

DOI: 10.5846/stxb201912202745

饶米德, 徐紫薇, 陈建华, 倪健, 米湘成, 陈声文, 方涛, 叶铎. 古田山亚热带常绿阔叶林树皮厚度的变异特征. 生态学报, 2021, 41(8): 3170-3177.

Rao M D, Xu Z W, Chen J H, Ni J, Mi X C, Chen S W, Fang T, Ye D. Variation of bark thickness among woody species in a subtropical evergreen broadleaved forest, east China. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(8): 3170-3177.

## 古田山亚热带常绿阔叶林树皮厚度的变异特征

饶米德<sup>1</sup>, 徐紫薇<sup>1</sup>, 陈建华<sup>1</sup>, 倪健<sup>1</sup>, 米湘成<sup>2</sup>, 陈声文<sup>3</sup>, 方涛<sup>1</sup>, 叶铎<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup> 浙江师范大学化学与生命科学学院, 金华 321004

<sup>2</sup> 中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093

<sup>3</sup> 钱江源国家公园生态资源保护中心, 开化 324300

**摘要:**树皮是木本植物茎干最外层结构, 具有保护茎干、养分储存与运输等重要作用。因此, 树皮厚度是一项非常重要的功能性状, 其变异不仅影响树皮的各种生态功能, 还能影响群落构建与物种共存。然而, 以往对树皮厚度的研究集中于火灾易发生态系统, 对火灾不易发生的亚热带常绿阔叶林的研究仍较缺乏。测量了古田山国家级自然保护区亚热带常绿阔叶林内树种的树皮厚度, 并检验了总树皮厚度、内树皮厚度与外树皮厚度在各分类群间以及功能群间的差异。结果发现: 1) 39 个树种 807 个个体的总树皮厚度、内树皮厚度与外树皮厚度均值分别为 1.90 mm、1.38 mm 和 0.54 mm。漆树科 (Anacardiaceae)、杨梅科 (Myricaceae) 以及亚热带常绿阔叶林代表类群壳斗科 (Fagaceae)、山茶科 (Theaceae) 的树皮厚度较大。短柄枹 (*Quercus serrata*)、木荷 (*Schima superba*)、小叶青冈 (*Cyclobalanopsis myrsinifolia*) 等树种的树皮厚度较大。2) 种间、科间的各树皮厚度差异均显著。不同功能类群间, 乔木类群的各树皮厚度均较灌木类群大, 常绿类群的各树皮厚度均较落叶类群大 (内树皮厚度除外)。本次研究结果表明, 相对于火灾易发生态系统中的树皮厚度, 古田山亚热带常绿阔叶林群落内的树皮厚度相对较薄, 表明这些森林树种对当地湿润气候的适应性。同时, 树皮厚度在各种分类水平与功能群水平间的显著变异, 反映了群落内不同生态策略的共存。

**关键词:**树皮厚度; 常绿阔叶林; 功能性状; 生态位分化; 物种共存

## Variation of bark thickness among woody species in a subtropical evergreen broadleaved forest, east China

RAO Mide<sup>1</sup>, XU Ziwei<sup>1</sup>, CHEN Jianhua<sup>1</sup>, NI Jian<sup>1</sup>, MI Xiangcheng<sup>2</sup>, CHEN Shengwen<sup>3</sup>, FANG Tao<sup>1</sup>, YE Duo<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup> College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, China

<sup>2</sup> State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

<sup>3</sup> Ecological Resource Protection Center, Qianjiangyuan National Park, Kaihua 324300, China

**Abstract:** Bark, the outermost structure of the stem in woody species, plays important roles in protecting stem, nutrient storage and transportation. Therefore, bark thickness is a very importantly functional trait, and its variation not only affects various ecological functions of bark, but also affects community construction and species coexistence. However, previous studies on the bark thickness focused on the fire-prone ecosystem. Bark thickness in fire-free subtropical evergreen broadleaved forests has still not been investigated. In this study, we measured the bark thickness of woody species in a subtropical evergreen broad-leaved forest in Gutianshan National Nature Reserve (GNNR), and examined the variations of bark thickness, including total bark thickness (TBT), inner bark thickness (IBT) and outer bark thickness (OBT), at

基金项目: 浙江省自然科学基金 (LY17C030001); 国家自然科学基金 (31971426, 32001224)

收稿日期: 2019-12-02; 网络出版日期: 2021-02-24

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yeduo@zjnu.edu.cn

species, family and functional group levels. The results showed that: 1) the TBT, IBT and OBT of 807 individuals from 39 species were 1.90 mm, 1.38 mm and 0.54 mm, respectively. The family Anacardiaceae, Myricaceae and the dominant families like Fagaceae and Theaceae had larger TBT, IBT and OBT, as well as species as *Quercus serrata*, *Schima superba*, *Cyclobalanopsis myrsinifolia*. 2) There were significant differences in TBT, IBT and OBT among species and among families, respectively. Among different functional groups, the TBT, IBT and OBT of tree species were larger than those of shrub species. The TBT and IBT of evergreen species were larger than those of the deciduous species. In this study, bark thickness in the subtropical evergreen broad-leaved forest community of GNNR is relatively thinner than that of the fire-prone ecosystem, indicating the adaptability of these species to the local humid climate. The significant variation of bark thickness reflects the coexistence of different ecological strategies within the community.

**Key Words:** bark thickness; evergreen broadleaved forest; functional traits; niche differentiation; species coexistence

树皮是木本植物的关键结构,具有重要的功能。树皮是木本植物维管形成层以外的所有组织,包括 2 个主要组分:活的内树皮(软树皮)与死的外树皮(硬树皮)。内树皮由次生韧皮部、栓内层与木栓形成层组成,位于维管形成层与木栓形成层之间;外树皮由新的木栓及其外方的死组织构成<sup>[1]</sup>。外树皮能提供结构性的支持作用,还能提供物理性与化学性防御,以保护树木抵御不利的气候变化以及草食动物和病原菌的侵害<sup>[2-3]</sup>,在保护植物茎干中起着至关重要的作用。内树皮可以通过其次生韧皮部,把叶片制造的养料运送到其他器官<sup>[4]</sup>。一些内树皮具有叶绿素,扩大了植物的光合作用<sup>[5]</sup>。树皮还可以作用于木质残体的分解,影响生态系统物质循环<sup>[6]</sup>。然而,以往对植物功能性状的研究主要集中在叶片、木材、根等方面,对树皮性状的研究仍不足。

树皮厚度被认为是提供上述树皮作用的主要功能性状。厚度的增加提高了对茎干的保护能力,也表征着茎干对水分和养分的储存能力<sup>[1, 7]</sup>。以往关于树皮厚度的研究集中于火灾频发地区,强调树皮厚度对树种存活的保护作用<sup>[8-10]</sup>。增大树皮厚度是树木保护维管形成层以及韧皮部的主要策略<sup>[11-12]</sup>,较大的树皮厚度有利于树种在火灾之后的萌生更新<sup>[13]</sup>,而火灾较少的植被中树皮厚度较薄<sup>[14-15]</sup>。对全球 18 个地点 640 个物种的研究发现,外树皮在季节性火灾频繁的干燥地区较厚,可能反映了其保护作用,而内树皮在干燥与炎热的无火环境中较厚,可能反映了其水分和光合产物的储存和转运作用<sup>[1]</sup>。以往研究同时发现,树木径级越大,树皮厚度越厚,可能反映了树皮在防御食草动物或火烧中起的重要作用<sup>[16-17]</sup>。然而,分布于我国的亚热带常绿阔叶林是全球常绿阔叶林的主体,树种树皮厚度及其变异特征的研究仍然未得到关注。

本次研究以古田山亚热带常绿阔叶林为研究对象,分析了木本植物树皮厚度的基本特征,通过比较种间、不同功能群间树皮厚度的差异,以期回答以下科学问题:1) 古田山亚热带常绿阔叶林树种的树皮厚度值为多少? 2) 树皮厚度的变异有何特征? 由于古田山亚热带常绿阔叶林内火灾极少发生,因此该森林群落树种的树皮厚度较火灾频发地区可能相对较薄。与叶片、木材、根等一样,树皮厚度也是树种在演化与发展过程中形成的环境适应性对策,因此该森林群落内树种的树皮厚度可能也存在种间以及功能类群间的生态位分化,有利于对环境资源的利用,促进群落物种共存。研究结果有助于了解树皮厚度及其生态位分化在森林群落中的基本功能,也为认识亚热带常绿阔叶林的群落构建提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究地点

本研究在浙江省开化县钱江源国家公园古田山国家级自然保护区(29°10′19.4″—29°17′41.4″ N, 118°03′49.7″—118°11′12.2″ E)内的一块 5 hm<sup>2</sup> 固定样地中进行。该地年平均温度 15.3 °C, 7 月平均温 27.6 °C, 1 月平均温 4.1 °C, 年平均降水量 1963.7 mm, 相对湿度 92.4%<sup>[18]</sup>。按照 The Center for Tropical Forest Science (CTFS) 的调查标准<sup>[19]</sup>, 于 2002 年在保护区核心区内建立该样地<sup>[20]</sup>。样地南北长 250 m, 东西宽

200 m,由南坡、北坡以及中间的一条沟谷组成,海拔平均 560 m,坡度平均 40°,地势陡峭,地表可见大量碎砾石块。土壤类型主要为红壤,植被类型为典型的中亚热带常绿阔叶林。样地优势乔木物种为甜槠(*Castanopsis eyrei*)、木荷(*Schima superba*)、虎皮楠(*Daphniphyllum oldhamii*)、栲树(*Castanopsis fargesii*)等,优势灌木物种为柳叶蜡梅(*Chimonanthus salicifolius*)、马银花(*Rhododendron ovatum*)和毛花连蕊茶(*Camellia fraterna*)等<sup>[21]</sup>。

## 1.2 取样方法

于 5 hm<sup>2</sup>样地内,设置 2 条 5 m × 240 m 的样带(样带间间隔 100 m),对样带内胸径大于等于 1 cm 的所有木本植物进行取样(径级范围为 1.01—82.1 cm,均值 7.62 cm)。参照一般树皮取样方法<sup>[2]</sup>,于树高 1.4 m 处,使用树木增量锤(Haglöf, Sweden)对南向树皮取样,之后使用游标卡尺测量了总树皮厚度、内树皮厚度以及外树皮厚度。本次取样共记录 807 个个体,隶属 16 科 27 属 39 种。其中乔木树种 15 种,灌木 24 种;常绿树种 35 种,落叶树种 4 种。其中,有 13 个个体由于难以剥离内树皮与外树皮,因此只测量了总树皮厚度。

## 1.3 统计分析

采用单因素方差分析(One-way ANOVA)分别检验种间、科间树皮厚度的差异性;采用 t-test 检验内树皮厚度与外树皮厚度的差异性;采用 t-test 分别检验乔木与灌木、常绿与落叶类群间树皮厚度的差异性。统计分析与作图在软件 R 3.5.3 中完成<sup>[22]</sup>。

## 2 结果

### 2.1 树皮厚度的种间差异

39 个树种中(表 1),总树皮厚度在 0.67—10.66 mm 之间(平均值为 1.90 mm),内树皮厚度在 0.44—5.17 mm 之间(平均值为 1.38 mm),外树皮厚度在 0.24—5.50 mm 之间(平均值为 0.54 mm)。各树种间总树皮厚度( $P<0.0001$ )、内树皮厚度( $P<0.0001$ )、外树皮厚度( $P<0.0001$ )的种间差异均极显著,且内树皮厚度显著大于外树皮厚度( $P<0.0001$ )。

表 1 39 个树种间树皮厚度的变异

Table 1 Variation of bark thickness among 39 woody species

物种名 Species	总树皮厚度 TBT/mm	内树皮厚度 IBT/mm	外树皮厚度 OBT/mm	个体数 Individuals	生长型 Growth forms	生活型 Life forms
短柄枹 <i>Quercus serrata</i>	10.66±5.09	5.17±2.43	5.50±4.29	7	乔木	落叶
木荷 <i>Schima superba</i>	5.26±2.58	3.43±1.62	1.83±2.19	21	乔木	常绿
小叶青冈 <i>Cyclobalanopsis myrsinifolia</i>	4.99±3.32	4.38±3.11	0.61±0.43	7	乔木	常绿
漆树 <i>Toxicodendron succedaneum</i>	4.71±0.83	3.18±0.10	1.53±0.88	3	乔木	落叶
杨梅 <i>Myrica rubra</i>	4.03±2.58	3.20±2.71	0.83±0.44	4	乔木	常绿
石栎 <i>Lithocarpus glaber</i>	3.28±2.10	2.56±1.89	0.72±0.45	18	乔木	常绿
甜槠 <i>Castanopsis eyrei</i>	3.13±2.26	2.10±1.72	1.03±0.80	73	乔木	常绿
栲树 <i>Castanopsis fargesii</i>	3.13±3.63	2.35±2.69	0.90±1.15	22	乔木	常绿
钩栲 <i>Castanopsis tibetana</i>	3.10±1.01	2.51±0.92	0.60±0.36	12	乔木	常绿
青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	3.10±1.71	2.44±1.56	0.66±0.43	17	乔木	常绿
红楠 <i>Machilus thunbergii</i>	2.91±1.53	2.07±1.25	0.83±1.00	18	乔木	常绿
虎皮楠 <i>Daphniphyllum oldhamii</i>	2.62±1.64	2.21±1.53	0.41±0.24	56	乔木	常绿
山矾 <i>Symplocos sumuntia</i>	2.62±1.52	1.83±1.47	0.79±0.34	8	灌木	常绿
黄瑞木 <i>Adinandra millettii</i>	2.57±1.13	2.11±1.01	0.46±0.26	5	灌木	常绿
尾叶冬青 <i>Ilex wilsonii</i>	2.13±1.23	1.22±0.00	0.91±0.00	9	乔木	常绿
格药柃 <i>Eurya muricata</i>	1.99±1.13	1.57±0.03	0.45±0.31	49	灌木	常绿
欆木 <i>Loropetalum chinense</i>	1.89±1.34	1.60±1.14	0.35±0.31	19	灌木	常绿
刨花润楠 <i>Machilus pauhoi</i>	1.67±0.44	1.33±0.36	0.34±0.29	3	乔木	常绿

续表

物种名 Species	总树皮厚度 TBT/mm	内树皮厚度 IBT/mm	外树皮厚度 OBT/mm	个体数 Individuals	生长型 Growth forms	生活型 Life forms
厚皮香 <i>Ternstroemia gymnanthera</i>	1.54±0.50	1.07±0.32	0.47±0.32	8	灌木	常绿
紫果槭 <i>Acer cordatum</i>	1.43±0.47	1.11±0.40	0.32±0.12	4	乔木	常绿
榕叶冬青 <i>Ilex ficoidea</i>	1.38±0.91	1.04±0.88	0.34±0.24	7	灌木	常绿
猴欢喜 <i>Sloanea sinensis</i>	1.31±0.37	0.82±0.37	0.50±0.24	9	乔木	常绿
江南越桔 <i>Vaccinium mandarinorum</i>	1.23±1.89	1.00±1.82	0.23±0.14	9	灌木	常绿
铁冬青 <i>Ilex rotunda</i>	1.14±0.50	0.77±0.45	0.37±0.29	4	灌木	常绿
毛花连蕊茶 <i>Camellia fraterna</i>	1.09±0.74	0.80±0.52	0.31±0.33	52	灌木	常绿
细叶香桂 <i>Cinnamomum subavenium</i>	1.08±0.56	0.93±0.50	0.15±0.08	8	乔木	常绿
浙江新木姜子 <i>Neolitsea aurata</i> var. <i>Chekiangensis</i>	1.08±0.68	0.87±0.60	0.21±0.14	48	灌木	常绿
薄叶山矾 <i>Symplocos stellaris</i>	1.03±0.44	0.68±0.28	0.35±0.16	3	灌木	常绿
柳叶蜡梅 <i>Chimonanthus salicifolius</i>	1.00±0.63	0.65±0.46	0.37±0.25	74	灌木	常绿
鹿角杜鹃 <i>Rhododendron latoucheae</i>	0.95±0.83	0.63±0.25	0.33±0.68	56	灌木	常绿
赤楠 <i>Syzygium buxifolium</i>	0.94±0.31	0.62±0.17	0.32±0.20	19	灌木	常绿
马银花 <i>Rhododendron ovatum</i>	0.86±0.82	0.63±0.70	0.24±0.20	73	灌木	常绿
矩叶鼠刺 <i>Itea oblonga</i>	0.83±0.20	0.54±0.16	0.29±0.09	16	灌木	常绿
短尾越桔 <i>Vaccinium carlesii</i>	0.78±0.35	0.56±0.28	0.22±0.08	20	灌木	常绿
满山红 <i>Rhododendron mariesii</i>	0.76±0.21	0.46±0.00	0.30±0.00	3	灌木	落叶
光叶石楠 <i>Photinia glabra</i>	0.71±0.39	0.49±0.44	0.22±0.09	3	灌木	常绿
美丽马醉木 <i>Pieris formosa</i>	0.70±0.37	0.51±0.33	0.20±0.09	17	灌木	常绿
窄基红褐桉 <i>Eurya rubiginosa</i> var. <i>attenuata</i>	0.70±0.15	0.50±0.11	0.20±0.08	16	灌木	常绿
映山红 <i>Rhododendron simsii</i>	0.67±0.27	0.44±0.12	0.24±0.15	7	灌木	落叶

TBT: Total bark thickness; IBT: Inner bark thickness; OBT: Outer bark thickness

## 2.2 树皮厚度的科间差异

各个科间总树皮厚度 ( $P<0.001$ )、内树皮厚度 ( $P<0.001$ )、外树皮厚度 ( $P<0.001$ ) 的科间差异均极显著。其中,漆树科、杨梅科的树皮厚度较大,亚热带常绿阔叶林代表类群壳斗科、山茶科的树皮厚度也较大(图 1)。

## 2.3 树皮厚度的生长型差异

乔木类群的总树皮厚度 ( $P<0.001$ ,图 2)、内树皮厚度 ( $P<0.001$ ,图 2)、外树皮厚度 ( $P<0.001$ ,图 2) 显著大于灌木类群。

## 2.4 树皮厚度的生活型差异

常绿类群的总树皮厚度 ( $P=0.006$ ,图 3) 与内树皮厚度 ( $P<0.001$ ,图 3) 显著大于落叶类群,但两个类群间的外树皮厚度差异不显著 ( $P=0.528$ ,图 3)。

## 3 讨论

本研究发现,古田山亚热带常绿阔叶林树种的总树皮厚度平均值为 1.90 mm,远远小于以往火烧生态系统研究中的树皮厚度值。例如,澳大利亚 Howard Springs 自然公园、巴西 Botucatu 的稀树草原、巴西帕拉州亚马逊火烧森林以及法属圭亚那沿海热带雨林树种的树皮平均厚度分别为 11.7、9.7、7.3、4.5 mm<sup>[2,12]</sup>。然而,加利福尼亚 Stunt Ranch 牧场地中海灌木丛、加利福尼亚莫伦戈山谷沙漠植被以及澳大利亚悉尼地区温带硬叶林的树皮厚度仅为 1.5、1.2、1.0 mm<sup>[1]</sup>。显然,不同地区或不同植被类型的树皮厚度存在明显差异。首先,众多研究发现树皮厚度与径级有关,树皮厚度随着径级的增加而增厚<sup>[13,17]</sup>。不同研究地区的树种径级范围不同,也会造成树皮厚度上的差异。但本次研究中,树皮取样位置的平均直径为 7.62 cm,与前人研究中 18 个不同植被区的取样胸径大小均值 8.8 cm (1.3—34.9 cm) 相差不大<sup>[1]</sup>。其次,树皮厚度差异可能与不同的环境以

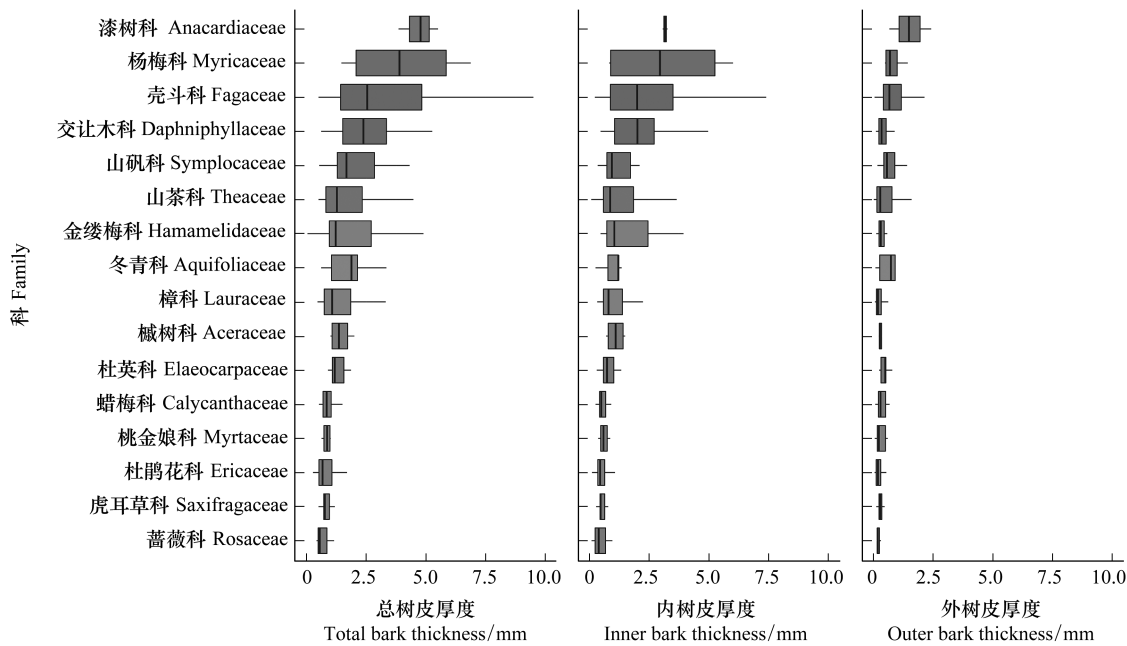


图 1 科间总树皮厚度、内树皮厚度以及外树皮厚度的分化

Fig.1 Variations of total bark thickness, inner bark thickness and outer bark thickness at family level

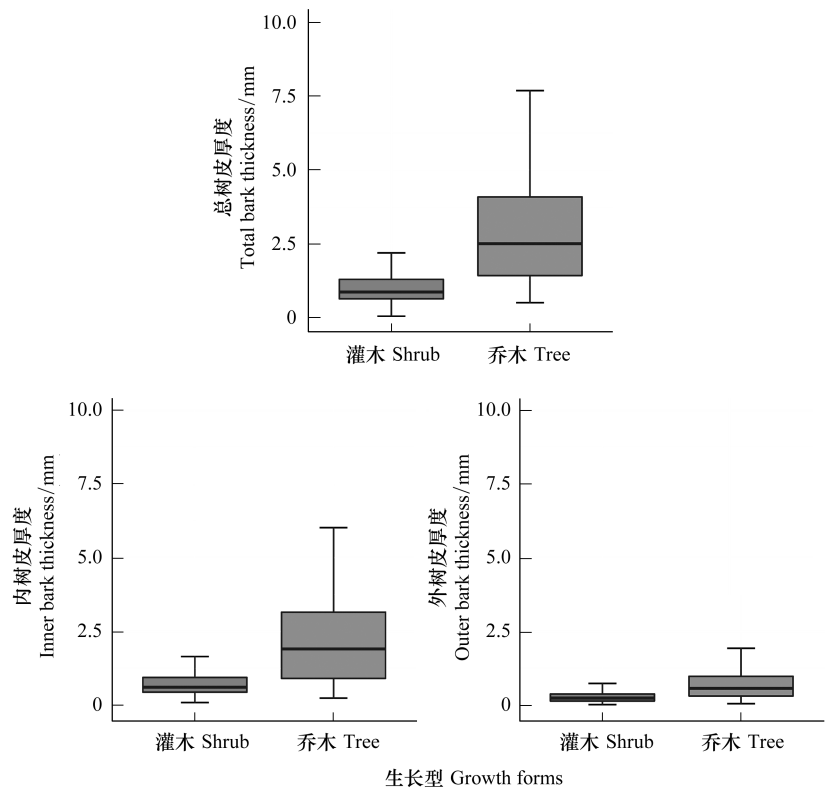


图 2 总树皮厚度、内树皮厚度以及外树皮厚度在灌木与乔木类群间的分化

Fig.2 Variations of total bark thickness, inner bark thickness and outer bark thickness between trees and shrubs



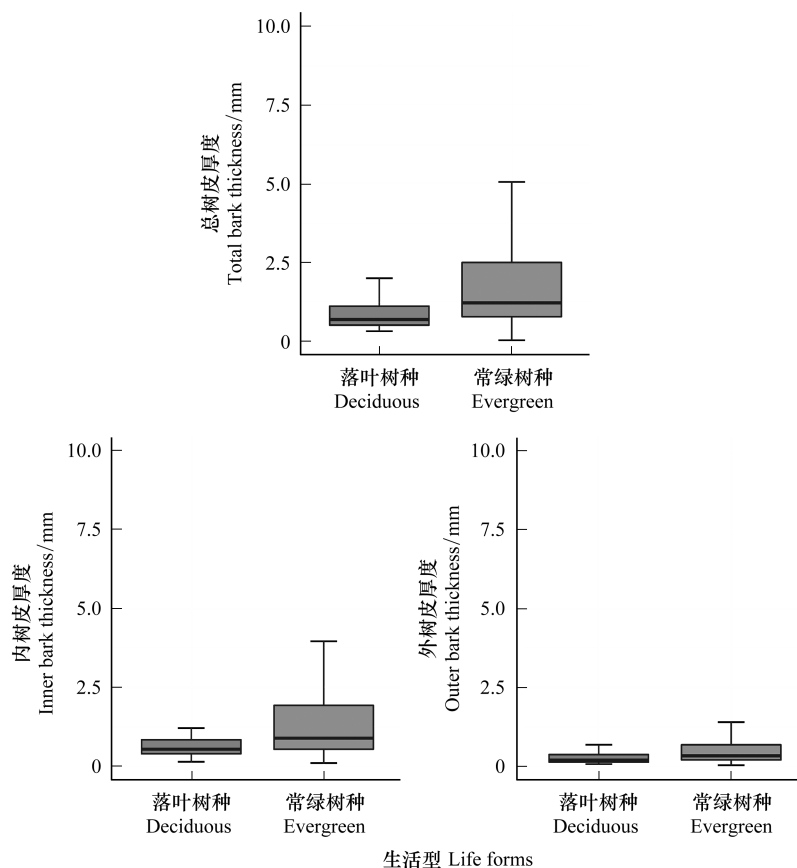


图3 总树皮厚度、内树皮厚度以及外树皮厚度在落叶与常绿类群间的分化

Fig.3 Variations of total bark thickness, inner bark thickness and outer bark thickness between deciduous and evergreen species

及不同的物种库有关。火灾频发的森林生态系统中树皮往往较厚,特别是在雨林边缘,而火灾不易发生的森林生态系统,树皮往往较薄<sup>[14-15]</sup>。较厚的树皮被认为可以显著减少维管形成层的受热,从而促进火灾后树种的存活<sup>[8,11-12,14]</sup>。而李修鹏等<sup>[23]</sup>对29种亚热带常绿木本植物的研究发现,不同树种间树皮越薄,植物抗火性能越强,这与众多实验结果均不一致,还需要进一步研究。本次研究的亚热带常绿阔叶林中,树木可能更倾向把生物量投资到更高的生长竞争和更大的冠层竞争上,而投资到树皮上的相对较少。进化历史上,带来丰沛降水的东亚夏季风驱动了东亚亚热带常绿阔叶林快速形成与发展<sup>[24]</sup>,因此东亚亚热带常绿阔叶林树种具有较小的火灾选择压力,可能驱动了该地区亚热带常绿阔叶林树种的树皮厚度较薄。这也说明树皮厚度是一种适应性状,由于树种适应亚热带常绿阔叶林环境从而降低对树皮厚度的投资。上述结果也表明,古田山常绿阔叶林对火灾危害的抵抗力可能相对较低。因此,保护区更需要加强防火措施管理,确保火灾隐患得到及时有效排查。

本研究的树皮厚度(包括总树皮厚度、内树皮厚度、外树皮厚度)在所有分类水平上以及在所有功能类群间的变化基本都很显著。以往研究也发现,树皮厚度在各分类群间都存在显著差异<sup>[2]</sup>。分类群间存在树皮厚度差异,可能是物种在长期演化过程中形成的多样的生态适应策略<sup>[25]</sup>。本次研究发现乔木类群的树皮厚度大于灌木类群。增厚树皮是树木保护芽和维管形成层的策略<sup>[14]</sup>。乔木树种比灌木树种具有更大的径级,可能导致也拥有更大的树皮厚度。本次研究还发现,常绿树种的树皮厚度要大于落叶树种,但差异相对较小。这可能与抵御干旱有关。常绿树的木质部发育对环境变化比落叶树敏感<sup>[26]</sup>,可能需要更厚的树皮投资来保护内部结构。

对古田山亚热带常绿阔叶林的前期研究揭示了群落内部其他植物性状如叶片、物候等的显著变异<sup>[27-29]</sup>,

本次研究发现了树皮厚度在群落内的显著变异,均反映了不同生态策略的共存。内树皮被认为是储存水、糖、淀粉和其他化合物的关键<sup>[1]</sup>,较厚的内树皮能储存更多的水、糖类、淀粉和其他化合物。外树皮厚度被认为可以反映保护功能<sup>[7]</sup>,较厚的外树皮可以更好的保护树木抵御火烧、啃食等伤害。总树皮厚度的变化与内外树皮所执行的不同功能相关,其变异更显示了其生态位的分化。生态位分化是生态位理论中物种共存的先决条件<sup>[30-32]</sup>,古田山常绿阔叶林群落内树种总树皮厚度、内树皮厚度、外树皮的厚度分化,代表着各物种、各类群间生态功能(如支持与保护、养分储存与传输)的分化,可能促进群落内的物种共存。

综上,本次研究发现了古田山亚热带常绿阔叶林树种的树皮厚度相对较小,并揭示了群落内不同树种与功能群的树皮厚度分化,暗示着物种间、功能群间的生态位分化与资源投资分化,从而促进了群落内的物种共存。树皮发挥着众多功能,仅仅用树皮厚度这一性状难以衡量。因此,进一步研究树皮性状多样性的格局和原因,对于了解树皮的生态策略以及功能至关重要。

#### 参考文献(References):

- [1] Rosell JA. Bark thickness across the angiosperms: more than just fire. *New Phytologist*, 2016, 211(1): 90-102.
- [2] Paine C E T, Stahl C, Courtois E A, Patiño S, Sarmiento C, Baraloto C. Functional explanations for variation in bark thickness in tropical rain forest trees. *Functional Ecology*, 2010, 24(6): 1202-1210.
- [3] 徐艺露, 杨晓东, 许月, 谢一鸣, 王良衍, 阎恩荣. 基于功能性状的亚热带常绿植物抗雨雪冰冻能力评价. *应用生态学报*, 2012, 23(12): 3288-3294.
- [4] Ryan M G, Asao S. Phloem transport in trees. *Tree Physiology*, 2014, 34(1): 1-4.
- [5] Pfanz H, Aschan G. The existence of bark and stem photosynthesis in woody plants and its significance for the overall carbon gain. An eco-physiological and ecological approach//Esser K, Lüttge U, Kadereit J W, Beyschlag W, eds. *Progress in Botany*. Berlin: Springer, 2001: 477-510.
- [6] Dossa G G O, Schaefer D, Zhang J L, Tao J P, Cao K F, Corlett R T, Cunningham A B, Xu J C, Cornelissen J H C, Harrison R D. The cover uncovered: Bark control over wood decomposition. *Journal of Ecology*, 2018, 106(6): 2147-2160.
- [7] Romero C, Bolker B M. Effects of stem anatomical and structural traits on responses to stem damage: an experimental study in the Bolivian Amazon. *Canadian Journal of Forest Research*, 2008, 38(3): 611-618.
- [8] Pausas J G. Bark thickness and fire regime. *Functional Ecology*, 2015, 29(3): 315-327.
- [9] Midgley J J, Hempson G, Kruger L, Vickers K. Savanna woody plant dynamics: The role of bark thickness. *South African Journal of Botany*, 2013, 86: 141.
- [10] Pausas J G. Bark thickness and fire regime: another twist. *New Phytologist*, 2017, 213(1): 13-15.
- [11] Pinard M A, Huffman J. Fire resistance and bark properties of trees in a seasonally dry forest in eastern Bolivia. *Journal of Tropical Ecology*, 1997, 13(5): 727-740.
- [12] Uhl C, Kauffman J B. Deforestation, fire susceptibility, and potential tree responses to fire in the eastern Amazon. *Ecology*, 1990, 71(2): 437-449.
- [13] Lawes M J, Adie H, Russell-Smith J, Murphy B, Midgley J J. How do small savanna trees avoid stem mortality by fire? The roles of stem diameter, height and bark thickness. *Ecosphere*, 2011, 2(4): 1-13.
- [14] Lawes M J, Midgley J J, Clarke P J. Costs and benefits of relative bark thickness in relation to fire damage: a savanna/forest contrast. *Journal of Ecology*, 2013, 101(2): 517-524.
- [15] Ratnam J, Bond W J, Fensham R J, Hoffmann W A, Archibald S, Lehmann C E R, Anderson M T, Higgins S I, Sankaran M. When is a 'forest' a savanna, and why does it matter? *Global Ecology and Biogeography*, 2011, 20(5): 653-660.
- [16] Poorter L, McNeil A, Hurtado V H, Prins H H T, Putz F E. Bark traits and life-history strategies of tropical dry- and moist forest trees. *Functional Ecology*, 2014, 28(1): 232-242.
- [17] Rosell J A, Olson M E, Anfodillo T, Martínez-Méndez N. Exploring the bark thickness-stem diameter relationship: clues from lianas, successive cambia, monocots and gymnosperms. *New Phytologist*, 2017, 215(2): 569-581.
- [18] 于明坚, 钱海源, 余建平. 古田山生物多样性研究. 杭州: 浙江科学技术出版社, 2019.
- [19] Condit R. Research in large, long-term tropical forest plots. *Trends in Ecology & Evolution*, 1995, 10(1): 18-22.
- [20] 汪殷华, 米湘成, 陈声文, 李铭红, 于明坚. 古田山常绿阔叶林主要树种 2002—2007 年间更新动态. *生物多样性*, 2011, 19(2): 178-189.
- [21] 叶铎, 钱海源, 王璐瑶, 金芳梅, 倪健, 陈声文, 宋云峰, 陈建华. 钱江源国家公园古田山常绿阔叶林木本植物的萌生更新特征. *生态学*

- 报, 2018, 38(10): 3562-3568.
- [22] R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2019.
- [23] 李修鹏, 杨晓东, 余树全, 阎恩荣, 章建红. 基于功能性状的常绿阔叶植物防火性能评价. 生态学报, 2013, 33(20): 6604-6613.
- [24] Yu X Q, Gao L M, Soltis D E, Soltis P S, Yang J B, Fang L, Yang S X, Li D Z. Insights into the historical assembly of East Asian subtropical evergreen broadleaved forests revealed by the temporal history of the tea family. *New Phytologist*, 2017, 215(3): 1235-1248.
- [25] Ackerly D. Conservatism and diversification of plant functional traits: evolutionary rates versus phylogenetic signal. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(S2): 19699-19706.
- [26] Zhang S B, Cao K F, Fan Z X, Zhang J L. Potential hydraulic efficiency in angiosperm trees increases with growth-site temperature but has no trade-off with mechanical strength. *Global Ecology and Biogeography*, 2013, 22(8): 971-981.
- [27] Liu X J, Swenson N G, Zhang J L, Ma K P. The environment and space, not phylogeny, determine trait dispersion in a subtropical forest. *Functional Ecology*, 2013, 27(1): 264-272.
- [28] Liu X J, Swenson N G, Wright S J, Zhang L W, Song K, Du Y J, Zhang J L, Mi X C, Ren H B, Ma K P. Covariation in plant functional traits and soil fertility within two species-rich forests. *PLoS One*, 2012, 7(4): e34767.
- [29] 赵袁, 杜彦君, 曹洪麟, 胡小丽, 马克平. 浙江古田山亚热带常绿阔叶林开花和结实物候的种间种内差异. 中国科学: 生命科学, 2016, 46(11): 1312-1323.
- [30] Ackerly D D, Cornwell W K. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters*, 2007, 10(2): 135-145.
- [31] 储诚进, 王西石, 刘宇, 蒋林, 何芳良. 物种共存理论研究进展. 生物多样性, 2017, 25(4): 345-354.
- [32] 侯继华, 马克平. 植物群落物种共存机制的研究进展. 植物生态学报, 2002, 26(S1): 1-8.