

张入匀等(2019)的文章勘误

张入匀等发表于《生物多样性》2019年第12期(1279–1290页)的文章《[鼎湖山南亚热带常绿阔叶林叶功能性状沿群落垂直层次的种内变异](#)》中作者提供的原稿有以下错误：(1)图6及其对应的结果有误；(2)图5和图7中有部分小图未标示对数转换，现予以更正。

Erratum of the article from author Ruyun Zhang et al (2019)

In the December 2019 issue, Biodiversity Science 27 (12): 1279–1290, the incorrect figures appear on the paper by Ruyun Zhang et al (“Intraspecific variation of leaf functional traits along the vertical layer in a subtropical evergreen broad-leaved forest of Dinghushan”): (1) Fig. 6 and its results are incorrect; (2) some sub-pictures of Fig. 5 and Fig. 7 unlabeled logarithmic transformation, and the correct pictures and results are as follows.

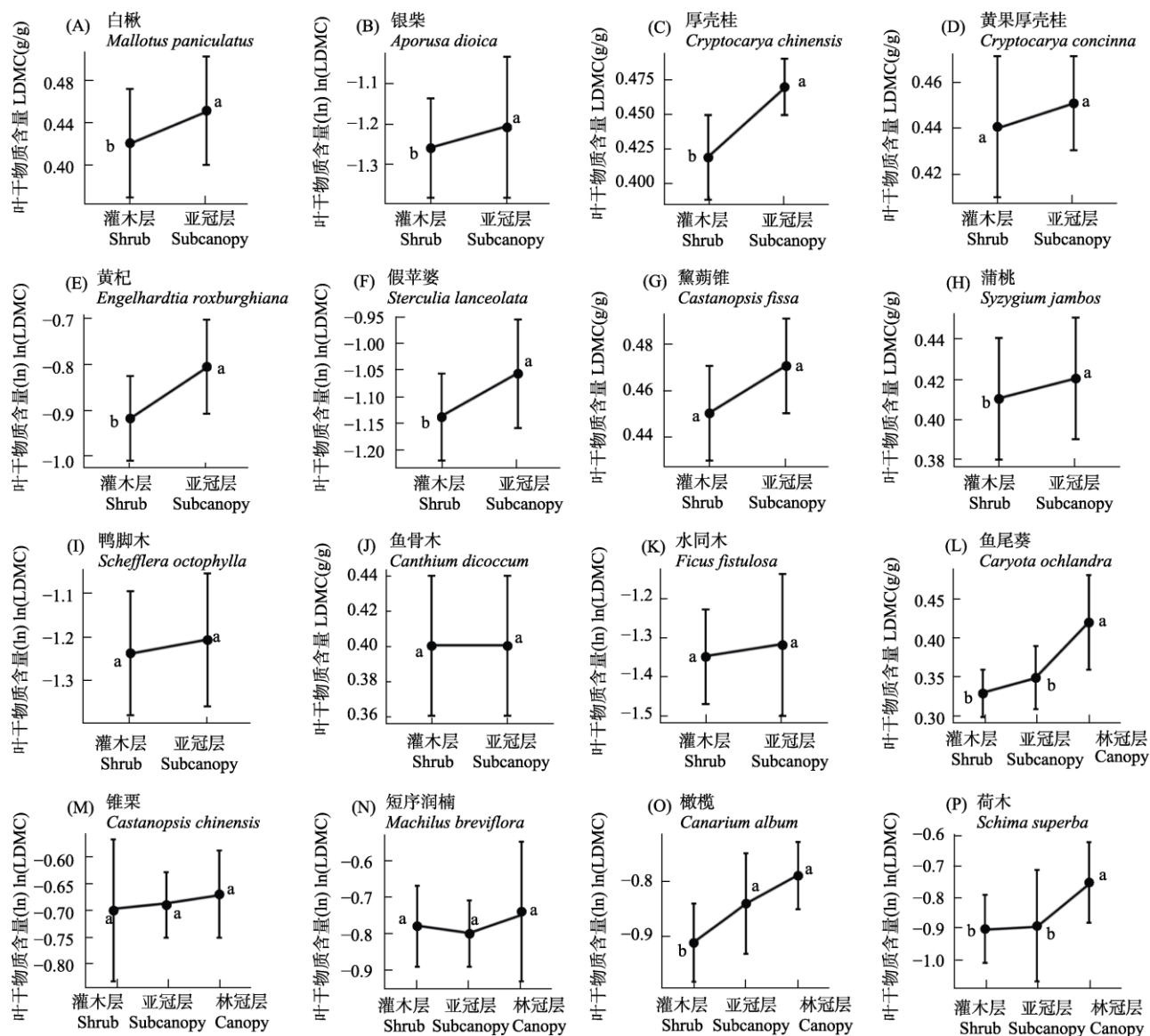


图6 16个树种叶干物质含量种内变异与垂直层次的关系(平均值 ± 标准差)。不同字母表示同一物种的叶干物质含量在不同垂直层次间存在显著差异($P < 0.05$)。

Fig. 6 The relationship between intraspecific variation of leaf dry matter content (LMDC) in 16 species and vertical layer (Mean ± SD). The different letters indicate that leaf dry matter content of the same species significantly varies along different vertical layers at 0.05 level.

(1)结果2.3中，叶功能性状在不同垂直层次种内变异的物种依赖性的部分文字更正如下：而叶干物质含量和叶面积沿垂直层次的种内变异有2种响应类型：57%的树种其叶干物质含量随垂直层次升高而显著增加。

(2)由于部分物种的叶厚度和叶面积做了对数转换，为了更好地展示结果，对图5和图7的部分纵坐标进行了修改。

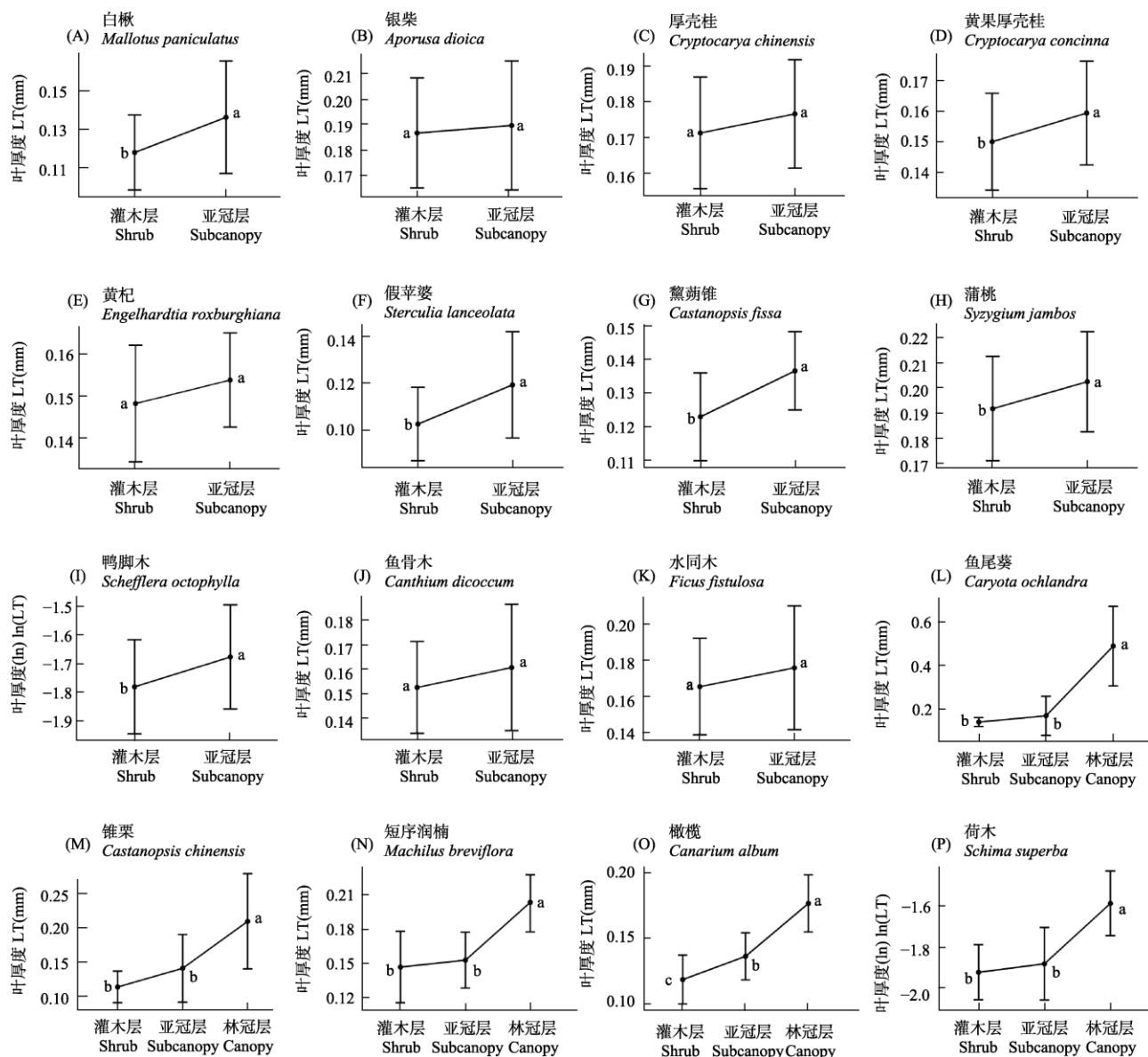


图5 16个树种叶厚度种内变异与垂直层次的关系(平均值 \pm 标准差)。不同字母表示同一物种的叶厚度在不同垂直层次间存在显著差异($P < 0.05$)。

Fig. 5 The relationship between intraspecific variation of leaf thickness (LT) in 16 species and vertical layer (Mean \pm SD). The different letters indicate that leaf thickness of the same species significantly varies along different vertical layers at 0.05 level.

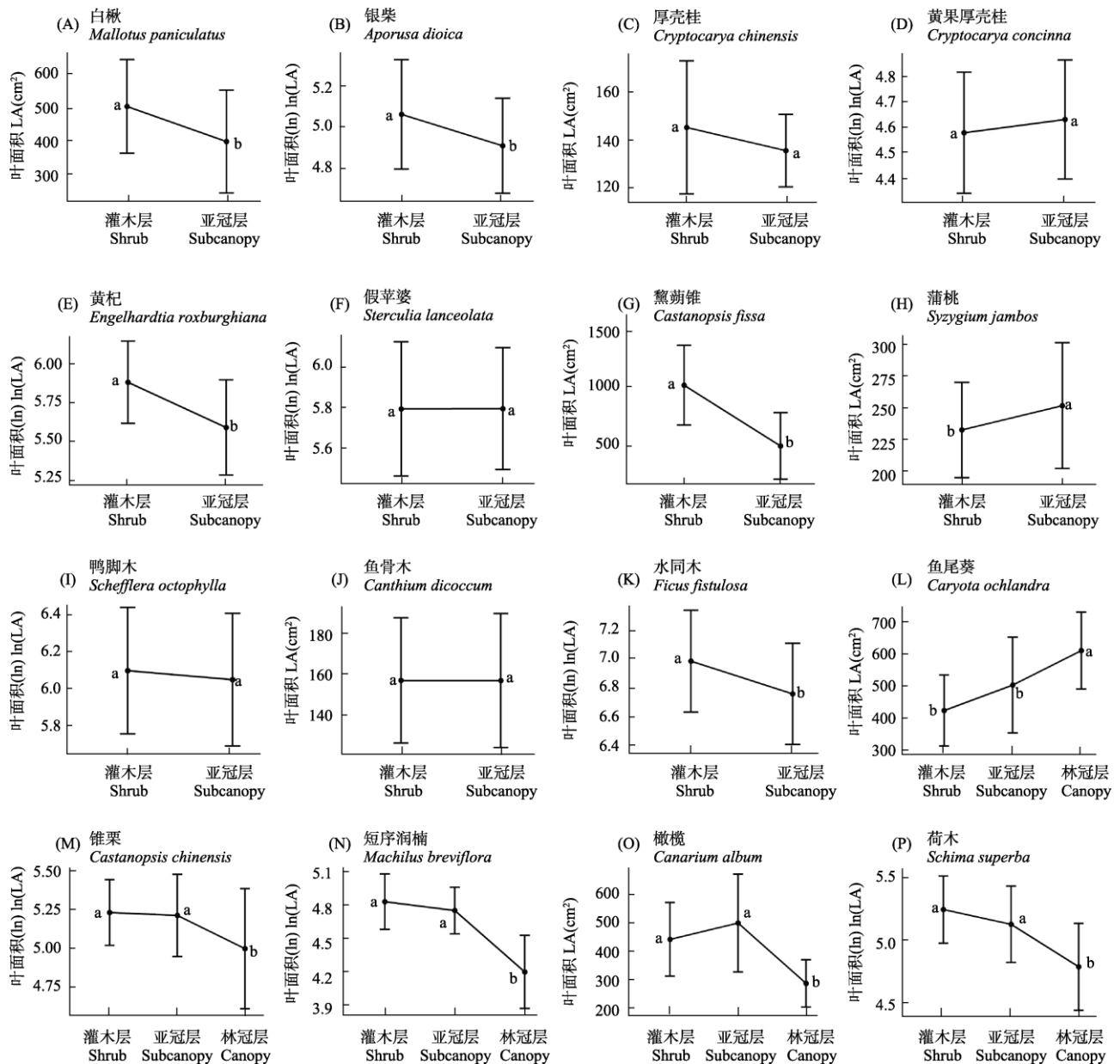


图7 16个树种叶面积种内变异与垂直层次的关系(平均值 \pm 标准差)。不同字母表示同一物种的叶面积在不同垂直层次间存在显著差异($P < 0.05$)。

Fig. 7 The relationship between intraspecific variation of leaf area (LA) in 16 species and vertical layer (Mean \pm SD). The different letters indicate that leaf area of the same species significantly varies along different vertical layers at 0.05 level.



•研究报告•

鼎湖山南亚热带常绿阔叶林叶功能性状 沿群落垂直层次的种内变异

张入匀^{1,2,3} 李艳朋^{1,2,3} 倪云龙^{1,2,3} 桂旭君^{1,2,3} 练琚愉^{1,2} 叶万辉^{1,2*}

1 (中国科学院华南植物园退化生态系统植被恢复与管理重点实验室, 广州 510650)

2 (中国科学院华南植物园广东省应用植物学重点实验室, 广州 510650)

3 (中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 探究功能性状沿着环境梯度如何变化一直以来是基于性状的群落生态学的核心问题之一。尽管功能性状存在种内和种间变异, 但种内变异沿环境梯度如何变化仍有待探究。本文以鼎湖山南亚热带常绿阔叶林1.44 ha塔吊样地内16个树种的2,820个个体为研究对象, 探究4种叶功能性状(比叶面积、叶干物质含量、叶厚度和叶面积)沿群落垂直层次的种内变异。首先, 利用随机效应线性模型量化塔吊样地内的种内变异和种间变异; 其次, 利用Kmeans函数将森林的垂直层次划分为灌木层、亚冠层和林冠层, 并通过构建回归模型探究叶功能性状在群落垂直层次中的种内变异格局。最后, 应用混合线性模型和单因素方差分析的方法探究叶功能性状沿垂直层次的种内变异是否具有物种依赖性。结果表明: 在局域群落中, 并非所有叶功能性状的种内变异都低于种间变异; 叶功能性状在不同垂直层次的种内变异格局存在显著差异, 且种内变异与垂直范围呈正相关; 叶功能性状的种内变异具有较强的物种依赖性, 因此树种差异相对于小环境解释了更多的性状变异; 此外, 不同叶功能性状的种内变异沿垂直层次的变化趋势并不一致。本研究发现种内变异对于物种共存具有重要作用。

关键词: 种内变异; 垂直层次; 小环境; 叶功能性状; 物种共存

Intraspecific variation of leaf functional traits along the vertical layer in a subtropical evergreen broad-leaved forest of Dinghushan

Ruyun Zhang^{1,2,3}, Yanpeng Li^{1,2,3}, Yunlong Ni^{1,2,3}, Xujun Gui^{1,2,3}, Juyu Lian^{1,2}, Wanhui Ye^{1,2*}

1 Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystems, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650

2 Guangdong Provincial Key Laboratory of Applied Botany, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: Exploring how functional traits vary along environmental gradients has always been one of the core issues of trait-based community ecology. While functional traits vary both among species and within species, little is known about how intraspecific variation changes along environmental gradients. We explored how intraspecific trait variations of four leaf functional traits (specific leaf area, leaf dry matter content, leaf thickness, leaf area) varied along vertical layer within community using data for 2,820 individuals belonging to 16 species in a 1.44-ha plot in the south subtropical evergreen broad-leaved forest in Dinghushan. First, we quantified the relative importance of intra- and interspecific trait variation within the canopy crane plot using linear random effect model. Trees were classified into three categories: shrub, subcanopy, canopy using the Kmeans method and investigated the patterns of intraspecific trait variation in different vertical layer using regression models. Finally, we explored whether intraspecific trait variation in different vertical layers depended on species differences using linear mixed effect models and a one-way

收稿日期: 2019-08-28; 接受日期: 2019-12-02

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项(XDB31030000)、国家重点研发计划(2017YFC0505802)、中国森林生物多样性监测网络建设项目和广东省国家级自然保护区生物多样性监测服务项目(1210-1741YDZB0401-1)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: why@scbg.ac.cn

analysis of variance. Results suggest that general intraspecific trait variation was lower than interspecific variation in the local community. Moreover, the pattern of intraspecific trait variation differed significantly among different vertical layer, and intraspecific trait variation was positively correlated with the vertical range. Intraspecific variation of leaf functional traits strongly depended on species differences, so species differences were relatively more important than microenvironment in explaining trait variation. In addition, intraspecific variation of different leaf functional traits showed different trends along vertical layer. Our study found the important role of intraspecific trait variation in species coexistence.

Key words: intraspecific variation; vertical layer; microenvironments; leaf functional traits; species coexistence

植物功能性状(functional traits)是包含了“形态—生理—物候”特征的植物属性, 这些属性通过影响植物的存活、生长和繁殖进而影响其对环境的适应能力(Violle et al, 2007; Reich, 2014)。探究功能性状差异与环境梯度的关系能够预测随环境变化的生态过程, 因此被广泛用于基于性状的群落生态学研究(McGill et al, 2006; Kraft et al, 2008; Shipley et al, 2016)。目前, 基于全球性状数据的研究表明, 大尺度的气候变化可以解释叶片性状变异的一部分, 而小尺度的局域环境对叶片性状变异也存在影响(Wright et al, 2004; Siefert et al, 2015)。在局域群落中, 光合有效辐射、空气温度、相对湿度和蒸汽压亏缺(vapor pressure deficit)等环境因子会呈现梯度性变化(Anhuf & Rollenbeck, 2001), 进而导致比叶面积、叶厚度等叶片性状的平均值随着垂直层次发生显著变化(Petter et al, 2016)。群落内部的环境异质性扩大了植物的生态位, 因此探究群落不同垂直层次中的小环境对性状变异的影响至关重要(Travis et al, 2013; Scheffers et al, 2014)。

诸多研究已经揭示, 植物性状随群落垂直层次的小环境发生显著的变化(Rozendaal et al, 2006; Markesteijn et al, 2007)。林冠作为森林与外界环境相互作用最直接和最活跃的关键生态界面(Hopkin, 2005; Nakamura et al, 2017), 其在光照的直接作用下, 也具有较高的温度。为了更好地适应林冠的强光以及高温环境, 林冠层植物通常具有较高的气孔密度、气孔指数和比叶重(Ichie et al, 2016)。与林冠层植物相比, 林下层植物不仅要在较低光照的环境下实现光合效益最大化, 同时也要降低由于高湿度导致的水分输送的成本(Poorter et al, 2000), 因此它们通常具有较低的叶厚度和气孔密度以及较高的叶面积和比叶面积(Weerasinghe et al, 2014; Kenzo et al, 2015)。由此可见, 在局域群落的垂直空间中,

植物可以通过调节叶功能性状来适应不同的环境, 进而实现在资源获取与资源保守策略中的相互转换(He & Yan, 2018)。尽管以往的研究发现探究群落性状平均值与树高的关系有利于解释不同垂直层次的功能性状差异, 然而这一方法存在一定的局限性(Violle et al, 2012; Petter et al, 2016)。最近的研究已经证明性状的种内变异(intraspecific trait variation)可以调节功能性状对环境的响应方式, 这对理解物种共存机制和预测全球变化有重要意义(Violle et al, 2012; Siefert et al, 2015; Moran et al, 2016; Yang et al, 2018)。这使得生态学者们开始重新审视这一问题, 即在群落生态学的研究中是否要考虑种内变异?

Siefert等(2015)发现全球尺度的种内变异不受气候的影响。但仍有一些树种的种内变异与年均温和年降水量呈现显著关系(Rosbakh et al, 2015; Heilmeyer, 2019)。此外, 功能性状的种内变异也与植株大小密切相关(He & Yan, 2018), 而植株大小也体现了其对垂直层次小环境的响应。以往关于种内变异与垂直层次变化的研究多开展于附生植物群落, Petter等(2016)发现林内附生植物的种内变异更易受垂直层次小环境的影响: 如附生植物的气孔密度与降水量呈正相关, 与蒸汽压亏缺呈负相关(Cach-Perez et al, 2016)。Coyle (2017)则发现林冠层附生植物的性状对环境的响应十分微弱, 但是分类群内的性状变异对环境的响应却十分强烈。对木本植物群落而言, 由于对林冠层开展监测较为困难, 因此相关的研究多局限于林下层。Burton等(2017)发现林下层树种叶功能性状的种内变异在一定程度上受环境条件、资源以及竞争的控制, 其中光照和林下覆盖度是影响种内变异的主要环境因子。

塔吊技术的应用为探究木本植物群落中叶功能性状沿垂直层次的种内变异提供了良好的实验

条件。2014年6月,在中国林冠生物多样性监测专项网的组织下,中国科学院在鼎湖山建立了森林塔吊样地(马克平, 2015; 沈浩等, 2017)。本研究以鼎湖山亚热带常绿阔叶林1.44 ha塔吊样地为研究对象,利用塔吊测量了灌木层、亚冠层以及林冠层共16个物种的2,820个木本植物个体的4种叶功能性状。将垂直层次作为森林群落中随垂直层次梯度性变化的光合有效辐射、温度、相对湿度和蒸汽压亏缺等小环境的替代指标(Petter et al, 2016)。利用单因素方差分析和混合线性模型(linear mixed model)等方法,期望探讨以下科学问题: (1)在局域群落中叶功能性状的种内变异占总变异的比例是多少? (2)叶功能性状在群落不同垂直层的种内变异格局是否不同? (3)叶功能性状在不同垂直层的种内变异是否具有物种依赖性?

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

鼎湖山塔吊样地位于广东省肇庆市鼎湖山国家级自然保护区(23°09'–23°11' N, 112°30'–112°33' E), 面积为1.44 ha (120 m × 120 m), 植被类型为亚热带季风常绿阔叶林。样地所在区域的年均温和年降水量分别为20.9℃和1,929 mm (叶万辉等, 2008)。鼎湖山森林塔吊的独立起升高度为54.4 m, 吊臂最大工作半径为60.0 m, 其旋转一周可覆盖的样地面积超过1.0 ha。

鼎湖山亚热带常绿阔叶林1.44 ha塔吊样地是参照美国史密森热带森林研究中心(Center for Tropical Forest Science, CTFS)的调查技术规范(Condit, 1998)建立的, 调查过程中对样地内所有胸径(DBH) > 1.0 cm的木本植物进行测量、定位和挂牌标记。该样地于2014年10月完成首次调查, 并于2018年11月完成了第1次复查(桂旭君等, 2019)。本研究利用的是第1次复查数据。

1.2 叶功能性状测量

根据第1次复查数据, 1.44 ha塔吊样地内共有4,879个个体。本研究选取了样地内个体数大于50, 且存在于至少两个垂直层次的物种进行分析。符合上述取样条件的有16个物种, 共2,820个个体。对于每个个体, 我们都测量了4种叶功能性状, 分别为: 比叶面积(specific leaf area, SLA)、叶干物质含量(leaf dry matter content, LDMC)、叶面积(leaf area, LA)

和叶厚度(leaf thickness, LT)。比叶面积对植物生长十分重要, 它体现了植物有效捕获光和光合作用的能力(Reich et al, 1997)。叶片吸收的光量以及二氧化碳的扩散能力依赖于叶厚度(Agusti et al, 1994; Pickup et al, 2005)。叶面积与叶片能量和水分平衡相关, 而部分叶片水分关系也取决于叶干物质含量(Perez-Harguindeguy et al, 2013)。

对每个取样个体均随机选取其林冠层的6片成熟、健康且完整的叶片。叶功能性状的测定方法参照Cornelissen等(2003)的功能性状采集手册中的标准方法。对于每个取样叶片, 首先用剪刀除去叶柄, 然后使用扫描仪(CanoScan LiDE 700F, 北京)和图像处理软件(ImageJ版本1.43u; National Institute of Mental Health, Bethesda, MD)测量叶面积。随后用游标卡尺测量叶厚度(mm): 首先将6片叶子的边缘对齐, 测量时尽量避开主脉和二级脉, 分别记录叶片上、中、下3个部位的数值, 然后计算6片叶子上、中、下三部分的平均值, 并以此作为该个体的叶厚度。将叶片用精确度为千分之一的天平(JA2103N)称取鲜重后, 置于60℃的烘箱烘干至少72 h, 测量获得叶干重, 并将叶干重与叶鲜重的比值记作叶干物质含量(g/g), 叶面积与叶干重的比值即为比叶面积(cm²/g)。

1.3 数据分析

1.3.1 局域群落中叶功能性状的种内变异占总变异的比例

为了分解各个叶功能性状的种内变异与种间变异, 本研究运用混合线性模型对不同层次的方差进行分解(Auger & Shipley, 2013)。对每个叶功能性状构建仅有截距的随机效应模型(树种作为随机效应), 将叶功能性状变异分解为种内变异和种间变异两部分。公式如下:

$$y_{ij} = \mu_i + \varepsilon_{ij} \quad (1)$$

其中, y_{ij} 是第*i*个树种的第*j*个个体的叶功能性状值, μ_i 是解释树种水平叶功能性状变异的随机方差项, ε_{ij} 是残差。

1.3.2 森林群落垂直结构划分

本研究利用林冠塔吊和测高杆准确测量样地内每棵树的实际高度。通过对树高进行聚类分析确定垂直分层的结果。使用R语言的Kmeans函数根据成熟树木的高度将森林垂直结构分为三类(附录1): 灌木层[1.4 m, 6.1 m]、亚冠层(6.1 m, 13.6 m]和林冠

层(13.6 m, 27.1 m]。需要指出的是, 这种分层方法基本符合我们的野外实际观测结果, 这也在一定程度上说明了此方法具有合理性。

1.3.3 叶功能性状在不同垂直层的种内变异格局

计算每个树种的4种叶功能性状在不同垂直层次的变异系数(coefficient of variation, CV)平均值, 通过线性回归的方法分析叶功能性状变异系数平均值与垂直范围的关系。利用单因素方差分析对不同垂直层次的叶功能性状变异系数平均值进行差异显著性分析。

$$y_i = \alpha + \beta x_i + \varepsilon_i \quad (2)$$

其中, y_i 是树种*i*的性状变异系数均值, α 和 β 分别是线性模型的截距和斜率, x_i 是树种*i*的垂直范围即树高最大值与树高最小值的差, ε_i 是残差。

1.3.4 叶功能性状在不同垂直层种内变异的物种依赖性

运用单因素方差分析的方法对不同树种的叶功能性状进行差异显著性分析。为了使数据接近正态分布, 本研究对部分树种的叶功能性状进行对数转换(附录2)。

以树种和垂直层次为固定效应, 以样方为随机效应, 通过限制最大似然法(restricted maximum likelihood)对模型进行拟合, 以赤池信息准则(Akaike information criterion, AIC)作为评判标准选择模型。本研究还估计了每个模型的边际决定系数(marginal R^2 , R_m^2)和条件决定系数(conditional R^2 , R_c^2), 分别表示仅由固定效应解释的方差以及固定效应和随机效应共同解释的方差。 R_m^2 和 R_c^2 反映了变量对解释性状变化的重要性(Nakagawa & Schielzeth, 2013)。

本研究所有数据分析与绘图均在R 3.4.4中完成。数据分析主要使用R软件的lme4 (Douglas et al, 2015)、lmerTest (Kuznetsova et al, 2017)和ggplot2包(Wickham, 2016)等软件包完成。

2 结果

2.1 局域群落中叶功能性状的种内变异占总变异的比例

除了叶厚度, 其他叶功能性状的种间变异均大于种内变异(图1)。叶厚度(种间变异和种内变异分别为0.43和0.57)的种内变异最大, 其次是比叶面积(分别为0.58和0.52)和叶干物质含量(分别为0.69和0.31), 叶面积(分别为0.83和0.17)的种内变异最小。

2.2 叶功能性状在不同垂直层的种内变异格局

单因素方差分析结果表明, 林冠层的种内变异显著高于灌木层($P < 0.05$, 图2A), 亚冠层的种内变异与灌木层和林冠层没有显著差异(图2A)。种内变异(叶功能性状变异系数平均值)与垂直范围呈显著正相关($P < 0.05$, 图2B)。

2.3 叶功能性状在不同垂直层种内变异的物种依赖性

固定效应解释了77% (叶干物质含量)到88% (叶面积)的性状变异, 但随机效应(样方)解释的方差很小(表1)。叶干物质含量和叶面积的变异主要与树种的差异有关, 由树种解释的 R^2 分别为0.71和0.82 (图3); 而比叶面积和叶厚度的变异除了受树种差异的影响外, 由垂直分层导致异质性的小环境对其的贡献也很大(表1)。比叶面积和叶厚度沿垂直层次的种内变异有两种响应类型: 88%的树种其比叶面积随垂直层次升高而显著降低, 12%的树种没有变化(图4); 69%的树种叶厚度随垂直层次升高而显著增加, 31%的树种没有变化(图5)。而叶干物质含量和叶面积沿垂直层次的种内变异有3种响应类型: 38%的树种其叶干物质含量随垂直层次升高而显著增加, 19%的树种显著降低, 43%的树种则没有变化(图6); 56%的树种的叶面积随垂直层次升高而显著降低, 13%的树种显著增加, 31%的树种没有变化(图7)。

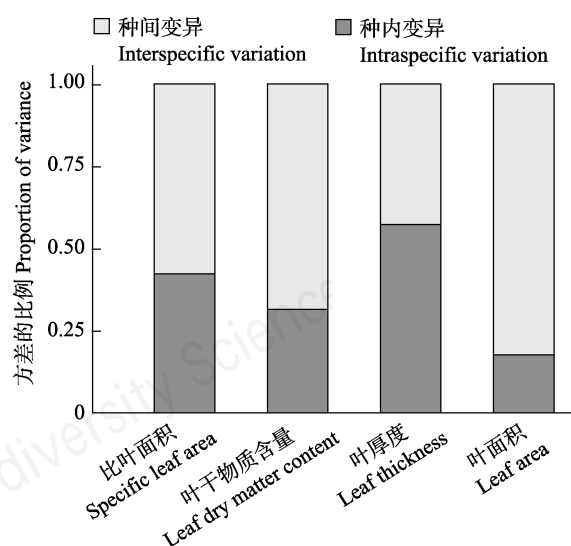


图1 叶功能性状变异来源, 基于物种间和物种内两个水平的方差分解。

Fig. 1 Sources of variation in leaf functional traits. Variance decomposition based on inter- and intraspecific levels.

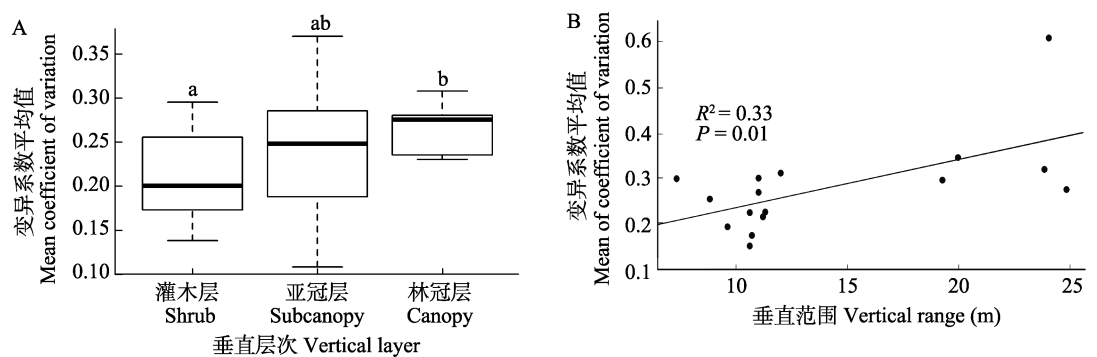


图2 叶功能性状在群落不同垂直层的种内变异格局。(A)叶功能性状的变异系数平均值在各个垂直层次的差异, 不同字母表示差异显著($P < 0.05$)。(B)叶功能性状的变异系数平均值与垂直范围的关系。

Fig. 2 The patterns of intraspecific variation of leaf functional traits in different vertical layer. (A) The difference in the mean coefficient of variation of leaf functional traits at each vertical layer, the different letters indicate significantly different at 0.05 level. (B) The relationship between the mean coefficient of variation of leaf functional traits and vertical range.

表1 比较叶功能性状-小环境模型(AIC)和边际决定系数(R_m^2), 条件决定系数(R_c^2)。

Table 1 Comparisons of leaf functional traits-microenvironment models (AIC) and marginal R^2 (R_m^2) and conditional R^2 (R_c^2).

叶功能性状 Leaf functional traits	固定效应 Fixed effect	R_m^2	R_c^2	AIC
比叶面积 Specific leaf area	垂直层次 Vertical layer	0.82	0.82	-402.55
干物质含量 Leaf dry matter content	垂直层次 Vertical layer	0.77	0.77	2,314.78
叶厚度 Leaf thickness	垂直层次 Vertical layer	0.85	0.85	-1,433.96
叶面积 Leaf area	垂直层次 Vertical layer	0.88	0.88	1,547.18

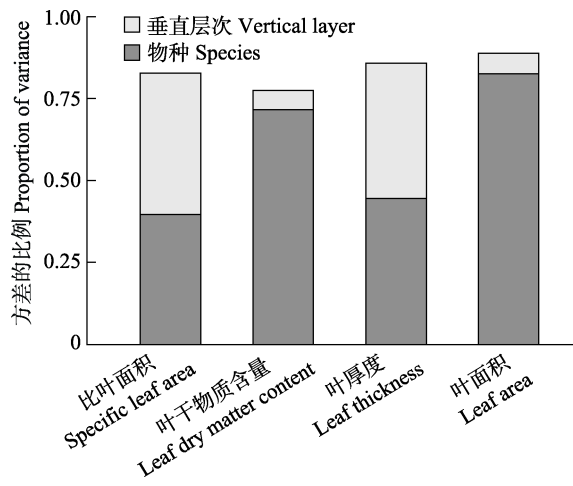


图3 模型中各个叶功能性状由固定效应解释的方差占总体方差的比例

Fig. 3 Proportion of the total variation explained by fixed effect in the models for each leaf functional traits

3 讨论

3.1 局域群落中叶功能性状的种内变异占总变异的 比例

本研究发现与不同生态策略相关的叶功能性状的种内变异存在较大差异: 叶经济型谱性状(比叶面积和叶干物质含量)的种内变异相对较大。这与

以往的研究结果一致, 这是由植物对光照、养分等环境因子响应的可塑性和遗传变异所导致的(Wright et al, 2004; Scheepens et al, 2010)。此外, 对于同属于叶经济型谱性状的比叶面积和叶干物质含量而言, 比叶面积具有更大的种内变异, 这可能与比叶面积自身较大的遗传变异有关(Wilson et al, 1999)。比叶面积更大的种内变异使得同一树种的不同个体间也能够表现出更大的差异(Wilson et al, 1999), 这对于物种共存具有十分重要的意义。例如, 局域群落中光照通常会沿着森林的垂直层次表现出梯度变化, 通过提高个体间的比叶面积差异, 植物便可以更为充分地利用不同垂直层次内的光环境(唐青青等, 2016)。不同于叶经济型谱性状, 叶片大小的种内变异并非都小于种间变异(图1)。具体而言, 叶面积的种内变异远小于种间变异, 而叶厚度的种内变异却大于种间变异。尽管Rozendaal等(2006)认为叶片大小的可塑性十分受限, 进而导致与叶片大小相关的性状的种内变异小于种间变异。然而Petter等(2016)发现叶厚度沿着群落垂直层次的变异具有较强的树种特性, 这可能是导致局域群落中叶厚度具有更大种内变异水平的原因。由此

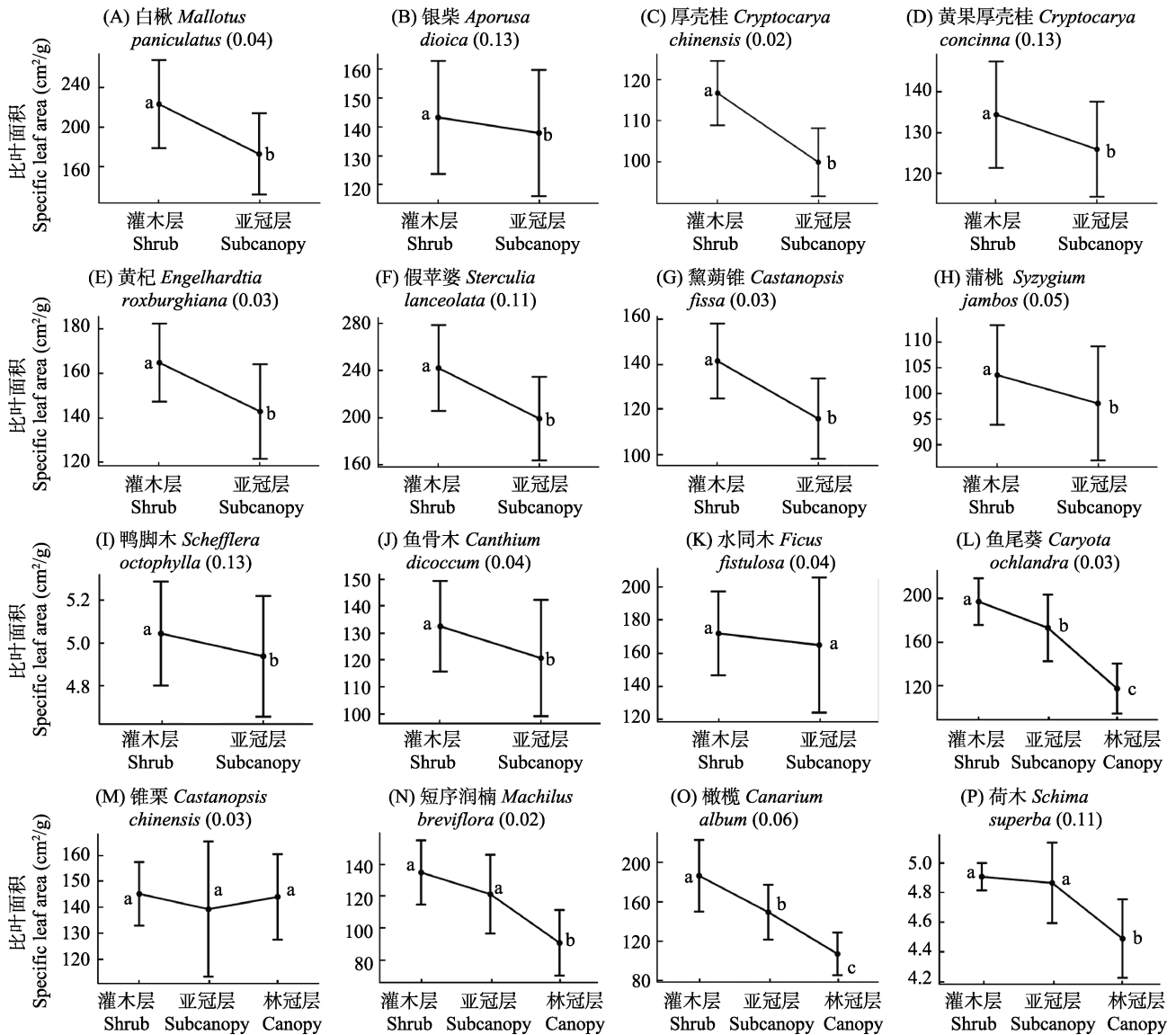


图4 16个树种比叶面积种内变异与垂直层次的关系(平均值 \pm 标准差), 括号中是物种多度信息。不同字母表示同一物种的比叶面积在不同垂直层次存在显著差异($P < 0.05$)。

Fig. 4 The relationship between intraspecific variation of specific leaf area in 16 species and vertical layer (Mean \pm SD), information of species abundance in brackets. The different letters indicate that specific leaf area of the same species significantly varies along different vertical layers at 0.05 level.

可见, 量化叶功能性状在树种间和树种内的变异有助于推断不同共存机制的相对重要性(Messier et al, 2010, Violle et al, 2012), 为解释植物个体的权衡策略和物种共存机制提供了新视角(Reich, 2014)。

3.2 叶功能性状在不同垂直层的种内变异格局

叶功能性状在局域群落中往往表现出明显的垂直梯度分布(Leal & Thomas, 2003)。本研究发现叶功能性状的种内变异随群落垂直层次的升高而增大, 表明种内变异对于树种在局域群落内垂直梯度上的分布具有重要意义。其中, 林冠层的种内变异

显著大于亚冠层, 这与Kenzo等(2015)的研究结果一致。这表明植物可以通过提高功能性状的种内变异来增加生态位宽度, 进而增强其对环境的适应能力(Valen, 1965; He et al, 2018)。但本研究中能够被垂直范围解释的种内变异的方差较小($R^2 = 0.33$), 这可能与变异系数受性状的频度分布以及个体数量的影响有关(Petter et al, 2016)。

3.3 不同垂直层叶功能性状种内变异的物种依赖性

叶功能性状的种内变异主要受树种差异和小环境的影响。在4种叶功能性状中, 小环境更多地解

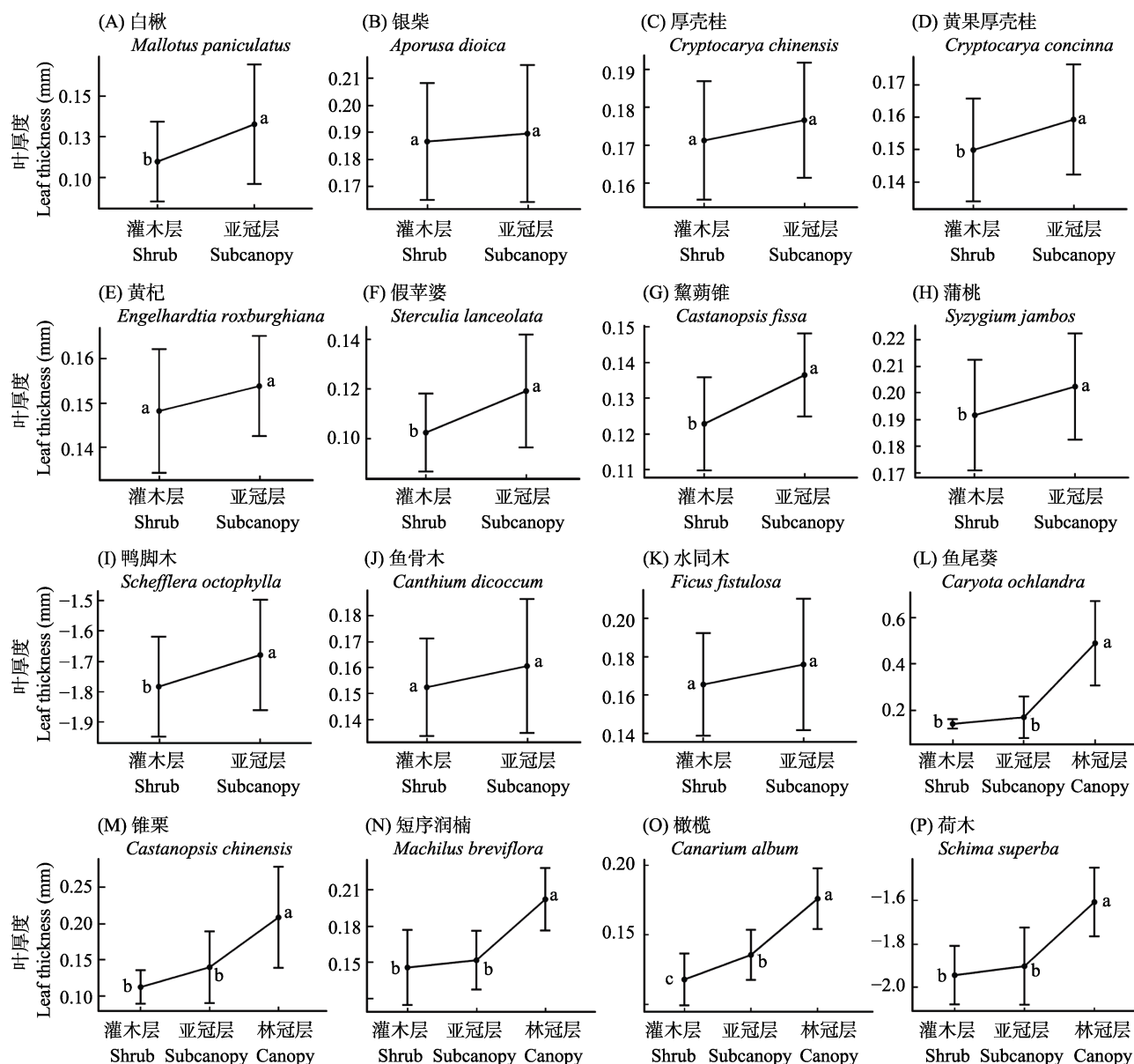


图5 16个树种叶厚度种内变异与垂直层次的关系(平均值 \pm 标准差)。不同字母表示同一物种的叶厚度在不同垂直层次存在显著差异($P < 0.05$)。

Fig. 5 The relationship between intraspecific variation of leaf thickness in 16 species and vertical layer (Mean \pm SD). The different letters indicate that leaf thickness of the same species significantly varies along different vertical layers at 0.05 level.

释了比叶面积和叶干物质含量的种内变异(图3), 这表明小环境对驱动森林动态和维持物种共存具有重要作用(Perez-Ramos et al, 2012)。与小环境相比, 树种差异对叶功能性状的种内变异具有更大的贡献。这与Burton等(2017)的结果一致, 表明树种的差异在植物应对小环境的策略中具有重要作用(Wilson et al, 1999)。需要指出的是, 树种的差异导致不同叶功能性状的种内变异沿群落垂直层次的变化趋势也不一致, 并主要表现为三种趋势, 即显著正

相关、显著负相关和不相关(图4-7)。对于比叶面积而言, 其种内变异与小环境的显著关系最为普遍, 表现为88%的树种的比叶面积随着群落垂直层次的升高而降低(图4)。

光照被认为是局域群落内物种共存的主要驱动力, 因而树种在不同垂直层次的分布也取决于它们对于光环境的响应方式(Rozendaal et al, 2006; Oliveira & Scheffers, 2019)。对于与植物碳平衡的维持和光合能力密切相关的比叶面积而言(Salgado-Luarte

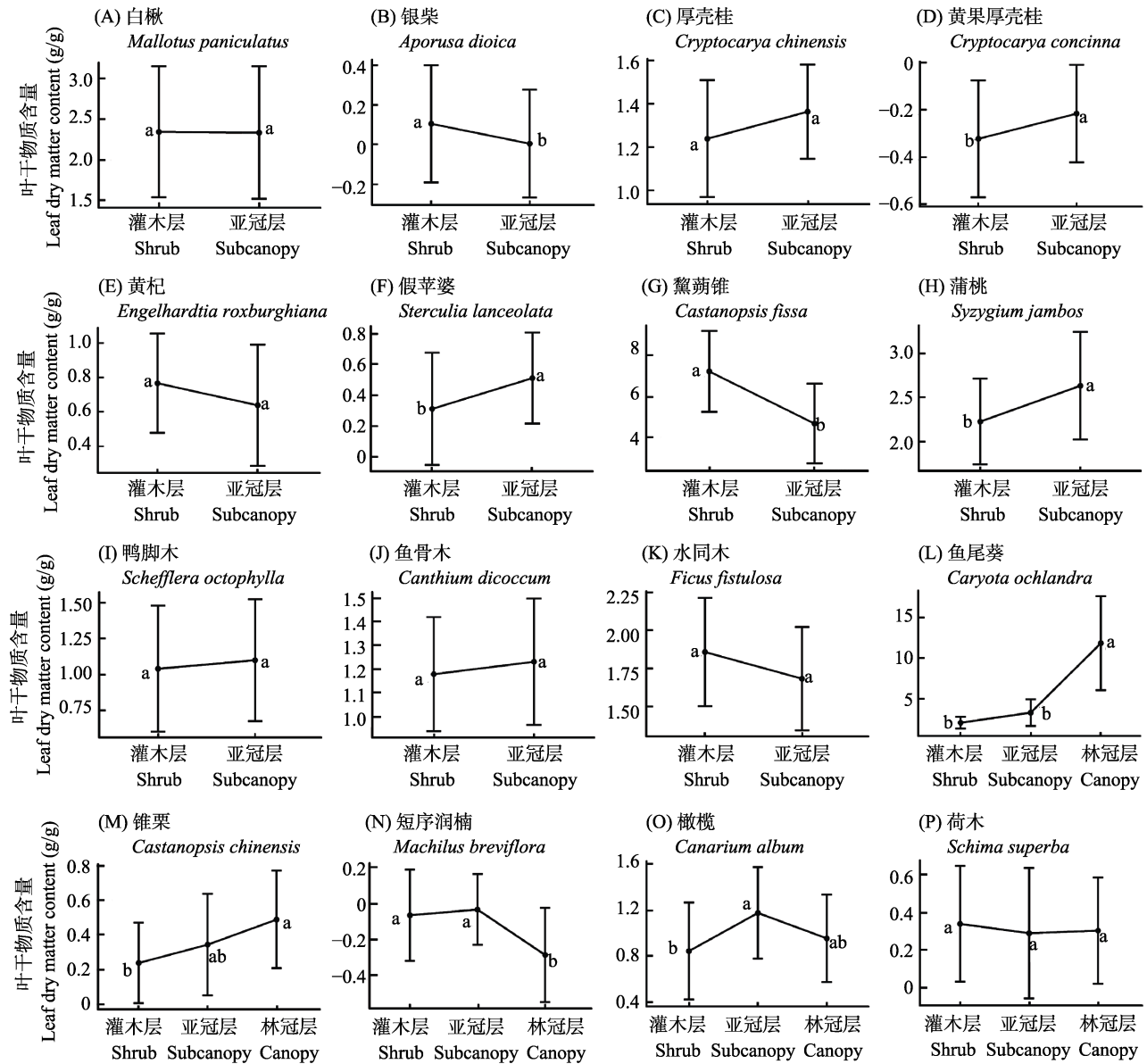


图6 16个树种叶干物质含量种内变异与垂直层次的关系(平均值 \pm 标准差)。不同字母表示同一物种的叶干物质含量在不同垂直层次存在显著差异($P < 0.05$)。

Fig. 6 The relationship between intraspecific variation of leaf dry matter content in 16 species and vertical layer (Mean \pm SD). The different letters indicate that leaf dry matter content of the same species significantly varies along different vertical layers at 0.05 level.

& Gianoli, 2011), 共存于亚冠层和灌木层的树种在遮荫环境下具有较大的比叶面积, 有利于植物最大化地进行光获取, 进而有利于提高单位生物量可获得的潜在碳含量(McMurtrie & Dewar, 2011; Petter et al, 2016; Burton et al, 2017)。此外, 随着群落垂直层次的升高, 蒸汽压亏缺值和温度通常会增加, 而相对湿度会降低(Petter et al, 2016)。较高的蒸汽压亏缺值会引起林冠层产生水分限制, 为了降低叶片水分的周转速度并增强植物对低水势的忍耐能力, 林冠层树种通常具有较小的比叶面积(Wright et al,

2004; Kenzo et al, 2015)。

叶厚度和叶面积的种内变异与小环境的显著关系(占有树种的69%)也较为常见(图5、图7)。其中, 69%的树种的叶厚度随着群落垂直层次的升高而增加; 56%的树种的叶面积沿着群落垂直层次的升高而减小, 13%的树种的叶面积沿垂直层次升高而增加。叶功能性状与环境的关系取决于在光照条件下单位面积的高投资与在遮荫条件下单位面积的光吸收之间的权衡(Burton et al, 2017)。林冠层通常具有较强的光照以及较高的温度, 因此共存于该

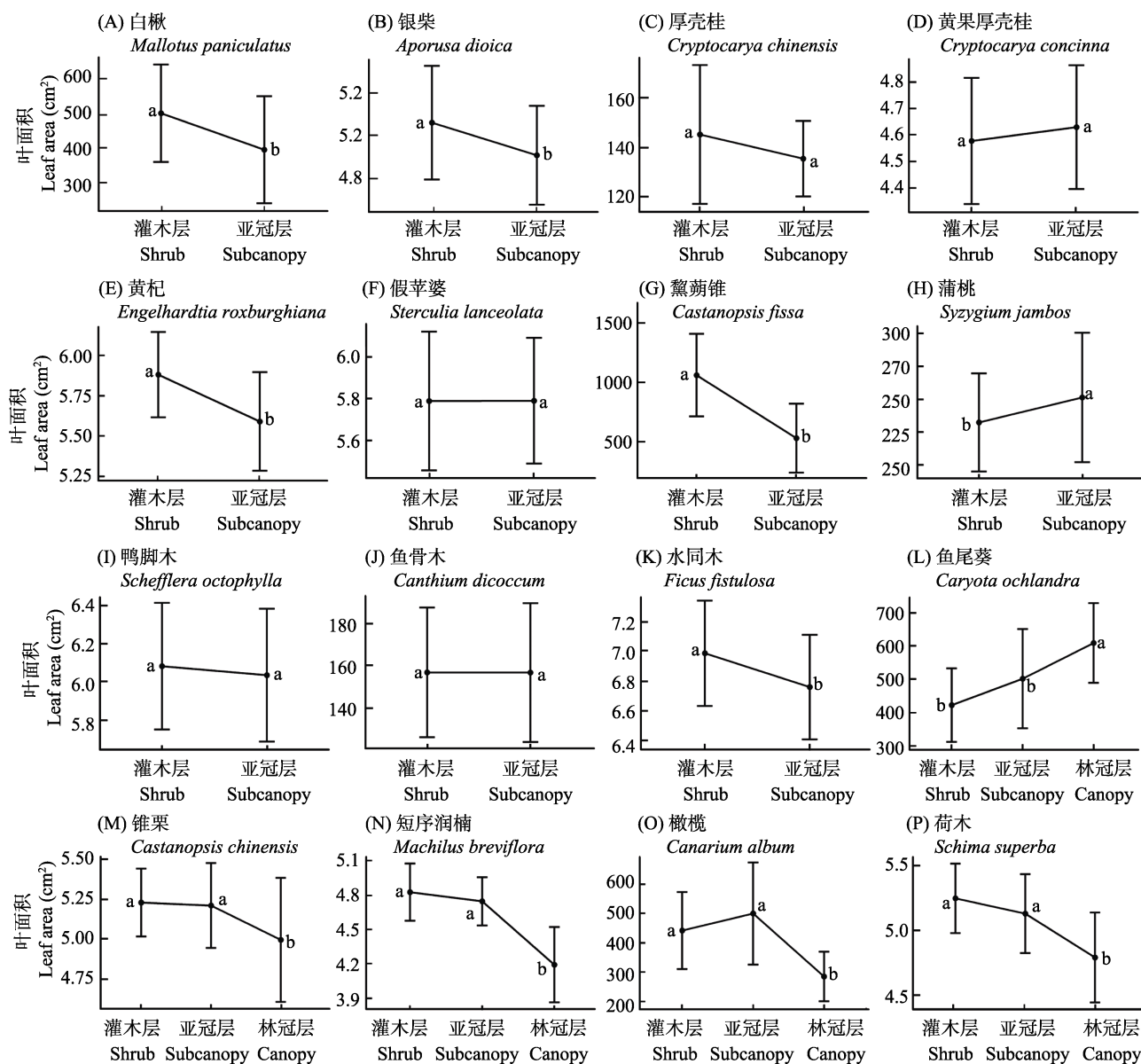


图7 16个树种叶面积种内变异与垂直层次的关系(平均值 \pm 标准差)。不同字母表示同一物种的叶面积在不同垂直层次存在显著差异($P < 0.05$)。

Fig. 7 The relationship between intraspecific variation of leaf area in 16 species and vertical layer (Mean \pm SD). The different letters indicate that leaf area of the same species significantly varies along different vertical layers at 0.05 level.

垂直层次的树种通常具有较小的叶面积和较大的叶厚度,这一方面有利于降低叶片的蒸腾损失,另一方面也有利于抵御强风和强光对叶片造成的物理性损害(Wright et al, 2004; Long et al, 2011; 金明月等, 2018)。

尽管植物功能性状的种内变异对小环境的响应较为普遍,但仍有一些树种的叶功能性状并未随着群落垂直层次而表现出显著的变化(31%的树种的叶厚度和叶面积以及12%的树种的比叶面积沿垂

直层次没有显著性变化)。实际上,植物功能性状的种内变异不仅受到环境的影响,植物自身个体以及树龄的大小可能也是重要的影响因素(Zotz, 2000; Hietz & Wanek, 2003)。对于本研究所选取的4种叶功能性状,叶干物质含量沿垂直层次并未表现出显著变化的树种最多,甚至达到了所有树种的43%。Wilson等(1999)也发现,相较于其他功能性状而言,叶干物质含量的种内变异水平较为稳定,本研究的结果支持了这一观点。叶功能性状在不同垂直层的

种内变异具有较强的物种依赖性, 这表明树种特性对植物应对环境变化的策略具有重要作用(Wilson et al, 1999)。因此, 叶功能性状的种内变异沿垂直层次的不同趋势表明垂直空间的生态位分化是局域群落中物种共存的潜在驱动力(Silvertown, 2004)。

综上所述, 树种叶功能性状在不同垂直层次的种内变异格局存在显著差异。但相对于局域群落的小环境, 树种差异更多地解释了叶功能性状的种内变异。此外, 叶功能性状在不同垂直层的种内变异具有较强的物种依赖性, 而不同叶功能性状的种内变异沿垂直层次的变化趋势也不一致。本研究表明种内变异对解释垂直层面的物种共存具有重要作用(Jung et al, 2010; Violle et al, 2012; Rosindell et al, 2015)。未来可以侧重于量化垂直空间的小环境对物种共存的贡献, 并结合种内变异进一步完善森林群落垂直层面的研究。

参考文献

- Agusti S, Enriquez S, Frostchristensen H, Sandjensen K, Duarte CM (1994) Light-harvesting among photosynthetic organisms. *Functional Ecology*, 8, 273–279.
- Anhuf D, Rollenbeck R (2001) Canopy structure of the Rio Surumoni rain forest (Venezuela) and its influence on microclimate. *Ecotropica*, 7, 21–32.
- Auger S, Shipley B (2013) Inter-specific and intra-specific trait variation along short environmental gradients in an old-growth temperate forest. *Journal of Vegetation Science*, 24, 419–428.
- Burton JI, Perakis SS, McKenzie SC, Lawrence CE, Puettmann KJ (2017) Intraspecific variability and reaction norms of forest understorey plant species traits. *Functional Ecology*, 31, 1881–1893.
- Cach-Perez MJ, Andrade JL, Cetzal-Ix W, Reyes-Garcia C (2016) Environmental influence on the inter- and intraspecific variation in the density and morphology of stomata and trichomes of epiphytic bromeliads of the Yucatan Peninsula. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181, 441–458.
- Condit R (1998) *Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and A Comparison with Other Plots*. Springer, Berlin.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, ter Steege H, Morgan HD, van der Heijden MGA, Pausas JG, Poorter H (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335–380.
- Coyle JR (2017) Intraspecific variation in epiphyte functional traits reveals limited effects of microclimate on community assembly in temperate deciduous oak canopies. *Oikos*, 126, 111–120.
- Douglas B, Martin M, Ben B, Steve W (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1–48.
- Gui XJ, Lian JY, Zhang RY, Li YP, Shen H, Ni YL, Ye WH (2019) Vertical structure and its biodiversity in a subtropical evergreen broadleaved forest at Dinghushan in Guangdong Province, China. *Biodiversity Science*, 27, 619–629. (in Chinese with English abstract) [桂旭君, 练据愉, 张入匀, 李艳朋, 沈浩, 倪云龙, 叶万辉 (2019) 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林群落垂直结构及其物种多样性特征. *生物多样性*, 27, 619–629.]
- He D, Chen YF, Zhao KN, Cornelissen JHC, Chu CJ (2018) Intra- and interspecific trait variations reveal functional relationships between specific leaf area and soil niche within a subtropical forest. *Annals of Botany*, 121, 1173–1182.
- He D, Yan ER (2018) Size-dependent variations in individual traits and trait scaling relationships within a shade-tolerant evergreen trees species. *American Journal of Botany*, 105, 1165–1174.
- Heilmeyer H (2019) Functional traits explaining plant responses to past and future climate changes. *Flora*, 254, 1–11.
- Hietz P, Wanek W (2003) Size-dependent variation of carbon and nitrogen isotope abundances in epiphytic bromeliads. *Plant Biology*, 5, 137–142.
- Hopkin M (2005) Biodiversity and climate form focus of forest canopy plan. *Nature*, 436, 452.
- Ichie T, Inoue Y, Takahashi N, Kamiya K, Kenzo T (2016) Ecological distribution of leaf stomata and trichomes among tree species in a Malaysian lowland tropical rain forest. *Journal of Plant Research*, 129, 625–635.
- Jin MY, Jiang F, Jin GZ, Liu ZL (2018) Variations of specific leaf area in different growth periods and canopy positions of *Betula platyphylla* at different ages. *Scientia Silvae Sinicae*, 54(9), 18–26. (in Chinese with English abstract) [金明月, 姜峰, 金光泽, 刘志理 (2018) 不同年龄白桦比叶面积的生长阶段变异及冠层差异. *林业科学*, 54(9), 18–26.]
- Jung V, Violle C, Mondy C, Hoffmann L, Muller S (2010) Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology*, 98, 1134–1140.
- Kenzo T, Inoue Y, Yoshimura M, Yamashita M, Tanaka-Oda A, Ichie T (2015) Height-related changes in leaf photosynthetic traits in diverse Bornean tropical rain forest trees. *Oecologia*, 177, 191–202.
- Kraft NJB, Valencia R, Ackerly DD (2008) Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 322, 580–582.
- Kuznetsova A, Brockhoff PB, Christensen RHB (2017) lmer-Test package: Tests in linear mixed effects models. *Journal of Statistical Software*, 82, 1–26.
- Leal DB, Thomas SC (2003) Vertical gradients and tree-to-tree variation in shoot morphology and foliar nitrogen in an

- old-growth *Pinus strobus* stand. Canadian Journal of Forest Research, 33, 1304–1314.
- Long WX, Zang RG, Schamp BS, Ding Y (2011) Within- and among-species variation in specific leaf area drive community assembly in a tropical cloud forest. Oecologia, 167, 1103–1113.
- Ma KP (2015) Biodiversity monitoring in China: From CForBio to Sino BON. Biodiversity Science, 23, 1–2. (in Chinese) [马克平 (2015) 中国生物多样性监测网络建设: 从CForBio到Sino BON. 生物多样性, 23, 1–2.]
- Markesteijn L, Poorter L, Bongers F (2007) Light-dependent leaf trait variation in 43 tropical dry forest tree species. American Journal of Botany, 94, 515–525.
- McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. Trends in Ecology & Evolution, 21, 178–185.
- McMurtrie RE, Dewar RC (2011) Leaf-trait variation explained by the hypothesis that plants maximize their canopy carbon export over the lifespan of leaves. Tree Physiology, 31, 1007–1023.
- 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.
- Moran EV, Hartig F, Bell DM (2016) Intraspecific trait variation across scales: Implications for understanding global change responses. Global Change Biology, 22, 137–150.
- Nakagawa S, Schielzeth H (2013) A general and simple method for obtaining R^2 from generalized linear mixed-effects models. Methods in Ecology and Evolution, 4, 133–142.
- Nakamura A, Kitching RL, Cao M, Creed TJ, Fayle TM, Freiberg M, Hewitt CN, Itioka T, Koh LP, Ma K, Malhi Y, Mitchell A, Novotny V, Ozanne CMP, Song L, Wang H, Ashton LA (2017) Forests and their canopies: Achievements and horizons in canopy science. Trends in Ecology & Evolution, 32, 438–451.
- Oliveira BF, Scheffers BR (2019) Vertical layer influences global patterns of biodiversity. Ecography, 42, 249–258.
- Pérez-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, Quétier 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.
- Perez-Ramos IM, Urbietta IR, Zavala MA, Maranon T (2012) Ontogenetic conflicts and rank reversals in two Mediterranean oak species: Implications for coexistence. Journal of Ecology, 100, 467–477.
- Petter G, Wagner K, Wanek W, Delgado EJS, Zotz G, Cabral JS, Kreft H (2016) Functional leaf traits of vascular epiphytes: Vertical trends within the forest, intra- and inter-specific trait variability, and taxonomic signals. Functional Ecology, 30, 188–198.
- Pickup M, Westoby M, Basden A (2005) Dry mass costs of deploying leaf area in relation to leaf size. Functional Ecology, 19, 88–97.
- Poorter L, Kwant R, Hernandez R, Medina E, Werger MJA (2000) Leaf optical properties in Venezuelan cloud forest trees. Tree Physiology, 20, 519–526.
- Reich PB (2014) The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: A traits manifesto. Journal of Ecology, 102, 275–301.
- Rosbakh S, Romermann C, Poschlod P (2015) Specific leaf area correlates with temperature: New evidence of trait variation at the population, species and community levels. Alpine Botany, 125, 79–86.
- Rosindell J, Harmon LJ, Etienne RS (2015) Unifying ecology and macroevolution with individual-based theory. Ecology Letters, 18, 472–482.
- Rozendaal DMA, Hurtado VH, Poorter L (2006) Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. Functional Ecology, 20, 207–216.
- Salgado-Luarte C, Gianoli E (2011) Herbivory may modify functional responses to shade in seedlings of a light-demanding tree species. Functional Ecology, 25, 492–499.
- Scheepens JF, Frei ES, Stocklin J (2010) Genotypic and environmental variation in specific leaf area in a widespread alpine plant after transplantation to different altitudes. Oecologia, 164, 141–150.
- Scheffers BR, Evans TA, Williams SE, Edwards DP (2014) Microhabitats in the tropics buffer temperature in a globally coherent manner. Biology Letters, 10, 12–15.
- Shen H, Cai JN, Li MJ, Chen Q, Ye WH, Wang ZF, Lian JY, Song L (2017) On Chinese forest canopy biodiversity monitoring. Biodiversity Science, 25, 229–236. (in Chinese with English abstract) [沈浩, 蔡佳宁, 李萌姣, 陈青, 叶万辉, 王峥峰, 练琚愉, 宋亮 (2017) 中国森林冠层生物多样性监测. 生物多样性, 25, 229–236.]
- Shipley B, de Bello F, Cornelissen JHC, Laliberté E, Laughlin DC, Reich PB (2016) Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. Oecologia, 180, 923–931.
- Siefert A, Violle C, Chalmandrier L, Albert CH, Taudiere A., Fajardo A, Aarssen LW, Baraloto C, Carlucci MB, Cianciaruso MV, de Dantas V, 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, Le Bagousse-Pinguet Y, Li YZ, 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.
- Silvertown J (2004) Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 605–611.
- Tang QQ, Huang YT, Ding Y, Zang RG (2016) Interspecific and intraspecific variation in functional traits of subtropical evergreen and deciduous broad-leaved mixed forests. *Biodiversity Science*, 24, 262–270. (in Chinese with English abstract) [唐青青, 黄永涛, 丁易, 臧润国 (2016) 亚热带常绿阔叶混交林植物功能性状的种间和种内变异. *生物多样性*, 24, 262–270.]
- Travis MJ, Delgado M, Bocedi G, Baguette M, Barton K, Bonte D, Boulangeat I, Hodgson JA, Kubisch A, Penteriani V, Saastamoinen M, Stevens VM, Bullock JM (2013) Dispersal and species' responses to climate change. *Oikos*, 122, 1532–1540.
- Valen LV (1965) Morphological variation and width of ecological niche. *The American Naturalist*, 99, 377–390.
- 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 ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.
- Weerasinghe LK, Creek D, Crous KY, Xiang S, Liddell MJ, Turnbull MH, Atkin OK (2014) Canopy position affects the relationships between leaf respiration and associated traits in a tropical rainforest in Far North Queensland. *Tree Physiology*, 34, 564–584.
- Wickham H (2016) *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag, New York.
- Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG (1999) Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 143, 155–162.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, 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.
- Yang J, Cao M, Swenson NG (2018) Why functional traits do not predict tree demographic rates. *Trends in Ecology & Evolution*, 33, 326–336.
- Ye WH, Cao HL, Huang ZL, Lian JY, Wang ZG, Li L, Wei SG, Wang ZM (2008) Community structure of a 20 hm² lower subtropical evergreen broadleaved forest plot in Dinghushan, China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 274–286. (in Chinese with English abstract) [叶万辉, 曹洪麟, 黄忠良, 练琚愉, 王志高, 李林, 魏识广, 王章明 (2008) 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林20公顷样地群落特征研究. *植物生态学报*, 32, 274–286.]
- Zotz G (2000) Size-related intraspecific variability in physiological traits of vascular epiphytes and its importance for plant physiological ecology. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and systematics*, 3, 19–28.

(责任编辑: 王绪高 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 各个垂直层次中的物种信息和16个树种在不同垂直层次的功能性状(平均值 ± 标准差)

Appendix 1 The summary of species information in each vertical layer and functional trait values of 16 species in different vertical layer (mean ± SD)

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019267-1.pdf>

附录2 16个树种功能性状的数据转换

Appendix 2 The information of data transformation of functional traits belonging to 16 species

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019267-2.pdf>

张入匀, 李艳朋, 倪云龙, 桂旭君, 练琚愉, 叶万辉. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林叶功能性状沿群落垂直层次的种内变异. 生物多样性, 2019, 27 (12): 1279–1290. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019267>

附录1 各个垂直层次中的物种信息和16个树种在不同垂直层次的功能性状(平均值 ± 标准差)

Appendix 1 The summary of species information in each vertical layer and functional trait values of 16 species in different vertical layer (mean ± SD)

物种 Species	垂直层次 Vertical stratification	个体数 Number of individuals	比叶面积 Specific leaf area	干物质含量 Leaf dry matter content	叶厚度 Leaf thickness	叶面积 Leaf area
白楸 <i>Mallotus paniculatus</i>	灌木层	77	222.99 ± 4.37	0.42 ± 0.05	0.21 ± 0.04	502.73 ± 140.76
	亚冠层	45	172.81 ± 40.9	0.45 ± 0.05	0.26 ± 0.07	397.22 ± 154.84
短序润楠 <i>Machilus breviflora</i>	灌木层	14	134.89 ± 20.1	0.46 ± 0.05	0.29 ± 0.06	128.2 ± 31.07
	亚冠层	21	121.26 ± 24.72	0.45 ± 0.04	0.3 ± 0.04	117.55 ± 26.28
	林冠层	22	90.67 ± 20.61	0.49 ± 0.08	0.4 ± 0.05	69.84 ± 24.86
橄榄 <i>Canarium album</i>	灌木层	147	186.26 ± 36.23	0.40 ± 0.03	0.23 ± 0.03	442.47 ± 131.53
	亚冠层	14	149.42 ± 27.78	0.43 ± 0.04	0.27 ± 0.03	500.52 ± 174.42
	林冠层	8	107.14 ± 21.7	0.45 ± 0.03	0.35 ± 0.04	285.46 ± 84.56
荷木 <i>Schima superba</i>	灌木层	29	135.89 ± 12.72	0.41 ± 0.04	0.28 ± 0.03	196.5 ± 52.75
	亚冠层	100	135.1 ± 43.34	0.42 ± 0.07	0.3 ± 0.05	176.6 ± 52.32
	林冠层	174	92.55 ± 28.49	0.48 ± 0.05	0.4 ± 0.05	128.53 ± 50.57
厚壳桂 <i>Cryptocarya chinensis</i>	灌木层	44	116.64 ± 7.77	0.42 ± 0.03	0.34 ± 0.03	145.01 ± 27.98
	亚冠层	8	99.93 ± 8.21	0.47 ± 0.02	0.35 ± 0.03	135.27 ± 15.23
黄果厚壳桂 <i>Cryptocarya concinna</i>	灌木层	362	134.37 ± 13	0.44 ± 0.03	0.29 ± 0.03	100.07 ± 25
	亚冠层	40	125.91 ± 11.62	0.45 ± 0.02	0.31 ± 0.03	105.19 ± 25
黄杞 <i>Engelhardtia roxburghiana</i>	灌木层	56	164.83 ± 17.51	0.40 ± 0.03	0.29 ± 0.02	370.97 ± 104.95
	亚冠层	23	142.91 ± 21.21	0.45 ± 0.05	0.3 ± 0.02	280.47 ± 91.43
假苹婆 <i>Sterculia lanceolata</i>	灌木层	264	241.93 ± 36.37	0.32 ± 0.03	0.2 ± 0.03	344.64 ± 121.8
	亚冠层	34	199.09 ± 35.43	0.35 ± 0.04	0.23 ± 0.04	341.04 ± 104.54
黛菊锥 <i>Castanopsis fissa</i>	灌木层	67	141.43 ± 16.65	0.45 ± 0.02	0.24 ± 0.02	1039.14 ± 332.27
	亚冠层	6	115.81 ± 17.86	0.47 ± 0.02	0.27 ± 0.02	532.46 ± 277.64
蒲桃 <i>Syzygium jambos</i>	灌木层	88	103.61 ± 9.67	0.41 ± 0.03	0.38 ± 0.04	232.39 ± 37.17
	亚冠层	35	98.08 ± 11.07	0.42 ± 0.03	0.4 ± 0.03	251.33 ± 48.99
水同木 <i>Ficus fistulosa</i>	灌木层	93	171.93 ± 25.29	0.26 ± 0.03	0.33 ± 0.05	1153.24 ± 431.73
	亚冠层	15	164.86 ± 40.83	0.27 ± 0.05	0.35 ± 0.06	908 ± 272.35
鸭脚木 <i>Schefflera octophylla</i>	灌木层	287	159.92 ± 40.57	0.29 ± 0.04	0.34 ± 0.05	462.91 ± 151.33
	亚冠层	73	145.16 ± 42.64	0.30 ± 0.04	0.37 ± 0.07	445.49 ± 168.85
银柴 <i>Aporosa dioica</i>	灌木层	306	143.27 ± 19.63	0.29 ± 0.04	0.37 ± 0.04	163.55 ± 44.73
	亚冠层	66	137.87 ± 21.91	0.30 ± 0.04	0.37 ± 0.05	139.43 ± 35.26
鱼骨木 <i>Canthium dicoccum</i>	灌木层	55	132.51 ± 16.84	0.40 ± 0.04	0.3 ± 0.03	156.75 ± 30.55
	亚冠层	41	120.7 ± 21.59	0.40 ± 0.04	0.32 ± 0.05	156.71 ± 32.71
鱼尾葵 <i>Caryota ochlandra</i>	灌木层	14	197.25 ± 21.46	0.33 ± 0.03	0.27 ± 0.04	422.09 ± 110.26
	亚冠层	39	173.11 ± 30.57	0.35 ± 0.04	0.33 ± 0.18	501.54 ± 148.95
	林冠层	5	117.35 ± 22.98	0.42 ± 0.06	0.97 ± 0.36	608.49 ± 119.54
锥栗 <i>Castanopsis chinensis</i>	灌木层	17	145.12 ± 12.25	0.50 ± 0.05	0.22 ± 0.04	190.07 ± 38.65
	亚冠层	19	139.22 ± 26.06	0.50 ± 0.03	0.27 ± 0.09	189.51 ± 56.82
	林冠层	12	143.94 ± 16.44	0.51 ± 0.04	0.41 ± 0.13	158.69 ± 62.11

张入匀, 李艳朋, 倪云龙, 桂旭君, 练琚愉, 叶万辉. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林叶功能性状沿群落垂直层次的种内变异. 生物多样性, 2019, 27 (12): 1279–1290. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019267>

附录2 16个树种功能性状的数据转换

Appendix 2 The information of data transformation of functional traits belonging to 16 species

功能性状 Functional traits	物种 Species	对数转换 Log-transformation
比叶面积	白楸	
	短序润楠	
	橄榄	
	荷木	
	厚壳桂	
	黄果厚壳桂	
	黄杞	
	假苹婆	
	薰莢锥	
	蒲桃	
	水同木	
	鸭脚木	
	银柴	
	鱼骨木	
	鱼尾葵	
	锥栗	
叶干物质含量	白楸	
	短序润楠	log
	橄榄	log
	荷木	log
	厚壳桂	
	黄果厚壳桂	
	黄杞	log
	假苹婆	log
	薰莢锥	
	蒲桃	
	水同木	log
	鸭脚木	log
	银柴	log
	鱼骨木	
	鱼尾葵	
	锥栗	log
叶厚度	白楸	
	短序润楠	
	橄榄	
	荷木	log
	厚壳桂	
	黄果厚壳桂	
	黄杞	
	假苹婆	
	薰莢锥	
	蒲桃	
	水同木	
	鸭脚木	log
	银柴	
	鱼骨木	
	鱼尾葵	

张入匀, 李艳朋, 倪云龙, 桂旭君, 练琚愉, 叶万辉. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林叶功能性状沿群落垂直层次的种内变异. 生物多样性, 2019, 27 (12): 1279–1290. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019267>

功能性状	Functional traits	物种	Species	对数转换	Log-transformation
叶面积		锥栗			
		白楸			
		短序润楠		log	
		橄榄			
		荷木		log	
		厚壳桂			
		黄果厚壳桂		log	
		黄杞		log	
		假苹婆		log	
		薰莸锥			
		蒲桃			
		水同木		log	
		鸭脚木		log	
		银柴		log	
		鱼骨木			
		鱼尾葵			
		锥栗		log	