• 研究报告 •

鼎湖山南亚热带常绿阔叶林植物功能性状变异与不同垂直层次个体生长的关联

李艳朋^{1,2}, 倪云龙^{1,3}, 许涵², 练琚愉^{1,3,4*}, 叶万辉^{1,3,4}

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. 中国林业科学研究院热带林业研究所森林生态研究中心, 广州 510520; 3. 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; 4. 南方海洋科学与工程广东省实验室(广州), 广州 511458

摘要: 建立植物功能性状与群落动态之间的关联是功能生态学的核心问题之一。本文基于鼎湖山1.44 ha塔吊样地的两次调查数据, 通过采集样地内所有4,142株个体的6种植物功能性状, 对比分析了个体水平植物功能性状和物种水平功能性状均值对不同垂直层次(灌木层、亚冠层和林冠层)个体生长的影响差异。首先, 分析了不同垂直层次下各植物功能性状的变化趋势; 其次, 计算了不同垂直层次下各植物功能性状的种内和种间变异水平; 最后, 运用结构方程模型探讨了植物功能性状、光竞争以及地下竞争对不同垂直层次树木生长的影响。结果表明: (1)不同垂直层次下的植物功能性状表现出明显的分异, 由灌木层至林冠层, 叶面积、比叶面积和能量供求关系指数显著降低, 而叶片厚度和叶片干物质含量显著升高; (2)不同垂直层次下植物功能性状的种间变异均大于种内变异, 且林冠层的种内功能性状变异均大于灌木层和亚冠层; (3)基于个体水平植物功能性状的结构方程模型较物种水平功能性状均值对生长具有更高的解释程度, 且个体水平植物功能性状的引入更有利于提高对灌木层个体生长的预测能力; (4)光竞争和地下竞争主要通过影响功能性状间接影响植物生长。由灌木层至林冠层, 同种间的相互作用逐渐减弱, 异种间的相互作用逐渐增强。综上, 将个体水平植物功能性状纳入分析有助于更好地理解群落的结构和动态。

关键词: 垂直层次; 功能性状变异; 生物间的相互作用; 生长动态; 结构方程模型

李艳朋, 倪云龙, 许涵, 练琚愉, 叶万辉 (2021) 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林植物功能性状变异与不同垂直层次个体生长的关联. 生物多样性, 29, 1186–1197. doi: 10.17520/biods.2021205.

Li YP, Ni YL, Xu H, Lian JY, Ye WH (2021) Relationship between variation of plant functional traits and individual growth at different vertical layers in a subtropical evergreen broad-leaved forest of Dinghushan. Biodiversity Science, 29, 1186–1197. doi: 10.17520/biods.2021205.

Relationship between variation of plant functional traits and individual growth at different vertical layers in a subtropical evergreen broad-leaved forest of Dinghushan

Yanpeng Li^{1,2}, Yunlong Ni^{1,3}, Han Xu², Juyu Lian^{1,3,4*}, Wanhui Ye^{1,3,4}

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

2 Forest Ecology Research Center, Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Guangzhou 510520

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

4 Southern Marine Science and Engineering Guangdong Laboratory (Guangzhou), Guangzhou 511458

ABSTRACT

Aims: Establishing the relationship between plant functional traits and community dynamics is one of the core issues of functional ecology. Previous studies have found weak evidence of a relationship between functional traits and growth rate relationships in tree communities, highlighting the evidence that functional traits often fail to predict growth rate. It

收稿日期: 2021-05-21; 接受日期: 2021-08-11

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)、南方海洋科学与工程广东省实验室(广州)人才团队引进重大专项(GML2019ZD0408)和中国森林生物多样性监测网络建设项目

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

is therefore essential to advance a predictive approach to functional ecology. Since functional traits vary both among species and within species, linking functional traits at the individual level with plant growth will provide a path towards a more rigorous trait-based community ecology.

Methods: Based on the data from two survey of a 1.44-ha plot and the data of six plant functional traits from 4,142 individuals in Dinghushan, the effects of plant functional traits on plant growth were analyzed at the individual level and species level. First, the varied trends of different functional traits at different vertical layers (shrub layer, subcanopy layer and forest canopy layer) were explored. Second, the intraspecific and interspecific variations of each functional trait under different vertical layers were analyzed. Finally, the effects of plant functional traits, light competition and underground competition on tree growth were quantified using a structural equation model.

Results: Results suggest that: (1) Plant functional traits at different vertical layers exhibited significant differentiation. From the shrub layer to the canopy layer, leaf area (LA), specific leaf area (SLA) and energy supply-demand index (R) decreased significantly, while leaf thickness (LT) and leaf dry matter content (LDMC) increased significantly. (2) The interspecific variation of plant functional traits at different vertical layers is greater than the intraspecific variation, and the intraspecific variation of functional traits in the canopy layer is greater than that in the shrub layer and subcanopy layer. (3) The structural equation model based on plant functional traits at an individual level produces a higher degree of explanation for growth than at the species level. Furthermore, the introduction of plant functional traits at the individual level is more conducive to improving the ability to predict individual growth at the shrub layer. (4) Light competition and underground competition indirectly affect plant growth by affecting functional traits. From the shrub layer to the canopy layer, the interactions between conspecific individual gradually weakened and the interactions between different species gradually increased.

Conclusion: Our study highlights that analyzing plant functional traits at an individual level could help to better understand plant community structure and dynamics.

Key words: vertical layer; variation of functional trait; biotic interactions; growth dynamic; structural equation model

共存于自然群落中的木本植物个体通常存在较大的生长变异(Harper, 1977), 这一变异决定着森林的结构和动态(Rees et al, 2001; Silvertown, 2004; Liu et al, 2016), 厘清其生长变异的驱动因素有助于深入理解群落构建过程(Poorter et al, 2008; Iida et al, 2014; Paine et al, 2015; Yang et al, 2018)。研究木本植物个体生长变异的方法之一来源于对其潜在最大生长速率机制的解释, 进而找出真实群落中共存个体的生长低于潜在最大生长速率的原因(Coomes & Allen, 2007)。Enquist等(1999)研究了位于哥斯达黎加季节性干旱热带森林中45个物种胸径的生长, 发现胸径生长率正比于初始胸径的 $1/3$ 次幂。此外, 许多研究也表明植物的代谢速率正比于其自身生物量的 $3/4$ 次幂(West et al, 1997, 1999; Enquist et al, 1998)。然而, 上述研究都假定了植物光合速率的高低仅与植株的初始大小或其自身叶片数量的多少有关(Enquist, 2002)。而周围邻近个体的种类、大小、密度及其与目标个体之间的距离等也都影响着树木的生长, 这使得邻体模型被纳入到树木生长的分析过程(Freckleton & Watkinson, 2001; Uriarte et al, 2004; Chen et al, 2016)。随着研究的不断深入, 土壤养分、水分、光照条件和微生物组成

等因子也被纳入分析之中(Laliberté et al, 2015; Liu et al, 2016; Han et al, 2017; Zhu et al, 2017)。

植物功能性状研究方法的引入为预测群落动态变化提供了新视角。理论上, 由于植物功能性状有效表征了物种的生存策略(Ackerly, 2003; Poorter et al, 2008; Flynn et al, 2011; Adler et al, 2013), 因此它与植物的生长或死亡等也必然存在显著的关联。然而在试图建立植物功能性状与生长或死亡等统计速率(demographic rate)之间的关系时, 多数研究发现它们之间仅存在较弱的关联(Poorter et al, 2008; Wright et al, 2010; Iida et al, 2014; Paine et al, 2015), 如何对上述差异进行解释并验证是目前生态学领域关注的热点之一(Poorter et al, 2008; Swenson, 2013; Liu et al, 2016; Yang et al, 2018)。Yang等(2018)归纳并总结了当前研究中可能导致植物功能性状难以预测群落树种动态的3类原因, 即忽略植物功能性状与群落树种动态变化的关联背景、缺乏更能反映树种资源获取和分配等的硬性状和忽视个体水平植物功能性状变异。

由于取样难度较大, 以往基于植物功能性状的群落生态学研究多关注于物种水平的功能性状差异(McGill et al, 2006; Kraft et al, 2008; Swenson &

Enquist, 2009; Price et al, 2017)。然而在基因多样性和表型可塑性的影响下, 植物功能性状在不同的环境条件下通常表现出不同程度的种内变异, 进而影响着生物与生物以及生物与环境之间的相互作用(Jung et al, 2010; Bolnick et al, 2011; Violle et al, 2012; Siefert et al, 2015)。现有研究表明, 植物功能性状的种内变异可达总体变异的28%–52% (Messier et al, 2010; Rosell et al, 2014; Siefert et al, 2015; 刘润红, 2020), 且因选取的空间尺度及其所研究功能性状的不同, 有时种内变异程度甚至会大于种间变异(Kazakou et al, 2014; Zhang & Yu, 2018; 张入匀等, 2019)。除了植物功能性状的种内变异, 植物个体在资源上的分配权衡同样影响着植株的生长动态(Swenson, 2013; Yang et al, 2018)。因此, 系统分析植物功能性状的种内变异和能量分配权衡策略对群落水平个体生长的影响, 将有助于从植物功能性状角度更好地理解群落的结构和动态。

本文基于鼎湖山亚热带常绿阔叶林1.44 ha塔吊样地(以下简称塔吊样地) 2014年和2018年的植被调查数据以及个体水平的功能性状取样, 拟探讨如下科学问题: (1)植物功能性状在森林的不同垂直层次是否存在分异? (2)不同垂直层次下植物功能性状的种内和种间变异水平如何? (3)在相似的环境条件(灌木层、亚冠层和林冠层)下, 植物个体水平功能性状较物种水平功能性状均值对树木生长是否具有更高的解释程度? (4)同种和异种间的相互作用如何影响不同垂直层次树木的生长?

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

鼎湖山塔吊样地于2014年10月在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)内建成, 面积为1.44 ha (120 m × 120 m), 该样地的植被类型为亚热带季风常绿阔叶林(张入匀等, 2019; 张剑坛等, 2021)。样地所在区域的年平均气温为20.9°C, 年平均降水量和年平均蒸发量分别为1,927 mm和1,115 mm (马钦洪等, 2018), 该区全年干湿两季明显, 其中4–9月为雨季, 11月至翌年1月为旱季。

样地内所建塔吊的独立起升高度为54.4 m, 其吊臂的最大工作半径为60.0 m (张入匀等, 2019)。该样地的建设过程严格参照美国史密森研究院

(Smithsonian Institution)热带森林研究中心(Center for Tropical Forest Science, CTFS)的调查技术规范(Condit, 1998)。首先将整个样地划分为36个20 m × 20 m的样方, 在实际样地调查过程中, 再将每个20 m × 20 m样方划分成16个5 m × 5 m的小样方, 并对各小样方内所有胸径(DBH) ≥ 1.0 cm的木本植物进行挂牌, 记录其坐标、种名、树高、东西和南北方向的冠幅、分枝或萌条状况等。该样地于2018年11月完成首次复查, 共记录有独立植株4,142个, 隶属于48科91属122种(桂旭君等, 2019; 张剑坛等, 2021)。

1.2 植物功能性状测量

基于上述调查数据, 对样地内的4,142个独立个体全部进行功能性状取样。对于冠层个体, 直接利用塔吊进行叶片取样和树高的精准测量(张剑坛等, 2021), 总计359株; 对于难以利用塔吊取样和测高的235株冠层个体以及其余林下个体, 主要利用高枝剪和测高杆分别进行叶片取样和树高测量(桂旭君等, 2019)。参照Cornelissen等(2003), 主要选取6种功能性状进行测量, 分别为树高(height, H)、叶面积(leaf area, LA)、比叶面积(specific leaf area, SLA)、叶片厚度(leaf thickness, LT)、叶片干物质含量(leaf dry matter content, LDMC)以及能量供求关系指数(R)。

对于每个取样个体, 均随机选取林冠上层的6片成熟、健康且完整的叶片, 并将其装入密封袋中带回实验室进行测量(张入匀等, 2019)。首先用剪刀剪去叶柄, 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(cm²)。随后用游标卡尺对叶片厚度(mm)进行测量: 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, 然后将该6片叶子不同位置厚度的均值记为叶片厚度(张入匀等, 2019)。最后将叶片用精确度为千分之一的天平(JA2103N)称取鲜重后, 置于60°C的烘箱烘干72 h, 至恒重后称量叶片干重, 并将叶片干重与叶片鲜重的比值记作叶片干物质含量(mg/g), 将叶面积与叶片干重的比值记作比叶面积(cm²/g)。

1.3 数据分析

1.3.1 群落不同垂直层次的划分

基于塔吊样地2018年复查的数据, 并根据前人

对鼎湖山自然保护区植被的研究(王铸豪等, 1982), 将所有 $DBH \geq 1.0$ cm的个体按照实测树高划分为3个层次, 即灌木层($H \leq 5.0$ m)、亚冠层($5.0 \text{ m} < H \leq 10.0$ m)和林冠层($H > 10.0$ m)。其中, 灌木层的物种丰富度、多度和平均胸径分别为100、2,588和 2.22 ± 1.17 cm; 亚冠层的物种丰富度、多度和平均胸径分别为74、960和 6.49 ± 3.59 cm; 林冠层的物种丰富度、多度和平均胸径分别为41、594和 23.47 ± 10.97 cm。总体而言, 从灌木层到林冠层, 物种的丰富度和多度逐渐减少, 平均胸径逐渐增加。

1.3.2 群落不同垂直层次下植物功能性状的变化趋势及其种内和种间变异水平

基于样地内的4,142株个体, 首先计算每个物种在不同垂直层次下各植物功能性状平均值的大小, 并采用单因素方差分析比较不同垂直层次下物种水平功能性状均值的差异。此外, 参照de Bello等(2011)的方法, 计算群落不同垂直层次下各植物功能性状种内和种间变异的大小。

1.3.3 结构方程模型中各参数的计算

为了探究植物功能性状变异与群落不同垂直层次个体生长之间的关联, 基于鼎湖山塔吊样地2014年和2018年两次调查期间均存活的2,183个植株(其中灌木层1,140株, 亚冠层621株, 林冠层422株), 通过对影响植物个体生长的生物和非生物因素的综合考量, 构建相关结构方程模型(structural equation model, SEM)。

由于目标个体的生长通常受到邻体的种类、大小、数量以及目标个体距离的影响(Freckleton et al, 2009; Liu et al, 2016; Zhu et al, 2017), 我们计算了距离目标个体一定范围内的同种邻体地下竞争指数(UC-c)、异种邻体地下竞争指数(UC-h)、同种邻体光竞争指数(LC-c)和异种邻体光竞争指数(LC-h)。由于距离目标个体10 m之外的邻体效应通常很小, 相关研究多选择10 m作为邻体间相互作用的有效距离(Piao et al, 2013; Liu et al, 2016; Zhu et al, 2017)。当然, 以研究区域内植株的平均树高表征邻体间相互作用的有效距离也是常用的方法之一。由于塔吊样地的平均树高为7.82 m, 该数值与10 m之间并不存在太大差别, 因此本文最终也以10 m作为邻体间相互作用的有效距离。

(1)地下竞争指数(UC)的计算公式(Comita & Hubbell, 2009)如下:

$$UC = \sum_{i=1}^{m_1} \frac{BA_i}{\text{Distance}_i} \quad (1)$$

其中, m_1 为距离目标个体10 m范围内 $DBH \geq 1.0$ cm的邻体数量; BA_i 为第*i*个邻体的胸高断面积; Distance_i 为第*i*个邻体与目标个体之间的距离。由于植物对资源的地下竞争受到邻体对土壤水分和养分利用程度的影响(Coomes & Allen, 2007), 因此在计算UC时, 10 m范围内的所有邻体都被纳入分析过程。基于上述公式分别计算UC-c和UC-h。

(2)参照UC的计算方法(Comita & Hubbell, 2009), 光竞争指数(LC)计算公式如下:

$$LC = \sum_{i=1}^{m_2} \frac{CA_i}{\text{Distance}_i} \quad (2)$$

其中, m_2 为距离目标个体10 m范围内树高大于目标个体的邻体数量; CA_i 为树高大于目标个体的邻体的林冠垂直投影面积。与UC计算公式中邻体的定义方式不同, 对于光竞争, 本文仅将10 m范围内树高大于目标个体的邻体纳入分析, 即只有当邻体树高大于目标个体时, 其林冠才会对目标个体形成遮挡, 进而影响目标个体对光照的获取(Vanclay, 1995; Schwinning & Weiner, 1998; Coomes & Allen, 2007)。基于上述公式分别计算LC-c和LC-h。

(3)植物能量分配的量化。为了探讨植物能量分配对个体生长的影响, 借鉴Wyckoff和Clark (2005)的方法, 计算了植株个体在能量供应和能量需求两者间的权衡关系指数(能量供求关系指数), 其在数值上等于林冠垂直投影面积(m^2)与胸高断面积(cm^2)的比值, 由计算公式可知它是一个无量纲的指标。

(4)年平均生长率的计算。2014–2018年, 树木个体的年平均生长率(annual growth rate, AGR)按照如下公式(Stoll et al, 1994)进行计算:

$$AGR = 0.25 \times \left[\left(\frac{DBH_{2018}}{2} \right)^2 - \left(\frac{DBH_{2014}}{2} \right)^2 \right] \quad (3)$$

1.3.4 结构方程概念模型的构建

由于个体水平植物功能性状更为充分地考虑了功能性状的变异程度, 因此其对个体生长的预测将优于物种水平功能性状均值。但相比物种水平功能性状均值, 目前尚不清楚在不同的垂直层次下, 个体水平植物功能性状究竟能在多大程度上提高对群落水平个体生长的预测。为了验证并回答上述

整个数据分析过程利用R 3.6.2 (R Core Team, 2017)软件完成。其中结构方程模型的运行基于lavaan包(Rosseel, 2012), 并通过卡方拟合分析评价(χ^2 goodness-of-fit statistic assesses, $P > 0.05$)、比较拟合指数(comparative fit index, CFI)、渐进残差均方

和平方根(root mean square error of approximation, RMSEA)以及标准化残差均方和平方根(standardized root mean square residual, SRMR)对整个模型进行评价。此外,模型中变量的筛选基于MuMIn包(Bartoń, 2020)完成,做图过程还使用了ggplot2包(Wickham, 2016)。

从灌木层到林冠层, 共存物种的叶面积、比叶面积和能量供求关系指数显著降低, 而叶片厚度和叶片干物质含量显著升高。除亚冠层的叶片干物质含量与灌木层和林冠层无显著差异外, 其余各个植物功能性状在森林不同垂直层次下均存在显著差异($P < 0.05$) (图2)。

不同垂直层次下植物功能性状的种间变异均大于种内变异,且林冠层的种内功能性状变异均大于灌木层和亚冠层(图3)。此外,不同植物功能性状具有不同的种内和种间变异水平,其中叶面积在不同垂直层次下均具有最小的种内变异,在灌木层、亚冠层和林冠层分别占到总体变异的4.91%、3.17%和13.55%;能量供求关系指数在灌木层和林冠层均具有最大的种内变异,分别占到总体变异的40.42%和44.58%;而树高则在亚冠层具有最大的种内变异,可占到总体变异的32.98%(图3)。

不同垂直层次下,无论是基于个体水平植物功能性状还是基于物种水平功能性状均值所构建的结构方程模型中,植物功能性状对年平均生长率的直接作用都强于邻体光竞争(LC-c或LC-h)或地下竞争(UC-c或UC-h)(图4-6)。此外,对于所有纳入分析的植物功能性状而言,仅有叶面积和能量供求关系指数保留在灌木层和亚冠层的最优结构方程模型中(图4, 5),而仅有叶片干物质含量和能量供求关系指数保留在林冠层的最优结构方程模型中(图6)。

<https://www.biodiversity-science.net>

图2 不同垂直层次下物种水平植物功能性状的差异。不同小写字母表示不同垂直层次下的植物功能性状在5%显著性水平下存在差异。LA、LT、LDMC、SLA和R含义同图1。

Fig. 2 Differences of plant functional traits at species level with different vertical layers. Different lowercase letters indicate significant differences of plant functional traits with different vertical layers at 5% level. The meanings of LA, LT, LDMC, SLA and R are the same as in Fig. 1.

图3 植物功能性状在不同垂直层次下的种内和种间变异。LA、LT、LDMC、SLA、R和H含义同图1, Mean为所有植物功能性状的平均变异水平。

Fig. 3 Intraspecific variation and interspecific variation of plant functional traits at different vertical layers. The meaning of LA, LT, LDMC, SLA, R and H are the same as in Fig. 1, and the factor Mean represents the average variation level of all plant functional traits.

外, 两种模型下的LC-c和UC-c对年平均生长率的直接作用或间接作用(通过影响植物功能性状进而影响年平均生长率)都强于LC-h和UC-h (图4)。基于个体水平植物功能性状的结构方程模型中, LC-h和

UC-h对年平均生长率的直接作用不显著(图4A); 而基于物种水平功能性状均值的结构方程模型中, UC-h对年平均生长率的直接作用不显著(图4B)。

图4 地下竞争、光竞争和个体水平植物功能性状(A)以及物种水平功能性状均值(B)影响灌木层个体年平均生长率的结构方程模型。箭头代表假设的变量之间的因果关系, 箭头宽度表示关系的强弱, 红色代表负效应, 绿色代表正效应, 箭头附近的值表示不同显著水平(*** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$; ns, 不显著)下的路径系数(标准化回归系数)。变量外侧的数值代表结构方程模型解释的方差百分比。CFI: 比较拟合指数; RMSEA: 渐进残差均方和平方根; SRMR: 标准化残差均方和平方根; χ^2 : 卡方拟合分析评价。Trait、LA、R、LC-c、LC-h、UC-c、UC-h和AGR含义同图1。

Fig. 4 The structural equation models (SEM) for the effects of plant functional traits at individual (A) and species level (B), underground competition and light competition on the annual growth rate of individuals in the shrub layer. Arrows represent the hypothesized causal relationships between variables. Arrow width indicates the strength of the relationship. Red color indicates negative relationships. Green color indicates positive relationships. Values next to the arrows are path coefficients (standardized partial regression coefficients) with associated statistical significance, *** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$; ns, not significant. Values at outside of the variables represent the percentage of variance explained by the model. CFI, Comparative fit index; RMSEA, Root mean square error of approximation; SRMR, Standardized root mean square residual; χ^2 , Goodness-of-fit statistic assesses. The meaning of Trait, LA, R, LC-c, LC-h, UC-c, UC-h and AGR are the same as in Fig. 1.

图5 地下竞争、光竞争和个体水平植物功能性状(A)以及物种水平功能性状均值(B)影响亚冠层个体年平均生长率的结构方程模型。结构方程模型的框架结构同图4。Trait、LA、R、LC-c、LC-h、UC-c、UC-h和AGR含义同图1。

Fig. 5 The structural equation models (SEM) for the effects of plant functional traits at individual (A) and species level (B), underground competition and light competition on the annual growth rate of individuals in the subcanopy layer. The frame structure of SEM is the same as in Fig. 4. The meaning of Trait, LA, R, LC-c, LC-h, UC-c, UC-h and AGR are the same as in Fig. 1.

图6 地下竞争、光竞争和个体水平植物功能性状(A)以及物种水平功能性状均值(B)影响林冠层个体年平均生长率的结构方程模型。结构方程模型的框架结构同图4。Trait、LDMC、R、LC-c、LC-h、UC-c、UC-h和AGR含义同图1。

Fig. 6 The structural equation models (SEM) for the effects of plant functional traits at individual (A) and species level (B), underground competition and light competition on the annual growth rate of individuals in the canopy layer. The frame structure of SEM is the same as in Fig. 4. The meaning of Trait, LDMC, R, LC-c, LC-h, UC-c, UC-h and AGR are the same as in Fig. 1.

对于亚冠层而言, 基于个体水平植物功能性状和基于物种水平功能性状均值的结构方程模型分别解释了80%和40%的年平均生长率变异(图5)。对于个体水平植物功能性状的结构方程模型, LC-h通过植物功能性状对年平均生长率的间接作用强于LC-c, 而邻体光竞争(LC-c或LC-h)和地下竞争(UC-c或UC-h)对年平均生长率的直接作用均不显著(图5A)。对于物种水平功能性状均值的结构方程模型, LC-h对年平均生长率的直接作用和间接作用都强于LC-c; UC-h对年平均生长率的间接作用强于UC-c, 但UC-h和UC-c对年平均生长率的直接作用都不显著(图5B)。

对于林冠层而言, 基于个体水平植物功能性状和基于物种水平功能性状均值的结构方程模型分别解释了43%和23%的年平均生长率变异(图6)。并且在两种结构方程模型下, LC-h和UC-h对于年平均生长率的间接作用都强于LC-c和UC-c。而在对年平均生长率的直接作用方面, 除LC-h对物种水平功能性状均值模型下的年平均生长率具有显著作用(图6B)外, 其余邻体间的竞争作用都不显著(图6)。

3 讨论

3.1 森林垂直层次对植物功能性状的影响

作为物种生存策略的有效表征(Adler et al, 2013; Yang et al, 2018), 植物功能性状在森林的不同垂直层次下表现出明显的分异。由灌木层至林冠层, 叶面积和比叶面积逐渐降低, 而叶片厚度和叶片干物质含量逐渐升高, 这与不同垂直层次下环境因子的差异存在关联(Wright et al, 2010; Petter et al, 2016)。从灌木层到林冠层通常伴随着环境因子的变化, 如光照强度和风速的增加以及相对湿度和CO₂浓度的降低等(Yoda, 1974; Poorter et al, 2006; Petter et al, 2016), 由于植物具有调节功能性状以适应环境的能力(Markestijn et al, 2007; Poorter et al, 2008; Flynn et al, 2011; Adler et al, 2013; Price et al, 2017), 这驱动了植物功能性状在森林不同垂直层次下的分异。

具体而言, 对生长于林下的灌木层物种或个体而言, 光照是限制其生长的重要因子之一(Poorter et al, 2006, 2008; Markestijn et al, 2007; Petter et al, 2016), 为了光获取的最大化, 这些物种通常拥有较大的叶面积和比叶面积以及较低的叶片干物质含

量和较小的叶片厚度; 而随着森林垂直层次的上升, 共存于林冠层的物种则需要应对高光强和高风速等生存环境的考验(Poorter et al, 2006), 为了降低蒸腾损失、防止叶片过热以及抵御强光和强风造成的物理性损害(Garnier et al, 2001; Cornelissen et al, 2003; Vaieretti et al, 2007), 它们通常具有较小的叶面积和比叶面积以及较大的叶片厚度和较高的叶片干物质含量。此外, 能量供求关系指数表征了植株在能量供应和能量需求两者间的权衡关系, 由其表现出的从灌木层至林冠层显著降低的变化趋势可知, 生长于林下的物种由于其DBH相对较小, 因此在权衡能量的供求关系时具有显著的优势。一般而言, 林下耐阴物种倾向于投入更多的能量以确保在林下长期存活, 因为这通常比DBH的快速生长更为重要(Poorter et al, 2006)。

3.2 不同垂直层次下植物功能性状的种内和种间变异水平

鼎湖山塔吊样地内的6种植物功能性状在不同垂直层次下的种间变异均大于种内变异, 这与前人的研究结果一致(Rosell et al, 2014; Siefert et al, 2015)。植物功能性状的种内和种间变异水平与功能性状的自身特性和外界的环境条件是紧密相关的(Hulshof & Swenson, 2010; Wright et al, 2010; Petter et al, 2016)。通常情况下, 相比叶片的形态性状, 叶片养分含量会表现出更大的种内变异, 而某些木材(木材密度和含水率)或树皮(树皮密度、厚度和含水率等)性状的种内变异程度甚至会大于种间变异(Kazakou et al, 2014; Zhang & Yu, 2018)。在本研究中, 单纯对于叶片形态性状而言, 叶面积在不同垂直层次下都表现为最小的种内变异。此外, 本研究也表明, 林冠层的种内功能性状变异均大于灌木层和亚冠层, 这一方面体现了林冠层复杂的环境条件对植物功能性状变异具有更大的影响, 同时也体现了植物在物种水平上的适应能力, 即物种可以通过增强功能性状的种内变异程度来提高自身的适合度(张入匀等, 2019)。

需要指出的是, 植物功能性状种内和种间变异水平的大小也会受到取样数量、性状值分布的偏度和峰度以及估算方法等的影响(Yang et al, 2020)。尽管本文已经对鼎湖山塔吊样地内的所有4,142株个体进行了功能性状取样, 但不同垂直层次下取样物种的平均个体数也仅介于12.97–25.88株之间。根据

估算种内变异水平达到 $\pm 5\%$ 精确度需要至少20株取样个体的要求(Yang et al, 2020), 本研究可能在一定程度上低估了亚冠层和林冠层植物功能性状的种内变异水平。此外, 不同垂直层次下植物功能性状的种内变异程度可能也与物种丰富度的多少有关。例如, 有研究表明植物功能性状的种内变异程度会随群落中物种丰富度的降低而增大(Violle et al, 2012; Siefert et al, 2015)。本研究也在一定程度上证实了上述观点, 即物种丰富度由灌木层至林冠层降低了59%, 而6种植物功能性状的种内平均变异水平则由17.7%增加到30.3%。

3.3 个体水平植物功能性状较物种水平功能性状均值对树木生长具有更高的解释程度

在鼎湖山塔吊样地的不同垂直层次下, 植物功能性状直接影响着个体的生长, 并且个体水平植物功能性状较物种水平功能性状均值对个体生长具有更高的解释程度。这表明物种水平功能性状均值忽视了植物在个体水平为应对局域环境条件变化而产生的性状变异, 进而模糊了功能性状与个体水平生存动态关系的内在联系(Siefert et al, 2015; Umaña et al, 2018)。总体而言, 从灌木层、亚冠层到林冠层, 基于个体水平植物功能性状构建的结构方程模型对树木生长变异的解释能力分别为基于物种水平功能性状均值构建结构方程模型的3.2、2.0和1.9倍。由此可见, 个体水平植物功能性状的引入更有利于提高对林下灌木层个体生长的预测能力。Umaña等(2018)在对云南西双版纳热带森林幼苗的研究中也发现, 林下个体间光能利用策略的差异可以更好地对较小空间尺度下的资源变化做出响应。

需要指出的是, 森林不同垂直层次下植物功能性状对于个体生长的重要性也存在一定的差异, 如叶面积对于灌木层和亚冠层内个体的生长具有显著效应, 而叶片干物质含量则对林冠层内个体的生长具有显著效应。生长于灌木层和亚冠层的个体由于受到更强的光限制, 较大的叶面积有利于植物更好地进行光获取(张入匀等, 2019)。但随着森林垂直层次的升高, 林冠层通常具有较高的温度和较强的光照, 模型中叶片干物质含量一定程度上也是植物叶片自身防御功能的体现, 这有助于植物有效应对叶片蒸腾导致的水分亏缺(张入匀等, 2019)。

然而, 个体的生长不仅仅取决于单一功能性状的大小, 植物在能量分配方面的权衡也具有至关重

要的作用(Yang et al, 2018)。除叶面积和叶片干物质含量外, 本研究发现能量供求关系指数对不同垂直层次下个体的生长同样具有显著的直接作用(Wyckoff & Clark, 2005)。Yang等(2018)也发现考虑了能量分配因素的叶生物量(比叶质量和林冠面积的乘积)和叶面积率(林冠面积与DBH的比值)对云南西双版纳4个热带树种个体的相对生长率具有较好的预测能力。Swenson (2013)也曾指出, 物种A的比叶面积较物种B低, 这仅能代表物种A比物种B具有较小的资源获取率, 但物种A却可以通过投资更多的叶面积进而实现更为快速的生长。因此, 基于植物功能性状分析树木生长时应充分考虑能量分配因素的作用(Weiner, 2004; Enquist et al, 2007; Yang et al, 2018)。

3.4 不同垂直层次下同种和异种间的相互作用对树木生长的影响

除植物自身的功能性状外, 树木个体的生长也受到同种和异种邻体间相互作用的影响(Freckleton & Watkinson, 2001; Uriarte et al, 2004; Liu et al, 2016; Chen et al, 2016)。在鼎湖山塔吊样地中, 光竞争和地下竞争主要通过影响功能性状而间接影响植物生长, 并且同种和异种间的相互作用对于树木生长的影响程度因森林垂直层次的不同而有所差异。在灌木层, 同种间的相互作用(同种光竞争和同种地下竞争)对树木个体生长的直接或间接影响均强于异种间的相互作用(异种光竞争和异种地下竞争)。而在亚冠层和林冠层, 共存个体的生长主要受到异种间相互作用(异种光竞争和异种地下竞争)的影响。以往的研究发现, 同种负密度制约作用显著影响早期生长阶段植株的生长和死亡(Comita et al, 2010; Zhu et al, 2015; Umaña et al, 2018), 而随着个体的不断生长, 同种个体在负密度制约作用的影响下降低了个体数量, 为其他物种的入侵和定居提供了空间, 进而导致了邻体间由同种间相互作用向异种间相互作用的转变(祝燕等, 2009; 王慧杰等, 2016)。

需要指出的是, 森林不同垂直层次下邻体间的相互作用(光竞争和地下竞争)对树木个体生长的直接或间接作用也在一定程度上表现为正效应, Liu等(2016)的研究也得出了类似结论, 然而对于是否可以将其解读为植物间的互利作用有待于通过设置合理的控制实验进行验证。尽管本研究仅将植物自

身功能性状和生物间的相互作用纳入分析,但实际上土壤理化性质对树木个体生长也具有显著影响(Liu et al, 2016),今后有必要对数据进行补充,以进一步提高对树木个体生长的预测能力。

综上所述,本文通过对鼎湖山1.44 ha塔吊样地的两次调查数据以及个体水平的植物功能性状取样,分析了各个植物功能性状在森林不同垂直层次下的种内和种间变异水平,阐明了个体水平植物功能性状的引入可以显著提高对不同垂直层次,尤其是灌木层树木个体生长的预测能力,为今后更好地利用植物功能性状解释群落的结构和动态奠定了一定的实验和理论基础。

ORCID

李艳朋 <https://orcid.org/0000-0002-2977-6289>
倪云龙 <https://orcid.org/0000-0002-1857-661X>
许涵 <https://orcid.org/0000-0002-1085-3344>
练琚愉 <https://orcid.org/0000-0001-6777-7170>
叶万辉 <https://orcid.org/0000-0003-2900-5828>

参考文献

- Ackerly DD (2003) Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Sciences*, 164, 165–184.
- Adler PB, Fajardo A, Kleinhesselink AR, Kraft NJB (2013) Trait-based tests of coexistence mechanisms. *Ecology Letters*, 16, 1294–1306.
- Bartoń K (2020) MuMIn, Multi-Model Inference. R package version 1.43.17. <https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/>. (accessed on 2019-10-17)
- Bolnick DI, Amarasekare P, Araújo MS, Bürger R, Levine JM, Novak M, Rudolf VHW, Schreiber SJ, Urban MC, Vasseur DA (2011) Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 26, 183–192.
- Chen YX, Wright SJ, Muller-Landau HC, Hubbell SP, Wang YF, Yu SX (2016) Positive effects of neighborhood complementarity on tree growth in a Neotropical forest. *Ecology*, 97, 776–785.
- Comita LS, Hubbell SP (2009) Local neighborhood and species' shade tolerance influence survival in a diverse seedling bank. *Ecology*, 90, 328–334.
- Comita LS, Muller-Landau HC, Aguilar S, Hubbell SP (2010) Asymmetric density dependence shapes species abundances in a tropical tree community. *Science*, 329, 330–332.
- Condit R (1998) Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and a Comparison with Other Plots. Springer, Berlin.
- Coomes DA, Allen RB (2007) Effects of size, competition and altitude on tree growth. *Journal of Ecology*, 95, 1084–1097.
- 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.
- de Bello F, Lavorel S, Albert CH, Thuiller W, Grigulis K, Dolezal J, Janeček Š, Lepš J (2011) Quantifying the relevance of intraspecific trait variability for functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 2, 163–174.
- Enquist BJ (2002) Universal scaling in tree and vascular plant allometry: Toward a general quantitative theory linking plant form and function from cells to ecosystems. *Tree Physiology*, 22, 1045–1064.
- Enquist BJ, Brown JH, West GB (1998) Allometric scaling of plant energetics and population density. *Nature*, 395, 163–165.
- Enquist BJ, Kerkhoff AJ, Stark SC, Swenson NG, McCarthy MC, Price CA (2007) A general integrative model for scaling plant growth, carbon flux, and functional trait spectra. *Nature*, 449, 218–222.
- Enquist BJ, West GB, Charnov EL, Brown JH (1999) Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants. *Nature*, 401, 907–911.
- Flynn DFB, Mirotnick N, Jain M, Palmer MI, Naeem S (2011) Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity-ecosystem-function relationships. *Ecology*, 92, 1573–1581.
- Freckleton RP, Watkinson AR (2001) Asymmetric competition between plant species. *Functional Ecology*, 15, 615–623.
- Freckleton RP, Watkinson AR, Rees M (2009) Measuring the importance of competition in plant communities. *Journal of Ecology*, 97, 379–384.
- Garnier E, Laurent G, Bellmann A, Debain S, Berthelot P, Ducout B, Roumet C, Navas ML (2001) Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist*, 152, 69–83.
- 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, 练琚愉, 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.]
- Han BC, Umaña MN, Mi XC, Liu XJ, Chen L, Wang YQ, Liang Y, Wei W, Ma KP (2017) The role of transcriptomes linked with responses to light environment on seedling mortality in a subtropical forest, China. *Journal of Ecology*, 105, 592–601.
- Harper JL (1977) Population Biology of Plants. Academic Press, Pittsburgh.
- Hulshof CM, Swenson NG (2010) Variation in leaf functional trait values within and across individuals and species: An

example from a Costa Rican dry forest. *Functional Ecology*, 24, 217–223.

- Iida Y, Kohyama TS, Swenson NG, Su SH, Chen CT, Chiang JM, Sun IF (2014) Linking functional traits and demographic rates in a subtropical tree community: The importance of size dependency. *Journal of Ecology*, 102, 641–650.
- Jung V, Violle C, Mondy C, Hoffmann L, Muller S (2010) Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology*, 98, 1134–1140.
- Kazakou E, Violle C, Roumet C, Navas ML, Vile D, Kattge J, Garnier E (2014) Are trait-based species rankings consistent across data sets and spatial scales? *Journal of Vegetation Science*, 25, 235–247.
- Kraft NJB, Valencia R, Ackerly DD (2008) Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 322, 580–582.
- Laliberté E, Lambers H, Burgess TI, Wright SJ (2015) Phosphorus limitation, soil-borne pathogens and the coexistence of plant species in hyperdiverse forests and shrublands. *New Phytologist*, 206, 507–521.
- Liu RH, Bai JL, Bao H, Nong JL, Zhao JJ, Jiang Y, Liang SC, Li YJ (2020) Variation and correlation in functional traits of main woody plants in the *Cyclobalanopsis glauca* community in the karst hills of Guilin, southwest China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 828–841. (in Chinese with English abstract) [刘润红, 白金连, 包涵, 农娟丽, 赵佳佳, 姜勇, 梁士楚, 李月娟 (2020) 桂林岩溶石山青冈群落主要木本植物功能性状变异与关联. *植物生态学报*, 44, 828–841.]
- Liu XJ, Swenson NG, Lin DM, Mi XC, Umaña MN, Schmid B, Ma KP (2016) Linking individual-level functional traits to tree growth in a subtropical forest. *Ecology*, 97, 2396–2405.
- Ma QH, Li YP, Lian JY, Ye WH (2018) Difference in survival response of tree species to neighborhood crowding in a lower subtropical evergreen broad-leaved forest of Dinghushan. *Biodiversity Science*, 26, 535–544. (in Chinese with English abstract) [马钦洪, 李艳朋, 练琚愉, 叶万辉 (2018) 鼎湖山亚热带常绿阔叶林不同树种存活对邻体组成的响应差异. *生物多样性*, 26, 535–544.]
- Markestijn 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 and Evolution*, 21, 178–185.
- 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.
- Paine CET, Amissah L, Auge H, Baraloto C, Baruffol M, Bourland N, Bruehlheide H, Daïnou K, de Gouvenain RC, Doucet JL, Doust S, Fine PVA, Fortunel C, Haase J, Holl KD, Jactel H, Li XF, Kitajima K, Koricheva J, Martínez-Garza C, Messier C, Paquette A, Philipson C, Piotta D, Poorter L, Posada JM, Potvin C, Rainio K, Russo SE, Ruiz-Jaen M, Scherer-Lorenzen M, Webb CO, Wright SJ, Zahawi RA, Hector A (2015) Globally, functional traits are weak predictors of juvenile tree growth, and we do not know why. *Journal of Ecology*, 103, 978–989.
- Petter G, Wagner K, Wanek W, Sánchez Delgado EJ, Zotz G, Cabral JS, Kreft H (2016) Functional leaf traits of vascular epiphytes: Vertical trends within the forest, intra- and interspecific trait variability, and taxonomic signals. *Functional Ecology*, 30, 188–198.
- Piao TF, Comita LS, Jin GZ, Kim JH (2013) Density dependence across multiple life stages in a temperate old-growth forest of northeast China. *Oecologia*, 172, 207–217.
- Poorter L, Bongers L, Bongers F (2006) Architecture of 54 moist-forest tree species: Traits, trade-offs, and functional groups. *Ecology*, 87, 1289–1301.
- Poorter L, Wright SJ, Paz H, Ackerly DD, Condit R, Ibarra-Manríquez G, Harms KE, Licona JC, Martínez-Ramos M, Mazer SJ, Muller-Landau HC, Peña-Claros M, Webb CO, Wright IJ (2008) Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology*, 89, 1908–1920.
- Price J, Tamme R, Gazol A, de Bello F, Takkis K, Uribe-Díez J, Kasari L, Pärtel M (2017) Within-community environmental variability drives trait variability in species-rich grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 28, 303–312.
- R Core Team (2017) R, A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <https://www.r-project.org/>. (accessed on 2019-10-17)
- Rees M, Condit R, Crawley M, Pacala S, Tilman D (2001) Long-term studies of vegetation dynamics. *Science*, 293, 650–655.
- Rosell JA, Gleason S, Méndez-Alonzo R, Chang Y, Westoby M (2014) Bark functional ecology: Evidence for tradeoffs, functional coordination, and environment producing bark diversity. *New Phytologist*, 201, 486–497.
- Rosseel Y (2012) lavaan: An R package for structural equation modeling. *Journal of Statistical Software*, 48, 1–36.
- Schwinning S, Weiner J (1998) Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia*, 113, 447–455.
- Siefert A, Violle C, Chalmandrier L, Albert CH, Taudiere A, Fajardo A, Aarssen LW, Baraloto C, Carlucci MB, Cianciaruso MV, de L 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, Bagousse-Pinguet YL, 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 and Evolution*, 19, 605–611.
- Stoll P, Weiner J, Schmid B (1994) Growth variation in a naturally established population of *Pinus sylvestris*. *Ecology*, 75, 660–670.
- Swenson NG (2013) The assembly of tropical tree communities—The advances and shortcomings of phylogenetic and functional trait analyses. *Ecography*, 36, 264–276.
- Swenson NG, Enquist BJ (2009) Opposing assembly mechanisms in a neotropical dry forest: Implications for phylogenetic and functional community ecology. *Ecology*, 90, 2161–2170.
- Umaña MN, Zipkin EF, Zhang CC, Cao M, Lin LX, Swenson NG (2018) Individual-level trait variation and negative density dependence affect growth in tropical tree seedlings. *Journal of Ecology*, 106, 2446–2455.
- Uriarte M, Canham CD, Thompson J, Zimmerman JK (2004) A neighborhood analysis of tree growth and survival in a hurricane-driven tropical forest. *Ecological Monographs*, 74, 591–614.
- Vaieretti MV, Díaz S, Vile D, Garnier E (2007) Two measurement methods of leaf dry matter content produce similar results in a broad range of species. *Annals of Botany*, 99, 955–958.
- Vancley JK (1995) Growth models for tropical forests: A synthesis of models and methods. *Forest Science*, 41, 7–42.
- 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 and Evolution*, 27, 244–252.
- Wang HJ, Chang SL, Zhang YT, Xie J, He P, Song CC, Sun XJ (2016) Density-dependent effects in *Picea schrenkiana* forests in Tianshan Mountains. *Biodiversity Science*, 24, 252–261. (in Chinese with English abstract) [王慧杰, 常顺利, 张毓涛, 谢锦, 何平, 宋成程, 孙雪娇 (2016) 天山雪岭云杉森林群落的密度制约效应. *生物多样性*, 24, 252–261.]
- Wang ZH, He DQ, Song SD (1982) Vegetation in Dinghushan Nature Reserve. *Tropical and Subtropical Forest Ecosystem*, 1, 77–141. (in Chinese with English abstract) [王铸豪, 何道泉, 宋绍敦 (1982) 鼎湖山自然保护区的植被. *热带亚热带森林生态系统研究*, 1, 77–141.]
- Weiner J (2004) Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6, 207–215.
- West GB, Brown JH, Enquist BJ (1997) A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 276, 122–126.
- West GB, Brown JH, Enquist BJ (1999) A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature*, 400, 664–667.
- Wickham H (2016) *ggplot2, Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag, New York.
- Wright SJ, Kitajima K, Kraft NJB, Reich PB, Wright IJ, Bunker DE, Condit R, Dalling JW, Davies SJ, Díaz S, Engelbrecht BMJ, Harms KE, Hubbell SP, Marks CO, Ruiz-Jaen MC, Salvador CM, Zanne AE (2010) Functional traits and the growth–mortality trade-off in tropical trees. *Ecology*, 91, 3664–3674.
- Wyckoff PH, Clark JS (2005) Tree growth prediction using size and exposed crown area. *Canadian Journal of Forest Research*, 35, 13–20.
- Yang J, Cao M, Swenson NG (2018) Why functional traits do not predict tree demographic rates. *Trends in Ecology and Evolution*, 33, 326–336.
- Yang J, Lu JH, Chen Y, Yan ER, Hu JH, Wang XH, Shen GC (2020) Large underestimation of intraspecific trait variation and its improvements. *Frontiers in Plant Science*, 11, 1–9.
- Yoda K (1974) Three-dimensional distribution of light intensity in a tropical rain forest of West Malaysia. *Japanese Journal of Ecology*, 24, 247–254.
- Zhang JT, Li YP, Zhang RY, Ni YL, Zhou WY, Lian JY, Ye WH (2021) Height–diameter models based on branch wood density classification for the south subtropical evergreen broad-leaved forest of Dinghushan. *Biodiversity Science*, 29, 456–466. (in Chinese with English abstract) [张剑坛, 李艳朋, 张入匀, 倪云龙, 周文莹, 练琚愉, 叶万辉 (2021) 基于枝条木材密度分级的鼎湖山南亚热带常绿阔叶林树高曲线模型. *生物多样性*, 29, 456–466.]
- Zhang RY, Li YP, Ni YL, Gui XJ, Lian JY, Ye WH (2019) Intraspecific variation of leaf functional traits along the vertical layer in a subtropical evergreen broad-leaved forest of Dinghushan. *Biodiversity Science*, 27, 1279–1290. (in Chinese with English abstract) [张入匀, 李艳朋, 倪云龙, 桂旭君, 练琚愉, 叶万辉 (2019) 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*, 27, 1279–1290.]
- Zhang ZM, Yu SX (2018) Potential tradeoffs between intraspecific and interspecific trait variations along an environmental gradient in a subtropical forest. *Journal of Forestry Research*, 29, 1731–1740.
- Zhu Y, Comita LS, Hubbell SP, Ma KP (2015) Conspecific and phylogenetic density-dependent survival differs across life stages in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 103, 957–966.
- Zhu Y, Hogan JA, Cai HY, Xun YH, Jiang F, Jin GZ (2017) Biotic and abiotic drivers of the tree growth and mortality trade-off in an old-growth temperate forest. *Forest Ecology and Management*, 404, 354–360.
- Zhu Y, Mi XC, Ma KP (2009) A mechanism of plant species coexistence: the negative density-dependent hypothesis. *Biodiversity Science*, 17, 594–604. (in Chinese with English abstract) [祝燕, 米湘成, 马克平 (2009) 植物群落物种共存机制: 负密度制约假说. *生物多样性*, 17, 594–604.]

(责任编辑: 王希华 责任编辑: 黄祥忠)