

DOI: 10.20103/j.stxb.202212123571

周婷, 曾广宏, 刘碧颖, 廖慧璇, 张圆浩. 海滨乔木矮化现象及其环境因子驱动力. 生态学报, 2024, 44(3): 893-902.

Zhou T, Zeng G H, Liu B Y, Liao H X, Zhang Y H. Coastal tree dwarfing and its environmental driving forces. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(3): 893-902.

海滨乔木矮化现象及其环境因子驱动力

周 婷^{1,2,*}, 曾广宏^{1,2}, 刘碧颖^{1,2}, 廖慧璇^{2,3}, 张圆浩^{1,2}

1 中山大学生命科学学院, 有害生物控制与资源利用国家重点实验室, 广州 510275

2 中山大学国家公园与自然教育研究院, 广州 510275

3 中山大学生态学院, 广州 510006

摘要: 在海滨森林生态系统中, 乔木表现出以株高降低为主的特殊海滨矮化现象。阐明海滨植被在海滨生境胁迫下的矮化响应机制是实现海滨植被保护和恢复的关键环节。从海滨森林生态系统中乔木矮化的形态和作用机制的角度出发, 综述了这一矮化现象与海滨各生态胁迫因子之间的关联及作用机制的研究进展。海滨乔木受到了长期海滨大风和极端风暴的机械压力, 在形态上表现出茎粗、低矮的特征; 海滨贫瘠的土壤、特殊的盐胁迫和复合型的水分胁迫在导致乔木高度降低的同时降低了基径和胸径生长, 表现出瘦小的性状, 这与非地带性山地矮林中乔木矮化现象是不同的; 乔木的矮化也同样受到了海滨频发的火灾、极端光暴露或林内高郁闭度的光胁迫等环境因子的影响。这种乔木个体的矮化最终表现为海滨植被群落中乔木层的矮化。不可否认的是, 海滨乔木矮化现象是由多种因素交互作用下形成的, 但迄今为止, 学界对海滨矮化现象的主导环境驱动力的探讨尚处于初步阶段。在指出现有研究的不足之处的同时, 提出在未来的研究中, 应更多的关注全球变化下海滨森林矮化的多因素驱动模型, 并基于现行的植被分类系统, 提出了划分海滨矮化森林为新植被型的构想, 为海滨植物和植被的保护、恢复和分类提供了参考。

关键词: 海滨胁迫; 形态矮化; 生理响应; 植被

Coastal tree dwarfing and its environmental driving forces

ZHOU Ting^{1,2,*}, ZENG Guanghong^{1,2}, LIU Biying^{1,2}, LIAO Huixuan^{2,3}, ZHANG Yuanhao^{1,2}

1 School of Life Sciences, State Key Laboratory of Biocontrol, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China

2 National Park and Nature Education Research Institute, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China

3 School of Ecology, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510006, China

Abstract: In coastal forest ecosystems, tree dwarfing is a common phenomenon, mainly characterized by height reduction. Clarifying the response mechanism of coastal vegetation to the stress of coastal habitat that results in tree dwarfing is the key to the protection and restoration of coastal vegetation. This paper integrates the existing studies on dwarfing in coastal forest ecosystem, and summarizes the research progress on the relationship between the dwarfing phenomenon and various ecological stresses in coastal areas and the mechanism from the perspective of dwarfing morphology and physiological response mechanism. The coastal trees were subjected to the mechanical pressure of long-term coastal wind and extreme storm, showing the characteristics of thick stem and low height in morphology. The poor coastal soil condition, special salt stress, and compound water stress, however, lead to the decrease of height of trees, but also reduce the growth of base diameter and diameter at breast height, showing the character of thin, which is different from the phenomenon of tree dwarfing in non-zonal mountainous driven by non-zonal wind stress and dwarf forests driven by zonal water, temperature

基金项目: 国家科技基础资源调查专项(2019FY202300); 广东省基础与应用基础研究基金(2022A1515010931)

收稿日期: 2022-12-12; **网络出版日期:** 2023-11-08

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhout32@mail.sysu.edu.cn

conditions and elevation gradients. Tree dwarfing is also affected by the environmental factors such as frequent coastal fires, extreme light exposure or light stress due to high canopy density in the forest. The dwarfing of individual trees is finally manifested in the dwarfing of the tree layer in the coastal vegetation community. It is undeniable that the phenomenon of coastal tree dwarfing is formed by the interaction of various factors and these environmental stress factors also interact with each other, but so far, the academic community has not reached a conclusion on the key environmental driving force of coastal tree dwarfing and the discussion of this topic is still in the early stage. While pointing out the shortcomings of existing research, it is proposed that more attention should be paid to the multi-factor driving model of coastal forest dwarfing under global change in future research. For example, as a quantitative analysis tool that is different from the traditional systematic review, meta-analysis under this topic may provide some reference for the exploration of the quantitative morphological characteristics and the dominant driving force of coastal tree dwarfing phenomenon by integrating and analyzing the existing studies on stress-plant responses in coastal areas. Based on the current vegetation classification system, the idea of dividing coastal dwarfing forest into new vegetation types is proposed, which provides a reference for the protection, restoration, and classification of coastal plants and vegetation.

Key Words: coastal stress; morphology dwarfing; physiological response; vegetation

海滨森林生态系统是海滨植被中最重要的组成部分之一^[1],在防浪护岸^[2]和减缓气候变化^[3]等方面发挥着不可忽视的作用。同时,作为连接海洋和陆地的一种过渡型生态系统,海滨森林生态系统具有很强的复合性、脆弱性、边缘性和活跃性。海滨生境孕育了特有的植被特性,其中,乔木层的矮化现象也在海滨形成了特殊植被景观。矮化是植物受外界胁迫而产生的一种表观响应,这种现象多出现在高山生境的山脊、山顶中,并且形成山地矮林的非地带性植被类型。与此相似,在海滨生境下乔木物种也有着特殊的矮化现象,通常表现出更强的随着生态梯度的生长停滞^[4],且这种生长停滞在形态上表现为体型较小、干型低矮、分枝发达、叶片干物质质量较高等特征。类似于山地矮林,有学者提出海滨矮林这一概念来将其区别于典型植被类型^[5-6],但也有观点对这一说法持反对意见^[7],而厘清这种矮化的形成因素及驱动力对解决这个争议有着重要的参考意义。

海滨矮化现象通常被解释为植物功能性状对海滨特殊环境胁迫的响应。植物功能性状是植物对环境变化响应的结果^[8],它与气候、土壤、地形等环境因子存在显著的相关关系,是植物为适应环境条件变化在形态、生理等方面采取不同生态策略的结果^[9]。海滨生境中植物的功能性状对海滨环境胁迫的响应在 20 世纪末开始被逐渐关注,而海滨矮化现象的环境驱动力也被逐渐讨论,主要聚焦于风、盐、水温条件、土壤等海滨特殊胁迫因子上。值得注意的是,虽然已经开展了大量研究,但是海滨乔木矮化现象的主导环境驱动因子仍有待探究。本文通过整合海滨生境下乔木矮化现象与各种环境要素之间的关联,归纳海滨生境中受各生态要素胁迫导致矮化的驱动力,有助于深入理解海滨森林植物对海滨生态因子的响应机制、以期为海滨植被类型划分、生态系统的保护、植被恢复与保护与未来研究方向提供一定参考。

1 海滨风胁迫对乔木矮化的现象及机制

海滨长期风暴露会限制树高生长等一系列形态指标^[10],也会导致冠层降低^[11],其原因在于沿海林地中树木受到风干扰的影响要远比内陆的严重^[12]。除此之外,海滨乔木还遭受着极端风暴带来的生长受阻及破坏。如极端风暴事件的发生会在数年内抑制乔木的树高生长,随后才逐渐开始恢复^[13],海滨乔木也会因适应极端风暴的压力而提前停止径向生长^[13-14]。除了株高的矮化,其他形态性状也有特殊的响应,比如沿海乔木面对间歇性飓风会表现出胸径、基径的增加^[15]和分枝的增多^[16]。

海滨乔木在面对风胁迫的响应机制表现为形态上的抗风性以及通过短期或长期选择性表达的生理上的抗风性。其一,在形态上,胸径、树高、冠幅和枝下高与植物抗风性呈现出很高的相关性^[17],海滨乔木这种抗

风性主要表现为静态拉力较大、弯曲角度较小的刚性树种以及静态拉力较小、弯曲角度较大的韧性树种^[18]。而海滨乔木,尤其是易被风的机械胁迫压断的刚性乔木,通常表现出矮化来应对这种胁迫。其二,在生理上,与高山生境类似,海滨乔木通过短时间内上调负责钙结合蛋白、抗病蛋白等基因的表达来应对极端风暴带来的突发机械刺激^[19],通过较强的渗透调节能力和抗氧化防御系统的生理调控来应对海滨大风,如海滨紫穗槐^[20]和黑松等^[21]。另外,也可以增加木质部的细胞数量从而减少茎长度和增加直径来应对长时间大风^[22]。

海边风胁迫不仅抑制了乔木个体的生长,同时也导致了海滨群落的乔木层矮化。由于海滨强风的影响,乔木倾向于分布在背风侧,迎风侧则通常由灌木和矮化乔木组成^[23];而更高的树木被台风和风暴摧毁后,幸存下来的年轻、矮小树木组成了新的群落,也造成了海滨植被乔木层的矮化现象^[24]。受到飓风影响的海岸森林植被表现出更丰富的冠层多样性,呈现出更为特殊的植被景观^[25]。因此,海风作为群落分布特征的筛选因子塑造了群落整体上的乔木层矮化,具体表现为矮化植被斑块状分布,乔灌分层模糊,盘根错节的扭曲景观。

综上,海滨风胁迫会直接对乔木的茎生长和形态产生影响(图1),而对抗风能力的研究也有助于深入了解海滨风胁迫与乔木响应及矮化机制上的关系,但是海滨强风与矮化程度的量化关系仍未得到足够关注,以至于无法根据现象进一步阐释海滨风胁迫与矮化之间驱动力的大小。同时,既然海滨风胁迫可以影响海边植被的乔木层组成,未来也值得更多地关注海滨植被的物种组成存在何种特征,这有利于进一步理解海滨植被及其特殊性。

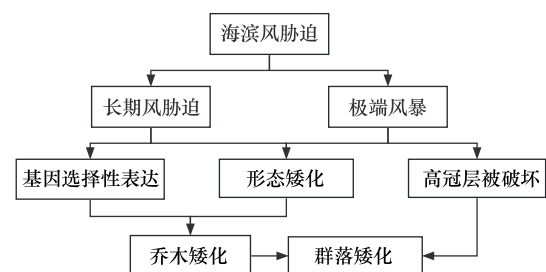


图1 海滨风胁迫导致乔木矮化的途径

Fig.1 Mechanistic pathways of tree dwarfing induced by coastal wind stress

2 海滨水分胁迫对乔木矮化的现象及机制

水分是直接影响植物生长的要素,在全球尺度主导着植物的分布规律^[26—27]。在小尺度的海滨生境中,水分胁迫可能驱动着乔木的高度降低和冠幅缩小。首先,由于土壤保水保肥能力差、蒸散量高、海水侵蚀严重的特性,海滨乔木被认为通常处于干旱的水分胁迫中。在株高上,干旱会导致落羽杉幼苗高度的大幅下降^[28],也会显著抑制松树、桦树的高度^[29]。在冠幅上,印度西海岸干旱地区的乔木在解除干旱后冠幅会显著增加^[30];对大西洋沿海森林的研究也发现随着土壤水分有效性降低,乔木冠层会向小体型收敛^[31]。其次,乔木也有可能受到水淹的胁迫。过早受到水淹更容易给幼苗的生长带来负面影响^[32];野外田间实验也发现水淹抑制了桉木幼苗地上部分的伸长^[33]。

由水分胁迫介导的海滨矮化在机制上表现为乔木面对海滨间歇性干旱和水淹引起的气孔导度降低和光合速率受限,而这一响应在与海滨其他胁迫交互作用时会被放大。比如在与温度的交互作用上^[34—35],全球气候变化下的海温逐年上升,导致海滨土壤温度上升和湿度下降,加剧了根系水分吸收的难度,从而加剧矮化^[36]。在与盐胁迫的交互作用上,随着盐雾输入的增加,乔木的气孔和叶绿体功能异常,阻碍叶片的蒸腾作用,降低对干旱的调节能力^[37],受到的干旱胁迫也被加剧^[38]。

这种胁迫因子间的交互作用也体现在了海滨生境的乔木层组成上。因为不同植物在海滨生境下对水分和温度双重胁迫的适应能力存在差异,有可能导致海滨生态系统的物种分布和植被类型显著不同。不同乔木对干旱胁迫的响应存在显著性差异^[39],乔木抗旱的可塑性与其生长环境和干旱持续时间也高度相关^[40]。同一物种的不同种源也可能对同一海滨下的水分胁迫产生不同的株高变化^[41—43],另外,因为对干旱和寒冷环境的耐受性不同,在相同胁迫下海滨种源的杉木在海滨表现出更高生存率和更显著的矮化特征^[41]。这使得海滨植被的乔木层组成相较于典型生境可能存在其矮化的特殊性。

综上,海滨的水分胁迫通常通过两条途径,即干旱和水淹导致矮化,不同乔木应对干旱的能力不同也造成了海滨植被组成的特殊性(图2)。值得关注的是,虽然在传统植物生理学中植物与水分的关系早已被探明,

但是在海滨背景下乔木生长与水分关系的研究通常还是停留在了两者的相关性上。同时,水分胁迫在海滨生境下会与多种其他的胁迫因子产生交互作用,而在这种特殊的生境,它们之间是否会产生新的机制和联系、他们作为生态筛对乔木矮化的驱动关系和主导地位是否发生改变,还需要在未来被进一步研究和探索。

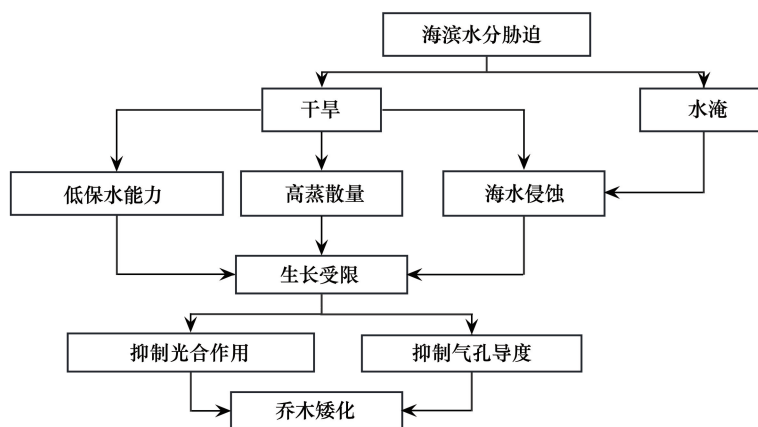


图2 海滨水分胁迫导致植物矮化的途径

Fig.2 Mechanistic pathways of plant dwarfing induced by coastal water stress

3 海滨盐胁迫对乔木矮化的现象及机制

盐分的胁迫同样加剧了海滨乔木高度上的矮化。在水温条件相似的海滨中,海盐的胁迫会导致近海乔木个体的株高显著低于远海个体^[44]。盐雾和盐渍的共同作用也造成了海滨乔木明显的株高降低,原因在于盐雾会导致叶片的坏死和脱落,土壤盐渍同样导致根的异常,如北美海岸的石楠在长期的盐雾和土壤盐胁迫下,引发了叶片脱落和根伸长受阻,保持了地上部分低矮的形态^[45];木麻黄株高的降低也被认为是由盐雾、盐渍对叶片和根系的抑制而产生的^[46-47]。此外,大量研究表明杨树^[48-49]、桤柳^[50]、北美红杉^[51]、桦叶鹅耳枥^[52]、台湾相思^[46]等乔木物种的株高也对海滨下的土壤盐胁迫产生了上述的株高矮化现象。而在其他的性状上,海滨乔木有着与面对风胁迫相反的表现。比如,面对盐雾胁迫时,大多数滨海乔木的干重显著降低、茎干瘦弱,且这种现象随着处理时间的增长而加剧^[53]。

在海滨生境中,随着盐雾输入的增加,乔木树高生长通常受到抑制^[38],这种矮化机制体现在了加剧水分胁迫和盐害两个方面。在加剧水分胁迫上面,盐雾会导致气孔和叶绿体功能异常,阻碍叶片的蒸腾作用,降低对干旱的调节能力^[37]。在盐害方面,盐雾也会促进组织坏死和叶片脱落,降低光合速率,提前停止径向生长^[54]。海水带来的土壤盐渍也会导致根系养分吸收、酶活性、细胞膜稳定性上的负面影响,进一步导致根系受损,同时高剂量的钠和氯的积累对植物甚至有致命的作用^[55]。这一现象也会通过加剧土壤总氮和速效氮的流失使得缺氮瘦弱的表现被进一步放大^[56-57]。

总体而言,盐主要通过盐雾和盐渍两条途径导致乔木矮化(图3)。但是海滨下盐不只存在抑制作用,在特定物种中或者处理下可能表现出正反馈,比如 Feng^[58]提出盐雾对植物生长的影响很大程度上取决于盐雾的强度、土壤营养条件和特定物种的适应策略,因此盐胁迫与乔木响应的动态变化以及盐胁迫下海滨植被中乔木层的物种组成需要更加深入的研究。同时,虽然盐分可能可以成为一个反映矮化程度的生态要素指标,但是直接导致其矮化的因素也可能不一定是盐分本身,已有的研究大多集中于在多因素互作下单独探讨盐胁迫的作用,海滨盐胁迫本身及其与其他胁迫因素的交互作用对植物的作用机制仍然有非常大待探明的空间。

4 海滨其他生态要素对乔木矮化的现象及机制

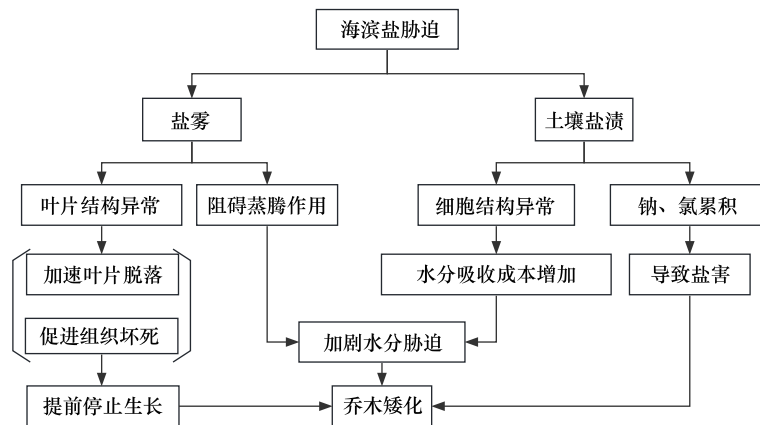


图3 海滨盐胁迫导致植物矮化的途径

Fig.3 Mechanistic pathways of plant dwarfing induced by coastal salt stress

4.1 海滨营养条件与乔木矮化

乔木矮化现象还可能由沿海土壤贫瘠,无法进行有效养分供给所导致,例如土壤中磷和氮的缺失会使得海岸、海岛乔木的株高性状受到限制^[59—61]。同时,这种现象会在盐胁迫下被进一步放大。值得关注的是,分析生境的特殊生态胁迫与植物响应时,虽然通常情况下营养元素的差异也会被纳入讨论,但是仍缺乏研究真正将其作为一个变量探讨各种营养元素对海滨植物的生长影响。就如前文对盐胁迫的研究也有提及,虽然那些元素可能更容易被人关注到,但是在机制上,类似于水分胁迫与盐胁迫的关系,直接导致海滨乔木矮化的因素或许有可能是通常被忽视的营养元素的胁迫。

4.2 海滨光条件与乔木矮化

海滨生境常常拥有非常大的光照强度,而在已经形成的海滨植被中由于乔木层矮化性状导致的高郁闭度使得幼苗的株高生长受到限制。因为在海滨风胁迫下,乔木会倾向于更加聚集的分布,这种分布在带来更短时间的风暴露和更低被风暴破坏的风险^[62]的同时也降低了光暴露时间,导致海滨乔木高度降低、茎秆变细^[63],同时更高的光竞争阻碍了幼苗的生长^[64],并表现出乔木层整体的矮化。海滨乔木对光照的响应同样存在很明显的种源差异,比如美国大西洋沿岸上的弗吉尼亚栎种源对光照表现出了很强的可塑性^[60—61, 65]。因此,海滨生境的光照不仅是导致乔木矮化的胁迫因子,而且有可能导致海滨生境小尺度上乔木层整体的矮化,进而形成群落景观上的矮化。光照很可能作为一种已有植物群落演替的限制因素维持海滨的这种矮化景观,探究这种限制作用以及其作用强度的阈值可能会是未来值得深入探讨的方向。

4.3 海滨火灾与乔木矮化

海滨频繁的火灾同样也可能导致景观上乔木层的矮化。在许多地区,变暖引起的蒸发需求增加、积雪减少和暖季降水频率减少导致了燃料水分减少,促进了野火活动的增加^[66],比如加州北海岸森林在过去几年遭到野火的频率增加了数倍^[67]。频繁的野火可以加快群落的更新^[68],但是也使得乔木层冠层整体高度有所下降,呈现出的矮化景观。而海滨野火的频率与群落演替、更新的关系也是值得但还未获得太多关注的研究方向。

5 挑战与展望

5.1 对海滨乔木矮化主导因素探究

海滨生境最为特别的就是植物同时遭受多因子交互下的胁迫,例如,本团队前期在南亚热带海滨植被调查中发现,乔木矮化主要受到了强风、空气高盐、土壤高盐、土壤有机质限制及土壤全氮限制等多方面的胁迫。各种因子的交互作用体现在如风造成持续、突然机械压力的同时,其夹杂着盐雾的特性会进一步造成矮化的

结果;间歇性干旱本身可以造成生长抑制,而海滨特殊的盐胁迫、风胁迫又会加剧这一现象;盐胁迫造成的盐害会导致矮化的同时也会阻碍养分摄入能力,而这可能放大了贫瘠土壤带来的养分胁迫。也就是说,多因子的交互作用导致了海滨乔木在个体上的干型低矮、分枝发达、茎杆扭曲粗壮等个体矮化的特点;在群落上表现出矮化植被斑块状分布、乔灌分层模糊、景观整体矮化;其响应机制主要表现为基因的选择性表达、气孔导度降低和光合速率受限等(图4)。因此,很难从这一系列复杂综合的生态要素中判定出解释海滨矮化的主要驱动力。

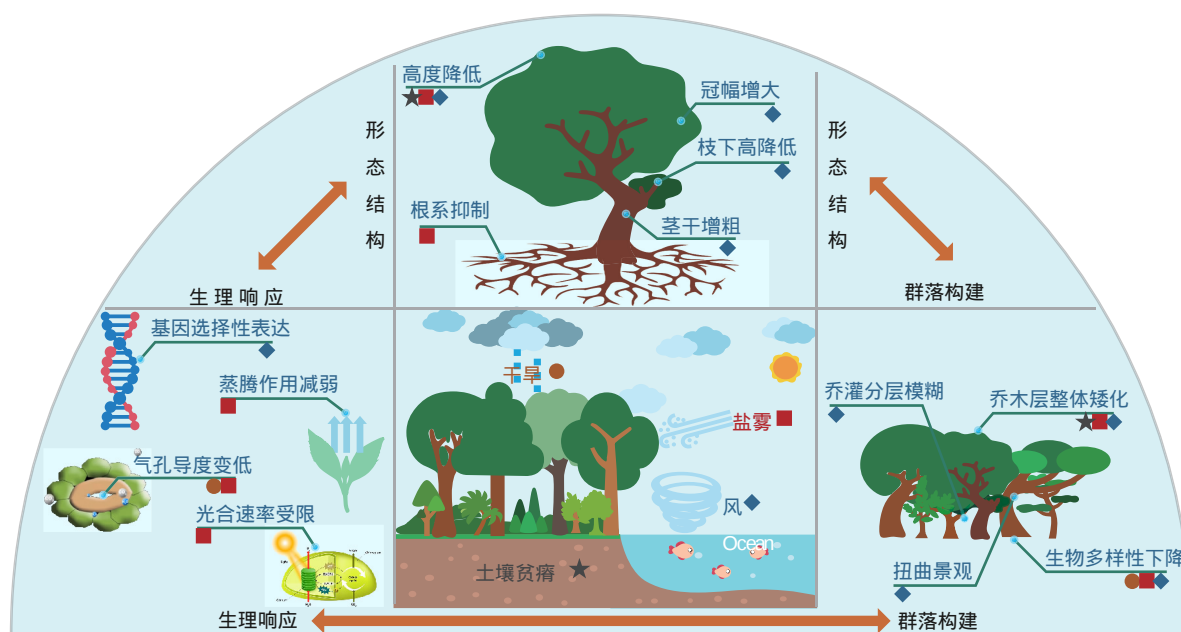


图4 海滨生态胁迫与乔木矮化示意图

Fig.4 Schematic diagram of the potential effects of coastal stresses on tree dwarfing

同时,这种海滨乔木及乔木层矮化现象在全球格局下也可能存在着主导因素的差异。比如地中海气候夏干冬湿的特征导致植物在夏季更容易受到干旱的胁迫,海滨乔木受到的干旱胁迫相对加重,干旱作用下也更容易受到盐害,在多因子交互下胸径及基径表现出更显著的减小^[69],因此这种矮化更可能是由水分胁迫与盐胁迫主导驱动的。而在夏湿冬干的季风气候下海滨乔木受到的水分胁迫相对减轻,相较之下可能更倾向于应对风胁迫带来的机械压力,表现出来的就是胸径的相对增粗^[70-71]。纬度地带性同样也会影响海滨矮化的主导因素。比如在热带和亚热带,高温带来的高蒸散量导致植物生长受到的水分压力更大^[72],海滨乔木更容易因干旱和盐胁迫而矮化;而在温带,光照作为影响植物物候的一种主要因素^[73],更可能成为更主要的海滨乔木矮化驱动力。因此,探讨海滨矮化乔木主要环境驱动力时,需要在全球尺度将不同区域和气候带等变量纳入考量范围。

从多生态因子中寻找矮化的主要驱动力的研究已逐渐开展,比如宋继辉和万素梅^[74]使用典范对应分析阐述上海海岸及其邻近岛屿环境因子和植被的相关性,但是已有研究仅局限于单个或少数区域。随着学科方法学的发展,更多的手段和已有数据量已经允许更大尺度的研究和分析,比如有研究对全球格局下海岸沙丘植物群落组成进行过数据分析,提出群落系统发育结构的局部趋同和局部变异反映了海岸-内陆梯度的一致性^[75]。但是目前还未有人针对海滨生境进行大尺度生态要素-植物响应数据整理和分析,这是未来可以投入更多目光的研究方向。例如除了类似本文的系统性综述,可以使用 meta 分析对目前已经展开过的关于海滨胁迫-植物响应的文章进行数据收集、数据库构建,对各生态因子导致矮化症状的效应值进行计算,对已有的研究做出定量分析,或许可以发现海滨矮化与各海滨胁迫之间关系的强弱和作用方向,以及这些关系在

研究尺度、研究区域、时间、季节、物种等分类之间的变化规律,相较于传统的定性分析,更有利于找出海滨矮化的主导因子和形成规律。

5.2 对全球变化背景下海滨植被生境胁迫的研究展望

沿海生境被认为是世界上最脆弱的区域之一^[76],随着气候变化的增强,全球海洋表面的浪高和风速已经逐渐增加。全球变暖造成的海平面上升问题在近几年来被逐渐重视。此外,人类活动的加剧^[77]可能进一步促进海岸生境的侵蚀、破坏。近年来随着沿海地带高速的城市化和工业化,海滨区域生态用地出现了持续减少和逐步破碎化的趋势,这深刻影响了海滨植被生态系统的结构与服务功能,海滨植被生态系统的退化现象日益加剧^[78]。因此,加强对海滨生境下植物的生理响应机制研究和理解是具有必要性的。

全球尤其是国内关于植物对海滨生境响应的研究方向主要体现在对海滨抗盐、抗风树种的选择,主要用于沿海防护林的建设、沿海城市植物筛选、沿海生境恢复。随着研究的逐渐深入,对植物生理响应机制的研究也逐渐从表型特征的变化深入至分子特征的变化和响应。但是,已有存在形态研究缺乏分子解释、分子研究缺乏与形态关联的问题。同时,因为全球气候变化下,海滨温度、水分条件的剧烈变化,了解全球变化下海滨水温条件与植物响应的新关系才可以帮助我们更好地了解植物在海滨胁迫下的生长模式。

5.3 对海滨矮化植被类型的探究

乔木在海滨生境表现出来的这种矮化现象,也有提出海滨矮林这一概念来将其区别于典型植被类型。比如章浩白在其 1993 年主编的《福建森林》^[5]中对海滨矮林用于植被类型的划分提出了一些描述——福建省内各地的海滨低山丘陵上常有稠密低矮的森林群落出现,其外貌与山地矮林相似,乔木矮化且生长密集,但生境条件与山地矮林有所不同;海滨矮林(coastal dwarf forest)这一名词出现于 1996 年在海滨日本木姜子多茎现象的研究中^[79],其成因也在早期被定义为植物对风盐胁迫的响应。

对海滨矮林的定义也逐渐深化,董厚德^[6]在《辽宁植被与植被区划》中把辽宁省的天然矮林划分为了地带性矮林以及沿海区域的非地带性矮林两类,这种非地带性矮林的成林高度多在 2.5—3.5m。彭少麟等人后续在澳门植被调查中发现了可能会存在海滨常绿阔叶矮林这一植被类型^[80],后续在澳门和珠海均选取了物种组成相似的海滨和内陆样地,进行结构特征及生态因子的研究,发现这种非地带性植被的群落高度呈现出显著矮化的状态^[79]。然而,对加勒比海岸进行长期监测和实验后认为从物种组成、结构、优势度传播和样地异质性等方面均不支持该海缘矮化植被构成植物社会学单元^[7]。

所以,有关这种植被分布的生境特征的探索仍然任重道远,其结构等性状的量化特征和形成机制亟需被探明,比如探究海滨乔木何种情况下会表现出矮化、何种情况下会表现出死亡,而这些适应性的差异在海滨中呈现出如何的物种组成规律。如何科学地通过海滨植被的特征及其形成原因进行合理的分类和管理,进而有效地开展海滨矮林的恢复管理和人工林种植如耐性物种的筛选、植被分层的搭配,也是生态学研究的重要课题。

参考文献(References):

- [1] 高升,徐敏,孙会芸. 海岸带森林生态系统中土壤酶活性研究进展. 现代农业科技, 2017(1): 195-197, 205.
- [2] 王奕然,刘硕,徐宿东. 海岸带植被三种生物性状变化对消浪效果的影响. 中国水运: 下半月, 2020, 20(8): 77-79.
- [3] Sievers M, Brown C J, Buelow C A, Hale R, Ostrowski A, Saunders M I, Silliman B R, Swearer S E, Turschwell M P, Valdez S R, Connolly R M. Greater consideration of animals will enhance coastal restoration outcomes. Bioscience, 2022, 72(11): 1088-1098.
- [4] Karlsson K. Height growth patterns of Scots pine and Norway spruce in the coastal areas of western Finland. Forest Ecology and Management, 2000, 135(1/2/3): 205-216.
- [5] 《福建森林》编辑委员会. 福建森林. 北京: 中国林业出版社, 1993.
- [6] 董厚德. 辽宁植被与植被区划. 沈阳: 辽宁大学出版社, 2011.
- [7] Ernesto M, Elvira C, Sandra M, Luco Ariel E, Olga R. Structural variability and species diversity of a dwarf Caribbean dry forest. Caribbean Journal of Science, 2012, 46(2/3): 203-215.
- [8] 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.

- [9] 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): 7699-7707.
- [10] McArthur C, Bradshaw O, Jordan G, Clissold F, Pile A. Wind affects morphology, function, and chemistry of eucalypt tree seedlings. *International Journal of Plant Sciences*, 2010, 171(1): 73-80.
- [11] Jimenez-Rodríguez D L, Alvarez-Añorve M Y, Pineda-Cortes M, Flores-Puerto J I, Benítez-Malvido J, Oyama K, Avila-Cabadilla L D. Structural and functional traits predict short term response of tropical dry forests to a high intensity hurricane. *Forest Ecology and Management*, 2018, 426: 101-114.
- [12] Yoko-o M, Tokeshi M. Morphological variation along the sea-land gradient: trees in a subtropical maritime woodland. *Journal of Forest Research*, 2011, 16(1): 55-61.
- [13] Fernandes A, Rollinson C R, Kearney W S, Dietze M C, Fagherazzi S. Declining radial growth response of coastal forests to hurricanes and nor'easters. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2018, 123(3): 832-849.
- [14] Todo C, Tokoro C, Yamase K, Tanikawa T, Ohashi M, Ikeno H, Dannoura M, Miyatani K, Doi R, Hirano Y. Stability of *Pinus thunbergii* between two contrasting stands at differing distances from the coastline. *Forest Ecology and Management*, 2019, 431: 44-53.
- [15] Weaver P L. Long-term changes in structure and composition following hurricanes in a primary lower montane rain forest in Puerto Rico. *Bois et Forêts Des Tropiques*, 2013(317): 7-20.
- [16] Sæbø A, Johnsen Ø. Growth and morphology differ between wind-exposed families of *Sorbus aucuparia* (L.). *Journal of Arboriculture*, 2000, 26(5): 255-263.
- [17] 罗冠勇, 宋希强, 杨冬华, 张哲. 海南 10 种园林乔木生物学特性与抗风性关联性分析. 热带作物学报, 2013, 34(2): 263-267.
- [18] 张德顺, 李科科, 李玲璐, 章丽耀, 刘鸣. 上海滨海地区 25 种园林树种的抗风性研究. 北京林业大学学报, 2020, 42(7): 122-130.
- [19] Lee D, Polisensky D H, Braam J. Genome-wide identification of touch- and darkness-regulated *Arabidopsis* genes: a focus on calmodulin-like and *XTH* genes. *New Phytologist*, 2005, 165(2): 429-444.
- [20] 周瑞莲, 逢金强, 宋玉. 海岸抗风优势植物紫穗槐对净风和风沙流的生理响应. 鲁东大学学报: 自然科学版, 2021, 37(1): 40-52.
- [21] 周瑞莲, 逢金强, 宋玉. 海岸抗风植物黑松对净风和风沙流的生理响应. 生态学报, 2021, 41(5): 2033-2044.
- [22] Ishihara K L, Lee E K W, Borthakur D. Thigmomorphogenesis: changes in morphology, biochemistry, and levels of transcription in response to mechanical stress in *Acacia koa*. *Canadian Journal of Forest Research*, 2017, 47(5): 583-593.
- [23] Marod D, Sungkaew S, Mizunaga H, Thinkampheang S, Thongsawi J. Woody plant community and distribution in a tropical coastal sand dune in southern Thailand. *Journal of Coastal Conservation*, 2020, 24(4): 44.
- [24] Shibuya M, Ishibashi S. Stand-level windthrow patterns and long-term dynamics of surviving trees in natural secondary stands after a stand-replacing windthrow event. *Forestry: an International Journal of Forest Research*, 2019, 92(4): 473-480.
- [25] Sharma A, Ojha S K, Dimov L D, Vogel J G, Nowak J. Long-term effects of catastrophic wind on southern US coastal forests: lessons from a major hurricane. *PLoS One*, 2021, 16(1): e0243362.
- [26] Moles A T, Warton D I, Warman L, Swenson N G, Laffan S W, Zanne A E, Pitman A, Hemmings F A, Leishman M R. Global patterns in plant height. *Journal of Ecology*, 2009, 97(5): 923-932.
- [27] Tao S L, Guo Q H, Li C, Wang Z H, Fang J Y. Global patterns and determinants of forest canopy height. *Ecology*, 2016, 97(12): 3265-3270.
- [28] Powell A S, Jackson L, Ardón M. Disentangling the effects of drought, salinity, and sulfate on baldcypress growth in a coastal plain restored wetland. *Restoration Ecology*, 2016, 24(4): 548-557.
- [29] Gao R M, Shi X D, Wang J R. Comparative studies of the response of larch and birch seedlings from two origins to water deficit. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 2017, 47(1): 14.
- [30] Devakumar A S, Prakash P G, Sathik M B M, Jacob J. Drought alters the canopy architecture and micro-climate of *Hevea brasiliensis* trees. *Trees*, 1999, 13(3): 161-167.
- [31] Lourenço Jr J, Newman E A, Ventura J A, Milanez C R D, Thomaz L D, Wandekoken D T, Enquist B J. Soil-associated drivers of plant traits and functional composition in Atlantic Forest coastal tree communities. *Ecosphere*, 2021, 12(7): e03629.
- [32] Salter J, Morris K, Read J, Boon P I. Understanding the potential effects of water regime and salinity on recruitment of *Melaleuca ericifolia* Sm. *Aquatic Botany*, 2010, 92(3): 200-206.
- [33] Iwanaga F, Yamamoto F. Effects of flooding depth on growth, morphology and photosynthesis in *Alnus japonica* species. *New Forests*, 2008, 35(1): 1-14.
- [34] Adams H D, Guardiola-Claramonte M, Barron-Gafford G A, Villegas J C, Breshears D D, Zou C B, Troch P A, Huxman T E. Temperature sensitivity of drought-induced tree mortality portends increased regional die-off under global-change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(17): 7063-7066.
- [35] Duan H L, Amthor J S, Duursma R A, O'Grady A P, Choat B, Tissue D T. Carbon dynamics of eucalypt seedlings exposed to progressive drought

- in elevated[CO₂] and elevated temperature. *Tree Physiology*, 2013, 33(8): 779-792.
- [36] 蔡榕硕, 刘克修, 谭红建. 气候变化对中国海洋和海岸带的影响、风险与适应对策. *中国人口·资源与环境*, 2020, 30(9): 1-8.
- [37] Zhu J J, Gonda Y, Matsuzaki T, Yamamoto M. Salt distribution in response to optical stratification porosity and relative windspeed in a coastal forest in Niigata, Japan. *Agroforestry Systems*, 2002, 56(1): 73-85.
- [38] Cheplick G P, Demetri H. Impact of saltwater spray and sand deposition on the coastal annual *Triplaris purpurea* (Poaceae). *American Journal of Botany*, 1999, 86(5): 703-710.
- [39] du Toit B, Malherbe G F, Kunneke A, Seifert T, Wessels C B. Survival and long-term growth of eucalypts on semi-arid sites in a Mediterranean climate, South Africa. *Southern Forests: a Journal of Forest Science*, 2017, 79(3): 235-249.
- [40] Westerband A C, Kagawa-Viviani A K, Bogner K K, Beilman D W, Knight T M, Barton K E. Seedling drought tolerance and functional traits vary in response to the timing of water availability in a keystone Hawaiian tree species. *Plant Ecology*, 2019, 220(3): 321-344.
- [41] Montwé D, Spiecker H, Hamann A. Five decades of growth in a genetic field trial of Douglas-fir reveal trade-offs between productivity and drought tolerance. *Tree Genetics & Genomes*, 2015, 11(2): 1-11.
- [42] de Jesus-Reyes G, Vargas-Hernández J J, Cruz-Huerta N, López-Upton J. Populations of *Pinus radiata* D. Don differ in low-temperature tolerance and growth rate. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y Del Ambiente*, 2020, 26(3): 469-484.
- [43] Oke T A, Wang J R. Assessing population-level response to interacting temperature and moisture stress. *Ecological Research*, 2015, 30(5): 931-940.
- [44] Lin Y M, Li J, Bakker J D, Lin H, Chen C, Hong W, Fisher L, Wu C Z, Hong T, Deng H J, Zhang G S, Du K. Wind and salt spray alter tree shape and dry mass density in *Casuarina equisetifolia* L. *Trees*, 2017, 31(1): 15-26.
- [45] Griffiths M E. Salt spray and edaphic factors maintain dwarf stature and community composition in coastal sandplain heathlands. *Plant Ecology*, 2006, 186(1): 69-86.
- [46] 陈慧英, 汤坤贤, 宋晖, 陈玉珍, 孙元敏, 蔡鹭春. 3种海岛植被修复典型植物耐盐能力研究. *应用海洋学学报*, 2017, 36(3): 379-384.
- [47] Fan C, Qiu Z, Zeng B, Li X, Xu S H. Physiological adaptation and gene expression analysis of *Casuarina equisetifolia* under salt stress. *Biologia Plantarum*, 2018, 62(3): 489-500.
- [48] 贾斌英, 王伟, 赵允鹏, 陆秀君, 姜国斌. 速生耐盐碱吴屯杨生长表现. *东北林业大学学报*, 2009, 37(6): 4-6.
- [49] 李国旗, 张纪林, 安树青, 李瑾, 王云静. 土壤盐胁迫下杨树次生木质部的解剖特征. *林业科学*, 2003, 39(4): 89-97, 178.
- [50] 张立宾, 宋曰荣, 吴霞. 柽柳的耐盐能力及其对滨海盐渍土的改良效果研究. *安徽农业科学*, 2008, 36(13): 5424-5426.
- [51] Nackley L L, Barnes C, Oki L R. Investigating the impacts of recycled water on long-lived conifers. *AoB PLANTS*, 2015, 7: plv035.
- [52] 周琦, 圣倩倩, 祝遵凌. 欧洲鹅耳枥幼苗对盐胁迫的生长及生理响应. *水土保持通报*, 2015, 35(3): 88-94, 100.
- [53] 赵颖, 王国明, 叶波, 张玲, 王美琴, 邱海岷. 盐雾胁迫对舟山海岛7个造林树种存活和生长的影响. *植物资源与环境学报*, 2016, 25(3): 36-44.
- [54] Kouali A. Study of effects of seawater salt spray on growth, chlorophyll fluorescence and chlorophyll content in three coastal species of Morocco. *Journal of Materials and Environmental Sciences*, 2017, 8(12): 4385-4390.
- [55] K B H, Santhosh A, Sukumar A P, P N, S V R, V S. Effect of sea water substitution on growth, physiological and biochemical processes of coconut (*Cocos nucifera* L.) seedlings—a hydroponic study. *Scientia Horticulturae*, 2021, 280: 109935.
- [56] Krauss K W, Duberstein J A, Doyle T W, Conner W H, Day R H, Inabinette L W, Whitbeck J L. Site condition, structure, and growth of baldcypress along tidal/non-tidal salinity gradients. *Wetlands*, 2009, 29(2): 505-519.
- [57] Li W Q, Xiao-jing L, Khan M, Gul B. Relationship between soil characteristics and halophytic vegetation in coastal region of North China. *Pakistan Journal of Botany*, 2008, 3(40): 1081-1090.
- [58] Feng X H, Hussain T, Guo K, An P, Liu X J. Physiological, morphological and anatomical responses of *Hibiscus moscheutos* to non-uniform salinity stress. *Environmental and Experimental Botany*, 2021, 182: 104301.
- [59] Long W X, Zhou Y D, Schamp B S, Zang R G, Yang X B, Poorter L, Xiao C C, Xiong M H. Scaling relationships among functional traits are similar across individuals, species, and communities. *Journal of Vegetation Science*, 2020, 31(4): 571-580.
- [60] 林文泉, 高伟, 叶功富, 尤龙辉, 聂森, 刘海. 海岸沙地木麻黄林立地质量评价及类型划分. *中南林业科技大学学报*, 2021, 41(1): 159-167, 187.
- [61] Antony F, Jordan L, Daniels R F, Schimleck L R, Clark A, Hall D B. Effect of midrotation fertilization on growth and specific gravity of loblolly pine. *Canadian Journal of Forest Research*, 2009, 39(5): 928-935.
- [62] Paudel S, Battaglia L L. Linking responses of native and invasive plants to hurricane disturbances: implications for coastal plant community structure. *Plant Ecology*, 2021, 222(2): 133-148.
- [63] MacFarlane D W, Kane B. Neighbour effects on tree architecture: functional trade-offs balancing crown competitiveness with wind resistance.

- Functional Ecology, 2017, 31(8): 1624-1636.
- [64] 刘志发, 申卫军, 温达志. 南澳岛光裸地和次生林下 6 种乡土树幼苗生长与光合特征. 生态环境学报, 2009, 18(2): 621-628.
- [65] Thyroff E C, Burney O T, Mickelbart M V, Jacobs D F. Unraveling shade tolerance and plasticity of semi-evergreen oaks: insights from maritime forest live oak restoration. Frontiers in Plant Science, 2019, 10: 1526.
- [66] Holden Z A, Swanson A, Luce C H, Jolly W M, Maneta M, Oyler J W, Warren D A, Parsons R, Affleck D. Decreasing fire season precipitation increased recent western US forest wildfire activity. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2018, 115(36): 8349-8357.
- [67] Williams A P, Abatzoglou J T, Gershunov A, Guzman-Morales J, Bishop D A, Balch J K, Lettenmaier D P. Observed impacts of anthropogenic climate change on wildfire in California. Earth's Future, 2019, 7(8): 892-910.
- [68] Kim J, Lim J H, Shin M, Han S H, Kang W. Oak resprouting survival and competition for 19 years after wildfire in the republic of Korea. Forests, 2020, 11(5): 515.
- [69] Lazzeri-Aerts R, Russell W. Survival and recovery following wildfire in the southern range of the coast redwood forest. Fire Ecology, 2014, 10(1): 43-55.
- [70] 贺坤, 李小平, 徐晨, 张志国, 周纯亮, 吴威. 烟气脱硫石膏对滨海盐渍土的改良效果. 环境科学研究, 2018, 31(3): 547-554.
- [71] 韩广轩, 王光美, 张志东, 李秋艳, 薛钦昭. 烟台海岸黑松防护林种群结构及其随离岸距离的变化. 林业科学, 2008, 44(10): 8-13.
- [72] Morin X, Roy J, Sonié L, Chuine I. Changes in leaf phenology of three European oak species in response to experimental climate change. New Phytologist, 2010, 186(4): 900-910.
- [73] Augspurger C K. Early spring leaf out enhances growth and survival of saplings in a temperate deciduous forest. Oecologia, 2008, 156(2): 281-286.
- [74] 宋继辉, 万素梅. 干旱胁迫对不同海岛棉品种生长发育影响的研究. 新疆农业科学, 2009, 46(2): 252-257.
- [75] Brunbjerg A K, Cavender-Bares J, Eiserhardt W L, Ejrnaes R, Aarssen L W, Buckley H L, Forey E, Jansen F, Kattge J, Lane C, Lubke R A, Moles A T, Monserrat A L, Peet R K, Roncal J, Wootton L, Svenning J C. Multi-scale phylogenetic structure in coastal dune plant communities across the globe. Journal of Plant Ecology, 2014, 7(2): 101-114.
- [76] Ievinsh G. Biological basis of biological diversity: physiological adaptation of plants to heterogeneous habitats along a sea coast. Acta Universitatis Latviensis, 2006(710): 53-79.
- [77] Du J H, Hesp P A. Salt spray distribution and its impact on vegetation zonation on coastal dunes: a review. Estuaries and Coasts, 2020, 43(8): 1885-1907.
- [78] 史戈, 曾辉, 常文静. 我国海岸带污染生态环境效应研究现状. 生态学杂志, 2019, 38(2): 576-585.
- [79] Ito S, Gyokusen K. Analysis of the multi-stem clump structure of *Litsea japonica* Juss. growing in a coastal dwarf forest. Ecological Research, 1996, 11(1): 17-22.
- [80] 彭少麟主编. 潘永华, 周婷副主编. 澳门植被志(第一卷)--陆生自然植被. 澳门特别行政区民政总署园林绿化部. 2014.