

DOI: 10.20103/j.stxb.202503080506

刘浩栋,王赫,荣星星,张高强,秦朋遥,赵俊鹏,王珊珊.环境过滤驱动海南岛尖峰岭陆均松群落功能性状变异与植物多样性关系.生态学报, 2026,46(10): - .

Liu H D, Wang H, Rong X X, Zhang G Q, Qin P Y, Zhao J P, Wang S S. Environmental filtering drives functional trait variation and mediates plant diversity patterns in *Dacrydium pectinatum* de Laubenfels communities of Jianfengling, Hainan Island, China. Acta Ecologica Sinica, 2026, 46(10): - .

环境过滤驱动海南岛尖峰岭陆均松群落功能性状变异与植物多样性关系

刘浩栋¹,王赫²,荣星星¹,张高强¹,秦朋遥³,赵俊鹏⁴,王珊珊^{1,*}

1 中国自然资源航空物探遥感中心,北京 100083

2 北京林业大学 林木有害生物防治北京市重点实验室,北京 100083

3 中国林业科学研究院资源信息研究所,北京 100091

4 国家林业和草原局华东调查规划院,杭州 310000

摘要:陆均松(*Dacrydium pectinatum* de Laubenfels)是海南热带山地雨林的标志树种和建群种之一,其群落功能性状格局与多样性维持机制是理解热带森林生态系统适应策略的关键。目前,针对陆均松群落内功能性状变异及其与环境驱动因子耦合机制的研究仍较为缺乏。因此,本研究以尖峰岭 30 个陆均松群落固定样地为基础,以 LA、SLA、LDMC、LT、CC、LNC、LPC、LCC 共 8 种功能性状为切入点,利用变异系数法分析了物种间叶功能性状的变异规律并探讨其生态策略,采用 Spearman 相关性分析了功能性状与物种多样性、功能多样性之间的关系,最后利用结构方程揭示了海拔、土壤因素对功能性状-植物多样性关系的驱动过程及环境依赖性。研究结果表明:(1)陆均松群落的树种在生理性状(如 LDMC、SLA)上表现出显著的种间差异,而在营养性状(如 LNC、LPC)上则趋于趋同,表明在环境压力筛选下,植物采取了保守的资源分配策略;(2)物种多样性与功能多样性之间存在较强的相关性,而性状-多样性关系中,只有部分性状(如 LDMC、CC、LCC)与植物多样性展现出显著相关,表明群落植物多样性的分布不仅受物种组成的影响,还受到其它因素的影响(如环境过滤和种间竞争)。(3)海拔、土壤因素通过直接和间接作用驱动功能性状-植物多样性关系,海拔通过筛选高抗逆性物种间接提升功能多样性,而贫瘠的土壤条件则通过限制生理性状的分化降低功能多样性。研究结果支持了“多样性-功能”假说,证明了环境过滤借助叶功能性状对群落结构、生态系统功能的调控机制,为解释热带森林生态系统生物多样性与生态系统功能关系提供了重要的理论依据。

关键词:陆均松;植物功能性状;生态策略;多样性-生态系统功能;环境过滤

Environmental filtering drives functional trait variation and mediates plant diversity patterns in *Dacrydium pectinatum* de Laubenfels communities of Jianfengling, Hainan Island, China

LIU Haodong¹, WANG He², RONG Xingxing¹, ZHANG Gaoqiang¹, QIN Pengyao³, ZHAO Junpeng⁴, WANG Shanshan^{1,*}

1 China Aero Geophysical Survey and Remote Sensing Center for Natural Resources, Beijing 100083, China

2 Beijing Key Laboratory for Forest Pest Control of Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

3 Institute of Forest Resource Information Techniques, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

4 East China Academy of Inventory and Planning of National Forestry and Grassland Administration, Hangzhou 310019, China

Abstract: *Dacrydium pectinatum* de Laubenfels is a flagship and constructive species in the tropical montane rainforest of Hainan, China. The pattern of its community functional traits and the mechanisms sustaining diversity are key to

基金项目:国家自然科学基金(32201557);中国自然资源航空物探遥感中心青年创新基金(2023YFL31)

收稿日期:2025-03-08; **网络出版日期:**2026-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangss1028@126.com

understanding the adaptive strategies of this ecosystem. However, research on the variation of functional traits within *D. pectinatum* communities and their coupling with environmental drivers remains limited. Based on 30 fixed plots of *D. pectinatum* communities in Jianfengling, this study examined eight leaf functional traits: LA, SLA, LDMC, LT, CC, LNC, LPC, and LCC. We used the coefficient of variation to analyze interspecific variability in leaf functional traits and explore their ecological strategies, Spearman correlation to assess the relationships between functional traits and species/functional diversity, and structural equation modeling to uncover the direct and indirect effects of altitude and soil factors on trait-diversity relationships with environmental dependency. The results showed that: (1) tree species in *D. pectinatum* communities exhibited significant interspecific divergence in physiological traits (e.g., LDMC, SLA) but convergence in nutrient-related traits (e.g., LNC, LPC), indicating a conservative resource allocation strategy adopted by plants in response to environmental filtering pressures; (2) there was a strong correlation between species diversity and functional diversity, while only certain traits (e.g., LDMC, CC, LPC) were significantly correlated with plant diversity, suggesting that the distribution of community diversity is influenced not only by species composition but also by environmental filtering and interspecific competition; (3) altitude and soil factors drove trait-diversity relationships through both direct and indirect pathways—altitude indirectly enhanced functional diversity by selecting stress-tolerant species, while nutrient-poor soil conditions reduced functional diversity by constraining the differentiation of physiological traits. These findings support the diversity-function hypothesis and demonstrate how environmental filtering mediates community structure and ecosystem function through leaf functional traits, providing important theoretical insights into the relationship between biodiversity and ecosystem functioning in tropical forest ecosystems.

Key Words: *Dacrydium pectinatum* de Laubenfels; plant functional traits; ecological strategies; diversity-ecosystem function; environmental filtering

功能性状是植物在长期进化过程中形成的、能够反映其对环境适应策略的形态、生理和物候特征^[1]。这些性状不仅能够揭示植物对环境资源的利用策略(如光、水和养分的获取与分配)^[2],还能预测生态系统功能(如生产力、碳循环和养分循环)的变化^[3]。近年来,随着全球气候变化和生物多样性丧失的加剧,功能性状研究已成为生态学领域的核心议题之一^[4],尤其是在预测生态系统响应环境变化方面具有重要意义^[5-6]。功能性状的变异及其植物多样性的关系,被认为是理解生态系统动态和生物多样性维持机制的关键^[7]。植物多样性是生态系统功能和稳定性的重要基础^[8],而功能性状与植物多样性之间的交互作用,通常通过资源利用互补性和生态位分化等机制,促进物种共存和生态系统稳定性^[9-10]。近年来,越来越多的研究表明,功能性状的多样性与植物物种多样性之间存在密切的联系^[11]。例如,高功能多样性通常与更高的资源利用效率和生态系统稳定性相关^[8]。然而,功能性状与植物多样性之间的关系并非线性,而是受到多种环境因子的调控^[12]。环境异质性(如海拔梯度^[13]、土壤类型^[14]和气候条件^[6])通常对功能性状和植物多样性的分布格局具有显著影响^[7]。因此,探讨功能性状、植物多样性和环境因子之间的相互作用,对于揭示生物多样性的维持机制和生态系统的适应性具有重要意义。

热带森林作为全球生物多样性的热点区域,其功能性状变异和植物多样性分布格局受到广泛关注^[15]。研究表明,热带森林植物功能性状的变异与环境变化密切相关^[16]。例如,随着海拔的升高,植物叶片厚度和干物质含量通常会增加,而比叶面积则会减少^[17]。在土壤养分丰富的区域,植物往往表现出较大的比叶面积和较高的叶绿素含量,从而高效利用光照和养分以实现快速生长^[18];而在养分贫瘠的土壤中,植物则倾向于发展更小的比叶面积、更厚的叶片和更高的干物质含量^[19]。这些功能性状的变异反映了植物对环境变化的适应策略,同时也影响了植物多样性的分布格局^[7]。尽管已有研究表明,环境驱动因素(如温度、降水、土壤条件等)通过影响植物的功能性状,进而调节群落的组成和结构。然而,现有研究多集中于单个维度的静态相关分析,对“环境驱动—功能性状—植物多样性”这一动态互作系统的机制研究仍存在不足^[20]。尤其是如

何解析环境驱动与植物功能性状之间的非线性关系,以及这些性状变异如何反馈作用于群落结构和多样性分布,仍需进一步探讨,尤其是对于热带森林而言。

陆均松(*Dacrydium pectinatum* de Laubenfels, 以下用 *D. pectinatum* 表示)是海南热带山地雨林的标志树种和建群种之一,属罗汉松科(Podocarpaceae)陆均松属(*Dacrydium Solander ex G. Forster*)植物,《中国珍稀濒危植物红皮书》将陆均松列为三级保护植物。20 世纪 60 年代至 90 年代,我国大量采伐海南热带天然林,陆均松天然林资源遭到严重破坏,加之对环境变化较为敏感,陆均松天然林更新困难,种群资源日益减少,林分品质也越来越差,已严重影响其正常演变、生存和发展,甚至可能在中国灭绝^[21, 22]。根据先前的调查结果,陆均松现仅分布于海南省中部以南的尖峰岭、霸王岭、五指山、黎母岭、鹦歌岭、吊罗山等山地雨林中。陆均松天然群落多样性极为丰富,其群落多样性能否有效维持既决定了海南热带山地雨林高海拔地区针叶林群落的演替方向,也成为维持该区域针叶林大面积存在的关键^[21]。

以往关于陆均松的研究主要集中于孢粉分析与起源演化^[23]、种群天然更新^[21]、物种多样性^[22]等方面,有关性状-多样性-环境关系的研究还鲜少提及。基于此,本研究以海南尖峰岭陆均松天然群落为研究对象,以叶面积、比叶面积、叶干物质含量、叶片厚度、叶片叶绿素、叶片氮含量、叶片磷含量、叶片碳含量共 8 种叶功能性状为切入点,重点探讨叶功能性状的变异格局及其与群落植物多样性的重要关系。拟解决如下科学问题:(1)陆均松群落中物种层级的功能性状变异规律及演变格局是怎样发生变化的?(2)陆均松群落功能性状与物种多样性、功能多样性存在怎样的联系?环境驱动因素扮演了什么角色?研究结果将为深入探讨森林群落构建规律及多样性-生态系统功能关系提供重要的解题思路。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

尖峰岭国家级自然保护区位于海南省西南部(图 1),地理位置介于 108°46'—109°45'E、18°23'—18°50'N 之间,总面积 64000 hm²,属热带雨林气候区,年降水量 1300—3700 mm,年平均气温 24.5℃^[24]。该区域植被类型包括热带半落叶季雨林、热带常绿季雨林、滨海有刺灌丛、稀树草原、山顶苔藓矮林 6 种景观,森林覆盖率

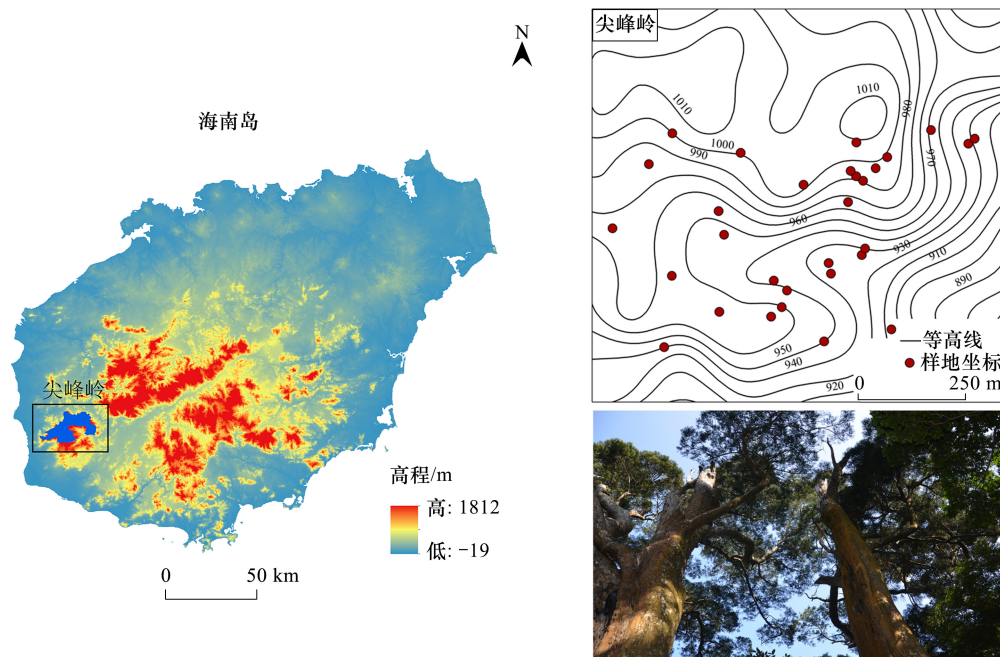


图 1 海南岛尖峰岭陆均松天然群落固定样地布设位置图

Fig.1 The location of the permanent plots of the natural community of *D. pectinatum* in Jianfengling, Hainan Island, China

高达 98%。此地为中国生物多样性最高的地区之一,与全海南岛总物种数目相比,目前已知野生蕨类植物 39 科 79 属 150 种,占 30.9%;裸子植物 5 科 7 属 13 种,占 52.0%;被子植物 189 科 902 属 2124 种,62.0%。根据先前对尖峰岭陆均松群落的调查,群落中的主要优势种(按重要值从高到低排序)主要包括白颜树(*Gironniera subaequalis*)、大叶蒲葵(*Livistona saribus*)、陆均松(*D. pectinatum*)、厚壳桂(*Cryptocarya chinensis*)、油丹(*Alseodaphne hainanensis*)、东方琼楠(*Beilschmiedia tungfangensis*)、硬壳桂(*Cryptocarya chingii*)、海南韶子(*Nephelium topengii*)、九节(*Psychotria rubra*)、阴香(*Cinnamomum burmanni*);这些重要物种隶属于榆科(Ulmaceae)、棕榈科(Palmae)、罗汉松科(Podocarpaceae)、樟科(Lauraceae)、无患子科(Sapindaceae)、茜草科(Rubiaceae)。

1.2 样地调查与指标测定

本研究沿用 2017 年—2018 年于尖峰岭建立的 30 个陆均松固定样地开展相关群落学调查(图 1)。样地调查采用传统样地调查方法,布设面积为 0.09 hm²(30m×30m)。因陆均松种群数量稀少,个体分散,故每个样地中至少包含 1 株及以上成年陆均松,并使用相邻格子法将样地划分为 36 个 5m×5m 单元格;检尺单元格内所有 DBH ≥ 5cm 的乔木特征值(注:陆均松的调查标准为 DBH ≥ 1cm),测量指标包括胸径、枝下高、树高、冠幅、空间相对位置等,并逐株挂牌;也记录下各样地海拔、经纬度、坡向、坡位、坡度、地形、林层数、郁闭度等指标。另外,每个样地沿对角线于左下、中、右上设置 3 块 2m × 2m 的灌木样方,在每个灌木样方中设置 1 个 1m × 1m 的草本样方,调查样方内所有灌木和草本的株丛数、种名、盖度、平均高度。

在每个样地沿对角线采集 3 个土壤表层(0—20cm)样品,混合成 1 个样品后带回实验室处理,通过孔筛处理后按照国际标准法测定土壤的理化指标,测量内容包括:土壤有机质(SOM, g kg, 重铬酸钾氧化容量法,LY/T 1237—1999)、全氮(TN, g kg, 凯氏消煮-扩散法,LY/T 1228—1999)、全磷(TP, g/kg, 氢氧化钠碱熔-钼锑抗比色法,LY/T 1232—1999)、碱解氮(AN, mg/kg, 碱解-扩散法,LY/T 1229—1999)^[30]、有效磷(AP, mg/kg, 0.05mol/L HCl-0.025mol/L(1/2 H₂SO₄)浸提法,LY/T 1233—1999)和 pH(pHH₂O, 土水比 1:2.5, 电位法,LY/T 1239—1999)。

于 2023 年开展陆均松群落植物功能性状调查。根据标准化的功能性状测定手册,对样地内的所有 DBH ≥ 5cm 的乔木树种进行功能性状取样和测定,如果每公顷大于 10 个个体,称为常见种,仅采集 10 个个体;如果每公顷少于 10 个个体,该物种的所有株数均全部取掉,每个树种选取 2—5 片健康的叶片。需要测定的功能性状指标主要包括叶面积、比叶面积、叶干物质含量、叶片叶绿素含量、叶片氮含量、叶片磷含量、叶片碳含量。叶片采集后使用电子天平(北京赛多利斯 BS 300S)称及时测量叶鲜重;使用游标卡(日本三丰数显卡尺 500-196-30)测量叶片厚度;采用叶面积仪(LI-COR 3100C Area Meter, LI-COR, USA)测定叶面积,使用叶绿素计(SPAD 502Plus meter, Konica Minolta, Japan)对叶绿素含量进行测定。将采集的新鲜叶片放置于 60°C 的烘箱连续烘干 72 h 后测定叶片干重(采用 1/1000 的天平),基于叶面积和叶片干重的比值计算比叶面积。将烘干的叶片样品送至实验室,采用元素分析仪(Vario Max CN Element analyzer, Elementar, Germany)测定叶片全碳、全氮、全磷含量,并计算叶片氮磷比(N:P)。8 种叶功能性状指标表达方式及其生态功能见表 1。

1.3 数据处理与分析

本研究采用 2023 年调查的物种数据和叶片功能性状数据开展性状-多样性分析。采用变异系数法评估物种层级的叶功能性状变异程度,以 LA 为例,首先计算每个物种的 LA 平均值和标准差,其次利用变异系数公式(变异系数=标准偏差/平均值×100%)计算每个物种的种内变异系数,最后根据每个物种的变异系数的平均值和标准差计算得到所有物种种间变异系数。群落层级的叶功能性状采用群落加权性状平均值(CWM)来表征。CWM 是基于群落中各物种的性状值和相对丰度进行加权计算,首先,确定每个物种的性状值及其在群落中的相对丰度;然后,将每个物种的性状值与其相对丰度相乘,最后将所有物种的加权性状值加总,得到 8 个叶功能性状的 CWM。计算公式如下:

$$CWMD = \sum_{i=1}^s W_i \times S_i \quad (1)$$

式中, S 是物种总数, S_i 是物种 i 的性状值, W_i 是物种 i 的相对丰度。

表 1 尖峰岭陆均松群落 8 种功能性状指标及其主要生态功能

Table 1 Functional traits and their primary ecological functions in the *D. pectinatum* community of Jianfengling

叶功能性状 Leaf functional trait	英文缩写 English abbreviation	生态功能 Ecological function	单位 Unit
叶面积 Leaf area	LA	光合作用潜力	cm ²
比叶面积 Specific leaf area	SLA	生长速率与资源利用	cm ² /g
叶干物质含量 Leaf dry matter content	LDMC	抗旱性和耐逆性	mg/g
叶片厚度 Leaf thickness	LT	结构保护性和水分保持	mm
叶片叶绿素 Chlorophyll Content	CC	光合作用效率	SPAD
叶片氮含量 Leaf nitrogen content	LNC	营养利用与生长潜力	mg/g
叶片磷含量 Leaf phosphorus content	LPC	能量转化与代谢速率	mg/g
叶片碳含量 Leaf carbon content	LCC	碳积累与生物量	mg/g

采用 Shannon-Winter 指数、Simpson 指数、Pielou 均匀度指数 3 个指标评估物种多样性,采用功能丰富度 (FR_{ic})、功能分离度 (FD_{iv})、Rao 二次熵指数 3 个指标评估功能多样性,两种多样性的计算方法如下:

$$\text{Shannon-Winter 指数: } H' = - \sum_{i=1}^s P_i \ln P_i \quad (2)$$

$$\text{Simpson 指数: } D = 1 - \sum_{i=1}^s P_i^2 \quad (3)$$

$$\text{Pielou 均匀度指数: } H' / \ln S_{jsw} = H' / \ln S \quad (4)$$

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 $P_i = N_i / N$ [25]。

$$\text{功能丰富度指数: } FR_{ic} = \frac{SF_{ic}}{R_c} \quad (5)$$

$$\text{功能离散度指数: } FD_{iv} = \frac{2}{\pi} \arctan \left[5 \times \sum_{i=1}^n [(\ln C_i - \overline{\ln x})^2 \times A_i] \right] \quad (6)$$

$$\text{Rao 二次熵指数: } Rao_Q = \sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^s d_{ij} P_i P_j \quad (7)$$

式中: d_{ij} 为物种 i 和物种 j 之间的功能特征距离; S 为群落内的物种数, P_i 为物种 i 的个体数占全部物种个体总数的比例, P_j 为物种 j 的个体数占全部物种个体总数的比例 [11]。

在处理完成所有数据后,对 8 种叶功能性状的 CWM 与物种多样性、功能多样性进行相关性分析,在进行相关分析前,首先对涉及的所有变量进行了正态性检验。结果显示, Simpson ($W=0.66$, $P<0.05$), Rao_Q ($W=0.86$, $P<0.05$), SLA ($W=0.92$, $P<0.05$), LT ($W=0.73$, $P<0.05$) 不满足正态分布假设。因此,本研究选用更适合非正态数据的斯皮尔曼 (Spearman) 方法来分析变量间的相关性。之后,利用结构方程分析叶功能性状、物种多样性、功能多样性、环境变量间的相互作用,探索功能性状-多样性-环境依赖性的关系。需要说明的是,在构建结构方程模型时,预测变量的选择基于生态学理论驱动而非纯粹的数据驱动降维 (如 PCA), 以确保每个变量具有清晰、独立的生态学解释。

功能性状的选择依据植物经济学谱理论 [26], 该理论指出叶片性状存在协同变异规律; LDMC (生理性状) 和 LPC (营养性状) 分别位于该策略谱的两个端点: LDMC 表征构建成本与抗逆性 (保守策略), LPC 表征光合与生长速率 (获取策略); 在模型中分别使用这两个性状,可直接量化保守策略与获取策略的相对贡献。多样性指数方面, Shannon-Winter 指数和 FR_{ic} 指数分别从分类学差异和功能特征差异两个完全不同的维度表征生物多样性,为同时评估这两种多样性效应,需将二者作为独立的预测变量。

与性状和多样性不同,土壤变量各指标间存在多重共线性,本研究对 SOM、pH、TN、TP、AN、AP 共 6 个变

量进行了主成分分析(PCA),以提取能够综合表征土壤肥力的代理变量。PCA 第一轴(土壤 PC1)累计方差解释率为 62.54%,其中 SOM、TN、TP 和 AP 与 PC1 呈正相关,pH 和 AN 与 PC1 呈负相关。这表明土壤 PC1 轴代表了一个综合肥力梯度,其得分随着土壤有机质和养分有效性的增加而升高。因此,本研究采用土壤 PC1 作为土壤综合肥力指标,既可避免多重共线性问题,又可有效捕捉土壤养分的整体变异特征。上述统计分析与画图均在 R 语言 4.4.1 中完成,所有显著性水平均设置为 $P=0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 尖峰岭陆均松群落木本植物功能性状变异特征

陆均松群落 8 个叶片功能性状的种间差异特征如表 2 所示。总体而言,CC 和 LDMC 的种间变异系数最高(111.52%、104.16%),SLA 和 LT 的种间变异程度次之(83.61%、85.13%),而 LNC、LPC 的种间变异程度最低(62.35%、63.15%)。各优势树种(多度>50)的变异系数如图 2 所示,生理性状(LA、SLA、LDMC、LT)和营养性状(CC、LNC、LPC、LCC)在不同树种间的差异表明了群落中的树种在生态适应策略的趋异表现。生理性状变异程度较高的树种有香楠(*Aidia canthioides*)、轮叶新木姜子(*Litsea verticillata*)、两广梭罗(*Reevesia thyrsoidea*)、橄榄(*Canarium album*)、九节(*Psychotria rubra*);营养性状变异程度较高的树种有香果新木姜子(*Neolitsea ellipsoidea*)、二色波罗蜜(*Artocarpus styracifolius*)、东方肖榄(*Platea parvifolia*)、轮叶新木姜子(*Litsea verticillata*)。

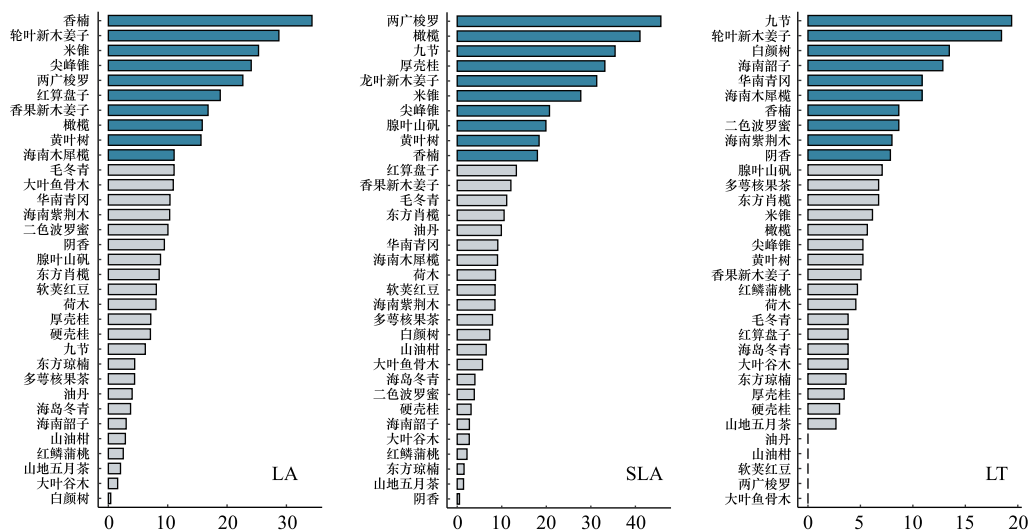
表 2 尖峰岭陆均松群落 175 种木本植物叶片功能性状统计特征

研究区 Study area	统计特征 Statistical characteristics	LA	SLA	LDMC	LT	CC	LNC	LPC	LCC
海南	均值±标准差	42.33±4.62	108.38±13.67	0.47±0.03	0.20±0.02	45.82±2.17	1.55±0.12	0.53±0.06	50.20±2.45
尖峰岭	最大值	147.32	899.52	3.42	0.50	61.70	3.99	1.38	56.89
Jianfengling,	最小值	1.2	1.86	0.16	0.19	30.60	0.80	0.18	39.29
Hainan	种间变异系数/%	78.11	83.61	104.16	85.13	111.52	62.35	63.15	73.30

LA: 叶面积 Leaf area (cm^2); SLA: 比叶面积 Specific leaf area (cm^2/g); LDMC: 叶干物质含量 Leaf dry matter content (mg/g); LT: 叶片厚度 Leaf thickness (mm); CC: 叶片叶绿素 Chlorophyll Content (SPAD); LNC: 叶片氮含量 Leaf nitrogen content (mg/g); LPC: 叶片磷含量 Leaf phosphorus content (mg/g); LCC: 叶片碳含量 Leaf carbon content (mg/g)

2.2 陆均松群落水平功能性状与植物多样性的耦合关系

尖峰岭陆均松群落叶功能性状与植物多样性的 Spearman 相关性分析如图 3 所示。分析表明,该群落的



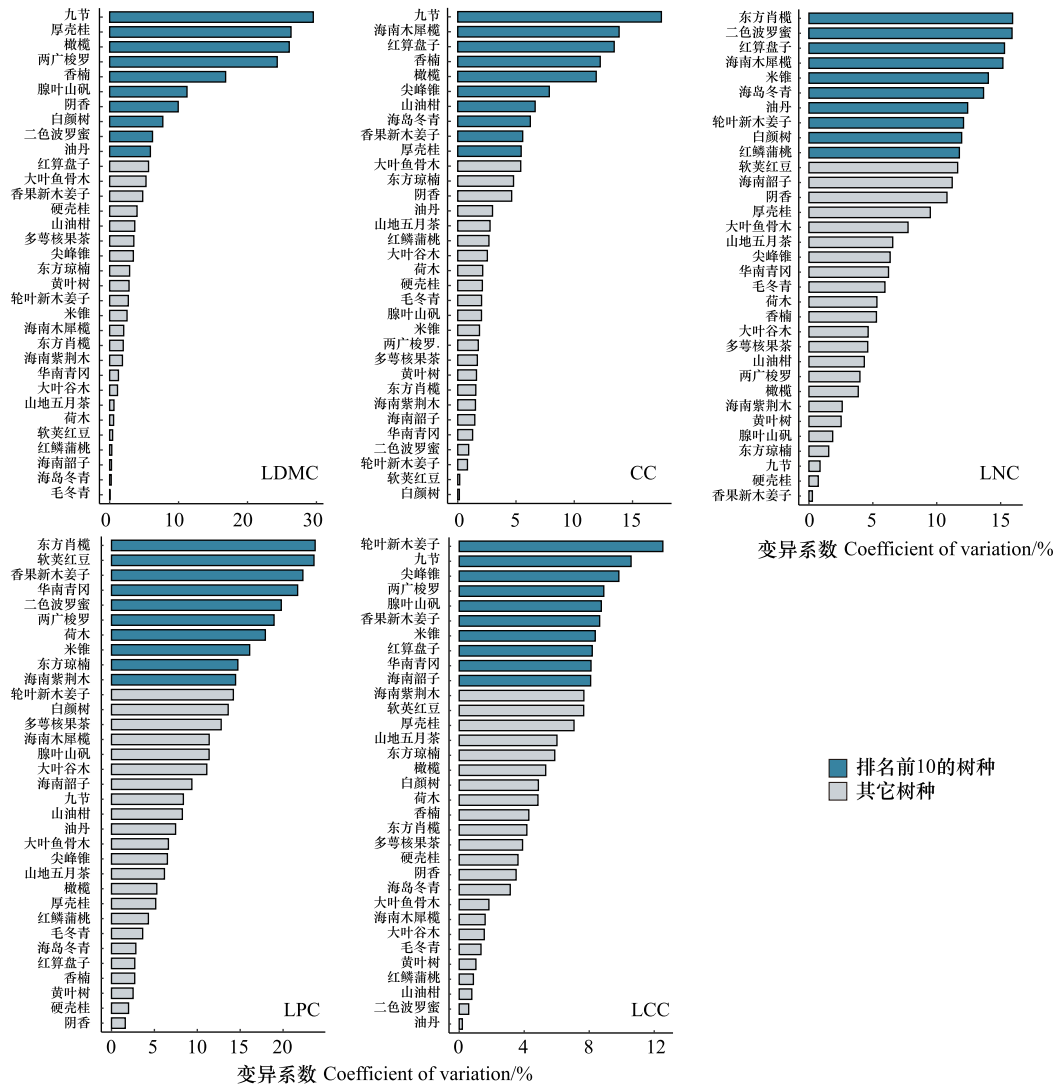


图 2 尖峰岭陆均松群落 33 种 (多度>50) 木本植物叶片功能性状的变异系数

Fig.2 Coefficient of variation of functional traits in 33 woody plant (with abundance>50) in the *D. pectinatum* community of Jianfengling 白颜树, *Gironniera subaequalis*; 厚壳桂, *Cryptocarya chinensis*; 黄叶树, *Xanthophyllum hainanense*; 油丹, *Alseodaphnopsis hainanensis*; 大叶谷木, *Memecylon ligustrifolium*; 东方琼楠, *Beilschmiedia tungfangensis*; 硬壳桂, *Cryptocarya chingii*; 九节, *Psychotria rubra*; 海島冬青, *Ilex goshiensis* Hayata; 海南韶子, *Nephelium topengii*; 阴香, *Cinnamomum burmanni*; 东方肖椴, *Platea parvifolia* Merr; 红算盘子, *Glochidion coccineum*; 山地五月茶, *Antidesma montanum*; 软荚红豆, *Ormosia semicastrata*; 海南紫荆木, *Madhuca hainanensis*; 山油柑, *Acronychia pedunculata*; 毛冬青, *Ilex pubescens*; 米锥, *Castanopsis carlesii*; 橄榄, *Canarium album*; 香果新木姜子, *Neolitsea ellipsoidea*; 轮叶新木姜子, *Neolitsea verticillifolia*; 腺叶山矾, *Symplocos adenophylla*; 多萼核果茶, *Pyrenaria multisepala*; 荷木, *Schima superba*; 西广梭罗, *Reevesia thyrsoidea*; 大叶鱼骨木, *Canthium simile*; 红鳞蒲桃, *Syzygium hancei*; 海南青冈, *Quercus edithiae*; 尖峰锥, *Castanopsis jianfenglingensis*; 二色波罗蜜, *Artocarpus styracifolius*; 海南木犀榄, *Olea hainanensis*; 香楠, *Aidia canthioides*

物种多样性与功能多样性之间存在较强的协同变化关系,这暗示了群落的物种组成与其功能特征分布之间存在紧密关联。具体而言,Shannon 与 FR_{ic} 、 Rao_Q 均呈现显著正相关 ($P<0.05$),同时,Simpson、Pielou 与 Rao_Q 也呈现正相关关系 ($P<0.05$),这一结果意味着在物种更丰富的群落中,物种间的功能差异也往往更大,生态位分化更加明显。而在功能性状-多样性关系分析结果中,LDMC、CC 分别与 FR_{ic} 、Pielou 表现出正相关关系 ($P<0.05$),LCC 与 Shannon 表现出负相关关系 ($P<0.05$)。这些发现表明,反映植物资源利用策略的功能性状(如 LDMC 所代表的保守型策略)在塑造群落功能多样性格局中发挥着重要作用,同时光合色素(叶绿素含量)和

碳储存(叶片碳含量)等关键功能性状也与物种多样性的维持和分布格局密切相关。

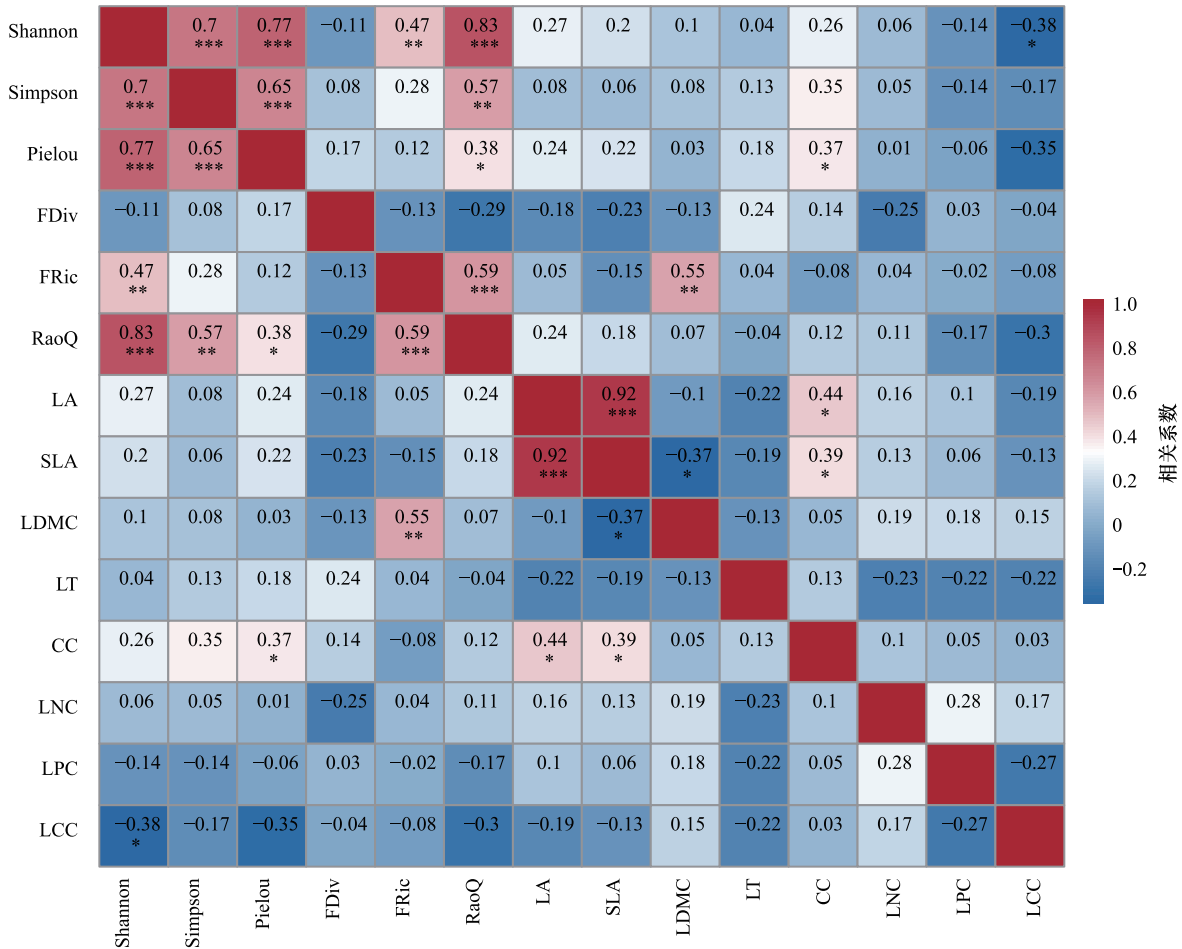


图3 尖峰岭陆均松群落叶功能性状和植物多样性的 Spearman 分析

Fig.3 Spearman correlation analysis of leaf functional traits and plant diversity in the *D. pectinatum* community of Jianfengling

2.3 陆均松群落功能性状与植物多样性的互动机制及环境解释

通过结构方程分析了环境因素-功能性状-植物多样性关系(如图4所示),研究结果显示,环境因素对性状-植物多样性的驱动作用存在差异。海拔、土壤与物种多样性呈负相关,并通过直接减少物种多样性间接增

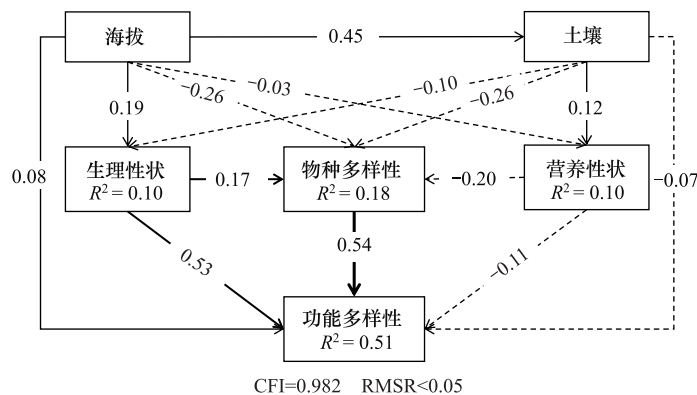


图4 性状-多样性的环境驱动机制

Fig.4 Environmental drivers of trait-diversity relationships

加功能多样性。海-拔通过增加生理性状与物种多样性和功能多样性直接正相关。相反,土壤通过减少生理性状与物种多样性和功能多样性间接负相关。海拔与营养性状直接负相关,通过减少营养性状与物种多样性和功能多样性直接负相关,而土壤通过增加营养性状与物种多样性和功能多样性间接正相关。此外,生理性状与物种多样性和功能多样性具有显著的正相关,而营养性状与物种多样性和功能多样性呈显著负相关。

表 3 尖峰岭 175 种木本植物叶片氮磷含量、氮磷比与热带、亚热带森林相关研究结果比较

Table 3 Nitrogen, Phosphorus, and N:P ratios in 175 woody plant at Jianfengling compared to tropical and subtropical forests

研究区 Study area	物种数 Species number	LNC/%	LPC/%	N:P	参考文献 Reference
海南尖峰岭 Jianfengling, Hainan	175	1.55±0.52	0.53±0.25	2.92±0.92	本研究
金沙江干热河谷 Dry Hot Valley of Jinsha River	22	2.05±0.64	0.26±0.03	8.03±2.36	[27]
江西武夷山 Wuyi Mountain, Jiangxi	14	1.71±0.35	0.09±0.02	19.73±3.94	[28]
青藏高原东缘 Eastern margin of the Qinghai-Tibet Plateau	29	1.31±0.17	0.14±0.04	10.31±2.47	[29]
云南普洱 Pu'er, Yunnan	152	2.09±0.73	0.14±0.07	16.50±8.49	[30]
全国陆生植物 National terrestrial plants	753	2.02±0.84	0.15±0.10	16.30±9.32	[31]

数据来自自百花山木本植物功能性状研究[32]

3 讨论

3.1 尖峰岭陆均松群落叶功能性状的种间差异与生态适应策略

结果表明,陆均松群落中 CC 和 LDMC 的种间变异系数最高(111.52%、104.16%),反映了群落中的树种在抗逆性和资源保存策略上的显著差异。这与 Freschet 等^[33]提出的“植物经济谱”理论一致,LDMC 较高的植物通常采取保守的资源利用策略,以应对资源匮乏的环境。SLA(比叶面积)和 LT(叶厚度)的变异程度次之(83.61%、85.13%),体现了树种在光合效率与抗逆性之间的权衡,这与 Laughlin 等^[34]的研究结果相符,即 SLA 较高的植物通常具有更高的光合速率和生长速率,但抗逆性较低。相比之下,LNC(叶氮含量)和 LPC(叶磷含量)的变异程度较低(62.35%、63.15%),表明在营养元素利用上,群落中的树种可能采取了趋同适应策略,以应对相似的营养限制。这一发现与 Reich 等^[35]的研究一致,即植物在氮磷利用上趋于保守,以适应资源限制的环境。优势树种的生理性状(如香楠、轮叶新木姜子)表现出较高的变异程度,反映了其在资源利用上的灵活性,而营养性状变异较高的树种(如香果新木姜子、二色波罗蜜)可能在氮磷分配上更具优势。这些结果与 Díaz 等^[1]的研究相呼应,表明功能性状的种间差异是植物群落多样性和生态系统功能的重要驱动因素。

尖峰岭与全国其他热带、亚热带典型森林的植物叶片氮、磷含量、氮磷比如表 3 所示。尖峰岭陆均松群落的叶片氮含量(1.55%)低于全国平均值(2.02%),而叶片磷含量(0.53%)显著高于全国均值(0.15%)。与全国其他热带、亚热带森林相比,尖峰岭呈现出叶磷含量相对较高、叶氮含量相对较低的化学计量特征。氮磷比(N:P)反映了植物的生长受限状况,N:P 大于 16 表示植物生长受磷限制,N:P 小于 14 表示植物受氮限制,N:P 在 14—16 时,受氮磷的共同限制^[32,36]。在本研究中,尖峰岭陆均松群落的 N:P 为 2.92,远低于氮限制的常规阈值,这种异常低的 N:P 值可能源于多因素协同作用。一方面,较低的叶片氮含量可能与热带森林中氮素易通过淋溶和挥发途径损失有关^[37];另一方面,较高的磷含量可能与该地区成土母质(如富磷基性岩)的风化释磷作用以及土壤微生物驱动磷活化能力较强有关^[38]。因此,尽管植被在氮素方面表现出缺乏特征,其生长可能仍受磷的有效性、水分条件及光照环境等多因子共同调控^[39]。这一复杂的养分限制机制也反映在群落功能性状的组合格局中,即树种在生理性状上表现出趋异适应,而在营养性状上则呈现趋同,体现了多重环

境压力下资源利用策略的多样性与一致性。

3.2 尖峰岭陆均松群落叶功能性状与物种多样性、功能多样性间的相互作用

Spearman 相关性分析结果表明,尖峰岭陆均松群落的物种多样性与功能多样性之间存在较强的相关性,这与近年来关于生物多样性与生态系统功能关系的研究结果一致^[40]。具体而言,Shannon 指数与功能多样性指数(FD_{ic} 、 Rao_Q)呈现显著正相关($P < 0.05$),Simpson 指数、Pielou 均匀度指数与 Rao_Q 也呈正相关($P < 0.05$)。这些结果支持了“多样性-生态系统功能”假说,即物种多样性的增加能够促进功能多样性的提升,从而增强生态系统的稳定性和生产力^[41,12]。然而,并非所有功能性状均与物种多样性和功能多样性表现出显著相关性,这表明群落功能多样性的分布不仅受物种组成的影响,还可能受到环境过滤和种间竞争等生态过程的调控^[42]。在功能性状-多样性关系分析中,LDMC(叶干物质含量)对功能多样性呈显著正效应($P < 0.05$),这与 Freschet 等^[33]的研究结果一致,即 LDMC 较高的植物通常具有更强的抗逆性和资源保存能力,能够通过功能性状的分化适应不同的环境压力。CC(叶碳含量)对物种多样性(Simpson 指数、Pielou 指数)存在显著正效应($P < 0.05$),表明碳含量的增加可能通过提高植物的资源利用效率,促进物种共存和群落稳定^[44]。然而,LCC(叶碳含量)对物种多样性(Shannon 指数)存在显著负效应($P < 0.05$),一个可能的解释是,较高的 LCC 通常意味着植物将更多碳分配到结构性组织而非代谢性组织,这种策略虽有助于增强抗逆性,但可能会降低资源利用效率和生态位宽度,从而在群落尺度上减少了物种共存的机会^[43]。

3.3 尖峰岭陆均松群落功能性状-多样性的环境依赖关系

通过结构方程模型揭示了环境因素(海拔、土壤)对尖峰岭陆均松群落功能性状与植物多样性关系的复杂驱动机制。结果显示,海拔与物种多样性呈负相关,并通过直接减少物种多样性间接增加功能多样性。这一结果与近年来关于海拔梯度对植物多样性影响的研究一致^[40]。高海拔地区通常伴随着较低的温度和较强的紫外线辐射,这些环境压力可能通过筛选具有特定功能性状的物种,减少物种多样性,但同时促进功能多样性的增加^[12]。此外,海拔通过增加生理性状(如 LDMC、SLA)与物种多样性和功能多样性直接正相关,表明高海拔环境可能通过选择具有高抗逆性和资源利用效率的物种,间接提升功能多样性^[52]。相比之下,土壤与物种多样性呈负相关,并通过减少生理性状间接降低功能多样性。这一发现与近年来关于土壤养分对植物多样性影响的研究结果一致^[44]。贫瘠的土壤条件可能限制植物的生长和繁殖,从而减少物种多样性,同时通过降低生理性状的分化间接影响功能多样性^[43]。然而,土壤通过增加营养性状(如 LNC、LPC)与物种多样性和功能多样性间接正相关,表明在养分受限的环境中,植物可能通过调整营养元素的分配策略来适应环境压力,从而维持一定的功能多样性^[12]。本研究发现,生理性状(如 LDMC、SLA)与物种多样性和功能多样性具有显著的正相关,而营养性状(如 LNC、LPC)与物种多样性和功能多样性呈显著负相关。这一结果与近年来关于功能性状对植物多样性影响的研究一致^[1]。生理性状的分化通常反映了植物对环境压力的适应策略,较高的 LDMC 和 SLA 可能通过提高植物的抗逆性和资源利用效率,促进物种共存和功能多样性的增加^[33]。然而,营养性状的负相关可能反映了植物在养分受限环境中的资源分配策略。例如,较低的 LNC 和 LPC 可能表明植物倾向于将有限的资源分配给生长和繁殖,而不是营养元素的积累,从而影响物种多样性和功能多样性的分布^[43]。总之,这些发现不仅支持了“环境过滤”假说,即环境因素通过筛选具有特定功能性状的物种影响群落构建^[45],同时也强调了功能性状在调控植物多样性和生态系统功能中的重要作用。

4 结论

本研究通过对尖峰岭陆均松群落叶片功能性状、植物多样性及环境驱动机制的综合分析,揭示了热带森林生态系统中功能性状与多样性关系的复杂性。结果表明,陆均松群落的树种在生理性状(如 LDMC、SLA)上表现出显著的种间差异,反映了其在抗逆性和资源利用效率上的多样化适应策略,而在营养性状(如 LNC、LPC)上则趋于趋同,表明在土壤养分、水分条件及光照环境等多因子共同限制下,植物采取了保守的资源分配策略。物种多样性与功能多样性之间存在显著正相关,支持了“多样性-功能”假说,但植物多样性的分布

同时受到环境过滤和种间竞争的调控。海拔通过筛选高抗逆性物种间接提升功能多样性,而贫瘠的土壤条件则通过限制生理性状的分化降低功能多样性。这些发现强调了功能性状在调控群落结构和生态系统功能中的核心作用,为热带森林的生物多样性保护与生态系统管理提供了科学依据。未来的研究应进一步结合多环境因子和种间相互作用,以更全面地揭示功能性状对生态系统功能的调控机制。

参考文献 (References):

- [1] 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.
- [2] 何芸雨, 郭水良, 王喆. 植物功能性状权衡关系的研究进展. *植物生态学报*, 2019, 43(12): 1021-1035.
- [3] 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.
- [4] 李耀琪, 王志恒. 植物功能生物地理学的研究进展与展望. *植物生态学报*, 2023, 47(2): 145-169.
- [5] 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.
- [6] Funk J L, Larson J E, Ames G M, Butterfield B J, Cavender-Bares J, Firn J, Laughlin D C, Sutton-Grier A E, Williams L, Wright J. Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes. *Biological Reviews*, 2017, 92(2): 1156-1173.
- [7] Kraft N J B, Godoy O, Levine J M. Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *PNAS*, 2015, 112(3): 797-802.
- [8] 李周园, 叶小洲, 王少鹏. 生态系统稳定性及其与生物多样性的关系. *植物生态学报*, 2021, 45(10): 1127-1139.
- [9] 雷羚洁, 孔德良, 李晓明, 周振兴, 李国勇. 植物功能性状、功能多样性与生态系统功能: 进展与展望. *生物多样性*, 2016, 24(8): 922-931.
- [10] Cadotte M W. Functional traits explain ecosystem function through opposing mechanisms. *Ecology Letters*, 2017, 20(8): 989-996.
- [11] Laliberté E, Legendre P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 2010, 91(1): 299-305.
- [12] Mouillot D, Graham N A J, Villéger S, Mason N W H, Bellwood D R. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, 2013, 28(3): 167-177.
- [13] 李梦佳, 何中声, 江蓝, 谷新光, 晋梦然, 陈博, 刘金福. 戴云山物种多样性与系统发育多样性海拔梯度分布格局及驱动因子. *生态学报*, 2021, 41(3): 1148-1157.
- [14] 丁佳, 吴茜, 闫慧, 张守仁. 地形和土壤特性对亚热带常绿阔叶林内植物功能性状的影响. *生物多样性*, 2011, 19(2): 158-167.
- [15] Myers N, Mittermeier R A, Mittermeier C G, da Fonseca G A B, Kent J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 2000, 403(6772): 853-858.
- [16] Jucker T, Bongalov B, Burslem D F R P, Nilus R, Dalponte M, Lewis S L, Phillips O L, Qie L, Coomes D A. Topography shapes the structure, composition and function of tropical forest landscapes. *Ecology Letters*, 2018, 21(7): 989-1000.
- [17] Fadrique B, Búez S, Duque Á, Malizia A, Blundo C, Carilla J, Osinaga-Acosta O, Malizia L, Silman M, Farfán-Ríos W, Malhi Y, Young K R, Cuesta C F, Homeier J, Peralvo M, Pinto E, Jadan O, Aguirre N, Aguirre Z, Feeley K J. Widespread but heterogeneous responses of Andean forests to climate change. *Nature*, 2018, 564(7735): 207-212.
- [18] Andersen K M, Endara M J, Turner B L, Dalling J W. Trait-based community assembly of understory palms along a soil nutrient gradient in a lower montane tropical forest. *Oecologia*, 2012, 168(2): 519-531.
- [19] Andersen K M, Turner B L, Dalling J W. Seedling performance trade-offs influencing habitat filtering along a soil nutrient gradient in a tropical forest. *Ecology*, 2014, 95(12): 3399-3413.
- [20] Reich P B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 2014, 102(2): 275-301.
- [21] 陈永富. 森林天然更新障碍机制研究进展. *世界林业研究*, 2012, 25(2): 41-45.
- [22] Liu H D, Chen Q, Liu X, Xu Z Y, Dai Y C, Liu Y, Chen Y F. Variation patterns of plant composition/diversity in *Dacrydium pectinatum* communities and their driving factors in a biodiversity hotspot on Hainan Island, China. *Global Ecology and Conservation*, 2020, 22: e01034.
- [23] 苏应娟, 王艇, 陈国培, 孙宇飞, 江宇, 邓锋, 王伯荪. 基于 cpDNA trnL-F 序列数据分析海南陆均松种群的冰期后扩张. *中山大学学报: 自然科学版*, 2005, 44(5): 70-74.
- [24] 许涵, 李意德, 林明献, 吴建辉, 骆土寿, 周璋, 陈德祥, 杨怀, 李广建, 刘世荣. 海南尖峰岭热带山地雨林 60ha 动态监测样地群落结构特征. *生物多样性*, 2015, 23(2): 192-201.
- [25] Magurran A E. *Ecological Diversity and Its Measurement*. Dordrecht: Springer Netherlands, 1988.

- [26] 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.
- [27] 李鸿博, 许云蕾, 余志祥, 罗正平, 董云祥, 马焕成. 金沙江干热河谷典型植物叶片 C、N、P 生态化学计量特征研究. *西北林学院学报*, 2021, 36(3): 10-16.
- [28] 武盼盼, 曾利剑, 雷平, 胡丹丹, 李锦隆, 王满堂, 钟全林. 江西武夷山南方铁杉林主要树种叶片养分含量及再吸收效率. *林业科学*, 2022, 58(1): 12-21.
- [29] 蔡琴, 丁俊祥, 张子良, 胡君, 汪其同, 尹明珍, 刘庆, 尹华军. 青藏高原东缘主要针叶树种叶片碳氮磷化学计量分布格局及其驱动因素. *植物生态学报*, 2019, 43(12): 1048-1060.
- [30] 黄小波, 刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 郎学东. 云南普洱季风常绿阔叶林 152 种木本植物叶片 C、N、P 化学计量特征. *生态学杂志*, 2016, 35(3): 567-575.
- [31] Han W X, Fang J Y, Guo D L, Zhang Y. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 2005, 168(2): 377-385.
- [32] 高永龙, 孙艳丽, 徐铭泽, 刘杉. 北京百花山落叶阔叶林群落内木本植物的叶片功能性状变异特征. *北京林业大学学报*, 2024, 46(4): 40-51.
- [33] Freschet G T, Cornelissen J H C, Van Logtestijn R S P, Aerts R. Evidence of the 'plant economics spectrum' in a subarctic flora. *Journal of Ecology*, 2010, 98(2): 362-373.
- [34] Laughlin D C. The intrinsic dimensionality of plant traits and its relevance to community assembly. *Journal of Ecology*, 2014, 102(1): 186-193.
- [35] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *PNAS*, 2004, 101(30): 11001-11006.
- [36] 宋彦涛, 周道玮, 王平, 李强. 松嫩草地 66 种草本植物叶片性状特征. *生态学报*, 2013, 33(1): 79-88.
- [37] Qiu L J, Li Y J, Zhong Q, Ma W, Kuang Y X, Zhou S X, Chen G, Xie J L, Hu H L, Chen Y Q, Tu L H. Adaptation mechanisms of the soil microbial community under stoichiometric imbalances and nutrient-limiting conditions in a subtropical nitrogen-saturated forest. *Plant and Soil*, 2023, 489(1): 239-258.
- [38] Chen J, Li Y P, Xu H, Zhou Z, Chen D X, Ma X M, Li Y D, Liu Z F, Lambers H, Kuzyakov Y. Plant functional traits define microbial response to nutrient availability in tropical rainforest soil. *Global Change Biology*, 2025, 31(8): e70457.
- [39] Li C X, He H L, Zhang X Y, Ren X L, Shi L, Zhang L, Xu Q, Zhang M Y, Zhang Y H. Long-term leaf nitrogen and phosphorus dynamics and drivers in China's forests under global change. *Forest Ecosystems*, 2025, 13: 100325.
- [40] Hillebrand H, Blasius B, Borer E T, Chase J M, Downing J A, Eriksson B K, Filstrup C T, Harpole W S, Hodapp D, Larsen S, Lewandowska A M, Seabloom E W, Van de Waal D B, Ryabov A B. Biodiversity change is uncoupled from species richness trends: Consequences for conservation and monitoring. *Journal of Applied Ecology*, 2018, 55(1): 169-184.
- [41] Tilman D, Isbell F, Cowles J M. Biodiversity and ecosystem functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2014, 45: 471-493.
- [42] Subedi S C, Ross M S, Sah J P, Redwine J, Baraloto C. Trait-based community assembly pattern along a forest succession gradient in a seasonally dry tropical forest. *Ecosphere*, 2019, 10(4): e02719.
- [43] Ågren G I, Wetterstedt J Å M, Billberger M F K. Nutrient limitation on terrestrial plant growth-modeling the interaction between nitrogen and phosphorus. *New Phytologist*, 2012, 194(4): 953-960.
- [44] Laliberté E, Zemanek G, Turner B L. Environmental filtering explains variation in plant diversity along resource gradients. *Science*, 2014, 345(6204): 1602-1605.
- [45] Kraft N J B, Adler P B, Godoy O, James E C, Fuller S, Levine J M. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, 2015, 29(5): 592-599.