

木果柯功能性状的种内变异及其与遗传·环境和个体发育的关系

潘霞^{1,2}, 姚志良^{1,2}, 杨欣^{1,3}, 田佳玉^{1,4}, 林露湘^{1,5}, 李巧明^{1*} (1.中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 云南昆明 650223; 2.中国科学院大学, 北京 100049; 3.海南大学生态与环境学院, 海南海口 570228; 4.云南大学生态与环境学院暨云南省高原山地生态与退化环境修复重点实验室, 云南昆明 650500; 5.云南西双版纳森林生态系统国家野外科学观测研究站, 云南勐腊 666303)

摘要 依托哀牢山按公里网格布设的 20 个亚热带常绿阔叶林 1 hm² 动态样地, 选取样地内所有胸径 (Diameter at breast height, DBH) ≥ 10 cm 的木果柯 (*Lithocarpus xylocarpus*) 个体作为研究对象, 测量其 6 个功能性状 (叶面积、比叶面积、叶片厚度、叶干物质含量、叶绿素含量和枝条木质密度), 利用基于距离矩阵的多元回归解析遗传变异、环境距离、个体发育阶段差异对木果柯功能性状种内变异的相对作用。结果表明: 木果柯的功能性状均存在不同程度的种内变异, 叶面积变异最大, 其次是比叶面积和叶片厚度, 木质密度、叶干物质含量和叶绿素含量变异较小; 对种内变异程度最大的叶面积来说, 个体发育阶段差异的正效应最强, 其次是遗传变异, 环境距离的正效应最弱; 遗传变异对叶绿素含量种内变异的正效应在所有性状中最强, 而环境距离对比叶面积的正效应在所有性状中最强。

关键词 遗传变异; 环境距离; 基于距离矩阵的多元回归; 亚热带常绿阔叶林; 哀牢山

中图分类号 S 718 **文献标识码** A

文章编号 0517-6611(2023)04-0105-07

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2023.04.026

开放科学 (资源服务) 标识码 (OSID):



Intraspecific Variation in Functional Traits of *Lithocarpus xylocarpus* and Its Relationship with Genetic, Environment and Ontogeny
PAN Xia^{1,2}, YAO Zhi-liang^{1,2}, YANG Xin^{1,3} et al (1. CAS Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming, Yunnan 650223; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049; 3. College of Ecology and Environment, Hainan University, Haikou, Hainan 570228)

Abstract In this study, all individuals of *Lithocarpus xylocarpus* with diameter at breast height (DBH) ≥ 10 cm in 20 1 hm² subtropical evergreen broad-leaved forest dynamic plots established among the grid of 1 km² in Ailao Mountains, were sampled to measure six functional traits (leaf area, specific leaf area, leaf thickness, leaf dry matter content, chlorophyll content and branch-wood density). The effects of genetic variation, environmental distance, and ontogenetic stage differences on intraspecific variation of functional traits of *L. xylocarpus* were analyzed by using multiple regression on distance matrices. The results showed that there was different degree of intraspecific variation for the six functional traits of *L. xylocarpus*, with the greatest variation in leaf area, followed by specific leaf area and leaf thickness, the less variation in branch-wood density, leaf dry matter content and chlorophyll content. For leaf area with the highest degree of intraspecific variation, the positive effect of ontogenetic stage difference was the strongest, followed by genetic variation, and environment distance was the weakest. The positive effect of genetic variation on intraspecific variation of chlorophyll content was the strongest among all the six functional traits, while the positive effect of environmental distance on leaf area was the strongest.

Key words Genetic variation; Environmental distance; Multiple regression on distance matrices; Subtropical evergreen broadleaved forest; Ailao Mountains

植物功能性状是与植物定植、生长、存活、繁殖有关的一系列植物属性^[1-2], 这些属性可以单独或者联合指示植物对环境的适应与响应策略^[3], 同时可以影响生态系统功能或过程^[4]。功能性状在生态学研究具有广泛的应用, 如功能性状与植物生长、存活等的关系^[5-7], 基于功能性状研究植物分布与环境的关系^[8-10], 基于功能性状分布格局推导群落的构建机制^[11-13], 功能多样性与生态系统功能的关系等^[14-15]。基于功能性状的生态学研究通常采用物种多个个体功能性状的平均值来表征物种水平的功能性状。然而, 性状平均值只是对某一区域内若干个体变异的统计描述, 其有效性与个体变异幅度密切相关^[16]。在很多情况下, 功能性状在种内的变异不可忽视, 如功能性状种内变异对植物的分配性状和器官水平性状的作用不同^[17]; 功能性状种内变异影响着生物与生物之间及生物与其环境之间的相互作用^[18-19], 影响着种群的数量和动态^[20-21], 在物种共存^[22]和群落构建中有重要作用^[23-24]。大多数研究仅仅关注物种水平的功能性状, 较

少考虑功能性状的种内变异。然而, 已有越来越多的研究发现功能性状种内变异在生态学研究中的重要性^[25-27]。

功能性状的种内变异是同种生物的不同个体表型差异的一种具体体现^[28], 通常是由于个体之间的遗传变异和物种本身的表型可塑性产生。遗传变异是个体基因型之间的表型变异, 由遗传漂变、自然选择、基因突变、迁移产生, 在群体水平上又称遗传多样性, 随着基因型数量在种群内增加, 种群内个体间的差异也会更明显^[29]。基因型之间竞争能力的差异可能导致局域尺度上的非传递性竞争, 允许竞争对手在更大尺度上实现共存^[19-30]。在一些模式植物中, 某些功能性状的变异很大程度上受遗传变异的控制^[31-32]。表型可塑性是单个基因型在不同环境条件下所表达的表型变异^[33], 体现了物种对环境变化的适应与响应^[34], 是植物应对环境变化的重要机制之一。研究表明, 植物分布范围越广, 所处的环境变化越大, 个体往往在其性状上表现出广泛的变异性, 这通常被解释为环境条件或局域适应变化, 功能性状种内变异越大, 说明环境因子对功能性状的塑造越明显^[34-35]。个体发育被认为是同种生物不同个体间种内变异的主要来源^[36], 是由个体发育调节的性状表达变化引起的, 这些性状表达可能与环境相互作用, 也可能独立于环境而发

基金项目 NSFC-云南省联合基金 (U1902203); 中国科学院战略性先导科技专项 (B 类) (XDB31000000)。

作者简介 潘霞 (1995—), 女, 土家族, 贵州铜仁人, 硕士研究生, 研究方向: 群落遗传学。* 通信作者, 研究员, 博士, 从事群落遗传学、保护遗传学及谱系地理学研究。

收稿日期 2022-04-02

生^[37]。在干旱条件下,叶片氮含量和叶片光合性状随年龄而发生显著变化,但不随水分处理而变化^[38];幼年时期,植物的叶面积、比叶面积和叶干物质含量变化更大,即与植物快速生长相关的性状变化更大,而成年后植物功能性状变异比幼年时期小,功能性状策略更趋近于保守^[39]。全球植物群落中植物功能性状变异约 25% 由种内变异产生^[26]。

对功能性状种内变异来源的认知是群落和生态系统研究中准确应用功能性状的前提^[40-41]。总体来说,种内变异的来源可以大致归为 3 类:环境异质性^[35,42-44]、遗传变异^[45-46]和个体发育阶段差异^[47-49]。笔者依托在哀牢山北段按公里网格布设的 20 个亚热带常绿阔叶林 1 hm² 动态样地,选取样地内所有的木果柯 DBH ≥ 10 cm 的个体,总计 820 株作为研究对象,测量其个体水平的 6 个功能性状(叶面积、比叶面积、叶片厚度、叶干物质含量、叶绿素含量和枝条木质密度),解析在区域尺度上个体发育阶段差异、环境异质性和遗传变异对木果柯各功能性状种内变异的相对作用,旨在为深化理解功能性状种内变异的来源提供证据支持。

1 材料与与方法

1.1 研究区概况 该研究在哀牢山亚热带常绿阔叶林公里网格生物多样性观测平台中采样,该观测平台位于云南省中部,连接云贵高原、横断山地和青藏高原,是滇中高原与滇西纵谷区的分界线^[50]。哀牢山北段徐家坝地区位于 101°02'E, 24°32'N, 海拔 2 460 m, 西坡山麓的川河坝区在哀牢山与无量山包围的山谷中,属于亚热带季风气候,气候随海拔呈现出中亚热带、北亚热带和暖温带气候等不同的气候类型,年平均气温为 11 ℃,最热月平均气温为 16.4 ℃,极端低温为 -8.3 ℃^[50-51]。哀牢山北段有丰富的植物资源,其中物种分布有裸子植物 6 科 11 属 13 种,被子植物 139 科 424 属 792 种,包括松科(Pinaceae)、柏科(Cupressaceae)、杉科(Taxodiaceae)、壳斗科(Fagaceae)和樟科(Lauraceae)等^[51-52]。该研究样地设置根据美国史密森热带研究所热带森林科学中心(Center for Tropical Forest Science, CTFS)的样地建设标准^[53]。徐家坝地区已经建成 20 个 1 hm² 的样地,每个样地之间最近距离为 430 m,最远距离为 6 647 m。

1.2 研究材料 木果柯(*Lithocarpus xylocarpus*),属于山毛榉目壳斗科柯属植物,乔木,植株高达 30 m,胸径 90 cm,灰褐色树皮,叶片椭圆形或者倒披针形,革质,嫩叶背面有卷柔毛,叶片干后正面光泽油润,叶柄长约 1 cm。常雌雄同序,花序轴被绒毛;雌花每 3 朵 1 簇,花柱长达 2 mm;壳斗近圆球形,全包坚果;坚果为近圆球形或宽椭圆形,花期 5—6 月,果次年 9—10 月成熟^[54]。

1.3 研究方法

1.3.1 功能性状的测定及种内变异的度量。该研究共选取 6 个功能性状:叶面积(leaf area, LA)、比叶面积(specific leaf area, SLA)、叶绿素含量(chlorophyll content, CC)、叶片厚度(leaf thickness, LT)、叶片干物质含量(leaf dry matter content, LDMC)、枝条木质密度(branch-wood density, B-WD),用枝条木质密度代替木质密度^[55]。功能性状的生态策略见

表 1^[56-60]。于 2021 年 3—4 月(旱季)对样地内所有 DBH ≥ 10 cm 的木果柯个体的叶片和小枝进行采样并进行功能性状测量,方法均参考功能性状采集及测量手册的方法^[3-60]。

表 1 木果柯 6 种功能性状所代表的生态策略

Table 1 Ecological strategy represented by the six functional traits measured

性状 Character	单位 Unit	生态策略 Ecological strategy
叶绿素含量 Chlorophyll content	μg/cm ²	代表资源捕获能力的强弱
叶片厚度 Leaf thickness	mm	高投入、抗干扰能力,长叶寿命与低投入和短叶寿命的权衡
叶面积 Leaf area	cm ²	抗干扰能力,应对养分胁迫的策略;高光捕获能力、低叶温和低光捕获能力、高叶温之间的权衡
比叶面积 Specific leaf area	cm ² /g	资源捕获能力;低投入、高光合速率、短叶寿命与高投入、低光合速率、长叶寿命之间的权衡
叶片干物质含量 Leaf dry matter content	mg/g	资源分配于生长与分配于抵御病虫害的权衡
枝条密度 Branch-wood density	g/cm ³	枝条密度与植物竖向生长的结构性支撑力和植物的寿命有关,同时还与树干的防御功能(如病虫害、可食性和物理性防御等)和碳储量有关

具体测量方法:每个个体在外围向阳面选取 3 片健康完好叶片,所采叶片都带完整叶柄,在叶片采集的同时用 SPAD-502 叶绿素仪测定叶绿素含量并记录。测量后将叶片装入自封袋,自封袋中提前喷水放入纸巾保湿,带回实验室。当天用 1/1 000 精度的电子天平测量叶片鲜重,用游标卡尺测量叶片厚度并记录。随后将叶片放置于扫描仪上扫描,扫描后的叶片图像存入电脑,以便于进一步用 imageJ 图像软件计算叶片面积。将扫描完的叶片装入信封,用烘箱在 70 ℃ 下烘 72 h 至恒重,然后用 1/1 000 精度的电子天平称量其干重并记录。枝条密度是采集其向阳面第 1 分枝的枝干 10~15 cm,并用湿纸巾包裹好放入自封袋中,当天回到实验室用水替代法测定其体积。将测量好的枝条放在 70 ℃ 烘箱中烘干 72 h 后称重并记录。

将测量的功能性状数据进行标准化处理,利用 R 软件中 dist() 函数计算木果柯个体两两之间的欧式距离,处理获得两两个体间的功能性状距离矩阵。

1.3.2 个体发育阶段差异的度量。为探究木果柯功能性状种内变异是否受到个体发育阶段差异的影响,依据木果柯实际测量的胸径,计算个体间胸径差的绝对值[式(1)],然后做两两间的距离矩阵,表征个体发育阶段的差异。

$$\Delta \text{DBH}_{ij} = |\text{DBH}_i - \text{DBH}_j| \quad (1)$$

式中, i, j 代表 2 个不同的个体。

1.3.3 遗传变异的度量。利用 3 × CTAB 法,提取所有木果柯的 DNA。采用微卫星标记技术(simple sequence repeat, SSR)对木果柯进行遗传多样性检测和分析^[61],在文献中筛选出 12 对微卫星简单重复序列引物,引物信息见表 2^[62-65],对所有木果柯个体进行扩增,获得基因分型数据。由 SSR 检测结果,利用 SequentiX GelQuest 软件读取峰值,整理出基因

型数据,用 GenA1Ex6.2 软件和 MSA4.05 软件进行微卫星位点的遗传多样性分析,并构建木果柯两两个体之间的遗传距

离矩阵。

表 2 用于微卫星扩增的引物序列

Table 2 Primer sequences designed to amplify microsatellite loci

引物 Primer	基因序列号 GenBank Accession No.	引物起始端 5'—3' Sequence 5'—3'	重复序列 Repeat sequence	片段大小 Size range//bp
Ld1	DQ272386	F:CTGATGAAGAGGAAGCCGAAG R:GTGGCCCTTCTGACATGG	(CTAT) ₃ CTAG(CTAC)	224~228
Le10	AB470659	F:CAAATCAACTAAACAAAGCGTTAAC R:CAGCCACCCAGATTGGT	(TG) ₆ (AG) ₆	113~125
Le08	AB470657	F:AACAGCTTCAGAGCTCAAACC R:ACCCAACCCCTTGTTCAGAC	(CT) ₁₇	184~216
LG83	KF437894	F:ATGGCTACTGTCCTAGTGTCTCA R:CGGCCTGAAACCTCACATC	(AG) ₂₀	83~115
LG402	KF437897	F:GTTTGGGAATCTTGGG R:TTCACCATCAACAGAGT	(AG) ₁₆	191~225
LG497	KF437903	F:TGTGCCTTCCTGGTCT R:GCCCTCAAACATTTCC	(GA) ₁₁	54~74
LH1	KJ630892	F:CACATACAAGAAGAAGGGAA R:GCAACAAACCAGCATTAG	(AG) ₈	113~127
LH9	KJ630894	F:ACCTCCAAATCGCCAGTA R:TAGACAAGACCTCCCAAC	(AG) ₁₄	142~166
LH10	KJ630895	F:TCCAGATCACCGCCATAA R:GCCCTCCTTCCACAGCAA	(TC) ₁₂	126~146
LH14	KJ630898	F:TCAACTGCCACCACTACCA R:GGTCTTGGGCTTCTGCTT	(GA) ₁₄	158~190
LH15	KJ630899	F:CCTCCATTCCAACCTGCC R:CAATCATTCCCGCATC	(CT) ₁₀	170~190
LH19	KJ630901	F:GAAAGGGATTATGGGACG R:CAGAAGGCTTGAGGAGTT	(AG) ₅	248~252

1.3.4 环境因子的测定及环境距离的度量。环境因子是在样地内 10 m 桩位置上,利用全站仪打点得到相对高差,再根据实时差分定位(Real-time kinematic, RTK)实测的四角坐标的海拔进行校正,得到 10 m 桩中每个点的海拔,基于 10 m 桩海拔数据计算每个 10 m×10 m 小样方的海拔、坡度、坡向和凹凸度。以每个小样方 4 个顶点处的海拔均值作为该样方的海拔;以目标样方任意 3 个角构成的平面与水平面夹角的平均值作为该样方的坡度;以目标样方的海拔减去其周围 8 个样方的平均海拔作为该样方的凹凸度,位于样地边缘或四角的样方,其凹凸度值则由该样方的海拔减去与其邻接的若干个样方的平均海拔获得^[66-67]。坡向采用式(2)进行计算:

$$\text{Aspect} = 180 - \arctan\left(\frac{f_x}{f_y}\right) \times \left(\frac{180}{\pi} + 90 \times \left(\frac{f_x}{|f_x|}\right)\right) \quad (2)$$

式中, f_x 和 f_y 分别为该样方从东到西和从北到南的海拔差值。坡向范围为 $[0, 2\pi]$ 的环形变量,因此需要对其进行正弦和余弦转化,变成线性变量纳入后续分析中。笔者利用每个木果柯在样地中的坐标数据,计算每个木果柯个体在 10 m×10 m 样方中的环境因子数据,采用 R 软件的 dist() 函数计算木果柯个体两两之间环境因子的欧式距离,获得环境距离矩阵。

1.3.5 基于距离矩阵的多元回归。该研究采用基于距离矩阵的多元回归(multiple regression on distance matrices, MRM)^[22] 评估环境距离矩阵、遗传距离矩阵和个体发育距离矩阵对木果柯各功能性状两两个体之间的距离矩阵相对效应。MRM 是基于 mantel 检验的一种统计方法,通过几个距

离矩阵来解释某一距离矩阵的变化^[68]。由于距离矩阵的值均由两两样本之间的距离计算得到,观测值之间不独立,自由度降低,不能用简单的多元回归来评估各解释变量的相对重要性^[69]。MRM 由 R 软件中 ecodist 包来实现^[70]。该研究以木果柯各功能性状的两两个体间的距离矩阵作为因变量,遗传距离矩阵、个体发育距离矩阵和环境距离矩阵作为自变量,用森林图展示自变量的 MRM 标准化回归系数,通过比较回归系数反映自变量对因变量作用的相对大小。

2 结果与分析

2.1 木果柯功能性状的种内变异 对样地内 820 株木果柯的功能性状进行测量,功能性状种内变异的范围如图 1 所示。从木果柯 6 类功能性状种内变异结果可知,各功能性状都存在不同程度的种内变异,叶面积的变化范围为 10.6~92.9 cm²,比叶面积的变化范围为 40.0~132.2 cm²/g,叶绿素含量的变化范围为 36.8~64.7 μg/cm²,叶片厚度的变化范围为 0.12~0.36 mm,叶干物质含量的变化范围为 0.39~1.14 mg/g,枝条木质密度的变化范围为 0.39~0.93 g/cm³(表 3)。

2.2 个体发育、环境因子和遗传变异与功能性状种内变异的关系 利用 MRM 方法对木果柯个体每个功能性状进行分析,结果如图 2 所示,个体发育对叶面积呈显著正效应,遗传变异和环境对叶面积无显著效应;个体发育和遗传变异对叶片厚度呈显著负效应,环境因子对叶片厚度呈显著正效应;个体发育、环境和遗传变异对叶绿素含量均呈显著正效应;个体发育、遗传变异和环境对比叶面积均呈显著正效应;个

体发育和遗传变异对叶干物质含量呈显著负效应,环境对叶干物质含量呈显著正效应;个体发育和环境对枝条木质密度呈显著负效应,遗传变异对木质密度无显著效应。

光照和林下覆盖度是影响种内变异的主要环境因子^[71],笔者根据 Dawkins 等^[72]提出的树冠曝光指数(crown exposure index, CEI)或光照指数(crown illumination index, CII)通过对树冠在林冠中的暴露程度对个体树冠所处的光

环境进行半定量评价,结合笔者对木果柯个体采样时记录的采样高度(用高枝剪采样,选取向阳面能采到的最大高度)的分析,发现采样高度与树冠曝光指数呈显著正相关(图3);将木果柯各功能性状与采样高度进行分析,发现叶绿素含量、叶片厚度与采样高度呈显著正相关,比叶面积与采样高度呈显著负相关(图4)。

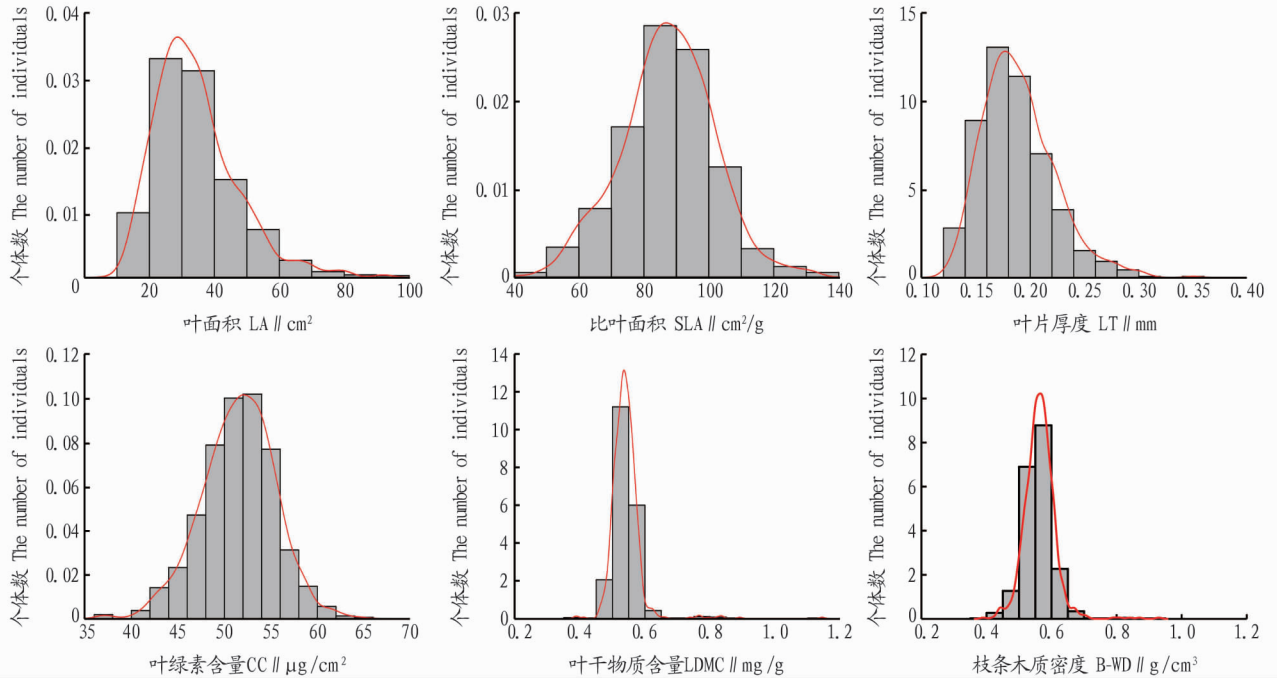


图1 木果柯所有个体(DBH ≥ 10 cm)6个功能性状的频率分布

Fig.1 The frequency distribution of six functional traits of all individuals (DBH ≥ 10 cm) in *Lithocarpus xylocarpus*

表3 木果柯6个功能性状的种内变异程度

Table 3 The degree of intraspecific variation for the six functional traits of *Lithocarpus xylocarpus*

变量 Variable	叶面积 Leaf area cm ²	比叶面积 Specific leaf area cm ² /g	叶绿素含量 Chlorophyll content // µg/cm ²	叶片厚度 Leaf thickness mm	叶干物质含量 Leaf dry matter content // mg/g	枝条木质密度 Branch-wood density // g/cm ²
均值 Mean	34.2	87.3	51.5	0.19	0.54	0.56
范围 Range	10.6~92.9	40.0~132.2	36.8~64.7	0.12~0.36	0.39~1.14	0.39~0.93
变异系数 Coefficient of variation	0.368	0.166	0.076	0.158	0.093	0.084

3 讨论

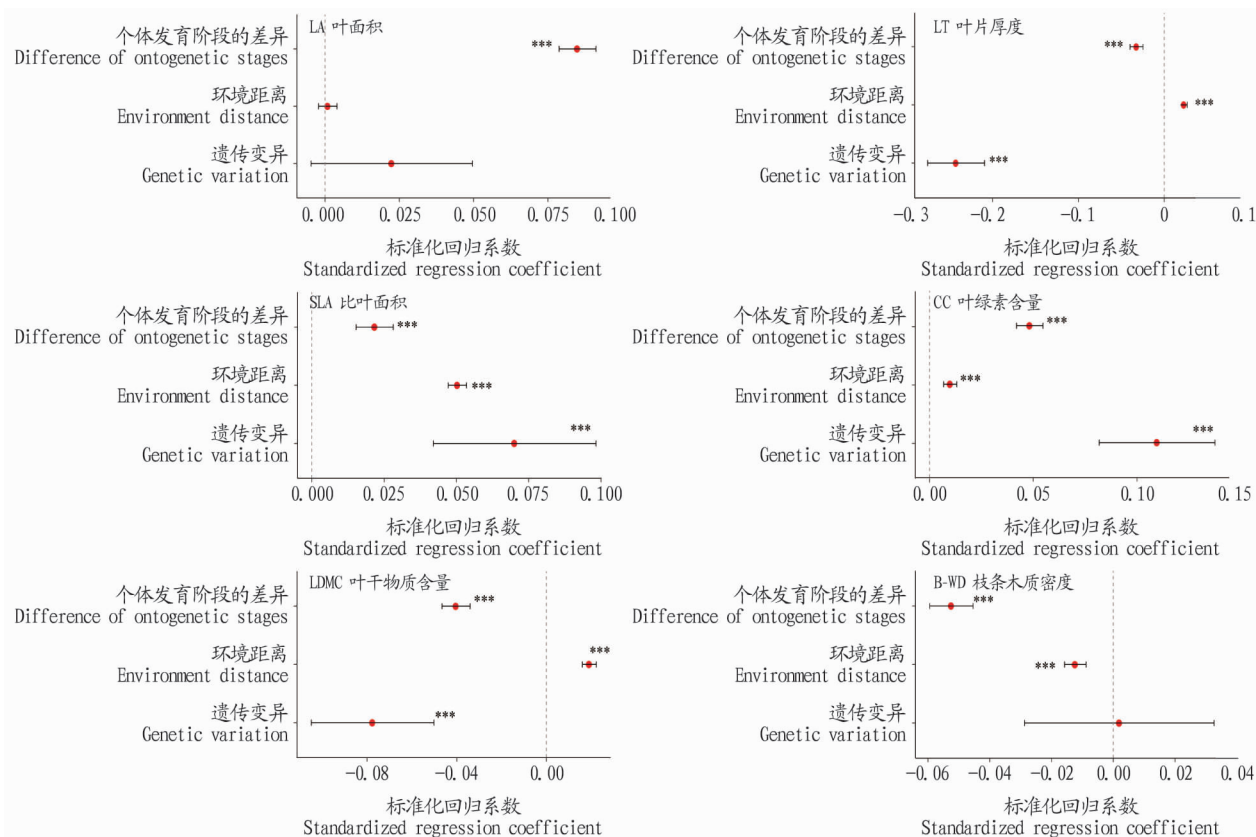
尽管有越来越多的证据表明种内变异对植物性状变异的重要性,然而,在亚热带常绿阔叶林中植物功能性状种内变异的程度与植物功能性状种内变异的来源鲜见报道。该研究表明,环境因子、个体发育阶段的差异以及遗传变异在木果柯不同性状的相对贡献存在差异,这与 Karbstein 等^[73]对白车轴草进行功能性状种内变异的遗传多样性和生境异质性研究结果类似,遗传多样性和生境异质性显著影响了功能性状种内变异。遗传变异对大部分木果柯功能性状种内变异都有显著影响,这与前人对性状变异或植物适合度与物种遗传多样性的研究结果一致^[74-75]。研究表明,优势种或者基础物种的种内遗传变异可能会影响大量的从属物种,优势种的基因型多样性产生了空间异质性,在大的空间尺度上有

利于不同微环境中不同植物物种的共存^[45]。在欧洲山杨的研究中发现,树皮附生植物的群落组成受到了杨树基因型变异的显著影响^[76]。木果柯作为群落中的上层优势种,其生态位宽度大,群落结构稳定,给林下植物提供了持续适宜的生长环境,为蕨类植物和苔藓植物提供了良好的生态空间^[77]。Liu 等^[78]研究发现,木果柯个体密度在样地中的占比不大,但是地上生物量以及枯死木却达到了 50%以上,给林下微生物和土壤提供了大量养分。

该研究中环境因子主要是坡度、坡向、凹凸度和海拔,环境因子对木果柯各功能性状除了叶面积以外,均有显著影响,说明木果柯为适应环境条件变化,性状也随之改变。一般来说,低海拔地区叶片大而薄,高海拔地区的植物叶片小而厚,叶片性状随海拔梯度变化的高度变异是植物对环境

的辐射量、二氧化碳浓度、温度等环境限制的响应^[79-80]。Umaña 等^[81]研究发现,叶片韧性海拔变化呈正相关,比叶面积与海拔变化呈负相关,研究中 6 个物种有 5 个物种的木

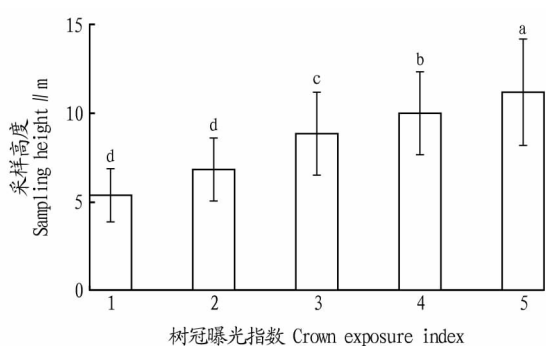
质密度与海拔变化的相关性不显著。同一生境内,不同的坡度和坡面暴露对土壤湿度有影响,从而使植物生物量和叶面积增加或减少^[73]。



注:*** $P < 0.001$ 。

图 2 木果柯个体之间的遗传变异、环境距离和个体发育阶段差异对功能性状变异的影响效应

Fig.2 The effects of genetic variation, environmental distance and difference of ontogenetic stage on the variation of the functional traits among individuals of *Lithocarpus xylocarpus*



注:不同小写字母表示处理间差异显著($P < 0.05$)。

Note: Different lowercase letters indicate significant difference between treatment ($P < 0.05$).

图 3 树冠曝光指数与采样高度的关系

Fig.3 Relationship between crown exposure index and sampling height

除了受适应性和可塑性的影响外,性状表达也因个体发育阶段不同而发生变化,个体发育的影响可能根据所测量的性状不同而有所不同。Liu 等^[82]利用亚热带森林中 59 种乔木间隔 5 年的生长和性状观测数据研究表明,个体水平上的功能性状与个体生长速率密切相关。在热带地区,个体发育

对木材密度的影响较大,而对叶干物质含量的影响较小^[83]。李晶晶^[84]采集了局域尺度样地内所有桐琼楠样本,探讨了该物种功能性状种内变异的来源,结果显示影响桐琼楠功能性状种内变异的主要因子是个体发育。该研究中,个体发育对不同功能性状有不同的效应,对叶面积、比叶面积、叶绿素含量有显著正效应,对叶干物质含量、叶片厚度、枝条木质密度有显著负效应,说明在木果柯个体发育不同阶段,各功能性状有不同的生存策略,这是木果柯功能性状在个体发育阶段为应对外界变化或者为了更好地生存与繁殖的一种权衡,更加表明在不同功能性状中,个体发育对性状的塑造也是至关重要的。

4 结论

该研究分析了木果柯各功能性状种内的变异程度,并探讨了环境异质性、个体发育和遗传变异对木果柯功能性状种内变异的影响,主要结论如下:①木果柯各功能性状均存在不同程度的种内变异,其中叶面积变异最大,其次是比叶面积和叶片厚度,木质密度、叶干物质含量和叶绿素含量变异较小;②遗传、环境和个体发育三者均是功能性状种内变异的来源,其对不同功能性状种内变异的塑造具有不同的重要性,其中个体发育阶段差异对叶面积的正效应最强,其次是

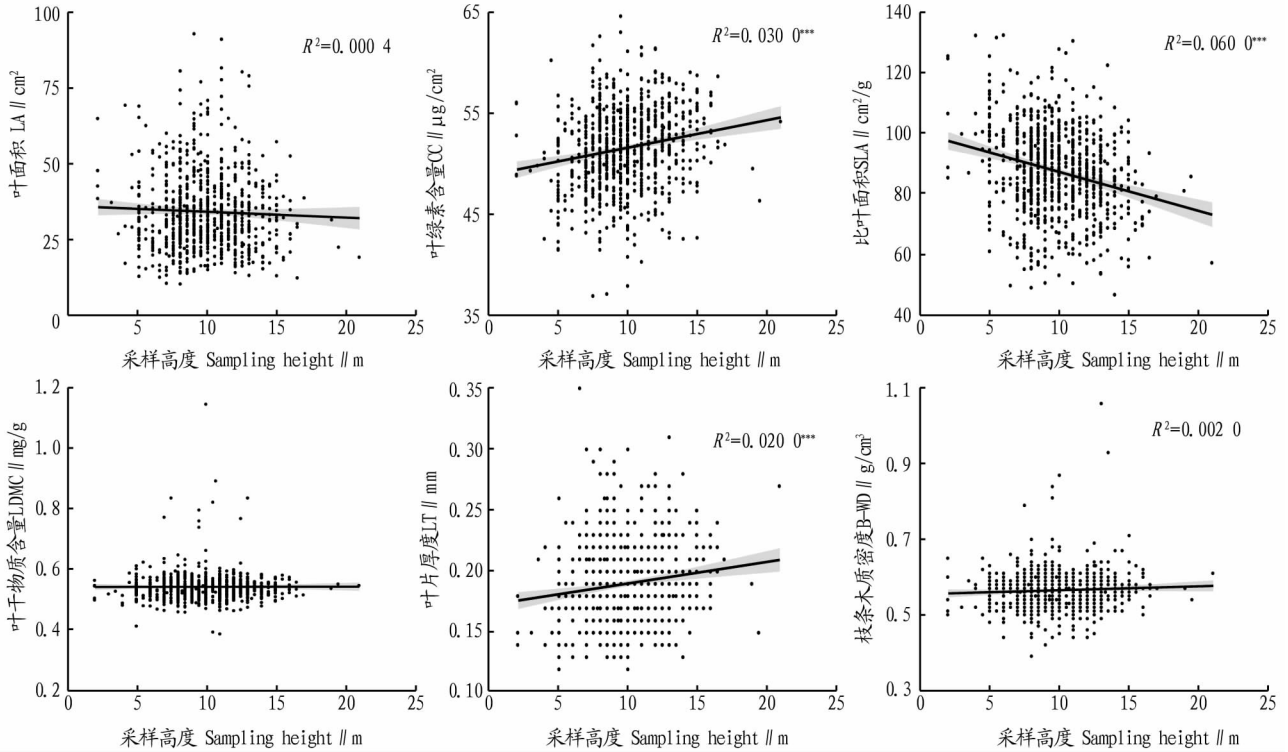


图4 木果柯所有个体的6个功能性状与采样高度之间的关系

Fig.4 The relationship between six functional traits and sampling height in all individuals of *Lithocarpus xylocarpus*

遗传变异,环境距离的正效应最弱;遗传变异对叶绿素含量种内变异的正效应在所有性状中最强,而环境距离对比叶面积的正效应在所有性状中最强。

该研究进一步证实了种内变异在功能性状研究中的重要性,通过探索哀牢山亚热带常绿阔叶林中的建群种木果柯功能性状种内变异程度以及功能性状种内变异来源,阐明了环境异质性、个体发育和遗传变异在木果柯功能性状种内变异研究中的重要性,为木果柯功能性状种内变异研究提供了重要依据。

参考文献

- [1] VIOLLE C, NAVAS M L, VILE D, et al. Let the concept of trait be functional! [J]. *Oikos*, 2007, 116(5): 882–892.
- [2] 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.
- [3] CORNELISSEN J H C, LAVOREL S, GARNIER E, et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide[J]. *Australian journal of botany*, 2003, 51(4): 335–380.
- [4] DÍAZ S, CABIDO M. Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes [J]. *Trends in ecology and evolution*, 2001, 16(11): 646–655.
- [5] UMAÑA M N, ARELLANO G. Legacy effects of drought on tree growth responses to hurricanes[J]. *Ecography*, 2021, 44(11): 1686–1697.
- [6] UMAÑA M N, CAO M, LIN L X, et al. Trade-offs in above- and below-ground biomass allocation influencing seedling growth in a tropical forest [J]. *Journal of ecology*, 2021, 109(3): 1184–1193.
- [7] SHEN Y, UMAÑA M N, LI W B, et al. Linking soil nutrients and traits to seedling growth: A test of the plant economics spectrum [J/OL]. *Forest ecology and management*, 2022, 505 [2021–11–15]. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119941>.
- [8] BRUELHEIDE H, DENGLER J, PURSCHKE O, et al. Global trait-environment relationships of plant communities[J]. *Nature ecology and evolution*, 2018, 2(12): 1906–1917.
- [9] CANESSA R, SALDAÑA A, RÍOS R S, et al. Functional trait variation predicts distribution of alien plant species across the light gradient in a tem-

perate rainforest[J]. *Perspectives in plant ecology evolution and systematics*, 2018, 32: 49–55.

- [10] TANG L L, MORRIS W K, ZHANG M, et al. Exploring how functional traits modulate species distributions along topographic gradients in Baxian Mountain, North China[J]. *Scientific reports*, 2022, 12(1): 1–9.
- [11] LEBRIJA-TREJOS E, PÉREZ Z-GARCÍA E A, MEAVE J A, et al. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system[J]. *Ecology*, 2010, 91(2): 386–398.
- [12] CADOTTE M, ALBERT C H, WALKER S C. The ecology of differences: Assessing community assembly with trait and evolutionary distances [J]. *Ecology letters*, 2013, 16(10): 1234–1244.
- [13] GARNIER E, NAVAS M, GRIGULIS K. Plant functional diversity: Organism traits, community structure, and ecosystem properties [J]. *Ecology*, 2016, 97(12): 3556–3558.
- [14] CADOTTE M W. Functional traits explain ecosystem function through opposing mechanisms [J]. *Ecology letters*, 2017, 20(8): 989–996.
- [15] GROSS N, LE BAGOUSSE-PINGUET Y, LIANCOURT P, et al. Functional trait diversity maximizes ecosystem multifunctionality [J]. *Nature ecology & evolution*, 2017, 1(5): 132.
- [16] 李耕耘, 钱美玲, 欧晓昆, 等. 种内变异及其群落效应[J]. *云南大学学报(自然科学版)*, 2012, 34(8,2): 412–418.
- [17] UMAÑA M N, ZHANG C C, CAO M, et al. Quantifying the role of intraspecific trait variation for allocation and organ-level traits in tropical seedling communities [J]. *Journal of vegetation science*, 2018, 29(2): 276–284.
- [18] BOLNICK D I, SVANBÄCK R, FORDYCE J A, et al. The ecology of individuals: Incidence and implications of individual specialization [J]. *American naturalist*, 2003, 161(1): 1–28.
- [19] VELLEND M, GEBER M A. Connections between species diversity and genetic diversity [J]. *Ecology letters*, 2005, 8(7): 767–781.
- [20] BOLNICK D I, AMARASEKARE P, ARA UJO M S, et al. Why intraspecific trait variation matters in community ecology [J]. *Trends Ecol Evol*, 2011, 26(4): 183–192.
- [21] PETTORELLI N, COULSON T, DURANT S M, et al. Predation, individual variability and vertebrate population dynamics [J]. *Oecologia*, 2011, 167(2): 305–314.
- [22] LICHSTEIN J W, DUSHOFF J, LEVIN S A, et al. Intraspecific variation and species coexistence [J]. *American naturalist*, 2007, 170(6): 807–818.
- [23] JUNG V, VIOLLE C, MONDY C, et al. Intraspecific variability and trait-

- based community assembly [J]. *Journal of ecology*, 2010, 98 (5): 1134–1140.
- [24] SIEFERT A. Incorporating intraspecific variation in tests of trait-based community assembly [J]. *Oecologia*, 2012, 170 (3): 767–775.
- [25] JUNG V, ALBERT C H, VIOLLE C, et al. Intraspecific trait variability mediates the response of subalpine grassland communities to extreme drought events [J]. *Journal of ecology*, 2014, 102 (1): 45–53.
- [26] SIEFERT A, VIOLLE C, CHALMANDRIER L, et al. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities [J]. *Ecology letters*, 2015, 18 (12): 1406–1419.
- [27] CHAI Y F, DANG H, YUE M, et al. The role of intraspecific trait variability and soil properties in community assembly during forest secondary succession [J]. *Ecosphere*, 2019, 10 (11): 1–20.
- [28] CIANCIARUSO M V, BATALHA M A, GASTON K J, et al. Including intraspecific variability in functional diversity [J]. *Ecology*, 2009, 90 (1): 81–89.
- [29] HUGHES A R, INOUE B D, JOHNSON M T, et al. Ecological consequences of genetic diversity [J]. *Ecology letters*, 2008, 11 (6): 609–623.
- [30] TAYLOR D R, AARSEN L W. Complex competitive relationships among genotypes of three perennial grasses: Implications for species coexistence [J]. *American naturalist*, 1990, 136 (3): 305–327.
- [31] ACKERLY D D, DUDLEY S A, SULTAN S E, et al. The evolution of plant ecophysiological traits: Recent advances and future directions [J]. *BioScience*, 2000, 50 (11): 979–995.
- [32] HUGHES P W, SOPPE W J J, ALBANI M C. Seed traits are pleiotropically regulated by the flowering time gene PERPETUAL FLOWERING 1 (PEP1) in the perennial *Arabis alpina* [J]. *Molecular ecology*, 2019, 28 (5): 1183–1201.
- [33] HUFFORD K M, MAZER S J. Plant ecotypes: Genetic differentiation in the age of ecological restoration [J]. *Trends in ecology & evolution*, 2003, 18 (3): 147–155.
- [34] ALBERT C H, GRASSEIN F, SCHURR F M, et al. When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? [J]. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics*, 2011, 13 (3): 217–225.
- [35] CORNWELL W K, ACKERLY D D. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California [J]. *Ecological monographs*, 2009, 79 (1): 109–126.
- [36] GONZÁLEZ-VARO J P, TRAVESET A. The labile limits of forbidden interactions [J]. *Trends in ecology & evolution*, 2016, 31 (9): 700–710.
- [37] MASON C M, MCGAUGHEY S E, DONOVAN L A. Ontogeny strongly and differentially alters leaf economic and other key traits in three diverse *Helianthus* species [J]. *Journal of experimental botany*, 2013, 64 (13): 4089–4099.
- [38] FUNK J L, LARSON J E, VOSE G. Leaf traits and performance vary with plant age and water availability in *Artemisia californica* [J]. *Annals of botany*, 2021, 127 (4): 495–503.
- [39] DAYRELL R L C, ARRUDA A J, PIERCE S, et al. Ontogenetic shifts in plant ecological strategies [J]. *Functional ecology*, 2018, 32 (12): 2730–2741.
- [40] LAVOREL S, GARNIER E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail [J]. *Functional ecology*, 2002, 16 (5): 545–556.
- [41] LAUGHLIN D C, JOSHI C, VAN BODEGOM P M, et al. A predictive model of community assembly that incorporates intraspecific trait variation [J]. *Ecology letters*, 2012, 15 (11): 1291–1299.
- [42] BRADSHAW A D. Unravelling phenotypic plasticity: Why should we bother? [J]. *New phytologist*, 2006, 170 (4): 644–648.
- [43] NICOTRA A B, ATKIN O K, BONSER S P, et al. Plant phenotypic plasticity in a changing climate [J]. *Trends in plant science*, 2010, 15 (12): 684–692.
- [44] DWYER J M, HOBBS R J, MAYFIELD M M. Specific leaf area responses to environmental gradients through space and time [J]. *Ecology*, 2014, 95 (2): 399–410.
- [45] EHLERS B K, DAMGAARD C F, LAROCHE F. Intraspecific genetic variation and species coexistence in plant communities [J]. *Biology letters*, 2016, 12 (1): 1–7.
- [46] BONGERS F J, SCHMID B, DURKA W, et al. Genetic richness affects trait variation but not community productivity in a tree diversity experiment [J]. *New phytologist*, 2020, 227 (3): 744–756.
- [47] SPASOJEVIC M J, YABLON E A, OBERLE B, et al. Ontogenetic trait variation influences tree community assembly across environmental gradients [J]. *Ecosphere*, 2014, 5 (10): 1–20.
- [48] FORTUNEL C, STAHL C, HEURET P, et al. Disentangling the effects of environment and ontogeny on tree functional dimensions for congeneric species in tropical forests [J]. *New phytologist*, 2020, 226 (2): 385–395.
- [49] HENN J J, DAMSCHEN E I. Plant age affects intraspecific variation in functional traits [J]. *Plant ecology*, 2021, 222 (6): 669–680.
- [50] 刘洋, 张一平, 刘玉洪, 等. 哀牢山北段地区气候特征及变化趋势 [J]. *山地学报*, 2009, 27 (2): 203–210.
- [51] 刘军. 云南哀牢山国家级自然保护区北段的保护价值 [J]. *林业调查规划*, 2005, 30 (2): 53–57.
- [52] 哀牢山自然保护区综合考察团. 哀牢山自然保护区综合考察报告集 [M]. 昆明: 云南民族出版社, 1988.
- [53] CONDIT R. Tropical forest census plots: Methods and results from barro colorado island, panama and a comparison with other plots [M]. Berlin: Springer-Verlag, 1998.
- [54] 陈焕镛, 黄成就. 中国植物志 [M]. 北京: 科学出版社, 1998.
- [55] SWENSON N G, ENQUIST B J. The relationship between stem and branch wood specific gravity and the ability of each measure to predict leaf area [J]. *American journal of botany*, 2008, 95 (4): 516–519.
- [56] GARNIER E, LAURENT G, BELLMANN A, et al. Consistency of species ranking based on functional leaf traits [J]. *New phytologist*, 2001, 152 (1): 69–83.
- [57] WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY M, et al. The worldwide leaf economic spectrum [J]. *Nature*, 2004, 428 (6985): 821–827.
- [58] VAIERETTI M V, DÍAZ S, VILE D, et al. Two measurement methods of leaf dry matter content produce similar results in a broad range of species [J]. *Annals of botany*, 2007, 99 (5): 955–958.
- [59] ONODA Y, WESTOBY M, ADLER P B, et al. Global patterns of leaf mechanical properties [J]. *Ecology letters*, 2011, 14 (3): 301–312.
- [60] PÉREZ-HARGUINDEGUY N, DÍAZ S, GARNIER E, et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide [J]. *Australian journal of botany*, 2013, 61 (3): 167–234.
- [61] ZANE L, BARGELLONI L, PATARNELLO T. Strategies for microsatellite isolation: A review [J]. *Molecular ecology*, 2002, 11 (1): 1–16.
- [62] MORRIS V R F, DODD R S. Characterization of microsatellite markers for the tanoak tree, *Lithocarpus densiflorus* [J]. *Molecular ecology notes*, 2006, 6 (3): 706–708.
- [63] WU B Y, HOGETSU T. Development and characterization of 11 microsatellite markers in *Lithocarpus edulis* [J]. *Conservation genetics*, 2009, 10 (5): 1549–1551.
- [64] DING Y Y, YANG C H, GU X Y, et al. Development of polymorphic microsatellite loci in *Lithocarpus harlandii* (Fagaceae) [J]. *Conservation genetics resources*, 2014, 6 (3): 755–757.
- [65] ZHANG L Y, HE Y R, GAO H, et al. Isolation and characterization of thirteen polymorphic microsatellite loci for *Lithocarpus glaber* [J]. *Biochemical systematics and ecology*, 2014, 55: 10–13.
- [66] HARMS K E, CONDIT R, HUBBELL S P, et al. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot [J]. *Journal of ecology*, 2001, 89 (6): 947–959.
- [67] VALENCIA R, FOSTER R B, VILLA G, et al. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: Large forest plot in eastern Ecuador [J]. *Journal of ecology*, 2004, 92 (2): 214–229.
- [68] LEGENDRE P, LAPOINTE F J, CASGRAIN P. Modeling brain evolution from behavior: A permutational regression approach [J]. *Evolution*, 1994, 48 (5): 1487–1499.
- [69] LEGENDRE P, BORCARD D, PERES-NETO P R. Analyzing or explaining beta diversity? Comment [J]. *Ecology*, 2008, 89 (11): 3238–3244.
- [70] GOSLEE S C, URBAN D L. The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data [J]. *Journal of statistical software*, 2007, 22 (7): 1–19.
- [71] BURTON J J, PERAKIS S S, MCKENZIE S C, et al. Intraspecific variability and reaction norms of forest understorey plant species traits [J]. *Functional ecology*, 2017, 31 (10): 1881–1893.
- [72] DAWKINS H C, FIELD D R B. A long-term surveillance system for British woodland vegetation [M]. British: Department of Forestry, Oxford University, 1978.
- [73] KARBSTEIN K, PRINZ K, HELLWIG F, et al. Plant intraspecific functional trait variation is related to within-habitat heterogeneity and genetic diversity in *Trifolium montanum* L [J]. *Ecology evolution*, 2020, 10 (11): 5015–5033.

抗寒性研究得出,四季竹和矢竹抗寒性强。该研究中,四季竹、罗汉竹和矢竹的受冻情况相对比较严重。四季竹部分叶片干枯,植株上部枯萎。罗汉竹叶片全部干枯,部分竹秆变色,少部分死亡。矢竹地上部分全部死亡,但竹鞭未受太大影响。这与北京地区天气干燥多风,植株比较缺水造成生长势相对较弱,从而降低了抗寒性有关。另外,2021年1月温度更低,仅 $-20.4\text{ }^{\circ}\text{C}$,超过这3种竹类植物所能忍受的范围。

4 结论

该研究运用层次分析法,对北京植物园60个竹类植物进行了评价,并用聚类分析法按评价分数值,划分了4个等级。评价等级为I级的竹类植物有28种,占总数的46.7%,这说明近50%的竹类植物在北京地区能够抵御 $-20.4\text{ }^{\circ}\text{C}$ 极端低温,能够适应北京地区的气候条件,可广泛地推广应用;评价等级II级有11种,这部分竹类植物叶片、小枝受轻微影响,抗寒性较强,较适应北京地区气候条件,可以适当推广应用;评价等级III、IV级的竹类植物,受立地条件、周围环境以及管理措施的影响较大,且需要有一定的管理经验,在此基础上,可以在特定条件下小面积栽植。

参考文献

[1] 孙茂盛, 鄢波, 徐田, 等. 竹类植物资源与利用[M]. 北京: 科学出版社, 2015.
 [2] 刘秋芳, 张旭东, 周金星, 等. 我国竹子抗寒性研究进展[J]. 世界林业研究, 2006, 19(5): 59-62.
 [3] 刘国华, 栾以玲, 张艳华. 自然状态下竹子的抗寒性研究[J]. 竹子研究汇刊, 2006, 25(2): 10-14.

(上接第104页)

[15] 环境保护部, 中国科学院. 关于发布《中国生物多样性红色名录——高等植物卷》的公告: 公告 2013 年第 54 号[EB/OL]. (2013-09-02) [2021-09-21]. http://www.mee.gov.cn/gkml/hbb/bgg/201309/t20130912_260061.htm.

(上接第111页)

[74] LEIMU R, MUTIKAINEN P, KORICHEVA J, et al. How general are positive relationships between plant population size, fitness and genetic variation? [J]. *Journal of ecology*, 2006, 94(5): 942-952.
 [75] WAITT D E, LEVIN D A. Genetic and phenotypic correlations in plants: A botanical test of Cheverud's conjecture [J]. *Heredity*, 1998, 80(3): 310-319.
 [76] DAVIES C, ELLIS C J, IASON G R, et al. Genotypic variation in a foundation tree (*Populus tremula* L.) explains community structure of associated epiphytes [J]. *Biology letters*, 2014, 10(4): 1-5.
 [77] 张光明, 谢寿昌, 袁牢山. 木果石栎群落优势种的生态位宽度与重叠[J]. 云南植物研究, 2000, 22(4): 431-446.
 [78] LIU W Y, FOX J E D, XU Z F. Biomass and nutrient accumulation in montane evergreen broad-leaved forest (*Lithocarpus xylocarpus* type) in Ailao Mountains, SW China [J]. *Forest ecology and management*, 2002, 158(1/2/3): 223-235.
 [79] VITOUSEK P M, SHEARER G, KOHL D H. Foliar ^{15}N natural abundance

[4] 葛忠强, 吴德军, 李春明, 等. 10个竹子品种在山东自然寒冷条件下抗寒性评价[J]. 山东林业科技, 2020, 50(5): 13-18, 12.
 [5] 蔡纯. 部分竹种抗寒性研究[D]. 郑州: 河南农业大学, 2015.
 [6] 王文哲, 梁青, 丁振. 日照地区部分竹子的抗寒性研究[J]. 山东林业科技, 2012, 42(5): 22-25.
 [7] 张玲. 引种地被竹的抗旱抗寒性研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2009.
 [8] 黄滔, 黄程前, 刘玮, 等. 湖南长沙地区13种观赏竹抗寒性研究[J]. 中国农学通报, 2015, 31(25): 6-12.
 [9] 徐传保, 赵兰勇, 张廷强, 等. 以电导法配合 Logistic 方程确定四种竹子的抗寒性[J]. 北方园艺, 2009(2): 182-184.
 [10] 徐传保. 部分竹子抗寒性研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2009.
 [11] 蔡纯, 武荣花, 范自川, 等. 我国竹子抗寒性研究进展[J]. 河南农业科学, 2015, 44(5): 13-17.
 [12] 张玮, 谢锦忠. 竹子抗寒性研究进展[J]. 安徽农业科学, 2011, 39(9): 5281-5282, 5286.
 [13] 王金革, 陈进勇. 北京植物园竹亚科植物耐寒性评价[J]. 世界竹藤通讯, 2012, 10(2): 1-8.
 [14] 蔡伟国, 张济和. 北京植物园的抗寒竹种[J]. 竹子研究汇刊, 1989, 8(2): 66-71.
 [15] 张济和. 北京植物园竹亚科植物的引种栽培[J]. 中国园林, 1990, 6(3): 44-49.
 [16] 朱莹, 宋华, 刘恒星, 等. 120个有髯鸢尾品种的园林应用综合评价[J]. 中国园林, 2021, 37(9): 101-105.
 [17] 曹茂林. 层次分析法确定评价指标权重及 Excel 计算[J]. 江苏科技信息, 2012(2): 39-40.
 [18] 施建敏, 叶学华, 陈伏生, 等. 竹类植物对异质生境的适应——表型可塑性[J]. 生态学报, 2014, 34(20): 5687-5695.
 [19] 赵金龙, 王沂鑫, 韩海荣, 等. 辽河源不同龄组油松天然次生林生物量及空间分配特征[J]. 生态学报, 2014, 34(23): 7026-7037.
 [20] 秦鹏, 顾琪, 王舒宗, 等. 4种地被竹大个体空间分布的点格局分析[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2018, 42(4): 39-45.
 [21] 王文哲. 日照地区竹子抗寒性研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2012.
 [22] 秦宇. 山东省引种观赏竹的抗寒性研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2014.

[16] 覃海宁, 杨永, 董仕勇, 等. 中国高等植物受威胁物种名录[J]. 生物多样性, 2017, 25(7): 696-744.
 [17] 中国科学院植物研究所(系统与进化植物学国家重点实验室). 中国珍稀濒危植物名录(汇总)[EB/OL]. [2021-09-21]. <http://www.iplant.cn/rep/protilist>.

in Hawaiian rainforest: Patterns and possible mechanisms [J]. *Oecologia*, 1989, 78(3): 383-388.
 [80] HULSHOF C M, VIOLLE C, SPASOJEVIC M J, et al. Intra-specific and inter-specific variation in specific leaf area reveal the importance of abiotic and biotic drivers of species diversity across elevation and latitude [J]. *Journal of vegetation science*, 2013, 24(5): 921-931.
 [81] UMAÑA M N, SWENSON N G. Intraspecific variation in traits and tree growth along an elevational gradient in a subtropical forest [J]. *Oecologia*, 2019, 191(1): 153-164.
 [82] LIU X J, SWENSON N G, LIN D M, et al. Linking individual-level functional traits to tree growth in a subtropical forest [J]. *Ecology*, 2016, 97(9): 2396-2405.
 [83] FAJARDO A, PIPER F I. Intraspecific trait variation and covariation in a widespread tree species (*Nothofagus pumilio*) in southern Chile [J]. *New phytologist*, 2011, 189(1): 259-271.
 [84] 李晶晶. 西双版纳热带季节雨林桐栎栎功能性状种内变异的研究及应用[D]. 北京: 中国科学院大学, 2018.