

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202011043

付靖媛, 张谦, 苏文华. 元江锥群落垂直结构的构建机制初探 [J]. 广西植物, 2022, 42(6): 1040–1048.

FU JY, ZHANG Q, SU WH. A preliminary study on construction mechanism of vertical structure in *Castanopsis orthacantha* community [J]. *Guihaia*, 2022, 42(6): 1040–1048.

元江锥群落垂直结构的构建机制初探

付靖媛^{1,2}, 张 谦^{2,3}, 苏文华^{1*}

(1. 云南大学 生态学与环境学院, 昆明 650500; 2. 中国科学院西双版纳热带植物园 热带森林生态学重点实验室, 云南 勐仑 666303; 3. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘 要: 基于功能性状探讨物种共存机制, 已成为近年来群落生态研究的热点内容。为探讨群落垂直结构构建的成因, 该研究以昆明筇竹寺地区的半湿润常绿阔叶林为对象, 调查乔木层、灌木层及草本层不同层次间植物叶片的功能性状。结果表明: (1) 植物各功能性状均存在不同程度的随层次变化的趋势。(2) 按照植物的生活型将元江锥群落分为乔木、灌木以及草本 3 层, 与功能性状的聚类结果基本一致。(3) 乔木、灌木和草本 3 个层次的 *S.E.S PW* 值均小于 0, 可知群落内物种的功能性状结构均呈现显著的发散。综上所述认为, 植物群落不同物种的叶片功能特征对群落垂直方向上不同光照和水分条件组合的适应是群落垂直结构构成的主要影响因素, 支持生境过滤是群落垂直结构构建的主要生态过程; 在不同层次内的物种具有不同的功能性状, 同一层次内通过竞争排斥加大物种多样性; 群落垂直结构的形成是群落内垂直方向上环境因子发生变化的结果, 对资源有不同需求的物种分布在不同空间高度上, 群落垂直结构则是对资源的有效利用, 增加了群落内物种多样性。

关键词: 群落垂直结构, 群落构建, 群落功能性状结构, 生境过滤, 竞争排斥

中图分类号: Q948.15 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2022)06-1040-09

A preliminary study on construction mechanism of vertical structure in *Castanopsis orthacantha* community

FU Jingyuan^{1,2}, ZHANG Qian^{2,3}, SU Wenhua^{1*}

(1. College of Ecology and Environmental Sciences, Yunnan University, Kunming 650500, China; 2. Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Menglun 666303, Yunnan, China; 3. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Exploring the mechanism of species coexistence based on functional traits has become a hot topic of community ecology in recent years. This study was aimed to understand the reasons for the establishment of the vertical structure, and to investigate the functional traits of plant leaves at different layers of the semi-humid evergreen broad-leaf forest in Qiongzhu Temple, Kunming. The results were as follows: (1) All plant functional traits showed varying degrees of trends at different layers. (2) The *Castanopsis orthacantha* community was divided into three layers according to plant life forms, i.e. tree, shrub, and herb, which were consistent with the clustering results of functional traits. (3) The *S.E.S PW* values at the tree, shrub and herb layers were all < 0 , indicating that the functional structure in the

收稿日期: 2021-03-12

基金项目: 国家自然科学基金(31770450) [Supported by National Natural Science Foundation of China (31770450)]。

第一作者: 付靖媛(1995-), 硕士, 研究方向为植物生态学, (E-mail) fujingyuan@xtbg.ac.cn。* 通信作者: 苏文华, 博士, 教授, 研究方向为植物生理生态学, (E-mail) whsu@ynu.edu.cn。

community exhibited a significant divergence. In summary, the adaptation of leaf functional traits of different species in plant communities to different combinations of light and water conditions in the vertical direction of the community, was the main influence on the establishment of the vertical structure, which supporting habitat filtering is the main ecological process in the establishment of the vertical structure. Species at different layers had different functional traits, and the species diversity at the same layer increased through the varying degrees of competitive exclusion. The formation of community vertical structure was the result of changes in environmental factors in the vertical direction within the community; species with different needs for resources were distributed at different heights, and vertical structure was an effective use of resources, and increased species diversity within the community.

Key words: community vertical structure, community construction, community functional trait structure, habitat filtering, competitive exclusion

生物多样性形成和维持机制即群落构建一直是生态研究的热点。近年来,由于生物多样性丧失不断加剧,因此群落构建和维持机制的问题愈发重要。对植物群落而言,物种的空间分布是极为重要的结构要素。空间分布格局反映了群落中不同种群的不同个体及同一种群个体在空间中的相互关系,是种内、种间及环境条件相互作用的结果。然而,现有群落空间分布的研究多在群落的水平结构上进行(Worthy & Swenson, 2019),而对于群落垂直结构的构建机制了解不多。群落垂直结构是群落重要特征,群落结构的复杂性影响着群落生物多样性的(桂旭君等,2019)。在森林中,高大乔木处于上层可以优先利用光能资源,而灌木层和草本层的植物只能有效地利用弱光或提高耐荫性。因此,不同高度的植物引起的分层现象直接影响群落的垂直结构特征,进而决定了群落内可容纳物种的种类和数量(Shen et al., 2009)。同时,有研究表明森林群落垂直分层数与物种多样性指数相关(郑景明等,2007),随高度增加物种多样性逐渐降低(张蕾等,2020)。因此,研究群落的垂直结构特征对于理解群落物种多样性及物种共存具有重要意义。

植物功能性状通常被用来衡量物种是否具有繁殖能力和获取资源能力的指标(McGill et al., 2006),一个物种的功能特征可反映物种在群落中真实的生态位,从而推断物种的生态策略。然而,物种水平上的生态策略差异会影响群落的垂直结构,造成不同的空间格局。对性状多样性的理解有助于理解物种多样性的形成和维持机制,对理解生态系统过程具有重要意义(Mittelbach et al., 2001; Hooper et al., 2005)。功能性状的变化趋势与生态学理论上的生境过滤和竞争排斥两个主要的群落构建过程相一致(Dimichele et al., 2008)。

生境过滤表示物种能够共存在一个群落中,因为它们能耐受相同的非生物条件,所以群落内的物种具有相似的性状和生态位(Fukami et al., 2005)。其中,物种性状值的限制范围可被视作生境过滤的证明(Pausas & Verdu, 2008)。相反,由于竞争排斥可导致共存物种具有不同性状,因此物种之间具有不同的生态位(Webb et al., 2002)。通过比较群落中共存物种分布模式与零模型的差异,可以了解影响群落构建的主要驱动力。如果共存物种性状的分布模式相对于零模型表现为聚集性状,那么生境过滤是群落构建的主要驱动力;相反,如果表现为发散性状,那么种间竞争起主导作用(Webb et al., 2002)。目前,大多数基于物种功能性状的研究证明在大尺度空间上生境过滤在植物群落中起主导作用,在小尺度空间内竞争排斥起主导作用(Cornwell et al., 2006; Kraft et al., 2008; Cornwell & Ackerly, 2009)。

常绿阔叶林是世界主要植被类型之一(祝燕等,2008),半湿润常绿阔叶林是滇中高原地区的基本植被类型,上层优势种或共优树种主要是壳斗科,其中以滇青冈(*Cyclobalanopsis glaucooides*)、黄毛青冈(*C. delavayi*)和元江锥(*Castanopsis orthacantha*)等为主要优势种(吴征镒和朱彦承,1987)。关于常绿阔叶林的群落构建和物种共存过程与机制研究者已开展了大量的研究(曹科等,2013;饶米德等,2013;杨洁等,2014)。然而,这些研究大都忽视了群落内垂直结构对群落构建和物种共存机制的可能影响。为了全面和深入地理解这一问题,本研究以昆明地区半湿润常绿阔叶林的典型群落类型—元江锥群落为对象,通过分析群落的功能性状结构在不同高度中的变化,旨在探讨半湿润常绿阔叶林群落的垂直结构特征、构建机制及其对群落物种共存的影响。

1 材料与方 法

1.1 研究区域概况

研究区域位于云南省昆明市西北郊昆明筇竹寺(100°66' E, 22°16' N),海拔为 2 000 ~ 2 320 m,是昆明盆地周围的低山区。该地区气候属于亚热带高原季风气候,年平均气温为 14.5 ℃。年平均降水量为 1 035.3 mm,降水分配不均匀,干湿季分明,5—10 月为雨季,占全年降水量的 85%。山体起伏较大,坡面以西北坡为主,坡度为 20° ~ 40°。主要岩层为砂岩页岩,土壤为红壤,随海拔及坡向坡度的变化,土层厚薄和土壤肥力均有较大变化。地带性植被元江锥为优势种的半湿润常绿阔叶林。

1.2 研究方法

1.2.1 叶片的采集 2015 年 10 月,在筇竹寺附近的元江锥林中选择 4 块样地(20 m × 20 m)进行群落学调查,样方间距离 ≥ 100 m,分乔木层、灌木层和草本层,并按物种属性进行分层采样,调查样地内所有胸径(DBH) ≥ 2.5 cm 的木本植物,草本层全部取样,每层每个物种选 15 株,个体少于 15 株的全部采集。乔木层的个体选择向阳面的枝条,灌木层的个体采集顶部枝条。每枝条取 10 片完好的成熟叶片用于测定叶片性状,另取 5 片用于测定叶片电导流失率。采集的叶片装入塑料自封袋带回实验室进行性状测定。

1.2.2 叶片性状测定 为了能更好地反映植物生长阶段对环境因子的适应,本研究选择测定叶厚度、叶面积、叶干物质含量、叶组织密度、叶片含水量、比叶面积、叶片电导流失率 7 个功能性状(Cornelissen et al., 2003)(表 1)。采样当天用 0.001 g 的电子秤测定叶片鲜重;使用 0.001 mm 的电子千分尺测定叶片厚度(leaf thickness, LT),测量时避开主叶脉及两侧次级叶脉,测量 3 次取平均值;使用叶面积仪测定叶片面积(leaf area, LA);待所有测量完成后,将叶片在 70 ℃ 下烘至恒重,称量干重。计算比叶面积(specific leaf area, SLA)、叶组织密度(leaf tissue density, LTD)、叶干物质含量(leaf dry matter content, LDMC)、叶片含水量(leaf water content, LWC)。叶片电导流失率是测量叶片在去离子水中的电导率 EC₁,将叶片在 -8 ℃ 处理 14 h 后测量其电

导率 EC₂,计算其电导流失率(percentage of electrolyte leakage, PEL)。

1.2.3 功能性状树构建 采用以 ward linkage 计算距离的层次聚类(Ward)构建功能性状树,并与划分聚类(PAM)、模糊聚类(fanny)和基于高斯混合模型的聚类(GMM)结果进行对比。

采用霍普金斯统计量(Hopkins & Skellam, 1954)判断数据的聚类性能。霍普金斯统计量趋近于 1,数据的聚类趋势明显;趋近于 0.5,数据呈现随机分布;趋近于 0,数据呈现均匀分布。采用轮廓系数与聚类结合生态学意义相结合的方式选择聚类簇数目。

1.2.4 群落功能性状结构 采用平均成对性状距离指数的标准化效应指数(standardized effect size for mean pairwise trait distance, *S.E.S PW*)和最近性状距离的标准化效应指数(standardized effect size for mean nearest neighbors trait distance, *S.E.S NN*)(Liu et al., 2013),分别计算群落在林冠、林下和地被 4 层的功能性状结构。

$$S.E.S NN = -1 \times \frac{[NN_{\text{sample}} - \text{mean}(NN_{\text{random}})]}{\text{sd}(NN_{\text{random}})}$$

$$S.E.S PW = -1 \times \frac{[PW_{\text{sample}} - \text{mean}(PW_{\text{random}})]}{\text{sd}(PW_{\text{random}})}$$

式中: *NN* 表示平均邻近性状距离; *PW* 表示平均成对性状距离; *NN_{sample}*、*PW_{sample}* 代表实际观察的 *NN* 值和 *PW* 值; *NN_{random}*、*PW_{random}* 代表随机产生的 999 个零群落的 *NN* 值和 *PW* 值; *sd*(*NN_{random}*)、*sd*(*PW_{random}*) 为零群落的标准差; *mean*(*NN_{random}*)、*mean*(*PW_{random}*) 代表平均值。*S.E.S PW* > 0 或 *S.E.S NN* > 0 表示样方物种的功能性状结构聚集; *S.E.S PW* < 0 或 *S.E.S NN* < 0 表示物种的功能性状结构发散; *S.E.S PW* = 0 或 *S.E.S NN* = 0 表示物种的功能性状结构随机。

本研究中, *S.E.S PW* 值和 *S.E.S NN* 值,均使用 R 3.6.1 进行分析,主要由 picante 包(version 1.8.2)的 ses.mpd 和 ses.mntd 函数计算得到(Liu et al., 2013)。

2 结果与分析

2.1 不同层次间植物功能性状

本研究共调查了 34 个物种,隶属于 20 科 30 属(表 2)。从图 1 可以看出,元江锥群落中所测量

表 1 相关功能性状的信息

Table 1 Information of related functional traits

功能性状 Functional trait	生态策略 Ecological strategy
叶厚度 LT (mm)	与叶片寿命长短、投入多少、抗干扰能力以及光合作用相关 It's related to leaf life-span, input amount, anti-interference ability and photosynthesis (Cornelissen et al., 2003)
叶面积 LA (cm ²)	反映了植物抗干扰能力,与植物的捕获光的能力以及叶片的水热平衡有关 It reflects the anti-interference ability of plants, which is related to the ability of the plant to capture light and the balance between wat and heat of the leaves (Cornelissen et al., 2003)
叶干物质含量 LDMC (mg · g ⁻¹)	反映植物分配于生长与分配于抵御环境变化以及病虫害的权衡 It reflects the trade-off between plant growth and resistance to environmental change and pests (Cornelissen et al., 2003)
叶组织密度 LTD (kg · m ⁻³)	反映了植物生长和生存能力,生物量快速生产与资源有效保护之间的权衡 It reflects the trade-off between plant growth and viability, rapid biomass production and effective resource conservation (Garnier et al., 2001)
叶片含水量 LWC (%)	衡量水分的重要指标,反应植物的实际发展水平与植物生存状况 It is an important indicator for measuring water content, reflecting the actual development level of plants and their living conditions (Novriyanti et al., 2012)
比叶面积 SLA (cm ² · g ⁻¹)	反映了植物资源捕获能力,与物种的生长速率、养分利用率、光合速率、防御投入以及叶片寿命相关 It reflects the resource capture capability of the plant, and is related to the growth rate, nutrient utilization rate, photosynthetic rate, defense input and leaf life-span of the species (Wright et al., 2004; Cornelissen, 2003)
电导流失率 PEL (%)	反映了植物的低温敏感性 It reflects the low-temperature sensitivity of the plant (Cornelissen et al., 2003)

的 7 个功能性状均存在变化趋势。叶厚度在乔木层和灌木层分别为 (0.23 ± 0.06) mm、(0.21 ± 0.06) mm,显著高于草本层 [(0.14 ± 0.06) mm] ($P < 0.05$)。乔木层的叶面积 (25.62 ± 6.40) cm² 显著高于草本层 [(7.94 ± 3.20) cm²] ($P < 0.05$)。灌木层 (17.55 ± 12.87) cm² 与其余两层之间无显著差异。乔木层和灌木层的叶干物质含量分别为 (423.56 ± 62.00) mg · g⁻¹、(373.60 ± 72.93) mg · g⁻¹,显著高于草本层 [(195.81 ± 51.18) mg · g⁻¹] ($P < 0.05$)。乔木层和灌木层的叶组织密度分别为 (417.96 ± 88.80) kg · m⁻³、(360.31 ± 91.46) kg · m⁻³,显著高于草本层 [(204.87 ± 54.09) kg · m⁻³] ($P < 0.05$)。灌木层和草本层的叶片含水量分别为 (62.67% ± 7.28%)、(80.42% ± 5.12%),显著高于乔木层 [(57.74% ± 6.20%)] ($P < 0.05$)。灌木层和草本层的比叶面积分别为 (160.07 ± 64.73) cm² · g⁻¹、(481.37 ± 161.15) cm² · g⁻¹,显著高于乔木层 [(118.76 ± 46.48) cm² · g⁻¹] ($P < 0.05$)。乔木层和灌木层的电导流失率分别为 (38.93% ± 10.61%)、(38.32% ± 9.95%),高于草本层 (44.23% ± 6.89%),但无显著差异。

2.2 功能性状树的构建

元江锥群落内功能形状的霍普金斯统计量为

(0.706 ± 0.018),介于 0.5 和 1 之间,具有一定的聚类趋势。由平均轮廓宽度值,聚类簇的最佳数目为 2;考虑到植物生活型,选择聚类簇数目为 3。进行层次聚类后,得到功能性状聚类树(图 2)。PAM、fanny、GMM 与 Ward 的结果高度吻合,相似度分别为 91.18%、100%、97.06%。

34 个物种在聚类分析时与其分层基本一致,其中 7 个物种在聚类分析时与其所在层次不符,分别是胡颓子 (*Elaeagnus pungens*)、南烛 (*Vaccinium bracteatum*)、昆明山海棠 (*Tripterygium hypoglaucum*)、山茶 (*Camellia japonica*)、菝葜 (*Smilax china*)、银木荷 (*Schima argentea*) 及薄叶鼠李 (*Rhamnus leptophylla*)。灌木层内物种大部分在聚类簇 2 内,少数分布于聚类簇 1 内,仅薄叶鼠李分布于聚类簇 3。

2.3 群落功能性状结构

乔木、灌木和草本 3 个层次的 *S.E.S NN* 值均小于 0,可见样方内物种的功能性状结构乔木和灌木层次上均呈不显著的发散 ($P > 0.05$),在草本层次上呈极显著 ($P < 0.001$) 的发散。经置换检验,各层之间 *S.E.S NN* 值无显著差异(图 3)。

乔木、灌木和草本 3 个层次的 *S.E.S PW* 值均小于 0,可见样方内物种的功能性状结构在 3 个层次上均呈非常显著 ($P < 0.01$) 或极显著 ($P < 0.001$)

表 2 元江锥群落内不同层次 34 种植物信息

Table 2 34 species from different layers in *Castanopsis orthacantha* community

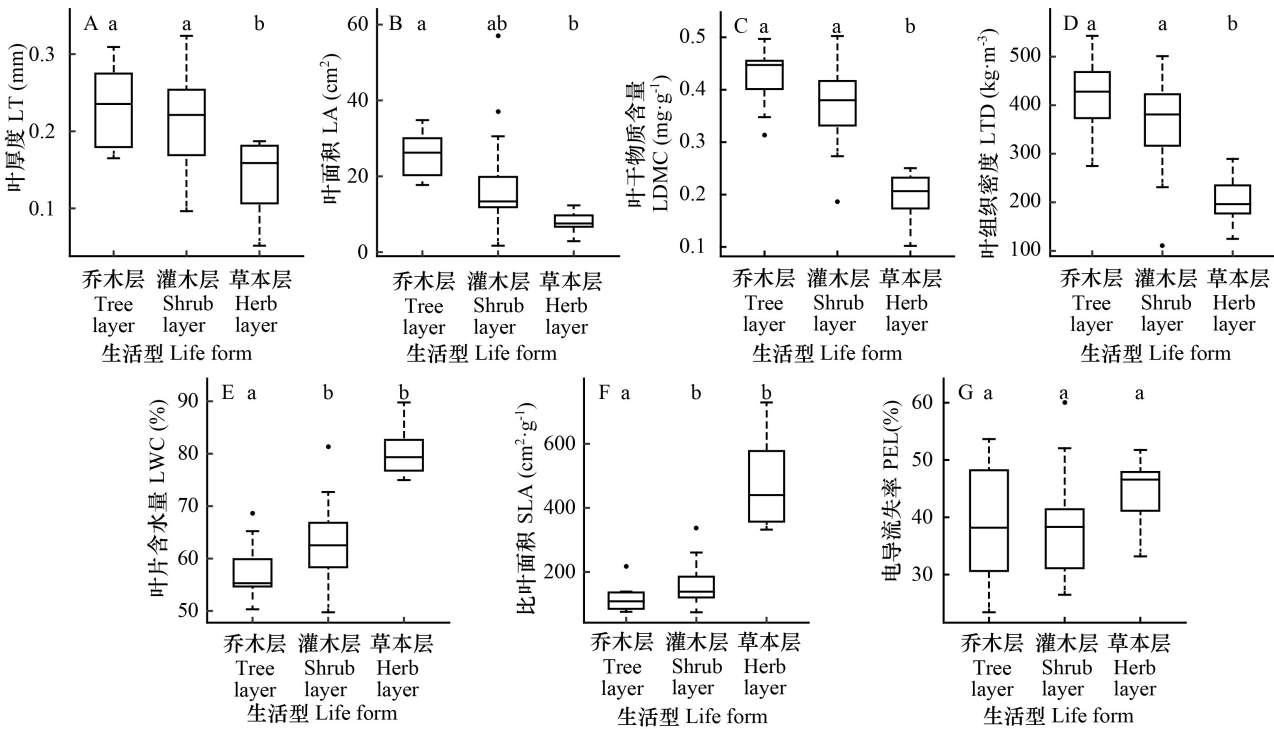
层次 Layer	种名 Species	科 Family	属 Genus	个体数 Number of individuals
乔木层 Tree layer	元江锥 <i>Castanopsis orthacantha</i>	壳斗科 Fagaceae	锥属 <i>Castanopsis</i>	21
	白柯 <i>Lithocarpus dealbatus</i>	壳斗科 Fagaceae	柯属 <i>Lithocarpus</i>	21
	石楠 <i>Photinia serrulata</i>	蔷薇科 Rosaceae	石楠属 <i>Photinia</i>	18
	银木荷 <i>Schima argentea</i>	山茶科 Theaceae	木荷属 <i>Schima</i>	9
	华中樱桃 <i>Cerasus conradinae</i>	蔷薇科 Rosaceae	樱属 <i>Cerasus</i>	2
	珍珠花 <i>Lyonia ovalifolia</i>	杜鹃花科 Ericaceae	珍珠花属 <i>Lyonia</i>	4
	红梗润楠 <i>Machilus rufipes</i>	樟科 Lauraceae	润楠属 <i>Machilus</i>	2
	头状四照花 <i>Dendrobenthamia capitata</i>	山茱萸科 Cornaceae	四照花属 <i>Dendrobenthamia</i>	2
灌木层 Shrub layer	米饭花 <i>Vaccinium sprengelii</i>	杜鹃花科 Ericaceae	越橘属 <i>Vaccinium</i>	9
	厚皮香 <i>Ternstroemia gymnanthera</i>	五列木科 Pentaphylacaceae	厚皮香属 <i>Ternstroemia</i>	13
	山茶 <i>Camellia japonica</i>	山茶科 Theaceae	山茶属 <i>Camellia</i>	9
	香叶树 <i>Lindera communis</i>	樟科 Lauraceae	山胡椒属 <i>Lindera</i>	11
	细齿叶柃 <i>Eurya nitida</i>	五列木科 Pentaphylacaceae	柃属 <i>Eurya</i>	2
	柃木 <i>E. japonica</i>	五列木科 Pentaphylacaceae	柃属 <i>Eurya</i>	13
	绣叶杜鹃 <i>Rhododendron siderophyllum</i>	杜鹃花科 Ericaceae	杜鹃花属 <i>Rhododendron</i>	13
	牛筋条 <i>Dichotomanthes tristaniicarpa</i>	蔷薇科 Rosaceae	牛筋条属 <i>Dichotomanthes</i>	9
	马醉木 <i>Pieris japonica</i>	杜鹃花科 Ericaceae	马醉木属 <i>Pieris</i>	7
	昆明山海棠 <i>Tripterygium hypoglaucum</i>	卫矛科 Celastraceae	雷公藤属 <i>Tripterygium</i>	2
	胡颓子 <i>Elaeagnus pungens</i>	胡颓子科 Elaeagnaceae	胡颓子属 <i>Elaeagnus</i>	2
	南烛 <i>Vaccinium bracteatum</i>	杜鹃花科 Ericaceae	越橘属 <i>Vaccinium</i>	2
	云南金叶子 <i>Craibiodendron yunnanense</i>	杜鹃花科 Ericaceae	金叶子属 <i>Craibiodendron</i>	9
	亮毛杜鹃 <i>Rhododendron microphyton</i>	杜鹃花科 Ericaceae	杜鹃花属 <i>Rhododendron</i>	7
	光叶铁仔 <i>Myrsine stolonifera</i>	报春花科 Primulaceae	铁仔属 <i>Myrsine</i>	9
	云南含笑 <i>Michelia yunnanensis</i>	木兰科 Magnoliaceae	含笑属 <i>Michelia</i>	11
	云南杨梅 <i>Myrica nana</i>	杨梅科 Myricaceae	香杨梅属 <i>Myrica</i>	2
	薄叶鼠李 <i>Rhamnus leptophylla</i>	鼠李科 Rhamnaceae	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	2
	菝葜 <i>Smilax china</i>	菝葜科 Smilacaceae	菝葜属 <i>Smilax</i>	10
草本层 Herb layer	白薇 <i>Cynanchum atratum</i>	夹竹桃科 Apocynaceae	鹅绒藤属 <i>Cynanchum</i>	4
	白花地丁 <i>Viola patrinii</i>	堇菜科 Violaceae	堇菜属 <i>Viola</i>	7
	紫花地丁 <i>V. philippica</i>	堇菜科 Violaceae	堇菜属 <i>Viola</i>	9
	宽穗兔儿风 <i>Ainsliaea latifolia</i> var. <i>platyphylla</i>	菊科 Asteraceae	兔儿风属 <i>Ainsliaea</i>	9
	荩草 <i>Arthraxon hispidus</i>	禾本科 Poaceae	荩草属 <i>Arthraxon</i>	2
	宿苞豆 <i>Shuteria involucrata</i>	豆科 Fabacea	宿包豆属 <i>Shuteria</i>	2
	玉竹 <i>Polygonatum odoratum</i>	天门冬科 Asparagaceae	黄精属 <i>Polygonatum</i>	2

的发散。经置换检验,各层之间 *S.E.S PW* 值存在显著($P < 0.05$)差异;进行 Scheffe 多重比较后发现,乔木的 *S.E.S PW* 值显著($P < 0.05$)高于草本,灌木与乔木、草本无显著差异($P > 0.05$) (图 3)。

3 讨论与结论

3.1 群落内层次的构建

根据不同分层方法可将群落分成不同层次,



不同字母表示生活型间有显著性差异 ($P < 0.05$)。下同。
Different letters indicate significant differences between life forms ($P < 0.05$). The same below.

图 1 元江锥群落不同层次物种间功能性状箱点图

Fig. 1 Box-plots illustrating species' functional traits in different layers of the *Castanopsis orthacantha* community

如利用塔吊及测高杆精准测量,将鼎湖山南亚热带常绿阔叶林分为林冠上层、林冠中层、林冠下层、亚冠层和灌木层(桂旭君等,2019);通过最大受光面法,将格氏栲单优群落划分为受光层和非受光层(马志波等,2020)。本研究最初按照植物的生活型将元江锥群落分为乔木、灌木以及草本3层,该层次划分与功能性状的聚类结果基本一致,表明群落垂直结构分层与生境分异的功能群有关(Jia et al., 2019)。然而,聚类结果与分层不符的主要是高大灌木或木质藤本,可能是高大灌木利用了乔木的资源、叶片功能性状与乔木相似导致的。这也符合高大灌木作为层间植物的生态生物学特征。

林内环境因子的异质性导致了森林群落垂直方向上的成层现象。不同功能性状反映植物生长环境因子的不同(Cornelissen et al., 2003)。植物群落在各层之间,除电导流失率无显著差异外,其余性状均存在显著差异($P < 0.05$)。叶厚度与叶片寿命长短、投入多少、抗干扰能力以及光合作用

相关(Cornelissen et al., 2003),本研究表明阳光充足、长寿的叶片更厚,乔木层和灌木层相较于草本层而言拥有更多的光照资源。然而,随着植物高度不断增加其所需资源越来越多,在资源有限的情况下,叶片也更倾向于投入更多的资源使叶片更长寿以适应资源匮乏的环境。叶面积反应植物抗干扰能力,与植物的捕获光的能力以及叶片的水热平衡有关(Cornelissen et al., 2003),是植物高光捕获能力、低叶温与低光捕获能力、高叶温之间的权衡,乔木层光照充足,植物叶片温度较高通过低光捕获能力进行自我保护。本研究中,叶干物质含量反映植物资源分配于生长与分配于抵御环境变化以及病虫害的权衡,叶干物质含量较高的物种往往具有较高的叶片硬度,对于物理危害(虫害、风、冰雹等)有着较高的抵御能力,乔木层位于群落上层,面对物理危害具有更高的风险,增加叶片的投入有利于在物理危害中保护自己。叶组织密度与植物的生长和生存状态有重要联系,反映了植物资源利用对策(Garnier et al., 2001),低的

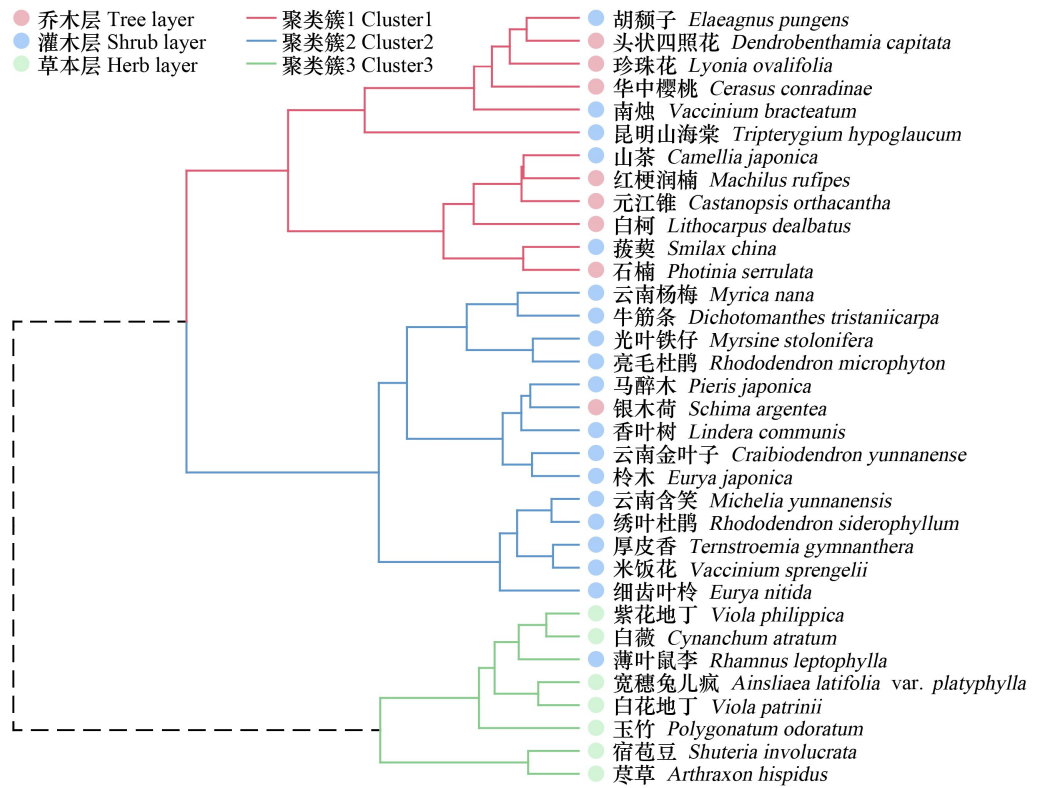


图 2 元江锥群落的功能性状聚类树

Fig. 2 Functional traits clustering tree of *Castanopsis orthacantha* community

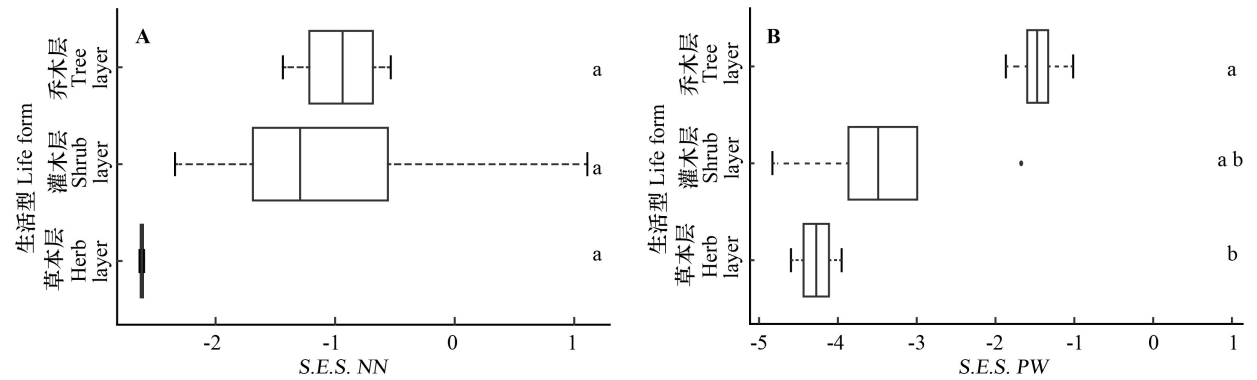


图 3 元江锥群落 S.E.S. NN (A) 和 S.E.S. PW (B) 指数

Fig. 3 *Castanopsis orthacantha* community's S.E.S. NN (A) and S.E.S. PW (B)

叶组织密度和含量代表生物量快速生产对策,而高的叶组织密度则是资源有效保护对策 (Ryser & Urbas, 2000)。本研究中,元江锥群落内垂直结构靠下的物种叶组织密度积较小,乔木层叶组织密度较高植株更偏向于资源有效保护对策;而草本层的叶组织密度较低,植株更偏向于生物量快速生长对策。叶片含水量反映了植物的实际发展水

平与植物生存状况 (Novriyanti et al., 2012),群落垂直结构内层次越低其含水量越高也反映不同高度的植物对水分利用情况不同,草本层叶片含水量最高也说明其生境内水资源更充足。比叶面积在一定程度上反映了叶片截获光的能力和强光下的自我保护能力 (Cornelissen et al., 2003)。乔木层作为林冠上层,较小的比叶面积有助于其在强

光下进行自我保护(Ellsworth & Reich, 1993)。本研究中,灌木层和草本层有较大的比叶面积,是作为林冠下层获取更多光能而产生的适应性特征,但这一特征在灌木层与草本层之间没有显著差异,说明两者对光能的利用程度相似。电导流失率反映了植物对低温的敏感度(Cornelissen et al., 2003),该性状不存在显著差异说明其群落内垂直方向上温度变化无显著差异。本研究中,光照和水分的不同是导致群落垂直结构的重要因素。垂直空间上环境因子的变化,使需求不同的物种得以生长在群落的不同高度。可以说,生境过滤是导致群落垂直结构构建的主要生态过程。

3.2 群落内同一层次内物种组成构建机制

本研究元江锥群落乔木、灌木和草本层内物种的功能性状结构发散,说明在层次内物种组成种间竞争排斥作用为主要生态过程。不同层次发散程度的不同,表明各层内种间竞争强度的不同,发散程度随高度的降低而增加,反映了竞争强度的逐步增大。桂旭君等(2019)的研究表明随林层向上,物种丰富度、多度和 Shannon-Wiener 指数均下降, Pielou 均匀度指数在林冠下层最大。本研究草本层相较于乔木层拥有更加发散的结构,说明该层竞争排斥更加强烈、植物性状更加多样化、物种多样性也更高,这是群落内林冠下层的物种多样性更高的原因。在小尺度的空间上,功能特性相差较大的物种因资源利用的不同,得以共存并导致群落结构的发散(房帅等, 2014),通过竞争排斥增加同一层次内的物种多样性。不同物种的特征会影响物种利用共享的有限资源或产生后代的能力,由此产生的平均适合度差异有利于竞争排斥(Tilman, 1982; van Kleunen et al., 2010)。物种的功能性状表现出越多的分化,说明生态位越稳定(Kraft et al., 2015)。本研究群落下层内性状比乔木层更加发散,说明群落下层内性状分化更多、生态位更稳定。

过去研究认为,不同水平空间尺度上,生境过滤、竞争排斥作用大小不同。大尺度上以生境过滤为主,小尺度上以竞争排斥为主(Cornwell et al., 2006; Kraft et al., 2008; Cornwell & Ackerly, 2009)。本研究通过对元江锥群落垂直结构构建机制的探索发现,垂直空间上的层次间和层次内控制物种组成的主要作用存在类似的变化规律,层间对应水平空间的大尺度,以生境过滤为主;各

个层次对应水平空间的小尺度,以竞争排斥为主。

本研究结合植物功能性状和群落功能性状结构揭示了元江锥群落垂直结构构建机制,结果显示,光照和水分条件组合的适应是群落垂直结构构成的主要影响因素,生境过滤是群落垂直结构构建的主要机制,在同一层次内物种通过竞争排斥加大的物种多样性。本研究是通过物种属性进行分层采样对垂直结构及其构建机制的初探,在今后的研究中应进一步结合多种方式量化物种层次及其构建过程,从多角度分析植物群落垂直结构构建机制。

参考文献:

- CAO K, RAO MD, YU JP, et al., 2013. The phylogenetic signal of functional traits and their effects on community structure in an evergreen broad-leaved forest [J]. *Biodivers Sci*, 21(5): 564–571. [曹科, 饶米德, 余建平, 等, 2013. 古田山木本植物功能性状的系统发育信号及其对群落结构的影响 [J]. *生物多样性*, 21(5): 564–571.]
- CORNELISSEN J, LAVOREL S, GARNIER E, et al., 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide [J]. *Aust J Bot*, 51: 335–380.
- CORNWELL WK, ACKERLY DD, 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California [J]. *Ecol Monogr*, 79(1): 109–126.
- CORNWELL WK, SCHWILK DW, ACKERLY DD, 2006. A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume [J]. *Ecology*, 87(6): 1465–1471.
- DIMICHELE WA, GASTALDO RA, 2008. Plant paleoecology in deep time [J]. *Ann Mo Bot Gard*, 95(1): 144–198.
- ELLSWORTH DS, REICH PB, 1993. Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in a deciduous forest [J]. *Oecologia*, 96(2): 169–178.
- FANG S, YUAN ZQ, LIN F, et al., 2014. Functional and phylogenetic structures of woody plants in broad-leaved Korean pine mixed forest in Changbai Mountains, Jilin, China [J]. *Chin Sci Bull*, 59(24): 2342–2348. [房帅, 原作强, 蔺菲, 等, 2014. 长白山阔叶红松林木本植物系统发育与功能性状结构 [J]. *科学通报*, 59(24): 2342–2348.]
- FUKAMI T, BEZEMER TM, MORTIMER SR, et al., 2005. Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly [J]. *Ecol Lett*, 8(12): 1283–1290.
- GARNIER E, SHIPLEY B, ROUMET C, et al., 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content [J]. *Funct Ecol*, 15(5):

- 688–695.
- GUI XJ, LIAN JY, ZHANG RY, et al., 2019. Vertical structure and its biodiversity in a subtropical evergreen broadleaved forest at Dinghushan in Guangdong Province, China [J]. *Biodivers Sci*, 27(6): 619–629. [桂旭君, 练琚愉, 张入匀, 等, 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 [J]. 生物多样性, 27(6): 619–629.]
- HOPKINS B, SKELLAM JG, 1954. A new method for determining the type of distribution of plant individuals [J]. *Ann bot*, 18(70): 213–227.
- HOOPER DU, CHAPIN FS, EWEL JJ, et al., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge [J]. *Ecol Monogr*, 75(1): 3–35.
- JIA HR, CHEN Y, WANG XY, et al., 2019. The relationships among topographically-driven habitats, dominant species and vertical layers in temperate forest in China [J]. *Russ J Ecol-Engl Tr*, 50(2): 172–186.
- KRAFT NJB, VALENCIA R, ACKERLY DD, 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an amazonian forest [J]. *Science*, 322(5901): 580–582.
- KRAFT NJB, GODOY O, LEVINE JM, 2015. Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence [J]. *Proc Natl Acad Sci US-biol Sci*, 112(3): 797–802.
- LIU X, SWENSON NG, ZHANG J, et al., 2013. The environment and space, not phylogeny, determine trait dispersion in a subtropical forest [J]. *Funct Ecol*, 27(1): 264–272.
- MA ZB, HUANG QL, ZHUANG CY, et al., 2020. Stratification of mono-dominant forest communities in mid-subtropical area: a case study of *Castanopsis kawakamii* community [J]. *Sci Silv Sin*, 56(3): 1–7. [马志波, 黄清麟, 庄崇洋, 等, 2020. 中亚热带单优群落的林层划分——以格氏栲群落为例 [J]. 林业科学, 56(3): 1–7.]
- MCGILL BJ, ENQUIST BJ, WEIHER E, et al., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits [J]. *Trend Ecol Evol*, 21(4): 178–185.
- MITTELBACH GG, STEINER CF, SCHEINER SM, et al., 2001. What is the observed relationship between species richness and productivity [J]. *Ecology*, 82(9): 2381–2396.
- NOVRIYANTI E, WATANABE M, MAKOTO K, et al., 2012. Photosynthetic nitrogen and water use efficiency of acacia and eucalypt seedlings as afforestation species [J]. *Photosynthetica*, 50(2): 273–281.
- PAUSAS JG, VERDU M, 2008. Fire reduces morphospace occupation in plant communities [J]. *Ecology*, 89(8): 2181–2186.
- RYSER P, URBAS P, 2000. Ecological significance of leaf life span among Central European grass species [J]. *Oikos*, 91: 41–50.
- RAO MD, FENG G, ZHANG JL, et al., 2013. Effects of environmental filtering and dispersal limitation on species and phylogenetic beta diversity in Gutianshan National Nature Reserve [J]. *Chin Sci Bull*, 58(13): 1204–1212. [饶米德, 冯刚, 张金龙, 等, 2013. 生境过滤和扩散限制作用对古田山森林物种和系统发育 β 多样性的影响 [J]. 科学通报, 58(13): 1204–1212.]
- SHEN G, YU M, HU XS, et al., 2009. Species-area relationships explained by the joint effects of dispersal limitation and habitat heterogeneity [J]. *Ecology*, 90(11): 3033–3041.
- TILMAN D, 1982. Resource competition and community structure [J]. *Monogr Pop Biol*, 17: 1–296.
- VAN KLEUNEN M, WEBER E, FISCHER M, 2010. A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species [J]. *Ecol Lett*, 13(2): 235–245.
- WEBB CO, ACKERLY DD, MCPEEK MA, et al., 2002. Phylogenies and community ecology [J]. *Ann Rev Ecol Syst*, 33: 475–505.
- WORTHY SJ, SWENSON NG, 2019. Functional perspectives on tropical tree demography and forest dynamics [J]. *Ecol Proc*, 8(1): 11.
- WRIGHT IJ, REICH PB, WESTOBY M, et al., 2004. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 428(6985): 821–827.
- WU ZY, ZHU YC, 1987. *Yunnan Vegetation* [M]. Beijing: Science Press. [吴征镒, 朱彦承, 1987. 云南植被 [M]. 北京: 科学出版社.]
- YANG J, LU MM, CAO M, et al., 2014. Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in mid-mountain humid evergreen broad-leaved forest [J]. *Chin Sci Bull*, 59(24): 2349–2358. [杨洁, 卢孟孟, 曹敏, 等, 2014. 中山湿性常绿阔叶林系统发育和功能性的 α 及 β 多样性 [J]. 科学通报, 59(24): 2349–2358.]
- ZHANG Q, ZHANG LK, JIANG L, et al., 2020. Species diversity and structural characteristics of typical forest communities in the nature reserve of Baihua Mountain [J]. *J Beijing Norm Univ (Nat Sci Ed)*, 56(1): 122–131. [张蔷, 张立坤, 姜磊, 等, 2020. 百花山自然保护区典型群落结构及物种多样性特征 [J]. 北京师范大学学报(自然科学版), 56(1): 122–131.]
- ZHENG JM, ZHANG CY, ZHOU JX, et al., 2007. Study on vertical structure of forest communities in Yunmeng shan [J]. *For Res*, 20(6): 768–774. [郑景明, 张春雨, 周金星, 等, 2007. 云蒙山典型森林群落垂直结构研究 [J]. 林业科学研究, 20(6): 768–774.]
- ZHU Y, ZHAO GF, ZHANG LW, et al., 2008. Community composition and structure of Gutianshan forest dynamic plot in a mid-subtropical evergreen broad-leaved forest, East China [J]. *J Plant Ecol*, 32(2): 262–273. [祝燕, 赵谷风, 张俐文, 等, 2008. 古田山中亚热带常绿阔叶林动态监测样地—群落组成与结构 [J]. 植物生态学报, 32(2): 262–273.]