的信息相近。黄梨木 (*Boniodendron minus*)—飞蛾槭 (*Acer oblongum*)、荚蒾 (*Viburnum dilatatum*)—鹅掌柴 (*Schefflera heptaphylla*)、青冈 (*Cyclobalanopsis glauca*)—圆果化香 (*Platycarya longipes*)、圆果化香—黄皮 (*Clausena lansium*)、圆果化香—荚蒾、掌叶木 (*Handeliodendron bodinieri*)—光叶槭 (*Acer laevigatum*)、栲 (*Castanopsis fargesii*)—杜英 (*Elaeocarpus decipiens*)、紫树 (*Nyssa sinensis*)—山胡椒 (*Lindera glauca*) 林系统发育结构聚集。短叶黄杉 (*Pseudotsuga brevifolia*)—广东松 (*Pinus kwangtungensis*)、短叶黄杉—化香、梧桐 (*Firmiana simplex*)—青冈林系统发育结构均匀。群落系统发育结构分布格局表现为, 系统发育结构聚集的群落位于山体的漏斗、沟谷、中坡、下坡、山垭口的部位, 而系统发育结构均匀的群落位于山体的上坡、山脊的部位。以地形部位上坡为界划分两种生境, 学生氏 *t* 检验表明两种生境下群落的系统发育结构差异显著, 说明茂兰喀斯特地区山体的地形部位是构建和维持喀斯特森林类型的主导力量。

**关键词:** 喀斯特森林; 群落构建; 系统发育结构; 地形部位; 茂兰

**中图分类号:** Q948.1

**文献标志码:** A

茂兰喀斯特森林是石灰岩山地常绿、落叶阔叶混交林。其与本地区中亚热带常绿阔叶林相比, 群落的树种组成更为复杂, 优势种不明显, 群落类型更多, 在空间上的重复表现也不明显<sup>[1-2]</sup>。传统生态学观点认为喀斯特森林中小生境的多样性、高异质性、分布的随机性, 决定了群落中物种的组成是随机的<sup>[3-4]</sup>。然而从群落系统发育的角度来看, 小生境的随机性也不能决定喀斯特特定生境上各种群落类型的构建和维持, 生境具有一定的选择或过滤作用, 而物种的生态学特性常是系统发育保守的, 群落系

统发育过程中, 相对亲缘的物种聚集在一起, 即群落系统发育结构聚集。生境资源有限时, 群落中物种间的竞争作用加强, 那么群落中物种间会表现出相对较远的系统发育关系, 即群落系统发育结构均匀或者发散。如果生境是随机的, 对物种的选择也是随机的, 群落的物种组成就是完全随机的, 即群落没有系统发育结构<sup>[5-7]</sup>。现有研究表明, 大尺度下, 地带性植被或者气候顶极群落系统发育结构, 常表现为系统发育结构聚集, 小尺度下的局域群落表现为系统发育发散<sup>[8-10]</sup>。演替系列的群落, 表现出一定

收稿日期 (Received date): 2019-7-24; 改回日期 (Accepted date): 2020-4-15

基金项目 (Foundation item): 国家林木种质资源共享服务平台 (2005DKA21003); 国家林业和草原局生物安全与遗传资源管理 (KJZXSA2018007); 安徽省教育厅高校自然科学基金项目 (KJ2017A815)。[ National Forest Genetic Resources Shared Service Platform (2005DKA21003); National Forestry and Grassland Administration, Biosafety and Genetic Resources Management (KJZXSA2018007); Natural Science Foundation of Higher Education Institutions of Education Department of Anhui Province (KJ2017A815) ]

作者简介 (Biography): 王雷宏 (1977-), 男, 副教授, 主要研究方向: 树木学与森林群落生态学。[ WANG Leihong (1977-), male, associate professor, research on dendrology and forest community ecology ] E-mail: wangleihong208010@126.com

\* 通讯作者 (Corresponding author): 曹翠萍, 女, 教授, 主要研究方向: 林木遗传育种 [ CAO Cuiping, female, professor, research on forest genetics and tree breeding ] E-mail: cuipingcao@163.com

的动态变化,如在热带森林中,小径级的群落系统发育结构随机,中径级的群落系统发育结构聚集,而大径级的系统发育结构趋向于发散<sup>[11-12]</sup>。

喀斯特森林与亚热带常绿阔叶林相比较,它是典型的土壤顶极群落,生境选择物种是非常明显的。以往研究其群落的物种组成时,只是比较不同群落中科、属、种的相似比,未考虑群落中种间的系统发育关系以及与习性的对应关系,如龙翠玲研究茂兰喀斯特森林不同林隙生境下群落物种组成时,发现在科、属、种三个分类等级上均表现为随林隙相似而相似<sup>[13]</sup>。然而群落系统发育结构分析,不仅利用物种间的系统发育关系揭示群落的物种组成,而且结合生境因子能揭示群落构建和维持的主导力量。

茂兰喀斯特地貌上各种森林类型的构建、维持机制仍然是未知的。从群落系统发育的角度来看,各生境的树种来自于整个区域的木本植物种库,特定生境会选择具有相似习性的树种,而树种的习性具有系统发育保守性,即习性相近的树种亲缘关系相对亲近<sup>[7,14]</sup>。由此推测各种喀斯特森林类型,其系统发育结构应主要表现为系统发育聚集,并且与特定的生境因子对应,形成一定的分布格局。本研究目的是探明茂兰国家自然保护区喀斯特森林系统发育结构,探索群落系统发育结构与生境因子的关系,以期阐明群落构建和维持的可能动力。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究地区概况

茂兰国家级自然保护区(25°09'20"~25°20'50"N, 107°52'10"~108°45'40"E)位于贵州省荔波县,与广西河池市接壤(图1)。区内海拔430~1078.6 m,主要是典型的喀斯特峰丛地貌。成土母岩以白云岩和石灰岩为主。地面岩石裸露,土层浅薄,以黑色石灰土为主。中亚热带季风湿润气候,年平均气温15.3℃,1月平均气温为5.2℃,7月平均气温为23.5℃,全年≥10℃活动积温4598.6℃,全年降水量1752.5 mm,年平均相对湿度83%,生长期237 d。

### 1.2 材料

样地数据由《喀斯特森林生态研究(I)》提供,原数据有42个样地,样地面积600~900 m<sup>2</sup>,每个样

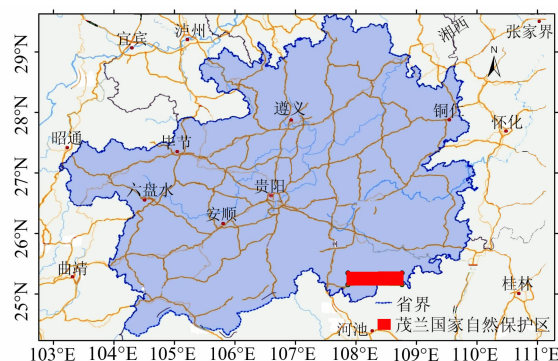


图1 茂兰国家级自然保护区位置示意图

Fig. 1 Location illustration of Maolan National Nature Reserve

地生境主要记录了海拔、坡位或者地形部位、总盖度。每个样地等分成四个小样方,分别记录了树木的种类、数量,乔木测定了胸径,灌木测定了地径,计算了各物种的相对数量、相对显著度(乔木用胸径,灌木用地径)、相对频度,三者相加计算了重要值,以样地(群落)作为分类实体,用样地中各属植物的重要值(同属的物种重要值相加)作为属性,经聚类法和极点排序法分类后,把42个样地划分成11个森林类型<sup>[4]</sup>。本研究从这11个森林类型中,分别选择一个最具代表性的群落类型,其样地代表一种群落,作为群落系统发育多样性分析的研究对象,这样可以减少一些不稳定群落的干扰(见表1)。

### 1.3 分析方法

利用物种的相对重要值计算了各群落的辛普森指数,香农威纳指数,均匀度指数。评估群落的系统发育结构时,使用软件包 V. PhyloMaker 构建了区域物种系统树(Phylogeny, Phylo),计算了各进化枝的分化年龄,单位是百万年 MY (Million years, MY),后面的系统发育距离,单位也是百万年,参数设置选第三种方案<sup>[15-17]</sup>。用生成的区域系统树,与群落数据相配,计算了各群落系统发育多样性(Phylogenetic diversity, PD)、标准效应值(Standardized effect size, SES)。以上运算在 R 语言平台上,用 Picante 软件包实现,零模型选择每次随机化零群落与观测群落物种数相等<sup>[18]</sup>。比较群落系统发育多样性与传统多样性指数的变化趋势,观测各群落的标准效应值与其相应海拔、各地形部位的对应关系,分析可能的分布格局。本次采用标准效应值  $SES_{MPD}$ ,说明如下:

$$SES_{MPD} = (MPD_{sample} - MPD_{null}) / sd(MPD_{null})$$

表 1 11 个样地的基本概况  
Tab. 1 Basic information of 11 sample plots

样地编号	群落类型(林)	面积/m <sup>2</sup>	海拔/m	生境及坡位	地点	盖度/%
25	青冈、圆果化香	600	730	中坡	莫干	0.94
32	圆果化香、黄皮	600	770	中坡	花达	0.90
16	圆果化香、莢蒾	600	750	下坡	莫干	0.95
33	掌叶木、光叶槭	600	750	下坡	花达	0.90
31	栲、杜英	600	855	山垭口	花达	0.90
2	莢蒾、鹅掌柴	900	815	漏斗底部	瑶兰	0.98
40	圆果化香、梧桐	600	780	上坡	高望	0.90
5	紫树、山胡椒	900	860	下坡	瑶兰	0.90
38	短叶黄杉、圆果化香	600	800	山脊	高望	0.85
37	黄梨木、飞蛾槭	600	650	沟谷底	高望	0.70
4	短叶黄杉、广东松	900	965	山脊	瑶兰	0.80

注:群落类型中优势种包括青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)、圆果化香(*Platycarya longipes*)、黄皮(*Clausena lansium*)、莢蒾(*Viburnum dilatatum*)、掌叶木(*Handeliodendron bodinieri*)、光叶槭(*Acer laevigatum*)、栲(*Castanopsis fargesii*)、杜英(*Elaeocarpus decipiens*)、鹅掌柴(*Schefflera heptaphylla*)、梧桐(*Firmiana simplex*)、紫树(*Nyssa sinensis*)、山胡椒(*Lindera glauca*)、短叶黄杉(*Pseudotsuga brevifolia*)、黄梨木(*Boniiodendron minus*)、飞蛾槭(*Acer oblongum*)、广东松(*Pinus kwangtungensis*)。

式中, $MPD$ (Means Phylogenetic Distance,  $MPD$ )为每个群落的分类单元的平均系统发育距离; $MPD_{sample}$ 为实际观测群落的平均系统发育距离; $MPD_{null}$ 为零群落的平均系统发育距离; $sd(MPD_{null})$ 为零群落平均系统发育距离的标准差。

$mpd. obs. p$  ( $P$  - value of observed mpd vs. null communities)是观测群落的平均系统发育距离与零群落相比的显著程度。如果  $SES_{MPD} > 0$ , 且  $mpd. obs. p > 0.95$  时, 表示与零群落相比, 系统发育结构均匀或发散显著, 若  $0 < mpd. obs. p < 0.95$ , 群落系统发育结构均匀或发散, 但不显著。如果  $SES_{MPD} < 0$ , 且  $mpd. obs. p < 0.05$  时, 表明与零群落相比, 系统发育结构聚集显著, 若  $mpd. obs. p > 0.05$ , 系统发育结构聚集, 但不显著。若  $SES_{MPD}$  值等于零, 群落系统发育结构随机<sup>[19]</sup>。

2 结果与分析

2.1 系统树构建

11 个样地中共有 202 种树种(包括变种), 其中裸子植物 6 种, 被子植物 196 种, 共 101 属, 49 科, 25 目。物种的学名及系统学位置主要以 The Plant List (网址: <http://www.theplantlist.org>) 的接受为准, 如

The Plant List 接受梧桐(*Firmiana simplex*)为锦葵科(Malvaceae), 四照花属(*Dendrobenthamia*)并入桫木属(*Cornus*), 乌柏属的学名为 *Triadica*。但个别物种系统学地位仍有争议, 如在喀斯特地区普遍分布的圆果化香, The Plant List 认为是一个未解析的学名, Flora of China 认为是化香(*Platycarya strobilacea*) 在喀斯特地区的基因型, 均未给出物种学名。我们坚持了中国植物志的处理, 其学名为 *Platycarya longipes*, 再如 Flora of China 接受小叶青冈是 *Cyclobalanopsis myrsinifolia*, 而 The Plant List 接受它是 *Quercus myrsinifolia*, 我们坚持了 Flora of China 的观点, 把小叶青冈归入青冈属(*Cyclobalanopsis*), 系统树分析结果表明, 其分化时间是 -20.12 MY。青冈属与栎属(*Quercus*)、锥属(*Castanopsis*)、石栎属(*Lithocarpus*)同归于壳斗科(Fagaceae), 分化时间是 -40.23 MY。壳斗科与桦木科(Betulaceae)、杨梅科(Myricaceae)、胡桃科(Juglandaceae) 归属于壳斗目(Fagales), 分化时间是 -97.88 MY。其它各阶分类群的分化时间标注方法与壳斗目是类似的(图 2)。

2.2 群落系统发育多样性与传统多样性指数变化趋势的一致性

各多样性指数随样地变化的折线图显示辛普森

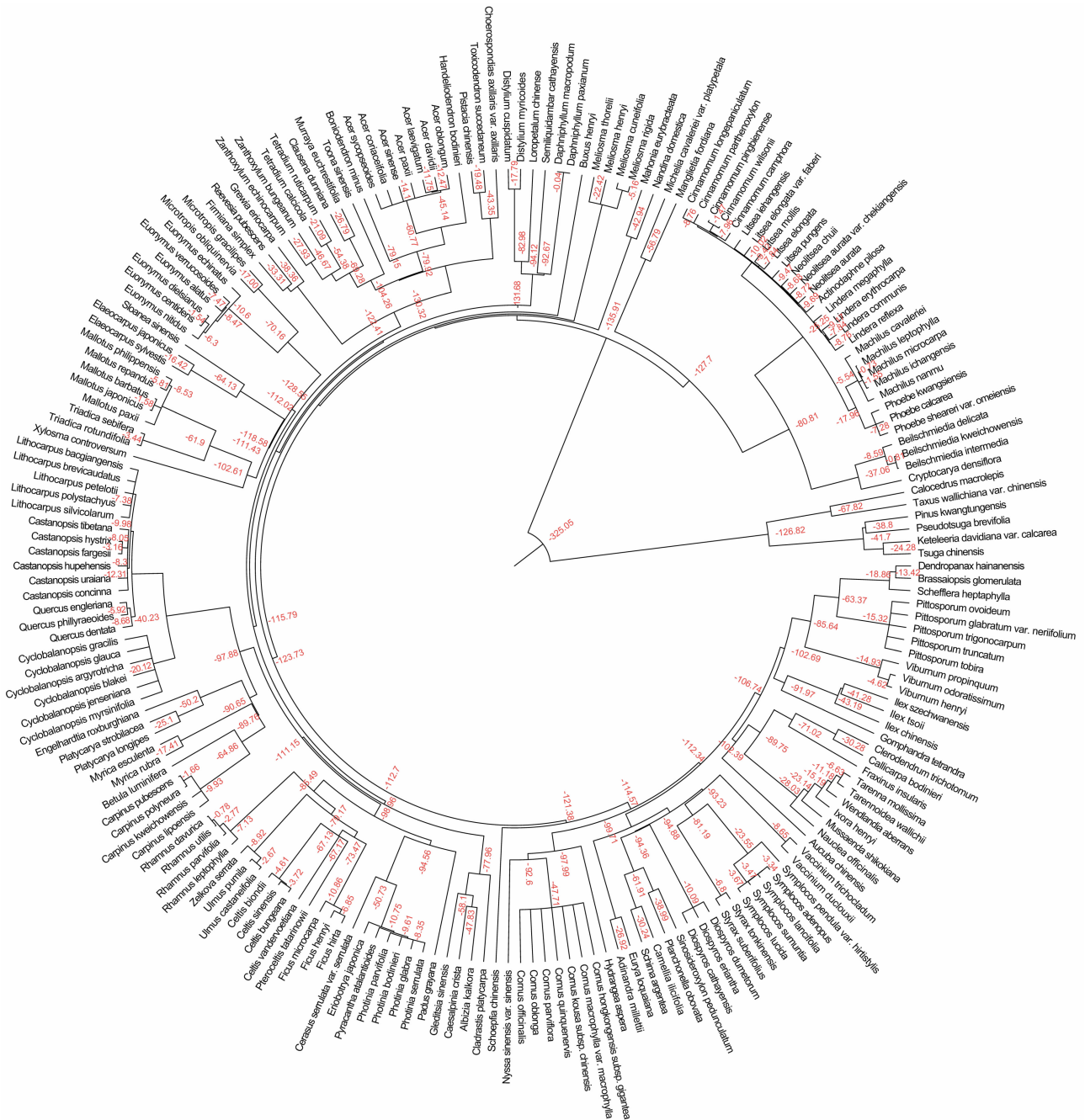


图 2 11 个样地共 202 个物种的系统树

Fig. 2 Phylogenetic tree generated by 202 species of 11 sample plots

指数( $D$ )、均匀度指数( $J$ )变化趋势一致,且变化比较平缓。对数系统发育多样性( $\log_{10} PD$ )与香农威纳指数( $H'$ )、对数物种丰富度( $\ln S$ )的变化趋势基本是一致的,但对数系统发育多样性的变化相对平缓,各群落在物种系统进化上累积的信息相近(表 2,图 3)。

$D$  与  $J$ 、 $\log_{10} PD$  与  $H'$ 、 $\ln S$  在折线图上有个别样地交叉,但学生氏  $t$  检验表明,  $D$  与  $J$  差异显著

( $t=9.433$ ,  $df=10$ ,  $p-value=2.708e-06 < 0.050$ );  $\log_{10} PD$  与香农威纳指数  $H'$  差异显著( $t=4.698$ ,  $df=10$ ,  $p-value=8.439e-04 < 0.050$ ), 与  $\ln S$  差异不显著( $t=-1.877$ ,  $df=10$ ,  $p-value=0.090 > 0.050$ )。

## 2.2 群落系统发育结构及分布格局

4 号群落( $mpd. obs. z=3.266 > 0$ ,  $mpd. obs. p=1 > 0.950$ )系统发育结构均匀是显著的,40 号、38 号

表 2 11 个群落多样性指数比较

Tab.2 Diversity index comparison of 11 communities

样地编号	物种丰富度 <i>S</i>	辛普森指数 <i>D</i>	香农威纳指数 <i>H'</i>	均匀度指数 <i>J</i>	系统发育多样性 <i>PD</i>	系统发育多样性 取 $\log_{10} PD$	物种丰富度 取 $\ln S$
25	52	0.963	3.615	0.915	3582.445	3.554	3.951
32	29	0.896	2.741	0.814	2188.516	3.340	3.367
16	36	0.931	3.063	0.855	2645.118	3.422	3.584
33	37	0.949	3.245	0.899	2835.778	3.453	3.611
31	43	0.939	3.230	0.859	3138.407	3.497	3.761
2	48	0.940	3.322	0.858	2982.521	3.475	3.871
40	24	0.916	2.750	0.865	1824.657	3.261	3.178
5	60	0.943	3.403	0.831	3778.807	3.577	4.094
38	24	0.876	2.496	0.786	2362.543	3.373	3.178
37	20	0.900	2.612	0.872	1797.119	3.255	2.996
4	38	0.935	3.026	0.832	2919.841	3.465	3.638

表 3 11 个样地的标准效应指数

Tab.3 Standard effect index for 11 sample sites

样地	物种丰富度 <i>S</i>	群落 mpd 值 <i>mpd. obs</i>	零群落 mpd 值 <i>mpd. rand. mean</i>	零群落 mpd 标准差 <i>mpd. rand. sd</i>	mpd 在零群落的秩 <i>mpd. obs. rank</i>	标准效应值 <i>mpd. obs. z</i>	显著度 <i>mpd. obs. p</i>	随机化次数 <i>runs</i>
25	52	241.233	262.658	16.046	151	-1.335	0.151	999
32	29	239.098	260.900	22.333	214	-0.976	0.214	999
16	36	238.430	261.789	19.015	118	-1.229	0.118	999
33	37	241.923	262.372	20.225	263	-1.011	0.263	999
31	43	238.809	262.010	17.950	114	-1.293	0.114	999
2	48	235.974	262.540	16.589	27	-1.601	0.027	999
40	24	268.428	260.595	25.416	549	0.308	0.549	999
5	60	239.653	261.600	14.426	83	-1.521	0.083	999
38	24	299.389	262.827	26.435	849	1.383	0.849	999
37	20	226.583	263.455	28.113	8	-1.312	0.008	999
4	38	330.165	264.716	20.038	1000	3.266	1.000	999

( $mpd. obs. z_{40} = 0.308 > 0$ ,  $mpd. obs. p_{40} = 0.549 < 0.950$ ;  $mpd. obs. p_{38} = 1.383 > 0$ ,  $mpd. obs. p_{38} = 0.849 < 0.950$ ) 群落系统发育结构均匀, 但不显著; 37 号群落 ( $mpd. obs. z = -1.312 < 0$ ,  $mpd. obs. p = 0.800e - 02 < 0.050$ )、2 号群落 ( $mpd. obs. z = -1.601 < 0$ ,  $mpd. obs. p = 0.027 < 0.050$ ) 系统发育结构聚集是显著的, 其余 25 号、32 号、16 号、33 号、31 号、5 号 ( $mpd. obs. z < 0$ , 但  $mpd. obs. p > 0.050$ ) 群落系统发育结构聚集, 但不显著 (表 3)。

标准效应值与各生境因子的变化对应关系表明, 海拔高度的变化与标准效应值变化不一致, 但地形部位从沟谷底、漏斗底部经山坡到山脊顶部, 体现出与标准效应值有对应变化的关系, 发现沟谷底、漏斗底、中下坡、山垭口部位的群落系统发育结构聚集, 上坡、山脊的群落系统发育结构均匀 (图 4)。

对上坡、山脊生境与山垭口、下坡、沟谷底、漏斗底生境群落的标准效应值  $SES_{MPD}$  进行  $t$  检验, 表明



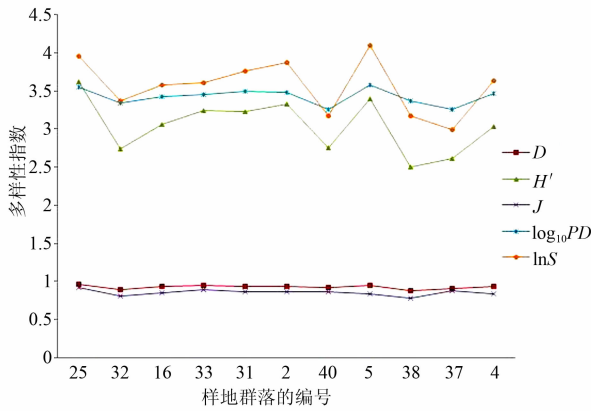


图3 11个样地多样性指数变化趋势的比较

Fig. 3 Comparison of variation trend of diversity indexes in 11 communities

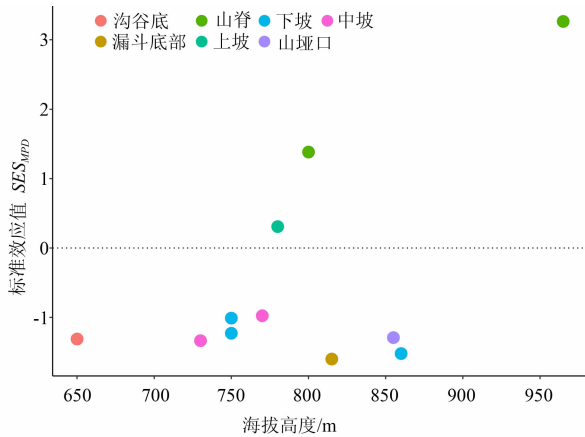


图4 群落系统发育结构与海拔、不同生境的关系

Fig. 4 Relationship between community phylogenetic structure and different habitats

二种生境的群落系统发育结构差异显著 ( $t = -4.417, df = 2.043, p\text{-value} = 0.046 < 0.050$ )。

### 3 讨论

茂兰喀斯特森林群落的标准效应值与海拔梯度的变化不一致,其与地形部位的变化趋势是一致的。沟谷底、漏斗底部、中下坡、山垭口的群落系统发育结构聚集,这些群落中主要是被子植物,且常绿树种较多。上坡、山脊的群落系统发育结构均匀,山脊的群落主要是针、阔叶混交林(短叶黄杉、广东松;短叶黄杉、圆果化香),上坡地形的群落是圆果化香、梧桐林,但群落中有一定量的黄枝油杉(*Keteleeria davidiana* var. *calcareo*),从物种的系统发育关系来

看,上坡、山脊的群落中,裸子、被子植物之间的亲缘关系本身就较远,而其它部位的群落中拥有大量的被子植物常绿树种,依据系统发育保守的观点学说,被子植物常绿树种比落叶树种起源较早,在目、科、属阶层均亲缘关系较近<sup>[20-21]</sup>,而  $SES_{MPD}$  主要就是体现目、科、属阶层的亲缘关系,所以最终显示出茂兰喀斯特地区,阔叶林群落是系统发育结构聚集,而针、阔叶林群落是系统发育结构均匀。

$\log_{10}PD$  与  $H'$ 、 $\ln S$  在各样地上的变化趋势基本是一致的。 $PD$  取对数后,只是为了方便其与  $H'$ 、 $\ln S$  在相同数量级水平上进行比较,实际各样地的  $PD$  值是远大于  $H'$ 、 $\ln S$ ,不会出现交叉。各群落的系统发育多样性变化较为平缓,在数量级上差距很小,反映的是各群落构建的最大可能累积时间是相近的。 $PD$  值是群落系统树上每个物种枝长的和(所有物种分化时间的和),系统树上的节点越多,分化时间越早,其值越大,虽然裸子植物的分化时间较早,其枝长比被子植物长,但本次研究表明针、阔混交林并没有表现出最高的系统发育多样性,系统发育多样性最高的群落是紫树、山胡椒林(5号群落)(表3)。

不同地形部位的生境间接影响了光、热、水的变化,形成一种综合的生态梯度,漏斗底部(负地形)、沟谷底、中下坡地段全年日照数少、水汽不易扩散、温度变幅小,而上坡、山脊的开阔部位接受太阳辐射多、温度变幅大、风速大、蒸发强、相对湿度较小,由漏斗向山脊的这种生境梯度作用下,群落系统发育结构由聚集向均匀变化,位于山脊的4号群落,系统发育结构均匀显著,2号群落位于漏斗地形,系统发育结构聚集显著,山坡上坡位的群落均趋向于系统发育结构发散,山坡下坡位的群落均趋向于系统发育聚集。4号群落是一种针、阔混交林,在海拔965m的山脊和山顶,坡度 $0^{\circ} \sim 20^{\circ}$ ,树体全部表现为矮小粗壮,林分密度较大,树种间表现出明显的竞争性。2号群落在典型的漏斗底部,海拔815m,坡度 $0^{\circ} \sim 30^{\circ}$ ,林内土壤少,只见于局部的石沟、石缝中,岩石多裸露,林内较阴湿,主要是一些灌木类植物生长,乔木种类相对较少,密度较小,种间竞争表现不明显<sup>[4]</sup>。这是两种完全不同的群落,分别处于生境梯度的两个极端,表现出完全不同的群落系统发育结构。

地带性生物群落高海拔处一般表现为群落系

统发育聚集,在低海拔处群落系统发育结构发散<sup>[15,22]</sup>,但古田山亚热带常绿阔叶林大样地,在相对高差只有 268 m 的地形上,表现出高海拔处群落系统发育结构发散,低海拔处群落系统发育结构聚集<sup>[6]</sup>。与它们相比,茂兰喀斯特森林表现较为独特,海拔高度的变化与群落系统发育结构的变化没有表现出对应的关系,如 31 号、2 号群落海拔分别是 855 m、815 m,对应生境是山垭口、漏斗底,表现出系统发育聚集,5 号群落海拔虽上升到 860 m,对应生境是下坡,仍然表现为系统发育聚集,而 40 号群落海拔虽然下降到 780 m,但是生境是上坡,系统发育结构表现为均匀,38 号群落海拔 800 m,比 31 号、2 号群落位置要低,但它也表现出系统发育结构均匀,明显其与所在的山脊生境有对应关系。38 号、4 号样地中,主要是以喜光、耐干旱的树种为主,如短叶黄杉、广东松、圆果化香、金江槭 (*Acer paxii*),且种间竞争作用强烈<sup>[4]</sup>。可见茂兰喀斯特森林群落类型的树种组成主要是由不同地形部位决定的,阔叶林主要分布在山体的山垭口、中下坡、漏斗、沟谷地形中,且系统发育结构表现为聚集;针、阔混交林主要分布在山体的上坡、山脊处,其系统发育结构表现为均匀。

$SES_{MPD}$  是测度群落系统发育结构的一个重要指标,它对群落系统树的深层、浅层节点都有考虑,但主要是强调了系统树上目、科、属的系统发育关系,它与群落构建中的某种生境梯度或某种主导因子有一定的相关性,当群落间的物种组成差别较大时,这个值的大小以及它的显著度可直接反映群落间系统发育结构的差异性。若有大量群落样本,并能对应一系列生境梯度时,这个值的大小与生境梯度或者因子能直接表现出强的线性相关性<sup>[23]</sup>。本研究虽然样本量较少,但观测到  $SES_{MPD}$  与地形部位之间的基本变化规律或者对应关系,而且  $t$  检验也揭示了两种生境下群落系统发育结构显著不同。

## 4 结论

茂兰喀斯特森林群落的系统发育多样性与香农-威纳指数、物种丰富度指数的变化趋势基本是一致的,可以用于比较各群落的多样性大小。各样地系统发育多样性变化相对平缓,数量级差距较小,反映出喀斯特森林群落构建在最大时间尺度上是相近

的,针、阔叶林群落并不早于阔叶林群落。

茂兰喀斯特森林中,表现为系统发育结构聚集的阔叶林群落,分布在山谷沟底、漏斗底部、山坡的中下部、山垭口;针叶、阔叶林群落表现为系统发育结构发散,分布在山体的上坡、山脊处。

不同地形部位就是一种生境梯度,它构建和维持了茂兰喀斯特森林的各种类型。喀斯特森林的系统发育结构与海拔梯度没有直接对应关系,体现出喀斯特森林群落的构建和维持与一般的亚热带山地森林不相同。

## 参考文献 (References)

- [1] 刘映良,薛建辉. 贵州茂兰退化喀斯特森林数量分类[J]. 贵州师范大学学报:自然科学版,2005,29(3):23-27. [LIU Yingliang, XUE Jianhui. Quantitative properties of degraded Karst forest communities in Maolan mountain area of Guizhou[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Science s Edition), 2005, 29(3): 23-27]
- [2] 李援越,朱守谦,祝小科. 黔中退化喀斯特森林植物群落数量分类[J]. 山地农业生物学报,2000,19(2):97-98. [LI Yuanyue, ZHU Shouqian, ZHU Xiaoke. Number classification of degraded Karst forests in the central Guizhou[J]. Journal of Mountain Agriculture and Biology, 2000, 19(2):97-98]
- [3] 张建利,吴华,喻理飞,等. 草海湿地流域典型喀斯特森林群落  $\alpha$ 、 $\beta$  多样性分析[G]//第十五届中国科协年会第19分会场:中国西部生态林业和民生林业与科技创新学术研讨会论文集. 中国科学技术协会学会学术部,2013:7. [ZHANG Jianli, WU Hua, YU Lifei, et al.  $\alpha$ 、 $\beta$  diversity analysis of typical karst forest communities in Caohai Wetland River basin[G]// The 19th branch venue of the 15th annual meeting of China association for science and technology. Proceedings of the symposium on scientific and technological innovation and ecological forestry and people's livelihood forestry in western China. Academic department of Chinese association for science and technology, 2013:7]
- [4] 魏鲁明,朱守谦,李援越. 茂兰喀斯特森林数量分类学初步研究[G]//朱守谦. 喀斯特森林生态研究(I). 贵阳:贵州科技出版社,1993:22-50. [WEI Luming, ZHU Shouqian, LI Yuanyue. Preliminary study on numerical classification of Maolan Karst forest[G]. ZHU Shouqian. Ecological research on karst forest (I). Guiyan: Guizhou Publishing House of Science and Technology, 1993:22-50]
- [5] ROSINDELL J, HUBBELL S, ETIENNE R. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography at Age Ten[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2011, 26:340-348.
- [6] 黄建雄,郑凤英,米湘成. 不同尺度上环境因子对常绿阔叶林群落的谱系结构的影响[J]. 植物生态学报,2010,34(3):309-315. [HUANG Jianxiong, ZHENG Fengying, MI Xiangcheng.

- Influence of environmental factors on phylogenetic structure at multiple spatial scales in an evergreen broad-leaved forest of China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, **34**(3):309–315]
- [7] WEBB C O, ACKERLY D D, MCPHEE M A. et al. Phylogenies and community ecology [J]. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 2002, **33**: 475–505.
- [8] SWENSON N G, ENQUIST B J, PITHER J, et al. The problem and promise of scale dependency in community phylogenetics[J]. *Ecology*, 2006, **87**(10): 2418–2424.
- [9] SWENSON N G, ENQUIST B J, THOMPSON J, et al. The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities[J]. *Ecology*, 2007, **88**(7): 1770–1780.
- [10] KEMBEL S W, HUBBELL S P. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community [J]. *Ecology*, 2006, **87**(7Suppl):86–99.
- [11] SWENSON N G, ENQUIST B J, THOMPSON J, et al. The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities[J]. *Ecology*, 2007, **88**(7):1770–1780.
- [12] LETCHER S G. Phylogenetic structure of angiosperm communities during tropical forest Succession[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2010, **277**(1678): 97–104.
- [13] 龙翠玲. 茂兰喀斯特森林林隙植被恢复的物种组成及生活型特征[J]. *云南植物研究*, 2007, **29**(2):201–206. [LONG Cuiling. Species composition and life form feature of vegetation restoration in gaps of Karst forest in Maolan Nature Reserve, Guizhou Province[J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 2007, **29**(2): 201–206]
- [14] 牛红玉,王峥峰,练据愉,等. 群落构建研究的新进展: 进化和生态相结合的群落谱系结构研究[J]. *生物多样性*, 2013, **19**(3): 275–283. [NIU Hongyu, WANG Zhengfeng, LIAN Juyu, et al. New progress in community assembly: community phylogenetic structure combining evolution and ecology [J]. *Biodiversity Science*, 2013, **19**(3): 275–283]
- [15] ZANNE A E, TANK D C, CORNWELL W K, et al. Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments [J]. *Nature*, 2014, **506**: 89–92.
- [16] SMITH S A, BROWN J W. Constructing a broadly inclusive seed plant phylogeny [J]. *American Journal of Botany*, 2018, **105**: 302–314.
- [17] JIN Yi, QIAN Hong. V. PhyloMaker: an R package that can generate very large phylogenies for vascular plants[J]. *Ecography*, 2019, **42**: 1353–1359.
- [18] KEMBEL S W, COWAN P D, HELMUS M R, et al. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology[J]. *Bioinformatics*, 2010, **26**:1463–1464.
- [19] KEMBEL S W, CAHILL Jr J F. Independent evolution of leaf and root traits within and among temperate grassland plant communities [J]. *PLoS ONE*, 2011, **6**(6): e19992.
- [20] GRAHAM A. The age and diversification of terrestrial New World ecosystems through Cretaceous and Cenozoic time [J]. *American Journal of Botany*, 2011, **98**(3): 336–351.
- [21] CONDAMINE F L, SPERLING F A H, WAHLBERG N, et al. What causes latitudinal gradients in species diversity? Evolutionary processes and ecological constraints on swallowtail biodiversity[J]. *Ecology Letters*, 2012, **15**(3):267–277.
- [22] GRAHAM C H, PARRA J L, RAHBEK C, et al. Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*[M]. USA, 2009, **106**:19673–19678.
- [23] QIAN H, ZHANG J, SANDEL B, et al. Phylogenetic structure of angiosperm trees in local forest communities along latitudinal and elevational gradients in Eastern North America [J]. *Ecography*, 2019:1–12. DOI: 10.1111/ecog.04873.

## Phylogenetic Structure of Karst Forest in Maolan National Nature Reserve, Guizhou Province, China

WANG Leihong<sup>a</sup>, YANG Junxian<sup>b</sup>, CAO Cuiping<sup>a\*</sup>

(Anhui Agricultural University a. School of Forestry & Landscape Architecture; b. School of Science, Hefei 230036, China )

**Abstract:** The aim of study is to reveal the main driving force of Karst forest community assembly and maintenance in Maolan National Nature Reserve. The phylogenetic structures and patterns of 11 typical Karst communities were examined, and the relationship between these measures and habits for all communities was analyzed. The results



showed that the basic accordance of the phylogenetic diversity ( $\log_{10}PD$ ) of Karst forest community with the variation tendencies of species richness ( $\ln S$ ) and Shannon Wiener index ( $H'$ ). The accumulated informations were similar in phylogenetic evolution of species for all communities. The communities of phylogenetic clustering were *Boniodendron minus*—*Acer oblongum*, *Viburnum dilatatum*—*Schefflera heptaphylla*, *Cyclobalanopsis glauca*—*Platycarya longipes*, *Pl. longipes*—*Clausena lansium*, *Pl. longipes*—*Viburnum dilatatum*, *Handeliodendron bodinieri*—*Acer laevigatum*, *Castanopsis fargesii*—*Elaeocarpus decipiens*, *Nyssa sinensis*—*Lindera glauca*. The communities of phylogenetic evenness or overdispersion were *Pseudotsuga brevifolia*—*Pinus kwangtungensis*, *Ps. brevifolia*—*Pl. longipes*, *Firmiana simplex*—*C. glauca*. The community phylogenetic structure patterns were that the communities in funnels, cheuchs, middle slopes, downslopes, and mountain passes were phylogenetic clustering. The communities on upslopes and ridges were phylogenetic evenness or overdispersion. All habitats were divided into two habitat types by the upslope of terrain. The differences of community phylogenetic structure among communities on these two habitats were significant by Student's  $t$  test, that suggested that the topographical position of a mountain in Karst areas in Maolan was a main force for assemble and maintenance various karst forest types dominantly.

**Key words:** Karst forest; community assemble; phylogenetic structure; topographical position; Maolan