

# 抚育措施对热带次生林群落植物功能性状和功能多样性的影响

路兴慧<sup>1</sup> 藏润国<sup>1\*</sup> 丁 易<sup>1</sup> 黄继红<sup>1</sup> 杨秀森<sup>2</sup> 周亚东<sup>3</sup>

1(中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 国家林业局森林生态环境重点实验室, 北京 100091)

2(海南省霸王岭林业局, 海南昌江 572722)

3(海南大学农学院, 海口 570228)

**摘要:** 热带次生林普遍存在林分生产量不高、生态功能低、顶极物种缺乏或比例过小以及恢复速度过慢等问题。因此, 迫切需要通过人工抚育提高其恢复速度和生态系统功能。本文以海南岛霸王岭林区次生林为研究对象, 运用综合抚育法对中龄林进行抚育实验, 分析了抚育措施对群落水平植物功能性状和功能多样性的影响。结果表明: 抚育后群落水平的比叶面积、叶片干物质含量、叶片氮含量和叶片钾含量显著降低, 木材密度和最大潜在高度显著提高, 叶片叶绿素含量和磷含量变化不显著。抚育后群落的功能丰富度显著降低, 而功能均匀度和功能分离度显著增加, 功能离散度变化不显著。研究表明, 通过综合抚育技术的实施, 能够加快次生林群落向老龄林方向恢复, 抚育后的物种能够更充分地利用资源, 生态系统功能逐渐增强。

**关键词:** 演替, 功能关键种, 生态系统功能, 森林恢复

## Effects of tending on the functional traits and functional diversity of woody plants in a secondary tropical lowland rain forest

Xinghui Lu<sup>1</sup>, Runguo Zang<sup>1\*</sup>, Yi Ding<sup>1</sup>, Jihong Huang<sup>1</sup>, Xiusen Yang<sup>2</sup>, Yadong Zhou<sup>3</sup>

1 Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Key Laboratory of Forest Ecology and Environment of the State Forestry Administration, Beijing 100091

2 Bawangling Forestry Bureau of Hainan Province, Changjiang, Hainan 572722

3 College of Agriculture, Hainan University, Haikou 570228

**Abstract:** Secondary forests occupy a large and growing proportion of tropical forest coverage. Combined with the rapid decrease in primary forests, this expansion leads to increasing importance of secondary forests for biodiversity conservation and maintenance of regional ecological resources. However, in many instances the function and productivity of secondary forests are relatively low compared with old growth forests. Therefore, it may prove important to enhance the recovery rate and related ecosystem services of these forests through forest tending practices. Here, we explored the effects of tending measures on the functional traits and functional diversity of woody plants in a secondary tropical lowland rain forest in Bawangling forest region on Hainan Island. We conducted a tending practice in 60 plots (50 m × 50 m) in 2012. We logged trees which hindered the growth of the target species in 30 plots and the others were control. Then we analyzed the impact of tending on community functional traits and functional diversity with ANOVA. Our results showed that specific leaf area, leaf dry matter content, leaf nitrogen content and leaf potassium content significantly decreased at the community level with tending, but woody density and the maximum potential height significantly increased. Leaf chlorophyll content, leaf phosphorus content did not change significantly after tending. Functional richness decreased significantly, and functional evenness and functional divergence significantly increased, while functional dispersion did not change significantly after tending. Our results point to the various ways in which tending can change the trajectory of a secondary forest as it suc-

收稿日期: 2014-08-25; 接受日期: 2014-11-05

基金项目: 国家“十二五”科技支撑项目(2012BAD22B0103)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zangrung@caf.ac.cn

ceeds towards an old growth forest.

**Key words:** succession, functional key species, functional diversity, forest recovery

研究植物功能性状能有效地揭示生物对生态系统功能多样性的影响(Maharjan *et al.*, 2011; Aiba *et al.*, 2012),因此,基于植物功能性状研究生物多样性和生态系统功能之间的关系,逐渐成为群落生态学研究的新趋势。功能多样性(functional diversity)是指影响生态系统功能的物种(或有机体)功能性状的数值和变化范围,因此也称作功能性状多样性(functional traits diversity)。功能多样性是生物多样性的一个重要方面,是解释生物多样性影响生态系统功能的关键(Carreño-Rocabado *et al.*, 2012)。近期的研究表明,功能多样性比物种多样性更能决定生态系统过程(Díaz *et al.*, 2004; Vandewalle *et al.*, 2010)。

干扰在生态系统多样性维持中具有重要的作用。很多学者研究了干扰对生态系统功能多样性的影响(Ding *et al.*, 2012; Murphy *et al.*, 2013),得到的结果不尽相同。Grime(2006)指出干扰是影响植物生长性状的主要因素,但对繁殖性状的影响并不显著。Carreño-Rocabado等(2012)通过对热带雨林中15,000个个体连续8年的监测发现,干扰方式对群落物种多样性和功能多样性均没有显著影响,但干扰强度会影响群落水平的功能性状值。Tilman等(1997)则指出凡是能影响生态系统物种组成的干扰,均会对生态系统功能及过程产生显著影响。Magnago等(2014)发现功能均匀度和功能离散度随着破碎化斑块面积的减小而显著增加。

热带林作为物种最为丰富、结构最为复杂的陆地生态系统,在维持生物多样性、全球养分循环和调节气候等生态系统服务方面具有重要作用。据统计,热带林虽然仅覆盖约7%的陆地表面,却维持着地球上50%以上的物种多样性(Wilson, 1992),被认为是研究生物多样性维持机制的理想场所。但人为和自然干扰导致热带林正在遭受前所未有的破坏,形成了很大比例的热带次生林。随着热带原始林的减少,这些热带次生林在生物多样性保育和生态系统服务功能中发挥着越来越重要的作用(Chazdon *et al.*, 2009)。Wright和Muller-Landau(2006)认为次生林作为“安全网”(safety net)能够减缓由于原始林衰退

而导致的物种灭绝。

尽管如此,由于次生林中物种组成的剧烈变化,导致原始群落的主要优势树种缺乏。只有通过人工干预,才能加快次生林向顶极群落演替的速度。因此,次生林的管理和经营成为21世纪林业发展最重要的主题之一。森林抚育是森林经营的重要措施,有助于提高森林生产力、保持群落复杂结构和稳定性,提高抵抗外界干扰的能力,从而维持生态系统功能的发挥。

中幼林是我国森林重要的后备资源,近期国家逐步实施了中幼林抚育工程,以期改善森林环境,加快恢复森林生物多样性和生态系统服务功能。热带地区树种繁多、森林结构复杂,如何科学地进行中幼林抚育是亟待解决的技术难题。本文依据生态演替和群落动态理论,以海南岛霸王岭天然次生林为研究对象,采取除伐、解放伐结合补植演替后期生态关键种的综合抚育方式,对密度大、结构不合理、环境条件差的林分进行抚育实验。从群落功能性状和功能多样性的角度出发,分析抚育措施对次生林功能性群落结构的影响,从而为促进生物多样性的保护、恢复和可持续发展提供理论基础。

## 1 研究区概况

研究区位于海南岛西南部的昌江县和白沙县交界处的霸王岭林区( $18^{\circ}53' - 19^{\circ}20' N$ ,  $108^{\circ}58' - 109^{\circ}53' E$ )。该区域年平均降水量为2,553 mm, 年平均温度为22.5°C(丁易和臧润国, 2011)。土壤类型以砖红壤为主,从低海拔至高海拔由砖红壤逐渐转变为山地红壤、山地黄壤和山地草甸土。低地雨林、山地雨林、山地常绿林和山顶矮林为其地带性优势植被类型。

低海拔地区的低地雨林受人类干扰最为严重,长期的刀耕火种及建国后的商业采伐已经使其消失殆尽,取而代之的是干扰后恢复起来的天然次生林。这些次生林主要由壳斗科的烟斗柯(*Lithocarpus corneus*)、米槠(*Castanopsis carlesii*)、胡颓叶柯(*L. elaeagnifolius*),胡桃科的黄杞(*Engelhardia roxburghiana*),藤黄科的黄牛木(*Cratoxylum cochinchinense*)等组成。

*chinense*)以及大戟科的银柴(*Aporusa dioica*)等物种组成。这些物种多是耐旱的演替先锋种和长寿命先锋种, 少部分生态功能关键种虽已进入更新层, 但处于受抑制状态。次生林的结构不合理, 生态系统功能低, 导致整个林分处于偏途顶极群落(disclimax)状态, 垄需进行人工抚育, 促进其天然更新, 调整其结构与功能。

## 2 方法

### 2.1 实验样地设计与调查

于2012年在研究区建立了60个面积为0.25 ha(50 m × 50 m)的森林抚育实验样地。样地均按照热带森林科学研究中心(Center for Tropical Forest Science, CTFS)的原则建立, 由全站仪确定样桩的位置并编号。每个样地分为4个25 m × 25 m的样方, 对样方内所有胸径(DBH)≥ 5 cm的木本植物挂牌编号, 并用红色油漆在其胸高1.3 m处做出标记。同时在每个样地中心内设置1个10 m × 10 m的小样方, 用于调查1 cm ≤ DBH < 5 cm的更新层个体。在开展抚育工作前调查记录林冠层和更新层个体的牌号、树种、胸径和树高, 并根据树木高度、病虫害和机械损伤情况确定立木等级。

### 2.2 抚育方法

由于该地区的天然次生林均处于中幼林龄阶

段, 很多生态关键种刚刚进入更新层, DBH大都小于1 cm, 而这些种往往就是木材密度大、经济价值高的演替后期种。当地林业工作人员之前采用的抚育方式(将DBH < 1 cm的小树全部清除, 而不区分树种及其生态功能), 破坏了林分生态功能, 阻碍了林分演替。

根据样地内树种的生态特性、演替地位和木材价值, 将树种分为目的树种、辅助树种和清除树种3类。其中目的树种包括国家级或省级保护植物、生态关键种、具有重要经济价值或其他特殊价值的树种。清除树种主要包括无商品价值的藤本、灌木、短寿命先锋种、小乔木、病腐木以及妨碍目的树种生长的树种等。辅助树种则是指目的树种和清除树种之外的其他树种。我们按照顺序对60个样地进行编号, 对偶数编号的30个样地采取综合抚育技术, 即在同一林分内同时实施除伐(从混交林分中清除非目的树种, 保留目的树种)、解放伐(在林中寻找最好的树木, 将它们从相邻的林木竞争中解放出来)并补植生态关键种(图1), 奇数编号的样地作为对照。为减少对林冠层的干扰, 抚育只针对DBH ≤ 20 cm的个体, 而超过该径级的树木全部保留。抚育过程中记录砍伐树木的编号。

### 2.3 功能性状测定方法

具体的功能性状指标包括比叶面积(SLA,

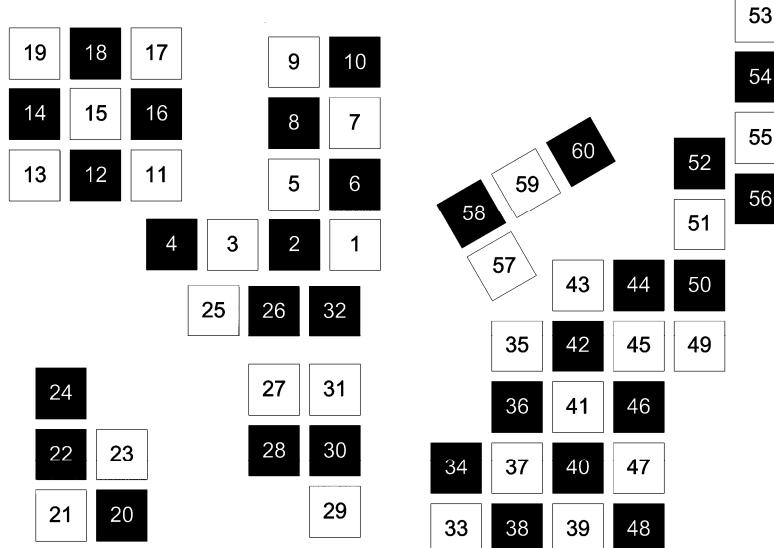


图1 海南岛霸王岭自然保护区60块实验样地位置示意图。每个小正方形代表一块实验样地, 样地中心的数字代表样地编号。黑色表示实施抚育措施的样地, 白色表示对照样地。

Fig. 1 Diagram of the tending experimental plots in Bawangling Nature Reserve, Hainan Island. Each square represents a experimental plot. Black squares represent tending plots, while white squares represent control.

$\text{cm}^2/\text{g}$ )、叶片干物质含量(LDMC, g/g)、叶片叶绿素含量(LCC, SPAD)、叶片氮含量(LNC, g/kg)、叶片磷含量(LPC, g/kg)、叶片钾含量(LKC, g/kg)、木材密度(WD,  $\text{g}/\text{cm}^3$ )和最大潜在高度( $H_{\max}$ , m)。这些功能性状指标与植物的生长速率、最大光合速率、竞争力和养分循环等方面存在密切联系。

对于样地中出现的所有物种，每种采集10株(个体少于10株的稀有种除外)。每株采集2~5片完整的、健康的成熟叶片，并用电子天平称取叶片鲜重。叶片面积使用叶面积仪(LI-COR 3100C)测定。叶绿素含量使用叶绿素仪(SPAD 502 Plus Meter, Konica Minolta, Japan)测定。然后将叶片样品置于70℃的烘箱内烘干至恒重，并称量叶片干重。比叶面积为叶面积除以叶片干重，叶片干物质含量为叶片干重与鲜重的比值。烘干后的叶片被送至实验室进行叶片氮、磷、钾含量的测定。叶片氮含量由半微量凯氏定氮仪测定，叶片磷含量通过钼锑抗比色法测定，叶片钾含量通过火焰分光光度法测定(Cornelissen *et al.*, 2003)。

在取叶片样品的同时，每个个体取5~10根枝条( $1 \text{ cm} \leq \text{DBH} \leq 2 \text{ cm}$ )。去皮后用排水法测定其体积，随后置于103℃的烘箱内烘干至恒重，称量其干重，并根据枝条干重与体积之比计算枝条密度。同时，在样地周边选取硬木和软木各10个物种，每个物种选取10个个体用生长锥(Haglof Increment Borer, Sweden)钻取年轮条。测定年轮条的体积和干重，从

而得到20个物种的木材密度。将相应物种的枝条密度和木材密度进行回归分析，回归方程分别为：硬木 $\rho_{\text{年轮条}} = 1.054\rho_{\text{枝}}$ ,  $R^2 = 0.95$ ,  $P < 0.001$ ; 软木 $\rho_{\text{年轮条}} = 1.235\rho_{\text{枝}}$ ,  $R^2 = 0.93$ ,  $P < 0.001$ 。为了减少对固定样地内树木的破坏，我们根据物种的枝条密度计算木材密度。最大潜在高度是指物种在最优生长条件下的高度，本文是根据物种在老龄林中20株最高植株的平均值计算的，个别物种结合《中国植物志》确定。

## 2.4 数据计算及分析

群落水平的功能性状 (community-level weighted means, CWM)由物种水平的功能性状值以物种多度为基础加权平均得到，计算公式为：

$$CWM = \sum_{i=1}^n P_i \times trait_i \quad (1)$$

式中,  $n$ 为物种数,  $trait_i$ 为物种*i*的特征值。

本文中的功能多样性指标包括功能丰富度(functional richness, FRic)、功能均匀度(functional evenness, FEve)、功能分离度(functional divergence, FDIV)和功能离散度(functional dispersion, FDis)。功能丰富度指群落中物种所占有的以n维功能性状为基础的凹凸包量。功能均匀度是指群落中物种功能性状数值在凹凸包量中排列的规则性。功能分离度是指群落中物种功能性状数值在凹凸包量中排列的分散性。功能离散度是指群落中每个物种的n维功能性状到所有种功能性状空间重心的平均距离(Laliberté & Legendre, 2010)。各指数的计算公式见表1。

表1 功能多样性指数计算公式

Table 1 The formula of functional diversity indices

指数 Index	计算公式 Formula	变量说明 Variables	参考文献 References
功能丰富度 Functional richness	$FR_{ic} = \frac{SF_{ci}}{R_c}$	$SF_{ci}$ 为群落 <i>i</i> 内物种所占据的生态位空间; $R_c$ 为特征 <i>c</i> 的绝对值范围 $SF_{ci}$ is the niche space filled by the species within the community; $R_c$ is the absolute range of the character.	Mason <i>et al.</i> , 2005
功能均匀度 Functional evenness	$FEve = \frac{\sum_{i=1}^{S-1} \min(PEW_i) \frac{1}{S-1}}{1 - \frac{1}{S-1}}$	$S$ 为物种丰富度; $PEW_i$ 为物种 <i>i</i> 的局部加权均匀度 $S$ is the number of species; $PEW_i$ is the partial weighted evenness of species <i>i</i> .	Villéger <i>et al.</i> , 2008
功能分离度 Functional divergence	$FD_{iv} = \frac{2}{\pi} \arctan[5 \times \sum_{i=1}^N [(lnC_i - \bar{lnx})^2 \times A_i]]$	$C_i$ 为第 <i>i</i> 项功能特征的数值; $A_i$ 为第 <i>i</i> 项功能特征的相对丰度; $lnx$ 为物种特征值自然对数的加权平均 $C_i$ is the character value for the <i>i</i> <sup>th</sup> functional character category; $A_i$ is the proportional abundance of the <i>i</i> <sup>th</sup> functional character category; $lnx$ is the abundance-weighted mean of the natural logarithm of character values for the categories.	Mason <i>et al.</i> , 2005
功能离散度 Functional dispersion	$FD_{is} = \frac{\sum a_j z_j}{\sum a_j}$	$a_j$ 为物种 <i>j</i> 的多度; $z_j$ 为物种 <i>j</i> 到加权质心的距离 $a_j$ is the abundance of species <i>j</i> ; $z_j$ is the distance of species <i>j</i> to centroid <i>c</i> .	Laliberté & Legendre, 2010

利用R 2.15.1程序FD软件包中的dbFD函数计算群落水平功能性状及功能多样性指数, 分析抚育措施对群落水平功能性状和功能多样性的影响。抚育前后功能性状及功能多样性的差异用One-Way ANOVA检验。功能性状相关性用简单线性回归模型进行拟合。数据分析均在R 2.15.1程序Vegan和FD软件包中进行(R Development Core Team, 2011)。

### 3 结果

#### 3.1 抚育措施对群落水平植物功能性状的影响

在霸王岭低地雨林次生林中, 抚育对群落水平功能性状具有显著影响。抚育后, 比叶面积、叶干物质含量、叶片氮、钾含量均显著降低; 木材密度和最大潜在高度则显著升高; 叶绿素含量和叶片磷含量没有显著变化(图2)。

#### 3.2 抚育措施对功能性状相关性的影响

图3显示了相关性显著( $P < 0.05$ )的性状。抚育

前后, 功能性状间相关性一致。叶片氮、磷含量与比叶面积成正相关(图3A, B), 叶片氮含量与叶片磷含量显著正相关(图3C)。最大潜在高度与叶片叶绿素含量、比叶面积、叶片钾含量成负相关(图3D, E, F)。在同等比叶面积的条件下, 抚育后的叶片氮、磷含量和最大潜在高度均高于抚育前(图3A, B, E); 在叶片磷含量相同的条件下, 抚育后的叶片氮含量高于抚育前(图3C); 在叶片叶绿素含量相同时, 抚育后的最大潜在高度高于抚育前(图3D); 在叶片钾含量相同时, 抚育后的最大潜在高度高于抚育前(图3F)。

#### 3.3 抚育措施对群落水平植物功能多样性的影响

抚育后, 群落的功能丰富度显著降低(图4A); 功能均匀度和功能分离度则显著升高(图4B, C); 功能离散度变化不显著(图4D)。

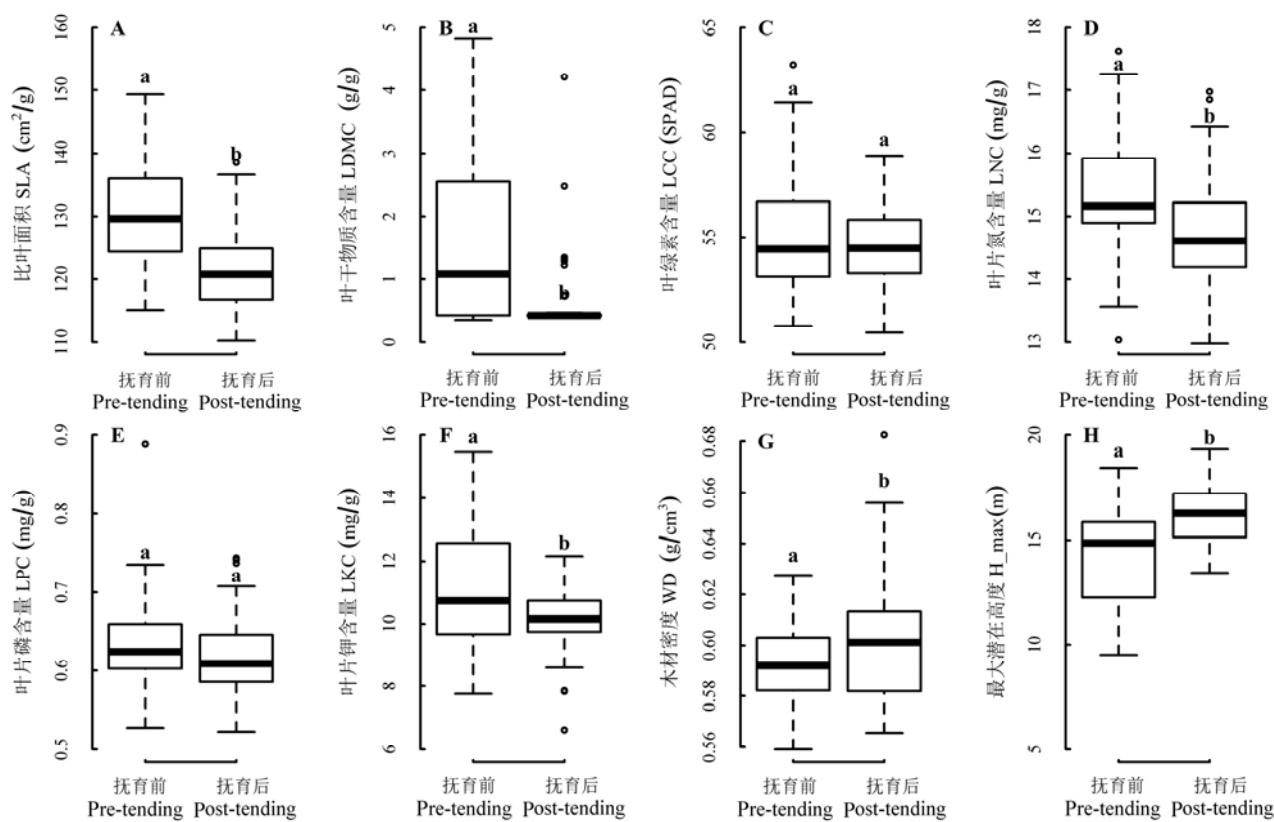


图2 海南岛霸王岭自然保护区抚育前后功能性状的变化(平均值±标准差)。不同的字母表示差异显著( $P < 0.05$ )。

Fig. 2 Variations of community-level weight mean (mean  $\pm$  SD) of plant functional traits in stands of pre- and post-tending in Ba-wangling Nature Reserve, Hainan Island. SLA, Specific leaf area; LDMC, Leaf dry matter content; LCC, Leaf chlorophyll content; LNC, Leaf nitrogen content; LPC, Leaf phosphorus content; LKC, Leaf potassium content; WD, Wood density; H\_max, Potential maximum height. Boxes with different letters differ significantly at  $P < 0.05$ .

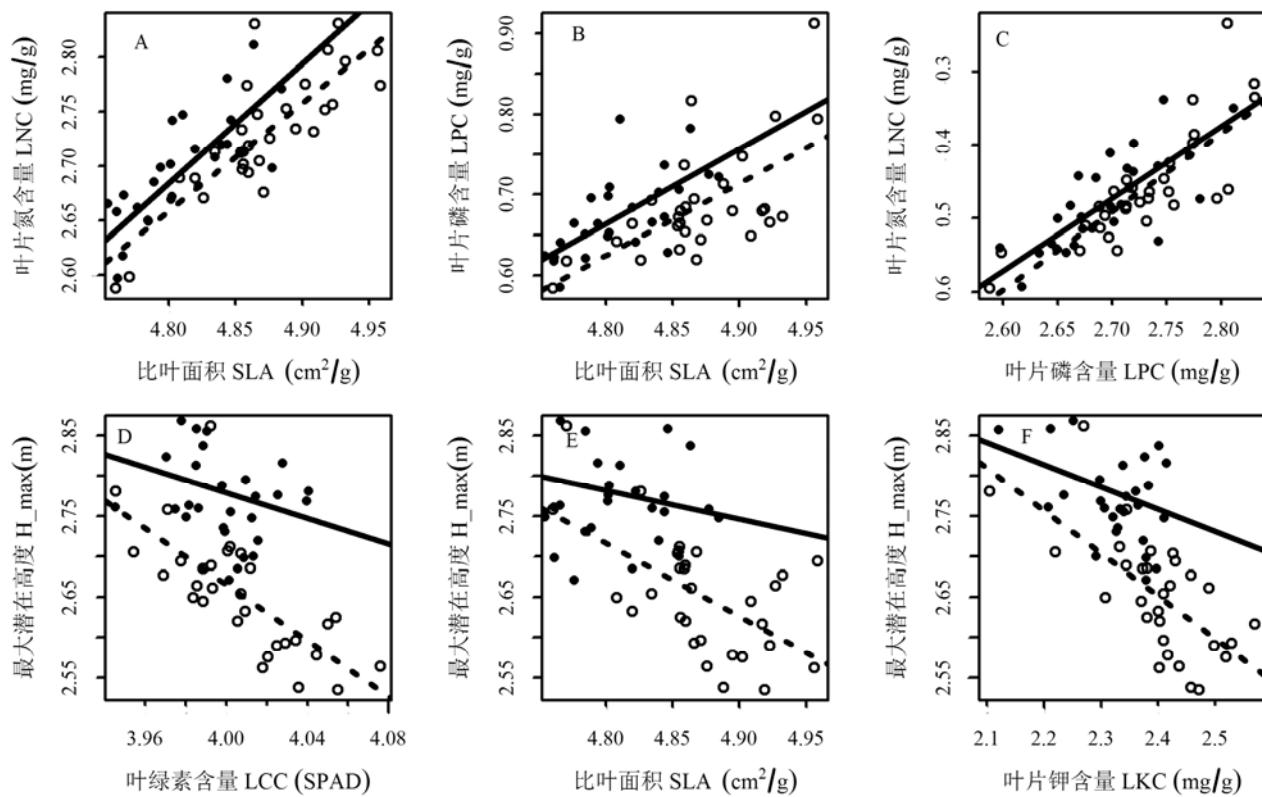


图3 海南岛霸王岭自然保护区抚育前后功能性状相关性的变化。空心圆和点划线代表抚育前的样地; 实心圆和黑线代表抚育后的样地。

Fig. 3 Relationship between functional traits in stands of pre- and post-tending in Bawangling Nature Reserve, Hainan Island. Open circles and dotted line indicate pre-tending, and filled circles and solid line indicate post-tending. SLA, Specific leaf area; LCC, Leaf chlorophyll content; LNC, Leaf nitrogen content; LPC, Leaf phosphorus content; LKC, Leaf potassium content;  $H_{\max}$ , Potential maximum height.  $P < 0.05$ .

## 4 结论与讨论

### 4.1 抚育措施与功能性状

Pywell等(2003)发现, 植物功能性状可以作为生态恢复是否成功的预测因子之一, 人们可以通过物种功能性状值选择有助于群落恢复的物种, 降低或阻止性状表现不好的物种竞争资源。采伐会使叶片氮含量高的物种数量增加, 从而影响群落的组配规律和初级生产力(Carreño-Rocabado *et al.*, 2012)。

卜文圣等(2013)研究了不同演替阶段群落水平的功能性状, 发现随着演替的进行, 比叶面积、叶片氮含量逐渐降低, 本研究抚育前后的变化趋势与之一致。Wright等(2004b)基于全球2,548种植物的叶性状分析, 首次提出“叶片经济谱”(leaf economics spectrum)的概念, 在全球尺度上阐明了叶片功能性状间的相关性。叶片经济谱是指叶片性状从比叶面积

大、氮含量丰富、具有高光合速率、短寿命的开放性策略转向叶面积小、氮含量匮乏、低光合速率、长寿命的保守性策略的连续变异(陈莹婷和许振柱, 2014)。我们的研究结果显示, 抚育后, 群落水平上的比叶面积、叶片干物质含量、叶片氮含量、叶片钾含量均显著降低, 叶片叶绿素含量、叶片磷含量变化不显著。这一变化反映出群落的生态策略将从开放性策略转向保守性策略。

植物的茎性状能够反映其稳定性、防御能力、固碳能力等。由于木材密度具有很好的生态学意义并且易于获取, 因此常被作为比较物种生态策略的指标(Poorter *et al.*, 2010)。低木材密度的物种通常具有较高的生长速率, 而高木材密度的物种常具有较高的存活率(King *et al.*, 2006; Slik *et al.*, 2008)。有研究表明, 木材密度随着恢复时间的增加而增加(Osunkoya *et al.*, 2007), 因为演替早期的先锋物种

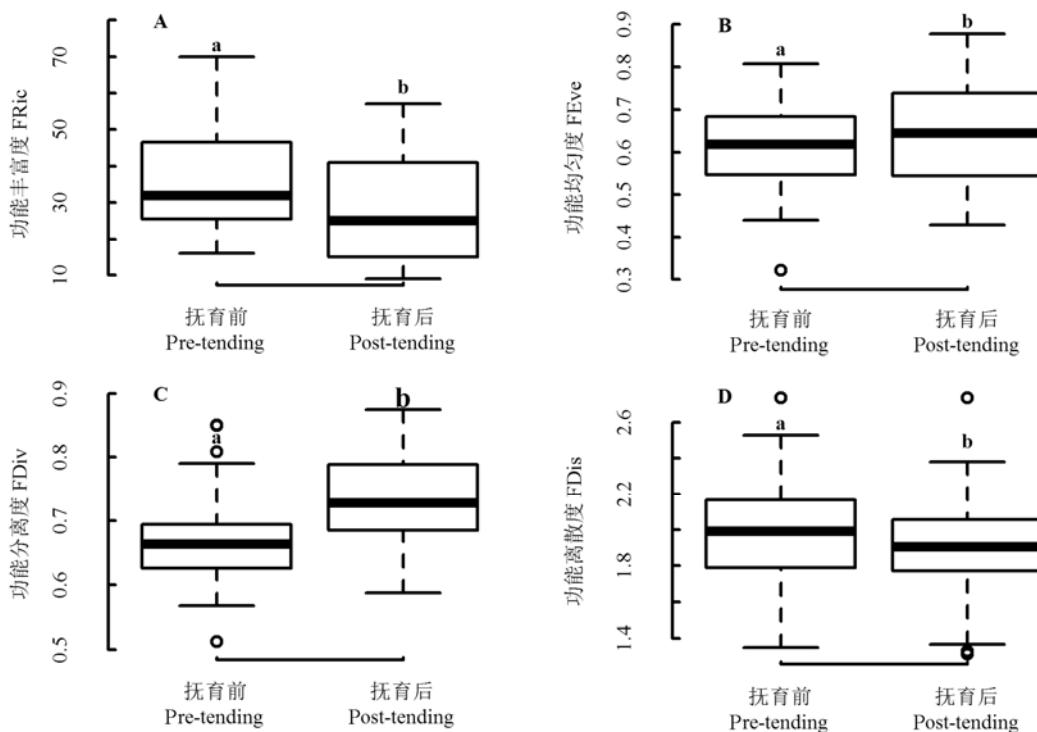


图4 抚育前后功能多样性的变化(平均值±标准差)

Fig. 4 Variation of functional diversity (mean  $\pm$  SD) between pre- and post-tending in Bawangling Nature Reserve, Hainan Island. FRic, Functional richness; FEve, Functional evenness; FDiv, Functional divergence; FDis, Functional dispersion. Boxes with different letters differ significantly at  $P < 0.05$ .

生长速度快,故木材密度较低。在本研究中,抚育措施显著增加了群落水平的木材密度,这是由于抚育清除了大量短寿命先锋物种,而后期进入群落的耐阴种为了能够到达林冠层,将更多的生物量投入到木材的组成和机械特性上,因而具有较高的木材密度。这一结果既符合群落演替规律,也符合我们的抚育目标。

群落水平最大潜在高度能够反映群落垂直结构,与植物的竞争力、生产力和干扰后的恢复能力有关(Poorter *et al.*, 2010)。随着恢复的进行,演替后期群落的最大潜在高度逐渐增大(Falster & Westoby, 2005),这是因为演替后期物种的最大潜在高度比先锋种的高。抚育后,群落中的演替后期种数量增加,为了获得更多的光资源,它们会将更多的生物量投入到茎生长上,以尽快到达林冠层。因此,抚育后群落水平最大潜在高度显著上升。

Wright等(2004a)通过研究澳大利亚258种植被叶片功能性状发现,比叶面积、叶片氮含量、磷含量之间均成正相关,它们与叶片寿命均成负相关。

他们通过一系列的研究分别讨论了钾含量、光合氮素利用率(photosynthetic nitrogen use efficiency, PNUE,)、氮磷比、暗呼吸速率等性状指标是否适用于叶经济谱理论的研究,结果表明,钾含量与其他性状的相关性不够稳定,即在某些样地具有相关性,而在某些样地不具有相关性(Reich *et al.*, 2003; Wright *et al.*, 2005, 2010)。本文的研究结果也符合这一规律。有研究表明,叶干物质含量与比叶面积之间成显著的负相关关系(Wilson *et al.*, 1999; 宝乐和刘艳红, 2009),但本研究发现,群落水平叶干物质含量与比叶面积并无显著关系( $P > 0.05$ )。抚育后,功能性状间的关系发生了变化(图3斜率有变化),说明抚育后植物在适应环境的生态策略发生了变化。在相同比叶面积的条件下,抚育后的植物将更多的资源投入到叶片氮含量、磷含量和潜在高度上,以提高光合能力,来获取竞争优势。在叶片叶绿素含量、钾含量相同的条件下,抚育后群落的最大潜在高度高于抚育前,说明植物通过投资高生长来获取更多的资源。

上述结果表明,本研究实施的抚育措施加快了耐阴种替代先锋种的速率,群落水平的植物功能性状和不同植物的生态策略也逐渐向演替后期方向转化。

#### 4.2 抚育措施与功能多样性

群落的功能丰富度表明了物种在群落中所占据的功能空间的大小,既取决于物种所占据的功能生态位,也取决于功能特征值的范围(张金屯和范丽宏,2011)。Díaz等(1999)通过研究发现,功能丰富度对生态系统功能的影响比物种丰富度的影响更为强烈。因此,用功能丰富度评价生态系统功能比用物种丰富度更加准确。然而,功能丰富度与物种丰富度常成正相关,因为当性状随机分布时,物种越多,它们所占据的性状空间也就越大。不少研究表明,功能丰富度随物种丰富度的增加而显著上升(Petchey & Gaston, 2002; Lohbeck *et al.*, 2012)。Mouchet等(2010)的研究结果表明,虽然功能丰富度与物种丰富度并非呈简单的线性关系,但它们之间存在一定的正相关关系。本研究表明,综合抚育实施后,群落的功能丰富度显著降低。这可能是由于在抚育过程中砍伐了清除树种和妨碍目的树种生长的辅助树种,降低了物种丰富度所致。

功能均匀度说明了群落内物种功能特征分布的均匀程度,当群落中的物种及其丰富度在功能空间中呈均匀分布时,功能均匀度最大,反之则最小(Mouchet *et al.*, 2010)。功能均匀度体现了群落内物种对有效资源的利用效率(Laliberté & Legendre, 2010),越高说明资源利用越充分、均匀;越低则说明某些资源利用过度,而其他资源尚未利用或很少利用(张金屯和范丽宏,2011; Pla *et al.*, 2012)。功能均匀度往往被作为衡量群落稳定性、抵御外来入侵能力等特征的指标。Magnago等(2014)通过研究破碎化对功能多样性的影响发现,功能均匀度随着斑块面积的减小逐渐增加,斑块边缘的功能均匀度显著低于斑块中心,说明斑块边缘起主导作用的功能性状发生了改变,阻碍了生态系统恢复。本研究中,综合抚育措施实施后功能均匀度显著升高,说明抚育措施使得群落内保留的物种能够更充分、更均匀地利用资源,提高了次生林的资源利用能力和恢复力。

功能分离度体现了群落中物种间生态位的互补程度(Villéger *et al.*, 2008)。干扰会影响生态系统

的生物量和可获取资源数量,因而物种会调整其性状以最大化地获取资源(Magnago *et al.*, 2014)。功能分离度与斑块大小成显著负相关,小斑块有更高的分离度。生态系统中的功能分离度高说明物种生态位重叠效应弱,资源竞争弱。在我们的研究中,抚育后群落的功能分离度显著增高,说明抚育措施提高了植物利用资源的效率,提高了生态系统功能。功能离散度描述物种功能和性状空间中物种组(若干物种聚集在一起)所处位置的差异程度(Laliberté & Legendre, 2010)。高的功能离散度意味着群落受到限制相似性的影响(Mason *et al.*, 2011)。本研究中,尽管群落功能离散度变化并不显著,但抚育后有降低趋势,说明抚育措施使群落内物种的限制相似性降低。

综上所述,在海南省霸王岭林区内热带次生林中,通过综合抚育的实施,能够促使植物的生态策略向老龄林方向转化,抚育后的物种能够更充分地利用资源,生态系统功能也显著增强。在抚育实施过程中发现,低地雨林的优势种如青梅(*Vatica mangachapoi*)、野荔枝(*Litchi chinensis*)、托盘青冈(*Cyclobalanopsis patelliformis*)、油楠(*Sindora glabra*)、银珠(*Peltophorum tonkinense*)等存在明显的更新限制性,这一方面可能是由于次生林周围景观格局的变化,如霸王岭林区斑块之间隔离程度提高,生境质量下降,严重影响了物种的正常更新,增加了物种(尤其是顶极种)灭绝的概率,阻碍了群落演替的正常进行(Zhang & Zang, 2011)。另一方面也可能是由于次生林与原始林距离较远,导致原始林中的生态关键种在这些次生林生境中重新定居存在困难。通过抚育并人工补种生态关键种能克服其扩散限制性,从而提高生态系统功能多样性。

#### 参考文献

- Aiba M, Takafumi H, Hiura T (2012) Interspecific differences in determinants of plant species distribution and the relationships with functional traits. *Journal of Ecology*, **100**, 950–957.
- Bao L (宝乐), Liu YH (刘艳红) (2009) Comparison of leaf functional traits in different forest communities in Mountains Dongling of Beijing. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **29**, 3692–3703. (in Chinese with English abstract)
- Bu WS (卜文圣), Zang RG (臧润国), Ding Y (丁易), Zhang JY (张俊艳), Ruan YZ (阮云泽) (2013) Relationships between plant functional traits at the community level and environmental factors during succession in a tropical

- lowland rainforest on Hainan Island, South China. *Biodiversity Science* (生物多样性), **21**, 278–287. (in Chinese with English abstract)
- Carreño-Rocabado G, Peña-Claras M, Bongers F, Alarcón A, Licona J-C, Poorter L (2012) Effects of disturbance intensity on species and functional diversity in a tropical forest. *Journal of Ecology*, **100**, 1453–1463.
- Chazdon RL, Peres CA, Dent D, Sheil D, Lugo AE, Lamb D, Stork NE, Miller SE (2009) The potential for species conservation in tropical secondary forests. *Conservation Biology*, **23**, 1406–1417.
- Chen YT (陈莹婷), Xu ZZ (许振柱) (2014) Review on research of leaf economics spectrum. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), **38**, 1135–1153. (in Chinese with English abstract)
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz SM, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, ter Steege H, Morgan HD, van der Heijden MGA, Pausas JG, Poorter H (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **51**, 335–380.
- Díaz S, Cabido M, Zak M, Martínez Carretero E, Araníbar J (1999) Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina. *Journal of Vegetation Science*, **10**, 651–660.
- 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, Khoshnevis M, Pérez-Harguindeguy N, Pérez-Rontomé MC, Shirvany FA, Vendramini F, Yazdani S, Abbas-Azimi R, Bogaard A, Boustani S, Charles M, Dehghan M, de Torres-Espuny L, Falczuk V, Guerrero-Campo J, Hynd A, Jones G, Kowsary E, Kazemi-Saeed F, Maestro-Martínez M, Romo-Díez A, Shaw S, Siavash B, Villar-Salvador P, Zak MR (2004) The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, **15**, 295–304.
- Ding Y (丁易), Zang RG (臧润国) (2011) Vegetation recovery dynamics of tropical lowland rain forest in Bawangling of Hainan Island, South China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), **35**, 577–586. (in Chinese with English abstract)
- Ding Y, Zang RG, Letcher SG, Liu SR, He FL (2012) Disturbance regime changes the trait distribution, phylogenetic structure and community assembly of tropical rain forests. *Oikos*, **121**, 1263–1270.
- Falster DS, Westoby M (2005) Tradeoffs between height growth rate, stem persistence and maximum height among plant species in a post-fire succession. *Oikos*, **111**, 57–66.
- Grime JP (2006) Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, **17**, 255–260.
- King DA, Davies SJ, Tan S, Noor NSM (2006) The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *Journal of Ecology*, **94**, 670–680.
- Laliberté E, Legendre P (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, **91**, 299–305.
- Lohbeck M, Poorter L, Paz H, Pla L, van Breugel M, Martínez-Ramos M, Bongers F (2012) Functional diversity changes during tropical forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **14**, 89–96.
- Magnago LFS, Edwards DP, Edwards FA, Magrach A, Martins SV, Laurance WF (2014) Functional attributes change but functional richness is unchanged after fragmentation of Brazilian Atlantic forests. *Journal of Ecology*, **102**, 475–485.
- Maharjan SK, Poorter L, Holmgren M, Bongers F, Wieringa JJ, Hawthorne WD (2011) Plant functional traits and the distribution of west African rain forest trees along the rainfall gradient. *Biotropica*, **43**, 552–561.
- Mason NWH, Carswell FE, Richardson SJ, Burrows LE (2011) Leaf palatability and decomposability increase during a 200-year-old post-cultural woody succession in New Zealand. *Journal of Vegetation Science*, **22**, 6–17.
- Mason NWH, Mouillot D, Lee WG, Wilson JB (2005) Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, **111**, 112–118.
- Mouchet MA, Villéger S, Mason NWH, Mouillot D (2010) Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, **24**, 867–876.
- Murphy HT, Bradford MG, Dalongeville A, Ford AJ, Metcalfe DJ (2013) No evidence for long-term increases in biomass and stem density in the tropical rain forests of Australia. *Journal of Ecology*, **101**, 1589–1597.
- Osunkoya OO, Sheng TK, Mahmud N-A, Damit N (2007) Variation in wood density, wood water content, stem growth and mortality among twenty-seven tree species in a tropical rainforest on Borneo Island. *Austral Ecology*, **32**, 191–201.
- Petchey OL, Gaston KJ (2002) Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, **5**, 402–411.
- Pla L, Casanoves F, Rienzo J (2012) Functional diversity indices. In: *Quantifying Functional Biodiversity* (eds Pla L, Casanoves F, Rienzo J), pp. 27–51. Springer, Berlin.
- Poorter L, McDonald I, Alarcón A, Fichtler E, Licona JC, Peña-Claras M, Sterck F, Villegas Z, Sass-Klaassen U (2010) The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist*, **185**, 481–492.
- Pywell RF, Bullock JM, Roy DB, Warman LIZ, Walker KJ, Rothery P (2003) Plant traits as predictors of performance in ecological restoration. *Journal of Applied Ecology*, **40**, 65–77.
- Reich PB, Wright IJ, Cavender-Bares J, Craine JM, Oleksyn J, Westoby M, Walters MB (2003) The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, **164**, S143–S164.
- Slik JWF, Bernard CS, Breman FC, Van Beek M, Salim A,

- Sheil D (2008) Wood density as a conservation tool: quantification of disturbance and identification of conservation-priority areas in tropical forests. *Conservation Biology*, **22**, 1299–1308.
- Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E (1997) The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, **277**, 1300–1302.
- Vandewalle M, de Bello F, Berg M, Bolger T, Dolédec S, Dubs F, Feld C, Harrington R, Harrison P, Lavorel S, da Silva P, Moretti M, Niemelä J, Santos P, Sattler T, Sousa JP, Sykes M, Vanbergen A, Woodcock B (2010) Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation*, **19**, 2921–2947.
- Villéger S, Mason NWH, Mouillot D (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, **89**, 2290–2301.
- Wilson EO (1992) *The Diversity of Life*. Harvard University Press, New York.
- Wilson PJ, Thompson KEN, Hodgson JG (1999) Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, **143**, 155–162.
- Wright IJ, Groom PK, Lamont BB, Poot P, Prior LD, Reich PB, Schulze ED, Veneklaas EJ, Westoby M (2004a) Leaf trait relationships in Australian plant species. *Functional Plant Biology*, **31**, 551–558.
- Wright IJ, Reich PB, Cornelissen JHC, Falster DS, Garnier E, Hikosaka K, Lamont BB, Lee W, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Villar R, Warton DI, Westoby M (2005) Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New Phytologist*, **166**, 485–496.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas ML, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R (2004b) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, **428**, 821–827.
- Wright SJ, Kitajima K, Kraft NJB, Reich PB, Wright IJ, Bunker DE, Condit R, Dalling JW, Davies SJ, Diaz S, Engelbrecht BMJ, Harms KE, Hubbell SP, Marks CO, Ruiz-Jaen MC, Salvador CM, Zanne AE (2010) Functional traits and the growth–mortality trade-off in tropical trees. *Ecology*, **91**, 3664–3674.
- Wright SJ, Muller-Landau HC (2006) The future of tropical forest species. *Biotropica*, **38**, 287–301.
- Zhang ZD, Zang RG (2011) Relationship between species richness of plant functional groups and landscape patterns in a tropical forest of Hainan Island, China. *Journal of Tropical Forest Science*, **23**, 289–298.
- Zhang JT (张金屯), Fan LH (范丽宏) (2011) Development of species functional diversity and its measurement methods. *Journal of Mountain Science* (山地学报), **29**, 513–519. (in Chinese with English abstract)

(责任编辑: 曹坤芳 责任编辑: 周玉荣)