

• 森林动态监测样地专题 •

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

胡小丽^{1,3} 张杨家豪² 米湘成³ 杜彦君^{3*} 常朝阳^{1*}

1 (西北农林科技大学生命科学院, 陕西杨凌 712100)

2 (台湾东海大学生命科学系, 台湾台中 40704)

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)

摘要: 植物的开花物候受气候因素、植物系统发育关系和功能性状的影响。然而当前植物开花物候研究中未见同时考虑这三个因素的报道。为了解它们相互之间的影响, 本研究利用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 ha大样地(GTS; 118°03'50"–118°11'12.2" E, 29°10'19"–29°17'41" N)设置的130个种子雨收集器5年的开花数据检验这三个因素对开花的影响。结果表明, 古田山植物的开花高峰期集中在5月, 群落开花格局明显受温度和降雨的影响。利用植物DNA条形码数据研究发现, 植物间系统发育关系对古田山植物开花时间有显著影响, 亲缘关系近的物种开花时间更相近。植物的平均开花时间受最大树高的影响, 但不受传粉方式、花色、种子质量和扩散方式的影响。该研究结果说明气候因素、植物系统发育关系和功能性状都可能影响植物开花物候格局, 同时考虑这三个因素能够帮助我们更好地理解开花物候格局。

关键词: 气候, 功能性状, 古田山, 开花物候, 系统发育保守性

Influence of climate, phylogeny, and functional traits on flowering phenology in a subtropical evergreen broad-leaved forest, East China

Xiaoli Hu^{1,3}, Chia-Hao Chang-Yang², Xiangcheng Mi³, Yanjun Du^{3*}, Zhaoyang Chang^{1*}

1 College of Life Sciences, Northwest Agriculture & Forestry University, Yangling, Shaanxi 712100

2 Department of Life Science, Tunghai University, Taichung, Taiwan 40704

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

Abstract: The flowering phenology of plants is influenced by climatic, phylogenetic and functional constraints. To our knowledge, this is the first study to examine the influence of these three factors on flowering phenology simultaneously. In order to investigate the relative impact of each of the three factors, we tested their importance in describing five-year of flowering data using 130 seed traps in a 24 ha plot in the Gutianshan forest in eastern China. Flowering of the subtropical evergreen forest peaked in May. The community flowering pattern was significantly correlated with climatic variables including temperature and rainfall. According to DNA barcoding data, closely related species had similar flowering dates. The mean flowering dates were also associated with maximum tree height, but not with pollinator mode, flower color, seed mass and dispersal mode. DNA barcoding data for testing phylogenetic constraint is strongly recommended in future studies. Our findings also suggest that climatic variables, phylogeny, and functional traits were associated with the community flowering pattern. Simultaneously considering these three factors will enhance our understanding of plant phenological patterns.

Key words: climate, functional traits, Gutianshan, flowering phenology, phylogenetic conservatism

收稿日期: 2015-04-07; 接受日期: 2015-05-19

基金项目: 国家自然科学基金(Y32H3A1001)和科技部国家标本资源共享平台项目(Y5217G1001)

* 共同通讯作者 Author for correspondence. E-mail: czybbg@nwsuaf.edu.cn; yanjundu1981@gmail.com

开花时间是植物生活史中的一个重要性状,它通过作用于传粉、种子扩散以及种子萌发和幼苗定居而影响植物个体的适合度(Janzen, 1967; DeBussche *et al.*, 2004)。当前植物群落物候学研究中仍有很多问题没有解决(Bolmgren *et al.*, 2003; Craine *et al.*, 2012)。生态学家认为环境因素如温度、降水和日照长度决定开花物候(Borchert *et al.*, 2002, 2005)。然而,气候是否是植物物候的唯一决定性因素仍然存在争议(Wright & Cornejo, 1990; Silva *et al.*, 2011)。最近几年的研究表明,植物开花物候还受植物系统发育关系和功能性状的影响(Chang-Yang *et al.*, 2013; Davies *et al.*, 2013; Du *et al.*, 2015),关于这些因素对植物开花物候的影响形成了大量假说。

(1)气候因素假说:气候因素假说认为,植物开花物候与环境因素的变化有关,这些环境因子主要包括日照长度(Stevenson *et al.*, 2008)、温度(Ashton *et al.*, 1988)、降水(Borchert, 1996)和太阳辐射强度(Wright & van Schaik, 1994)。在一定范围内,太阳辐射强度与光合效率正相关,受光照限制的木本植物会在太阳辐射强度最大的时候展叶和开花(Wright & van Schaik, 1994),日照长度和太阳辐射强度对植物的影响随纬度升高而增强(Wright, 1996)。在温带地区,春天气温的逐渐升高会诱导植物开花(Allen & Platt, 1990),而在热带地区,温度的变化,尤其是温度的降低也会诱导植物开花(Ashton *et al.*, 1988)。降水对开花的影响主要表现在对植物萌芽和开花等生理过程的影响(Augspurger 1983),在有季节性干旱的森林里,植物开花高峰常集中在干季与湿季的转换之际(Murali & Sukumar, 1994; Chapman *et al.*, 1999)。但在实际研究中并不能完全将这些因子分开,Chang-Yang等(2013)在对台湾北部亚热带森林植物开花物候的研究中发现,在没有明显季节变化的亚热带地区,群落的开花高峰与日照长度、温度和太阳辐射强度的季节变化一致。

(2)谱系保守假说:谱系保守假说认为,在进化中亲缘关系越近的物种开花时间越相近(Kochmer & Handel, 1986; Bolmgren *et al.*, 2003; Chang-Yang *et al.*, 2013; Du *et al.*, 2015)。但也有研究表明,植物开花物候受系统发育关系的影响较小,并未表现出明显的谱系保守性(Frankie *et al.*, 1974; Boyle & Bronstein, 2012)。系统发育关系是否对所有森林植

物的开花物候都有影响仍然需要进一步研究,而且之前的相关研究多集中在比较高的分类学等级如科或属的水平上(Kochmer & Handel, 1986; Wright & Calderón 1995; Boulter *et al.*, 2006)。为了更深入地理解谱系保守假说对物候的影响,植物系统发育关系应该被看成是一个连续变量而非分类变量。分子生物学技术,如DNA条形码技术能提高植物谱系树的分辨率和精确度,这为研究系统发育关系对植物物候的影响提供了便利。

(3)功能性状假说:已有研究表明,植物功能性状如种子质量、扩散方式、植株高度、花色和传粉方式与植物的生活策略、物种分布以及多样性密切相关(Petersen *et al.*, 2010; Jia *et al.*, 2011),但目前针对植物功能性状与物候之间关系的研究较少(Bolmgren & Lonnberg, 2005; Bolmgren & Cowan, 2008)。同一种群中植株个体相对较大的植物倾向于早开花且花期持续时间长(Ollerton & Lack, 1992; Petersen *et al.*, 2010)。在有明显季节性变化的群落中,开花时间早的物种可能拥有更大的种子,因此拥有大种子的物种可能比小种子的物种开花时间早(Primack, 1987)。在落叶林中,非生物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(Bolmgren *et al.*, 2003)。Bolmgren和Cowan (2008)在研究瑞典植物开花物候与功能性状的关系时发现,种子扩散方式不同的植物开花时间不同。花色是植物适应性传粉的一种策略(Jones, 1978; Kevan, 1978),例如传粉者通过花色估计花的温度,有偏好地选择较温暖鲜艳的花朵采蜜(Dyer *et al.*, 2006)。目前还没有研究探讨开花时间和花色之间的关系,如同样颜色的花开花时间是否相近。

之前的研究都是将这几个因素分开来单独考虑,这可能会得出两方面的错误结论:夸大气候因素的作用而忽略功能性状和系统发育关系对物候的影响(Staggemeier *et al.*, 2010; Chang-Yang *et al.*, 2013)。但是基于目前的统计方法来量化区分气候因素、功能性状和系统发育的影响不太现实(Wright & Calderón, 1995; Boulter *et al.*, 2006; Staggemeier *et al.*, 2010)。本文主要研究群落水平的开花格局,检验以下3个假说,以探索哪个因素对古田山植物开花物候更重要:(1)气候因素假说:群落水平上的开花格局和气候因素如降水、温度

和太阳辐射强度相关; (2)谱系保守假说: 亲缘关系相近的物种开花时间相近; (3)功能性状假说: 性状(种子扩散方式、种子质量、最大树高、花色和传粉方式)相似的物种开花时间相近。

1 方法

1.1 研究地区概况

古田山24 ha样地位于浙江省开化县的古田山国家级自然保护区内, 地理坐标为118°03'50"-118°11'12.2"E, 29°10'19"-29°17'41"N。古田山具有典型的江南古陆强烈上升的山地地貌特征, 主峰青尖海拔1,258 m, 属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5,221.5℃, 有效积温3,770.5℃, 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1,334.1 h, 日平均日照时数3.66 h。年平均降水量1,963.7 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月底到9月为第二雨季, 10月到翌年2月为干季(李立等, 2010)。林冠层优势种有甜槠(*Castanopsis eyrei*)、木荷(*Schima superba*)、马尾松(*Pinus massoniana*)和亚乔木层的短柄枹(*Quercus serrata* var. *brevipetiolata*) (祝燕等, 2008)。

1.2 数据分析

1.2.1 物候数据处理

目前已有大量利用种子雨收集器进行植物开花物候研究的报道(Wright & Calderón, 1995; Chang-Yang *et al.*, 2013)。本研究利用24 ha样地内的130个种子雨收集器在2007-2011年5年间每周收集到的花进行分析(鉴定到种)。如果种子雨收集器中有花则记录为1, 无花则记录为0。所有分析要求整个采样期间每个物种的花至少在5%的种子雨收集器中被收集到, 所以少于7个记录的物种被排除。利用这些半量化的开花记录计算花期和平均开花时间。花期是指有花记录大于总数的1%或2%的月份的数量(Wright & Calderón, 1995)。因为有些亚热带植物会跨年开花, 所以不能对花期进行线性分析。为了估计平均开花时间, 本研究采用循环统计(circular statistic)的方法, 此方法在物候研究中已有广泛应用(Wright & Calderón, 1995; Boulter *et al.*, 2006; Chang-Yang *et al.*, 2013)。对于开花记录大于或等于7的所有物种, 盛花期(始花到开花结束期间的中点, 也称做平均花期)被转换成角度 ϕ :

$$\begin{cases} \phi = \arctan(y/x) & (x > 0) \\ \phi = 180^\circ + \arctan(y/x) & (x < 0) \end{cases} \quad (1)$$

$$x = \sum n_i \cos \phi_i, y = \sum n_i \sin \phi_i$$

n_i 是第*i*月中开花的记录数, ϕ_i 是转化成角度之后的月份的中点。1月的第1天为0°, 1月的中点是15°, 以此累加, 之后的月份以30°的增量累加。 r_c 是平均向量的长度, 是衡量所有物种开花集中程度的指标(Batschelet, 1981), 本文用盛花期进行计算。

$$r_c = (x^2 + y^2)^{1/2} / \sum n_i \quad (2)$$

1.2.2 气候数据处理

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2001-2010年10年间的月平均气候数据计算总降水量、最高温度、最低温度、温度中位数和月平均日照时数。本文用古田山日照时数来衡量太阳辐射强度, 如阴雨天的太阳辐射小于晴天。因为缺少日照长度数据, 所以未分析该因子的影响。因为温度和日照时数存在多重共线性问题($r = 0.85, P < 0.01$), 且温度和每月盛花期物种数(含开花物种数)的相关性($r_{t1} = 0.47, r_{t2} = 0.25^{①}$)高于日照时数与其的相关性($r_{p1} = 0.13, r_{p2} < 0.1$), 所以本文用月降雨量和月均温进行多元回归分析(Zar, 1996)。因为月最高温、月最低温和月均温这3个参数与每月开花物种数和每月盛花期物种数的相关性很接近, 所以本文仅列出月均温与它们的相关系数。在分析过程中对每月开花物种数进行了log转换, 对每月盛花期物种数进行了log($n+1$)转换。群落开花格局的季节性用Rayleigh检验。

1.2.3 功能性状数据处理

本文测量和收集了37个物种中36个物种的种子质量和最大树高。种子质量的测定: 收集30-200粒新鲜的成熟种子, 在80℃烘箱中烘干、称重。最大树高用《中国植物志》(<http://foc.eflora.cn/>)上记录的数据。传粉方式基于对基本传粉特征的描述进行区分(Rabinowitz *et al.*, 1981): 花较大、花色艳丽、花被片明显的物种是虫媒花组; 花小、雄蕊很多且无香味的花是风媒花组(Rabinowitz *et al.*, 1981); 本研究中没有水媒、鸟媒或哺乳动物传粉的物种。种子扩散方式分为风力传播、重力传播和动物传播。花色性状来自《中国植物志》(<http://foc.eflora.cn/>)

① 其中t表示月均温, p表示日照时数, 1表示每月开花物种数, 2表示每月盛花期物种数, r_{t1} 则表示月均温与每月开花物种数之间的相关系数, 以此类推。

的记载。所有数值型性状数据在分析之前都进行了log转换。

2 资料分析

2.1 建立系统发育树

利用Kress等(2009)的DNA条形码技术建立古田山24 ha样地159个物种的系统发育树:(1)采集这159个木本植物的嫩叶部分,提取每个物种的DNA;(2)分别用*rbcL*、*matK*和*trnH-psbA*进行PCR扩增和测序;(3)利用MUSCLE软件对这3个基因的序列进行比对(Edgar, 2004),然后用R软件中的“Phylotools”程序包(Zhang *et al.*, 2010)进行序列拼接,建立超级矩阵;(4)用最大似然法建立这159个物种的系统发育树,然后用自助法(bootstrap)重复1,000次确定每个节点的支持率。本研究用R软件中的drop.tip函数(“APE”程序包)(Paradis *et al.*, 2004)从这159个物种中抽取其中的37个物种构成一个系统发育树进行后续数据分析。

2.2 谱系信号计算

Blomberg *K*值法(Blomberg *et al.*, 2003)计算的谱系信号可衡量功能性状的系统发育信号强度,检测功能性状与物种间系统发育关系的相关性,该方法已广泛应用于生态学和物候学研究(Lessard-Therrien *et al.*, 2013)。因热带和亚热带森林的物候数据是跨年的循环数据,没有明显的始末,所以不能把开花时间当作线性变量处理。例如,第365天开花(一年的最后一天)与第1天(一年的第一天)开花,根据循环统计,差值是1,而不是364。本文采用Blomberg *K*值法(Blomberg *et al.*, 2003),基于循环统计校正*K*值,计算循环数据的谱系信号*K*值(Du *et al.*, 2015),即利用开花时间之间的循环距离而不是线性绝对距离进行分析。

2.3 谱系广义最小二乘回归法

由于物种来自于同一祖先,系统发育之间有关联,导致统计分析中样本不独立,因此不能用传统的相关性分析来研究开花物候与其他功能性状之间的关系。本文用谱系广义最小二乘回归法(phylogenetic generalized least-squares regression, PGLS)研究功能性状对植物开花物候的影响。谱系广义最小二乘回归法是由Martins和Hansen (1997)提出的,他们假设表型性状的进化服从Ornstein-Uhlenbeck模型,即表型数量性状的进化是随机遗传漂变和几种

自然选择力共同作用的结果(Hansen & Martins, 1996)。然后依据已经构建的系统发育树物种或类群间的协方差矩阵,基于最小二乘法计算各性状对物候性状的影响。此方法不仅能够分析单个性状对植物开花物候的影响,也可以考虑各性状之间的交互作用。

本文所有的分析都在R软件中进行(R Development Core Team, 2011)。采用R软件的“picante”程序包(Kembel *et al.*, 2010)中的phylosignal函数计算*K*值;用“circular”程序包(Agostinelli & Lund, 2013)中的as.circular函数对开花时间进行转换;采用“caper”程序包(Orme *et al.*, 2013)中的pgls函数进行谱系广义最小二乘回归法分析。

3 结果

在260周的调查中,一共有14,022条开花记录,其中开花记录在7次以上的共有37个物种。这些物种根据功能性状(或功能群)可分为27种乔木和10种灌木;11个落叶物种和26个常绿物种;9种风媒传粉和28种虫媒传粉;5种风传播种子、8种重力传播种子和24种动物传播种子。种子干重变化很大,从

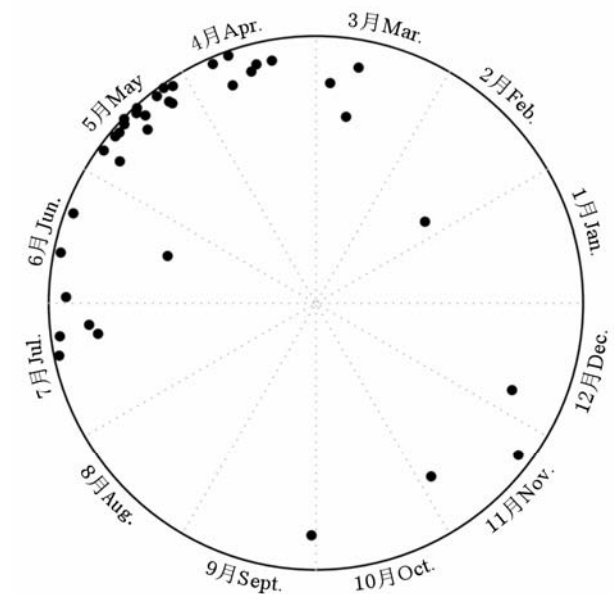


图1 古田山亚热带常绿阔叶林开花物候极坐标图(向量的角度代表开花时间的中点,向量长度代表开花时间上的聚集程度)

Fig. 1 Flowering phenology in Gutianshan (GTS) subtropical evergreen forest, shown by a polar plot of mean vectors, where the vector angles represent the mean midpoint and the vector lengths represent temporal concentrations.

2×10^{-5} g (江南越桔(*Vaccinium mandarinorum*)和矩叶鼠刺(*Itea omeiensis*))到1.8 g (杜英(*Elaeocarpus sylvestris*))。树高变化也很大, 从3 m (柳叶蜡梅(*Chimonanthus salicifolius*)、 欆木 (*Loropetalum chinense*)和腺蜡瓣花(*Corylopsis glandulifera*))直到45 m (马尾松)。

3.1 气候因素的影响

古田山亚热带地区植物群落水平上的开花表现出明显的季节性(图1, 图2A, B; Rayleigh检验 $P < 0.001$)。每月开花的物种数变动比较大, 从3种到29种(图2A)。平均开花时间集中在雨季的4、5和6月, 只有少数物种在冬季开花(图1, 图2A, B)。平均开花向量长度 0.90 ± 0.11 (图2C)。种子雨收集器记录结果表明, 古田山地区平均花期是3.4个月。在这37个物种中, 40%的物种(15个物种)开花高峰期在5月(图

2B)。

每月开花物种数和计算出来的开花高峰期都表明, 随着雨季的到来植物开花增加(图2A, B, D), 多数物种开花时间很集中(图1)。每月开花的物种数和气候因子如降水和温度有显著的相关性(表1)。其中月降雨量与每月盛花期物种数成正相关(表1)。但温度和降水之间未表现出显著的交互作用($P > 0.1$)。

3.2 谱系关系的影响

古田山亚热带常绿阔叶林群落中所研究的37个物种的开花物候具有显著的谱系信号($K = 0.359$, $P = 0.037$); 在排除裸子植物马尾松之后, 谱系信号变得更加明显($K = 0.539$, $P = 0.029$), 表明亲缘关系近的物种倾向于在相近的时期开花。

3.3 功能性状的影响

最大树高和平均开花时间之间具有微弱负相

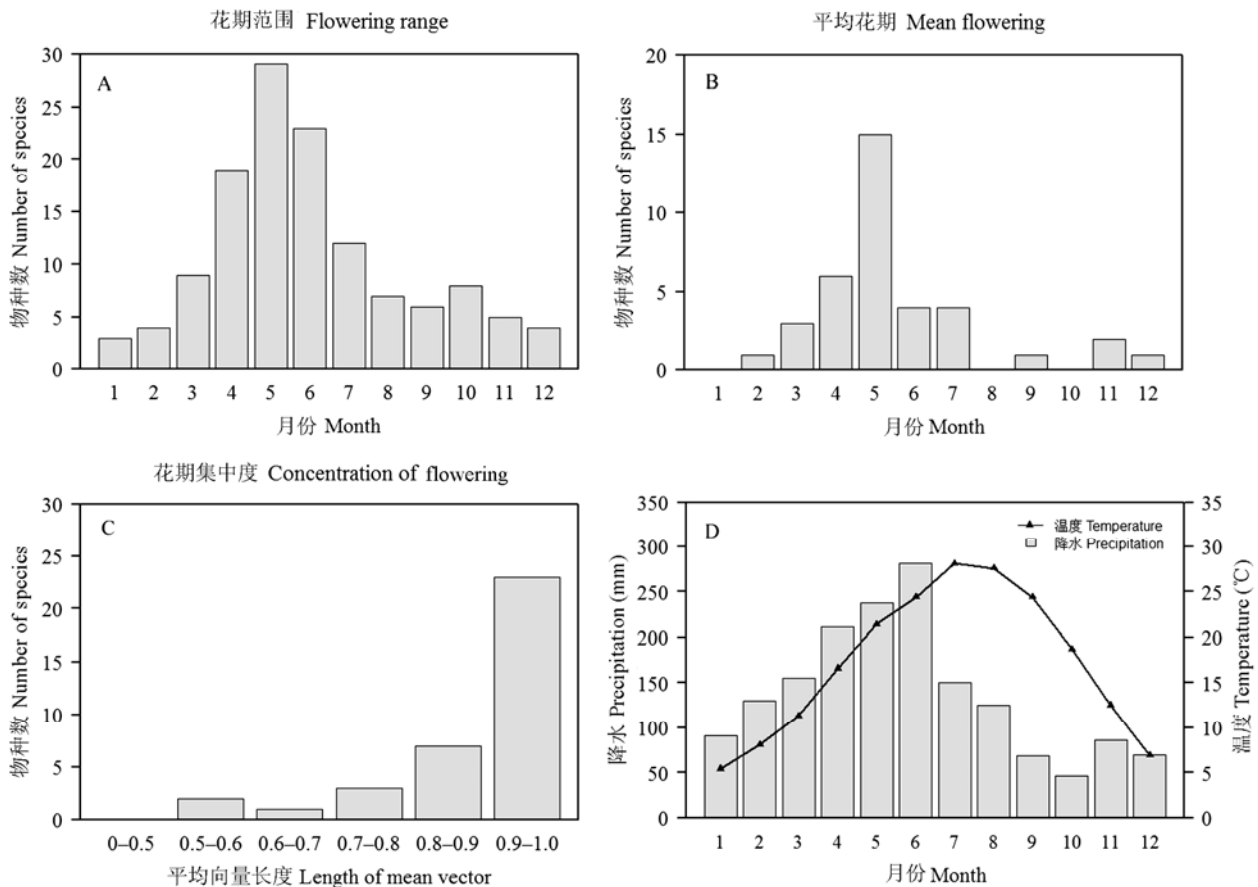


图2 古田山植物开花物候及气候特征。(A)每月开花物种数;(B)每月盛花期物种数;(C)植物花期集中度分布图;(D)每月平均降水和温度分布。

Fig. 2 The patterns of flowering phenology and climatic factors in Gutianshan (GTS). (A) Number of species recorded flowering by month; (B) Number of peak flowering species by month; (C) Distribution of the concentration of flowering times; (D) Patterns of average rainfall and temperature per month.

表1 古田山亚热带常绿阔叶林气候变量和开花物种数或盛花期物种数的多元回归分析结果

Table 1 Results of multiple regression analyses between climatic factors and monthly number of flowering species or number of peak flowering species in Gutianshan subtropical evergreen forest

响应变量 Response variables	回归分析 Regression		解释变量 Explanatory variables	
	R^2	F	月降雨量	月均温
			Monthly average rainfall (mm)	Monthly average temperature (°C)
每月开花物种数 Monthly number of flowering species	0.773	15.36	0.0063**	0.015*
每月盛花期物种数 Monthly number of peak flowering species	0.586	6.372	0.0102*	0.6552 ^{NS}

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; ^{NS}不显著。* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; ^{NS} indicates that the regression coefficient is not significant.

关性($t = -1.767$, $P = 0.086$), 这表明相对较矮的树木比林冠层内较高的树开花日期晚。其他的功能性状包括种子质量、扩散方式、传粉方式和花色与开花时间之间均未表现出显著的相关性, 各性状之间未表现出显著的交互作用。

4 讨论

4.1 气候因素对植物开花格局的影响

古田山亚热带常绿阔叶林群落水平上植物的开花格局有明显的季节性, 开花时间与温度和降水相关, 多数植物集中在雨季开花。这与其他温带和亚热带森林研究发现植物开花多数集中在春天或夏季早期水分充足和气候温暖时节的结果一致(Heinrich, 1976)。说明植物生理活动所需的水分可能是限制亚热带植物春季开花的主要因素。在高纬度地区, 如温带森林, 温度也是决定植物开花的一个主要因素(Tyler, 2001)。从春天到夏天逐渐升高的温度和开花的物种数成正相关(Lechowicz, 1995; Williams-Linera, 1997)。古田山地区7月温度最高, 第一雨季在3–6月, 受温度和降水的综合影响, 多数植物表现出集中在5月前后开花的格局。

另一种可能是初夏开花的乔木和灌木受种子传播者(如鸟类)的影响(Stiles, 1980, 1982; Du *et al.*, 2009)。在古田山有许多植物主要靠鸟类传播种子(Du *et al.*, 2009), 因此鸟类的迁徙时间对果实的成熟时间有很强的选择压力, 这种选择压力可能会迫使多数植物在生长季节的早期开花以便有足够的果实发育成熟时间来适应鸟类的传播。但是古田山亚热带常绿阔叶林中的太阳辐射强度和开花物种数的相关性并不显著, 植物多集中在雨季太阳辐射强度相对较弱的时候开花, 这可能是因为亚热带地区温度和降水对植物开花的影响比太阳辐射

更大。

开花时间的平均向量长度是0.90, 这和台湾福山地区亚热带森林的研究结果一致(Chang-Yang *et al.*, 2013), 表明亚热带森林植物的开花时间高度集中。这和热带地区明显不同, 如巴拿马热带雨林植物平均花期是7个月, 许多植物终年开花(Wright & Calderón, 1995)。热带和亚热带森林这种开花格局的差异可能主要是由气候差异引起的: 在热带森林, 植物整年都可以生长, 植物群落开花持续时间变长; 而在古田山亚热带地区, 明显的干湿季交替和温度的变化使得植物表现出与环境变化相一致的开花格局。

4.2 系统发育对植物开花格局的影响

在物候研究中, 考虑系统发育关系可能会加深对植物进化历史、环境因素和生态因素对植物繁殖物候格局的综合影响的了解(Chang-Yang *et al.*, 2013)。如果亲缘关系相近的物种对环境的资源需求相同, 那么竞争排除就会限制近缘物种共存, 形成谱系发散的格局。但本研究结果支持谱系保守假说, 即亲缘关系越近的物种更倾向于在相近的时间开花, 这与温带和热带地区关于谱系限制的研究结果一致(Kochmer & Handel, 1986; Chang-Yang *et al.*, 2013; Du *et al.*, 2015)。例如Wright和Calderón(1995)分析巴拿马Barro Colorado Island (BCI) 50 ha样地中230个种子雨收集器4年的开花资料发现, 同科或同属的物种开花时间相近。Kochmer和Handel(1986)在研究温带地区植物开花时间时也发现, 植物的开花时间在科内或属内是保守的。Chang-Yang等(2013)对台湾福山亚热带雨林25 ha样地种子雨收集器中46个物种的开花和结实资料的研究发现, 进化上亲缘关系近的物种倾向于在一年中相近的时间开花和结实。Du等(2015)利用《中国植物志》近2

万种被子植物的花期资料,发现亲缘关系近的物种开花时间相近,支持了谱系保守假说。开花格局谱系保守性的机制可能有两个:第一,近缘种一般有相似的形态学性状,如花的大小、形状、香气和花蜜含量,这些性状决定了传粉能否成功(Westoby *et al.*, 1995),因此近缘种倾向于同一时间开花以利于吸引传粉者(Boulter *et al.*, 2006);第二,近缘种因为拥有相似的遗传基础而使其进化方向受到限制,从而更容易产生相近的开花时间(Gould & Lewontin, 1979; Kochmer & Handel, 1986; Johnson, 1993)。

4.3 功能性状对植物开花格局的影响

目前关于植物开花物候是否受到表型选择或选择上是否是中性仍然存在争议(Munguia-Rosas, 2011)。本研究发现,平均开花时间和最大树高微弱负相关,较高的树倾向于早开花,这意味着林下层植物开花更晚一些,这个结果和前人的研究一致(Kochmer & Handel, 1986; Du *et al.*, 2015)。这可能是因为早开花有利于林冠层风媒传粉的木本植物传粉,且冬眠或生长停滞期之后的林冠层植物的光照条件和土壤湿度条件比林下层植物更早得到满足,可提高光合效率和积累更多的养分,所以开花要早一些(Opler *et al.*, 1980)。

开花时间和其他功能性状如传粉方式、花色、种子质量、扩散方式之间无显著相关性。此结果和先前的研究结果不一致。Faegri和van der Pijl (1979)基于温带植物群落的研究发现,风媒传粉的植物比虫媒传粉的植物开花早,这可能是进化对花粉传播方式的选择使得风媒花植物倾向于在大多数植物展叶之前开花(Whitehead, 1969)。但古田山是常绿阔叶林,可能较高的相对湿度(92.4%)和相对较郁闭的环境对风媒花植物的传粉选择压并不十分明显。实际上古田山多数的风媒花植物都是集中在夏季或秋季开花(图2A, B)。对于花色来讲,相同颜色的花并未表现出相近的花期,可能花的其他特性如香气、繁育系统(Ollerton & Lack, 1992)在决定开花物候中的作用更大。平均开花时间和种子质量、扩散方式之间的相关性不显著,表明在古田山这些性状对开花物候的影响较微弱,这可能与古田山亚热带常绿阔叶林温暖、无霜期长的环境条件有关。当环境对植物生长和繁殖的限制不强烈的时候,任意种子大小的植物都可以选择在环境最适宜的时候开花(Staggemeier *et al.*, 2010)。种子和果实的大小决

定了种子的扩散方式,所以扩散方式对植物开花时间的影响可能是通过种子大小间接起作用的。如果种子大小与开花时间的相关性微弱,那么扩散方式对开花时间的影响必然也比较微弱。

研究森林植物物候的影响因素有助于更好地理解植物物候多样性(Sakai, 2002)。古田山植物的开花物候和气候因素如温度和降水显著相关。如果是气候因素(降水、温度和太阳辐射强度)单独诱导植物开花,那么所有的植物应该在同一时间开花(Borchert *et al.*, 2005)。但本研究中的物种表现出多样的开花物候。因此可以推测,除了气候因素,其他因素也决定着植物的开花物候。本研究发现,亲缘关系越近的物种开花时间越相近,开花时间和植物功能性状如最大树高显著相关,这表明植物开花物候受很多因素的影响,其中包括气候因素,也包括系统进化和生理因素。尽管基于目前的统计方法来量化区分气候因素、功能性状和系统发育的影响还不太可能(Boulter *et al.*, 2006; Staggemeier *et al.*, 2010),但本研究结果表明多理论综合的方法应该比单理论更适合预测植物的开花物候。在未来的研究中可利用控制实验对不同的影响因素进行区分;同时,还应该在全球更多的森林样地和不同纬度地区开展相关实验,以期得到更可靠的植物开花物候格局。

致谢: 感谢SJ Wright博士给本文提供的宝贵建议。感谢中国科学院西双版纳植物园杨洁博士和香港嘉道理植物园张金龙博士等在统计分析上的帮助。杜彦君感谢被邀请参加2012年和2013年分别在美国华盛顿大学和史密森保护生物研究所举办的CTFS-SIGEO研讨会,以及国家留学基金委资助的耶鲁大学访问学者项目。

参考文献

- Allen RB, Platt KH (1990) Annual seedfall variation in *Nothofagus solandri* (Fagaceae), Canterbury, New Zealand. *Oikos*, **57**, 199–206.
- Agostinelli C, Lund U (2013) R package ‘circular’: circular statistics (version 0.4-7). <https://r-forge.r-project.org/projects/circular/>. (accessed 2014-02-20)
- Ashton PS, Givnish TJ, Appanah S (1988) Staggered flowering in the Dipterocarpaceae: new insights into floral induction and the evolution of mast fruiting in the aseasonal tropics. *The American Naturalist*, **132**, 44–66.
- Augspurger CK (1983) Phenology, flowering synchrony, and

- fruit-set of 6 Neotropical shrubs. *Biotropica*, **15**, 257–267.
- Batschelet E (1981) *Circular Statistics in Biology*. Academic Press, New York.
- Blomberg SP, Garland T, Ives AR (2003) Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, **57**, 717–745.
- Bolmgren K, Cowan PD (2008) Time–size tradeoffs: a phylogenetic comparative study of flowering time, plant height and seed mass in a north-temperate flora. *Oikos*, **117**, 424–429.
- Bolmgren K, Eriksson O, Linder HP (2003) Contrasting flowering phenology and species richness in abiotically and biotically pollinated angiosperms. *Evolution*, **57**, 2001–2011.
- Bolmgren K, Lonnberg K (2005) Herbarium data reveal an association between fleshy fruit type and earlier flowering time. *International Journal of Plant Sciences*, **166**, 663–670.
- Borchert R (1996) Phenology and flowering periodicity of Neotropical dry forest species: evidence from herbarium collections. *Journal of Tropical Ecology*, **12**, 65–80.
- Borchert R, Renner SS, Calle Z, Navarrete D, Tye A, Gautier L, Spichiger R, von Hildebrand P (2005) Photoperiodic induction of synchronous flowering near the Equator. *Nature*, **433**, 627–629.
- Borchert R, Rivera G, Hagnauer W (2002) Modification of vegetative phenology in a tropical semi-deciduous forest by abnormal drought and rain. *Biotropica*, **34**, 27–39.
- Boulter SL, Kitching RL, Howlett BG (2006) Family, visitors and the weather: patterns of flowering in tropical rain forests of northern Australia. *Journal of Ecology*, **94**, 369–382.
- Boyle WA, Bronstein JL (2012) Phenology of tropical understory trees: patterns and correlates. *Revista de Biología Tropical*, **60**, 1415–1430.
- Chang-Yang CH, Lu CL, Sun IF, Hsieh CF (2013) Flowering and fruiting patterns in a subtropical rain forest, Taiwan. *Biotropica*, **45**, 165–174.
- Chapman C, Wrangham R, Chapman L, Kennard D, Zanne A (1999) Fruit and flower phenology at two sites in Kibale National Park, Uganda. *Journal of Tropical Ecology*, **15**, 189–211.
- Craine JM, Wolkovich EM, Towne EG (2012) The roles of shifting and filtering in generating community-level flowering phenology. *Ecography*, **35**, 1033–1038.
- Davies TJ, Wolkovich EM, Kraft NJB, Salamin N, Allen JM, Ault TR, Betancourt JL, Bolmgren K, Cleland EE, Cook BI, Crimmins TM, Mazer SJ, McCabe GJ, Pau S, Regetz J, Schwartz MD, Travers SE (2013) Phylogenetic conservatism in plant phenology. *Journal of Ecology*, **101**, 1520–1530.
- DeBussche M, Garnier E, Thompson JD (2004) Exploring the causes of variation in phenology and morphology in Mediterranean geophytes: a genus-wide study of *Cyclamen*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **145**, 469–484.
- Du YJ, Mao LF, Queenborough SA, Freckleton RP, Chen B, Ma KP (2015) Phylogenetic constraints and trait correlates of flowering phenology in the angiosperm flora of China. *Global Ecology and Biogeography*, **24**, 928–938.
- Du YJ, Mi XC, Liu XJ, Chen L, Ma KP (2009) Seed dispersal phenology and dispersal syndromes in a subtropical broad-leaved forest of China. *Forest Ecology and Management*, **258**, 1147–1152.
- Dyer AG, Whitney HM, Arnold SE, Glover BJ, Chittka L (2006) Behavioural ecology: bees associate warmth with floral colour. *Nature*, **442**, 525.
- Edgar RC (2004) MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research*, **32**, 1792–1797.
- Faegri K, van der Pijl L (1979) *The Principles of Pollination Ecology*. Pergamon Press, Oxford.
- Frankie GW, Baker HG, Opler PA (1974) Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*, **62**, 881–919.
- Gould SJ, Lewontin RC (1979) The spandrels of San-Marco and the panglossian paradigm: a critique of the adaptationist program. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **205**, 581–598.
- Hansen TF, Martins EP (1996) Translating between microevolutionary process and macroevolutionary patterns: the correlation structure of interspecific data. *Evolution*, **50**, 1404–1417.
- Heinrich B (1976) Flowering phenologies: bog, woodland, and disturbed habitats. *Ecology*, **57**, 890–899.
- Janzen DH (1967) Synchronization of sexual reproduction of trees within dry season in Central America. *Evolution*, **21**, 620–637.
- Jia P, Bayaerta T, Li XQ, Du GZ (2011) Relationships between flowering phenology and functional traits in eastern Tibet alpine meadow. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, **43**, 585–592.
- Johnson SD (1993) Climatic and phylogenetic determinants of flowering seasonality in the Cape flora. *Journal of Ecology*, **81**, 567–572.
- Jones CE (1978) Pollinator constancy as a pre-pollination isolating mechanism between sympatric species of *Cercidium*. *Evolution*, **32**, 189–198.
- Kembel SW, Cowan PD, Helmu MR, Cornwell WK, Morlon H, Ackerly DD, Blomberg SP, Webb CO (2010) Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, **26**, 1463–1464.
- Kevan P (1978) Floral coloration, its colorimetric analysis and significance in anthecology. In: *The Pollination of Flowers by Insects* (ed. Richards AJ), pp. 51–78. Academic Press, London.
- Kochmer JP, Handel SN (1986) Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. *Ecological Monographs*, **56**, 303–325.
- Kress WJ, Erickson DL, Jones FA, Swenson NG, Perez R, Sanjurb O, Bermingham E (2009) Plant DNA barcodes and a community phylogeny of a tropical forest dynamics plot in Panama. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **106**, 18621–18626.
- Lechowicz MJ (1995) Seasonality of flowering and fruiting in

- temperate forest trees. *Canadian Journal of Botany*, **73**, 175–182.
- Lessard-Therrien M, Davies TJ, Bolmgren K (2013) A phylogenetic comparative study of flowering phenology along an elevational gradient in the Canadian subarctic. *International Journal of Biometeorology*, **58**, 455–462.
- Li L (李立), Chen JH (陈建华), Ren HB (任海保), Mi XC (米湘成), Yu MJ (于明坚), Yang B (杨波) (2010) Spatial patterns of *Castanopsis eyrei* and *Schima superba* in mid-subtropical broad-leaved evergreen forest in Gutianshan National Reserve, China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), **34**, 241–252. (in Chinese with English abstract)
- Martins EP, Hansen TF (1997) Phylogenies and the comparative method: a general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data. *The American Naturalist*, **149**, 646–667
- Munguia-Rosas MA, Ollerton J, Parra-Tabla V, De-Nova JA (2011) Meta-analysis of phenotypic selection on flowering phenology suggests that early flowering plants are favoured. *Ecology Letters*, **14**, 511–521.
- Murali K, Sukumar R (1994) Reproductive phenology of a tropical dry forest in Mudumalai, southern India. *Journal of Ecology*, **82**, 759–767.
- Ollerton J, Lack AJ (1992) Flowering phenology: an example of relaxation of natural selection? *Trends in Ecology and Evolution*, **7**, 274–276.
- Opler PA, Frankie GW, Baker HG (1980) Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*, **68**, 167–188.
- Orme D, Freckleton R, Thomas G, Petzoldt T, Fritz S, Isaac N, Pearse W (2013) caper: comparative analyses of phylogenetics and evolution in R (version 0.5–2). <https://r-forge.r-project.org/projects/circular/>. (accessed 2011–01–14)
- Paradis E, Claude J, Strimmer K (2004) APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, **20**, 289–290.
- Petersen CE, Ciesielski JB, McQuaid BA (2010) A two-year study of the reproductive phenology of *Baptisia alba* (Fabaceae). *Transactions of the Illinois State Academy of Science*, **103**, 13–21.
- Primack RB (1987) Relationships among flowers, fruits, and seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**, 409–430.
- R Development Core Team (2011) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rabinowitz D, Rapp JK, Sork VL, Rathcke BJ, Reese GA, Weaver JC (1981) Phenological properties of wind- and insect-pollinated prairie plants. *Ecology*, **62**, 49–56.
- Sakai S (2002) General flowering in lowland mixed dipterocarp forests of South-East Asia. *Biological Journal of the Linnean Society*, **75**, 233–247.
- Silva IA, da Silva DM, de Carvalho GH, Batalha MA (2011) Reproductive phenology of Brazilian savannas and riparian forests: environmental and phylogenetic issues. *Annals of Forest Science*, **68**, 1207–1215.
- Staggemeier VG, Diniz JAF, Morellato LPC (2010) The shared influence of phylogeny and ecology on the reproductive patterns of Myrteae (Myrtaceae). *Journal of Ecology*, **98**, 1409–1421.
- Stevenson PR, Castellanos MC, Cortes AI, Link A (2008) Flowering patterns in a seasonal tropical lowland forest in western Amazonia. *Biotropica*, **40**, 559–567.
- Stiles EW (1980) Patterns of fruit presentation and seed dispersal in bird-disseminated woody-plants in the eastern deciduous forest. *The American Naturalist*, **116**, 670–688.
- Stiles EW (1982) Fruit flags: two hypotheses. *The American Naturalist*, **120**, 500–509.
- Tyler G (2001) Relationships between climate and flowering of eight herbs in a Swedish deciduous forest. *Annals of Botany*, **87**, 623–630.
- Westoby M, Leishman MR, Lord JM (1995) On misinterpreting the phylogenetic correction. *Journal of Ecology*, **83**, 531–534.
- Whitehead DR (1969) Wind pollination in the angiosperms: evolutionary and environmental considerations. *Evolution*, **23**, 28–35.
- Williams-Linera G (1997) Phenology of deciduous and broadleaved-evergreen tree species in a Mexican tropical lower montane forest. *Global Ecology and Biogeography Letters*, **6**, 115–127.
- Wright SJ (1996) Phenological responses to seasonality in tropical forest plants. *Tropical Forest Plant Ecophysiology* (eds Stephen SM, Robin LC, Alan PS), pp. 440–446. Springer, New York.
- Wright SJ, Calderón O (1995) Phylogenetic patterns among tropical flowering phenologies. *Journal of Ecology*, **83**, 937–948.
- Wright SJ, Cornejo FH (1990) Seasonal drought and leaf fall in a tropical forest. *Ecology*, **71**, 1165–1175.
- Wright SJ, van Schaik CP (1994) Light and the phenology of tropical trees. *The American Naturalist*, **143**, 192–199.
- Zar JH (1996) *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall International, London, UK.
- Zhang JL, Mi XC, Pei NC (2010) *PhyloTools: Phylogenetic Tools for Ecologists*. R Package Version 0.0.7.4.201019.
- Zhu Y (祝燕), Zhao GF (赵谷凤), Zhang LW (张俐文), Shen GC (沈国春), Mi XC (米湘成), Ren HB (任海保), Yu MJ (于明坚), Chen JH (陈建华), Chen SW (陈声文), Fang T (方腾), Ma KP (马克平) (2008) Community composition and structure of Gutianshan forest dynamic plot in a mid-subtropical evergreen broad-leaved forest, East China. *Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), **32**, 262–273. (in Chinese with English abstract)