

DOI: 10.20103/j.stxb.202211053171

隆庆之, 杜虎, 苏樑, 曾馥平, 连子文, 彭晚霞, 刘坤平, 谭卫宁. 喀斯特常绿落叶阔叶林木本植物功能性状变异及其适应策略. 生态学报, 2023, 43(21): 8875-8883.

Long Q Z, Du H, Su L, Zeng F P, Lian Z W, Peng W X, Liu K P, Tan W N. Variation of plant functional traits and adaptive strategies in Karst evergreen deciduous broad-leaved forest. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(21): 8875-8883.

喀斯特常绿落叶阔叶林木本植物功能性状变异及其适应策略

隆庆之^{1,2,3}, 杜 虎^{1,2,4,*}, 苏 樑^{1,2}, 曾馥平^{1,2,4}, 连子文^{1,2}, 彭晚霞^{1,2,4}, 刘坤平^{1,2,4}, 谭卫宁⁵

1 中国科学院亚热带农业生态研究所亚热带农业生态过程重点实验室, 长沙 410125

2 中国科学院环江喀斯特生态系统观测研究站/广西喀斯特生态过程与服务重点实验室, 环江 547100

3 中国科学院大学, 北京 100049

4 广西石漠化治理产业技术研究院, 南宁 530000

5 广西木论国家级自然保护区管理中心, 环江 547100

摘要:叶片功能性状能反映植物对环境的高度适应能力和复杂生境下的自我调控能力, 同时也能反映植物的基本特征和对资源的有效利用率。以木论国家级自然保护区喀斯特常绿落叶阔叶林 144 种优势木本植物为研究对象, 测定其叶厚(LT)、叶面积(LA)、比叶面积(SLA)、叶长宽比(L/W)、叶组织密度(LTD)叶片形态性状和 12 种叶元素性状特征及变异程度, 并探讨植物对喀斯特生境的适应策略。结果表明: 17 个性状变异程度不同, 其中叶面积变异系数最大, 达到 133.31%, 叶片碳变异系数最小, 为 7.73%, 叶元素变异程度普遍高于叶形态性状变异程度。不同叶习性物种间叶厚、比叶面积、叶长宽比、叶氮含量性状差异达到显著水平。部分叶性状呈显著相关, 得到一系列最佳功能性状组合, 体现植物对喀斯特地区特殊生境的适应性。沿着性状贡献率较高的 PC1 轴, 能够定义出叶经济谱, 大部分常绿植物采取经济保守策略, 而大部分落叶植物则聚集在资源获取的一侧。相较于邻近非喀斯特地区, 喀斯特地区植物有较小的 LA、SLA。这些结果体现了喀斯特地区植物叶片形成的不同叶性状特征, 以及分布于经济谱两端的常绿和落叶植物的不同资源获取策略, 揭示了植物对生境的适应策略, 可为喀斯特地区的植被恢复提供科学指导。

关键词:叶性状; 生活型; 种间变异; 叶经济谱; 喀斯特生态系统

Variation of plant functional traits and adaptive strategies in Karst evergreen deciduous broad-leaved forest

LONG Qingzhi^{1,2,3}, DU Hu^{1,2,4,*}, SU Liang^{1,2}, ZENG Fuping^{1,2,4}, LIAN Ziwen^{1,2}, PENG Wanxia^{1,2,4}, LIU Kunping^{1,2,4}, TAN Weining⁵

1 Key Laboratory of Agro-ecological Processes in Subtropical Region, Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academy of Sciences, Changsha 410125, China

2 Huanjiang Observation and Research Station of Karst Ecosystem, Chinese Academy of Sciences, Huanjiang 547100, China

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

4 Guangxi Institute of Rock Desertification Control Industry Technology, Nanning 530000, China

5 Management Center for Guangxi Mulun National Nature Reserve, Huanjiang 547100, China

基金项目:国家重点研发计划项目(2022YFF1300703); 国家自然科学基金项目(42071073); 中国科学院青年创新促进会项目(2021366); 河池市特聘专家项目

收稿日期:2022-11-05; **网络出版日期:**2023-06-26

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hudu@isa.ac.cn

Abstract: Plant functional traits reflect the evolutionary process of plants and external influences. The most common plant functional traits include physiological and morphological traits, reproductive and nutritional traits, underground and aboveground traits, response traits and influence traits. Through the response of plant functional characteristics to global change, we can intuitively understand the response of plants to environmental change. In recent decades, the study of plant functional traits has involved many levels, from organ, species (individuals), community to ecosystem level, and expanded to various fields of ecological research. In order to study the internal relationship, trade-off and productivity optimization mechanism between functional traits, as well as the functional traits among individuals, researchers have conducted a lot of research on the response and adaptation of plant communities or ecosystems to global change from the perspective of traits. Leaf functional traits can reflect high adaptability of plants to the environment and the ability of self-regulation in complex habitats, and also reflect the basic characteristics of plants and the effective utilization of resources. In this study, 144 dominant woody plants in Karst evergreen and deciduous broad-leaved forests in Muren National Nature Reserve were selected as the research objects, and their leaf thickness (LT), leaf area (LA), specific leaf area (SLA), leaf length width ratio (L/W), leaf tissue density (LTD), leaf morphological characteristics and variation degree of 12 leaf element characteristics were measured, and the adaptive strategies of plants to karst habitats were discussed. The results showed that the variation degree of 17 characters was different, among which the variation coefficient of leaf area was the largest, reaching 133.31%, while the variation coefficient of leaf carbon was the smallest, reaching 7.73%. The variation degree of leaf elements was generally higher than that of leaf morphological characters. There were significant differences in leaf thickness, specific leaf area, leaf length width ratio and leaf nitrogen content among different leaf habit species. Some leaf characters were significantly correlated, and a series of optimally functional character combinations were obtained, reflecting the adaptability of plants to special habitats in karst areas. Along the PC1 axis with high contribution rate of traits, leaf economic spectrum could be defined. Most evergreen plants adopted economic conservation strategies, while most deciduous plants gathered on the side of resource acquisition. Compared with adjacent non-karst areas, plants in karst areas had smaller LA and SLA. These results reflect the different leaf characteristics of plant leaf formation in karst areas, as well as different resource acquisition strategies of evergreen and deciduous plants distributed at both ends of the economic spectrum, reveal the adaptive strategies of plants to the habitat, and can provide scientific guidance for vegetation restoration in karst areas.

Key Words: leaf trait; life form; interspecific variation; leaf economic spectrum; Karst ecosystem

功能性状是指异境植物在漫长的进化过程中,对资源采取不同的获取与分配策略,逐渐形成的影响植物存活、生长和死亡的一系列生理生态指标^[1-2],它在一定程度上能体现植物对生态系统的功能效应,是植物和生态系统沟通的重要环节^[3]。功能性状能够间接改变植物的内在生理情况和外在形态,客观表达物种对外部环境的适应性^[1, 4]。在植物群落中,功能性状种间的变异和生态系统演替息息相关,是植物功能性状变异研究中十分重要的内容^[5],并且由于取样、研究尺度等原因,较多植物功能性状研究以植物功能性状平均值的种间变异来反映结果^[6]。叶经济学谱是通过“经济”思想,将“投资-收益”理论运用到植物功能性状研究中,实现叶性状的功能和数量化研究^[7],从而体现植物的资源获取策略。通过对植物功能性状变异的研究,能有效反映植物在长期进化下对环境的响应机制^[8]。

叶片是植物光合作用的主要场所,是植物获取能量的重要器官,而叶长、叶宽、比叶面积等叶功能性状在环境影响下的显著差异,表现了叶片对资源的获取能力和对环境的适应性^[9]。对植物叶片功能性状的研究,有利于深入研究植物对生境改变的适应机理。常绿植物和落叶植物间叶片功能性状差异大小,体现了植物资源利用的权衡和生态学策略的差异。研究不同叶习性植物间功能性状的差异能丰富群落功能生态学研究^[6],有利于阐明不同叶习性植物对环境的适应性差异。特有物种与非特有物种之间叶片功能性状的差异

大小,体现了特殊的生境中生态环境对植物叶片生长的影响,有利于探讨非特有物种在特殊生境下叶片功能性状的变异机制。

喀斯特生态系统是我国六大脆弱生态系统之一,有环境容纳量低,土层浅薄,植被不连续,土地蓄水性差、抗干旱能力弱的特点^[10],喀斯特植被一般有石生性、嗜钙性、耐瘠性的特点,生长缓慢,生产力低,种群结构简单^[11]。喀斯特地区受地质活动影响大,碳酸盐岩溶蚀性强,同时人为干扰强烈,导致森林退化严重,次生林、灌丛植被和草坡占据优势^[12]。在桂西南、云南中部等喀斯特地区进行的植物功能性状研究表明,各地区植物种内和种间的叶性状均存在显著差异,比叶面积和叶干物质含量均呈显著负相关^[13-14]。这种喀斯特地区植物普遍具有的比叶面积低、叶干物质含量高的性状组合,说明植物为了适应喀斯特地区水分入渗率高导致的干旱环境,有相似的进化趋向^[15]。本研究以亚热带非地带性顶极群落喀斯特常绿落叶阔叶混交林的优势木本植物为研究对象,测定其叶形态及叶元素性状,比较不同叶习性、特有植物的功能性状变异,及对叶经济光谱的分析。在不同叶习性及特有种与非特有种之间进行植物叶片功能性状差异的研究,有利于阐明不同植物对喀斯特特殊生境的适应机制差异,但是西南喀斯特地区植物对特殊生境的适应策略少有研究。因此,本研究提出以下问题:(1)植物在西南喀斯特生境下的叶性状特征如何?(2)西南喀斯特地区不同叶习性植物及特有种与非特有种之间对资源利用方式如何?

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于广西环江毛南族自治县木论国家级自然保护区(25°7′—25°12′N, 107°54′—108°5′E),年均温 15.0—18.7℃,年降水量 1530—1820mm,降雨多集中在 4—9 月,地貌类型为喀斯特峰丛洼地,属于亚热带季风气候区,植被类型为非地带性喀斯特常绿落叶阔叶混交林,群落处于演替中晚期。土壤以碳酸盐岩发育的深色或棕色石灰土为主,为非地带性土壤,土层浅薄,岩石出露率高。2014 年在该保护区内,按照 CTFS (the Centre for Tropical Forest Science) 的标准建立 25 hm² (500 m×500 m) 固定永久监测样地,2014 年和 2019 年分别对样地内所有胸径 (DBH) (Diameter at breast height) ≥ 1 cm 的木本植物个体进行胸径测量、挂牌标记、定位和物种鉴定。样地内主要物种有小果厚壳桂 (*Cryptocarya microcarpa*)、梾子皮 (*Itoa orientalis*)、圆果化香树 (*Platycarya longipes*)、香叶树 (*Lindera communis*) 和齿叶黄皮 (*Clausena dunniana*) (Du 等, 2017)。

1.2 植物叶性状测定

以样地内 144 种优势种为研究对象,每种植物选择 10—15 株个体,采集植株东南西北四个方位成熟完整的叶片,每个植株至少采集 20 片以上。带回实验室后,使用中晶 SM I800 Plus 扫描仪进行叶片扫描,使用万深 LA-S 系列植物图像分析系统测定叶面积 (LA, mm²)、叶长宽比 (L/W),并用厚度仪测定各叶片厚度 (LT, mm),注意避开叶脉。扫描完的叶片装入信封,置于烘箱内进行 105℃ 杀青 2 h,再 60℃ 烘干 48 h 至恒重,称量干重。使用球磨机研磨干样至 100 目以测定其元素含量,其中叶片碳和氮使用元素分析仪测定,磷含量使用钼酸铵分光光度法测定,钾、钙、镁、铝、铁、锌、锰、钠、硫使用 ICP-OES-5110 仪器测定。

植物叶片的性状按照以下公式计算:

$$\text{比叶面积 (SLA, cm}^2\text{/g)} = \text{新鲜叶片面积 (cm}^2\text{)} / \text{叶干质量 (g)}$$

$$\text{叶组织密度 (LTD, g/cm}^3\text{)} = \text{叶干质量 (g)} / \text{叶体积 (cm}^3\text{)}$$

其中,叶体积 (cm³) = 叶面积 (cm²) × 叶厚度 (mm)。

1.3 数据分析

对各个性状求算术平均值和标准偏差,利用变异系数 (CV) 计算各个功能性状的变异程度。采用单因素方差分析方法检测生活型、特有性对性状变异的影响 (物种特有性的区分根据文献查阅结果确定)。采用 Pearson 相关分析检验各功能性状间的相关性,利用主成分分析对不同物种叶片性状进行综合分析。所有统计分析在 R4.1.2 软件中完成。

2 结果

2.1 植物性状总体特征

本研究共调查了 144 个物种,隶属于 51 科 106 属。144 个物种中乔木 89 种,灌木 55 种,常绿植物 91 种,落叶植物 53 种,特有种 19 种,非特有种 125 种。样地内 144 种优势木本植物的性状总特征如表 1 所示,叶片形态性状变异系数在 24.65%—133.31%之间,其中叶面积变异系数最高,达到了 133.31%;叶片元素含量性状中叶片碳的变异系数最小(7.73%),叶片铝的变异系数最大(100.52%),其他的变异系数在 37.56%—88.15%之间。

表 1 优势种性状总特征
Table 1 General characteristics of evergreen and deciduous species in Karst Areas

性状 Character	缩写 abbreviation	平均值 Mean	标准误差 Standard error	最大值 Maximum	最小值 Minimum	变异系数/% Coefficient of variation/%
叶厚 Leaf thickness/mm	LT	0.20	0.06	0.44	0.09	31.45
叶面积 Leaf area/cm ²	LA	48.95	65.26	497.10	0.60	133.31
比叶面积 Specific leaf area/(cm ² /g)	SLA	169.02	67.60	435.82	60.87	40.00
叶长宽比 Leaf aspect ratio	L/W	2.55	0.63	4.30	1.13	24.65
叶组织密度 Leaf tissue density/(g/cm ³)	LTD	0.39	0.11	0.77	0.11	28.25
叶片碳 Leaf carbon/(g/kg)	C	434.18	33.58	494.80	321.49	7.73
叶片氮 Leaf nitrogen/(g/kg)	N	22.38	8.41	48.93	7.44	37.56
叶片磷 Leaf phosphorus/(g/kg)	P	2.35	1.25	7.32	0.11	53.19
叶片钾 Leaf potassium/(g/kg)	K	22.30	14.30	81	2.59	64.09
叶片钙 Leaf calcium/(g/kg)	Ca	17.91	10.85	59.08	2.88	60.57
叶片镁 Leaf magnesium/(g/kg)	Mg	4.39	3.87	26.02	0.06	88.15
叶片硫 Leaf sulfur/(g/kg)	S	1.58	0.91	7.49	0.33	57.60
叶片铁 Leaf iron/(g/kg)	Fe	0.12	0.06	0.32	0.03	51.75
叶片锰 Leaf manganese/(g/kg)	Mn	0.14	0.11	0.59	0.02	76.37
叶片铝 Leaf aluminum/(g/kg)	Al	0.31	0.31	2.95	0.04	100.52
叶片钠 Leaf sodium/(g/kg)	Na	0.04	0.03	0.1	0.01	73.99
叶片锌 Leaf zinc/(g/kg)	Zn	0.02	0.01	0.08	0.01	68.84

2.2 植物性状种间变异

由表 2 可知,研究区木本植物功能性状在生活型间、特有种和非特有种间存在差异。常绿物种 LT、LA、LW、C、K、Mg、S、Mn、Al、Zn 性状大于落叶物种,特有种 LT、LA、LW、LTD、P、Fe、Na 性状大于非特有种。就变异性而言,LT、LA、SLA、C、N、P、K、Ca、S、Fe、Mn、Al、Na 功能性状常绿物种变异程度高于落叶物种,LW、LTD、C、P、Mg、Fe、Na 功能性状特有种变异程度高于非特有种。不同叶习性物种之间,LT、SLA、LW、N 性状差异达到显著水平,特有种和非特有种之间,Fe 性状差异达到显著水平,其余均未达到显著水平。

2.3 植物性状间的关联

相关性检验(图 1)表明,所有物种性状中,形态性状中除 LW 与 LT、SLA 与 LA 不相关外,其他性状间均呈显著的正或负相关;SLA 与 N 呈显著正相关,LTD 与 C 呈显著正相关、与 N 呈显著负相关;元素含量间,C 仅与 Ca 和 Mg 呈显著负相关,P 与 K、Na、S、Fe 相互间均呈显著正相关,Mg 与 Ca、Al 显著正相关,S 与 Na、Zn 呈显著正相关,Na 与 Fe 呈显著正相关,Mn 与 Al 呈显著正相关。

2.4 叶经济学谱

主成分分析(图 2)结果表明主成分 1 轴的特征值占总方差的 17.8%,2 轴的特征值占总方差的 13.4%,1、2 轴的特征值之和占总方差的 31.2%。性状变异第一主成分与 SLA、LTD、LW、LA 有较强的相关性,而第二主

成分与 LT 以及 S、C 等叶元素性状有较强的相关性。1 轴一侧是具有大 LTD、LW、C 指标,低 LA、SLA、N 及矿质养分指标的物种,即资源保守型策略物种,主要是常绿物种;而另一侧是具有高 LA、SLA、N 及矿质养分指标,低 LTD、LW、C 指标的物种,即资源获取型策略物种,主要是落叶物种。PC1 轴相当于 RES 理论中的“投资-收益”策略轴,常绿和落叶物种在 PC1 轴的两侧均有分布,但常绿物种大部分集中于 PC1 轴的资源保守侧,落叶物种大部分集中于 PC1 轴的资源获取侧。根据叶片 PC1 和 PC2 得分差异表可得,PC1 轴上不同叶习性物种得分的差异显著 ($P<0.05$;表 3),特有种和非特有种得分差异不显著 ($P>0.05$)。

表 2 不同叶习性植物性状(平均值±标准偏差)及变异系数

Table 2 Plant characters with different leaf habits (mean±SD) and coefficient of variation

性状 Character	常绿 Evergreen	落叶 Deciduous	特有种 Endemic species	非特有种 Nonspecific species
叶厚 Leaf thickness/mm	0.22±0.07 (30.45%)	0.17±0.05 * (27.42%)	0.21±0.07 (31.47%)	0.20±0.06 (31.57%)
叶面积 Leaf area/cm ²	49.39±69.05 (139.79%)	48.24±59.39 (123.12%)	49.41±43.06 (87.16%)	48.87±68.39 (139.93%)
比叶面积 Specific leaf area/(cm ² /g)	149.80±57.18 (38.17%)	199.95±72.09 * (36.05%)	146.67±56.73 (38.68%)	172.71±68.78 (39.82%)
叶长宽比 Leaf aspect ratio	2.70±0.62 (23.01%)	2.31±0.57 * (24.65%)	2.64±0.69 (25.99%)	2.53±0.62 (24.49%)
叶组织密度 Leaf tissue density/(g/cm ³)	0.39±0.11 (27.60%)	0.39±0.11 (29.59%)	0.41±0.13 (30.88%)	0.39±0.11 (27.83%)
叶片碳 Leaf carbon/(g/kg)	437.24±36.48 (8.34%)	429.25±27.98 (6.52%)	433.62±34.73 (8.01%)	434.27±33.56 (7.73%)
叶片氮 Leaf nitrogen/(g/kg)	20.35±7.34 (36.05%)	25.65±9.05 * (35.28%)	20.10±6.82 (33.91%)	22.76±8.61 (37.84%)
叶片磷 Leaf phosphorus/(g/kg)	2.28±1.22 (53.54%)	2.45±1.30 (52.89%)	2.37±1.41 (59.58%)	2.34±1.23 (52.36%)
叶片钾 Leaf potassium/(g/kg)	23.55±16.30 (69.23%)	20.30±10.13 (49.92%)	20.55±11.34 (55.20%)	22.59±14.75 (65.30%)
叶片钙 Leaf calcium/(g/kg)	17.83±11.06 (62.05%)	18.05±10.62 (58.84%)	15.22±5.40 (35.44%)	18.36±11.46 (62.44%)
叶片镁 Leaf magnesium/(g/kg)	4.52±3.83 (84.72%)	4.17±3.96 (94.90%)	3.45±3.32 (96.40%)	4.54±3.94 (86.80%)
叶片硫 Leaf sulfur/(g/kg)	1.58±1.02 (64.60%)	1.57±0.70 (44.62%)	1.50±0.76 (50.61%)	1.59±0.93 (58.73%)
叶片铁 Leaf iron/(g/kg)	0.12±0.06 (53.78%)	0.12±0.06 (48.71%)	0.15±0.08 (51.61%)	0.11±0.06 * (50.56%)
叶片锰 Leaf manganese/(g/kg)	0.15±0.12 (83.27%)	0.12±0.08 (60.80%)	0.11±0.07 (57.09%)	0.15±0.12 (77.37%)
叶片铝 Leaf aluminum/(g/kg)	0.33±0.37 (110.42%)	0.27±0.18 (66.79%)	0.22±0.10 (44.00%)	0.32±0.33 (102.38%)
叶片钠 Leaf sodium/(g/kg)	0.04±0.03 (74.70%)	0.04±0.03 (73.33%)	0.04±0.03 (77.22%)	0.04±0.03 (73.74%)
叶片锌 Leaf zinc/(g/kg)	0.02±0.01 (59.76%)	0.02±0.02 (79.75%)	0.02±0.01 (52.30%)	0.02±0.01 (69.62%)

表 3 叶片 PC1 和 PC2 得分差异(平均值±标准误)

Table 3 Difference between PC1 and PC2 scores of leaves (mean±SE)

轴 Axis	叶习性 Leaf habit		显著性检验 Significance test	
	常绿 Evergreen	落叶 Deciduous	<i>t</i>	<i>P</i>
第一主成分 The first principal component	0.26±1.78a	-0.42±1.76b	2.034	0.045
第二主成分 The second principal component	-0.34±1.39a	0.55±1.52b	-3.201	0.002
轴 Axis	特有性 Endemicity		显著性检验 Significance test	
	特有种 Endemic species	非特有种 Nonspecific species	<i>t</i>	<i>P</i>
第一主成分 The first principal component	0.41±1.41a	-0.07±1.85a	1.238	0.227
第二主成分 The second principal component	-0.15±1.12a	0.02±1.56a	-0.561	0.579

3 结论与讨论

3.1 喀斯特地区植物功能性状的变异特征

本研究发现,广西喀斯特地区不同植物叶功能性状变异具有差异,研究的 5 个形态性状变异幅度达 24.65%—133.31%,12 个叶元素含量变异幅度达 7.73%—100.52%,程度普遍高于性状变异。研究结果表明,

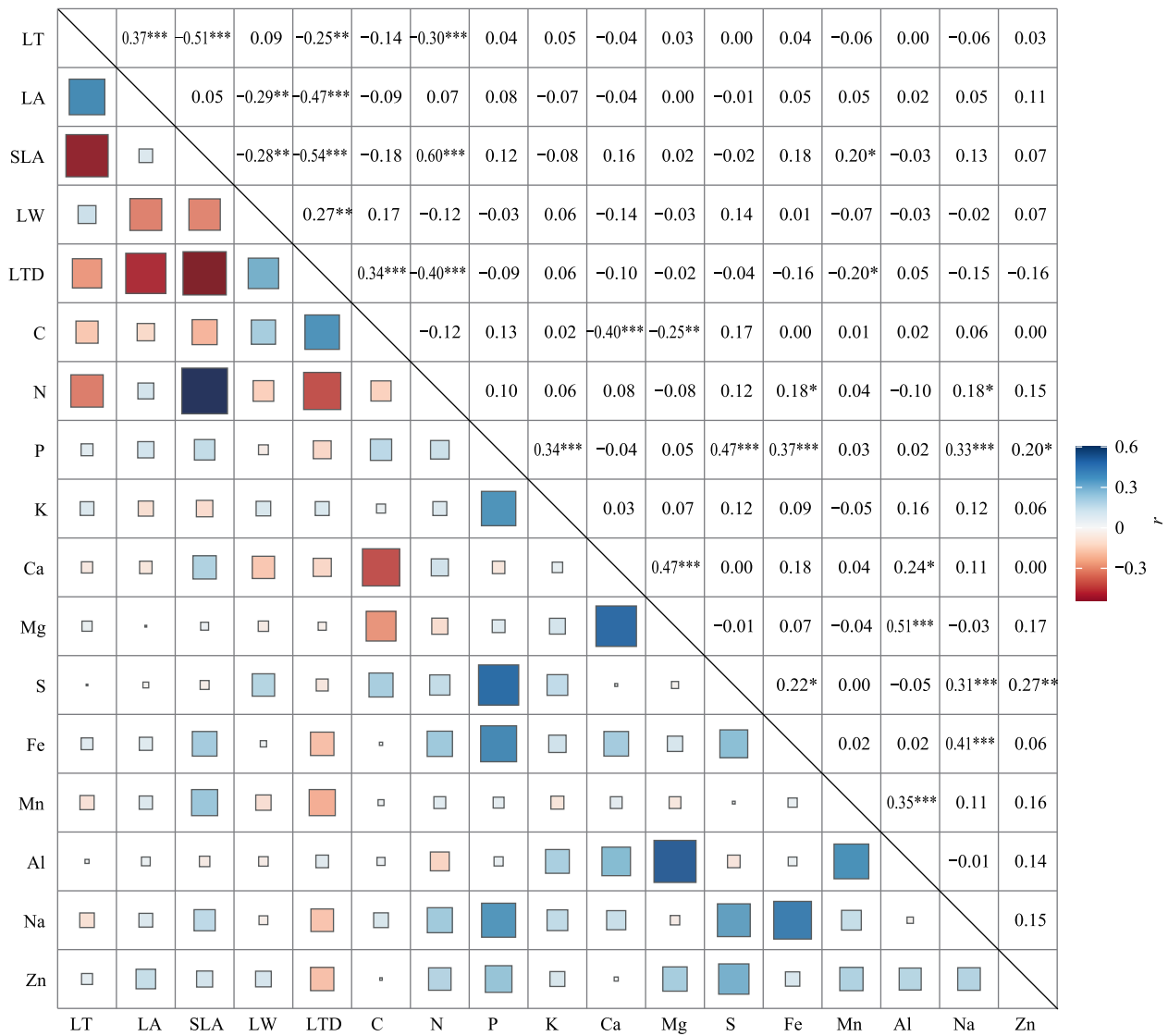


图1 各功能性状之间的 Pearson 相关性分析

Fig.1 Pearson correlation analysis between functional traits

LT:叶厚;LA:叶面积;SLA:比叶面积;L/W:叶长宽比;LTD:叶组织密度;C:叶片碳 leaf carbon;N:叶片氮;P:叶片磷;K:叶片钾;Ca:叶片钙;Mg:叶片镁;S:叶片硫;Fe:叶片铁;Mn:叶片锰;Al:叶片铝;Na:叶片钠;Zn:叶片锌

叶功能性状中 SLA 的均值较低,表明在水热条件充沛但水分入渗率高,地表水缺乏的气候条件下^[16],喀斯特地区植物普遍通过减小 SLA 来适应环境。LA 可以衡量植物叶片的光捕获能力,研究区 LA 变异系数较高,说明该地区植物之间采用的资源获取策略差异较大。叶元素性状中,C、N 的变异系数较低,其余元素变异系数都较高。C、N 是植物生长所需的必须元素,因此变异较小,而 P 则由于喀斯特地区的土壤 P 在热带与亚热带喀斯特地区比其他喀斯特地区更缺乏导致变异较大^[17]。Al 和 Mn 的毒性经常发生在酸化土壤中^[18],而喀斯特地区土壤酸碱性的差异导致变异系数较大。因为喀斯特岩性的主要类型含有矿物为 Ca 和 Mg,如白云石、石灰石和方解石^[19],因此植物 Ca 和 Mg 较大。K 和 Na 被认为与植物持水能力有关^[20],而喀斯特地区干旱的环境对植物 K 和 Na 影响较大。

从不同叶习性树种来看,常绿植物的叶功能性状变异普遍大于落叶植物,且 LT 和 SLA 在常绿和落叶树种之间存在显著差异,这可能与不同叶习性植物的叶片构建成本不同有关,常绿树种叶片的 LT 往往大于落叶树种,构建成本大于落叶物种^[6]。通常高 SLA 表明树种采用资源获取性策略,而常绿树种和落叶树种的

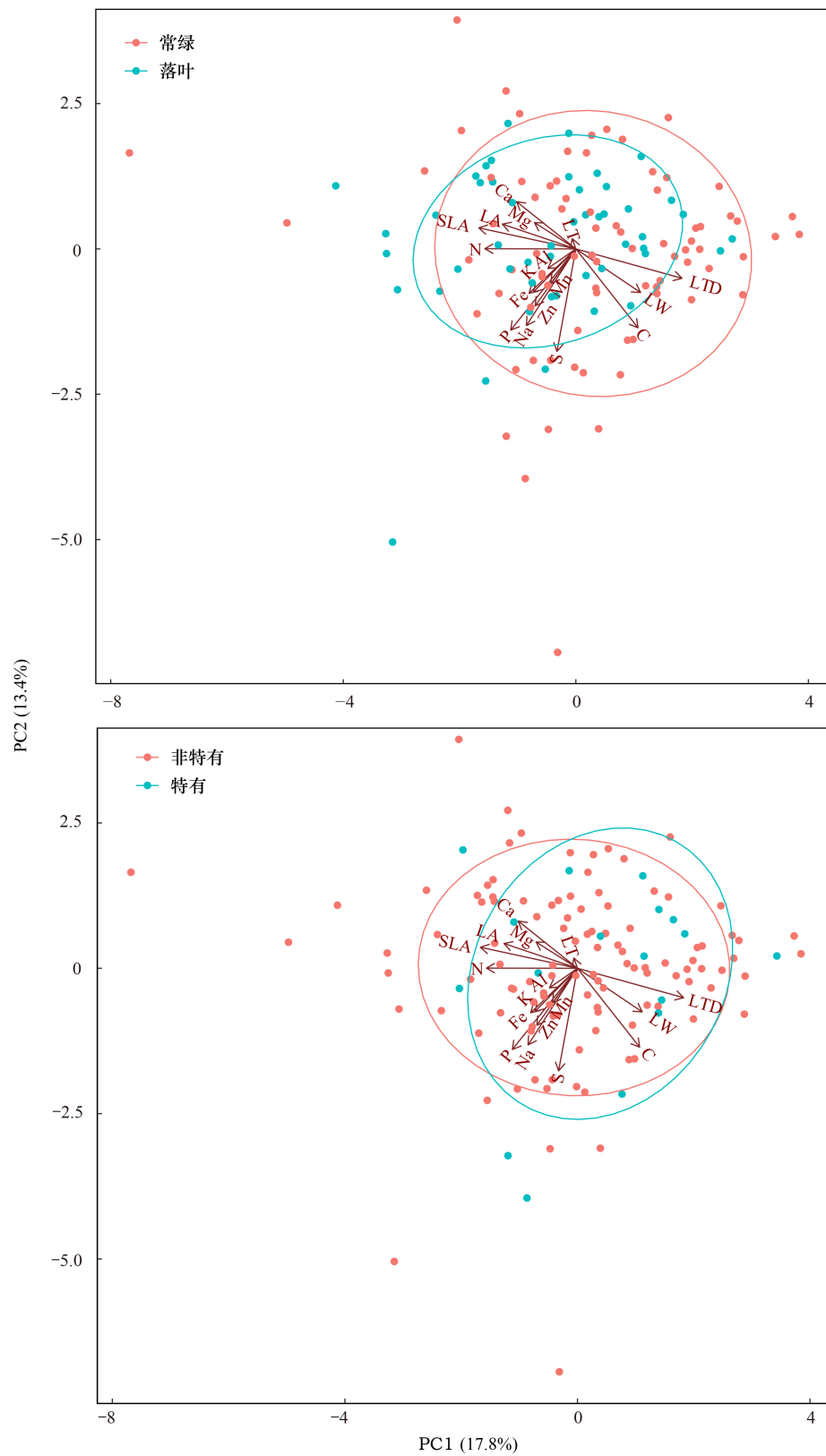


图2 叶片性状的主成分分析

Fig.2 Principal component analysis of various characters of karst woody plants

SLA 差异显著,表明喀斯特地区常绿树种具有较小的比叶面积,采取资源保守型策略^[21],落叶树种寿命较短,也无法像常绿物种一样养分回收,所以为了满足生长发育所需的资源,采取资源获取型策略^[22]。而喀斯特地区特有物种和非特有物种之间仅 Fe 差异显著,其余功能性状差异均不显著,说明喀斯特地区生境的特殊性对植物生长具有较高的塑造性。

3.2 喀斯特地区植物不同功能性状的相关性

植物在长期的环境适应下,各性状会呈现一定的相关性,最终会形成一系列的适应特定环境的最佳功能性状组合。在所有物种性状中,LT 与 SLA 呈显著负相关,说明在喀斯特地区干旱的水分条件下,植物会减小小叶面积增加叶厚来适应水分胁迫,但在本研究中,物种 LT 和 LTD 呈负相关,同时,LTD 反映植物器官中生物量的累积状况^[23],表明喀斯特地区植物在叶面积减小的同时,光合作用产物大部分转化为叶片干物质,从而增强植物对干旱环境的抵抗。植物 LTD 和 SLA 呈负相关,说明树种在叶面积变异较小的情况下,会通过增加叶肉密度或构建保卫细胞来增加叶厚,从而防止高温对叶片的损伤和导致水分的丧失。这一性状组合在植物结构上更具保守性,能提高植物水分利用效率,增加植物对喀斯特地区间歇性高温缺水环境的适应性^[24]。

本研究显示,SLA 与 C 呈负相关,表明植物在喀斯特环境中 SLA 减小,导致叶片细胞壁增厚,叶片结构性物质增加,会积累更多的木质素和单宁等碳基二级化合物^[25],从而导致叶片碳增加。而结构性物质增加则致使叶片中光合作用物质的减少^[26],因此植物通过增加叶片结构投资而减少了光合组分的投资,在一定程度上体现了植物在资源获取方面的权衡策略。研究表明,森林植物中叶片 N、P 含量较高,且往往和 SLA 呈正相关关系^[27],本研究中 SLA 与 N 呈显著正相关,与前人研究一致^[9]。叶片 N 的含量往往和光合酶、色素等有关,N 的增加能刺激叶片光合作用^[28],而 N 和 SLA 正相关表明高光合能力的叶片 SLA 较大,说明植物采取资源获取的策略。同时,该相关性说明植物在性状之间的权衡能很好的反映对环境的适应策略,并形成了叶经济谱^[29]。本研究发现,功能性状中大多数均参与了第一主成分轴的确立,且两侧的指标可以很好的反映物种从资源获取型到资源保守型(图 2),常绿物种分布在高 LTD、LW、C 一侧,而落叶物种则分布在高 LA、SLA、LT 一侧,说明物种在相同的环境中的不同的适应策略。

3.3 喀斯特地区植物的环境适应策略

本研究的植物来自同一地点,具有相同的气候条件,但研究结果表明不同叶习性树种中 LT、SLA、N 和 S 差异显著,反映了不同树种对环境的适应策略不同。树种高 LT 表明树种采取资源保持策略,高 SLA 表明树种采取资源捕获策略,LN 代表植物竞争力、养分循环策略。常绿和落叶树种在相同环境中功能性状有着显著差异,表明常绿和落叶物种有着不同的进化方向和资源获取策略。

不同环境条件、相似功能群的植物功能性状也具有不同的特征。黔中普定喀斯特地区的木本植物相较于本研究有更小的 LA、SLA 和更大的 LTD,LA 差异不显著^[15]。与普定喀斯特地区相比,环江喀斯特纬度更低,年均温更高。叶面积随着年均温的降低而减小^[30],纬度越低,气温越高,叶片接受光能和同化二氧化碳的时间越长,因此研究区植物的叶面积更大。同时树种通过增大 LTD 来避免高温对叶片的损伤,更小的叶面积也能降低植物呼吸和蒸腾作用的成本,体现了植物对喀斯特地区高温环境的适应性^[31]。普定喀斯特地区拥有更高的海拔,温度更低,而低温是植物 SLA 减小的根本原因,在低温环境下,叶肉细胞增大和细胞壁特别是表皮细胞壁增厚,因此环江喀斯特地区植物拥有更小的 SLA。

与亚热带气候的非喀斯特地区植物相比,如武夷山地区^[22],桂西北喀斯特地区的植物有较大的 LA、SLA 和较小的 P。与武夷山地区相比,木论喀斯特地区海拔低,年均温高。高 LA 表明喀斯特地区植物叶片相对较大,对光照的竞争激烈。一般来说,SLA 值越低表示该植物本身对于环境资源的利用能力较强,对于所获得资源的保存能力也较强,高 SLA 表明喀斯特地区养分和水热条件充分,植物在热量条件充足的环境下保存资源的能力弱,大多为资源获取型植物。武夷山地区土壤具有典型的亚热带中山土壤的特点,为山地黄红壤、山地黄壤等,喀斯特地区土壤多为深色或棕色石灰土,土壤中 P 的有效性低,导致植物 P 含量远低于同气候非喀斯特地区植物。

本研究结果表明,木论喀斯特峰丛洼地常绿落叶阔叶混交林木本植物功能性状存在较大的种间差异,功

能性状和叶元素之间存在一定的相关性。与其他同为亚热带气候的非喀斯特地区植物相比,木论喀斯特地区植物在叶功能性状方面发育形成了小 LA、SLA 和大 LT、LTD、K、Na 的性状组合,从而减少蒸腾和高温对叶片的损害,提高其对于喀斯特地区干旱贫瘠环境的适应性。

参考文献(References):

- [1] 孟婷婷,倪健,王国宏. 植物功能性状与环境 and 生态系统功能. 植物生态学报, 2007, 31(1): 150-165.
- [2] Fu R Y, Zhang Z H, Hu C, Peng X B, Lu S N, Hu G. Bibliometric analysis of research trends and focuses of plant functional traits. IOP Conference Series: Earth and Environmental Science, 2020, 615(1): 012102.
- [3] Lavorel S, Garnier E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. Functional Ecology, 2002, 16(5): 545-556.
- [4] McIntyre S, Lavorel S, Landsberg J, Forbes T A. Disturbance response in vegetation: towards a global perspective on functional traits. Journal of Vegetation Science, 1999, 10(5): 621-630.
- [5] Diaz S, Hodgson J G, Thompson K, Cabido M, Cornelissen J C, Jalili A, Montserrat-Martí G, Grime J P, Zarrinkamar F, Asri Y, Band S R, Basconcelo S, Castro-Díez P, Funes G, Hamzehee B, Khoshnevi M, Pérez-Harguindeguy N, Pérez-Rontomé M C, Shirvany F A, Vendramini F, Yazdani S, Abbas-Azimi R, Bogaard A, Boustani S, Charles M, Dehghan M, de Torres-Espuny L, Falczuk V, Guerrero-Campo J, Hynd A, Jones G, Kowsary E, Kazemi-Saeed F, Maestro-Martínez M, Romo-Díez A, Shaw S, Siavash B, Villar-Salvador P, Zak M R. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. Journal of Vegetation Science, 2004, 15(3): 295-304.
- [6] 唐青青,黄永涛,丁易,臧润国. 亚热带常绿落叶阔叶混交林植物功能性状的种间和种内变异. 生物多样性, 2016, 24(3): 262-270.
- [7] 陈莹婷,许振柱. Review on research of leaf economics spectrum. Chinese Journal of Plant Ecology, 2014, 38(10): p. 1135-1153.
- [8] Ouyang Y L, Zhang C C, Lin X F, Tian L X, Gu H J, Chen F S, Bu W S. Growth differences and characteristics of root and leaf morphological traits for different mycorrhizal tree species in the subtropical China: a case study of Xingangshan, Jiangxi Province. Biodiversity Science, 2021, 29(6): 746-758.
- [9] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T L, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. Nature, 2004, 428(6985): 821-827.
- [10] 刘京涛,温远光,吴庆标,周峰. 桂西南喀斯特植被群落特征研究. 福建林业科技, 2008, 35(4): 69-74.
- [11] 王世杰,李阳兵,李瑞玲. 喀斯特石漠化的形成背景、演化与治理. 第四纪研究, 2003, 23(6): 657-666.
- [12] 曾馥平,彭晚霞,宋同清,王克林,吴海勇,宋希娟,曾昭霞. 桂西北喀斯特人为干扰区植被自然恢复 22 年后群落特征. 生态学报, 2007, 27(12): 5110-5119.
- [13] 庞世龙,欧芷阳,申文辉,何峰,陆国导. 桂西南喀斯特地区优势木本经济植物叶功能性状变异及其适应策略. 广西植物, 2021, 41(5): 707-714.
- [14] 庞志强,卢炜丽,姜丽莎,靳珂,亓峥. 滇中喀斯特 41 种不同生长型植物叶性状研究. 广西植物, 2019, 39(8): 1126-1138.
- [15] Zhong Q L, Liu L B, Xu X, Yang Y, Guo Y M, Xu H Y, Cai X L, Ni J. Variations of plant functional traits and adaptive strategy of woody species in a Karst forest of central Guizhou Province, southwestern China. Chinese Journal of Plant Ecology, 2018, 42(5): 562-572.
- [16] 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.
- [17] Pan F J, Zhang W, Liu S J, Li D J, Wang K L. Leaf N: P stoichiometry across plant functional groups in the Karst region of southwestern China. Trees, 2015, 29(3): 883-892.
- [18] Lynch J P, St Clair S B. Mineral stress: the missing link in understanding how global climate change will affect plants in real world soils. Field Crops Research, 2004, 90(1): 101-115.
- [19] Derek Ford, Paul Williams. Karst Hydrogeology and Geomorphology. New Jersey: Wiley, 2007:9-38.
- [20] 白艳波,李娇,张宝龙,辛世刚,卜宁,马莲菊,李雪梅. 干旱胁迫对植物矿质元素影响的研究进展. 生物技术通报, 2013(3): 15-18.
- [21] Poorter H, Niinemets Ü, Poorter L, Wright I J, Villar R. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. New Phytologist, 2009, 182(3): 565-588.
- [22] Wang Z Y, Chen X P, Cheng Y, Wang M T, Zhong Q L, Li M, Cheng D L. Leaf and fine root economics spectrum across 49 woody plant species in Wuyi Mountains. Chinese Journal of Plant Ecology, 2021, 45(3): 242-252.
- [23] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S, Vose J M, Volin J C, Gresham C, Bowman W D. Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: a test across biomes and functional groups. Oecologia, 1998, 114(4): 471-482.
- [24] Ma T S, Deng X W, Chen L, Xiang W H. The soil properties and their effects on plant diversity in different degrees of rocky desertification. Science of the Total Environment, 2020, 736: 139667.
- [25] Poorter H, DE JONG R. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. New Phytologist, 1999, 143(1): 163-176.
- [26] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1997, 94(25): 13730-13734.
- [27] Hoffmann W A, Franco A C, Moreira M Z, Haridasan M. Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. Functional Ecology, 2005, 19(6): 932-940.
- [28] Noguchi K, Terashima I. Responses of spinach leaf mitochondria to low N availability. Plant, Cell & Environment, 2006, 29(4): 710-719.
- [29] Reich P B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. Journal of Ecology, 2014, 102(2): 275-301.
- [30] McDonald P G, Fonseca C R, Westoby M. Leaf-size divergence along rainfall and soil-nutrient gradients: is the method of size reduction common among clades? Functional Ecology, 2003, 17(1): 50-57.
- [31] 菅瑞,潘小梅,马姜明,杨章旗,郭飞,卢忠耐,零天旺. 广西不同气候条件下马尾松中龄林木本植物叶性状. 广西林业科学, 2020, 49(3): 342-348.