

云南苍山西坡常绿阔叶林木本植物幼苗存活和生长研究

冯哲, 于小莉, 孙继文, 王丽萍, 陈凤仙, 胡小康, 乌俊杰*

(大理大学农学与生物科学学院, 云南 大理 671003)

摘要: 为探讨木本植物幼苗动态的影响因素, 从功能性状多样性、系统发育多样性和环境过滤 3 个方面分析其对幼苗平均存活率和平均生长率的影响及其在不同幼苗密度样地间的动态变化。在云南苍山西坡 4 个不同幼苗密度的样地平台, 设置了 256 个幼苗样方, 收集了 2020—2022 年 3 年的幼苗数据并结合线性混合模型进行分析。结果表明, 幼苗平均存活率受到功能性状多样性和系统发育多样性的影响, 在低幼苗密度样地中功能性状多样性和系统发育多样性对幼苗平均存活具有显著正作用。幼苗平均生长率主要受到系统发育多样性和环境过滤的影响, 在高幼苗密度样地中系统发育多样性呈显著负作用, 低样方坡度和高土壤湿度是幼苗生长的关键因素。标准化系统发育多样性指数在低幼苗密度样地中较高, 而功能分散性指数在高幼苗密度样地中较高。这为幼苗动态的理解和预测提供了新的视角和方法, 也为森林的恢复和保护提供了实践指导。

关键词: 系统发育多样性; 功能性状多样性; 线性混合模型; 幼苗密度; 幼苗生长

doi: 10.11926/jtsb.4870

CSTR:32235.14.jtsb.4870

Seedling Survival and Growth of Woody Plants in Evergreen Broad-leaved Forest on the Western Slope of Cangshan Mountain in Yunnan

FENG Zhe, YU Xiaoli, SUN Jiwen, WANG Liping, CHEN Fengxian, HU Xiaokang, WU Junjie*

(College of Agriculture and Biological Science, Dali University, Dali 671003, Yunnan, China)

Abstract: In order to explore the factors influencing the seedling dynamics of woody plants, the effects of functional trait diversity, phylogenetic diversity and environmental filtering on the mean survival rate and mean growth rate of seedlings were analyzed, as well as their dynamic changes among plots with different seedling densities. In the west slope of Cangshan Mountain in Yunnan Province, there were 256 seedling quadrats set up in four plots with different seedling densities. The seedling data from 2020 to 2022 were collected and analyzed with a linear mixed model. The results showed that the average survival rate of seedlings was affected by functional trait diversity and phylogenetic diversity, and functional trait diversity and phylogenetic diversity had significant positive effects on the average survival rate of seedlings in low seedling density plots. The average growth rate of seedlings was mainly affected by phylogenetic diversity and environmental filtration, and the phylogenetic diversity had a significant negative effect in high seedling density plots. Low quadrat slope and high soil moisture were the key factors for seedling growth. The standardized phylogenetic diversity index was high in the plots with low seedling density, while the functional dispersion index was high in the plots with high seedling density. So, these would provide a new perspective and method for understanding and predicting seedling dynamics, and also provides practical guidance for forest restoration and protection.

收稿日期: 2023-11-06

接受日期: 2024-01-23

基金项目: 云南省基础研究计划项目(202001AU070021)资助

This work was supported by the Project for Basic Research in Yunnan (Grant No. 202001AU070021).

作者简介: 冯哲(1999 年生), 男, 硕士研究生, 研究方向为植物群落生态学。E-mail: FZfengzhe2021@163.com

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

Key words: Phylogenetic diversity; Functional diversity; Linear mixed model; Seedling density; Seedling growth

植物功能性状是指植物对环境变化的响应和适应所表现出的影响生态系统功能的性状^[1]。功能性状反映了植物对资源的获取策略和生活史对策,如较大的叶面积意味着较高的植物生长速率^[2],较高的叶干物质含量表示较强的天敌抵抗能力^[3]等,这些属性能够显著影响生态系统功能,并反映植物对环境变化的响应^[4]。植物系统发育关系是指植物的进化历史和亲缘关系,可反映物种的演化速率和方向^[5]。功能性状多样性和系统发育多样性代表群落中物种的功能性状和系统发育的变异程度,它们是群落结构的 2 个重要特征,受到环境过滤和竞争排斥等生态过程的影响^[6-7]。环境过滤使物种的功能性状和系统发育趋于相似,而竞争排斥使物种的功能性状和系统发育趋于不同。因此,功能性状多样性和系统发育多样性可以反映环境过滤和竞争排斥的相对作用^[8-9],从而揭示群落动态的机制和模式。

近年来,植物功能性状和系统发育被广泛应用于群落生态学的研究,尤其是幼苗动态的研究,为探索幼苗的存活和生长提供了新的视角^[10-11]。幼苗是森林生态系统的重要组成部分,也是森林天然更新的关键阶段^[12]。幼苗动态受到时间和空间的变化^[13],以及环境过滤和竞争排斥等生态过程的影响^[6-7]。目前已有较多利用功能性状和系统发育来研究幼苗的存活和生长的报道,结果表明它们与幼苗的生态表现有着密切的关系^[14-19]。然而,这些研究多数是以单一指标来进行的,忽略了功能性状和系统发育之间的关联性和互作性,部分研究发现功能性状和系统发育关系并不能一一对应^[20],且通过系统发育关系只能间接判断种间功能性状相似性,并不能涵盖所有物种功能信息^[21]。此外,这些研究也很少考虑环境因子的直接作用,如光的可利用性^[22]、土壤养分^[23]、海拔^[24]、大气温度^[25]等,这些因子也被认为是幼苗生存生长的关键驱动因素。事实上,许多研究正在通过分析物种与环境变量在幼苗阶段的相关性来探索物种的栖息地偏好^[19,24-25]。但目前还很少有人结合系统发育多样性、功能性状多样性及环境因子对幼苗平均存活率和平均生长率是否有显著影响进行研究。

本研究以云南苍山西坡 4 个海拔样地 2020—2022 年连续 3 年的木本植物幼苗调查数据为基础,

结合线性混合效应模型探究功能性状多样性、系统发育多样性及环境因子对幼苗存活和生长的影响。以期研究区森林群落幼苗更新和生态恢复提供理论基础,并探讨以下科学问题: (1) 在不同密度样地中,影响云南苍山西坡幼苗平均存活率和生长率的因子如何变化; (2) 这些影响因子随着时间的推移如何变化; (3) 系统发育多样性指数和功能性状多样性指数在不同幼苗密度样地间的变化情况如何?

1 材料和方法

1.1 研究区概况

苍山位于云南西部,地处滇中高原和横断山区的接界,位于 99.50°~100.10° E, 25.30°~26° N。北起邓川,南抵大理下关的西洱河,东濒大理洱海,西临漾濞江河谷,横跨了大理、漾濞、洱源 3 县(市)。南北长约 50 km,东西宽约 10 km,总面积约为 500 km²^[26]。苍山植被垂直带谱发育完整,是横断山脉地区植被类型的缩影,自上至下植被类型有热性稀树灌木草丛、暖温性针叶林、暖温性稀树灌木草丛、半湿润常绿阔叶林、中山湿性常绿阔叶林、暖温性针叶林、寒温山地硬叶常绿栎林、温凉性针叶林、寒温性针叶林、落叶阔叶林、寒温性灌丛和高山草甸等^[27]。本研究选择苍山西坡中段常绿阔叶林作为研究对象,位于 100.04°~100.06° E, 25.70°~25.72° N。该地区相对于低海拔地区的人为活动干扰更小,相对于高海拔地区的环境过滤较弱,因此具有较高的植物多样性和较低的干扰强度,更适合本研究的开展。研究区属于中亚热带气候类型,具有明显的干湿季之分,雨季为 5 月—10 月,年均降雨量为 1 059.4 mm,年均温为 16.1 °C^[26]。

1.2 样地设置

2020 年 11 月,在苍山西坡,分别在海拔 2 296、2 503、2 612、2 895 m 设立 4 块样地,样地规格均为 30 m×30 m。将每个样方划分为 9 个 10 m×10 m 的小样方,对每个样地的 4 个端点的经、纬度分别记录后取均值为该样地的经纬度(表 1)。每个样地内横向建立 8 个 2 m×2 m 的幼苗样方,每个幼苗样方间距为 2 m,共 8 行,64 个幼苗样方。幼苗小样方的 4 个角用 PVC 管固定,并用样方绳圈围。在 4 个大样地中共设 256 个幼苗小样方。

表 1 苍山西坡 4 个样地概况

Table 1 Summary of 4 forest plots in west slope of Cangshan Mountain

样地 Plot	经度 (N) Longitude	纬度 (E) Latitude	森林类型 Type of forest	坡向 Aspect	坡度 Slope (°)	优势种 Dominant species	幼苗密度 Density (ind./m ²)
A	25.698940°	100.043748°	半湿润常绿阔叶林 evergreen broad-leaved forest	西南 Southwest	17~47	象鼻藤 <i>Dalbergia mimosoides</i>	0.182
B	25.70109°	100.04568°	中山湿性常绿阔叶林 moist evergreen broad-leaved forest	西北 Southeast	20~60	刺叶高山栎 <i>Quercus spinosa</i>	0.735
C	25.70135°	100.04787°	中山湿性常绿阔叶林 moist evergreen broad-leaved forest	西南 Southwest	26~63	异色溲疏 <i>Deutzia discolor</i>	0.717
D	25.70286°	100.05250°	中山湿性常绿阔叶林 moist evergreen broad-leaved forest	西南 Southwest	8~42	水红木 <i>Viburnum cylindricum</i>	0.418

1.3 方法

1.3.1 性状数据采集

本研究选取与植物生存策略、生理生长密切相关的 5 个叶功能性状作为主要指标, 分别为 SPAD 值、叶厚度、叶面积、比叶面积和叶干物质含量。叶面积会影响林下植物的光截取效率^[28]。比叶面积和叶干物质含量是代表保守策略与获取策略之间权衡的核心叶片经济谱性状, 即叶片大量投资快速回报但寿命较短以及回报缓慢但寿命较长^[29-30]。叶厚度可以影响叶片的强度^[29]。SPAD 值可以反映幼苗的光合作用效率以及对干旱、病虫害等环境胁迫的抗性^[31]。

于 2022 年 6 月, 根据样地幼苗名录采集叶片样本, 样地中多于 5 株的物种选取 5 株, 少于 5 株的物种, 在样地周边补采, 每物种至少采集 3 株个体, 共采集幼苗 149 株, 测量并记录叶片性状数据。在每株幼苗上采集 5 片以上健康状况良好、没有虫洞或细菌侵蚀痕迹的完整叶片, 去除表层杂质, 当场使用叶绿素仪 (SPAD-502plus, Konica Minolta, Japan) 选 3 点测量叶片 SPAD 值。测量后编号装入自封袋带回到驻地, 每片叶子在叶柄、叶中、叶尖均匀选取 3 点, 用电子螺旋测微仪测量叶厚度。使用扫描仪 (Perfection V39, Epson, Japan) 扫描后用 leaf 1000 软件计算叶面积, 之后使用精度千分之一的电子天平称取叶片鲜重。将测量后的所有样品放置于 70 °C 的烘箱中烘至恒重, 用电子天平称取叶片干重。叶面积与叶干重的比值为比叶面积、叶干重与叶鲜重的比值为叶干物质含量。

1.3.2 环境数据的测定

主要测定林冠开度、气候变量、土壤理化性质、样方坡度和海拔 5 项参数。

林冠开度 以幼苗样方上方的林冠开度作为样方的光环境, 在幼苗样方中心距离地表 1 m 使

用尼康相机 (Z5N1933, Nikon, Japan) 搭配尼康鱼眼镜头 (FC-E8, Nikon, Japan) 拍摄林冠冠层照片。相机需时刻保持面朝北, 并处于水平, 为防止太阳直射造成光斑影响照片质量, 选择多云天气、日出前或日落后天空没有强烈直射光下拍摄。影像保存为以 JPG 为后缀名的黑白相片, 像素为 2272×1704。应用 Gap Light Analyzer 软件分析拍摄的影像, 计算林冠开度^[32]。

气候与地形变量 以幼苗样方的 4 个顶点中的 3 个组成 1 个平面, 可组成 4 个平面, 平面与样方投影面的夹角平均值即为样方的坡度值。使用手持 GPS (Monterra, Garmin, USA) 获取样地海拔高度。此外, 气候变量包括大气年均温度、最暖月均温、最冷月均温, 数据来自样地中提前放置的 HOBO 温湿度记录仪 (HOBO U23 Pro v2, Onset Computer Corporation, USA)。

土壤理化性质 采用 TDR 探针 (MPM-160B, ICT International Pty Ltd., Armidale, New South Wales, Australia), 深度为 5 cm^[33], 在每个幼苗样方中心周围随机取 3 个重复的平均值, 测量了 2021 年和 2022 年旱季后期土壤体积含水量 (%) 和土壤温度 (°C)。此外, 在每个样地中均匀地选择 4 个点, 用铁锹在每个点的 0~10 cm 深度各取 1 袋土壤并对样品进行编号。土壤样品采集完成后, 置于实验室自然风干。风干后的土壤进行研磨, 用孔径 80 目的筛子过筛, 随后装袋并编号, 用于土壤化学性质的测定。土壤的全碳和全氮含量用干烧法测定, 所用仪器为元素分析仪 (vario EL cube CHNOS Elemental Analyzer, Elementar Analysensysteme GmbH, Hanau, Germany)。土壤磷含量用 HNO₃-HClO₄-HF 消解-电感耦合等离子体发射光谱法 (ICP-OES) 测定, 所用仪器为电感耦合等离子体发射光谱仪 (iCAP6300 ICP-OES Spectrometer, Thermo Fisher, USA)。

本研究关注的是环境因素的总体贡献,而不是对具体环境因素的贡献进行分析,因此整合 2020—2022 年的数据分别对 4 个样地的 4 个环境变量(坡

度、土壤温度、土壤湿度和光照)进行主成分分析,提取了 2 个主成分作为自变量,其余环境因子(表 2)不包括在主成分分析中,但会用于后续讨论。

表 2 样地环境因素参数

Table 2 Plot parameters of environmental factors

样地 Plot	海拔 Elevation (m)	大气年均温 Mean annual temperature (°C)	最暖月均温 Mean temperature of the warmest month (°C)	最冷月均温 Mean temperature of the coldest month (°C)	全氮 Total nitrogen /%	全磷 Total phosphorus (mg/kg)	全碳 Total carbon /%
A	2 296	13.5	17.2	7.2	1.18±0.18	1 679±86	17.64±3.33
B	2 503	12.2	15.5	6.4	1.20±0.14	1 530±99	19.26±1.34
C	2 612	11.8	15.3	5.8	0.88±0.15	902±81	14.94±2.20
D	2 895	10.2	14.1	4.1	1.10±0.07	1 116±72	16.70±0.83

1.3.3 系统发育多样性和功能性状多样性指数

系统发育多样性 将样地中出现的物种通过 R 语言的“plantlist”包得到科属种的列表后运用“V.Phylomaker2”包进行系统发育树构建,分别构建每个样地的系统发育树,然后运用“picante”包中的 PD 函数进行系统发育多样性(PD)的计算,为保证物种个体的空间分布随机性,剔除物种丰富度后,再经过随机零模型运算得出标准化的 PD (SES.PD)值。

功能性状多样性 使用叶片厚度、比叶面积、SPAD 值、叶干物质含量和叶面积来计算功能性状多样性,本研究采用功能分散性指数(FDis)来表征,因为它量化了与物种丰富度无关的种间差异^[34]。

1.4 数据处理与分析

在每个幼苗样方中,对所有胸径(DBH)<1 cm 且苗高不低于 10 cm 的本本幼苗进行挂牌编号,并鉴定物种名,记录存活状态。2020 年 11 月进行第 1 次调查,此后每年 11 月复查 1 次。截止 2022 年 12 月已经完成 3 次调查工作。划分 2 个普查区间(2020—2021 年和 2021—2022 年),在任何一次的普查中都包括上一年存活的幼苗和最近 1 次普查的新增幼苗。此外,为了解决科学问题并区分不同幼苗密度样地对结果的影响,没有将 4 个幼苗样地的数据合并进行分析,并定义幼苗密度<0.5 ind./m²的样地为低密度样地,幼苗密度>0.5 ind./m²的样地为高密度样地。

本研究的对象为每个样地中的小样方,运用线性混合效应模型来研究样方与周围环境和邻体间的复杂关系。本研究以环境因子、样方系统发育多样性、样方功能性状多样性作为固定因子,将样方的平均存活率和平均生长率作为因变量,相对生长率^[35]=[log(DBH_{t+1})-log(DBH_t)]/1; 平均存活率=小样方中存活的幼苗/小样方中幼苗总数,式中,

DBH_{t+1} 为幼苗在 t+1 调查时刻的胸径大小,1 为 1 年生长期,t 为调查年份。

考虑到幼苗的存活和生长可能存在空间自相关,所以将幼苗样方作为随机因子,并且计算每个普查区间各个因子对平均存活率和平均生长率的影响。纳入模型之前将所有的连续变量进行数据标准化,即该值减去平均值后除以标准差。

所有分析和作图均使用 R 4.3.1 (R Development Core Team, 2023)完成。其中使用“FD”包进行功能性状多样性指数计算,“picante”包进行系统发育多样性指数计算,“V.Phylomaker2”包进行系统发育树构建,“plantlist”包提取物种分类列表,“lme4”包生成线性混合效应模型。利用 scale 函数对连续变量进行标准化。

2 结果和分析

2.1 对幼苗平均存活率的影响

在相关性分析中,坡度、土壤湿度、土壤温度和林冠开度之间的相关性较低(图 1)。4 个样地主成分分析的结果表明,样地 A 中,第一主成分代表了较低的光照以及较高的土壤温度和样方坡度,第二主成分代表了较高的光照和较低的土壤湿度;样地 B 中,第一主成分代表了较高的土壤湿度和较低的光照,第二主成分代表了较高的样方坡度和较低的土壤温度;样地 C 中,第一主成分代表了较高的土壤温度和土壤湿度以及较低的光照,第二主成分代表了较高的土壤湿度和较低的样方坡度;样地 D 中,第一主成分代表了较低的光照和土壤温度以及较高的样方坡度,第二主成分代表了较高的光照和较低的土壤湿度(表 3)。

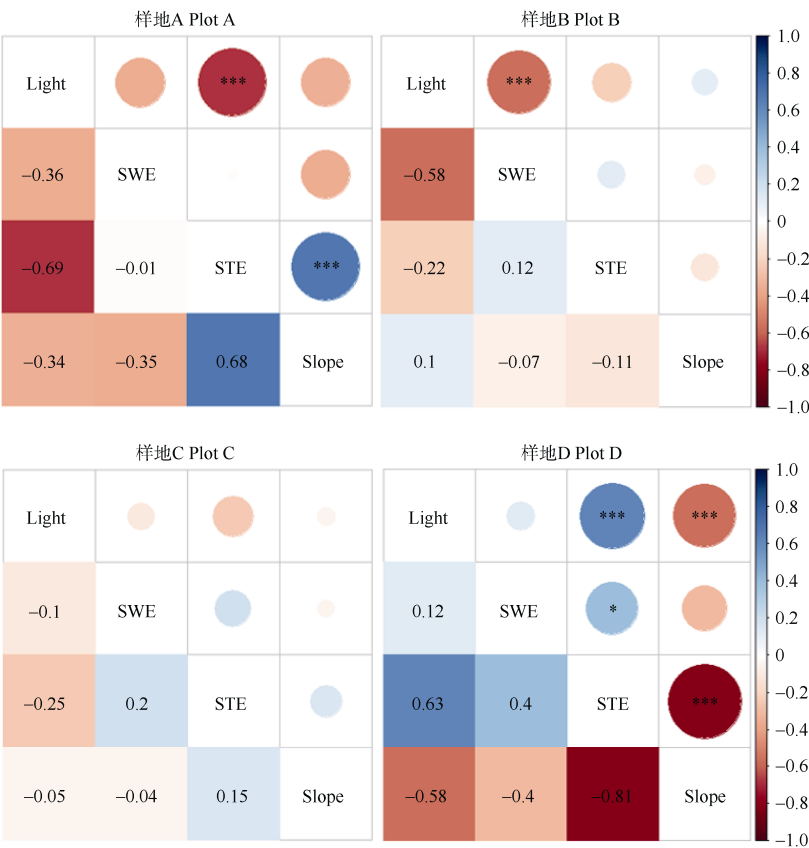


图 1 2020—2022 年 4 个样地环境因子的相关性分析。Light: 光照; SWC: 土壤湿度; STE: 土壤温度; Slope: 样方坡度; *: $P<0.05$; **: $P<0.01$; ***: $P<0.001$ 。

Fig. 1 Pearson correlation analysis of environmental variables in four plots in 2020—2022. Light: Light; SWC: Soil humidity; STE: Soil temperature; *: $P<0.05$; **: $P<0.01$; ***: $P<0.001$.

表 3 样地 2020—2022 年环境因子的主成分分析

Table 3 PCA of plot environmental factors in 2020—2022

样地 Plot	环境变量 Environment variable	PCA1	PCA2	样地 Plot	环境变量 Environment variable	PCA1	PCA2
A	光照 Light	-0.542	0.417	C	光照 Light	-0.552	-0.032
	土壤湿度 Soil humidity	-0.006	-0.813		土壤湿度 Soil humidity	0.435	0.575
	土壤温度 Soil temperature	0.642	0.002		土壤温度 Soil temperature	0.658	-0.072
	坡度 Slope	0.542	0.406		坡度 Slope	0.271	-0.814
	变量解释 Proportion of variance	53.880	34.000		变量解释 Proportion of variance /%	35.100	26.060
B	光照 Light	-0.663	-0.194	D	光照 Light	-0.487	0.434
	土壤湿度 Soil humidity	0.628	0.329		土壤湿度 Soil humidity	-0.310	-0.895
	土壤温度 Soil temperature	0.349	-0.479		土壤温度 Soil temperature	-0.588	0.014
	坡度 Slope	-0.212	0.790		坡度 Slope	0.566	-0.101
	变量解释 Proportion of variance /%	42.410	25.390		变量解释 Proportion of variance /%	62.670	22.480

在 2020—2021 年普查区间内, 样地 A 随着系统发育距离的增加幼苗平均存活率显著增加。4 种环境影响因子(光照、土壤湿度、土壤温度、坡度)对样地 B 和 C 的幼苗平均存活率没有显著影响。随着功能性状多样性和系统发育距离的增加, 样地 D 的幼苗平均存活率显著增加。在 2021—2022 年普

查区间内, 只有系统发育多样性对样地 D 的幼苗平均存活率存在正影响(图 2)。

2.2 对幼苗平均生长率的影响

在 2020—2021 年普查区间内, 4 种环境影响因子在 4 个样地中均表现出不显著。在 2021—2022 年普查区间内, 随着系统发育距离的增加, 样地 B 的

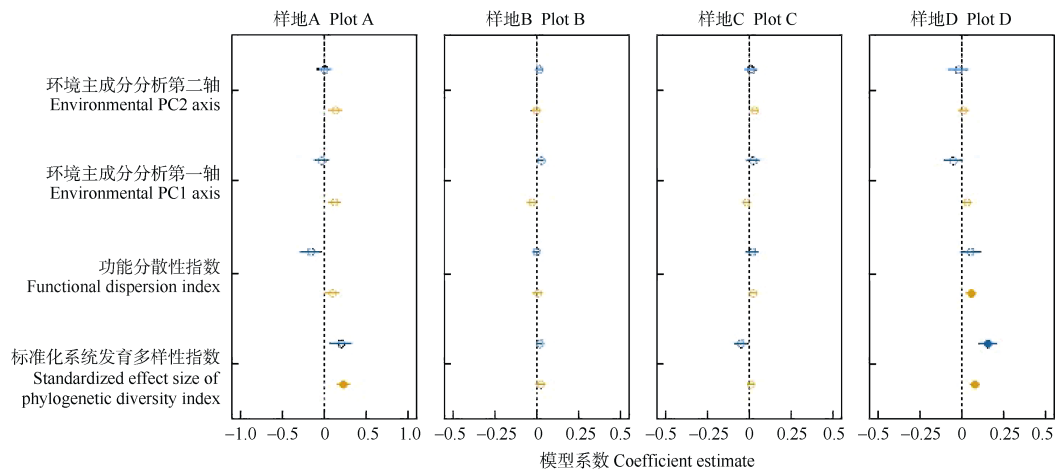


图 2 2020—2022 年幼苗平均存活率模型系数。橙色: 2020—2021 年; 蓝色: 2021—2022 年; 圆圈: $P<0.05$ 。下同

Fig. 2 Coefficient of average survival model of seedlings in 2020—2022. Orange: 2020—2021; Blue: 2021—2022; Circle: $P<0.05$. The same below

样方幼苗平均生长率显著降低。较低的样方坡度和较高的土壤湿度是样地 C 的样方幼苗平均生长率显著提高的因素(图 3)。

2.3 系统发育多样性指数和功能性状多样性指数的变化

从表 4 可见, 标准化系统发育多样性指数在低幼苗密度样地比较高, 而功能分散性指数则在高幼

苗密度样地比较高。

3 讨论和结论

3.1 幼苗平均存活率

在不同地区, 竞争排斥与环境过滤对幼苗存活的影响大小存在分异^[18,36], 本研究针对云南苍山西

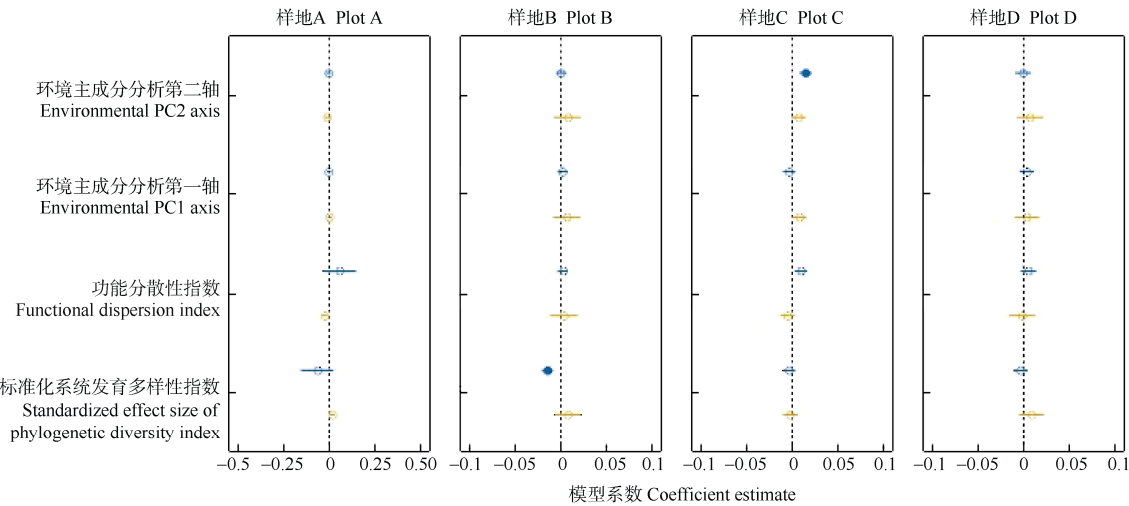


图 3 2020—2022 年幼苗平均生长模型系数

Fig. 3 Coefficients of the average growth model of seedlings in 2020—2022

表 4 标准化系统发育多样性指数和功能分散性指数的变化情况

Table 4 Changes in standardized phylogenetic diversity index and functional dispersion index

指数 Index	样地 Plot	2020—2021	2021—2022	指数 Index	样地 Plot	2020—2021	2021—2022
标准化系统发育多样性指数 Standardized effect size of phylogenetic diversity index	A	0.22±0.20	0.53±0.03	功能分散性指数 Functional dispersion index	A	0.11±0.11	0.09±0.09
	B	0.10±0.12	0.08±0.13		B	0.73±0.11	0.72±0.11
	C	-0.18±0.11	-0.18±0.11		C	0.79±0.12	0.79±0.12
	D	0.13±0.13	0.22±0.12		D	0.58±0.12	0.56±0.11

坡不同海拔样地探讨此问题。样地 A 和 D 随着系统发育距离的增加样方幼苗平均存活率也逐渐增高, 这与“群体保护假说”一致^[37], 即异种邻居之间资源竞争更少所以存活率更高。有很多研究表明, 近缘物种更有可能共享相同或相似的天敌和特异性病原菌导致幼苗存活率降低^[8,38-39]。样地 A 和 D 拥有较丰富的土壤资源, 且存在更低的物种密度, 更低的资源竞争从而促进幼苗存活。此外, 由于样地 A 的大量人为活动导致其幼苗数量从 64 株降到 29 株, 物种数从 7 种降到 5 种进而削弱系统发育多样性指数对幼苗存活的影响, 导致在下一普查区间不显著。功能性状多样性作为与系统发育多样性相辅相成的指数, 在样地 D 中表现出与幼苗平均存活率正相关关系, 这是因为物种间表型越相似, 它们对相似资源的需求而产生竞争的负作用越大^[40-41], 从而导致幼苗死亡, 随着功能分散性指数的升高物种间表型相似性降低, 所以表现出对幼苗平均存活率的正作用。此外, 在 2021—2022 年普查阶段没有检测到功能性状多样性对于幼苗平均存活率的显著关系, 这是因为物种间的相互作用(如竞争、捕食等)和环境过滤可能随着时间的推移而发生变化。本研究表明样地 B 和 C 中 4 种影响因子对幼苗平均存活率没有显著相关性, 这可能因为 2 个样地位于中海拔地区, 人为干扰较少, 大气温度相对适宜, 使得样地 B 和 C 拥有更高的物种丰富度和物种数量^[42]及更高的植物密度, 此时影响幼苗平均存活率的因素可能是竞争排斥即同种幼苗密度或同种成树密度等生物因子^[23,43]。

3.2 幼苗平均生长率

资源生态位划分有助于理解植物的平均生长率^[44]。很多研究都集中在光的可利用性对森林幼苗平均生长率的影响, 具体来说, 物种在高光环境下的快速生长能力与在荫蔽环境下生存的能力存在权衡, 即高生长潜力的物种对光拥有高敏感性, 资源保守的物种对光拥有低敏感性^[45-46]。有研究表明植物平均生长率对土壤湿度和坡度的响应^[47-49], 本研究也有相似结论, 样地 C 中较低的样方坡度和高土壤湿度是幼苗平均生长率显著提高的因素, 这是因为坡度影响着地表径流, 坡度越大, 水分和养分流失越快, 且不同的坡度影响着接收太阳辐射的差异, 造成热量分配的不均^[48-49], 所以在坡度较小的样方中幼苗生长更好。本研究样地 B 幼苗平均生长率随着系统发育距离的增加逐渐降低, 原因是样

地 B 土壤贫瘠、物种相似性高、物种密度高和资源利用差异小, 致使物种对资源的激烈竞争导致更强的密度制约, 从而降低幼苗的平均生长率。而在样地 A 和 D 中未检测到 4 种影响因子对幼苗平均生长率的显著相关性, 可能因为 2 个样地较低的幼苗密度导致无法检测到系统发育多样性对幼苗平均生长率的影响。有研究表明土壤氮、磷含量是植物生长的关键因素^[50], 而本研究的环境主成分分析中没有纳入幼苗生长的重要土壤因素, 导致环境因子的作用不显著。

在 2 次调查区间内功能性状多样性均未表现出显著性, 这是因为大部分研究表明决定平均生长率的关键性状为木材密度, 即低木材密度的树种生长迅速, 高木材密度的树种生长缓慢^[45,51-52], 而本研究由于实验对象为幼苗无法收集材料计算木材密度, 所以无法明确功能性状多样性对平均生长率的影响。

3.3 系统发育多样性指数和功能性状多样性指数的变化

环境过滤和竞争排斥影响着幼苗动态, 然而生态学家尚未在量化这些过程中达成共识^[7]。本研究结果揭示标准化系统发育多样性指数和功能分散性指数在不同幼苗密度样地之间存在差异, 说明幼苗密度对植物群落的功能特征和系统发育关系的影响。在高幼苗密度样地, 植物群落的竞争压力越大, 物种之间的功能重叠越小, 功能分散性指数越高; 而在低幼苗密度样地, 植物群落的竞争压力越小, 环境过滤效应增强导致物种之间的系统发育距离越大, 标准化系统发育多样性指数升高^[6-7]。

本研究对云南苍山西坡常绿阔叶林下木本植物幼苗生长和存活进行了深入的分析和探讨。结果表明在低密度样地, 系统发育多样性和功能性状多样性对幼苗平均存活率有显著正作用。在较高密度样地, 环境变量显著提高了幼苗平均生长率, 系统发育多样性对幼苗平均生长率有显著负作用。针对功能性状多样性和系统发育多样性在不同密度样地变化的研究中, 存在竞争排斥和环境过滤的效应, 竞争排斥导致更高的功能分散性, 环境过滤导致更高的系统发育多样性。本研究为理解和预测幼苗动态提供了新的视角和方法, 也为生态系统的恢复和保护提供了实践指导。为了能够更好地理解幼苗动态变化, 建议进一步扩大时间和空间尺度并增加功能性状选取, 同时结合长期观测来验证现有理论。

参考文献

- [1] LI Y, LIU C C, SACK L, et al. Leaf trait network architecture shifts with species-richness and climate across forests at continental scale [J]. *Ecol Lett*, 2022, 25(6): 1442–1457. doi: 10.1111/ele.14009.
- [2] JIANG F, CADOTTE M W, JIN G Z. Size-and environment-driven seedling survival and growth are mediated by leaf functional traits [J]. *Proc Roy Soc B: Biol Sci*, 2022, 289(1983): 20221400. doi: 10.1098/rspb.2022.1400.
- [3] TOLEDO-ACEVES T, DE LOS ÁNGELES G M, PAZ H. Leaf functional traits predict cloud forest tree seedling survival along an elevation gradient [J]. *Ann For Sci*, 2019, 76(4): 111. doi: 10.1007/s13595-019-0900-5.
- [4] PÉREZ-HARGUINDEGUY N, DIAZ S, GARNIER E, et al. New handbook for standardise measurement of plant functional traits world-wide [J]. *Austr J Bot*, 2013, 61(3): 167–234. doi: 10.1071/BT12225.
- [5] WEBB C O, ACKERLY D D, MCPEEK M A, et al. Phylogenies and community ecology [J]. *Annu Rev Ecol Syst*, 2002, 33(1): 475–505. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448.
- [6] JIANG X L, ZHANG W G. Functional diversity and its research method [J]. *Acta Ecol Sin*, 2010, 30(10): 2766–2773. [江小雷, 张卫国. 功能多样性及其研究方法 [J]. *生态学报*, 2010, 30(10): 2766–2773.]
- [7] MILLER E T, FARINE D R, TRISOS C H. Phylogenetic community structure metrics and null models: A review with new methods and software [J]. *Ecography*, 2017, 40(4): 461–477. doi: 10.1111/ecog.02070.
- [8] YANG J, ZHANG G C, CI X Q, et al. Functional and phylogenetic assembly in a Chinese tropical tree community across size classes, spatial scales and habitats [J]. *Funct Ecol*, 2014, 28(2): 520–529. doi: 10.1111/1365-2435.12176.
- [9] ZHU Y, HOGAN J A, CAI H Y, et al. Biotic and abiotic drivers of the tree growth and mortality trade-off in an old-growth temperate forest [J]. *For Ecol Manage*, 2017, 404: 354–360. doi: 10.1016/j.foreco.2017.09.004.
- [10] REICH P B. The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: A traits manifesto [J]. *J Ecol*, 2014, 102(2): 275–301. doi: 10.1111/1365-2745.12211.
- [11] WEBB C O. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: An example for rain forest trees [J]. *Am Nat*, 2000, 156(2): 145–155. doi: 10.1086/303378.
- [12] BAČE R, SVOBODA M, POUSKA V, et al. Natural regeneration in Central-European subalpine spruce forests: Which logs are suitable for seedling recruitment? [J]. *For Ecol Manage*, 2012, 266: 254–262. doi: 10.1016/j.foreco.2011.11.025.
- [13] CAI J Q, LIU D P, ZHANG S Y, et al. Composition and interannual dynamics of tree seedlings in a secondary forest in montane region of eastern Liaoning Province, China [J]. *Biodiv Sci*, 2018, 26(11): 1147–1157. [蔡军奇, 刘大鹏, 张淑媛, 等. 辽东山区次生林乔木幼苗组成及其年际动态 [J]. *生物多样性*, 2018, 26(11): 1147–1157. doi: 10.17520/biods.2018135.]
- [14] LIU X J, MA K P. Plant functional traits: Concepts, applications and future directions [J]. *Sci Sin Vitae*, 2015, 45(4): 325–339. doi: 10.1360/N052014-00244. [刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展 [J]. *中国科学: 生命科学*, 2015, 45(4): 325–339. doi: 10.1360/N052014-00244.]
- [15] FORTUNEL C, VALENCIA R, WRIGHT S J, et al. Functional trait differences influence neighbourhood interactions in a hyperdiverse Amazonian forest [J]. *Ecol Lett*, 2016, 19(9): 1062–1070. doi: 10.1111/ele.12642.
- [16] URIARTE M, SWENSON N G, CHAZDON R L, et al. Trait similarity, shared ancestry and the structure of neighbourhood interactions in a subtropical wet forest: Implications for community assembly [J]. *Ecol Lett*, 2010, 13(12): 1503–1514. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01541.x.
- [17] VIOLLE C, NAVAS M L, VILE D, et al. Let the concept of trait be functional! [J]. *Oikos*, 2007, 116(5): 882–892. doi: 10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x.
- [18] WEBB C O, GILBERT G S, DONOGHUE M J. Phylodiversity-dependent seedling mortality, size structure, and disease in a Bornean rain forest [J]. *Ecology*, 2006, 87(S7): S123–S131. doi: 10.1890/0012-9658(2006)87[123:PSMSSA]2.0.CO;2.
- [19] WU J J, SWENSON N G, BROWN C, et al. How does habitat filtering affect the detection of conspecific and phylogenetic density dependence? [J]. *Ecology*, 2016, 97(5): 1182–1193. doi: 10.1890/14-2465.1.
- [20] JIANG X Y, GAO S J, JIANG Y, et al. Species diversity, functional diversity, and phylogenetic diversity in plant communities at different phases of vegetation restoration in the Mu Us sandy grassland [J]. *Biodiv Sci*, 2022, 30(5): 21387. [姜晓燕, 高圣杰, 蒋燕, 等. 毛乌素沙地植被不同恢复阶段植物群落物种多样性、功能多样性和系统发育多样性 [J]. *生物多样性*, 2022, 30(5): 21387. doi: 10.17520/biods.2021387.]
- [21] SWENSON N G. The assembly of tropical tree communities: The advances and shortcomings of phylogenetic and functional trait analyses [J]. *Ecography*, 2013, 36(3): 264–276. doi: 10.1111/j.1600-0587.2012.00121.x.
- [22] CHEN B, JIANG L, XIE Z Y, et al. Taxonomic and phylogenetic diversity of plants in a *Castanopsis kawakamii* natural forest [J]. *Biodiv Sci*, 2021, 29(4): 439–448. [陈博, 江蓝, 谢子扬, 等. 格氏栲天然林林窗植物物种多样性与系统发育多样性 [J]. *生物多样性*, 2021, 29(4): 439–448. doi: 10.17520/biods.2020399.]

- [23] SONG Y F, CHEN S W, WANG W, et al. Effects of negative density dependence and habitat filtering on the functional diversity of seedlings in the subtropical forest of Gutianshan [J]. Biodiv Sci, 2017, 25(9): 959–965. [宋云峰, 陈声文, 王薇, 等. 负密度制约和生境过滤对古田山幼苗功能多样性年际变化的影响 [J]. 生物多样性, 2017, 25(9): 959–965. doi: 10.17520/biods.2017053.]
- [24] LI J Q, SONG X Y, CAO M. Response of tree seedlings to altitudinal gradient and its seasonal variation in Ailao Mountain and Yulong Mountain, Yunnan Province, China [J]. Chin J Appl Ecol, 2016, 27(11): 3403–3412. [李洁琼, 宋晓阳, 曹敏. 云南哀牢山和玉龙雪山森林树种幼苗对海拔梯度的响应及其季节性差异 [J]. 应用生态学报, 2016, 27(11): 3403–3412. doi: 10.13287/j.1001-9332.201611.017.]
- [25] ZHANG L H, ZHONG B Y, CHEN T T, et al. Effects of air and soil warming on aboveground phenology and growth of *Cunninghamia lanceolata* seedlings [J]. Acta Ecol Sin, 2020, 40(12): 4146–4156. [张礼宏, 钟波元, 陈廷廷, 等. 大气和土壤增温对杉木幼苗地上物候及生长的影响 [J]. 生态学报, 2020, 40(12): 4146–4156. doi: 10.5846/stxb201811192506.]
- [26] YIN Z J, PENG H. A floristic study on the seed plants of the Cangshan Mountain Range, Dali, Yunnan, China [J]. Plant Diversity Resources, 2015, 37(3): 233–245. [尹志坚, 彭华. 大理苍山种子植物区系的研究 [J]. 植物分类与资源学报, 2015, 37(3): 233–245. doi: 10.7677/ynzwj201514114.]
- [27] ZHANG P, ZHANG J, LI J Y, et al. Vertical distribution pattern of vegetation on the east and west slopes of Cangshan Mountain in Dali [J]. J Zhejiang A&F Univ, 2022, 39(1): 68–75. [张萍, 张军, 李佳玉, 等. 大理苍山东西坡植被的垂直分布格局 [J]. 浙江农林大学学报, 2022, 39(1): 68–75. doi: 10.11833/j.issn.2095-0756.20210136.]
- [28] LUSK C H, GRIERSON E R P, LAUGHLIN D C. Large leaves in warm, moist environments confer an advantage in seedling light interception efficiency [J]. New Phytol, 2019, 223(3): 1319–1327. doi: 10.1111/nph.15849.
- [29] JIANG F, JIN G Z. Functional traits influence plant survival depending on environmental contexts and life stages in an old-growth temperate forest [J]. J Plant Ecol, 2021, 14(5): 981–994. doi: 10.1093/jpe/rtab049.
- [30] BARALOTO C, TIMOTHY PAINE C E, POORTER L, et al. Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees [J]. Ecol Lett, 2010, 13(11): 1338–1347. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01517.x.
- [31] WESTERBAND A C, KAGAWA-VIVIANI A K, BOGNER K K, et al. Seedling drought tolerance and functional traits vary in response to the timing of water availability in a keystone Hawaiian tree species [J]. Plant Ecol, 2019, 220(3): 321–344. doi: 10.1007/s11258-019-00917-0.
- [32] FRAZER G W, CANHAM C D, LERTZMAN K P. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation [J]. Proc Roy Soc B, 1999, 273(36): 2909–2916.
- [33] SONG Q H, TAN Z H, ZHANG Y P, et al. Spatial heterogeneity of soil respiration in a seasonal rainforest with complex terrain [J]. iForest-Biogeosci For, 2013, 6(2): 65–72. doi: 10.3832/for0681-006.
- [34] LALIBERTÉ E, LEGENDRE P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits [J]. Ecology, 2010, 91(1): 299–305. doi: 10.1890/08-2244.1.
- [35] ZHU Y, QUEENBOROUGH S A, CONDIT R, et al. Density-dependent survival varies with species life-history strategy in a tropical forest [J]. Ecol Lett, 2018, 21(4): 506–515. doi: 10.1111/ele.12915.
- [36] METZ M R, SOUSA W P, VALENCIA R. Widespread density-dependent seedling mortality promotes species coexistence in a highly diverse Amazonian rain forest [J]. Ecology, 2010, 91(12): 3675–3685. doi: 10.1890/08-2323.1.
- [37] PETERS H A. Neighbour-regulated mortality: The influence of positive and negative density dependence on tree populations in species-rich tropical forests [J]. Ecol Lett, 2003, 6(8): 757–765. doi: 10.1046/j.1461-0248.2003.00492.x.
- [38] CAO J, ZHANG C Y, ZHAO B, et al. Seedling density dependence regulated by population density and habitat filtering: Evidence from a mixed primary broad-leaved Korean pine forest in northeastern China [J]. Ann For Sci, 2018, 75(1): 25. doi: 10.1007/s13595-018-0706-x.
- [39] LIN L X, COMITA L S, ZHENG Z, et al. Seasonal differentiation in density-dependent seedling survival in a tropical rain forest [J]. J Ecol, 2012, 100(4): 905–914. doi: 10.1111/j.1365-2745.2012.01964.x.
- [40] CHEN Y X, WRIGHT S J, MULLER-LANDAU H C, et al. Positive effects of neighborhood complementarity on tree growth in a Neotropical forest [J]. Ecology, 2016, 97(3): 776–785. doi: 10.1890/15-0625.1.
- [41] KRAFT N J B, GODOY O, LEVINE J M. Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2015, 112(3): 797–802. doi: 10.1073/pnas.1413650112.
- [42] SUNDQVIST M K, SANDERS N J, WARDLE D A. Community and ecosystem responses to elevational gradients: Processes, mechanisms, and insights for global change [J]. Annu Rev Ecol Evol Syst, 2013, 44: 261–280. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-110512-135750.
- [43] WANG W, RAO M D, CHEN S W, et al. Effects of negative density dependence and habitat filtering on temporal variation in phylogenetic community structure of seedlings in a mid-subtropical forest [J]. Chin Sci Bull, 2014, 59(19): 1844–1850. [王薇, 饶米德, 陈声文, 等. 负密度制约和生境过滤对古田山幼苗系统发育多样性时间变化的影

- 响 [J]. 科学通报, 2014, 59(19): 1844–1850. doi: 10.1360/972013-1141.]
- [44] SILVERTOWN J. Plant coexistence and the niche [J]. Trends Ecol Evol, 2004, 19(11): 605–611. doi: 10.1016/j.tree.2004.09.003.
- [45] WRIGHT S J, KITAJIMA K, KRAFT N J B, et al. Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees [J]. Ecology, 2010, 91(12): 3664–3674. doi: 10.1890/09-2335.1.
- [46] KOBE R K, VRIESENDORP C F. Conspecific density dependence in seedlings varies with species shade tolerance in a wet tropical forest [J]. Ecol Lett, 2011, 14(5): 503–510. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01612.x.
- [47] GETZIN S, WIEGAND T, WIEGAND K, et al. Heterogeneity influences spatial patterns and demographics in forest stands [J]. J Ecol, 2008, 96(4): 807–820. doi: 10.1111/j.1365-2745.2008.01377.x.
- [48] DENG T, JI C Y, QIAN J L, et al. Effects of microtopography on soil characteristics and growth of young *Pinus sylvestris* var. *mongolica* trees in Saihanba region [J]. J Shanxi Agric Univ (Nat Sci), 2023, 43(4): 75–85. [邓婷, 籍翠莹, 钱甲龙, 等. 塞罕坝不同坡度、坡位土壤特征及其对樟子松幼树的影响 [J]. 山西农业大学学报(自然科学版), 2023, 43(4): 75–85. doi: 10.13842/j.cnki.issn1671-8151.202304025.]
- [49] JIA C X Z, ZHU Y H, LONG Y L, et al. Influence of terrain factors on young bamboo growth in natural *Chimonobabusa utilis* forest [J]. World Bamboo Rattan, 2023, 21(4): 65–69. [贾呈鑫卓, 朱宇昊, 龙元丽, 等. 地形因子对金佛山方竹天然林幼竹生长的影响 [J]. 世界竹藤通讯, 2023, 21(4): 65–69. doi: 10.12168/sjztx.2023.06.20.001.]
- [50] REN J, FANG S, LIN G G, et al. Tree growth response to soil nutrients and neighborhood crowding varies between mycorrhizal types in an old-growth temperate forest [J]. Oecologia, 2021, 197(2): 523–535. doi: 10.1007/s00442-021-05034-2.
- [51] RÜGER N, WIRTH C, WRIGHT S J, et al. Functional traits explain light and size response of growth rates in tropical tree species [J]. Ecology, 2012, 93(12): 2626–2636. doi: 10.1890/12-0622.1.
- [52] HERAULT B, OUALLET J, BLANC L, et al. Growth responses of neotropical trees to logging gaps [J]. J Appl Ecol, 2010, 47(4): 821–831. doi: 10.1111/j.1365-2664.2010.01826.x.