

DOI: 10.5846/stxb201807051468

张增可, 郑心炫, 林华贞, 林欣, 黄柳菁. 海岛植物不同演替阶段植物功能性状与环境因子的变化规律. 生态学报, 2019, 39(10): - .

Zhang Z K, Zheng X X, Lin H Z, Lin X, Huang L J. Summary of changes in plant functional traits and environmental factors in different successional stages of island plants. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(10): - .

海岛植物不同演替阶段植物功能性状与环境因子的变化规律

张增可¹, 郑心炫¹, 林华贞¹, 林欣², 黄柳菁^{1,*}

¹ 福建农林大学园林学院, 福州 350002

² 云南大学生态学与环境学院, 昆明 650500

摘要: 植物功能性状与环境之间的关系是功能性状研究的重点, 环境因子驱使植物功能性状发生变化, 进而推动群落发生演替。以平潭岛 4 个不同演替阶段的森林植被(灌草丛、针叶林、针阔混交林、常绿阔叶林)为研究对象, 结合不同群落演替阶段的物种特征和群落结构, 分析海岛不同演替阶段茎、叶功能性状的变化规律, 以及功能性状与环境因子的关系。结果表明: (1) 随着演替的进行, 土壤养分和水分逐渐增加, 土壤 pH 逐渐下降。比叶面积(SLA)、叶片氮含量(LNC)、叶片磷含量(LPC)、茎氮含量(SNC)、茎磷含量(SPC)下降后上升, 叶厚度(LT)、叶片碳含量(LCC)、茎碳含量(SCC)与之相反, 叶干物质含量(LDMC)、茎组织密度(STD)逐渐上升。(2) 冗余分析表明, 演替早期植物主要分布在土壤 pH、容重高的贫瘠环境, 拥有较高 SLA、SNC、SPC、LPC 的性状组合; 演替后期植物主要分布在土壤养分和水分高的肥沃环境, 拥有较高的 STD、LDMC、LCC、LNC 的性状组合。其中, 土壤有机质和全氮含量是影响海岛植物演替过程中功能性状变化的关键环境因子。研究海岛植物功能性状与环境之间的关系随演替的变化规律, 探讨各演替阶段功能性状和环境特征, 以及功能性状如何响应环境变化。旨在为今后选择合适的树种进行海岛植被修复和重建提供依据。

关键词: 植物功能性状; 海岛; 演替阶段; 土壤因子; 生态策略

Summary of changes in plant functional traits and environmental factors in different successional stages of island plants

ZHANG Zengke¹, ZHENG Xinxuan¹, LIN Huazhen¹, LIN Xin², HUANG Liujing^{1,*}

¹ College of Landscape Architecture, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China

² School of Ecology and Environmental Science, Yunnan University, Kunming 650500, China

Abstract: The relationship between plant functional traits and environment is the focus of functional traits research. Environmental factors drive the changes in plant functional traits, which in turn promote community succession. Based on the forest vegetation of four different succession stages (shrub-grassland, coniferous forest, mixed wood, and broadleaf forest) in Pingtan Island, this study combined the species characteristics and community structure of different community successional stages. We analyzed the changes in stem and leaf functional traits in different succession stages of island plants. Moreover, we explored the relationship between plant functional traits and environmental factors. The results showed the following. (1) With progress in succession, soil nutrient and water content gradually increased and the soil pH gradually decreased. The specific leaf area (SLA), leaf nitrogen content (LNC), leaf phosphorus content (LPC), stem nitrogen content (SNC), and stem phosphorus content (SPC) decreased initially, and then increased. Meanwhile, the leaf

基金项目: 福建省自然科学基金面上项目(2018J01699); 国家自然科学基金项目(31800401); 福建省教育厅科技项目(JAT170198)

收稿日期: 2018-07-05; **网络出版日期:** 2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: huanglj@fafu.edu.cn

thickness (LT), leaf carbon content (LCC), and stem carbon content (SCC) increased initially, and then decreased. The leaf dry matter content (LDMC) and stem tissue density (STD) gradually increased. (2) The redundancy analysis showed that the early succession plants were mainly distributed in barren environments with high soil pH and high bulk density, and they presented higher SLA, SNC, SPC, and LPC. Plants in the late succession stages were mainly distributed in fertile environments with high soil nutrient and water content, and they presented higher STD, LDMC, LCC, and LNC. Therefore, soil organic matter and total nitrogen are the important environmental factors that affect the functional traits of island plants succession. We studied the relationship between plant functional traits and environment along with the changes in succession, understood the functional traits and environmental characteristics of each succession stage, and revealed how plant functional traits adapted to the environmental changes. The study provides the basis for the selection of suitable tree species for island vegetation restoration and reconstruction in the future.

Key Words: plant functional trait; island; community succession; soil factor; ecological strategy

植物功能性状是指显著影响植物存活、生长、繁殖和最终适合度的形态、生理特征^[1],是植物在漫长进化中对外界环境的适应产物,能够响应生存环境的变化并对生态系统功能有一定影响^[2]。植物功能性状作为植物与环境之间的桥梁,其变化主要表现在器官(叶片、茎、根和生殖结构)间营养元素分配及形态结构的差异上^[3]。其中,叶片作为植物最敏感的器官,叶功能性状(如:比叶面积、叶干物质、叶氮含量、叶磷含量等)承载较多环境变化信息,与植物生物量及其资源获取和利用密切相关^[4]。茎作为支撑地上组织,存储和运输器官,茎功能性状(如:茎组织密度、茎氮含量、茎磷含量等)对植物的生长和分布具有重要的指示作用,且反映植物的生长速率和抵御能力^[5]。土壤因子是影响群落物种生长的重要环境因子,被认为是群落植物功能性状的主导者^[6]。以往研究多为叶功能性状与环境因子之间的关系^[7-8],综合叶功能性状和茎功能性状与环境之间的关系更能揭示植物对环境的适应策略。

群落的演替不是单一物种替代的过程,而是大量功能性状相互调节适应环境的结果^[9]。运用功能性状代替物种的方法更加有效揭示演替的驱动力,明确不同演替阶段植物的生态策略^[10]。相关研究表明:随着演替的进行土壤养分和水分逐渐增加,群落结构更趋复杂,林冠下层光资源减小^[11]。随着环境的变化植物从开放策略逐渐转向保守策略,早期植物具有较高的生长速率和资源获取能力,表现为高的比叶面积(Specific leaf area, SLA)、叶氮含量(Leaf nitrogen concentration, LNC)、叶磷含量(Leaf phosphorus concentration, LPC)和光合速率,低的叶干物质(Leaf dry matter content, LDMC)、茎组织密度(Stem tissue density, STD)、叶厚度(Leaf thickness, LT)和叶寿命^[12];中后期植物增强营养存储和抵御能力,表现为较低的 SLA、LNC、LPC 和光合速率,较高的 LDMC、STD、LT^[13]。但也有与之相反的结果,Reich 等^[14]指出演替后期 SLA 最大,Craven 等^[15]指出 LNC 随着演替的进行不断增加。这些变化说明植物在不同演替阶段采取相应的生态策略和竞争能力。因此,关于植物功能性状的演替动态研究成为生态学研究的热点。

海岛具有特殊的地理位置、有限的面积和显著的地理隔离,阻碍了物种交流,使其在小面积内产生大量的特有种,成为生物学的自然实验室^[16]。平潭岛是全国第五大岛,福建第一大岛。近年来随着人类活动和频繁的自然灾害等各种动力耦合的作用下,平潭岛生态系统遭到严重破坏,表现出复杂的脆弱性,导致物种多样性下降、部分特有种濒临灭绝、植被结构单一、功能衰减和演替逆向等问题^[17]。其森林植被亟需引起重视。为了研究平潭岛森林群落不同演替阶段的植物功能性状与环境的变化规律,在平潭岛选取灌草丛、针叶林、针阔混交林、常绿阔叶林 4 个演替群落,测定与植物生长速率、竞争能力和抵御能力、资源利用力相关的 10 个植物功能性状,以及 5 个主要土壤因子,旨在探讨:(1)海岛森林群落主要环境因子和群落水平茎、叶功能性状随演替的变化规律?(2)不同演替阶段植物功能性状对环境因子有何响应?(3)影响植物功能性状变化的关键环境因子是哪些?

1 研究区域和调查方法

1.1 研究区域概况

研究区域位于福建省平潭岛,地理位置为 $119^{\circ}32'—120^{\circ}10'E$, $25^{\circ}15'—25^{\circ}45'N$ 。平潭岛属于南亚热带海洋性季风气候,气温适宜,温暖湿润,雨量充沛,夏长冬短,霜少无雪,无霜期达 326 d。年均温 $19.4^{\circ}C$;年平均日照数为 1700—1980 h;年平均降水量为 900—2100 mm,多集中在 2—6 月,11 月至次年 1 月为旱季;年平均蒸发量(1917.4 mm)远远超过降雨量;年均风速 9.0 m/s,每年 7 级以上大风 125 d,7—9 月常受台风影响。全岛无江河水系,淡水资源缺乏。土壤类型为红壤、风沙土及盐土壤,水土流失严重,土层薄,养分含量低。岛上植物生境不良,自然植被稀疏,种类少,优势种相对明显,群落结构单一,均呈现明显旱中生特征。平潭岛分布以黑松 *Pinus thunbergii*、台湾相思 *Acacia confusa* 和木麻黄 *Casuarina equisetifolia* 等为主要建群优势种,同时分布着海滨特色的植物种类:如滨柃 *Eurya emarginata*、秋茄 *Kandelia candel* 和海滨藜 *Atriplex maximowicziana* 等^[17]。

1.2 群落调查和样地描述

在对平潭岛林区进行大量踏查的基础上。运用空间代替时间的方法,选择 4 个不同演替阶段的森林群落,分别是灌草丛、针叶林、针阔混交林、常绿阔叶林。在灌草丛阶段随机选择 4 个 $10\text{ m}\times 10\text{ m}$ 的灌木样方,针叶林阶段随机选择 3 个 $20\text{ m}\times 20\text{ m}$ 乔木样方,针阔混交林阶段随机选择 4 个 $20\text{ m}\times 20\text{ m}$ 的乔木样方,阔叶林阶段随机选择 5 个 $20\text{ m}\times 20\text{ m}$ 的乔木样方,共 16 个样方进行植被调查。调查所有胸径 $\geq 1\text{ cm}$ 的乔木,记录树高、胸径、冠幅;并在乔木样方沿内对角线设置 4 个 $5\text{ m}\times 5\text{ m}$ 的灌木样方,调查灌木的种类、株数、株高、基径和盖度;然后在每个灌木样方中心选取一个 $1\text{ m}\times 1\text{ m}$ 的草本样方,调查草本的种类、株高和盖度。同时用生长锥测量各样方主要树种的年龄,并记录主要植被类型、物种数、物种名、物种高度、植株年龄、坡向、坡度和坡位,经纬度和海拔高度。

群落调查后,计算每个样地乔木层、灌木层、草本层物种的重要值,重要值大于 0.1 为该样地的优势种。灌草丛阶段主要优势种有梵天花 *Urena procumbens*、胡颓子 *Elaeagnus pungens*、蓬蘽 *Rubus hirsutus*、野牡丹 *Melastoma candidum*、五节芒 *Miscanthus floridulus*、地毯草 *Axonopus compressus*、铺地黍 *Panicum repens*;针叶林阶段主要优势种有黑松、湿地松 *Pinus elliotii*、豺皮樟 *Litsea rotundifolia*、梵天花、野牡丹、梔子 *Gardenia jasminoides*、弓果黍 *Cyrtococcum patens*、山菅兰 *Dianella ensifolia*、五节芒、海金沙 *Lygodium japonicum*、雀稗 *Paspalum thunbergii*、菝葜 *Smilax china*;针阔混交林阶段优势种有滨柃、豺皮樟、黑松、台湾相思、湿地松、木麻黄、菝葜、车桑子 *Dodonaea viscosa*、九节 *Psychotria rubra*、两面针 *Zanthoxylum nitidum*、野牡丹、朱砂根 *Ardisia crenata*、胡颓子、芒萁 *Dicranopteris dichotoma*、五节芒、弓果黍、细柱西番莲 *Passiflora gracilis*;阔叶林阶段优势种有豺皮樟、麻楝 *Chukrasia tabularis*、朴树 *Celtis sinensis*、滨柃、赤楠 *Syzygium buxifolium*、台湾相思、木麻黄、九里香 *Murraya exotica*、朱砂根、海金沙、芒萁、禾叶山麦冬 *Liriope graminifolia*、五节芒、菝葜。各样地地形因子和群落特征结构见表 1。

1.3 植物功能性状的取样和测量

选取与物种的生长速率、竞争能力、资源利用力和生态策略等密切相关 10 功能性状,详细信息见表 2。

选取重要值大于 0.1 的优势种,进行茎、叶采集和测量。确定优势种后,在每个样地中,每个优势种选择 5 株或 10 株(乔木、灌木为 5 株,草本为 10 株)生长成熟、发育良好的个体,采集完全展开、没有病虫害的当年叶片,并从东南西北 4 个方向采集,以消除太阳位置对叶片氮含量的影响。乔木选取在树冠外层枝条上的叶片。灌木采集植物个体较大且向阳的叶片。乔木和灌木通常先采下枝条,再用剪刀剪下叶片,草本则直接剪下叶片(均不带叶柄)。对于每一株植物,采集 5—10 片完好成熟的叶片和 5—10 根($1\text{ cm}\leq \text{DBH}\leq 2\text{ cm}$)枝条,采集时间为 2017 年 7—9 月。叶面积通过叶面积仪(LI-COR 3100C Area Meter, LI-COR, USA)测定。叶片样品置于 $60^{\circ}C$ 烘箱烘至恒重,一般为 72 h,称取叶片干重。 $\text{SLA}=\text{叶面积}/\text{叶片干重}$ 。 $\text{LDMC}=\text{叶片干重}/\text{叶片鲜重}$ 。

LT 选用精度为 0.01 mm 游标卡尺,在叶片上沿着主脉 0.25 cm 处均匀选 3 个点,测量叶片厚度,3 个厚度的平均值即叶片厚度。茎样品去皮之后用水替代法测定其体积,随后置于 103℃ 的烘箱,烘至恒重,一般为 72 h,后称重测定干重。STD=茎干重/茎体积。烘干后的叶片和茎样品进行碳、氮、磷含量的测定。碳、氮含量用元素分析仪测定(Isoprime vario ISOTOPE cube, Germany),磷含量通过钼锑抗比色法测定。

表 1 不同演替阶段地形因子和群落特征(平均值±标准差)

演替阶段 Succession stage	地形因子 Terrain factor		群落结构特征 Community structure characteristics			
	海拔 Elevation/m	坡度 Slope/(°)	多样性 Shannon-Wiener	丰富度 Abundance	多度 Richness	平均株高 Mean height
5 年灌草丛 5-year-old shrub-grassland	86.7 (±71.6) a	10.0 (±4.1) a	1.21 (±0.81) a	15.25 (±5.62) a	1936.00 (±1069.39) a	0.67 (±0.178) a
15 年针叶林 15-year-old coniferous forest	31.0 (±24.6) a	12.0 (±9.08) a	2.02 (±0.38) ab	20.00 (±3.46) a	856.33 (±405.88) a	5.29 (±3.57) b
25 年针阔混交林 25-year-old mixed wood	95.2 (±89.4) a	19.5 (±12.3) a	2.51 (±0.16) b	30.25 (±2.22) ab	855.5 (±538.47) a	3.23 (±1.06) ab
35 年阔叶林 35-year-old broadleaf forest	118.0 (±101.1) a	18.0 (±12.3) a	2.21 (±0.09) ab	23.25 (±5.06) b	752.00 (±287.80) a	5.20 (±1.39) b

不同字母代表显著差异($P<0.05$)

表 2 所选植物功能性状及生态意义

植物功能性状 Plant functional traits	缩写 Abbreviation	单位 Unit	生态意义 Ecological meaning
比叶面积 Specific leaf area	SLA	m ² /kg	反映植物获取资源能力,与植物生长率和光合速率相关 ^[18] 。
叶干物质 Leaf dry matter content	LDMC	g/kg	反映植物生态行为差异和资源获取能力,较高意味着具有更强的抵抗物理性伤害的能力 ^[19] 。
叶厚度 Leaf thickness	LT	mm	与植物可利用的营养有关,并与叶片细胞的体积和水分储备变化相关。
茎组织密度 Stem tissue density	STD	mg/mm ³	与植物竖向生长的结构性支撑力、生长速率、防御能力有关 ^[20] 。
茎碳含量 Stem carbon content	SCC		
茎氮含量 Stem nitrogen content	SNC	g/kg	与最大光合速率和植株养分的留存有密切的关系,
茎磷含量 Stem phosphorus content	SPC		并影响植物代谢和生长发育 ^[21]
叶碳含量 Leaf carbon content	LCC		
叶氮含量 Leaf nitrogen content	LNC		
叶磷含量 Leaf phosphorus content	LPC		

1.4 土壤取样

采集植物样品的同时,用土钻采集土壤样品。每个样地运用梅花五点取样法取 5 个直径为 4 cm,长度为 20 cm 的土样。同时在样地中心位置用环刀取样,用于测定土壤容重(Bulk density, BD)和土壤含水量(Water content, WC)。将土钻土样自然风干后,进行化学性质测定,具体指标包括 pH 值(pH value)、有机质(Soil organic matter, SOM)、全氮(Total nitrogen, TN)和全磷(Total phosphorus, TP),所有的土壤测定方法依据国家林业行业标准执行。

1.5 数据处理

群落水平功能性状值(CWM)是测定物种水平的功能性状值,以物种多度为基础进行加权平均,得到各性状在群落水平的平均功能性状值。每个群落的功能性状值由 R 3.5.0 里面的 FD 软件包完成。

对每个土壤因子和功能性状运用 One-way ANOVAs 检验和多重比较(Tukey HSD),进而得出土壤因子和

功能性状在不同演替阶段的变化规律。为了进一步验证植物功能性状与环境因子的关系,将植物功能性状值与环境因子做冗余分析(redundancy analysis, RDA),冗余分析由 Vegan 软件包完成,以上分析均由 R. 3.5.0 完成。

2 结果

2.1 土壤因子的变化规律

TN、TP、WC、pH 在不同演替阶段呈现出显著差异(图 1)。随着演替进行,TN、SOM 逐渐增加;土壤 pH 逐渐减小;BD、TP、WC 呈中间低两边高的态势。总之,随着演替的进行土壤养分和水分逐渐增加,pH 值逐渐减小。

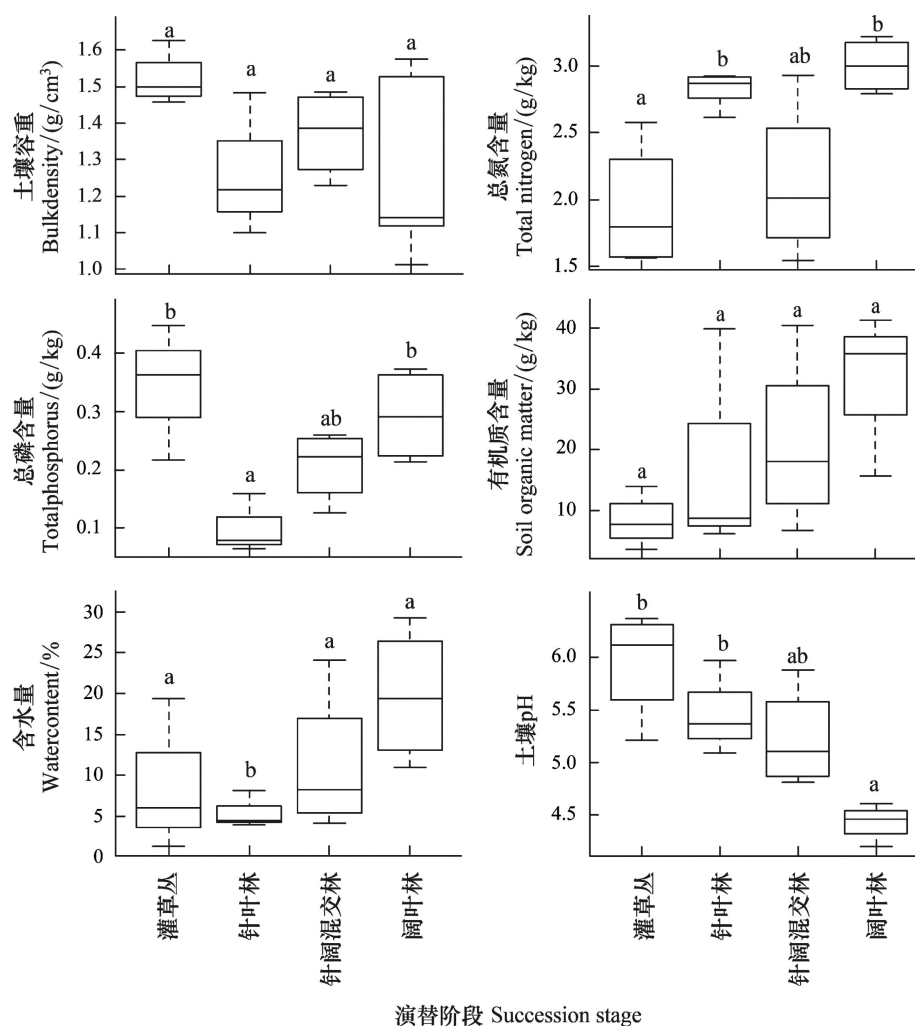


图 1 平潭岛不同演替阶段森林群落土壤因子的变化规律

Fig.1 Variations of soil factors during different successional stages of forest community in Pingtan Island

不同的字母表示差异显著 ($P < 0.05$)

2.2 海岛植物功能性状随演替的变化规律

2.2.1 不同演替阶段叶功能性状的变化规律

除 SLA、LCC 之外,其余叶功能性状均随着演替而显著变化(图 2)。LDMC 随着演替的进行呈逐渐上升的趋势,灌草丛与针叶林和阔叶林呈显著差异 ($P < 0.05$);LT 随演替的进行呈上升后下降的趋势,灌草丛与针叶林和针阔混交林呈显著差异 ($P < 0.05$);LNC 随演替的进行呈下降后上升的趋势,针叶林与阔叶林存在显著

差异 ($P < 0.05$); LPC 随着演替的进行呈下降后上升的趋势, 灌草丛与针叶林存在显著差异 ($P < 0.05$)。

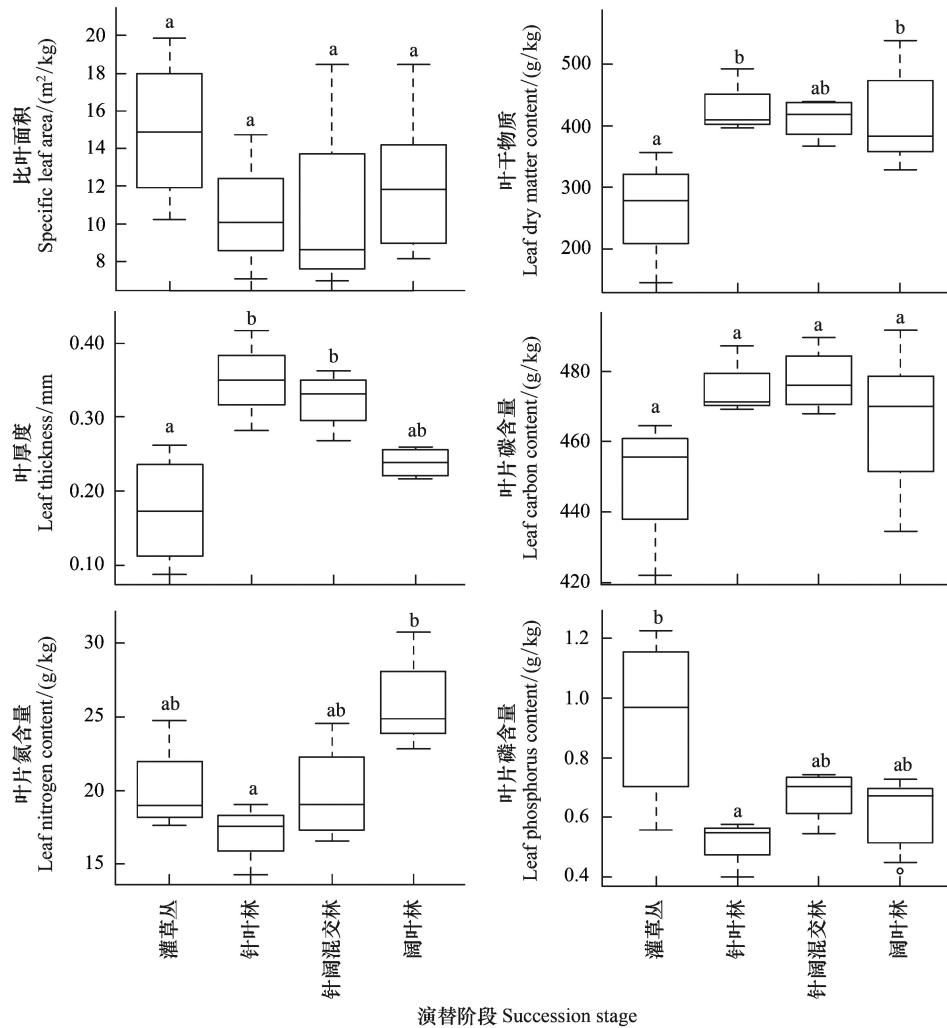


图2 平潭岛不同演替阶段森林群落叶功能性状的变化规律

Fig.2 Variations of leaf functional traits during different successional stages of forest community in Pingtan Island

2.2.2 不同演替阶段茎功能性状的变化规律

除 SCC 之外, 其余茎功能性状均随着演替而显著变化 (图 3)。STD 随演替的进行呈上升的趋势, 灌草丛与针阔混交林呈显著差异 ($P < 0.05$); SNC 随演替的进行呈下降后上升的趋势, 灌草丛和针阔混交林呈显著差异 ($P < 0.05$)。SPC 随着演替的进行呈下降趋势, 灌草丛和阔叶林呈显著差异 ($P < 0.05$)。

2.3 功能性状和环境因子之间的关系

土壤因子与植物功能性状的关系 (图 4)。SOM、TN 是影响海岛植物演替过程中功能性状变化的主要土壤因子。SLA 与 pH 呈正相关; LPC 和与土壤 TP 呈正相关; SPC、SNC 与土壤 BD 呈正相关, 与土壤 WC 呈负相关; LNC 与土壤 TN 呈正相关; LDMC、LT、LCC、STD 与土壤 TN、WC、SOM 正相关, 与土壤 pH、BD 呈负相关。就演替阶段来看, 演替早期灌草丛阶段主要分布在土壤 TP 含量高, TN、WC、SOM 相对低的环境, 演替后期的阔叶林阶段主要分布在土壤 TN、WC、SOM 高, 而土壤 pH 较低的环境中。

3 讨论

3.1 海岛植被不同演替阶段植物功能性状的变化规律

对海岛植被不同演替阶段的功能性状进行方差分析及多重检验, 结果表明随着演替的进行, SLA、LNC、

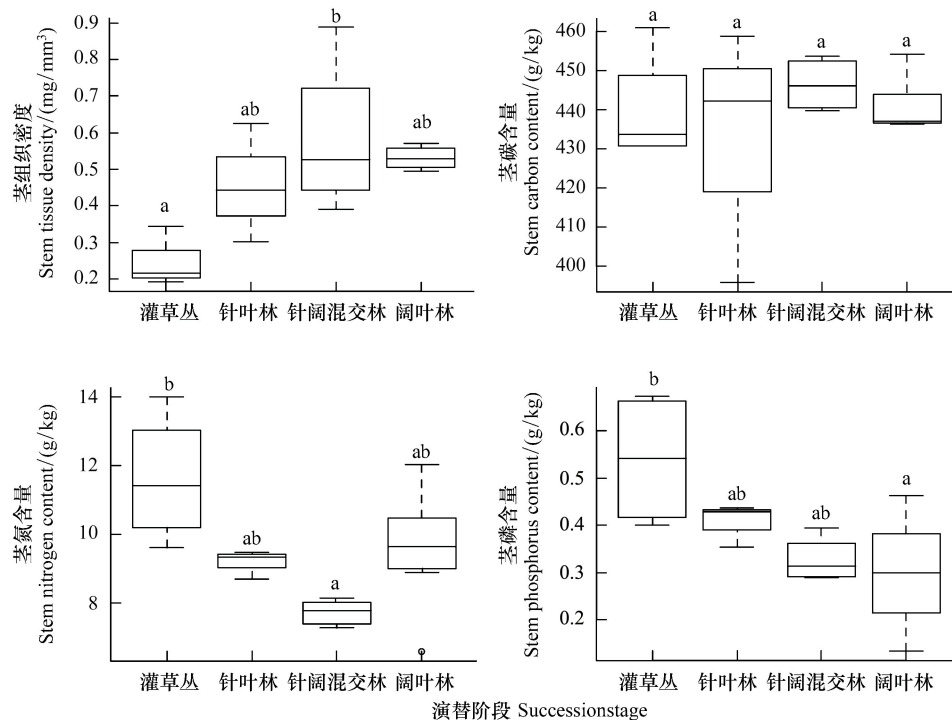


图3 平潭岛不同演替阶段森林群落茎功能性状的变化规律

Fig.3 Variations of stem functional traits during different successional stages of forest community in Pingtan island

LPC、SNC、SPC 呈下降后上升的趋势,LT、LCC、SCC 呈上升后下降的趋势,LDMC、STD 呈逐渐上升趋势。SLA 和 LT 与植物获取资源和保存养分能力密切相关。叶片 SLA 越小,LT 越厚,则有利于提高养分利用率和水分保存率。相反,有利于增强植物捕获资源的能力^[20]。通过对比亚热带的大陆和海岛植物功能性状^[23-25],发现海岛这个特殊环境植株矮小,叶片 SLA 小、LT 厚,导致 SLA 在 4 个演替阶段无显著差异。可能因为海岛风沙大、土壤相对贫瘠且盐渍化、紫外线辐射强,植物生境资源有限。植物采用降低 SLA、增加 LT,用于减小被台风清除的危害,并防止水分流失和资源消耗。此结果与低 SLA 和厚 LT 的植物能更好地适应资源贫瘠和干旱的环境研究结论相符^[26]。就演替阶段而言,随着演替进行 SLA 减小后增大,LT 与之相反。针叶林阶段 SLA 最低、LT 最厚,阔叶林 SLA 增大、LT 变薄。针叶林由于强烈的太阳辐射,叶片通常表现为厚而小的保水性状来适应干旱强光的环境^[27],当群落发展到阔叶林阶段时,光线相对较弱,植被通过增加 SLA,减小 LT 来充分捕获光资源^[28]。LDMC、STD 随着演替的进行呈现逐渐上升的趋势,LDMC、STD 高的植物生长速率低,保存营养和抵抗物理胁迫能力强^[20]。说明海岛植物逐渐向慢生树种发展,并拥有较强的抵抗海风和抵御病原体等物理胁迫能力。

C、N、P 是植物生长的必需元素,对植物生长发育起到关键作用^[29]。植物 LCC、LNC、LPC 是反映群落结构、功能和养分限制的重要指标,并与植物光合作用密切相关。LNC、LPC 在针叶林阶段达到最低,随后逐渐上升。究其原因可能与各个演替阶段土壤的养分含量相关,本研究发现 LNC、LPC 与土壤 TN、TP 在演替过程中变化趋势一致,且呈正相关,表明土壤养分对植物功能性状有较大的调节作用。其次,与物种组成相关,针叶植物叶片的 N 含量均显著低于阔叶树,蕨类植物的 N、P 含量均显著高于种子植物^[30]。调查发现演替后期阔叶林林下出现较多阴生蕨类植物。

3.2 海岛植物不同演替阶段的生态策略

植物功能性状与环境之间的关系是功能性状研究的核心问题,演替驱动的环境因子对性状-环境有强烈的影响,不同演替阶段,植物通过功能性状适应光、水分和养分的变化^[31]。研究发现,随着演替的进行土壤养分和水分呈增加的趋势,土壤 pH 呈减小趋势,多数植物功能性状在不同演替阶段呈显著差异(除 SLA、SCC、

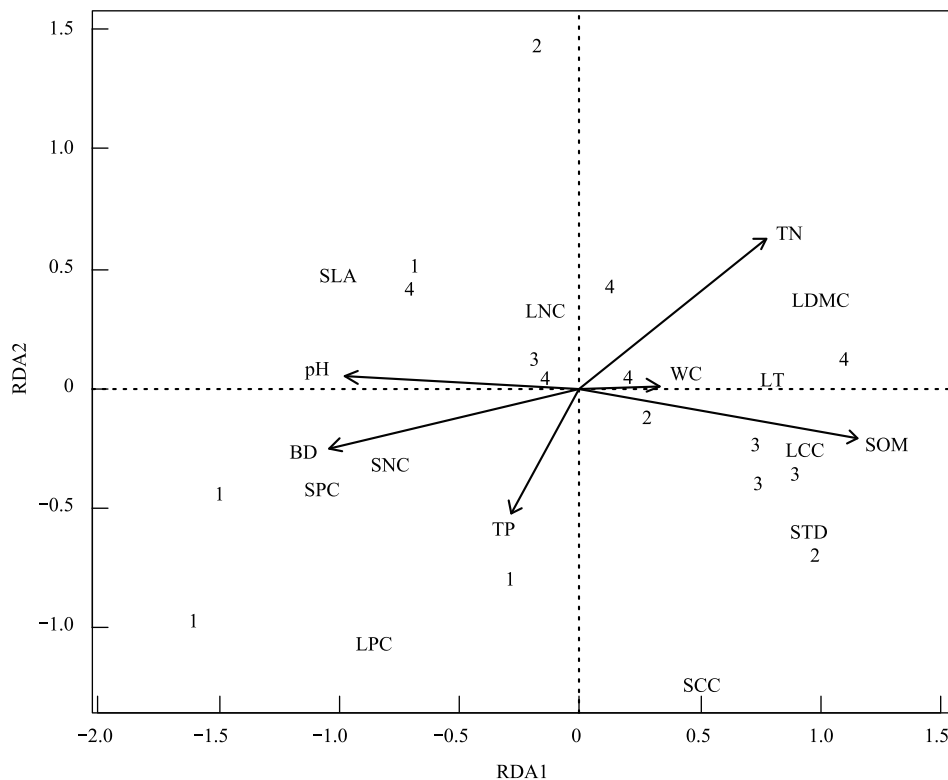


图4 冗余分析(RDA)显示群落植物功能性状与土壤因子的关系

Fig.4 A biplot for redundancy analysis showing the relationships between plant function traits and soil factors

1—4 数字分别代表样方所在的演替阶段:1:灌草丛, shrub-grassland; 2:针叶林, coniferous forest; 3:针阔混交林, mixed wood; 4:阔叶林, broadleaf forest. 冗余分析(RDA)植物功能性状和环境之间的相关性:箭头连线及两个线段的夹角的大小表示植物功能性状和环境的相关性,连线越长,说明相关性越大,反之越小;夹角角度为 0° — 90° 之间时,两个变量之间呈正相关关系;当夹角角度为 90° — 180° 之间时,二者之间呈负相关关系;当夹角角度为 90° 时,表示二者没有显著的相关关系^[22]

LCC)。冗余分析(RDA)表明土壤养分与叶营养元素密切相关,与茎营养元素的关系次之。其中,SOM、TN 是影响海岛植物演替过程中功能性状变化的主要土壤因子。

灌草丛阶段,土壤 pH 较高,而土壤 TN、SOM、WC 含量较低,虽然群落物种多度较高,但物种多样性和丰富度最低,群落结构单一。主要优势种有铺地黍、五节芒、梵天花等一二年生草本和落叶灌木,这些植物寿命短、生长快,采取薄叶片,高 SLA、LPC,低 LDMC、STD 的性状组合,拥有快速获取资源的开放策略;针叶林阶段群落物种多样性和丰富度均有所增加。但由于群落内土壤 TP、SOM 和 WC 含量较低,光照强烈,对阔叶树种起到限制作用,促进阳性针叶类树种的生长^[32]。黑松和湿地松作为针叶林阶段主要树种,表现为植株高、叶片寿命长,SLA、LNC、LPC 较小,LDMC、LT 高的保守策略。研究表明,在干旱条件下植物为了维持自身的新陈代谢,采取减小 SLA、增加 LDMC、LT,有利于减少水分蒸腾,提高水分利用率^[33]。针叶林中阔叶植物,如野牡丹、滨柃、菝葜也通过叶片被毛、革质化、植株刺生等特征来适应强光和土壤贫瘠干旱的环境;针阔混交林阶段土壤 TP、TN、SOM 和 WC 含量逐渐增加,林冠层光线适中,均能适合针叶树和阔叶树生存^[28]。因此,群落内物种多样性和丰富度也达到峰值,该阶段物种丰富,群落结构复杂。SLA、LCC、LNC、LPC 和 STD 随着生境环境改善而增加,LT、SNC、SPC 与土壤 TN、SOM 和 WC 负相关,所以 LT、SNC、SPC 逐渐降低;阔叶林阶段群落郁闭度较大,促进大多数耐阴阔叶树种的生长,由于不能满足针叶树种的更新,群落物种多样性、丰富度和多度均下降。但阔叶林凋落物丰富,增加了土壤养分,改善了土壤性质^[34]。在这种光线不足,土壤 TN、TP、SOM 和 WC 高的条件下,植物通过增大 SLA、LNC、LPC,减小 LT 来充分捕获和利用光资源,并提高 LDMC、STD,增强资源的保存能力,有效防御海岛风暴潮和盐雾的自然危害。

综上所述,海岛森林群落从灌草丛到阔叶林,环境条件由高光强、低土壤养分和水分含量过渡到适宜光照、高土壤养分和水分条件;群落物种由喜光、速生、耐贫瘠过渡到耐阴、慢生树种;群落物种多样性和丰富度在针阔混交林阶段达到峰值,后逐渐降低;植物根据演替过程环境因子、物种组成和群落结构的变化,协调茎、叶功能性状在不同演替阶段采取相应的生态策略。

4 结论

海岛森林植被自然演替过程中环境因子差异较大,各演替阶段的物种依赖多种性状应对各种环境条件,从而产生整体的适应性,即植物综合环境因子采取最优的生态策略,因此在特定的演替阶段中表现出特定功能性状组合。多数环境因子对植物功能性状有限制作用,同时大多数植物功能性状也只能在特定环境条件下发挥其功能。其中,土壤有机质和全氮含量是海岛植物演替过程中功能性状变化的主要影响因子。本文明确指出了平潭岛植物演替阶段植物功能性状和环境特征,以及功能性状对环境的响应机制,旨在为今后不同生境条件下进行海岛植被修复和重建时选取合适的物种提供理论依据。

致谢:感谢福建农林大学园林学院对野外调查工作的支持,福建农林大学森林生态-稳定同位素研究中心对实验给予帮助。

参考文献 (References):

- [1] 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.
- [2] 孟婷婷,倪健,王国宏.植物功能性状与环境 and 生态系统功能. *植物生态学报*, 2007, 31(1): 150-165.
- [3] 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.
- [4] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [5] 路兴慧,丁易,臧润国,邹正冲,黄卢标.海南岛热带低地雨林老龄林木本植物幼苗的功能性状分析. *植物生态学报*, 2011, 35(12): 1300-1309.
- [6] 李丹,康萨如拉,赵梦颖,张庆,任海娟,任婧,周俊梅,王珍,吴仁吉,牛建明.内蒙古羊草草原不同退化阶段土壤养分与植物功能性状的关系. *植物生态学报*, 2016, 40(10): 991-1002.
- [7] 刘贵峰,刘玉平,达福白乙拉,程伟燕,高学磊,姜丽丽.大青沟自然保护区主要森林群落优势种的叶性状. *生态学报*, 2017, 37(14): 4646-4655.
- [8] 盘远方,陈兴彬,姜勇,梁士楚,陆志任,黄宇欣,倪鸣源,覃彩丽,刘润红.桂林岩溶石山灌丛植物叶功能性状和土壤因子对坡向的响应. *生态学报*, 2018, 38(5): 1581-1589.
- [9] Chai Y F, Yue M, Wang M, Xu J S, Liu X, Zhang R C, Wan P C. Plant functional traits suggest a change in novel ecological strategies for dominant species in the stages of forest succession. *Oecologia*, 2016, 180(3): 771-783.
- [10] Kahmen S, Poschlod P. Plant functional trait responses to grassland succession over 25 Years. *Journal of Vegetation Science*, 2010, 15(1): 21-32.
- [11] 许洛山,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.
- [12] Muscarella R, Uriarte M, Aide T M, Erickson D L. Functional convergence and phylogenetic divergence during secondary succession of subtropical wet forests in Puerto Rico. *Journal of Vegetation Science*, 2016, 27(2): 283-294.
- [13] Castro H, Lehsten V, Lavorel S, Freitas H. Functional response traits in relation to land use change in the Montado. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2010, 137(1/2): 183-191.
- [14] Reich P B, Wright I J, Cavender-Bares 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.
- [15] Craven D, Hall J S, Berlyn G P, Ashton M, Van Breugel M. Changing gears during succession: shifting functional strategies in young tropical secondary forests. *Oecologia*, 2015, 179(1): 293-305.
- [16] Stuessy T F, Jakubowsky G, Gómez R S, Pfosser M, Schlüter P M, Fer T, Sun B Y, Kato H. Anagenetic evolution in island plants. *Journal of*

- Biogeography, 2010, 33(7): 1259-1265.
- [17] 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.
- [18] Poorter L. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. Functional Ecology, 1999, 13(3): 396-410.
- [19] Méndez-Alonzo R, Ewers F W, Sack L. Ecological variation in leaf biomechanics and its scaling with tissue structure across three mediterranean - climate plant communities. Functional Ecology, 2013, 27(2): 544-554.
- [20] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich D E, Reich P B, Ter Steege H, 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.
- [21] 卜文圣, 臧润国, 丁易, 张俊艳, 阮云泽. 海南岛热带低地雨林群落水平植物功能性状与环境因子相关性随演替阶段的变化. 生物多样性, 2013, 21(3): 278-287.
- [22] Lepš J, Šmilauer P. Multivariate Analysis of Ecological Data Using CANOCO. Cambridge: Cambridge University Press, 2003:1149-166.
- [23] 黄永涛. 亚热带常绿阔叶混交林的功能性群落结构及其动态研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2016.
- [24] 赵文霞. 亚热带常绿阔叶林常见树种根茎叶功能性状研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2016.
- [25] 丁佳, 吴茜, 闫慧, 张守仁. 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. 生物多样性, 2011, 19(2): 158-167.
- [26] Westoby M, Falster D S, Moles A T, Vesk P A, Wright I J. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. Annual Review of Ecology and Systematics, 2002, 33(1): 125-159.
- [27] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1997, 94(25): 13730-13734.
- [28] 张俊艳. 海南岛热带天然针叶林—阔叶林交错区的群落特征研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2014.
- [29] Vitousek P M, Porder S, Houlton B Z, Chadwick O A. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. Ecological Applications, 2010, 20(1): 5-15.
- [30] 韩文轩, 吴漪, 汤璐瑛, 陈雅涵, 李利平, 贺金生, 方精云. 北京及周边地区植物叶的碳氮磷元素计量特征. 北京大学学报: 自然科学版, 2008, 45(4): 855-860.
- [31] 宋光满, 韩涛涛, 洪岚, 张玲玲, 李晓波, 任海. 演替过程中植物功能性状研究进展. 生态科学, 2018, 37(2): 207-213.
- [32] Zhang J Y, Cheng K W, Zang R G, Ding Y. Environmental filtering of species with different functional traits into plant assemblages across a tropical coniferous-broadleaved forest ecotone. Plant and Soil, 2014, 380(1/2): 361-374.
- [33] Ackerly D, Knight C, Weiss S, Barton K, Starmer K. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. Oecologia, 2002, 130(3): 449-457.
- [34] Franklin J, Spears-Lebrun L A, Deutschman D H, Marsden K. Impact of a high-intensity fire on mixed evergreen and mixed conifer forests in the Peninsular Ranges of southern California, USA. Forest Ecology and Management, 2006, 235(1/3): 18-29.