DOI: 10.20103/j.stxb.202502170325

周琰, 袁泉, 曹嘉瑜, 樊海东, 倪健.基于物种组成与植物性状的中亚热带常绿阔叶林区植物群落数量分类和排序.生态学报,2026,46(2):1081-1093.

Zhou Y, Yuan Q, Cao J Y, Fan H D, Ni J.Quantitative classification and ordination of plant communities on the southern slope of Beishan Mountain in Jinhua, Zhejiang, based on species composition and plant traits.Acta Ecologica Sinica,2026,46(2):1081-1093.

基于物种组成与植物性状的中亚热带常绿阔叶林区植物群落数量分类和排序

周 琰[1], 袁 泉[1], 曹嘉瑜[1], 樊海东[1], 倪 健[1,2,*]

1 浙江师范大学生命科学学院,金华 321004

2 浙江师范大学金华山亚热带森林生态系统野外科学观测研究站,金华 321004

摘要:基于植物群落物种组成和丰富度可开展传统的植被数量分类,而基于群落功能性状的植被数量分类能进一步体现植被响应环境的功能特征,具有一定的发展潜力。基于群落功能性状数据,采用层次聚类分析(Ward 法)、除趋势对应分析(DCA)和典范对应分析(CCA)等方法对金华北山南坡 24 个木本植物群落样方进行了分类和排序,并与传统的植被数量分类和排序进行对比,探究基于群落功能性状开展植被数量分类和排序的可行性,以及基于群落性状划分的植被类型与环境和生态系统功能的关系。结果表明:基于加权的群落功能性状和基于群落组成的数量分类结果基本类似,都明确区分出了黄山松林、柳杉+杉木林、木荷林、木荷+落叶阔叶混交林和山胡椒灌丛,但基于群落功能性状的数量分类还划分出处于过渡阶段的次生灌丛,而且分类结果更为细致,将柳杉+杉木林进一步划分为柳杉林和杉木林。DCA 排序结果表明,基于群落物种组成的排序能够很好地反映植被沿环境梯度:海拔、热负荷指数、土壤有机质和钾含量、土壤酸碱度的变化特征;而基于群落功能性状的排序则能反映清晰的生态功能特征,以叶面积、比叶面积、叶干物质含量、叶组织密度、小枝树皮厚度和小枝直径的组合揭示不同植被的投资-收益权衡的生态对策。CCA 排序结果进一步显示,与基于物种组成的排序相似,基于群落功能性状的排序在反映环境特征方面也有良好的表现,海拔高度、土壤有机质和元素含量、热负荷指数等环境梯度与群落物种组成和功能性状密切相关。本研究证实,基于群落功能性状可有效进行植被类型的数量分类和排序,能够同时反映植物群落的环境和生态功能特征,可为亚热带常绿阔叶林的分类、保育和修复提供理论依据。

关键词:常绿阔叶林;除趋势对应分析;典范对应分析;聚类分析;群落功能性状;植被数量分类和排序

Quantitative classification and ordination of plant communities on the southern slope of Beishan Mountain in Jinhua, Zhejiang, based on species composition and plant traits

ZHOU Yan[1], YUAN Quan[1], CAO Jiayu[1], FAN Haidong[1], NI Jian[1,2,*]

1 *College of Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua* 321004, *China*

2 *Jinhua Mountain Observation and Research Station for Subtropical Forest Ecosystems, Zhejiang Normal University, Jinhua* 321004, *China*

Abstract: Quantitative vegetation classification can be conducted using traditional approaches based on plant species composition and abundance; however, it may also be performed based on community functional traits to reflect the functional responses of vegetation to environmental changes. The latter approach has considerable potential for future development. This study classified and ordinated 24 woody plant communities on the southern slope of Beishan Mountain in

基金项目:国家自然科学基金项目(31870462)

收稿日期:2025-02-17; **采用日期**:2025-11-12

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: nijian@zjnu.edu.cn

Jinhua by integrating community-weighted mean functional traits with hierarchical cluster analysis (Ward method), detrended correspondence analysis (DCA), and canonical correspondence analysis (CCA). The resulting functional trait-based classification was further compared with traditional quantitative classifications based on importance values. The objectives of this study were to evaluate the feasibility of quantitative vegetation classification using functional traits and to assess its effectiveness in reflecting both environmental gradients and ecological functions of plant communities. Results indicated that the classification based on weighted community functional traits was broadly consistent with that derived from species composition. Both methods clearly distinguished *Pinus taiwanensis* forest, *Cryptomeria japonica* var. *sinensis* + *Cunninghamia lanceolata* forest, *Schima superba* forest, mixed *S. superba*+deciduous broadleaf forest, and *Lindera glauca* shrubland. However, the functional trait-based classification provided greater resolution, particularly in distinguishing secondary shrublands representing transitional stages between shrubland and forest. Notably, the *C. japonica* var. *sinensis*+*C. lanceolata* forest was further subdivided into pure *C. japonica* var. *sinensis* and *C. lanceolata* forests. DCA ordination revealed that species composition effectively captured vegetation changes along environmental gradients, including altitude, heat load index, soil organic carbon, potassium content, and pH. In contrast, ordination based on functional traits reflected additional, more nuanced functional characteristics. Combinations of leaf area, leaf dry matter content, leaf tissue density, bark thickness, and twig diameter revealed distinct ecological strategies related to investment-return trade-offs across vegetation types. CCA further demonstrated that functional trait-based ordination performs comparably to species composition-based ordination in capturing environmental variation. Environmental gradients such as altitude, soil organic carbon, chemical element contents, and heat load index showed significant associations with both community composition and functional traits. This study confirms the feasibility and effectiveness of using community functional traits for quantitative vegetation classification and ordination, enabling simultaneous representation of environmental conditions and ecosystem functions. These findings provide a theoretical foundation for the classification, conservation, and restoration of subtropical evergreen broad-leaved forests.

Key Words: evergreen broad-leaved forest; detrended correspondence analysis; canonical correspondence analysis; cluster analysis; community functional traits; quantitative classification and ordination of vegetation

植被数量分类和排序是植被生态学研究的重要手段,能够客观、准确地揭示植物群落与环境之间的相互关系[1—2]。植被数量分类是通过数学方法计算植物群落及其属性的相似关系,将植物群落进行生态分组,使得组内群落尽量相似,而组间群落尽量相异[2—5];植被排序则是将植物群落沿环境梯度进行排列,从而解释植被或者植物种的分布与环境的定量关系[1—2]。植被数量分类和排序相结合,可为植物群落与环境关系、群落演替等基础研究,以及植被恢复与重建、森林经营与管理和生物多样性监测与保护等应用研究提供理论依据[1—7]。

自 20 世纪 50 年代国际和 80 年代国内植被数量分类和排序研究的兴起,生态学家利用诸多方法开展此类工作[1—8],常见的如等级聚合和分化分类、线性和非线性排序等[1—2, 8]。在过去的研究中,开展植被数量分类和排序的依据包括群落外貌结构、植物种类组成、植被动态和生态环境特征[2],尤其是基于植物的物种发生率(即存在和不存在)以及物种多度来判别群落间的相似性和相异性,也就是群落生态学研究常用的样方记录[3—7,9—11]。然而,传统的植被数量分类和排序结果仅体现植被在物种组成上的差异,而忽略了植被结构与功能的不同,事实上,植被结构与功能的趋同比简单的物种组成更具有生态学意义[12]。因此,基于植被结构和功能,尤其是功能特征进行分类和排序,是现代植物群落生态学的重要发展方向。

植物功能性状是近年来研究气候变化对植被影响、生物多样性维持机制和生态系统功能等生态学问题的有效指标[13—25],基于个体和群落的植物功能性状不仅体现植物和群落对环境的适应和响应[16—20],还反映生态系统的功能特征[21—23]。群落功能性状已经逐渐成为群落生态学研究的重要工具[24—25],但其研究主要集中

在植物群落与环境和生态系统功能相互关系方面[16—25],将群落功能性状应用于植被数量分类和排序的研究较少,目前尚处于尝试阶段[12,26]。但这些研究仍然表明,基于少数性状记录的植被分类和排序,可以与生态系统过程建立密切关系。因此,利用群落功能性状开展植被数量分类和排序研究是非常有必要的。

我国学者在 20 世纪末期至今开展了较多基于群落样方记录的传统植被数量分类和排序研究[1,5—7,9,27—28],在 21 世纪初期至今也开展了大量基于个体和群落的植物功能性状研究[29—34],但以植物功能性状为依据对植被进行数量分类和排序的工作尚未见报道。浙江省中部金华北山南坡分布的森林是典型亚热带常绿阔叶林区域生态系统的代表,前期已研究其植物区系[35—36]、植物群落特征[37]和植被制图[38],包括木本植物的除趋势对应分析(DCA)排序[39],以及植物功能性状特征[40—42],但同时基于植物群落和植物性状数据的植被数量分类和排序工作尚未开展。本研究以该地区的不同植被为研究对象,分别利用样地调查记录和优势木本植物的枝叶功能性状数据,对其植被进行定量分类和排序,旨在探究以下科学问题:基于物种组成和植物功能性状的植被数量分类是否存在异同?利用群落功能性状进行植被数量分类的可行性如何?如果可行,那么基于群落功能性状的植被分组能否准确表达其环境特征和功能属性?

1　材料与方法

1.1　研究区概况

金华北山位于浙江中部,地处东经 119.48°—119.77°和北纬 29.15°—29.32°之间,在植被区划上属于中亚热带北缘的常绿阔叶林区。该地区为亚热带山地季风气候,热量丰富,年平均气温为 17.7℃,1 月平均气温为 5.2℃,7 月平均气温为 29.5℃,极端低温为-9.6℃,极端高温可达 41.5℃;雨量充沛,年均降水量为 1436.8mm,降水集中在 3—9 月。土壤类型以亚热带山地红壤和黄壤为主[37, 40]。

由于人为干扰,金华北山南坡的原生植被已不复存在,次生性的常绿阔叶林植被占据优势。随着海拔高度从 100m 升高到 1300m,该地植被类型由常绿阔叶林、常绿落叶阔叶混交林更迭至针阔叶混交林、落叶阔叶林和针叶林,以及山顶小面积的灌丛和草地,但其分布界限不明显,具有相互重叠的现象[37]。

1.2　样地调查和植物功能性状测定

本研究于 2017 年和 2018 年夏季在金华北山南坡设置 21 个森林样方(每个样方面积为 30 m×30 m)和 3 个灌丛样方(其中 2 个样方面积为 10 m×20 m,1 个为 10 m×30 m),对样方中所有胸径大于 1cm 的木本植物挂牌标记,记录相应的物种名、胸径或基径、树高、冠幅等信息,并计算其重要值;同时记录每个样方的经纬度、坡度、坡向、海拔等生境指标[37]。按照常规方法,在每个样方中采集 0—20cm 的表层土壤样品,利用常规方法测定土壤 pH、有机质以及氮、磷、钾元素的含量[43—44]。

参照标准的植物功能性状测定方法,每个样方选择重要值位于前 5 位的优势和常见木本植物作为研究对象,在 2018—2019 年分别测定和计算共 42 种、1672 株乔木和灌木的叶片和小枝的植物功能性状[41—44],共 13 个枝叶性状指标,其计算公式如下:

叶面积(Leaf area (*LA*),cm^2)= 5 个叶面积之和(cm^2)/5

叶厚度(Leaf thickness (*LT*),cm)= 5 个叶片厚度之和(cm)/5

叶组织密度(Leaf tissue density (LTD),g/cm^3)= 叶干质量(g)/叶体积(cm^3)

比叶面积(Specific leaf area (SLA),cm^2/g)= 叶面积(cm^2)/叶干质量(g)

叶干物质含量(Leaf dry matter content (LDMC),g/g)= 叶片干重(g)/叶片饱和鲜重(g)

小枝直径(Twig diameter (*TD*),mm)= 5 个小枝直径之和(mm)/5

小枝树皮厚度(Twig bark thickness (TBT),mm)= 5 个小枝树皮厚度之和(mm)/5

小枝组织密度(Twig tissue density (TTD),g/cm^3)= 小枝干质量(g)/小枝体积(cm^3)

小枝干物质量(Twig dry matter content (TDMC),g/g)= 小枝干重(g)/小枝饱和鲜重(g)

叶碳氮比(C/N ratio of leaves (LCN))= 叶片碳含量(mg/g)/叶片氮含量(mg/g)

叶氮磷比(N/P ratio of leaves (LNP))= 叶片氮含量(mg/g)/叶片磷含量(mg/g)

小枝碳氮比(C/N ratio of twigs (TCN))= 小枝碳含量(mg/g)/小枝氮含量(mg/g)

小枝氮磷比(N/P ratio of twigs (TNP))= 小枝氮含量(mg/g)/小枝磷含量(mg/g)

1.3 植被数量分类

基于群落调查数据,计算样方中各乔木和灌木物种的重要值[37]:

$$重要值(IV)=(相对多度+相对频度+相对显著度)/3$$

式中:相对多度=某个种的总株数/全部种的总株数×100%;相对频度=某个种的频度/全部种的总频度×100%;相对显著度=某个种的胸高断面积之和/全部种的胸高断面积之和×100%。

基于物种的植物功能性状数据,以各样方中物种重要值为权重,计算各个样方的群落加权平均性状值(CWM):

$$\mathrm{CWM}=\sum_{i=1}^{s} IV_i \times Tt_i$$

式中,s 为物种数,IV_i 为物种 i 在群落中的重要值,Tt_i 为物种 i 的植物性状值。

利用物种重要值和群落加权平均性状值分别进行植被数量分类。其中,在传统的基于物种重要值的植被分类中,仅在单个样地出现的偶见种会导致植被类型之间的空间距离过大而无法清晰识别出植被类型,因此剔除仅在单个样地出现 1 次的偶见种,筛选在 24 个样地中出现≥2 次的共 73 个物种作为数量分类的基础;基于群落功能性状的分类则以测定性状的全部 42 个优势和常见木本植物为基础。利用 R 语言中的 cluster 软件包计算群落间欧氏距离,采用层次聚类中的离差平方和法(即 Ward 法)对群落进行数量分类。

1.4 植被排序

本研究利用 8 个环境因子开展分析,其中海拔、土壤 pH、土壤有机质含量、土壤总氮、土壤总磷和土壤总钾为直接在野外或室内测定。

由于缺少小生境监测数据和足够的气象台站记录,采用 2 个基于地形计算的指数指示样地的水热特征:热负荷指数[45]和地形湿度指数[46]。前者是来自太阳辐射的热增益,能够反映生境的理论热量条件;后者指示由于地形差异而产生的土壤持水能力,代表长期的土壤水分状况。这两个指数分别由以下公式计算:

$$热负荷指数(HL)=-1.467+1.582\times\cos(L)\times\cos(S)-1.5\times\cos(A)\times\sin(S)\times\sin(L)-0.262\times\sin(L)\times\sin(S)+0.607\times\sin(A)\times\sin(S)$$

式中:S 为样地坡度;L 为样地的纬度;A 为样地坡向沿东北-西南线折叠转换后的坡向。S、L、A 均为样地实测数据,并转换为弧度计算。

$$地形湿度指数(\mathrm{TWI})=\ln\left(\frac{\alpha}{\tan S}\right)$$

式中:α 为特定汇水面积,是基于 12.5m 分辨率的日本 ALOS 数字高程模型,利用 GIS 对每个样点进行填洼分析提取;S 为样地坡度。

首先分别以物种重要值和群落加权平均性状值进行除趋势对应分析(DCA),分析基于不同指标排序结果的差异,从而探究群落沿环境梯度和生态系统功能梯度的变化特征。其次,以物种重要值和群落加权平均性状值数据分别与环境因子进行典范对应分析(CCA),探究不同植被类型物种组成、功能性状与环境因子之间的关系。CCA 排序图中箭头表示环境因子,箭头连线的长短表示群落物种组成/群落功能性状与环境因子的相关性的大小,箭头所处的象限表示环境因子与排序轴之间相关性的正负。利用 R 语言中的 vegan 软件包完成。

2 结果与分析

2.1 植被数量分类

利用 Ward 聚类分析方法,以物种重要值可将金华北山 24 个植物群落划分为 5 个植被类型(表 1、图 1),以群落功能性状可划分为 7 个植被类型(表 1、图 1)。

表 1　基于物种重要值和群落功能性状的金华北山南坡植被分类

Table 1　Vegetation classifications on the southern slope of Beishan Mountain in Jinhua, Zhejiang Province, based on species importance value and community functional traits

样地编号 Plot no.	经度 Longitude(E)	纬度 Latitude(N)	海拔高度 Altitude/m	基于野外观测的植被类型 Vegetation type based on field observations	基于物种组成的植被类型 Vegetation type classified by species composition	基于群落功能性状的植被类型 Vegetation type classified by community functional traits	植被类型汇总 Final vegetation types
J1	119.640°	29.214°	1078	黄山松林 *Pinus taiwanensis* Forest			黄山松林 *Pinus taiwanensis* Forest
J2	119.641°	29.213°	1081				
J3	119.642°	29.226°	1123				
J4	119.650°	29.210°	961	柳杉林	柳杉+杉木林	柳杉林	柳杉林
J5	119.643°	29.216°	1110	*Cryptomeria japonica* var. *sinensis* Forest	*Cryptomeria japonica* var. *sinensis*+ *Cunninghamia lanceolata* Forest	*Cryptomeria japonica* var. *sinensis* Forest	*Cryptomeria japonica* var. *sinensis* Forest
J6	119.643°	29.215°	1100	杉木林		杉木林	杉木林
J7	119.649°	29.211°	956	*Cunninghamia lanceolata* Forest		*Cunninghamia lanceolata* Forest	*Cunninghamia lanceolata* Forest
J8	119.640°	29.206°	711				
J9	119.642°	29.213°	1091				
J10	119.623°	29.205°	498	木荷+枫香树林 *Schima superba*+*Liquidambar formosana* Forest	木荷+落叶阔叶混交林 *Mixed Schima superba*+ *Deciduous Broadleaf* Forest		木荷+落叶阔叶混交林 *Mixed Schima superba*+*Deciduous Broadleaf* Forest
J12	119.625°	29.207°	658	木荷+枫香树+锥栗林			
J13	119.624°	29.206°	550	*Schima superba*+*Liquidambar formosana*+ *Castanea henryi* Forest			
J14	119.619°	29.202°	484	木荷+短柄枹栎+枫香树林 *Schima superba*+*Quercus serrata*+ *Liquidambar formosana* Forest			
J11	119.624°	29.202°	567	木荷+马尾松林 *Schima superba*+ *Pinus massoniana* Forest	木荷林 *Schima superba* Forest		木荷林 *Schima superba* Forest
J15	119.640°	29.200°	598	木荷林 *Schima superba* Forest			
J16	119.632°	29.198°	561				
J17	119.629°	29.210°	644				
J18	119.624°	29.203°	597				
J19	119.625°	29.203°	608				
J20	119.622°	29.201°	520				
J21	119.641°	29.201°	541				
J22	119.649°	29.208°	970	山胡椒灌丛 *Lindera glauca* Shrubland	山胡椒灌丛 *Lindera glauca* Shrubland		山胡椒灌丛 *Lindera glauca* Shrubland
J23	119.648°	29.207°	955	山胡椒+杜鹃灌丛 *Lindera glauca*+ *Rhododendron simsii* Shrubland			
J24	119.630°	29.198°	540	短柄枹栎+窄基红褐柃灌丛 *Quercus serrata*+ *Eurya rubiginosa* Shrubland	木荷林 *Schima superba* Forest	次生灌丛 Secondary Shrubland	次生灌丛 Secondary Shrubland

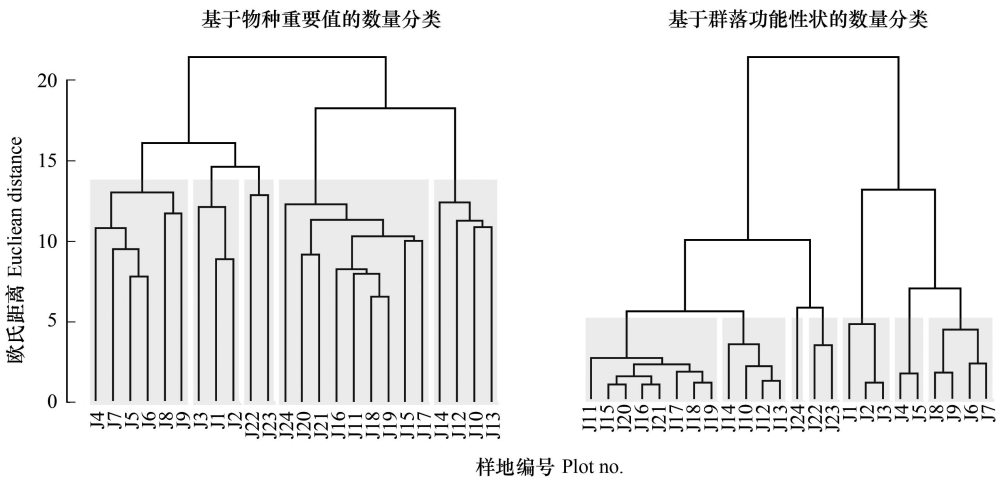

图 1 基于物种重要值和群落功能性状的金华北山南坡植被数量分类

Fig.1 Quantitative vegetation classifications of the southern slope in Beishan Mountain, Jinhua, Zhejiang Province, based on species importance value and community functional traits

J1—J24 为样地编号,具体信息见表 1

基于物种重要值的传统数量分类和基于群落功能性状的新数量分类结果基本一致(表 1、图 1),均能划分出黄山松(*Pinus taiwanensis*)林、柳杉(*Cryptomeria japonica* var. *sinensis*)林和杉木(*Cunninghamia lanceolata*)林、木荷(*Schima superba*)林、木荷+落叶阔叶混交林和山胡椒(*Lindera glauca*)灌丛 5 个植被类型。其中,基于物种组成只能划分柳杉+杉木林,而基于群落功能性状的数量分类更为细致,进一步将该植被类型划分为柳杉林和杉木林,二者在乔木层和灌木层的物种多样性和丰富度上均有不同,体现了它们在群落结构和生态系统功能上的差异。此外,基于群落功能性状的数量分类还单独划分出一个处于过渡阶段的次生灌丛植被类型,其物种组成与木荷林更为相近,因此在传统的数量分类中被归入了木荷林中,但其生态外貌和群落结构与木荷林有显著的差异。

虽然两种分类结果在总体上具有一致性,但二者的差异也是显而易见的。首先,两种分类的欧氏距离不同。基于物种重要值划分的植被类型之间的欧氏距离较远(图 1),达 10 以上时才能划分出具有显著特征的植被类型;而基于群落功能性状划分的植被类型之间的欧氏距离较近(图 1),在欧氏距离为 5 时即可划分出基本的植被类型。其次,同一植被类群中的群落样方组成相同或相似,但各群落之间的距离不同(图 1)。例如,黄山松林在两种聚类分析中样地组成相同,均为 J1、J2 和 J3,但在传统的分类中样方 J1 和 J2 距离更近,J3 独立,而基于群落功能性状的分类中 J2 和 J3 的距离更近,J1 独立;无论柳杉林和杉木林结合在一起还是单独分类,J8 和 J9 群落的距离近、分类均明确,但在基于物种组成的分类中,J4—J7 交错分布,在基于植物性状的分类中,J4 与 J5、J6 与 J7 却相对独立;木荷林的样地组成也相似,除了样方 J24 在基于性状分类中被单独划分为一个过渡植被类型外,其它样地之间的距离在两种分类中也存在区别,在传统分类中可进一步划分为 J20 和 J21,J11、J16、J18 和 J19,J15 和 J17 三个亚类,但在基于性状分类中却是 J11,J15、J16、J20 和 J21,J17、J18 和 J19 三个亚类;在木荷+落叶阔叶混交林中,4 个样地在两种分类方案中都交错分布,但其距离也有差别,J14 都是独立的,但 J10、J12 和 J13 距离不同;两种分类方法均能准确划分灌丛植被,但基于物种组成的分类方法仅区分了自然灌丛,而基于植物性状的分类方法却还能进一步区分次生灌丛。

2.2 植被 DCA 排序

对金华北山 24 个样地的群落物种组成特征和群落功能性状特征进行 DCA 分析,前两轴的特征值较大,能够显示出重要的生态意义,因此采用前两个排序轴数据进行分析(图 2)。由于 3 种针叶林和 1 个原生灌丛群落的特征明显,因此,无论是基于物种组成还是基于群落功能性状的排序,都能明显区分出这些类型。而对

于木荷林、木荷+落叶阔叶混交林群落类型来说,它们样方在物种组成上十分相似,以样地物种组成进行排序时(图 2),样方之间的距离较近,甚至出现重叠的现象,说明在物种丰富的亚热带落叶阔叶林,仅以物种组成特征排序难以清晰区分这些植被类型。而在群落功能性状的 DCA 排序中(图 2),不同植被类型之间的分布区界限更明确,尤其是木荷林、木荷+落叶阔叶混交林在排序图中的分布更独立,能够更好区分不同的植被类型。对于次生灌丛群落,虽然其在两种排序图位置上都接近木荷林、木荷+落叶阔叶混交林,但在以物种组成的排序中(图 2)它与木荷林组合在一起,而在以群落功能性状的排序中(图 2)却与木荷+落叶阔叶混交林组合在一起,说明该群落在物种组成上类似于木荷林,在性状特征上更类似于木荷+落叶阔叶混交林。

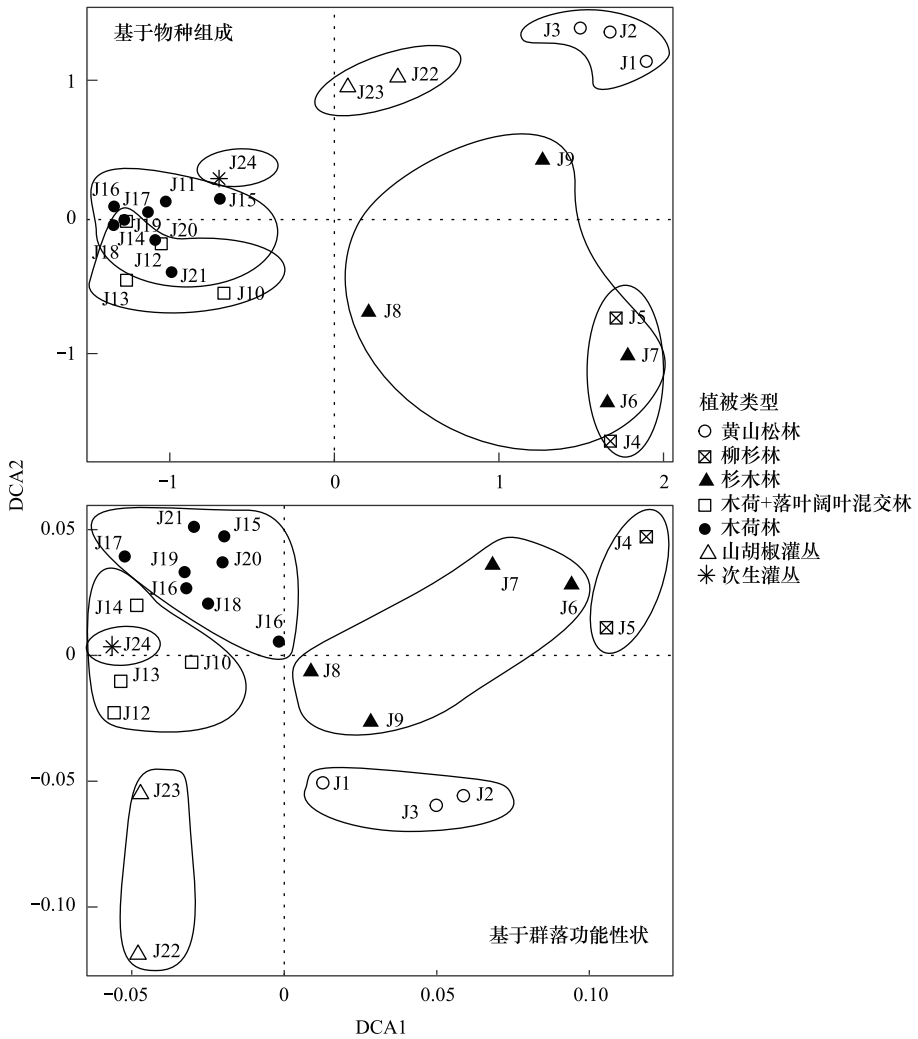

图 2　基于物种组成和群落功能性状的金华北山南坡 24 个样地 DCA 排序

Fig.2　DCA ordination in 24 plots of the southern slope in Beishan Mountain, Jinhua, Zhejiang Province, based on species composition and community functional traits

DCA: 除趋势对应分析 Detrended correspondence analysis

以物种组成的 DCA 排序(图 2)第 1 轴反映海拔、潜在热负荷指数、土壤有机质含量和土壤总钾梯度,随海拔逐渐升高,潜在热负荷指数、土壤有机质含量、土壤总钾也随之增加;第 2 排序轴反映土壤酸碱度的变化。黄山松林分布于排序轴的右上角,适宜生长在高海拔、高热量、高土壤有机质,以及高土壤酸性的生境中,然后沿排序轴向左和向下过渡为山胡椒灌丛,杉木林较为分散,但柳杉林分布在高海拔、高热量、高土壤有机质和低土壤酸性的生境中;而木荷林、木荷+落叶阔叶混交林以及次生灌丛集中分布于排序图的左侧,其分布区海拔高度、热量及土壤有机质含量较低,土壤 pH 中等。

在群落功能性状的 DCA 排序(图 2)中,第 1 排序轴主要显示了群落在叶面积、叶厚度、小枝树皮厚度和小枝直径梯度上的位置,第 2 排序轴的主导因子则是群落比叶面积、叶干物质含量和叶组织密度。3 种针叶林主要位于排序图右侧,黄山松林位于排序图的右下方,其群落功能特征为高小枝直径、小枝树皮厚度、叶厚度和比叶面积,和低的叶面积和叶干物质含量;杉木林位于排序图右上侧和中间位置,其群落小枝直径、小枝树皮厚度、叶厚度和比叶面积处于高水平,叶面积、比叶面积、叶干物质含量中等;柳杉林处于排序图的最右侧,其群落叶厚度、叶面积、小枝树皮厚度和小枝直径最大,比叶面积、叶干物质含量、叶组织密度最大。而几个阔叶林植被主要分布于排序图左侧,其群落叶面积、叶厚度、小枝树皮厚度和小枝直径相似,群落叶面积最大,叶厚度枝树皮厚度和小枝直径最小,沿第 2 排序轴依次变化,自上而下分别为木荷林、次生灌丛、木荷+落叶阔叶混交林和山胡椒灌丛,群落比叶面积逐渐增大,叶干物质含量、叶组织密度逐渐减小。

因此,在环境梯度上,基于物种组成的排序可以反映环境的变化,但由于研究区面积小,环境梯度变化不明显,各个群落所反映的环境梯度也不显著,尤其是对阔叶林来说。而在功能梯度上,基于群落功能性状的排序能够展示清晰的群落功能梯度变化,不同植被类型之间也更容易区分。

2.3 植被 CCA 排序

首先对金华北山 24 个样地的物种组成-环境因子进行 CCA 排序分析(图 3),结果显示,样地的物种组成与环境因子的关系密切,蒙特卡洛检验结果表明,所有排序轴通过统计检验($F=2.4$, $P=0.001$),前 2 轴累计方差贡献率占总特征值的 56.91%,能够较好地描述样地物种组成与环境因子之间的关系。根据各环境因子的决定系数 R^2 值(表 2)可知,第 1 排序轴主要由 ALT 主导,其次是 STK、SOC 和 *HL*,与第 1 排序轴均呈极显著正相关;第 2 排序轴的主导环境因子为 pH,与第二排序轴呈极显著负相关。其结果与 DCA 排序得出的各植被类型所处的环境梯度相似。

同时对金华北山 24 个样地的群落功能性状-环境因子进行 CCA 排序分析(图 3)。结果显示,样地的群落功能性状与环境因子的关系密切,蒙特卡洛检验结果表明,所有排序轴通过统计检验($F=4.65$, $P=0.001$),前 2 轴累计方差贡献率占总特征值的 92.16%,表明前两轴能够较好地描述样地群落功能性状与环境因子之间的关系。根据各环境因子的决定系数 R^2 值(表 2)可知,与第 1 排序轴相关性最大的环境因子为 ALT,其次为 *HL*,均呈极显著的负相关关系;第 2 排序轴主要由 SOC 和 STN 主导,呈显著负相关。说明群落功能性状与环境因子的联系紧密,基于植物功能性状划分的植被类型从一定程度上反映了环境特征。

表 2 群落物种组成/群落功能性状与环境因子的显著性检验

Table 2 Significance tests for the relationships between community species composition/community functional traits and environmental factors

环境因子 Environmental factors	相关系数 Correlation coefficient		系数 R^2	P
	CCA1 物种组成/功能性状	CCA2 物种组成/功能性状		
土壤酸碱度 pH Soil pH	−0.28/0.95	−0.96/0.30	0.57/0.06	0.001^{***}/0.532
土壤有机质 SOC	0.68/−0.35	0.73/−0.94	0.52/0.47	0.001^{***}/0.001^{***}
土壤总氮 STN	0.68/−0.22	0.74/−0.98	0.38/0.51	0.003^{**}/0.001^{***}
土壤总磷 STP	0.69/−0.13	0.73/−0.99	0.05/0.09	0.576/0.396
土壤总钾 STK	0.98/−0.91	0.19/−0.40	0.63/0.45	0.001^{***}/0.006^{**}
海拔 ALT	0.98/−0.92	0.18/−0.39	0.92/0.84	0.001^{***}/0.001^{***}
潜在热负荷指数 *HL*	0.95/−0.99	−0.33/−0.03	0.43/0.47	0.006^{**}/0.002^{**}
地形湿度指数 TWI	0.32/−0.95	−0.95/0.31	0.07/0.03	0.485/0.707

CCA: 典范对应分析 Canonical correspondence analysis;分别基于群落物种组成和功能性状与环境因子进行 CCA 排序,CCA1 和 CCA2 分别为 CCA 排序第一轴和第二轴;左侧代表群落物种组成与环境因子相关系数,右侧代表群落功能性状与环境因子相关系数;SOC:土壤有机质含量 Soil organic matter content;STN:土壤总氮 Soil total nitrogen;STP:土壤总磷 Soil total phosphorus;STK:土壤总钾 Soil total potassium;ALT:海拔 Altitude;*HL*:潜在热负荷指数 Potential heat load index;TWI:地形湿度指数 Topographic wetness index;显著性检验 $***$: $P<0.001$; $**$: $P<0.01$; $*$: $P<0.05$

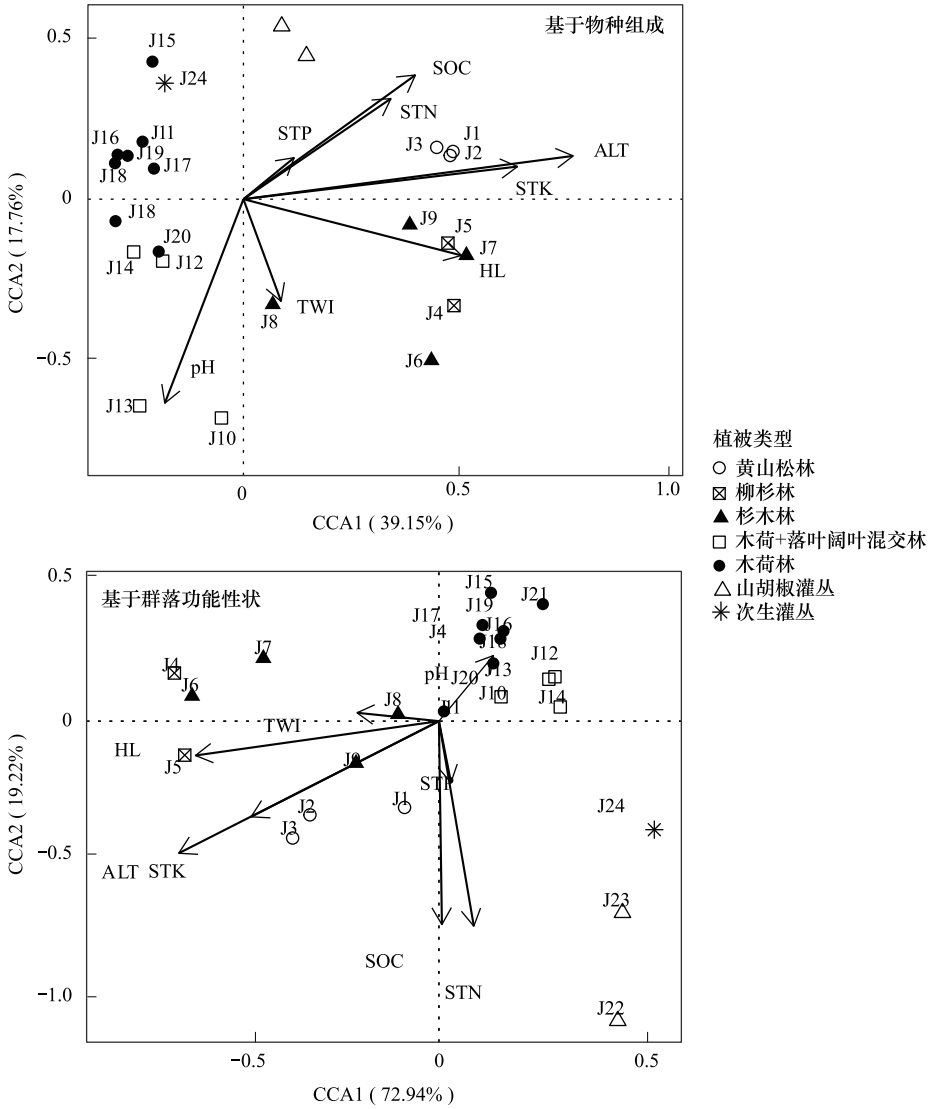

图 3　基于物种组成、群落功能性状和环境因子的金华北山南坡 24 样地 CCA 排序

Fig.3　CCA ordination in 24 plots of the southern slope in Beishan Mountain, Jinhua, Zhejiang Province, based on species composition and community functional traits with environmental factors

CCA: 典范对应分析 Canonical correspondence analysis; SOC: 土壤有机质含量 Soil organic matter content; STN: 土壤总氮 Soil total nitrogen; STP: 土壤总磷 Soil total phosphorus; STK: 土壤总钾 Soil total potassium; ALT: 海拔 Altitude; *HL*: 潜在热负荷指数 Potential heat load index; TWI: 地形湿度指数 Topographic wetness index

3　讨论

3.1　植被数量分类比较

本文基于群落的物种重要值和功能性状两类指标,利用层次聚类法对金华北山植被进行划分,其分类结果基本一致。基于群落功能性状的植被数量分类效果更佳,可将 24 个样地划分为 7 个植被类型,在划分出与基于重要值分类结果相同的植被类型(黄山松林、柳杉和杉木林、木荷林、木荷+落叶阔叶混交林、山胡椒灌丛)的基础上,将柳杉+杉木林进一步划分为柳杉林和杉木林,并且单独划分出一个过渡性质的次生灌丛植被类型,其分类结果不仅区分物种组成和生境特征,生态系统功能特征也划分明显,能够代表金华北山南坡植被的群落组成及分布规律。已有研究曾利用 DCA 方法对金华北山木本植物群落进行了数量分类[39],将其划分

为 11 个群丛(5 个植被型),与本文的结果有所交叉但也存在差异,首先是由于调查的地点、时间以及样地数量的不同所致,其次使用的数量分类方法也有所不同。

目前,植被数量分类的方法包括聚类法、双向指示种分析和多元回归树等,3 种方法的侧重点不同,但其分类结果都能客观地体现群落的特点。刘润红等[6]基于物种重要值数据,利用上述 3 种方法分别对桂林岩溶石山青冈群落进行了数量分类,发现它们所划分的植被类型及其样方组成完全相同,数量分类方法的选择不会对分类结果产生影响。本研究同时使用物种重要值和群落功能性状,由于受数据类型的限制,选用了层次聚类中的 Ward 法开展植被数量分类,以对基于两种指标的分类方案进行对比。在基于物种重要值的传统数量分类中,样地 J4—J9 被划分至同一植被类型,而在基于群落功能性状的划分中,样地 J4—J9 则被认为是两个植被类型,样地 J4、J5 为柳杉林,样地 J6—J9 为杉木林;样地 J24 由于其特殊的过渡类型的性质,其物种组成与木荷林更相似,但生态外貌仍属于灌丛植被,因此在基于功能性状的划分中,将其作为单独的植被类型看待是比较合理的。

总的来说,无论是基于重要值还是群落功能性状对植被进行数量分类,都能对群落进行客观的划分,分类结果也有明确的生态意义,但二者侧重点不同。基于重要值的传统数量分类更倾向于以物种组成作为判别植被差异的首要依据[47],而对群落的总体外貌和结构的相似性缺少考虑。基于群落功能性状的植被数量分类与传统分类方法相比与生态系统功能和过程的关系更为密切[26],同一植被类型在生态系统中的位置也更相近[48]。因此,基于群落功能性状对植物群落进行数量分类是可行的,也是准确的。综合来看,传统的植被数量分类仍有较大用处,因其只需要植物群落调查资料,操作相对简单,可反映植被和物种与环境的关系;而基于植物群落功能性状的新数量分类,因需测定植物性状,操作起来就相对费时费力,但其优势是在反映群落与环境关系的同时,能够反映生态系统功能及其与环境关系,所以比传统数量分类方法要优越。因此,若只探讨群落与环境关系,则仅需传统数量分类方法,但若需综合考虑环境与生态系统功能,那就要利用植物功能性状进行新式数量分类,只是后者比前者要多测定植物性状指标,在人力物力财力不足的情况下,要测定所有物种的性状,还是存在较大困难的。

3.2 植被排序与环境和功能梯度

基于物种重要值和群落功能性状的 DCA 排序,能分别反映金华北山南坡植物群落沿环境梯度和功能梯度的变化;群落功能性状与环境因子的 CCA 排序则显示了群落功能性状和环境的密切关系。因此,相较于传统的植被排序,基于群落功能性状的植被排序能够同时反映群落的结构和生态系统功能特征,体现不同的生态策略[11—12, 26, 49—50]。

常绿针叶林中的黄山松林、柳杉林和杉木林具有相似生态系统功能,但也具有差异性。它们的小枝功能性状 TD 和 TBT 都显著高于、而 TTD、TDMC 和 TNP 显著低于其他森林植被类型,体现了其快速“投资-收益”的生态策略,较低的 TTD 使其具有更快的相对生长速率,TNP 越低,其生长速率也越快,而高 TD 和 TBT 则有利于吸收更多光照[51],同时能在养分运输、防火及储水方面[13]发挥重要作用,以应对较为干燥的生境。然而,黄山松林和柳杉林保持了较高的 TCN 水平,杉木林的 TCN 则较低,可能是由于杉木林生境中 STN 和 SOC 低于黄山松林和柳杉林,且杉木林为人工林,长势快,更倾向于将有限的养分用于个体的生长,而不是分配给储存器官[43—44]。3 种针叶林的叶功能性状都具有更小的 LA 和更大的 LT,LDMC 和 LNP 也较低,同样体现了其适应干旱与快速生长的生态策略[50]。而 LTD 和 SLA 则不同,其中黄山松林的 LTD 最低,其抗植食性动物啃食的能力也较弱[52]。黄山松林的 SLA 较高,而柳杉林和杉木林的 SLA 较低,反映了黄山松林的资源获取型策略,具有较强的光捕获能力与生长能力[43—44]。

木荷林的 TD 和 TBT 较低,而 TTD、TDMC 和 TNP 较高,反映了其与常绿针叶林完全相反的缓慢“投资-收益”的生态策略,因其生境相对贫瘠的 SOC 和 STN,限制了其养分的吸收,其 TCN 也较低。较高的 LA 和 SLA,较低的 LT,体现了其适应湿润生境的特征,较高的 LDMC 使其减少水分散失,更偏向于“保守型”的生态策略[53]。木荷+落叶阔叶混交林与木荷林的生境相似,都分布于低 ALT、STK、STN 和 SOC 地区,其生态系统功

能与策略也趋同。但木荷林的土壤 pH 低于木荷+落叶阔叶混交林,限制了植物对土壤中养分的吸收效率,导致两个植被类型之间枝叶化学计量性状产生差异。同时,物种组成的差异也造成两者之间叶面积和叶厚度性状的不同,木荷+落叶阔叶混交林中的物种均为阔叶植物,而木荷林主要由阔叶植物组成,但也共存一部分常绿的针叶树种,使得其功能性状产生了差异。

山胡椒灌丛是以灌木物种为主构成的原生灌丛植被,生长于海拔较高处,其枝叶功能性状显著区别于其他植被类型,具有高的 TTD、TDMC、SLA、LDMC 和低的 LT、LCN,其生态策略趋向于增强抵抗不良环境的能力,以应对海拔较高造成的低温胁迫。而处于过渡阶段的次生灌丛,样地内的乔木物种大多属于幼树,但其生境特征和物种组成与森林植被木荷林更相似,群落功能性状不同于其他植被类型,TNP 和 LNP 的水平较高,体现了次生灌丛慢速生长的策略[41]。

4　结论

本文以亚热带常绿阔叶林区域的金华北山南坡植被为例,基于植物群落调查和植物功能性状测定,分别进行植被数量分类和排序,以比较和探讨基于群落功能性状开展植被数量分类和排序的可行性。以物种组成和重要值为指标的传统植被分类与排序,和以群落加权功能性状为指标的新式植被数量分类和排序,都能达到相似的效果,但前者以反映植被和环境之间的关系为主,后者则同时反映植被与环境和生态系统功能的联系,在某种程度上更具有优势。因此,基于群落功能性状开展植被数量分类和排序是可行的,能够充分反映不同植被的环境特征、群落功能及其生态策略,具有良好的生态意义。

除此之外,随着科学技术的进步,一些新的技术手段也逐渐应用到植被数量分类和排序研究中,比如机器学习的方法[54]。所以,利用植物群落组成、植物功能性状和更多植被特征与环境指标的植被定量研究,将是群落生态学和植被生态学未来的发展趋势。

参考文献(References):

[1] 张峰, 张金屯. 我国植被数量分类和排序研究进展. 山西大学学报: 自然科学版, 2000, 23(3): 278-282.

[2] 宋永昌. 植被生态学. 2 版. 北京: 高等教育出版社, 2017.

[3] Liu C C, Wentworth T R, Qiao X G, Guo K, Hou D J. Vegetation classification at the association level under the China Vegetation Classification System: an example of six *Stipa* steppe formations in China. Journal of Plant Ecology, 2019, 12(6): 1009-1024.

[4] Faber-Langendoen D, Aaseng N, Hop K, Lew-Smith M, Drake J. Vegetation classification, mapping, and monitoring at Voyageurs National Park, Minnesota: an application of the U.S. National Vegetation Classification. Applied Vegetation Science, 2007, 10(3): 361-374.

[5] Liu C C, Qiao X G, Guo K, Zhao L Q, Pan Q M. Vegetation classification of *Stipa* steppes in China, with reference to the International Vegetation Classification. Vegetation Classification and Survey, 2022, 3: 121-144.

[6] 刘润红, 涂洪润, 李娇凤, 梁士楚, 姜勇, 荣春艳, 李月娟. 桂林岩溶石山青冈群落数量分类与排序. 生态学报, 2019, 39(22): 8595-8605.

[7] 左艳洁, 戍国标, 王崇云, 彭明春, 谢映旭, 张秋媛, 李富利. 澜沧江中上游河谷植被的群落数量分类和谱系结构. 生态学杂志, 2021, 40(9): 2665-2677.

[8] 张金屯. 数量生态学. 2 版. 北京: 科学出版社, 2011.

[9] 沈泽昊, 胡志伟, 赵俊, 王会. 安徽牯牛降的植物多样性垂直分布特征——兼论山顶效应的影响. 山地学报, 2007, 25(2): 160-168.

[10] Pajunen A M, Kaarlejärvi E M, Forbes B C, Virtanen R. Compositional differentiation, vegetation-environment relationships and classification of willow-characterised vegetation in the western Eurasian Arctic. Journal of Vegetation Science, 2010, 21(1): 107-119.

[11] Haq F, Ahmad H, Iqbal Z, Alam M, Aksoy A. Multivariate approach to the classification and ordination of the forest ecosystem of Nandiar valley western Himalayas. Ecological Indicators, 2017, 80: 232-241.

[12] Hao M H, von Gadow K, Alavi S J, Álvarez-González J G, Baluarte-Vúsquez J R, Corral-Rivas J, Hui G Y, Korol M, Kumar R, Liang J J, Meyer P, Remadevi O K, Kakkar R, Liu W Z, Zhao X H, Zhang C Y. A classification of woody communities based on biological dissimilarity. Applied Vegetation Science, 2021, 24(1): e12565.

[13] 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境和生态系统功能. 植物生态学报, 2007, 31(1): 150-165.

[14] 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.

[15] 刘聪聪, 何念鹏, 李颖, 张佳慧, 闫镁, 王若梦, 王瑞丽. 宏观生态学中的植物功能性状研究: 历史与发展趋势. 植物生态学报, 2024, 48(1): 21-40.

[16] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T L, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. Nature, 2004, 428(6985): 821-827.

[17] Swenson N G, Weiser M D. Plant geography upon the basis of functional traits: an example from eastern North American trees. Ecology, 2010, 91(8): 2234-2241.

[18] Vilà-Cabrera A, Martínez-Vilalta J, Retana J. Functional trait variation along environmental gradients in temperate and Mediterranean trees. Global Ecology and Biogeography, 2015, 24(12): 1377-1389.

[19] Díaz S, Kattge J, Cornelissen J H C, Wright I J, Lavorel S, Dray S, Reu B, Kleyer M, Wirth C, Prentice I C, Garnier E, Bönisch G, Westoby M, Poorter H, Reich P B, Moles A T, Dickie J, Gillison A N, Zanne A E, Chave J, Wright S J, 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.

[20] Anderegg L D L. Why can′t we predict traits from the environment? New Phytologist, 2023, 237(6): 1998-2004.

[21] 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.

[22] Reichstein M, Bahn M, Mahecha M D, Kattge J, Baldocchi D D. Linking plant and ecosystem functional biogeography. PNAS, 2014, 111(38): 13697-13702.

[23] Pinho B X, Melo F P L, ter Braak C J F, Bauman D, Maréchaux I, Tabarelli M, Benchimol M, Arroyo-Rodriguez V, Santos B A, Hawes J E, Berenguer E, Ferreira J, Silveira J M, Peres C A, Rocha-Santos L, Souza F C, Gonçalves-Souza T, Mariano-Neto E, Faria D, Barlow J. Winner-loser plant trait replacements in human-modified tropical forests. Nature Ecology & Evolution, 2025, 9(2): 282-295.

[24] Jiménez-Alfaro B, Silveira F A O, Fidelis A, Poschlod P, Commander L E. Seed germination traits can contribute better to plant community ecology. Journal of Vegetation Science, 2016, 27(3): 637-645.

[25] He N P, Liu C C, Piao S L, Sack L, Xu L, Luo Y Q, He J S, Han X G, Zhou G S, Zhou X H, Lin Y, Yu Q, Liu S R, Sun W, Niu S L, Li S G, Zhang J H, Yu G R. Ecosystem traits linking functional traits to macroecology. Trends in Ecology & Evolution, 2019, 34(3): 200-210.

[26] Lengyel A, Swacha G, Botta-Dukát Z, Ka̧cki Z. Trait-based numerical classification of mesic and wet grasslands in Poland. Journal of Vegetation Science, 2020, 31(2): 319-330.

[27] 沈泽昊, 胡会峰, 周宇, 方精云. 神农架南坡植物群落多样性的海拔梯度格局. 生物多样性, 2004, 12(1): 99-107.

[28] 周志强, 魏晓雪, 刘彤. 新疆奇台荒漠植物群落的数量分类及土壤环境解释. 生物多样性, 2007, 15(3): 264-270.

[29] 宝乐, 刘艳红. 东灵山地区不同森林群落叶功能性状比较. 生态学报, 2009, 29(7): 3692-3703.

[30] 尧婷婷, 孟婷婷, 倪健, 阎顺, 冯晓华, 王国宏. 新疆准噶尔荒漠植物叶片功能性状的进化和环境驱动机制初探. 生物多样性, 2010, 18(2): 188-198.

[31] 郑颖, 温仲明, 宋光, 丁曼. 环境及遗传背景对延河流域植物叶片和细根功能性状变异的影响. 生态学报, 2014, 34(10): 2682-2692.

[32] 钟巧连, 刘立斌, 许鑫, 杨勇, 郭银明, 许海洋, 蔡先立, 倪健. 黔中喀斯特木本植物功能性状变异及其适应策略. 植物生态学报, 2018, 42(5): 562-572.

[33] 张增可, 李曾燕, 杨柏钰, 赛碧乐, 杨安娜, 张立, 牟凌, 郑俊勇, 金乐薇, 赵钊, 王万胜, 杜运才, 阎恩荣. 上海大金山岛常见木本植物功能性状对生长和死亡的影响. 植物生态学报, 2023, 47(10): 1398-1406.

[34] 范宏坤, 曾涛, 金光泽, 刘志理. 小兴安岭不同生长型阔叶植物叶性状变异及权衡. 植物生态学报, 2024, 48(3): 364-376.

[35] 郭水良, 刘鹏. 浙江金华北山植物区系地理的研究. 武汉植物学研究, 1993, 11(4): 307-314.

[36] 郭水良, 刘鹏, 陈刚, 卢晓. 浙江金华北山植物区系及植被. 浙江师大学报: 自然科学版, 1993, 16(2): 59-67.

[37] 樊海东, 陈海燕, 吴雁南, 刘建峰, 徐德宇, 曹嘉瑜, 袁泉, 谭斌, 刘晓彤, 徐佳, 王国敏, 韩文娟, 刘立斌, 倪健. 金华北山南坡主要植被类型的群落特征. 植物生态学报, 2019, 43(10): 921-928.

[38] 郑亚纹, 樊海东, 刘立斌, 倪健. 基于高精度遥感影像和精细植被踏查的金华北山植被制图. 植物生态学报, 2024, 48(11): 1471-1485.

[39] 方芳, 郭水良. 浙江金华北山木本植物群落的 DCA 排序. 浙江师范大学学报: 自然科学版, 2004, 27(1): 55-61.

[40] 高思涵, 葛珏希, 周李奕, 朱宝琳, 葛星宇, 李凯, 倪健. 测定森林树木叶面积的最适叶片数是多少? 植物生态学报, 2018, 42(9): 917-925.

[41] 曹嘉瑜, 刘建峰, 袁泉, 徐德宇, 樊海东, 陈海燕, 谭斌, 刘立斌, 叶铎, 倪健. 森林与灌丛的灌木性状揭示不同的生活策略. 植物生态学报, 2020, 44(7): 715-729.

[42] 袁泉, 曹嘉瑜, 刘建峰, 徐德宇, 樊海东, 谭斌, 徐丹妮, 刘立斌, 叶铎, 倪健. 生长型分类方案不同导致森林生态系统植物功能性状的统计偏差. 生态学报, 2021, 41(3): 1106-1115.

[43] 曹嘉瑜. 金华北山植物小枝功能性状及其与环境的关系[D]. 金华: 浙江师范大学, 2020.

[44] 袁泉. 金华北山植物叶片功能性状及其与环境的关系[D]. 金华: 浙江师范大学, 2020.

[45] McCune B, Keon D. Equations for potential annual direct incident radiation and heat load. Journal of Vegetation Science, 2002, 13(4): 603-606.

[46] Raduła M W, Szymura T H, Szymura M. Topographic wetness index explains soil moisture better than bioindication with Ellenberg's indicator values. Ecological Indicators, 2018, 85: 172-179.

[47] Capelo J. Using species abundance and phylogeny conjointly to approach vegetation classification: a case study on Macaronesia's woody vegetation. Journal of Vegetation Science, 2020, 31(4): 616-633.

[48] Tsakalos J L, Renton M, Riviera F, Veneklaas E J, Dobrowolski M P, Mucina L. Trait-based formal definition of plant functional types and functional communities in the multi-species and multi-traits context. Ecological Complexity, 2019, 40: 100787.

[49] Lengyel A, Botta-Dukát Z. A guide to between-community functional dissimilarity measures. Ecography, 2023, 2023(11): e06718.

[50] Lubińska-Mielińska S, Kamiński D, Pétillon J, Evers C, Piernik A. Plant functional traits drive syntaxonomical units in temperate European inland salt marsh vegetation. Global Ecology and Conservation, 2024, 51: e02946.

[51] Dlugos D M, Collins H, Bartelme E M, Drenovsky R E. The non-native plant *Rosa multiflora* expresses shade avoidance traits under low light availability. American Journal of Botany, 2015, 102(8): 1323-1331.

[52] 骆杨青, 余梅生, 余晶晶, 郑诗璐, 刘佳佳, 于明坚. 千岛湖地区常见木本植物性状和相对多度对幼苗植食作用的影响. 植物生态学报, 2017, 41(10): 1033-1040.

[53] 唐青青, 黄永涛, 丁易, 臧润国. 亚热带常绿落叶阔叶混交林植物功能性状的种间和种内变异. 生物多样性, 2016, 24(3): 262-270.

[54] Leblanc C, Bonnet P, Servajean M, Chytrý M, Ać̀ić S, Argagnon O, Bergamini A, Biurrun I, Bonari G, Campos J A, Čarni A, Ćušterevska R, De Sanctis M, Dengler J, Garbolino E, Golub V, Jandt U, Jansen F, Lebedeva M, Lenoir J, Moeslund J E, Pérez-Haase A, Pielech R, Šibík J, Stančić Z, Stanisci A, Swacha G, Uogintas D, Vassilev K, Wohlgemuth T, Joly A. A deep-learning framework for enhancing habitat identification based on species composition. Applied Vegetation Science, 2024, 27(3): e12802.