

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

张增可¹ 李曾燕¹ 杨柏钰¹ 赛碧乐¹ 杨安娜¹ 张立¹ 牟凌¹ 郑俊勇¹
金乐薇¹ 赵钊¹ 王万胜² 杜运才² 阎恩荣^{1*}

¹华东师范大学生态与环境科学学院, 上海 200241; ²上海市金山区海洋海塘管理所, 上海 201508

摘要 揭示功能性状如何影响关键植物种群特征有助于深化对群落动态的理解。本研究基于上海大金山岛26种常见木本植物5年期(2016–2021年)生长死亡动态的监测数据, 通过测量各物种与光、水和养分资源竞争与利用策略相关的9个叶片和木质性状, 分析了不同功能性状单独及其综合形成的植物经济谱与物种相对生长率和死亡率的关系。结果显示: 叶面积和叶片氮含量与物种相对生长率显著正相关, 叶片厚度、小枝密度和叶干物质含量与相对生长率显著负相关。干材密度和小枝密度与物种死亡率显著负相关。由9个功能性状构成的植物经济谱可解释物种相对生长率32.8%的变异, 但是与死亡率无显著相关关系; 资源获取型物种比保守型物种具有更高的相对生长率。以上结果表明, 植物功能性状是影响植物生长的重要因素, 植物经济谱可较准确地预测物种间生长率的差异, 但对物种死亡率的预测较弱。

关键词 群落动态监测; 木质性状; 生态策略; 叶性状; 植物经济谱; 资源竞争

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 (2023). 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*, 47. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0256

Functional traits influence the growth and mortality of common woody plants in Dajinshan Island, Shanghai, China

ZHANG Zeng-Ke¹, LI Zeng-Yan¹, YANG Bai-Yu¹, SAI Bi-Le¹, YANG An-Na¹, ZHANG Li¹, MOU Ling¹, ZHENG Jun-Yong¹, JIN Le-Wei¹, ZHAO Zhao¹, WANG Wan-Sheng², DU Yun-Cai², and YAN En-Rong^{1*}

¹School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241, China; and ²Jinshan Ocean and Coast Management Institute, Shanghai 201508, China

Abstract

Aims Trait-based methods have provided a new viewpoint for predicting community dynamics. We use these approaches to reveal how functional traits influence the key demographic rates of plant species, thereby improving our understanding of community dynamics.

Methods We monitored the growth and mortality rates of 26 common woody plant species from Dajinshan Island, Shanghai, over a five-year period (2016–2021). Nine leaf and wood traits related to competition and utilization strategies for light, water and nutrient resources were measured. Then, the relationships between the relative growth and mortality rates and each of individual trait, as well as the multi-trait synthesized plant economics spectrum, were analyzed.

Important findings Our results showed that leaf area and leaf nitrogen content were significantly and positively correlated with the relative growth rate, while leaf thickness, twig wood density and leaf dry matter content were significantly and negatively correlated with the relative growth rate. Stem wood density and twig wood density were significantly negatively correlated with the mortality rate. The plant economics spectrum that is formulated by nine traits, could explain 32.8% variation in relative growth rate; however, it did not correlate with the mortality rate. The relative growth was higher for acquisitive species than that for conservative species. Our results suggest that plant functional traits are important in affecting their growth, and that plant economics spectrum can accurately predict variations in growth rates among species, but its predictions for mortality are weaker.

收稿日期Received: 2022-06-17 接受日期Accepted: 2022-12-05

基金项目: 国家自然科学基金 (32030068)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (32030068).

* 通信作者Corresponding author (eryan@des.ecnu.edu.cn)

Key words community dynamic monitoring; wood trait; ecological strategy; leaf trait; plant economic spectrum; resource competition

Zhang ZK, Li ZY, Yang BY, Sai BL, Yang AN, Zhang L, Mou L, Zheng JY, Jin LW, Zhao Z, Wang WS, Du YC, Yan ER (2023). Functional traits influence the growth and mortality of common woody plants in Dajinshan Island, Shanghai, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 47. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0256

功能性状是植物长期适应外部环境过程中, 在器官或植株水平上形成的一系列相互关联的结构性和功能性特征(Westoby *et al.*, 2002; 刘晓娟和马克平, 2015)。功能性状不仅影响植物个体的适应(Cornelissen *et al.*, 2003), 也很大程度上影响物种的种群特征(Poorter *et al.*, 2008; Prado-Junior *et al.*, 2016), 乃至群落结构与生态系统功能(Garnier *et al.*, 2004; McGill *et al.*, 2006; Kraft *et al.*, 2010; Prado-Junior *et al.*, 2016)。植物功能性状反映了物种在资源利用和分配策略等方面的差异, 植物功能性状变异如何影响物种的生长和存活状况一直是生态学家关心的核心科学问题(Wright *et al.*, 2004; Prado-Junior *et al.*, 2016; Silva *et al.*, 2017)。在全球变化背景下, 研究植物功能性状如何影响物种的生长-死亡权衡(the growth-mortality trade-off), 非常有助于揭示物种定植、生长发育和死亡的生理生态机制(Prado-Junior *et al.*, 2016), 尤其是有助于从植物功能性状视角预测物种相对生长率和死亡率(Yang *et al.*, 2018; He *et al.*, 2022)。

不同植物之间的功能性状差异一定程度上反映了物种在适应各类资源限制过程中的内在差异, 包括扩散限制、资源获取和环境胁迫耐受能力等方面, 这些差异最终可能导致物种间生长-死亡权衡的变化(Shen *et al.*, 2019)。最大树高、叶面积、叶片养分含量、叶厚度、组织密度代表了物种形态结构和生理特征的生态策略, 反映了物种对资源的获取能力和对害虫或机械损伤的抵抗能力, 因此与物种的生长率和死亡率密切相关(Cornelissen *et al.*, 2003; Wright *et al.*, 2004)。组织密度高的物种因每单位的碳投资较高, 所以生长较慢, 但抵抗物理损伤、真菌和病原体侵害的能力较强(Poorter *et al.*, 2008; Kraft *et al.*, 2010; Flores *et al.*, 2014), 从而死亡率较低。比叶面积和叶片养分含量较高的物种, 因其具有较高的资源获取、光合作用和碳净收益的能力, 所以生长率较快, 但是, 由于其具有较高的呼吸速率和叶片周转, 以及高的养分含量, 因此易遭受草食动物和病原体的攻击, 从而死亡率较高(Silva *et al.*, 2017;

Shen *et al.*, 2019)。简言之, 植物功能性状是驱动不同物种生长-死亡权衡的主要内在因素(Reich *et al.*, 2003)。但是, 前期的一些研究表明植物功能性状与物种生长或死亡的关系较弱(Poorter *et al.*, 2008; Paine *et al.*, 2015; Yang *et al.*, 2018), 推测受到多种因素的影响, 如忽略背景环境对植物性状和物种动态关系的影响, 低估种内性状变异(Yang *et al.*, 2018), 忽视物种不同生活史阶段性状的差异(He *et al.*, 2022), 以及缺乏多维性状的整合等。

理解植物功能性状与生长-死亡权衡的关系仍然面临着诸多挑战, 这是因为物种叶片、茎(干)、根等器官的结构性状和化学性状在多维空间上具有共变性或整合性(刘晓娟和马克平, 2015; Yang *et al.*, 2018; He *et al.*, 2020)。物种种群的动态变化不仅受单个性状的影响, 而且由多个性状共同权衡调控(Kraft *et al.*, 2015)。也就是说, 多个功能性状的共同权衡最终影响物种的更新、生长和死亡。为了解多维性状的协变性及其生态后果, 生态学家开创性地根据叶片、干材、根等多器官性状随功能维度的变化, 综合量化出一条连续变化的由功能性状权衡组成的谱带, 即全球植物经济谱(Cornelissen *et al.*, 2003; Wright *et al.*, 2004), 按照植物资源获取的快慢将物种划分为资源获取型和保守型。资源获取型物种位于植物经济谱快投资-快收益的一端, 具有较高的叶片养分含量、叶面积和树高, 其光合能力较强, 能够快速获取资源, 所以生长率较快, 但该类物种防御组织投资较低(干材密度和叶干物质含量较低), 所以死亡率较高(Silva *et al.*, 2017; Shen *et al.*, 2019); 相反, 资源保守型物种位于植物经济谱慢投资-慢收益的一端, 这类物种通常养分含量、光合速率和呼吸速率低, 生长缓慢, 但组织密度和碳投资较高, 具有较高的物理和病虫害抵抗能力, 死亡率较低(Wright *et al.*, 2004)。由此可见, 资源获取型物种和资源保守型物种因采取不同的生态权衡策略, 具有不同的生长率和死亡率(Silva *et al.*, 2017)。

过去10多年, 关于植物功能性状对物种生长-死亡权衡的影响已在热带森林得到检验(Wright

et al., 2004; Prado-Junior *et al.*, 2016; Silva *et al.*, 2017)。这些研究成果极大地推动了对植物经济策略如何塑造物种生长-死亡权衡的认识。然而, 单个性状对物种生长率或死亡率的解释度往往低于50% (Cornelissen *et al.*, 2003; Wright *et al.*, 2004)。功能性状对物种生长-死亡权衡的解释度往往取决于物种的耐阴性与个体大小(Rüger *et al.*, 2012)。由于植物经济谱综合了多维功能性状信息, 推测其能更好地预测物种的生长-死亡权衡变异。尽管有部分学者开展了森林植物经济谱与生长和死亡关系的研究 (Yang *et al.*, 2018; He *et al.*, 2022), 但是不同的功能性状或者整合多维性状对树木的生长和死亡的影响仍有待深入地研究。

为解决以上不足, 本研究在调查上海大金山岛常见木本植物自2016年至2021年的相对生长率和死亡率的基础上, 通过测量与植物光、水分和养分资源利用与竞争相关的9个功能性状, 旨在回答以下科学问题: 1)不同生态策略的功能性状是否能够一致性地预测植物的生长率和死亡率? 2)多维性状构成的植物经济谱是否能够有效地预测种间生长和死亡的差异?

1 材料和方法

1.1 大金山岛植被概况

上海大金山岛(121.41° E、30.69° N)地处杭州湾, 属基岩岛。岛体形态略呈菱形, 东西长为963 m, 南北最宽处437 m, 总面积0.23 km², 最高海拔105.03 m。属于亚热带海洋性气候, 温和湿润, 年平均气温16 °C, 年降雨量1 020 mm (许沼山等, 2021)。土壤为褐色山地黄壤(达良俊等, 2004)。

大金山岛地带性植被为常绿落叶阔叶混交林, 在阳坡和湿润沟谷发育有常绿阔叶林。相对杭州湾周边陆地而言, 大金山岛植被保存相对完好, 但在历史上经受了较强的人类干扰。自1978年驻岛部队撤离后, 植被进入次生演替状态。1993年建立金山三岛海洋生态自然保护区后, 植被得到进一步保护, 植物资源丰富, 发育有东海海岛最典型、最多样的森林群落和最丰富的古树资源, 如红楠(*Machilus thunbergii*)和椿叶花椒(*Zanthoxylum ailanthoides*)古树群, 以及天竺桂(*Cinnamomum japonicum*)等珍稀保护植物。近10多年来, 随着岛上猕猴(*Macaca mulatta*)种群扩大, 通过取食等行为, 对岛上部分物

种如豆梨(*Pyrus calleryana*)、麻栎(*Quercus acutissima*)和青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)等种群的更新产生了较大的负面影响。

1.2 群落动态监测和树木生长与死亡状况调查

2016年7月份, 本研究课题组选取岛上分布最广泛的野桐(*Mallotus tenuifolius*)灌丛、白杜(*Euonymus maackii*)群落、朴树(*Celtis sinensis*)群落、椿叶花椒群落、麻栎群落、小叶女贞(*Ligustrum quihoui*)群落、青冈群落、红楠群落和天竺桂群落, 建立了13个永久固定观测样地, 用以研究植被长期动态。9个群落类型中, 野桐灌丛和青冈群落分布面积最大, 因此, 这两个植被类型中各建立了3个固定样地, 其余植被类型各建立1个固定样地。固定样地面积均为20 m × 20 m。

样地建成后, 调查样地内所有胸径≥1 cm以及高度>1 m的木本植物, 记录物种名称, 目测植株自然高度, 测量距地面1.3 m处胸径, 以及基径、枝下高、叶下高、冠幅、生长状况等, 并在主干距地面1.3 m处喷红漆, 并挂牌标记, 以供后续复测。2021年4月, 进行5年期复查, 对于新出现的胸径≥1 m以及高度>1 m的个体, 进行喷漆、挂牌和记录。

1.3 植物功能性状的测定

选择13个固定样地的26个常见种(表1)为对象, 测量反映植物生长、资源竞争和利用等密切相关的9个功能性状(表2), 包括最大树高、叶干物质含量、比叶面积、单叶面积、叶氮含量、叶磷含量、叶厚度、干材密度和小枝密度。性状测量参考Pérez-Harguindeguy等(2013)的方法。具体如下: 在每个样地, 各物种选择发育良好的3株个体, 每个个体从树冠4个方向用高枝剪采集枝条, 采摘20片成熟且无虫害的健康叶片, 同时用剪刀获取当年生枝条和直径2 cm左右、长度10 cm左右枝条各5段, 用以测定当年生小枝密度和干材密度。样品在野外采集后, 分别装进密封袋中写好标签, 带回实验室。对于叶片, 首先称量叶片鲜质量, 然后使用叶面积仪(LI-3100C, LI-COR, Lincoln, USA)测定单叶面积。之后, 叶片样品置于75 °C烘箱烘48 h后称量干质量, 并计算比叶面积(叶面积/叶干质量)和叶干物质含量(叶干质量/叶鲜质量)。叶片厚度用叶厚仪(JC-YHD-2, 青岛聚创环保集团有限公司, 青岛)测定, 测量时, 避开叶脉均匀选3个点, 用3点的平均值代表叶厚度。对于枝条样品, 去皮之后用排水法

表1 大金山岛26个优势树种信息

Table 1 Summary information of the 26 dominant tree species in Dajingshan Island

物种 Species	科 Family	2016年多度(株) Abundance in 2016 (individual)	2021年多度(株) Abundance in 2021 (individual)	生长率 Growth rate (a ⁻¹)	死亡率 Mortality rate (a ⁻¹)
天竺桂 <i>Cinnamomum japonicum</i>	樟科 Lauraceae	56	64	3.14	0.00
豆梨 <i>Pyrus calleryana</i>	蔷薇科 Rosaceae	10	9	2.14	2.09
白杜 <i>Euonymus maackii</i>	卫矛科 Celastraceae	16	16	1.93	0.00
小叶女贞 <i>Ligustrum quihoui</i>	木犀科 Oleaceae	87	84	4.61	0.70
柃木 <i>Eurya japonica</i>	山茶科 Pentaphragmataceae	148	142	4.34	0.82
楸木 <i>Aralia elata</i>	五加科 Araliaceae	21	20	5.67	0.97
白檀 <i>Symplocos tanakana</i>	山矾科 Symplocaceae	308	290	3.79	1.20
青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	壳斗科 Fagaceae	256	237	4.34	1.53
桑 <i>Morus alba</i>	桑科 Moraceae	39	33	5.49	3.29
算盘子 <i>Glochidion puberum</i>	叶下珠科 Phyllanthaceae	16	13	2.99	4.07
小蜡 <i>Ligustrum sinense</i>	木犀科 Oleaceae	21	17	1.56	4.14
麻栎 <i>Quercus acutissima</i>	壳斗科 Fagaceae	28	22	2.91	4.71
椿叶花椒 <i>Zanthoxylum ailanthoides</i>	芸香科 Rutaceae	37	27	4.26	6.11
柘 <i>Maclura tricuspidata</i>	桑科 Moraceae	67	48	2.61	6.45
朴树 <i>Celtis sinensis</i>	榆科 Ulmaceae	60	41	2.57	7.33
红楠 <i>Machilus thunbergii</i>	樟科 Lauraceae	63	43	0.01	7.35
海桐 <i>Pittosporum tobira</i>	海桐花科 Pittosporaceae	11	7	1.44	8.64
黄连木 <i>Pistacia chinensis</i>	漆树科 Anacardiaceae	11	7	1.55	8.64
野桐 <i>Mallotus tenuifolius</i>	大戟科 Euphorbiaceae	683	430	2.84	8.84
枸骨 <i>Ilex cornuta</i>	冬青科 Aquifoliaceae	13	8	1.59	9.25
胡颓子 <i>Elaeagnus pungens</i>	胡颓子科 Elaeagnaceae	10	5	1.73	12.94
黄檀 <i>Dalbergia hupeana</i>	豆科 Fabaceae	45	21	7.92	14.14
楝 <i>Melia azedarach</i>	楝科 Meliaceae	11	5	5.18	14.59
盐肤木 <i>Rhus chinensis</i>	漆树科 Anacardiaceae	17	7	8.70	16.26
构树 <i>Broussonetia papyrifera</i>	桑科 Moraceae	42	13	4.01	20.91
海州常山 <i>Clerodendrum trichotomum</i>	马鞭草科 Lamiaceae	117	34	8.15	21.90

表2 大金山岛优势树种9种植物功能性状统计学分析

Table 2 Statistical analysis of 9 plant functional traits of dominant species in Dajingshan Island

功能性状 Functional trait	简写 Abbreviation	单位 Unit	平均值 Mean	最大值 Max	最小值 Min	标准差 SD
干材密度 Wood density	WD	g·cm ⁻³	0.56	0.98	0.26	0.13
叶干物质含量 Leaf dry matter content	LDMC	%	0.33	0.50	0.17	0.08
比叶面积 Specific leaf area	SLA	cm ² ·g ⁻¹	182.63	397.55	32.00	79.43
单叶面积 Mean leaf area	MLA	cm ²	55.68	328.68	2.49	64.98
小枝木材密度 Twig wood density	TWD	g·cm ⁻³	0.51	1.19	0.11	0.19
最大树高 Maximum tree height	H	m	11.19	30.00	3.00	6.91
叶厚度 Leaf thickness	LT	mm	0.19	0.70	0.07	0.12
叶片氮含量 Leaf nitrogen content	LNC	g·kg ⁻¹	21.68	34.71	8.81	6.54
叶片磷含量 Leaf phosphorus content	LPC	g·kg ⁻¹	1.57	9.50	0.52	1.88

测定其体积, 随后置于103 °C烘48 h后测定干质量, 计算干材密度(干质量/体积)。烘干后的叶片样品经粉碎过筛后测定氮、磷含量, 氮含量用元素分析仪 (Isoprime vario ISOTOPE cube, Elementar, Jena,

Germany)测定, 磷含量通过钼锑抗比色法测定。

1.4 物种的相对生长率和死亡率计算

根据2016年和2021年两次对13个固定样地的每木调查结果, 量化26个常见种的相对生长率和死亡

率, 具体计算公式如下:

相对生长率(RGR)计算根据方程(1), 首先计算各物种个体水平的相对生长率, 相应物种的个体平均值代表物种水平(Poorter *et al.*, 2008):

$$RGR = \frac{(\ln DBH_2 - \ln DBH_1)}{t_2 - t_1} \times 100\% \quad (1)$$

式中, t_1 为2016年调查的时间, t_2 为2021年复查的时间; DBH_1 为2016年调查个体的胸径, DBH_2 是2021年调查时相应个体的胸径。

死亡率(M)的计算根据Silva等(2017)的方法

$$M = \left[1 - \left(\frac{N_0 - m}{N_0} \right)^{\frac{1}{\Delta t}} \right] \times 100 \quad (2)$$

式中, N_0 为2016年调查的个体数, m 是2021年复查时死亡的个体数, Δt 为5年调查期。

1.5 数据处理和统计分析

首先, 由于13个植物群落分布于大金山岛西部、中部和东部三大区块, 每个区块的地形条件差异较大, 且不同物种生长和死亡率存在差异, 因此采用线性混合效应模型控制各类地形因子和物种间差异对生长和死亡的影响, 以分析独立于空间、地形因素和物种间差异对生长和死亡率的影响。将性状作为固定效应, 样地编号和物种编号作为随机效应解释物种死亡和生长率的差异。公式如下:

$$y = \beta_0 + \beta_1 \text{trait} + \varepsilon_{\text{plot}} + \varepsilon_{\text{species ID}} + \varepsilon_{\text{residual}} \quad (3)$$

式中, y 为物种的死亡率或生长率, β_0 是截距, β_1 是性状(triat)的回归系数, $\varepsilon_{\text{plot}}$ 和 $\varepsilon_{\text{species ID}}$ 为随机因子样地和物种编号, $\varepsilon_{\text{residual}}$ 代表误差。在分析之前首先对数据进行转化以满足正态分布, 对不符合正态分布

的数据进行对数转化, 混合线性模型在“nlme”包中完成。

采用系统发育主成分分析(PPCA)构建植物经济谱, PPCA在进行主成分分析时考虑了物种间的系统发育效应, 因此, 可以消除物种间由于历史进化对系统发育依赖性的影响(Shen *et al.*, 2019)。用“phytools”包中的 `phyl.pca` 函数进行PPCA分析(Revell, 2012), 定量9个功能性状的协同变化, 根据各物种在PPCA轴上的载荷判定其经济策略。为探讨物种经济策略与相对生长率和死亡率的关系, 采用一元线性回归检验物种死亡率和相对生长率分别与植物性状PPCA第一主成分得分间的关系。以上所有分析运用R 4.0.3完成。

2 结果

2.1 植物功能性状与物种相对生长率和死亡率的关系

线性混合效应模型分析表明, 26个常见种的比叶面积和叶氮含量均与相对生长率显著正相关。相反, 叶片厚度、叶干物质含量和小枝密度与相对生长率显著负相关。但是, 最大树高、叶磷含量与相对生长率无显著相关关系(表3)。

对于死亡率而言, 仅有干材密度和小枝密度与其显著负相关, 其他5个功能性状与死亡率无显著相关性。

2.2 植物经济谱及其与物种生长率和死亡率的关系

26个常见木本植物功能性状的系统发育主成分分析表明, 前两个主成分轴累计解释了性状变异的

表3 大金山岛常见植物功能性状与相对生长率和死亡率的关系

Table 3 Relationship between plant functional traits and relative growth rates and mortality rates of common species in Dajinshan Island

功能性状 Functional trait	相对生长率 Relative growth rate (%)			相对死亡率 Relative mortality rate (%)		
	估计值 Estimate	误差 Error	p	估计值 Estimate	误差 Error	p
干材密度 Wood density	-0.28	0.15	0.07	-0.29	0.14	0.05
叶干物质含量 Leaf dry matter content	-0.50	0.14	0.00	-0.26	0.14	0.07
小枝木材密度 Twig wood density	-0.37	0.14	0.01	-0.37	0.14	0.01
比叶面积 Specific leaf area	0.46	0.14	0.00	0.03	0.03	0.42
单叶面积 Mean leaf area	0.28	0.15	0.07	0.05	0.03	0.09
叶厚度 Leaf thickness	-0.31	0.15	0.04	0.00	0.03	0.98
最大树高 Maximum tree height	0.11	0.15	0.49	0.01	0.03	0.64
叶片氮含量 Leaf nitrogen content	0.37	0.15	0.02	0.03	0.03	0.37
叶片磷含量 Leaf phosphorus content	-0.01	0.15	0.97	0.01	0.03	0.77

加粗数字代表 $p < 0.05$ 。

Bold figures represent $p < 0.05$.

56.62% (图1A), 其中, 第一主成分轴解释了性状变异的43.49%, 第二主成分轴解释了其变异的13.13%。第一主成分轴正向的物种拥有高比叶面积、单叶面积、叶氮磷含量, 反映了较高的光竞争能力和养分合成能力。因此, 第一轴表征了植物的叶片经济谱, 正向为获取型一端, 典型物种包括海州常山(*Clerodendrum trichotomum*)、椴木(*Aralia elata*)、楝(*Melia azedarach*)和椿叶花椒等。相反, 第一轴负向一端物种具有较高的枝条和干材密度、叶

干物质含量和叶厚度, 反映了保守型策略, 如柘(*Maclura tricuspidata*)、小叶女贞、铃木(*Eurya japonica*)、海桐(*Pittosporum tobira*)、青冈和枸骨(*Ilex cornuta*)等物种。

如图1B和图1C所示, 物种在经济谱上的点位得分与相对生长率显著正相关, 解释率为32.8%, 与死亡率无显著相关关系, 也就是说, 物种的经济策略越为保守型, 其相对生长率越低, 反之, 经济策略越为获取型, 则相对生长率越高。

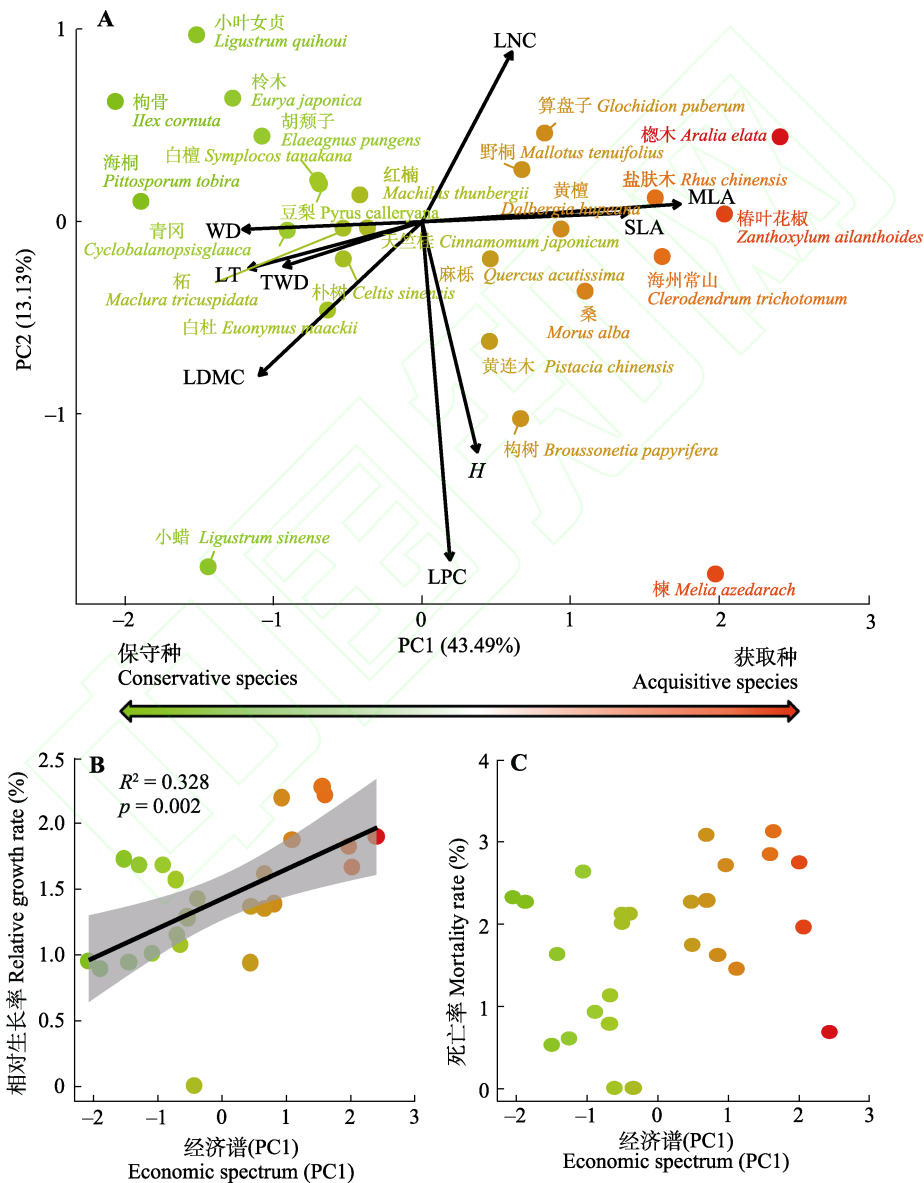


图1 大金山岛26个物种植物经济谱(A)及其系统发育主成分(PC)得分与物种相对生长率(B)和死亡率(C)的关系。回归线阴影部分为95%的置信区间。H, 最大树高; LDMC, 叶干物质含量; LNC, 叶氮含量; LPC, 叶磷含量; LT, 叶厚度; MLA, 单叶面积; SLA, 比叶面积; TWD, 小枝密度; WD, 干材密度。

Fig. 1 Plant economics spectrum of 26 species in Dajinshan Island (A) and the relationship of the phylogenetic principal component (PC) analysis score in the economics spectrum with each of relative growth rate (B) and mortality rate (C). The shadow of the regression line is the 95% confidence interval. H, maximum tree height; LDMC, leaf dry mass content; LNC, leaf nitrogen content; LPC, leaf phosphorus content; LT, leaf thickness; MLA, mean leaf area; SLA, specific leaf area; TWD, twig wood density; WD, wood density.

3 讨论

3.1 植物功能性状对物种相对生长率的影响

分析植物性状对生长率的影响有助于更好地理解物种的生存策略。本研究发现, 组织密度(干材密度、小枝密度和叶干物质含量)与相对生长率呈负相关关系。干材密度可预测物种的光资源利用能力(Rüger *et al.*, 2012)。研究表明, 高密度干材意味着单位体积茎干的碳投资高; 同时, 边材密度高也意味着导水率低, 从而整体上增加了光合作用碳的投资成本(Chave *et al.*, 2009), 最终导致高干材密度物种的生长率较慢。与此相反, 低密度干材的物种优先考虑短期碳收益, 即在碳分配时, 通过牺牲维护成本和死亡率为代价实现快速生长(Rüger *et al.*, 2012)。叶干物质含量代表叶器官的组织密度, 叶干物质含量高意味着低的叶肉和表皮以及养分含量, 但是高的维管组织和厚壁组织(Kazakou *et al.*, 2006), 这些功能特性虽然有利于建成更坚强的组织结构, 但是以牺牲生长方面的投资为代价(Wright *et al.*, 2004), 因此, 叶干物质含量与生长率负相关。

本研究结果表明, 比叶面积和叶氮含量是决定物种生长率的关键性状。大金山岛植物叶经济性状与物种相对生长率的显著正相关关系与在热带森林的研究结果(Baltzer *et al.*, 2008; Poorter *et al.*, 2008; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013)一致。比叶面积和叶氮含量是植物叶经济谱的重要构成性状, 综合反映了物种的碳固定和养分利用能力(Wright *et al.*, 2004)。高的比叶面积有利于加快细胞间CO₂扩散速率, 增加光子通过率, 提高光合作用和呼吸速率, 从而促进生长率(Poorter *et al.*, 2009; Chaturvedi *et al.*, 2013)。其次, 氮是光合作用的关键酶——核酮糖-1,5-二磷酸羧化加氧酶(Rubisco)中的重要成分, Rubisco含有约60%叶片可溶性蛋白, 通常被认为是生物量生产最重要的限制因素(Nijs *et al.*, 1995)。大量研究表明, 增加叶片氮含量将增加光合化合物的投资, 例如类囊体蛋白质和卡尔文循环酶(Chaturvedi *et al.*, 2013)。因此, 叶片氮含量决定叶绿素含量, 与净光合速率相关, 从而显著影响植物的生长率。

3.2 植物功能性状对物种死亡率的影响

树木死亡是森林群落更新的重要环节, 是一个重要而复杂的生态过程。本研究表明, 小枝密度和

干材密度与物种死亡率显著负相关, 而其余性状与死亡率均无显著关联性, 这可能是因为植物的组织密度随养分可利用性和干扰程度的变化较为稳定, 因此, 可更好地预测物种死亡率(Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013)。干材密度与整株植物表型和功能直接相关(Cornelissen *et al.*, 2003)。高的干材密度可减少干旱引起的水力栓塞、病原体和真菌攻击以及机械损伤等风险(Kraft *et al.*, 2010), 从而降低物种的死亡率。低的干材密度往往意味着更多的营养生长投资, 防御能力较低, 寿命较短, 所以增加物种死亡率(Chave *et al.*, 2009)。

本研究中, 叶干物质含量对物种死亡率边缘显著($p = 0.07$)。叶干物质含量是植物叶片水平的组织密度, 直接反映植物在叶片器官上碳资源的投资收益权衡, 与植物的生长和存活状态密切相关(Ali *et al.*, 2019)。叶干物质含量高的物种拥有较多的保护结构和化学成分, 富含(半)纤维素、不溶性糖木质素和次生化合物, 所以抵抗物理损伤和病虫害的能力较强, 死亡率就较低(Kazakou *et al.*, 2006)。

此外, 本研究发现, 多数功能性状不能预测物种死亡率, 这与先前的研究结果(Poorter *et al.*, 2008; Martinez-Vilalta *et al.*, 2010; Shen *et al.*, 2019)一致。植物功能性状对物种死亡率变异解释率低的原因可能有以下几个方面: 首先, 准确获取物种死亡率相对困难, 树木死亡是随机且缓慢的过程, 需要大样本量和长时间的评估才更为可靠(Poorter *et al.*, 2008)。其次, 种间死亡率的差异不仅仅由其功能性状决定, 也与生长环境相关, 例如地形、土壤水分和养分等, 也与其他生物因素有关, 例如邻体竞争、病原菌和食草动物介导的负密度制约等(Wright *et al.*, 2010), 采用种间平均性状值可能掩盖了种内性状可塑性对物种死亡的影响。

3.3 植物经济谱对物种生长-死亡权衡的预测性

植物功能性状间存在内在联系, 多个性状的权衡方式决定着物种的最优适合度, 进而影响物种的生长死亡等种群统计特征(Violle *et al.*, 2007; 刘晓娟和马克平, 2015; 李艳朋等, 2021)。本研究基于9个叶片和木质性状权衡关系所建立的植物经济谱, 较好地预测了26个物种生长率变异特征, 该结果表明, 植物功能策略权衡关系是影响物种生长的关键(Westoby & Wright, 2006; Kraft *et al.*, 2010), 但对物

种的死亡率影响较弱。本研究中, 位于植物经济谱保守端的物种具有较高的干材密度、小枝密度和叶干物质含量, 如红楠、天竺桂、青冈等物种, 这类物种多为演替后期种, 通过构造防御性更强的结构组织而获益, 表现出较慢的生长率。与此相反, 位于植物经济谱获取端的物种多为演替前期种, 例如盐肤木(*Rhus chinensis*)、海州常山、楝、桑(*Morus alba*)等, 一般具有较高的资源获取能力(较高比叶面积、叶面积、叶氮含量), 生长较快。

总体而言, 以上格局与生活史理论相符, 即资源获取型物种具有较高的光合作用和呼吸速率(高的比叶面积和叶氮磷含量), 生长迅速(Pianka, 1970; Poorter *et al.*, 2008)。相反, 生长缓慢的资源保守型物种组织密度较高(叶干物质含量和干材密度较高), 有利于抵御环境胁迫和病虫害入侵, 生长率较低(Poorter & Bongers, 2006; Poorter *et al.*, 2008)。

4 结论

本研究表明, 大金山岛植物功能性状对物种相对生长率变异的解释度高于对死亡率变异的解释度, 与光资源竞争、养分获取和组织构造相关的叶面积、比叶面积、叶氮含量和干材密度均能较好地预测物种的生长率, 但是, 仅与组织构造相关的干材密度可解释物种死亡率的变异。总体上, 资源获取型物种比保守型物种具有更高的相对生长率。物种间种群统计特征的差异是植物对光、水和养分资源竞争中功能经济策略权衡的结果。本研究的不足之处是对植物生长和死亡的监测仅为5年, 这对森林木本植物而言是不能充分地捕捉到其种群统计特征的全貌。物种的生长和死亡在不同的生活史阶段差异较大, 性状和种群特征关系随植株大小变化而变化。因此, 未来的研究需考虑不同生活史阶段, 性状的测量过程中需考虑植物与光照和水分相关联的生理性状, 同时结合生境特征、其他生物要素和干扰, 从功能性状权衡视角, 综合多要素深入探讨影响森林植物生长和死亡的生态学机制。

致谢 感谢上海市金山区财政项目资助, 感谢新疆大学何东副教授、华东师范大学刘翔宇、尹芳、宋彦君、朱丹妮、苏田、妥彬、李亮、朱晓彤、梁启明、郑丽婷、郭超、许滔山、Umar Aftab等人在野外工作中的帮助。

参考文献

- Ali AM, Darvishzadeh R, Shahi KR, Skidmore A (2019). Validating the predictive power of statistical models in retrieving leaf dry matter content of a coastal wetland from a Sentinel-2 Image. *Remote Sensing*, 11, 1936. DOI: 10.3390/rs11161936.
- Baltzer JL, Davies SJ, Bunyavejchewin S, Noor NSM (2008). The role of desiccation tolerance in determining tree species distributions along the Malay-Thai Peninsula. *Functional Ecology*, 22, 221-231.
- Chaturvedi RK, Raghubanshi AS, Singh JS (2013). Relative effects of different leaf attributes on sapling growth in tropical dry forest. *Journal of Plant Ecology*, 7, 544-558.
- Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis SL, Swenson NG, Zanne AE (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12, 351-366.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, ter Steege H, Morgan HD, van der Heijden MGA, Pausas JG, Poorter H (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335-380.
- Da LJ, Yang YC, Chen YP (2004). The diversity of plant community on Dajinshan Island, Shanghai. *Journal of Chinese Urban Forestry*, 2(3), 22-25. [达良俊, 杨永川, 陈燕萍 (2004). 上海大金山岛的自然植物群落多样性. 城镇绿化, 2(3), 22-25.]
- Flores O, Hérault B, Delcamp M, Garnier É, Gourlet-Fleury S (2014). Functional traits help predict post-disturbance demography of tropical trees. *PLoS ONE*, 9, e105022. DOI: 10.1371/journal.pone.0105022.
- Garnier E, Cortez J, Billès G, Navas ML, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A, Neill C, Toussaint JP (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 2630-2637.
- He PC, Lian JY, Ye Q, Liu H, Zheng Y, Yu KL, Zhu SD, Li RH, Yin DY, Ye WH, Wright IJ (2022). How do functional traits influence tree demographic properties in a subtropical monsoon forest? *Functional Ecology*, 36, 3200-3210.
- He NP, Li Y, Liu CC, Xu L, Li MX, Zhang JH, He JS, Tang ZY, Han XG, Ye Q, Xiao CW, Yu Q, Liu SR, Sun W, Niu SL, *et al.* (2020). Plant trait networks: improved resolution of the dimensionality of adaptation. *Trends Ecology Evolution*, 35, 908-918.
- Kazakou E, Vile D, Shipley B, Gallet C, Garnier E (2006). Co-variations in litter decomposition, leaf traits and plant growth in species from a Mediterranean old-field succession. *Functional Ecology*, 20, 21-30.
- Kraft NJB, Metz MR, Condit RS, Chave J (2010). The relationship between wood density and mortality in a global

- tropical forest data set. *New Phytologist*, 188, 1124-1136.
- Li YP, Ni YL, Xu H, Lian JY, Ye WH (2021). Relationship between variation of plant functional traits and individual growth at different vertical layers in a subtropical evergreen broad-leaved forest of Dinghushan. *Biodiversity Science*, 29, 1186-1197. [李艳朋, 倪云龙, 许涵, 练璐愉, 叶万辉 (2021). 鼎湖山亚热带常绿阔叶林植物功能性状变异与不同垂直层次个体生长的关联. *生物多样性*, 29, 1186-1197.]
- Liu XJ, Ma KP (2015). Plant functional traits—Concepts, applications and future directions. *Scientia Sinica (Vita)*, 45, 325-339. [刘晓娟, 马克平 (2015). 植物功能性状研究进展. *中国科学: 生命科学*, 45, 325-339.]
- Martínez-Vilalta J, Mencuccini M, Vayreda J, Retana J (2010). Interspecific variation in functional traits, not climatic differences among species ranges, determines demographic rates across 44 temperate and Mediterranean tree species. *Journal of Ecology*, 98, 1462-1475.
- McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 178-185.
- Nijs I, Behaeghe T, Impens I (1995). Leaf nitrogen content as a predictor of photosynthetic capacity in ambient and global change conditions. *Journal of Biogeography*, 22, 177-183.
- Paine CET, Amisshah L, Auge H, Baraloto C, Baruffol M, Bourland N, Bruelheide H, Daïnou K, de Gouvenain RC, Doucet JL, Doust S, Fine PVA, Fortunel C, Haase J, Holl KD, *et al.* (2015). Globally, functional traits are weak predictors of juvenile tree growth, and we do not know why. *Journal of Ecology*, 103, 978-989.
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE, Urcelay C, Veneklaas EJ, Reich PB, Poorter L, Wright IJ, *et al.* (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167-234.
- Pianka ER (1970). On r- and K-selection. *The American Naturalist*, 104, 592-597.
- Poorter H, Niinemets Ü, Poorter L, Wright IJ, Villar R (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, 182, 565-588.
- Poorter L, Bongers F (2006). Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 87, 1733-1743.
- Poorter L, Wright SJ, Paz H, Ackerly DD, Condit R, Ibarra-Manríques G, Harms KE, Licona JC, Martínez-Ramos M, Mazer SJ, Muller-Landau HC, Peña-Claros M, Webb CO, Wright IJ (2008). Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology*, 89, 1908-1920.
- Prado-Junior JA, Schiavini I, Vale VS, Raymundo D, Lopes SF, Poorter L (2016). Functional traits shape size-dependent growth and mortality rates of dry forest tree species. *Journal of Plant Ecology*, 10, 895-906.
- Reich PB, Wright IJ, Cavender-Bares J, Craine JM, Oleksyn J, Westoby M, Walters MB (2003). The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 164, S143-S164.
- Revell LJ (2012). Phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 217-223.
- Rüger N, Wirth C, Wright SJ, Condit R (2012). Functional traits explain light and size response of growth rates in tropical tree species. *Ecology*, 93, 2626-2636.
- Shen Y, Umaña MN, Li WB, Fang M, Chen YX, Lu HP, Yu SX (2019). Coordination of leaf, stem and root traits in determining seedling mortality in a subtropical forest. *Forest Ecology and Management*, 446, 285-292.
- Silva MAM, de Vasconcelos Freitas Pinto A, do Nascimento LM, Lins-e-Silva ACB, de Lima ALA, de Sá Barretto Sampaio EV, Rodal MJN (2017). Traits and functional strategies as predictors of demographic variations over a chronosequence. *Brazilian Journal of Botany*, 40, 761-770.
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier EJO (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882-892.
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ (2002). Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 125-159.
- Westoby M, Wright IJ (2006). Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 261-268.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, *et al.* (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821-827.
- Wright SJ, Kitajima K, Kraft NJB, Reich PB, Wright IJ, Bunker DE, Condit R, Dalling JW, Davies SJ, Díaz S, Engelbrecht BMJ, Harms KE, Hubbell SP, Marks CO, Ruiz-Jaen MC, *et al.* (2010). Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. *Ecology*, 91, 3664-3674.
- Xu MS, Zhu XT, Wang WS, Du YC, Wang YY, Liang QM, Zheng LT, Yan ER (2022). Vegetation classification and mapping of Dajinshan Island: a grid inventory-based approach. *Guihaia*, 42, 1273-1283. [许谔山, 朱晓彤, 王万胜, 杜运才, 汪彦颖, 梁启明, 郑丽婷, 阎恩荣 (2022). 上海大金山岛植被分类与制图——基于网格化清查方法. *广西植物*, 42, 1273-1283.]
- Yang J, Cao M, Swenson NG (2018). Why functional traits do not predict tree demographic rates. *Trends in Ecology & Evolution*, 33, 326-336.

责任编辑: 陈磊 责任编辑: 乔鲜果