

DOI: 10.20103/j.stxb.202404170858

王雪, 李林, 魏识广, 周景钢, 胡妍, 阴宇航. 南亚热带常绿阔叶林常见种和偶见种植物性状网络及其适应策略. 生态学报, 2025, 45(10): 4889-4899.

Wang X, Li L, Wei S G, Zhou J G, Hu Y, Yin Y H. Plant trait networks and their adaptive strategies of common and rare species in the subtropical evergreen broad-leaved forests of southern China. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(10): 4889-4899.

南亚热带常绿阔叶林常见种和偶见种植物性状网络及其适应策略

王 雪^{1,2}, 李 林³, 魏识广^{1,2,*}, 周景钢⁴, 胡 妍^{1,2}, 阴宇航^{1,2}

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 广西师范大学广西漓江流域景观资源保育与可持续利用重点实验室, 桂林 541006

3 桂林电子科技大学生命与环境科学学院, 桂林 541004

4 中国科学院华南植物园, 广州 510650

摘要:植物功能性状表征了植物适应环境并在长期进化过程中所形成的关键特征, 其与植物的生长、繁殖和生存紧密相关, 植物功能性状之间的相互作用共同决定了植物的功能。许多研究已经证实, 植物性状并非孤立存在, 而是通过相互协作来实现其功能。植物叶片性状之间构成了一个错综复杂的关系网络, 植物通过调节网络中性状的相互作用能够更好地适应生存环境。本研究以鼎湖山南亚热带常绿阔叶林中常见种和偶见种的植物性状作为研究对象, 构建性状网络框架, 揭示植物对环境的适应策略。选取 112 个物种, 根据多度划分为 84 个常见种和 28 个偶见种, 测定了 20 个植物性状并将其归类为经济性状、气孔性状和能量性状。同时通过计算性状的网路度、边密度、模块度指标, 构建植物性状网络。研究表明: (1) 在不同的植物性状网络中, 模块的数量和组成具有差异性。常见种的性状边密度介于 0.08—0.16 之间, 较偶见种低; 模块化程度介于 0.27—0.38 之间, 较偶见种高。(2) 常见种的单位质量叶片磷含量 (P_{mass}) 是植物性状网络中最重要的因子, 表现出较高的网络度; 叶片比水导率 (Kl) 和单位面积气孔导度 (gsa) 的贡献最小, 表现出较低的网络度。偶见种比叶面积 (SLA) 和叶片厚度 (Thk) 网络度最高, 瞬时有水效率 (WUEi) 和单位质量叶片氮含量 (N_{mass}) 网络度较低。(3) 常见种的经济性状最为重要; 偶见种的能量性状最为重要; 气孔性状在常见种的性状网络中重要性最低。常见种和偶见种的性状网络存在差异, 反映出植物性状之间具有差异化协同运作机制。植物性状特征及其网络结构框架反映出常见种和偶见种不同的环境适应策略, 常见种优先考虑经济性状之间的联系, 而偶见种优先考虑能量性状间的协同作用以适应环境变化。

关键词:功能性状; 网络参数; 性状网络; 适应策略

Plant trait networks and their adaptive strategies of common and rare species in the subtropical evergreen broad-leaved forests of southern China

WANG Xue^{1,2}, LI Lin³, WEI Shiguang^{1,2,*}, ZHOU Jinggang⁴, HU Yan^{1,2}, YIN Yuhang^{1,2}

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

2 Guangxi Key Laboratory of Landscape Resources Conservation and Sustainable Utilization in Lijiang River Basin, Guilin 541006, China

3 School of Life & Environmental Sciences, Guilin University of Electronic Technology Guilin 541004, China

4 South China Botanical Garden, Chinese Academy of Science, Guangzhou 510650, China

Abstract: Plant functional traits, which are the key characteristics formed during plants' adaptation to the environment and their long-term evolutionary process, play a pivotal role. They are intricately related to various aspects of plant life,

基金项目: 广西自然科学基金面上项目 (2022GXNSFAA035583); 国家自然科学基金 (32460270)

收稿日期: 2024-04-17; **采用日期:** 2025-04-16

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: argentriver@163.com

including growth, reproduction, and survival. The interactions among these functional traits collectively dictate the overall plant function. Abundant studies have corroborated that plant traits do not exist in isolation; instead, they collaborate and interact to achieve their respective functions. The leaf traits of plants, for instance, form an elaborate and complex network of relationships. Through regulating the interactions among traits within this network, plants can enhance their adaptability to their living environments, ensuring better survival and development. This study meticulously selects the plant traits of common and occasional species within the subtropical evergreen broad-leaved forest of Dinghushan as its research focus. By constructing a comprehensive trait network framework, the aim is to thoroughly reveal the sophisticated adaptation strategies employed by plants in response to their environment. A total of 112 species were carefully selected and classified into 84 common species and 28 occasional species, with this classification being based on their respective abundance levels. Furthermore, 20 plant traits were accurately measured and categorized into distinct groups, namely economic traits, stomatal traits, and energy traits. Concurrently, through the precise calculation of trait-related indicators such as network degree, edge density, and modularity, a detailed plant trait network was constructed. Our research findings indicate that: (1) there exist notable differences in the number and composition of modules within different plant trait networks. Specifically, the trait edge density of common species, which ranges from 0.08 to 0.16, is observed to be lower than that of occasional species. Conversely, the degree of modularity, with a range from 0.27 to 0.38, is higher in common species compared to occasional species. This suggests that common species have a more distinct modular structure, which may imply a more specialized division of functional roles among traits. (2) For common species, unit-mass leaf phosphorus content (P_{mass}) emerges as the most critical factor in the plant trait network, demonstrating a high degree of network connectivity. In contrast, the contributions of leaf specific hydraulic conductivity (Kl) and stomatal conductance per unit area (g_{sa}) are relatively minimal, indicating lower network degrees. As for occasional species, specific leaf area (SLA) and leaf thickness (Thk) exhibit the highest network degrees, signifying their prominence in the trait network of occasional species. Meanwhile, instantaneous water-use efficiency (WUE_i) and unit-mass leaf nitrogen content (N_{mass}) show lower network degrees, suggesting their relatively less significant roles in this context. (3) Economic traits hold the utmost importance for common species, underpinning their growth and survival strategies. Energy traits, on the other hand, are of paramount significance for occasional species, influencing their adaptability to environmental conditions. Stomatal traits, however, have the lowest importance in the trait network of common species, indicating their less central role in the functional integration of common-species traits. The disparities in trait networks between common and occasional species profoundly reflect the differential collaborative mechanisms between plant traits. These plant trait characteristics and their intricate network-structure framework vividly illustrate the distinct environmental adaptation strategies of common and occasional species. Common species tend to prioritize the connections between economic traits, focusing on resource-acquisition and utilization efficiency. In contrast, occasional species give priority to the synergistic effects between energy traits, aiming to adapt to environmental changes through optimizing energy-capture and-conversion processes.

Key Words: functional traits; network parameters; trait network; adaptive evolution

功能性状是与植物功能密切相关的属性^[1],包括植物的内在生理特征及其外在形态表现^[2]。植物性状并非独立存在,而是彼此之间有着紧密的联系^[3-4],是对环境变化的适应性反应。采用模型可以定量分析植物性状之间的相互关系^[5]。性状网络展示的多性状协同变化之间的关联,有助于深入理解植物如何在不同环境中优化自身的资源利用效率^[6]。植物性状的组合对多功能系统发挥作用,使得植物能够根据环境的变化和可利用的资源调整其生长策略^[7-8]。构建多个植物性状之间的可视化网络结构不仅有助于揭示单个性状与整个功能性状体系之间的关联,还可以阐明性状间的依赖性和权衡关系。通过对这些复杂网络关系的分析,能够更好地预测植物在不同环境和资源条件下的适应性反应,有助于深入理解植物如何在不断变化的环境中生存和繁衍^[9],从而为生态系统的稳定性研究提供更为坚实的理论基础^[10]。

多种定量分析方法已经被广泛应用于揭示不同植物性状之间的相互依存关系^[11-16]。相关性分析^[12-13]、结构方程模型^[14-16]和主成分分析等^[15]方法在评估植物多个性状之间的相互关系方面存在一定局限性。而

网络分析方法作为一种新兴的研究视角,为量化植物多性状之间的复杂关系提供了更为有效的途径。网络分析用于可视化多个植物性状与网络参数(如边密度和模块度)之间的相互依存关系,为解析植物在特定生态环境下的适应性策略提供依据^[6]。边密度高的植物性状网络表明性状之间关系密切,多性状协同作用较强,植物可以更加有效地获取资源^[9,17]。模块度可以帮助识别植物性状之间的关联模式,能够明确哪些性状彼此紧密相连、聚集成群^[18]。

近年来,网络分析方法在生态学研究领域的应用愈加广泛,逐渐成为探究植物性状之间的相互关系以及不同环境条件下植物性状特征的重要手段^[11],可以用来揭示对植物生长效率和环境适应性具有重要影响的关键性状。例如,Li 等人运用网络参数分析方法,在全球经济性状数据集中精准识别出叶片寿命与叶片氮含量扮演着枢纽性状的角色^[16]。Kleyer 等人通过性状相关性网络分析,明确了生物量分配性状以及茎比长是草本植物性状网络的关键性状^[17],验证了网络分析法在分析植物关键性状方面的有效性。Flores-Moreno 等人的研究表明陆生植物性状之间存在显著相关性,其中叶寿命和茎比密度在性状网络中表现出较高的中心性特征^[18]。这些研究结果加深了对植物性状之间相互关系的理解,为进一步探究植物适应性及生态策略提供了重要依据。

在生态学领域研究中,偶见种的存在对于生态系统而言具有不可忽视的意义,其不仅在数量维度上增加了生态系统内物种的丰富度,而且在基因层面上极大地丰富了基因库的多样性与复杂性^[19-23]。尽管偶见种在群落中出现的频率较低,但它们可能在特定的生态过程中发挥着重要作用,成为维持生态系统平衡与稳定的关键因素之一^[24]。偶见种独特的植物性状网络会在特定环境条件下或生态系统的某些关键时期发挥独特作用,如在极端气候条件下,某些偶见种因其特殊的根系性状,能够获取更深层土壤的水分和养分,从而在生态系统的恢复过程中起到先锋作用,增加生态系统的稳定性^[25]。常见种往往凭借其相对稳定且广泛的植物性状网络,在生态系统的物质循环、能量流动以及生态系统生产力等方面发挥关键作用。例如,常见种的叶面积、气孔导度等与光合作用和蒸腾作用相关的功能性状,会影响整个生态系统的碳同化与水分循环过程^[26]。

鼎湖山南亚热带常绿阔叶林物种丰富,群落结构复杂多样,拥有地球上同纬度地区极其罕见的大面积原始森林^[27],其生态系统的完整性在全球范围内都具有显著的代表性和独特的研究价值。在该区域开展常见种和偶见种的植物性状网络研究对于深入理解南亚热带森林生态系统内在运行机制具有重要意义。本研究的科学问题旨在深入了解鼎湖山南亚热带森林常见种和偶见种的植物性状网络差异及其适应策略。为此,以鼎湖山南亚热带常绿阔叶林植物为研究对象,试图探究以下几个内容:(1)南亚热带常绿阔叶林常见种和偶见种的植物性状网络差异;(2)南亚热带常绿阔叶林常见种和偶见种植物性状网络的中枢性状及其适应策略;(3)经济性状、气孔性状和能量性状的重要性排序及其适应多变环境的优先程度。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

该研究区域位于广东省肇庆市的鼎湖山自然保护区,其地理位置优越(23°09'21"—23°11'30"N,112°30'39"—112°33'41"E),属南亚热带季风气候,年降雨量丰富,相对湿度大^[27]。该地区主要地形为丘陵和低山,坡度较大,多在 35°—45°之间。海拔 14.1—1000.3 m,地带性土壤为南亚热带赤红壤,区内物种丰富、群落结构复杂多样,森林覆盖率达 78.8%,植被类型为典型的南亚热带常绿阔叶林^[28]。

1.2 功能性状选取与测量

物种多样性数据来源于 2015 年对鼎湖山大样地内胸径(DBH)≥1 cm 物种及个体进行的每木检尺调查结果,按照 CTFS(Center of Tropical Forest Sciences,现更名为 ForestGEO)在热带森林生物多样性长期监测研究的方法实施样地调查。测定了 20 个主要功能性状用于构建植物功能性状网络,各植物性状如表 1 所示。分别对 20 个植物性状进行了测量,叶片功能性状基础数据的测定方法参照 Cornelissen 等^[29]的研究,根据功能将其分为经济、气孔和能量性状 3 大类^[16,17,21]。分别测量了比叶面积(SLA)、叶片厚度(Thk)、单位面积

CO₂ 最大同化率(Aarea)、单位质量叶片磷含量(P_{mass})、叶片叶绿素含量(Chl)、光合氮素利用效率(PNUE)、光合磷利用效率(PPUE)、叶柄密度(Pd)、单位质量叶片氮含量(N_{mass})、叶片比水导率(Kl)、茎部比水导率(Ks)等见表 1。

表 1 植物功能性状及其分类情况
Table 1 Plant characteristics and classification

序号 No	植物性状 Plant traits	缩写 Abbreviation	单位 Units	性状分类 Trait classification	生态功能 Ecological functions
1	比叶面积	SLA	cm ² /g	经济性状	表征叶片遮蔽度
2	叶片厚度	Thk	cm	经济性状	表征叶片抗逆保水性能
3	单位面积 CO ₂ 最大同化率	Aarea	μmol m ⁻² s ⁻¹	经济性状	表征光截获程度
4	单位质量叶片磷含量	Pmass	g/g	经济性状	表征磷素营养水平
5	叶片叶绿素含量	Chl	g/m ²	经济性状	表征光合能力强弱
6	光合氮素利用效率	PNUE	μmol mol ⁻¹ s ⁻¹	经济性状	表征氮素光合效能
7	光合磷利用效率	PPUE	μmol mol ⁻¹ s ⁻¹	经济性状	表征磷素光合效能
8	叶柄密度	Pd	g/cm ³	经济性状	表征叶片支撑运输能力
9	单位质量叶片氮含量	Nmass	g/g	经济性状	表征氮素生理作用
10	叶片比水导率	Kl	g m ⁻¹ s ⁻¹ MPa ⁻¹	经济性状	表征水分运输快慢
11	茎部比水导率	Ks	g m ⁻¹ s ⁻¹ MPa ⁻¹	经济性状	表征叶片整体水运能力
12	瞬时用水效率	WUEi	μmol/mol	经济性状	表征水分光合平衡
13	膨压丧失点水势	TLP	MPa	经济性状	表征叶片耐旱能力
14	单位面积气孔导度	gsa	mmol m ⁻² s ⁻¹	气孔性状	表征气体交换速率
15	单位质量的气孔导度	gsmass	mmol g ⁻¹ s ⁻¹	气孔性状	表征气体交换能力
16	叶柄干物质含量	Pdm	mg/kg	能量性状	表征叶柄强度韧性
17	木材密度	WD	g/cm ³	能量性状	表征机械支撑能力
18	叶片干物质含量	LDMC	mg/cm ²	能量性状	表征叶片结构特性
19	叶柄长度	PL	cm	能量性状	表征光获取的调节
20	叶面积	LA	cm ²	能量性状	表征光捕获的范围

1.3 构建植物性状网络

植物性状网络(Plant trait networks, PTNS)是以植物功能性状为节点,性状之间的关系连接线为边的生物网络。首先,计算不同植物性状间的 Pearson 相关系数,检验其相关性并计算 *P* 值。再根据 *P* 值设置两两性状间的相关阈值,若 *P*<0.05,性状间的相关阈值设为 1,则两个性状有边相连;若 *P*≥0.05 则将阈值设为 0^[17],则这两个性状没有边相连。所有性状之间的关系通过边连接便构成了植物性状网络。

1.4 选取植物性状网络参数

本研究考虑了三个功能性状网络参数,即网络度、边密度和模块度^[18],它们是评估植物功能性状网络的重要参数,共同决定了植物与环境的相互作用和适应性。

网络度用来描述性状节点(*v*)衔接的边的数目,用于表征单个性状的重要程度^[18],节点 *v_i* 的网络度值记为 *k_i*。在植物性状网络中,若某个性状的网络度最高,则代表该性状与其他性状之间连接的边最多,被认为是网络的“中心性状”,其起着影响整个植物表型的中心调控作用。计算公式如下:

$$k_i = \sum_{j \neq i} a_{ij} \tag{1}$$

式中,*a_{ij}*表示节点 *v_i*、*v_j* 间的连接状态,若节点 *i* 与节点 *j* 相连,则*a_{ij}* = 1,否则*a_{ij}* = 0。

边密度是指网络中所有节点实际连接的边数占理论连接最大边数的比例。数值在 0—1 之间^[17],用于表征性状间联系的紧密程度。在植物性状网络中,较高的边密度意味着植物物种之间通过各种性状相互联系的程度较强,此时植物的资源利用效率或生产效率较高。计算公式如下:

$$D = \frac{2E}{n(n-1)} \quad (2)$$

式中, D 表示边密度, E 为植物性状网络的实际边数, n 为节点数。

模块度用于度量性状协变的良好程度以及不同的性状聚类模块间的分离程度^[16]。在植物性状网络中, 模块度越高, 代表模块内部连接越紧密且外部连接越松散, 意味着性状清晰地被划分为不同的功能模块用于执行特定功能。计算公式如下:

$$Q = \frac{1}{2m} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \left(A_{ij} - \frac{k_i k_j}{2m} \right) \delta \quad (3)$$

式中, Q 表示模块度, n 为网络中的节点总数, A_{ij} 是网络的邻接矩阵, 表示节点 i 与节点 j 之间的连接情况, 若节点 i 与节点 j 相连, 则 $A_{ij} = 1$, 否则 $A_{ij} = 0$; k_i 和 k_j 分别是节点 i 和节点 j 的网络度; m 是网络中边的总数; 当节点 i 和节点 j 在同一个模块时, $\delta = 1$, 否则 $\delta = 0$ 。

1.5 划分常见种和偶见种

物种数据源于对鼎湖山 20 hm² 样地内 112 个树种的调查结果。利用物种的多度来区分该大样地内的常见种和偶见种。划分的依据为: 在该 20 hm² 样地内, 平均每公顷超过一个个体的物种认定为常见种 (>1 个/hm²), 而每公顷少于一个个体的物种认定为偶见种 (≤ 1 个/hm²)^[30]。划分结果为 84 个常见种, 28 个偶见种。

1.6 数据分析

以鼎湖山 20 hm² 大样地 20 个 100 m × 100 m 的样方 112 个物种为研究对象, 通过 R 语言编程进行植物功能性状的 Pearson 相关性计算与显著性检验, 计算所有种、常见种和偶见种的边密度、模块度、网络度, 通过这三个网络参数比较它们植物性状网络之间的差异。使用 R 4.2.3 件中“igraph”包^[31]生成网络的邻接矩阵, 完成以上相关性网络的可视化, 使用 origin 2021 做植物性状网络度的横向与纵向柱状图。

2 结果与分析

2.1 常见种和偶见种植物性状网络差异

在鼎湖山自然保护区南亚热带森林, 基于 20 个植物性状的数据集, 构建了包括 112 个物种以及常见种、偶见种的植物性状网络 (图 1), 并计算了相应的三种参数 (表 2、表 3、图 2)。分析发现, 不同的植物性状网络中, 模块的数量和组成存在差异性。对于所有物种的植物性状网络, 观察发现 20 个性状之间的平均边密度相对较低 (0.07), 这意味着某些植物性状 (如 Pdm、N_{mass}、LDMC) 间的关联性较弱, 而某些性状 (如 P_{mass}) 则可能在植物适应环境的生存策略中起到更为关键的作用。常见种的边密度范围在 0.01 到 0.16 之间, 平均值为 0.08; 而偶见种的边密度范围在 0.01 到 0.21 之间, 平均值为 0.11。偶见种的边密度较常见种高, 表明了偶见种植物性状网络中功能性状之间的关系较为紧密。常见种的模块化程度为 0.27, 偶见种的模块化程度为 0.16。常见种比偶见种的植物性状网络呈现出更高的模块化特性, 说明了南亚热带常绿阔叶林常见种的植物性状网络模块内部连接较为紧密, 结构更为稳固。

表 2 所有物种、常见种和偶见种植物性状网络边密度的变化

Table 2 Changes in edge density of plant trait network for all species, common species, and rare species

类型 Type	平均值 Mean	最大值 Maximum	最小值 Minimum	标准差 Standard deviation	标准误 Standard error
所有种 All species	0.07	0.14	0.01	0.040	0.005
常见种 Common species	0.08	0.16	0.01	0.046	0.005
偶见种 Rare species	0.11	0.21	0.01	0.052	0.007

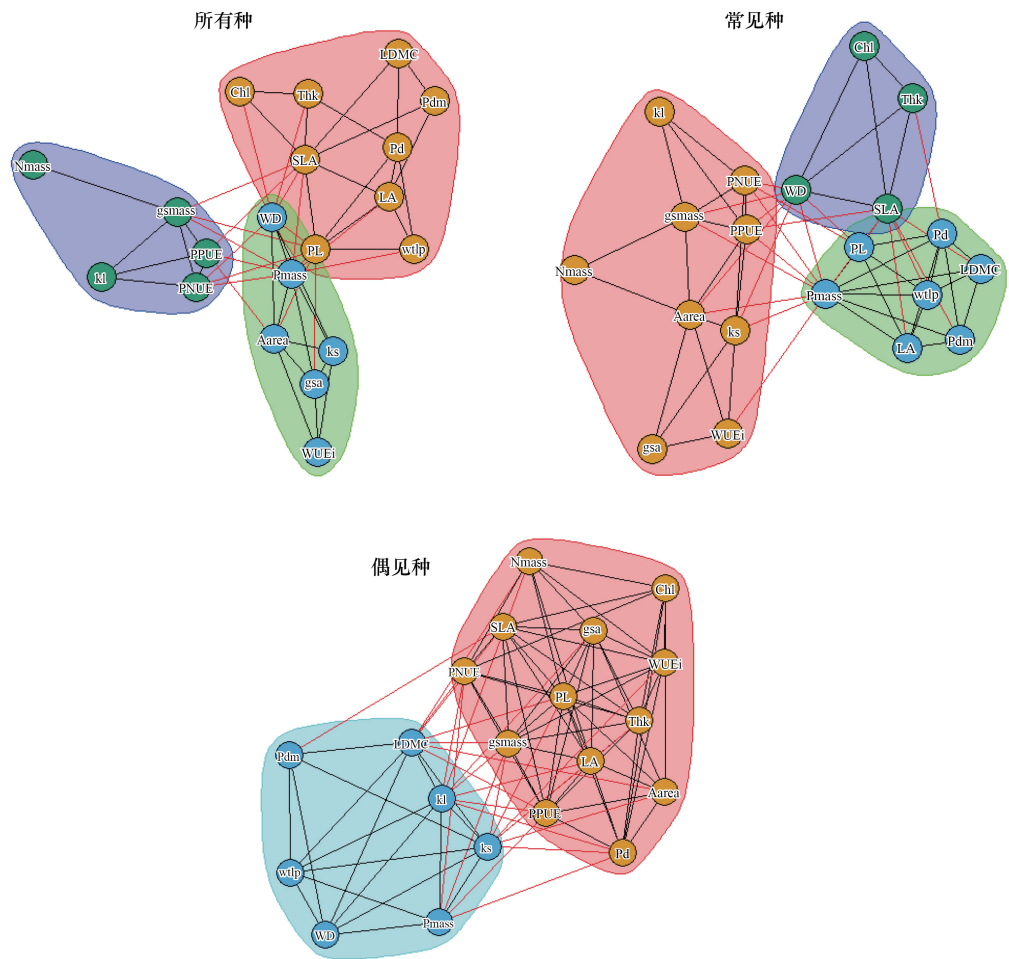


图 1 所有物种、常见种和偶见种植物性状网络分析图

Fig.1 Network analysis of plant traits for all species, common species, and rare species

植物性状网络图中具有相同颜色的节点性状被划分为相同的模块,黑线表示同一模块的两个节点性状之间的连接,红线表示不同模块的节点性状之间的连接;SLA:比叶面积;Thk:叶片厚度;Aarea:单位面积 CO₂ 同化率;P_{mass}:单位质量叶片磷含量;Chl:叶片叶绿素含量;PNUE:光合氮素利用效率;PPUE:光合磷利用效率;Pd:叶柄密度;N_{mass}:单位质量叶片氮含量;KI:叶片比水导率;Ks:叶片大小;WUEi:瞬时有水效率;TLP:膨压丧失点水势;gsa:单位面积气孔导度;gsmass:单位质量的气孔导度;Pdm:叶柄干物质含量;WD:木材密度;LDMC:叶片干物质含量;PL:叶柄长度;LA:叶面积

表 3 所有物种、常见种和偶见种植物性状网络模块度的变化

Table 3 Changes in modular plant trait networks for all species, common species, and rare species

类型 Type	平均值 Mean	最大值 Maximum	最小值 Minimum	标准差 Standard deviation	标准误 Standard error
所有种 All species	0.26	0.36	0.03	0.034	0.004
常见种 Common species	0.27	0.38	0.03	0.038	0.005
偶见种 Rare species	0.16	0.21	0.02	0.027	0.004

2.2 常见种和偶见种植物性状网络的中心性

选取网络度评估植物性状在网络中的中心性发现(图 2):所有物种、常见种和偶见种植物性状网络具有最高网络度的性状不一致。在所有物种的植物性状网络中,P_{mass}的网络度最高(k=14),是性状网络的中心性状;SLA 网络度为 12,仅次于 P_{mass},N_{mass}的贡献最小。常见种的 P_{mass}网络度最高(k=14),是性状网络的中心性状。SLA 和 WD 对常见种的重要性仅次于 P_{mass}。KI 和 gsa 网络度最低,对常见种的贡献最小。偶见种的

SLA 和 Thk 是性状关联网络中的中心性状, PL 的重要性仅次于 SLA 和 Thk, WUEi 和 N_{mass} 的网络度最低 ($k=4$), 对偶见种的贡献最小。

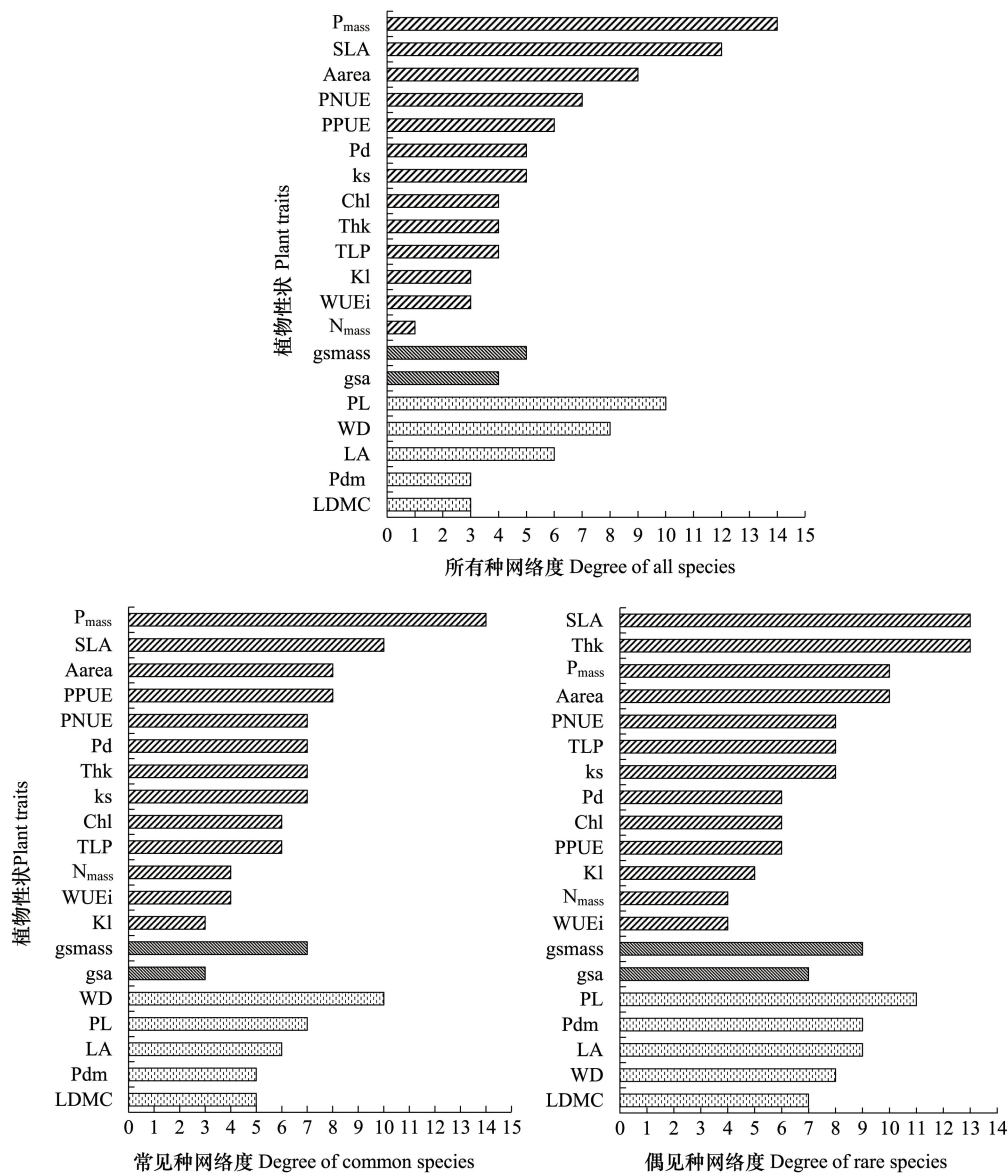


图 2 所有物种、常见种和偶见种 20 种植物性状的网路度(相同图案代表同一性状类型)

Fig.2 Network degree of 20 plant traits for all species, common species, and rare species (the same pattern represents the same trait type)

2.3 经济性状、气孔性状和能量性状在性状网络中的重要性

在鼎湖山南亚热带常绿阔叶林中,测定的 112 个物种经济性状和能量性状表现出了较高的网络度,而气孔性状的网路度较低(图 3)。常见种和偶见种的植物性状网络存在差异性,性状对常见种的重要性表现出:经济性状 > 能量性状 > 气孔性状,三者网路度的平均值分别为:7、5、6.6;性状对偶见种的重要性表现为:能量性状 > 气孔性状 > 经济性状,三者网路度的平均值分别为:8.8、8、7.8。气孔性状对常见种的重要性最低。

3 讨论

3.1 常见种和偶见种性状网络的差异与联系

全球陆地植物性状之间具有高度的联系^[20]。本研究发现南亚热带森林中常见种和偶见种的性状连接比

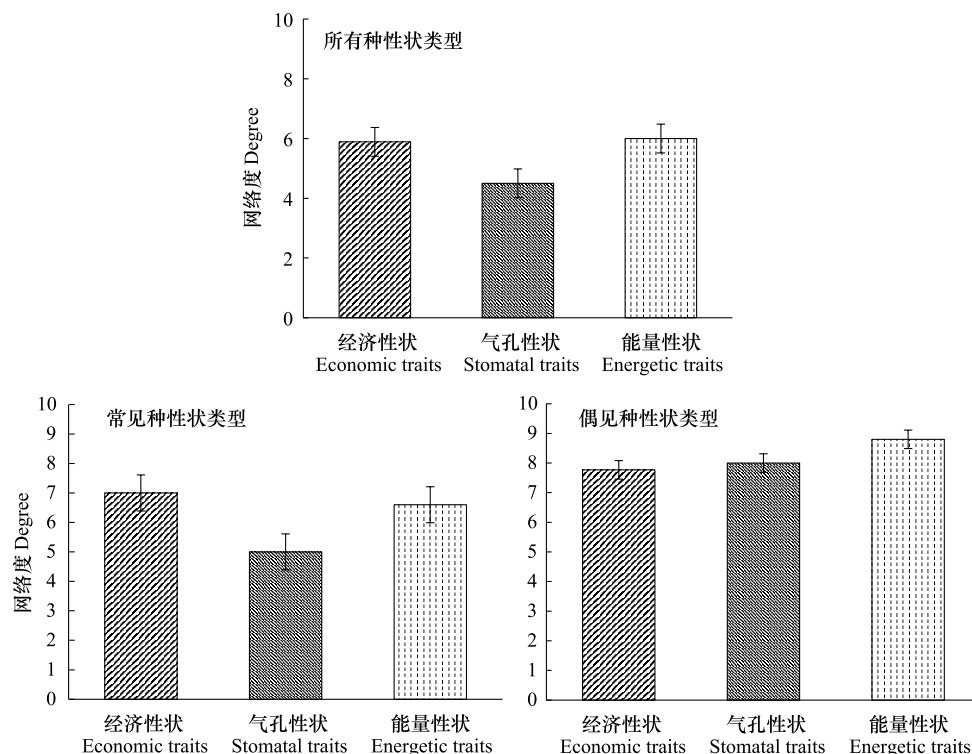


图3 所有物种、常见种和偶见种的不同性状类型网络度

Fig.3 Network degree of different trait types for all species, common species, and rare species

例较低。偶见种比常见种的植物性状网络边密度高,说明偶见种性状之间联系较为紧密,可能是因为偶见种植物具有的独特的生长适应性策略需要多个性状紧密协同来实现^[32]。而常见种可能因为竞争压力大等原因,导致性状网络变得分散和复杂^[33]。

鼎湖山南亚热带常绿阔叶林偶见种的植物性状网络存在两个模块(图1),Ackerly 等人在描述植物性状策略维度时也发现了至少两个独立的性状变异轴^[34]。值得注意的是,一些植物性状组合,如 LDMC 和 LA,并不总是出现在同一个模块中(图1),表明模块中的性状组合并不总是具有代表性^[18]。植物可以通过替代策略,即不同性状的组合来适应环境^[35]。

植物为了适应多样化的环境条件,在不同性状之间形成了相对独立的模块^[21]。采用模块度可以度量性状协变的程度以及性状间的分离程度^[19]。在鼎湖山南亚热带森林中,常见种的植物性状网络相较于偶见种的模块化更明显,不同性状模块之间的联系较少,而内部联系较为紧密,表明性状网络中模块之间的独立性常见种高于偶见种。具有高度模块化的植物性状网络可以使植物更灵活地适应环境变化^[17],因此鼎湖山南亚热带常绿阔叶林常见种比偶见种更能适应多变的环境。常见种的种群数量较大,基因流动较为频繁,这有助于促进性状的整合和优化,形成更具模块化的性状网络^[33,36]。

森林中多个性状模块的独立性可以允许更多可能的植物性状组合,促进植物适应策略的多样化和功能生态位的分化,并促进物种共存^[31,33]。在本研究的偶见种网络中,性状之间的连接可能更为紧密,与偶见种的生态位相比常见种较窄,需要多个性状间的紧密协同来适应环境变化^[18]。尽管常见种和偶见种的性状网络存在差异,但它们都反映了植物性状之间的复杂互动和协同作用,这些网络结构提供了一个框架,帮助我们理解植物应对不断变化环境的适应性策略。

3.2 植物性状网络的中枢性状

网络度作为一项关键指标,被广泛用于衡量性状在网络中所占据的重要程度,其重要性在众多研究中已

得到充分体现^[18]。在植物性状网络的复杂体系里, 性状之间的联系呈现出明显的非均一性特征。那些边密度较高的性状, 在资源的传递过程中发挥着不可或缺的关键作用, 这是由于它们位于许多最短路径之间, 扮演着连接不同性状的桥梁^[21]。这些具有高边密度的性状极有可能代表着植物体内某些关键的生物学过程或重要功能, 无论是植物的生长发育阶段, 还是其繁衍后代的关键时期, 都对整体的生命进程产生着至关重要的影响。Wright 等人研究发现比叶面积和叶片厚度是高度相关的性状, 这可能是因为它们与为植物提供能量的基本活动碳同化相关^[37]。此外, Méndez-Alonzo 等人的研究成果也进一步揭示了植物性状与性状之间的紧密联系, 该研究聚焦于地中海灌木的叶片水力性状与生物力学性状的协变关系, 发现该协变主要由叶片密度驱动。高密度叶片通常具有更致密的细胞结构, 从而增强了机械强度, 但可能会降低导水效率; 低密度叶片则通过疏松的组织结构提高水分运输效率, 但机械抗性较低^[38]。

本研究表明, 在偶见种的性状网络中, SLA 和 Thk 为中心性状, 碳同化为它们的光合作用提供了能量(图 3)。SLA 较高反映了偶见种的光照获取与利用策略。SLA 较高意味着叶片相对较薄且面积较大, 这有利于植物在弱光环境下增加光的吸收面积, 提高光能利用效率, 从而在光照不足的情况下更好地进行光合作用^[39]。较高的 SLA 与 Thk 体现了水分平衡策略, 较高的 SLA 可以减少叶片的水分散失, 提高水分利用效率。较厚的叶片通常具有更发达的角质层、栅栏组织和海绵组织, 可以有效减少水分蒸发, 增强叶片的保水能力, 使偶见种在干旱或水分胁迫的环境中更好地保持水分平衡^[40], 较高的 SLA 与 Thk 也反映了偶见种在资源利用上的一种权衡策略, 即通过增加 SLA 和 Thk, 提高光合作用效率, 增加光合产物的积累^[41]。

磷是植物体内的一个重要元素, 可以组成细胞原生质。磷还可以参与植物的光合作用过程, 将阳光转化为植物所需的能量, 并参与糖和淀粉的利用, 进一步传递能量^[42]。 P_{mass} 在常见种的植物性状网络中被视为枢纽性状, 磷在植物的生长、发育和繁殖过程中扮演着非常重要的角色^[43], 较高的 P_{mass} 通常意味着植物具有较强的磷获取能力, 反映了植物对于养分的获取与利用策略。本研究发现, P_{mass} 在所有物种和常见种的性状网络中都作为枢纽性状, 在偶见种性状网络中也扮演着较为重要的角色。常见种的 SLA 与 WD 较高, 体现了常见种的资源分配与权衡策略。植物通过增加叶片磷含量和比叶面积, 提高了光合作用效率, 从而增加了光合产物的累积, 将部分光合产物分配到茎干中, 增加木材密度, 提高植物的防御能力和生存能力。

3.3 经济性状、气孔性状和能量性状的重要性

本研究将 20 种植物功能性状归为三大类, 即经济性状、气孔性状以及能量性状。在涵盖研究区 112 个物种所构建的植物性状网络里, 通过深入探究发现, 能量性状相较于其他性状占据着更为关键的地位(图 3)。在常见种的植物性状网络中, 经济性状则凸显出其首要的重要性(图 3), 如叶片叶绿素含量、单位质量叶片氮含量以及单位质量叶片磷含量等特征均隶属于经济性状范畴。能量性状主要涉及植物的光合作用和呼吸作用, 相比经济性状, 它们对植物的生长和发展影响程度较小^[37], 经济性状与植物的生长发育、繁殖过程以及环境适应性紧密相连, 其能够直接影响植物的生存状况与繁衍能力, 故而在整个性状网络中展现出较高的连接程度^[40]。气孔性状相较于常见种的重要性最低。在植物性状网络中, 偶见种的能量性状网络度最高(图 3), 这可能是因为光照不足或温度过高的特定生境中, 偶见种的光合作用和呼吸作用可能会受到较大的影响, 这时与能量获取紧密相关的性状对植物的生存和发展便显得尤为关键^[44-45]。总的来说, 植物性状网络的重要性取决于多个因素, 经济性状更直接地影响着植物的生存和繁衍, 因此在植物性状网络中占据着更为核心的地位。在本研究中, 常见种优先考虑经济性状之间的联系以适应环境变化, 偶见种优先考虑能量性状间的协同作用以适应在多变环境中生存。

4 结论

鼎湖山亚热带常绿阔叶林常见种和偶见种植物性状网络存在差异, 常见种的边密度较偶见种低, 模块化程度较偶见种高。进一步分析发现, 在二者各自的植物性状网络中, 具有最高网络度的性状并不相同。对于常见种而言, P_{mass} 是性状网络中的关键因子, 网络度最高, 是整个性状网络的枢纽性状。其中, SLA 和 WD

的网络度仅次于 P_{mass} , K_l 和 g_{sa} 的网络度最低;而在偶见种的性状网络中, SLA 和 Thk 是最为重要的因子, PL 的网络度仅次于 SLA 和 Thk , WUE_i 和 N_{mass} 的网络度相对较低。从性状重要性来看, 经济性状对于常见种至关重要, 能量性状则在偶见种中占据关键地位。尽管常见种和偶见种的性状网络存在差异, 但它们都反映了植物性状之间的复杂关系与协同效应。这些性状特征以及其构建的性状网络结构框架反映出常见种和偶见种在适应环境时采用了不同策略, 常见种优先考虑经济性状之间的联系以提升自身适应性, 而偶见种优先考虑能量性状间的协同作用以适应环境变化。

参考文献 (References):

- [1] Violle C, Navas M L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 2007, 116(5): 882-892.
- [2] Onoda Y, Wright I J, Evans J R, Hikosaka K, Kitajima K, Niinemets Ü, Poorter H, Tosens T, Westoby M. Physiological and structural tradeoffs underlying the leaf economics spectrum. *New Phytologist*, 2017, 214(4): 1447-1463.
- [3] Díaz S, Kattge J, Cornelissen J H C, Wright I J, Lavorel S, Dray S, Reu B, Kleyer M, Wirth C, Colin Prentice I, Garnier E, Bönisch G, Westoby M, Poorter H, Reich P B, Moles A T, Dickie J, Gillison A N, Zanne A E, Chave J, Joseph Wright S, 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.
- [4] Yang Y Z, Wang H, Harrison S P, Colin Prentice I, Wright I J, Peng C H, Lin G H. Quantifying leaf-trait covariation and its controls across climates and biomes. *New Phytologist*, 2019, 221(1): 155-168.
- [5] Yang Y Z, Gou R K, Li W, Kassout J, Wu J, Wang L M, Peng C H, Lin G H. Leaf trait covariation and its controls: a quantitative data analysis along a subtropical elevation gradient. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2021, 126(7): e2021JG006378.
- [6] Niinemets U. Is there a species spectrum within the world-wide leaf economics spectrum? Major variations in leaf functional traits in the Mediterranean sclerophyll *Quercus ilex*. *New Phytologist*, 2015, 205(1): 79-96.
- [7] Xing K X, Niinemets Ü, Rengel Z, Onoda Y, Xia J Z, Chen H Y H, Zhao M F, Han W X, Li H B. Global patterns of leaf construction traits and their covariation along climate and soil environmental gradients. *New Phytologist*, 2021, 232(4): 1648-1660.
- [8] Brulheide H, Dengler J, Purschke O, Lenoir J, Jiménez-Alfaro B, Hennekens S M, Botta-Dukát Z, Chytrý M, Field R, Jansen F, Kattge J, Pillar V D, Schrodte F, Mahecha M D, Peet R K, Sandel B, van Bodegom P, Altman J, Alvarez-Dávila E, Arfin Khan M A S, Attorre F, Aubin I, Baraloto C, Barroso J G, Bauters M, Bergmeier E, Biurrun I, Bjorkman A D, Blonder B, Čarni A, Cayuela L, Černý T, Hans C, Cornelissen J, Craven D, Dainese M, Derroire G, De Sanctis M, Díaz S, Doležal J, Farfan-Rios W, Feldpausch T R, Fenton N J, Garnier E, Guerin G R, Gutiérrez A G, Haider S, Hattab T, Henry G, Hérault B, Higuchi P, Hölzel N, Homeier J, Jentsch A, Jürgens N, Kačický Z, Karger D N, Kessler M, Kleyer M, Knollová I, Korolyuk A Y, Kühn I, Laughlin D C, Lens F, Loos J, Louault F, Lyubenova M I, Malhi Y, Marcenò C, Mencuccini M, Müller J V, Munzinger J, Myers-Smith I H, Neill D A, Niinemets Ü, Orwin K H, Ozinga W A, Penuelas J, Pérez-Haase A, Petřík P, Phillips O L, Pärtel M, Reich P B, Römermann C, Rodrigues A V, Sabatini F M, Sardans J, Schmidt M, Seidler G, Espejo J E S, Silveira M, Smyth A, Sporbert M, Svenning J C, Tang Z Y, Thomas R, Tsiripidis I, Vassilev K, Violle C, Virtanen R, Weiher E, Welk E, Wesche K, Winter M, Wirth C, Jandt U. Global trait-environment relationships of plant communities. *Nature Ecology & Evolution*, 2018, 2(12): 1906-1917.
- [9] de la Riva E G, Olmo M, Poorter H, Ubert J L, Villar R. Leaf mass per area (LMA) and its relationship with leaf structure and anatomy in 34 Mediterranean woody species along a water availability gradient. *PLoS One*, 2016, 11(2): e0148788.
- [10] Kramer-Walter K R, Bellingham P J, Millar T R, Smissen R D, Richardson S J, Laughlin D C. Root traits are multidimensional: specific root length is independent from root tissue density and the plant economic spectrum. *Journal of Ecology*, 2016, 104(5): 1299-1310.
- [11] Vile D, Shipley B, Garnier E. A structural equation model to integrate changes in functional strategies during old-field succession. *Ecology*, 2006, 87(2): 504-517.
- [12] Li Y Q, He W, Wu J, Zhao P, Chen T, Zhu L W, Ouyang L, Ni G Y, Hölscher D. Leaf stoichiometry is synergistically-driven by climate, site, soil characteristics and phylogeny in Karst areas, Southwest China. *Biogeochemistry*, 2021, 155(2): 283-301.
- [13] Maire V, Wright I J, Prentice I C, Batjes N H, Bhaskar R, van Bodegom P M, Cornwell W K, Ellsworth D, Niinemets Ü, Ordóñez A, Reich P B, Santiago L S. Global effects of soil and climate on leaf photosynthetic traits and rates. *Global Ecology and Biogeography*, 2015, 24(6): 706-717.
- [14] Yang Y Z, Kang L, Zhao J, Qi N, Li R N, Wen Z M, Kassout J, Peng C H, Lin G H, Zheng H. Quantifying leaf trait covariations and their relationships with plant adaptation strategies along an aridity gradient. *Biology*, 2021, 10(10): 1066.
- [15] Dong N, Prentice I C, Wright I J, Evans B J, Togashi H F, Caddy-Retalic S, McInerney F A, Sparrow B, Leitch E, Lowe A J. Components of leaf-trait variation along environmental gradients. *New Phytologist*, 2020, 228(1): 82-94.
- [16] Li Y, Liu C C, Xu L, Li M X, Zhang J H, He N P. Leaf trait networks based on global data: representing variation and adaptation in plants. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 710530.
- [17] Kleyer M, Trinogga J, Cebrián-Piqueras M A, Trenkamp A, Fløjgaard C, Ejrnæs R, Bouma T J, Minden V, Maier M, Mantilla-Contreras J, Albach D C, Blasius B. Trait correlation network analysis identifies biomass allocation traits and stem specific length as hub traits in herbaceous perennial plants. *Journal of Ecology*, 2019, 107(2): 829-842.

- [18] Flores-Moreno H, Fazayeli F, Banerjee A, Datta A, Kattge J, Butler E E, Atkin O K, Wythers K, Chen M, Anand M, Bahn M, Byun C, Cornelissen J H C, Craine J, Gonzalez-Melo A, Hattingh W N, Jansen S, Kraft N J B, Kramer K, Laughlin D C, Minden V, Niinemets Ü, Onipchenko V, Peñuelas J, Soudzilovskaia N A, Dalrymple R L, Reich P B. Robustness of trait connections across environmental gradients and growth forms. *Global Ecology and Biogeography*, 2019, 28(12): 1806-1826.
- [19] Alon U. Biological networks: the tinkerer as an engineer. *Science*, 2003, 301(5641): 1866-1867.
- [20] Li Y, Liu C C, Sack L, Xu L, Li M X, Zhang J H, He N P. Leaf trait network architecture shifts with species-richness and climate across forests at continental scale. *Ecology Letters*, 2022, 25(6): 1442-1457.
- [21] Scott Armbruster W, Pélabon C, Bolstad G H, Hansen T F. Integrated phenotypes: understanding trait covariation in plants and animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 2014, 369(1649): 20130245.
- [22] Leitão R P, Zuanon J, Villéger S, Williams S E, Baraloto C, Fortunel C, Mendonça F P, Mouillot D. Rare species contribute disproportionately to the functional structure of species assemblages. *Proceedings Biological Sciences*, 2016, 283(1828): 20160084.
- [23] Lyons K G, Brigham C A, Traut B H, Schwartz M W. Rare species and ecosystem functioning. *Conservation Biology*, 2005, 19(4): 1019-1024.
- [24] Funk J L, Cleland E E, Suding K N, Zavaleta E S. Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance. *Trends in Ecology & Evolution*, 2008, 23(12): 695-703.
- [25] Lavorel S, Garnier E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 2002, 16(5): 545-556.
- [26] Martin P H, Fahey T J, Sherman R E. Vegetation zonation in a neotropical montane forest: environment, disturbance and ecotones. *Biotropica*, 2011, 43(5): 533-543.
- [27] 叶万辉, 曹洪麟, 黄忠良, 练琚愉, 王志高, 李林, 魏识广, 王章明. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林 20 公顷样地群落特征研究. *植物生态学报*, 2008, 32(2): 274-286.
- [28] Pillar V D, Blanco C C, Müller S C, Sosinski E E, Joner F, Duarte L D S. Functional redundancy and stability in plant communities. *Journal of Vegetation Science*, 2013, 24(5): 963-974.
- [29] 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.
- [30] Hamilton L S, Juvik J O, Scatena F N. The Puerto Rico tropical cloud forest symposium: introduction and workshop synthesis. *Tropical Montane Cloud Forests*. New York, NY: Springer US, 1995: 1-18.
- [31] Csardi G, Nepusz T. "The igraph software package for complex network research" *InterJournal, Complex Systems*, 2006, 1695.
- [32] Sade N, Gebremedhin A, Moshelion M. Risk-taking plants: anisohydric behavior as a stress-resistance trait. *Plant Signaling & Behavior*, 2012, 7(7): 767-770.
- [33] Scoffoni C, Rawls M, McKown A, Cochard H, Sack L. Decline of leaf hydraulic conductance with dehydration: relationship to leaf size and venation architecture. *Plant Physiology*, 2011, 156(2): 832-843.
- [34] Ackerly D. Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs*, 2004, 74(1): 25-44.
- [35] Marks C O, Lechowicz M J. Alternative designs and the evolution of functional diversity. *The American Naturalist*, 2006, 167(1): 55-66.
- [36] He N P, Li Y, Liu C C, Xu L, Li M X, Zhang J H, He J S, Tang Z Y, Han X G, Ye Q, Xiao C W, Yu Q, Liu S R, Sun W, Niu S L, Li S G, Sack L, Yu G R. Plant trait networks: improved resolution of the dimensionality of adaptation. *Trends in Ecology & Evolution*, 2020, 35(10): 908-918.
- [37] 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. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [38] Méndez-Alonzo R, Ewers F W, Jacobsen A L, Pratt R B, Scoffoni C, Bartlett M K, Sack L. Covariation between leaf hydraulics and biomechanics is driven by leaf density in Mediterranean shrubs. *Trees*, 2019, 33(2): 507-519.
- [39] Shipley B, Lechowicz M J, Wright I, Reich P B. Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. *Ecology*, 2006, 87(3): 535-541.
- [40] Blackman C J, Brodribb T J, Jordan G J. Leaf hydraulic vulnerability is related to conduit dimensions and drought resistance across a diverse range of woody angiosperms. *New Phytologist*, 2010, 188(4): 1113-1123.
- [41] Powers J S, Vargas G G, Brodribb T J, Schwartz N B, Pérez-Aviles D, Smith-Martin C M, Becknell J M, Aureli F, Blanco R, Calderón-Morales E, Calvo-Alvarado J C, Calvo-Obando A J, Chavarría M M, Carvajal-Vanegas D, Jiménez-Rodríguez C D, Murillo Chacon E, Schaffner C M, Werden L K, Xu X T, Medvigy D. A catastrophic tropical drought kills hydraulically vulnerable tree species. *Global Change Biology*, 2020, 26(5): 3122-3133.
- [42] Lamont B B, Groom P K, Williams M, He T H. LMA, density and thickness: recognizing different leaf shapes and correcting for their nonlaminarity. *New Phytologist*, 2015, 207(4): 942-947.
- [43] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(30): 11001-11006.
- [44] Sack L, Cowan P D, Jaikumar N, Holbrook N M. The 'hydrology' of leaves: co-ordination of structure and function in temperate woody species. *Plant, Cell & Environment*, 2003, 26(8): 1343-1356.
- [45] Oliveira R S, Eller C B, de V Barros F, Hirota M, Brum M, Bittencourt P. Linking plant hydraulics and the fast-slow continuum to understand resilience to drought in tropical ecosystems. *New Phytologist*, 2021, 230(3): 904-923.