

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201602010

引文格式: 崔雪娜, 杜彦君, 赵袁, 等. 亚热带阔叶林展叶物候及其种内种间差异探讨 [J]. 广西植物, 2017, 37(3):322-328

CUI XN, DU YJ, ZHAO Y, et al. Intra- and inter-specific variations of the leaf unfolding phenology in a subtropical broad-leaved forest [J]. Guihaia, 2017, 37(3):322-328

亚热带阔叶林展叶物候及其种内种间差异探讨

崔雪娜^{1,2}, 杜彦君³, 赵袁^{1,2}, 郭希梅¹, 黄忠良^{1*}

(1. 中国科学院华南植物园, 广州 510650; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100093; 3. 植被与环境变化国家重点实验室, 中国科学院植物研究所, 北京 100093)

摘要: 植物的展叶物候与植物的生长和生存密切相关, 但未见有定性的研究植物展叶物候的种间和种内差异与验证亚热带常绿阔叶林植物展叶物候系统发育关系的报道。为了更好地理解亚热带常绿阔叶林物种共存机制和预测不同物种对气候变化的响应, 该研究于 2013 年 1 月至 2014 年 12 月期间, 在中国科学院华南植物园鼎湖山自然保护区内对 44 个树种的展叶物候进行了连续观测, 利用变异系数定性分析了气候因子、系统发育关系对展叶始期及其种内和种间差异和展叶期的影响。结果表明: 鼎湖山自然保护区植物展叶始期主要集中在 3-5 月, 植物展叶物候受气候因子影响不显著; 不同物种的展叶物候种内变异差别较大, 其中种内差异最大的是红皮紫椴 (*Craibiodendron kwangtungense*) (变异系数为 0.74), 最小的是广东润楠 (*Machilus kwangtungensis*) (变异系数为 0.09); 基于 APG III 物种数据库构建谱系树, 发现植物间的系统发育关系对展叶物候无显著影响, 即亲缘关系近的物种, 展叶期并不相似。该研究结果对于理解生态系统过程, 如碳循环、物质能量流动, 以及展叶物候对气候变化的适应性具有重要意义。

关键词: 鼎湖山, 展叶物候, 种内种间差异, 变异系数, 谱系保守性

中图分类号: Q948.12 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2017)03-0322-07

Intra- and inter-specific variations of the leaf unfolding phenology in a subtropical broad-leaved forest

CUI Xue-Na^{1,2}, DU Yan-Jun³, ZHAO Yuan^{1,2}, GUO Xi-Mei¹, HUANG Zhong-Liang^{1*}

(1. South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510560, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; 3. State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

Abstract: Leaf unfolding phenology in plants can be determined by genetic factors, biotic and abiotic environmental factors. However, limited information was available about the leaf unfolding phenology of evergreen broad-leaved forest, and its phylogenetic conservatism has not been investigated. In order to better understand the maintaining mechanism of species coexistence in lower subtropical evergreen broad-leaved forest and to predict species responses to global changes, we used the phenological data of 44 species containing 112 individuals of trees, which obtained from Dinghushan (DHS) Arboretum, Chinese Academy of Sciences (CAS), to explore the effects of climate, phylogenetic and the intra- and inter-specific variations on leaf unfolding date. The results showed that leaf unfolding date in DHS National Nature Reserve peaked in the peri-

收稿日期: 2016-03-25 修回日期: 2016-04-30

基金项目: 国家自然科学基金(31570527) [Supported by the National Natural Science Foundation of China(31570527)].

作者简介: 崔雪娜(1989-), 女, 河南安阳人, 硕士, 主要从事生物多样性研究, (E-mail) cuixuena1225@163.com.

*通信作者: 黄忠良, 博士, 研究员, 主要研究方向为森林群落学和保护生物学, (E-mail) huangzl@scbg.ac.cn.

od from March to June, and had been little influenced by climate factors. There were distinct intraspecific variation between different species, and *Craibiodendron scleranthum* var. *kwangtungense* showed the greatest coefficient of variation (CV, 0.74), while *Machilus kwangtungensis* had the smallest coefficient of variation (CV, 0.09). According to the phylogenetic tree based on APG III, no significant effect of phylogeny on the leaf unfolding date was detected, indicating that close related species did not have the tendency to leaf-out at similar time. This study suggests that exploring the intra- and inter-specific variations of leaf unfolding phenology is important for understanding the ecosystem processes, such as the carbon cycle, the material and energy flow, and the adaptation of different tree species to climate changes.

Key words: Dinghushan, leaf unfolding phenology, intra- and inter-specific variations, coefficients of variation, phylogenetic conservatism

对植物展叶、开花、结实、落叶等自然现象节律的研究,称为物候学(Phenology)(Polgar & Primack, 2011)。植物物候受环境因子驱动进行季节性变化,已被公认为是最理想的气候变化指示因子(Menzel et al, 2001; Parmesan & Yohe, 2003)。不同物种展叶物候的差异可以影响生态系统中物质循环和能量流动,如碳循环、水循环、生物量积累等(Vitasse et al, 2009; Fridley, 2012)。展叶时间的变化可能会影响专食性(如取食植物幼叶)昆虫的生活史(钦俊德, 1986)等,从而造成鸟类、动物、微生物等一系列营养级发生改变(Polgar & Primack, 2011)。目前,对展叶物候的研究主要集中于温带森林的落叶树种(Cleland et al, 2007);对热带和亚热带森林常绿树种的物候研究,多数为开花和结实物候(Chang-yang et al, 2013; Du et al, 2015; 胡小丽等, 2015),如许格希等(2014)利用积分回归建立模型探讨了展叶物候与气候变化的动态关系; Zhao et al(2012)利用物候相机的绿度变化进行连续的定位监测对三个植物物种(两个常绿阔叶林物种和一个热带季雨林物种)的展叶和叶衰老时间进行探讨。然而,对于亚热带常绿阔叶林展叶物候的种内和种间差异的研究还很少见有报道。物种展叶物候的差异显示出对早春资源的利用的时间差异,可以通过影响叶寿命,进而影响群落的外貌特征(朱旭斌和孙书存, 2006)。因此,研究展叶物候的种内及种间变异,将有利于我们理解物种共存机制,以及更好地预测物种对气候变化的响应(Moran et al, 2015)。

植物物候的系统发育保守性问题近年来备受关注(Panchen et al, 2014; Du et al, 2015)。谱系保守性假说认为,亲缘关系越近的物种,物候发生时间越集中(Davies et al, 2013; Chang-yang et al, 2013; Du et al, 2015)。对于展叶物候的谱系保守性问题,目前只有 Davies et al(2013)和 Panchen et al(2014)探讨

了展叶物候的系统发育保守性。Davies et al(2013)通过北半球 6 个温带地区站点的观测数据得出亲缘关系相近的物种倾向于在相似的时间内展叶; Panchen et al(2014)对温带落叶林展叶物候的研究也证实了谱系保守性假说。然而,他们的研究区域都在温带,研究的树种都是落叶种。那么,在亚热带常绿阔叶林内是否展叶物候也具有谱系保守性,还未见有报道。

鼎湖山国家级保护区,地处亚热带季风气候区南缘,是北回归沙漠带上不可多得的“绿洲”,其独特的地理位置、气候条件和人文因素,形成并较好地保存了具有热带向亚热带的过渡性质的地带性植被类型—南亚热带常绿阔叶林,群落结构相对复杂,组成种类相对丰富,成为当今地球该纬度带上最具特色、最具研究价值的地区之一(孔国辉等, 1998)。本文基于鼎湖山南亚热带季风常绿阔叶林 2013 年和 2014 年两年的物候观测数据,通过变异系数定性分析植物的种间和种内物候差异尝试回答以下 3 个问题:(1)南亚热带森林群落展叶物候是否与气候因子相关?(2)展叶始期的种内和种间差异大小如何?(3)物种间展叶始期是否具有谱系保守性?

1 材料与方 法

1.1 研究区概况

鼎湖山国家级自然保护区位于广东省肇庆市鼎湖区, 112°30'39"~112°33'41" E, 23°09'21"~23°11'30" N。保护区地势西北高、东南低,大部分地貌为山地、丘陵,山体陡峭,坡度多在 30°~45°之间。最低海拔 14.1 m,最高峰鸡笼山海拔为 1 000.3 m,总面积约 1 155 hm²(叶万辉等, 2008)。该地区属南亚热带湿润季风气候,冬夏气候交替明显,据 2013 年和 2014 年观测资料,最热月(6、7 月)平均气温分别

为 28.28、29.19 °C, 最冷月(1、2 月)平均气温为 13.71、13.36 °C, 年平均气温分别为 22.18、22.23 °C, 年均降雨量分别为 2 036、1 979 mm。80% 的雨量集中在 4–9 月降落, 11 月至翌年 1 月为旱季, 干湿季节明显。年均蒸发量为 1 115 mm, 年均相对湿度为 80.3% (黄忠良等, 1998)。

1.2 研究路线及树种选取

为了广泛覆盖保护区面积且易于观测, 本研究选取五条观测路线(图 1), 分别为办公区+东溪路线、西溪路线、庆云寺小道路线和大样地路线, 共包括 44 种亚热带常绿阔叶林具有代表性物种, 进行为期两年(2013 年 1 月至 2014 年 12 月)的物候观测研究。详细坐标信息见附件 1。



图 1 鼎湖山国家自然保护区物候观测路线
Fig. 1 Phenological observation route in DHS National Nature Reserve

1.3 物候和气象资料来源

结合鼎湖山树木园物候观测资料的实际情况, 选取 16 种具有亚热带森林代表性的天然野生分布树种, 进行植物展叶物候的种内种间差异, 选取 44 种阔叶林常绿树种进行谱系保守性研究。同期的气象数据来自于鼎湖山定位站的长期定位观测, 定位站位于 112°32'57" E, 23°09'50" N。

1.4 物候观测方法

依据《中国物候观测方法》(宛敏渭和刘秀珍, 1979), 在既定路线中, 选取易于观测的个体, 挂牌标记。目测与望远镜结合, 每条路线固定观测者, 每 3 天观测一次, 物候发生期酌情增加观测频度。展叶始期的判别标准是当被观测植株的新芽从芽苞中

伸出卷曲着或按叶脉褶叠着的小叶, 出现第一批有一、二片舒展开的叶片时, 只要有一两个小叶片舒展开, 即记为该观测植株的展叶始期(宛敏渭和刘秀珍, 1979), 物种展叶始期为该物种所有观测植株展叶始期平均值。

1.5 数据计算方法

1.5.1 气象数据处理 由于本文并非对比年际间差异, 且一年观测数据有可能产生较大误差, 故物候期和气候因素数据均取两年观测结果平均值。

1.5.2 变异系数(Coefficients of variation)的计算

$$\text{标准差 } SD = \frac{1}{n} \sqrt{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2}$$

$$\text{变异系数 } C.D = \frac{SD}{\bar{x}}$$

式中, x_i 为第 i 棵树的展叶初始时间, \bar{x} 为一个物种全部观测个体展叶始期的平均值, n 为该物种观测个体总数。

采用儒略日期(Julian day)换算法(1 月 1 日为第 1 天, 1 月 2 日为第 2 天, 依此类推), 将展叶时间转换为距离当年 1 月 1 日的天数。

选取种内观测个体多于 3 个的物种进行展叶物候种内差异分析, 有 16 个物种符合要求。

1.5.3 构建谱系树及检验谱系信号 对 44 个物种的展叶时间进行谱系信号检验。采用的最常用方法是 APG 分类系统(Angiosperm Phylogeny Group)(APG III, 2009), 在 (Version 3) (Webb & Donoghue, 2005) 软件中输入物种名录, 便可获得从 R20120829.new (<http://phylodiversity.net/phyloomatic>) 数据库中构建的谱系树。R20120829.new 是基于 APG III 骨架的谱系框架数据库。然后采用 Phylocom 4.2 (Webb et al, 2008) 软件中提供的“bladj”算法基于已通过分子或者化石定年数据库 (Wikstrom et al, 2001) 对分支长度进行调整。该方法已经广泛应用在物候研究中 (Queenborough et al, 2009; Panchen et al, 2014; Du et al, 2015)。

选择 Blomberg K 值法来度量谱系信号强弱, 可检测功能性状和物种间系统发育关系的相关性, 该方法已广泛应用于生态学和物候学研究 (Jia & Du, 2011; Lessard-Therrien et al, 2013), 由于物候数据是非线性的变量, 如在循环统计中, 第 365 天展叶(一年的最后一天)与第 1 天(一年的第 1 天)展叶的差值是 1, 而不是 364。因此, 计算此类性状谱系信号时, 要基于循环统计矫正 K 值 (Du et al, 2015)。

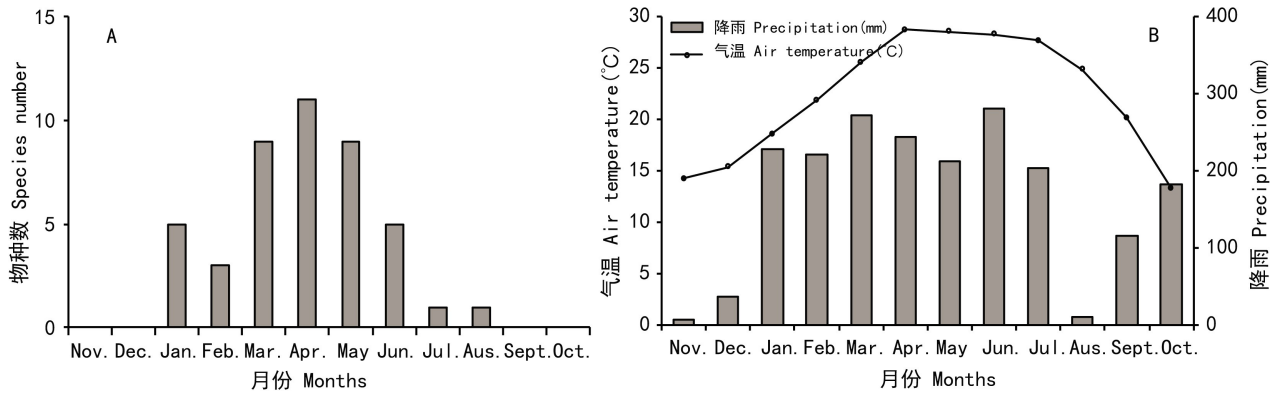


图 2 鼎湖山每月展叶物种数 (A); 鼎湖山月平均气温和平均降雨量分布图 (B)

Fig. 2 Number of species recorded leaf-out per month in Dinghushan (DHS) (A); Patterns of average temperature and rainfall per month in DHS (B)

利用 R.3.1.3 软件中 picante 软件包 (Kembel et al, 2010) 中的 phylosignal 函数计算 K 统计量 (Blomberg et al, 2003), 要先用 “Circular” 程序包 (Agostinelli & Lund, 2013) 中的 as. circular 函数对展叶时间进行转换。

2 结果与分析

2.1 展叶物候特征及与气候因子的关系

鼎湖山亚热带常绿阔叶林植物展叶物候表现出明显的季节性 (图 2:A)。展叶始期从 1 月份持续到 8 月份, 多集中在 3–5 月 (28 种), 其中 4 月份为展叶最高峰 (图 2:A)。展叶始期与月平均气温 ($r = 0.445, P > 0.05$) 和月平均降雨量 ($r = 0.141, P > 0.05$) 关系不显著 (图 2:A, B)。

2.2 16 种阔叶乔木树种展叶时间的种内变异

有 4 个物种变异系数大于 0.5 (表 1), 分别为红皮紫椴 (*Craibiodendron kwangtungense*) (0.74)、荷木 (*Schima superba*) (0.63)、格木 (*Erythrophleum fordii*) (0.53)、水石梓 (*Sarcosperma laurinum*) (0.51), 占全部物种的 25%。展叶期波动范围最大的前五个种分别为红皮紫椴 (209 d)、臀果木 (*Pygeum topengii*) (171 d)、锥栗 (*Castanea henryi*) (170 d)、黄杞 (*Engelha rdiaoroxburghiana*) (150 d)、橄榄 (*Canarium album*) (129 d), 而展叶始期波动范围最短的是乌榄 (*Canarium pimela*) (16 d)。

2.3 展叶始期的种间差异及其谱系信号检验

展叶最早的物种是重阳木 (*Bischofia*

polycarpa), 展叶始期为 13 (1 月 13 日), 展叶最晚种是臀果木, 展叶始期为 210 (7 月 29 日)。44 种常绿植物种间差异为 0.48, 种内个体数多于 3 个的 16 种乔木树种种间变异系数为 0.43。

44 种阔叶乔木树种的展叶始期无显著的谱系信号 ($K = 0.271, P = 0.501$), 表明亲缘关系近的物种并没有相近的展叶始期。

3 讨论

3.1 鼎湖山展叶物候特征

鼎湖山亚热带常绿阔叶林植物展叶物候具有明显的季节性, 展叶始期与气温和降雨量等气候因子无显著相关关系。植物展叶始期多发生在 3–5 月, 与之前热带亚热带地区常绿树种展叶物候研究结果一致 (李明佳和王铸豪, 1984; 许格希等, 2014)。较温带森林的展叶持续时间长, 如朱旭斌等 (2005) 对温带落叶栎林展叶物候研究表明, 展叶主要集中在 3 月中旬到 4 月。经历 1、2 月的相对低温干旱期, 只有较少物种在早春展叶。3 月份气温增高, 降水量增加, 大量物种开始展叶, 一直持续到 8 月份展叶结束。但本研究中发现展叶始期与气温和降雨并未表现出显著相关关系, 原因可能是: (1) 因为在南亚热带区域全年的气候因子变化较小, 植物的展叶受气候因子的限制较小, 而受内在的生理机制调控较大所致。(2) 某些物候期持续时间较长, 对气候因子敏感性较大的只是其中某个阶段, 如叶物候的出芽期、结实物候的果熟期等。越接近物

表 1 16种常绿阔叶树种的展叶始期范围及变异系数

Table 1 Range and CV (Coefficients of variation) of the on set of leaf unfolding of sixteen subtropical evergreen broad-leaved tree species

物种 Species name	个体数 Number	展叶始期 波动范围 Range of leaf unfolding	变异 系数 CV
大叶冬青 <i>Ilex latifolia</i>	3	01.22~02.11	0.35
格木 <i>Erythrophleum fordii</i>	3	01.29~04.11	0.53
罗浮杜鹃 <i>Rhododendron henryi</i>	3	04.09~06.02	0.22
乌榄 <i>Canarium pimela</i>	3	01.25~02.10	0.30
竹节树 <i>Carallia brachiata</i>	3	04.16~05.24	0.16
黄杞 <i>Engelhardia roxburghiana</i>	8	01.08~06.07	0.44
锥栗 <i>Castanea henryi</i>	11	02.14~08.11	0.41
橄榄 <i>Canarium album</i>	4	05.18~09.24	0.33
臀果木 <i>Pygeum topengii</i>	3	04.06~09.24	0.47
荷木 <i>Schima superba</i>	8	01.24~05.13	0.63
红皮紫椴 <i>Craibiodendron kwangtungense</i>	6	01.02~07.30	0.74
水石梓 <i>Sarcosperma laurinum</i>	4	02.07~06.02	0.51
白颜树 <i>Gironniera subaequalis</i>	4	05.01~07.09	0.20
降真香 <i>Acronychia pedunculata</i>	4	03.25~07.07	0.41
广东润楠 <i>Machilus kwangtungensis</i>	3	04.13~05.02	0.09
厚壳桂 <i>Cryptocarya chinensis</i>	6	02.28~06.13	0.38

候期的时段,对物候影响越大。许格希等(2014)对尖峰岭12种热带常绿阔叶乔木的研究结果表明,多数树种展叶始期对冬春季节各月份气温上升较为敏感,尤其与展叶前一个月气温上升呈负相关关系。同时,冬春季节降水是否充沛也直接影响展叶始期的提前或推迟。植物物候受多种因子共同作用,不同地区可能会存在不同的差异,因此关于本地区更多的物候特征及其调控因子还需进一步验证。

3.2 展叶物候种内和种间差异

不同物种展叶物候具有较大差异,同一物种在不同生境下展叶时间也有一定差异,这与前人已有的研究结果一致(Lechowicz, 1984; Sun et al, 2006;

Liu et al, 2011)。本研究结果显示,44种常绿植物种间展叶物候有较大差异;16种乔木树种展叶物候种内差异对比最大的为红皮紫椴209 d,种内差异最小的为乌榄,早晚展叶始期相差16 d。造成展叶时间种内和种间差异的原因有很多,除受环境因子(如温度、湿度、降雨、CO₂浓度等)控制外(Van Volkenburgh, 1999),还受物种本身遗传特性(Rathcke & Lacey, 2003)、生物因子(如昆虫、真菌等)(Moles & Westoby, 2000)、树高、林分郁闭度等多重因素的影响,且不同影响因子的影响程度不同。如荷木、格木、水石梓,种内差异大于种间差异,每个物种分别选自三种生境,可推测环境因子对它们的影响最大,其他因子次之;而广东润楠、竹节树(Caralliabrachiata),种内差异明显小于种间差异,可能树高、林分郁闭度对其影响更大一些。由于全部物种海拔范围36~288 m,受海拔差异影响较小,故本文未考虑海拔对种内种间差异的影响。

展叶物候与植物的生长策略有关。依据优先效应(Sale, 1977)假说,在生长季早期定殖的物种可以优先利用资源而获得生长优势,又因为每年植物的展叶和叶衰亡时间与植物对土壤和光资源的吸收利用密切相关。所以,展叶物候之间的差异表明,可能展叶较早的个体在随后的生长中具备一定的优势,可以提高物种在群落中的适合度。最近,Umama et al(2015)利用热带树苗研究了常见种和稀有种种内性状变异,发现常见种的生长和性状变异小,常见种经常占据种群性状空间的核心位置,能很好的适应可利用的环境条件,稀有种需要发生大的种内性状变异,才能在有限的环境资源下生存。常见种在给定环境下具有最佳的资源利用性状和具有负效应的偏离最佳值的性状,也因此降低了种内的性状变异。稀有种大多处于不适宜条件下,为了生存而表现高的表型变异(Umama et al, 2015)。那么,物候作为一种功能性状,是否也具有相似的性状变异格局是一个值得探讨的问题。当然,物种物候的完全一致性不是期望的进化结果(Johansson et al, 2015),植物的展叶时间是一系列权衡策略选择的结果,植物可以通过展叶物候的差异性减少时间维度上对光照、水分以及养分的竞争利用,调整群体的生存策略,使得整个群体的适合度达到最大(Singer & Parmesan, 2010),从而在时间异质性中达到物种共存(Nakashizuka, 2001)。是否常见种的种内物候变异小于稀有种的种内物候变异,还有待进一步研究。

3.3 展叶物候的系统发育关系

本研究结果表明没有显著的谱系信号,即亲缘关系近的物种并没有选择在相近的时间展叶。虽然物种之间的功能性状存在显著的谱系信号,但也不是所有群落中的功能性状都具有显著的谱系信号(Losos, 2008; Boyle et al, 2012; Swenson et al, 2012)。这说明亲缘关系相近的物种展叶过程并没有表现出具有方向性,或者展叶有趋同进化倾向。可能原因有三点,一是由于所建谱系树是基于 APG III 物种数据库,只能分辨到科或属,分辨率和精确度较低(Kress et al, 2009),从而对研究结果造成影响;二是选取的物种数量较少,具有一定的局限性;第三,鼎湖山属于热带和亚热带地区交界的位置,具有一定的气候特性,与临近山脉相比气温较低,降雨量及相对湿度较大(黄忠良等, 1998),所形成的气候格局可能使物种展叶时间具有随机性。

4 结论

对植物物候的影响因素及种间种内差异的研究有助于理解生物多样性及物种共存机制(Guisan & Thuiller, 2005)。本研究发现在南亚热带植物群落中,植物展叶物候与气候因子(降雨和温度)相关性不显著,展叶时间种间和种内差异很大,并且不具有谱系保守性。不仅气候、生长环境等生态因子对植物展叶物候具有影响,植物物种的生理特性、植物系统发育史等因素也对其有重要影响。未来还需要选取更多的物种及更精确的统计方法进一步探讨亚热带植物展叶物候变异的调控机制,如利用 DNA 条形码技术能提高植物谱系树的分辨率和精确度(Kress et al, 2009)。因此,今后的研究当中可考虑多理论综合研究的方法探索植物展叶物候格局。同时,选取多年的观测结果和更加丰富的物种进行研究,探索植物展叶物候的种间和种内变异对气候变化的影响,可对未来森林组成成分,甚至生态系统过程进行建立模型预测。

参考文献:

AGOSTINELLI C, LUND U, 2013. R package 'circular': Circular Statistics. <https://r-forge.r-project.org/projects/circular/>.
 APG III (Angiosperm Phylogeny Group III), 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III [J]. Bot J Linn Soc, 161: 105–121.
 BLOMBERG SP, THEODORE G, IVES AR, 2003. Testing for

phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile [J]. Evolution, 57(4): 717–745.
 BOYLE WA, BRONSTEIN JL, 2012. Phenology of tropical understory trees: patterns and correlates [J]. Revista De Biología Trop, 60: 1415–1430.
 CHANG-YANG CH, LU CL, SUN IF, et al, 2013. Flowering and fruiting patterns in a subtropical rain forest, Taiwan [J]. Biotropica, 45: 165–174.
 CLELAND EE, CHUINE I, MEZEL A, 2007. Shifting plant phenology in response to global change [J]. Trends Ecol Evol, 22: 357–365.
 DAVIES TJ, WOLKOVICH EM, KRAFT NJB, et al, 2013. Phylogenetic conservatism in plant phenology [J]. J Ecol, 101: 1520–1530.
 DU YJ, MAO LF, QUEENBOROUGH SA, et al, 2015. Phylogenetic constraints and trait correlates of flowering phenology in the angiosperm flora of China [J]. Glob Ecol Biogeogr, 24(8): 928–938.
 FRIDLEY JD, 2012. Extended leaf phenology and the autumn niche in deciduous forest invasions [J]. Nature, 485: 359–362.
 GUISAN A, THUILLER W, 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models [J]. Ecol Lett, 8(9): 993–1009.
 HU XL, CHANG-YANG JH, MI XC, et al, 2015. Climatic variables, phylogeny, and functional traits correlates of flowering phenology in subtropical evergreen broad-leaf forest, east China [J]. Biodivers Sci, 23(5): 601–609. [胡小丽, 张杨家豪, 米湘成, 等, 2015. 浙江古田山亚热带常绿阔叶林开花物候: 气候因素、系统发育关系和功能性状的影响 [J]. 生物多样性, 23(5): 601–609.]
 HUANG ZL, MENG ML, ZHANG YC, 1998. Climate of Dinghushan Biosphere Reserve [J]. Trop Subtr For Ecosyst, 8: 134–139. [黄忠良, 蒙满林, 张佑昌, 1998. 鼎湖山生物圈保护区的气候 [J]. 热带亚热带森林生态系统研究, 8: 134–139.]
 JIA P, DU GZ, 2011. Relationships between flowering phenology and functional traits in eastern tibet alpine meadow [J]. Arctic Antarctic & Alpine Res, 43(4): 585–592.
 JOHANSSON J, KRISTENSEN NP, NILSSON JÅ, et al, 2015. The eco-evolutionary consequences of interspecific phenological asynchrony— a theoretical perspective [J]. Oikos, 124(1): 102–112.
 KEMBEL SW, COWAN PD, HELMU MR, et al, 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology [J]. Bioinformatics, 26: 1463–1464.
 KONG GH, YE WH, HUANG ZL, et al, 1998. Long-term monitoring of the low subtropical evergreen broad-leaved forest in Dinghushan Biosphere Reserve. I. Species composition of *Castanopsis chinensis*, *Cryptocarya concinna* community and its contribution to regional species pool [J]. Trop Subtrop For Ecosyst, 8: 1–6. [孔国辉, 叶万辉, 黄忠良, 等, 1998. 鼎湖山亚热带常绿阔叶林定位研究 (I): 锥栗, 黄果厚壳桂群落组成及其对区域物种库的贡献 [J]. 热带亚热带森林生态系统研究, 8: 1–6.]
 KRESS WJ, ERICKSON DL, JONES FA, et al, 2009. Plant DNA barcodes and a community phylogeny of a tropical forest dynamics plot in Panama [J]. Proc Nat Acad Sci, 106: 18621–18626.
 LECHOWICZ M, 1984. Why do temperate deciduous trees leaf out at different times adaptation and ecology of forest communities [J]. Am Nat, 124: 821–842.

- LESSARD-THERRIEN M, DAVIES TJ, BOLMGREN K, 2013. A phylogenetic comparative study of flowering phenology along an elevational gradient in the Canadian subarctic [J]. *Int J Biometeorol*, 58: 455-462.
- LI MJ, WANG ZH, 1984. Phenology of common plants in Dinghushan [J]. *Trop Subtrop For Ecosyst*, 2: 1-10. [李明佳, 王铸豪, 1984. 鼎湖山常见植物的物候 [J]. 热带亚热带森林生态系统研究, 2: 1-10.]
- LIU Z, LI K, CAI Y, et al, 2011. Correlations between leafing phenology and traits: woody species of evergreen broad-leaved forests in subtropical China [J]. *Polish J Ecol*, 59: 463-473.
- LOSOS JB, 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species [J]. *Ecol Lett*, 11: 995-1003.
- MENZEL A, ESTRELLA N, FABIAN P, 2001. Spatial and temporal variability of the phenological seasons in Germany from 1951 to 1996 [J]. *Glob Change Biol*, 7(6): 657-666.
- MOLES A, WESTOBY M, 2000. Do small leaves expand faster than large leaves, and do shorter expansion times reduce herbivore damage [J]. *Oikos*, 90(3): 517-524.
- MORAN EV, HARTIG F, BELL DM, 2015. Intraspecific trait variation across scales: implications for understanding global change responses [J]. *Glob Change Biol*, doi:10.1111/gcb.13000.
- NAKASHIZUKA T, 2001. Species coexistence in temperate, mixed deciduous forests [J]. *Trends Ecol & Evol*, 16(4): 205-210.
- PANCHEN ZA, PRIMACK RB, NORDT B, et al, 2014. Leaf out times of temperate woody plants are related to phylogeny, deciduousness, growth habit and wood anatomy [J]. *New Phytologist*, 203(4): 1208-1219.
- PARMESAN C, YOHE G, 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems [J]. *Nature*, 421(6918): 37-42.
- POLGAR CA, PRIMACK RB, 2011. Leaf-out phenology of temperate woody plants: from trees to ecosystems [J]. *New Phytol*, 191: 926-941.
- QIN JD, 1987. Relationships between insects and plants [M]. Beijing: Science Press: 39-40. [钦俊德, 1987. 昆虫与植物的关系 [M]. 北京: 科学出版社: 39-40.]
- QUEENBOROUGH SA, MAZER SJ, VAMOSI SM, et al, 2009. Seed mass, abundance and breeding system among tropical forest species: do dioecious species exhibit compensatory reproduction or abundances [J]. *J Ecol*, 97: 555-566.
- RATHCKE B, LACEY EP, 2003. Phenological patterns of terrestrial plants [J]. *Ann Rev Ecol & Syst*, 16(4): 179-214.
- SALE PF, 1977. Maintenance of high diversity in coral reef fish communities [J]. *Am Nat*, 111(978): 337-359.
- SINGER MC, PARMESAN C, 2010. Phenological asynchrony between herbivorous insects and their hosts: signal of climate change or pre-existing adaptive strategy [J]. *Philosoph Trans Roy Soc Lond*, 365(1555): 3161-3176.
- SUN S, JIN D, LI R, 2006. Leaf emergence in relation to leaf traits in temperate woody species in East-Chinese *Quercus fabri* forests [J]. *Acta Oecol*, 30(2): 212-222.
- SWENSON NG, STEGEN JC, DAVIES SJ, et al, 2012. Temporal turnover in the composition of tropical tree communities: functional determinism and phylogenetic stochasticity [J]. *Ecology*, 93(3): 490-499.
- UMANA MN, ZHANG C, CAO M, et al, 2015. Commonness, rarity, and intraspecific variation in traits and performance in tropical tree seedlings [J]. *Ecol Lett*, 18(12): 1329-1337.
- VAN VOLKENBURGH E, 1999. Leaf expansion - an integrating plant behavior [J]. *Plant Cell Environ*, 22: 1463-1473.
- VITASSE Y, PORTE AJ, KREMER A, et al, 2009. Responses of canopy duration to temperature changes in four temperate tree species: relative contributions of spring and autumn leaf phenology [J]. *Oecologia*, 161: 187-198.
- WAN MW, LI XZ, 1979. Chinese phenology observation methods [M]. Beijing: Science Press: 49-51. [宛敏渭, 刘秀珍, 1979. 中国物候观测方法 [M]. 北京: 科学出版社: 49-50.]
- WEBB CO, DONOGHUE MJ, 2005. Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics [J]. *Mol Ecol Notes*, 5: 181-183.
- WEBB CO, ACKERLY DD, KEMBEL SW, 2008. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and character evolution [J]. *Bioinformatics*, 24: 2098-2100.
- WIKSTROM N, SAVOLAINEN V, CHASE MW, 2001. Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree [J]. *Proc Roy Soc Lond B: Biol Sci*, 268(1482): 2211-2220.
- XU GX, LUO SX, GUO QS, et al, 2014. Responses of leaf unfolding and flowering to climate change in 12 tropical evergreen broadleaf tree species in Jianfengling, Hainan Island [J]. *J Plant Ecol*, 38(6): 585-598. [许格希, 罗水兴, 郭泉水, 等, 2014. 海南岛尖峰岭 12 种热带常绿阔叶乔木展叶期与开花期对气候变化的响应 [J]. 植物生态学报, 38(6): 585-598.]
- YE WH, CAO HL, HUANG ZL, et al, 2008. Community structure of a 20 hm² lower subtropical evergreen broadleaved forest plot in Dinghushan, China [J]. *J Plant Ecol*, 32(2): 274-286. [叶万辉, 曹洪麟, 黄忠良, 等, 2008. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林 20 公顷样地群落特征研究 [J]. 植物生态学报, 32(2): 274-286.]
- ZHAO JB, ZHANG YP, TAN ZH, et al, 2012. Using digital came ras for comparative phenological monitoring in an evergreen broad-leaved forest and a seasonal rainforest [J]. *Ecol Inform*, 10: 65-72.
- ZHU XB, LIU YM, SUN SC, 2005. Leaf expansion of the dominant woody species of three deciduous Oak forests in Nanjing, east China [J]. *J Plant Ecol*, 29(1): 128-136. [朱旭斌, 刘娅梅, 孙书存, 2005. 南京地区落叶栎林主要木本植物的展叶动态研究 [J]. 植物生态学报, 29(1): 128-136.]
- ZHU XB, SUN SC, 2006. Leaf phenology of woody species in deciduous broad-leaved Oak forests in Nanjing area, east China [J]. *J Plant Ecol*, 30(1): 25-32. [朱旭斌, 孙书存, 2006. 南京地区落叶栎林木本植物叶物候研究 [J]. 植物生态学报, 30(1): 25-32.]