

宋光满, 韩涛涛, 洪岚, 等. 演替过程中植物功能性状研究进展[J]. 生态科学, 2018, 37(2): 207-213.

SONG Guangman, HAN Taotao, HONG Lan, et al. Advances in the studies of plant functional traits during succession[J]. Ecological Science, 2018, 37(2): 207-213.

演替过程中植物功能性状研究进展

宋光满^{1,2}, 韩涛涛², 洪岚¹, 张玲玲², 李晓波², 任海^{2,*}

1. 仲恺农业工程学院, 广州 510225
2. 中国科学院华南植物园, 广州 510650

【摘要】植物功能性状是植物在漫长的进化和发展过程中与环境相互作用形成的属性, 与演替有紧密的关系。文章从植物在定居、植物聚集和群落演替过程中的功能性状变化, 以及在群落演替过程中功能性状与环境因子相互作用机理等方面进行综述, 探讨植物功能性状与群落演替内在的相关性和规律性, 指出群落演替过程中植物功能性状研究的可能发展方向。

关键词: 功能性状; 定居; 群落集聚; 演替; 环境

doi:10.14108/j.cnki.1008-8873.2018.02.026 中图分类号: Q948 文献标识码: A 文章编号: 1008-8873(2018)02-207-07

Advances in the studies of plant functional traits during succession

SONG Guangman^{1,2}, HAN Taotao², HONG Lan¹, ZHANG Lingling², LI Xiaobo², REN Hai^{2,*}

1. Zhongkai University of Agriculture and Engineering, Guangzhou 510225, China
2. South China Botanical Garden, University of Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China

Abstract: Plant functional traits are formed in the long interactive and evolutionary process of species and the environment therefore are closely related to succession. In this paper, the evolvement of plant functional traits in settlement, aggregation, community succession processes, and the interaction mechanisms of plant functional traits and the environment in succession are reviewed. The relation between plant functional traits and community succession is explored, and the possible development directions of plant functional traits in the process of community succession are discussed.

Key words: functional traits; colonization; community assembly; succession; environment

1 前言

植物功能性状指的是对植物体定居、生存、适应、生长和死亡有着潜在显著影响的一系列属性(如: 比叶面积、叶厚度、叶干物质含量), 这些属性能够单独或结合对生态系统演替进程产生强烈的影响, 并指示生态系统对环境变化的响应^[1,2]。植物功能性状能够反映生态系统过程和功能, 并与植物获取、

利用和保存资源的能力有关^[3,4]。植物功能性状的研究历史久远, 近年来与植物功能性状相关的新概念和新方法不断涌现, 已经延伸到生态学的各个领域, 如: 功能性状预测种的表现、物种和群落的集聚机制、沿环境梯度的变化规律以及通过功能性状预测群落和生态系统对环境的响应等^[2], 并且促进了相关领域内的研究。

演替是一个群落被另一个群落替代的进程, 它

收稿日期: 2016-10-31; 修订日期: 2017-02-07

基金项目: 国家基金面上项目“植物功能性状驱动南亚热带季风常绿阔叶林演替的机理研究”(31570422)

作者简介: 宋光满(1992—), 女, 重庆人, 硕士, 主要从事植被生态学研究, E-mail: gm.song@qq.com

*通信作者: 任海, 男, 博士, 研究员, 主要从事植被生态恢复研究, E-mail: renhai@scib.ac.cn

是生态系统中最重要动态过程。自法国学者 Dureau dela Malle(1825)将演替应用于植物生态学研究后,演替研究获得了极大进展。早期演替主要用物种多样性测量,但物种多样性无法体现物种的生态策略。因此,近期采用植物功能性状来测度演替。植物功能性状不仅在某种程度上可以反映植物的生活史策略,而且通过影响物种的多度和定居能力进而影响演替。已有研究表明,物种本身的遗传特征和外在环境条件的差异共同决定了植物功能性状的表达。在环境变化过程中,种间关系取决于不同种群功能性状的差异,如某一(些)性状可以决定植物种群在竞争中的结果,最后导致群落结构和性质的变化,进而发生演替^[5]。本文从植物在定居、聚集和群落演替过程中的功能性状变化,以及在植物群落演替过程中植物功能性状与环境因子相互作用机理等方面进行综述,并试图指出未来的研究趋势。

2 植物定居过程中功能性状变化

2.1 植物功能性状对水分变化适应特性

水分含量是决定植物物种分布和群落组成的一个重要因素,尤其是在水分散失很快的地区,降水是制约植物多样性最重要的因子^[2]。因此,植物的功能性状会发生适应水分变化,来避免干旱或者涝渍的损害。植物在干旱环境条件下生存主要依赖于生理性状,但物候和形态性状也很重要。通常情况下,耐旱的植物都有复叶、高的茎干物质含量和小的叶面积,以减少蒸腾作用和避免木质部气蚀^[6];不耐旱植物在干旱季节,则更多地通过落叶以减少水分消耗来维持体内水分平衡^[7]。Santiago & Kitajima^[8]对巴拿马 4 个低地森林的优势冠层植物的叶片生理性状研究表明:随着降水量的增加,长寿命叶片的常绿树种优势度较大,林冠层叶片单位重量的氮含量和光合速率增加;而在降雨量小的干旱地区,磷含量相对较高的短寿命叶片有着更大的优势。许沼山等^[9]通过研究演替过程中功能性状与土壤含水量的关系发现两者之间存在着显著的相关性,叶片蒸腾速率、气孔导度和光合速率随着土壤含水量的增加而减少。

2.2 植物功能性状对温度变化适应特性

温度是影响植物生长和发育的重要因子之一。一般情况下,平均温度和生长季节长度增加,叶片氮、磷含量下降,而氮磷比增加^[10]。例如,相对温暖

地区的植物氮含量明显高于寒冷地区。由于温度、气候对凋落物分解也有着直接影响,热带地区的凋落物拥有着高氮浓度和低木质素的特性^[11]。许多研究发现,温度降低,叶片变小^[12,13]。Wright 等^[14]对全球 2000 多种植物的研究表明,在大尺度上,温度越高、气候越干旱、太阳辐射越强的区域,叶氮含量越高,光合能力越弱,生长季长度变长,单位面积叶片的重量越大。Niinemets^[15]对比了世界范围内 180 余个区域近 600 种阔叶树种和针叶树种的性状和气候间关系,发现:阔叶树种和针叶树种的单位面积叶片重量和厚度均随着平均温度的升高而增加,与增强的光合能力相适应,同时单位面积的建设成本增加。

2.3 植物功能性状对光照强度变化适应特性

光照强度通过影响植物的光合作用来影响植物的生长和发育,尤其是在荫蔽环境较大的热带森林中表现突出。耐荫树种的树苗和冠层中的叶片有低的单位面积干质量,具有相对较高的光合能力,从而导致整个植物在低光下碳收益能力增加。种子大小和物种耐荫性间存在显著的正关系,也就是说,耐荫树种在低光条件下有较高的绝对生长率和存活率,较低的相对生长率^[16]。通过研究光照对苦瓜生长动态和生物量分配发现,植物在弱光条件下,分枝较少,叶片稀薄,主茎细长纤弱,光照对叶片、主茎以及分枝的生物量分配有着较大的影响,然而对分枝茎影响较小^[17]。植株结构决定了植物光捕获能力、稳定性以及树冠的生长效率,Poorter 等^[18]对利比亚 53 种热带雨林成年树种的结构和耐荫性研究发现,树高与光照需求呈正相关,需光物种有着细长的茎,以便能在树冠保持一个位置。李仙兰等^[19]研究光照对红花檵木的功能性状影响发现,比叶面积、叶干物质含量、叶厚度等多种指标在不同光照条件下差异显著,全日照条件下叶厚度、叶干物质含量与叶面积存在负相关,半阳条件下茎比密度与当年生枝长显著负相关,半阴条件下叶厚度与叶面积负相关,全阴条件下则叶面积与叶干物质含量呈现显著负相关。

3 植物集聚过程中功能性状变化

3.1 植物集聚

经典的群落集聚理论包含生境过滤和种间竞争两个影响群落间和群落内功能性状分布相反的过程

程。由于物种的分布受环境影响极大, 因此共存种在功能上适应相同的非生物环境, 这个过程被称为“生境过滤”, 它将导致共存种的性状收敛, 生境过滤通常发生在大的空间尺度^[20]; 具有相似功能性状的物种有实质的生态位重叠, 种间竞争优先排除性状相似性高的物种, 从而导致群落内性状分异^[21], 种间竞争主要是植物对资源的竞争, 一般发生在较小的空间尺度^[22]。

3.2 集聚过程中植物功能性状变化

环境过滤是非生物条件和资源引起的, 但不排除物种在进入和定居群落中的生理局限^[23]。生境过滤选择那些与最优性状相关的策略并导致性状融合, 而生物间相互作用(如竞争和护理^[24])限制了群落范围内的功能相似性并导致了生态位分化^[25]。演替由植物群落的集聚过程控制, 而物种的性状变化可反映这种轨迹^[26]。例如, 与适合度相关的形态、生理或生活史功能性状会与生态特性一起变化, 这些性状与物种的生态位相关, 又与环境条件、物种组合的生态学策略相关, 而演替/恢复则关注这些性状如何和为什么会随时间而变化^[25,27]。

Helsen 等^[28]研究发现, 在草地的恢复和演替过程中, 随着恢复年限的增加, 历史过程(优先影响^[29])会导致物种组成的不相似性增加(分异), 性状组成的相似性增加(收敛), 表明在生态位水平上是有方向性的发展, 即群落间在性状水平上的不相似性降低(即性状收敛), 但在物种水平上不相似性增加(物种分化增加), 这说明集聚可能在物种水平上发生, 但在功能水平上决定。Lebriga-Trejos^[30]通过分析墨西哥瓦哈卡次生林的群落集聚和物种的性状, 发现群落集聚和植物性状有紧密的联系, 叶性状是群落分化的主要因素, 且环境过滤是植物集聚的一种可预测的过程。May 等^[22]研究植物功能性状与群落集聚的关系发现, 由于栖息地过滤而导致性状收敛, 主要是干旱区的干旱胁迫和温度湿润地区的高生产力, 且所有的性状随着生产力的变化而显著变化, 生产力引起的生境过滤是植物性状沿着从南到北梯度分布的主要驱动力。植物株高和比叶面积与破碎化密切相关, 株高与斑块的连通性和斑块面积呈负相关, 比叶面积与斑块面积呈负相关, 植物性状和破碎化的关联是由在小斑块或孤立的斑块植株的定居能力增加所驱动的^[22]。

4 基于植物功能性状的群落演替机理

4.1 演替过程中功能性状变化

植物功能性状会随着演替过程的变化而变化, 如植物高度、比叶面积、叶干物质含量、叶氮磷含量、叶厚度等。目前已有一些关注植被演替过程中功能性状的相关研究。例如, 植物功能性状的格局变化会反映植物的 k-对策和 r-对策或 C-S-R 策略转移^[31]。Herault 等^[32]发现欧洲针叶林向落叶阔叶林演替中其林下草本种类的组成变化是一个重要的指标, 他们通过多元变量分析方法确定针叶林下自然定居的 7 个新类群的丰富度, 地下芽种类少于传粉种类, 因而地下芽种类的性状的转变是森林演替的关键。Venn 等^[23]通过植物的叶面积、高度和种子质量 3 个功能性状及其分异指数分析发现, 气候变化时澳大利亚雪山的植物会因环境过滤作用而发生种类再集合。在自然演替过程中, 树种的生长率和存活率与树冠大小呈正相关, 与种子质量呈负相关, 树冠长度和种子质量预测生长率和存活率, 但与叶性状无关, 早期的非乡土的先锋种最终会被乡土种替代, 也有研究发现在草原上种植的一些大种子非先锋种类也有很高的存活率和很好生长表现, 可以促进自然演替^[32]。在弃耕地向森林的演替过程中, 单位面积叶片的重量(LMA)和叶干物质含量(LDMC)增加, 而叶氮含量(N)和物种的相对生长速率会下降^[31]。在法国南部森林演替过程中, 高比叶面积(SLA)、低的叶干物质含量和高的叶 N 含量的物种会逐渐被相反性状的物种替代, 而这些性状又与凋落物的质量和分解速率相关^[33]。胡耀升等^[34]对长白山地区不同演替阶段森林植物功能性状进行了对比研究, 发现叶干物质含量与比叶面积和叶厚度呈负相关, 而比叶面积与叶氮浓度和茎磷浓度正相关, 茎氮浓度与茎磷浓度正相关。王玉平等^[35]对缙云山常绿阔叶林苗期的叶片功能性状研究发现, 树种在演替前期具有较高的比叶面积和叶氮磷浓度, 演替后期具有较高的叶干物质含量和氮磷比。Bonaf 等^[36]在热带雨林的演替过程中, 发现树种在演替前期有着较高的氮含量和比叶面积, 然而演替后期更高, 即氮含量和比叶面积随着演替的进行呈现增加的趋势。热带雨林的演替过程中, 更新物种的相对丰度较低, 且在恢复过程中随着时间推移而减少, 而外来物种的丰度持续

增加,因此,到达的第一个物种不会长期占据群落的主导地位,反驳了优先影响^[37]。风播植物在演替早期起着重要的作用,拥有光的传播体的耐旱物种是贫氮和酸性环境的代表,随着演替的进行,潮湿生境中喜阴和喜氮物种逐渐增加其重要性^[38]。Wang & Chen^[39]研究了热带森林 55 种木本植物基于其营养性状和繁殖性状的植物功能群,随着演替的进行,营养和繁殖性状有增加的趋势,在演替后期,由于资源限制,营养生长会被繁殖生长所阻碍,植物从营养生长转为繁殖生长。演替早期的物种具有高的资源获取率,即高比叶面积和叶片磷含量,对光和土壤养分的利用效率较低,养分循环速度相对较快;演替后期,植物种具有较高的营养保持能力,即长的叶寿命、高营养再吸收速率^[40]。

4.2 演替过程中植物策略的变化

在演替情况下,植物策略的变化主要有两个方向,一是与养分、水分和光能利用相关的植物资源经济性的生态特化策略,另一个是与种子重量和产量相关的扩散更新策略^[41]。演替早期和中期主要是护理(正)作用帮助群落的集聚,而后期则是以种间竞争为主的负作用,而正负作用的平衡则或多或少与非生物胁迫相关。大部分热带雨林物种的种子传播后快速萌发,在土壤中缺乏休眠期,这些种子常具有高水分含量和活性代谢^[42]。种子质量对种子传播和幼苗存活有重要的影响^[41,43]。通常,演替早期的物种种子较小,小种子能传播的更远,常有着休眠的特性,并倾向于埋在更深的土壤剖面,有助于他们在土壤种子库更加长寿^[1];演替后期,种子较大,传播距离较近,较大的种子存储的资源,可以帮助早期幼苗存活和定居,尽管有遮阴、干旱和草食动物等环境因素的危害^[41]。当幼苗从种子中获取存储物质时,大种子的幼苗有更大的生存力,不过仅适用于子叶期^[43]。由于演替早期物种具备休眠的特征,因此遇到不利环境条件会选择休眠,演替后期植物的幼苗可以忍受不利的环境条件,并具备典型的耐荫特征。演替过程中植物的光合能力也会发生变化,演替前期,草本植物在适宜的条件下有着较高的净光合速率,然而木本植物的最大光合速率比草本植物低,演替中、后期木本植物的光合速率更低^[44]。

4.3 演替过程中植物功能性与环境因子相互作用机理

演替驱动的环境因子对性状-环境关系有强烈的影响,在不同演替阶段,植物通过不同的性状来适应光、水和营养 3 个生态因子的变化。随演替的进行,植物会有更高的 SLA、叶片 N 含量、光饱和速率等,而有较低的 LMA 和 LL。干旱时叶片相对含水量,SLA、叶面积比和水分利用效率较低,但会增加根系的生物量^[45]。光是许多生态系统的限制性资源,光与支撑生产力的叶面积相关,共存种的存活对最低光强的要求不同,因而物种有不同的耐阴性,植物生存的最低光强是决定生态系统动态的一个重要生活史性状^[46]。演替过程中,环境因子变化剧烈,对于光合作用,尤其是在光限制的环境中,光能的捕获和碳水化合物的转化应最大化。蒋怡珊等^[47]通过研究不同光温条件下,阴生和阳生木芙蓉的光合速率和蒸腾速率发现,在阴、阳生条件下木芙蓉的光合速率和蒸腾速率随光强的增加而增加,但阳生木芙蓉的光合生理表现优于阴生。Wright 等^[44]对全球 20 个区域的部分种木本植物的研究显示,光线充足的生境中,植物叶片暗呼吸速率、比叶面积和叶寿命显著高于光线较弱的生境。光照较弱的林窗和林下,叶片氮含量和氮磷比高于光照充足的旷地,叶干物质含量则较弱^[35]。由于光斑,大部分植物叶片都经受着阳光和荫凉的快速交替,在短时间下二氧化碳开始同化,光斑对林下植物的光合作用也十分重要,群落动态响应的影响依赖于光斑的时间和持续性^[48]。Cortez 等^[33]研究地中海植物性状和凋落物分解发现,群落演替早期凋落物腐烂和氮释放的更快,氮释放与凋落物的初始化学成分相关,特别是氮浓度;演替后期植物含有的碳水化合物、纤维素、木质素越丰富,分解变慢;叶干物质含量可以作为凋落物分解和氮释放的功能标记物。植物叶干物质质量与凋落物的质量有关,与凋落叶的分解速率显著负相关^[49]。

5 发展趋势

1) 目前关于演替中的功能性状研究较多的是一些易于测量的形态性状,然而它们在响应环境变化方面要比生理性状滞后,使得环境因子对植物功能的影响不能得到最为灵敏的体现,生理生态性状

往往在一些重要的生态过程方面起着更为重要的作用^[50]。未来在演替研究中,可能要更多地结合形态与生态性状测定,如根、光合特性、呼吸特性和水分特性。此外,硬性状(hard traits)也开始逐渐被越来越多人用于演替研究,如 Bonal 等^[36]研究叶碳同位素分辨率的差异和功能性状与演替阶段的相关性发现,物种间叶碳同位素分辨率的差异主要通过水分利用效率的差异来解释,早期演替物种有着较高的气孔导度最大碳同化,演替后期物种低碳同化,气孔导度不同。

2)关于演替过程中功能性状的研究,对成年树的研究多于幼苗,而且缺乏数据库用于演替或恢复的预测。不同演替阶段的成年叶与幼苗叶的性状和气体交换存在显著差异,快速生长的早期演替物种相对于后期演替物种有更高的比叶面积、氮浓度、叶碳同位素分辨率和低水分利用效率,比慢速生长的后期演替物种有更高的比叶面积和碳氮浓度^[36]。因此,需要对何时研究成年树何时研究幼苗或二者同时研究进行分析。

3)随着植物群落演替过程的变化,功能性状与环境因子间关系的研究依然很少。植物群落演替过程中,植物功能性状随着环境的变化而随之发生改变,与经济谱有关的叶性状和养分再吸收速率随演替阶段的变化而变化,环境资源的变化极大的影响植物不同演替阶段的生态策略,这些问题都需要进一步研究。且很多功能性状研究都集中在不同群落等大尺度上,然而大尺度下,环境对植物功能性状的影响不大^[51],从而使得许多重要的环境因子可能被忽略。如果将研究尺度缩小,生境或微地形变量或许能够解释大尺度研究中所无法解释的环境过滤效应。因此,要在不同的时空尺度上进行演替中的植物功能性状与环境因子的相互关系研究。

4)利用功能性状研究在群落演替与生态恢复评估间建立联系。目前的生态恢复评估多参考演替阶段,且主要集中于物种属性和丰度。这些评估没有对为什么某些物种的丰度变化提供生态解释,功能性状分析可能解决这个问题^[52]。在生态恢复中,可以用关键功能性状预测生态恢复轨迹,评估生态恢复效果。性状对生态恢复过程中种的选择非常重要。因此,在恢复过程中,多采用以性状

为基础的方法,利用演替的功能性状机理,为生态恢复提供指导。

参考文献

- [1] CORNELISSEN J H C, LAVOREL S, GARNIER E, et al. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide[J]. *Australian Journal of Botany*, 2003, 51(4): 335–380.
- [2] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展[J]. *中国科学*, 2015, 45(4): 325–339.
- [3] VIOLLE C, NAVAS M L, VULE D, et al. Let the concept of trait be functional![J]. *Oikos*, 2007, 116(5): 882–892.
- [4] REICH P B, WRIGHT I J, CRAINE J M, et al. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies[J]. *International Journal of Plant Sciences*, 2003, 164(S3): S143–S164.
- [5] 胡耀升, 么旭阳, 刘艳红. 长白山不同演替阶段森林植物功能性状及其与地形因子间的关系[J]. *生态学报*, 2014, 34(20): 5916–5922.
- [6] POORTER L, MARKESTEIJN L. Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species[J]. *Biotropica*, 2008, 40(3): 321–331.
- [7] 李吉跃. 植物耐旱性及其机理[J]. *北京林业大学学报*, 1991, 13(3): 92–100.
- [8] SANTIAGO L S, KITAJIMA K. Coordinated changes in photosynthesis, water relations and leaf nutritional traits of canopy trees along a precipitation gradient in lowland tropical forest[J]. *Oecologia*, 2004, 139(4): 495–502.
- [9] 许沼山, 黄海侠, 史青茹, 等. 浙东常绿阔叶林植物功能性状对土壤含水量变化的响应[J]. *植物生态学报*, 2015, 39(9): 857–866.
- [10] REICH P B, OLEKSYN J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(30): 11001–11006.
- [11] AERTS R, CHAPIN F S I. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns[J]. *Advances in Ecological Research*, 2000, 30(08): 1–67.
- [12] NAVARRO T, OUALIDI J E, TALEB MS, et al. Leaf patterns, leaf size and ecologically related traits in high Mediterranean mountain on the Moroccan high atlas[J]. *Plant Ecology*, 2010, 210(2): 275–290.

- [13] 王常顺, 汪诗平. 植物叶片性状对气候变化的响应研究进展[J]. 植物生态学报, 2015, 39(2): 206–216.
- [14] WRIGHT I J, REICH P B, CORNELISSEN J H C, et al. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2005, 14(5): 411–421.
- [15] NIINEMETS U. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs[J]. *Ecology*, 2001, 82(2): 453–469.
- [16] NIINEMETS U. The controversy over traits conferring shade-tolerance in trees: ontogenetic changes revisited[J]. *Journal of Ecology*, 2006, 94(2): 464–470.
- [17] 陶建平, 钟章成. 光照对苦瓜形态可塑性及生物量配置的影响[J]. 应用生态学报, 2003, 14(3): 336–340.
- [18] POORTER L, BONGERS F, STERCK F J, et al. Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance[J]. *Ecology*, 2003, 84(3): 602–608.
- [19] 李仙兰, 刘江华, 陈淑芸. 红花檵木 *Loropetalum chinense* var. *rubrum* 植物功能性状对光照强度的响应[J]. 陕西林业科技, 2013, (3): 1–5.
- [20] 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.
- [21] KRAFT N J B, VALENCIA R, ACKERLY D D. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest[J]. *Science*, 2008, 322(5901): 580–592.
- [22] MAY F, GILADI I, RISTOW M, et al. Plant functional traits and community assembly along interacting gradients of productivity and fragmentation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2013, 15(6): 304–318.
- [23] VENN S E, PICKERING C M. Using plant functional traits to explain community composition across a strong environmental filter in Australian alpine snowpatches[J]. *Plant Ecology*, 2011, 212(9): 1491–1499.
- [24] CHESSON P. Mechanisms of maintenance of species diversity[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2000, 31(1): 343–366.
- [25] HILLERISLAMBERS J, ADLER P B, HARPOLE W S, et al. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory[J]. *Annual Review of Ecology and Evolution and Systematics*, 2012, 43(43): 227–248.
- [26] PRACH K, WALKER L R. Four opportunities for studies of ecological succession[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2011, 26(3): 119–123.
- [27] RAEVEL V, VIOLLE C, MUNOZ F. Mechanisms of ecological succession: insights from plant functional strategies[J]. *Oikos*, 2012, 121(11): 1761–1770.
- [28] HELSEN K, HERMY M, HONNAY O. Trait but not species convergence during plant community assembly in restored semi-natural grasslands[J]. *Oikos*, 2012, 121(12): 2121–2130.
- [29] MCCUNE B, ALLEN T F H. Will similar forests develop on similar sites?[J]. *Canadian Journal of Botany*, 1985, 63(3): 367–376.
- [30] LEBRIJA-TREJOS E, PEREZ-GARCIA 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.
- [31] ALNOSO A, CASTRODIEZ P. Tolerance to air exposure of the New Zealand mudsnail *Potamopyrgus antipodarum* (Hydrobiidae, Mollusca) as a prerequisite to survival in overland translocations[J]. *NeoBiota*, 2012, 14(14): 67–74.
- [32] MARTINEZ-GARZA C, BONGERS F, POORTER L. Are functional traits good predictors of species performance in restoration plantings in tropical abandoned pastures?[J]. *Forest Ecology and Management*, 2013, 303: 35–45.
- [33] CORTEZ J, GARNIER E, PEREZ-HARGUINDEGUY N, et al. Plant traits, litter quality and decomposition in a Mediterranean old-field succession[J]. *Plant Soil*, 2007, 296(1): 19–34.
- [34] 胡耀升, 么旭阳, 刘艳红. 长白山森林不同演替阶段比叶面积及其影响因子[J]. 生态学报, 2015, 35(5): 1485–1486.
- [35] 王玉平, 陶建平, 刘晋仙, 等. 不同光环境下 6 种常绿阔叶林树种苗期的叶片功能性状[J]. 林业科学, 2012, 48(11): 24–28.
- [36] BONAL D, BORN C, BRECHET C, et al. The successional status of tropical rainforest tree species is associated with differences in leaf carbon isotope discrimination and functional traits[J]. *Annals of Forest Science*, 2007, 64(2):

- 169–176.
- [37] SUGANUMA M S, DE ASSIS G B, DURIGAN G. Changes in plant species composition and functional traits along the trajectory of a restored patch of Atlantic Forest[J]. *Community Ecology*, 2014, 15(1): 27–36.
- [38] REHOUNKOVA K, PRACH K. Life-history traits and habitat preferences of colonizing plant species in long-term spontaneous succession in abandoned gravel-sand pits[J]. *Basic and Applied Ecology*, 2010, 11(1): 45–53.
- [39] WANG Haiyang, CHEN Hong. Plant functional groups based on vegetative and reproductive traits in a subtropical forest community[J]. *Journal of Forest Research*, 2013, 18(6): 482–490.
- [40] KAZAKOU E, GARNIER E, NAVAS M L, et al. Components of nutrient residence time and the leaf economics spectrum in species from Mediterranean old-fields differing in successional status[J]. *Functional Ecology*, 2007, 21(2): 235–245.
- [41] WESTOBY M, FALSTER D S, MOLES A T, et al. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33(0): 125–159.
- [42] VAZQUEZ-YANES C, OROZCO-SEGOVIA A. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rain-forest[J]. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 1993, 24(1): 69–87
- [43] WESTOBY M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme[J]. *Plant and Soil*, 1998, 199(2): 213–217.
- [44] 李庆康, 马克平. 植物群落演替过程中植物生理生态学特性及其主要环境因子的变化[J]. *植物生态学报*, 2002, 26(z1): 9–19.
- [45] CHATURVEDI R K, RAGHUBANSHI A S, SINGH J S. Plant functional traits with particular reference to tropical deciduous forests: A review[J]. *Journal of Biosciences*, 2011, 36(5): 963–981.
- [46] VALLADARES F, NIINEMETS U. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences[J]. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 2008, 39(1): 237–257.
- [47] 蒋怡珊, 张边江, 唐宁, 等. 阴、阳生木芙蓉气体交换参数对光温的响应[J]. *中国农学通报*, 2013, 29(27): 93–96.
- [48] PEARCY R W. Sunflecks and photosynthesis in plant canopies[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2003, 41(1): 421–453.
- [49] 刘金鑫, 张伟东. 大连城市森林群落植物功能性状对土壤环境的响应[J]. *天津农业科学*, 2014, 20(4): 104–111.
- [50] 丁佳, 吴茜, 张守仁, 等. 地形和土壤特性对亚热带常绿阔叶林内植物功能性状的影响[J]. *生物多样性*, 2011, 19(2): 160–165.
- [51] HE Jinsheng, WANG Zhiheng, WANG Xiangping, et al. A test of the generality of leaf trait relationships on the Tibetan Plateau[J]. *New Phytologist*, 2006, 170(4): 835–848.
- [52] HEDBERG P, SAETRE P, SUNDBERG S, et al. A functional trait approach to fen restoration analysis[J]. *Applied Vegetation Science*, 2013, 16(4): 658–666.