桂林岩溶石山常绿落叶阔叶混交林不同叶习性植物功能性状梯度分析

蒋婷^{1,2},向珊珊^{1,2},方秀茹^{1,2},秦琦云^{1,2},施伟凤^{1,2},姜勇^{1,2}*

(1.广西师范大学,广西高校野生动植物生态学重点实验室,广西桂林 541006;2.广西师范大学生命科学学院,广西桂林 541006)

摘要 以桂林岩溶石山常绿落叶阔叶混交林不同叶习性树种为研究对象,在55个样方88种木本植物的6种功能性状数据的基础上,采 用性状梯度分析法研究不同叶习性共存物种的性状差异和生态策略选择。结果表明,常绿树种的叶绿素含量、叶厚度、叶干物质含量和 木材密度高于落叶树种,而落叶树种的叶面积和比叶面积高于常绿树种。落叶树种的生态位宽度大于常绿树种的生态位宽度。说明常 绿树种采取维持生长、延长叶寿命为主的保守策略,而落叶树种采取以提高资源利用效率为主的积极策略。常绿和落叶树种6个功能性 状的α值变化范围都比β值的变化范围大,说明共存物种之间的相互作用比环境因素对物种性状的影响更大,且群落内的作用强于群 落间的作用。常绿和落叶树种β值的相关性很高,而α值的相关性很低。说明多个植物功能性状在所处群落中表现出更高的整体差 异,功能性状在群落间的相关性大于群落内的相关性。性状间的不相关或弱相关表明,不同性状在2种叶习性树种的生长发育中表现 出独立的维度。研究不同叶习性物种功能性状在环境梯度上的差异,对了解常绿和落叶物种的共存机制及群落构建和生物多样性维持 机制具有重要意义。

关键词 常绿落叶阔叶混交林; 功能性状; 叶习性; 性状梯度分析; 桂林 中图分类号 S718.5 文献标识码 A 文章编号 0517-6611(2021)08-0104-10 doi:10.3969/i.issn.0517-6611.2021.08.028



开放科学(资源服务)标识码(OSID): 🗎

Gradient Analysis of Functional Traits of Different Leaf Habit Plants in Evergreen Deciduous Broad-leaved Mixed Forest in Karst Hills of Guilin, Southwest China

JIANG Ting^{1, 2}, **XIANG Shan-shan^{1, 2}**, **FANG Xiu-ru^{1, 2} et al** (1. Key Laboratory of Wild Animal and Plant Ecology Guangxi Colleges and Universities, Guangxi Normal University, Guilin, Guangxi 541006;2.College of Life Science, Guangxi Normal University, Guilin, Guangxi 541006)

Abstract In this paper, we studied different leaf habit tree species in the evergreen deciduous broad-leaved mixed forest of karst hills in Guilin, Southwest China. Based on the data of 6 functional traits of 88 woody plants in 55 plots, we used the trait-gradient analysis to study the coexistence of different leaf habit species trait differences and ecological strategy selection. The results showed that; there were significant differences in the functional traits between evergreen tree species and deciduous tree species. Leaf chlorophyll content (Chl), leaf thickness (LT), leaf dry matter content (LDMC) and wood density (WD) of evergreen tree species were higher than deciduous tree species, while lamina area (LA) and specific leaf area (SLA) of deciduous tree species were higher than evergreen tree species. The niche width of deciduous tree species was larger than evergreen tree species. It showed that evergreen tree species adopted a conservative strategy to maintain growth and extend leaf life, while deciduous tree species adopted a positive strategy to improve resource utilization efficiency. The range of the alpha value of the six functional traits of evergreen and deciduous tree species was larger than the beta value, indicating that the interaction between coexisting species had a greater impact on the species traits than environmental factors, and the role of within-site stronger than the role of among-site. There were high correlations between the beta component of evergreen and deciduous tree species, while low correlation was found between evergreen tree species and deciduous tree species in the alpha component. This suggested that multiple plant functional traits showed higher differences in the communities where they were located. The correlation between functional traits among communities was greater than that within communities. No-correlation or weak correlation between traits indicated that different traits showed independent dimensions in the growth and development of two leaf habit tree species.Studying the differences in the functional traits of different leaf habit species on environmental gradients is of great significance for understanding the coexistence mechanism of evergreen and deciduous species, community construction and biodiversity maintenance mechanisms.

Key words Evergreen deciduous broad-leaved mixed forest; Functional traits; Leaf habit; Trait-gradient analysis; Guilin

植物功能性状是指反映植物碳捕获能力、水分输送、资 源循环等能够适应环境变化的重要生命活动的属性,是植物 生理、形态和物候等方面特征的集合^[1-2]。植物功能性状沿 着环境梯度变化的规律为研究群落中物种共存提供重要途 径,环境过滤和生物竞争是影响物种共存和群落构建的2个 重要机制^[3]。在条件恶劣的生境中(如干旱和高海拔地区), 由于环境过滤作用,物种性状趋同。在资源质量较高的环境 中,激烈的生物竞争导致群落性状变异趋于分散^[4-5]。功能 性状值的变化范围被认为是限制物种共存的环境筛选或是

基金项目 2020 年广西高校大学生创新创业计划项目(202010602253, 202010602054)。

作者简介 蒋婷(1997—),女,广西贺州人,硕士研究生,研究方向:植物生态学。*通信作者,副教授,博士,从事植物功能性状研究。
收稿日期 2020-09-08

竞争导致的生态位分化共同作用的结果,环境筛选起主导作 用时性状变化范围减小,生物竞争起主导作用时性状变化范 围增大^[6]。功能性状的大尺度变异是由群落中共存物种间 的小尺度性状差异引起的。因此,研究功能性状在当地群落 中的分布格局和共存机制,对于大规模地了解分布格局具有 重要意义^[7]。

Ackerly 等^[8]提出的性状梯度分析法(trait-gradient analysis,TGA)可以将植物功能性状变异分为 α(群落内)和 β (群落间)2 种成分,从而定量研究环境过滤和生物竞争对群 落构建的影响^[9-11]。β 性状值的范围反映了环境筛选对物 种的作用程度。α 性状值的范围反映了物种与群落中共存 物种的竞争强度^[8]。探索群落中物种的 α 性状值和群落间 β 性状值的变化范围,为了解物种的生态策略以及性状范围 对特定环境中群落组成和物种共存的影响提供了新的视角。 Kooyman 等^[12]对澳大利亚新南威尔士州桉树群落进行了研究,并用 TGA 成功地解释了该群落的演替。性状梯度研究 方法提供了一种量化物种对环境变化和共存物种的响应程度,有助于更好地理解不同尺度上物种共存的内在机制。目前,很少有研究使用这种方法来比较物种更丰富的常绿落叶 阔叶混交林中不同叶习性物种性状的变异规律^[13]。

不同叶习性具有不同的物候特性,反映了物种话应不同 环境条件的策略,然而,植物群落中具有不同叶习性的物种 是如何共存的,目前还不清楚。因此分析常绿和落叶树种在 常绿落叶阔叶混交林中的功能性状差异,探讨常绿和落叶树 种在同一群落内的共存机制,既能够为了解常绿落叶阔叶混 交林中物种多样性的形成与维持机制找到一个新的思维角 度,也将有助于从生活型水平上进一步解释群落构建机制从 而预测全球环境变化背景下的群落响应;同时,也可为恢复 与重建受损生态系统提供重要的理论依据和数据支撑[13-14]。 桂林位于广西壮族自治区东北部,属于典型的岩溶石山峰从 地貌,具有我国典型的石灰岩常绿落叶阔叶混交林土壤演替 顶级群落类型[15-16],因此具有研究常绿落叶阔叶混交林的不 同叶习性物种共存机制和性状变异的独特优势,笔者以桂林 岩溶石山常绿落叶阔叶混交林常绿和落叶树种为研究对象, 利用性状梯度分析法分析该地区不同叶习性物种功能性状 的变异与关联,以期探讨常绿和落叶树种的功能性状差异反 映了怎样的生态策略,常绿和落叶的功能性状变化在环境梯 度上(群落间和群落内)是否存在差异,常绿和落叶树种在环 境梯度上(群落间和群落内)存在怎样的关联,这些科学问题 的合理解答将为了解亚热带桂林岩溶石山常绿落叶阔叶混 交林的物种共存机制、群落构建和生物多样性维持机制等提 供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况 研究区位于广西壮族自治区东北部的桂 林市阳朔县葡萄镇禄迪村(110°22'59.59"~110°23'5.88"E,24° 57'14.28"~24°57'14.59"N)和灵川县灵田镇辇田尾村(110°26' 5.88"~110°26'9.12"E,25°18'34.92"~25°18'37.86"N),该地区 具有土层薄、地形破碎、植被不连续和缺乏地表水等岩溶石 山较典型的地貌特征。桂林市属中亚热带湿润季风气候,雨 量充沛,气候温和。年平均气温 19 ℃,8 月最热月平均气温 28 ℃,1 月最冷月平均气温 8 ℃,全年无霜期 309 d,年平均 降雨量为1856.7 mm,降雨量年分配不均,秋、冬季干燥少 雨,年平均蒸发量为1458.4 mm^[17]。研究区主要植被类型为 亚热带常绿落叶阔叶混交林,禄迪村样地的优势种主要有喜 树(Camptotheca acuminata)、光皮梾木(Cornus wilsoniana)、南 酸枣(Choerospondias axillaris)、干花豆(Fordia cauliflora)和 香槐(Cladrastis platycarpa)、栗(Castanea mollissima) 和檵木 (Loropetalum chinense)

1.2 群落调查 经实地踏查后,于2019年7—8月在桂林市 阳朔县葡萄镇禄迪村和灵川县灵田镇辇田尾村分别建立了 30个和25个大小为20m×20m不连续的森林动态样地 (2.2 hm²),对样方内胸径(DBH)>1 cm 的木本植物进行调查。记录编号、种名、坐标,测定胸径、高度、冠幅和盖度等指标,同时记录各样方的群落特征、土壤类型、海拔、岩石裸露率、光照强度、干扰程度等生境特征。并采集3根同株木本植物的较为粗壮且长度约10 cm 的非当年生枝条和冠顶完全舒展且面积完整的健康阳生叶片,将样品置于密封袋内并储存于阴暗环境下,结束当天野外群落学调查工作后立刻带回实验室进行功能性状测定。55 个样地实际测量共得到9867 个个体数据,其中常绿树种有43种2994株,落叶树种有45种6873 株。

1.3 功能性状的选取与测定测量叶面积(LA)、比叶面积(SLA)、叶绿素含量(Chl)、叶厚度(LT)、叶干物质含量(LD-MC)和木材密度(WD)6个能反映植物生态适应策略的植物功能性状。其中,LA和Chl反映植物对光能的捕获、传递和转化能力,与植物光合作用的效率相关^[18]。SLA能反映植物的碳经济策略^[19]。LT反映植物的资源获取及水分的存储和同化^[2]。LDMC与植物抵御环境威胁的能力呈正相关^[20]。WD较高能更好地维持树体结构,但由于投资木材组成的能量过多物种的生长会受到限制^[21]。

为减小采样数据的偶然性,对样地中出现的每一株木本 植物,选取其叶片和枝条样品各3份进行功能性状测定,然 后取平均值作为该植株个体的测定结果。采用最新的全球 植物功能性状标准化测量手册中的测定方法^[22],利用叶面 积仪(Yaxin-1241, Yaxin, China)扫描记录每片新鲜叶样品的 叶面积(cm²);用精度为 0.01 mm 的电子数显卡尺(SF2000, Guilin, China)测量叶片厚度,避开叶脉量取每片叶样品的叶 尖、叶中、叶根部数据取三者平均值作为该叶片的叶厚度 (mm);用便携式叶绿素含量测定仪(SPAD-502 Plus,Konica Minolta, Japan)避开叶脉测定每片叶样品的叶尖、叶中、叶根 部数据取三者平均值作为该叶片的叶绿素含量(SPAD);去 除新鲜叶片上的杂物后用精度为 0.000 1 g 的电子天平(BSM -220.4, Zhuojing, China) 在无风环境下称量叶鲜重, 然后将叶 片放入已编号的信封中有序放置在 80 ℃的烘箱中 48 h,叶 片烘干至恒质量后取出进行称量并记录叶干重,叶面积与叶 干重的比值即为比叶面积(cm²/g),叶干重与叶鲜重的比值 就是叶干物质含量(g/g);为了避免取样过程对树木生长的 负面影响,木材密度的测量采用直径1~2 cm的树枝代替采 集树干核心部分,将树枝削去树皮后立刻用电子天平称量并 记录其鲜重,然后利用量筒排水法测量枝条体积,再将枝条 放入已编号的信封中置于80℃的烘箱72h,枝条烘干至恒质 量后取出进行称量并记录枝条干重,枝条干重与枝条体积的 比值即为木材密度(g/cm³)。

1.4 性状梯度分析法 根据 Ackerly 等^[8]提出的性状梯度 分析法,将植物群落(数量为*P*)内的物种(数量为*S*)按其物 种多度(*a_{ij}*)进行加权计算得到该群落(*j*)的平均性状值 (*p_i*),然后根据群落平均性状值由小到大的顺序进行排序, 构建环境影响下的性状梯度,再利用该性状梯度将物种平均 性状值(*t_i*)分解成β和α2个组分。其中,β组分(β_i)为物种 i在该性状梯度上所处的位置,体现物种 i 在不同群落间的 变异,反映物种 i 对群落间环境变化的响应; 而 α 组分(α_i) 是某一物种 i 平均性状值(t_i)与其所处群落平均性状值(β_i) 的差值,体现了群落内某物种 i 与其共存物种的性状值差 异,反映了对同一群落内种间交互作用等非生物环境适应策 略的差异。性状梯度分析法主要计算公式:

$$\bar{P}_{j} = \frac{\sum_{i=1}^{S} a_{ij} t_{ij}}{\sum_{i=1}^{S} a_{ij}}$$
(1)

$$\bar{t}_{i} = \frac{\sum_{j=1}^{P} a_{ij} t_{ij}}{\sum_{j=1}^{P} a_{ij}}$$
(2)

$$\beta_i = \frac{\sum_{j=1}^{P} \overline{P}_j a_{ij}}{\sum_{j=1}^{P} a_{ij}} \tag{3}$$

$$\alpha_i = \bar{t}_i - \beta_i \tag{4}$$

式中,p;为群落平均性状值,t;为物种平均性状值,a;;为物种 i 在群落j中的多度或权重,ti动物种i在群落j中的性状值,P 表示调查的群落总数,S表示调查出现的物种总数。该研究 中P=55、S=88。性状梯度分析之前对不满足正态分布的数 据(LA、SLA、Chl)进行 lg 转换。然后分别对各个功能性状进 行 Pearson 相关分析,并用 T 检验对相关性大小进行分析。 数据在 Excel 2010 软件进行初步整理,进一步的数据分析计 算与绘图在 R 软件 3.6.2 版本(R Development Core Team, 2011)中完成。

将性状梯度分析法可视化有助于更直观地理解,以主要 常绿树种檵木和主要落叶树种喜树的 SLA 为例来解释 α 组 分与β组分的生态学意义。由图1可知,灰色空心圆点表示 群落内的每个物种,黑色三角形和红色菱形分别代表檵木和 喜树,横轴表示群落平均比叶面积(p_i),纵轴表示物种平均 比叶面积 (t_i) ,在某 p_i 位置被矩形框起来的一列点代表共生 在群落i的所有物种。虚线 $\gamma = x$ 的斜率为物种平均比叶面 积 (t_i) 与群落平均比叶面积 (p_i) 的比值。檵木与喜树的绿色 图形点对应的 x 坐标表示该物种在群落比叶面积梯度上的 平均位置,即*i*物种比叶面积的 β_i ,因为 $\alpha_i = t_i - \beta_i$,绿色图形 点偏离虚线 y=x 的距离表示 *i* 物种比叶面积的 α_i 。虚线 b_i 表示喜树的物种平均比叶面积与群落平均比叶面积的回归 直线的斜率,体现种内物种平均比叶面积随群落平均比叶面 积的变化而变化。依据上述公式计算得出常绿树种檵木的

 β 组分相对较小(lgSLA β = 2.26),位于由 SLA 的群落加权平 均值构成的性状梯度的下部,表明檵木常生长在低 SLA 的群 落中,且檵木的 SLA 小于群落均值(lgSLA α_i = -0.02),反映了 檵木的 SLA 相对低于共存物种。而喜树的 B 组分相对较大 $(lgSLA\beta = 2.38), 处于性状梯度的上半部, 表明喜树多生长$ 于高 SLA 的群落中,且喜树的 SLA 大于群落均值(lgSLAα,= 0.04),反映了喜树的 SLA 相对高于共存物种。檵木和喜树 比叶面积具有相似的生态位宽度。



2 结果与分析

2.1 常绿和落叶树种 6 种功能性状之间不同参数的比 较 由表1可知,常绿树种和落叶树种的6种功能性状值均 存在一定的差异,其中落叶树种的叶面积和比叶面积的物种 平均性状值和样地平均性状值都高于常绿树种,而常绿树种 的 Chl、LT、LDMC 和 WD 均值都高于落叶树种。常绿树种各 功能性状的生态位宽度小于落叶树种的生态位宽度。常绿 和落叶树种 6 种功能性状的 α 值变化范围均大于 β 值的变 化范围,且6种功能性状值的 α 和 β 值变化范围均存在差 异。落叶树种 LA 和 WD 的 α 值变化范围大于常绿树种,但 常绿树种 SLA、Chl、LT 和 LDMC 的α值变化范围大于落叶树 种。常绿树种除 SLA 外, LA、Chl、LT、LDMC 和 WD 的 β 值变 化范围均大于落叶树种。落叶树种 LA 和 WD 的 α 值小于 0 的多于常绿树种,但LT的 α 值小于0的少于常绿树种。与 β 值相比,不同叶习性树种功能性状 α 值的分布趋势更加相 近(图2、表2、图3、表3)。

植物功能性状参数的均值和范围

		Table 1	viean and range o	or plant functional	traits parameters	5		
		叶正	新 积	比叶	面积	叶约	录素含量	_
页目 _		Leaf are	$ea//cm^2$	Specific leaf	area // cm²/ g	Chlorophyll content(SPAD)		
tem		常绿树种	落叶树种	常绿树种	落叶树种	常绿树种	落叶树种	
		Evergreens	Deciduous	Evergreens	Deciduous	Evergreens	Deciduous	
物种特征 Species	t_{i} , mean	1.26	1.40	2.24	2.37	1.65	1.59	
characteristics	t_i , min-max	0.40,2.07	0.44,2.22	1.94,2.60	2.15,2.58	1.50,1.78	1.48,1.71	
	b_i , min-max	0.93, 1.51	1.31,1.55	2.16,2.29	2.25,2.43	1.58,1.71	1.53, 1.66	
	a_i , min-max	-0.71,0.83	-0.88,0.85	-0.27,0.39	-0.21,0.17	-0.18,0.16	-0.11,0.13	
	R_i , mean	1.80	2.16	1.82	2.17	1.79	2.17	
	R_i , min-max	0,3.94	0,3.97	0,3.94	0,3.96	0,3.90	0,3.96	
羊地特征	P_i , mean	1.20	1.43	2.24	2.35	1.65	1.60	
Plot characteristics	P. min-max	0.78.1.77	1.07.1.69	2.10.2.61	2.20.2.43	1.55.1.89	1.52.1.69	

				续表1				
		叶厚	厚度	叶干物	质含量	木	材密度	
项目		Leaf thickness // mm		Leaf dry matter	r content // g/ g	Wood density // g/ cm ³		
Item		常绿树种	落叶树种	常绿树种	落叶树种	常绿树种	落叶树种	
		Evergreens	Deciduous	Evergreens	Deciduous	Evergreens	Deciduous	
物种特征 Species	t_i , mean	0.14	0.11	0.45	0.29	0.62	0.24	
characteristics	t_i , min-max	0.05,0.23	0.05,0.20	0.29,1.22	0.29,0.60	0.37,0.73	0.24,0.77	
	b_i , min-max	0.08,0.49	0.07,0.19	0.38,0.57	0.37,0.51	0.51,0.66	0.48,0.66	
	a_i , min-max	-0.38,0.08	-0.07,0.07	-0.22,0.72	-0.17,0.18	-0.24,0.13	-0.27,0.23	
	R_i , mean	1.76	2.11	1.77	2.15	1.73	2.16	
	R_i , min-max	0,3.85	0,3.86	0,3.89	0,3.94	0,3.54	0,3.96	
样地特征	P_i , mean	0.14	0.10	0.46	0.42	0.61	0.57	
Plot characteristics	P_j , min-max	0.08,0.49	0.06,0.23	0.34,0.60	0.33,0.59	0.51,0.71	0.47,0.66	

注: t_i ,物种平均性状值; β_i , β 性状值; α_i , α 性状值; R_i ,生态位宽度; P_i ,样地平均性状值

Note: t_i , species mean trait value; β_i , beta trait value; α_i , alpha trait value; R_i , niche breadth; P_i , plot mean trait value



注:E,常绿树种;D,落叶树种;LA,叶面积;SLA,比叶面积;Chl,叶绿素含量;LT,叶厚度;LDMC,叶干物质含量;WD,木材密度

Note: E, evergreen trees; D, deciduous trees; LA, leaf area; SLA, specific leaf area; Chl, leaf chlorophyll content; LT, leaf thickness; LDMC, leaf dry matter content, WD, wood density

图 2 常绿和落叶树种 6 种功能性状的 α 值分布频率

Fig.2 The frequency distribution of α values for six function traits of evergreen and deciduous trees

2.2 常绿和落叶树种 6 种功能性状不同参数的相关性 由 表 4 可知,常绿和落叶树种 6 种功能性状的生态位宽度与物 种平均性状值、生态位宽度与 α 值均无显著相关性(*P*> 0.05)。常绿树种 6 种功能性状的β值、落叶树种的 LDMC 和 WD 的β值均与物种平均性状值无显著相关性(*P*>0.05)。 除常绿树种的 LT 与物种平均性状值存在极显著(*P*<0.01)的 正相关外,常绿和落叶树种 LA、SLA、Chl、LDMC 和 WD 的 α 值与物种平均性状值均呈极显著(P < 0.001)正相关性(r > 0.64)。常绿树种 LT 的 α 和 β 值存在极显著负相关性(r = -0.835),常绿树种 Chl 的 α 和 β 值存在显著(P < 0.05)负相 关性(r = -0.306),落叶树种 LA 的 α 和 β 值存在显著正相关 性(r = 0.294)。落叶树种除 LT 的 β 值与物种平均性状值存 表 2 常绿和落叶树种 6 种功能性状的 α 值多度分布

在极显著(P<0.001)正相关性外,其LA、SLA、Chl的β值与物种平均性状值存在极显著(P<0.01)正相关性。落叶树种

的性状β值与物种平均性状值的相关系数均高于常绿树种。

Table 2 The abundance distribution of α values for six function traits of evergreen trees and deciduous trees											
α值 α value	叶面积 LA (E,D)	α值 α value	比叶面积 SLA (E,D)	α值 α value	叶绿素 含量 Chl (E,D)	α值 α value	叶厚度 LT (E,D)	α值 α value	叶干物质 含量 LDMC (E,D)	α值 α value	木材密度 WD (E,D)
$\begin{array}{c} (-0.90, -0.75] \\ (-0.75, -0.60] \\ (-0.60, -0.45] \\ (-0.45, -0.30] \\ (-0.30, -0.15) \\ (-0.15, 0] \\ (0,0.15] \\ (0.15, 0.30] \\ (0.30, 0.45] \\ (0.45, 0.60] \\ (0.60, 0.75] \\ (0.75, 0.90] \end{array}$	0,2 3,2 2,3 0,4 7,7 5,5 8,4 12,8 2,4 2,3 1,1 1,2	$\begin{array}{c} (-0.30, -0.20] \\ (-0.20, -0.10) \\ (-0.10, 0) \\ (0, 0.10) \\ (0, 0.10) \\ (0.10, 0.20] \\ (0.20, 0.30] \\ (0.30, 0.40] \end{array}$	2,2 6,7 14,13 8,12 8,11 3,0 2,0	$\begin{array}{c} (-0.20,-0.16]\\ (-0.16,-0.12]\\ (-0.12,-0.08)\\ (-0.08,-0.04)\\ (-0.04,0)\\ (0,0.04)\\ (0,0.04)\\ (0.04,0.08)\\ (0.08,0.12)\\ (0.12,0.16) \end{array}$	2,0 2,0 4,2 7,10 8,9 10,14 6,9 3,0 1,1	$\begin{array}{c} (-0.40,-0.35]\\ (-0.35,-0.30)\\ (-0.35,-0.20)\\ (-0.25,-0.20)\\ (-0.25,-0.20)\\ (-0.20,-0.15)\\ (-0.15,-0.10)\\ (-0.15,-0.10)\\ (-0.05,0)\\ (0,0.05]\\ (0.05,0.10] \end{array}$	1,0 2,0 8,2 20,31 8,11 3,1	$\begin{array}{c} (-0.30,-0.20] \\ (-0.20,-0.10) \\ (-0.10,0) \\ (0,0.10) \\ (0,0.10) \\ (0.20,0.30) \\ (0.20,0.30) \\ (0.30,0.40) \\ (0.40,0.50) \\ (0.50,0.60] \\ (0.60,0.70] \\ (0.70,0.80] \end{array}$	1,0 10,8 19,22 10,9 2,6	$\begin{array}{c} (-0.30,-0.25] \\ (-0.25,-0.20) \\ (-0.25,-0.20) \\ (-0.20,-0.15) \\ (-0.15,-0.10) \\ (-0.15,-0.10) \\ (-0.05,0) \\ (0,0.05) \\ (0,0.05) \\ (0,0.05,0.10) \\ (0.15,0.20) \\ (0.20,0.25) \end{array}$	1,2 1,0 1,4 2,2 5,8 6,9 16,10 9,8 2,1 0,1
25 20 15 15 5 0 0.9	」 1.1 β值	LA-E 1. 3 1. 5 β values	30 Acuentosu 上 本 近 10 2.	SLA-E	2. 35 ralues	35 30 25 20 4 新联 10 5 2.45 1.5	1 β値	Ch1-E . 6 1.7 ĭ β values	25 20 15 4 近 4 5 7 0	LT-E	0.4 lues
25 20 15 10 小平 小平 10 0 9	」 1.1 β值	LA-D 1. 3 1. 5 β values	30 Acute Acute Ac	SLA-E	2. 35 ralues	35 30 225 30 20 4 小 公田町的2 20 5 10 5 0 2.45 1.5	1 β (İ	Ch1-D . 6 1.7 i β values	25 Actionantparts 小子 (10 (11) (11) (11) (11) (11) (11) (11)	LT-D	0.4 1ues
25 20 15 4000mbaJ 35 0 0,35	LI 0.4 β值	DMC-E 45 0. 55 β values	25 kouenber 子 小 和 子 10 5 0 0.	LDMC-	D 0. 55 values	35 30 25 20 20 15 15 5 0 0.45	- 0. β值	WD-E 55 0.65 i β values	35 30 25 20 基本 15 10 5 0 0	WD-D	0. 65 lues

注:E,常绿树种;D,落叶树种;LA,叶面积;SLA,比叶面积;Chl,叶绿素含量;LT,叶厚度;LDMC,叶干物质含量;WD,木材密度 Note:E,evergreen trees;D,deciduous trees;LA,lamina area;SLA,specific leaf area;Chl,leaf chlorophyll content;LT,leaf thickness;LDMC,leaf dry matter content,WD,wood density

图 3 常绿和落叶树种 6 种功能性状的 β 值分布频率

Fig.3 The distribution frequency of β values for six function traits of evergreen and deciduous trees

109

	表 3	常绿和落叶树种 6 种功能性状的 $oldsymbol{eta}$ 值多度分布
Table 3	The abundance distribu	tion of β values for six function traits of evergreen trees and deciduous trees

β值 β value	叶面积 LA (E,D)	β值 β value	比叶面积 SLA (E,D)	β值 β value	叶绿素 含量 Chl (E,D)	β值 β value	叶厚度 LT (E,D)	β值 β value	叶干物质 含量 LDMC (E,D)	β值 β value	木材密度 WD (E,D)
(0.90,1.00]	4,0	(2.15,2.20]	17,0	(1.52,1.54]	0,1	(0.05,0.10]	1,17	(0.36,0.38]	1,6	(0.48,0.50]	0,1
(1.00,1.10]	5,0	(2.20,2.25]	18,2	(1.54,1.56]	0,2	(0.10,0.15]	17,25	(0.38,0.40]	0,1	(0.50,0.52]	2,5
(1.10,1.20]	14,0	(2.25,2.30]	8,1	(1.56,1.58]	1,21	(0.15,0.20]	20,3	(0.40,0.42]	5,2	(0.52,0.54]	0,9
(1.20,1.30]	7,0	(2.30,2.35]	0,6	(1.58,1.60]	2,14	(0.20,0.25]	3,0	(0.42,0.44]	7,9	(0.54,0.56]	2,9
(1.30,1.40]	9,23	(2.35,2.40]	0,30	(1.60,1.62]	3,2	(0.25,0.30]	1,0	(0.44,0.46]	6,22	(0.56,0.58]	0,12
(1.40,1.50]	3,19	(2.40,2.45]	0,6	(1.62,1.64]	8,2	(0.30,0.35]		(0.46,0.48]	8,4	(0.58,0.60]	8,7
(1.50, 1.60]	1,3			(1.64,1.66]	8,3	(0.35,0.40]		(0.48,0.50]	9,0	(0.60,0.62]	19,1
				(1.66,1.68]	13,0	(0.40,0.45]		(0.50,0.52]	3,1	(0.62,0.64]	9,0
				(1.68,1.70]	7,0	(0.45,0.50	1,0	(0.52,0.54]	2,0	(0.64,0.66]	3,1
				(1.70,1.72]	1,0			(0.54,0.56]	1,0		
								(0.56,0.58]	1,0		

表 4 植物功能性状参数的相关性

Table 4 Correlation coefficients of plant functional traits parameter

类别		叶面积 Lamina area//cm²			Specif	比叶面积 fic leaf area//	cm ² /g	叶绿素含量 Leaf chlorophyll content(SPAD)		
Туре		$oldsymbol{eta}_i$	$oldsymbol{lpha}_i$	R_i	$oldsymbol{eta}_i$	α_i	R_i	$oldsymbol{eta}_i$	$oldsymbol{lpha}_i$	R_i
常绿树种	物种平均性状值 (t_i)	0.297	0.911 * * *	-0.147	0.294	0.943 * * *	-0.179	0.107	0.912 * * *	-0.053
Evergreens	$\boldsymbol{\beta}$ 值($\boldsymbol{\beta}_i$)		-0.123	-0.058		0.071	0.428 * *		-0.306*	0.073
	α 值(α_i)			-0.124			-0.103			-0.089
落叶树种	物种平均性状值 (t_i)	0.396**	0.994 * * *	-0.155	0.434 * *	0.943 * * *	-0.179	0.410*	* 0.867 * * *	-0.028
Deciduous	$\boldsymbol{\beta}$ 值($\boldsymbol{\beta}_i$)		0.294 *	0.069		0.112	-0.044		-0.088	0.021
	α 值(α_i)			-0.169			-0.181			-0.036
类别		叶厚度 Leaf thickness//mm			Leaf dr	叶干物质含量 y matter conte	<u>t</u> nt∥g∕g	木材密度 Wood density//g/cm ³		
Туре		$oldsymbol{eta}_i$	$oldsymbol{lpha}_i$	R_i	$oldsymbol{eta}_i$	α_{i}	R_i	$oldsymbol{eta}_i$	$oldsymbol{lpha}_i$	R_{i}
常绿树种	物种平均性状值 (t_i)	0.145	0.421 * *	-0.165	0.174	0.958 * * *	-0.175	0.133	0.935 * * *	-0.163
Evergreens	$\boldsymbol{\beta}$ 值($\boldsymbol{\beta}_i$)		-0.835 * * *	-0.032*		-0.115	-0.279		-0.223	0.181
	α 值(α_i)			0.231			-0.090			-0.232
落叶树种	物种平均性状值 (t_i)	0.703 * * *	0.646 * * *	-0.008	0.187	0.937 * * *	0.167	0.199	0.938 * * *	0.211
Deciduous	$\boldsymbol{\beta}$ 值($\boldsymbol{\beta}_i$)		-0.070	-0.183		-0.163	-0.037		-0.149	0.081
	α 值(α_i)			0.198			0.179			0.176

注:*R_i*,生态位宽度; *,*P*<0.05; * *,*P*<0.01; * * *,*P*<0.001 Note:*R_i*,niche breadth; *,*P*<0.05; * *,*P*<0.01; * * *,*P*<0.001

由图 4、图 5 可知,不同植物功能性状的样地平均值, β 值、 α 值和物种平均值多半表现出显著的相关性,也有小半 呈弱相关或不相关,其中各个功能性状间 β 值的相关性更为 明显。在各功能性状的样地平均性状值中,WD 与 LDMC 显 著负相关,LDMC 与 Chl 显著负相关,LT 与 SLA 显著负相关, Chl 与 LA、SLA 均显著负相关,但 SLA 与 LA 显著页相关, Chl 与 LT、LDMC 之间以及 LT 和 LA 之间 β 值不存在显 著相关性外,其他各功能性状间的 β 值均呈显著相关性。对 比 β 值和物种平均性状值,样地平均性状值和 α 值相关性较 弱,其中 WD 与 LDMC 的 α 值和物种平均性状值呈显著正相 关,而 LT 与 SLA、Chl 与 SLA 的 α 值和物种平均性状值呈显 著负相关。

3 讨论

3.1 常绿和落叶树种的生存策略差异 不同叶习性(落叶 和常绿)之间功能性状的变化可能直接驱动群落的功能多样 性^[23-25]。分析测得的9867个个体的性状数据可以发现,常

绿和落叶树种的物种平均性状值存在显著差异。常绿树种 的 Chl、LT、LDMC 和 WD 高于落叶树种,而落叶树种的 LA 和 SLA 高于常绿树种。常绿树种和落叶树种的不同生态策略 为二者在桂林岩溶石山的常绿落叶阔叶混交林中稳定共存 提供了机会。在胁迫性生境下,常绿树种会选择相对保守的 生存策略,选择组织强健且资源周转慢的功能性状,较低的 SLA 和较高的 LDMC 支持较低的光合作用和蒸腾速率,较高 的 Chl、LT 和 WD,有利于全年的净光合作用和植物生长,抵 御低温和干旱环境^[26]。这种缓慢的投资回报策略有助于常 绿树种在土壤贫瘠的生境中保持养分,这使它们具有竞争优 势。与此相反,落叶树种年生长周期短,必须获得大量的养 分才能在与常绿植物共存的环境中形成竞争优势,SLA 高的 物种往往营养浓度较高其光合作用和暗呼吸速率较快[27], 落叶树种的高 LA 和 SLA 可以促进植物生长并获得更多的 碳水化合物^[28]。这反映出常绿树种对环境的主要适应策略 以维持生长、延长叶寿命为主,而落叶树种的主要适应策略

以提高资源利用效率为主^[20-21]。该研究结果与刘微等^[29]在 研究不同生境中常绿和落叶树种的叶片氮素分配与光合能

力的关系时得出的结果基本一致。



注:6 种功能性状(叶面积、比叶面积、叶绿素含量、叶厚度、叶干物质含量、木材密度)在(a)样地平均性状值、(b)β 性状值、(c)α性状值、(d)物 种平均性状值水平上的相关性散点图,其中叶面积、比叶面积和叶绿素含量采用 lg 进行转化。*,P<0.05;**,P<0.01;***,P<0.001 Note:The relationships of(a)plot-mean trait values,(b)species beta trait values,(c)species alpha trait values,and(d)species mean trait values for different plant functional traits(LA(lg),SLA(lg),Chl(lg),LT,LDMC,WD).*,P<0.05;**,P<0.01;***,P<0.001

图 4 性状相关性散点图(1)

Fig.4 Correlation scatter diagram of plant functional traits value(1)





注:6 种功能性状(叶面积、比叶面积、叶绿素含量、叶厚度、叶干物质含量、木材密度)在(a)样地平均性状值、(b)β 性状值、(c)α性状值、(d)物 种平均性状值水平上的相关性散点图,其中叶面积、比叶面积和叶绿素含量采用 lg 进行转化。*,P<0.05; **,P<0.01; ***,P<0.001 Note:The relationships of (a) plot-mean trait values, (b) species beta trait values, (c) species alpha trait values, and (d) species mean trait values for different plant functional traits(LA(lg),SLA(lg),Chl(lg),LT,LDMC,WD).*,P<0.05; **,P<0.01; ***,P<0.001

图 5 性状相关性散点图(2)

Fig.5 Correlation scatter diagram of plant functional traits value(2)

常绿和落叶树种的叶片、木材和生活型特征都受到群落 中环境条件的影响,如光照、温度、土壤湿度和养分等^[30]。 物种性状的分异反映了它们对不同环境的适应。生态位宽 度可以解释种群的环境适应性和资源利用能力^[31]。生态位 重叠较大的物种具有相似的生态特征或对生境因子的互补 要求,而物种共存的基本机制之一就是物种的生态位分化, 即物种之间所利用的生境资源存在差异^[32]。桂林岩溶石山 常绿落叶阔叶混交林常绿树种和落叶树种共存,说明该生境 适宜两者共同生长。落叶树种的生态位宽度大于常绿树种 的生态位宽度,表明常绿树种所利用的生境资源较为集中, 而落叶树种能够利用的资源更为广泛其适应性较大。由于 具有不同特征的物种税,常绿和落叶树种生态策略的差异降低 了群落内的竞争强度,因此具有不同功能特征的物种可以通 过划分资源更好地共存^[23]。

3.2 常绿和落叶树种功能性状 α 和 β 值的大小反映了群落内 分化和群落间重叠环境筛选和生物竞争的不同作用促使 植物功能性状发生变化,影响共存物种所采取的生态策 略^[24]。环境筛选使共存物种生态重叠出现相似性状,生物 竞争使共存物种生态分化出现相异性状^[6]。植物功能性状 是生态策略变异的维度。α 和 β 性状的维数显示了群落内 和群落间变异的差异,并为植物群落组合提供了解释^[12]。 植物功能性状的 β 值代表物种某一群落平均性状值所构成 的性状梯度上的位置,描述了群落间的功能性状差异,反映 的是群落构建中的环境筛选作用,α 值则代表某一物种偏离 其所处群落平均性状值的大小,描述了群落中的功能性状差 异,反映的是群落构建中的生物竞争作用。该研究中常绿和 落叶树种 6 个功能性状的 α 值变化范围均比 β 值的变化范

围大,这意味着在桂林岩溶石山常绿落叶阔叶混交林的构建 过程中共存物种之间的相互作用比环境因素对物种性状的 影响更大,且群落内的作用强于群落间的作用。原因在于, 其一,环境筛洗在环境梯度差异更显著的条件下(跨越较大 的纬度梯度,牛境的气候差异巨大:或跨越较大的经度梯度, 海陆位置的水分影响:亦或跨越较大的垂直梯度,受到气温 影响等)对物种的性状变异影响大^[12]。该研究的调查区域 相对较小,各群落可能有相似的环境条件,因此性状对环境 的反应可能已经收敛,即6值的变化范围较小。其二,研究 对象具有特殊性,桂林岩溶石山的亚热带常绿落叶阔叶混交 林中常绿树种和落叶树种共存,由于性状差异它们采取不同 的生态策略,所以种间和种内竞争可能非常激烈。但常绿树 种的 α 值变化范围比落叶树种的 α 值变化范围更大,该研究 结果与处于群落演替晚期的湖北星斗山亚热带常绿落叶阔 叶混交林中落叶植物比常绿植物能够更好地利用资源存在 差异^[33]。这表明桂林岩溶石山的常绿树种比落叶树种拥有 更好的适应恶劣生境下物种共存的策略。为了适应当地的生 境条件,常绿和落叶物种都表现出性状特征趋同(重叠的B 值),每个功能性状的α值具有不同程度的分化,这表明种内竞 争导致性状分化^[34],这是决定群落稳定性的一个重要因素^[35]。 如 SLA 的变化范围反映了常绿和落叶树种对光的不同反应策 略,常绿树种通过降低其比叶面积(负α值)来提高其对光资 源的利用效率。然而,大多数落叶植物在生长季节获得的光资 源具有较高的比叶面积(正α值)。

3.3 常绿和落叶树种的 α 和 β 性状相关性 植物生长过程中 对生境的适应不是通过改变单一性状来实现的而是多种功 能性状协调作用,所以植物功能性状之间总是存在某种关 联^[36-37]。常绿和落叶树种 β 组分的相关性很高,而 α 组分的 相关性很低,表明多个植物功能性状在所处群落中表现出更 高的整体差异,但在更大范围内对环境过滤的反应是收敛 的,功能性状在群落间的相关性大于群落内的相关性。α组 分的弱相关性表明每个性状都是独立分化轴,共存物种间的 相互作用越大,物种 α 性状与群落平均值的偏差越大。根据 有限相似理论,当群落功能性状发生变化时,物种可以获得 更多的资源[38]。而 β 组分之间的强相关性可能与在相同生 境中过滤条件下性状的收敛有关。群落内的环境异质性可 能促进性状协调,因为它导致具有不同性状值的物种共存。 相反,缺乏协调表明,性状代表不同的生态策略,是促进植物 器官生态位分化的独立轴^[8,39]。物种平均性状值与各性状 α 的相关性均达极显著水平,但β值与α值之间无显著相关 性。局部生物过程如竞争增加了性状的差异性,并允许植物 通过生态位分化的方式共存,功能特性之间的权衡揭示了主 要的生态策略,这些策略可以提供对物种分布和生态系统过 程的洞察^[9-11]。

4 结论

该研究以桂林岩溶石山常绿落叶阔叶混交林不同叶习 性(常绿和落叶)树种为研究对象,探讨桂林岩溶石山常绿落 叶阔叶混交林中,不同叶习性物种对环境变化的响应和群落

内共存物种的适应策略是否存在差异。采用性状梯度分析 法将物种的性状值分为 $\alpha($ 群落内)和 $\beta($ 群落间)2个分量, 定量分析不同叶习性物种的功能性状在群落内和群落间的 性状变异规律,从而揭示研究样地内常绿与落叶共存物种的 性状差异及其在环境梯度上的性状分化和生态策略选择。 结果表明,①常绿树种对环境的主要适应策略以维持生长、 延长叶寿命为主,而落叶树种的主要适应策略以提高资源利 用效率为主。但落叶树种的生态位宽度大于常绿树种的生 态位宽度。常绿与落叶树种通过一定特性(α组分)的生态 定位共存,这种定位减少了竞争,并允许它们获得更多的资 源。②环境过滤和生物竞争共同作用于桂林岩溶石山常绿 落叶阔叶混交林的群落构建过程。环境过滤使局域群落内 共存的物种产生相似功能性状,性状β组分存在收敛,而不 同叶习性共存物种又通过种内变异产生不同的生态策略选 择,性状α组分产生分化,从而减小群落内的生物竞争。③ 功能性状 α 值的变化范围明显大于 β 值的变化范围, 说明桂 林岩溶石山常绿落叶阔叶混交林各样地内物种间的协调作 用大于样地间不同环境因子对塑造物种性状的影响。常绿 树种 α 值的变化比落叶树种 α 值的变化更显著,表明桂林岩 溶石山的常绿树种较落叶树种拥有更好地适应恶劣生境下 物种共存的策略。④常绿和落叶树种 β 值的相关性很高,而 α值的相关性很低。表明多个植物功能性状在所处群落中 表现出更高的整体差异,但在更大范围内对环境讨滤的反应 是收敛的,功能性状在群落间的相关性大于群落内的相关 性。性状间的不相关或弱相关表明,不同性状在2种叶习性 树种的生长发育中表现出独立的维度。常绿和落叶物种平 均性状值与α性状值的相关性非常显著。落叶树种的β和 α 性状值之间不存在显著相关性。

参考文献

- [1] 贺鹏程,叶清.基于植物功能性状的生态学研究进展:从个体水平到全球尺度[J].热带亚热带植物学报,2019,27(5):523-533.
- [2] 靳莎,闫淑君,黄柳菁,等植物叶功能性状间的权衡研究进展[J].四川 林业科技,2019,40(5):96-103.
- [3] WEIHER E, FREUND D, BUNTON T, et al.Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory[J].Philosophical transactions of the royal society B: Biological sciences, 2011, 366 (1576):2403-2413.
- [4] CORNWELL W K, ACKERLY D D.Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California[J].Ecological monographs, 2009, 79(1):109–126.
- [5] ŠÍMOVÁ I, VIOLLE C, KRAFT N J B, et al.Shifts in trait means and variances in North American tree assemblages; Species richness patterns are loosely related to the functional space [J]. Ecography, 2015, 38(7); 649– 658.
- [6] MIDOLO G, DE FRENNE P, HÖLZEL N, et al.Global patterns of intraspecific leaf trait responses to elevation [J].Global change biology, 2019, 25 (7):2485-2498.
- [7] WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY M, et al. The worldwide leaf economics spectrum [J]. Nature, 2004, 428 (6985):821-827.
- [8] ACKERLY D D, CORNWELL W K.A trait-based approach to community assembly:Partitioning of species trait values into within-and among-community components[J].Ecology letters, 2007, 10(2):135–145.
- [9] 梁士楚,刘润红,荣春艳,等.漓江河岸带植物功能性状变异与关联[J]. 植物生态学报,2019,43(1):16-26.
- [10] 李月娟,李娇凤,常斌,等.桂林岩溶石山青冈群落植物功能性状的尺度变化与关联[J].生态学报,2019,39(15):5555-5563.
- [11] 刘润红,梁士楚,黄冬柳,等.漓江河岸带木本植物功能性状跨尺度变

异研究[J].生态学报,2019,39(21):8038-8047.

- [12] KOOYMAN R, CORNWELL W, WESTOBY M.Plant functional traits in Australian subtropical rain forest: Partitioning within-community from cross-landscape variation [J].Journal of ecology, 2010,98(3):517-525.
- [13] 许驭丹,董世魁,李帅,等植物群落构建的生态过滤机制研究进展 [J].生态学报,2019,39(7):2267-2281.
- [14] 方晓峰.常绿阔叶林中常绿与落叶树种的多样性格局及其共存[D].上海:华东师范大学,2016.
- [15] 盘远方,李娇凤,黄昶吟,等.桂林岩溶石山不同坡向灌丛植物多样性 与土壤环境因子的关系[J].广西植物,2019,39(8):1115-1125.
- [16] 盘远方,陈兴彬,姜勇,等.桂林岩溶石山灌丛植物叶功能性状和土壤 因子对坡向的响应[J].生态学报,2018,38(5):1581-1589.
- [17] 胡刚.桂林岩溶石山青冈栎群落生态学研究[D].桂林:广西师范大学, 2007.
- [18] 姜勇.海南岛热带森林植物功能性状及其多样性研究[D].北京:中国林业科学研究院,2015.
- [19] ROSSATTO D R, HOFFMANN W A, FRANCO A C.Differences in growth patterns between co-occurring forest and savanna trees affect the forestsavanna boundary[J].Functional ecology, 2009, 23(4):689–698.
- [20] 路兴慧,丁易,臧润国,等.海南岛热带低地雨林老龄林木本植物幼苗的功能性状分析[J].植物生态学报,2011,35(12):1300-1309.
- [21] OSUNKOYA O O,SHENG T K,MAHMUD N A, et al. Variation in wood density, wood water content, stem growth and mortality among twenty-seven tree species in a tropical rainforest on Borneo Island[J].Austral ecology,2007,32(2):191–201.
- [22] PÉREZ-HARGUINDEGUY N, DÍAZ S, GARNIER E, et al.New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide [J]. Australian journal of botany, 2013, 61(3):167–234.
- [23] TOMLINSON K W, POORTER L, BONGERS F, et al. Relative growth rate variation of evergreen and deciduous savanna tree species is driven by different traits[J]. Annals of botany, 2014, 114(2):315–324.
- [24] 马芳·东灵山暖温带落叶阔叶林木本植物动态与物种共存机制研究 [D].北京:中央民族大学,2019.
- [25] 潘元琪,古田山常绿阔叶林木本植物物候对气候的响应研究[D].成

(上接第103页)

保护区红树林总面积的 1%,导致 2018—2019 年指数大幅度 下降。2个保护区在未来的管理中,都应根据以上评价中发 现的问题,加强薄弱环节的能力建设,实现保护区红树林生 态系统的可持续管理。

3 结论

该研究对 2016—2017 年和 2018—2019 年山口保护区和 北仑河口保护区的红树林生态系统健康状况进行评价。结 果表明,2 个保护区在水环境、生物残毒、栖息地、生物 4 个方 面的指标评估结果基本为健康或未受到污染,红树林生态系 统的健康状况均为健康。但仍存在一些生态薄弱问题,今后 应针对性加强保护区的管理能力建设。

参考文献

[1] 广西壮族自治区海洋局.广西壮族自治区海洋功能区划(2011-2020)

都:成都理工大学,2019.

- [26]谢玉彬,马遵平,杨庆松,等基于地形因子的天童地区常绿树种和落叶树种共存机制研究[J].生物多样性,2012,20(2):159-167.
- [27] MARKESTEIJN L, POORTER L, BONGERS F.Light-dependent leaf trait variation in 43 tropical dry forest tree species[J]. American journal of botany,2007,94(4):515-525.
- [28] POORTER L,KITAJIMA K.Carbohydrate storage and light requirements of tropical moist and dry forest tree species [J].Ecology,2007,88(4):1000 -1011.
- [29] 刘微,李德志,纪倩倩,等.两种生境常绿和落叶树种叶片氮素分配及 与光合能力的关系[J].生态科学,2015,34(1):1-8.
- [30] MOLES A T, WARTON D I, WARMAN L, et al. Global patterns in plant height[J].Journal of ecology,2009,97(5):923-932.
- [31] 孙梅,田昆,张贇,等.植物叶片功能性状及其环境适应研究[J].植物 科学学报,2017,35(6):940-949.
- [32] CHESSON P.Mechanisms of maintenance of species diversity[J].Annual review of ecology and systematics,2000,31(1):343-366.
- [33] 储诚进,王酉石,刘宇,等.物种共存理论研究进展[J].生物多样性, 2017,25(4):345-354.
- [34] YAO L J,DING Y,YAO L, et al. Trait gradient analysis for evergreen and deciduous species in a subtropical forest[J].Forests,2020,11(4):1-17.
- [35] 黄永涛,姚兰,艾训儒,等.鄂西南两个自然保护区亚热带常绿落叶阔叶混交林类型及其常绿和落叶物种组成结构分析[J].植物生态学报,2015,39(10):990-1002.
- [36]于文英,高燕,逢玉娟,等山东银莲花叶片形态结构对异质生境和海拔变化的响应[J].生态学报,2019,39(12):4413-4420.
- [37] 钟巧连,刘立斌,许鑫,等,黔中喀斯特木本植物功能性状变异及其适应策略[J].植物生态学报,2018,42(5):562-572.
- [38] 唐青青.亚热带常绿落叶阔叶混交林的植物功能性状变异[D].北京:中国林业科学研究院,2016.
- [39] FORNARA D A, TILMAN D.Plant functional composition influences rates of soil carbon and nitrogen accumulation [J]. Journal of ecology, 2008, 96 (2):314–322.

[R].2013.

- [2] 王友绍.红树林生态系统评价与修复技术[M].北京:科学出版社,2013.
- [3] 毕忠野,党二莎,包吉明,等.深圳市福田国家级红树林自然保护区的红树林生态系统健康评价[J].海洋开发与管理,2019,36(6):28-32.
- [4] 尹艺洁,刘世梁,成方妍,等.基于景观特征的广西典型红树林湿地生态 系统健康评价[J].安全与环境学报,2017,17(3):1164-1170.
- [5] 胡涛, 丑庆川, 徐华林, 等、深圳湾福田红树林保护区生态系统健康评价 [J]. 湿地科学与管理, 2015, 11(1): 16-20.
- [6] 中华人民共和国国家质量监督检验检疫总局,中国国家标准化管理委员会海洋监测规范:GB 17378—2007[S].北京:中国标准出版社,2007.
- [7] 中华人民共和国国家质量监督检验检疫总局,中国国家标准化管理委员会,海洋调查规范:GB/T 12763—2007[S].北京:中国标准出版社, 2007.
- [8] 国家海洋局:海洋监测技术规程:HY/T 147—2013[S].北京:中国标准 出版社,2013.
- [9] 国家海洋局:近岸海洋生态健康评价指南:HY/T 087—2005[S].北京: 中国标准出版社,2005.
- [10] 广西壮族自治区海洋局.广西海洋环境质量公报[R].2017.