

DOI: 10.20103/j.stxb.202404260949

甘婉怡, 甘玉婷, 彭正东, 杨健雄, 王可可, 黄柳菁, 倪榕蔚. 城市半自然植物群落叶功能性状和植物多样性及其环境解释. 生态学报, 2025, 45(18):

Gan W Y, Gan Y T, Peng Z D, Yang J X, Wang K K, Huang L J, Ni R W. Leaf functional traits and plant diversity in urban semi-natural plant communities and their environmental interpretation. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(18):

城市半自然植物群落叶功能性状和植物多样性及其环境解释

甘婉怡¹, 甘玉婷², 彭正东¹, 杨健雄¹, 王可可¹, 黄柳菁^{1,*}, 倪榕蔚³

1 福建农林大学风景园林与艺术学院, 福州 350002

2 福建生态工程职业技术学校, 福州 350008

3 常州大学怀德学院, 靖江 214500

摘要: 为理解城市半自然植物群落对环境因子的响应及其维持功能的机制, 以福州市半自然植物群落为研究对象, 在植物群落调查的基础上, 运用相关性分析、冗余分析、结构方程模型等方法, 探究群落水平的叶功能性状(叶长宽比、叶面积、叶厚度、比叶面积、叶组织密度、叶干物质含量、叶碳含量、叶氮含量、叶磷含量)、物种多样性(Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数、Pielou 均匀度指数和 Margalef 丰富度指数)和功能多样性(功能丰富度、功能均匀度、功能离散度和 Rao 二次熵)之间的关系及其环境解释。研究结果如下:(1)福州市半自然植物群落灌草层物种多样性显著高于乔木层, 其中草本层中存在外来入侵植物;(2)叶功能性状和植物多样性之间相关性较强, 其中功能丰富度与各物种多样性指数均表现为负相关关系;(3)土壤温度和土壤全氮含量对城市半自然植物群落叶功能性状和植物多样性有较高的解释, 同时植物对土壤养分的吸收能力受温度和水分的影响;(4)结构方程模型显示, 大气温度和叶干物质含量对功能丰富度有直接显著影响, 土壤温度和 Pielou 均匀度指数通过叶干物质含量对功能丰富度产生间接影响。综上, 城市半自然植物群落叶功能性状和植物多样性受到生物因素和非生物因素的共同影响。

关键词: 半自然植物群落; 叶功能性状; 物种多样性; 功能多样性; 土壤温度

Leaf functional traits and plant diversity in urban semi-natural plant communities and their environmental interpretation

GAN Wanyi¹, GAN Yuting², PENG Zhengdong¹, YANG Jianxiong¹, WANG Keke¹, HUANG Liujing^{1,*}, NI Rongwei³

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

2 Fujian Ecological Engineering Vocational School, Fuzhou 350008, China

3 Changzhou University Huaide College, Jingjiang 214500, China

Abstract: Aiming to understand the response of urban semi-natural plant communities to environmental factors and the mechanism of maintaining functionality of urban semi-natural plant communities. In this study, we focused on semi-natural plant communities in Fuzhou city. Based on the investigation of plant communities, we used correlation analysis, redundancy analysis and structural equation model to explore the relationship between leaf functional traits (leaf length-to-width ratio, leaf area, leaf thickness, specific leaf area, leaf tissue density, leaf dry matter content, leaf carbon contents, leaf nitrogen content, leaf phosphorus content) at the community level, species diversity (Shannon-Wiener index, Pielou evenness index, Simpson index, Margalef index) and functional diversity (functional richness, functional evenness,

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(32071578); 福建省自然科学基金面上项目(2021J01133)

收稿日期: 2024-04-26; **网络出版日期:** 2024-00-00

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

functional dispersion, Rao's quadratic entropy). The results were as follows: (1) The species diversity of the shrub layer and the herb layer in the semi-natural plant community in Fuzhou city was significantly higher than that in the arbor layer, with invasive plants appearing in the herb layer; (2) There was a strong correlation between leaf functional traits and plant diversity, with a negative correlation between functional richness and species diversity; (3) The soil temperature and total nitrogen content provided a strong explanation for the functional traits and plant diversity of urban semi-natural plant communities, and the ability of plants to absorb soil nutrients was influenced by temperature and water; (4) Structural equation model showed that atmospheric temperature and leaf dry matter content have a direct and significant impact on functional richness, while soil temperature and Pielou evenness index have an indirect impact on functional richness through leaf dry matter content. In summary, leaf functional traits and plant diversity in urban semi-natural plant communities are influenced by both biological and abiotic factors.

Key Words: semi-natural plant communities; leaf functional traits; species diversity; functional diversity; soil temperature

全球变暖是人类活动对气候变化影响最为广泛的研究之一,随着城市化进程不断吸引更多人迁往城市地区,城市热岛效应愈发明显且对城市生态系统造成负面影响^[1]。植物群落作为城市生态系统的重要组成部分,能够提供降温增湿、净化空气等多种生态服务功能^[2],对缓解热岛效应、维持城市生物多样性和生态系统稳定性等起重要的促进作用^[3-4]。然而城市建设过程中自然植物群落被破坏,同时又根据人们景观需求营造了大量人工植物群落,导致城市植物群落物种结构较为单一、同质化严重^[5],其所能发挥的生态功能十分有限。因此,优化城市植物群落结构以促进城市生态系统可持续发展迫在眉睫。

植物群落演替进程中伴随着物种间关系的动态变化,与群落水平上的叶功能性状以及植物多样性密切相关。植物功能性状是指能够影响生态系统功能并响应环境变化的植物属性^[6]。其中,叶片作为植物光捕获的主要器官^[7],最容易受到环境变化的影响,因而叶功能性状可以客观、直接地反映植物对环境的适应策略^[6]。近年来,叶功能性状在城市中被广泛研究,以探索植物对城市气候、土壤和人为干扰的响应和适应^[8]。物种多样性和功能多样性是植物多样性的主要衡量标准,物种多样性是生态系统维持服务功能的基础^[9],综合反映物种丰富度和分布均匀性,功能多样性则侧重于所测量功能相关的生理、形态和生态特征^[10],代表了物种在群落中所占据的生态位空间大小。物种多样性和功能多样性会沿着光照、温度、水分、海拔等环境资源梯度表现出不同的规律^[11-12]。研究群落水平的叶功能性状和植物多样性之间的关系,有助于了解生态系统的结构与功能,可以有效揭示环境变化对植物群落形成的影响及其对环境的适应机制。

半自然植物群落包含人工种植的群落经自然生长、更新和演替后形成的群落或受到人为活动轻微干扰的自然群落^[13],具有和自然植物群落类似的结构机制且对城市环境适应能力强,分析半自然植物群落叶功能性状和植物多样性可为维持城市植物群落稳定性提供参考。近年来,快速城市化背景下福州市建成区的植物长期受到高温、干旱和土壤贫瘠等环境因子限制,植物的生长、生理和生存受到不同程度的影响,导致福州市半自然植物群落的结构和功能逐渐发生变化^[14]。在此背景下,本文以福州市半自然植物群落为研究对象,采取植物群落调查的方法,研究群落水平的叶功能性状和植物多样性之间的关系及其环境解释,试图探究以下三个科学问题:(1)城市半自然植物群落叶功能性状和植物多样性之间有何联系?(2)城市半自然植物群落叶功能性状、植物多样性对环境因子的响应?(3)城市半自然植物群落功能多样性受哪些因素的影响?旨在揭示城市半自然植物群落对环境因子的响应及其维持功能的机制,从而为维护城市生物多样性提供重要的科学依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

福州市(118°24'—120°30' E, 25°16'—26°39' N)位于福建省东部沿海地区,气候为亚热带海洋性季风气

候,夏长冬短,年平均温为 19.1—20.1 ℃,年平均降水量为 1200—1740 mm。福州市植物资源丰富,主要由常绿阔叶林和常绿落叶阔叶混交林组成^[15]。地貌属典型的河口盆地,以山地丘陵为主,四周被海拔 600—1000 m 的群山所环抱。受城市化和地貌影响,福州市常出现热岛效应,极端气温高达 42.3 ℃。本次研究范围涵盖了福州市建成区,主要包括鼓楼区、仓山区、马尾区、晋安区以及闽侯县的部分地区,是福州市近 20 年来快速发展的核心区域。样地信息详见表 1。

表 1 福州市半自然植物群落调查样地信息

Table 1 Sample site information of semi-natural community survey in Fuzhou

编号 Number	行政区 Administrative district	样方数量 Sample quantity	地理坐标 Geographic coordinates	海拔 Altitude/m	土壤总碳 Soil total C/ (mg/g)	土壤总氮 Soil total N/ (mg/g)	土壤总磷 Soil total P/ (mg/g)
1	仓山区	3	26°04'31"N, 119°13'55"E	15.13	25.98	1.36	0.59
2	鼓楼区	4	26°05'49"N, 119°16'32"E	43.13	11.46	0.78	0.56
3	鼓楼区	4	26°07'12"N, 119°16'08"E	118.60	12.59	0.96	0.24
4	仓山区	3	26°01'27"N, 119°16'59"E	20.00	9.96	0.61	0.30
5	闽侯县	4	26°08'14"N, 119°10'40"E	14.28	13.78	1.06	0.50
6	晋安区	1	26°07'54"N, 119°20'05"E	14.90	7.45	0.60	0.09
7	仓山区	4	26°03'10"N, 119°15'49"E	8.43	10.03	0.66	0.33
8	闽侯县	3	26°06'57"N, 119°13'14"E	14.75	8.85	0.70	0.28
9	晋安区	3	26°05'41"N, 119°20'14"E	48.93	8.39	0.53	0.18
10	马尾区	3	25°59'19"N, 119°27'25"E	40.40	15.00	0.92	0.29

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置

基于对福州市建成区半自然植物群落的大量踏查,选择起源和立地条件相似,靠自发定植生长且具有一定自然更新能力的半自然植物群落为研究对象,于 2021 年 4—6 月进行群落调查。本次研究共设置 32 个乔木样方、128 个的灌木样方以及 128 个草本样方,其中乔木样方面积为 10m×10m,每个乔木样方四角各设置一个面积为 2m×2m 的灌木样方和面积为 1m×1m 的草本样方。采集乔木的名称、数量、高度和胸径等数据,以及灌木和草本的名称、数量、盖度和高度等数据。

1.2.2 样品采集与测定

于 2021 年植物生长季(4—6 月)开展样品采集工作。选取乔灌木样方内的所有物种为研究对象,每个物种采集 20—25 片成熟叶片,做好保存工作后带回实验室测定叶功能性状。选择精度为 0.01 mm 游标卡尺测定叶厚度;使用叶面积仪(佳能 Lide300)扫描叶片,并通过 Image J 软件计算叶片的长度、宽度和面积;取出在 5 ℃ 的黑暗环境中浸泡 12 h 的叶片,用滤纸将叶片表面的水分吸干后进行称重,以获得叶片的鲜重;用 80 ℃ 的叶片烘干机(DHG-202 鼓风机干燥箱)对叶片进行干燥处理并称重,以获得叶片的干重;在此基础上,计算比叶面积、叶组织密度和叶干物质含量。叶碳含量和叶氮含量通过全自动元素分析仪(德国 Elementar Vario Macro cube)测得,叶磷含量用钼锑抗比色法测得。

1.2.3 环境因子测定

用高精度的 GPS 记录样方经纬度和海拔。通过五点法分别采集 32 个样方内的土壤样品进行土壤养分指标的测定。土壤全碳含量和土壤全氮含量用全自动元素分析仪(德国 Elementar Vario Macro cube)测得,土壤全磷含量通过钼锑抗比色法测得。选择 6 月下旬晴朗天气,分别于 9:00、13:00、17:00 测定光强、大气温度、大气湿度、土壤温度、土壤湿度并计算日平均值。采用高精度照度仪测定光强,采用温湿度记录仪测定大气温度和湿度,以土层 10cm 处温度和湿度代表土壤温度和湿度,并通过便携式土壤温湿度仪测得。

1.3 数据处理

1.3.1 重要值计算

重要值计算参考方精云^[16]和杜雨霜^[17]等人的研究,计算公式如下:

$$IV_{\text{乔木层}} = \frac{\text{相对多度} + \text{相对频度} + \text{相对优势度}}{3} \quad (1)$$

$$IV_{\text{灌木层、草本层}} = \frac{\text{相对多度} + \text{相对频度} + \text{相对盖度}}{3} \quad (2)$$

1.3.2 物种多样性计算

采用 Shannon-Wiener 指数(H)、Simpson 指数(D)、Pielou 均匀度指数(J)和 Margalef 丰富度指数(M)共 4 个指标评价物种多样性,计算公式如下^[18]:

$$H = - \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i \quad (3)$$

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2 \quad (4)$$

$$J = \frac{H}{\ln S} \quad (5)$$

$$M = \frac{S - 1}{\ln N} \quad (6)$$

式中, N_i 表示物种 i 的个数; N 表示所有物种的个数; S 表示样方内物种数; P_i 表示样方内物种 i 的相对多度,即 $P_i = N_i/N$ 。

1.3.3 功能多样性计算

本研究选取叶长宽比、叶面积、叶厚度、比叶面积、叶组织密度、叶干物质含量、叶碳含量、叶氮含量、叶磷含量共 9 个叶功能性状为功能特征值,选用功能丰富度 (FRic)、功能均匀度 (FEve)、功能离散度 (FDis) 和 Rao 二次熵 (RaoQ) 共 4 个功能多样性指标表征物种多样性,通过 R4.2.2 中的“FD 包”进行计算。

1.3.4 统计分析

本研究采用的是群落水平的叶功能性状值,以乔木样方为基本单位,通过对各样方内物种水平的叶功能性状值按物种多度进行加权赋值得到,计算公式如下^[3]:

$$CWM_i = \sum_{i=1}^S Q_i \times T_i \quad (7)$$

式中, CWM_i 表示物种 i 群落水平的叶功能性状值, Q_i 表示样方内物种 i 的相对多度,表示样方内物种 i 物种水平的叶功能性状值。

在 Excel 2020 中完成数据初步处理及重要值计算。在 R4.2.2 中计算物种多样性指数、群落水平的叶功能性状值和功能多样性指数。采用 Pearson 相关性分析探究群落水平叶功能性状和植物多样性之间的关系,采用多元逐步回归分析进一步分析叶功能性状对植物多样性的影响,其中 Pearson 相关性分析及绘图在 Origin 2022 中完成,多元逐步回归分析在 SPSS 26 中完成。在 Canoco 5 中分析环境因子与半自然植物群落的相关性,若去趋势对应分析(DCA)第一轴长度小于 4 则采用冗余分析(RDA),大于 4 则采用典型相关分析(CCA)。最后利用结构方程模型综合评估环境因子、叶功能性状和物种多样性对功能多样性的影响,通过 R4.2.2 中的“lavaan 包”构建结构方程模型。

2 结果与分析

2.1 城市半自然植物群落植物组成和物种多样性

本次调查共记录福州市半自然植物群落植物 130 种,隶属于 54 科 117 属。从表 2 中可以看出,乔木层、灌木层、草本层中相对重要值排名前 10 植物的相对重要值之和分别为 0.781、0.572、0.536。乔木层中香樟和

龙眼的相对重要值显著高于其他物种,两者相对重要值之和达 0.374。灌木层中分布较广的植物有梔子、石楠、叶子花等,其中,构树、朴树等部分乔木的幼苗在灌木层中出现并占据较为重要的地位。草本层植物包括鬼针草、葎草、酢浆草、莲子草等。比较各植被层物种多样性指数发现(表 3),福州市半自然植物群落灌草层的物种多样性显著高于乔木层,其中,灌木层的 Simpson 指数和 Pielou 指数最高,草本层的 Shannon-Wiener 指数和 Margalef 丰富度指数最高。

表 2 福州市半自然植物群落各植物层重要值排名前 10 的物种

Table 2 The top 10 species with important values in each plant layer of semi-natural plant community in Fuzhou

序号 No.	乔木层 Arbor layer		灌木层 Shrub layer		草本层 Herb layer	
	物种 Species	重要值 IV	物种 Species	重要值 IV	物种 Species	重要值 IV
1	香樟 <i>Camphora officinarum</i>	0.189	梔子 <i>Gardenia jasminoides</i>	0.087	鬼针草 <i>Bidens pilosa</i>	0.140
2	龙眼 <i>Dimocarpus longan</i>	0.185	石楠 <i>Photinia serratifolia</i>	0.075	酢浆草 <i>Oxalis corniculata</i>	0.123
3	桂花 <i>Osmanthus fragrans</i>	0.094	叶子花 <i>Bougainvillea spectabilis</i>	0.067	葎草 <i>Humulus scandens</i>	0.057
4	台湾相思 <i>Acacia confusa</i>	0.066	灰莉 <i>Fagraea ceilanica</i>	0.057	苎草 <i>Arthraxon hispidus</i>	0.038
5	山黄麻 <i>Trema tomentosa</i>	0.059	构树 <i>Broussonetia papyrifera</i>	0.057	莲子草 <i>Alternanthera sessilis</i>	0.036
6	构树 <i>Broussonetia papyrifera</i>	0.051	朴树 <i>Celtis sinensis</i>	0.055	翠芦莉 <i>Ruellia simplex</i>	0.033
7	榕树 <i>Ficus microcarpa</i>	0.049	苧麻 <i>Boehmeria nivea</i>	0.046	铁角蕨 <i>Asplenium trichomanes</i>	0.033
8	黄钟木 <i>Handroanthus chrysanthus</i>	0.039	红背桂 <i>Excoecaria cochinchinensis</i>	0.044	通奶草 <i>Euphorbia hypericifolia</i>	0.026
9	芒果 <i>Mangifera indica</i>	0.025	枳 <i>Citrus trifoliata</i>	0.044	求米草 <i>Oplismenus undulatifolius</i>	0.026
10	柠檬桉 <i>Eucalyptus citriodora</i>	0.024	三桠苦 <i>Melicope pteleifolia</i>	0.040	五爪金龙 <i>Ipomoea cairica</i>	0.023

IV:重要值 Importance value

表 3 福州市半自然植物群落各植物层的物种多样性指数

Table 3 Species diversity index of each plant layer in the semi-natural plant community in Fuzhou

植物层 Plant layer	物种多样性指数 Species diversity index			
	H	J	S	D
总体 Total	3.604	0.740	0.943	14.369
乔木层 Arbor layer	2.293	0.668	0.812	4.975
灌木层 Shrub layer	3.054	0.807	0.930	6.782
草本层 Herb layer	3.256	0.737	0.927	9.271

H; Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index; J; Pielou 均匀度指数 Pielou evenness index; S; Simpson 指数 Simpson index; D; Margalef 丰富度指数 Margalef index

2.2 城市半自然植物群落叶功能性状和植物多样性之间的关系

Pearson 相关性分析结果显示(图 1),福州市半自然植物群落叶功能性状和植物多样性各项指标间相关性较强。LTD、LDMC、LNC、LPC 与物种多样性、功能多样性相关性强,Shannon-Wiener 指数、Pielou 均匀度指数、Simpson 指数与功能离散度、Rao 二次熵呈显著正相关($P < 0.05$),功能丰富度与各物种多样性指数均呈显著负相关。多元逐步分析结果表明(表 4),LTD 和 LNC 对物种多样性和功能多样性影响较大,其中,LTD 主要影响物种多样性和功能丰富度,LNC 主要影响 Pielou 均匀度指数、Simpson 指数和功能离散度。

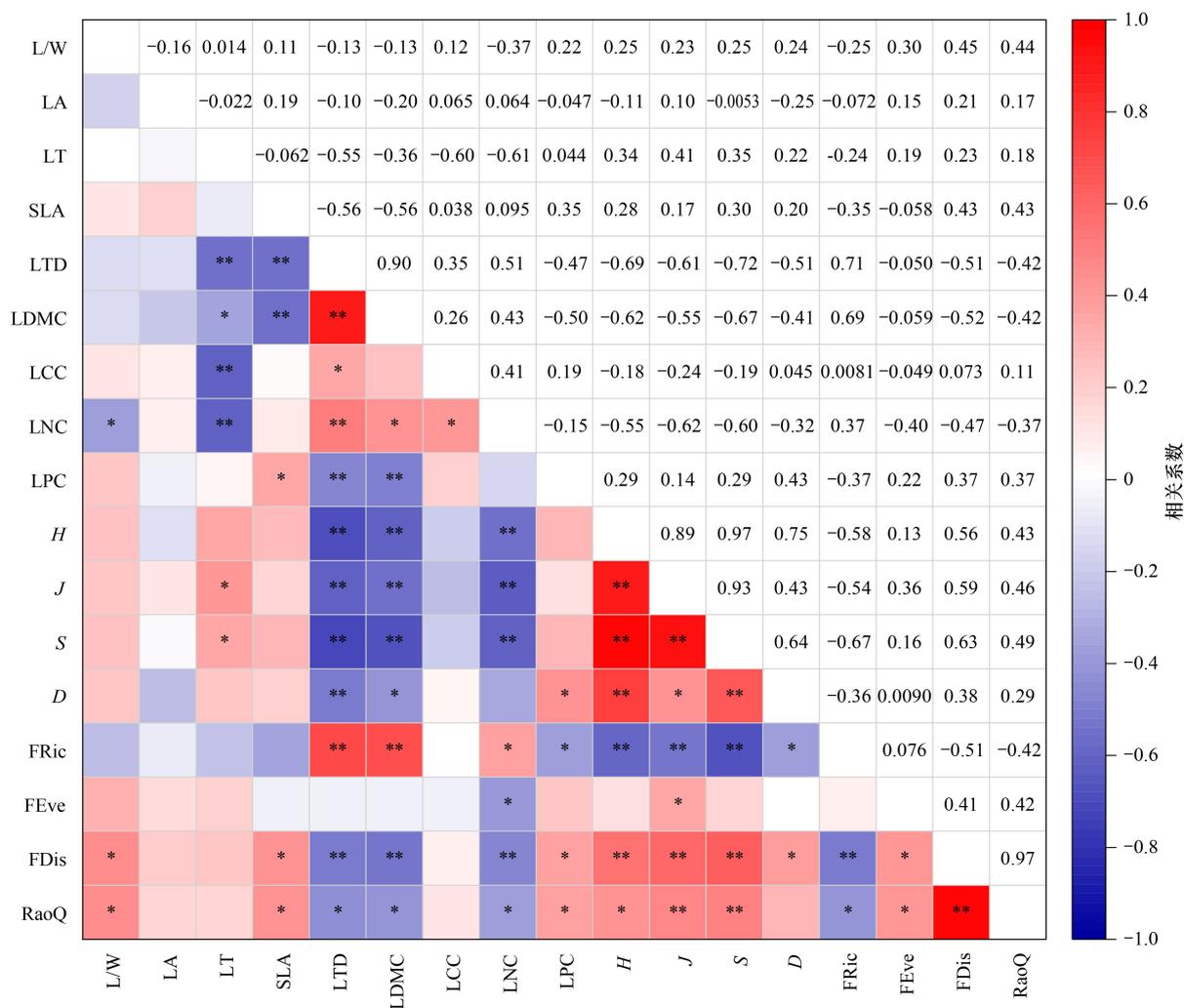


图 1 叶功能性状和植物多样性之间的 Pearson 相关性分析

Fig.1 Pearson correlation analysis between leaf functional traits and plant diversity characteristics

L/W: 叶长宽比 Leaf length-to-width ratio; LA: 叶面积 Leaf area; LT: 叶厚 Leaf thickness; SLA: 比叶面积 Specific leaf area; LTD: 叶组织密度 Leaf tissue density; LDMC: 叶干物质含量 Leaf dry matter content; LCC: 叶碳含量 Leaf carbon content; LNC: 叶氮含量 Leaf nitrogen content; LPC: 叶磷含量 Leaf phosphorus content; FRic: 功能丰富度 Functional richness; FEve: 功能均匀度 Functional evenness; FDis: 功能离散度 Functional dispersion; RaoQ: Rao 二次熵 Rao's quadratic entropy; *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$

表 4 叶功能性状和植物多样性的多元逐步回归分析

Table 4 Multiple stepwise regression analysis of leaf functional traits and plant diversity characteristics

逐步回归方程 Stepwise regression equation	R^2	F	显著性 Significant
$H = 2.240 - 17.660 LTD$	0.482	27.946	$P < 0.001$
$J = 1.042 - 0.008 LNC - 3.216 LTD$	0.502	14.641	$P < 0.001$
$S = 1.098 - 5.249 LTD - 0.007 LNC$	0.594	21.253	$P < 0.001$
$D = 3.062 - 20.275 LTD - 0.013 LA$	0.355	7.990	$P < 0.05$
$FRic = 1.651 + 18.044 LTD - 0.005 LCC$	0.573	19.464	$P < 0.001$
$FEve = 0.731 - 0.006 LNC$	0.157	5.571	$P < 0.05$
$FDis = 2.789 - 3.015 LDMC + 0.098 L/W$	0.418	10.421	$P < 0.001$
$RaoQ = 2.837 + 0.415 L/W + 0.006 SLA$	0.346	7.669	$P < 0.05$

2.3 城市半自然植物群落叶功能性状、植物多样性与环境因子的关系

分别对半自然植物群落叶功能性状、物种多样性、功能多样性的响应变量进行去趋势分析,第一轴长度分别为 0.36、0.47、0.81 均小于 4 故采用冗余分析。冗余分析结果显示(图 2),环境因子对半自然植物群落叶功能性状、物种多样性、功能多样性 4 轴累计总解释量分别为 39.27%、32.59%、56.94%,表明排序图在一定程度上能够解释半自然植物群落和环境因子之间的关系。其中,ST 和 STN 是叶功能性状、物种多样性和功能多样性的主要影响因子,ST 与 LDMC 和 LTD 正相关,与 SLA 负相关;叶片营养元素与土壤营养元素之间相关性弱或为负相关,与土壤温湿度、大气温湿度之间相关性强;ST 和 STN 与物种多样性、功能均匀度、功能离散度、Rao 二次熵负相关,与功能丰富度正相关。

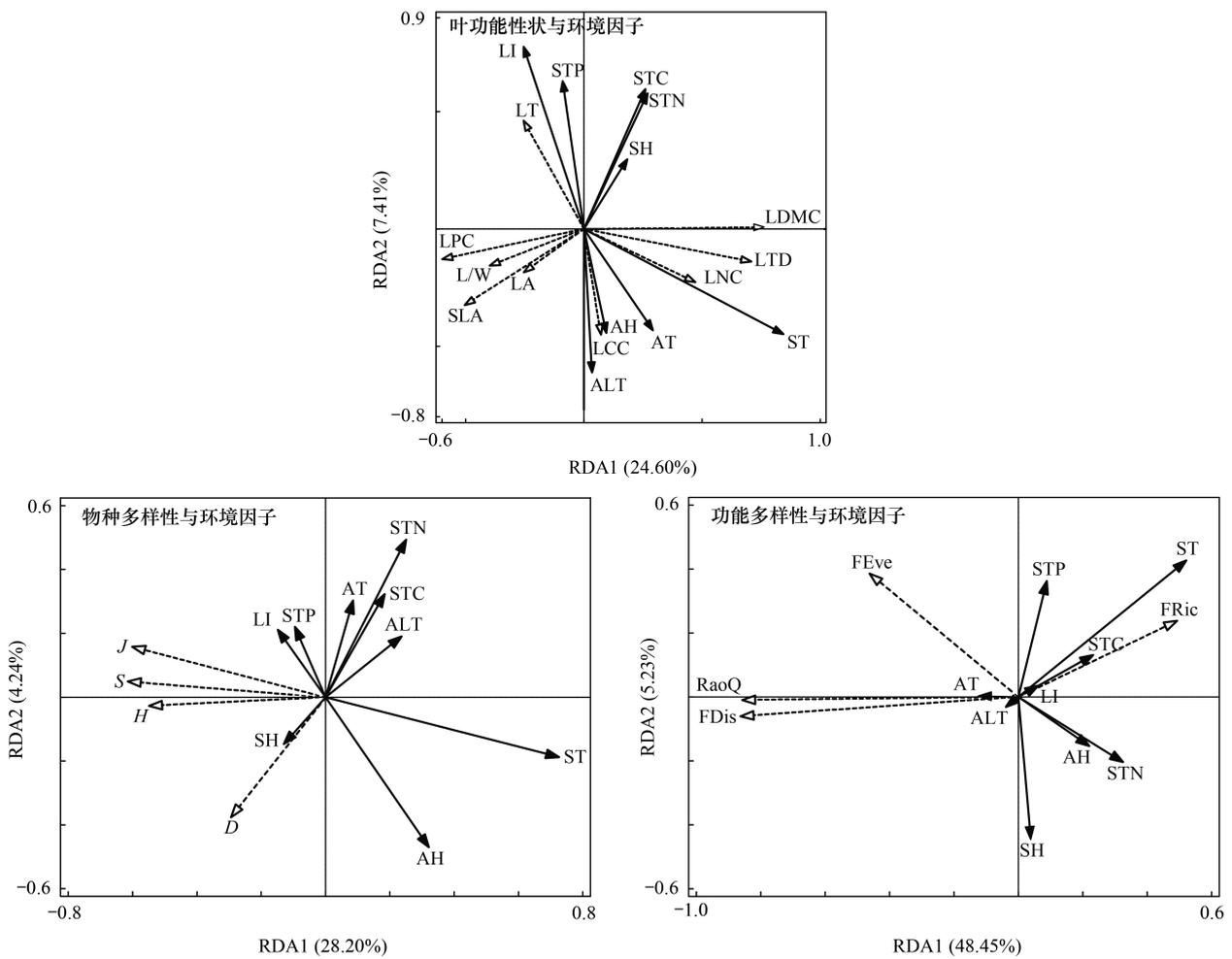


图 2 环境因子与叶功能性状、植物多样性的关系

Fig.2 Relationships between environmental factors and leaf functional traits and plant diversity characteristics

LI:光照强度 Light intensity;ALT:海拔 Altitude;AT:大气温度 Atmospheric temperature;AH:大气湿度 Atmospheric humidity;ST:土壤温度 Soil temperature;SH:土壤湿度 Soil humidity;STC:土壤全碳含量 Soil total carbon content;STN:土壤全氮含量 Soil total nitrogen content;STP:土壤全磷含量 Soil total phosphorus content

2.4 城市半自然植物群落功能多样性的影响因素

建立环境因子、叶功能性状和物种多样性对功能多样性影响的结构方程模型,CHI 为 2.460,GFI 为0.976, RMSEA<0.001,表明此模型较好地拟合了大气温度和叶功能性状对功能多样性的直接影响以及土壤温度和物种多样性对功能多样性的间接影响。结构方程模型显示(图 3),功能丰富度受大气温度直接显著负影响,

受 LDMC 直接显著正影响。土壤温度和 Pielou 均匀度指数通过 LDMC 对功能丰富度产生间接影响。此外,大气温度对土壤温度有直接极显著正影响,Pielou 均匀度指数对 LDMC 有直接显著负影响。

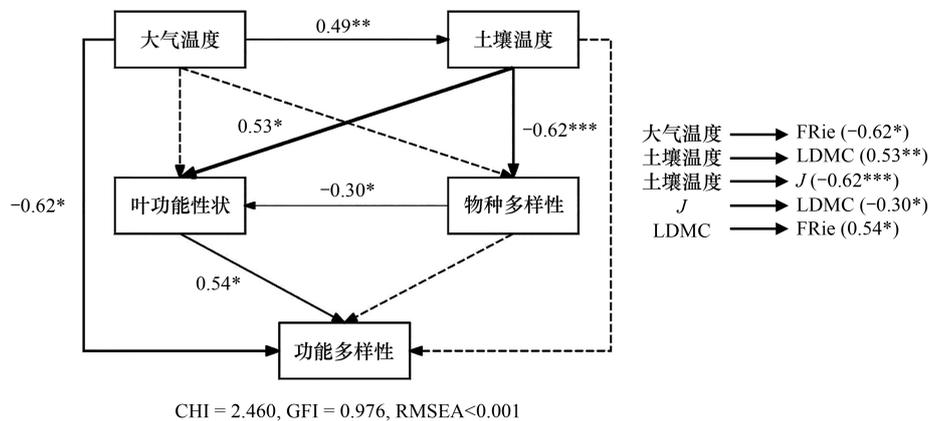


图3 环境因子、叶功能性状和物种多样性对功能多样性影响的结构方程模型

Fig.3 Structural equation model of the impact of environmental factors, leaf functional traits, and species diversity on functional diversity
CHI; 卡方统计量 Chi-square statistic; GFI; 拟合优度指数 Goodness of fit index; RMSEA; 均方根误差逼近度 Root mean square error approximation; 黑色实线表示显著相关,黑色虚线表示不显著的相关关系,并辅以标准化路径系数;线条宽度表示路径系数强度; * : $P < 0.05$; ** : $P < 0.01$; *** : $P < 0.001$

3 讨论

3.1 城市半自然植物群落植物组成和物种多样性

通过调查福州市半自然植物群落发现,香樟、龙眼、石楠等少数物种在各植物层中占据绝对优势,总结这些物种的生活习性发现^[19],这些物种多在热带亚热带地区广泛分布,大部分具有喜光喜温、适应能力强、对土壤要求不严等特点,能够在高强度干扰的城市环境中生存^[20]。构树、朴树等乔木幼苗在灌木层中出现并占有一定优势,说明城市半自然植物群落依然保持有较为良好的自然更新能力,较人工植物群落能够以一种低成本方式维持高水平的生物多样性和群落稳定性^[21]。同时,鬼针草、莲子草和五爪金龙等外来入侵植物在草本层中占有较高的比例,对城市的原生生态环境造成威胁,城市生态安全面临严峻考验^[22]。

福州市半自然植物群落的物种多样性总体保持在一个较高的水平,但灌木层和草本层的物种多样性要显著高于乔木层,这可能是由于乔木层中香樟、龙眼建群种优势地位明显,限制了其他乔木的定居^[23]。此外,乔木层受到的干扰强度一般要高于林下植物^[24],且半自然植物群落的灌草层中存在一定种类的乔木幼苗,故而可能会导致灌草层较乔木层具有较高的物种多样性。研究区草本层的 Shannon-Wiener 指数和 Margalef 丰富度指数高于灌木层,表明草本层对于半自然植物群落物种多样性的贡献更大,与王琴等人^[25]的观点相同。一方面是因为乔灌层物种多样性低使草本层植物能够获得更大的生长空间,这将有利于草本植物的生长、繁殖和传播;另一方面,草本层植物多为适生幅度特别宽或者耐阴湿的物种,因而草本层植物在光照受限的情况下依旧能够保持较为良好的生长状态。

3.2 城市半自然植物群落叶功能性状和植物多样性之间的耦合关系

在本研究中,叶功能性状和植物多样性之间相关性较强,这是因为物种与环境因子及物种之间相互制约,这种制约关系在物种的选择、功能性状的筛选、群落的组成及调控中发挥着重要作用^[26],具体表现为叶功能性状和植物多样性之间的耦合关系,所反映的生态过程可以衡量生态位理论和中性理论在特定的时间、空间和尺度下的相对重要性^[27]。

物种多样性和功能多样性之间的关系是解释生态系统功能维持机制的重要依据,通常情况下认为物种多

样性可以增加物种的功能性状分布范围,因而物种多样性越高功能多样性也越丰富^[28]。但也有学者指出,物种多样性和功能多样性之间不是简单的正向关系,二者间的耦合关系还与植被类型、环境因素、人为干扰和管理等具有密切联系^[29]。吴昊等人^[30]研究发现,秦岭松栎林乔木层受大规模干扰活动影响,功能丰富度与各物种多样性指数均表现为负相关关系。本研究区属于城市地区,和秦岭松栎林一样存在扰动强度大的问题,且较之更容易受到热环境胁迫。研究发现福州市半自然植物群落的功能丰富度与各物种多样性指数均表现出显著的负相关关系,意味着城市热环境胁迫制约了植物性状的组成,这可能是由于特定环境的限制会导致植物产生趋同进化效应,形态结构和功能性状逐渐趋于一致,进而减少了植物功能性状的差异^[31-32]。

通过多元逐步回归方程进一步分析叶功能性状对植物多样性的影响发现,叶组织密度和叶氮含量是物种多样性、功能多样性的主要影响因子,比叶面积、叶碳含量等也会对其产生影响。可能因为在环境过滤下,生活在相似环境中的物种具有相似的特征^[33],较高的生态位重叠和有限的资源增大植物对光和养分等资源竞争压力,故而与植物资源获取能力密切相关的叶功能性状和物种多样性、功能多样性表现出显著的相关性。

3.3 城市半自然植物群落叶功能性状和植物多样性对环境因子的响应

环境改变可能导致物种组成和群落结构的变化^[29]。目前,环境因子对群落的影响研究主要集中于气候因子、土壤因子和地形因子等方面,且空间尺度会导致各环境因子对植物群落的作用效果产生差异^[34]。Zemunik^[35]等人研究发现土壤性质的改变会导致植物群落和物种多样性的相应变化,李蕊希^[36]等人研究发现植物叶功能性状主要受土壤水分和土壤营养成分影响,王磊^[37]等人研究发现功能多样性与土壤温度和土壤水分显著相关,这些研究结果共同表示,区域尺度上土壤因子是影响植物群落特征的关键因素^[34]。冗余分析结果表明,土壤温度和土壤全氮含量是叶功能性状和植物多样性的主要影响因子,证实了土壤因子在驱动城市半自然植物群落演替的过程中发挥了重要作用。

对植物的生长发育过程及分布特征而言,温度和水分是极其关键的环境因子^[38],在温度最高阈值的范围内,温度升高在一定程度上会加强植物根系对养分的吸收能力和向植物地上部分输送养分的能力^[39]。研究区水热条件充足,但人类活动带来的热排放和城市化过程中的下垫面变化导致研究区温度早已超出植物生长温度阈值^[40]。研究环境因子与叶功能性状之间的关系发现,土壤温度与叶干物质含量正相关,与比叶面积负相关,植物利用低比叶面积、高干物质含量的资源保守型策略以提升抵御胁迫的能力,意味着城市热环境对植物正常生长造成一定影响。这也解释了土壤温度对福州市半自然植物群落物种多样性和功能多样性的消极作用,这主要是为了适应城市热环境,植物在形态结构及功能性状及等方面表现出相似的权衡规律^[11],导致群落内生态位的互补性弱、资源利用率低,功能多样性沿温度梯度总体呈现下降的趋势。此外,部分耐受性差的植物在城市高温环境中生长状况差甚至无法存活^[41],因而高温会降低物种多样性。

土壤全氮含量作为植物生长发育所必需的养分之一,是植物生长与分布的主要养分限制因子^[42]。在本研究中,土壤全氮含量与物种多样性和功能多样性之间总体上为负相关关系,这与张馨文^[43]、王玉冰^[44]等人的研究结果相似。究其原因,一方面是由于资源富集会引起从一种限制到另一种限制的转变,从而加速竞争排斥,部分对氮元素利用效率差的物种被淘汰进而导致物种多样性降低^[45]。另一方面,资源富集引起激烈的空间资源竞争促使植物群落结构趋于集中化^[46],导致物种对有效资源的利用效率降低,功能均匀度和功能离散度也随之下降。本研究也发现,土壤是植物主要的物质来源,但福州市半自然植物群落植物叶片营养元素与土壤营养元素之间相关性弱或为负相关,与土壤温湿度、大气温湿度表现出明显的相关性。这是因为各环境因子之间存在自相关,部分环境因子的变化会导致土壤养分可利用性、植物养分状况和养分经济性发生改变^[47],例如,水资源有限地区能够通过增加土壤水分来增强土壤养分^[45],土壤温度、湿度、pH 值以及酶活性等与植物生长密切相关的土壤相关指标均受到大气温度限制。由此可见,温度和水分在对叶功能性状产生影响的同时,限制了植物对土壤养分的吸收。

3.4 城市半自然植物群落功能丰富度受到生物因素和非生物因素的共同影响

近年来,通过功能多样性来探究群落发展过程的研究成为国内外植物群落研究的前沿热点^[48],在揭示和

探讨群落构建与生态系统功能等多个方面具有重要作用。在众多解释群落构建机制的生态理论中,生态位理论认为群落构建是环境过滤和生物过滤作用的结果,其中,环境过滤强调环境因子充当过滤器对植物功能性状进行筛选,而生物过滤则侧重于植物通过种间竞争和种内功能性状变异塑造群落^[49]。本研究结果显示,大气温度和叶干物质含量直接显著影响功能丰富度,土壤温度和 Pielou 均匀度指数通过影响叶干物质含量对功能丰富度产生间接影响,这意味着城市半自然植物群落功能丰富度直接或间接受生物因素和非生物因素的共同影响,其对各影响因素的响应既反映群落植物对环境资源的利用与适应关系,也反映植物种内和种间的竞争关系^[50],从而验证了生态位理论是维持城市半自然植物群落发展的重要机制。值得注意的是,叶干物质含量除对功能丰富度产生直接显著正影响外,还介导了其他因素对功能丰富度的间接影响,这说明叶干物质含量对环境过滤和生物过滤最为敏感,对预测城市半自然群落功能丰富度有重要作用,可以作为探索生态系统中植物与环境之间关系的可衡量手段。此外,本研究发现大气温度对土壤温度有直接极显著正影响,并通过土壤温度间接影响叶功能性状和物种多样性。根据罗彩访^[51]等人的研究结果,其他环境因子会通过影响土壤理化性质和水热条件进而对植物群落功能性状和功能多样性产生间接影响,本研究结果与之一致。因此,改良土壤条件将有助于提高群落功能多样性。

4 结论

综上所述,福州市半自然植物群落植物种类丰富、结构层次复杂且保持有较为良好的自然更新能力,其中灌草层物种多样性显著高于乔木层,草本层中存在外来入侵植物应当重视。研究发现,城市半自然植物群落叶功能性状和植物多样性之间相关性较强,其中功能丰富度与各物种多样性指数均表现为负相关关系。对福州市半自然植物群落而言,土壤温度和土壤全氮含量对其群落水平的叶功能性状和植物多样性有较高的解释,同时各环境因子间存在自相关,植物对土壤养分的吸收能力受温度和水分的影 响。城市半自然植物群落功能丰富度受到生物因素和非生物因素的共同影响,叶干物质含量对功能丰富度有直接显著正影响且介导了其他因素对功能丰富度功能多样性的间接影响,对预测城市半自然群落功能丰富度有重要作用。

参考文献(References):

- [1] Shekanino A, Agustin A, Aladefa A, Amezquita J, Gonzalez D, Heldenbrand E, Hernandez A, May M, Nuno A, Ojeda J, Ortiz A, Puno T, Quinones J, Remillard J, Reola J, Rojo J, Solis I, Wang J, Yopez A, Zaragoza C, Carmona-Galindo V D. Differential stomatal responses to surface permeability by sympatric urban tree species advance novel mitigation strategy for urban heat islands. *Sustainability*, 2023, 15(15): 11942.
- [2] Zhang Z, Lv Y M, Pan H T. Cooling and humidifying effect of plant communities in subtropical urban parks. *Urban Forestry & Urban Greening*, 2013, 12(3): 323-329.
- [3] 骆沁宇, 张梦园, 李晓璐, 范舒欣, 董丽. 北京城市绿地不同生境自生植物多样性特征及其功能性状组成. *生态学报*, 2024, 44(11): 4744 - 4757.
- [4] Pinheiro R T, de Moura D R, Marcelino D G. Densidade arbórea e sombreamento nas áreas Verdes das quadras residenciais de palmas, Tocantins. *Ciência Florestal*, 2023, 33(2): e71225.
- [5] 王月, 赵亮. 重庆市不同年龄综合公园绿化乔木树种多样性和组成的比较研究. *广西植物*, 2020, 40(4): 546-556.
- [6] Yu J B, Li Q Y, Wu X Y, Zhu C L, Huang S Q, Yang F, Hou X L. Adaptational responses of leaf functional traits of *Dicranopteris dichotoma* to environmental factors in different vegetational restoration stages. *Global Ecology and Conservation*, 2023, 44: e02484.
- [7] Proß T, Haider S, Auge H, Bruelheide H. Leaf trait variation within individuals mediates the relationship between tree species richness and productivity. *Oikos*, 2024, 2024(2): e10255.
- [8] Su Y B, Cui B W, Luo Y J, Wang J, Wang X M, Ouyang Z Y, Wang X K. Leaf functional traits vary in urban environments: influences of leaf age, land-use type, and urban - rural gradient. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2021, 9: 681959.
- [9] 王蕾, 郭秋菊, 艾训儒, 姚兰, 朱江, 刘西尧. 林分空间结构对天然林木本植物多样性的影响. *森林与环境学报*, 2024, 44(1): 20-27.
- [10] Wang C Y, Cheng H Y, Wang S, Wei M, Du D L. Plant community and the influence of plant taxonomic diversity on community stability and invasibility: a case study based on *Solidago canadensis* L. *The Science of the Total Environment*, 2021, 768: 144518.
- [11] 黄庆荣, 施逸嘯, 江蓝, 徐道炜, 刘金福, 沈彩霞. 格氏栲天然林植物功能性状与系统发育对林窗大小的响应. *森林与环境学报*, 2023,

- 43(5): 449-456.
- [12] Laliberté E, Zemunik G, Turner B L. Environmental filtering explains variation in plant diversity along resource gradients. *Science*, 2014, 345(6204): 1602-1605.
- [13] 甘玉婷, 倪榕蔚, 黄柳菁. 城市半自然植被研究进展. *南方园艺*, 2022, 33(2): 83-86.
- [14] Cui Y, Ouyang S N, Zhao Y J, Tie L H, Shao C C, Duan H L. Plant responses to high temperature and drought: a bibliometrics analysis. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 1052660.
- [15] 倪榕蔚, 甘玉婷, 杨桂梅, 黄柳菁, 刘兴诏, 闫淑君. 热岛效应下亚热带城市植被叶气孔权衡特征及其与叶功能性状的关系. *生态学报*, 2023, 43(13): 5336-5346.
- [16] 方精云, 王襄平, 沈泽昊, 唐志尧, 贺金生, 于丹, 江源, 王志恒, 郑成洋, 朱江玲, 郭兆迪. 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范. *生物多样性*, 2009, 17(6): 533-548.
- [17] 杜雨霜, 吴刘萍, 陈杰, 区余端. 崩岗生态修复不同人工林下入侵植物和本土植物对群落稳定性的影响. *生态学报*, 2024, 44(4): 1588-1600.
- [18] 侯星辰, 鲁绍伟, 向昌林, 李少宁, 赵娜, 徐晓天. 不同母质温带草地植物群落多样性对人为干扰的响应. *应用生态学报*, 2022, 33(8): 2153-2160.
- [19] 中国科学院中国植物志编辑委员会. *中国植物志*. 第五十八卷. 北京: 科学出版社, 1979.
- [20] 李楚均, 陈小梅, 温小浩, 林敏丹, 许展颖. 城市化背景下珠江三角洲常绿阔叶林群落结构及植物多样性. *生态学杂志*, 2019, 38(11): 3298-3305.
- [21] 刘昌, 邢韶华, 姚扬, 张红星, 王效科. 北京城区自生植物分布格局及其影响因素. *生态学报*, 2024, 44(2): 544-558.
- [22] Kazmi J H, Haase D, Shahzad A, Shaikh S, Zaidi S M, Qureshi S. Mapping spatial distribution of invasive alien species through satellite remote sensing in Karachi, Pakistan: an urban ecological perspective. *International Journal of Environmental Science and Technology*, 2022, 19(5): 3637-3654.
- [23] 吴昊. 秦岭松栎林群落物种丰富度特征及其环境解释. *生态环境学报*, 2017, 26(6): 931-938.
- [24] Steinbauer M J, Uddin M B, Jentsch A, Beierkuhnlein C. Drivers for plant species diversity in a characteristic tropical forest landscape in Bangladesh. *Landscape Research*, 2017, 42(1): 89-105.
- [25] 王琴, 王芳, 何宇婷, 周宁, 刘鸿翔, 郝建锋. 林分因子对神木垒不同森林群落林下植物多样性的影响. *西北植物学报*, 2023, 43(11): 1950-1958.
- [26] 黄林娟, 于燕妹, 安小菲, 余林兰, 薛跃规. 天坑森林植物群落叶功能性状、物种多样性和功能多样性特征. *生态学报*, 2022, 42(24): 10264-10275.
- [27] 苏文浩, 王晓楠, 董灵波. 大兴安岭不同演替阶段天然林物种多度格局模拟. *生态学报*, 2024, 44(10): 4412-4422.
- [28] Standish R J, Gove A D, Grigg A H, Daws M I. Beyond species richness and community composition: using plant functional diversity to measure restoration success in jarrah forest. *Applied Vegetation Science*, 2021, 24(3): e12607.
- [29] Rahman I U, Hart R E, Ijaz F, Afzal A, Iqbal Z, Calixto E S, Abd Allah E F, Alqarawi A A, Hashem A, Al-Arjani A B F, Kausar R, Haq S M. Environmental variables drive plant species composition and distribution in the moist temperate forests of Northwestern Himalaya, Pakistan. *PLoS One*, 2022, 17(2): e0260687.
- [30] 吴昊, 肖楠楠, 林婷婷. 秦岭松栎林功能多样性与物种多样性和环境异质性的耦合关系. *生态环境学报*, 2020, 29(6): 1090-1100.
- [31] Weiher E, Paul Clarke G D, Keddy P A. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos*, 1998, 81(2): 309.
- [32] 吕自立, 刘彬, 常凤, 马紫荆, 曹秋梅. 巴音布鲁克高寒草甸植物功能多样性与生态系统多功能性关系沿海拔梯度的变化. *植物生态学报*, 2023, 47(6): 822-832.
- [33] Portela A P, Durance I, Vieira C, Honrado J. Environmental filtering and environmental stress shape regional patterns of riparian community assembly and functional diversity. *Freshwater Biology*, 2023, 68(8): 1428-1441.
- [34] 张丽苗, 谭雪, 董智, 郑杰, 袁中勋, 李昌晓. 重庆主城河岸带植物群落功能性状与土壤理化性质的关系. *生态学报*, 2023, 43(5): 1892-1901.
- [35] Zemunik G, Turner B L, Lambers H, Laliberté E. Increasing plant species diversity and extreme species turnover accompany declining soil fertility along a long-term chronosequence in a biodiversity hotspot. *Journal of Ecology*, 2016, 104(3): 792-805.
- [36] 李蕊希, 吴雪, 贡璐. 塔里木河上游典型荒漠植物叶片性状及其与土壤因子的关系. *生态学报*, 2022, 42(13): 5360-5370.
- [37] 王磊, 包达尔罕, 董隆明, 余涛, 叶国辉, 花立民. 高原鼯鼠干扰对高寒草甸植物功能性状及功能多样性的影响. *生态学杂志*, 2024, 43(6): 1629 - 1637.
- [38] 朱济友, 于强, 刘亚培, 覃国铭, 李金航, 徐程扬, 何韦均. 植物功能性状及其叶经济谱对城市热环境的响应. *北京林业大学学报*, 2018,

- 40(9): 72-81.
- [39] Wang P, Heijmans M M P D, Mommer L, van Ruijven J, Maximov T C, Berendse F. Belowground plant biomass allocation in tundra ecosystems and its relationship with temperature. *Environmental Research Letters*, 2016, 11(5): 055003.
- [40] 王立果, 白永平, 梁建设, 张春悦, 荆林祥, 杜娅明, 邹嘉铤. 基于形态学的城市建成区绿色空间与地表热岛演化关系研究——以西安市为例. *地理研究*, 2024, 43(3): 754-775.
- [41] Marchin R M, Esperon-Rodriguez M, Tjoelker M G, Ellsworth D S. Crown dieback and mortality of urban trees linked to heatwaves during extreme drought. *The Science of the Total Environment*, 2022, 850: 157915.
- [42] Huang D D, Chen X W, Cao G J, Liang A Z, Jia S X, Liu S X. Effects of long-term conservation tillage on soil nitrogen content and organic nitrogen components in a Chinese mollisol. *Applied Ecology and Environmental Research*, 2018, 16(5): 5517-5528.
- [43] 张馨文, 安慧, 杜忠毓, 刘姝萱, 薛斌, 刘小平, 文志林. 氮添加对宁夏荒漠草原植物初级生产力的影响机制. *生态学报*, 2023, 43(6): 2476-2487.
- [44] 王玉冰, 孙毅寒, 丁威, 张恩涛, 李文怀, 迟永刚, 郑淑霞. 长期氮添加对典型草原植物多样性与初级生产力的影响及途径. *植物生态学报*, 2020, 44(1): 22-32.
- [45] Hu Y, Li X Y, Guo A X, Yue P, Guo X X, Lv P, Zhao S L, Zuo X A. Species diversity is a strong predictor of ecosystem multifunctionality under altered precipitation in desert steppes. *Ecological Indicators*, 2022, 137: 108762.
- [46] 费璇, 朱莎, 彭幼红, 向双, 孙书存. 青藏高原东缘季节性放牧高寒草甸植物功能性状多样性与群落结构特征的联系. *应用与环境生物学报*, 2024, 30(3): 449 - 457.
- [47] Yuan Z Y, Chen H Y H. Global-scale patterns of nutrient resorption associated with latitude, temperature and precipitation. *Global Ecology and Biogeography*, 2009, 18(1): 11-18.
- [48] Wu X N, Shen C J, Ma X D, Hu L Y, He Y J, Shang H Y, Fu D G. Soil moisture and available phosphorus as the factors driving variation in functional characteristics across different restoration communities in a subtropical mountain ecosystem. *Biology*, 2023, 12(3): 427.
- [49] 许驭丹, 董世魁, 李帅, 沈豪. 植物群落构建的生态过滤机制研究进展. *生态学报*, 2019, 39(7): 2267-2281.
- [50] 文丽, 宋同清, 杜虎, 王克林, 彭晚霞, 曾馥平, 曾昭霞, 何铁光. 中国西南喀斯特植物群落演替特征及驱动机制. *生态学报*, 2015, 35(17): 5822-5833.
- [51] 罗彩访, 杨涛, 张秋雨, 王馨培, 沈泽昊. 滇中半湿润常绿阔叶林木本植物的功能特征和功能多样性及其影响因子. *生物多样性*, 2023, 31(11): 86-99.