

格氏栲天然林林窗植物群落功能性状的变异

江 蓝¹ 魏晨思¹ 何中声^{1*} 朱 静¹ 邢 聪¹ 王雪琳¹ 刘金福¹ 沈彩霞²
施友文³

¹福建农林大学林学院, 海峡自然保护区研究中心, 生态与资源统计福建省高校重点实验室, 福州 350002; ²三明莘口格氏栲自然保护区管理站, 福建三明 365000; ³福建省林业调查规划院, 福州 350003

摘 要 林窗是森林更新演替的重要环节, 揭示林窗环境下功能性状变异来源及其相对贡献, 有助于阐明植物对林窗环境的响应。该研究以中亚热带格氏栲(*Castanopsis kawakamii*)天然林为对象, 设置9个不同大小的林窗样地, 运用方差分解探讨林窗、物种和个体对叶性状变异的相对贡献, 采用线性回归分析不同大小林窗下群落性状变化及种间和种内性状变异的重要性。研究发现: (1)格氏栲天然林林窗植物比叶面积、叶干物质含量、叶厚和叶绿素含量由种间性状变异主导, 叶氮含量由种内性状变异主导, 叶磷含量受林窗大小影响最大。(2)群落叶磷含量与林窗大小具有显著正相关关系, 土壤温度和水解氮含量对群落叶磷含量具有显著正效应, 土壤有效磷含量具有显著负效应。(3)沿林冠开放度的群落叶磷含量变化主要由种内性状变异引起, 优势种扮演着重要角色。结果表明, 格氏栲天然林林窗环境下植物功能性状仍以种间性状变异为主(平均41%), 但沿林窗环境梯度的群落性状变化主要源自种内性状变异, 通过植物表型可塑性响应环境改变, 优势种作用明显。

关键词 性状变异; 林窗大小; 种间性状变异; 种内性状变异; 群落性状

江蓝, 魏晨思, 何中声, 朱静, 邢聪, 王雪琳, 刘金福, 沈彩霞, 施友文 (2022). 格氏栲天然林林窗植物群落功能性状的变异. 植物生态学报, 46, 267-279. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0350

Functional trait variation of plant communities in canopy gaps of *Castanopsis kawakamii* natural forest

JIANG Lan¹, WEI Chen-Si¹, HE Zhong-Sheng^{1*}, ZHU Jing¹, XING Cong¹, WANG Xue-Lin¹, LIU Jin-Fu¹, SHEN Cai-Xia², and SHI You-Wen³

¹College of Forestry, Cross-Strait Nature Reserve Research Center, Key Laboratory of Fujian Universities for Ecology and Resources Statistics, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; ²Administration Station of *Castanopsis kawakamii* Nature Reserve in Xinkou of Sanming, Sanming, Fujian 365000, China; and ³Forest Inventory and Planning Institute of Fujian Province, Fuzhou 350003, China

Abstract

Aims Canopy gaps are a vital part of forest regeneration and succession. This paper aims to reveal the sources of functional trait variations and their relative contributions under forest canopy gaps. This will help to clarify the response of the plants to canopy gaps.

Methods The study was conducted in a natural forest of *Castanopsis kawakamii* in the central subtropical zone. Nine permanent plots with different sizes were set up under canopy gaps of this forest. The relative contributions of the gaps, species, and individuals to leaf trait variations were investigated using variance decomposition. Linear regression was used to analyze the importance of community mean trait variation and inter- and intraspecific trait variation among the different sizes of canopy gaps.

Important findings The variations of specific leaf area, leaf dry matter content, leaf thickness, and chlorophyll content of plants under canopy gaps were dominated by interspecific trait differences. Leaf nitrogen content was mainly varied within species, while the leaf phosphorus content was most affected by the size of canopy gap. The leaf phosphorus content had a significant positive correlation with gap size. This correlation may be mediated by the positive effect of soil temperature and hydrolyzed nitrogen and the negative effect of available phosphorus content. With the increase of canopy openness, the change of community phosphorus content was mainly caused by intraspecific trait variation, in which the dominant species played an important role. In conclusion, plant functional traits were still dominated by interspecific trait variation (41% on average) in the *Castanopsis*

收稿日期Received: 2021-10-04 接受日期Accepted: 2022-01-14

基金项目: 国家自然科学基金(31700550)和福建省自然科学基金(2019J01367)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31700550) and the Natural Science Foundation of Fujian Province (2019J01367).

* 通信作者Corresponding author (jxhzs85@fafu.edu.cn)

kawakamii natural forest, but the changes in community traits along the gap size gradients were mainly originated from intraspecific trait variation, which responded to the environmental changes through plant phenotypic plasticity, especially for dominant species.

Key words trait variation; gap size; interspecific variation; intraspecific variation; community trait

Jiang L, Wei CS, He ZS, Zhu J, Xing C, Wang XL, Liu JF, Shen CX, Shi YW (2022). Functional trait variation of plant communities in canopy gaps of *Castanopsis kawakamii* natural forest. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 46, 267-279. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0350

植物功能性状是指能影响植物繁殖、生长、存活和最终适合度的植物形态、生理和物候属性(Violle *et al.*, 2007; 刘晓娟和马克平, 2015)。它反映了植物对生长环境的响应和适应, 有效联系植物个体特征与环境变化, 并对生态系统功能产生影响(Webb *et al.*, 2010; 唐青青等, 2016)。由于外界环境差异, 植物功能性状可产生不同程度变异, 探究异质生境下的植物功能性状变异能够揭示随环境变化的主要生态过程(Shipley *et al.*, 2016)。

不同环境下植物功能性状变异由种间性状变异和种内性状变异组成(Díaz *et al.*, 2004)。种间性状变异是指不同物种之间的功能性状差异, 主要由物种属性决定。种内性状变异指同一物种内不同个体之间的性状差异, 来源于表型可塑性和遗传多样性。然而, 沿环境梯度的植物功能性状研究通常以物种性状平均值表示, 忽略了种内个体之间的性状差异(Messier *et al.*, 2010)。越来越多证据表明, 种内性状变异不可忽略。Siefert等(2015)对625个群落36个性状的研究表明, 种内性状变异解释了群落内总性状变异的25%和群落间性状变异的32%。Albert等(2010)对13种生活型物种的研究发现, 约30%的性状变异来自种内, 其中叶氮和叶碳含量的种内变异性最高。我国亚热带常绿阔叶林植物比茎密度的种内性状变异解释量高达51.50% (唐青青等, 2016)。种内性状变异除能解释群落性状变异外, 对群落构建和生态系统功能也具有重要影响(Violle *et al.*, 2012; Benavides *et al.*, 2021)。群落构建方面, Jung等(2010)发现种内性状变异有助于更多物种通过生物和非生物筛, 促进物种共存。Siefert (2012)使用零模型也得出, 包含种内性状变异能增强环境过滤的影响, 提供更为全面的群落构建信息。生态系统功能方面, Laforest-Lapointe等(2014)发现种内性状变异是决定植物能否应对气候变化和其他环境因子改变的重要因素; 对青藏高原草地群落的研究也发现, 种内性状变异主导了年际间气候波动引起的草地群落功能多样性变化, 缓冲了气候波动对群落的影响,

对群落稳定性有正向作用(Chen *et al.*, 2019)。忽略种内性状变异, 只考虑种间功能性状, 会低估物种间生态位和功能性状重叠, 可能对基于性状的物种共存、群落功能与群落动态的理解产生偏差(Violle *et al.*, 2012)。尽管各组织尺度的性状变异来源分析已有较多成果, 但受空间范围、物种类型、性状选择等因素影响, 功能性状变异在不同区域的相对大小仍存在争议(Albert *et al.*, 2010; Siefert *et al.*, 2015)。

林窗是森林群落中林冠层树木死亡或人为移除从而形成的林中空隙(Watt, 1947)。作为一种经常发生的小尺度干扰, 林窗是森林动态循环的关键环节(梁晓东和叶万辉, 2001), 林窗形成释放了林内生存空间与可获得性资源, 实现了林中生态资源的重新分配(龙翠玲, 2008; Zhu *et al.*, 2014; 李强等, 2019)。林窗大小是林窗最基本特征之一, 随着林窗面积增大, 光照、温度、水分与土壤等环境因子呈现一定空间变异(He *et al.*, 2012, 2015)。不同大小林窗即不同资源状态, 具有差异化的资源有效性(龙翠玲, 2006), 促使植物最大化利用资源, 提高个体适合度, 最终引起群落内物种生态位分化(Nishimura *et al.*, 2010)。其分化结果主要表现在3个方面: 一是群落内物种组成变化, 尤其是喜光和耐阴树种变化。大林窗因具有更多可利用光资源易于喜光先锋树种生长, 小林窗则更利于耐阴树种建植(Zhu *et al.*, 2014; 罗丝琼等, 2020)。另一方面, 林窗也促进了某些特定树种定居。Yan等(2010)研究发现, 林窗内土壤种子与地上植被的相似性与林窗面积成反比, 林窗内种子植物种类是林内的1.25倍。邻域种源物种丰富度是林窗内物种丰富度的决定因素之一(刘何铭等, 2015)。二是物种生态位宽度及生态位重叠变化。林窗与林下生态位宽度变化具有物种特异性, 如亚热带常绿阔叶林的格氏栲(*Castanopsis kawakamii*)、光叶山矾(*Symplocos lancifolia*)和千里香(*Murraya paniculata*)在林窗中生态位宽度要高于林下, 而红皮糙果茶(*Camellia crapnelliana*)、木荷(*Schima*

superba)与矩叶鼠刺(*Itea oblonga*)的生态位宽度林下高于林窗(何中声等, 2012a)。尽管生态位宽度因物种而异, 但林窗有助于降低种间生态位重叠, 缓解激烈的种间竞争, 促进物种共存(龙翠玲, 2006; 何中声等, 2012b)。三是植物功能性状变异, 即植物通过表型可塑性响应环境变化。对寒温带落叶林的研究发现, 人为创造林窗导致物种幼苗的光饱和速率和相对生长速率显著增加(Oguchi *et al.*, 2017)。对紫楠(*Phoebe sheareri*)的研究也发现, 林窗中紫楠幼苗的叶长、叶面积和叶周长显著低于林下生境(周俊宏等, 2015)。然而目前植物响应林窗变化研究以物种组成和更新生态位研究较多, 林窗特征对植物功能性状及其变异分解的相关研究则较少, 难以深入理解林窗在物种共存与更新中的重要作用。

福建三明格氏栲省级自然保护区分布着世界范围内面积较大、分布较集中的格氏栲天然群落, 有“世界格氏栲林”之称(何中声等, 2012a)。目前, 三明格氏栲种群面临衰退, 林冠层出现严重断层现象, 林窗数量增多(刘金福等, 2006)。前期研究发现, 林窗能有效提高群落物种多样性和系统发育多样性(陈博等, 2021), 降低物种间生态位重叠(何中声等, 2012b), 有利于群落物种共存和天然更新。但植物功能性状如何响应林窗变化, 尤其林窗大小影响植物功能性状变异的研究目前鲜有报道, 这限制了对森林动态循环中植物适应性的深入理解。为探究格氏栲天然林林窗大小对植物功能性状变异的影响, 分析变异来源及其相对贡献, 通过设置不同大小林窗固定样方测量植物功能性状, 以研究: (1)格氏栲天然林林窗环境下, 植物功能性状变异来源的相对贡献如何? (2)植物群落性状是否随林窗大小而改变? (3)不同大小林窗间, 种间和种内性状变异的相对重要性如何?

1 材料和方法

1.1 研究区概况

格氏栲天然林位于福建三明市郊西南部(26.12°–26.17° N、117.40°–117.45° E)。研究区为中亚热带季风气候, 年平均气温19.5 °C, 极端最低气温–5.5 °C, 最高气温40 °C。海拔180–604 m, 属低山丘陵区, 最高峰604.2 m。林内土壤以山地暗红壤为主, 其次为山地红壤、黄壤和紫色土, 土壤腐殖质丰富, 水肥条件良好。格氏栲天然林为典型中亚热带

常绿阔叶林, 以格氏栲为建群种, 群落结构复杂, 成层现象明显(何中声等, 2012b)。由于格氏栲种群现呈衰退趋势, 林冠层断层现象严重, 格氏栲天然林林窗数量增多(何中声等, 2012a)。

1.2 数据获取

林窗分为实际林窗和扩展林窗, 实际林窗指林冠层空隙向下投影的土地面积或空间(梁晓东和叶万辉, 2001), 是阳光垂直照射的部分, 而扩展林窗是由组成林冠空隙的边界木所围成的土地面积或空间(梁晓东和叶万辉, 2001), 其面积高于实际林窗, 包括了阳光照射及其向林下过渡的部分。一般而言, 林窗大小由实际林窗计算得到, 而林窗植被调查选择扩展林窗, 格氏栲林也采取相同方法, 即拍摄实际林窗计算林窗大小, 扩展林窗内进行物种调查。2018年3月, 对格氏栲自然保护区内林窗集中分布区域实地踏查后, 随机选择不同大小的林窗共9个(图1)。每个林窗定为一个样方, 根据林窗边界木确定样方范围。在样方中心, 利用尼康D7200搭配鱼镜头拍摄冠层林窗图片, 采用半球面影像法计算林窗面积(Hu & Zhu, 2009), 利用Gap Light Analyzer Version 2.0图像处理软件进行冠层半球影像分析, 输入样地经纬度和海拔等信息作为分析参数后, 可得到林冠开放度。林冠开放度指从林地中一点向上仰视, 视野范围内未被林木枝体遮挡的天空球面的比例(朱教君, 2003), 本研究以林冠开放度作为林窗大小的度量(表1)。样方确定后, 对样方内所有胸径大于1 cm植株进行编号挂牌并记录物种名。

植物功能性状选择6个常见叶片性状: 比叶面积、叶干物质含量、叶厚、叶绿素含量、叶氮含量和叶磷含量。比叶面积、叶绿素、叶氮和叶磷含量可直接或间接反映植物光合与碳获取能力, 叶干物质含量和叶厚能指示植物叶片的物理抵抗能力(Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013)。每个林窗样方内每个物种随机选择5株个体, 每个个体采集完全展叶并充分接受阳光照射且无病虫害的叶片约30片, 若不足5株个体, 则所有个体均采集叶片。从中选取5片大小均匀的叶片(含叶柄)测定比叶面积、叶干物质含量、叶厚和叶绿素含量。使用便携式叶面积仪(Yaxin-1242, 北京雅欣理仪科技有限公司)测定植物叶面积。采用分析天平测定叶片饱和鲜质量。使用数显游标卡尺避开叶片主脉分别测量叶片前、中、末端厚度, 以平均值作为厚度。采用便携式叶绿素

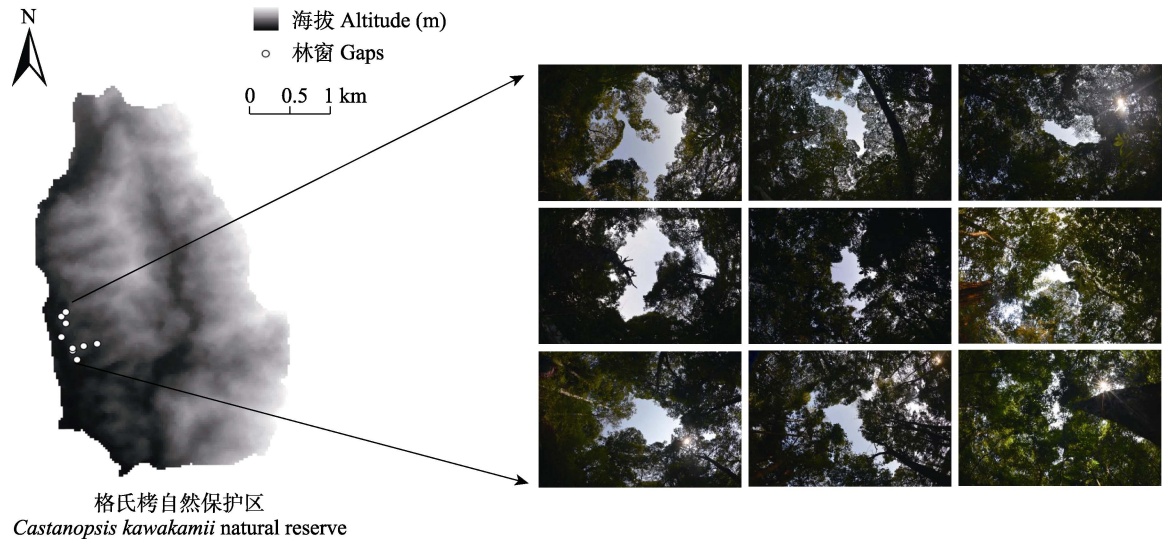


图1 格氏栲天然林林窗样方分布。
Fig. 1 Distribution of canopy gap plots in the *Castanopsis kawakamii* natural forest.

表1 格氏栲天然林林窗基本概况
Table 1 General information about canopy gaps in the *Castanopsis kawakamii* natural forest

林窗编号 Gap number	林窗面积 Gap area (m ²)	林冠开放度 Canopy openness (%)	海拔 Altitude (m)	物种数 Species number	主要树种 Dominate species
L1	210.56	31.96	224	24	格氏栲 <i>Castanopsis kawakamii</i> 桂北木姜子 <i>Litsea subcoriacea</i> 狗骨柴 <i>Diplospora dubia</i>
L2	200.38	23.92	211	18	格氏栲 <i>Castanopsis kawakamii</i> 桂北木姜子 <i>Litsea subcoriacea</i> 木荷 <i>Schima superba</i>
L3	207.57	29.91	214	22	格氏栲 <i>Castanopsis kawakamii</i> 桂北木姜子 <i>Litsea subcoriacea</i> 新木姜子 <i>Neolitsea aurata</i>
M1	74.22	17.34	196	11	格氏栲 <i>Castanopsis kawakamii</i> 黄绒润楠 <i>Machilus grijsii</i> 木荷 <i>Schima superba</i>
M2	70.59	11.56	214	18	格氏栲 <i>Castanopsis kawakamii</i> 桂北木姜子 <i>Litsea subcoriacea</i> 光叶山矾 <i>Symplocos lancifolia</i>
M3	74.65	19.21	188	13	格氏栲 <i>Castanopsis kawakamii</i> 桂北木姜子 <i>Litsea subcoriacea</i> 狗骨柴 <i>Diplospora dubia</i>
S1	32.11	7.45	225	16	桂北木姜子 <i>Litsea subcoriacea</i> 黄绒润楠 <i>Machilus grijsii</i> 茜树 <i>Aidia cochinchinensis</i>
S2	31.59	7.32	203	10	格氏栲 <i>Castanopsis kawakamii</i> 桂北木姜子 <i>Litsea subcoriacea</i> 木荷 <i>Schima superba</i>
S3	36.78	8.32	214	19	格氏栲 <i>Castanopsis kawakamii</i> 桂北木姜子 <i>Litsea subcoriacea</i> 榕叶冬青 <i>Ilex ficoidea</i>

仪(SPAD-502 plus, Konica Minolta, Tokyo, Japan)测定叶绿素相对含量。以上指标测定后,所有叶片放置105 ℃杀青10 min, 80 ℃烘干至恒质量,取出测量叶片干质量。比叶面积为叶面积与干质量的比值,采用靛蓝比色法测定植物叶片全氮含量,钼锑抗比色法测定叶片全磷含量(Pérez-Harguindeguy *et al.*,

2013)。本研究对格氏栲天然林林窗内共47种植物361株个体采集叶片样品。

林窗内选择海拔作为地形因子,环境因子选择土壤含水量、土壤温度、土壤pH、水解氮和有效磷含量。海拔由手持GPS (G138BD, UniStrong, 北京)在林窗样方中心处测得。土壤温度监测使用iButton

温度记录器(DS1922L-F50, Maxim, California, USA)测定。2018年3月将该温度记录器放置在各样方中心,设置每2 h记录一次数据,连续监测一年。计算一年数据的平均值作为每个样地的土壤温度。在林窗东、南、西、北、中5个方位采集土样,带回实验室测量土壤理化性质。土壤含水量用烘干法测定,土壤pH用电位法测定,土壤水解氮含量利用碱解-扩散法测定,有效磷含量用钼锑抗比色法测定(国家林业局, 1999)。

1.3 数据分析

种间和种内性状变异是功能性状变异的主体,本研究通过变异系数量化种间和种内性状变异程度,变异系数(CV)=标准差(σ)/平均值(μ)。种间性状变异由研究区所有物种平均性状值通过标准差和平均值计算得到(Jung *et al.*, 2010),其中物种平均性状值为物种在所有样方内全部个体的性状平均值。每个物种在每个林窗样方内所有个体的平均性状值称为种群平均性状值,计算物种在不同样方的种群平均性状值的标准差和平均值可得到该物种的种内性状变异(Jung *et al.*, 2010)。若物种仅在一个样方分布,则该物种无法计算种内性状变异。物种平均性状与种群平均性状的概念见图2。

为了解整个格氏栲林窗群落植物叶功能性状变异来源及其相对贡献,采用线性混合模型分解3个嵌套尺度(林窗、物种和个体)对性状变异的解释方差(Messier *et al.*, 2010)。格氏栲天然林共设有9个不同大小的林窗样方,每个样方内包含不同的物种,每个物种又由多个个体组成,由此构成林窗-物种-

个体的嵌套尺度。林窗尺度代表群落水平由林窗大小差异引起的局部微生境异质性功能性状的影响,可以指示非生物因素对性状变异的作用;物种尺度用于揭示种间性状变异的影响;个体尺度反映的是种内性状变异。由于功能性状数据不符合正态分布,故对数转换后进行后续分析。使用R 4.0.3软件“nlme”包基于限制性最大似然估计(REML)的“lme”函数拟合线性混合模型(Pinheiro *et al.*, 2020)。然后通过ape包对林窗、物种和个体3个嵌套尺度的功能性状进行方差分解(Paradis & Schliep, 2019)。方差分解构建的模型形式如下,以比叶面积为例:

$\text{varcomp.SLA} < -\text{varcomp}(\text{lme}(\text{SLA} \sim 1, \text{random} = \sim 1|\text{Gap}/\text{Species}/\text{Individual}, \text{data} = \text{GSK}, \text{na.action} = \text{na.omit}), 1)$ 。

式中,SLA表示比叶面积,Gap、Species和Individual分别为林窗、物种和个体,GSK为格氏栲林功能性状数据集,通过“varcomp”函数分离林窗、物种和个体对功能性状变异的相对贡献。

以样方内所有物种为对象,以物种在样方内的相对多度为权重计算群落加权平均性状值($\text{CWM}_{\text{population}}$)作为该样方的群落功能性状。 $\text{CWM}_{\text{population}}$ 计算公式如下:

$$\text{CWM}_{\text{population}} = \sum_{i=1}^S p_i \times \text{trait}_i \quad (1)$$

式中, S 为每个林窗样方的物种数, p_i 为物种 i 在每个林窗样方中的相对多度, trait_i 为物种 i 在每个林窗样方内所有个体的性状均值(即种群平均性状值)。每个样方物种数与优势种情况见表1。采用线性回归拟

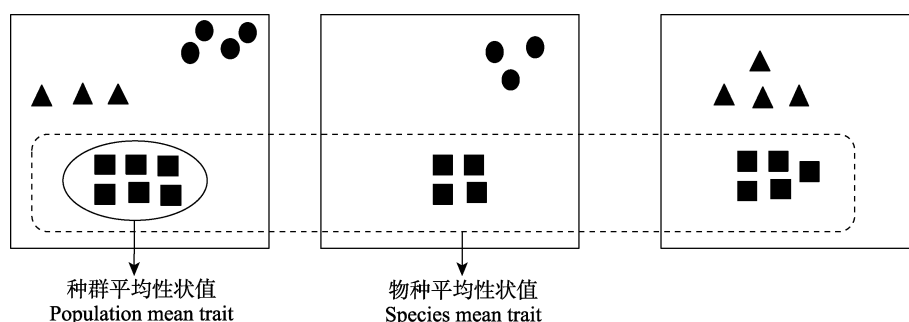


图2 物种平均性状值与种群平均性状值概念示意图(参考Jung *et al.*, 2010)。图中粗实线方框代表一个群落或样方,某一物种的种群平均性状值是群落内该种群不同个体的性状平均值,即图中实线椭圆形所示部分。某一物种的物种平均性状值为分布于所有群落的所有个体的性状均值,即图中虚线矩形所示部分。

Fig. 2 Conceptual illustration of species mean trait and population mean trait (developed based on Jung *et al.*, 2010). The thick solid rectangle represents a community or plot. The population mean trait value of a species is the average of different individual trait values in the plot, as shown by solid ellipse. The species mean trait value is the average of all individual trait values distributed in all plots, as shown by the dotted rectangle.

合群落功能性状CWM_{population}与林冠开放度之间的关系,分析林窗大小如何影响CWM_{population}。为明确驱动CWM_{population}变化的主要环境因素,首先对所有因子(海拔、土壤含水量、土壤温度、土壤pH、土壤水解氮和土壤有效磷含量)进行正态性检验,由于数据不符合正态分布,对数据进行对数转换。之后,利用逐步回归结合赤池信息准则(AIC)筛选最优模型确定影响因子(附录I),并采用方差膨胀因子(VIF)分析变量间的共线性,剔除VIF > 3的影响因子以保证因子间无明显共线性(附录II)。最后,采用线性模型分析影响CWM_{population}的关键影响因子。采用R 4.0.3进行正态性检验、逐步回归和线性回归,“vegan”包实现VIF去除共线性(Oksanen *et al.*, 2020)。

为了解沿环境梯度群落平均性状变化的种间和种内相对贡献,根据Cornwell和Ackerly (2009)的研究,还计算了基于物种平均性状值的群落加权平均性状CWM_{species}。CWM_{species}与CWM_{population}的不同之处在于,CWM_{population}同时包含了物种组成变化和种内性状变异,而CWM_{species}沿环境梯度的变化完全由物种组成改变引起。因此,二者与林冠开放度的回归斜率比值为种间性状变异的相对贡献,回归斜率相对减少量为种内性状变异贡献。

2 结果

2.1 林窗环境下植物功能性状变异系数

格氏栲天然林林窗环境下,叶磷含量和叶干物质含量的种间性状变异系数较高(表2),分别为0.28和0.25,叶绿素含量和比叶面积较低,分别为0.04和0.08。平均种内性状变异系数最高的是叶磷含量,比叶面积最低。其中格氏栲、狗骨柴(*Diplospora dubia*)、桂北木姜子(*Litsea subcoriacea*)、虎皮楠(*Daphniphyllum oldhami*)和黄绒润楠(*Machilus grijsii*)在不同大小林窗的种内性状变异系数较大。

2.2 格氏栲林窗环境下植物功能性状变异来源分析

格氏栲天然林林窗环境下植物功能性状变异来源因所选性状不同而有所差异(图3),大致可分为3类。第一类,环境主导。主要为叶磷含量,其性状变异主要来自于林窗(62%)。第二类,种间性状变异主导。包括比叶面积、叶干物质含量、叶厚和叶绿素含量,种间性状变异对这4个性状的解释量在45%–65%。第三类,种内性状变异主导。种内性状

变异对叶氮含量的解释量高达72%,是叶氮含量变异最主要来源。林窗、种间性状变异和种内性状变异平均解释量分别为23%、41%和30%。

2.3 林窗大小异质生境中群落功能性状变化

林冠开放度与群落功能性状的回归分析如图4所示。6个群落功能性状中,仅群落叶磷含量与林冠开放度具有显著线性关系($R^2 = 0.67, p < 0.05$),表现为随林冠开放度增加,群落叶磷含量越高。

2.4 群落功能性状变化影响因子分析

线性模型分析发现,非生物因子对除叶绿素含量外的所有性状均具有显著影响(图5)。比叶面积受土壤温度的影响显著;干物质含量受水解氮和有效磷含量影响显著;土壤温度和海拔显著影响叶片厚度;群落叶氮含量受土壤温度、土壤水解氮含量和土壤有效磷含量的影响显著;对于群落叶磷含量,土壤温度和土壤水解氮含量对其具有显著正效应,土壤有效磷含量对其具有显著负效应。

2.5 不同林窗大小群落叶磷性状的变异来源分解

由于随林冠开放度增大,仅群落叶磷含量(LPC)具有显著变化,因此分析了基于种群平均性状值的CWM_{population_LPC}和物种平均性状值的CWM_{species_LPC}与林冠开放度的线性回归关系(表3)。CWM_{population_LPC}拟合的回归斜率为0.016, CWM_{species_LPC}拟合的回归斜率为0.003。种间性状变异对CWM_{population_LPC}的相对重要性为17.79%,而种内性状变异的相对贡献为82.21%。

3 讨论

3.1 格氏栲天然林林窗环境下植物功能性状的变异来源

格氏栲林窗环境下植物功能性状变异来源依性状不同而有所差异。比叶面积、叶干物质含量、叶厚和叶绿素含量由种间性状变异主导,种内性状变异解释了72%的叶氮含量变异,而叶磷含量受林窗影响较大(图3)。叶片化学性状比形态性状具有更高的种内性状变异(Siefert *et al.*, 2015),加拿大老龄林叶氮含量也具有较大种内性状变异(Auger & Shipley, 2013),本研究的叶氮含量变异与之相符,但叶磷含量的种内性状变异低于其他性状。其原因可能在于林窗引起的生境异质性作为叶磷性状变异最主要来源,降低了种内性状变异的相对贡献。回归分析也表明群落叶磷含量沿林窗大小具有显著变

表2 格氏栲天然林林窗环境下植物种间与种内性状变异系数

Table 2 Coefficient of variation of inter- and intraspecific functional traits in canopy gaps of the *Castanopsis kawakamii* natural forest

物种 Species	种内性状变异系数 Coefficient of variation of intraspecific functional traits					
	SLA	LDMC	Chl	LT	LNC	LPC
八角枫 <i>Alangium chinense</i>	—	—	—	—	—	—
白花苦灯笼 <i>Tarenna mollissima</i>	0.22	0.37	0.03	0.26	0.34	0.23
赤楠 <i>Syzygium buxifolium</i>	0.04	0.23	0.05	0.16	0.21	0.44
冬青 <i>Ilex chinensis</i>	0.07	0.13	0.02	0.09	0.13	0.21
短尾越桔 <i>Vaccinium carlesii</i>	0.02	0.72	0.04	0.16	0.40	0.44
格氏栲 <i>Castanopsis kawakamii</i>	0.04	0.66	0.75	0.61	0.71	0.72
狗骨柴 <i>Diplospora dubia</i>	0.03	0.71	0.85	0.76	0.73	0.84
光叶山矾 <i>Symplocos lancifolia</i>	0.04	0.23	0.03	0.08	0.10	0.37
广东冬青 <i>Ilex kwangtungensis</i>	0.01	0.58	0.04	0.10	0.24	0.01
桂北木姜子 <i>Litsea subcoriacea</i>	0.03	0.81	0.93	0.79	0.76	1.09
褐毛石楠 <i>Photinia hirsuta</i>	0.01	0.10	0.04	0.08	0.12	0.62
红皮糙果茶 <i>Camellia crapnelliana</i>	0.08	0.14	0.01	0.04	0.04	0.39
虎皮楠 <i>Daphniphyllum oldhami</i>	0.04	0.57	0.68	0.54	0.63	0.69
华南桂 <i>Cinnamomum austrosinense</i>	0.03	0.39	0.02	0.05	0.20	0.44
黄绒润楠 <i>Machilus grijsii</i>	0.10	0.55	0.60	0.48	0.48	0.90
幌伞枫 <i>Heteropanax fragrans</i>	0.05	0.15	0.01	0.42	0.04	0.01
矩叶鼠刺 <i>Itea oblonga</i>	0.03	0.15	0.01	0.08	0.11	0.29
罗浮栲 <i>Castanopsis faberi</i>	—	—	—	—	—	—
罗浮柿 <i>Diospyros morrisiana</i>	0.16	0.36	0.00	0.27	0.23	0.59
毛冬青 <i>Ilex pubescens</i>	0.04	0.30	0.03	0.17	0.26	0.41
米槠 <i>Castanopsis carlesii</i>	0.03	0.11	0.03	0.07	0.03	0.16
闽楠 <i>Phoebe bournei</i>	0.00	0.12	0.01	0.03	0.08	0.13
木荷 <i>Schima superba</i>	0.06	0.12	0.02	0.13	0.12	0.54
木姜叶柯 <i>Lithocarpus litseifolius</i>	0.01	0.20	0.00	0.03	0.54	0.31
茜树 <i>Aidia cochinchinensis</i>	0.09	0.37	0.01	0.11	0.09	0.30
日本杜英 <i>Elaeocarpus japonicus</i>	0.05	0.35	0.38	0.35	0.46	0.61
绒毛山胡椒 <i>Lindera nacusua</i>	—	—	—	—	—	—
榕叶冬青 <i>Ilex ficoidea</i>	0.00	0.49	0.01	0.13	0.02	0.14
山鸡椒 <i>Litsea cubeba</i>	—	—	—	—	—	—
山杜英 <i>Elaeocarpus sylvestris</i>	0.06	0.18	0.03	0.06	0.51	0.07
山矾 <i>Symplocos sumuntia</i>	0.02	0.06	0.02	0.08	0.18	0.42
千里香 <i>Murraya paniculata</i>	0.04	0.30	0.03	0.08	0.22	0.16
石斑木 <i>Rhaphiolepis indica</i>	—	—	—	—	—	—
石楠 <i>Photinia serrulata</i>	—	—	—	—	—	—
树参 <i>Dendropanax dentiger</i>	—	—	—	—	—	—
光亮山矾 <i>Symplocos lucida</i>	—	—	—	—	—	—
酸味子 <i>Antidesma japonicum</i>	0.13	0.20	0.04	0.27	0.11	0.55
台湾冬青 <i>Ilex formosana</i>	—	—	—	—	—	—
甜槠 <i>Castanopsis eyrei</i>	—	—	—	—	—	—
细枝柃 <i>Eurya loquaiana</i>	0.06	0.07	0.02	0.19	0.06	0.57
香港新木姜子 <i>Neolitsea cambodiana</i> var. <i>glabra</i>	0.02	0.17	0.02	0.07	0.06	0.54
香叶树 <i>Lindera communis</i>	—	—	—	—	—	—
小叶蚊母树 <i>Distylium buxifolium</i>	—	—	—	—	—	—
新木姜子 <i>Neolitsea aurata</i>	0.02	0.13	0.01	0.08	0.07	0.31
杨桐 <i>Adinandra millettii</i>	—	—	—	—	—	—
野含笑 <i>Michelia skinneriana</i>	—	—	—	—	—	—
油茶 <i>Camellia oleifera</i>	0.03	0.07	0.02	0.12	0.10	0.46
种间性状变异 Coefficient of variation of interspecific functional traits	0.08	0.25	0.04	0.16	0.13	0.28
平均种内性状变异 Mean coefficient of variation of intraspecific functional trait	0.05	0.31	0.14	0.21	0.25	0.42

Chl、LDMC、LNC、LPC、LT和SLA分别为叶绿素含量、叶干物质含量、叶氮含量、叶磷含量、叶厚和比叶面积。表中“—”表示该物种仅在一个样方分布,无法计算种内性状变异系数。

Chl, LDMC, LNC, LPC, LT and SLA were leaf chlorophyll content, leaf dry matter content, leaf nitrogen content, leaf phosphorus content, leaf thickness and specific leaf area. The symbol “—” in the table means that the species only distributes in one plot, so that this species can not calculate intraspecific coefficient of variation.

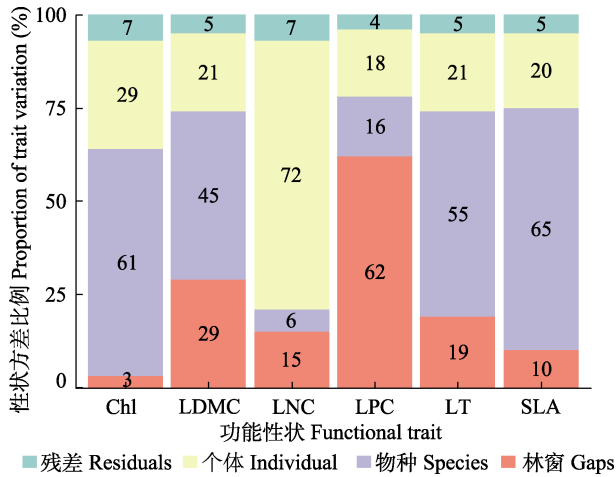


图3 格氏栲天然林林窗环境下植物功能性状变异来源分析。变异主要来源于嵌套的3个部分,分别为林窗、物种和个体。图中数值为对应的方差解释量,解释量越高,表明该因素对性状变异的影响越大。Chl、LDMC、LNC、LPC、LT和SLA分别为叶绿素含量、叶干物质含量、叶氮含量、叶磷含量、叶厚和比叶面积。

Fig. 3 The variation partitioning of plant functional traits under canopy gaps in the *Castanopsis kawakamii* natural forest. The variation mainly comes from three nested parts, namely gap, species and individual. The value in the figure is the explanatory variance. The higher the variance explained, the greater the influence of the factor on trait variation. Chl, LDMC, LNC, LPC, LT and SLA were leaf chlorophyll content, leaf dry matter content, leaf nitrogen content, leaf phosphorus content, leaf thickness and specific leaf area.

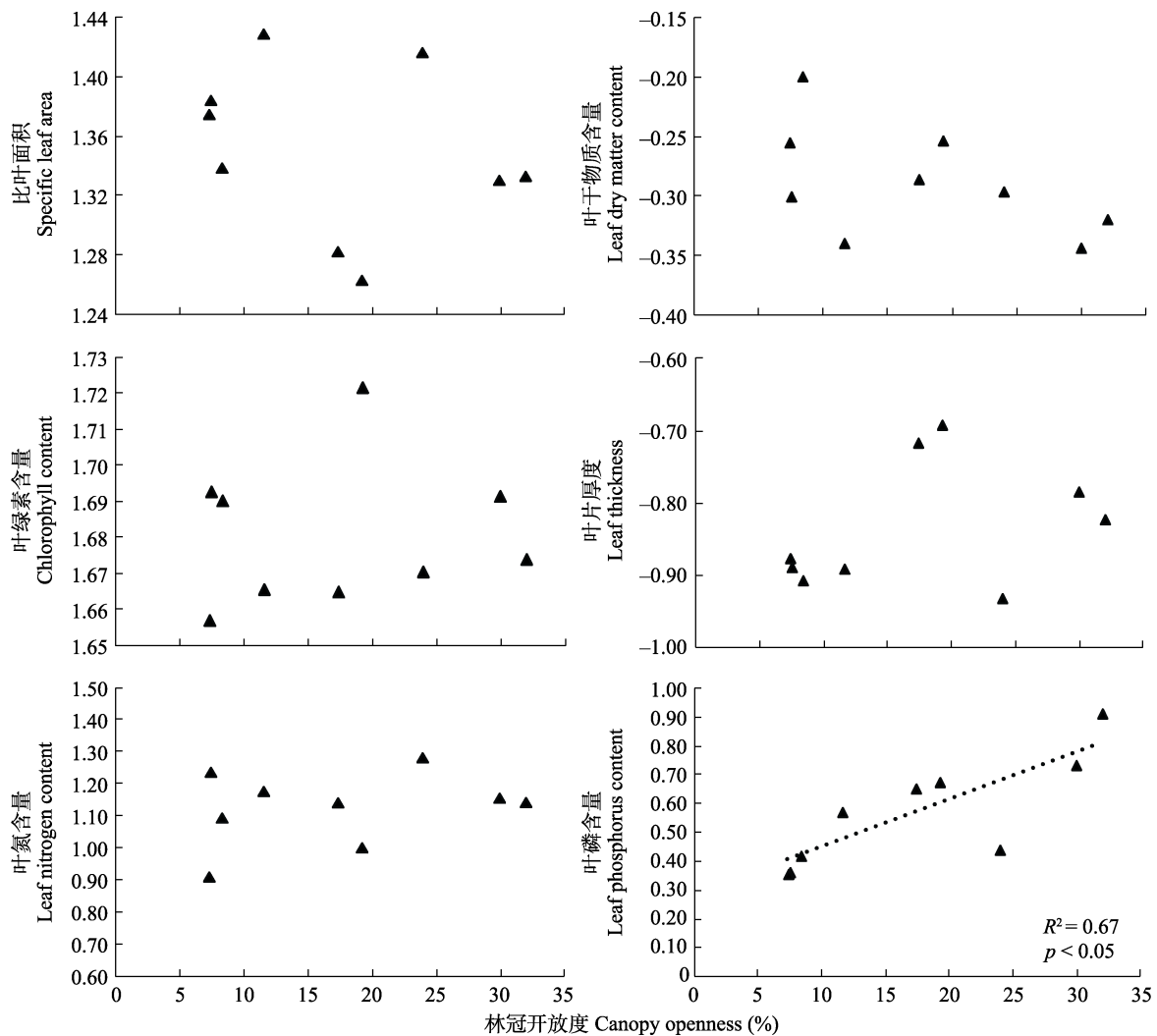


图4 不同大小林窗异质生境中群落加权平均性状变化。图中功能性状为对数转换后数值。

Fig. 4 Changes in community weight mean of leaf functional traits among different size of canopy gaps. Functional traits in the figure were log-transformed values.

化(图4)。环境条件对叶磷含量的影响在星斗山(吴漫玲等, 2019)和延河流域(张莉等, 2013)均有报道, 尤其星斗山, 海拔显著影响了叶磷含量, 而对叶氮含

量影响不显著。此外, 林窗样地较少, 样本量偏低, 也可能造成叶磷和叶氮含量变异来源的差异。总的来说, 种内、种间和环境对性状变异的相对大小具

有性状特异性, 叶磷含量主要由林窗变化引起, 叶氮含量种内性状变异占优势, 经济谱性状变异更多来源于种间。

3.2 林窗环境下群落叶磷含量影响因素分析

林冠开放度变化引起光环境改善, 促进了格氏栲天然林植物群落叶磷含量的显著提高(图4)。磷是植物光合作用必不可少的元素, 是组成ATP及多种

光合辅酶的重要成分, 直接参与光合磷酸化与碳同化(程滨等, 2010), 一定程度上增加叶磷含量可提高植物光合效率。根据生长速率假说(Elser *et al.*, 2000), 有机体内磷含量直接影响生长率变化, 当有机体内磷含量丰富时, 能满足细胞合成核糖体和蛋白质的需求, 有机体具有较高生长率。因而, 随着林冠开放度增大, 林窗内植物通过提高叶磷含量, 增强植物

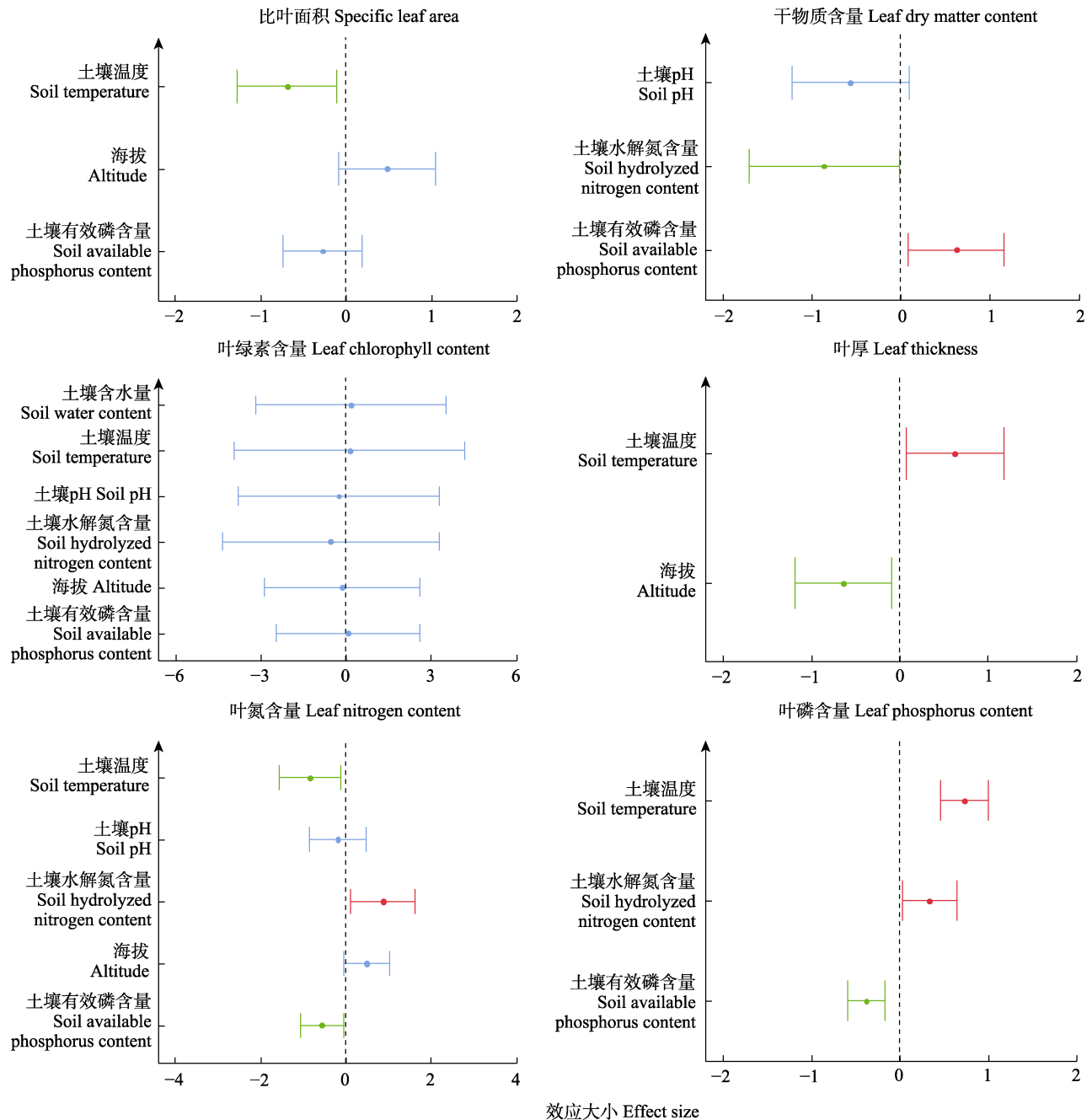


图5 非生物因子对群落加权平均性状的线性模型分析。图中蓝色线条表示该因子对群落性状无显著效应, 红色线条表示具有显著正效应, 绿色线条为显著负效应。显著水平为0.05。

Fig. 5 Linear regression analysis of abiotic factors for community weight mean of leaf functional traits. The blue line indicates no significant effect of the factor on CWM, the red line indicates a significant positive effect, and the green line indicates a significant negative effect. The significance level is 0.05.

表3 群落叶磷含量的种间和种内来源分析

Table 3 Relative importance of inter- and intraspecific variability for community mean of leaf phosphorus content

变异来源 Source of variability	响应变量 Predictive variable	预测变量 Response variable	斜率 Slope	R^2	p	相对重要性 Relative importance (%)
种间和种内 Inter- and intraspecific	CO	CWM _{population_LPC}	0.016	0.67	0.007	100.00
种间 Interspecific	CO	CWM _{species_LPC}	0.003	0.62	0.012	17.79
种内 Intraspecific	—	—	—	—	—	82.21

CWM_{population_LPC}和CWM_{species_LPC}分别是基于种群平均性状值和物种平均性状值计算的群落叶磷含量。CO, 林冠开放度。

CWM_{population_LPC} and CWM_{species_LPC} are community mean values of leaf phosphorus content calculated by population mean trait and species mean trait, respectively. CO, canopy openness.

光合能力,以快速生长的策略适应林窗生境。植物叶磷含量主要来源于土壤磷吸收,磷作为中国南方土壤主要限制元素,格氏栲天然林土壤有效磷含量仅12.05 mg·kg⁻¹ (附录III),显著低于全国平均水平(27.9 mg·kg⁻¹)(张俊伶等, 2020)。土壤磷限制充当一个环境筛,导致群落叶磷含量受环境制约较大。线性模型发现,格氏栲林窗中土壤磷含量对群落叶磷含量具有显著负效应。土壤磷主要来源于凋落物分解,冯雪萍等(2017)对格氏栲林凋落物与土壤化学计量的研究表明,大林窗和中林窗凋落物磷含量与土壤磷含量呈显著负相关关系,说明土壤养分消耗高于凋落物分解回归,加之南方土壤淋溶作用强烈,磷限制严重,植物对磷有较大需求,促成了土壤磷含量对群落叶磷含量的显著负效应,符合营养奢侈假说(Chapin III, 1980),即养分冲刷较大生境中植物养分吸收超过即时生长所需,有助于土壤养分储备耗尽时支持自身生长。除土壤磷含量影响外,土壤温度对植物叶磷含量也有显著正效应,生物地球化学假说为植物叶磷含量变化提供了重要解释(Reich & Oleksyn, 2004)。该假说指出,温度影响土壤微生物活性和有机质分解与矿化,进而改变植物对土壤磷的可用性,温度升高能促进植物叶磷含量提升(Reich & Oleksyn, 2004)。格氏栲天然林植物叶磷含量对土壤温度的响应一定程度上支持生物地球化学假说,但土壤温度对叶氮含量具有显著负效应,这与Reich和Oleksyn (2004)基于全球尺度的研究结果一致。群落性状如比叶面积、叶干物质含量、叶厚、叶绿素和叶氮含量随着林冠开放度增大无显著变化,这可能受本研究样本量太小影响(仅9个群落性状值),从而降低了回归方程的稳定性,今后研究需扩大林窗样地数量,保证足够的样本量。总体而言,群落叶磷含量是响应格氏栲天然林林窗大小最敏感的性状,群落叶磷含量可能受到林冠开放度、土壤温度、水解氮和土壤磷含量的共同影响。林窗

大小引起的微环境异质性是功能性状适应性变化的潜在原因。

3.3 群落叶磷含量种间和种内来源的相对重要性

不同大小林窗间,群落叶磷含量变化的82.21%来源于种内性状变异,17.79%来源于种间性状变异,表明沿环境梯度的种内性状变异是群落叶磷含量变化的主体,群落间物种组成差异对群落叶磷含量的影响相对较小。由表2可知,种内性状变异系数在各物种之间变化很大,群落内优势种格氏栲、桂北木姜子、狗骨柴、黄绒润楠等种内性状变异系数均较高,表明优势种在林窗环境下具有较大的表型可塑性。对林窗群落物种β多样性研究发现(未发表数据),优势种能在不同群落中稳定存在,其对β多样性的周转和嵌套贡献都很小,导致种间性状变异的相对贡献较低。随着林冠开放度增加,群落叶磷含量变化主要来源于种内性状变异,优势种在其中扮演着重要角色。优势种的广泛分布降低了物种组成变化,而其较大的表型可塑性增大了种内性状变异。

然而对于整个格氏栲林窗群落来说,种间性状变异是该群落植物功能性状变异最主要来源,种间性状变异平均解释量41%,种内性状变异平均解释量30%(图3)。而对于不同林窗大小的植物群落来讲,种内性状变异是植物适应环境变化的最主要方式。二者产生差异的原因可能是嵌套方差分解纵向分离了不同生态尺度对局域群落植物功能性状的相对影响,性状变异不只来源于个体和物种,按分析要求还可上升至样方、站点、区域等,加之群落叶磷含量受林窗大小影响显著,促使林窗对性状变异的解释量有所提高,而种间和种内性状变异解释量降低。基于群落平均性状的回归分析分离的是沿环境梯度的物种组成和种内性状变异的相对影响,变异来源只区分物种组成变化和种内性状变异,且与环境梯度密切相关。沿林窗大小梯度,群落间物种组成变化较小,种内个体间性状变异大,提高了种内

性状变异的相对贡献。此外, 嵌套方差分解分离的种间水平差异更多是物种本身性状差异, 由物种进化历史决定, 而回归分析的种间性状变异来源于沿环境梯度的物种组成变化, 通过群落间物种周转来实现, 由此造成不同分析方法结果的差异性。

格氏栲天然林林窗环境下, 随着林冠开放度增加, 群落叶磷含量发生显著变化, 种内性状变异是群落性状变化的最主要来源, 不同群落间物种组成虽有所改变, 但相对重要性较低。当关注的对象上升至整个格氏栲林窗植物群落时, 植物功能性状变异由物种主导, 林窗和个体变异也会引起功能性状变化。总的来说, 格氏栲林窗环境下植物功能性状变异主要来源于种间, 但随着林窗增大, 植物主要通过种内性状变异响应环境变化。

4 总结

格氏栲天然林林窗环境下植物功能性状仍以种间性状变异为主, 植物叶磷含量是响应林窗大小变化最敏感的性状, 受林冠开放度、土壤温度、水解氮和有效磷含量的共同影响, 大林窗群落叶磷含量更高。群落叶磷含量随林冠开放度的变化主要来源于种内性状变异, 植物主要通过表型可塑性响应环境变化, 优势种在其中扮演着重要角色。

致谢 感谢福建农林大学林学院的谷新光、张子扬、卢尧舜、元云峰和林敏杰同学在野外样地设置、样品采集和实验测定工作中给予的帮助。

参考文献

- Albert CH, Thuiller W, Yoccoz NG, Douzet R, Aubert S, Lavorel S (2010). A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- vs. interspecific variability in plant traits. *Functional Ecology*, 24, 1192-1201.
- Auger S, Shipley B (2013). Inter-specific and intra-specific trait variation along short environmental gradients in an old-growth temperate forest. *Journal of Vegetation Science*, 24, 419-428.
- Benavides R, Carvalho B, Bastias CC, López-Quiroga D, Mas A, Cavers S, Gray A, Albet A, Alía R, Ambrosio O, Aravanopoulos F, Auñón F, Avanzi C, Avramidou EV, Bagnoli F, *et al.* (2021). The GenTree Leaf Collection: inter- and intraspecific leaf variation in seven forest tree species in Europe. *Global Ecology and Biogeography*, 30, 590-597.
- Chapin III FS (1980). The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11, 233-260.
- Chen B, Jiang L, Xie ZY, Li YD, Li JX, Li MJ, Wei CS, Xing C, Liu JF, He ZS (2021). Taxonomic and phylogenetic diversity of plants in a *Castanopsis kawakamii* natural forest. *Biodiversity Science*, 29, 439-448. [陈博, 江蓝, 谢子扬, 李阳娣, 李佳萱, 李梦佳, 魏晨思, 邢聪, 刘金福, 何中声 (2021). 格氏栲天然林林窗植物物种多样性与系统发育多样性. 生物多样性, 29, 439-448.]
- Cheng B, Zhao YJ, Zhang WG, An SQ (2010). The research advances and prospect of ecological stoichiometry. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 1628-1637. [程滨, 赵永军, 张文广, 安树青 (2010). 生态化学计量学研究进展. 生态学报, 30, 1628-1637.]
- Chen HY, Huang YM, He KJ, Qi Y, Li EG, Jiang ZY, Sheng ZL, Li XY (2019). Temporal intraspecific trait variability drives responses of functional diversity to interannual aridity variation in grasslands. *Ecology and Evolution*, 9, 5731-5742.
- Cornwell WK, Ackerly DD (2009). Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 79, 109-126.
- Díaz S, Hodgson JG, Thompson K, Cabido M, Cornelissen JHC, Jalili A, Montserrat-Martí G, Grime JP, Zarrinkamar F, Asri Y, Band SR, Basconcelo S, Castro-Díez P, Funes G, Hamzehee B, *et al.* (2004). The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15, 295-304.
- Elser JJ, Sterner RW, Gorokhova E, Fagan WF, Markow TA, Cotner JB, Harrison JF, Hobbie SE, Odell GM, Weider LJ (2000). Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters*, 3, 540-550.
- Feng XP, Liu JF, Supaporn B, He ZS, Jiang L, Hong W, Shi YW (2017). Ecological stoichiometric characteristics of litter-soil in gap of *Castanopsis kawakamii* natural forest in Sanming of Fujian. *Journal of Plant Resources and Environment*, 26(4), 18-24. [冯雪萍, 刘金福, Buajan Supaporn, 何中声, 江蓝, 洪伟, 施友文 (2017). 福建三明格氏栲天然林林窗凋落物-土壤的生态化学计量特征. 植物资源与环境学报, 26(4), 18-24.]
- He ZS, Liu JF, Wu CT, Zheng SQ, Hong W, Su SJ, Wu CZ (2012). Effects of forest gaps on some microclimate variables in *Castanopsis kawakamii* natural forest. *Journal of Mountain Science*, 9, 706-714.
- He ZS, Liu JF, Wu CT, Zheng SQ, Hong W, Xu DW, Wu CZ (2012a). The influence of forest gap on species competition of *Castanopsis kawakamii* natural forest updated layer. *Journal of Mountain Science*, 30, 165-171. [何中声, 刘金福, 吴彩婷, 郑世群, 洪伟, 徐道炜, 吴

- 承祯 (2012a). 林窗对格氏栲天然林更新层物种竞争的影响. *山地学报*, 30, 165-171.]
- He ZS, Liu JF, Zhu DH, Hong W, Zheng SQ, Su SJ, Wu CZ (2012b). Effects of forest gaps on species niche in regeneration layers of *Castanopsis kawakamii* natural forest. *Guihaia*, 32, 624-629. [何中声, 刘金福, 朱德煌, 洪伟, 郑世群, 苏松锦, 吴承祯 (2012b). 林窗对格氏栲天然林更新层物种生态位的影响. *广西植物*, 32, 624-629.]
- He ZS, Liu JF, Su SJ, Zheng SQ, Xu DW, Wu ZY, Hong W, Wang JLM (2015). Effects of forest gaps on soil properties in *Castanopsis kawakamii* nature forest. *PLOS ONE*, 10, e0141203. DOI: 10.1371/journal.pone.0141203.
- Hu LL, Zhu JJ (2009). Determination of the tridimensional shape of canopy gaps using two hemispherical photographs. *Agricultural and Forest Meteorology*, 149, 862-872.
- Jung VC, Violle C, Mondy C, Hoffmann L, Muller S (2010). Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology*, 98, 1134-1140.
- Laforest-Lapointe I, Martínez-Vilalta J, Retana J (2014). Intraspecific variability in functional traits matters: case study of Scots pine. *Oecologia*, 175, 1337-1348.
- Li Q, Wang B, Deng Y, Lin LX, Dawa ZX, Zhang ZM (2019). Correlation between spatial distribution of forest canopy gaps and plant diversity indices in Xishuangbanna tropical forests. *Biodiversity Science*, 27, 273-285. [李强, 王彬, 邓云, 林露湘, 达瓦扎喜, 张志明 (2019). 西双版纳热带雨林林窗空间分布格局及其特征指数与林窗下植物多样性的相关性. *生物多样性*, 27, 273-285.]
- Liang XD, Ye WH (2001). Advances in study on forest gaps. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 9, 355-364. [梁晓东, 叶万辉 (2001). 林窗研究进展. *热带亚热带植物学报*, 9, 355-364.]
- Liu HM, Yang QS, Fang XF, Ma ZP, Shen GC, Zhang ZG, Wang ZH, Wang XH (2015). Influences on gap species richness in a subtropical evergreen broadleaved forest. *Biodiversity Science*, 23, 149-156. [刘何铭, 杨庆松, 方晓峰, 马遵平, 沈国春, 张志国, 王樟华, 王希华 (2015). 亚热带常绿阔叶林林窗物种丰富度的影响因素. *生物多样性*, 23, 149-156.]
- Liu JF, Hong W, Li JQ (2006). Characteristics of gaps renewal in *Castanopsis kawakamii* forests. *Journal of Beijing Forestry University*, 28(3), 14-19. [刘金福, 洪伟, 李俊清 (2006). 格氏栲林林窗更新特征的研究. *北京林业大学学报*, 28(3), 14-19.]
- Liu XJ, Ma KP (2015). Plant functional traits—Concepts, applications and future directions. *Scientia Sinica (Vita)*, 45, 325-339. [刘晓娟, 马克平 (2015). 植物功能性状研究进展. *中国科学: 生命科学*, 45, 325-339.]
- Long CL (2006). Study on the regeneration niche of major tree species in gaps in the karst forest in Maolan Nature Reserve. *Journal of Mountain Agriculture and Biology*, 25, 302-306. [龙翠玲 (2006). 茂兰喀斯特森林林隙更新生态位的研究. *山地农业生物学报*, 25, 302-306.]
- Long CL (2008). Effects of gaps size on regeneration of karst forest in Maolan Natural Reserve of Guizhou Province. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 32(2), 34-38. [龙翠玲 (2008). 茂兰喀斯特森林林隙大小对树种更新的影响. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 32(2), 34-38.]
- Luo SQ, Zhang GQ, Guo QQ, Liu SQ, Qi YJ (2020). Regeneration composition of woody plant species under forest gap in Maolan karst evergreen deciduous broad-leaved mixed forest. *Chinese Journal of Ecology*, 39, 2131-2139. [罗丝琼, 张广奇, 郭其强, 刘莎茜, 戚玉娇 (2020). 茂兰喀斯特常绿落叶阔叶混交林林窗下木本植物更新组成. *生态学杂志*, 39, 2131-2139.]
- Messier J, McGill BJ, Lechowicz MJ (2010). How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters*, 13, 838-848.
- Nishimura E, Suzuki E, Irie M, Nagashima H, Hirose T (2010). Architecture and growth of an annual plant *Chenopodium album* in different light climates. *Ecological Research*, 25, 383-393.
- Oguchi R, Hiura T, Hikosaka K (2017). The effect of inter-specific variation in photosynthetic plasticity on 4-year growth rate and 8-year survival of understorey tree seedlings in response to gap formations in a cool-temperate deciduous forest. *Tree Physiology*, 37, 1113-1127.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGinn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solyomos P, Stevens MHH, Szoeck E, Wagner H (2020). vegan: Community ecology package. R package version 2.5-7. [2020-11-28]. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Paradis E, Schliep K (2019). ape 5.0: An environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics*, 35, 526-528.
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE, Urcelay C, Veneklaas EJ, Reich PB, Poorter L, Wright IJ, et al. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167-234.
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, R Core Team (2020). nlme: Linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-155. [2020-08-23]. <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
- Reich PB, Oleksyn J (2004). Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of United States of America*, 101, 11001-11006.
- Shipley B, de Bello F, Cornelissen JHC, Laliberté E, Laughlin

- DC, Reich PB (2016). Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia*, 180, 923-931.
- Siefert A (2012). Incorporating intraspecific variation in tests of trait-based community assembly. *Oecologia*, 170, 767-775.
- Siefert A, Violle C, Chalmandrier L, Albert CH, Taudiere A, Fajardo A, Aarssen LW, Baraloto C, Carlucci MB, Cianciaruso MV, de L Dantas V, de Bello F, Duarte LDS, Fonseca CR, Freschet GT, *et al.* (2015). A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters*, 18, 1406-1419.
- State Forestry Administration (1999). *Forestry Industry Standard of the People's Republic of China LY/T 1210-1275-1999. Forest Soil Analysis Method*. Standards Press of China, Beijing. [国家林业局 (1999). 中华人民共和国林业行业标准LY/T 1210-1275-1999 森林土壤分析方法. 中国标准出版社, 北京.]
- Tang QQ, Huang YT, Ding Y, Zang RG (2016). Interspecific and intraspecific variation in functional traits of subtropical evergreen and deciduous broad-leaved mixed forests. *Biodiversity Science*, 24, 262-270. [唐青青, 黄永涛, 丁易, 臧润国 (2016). 亚热带常绿落叶阔叶混交林植物功能性状的种间和种内变异. 生物多样性, 24, 262-270.]
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882-892.
- Violle C, Enquist BJ, McGill BJ, Jiang L, Albert CH, Hulshof C, Jung V, Messier J (2012). The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 27, 244-252.
- Watt AS (1947). Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*, 35, 1-22.
- Webb CT, Hoeting JA, Ames GM, Pyne MI, LeRoy Poff N (2010). A structured and dynamic framework to advance traits-based theory and prediction in ecology. *Ecology Letters*, 13, 267-283.
- Wu ML, Zhu J, Zhu Q, Huang X, Wang J, Liu Y (2019). Analysis of leaf functional traits and functional diversity of woody plants in evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest of Xingdoushan. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 39, 1678-1691. [吴漫玲, 朱江, 朱强, 黄小, 王进, 刘易 (2019). 星斗山常绿落叶阔叶混交林木本植物叶功能性状及其多样性特征分析. 西北植物学报, 39, 1678-1691.]
- Yan QL, Zhu JJ, Zhang JP, Yu LZ, Hu ZB (2010). Spatial distribution pattern of soil seed bank in canopy gaps of various sizes in temperate secondary forests, Northeast China. *Plant and Soil*, 329, 469-480.
- Zhang JL, Zhang JZ, Shen JB, Tian J, Jin KM, Zhang FS (2020). Soil health and agriculture green development: opportunities and challenges. *Acta Pedologica Sinica*, 57, 783-796. [张俊伶, 张江周, 申建波, 田静, 金可默, 张福锁 (2020). 土壤健康与农业绿色发展: 机遇与对策. 土壤学报, 57, 783-796.]
- Zhang L, Wen ZM, Miao LP (2013). Source of variation of plant functional traits in the Yanhe River watershed: the influence of environment and phylogenetic background. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 6543-6552. [张莉, 温仲明, 苗连朋 (2013). 延河流域植物功能性状变异来源分析. 生态学报, 33, 6543-6552.]
- Zhou JH, Cheng XR, Yu MK, Zhuge JJ (2015). Responses of growth, leaf traits and biomass allocation of *Phoebe sheareri* seedlings to different habitats in forest gap. *Journal of Northeast Forestry University*, 43(12), 21-24. [周俊宏, 成向荣, 虞木奎, 诸葛建军 (2015). 紫楠幼苗生长、叶性状和生物量分配对林窗不同生境的响应. 东北林业大学学报, 43(12), 21-24.]
- Zhu JJ, Lu DL, Zhang WD (2014). Effects of gaps on regeneration of woody plants: a meta-analysis. *Journal of Forestry Research*, 25, 501-510.
- Zhu JJ (2003). Method for measurement of optical stratification porosity (OSP) and its application in studies of management for secondary forests. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 14, 1229-1233. [朱教君 (2003). 透光分层疏透度测定及其在次生林结构研究中的应用. 应用生态学报, 14, 1229-1233.]

责任编辑: 沈国春 编辑: 乔鲜果

附录I 基于逐步回归的格氏栲天然林非生物因子模型筛选

Supplement I Model selection based on stepwise regression for abiotic factors in *Castanopsis kawakamii* natural forest

<https://www.plant-ecology.com/fileup/1005-264X/PDF/cjpe.2021.0350-S1.pdf>

附录II 格氏栲天然林非生物因子的方差膨胀因子分析结果

Supplement II Results of variance inflation factor for abiotic factors in *Castanopsis kawakamii* natural forest

<https://www.plant-ecology.com/fileup/1005-264X/PDF/cjpe.2021.0350-S2.pdf>

附录III 格氏栲天然林不同林窗大小地形与土壤因子

Supplement III Topography and soil factors of different size of canopy gaps in *Castanopsis kawakamii* natural forest

<https://www.plant-ecology.com/fileup/1005-264X/PDF/cjpe.2021.0350-S3.pdf>

DOI: 10.17521/cjpe.2021.0350

江蓝, 魏晨思, 何中声, 朱静, 邢聪, 王雪琳, 刘金福, 沈彩霞, 施友文 (2022). 格氏栲天然林林窗植物群落功能性状的变异. 植物生态学报, 46, 267-279. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0350

Jiang L, Wei CS, He ZS, Zhu J, Xing C, Wang XL, Liu JF, Shen CX, Shi YW (2022). Functional trait variation of plant communities in canopy gaps of *Castanopsis kawakamii* natural forest. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 46, 267-279. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0350

<https://www.plant-ecology.com/CN/10.17521/cjpe.2021.0350>

附录 I 基于逐步回归的格氏栲天然林非生物因子模型筛选

Supplement I Model selection based on stepwise regression for abiotic factors in *Castanopsis kawakamii* natural forest

模型 Model	去除项 Delete item	AIC
SLA ~ ELE + SWC + ST + pH + HN + AP	—	-20.59
SLA ~ ELE + SWC + ST + pH + AP	HN	-22.58
SLA ~ ELE + ST + pH + AP	SWC	-24.33
SLA ~ ELE + ST + AP	pH	-26.16
LDMC ~ ELE + SWC + ST + pH + HN + AP	—	-20.18
LDMC ~ ELE + SWC + pH + HN + AP	ST	-22.17
LDMC ~ ELE + pH + HN + AP	SWC	-23.62
LDMC ~ pH + HN + AP	ELE	-24.80
Chl ~ ELE + SWC + ST + pH + HN + AP	—	-10.64
Chl ~ ELE + SWC + ST + pH + HN	AP	-12.58
Chl ~ ELE + SWC + pH + HN	ST	-14.53
Chl ~ SWC + pH + HN	ELE	-16.37
Chl ~ pH + HN	SWC	-17.96
Chl ~ HN	pH	-18.77
Chl ~ 1	HN	-20.13
LT ~ ELE + SWC + ST + pH + HN + AP	—	-20.90
LT ~ ELE + SWC + ST + pH + HN	AP	-22.90
LT ~ ELE + ST + pH + HN	SWC	-24.70
LT ~ ELE + ST + HN	pH	-24.84
LT ~ ELE + ST	HN	-26.03
LNC ~ ELE + SWC + ST + pH + HN + AP	—	-30.82
LNC ~ ELE + ST + pH + HN + AP	SWC	-32.76
LPC ~ ELE + SWC + ST + pH + HN + AP	—	-41.33
LPC ~ SWC + ST + pH + HN + AP	ELE	-43.09
LPC ~ ST + pH + HN + AP	ELE, SWC	-43.26
LPC ~ ST + HN + AP	ELE, SWC, pH	-43.45

Chl、LDMC、LNC、LPC、LT、SLA 分别为叶绿素含量、叶干物质含量、叶氮含量、叶磷含量、叶片厚度和比叶面积。AP、ELE、HN、pH、ST、SWC 分别表示土壤有效磷含量、海拔高度、土壤水解氮含量、土壤 pH 值、土壤温度和土壤含水量。AIC, 赤池信息准则。

Chl, LDMC, LNC, LPC, LT and SLA are leaf chlorophyll content, leaf dry matter content, leaf nitrogen content, leaf phosphorus content, leaf thickness and specific leaf area. AP, ELE, HN, pH, ST and SWC are soil available phosphorus content, elevation, soil hydrolyzed nitrogen content, soil pH, soil temperature and soil water content, respectively. AIC, Akaike information criterion.

江蓝, 魏晨思, 何中声, 朱静, 邢聪, 王雪琳, 刘金福, 沈彩霞, 施友文 (2022). 格氏栲天然林林窗植物群落功能性状的变异. 植物生态学报, 46, 267-279. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0350

Jiang L, Wei CS, He ZS, Zhu J, Xing C, Wang XL, Liu JF, Shen CX, Shi YW (2022). Functional trait variation of plant communities in canopy gaps of *Castanopsis kawakamii* natural forest. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 46, 267-279. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0350

<https://www.plant-ecology.com/fileup/1005-264X/CN/10.17521/cjpe.2021.0350>

附录 II 格氏栲天然林非生物因子的方差膨胀因子分析结果

Supplement II Results of variance inflation factor for abiotic factors in *Castanopsis kawakamii* natural forest

性状 Trait	影响因子 Impact factor	VIF
SLA	ELE	1.04
	ST	1.07
	AP	1.05
LDMC	pH	1.47
	HN	1.61
	AP	1.13
Chl	ELE	1.27
	SWC	1.36
	ST	2.51
	pH	2.45
	HN	1.91
	AP	1.33
LT	ELE	1.02
	AT	1.02
LNC	ELE	1.27
	ST	1.92
	pH	2.28
	HN	1.90
	AP	1.33
LPC	ST	1.48
	HN	1.60
	AP	1.30

Chl、LDMC、LNC、LPC、LT、SLA 分别为叶绿素含量、叶干物质含量、叶氮含量、叶磷含量、叶片厚度和比叶面积。AP、ELE、HN、pH、ST、SWC 分别表示土壤有效磷含量、海拔高度、土壤水解氮含量、土壤 pH、土壤温度、土壤含水量。VIF, 方差膨胀因子。

Chl, LDMC, LNC, LPC, LT and SLA are leaf chlorophyll content, leaf dry matter content, leaf nitrogen content, leaf phosphorus content, leaf thickness and specific leaf area. AP, ELE, HN, pH, ST and SWC are soil available phosphorus content, elevation, soil hydrolyzed nitrogen content, soil pH, soil temperature and soil water content, respectively. VIF, variance inflation factor.

江蓝, 魏晨思, 何中声, 朱静, 邢聪, 王雪琳, 刘金福, 沈彩霞, 施友文 (2022). 格氏栲天然林林窗植物群落功能性状的变异. 植物生态学报, 46, 267-279. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0350

Jiang L, Wei CS, He ZS, Zhu J, Xing C, Wang XL, Liu JF, Shen CX, Shi YW (2022). Functional trait variation of plant communities in canopy gaps of *Castanopsis kawakamii* natural forest. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 46, 267-279. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0350

<https://www.plant-ecology.com/fileup/1005-264X/CN/10.17521/cjpe.2021.0350>

附录III 格氏栲天然林不同林窗大小地形与土壤因子

Supplement III Topography and soil factors of different size of canopy gaps in *Castanopsis kawakamii* natural forest

因子 Factor	平均值 Mean
海拔 Elevation (m)	210
土壤含水量 Soil water content ($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)	287.13
土壤温度 Soil temperature ($^{\circ}\text{C}$)	24.01
土壤 pH Soil pH	3.46
土壤水解氮含量 Soil hydrolyzed nitrogen content ($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)	121.16
土壤有效磷含量 Soil available phosphorus content ($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)	12.05