

DOI: 10.5846/stxb202002010188

袁泉, 曹嘉瑜, 刘建峰, 徐德宇, 樊海东, 谭斌, 徐丹妮, 刘立斌, 叶铎, 倪健. 生长型分类方案不同导致森林生态系统植物功能性状的统计偏差. 生态学报, 2021, 41(3): 1106-1115.

Yuan Q, Cao J Y, Liu J F, Xu D Y, Fan H D, Tan B, Xu D N, Liu L B, Ye D, Ni J. Statistical bias of plant functional traits in forest ecosystems caused by different classifications of growth form. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(3): 1106-1115.

# 生长型分类方案不同导致森林生态系统植物功能性状的统计偏差

袁 泉<sup>1</sup>, 曹嘉瑜<sup>1</sup>, 刘建峰<sup>1</sup>, 徐德宇<sup>1</sup>, 樊海东<sup>1</sup>, 谭 斌<sup>1</sup>, 徐丹妮<sup>1</sup>, 刘立斌<sup>1,2</sup>,  
叶 铎<sup>1,2</sup>, 倪 健<sup>1,2,\*</sup>

1 浙江师范大学化学与生命科学学院, 金华 321004

2 浙江金华山亚热带森林生态系统野外科学观测研究站, 金华 321004

**摘要:**将植物划分为不同的生长型来统计植物功能性状特征,是当前植物性状研究中常用的方法;但生长型分类方案的不同很可能造成植物功能性状统计分析的偏差,对此偏差的评估却尚未见报道。根据植物志描述及野外调查实际情况,将生长型划分为 3 种不同的分类方案:分类 1:根据植物志信息划分为传统意义的乔木和灌木;分类 2:根据树高和胸径划分乔木、小乔木和灌木;分类 3:仅根据树高划分乔木层与灌木层的乔木和灌木。以东部亚热带常绿阔叶林区域的浙江金华北山 35 种优势阔叶木本植物的枝叶性状为研究对象,比较不同生长型分类对植物枝叶性状统计数据的影响。结果表明:(1)与传统的分类 1 相比,分类 2 对乔木植物枝叶性状影响的显著程度要高于分类 3,而对灌木植物枝叶性状的影响程度低于分类 3;但不同生长型分类方案中乔木和灌木的枝叶性状总体差异不显著。而与分类 2 小乔木相比,分类 1 以及分类 2 内部的乔木和灌木生长型的性状与分类 2 小乔木差异非常明显;(2)将不同生长型植物再划分为不同生活型后,不同生长型分类方案对性状统计的影响增大。无论是常绿还是落叶生活型的小乔木,其与不同生活型乔木和灌木的性状差异仍然显著。可见,不同的生长型分类方案可造成植物功能性状统计的差异;把小乔木植物这一功能类群划分出来,能更好地反映森林生态系统性状特征的差异性。

**关键词:**枝叶性状;生活型;生长型分类;常绿阔叶林

## Statistical bias of plant functional traits in forest ecosystems caused by different classifications of growth form

YUAN Quan<sup>1</sup>, CAO Jiayu<sup>1</sup>, LIU Jianfeng<sup>1</sup>, XU Deyu<sup>1</sup>, FAN Haidong<sup>1</sup>, TAN Bin<sup>1</sup>, XU Danni<sup>1</sup>, LIU Libin<sup>1,2</sup>,  
YE Duo<sup>1,2</sup>, NI Jian<sup>1,2,\*</sup>

1 College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, China

2 Jinhua Mountain Observation and Research Station for Subtropical Forest Ecosystems, Jinhua 321004, China

**Abstract:** In current research of plant functional traits, classifying plants into different growth forms to statistically analyze features of plant functional traits is a common approach. Different classifications of growth form, however, may lead to statistical bias of plant trait values, and such bias has not been evaluated. In this paper we investigate how different classifications of growth form influence the calculation of plant functional traits. We classified the growth form of 35 dominant woody plants in eastern subtropical evergreen broadleaved forest region in Beishan Mountain of Jinhua, Zhejiang Province into three schemes according to the Flora of China and actual situation in filed investigation: the classification 1, traditional tree and shrub described in the floras; classification 2, trees, small trees and shrubs based on height and

**基金项目:**国家自然科学基金项目(31870462);浙江省“万人计划”(2019R52014);浙江师范大学重点建设项目(2017PT009, 2017XM023)

**收稿日期:**2020-02-01; **网络出版日期:**2020-12-14

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

diameter in breast height; and classification 3, trees and shrubs of tree layer and shrub layer according to height only. The statistical bias of plant leaf and twig traits under three classifications of growth form was analyzed and compared. The results showed that: (1) compared with the traditional classification 1, classification 2 had a significant influence on twig and leaf traits of trees than classification 3, while the influence on twig and leaf traits of shrubs was lower than classification 3. However, there was no significant difference of tree and shrub traits in different growth classification schemes. Compared with small trees in classification 2, leaf and twig traits of trees and shrubs in classification 1 and even within the classification 2 were significantly different to those of small trees in classification 2; (2) After subdividing different growth forms into different life forms, the impact of different growth form classification schemes on trait statistics increased. However, leaf and twig traits of both evergreen and deciduous small trees were still significantly different from those of trees and shrubs in different life forms. In general, different classification schemes of plant growth forms can result in the statistical bias of plant functional traits. Separating the small tree from the tree and shrub functional groups could better reflect the differences of plant functional traits in forest ecosystems.

**Key Words:** twig and leaf traits; life form; growth form classification; evergreen broadleaved forest

生长型(如森林植被中的乔木、灌木、藤本、草本和附生植物)是植物在长期的进化与演变过程中,适应环境特别是气候而在形态与外貌上的表现形式的总称<sup>[1]</sup>。认识不同生长型的生态差异,有助于理解不同地区尤其是森林植物的环境适应策略<sup>[2]</sup>;而在生态学研究涵盖更多的生长型植物,可聚焦更深层次的生态学研究与生态系统管理,从而更全面地保护全球生物多样性<sup>[3]</sup>。

作为响应环境并指示生态系统功能的一系列形态学、解剖学、生理学与物候学特征,植物功能性状是近期植物生态研究的热点问题<sup>[4-7]</sup>,其种间与种内关系、性状关联与权衡等,可揭示植物对环境的生态适应策略,与生态系统过程和功能间紧密相联,能够帮助我们更好地理解物种共存、分布格局和生态系统功能<sup>[4-5,7-11]</sup>。其中叶片是植物光合作用的主要场所,枝条主要承担物理支持和水分运输的作用,二者反映了植物对资源和环境的获取与利用能力;而且因易于测定,且能直观反映植物对环境的响应和生态系统功能,对叶片和小枝性状特征的研究非常普遍<sup>[12-15]</sup>。在当前的植物功能性状研究中,对不同功能性状特征的刻画,通常是基于植物的生活型(如常绿植物和落叶植物、针叶植物和阔叶植物)以及生长型(如乔木、灌木和草本植物)开展的。人们对生活型的分类观点是一致的,根据植物本身的生物学特性,或者简单借助于植物志,即可区分所研究对象是否属于常绿或者落叶植物、针叶还是阔叶植物。但对生长型的划分常常存在定义理解上的歧义,以及野外难以判定的情形,导致某些植物的生长型分类存在偏差,尤其是森林群落中的少数乔木和灌木种,误判则很可能造成叶片与小枝性状特征计算的误差。

按照《中国植被》<sup>[16]</sup>的生长型定义,乔木为主干分明、挺立,有程度不等侧枝的单茎高位芽植物,树高通常大于等于 5 m;而灌木则指从近基部发出多数分枝,无明显主干,高度通常小于 5 m 的植物;小乔木植物分支较多,株形直立,树高通常在 5—8 m,部分植株可能小于 5 m,多数为乔木植物,少数为灌木植物。而在植物群落生态研究中<sup>[17]</sup>,通常根据生长型划分森林群落为乔木层、灌木层、草本层和地被层;但由于种群年龄结构的差异,不同龄级的个体,可分别处于不同层次。例如,森林群落中的乔木树种,按其生长型理应属于乔木层,但不同年龄级的个体,则通常同时处于上述 4 个层次中。当前我国的植物功能性状研究,多关注传统意义的乔木、灌木植物<sup>[18-22]</sup>,但在森林群落中将小乔木归属于乔木还是灌木开展性状分析,尚未见报道。而且有关于乔木层、灌木层植物功能性状的工作也较少<sup>[23-25]</sup>;森林植被的不同层次应该包括哪些生长型植物,小乔木如何归属,是否同一种植物在分层上有交叉现象,这些是否对植物功能性状统计有影响,均是需要关注的科学问题。

因此,以我国亚热带东部典型常绿阔叶林区域的 6 个森林和灌丛群落类型的优势与常见阔叶木本植物为研究对象,测定其枝叶性状,针对不同的生长型分类,分别统计其枝叶性状特征,主要探讨森林生态系统中不同生长型分类方法对植物功能性状影响,以期确定或者建议在今后的植物功能性状研究中,哪种生长型分类

方式较为合适,不至于引起较大的统计偏差。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究地概况

研究区位于浙江省金华北山南坡、双龙洞国家森林公园内。金华北山地理范围为 119.48°—119.82° E, 29.15°—29.27° N, 主峰大盘尖海拔为 1312 m, 属亚热带季风气候。据金华气象站(119.65° E, 29.12° N, 626 m) 1953—2014 年的记录, 该地区多年平均气温为 17.7°C, 1 月平均气温为 5.2°C, 7 月平均气温为 29.5°C。降水量可达 1436.8 mm, 主要集中在 3—9 月, 占全年降水量的 76.7%<sup>[26]</sup>。该地区土壤以亚热带山地红、黄壤为主。植被具有亚热带常绿阔叶林、常绿落叶阔叶混交林、针阔混交林和灌丛等不明显的垂直带谱, 但受人为干扰影响大, 是典型的亚热带常绿阔叶林退化植被, 山脚至中坡(200—700 m) 以次生性的常绿阔叶林、常绿落叶阔叶混交林和针阔混交林、灌丛为主, 中坡至上坡(600—1000 m) 主要为马尾松(*Pinus massoniana*)、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、柳杉(*Cryptomeria fortunei*)、黄山松(*Pinus taiwanensis*) 等人工林和山地灌丛<sup>[27]</sup>。

### 1.2 样品采集和枝叶性状测定

分别于 2017 年和 2018 年夏季, 按照美国史密森研究院热带林业科学中心(CTFS)的样地建设方法<sup>[28]</sup>, 在金华北山南坡设置 24 个固定样方<sup>[29]</sup>, 包括针叶林、针阔混交林、常绿落叶阔叶混交林、常绿阔叶林、次生灌丛和原生灌丛 6 种植被类型; 其中 21 个森林样地面积分别为 30 m × 30 m, 1 个次生灌丛样地面积为 30 m × 10 m, 2 个原生灌丛样地面积分别为 10 m × 20 m。对样地中所有胸径(DBH) ≥ 1 cm 的木本植物进行标记、编号, 同时记录物种名、相对位置、胸径或基径、树高、冠幅等信息。

计算样地内乔木、灌木的重要值<sup>[29]</sup>, 每个样地选择重要值位于前 5 位的优势和常见阔叶乔木与灌木各 5 种(表 1); 优势针叶植物只有乔木一种生长型, 排除在统计分析之外。于 2018 年 9—10 月, 根据植物功能性状标准化测定方法<sup>[6, 30]</sup>, 每个物种选择不同径级的 5—10 株作为研究对象。对于乔木树种, 采集每个植株树冠外层的完整小枝 3 根, 每根小枝采集生长成熟、无病虫害的完整叶片 5—10 个, 保证每株取 20—30 个叶片, 同时截取 3 根长度 20—30 cm 的当年生小枝; 灌木叶片、小枝的采集方法与乔木相同, 保证每株灌木取 20—40 个叶片。采集的叶片、小枝样品分别置于自封袋内, 带回实验室, 采样当天利用叶面积仪(LI-COR 3100C Area Meter, Lincoln, USA) 测量单个叶片的面积, 再用精确度为 0.01 mm 的游标卡尺测量避开主脉的叶厚度、小枝直径和小枝树皮厚度, 3 次测量取平均值。用 1/1000 电子天平称量得到叶片鲜重, 先于 105°C 下杀青 15 min, 再在 85°C 下烘 48—72 h 至恒重后称量干重。截取 3 段长度 10 cm 左右的新鲜小枝称取鲜重, 用排水法测量其体积后, 烘干再称其干质量。

共获得易于测定、且生态学意义明确的 9 种植物叶片和小枝性状指标, 详见表 2。

表 1 金华北山 35 种优势与常见阔叶木本植物特征

Table 1 35 dominant and common broadleaved woody species in Beishan Mountain, Jinhua, Zhejiang Province

物种 Species	胸径 Diameter at breast height/cm	高度 Height/m	传统生长型 Traditional growth form	生活型 Life form	采样株数/株 Sample individuals
苦槠 <i>Castanopsis sclerophylla</i>	1.1—8.6	1.7—5.3	乔木	常绿	20
青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	1.1—5.8	1.9—4.3	乔木	常绿	10
木荷 <i>Schima superba</i>	2.1—34.2	2.9—11.5	乔木	常绿	120
山矾 <i>Symplocos sumuntia</i>	1.0—4.7	1.7—6.0	乔木	常绿	50
茅栗 <i>Castanea seguinii</i>	3.8—4.8	2.1—4.2	乔木	落叶	5
锥栗 <i>Castanea henryi</i>	16.5—35.2	4.5—8.4	乔木	落叶	3
短柄枹栎 <i>Quercus serrata</i> var. <i>brevipetiolata</i>	2.8—47.6	4.0—15.0	乔木	落叶	80
黄檀 <i>Dalbergia hupeana</i>	2.6—7.5	1.2—7.5	乔木	落叶	18
野桐 <i>Mallotus japonicus</i> var. <i>floccosus</i>	1.5—12.0	2.5—6.3	乔木	落叶	16
枫香树 <i>Liquidambar formosana</i>	1.3—62.5	2.3—18.0	乔木	落叶	34

续表

物种 Species	胸径 Diameter at breast height/cm	高度 Height/m	传统生长型 Traditional growth form	生活型 Life form	采样株数/株 Sample individuals
赛山梅 <i>Styrax confusus</i>	1.5—7.6	2.6—7.2	乔木	落叶	24
化香树 <i>Platycarya strobilacea</i>	3.3—27.2	2.6—10.0	乔木	落叶	14
格药柃 <i>Eurya muricata</i>	1.2—6.7	0.7—4.6	灌木	常绿	161
窄基红褐柃 <i>Eurya rubiginosa</i> var. <i>attenuata</i>	1.1—2.6	0.7—4.0	灌木	常绿	40
油茶 <i>Camellia oleifera</i>	1.2—5.7	0.6—4.6	灌木	常绿	36
毛柄连蕊茶 <i>Camellia fraterna</i>	1.1—3.3	0.5—3.8	灌木	常绿	20
马银花 <i>Rhododendron ovatum</i>	1.1—5.9	0.5—6.2	灌木	常绿	59
石斑木 <i>Rhaphiolepis indica</i>	1.1—2.0	0.8—1.8	灌木	常绿	9
薄叶山矾 <i>Symplocos anomala</i>	1.2—2.2	1.2—4.3	灌木	常绿	30
南天竹 <i>Nandina domestica</i>	1.0—7.0	1.6—3.0	灌木	常绿	10
乌药 <i>Lindera aggregata</i>	1.0—2.6	1.7—4.0	灌木	常绿	35
欏木 <i>Loropetalum chinense</i>	1.2—34.39	1.3—7.0	灌木	落叶	107
山鸡椒 <i>Litsea cubeba</i>	1.3—5.1	3.2—5.1	灌木	落叶	10
山榿 <i>Lindera reflexa</i>	1.0—2.2	2.0—3.3	灌木	落叶	19
山胡椒 <i>Lindera glauca</i>	1.0—5.8	1.5—6.4	灌木	落叶	93
红果山胡椒 <i>Lindera erythrocarpa</i>	1.8—2.6	2.0—6.2	灌木	落叶	31
杜鹃 <i>Rhododendron simsii</i>	1.0—6.1	1.4—4.6	灌木	落叶	60
满山红 <i>Rhododendron mariesii</i>	1.1—3.0	1.8—4.7	灌木	落叶	34
毛果珍珠花 <i>Lyonia ovalifolia</i> var. <i>hebecarpa</i>	2.2—4.6	2.6—7.1	灌木	落叶	18
蜡莲绣球 <i>Hydrangea strigosa</i>	1.0—2.5	1.7—2.9	灌木	落叶	20
中华绣线菊 <i>Spiraea chinensis</i>	0.7—1.5	1.1—1.5	灌木	落叶	5
青灰叶下珠 <i>Phyllanthus glaucus</i>	1.1—1.9	3.0—4.0	灌木	落叶	10
野鸦椿 <i>Euscaphis japonica</i>	1.2—4.9	1.7—4.5	灌木	落叶	10
紫珠 <i>Callicarpa bodinieri</i>	1.0—4.3	2.0—6.4	灌木	落叶	34
大青 <i>Clerodendrum cyrtophyllum</i>	1.3—4.4	2.3—5.3	灌木	落叶	20

表 2 9 个枝叶功能性状指标及其生态意义

Table 2 Nine functional traits of leaf and twig and their ecological meanings

性状 Traits	计算公式 Calculation formula	生态意义 Ecological meanings
叶面积 LA Leaf area/cm <sup>2</sup>		表征植物对资源的获取能力, 包括对光的截取和对碳的获取能力, 影响植物体与外界环境的气体交换、热量传输与水分平衡
叶厚度 LT Leaf thickness/mm		与光合作用密切相关, 影响叶片的水分供应、存储以及光合作用中物质和能量的交换过程
比叶面积 SLA Specific leaf area/(cm <sup>2</sup> /g)	= 叶面积/叶干质量	反映植物在生长过程中碳获取的能力, 影响植物的相对生长速率
叶组织密度 LTD Leaf tissue density/(g/cm <sup>3</sup> )	= 叶干质量/叶体积 其中: 叶体积=叶面积×叶厚度	反映植物储存养分和水分的能力, 也与植物应对外界环境伤害的抵抗能力有关
叶干物质含量 LDMC Leaf dry matter content/(g/g)	= 叶片干重/叶片饱和鲜重	反映植物获取和利用有效资源的能力
小枝直径 TD Twig diameter/mm		反映植物运输水分和营养物质的能力, 控制枝条的代谢和机械支撑
小枝树皮厚度 TBT Twig bark thickness/mm		在防火、机械支撑和储水方面起关键作用
小枝组织密度 TTD Twig tissue density/(g/cm <sup>3</sup> )	= 小枝干质量/小枝体积	反映植物的水分和养分运输与储存能力, 行使支撑和防御功能
小枝干物质含量 TDMC Twig dry matter content/(g/g)	= 小枝干质量/小枝饱和鲜重	反映植物的可燃性和相对生长速率

### 1.3 数据统计与分析

根据中国植物志并结合样地实际调查情况,将生长型划分为 3 种分类方案:

分类 1,乔木和灌木:根据植物志描述,按照传统方法和常规操作,将 35 个物种划分 12 种乔木、23 种灌木(表 1)。

分类 2,乔木、小乔木和灌木:以 DBH 和树高(H)作为判定标准,DBH $\geq$ 5 cm 且 H $\geq$ 5 m 的木本植物为乔木,灌丛所有木本植物以及森林中 DBH $<$ 5 cm 且 H $<$ 5 m 的木本植物为灌木,森林群落中 DBH  $>$  5 cm 且 H $<$ 5 m, DBH $<$ 5 cm 且 H  $>$  5 m 的木本植物,以及植物志中定义为小乔木的油茶、红果山胡椒、山鸡椒和野鸦椿 4 种木本植物,均为小乔木。

分类 3,乔木层与灌木层的乔木和灌木:将 H $\geq$ 5 m 的木本植物划归为乔木层<sup>[16]</sup>,且所有植物均定义为乔木植物;H $<$ 5 m 的木本植物划分为灌木层<sup>[16,31]</sup>,涵盖的所有植物均定义为灌木植物。

可以看出,3 种生长型分类方案中有共有物种,但也有很多相同物种被划分至不同的分类方案中(表 3)。

对不同生长型、生活型植物枝叶性状求算术平均值及标准偏差。利用单因素方差(one way ANOVA)分析法分析 3 种生长型分类方案下植物枝叶性状间的差异,其中方差齐性的性状利用最小显著差异法(Least significant difference, LSD,  $\alpha=0.05$ ),方差不齐的性状利用 Dunnett T3 法。所有统计分析均在 SPSS 19.0 分析软件中进行,使用 Excel 2016 和 Origin 2017 完成作图。

表 3 三个生长型分类方案的物种清单

Table 3 Species list of three classification schemes of growth form

物种汇总 Species summary	分类 1 Classification 1	分类 2 Classification 2	分类 3 Classification 3
共有乔木 Common trees	苦槠 木荷 锥栗 短柄枹栎 黄檀 野桐 枫香树 赛山梅 化香树		
共有灌木 Common shrubs	格药柃 窄基红褐柃 马银花 薄叶山矾 南天竹 乌药 榿木 山榿 山胡椒 杜鹃 满山红 毛果珍珠花 蜡莲绣球 青灰叶下珠 紫珠 大青		
小乔木与乔木/灌木共有物种 Common species of small trees and trees/shrubs	苦槠 木荷 锥栗 短柄枹栎 黄檀 野桐 枫香树 赛山梅 化香树 格药柃 马银花 山胡椒 毛果珍珠花 紫珠 大青		
其他乔木 Other trees	青冈 山矾 茅栗		山矾 马银花 榿木 山鸡椒 山胡椒 红果山胡椒 毛果珍珠花 紫珠
其他灌木 Other shrubs	油茶 山鸡椒 红果山胡椒 野鸦椿		苦槠 青冈 木荷 油茶 茅栗 锥栗 短柄枹栎 黄檀 野桐 枫香树 赛山梅 化香树 山鸡椒 红果山胡椒 野鸦椿
其他小乔木 Other small trees		青冈 山矾 榿木 油茶 茅栗 山鸡椒 红果山胡椒 野鸦椿	

## 2 结果

### 2.1 不同生长型方案对不同生长型植物性状的统计影响

单因素方差分析结果表明(图 1),与传统的生长型分类方案 1 相比较,分类 2 乔木植物的 LA、LTD 与分类 1 差异显著( $P<0.05$ ),TBT 与分类 1 存在极显著差异( $P<0.01$ );而分类 3 仅 LT、TD 与分类 1 差异极显著( $P<0.01$ ),其他小枝性状均无显著差异( $P>0.05$ )。灌木植物仅有分类 3 的小枝性状 TD、TBT 与分类 1 分别呈显著( $P<0.05$ )、极显著差异( $P<0.01$ ),其他小枝叶性状在 3 个生长型分类间均无显著差异( $P>0.05$ )。

就分类 2 小乔木植物而言,其 LA、TD、TBT、TDMC 与分类 1 的乔木、灌木植物均存在极显著差异( $P<0.01$ );而 LTD、LDMC 仅与分类 1 乔木植物间差异极显著( $P<0.01$ ),SLA 与之相反。但在分类 2 内部,小乔木植物 LA、LT、TD、TBT、TDMC 与乔木、灌木植物间存在极显著差异性( $P<0.01$ ),SLA、TTD 无显著差异。而其 LTD、LDMC 仅与乔木植物间差异极显著( $P<0.01$ ),SLA 仅与灌木植物间差异极显著( $P<0.01$ )。

由此可以看出, 不同生长型分类方案中乔木和灌木的枝叶性状总体差异不显著, 但如果单独划分小乔木生长型, 则其与乔木和灌木生长型的性状差异非常明显。

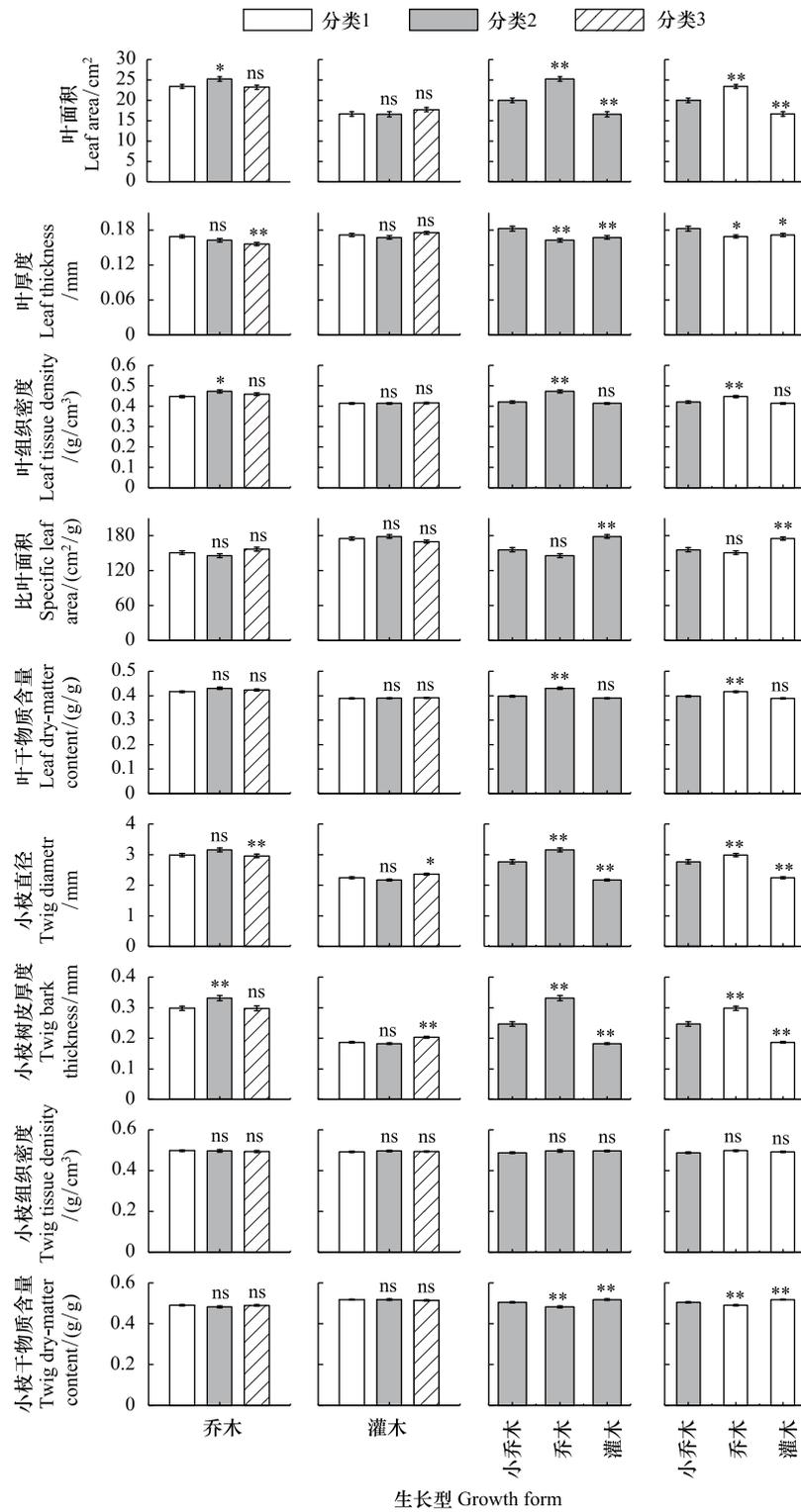


图 1 不同生长型分类下不同生长型植物枝叶性状间的差异

Fig.1 Differences of plant twig and leaf traits of different growth forms under different growth form classifications

每组图的第一个柱体为对照项; \*\*,  $P < 0.01$ ; \*,  $P < 0.05$ ; ns,  $P > 0.05$

2.2 不同生长型方案对不同生活型植物性状的统计影响

不同生活型的单因素方差分析表明(图2),同样相对于传统的生长型分类方案1,分类2常绿乔木的 LA、

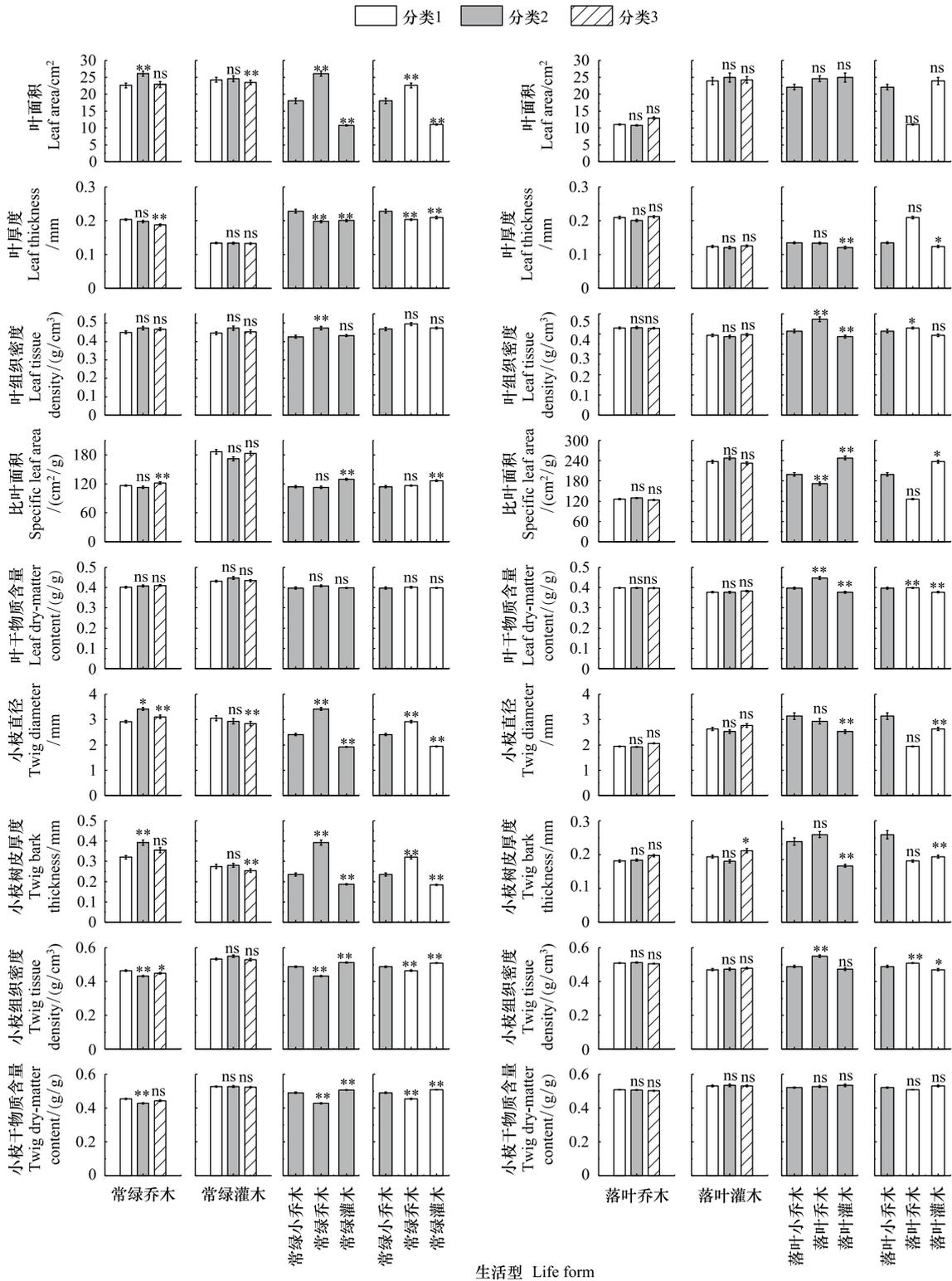


图2 不同生长型分类下不同生活型植物枝叶性状的差异

Fig.2 Differences of plant twig and leaf traits of different life forms under different growth form classifications

每组图的第一个柱体为对照项; \*\*,  $P < 0.01$ ; \*,  $P < 0.05$ ; ns,  $P > 0.05$

TBT、TTD 和 TDMC 与分类 1 差异极显著 ( $P < 0.01$ ), 分类 3 的 LT、SLA、TD 差异极显著 ( $P < 0.01$ ), TTD 则差异显著 ( $P < 0.05$ ), 其他性状无显著差异 ( $P > 0.05$ )。而落叶乔木植物所有枝叶性状在分类 1 与分类 2、分类 3 间均无显著差异 ( $P > 0.05$ )。对灌木而言, 仅分类 3 常绿灌木的 LA、TD、TBT 和落叶灌木的 TBT 与分类 1 分别存在极显著差异 ( $P < 0.01$ ) 和显著差异 ( $P < 0.05$ )。

与分类 2 常绿小乔木相比 (图 2), 分类 1 常绿乔木 (除 LTD、SLA、LDMC 外) 和常绿灌木 (除 LTD、LDMC 外) 的其他性状均与之差异极显著 ( $P < 0.01$ )。与分类 2 落叶小乔木相比 (图 2), 分类 1 落叶乔木的 LDMC、TTD 和落叶灌木的 LDMC、TD、TBT 分别与之存在极显著差异 ( $P < 0.01$ )。而在分类 2 内部 (图 2), 常绿小乔木除 SLA 和 LDMC 外的所有其他枝叶性状均与常绿乔木差异极显著 ( $P < 0.01$ ), 除 LTD 和 LDMC 外的所有其他枝叶性状也与常绿灌木间差异极显著 ( $P < 0.01$ )。落叶小乔木只有 LTD、SLA、LDMC 和 TTD 与落叶乔木差异极显著 ( $P < 0.01$ ), 而除 LA、TTD 和 TDMC 之外的所有其他枝叶性状都与落叶灌木间差异极显著 ( $P < 0.01$ )。

由此可见, 将不同生长型植物再划分为不同生活型之后, 不同生长型分类方案对性状统计的影响增大, 但在常绿生活型上体现较大, 而对落叶生活型影响较小。而且, 无论是常绿还是落叶生活型的小乔木, 其与不同生活型乔木和灌木的性状差异仍然显著。

### 3 讨论

生长型是表征群落外貌和垂直结构的重要指标<sup>[1,3]</sup>, 它们在植物的不同生长阶段存在差异, 同时也受人干扰、地形或土壤环境等多种因子的影响而产生变化<sup>[16,32-33]</sup>。生长型是当前植物功能性状变异研究的重要基础<sup>[5,30]</sup>, 也是重新认识森林生态学和生物多样性保护的传统但又关键的指标<sup>[3]</sup>。但在野外调查中, 有些植物的生长型较难判定, 一是植物志上的记载不清晰, 二是同一种植物在不同生长阶段和不同生境中的生长型有可能发生改变, 对植物生长型的误判, 或者采取不同的生长型分类方案, 均有可能造成性状统计值的偏差。

根据植物志和样地实际调查情况对亚热带优势和常见木本植物的生长型进行不同类型的划分, 涵盖了通常情况下的 3 种不同生长型分类方案, 发现其对枝叶性状统计有一定的影响, 但影响程度在不同方案中存在差异。传统的分类方案 1 是最常用的, 与其相比, 分类 2 和分类 3 涵盖的物种位置发生改变, 在一定程度上影响了植物功能性状特征。总体来看, 无论是分类方案 2 还是 3, 乔木和灌木生长型的性状统计差异不突出, 但小乔木生长型的划分则会在很大程度上影响性状统计值。再从显著性差异的性状数量来看, 不考虑分类 2 小乔木这一类群时, 分类 2 对除 LT、SLA、LDMC 外的其他 6 个性状均有显著性影响, 而分类 3 对叶性状 LA、LT、SLA 和枝性状 TD、TBT、TTD 有显著性影响 (图 1, 图 2)。在分类 3 中, 根据植物的生长发育情况, 我们将树高  $\geq 5$  m 的植物划分到乔木层, 树高  $< 5$  m 的植物划分到灌木层, 发现除了与分类 1 共有的乔木、灌木植物外, 分类 3 乔木层其他植物多数来自传统意义的灌木, 而灌木层其他植物多数来自传统意义的乔木植物 (表 3), 这可能是造成分类 3 植物枝叶性状与分类 1 间差异显著的主要原因。分类 2 除了与分类 1 共有的乔木、灌木植物外, 无其他乔木、灌木植物, 且其他小乔木植物多数来自传统意义的灌木植物, 少数来自传统意义的乔木植物 (表 3), 发现分类 2 中小乔木植物绝大多数枝叶性状与分类 1 乔木、灌木植物间均存在显著或者极显著差异性 (图 1, 图 2), 可见小乔木生长型植物会显著影响植物功能性状的比较。综合来看, 相比传统的分类方案 1 而言, 划分小乔木的分类方案 2 对植物枝叶性状的影响程度要高于分类 3。

因此, 在开展样地尺度的植物功能性状研究, 以及其他植被生态学研究时, 不应忽视恰当的生长型划分; 必要时需要选择不同的生长型分类系统应用于不同的生态学研究方面。而对植物功能性状的研究, 应考虑乔木、小乔木和灌木这一生长型分类方法, 把小乔木功能类群单独划分出来, 能更好地反映性状特征的差异性。当然, 目前的研究结果仅对森林生态系统有效, 尚不足以完全支持哪种生长型分类方案最能代表真实的植物功能性状特征, 但在今后的工作中, 应对生长型分类划分差异造成的植物性状统计偏差给予足够的重视。

### 4 结论

基于我国亚热带东部地区常绿阔叶林区域的金华北山不同生长型分类方案的植物枝叶性状特征比较, 发

现不考虑分类 2 小乔木植物时,不同生长型分类方案中乔木、灌木植物枝叶性状总体差异不显著;将不同生长型细化到不同生活型后,发现不同生长型分类方案对不同生活型乔木、灌木植物枝叶性状总体差异的影响增大。而考虑分类 2 小乔木植物后,不同生长型分类方案中乔木、灌木植物枝叶性状的差异十分明显,且不同生活型小乔木植物与不同生活型乔木、灌木植物间的差异也十分显著。因此我们建议,在进行森林生态系统植物功能性状研究时,把小乔木这一功能类群从传统乔木、灌木中单独划分出来,能更好地反映森林植物性状特征的差异。

**致谢:**浙江师范大学李凯、廖梦娜、饶米德、陈海燕、葛焕杰、周李奕、江佳、何沁如在野外调查过程中给予帮助。浙江师范大学陈建华老师在植物鉴定中给予帮助,特此致谢。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] Rowe N, Speck T. Plant growth forms: an ecological and evolutionary perspective. *New Phytologist*, 2005, 166(1): 61-72.
- [ 2 ] 刘贵峰, 刘玉平, 达福白乙拉, 程伟燕, 高学磊, 姜丽丽. 大青沟自然保护区主要森林群落优势种的叶性状. *生态学报*, 2017, 37(14): 4646-4655.
- [ 3 ] Spicer M E, Mellor H, Carson W P. Seeing beyond the trees: a comparison of tropical and temperate plant growth forms and their vertical distribution. *Ecology*, 2020, 101(4): e02974.
- [ 4 ] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [ 5 ] 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, Bönisch 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.
- [ 6 ] Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte M S, Cornwell W K, Craine J M, Gurvich D E, Urcelay C, Veneklaas E J, Reich P B, Poorter L, Wright I J, Ray P, Enrico L, Pausas J G, De Vos A C, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson J G, Thompson K, Morgan H D, ter Steege H, Van Der Heijden M G A, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti M V, Conti G, Staver A C, Aquino S, Cornelissen J H C. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2013, 61(3): 167-234.
- [ 7 ] He N P, Liu C C, Piao S L, Sack L, Xu L, Luo Y Q, He J S, Han X G, Zhou G S, Zhou X H, Lin Y, Yu Q, Liu S R, Sun W, Niu S L, Li S G, Zhang J H, Yu G R. Ecosystem traits linking functional traits to macroecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 2019, 34(3): 200-210.
- [ 8 ] 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境 and 生态系统功能. *植物生态学报*, 2007, 31(1): 150-165.
- [ 9 ] 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.
- [ 10 ] Reichstein M, Bahn M, Mahecha M D, Kattge J, Baldocchi D D. Linking plant and ecosystem functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(38): 13697-13702.
- [ 11 ] Kattge J, Bönisch G, Díaz S, et al. TRY plant trait database-enhanced coverage and open access. *Global Change Biology*, 2020, 26(1): 119-188.
- [ 12 ] 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.
- [ 13 ] 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.
- [ 14 ] 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.
- [ 15 ] 钟巧连, 刘立斌, 许鑫, 杨勇, 郭银明, 许海洋, 蔡先立, 倪健. 黔中喀斯特木本植物功能性状变异及其适应策略. *植物生态学报*, 2018, 42(5): 562-572.
- [ 16 ] 中国植被编辑委员会. 中国植被. 北京: 科学出版社, 1980.
- [ 17 ] 宋永昌. 植被生态学(第二版). 北京: 高等教育出版社, 2017.
- [ 18 ] 丁佳, 吴茜, 闫慧, 张守仁. 地形和土壤特性对亚热带常绿阔叶林内植物功能性状的影响. *生物多样性*, 2011, 19(2): 158-167.
- [ 19 ] 郑颖, 温仲明, 宋光, 丁曼. 环境及遗传背景对延河流域植物叶片和细根功能性状变异的影响. *生态学报*, 2014, 34(10): 2682-2692.

- [20] 胡耀升, 么旭阳, 刘艳红. 长白山不同演替阶段森林植物功能性状及其与地形因子间的关系. *生态学报*, 2014, 34(20): 5915-5924.
- [21] 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.
- [22] 王进, 朱江, 艾训儒, 姚兰, 黄小, 吴漫玲, 朱强, 洪建峰. 湖北星斗山地形变化对不同生活型植物叶功能性状的影响. *植物生态学报*, 2019, 43(5): 447-457.
- [23] 宝乐, 刘艳红. 东灵山地区不同森林群落叶功能性状比较. *生态学报*, 2009, 29(7): 3692-3703.
- [24] 原志坚, 王孝安, 王丽娟, 韩兵兵, 李静. 抚育对黄土高原油松人工林林下植被功能多样性的影响. *生态学杂志*, 2018, 37(2): 339-346.
- [25] 莫燕华, 马姜明, 苏静, 秦佳双, 潘小梅, 菅瑞. 桂林岩溶石山榿木群落老龄林植物叶性状. *广西植物*, 2019, 39(8): 1059-1068.
- [26] 高思涵, 葛珏希, 周李奕, 朱宝琳, 葛星宇, 李凯, 倪健. 测定森林树木叶面积的最适叶片数是多少?. *植物生态学报*, 2018, 42(9): 917-925.
- [27] 郭水良, 刘鹏, 陈刚, 卢晓. 浙江金华北山植物区系及植被. *浙江师大学报: 自然科学版*, 1993, 16(2): 59-67.
- [28] Condit R. *Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and a Comparison with Other Plots*. Berlin: Springer, 1998: 1-224.
- [29] 樊海东, 陈海燕, 吴雁南, 刘建峰, 徐德宇, 曹嘉瑜, 袁泉, 谭斌, 刘晓彤, 徐佳, 王国敏, 韩文娟, 刘立斌, 倪健. 金华北山南坡主要植被类型的群落特征. *植物生态学报*, 2019, 43(10): 921-928.
- [30] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich D E, Reich P B, ter Steege H, Morgan H D, Van Der Heijden M G A, Pausas J G, Poorter H. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2003, 51(4): 335-380.
- [31] 祝燕, 赵谷风, 张俪文, 沈国春, 米湘成, 任海保, 于明坚, 陈建华, 陈声文, 方腾, 马克平. 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. *植物生态学报*, 2008, 38(2): 262-273.
- [32] Kikkawa J, Webb L. The tropical rain forest: an ecological study. *Pacific Conservation Biology*, 1997, 3(2): 165-166.
- [33] 宋永昌. 中国常绿阔叶林分类试行方案. *植物生态学报*, 2004, 28(4): 435-448.