浙江古田山亚热带常绿阔叶林开花和结实物候的种间种内差异

赵袁^{①②③}, 杜彦君^{③*}, 曹洪麟^{①*}, 胡小丽^④, 马克平^③

① 中国科学院华南植物园, 广州 510650;

② 中国科学院大学, 北京 100039;

③ 中国科学院植物研究所, 植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093;

④ 西北农林科技大学生命科学院, 杨凌 712100

* 联系人, E-mail: yanjun.du@ibcas.ac.cn; caohl@scbg.ac.cn

收稿日期: 2016-05-03; 接受日期: 2016-05-31; 网络版发表日期: 2016-08-18

科技部国家标本资源平台项目(批准号: Y5217G1001, 2005DKA21400)和中国森林生物多样性监测网络建设项目资助

摘要 植物物候学主要研究植物的生活史事件发生时间和环境因子之间的关系. 物候作为植物重要的功能性状, 却未见有在群落水平上将植物物候变异和群落结构特征(多度)联系起来探究植物物候变异规律的研究. 为了探索物候性状的种间种内变异规律, 2012年4月~2015年8月在中国东部地区浙江省古田山国家级自然保护区亚热带常绿阔叶林24 hm²大样地(GTS; 29° 10' 19.4"~29° 17' 41.4"N, 118° 03' 49.7"~118° 11' 12.2"E)内, 对106种植物的物候进行连续观测, 用标准差定性分析物候的种间和种内差异. 结果表明, 影响开花物候的气候因子为降水, 群落开花高峰集中在5月, 结实成熟高峰集中在10月. 群落结实物候种间差异小于开花物候, 其中结实物候种间差异为41天, 开花物候种间差异为52天; 群落水平植物开花和结实物候的种内变异小于种间; 大部分物种开花物候的种内变异小于结实物候. 本研究首次探讨了物候期内变异系数和物种多度的关系, 也是首次研究物候种内变异系数与物候期早晚的关系, 发现群落物候种内变异与物种的多度不相关, 群落开花物候种内变异与物候期的关系不显著, 群落结实物候的种内变异和物候期具有显著负相关关系, 即物候期早的结实物候种内变异大, 物候期晚的结实物候种内变异小. 将植物物候变异和群落结构特征(多度)联系起来探究植物物候变异规律, 有利于理解物候的改变是怎样影响物种的相互作用和适合度, 这对于在气候变化大背景下理解植物性状变异及物种分化和群落动态变化具有重要意义.

关键词 开花, 结实, 种间性状变异, 种内性状变异, 群落结构

植物物候学主要研究植物生活史事件(如植物发芽, 展叶, 开花, 结实, 落叶)出现时间和环境周期性变化之间的关系^[1]. 物候作为植物的一种重要功能性状代表着生态系统的时间组分与碳固定、食物网、竞

争以及物种共存间有着重要联系^[2]. 生态学家们认为, 需要在不同层次上研究植物物候, 包括种群水平、物种水平和群落水平^[3~5]. 已有研究表明在不同的研究层次上, 植物物候的种间和种内差异很大^[5~7]. 种群水

引用格式: 赵袁, 杜彦君, 曹洪麟, 等. 浙江古田山亚热带常绿阔叶林开花和结实物候的种间种内差异. 中国科学: 生命科学, 2016, 46: 1312–1323
Zhao Y, Du Y J, Cao H L, et al. Intra- and inter-specific variation on flowering and fruiting phenology in gutianshan subtropical evergreen broad-leaved forest, Zhejiang province. Sci Sin Vitae, 2016, 46: 1312–1323, doi: [10.1360/N052016-00109](https://doi.org/10.1360/N052016-00109)

平上, Crawley和Akhteruzzaman^[4]用36株栎类植物7年的物候数据分析表明, 不同的个体, 物候期不同, 但不同个体的物候期及物候顺序年际差异很小. 在物种水平上, SanMartin-Gajardo和Morellato^[8]研究了巴西雨林茜草科的7个物种的繁殖物候, 发现不同物种间植物开花持续时间、首花期、盛花期、开花同步性差异很显著. 并且不同物种间植物的结实成熟期、结实成熟盛期以及结实物候的同步性差异也很大. 温带乔木树种的落叶物候也具有较大的种间变异^[9]. 而最新研究表明不同功能群(如生活型、传粉方式、落叶属性、结实类型的)物种之间物候有显著差异^[10,11], 并且物候的种间差异与系统发育有关, 即亲缘关系近的物种其物候期相近^[10-12].

在群落水平上对植物物候的研究主要关注两点: (i) 定性描述植物群落物候模式. 例如, 对新加坡原始雨林150个种的物候研究表明, 群落水平3~5月是开花高峰, 6月末~8月末为结实高峰^[13]. 对香港105种灌木的繁殖物候研究发现开花物候盛期在5月, 结实盛期在12月~1月^[14]. Herrera^[15]研究了西班牙海岸带地中海气候区灌木丛的开花和结实物候表明, 开花高峰在春季, 结实有两个高峰, 分别在夏季和秋季. (ii) 探究植物物候差异的驱动因素(生物vs. 非生物). 例如, Lechowicz^[16]从生理和进化角度揭示了温带木本植物的展叶物候差异是由于展叶较早的物种木质部构造和展叶期晚的物种不同造成的. Reich^[17]对热带森林展叶物候的研究表明, 热带森林群落植物展叶和叶衰老物候的差异更多的是由内在生理机制调控, 受外界的环境影响较小. Diez等人^[5]综述了在不同研究层次上导致植物物候差异的因素, 种群间导致植物物候差异的因素有温度、海拔、光周期和温度的交互作用、交配系统以及入侵种的存在, 导致物种水平种内物候差异的因素有环境条件的空间变异、取食伤害作用、以及基因型的差异和邻居密度, 群落水平植物物候差异的驱动因素有纬度、生境类型、温度、降雨量、光周期和干扰等.

植物物候的差异性具有重要的生态学意义. 从进化角度来看, 植物种间和种内物候的完全一致性不是期望的进化结果^[18], 植物可以通过物候的差异性减少时间维度上对光照、水分以及养分的竞争利用, 调整群体的生存策略, 使得整个群体的适合度达到最大^[19], 从而在时间异质性中达到物种共存^[20]. 例如, 虫媒物

种通过错开开花物候期从而减少对授粉者的竞争, 风媒木本种开花较早, 是为了能够在林冠郁闭前完成授粉^[10]. 并且当前进化理论认为宏观进化模式是种内水平上的微观进化过程的累积结果^[21,22], 种内物候性状变异可能引起种内物候性状的分化.

然而, 过去对物种和群落水平的物候观测更多地注重现象而未与群落结构(如多度)相联系. 植物的物候是否能解释群落结构与促进物种共存, 还未见报道. 植物物候的种内变异可以在空间上影响群落组成^[23], 基于过程的模型也表明温带树种分布受限于植物的开花和结实物候^[24]. 因此, 植物的繁殖物候可以影响群落构建. 植物物候对气候变化十分敏感^[25,26], 通过植物物候的变化可以窥探气候变化对群落组成和群落构建的影响. 同时, 开花物候是群落构建的一个重要组成部分, 与物种多度相关^[27], 并可以影响物种的相对多度^[6,28,29]. 植物开花物候差异可以导致群落内个体间对土壤资源利用的时间差异^[30], 结实物候差异决定着植物与种子传播者的匹配性, 可以限制物种分布范围, 从而影响群落动态^[31]. 植物物候之间的差异实质是植物之间生长策略的差异, 应该与群落动态变化和物种共存密切相关. 最近, Umaña等人^[32]用热带树种幼苗研究了常见种和稀有种的几个功能性状(如种内比叶面积、生长率)的变异, 发现常见种的生长和性状变异小, 表明常见种经常占据种群性状空间的核心位置, 能很好地适应可利用的环境条件; 稀有种需要发生大的种内性状变异, 才能在有限的环境资源下生存. 常见种在给定环境下具有最佳的资源利用性状和具有负效应的偏离最佳值的性状, 也因此降低了种内的性状变异. 稀有种大多处于不适宜条件下, 为了生存而表现出高的表型变异. 那么, 植物物候期作为植物的重要功能性状, 是否也具有相似的种内性状变异格局, 还未见报道. 另外, 依据优先效应假说(priority effects)^[33], 在生长季早期定殖的植物可以优先获得生长所需的水分和养分, 因此而获得生长优势. 在生长季早期, 非生物环境比如温度、降水、光照等因子的变化非常剧烈, 这些非生物环境的变化显然对植物物候有显著的影响, 而在生长季的中期, 非生物环境变化趋于稳定, 生物因子如植物对传粉者和种子传播者的竞争, 会对植物物候的影响很大. 那么植物物候的种内变异是否会随着物候期的早晚不同而不同呢, 未见有报道.

本课题组利用2012年4月~2015年8月在浙江古田山亚热带常绿阔叶林的连续物候观测记录数据,采用变异系数(标准差/均值)定性分析植物物候的种间和种内变异,主要探讨植物物候种间和种内变异规律,回答以下4个问题:

- (i) 群落物候是否与主要气候因子(如降水量和温度变化)有关?
- (ii) 群落种间物候变异大小如何?
- (iii) 植物种内物候变异与多度是否相关?
- (iv) 植物开花和结实的种内变异是否受物候期早晚影响?

1 研究地点与方法

1.1 研究区概况

古田山国家级自然保护区(GTS; 29° 10' 19.4"~29° 17' 41.4"N, 118° 03' 49.7"~118° 11' 12.2"E),位于浙江省开化县西部的苏庄镇境内,总面积8107 hm²,属于中亚热带常绿阔叶林地带,中亚热带湿润季风区,气候季节变化明显. 年均温15.3℃,生长期总积温5221.5℃,有效积温3770.5℃,无霜期约250天. 7月最高温38.1℃,1月最低温-6.8℃. 年日照总时数1334.1 h. 年平均降水量1963.7 mm,相对湿度92.4%. 每年的3~6月为第一雨季,7~8月为伏旱期,8月底~9月为第二雨季,10月~翌年2月为干季^[34]. 古田山样地内木本植物(DBH≥1 cm)共159种,甜槠(*Castanopsis eyrei*)、木荷(*Schima superba*)和马尾松(*Pinus massoniana*)在群落中占有主要优势;样地群落有明显的优势物种和大量稀有种(rare species, 每hm²个体数小于1),稀有种占总物种数的37.1%(59/159);较好地代表了中亚热带常绿阔叶林群落^[35].

1.2 气候和物候及物种多度数据收集

气候资料采用距离古田山最近的开化县气象站的数据. 本文采用1958~2010年的月气候数据,包括月降水量、月最高温、月最低温、月均温、日照时数数据和2012~2014年基于日的气温和降水数据. 物候观测:从2012年4月~2015年8月每2周1次对古田山24 hm²样地中的106种植物进行繁殖物候观测,记录这些植物的花芽、开花和结实的物候期. 以第一朵花开到最后一朵花落的时间间隔为开花持续时间,以树木冠幅的50%开花作为开花的高峰期,以结实变色开

始记录结实成熟日期. 其中每个物候期都是采用1~4的记录方法. 表示开花或结实小枝占树冠的比例. 1表示0~25%, 2表示26%~50%, 3表示51%~75%, 4表示76%~100%. 开花物候盛期为观测到的开花达到50%时的日期,结实盛期为观测到的结实成熟(变色,质地变软)达到50%的日期. 对每个种每个个体的4年观测物候期做平均处理,整理出每个种每个个体的平均开花物候期和结实物候期. 从所有的物候记录中筛选出在物候观测期内(2012.4~2015.8)观测到物候盛期的物种,剔除没有物候记录或无法判断出物候盛期的和种名不确定的物种,得到有效开花物候盛期的物种有95种,有效结实物候盛期的物种有66种,有效的观测物种及观测个体数信息见网络版附表1和2. 采用儒略日期换算法(1月1日为第1天,1月2日为第2天,依此类推),将开花和结实物候记录日期换算成距离当年1月1日的天数. 从2005年古田山大样地大树调查的数据中获取所需物种多度数据.

1.3 数据分析

为了找到与物候相关的气候因子,将群落中每个月内开花和结实的物种数和每月的平均降水量、最高气温、最低气温、平均气温、平均湿度、月平均日照时数和日照百分率做单变量的线性回归分析. 为了分析结果的准确性,将每月开花与结实物种数和每个气候因子进行了偏相关分析. 为了分析气候波动与开花和结实物候的关系,计算了观测期限内(2012~2014)每月的温度和降水标准差(standard deviation, SD)(网络版附表3),将每月的开花和结实物种数与每月的气温和降水的SD做单变量线性回归分析以及偏相关分析. 种内物候变异计算:因为变异系数与变量分析中的物候期早晚具有负相关关系,因此本文选取SD来衡量植物的种内物候变异. 从筛选出的95种有效开花物种中再筛选出种内个体大于3个的物种有38种. 从66种结实物候有效观测物种中筛选出种内个体大于3个的物种有28种,用同上的方法计算结实种内变异标准差. 种间物候变异的计算:计算出95种植物的种间开花物候变异标准差和66种植物的种间结实物候变异标准差. 物候变异与多度、物候期和气候的相关分析:为了分析植物的种内变异是否与植物的多度有关,分别将植物的开花种内物候变异标准差、结实种内物候变异标准差和物种Log转换的多度做线性回归分析.

首先分析了开花种内观测个体大于3个的植物物候变异和多度的回归. 为确保分析结果的可靠性, 又筛选了开花物候种内个体多于4, 5, 7个的物种和结实物候种内个体多于4, 5, 6个的物种分别和物种多度做了线性回归. 为了分析植物的种内物候变异和物候期早晚之间的关系, 将植物的种内物候变异标准差和植物的物候期做了线性回归分析.

所有的分析及作图在软件R3.2.3中完成^[36].

2 结果

2.1 群落物候与气候因子的关系

古田山亚热带常绿阔叶林群落水平的开花物候表现出明显的季节性(图1B). 开花物候从3月份开始, 持续到11月份, 75.8%的物种(72种)集中在4, 5, 6月份开花, 开花高峰在5月(图1B). 群落中开花最早的物种为浙江红花油茶(*Camellia chekiangoleosa*), 盛花期为66 (3月8日), 最晚开花种为细枝柃(*Eurya loquaiana*),

盛花期为322 (11月19日). 每月开花物种数和气候因子(降水、温度、日照时数、湿度)中的降水关系极显著(表1)($R^2=0.624$, $P=0.002$), 湿度显著(表1)($R^2=0.357$, $P=0.04$), 与温度和日照关系不显著(表1). 每月开花物种数和每月的降水量波动SD显著(表1)($R^2=0.482$, $P=0.012$), 但是与每月温度的波动SD关系不显著; 每月盛花期物种数与温度和日照时数关系均不显著, 但与空气湿度关系显著.

群落水平的结实物候也表现出明显的季节性(图1C). 结实物候较为集中, 68.2%的物种(45种)集中在9, 10月份成熟, 结实成熟盛期在10月(图1C). 群落中结实最早成熟的物种为黄桢楠(*Machilus grijsii*), 盛果期为149 (5月30日), 结实成熟最晚的种为白花苦灯笼(*Tarenna mollissima*), 盛果期为351 (12月18日). 盛果期物种数和气候因子及每月的温度和降水波动SD的关系均不显著(表1). 每月的开花和结实物种数与气候因子的偏相关分析结果与单变量的相关分析结果没有差异(网络版附录4).

图1 古田山开花和结实物候与气候特征

A: 月降水量和月平均气温分布; B: 每月盛花期物种数; C: 每月盛果期物种数

2.2 植物物候种间与种内变异

首先, 开花物候种间变异大于结实物候种间变异. 95种植物的开花物候种间变异标准差为53, 种内个体大于3个的38种植物种间开花物候标准差为53. 66种植物的结实物候种间变异标准差为42, 种内个体大于3个的28种植物种间结实物候变异标准差为40(表2). 其次, 大部分物种的开花和结实物候种内变异小于种间. 全部38个物种开花物候种内变异小于种间; 28个物种中, 92.9%(26/28)的物种结实物候种内变异小于种间. 最后, 大部分物种的开花物候种内变异小于结实物候. 比较26个同时具有开花和结实物候变异的物种得出, 76%(20/26)的物种开花物候种内变异小于结实物候.

2.3 物候种内变异与多度之间的关系

种内个体大于3个的有效开花物候观测物种有38种, 开花物候种内变异最大的为赤楠(*Syzygium buxifolium*), 变异标准差为21, 开花物候种内变异最小的为化香(*Platycarya strobilacea*), 变异标准差不足1, 表明化香的种内个体物候期同步. 开花物候种内变异和物

种在24 hm²样地内的多度进行回归分析, 发现两者并没有显著的线性关系(图2A). 有效观测个体为4, 5, 7个的物种和其多度进行回归, 发现也没有显著的线性相关关系(图2B~D).

种内个体数大于3个的有效结实物候观测物种有28种, 结实物候种内变异最大的为杜英(*Elaeocarpus decipiens* Hemsl), 种内变异标准差为45, 结实物候种内变异最小的为宜昌茱萸(*Viburnum erosum* Thunb), 种内变异标准差仅为1天. 结实物候种内变异系数与物种的多度没有显著线性相关关系(图3A), 同样为了结果更加可靠, 筛选了种内个体数大于4, 5, 6个的物种, 发现结实物候的种内变异与多度没有显著相关关系(图3B~D).

2.4 物候的种内变异与物候期早晚之间的关系

群落水平38种植物开花物候种内变异系数和物候期早晚没有显著的线性相关关系(图4A)($R^2=0.000$, $P=0.859$). 而结实物候的种内变异系数和物候期早晚具有显著负相关关系($R^2=0.231$, $P=0.011$)(图4B), 即结实物候期早的植物其结实物候的种内变异大.

表 1 古田山亚热带常绿阔叶林每月盛花期物种数和每月盛果期物种数与气候因子的回归分析结果^{a)}

气候因子	每月盛花期物种数		每月盛果期物种数	
	R^2	P	R^2	P
月降雨量(mm)	0.624	0.002**	0.160	0.198
月最高温(℃)	0.076	0.387	0.103	0.308
月最低(℃)	0.093	0.335	0.076	0.385
月均温(℃)	0.088	0.345	0.086	0.356
日照时数(h)	0.097	0.324	0.121	0.269
空气湿度(%)	0.357	0.040*	0.210	0.133
每月温度波动SD(℃)	0.100	0.314	0.038	0.543
每月降水波动SD(mm)	0.482	0.012*	0.116	0.280

a) **: $P<0.01$; *: $P<0.05$

表 2 植物开花和结实物候的种间变异(标准差)

种内观测个体数量	物候类型	物种数	平均日期	标准差
种内个体数≥1	开花物候	95	146	53
	结实物候	66	270	42
种内个体数≥3	开花物候	38	142	53
	结实物候	28	274	40

图2 开花物候种内变异与物种多度的回归分析

A: 种内开花个体多于3个; B: 种内开花个体多于4个; C: 种内开花个体多于5个; D: 种内开花个体多于7个

3 讨论

3.1 群落水平物候与气候因子的关系

古田山亚热带常绿阔叶林群落每月盛花期物种数和气候因素中的降水量具有显著相关关系,即在生长季早期,随着降水的增多,每月盛花期物种数增多;在生长季晚期,随着降水的减少,每月盛花期物种数较少(图1A和B)。这与胡小丽等人^[37]在古田山利用种子雨收集器数据所得结果一致。相比胡小丽等人^[37]基于古田山大样地内种子雨收集器分析的植物开花物候,本研究是基于固定观测人员记录物候期来分析植物的开花物候和结实物候而得出的结果,两者的结果一致说明种子雨收集器的物候数据也可以较好地代

表植物的物候期。

已有研究表明,温带植物群落的物候受温度^[38]和日照^[39,40]的影响,而热带雨林群落植物的开花物候主要受降水影响,在干湿季交替时开花,雨季结实^[41,42]。古田山属于亚热带地区,显然和温带和热带雨林的物候模式不同。群落水平的开花物候集中在4,5月份,属于湿季,但降水量的高峰在6月,表明大多植物选择在最大降水量到来前开花。针对这一现象有两个解释:(i)避免植物开花时受到雨水的冲刷,提高传粉效率^[41]。因为开花遇到强降水可能造成花构造的机械损伤,雨水的阻隔也不利于植物的传粉。(ii)受种子传播者的影响,如鸟类。因为在古田山有很多植物主要靠鸟类传播种子^[43],鸟类的迁徙对果实成熟时间有很强的选择

图3 结实种内物候变异与物种多度的回归分析

A: 种内盛果期个体多于3个; B: 种内盛果期个体多于4个; C: 种内盛果期个体多于5个; D: 种内盛果期个体多于6个

图4 开花和结实种内物候变异系数和物候期的回归分析

A: 开花物候; B: 结实物候

压力, 这会使得植物在生长季早期选择合适的时间开花以便有足够的时间使种子成熟得以有效传播^[37].

3.2 种间与种内物候变异比较

种内性状变异可以使植物在新的环境下生存、生长和繁殖^[44,45], 同时研究种内和种间性状变异可以更加全面理解性状变异的驱动力^[46]. 本研究发现, 不同物种的物候期有较大差异, 群落水平的开花和结实物候有较大的种间变异. 95种植物的种间开花物候变异标准差为53, 种内个体大于3个的38种植物种间开花物候变异标准差为53, 66种植物的结实物候种间变异标准差为42, 种内个体大于3个的28种植物种间结实物候变异标准差为40(表2). 无论选取较多物种95种或66种还是38种和28种都可以较准确地反映植物的种间物候变异情况.

开花物候的种间变异大于结实物候, 说明群落水平物种的结实物候较开花更为集中, 结实期植物的种间竞争更加激烈. 这一结果与Wheelwright和Orians^[47]的研究结果一致. 在古田山亚热带植物群落中, 植物的开花物候对环境因子中的降水和湿度敏感, 结实物候则不与气候因子相关, 可能与长期进化选择下的内在机制调控有关. 因此, 对外界环境因子敏感的开花物候种间变异要大于结实物候. 此外, 植物间为了避免对传粉者和种子传播者的竞争, 植物的开花时间和结实成熟时间都趋于互不重叠来减少竞争^[47]. 种子扩散、取食性是开花物候的强有力的选择压力^[48], 开花物候的种间差异较结实物候大, 这说明物种间趋异的开花物候选择压力可能要高于结实物候^[47].

群落内大部分物种开花和结实物候的种内变异小于种间, 表明植物物候的种内竞争大于种间竞争. 狭义的竞争理论指出当植物的种内竞争大于种间竞争时, 两个物种可以共存^[49]. 依据Chesson^[50]提出的生态位理论, 种内竞争大于或等于种间竞争时, 可归因为物种间利用资源的时间生态位差异. 植物在物候期内对资源(光照、水分、营养、传粉者、种子传播者)的需求量增加^[23,2], 通过植物物候的差异性可以减少植物间对外界资源的竞争^[51], 调整群体的生存策略^[52], 使得整个群体的适合度达到最大^[19], 从而在时间异质性中达到物种共存^[20].

大部分物种开花物候的种内变异小于结实物候, 这可能是因为植物物候的同步性与物候期的长短有

关^[8], 植物的花期通常要比果期短, 种内开花时间会较为集中, 而结实期较长, 种内个体的变异会较大. 这也表明不同物候阶段, 植物个体间的相互作用是不同的: 花期种内竞争要高于结实期.

3.3 种内物候变异和多度的关系

本文首次以物候性状为例用种内变异系数验证了稀有种的种内性状变异比常见种大这个假说, 但结果表明, 群落的开花物候种内变异系数以及结实物候种内变异系数与物种在群落内的多度没有显著相关. Umana等人^[32]的研究中也指出, 并不是所有的性状都遵循稀有种种内性状变异大, 常见种种内性状变异小的模式, 如植物的平均生长速率、叶厚度、比根长、根质量等性状均与物种的多度没有显著相关. Craine等人^[53]利用北美高草草原431个草本种的首花期与植物功能性状和物种多度分析表明, 植物的开花物候和物种多度没有相关关系. 而本文结果也表明, 物候性状的种内变异与多度没有显著的相关关系. 出现这样的结果可能是由于物候性状的变异较其他性状比如比叶面积受植物本身的调控和对外界的环境敏感性较高所致. 因为导致物候种内变异的原因有很多, 包括温度、光周期、湿度的差异^[6]. 植物生长的土壤不同, 开花时间也可能不同, 开花时间也受养分浓度差异的影响^[54]. 种群内的这种物候差异可能是由于微气候差异造成的^[55]可能在较小尺度内不同个体间变动^[56], 因此, 物候性状的种内变异和多度没有显著的线性相关关系.

3.4 种内物候变异和物候期早晚之间的关系

本文首次研究了物候的种内变异与物候期早晚之间的关系. 古田山亚热带常绿林中植物的开花和结实物候种内变异与物候期的变异规律不同. 结实物候种内变异系数和物候期具有显著的负相关关系, 表明植物的结实期越早植物的种内结实物候变异越大, 植物的结实期越晚植物的种内结实物候变异越小. 但是开花物候种内变异系数和物候期之间没有显著的相关关系. 关于植物的种内物候差异有很多适应性解释. 如它是物种内对传粉者竞争的进化响应, 促进授粉活动的传播, 增加种群的成功授粉, 分散种子捕食者^[57]. 针对本文的结果, 即结实物候越早, 种内物候差异越大; 结实物候越晚, 种内物候差异越小, 本课题组给出

以下两个解释: (i) 结实物候种内变异较大的物种物候期分布于7~9月, 这段时间, 气温达到最高值, 降水相对较多, 可能在这个时期内结实的植物种子需要一定的水热条件来完成发芽定殖, 但是雨水的冲刷不利于植物果实的成熟, 也不利于鸟类等种子传播。另外, 因为这段时期内有较少的植物种子成熟, 所以被捕食的概率较高, 利弊权衡下, 植物结实物候在早期变异较大来分摊风险。(ii) 物候晚期, 结实物候差异小, 这可能归因于鸟类等种子传播者对结实物候期的进化选择, 因为鸟类迁徙时间较固定, 则植物的种子成熟时间为了适应鸟类迁徙时间, 导致物候晚期结实变异较小, 由此也可以推测此时期的种内竞争很大。

关于开花物候和物候期早晚之间没有显著的线性关系, 可能的解释: (i) 开花物候持续时间相对于结实物候成熟期较短, 而人工物候观测是2周1次, 又因为开花物候种内差异大多是在15天以内, 因此很可能因为种内开花物候观测记录的精度造成最终结果的不显著。(ii) 影响开花物候变异的因素比结实物候变异的因素更多, 种群内开花异步性是由于自然基因变异和环境异质性缓和的结果^[58], 因此不能简单地用线性关系来表达开花物候种内变异与物候期早晚之间的关系。虽然开花物候种内变异与花期早晚之间没有显著的线性关系, 但是开花物候种内变异较大的物种分布于群落开花高峰附近。因此, 本课题组做出一个推测, 可能在群落开花高峰期开花的植物种内变异的机率会很高, 这有待于未来积累更加准确更加丰富的开花物候观测数据来验证。

4 结论及展望

本文基于浙江古田山亚热带植物群落物候观测近3年半的数据, 在群落水平通过变异系数定性分析开花和结实物候的种间和种内差异, 首次研究物候期

种内变异与群落结构特征(多度)之间的关系, 也是首次探讨了物候种内变异与物候期早晚之间的关系, 揭示了群落水平植物开花和结实物候的种内与种间变异规律: (i) 群落水平植物的开花和结实物候种内变异小于种间; 开花物候种间变异大于结实物候; 大部分物种开花物候的种内变异小于结实物候。(ii) 群落水平植物物候种内变异与群落结构特征中的多度不相关, 说明并不是稀有种的所有性状种内变异都比常见种大, 至少对开花和结实物候性状而言, 常见种和稀有种种内物候变异并没有显著的变异规律。(iii) 植物物候的种内变异在时间维度上具有显著的变异规律, 即植物物候期早, 结实物候种内变异大, 物候期晚结实物候种内变异小。

群落水平的开花和结实物候决定着群落的更新和植物之间对环境资源在时间维度上的竞争。虽然本文没有发现群落物候的种内变异和群落结构特征中的多度相关, 但是将定量的物候数据和植物的生殖、生长、存活相联系起来可以拓展植物物候方面的分析, 有利于理解物候的差异是怎样影响物种的相互作用和适合度, 从而影响群落结构和物种共存^[5]。未来在群落水平研究植物物候变异规律时应该关注与植物间竞争密切相关的其他群落结构特征(如生长率、死亡率、更新率)是否和物候有关。除此之外, 目前植物性状变异的研究大多关注于沿环境梯度的变异, 针对物候性状而言, 在时间尺度上可以反映出植物对气候变化的响应, 例如, Fu等人^[59]的最新研究表明, 植物物候对气候的敏感性随时间出现下降, 而本文发现植物性状种内变异在较小时间尺度内也是有变异规律的。因此, 需要考虑植物性状种内变异沿时间维度的变异规律, 从而研究群落过程随时间的变化规律。这对于气候变化背景下进一步了解植物性状变异及物种分化和群落动态变化具有重要意义。

致谢 感谢中国科学院植物研究所古田山定位研究站赖正权完成物候观测。

参考文献

- 1 Roberts A M I, Tansey C, Smithers R J, et al. Predicting a change in the order of spring phenology in temperate forests. *Glob Change Biol*, 2015, 21: 2603–2611
- 2 Gotelli N J, Graves G R. *Null Models in Ecology*. Washington: Smithsonian Institution Press, 1996
- 3 Primack R B. Patterns of flowering phenology in communities, populations, individuals, and single flowers. In: White J, ed. *The Population*

- Structure of Vegetation (Handbook of Vegetation Science III). Dordrecht: Dr W. Junk Publishers, 1985. 571–593
- 4 Crawley M J, Akhteruzzaman M. Individual variation in the phenology of oak trees and its consequences for herbivorous insects. *Funct Ecol*, 1988, 2: 409–415
 - 5 Diez J M, Ibáñez I, Miller-Rushing A J, et al. Forecasting phenology: from species variability to community patterns. *Ecol Lett*, 2012, 15: 545–553
 - 6 Rathcke B, Lacey E P. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annu Rev Ecol Syst*, 1985, 16: 179–214
 - 7 Fenner M. The phenology of growth and reproduction in plants. *Perspect Plant Ecol Evol Syst*, 1998, 1: 78–91
 - 8 SanMartin-Gajardo I, Morellato L P. Inter and intraspecific variation on reproductive phenology of the Brazilian Atlantic forest Rubiaceae: ecology and phylogenetic constraints. *Rev Biol Trop*, 2003, 51: 691–698
 - 9 Panchen Z A, Primack R B, Gallinat A S, et al. Substantial variation in leaf senescence times among 1360 temperate woody plant species: implications for phenology and ecosystem processes. *Ann Bot*, 2015, 116: 865–873
 - 10 Du Y, Mao L, Queenborough S A, et al. Phylogenetic constraints and trait correlates of flowering phenology in the angiosperm flora of China. *Global Ecol Biogeogr*, 2015, 24: 928–938
 - 11 Panchen Z A, Primack R B, Nordt B, et al. Leaf out times of temperate woody plants are related to phylogeny, deciduousness, growth habit and wood anatomy. *New Phytol*, 2014, 203: 1208–1219
 - 12 Davies T J, Wolkovich E M, Kraft N J B, et al. Phylogenetic conservatism in plant phenology. *J Ecol*, 2013, 101: 1520–1530
 - 13 Corlett R T. Flora and reproductive phenology of the rain forest at Bukit Timah, Singapore. *J Trop Ecol*, 1990, 6: 55–63
 - 14 Corlett R T. Reproductive phenology of Hong Kong shrubland. *J Trop Ecol*, 1993, 9: 501–510
 - 15 Herrera J. Flowering and fruiting phenology in the coastal shrublands of Doñana, south Spain. *Vegetatio*, 1986, 68: 91–98
 - 16 Lechowicz M J. Why do temperate deciduous trees leaf out at different times? Adaptation and ecology of forest communities. *Am Nat*, 1984, 124: 821–842
 - 17 Reich P B. Phenology of tropical forests: patterns, causes, and consequences. *Can J Bot*, 1995, 73: 164–174
 - 18 Johansson J, Kristensen N P, Nilsson J Å, et al. The eco-evolutionary consequences of interspecific phenological asynchrony—a theoretical perspective. *Oikos*, 2015, 124: 102–112
 - 19 Singer M C, Parmesan C. Phenological asynchrony between herbivorous insects and their hosts: signal of climate change or pre-existing adaptive strategy?. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 2010, 365: 3161–3176
 - 20 Nakashizuka T. Species coexistence in temperate, mixed deciduous forests. *Trends Ecol Evol*, 2001, 16: 205–210
 - 21 Simpson G G. The Major Features of Evolution. New York: Columbia University Press, 1953
 - 22 Bock W J. Microevolutionary sequences as a fundamental concept in macroevolutionary models. *Evolution*, 1970, 24: 704
 - 23 Park I W. Impacts of differing community composition on flowering phenology throughout warm temperate, cool temperate and xeric environments. *Global Ecol Biogeogr*, 2014, 23: 789–801
 - 24 Morin X, Augspurger C, Chuine I. Process-based modeling of species' distributions: what limits temperate tree species' range boundaries? *Ecology*, 2007, 88: 2280–2291
 - 25 Parmesan C, Yohe G. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 2003, 421: 37–42
 - 26 Menzel A, Sparks T H, Estrella N, et al. European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biol*, 2006, 12: 1969–1976
 - 27 Willis C G, Ruhfel B R, Primack R B, et al. Favorable climate change response explains non-native species' success in Thoreau's woods. *PLoS One*, 2010, 5: e8878
 - 28 Sargent R D, Ackerly D D. Plant-pollinator interactions and the assembly of plant communities. *Trends Ecol Evol*, 2008, 23: 123–130
 - 29 Crimmins T M, Crimmins M A, Bertelsen C D. Onset of summer flowering in a 'Sky Island' is driven by monsoon moisture. *New Phytol*, 2011, 191: 468–479
 - 30 Nord E A, Lynch J P. Plant phenology: a critical controller of soil resource acquisition. *J Exp Bot*, 2009, 60: 1927–1937
 - 31 Chuine I. Why does phenology drive species distribution?. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 2010, 365: 3149–3160
 - 32 Umaña M N, Zhang C, Cao M, et al. Commonness, rarity, and intraspecific variation in traits and performance in tropical tree seedlings. *Ecol Lett*, 2015, 18: 1329–1337
 - 33 Sale P F. Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. *Am Nat*, 1977, 111: 337–359
 - 34 李立, 陈建华, 任海保, 等. 古田山常绿阔叶林优势树种甜槠和木荷的空间格局分析. *植物生态学报*, 2010, 34: 241–252
 - 35 祝燕, 赵谷风, 张俪文, 等. 古田山中亚热带常绿阔叶林动态监测样地群落组成与结构. *植物生态学报*, 2008, 32: 262–273
 - 36 R Development Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria,

- 2011
- 37 胡小丽, 张杨家豪, 米湘成, 等. 浙江古田山亚热带常绿阔叶林开花物候: 气候因素、系统发育关系和功能性状的影响. 生物多样性, 2015, 23: 601–609
- 38 Aasa A, Jaagus J, Ahas R, et al. The influence of atmospheric circulation on plant phenological phases in central and eastern Europe. *Int J Climatol*, 2004, 24: 1551–1564
- 39 Korner C, Basler D. Phenology under global warming. *Science*, 2010, 327: 1461–1462
- 40 Tooke F, Battey N H. Temperate flowering phenology. *J Exp Bot*, 2010, 61: 2853–2862
- 41 Bentos T V, Mesquita R C G, Williamson G B. Reproductive phenology of central Amazon pioneer trees. *Trop Conserv Sci*, 2008, 1: 186–203
- 42 Kaul R B, Abbe E C. Inflorescence architecture and evolution in the Fagaceae. *J Arnold Arboretum*, 1984, 65: 375–401
- 43 Du Y, Mi X, Liu X, et al. Seed dispersal phenology and dispersal syndromes in a subtropical broad-leaved forest of China. *Forest Ecol Manage*, 2009, 258: 1147–1152
- 44 Joshi J, Schmid B, Caldeira M C, et al. Local adaptation enhances performance of common plant species. *Ecol Lett*, 2001, 4: 536–544
- 45 Byars S G, Papst W, Hoffmann A A. Local adaptation and cogradient selection in the alpine plant, *Poa hiemata*, along a narrow altitudinal gradient. *Evolution*, 2007, 61: 2925–2941
- 46 Richardson S J, Allen R B, Buxton R P, et al. Intraspecific relationships among wood density, leaf structural traits and environment in four co-occurring species of *Nothofagus* in New Zealand. *PLoS One*, 2013, 8: e58878
- 47 Wheelwright N T, Orians G H. Seed dispersal by animals: contrasts with pollen dispersal, problems of terminology, and constraints on coevolution. *Am Nat*, 1982, 119: 402–413
- 48 Augspurger C K. Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollinators and seed predators in *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology*, 1981, 62: 775–788
- 49 Hardin G. The competitive exclusion principle. *Science*, 1960, 131: 1292–1297
- 50 Chesson P. General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments. *Theor Popul Biol*, 2000, 58: 211–237
- 51 Fargione J, Tilman D. Niche differences in phenology and rooting depth promote coexistence with a dominant C4 bunchgrass. *Oecologia*, 2005, 143: 598–606
- 52 Grime J P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am Nat*, 1997, 111: 1169–1194
- 53 Craine J M, Wolkovich E M, Gene Towne E, et al. Flowering phenology as a functional trait in a tallgrass prairie. *New Phytol*, 2012, 193: 673–682
- 54 Wielgolaski F E. Phenological modifications in plants by various edaphic factors. *Int J Biometeorol*, 2001, 45: 196–202
- 55 Inouye D W, Saavedra F, Lee-Yang W. Environmental influences on the phenology and abundance of flowering by *Androsace septentrionalis* (Primulaceae). *Am J Bot*, 2003, 90: 905–910
- 56 Goulart M F. Phenological variation within and among populations of *Plathymenia reticulata* in Brazilian Cerrado, the Atlantic Forest and transitional sites. *Ann Bot*, 2005, 96: 445–455
- 57 Ollerton J, Lack A. Relationships between flowering phenology, plant size and reproductive success in *Lotus corniculatus* (Fabaceae). *Plant Ecol*, 1998, 139: 35–47
- 58 Ollerton J, Lack A J. Flowering phenology: an example of relaxation of natural selection? *Trends Ecol Evol*, 1992, 7: 274–276
- 59 Fu Y H, Zhao H, Piao S, et al. Declining global warming effects on the phenology of spring leaf unfolding. *Nature*, 2015, 526: 104–107

Intra- and Inter-Specific variation on flowering and fruiting phenology in gutianshan subtropical evergreen broad-leaved forest, Zhejiang province

ZHAO Yuan^{1,2,3}, DU YanJun³, CAO HongLin¹, HU XiaoLi⁴ & MA KePing³

¹South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;

²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China;

³State key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China;

⁴College of life sciences, Northwest Agriculture & forestry university, Yangling 712100, China

Phenology, the timing of recurrent life-history events, including bud burst, leaf out, flowering, fruiting, and leaf senescence, are related to environmental conditions and species interactions. As one of the most important plant functional traits, the qualitative correlation between inter- and intra-specific phenology variation and community structure has not been investigated at the community level. We monitored both flowering and fruiting phenology for 106 species during 2012 to 2015 in a Gutianshan 24ha permanent plot in a subtropical evergreen broad-leaved forest in Zhejiang province. We used standard deviation to evaluate inter-and intra-specific phenology variation. Results showed that precipitation was the major climatic factor influencing flowering phenology; most species flowered in May at the community level; fruiting phenology reached its peaks on October. Interspecific variation of flowering phenology was larger than that of fruiting phenology. The standard deviation of the interspecific variation of flowering phenology was 52, and of interspecific variation of fruiting phenology was 41. However, intraspecific variation on flowering phenology was smaller than fruiting. At the community level, intraspecific variation on flowering and fruiting phenology was smaller than intraspecific variations. Intraspecific variation on phenology at the community level was not significantly correlated with species abundance. Intraspecific variation of flowering phenology did not have a significant relationship with flowering date. However, intraspecific variation of fruiting phenology had a significant negative relationship with fruiting date. Intraspecific variation of fruiting phenology decreased as fruiting date increased. To our knowledge, this is the first study to explore the relationship between intraspecific phenology variation and phenology date and the first to evaluate the relationship between intraspecific phenology variation and species richness. Coupling these quantitative phenological data with community structure (abundance) will extend phenological analyses to understand how changes in phenology, and resulting changes in species interactions, affect fitness, an important concept for understanding the lasting impacts of phenological change, traits variation, and species diversification in the context of climate change.

flowering, fruiting, interspecific variation, intraspecific variation, community structure

doi: 10.1360/N052016-00109