#### DOI: 10.20103/j.stxb.202404080756

盘远方,邱思婷,苏治南,杨梓暄,范航清,邱广龙.全球濒危海草贝克喜盐草功能性状对盐度的适应策略.生态学报,2025,45(9): - . Pan Y F, Qiu S T, Su Z N, Yang Z X, Fan H Q, Qiu G L.Adaptation strategies of functional traits of the global threatened seagrass *Halophila beccarii* to salinity.Acta Ecologica Sinica,2025,45(9): - .

## 全球濒危海草贝克喜盐草功能性状对盐度的适应策略

### 盘远方,邱思婷,苏治南,杨梓暄,范航清,邱广龙\*

广西海洋科学院 (广西红树林研究中心),广西红树林保护与利用重点实验室,北海 536000

摘要:为深入理解全球濒危海草贝克喜盐草对盐度的适应策略,以贝克喜盐草为研究对象,在可控生态水槽系统内开展不同 盐度(0、10 对照、20、30)对贝克喜盐草功能性状影响的研究。结果显示:(1)除叶干物质含量对照组与其它处理组差异不显著 外,其余性状对照组均与其他处理组有显著差异。其中,叶厚度、叶面积和比叶面积显著高于对照组(除 0 盐度条件下的叶厚 度和 30 盐度条件下的叶面积外),而地上生物量、地下生物量和总生物量则显著低于对照组,且盐度越高生物量越低。(2)与 对照组相比,其它处理组贝克喜盐草地上生物量与叶干物质含量、地下生物量、叶面积、总生物量、叶厚度、比叶面积以及叶厚 度与总生物量之间的权衡关系因盐度改变而增大;而叶面积与叶干物质含量、地下生物量、叶厚度和比叶面积之间的权衡关系 因盐度改变而减小。(3)盐度变化可以直接作用于贝克喜盐草叶厚度、叶面积、地上生物量和地下生物量,也可以间接调控叶 厚度、叶面积、比叶面积和叶干物质含量之间的相互关系来间接影响贝克喜盐草的生物量。从功能性状角度去分析贝克喜盐草 对盐度的适应策略,对今后深入理解贝克喜盐草这一濒危种群的衰退机制和保护具有重要意义。 关键词:贝克喜盐草,盐度梯度;功能性状;权衡关系;结构方程模型

# Adaptation strategies of functional traits of the global threatened seagrass *Halophila beccarii* to salinity

PAN Yuanfang, QIU Siting, SU Zhinan, YANG Zixuan, FAN Hangqing, QIU Guanglong\*

Guangxi Key Lab of Mangrove Conservation and Utilization, Guangxi Academy of Marine Sciences (Guangxi Mangrove Research Center), Beihai 53600, China

**Abstract**: To gain a deeper understanding of the adaptive strategies of the globally threantened seagrass *Halophila beccarii* in response to salinity, this study explored the effects of four salinity levels (0, 10 as the control, 20, and 30) on its functional traits using a controlled indoor ecological water tank system. The functional traits assessed included leaf thickness, leaf area, specific leaf area, leaf dry matter content, aboveground biomass, belowground biomass, and total biomass. The results revealed three key findings: (1) Except for leaf dry matter content, which showed no significant difference between the control and the treatment groups, all other functional traits exhibited significant variations across salinity levels. Leaf thickness, leaf area, and specific leaf area were significantly higher in the treatment groups than in the control, with exceptions observed at 0 salinity for leaf thickness and at 30 salinity for leaf area. Conversely, aboveground biomass, belowground biomass, and total biomass were significantly lower in the treatment groups compared to the control, and biomass declined progressively as salinity levels increased. (2) Salinity changes altered trade-off relationships between functional traits. Compared to the control, the trade-offs between aboveground biomass and traits such as leaf dry matter content, belowground biomass, leaf area, total biomass, leaf thickness, and specific leaf area were strengthened. This indicates that as salinity stress intensified, *H. beccarii* reallocated its limited resources to aboveground growth to optimize

基金项目:国家自然科学基金(32170399)和自治区直属公益性科研院所基本科研业务费项目(2022GMRC-01, 2022GMRC-02)

收稿日期:2024-04-08; 网络出版日期:2025-00-00

<sup>\*</sup> 通讯作者 Corresponding author.E-mail: qalong@ 163.com

survival under stress. Meanwhile, trade-offs between leaf area and traits like leaf dry matter content, belowground biomass, leaf thickness, and specific leaf area were weakened, reflecting a shift in allocation strategies to balance light capture efficiency and resource utilization under changing environmental conditions. (3) Salinity had both direct and indirect impacts on the functional traits of *H. beccarii*. Salinity directly influenced key traits such as leaf thickness, leaf area, aboveground biomass, and belowground biomass. Indirectly, it modulated the interrelationships among leaf traits (e.g., specific leaf area, leaf dry matter content) and biomass, thereby affecting the overall performance and adaptability of the plant under stress. These findings highlight the complex interplay between salinity, functional traits, and resource allocation strategies in *H. beccarii*. By analyzing the functional traits and their trade-offs, this study provides new insights into how *H. beccarii* adapts to salinity stress, offering critical information on its ecological strategies. These findings are essential for understanding the mechanisms driving the decline of this endangered species and lay a scientific foundation for its conservation, management, and restoration. In particular, the study emphasizes the importance of maintaining optimal salinity conditions to support the growth and survival of *H. beccarii*, thereby contributing to broader efforts to preserve seagrass ecosystems globally.

Key Words: Halophila beccarii; salinity gradient; functional traits; trade-off relationship; structural equation model

贝克喜盐草(Halophila beccarii)是水鳖科喜盐草属海草植物,也是所有海草植物中最古老、形态最小的种类<sup>[1]</sup>。在生物学和生态学上该海草具有年纪老、形态矮小、个体纤细、种群更替速率快、一年生和多年生生活史并存等特点<sup>[1]</sup>。据资料显示,贝克喜盐草在全球主要分布在印度洋-太平洋地区<sup>[1-2]</sup>,且仅生长于狭长的潮间带<sup>[3-5]</sup>。由于潮间带生境所处地理位置具有独特性和服务功能易获取性,受人为干扰较为严重,贝克喜盐草及其生态系统受到了极大的破坏,甚至在斯里兰卡和菲律宾等国家已经出现灭绝现象<sup>[6]</sup>。虽然贝克喜盐草拥有丰富的种子库,但绝大多数由于底栖动物取食而遭到严重损失<sup>[7]</sup>。另外,Zakaria 等<sup>[3]</sup>对贝克喜盐 草种子萌发实验发现,经过5个月培养种子的萌发率仅有5.7%。由于种子库损失较大、种子萌发率较低,受精作用和减数分裂所产生的遗传物质可能不能很好地传递,导致贝克喜盐草的遗传多样性较低,而遗传多样性的丧失也会增加其灭绝风险<sup>[8]</sup>。据世界自然保护联盟(IUCN, the International Union for Conservation of Nature)评估,全球贝克喜盐草分布面积不超过 2000 km<sup>2</sup>,且处于加速衰退状态,鉴于贝克喜盐草有限的分布面积和全球日趋衰退的现状,IUCN 将其列入全球范围内易危(VL)种<sup>[1]</sup>,是当前全球面临灭绝风险的 10种海草之一<sup>[9]</sup>。

近年来,植物功能性状变化与环境关系是植物生态学研究的热点<sup>[10-11]</sup>。而叶片是植物与外界接触面积 最大、对环境变化最敏感的器官,其功能性状是植物重要的特性之一,体现了植物利用资源的能力以及为获 得最大化碳收获所采取的生存策略<sup>[12-13]</sup>。其中,叶厚度是一个非常有价值的性状特性,它与植物叶片资源 获取、水分保存和同化有关<sup>[14]</sup>。有研究表明,在受盐胁迫条件下植物内源激素分泌增加,促使叶片角质层增 厚、海绵组织细胞间隙变大、叶绿体淀粉粒堆积形成较厚的叶片,而叶片的增厚有利于减少蒸腾造成的水分 散失、提高水分的利用效率<sup>[15-16]</sup>。叶面积则是在一定程度上反映了叶片截获光的能力和在强光下自我保护 的能力,与植物生长、生存对策有紧密联系,能反映植物在不同环境下的资源获取能力和对不同环境的适应 特征<sup>[11,16]</sup>。而比叶面积和叶干物质含量反映植物的碳获取策略和养分保存能力,是植物适应外界环境变化 的两个关键性状<sup>[17-18]</sup>。Munns和Tester<sup>[19]</sup>研究发现,在适宜盐度条件下植物叶片可以更好的吸收、保存水 体中的养分,促进叶片的延伸和拓展;而盐度过高时植物叶片会将光合作用产物用于构建保卫组织或增加 叶肉细胞密度,从而抵御或适应高盐环境。另外,植物生物量的分配策略将更多生物量分配到能有效获取受限资 源的地上或地下器官中,以缓解或适应外界带来的生存压力,从而使植物往减少环境不利的方向生 长<sup>[20-23]</sup>。因此,研究贝克喜盐草功能性状对盐度的适应策略,对深入理解贝克喜盐草面临不同环境条件是 具有重要意义[11-13]。

否会根据其功能需求的不同有效地获取所需的资源、积极调整自身不同性状之间的组合形成不同的性状模块以行使不同的生态功能,并将有限的可利用资源进行权衡分配于不同组织,继而达到对资源的有效利用等

不同海域由于入海河流数量、河流流量、降雨、气温等因素不同造成不同海域内海水盐度差别较大。 Jiang 等<sup>[24]</sup>对广东沿海贝克喜盐草海草床研究发现,不同区域海草床内不仅水体盐度差异大(如义丰溪为 3. 8、莲下为 12.5、新寮镇 18.5、东山 26.0)且海草直立茎密度、叶长、叶宽以及生物量等均存在较大差异。另外, 邱广龙等<sup>[25]</sup>将广西珍珠湾、海南东寨港与国内、国外文献进行对比研究,发现不同环境下贝克喜盐草为了适 应不同水体盐度,其种群的覆盖度、密度、面积、种子库密度等均有所差异。由于目前对贝克喜盐草的研究主 要集中在种群分布面积<sup>[5,7,26-27]</sup>、种子库密度<sup>[5,28]</sup>、形态特征<sup>[29]</sup>、繁殖物候<sup>[3]</sup>等基础研究以及少量的生理生 化和遗传变异研究<sup>[30-31]</sup>。而关于贝克喜盐草种群形成差异原因尚未清楚,且厘清不同环境条件下贝克喜盐 草种群形成差异的原因对深入理解贝克喜盐草在不同环境条件下的资源获取及利用策略或种群的形成机制 具有重要的意义<sup>[3,32]</sup>。

综上,作者认为造成贝克喜盐草种群形成差异的原因可能与水体盐度有关。因此,本研究以贝克喜盐 草为研究对象,在可控生态水槽系统内开展不同盐度(0、10、20和30)条件对贝克喜盐草功能性状(叶厚度、 叶面积、比叶面积、叶干物质含量、地上生物量、地下生物量和总生物量)影响实验,通过控制盐度作为单一变 量,探讨:(1)不同盐度条件下贝克喜盐草功能性状如何变化?(2)不同盐度条件下贝克喜盐草功能性状之 间的权衡关系如何?(3)盐度如何调控贝克喜盐草功能性状之间的关系?本研究结果将揭示贝克喜盐草功 能性状对不同盐度的适应策略,以期为贝克喜盐草这一濒危物种的保护、管理、恢复及理解其种群的衰退机 制提供科学依据。

#### 1 材料与方法

#### 1.1 实验材料

通过收集文献资料和野外实地踏查,发现广西壮族自治区钦州市钦南区沙井(108°34'38.24"E,21°29' 19.55"N)的贝克喜盐草海草床分布面积较大且连片,该海草床位于茅尾海红树林保护区外缘,长期有钦江淡 水注入,使得海草床内上覆水常年的盐度为 10 ± 2。于 2022 年 10 月 27 日在海草床内选取长势一致的贝克 喜盐草,先用海草培养槽(规格长×宽×高:40 cm×17 cm×15 cm)倒扣在海草床上并按压出海草培养槽大小的 印,随后将贝克喜盐草连同 10 cm 左右的土壤一同挖取移入海草培养槽内并运回实验室进行室内培养。

#### 1.2 实验方法

#### 1.2.1 实验系统概况

该实验在广西海洋科学院(广西红树林研究中心)海草室内培养的可控实验生态水槽系统(图1)中进行,该系统可设定4组不同的控制,每个控制3个重复,共计12个种植水槽。每组控制连接一个储水桶,用 功率为20W的水泵将储水桶和种植水槽连接起来,储水桶和种植水槽内的海水由LPS软体珊瑚盐(LPS Sea Salt)与自来水配置而成的人工海水。于2022年10月27日将海草培养槽移入种植水槽(规格长×宽×高: 75 cm×45 cm×30 cm)内,每个种植水槽放入4个海草培养槽,每组控制共12个。

#### 1.2.2 实验设置

将带有海草的培养槽移入海草室内培养的可控实验生态水槽系统后进行 5 个月(2022 年 10 月 27 日— 2023 年 3 月 27 日)的适应性培养,该期间各组缸内的海水盐度设置为 10 (LPS 软体珊瑚盐:自来水 = 4.55 kg: 450 L),尽可能接近种源地的海水盐度(10±2),用 LED 植物生长灯(长 76 cm,功率 25 W)于每日 6:00—18:00 时为海草生长提供光照,整个系统实验期间水温保持在 25±0.5℃。适应性培养结束后进行不 同盐度处理,处理的盐度设置为 0(S1)、10(CK)、20(S2)和 30 (S3) 4 个水平,每个水平 3 组重复,各盐度梯 度误差控制在 2 以内。其中,CK 保持不变;S1 则将储水桶、种植水槽内的海水排净后不断注入自来水并排



图 1 海草室内培养系统以及实验结束时的海草 Fig.1 Seagrass indoor cultivation system and the seagrass at the end of stress experiment S1, 盐度为0; 对照, CK; S2, 盐度为20; S3, 盐度为30

出,最后直至储水桶、种植水槽内的海水与自来水盐度保持一致3天左右;S2和S3则是在原先盐度的基础 上等比例加入适量的LPS软体珊瑚盐并不断调整最终保持稳定在20和30。每日查看种植水槽内海水盐度 和水位变化并及时补充淡水以维持盐度稳定。2023年3月30日待系统内海水盐度稳定在实验设置的盐度 后进行正式盐度处理实验,盐度处理实验时长3个月,总实验时长8个月。

1.2.3 样品采集

适应性培养结束时(2023年3月27日),在不同盐度处理水平下随机选择一个种植水槽并将槽内的三 个海草培养槽全部取出,并用直径为7 cm 的圆柱形采样器分别在培养槽内随机采集12个(深度8—10 cm) 带土壤的海草样品,4个水平共计48个,用50目标准筛筛洗干净后,将海草地上和地下部分分开并放入有 对应编号的密封袋中,随后进行功能性状测定,本次实验数据作为盐度处理实验前的本底值。此后每月(即 4月30日、5月30日和6月30日)在不同盐度梯度下重复上述样品的采集、清洗和分装工作。

#### 1.2.4 样品测定

测定的功能性状包括叶厚度(*LT*, mm)、叶面积(*LA*, cm<sup>2</sup>)、比叶面积(SLA, cm<sup>2</sup>/g)、叶干物质含量(LDMC, g/g)、地上生物量(*AB*, g DW/m<sup>2</sup>)、地下生物量(*BB*, g DW/m<sup>2</sup>)和总生物量(*TB*, g DW/m<sup>2</sup>)。首先,各盐度处理水平选择6个洗净后的海草样品的地上部分分别挑选出50片成熟、健康、不含叶柄的完整叶片分别平铺于方格纸上(精度1 mm),用数码相机(型号:IM015)垂直于方格纸进行俯拍,将照片导入AutoCAD 2020软件中对叶片面积进行测量。随后利用电子游标卡尺(精度0.01 mm)测量每一片叶片厚度。接着用吸水纸吸干叶片表面水分并用事先称量好且带有编号的锡纸包裹叶片样品,再利用电子分析天平(精度0.0001 g)称量50片叶片鲜重。另外,将各盐度处理水平剩余的6个洗净后的海草样品分为地上部分和地下部分,同样用吸水纸吸干样品表面的水分并用带有编号的锡纸包裹,用于统计各盐度处理水平海草的地上生物量、地下生物量和总生物量。最后将叶片样品和生物量样品置于70℃的烘箱烘干至恒重,称量并记录叶片样品干重和生物量干重,并计算单片叶片干重和单位面积内贝克喜盐草地上生物量、地下生物量和总生物量。比叶面积和叶干物质含量计算公式如下:

比叶面积(SLA)=叶面积(
$$cm^2$$
)/叶干重(g) (1)

叶干物质含量(LDMC)=叶干重(g)/叶饱和鲜重(g) (2)

1.3 统计分析

1.3.1 贝克喜盐草功能性状比较及其随时间变化

在数据处理前,首先对所有数据进行 Shapiro-Wilk 函数正态分布检验,对不满足正态分布的数据进行对数转化。其次,使用线性混合效应模型(LMM)来构建采样时间和盐度交互作用对贝克喜盐草功能性状的影响。然后采用方差分析(ANOVA)对不同盐度条件下贝克喜盐草的功能性状进行差异性统计分析。当功能性状在不同盐度梯度上呈现统计检验显著情况下,即 P<0.05 时,再运用 Tukey-Kramer HSD Test 进行多重比较。

性状2的相对收益值 Relative benefit of trait ES2

0

1.3.2 贝克喜盐草功能性状的权衡关系

首先对各功能性状指标进行无量纲化处理, 使处 理后的指标系数在 0—1 的二维坐标系内(图 2)。参与 权衡的功能性状分别作为横纵坐标轴, 标准化处理后 的功能性状系数作为横纵坐标(*x*, *y*), 如 A 点的坐标 为(*x*<sub>1</sub>, *y*<sub>1</sub>)。对角线为零权衡线将坐标系平均分成两 部分, 坐标中点偏离零权衡线的垂直距离采用均方根 偏差(RMSD)表示, 以此衡量两个指标之间的权衡关 系大小。其中, 距离越远表示权衡关系越强, 相反, 协 同关系越强或权衡关系越弱, 对角线处的权衡值为 0。 各指标的权衡关系计算如下<sup>[33]</sup>:

$$ES = \frac{X_{\text{obs}} - X_{\text{min}}}{X_{\text{max}} - X_{\text{min}}}$$
(3)

$$\text{RMSD} = \sqrt{\frac{1}{n-1} \sum_{i=1}^{n} (ES_i - ES)}$$
(4)

式中, ES 表示标准化后有利于指标的相对收益值, ES 两性状的线 在(0,1)之间。X<sub>obs</sub>表示不同盐度条件下观测值的均 接近平衡; 值, X<sub>min</sub>和 X<sub>max</sub>分别表示处理均值的极小值和极大值, RMSD 表示均方根偏差, ES:表示无量纲化处理后的第*i*个观测值。

#### 1.3.3 结构方程模型



$$X = \Lambda x \xi + \delta \tag{5}$$

$$Y = \Lambda_{Y} \eta + \varepsilon \tag{6}$$

$$=B\eta+\Gamma\xi+\zeta$$

式中, *X* 表示外生测量变量向量;  $\Lambda_x$ 表示 *X* 在 $\xi$ 上的因子载荷矩阵;  $\xi$  表示外生潜变量;  $\delta$  表示外生指标的误 差项。*Y* 表示内生测量变量向量;  $\Lambda_y$ 表示 *Y* 在 $\eta$ 上的因子载荷矩阵;  $\eta$  表示内生潜变量向量;  $\varepsilon$  表示内生指 标的误差项。*B* 表示内生潜变量之间的作用路径系数矩阵;  $\Gamma$  表示外生潜变量对内生潜变量的影响路径系数 矩阵;  $\zeta$  表示结构方程的残差项。

η

我们假设盐度不仅会直接影响贝克喜盐草叶片,也会通过调控叶片变化来间接影响生物量。本研究以 盐度为外生测量变量,叶厚度、叶面积、比叶面积、叶干物质含量、地上生物量、地下生物量和总生物量为内生 测量变量,构建了初始的概念模型(图 3).



Relative benefit of trait ES1

图 2 功能性状的权衡关系图

Fig.2 Illustration of the trade-off relationship between the functional traits

ES1, 性状1的相对收益值; ES2, 性状2的相对收益值; A, 表示两性状的组合有利于性状1; B, 表示两性状的组合无明显偏好, 接近平衡; C, 表示两性状的组合有利于性状2

(7)



图 3 盐度对贝克喜盐草功能性状作用路径的概念模型 Fig.3 A conceptual model of the action path of salinity on functional traits of *Halophila beccarii* LT, 叶厚度; LA, 叶面积; SLA, 比叶面积; LDMC, 叶干物质含量; AB, 地上生物量; BB, 地下生物量; TB, 总生物量

本研究使用卡方自由度比( $\chi^2/df$ )、拟合优度指数(GFI和AGFI)、标准适配指数(NFI)、比较适配指数(CFI)、增值适配指数(IFI)以及增进残差均方和平方根(RMSEA)对模型进行适配性检验,一般认为 $\chi^2/df$ <3 表示模型较好;GFI、AGFI、NFI、CFI和IFI>0.9,越接近1模型越好;RMESA<0.05表示模型拟合较好<sup>[34]</sup>。

统计分析与绘图均在 R 4.2.0 的"lme4"、"piecewiseSEM"和"ggplot2"等程序包中完成。

#### 2 结果

2.1 不同盐度条件下贝克喜盐草功能性状的比较

除 LDMC 性状 CK 与其它处理组差异不显著外,其余性状均表现为 CK 与其它处理组有显著差异(图4)。其中,贝克喜盐草的 LT 表现为 S1 显著低于 CK,而 S2 和 S3 显著高于 CK (P<0.05); LA 表现为 S1 和 S2 显著高于 CK (P<0.05), S3 与 CK 差异不显著(P > 0.05); SLA 表现为 S1、S2 和 S3 显著高于 CK (P<0.05); 而 AB \begin{aligned} BB 和 TB 则为 CK 显著高于 S1、S2 和 S3 (P<0.05),且盐度越高生物量越低。不同盐度条件下贝克喜盐草的 LT、LA 和 SLA 均比本底值高(除 SLA 的 CK 外),而 LDMC、BB 和 TB 均比本底值低(除 TB 的 CK 外);在 CK 条件下贝克喜盐草的 AB 高于本底值,而 S1、S2 和 S3 条件下贝克喜盐草的 AB 与本底值相比变化不大。

同一月份不同盐度与同一盐度不同月份,贝克喜盐草各功能性状变化趋势不一。其中,第一个月贝克 喜盐草的 LT 在 S3、LA 在 S1 和 SLA 在 S2 条件下以及 LDMC、AB、BB 和 TB 在 CK 条件下具有最大值;第二个 月贝克喜盐草的 SLA 在 S1、LDMC 在 CK 以及 LT、LA、AB、BB 和 TB 在 S2 条件下具有最大值;第三个月贝克 喜盐草的 LT、LA 和 SLA 在 S2 条件下、LDMC 在 S3 条件下以及 AB、BB 和 TB 在 CK 条件下具有最大值(表 1)。 在 S1 条件下,贝克喜盐草的 LT、AB 和 TB 在第一个月具有最大值, LA、SLA 和 LDMC 在第二个月具有最大 值,而 BB 在第三个月具有最大值;在 CK 条件下,贝克喜盐草的 AB 在第一个月具有最大值,LT 和 LDMC 在 第二个月具有最大值,LA、SLA、BB 和 TB 在第三个月具有最大值;在 S2 条件下,LT、LA、LDMC、AB、BB 和 TB 在第二个月具有最大值,SLA 在第三个月具有最大值;在 S3 条件下,贝克喜盐草的 LT、AB、BB 和 TB 在第一 个月具有最大值,LA 和 LDMC 在第二个月具有最大值;在 S3 条件下,贝克喜盐草的 LT、AB、BB 和 TB 在第一 个月具有最大值,LA 和 LDMC 在第二个月具有最大值,SLA 在第三个月具有最大值(表 1)。

2.2 不同盐度条件下贝克喜盐草功能性状之间的权衡关系

与 CK 相比, 其他处理组的 AB 与 LDMC 、BB 、LA 、TB 、LT 、SLA 以及 LT 与 TB 之间的权衡关系因盐度的改变而增大, 这表明在 CK 条件下处在零权衡线附近的功能性状会更加偏离零权衡线, 即一个性状变化随着另



图4 不同盐度条件下培养三个月贝克喜盐草功能性状比较(平均值±标准误)

**Fig.4** Comparison of functional traits of *Halophila beccarii* after three months of culture under different salinity conditions(mean±SE) 不同小写字母表示差异显著(P<0.05)。灰色虚线表示本底值

一个性状变化而加快;相对地,LA与LDMC、BB、LT和SLA之间的权衡关系因盐度的改变而减小,这些在CK条件下距离平衡线较远的功能性状反而因盐度改变减小了权衡关系,表现出较强的协同关系;而一些权衡关系并没有因盐度改变而发生剧烈变化,如LDMC与BB、SLA、LT、TB,BB与TB、LT、SLA和SLA与TB、LT等(图5)。

S1、CK、S2和S3条件下均方根偏差(RMSD)分别为0.173、0.085、0.043和0.027,其权衡大小关系为S3<S2<CK<S1,表明S1条件下贝克喜盐草功能性状之间的相关性较强(图5)。在S1条件下,LA、LDMC和TB对功能性状之间权衡关系相对贡献较大,其相对重要性均达到50%以上;在CK条件下,LA和TB对功能性状之间权衡关系相对贡献较大,其相对重要性均达到60%以上;S2条件下,LT、SLA和BB对功能性状之间权衡关系相对贡献较大,其相对重要性均达到45%以上;在S3条件下,AB和LT对功能性状之间权衡关系相对贡献较大,其相对重要性均达到40%以上(图5)。

Table 1 Comparison of functional traits of Halophila beccarii under different salinity conditions (Mean±SE)					
时间		盐度 Salinity			
Time	Index	S1	СК	S2	S3
第一个月	叶厚度	0.04±0.01cA	$0.03 \pm 0.01 \mathrm{cA}$	$0.05 \pm 0.01 \mathrm{bA}$	0.07±0.01aA
The first month	叶面积	0.23±0.02aB	$0.19 \pm 0.03 \text{bB}$	$0.20 \pm 0.03 \mathrm{bB}$	$0.20 \pm 0.02 \mathrm{bC}$
	比叶面积	$149.86{\pm}84.68\mathrm{bA}$	86.85±24.99cB	168.65±58.27aB	$128.35 \pm 70.35 \text{bB}$
	叶干物质含量	$0.21 \pm 0.13 \mathrm{bA}$	0.24±0.07aB	$0.13 \pm 0.08 \mathrm{cB}$	$0.17 \pm 0.07 \mathrm{bB}$
	地上生物量	$28.78{\pm}2.69{\rm bA}$	39.14±7.77aA	$24.30 \pm 5.69 \text{cB}$	22.12±6.77cA
	地下生物量	$23.77 \pm 1.83 \text{bB}$	30.47±6.15aB	$23.04 \pm 5.45 \mathrm{bA}$	$26.23{\pm}8.14\mathrm{bA}$
	总生物量	52.55±3.11bA	69.61±13.97aA	$47.34 \pm 9.42 \text{cB}$	$48.35 \pm 10.62 cA$
第二个月	叶厚度	$0.03 \pm 0.01 \mathrm{cB}$	$0.05 \pm 0.01 \mathrm{bA}$	0.06±0.01aA	$0.04 \pm 0.01 \mathrm{bB}$
The second month	叶面积	$0.24{\pm}0.02^{\rm b}\rm A$	$0.20\pm0.02$ cAB	0.27±0.03aA	$0.22 \pm 0.03 \mathrm{bB}$
	比叶面积	150.29±66.07aA	$86.40 \pm 31.06 \text{bB}$	113.04±35.37aC	$110.91 \pm 74.00 \text{bC}$
	叶干物质含量	$0.22 \pm 0.10 \mathrm{bA}$	0.34±0.12aA	0.33±0.15aA	0.31±0.16aA
	地上生物量	$17.33 \pm 3.36 \text{bB}$	28.87±11.36aB	39.73±24.32aA	$13.75 \pm 5.24 \mathrm{bB}$
	地下生物量	22.11±4.82bB	26.11±12.12aB	27.77±5.60aA	$16.09 \pm 11.43 \text{cB}$
	总生物量	39.44±7.51bB	54.98±22.96aB	$67.50 \pm 26.46 aA$	$29.84 \pm 11.44$ cB
第三个月	叶厚度	$0.03 \pm 0.01 \mathrm{bB}$	0.04±0.01aA	$0.05 \pm 0.01 \mathrm{bB}$	$0.03 \pm 0.01 \mathrm{aC}$
The third month	叶面积	$0.14 \pm 0.02$ cA	$0.21\pm0.01$ bA	$0.26 \pm 0.04$ aA	$0.21 \pm 0.02 \mathrm{bA}$
	比叶面积	136.29±35.12bA	207.64±60.25aA	210.89±55.65aA	183.96±65.54aA
	叶干物质含量	0.17±0.07aB	$0.12 \pm 0.06 \text{bB}$	$0.16 \pm 0.06 aB$	$0.19 \pm 0.05 aB$
	地上生物量	$11.38 \pm 2.63 \text{bC}$	17.98±9.63aC	$9.87 \pm 1.32 \mathrm{bC}$	11.66±5.98bB
	地下生物量	$32.29 \pm 5.05 \mathrm{bA}$	46.20±16.08aA	13.22±2.41cB	12.51±4.66cC
	总生物量	43.67±6.74bB	64.18±4.13aB	23.09±1.57cC	24.17±10.36cC

表1 不同盐度条件下贝克喜盐草功能性状的比较(平均值±标准误)

不同小写字母表示同一月份不同盐度下差异显著(P<0.05),不同大写字母表示不同月份同一盐度下差异显著(P<0.05)



图 5 不同盐度条件下贝克喜盐草功能性状的权衡关系

Fig.5 The trade-offs between functional traits of Halophila beccarii under different salinity conditions

2.3 盐度对贝克喜盐草功能性状影响的结构方程模型

9期

从统计学角度看,模型拟合指数总体表现良好(X<sup>2</sup>/df为1.27,GFI为0.96、AGFI为0.97、NFI为0.92、CFI为0.96、IFI为0.93和RMSEA为0.03)(图6),均达到拟合指数要求,所以我们假设的盐度变化对贝克喜盐草功能性状影响的调控关系模型比较合理。

从结构方程模型可知,盐度对贝克喜盐草的 LT、LA、AB 和 BB 直接影响最明显,而 LT 和 LA 的变化可直接影响贝克喜盐草的 AB 或通过间接影响 SLA 和 LDMC 变化最终影响 AB (图 6)。盐度变化可直接影响 AB 和 BB 或间接影响叶片功能性状之间的相互关系从而影响 TB (图 6)。从结构方程标准化结果来看,盐度对贝克喜盐草 AB 影响的直接效应为 0.17,间接效应为 0.04;盐度对贝克喜盐草 BB 影响的直接效应为-0.35;盐度对贝克喜盐草 TB 影响的间接效应为-0.07 (图 6)。



图 6 盐度对贝克喜盐草功能性状影响的结构方程模型



#### 3 讨论

#### 3.1 盐度对贝克喜盐草功能性状的影响

叶片是连接植物与外界环境的重要桥梁,承担着光合作用、蒸腾作用、气体交换和养分吸收等多重功能<sup>[12]</sup>。叶片形态的变异不仅能客观反映植物对不同环境压力的适应策略,还能将植物个体与其所处环境及

生态系统功能紧密联系起来<sup>[14, 16]</sup>。本研究发现,实验组贝克喜盐草的叶厚度总体高于对照组(图 4)。 Flowers 和 Colmer<sup>[15]</sup>研究表明,在高盐度胁迫条件下,会导致植物细胞水分流失,为了减少水分蒸腾和维持 水分平衡,植物会促进细胞分裂和扩展、排列形成致密的多层细胞,进而增加叶片的厚度。同时,随着环境 中 Na<sup>+</sup>浓度升高, 植物通过叶片增厚的方式来增加叶片内部水分向叶片表面扩散的距离或阻力, 从而降低植 物内部水分散失,提高水分的利用效率,以适应高盐造成的生理干旱环境<sup>[16,35]</sup>。此外,随着盐度的升高,贝 克喜盐草叶厚度的增加可能与细胞壁增厚和脂质积累有关。在高盐环境中,植物会增加细胞壁的厚度,以 增强细胞的机械强度,从而为叶片提供更好的支持和保护,使叶片更好的适应高盐环境;同时,植物细胞通 过合成糖类、脂质积累的方式参与渗透调节,这样可以保护细胞膜,维持细胞内的渗透压平衡,并减少盐分 对细胞膜的损害[15]。而叶面积和比叶面积则反映了叶片捕获光能力的大小和单位面积光能利用效率。本研 究发现,对照组的贝克喜盐草叶面积和比叶面积总体均小于其他处理组(图4)。在盐度胁迫下,植物通过重 新分配资源来增加叶面积和比叶面积,从而提高捕获光合能力,补偿由于环境压力导致的光合效率下降[36]。 Short 等<sup>[9]</sup>研究表明, 贝克喜盐草能适应较大的盐度范围(盐度 0—40 的范围), 甚至能在 0 盐度条件下存活 10个月,但在20—25的盐度之间,贝克喜盐草叶片最宽、最长。因此,本研究发现对照组的贝克喜盐草叶面 积和比叶面积均小于其他处理组,表明贝克喜盐草在盐度胁迫条件下通过优化生长、资源重新分配、叶片生 长速率和结构调整来增加叶面积和比叶面积,使其能够更好的适应盐分的积累带来的生理压力,从而能调 节植物气孔导度以平衡气体交换与水分损失,提高水分的利用效率<sup>[37]</sup>。

生物量通常指在一定时间内生物的总干重,是生态系统的重要数量特征,也是植物能量流动与物质循环的基础,它反映植物生长状况和生产力水平,体现植物获取资源的能力,对植物群落结构及功能具有显著的影响<sup>[38]</sup>。本研究结果显示,对照组贝克喜盐草的地上生物量、地下生物量和总生物量均高于实验组(图4)。这可能是该海草种群长期生长于海水盐度为10左右的海域,从而具有较好的生理适应、渗透调节、营养 竞争和光合效率:一方面,在该盐度条件下贝克喜盐草能有效的调节细胞内的渗透压,更好地获取所需的水分和养分,提高水分吸收和养分利用效率,表现出良好的生长和生物量的积累<sup>[37,39]</sup>;另一方面,与其它处理 组相比,在对照组盐度10的条件下,贝克喜盐草对土壤和水中的养分以及环境中的光能更具有竞争优势,因此能够将更多的能量投资到地上和地下生物量的积累上<sup>[40-41]</sup>,表明10左右的盐度是较适宜该贝克喜盐 草种群的生长条件。此外,从结构方程标准化结果发现,盐度对贝克喜盐草地上生物量、地下生物量和总生 物量的直接效应大于间接效应(图6)。在野外调查发现,盐度对贝克喜盐草地上生物量、地下生物量和总生 物量的直接效应大于间接效应(图6)。在野外调查发现,盐度在4—20之间的贝克喜盐草叶片较肥大且根状茎比较粗和长,而盐度超过25的地方贝克喜盐草叶片普遍较细长且根状茎也比较细小。Jiang 等<sup>[24]</sup>对广东沿海海草研究发现,盐度较低(3—15)的地方贝克喜盐草的叶长、叶宽、根状茎长度和生物量普遍较大,表明盐度高低对贝克喜盐草的生长具有一定的影响,且当盐度超过10时,盐度越高对贝克喜盐草生长越不利。

功能性状之间的权衡关系是植物在生长和适应过程中某些生理或形态特征提高时往往伴随其他特征的 降低或减弱的现象,这种权衡关系对植物的生存、适应、进化及生态系统服务具有重要意义<sup>[42]</sup>。本研究发 现,贝克喜盐草的地上生物量与叶干物质含量、叶面积、叶厚度、比叶面积、地下生物量和总生物量之间的权 衡关系因盐度的改变其权衡关系变得越强,且这些性状之间的权衡均倾向于促进地上生物量的积累(图5)。 这表明贝克喜盐草在盐度胁迫下,通过光合作用、养分吸收和水分利用等方面综合权衡后,尽管减少对叶干 物质含量、叶面积、叶厚度和比叶面积等方面的投资,但通过优化叶片的结构和形态来实现更高的光合效率, 进而将更多光合作用产物投资于地上部分(如增加直立茎数量、叶片数量等),增加植物的生长势头从而提高 地上部分的生物量,以应对外界环境带来的生存压力,这可能与植物生长策略的选择和资源分配机制有 关<sup>[43-44]</sup>。与此同时,贝克喜盐草的叶面积与叶干物质含量、比叶面积、叶厚度和地下生物量之间的权衡关系 因盐度的改变而减小(图5)。这些功能性状之间的权衡关系在盐度胁迫下会被削弱,表明在自然状态下贝 克喜盐草存在较强的种内竞争,对土壤和水体养分资源的适度利用能削弱植物种内的竞争作用,提高功能 性状之间的相互作用<sup>[45]</sup>。另外,可能是受到盐度胁迫和光合有效辐射低等原因,限制了贝克喜盐草的生长,抑制了贝克喜盐草种内的竞争。其他一些功能性状之间的关系并没有因盐度改变发生明显的变化,这主要发生在叶干物质含量与其他叶功能性状和生物量之间的权衡关系中,这与统计学原因或自然属性因素有关,叶干物质含量在不同盐度处理下未表现出显著差异,这表明叶干物质含量的误差值较低,极大值、极小值与均值的偏离程度较低,所得的不同盐度胁迫下的权衡值较接近,而叶干物质含量代表叶片获取资源的能力,也是叶片响应环境变化最稳定的变量<sup>[46]</sup>,这使得它与其他指标之间的权衡关系保持相对稳定。

本研究发现,盐度为0时,贝克喜盐草功能性状之间的权衡关系最大;盐度为30时,功能性状之间的权 衡关系最小(图5)。但汤永康等<sup>[47]</sup>对生态系统服务和功能权衡关系研究表明,在各项指标的权衡中,最适 宜的生境或胁迫的盐度并不能按照单个指标在不同盐度胁迫下发挥最大能力,也不是按照任意两项指标发 生协同大小来判定,而是要根据贝克喜盐草叶片、直立茎、根状茎及根系等整体的协调性进行评价。经标准 化后的功能性状权衡关系中,0盐度和对照组(10)处理下叶厚度最低,20盐度处理下地上生物量最低,30 盐度处理下地下生物量最低(图5),因此,不同盐度处理条件下贝克喜盐草种群稳定是由参与权衡的指标的 "短板"指标所决定的。

#### 4 结论

本研究对全球濒危海草贝克喜盐草功能性状与盐度的关系进行了量化分析。结果发现,对照组的贝克 喜盐草叶厚度、叶面积和比叶面积总体显著低于其它处理组,而地上生物量、地下生物量和总生物量则显著 高于其他处理组。在功能性状权衡关系中,0盐度条件下具有最大的均方根偏差,30盐度下具有最小的均 方根偏差,其权衡大小关系为30<20<10<0。盐度变化对贝克喜盐草叶厚度、叶面积、地上生物量和地下生物 量影响最明显,且盐度变化对贝克喜盐草生物量影响的直接效应远远大于间接效应。本研究结果加深了人 们对贝克喜盐草对盐度适应的理解,对深入理解濒危海草贝克喜盐草的生态适应性、种群保护、管理及恢复 具有重要的科学意义。

#### 参考文献(References):

- [1] Short F T, Coles R, Waycott M, Bujang J S, Fortes M, Prathep A, Kamal A H M, Jagtap T G, Bandeira S, Freeman A, Erftemeijer P, La Nafie Y A, Vergara S, Calumpong H P, Makm I. *Halophila beccarii*//IUCN 2012. IUCN red list of threatened species. Version 2012. 2. [2013-06-05]. http://www. Iucnredlist. org/details/173342/0.
- [2] Prabhakaran M P, Jayachandran P R, Bijoy Nandan S. The occurrence of vulnerable seagrass species *Halophila beccarii* Ascherson, 1871 from restored mangrove of Koduvally Estuary, south-west coast of India. Lakes & Reservoirs: Research & Management, 2021, 26(1): 70-75.
- [3] Zakaria M H, Bujang J S, Arshad A. Flowering, fruiting and seedling of annual *Halophila beccarii* Aschers in Peninsular Malaysia. Bulletin of Marine Science, 2002, 71(3): 1199-1205.
- [4] Kanal A H M, Short F. A new record of seagrass *Halophila beccarii* Ascherson in Bangladesh. Chiang Mai University Journal of Natural Sciences, 2009, 8(2): 201-206.
- [5] 邱广龙, 范航清, 李宗善, 刘国华, 石雅君, 李森. 濒危海草贝克喜盐草的种群动态及土壤种子库——以广西珍珠湾为例. 生态学报, 2013, 33(19): 6163-6172.
- [6] Liao L M, Geraldino P J L. Has Halophila beccarii Ascherson (Alismatales, Hydrocharitaceae) been locally extirpated in the Philippines?. Tropical Natural History, 2020, 20(1): 104-110.
- [7] 熊卉, 彭逸生, 陈粤超, 陈钟, 许方宏, 陈桂珠. 湛江红树林国家级自然保护区海草床分布点新记录. 湿地科学与管理, 2013, 9(2): 61-62.
- [8] Allcock A L, Strugnell J M. Southern Ocean diversity: new paradigms from molecular ecology. Trends in Ecology & Evolution, 2012, 27(9): 520-528.
- [9] Short F T, Polidoro B, Livingstone S R, Carpenter K E, Bandeira S, Bujang J S, Calumpong H P, Carruthers T J B, Coles R G, Dennison W C, Erftemeijer P L A, Fortes M D, Freeman A S, Jagtap T G, Kamal A H M, Kendrick G A, Kenworthy W J, La Nafie Y A, Nasution I M, Orth R J, Prathep A, Sanciangco J C, van Tussenbroek B, Vergara S G, Waycott M, Zieman J C. Extinction risk assessment of the world's seagrass

species. Biological Conservation, 2011, 144(7): 1961-1971.

- [10] Ackerly D D, Knight C A, Weiss S B, Barton K, Starmer K P. 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.
- [11] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J, 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 U, Oleksyn J, Osada, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, and Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. Nature, 2004, 428(6985): 821-827.
- [12] 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.
- [13] Webb C T, Hoeting J A, Ames G M, Pyne M I, LeRoy Poff N. A structured and dynamic framework to advance traits-based theory and prediction in ecology. Ecology Letters, 2010, 13(3): 267-283.
- [14] Gonzalez-Paleo L, Ravetta D A. Relationship between photosynthetic rate, water use and leaf structure in desert annual and perennial forbs differing in their growth. Photosynthetica, 2018, 56(4): 1177-1187.
- [15] Flowers T J, Colmer T D. Salinity tolerance in halophytes. New Phytologist, 2008, 179(4): 945-963.
- [16] Donovan L A, Maherali H, Caruso C M, Huber H, de Kroon H. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. Trends in Ecology & Evolution, 2011, 26(2): 88-95.
- [17] Wright I J, Westoby M, Reich P B. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. Journal of Ecology, 2002, 90(3): 534-543.
- [18] Osnas J L D, Lichstein J W, Reich P B, Pacala S W. Global leaf trait relationships: mass, area, and the leaf economics spectrum. Science, 2013, 340(6133): 741-744.
- [19] Munns R, Tester M. Mechanisms of salinity tolerance. Annual Review of Plant Biology, 2008, 59(1): 651-681.
- [20] Piao S L, Fang J Y, Zhou L M, Tan K, Tao S. Changes in biomass carbon stocks in China's grasslands between 1982 and 1999. Global Biogeochemical Cycles, 2007, 21(2).
- [21] Luo T X, Li W H, Zhu H Z. Estimated biomass and productivity of natural vegetation on the Tibetan plateau. Ecological Applications, 2002, 12 (4): 980-997.
- [22] McCarthy M C, Enquist B J. Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation. Functional Ecology, 2007: 713-720.
- [23] Poorter H, Niklas K J, Reich P B, Oleksyn J, Poot P, Mommer L. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. New Phytologist, 2012, 193(1): 30-50.
- [24] Jiang Z J, Gui L J, Liu S L, Zhao C Y, Wu Y C, Chen Q M, Yu S, Li J L, He J L, Fang Y, Premarathne Maha Ranvilage C I, Huang X P. Historical changes in seagrass beds in a rapidly urbanizing area of Guangdong Province: Implications for conservation and management. Global Ecology and Conservation, 2020, 22: e01035.
- [25] 邱广龙,苏治南,钟才荣,范航清.濒危海草贝克喜盐草在海南东寨港的分布及其群落基本特征.广西植物,2016,36(7):882-889.
- [26] 杨宗岱. 中国海草植物地理学的研究. 海洋湖沼通报, 1979, (2): 41-46.
- [27] 黄小平, 江志坚, 张景平, 施震, 汪飞, 叶丰, 李磊. 广东沿海新发现的海草床. 热带海洋学报, 2010, 29(1): 132-135.
- [28] 韦梅球,招礼军,邱广龙,苏治南,谈思泳.潮间带贝克喜盐草土壤种子库空间分布及其生物影响因素.广西科学院学报,2017,33(2): 93-101.
- [29] 邱广龙,苏治南,范航清,方超,陈思婷.贝克喜盐草的生物学和生态学特征及其保护对策.海洋环境科学,2020,39(1):121-126.
- [30] 黄向旭,严岳鸿,易绮斐,邢福武.香港喜盐草属植物的核型分析.热带亚热带植物学报,2010,18(4):391-393.
- [31] Jiang K, Xu N N, Tsang P K E, Chen X Y. Genetic variation in populations of the threatened seagrass *Halophila beccarii* (Hydrocharitaceae). Biochemical Systematics and Ecology, 2014, 53: 29-35.
- [32] Parthasarathy N, Ravikumar K, Ramamurthy K. Floral biology and ecology of *Halophila beccarii* Aschers (Hydrocharitaceae). Aquatic Botany, 1988, 31(1/2): 141-151.
- [33] Bradford J B, D'Amato A W. Recognizing trade-offs in multi-objective land management. Frontiers in Ecology and the Environment, 2012, 10(4): 210-216.
- [34] Spitale D, Petraglia A, Tomaselli M. Structural equation modelling detects unexpected differences between bryophyte and vascular plant richness along multiple environmental gradients. Journal of Biogeography, 2009, 36(4): 745-755.
- [35] 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.

- [36] Tokas J, Punia H, Malik A, Sangwan S, Devi S, Malik S. Growth performance, nutritional status, forage yield and photosynthetic use efficiency of sorghum [Sorghum bicolor (L.) Moench] under salt stress. Range Management and Agroforestry, 2021, 42(1), 59-70.
- [37] Fakhrulddin I M, Sidik B J, Harah Z M. Halophila beccarii Aschers (Hydrocharitaceae) responses to different salinity gradient. Journal of Fisheries and Aquatic Science, 2013, 8(3), 462.
- [38] Gedroc J J, McConnaughay K D M, Coleman J S. Plasticity in root/shoot partitioning: optimal, ontogenetic, or both? Functional Ecology, 1996, 10(1): 44-50.
- [39] Dang T L X, Phan T T H, Hoang C T, Ton T P, Luong Q D. Growth and morphological responses of *Halophila beccarii* to low salinity. Hue University Journal of Science; Natural Science, 2022, 131(1B): 47-57.
- [40] Zeng J W, Chen A M, Li D D, Yi B, Wu W. Effects of salt stress on the growth, physiological responses, and glycoside contents of Stevia rebaudiana Bertoni. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2013,61(24): 5720-5726.
- [41] Li H, Wang H, Wen W J, Yang G W. The antioxidant system in Suaeda salsa under salt stress. Plant Signaling & Behavior, 2020, 15 (7): 1771939.
- [42] Wright S J, Kitajima K, Kraft N J B, Reich P B, Wright I J, Bunker D E, Condit R, Dalling J W, Davies S J, Díaz S, Engelbrecht B M J, Harms K E, Hubbell S P, Marks C O, Ruiz-Jaen M C, Salvador C M, Zanne A E. Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. Ecology, 2010, 91(12): 3664-3674.
- [43] Premarathne C, Jiang Z J, He J L, Fang Y, Chen Q M, Cui L J, Wu Y C, Liu S L, Zhao C Y, Vijerathna P, Huang X P. Low light availability reduces the subsurface sediment carbon content in *Halophila beccarii* from the South China Sea. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 664060.
- [44] Bass A V, Falkenberg L J. Two tropical seagrass species show differing indicators of resistance to a marine heatwave. Ecology and Evolution, 2023, 13(7): e10304.
- [45] 王鑫厅,王炜,梁存柱,刘钟龄.从正相互作用角度诠释过度放牧引起的草原退化.科学通报,2015,60(28):2794-2799.
- [46] 盘远方,陈兴彬,姜勇,李月娟,黄宇欣,倪鸣源,陆志任,覃彩丽,钟章浪.桂林岩溶石山植物群落植物功能性状对不同坡向环境因子的响应.广西植物,2019,39(2):189-198.
- [47] 汤永康, 武艳涛, 武魁, 郭之伟, 梁存柱, 王敏杰, 常佩静. 放牧对草地生态系统服务和功能权衡关系的影响. 植物生态学报, 2019, 43 (5): 408-417.