植物物候是否能解释物种共存: 以浙江古田山亚热带常绿阔叶林为例

潘元琪^{1,2}, 杜彦君^{3,2*}, 陈文德^{1*}, 赵袁⁴

1. 成都理工大学旅游与城乡规划学院, 成都 610059;

2. 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;

3. 海南大学林学院, 热带特色林木花卉遗传与种质创新教育部重点实验室, 海口 570228;

4. 北京大学城市与环境学院, 北京 100871

* 联系人, E-mail: yanjun.du@yahoo.com; chenwende@mail.cdut.edu.cn

收稿日期: 2019-08-22; 接受日期: 2019-11-26; 网络版发表日期: 2020-03-19

国家自然科学基金(批准号: 31670480)和科技部重点研发项目(批准号: 2016YFC0503303)资助

摘要 了解物种共存机制一直是生态学领域的研究热点. 传统的生态位理论认为, 植物通过生态位分化降低对资源的竞争, 达到物种共存的目的. 然而, 对于亚热带地区植物是否可以通过时间生态位的分化(如物候期的分化)以促进物种共存却鲜有报道. 本文以位于中国东部地区的古田山亚热带常绿阔叶林为例, 利用古田山24 ha样地内102种木本植物2012~2017年间的繁殖物候数据, 分析了种间的物候期分化. 结果表明, 各个物种的开花物候与结实物候都存在时间生态位上的分化. 物种间的首花期差异程度大于首果期, 开花持续期的差异程度小于结实持续期. 不同功能群的物种间物候期存在差异: 乔木的首花期显著早于灌木, 但首果期晚于灌木; 风媒树种的首花期早于虫媒树种, 且差异显著; 肉果型树种的首果期显著早于干果型树种. 该研究结果表明, 植物物候存在时间生态位上的分化, 以此减小种间对资源(如传粉者和种子传播者)的竞争, 从而促进群落物种共存. 从物候角度研究时间生态位的分化, 有助于丰富关于当代物种共存机制的研究.

关键词 古田山, 物种共存, 开花物候, 结实物候, 功能群

在资源有限的环境条件中, 如何实现物种共存以及维持较高的物种多样性, 一直是生态学家们研究的重点之一^[1~8]. 传统物种共存理论强调物种在空间上的生态位分化, 在此基础上, Chesson^[2]提出了物种共存的综合性理论框架, 即当代物种共存理论. 当代物种共存理论将物种之间的差异分为两类: 生态位差异(niche differences)和平均适合度差异(average fitness differ-

ences)^[2,9~11]. 生态位差异, 如资源分配的差异对同种的限制作用大于对异种的限制, 可促进物种共存; 而平均适合度差异, 如种间获取资源能力的差异有利于种间的竞争性排除, 但不利于物种共存^[12~14]. 无论是传统物种共存理论还是当代物种共存理论, 两者都强调了生态位分化的重要性^[13~15]. 大多数生态位理论研究都是针对空间生态位(如土壤、水分、养分的利用)差

引用格式: 潘元琪, 杜彦君, 陈文德, 等. 植物物候是否能解释物种共存: 以浙江古田山亚热带常绿阔叶林为例. 中国科学: 生命科学, 2020, 50: 362~372
Pan Y Q, Du Y J, Chen W D, et al. Can plant phenology explain species coexistence: A case study in the subtropical evergreen broad-leaved forest of Gutianshan, Zhejiang, China (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2020, 50: 362~372, doi: [10.1360/SSV-2019-0064](https://doi.org/10.1360/SSV-2019-0064)

异^[4,14,16,17]。例如,对中国东北部的草甸草原生态系统进行的氮添加实验发现,较高的氮添加量会影响优势植物物种的生态位重叠^[18]。目前对于时间生态位的分化研究较少,研究区域更多地集中在温带与热带地区^[19~21]。例如,研究发现,植物可以通过储存效应(storage effect)促进物种共存,即不同物种在繁殖、种子萌发、幼苗更新等阶段对环境因子有不同的响应,通过降低种间同步性来减小种间竞争性排除作用,从而有利于物种共存^[20,21];研究还发现,储存效应的强度大小可以解释沿纬度梯度的物种多样性格局^[20,21]。此外,不同物种通过在不同的季节获取共同的资源以避免竞争,从而实现物种共存^[22]。目前关于亚热带地区植物能否通过时间生态位的分化促进物种共存的研究比较缺乏。

植物可以通过物候分化构建其生活史策略^[23],在时间维度上减小物种间对资源(如传粉者)的竞争,可提高物种在群落中的适合度。例如,对草原群落中的控制实验研究发现,群落中的优势种北美小须芒草(*Schizachyrium scoparium*)的物候期分布于生长季节中期(7~8月),与其共存的物种物候期则分布于生长季节早期(5~6月)^[24]。对森林群落中草本植物的研究发现,早春草本植物会在木本植物树冠封闭前基本完成开花^[25]。繁殖物候期(花期和果期)作为植物整个生活史中消耗资源最多的时期,群落中不同物种如何有效地分配资源以减小彼此间的竞争,显得尤为重要^[26]。不同物种的繁殖物候期会在一定程度上影响群落的结构、功能以及多样性^[27]。首先,繁殖物候期可以通过影响植物的传粉和种子传播效果影响其后代种群的动态结构、空间分布以及群落的多样性^[28~30]。其次,植物物候可以调控植物对资源利用的时间^[31],如南美洲中部的森林,所处地区的气候有明显的干季和雨季之分,群落中冠层树种的果实大部分体积较小并靠风力传播且在旱季后期成熟,此时旱季干燥的环境有利于冠层树种的种子传播;相反,大部分冠层下树种的果实体积大,主要靠重力和动物传播并且往往在雨季达到果实成熟的高峰期,这些树种通过合理调配其物候期有效地避免了彼此间的竞争^[32]。因此对群落水平的繁殖物候的分化研究对于理解群落结构及其构建具有重要意义^[33]。据我们所知,亚热带地区植物能否通过物候的分化来促进物种共存还未见报道。

大量研究表明,植物功能性状,如扩散方式、植物高度与植物的生活策略、分布与多样性之间有密切联

系,但对于植物功能性状与物候之间关系^[34]的研究较少,仍然有许多问题待探讨。不同功能群的植物可能在时间生态位上产生差异。例如在落叶林中,非生物传粉(如风媒传粉)的木本植物会在春季展叶之前开花,而生物传粉的物种开花时间则和展叶期接近^[35],不同传粉方式的植物其开花物候存在一定差异。而传粉的有效性直接影响植物的繁殖成功率和个体适合度,进而影响整个群落物种多样性^[36]。

本文利用浙江古田山亚热带常绿阔叶林 2012~2017 年连续 6 年的物候观测数据,分析了群落水平上木本植物的繁殖物候格局及其在时间生态位上的分化,探讨了物候对植物物种共存的影响,并讨论了以下 3 个问题: (i) 群落水平的繁殖物候特征; (ii) 繁殖物候是否存在时间生态位的分化; (iii) 不同功能群物种繁殖物候的分化特点。

1 研究地点与方法

1.1 研究区概况

研究地点位于古田山国家级自然保护区,地处浙江省衢州市开化县境内,位于东经 118°03′~118°11′,北纬 29°10′~29°17′之间,属于浙江、安徽、江西三省的交界地带。该区域属于典型的山地地貌,地形复杂多样,山势总体呈东北西南走向,主峰青尖峰海拔 1258 m。土壤类型主要为红壤和黄壤^[37]。气候类型属于亚热带季风性常绿阔叶林气候,年平均气温为 15.3℃,年平均降水量为 1963.7 mm。受季风影响,该地区气候季节变化明显,在西太平洋副热带高压的作用下,每年 3~6 月份为雨季,7~8 月份为伏旱期,10 月份以后到次年 2 月份为干季^[38]。样地内植被类型为典型的亚热带常绿阔叶林,植物资源丰富且保存完好。

2005 年,中国科学院植物研究所在古田山国家级自然保护区建立了一个 24 ha 的永久样地。样地呈长方形,东西长 600 m、南北宽 400 m,海拔范围为 453~721 m。样地内所有胸径(diameter at breast height, DBH)大于或等于 1 cm 的木本植物都被定位和测量,记录种名和坐标,测量 DBH、树高等。样地内共有 140700 株独立个体,分属于 49 科 104 属 159 种^[39]。

1.2 物候监测

本文所研究的物候数据来源于古田山 24 ha 样地

人工监测的物候数据. 在样地内共选取了102种木本植物的母树, 每两周进行一次物候观测, 每个物种的监测个体数为1~13, 观测时记录植物的展叶、开花、未成熟果实、成熟果实、叶衰老等物候期. 每个物候期均采用0~4的记录方法, 表示开花或结实数量占全部花芽或花的比例: 0表示没有开花或结实, 1表示1%~25%, 2表示26%~50%, 3表示51%~75%, 4表示76%~100%.

1.3 功能群分类

按照《中国植物志》将所有树种的生活型分为乔木和灌木, 落叶性分为落叶树种和常绿树种. 传粉媒介和果实类型分类依据主要来源于《中国植物志》, 以及相关文献或花和果实的形态特征. 种子传播方式的分类主要依赖于《中国植物志》, 以及相关文献和当地有经验的分类专家.

1.4 数据分析

本文分析了2012~2017年共6年的繁殖物候期数据, 整理出102个物种的花期和果期. 其中筛选出具有有效花期的物种102种和有效果期的物种92种, 具体物种及观测个体数等信息见网络版附录. 日期处理采用儒略日期换算法(以1月1日为第1天, 1月2日为第2天, 依此类推), 将当年的花期和果期换算成距离当年1月1日的天数. 首花期为首次记录开花数量为1的日期, 把开花结束后首次记录开花数量为0的日期定为末花期, 开花持续期为首花期和末花期的差值. 同理, 首果期为首次记录成熟果实数量为1的日期, 把果期末期首次记录成熟果实数量为0的日期定为末果期, 结实持续期为始果期和末果期的差值.

本研究在分析古田山常绿阔叶林木本植物繁殖物候的整体格局时, 分析了群落水平上木本植物的开花物候与结实物候在时间序列上的分布状况. 为了分析气候与物候之间的关系, 将群落中每月开花和结实的物种数与温度和降水因子作了单变量的线性回归分析. 因为温度对开花和结实物候的影响具有滞后性, 因此本文选用了开花和结实物候期前三个月月均温与每月开花和结实物种数作单变量的线性回归分析, 以前的研究也适用类似的方法^[40,41]. 此外, 可利用物候期的变异系数衡量不同物种间物候期的差异程度, 变异系数越大表示差异程度越大, 物候期分化程度也越大, 反之则越小. 本文采用独立样本 t 检验分析了不同功能群树种的繁殖物候期特征的差别. 本文所有的数据分析均在R软件中进行^[42].

2 结果

2.1 古田山常绿阔叶林繁殖物候格局

古田山全年水热资源有较明显的季节性变化(图1). 古田山亚热带常绿阔叶林群落102个物种的首花期表现出明显的季节性变化(图2). 80.2%(82种)的物种在降水量较大的4~6月份开花, 高峰期为5月. 群落内92个物种的结实物候也同样具有明显的季节性变化(图2). 首果期从6月份开始一直持续到12月份, 71.3%(67种)的物种集中在9~10月份结实并在10月份达到了高峰期. 每月开花物种数和气候因子中温度与降水的关系均显著相关(表1), 其中每月开花物种数和前三月月均温显著相关($R^2=0.532$, $P=0.007$), 与月降水量显著相关($R^2=0.538$, $P=0.007$). 每月结实物种数和气候因子中的温度关系极显著, 其中每月结实物种数和前三月月均

图1 2012~2017年古田山每月平均降水和温度分布(网络版彩图)

Figure 1 Patterns of average rainfall and temperature per month in Gutianshan from 2012 to 2017 (color online)

图 2 2012~2017年古田山各月份首花期与首果期的物种数量(网络版彩图)

Figure 2 Number of species per month for the first flowering time and the fruiting time in Gutianshan from 2012 to 2017 (color online)

表 1 古田山亚热带常绿阔叶林每月开花物种数和每月结实物种数与气候因子的回归分析结果^{a)}

Table 1 Results of regression analyses between climatic factors and monthly number of flowering species and number of fruiting species in the evergreen broad-leaved forest of Gutianshan^{a)}

气候因子	每月开花物种数			每月结实物种数		
	R^2	F	P	R^2	F	P
前3月月均温(°C)	0.532	11.360	0.007**	0.523	10.910	0.008**
月降水量(mm)	0.538	11.660	0.007**	0.059	0.623	0.448

a) **表示 $P \leq 0.01$

温显著相关($R^2=0.523$, $P=0.008$), 与月降水量关系不显著。

2.2 基于物种的古田山常绿阔叶林物候分异

在分析古田山木本植物繁殖物候的时间分布格局时发现, 古田山常绿阔叶林中不同物种的开花物候和结实物候都存在较大的分化(图3)。群落中最早开花的三个物种是浙江红花油茶(*Camellia chekiangoleosa*)、马醉木(*Pieris japonica*)和美丽马醉木(*Pieris formosa*), 首花期分别是47(2月17日)、50(2月20日)和63(3月4日); 最晚开花的3个物种是格药铃(*Eurya muricata*)、窄基红褐铃(*Eurya rubiginosa*)和细枝铃(*Eurya loquai-ana*), 首花期分别是312(11月8日)、325(11月21日)和326(11月22日)。群落中果实最早成熟的三个物种是杨梅(*Myrica rubra*)、红楠(*Machilus thunbergii*)和杜英(*Elaeocarpus decipiens*), 首果期分别是160(6月9日)、163(6月12日)和165(6月14日); 最晚成熟的三个物种是宁波木犀(*Osmanthus cooperi*)、乌冈栎(*Quercus phillyraeoides*)和白花苦灯笼(*Tarenna mollissima*), 首果期

分别是314(11月10日)、318(11月14日)和337(12月3日)。

所有物种平均开花持续期为30天(表2, 图3), 不同物种间差异较大。开花持续期最短的为石栎(*Lithocarpus glaber*), 其平均持续期为3天; 持续期最长的为紫珠(*Callicarpa bodinieri*), 其平均持续期为76天。开花持续期在30天以内的物种有42种, 持续期在30~60天的物种有49种, 60~90天的1种。各物种的结实持续期平均为40天(表2, 图3), 其中结实持续期最短的为蕹苎(*Cudrania cochinchinensis*), 平均持续期13天; 持续期最长的为杜鹃(*Rhododendron simsii*), 平均持续期136天。各物种结实持续期在30天以内的有28种, 持续期在30~60天的有56种, 60~90天的8种, 超过90天的有4种。

对古田山常绿阔叶林92个物种的开花物候和结实物候的变异系数进行分析发现, 植物的首花期变异系数为36%, 首果期物候变异系数为15%, 开花持续期变异系数为43%, 结实持续期变异系数为67%(表2)。结果表明, 对于物候期首期而言, 首花期物候变异程度要大于首果期, 即首果期与首花期相比更加稳定且集中。对

图 3 古田山常绿阔叶林繁殖物候序列
Figure 3 Phenological sequence of reproductive phenology in the evergreen broad-leaved forest of Gutianshan

表 2 古田山常绿阔叶林繁殖物候期及变异系数**Table 2** Phenology date and its standard deviation in the evergreen broad-leaved forest of Gutianshan

物候期	平均日期(d)	变异系数(%)
开花物候	首花期	141
	开花持续期	30
结实物候	首果期	264
	结实持续期	40

于物候期持续期而言, 开花持续期差异程度要小于结实持续期, 即开花持续期比结实持续期更加稳定。

对同一科中包含三个以上物种的科进行分析时发现, 同一科内物种间的物候期大部分都存在一定差异(表3)。其中木兰科首花期变异系数最小为1%, 表明木兰科的3个物种的首花期保持同步, 山矾科的首花期标准差最大为56%, 金缕梅科开花持续期的变异系数最小为13%, 山矾科开花持续期的变异系数最大为82%。首果期变异系数最小的是木兰科(11%), 最大的是山茶科(256%), 表明山茶科9个物种的首果期差异程度最大, 其首果期在时间生态位上有明显的分化。结实持续期的变异系数最小的是杜英科(18%), 最大的是山矾科(296%)。

2.3 不同功能群树种的繁殖物候

通过独立样本 t 检验发现, 不同功能群之间的物候期存在一定差异(表4)。对于开花物候而言, 落叶树种的平均首花期为135(5月16日), 常绿树种的平均首花期145(5月26日), 但是两者之间没有显著差异($P>0.05$)。落叶树种的开花持续期为29天, 与常绿树种(31天)无显著差异($P>0.05$)。对于结实物候, 落叶树种的首果期平均为269(9月27日), 常绿树种为262(9月20日), 两者之间无显著差异($P>0.05$)。落叶树种的结实持续期为40天, 常绿树种的结实持续期为45天, 两者之间同样没有显著差异($P>0.05$)。

乔木与灌木的开花物候相比, 乔木平均首花期为135(5月6日), 比常绿树种145(5月26日)早10天, 两者之间差异显著($P\leq 0.01$)。乔木的平均开花持续期(29天)和灌木(31天)之间无显著差异($P>0.05$)。在结实物候方面, 乔木的平均首果期280(10月8日), 常绿树种263(9月21日), 两者之间差异显著($P\leq 0.01$)。乔木的结实持续期为40天, 灌木为47天, 两者间不存在显著差异($P>0.05$)。

对于虫媒和风媒树种的开花物候而言, 虫媒树种的平均首花期为153(6月3日), 比风媒树种121(5月2日)晚32天, 并且差异显著($P\leq 0.01$)。虫媒树种的开花持续期和风媒树种同为30天且无显著差异($P>0.05$)。对于结实物候, 虫媒树种的首果期与风媒树种之间无显著差异($P>0.05$)。虫媒树种的结实持续期为46天, 风媒树种的结实持续期为40天, 两者之间没有显著差异($P>0.05$)。

对于干果与肉果两种不同果实类型树种的开花物候而言, 虽然干果型树种的平均首花期138(5月19日)比肉果型树种145(5月26日)早7天, 但两者之间差异并不显著($P>0.05$)。干果型树种的开花持续期为31天和肉果型树种29天, 两者差异不显著($P>0.05$)。在结实物候方面, 干果型树种的平均首果期275(10月3日)比常绿树种259(9月17日)晚16天, 两者之间差异显著($P\leq 0.01$)。干果型树种的结实持续期与肉果型树种之间并无显著差异($P>0.05$)。

3 讨论

3.1 古田山木本植物繁殖物候格局和分化

古田山全年水热资源因受亚热带季风性气候的影响而具有较明显的季节性变化, 因此, 古田山常绿阔叶林群落中大多数物种的繁殖物候期集中在全年中的几个月内, 呈现出明显的季节性变化。古田山常绿阔叶林首花期和首果期的种间差异都较大, 表明在时间生态位上物种间开花或结实物候存在一定的分化, 这可能是因为不同物种的开花或结实对环境因子的响应程度存在差别导致的^[43]。例如, 虽然大多数物种的花期集中在4~6月, 但不同物种的开花时间以及开花持续期不同, 反映了其开花物候生态位的分离, 同样结实物候也是如此。物种间在物候期上的差异越大, 其生态位重叠越小, 有效地避免了对资源(例如对传粉者和果实传播者)的竞争^[44], 使得整个种群的适合度达到最大^[45], 从而实现物种间在时间生态位上的共存。本文所分析的12个科中, 大部分同一科内的物种间物候期都存在一定差异, 其中, 山茶科的首果期和山矾科的结实持续期的差异最为明显, 这可能是由于同一科的物种对资源的需求相近, 长期进化的结果。亲缘关系近的物种间通过物候期在时间上的分化减少彼此间对资源的竞争^[46]。

古田山大部分木本植物种间首花期的差异大于首

表 3 古田山常绿阔叶林科内繁殖物候期变异系数

Table 3 Coefficient variation of reproductive phenology among families in the evergreen broad-leaved forest of Gutianshan

科	物种数	变异系数(%)			
		首花期(d)	开花持续期(d)	首果期(d)	结实持续期(d)
卫矛科	3	11	10	27	28
杜英科	6	17	10	86	18
杜鹃花科	8	24	33	46	64
壳斗科	10	31	39	29	25
金缕梅科	4	18	13	24	45
樟科	4	21	36	12	27
木兰科	3	1	25	11	32
蔷薇科	7	31	30	40	21
茜草科	5	21	18	67	22
安息香科	4	4	51	43	52
山矾科	4	56	82	144	296
山茶科	9	55	30	256	37

表 4 古田山亚热带常绿阔叶林不同功能群树种繁殖物候^{a)}

Table 4 Reproductive phenology of different functional types in the subtropical evergreen broad-leaved forest of Gutianshan^{a)}

功能类型	物种数	开花物候				结实物候			
		首花期	P	开花持续期	P	首果期	P	结实持续期	P
落叶性	落叶	34	135±33	0.210	29±14	269±35	0.446	40±23	0.458
	常绿	58	145±58		31±12	262±43		45±32	
生活型	乔木	34	135±39	0.010**	29±14	280±46	0.009**	40±37	0.741
	灌木	58	145±55		31±12	263±36		47±23	
传粉方式	虫媒	59	153±56	0.003**	30±14	263±40	0.083	46±33	0.373
	风媒	33	121±30		30±12	267±40		40±20	
果实类型	干果	54	138±44	0.134	31±12	275±33	0.026*	42±22	0.947
	肉果	38	145±58		29±15	259±49		46±36	

a) *表示 $P<0.05$, **表示 $P\leq0.01$

果期, 相应的首花期在时间生态位上的分化程度更大, 与首果期相比物种间竞争更小. 首花期在时间生态位上的分化程度更大, 这可能主要因为在古田山亚热带植物群落中, 植物的开花物候会受到环境因子中的降水以及温度的影响, 而结实物候仅受到温度的影响. 因此, 受外界环境因子影响更大的开花物候的种间分化程度要大于结实物候. 此外, 结实物候分化程度较小还可能是因为在古田山有许多植物主要靠鸟类传播种子^[47], 而鸟类的迁徙时间是相对固定的, 这种压力

会迫使多数植物的果实趋于在同一时间段内相继达到成熟^[46,48], 以此适应鸟类迁徙时间以保证自身种子的传播得到满足. 古田山木本植物的开花持续期比结实持续期短, 各个物种的开花持续时间较为接近, 这可能是因为开花主要集中在早春季节, 此时段的气候受季风的影响并不像夏秋两季时稳定, 经常发生倒春寒等气象灾害, 如果植物开花时间过长, 会导致其开花期间受到损害的概率增加. 因此, 植物的开花物候与结实物候会在各种压力下表现出不同的特征与差异,

以此增加其适合度^[30].

3.2 不同功能群树种的物候分异与物种共存

古田山24 ha样地内的常绿阔叶林中, 不同功能群树种的开花与结实物候均有较为明显的差异. 其中, 很多不同功能群树种的物候始期(首花期和首果期)存在显著差异, 不同功能群树种的物候持续期基本无差异.

就不同生活型树种而言, 乔木的首花期要早于灌木, 这一结果与前人的研究结果一致^[49], 这可能是由于乔木相较于灌木在高度上存在显著优势, 乔木比灌木能更早地感知光照的变化, 容易吸收更多的光照资源, 从而积累更多的养分满足其开花所需要的能量, 因此首花期会早于灌木^[50]. 还有一种解释是乔木较深的根系使其能够更容易获取水分, 充足的土壤水分使其能够更早地开始物候期^[51]. 尽管灌木的首花期晚于乔木, 但是首果期却早于乔木, 这可能是因为作为主要种子传播者的鸟类通常在林冠层活动, 灌木只有通过更早地结果延长结实持续期吸引更多的鸟类以保证种子的传播得到满足^[52].

对于虫媒与风媒树种而言, 风媒树种的首花期明显早于虫媒树种, 造成这种现象的原因主要有两个: (i) 风媒树种需要在冠层郁闭前开花, 以减少叶片对花粉传播的阻挡^[33]; (ii) 在该地区春季早期相对干燥多风的天气下, 风媒植物较早开花更有利于花粉的传播, 而虫媒树种的传粉主要依赖于传粉昆虫的活动, 早春季节气较冷, 传粉昆虫的活动会受到温度等因素影响^[53].

不同果实类型树种的首果期也存在差别, 肉果型树种的首果期早于干果型树种, 这个结果与许多研究一致^[54], 这可能因为肉果型植物为了果实发育所需的水分选择在雨季结实^[55]. 古田山肉果型树种的首果期始于9月份, 此时古田山的降水量与10月份相比依然较多, 而干果型树种的首果期则是相对干燥的10月份,

这是因为干燥的空气有利于干果型树种种子的散布和传播. 此外, 肉果型树种的首果期从9月持续到10月中旬, 一个进化和适应上的解释是果熟期与数百万迁徙鸟类(如鸫类)的途经时间相匹配. 古田山位于中国华东地区, 与广东、香港等地同处鸟类迁徙路线, 而群落中大部分肉果型植物依靠鸟类进行种子传播(网络版附录), 鸟类途径华东华南地区的时间是9~11月^[46]; 另一方面, 由于9~10月趋于干旱, 昆虫数量明显下降, 很多以昆虫为食的鸟类转为以成熟果实为食^[46]. 以上都表明, 不同功能群的树种通过调节物候, 使其在在时间生态位上形成差异, 缓解物种间对资源的竞争, 增大物种的适应度, 使群落中的物种实现共存, 但是对于导致不同功能群树种物候差异的具体原因还需要更多深入的研究与探讨.

4 结论

本研究发现, 古田山木本植物的繁殖物候在时间生态位上存在明显的分化, 不同功能群的树种之间的物候期有较大差异. 本文首次从不同功能群物种物候期差异的角度对物种共存进行了解释. 主要结论如下: (i) 古田山常绿阔叶林开花物候与结实物候之间有明显差异且季节变化明显; (ii) 首花期比首果期相比更加分散, 开花持续期比结实持续期更加集中, 各个物种的开花物候与结实物候的物候始期与物候持续期存在一定分化, 说明植物可以通过物候在时间生态位上的分化达到共存的目的; (iii) 不同功能群物种的物候也存在差异, 乔木的首花期显著早于灌木, 但乔木的首果期晚于灌木; 风媒树种的首花期早于虫媒树种; 肉果型树种的首果期要早于干果型树种. 研究表明, 群落内物种间在繁殖物候时间生态位的分化, 使得不同物种在时间维度上占据不同的时间生态位, 减少物种间对资源的竞争作用, 从而促进了群落内物种的共存.

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对物候的监测以及米湘成博士和任海保博士对实验的大力支持.

参考文献

- 1 Wright J S. Plant diversity in tropical forests: A review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 2002, 130: 1–14

- 2 Chesson P. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu Rev Ecol Syst*, 2000, 31: 343–366
- 3 Hubbell S P. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton: Princeton University Press, 2001. 375
- 4 Chase J M, Leibold M A. Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches. Biodiversity and Conservation. Chicago: University of Chicago Press, 2003. 212
- 5 Silvertown J. Plant coexistence and the niche. *Trends Ecol Evol*, 2004, 19: 605–611
- 6 Svensson E I, Gómez-Llano M A, Torres A R, et al. Frequency dependence and ecological drift shape coexistence of species with similar niches. *Am Natist*, 2018, 191: 691–703
- 7 Adler P B, Hillerislambers J, Levine J M. A niche for neutrality. *Ecol Lett*, 2007, 10: 95–104
- 8 Valladares F, Bastias C C, Godoy O, et al. Species coexistence in a changing world. *Front Plant Sci*, 2015, 6: 866
- 9 Levine J M, Adler P B, HilleRisLambers J. On testing the role of niche differences in stabilizing coexistence. *Funct Ecol*, 2008, 22: 934–936
- 10 Peterson A T. Ecological Niches and Geographic Distributions. Princeton: Princeton University Press, 2011. 315
- 11 Chu C, Adler P B. Large niche differences emerge at the recruitment stage to stabilize grassland coexistence. *Ecol Monogr*, 2015, 85: 373–392
- 12 Ackerly D D, Cornwell W K. A trait-based approach to community assembly: Partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecol Lett*, 2007, 10: 135–145
- 13 Letten A D, Ke P J, Fukami T. Linking modern coexistence theory and contemporary niche theory. *Ecol Monogr*, 2017, 87: 161–177
- 14 Lewis S L, Tanner E V J. Effects of above- and belowground competition on growth and survival of rain forest tree seedlings. *Ecology*, 2000, 81: 2525–2538
- 15 Chu C J, Wang Y S, Liu Y, et al. Advances in species coexistence theory (in Chinese). *Biodivers Sci*, 2017, 25: 345–354 [储诚进, 王酉石, 刘宇, 等. 物种共存理论研究进展. 生物多样性, 2017, 25: 345–354]
- 16 Murrell D J, Law R. Heteromyopia and the spatial coexistence of similar competitors. *Ecol Lett*, 2003, 6: 48–59
- 17 Daniel S, Mod H K, Julien P, et al. Disentangling the processes driving plant assemblages in mountain grasslands across spatial scales and environmental gradients. *J Ecol*, 2019, 107: 265–278
- 18 Wang X, Wang X T, Liang C Z, et al. Nitrogen deposition changes the distribution of key plant species in the meadow steppe in Hulunbeier, China. *Rangel J*, 2018, 40: 129
- 19 Houadria M, Salas-Lopez A, Orivel J, et al. Dietary and temporal niche differentiation in tropical ants-can they explain local ant coexistence? *Biotropica*, 2015, 47: 208–217
- 20 Usinowicz J, Wright S J, Ives A R. Coexistence in tropical forests through asynchronous variation in annual seed production. *Ecology*, 2012, 93: 2073–2084
- 21 Usinowicz J, Chang-Yang C H, Chen Y Y, et al. Temporal coexistence mechanisms contribute to the latitudinal gradient in forest diversity. *Nature*, 2017, 550: 105–108
- 22 Schofield E J, Rowntree J K, Paterson E, et al. Temporal dynamism of resource capture: A missing factor in ecology? *Trends Ecol Evol*, 2018, 33: 277–286
- 23 Grime J P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am Nat*, 1977, 111: 1169–1194
- 24 Fargione J, Tilman D. Niche differences in phenology and rooting depth promote coexistence with a dominant C4 bunchgrass. *Oecologia*, 2005, 143: 598–606
- 25 Mahall B E, Bormann F H. A quantitative description of the vegetative phenology of herbs in a northern hardwood forest. *Botan Gazette*, 1978, 139: 467–481
- 26 Nakashizuka T. Species coexistence in temperate, mixed deciduous forests. *Trends Ecol Evol*, 2001, 16: 205–210
- 27 Liu Z M, Jiang D M. Progress in the study of plant reproductive phenology (in Chinese). *Acta Ecol Sin*, 2007, 27: 1233–1241 [刘志民, 蒋德明. 植物生殖物候研究进展. 生态学报, 2007, 27: 1233–1241]
- 28 Janzen D H. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution*, 1967, 21: 620–637
- 29 Rathcke B, Lacey E P. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annu Rev Ecol Syst*, 1985, 16: 179–214
- 30 Munguía-Rosas M A, Ollerton J, Parra-Tabla V, et al. Meta-analysis of phenotypic selection on flowering phenology suggests that early flowering plants are favoured. *Ecol Lett*, 2011, 14: 511–521
- 31 Nord E A, Lynch J P. Plant phenology: A critical controller of soil resource acquisition. *J Exp Bot*, 2009, 60: 1927–1937

- 32 Cortés-Flores J, Andresen E, Cornejo-Tenorio G, et al. Fruiting phenology of seed dispersal syndromes in a Mexican Neotropical temperate forest. *For Ecol Manag*, 2013, 289: 445–454
- 33 Fenner M. The phenology of growth and reproduction in plants. *Perspect Plant Ecol Evol Syst*, 1998, 1: 78–91
- 34 Bolmgren K, D Cowan P. Time-size tradeoffs: A phylogenetic comparative study of flowering time, plant height and seed mass in a north-temperate flora. *Oikos*, 2008, 117: 424–429
- 35 Friedman J, Barrett S C H. A phylogenetic analysis of the evolution of wind pollination in the angiosperms. *Int J Plant Sci*, 2008, 169: 49–58
- 36 Sargent R D, Ackerly D D. Plant-pollinator interactions and the assembly of plant communities. *Trends Ecol Evol*, 2008, 23: 123–130
- 37 Hu Z H, Yu M J, Suo F X. The plant species diversity of the evergreen broad-leaved forest in Gutian Mountain National Nature Reserve (in Chinese). *Chin Agric Bull*, 2005, 21: 134–137 [胡正华, 于明坚, 索福喜. 古田山自然保护区常绿阔叶林植物物种多样性研究. 中国农学通报, 2005, 21: 134–137]
- 38 Li L, Chen J H, Ren H B, et al. Spatial patterns of *Castanopsis eyrei* and *Schima superba* in mid-subtropical broadleaved evergreen forest in Gutianshan National Reserve, China (in Chinese). *Chin J Plant Ecol*, 2010, 34: 241–252 [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]
- 39 Zhu Y, Zhao G F, Zhang L W, et al. Community composition and structure of gutianshan forest dynamic plot in a mid-subtropical evergreen broad-leaved forest, east China (in Chinese). *Chin J Plant Ecol*, 2008, 32: 262–273 [祝燕, 赵谷风, 张丽文, 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]
- 40 Menzel A, Sparks T H, Estrella N, et al. European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Glob Change Biol*, 2006, 12: 1969–1976
- 41 Beaubien E G, Freeland H J. Spring phenology trends in Alberta, Canada: Links to ocean temperature. *Int J Biometeor*, 2000, 44: 53–59
- 42 R Development Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. 2019
- 43 Powell L E, Swartz H J, Pasternak G, et al. Time of flowering in spring: Its regulation in temperate zone woody plants. *Biol Plant*, 1986, 28: 81–84
- 44 Wheelwright N T, Orians G H. Seed dispersal by animals: Contrasts with pollen dispersal, problems of terminology, and constraints on coevolution. *Am Natist*, 1982, 119: 402–413
- 45 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
- 46 Corlett R T. Reproductive phenology of Hong Kong shrubland. *J Trop Ecol*, 1993, 9: 501–510
- 47 Du Y, Mi X, Liu X, et al. Seed dispersal phenology and dispersal syndromes in a subtropical broad-leaved forest of China. *For Ecol Manage*, 2009, 258: 1147–1152
- 48 Bolmgren K, Lönnberg K. Herbarium data reveal an association between fleshy fruit type and earlier flowering time. *Int J Plant Sci*, 2005, 166: 663–670
- 49 Marques M C M, Roper J J, Salvalaggio A P B. Phenological patterns among plant life-forms in a subtropical forest in southern Brazil. *Plant Ecol*, 2004, 173: 191–201
- 50 Opler P A, Frankie G W, Baker H G. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J Ecol*, 1980, 68: 167–188
- 51 Du Y, Mao L, Queenborough S A, et al. Phylogenetic constraints and trait correlates of flowering phenology in the angiosperm flora of China. *Glob Ecol Biogeogr*, 2015, 24: 928–938
- 52 Schemske D W, Willson M F, Melampy M N, et al. Flowering ecology of some spring woodland herbs. *Ecology*, 1978, 59: 351–366
- 53 Griz L M S, Machado I C S. Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. *J Trop Ecol*, 2001, 17: 303–321
- 54 Lieberman D. Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. *J Ecol*, 1982, 70: 791–806
- 55 Hu X L, Chang-Yang C H, Mi X C, et al. Influence of climate, phylogeny, and functional traits on flowering phenology in a subtropical evergreen broad-leaved forest, East China (in Chinese). *Biodivers Sci*, 2015, 23: 601–609 [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]

Can plant phenology explain species coexistence: A case study in the subtropical evergreen broad-leaved forest of Gutianshan, Zhejiang, China

PAN YuanQi^{1,2}, DU YanJun^{3,2}, CHEN WenDe¹ & ZHAO Yuan⁴

1 College of Tourism and Urban-Rural planning, Chengdu University of Technology, Chengdu 610059, China;

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

3 Key Laboratory of Genetics and Germplasm Innovation of Tropical Special Forest Trees and Ornamental Plants, Ministry of Education, College of Forestry, Hainan University, Haikou 570228, China;

4 College of Urban and Environmental Sciences, Peking University, 100871 Beijing, China

Species coexistence has always been a major research focus in ecology. Classical coexistence theory indicates that plants can achieve species coexistence through spatial niche differentiation, thereby reducing the competition for resources among species. However, whether plants can also promote species coexistence through temporal niche differentiation (such as phenological differentiation) in the subtropical regions has yet to be tested. We take a subtropical evergreen broad-leaved forest in eastern China as an example. Using reproductive phenology data from 2012 to 2017 for 102 species in the Gutianshan 24 ha permanent plot, we analyzed the phenological differences between species with different functional groups. We found that both the first flowering and fruit time had large temporal niche differentiation. The first flowering had greater variation than the first fruiting time, and that the flowering duration varied less than the fruiting duration. There was no overlap between flowering phenology and fruiting phenology. The phenology of different functional groups differed among species, with the first flowering time significantly earlier in trees than shrubs, but the first fruiting time later in trees than shrubs. The first flowering time was significantly earlier for wind-pollinated trees than insect-pollinated trees, and the first flowering time was also significantly earlier for fleshy-fruit species than nonfleshy-fruit species. The results indicate that differences in plant phenology, which create temporal niches, can reduce resource competition among species and promote community coexistence. Considering species coexistence from the perspective of phenology can help us understand how temporal niches alleviate competition for resources.

Gutianshan, species coexistence, flowering phenology, fruiting phenology, functional groups

doi: [10.1360/SSV-2019-0064](https://doi.org/10.1360/SSV-2019-0064)