

DOI: 10.5846/stxb202112183590

郭旭曼, 王佳敏, 杜浩瀚, 房宇欣, 刘俊婷, 成应杰, 陶建平, 刘锦春. 桢楠幼苗适应喀斯特岩溶裂隙生境及降雨时间格局变化的方式. 生态学报, 2023, 43(1): 379-387.

Guo X M, Wang J M, Du H H, Fang Y X, Liu J T, Cheng Y J, Tao J P, Liu J C. *Phoebe zhennan* S. Lee seedlings adjust the biomass allocation and root distribution to adapt to the karst fissure habitat and rainfall temporal pattern. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(1): 379-387.

桢楠幼苗适应喀斯特岩溶裂隙生境及降雨时间格局变化的方式

郭旭曼, 王佳敏, 杜浩瀚, 房宇欣, 刘俊婷, 成应杰, 陶建平, 刘锦春*

西南大学生命科学学院, 三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆市三峡库区植物生态与资源重点实验室, 重庆 400715

摘要:喀斯特生态系统是全球陆地生态系统的重要组成部分, 生态环境极为脆弱。由于碳酸盐岩长期强烈的化学溶蚀作用, 其基本特征体现为地表土壤和地下岩溶裂隙及洞穴的二元结构。近年来, 在全球气候变化下, 我国西南地区降雨格局呈现降雨频次减少且单次降雨量增加的趋势。因此, 岩溶裂隙和区域降雨时间格局改变将对喀斯特地区的植物生长产生重要影响。通过模拟不同岩溶裂隙生境(S_0 : 24 cm 土壤; $S_{1/2}$: 12 cm 土壤层+12 cm 裂隙层; $S_{3/4}$: 6 cm 土壤层+18 cm 裂隙层)和不同降雨时间格局(I_{2d} : 2 d 降雨间隔; I_{19d} : 19 d 降雨间隔), 探究二年生桢楠(*Phoebe zhennan* S. Lee)幼苗是否通过生物量分配及根系分布的调整来适应变化环境。结果显示: (1) 短时间降雨格局下, 相比全土生境, 少量岩溶裂隙存在并不影响桢楠幼苗生物量的积累, 然而随着岩溶裂隙层进一步增厚和降雨时间间隔延长, 桢楠降低了总生物量, 减少了茎且增大了根和叶的生物量分配。(2) 桢楠幼苗的根系垂直分布随着深度增加而下降, 且无论在何种降雨时间格局下, 两种岩溶裂隙生境下桢楠均增加了岩溶裂隙之上土壤层的根系生物量分配比例。研究表明: 赋存有土壤的岩溶裂隙能成为植物幼苗赖以生存的生境, 但这种提供生境的能力随岩溶裂隙层增厚以及降雨时间间隔延长而减弱。桢楠幼苗以牺牲对茎生物量的分配投资为代价, 提高对根系或者叶片的生物量投资, 同时增大界面土层中的根系分布, 来保证最大化地利用有限的土壤资源, 从而适应喀斯特的岩溶裂隙(及干旱)生境。

关键词:喀斯特; 岩溶干旱; 生境; 根系拓展; 适应策略

Phoebe zhennan S. Lee seedlings adjust the biomass allocation and root distribution to adapt to the karst fissure habitat and rainfall temporal pattern

GUO Xuman, WANG Jiamin, DU Haohan, FANG Yuxin, LIU Junting, CHENG Yingjie, TAO Jianping, LIU Jinchun*

Key Laboratory of Eco-environments in Three Gorges Reservoir Region (Ministry of Education), Chongqing Key Laboratory of Plant Ecology and Resources Research in Three Gorges Reservoir Region, School of Life Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, China

Abstract: Karst is one of the most important fragile ecological environments in globally terrestrial ecosystems. It is basically characterized by the dual structure of surface soil and underground karst fissures and caves, due to the long-term strong chemical dissolution of carbonate rocks. In recent years, under global climate change, the rainfall pattern in southwestern China has shown a trend of decreasing rainfall frequency and greater sub-rainfall. The karst region in southwestern China, which belongs to the subtropical monsoon climate, often suffers from more obvious alternating wet and dry conditions. The underground karst fissures and variation in the temporal pattern of regional rainfall will have a significant impact on plant growth and development in this region. In this study, in order to explore whether the seedlings of *Phoebe zhennan* S. Lee

基金项目:重庆市自然科学基金面上项目(cstc2020jcyj-msxmX0244);中央高校基本科研业务费专项(XDJK2020B037);国家自然科学基金项目(31500399)

收稿日期:2021-12-18; 网络出版日期:2022-08-26

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jinchun@swu.edu.cn

adjust biomass allocation and root distribution to adapt to the changing environment, we simulated different karst fissure habitats (S_0 : 24 cm soil; $S_{1/2}$: 12 cm soil layer+12 cm karst fractured layer; $S_{3/4}$: 6 cm soil layer+18 cm karst fractured layer) and different rainfall temporal patterns (I_{2d} : rainfall interval of 2 days; I_{19d} : rainfall interval of 19 days), and checked the plants biomass accumulation and allocation, root vertical distribution. The results showed that: (1) under the short-term rainfall pattern, compared with the whole soil habitat, the habitat with a small proportion of karst fissures did not affect the biomass accumulation of *P. zhennan* seedlings. With the thickening of karst fractured layer and the extension of the rainfall interval, *P. zhennan* reduced the total biomass, allocating less biomass to stems and more to roots and leaves. (2) The vertical distribution of root system of *P. zhennan* seedlings decreased with the deepen of soil layer, but increased the root biomass allocation ratio in the soil layer above the karst fissures, regardless of the rainfall temporal pattern. The results show that the fissures hosted soil can be a certain habitat for plants. However, with the thickening of fractured layer and extension of the rainfall interval, the fissures weaken the ability of the habitat. *P. zhennan* seedlings increase investment to root and leaf at the expense of stem biomass, and increase the root distribution in the interface soil layer above the fissures to ensure the maximum use of limited soil resources so as to adapt to the fissure (and arid) habitat in karst.

Key Words: limestone; karst drought; habitat; root expansion; adaptation strategy

喀斯特地区地表土壤稀少、岩石裸露率高,碳酸盐岩体内常形成较大的溶缝、管道及不规则地下空间,因此土层以下存在着大量发育的岩溶裂隙^[1]。在全球气候变暖的大背景下,降雨格局正在发生改变。有研究表明西南喀斯特地区总降雨量基本不变,但是年降雨日显著减少^[2],降雨时间间隔会有延长,而单次降雨量会有增大趋势^[3]。因此,降雨格局的改变,可能会进一步加剧岩溶裂隙生境的严酷性,对植物生长产生负面影响。然而,最近有研究指出,赋存土壤的浅层岩溶裂隙可以成为供植物生长的生境^[4-5]。对于喀斯特植物,旱季耗竭较慢的浅层岩溶裂隙中的水分可能是其主要利用来源^[6]。因此,喀斯特岩溶裂隙是否会成为植物生长的有利空间,该地区植物又如何适应岩溶裂隙生境及降雨格局的改变,成为生态学工作者关注的问题。

对不同器官的生物量分配来调整是植物面对不断变化环境的适应策略之一。如水分与养分供应减少时,植物往往通过增加对根系生物量的分配来提高对土壤资源的利用^[7];而光照降低时,植物通过增加对叶的生物量分配来提高对碳源的捕获速度。在喀斯特地区,由于土壤资源先天不足,加上岩溶裂隙产生水土漏失,水分、养分明显成为植物生长的限制因子。根据最优分配理论^[8],植物可能会增加对根系生物量的分配,以提高对水、土资源的利用。如 Hu 等^[9]研究表明,两个旱生物种都采取增大根冠比的策略来补偿碎石生境资源减少的逆境。另一方面,降雨时间格局延长将加剧干旱,如果岩溶裂隙能够为植物生长提供一定水分利用来源,植物的向水性也可能促进其地下生物量的投资分配^[10]。

根系是植物吸收水分和养分的主要器官,对植物生长发育和新陈代谢起着决定性的作用。根系形态和分布特征直接反映了植物对其立地条件的利用^[11],以及在有限资源下的性状权衡^[12]。垂直向下往深处延伸是根在局部可利用养分区域内的拓展方式^[13],但也有研究发现两种生长在上覆浅层土壤的岩溶生境中的物种,其粗根以水平伸长为主^[14]。根系也会适应性调整垂直方向上不同深度的根系分布比例以减轻环境对植物生长的影响^[15]。大多数植物的根都集中在浅层土壤中^[16],根系生物量随深度的增加而降低^[11]。但由于岩溶生境中裂隙的存在,浅土中的喀斯特植物可能增加紧挨基岩上方界面土层的根系生物量,从而增加根系延伸到更深裂隙中的机会^[6,17-18]。

前期研究表明,在降雨间隔时间短,降雨均匀充足时,有少量的岩溶裂隙能够促进桉楠的生长和光合,即岩溶裂隙确实能够提供可利用空间及资源以使植物良好生长,但降雨间隔时间延长和岩溶裂隙层增加后,裂隙的存在使植物生长逐渐受到抑制^[19]。由于陆生植物根系感知地下生境变化的第一性,研究根系响应岩溶裂隙具有重要意义。同时,研究植物的生物量分配是理解植物响应与适应生境变化的关键。因此,本研究继续以两年生桉楠幼苗为研究材料,模拟全土或上覆不同厚度土层的岩溶裂隙生境,提出科学问题:桉楠幼苗是

否通过调整生物量分配和根系分布来适应喀斯特岩溶裂隙生境及降雨时间格局? 并做出如下假设: (1) 少量的岩溶裂隙生境并不影响桢楠幼苗的根系生长及生物量积累, 即岩溶裂隙能为桢楠幼苗提供一定的生长空间, 但裂隙为桢楠提供生境的能力随土层变薄与降雨时间格局延长而减弱; (2) 桢楠幼苗通过增加根系生物量分配提高对土壤及水分资源的利用; (3) 桢楠幼苗通过增加紧挨裂隙层界面土层中的根系分布提高对岩溶裂隙生境与延长降雨时间格局的适应。以期为喀斯特地区的植被恢复和楠木资源管理提供进一步的理论参考。

1 材料与方 法

1.1 实验材料

实验材料为桢楠(*Phoebe zhennan* S. Lee) 两年生幼苗。桢楠是樟科楠属的高大乔木, 是我国特有的珍贵用材树种, 天然林仅分布于重庆、四川、贵州等地^[20-21]。桢楠本喜弱酸性土壤, 但研究者在重庆大足和永川等喀斯特生境中发现了大片天然桢楠林, 这些桢楠成树几乎都能向深处扎根破岩, 稳健地生长在岩溶裂隙之中。因此, 推测其具有适应岩溶裂隙生境的生存对策。供试土壤为具有典型喀斯特地貌的重庆市中梁山黄色石灰土, 其理化性质^[19]如表 1。以喀斯特石灰石为供试石块。

表 1 土壤理化性状

Table 1 Soil physical and chemical properties

pH	有机质 Organic matter	全氮 Total N/(g/kg)	全磷 Total P/(g/kg)	全钾 Total K/(g/kg)	田间持水量 Field capacity
7.4±0.14	(0.34±0.02)%	0.28±0.03	0.39±0.02	23.7±3.22	(39.8±2.23)%

1.2 实验方法

实验在重庆市西南大学生态园实验基地大棚(透明顶棚, 四周开放)(29°49'N, 106°25'E)内进行, 海拔 225 m, 属亚热带季风气候。

为模拟喀斯特地区不同土层厚度的岩溶小生境, 在种植容器(长×宽×高: 54 cm×39 cm×24 cm)下层铺设不同厚度的喀斯特石块, 形成岩溶裂隙, 上层以喀斯特黄色石灰土覆盖。小生境分为 3 水平: 全土无岩溶裂隙生境(S_0 : 24 cm 土壤)、1/2 岩溶裂隙生境($S_{1/2}$: 12 cm 土壤层+12 cm 裂隙层)、3/4 岩溶裂隙生境($S_{3/4}$: 6 cm 土壤层+18 cm 裂隙层)。三种生境的总体积不变。容器底部留有小孔以供重力水流走。降雨时间格局分为两个水平: 短时间降雨格局(I_{2d})和长时间降雨格局(I_{19d})。 I_{2d} 为每隔 2 d 一次降雨, 根据重庆市平均降雨时间间隔将设置; I_{19d} 为每隔 19 d 一次降雨, 根据重庆市年均最长连续无有效降水日设置^[22]。两种降雨处理总施水量保持一致, 每个季度总施水量一致, 短时降雨格局处理组各季度单次施水量依次为 2.9 mm、14.5 mm、13.9 mm、5.4 mm 降水, 长时降雨格局处理组各季度单次施水量依次为 19 mm、96 mm、93 mm、36 mm 降水, 实际施水量依容器的底面积计算得到^[19](表 2)。每个处理 6 个重复。因此, 实验为双因素 6 水平, 共 36 个处理。

表 2 降水设置

Table 2 Water treatments

处理 Treatment of irrigation	降雨间隔天数 Rainfall interval/d	第一季度施水量 Precipitation in the first quarter/mL	第二季度施水量 Precipitation in the second quarter/mL	第三季度施水量 Precipitation in the third quarter/mL	第四季度施水量 Precipitation in the fourth quarter/mL
2 d 降雨间隔 I_{2d} Rainfall interval of 2 days	2	600	3046	2932	1138
19 d 降雨间隔 I_{19d} Rainfall interval of 19 days	19	4001	20305	19548	7586

实验于 2019 年 7 月 15 日选取生长状态良好、株高大约为 50 cm 的二年生桢楠幼苗进行移栽, 进行适应生长 29 d 后, 于 8 月 14 日开始水分处理, 处理 353 d。

1.3 指标测定

于2020年8月1日分根、茎、叶进行收获。茎、叶擦拭干净后放入信封,并在烘箱中70℃烘干至恒重,于干燥冷却器中冷却至室温后称取干重。根系采取分层收获的方法,从上至下每6 cm取一层,共取四层。将取出的土壤倒入孔径1 mm筛中,用流水冲洗并挑出根系,装入自封袋,做好标记带回实验室。用数字化扫描仪(STD1600 Epson USA)扫描获得桢楠根长、根表面积、根体积等指标,根系总长度、总表面积和总体积分别为各层根长、根表面积、根体积之和。随后将根系烘干称重。总生物量为根、茎、叶生物量之和。根生物量占比=根系生物量/总生物量;茎生物量占比=茎生物量/总生物量;叶生物量占比=叶生物量/总生物量;每层根系生物量占比=某一层的生物量/根系总生物量。

1.4 数据分析

采用SPSS 22.0软件进行双因素方差分析,揭示岩溶裂隙生境、降雨时间格局以及生境与降雨时间格局的交互作用对桢楠幼苗的根系指标的影响;采用 t 检验分析相同小生境下的降雨时间格局效应;采用单因素方差分析结合多重比较(LSD)分析相同降雨时间格局下的小生境效应。用Origin 8.6对每个指标进行作图。

2 结果

2.1 总生物量积累及在各器官间的分配

在两种降雨时间格局下,桢楠的总生物量均随着土壤的减少(岩溶裂隙的增加)而呈减少趋势,在 I_{19d} 条件下减少的幅度更大。除 S_0 生境外,桢楠总生物量随着降雨时间间隔延长显著减小(图1)。

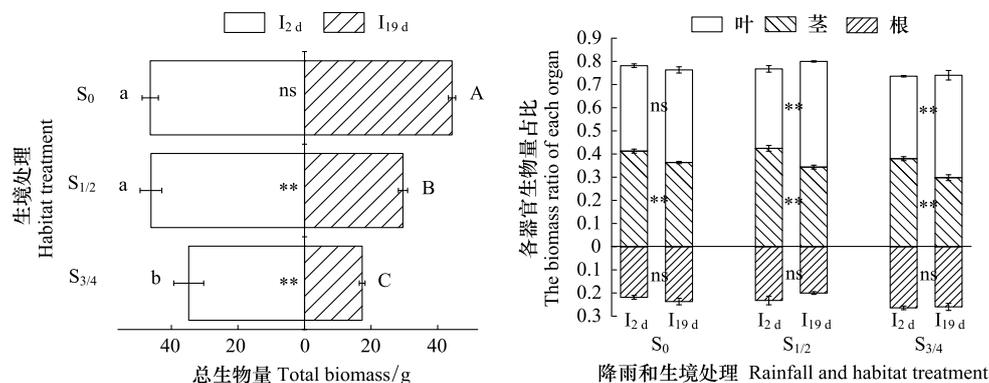


图1 生境和降雨时间格局对桢楠的总生物量及各器官生物量占比的影响(平均值±标准误)

Fig.1 Effects of habitat and rainfall temporal pattern on the total biomass and the biomass ratio of each organ of *P. zhenan* (Mean ± SE) I_{2d} : 2 d 降雨间隔; I_{19d} : 19 d 降雨间隔; S_0 : 全土无岩溶裂隙生境; $S_{1/2}$: 1/2 岩溶裂隙生境; $S_{3/4}$: 3/4 岩溶裂隙生境; “*” “**” “ns” 表示相同小生境中不同时间间隔之间的差异显著性, “*” 表示显著 ($P < 0.05$), “**” 表示极显著 ($P < 0.01$), “ns” 表示差异不显著; “a” “b” “c” 表示 2 d 降雨时间间隔下不同小生境之间的差异显著性, “A” “B” “C” 表示 19 d 降雨时间间隔下不同小生境之间的差异显著性, 不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$)

在两种降雨时间格局下,桢楠的叶、茎和根各器官生物量占比随着土壤的减少(岩溶裂隙的增加)整体上发生了较为一致的变化:即桢楠的叶生物量占比随着土壤的减少(岩溶裂隙的增加)保持不变(I_{2d})或增大(I_{19d}),茎生物量占比在 $S_{3/4}$ 生境中减少,根生物量占比在 $S_{3/4}$ 生境中有增大趋势(图1)。

随着降雨时间间隔延长,不同生境下桢楠的茎生物量占比均显著下降,根生物量占比不变,而叶生物量占比保持不变或者增大(图1)。

双因素方差分析表明:生境和降雨时间格局处理对桢楠总生物量及叶生物量占比产生了显著交互作用(表3)。

表 3 不同处理中桢楠总生物量以及各器官所占生物量之比的双因素方差分析

Table 3 Two-way ANOVA on total biomass and biomass ratio of each organ of *P. zhennan* in different treatments

方差来源 Source of variation	F		
	降雨时间格局 Rainfall temporal pattern	生境 Habitat	降雨时间格局 × 生境 Rainfall temporal pattern × Habitat
总生物量 Total biomass	31.831 **	27.781 **	5.531 *
根生物量比 Root biomass ratio	0.332ns	7.1 **	2.003ns
茎生物量比 Stem biomass ratio	81.694 **	16.197 **	1.887ns
叶生物量比 Leaf biomass ratio	59.884 **	1.038ns	5.954 *

* 表示 $P < 0.05$; ** 表示 $P < 0.01$; ns 表示差异不显著

2.2 根系生物量积累及在不同深度间的分配

I_{2d} 条件下, 桢楠的根系生物量在三种不同小生境中无显著性差异, 但在 I_{19d} 条件下, 桢楠的根系生物量随着土壤的减少(岩溶裂隙的增加)而呈减少趋势。在 S_0 生境中, 两种降雨时间格局对桢楠根系生物量无显著影响, 但在 $S_{1/2}$ 和 $S_{3/4}$ 生境中, 桢楠根系生物量随着降雨时间间隔延长显著减小(图 2)。

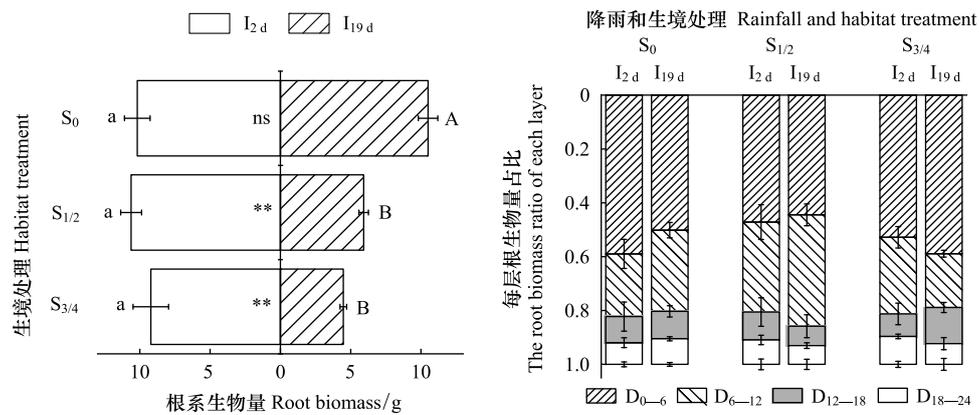


图 2 生境和降雨时间格局对桢楠在各层的根系生物量占比的影响(平均值±标准误)

Fig.2 Effects of habitat and rainfall temporal pattern on the root biomass ratio of each layer of *P. zhennan* (Mean±SE)

两种降雨时间格局下, 根系生物量占比总体上均随着土层的加深而逐渐降低。但在 $S_{1/2}$ 生境中, 两种降雨时间格局下的第二层(D_{6-12} , 岩溶裂隙层上的土壤层)根系生物量占比显著增加(与 S_0 生境相比), 且在 I_{19d} 条件下增加更显著; 在 $S_{3/4}$ 生境中, 两种降雨时间格局下的第一层(D_{0-6} , 岩溶裂隙层上的土壤层)根系生物量占比又逐渐回升(与 $S_{1/2}$ 生境相比), 且在 I_{19d} 条件下回升更显著(图 2)。

双因素方差分析表明, 降雨时间格局和生境处理对桢楠幼苗根系生物量、 D_{12-18} 的根系生物量占比产生了显著交互作用(表 4)。

表 4 不同处理中桢楠不同层根重占比的双因素方差分析

Table 4 Two-way ANOVA on root weights in different layers of *P. zhennan* in different treatments

方差来源 Source of variation	F		
	降雨时间格局 Rainfall temporal pattern	生境 Habitat	降雨时间格局 × 生境 Rainfall temporal pattern × Habitat
根系生物量 Root biomass	22.914 **	10.237 **	7.01 **
根生物量占比 Root biomass ratio			
D_{0-6}	3.183 *	0.26ns	1.498ns
D_{6-12}	5.922 *	0.407ns	2.558ns
D_{12-18}	0.978ns	0.416ns	3.705 **
D_{18-24}	0.222ns	0.74 ns	0.996ns

 D_{0-6} : 0—6 cm 深度根系层; D_{6-12} : 6—12 cm 深度根系层; D_{12-18} : 12—18 cm 深度根系层; D_{18-24} : 18—24 cm 深度根系层

2.3 根系形态特征

I_{2d} 条件下,桢楠根系的总根长、总根表面积和总根体积在三种小生境中并无显著性差异; I_{19d} 条件下,桢楠的总根长、根表面积和根体积随着土壤的减少(岩溶裂隙的增加)而呈减少趋势(图3)。在 S_0 和 $S_{1/2}$ 生境中,桢楠的总根长、总根表面积和总根体积在两种降雨时间间隔下均无显著差异;但在 $S_{1/2}$ 生境中, I_{19d} 条件下的根表面积相较于 I_{2d} 显著减小了25.14%,根体积显著减小了26.86%;在 $S_{3/4}$ 生境中, I_{19d} 的根长相较于 I_{2d} 显著减小了44.08%,根表面积显著减小了46.44%,根体积显著减小了49.08%(图3)。

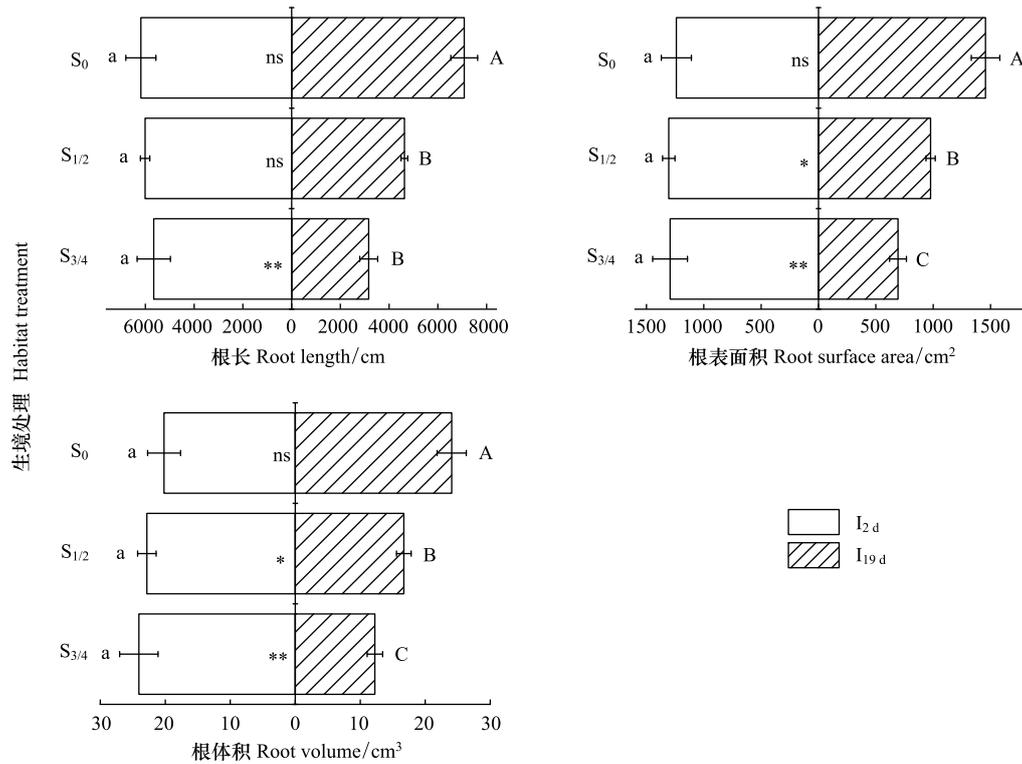


图3 生境和降雨时间格局对桢楠根长、根表面积、根体积的影响(平均值±标准误)

Fig.3 Effects of habitat and rainfall temporal pattern on root length, root surface area and root volume of *P. zhenan* (Mean±SE)

双因素方差分析结果表明:降雨时间格局和生境处理对桢楠幼苗的根长、根表面积以及根体积均有显著的交互作用(表5)。

表5 不同处理中桢楠根系的双因素方差分析

Table 5 Two-way ANOVA on root system of *P. zhenan* in different treatments

方差来源 Source of variation	F		
	降雨时间格局 Rainfall temporal pattern	生境 Habitat	降雨时间格局 × 生境 Rainfall temporal pattern × Habitat
根长 Root length	6.621 *	11.195 **	6.698 **
根表面积 Root surface area	7.73 *	5.797 *	7.94 **
根体积 Root volume	7.933 *	1.923ns	7.601 **

3 讨论

3.1 岩溶裂隙对桢楠幼苗生长的影响依赖于裂隙上层土壤厚度及短时降雨间隔

在2 d降雨时间间隔下,与全土 S_0 生境相比, $S_{3/4}$ 生境显著降低了桢楠幼苗的生物量,即土层厚度极度变薄而岩溶裂隙层大量增厚后,使其涵养的水、养资源缺乏^[23],抑制了桢楠幼苗的生长^[19]。然而,少量岩溶裂

隙存在(即 $S_{1/2}$ 生境)并没有对桉楠幼苗的总生物量产生影响;同时,根系生物量及根系的根长、根表面积等生长指标也都未受到负面影响。可见,少量的岩溶裂隙确实可以为植物提供一定的生境,裂隙中截留的土壤资源能够促进或者不抑制植物的生长^[19]。只是随着处理时间的延长,这种生境供植物生长的能力有减弱的趋势。这体现在处理 3 个月后的桉楠幼苗净光合速率在 1/2 岩溶裂隙生境中高于全土生境^[19],而本研究中处理 12 个月后的桉楠幼苗生物量在 1/2 岩溶裂隙生境与全土生境中无显著差异。延长降雨时间间隔后(I_{19d}),单次降雨强度急剧增大,岩溶裂隙的存在增加了水、土流失的速度和程度^[24],同时,也亦形成“骤湿突干”的干湿交替生境,一次性大量的降水仅会短暂性地为植株提供充足的水分,但在后期,水分会持续的蒸发和被根系消耗又得不到及时补充,导致干旱胁迫加重,从而限制了桉楠幼苗的生长,且随着土层厚度的降低即岩溶裂隙层的增厚,这种限制作用更加明显。

另外,本研究发现在全土无裂隙生境中,降雨时间格局的改变对桉楠生物量积累及根系生长没有影响。这可能与全土生境土层深厚、土壤蓄水能力较强有关。前期研究的土壤含水量数据显示,在 I_{2d} 条件下,全土生境中一个施水周期内的土壤含水量在 23%—26% 之间变动,而在 I_{19d} 条件下,全土生境中一个施水周期内的土壤含水量仍然可维持在 22%—32%^[19]。全土生境中含水量的这种表现很可能是由于喀斯特土壤较为黏重的特性。

3.2 桉楠幼苗通过调整生物量分配适应岩溶裂隙生境和延长的降雨时间格局

生物量分配策略是植物内在的发育过程适应所在环境条件的结果^[25]。在本研究中,短时间降雨间隔下,与全土生境相比,3/4 岩溶裂隙生境由于土壤总量减少而岩溶裂隙增加,土壤水分、土壤养分和生存空间降低,成为限制根系生长的主要因素,因而桉楠幼苗通过减少茎生物量分配比例,增大了根系生物量投入比例来适应土壤资源及生存空间下降的不利生境。这与杨小琴等^[26]对千根草(*Euphorbia thymifolia*)的研究一致,均符合最优化分配理论所描述的植物倾向于将资源分配到资源最受限制的器官^[8]。短时降雨间隔下,1/2 岩溶裂隙生境中,由于岩溶裂隙赋存土壤并提供根系拓展空间供以桉楠幼苗正常生长,各器官生物量分配与总生物量趋势一致,均相对全土生境中无显著变化。长时间降雨间隔下,与全土生境相比,裂隙存在尤其是大量裂隙存在时,桉楠幼苗仍然增加根系生物量的分配,以获取土壤中更加缺少的水分与养分^[27]。然而,除了增加根系生物量分配外,桉楠幼苗还增加了叶的投入,当然是以牺牲茎的生物量分配为代价。前期研究也表明在长时间降雨间隔下,大量岩溶裂隙生境严重抑制了桉楠的净光合速率^[19]。可见,在这种严酷条件下,桉楠也不得不尽可能地增大叶片来增加叶片碳水化合物供应,从而维持自身一定的光合和生长^[28]。另一方面,桉楠为木本植物,木质部较草本植物发达,导管输送水分和无机盐的能力较高,且导管在水分胁迫下保水性较好^[29],适当削弱茎的投入不会造成水盐运输障碍。所以在资源相对亏缺的情况下,桉楠选择将生物量更多地分配给能够获取资源的器官(根和叶),而非主要起运输和支持作用的器官(茎)。

不管是全土生境,还是两种岩溶裂隙生境,根系生物量分配在两种降雨格局处理间均无显著差异。因此,本研究中,在生境固定的情况下,桉楠在应对降雨时间格局延长且单次降雨强度变大的情况时,并没有采取预期的增加根系生物量分配的策略,而是采取了牺牲茎的投入,增大光合器官叶的投入策略,其原因还需要进一步的研究。

3.3 桉楠幼苗通过改变根系垂直分布策略提高对资源的获取能力

喀斯特地区土壤异质性高,植物会通过调整根系空间分布与功能性状以适应不同的生境^[30]。在 2 d 降雨时间间隔下,根系生长(包括根长、根表面积、根体积及根生物量)总体上不受土层变薄(岩溶裂隙增厚)的影响,但延长降雨间隔后,虽然一次性降水十分充沛,但由于裂隙渗漏及土层水分蒸发等因素^[31],在一个 20 d 的施水周期中,含裂隙的生境中的土壤含水量有 13 d 显著低于全土生境^[19],桉楠根系生长因此受到显著限制。但两种降雨格局下,根系的垂直分布具有一致性,均随着生境深度的增加呈下降趋势。然而,在两种岩溶裂隙生境中根系的拓展策略发生了改变,且改变主要体现在增加了岩溶裂隙层之上土壤层,即 $S_{1/2}$ 生境中的第二层(D_{6-12})和 $S_{3/4}$ 生境中的第一层(D_{0-6})根系生物量的分配。有研究表明,植物根系在生长过程中遇到

难以穿透的机械障碍时,会降低自身的向地感应,沿障碍物表面生长^[32]。并且在水分亏缺的情况下,桢楠这类喀斯特适生植物对于感知土层与裂隙层交界带区域水分可用性的变化更为敏感^[30],桢楠选择了增大在交界区土层的生物量比例,从而整体上削弱了岩溶裂隙中水分、养分缺乏对桢楠的影响,保证桢楠最大化地利用有限的土壤资源。桢楠增加岩溶裂隙上方界面土层的根系生物量后,能够增大根系向裂隙中拓展的机会^[6,17-18],倘若本研究处理时间更长久,桢楠根系对岩溶生境的适应极可能有更佳表现。

总之,赋存土壤且为根系提供穿窜空间的岩溶裂隙能成为植物幼苗赖以生存的生境,但裂隙供幼苗良好生长的能力依赖于上覆适当厚度的土层及较短的降雨间隔,随着处理时间延长也会降低。随着生境严酷程度增加(土层变薄及降雨时间间隔的延长),桢楠幼苗选择牺牲对茎生物量的分配而提高对根系和叶片的生物量投入,同时增加裂隙层上方界面土层中的根系分布来保证最大化地利用有限土壤资源,从而适应喀斯特的岩溶裂隙(及干旱)生境。

参考文献(References):

- [1] 徐则民, 黄润秋, 唐正光, 费维水. 中国南方碳酸盐岩上覆红土形成机制研究进展. 地球与环境, 2005, 33(4): 29-36.
- [2] 冯新灵, 罗隆诚, 冯自立. 中国近 50 年降水变化趋势及突变的 Hurst 指数试验. 干旱区地理, 2009, 32(6): 859-866.
- [3] 尹晗, 李耀辉. 我国西南干旱研究最新进展综述. 干旱气象, 2013, 31(1): 182-193.
- [4] 严友进. 喀斯特石漠化区浅层岩溶裂隙及其土壤主要生态功能研究[D]. 贵阳: 贵州大学, 2019.
- [5] Yan Y J, Dai Q H, Wang X D, Jin L, Mei L N. Response of shallow karst fissure soil quality to secondary succession in a degraded karst area of southwestern China. *Geoderma*, 2019, 348: 76-85.
- [6] Poot P, Lambers H. Shallow-soil endemics: adaptive advantages and constraints of a specialized root-system morphology. *New Phytologist*, 2008, 178(2): 371-381.
- [7] Irving L J, Mori S. Effects of light, N and defoliation on biomass allocation in *Poa annua*. *Plants*, 2021, 10(9): 1783.
- [8] Bloom A J, Chapin III F S, Mooney H A. Resource limitation in plants—an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1985, 16: 363-392.
- [9] Hu H, Li F L, McCormack M L, Huang L, Bao W K. Functionally divergent growth, biomass allocation and root distribution of two xerophytic species in response to varying soil rock fragment content. *Plant and Soil*, 2021, 463(1/2): 265-277.
- [10] Dietrich D. Hydrotropism: how roots search for water. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(11): 2759-2771.
- [11] Li P, Zhao Z, Li Z B. Vertical root distribution characters of *Robinia pseudoacacia* on the Loess Plateau in China. *Journal of Forestry Research*, 2004, 15(2): 87-92.
- [12] Oke T A, Turetsky M R. Evaluating *Sphagnum* traits in the context of resource economics and optimal partitioning theories. *Oikos*, 2020, 129(8): 1204-1215.
- [13] Kano M, Inukai Y, Kitano H, Yamauchi A. Root plasticity as the key root trait for adaptation to various intensities of drought stress in rice. *Plant and Soil*, 2011, 342(1/2): 117-128.
- [14] Nie Y P, Chen H S, Wang K L, Ding Y L. Rooting characteristics of two widely distributed woody plant species growing in different karst habitats of southwest China. *Plant Ecology*, 2014, 215(10): 1099-1109.
- [15] Tajima R. Importance of individual root traits to understand crop root system in agronomic and environmental contexts. *Breeding Science*, 2021, 71(1): 13-19.
- [16] Kulmatiski A, Beard K H, Holdrege M C, February E C. Small differences in root distributions allow resource niche partitioning. *Ecology and Evolution*, 2020, 10(18): 9776-9787.
- [17] Schwinning S. Do we need new rhizosphere models for rock-dominated landscapes? *Plant and Soil*, 2013, 362(1/2): 25-31.
- [18] Nie Y P, Chen H S, Ding Y L, Yang J, Wang K L. Comparison of rooting strategies to explore rock fractures for shallow soil-adapted tree species with contrasting aboveground growth rates: a greenhouse microcosm experiment. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1651.
- [19] 王佳敏, 成应杰, 陈金艺, 刘俊婷, 李金明, 李素慧, 刘锦春. 模拟不同降雨时间格局下喀斯特垂直异质生境对桢楠幼苗光合和生长的影响. 生态学报, 2021, 41(18): 7348-7356.
- [20] 张瑞君. 重庆市永川区桢楠种质资源保护与利用策略浅析. 南方农业, 2020, 14(36): 7-8.
- [21] 冯桂乾. 桢楠优良乡土树种繁育及栽培技术. 种子科技, 2021, 39(7): 102-103.
- [22] 刘明翰, 秦年秀, 陈燕连, 黄嘉丽. 1960—2016 年西南地区无有效降水日数变化特征. 人民珠江, 2020, 41(4): 21-29.
- [23] 唐益群, 张晓晖, 周洁, 余恬钰, 杨坪, 王建秀. 喀斯特石漠化地区土壤地下漏失的机理研究——以贵州普定县陈旗小流域为例. 中国岩

- 溶, 2010, 29(2): 121-127.
- [24] 任青青, 严友进, 甘艺贤, 伏文兵, 戴全厚, 高儒学, 兰雪. 短历时强降雨对典型喀斯特坡耕地侵蚀产沙的影响. 水土保持学报, 2019, 33(6): 105-112.
- [25] 郑伟, 范高华, 黄迎新, 王婷, 禹朴家, 王鹤琪. 不同密度猪毛菜形态结构性状及生物量分配策略的异速关系. 生态学报, 2021, 41(7): 2845-2854.
- [26] 杨小琴, 黄曦叶, 刘金平, 兰芳, 黄柳. 土层厚度对千根草构件性状和生物量分配及拓展能力的影响. 草业科学, 2020, 37(10): 1994-2002.
- [27] Shipley B, Meziane D. The balanced-growth hypothesis and the allometry of leaf and root biomass allocation. Functional Ecology, 2002, 16(3): 326-331.
- [28] Ogbonnaya C I, Nwalozie M C, Roy-Macauley H, Annerose D J M. Growth and water relations of Kenaf (*Hibiscus cannabinus* L.) under water deficit on a sandy soil. Industrial Crops and Products, 1998, 8(1): 65-76.
- [29] Tyree M T, Dixon M A. Water stress induced cavitation and embolism in some woody plants. Physiologia Plantarum, 1986, 66(3): 397-405.
- [30] 何洁, 严友进, 易兴松, 王勇, 戴全厚. 喀斯特地区土壤异质性及其与植物相互作用. 应用生态学报, 2021, 32(6): 2249-2258.
- [31] 陈洪松, 王克林. 西南喀斯特山区土壤水分研究. 农业现代化研究, 2008, 29(6): 734-738.
- [32] Monshausen G B, Bibikova T N, Weisenseel M H, Gilroy S. Ca^{2+} regulates reactive oxygen species production and pH during mechanosensing in *Arabidopsis* roots. The Plant Cell, 2009, 21(8): 2341-2356.