



南亚热带森林不同林型功能性状分布格局及其驱动机制

周景钢, 李林, 魏识广, 练琚愉, 叶万辉

引用本文:

周景钢, 李林, 魏识广, 练琚愉, 叶万辉. 南亚热带森林不同林型功能性状分布格局及其驱动机制[J]. 热带亚热带植物学报, 2024, 32(2): 187–197.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4748>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

[基于植物功能性状的生态学研究进展:从个体水平到全球尺度](#)

Plant Functional Traits: From Individual Plant to Global Scale

热带亚热带植物学报. 2019, 27(5): 523–533 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4108>

[井冈山鹿角杜鹃群落灌木层植物叶功能性状对海拔梯度的响应](#)

Response of Leaf Functional Traits of Shrubs to Altitude in *Rhododendron latoucheae* Communities in Mt. Jinggangshan, Jiangxi, China

热带亚热带植物学报. 2019, 27(2): 129–138 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3930>

[亚热带常绿阔叶林89种木本植物一级根碳氮浓度变异规律](#)

Variation Patterns in C and N Concentrations in the First-order Roots of 89 Woody Species in Subtropical Evergreen Broad-leaved Forest

热带亚热带植物学报. 2021, 29(5): 474–482 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4372>

[黔中喀斯特9种木质藤本叶功能性状研究](#)

Studies on Leaf Functional Traits of Nine Woody Lianas in the Karst Area of Central Guizhou Province

热带亚热带植物学报. 2021, 29(5): 455–464 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4328>

[沿海拔梯度武夷山3种典型森林凋落物及养分归还动态](#)

Dynamics of Litterfall and Nutrient Return in Three Typical Forests of Wuyi Mountain along Altitudinal Gradient

热带亚热带植物学报. 2020, 28(4): 394–402 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4146>

[向下翻页，浏览PDF全文](#)

南亚热带森林不同林型功能性状分布格局及其驱动机制

周景钢^{1,2}, 李林³, 魏识广^{1,2*}, 练琚愉^{4,5}, 叶万辉^{4,5}

(1. 广西师范大学珍稀濒危动植物生态与环境保护教育部重点实验室, 广西 桂林 541006; 2. 广西漓江流域景观资源保育与可持续利用重点实验室, 广西 桂林 541006; 3. 桂林电子科技大学生命与环境科学学院, 广西 桂林 541004; 4. 华南植物园中国科学院退化生态系统植被恢复与管理重点实验室, 广州 510650; 5. 中国科学院核心植物园植物生态中心, 广州 510650)

摘要: 植物功能性状能反映植物对环境变化的响应, 研究植物功能性状的分布格局有助于揭示群落的构建过程及其内在作用机制。该研究以鼎湖山南亚热带山地常绿阔叶林和沟谷雨林为研究对象, 采集并测量了样地中木本植物的 12 种不同的功能性状, 分别以 5 m×5 m、10 m×10 m、20 m×20 m 的样方为尺度单元, 通过计算平均成对性状距离指数来探讨群落中功能性状的分布格局及其驱动机制。结果表明, 两个林型的群落中 12 个功能性状均存在不同程度变异, 但功能性状在群落间的差异不显著($P>0.05$)。两个林型的群落中功能性状空间分布格局均具有尺度依赖性, 但不同尺度的驱动机制有差异, 随着空间尺度的增大, 山地常绿阔叶林的功能性状空间分布格局主要驱动机制由环境过滤转为扩散限制; 沟谷雨林的由环境过滤和相似性限制转为扩散限制, 两个林型在 20 m×20 m 空间尺度上都是扩散限制。生态位分化和扩散限制综合作用于鼎湖山南亚热带山地常绿阔叶林和沟谷雨林的群落功能性状分布格局的产生及其群落构建过程, 二者的贡献作用会随空间尺度发生变化。坡度是影响山地常绿阔叶林功能性状分布格局的最关键地形因子, 海拔是影响沟谷雨林的最关键地形因子。

关键词: 功能性状; 分布格局; 环境过滤; 相似性限制; 扩散限制

doi: 10.11926/jtsb.4748

Distribution Pattern of Functional Traits and Mechanisms in Different Forest Types of South Subtropics

ZHOU Jinggang^{1,2}, LI Lin³, WEI Shiguang^{1,2*}, LIAN Juyu^{4,5}, YE Wanhui^{4,5}

(1. Key Laboratory of Ecology of Rare and Endangered Species and Environmental Protection, Ministry of Education, Guangxi Normal University, Guilin 541006, Guangxi, China; 2. Guangxi Key Laboratory of Landscape Resources Conservation and Sustainable Utilization in Lijiang River Basin, Guilin 541006, Guangxi, China; 3. School of Life & Environmental Sciences, Guilin University of Electronic Technology, Guilin 541004, Guangxi, China; 4. Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of South China Botanical Garden of Degraded Ecosystems, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 5. Center of Plant Ecology, Core Botanical Gardens, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

Abstract: The growth, survival, reproduction, and spread of plants are significantly influenced by functional traits. Understanding the distribution pattern of plant functional traits is helpful to reveal the process of community construction and its internal mechanism. Twelve different functional traits of woody plants in Dinghu Mountain

收稿日期: 2022-11-10 接受日期: 2023-01-25

基金项目: 广西自然科学基金面上项目(2020GXNSFAA159108, 2022GXNSFAA035583); 国家自然科学基金项目(32060305); 广西师范大学珍稀濒危动植物生态与环境保护教育部重点实验室项目(ERES2021Z06)资助

This work was supported by the Project for Natural Science of Guangxi (Grant No. 2020GXNSFAA159108, 2022GXNSFAA035583), the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 32060305), and the Project of Key Laboratory of Ecology of Rare and Endangered Species and Environmental Protection, Ministry of Education, Guangxi Normal University (Grant No. ERES2021Z06).

作者简介: 周景钢(1997年生), 男, 硕士研究生, 主要从事生物多样性研究。E-mail: zhouflow@stu.gxnu.edu.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: argentrivier@163.com

subtropical mountain evergreen broad-leaved forest and gully rainforest were collected and measured. The quadrats of 5 m×5 m, 10 m×10 m and 20 m×20 m were used as scale units, respectively. The distribution pattern and driving mechanism of functional traits in communities were investigated by calculating mean pairwise trait distance (PW). The results showed that the 12 functional traits of the two forest types had different degrees of variation, but there was no significant difference between the communities ($P>0.05$). The spatial distribution pattern of functional traits in the two forest types was scale dependent, but the driving mechanism was different at different scales. With the increase of spatial scale, the main driving mechanism of spatial distribution pattern of functional traits in the mountain evergreen broad-leaved forest changed from environmental filtering to diffusion restriction. The environmental filtering and similarity restriction of ravine rainforest were changed to diffusion restriction, and both forest types were diffusion restriction at the spatial scale of 20 m×20 m. Niche differentiation and dispersal restriction were involved in the formation of community functional traits distribution pattern and community construction in the subtropical mountain evergreen broad-leaved forest and gully rainforest in Dinghu Mountain, and the contribution of both changes with spatial scale. Slope is the most important topographic factor affecting the distribution pattern of functional traits in mountain evergreen broad-leaved forest, and elevation is the most important topographic factor affecting gully rainforest.

Key words: Functional trait; Distribution pattern; Environmental filtration; Similarity limitation; Dispersal limitation

森林群落功能性状分布格局是生态学研究的热点问题,通过研究植物功能性状的分布格局及其驱动机制有助于揭示群落的构建过程及其内在作用机制^[1-3]。生态位理论和中性理论是解释群落构建过程的两个主要理论^[4-5]。生态位理论认为生态位完全相同的物种不能共存于群落中,与随机分布相比,由于环境过滤和相似性限制作用使物种及其性状的分布格局显示为聚集或离散分布^[6]。中性理论认为群落中的物种多样性是由长时间物种的随机迁入迁出和生态漂移形成的。扩散限制对群落构建起了决定性作用是中性理论的重要推论,即随着空间距离的增加,群落的相似性会降低,功能性状分布格局显示为随机分布^[7]。

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^[8]。在功能性状变异中种间变异占据主导地位,种间性状变异程度远大于种内变异程度,种内变异相比种间变异可以忽略不计^[8-9]。植物功能性状能反映植物对环境变化响应的一系列功能属性,因此通过测量功能性状的多样性并将其与零模型的预期进行比较,可以获取植物功能性状的分布格局并用于推断群落构建机制^[1,10]。环境过滤和相似性限制可以通过影响功能性状而作用于群落中物种和性状的分布格局^[5,11-12]。当环境过滤主导群落构建时,特定栖息地中的共存物种会具有相同或相似的特征,功能性状的分布格局为聚集

分布^[13]。当相似性限制决定群落构建时,不同物种可以利用不同的生态位共存,功能性状的分布格局是离散分布^[14]。

目前,越来越多的生态学家认为群落构建的生态位理论与中性理论并不是孤立存在的,生态位分化和扩散限制共同作用于在群落中的物种共存,但在不同的森林群落中,生态位分化和扩散限制在群落构建过程中的贡献不同^[15]。在热带和温带森林中已经发现了不同类型的功能性状格局分布模式^[16-17]:热带森林物种功能性状分布格局在小尺度是聚集分布,在大尺度上是随机分布^[16];温带森林是聚集分布多于离散分布^[18]。南亚热带常绿阔叶林的研究表明地形和个体发育阶段也会对物种功能性状的分布格局产生影响^[13],但其他林型的物种功能性状分布格局还有待补充研究。

此外,植物群落构建是一个动态过程,共存物种功能性状分布格局的聚集或是发散具有尺度依赖性,因此空间尺度是影响物种共存和群落构建机制研究结果的重要因素^[19-20],因此不仅需要考虑单一尺度上的功能性状分布格局,还需要考虑不同空间尺度上主要驱动机制存在的差异。由于生境异质性随着空间尺度的增加而增加,环境过滤的相对重要性也会随尺度增加而增大,而生物相互作用的相对重要性则会随着尺度增加而降低^[13,20]。Weiher 等^[19]指出在较小的空间尺度上物种间的相互作用(尤其

是竞争作用)主导了群落构建。然而,有研究报道了不同的尺度规律,如在较小的空间尺度上不同功能性状的分布格局存在差异^[21]。比叶面积在局域尺度下呈聚集分布时,种子大小则表现为离散分布,表明不同功能性状对群落构建过程的响应不同^[1,18]。目前,群落构建机制的研究主要以物种为研究对象^[15,22],研究生境异质性、扩散限制、密度制约、随机作用等过程对群落中物种空间分布格局形成的作用。结合物种和功能性状共同推断南亚热带森林在不同空间尺度群落构建的研究,将有助于深入揭示群落构建机制。

鼎湖山南亚热带森林群落具有较高的生物多样性,本文从功能性状入手,以鼎湖山南亚热带山地常绿阔叶林和沟谷雨林为研究对象,探究以下问题:(1)两个林型的群落功能性状是否存在差异?(2)两个林型的群落功能性状的空间分布格局及其尺度规律如何?(3)两个林型的功能性状分布格局在不同尺度的主要驱动机制是什么?(4)地形因子与两个林型功能性状分布格局规律的关系如何?通过

解答以上问题,旨在深入获取南亚热带区域森林的功能性状分布格局及其驱动机制,揭示在不同尺度上森林群落的主要构建机制,为该区域森林群落的多样性保护和可持续发展提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

选取鼎湖山国家级自然保护区内2个1 hm²的森林群落(南亚热带山地常绿阔叶林和沟谷雨林)作为研究对象(表1)。鼎湖山国家级自然保护区(23°09'21"~23°11'30" N, 112°30'39"~112°33'41" E)位于广东省中部肇庆市,面积为1 155 hm²,地处我国南亚热带,属南亚热带湿润季风型气候,水热资源丰富,干湿季分明,年平均气温20.9 °C,年降雨量1 860 mm,年均蒸发量1 115 mm,年均相对湿度82%。保护区内生物多样性丰富,森林覆盖率达78.8%,拥有地球上同纬度地区极其罕见的大面积原始森林,多种森林类型保存完好^[20]。

表1 群落基本信息

Table 1 Basic information of each community

林型 Forest type	样地大小 (m) Sample size	海拔 (m) Altitude	纬度 (N) Latitude	经度 (E) Longitude	物种数 Species number	株数 Individual number
山地常绿阔叶林 Montane evergreen broad-leaved forest	100×100	602~660	23°10'34"	112°31'30"	90	4 050
沟谷雨林 Ravine rainforest	125×80	90~133	23°10'15"	112°32'29"	88	1 997

1.2 样方设置和物种调查

鼎湖山南亚热带山地常绿阔叶林和沟谷雨林是参照美国史密森热带森林研究中心(Center for Tropical Forest Science, CTFS)的调查技术规范建立的^[23],每5年进行1次野外调查。调查时,将样地划分为5 m×5 m的小样方,记录胸径(DBH)≥1 cm的所有植株的基本信息,包括树号、物种名、胸径、物种坐标及生境信息等。

1.3 功能性状测定方法

每样地均选取常见种测定12种功能性状^[21,24-31],山地常绿阔叶林和沟谷雨林分别测定了54和61种植物。叶面积(Ls)和叶绿素含量(Chl)反映植物对光的捕获能力,比叶面积(SLA)反映植物在生长过程中的资源获取能力,单位质量的磷浓度(P_{mass})被视为叶片经济谱的一部分^[9,24]。叶干物质含量(LDMC)与叶片组织的平均密度有关,具有较高LDMC的物种通常被认为更能抵抗物理危害^[25]。叶

片厚度(LT)与叶片寿命、养分循环和凋落物分解有关^[26]。膨压丧失点水势(TLP)是评估物种和生物群落之间耐旱性的一个关键特征^[27]。单位面积最大CO₂同化率(A_{area})、单位面积气孔导度(g_{sa})和瞬时水分利用效率(WUE_i)与光合作用的光捕获有关^[28]。测定木材密度(WD)和叶比导率(K_s)代表与树枝导水率有关的性状^[28]。

每物种选取3~5株成熟个体,每株个体选取10片完全展开并暴露在阳光下的叶片。在晴天上午9:00至11:00间使用Li-6400便携式光合作用系统(Li-6400, Li-Cor, Lincoln, Nebraska, USA)测定A_{area}和g_{sa},计算WUE_i=A_{area}/g_{sa};使用便携式叶绿素仪(SPAD 502, Plus Chlorophyll Meter, Konica Minolta, USA)测定叶绿素浓度;使用扫描仪(CanoScan LiDE 700F)测定叶片面积;用千分尺在每片叶子最宽处(避开主脉)测量主脉两侧叶子薄层厚度;叶子在60 °C下干燥72 h,称量叶片干重;比叶面积为每单

位于干叶质量的叶片大小,而叶片干物质含量为每单位干叶质量的新鲜叶片质量;将过度干燥的叶片磨成细粉,用原子吸收分光光度法测定 P_{mass} ;参照 Sperry 等^[29]的方法测定 K_s ;从每物种的 3~5 株个体采摘 10 条健康带叶的枝条,在实验室缓慢干燥期间,定期测量叶片质量和水势;TLP 用 Schulte 等^[30]开发的压力-体积关系分析程序确定;从枝条分支收集 10 cm 长的直径为 1 cm 的茎段;使用排水法来确定枝条新鲜状态下的体积,在 60 °C 下干燥 72 h 后称量干重;木材密度为干重和新鲜体积的比值。

在植物生长旺盛期进行叶片性状的测量,每次每个指标测定 3 组数据,取平均值。因为物种之间的功能性状差异大于物种内部的差异^[32-33],同时为了避免物种种内存在差异,我们使用每物种 3~5 株成熟个体性状的平均值来代表该物种功能性状。

1.4 环境因子测定方法

地形因子选取海拔高度、凹凸度、坡向和坡度(表 2)。使用全站仪测量每个 20 m×20 m 样方 4 个角的海拔,每个样方的海拔为其 4 个角的平均海拔(mean elevation, ME)。目标样方的海拔减去与之相邻的 8 个样方的海拔平均值为该样方的凹凸度(convex, Con),其中,山脊为正值,洼地为负值;分别连接每个样方的 3 个顶点形成 4 个三角形平面,每个平面与该样方投影夹角的平均值为目标样方的坡度(slope, Sl);4 个平面与正北方向的角度平均值为目标样方的坡向(aspect, As)。

1.5 数据分析

首先基于 12 种功能性状计算变异系数,然后进行性状聚类,采用平均成对性状距离指数(mean pairwise trait distance, PW)计算 3 个空间尺度样地内每个样方的功能性状分布格局^[14]。PW 可以用来探讨群落功能性状的分布格局,是基于距离矩阵来量化群落功能性状的分布格局,需要通过性状聚类树随机置换实现,利用观察到的 PW 值量化群落性状分布结构,保持物种数量及个体数不变,将聚类树的末端树种随机置换 999 次,计算零模型下的功能性状分布格局,将 PW 标准化,获得标准条件下的 PW,即 $SES.PW$, $SES.PW = -1 \times [PW_{act} - \text{mean}(PW_{rand})] / \text{sd}(PW_{rand})$, 式中, PW_{act} 代表实际观察到的平均成对性状距离, $\text{mean}(PW_{rand})$ 代表零模型随机置换 999 次后物种的成对性状距离模拟值的平均值,

$\text{sd}(PW_{rand})$ 代表零模型模拟值的标准差。若 $SES.PW > 0$ 且 $P < 0.05$ 代表该小样方功能性状分布格局为显著聚集分布;若 $SES.PW < 0$ 且 $P > 0.95$ 为显著离散分布;不满足以上条件的小样方为随机分布。所有小样方的 $SES.PW$ 值整体经过 Wilcoxtest 检验,若显著大于 0 代表功能性状呈聚集分布格局,显著小于 0 呈离散分布格局,与 0 没有显著差异呈随机分布^[34]。

运用冗余分析(redundancy analysis, RDA)地形因子与两个林型功能性状分布格局的关系。

所有数据处理均在 R 4.1.0 (<http://www.r-project.org/>)上编程实现,采用“vegan”、“picante”软件包^[35-36]。

2 结果和分析

2.1 功能性状变异

山地常绿阔叶林和沟谷雨林在种间水平上均检测到叶功能性状存在不同程度的变异(表 2)。山地常绿落叶林 12 个功能性状的变异系数为 $K_s > L_s > g_{sa} > WUE_i > A_{area} > P_{mass} > SLA > Thk > TLP > WD > LDMC > Chl$ 。沟谷雨林 12 个功能性状的变异系数为 $L_s > K_s > g_{sa} > A_{area} > SLA > WUE_i > P_{mass} > TLP > Thk > WD > LDMC > Chl$ 。

2.2 功能性状的空间分布格局

以 20 m×20 m 为基本单位,12 个功能性状中呈现随机分布的样方比例最大,但不是所有功能性状的 $SES.PW$ 值与 0 都具有显著性差异(表 3)。基于 PW 的统计结果,山地常绿阔叶林的 A_{area} 、 K_s 、 L_s 、 $LDMC$ 、 WD 、 WUE_i 、 Chl 的 $SES.PW$ 值与 0 没有显著差异($P > 0.05$),分布格局为随机分布; SLA 、 g_{sa} 、 P_{mass} 的 $SES.PW$ 值显著大于 0 ($P < 0.05$),为聚集分布; TLP 、 Thk 的 $SES.PW$ 值显著性小于 0 ($P < 0.05$),为离散分布(图 1)。而沟谷雨林的 A_{area} 、 SLA 、 K_s 、 P_{mass} 、 L_s 、 TLP 、 $LDMC$ 、 Chl 的 $SES.PW$ 值与 0 没有显著性差异($P > 0.05$),为随机分布; g_{sa} 的 $SES.PW$ 值显著大于 0 ($P < 0.05$),为聚集分布; WD 、 WUE_i 、 Thk 的 $SES.PW$ 值显著性小于 0 ($P < 0.05$),为离散分布(图 2)。

2.3 功能性状分布格局的尺度规律

南亚热带山地常绿阔叶林和沟谷雨林的在不同功能性状分布格局在不同空间尺度上存在差异(图 1, 2)。采用 PW 计算 12 个功能性状在不同空间尺度的分布格局。结果表明,山地常绿阔叶林在 5 m×5 m 空间尺度上, g_{sa} 、 P_{mass} 、 SLA 、 K_s 、 L_s 、 WD 、 WUE_i 的性状分布格局是聚集的, Chl 、 Thk 、

表 2 植物的功能性状

Table 2 Plant functional traits

功能性状 Functional trait	山地常绿阔叶林 Montane evergreen broad-leaved forest				沟谷雨林 Ravine rainforest			
	百分位数 (95%) Percentile	百分位数 (5%) Percentile	中位数 Median	CV	百分位数 (95%) Percentile	百分位数 (5%) Percentile	中位数 Median	CV
A _{area}	13.07	4.03	7.50	0.37	13.76	4.08	7.53	0.37
Chl	64.26	42.74	49.09	0.13	62.29	41.19	49.72	0.14
g _{sa}	0.38	0.06	0.14	0.68	0.36	0.06	0.14	0.58
K _s	4.53	0.37	1.52	0.74	7.05	0.50	2.06	0.76
LDMC	0.48	0.30	0.39	0.14	0.48	0.29	0.39	0.16
Ls	76.15	8.23	21.81	0.68	98.73	8.75	21.63	1.18
P _{mass}	1.58	0.49	0.84	0.36	1.60	0.58	0.92	0.33
SLA	209.68	69.27	124.58	0.33	218.66	67.30	124.34	0.36
Thk	0.28	0.14	0.18	0.22	0.25	0.13	0.18	0.20
WD	0.72	0.44	0.56	0.16	0.72	0.39	0.56	0.19
WUE _i	104.45	28.89	50.69	0.40	103.94	34.86	55.25	0.34
TLP	-1.10	-2.03	-1.65	0.19	-0.90	-2.00	-1.60	0.24

A_{area}: 单位面积最大 CO₂ 同化率; Chl: 叶绿素含量; g_{sa}: 单位面积的气孔导度; K_s: 叶比导率; LDMC: 叶干物质含量; Ls: 叶片大小; P_{mass}: 单位质量叶片磷含量; SLA: 比叶面积; Thk: 叶片厚度; WD: 木材密度; WUE_i: 瞬时有水效率; TLP: 膨压损失点水势; CV: 变异系数。下同

A_{area}: Maximum CO₂ assimilation rate per unit area; Chl: Chlorophyll content; g_{sa}: Stomatal conductance per unit area; K_s: Leaf specific conductivity; LDMC: Leaf dry matter content; Ls: Leaf size; P_{mass}: Leaf phosphorus content per unit mass; SLA: Specific leaf area; Thk: Leaf thickness; WD: Wood density; WUE_i: Instantaneous water use efficiency; TLP: Turgor pressure loss point water potential; CV: Coefficient of variation. The same below

表 3 20 m×20 m 样方功能性状分布格局

Table 3 Distribution patterns of function traits in 20 m×20 m quadrat

功能性状 Functional trait	山地常绿阔叶林 Montane evergreen broad-leaved forest				沟谷雨林 Ravine rainforest			
	显著聚集 /% Aggregation significant	显著离散 /% Dispersion significant	随机分布 /% Random distribution	整体显著性 Overall significance	显著聚集 /% Aggregation significant	显著离散 /% Dispersion significant	随机分布 /% Random distribution	整体显著性 Overall significance
A _{area}	12	0	88	ns	20	4	76	ns
SLA	12	0	88	*	8	0	92	ns
LDMC	0	12	88	ns	0	0	100	ns
WD	4	0	96	ns	4	8	88	**
WUE _i	20	0	80	ns	0	16	84	***
g _{sa}	4	0	96	**	32	0	68	***
P _{mass}	16	0	84	***	16	0	84	ns
K _s	0	4	96	ns	20	0	80	ns
TLP	0	12	88	*	8	4	88	ns
Chl	4	0	96	ns	4	0	96	ns
Ls	16	0	84	ns	0	0	100	ns
Thk	4	12	84	***	0	0	100	**

***: P<0.001; **: P<0.01; *: P<0.05; ns: P>0.05。下同

***: P<0.001; **: P<0.01; *: P<0.05; ns: P>0.05. The same below

TLP、LDMC 是离散的, A_{area} 是随机分布的; 在 10 m×10 m 空间尺度上, g_{sa}、P_{mass}、SLA、Ls、WD、WUE_i、A_{area} 是聚集的, Thk、TLP、LDMC 是离散的, Chl、K_s 是随机的; 在 20 m×20 m 空间尺度上, g_{sa}、P_{mass}、SLA 是聚集的, Thk、TLP 是离散的, LDMC、Chl、K_s、Ls、WD、WUE_i、A_{area} 是随机的。

而沟谷雨林在 5 m×5 m 空间尺度上, A_{area}、Chl、g_{sa}、P_{mass}、SLA 的性状分布格局是聚集的, Thk、TLP、LDMC、WD、WUE_i 是离散分布, K_s、Ls 是随机分布; 在 10 m×10 m 空间尺度上, g_{sa}、A_{area} 是聚集分布, Thk、TLP、LDMC、WD、WUE_i 是离散分布, P_{mass}、SLA、Chl、K_s、Ls 是随机分布;

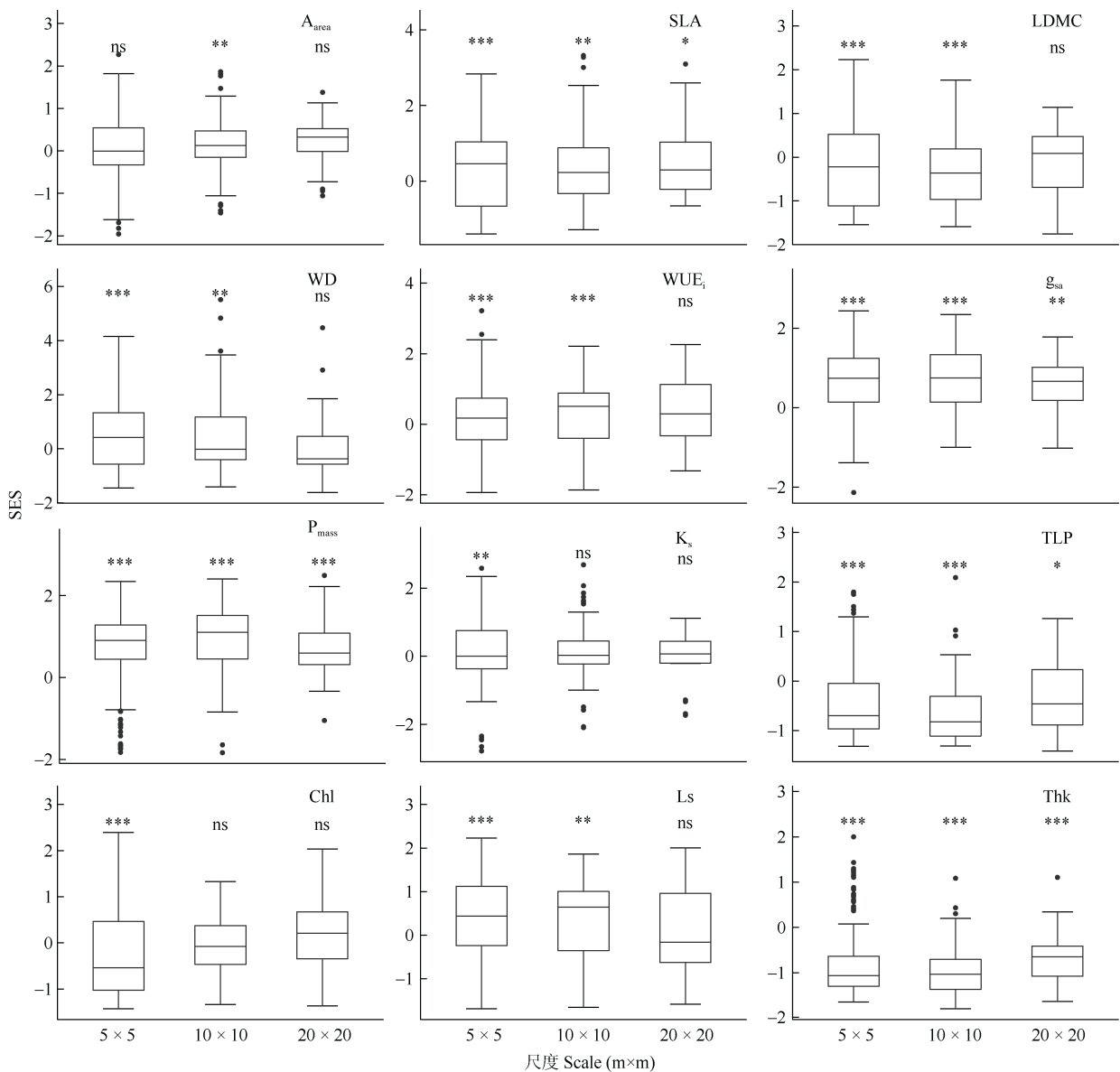


图 1 山地常绿阔叶林不同空间尺度上性状结构分布。SES: PW 标准效应值。下同

Fig. 1 Distribution of trait structures at different spatial scales in montane evergreen broad-leaved forest. SES: Standard effect size of PW. The same below

在 20 m×20 m 空间尺度上, g_{sa} 是聚集分布, Thk、WD、WUE_i 是离散分布, TLP、LDMC、Chl、K_s、Ls、A_{area}、P_{mass}、SLA 是随机分布。

2.4 地形因子对功能性状分布格局的影响

地形因子与各群落的功能性状分布格局的 RDA 分析表明, 山地常绿阔叶林中第一主轴 RDA1 解释了 46.3% 的地形因子对功能性状分布格局的影响, 第二主轴 RDA2 解释了 37.2% 的影响(图 3: A)。坡度是影响山地常绿阔叶林功能性状分布格局最关键的环境因子, 其次是海拔>凹凸度>坡向。坡度与 SES_WD、SES_LDMC、SES_Thk 呈正相关, 与 SES_A_{area}、SES_g_{sa} 呈负相关; 海拔与 SES_K_s、

SES_TLP、SES_P_{mass} 呈正相关, 与 SES_Ch1、SES_Ls 呈负相关; 凹凸度与 SES_A_{area}、SES_g_{sa} 呈正相关, 与 SES_Ch1、SES_Ls 呈负相关; 坡向与 SES_K_s、SES_TLP、SES_P_{mass} 呈负相关。

沟谷雨林中, 第一主轴 RDA1 解释了 50.3% 的地形因子对功能性状分布格局的影响, 第二主轴 RDA2 解释了 32.4% 的影响(图 3: B)。海拔是影响沟谷雨林功能性状分布格局最关键的地形因子, 其次是凹凸度>坡向>坡度。海拔与 SES_Ch1 呈正相关, 与 SES_Thk 呈负相关。凹凸度与 SES_TLP 呈正相关, 与 SES_A_{area}、SES_g_{sa} 呈负相关。坡向与 SES_K_s、SES_Ls、SES_g_{sa} 呈正相关, 与 SES_TLP 呈负

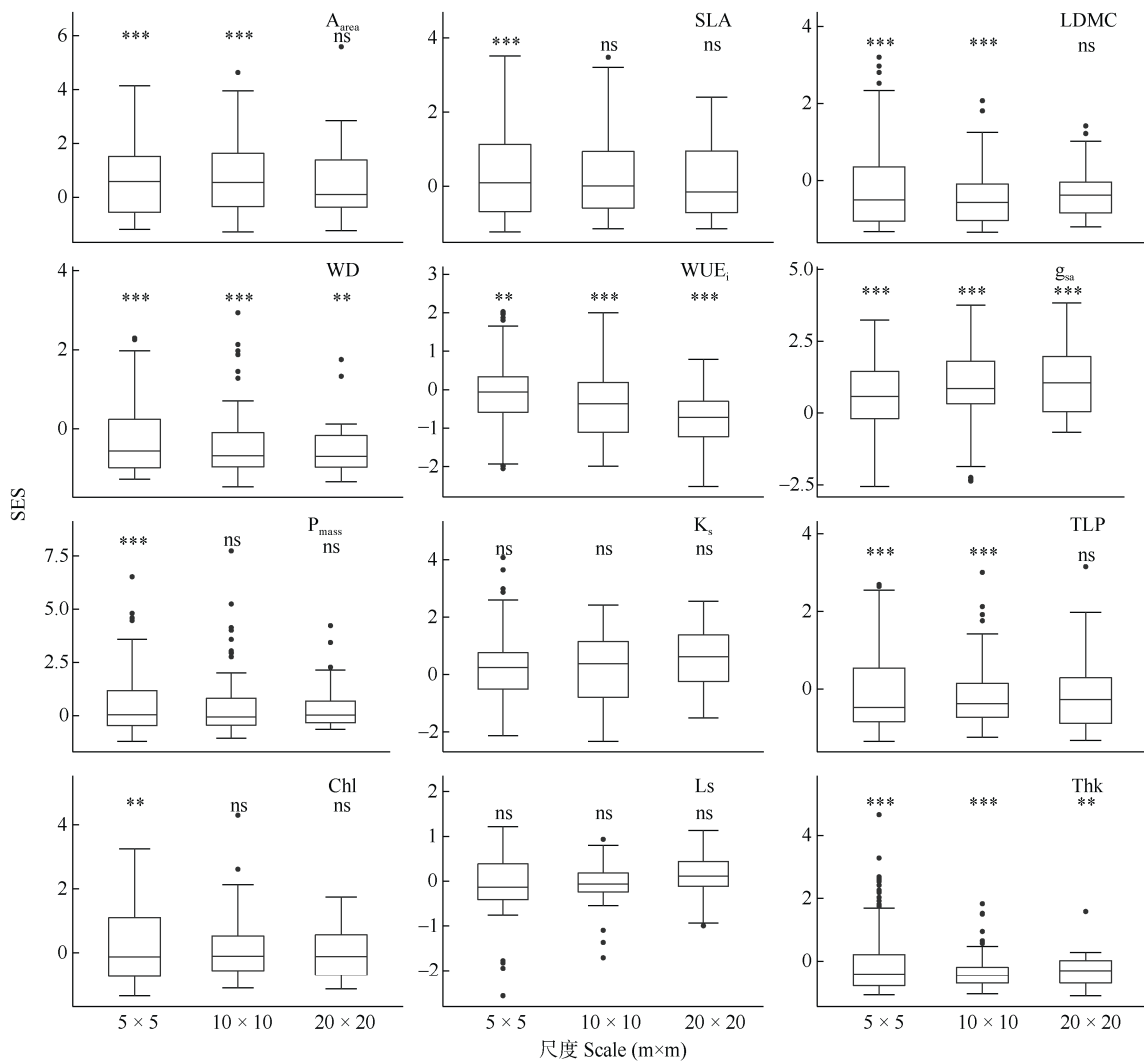


图 2 沟谷雨林不同空间尺度上性状结构分布

Fig. 2 Distribution of trait structures on different spatial scales in ravine rainforest

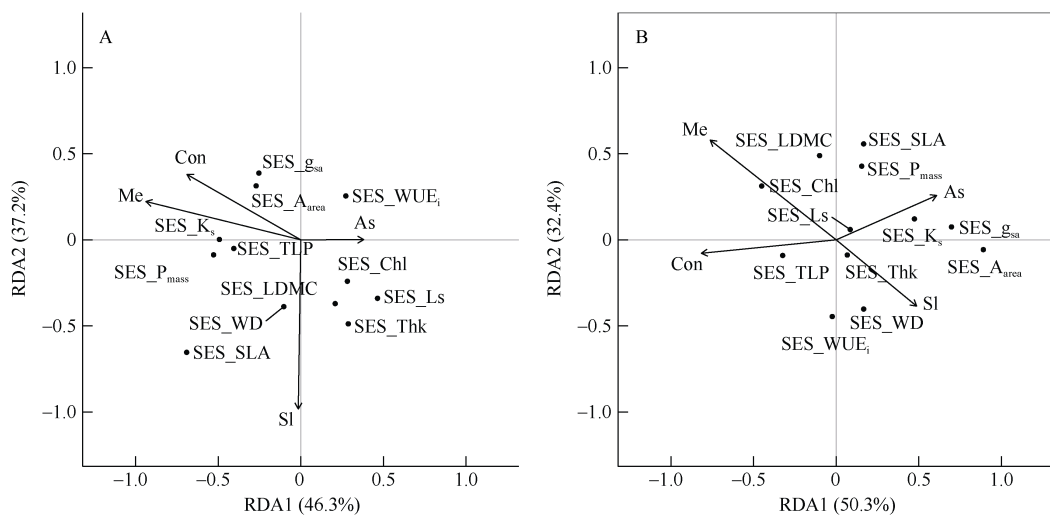


图 3 环境因子与功能性状分布格局间的 RDA 分析。A: 山地常绿阔叶林; B: 沟谷雨林; Me: 海拔; Con: 凹凸度; SI: 坡度; As: 坡向。

Fig. 3 RDA analysis between environmental factors and distribution of trait structures. A: Montane evergreen broad-leaved forest; B: Ravine rainforest; Me: Mean elevation; Con: Convex; SI: Slope; As: Aspect.

相关。坡度与 SES_Thk、SES_WD 呈正相关，与 SES_ChI 呈负相关。

3 结论和讨论

3.1 功能性状的分布格局及驱动机制

物种个体通过功能性状的协同进化与权衡来适应外部环境的变化，导致物种间功能性状的分布格局存在差异^[11-12,37]。种间变异是指不同物种之间功能性状的差异，物种间性状的差异被认为是物种共存的重要前提^[8]，其变异的大小因种类而异，并与环境梯度密切相关^[38]。由于不同物种对环境条件的适应能力存在差异，导致群落内的物种组成会沿环境梯度的变化而改变，进而造成物种间功能性状值的差异^[39]。不同区域的研究表明，随着降水增加和温度升高，黄土丘陵地区森林物种叶面积逐渐增大，比叶面积逐渐减小^[40]；土壤有机质、氮和磷含量等养分含量对海南热带山地云雾林物种的种间功能性状变异产生显著影响^[41]。在植物功能性状变异中种间变异占据主导地位^[37]，本研究表明鼎湖山两个林型的 12 种叶功能性状在种间存在不同程度的变异，说明不同功能性状受环境过滤和生物竞争作用的影响程度有所差异。

扩散限制、基于生态位理论的环境过滤和生物相互作用是群落构建过程中的主要驱动机制，其随着生境变化也会存在差异^[18,42]。这是由于环境过滤导致适生功能性状呈聚集分布；物种所具有的性状越相似，物种间的竞争就越激烈，而竞争导致某些具有相似性状的物种占据不同的生态位，使物种或性状的分布呈离散分布^[43]。温带和热带地区的相关研究表明：环境过滤是其群落构建过程中的主要驱动机制^[1,20,44]。本研究表明在 20 m×20 m 空间尺度下，鼎湖山南亚热带山地常绿阔叶林和沟谷雨林物种不同功能性状的分布格局存在差异。大部分功能性状呈现随机分布，表明扩散限制在鼎湖山南亚热带山地常绿阔叶林和沟谷雨林群落构建过程中起到主导作用，环境过滤和生物之间的相互作用起到辅助作用。

3.2 性状分布格局的空间尺度规律与群落构建

功能性状的分布格局和空间尺度有关，因此研究不同空间尺度上功能性状分布格局的驱动机制，将有助于完整认识群落构建的动态过程^[45-46]。生态学家通过研究群落中功能性状的分布格局来推断

影响群落构建的生态学机制^[11,47]。Weiher 等^[19]的研究表明，较小空间尺度上群落的生境异质性较小，群落构建过程中的相似性限制的相对重要性大于环境过滤，群落功能性状分布格局应该是离散分布的。鼎湖山南亚热带常绿阔叶林随着空间尺度增大生境异质性也会增大，群落构建过程中的环境过滤的作用会越来越显著^[20,33]。鼎湖山南亚热带山地常绿阔叶林和沟谷雨林与常绿阔叶林的林型及其生境异质性的差异，导致其群落构建的驱动机制存在差异。山地常绿阔叶林和沟谷雨林不同的功能性状在相同的空间尺度下分布格局存在差异，这是由于不同的植物功能性状是代表植物的生活史策略，反映植物对环境变化响应的一系列生理生态属性，分布格局的差异表明不同功能性状对不同群落构建过程的响应不同^[39]。随着空间尺度的增大，两个林型的群落功能性状的分布格局由聚集分布或者离散分布转为随机分布，反映了群落构建的主要驱动机制由环境过滤和相似性限制转为扩散限制。

3.3 地形因子与群落功能性状分布格局

植物功能性状是反映植物对环境变化响应的一系列属性^[48]。山地常绿阔叶林和沟谷雨林虽然都处于鼎湖山保护区中，但两个林型所处海拔差异较大，相关研究表明随着海拔的升高，太阳辐射增加，温度和大气压减低，会对植物的生长进程产生影响^[49]。因此，由海拔梯度造成的水热分布差异，会影响到两个森林群落的功能性状发生分化，导致群落构建过程出现差异。

相关研究表明，在环境过滤的作用下，环境较差的群落的功能性状分布格局通常为聚集分布；环境适宜的群落，生物间的相互作用加强，功能性状的分布格局通常为离散分布^[50]。功能性状分布格局的差异是功能性状对不同群落环境条件的适应，也来自生态位保守的影响^[51]。RDA 分析表明鼎湖山山地常绿阔叶林和沟谷雨林中，地形因子对功能性状的分布格局影响不同。坡度是影响山地常绿阔叶林的功能性状分布格局最关键的地形因子，这是由于坡度能够显著影响到植物对土壤水分、养分和光照等资源的获取与利用，从而对植物的性状进行选择 and 过滤，进而影响了群落的物种和性状分布格局^[18]。海拔是影响沟谷雨林功能性状分布格局最关键的环境因子，这与实地考察的结果相符。由于沟谷雨林样地地跨沟谷两侧，且沟谷落差较大，导致海拔差异大。随着海拔的升高，太阳辐射增加，

温度和大气压减低, 会对植物的生长进程产生影响^[49]。

综上, 两个林型中 12 个功能性状均存在不同程度变异。两个林型的功能性状空间分布均具有尺度依赖性, 但不同尺度的驱动机制有差异。随着空间尺度的增大(5 m×5 m、10 m×10 m、20 m×20 m), 山地常绿阔叶林的功能性状空间分布格局主要驱动机制由环境过滤转为扩散限制; 沟谷雨林功能性状空间分布格局的主要驱动机制由环境过滤和相似性限制转为扩散限制。两个森林群落在 20 m×20 m 空间尺度上功能性状空间分布格局的主要驱动机制都是扩散限制。综合考虑 3 个研究尺度, 生态位分化和扩散限制综合作用于鼎湖山南亚热带山地常绿阔叶林和沟谷雨林的群落功能性状分布格局及其群落构建过程, 二者的贡献作用会随空间尺度发生变化。地形因子对不同林型功能性状分布格局影响不同, 坡度是影响山地常绿阔叶林功能性状分布格局的最关键地形因子, 海拔是影响沟谷雨林功能性状分布格局的最关键环境因子。

参考文献

- [1] KRAFT N J B, VALENCIA R, ACKERLY D D. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest [J]. *Science*, 2008, 322(5901): 580–582. doi: 10.1126/science.1160662.
- [2] SWENSON N G, ENQUIST B J. Opposing assembly mechanisms in a Neotropical dry forest: Implications for phylogenetic and functional community ecology [J]. *Ecology*, 2009, 90(8): 2161–2170. doi: 10.1890/08-1025.1.
- [3] PAINE C E T, BARALOTO C, CHAVE J, et al. Functional traits of individual trees reveal ecological constraints on community assembly in tropical rain forests [J]. *Oikos*, 2011, 120(5): 720–727. doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.19110.x.
- [4] CHIANG J M, SPASOJEVIC M J, MULLER-LANDAU H C, et al. Functional composition drives ecosystem function through multiple mechanisms in a broadleaved subtropical forest [J]. *Oecologia*, 2016, 182(3): 829–840. doi: 10.1007/s00442-016-3717-z.
- [5] CHAI Y F, YUE M. Research advances in plant community assembly mechanisms [J]. *Acta Ecol Sin*, 2016, 36(15): 4557–4572. [柴永福, 岳明. 植物群落构建机制研究进展 [J]. *生态学报*, 2016, 36(15): 4557–4572. doi: 10.5846/stxb201501140114.]
- [6] SPASOJEVIC M J, SUDING K N. Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns: The importance of multiple assembly processes [J]. *J Ecol*, 2012, 100(3): 652–661. doi: 10.1111/j.1365-2745.2011.01945.x.
- [7] HUBBELL S P. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography* [M]. Princeton: Princeton University Press, 2001.
- [8] DIAZ S, HODGSON J G, THOMPSON K, et al. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents [J]. *J Veget Sci*, 2004, 15(3): 295–304. doi: 10.1111/j.1654-1103.2004.tb02266.x.
- [9] JACKSON B G, PELTZER D A, WARDLE D A. The within-species leaf economic spectrum does not predict leaf litter decomposability at either the within-species or whole community levels [J]. *J Ecol*, 2013, 101(6): 1409–1419. doi: 10.1111/1365-2745.12155.
- [10] SWENSON N G. The role of evolutionary processes in producing biodiversity patterns, and the interrelationships between taxonomic, functional and phylogenetic biodiversity [J]. *Am J Bot*, 2011, 98(3): 472–480. doi: 10.3732/ajb.1000289.
- [11] MCGILL B, ENQUIST B, WEIHER E, et al. Rebuilding community ecology from functional traits [J]. *Trends Ecol Evol*, 2006, 21(4): 178–185. doi: 10.1016/j.tree.2006.02.002.
- [12] INGRAM T, SHURIN J B. Trait-based assembly and phylogenetic structure in northeast Pacific rockfish assemblages [J]. *Ecology*, 2009, 90(9): 2444–2453. doi: 10.1890/08-1841.1.
- [13] LI Y P, BIN Y, XU H, et al. Understanding community assembly based on functional traits, ontogenetic stages, habitat types and spatial scales in a subtropical forest [J]. *Forests*, 2019, 10(12): 1055. doi: 10.3390/f10121055.
- [14] LIU X J, SWENSON N G, ZHANG J L, et al. The environment and space, not phylogeny, determine trait dispersion in a subtropical forest [J]. *Funct Ecol*, 2013, 27(1): 264–272. doi: 10.1111/1365-2435.12018.
- [15] LI L, WEI S G, MA J M, et al. Relative effects of habitat heterogeneity and dispersal limitation on species diversity maintenance in south subtropical evergreen broad-leaved forest [J]. *Sci Silv Sin*, 2020, 56(10): 1–10. [李林, 魏识广, 马姜明, 等. 生境异质性和扩散限制对南亚热带常绿阔叶林群落物种多样性的相对作用 [J]. *林业科学*, 2020, 56(10): 1–10. doi: 10.11707/j.1001-7488.20201001.]
- [16] KRAFT N J B, ACKERLY D D. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest [J]. *Ecol Monogr*, 2010, 80(3): 401–422. doi: 10.1890/09-1672.1.
- [17] LHOTSKY B, KOVÁCS B, ÓNODI G, et al. Changes in assembly rules along a stress gradient from open dry grasslands to wetlands [J]. *J Ecol*, 2016, 104(2): 507–517. doi: 10.1111/1365-2745.12532.
- [18] XIA M J, WANG X X, HAO M H, et al. Distribution pattern of functional traits and its response to topographic factors in a conifer and broad-leaved mixed forest in Jiaohe, Jilin Province [J]. *Acta Ecol Sin*, 2021, 41(7): 2794–2802. [夏梦洁, 王晓霞, 郝珉辉, 等. 吉林蛟河针

- 阔混交林功能性状分布格局及其对地形因素的响应 [J]. 生态学报, 2021, 41(7): 2794–2802. doi: 10.5846/stxb202006051462.]
- [19] WEIHER E, KEDDY P A. Assembly rules, null models, and trait dispersion: New questions from old patterns [J]. *Oikos*, 1995, 74(1): 159. doi: 10.2307/3545686.
- [20] ZHANG H, CHEN H Y H, LIAN J Y, et al. Using functional trait diversity patterns to disentangle the scale-dependent ecological processes in a subtropical forest [J]. *Funct Ecol*, 2018, 32(5): 1379–1389. doi: 10.1111/1365-2435.13079.
- [21] SWENSON N G, ERICKSON D L, MI X C, et al. Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in temperate and tropical tree communities [J]. *Ecology*, 2012, 93(sp8): S112–S125. doi: 10.1890/11-0402.1.
- [22] WEN Z F, WEI S G, LI L, et al. Spatial distribution patterns of forest community species at different latitudes in the subtropics [J]. *Acta Ecol Sin*, 2022, 42(22): 9153–9164. [温智峰, 魏识广, 李林, 等. 亚热带不同纬度森林群落物种空间分布格局 [J]. 生态学报, 2022, 42(22): 9153–9164. doi: 10.5846/stxb202106121570.]
- [23] CONDIT R. Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and a Comparison with Other Plots [M]. Berlin, Heidelberg: Springer, 1998.
- [24] WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY M, et al. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 2004, 428(6985): 821–827. doi: 10.1038/nature02403.
- [25] VAIERETTI M V, DÍAZ S, VILE D, et al. Two measurement methods of leaf dry matter content produce similar results in a broad range of species [J]. *Ann Bot*, 2007, 99(5): 955–958. doi: 10.1093/aob/mcm022.
- [26] ONODA Y, WESTOBY M, ADLER P B, et al. Global patterns of leaf mechanical properties [J]. *Ecol Lett*, 2011, 14(3): 301–312. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01582.x.
- [27] BARTLETT M K, SCOFFONI C, SACK L. The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: A global meta-analysis [J]. *Ecol Lett*, 2012, 15(5): 393–405. doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01751.x.
- [28] LI R H, ZHU S D, CHEN H Y H, et al. Are functional traits a good predictor of global change impacts on tree species abundance dynamics in a subtropical forest? [J]. *Ecol Lett*, 2015, 18(11): 1181–1189. doi: 10.1111/ele.12497.
- [29] SPERRY J S, DONNELLY J R, TYREE M T. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem [J]. *Plant Cell Environ*, 1988, 11(1): 35–40. doi: 10.1111/j.1365-3040.1988.tb01774.x.
- [30] SCHULTE P J, HINCKLEY T M. A comparison of pressure-volume curve data analysis techniques [J]. *J Exp Bot*, 1985, 36(10): 1590–1602. doi: 10.1093/jxb/36.10.1590.
- [31] SHEN Y, YU S X, LIAN J Y, et al. Inferring community assembly processes from trait diversity across environmental gradients [J]. *J Trop Ecol*, 2016, 32(4): 290–299. doi: 10.1017/s0266467416000262.
- [32] GARNIER E, SHIPLEY B, ROUMET C, et al. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content [J]. *Funct Ecol*, 2001, 15(5): 688–695. doi: 10.1046/j.0269-8463.2001.00563.x.
- [33] SHIPLEY B. Comparative plant ecology as a tool for integrating across scales [J]. *Ann Bot*, 2007, 99(5): 965–966. doi: 10.1093/aob/mcm039.
- [34] KRISHNADAS M, BECKMAN N G, ZULUAGA J C P, et al. Environment and past land use together predict functional diversity in a temperate forest [J]. *Ecol Appl*, 2018, 28(8): 2142–2152. doi: 10.1002/eap.1802.
- [35] KEMBEL S W, COWAN P D, HELMUS M R, et al. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology [J]. *Bioinformatics*, 2010, 26(11): 1463–1464. doi: 10.1093/bioinformatics/btq166.
- [36] DIXON P. VEGAN, a package of R functions for community ecology [J]. *J Veget Sci*, 2003, 14(6): 927–930. doi: 10.1111/j.1654-1103.2003.tb02228.x.
- [37] SILVERTOWN J. Plant coexistence and the niche [J]. *Trends Ecol Evol*, 2004, 19(11): 605–611. doi: 10.1016/j.tree.2004.09.003.
- [38] LI Y Q, WANG Z H. Leaf morphological traits: Ecological function, geographic distribution and drivers [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2021, 45(10): 1154–1172. [李耀琪, 王志恒. 植物叶片形态的生态功能、地理分布与成因 [J]. 植物生态学报, 2021, 45(10): 1154–1172. doi: 10.17521/cjpe.2020.0405.]
- [39] CHASE J M. Spatial scale resolves the niche versus neutral theory debate [J]. *J Veg Sci*, 2014, 25(2): 319–322. doi: 10.1111/jvs.12159.
- [40] DING M, WEN Z M, ZHENG Y. Scale change and dependence of plant functional traits in hilly areas of the loess region, Shaanxi Province, China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2014, 34(9): 2308–2315. [丁曼, 温仲明, 郑颖. 黄土丘陵区植物功能性状的尺度变化与依赖 [J]. 生态学报, 2014, 34(9): 2308–2315. doi: 10.5846/stxb201307291974.]
- [41] KANG Y, XIONG M H, HUANG J, et al. Variation in woody plant functional traits of the tropical cloud forests in Bawangling, Hainan Island [J]. *Acta Ecol Sin*, 2017, 37(5): 1572–1582. [康勇, 熊梦辉, 黄瑾, 等. 海南岛霸王岭热带云雾林木本植物功能性状的分异规律 [J]. 生态学报, 2017, 37(5): 1572–1582. doi: 10.5846/stxb201510082023.]
- [42] HAO M M, ZHANG Z H, ZHAO S S, et al. Spatial autocorrelation patterns of tree growth in a coniferous and broad-leaved mixed forest in Jiaohu of Jilin province [J]. *Acta Ecol Sin*, 2017, 37(6): 1922–1930.

- [郝珉辉, 张忠辉, 赵珊珊, 等. 吉林蛟河针阔混交林树木生长的空间关联格局 [J]. 生态学报, 2017, 37(6): 1922–1930. doi: 10.5846/stxb201510272172.]
- [43] MACARTHUR R H. Population ecology of some warblers of north-eastern coniferous forests [J]. *Ecology*, 1958, 39(4): 599–619. doi: 10.2307/1931600.
- [44] GRIME J P. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences [J]. *J Veget Sci*, 2006, 17(2): 255–260. doi: 10.1111/j.1654-1103.2006.tb02444.x.
- [45] SHIPLEY B, PAINE C E T, BARALOTO C. Quantifying the importance of local niche-based and stochastic processes to tropical tree community assembly [J]. *Ecology*, 2012, 93(4): 760–769. doi: 10.1890/11-0944.1.
- [46] WANG R L, WANG Q F, LIU C C, et al. Changes in trait and phylogenetic diversity of leaves and absorptive roots from tropical to boreal forests [J]. *Plant Soil*, 2018, 432(1/2): 389–401. doi: 10.1007/s11104-018-3816-1.
- [47] WEIHER E, KEDDY P A. The assembly of experimental wetland plant communities [J]. *Oikos*, 1995, 73(3): 323–335. doi: 10.2307/3545956.
- [48] MENG T T, NI J, WANG G H. Plant functional traits, environments and ecosystem functioning [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2007, 31(1): 150–165. [孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境 and 生态系统功能 [J]. 植物生态学报, 2007, 31(1): 150–165. doi: 10.17521/cjpe.2007.0019.]
- [49] KÖRNER C. The use of ‘altitude’ in ecological research [J]. *Trends Ecol Evol*, 2007, 22(11): 569–574. doi: 10.1016/j.tree.2007.09.006.
- [50] KLUGE J, KESSLER M. Phylogenetic diversity, trait diversity and niches: Species assembly of ferns along a tropical elevational gradient [J]. *J Biogeogr*, 2011, 38(2): 394–405. doi: 10.1111/j.1365-2699.2010.02433.x.
- [51] DINIZ-FILHO J A F, BINI L M, RODRÍGUEZ M Á, et al. Seeing the forest for the trees: Partitioning ecological and phylogenetic components of Bergmann’s rule in European Carnivora [J]. *Ecography*, 2007, 30(4): 598–608. doi: 10.1111/j.0906-7590.2007.04988.x.