

DOI: 10.5846/stxb201806201348

刘润红, 梁士楚, 黄冬柳, 黄昶吟, 李娇凤, 常斌, 姜勇. 漓江河岸带木本植物功能性状跨组织尺度变异研究. 生态学报, 2019, 39(21): - .

Liu R H, Liang S C, Huang D L, Huang C Y, Li J F, Chang B, Jiang Y. Variation in functional traits of woody species across organizational scales in a riparian zone of Lijiang River, Southwest China. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(21): - .

漓江河岸带木本植物功能性状跨组织尺度变异研究

刘润红^{1,2}, 梁士楚^{1,3}, 黄冬柳^{1,3}, 黄昶吟^{1,3}, 李娇凤^{1,3}, 常斌^{1,3}, 姜勇^{1,3,*}

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, 桂林 541006

2 兰州大学生命科学学院/草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州 730000

3 广西师范大学生命科学学院, 桂林 541006

摘要: 研究植物功能性状变异, 有助于揭示植物对环境的适应策略以及群落构建机制。以漓江河岸带木本植物为研究对象, 利用广义线性模型和“varcomp”函数对漓江河岸带主要木本植物的 3 个叶功能性状(比叶面积 SLA; 叶面积 LA; 叶厚度 LTH) 跨不同组织尺度(样方、物种、个体、叶) 变异进行方差分解, 分析各尺度的相对贡献及变异的主要来源。结果表明: (1) 植物功能性状在 4 个巢式尺度的解释方差规律较一致, 均表现为物种(0.51—0.70) > 个体(0.21—0.22) > 叶和残差(0.09—0.20) > 样方(0—0.07); (2) 4 个功能性状种间尺度的解释方差均最大(SLA、LA 和 LTH 分别为 64%、70% 和 51%); 其次种内尺度的解释方差(SLA、LA 和 LTH 分别为 34%、30% 和 42%) 仅次于种间。(3) 样方尺度的解释方差很小甚至为零。本研究发现: (1) 植物功能性状变异主要由种间变异驱动; (2) 种内性状变异是功能性状变异的重要且不容忽视的来源; (3) 生境过滤并非直接作用于群落间物种组成, 而可能是通过直接作用于植物功能性状的总体分布来影响植物群落构建过程, 基于功能性状的生境过滤可能在漓江河岸带植物群落构建中起重要作用。

关键词: 漓江; 河岸带; 植物功能性状; 种间变异; 种内变异; 生境过滤

Variation in functional traits of woody species across organizational scales in a riparian zone of Lijiang River, Southwest China

LIU Runhong^{1,2}, LIANG Shichu^{1,3}, HUANG Dongliu^{1,3}, HUANG Changyin^{1,3}, LI Jiaofeng^{1,3}, CHANG Bin^{1,3}, JIANG Yong^{1,3,*}

1 Key Laboratory of Ecology of Rare and Endangered Species and Environmental Protection, Ministry of Education, Guangxi Normal University, Guilin 541006, China

2 State Key Laboratory of Grassland Agro-ecosystems/School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

3 College of Life Science, Guangxi Normal University, Guilin 541006, China

Abstract: A knowledge of plant functional trait variation can help us understand the adaptation strategies of plants to the changing environment and community assembly rules. In this study of a riparian zone in Lijiang River, Southwest China, we investigated three key functional traits from 5418 individuals of 51 species to understand the variation in functional traits of woody plants. These functional traits were (1) specific leaf area [SLA], (2) leaf area [LA], and (3) leaf thickness [LTH]. We performed a generalized linear model and ‘varcomp’ function to partition the variance in the three key functional traits across four nested scales which were plot, species, individual, and leaf in riparian plant communities of the Lijiang River. We found that there were significant differences in the explanation variance of the three key functional traits of

基金项目: “十二五”国家科技支撑计划项目(2012BAC16B03); 国家自然科学基金项目(31860124); 2017 年度广西高校优秀教师出国留学项目; 2017 年广西硕士研究生创新项目(YCSW2017079)

收稿日期: 2018-06-20; **网络出版日期:** 2019-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yongjiang226@126.com

main woody plants on the four nested ecological scales in this riparian zone. However, the relative contributions of all three traits across four nested ecological scales were similar and species, individual, leaf and error, and plot explained 0.51—0.70, 0.21—0.22, 0.09—0.20 and 0—0.07 of the total variance, respectively. For all traits, the interspecific variability was the greatest for specific leaf area, leaf area, and leaf thickness were 64%, 70%, and 51%, respectively and was higher than the intraspecific variability for specific leaf area, leaf area, and leaf thickness, which were 34%, 30%, and 44%, respectively. The plot level accounted for a very small percentage of the total variance, despite relatively high species turnover between plots. These results suggest that the variation of plant functional traits was dominated by interspecific variation but also showed a substantial amount of intraspecific trait variability. Thus, the intraspecific variation of functional traits should be taken into account if we want to better understand the assembly rules in plant communities. The lowest or even the lack of variance at the plot level provides substantial support for the idea that trait-based habitat filtering could play an important role in plant community assembly.

Key Words: Lijiang River; riparian zone; plant functional traits; interspecific variability; intraspecific variability; habitat filtering

植物功能性状(plant functional traits)是植物在长期进化过程中适应周围环境而形成的,对植物体定植、存活、生长、繁殖、死亡和最终适合度存在显著影响的任何形态、生理和物候等属性^[1]。植物功能性状变异不仅能够客观地反映植物自身生理过程及其对外部环境适应策略的差异,而且可以有效地将群落结构与环境以及生态系统过程等密切联系起来,反映个体、种群、群落和生态系统等水平上生物之间、生物与环境之间的相互作用,揭示生物对生态系统过程与功能的影响,从而为研究群落构建、生物多样性维持机制等诸多生态学热点问题提供了重要的突破口^[2-3]。

植物功能性状变异是不同尺度下进化和环境共同驱动的产物,其广泛存在于单一植株个体内、种内、物种间和群落间等不同群落组织水平和空间尺度,从而难以区分各水平的相对贡献^[4]。然而,相对而言,先前大多数基于功能性状的研究,多采用群落中少数个体的性状平均值来代表物种性状值。这种基于物种水平的功能性状研究方法通常隐含假设条件,即种内变异相比种间变异可以忽略不计,因此无论环境或遗传情况如何,物种性状值都可以用少数个体的平均性状值表示^[5-7]。然而最近大量研究表明,种间性状变异研究具有一定的局限性,只有结合种间和种内变异才能够准确地理解群落构建机制和生态系统功能^[8-9]。基于功能性状的植物群落构建主要被 2 个非随机的生态位过程(生境过滤(habitat filtering)和相似性限制(limiting similarity))驱动,但这两种不同的机制对共存物种的生态策略和生态功能常产生不同的影响^[10]。一方面,生境过滤作用筛选出一系列适合环境条件的具有相似功能性状的物种,导致群落内共存物种性状的趋同性;而另一方面,由于群落内植物间的相互作用使得过于相似的物种发生竞争排斥,以减少物种间生态位的重叠和资源竞争压力,导致相似生境中群落物种的性状趋异^[11-12]。基于功能性状来推断群落构建机制的主要方法是通过比较实际群落与零模型(null model)模拟群落中功能性状值分布范围来实现^[13]。如果实际群落的物种功能性状分布范围显著小于零模型产生的随机因素下功能性状分布范围,即实际群落内共存物种性状的分布模式相对于零模型表现为性状的聚集,那么生境过滤是群落构建的主要驱动力(非生物的构建机制)。相反,实际的物种功能性状分布范围显著大于零模型产生的功能性状分布范围,即表现为性状的发散,那么相似性限制起主导作用^[10, 13-14]。

河岸带是水生生态系统与陆生生态系统之间进行物质、能量和信息交换的重要缓冲区,具有独特的植被、土壤、地形、地貌和水文特征^[15]。如,河溪的水文周期会随着时空变化而产生不定期的变化;其次,水生与陆生环境明显不同;最后,距离河溪的远近也会导致水流对河岸的冲刷侵蚀程度差异,造成河流横断面分布不同生境类型^[16-17],这些特性决定了河岸带植物适应其生境的独特性,形成了特殊的植物功能性状组合。如,黄端等^[18]研究发现漓江水陆交错带重度淹没区相比微度淹没区,植物叶片具有较大的最大净光合速率、叶片氮

和磷含量,植物通过提高叶片光合效率和相关营养水平,以应对淹没期的深度水淹胁迫。因此,漓江河岸带植物功能性状的分异规律可能与地带性植被不同,这为研究功能性状跨组织尺度变异提供了良好的研究区,然而目前关于漓江河岸带植物功能性状变异研究尚未见报道。鉴于此,本研究以漓江河岸带主要木本植物为研究对象,利用广义线性模型和“varcomp”函数对漓江河岸带木本植物跨 4 个巢式尺度(样方、物种、个体和叶)功能性状分异大小进行方差分解,并用零模型检验了生境过滤是否在漓江河岸带植物群落构建过程中起主导作用,主要探讨以下 4 个科学问题:①4 个巢式尺度对漓江河岸带木本植物功能性状变异的相对贡献大小?②不同功能性状在不同组织尺度功能性状变异的主要来源是什么?③与种间变异相比,种内功能性状变异是否可以忽略不计?④生境过滤是否在漓江河岸带植物群落构建中起主导作用?这些科学问题的合理解答,不但可以揭示环境筛选与生物相互作用在群落构建中的地位与作用,而且也能为预测物种分布提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

漓江地处广西壮族自治区东北部,位于珠江流域西江水系的一级支流—桂江的上游河段,地理坐标为 24°18′—25°41′N,109°45′—110°40′E。该区域属中亚热带湿润季风气候区,境内气候温和,四季分明,年平均气温 17.8—19.1℃,最冷 1 月平均气温约 8—9℃,最热 8 月平均气温约 28℃,雨量充沛,且雨热基本同季,年降雨量 1814—1941 mm,年蒸发量 1377—1857 mm,年平均相对湿度为 73—79%,全年风向以偏北风为主,平均风速为 2.2—2.7 m/s,无春旱,无霜期长达 309 d,全年光照充足,年平均日照时数为 1670 h^[19]。漓江属于雨源型山区河流,径流多为降雨所形成,年径流量较丰富,但年内分布极不均匀,汛期 3—8 月,占年径流量的 80%,其中 5—6 月占年径流量的 40%,枯水期为 9—翌年 2 月,最枯月 1 月径流量仅占年径流量的 2%^[20]。该区域土壤类型以山地黄壤为主,经过江水的持续冲刷和沉积,其土壤具有石砾含量高、土层浅薄、土层厚度分布不均等特点^[21-22]。漓江河岸带常见乔木有枫杨(*Pterocarya stenoptera*)、乌桕(*Sapium sebiferum*)、朴树(*Celtis sinensis*)、阴香(*Cinnamomum burmannii*)、樟(*Cinnamomum camphora*)等,主要灌木有石榕树(*Ficus abelii*)、牡荆(*Vitex negundo* var. *cannabifolia*)、白饭树(*Flueggea virosa*)、萝芙木(*Rauwolfia verticillata*)、细叶水团花(*Adina rubella*)等,主要草本有狗牙根(*Cynodon dactylon*)、水蓼(*Polygonum hydropiper*)、喜旱莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)、竹叶草(*Oplismenus compositus*)、麦冬(*Ophiopogon japonicus*)、红花酢浆草(*Oxalis corymbosa*)、酢浆草(*Oxalis corniculata*)、葎草(*Humulus scandens*)、皱叶狗尾草(*Setaria plicata*)等^[23-24]。

1.2 群落调查

于 2016 年 9—10 月,在实地踏查的基础上,随机在漓江河岸带上游 4 个样地—阳家村(YJC:110°22′30.08″E,25°24′48.87″N)、南昌村(NCC:110°21′54.17″E,25°22′57.73″N)、上南洲(SNZ:110°19′49.48″E,25°20′23.83″N)和大河村(DHC:110°19′21.76″E,25°19′29.30″N)(图 1 和表 1)建立了 19 个大小为 20 m×20 m 的样方,相同样地内的样方间存在一定距离间隔(60 m、65 m 或 70 m)。将每个 20 m×20 m 的样方划分成 4 个 10 m×10 m 的小样方,进行常规群落学调查,内容主要包括:对乔木层植株进行每木检尺,记录种名、相对坐标、高度、胸径、冠幅等指标;灌木层植株记录种名、相对坐标、高度、基径等指标。同时,记录各样方的土壤类型、海拔、距河距离、砾石裸露率、砾石直径、干扰程度等生境特征。

调查结果表明,19 个样方内的木本植物平均物种丰富度为 14.37 ± 4.37 ,最大值和最小值分别为 24 和 5,平均 Sorenson 相似性指数(C_s)为 0.36 ± 0.10 ,各样方间的物种组成相似性程度相对较低。其中,阳家村样地主要优势物种为枫杨、石榕树等,砾石裸露率较高,各样方的 C_s 相似性指数为 0.42 ± 0.13 ;南昌村样地的砾石裸露率较低,物种相对较丰富,主要优势物种为枫杨、构树(*Broussonetia papyrifera*)、八角枫(*Alangium chinense*)、地桃花(*Urena lobata*)、空心泡(*Rubus rosaefolius*)等,各样方的 C_s 相似性指数为 0.36 ± 0.04 ;上南洲样地主要优势物种为枫杨、石榕树、朴树、构树、萝芙木等,各样方的 C_s 相似性指数为 0.31 ± 0.07 ;大河村样地的物种相对较丰富,主要优势物种为枫杨、阴香、石榕树、萝芙木等。

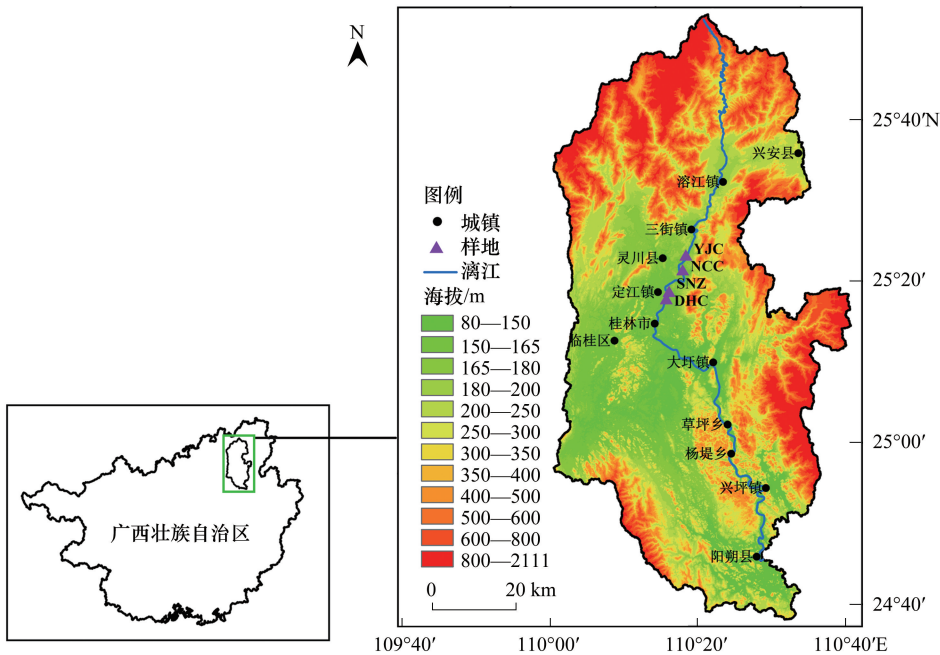


图 1 研究区地理位置示意图

Fig.1 Location of the sampling sites in riparian plant communities of Lijiang River

表 1 各样方基本情况

Table 1 Basic conditions of habitat in different sampling plots

地点 Location	样方号 No.of sample	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔/m Altitude	木本植物 物种数 Number of species of woody plants	砾石裸露率/% Exposure of gravel
阳家村	P ₁	110°22'30.08" E	25°24'48.87" N	161	18	28.5
阳家村	P ₂	110°22'31.89" E	25°24'43.01" N	162	14	29.8
阳家村	P ₃	110°22'31.65" E	25°24'43.69" N	162	17	29.5
阳家村	P ₄	110°22'31.85" E	25°24'43.80" N	163	17	35.5
阳家村	P ₅	110°22'32.94" E	25°24'45.81" N	163	7	28.8
阳家村	P ₆	110°22'33.14" E	25°24'46.64" N	162	5	25
南昌村	P ₇	110°21'54.17" E	25°22'57.73" N	159	14	0.4
南昌村	P ₈	110°21'55.22" E	25°22'57.23" N	159	18	0.3
南昌村	P ₉	110°21'56.39" E	25°22'56.69" N	159	20	0.1
上南洲	P ₁₀	110°19'49.48" E	25°20'23.83" N	155	24	0.1
上南洲	P ₁₁	110°19'50.13" E	25°20'23.53" N	155	15	0
上南洲	P ₁₂	110°19'50.23" E	25°20'23.20" N	156	14	0
上南洲	P ₁₃	110°19'50.39" E	25°20'21.96" N	156	14	0
大河村	P ₁₄	110°19'22.99" E	25°19'31.87" N	153	12	1.2
大河村	P ₁₅	110°19'22.20" E	25°19'31.75" N	152	12	5.1
大河村	P ₁₆	110°19'21.94" E	25°19'30.74" N	154	12	1.8
大河村	P ₁₇	110°19'21.59" E	25°19'30.18" N	153	15	0
大河村	P ₁₈	110°19'21.76" E	25°19'29.30" N	153	15	3.6
大河村	P ₁₉	110°19'23.28" E	25°19'30.48" N	152	10	21.7

1.3 数据收集

本研究分析了植物功能性状跨 4 个嵌套组织尺度的变异:即①同一株植物的不同叶片之间(叶);②同一物种的不同植株个体之间(个体);③样方中的不同物种之间(物种);④同一个样地内的样方之间(样方)。这四个嵌套尺度中包含生物分类(物种)以及无明显环境梯度的空间尺度(叶、个体和样方)。

本研究选取比叶面积(SLA)、叶面积(LA)、叶片厚度(LTH) 3 个能够较好地反映植物资源利用方式、生长速率和对环境抗逆能力的功能性状进行跨组织水平功能性状变异研究。测定样方内所有胸径 ≥ 1 cm 的木本植物植株个体的功能性状(包括乔、灌木和木质藤本)。为了尽量减少由于叶龄、个体发育、冠层位置或遮阴等引起的性状变异,对所有 DBH ≥ 1 cm 木本植物个体选取冠层顶端 3 片完全展开的当年成熟阳叶放入自封袋内,置于阴暗环境下并迅速带回实验室进行功能性状测定。为了控制季节和年份等时间因素造成的功能性状变异,所有功能性状数据均在 2016 年 9—10 月测定。本研究共测量 4 个样地,19 个样方,51 个物种,5418 株个体和 16254 片叶片的功能性状数据。对于叶性状的测定,首先利用叶面积仪(Yaxin-1241, Yaxin, China)测量每片叶片的叶面积(cm^2);接着分别在叶片沿主脉方向均匀选择 3 个点,利用精度为 0.01 mm 的电子数显卡尺(SF2000, Guilin, China)测量叶厚度(mm),叶厚度取 3 点的平均值,随后将叶片样品编号后置于 80℃ 烘箱中烘 72 h 至恒重后,称量叶干重。根据叶面积与叶干重比值计算比叶面积(cm^2/g)。

1.4 土壤取样和理化性质测定

土壤采样以 20 m $\times$ 20 m 样方为基本单位,采用“梅花五点法”,在每个样方的 4 个顶点和中心位置,清除表层枯落物和腐殖质层后,用直径 10 cm 的土钻钻取 0—20 cm 土层土样,运用四分法混合均匀后用于土壤养分的测定。将采集的新鲜土样放置于室内阴凉通风处自然干燥,待风干后,剔除其中的根系、石块、钙核及动植物残体等杂物后倒入研钵中研细,过不同孔径(0.15 mm、0.25 mm、1.4 mm)的土壤筛,对预处理后的土样进行土壤 pH 值、全氮、速效氮、全磷、速效磷、全钾、速效钾等 7 个土壤化学性质指标的测定,测定方法参照《土壤农业化学常规分析方法》^[25]。土壤含水量采用烘干法,在 105℃ 下烘干至恒重进行测定。每个土壤样品重复测定 3 次后取其平均值作为本研究分析的数据。

1.5 统计与分析

首先对数据进行 $\log_{10}$ 转换,使数据呈正态分布。为了探索跨 4 个嵌套尺度对功能性状变异的相对贡献,利用 R 3.4.3 软件“nlme”包中限制最大似然法(REML),运用广义线性模型和“varcomp”函数对叶、个体、物种和样方 4 个嵌套尺度上的功能性状变异进行方差分解。然而方差分解的结果并没有给出 P 值,需通过非参数 bootstrap 法来确定方差分量值的 95% 置信区间。众所周知,bootstrap 是一种无偏且准确性较高的重采样方法,主要依赖对观测样本进行重抽样(resampling),计算每次抽取样本的方差或均值,构建其估计的置信区间进而对结果进行评估。本文采用 bootstrap 自助法来验证不同组织尺度功能性状的方差分解分量是否在 95% 的置信区间内。首先,从原始数据集中有放回的随机均匀抽取 16254 个数据值组成伪样本;然后对伪样本数据进行方差分解。上述过程重复 1000 次,将产生的方差分量值从小到大进行排序,并找出样本方差分量值的 2.5% 和 97.5% 分位点,从而确定其 95% 的置信区间。

群落间功能性状的差异可能是由于环境差异或物种组成差异所造成的。由于漓江河岸带物种多样性相对较高,物种组成差异比较大,物种组成差异对功能性状变异的影响可能会大于环境差异。因此,我们基于 0/1 数据结构,采用 Sorenson 相似性指数(C_s)计算了不同样方间物种组成的相似比例,以评估群落间物种转换速率的高低。其计算公式^[26]如下:

$$C_s = \frac{b + c}{2a + b + c} \quad (1)$$

式中, a 是 2 个群落共有的物种数, b 和 c 分别是 b 群落中出现但不出现在 c 群落和出现在 c 群落中但不出现在 b 群落的物种数。

为了便于分析各个样方的性状变异特征,利用单个植株的功能性状值频度分布来比较每个样方及所有样

方中功能性状的频度分布特征和平均值大小。最后,为确定是生境过滤还是相似性限制在漓江河岸带植物群落构建中起主导作用,采用零模型随机模拟的方法进行检验,即根据实际观测所得的本本植物丰富度,建立一个漓江河岸带木本植物物种库,然后随机抽取与之相同数目的物种(不放回),计算其功能性状值的分布范围。重复上述过程 999 次,得到功能性状值分布范围的次数,计算次数的 5%和 95%的置信区间,若在置信区间内,表明漓江河岸带木本植物功能性状与随机群落无显著差异,物种呈随机分布格局;若次数小于 5%的置信区间,表明群落内物种呈明显的聚集分布格局;若次数大于 95%的置信区间,表明物种受限制相似性影响。

此外,为了分析哪些环境因子对功能性状变异起主导作用,以土壤含水量(SWC)、砾石裸露率(EG)、土壤 pH 值(pH)、全氮(TN)、速效氮(AN)、全磷(TP)、速效磷(AP)、全钾(TK)、速效钾(AK)等 9 个土壤理化性质指标为自变量,以比叶面积、叶面积、叶厚度的群落加权平均性状值(CWM)为因变量,进行多元逐步线性回归分析。根据 AIC 值、模型决定系数(R^2)及 P 值大小选择最优模型,筛选出影响漓江河岸带植物功能性状的关键环境因子。所有统计分析与制图均在 R 3.4.3 软件^[27]中完成。

2 结果与分析

如图 2 和表 2 所示,3 个功能性状在 4 个尺度的分异大小表现出一致规律,即物种(0.51—0.70)>个体(0.21—0.22)>叶和残差(0.09—0.20)>样方(0—0.07)。3 个功能性状的种间变异(SLA、LA 和 LTH 分别为 64%、70%和 51%)高于种内变异(SLA、LA 和 LTH 分别为 34%、30%、42%),且样方尺度的解释方差为 0 或很小。

如图 3 所示,频度分布图表明每个样方不仅具有相似的功能性状值,而且具有相似的性状值频度分布,即总体功能性状分布在样方水平上相对一致。零模型检验结果表明实际群落中共存植物的功能性状多数都小于零模型模拟的随机群落的功能性状分布范围(图 4)。叶面积在除 15 号和 16 号样方外的 17 个样方中均表现为实测和随机模拟差异显著($P<0.05$),说明生境过滤作用显著影响叶面积。

多元逐步线性回归分析结果表明,漓江河岸带木本植物功能性状与土壤有机质、氮磷钾含量、土壤含水量和砾石裸露率等环境因子密切相关(表 3)。其中,比叶面积与土壤有机质、全氮、速效氮含量以及砾石裸露率显著相关;叶面积与土壤速效钾含量显著相关;叶厚度与土壤含水量和土壤全磷含量显著相关。

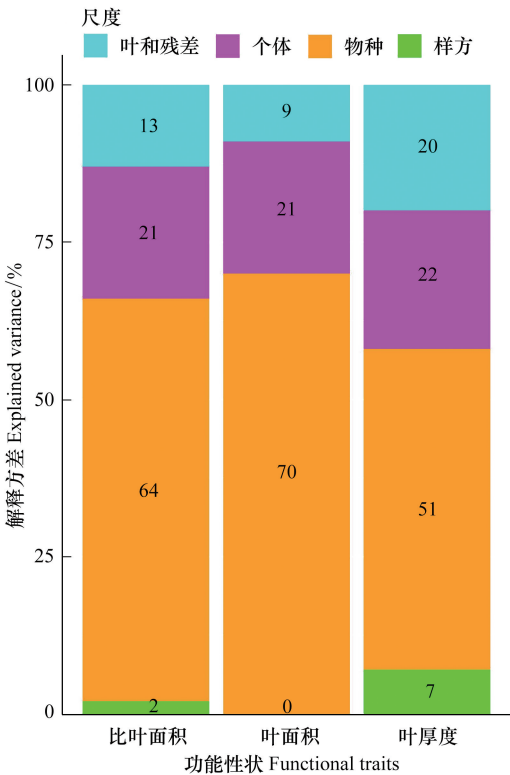


图 2 3 种功能性状跨 4 个生态尺度上的方差分解图
Fig.2 Variance partitioning for the three functional traits across four ecological scales

表 2 3 种功能性状跨 4 个生态尺度上的方差分解结果
Table 2 Variance partitioning for the three traits across four ecological scales

生态尺度 Ecological scale	各尺度性状的方差成分[95%置信区间] variance of trait [95% C.I.]		
	Log SLA	log LA	log LTH
叶和残差 Leaf & error	13[12—15]	9[5—10]	20[17—22]
个体 Individual	21[19—22]	21[18—23]	22[18—24]
物种 Species	64[62—66]	70[65—71]	51[50—57]
样方 Plot	2[0—4]	0[0—0]	7[3—8]

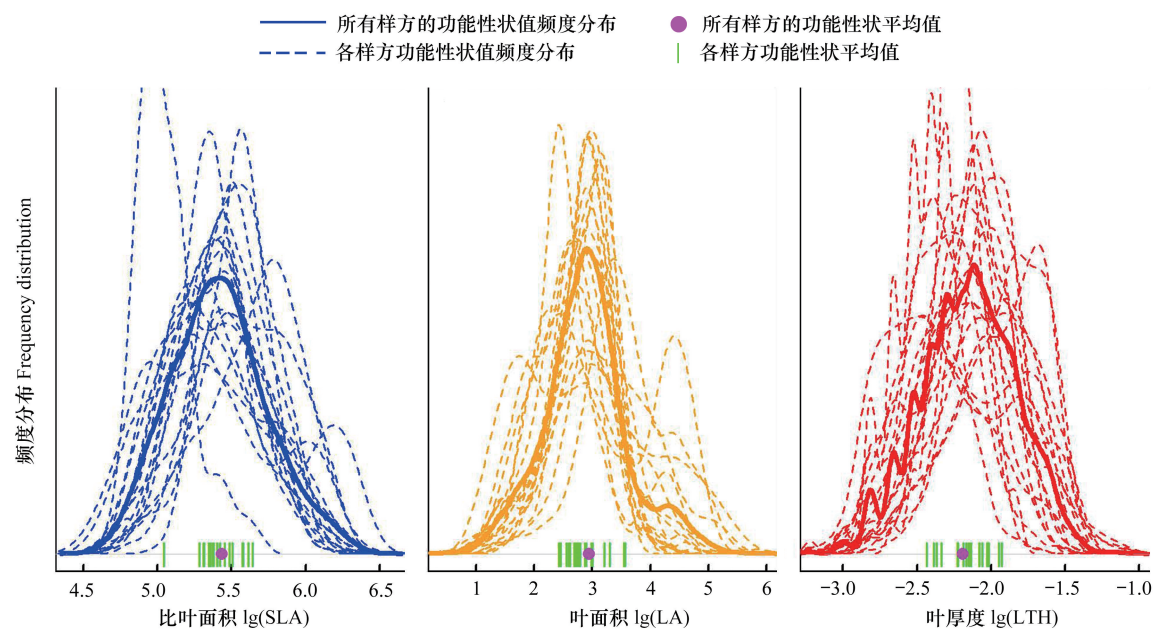


图 3 3 种功能性状频度分布图

Fig.3 Frequency distributions of three functional traits of individual leaves for each plot
实线表示所有样方的功能性状值频度分布曲线,虚线表示各样方功能性状值频度分布曲线

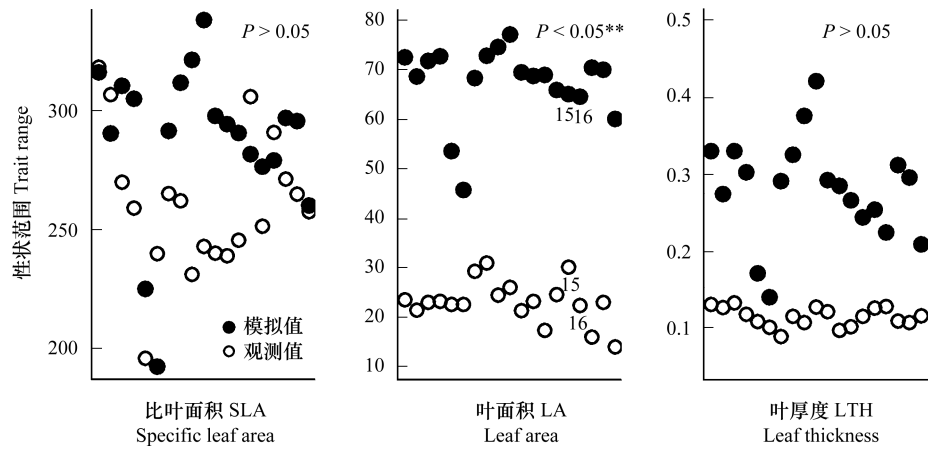


图 4 漓江河岸带木本植物功能性状分布范围与零模型比较

Fig.4 The comparison of trait values range of observational and random simulation communities in riparian plant communities of Lijiang River

黑色实心点代表零模型随机模拟 999 次数据,黑色圆圈代表实际测量数据

表 3 功能性状与土壤养分多元逐步回归分析

功能性状 Functional traits	回归方程 Regression equation	决定系数 R^2	F (自由度)	P
比叶面积 Specific leaf area	$Y = 227.98 - 1.20 \text{ SOM} - 39.84 \text{ TN} + 1.42 \text{ AN} - 0.91 \text{ EG}$	0.81	19.74	<0.001
叶面积 Leaf area	$Y = -4.66 + 0.24 \text{ AK}$	0.41	11.96	0.003
叶片厚度 Leaf thickness	$Y = 0.13 + 0.001 \text{ SWC} - 0.08 \text{ TP}$	0.71	22.8	<0.001

SOM:土壤有机质 Soil organic matter;TN:土壤全氮 Soil total nitrogen;AN:土壤速效氮 Soil available nitrogen;EG:砾石裸露率 Exposure of gravel;AK:速效钾 Soil available potassium;SWC:土壤含水量 Soil water content;TP:全磷 Soil total phosphorus;Y 分别表示比叶面积、叶面积、叶厚度的群落加权平均性状值(CWM)

3 讨论

3.1 种间变异起主导作用

所有性状的种间水平解释方差较大(SLA、LA 和 LTH 分别为 64%、70% 和 51%),说明种间水平的功能性状变化对植物叶功能性状的影响最大,这与大多数先前的研究结果一致^[7,28-31]。种间变异是指不同物种之间功能性状的差异,其变异可能来源于环境条件和遗传的差异^[32]。一方面,由于植物对环境条件的适应能力存在差异,进而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。如丁曼等^[33]研究黄土丘陵地区植物功能性状的尺度变化与依赖发现,随着降水增加和温度升高,物种叶面积逐渐增大,比叶面积逐渐减小。又如,康勇等^[29]对海南热带山地云雾林植物功能性状分异规律进行研究,发现土壤有机质、氮和磷含量等养分含量对云雾林的种间功能性状变异具有显著影响。河岸带的主要特点在于它介于河流与陆地之间的过渡地带,其生境受水文等因素的影响,不同海拔梯度的土壤厚度、淹水时间长短、土壤湿度等环境因子存在明显差异,生境具有高度异质性,植被间断分布于河岸带的狭长地带,成缀块形式相嵌分布^[34]。本研究基于不同采样地点的相似性检验得出各样方间的物种组成相似性程度相对较低,说明随着环境梯度的变化物种的周转速率相对较高,暗示不同组织水平的性状贡献主要被分配到种间尺度。另一方面,植物功能性状变异还受到物种进化历史等遗传因素的显著影响,通常,亲缘关系近的物种间性状变异较小,亲缘关系较远的物种功能性状变异较大^[35]。如,房师等^[36]研究长白山阔叶红松林中木本植物系统发育与功能性状结构发现,叶面积、比叶面积、叶片氮含量、叶片磷含量、木材密度、最大树高等功能性状都可以检测到显著的系统发育信号,表明功能性状与物种的进化历史密切相关。然而本研究由于实验条件等方面因素的限制,没有通过系统发育方法对功能性状变异进行研究,这是未来值得深入研究的方向。

3.2 种内变异研究的重要性

种内变异是指同种生物不同个体间的遗传或表型差异^[6]。从发育和遗传机制来看,种内变异可能源于个体之间的遗传变异或不同环境条件下产生的表型可塑性^[28]。本研究发现,尽管所有叶性状的种内变异低于种间变异(所有出现在物种尺度以下的变异总和,SLA、LA 和 LTH 分别为 34%、30% 和 42%),但它仍占很大比例甚至某些性状已经接近种间变异。并且对这 3 个性状来说,都是个体尺度种内性状变异所占总种内性状变异比例最大,与其他在不同生态尺度上测量种内性状变异的研究结果类似,说明了种内性状变异的重要性^[6,37]。此外,种内变异的相对重要性不是决定种内变异是否会影响生态过程以及影响生态过程的唯一因素,即使种内变异相对较低,它在群落尺度上也可能有很大的影响^[9]。如,李远智^[38]研究亚高寒草甸不同空间尺度种内性状变异与群落构建机制,发现尽管种内性状变异小于种间性状变异,但种内性状变异对群落水平性状梯度关系的贡献率远远超过了种间性状变异。因此,种内变异是功能性状变异的重要而非次要来源。如前文所述,漓江河岸带植物群落的生境复杂多变,植物通过增强其种内性状变异,提高物种的扩散能力,扩大了物种的分布范围。但是,在先前大多数的研究中,植物性状变异研究主要集中在种间水平上,而种内变异被长期忽略,这仅体现了由于环境差异造成的物种组成及其功能性状值的变化,低估了物种间生态位和功能性状值的重叠幅度,从而严重低估物种在竞争中的相对作用^[39-40]。相反,考虑种内变异则能够反映由于个体基因型变异和生境异质性等因素产生的表型可塑性,有助于更深刻地理解植物群落构建的具体生态学过程及其变化规律^[7,11]。

3.3 样方尺度的功能性状变异最低

就本研究的 3 个功能性状而言,尽管样方间的物种转换速率相对较高,但是样方尺度的解释方差很小甚至不存在(SLA、LA 和 LTH 分别为 2%、0% 和 7%)。结合图 3 发现 3 个功能性状在样方尺度上的功能性状频度分布及均值相对一致。这些证据表明在局部/小尺度(如,物种、个体、树枝和叶龄)上可能存在较大的功能性状变异,而不是存在较大生态尺度上(如,样方),暗示植物功能性状值在样方尺度上主要受到生境过滤的影响。据此我们推测基于功能性状的生境过滤可能在漓江河岸带植物群落构建中起重要作用。对 3 个功能

性状进行零模型检测,发现实际群落中共存物种的 3 个功能性状值的分布范围几乎都小于零模型模拟的功能性状值的分布范围(图 4),印证了功能性状在样方尺度上受到生境过滤的影响,其中叶面积在 19 个样方中的 17 个均表现为实测和随机模拟差异显著($P<0.05$),说明生境过滤作用显著影响叶面积。尽管反映物种周转速率的 Sorenson 相似性指数表明样方间的物种组成差异较大,但根据功能性状值的频率分布图发现生境过滤并非直接作用于物种组成,而可能是通过作用于功能性状的总体分布来影响植物群落构建过程^[29]。生境过滤可以被看做是作用于群落中物种组配的“筛子”或“过滤器”,将具有相近功能性状值的物种筛选到同一生境中,因此每个物种的叶性状具有显著但有限的变异程度^[38]。此外,多元逐步线性回归分析结果表明,比叶面积与土壤有机质、全氮、速效氮含量以及砾石裸露率显著相关;叶面积与土壤速效钾含量显著相关;叶厚度与土壤含水量和土壤全磷含量显著相关。这一结果也很好地佐证了基于功能性状的生境过滤可能在漓江河岸带植物群落构建中起重要作用。

4 结论

综上所述,本研究的结论主要有以下 3 点:①3 个功能性状种间尺度的解释方差最大,表明这些性状的变异主要由种间变异驱动。②种内变异是功能性状变异的重要而非次要来源,种内变异不容忽视。因此,在以后的基于功能性状的研究中,应基于个体水平采样来研究功能性状跨多尺度变异,以期更好地揭示群落构建和物种共存机制。③样方尺度功能性状变异很小甚至为零,表明生境过滤并不是直接作用于物种组成,而可能是通过作用于功能性状的总体分布来影响植物群落构建过程,结合零模型检验和多元逐步线性回归分析的结果进一步证明了基于功能性状的生境过滤在漓江河岸带植物群落构建中起重要作用。

参考文献 (References):

- [1] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展. 中国科学: 生命科学, 2015, 45(4): 325-339.
- [2] McGill B J, Enquist B J, Weiher E, Westoby M. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 2006, 21(4): 178-185.
- [3] Westoby M, Wright I J. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 2006, 21(5): 261-268.
- [4] 熊梦辉. 海南热带云雾林植物功能性状的关联及分异规律[D]. 海口: 海南大学, 2015.
- [5] Lichstein J W, Dushoff J, Levin S A, Pacala S W. Intraspecific variation and species coexistence. *The American Naturalist*, 2007, 170(6): 807-818.
- [6] Albert C H, Thuiller W, Yoccoz N G, Soudant A, Boucher F, Saccone P, Lavorel S. Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology*, 2010, 98(3): 604-613.
- [7] Auger S, Shipley B. Inter-specific and intra-specific trait variation along short environmental gradients in an old-growth temperate forest. *Journal of Vegetation Science*, 2013, 24(3): 419-428.
- [8] 朱璧如, 徐冰, 张大勇. 草地植物功能性状变异的程度和来源. 北京师范大学学报: 自然科学版, 2011, 47(5): 485-489.
- [9] Albert C H, Grassein F, Schurr F M, Vieilledent G, Violle C. When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2011, 13(3): 217-225.
- [10] Cornwell W K, Schilke D W, Ackerly D D. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, 2006, 87(6): 1465-1471.
- [11] 唐青青, 黄永涛, 丁易, 臧润国. 亚热带常绿阔叶混交林植物功能性状的种间和种内变异. 生物多样性, 2016, 24(3): 262-270.
- [12] Díaz S, Kattge J, Cornelissen J H C, Wright I J, Lavorel S, Dray S, Reu B, Kleyer M, Wirth C, Prentice I C, Garnier E, Bönsch G, Westoby M, Poorter H, Reich P B, Moles A T, Dickie J, Gillison A N, Zanne A E, Chave J, Wright S J, Sheremet'ev S N, Jactel H, Baraloto C, Cerabolini B, Pierce S, Shipley B, Kirkup D, Casanoves F, Joswig J S, Günther A, Falczuk V, Rüger N, Mahecha M D, Gorné L D. The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 2016, 529(7585): 167-171.
- [13] Kraft N J B, Valencia R, Ackerly D D. Functional traits and niche-based tree community assembly in an amazonian forest. *Science*, 2008, 322(5901): 580-582.
- [14] Swenson N G, Weiser M D. Plant geography upon the basis of functional traits: an example from eastern North American trees. *Ecology*, 2010, 91(8): 2234-2241.
- [15] Nilsson C, Berggren K. Alterations of riparian ecosystems caused by river regulation: dam operations have caused global-scale ecological changes in

- riparian ecosystems. How to protect river environments and human needs of rivers remains one of the most important questions of our time. *Bioscience*, 2000, 50(9): 783-792.
- [16] 韩路, 王海珍, 于军. 河岸带生态学研究进展与展望. *生态环境学报*, 2013, 22(5): 879-886.
- [17] 黄莹, 阙欣欣, 李彩云. 漓江沿岸水陆交错带景观调查与生态修复技术. *南方农业学报*, 2013, 44(10): 1700-1704.
- [18] 黄端, 王冬梅, 任远, 覃云斌, 吴林川. 漓江水陆交错带植物叶性状对水淹胁迫的响应及经济谱分析. *生态学报*, 2017, 37(3): 750-759.
- [19] 刘润红, 姜勇, 常斌, 李娇凤, 荣春艳, 梁士楚, 杨瑞岸, 刘星童, 曾惠帆, 苏秀丽, 袁海莹, 傅桂焕, 吴燕慧. 漓江河岸带枫杨群落主要木本植物种间联结与相关分析. *生态学报*, 2018, 38(19): 6881-6893.
- [20] 段文军, 王金叶, 张立杰, 李海防, 黄华乾. 1960—2010 年漓江流域降水变化特征研究. *水文*, 2014, 34(5): 88-93.
- [21] 李青山, 王冬梅, 信忠保, 李扬, 任远. 漓江水陆交错带典型立地根系分布与土壤性质的关系. *生态学报*, 2014, 34(8): 2003-2011.
- [22] Qin Y B, Xin Z B, Wang D M, Xiao Y L. Soil organic carbon storage and its influencing factors in the riparian woodlands of a Chinese karst area. *CATENA*, 2017, 153: 21-29.
- [23] 刘润红, 常斌, 荣春艳, 姜勇, 杨瑞岸, 刘星童, 曾惠帆, 傅桂焕. 漓江河岸带枫杨群落主要木本植物种群生态位. *应用生态学报*, 2018, 29(12): 3917-3926.
- [24] 李扬, 王冬梅, 信忠保, 王晶, 任远, 李青山. 漓江水陆交错带不同淹没区植物多样性与土壤特征. *生态学报*, 2015, 35(15): 5121-5130.
- [25] 中国土壤学会农业化学专业委员会. 土壤农业化学常规分析方法. 北京: 科学出版社, 1983.
- [26] Koleff P, Gaston K J, Lennon J K. Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology*, 2003, 72(3): 367-382.
- [27] R Development Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria; R Foundation for Statistical Computing, 2017.
- [28] Jung V, Violle C, Mondy C, Hoffmann L, Muller S. Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology*, 2010, 98(5): 1134-1140.
- [29] 康勇, 熊梦辉, 黄瑾, 龙文兴, 杨小波, 臧润国, 王茜茜, 林灯. 海南岛霸王岭热带云雾林木本植物功能性状的分异规律. *生态学报*, 2017, 37(5): 1572-1582.
- [30] Kichenin E, Wardle D A, Peltzer D A, Morse C W, Freschet G T. Contrasting effects of plant inter- and intraspecific variation on community-level trait measures along an environmental gradient. *Functional Ecology*, 2013, 27(5): 1254-1261.
- [31] Luo Y H, Liu J, Tan S L, Cadotte M W, Xu K, Gao L M, Li D Z. Trait variation and functional diversity maintenance of understory herbaceous species coexisting along an elevational gradient in Yulong Mountain, Southwest China. *Plant Diversity*, 2016, 38(6): 303-311.
- [32] Kang M, Chang S X, Yan E R, Wang X H. Trait variability differs between leaf and wood tissues across ecological scales in subtropical forests. *Journal of Vegetation Science*, 2014, 25(3): 703-714.
- [33] 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. *生态学报*, 2014, 34(9): 2308-2315.
- [34] 刘润红. 漓江水陆交错带木本植物功能性状变异研究[D]. 桂林: 广西师范大学, 2018.
- [35] Felsenstein J. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*, 1985, 125(1): 1-15.
- [36] 房帅, 原作强, 蔺菲, 叶吉, 郝占庆, 王绪高. 长白山阔叶红松林木本植物系统发育与功能性状结构. *科学通报*, 2014, 59(24): 2342-2348.
- [37] Messier J, McGill B J, Lechowicz M J. How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters*, 2010, 13(7): 838-848.
- [39] 李远智. 亚高寒草甸不同空间尺度种内性状变异与群落构建机制研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2013.
- [39] Albert C H, Thuiller W, Yoccoz N G, Douzet R, Aubert S, Lavorel S. A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra-vs. interspecific variability in plant traits. *Functional Ecology*, 2010, 24(6): 1192-1201.
- [40] Mouillot D, Graham N A J, Villéger S, Mason N W H, Bellwood D R. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, 2013, 28(3): 167-177.