

广西大明山亚热带森林树木功能性状与功能多样性的海拔格局及其影响因素

李晶^{1,2}, 胡刚^{1,2}, 罗应华^{3,4}, 鄢亚栋^{1,2}, 胡聪^{1,2}, 徐超昊^{1,2}, 钟朝芳^{1,2}, 张忠华^{1,2*}

(1. 南宁师范大学 北部湾环境演变与资源利用教育部重点实验室, 南宁 530100; 2. 南宁师范大学 广西地表过程与智能模拟重点实验室, 南宁 530100; 3. 广西大学 林学院 广西森林生态与保育重点实验室, 南宁 530004; 4. 来宾金秀大瑶山森林生态系统广西野外科学观测研究站, 广西 来宾 546100)

摘要: 掌握植物功能性状与功能多样性的空间格局及其影响机制, 对理解生态系统功能以及制定生物多样性保护策略具有重要价值。该研究在广西大明山 300~1 400 m 的 8 个海拔段建立了 24 个森林监测样地, 在开展群落调查和树木功能性状测定基础上, 分析了亚热带森林 8 种植物功能性状和 4 种功能多样性指数的海拔变化格局及其影响因素。结果表明: (1) 随着海拔升高, 树木叶厚度与叶干物质含量显著增加, 叶面积、比叶面积、叶片碳含量、叶片氮含量及叶片含水率则显著下降, 叶片磷含量无显著变化。(2) 功能丰富度和功能离散度沿海拔呈驼峰型变化, 功能均匀度先降低后升高, Rao 二次熵指数则单调递增。(3) 冗余分析表明, 海拔和土壤全钾是影响功能性状空间格局的主要因素, 而与海拔相关的土壤温湿度及土壤全磷含量是功能多样性的关键影响因子。该研究为理解山地树木对环境变化的适应策略及森林生态系统管理提供了科学依据。

关键词: 树木功能性状, 功能多样性, 环境因子, 海拔, 大明山

中图分类号: Q948 **文献标识码:** A

Tree functional traits and functional diversity of subtropical forests and their environmental drivers along an altitude gradient in Daming Mountain in Guangxi

LI Jing^{1,2}, HU Gang^{1,2}, LUO Yinghua^{3,4}, QIE Yadong^{1,2}, HU Cong^{1,2}, XU Chaohao^{1,2}, ZHONG Chaofang^{1,2}, ZHANG Zhonghua^{1,2*}

(1. Key Laboratory of Environment Change and Resources Use in Beibu Gulf, Ministry of Education, Nanning Normal University, Nanning, 530100, China. 2. Guangxi Key Laboratory of Earth Surface Processes and Intelligent Simulation, Nanning Normal University, Nanning, 530100, China. 3. Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation, College of Forestry, Guangxi University, Nanning 530004, China; 4. Laibin Jinxiu Dayaoshan Forest Ecosystems Observation and Research Station of Guangxi, Laibin 546100, Guangxi, China)

基金项目: 广西自然科学基金项目 (2021GXNSFFA196005); 广西八桂青年拔尖人才项目。

第一作者: 李晶 (1999—), 硕士研究生, 主要从事植物地理学研究 (E-mail) lijing19990819@163.com。

***通信作者:** 张忠华, 博士, 教授, 博士生导师, 主要从事植被生态学研究 (E-mail) gxtczzh@126.com。

Abstract: Understanding spatial patterns of plant functional traits and functional diversity, and the mechanisms that drive them, is essential for interpreting ecosystem functioning and for designing biodiversity conservation strategies. However, patterns of tree functional traits and functional diversity along altitude gradients in mountain forests, and the environmental drivers behind those patterns, remain poorly understood. By establishing 24 forest monitoring plots across eight altitudinal ranges (300 – 1 400 m) in the subtropical montane forest of Daming Mountain, Guangxi, South China, this study analyzed the altitudinal variation in eight tree functional traits and four functional diversity indices using community survey and trait measurement data, and evaluated their key environmental determinants. The results were as follows: (1) With increasing altitude, leaf thickness and leaf dry matter content increased significantly, while leaf area, specific leaf area, leaf carbon content, leaf nitrogen content, and leaf water content decreased significantly. In contrast, leaf phosphorus content displayed no clear altitudinal trend. Specific leaf area was strongly negatively correlated with leaf dry matter content and significantly positively correlated with both leaf nitrogen and leaf phosphorus contents. Leaf nitrogen and leaf phosphorus contents were significantly positively correlated, while leaf phosphorus content was negatively correlated with leaf carbon content. (2) Functional richness and functional divergence displayed unimodal (hump-shaped) patterns along the altitude gradient. Functional evenness declined initially and then increased, whereas Rao's quadratic entropy increased monotonically with altitude. (3) Redundancy analysis indicated that altitude and soil total potassium were the main factors explaining spatial variation in functional traits, accounting for 29.6% and 12.8% of the variation, respectively. For functional diversity, altitude-associated soil temperature and soil total phosphorus were key drivers; soil temperature alone explained the largest share of variation (36.0%), followed by soil total phosphorus (7.9%) and soil moisture (7.6%). This study reveals that leaf structural traits exhibit stronger altitudinal adaptation than nutrient-related traits, whereas functional diversity is more responsive to soil nutrients and microclimate than plant traits. These findings advance our understanding of tree adaptive strategies in montane forests and provide insights for ecosystem management. We recommend prioritizing conservation of mid-altitude diversity hotspots in Daming Mountain, as well as managing soil phosphorus and potassium availability to support the restoration of degraded forests.

Key words: tree functional traits, functional diversity, environmental factor, altitude, Daming Mountain

生物多样性的时空格局及其维持机制是生态学研究的核心问题(Liu et al., 2023)。生物多样性及其功能对维持生态系统过程与稳定具有决定性作用(Mori et al., 2017)。山地生态系统约占全球陆地面积的 25%，维系着约 1/4 的陆地生物多样性(Rahbek et al., 2019)，其生态因子在垂直空间上具有明显的异质性，是揭示生物多样性的海拔分布格局及其对环境变化响应的天然实验室(Antonelli et al., 2018)。

功能多样性通过不同物种的性状特征来反映植物在生态系统中的功能差异，进而揭示

生物多样性的维持机制(Mammola et al., 2021)。作为生物多样性的关键维度, 功能多样性的分布格局常与物种丰富度存在显著性差异。当前, 国内外学者已针对海拔梯度上植物功能多样性的分布特征开展了较为广泛的研究。以巴音布鲁克高寒草甸为例, 其功能多样性沿海拔升高表现为单峰型变化, 并显著受到环境因子的作用(吕自立等, 2023)。山西关帝山森林的功能多样性随海拔上升呈现递增趋势(秦浩等, 2019), 而江西井冈山鹿角杜鹃(*Rhododendron latoucheae*)群落则表现出功能多样性与海拔之间的线性关系, 并以土壤因子为主要驱动因素(向琳等, 2019)。在挪威南部, 随着海拔的上升植物功能多样性逐渐下降, 同时环境过滤效应趋于显著(Asplund et al., 2022)。同样, 韩国 Baekdudaegan 山的植物群落亦表现为功能多样性沿海拔升高单调降低, 其中气候因子发挥了关键调控作用(Lee et al., 2013)。综上所述, 不同地理区域及植被类型的功能多样性沿海拔梯度的变化模式仍缺乏统一认识, 其分布特征往往受到包括土壤与气候在内的多种环境要素共同影响。

海拔梯度因其独特的自然环境特征, 长期以来被视为研究植被对环境变化响应的天然实验室(Bricca et al., 2019)。在相对短的水平距离内, 这一梯度上温度、降水和太阳辐射等关键环境因子发生显著变化, 从而影响着植物群落的组成和多样性特征(Cui et al., 2019)。植物功能性状与功能多样性沿海拔梯度的分布格局是多重环境因子协同作用的结果(Zhang et al., 2014)。气候因子的垂直分异, 特别是温度与降水的变化, 通过生理限制作用显著影响植物的功能性状组成(Thakur & Chawla, 2019)。高海拔区域的低温胁迫往往导致功能性状趋同和物种丰富度降低, 而低海拔区域的水分限制则促进耐旱性状的筛选(Swenson & Enquist, 2007)。同时, 土壤水分有效性和养分状况共同调控植物的资源获取策略, 进一步塑造功能多样性格局(Schroeder et al., 2024)。这些环境因子的复杂交互作用共同决定了山地植物功能性状的海拔分布模式。

广西大明山是我国北回归线附近仅存的少数季风常绿阔叶林地区之一。该区域植被保存完好、植物多样性丰富, 是华南地区植物资源最富集的区域之一(Li et al., 2023a; Huo et al., 2025a)。其峻峭的地形塑造了生物群落和气候的显著垂直变化(Li et al., 2023b; Hu et al., 2025)。有研究对大明山森林物种多样性和群落结构进行了探索, 例如, Li 等(2023b)发现大明山森林物种多样性指数沿海拔梯度呈驼峰型变化, 而总胸高断面积沿海拔无显著变化; 在植物功能性状方面, 黄昶吟等(2024)发现, 与低海拔的广东鼎湖山树种相比, 大明山高海拔区域树种的叶较厚、比叶面积较小、机械强度较高, 这些性状变化利于提高树木对冬季冰冻的适应能力。近期, 大明山海拔梯度上森林树木器官、土壤生态化学计量特征变化(Huo et al., 2025a; Huo et al., 2025b)和凋落物水文特性(Hu et al., 2025)等方面也开展较为丰富的研究工作。虽然上述研究从物种多样性、凋落物水文功能以及基于性状的植物适应策略等多个视角解析了大明山森林的结构和功能, 但目前对该森林类型树种功能性状及功能多样性的海拔格局及其影响因素的研究仍缺乏。

本研究以大明山不同海拔梯度的植物群落为研究对象, 采用广义线性混合模型、相关性分析及冗余分析等方法, 通过沿海拔梯度建立森林样地以及测定植物功能性状, 拟探讨以下问题: (1) 大明山森林树木的功能性状及功能多样性沿海拔梯度呈现怎样的分布格局; (2) 在影响树木功能性状与功能多样性海拔格局的诸多环境因子中, 何者起主导作用。本研究结果可为亚热带山地生物多样性保护和生态系统管理提供新的见解。

1 材料与amp;方法

1.1 研究区概况

研究区位于广西大明山国家级自然保护区(23°24'—23°30'N, 108°20'—108°34'E; 图 1)。大明山气候属亚热带季风气候区, 年平均气温 15.1 °C, 7 月平均气温 21.9 °C, 1 月平均气温 5.8 °C, 平均年降水量 2 630 mm, 海拔约 1 760 m。保护区植物多样性丰富, 记录有维管植物 234 科 918 属 2 374 种(温远光等, 2004)。北回归线横贯保护区中部, 地带性植被类型为季风常绿阔叶林, 植被垂直地带性明显, 海拔 600 m 以下的森林为亚热带季风常绿阔叶林, 但多被八角(*Illicium verum*)、马尾松(*Pinus massoniana*)和杉木(*Cunninghamia lanceolata*)人工林所替代; 海拔 600 至 1 000 m 为保存较完好的山地常绿阔叶林; 海拔 1 100 至 1 300 m 以原生性常绿落叶阔叶混交林和针阔混交林为主; 海拔 1300 m 以上, 植被逐渐过渡为山脊苔藓矮林。土壤类型以红黄壤为主, pH 值在 3.9~4.7 之间(Li et al., 2023b; Hu et al., 2025; Huo et al., 2025a)。

1.2 样地设置与群落调查

于 2021—2023 年期间, 在广西大明山沿 8 个海拔梯度(300、500、700、900、1 100、1 200、1 300、1 400 m)建立了 24 个 20 m × 20 m 的森林监测样地, 每个海拔选择植被、坡向、地形以及人为干扰相似的地点设置 3 个样地(图 1)。在每个样地内, 对所有胸径(DBH) ≥ 1 cm 的木本植物进行挂牌、物种鉴定与调查, 使用胸径尺和测高秆分别测定树木胸径与高度。使用手持 GPS (Magellan GPS315, Magellan, USA) 记录每个样地的经纬度、海拔和坡向。

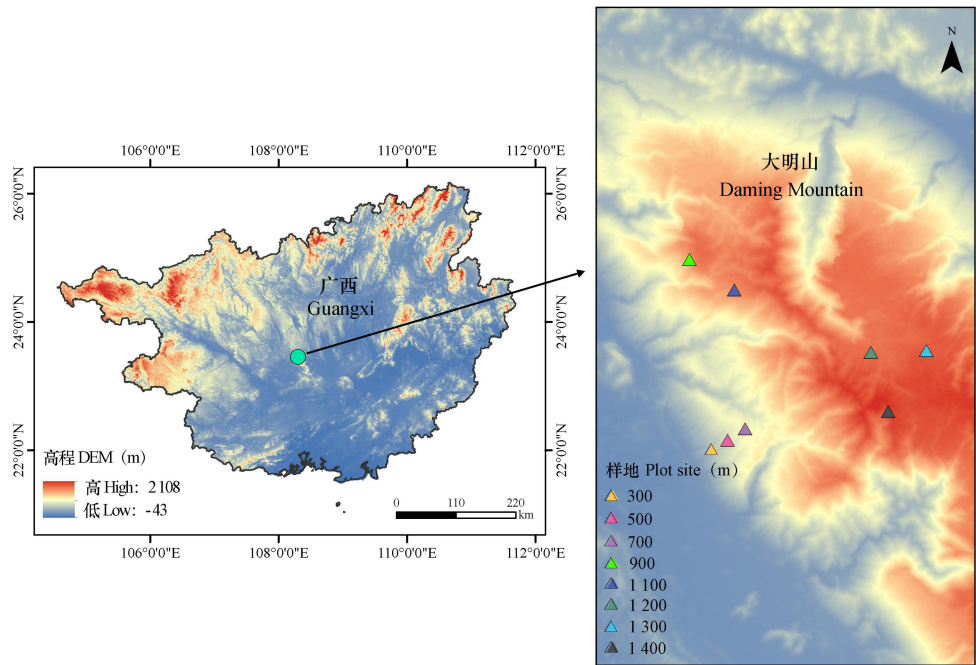


图 1 研究区域与森林样地位置

Fig. 1 Study area and locations of forest plots

1.3 树木功能性状的采集与测定

于 2023 年 7 月植物生长旺季, 在每个样地内为每种树木选取 5 株标准木, 如不足 5 株则在样地周边选取同种个体。使用高枝剪从每株树冠上部东、西、南、北 4 个方向各取一小枝, 每小枝各采集 3~5 片完整、健康且成熟的叶片, 单株共采集 15 片, 每种合计采集 75 片。叶片样品冷藏保存并迅速带回实验室。

在实验室内, 测量前先用吸水纸吸去叶片表面水分。随后使用高精度电子天平(精度 0.00 01 g)称量叶片鲜重(fresh weight, FW)。叶厚度(leaf thickness, LT)使用数显游标卡尺(精度 0.01 mm)测量, 每片叶避开主脉测量 3 个点取平均值。使用佳能扫描仪(LiDE300, Canon, Japan)获取叶片图像, 通过 Image-Pro Plus v6.0 软件计算叶面积(leaf area, LA)。随后将叶片于 80 °C 下烘干至恒重后称量干重(dry weight, DW), 并据此计算:

叶干物质含量(leaf dry matter content, LDMC) = DW / FW

比叶面积(specific leaf area, SLA) = LA / DW

叶片含水率(leaf water content, LWC) = $(FW - DW) / DW$

将剩余叶片干燥后磨成细粉, 随后使用全自动元素分析仪(vario MACRO cube, Elementar, Germany)测定叶片碳含量(leaf carbon content, LCC)与叶片氮含量(leaf nitrogen content, LNC)。叶片磷含量(leaf phosphorus content, LPC)采用钼锑抗比色法进行测定。

1.4 土壤采样与测定

在每个样地内按梅花五点法采集土壤样品, 去除表层凋落物后使用环刀取 0~20 cm 的表层土壤, 同时在环刀周围取 100 g 的土壤样品, 并将五点采集的土壤混合均匀后带回实验室。鲜土在实验室风干后过 2 mm 筛, 测定其化学性质。测定指标及方法: 土壤有机碳含量采用重铬酸钾外加热氧化法测定; 土壤全氮含量采用凯氏定氮法测定; 土壤全磷含量采用氢氧化钠熔融-钼锑抗比色法测定; 土壤全钾含量采用火焰原子吸收光谱仪测定; 土壤速效磷含量采用碳酸氢钠浸提-钼锑抗比色法测定; 土壤硝态氮含量采用双波长紫外分光光度法测定; 土壤铵态氮含量采用浸提-靛酚蓝比色法测定; 土壤 pH 值采用电极法测定。此外, 在每个样地内安装了土壤温湿度数据记录仪(TMS-4, TOMST, Czech Republic), 用于持续监测土壤温湿度(Wild et al., 2019)。

1.5 数据处理

计算物种在样地内所有被测个体的性状平均值, 以此获得样地水平的物种性状值。随后, 利用 R 4.0.3 中的“FD”包计算 4 种功能多样性指数(功能丰富度、功能均匀度、功能离散度和 Rao 二次熵)以及 8 种树木功能性状的群落加权平均值(Lavorel et al., 2008; Villegger et al., 2008)。采用一元线性回归分析功能性状随海拔的变化, 并运用广义线性混合模型(generalized linear mixed model, GLMM)评估海拔对功能多样性的影响(Luo et al., 2019)。考虑到沿海拔梯度的生物多样性变化可能呈现非线性趋势, 本研究使用一次项、二次项和三次项进行拟合, 并依据赤池信息准则(akaike information criterion, AIC)值最小原则选择最优模型。此外, 通过 Pearson 相关分析和冗余分析(redundancy analysis, RDA)探讨植物功能性状、功能多样性与环境因子之间的关系。

2 结果与分析

2.1 树木功能性状和功能多样性随海拔梯度的变化

由图 2 可知, 叶厚度与叶干物质含量随着海拔升高显著增加; 叶面积、比叶面积、叶

片碳、氮含量及含水率则随着海拔升高显著下降；而叶片磷含量则无明显变化规律。具体而言，叶厚度和叶干物质含量与海拔呈显著正相关（ $R^2=0.28$, $P<0.01$ ； $R^2=0.31$, $P<0.01$ ）；比叶面积与海拔呈极显著负相关（ $R^2=0.49$, $P<0.001$ ）；叶片氮含量、含水率及碳含量与海拔呈显著负相关（ $R^2=0.30$, $P<0.01$ ； $R^2=0.27$, $P<0.01$ ； $R^2=0.19$, $P<0.05$ ）。由图 3 可知，功能丰富度和功能离散度随着海拔升高呈先增高后降低的驼峰型变化（ $R^2_m=0.59$, $R^2_m=0.23$ ），功能均匀度呈现先降低后升高的趋势（ $R^2_m=0.47$ ），Rao 二次熵指数呈单调递增的趋势（ $R^2_m=0.28$ ）。

2.2 树木功能性状间的关系

如图 4 所示，叶片厚度与比叶面积及叶片氮含量之间表现出极显著的负相关关系（ $P<0.001$ ），同时与叶片磷含量也呈显著负相关（ $P<0.05$ ）。叶面积则与比叶面积呈显著正相关（ $P<0.01$ ）。在叶干物质含量方面，其与叶片含水率呈极显著负相关（ $P<0.001$ ），与比叶面积亦为显著负相关（ $P<0.01$ ）。比叶面积不仅与叶片氮含量呈极显著正相关（ $P<0.001$ ），还与叶片含水率及磷含量均呈显著正相关（ $P<0.05$ ）。此外，叶片氮含量与磷含量之间表现为极显著正相关（ $P<0.001$ ），而叶片磷含量与碳含量则呈显著负相关（ $P<0.05$ ）。

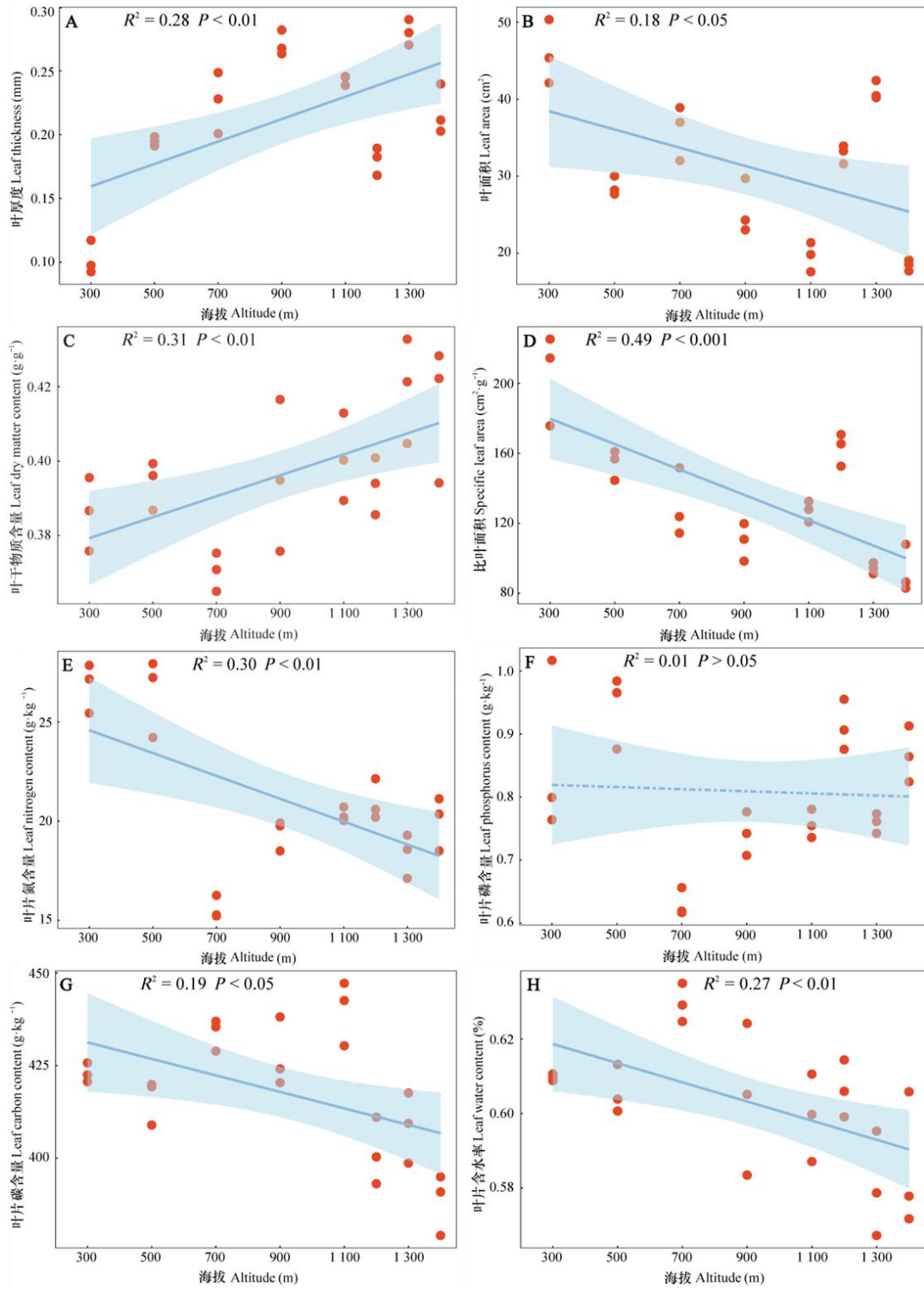


图 2 树木功能性状沿海拔梯度的变化

Fig. 2 Changes in tree functional traits along the altitude gradient

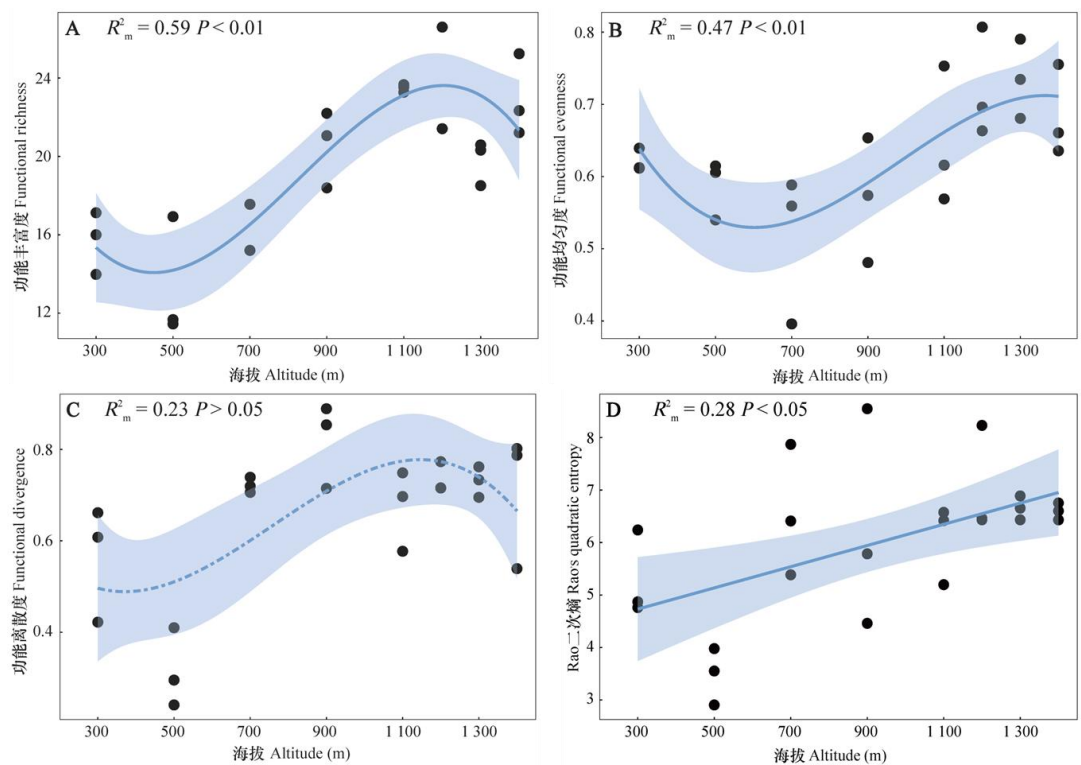
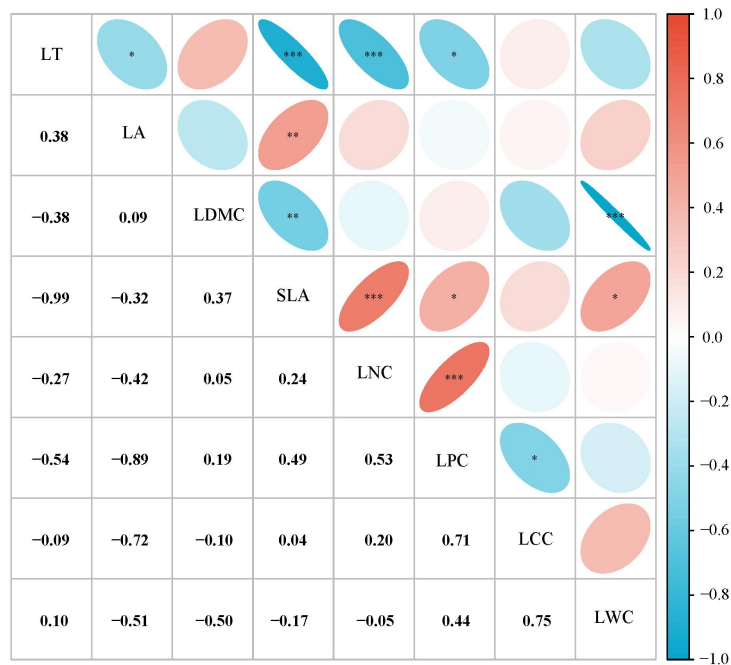


图 3 树木功能多样性沿海拔梯度的变化

Fig. 3 Changes in tree functional diversity along the altitude gradient



LT. 叶厚度; LA. 叶面积; LDMC. 叶干物质含量; SLA. 比叶面积; LNC. 叶片氮含量; LPC. 叶片磷含量; LCC. 叶片碳含量; LWC. 叶片含水率。* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$ 。下同。

LT. Leaf thickness; LA. Leaf area; LDMC. Leaf dry matter content; SLA. Specific leaf area; LNC. Leaf nitrogen content; LPC. Leaf phosphorus content; LCC. Leaf carbon content; LWC. Leaf water content. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$ 。下同。

0.01, *** $P < 0.001$. The same below.

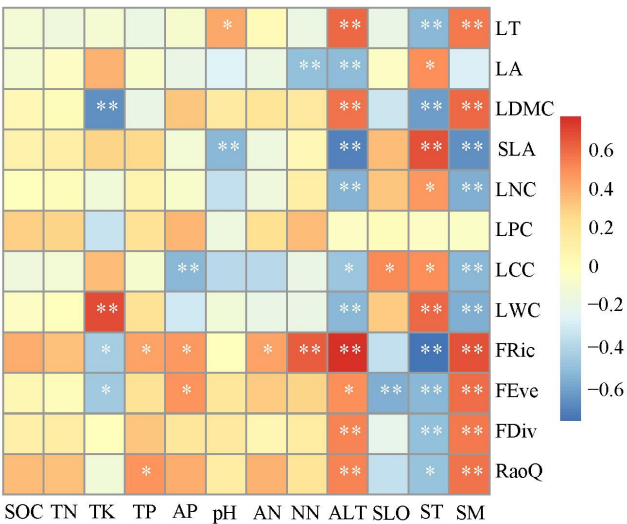
图 4 树木功能性状间的相关性

Fig.4 Correlations among tree functional traits

2.3 树木功能性状和功能多样性的环境驱动因素

如图 5 所示，叶厚度与土壤湿度、海拔和 pH 值呈正相关 ($P < 0.05$)，与土壤温度呈负相关 ($P < 0.01$)；叶面积与土壤温度呈正相关 ($P < 0.05$)，与海拔和土壤硝态氮含量呈负相关 ($P < 0.01$)；叶干物质含量与土壤湿度和海拔呈正相关 ($P < 0.01$)，与土壤温度和全钾含量呈负相关 ($P < 0.01$)；比叶面积与土壤温度呈正相关 ($P < 0.01$)，与土壤湿度、海拔和 pH 值呈负相关 ($P < 0.01$)；叶片氮含量与土壤湿度和海拔呈负相关 ($P < 0.01$)；叶片碳含量与土壤温度和坡度呈正相关 ($P < 0.05$)，与土壤湿度、速效磷含量和海拔呈负相关 ($P < 0.05$)；叶片含水率与土壤温度和全钾含量呈正相关 ($P < 0.01$)，与土壤湿度和海拔呈负相关 ($P < 0.01$)。功能丰富度与土壤湿度、硝态氮、海拔呈正相关 ($P < 0.01$)，与铵态氮、速效磷、全磷含量呈正相关 ($P < 0.05$)，与土壤温度、全钾呈负相关 ($P < 0.05$)；功能均匀度与土壤湿度、海拔、速效磷含量呈正相关 ($P < 0.05$)，与土壤温度、坡度、全钾呈负相关 ($P < 0.05$)；功能离散度与土壤湿度和海拔呈正相关 ($P < 0.01$)，与土壤温度呈负相关 ($P < 0.05$)；Rao 二次熵指数与土壤湿度、海拔及全磷呈正相关 ($P < 0.05$)，与土壤温度呈负相关 ($P < 0.05$)。

RDA 结果（图 6：A）显示，RDA1 和 RDA2 可分别解释功能性状 41.17%和 37.63%的变量。其中，海拔和土壤全钾含量为主要影响因子，分别解释了 29.6%和 12.8%（图 6：C）。由图 6：B 可知，RDA1 和 RDA2 可分别解释功能多样性 53.97%和 22.03%的变量。其中，土壤温度对功能多样性的解释率最高，达 36.0%，土壤全磷和土壤湿度的解释率次之，分别为 7.9%和 7.6%（图 6：D）。这表明在环境因子中，主要影响功能多样性的是土壤温度、土壤全磷含量和土壤湿度。



SOC. 土壤有机碳；TN. 全氮； TK. 全钾； TP. 全磷； AP. 有效磷； pH. 酸碱度； AN. 铵态氮； NN. 硝态氮； ALT. 海拔； SLO. 坡度； ST. 土壤温度； SM. 土壤湿度。FRic. 功能丰富度； FEve. 功能均匀度； FDiv. 功能离散度； RaoQ. Rao 二次熵。下同。

SOC. Soil organic carbon; TN. Total nitrogen; TK. Total potassium; TP. Total phosphorus; AP. Available phosphorus; pH. Potential of hydrogen; AN. Ammonium nitrogen; NN. Nitrate nitrogen; ALT. Altitude; SLO. Slope; ST. Soil temperature; ST. Soil moisture; FRic. Functional richness; FEve. Functional evenness; FDiv. Functional divergence; RaoQ. Rao' s quadratic entropy. The same below.

图 5 树木功能性状和功能多样性与环境因子的相关性

Fig. 5 Correlations between tree functional traits, functional diversity, and environmental factors

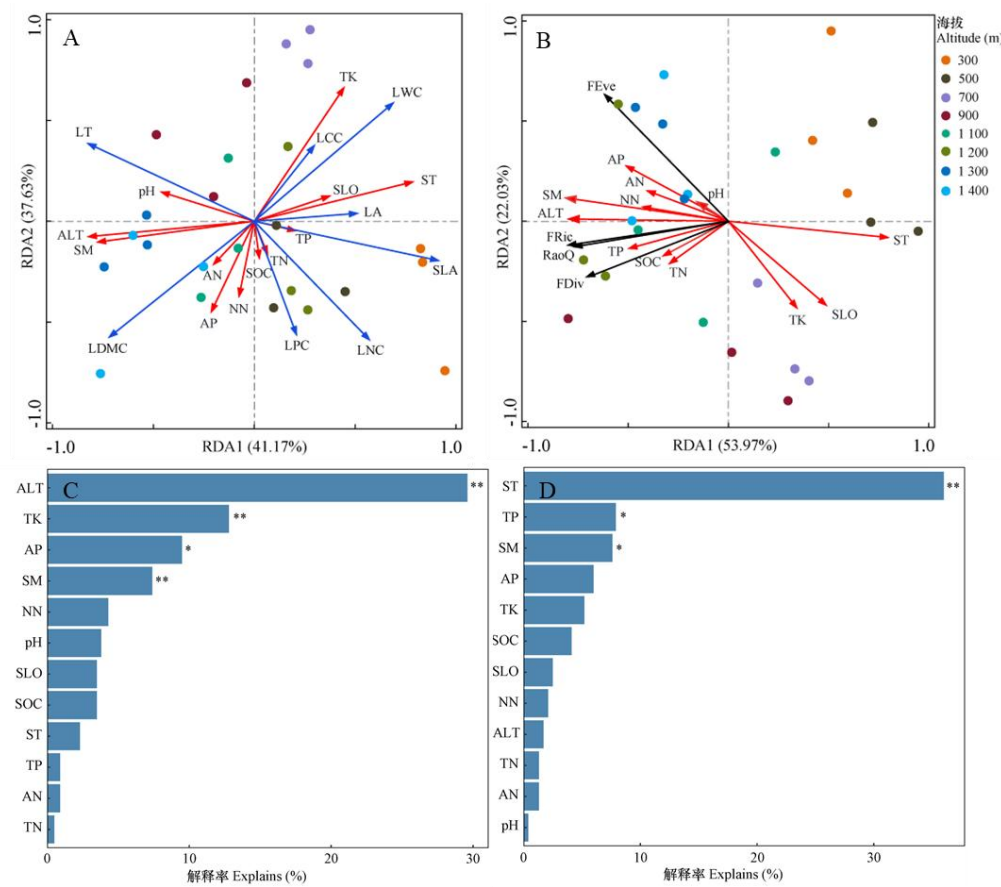


图 6 树木功能性状和功能多样性与环境因子的冗余分析

Fig. 6 Redundancy analysis of tree functional traits and functional diversity with environmental factors

3 讨论

3.1 树木功能性状和功能多样性的海拔梯度格局

比叶面积和叶干物质含量主要反映了植物的资源利用效率以及对养分的保存能力，与环境的变化联系密切，是植物叶片功能性状研究的主要指标（向琳等，2019）。本研究结果表明，叶干物质含量随海拔增加而显著上升，比叶面积和叶面积则呈递减趋势，这与欧芷阳等（2024）对广西猫儿山优势木本植物叶片功能性状研究结果一致。随着海拔升高，植物微生境的水分胁迫加剧，促使植物形成更厚的原生质层和细胞壁，使得比叶面积相对减小（Kühn et al., 2021）。叶厚度随海拔升高呈显著增加趋势，这与 Li 和 Bao(2020)的研究结论一致。这种变化主要源于海拔升高导致的显著降温效应，而低温环境会促进叶片组织结构紧密

化, 从而增加叶片密度和厚度(Cruz-Maldonado et al., 2021)。叶片含水率随着海拔的升高而降低。这是受高海拔区域严酷的环境条件对植物生理过程的综合影响(Kühn et al., 2021)。叶片养分含量既能反映其营养水平、生长能力和生存适应性, 也是评估生态系统养分限制的关键指标(Han et al., 2011)。本研究中, 叶片碳、氮含量随海拔升高而显著下降, 这主要是由于高海拔环境因子的综合胁迫作用, 包括低温、氮素可利用性降低以及增强的紫外辐射等(Wright et al., 2004)。在严苛的高山生境中, 植物倾向于调整资源分配策略, 将有限的资源优先分配给抗逆性相关生理过程, 而非用于高碳氮储存, 从而导致叶片碳、氮含量下降(Chen et al., 2022)。而叶片磷含量无显著海拔规律, 主要源于土壤磷有效性的复杂性与植物生理调控的交互作用。与氮不同, 土壤磷主要源自母岩风化, 其有效性受土壤 pH 和低温等拮抗过程的共同影响, 导致沿海拔无明显变化趋势。同时, 植物通过增强磷元素重吸收等策略维持体内稳态, 进一步削弱了其与海拔的直接关联(Huang et al., 2023)。

研究表明, 功能多样性指数在空间上沿着海拔梯度变化显著, 但其格局因地理区域与环境背景而异。如, 在热带安第斯山脉, 功能丰富度随海拔单调递减, 主要受温度限制驱动(Bañares-de-Dios et al., 2024)。而在青藏高原东部山地中, 功能离散度可能随海拔升高而增加, 反映了环境过滤对性状组合的强烈筛选(Liu et al., 2022)。本研究中, 功能丰富度和功能离散度沿海拔呈现的“驼峰型”格局, 与全球多个山地系统的研究结论一致, 例如智利安第斯山脉中部(Schroeder et al., 2024)、中国库车北山(樊晓玲等, 2025)和中国百花山(Zhang et al., 2014)。该格局的成因可能由于中海拔地区通常具备更为适宜的温度与水分条件, 且受人类活动干扰较弱, 从而孕育了较高的物种多样性, 促进了显著的生态位分化, 使得植物性状的组合更为丰富(Dani et al., 2023)。功能均匀度呈现先降低后升高趋势, 表明低海拔植物受到干扰较大, 一旦群落受到干扰, 往往难以恢复(Biswas et al., 2019), 而在高海拔区域, 强烈的环境过滤使得存留的少数物种在狭窄的功能空间内呈现出更为均匀的分佈状态, 这一现象在青藏高原等高山生态系统的最新研究中得到了印证(Zhao et al., 2025)。Rao 二次熵指数总体上呈现单调递增的趋势, 这是由于高海拔区域物种数目显著减少, 以耐寒、耐旱类植物为建群种, 在低效率和高竞争的环境压力下, 物种逐渐进化为适应低温的相似形态, 物种间功能性状的相似性增加, 为充分利用该地区的资源, 进一步增强植物对外界干扰的抵抗力(Gazol et al., 2017)。因此, Rao 二次熵指数的上升并非源于物种间性状相似性的增加, 反映了严酷环境压力下, 微生境异质性对多样化功能策略的维持作用。

3.2 树木功能性状间的相关性

本研究中, 比叶面积与叶干物质含量之间存在极显著负相关关系。这一发现符合植物经济谱理论, 表明在资源相对丰富的生境中, 植物倾向于采取“快速投资-回报”的生存策略: 即通过较高的比叶面积值和较低的叶干物质含量值来提升单位质量叶片的光合效率, 从而快速获取碳收益(Gotsch et al., 2022)。这种性状组合反映了植物将更多资源分配给光合组织构建和生长速率的权衡策略, 而非叶片结构的长期耐久性(Hietz et al., 2022)。本研究还发现, 比叶面积与叶片氮、磷含量均呈显著正相关, 同时叶片氮含量与磷含量之间也呈显著正相关, 而叶片磷含量与碳含量则呈显著负相关。这些关系表明, 比叶面积和叶片养分(碳、氮、磷)的协同变化能够有效反映植物在不同环境条件下的资源获取策略和物质循环特征(Islam et al., 2024)。在低海拔区域, 树木越高, 叶面积越大, 意味着它对环境中的养分的利

用效率很高,因此植物表现为光竞争,但植物最终表现为对养分和水资源储存效率较低(Poorter et al., 2012)。在高海拔区域,资源相对稀缺,植物需要减少叶片面积来适应环境,充分利用有限资源,增强植物抵御恶劣环境的能力(Bernard-Verdier et al., 2012)。综上所述,植物通过多种功能性状的协同表达与动态调节,能够针对不同生态环境特征优化资源配置策略,从而实现对其生存环境的生态适应(Maynard et al., 2022)。

3.3 树木功能性状和功能多样性的环境驱动因素

本研究表明,海拔梯度是驱动大明山森林树木功能性状变异的主要环境因子,这一结果与Chen等(2022)在戴云山的研究结论一致。土壤温度、湿度和全钾含量是影响植物功能性状的关键因素。其中,土壤湿度与叶厚度和叶干物质含量呈显著正相关,与比叶面积、叶片碳、氮含量和叶片含水率呈显著负相关。李蕊希等(2022)研究发现植物叶片功能性状主要受土壤水分和土壤营养成分影响,这表明土壤中的水分含量是影响植物生长的主要因素,在资源稀缺的条件下,植物之间对有限资源的竞争更为激烈,因此植物会通过调整叶片干物质含量和厚度等功能性状来适应生存(Cochrane et al., 2016)。土壤温度与比叶面积、叶片碳、氮含量和含水率呈负相关。这是由于土壤温度能够通过调控植物的生理过程、资源分配及生长速率等,显著影响其功能性状(Cuesta et al., 2023)。土壤全钾含量也显著影响植物功能性状。土壤中的钾元素通过影响植物的叶面积和气孔导度,从而调节光合作用和呼吸作用,最终影响植物的生长、代谢和形态(吕自立等, 2023)。

本研究发现,功能丰富度与土壤硝态氮、铵态氮、速效磷、全磷含量呈正相关,功能均匀度与速效磷含量呈正相关,Rao二次熵指数与全磷含量呈正相关。Choe等(2021)在长白山阔叶红松林生态系统的研究中,通过分析土壤养分空间异质性对植物群落的影响机制,揭示了土壤氮、磷有效性是驱动该地区植物多样性分布格局的关键环境因子。这是因为土壤中氮元素的缺乏会导致群落中不同物种之间生态位差异的减少,表现为物种性状的相似性增加,最终可能减少群落中物种的多样性(Liu et al., 2021)。土壤磷含量是植物生长发育的重要养分,其含量不足会通过生境过滤机制筛选出能够适应低磷环境的物种,从而限制植物的生长和分布(李梦佳等, 2021)。冗余分析进一步表明,土壤温度和土壤湿度是功能多样性的主要影响因子,这与王磊等(2024)对高寒草甸功能多样性的研究结果一致。土壤温度通过影响根系酶活性与膜流动性,改变植物的养分吸收效率与碳分配策略,从而驱动其功能性状分化(Liu et al., 2017)。这一过程在高海拔区域尤为明显,低温与干旱的协同胁迫通过强烈的环境过滤作用,最终塑造了独特的植物功能性状组成(Körner & Hiltbrunner, 2021)。这种双重胁迫选择性地筛选出了具有资源保守型策略的植物类群,具体表现为较低的比叶面积以减少蒸腾与冻害风险,以及发达的深层根系以增强水分获取和机械支撑能力(Weemstra et al., 2022; Ding et al., 2024)。这些协同进化的性状不仅体现了植物对极端环境的表型可塑性适应,更在群落尺度上塑造了沿海拔梯度的功能多样性格局。

4 结论

本研究揭示了广西大明山亚热带森林树木功能性状与功能多样性的海拔梯度格局及其环境驱动因素。研究发现,随海拔升高,叶片厚度与干物质含量显著增加,而叶面积、比叶面积、叶片碳含量、氮含量及含水率显著降低;叶片磷含量无显著海拔变化趋势;比叶面积的海拔响应最强,印证了资源保守策略在高海拔的主导性。功能丰富度与离散度呈驼峰型变

化, 功能均匀度呈先降低后升高的趋势, Rao 二次熵指数单调递增。树木功能性状变化主要受海拔和土壤全钾驱动; 功能多样性变化由土壤温度、土壤全磷含量及土壤湿度等环境因子主导。上述结果表明, 叶片结构性状比养分性状表现出更强的海拔适应性, 而功能多样性对土壤养分和微气候的敏感性高于植物性状。本研究为亚热带山地生物多样性保护提供了理论依据, 建议重点保育大明山中海拔的植物多样性热点区域, 并可通过土壤磷、钾调控来促进退化森林的恢复。

参考文献

- ANTONELLI A, KISSLING W D, FLANTUA S G A, et al., 2018. Geological and climatic influences on mountain biodiversity [J]. *Nature Geoscience*, 11(10): 718-725.
- ASPLUND J, VAN ZUIJLEN K, ROOS RE, et al., 2022. Divergent responses of functional diversity to an elevational gradient for vascular plants, bryophytes and lichens [J]. *Journal of Vegetation Science*, 33(1): e13105.
- BAÑARES-DE-DIOS G, MACÍA M J, ARELLANO G, et al., 2024. Woody plant taxonomic, functional, and phylogenetic diversity decrease along elevational gradients in Andean tropical montane forests: Environmental filtering and arrival of temperate taxa [J]. *Plant Diversity*, 46(4): 491-501.
- BERNARD-VERDIER M, NAVAS M, VELLEND M, et al., 2012. Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland [J]. *Journal of Ecology*, 100(6): 1422-1433.
- BISWAS S R, MALLIK A U, BRAITHWAITE N T, et al., 2019. Effects of disturbance type and microhabitat on species and functional diversity relationship in stream-bank plant communities [J]. *Forest Ecology and Management*, 432: 812-822.
- BRICCA A, CONTI L, TARDELLA M F, et al., 2019. Community assembly processes along a sub-Mediterranean elevation gradient: analyzing the interdependence of trait community weighted mean and functional diversity [J]. *Plant Ecology*, 220(12): 1139-1151.
- CHEN B, CHEN L Y, JIANG L, et al., 2022. C: N: P Stoichiometry of Plant, Litter and Soil along an Elevational Gradient in Subtropical Forests of China [J]. *Forests*, 13(3): 372.
- CHOE C H, KIM J H, X U CY, et al., 2021. Effect of soil nutrient spatial heterogeneity by cutting disturbance on understory plant diversity in broadleaved-Korean pine forest in Changbai Mountain, China [J]. *European Journal of Forest Research*, 140(3): 603-613.
- COCHRANE A, HOYLE G L, YATES C J, et al., 2016. Variation in plant functional traits across and within four species of Western Australian Banksia (Proteaceae) along a natural climate gradient [J]. *Austral Ecology*, 41(8): 886-896.
- CRUZ-MALDONADO N, WEEMSTRA M, JIMÉNEZ L, et al., 2021. Aboveground-trait variations in 11 (sub)alpine plants along a 1000-m elevation gradient in tropical Mexico [J]. *Alpine Botany*, 131(2): 187-200.
- CUESTA F, CARILLA J, LLAMBÍ L D, et al., 2023. Compositional shifts of alpine plant

- communities across the high Andes [J]. *Global Ecology and Biogeography*, 32(9): 1591-1606.
- CUI Y X, BING H J, FANG L C, et al., 2019. Diversity patterns of the rhizosphere and bulk soil microbial communities along an altitudinal gradient in an alpine ecosystem of the eastern Tibetan Plateau [J]. *Geoderma*, 338: 118-127.
- DANI R S, DIVAKAR P K, BANIYA C B, 2023. Diversity and composition of plants species along elevational gradient: Research trends [J]. *Biodiversity and Conservation*, 32(8): 2961-2980.
- DING J X, WANG Q T, GE W J, et al., 2024. Coordination of leaf and root economic space in alpine coniferous forests on the Tibetan Plateau [J]. *Plant and Soil*, 496(1): 555-568.
- FAN X L, LIU L, SUN Q X, et al., 2025. Phylogenetic and functional diversity patterns of plant communities along the altitude gradient in the Beishan Mountains of Kuqa [J]. *Acta ecologica sinica*, 45(18): 8862-8875. [樊晓玲, 刘彬, 孙庆振, 等, 2025. 库车北山植物群落物种系统发育多样性及功能多样性沿海拔梯度的分布格局 [J]. *生态学报*, 45(18): 8862-8875.]
- GAZOL A, MOISEEV P, CAMARERO J J, 2017. Changes in plant taxonomic and functional diversity patterns following treeline advances in the South Urals [J]. *Plant Ecology & Diversity*, 10(4): 283-292.
- GOTSCH S G, WILLIAMS C B, BICABA R, et al., 2022. Trade-offs between succulent and non-succulent epiphytes underlie variation in drought tolerance and avoidance [J]. *Oecologia*, 198(3): 645-661.
- HAN W X, FANG J Y, REICH P B, et al., 2011. Biogeography and variability of eleven mineral elements in plant leaves across gradients of climate, soil and plant functional type in China [J]. *Ecology Letters*, 14(8): 788-796.
- HIETZ P, WAGNER K, RAMOS F N, et al., 2022. Putting vascular epiphytes on the traits map [J]. *Journal of Ecology*, 110(2): 340-358.
- HU G, HUO C L, HU C, et al, 2025. Elevational patterns of hydrological properties of forest litter layers in Daming Mountain, southern China [J]. *Global Ecology and Conservation*, 58: e03510.
- HUANG C J, ZHANG F, ZHU S D, 2024. Comparative Analysis of Leaf Traits of Evergreen Broad-leaved Forest Tree Species from Different Elevations in Lower-subtropical Region. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 32(2): 151-160. [黄昶吟, 张峰, 朱师丹. 2024. 南亚热带不同海拔常绿阔叶林树种叶性状的比较分析 [J]. *热带亚热带植物学报*, 32(2): 151-160.]
- HUANG X Z, LU Z Y, XU X N, et al., 2023. Global distributions of foliar nitrogen and phosphorus resorption in forest ecosystems [J]. *Science of The Total Environment*, 871: 162075.
- HUO C L, ZHANG Z H, HU G, et al., 2025a. Altitude-related variation in carbon, nitrogen, and phosphorus contents and their stoichiometry of woody organs in the subtropical mountain forests, South China [J]. *Ecology and Evolution*, 15(6): e71451.

- HUO C L, ZHANG Z H, LUO Y H, et al., 2025b. Altitudinal patterns of soil and microbial C: N: P stoichiometry in subtropical forests in Daming Mountain, South China [J]. *Frontiers in Earth Science*, 13: 1569387.
- ISLAM T, HAMID M, NAWCHOO I A, et al., 2024. Leaf functional traits vary among growth forms and vegetation zones in the Himalaya [J]. *Science of the Total Environment*, 906: 167274.
- KÖRNER C, HILTBRUNNER E, 2021. Why is the alpine flora comparatively robust against climatic warming? [J]. *Diversity*, 13(8): 383.
- KÜHN P, BACKES A R, RÖMERMAN C, et al., 2021. Contrasting patterns of intraspecific trait variability in native and non-native plant species along an elevational gradient on Tenerife, Canary Islands [J]. *Annals of Botany*, 127(4): 565-576.
- LAVOREL S, GRIGULIS K, MCINTYRE S, et al., 2008. Assessing functional diversity in the field—Methodology matters! [J]. *Functional Ecology*, 22: 134-147.
- LEE C B, CHUN J H, CHO H J, et al., 2013. Elevational patterns and determinants of plant diversity in the Baekdudaegan Mountains, South Korea: Species vs. functional diversity [J]. *Chinese Science Bulletin*, 58(31): 3747-3759.
- LI F L, BAO W K, 2014. Elevational trends in leaf size of *Campylotropis polyantha* in the arid Minjiang River valley, SW China [J]. *Journal of Arid Environments*, 108: 1-9.
- LI Y F, YE S M, LUO Y H, et al., 2023a. Relationship between species diversity and tree size in natural forests around the Tropic of Cancer [J]. *Journal of Forestry Research*, 34(6): 1735-1745.
- LI J L, LUO Y H, SONG X Y, et al., 2023b. Effects of the Dominate Plant Families on Elevation Gradient Pattern of Community Structure in a Subtropical Forest [J]. *Forests*, 14(9): 1860.
- LI MJ, HE Z S, JIANG L, et al., 2021. Distribution pattern and driving factors of species diversity and phylogenetic diversity along altitudinal gradient on the south slope of Daiyun Mountain [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 41(3): 1148-1157. [李梦佳, 何中声, 江蓝, 等, 2021. 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 [J]. *生态学报*, 41(3): 1148-1157.]
- LI R X, WU X, GONG L, 2022. Leaf characteristics of typical desert plants in the upper reaches of Tarim River and their relationship with soil factors [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 42(13): 5360-5370. [李蕊希, 吴雪, 贡璐, 2022. 塔里木河上游典型荒漠植物叶片性状及其与土壤因子的关系 [J]. *生态学报*, 42(13): 5360-5370.]
- LIU M X, XU L, MU R L, et al., 2023. Plant community assembly of alpine meadow at different altitudes in Northeast Qinghai-Tibet Plateau [J]. *Ecosphere*, 14: e4354.
- LIU M X, ZHANG G J, YIN F L, et al., 2022. Relationship between biodiversity and ecosystem multifunctionality along the elevation gradient in alpine meadows on the eastern Qinghai-Tibetan plateau [J]. *Ecological Indicators*, 141: 109097.
- LIU X J, TAN N D, ZHOU G Y, et al., 2021. Plant diversity and species turnover co-regulate soil

- nitrogen and phosphorus availability in Dinghushan forests, southern China [J]. *Plant and Soil*, 464: 257-272.
- LIU Y C, LIU S R, WAN S Q, et al., 2017. Effects of experimental throughfall reduction and soil warming on fine root biomass and its decomposition in a warm temperate oak forest [J]. *Science of the Total Environment*, 574: 1448-1455.
- LU Z L, LIU B, CHANG F, et al., 2023. Species diversity and phylogenetic diversity in Bayinbrook alpine grasslands: elevation gradient distribution patterns and drivers [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 32(7): 12-22. [吕自立, 刘彬, 常凤, 等, 2023. 巴音布鲁克高寒草甸物种多样性与系统发育多样性沿海拔梯度分布格局及驱动因子 [J]. *草业学报*, 32(7): 12-22.]
- LUO Y K, HU H F, ZHAO M Y, et al., 2019. Latitudinal pattern and the driving factors of leaf functional traits in 185 shrub species across eastern China [J]. *Journal of Plant Ecology*, 12(1): 67-77.
- MAMMOLA S, CARMONA C P, GUILLERME T, et al., 2021. Concepts and applications in functional diversity [J]. *Functional Ecology*, 35(9): 1869-1885.
- MAYNARD DS, BIALIC-MURPHY L, ZOHNER CM, et al., 2022. Global relationships in tree functional traits [J]. *Nature Communications*, 13: 3185.
- MORI A S, LERTZMAN K P, GUSTAFSSON L, 2017. Biodiversity and ecosystem services in forest ecosystems: a research agenda for applied forest ecology [J]. *Journal of Applied Ecology*, 54: 12-27.
- OU Z Y, ZHENG W, PANG S L, et al., 2024. Altitude variation in covariation of the leaf functional traits of dominant woody plants in Mao'er Mountain of Guangxi [J]. *Ecological Science*, 43(2): 95-101. [欧芷阳, 郑威, 庞世龙, 等, 2024. 广西猫儿山优势木本植物叶功能性状关联性沿海拔梯度的变化规律 [J]. *生态科学*, 43(2): 95-101.]
- POORTER H, NIKLAS K J, REICH P B, et al., 2012. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control [J]. *New Phytologist*, 193(1): 30-50.
- QIN H, ZHANG Y B, DONG G, et al., 2019. Altitudinal patterns of taxonomic, phylogenetic and functional diversity of forest communities in Mount Guandi, Shanxi, China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43(9): 762-773. [秦浩, 张殷波, 董刚, 等, 2019. 山西关帝山森林群落物种、谱系和功能多样性海拔格局 [J]. *植物生态学报*, 43(9): 762-773.]
- RAHBK C, BORREGAARD M K, COLWELL R K, et al., 2019. Humboldt's enigma: What causes global patterns of mountain biodiversity? [J]. *Science*, 365(6458): 1108-1113.
- SCHROEDER L, ROBLES V, JARA-ARANCIO P, et al., 2024. Drivers of plant diversity, community composition, functional traits, and soil processes along an alpine gradient in the central Chilean Andes [J]. *Ecology and Evolution*, 14(2): e10888.
- SWENSON N G, ENQUIST B J, 2007. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation

- [J]. American Journal of Botany, 94(3): 451-459.
- THAKUR D, CHAWLA A, 2019. Functional diversity along elevational gradients in the high altitude vegetation of the western Himalaya [J]. Biodiversity and Conservation, 28: 1977-1996.
- VILLEGER S, MASON N W H, MOUILLOT D, 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology [J]. Ecology, 89: 2290-2301.
- WANG L, BAO D E H, DONG L M, et al., 2024. Effects of plateau zokor disturbance on functional traits and functional diversity of plants in alpine meadow [J]. Chinese Journal of Ecology, 43(6): 1629-1637. [王磊, 包达尔罕, 董隆明, 等, 2024. 高原鼯鼠干扰对高寒草甸植物功能性状及功能多样性的影响 [J]. 生态学杂志, 43(6): 1629-1637.]
- WEEMSTRA M, ROUMET C, CRUZ-MALDONADO N, et al., 2022. Environmental variation drives the decoupling of leaf and root traits within species along an elevation gradient [J]. Annals of Botany, 130(3): 419-430.
- WEN Y G, HE T P, TAN W F, 2004. Plant biodiversity and community characteristics in tropical and subtropical mountains in Guangxi [M]. Beijing: China Meteorological Press. [温远光, 和太平, 谭伟福, 2004. 广西热带和亚热带山地的植物多样性及群落特征 [M]. 北京: 中国气象出版社.]
- WILD J, KOPECKÝ M, MACEK M, et al., 2019. Climate at ecologically relevant scales: A new temperature and soil moisture logger for long-term microclimate measurement [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 268: 40-47.
- WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY M, et al., 2004. The worldwide leaf economics spectrum [J]. Nature, 428: 821-827.
- XIANG L, CHEN F Q, DI M Y, et al., 2019. Response of leaf functional traits of shrubs to altitude in *Rhododendron latoucheae* communities in Mt. Jinggangshan, Jiangxi, China [J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 27(2): 129-138. [向琳, 陈芳清, 耿梦娅, 等, 2019. 井冈山鹿角杜鹃群落灌木层植物叶功能性状对海拔梯度的响应 [J]. 热带亚热带植物学报, 27(2): 129-138.]
- ZHANG J T, LI M, NIE E B, 2014. Pattern of functional diversity along an altitudinal gradient in the Baihua Mountain Reserve of Beijing, China [J]. Brazilian Journal of Botany, 37: 37-45.
- ZHAO J, LIU G M, ZHANG T, et al., 2025. Plant functional diversity of alpine grasslands in the central and eastern Qinghai-Tibet Plateau [J]. Research in Cold and Arid Regions, <https://doi.org/10.1016/j.rcar.2025.05.005>.