

• 研究报告 •

亚热带常绿落叶阔叶混交林植物功能性状的种间和种内变异

唐青青¹ 黄永涛¹ 丁 易^{1,2*} 臧润国^{1,2}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 (南京林业大学南方现代林业协同创新中心, 南京 210037)

摘要: 不同物种间的功能性状差异是自然生态系统中物种共存的基础, 而物种内个体间的性状变异对物种的共存和分布同样具有重要作用。本文以湖北星斗山自然保护区亚热带常绿落叶阔叶混交林内28种主要树种(通过物种多度排序获得, 其中常绿和落叶树种各14种)为研究对象, 探讨不同叶习性树种的4种功能性状(比叶面积、叶干物质含量、叶面积和比茎密度)在种间和种内的差异程度。结果表明: (1)常绿和落叶树种在4种功能性状上均存在显著差异, 常绿树种的比叶面积和叶面积显著低于落叶树种, 但叶干物质含量和比茎密度则显著高于落叶树种; (2)比叶面积的变化主要来源于叶习性(57.49%), 叶面积变化主要来源于种间(66.80%)和种内变异(27.52%), 叶干物质含量的变化主要来源于种间(38.12%)和种内(33.88%)变异, 但比茎密度的变化主要来源于种内变异(51.50%), 其次为种间变异(32.52%); (3)常绿和落叶树种种间水平的性状相关性可能掩盖各功能性状之间的相关性。种内变异能够显著影响群落间的植物功能性状差异, 但不同功能性状的种内变异程度存在差异。

关键词: 功能性状; 变异系数; 种间变异; 种内变异; 常绿落叶植物; 叶习性

Interspecific and intraspecific variation in functional traits of subtropical evergreen and deciduous broad-leaved mixed forests

Qingqing Tang¹, Yongtao Huang¹, Yi Ding^{1,2*}, Runguo Zang^{1,2}¹ Key Laboratory of Forest Ecology and Environment of State Forestry Administration, Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091² Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037

Abstract: Interspecific variation in plant functional traits is the basis of species coexistence in natural ecosystems. However, intraspecific variation is also extremely important for community assemblage and distribution. Here, we sampled 28 dominant tree species with two different leaf forms (14 evergreen species and 14 deciduous species, respectively, obtained by species abundance ranking) in a subtropical evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest in Hubei Xingdoushan National Nature Reserve. Differences in interspecific and intraspecific variations of four functional traits were explored, including specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LDMC), leaf area (LA), and stem specific density (SSD). Results demonstrated that: (1) There were significant differences in the four functional traits between evergreen and deciduous trees. The SLA and LA of evergreen species were significantly lower than those of deciduous species, but LDMC and SSD showed the opposite pattern; (2) Leaf habit was the main source (57.49%) for variation of SLA. Interspecific variability (66.80%) played an important role in LA than intraspecific variability (27.52%). LDMC variation was contributed relatively evenly by interspecific (38.12%) and intraspecific (33.88%) variability. On the contrary, the variation in SSD was explained more by intraspecific (51.50%) than interspecific (32.52%) variability; (3) Correlations of different functional traits on intraspecific levels of both evergreen and deciduous trees were higher than those found for interspecific levels. Our results

收稿日期: 2015-07-08; 接受日期: 2016-01-15

基金项目: 科技基础性工作专项(2013FY111600-2)和公益性行业科研专项(201304308)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: ydingcaf@163.com

showed that the variation of functional traits between communities could be influenced significantly by intraspecific variability. However, there were differences in the degree of variation of different functional traits.

Key words: functional trait; coefficient of variation; interspecific variability; intraspecific variability; evergreen and deciduous plants; leaf habit

植物功能性状(plant functional trait)是影响植物存活、生长、繁殖速率和最终适合度的生物特征(Cornelissen et al, 2003)。它是植物在漫长的进化过程中, 采用特定生态策略或属性适应周围环境的结果(刘晓娟和马克平, 2015)。其中某些性状能在一定程度上反映物种对环境的适应以及对生态系统功能的效应, 因而这些植物功能性状对研究物种共存、群落构建和生态系统功能具有重要作用(Chapin et al, 2000; Lavorel & Garnier, 2002; Mouillot et al, 2013)。植物功能性状的研究方法则有效地将植物个体的生理、形态和生活史特征与环境变化联系起来, 因而能够预测不同时间和空间尺度下物种组成变化对生态系统功能的影响(Webb et al, 2010)及对于干扰的响应(Mouillot et al, 2013)。

在自然群落中, 物种间性状的差异被认为是物种共存的重要前提, 因此一直是植物功能性状变异研究的主要内容(Díaz et al, 2004)。物种内的不同个体是构建群落结构的核心, 故植物功能性状的研究也应以物种的个体为基础(Violle et al, 2007, 2012)。然而由于取样、研究尺度等原因, 许多植物功能性状研究中对种内个体性状的变异考虑较少, 通常采用植物性状平均值来反映不同环境梯度或者干扰状况下的功能性群落结构和群落构建规则。Jackson等(2013)认为种间变异对于群落构建的贡献更大, 种内变异既不能预测植物功能性状的变化, 也不能提高预测的准确性。但越来越多的证据表明, 物种间的性状变异研究具有一定的局限性, 只有结合种内和种间性状变异才可能真实反映在群落构建过程中, 种内水平上物种对环境变化和资源竞争的影响(Albert et al, 2010a, b; Jung et al, 2014; Plourde et al, 2015)。Albert等(2010a)研究发现30%的功能性状变异来源于种内个体差异, 而且在不同环境和群落内, 不同功能性状的种间和种内差异也存在显著不同(Siefert et al, 2015)。植物通过种内变异能很好地调节生态过程如分解作用和抵抗植食性动物(Laforest-Lapointe et al, 2014), 而且个体变异可使物种通过非生物和生物筛选过程进入局域群落

(Jung et al, 2010)。植物种内性状变异表征了植物沿生物和非生物梯度上的最大适应能力, 从根本上决定了植物的生态位宽度(Ackerly & Cornwell, 2007; Albert et al, 2010b)。Laforest-Lapointe等(2014)发现种内性状变异是决定植物能否应对气候变化和其他环境因子改变的重要因素。多数物种在不同环境下通过功能性状的可塑性或遗传多样性来适应不同的生境。因此探讨种内个体变异能够更好地理解群落中物种多样性维持机制, 并有助于预测不同环境条件下的群落组成(Valverde et al, 2013; Fortunel et al, 2014; Laughlin et al, 2014)。在局域尺度上的群落生态学研究, 只有考虑物种内个体水平的功能性状差异才能深入理解多物种共存机制及其群落构建规则(Violle et al, 2012; Kang et al, 2014)。

叶片是植物光合作用的最主要场所, 其功能性状或经济谱(economics spectrum)能够很好地表征养分循环、生产力等生态系统功能特征(Garnier et al, 2004; Wright et al, 2004)。植物叶习性的差异是光合能力和叶寿命之间的权衡, 在一定程度上决定了植物的不同生态学策略。在森林生态系统中, 目前开展的基于个体水平的性状变异研究主要针对同一叶习性植物, 而对不同叶习性物种种内个体之间的功能性状差异的研究还比较有限。了解不同叶习性树木个体功能性状的差异不仅能够扩展基于个体水平的群落功能生态学研究(Violle et al, 2012), 而且有助于探究不同尺度下落叶和常绿树种共存的生态学机理(Quigley & Platt, 2003)。

亚热带常绿阔叶林是分布在我国亚热带地区最具代表性的植被类型, 是结构最复杂、生产力最高、生物多样性最丰富的地带性植被类型之一, 对维护区域生态环境和全球碳平衡等具有重要作用。常绿落叶阔叶混交林是我国亚热带纬度偏北或海拔较高处山地森林的主体, 具有落叶阔叶林向常绿阔叶林过渡的特征(中国森林编辑委员会, 2000)。常绿落叶阔叶混交林为研究不同叶习性物种共存机制和性状变异提供了良好的研究对象。本研究以亚热带常绿落叶阔叶林为研究对象, 在建立的森林动

态样地中选取不同叶习性的优势树种,通过比较4种功能性状的种间和种内差异,主要探讨两个问题:(1)常绿和落叶树种功能性状的差异及变异程度。(2)不同功能性状种内和种间变异对于性状变异贡献程度的差异。

1 材料和方法

1.1 研究区域概况

研究地点位于湖北省恩施市星斗山国家级自然保护区(29°57'–30°10' N, 108°57'–109°27' E)。保护区总面积68,339 ha, 主峰星斗山海拔1,751.2 m。该地处于北亚热带与暖温带的过渡性地带,属热带大陆性季风气候。年平均日照时数1,298.9 h, 年平均气温12°C, 无霜期255 d, 年平均降水量1,471.7 mm, 年平均蒸发量1,109.2 mm。降水年内季节分配不均匀, 5–9月间的降水量占全年的71%。土壤类型主要有黄壤(海拔800 m以下)、黄棕壤(海拔800–1,500 m)和棕壤(海拔1,500 m以上)。目前亚热带常绿落叶阔叶混交林为该地区的主要植被类型(姚兰等, 2015)。该区域有维管束植物200科843属2,033种, 包括水杉(*Metasequoia glyptostroboides*)、珙桐(*Davidia involucrata*)、蕹菜(*Brasenia schreberi*)、南方红豆杉(*Taxus chinensis* var. *mairei*)等8种国家I级保护植物和台湾杉(*Taiwania cryptomerioides*)、黄杉(*Pseudotsuga sinensis*)、榧树(*Torreya grandis*)、水青树(*Tetracentron sinense*)等29种国家II级保护植物。

亚热带常绿落叶阔叶混交林群落乔木层高度12–14 m, 主要优势种是亮叶水青冈(*Fagus lucida*)、多脉青冈(*Cyclobalanopsis multinervis*)和川陕鹅耳枥(*Carpinus fargesiana*), 主要伴生种是利川润楠(*Machilus lichuanensis*)和齿缘吊钟花(*Enkianthus serrulatus*)。灌木层高度3–5 m, 优势种为翅柃(*Eurya alata*), 主要伴生种为半边月(*Weigela japonica*)和茶茱萸(*Viburnum setigerum*)等。

1.2 取样方法和数据收集

2013年7–8月, 在湖北星斗山国家级自然保护区的亚热带常绿落叶阔叶混交林内设置48个空间上不连续的20 m × 20 m的森林动态样地。按照史密森研究院热带林业科学中心(CTFS)的样地建设方法(Condit, 1998), 对样地中所有胸径(DBH) ≥ 1 cm的木本植物进行标记、编号、胸径测定和坐标测量。2014年6–8月, 依照最新的植物功能性状测定方

法(Perez-Harguindeguy et al, 2013), 根据森林动态样地群落调查资料, 对样地内的树木进行叶片和枝条采样。首先对每个样地内所有胸径 ≥ 10 cm的个体全部采样。然后根据每个样地内的物种调查数据, 对样地内胸径 < 10 cm的个体按照胸径从大到小依次选择5个个体进行采样。如果每个样地中物种的个体数不足5个则全部进行采样。利用高枝剪在每个植株的林冠采集5–10枚完整无病虫害的叶片。由于森林动态样地中的树木为定期监测对象, 考虑到采样数量较多, 我们采集了2–3年生枝条进行植物功能性状测定。每个枝条样品长约10 cm, 直径约1 cm。

在每株样本采集的5–10枚完整叶片中, 选取2枚最为完整、大小相近的健康叶片, 用叶面积仪(LI-COR 3000C Area Meter, LI-COR, Lincoln, USA)测定每个叶片(包括叶柄)的面积。枝条去皮后使用电子天平(赛多利斯BSA223S, 北京赛多利斯天平有限公司, 北京)和密度天平组件(赛多利斯DK01-C, 北京赛多利斯天平有限公司, 北京)进行体积测定。测量叶片和枝条的鲜重, 然后烘干(80°C) 24–48 h后称量干重。计算每个个体的比叶面积(specific leaf area, SLA)、叶面积(lamina area, LA)、叶干物质含量(leaf dry matter content, LDMC)和比茎密度(stem specific density, SSD)。以上测定工作共获得3,264株树木的植物功能性状数据。

1.3 数据分析

在上述数据的基础上, 选取物种个体数大于45的28个主要树种(采样区域内多度排序前28位的物种)(常绿14种, 落叶14种)进行植物功能性状种间和种内变异分析。选取的28个树种样品总数量2,281个, 平均每个树种81个样品(范围为45–142)。

首先我们对上述样品进行随机抽样(99次), 保证分析中每个树种的样品数量均为45个。由于植物功能性状数据不满足正态分布, 我们使用Komo-gorov-Smirnov非参数检验比较常绿植物和落叶植物在4个不同功能性状上的差异。利用变异系数 $CV = (\text{标准偏差}SD \div \text{平均值}M) \times 100\%$, 计算物种间和物种内植物功能性状的变异程度。利用计算得到的每个物种的变异系数, 计算物种间的平均值和标准差, 从而得到种间变异系数。利用混合效应模型(mixed effects models)分析不同叶习性(常绿和落叶)、物种(常绿和落叶树种各14种)、个体(每种物种

45个)对植物功能性状变异的影响,其中,叶习性(常绿和落叶)是固定效应,物种和个体是随机效应。利用方差分解方法计算叶习性、物种和个体对功能性状数值变异的贡献程度(Crawley al, 2013)。利用相关分析分别检验常绿和落叶树种在种间和种内水平上不同性状间的相关性。物种间相关性是利用物种性状平均值进行分析,物种内水平的相关性直接采用每个植物个体实测性状值进行分析。为探讨个体大小是否能影响种内性状相关性,以树木胸径作为协变量进行偏相关分析。运用R软件(3.1.1)中的“pwr”和“nlme”分析包完成以上统计检验。显著度设定为 $P < 0.05$ 。

2 结果

2.1 常绿和落叶植物功能性状差异

比叶面积($D = 0.644, P < 0.001$)、叶干物质含量

($D = 0.167, P < 0.001$)、叶面积($D = 0.261, P < 0.001$)和比茎密度($D = 0.111, P < 0.001$)在常绿和落叶树种之间均存在极显著的差异(图1)。常绿树种的比叶面积($153.52 \pm 70.35 \text{ cm}^2/\text{g}$)和叶面积($51.60 \pm 23.84 \text{ cm}^2$)显著低于落叶树种($285.43 \pm 86.31 \text{ cm}^2/\text{g}$ 和 $63.98 \pm 47.40 \text{ cm}^2$),特别是比叶面积仅为落叶树种的53.7%。与此相反,常绿树种的叶干物质含量($0.38 \pm 0.09 \text{ g/g}$)和比茎密度($0.56 \pm 0.08 \text{ g/cm}^3$)则显著高于落叶树种($0.30 \pm 0.09 \text{ g/g}$ 和 $0.51 \pm 0.09 \text{ g/cm}^3$)。

2.2 种间和种内变异系数

常绿和落叶树种在种间和种内水平上各个性状均存在不同程度的变异,3个叶性状(比叶面积、叶干物质含量和叶面积)种间和种内的变异系数均大于比茎密度的变异系数(图2)。常绿和落叶树种的叶干物质含量和比茎密度在种间和种内水平的变异系数比较接近,且变异系数均小于30%。常绿树种

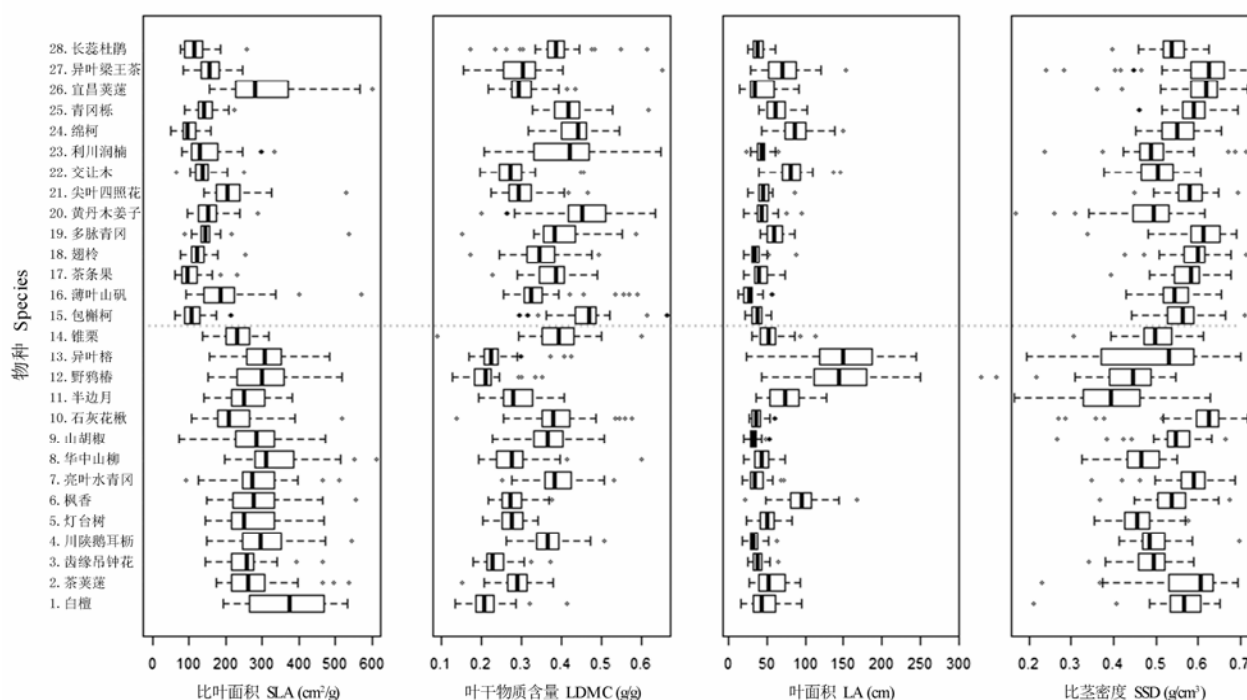


图1 星斗山常绿落叶阔叶混交林常绿和落叶树种4个功能性状箱式图。圆点代表植物个体性状值。落叶树种: 1–14; 常绿树种: 15–28。

Fig. 1 Boxplot of 4 plant functional traits value for evergreen and deciduous tree species of evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest in Xingdoushan. The dot represents the trait value of plant individual. 1–14: Deciduous trees; 15 to 28: Evergreen trees; 1, *Symplocos paniculata*; 2, *Viburnum setigerum*; 3, *Enkianthus serrulatus*; 4, *Carpinus fargesiana*; 5, *Bothrocaryum controversum*; 6, *Liquidambar formosana*; 7, *Fagus lucida*; 8, *Clethra fargesii*; 9, *Lindera glauca*; 10, *Sorbus folgneri*; 11, *Weigela japonica*; 12, *Euscaphis japonica*; 13, *Ficus heteromorpha*; 14, *Castanea henryi*; 15, *Lithocarpus cleistocarpus*; 16, *Symplocos anomala*; 17, *Symplocos phyllocalyx*; 18, *Eurya alata*; 19, *Cyclobalanopsis multinervis*; 20, *Litsea elongata*; 21, *Dendrobenthamia angustata*; 22, *Daphniphyllum macropodum*; 23, *Machilus lichuanensis*; 24, *Lithocarpus henryi*; 25, *Cyclobalanopsis glauca*; 26, *Viburnum erosum*; 27, *Nothopanax davidii*; 28, *Rhododendron stamineum*. SLA, Specific leaf area; LDMC, Leaf dry matter content; LA, Lamina area; SSD, Stem specific density.

的比叶面积在种间(32%)和种内(30%)水平的变异系数接近,但是落叶树种比叶面积在种内水平的变异系数(28%)明显高于种间水平(14%)。常绿和落叶树种的叶面积种间变异系数(36%和63%)均高于种内变异(27%和30%),但落叶树种的差异更明显。

2.3 功能性状变异的来源

混合效应模型的结果表明种间、种内及叶习性对植物功能性状值的影响具有不同效应(表1)。比叶面积的变化主要来源于叶习性(57.49%),而种间和种内的贡献相对较少。叶干物质含量的变化主要来

源于种间变异(38.12%)和种内变异(33.88%)。与其他性状相比,叶习性对叶面积和比茎密度的变化贡献率较小。叶面积变化主要来源于种间变异(66.80%),其次为种内变异(27.52%);而比茎密度的变化主要来源于种内变异(51.50%),其次为种间变异(32.52%)。

2.4 种间和种内水平上植物功能性状的相关性

落叶树种各功能性状在种间水平的相关性显著程度均低于种内个体水平(表2)。落叶树种种间和种的叶干物质含量和叶面积的相关性分别达到显

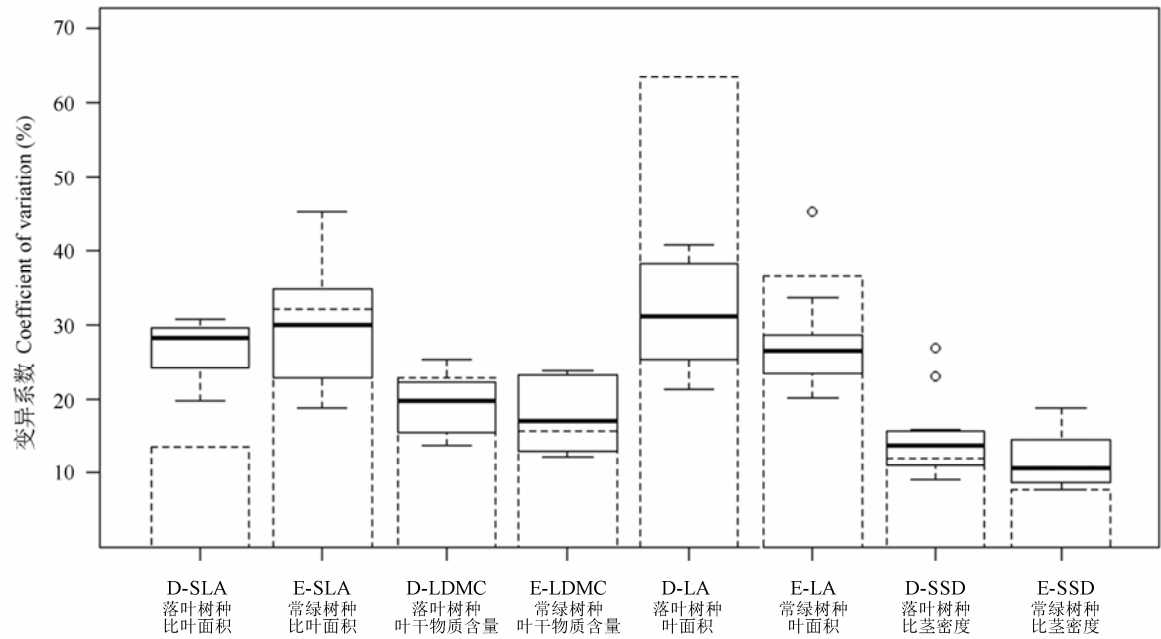


图2 星斗山常绿落叶阔叶混交林常绿和落叶树种不同叶习性的植物功能性状变异系数。圆圈代表物种平均性状值,柱状图代表物种间的变异系数,箱式图代表物种个体之间的变异系数。

Fig. 2 Coefficient of variation of plant functional traits for plant species with different leaf habits of evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest in Xingdoushan. The circle represents the average trait value of the species. Histograms represent inter-specific coefficient of variation and box figures represent intraspecific coefficient of variation. D: Deciduous trees; E: Evergreen trees; SLA, Specific leaf area; LDMC, Leaf dry matter content; LA, Lamina area; SSD, Stem specific density.

表1 叶习性、种间及种内对不同植物功能性状变异的贡献

Table 1 Contributions of leaf habit, interspecific and intraspecific to different plant functional traits variation

性状 Trait	贡献百分比 Percentage of contribution (%)			
	叶习性 Leaf habit	种间 Interspecific	种内 Intraspecific	随机误差 Random error
比叶面积 Specific leaf area	57.49	12.47	25.51	4.53
叶干物质含量 Leaf dry matter content	21.92	38.12	33.88	6.08
叶面积 Lamina area	0.33	66.80	27.52	5.35
比茎密度 Stem specific density	7.52	32.52	51.50	8.46
平均值 Mean	21.81	37.48	34.60	6.11

表2 常绿和落叶树种种间和种内水平性状相关性
Table 2 Trait correlation of evergreen and deciduous plants between interspecific and intraspecific level

性状 Trait	种间 Interspecific level				种内(胸径作为协变量的偏相关系数) Intraspecific (Partial correlation rates of DBH as covariate)			
	SLA	LDMC	LA	SSD	SLA	LDMC	LA	SSD
落叶树种 Deciduous plant								
比叶面积 Specific leaf area (SLA)	1.00				1.00			
叶干物质含量 Leaf dry matter content (LDMC)	-0.50	1.00			-0.40*** (-0.40***)	1.00		
叶面积 Lamina area (LA)	0.14	-0.57*	1.00		0.03 (0.03)	-0.36*** (-0.35**)	1.00	
比茎密度 Stem specific density (SSD)	-0.06	0.45	-0.42	1.00	-0.03 (-0.03)	0.26*** (0.22**)	-0.23*** (-0.18***)	1.00
常绿树种 Evergreen plant								
比叶面积 SLA	1.00				1.00			
叶干物质含量 LDMC	-0.54*	1.00			-0.49*** (-0.48***)	1.00		
叶面积 LA	-0.25	-0.09	1.00		-0.14*** (-0.10*)	-0.06 (-0.02**)	1.00	
比茎密度 SSD	0.27	-0.27	0.09	1.00	0.03 (0.04)	0.04 (-0.04)	-0.05 (0.01)	1.00

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$.

著($P < 0.05$)和极显著($P < 0.001$)水平。常绿树种在种间水平上仅比叶面积与叶干物质含量表现出显著的($P < 0.05$)负相关性,而在种内个体水平上,比叶面积与叶干物质含量和叶面积均存在极显著($P < 0.001$)的相关性(表2)。

3 讨论

3.1 常绿和落叶树种功能性状的差异

本研究结果表明,4个功能性状(比叶面积、叶干物质含量、叶面积和比茎密度)在常绿和落叶树种之间均存在显著差异,这种差异反映了不同叶习性树种形态和功能的内在区别(Tomlinson et al, 2014)。对植物来说,叶片与光照的截获和二氧化碳的同化有关,是植物光合作用和蒸腾作用的场所;树枝和树干等主要负责运输水分和营养物质,并提供高度和机械支持,从而提高植物截取光照的竞争力(Cornelissen et al, 2003)。植物叶片和木材密度的差异能够反映树种在生态策略上的差异,通常高比叶面积表明树种采用资源获取性策略,而高叶干物质含量和比茎密度表明树种采用保守性策略。我们的结果也进一步证明了亚热带常绿落叶阔叶混交林内常绿和落叶树种的生态学差异。

本研究区域的常绿落叶阔叶混交林的林冠层通常由落叶树种占优势,常绿树种主要分布在亚冠层和灌木层(黄永涛等, 2015)。落叶树种通常采取高生长率的生态策略(Grime et al, 1977),本研究结果也表明,与常绿树种相比,落叶树种具备较高的比

叶面积和叶面积,较低的叶干物质含量和比茎密度。这是由于落叶树种通过不断地把光合作用的产物分配到植物的向上生长和叶面积增长,以便在适合生长的季节内获得更多的碳水化合物,并采取落叶的方式来克服不良环境对树木生长的不利影响(Kitajima et al, 1994; Poorter & Kitajima, 2007)。常绿树种采用保守性策略获取稀缺资源(Poorter & Kitajima, 2007),生物量一部分用于根茎的生长,另一部分用于投资枝干和叶片组织的硬度的生长,以抵御低温和干旱环境(Reich et al, 1992)。因此,常绿树种具备较高的叶干物质含量和比茎密度,但是比叶面积和叶面积较落叶树种低。这种生态策略的差异直接减少了局域小尺度下常绿和落叶树种的生物竞争强度,最终在该地段形成了亚热带山地常绿落叶阔叶混交林的复杂群落。

3.2 植物功能性状的种间和种内变异

植物功能性状在物种间和物种内个体间的差异对于群落构建具有重要的生态学意义(Violle et al, 2012),群落构建理论表明生境和生物竞争影响性状值的分布(Weiher et al, 2011)。生境过滤作用能够减少性状值的变化范围,然而竞争又导致共存生物生态位分化(Kraft et al, 2008; Cornwell & Ackeryly, 2009; Jung et al, 2010)。一方面,栖息地通过生境过滤筛选出一组与环境条件匹配的具有相似功能性状的物种,另一方面,资源竞争可通过个体功能性状变异限制具有相似性状的物种,从而形成生态位的分化。植物的性状是遗传因素、生境过滤和

资源竞争共同作用的结果。本文变异分解结果表明,叶面积的变异主要来源于种间,受到遗传因素限制,具有稳定的变化特性,而比叶面积和比茎密度种内变异的贡献均大于种间变异。比叶面积和比茎密度反映的是不同植物个体的投入和产出策略,实际上反映了群落减少竞争的部分策略。本研究结果显示比叶面积和比茎密度的种内变异均大于种间变异,这表明环境过滤作用会导致具有相似功能性状的物种在局域生境中共存,而这些共存物种会通过种内变异呈现某些生态策略的趋异性,从而减少生物竞争强度,即生境过滤和限制相似性在群落构建过程中同时发挥了重要作用(Swenson & Enquist, 2009; Ding et al, 2012)。

与其他3个性状相比,种内和种间变异对叶干物质含量的贡献基本一致,这表明叶片在干物质存储方面,不同树种及其不同个体均采用较为一致的变异方式来适应本地区的不同生境条件和生物竞争。本研究同时还发现叶性状的种间和种内变异均大于比茎密度,这与Kang等(2014)叶片性状在种间和种内变异均高于木质性状的研究结果一致。这说明叶片由于具有更强的可塑性(种内变异),能够通过改变个体差异而提高个体之间在比叶面积上的差异,从而可更加充分地利用常绿落叶阔叶混交林在垂直空间和时间上的光照差异。

3.3 种内变异研究的重要性

本研究结果表明,与种间变异对性状的平均贡献(37.4%)相比,植物性状的种内平均变异贡献率(34.6%)同样不能忽略。种内变异是植物应对环境变化的重要响应机制,是预测植物动态变化的重要内容(宝乐和刘艳红, 2009; Violle et al, 2012; Laforest-Lapointe et al, 2014)。相关性分析结果表明性状间种内水平的相关性较种间水平显著。如忽略种内变异,只考虑共存物种的平均性状值之间的相关性,将会低估物种间生态位和性状的重叠程度(Albert et al, 2010a),最终会导致低估物种在竞争中的相对作用(Mouillot et al, 2013)。通过种内性状变异研究能更好地表现植物对特定外部环境的适应性(Gratani et al, 2003)。Jung等(2014)研究表明种内变异比物种更替的相对贡献更大,群落中的种内差异随处可见,这也是达尔文自然选择理论的基础(Violle et al, 2012)。基于种间的性状值仅仅反映不同生境下的物种组成变化情况,而如果考虑了种内

水平的功能性状变异则能够揭示物种更替、种内基因型差异及环境条件导致的形态可塑性(Auger & Shipley, 2013)。

生物相互作用和生态位互补最终发生于群落内相邻的树种间,并且可通过改变个体水平上的功能性状来适应相邻物种的生长和存活,今后的研究中,应该关注这种微尺度下种间和种内变异对于群落构建和物种共存的影响(Ackerly et al, 2007)。基于种内水平的研究可能是群落生态学新的突破口,也是目前群落生态学普遍关注的一个热点(Violle et al, 2007; Auger & Shipley, 2013; Kang et al, 2014)。尽管在研究过程中根据实际情况会分别采用基于物种水平和种内水平的功能性状分析,但是在分析不同生境条件时必须考虑不同生境或者样地内物种个体之间的差异(Baraloto et al, 2010)。本研究中采用的方法建立在以往标准采样方法(Perez-Harguindeguy et al, 2013)基础之上,因此与分析种间和种内性状差异的研究相比(Messier et al, 2010; Read et al, 2014),还存在个体层次上的样本数偏小的缺陷。在局域尺度上个体变异的研究中,进一步考虑不同林冠、个体、微环境等层次上功能性状的变化将能够进一步解释群落物种共存的重要生态学机理。

参考文献

- Ackerly DD, Cornwell WK (2007) A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters*, 10, 135–145.
- Albert CH, Thuiller W, Yoccoz NG, Douzet R, Aubert S, Lavorel S (2010a) A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- vs. interspecific variability in plant traits. *Functional Ecology*, 24, 1192–1201.
- Albert CH, Thuiller W, Yoccoz NG, Soudant A, Boucher F, Saccone P, Lavorel S (2010b) Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology*, 98, 604–613.
- Auger S, Shipley B (2013) Interspecific and intraspecific trait variation along short environmental gradients in an old-growth temperate forest. *Journal of Vegetation Science*, 24, 419–428.
- Bao L, Liu YH (2009) Comparison of leaf functional traits in different forest communities in Mountains Dongling of Beijing. *Acta Ecologica Sinica*, 29, 3692–3703. (in Chinese with English abstract) [宝乐, 刘艳红 (2009) 东灵山地区不同森林群落叶功能性状比较. *生态学报*, 29, 3692–3703.]
- Baraloto C, Paine CET, Patino S, Bonal D, Herault B, Chave J

- (2010) Functional trait variation and sampling strategies in species-rich plant communities. *Functional Ecology*, 24, 208–216.
- Chapin FSI, Zavaleta ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S, Sala OE, Hobbie SE, Mack MC, Díaz S (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405, 234–242.
- Condit R (1998) Ecological implications of changes in drought patterns: shifts in forest composition in Panama. *Climatic Change*, 39, 413–427.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, Steege HT, Morgan HD, Heijden MGAV, 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.
- Cornwell WK, Ackerly DD (2009) Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 79, 109–126.
- Díaz S, Asri Y, Band SR, Basconcelo S, Castro-Díez P, Hamzehee GFB, Khoshnevi M, Pérez-Harguindeguy N, Pérez-Rontomé MC, Shirvany A, Hodgson JG, Vendramini F, Yazdani S, Abbas-Azimi R, Bogaard A, Boustani S, Charles M, Dehghan M, de Torres-Espuny L, Falczuk V, Guerrero-Campo J, Thompson K, Hynd A, Jones G, Kowsary E, Kazemi-Saeed F, Maestro-Martínez M, Romo-Díez A, Shaw S, Siavash B, Villar-Salvador P, Zak MR, Cabido M, Cornelissen JHC, Jalili A, Montserrat-Martí G, Grime JP, Zarrinkamar F (2004) The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15, 295–304.
- Ding Y, Zang RG, Letcher SG, Liu SR, He FL (2012) Disturbance regime changes the trait distribution, phylogenetic structure and community assembly of tropical rain forests. *Oikos*, 121, 1263–1270.
- Editorial Board of Forest in China (2000) *Forest in China*, Vol 3, Broad-leaved Forest. China Forestry Publishing House, Beijing [中国森林编辑委员会 (2000) 中国森林第三卷: 阔叶森林. 中国林业出版社, 北京.]
- Fortunel C, Paine CET, Fine PVA, Kraft NJB, Baraloto C (2014) Environmental factors predict community functional composition in Amazonian forests. *Journal of Ecology*, 102, 145–155.
- Garnier E, Cortez J, Billes G, Navas ML, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A, Neill C, Toussaint JP (2004) Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 2630–2637.
- Gratani L, Meneghini M, Pesoli P, Crescente MF (2003) Structural and functional plasticity of *Quercus ilex* seedlings of different provenances in Italy. *Trees-Structure and Function*, 17, 515–521.
- Grime JP (1977) Evidence for existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111, 1169–1194.
- Huang YT, Yao L, Ai XR, Lü SA, Ding Y (2015) Quantitative classification of the subtropical evergreen-deciduous broad-leaved mixed forest and the deciduous and evergreen species composition structure across two national nature reserves in the southwest of Hubei, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 990–1002. (in Chinese with English abstract) [黄永涛, 姚兰, 艾训儒, 吕世安, 丁易 (2015) 鄂西南两个自然保护区亚热带常绿落叶阔叶混交林类型及其常绿和落叶物种组成结构分析. *植物生态学报*, 39, 990–1002.]
- Jackson BG, Peltzer DA, Wardle DA (2013) The within-species leaf economic spectrum does not predict leaf litter decomposability at either the within-species or whole community levels. *Journal of Ecology*, 101, 1409–1419.
- Jung V, Albert CH, Violle C, Kunstler G, Loucougaray G, Spiegelberger T (2014) Intraspecific trait variability mediates the response of subalpine grassland communities to extreme drought events. *Journal of Ecology*, 102, 45–53.
- Jung V, Violle C, Mondy C, Hoffmann L, Muller S (2010) Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology*, 98, 1134–1140.
- Kang M, Chang SX, Yan E, Wang X (2014) Trait variability differs between leaf and wood tissues across ecological scales in subtropical forests. *Journal of Vegetation Science*, 25, 703–714.
- Kitajima K (1994) Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*, 98, 419–428.
- Kraft NJB, Valencia R, Ackerly DD (2008) Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 322, 580–582.
- Laforest-Lapointe I, Martínez-Vilalta J, Retana J (2014) Intraspecific variability in functional traits matters: case study of Scots pine. *Oecologia*, 175, 1337–1348.
- Laughlin DC (2014) Applying trait-based models to achieve functional targets for theory-driven ecological restoration. *Ecology Letters*, 17, 771–784.
- Lavorel S, Garnier E (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16, 545–556.
- Liu XJ, Ma KP (2015) Plant functional traits-concepts, applications and future directions. *Science China: Life Science*, 45, 325–339. (in Chinese with English abstract) [刘晓娟, 马克平 (2015) 植物功能性状研究进展. *中国科学: 生命科学*, 45, 325–339.]
- Messier J, McGill BJ, Lechowicz MJ (2010) How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters*, 13, 838–848.
- Mouillot D, Graham N, Villegier S, Mason N, Bellwood DR (2013) A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, 28, 167–177.
- Perez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MS, Cornwell WK, Craine

- JM, Gurvich DE, Urcelay C, Veneklaas EJ, Reich PB, Poorter L, Wright IJ, Ray P, Enrico L, Pausas JG, de Vos AC, Buchmann N, Funes G, Quetier F, Hodgson JG, Thompson K, Morgan HD, ter Steege H, van der Heijden MGA, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti MV, Conti G, Staver AC, Aquino S, Cornelissen JHC (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167–234.
- Plourde BT, Boukili VK, Chazdon RL, Anten N (2015) Radial changes in wood specific gravity of tropical trees: inter- and intraspecific variation during secondary succession. *Functional Ecology*, 29, 111–120.
- Poorter L, Kitajima K (2007) Carbohydrate storage and light requirements of tropical moist and dry forest tree species. *Ecology*, 88, 1000–1011.
- Quigley MF, Platt WJ (2003) Composition and structure of seasonally deciduous forests in the Americas. *Ecological Monographs*, 73, 87–106.
- Read QD, Moorhead LC, Swenson NG, Bailey JK, Sanders NJ (2014) Convergent effects of elevation on functional leaf traits within and among species. *Functional Ecology*, 28, 37–45.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS (1992) Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*, 62, 365–392.
- Siefert A, Violle C, Chalmandrier L, Albert CH, Taudiere A, Fajardo A, Aarssen LW, Baraloto C, Carlucci MB, Cianciaruso MV, Dantas LV, de Bello F, Duarte LDS, Fonseca CR, Freschet GT, Gaucherand S, Gross N, Hikosaka K, Jackson B, Jung V, Kamiyama C, Katabuchi M, Kembel SW, Kichenin E, Kraft NJB, Lagerström A, Bagnoussé-Pinguet YL, Li Y, Mason N, Messier J, Nakashizuka T, Overton JM, Peltzer DA, Pérez-Ramos IM, Pillar VD, Prentice HC, Richardson S, Sasaki T, Schamp BS, Schöb C, Shipley B, Sundqvist M, Sykes MT, Vandewalle M, Wardle DA (2015) A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters*, 18, 1406–1419.
- Siso S, Camarero JJ, Gil-Pelegrin E (2001) Relationship between hydraulic resistance and leaf morphology in broadleaf *Quercus* species: a new interpretation of leaf lobation. *Trees-Structure and Function*, 15, 341–345.
- Swenson NG, Enquist BJ (2009) Opposing assembly mechanisms in a Neotropical dry forest: implications for phylogenetic and functional community ecology. *Ecology*, 90, 2161–2170.
- Tomlinson KW, Poorter L, Bongers F, Borghetti F, Jacobs L, van Langevelde F (2014) Relative growth rate variation of evergreen and deciduous savanna tree species is driven by different traits. *Annals of Botany*, 114, 315–324.
- Valverde BOJ, Smemo KA, Feinstein LM, Kershner MW, Blackwood CB, Guo D (2013) The distribution of below-ground traits is explained by intrinsic species differences and intraspecific plasticity in response to root neighbours. *Journal of Ecology*, 101, 933–942.
- Violle C, Enquist BJ, McGill BJ, Jiang L, Albert CH, Hulshof C, Jung V, Messier J (2012) The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 27, 244–252.
- Violle C, Navas M, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007) Let the concept of trait be functional. *Oikos*, 116, 882–892.
- Webb CT, Hoeting JA, Ames GM, Pyne MI, Poff NL (2010) A structured and dynamic framework to advance traits-based theory and prediction in ecology. *Ecology Letters*, 13, 267–283.
- Weier E, Freund D, Bunton T, Lee T (2011) Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366, 2403–2413.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas ML, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.
- Yao L, Ai XR, Lü SA, Feng G, Liu JC, Huang YT (2015) Characteristics of community types and structures, and species diversity of natural secondary forests in Xingdou Mountain of Hubei Province. *Scientia Silvae Sinicae*, 51(11), 1–7. (in Chinese with English abstract) [姚兰, 艾训儒, 吕世安, 冯广, 刘峻城, 黄永涛 (2015) 湖北星斗山天然次生林的群落类型、结构与物种多样性特征. *林业科学*, 51(11), 1–7.]

(责任编辑: 米湘成 责任编辑: 黄祥忠)