

DOI: 10.20103/j.stxb.202403090479

许洛山, 曾剑, 阎恩荣. 基于植物功能性状的海岛研究——以舟山群岛中街山列岛为例. 生态学报, 2025, 45(7): 3316-3329.

Xu M S, Zeng J, Yan E R. Plant functional trait-based island vegetation restoration: a case study of Zhongjieshan Islands in Zhoushan Archipelago. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(7): 3316-3329.

基于植物功能性状的海岛研究 ——以舟山群岛中街山列岛为例

许洛山^{1,3,4}, 曾 剑¹, 阎恩荣^{2,*}

1 浙江省水利河口研究院(浙江省海洋规划设计研究院), 杭州 310020

2 浙江普陀山森林生态系统定位观测研究站, 生态与环境科学学院, 华东师范大学, 上海 200241

3 东海研究院, 宁波大学, 宁波 315211

4 地理与空间信息技术系, 宁波大学, 宁波 315211

摘要: 探究复杂多变环境中植被恢复的理论和实践是当前恢复生态学面临的重大挑战。植物响应-效应性状框架能实现严酷生境中按既定目标功能恢复植被, 但在海岛应用还有待检验。以舟山群岛中街山列岛的 5 个海岛为例。按照历史和现有植被、微生境条件确定中街山列岛植被恢复的目标功能为防风、耐盐碱、耐贫瘠。再结合调查物种和参照本地物种, 确定中街山列岛植被恢复的潜在物种库; 基于舟山群岛 43 个海岛 78 个样地测定的 10 种植物功能性状, 建立植被恢复目标功能与植物功能性状间的关系模型; 基于植物响应-效应性状框架, 运用贝叶斯模型预测在不同目标功能下具有目标性状的植物优势种的多度分布范围。结果表明: (1) 中街山列岛现有植被类型: 落叶阔叶灌丛、常绿阔叶灌丛、针阔混交林和草丛; 微生境类型: 山地上坡、山地下坡、谷头平地、山顶和近岸陡坡。(2) 中街山列岛植被恢复的潜在植物物种有 44 种, 隶属 28 科, 38 属。(3) 植被恢复目标功能与植物功能性状间的最优关系模型: 防风功能 = $0.99 + 0.04 \text{ 树高} + 0.01 \text{ 比叶面积} - 0.01 \text{ 叶片干物质含量}$; 耐盐碱功能 = $32.55 - 4.30 \text{ 叶片碳含量} + 0.48 \text{ 叶片磷含量} - 0.53 \text{ 比叶面积} - 0.93 \text{ 干材密度}$; 耐贫瘠功能 = $4.92 + 0.40 \text{ 树高} - 0.35 \text{ 胡伯尔值} - 0.80 \text{ 比叶面积} - 0.54 \text{ 叶片氮含量}$ 。(4) 防风植物群落构建中, 天仙果占 40%, 其次是柃木和野桐各占 18%, 滨柃和海桐各占 5%; 耐盐碱植物群落构建中, 野桐、胡颓子和榿木的相对多度较大, 分别为 20%, 5% 和 5%; 耐贫瘠植物群落构建中, 相对多度较大的物种有榿木(25%)、石斑木(18%)和盐肤木(10%)。综合表明植物功能性状可有效应用于海岛植被恢复中确定物种及其相对多度, 该方法为特定目标功能的植被恢复提供理论化和可操作的技术指导。

关键词: 贝叶斯模型; 多度分布范围; 功能性状; 海岛植被; 目标功能; 微生境条件; 植物群落构建

Plant functional trait-based island vegetation restoration: a case study of Zhongjieshan Islands in Zhoushan Archipelago

XU Mingshan^{1,3,4}, ZENG Jian¹, YAN Enrong^{2,*}

1 Zhejiang Institute of Hydraulics & Estuary (Zhejiang Surveying Institute of Estuary and Coast), Hangzhou 310020, China

2 Putuo Forest Ecosystem Research and Observation Station, School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241, China

3 Institute of East China Sea, Ningbo University, Ningbo 315211, China

4 Department of Geography and Spatial Information Techniques, Ningbo University, Ningbo 315211, China

Abstract: Navigating the intricate challenges of vegetation restoration in complex and diverse environments is a critical endeavor within the realm of restoration ecology. The plant response-effect trait framework holds promise for achieving the targeted function restoration of vegetation in challenging habitats. However, its application in island ecosystems is yet to be fully investigated. This study focused on the vegetation restoration of five islands in the Zhongjieshan Islands of Zhoushan Archipelago. Initially, the target functions of vegetation restoration on Zhongjieshan Islands were determined to be wind

基金项目: 国家自然科学基金青年项目(42301081); 国家自然科学基金重点项目(32030068)

收稿日期: 2024-03-09; **网络出版日期:** 2025-01-02

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: eryan@des.ecnu.edu.cn

resistance, saline-alkaline tolerance, and tolerance to barren based on historical and existing vegetation and microhabitat conditions. Second, relationship models were established between the target functions of vegetation restoration and plant traits, based on measurements of 10 plant functional traits across 78 plots on 43 islands in the Zhoushan Archipelago. Finally, based on the response-effect trait framework, a Bayesian model was then used to simulate the abundance distribution range of dominant plant species with targeted traits under varying functions. The results showed that: (1) The existing vegetation on Zhongjieshan Islands comprised deciduous broad-leaved shrubs, evergreen broad-leaved shrubs, coniferous and broad-leaved mixed forests, and grasslands. The microhabitat types were characterized by mountainous uphill, mountainous downhill, valley plains, mountain tops, and near-shore steep slopes. (2) There were 44 potential species for vegetation restoration in Zhongjieshan Islands, encompassing 28 families and 38 genera. (3) The optimal relationship models between vegetation restoration target functions and plant functional traits were as follows: wind resistance function = $0.99 + 0.04 \text{ tree height} + 0.01 \text{ specific leaf area} - 0.01 \text{ leaf dry matter content}$; saline-alkaline tolerance function = $32.55 - 4.30 \text{ leaf carbon content} + 0.48 \text{ leaf phosphorus content} - 0.53 \text{ specific leaf area} - 0.93 \text{ wood density}$; tolerance to barren function = $4.92 + 0.40 \text{ tree height} - 0.35 \text{ Huber value} - 0.80 \text{ specific leaf area} - 0.54 \text{ leaf nitrogen content}$. (4) In the construction of wind resistance communities, *Ficus erecta* accounted for about 40%, followed by *Eurya japonica* and *Mallotus tenuifolius*, each accounted for 18%, and *Eurya emarginata* and *Pittosporum tobira*, each accounted for 5%. For saline-alkaline tolerance communities, the dominant species with relatively high abundance were *Mallotus japonicus* (20%), *Elaeagnus pungens* (5%), and *Loropetalum chinense* (5%). For tolerance to barren communities, *Loropetalum chinense* has the highest relative abundance (25%), followed by *Rhaphiolepis indica* (18%) and *Rhus chinensis* (10%). In conclusion, these results highlight the effective application of plant functional traits in determining species selection and their relative abundance for island vegetation restoration, offering a theoretical and practical framework for achieving targeted restoration goals.

Key Words: bayesian model; abundance distribution range; functional trait; island vegetation; target function; microhabitat conditions; plant community assembly

探究复杂多变环境中植被恢复的理论和实践是 21 世纪生态学家面临的重大挑战之一^[1]。植被恢复的本质是植物群落构建,即特定物种按特定比例配置。因此,植被恢复可通过将恢复目标功能转化为筛选具有目标功能的物种组合来实现^[2-3]。研究表明植物功能性状可作为植被恢复的重要工具且能预测植被恢复的效果^[4-5]。基于植物功能性状不仅能简化植被恢复的理论框架和优化定量的操作流程,而且有助于深刻理解植物群落构建的过程和机理^[6]。随着恢复生态学与功能生态学的融合,基于植物响应-效应性状框架的群落构建理论在植被恢复中广泛应用^[7-8]。植物响应-效应性状框架阐明了植物群落构建对生物多样性和生态系统功能的影响(图 1)。一方面,植物响应性状通过环境过滤、极限相似性和竞争层次响应环境变化,进而决定植物群落的组成和结构。环境过滤筛选出具有能够适应特定生境性状的物种,同时排除非本地种^[9]。极限相似性和竞争层次阐明功能相近的物种无法稳定共存和某些性状比其他性状更具竞争力^[10-11]。另一方面,质量比率假说和生态位补偿假说能够解释效应性状影响生态系统过程(图 1)。质量比率假说表明优势种的性状主要驱动生态系统过程^[12],生态位补偿假说指出群落中功能性状通过空间互补对生态系统功能产生影响^[13]。以往的植被恢复仅根据经验选择物种,不能对特定功能性状进行定量而得到群落构建物种的多度组合。应用植物响应-效应性状框架,理论上需要从目标功能-目标功能性状-物种组合的定量映射来获得特定植物物种的多度分布。然而,现实中植物群落不是静态的^[14],故需要应用数学模型获得满足特定植物功能性状的物种的多度分布范围^[2]。

利用植物功能性状恢复植被的理论和实践在国外较多。许多方法未能将恢复实践与恢复生态系统功能的定量目标相结合,研究运用响应-效应性状概念框架和性状选择的群落构建模型,借助线性模型将恢复目标转化为目标功能,筛选出具有目标功能性状的物种,为乌海市废弃矿山提供了恢复策略^[2]。以夏威夷湿地森林为例,结合实证研究与模拟模型,利用植物性状的主成分分析筛选的物种能抵抗入侵和增加生态系统功能^[15-16]。然而,当前基于性状的模型主要聚焦收敛到平均性状值,限制了满足植被恢复对功能多样性的需

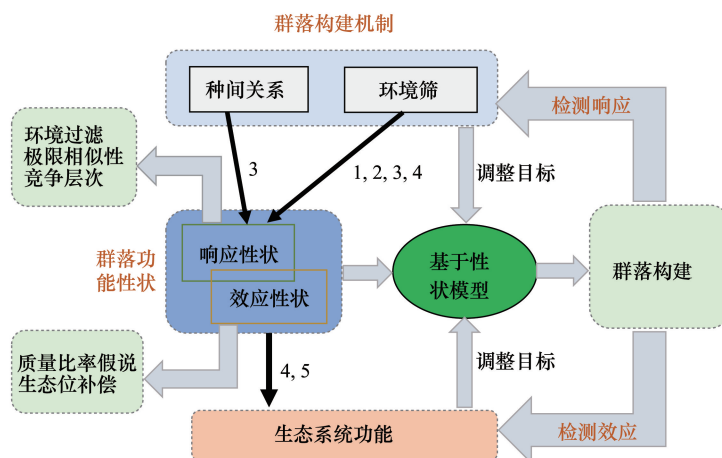


图1 基于植物响应-效应性状框架的植被恢复概念模型

Fig.1 Concept model of vegetation restoration based on the plant response-effect trait framework

灰色粗箭头表示可以检测群落构建对环境的响应以及对生态系统功能的影响;编号1—5为防风、耐盐碱、耐贫瘠、固碳、水源涵养植被恢复目标功能,并与所示的响应-效应性状框架内的每个过程(黑色箭头)相关联(根据 Laughlin 2014 总结)^[2]

求。Laughlin 等(2018)提出一种同时收敛于平均性状值并最大化功能多样性的非线性优化算法来计算物种相对丰度,且能在复杂多变环境中根据功能性状选择植被恢复的物种组合,并通过收集不同生态系统中的物种性状来验证模型的有效性^[17]。研究还表明通过性状-种子萌发障碍关系,可开发出针对特定环境条件的特定物种组合,从而提高恢复成功的可能性^[18]。在衡量植被恢复成功标准上,不仅要考虑目标物种组成、物种多样性、功能多样性等,还要强调功能性状可能为恢复过程提供的机制性见解^[19]。当前,国外基于植物性状的植被恢复多用于草地^[18]、温带森林和热带森林^[8,19]。而国内利用植物功能性状恢复植被的案例还非常少,尤其在海岛生态系统。

海岛植被在维持全球生物多样性中扮演着重要角色^[20]。当前气候变化和人类活动导致海岛植被大量退化^[21],以及海岛地理位置特殊,生境恶劣^[22]。因此,海岛植被恢复的理论和实践研究极为重要。该研究以舟山群岛中街山列岛为例,开展适用于我国海岛不同生境和多目标功能的植被恢复研究。探究植物响应-效应性状框架能否适用于海岛特殊生境的植被恢复以及操作步骤?解析那些关键植物性状能够指示海岛植被的防风、耐盐碱、耐贫瘠功能?该研究旨在将植被恢复的目标功能转化为目标性状,再基于植物响应-效应性状框架模型,运用贝叶斯模型解析出具有目标性状的物种多度的分布范围,形成基于植物功能性状的理论化和流程化的海岛植被恢复技术,为海岛植被恢复提供理论和实践依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

舟山群岛(121°30'—123°25' E, 29°32'—31°04' N),隶属浙江省,濒临东海(图2),由4696个海岛和礁石组成,总面积1440.20 km²,最高海拔为桃花岛的对峙山,544.4 m,土壤类型有红壤、黄壤、基中性火山岩土、粗骨、石质等^[23]。舟山群岛地处亚热带季风气候区,四季分明,季风交替显著。年均降雨量950—1345.7 mm,年均温度15.49—16.94 °C,年均风速3.75—5.03 m/s。选取舟山群岛中街山列岛(122°37.7'—122°46' E, 30°08'—30°12.6' N)的庙子湖岛、青浜岛、东福山岛、菜花岛、大青山岛为植被恢复研究区域(图2)。选取海岛远离大陆且有面积梯度;人类干扰大,植被退化严重;生境复杂,常年风力强劲、土壤贫瘠、盐碱度大,植被恢复非常困难。海岛面积为0.037—3 km²,离大陆最近距离为54.3—65.8 km,最高海拔324.3 m。20世纪五六十年代,中街山列岛大量种植黑松(*Pinus thunbergii*)和马尾松(*Pinus massoniana*)。1992年,松材线虫病

(*Bursaphelenchus xylophilus*) 爆发, 导致大量松林消退。现有植被全部退化为灌草丛, 零星有常绿灌丛和落叶灌丛, 个别海岛全部退化为草丛。亚热带常绿阔叶灌丛是该区域的顶极植被, 如庙子湖岛和东福山岛的军事保护区和较陡的背风坡还保留着以柃木 (*Eurya japonica*)、滨柃 (*Eurya emarginata*)、海桐 (*Pittosporum tobira*)、天仙果 (*Ficus erecta*) 为优势种的常绿灌丛^[24]。

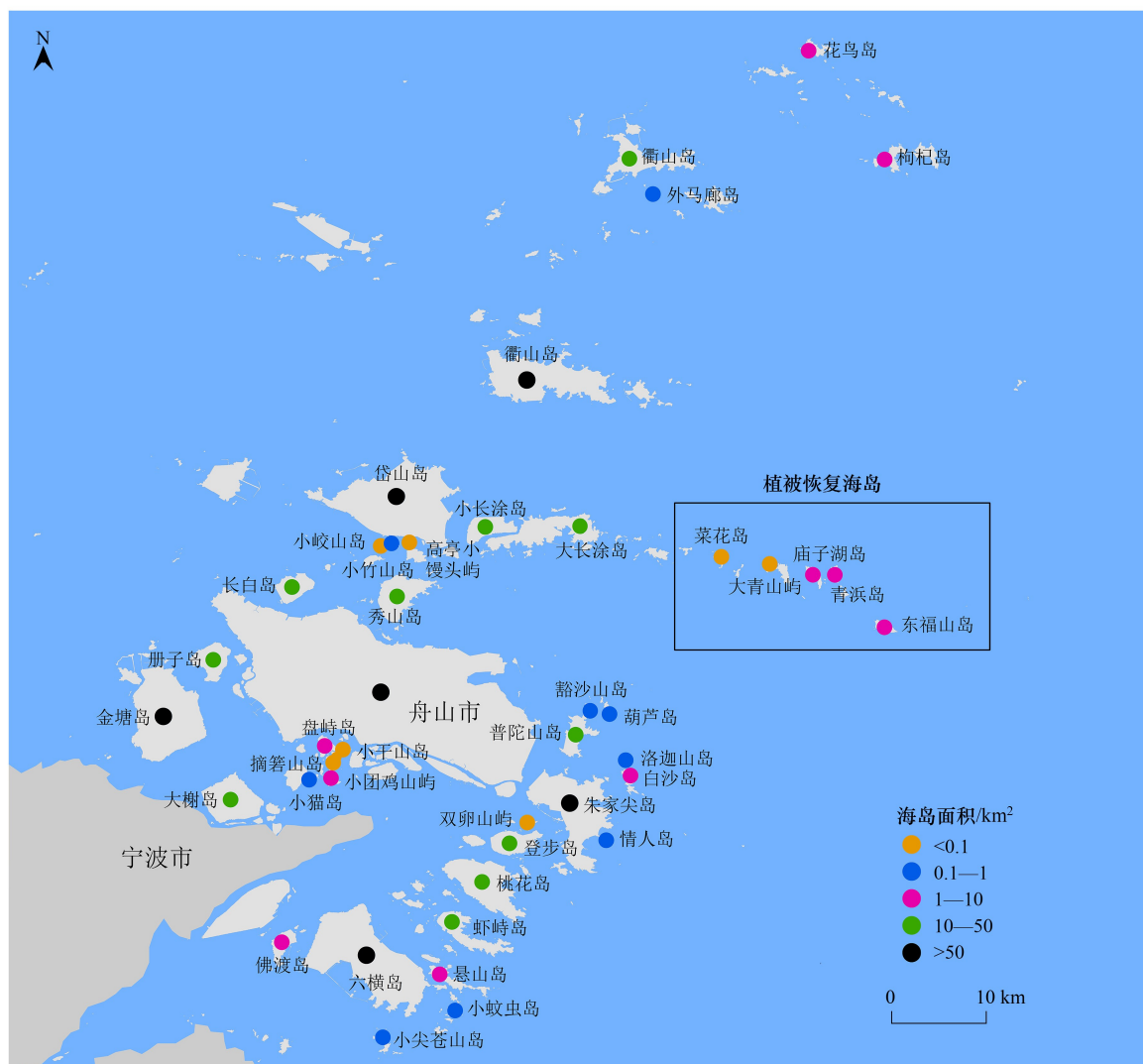


图 2 植物功能性状测定及植被恢复海岛的地理位置

Fig.2 Islands' geographical location for plant functional trait measurement and vegetation restoration

1.2 植被调查

2020 年 7—9 月, 首先采用法瑞学派 (Braun-Blanquet) 调查法, 踏查中街山列岛的植被和 50 个典型植物群落, 记录物种组成和群落结构特征。其次, 依据单个海岛每种植被类型或群落类型至少设置一个样地的原则, 建立有代表性和典型性的固定样地。由于研究海岛的植被类型基本是灌丛, 因此设置了 16 个灌丛样地 (面积 10 m×10 m) (表 1)。详细调查样地的海拔、坡度、坡向, 记录样地内所有胸径 ≥ 1 cm 木本植物的物种名称、高度、胸径、冠幅、分层结构等。

1.3 植物功能性状测定

测定舟山群岛 43 个海岛 78 个样地的植物功能性状 (图 2; 表 2), 准确建立植被恢复目标功能与植物功能性状间的关系模型。植物功能性状的采集与测量参照《植物性状测量手册》^[26]。测定样地内所有木本植

表 1 中街山列岛植被恢复海岛的基本信息

Table 1 Basic information of vegetation restoration islands in the Zhongjieshan Islands													
海岛名称 Islands	纬度(N) Latitude	经度(E) Longitude	面积/km ² Area	最高海 拔/m Highest elevation	离大陆最近距 离/km Nearest distance to the mainland	植被覆 盖率/% Vegetation coverage	主要植被 类型 Main vegetation type	优势种 Dominant species	样地数/个 Plot number	样方坡向 Plot aspect	样方坡 度/(°) Plot slope	样方海 拔/m Plot elevation	样方土层 厚度/cm Plot soil depth
庙子湖岛 Miaozihu Island	30°12.2'	122°40.6'	2.6	136.5	61.5	36.5	常绿灌丛 和草丛	柃木、黑松、天仙果、 算盘子	4	东南、西南	10—25	45—106	30—50
青浜岛 Qingbang Island	30°12.1'	122°42.2'	1.41	131.6	63.6	13.3	常绿灌丛 和草丛	滨柃、山合欢、黑松、 青冈、天仙果	4	东、东南	5—25	42—97	20—35
东福山岛 Dongfushan Island	30°08'	122°46'	3	324.3	65.2	18	常绿灌丛 和草丛	滨柃、柃木、海桐、天 仙果、盐肤木	4	西南、东北	15—45	64—189	15—30
菜花岛 Caihua Island	30°13.2'	122°33.8'	0.14	54.9	54.3	65	常绿灌丛 和草丛	算盘子、滨柃、山合 欢、天仙果	3	西北、西南	5—15	36—72	20—35
大青山岛 Daqingshan Island	30°37.69'	122°12.60'	0.037	50.9	65.8	46	灌草丛	算盘子、加拿大一枝 黄花	1	东	12—25	25—46	20—30

海岛经纬度、面积、最高海拔、植被覆盖率等源自《中国海岛志》^[25]

表 2 舟山群岛 43 个海岛 78 个样地内 92 个物种的 10 个植物功能性状汇总

Table 2 Summary of 10 plant functional traits from 92 species in 78 plots across 43 islands in the Zhoushan Archipelago									
植物功能性状 Plant functional traits	缩写 Abbreviation	单位 Unit	均值 Mean	范围 Range	生态策略 Ecological strategies				
树高 Tree height	H	m	4.32	(1.70, 9.64)	光截获、竞争能力、生殖扩散				
干材密度 Wood density	WD	g/cm ³	0.67	(0.28, 1.60)	机械支撑与组织构建成本、水力效率和安全				
叶面积 Leaf mean area	LA	cm ²	52.96	(1.45, 485.38)	资源获取、构建成本、能量平衡有关、水力效率				
比叶面积 Specific leaf area	SLA	cm ² /g	149.43	(7.75, 440.53)	资源吸收与利用、防御、分解、构建物质生产基础叶寿命与最大光合速率的权衡				
叶片碳含量 Leaf carbon content	LCC	mg/g	453.43	(306.93, 547.77)	生长速率、叶碳同化率和能量供给				
叶片氮含量 Leaf nitrogen content	LNC	mg/g	18.69	(2.61, 45.33)	生长速率、叶碳同化率和能量供给				
叶片磷含量 Leaf phosphorus content	LPC	mg/g	0.95	(0.21, 5.35)	生长速率、叶碳同化率和能量供给				
种子质量 Seed mass	SM	g	289.70	(0.07, 5555)	扩散限制、竞争、繁殖投资				
胡伯尔值 Huber value	HV	cm ² /cm ²	0.04	(0.01, 0.23)	水力导度和水分运输				
比枝长 Specific twig length	STL	cm/g	938.48	(24.55, 4646.00)	轴向生长和延展性能				

物种的树高(tree height, H)、干材密度(wood density, WD)、叶面积(mean leaf area, MLA)、比叶面积(specific leaf area, SLA)、叶片碳含量(leaf carbon content, LCC)、叶片氮含量(leaf nitrogen content, LNC)、叶片磷含量(leaf phosphorus content, LPC)、种子质量(seed mass, SM)、胡伯尔值(Huber value, HV)、比枝长(specific twig length, STL)。测量性状反映了植物竞争、光资源和养分利用、水力导度、机械支撑和扩散能力的生活史和生理适应策略^[27—28]。植物功能性状的详细测定参考许洛山(2022)^[29],具体在2020和2021年的7—9月,样地内所有物种,随机选择3株健康个体(不足3株在周边选取)。先用测高仪测定树高,随后用高枝剪在树冠四周不同位置采集生长良好的枝条,截取一段直径大于1 cm,长度约15 cm的粗枝,装入自封袋。再从枝条上随机摘取20—30片成熟叶片和一个当年生小枝装入自封袋,带回实验室测定功能性状。

在实验室,于12小时内测完植物性状。叶片性状,从混合样品中随机选择20片健康叶片,称量鲜重。再用叶面积仪(LI-COR, LI-3100C, USA)扫描获得叶面积,然后用千分位天平称量鲜重,最后将叶片放在75℃烘箱内至48 h,并称量干重,用叶面积除以叶片干重得到比叶面积。随后,将0.1 g的细粉叶片密封在锡纸中,然后在950℃的元素分析仪上灼烧(Vario TOC, Elementar, Germany),测得叶片碳含量。叶片氮、磷含量用红外分光光度计测定(Smartchem 200, Alliance, France)。干材密度用排水法测定,先用美工刀削掉树皮称重。再经排水法测量树干体积,然后放入80℃烘箱至72 h后称干重,干材密度用干重除以体积计算。对于胡伯尔值和比枝长,先记录小枝脱叶痕与当年生叶片数量,再将叶片摘下,用游标卡尺在三个不同位置测量小枝直径和长度,计算小枝横截面积和体积,称量鲜重后装入信封,放置75℃烘箱48 h至恒重,称干重。比枝长以小枝长度除以小枝干重获得,胡伯尔值为小枝横截面积除以小枝总叶面积。此外,在植物种子成熟季节,每种随机选取100粒种子,风干后随机选取50粒称重,测定种子平均质量。总计测定了1254株植物的10个功能性状(表2),涵盖42科,74属,92种。

1.4 土壤理化指标测定

测定的土壤理化指标有土壤电导率(soil electrical conductivity, soil EC)、土壤总碳(total carbon, TC)、总氮(total nitrogen, TN)和总磷(total phosphorus, TP)。2021年11—12月,在每个样地内,随机选取5个采样点,用便携式电导率仪(MicroLog SDI-CS)测定土壤电导率,每个点重复测量3次,取均值作为样地的电导率。再用土铲将枯枝落叶层和腐殖质层去掉,挖取0—20 cm的土壤剖面,用环刀取土样,装入带有编号的自封袋。自然风干后研磨过100目筛。用化学元素分析仪(Vario EL, Elementar, Germany)测定土壤总碳。再取适量过筛土样,在温控硝解炉(DK 42, VELP Scientifica, Milano, Italy)中,参照标准凯式法进行硝解,并用Smartchem 200全自动化学分析仪测定土壤总氮。用压力消解后的光电耦合式等离子发射光谱(Spectro Analytical Instruments)测定土壤总磷。

1.5 植物群落权重均值计算

结合各物种在样地内的多度数量和性状均值,计算样地水平的植物性状群落加权平均值(Community-weighted mean trait value, CWM),CWM表征植物性状的群落功能组成,涵盖了不同物种的性状信息,表示群落内优势种在资源利用方面的选择优势^[30]。计算见公式1。

$$CWM_x = \sum_{i=1}^s p_i t_i \quad (1)$$

式中, CWM_x 是性状 x 的群落权重均值, s 为样地内物种数, p_i 为物种 i 的多度, t_i 表示物种 i 的功能性状均值。

1.6 现状植被类型和生境条件量化

基于植被恢复海岛调查的50个典型植物群落和16个固定样地,按一级分类单位:植被型;二级分类单位:优势种和植物区系特征;三级分类单位:演替阶段和群落年龄^[24]。划分出植被类型,并绘制现状植被图。其次,结合遥感影像和现场测定,划分并绘制出植被恢复海岛的生境图^[24,31]。根据一级指标:山体走势,指较大的地势格局或山体走向;二级指标:海拔和地貌,地貌包括山地、海蚀海积阶地、海积地、海蚀地,依海拔分为山顶、山麓、近岸生境;三级指标:微地形,即坡位、坡度和凹凸度。

1.7 恢复植被的潜在物种库确定

通过查阅资料和调研方式,厘清植被恢复海岛历史物种。参照普陀山岛保留的舟山群岛顶极植被类型-亚热带海岛型常绿灌丛,确定中街山列岛植被恢复的潜在物种库。舟山群岛植被调查数据(图2),进一步为潜在物种库的确定提供了基础信息。结合文献资料和对比现有生境和历史生境最终确定植被恢复海岛的潜在物种库。

1.8 植被恢复目标功能与目标植物功能性状间的关系模型

利用多元线性回归分析和模型筛选,构建耐盐碱和耐贫瘠目标功能与植物功能性状的关系模型。植物功能性状用群落权重均值表示。海岛植被耐盐碱功能用土壤电导率表征,土壤电导率高的海岛,其分布植物的耐盐碱功能越强;植物耐贫瘠功能用土壤碳氮比表示;植物防风功能与植物功能性状的关系模型引用课题组已有研究成果^[32],其中,防风功能用风速消减系数衡量。

多元线性回归模型筛选获得植被恢复目标功能与目标植物功能性状间的关系,全模型按公式(2)构建:

$$\begin{aligned} \text{植被恢复目标功能} = & \text{树高} + \text{干材密度} + \text{叶面积} + \text{比叶面积} + \text{叶片碳含量} + \text{叶片氮含量} + \text{叶片磷含量} + \\ & \text{种子质量} + \text{胡伯尔值} + \text{比枝长} + \text{残差} \end{aligned} \quad (2)$$

基于最小 ΔAIC (赤池信息量准则,akaike information criterion, AIC) 筛选出最优解释模型,模型筛选考虑了所有变量间的组合。模型筛选用 R 软件“MuMIn”包的“Dredge”函数完成。同时,为检验变量间的共线性,用“fmsb”包的“VIF”函数评估方差膨胀因子(variance inflation factor, VIF),控制最优模型的 $\text{VIF} < 3$ 。为提高拟合模型的对称性和线性度,在模型中对非正态分布的变量进行 log 转化。

1.9 基于贝叶斯模型的植物物种相对多度的计算

运用贝叶斯理论的性状模型,基于目标功能性状分析具有防风、耐盐碱、耐贫瘠的物种多度的分布范围。该模型结合个体的功能性状评估物种在给定环境下的相对多度。具体分两步实现:(1) 通过确定目标性状范围的概率密度函数来定义目标性状,如应用质量比率假说,只需定义以目标性状为中心的单峰性状分布。生态位互补假说与环境过滤和质量比率假说不同(两者均为群落内性状趋同),意味着功能性状趋异。因此,要生成功能不同的群落,有必要建立目标性状,包括沿性状轴的多种模式,而不仅是由单个最佳性状值约束。多模式性状的概率密度在 R 的“mclust”包中计算。(2) 需要通过修正模型,获得动态的物种多度分布范围。重复模型多次可以整合性状与蒙特卡罗来获得给定环境条件下的物种的相对多度,详见公式 3。

$$P(S_i | E)_j \cong \frac{1}{N} \sum_{k=1}^N P(S_i | T_k, E) P(T_k | E) \quad (3)$$

式中, $P(S_i | E)_j$ 为第 j 个重复, N 为蒙特卡罗重复样本数; $P(S_i | T_k, E)$ 为运用贝叶斯理论,在给定性状和环境条件下的物种概率; $P(T_k | E)$ 为给定环境条件或性状目标范围下的物种概率,如重复该模型 $j = 100$ 次,获得物种相对多度的 100 个估计值; $P(S_i | E)_j$ 范围表示在特定环境筛下可能发生的物种潜在相对多度的范围。所有分析和绘图均在 R 4.3.1 中实施。

2 结果与分析

2.1 中街山列岛的现状植被和生境类型

中街山列岛现状植被和微生境类型如图 3 所示。植被类型有落叶阔叶灌丛:柘群丛、天仙果群丛和野桐群丛;常绿阔叶灌丛:滨柃+野桐灌丛、算盘子群丛、柃木+滨柃+海桐群丛;针阔混交林:黑松+樟群丛;草丛:砂生草丛和土生草丛;微生境类型有山顶、山地上坡、山地下坡、谷头平地 and 近岸陡坡。

2.2 中街山列岛的潜在物种库

如表 3 所示,中街山列岛植被恢复的潜在植物有 44 种,隶属 28 科,38 属。其中,樟科 4 种,松科、山矾科、桑科和豆科各 3 种,大戟科、冬青科、金缕梅科、壳斗科、马鞭草科和山茶科各 2 种,其余 16 个科仅 1 种。潜在植物中落叶植物和常绿植物各占 50%。按生活型看,乔木种有 21 种,灌木有 23 种。

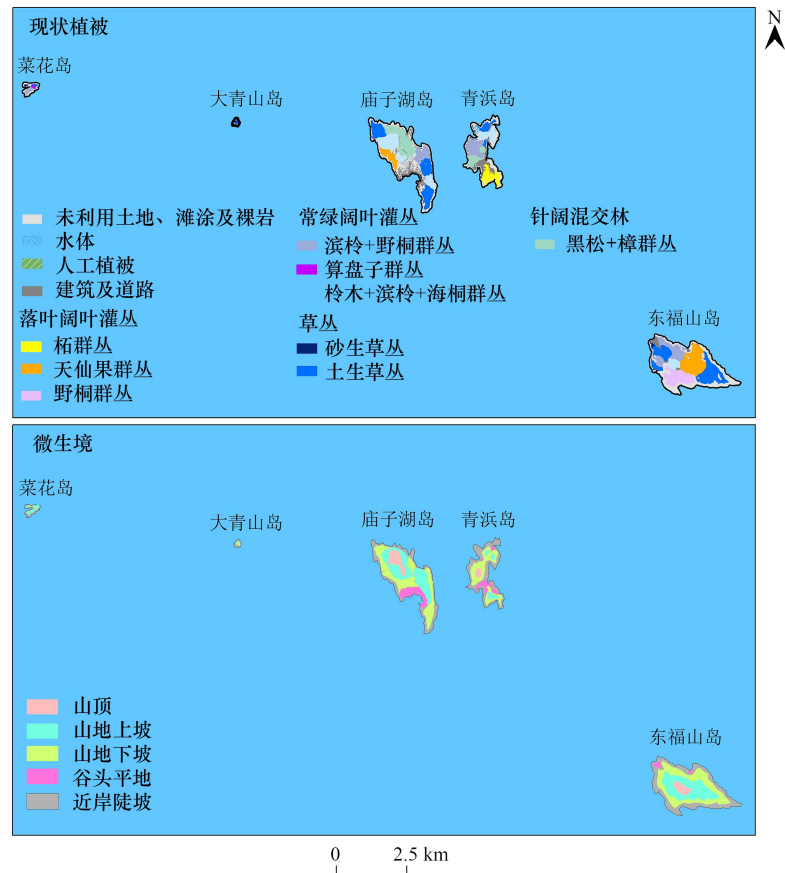


图 3 中街山列岛的现状植被和微生境类型

Fig.3 Current vegetation and micro-habitat types in the Zhongjieshan Islands

表 3 中街山列岛植被恢复的潜在物种库

Table 3 Potential species pool of vegetation restoration in the Zhongjieshan Islands

物种名称 Species name	科 Family	属 Genus	生长型 Growth form	生活型 Life form	树高范围/m Tree height range	平均树高/m Average tree height	生长海拔/m Growth altitude
白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	山矾科	山矾属	D	灌木	0.6—8.5	2.9	3—241
豹皮樟 <i>Litsea coreana</i>	樟科	木姜子属	E	乔木	1.4—5.5	4.6	16—93
滨柃 <i>Eurya emarginata</i>	山茶科	柃木属	E	灌木	0.6—6	2.8	17—189
赤楠 <i>Syzygium buxifolium</i>	桃金娘科	蒲桃属	E	灌木	1.2—7.5	3.2	17—224
刺槐 <i>Robinia pseudoacacia</i>	豆科	刺槐属	D	乔木	1.2—5	3.3	67—98
枫香树 <i>Liquidambar formosana</i>	金缕梅科	枫香树属	D	乔木	1.2—10	6.3	3—241
枸骨 <i>Ilex cornuta</i>	冬青科	冬青属	E	灌木	1.7—3.2	2.3	12—179
构树 <i>Broussonetia papyrifera</i>	桑科	构属	D	乔木	1.1—11	4.3	20—63
海桐 <i>Pittosporum tobira</i>	海桐花科	海桐花属	E	灌木	0.6—6.8	2.2	3—198
海州常山 <i>Clerodendrum trichotomum</i>	马鞭草科	大青属	D	灌木	1.5—3.2	2.1	50—150
黑松 <i>Pinus thunbergii</i>	松科	松属	E	乔木	0.6—13	4.4	16—198
红楠 <i>Machilus thunbergii</i>	樟科	润楠属	E	乔木	0.9—11	5.1	30—224
胡颓子 <i>Elaeagnus pungens</i>	胡颓子科	胡颓子属	E	灌木	1.6—7.7	1.7	12—241
化香树 <i>Platycarya strobilacea</i>	胡桃科	化香树属	D	乔木	0.5—8	3.1	31—241
黄檀 <i>Dalbergia hupeana</i>	豆科	黄檀属	D	乔木	1.5—9.2	2.6	3—198
榿木 <i>Loropetalum chinense</i>	金缕梅科	榿木属	D	灌木	1.1—7.9	3.8	16—224

续表

物种名称 Species name	科 Family	属 Genus	生长型 Growth form	生活型 Life form	树高范围/m Tree height range	平均树高/m Average tree height	生长海拔/m Growth altitude
楝 <i>Melia azedarach</i>	楝科	楝属	D	乔木	3.3—10	6.8	50—150
铃木 <i>Eurya japonica</i>	山茶科	铃木属	E	灌木	0.9—4.5	2.9	3—224
麻栎 <i>Quercus acutissima</i>	壳斗科	栎属	D	乔木	0.8—12	7.8	67—179
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	松科	松属	E	乔木	2.0—12	7.9	47—89
密花树 <i>Rapanea neriifolia</i>	紫金牛科	密花树属	E	灌木	1.4—5.9	2.3	17—44
牡荆 <i>Vitex negundo</i>	马鞭草科	牡荆属	D	灌木	1.5—3.2	2.6	150—241
朴树 <i>Celtis sinensis</i>	榆科	朴属	D	乔木	1.2—15	6.1	11—271
青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	壳斗科	青冈属	E	乔木	1.1—8.4	4.6	21—224
全缘冬青 <i>Ilex integra</i>	冬青科	冬青属	E	乔木	1.8—16	8.6	150—224
雀梅藤 <i>Sageretia thea</i>	鼠李科	雀梅藤属	D	灌木	0.7—2.6	2.2	11—18
赛山梅 <i>Styrax confusus</i>	安息香科	安息香属	D	灌木	1.1—5.9	4.0	21—224
桑 <i>Morus alba</i>	桑科	桑属	D	乔木	1.3—12	4.3	38—70
山矾 <i>Symplocos sumuntia</i>	山矾科	山矾属	E	灌木	2.0—6.4	4.8	44—86
山合欢 <i>Albizia kalkora</i>	豆科	合欢属	D	乔木	1.2—14	5.8	3—179
珊瑚树 <i>Viburnum odoratissimum</i>	忍冬科	荚蒾属	E	灌木	1.4—5.9	3.0	20—130
湿地松 <i>Pinus elliotii</i>	松科	松属	E	乔木	1.6—14	6.1	23—97
石斑木 <i>Raphiolepis indica</i>	蔷薇科	石斑木属	E	灌木	1.1—5.9	3.3	18—72
四川山矾 <i>Symplocos setchuensis</i>	山矾科	山矾属	E	乔木	1.1—9.2	13	16—271
算盘子 <i>Glochidion puberum</i>	大戟科	算盘子属	D	灌木	0.6—1.8	4.2	18—271
天竺桂 <i>Cinnamomum japonicum</i>	樟科	樟属	E	灌木	1.2—4.1	3.2	12—43
乌饭 <i>Vaccinium mandarinorum</i>	杜鹃花科	越桔属	E	灌木	0.6—8.4	3.5	12—224
盐肤木 <i>Rhus chinensis</i>	漆树科	盐肤木属	D	灌木	0.5—7.0	2.2	12—198
杨梅 <i>Myrica rubra</i>	杨梅科	杨梅属	E	乔木	0.9—9.7	4.8	31—224
野桐 <i>Mallotus japonicus</i>	大戟科	野桐属	D	灌木	0.7—11	2.6	3—271
野鸦椿 <i>Euscaphis japonica</i>	省沽油科	野鸦椿属	D	乔木	1.1—5.5	3.2	21—224
樟 <i>Cinnamomum camphora</i>	樟科	樟属	E	乔木	1.1—15	6.4	3—224
柘木 <i>Cudrania tricuspidata</i>	桑科	柘属	D	灌木	1.2—8.4	3.2	11—98
梔子 <i>Gardenia jasminoides</i>	茜草科	梔子属	D	灌木	0.7—5.7	2.3	3—224

高度范围、平均高度和生长海拔来源于舟山群岛植被调查数据;D:落叶植物 Deciduous plants; E: 常绿植物 Evergreen plants

2.3 植被恢复目标功能与植物功能性状间的关系模型

植物防风功能的指示性状主要有树高、比叶面积和叶片干物质含量。其中,风速削减系数与树高和比叶面积显著正相关,与叶片干物质含量显著负相关($P<0.001$)。植物耐盐碱功能的指示性状主要有叶片碳含量、叶片磷含量、比叶面积和干材密度。其中,土壤电导率与叶片磷含量显著正相关($P<0.05$),与叶片碳含量、比叶面积和干材密度显著负相关($P<0.01$)。植物耐贫瘠功能的指示性状主要有树高、胡伯尔值、比叶面积、叶片氮含量。其中,土壤碳氮比与树高显著正相关($P<0.01$),与胡伯尔值、比叶面积和叶片氮含量显著负相关($P<0.05$)(表4)。

2.4 具有目标性状的优势种的相对多度分布范围

根据筛选的防风目标功能性状:树高、叶片干物质含量和比叶面积,结合生境条件,选定具有防风目标功能和目标性状的滨柃、海桐、山合欢(*Albizia kalkora*)、胡颓子(*Elaeagnus pungens*)、铃木、算盘子(*Glochidion puberum*)、天仙果、盐肤木(*Rhus chinensis*)、野桐(*Mallotus japonicus*)等构建海岛防风植物群落;依据耐盐碱目标性状:叶片碳含量、叶片磷含量、比叶面积和干材密度,选择耐盐碱性能较好的白檀(*Symplocos paniculata*)、滨柃、海桐、胡颓子、柘木(*Loropetalum chinense*)、铃木、算盘子、野桐、柘木(*Cudrania tricuspidata*)等构建海岛耐盐碱植物群落;根据耐贫瘠目标性状:树高、胡伯尔值、比叶面积和叶片氮含量,选定耐贫瘠性能较好的滨

桉、赤楠(*Syzygium buxifolium*)、海桐、胡颓子、欖木、柃木、石斑木(*Rhaphiolepis indica*)、算盘子、盐肤木等构建海岛耐贫瘠植物群落(表 5)。

表 4 植被恢复目标功能与植物功能性状间的关系模型

Table 4 Relationship models between target function of vegetation restoration and plant functional traits			
目标功能 Target functions	衡量指标 Measure indicators	指示植物性状 Indicate plant traits	目标功能与植物功能性状间的关系模型 Relationship models between target function and plant functional trait
防风 Wind resistance	风速削减系数	树高、比叶面积、叶片干物质含量	防风功能=0.99+0.04×树高+0.01×比叶面积-0.01×叶片干物质含量 ($R^2=0.58, P<0.001$)
耐盐碱 Saline-alkaline tolerance	土壤电导率	叶片碳含量、叶片磷含量、比叶面积、干材密度	耐盐碱功能=32.55-4.30×叶片碳含量+0.48×叶片磷含量-0.53×比叶面积-0.93×干材密度 ($R^2=0.41, P<0.0001$)
耐贫瘠 Tolerance to barren	土壤碳氮比	树高、胡伯尔值、比叶面积、叶片氮含量	耐贫瘠功能=4.92+0.40×树高-0.35×胡伯尔值-0.80×比叶面积-0.54×叶片氮含量 ($R^2=0.39, P<0.0001$)

表 5 中街山列岛防风、耐盐碱、耐贫瘠植物的平均功能性状

Table 5 Plant mean functional traits with wind resistance, saline-alkaline tolerance, and tolerance to barren in the Zhongjieshan Islands										
目标功能 Target functions	目标性状 Target traits	具有目标性状的树种的平均功能性状值 Mean functional trait values of tree species with the target traits								
防风 Wind resistance		滨桉	海桐	山合欢	胡颓子	柃木	算盘子	天仙果	盐肤木	野桐
	树高	1.836	1.878	1.171	1.083	2.129	1.31	1.561	0.955	1.375
	叶片干物质含量	0.329	0.372	0.442	0.458	0.371	0.345	0.28	0.324	0.348
	比叶面积	58.376	73.952	130.92	66.829	83.905	92.471	146.043	141.526	140.501
耐盐碱 Saline-alkaline tolerance		白檀	滨桉	海桐	胡颓子	欖木	柃木	算盘子	野桐	柘木
	叶片碳含量	403.755	435.241	436.066	472.878	444.446	430.487	442.111	441.839	425.447
	叶片磷含量	1.001	0.613	0.877	0.806	0.693	0.661	0.796	1.303	1.412
	比叶面积	208.855	63.944	75.983	82.045	156.932	102.434	147.207	158.837	168.646
耐贫瘠 Tolerance to barren		滨桉	赤楠	海桐	胡颓子	欖木	柃木	石斑木	算盘子	盐肤木
	树高	1.836	1.253	1.878	1.083	1.856	2.129	1.578	1.310	0.955
	胡伯尔值	0.097	0.038	0.064	0.071	0.031	0.038	0.082	0.024	0.024
	比叶面积	63.944	103.905	75.983	82.045	156.932	102.434	75.168	147.207	163.499
	叶片氮含量	12.519	12.612	12.663	24.819	14.853	12.511	8.113	18.292	17.973

中街山列岛防风、耐盐碱和耐贫瘠植物群落优势种的相对多度分布显示(图 4):防风群落中,天仙果的相对多度最大,约 40%,其次是柃木和野桐,各占 18%。滨桉和海桐各占 5%。山合欢、胡颓子、算盘子和盐肤木各占 2%;耐盐碱群落中,野桐的相对多度最大(20%),其次是胡颓子和欖木(各占 5%)。柃木、算盘子和柘木的相对多度约 3%,白檀、滨桉、海桐的相对多度约 1%;耐贫瘠群落中,欖木的相对多度最大(25%),其次是石斑木(18%)和盐肤木(10%)。滨桉、赤楠、海桐、胡颓子、柃木和算盘子的相对多度均较低(各占 2%)。

3 讨论

3.1 植物功能性状在植被恢复中的应用

利用功能生态学和植物群落构建原理解决恢复生态学的难题,是当前生态学领域的重要理论和实践挑战。基于植物性状的方法作为生态恢复的一个重要工具,因为植物功能性状解释了物种如何响应环境变化(响应性状)以及它们如何影响生态系统功能和物种共存(效应性状)^[7-10]。本文揭示了树高、叶片干物质含量和比叶面积能协同表征植物群落的防风功能。因为树高与植物体型大小相关^[33],叶片干物质含量与植物韧性构建有关,以及比叶面积能表征植物光捕获能力^[34];叶片碳、磷含量、比叶面积、干材密度能指示植物群

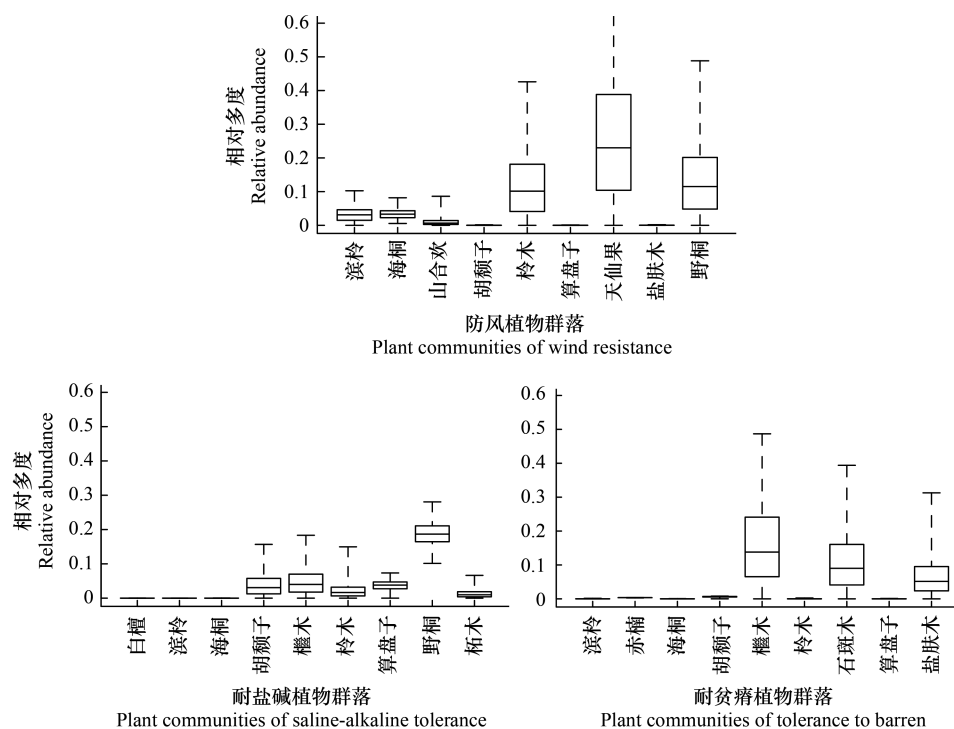


图4 中街山列岛防风、耐盐碱、耐贫瘠植物群落优势物种的多度分布范围

Fig.4 Abundance distribution range of dominant species for the plant communities of wind resistance, saline-alkaline tolerance, and tolerance to barren in the Zhongjieshan Islands

落耐盐碱功能,因为叶片碳磷与植物生长速率、叶碳同化率和能量供给有关,干材密度表征植物机械支撑与组织构建成本、水力效率与安全^[34];植物耐贫瘠功能与树高、胡伯尔值、比叶面积、叶片氮含量相关,由于胡伯尔值表示植物枝和叶间的水分供应^[35]。通常,面积较小的海岛有较高的水力安全,具有较高的胡伯尔值以适应保守策略。隔离度较高的海岛,植物采取保守策略,具有较低的碳同化和水力效率,有较小的树高和比叶面积。较高的胡伯尔值表明相对大的叶面积和边材,由厚细胞壁和小导管组成^[36]。此外,面积较小或隔离度较高的海岛,植物具有保守策略的功能性状,有利于植物在恶劣生境中存活。

利用植物响应-效应性状框架,通过“植被恢复-目标功能-目标功能性状-具有目标功能性状的物种多度的范围”这一转换,使植被恢复的体系和方案得到完善。此外,采用生境调查-物种库建立-植物功能性状测定-模型分析-组合物种多度范围的操作流程,是基于理论并具有可操作性的植被恢复方案。依据基于植物响应-效应性状框架的中街山列岛植被恢复,归纳总结出基于植物功能性状的海岛植被恢复步骤:(1) 确定恢复区域植被的目标功能及目标功能性状;(2) 调查恢复区域的生境和植被,确定植被恢复的潜在物种库;(3) 收集和测定潜在物种库内植物的功能性状;(4) 建立植被恢复目标功能与目标植物功能性状间的关系模型;(5) 利用植物响应-效应性状框架的贝叶斯模型,模拟在目标功能下具有目标植物性状的物种多度的分布范围。

3.2 基于植物功能性状的海岛植被恢复的特点和难点

海岛因面积变化、边界清晰、地理隔离等属性,被誉为生态学、进化学和生物地理学的天然模拟实验室^[20-22]。全球气候、土地利用、船舶贸易变化加速海岛生物多样性丧失。例如,中街山列岛在70年前,植被遭受当地居民的大量砍伐,后期大量种植黑松和马尾松^[37]。1992年,松材线虫病在舟山地区爆发,导致中街山列岛松林基本消退^[38]。现有植被基本退化为灌草丛或草丛^[24]。此外,冬季受西北风的影响,干燥寒冷,植物主要采取低矮、冬季末梢枯死的落叶策略,如野桐、天仙果、算盘子、盐肤木等。背风坡面,人类干扰较小的区域仍保留着以柃木、滨柃、海桐为优势种的常绿灌丛,这表明常绿阔叶灌丛是该区域的顶极植被。中街山列

岛植被恢复的优势种有滨柃、海桐、合欢、胡颓子、柃木、算盘子、天仙果、盐肤木、野桐、白檀、欏木、柘木、赤楠、石斑木等,均为长期适应当地气候、生境条件的海岛常见种或特有种,其耐瘠薄、抗海雾、耐盐碱、抗风,原始资源储藏量高^[39]。但由于人类活动,种质资源减少,这些植物逐渐濒危,对当地植被恢复造成很大困难。此外,海岛主要为强风、高日晒、高蒸发率的恶劣生境,适合低矮和较密的灌木种^[40]。

中街山列岛植被恢复的常绿植物通常在阴坡,土壤厚度 30—60 cm,坡度较陡,在海拔较高的山体上坡和山顶分布较多。落叶植物常生长在阳坡,土壤厚度 10—40 cm,坡度较缓,在海拔较低的山体下坡、近岸陡坡和谷头平地分布较多^[24,31]。山顶和谷头平地主要为强风生境,植被恢复以天仙果、柃木、野桐、滨柃、海桐、山合欢、柘木等为主,群落类型有柘木群落、天仙果灌丛、野桐群落、滨柃+野桐灌丛等。植物群落结构分乔木层和灌木层,乔木层以柘木和野桐为优势种,灌木丛以天仙果、滨柃、海桐为主;近岸陡坡以盐碱生境为主,构建以野桐、胡颓子、欏木、柃木、算盘子等为主的灌丛,群落类型有野桐灌丛、滨柃+野桐灌丛、算盘子灌丛;山体下坡和上坡贫瘠生境居多,植被恢复以欏木、石斑木、盐肤木、滨柃、赤楠等为主,群落类型以欏木灌丛、柃木+滨柃灌丛、盐肤木灌丛为主。此外,海岛生境复杂多样,土壤贫瘠,需要因地制宜地依据地形和土壤类型进行植被恢复。首先,海岛气候多变、恶劣,尤其是极端天气(干旱、风暴等)影响海岛植被恢复进程^[37];其次,人类高强度的干扰,导致海岛植被严重退化,恢复难度大;最后,海岛生态系统较脆弱,外来物种入侵可能导致本地植被恢复困难。因此,海岛植被恢复还需要保护海岛特有种和生物多样性^[38]。综合表明海岛植被恢复应依据植物功能性状,选择海岛适应性强的物种,再按照贝叶斯模型解析出具有目标性状的物种的多度分布范围,最后根据海岛地形、土壤、气候等制定植被恢复的详细方案。

最新研究综述了近几十年,全球 341 项基于植物性状的植被恢复发现:使用响应性状更为普遍、叶片性状最为常用、大多研究在温带生物群落、植被恢复的长期效应关注甚少,以及恢复规划的研究还比较缺乏^[41]。研究也表明在不同气候、土地利用类型、环境和时空尺度下应用植物功能响应-效应性状恢复植物群落^[42-43]。研究还强调将基于性状的方法整合到生态系统服务的恢复中,如研究在昆虫爆发、景观污染、人类干扰生境中植被恢复的主要机制和利用性状,并指出实证测试和监测的重要性^[44]。还有研究表示将功能性状框架与遥感和数模方法结合,应用于不同生态系统的植被恢复中^[43]。因此,未来基于植物功能性状的植被恢复需要多使用效应性状、关注更多种类的性状、关注长期效应、在恢复规划较多应用、结合遥感和数模方法、应用于不同的时空尺度和生态系统中、强调实证测试和监测。

4 结论

植被恢复对于维持海岛生态系统的稳定性和可持续发展至关重要。当前,气候变化和人类活动导致海岛植被严重退化。基于植物响应-效应性状框架的植被恢复是针对海岛特殊生境的一种有效方法,有利于揭示植物对特定环境的响应,从而选择适宜物种恢复植被。基于植物功能性状的海岛植被恢复不仅能保护海岛重要的植物资源,而且能提高海岛植被的结构与功能,比传统的植被恢复方法更加科学和有效。同样,该方法也面临困难和挑战:第一,需要大量的环境本底数据和植物功能性状数据集,以确定植物对环境的响应模型;第二,在植被恢复中要考虑植物物种的多样性;第三,在考虑植物功能的同时,还要注重植物群落的功能多样性。

参考文献(References):

- [1] Hobbs R J, Harris J A. Restoration ecology: repairing the earth's ecosystems in the new millennium. *Restoration Ecology*, 2001, 9(2): 239-246.
- [2] Laughlin D C. Applying trait-based models to achieve functional targets for theory-driven ecological restoration. *Ecology Letters*, 2014, 17(7): 771-784.
- [3] Navarro-Cano J A, Goberna M, Verdú M. Using plant functional distances to select species for restoration of mining sites. *Journal of Applied Ecology*, 2019, 56(10): 2353-2362.
- [4] Pywell R F, Bullock J M, Roy D B, Warman L, Walker K J, Rothery P. Plant traits as predictors of performance in ecological restoration. *Journal of Applied Ecology*, 2003, 40(1): 65-77.

- [5] Clark D L, Wilson M, Roberts R, Dunwiddie P W, Stanley A, Kaye T N. Plant traits-a tool for restoration? *Applied Vegetation Science*, 2012, 15 (4) : 449-458.
- [6] Brudvig L A, Mabry C M. Trait-based filtering of the regional species pool to guide understory plant reintroductions in Midwestern oak savannas, USA. *Restoration Ecology*, 2008, 16 (2) : 290-304.
- [7] Suding K N, Lavorel S, Chapin iii F S, Cornelissen J H C, Díaz S, Garnier E, Goldberg D, Hooper D U, Jackson S T, Navas M L. Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology*, 2008, 14 (5) : 1125-1140.
- [8] Cole I A, Prober S M, Lunt I D, Koen T B. A plant traits approach to managing legacy species during restoration transitions in temperate eucalypt woodlands. *Restoration Ecology*, 2016, 24 (3) : 354-363.
- [9] Funk J L, McDaniel S. Altering light availability to restore invaded forest: the predictive role of plant traits. *Restoration Ecology*, 2010, 18 (6) : 865-872.
- [10] MacArthur R, Levins R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 1967, 101 (921) : 377-385.
- [11] Keddy P A, Shipley B. Competitive hierarchies in herbaceous plant communities. *Oikos*, 1989, 54 (2) : 234.
- [12] Grime J P. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 1998, 86 (6) : 902-910.
- [13] Eviner V T, Chapin F S. Functional matrix: a conceptual framework for predicting multiple plant effects on ecosystem processes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2003, 34 (1) : 455-485.
- [14] White P S, Jentsch A. Disturbance, succession, and community assembly in terrestrial plant communities. In *Assembly rules and restoration ecology: bridging the gap between theory and practice*. Washington: Island Press, 2004, 342-366.
- [15] Ostertag R, Warman L, Cordell S, Vitousek P M. Using plant functional traits to restore Hawaiian rainforest. *Journal of Applied Ecology*, 2015, 52 (4) : 805-809.
- [16] Fiedler S, Perring M P, Tietjen B. Integrating trait-based empirical and modeling research to improve ecological restoration. *Ecology and Evolution*, 2018, 8 (12) : 6369-6380.
- [17] Laughlin D C, Chalmardier L, Joshi C, Renton M, Dwyer J M, Funk J L. Generating species assemblages for restoration and experimentation: A new method that can simultaneously converge on average trait values and maximize functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 2018, 9 (7) : 1764-1771.
- [18] Charles L S. Plant functional traits and species selection in tropical forest restoration. *Tropical Conservation Science*, 2018, 11 : 1940082918784157.
- [19] Engst K, Baasch A, Erfmeier A, Jandt U, May K, Schmiede R, Bruehlheide H. Functional community ecology meets restoration ecology: Assessing the restoration success of alluvial floodplain meadows with functional traits. *Journal of Applied Ecology*, 2016, 53 (3) : 751-764.
- [20] Kreft H, Jetz W, Mutke J, Kier G, Barthlott W. Global diversity of island floras from a macroecological perspective. *Ecology Letters*, 2008, 11 (2) : 116-127.
- [21] Russell J C, Kueffer C. Island biodiversity in the Anthropocene. *Annual Review of Environment and Resources*, 2019, 44 (1) : 31-60.
- [22] Weigelt P, Jetz W, Kreft H. Bioclimatic and physical characterization of the world's islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2013, 110 (38) : 15307-15312.
- [23] Wang S P, Zhu W, Gao X, Li X P, Yan S F, Liu X, Yang J, Gao Z X, Li Y M. Population size and time since island isolation determine genetic diversity loss in insular frog populations. *Molecular Ecology*, 2014, 23 (3) : 637-648.
- [24] 石娇星. 舟山群岛植被分类与制图[D]. 上海: 华东师范大学, 2021.
- [25] 中国海岛志编纂委员会. 中国海岛志. 2013.
- [26] Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte 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, 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.
- [27] Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis S L, Swenson N G, Zanne A E. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 2009, 12 (4) : 351-366.
- [28] Díaz S, Kattge J, Cornelissen J H C, Wright I J, Lavorel S, Dray S, Reu B, Kleyer M, Wirth C, Colin Prentice I, Garnier E, Bönisch G, Westoby M, Poorter H, Reich P B, Moles A T, Dickie J, Gillison A N, Zanne A E, Chave J, Joseph Wright S, Sheremet'ev S N, Jactel H, Baraloto C, Cerabolini B, Pierce S, Shipley B, Kirkup D, Casanoves F, Joswig J S, Günther A, Falczuk V, Rüger N, Mahecha M D, Gorné L D. The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 2016, 529 (7585) : 167-171.
- [29] 许洛山. 舟山群岛木本植物的功能生物地理格局与群落构建机制[D]. 上海: 华东师范大学, 2022.

- [30] 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.
- [31] 许洺山, 赵慈良, 刘翔宇, 阎恩荣. 浙江普陀山岛植被区划方案. *浙江农林大学学报*, 2018, 35(4): 657-663.
- [32] 黄海侠. 植物功能性状对森林生态系统服务功能的指示[D]. 上海: 华东师范大学, 2014.
- [33] Westoby M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 1998, 199(2): 213-227.
- [34] Reich P B, Ellsworth D S, Walters M B, Vose J M, Gresham C, Volin J C, Bowman W D. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology*, 1999, 80(6): 1955-1969.
- [35] Tyree M T, Ewers F W. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist*, 1991, 119(3): 345-360.
- [36] van der Sande M T, Poorter L, Schnitzer S A, Engelbrecht B M J, Markesteijn L. The hydraulic efficiency-safety trade-off differs between lianas and trees. *Ecology*, 2019, 100(5): e02666.
- [37] 周航. 浙江海岛志. 北京: 高等教育出版社, 1998.
- [38] Xu M S, Yang A N, Yang X D, Cao W T, Zhang Z K, Li Z Y, Zhang Y, Zhang H G, You W H, Yan E R, Wardle D A. Island area and remoteness shape plant and soil bacterial diversity through land use and biological invasion. *Functional Ecology*, 2023, 37(5): 1232-1244.
- [39] 张凯迪, 魏艳艳, 龚元, 郭智娟, 赵敏. 浙江沿海无居民海岛植物群落物种组成及多样性. *地球环境学报*, 2019, 10(1): 58-68.
- [40] 谢艳秋, 黄晖, 王春晓, 何雅琴, 江怡萱, 刘子琳, 邓传远, 郑郁善. 福建海岛滨海特有植物种-面积关系及物种丰富度决定因素. *生物多样性*, 2023, 31(5): 1-10.
- [41] Loureiro N, Mantuano D, Manhães A, Sansevero J. Use of the trait-based approach in ecological restoration studies: a global review. *Trees*, 2023, 37(5): 1287-1297.
- [42] Fu D G, Wu X N, Hu L Y, Ma X D, Shen C J, Shang H Y, Huang G N, He Y J, Duan C Q. Plant traits guide species selection in vegetation restoration for soil and water conservation. *Biology*, 2023, 12(4): 618.
- [43] Corenblit D, Piégay H, Arrignon F, González-Sargos E, Bonis A, Ebengo D M, Garófano-Gómez V, Gurnell A M, Henry A L, Hortobágyi B, Martínez-Capel F, Mazal L, Steiger J, Tabacchi E, Tooth S, Vautier F, Walcker R. Interactions between vegetation and river morphodynamics. Part II: Why is a functional trait framework important? *Earth-Science Reviews*, 2024, 253: 104709.
- [44] Aubin I, Deschênes É, Santala K R, Emilson E J S, Schoonmaker A L, McIntosh A C S, Bourgeois B, Cardou F, Dupuch A, Handa I T, Lapointe M, Lavigne J, Maheu A, Nadeau S, Naeth M A, Neilson E W, Wiebe P A. Restoring forest ecosystem services through trait-based ecology. *Environmental Reviews*, 2024, <https://doi.org/10.1139/er-2023-0130>.