

DOI: 10.5846/stxb201606131132

许格希, 史作民, 刘顺, 陈欢欢, 唐敬超, 马凡强, 许涵, 刘世荣, 李意德, 林明献. 尖峰岭热带山地雨林林冠层乔木某些功能性状的系统发育信号、关联性及其演化模式. 生态学报, 2017, 37(17): 5691-5703.

Xu G X, Shi Z M, Liu S, Chen H H, Tang J C, Ma F Q, Xu H, Liu S R, Li Y D, Lin M X. Phylogenetic signals, correlations, and evolutionary patterns of some functional traits for forest canopy trees in Jianfengling tropical montane rainforest. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(17): 5691-5703.

尖峰岭热带山地雨林林冠层乔木某些功能性状的系统发育信号、关联性及其演化模式

许格希¹, 史作民^{1,2,*}, 刘 顺¹, 陈欢欢¹, 唐敬超¹, 马凡强¹, 许 涵³, 刘世荣¹, 李意德³, 林明献⁴

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, 乐东 572542

摘要: 热带雨林林冠层具有丰富的物种、功能和系统发育(谱系)多样性, 能够显著影响生态系统生物地球化学循环, 调节大气水热平衡, 缓解气候变化与人为干扰的负面作用。因此热带雨林林冠层功能和谱系生态学研究是目前群落生态学研究热点之一。选取海南尖峰岭热带山地雨林 3 个 1 hm²样地的林冠层为研究对象, 利用样地林冠树种清查数据基于 APG III 系统发育结构重建样地林冠层系统发育树。利用 Blomber's *K* 对和 Pagel's λ 指标结合系统发育独立性比较法对组成林冠层乔木树种的结构、化学计量和水力学功能性状(11 个性状)的系统发育信号、关联性和演化模式进行研究, 以探讨物种亲缘关系对尖峰岭热带山地雨林林冠层多维功能性状关联性及其动态演化的影响。结果表明, 有 8 个功能性状(叶面积、叶厚度和潜在最大高度除外)具有显著的系统发育信号(通过 $P < 0.05$ 的显著性检验), Blomber's *K* 值和 Pagel's λ 值分别介于 0.202—0.392 和 0.277—0.847 之间, 表明尖峰岭热带山地雨林林冠层功能性状普遍存在系统发育保守性。在系统发育背景下, 林冠层乔木树种结构、化学和水力学功能性状在物种水平普遍存在显著关联性($P < 0.05$), 表现出趋同或趋异进化; 而且林冠层乔木物种分化其功能性状分化模式大致呈水平“漏斗”状, 姐妹类群功能性状间差异性在物种分化早期(大约 1 亿 2 千万年前至 6000 万年前)明显小于其中后期(大约 6000 万年前至今)的差异性, 导致了林冠层性状空间在中后期迅速膨大。然而林冠层主要功能性状在系统发育树内部每一节点上姊妹类群分化产生的系统发育独立性比较值绝大部分与零模型随机模拟值并无显著性差异。了解系统发育背景下林冠层功能性状的权衡关系及其随物种演化的分化模式与时间动态为进一步探究热带雨林林冠生态系统功能发挥奠定基础。

关键词: 功能性状; 系统发育信号; 性状分化; 林冠; 热带山地雨林; 尖峰岭

Phylogenetic signals, correlations, and evolutionary patterns of some functional traits for forest canopy trees in Jianfengling tropical montane rainforest

XU Gexi¹, SHI Zuomin^{1,2,*}, LIU Shun¹, CHEN Huanhuan¹, TANG Jingchao¹, MA Fanqiang¹, XU Han³, LIU Shirong¹, LI Yide³, LIN Mingxian⁴

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

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

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31290223, 31570240)

收稿日期: 2016-06-13; 网络出版日期: 2017-04-24

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shizm@caf.ac.cn

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

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

Abstract: The tropical rainforest canopy has enormous diversity of species, function, and phylogeny. It can significantly affect biogeochemical cycles of ecosystem, which can regulate the atmospheric water-heat balance, as well as relieve the negative effect brought by climate change and human disturbance. Thus, functional and phylogenetic ecology of tropical rainforest canopy are among the most burning topics of research in community ecology. The present study was conducted in the forest canopy of three 1 hm² plots located in Jianfengling tropical montane rainforest on Hainan Island. We used inventory data set of canopy trees to construct a phylogenetic tree of forest canopy in these plots based on APG III phylogenetic structure. Indices of Blomber's K and Pagel's λ , combined with phylogenetic independent contrasts method, were used to study the phylogenetic signals, correlations, and evolved patterns of eleven structural, stoichiometric, and hydraulic traits (i.e. leaf area, leaf thickness, leaf dry matter content, specific leaf area, leaf total organism content, leaf nitrogen content, leaf phosphorus content, leaf potassium content, vein density, leaf water content, potential maximum height) of the canopy trees. Our goal was to explore the effect of phylogenetic relatedness between species on the correlations of multi-dimensional functional traits and their dynamic evolutionary patterns at the canopy layer in Jianfengling tropical montane rainforest. The results showed that eight out of the eleven functional traits evolved with significant phylogenetic signals ($P < 0.05$), except for leaf area, leaf thickness, and potential maximum height; and their Blomber's K and Pagel's λ values ranged from 0.202 to 0.392 and from 0.277 to 0.847, respectively. This indicated that phylogenetic conservatism commonly existed in these canopy functional traits in Jianfengling tropical montane rainforest. Furthermore, structural, stoichiometric, and hydraulic traits of canopy trees were universally associated with each other at the species level ($P < 0.05$) after considering species' phylogenetic relatedness, which demonstrated convergent or divergent evolution. The differentiated patterns of these functional traits displayed generally like a funnel-shape along with divergence of species. In addition, the variation of functional traits for sister nodes, occurring in the preliminary evolved phase (c. 120 to 60 million years ago), was weaker than that in the middle and latest phases (since about 60 million years ago), which indicated the rapid expansion of trait-space for the forest canopy in the latter ones. However, a majority of phylogenetic independent contrast values obtained from the divergence of sister taxa on each of the phylogenetic internal node, given of evolution of each trait, were non-significantly different against the randomly simulated values generated by a null model. In summary, understanding the trade-off relationship of functional traits and their divergent patterns and temporal dynamics with evolution is a foundation for further exploration of the ecosystem functioning for tropical rainforest canopy.

Key Words: functional traits; phylogenetic signal; trait divergence; forest canopy; tropical montane rainforest; Jianfengling

植物功能性状常用于表征植物生态位及其生存策略,是植物体获取资源、分配光合产物及应对气候变化的直观体现^[1-3]。植物功能性状种间差异及其权衡对维持生态系统结构、功能和动态具有重要意义^[4]。森林生态学家沿环境梯度(海拔、养分、气候)和演替过程在不同植被类型中对与结构、化学和水力学等密切关联的功能性状进行广泛采样,试图揭示森林生态系统的生理生态过程、物种共存机制、对气候变化的响应机制、植被演替动态特征等^[3,5-7]。但是,以往的功能生态学研究多将物种视为彼此相互独立,忽略了物种间的系统发育关系的差异性^[8-10]。

近 20 年,随着系统发育群落生态学的快速发展,局域群落尺度、区域尺度和全球尺度植物物种系统发育关系逐渐得到确认^[11-13]。有越来越多的功能性状研究在物种间系统发育背景(进化历史)下分析性状间的协同或耦合关系及其环境适应性^[3,14-16]。有学者提出功能性状系统发育生态位保守性假说,认为近缘种应该比亲缘相疏物种在功能性状上具有更高的相似性,其生态位更加相似^[17]。因此在分析局域群落或者更大尺度

植物区系功能性状关联性时往往需要提前检验功能性状的系统发育信号^[18],若功能性状具有系统发育保守性,则应在考虑物种间系统发育信息的背景下分析功能性状间的耦合关系^[19]。

光是影响热带雨林植物生长、发育和演化的最重要环境因子^[20]。垂直方向上的光梯度常导致雨林植物功能性状表现出明显的种间和种内差异性(表型可塑性),甚至是个体不同部位同一功能性状的变异性。接受全光照的植物比长期遮荫的植物具有更高的光合能力和单位面积叶氮含量,同时将更多的生物量分配到根系^[21],而遮荫植物将更多的光合产物分配到叶绿体和其他参与光捕获器官,将更多的生物量分配到叶片和枝干,以实现更高的养分利用效率^[22]。然而,至今仍然只有较少的研究回答充分光照条件下,在考虑群落组成物种系统发育结构时,林冠层与植物结构、化学和水分传导相关的功能性状的耦合关系在种间是否具有普遍性和一致性^[23]。

热带雨林林冠层生物多样性丰富,群落结构复杂,对于生态系统生物地球化学循环、应对干扰以及调节局域小气候具有重要作用,其功能生态学研究是目前群落生态学研究的热点问题之一^[24]。国外对于热带雨林林冠功能生态学研究已经开展有近十年的历史^[23,25],例如 Asner 和 Martin 对林冠乔木和藤本化学性状研究发现乔木在叶片寿命和抵御干扰上投入更多,而藤本植物在光照和生长上的投入多于乔木^[26]。但是国内针对热带森林林冠层的生态学研究才刚起步^[27]。基于此,本文结合海南岛尖峰岭热带山地雨林本底资料,对林冠层组成乔木树种与养分获取及分配、水分运输以及抵御干扰密切相关的功能性状进行采样,结合林冠组成树种系统发育结构检验这些重要功能性状的系统发育信号,利用系统发育独立性比较法分析林冠层物种水平功能性状间权衡耦合关系及其生物学意义,探讨各功能性状在系统发育树上的内部节点的分化模式及其时间动态,以期对尖峰岭热带山地雨林林冠系统发育结构及其物种共存机制研究奠定基础。

1 研究地概况

尖峰岭林区(18°20'—18°57' N, 108°41'—109°12' E)是海南岛主要林区之一,是我国现存面积较大、保存完整的热带原始森林之一,具有非常高的植物多样性。尖峰岭林区现存的热带原始雨林主要分布在海拔 650—1100 m 的热带山地雨林中,年均温 19.8℃,年均降水量约 2651.3 mm,最冷月和最热月平均温度为 10.8℃ 和 27.5℃,土壤类型主要为砖黄壤和潜黄壤^[28]。

尖峰岭生物多样性动态监测样地(简称为“尖峰岭大样地”)位于尖峰岭热带山地雨林区的五分区原始林内,样地东西长 1000 m,南北宽为 600 m,总面积为 60 hm²。尖峰岭大样地原点(西南角)坐标为 18°43'41.0" N, 108°53'59.6",海拔为 870 m^[29]。样地内植物调查于 2013 年初完成,共记录木本、藤本胸径 DBH≥1 cm 的植物 484427 株(包括萌生、分支、枯立木、倒木),其中存活植株 439676 株,存活藤本植株 32183 株,枯立木和倒木植株 12568 株。存活植株除极少数未确定种名的植株外(61 株),其他植株分属 62 科 155 属 290 种,主要以樟科、壳斗科、茜草科和棕榈科为最具优势科,同时榆科的白颜树和山矾科山矾属物种在大样地中也经常分布^[30]。

2 研究方法

2.1 样地选择

根据尖峰岭大样地的地形地貌特征结合研究目的和生物学统计要求,在尖峰岭大样地西南-东北对角线上沿海拔梯度选取相距距离最远的 3 个 1 hm²样地。3 块样地中具有明显的海拔、坡度、凹凸度差异,局域生境异质性相对明显。将 3 块 1 hm²样地划分为 75 个 20 m×20 m 的样方。3 块样地中共计存活的胸径 DBH≥1 cm 的木本植株 22561 株(不含萌生、分支),分属 56 科 128 属 236 种,分别占尖峰岭大样地胸径(DBH)≥1 cm 木本和藤本植物科属种的 91.8%、83.1%和 81.4%,林冠优势种见重要值列表(表 1)。

表 1 尖峰岭热带山地雨林研究样地林冠优势木本植物种类(重要值 ≥ 2.0)组成

Table 1 Composition of dominant woody species with important value larger than 2.0 of canopy layer for studied plots in Jianfengling tropical rainforest

物种名 Species	重要值 Importance value	相对胸高断面积 Relative basal area	相对密度 Relative density	相对频度 Relative frequency
大叶蒲葵 <i>Livistona saribus</i> (Loureiro) Merrill ex Chevalier	4.09	9.59	1.05	1.63
白颜树 <i>Girardinia subaequalis</i> Planchon	3.70	5.22	3.79	2.10
厚壳桂 <i>Cryptocarya chinensis</i> (Hance) Hemsley	3.57	2.70	5.95	2.07
香果新木姜子 <i>Neolitsea ellipsoidea</i> C. K. Allen	3.33	1.24	6.73	2.02
海南蕈树 <i>Altingia obovata</i> Merrill & Chun	3.28	7.78	1.05	1.01
海南韶子 <i>Nephelium topengii</i> (Merrill) H. S. Lo	3.17	2.11	5.33	2.07
油丹 <i>Alseodaphne hainanensis</i> Merrill	2.68	4.30	1.95	1.79
东方琼楠 <i>Beilschmiedia tungfangensis</i> S. K. Lee & L. F. Lau	2.65	1.97	4.15	1.82
黄叶树 <i>Xanthophyllum hainanense</i> Hu	2.32	2.60	2.41	1.96
东方肖榄 <i>Platea parvifolia</i> Merrill & Chun	2.03	1.49	2.61	1.99

2.2 样品采集

2014年7—10月份进行采样。根据 Swenson 等在热带雨林的研究所,将 $DBH \geq 15$ cm 的乔木构成的子群落定义为林冠层^[31]。参考 Pérez-Harguindeguy 等功能手册指南及结合林冠层的特点,最终选择 11 个结构、化学和水力学功能性状^[32]。这些功能性状分别为叶面积(LA)、叶厚度(LT)、叶干物质含量(LDMC)、比叶面积(SLA)、叶脉密度(VD)、叶含水量(LWC)、叶总有机碳含量(TOC)、叶氮含量(LNC)、叶磷含量(LPC)、叶钾含量(LKC)和潜在最大树高(H_{max})。

选取生长到冠层并能接受全光照的乔木植株,在其树冠中上层向阳面采集能够被阳光直接照射到的 15 片以上(15—150 片)成熟、无病虫害叶片,并快速装袋带回实验室。3 个 1 hm^2 样地共采集林冠物种个体样品 637 份,分属 41 科 77 属 131 种,占 3 块被研究样地所有林冠群落乔木树种(145 种)的 90.3%。对于林冠群落常见树种,每个树种采集 5 个以上个体(5—14 个);对于样地内树高普遍超过 25m 的树种,例如红锥(*Castanopsis hystrix*)、海南槽裂木(*Pertusadina metcalfei*)和臀果木(*Pygeum topengii*)等,则至少采集 1 个以上个体;对于林冠偶见种或稀有种则尽量采集所有个体(2—5 个)。

2.3 功能性状测定

将带回实验室的鲜叶洗净擦干后用百分之一天平称量鲜重(g);利用数显游标卡尺测量叶片厚度,每次测量选取 5 片叶片叠加、避开主脉和侧脉在叶片中心位置处进行测量,每个个体至少对 10 张(10—25)叶片进行测量,利用测量总和除以被测叶片数量得到单叶厚度(mm)。将叶片平展利用 Epson 10000x 扫描仪(Seiko Epson Co., Nagano, Japan)扫描叶片电子图像,通过 ImageJ 软件(<https://imagej.nih.gov/>)计算叶面积(cm^2)。随后,将扫描后的样品装入信封并在 65°C 的条件下烘干 72 h 直至恒重。样品烘干后取出称量干重(mg),以计算叶干物质含量(mg/g)和比叶面积(cm^2/g)。

另外,选取 5 片鲜叶避开主脉和侧脉在叶片基部、中部和顶端各裁剪直径约为 6 mm 的叶盘(圆盘)。随机选取 8 个叶盘在 5%浓度的 NaOH 溶液里进行水煮腐蚀直至透明,利用 2%浓度的次氯酸钠进行漂白,并转移到 50%的乙醇和 100%的无水乙醇里进行脱水,之后转移到番红精-乙醇溶液里进行充分染色,取出后转移到二甲苯溶液中漂色,这样叶脉完成染色。从中选取 3 个处理效果最好的叶盘用加拿大树脂制作永久切片。在显微镜(Leica S8APO, Leica Microsystems Ltd., Wetzlar, Germany)下对切片放大 20 倍选取叶脉-背景对比最明显的区域进行拍照,利用 Leaf GUI 软件^[33]处理叶脉照片并计算叶脉密度(mm/mm^2)。

将烘干叶片磨碎、过筛以备化学功能性状测定所用。利用大约 0.15 g 叶片粉末样品通过高温外热重铬酸钾氧化-容量法测量叶全碳含量(mg/g);利用 0.3 g 左右样品通过凯氏定氮法(Kjeltec 2200, FOSS, Sweden)

测定叶氮含量(mg/g);利用大约 0.3 g 叶片粉末样品通过钼锑抗比色法(Mo-Sb colorimetric method, UV-755B, 上海精密科学仪器有限公司, 上海)测定叶磷含量(mg/g);再取约 0.3 g 样品利用原子吸收分光光度法(atomic absorption spectrophotometry, Z-2300, Hitachi Ltd., Tokyo, Japan)测定叶钾含量(mg/g)。

叶水分含量(g H₂O/cm²)根据叶鲜重、干重和叶面积计算而得,计算公式为:LWC=(鲜重×1000-干重)/叶面积。潜在最大树高(m)来源于 Flora of China (<http://foc.eflora.cn/>)和海南植物志检索。

2.4 系统发育树构建

将 3 块 1 hm²样地中胸径 DBH ≥ 15 cm 包含所有乔木物种的物种名录信息输入到 Phylomatic 平台(<http://phylodiversity.net/phyloomatic/>),基于 APG III 分类系统发育框架(phyloomatic tree version: zanne2014)^[12]获得林冠群落科水平的系统发育结构。在科水平下出现的属多分枝以及在属水平下的种多分枝问题利用 R 语言 ape 包里 multi2di 函数对系统发育树多分枝(polytomies)进行随机分解^[34],最终生成二分枝结构的系统发育树。基于 Congruification 算法^[35]估算林冠群落系统发育树的枝长,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,生成具有进化枝长的系统发育树(ultrametric tree)^[36]。

2.5 数据处理与分析

尖峰岭热带山地雨林林冠功能性状进化受种间亲缘关系影响程度可用功能性状系统发育信号及其显著性检验进行量度,其中 Blomberg's *K* (以下简称为 *K* 值)^[37]和 Pagel's λ (以下简称为 λ 值)^[38]是目前广为采用的两个系统发育信号量度指标。当 $K > 1$,表示观测到的群落物种功能性状进化比预期布朗运动(Brownian Motion)随机进化结果具有更强的系统发育信号,即功能性状比预期更易变;当 $K < 1$ 表示物种功能性状进化比预期的随机进化具有更弱的系统发育信号,即功能性状更不容易发生变化(系统发育保守性)。功能性状的系统发育信号检验是通过将观测得到的 *K* 值与系统发育树物种进行 999 次随机置换产生的模拟 *K* 值进行由小到大排序,排序值小于等于 25 或大于等于 975 则表明功能性状在给定系统发育结构下具有显著的系统发育信号(显著性水平 $\alpha = 0.05$)。 λ 值通常介于 0 跟 1 之间, λ 值越接近于 0 表明姊妹类群(sister taxa)性状分化时间越长,其性状进化比随机布朗运动下的功能性状进化产生更大变异性,具有更弱的系统发育信号;较大的 λ 值表示物种间功能性状进化与预期布朗运动性状随机进化更加相似,即功能性状具有相对更强的系统发育信号(系统发育保守性,功能性状更加相似)。功能性状 λ 值的显著性通过似然比检验(likelihood ratio test)比较伴随 λ 值产生的对数似然值(log-likelihood values)与 λ 值等于 0 时产生的对数似然值来实现^[39]。

系统发育独立性比较(phylogenetic independent contrasts, PICs)是在考虑物种间系统发育关系的基础上量度功能性状间的相互关系的有效方法,最早由 Felsenstein 提出^[40],直到今天仍然广泛应用于功能生态学的研究当中^[41]。PICs 通过生成每个功能性状的系统发育树内部节点(internal nodes)的比较值(contrast values)来实现^[42]。对于群落中的 *N* 个物种,则可生成 (*N*-1) 个系统发育节点(phylogenetic nodes)比较值。这些比较值是由任意两个系统发育节点下的姊妹类群(末端节点就是 2 个物种)的功能性状差异性及其共有枝长权重而得。因此,可以从系统发育树末梢(terminal)通过逐层递推,计算系统发育树上每个节点的比较值。利用每个节点比较值结合系统发育树枝长信息,分析功能性状分化与物种进化时间的关系。与某一功能性状群落整体系统发育信号计算及显著性检验相似,利用每个节点计算得到的比较值与随机 999 次模拟生成的比较值进行排序可检验每个节点上功能性状的分化产生的差异性比预期随机产生的值显著的大或小。

对林冠群落乔木树种功能性状值进行对数转换,林冠主要功能性状系统发育信号计算及其显著性检验通过 R 语言中的 phytools 包^[43]来实现,利用 ape 包^[34]计算功能性状的独立性比较值。将各个功能性状两两之间对应的节点比较值(统计学上相互独立)分别进行 Pearson 相关性分析,正相关则表明某两个功能性状趋同进化,反之则是趋异进化。对系统发育树上各个节点功能性状比较值与其相应的枝长信息进行回归分析,若具有更长进化历史(系统发育枝长更长)的物种性状节点比较值更大而末端节点比较值更小,则表明群落性状空间(trait space)在早期迅速被物种填充,且随着时间推移逐渐被填满,同时对每个节点姊妹类群功能性状

差异性进行显著性检验^[42]。

所有的数据处理和图形绘制均在 R 里完成^[44]。

3 结果与分析

3.1 物种系统发育关系及其功能性状差异

从系统发育树可以明确林冠群落组成乔木树种的亲缘关系,物种在系统发育树上枝长越长则表示该物种的进化历史更长(图 1)。从图中可以看出尖峰岭热带山地雨林林冠群落主要以真双子叶植物为主,其中冬青科冬青属的几个种分化时间最短,同时拥有原始的基部被子植物木兰科和樟科。此外,这些乔木树种的冠层功能性状种间差异量级具有差异性,其中 LA、LPC、LKC 和 VD 种间差异明显,这些功能性状物种水平最大值

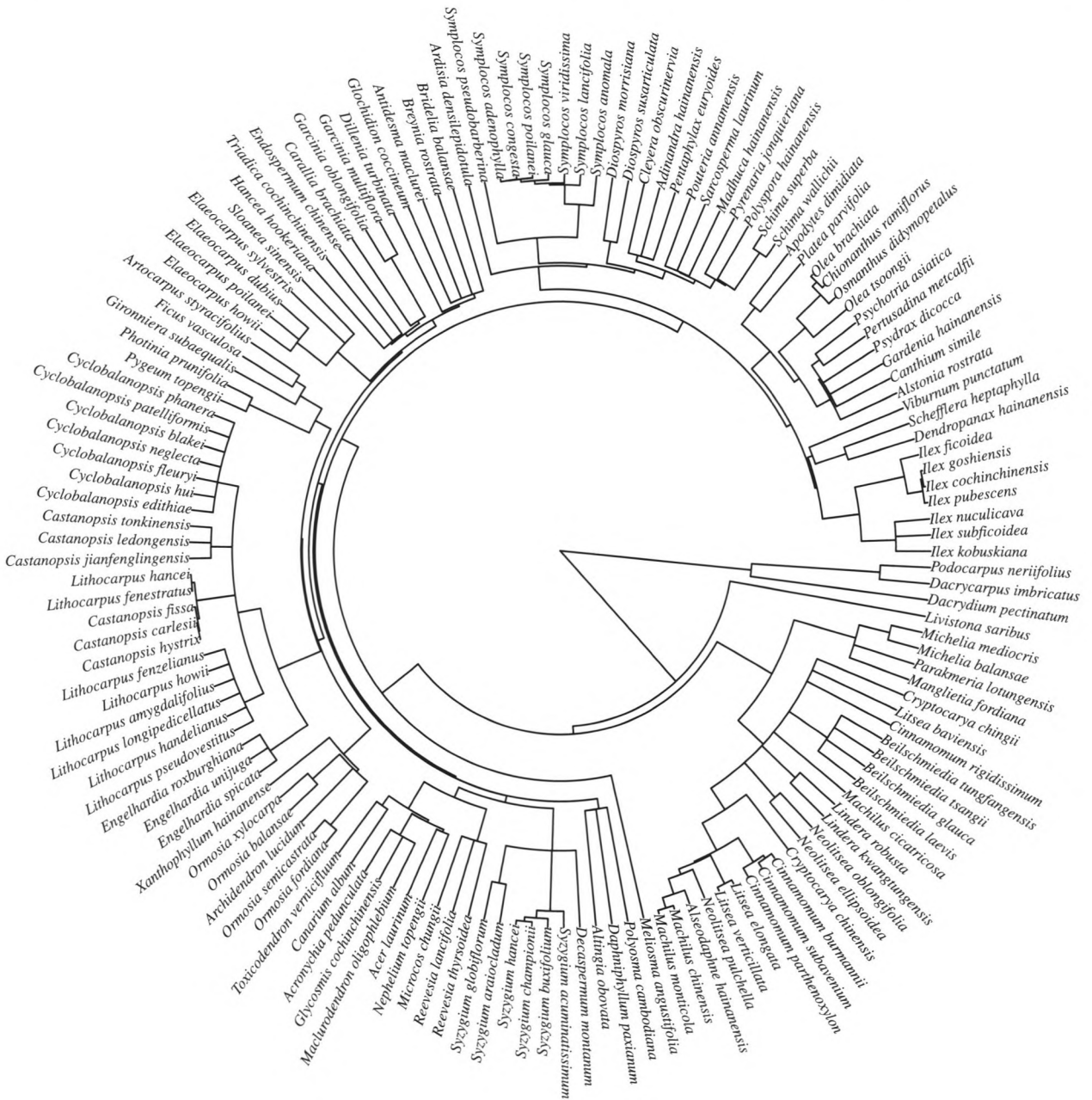


图 1 海南尖峰岭热带山地雨林研究样地林冠群落基于 APG III 系统发育树

Fig.1 Phylogeny of canopy communities based on APG III system in the studied plots of Jianfengling tropical montane rainforest on Hainan Island

分别是最小值的大约 38、33、11、10 倍;LT、SLA、LNC、 H_{\max} 、LDMC 以及 LWC 种间差异较明显,最大值大致为物种最小值的 3—4 倍;TOC 种间差异相对较小,在植物体中相对稳定(表 2)。

各功能性状系统发育信号及其显著性检验发现不同功能性状受物种间亲缘关系的影响程度不同。Blomber's K 法和 Pagel's λ 法对功能性状系统发育信号显著性的检验结果相似,表明林冠主要功能性状种间分化比预期随机分化还要保守,表明亲缘相近物种较亲缘相疏物种具有更高的功能性状相似性(表 2)。因此,在分析功能性状间的关联性时有必要考虑物种间进化关系的影响。

表 2 海南尖峰岭热带山地雨林林冠乔木主要功能性状的系统发育信号

Table 2 Phylogenetic signals of major functional traits of canopy trees of Jianfengling tropical montane rainforest on Hainan Island

功能性状 Functional trait	种数 Species number	范围 Range	K	P	λ	P
叶面积 LA/cm ²	130	6.81—256.24	0.101	0.547	0.103	0.372
叶厚度 LT/mm	129	0.14—0.55	0.178	0.081	0.041	0.558
叶干物质含量 LDMC/(mg/g)	131	192.66—533.36	0.392	0.001	0.847	<0.001
比叶面积 SLA/(cm ² /g)	130	48.37—213.50	0.224	0.012	0.246	0.162
叶碳含量 TOC/(mg/g)	131	423.82—595.19	0.391	0.001	0.764	<0.001
叶氮含量 LNC/(mg/g)	131	8.53—38.87	0.254	0.007	0.815	<0.001
叶磷含量 LPC/(mg/g)	131	0.05—1.67	0.202	0.035	0.518	<0.001
叶钾含量 LKC/(mg/g)	131	2.23—24.14	0.224	0.016	0.651	<0.001
叶脉密度 VD/(mm/mm ²)	117	1.42—13.55	0.226	0.037	0.277	0.014
叶含水量 LWC/(g H ₂ O/cm ²)	130	0.01—0.03	0.139	0.258	0.281	0.004
潜在最大高度 H_{\max} /m	122	10—40	0.165	0.143	0.233	0.093

LA: leaf area; LT: leaf thickness; LDMC: leaf dry matter content; SLA: specific leaf area; TOC: leaf total organism content; LNC: leaf nitrogen content; LPC: leaf phosphorus content; LKC: leaf potassium content; VD: leaf vein density; LWC: leaf water content; H_{\max} : potential maximum height

3.2 林冠功能性状系统发育独立性比较及其关联性

综合姊妹类群功能性状值及其进化枝长信息计算系统发育节点比较值,发现尖峰岭热带山地雨林林冠群落物种水平功能性状间大多表现为或者趋同进化或者趋异进化,且功能性状间关联程度不同。其中,LA 与 LT、LPC、LKC、LWC 显著正相关(LA 与 LKC 相关性最强,相关系数为 0.60),物种间功能性状表现为趋同进化,同时与 LDMC、SLA 和 LNC 存在显著负相关关系,表现为趋异进化。LT 还表现为与 LDMC、SLA、LNC 和 VD 趋异进化(LT 与 SLA 负相关关系最强,相关系数为 -0.72),而与 LWC 趋同进化(相关系数为 0.82)。LDMC 表现出与 SLA、LPC、LKC、VD 和 LWC 趋异进化(LDMC 与 LKC 和 LWC 密切相关),而与 TOC 和 VD 趋同进化(但相关性较弱);SLA 除了与 LA、LT 和 LDMC 存在趋异进化外,还与 TOC 和 LWC 存在趋异进化,同时与养分元素 LNC、LPC 和 LKC 趋同进化;TOC 除了与 LA、LDMC 和 SLA 存在进化上的较弱关联外,与其他功能性状不存在显著的进化关联。LNC 还与 LPC、VD 和 H_{\max} 存在显著的趋同进化关系,但与 LWC 存在显著的趋异进化关系。LPC 还与 LKC 存在极显著的趋同进化关系,VD 还与 LWC 存在显著的趋异进化关系(表 3)。其余未表现出显著相关性的功能性状意味着在考虑物种间系统发育非独立性后功能性状间不存在关联性。

3.3 林冠树种功能性状分化模式及其时间动态

尖峰岭热带山地雨林林冠群落组成乔木树种不同功能性状在系统发育树上随物种分化(各内部节点)发生分化的模式相似但量级明显不同。该地区林冠群落树种功能性状分化模式随物种的分化大致呈现水平“漏斗”状,绝大多数物种功能性状分化发生在大约 1 亿 2 千万年前(-120 Ma)至 3000 万年前(-30 Ma)。在该阶段,物种分化后功能性状种间差异较小(系统发育独立性比较值较小),性状空间相对较小。而自 -30 Ma 以来发生的物种分化,其功能性状分化导致的性状种间差异明显,性状空间迅速扩大,这在所有研究性状均得

到体现。此外,不同功能性状随物种分化其性状差异量级不同(所有功能性状均经对数转换),其中以 LA 随物种分化差异量级最大,TOC 差异量级最小,前者是后者的 33 倍以上。LDMC、SLA 和 LNC 量级相似,比 LA 差异约小一个量级。其他功能性状系统发育节点差异性与 LA 节点差异同一量级(图 2)。

表 3 海南尖峰岭热带山地雨林林冠乔木主要功能性状系统发育独立性比较值 Pearson 相关性

Table 3 Pearson correlation among PICs values for major functional traits of canopy trees of Jianfengling tropical montane rainforest on Hainan Island

性状 Traits	性状 Traits									
	LA	LT	LDMC	SLA	TOC	LNC	LPC	LKC	VD	LWC
LT	0.42***									
LDMC	-0.43***	-0.28***								
SLA	-0.26***	-0.72***	-0.19*							
TOC	-0.22*	0.12	0.22*	-0.22*						
LNC	-0.19*	-0.42***	-0.06	0.59***	0.11					
LPC	0.28***	-0.04	-0.42***	0.40***	-0.02	0.22*				
LKC	0.60***	0.18	-0.63***	0.24***	-0.11	0.09	0.55***			
VD	-0.03	-0.25***	0.26***	0.18	0.11	0.19*	0.01	-0.05		
LWC	0.52***	0.82***	-0.60***	-0.66***	0.02	-0.46***	-0.01	0.30***	-0.35***	
H _{max}	0.17	-0.09	-0.02	-0.08	-0.01	0.20*	0.02	0.16	-0.11	-0.08

大写字母代表的功能性状见表 2; *** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$

但是,针对各功能性状系统发育节点差异性的显著性检验发现除了 LA、LPC、LKC 和 H_{max} 在个别节点上表现为具有显著性外,其他功能性状在系统发育节点上的分化模式中与零模型预期的性状随机差异无显著不同,表明系统发育树上每个节点姊妹类群分化时功能性状的分化在统计学上并未表现出显著的保守性(图 3)。

4 结论

本文针对生物多样性极其丰富的海南岛尖峰岭热带山地雨林林冠层树种某些与植物生理生态过程密切相关的功能性状的系统发育保守性,功能性状间物种水平权衡(trade-off)关系以及功能性状随物种演化的分化模式及其时间动态进行研究,为进一步探究群落物种共存机制奠定基础。本研究主要结论如下:

(1) 热带山地雨林林冠层组成树种叶片功能性状普遍具有系统发育保守性,即亲缘相近物种比亲缘相疏物种其功能性状具有更高的相似性。

(2) 林冠层叶片功能性状在物种水平大多表现出协同进化模式,存在普遍的权衡关系。

(3) 林冠层组成树种随着物种的演化其功能性状分化呈水平“漏斗”状,在物种演化初期(大约 1 亿 2 千万年前至 6000 万年前)功能性状种间差异较小,性状空间相对较小;在物种演化中后期(大约 6000 万年前至今)功能性状种间差异逐渐增大,性状空间逐渐扩展,并在演化后期随着生物竞争加剧性状空间迅速膨大。

5 讨论

海南尖峰岭热带山地雨林林冠层在结构、化学和水力学性状上的投入与其在资源获取上存在权衡。遗传特性、非生物过滤或随机过程共同导致林冠某些功能性状随物种进化其分化模式表现出一定的相似性,这表现在功能性状彼此之间在物种水平上普遍具有趋同或趋异现象。林冠层树种对于叶片养分含量的投入越多,植物光合能力越强(更高的 SLA),有利于获取更多的资源产生更多的光合产物。有研究发现更低的 SLA 叶片具有更长的寿命^[45],因此植物在叶片器官上的投入可能更多,这与本研究中发现林冠乔木树种 LT 与 SLA 显著负相关一致。而林冠树种随着对 VD 投入的增加,叶片对于昆虫等食草动物的适口性变差,且叶片不容易受蒸发引起的水分丧失的胁迫,表现为植物叶片倾向于更薄且含水量更低^[8]。表征植物光合作用能力的

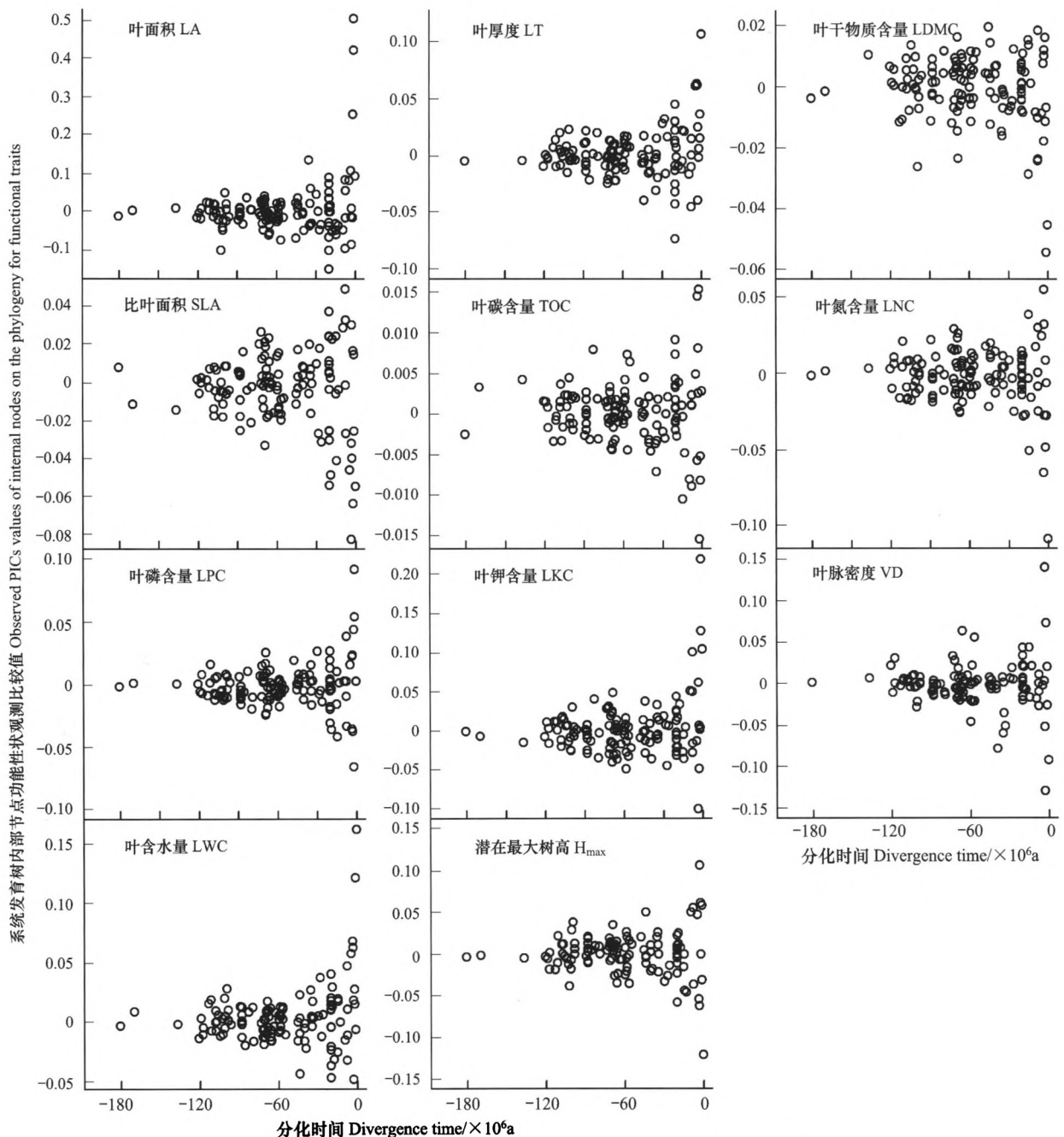


图2 海南尖峰岭热带山地雨林林冠层乔木主要功能性状分化模式及其时间动态

Fig.2 Patterns and temporal dynamics of major traits divergence for canopy trees in Jianfengling tropical montane rainforest on Hainan Island

LA: leaf area; LT: leaf thickness; LDMC: leaf dry matter content; SLA: specific leaf area; TOC: leaf total organic content; LNC: leaf nitrogen content; LPC: leaf phosphorus content; LKC: leaf potassium content; VD: leaf vein density; LWC: leaf water content; H_{\max} : potential maximum height

叶片经济性状(例如 SLA、LNC 和 LPC)与水力学性状(例如 VD 和 LWC)之间不存在或存在微弱的相关性,这支持了 Li 等提出的叶片经济学和水力学相关性状“模块化”效应或不同功能群性状存在相对独立轴向的假说^[46]。林冠层主要树种叶片功能性状与树高几乎不存在任何关联,这可能是由于林冠层树种普遍能够捕获充足的光照,导致树高不是有效的表征种间及种内个体差异性的性状。

利用植物功能性状解释群落物种共存机制时普遍需要考虑物种的系统发育背景。在物种水平,简单的对

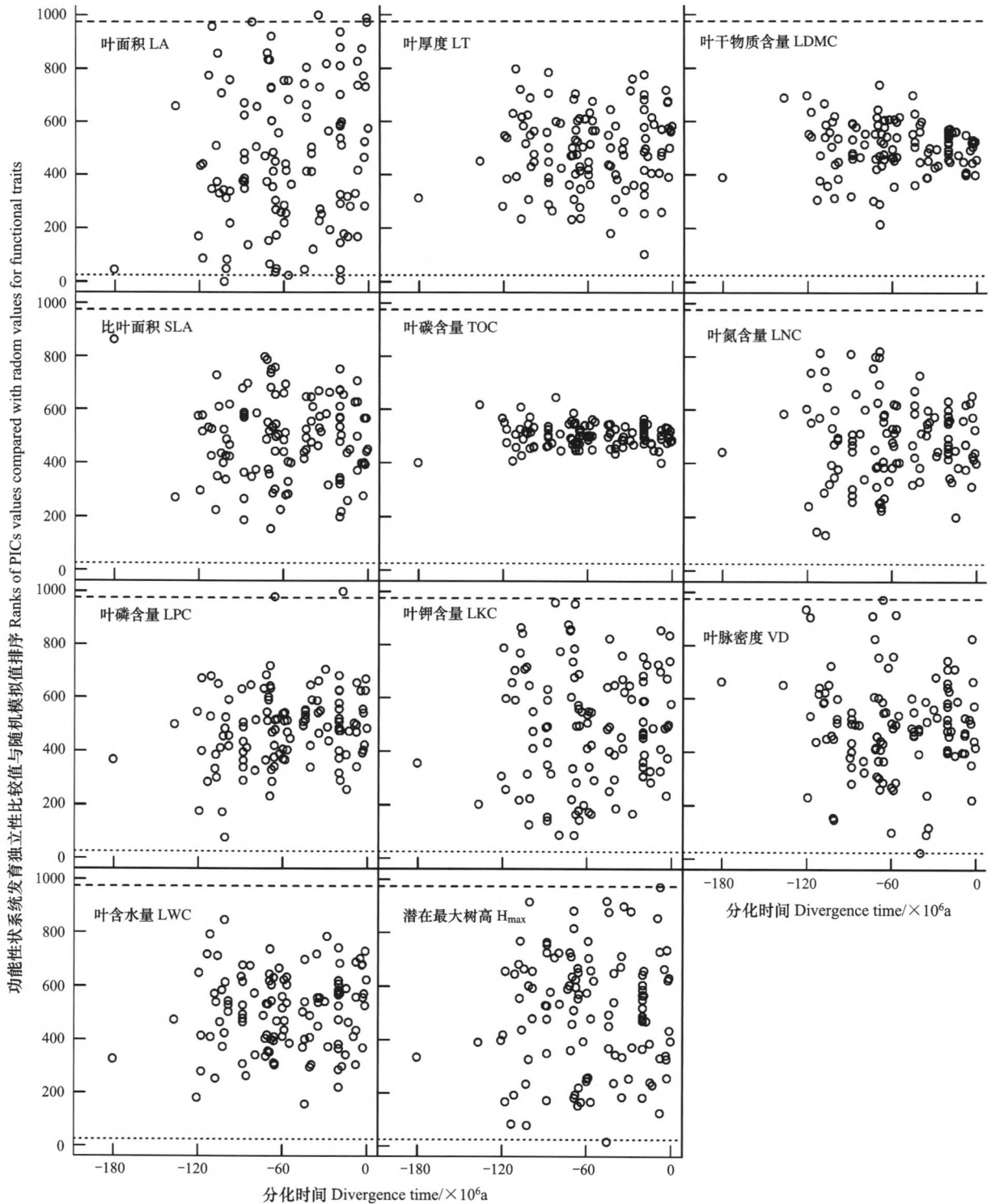


图3 海南尖峰岭热带山地雨林林冠乔木主要功能性状姐妹类群节点分化差异性检验

Fig.3 Test of variation generated by sister taxa divergence of major functional traits for canopy trees in Jianfengling tropical montane rainforest on Hainan Island

各图中散点代表各功能性状在系统发育树各内部节点的系统发育独立性比较值;虚线和短划线分别代表具有系统发育信号和“反信号”的临界值,分别低于或高于这两个临界值表明功能性状分化差异性概率比预期随机分化概率高或低

研究功能性状进行相关或回归分析必然会丧失物种重要的进化信息,结果在一定(或很大)程度上会与客观功能性状间的关系产生偏差。这种人为误差在物种多样性极高的热带森林功能性状研究中更应被纳入考虑

范围^[17]。本研究发现尖峰岭热带山地雨林林冠层 11 个功能性状普遍表现出显著的系统发育信号 (Blomber's K 值和 Pagel's λ 值分别介于 0.101—0.392 和 0.103—0.847), 功能性状随物种分化而分化的过程具有系统发育保守性, 表明亲缘相近物种较亲缘相疏物种具有更高的性状相似性。这与 Yang 等在云南西双版纳和哀牢山热带雨林的研究结论相同^[15]。然而, 系统发育生态位保守性假说近年来受到一些生态学家的挑战^[47-48], 经常可以在群落中找到亲缘相近但某些功能性状差异显著的植物类群, 这些学者认为环境过滤引起的植物表型可塑性以及随机过程的影响可能超过了物种自身的遗传作用对功能性状的影响, 进而导致近亲物种产生性状相异的现象^[49]。许格希等研究发现尖峰岭热带山地雨林林冠层某些功能性状在土壤相对肥沃的生境条件下由于树种竞争作用常导致功能性状具有更高的多样性; 相反在相对贫瘠的生境下环境过滤对功能性状的塑造作用更强, 导致功能性状具有更高的相似性^[50]。

海南岛尖峰岭热带山地雨林林冠层物种水平功能性状的分化随物种分化大致呈现出水平“漏斗”状, 林冠层性状空间是动态变化的多面体, 在物种演化初期(1 亿 2 千万年前—6000 万年前)生物竞争相对较弱, 种间性状差异较小, 因此性状空间相对亦较小。而在物种演化中后期(6000 万年前—至今), 性状空间随种间竞争增强而逐渐膨胀。Swenson 等认为群落的性状空间会在物种分化初期被迅速填充, 而物种分化较晚的物种只能在原有性状空间的基础上去占据剩余的空间, 性状空间似乎是个静态的“容器”^[42]。本文的研究结果不认为群落物种演化初期性状空间会迅速被填充, 反而因为资源的相对丰富且群落组成物种较少, 物种倾向于具有更加相似的功能性状。在物种分化的中期(6000 万年前—3000 万年前), 随着物种功能性状的多元化, 群落的性状空间才会被迅速填充; 在物种分化后期(3000 万年前至今), 由于林冠层物种竞争排除作用激烈, 导致后来的物种只能占据性状空间的剩余部分或者利用性状空间的边缘部分并逐渐扩展群落的性状空间以实现在群落中生存。

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。感谢中国科学院植物研究所曾刚博士对于叶片解剖及叶脉观测提供的指导与帮助。感谢热带林业研究所海南尖峰岭试验站杨怀博士、罗水兴工程师、师国政工程师、南京森林警官学院周润青警官、西北农林科技大学的杜鸣溪和李明旭同学以及林泽彦对野外样品处理提供的无私帮助, 同时还要感谢黄启雄、周建生和余远庆等当地居民全程参与并协助野外采样工作的开展。

参考文献 (References):

- [1] McGill B J, Enquist B J, Weiher E, Westoby M. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 2006, 21 (4): 178-185.
- [2] Lasky J R, Uriarte M, Boukili V K, Erickson D L, Kress W J, Chazdon R L. The relationship between tree biodiversity and biomass dynamics changes with tropical forest succession. *Ecology Letters*, 2014, 17(9): 1158-1167.
- [3] Letcher S G, Lasky J R, Chazdon R L, Norden N, Wright S J, Meave J A, Pérez-García E A, Muñoz R, Romero-Pérez E, Andrade A, Andrade J L, Balvanera P, Becknell J M, Bentos T V, Bhaskar R, Bongers F, Boukili V, Brancalion P H S, César R G, Clark D A, Clark D B, Craven D, DeFrancesco A, Dupuy J M, Finegan B, González-Jiménez E, Hall J S, Harms K E, Hernández-Stefanoni J L, Hietz P, Kennard D, Killeen T J, Laurance S G, Lebrija-Trejos E E, Lohbeck M, Martínez-Ramos M, Massoca P E S, Mesquita R C G, Mora F, Muscarella R, Paz H, Pineda-García F, Powers J S, Quesada-Monge R, Rodrigues R R, Sandor M E, Sanaphre-Villanueva L, Schüller E, Swenson N G, Tauro A, Uriarte M, van Breugel M, Vargas-Ramírez O, Viani R A G, Wendt A L, Williamson G B. Environmental gradients and the evolution of successional habitat specialization: a test case with 14 Neotropical forest sites. *Journal of Ecology*, 2015, 103(5): 1276-1290.
- [4] Soliveres S, Smit C, Maestre F T. Moving forward on facilitation research: response to changing environments and effects on the diversity, functioning and evolution of plant communities. *Biological Reviews*, 2015, 90(1): 297-313.
- [5] Díaz S, Kattge J, Cornelissen J H C, Wright I J, Lavorel S, Dray S, Reu B, Kleyer M, Wirth C, Prentice I C, Garnier E, Bönsch G, Westoby M, Poorter H, Reich P B, Moles A T, Dickie J, Gillison A N, Zanne A E, Chave J, Joseph Wright S, Sheremet'ev S N, Jactel H, Baraloto C, Cerabolini B, Pierce S, Shipley B, Kirkup D, Casanoves F, Joswig J S, Günther A, Falczuk V, Rügner N, Mahecha M D, Gorné L D. The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 2016, 529(7585): 167-171.
- [6] Wright I J, Reich P B, Cornelissen J H C, Falster D S, Groom P K, Hikosaka K, Lee W, Lusk C H, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Warton D I, Westoby M. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology and Biogeography*, 2005, 14(5):

- 411-421.
- [7] Anderson-Teixeira K J, Davies S J, Bennett A C, Gonzalez-Akre E B, Muller-Landau H C, Wright S J, Abu Salim K, Almeyda Zambrano A M, Alonso A, Baltzer J L, Basset Y, Bourg N A, Broadbent E N, Brockelman W Y, Bunyavejchewin S, Burslem D F R P, Butt N, Cao M, Cardenas D, Chuyong G B, Clay K, Cordell S, Dattaraja H S, Deng X, Detto M, Du X, Duque A, Erikson D L, Ewango C E N, Fischer G A, Fletcher C, Foster R B, Giardina C P, Gilbert G S, Gunatilleke N, Gunatilleke S, Hao Z, Hargrove W W, Hart T B, Hau B C H, He F, Hoffman F M, Howe R W, Hubbell S P, Inman-Narahari F M, Jansen P A, Jiang M, Johnson D J, Kanzaki M, Kassim A R, Kenfack D, Kibet S, Kinnaird M F, Korte L, Kral K, Kumar J, Larson A J, Li Y, Li X, Liu S, Lum S K Y, Lutz J A, Ma K, Maddalena D M, Makana J R, Malhi Y, Marthews T, Mat Serudin R, McMahon S M, McShea W J, Memiaghe H R, Mi X, Mizuno T, Morecroft M, Myers J A, Novotny V, De Oliveira A A, Ong P S, Orwig D A, Ostertag R, Den Ouden J, Parker G G, Phillips R P, Sack L, Sainge M N, Sang W, Sri-Ngernyung K, Sukumar R, Sun I F, Sungpalee W, Suresh H S, Tan S, Thomas S C, Thomas D W, Thompson J, Turner B L, Uriarte M, Valencia R, Vallejo M I, Vicentini A, Vrška T, Wang X, Wang X, Weiblen G, Wolf A, Xu H, Yap S, Zimmerman J. CTFS-ForestGEO: a worldwide network monitoring forests in an era of global change. *Global Change Biology*, 2015, 21(2): 528-549.
- [8] Wright I J, Westoby M. Differences in seedling growth behaviour among species: trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients. *Journal of Ecology*, 1999, 87(1): 85-97.
- [9] Wright I J, Reich P B, Westoby M. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high-and low-rainfall and high-and low-nutrient habitats. *Functional Ecology*, 2001, 15(4): 423-434.
- [10] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [11] Zhu Y, Comita L S, Hubbell S P, Ma K P. Conspecific and phylogenetic density-dependent survival differs across life stages in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 2015, 103(4): 957-966.
- [12] Zanne A E, Tank D C, Cornwell W K, Eastman J M, Smith S A, FitzJohn R G, McGlenn D J, O'Meara B C, Moles A T, Reich P B, Royer D L, Soltis D E, Stevens P F, Westoby M, Wright I J, Aarssen L, Bertin R I, Calaminus A, Govaerts R, Hemmings F, Leishman M R, Oleksyn J, Soltis P S, Swenson N G, Warman L, Beaulieu J M. Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. *Nature*, 2014, 506(7486): 89-92.
- [13] Smith S A, Beaulieu J M, Stamatakis A, Donoghue M J. Understanding angiosperm diversification using small and large phylogenetic trees. *American Journal of Botany*, 2011, 98(3): 404-414.
- [14] Ackerly D D, Schwilk D W, Webb C O. Niche evolution and adaptive radiation: testing the order of trait divergence. *Ecology*, 2006, 87(S7): S50-S61.
- [15] Yang J, Ci X Q, Lu M M, Zhang G C, Cao M, Li J, Lin L X. Functional traits of tree species with phylogenetic signal co-vary with environmental niches in two large forest dynamics plots. *Journal of Plant Ecology*, 2014, 7(2): 115-125.
- [16] Pavoine S, Vela E, Gachet S, De Bélair G, Bonsall M B. Linking patterns in phylogeny, traits, abiotic variables and space: a novel approach to linking environmental filtering and plant community assembly. *Journal of Ecology*, 2011, 99(1): 165-175.
- [17] 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.
- [18] Mouquet N, Devictor V, Meynard C N, Munoz F, Bersier L F, Chave J, Coueron P, Dalecky A, Fontaine C, Gravel D, Hardy O J, Jabot F, Lavergne S, Leibold M, Mouillot D, Münkemüller T, Pavoine S, Prinzing A, Rodrigues A S L, Rohr R P, Thébault E, Thuiller W. Ecophylogenetics: advances and perspectives. *Biological Reviews*, 2012, 87(4): 769-785.
- [19] Garland T Jr, Harvey P H, Ives A R. Procedures for the Analysis of Comparative Data Using Phylogenetically Independent Contrasts. *Systematic biology*, 1992, 41(1): 18-32.
- [20] 蔡志全, 齐欣, 曹坤芳. 七种热带雨林树苗叶片气孔特征及其可塑性对不同光照强度的响应. *应用生态学报*, 2015, 15(2): 201-204.
- [21] Evans J R, Poorter H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell & Environment*, 2001, 24(8): 755-767.
- [22] Poorter H, Nagel O. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology*, 2000, 27(6): 595-607.
- [23] Asner G P, Martin R E, Carranza-Jiménez L, Sinca F, Tupayachi R, Anderson C B, Martinez P. Functional and biological diversity of foliar spectra in tree canopies throughout the Andes to Amazon region. *New Phytologist*, 2014, 204(1): 127-139.
- [24] 马克平. 生物多样性科学的热点问题. *生物多样性*, 2016, 24(1): 1-2.
- [25] Poorter L, Bongers L, Bongers F. Architecture of 54 moist-forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. *Ecology*, 2006, 87(5): 1289-1301.
- [26] Asner G P, Martin R E. Contrasting leaf chemical traits in tropical lianas and trees: implications for future forest composition. *Ecology Letters*,

- 2012, 15(9): 1001-1007.
- [27] Jin D M, Cao X C, Ma K P. Leaf functional traits vary with the adult height of plant species in forest communities. *Journal of Plant Ecology*, 2014, 7(1): 68-76.
- [28] 李意德, 许涵, 骆土寿, 陈德祥, 林明献. 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). 北京: 中国农业出版社, 2012: 9-50.
- [29] 许涵, 李意德, 骆土寿, 陈德祥, 林明献, 吴建辉, 李艳朋, 杨怀, 周璋. 海南尖峰岭热带山地雨林——群落特征、树种及其分布格局. 北京: 中国林业出版社, 2015: 17-17.
- [30] 许涵, 李意德, 林明献, 吴建辉, 骆土寿, 周璋, 陈德祥, 杨怀, 李广建, 刘世荣. 海南尖峰岭热带山地雨林 60ha 动态监测样地群落结构特征. *生物多样性*, 2015, 23(2): 192-201.
- [31] Swenson N G, Enquist B J, Thompson J, Zimmerman J K. The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities. *Ecology*, 2007, 88(7): 1770-1780.
- [32] Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte M S, Cornwell W K, Craine J M, Gurvich D E, Urcelay C, Veneklaas E, Reich P B, Poorter L, Wright I J, Ray P, Enrico L, Pausas J G, De Vos A C, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson J G, Thompson K, Morgan H D, Ter Steege H, Van Der Heijden M G A, Sack L, Blonder B, Poschold P, Vaieretti M V, Conti G, Staver A C, Aquino S, Cornelissen J H C. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2013, 61(3): 167-234.
- [33] Price C A, Symonova O, Mileyko Y, Hilley T, Weitz J S. Leaf extraction and analysis framework graphical user interface: segmenting and analyzing the structure of leaf veins and areoles. *Plant Physiology*, 2011, 155(1): 236-245.
- [34] Paradis E, Claude J, Strimmer K. APE: Analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 2004, 20(2): 289-290.
- [35] Eastman J M, Harmon L J, Tank D C. Congruification: support for time scaling large phylogenetic trees. *Methods in Ecology and Evolution*, 2013, 4(7): 688-691.
- [36] Webb C O, Ackerly D D, Kembel S W. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, 2008, 24(18): 2098-2100.
- [37] Blomberg S P, Garland T Jr, Ives A R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. *Evolution*, 2003, 57(4): 717-745.
- [38] Pagel M. The maximum likelihood approach to reconstructing ancestral character states of discrete characters on phylogenies. *Systematic Biology*, 1999, 48(3): 612-622.
- [39] Freckleton R P, Harvey P H, Pagel M. Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. *The American Naturalist*, 2002, 160(6): 712-726.
- [40] Felsenstein J. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*, 1985, 125(1): 1-15.
- [41] Comas L H, Callahan H S, Midford P E. Patterns in root traits of woody species hosting arbuscular and ectomycorrhizas: implications for the evolution of belowground strategies. *Ecology and Evolution*, 2014, 4(15): 2979-2990.
- [42] Swenson N G. *Functional and Phylogenetic Ecology in R*. New York: Springer, 2014: 147-171.
- [43] Revell L J. Phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 2012, 3(2): 217-223.
- [44] R Core Team. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: The R Foundation for Statistical Computing, 2011. <http://www.R-project.org>.
- [45] Sterck F J, Bongers F. Crown development in tropical rain forest trees: patterns with tree height and light availability. *Journal of Ecology*, 2001, 89(1): 1-13.
- [46] Li L, McCormack M L, Ma C G, Kong D L, Zhang Q, Chen X Y, Zeng H, Niinemets Ü, Guo D L. Leaf economics and hydraulic traits are decoupled in five species-rich tropical-subtropical forests. *Ecology Letters*, 2015, 18(9): 899-906.
- [47] Pavoine S, Ricotta C. Functional and phylogenetic similarity among communities. *Methods in Ecology and Evolution*, 2014, 5(7): 666-675.
- [48] Pyron R A, Costa G C, Patten M A, Burbrink F T. Phylogenetic niche conservatism and the evolutionary basis of ecological speciation. *Biological Reviews*, 2015, 90(4): 1248-1262.
- [49] Eichenberg D, Ristok C, Kröber W, Bruehlheide H. Plant polyphenols-implications of different sampling, storage and sample processing in biodiversity-ecosystem functioning experiments. *Chemistry and Ecology*, 2014, 30(7): 676-692.
- [50] 许格希, 史作民, 唐敬超, 刘顺, 马凡强, 许涵, 刘世荣, 李意德. 海南尖峰岭热带山地雨林林冠层树种功能多样性特征. *应用生态学报*, 2016, 27(11): 3444-3454.