

DOI: 10.5846/stxb201711162045

陈思思, 黄秀清. 中国东部海岛植物功能性状及其影响因子. 生态学报, 2018, 38(21): - .

Chen S S, Huang X Q. Plant functional traits and the factors influencing them in the islands of eastern China. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(21): - .

中国东部海岛植物功能性状及其影响因子

陈思思¹, 黄秀清^{1,2,*}

1 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306

2 国家海洋局东海海洋环境调查勘察中心, 上海 200137

摘要: 研究海岛植物功能性状及其影响因子, 有助于理解植物在海岛环境中的适应策略。以中国东部近海 7 个海岛典型植物群落为研究对象, 测定群落内每种植物的 6 个功能性状 (胸径、株高、平均单叶面积、比叶面积、小枝密度和小枝含水率), 比较植物功能性状在不同气候带间的差异, 探讨功能性状对气候因子 (年均温、年降水和年平均风速) 和土壤因子 (土壤含水率、土壤总碳、土壤总氮和土壤总磷) 的响应关系, 并分析影响这些性状的主要驱动因子。研究结果表明: (1) 所测功能性状中除比叶面积外, 其它性状在不同气候带间差异显著, 但常绿和落叶植物的功能性状在不同气候带间的差异不同, 表明不同生活型植物对环境的响应程度和适应能力不同。 (2) 海岛植物功能性状对气候和土壤因子均有不同程度的响应, 气候因子是影响中国东部海岛植物功能性状的重要因子, 其中水热条件 (年均温和年降水) 是主导因子, 在水热资源丰富的南方海岛, 植物具有较大的胸径和小枝含水率、较小的叶片和小枝密度, 北方海岛反之。此外, 海岛植物的小枝性状 (小枝密度和小枝含水率) 受年平均风速的影响显著。该研究结果可为海岛植被恢复重建中物种的选择及植被布局规划提供一定的参考。

关键词: 中国东部海岛; 植物功能性状; 生活型; 环境因子

Plant functional traits and the factors influencing them in the islands of eastern China

CHEN Sisi¹, HUANG Xiuqing^{1,2,*}

1 College of Marine Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

2 East Sea Marine Environmental Investigating and Surveying Center, SOA China, Shanghai 200137, China

Abstract: Plant functional traits can be used to reflect the responses of plants to environmental changes. In order to understand how plant functional traits change along the environmental gradients and to find the factors driving such changes, especially in the islands of eastern China, six plant functional traits, including diameter at breast height (DBH), tree height (H), mean leaf area (MLA), specific leaf area (SLA), twig wood density (TWD), and twig water content (TWC), were measured in typical plant communities in seven islands. One-way analysis of variance was used to compare the variations in traits among different climatic zones. Stepwise regression analysis was used for quantifying relationships between traits and seven environmental factors (soil total carbon, soil total nitrogen, soil total phosphorus, soil water content, mean annual temperature, mean annual precipitation, and mean annual wind speed). The results showed that: (1) Significant differences exist in most plant functional traits among different climatic zones except SLA, but the functional traits of evergreen and deciduous plants differ among climatic zones, which indicated that plants of different life forms have different reaction and adaptation to the environment. (2) Climatic factors, rather than soil factors, are the main controllers of trait differences along the gradient. Plants in the southern islands have higher DBH and TWC, lower MLA and TWD. The

基金项目: 海洋公益性行业科研专项 (201505009)

收稿日期: 2017-11-16; 网络出版日期: 2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xiuqinghuang@eastsea.gov.cn

results in northern islands are opposite. Moreover, twig wood traits (TWD and TWC) are significantly influenced by mean annual wind speed in the islands. These results may offer a reference for selecting suitable species for afforestation and reforestation programs in the islands.

Key Words: islands of eastern China; plant functional traits; life form; environmental factors

植物在漫长的进化过程中,对不同的生存环境逐渐形成了不同的适应对策。不同的环境条件下,植物会通过某些形态结构和生理特征的改变来响应环境条件的变化^[1],这些能够响应环境条件的变化并对植物的生存和适应有潜在重要影响的属性称为植物功能性状^[2-4]。研究表明,植物功能性状与环境联系密切^[5-8]。在大尺度上,气候起到决定作用。在中国南北样带暖温带区,栎属树种的叶面积随年均温的降低和年日照时数的增加而增大^[9]。在中尺度上,土地利用和干扰作用显著。中国西北地区,群落水平上,放牧能够显著降低比叶面积和株高,在物种水平上,放牧群落中多数杂草比叶面积较小,放牧使得植物种间对光资源的竞争降低,对土壤养分的竞争增大^[10-11]。而在小尺度上,地形和土壤因子起主导作用。海拔和坡向是影响长白山地区森林植物功能性状的主要因子^[12]。对浙东常绿阔叶林的研究发现,树高、树冠面积和叶片干物质含量与表层土壤含水量显著正相关,而叶片净光合速率和蒸腾速率则与表层土壤含水量显著负相关^[13]。在不同尺度上,决定植物功能性状分布的环境因子是不同的,植物功能性状在特定地点的分布多是环境过滤,多重因子综合作用的结果。

植被是海岛岛陆生态系统的主体,对于海岛水土保持和生态系统维护具有重要意义。目前,中国海岛植被的研究主要集中于植物区系^[14-15]、植物多样性^[16],及其与环境因子的关系^[17-18],而基于海岛植物功能性状的研究较少。钟春柳^[19]等调查统计了福建平潭岛 4 种主要防护林的碳氮磷化学计量特征与碳氮储量,康勇^[20]等研究了海南岛霸王岭热带云雾林木本植物功能性状的分异规律,并探讨了土壤养分对功能性状分异的影响。此外,有学者通过比较大陆性海岛植物功能性状与大陆森林植物功能性状的差异,探讨了海岛植物功能性状的演变机制,研究表明,植物为适应强风、干旱、贫瘠的海岛环境,以低矮灌木和草本植物居多^[21],海岛植物的叶级明显小于大陆植物,叶片呈木质化和肉质化特征,繁殖能力和传播能力也有所提高^[22],可见,海岛植物功能性状与大陆植物功能性状存在一定的差异。

上述关于海岛植物功能性状的研究仅体现在较小尺度内。中国海岛众多且纬度跨越广,气候条件差异显著,这为大尺度下研究海岛植物功能性状随环境梯度的变化及影响因子提供了理想条件。此外,这种变化与大陆森林植物功能性状的研究相比有何异同也值得探讨。因此,本研究选取中国东部近海 7 个岛屿,以样地内的木本植物为研究对象,尝试回答以下问题:(1)中国东部海岛植物功能性状在气候梯度上呈现怎样的变化格局,常绿和落叶植物的功能性状在不同气候带间的差异是否一致?(2)海岛植物功能性状与环境因子(气候和土壤)之间具有怎样的相关关系,主要影响因子是什么,是否与大陆森林植物功能性状的研究结果一致?对以上问题的研究,有助于了解植物功能性状在海岛这一特殊生态系统的现状及变化规律,对于理解海陆相互作用下的植物群落构建机制具有重要意义。

1 研究区域概况

在中国东部近海海域,自北向南选取山东北长山岛、山东庙岛、山东南长山岛、江苏秦山岛、上海大金山岛、福建烽火岛和福建大屿岛 7 个海岛作为研究区域(图 1)。研究区域跨越 13 个纬度(38°—25°N),涵盖了暖温带、北亚热带、中亚热带和南亚热带 4 个气候类型,年平均气温 12—20℃,年降水在 500—1500 mm 之间,降水夏季多,冬季少。7 个海岛均为基岩岛,主要土壤类型从北到南为棕壤土、褐土和红壤土。海岛植被类型多样,包含落叶阔叶林、常绿阔叶林和针阔混交林等。7 个海岛地势低平,以低矮丘陵为主,高程普遍不高,具有最高高程的北长山岛仅 195.7 m^[23],因此本研究不考虑海拔对植物功能性状的影响。

2 研究方法

2.1 野外群落调查

2016 年 7—8 月对选取的 7 个海岛进行植物群落调查,在对各海岛踏查的基础上,了解各海岛的植被现状,从中选择结构完整的典型植物群落,依据最小面积法则设置样地,森林群落为 20 m×20 m,灌丛为 10 m×10 m。调查记录群落内高度大于 0.5 m 的每株植物的物种名称、基径、胸径、株高、枝下高、叶下高、冠幅,以及植株的坐标。各样地基本特征见表 1。

2.2 植物功能性状的采集和测定

群落调查时,用测高仪测定植株株高(tree height, H),用胸径尺量取植株胸径(diameter at breast height, DBH)。植物叶片和小枝样品的采集以及功能性状的测定参照《植物功能性状标准测量手册》^[24]进行。在所调查的样方内,每个物种选取 3 个个体,在植株外冠层不同方向上采集枝条,摘取成熟、健康、无病虫害的叶片 20 片,装于自封袋中带回实验室测定叶片功能性状。采集叶片的同时,选取一截直径大于 1 cm 的枝条,截取 10—15 cm 的长度,装入自封袋带回实验室用于小枝性状的测定。

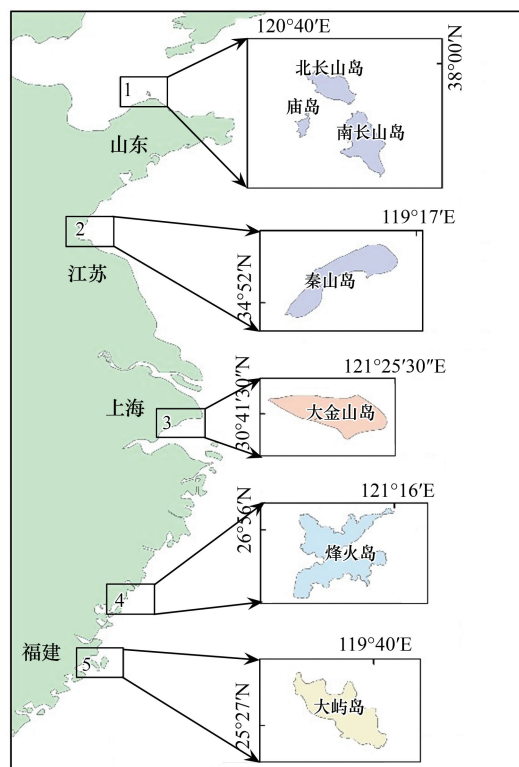


图 1 研究区域的地理位置

Fig.1 The location of the study area

表 1 中国东部 7 个海岛样地基本特征

Table 1 Basic characteristics of the sample plots in 7 islands of eastern China

序号 No.	海岛 Island	气候带 Climatic zone	植被类型 Vegetation type	群落类型 Community type	优势种 Dominant species
1	北长山岛	暖温带	针叶林	黑松群落	黑松、刺槐、荆条 <i>Pinus thunbergii</i> , <i>Robinia pseudoacacia</i> , <i>Vitex negundo</i>
2	北长山岛	暖温带	落叶阔叶林	麻栎群落	麻栎、扁担木、榆树 <i>Quercus acutissima</i> , <i>Grewia biloba</i> , <i>Ulmus pumila</i>
3	北长山岛	暖温带	落叶阔叶林	刺槐群落	刺槐、扁担木、东北蛇葡萄 <i>Robinia pseudoacacia</i> , <i>Grewia biloba</i> , <i>Ampelopsis brevipedunculata</i>
4	北长山岛	暖温带	落叶阔叶林	荆条群落	扁担木、荆条、东北蛇葡萄 <i>Grewia biloba</i> , <i>Vitex negundo</i> , <i>Ampelopsis brevipedunculata</i>
5	庙岛	暖温带	针叶林	黑松群落	黑松、蒙古栎、刺槐 <i>Pinus thunbergii</i> , <i>Quercus mongolica</i> , <i>Robinia pseudoacacia</i>
6	庙岛	暖温带	落叶阔叶林	麻栎群落	麻栎、黑松、蒙古栎 <i>Quercus acutissima</i> , <i>Pinus thunbergii</i> , <i>Quercus mongolica</i>
7	庙岛	暖温带	落叶阔叶林	刺槐群落	刺槐、荆条、黑松 <i>Robinia pseudoacacia</i> , <i>Vitex negundo</i> , <i>Pinus thunbergii</i>
8	庙岛	暖温带	落叶阔叶林	荆条群落	荆条、酸枣、刺槐 <i>Vitex negundo</i> , <i>Ziziphus jujuba</i> , <i>Robinia pseudoacacia</i>
9	南长山岛	暖温带	针叶林	黑松群落	黑松、蒙古栎、刺槐 <i>Pinus thunbergii</i> , <i>Quercus mongolica</i> , <i>Robinia pseudoacacia</i>

续表

序号 No.	海岛 Island	气候带 Climatic zone	植被类型 Vegetation type	群落类型 Community type	优势种 Dominant species
10	南长山岛	暖温带	落叶阔叶林	麻栎群落	麻栎、酸枣、黑松 <i>Quercus acutissima</i> , <i>Ziziphus jujuba</i> , <i>Pinus thunbergii</i>
11	南长山岛	暖温带	落叶阔叶林	刺槐群落	刺槐、野桃、荆条 <i>Robinia pseudoacacia</i> , <i>Amygdalus persica</i> , <i>Vitex negundo</i>
12	南长山岛	暖温带	落叶阔叶林	荆条群落	荆条、紫穗槐、扁担木 <i>Vitex negundo</i> , <i>Amorpha fruticosa</i> , <i>Grewia biloba</i>
13	秦山岛	暖温带	针叶林	黑松群落	苦槠、黑松、扁担木 <i>Melia azedarach</i> , <i>Pinus thunbergii</i> , <i>Grewia biloba</i>
14	秦山岛	暖温带	落叶阔叶林	刺槐群落	刺槐、构树、苦槠 <i>Robinia pseudoacacia</i> , <i>Broussonetia papyrifera</i> , <i>Melia azedarach</i>
15	秦山岛	暖温带	落叶阔叶林	丝绵木群落	丝绵木、榔榆、扁担木 <i>Euonymus maackii</i> , <i>Ulmus parvifolia</i> , <i>Grewia biloba</i>
16	秦山岛	暖温带	落叶阔叶林	扁担木群落	扁担木、构树、酸枣 <i>Grewia biloba</i> , <i>Broussonetia papyrifera</i> , <i>Ziziphus jujuba</i>
17	大金山岛	北亚热带	常绿落叶阔叶混交林	青冈群落	青冈、野桐、白檀 <i>Cyclobalanopsis glauca</i> , <i>Mallotus japonicus</i> , <i>Symplocos paniculata</i>
18	大金山岛	北亚热带	常绿落叶阔叶混交林	青冈群落	青冈、白檀、野桐 <i>Cyclobalanopsis glauca</i> , <i>Symplocos paniculata</i> , <i>Mallotus japonicus</i>
19	大金山岛	北亚热带	常绿落叶阔叶混交林	丝绵木群落	丝绵木、野桐、构树 <i>Euonymus maackii</i> , <i>Mallotus japonicus</i> , <i>Broussonetia papyrifera</i>
20	大金山岛	北亚热带	常绿落叶阔叶混交林	天竺桂群落	天竺桂、铃木、白檀 <i>Cinnamomum japonicum</i> , <i>Eurya japonica</i> , <i>Symplocos paniculata</i>
21	烽火岛	中亚热带	针叶林	黑松群落	黑松、榿木、野鸦椿 <i>Pinus thunbergii</i> , <i>Loropetalum chinense</i> , <i>Euscaphis japonica</i>
22	烽火岛	中亚热带	常绿阔叶林	化香群落	化香、榿木、桃金娘 <i>Platycarya strobilacea</i> , <i>Loropetalum chinense</i> , <i>Rhodomyrtus tomentosa</i>
23	烽火岛	中亚热带	常绿阔叶林	台湾相思树群落	相思树、盐肤木、牡荆 <i>Acacia confusa</i> , <i>Rhus chinensis</i> , <i>Vitex negundo</i>
24	烽火岛	中亚热带	常绿阔叶林	台湾相思树群落	相思树、臭椿、盐肤木 <i>Acacia confusa</i> , <i>Ailanthus altissima</i> , <i>Rhus chinensis</i>
25	大屿岛	南亚热带	针叶林	黑松群落	黑松、车桑子、木麻黄 <i>Pinus thunbergii</i> , <i>Dodonaea viscosa</i> , <i>Casuarina equisetifolia</i>
26	大屿岛	南亚热带	针叶林	黑松群落	黑松、车桑子、黑面神 <i>Pinus thunbergii</i> , <i>Dodonaea viscosa</i> , <i>Breynia fruticosa</i>
27	大屿岛	南亚热带	常绿阔叶林	台湾相思树群落	相思树、豹皮樟、海桐 <i>Acacia confusa</i> , <i>Litsea coreana</i> , <i>Pittosporum tobira</i>
28	大屿岛	南亚热带	常绿阔叶林	台湾相思树群落	相思树、豹皮樟、九节木 <i>Acacia confusa</i> , <i>Litsea coreana</i> , <i>Psychotria rubra</i>

用叶面积仪(LI-COR 3100C, LI-COR, Lincoln, USA)测量叶片的总叶面积。随后将叶片装入信封,置于 75 ℃ 的烘箱中烘干 48 h 后,称总叶干重。取小枝,用游标卡尺在小枝顶端、中间和末尾分别测量小枝直径以计算横截面积,并测量小枝长度,计算小枝体积,并称其鲜重。随后将小枝置于 105 ℃ 的烘箱中烘干 24 h 后称量小枝干重。各性状指标的具体计算公式如下:

$$\text{平均单叶面积 (mean leaf area, MLA)} = \text{总叶面积 (cm}^2\text{)} / \text{总叶片数} \quad (1)$$

$$\text{比叶面积 (specific leaf area, SLA)} = \text{总叶面积 (cm}^2\text{)} / \text{总叶干重 (g)} \quad (2)$$

$$\text{小枝密度 (twig wood density, TWD)} = \text{小枝干重 (g)} / \text{小枝体积 (cm}^3\text{)} \quad (3)$$

$$\text{小枝含水率 (twig water content, TWC)} = (\text{小枝鲜重 (g)} - \text{小枝干重 (g)}) / \text{小枝鲜重 (g)} \quad (4)$$

根据植物群落结构,计算各个功能性状的群落加权平均值 (community weighted mean, CWM) [25-26],用以代表群落水平的植物功能性状:

$$\text{CWM} = \sum_{i=1}^S p_i \times \text{trait}_i \quad (5)$$

式中, S 为群落中物种数, p_i 为物种 i 在群落中的相对贡献率 (相对丰富度或相对生物量), trait_i 为物种 i 的性状值。

2.3 环境因子的测定

(1) 气候因子:各个海岛的年均温 (mean annual temperature, MAT) 和年降水 (mean annual precipitation, MAP) 从距离较近的气象站获取。考虑到海岛特殊的地理位置,常年受大风影响,将年平均风速 (mean annual wind speed, MAWS) 作为影响因子一并分析。

(2) 土壤取样和测定

在每个样方内用五点取样法采集土样,将 5 个采样点的土样装入自封袋中混合均匀,于华东师范大学功能生态学实验室进行土壤含水率和土壤养分的测定。

室内测定时,土壤样品取适量鲜土称重后放入 105 °C 的烘箱内烘干 24 h 后取出,称干重并计算土壤含水率 (soil water content, SWC)。剩余土样自然风干后研磨过 100 目筛,用德国 Elementar 化学元素分析仪测定土壤总碳 (soil total carbon, TC);取适量风干土样加浓硫酸、硫酸铜和硫酸钠的混合物消煮,冷却后定容待测,用 Smartchem 200 全自动化学分析仪测定土壤总氮 (soil total nitrogen, TN) 和总磷 (soil total phosphorus, TP)。

2.4 数据处理与统计

描述性统计,了解各个海岛植物功能性状的基本特征;单因素方差分析 (LSD 法, $\alpha = 0.05$) 比较海岛植物功能性状在不同气候带间的差异,并分析不同生活型 (常绿和落叶) 植物对差异带来的影响;Pearson 相关分析检验性状与环境因子的关系,逐步回归分析 (Use probability of F, entry: 0.05, removal: 0.10) 筛选群落和物种水平上植物功能性状的主要影响因子。为使数据满足正态分布和方差齐性,对植物功能性状指标和环境因子数据进行了对数转换 $\lg(X+1)$, X 为功能性状原始值。数据处理与分析在 Excel 2013 和 SPSS Statistics 22.0 中完成,绘图在 Origin 9.1 中完成。

3 研究结果

3.1 海岛植物功能性状总体特征

7 个海岛的植物功能性状的平均值见表 2。植物胸径和株高均是大金山岛最大,南长山岛最小,差异达到显著水平;平均单叶面积在秦山岛最大,大屿岛最小,且大屿岛的平均单叶面积与庙岛有显著差异;庙岛的小枝密度最大,且与其它海岛差异显著;小枝含水率则是秦山岛最大,与北长山岛 (最小)、南长山岛和庙岛差异均达到显著水平;比叶面积在各个海岛之间差异不显著。

3.2 不同气候带间植物功能性状的比较

不同气候带间植物功能性状差异见图 2。北亚热带植物胸径最大,与暖温带和中亚热带差异显著,但常绿植物的胸径在三个气候带间差异不显著。株高也是北亚热带最大,且与其它气候带差异显著,落叶植物株高与株高总体变化趋势一致,常绿植物株高在暖温带最大,南亚热带最小,且差异显著。平均单叶面积在暖温带最大,且与中亚热和南亚热带 (最小) 差异显著,但落叶植物的平均单叶面积在 4 个气候带间差异不显著。比叶面积在 4 个气候带间的差异并不显著,但南亚热带和中亚热带常绿植物的比叶面积与其它气候带间存在显著差异。暖温带植物的小枝密度最大,仅与南亚热带差异显著,落叶植物的小枝密度在不同气候带间差异

不显著。暖温带植物小枝含水率最小,且与北亚热带差异显著,但这种差异在常绿和落叶植物中并没有体现出来。

表 2 中国东部 7 个海岛植物功能性状(平均值±标准误差)

Table 2 Plant functional traits in 7 islands of eastern China (mean±SE)						
岛屿 Island	胸径 DBH/cm	株高 H/m	平均单叶面积 MLA/cm ²	比叶面积 SLA/(cm ² /g)	小枝密度 TWD/(g/cm ³)	小枝含水率 TWC/(g/g)
北长山岛	14.10±4.50cd	2.79±0.54b	52.92±15.95ab	176.91±16.38a	155.65±42.39b	0.50±0.03c
庙岛	11.55±2.31cd	2.77±0.47b	57.79±18.26a	146.18±15.21a	428.63±195.64a	0.56±0.01c
南长山岛	10.88±2.26d	2.57±0.4b	39.48±10.93ab	134.62±12.03a	148.18±29.41b	0.52±0.01c
秦山岛	23.37±4.68ab	3.58±0.53ab	91.78±23.21ab	182.97±17.35a	90.46±16.93b	0.64±0.03ab
大金山岛	26.89±4.51a	4.15±0.29a	43.73±14.71ab	141.39±25.49a	100.46±12.38b	0.60±0.01b
烽火岛	14.76±2.72cd	2.90±0.37b	32.71±9.66ab	157.61±15.58a	204.75±85.92b	0.62±0.02b
大屿岛	19.03±4.04bc	2.70±0.44b	6.24±1.49b	134.87±14.96a	68.07±10.38b	0.60±0.03b
7 个海岛	17.27±1.43	3.07±0.17	43.77±5.52	151.99±6.68a	172.55±33.48	0.58±0.01

不同小写字母表示差异显著($P<0.05$). DBH: diameter at breast height; H: tree height; MLA: mean leaf area; SLA: specific leaf area; TWD: twig wood density; TWC: twig water content

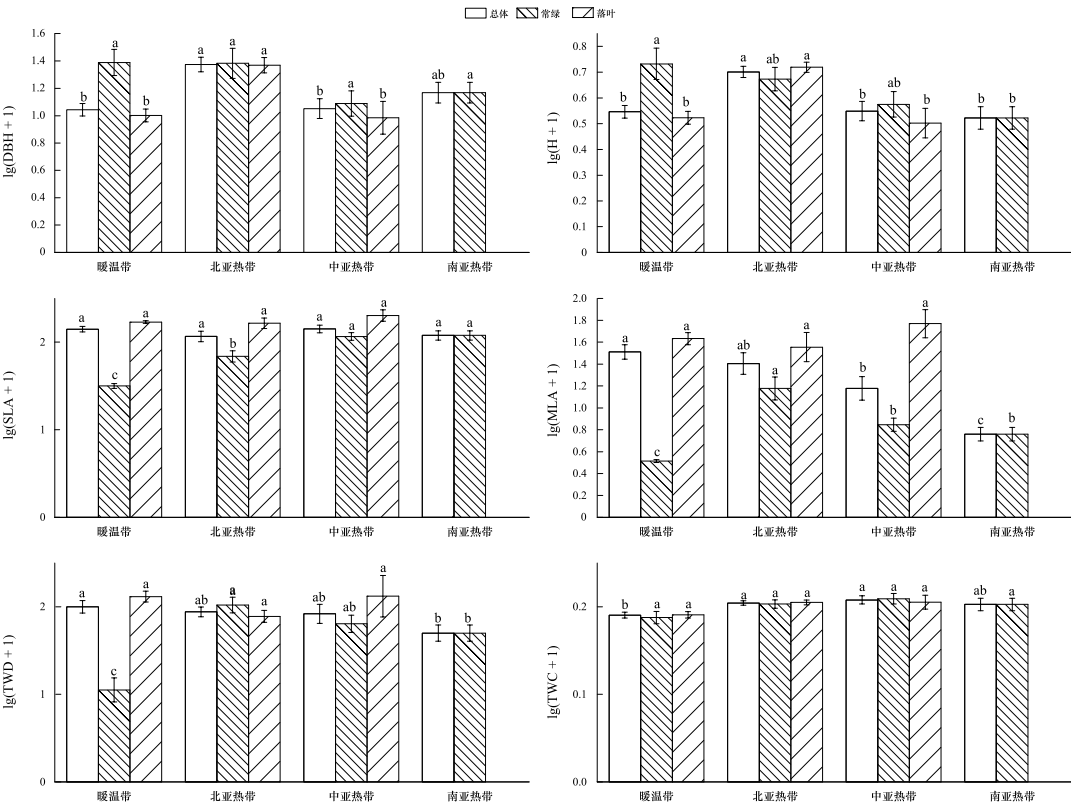


图 2 不同气候带植物功能性状的差异

Fig.2 Differences of functional traits among different climate zones

不同小写字母表示差异显著($P<0.05$),位于南亚热带的大屿岛样地内未调查到落叶植物,故图中未列出. DBH: diameter at breast height; H: tree height; MLA: mean leaf area; SLA: specific leaf area; TWD: twig wood density; TWC: twig water content

3.3 海岛植物功能性状与环境因子的关系

3.3.1 海岛植物功能性状与环境因子的相关性

群落水平上,植物功能性状与环境因子的相关分析见表 3。胸径对气候和土壤因子均有响应,与年均温、

年降水、土壤总碳和土壤含水率显著正相关,但与年平均风速显著负相关。株高和比叶面积对气候和土壤因子的响应均不显著。平均单叶面积与年均温、年降水和土壤含水率显著负相关,而与年平均风速显著正相关,平均单叶面积对气候因子的敏感性较土壤因子显著。小枝密度与年降水显著负相关且与年平均风速显著正相关,小枝含水率则正好相反。综上,群落水平上,中国东部海岛植物功能性状对气候因子的响应要强于土壤因子。

3.3.2 海岛植物功能性状的主要影响因子

植物功能性状与环境因子的逐步回归分析结果见表 4,多数性状能够反映环境条件的变化,但不同性状对各环境因子的响应程度不同,同一性状在不同尺度(群落和物种水平)的主导因子也有差异。在群落水平上,气候因子(年均温和年降水)是中国东部海岛植物性状的主要影响因子,在温暖湿润的地区,植物胸径较大,小枝含水率较高,叶片和小枝密度偏小;株高和比叶面积在群落水平上对环境因子响应不显著。在物种水平上,胸径和株高的主导因子为土壤总碳,显著正相关;平均单叶面积主要受年均温的影响,与群落水平的主导因子一致。物种水平上小枝密度和小枝含水率则主要受年平均风速影响,在风速较大的海岛,植物小枝密度偏大,相应的小枝含水率偏小。

表 3 植物功能性状与环境因子的 Pearson 相关分析

Table 3 Pearson correlation analysis of plant functional traits and environmental factors

环境因子 Environmental factors	胸径 DBH	株高 H	平均单叶面积 MLA	比叶面积 SLA	小枝密度 TWD	小枝含水率 TWC
土壤总氮 TN	0.231	0.186	0.036	-0.061	-0.232	0.230
土壤总磷 TP	0.035	0.069	0.251	0.245	0.182	0.125
土壤总碳 TC	0.352 *	0.282	0.187	0.085	-0.087	0.279
土壤含水率 SWC	0.438 *	0.320	-0.476 **	-0.117	-0.249	0.294
年均温 MAT	0.419 *	0.277	-0.660 **	-0.027	-0.332	0.432 *
年降水 MAP	0.474 **	0.317	-0.566 **	-0.003	-0.379 *	0.481 **
年平均风速 MAWS	-0.387 *	-0.241	0.526 **	-0.053	0.359 *	-0.479 **

.相关性在 0.05 水平上显著(双尾);.相关性在 0.01 水平上显著(双尾);TN: soil total nitrogen; TP: soil total phosphorus; TC: soil total carbon; SWC: soil water content; MAT: mean annual precipitation; MAP: mean annual temperature; MAWS: mean annual wind speed

表 4 植物功能性状与环境因子的逐步回归分析

Table 4 Stepwise regression analysis of plant functional traits and environmental factors

功能性状 Functional traits	环境因子 Environmental factors	决定系数 R^2	P Sig	回归系数 Regression coefficient	常数 Constant
胸径 DBH	群落 年降水 MAP	0.225	0.006	0.960	-1.593
	物种 土壤总碳 TC	0.141	0.000	0.593	0.166
株高 H	物种 土壤总碳 TC	0.098	0.000	0.262	0.148
平均单叶面积 MLA	群落 年均温 MAT	0.507	0.000	-3.696	5.055
	土壤总碳 TC		0.050	0.516	
	物种 年降水 MAT	0.210	0.000	-8.546	2.558
	年降水 MAP		0.003	3.085	
小枝密度 TWD	群落 年降水 MAP	0.144	0.032	-0.769	4.275
	物种 年平均风速 MAWS	0.044	0.018	2.233	0.567
小枝含水率 TWC	群落 年降水 MAP	0.232	0.005	0.113	-0.142
	物种 年平均风速 MAWS	0.212	0.000	-0.204	0.281
	土壤总氮 TN		0.006	0.025	

4 讨论

4.1 海岛植物功能性状在不同气候带间的差异

本研究 7 个海岛自北向南从暖温带到亚热带覆盖了 4 个气候带,各个气候带间生境条件均有相当的差异,是植物功能性状变异的重要来源。本研究结果表明,自北向南不同气候带间植物的胸径和株高有先增大后减小的趋势,落叶植物的胸径和株高变化同上,但常绿植物在气候带间的差异不显著,表明不同气候带间胸径和株高的差异主要由落叶植物贡献。平均单叶面积自北向南逐渐减小,暖温带区最大,亚热带区最小,这是因为暖温带区植被以落叶植物为主,而亚热带区以常绿植物为主,落叶植物通常采取奢侈型生活策略,因而具有较大的叶面积,常绿植物则相反。此外,常绿植物的平均单叶面积在暖温带区最小,这与植物总体的叶面积结果不一致,主要是因为暖温带区岛屿分布有较多的黑松,使得暖温带区常绿植物的平均单叶面积偏低。比叶面积在不同气候带之间的差异不显著,这与相近尺度下王瑞丽^[27]等人的研究结果不同,这可能是因为比叶面积是叶面积和叶干重的比例,叶干重的变化会直接影响比叶面积,从而掩盖了比叶面积对环境的响应。树枝负责运输水分和营养物质并提供机械支撑^[28],小枝密度自北向南有逐渐减小的趋势,这是因为在风速较大、温度较低的高纬度气候带,植物为了抵御寒冷和强风损伤,增加了对机械强度的资源投入^[29]。但落叶植物的小枝密度在不同气候带间没有显著性差异,因此,不同气候带间小枝密度的差异主要来源于常绿植物。小枝含水率在暖温带区最小,自北向南有逐渐增大的趋势,主要是因为自北向南降水增多,土壤中植物可直接利用的水分逐渐增多,群落中小枝含水率高的物种占据优势地位^[29]。综上,常绿和落叶植物的功能性状在不同气候带之间的差异不同,表明不同生活型植物对环境的响应程度和适应能力不同^[30]。

4.2 海岛植物功能性状对环境因子的响应

植物功能性状与气候、土壤、地形等环境因子存在显著的相关关系^[2-5],植物为适应环境条件的变化会在形态、生理等方面采取不同的生态策略。本研究结果表明,中国东部海岛植物功能性状在群落和物种水平对气候和土壤因子分别有不同程度的响应。群落水平上,功能性状主要受水热条件的影响,这与大陆森林植物功能性状的多数研究结果一致^[31-32]。在水热条件良好的南方海岛,植物的胸径较大、叶片较小、小枝含水率较高,小枝密度较低,主要是因为这些群落中以叶面积较小的常绿植物居多。而在水热条件较差的北方海岛则表现出相反的规律,群落中植物以落叶植物为主,较大的小枝密度则有利于防御寒冷^[33-34]。在物种水平上,胸径和株高的主要影响因子为土壤总碳,土壤总碳含量高的海岛分布有较多胸径和株高较大的物种。7 个海岛中大金山岛的土壤总碳最高,主要是因为大金山岛是以落叶植物为主的常绿落叶阔叶混交林,落叶植物叶片凋落回归土壤可增加土壤碳含量,进而又用于植株生长。此外,海岛植物的小枝密度和小枝含水率对年平均风速的响应敏感。本研究中的 7 个海岛高程普遍不高,四周环海,植物受风力胁迫显著,为避免风力机械损伤,植物会通过增加机械强度的资源投入来提高小枝密度^[29],相应的小枝含水率较小。本研究结果表明,同一性状在群落和物种水平上对环境因子的响应不同,主要是因为物种水平上的性状对环境的响应还受到物种种类的影响,而群落水平上性状则更多地受环境的影响。

5 结论

将植物功能性状随环境梯度的变化研究从陆地森林植被拓展到海岛植被,有助于更好地认识海陆相互作用下的海岛植物对环境的适应。本研究结果表明:(1)海岛植物的多数性状在不同气候带间差异显著,常绿和落叶植物的功能性状在不同气候带间的差异不同,表明不同生活型植物对环境的响应程度和适应能力不同。(2)海岛植物功能性状对气候和土壤因子均有不同程度的响应;与土壤因子相比,气候因子(年均温、年降水和年平均风速)是影响中国东部海岛植物功能性状的重要因子,其中水热条件是主导因子,这与相近尺度(如南北样带尺度)下陆地森林植物功能性状的研究结果一致。

相比于陆地,海岛环境条件较恶劣,生态系统脆弱,植被易受损且不易恢复重建。本研究的结论可以为海

岛植被保护和植被恢复中植物物种的筛选提供一定的参考。在水热资源丰富的南方海岛,植物具有较大的胸径和小枝含水率、较小的叶片和小枝密度,北方海岛反之。此外,抗风能力也是海岛植物筛选时需要考虑的重要因素。

致谢:感谢华东师范大学功能生态学课题组许沼山、刘翔宇、郭超、宋彦君、尹芳、苏田、郑丽婷、程浚洋、朱丹妮等在野外调查和室内实验中的辛勤付出!

参考文献 (References):

- [1] 刘旻霞, 马建祖. 甘南高寒草甸植物功能性状和土壤因子对坡向的响应. 应用生态学报, 2012, 23(12): 3295-3300.
- [2] Reich P B, Wright I J, Cavenderbares J, Craine J M, Oleksyn J, Westoby M, Walters M B. The Evolution of Plant Functional Variation: Traits, Spectra, and Strategies. International Journal of Plant Sciences, 2003, 164(S3): S143-S164.
- [3] Violle C, Navas M L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. Let the concept of trait be functional! Oikos, 2007, 116(5): 882-892.
- [4] Pérezharguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bretharte M S, Cornwell W K, Craine J M, Gurvich D E, Urcelay C, Veneklaas E J, Reich P B, Poorter L, Wright I J, Ray P, Enrico L, Pausas J G, de Vos A C, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson J G, Thompson K, Morgan H D, ter Steege H, van der Heijden M G A, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti M V, Conti G, Staver A C, Aquino S, Cornelissen J H C. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany, 2013, 61(3): 167-234.
- [5] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展. 中国科学: 生命科学, 2015, 45(4): 325-339.
- [6] 宋璐璐, 樊江文, 吴绍洪. 植物叶片性状沿海拔梯度变化研究进展. 地理科学进展, 2011, 30(11): 1431-1439.
- [7] 冯秋红, 史作民, 董莉莉. 植物功能性状对环境的响应及其应用. 林业科学, 2008, 44(4): 125-131.
- [8] 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境和生态系统功能. 植物生态学报, 2007, 31(1): 150-165.
- [9] 李东胜, 史作民, 冯秋红, 刘峰. 中国东部南北样带暖温带区栎属树种叶片形态性状对气候条件的响应. 植物生态学报, 2013, 37(9): 793-802.
- [10] 赵娜, 赵新全, 赵亮, 徐世晓, 邹小艳. 植物功能性状对放牧干扰的响应. 生态学杂志, 2016, 35(7): 1916-1926.
- [11] 石明明, 牛得草, 王莹, 袁晓波, 贺磊, 韩炳宏, 宗文杰, 傅华. 围封与放牧管理对高寒草甸植物功能性状和功能多样性的影响. 西北植物学报, 2017, 37(6): 1216-1225.
- [12] 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. 生态学报, 2014, 34(20): 5915-5924.
- [13] 许沼山, 黄海侠, 史青茹, 杨晓东, 周刘丽, 赵延涛, 张晴晴, 阎恩荣. 浙东常绿阔叶林植物功能性状对土壤含水量变化的响应. 植物生态学报, 2015, 39(9): 857-866.
- [14] 陈征海, 唐正良, 裘宝林. 浙江海岛植物区系的研究. 云南植物研究, 1995, 17(4): 405-412.
- [15] 郭亮, 孙海平, 陈献志, 何才宝. 浙江省台州市海岛植物区系的研究. 浙江大学学报: 农业与生命科学版, 1999, 35(4): 368-372.
- [16] 郑俊鸣, 方笑, 朱雪平, 朱丹丹, 邓传远. 平潭大屿岛植物资源及其多样性研究. 安徽农业大学学报, 2016, 43(4): 640-645.
- [17] 池源, 郭振, 石洪华, 覃雪波, 王晓丽. 南长山岛草本植物多样性及影响因子. 华中师范大学学报: 自然科学版, 2015, 49(6): 967-978.
- [18] 刘尧文, 沙晋明. 基于 Landsat 影像的多时相植被覆盖度与地形因子关系研究——以平潭岛为例. 福建师范大学学报: 自然科学版, 2016, 32(4): 89-98.
- [19] 钟春柳, 黄义雄, 张巧, 文华英. 平潭 4 种主要防护林碳氮磷化学计量特征与碳氮储量研究. 西南林业大学学报, 2016, 36(2): 96-102.
- [20] 康勇, 熊梦辉, 黄瑾, 龙文兴, 杨小波, 臧润国, 王茜茜, 林灯. 海南岛霸王岭热带云雾林木本植物功能性状的分异规律. 生态学报, 2017, 37(5): 1572-1582.
- [21] Jorgensen T H, Olesen J M. Adaptive radiation of island plants: Evidence from *Aeonium* (Crassulaceae) of the Canary Islands. Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics, 2001, 4(1): 29-42.
- [22] 黄柳菁, 张增可, 郑俊鸣, 黄少君, 林丽丽, 王齐, 邓传远, 刘兴诏. 大陆性海岛野生植物功能性状特征及其演变趋势——以平潭岛为例. 热带亚热带植物学报, 2017, 25(5): 429-437.
- [23] 中国海岛志编纂委员会. 中国海岛志. 山东卷. 第 1 册, 山东北部沿岸. 海洋出版社, 2013: 112-145.
- [24] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich D E, Reich P B, Steege H T, Morgan H D, van der Heijden M G A, Pausas J G, Poorter H. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany, 2003, 51(4): 335-380.

- [25] Garnier E, Cortez J, Billès G, Navas M L, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A, Neill C, Toussaint J P. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 2004, 85(9): 2630-2637.
- [26] Ackerly D D, Cornwell W K. A trait-based approach to community assembly: Partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters*, 2007, 10(2): 135-145.
- [27] 王瑞丽, 于贵瑞, 何念鹏, 王秋风, 赵宁, 徐志伟. 中国森林叶片功能属性的纬度格局及其影响因素. *地理学报*, 2015, 70(11): 1735-1746.
- [28] 向双. 中国西部亚热带常绿阔叶林木本植物小枝功能生态学初步研究[D]. 成都: 中国科学院成都生物研究所, 2008.
- [29] 程浚洋. 中国东部海岛植物群落类型与功能多样性[D]. 上海: 华东师范大学, 2017.
- [30] 施宇. 延河流域植物功能性状对环境变化的响应和植物适应策略研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2012.
- [31] He J S, Wang X P, Schmid B, Flynn D F B, Li X F, Reich P B, Fang J Y. Taxonomic identity, phylogeny, climate and soil fertility as drivers of leaf traits across Chinese grassland biomes. *Journal of Plant Research*, 2010, 123(4): 551-561.
- [32] 樊艳文. 东北主要木本植物叶和茎的功能性状及其影响因子的研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2011.
- [33] Fonseca C R, Overton J M, Collins B, Westoby M. Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorus gradients. *Journal of Ecology*, 2000, 88(6): 964-977.
- [34] 施宇, 温仲明, 龚时慧, 宋光, 郑颖, 丁曼. 黄土丘陵区植物功能性状沿气候梯度的变化规律. *水土保持研究*, 2012, 19(1): 107-111, 116-116.