



热带珊瑚岛不同生活型植物叶片性状及其生态适应性意义

覃张芬, 汤松波, 旷远文, 温达志, 王俊

引用本文:

覃张芬, 汤松波, 旷远文, 温达志, 王俊. 热带珊瑚岛不同生活型植物叶片性状及其生态适应性意义[J]. 热带亚热带植物学报, 2022, 30(6): 855-012-1.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4526>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

[滨豇豆的生态生物学特征](#)

Ecological and Biological Characteristics of *Vigna marina*

热带亚热带植物学报. 2019, 27(1): 83-89 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3923>

[三种适生植物对热带珊瑚岛胁迫生境的生理生化响应](#)

Physiological and Biochemical Responses of Three Species to Environment Stresses of Tropical Coral Islands

热带亚热带植物学报. 2017, 25(6): 562-568 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3755>

[热带滨海植物红厚壳的抗逆生物学特性](#)

Stress Resistance Characteristics of *Calophyllum inophyllum*, A Tropical Beach Plant

热带亚热带植物学报. 2019, 27(4): 391-398 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4043>

[黔中喀斯特9种木质藤本叶功能性状研究](#)

Studies on Leaf Functional Traits of Nine Woody Lianas in the Karst Area of Central Guizhou Province

热带亚热带植物学报. 2021, 29(5): 455-464 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4328>

[水氮处理对岛礁植物假茉莉生理适应性的影响](#)

Effects of Water and Nitrogen Treatment on Physiological Adaptability of Island Reef Plant *Clerodendrum inerme*

热带亚热带植物学报. 2020, 28(4): 403-410 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4172>

向下翻页, 浏览PDF全文

热带珊瑚岛不同生活型植物叶片性状及其生态适应性意义

覃张芬^{1,2}, 汤松波^{1,2}, 旷远文¹, 温达志¹, 王俊^{1*}

(1. 中国科学院华南植物园, 中国科学院海岛与海岸带生态恢复重点实验室, 广东省应用植物学重点实验室, 广州 510650; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 为探究热带珊瑚岛植物对高温、高光照、土壤贫瘠生境的适应性, 对热带珊瑚岛不同生活型植物叶片功能性状及其生态适应策略差异进行研究。结果表明, 不同生活型植物叶片全 N、纤维素含量, C/N、水分利用效率和比叶面积存在显著差异; 叶片功能性状间的显著相关性表明植物在资源分配和生长投资间存在权衡; 不同物种在珊瑚岛生境中采取不同的生态策略, 且呈现明显趋异性。在热带珊瑚岛植被恢复实践中, 可优先选择的乔木树种为抗风桐(*Pisonia grandis*), 灌木为银毛树(*Tournefortia argentea*), 但同时要防范飞机草(*Chromolaena odorata*)、李花虻蜚菊(*Wollastonia biflora*)和南美虻蜚菊(*Sphagneticola trilobata*)的扩张。

关键词: 珊瑚岛; 叶片功能性状; 适应性; 生态策略

doi: 10.11926/jtsb.4526

Leaf Traits and Their Ecological Adaptability of Different Life-form Plants in Tropical Coral Islands

QIN Zhangfen^{1,2}, TANG Songbo^{1,2}, KUANG Yuanwen¹, WEN Dazhi¹, WANG Jun^{1*}

(1. South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences; Key Laboratory of Island and Coastal Zone Ecological Restoration, Guangdong Provincial Key Laboratory of Applied Botany, Guangzhou 510650, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: In order to understand the ecological adaptability of plant species to high temperature, intense radiation and deficit soil in tropical coral islands, the differences of leaf functional traits and the ecological strategies among different life forms of plants grown on coral island were studied. The results showed that there were significant differences in total N, cellulose concentrations, leaf C/N ratios, water use efficiency and specific leaf area among the life forms, and there were significant correlations among leaf function traits, indicating trade-offs between resource allocation and growth investment of the plants. Plant species exhibited significantly different and divergent ecological strategies grown in the coral islands. In the practice of vegetation restoration in coral island, plant species like *Pisonia grandis* and *Tournefortia argentea* could be preferentially adopted, but herb like *Wollastonia biflora*, *Chromolaena odorata* and *Sphagneticola trilobata* should be strictly monitored to avoid their expansion.

Key words: Coral Island; Leaf functional trait; Adaptability; Ecological strategy

收稿日期: 2021-09-14

接受日期: 2021-12-14

基金项目: 国家重点研发计划项目(2021YFC3100403); 中国科学院战略性先导科技专项(XDA13020601, XDA13020604); 科技基础资源调查专项(2018FY100107); 广东省科技计划项目(2019B121201005)资助

This work was supported by the National Key Research and Development Program of China (Grant No. 2021YFC3100403), the Strategic Priority Research Program of Chinese Academy of Sciences (Grant No. XDA13020601, XDA13020604); the Special Project of Science and Technology Basic Resources Investigation (Grant No. 2018FY100107); and the Project for Science and Technology in Guangdong (Grant No. 2019B121201005).

作者简介: 覃张芬(1995 生), 女, 硕士研究生, 主要研究方向为森林生态学和环 境生态学。E-mail: qinzf@scbg.ac.cn

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: wxj@scbg.ac.cn

社会经济的快速发展导致人类需求与资源供给之间的矛盾日益突出^[1]。植被作为热带珊瑚岛重要的资源,具有供给、调节、文化和支持等生态系统服务功能^[2]。由于珊瑚岛独特的地理位置,其植被生境具有异质性、独立性、独特性和脆弱性特点^[3]。环境胁迫下植物在叶片功能性状呈现系列变化特征。研究珊瑚岛植物对特殊生境的适应性机理可为其植被恢复和生态服务功能的维持提供重要参考依据^[2,4]。

叶片作为连接植物与外界环境的重要桥梁,其功能性状与资源获取、光合产物分配密切相关。不同性状间的关联在一定程度上能反映植物在不同生境中的适应策略^[5]。叶片比叶面积(specific leaf area, SLA)与资源(光和水)获取密切相关,影响光合速率,并指示植物碳(C)获取策略,通常,低 SLA 适应于养分贫瘠、干旱的生境,高 SLA 表征植物具有较强的养分保持能力^[6]。叶片元素化学计量特征,尤其是碳(C)、氮(N)、磷(P)计量比能反映植物的资源获取策略^[7],并指示叶片结构和代谢投资间的平衡关系。植物在生长过程中可以通过改变元素化学计量特性来适应生境变化,如高生长速率的植物具有较高的 C/N 和低 N/P、C/P^[8]。植物叶片的 C/N、C/P 常用于表征 N、P 利用效率^[9]。当 N/P < 14 (以质量计算)时,表示植物生长受 N 限制, N/P > 16 表示植物生长受 P 限制; 14 < N/P < 16 表示植物生长受 N、P 共同限制^[10]。水分利用效率(water use efficiency, WUE)与植物生长、发育和繁殖密切相关,广泛用于评估植物对环境的适应能力^[11]。纤维素(cellulose)是植物细胞壁的重要组成部分,对植物抵抗水分胁迫等具有重要意义^[12-13]。叶片功能性状间的关系在植物生态策略的权衡或协同中起调控作用,如叶经济谱中,植物在弱光、干旱或资源匮乏的生境中往往通过降低 SLA 和提高养分含量并采取资源保守策略来增强适应性^[14-25]。

我国南海海域珊瑚岛分布广泛,但岛上植被类型相对简单,且优势种明确^[16]。目前,已有从叶片功能性状变化特征角度探究植物对珊瑚岛生境适应的生理生态策略的研究,但多局限于单一物种^[17-18]。不同生活型(乔、灌、草)植物对珊瑚岛特殊生境的适应机制是否存在差异还有待深入研究。本研究选取了西沙群岛中 8 种优势植物,测定了其常见的叶片功能性状,以探究不同生活型植物叶片性状的差异性和相关性,为揭示不同生活型植物对

珊瑚岛生境的适应策略和珊瑚岛植被恢复实践提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 样地概况

西沙群岛是中国南海群岛占地面积最大、生物多样性高及受环境变化较为敏感的区域,该地区受热带季风海洋性气候的影响,干湿季分明,雨季一般为 6—11 月,全年降雨量约 1 500 mm,由于受风吹及强烈光照等因素影响,蒸发量约为降雨量 2 倍,2—3 月蒸发量甚至是降雨量 10 倍之多^[19]。珊瑚岛土壤由磷质石灰土和滨海盐土(海边冲积珊瑚砂)等组成,粗砂粒多,缺乏粘粒,硅、铁、铝等元素含量低,钙、磷,盐分含量高,呈强碱性(pH 8.0~9.5)^[20]。

1.2 方法

从《中国植物志》(<http://www.iplant.cn/frps>)确定岛上 8 种优势植物的科、属、种、生活型和生活史等信息(表 1)。每种植物至少选取 5 株植株,采集 50 片完全伸展、完整且生长良好的成熟功能叶片带回实验室。将新鲜叶片擦除灰尘后,选取 10 片完整叶片用叶面积仪(Li-3000A, Li-Cor, Lincoln, NE, USA)测定叶面积(leaf area, LA, cm²),然后于 105 °C 杀青,65 °C 下烘干,称取叶片干质量(leaf dry weight, LDW, g),计算比叶面积(SLA, cm²/g)=LA/LDW。

剩余叶片经干燥、研磨、过筛,用于测定全碳(C)、全氮(N)、全磷(P)和纤维素含量。全 C 含量采用重铬酸钾-硫酸氧化法测定,全 N 含量采用靛酚蓝比色法测定,全 P 含量定采用钼锑抗比色法测定^[21]。用同位素质谱仪(Thermo Finnigan, North Pod Waltham, 美国)测定叶片同位素比值($\delta^{13}\text{C}$),根据 Huang 等^[22]的方法计算植物的水分利用效率(WUE)。

1.3 数据分析

分别采用 Shapiro-Wilk 和 Levene 检验对数据进行正态性检验和方差齐性分析检验。采用单因素方差分析比较不同物种叶片功能性状的差异;采用 Pearson 相关系数分析叶片性状间的相关性;采用主成分分析(principal component analysis, PCA)对不同物种叶片性状进行排序分析。数据处理和可视化均采用软件 R 4.0.2 完成。显著性水平为 $P < 0.05$ 。

表 1 珊瑚岛 8 种代表性物种基本信息

Table 1 Information of eight species in tropical Coral Islands, China

序号 No.	植物 Species	科 Family	属 Genus	生活型 Life form	生活史 Life history
1	抗风桐 <i>Pisonia grandis</i>	紫茉莉科 Nyctaginaceae	腺果藤属 <i>Pisonia</i>	乔木 Arbor	多年生 Perennial
2	橙花破布木 <i>Cordia subcordata</i>	紫草科 Boraginaceae	破布木属 <i>Cordia</i>	乔木 Arbor	多年生 Perennial
3	草海桐 <i>Scaevola taccada</i>	草海桐科 Goodeniaceae	草海桐属 <i>Scaevola</i>	灌木 Shrub	多年生 Perennial
4	银毛树 <i>Tournefortia argentea</i>	紫草科 Boraginaceae	紫丹属 <i>Tournefortia</i>	灌木 Shrub	多年生 Perennial
5	海人树 <i>Suriana maritima</i>	海人树科 Suriana	海人树属 <i>Suriana</i>	灌木 Shrub	多年生 Perennial
6	李花螞蟥菊 <i>Wollastonia biflora</i>	菊科 Compositae	李花螞蟥菊 <i>Wollastonia</i>	草本 Herb	多年生 Perennial
7	飞机草 <i>Chromolaena odorata</i>	菊科 Compositae	飞机草属 <i>Chromolaena</i>	草本 Herb	多年生 Perennial
8	南美螞蟥菊 <i>Sphagneticola trilobata</i>	菊科 Compositae	螞蟥菊属 <i>Sphagneticola</i>	草本 Herb	多年生 Perennial

2 结果和分析

2.1 不同生活型植物叶片性状

3 种生活型植物叶片的全 C 含量为 401.47~419.82 mg/g, 乔木叶片的全 N 含量 (28.28 mg/g) 明显高于灌木叶片 (15.98 mg/g), 叶片的全 P 含量为 2.72~3.07 mg/g。3 种生活型植物叶片的 C/P、N/P 和全 C、全 P 含量差异不显著, C/P 为 142.71~167.43, N/P 为 3.30~10.02。但 C/N 在 3 种生活型植物中差异显著, 以灌木最高 (26.95), 乔木最低 (14.21)。乔木与灌

木叶片的纤维素和全 N 含量及 SLA、WUE 差异显著, 乔木与草本叶片的 C/N、WUE 差异显著, 灌木与草本的 SLA、C/N 和全 N 含量差异显著 (图 1)。

2.2 叶片性状间的相关性

从表 2 可见, 叶片的 C/N 与 WUE、全 C 含量呈显著正相关, 与 SLA、全 N 含量和 N/P 呈极显著负相关; WUE 与全 N 含量呈极显著负相关。C/P 与 N/P、纤维素含量呈极显著正相关, 与全 C、全 P 含量呈极显著负相关。纤维素含量与全 C、全 P 含

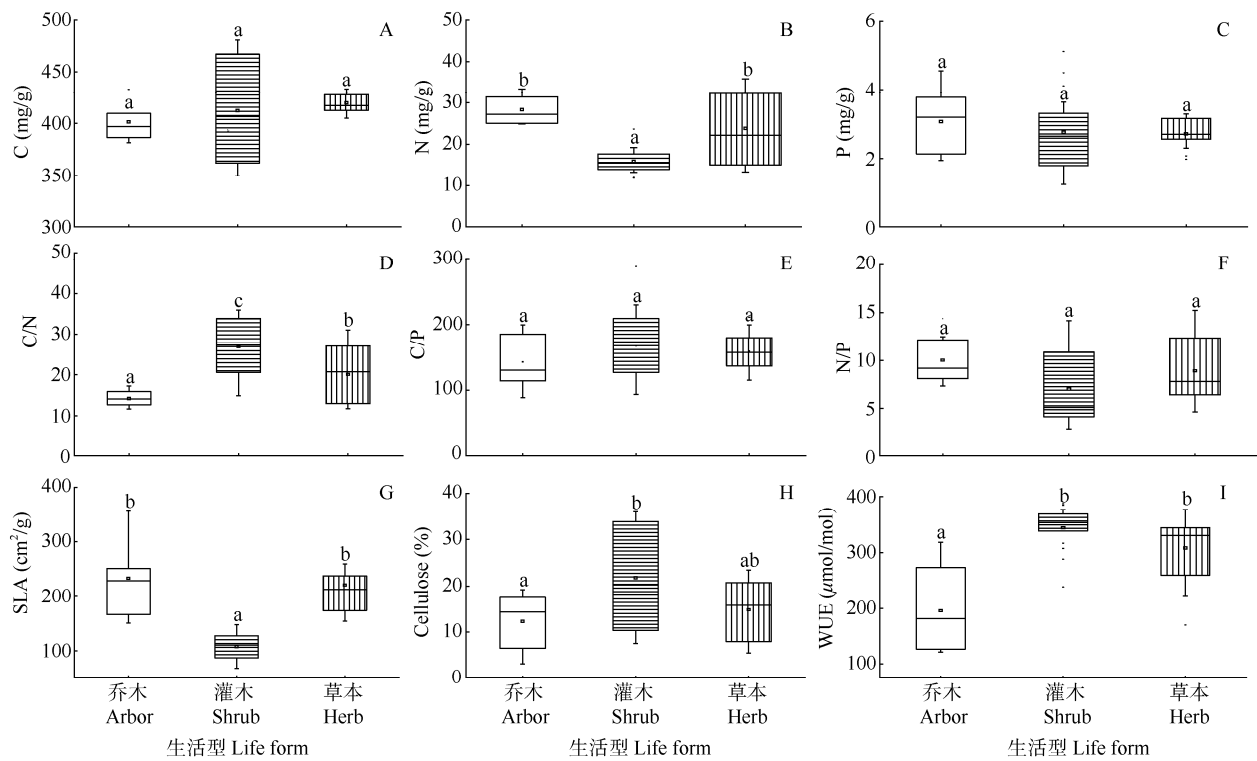


图 1 珊瑚岛不同生活型植物叶片性状的比较。柱上不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。SLA: 比叶面积; Cellulose: 纤维素; WUE: 水分利用效率; C: 全碳; N: 全氮; P: 全磷。下同

Fig. 1 Comparison of leaf functional traits among different life forms in coral islands. Different letters upon column indicate significant differences at 0.05 level. SLA: Specific leaf area; Cellulose: Cellulose; WUE: Water use efficiency; C: Total carbon; N: Total nitrogen; P: Total phosphorus. The same below

量和 SLA 呈极显著负相关。叶片全 C 含量与 N/P 呈极显著负相关, 与全 P 含量呈极显著正相关。全 P

含量与 N/P 呈极显著负相关。SLA 与全 N 含量呈极显著正相关, 叶片全 N 与 N/P 呈极显著正相关。

表 2 植物叶片性状间的相关性

Table 2 Correlations of leaf traits of coral island plants

性状 Trait	N	N/P	SLA	P	C	Cellulose	C/P	WUE
N/P	0.69***							
SLA	0.67***	0.37*						
P	0.04	-0.62***	0.10					
C	-0.18	-0.58***	0.11	0.65***				
Cellulose	-0.21	0.22	-0.58***	-0.50***	-0.64***			
C/P	-0.12	0.59***	-0.20	-0.90***	-0.50***	0.50***		
WUE	-0.50***	-0.19	-0.32*	-0.22	0.10	-0.34*	-0.30*	
C/N	-0.91***	-0.81***	-0.54***	0.21	0.47**	-0.01	-0.09	0.54***

***: $P < 0.001$; **: $P < 0.01$; *: $P < 0.05$

2.3 叶片性状的主成分分析

主成分 1 (PC1)和主成分 2 (PC2)可解释 9 个叶片性状 76.3%变异, 解释率分别为总方差的 40.9%和 35.4%。在 PC1 上物种得分为银毛树 > 孪花虻蜚菊 > 抗风桐 > 南美虻蜚菊 > 橙花破布木 > 飞机草 > 草海桐 > 海人树; PC2 上得分为橙花破布木 > 抗风桐 > 飞机草 > 孪花虻蜚菊 > 海人树 > 南美虻蜚菊 > 草海桐 > 银毛树(表 3)。孪花虻蜚菊综合得分最高,

海人树最低。8 种植物在物种-性状排序图中发生了明显趋异分化, 大致分为 3 个部分(图 2): 银毛树种置信区间(95%)位于 PC1 正向区域与 PC2 负向区域之间, 具有较低的 C/N、SLA、全 C 含量和较高 N/P、WUE、纤维素含量; 海人树置信区间位于 PC1 负向区域, 具有较高的全 C 含量、C/N 及较小 N/P、全 N; 其他植物的置信区间均分布在整个 PC1、PC2 正、负向区域。

表 3 8 种植物的主成分因子得分

Table 3 Scores of 8 species by principal component analysis

序号 No.	植物 Species	PC1	PC2	得分 Score
1	抗风桐 <i>Pisonia grandis</i>	1.60	1.51	1.56
2	橙花破布木 <i>Cordia subcordata</i>	0.28	1.98	1.07
3	草海桐 <i>Scaevola taccada</i>	-1.36	-1.33	-1.35
4	银毛树 <i>Tournefortia argentea</i>	2.07	-2.87	-0.22
5	海人树 <i>Suriana maritima</i>	-3.66	-0.05	-1.98
6	孪花虻蜚菊 <i>Wollastonia biflora</i>	1.91	1.27	1.61
7	飞机草 <i>Chromolaena odorata</i>	-0.33	1.30	0.43
8	南美虻蜚菊 <i>Sphagneticola trilobata</i>	0.52	-1.26	-1.11

3 结论和讨论

3.1 不同生活型植物叶片性状差异

植物在长期进化过程中, 经过环境过滤和自然筛选, 形成一系列组合性状以适应环境变化^[23-24]。淡水、土壤养分、光照强度、风力强度等是影响海岛植被恢复的重要生态因子^[25]。本研究结果表明, 珊瑚岛乔木生活型与草本生活型植物 SLA、N/P 和全 N、全 P 含量均显著大于灌木生活型植物, 而 C/N、C/P、

WUE 和纤维素含量则相反, 反映了不同生活型植物叶片功能性状的显著差异。本研究中 3 种生活型植物的 SLA 均与沙丘生境优势种相当(86~295 cm²/g)^[26], 说明珊瑚岛 3 种生活型植物抗旱能力强; 而全 C 含量低于荒漠优势植物(435.07 mg/g)^[27], 可能是 3 种生活型植物为适应海岛恶劣环境, 通过降低 SLA, 防止水分散失, 从而影响了叶片光合能力, 这与前人^[28]的研究结果一致。珊瑚岛 3 种生活型植物叶片全 N 含量(15.98~28.28 mg/g)和全 P 含量(2.72~3.07 mg/g)

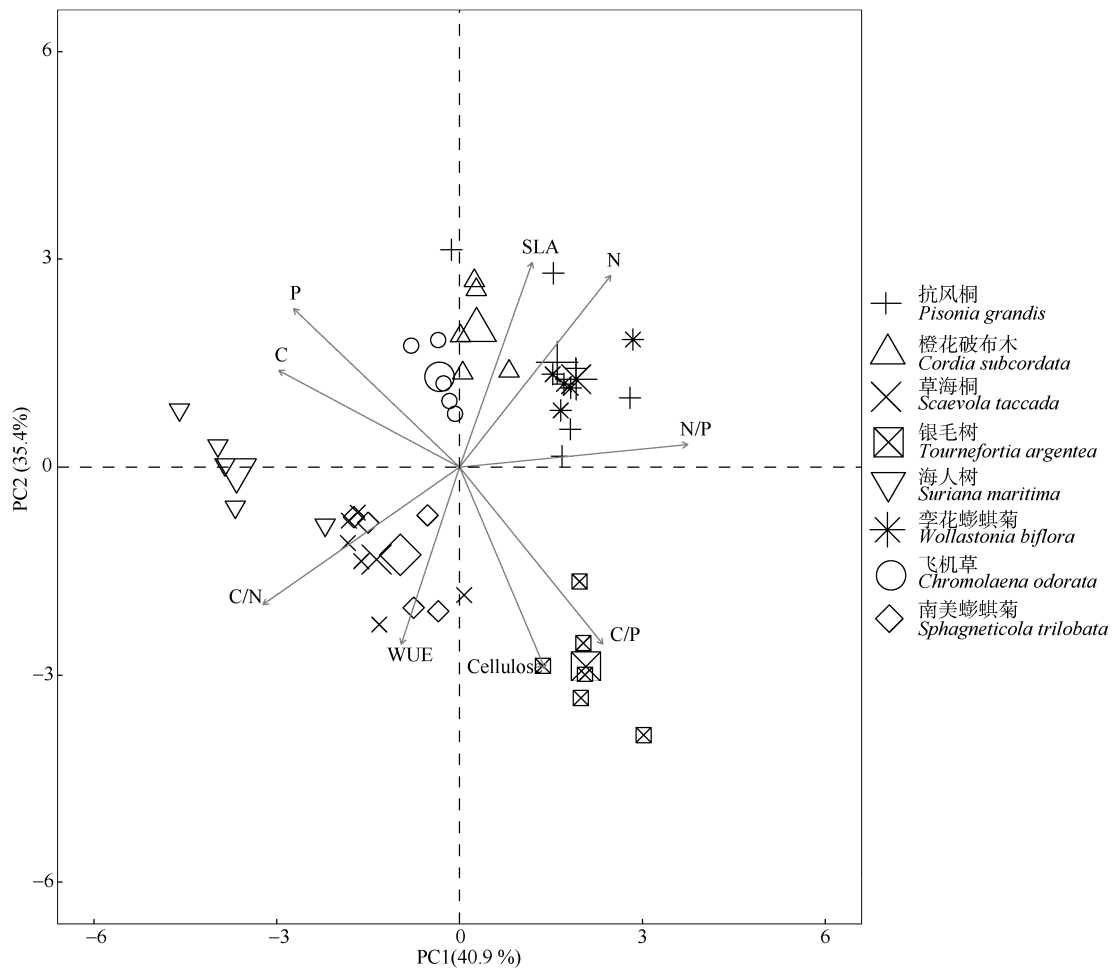


图 2 珊瑚岛植物叶片性状的主成分分析

Fig. 2 Principal component analysis of leaf traits of species

均高于海南岛热带低地雨林植物(0.5~0.8 mg/g), 与正常生长植物相当[N (10~50 g/kg)、P (0.3~4 g/kg)], 说明 3 种生活型生长状况良好, 能适应海岛相对缺 N 富 P 土壤环境^[29-30]。珊瑚岛乔木生活型植物叶片的 C/N (14.21 g/kg) 低于荒漠典型植被, 而灌木生活型、草本生活型植物大于荒漠典型植被, 以灌木生活型最大(26.96 g/kg), 说明灌木生活型植物的 N 利用效率最高。而珊瑚岛植物的 C/P 显著低于海南岛热带低地雨林植物(1 240~1 260), 也低于荒漠典型植物(368.70)^[31], 灌木生活型植物的 C/P 最高, 说明珊瑚岛 3 种生活型植物对 P 利用效率均较低, 以灌木生活型植物对 P 利用效率相对较高。珊瑚岛 3 种生活型植物 N/P<14, 表明其生长受 N 限制, 这与热带陆地森林地区(P 限制)相反, 可能是因为珊瑚岛特殊成土过程, 土壤中 P 供应大于 N 供应有关, 也说明叶片的营养元素变化受土壤养分调节^[32-33]。3 种生活型中, 灌木生活型植物 SLA、全 N 含量最低,

而 WUE 最高。有研究报道海岛植被种类及面积呈缓慢增加趋势, 灌木生活型植物, 如草海桐在 2006—2018 年期间由占据较小面积逐渐发展成单优物种, 这可能是因为灌木生活型植物具有低 SLA 和全 N 含量及高 WUE 特性而在海岛生境中具有优势^[34]。综上, 珊瑚岛植被不同生活型叶片性状间差异显著。

3.2 珊瑚岛植物叶片性状间相关性

珊瑚岛植物叶片的 C/N 与 WUE, C/P 与纤维素含量、N/P, 全 N 含量与 SLA、N/P, 全 C 含量与全 P 含量呈极显著正关系; 而 C/N 与 N/P、SLA、全 N 含量, WUE 与全 N 含量, C/P 与全 C 和全 P 含量, 纤维素含量与全 C 和全 P 含量及 SLA, N/P 与全 C 和全 P 含量呈极显著负关系, 其中 C/N 与全 N 含量的相关性最强。这表明植物叶片 N 含量越低, N 利用效率越高, WUE 越高, 叶片厚度较大、

面积较小,且叶性状间关联性强,存在碳水化合物储备投资与生长间的权衡关系,这与前人^[6,14,35-36]的研究结论相似,但 WUE 与叶片 C/N、全 N 含量间的关系与前人研究结论相反,可能是植物在长期适应珊瑚岛特殊生境过程中采取的耐旱策略,即植物为适应低 N 土壤养分、高太阳辐射等胁迫环境而采取的生活策略。WUE 的高低主要取决于植被初级生产力与水分蒸散作用,全 N 含量与 WUE 呈负相关、C/N 与 WUE 呈正相关,可能是因为海岛植物在受到水分、强光胁迫会通过降低蒸腾速率及植被初级生产力来抵抗胁迫^[2]。蒸腾速率受气孔密度、叶片结构、叶片碳水化合物含量影响,植物在干旱胁迫下,通常会提高 N 含量用于构建叶片细胞壁保护性物质的投入来降低机械损伤,但同时也会降低光合蛋白的投入^[2,33,37]。叶片性状间复杂的关联性,体现了珊瑚岛植被存在碳水化合物分配与生长投资之间的权衡关系。

3.3 珊瑚岛植物叶片性状的权衡

不同物种具有不同的资源利用策略^[38]。主成分分析表明,PC1、PC2 主要反映叶片养分投资与回收权衡,PC1 主要反映 N、P 分配能力、光合固 C 能力的保守型生态策略,得分最高的是灌木银毛树,最低的是灌木海人树,说明银毛树叶片更倾向于缓慢生长,叶片全 N 含量较高及较低 N 利用效率、光合固 C 能力的保守型生态策略。PC2 主要反映高 SLA、N 储存、低纤维素含量与 WUE 的资源获取型生态策略,得分最高的是橙花破布木,最低的是银毛树,说明橙花破布木相对于其他 7 种植物更倾向于储存营养物质策略,即具有较高的 SLA 和叶片全 N 含量,较低 WUE 和纤维素含量。当环境中的资源可利用性降低时,植物的根系对地下资源竞争会增大,甚至比地上部分对光资源的竞争更大^[39-40]。乔木较倾向于资源获取型策略可能是因为其具有较大、复杂的根系,如抗风桐根部的根瘤菌可以进行生物固 N,比较快速地吸收土壤养分且对光资源的需求更为强烈,因此橙花破布木、抗风桐优势乔木在珊瑚岛生境中具有较高的叶片全 N 含量及 SLA,细胞壁构建物质纤维素含量较低,当植物积累光合物质时,水分因为气孔的开放而降低对水分的利用效率^[40-44]。综合分析表明,乔木的抗风桐、灌木的银毛树、草本的孪花蓼菊表现出对热带珊瑚岛生境较强的生态适应性。

对热带珊瑚岛不同生活型植物生态策略的研究表明,不同植物采取不同的生态生存策略,并发生了明显的趋异分化,其中银毛树更倾向于缓慢生长,表现为保守型生态策略,橙花破布木更倾向于储存营养物质的资源竞争策略,即具有较高的 SLA 和叶片全 N 含量,较低的 WUE 和纤维素含量。在未来珊瑚岛礁植物恢复实践中,乔木可以优先采用抗风桐,灌木可以优先采用银毛树,但同时要考虑到飞机草、孪花蓼菊、南美蓼菊为我国入侵种(GISD, <http://www.iucngisd.org/gisd/>; 植物智, <http://www.iplant.cn/>),比海岛本地种(如海人树)表现出更强的适应性,因此应防止上述物种的扩张。

参考文献

- [1] CHEN Q M. Research on non-resident islands' exploitation suitability based on ecology and economy [D] Xiamen: Xiamen University, 2009. 陈秋明. 基于生态-经济的无居民海岛开发适宜性研究 [D] 厦门: 厦门大学, 2009.
- [2] LI J, LIU N, REN H, et al. Ecological adaptability of seven plant species to tropical coral island habitat [J]. *Ecol Environ Sci*, 2016, 25 (5): 790-794. doi: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2016.05.009. 李婕, 刘楠, 任海, 等. 7 种植物对热带珊瑚岛环境的生态适应性 [J]. *生态环境学报*, 2016, 25(5): 790-794. doi: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2016.05.009.
- [3] HUN X, XU R Q, HUANG W B. An overview of the characteristics of island vegetation ecosystem [J]. *Think Tank Era*, 2018(24): 278-279. 胡娜霄, 徐瑞琦, 黄伟彬. 海岛植被生态系统特征概述 [J]. *智库时代*, 2018(24): 278-279.
- [4] LUO Q, LIU H, WU G L, et al. Using functional traits to evaluate the adaptability of five plant species on tropical coral islands [J]. *Acta Ecol Sin*, 2018, 38(4): 1256-1263. doi: 10.5846/stxb201612152597. 罗琦, 刘慧, 吴桂林, 等. 基于功能性状评价 5 种植物对热带珊瑚岛环境的适应性 [J]. *生态学报*, 2018, 38(4): 1256-1263. doi: 10.5846/stxb201612152597.
- [5] CORNELISSEN J H C, LAVOREL S, GARNIER E, et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide [J]. *Aust J Bot*, 2003, 51(4): 335-380. doi: 10.1071/BT02124.
- [6] LAMBERS H, POORTER H. Inherent variation in growth rate between higher plants: A search for physiological causes and ecological consequences [J]. *Adv Ecol Res*, 1992, 23: 187-261. doi: 10.1016/S0065-2504(08)60148-8.
- [7] ZENG D H, CHEN G S. Ecological stoichiometry: A science to explore

- the complexity of living systems [J]. *Acta Phytoecol Sin*, 2005, 29(6): 1007–1019. doi: 10.17521/cjpe.2005.0120.
- 曾德慧, 陈广生. 生态化学计量学: 复杂生命系统奥秘的探索 [J]. *植物生态学报*, 2005, 29(6): 1007–1019. doi: 10.17521/cjpe.2005.0120.
- [8] ELSER J J, ACHARYA K, KYLE M, et al. Growth rate-stoichiometry couplings in diverse biota [J]. *Ecol Lett*, 2003, 6(10): 936–943. doi: 10.1046/j.1461-0248.2003.00518.x.
- [9] ÅGREN G I. The C : N : P stoichiometry of autotrophs: Theory and observations [J]. *Ecol Lett*, 2004, 7(3): 185–191. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00567.x.
- [10] KOERSELMAN W, MEULEMAN A F M. The vegetation N : P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation [J]. *J Appl Ecol*, 1996, 33(6): 1441–1450. doi: 10.2307/2404783.
- [11] CHAVES M M. Effects of water deficits on carbon assimilation [J]. *J Exp Bot*, 1991, 42(1): 1–16. doi: 10.1093/jxb/42.1.1.
- [12] CHEN Z Z, HONG X H, ZHANG H R, et al. Disruption of the cellulose synthase gene, *AtCesA8/IRX1*, enhances drought and osmotic stress tolerance in *Arabidopsis* [J]. *Plant J*, 2005, 43(2): 273–283. doi: 10.1111/j.1365-3113X.2005.02452.x.
- [13] CHENG X, HAO H Q, PENG L. Recent progresses on cellulose synthesis in cell wall of plants [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2011, 19(3): 283–290. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2011.03.015.
- 程曦, 郝怀庆, 彭励. 植物细胞壁中纤维素合成的研究进展 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2011, 19(3): 283–290. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2011.03.015.
- [14] REICH P B, ELLSWORTH D S, WALTERS M B, et al. Generality of leaf trait relationships: A test across six biomes [J]. *Ecology*, 1999, 80(6): 1955–1969. doi: 10.1890/0012-9658(1999)080[1955:GOLTRA]2.0.CO;2.
- [15] WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY M, et al. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 2004, 428(6985): 821–827. doi: 10.1038/nature02403.
- [16] REN H, JIAN S G, ZHANG Q M, et al. Plants and vegetation on South China Sea Islands [J]. *Ecol Environ Sci*, 2017, 26(10): 1639–1648. doi: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2017.10.001.
- 任海, 简曙光, 张倩娟, 等. 中国南海诸岛的植物和植被现状 [J]. *生态环境学报*, 2017, 26(10): 1639–1648. doi: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2017.10.001.
- [17] ZHANG S K, HUANG Y, JIAN S G, et al. Stress resistance characteristics of *Calophyllum inophyllum*, a tropical beach plant [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2019, 27(4): 391–398. doi: 10.11926/jtsb.4043.
- 张世柯, 黄耀, 简曙光, 等. 热带滨海植物红厚壳的抗逆生物学特性 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2019, 27(4): 391–398. doi: 10.11926/jtsb.4043.
- [18] LI X Y, LIU D M, JIAN S G, et al. Biological characteristics of drought resistance of *Guettarda speciosa* [J]. *Guihaia*, 2021, 41(6): 914–921. doi: 10.11931/guihaia.gxzw201908017.
- 李晓盈, 刘东明, 简曙光, 等. 海岸桐的抗旱生物学特性 [J]. *广西植物*, 2021, 41(6): 914–921. doi: 10.11931/guihaia.gxzw201908017.
- [19] SUN G L, LIU X D. *Ecological Geology of South China Sea Islands* [M]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 2014.
- 孙立广, 刘晓东. 南海岛屿生态地质学 [M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2014.
- [20] JIAN S G. *Vegetation of tropical coral Islands in China* [J]. *Guihaia*, 2020, 40(3): 163.
- 简曙光. 中国热带珊瑚岛植被 [J]. *广西植物*, 2020, 40(3): 163.
- [21] DONG M. *Survey, Observation and Analysis of Terrestrial Biocommunities* [M]. Beijing: Standards Press of China, 1997.
- 董明. 陆地生物群落调查观测与分析 [M]. 北京: 中国标准出版社, 1997.
- [22] HUANG Z Q, LIU B, DAVIS M, et al. Long-term nitrogen deposition linked to reduced water use efficiency in forests with low phosphorus availability [J]. *New Phytol*, 2016, 210(2): 431–442. doi: 10.1111/nph.13785.
- [23] FUKAMI T, BEZEMER T M, MORTIMER S R, et al. Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly [J]. *Ecol Lett*, 2005, 8(12): 1283–1290. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00829.x.
- [24] GRIME J P. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences [J]. *J Veget Sci*, 2006, 17(2): 255–260. doi: 10.1111/j.1654-1103.2006.tb02444.x.
- [25] REN H, LI P, ZHOU H C, et al. The restoration of degraded island ecosystems [J]. *Ecol Sci*, 2001, 20(1/2): 60–64.
- 任海, 李萍, 周厚诚, 等. 海岛退化生态系统的恢复 [J]. *生态科学*, 2001, 20(1/2): 60–64.
- [26] LI Y L, CUI J Y, SU Y Z. Specific leaf area and leaf dry matter content of some plants in different dune habitats [J]. *Acta Ecol Sin*, 2005, 25(2): 304–311. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2005.02.019.
- 李玉霖, 崔建垣, 苏永中. 不同沙丘生境主要植物比叶面积和叶干物质含量的比较 [J]. *生态学报*, 2005, 25(2): 304–311. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2005.02.019.
- [27] REN S J, YU G R, JIANG C M, et al. Stoichiometric characteristics of leaf carbon, nitrogen, and phosphorus of 102 dominant species in forest ecosystems along the north-south transect of east China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2012, 23(3): 581–586. doi: 10.13287/j.1001-9332.2012.0111.

- 任书杰, 于贵瑞, 姜春明, 等. 中国东部南北样带森林生态系统 102 个优势种叶片碳氮磷化学计量学统计特征 [J]. 应用生态学报, 2012, 23(3): 581–586. doi: 10.13287/j.1001-9332.2012.0111.
- [28] SANTAKUMARI M, BERKOWITZ G A. Correlation between the maintenance of photosynthesis and *in situ* protoplast volume at low water potentials in droughted wheat [J]. Plant Physiol, 1990, 92(3): 733–739. doi: 10.1104/pp.92.3.733.
- [29] LIAO H, YAN X L. Advanced Plant Nutrition [M]. Beijing: Science Press, 2003.
廖红, 严小龙. 高级植物营养学 [M]. 北京: 科学出版社, 2003.
- [30] BU W S, ZANG R G, DING Y, et al. Relationships between plant functional traits at the community level and environmental factors during succession in a tropical lowland rainforest on Hainan Island, south China [J]. Biodiv Sci, 2013, 21(3): 278–287. doi: 10.3724/SP.J.1003.2013.10012.
卜文圣, 臧润国, 丁易, 等. 海南岛热带低地雨林群落水平植物功能性状与环境因子相关性随演替阶段的变化 [J]. 生物多样性, 2013, 21(3): 278–287. doi: 10.3724/SP.J.1003.2013.10012.
- [31] LIU P, MA H, ZHI Y B, et al. Ecological stoichiometric differences of nine typical eremophyte species [J]. Arid Zone Res, 2018, 35(1): 207–216. doi: 10.13866/j.azr.2018.01.26.
刘珮, 马慧, 智颖飙, 等. 9 种典型荒漠植物生态化学计量学特征分析 [J]. 干旱区研究, 2018, 35(1): 207–216. doi: 10.13866/j.azr.2018.01.26.
- [32] GONG Z T, ZHANG G L, YANG F. Soils and the soil ecosystem in the South China Sea Islands [J]. Ecol Environ Sci, 2013, 22(2): 183–188. doi: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2013.02.011.
龚子同, 张甘霖, 杨飞. 南海诸岛的土壤及其生态系统特征 [J]. 生态环境学报, 2013, 22(2): 183–188. doi: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2013.02.011.
- [33] SHI Z M, TANG J C, CHENG R M, et al. A review of nitrogen allocation in leaves and factors in its effects [J]. Acta Ecol Sin, 2015, 35(18): 5909–5919. doi: 10.5846/stxb201401240184.
史作民, 唐敬超, 程瑞梅, 等. 植物叶片氮分配及其影响因子研究进展 [J]. 生态学报, 2015, 35(18): 5909–5919. doi: 10.5846/stxb201401240184.
- [34] SUN X H, SHI J K, LI X W, et al. Mapping and dynamic changes of refined vegetation distribution in Xisha Islands [J]. Nat Remote Sens Bull, 2021, 25(7): 1473–1488. doi: 10.11834/jrs.20219102.
孙晓慧, 史建康, 李新武, 等. 西沙群岛精细植被分布的遥感制图及动态变化 [J]. 遥感学报, 2021, 25(7): 1473–1488. doi: 10.11834/jrs.20219102.
- [35] DELUCIA E H, SCHLESINGER W H. Resource-use efficiency and drought tolerance in adjacent great basin and sierran plants [J]. Ecology, 1991, 72(1): 51–58. doi: 10.2307/1938901.
- [36] ZHANG K, HE M Z, LI X R, et al. Foliar carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of typical desert plants across the Alashan Deser [J]. Acta Ecol Sin, 2014, 34(22): 6538–6547. doi: 10.5846/stxb201302270310.
张珂, 何明珠, 李新荣, 等. 阿拉善荒漠典型植物叶片碳、氮、磷化学计量特征 [J]. 生态学报, 2014, 34(22): 6538–6547. doi: 10.5846/stxb201302270310.
- [37] ONODA Y, HIKOSAKA K, HIROSE T. Allocation of nitrogen to cell walls decreases photosynthetic nitrogen-use efficiency [J]. Funct Ecol, 2004, 18(3): 419–425. doi: 10.1111/j.0269-8463.2004.00847.x.
- [38] SHIPLEY B, LECHOWICZ M J, WRIGHT I, et al. Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum [J]. Ecology, 2006, 87(3): 535–541. doi: 10.1890/05-1051.
- [39] CASPER B B, JACKSON R B. Plant competition underground [J]. Annu Rev Ecol Syst, 1997, 28(1): 545–570. doi: 10.1146/annurev.ecol.syst.28.1.545.
- [40] BALANDIER P, COLLET C, MILLER J H, et al. Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation [J]. Forestry, 2006, 79(1): 3–27. doi: 10.1093/forestry/cpi056.
- [41] ASHFORD A E, ALLAWAY W G. A sheathing mycorrhiza on *Pisonia grandis* R. Br. (Nyctaginaceae) with development of transfer cells rather than a Hartig net [J]. New Phytol, 1982, 90(3): 511–519. doi: 10.1111/j.1469-8137.1982.tb04483.x.
- [42] EISSENSTAT D M, CALDWELL M M. Seasonal timing of root growth in favorable microsites [J]. Ecology, 1988, 69(3): 870–873. doi: 10.2307/1941037.
- [43] PICOTTE J J, ROSENTHAL D M, RHODE J M, et al. Plastic responses to temporal variation in moisture availability: Consequences for water use efficiency and plant performance [J]. Oecologia, 2007, 153(4): 821–832. doi: 10.1007/s00442-007-0794-z.
- [44] REN S Y, CHEN Y, JIA H R, et al. Correlation analysis of soil and species of different life forms in Baotianman Nature Reserve [J]. Chin Sci Bull, 2014, 59(24): 2367–2376. doi: 10.1360/N972014-00323.