

DOI: 10.20103/j.stxb.202406291517

赵仪洁, 郭旭曼, 杜浩瀚, 罗杰, 罗唯学, 李宗峰, 陶建平, 刘锦春. 喀斯特退耕地演替早期草本植物功能性状对土壤资源异质性的响应及其尺度效应. 生态学报, 2025, 45(16): - .

Zhao Y J, Guo X M, Du H H, Luo J, Luo W X, Li Z F, Tao J P, Liu J C. Influence of soil resource heterogeneity on plant functional traits patterns and its scaling effects at the early successional stage of karst abandoned farmland. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(16): - .

喀斯特退耕地演替早期草本植物功能性状对土壤资源异质性的响应及其尺度效应

赵仪洁, 郭旭曼, 杜浩瀚, 罗杰, 罗唯学, 李宗峰, 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 400715

摘要: 深入探讨植物功能性状对土壤资源异质性的响应及其尺度效应, 可以为弃耕地演替早期群落恢复提供理论依据。本研究以喀斯特退耕地植被恢复的演替早期草本群落为研究对象, 基于 4 种空间尺度 (1 m×1 m、5 m×5 m、10 m×10 m、15 m×15 m), 研究物种功能性状结构、群落加权均值对综合土壤资源异质性的响应, 以阐明影响植物功能性状格局的生态机制及群落中共存物种对资源异质性的适应策略。结果显示: (1) 高异质性生境中, 较大尺度 (10 m×10 m 或 15 m×15 m) 下, 植株高度、叶面积、叶干物质含量和叶氮含量表现出性状聚集, 而叶厚度则性状发散; 在小尺度 (1 m×1 m) 下, 叶干物质含量表现性状聚集, 比叶面积和植株高度表现出性状发散。 (2) 大尺度 (15 m×15 m) 高异质生境中, 禾本科增多, 景天科和豆科植物减少; 小尺度 (1 m×1 m) 高异质生境中, 景天科和豆科增多, 禾本科植物和伞形科减少。研究表明: 在喀斯特高度资源异质环境下, 物种功能性状结构、群落加权均值与综合资源异质性变化模式均具有空间尺度效应。生境过滤在大尺度下具有主导效应, 限制相似性和生境过滤则共同作用于小尺度群落构建。大尺度下植物通过偏向获取性策略而小尺度下更趋于保守性策略以适应喀斯特的异质性生境。

关键词: 石灰岩; 叶片功能性状; 群落加权均值; 综合资源异质性

Influence of soil resource heterogeneity on plant functional traits patterns and its scaling effects at the early successional stage of karst abandoned farmland

ZHAO Yijie, GUO Xuman, DU Haohan, LUO Jie, LUO Weixue, LI Zongfeng, TAO Jianping, LIU Jinchun*

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

Abstract: Karst region is widely distributed in the world, characterized by high soil resource heterogeneity with low resource availability due to the high bare rock ratio, serious soil erosion, and high habitat fragmentation. In recent years, due to the combination of soil erosion and the rapid expansion of rural and urban areas, cultivated land has reduced sharply within the karst region, with abandoned land areas increasing annually. In the process of natural restoration of karst abandoned farmland, plant colonization and community composition in the early stage of succession have a profound influence on the prediction of the direction of succession in the later stage. Plant functional traits refer to all the attributes that have potentially important effects on plant settlement, survival, and adaptation. They can reflect the adaptation of plants to different environments and the physiological or evolutionary trade-offs between different functions within the plant. As a new research method, plant functional traits are widely used to explain the ecological processes and species strategies, and

基金项目: 重庆市自然科学基金创新与发展联合基金 (CSTB2023NSCQ-LZX0073)

收稿日期: 2024-00-00; **网络出版日期:** 2025-00-00

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

the responses of functional traits to environmental resources at different spatial scales. The response of functional traits to environmental resources shows different patterns at different spatial scales. However, the influence of soil resource heterogeneity on plant functional traits patterns and its scaling effects remains unclear, which is crucial for effective vegetation restoration in karst abandoned land. In this study, we took the herbaceous community at the early successional stage of karst abandoned farmland as the research object. Based on four spatial scales (1 m×1 m, 5 m×5 m, 10 m×10 m, 15 m×15 m), we investigated the patterns of functional traits structure of the species, the weighted mean value of the community, and the soil integrated resource heterogeneity, in order to elucidate the different ecological mechanisms affecting the functional traits structure and the adaptation strategies of the co-existing species in the community to the soil resource heterogeneity. We hope the results can provide a theoretical basis for the functional restoration of karst ecosystems. The results showed that: (1) In highly heterogeneous habitats, at larger scales (10 m×10 m or 15 m×15 m), plant height, leaf area, leaf dry matter content, and leaf nitrogen content showed trait aggregation, while leaf thickness showed trait dispersion. At smaller scales (1 m×1 m), leaf dry matter content showed trait aggregation, while specific leaf area and plant height showed trait dispersion. At the medium scale, there was no significant change in the community-weighted mean and integrated resource heterogeneity. (2) Gramineae increased and Sedum and Leguminosae decreased in large-scale (15 m×15 m) highly heterogeneous habitats. Sedum and Leguminosae increased, while Gramineae and Apiaceae decreased in small-scale (1 m×1 m) highly heterogeneous habitats. The study showed that species functional traits structure, community weighted means, and patterns of the integrated resource heterogeneity all had spatial scale effects in a highly resource heterogeneous environment in karst. Habitat filtering had a dominant effect at large scales, while limiting similarity and habitat filtering acted together in small-scale communities. Resource acquisition strategies of plants adapted to heterogeneous environments were more oriented towards acquisitive strategies at large scales, and more conservative strategies at small scales.

Key Words: limestone; leaf functional traits; community-weighted means; integrated resource heterogeneity

近年来,由于土地撂荒及退耕还草还林工程的施行^[1-3],喀斯特地区退耕地日益增多。退耕地的植被自然恢复成为喀斯特地区生态建设的重要内容。在退耕地的自然恢复过程中,演替早期是一个不可忽视的阶段,这一时期植物的定植与群落组成对后期演替有深远影响^[4]。另一方面,喀斯特地区由于基岩大面积裸露、地形极度破碎、岩石与少量土壤镶嵌分布、土被不连续,形成了石面、石沟、石缝等各种小生境^[5-7],从而引发了高度的土壤水分、养分等资源异质性^[8-10]。高度的资源异质性对喀斯特地区植物的生长、群落的动态、生物多样性的维持及生态系统功能的发挥起到非常重要的作用^[11-12]。植物功能性状能够反映植物对环境变化的生存策略^[13],决定植物对环境条件的耐受性^[14],且能有效地将群落结构与环境以及生态系统过程等密切联系起来,揭示植物对生态系统过程与功能的影响^[15]。基于植物功能性状的研究对于解决各种生态问题如植被恢复^[16]、全球气候变化^[17]等具有巨大潜力。因此,开展喀斯特退耕地演替早期植物功能性状对资源异质性的响应研究,具有重要的理论和实践意义。

植物群落功能性状组成对环境变化的响应是生态学工作者长期感兴趣的研究主题^[18]。功能性状组成与环境梯度之间关系往往通过量化不同群落中功能性状的群落加权平均值的变化来实现^[19-20]。性状的群落加权平均值能够反映群落中优势植物物种的功能特性^[21]。研究表明,在资源均匀且可用性较高(非生物条件不恶劣)的群落中,植物性状的群落加权平均值往往较高,植物采取积极的资源获取策略,比如具有高生长速率和高光合速率^[22];而在资源破碎且可用性较低(非生物条件恶劣)的群落中,植物性状的群落加权平均值较低,即植物往往采取保守的资源利用策略,比如具有较小的叶面积和比叶面积、较厚的叶厚度和较高的叶干物质含量^[23]。喀斯特地区土壤瘠薄、岩溶干旱时常发生,资源量低且异质性高^[24],该地区植物可能更倾向于采取保守的资源利用策略。然而,Zhang 等^[25]研究发现,喀斯特地区的先锋植物能够快速获取资源,具有较高

的比叶面积和叶氮浓度。也有其他研究证实,当环境越来越干旱时,植物反而会转向资源获取策略^[26]。可见,在资源量低且高度异质的喀斯特地区,植物群落功能性状如何响应,仍然有待研究。

基于功能性状探讨群落内物种的共存机制是目前研究的一个热点问题。基于生态位理论的确定性过程认为环境过滤和相似性限制两个相反的作用力是区域物种共存的基本驱动力。环境过滤往往导致性状趋同,反映具有相同耐受性的物种集合^[27],群落内性状表现出聚集分布的特征;相似性限制通过物种间的竞争排斥发挥作用,群落内性状表现为发散分布的特征。研究认为,在资源分配均匀的地区,生物竞争排斥较弱的竞争者,可能会产生强烈的性状趋同^[28],导致偏向与强竞争能力相关的性状;而在群落环境压力大、异质性程度高的地区,环境过滤的生态机制更为重要^[29-30]。然而,有研究表明,有利的环境条件也可能促使种间竞争加剧,限制共存物种的功能相似性,促进具有相反性状的物种共存,使群落在功能上的差异比偶然预期的要大,导致生态位分化^[31]。可见,环境资源变化对群落共存机制(环境过滤/相似性限制)的影响结果并不唯一。由于喀斯特地区生境条件恶劣^[32],我们推测环境过滤(即植物功能性状更倾向于聚集)可能主导喀斯特地区的植物群落构建。近年来,也有部分研究证实环境过滤在维持喀斯特物种共存中的重要作用^[33]。然而,在资源高度异质的喀斯特退耕地演替早期草本群落中,基于功能性状的群落构建机制并未明确。

在群落构建中,环境过滤和相似性限制的相对重要性可能会随空间尺度的改变而改变^[34]。环境过滤通常在较大的尺度上起作用^[35],而与相似性限制和弱竞争者排除有关的生态过程则在较小的空间尺度上占主导地位,因为植物更容易与邻近植物产生竞争。在喀斯特地区,群落在精细尺度上环境条件也可能高度异质,即小范围内也会表现出较大的微环境变化^[24,36]。有研究表明,为了响应这种小尺度的异质性,功能相似的物种可能会占据环境条件相似的微环境,从而导致空间聚集和性状趋同^[37],即环境过滤在小尺度也可能在影响群落功能性状格局上起到重要作用。

综上,本研究以喀斯特退耕地植被恢复早期的草本植物群落为研究对象,基于不同空间尺度,通过植物群落学调查和叶片功能性状的测定及分析,试图探究以下 2 个科学问题:(1)喀斯特退耕地演替早期草本植物功能性状对土壤资源异质性有何响应是否具有尺度依赖?(2)不同土壤资源异质性条件下,群落共存物种具有怎样的性状适应策略?期望研究结果为喀斯特植被恢复与生物多样性保护提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于重庆市北碚区中梁山槽上综合观测场(106°27'10"E,29°47'26"N)。该观测场隶属于重庆金佛山喀斯特生态系统国家野外科学观测研究站,为典型的喀斯特槽谷区,海拔高度约为 555 m(图 1)。气候类型属于亚热带季风湿润气候,年均气温约为 18.3℃,年均降水约为 1 250 mm。观测场于 2018 年建立在大片退耕农田上。由于外部进行了围封,观测场内部植被呈自然恢复状态,非实验区域(边缘地带)已恢复至草灌阶段,实验区(中心区域)有极少部分木本植物幼苗出现,但草本植物仍占据绝对优势地位。

1.2 样地设置及植物调查

于 2022 年 3 月在观测场内建设 30 m×40 m 固定样地。整个样地被划分成 48 个 5 m×5 m 样方,样方四角用钢管作长久标记。每个 5 m×5 m 样方又细分为 25 个 1 m×1 m 小样方(图 1)。野外调查以 1 m×1 m 小样方为单元,共记录了 1 200 个调查单元的相对坐标和一年生及多年生草本植物的物种名、高度和盖度。

1.3 土壤采样与指标测定

对 48 个 5 m×5 m 样方进行表层土(0—10 cm)采集。

1 m×1 m 小尺度:于每个 5 m×5 m 样方内选择一个小样方(图 1,土壤采集图,深灰色),随机选取 3 点取样,分开带回,独立测量,3 个独立测量值用来代表该 1 m×1 m 小样方的土壤数据。

5 m×5 m 尺度:保留原 1 m×1 m 小样方的土壤数据为其中一个测定值,再于每个 5 m×5 m 样方内另外选取 3 个 1 m×1 m 小样方(图 1,土壤采集图,浅灰色),每个小样方内随机选 3 点取样,混合后取 1/3 带回,共获

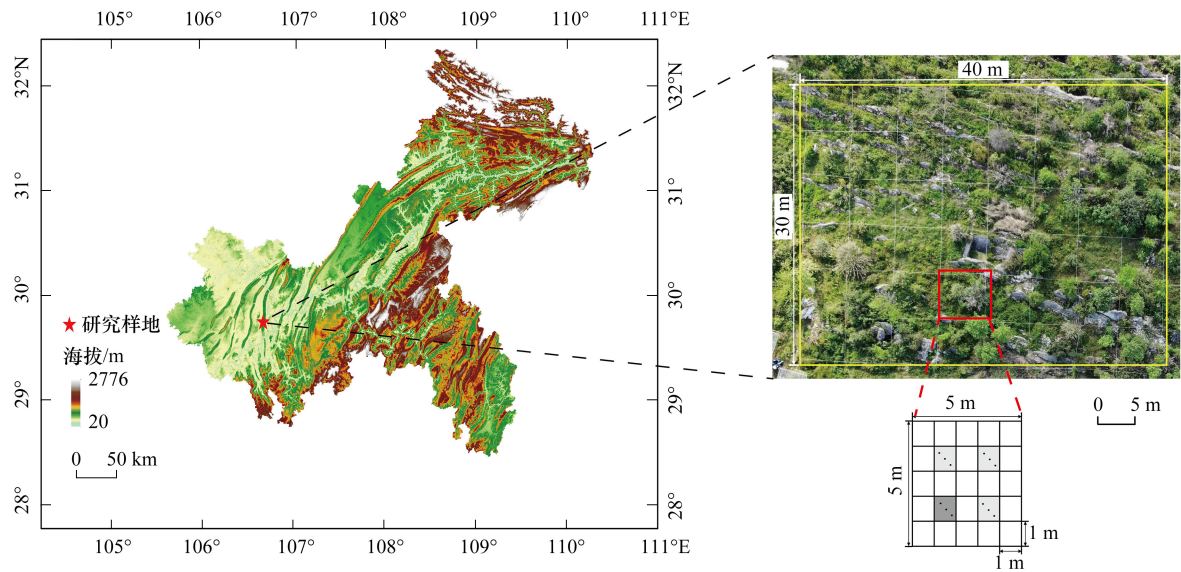


图 1 固定样地地理位置、样方航拍图和土壤采集图

Fig.1 Geographical location and aerial photo of the studied fixed sample site and soil collection diagram in the site

土壤采集图中四个灰色单元格(1 m×1 m)代表四个土壤采样样方。在一个单元格(深灰色)中进行三点分别取土,在另外三个单元格(浅灰色)的每个单元格中三点混合成 1 个土壤样品

得 3 份土壤样品。这样,总共 4 份土壤数据作为该 5 m×5 m 样方的土壤数据。

以此类推,用 4 个 5 m×5 m 样方的土壤数据做较大样方(10 m×10 m)的数据分析值,用 9 个 5 m×5 m 样方的土壤数据就可以做较大样方(15 m×15 m)的数据分析值。由于 2 个取样单元的裸岩率为 100%,实际共采集 286 份土样。采用标准土壤测定方法^[38]测定了土壤理化性质,包括 pH、总碳 TC、总氮 TN、速效氮 AN,而土壤水分(SWC)用烘干法定量。每个取土单元中选 3 个位点用钢钎测量土壤深度 SD。

1.4 植物性状数据采集

2022 年 7 月,在固定样地收集了植物性状数据。样地共记录 65 种草本植物,收集了 53 个物种的性状数据,在所有研究尺度下每个样方内这些物种的盖度之和占样方总盖度的 95%以上。选择了与植物生态策略相关的 7 个关键功能性状(表 1),使用 Pérez-Harguindeguy^[39]的标准化方法进行性状测量。

表 1 植物功能性状指标的选择

Table 1 Selection of plant functional trait indicators

类型 Category	性状 Trait	单位 Unit	英文缩写 Abbreviation	功能作用 Functional role
资源获取型 Resource acquisitive strategy	株高	cm	H	光竞争 ^[40]
	比叶面积	mm ² /mg	SLA	光合速率,叶寿命,植物生长速率 ^[41–42]
	叶氮含量	g/kg	LNC	光合速率,植物生长和存活 ^[41]
	叶面积	cm ²	LA	水热平衡 ^[40]
资源保持型 Resource conservative strategy	叶碳含量	g/kg	LCC	结构碳投资,保持单位面积叶质量 ^[42]
	叶厚度	mm	LT	对干旱和贫瘠土壤的抗性 ^[40]
	叶干物质含量	mg/g	LDMC	胁迫耐受,叶片物理抗性 ^[43]

H: 株高 Height; SLA: 比叶面积 Specific leaf area; LNC: 叶氮含量 Leaf nitrogen content; LA: 叶面积 Leaf area; LCC: 叶碳含量 Leaf carbon content; LT: 叶厚度 Leaf thickness; LDMC: 叶干物质含量 Leaf dry matter content

1.5 数据分析

因采用允许样方间部分重叠的嵌套空间取样设计^[44],样地的 1 200 个小样方可以组合为一系列从小到

大的不同尺度。研究根据一系列尺度进行了丰富度-面积、Shannon-Wiener 指数-面积曲线的绘制。结果表明,随空间尺度增大,丰富度和 Shannon-Wiener 指数都表现为对数函数增长趋势。丰富度-面积曲线表明,丰富度于 15 m×15 m 尺度达到平台期。Shannon-Wiener 指数-面积曲线表明,5 m×5 m 尺度为步入平台期拐点。据此结果,我们选取了 4 个代表性的尺度(1 m×1 m、5 m×5 m、10 m×10 m、15 m×15 m)来完成问题探究。4 个尺度的具体样本数量分别为 48、48、35、24。

1.5.1 综合资源异质性计算

利用各个尺度取样单元所包含的测量值计算每个变量的均值和异质性程度,异质性程度用测量值的变异系数(CV)衡量^[45]。

使用方差分解分析来量化影响物种丰富度的各环境因子变异系数的相对重要性。将所有环境因子的值归一化到[0,1],根据物种丰富度的方差分解结果对各环境因子变异系数进行加权,计算得到综合资源异质性得分^[46]。方差分解分析在 R 3.6.1 中的 hier.part 包进行。

1.5.2 零模型

通过计算每个物种所有采集样本性状的平均值作为该物种的性状值。使用欧式距离计算每对物种之间的性状差异。分析前对所选性状进行了 ln 转换,以使所有性状数据通过 Shapiro-Wilk 正态检验。然后,将观测到的样方内物种之间性状的平均成对距离(MPD)与使用零模型生成的随机期望值进行比较,来检测不同空间尺度群落组装的主要过程,区分环境过滤和限制相似性。首先,使用包含固定样地的所有物种的物种库来生成随机群落。在每个空间尺度下,利用 R 3.6.1 中 picante 包采用 trial-swap 算法随机化群落数据矩阵,保持物种出现频率和样方物种丰富度,并以相对盖度加权。每个尺度进行 999 次随机化。功能性状结构采用每个性状的标准化平均成对距离(SES)来表示^[47]:

$$SES = \frac{MPD_{obs} - MPD_{exp}}{SD(MPD_{exp})}$$

其中 MPD_{obs} 是在各尺度所有样方中观察到的 MPD。MPD_{exp} 是零模型对各尺度样地期望的平均 MPD。SD(MPD_{exp}) 是各尺度样地的平均 MPD_{exp} 值的标准差。SES > 0 表示性状趋异(即共存物种在功能上比预期更不相似),SES < 0 表示性状趋同(即共存物种在功能上比预期更相似),SES = 0 表示性状随机。

1.5.3 群落加权均值

计算每个空间尺度下各个性状群落加权均值(CWM)。使用 FD 程序包中的 dbFD 函数进行群落加权均值计算,计算在 R 3.6.1 中进行。

1.5.4 数据统计分析

为了检验综合资源异质性对物种功能性状结构的影响,采用线性回归检验综合资源异质性与各功能性状标准化平均成对距离(SES)的关系;为了进一步确定低、中、高异质性分组内样方平均 SES 值是否与 0 有显著差异,在各空间尺度进行 t 检验。为了阐明群落物种对资源异质性的适应策略,通过线性回归分别检验各个尺度下综合资源异质性与性状加权均值的关系;为了探究 4 个空间尺度下群落加权均值变化规律的驱动物种,选取各尺度中平均盖度 > 1% 的主要物种进行分析,并绘制主要物种及其所属的科在高异质样方与中低异质样方中的盖度对比柱形图。数据处理分析和图形绘制均在 R 3.6.1 中完成。

2 结果与分析

2.1 植物功能性状描述统计

样地内共获得到 53 种草本植物的功能性状数据。统计结果显示,株高、叶面积、叶厚度、叶氮含量为高度变异(CV > 36%);比叶面积、叶干物质含量为中等变异(15% ≤ CV ≤ 36%);叶碳含量为低变异(CV < 15%)(表 2)。

表 2 喀斯特退耕地恢复早期植物功能性状基本统计

Table 2 Basic statistics of plant functional traits in early restoration of karst abandoned farmland

性状 Trait	平均值 Mean	标准差 Standard deviation	最小值 Minimum	最大值 Maximum	变异系数 Coefficient of variation/%
株高 Height	30.54	20.04	6.20	90.43	65.63
比叶面积 Specific leaf area	28.28	9.36	9.24	55.42	33.11
叶氮含量 Leaf nitrogen content	28.03	10.18	10.40	54.30	36.31
叶面积 Leaf area	15.57	24.46	0.41	164.04	157.06
叶碳含量 Leaf carbon content	430.40	19.67	384.20	471.40	4.57
叶厚度 Leaf thickness	0.29	0.22	0.08	1.08	74.47
叶干物质含量 Leaf dry matter content	210.53	72.11	53.09	354.01	34.25

2.2 植物功能性状结构对综合资源异质性的响应及其尺度效应

较大尺度(10 m×10 m 或 15 m×15 m)下,样地内物种的株高、叶面积、叶干物质含量、叶碳含量和叶氮含量的标准化平均成对距离(SES)随综合资源异质性程度升高而呈降低(或显著降低)趋势,而叶厚度的 SES 随综合资源异质性程度升高呈升高(或显著升高)趋势(图 2);中尺度(5 m×5 m)下,株高的 SES 随综合资源异质性程度升高而显著降低,其他性状的 SES 没有发生显著变化;小尺度(1 m×1 m)下,叶干物质含量和叶厚度的 SES 随综合资源异质性程度升高而显著降低,而比叶面积和株高的 SES 随综合资源异质性程度升高而显著升高(图 2)。

较大尺度(10 m×10 m 或 15 m×15 m)下,样地内物种的株高、叶面积、叶干物质含量、叶碳含量和叶氮含量的 SES 值都在低异质性样方(综合异质性得分 0—0.25)与 0 无显著差异,但在高异质性样方(综合异质性得分 0.45—1)显著低于 0;相反,叶厚度的 SES 值在低异质性样方与 0 无显著差异,而在高异质性样方显著高于 0(图 3)。小尺度(1 m×1 m)下,比叶面积和株高的 SES 值在低异质性样方与 0 无显著差异,而在高异质性样方显著高于 0;叶干物质含量的 SES 值在低异质性样方与 0 无显著差异,而在高异质性样方显著低于 0(图 3)。

2.3 植物性状群落加权均值对综合资源异质性的响应及其尺度效应

较大尺度下,株高、叶面积的群落加权均值随异质性程度增加而显著提高,但比叶面积、叶氮浓度则显著降低(图 4);中等尺度下,群落加权均值并没有随异质性程度变化而发生显著变化;小尺度下,株高、叶面积、叶干物质含量、叶碳浓度的群落加权均值随异质性程度增加而降低,而叶厚度和叶氮浓度的群落加权均值随异质性程度增加而显著提高(图 4)。

大尺度(15 m×15 m)高异质环境中,高的禾本科(芒、柔枝莠竹、雀麦)植物增多,低的景天科(凹叶景天)和豆科植物(小苜蓿、野豌豆)减少(图 5);小尺度(1 m×1 m)高异质环境中,叶片最厚且低矮的景天科(凹叶景天、垂盆草)和叶片较小且低矮的豆科(小苜蓿)植物增多,叶片薄且较高的禾本科(披碱草、芒、柔枝莠竹、雀麦)和伞形科(野胡萝卜)植物减少(图 5)。

3 讨论

3.1 生境异质性对植物功能性状的影响及其尺度依赖

在较大尺度(10 m×10 m 或 15 m×15 m)下,本研究中 5 个植物功能性状(LT 和 SLA 除外)在高资源异质生境中均表现为性状趋同。研究表明植物功能性状趋同(收敛性)通常由环境过滤来解释^[27,48],即环境因子(温度、水分、土壤养分等)充当过滤器的作用,导致性状和功能相似的物种被筛选进入相近的生态位,使群落内各物种的特征趋同^[49]。在较大尺度下,喀斯特地区高的生境异质性将增加生态位空间,进而驱动群落物种在该尺度上的稳定共存,而土壤和地形因子等往往是对植物筛选的主要因子^[50]。同时,经典的群落构建理论认为,环境过滤在群落演替的早期作用较强,决定了群落的物种组成^[51]。尽管有研究认为生物过滤,即种间

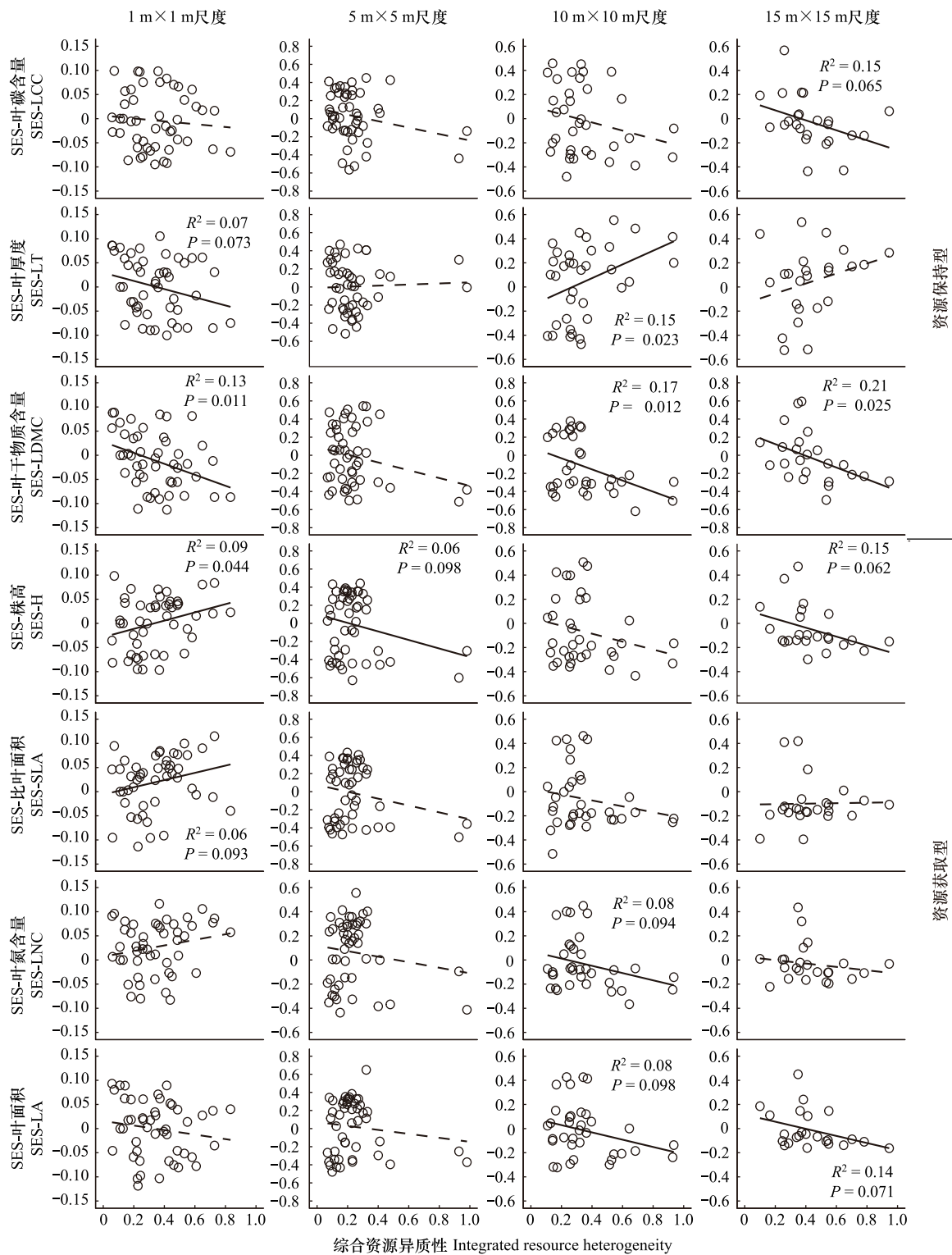


图2 各空间尺度下综合资源异质性与功能性状 SES 值线性回归

Fig.2 The linear regression of the integrated resource heterogeneity and the SES of functional traits at different spatial scales

虚线表示线性回归不显著 ($P > 0.05$), 实线表示线性回归结果显著 ($P < 0.05$); SES: 性状的标准化平均成对距离

竞争或种内功能性状变异导致的群落中物种组分的生态位分化和适合度差异,也可以解释植物功能性状的趋同模式^[52—54],但较大尺度下植物相互作用的强度以及可能性均很低,并且如果生物过滤效应存在,那么在低

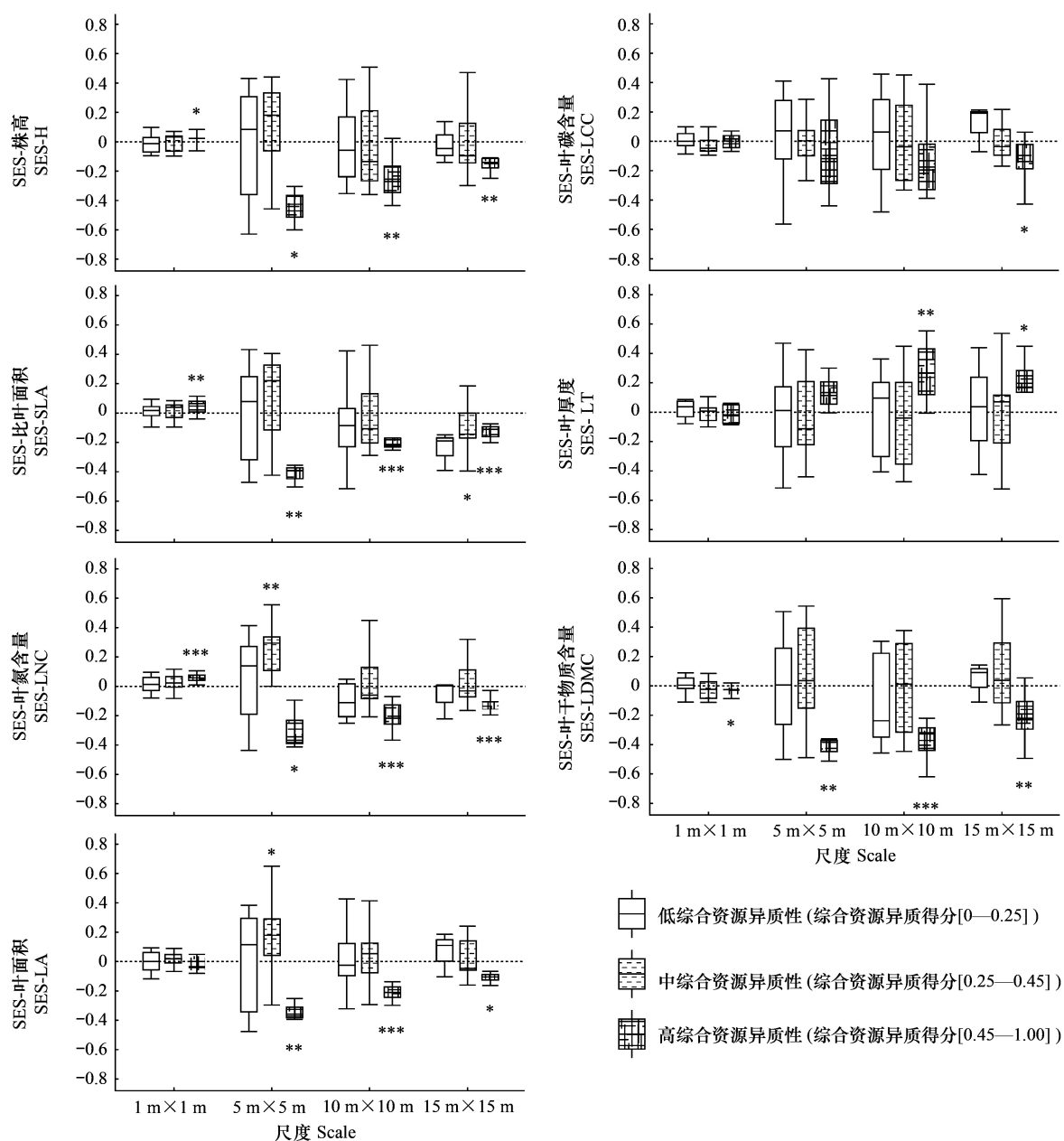


图3 各空间尺度下低、中、高综合资源异质水平下功能性状 SES 均值与 0 的 t 检验

Fig 3 The t test of 0 and SES mean value of functional traits at low, moderate and high integrated resource heterogeneity level at different spatial scales

* , $P < 0.05$; ** , $P < 0.01$; *** , $P < 0.001$; SES: 性状的标准化平均成对距离

异质生境中也应该表现出来,但本研究中并没有发现这一现象。另一方面,在大尺度中也检测到有限的相似性,具体表现为 LT 随着综合资源异质性程度升高而发散。这表明草本群落中竞争效应在大尺度也有一定的作用,但大尺度由于草本群落相互作用的距离有限,可能是空间分割过程造成的^[55]。因此,环境过滤在较大尺度下喀斯特退耕地演替早期起到更为重要的作用。

小尺度(1 m × 1 m)下, H 和 SLA 随综合资源异质性升高而愈发发散,表明限制相似性在小尺度起作用,即物种竞争导致了群落的主要组装过程^[56–57]。然而,小尺度下 LT 和 LDMC 也检测到生境过滤信号。尽管大多数研究都将小尺度生境视为更加同质,但在喀斯特地区,小尺度异质性也很明显^[56],功能相似物种占据环境相似的微环境^[36]。因此,小尺度下限制相似性和生境过滤可能共同塑造着群落的构建^[58]。

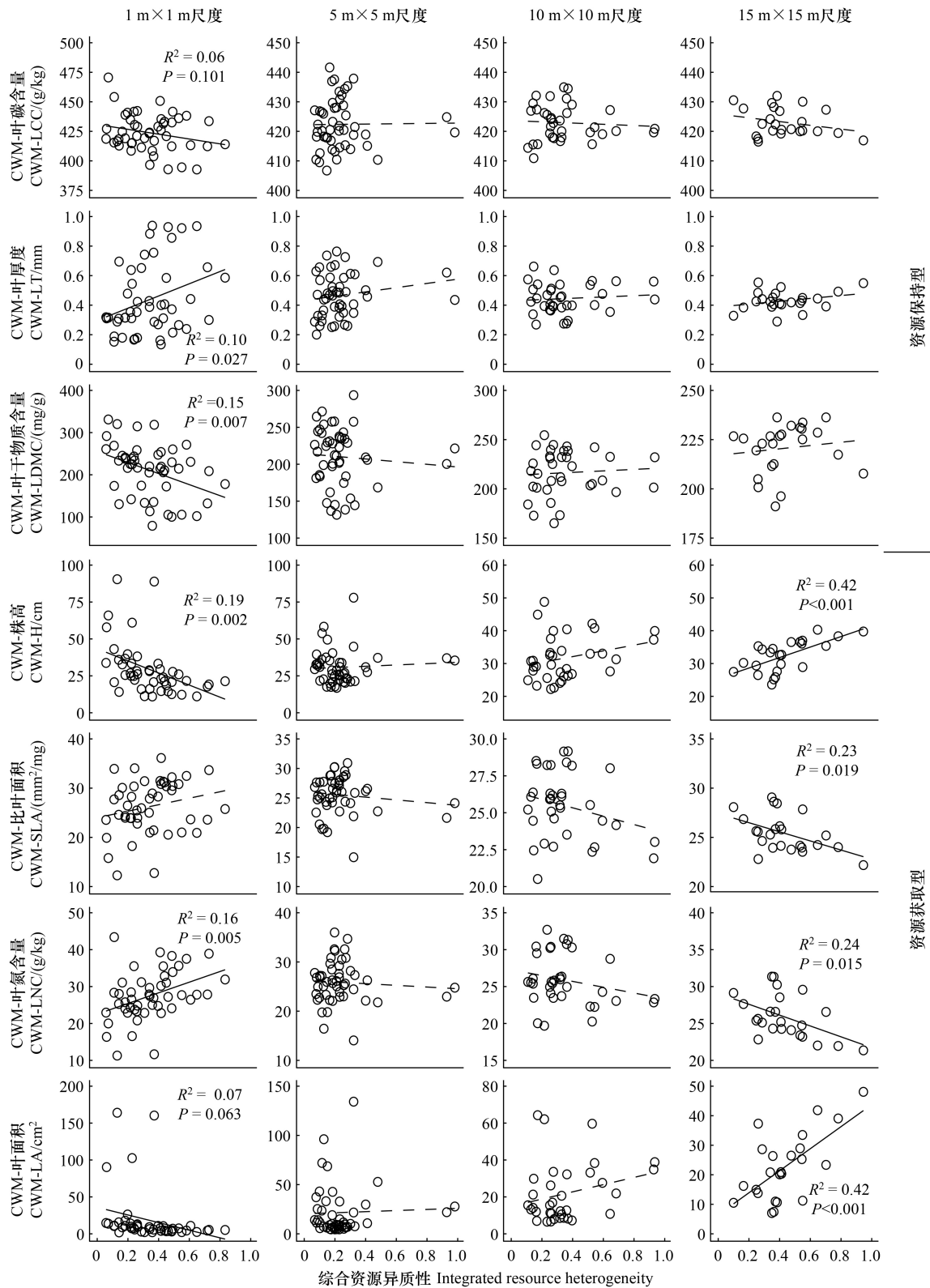


图 4 各空间尺度下综合资源异质性与性状群落加权均值线性回归

Fig.4 The linear regression of the integrated resource heterogeneity and the community-weighted mean (CWM) of each plant functional trait at each spatial scale

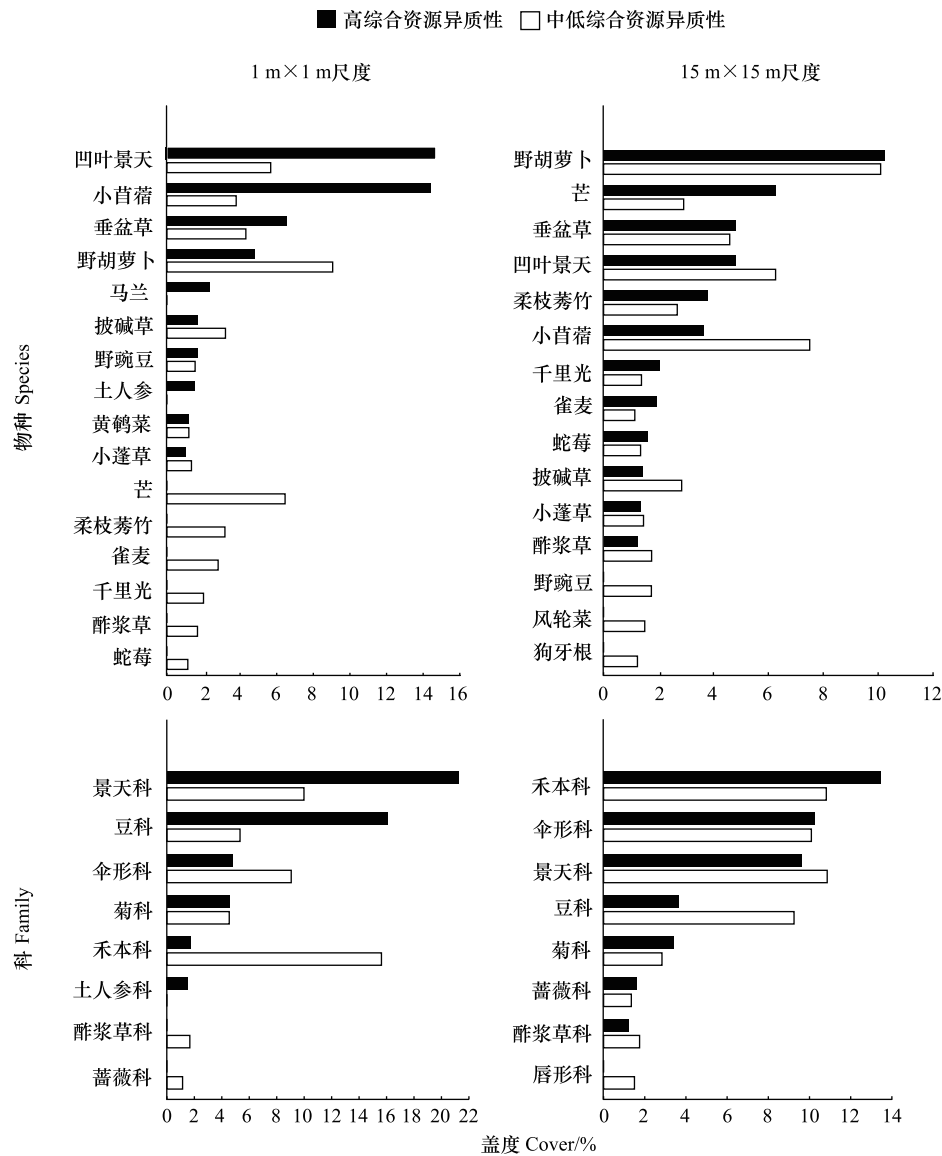


图5 1 m×1 m和15 m×15 m 尺度下平均盖度> 1%的物种及其所属的科在高综合资源异质性与中低综合资源异质性样方中的盖度对比图
Fig.5 Comparison of the covers of species with average cover > 1% and their families in high and moderate-low integrated heterogenous quadrats at 1 m×1 m and 15 m×15 m scale

3.2 植物功能性状对综合资源异质性的适应策略

在较大尺度下,高资源异质生境中 H、LA、TN 显示生境过滤信号(即性状趋同)。大尺度高异质环境中岩石裸露率高,植物总盖度减少,土壤资源异质性程度高,但整体土壤资源有效性更受限制^[59]。先前研究表明,在养分受限的土壤中,植物的叶性状更具有保守性^[60]。然而,也有研究表明,干旱情况下植物更具资源获取性策略,如通过提高叶绿素浓度来抵消随着干旱增加而降低的非结构碳水化合物浓度和净地上初级生产力^[61]。在喀斯特退耕地的演替初期,较大尺度下,高资源异质生境中更丰富的生态位允许群落性状采取获取性策略^[62],植物通过增加株高、增大叶片面积来获取更多光能且提高叶片水热平衡能力,以更好地获取资源供自身生长发育。研究表明,不同土壤资源梯度下,性状变化由物种更替的变化决定^[63—64]。本研究大尺度高资源异质生境中,高的禾本科(芒、柔枝莠竹、雀麦)植物增多,低的景天科(凹叶景天)和豆科植物(小苜蓿、野豌豆)减少,进一步表明了该尺度生境中,植物倾向于采取资源获取性策略。

与大尺度下大块岩石和土壤镶嵌分布而形成的高异质生境不同,小尺度高资源异质生境很大程度体现在

片状岩石倾斜于土体内部而使得小块样方内拥有一系列土壤深度。在降雨事件之后,喀斯特地区干旱程度比非喀斯特地区更为明显^[65],因为岩体附近浅薄土层雨水更容易下渗,土壤保水能力更差。在小尺度样方中响应岩溶干旱频发时,叶性状与叶经济学谱一致,更具保守性^[66],具体体现为 LDMC、LT 显示生境过滤信号(性状趋同)。尽管叶自身物理抗性 LDMC 降低,但反映对于干旱、贫瘠土壤抗性的叶性状 LT 提高。本研究中 LT 最高但 LDMC 最低的景天科(凹叶景天、垂盆草)和 LDMC 中等的豆科(小苜蓿)增多,LT 最低但 LDMC 高的禾本科植物(披碱草、芒、柔枝莠竹、雀麦)和 LDMC 中等的伞形科(野胡萝卜)减少,说明了植物的资源保守性策略。尽管在小尺度高异质环境中株高 H 显示限制相似性信号(性状趋异),但 CWM-H 显著下降,植物整体上也是采取降低株高的保守策略。

4 结论及展望

在喀斯特退耕地恢复中的演替早期阶段,各尺度下植物功能性状在高资源异质性生境中表现出显著的性状趋同或趋异,而在中、低资源异质性程度下未表现出显著的趋同或趋异格局。生境过滤是大尺度高资源异质生境的主导效应,而限制相似性和生境过滤共同作用小尺度高资源异质生境的群落构建。同时,综合资源异质性对群落加权均值有显著影响。大尺度下植物趋向于获取性策略性状(株高和叶面积),且随着综合异质程度增加而升高,而小尺度下表现保守性策略性状(叶厚度),且随异质程度增加而升高。可见,喀斯特退耕地演替早期的草本植物群落对土壤资源异质性的适应策略也具有空间尺度效应。

尽管本研究讨论了不同尺度下植物性状对土壤资源异质性的响应,但相对于非喀斯特地区的森林群落而言,本研究的尺度仍然是小尺度甚至可以说是精细尺度上的。同时,研究关注的是典型退耕地植被恢复中的演替早期即草本植物群落阶段。因此,本研究只选择了一个 30 m×40 m 固定样地,其结果也一定程度地反映了喀斯特退耕地恢复早期的真实情况,这相比于包含多个临时样点的研究来说,应该更加深入和可信^[67]。但在今后的研究中,增设更多的固定样地并拓展研究尺度,无疑是必要且重要的。另一方面,研究仅对围封 4 年的喀斯特退耕地恢复早期群落进行了初步探索。然而群落演替在持续进行,生态过程将随演替的进行而发生变化。因此,未来需要的研究工作需要关注更长时间尺度上,同时从地上地下功能性状入手,研究时间尺度上土壤资源波动对于群落物种共存模式以及物种更替的作用,明确分析生境异质性与植物功能性状及群落构建的内部关联,继续丰富和深化本研究结论。

参考文献(References):

- [1] Qi X K, Wang K L, Zhang C H. Effectiveness of ecological restoration projects in a Karst region of southwest China assessed using vegetation succession mapping. *Ecological Engineering*, 2013, 54: 245-253.
- [2] Tong X W, Wang K L, Yue Y M, Brandt M, Liu B, Zhang C H, Liao C J, Fensholt R. Quantifying the effectiveness of ecological restoration projects on long-term vegetation dynamics in the Karst regions of Southwest China. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 2017, 54: 105-113.
- [3] Wang Y W, Luo W J, Zeng G N, Peng H J, Cheng A Y, Zhang L, Cai X L, Chen J, Lyu Y N, Yang H L, Wang S J. Characteristics of carbon, water, and energy fluxes on abandoned farmland revealed by critical zone observation in the Karst region of southwest China. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2020, 292: 106821.
- [4] Veen G F, van der Putten W H, Bezemer T M. Biodiversity-ecosystem functioning relationships in a long-term non-weeded field experiment. *Ecology*, 2018, 99(8): 1836-1846.
- [5] 朱守谦. 喀斯特森林生态研究-III. 贵阳: 贵州科技出版社, 2003.
- [6] 王世杰, 卢红梅, 周运超, 谢丽萍, 肖德安. 茂兰喀斯特原始森林土壤有机碳的空间变异性与代表性土样采集方法. *土壤学报*, 2007, 44(3): 475-483.
- [7] Zhang X Y, Sui Y Y, Zhang X D, Meng K, Herbert S J. Spatial variability of nutrient properties in black soil of NorthEast China. *Pedosphere*, 2007, 17(1): 19-29.
- [8] 邱虎森, 苏以荣, 黎蕾, 何寻阳, 陈香碧, 李杨. 典型喀斯特高原坡地土壤养分分布及其影响因素. *土壤*, 2013, 45(6): 985-991.
- [9] 张川, 张伟, 陈洪松, 聂云鹏, 叶莹莹, 王克林. 喀斯特典型坡地旱季表层土壤水分时空变异性. *生态学报*, 2015, 35(19): 6326-6334.

- [10] Pan F J, Yu X, Chen M, Liang Y M. Vegetation recovery reshapes the composition and enhances the network connectivity of phoD-harboring microorganisms to promote P availability in a Karst ecosystem. *Science of the Total Environment*, 2024, 918: 170561.
- [11] Zhang Z H, Hu G, Ni J. Effects of topographical and edaphic factors on the distribution of plant communities in two subtropical Karst forests, southwestern China. *Journal of Mountain Science*, 2013, 10(1): 95-104.
- [12] Liu Y, Chen J, Zhang X J, Li Q Y, Du Y, Liu J C, Tao J P. Herbaceous community species composition and productivity are affected by soil depth and funnel effect in a simulated Karst experiment. *Global Ecology and Conservation*, 2020, 22: e01033.
- [13] Gao J, Huang W W, Gielis J, Shi P J. Plant morphology and function, geometric morphometrics, and modelling: decoding the mathematical secrets of plants. *Plants*, 2023, 12(21): 3724.
- [14] Mello F N A, Estrada-Villegas S, DeFilippis D M, Schnitzer S A. Can functional traits explain plant coexistence? A case study with tropical lianas and trees. *Diversity*, 2020, 12(10): 397.
- [15] Cheng H, Gong Y B, Zuo X A. Precipitation variability affects aboveground biomass directly and indirectly via plant functional traits in the desert steppe of Inner Mongolia, northern China. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 674527.
- [16] Laughlin D C. Applying trait-based models to achieve functional targets for theory-driven ecological restoration. *Ecology Letters*, 2014, 17(7): 771-784.
- [17] Rojas-Botero S, Teixeira L H, Prucker P, Kloska V, Kollmann J, Le Stradic S. Root traits of grasslands rapidly respond to climate change, while community biomass mainly depends on functional composition. *Functional Ecology*, 2023, 37(7): 1841-1855.
- [18] Ma Y Y, Bader M Y, Petersen I, Porada P. Quantifying the effect of competition on the functional assembly of bryophyte and lichen communities: a process-based model analysis. *Journal of Ecology*, 2024, 112(5): 998-1012.
- [19] Chaurasia A N, Parmar R M, Dave M G, Krishnaya N S R. Integrating field- and remote sensing data to perceive species heterogeneity across a climate gradient. *Scientific Reports*, 2024, 14(1): 42.
- [20] Standen K M, Sniderhan A E, Sonnentag O, Voigt C, Baltzer J L. Response of boreal plant communities and forest floor carbon fluxes to experimental nutrient additions. *Ecosystems*, 2024, 27(3): 462-478.
- [21] Kambach S, Attorre F, Axmanová I, Bergamini A, Biurrun I, Bonari G, Carranza M L, Chiarucci A, Chytrý M, Dengler J, Garbolino E, Golub V, Hickler T, Jandt U, Jansen J, Jiménez-Alfaro B, Karger D N, Lososová Z, Rašomavičius V, Růsina S, Sieber P, Stanisci A, Thuiller W, Welk E, Zimmermann N E, Bruehlheide H. Climate regulation processes are linked to the functional composition of plant communities in European forests, shrublands, and grasslands. *Global Change Biology*, 2024, 30(2): e17189.
- [22] Díaz S, Kattge J, Cornelissen J H C, Wright I J, Lavorel S, Dray S, Reu B, Kleyer M, Wirth C, Colin Prentice I, Garnier E, Bönisch G, Westoby M, Poorter H, Reich P B, Moles A T, Dickie J, Gillison A N, Zanne A E, Chave J, Joseph Wright S, Sheremet'ev S N, Jactel H, Baraloto C, Cerabolini B, Pierce S, Shipley B, Kirkup D, Casanoves F, Joswig J S, Günther A, Falczuk V, Rüger N, Mahecha M D, Gorné L D. The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 2016, 529(7585): 167-171.
- [23] Guo H F, Duan D T, Lei H Y, Chen Y, Li J T, Albasher G, Li X. Environmental drivers of landscape fragmentation influence intraspecific leaf traits in forest ecosystem. *Forests*, 2023, 14(9): 1875.
- [24] 陈飞, 刘方, 白晓永, 吴路华, 陈祖拥, 王金凤. 喀斯特山地不同微地貌下土壤碳氮磷空间异质性及生态化学计量特征. *生态学报*, 2022, 42(24): 10201-10213.
- [25] Zhang S H, Zhang Y, Xiong K N, Yu Y H, Min X Y. Changes of leaf functional traits in Karst rocky desertification ecological environment and the driving factors. *Global Ecology and Conservation*, 2020, 24: e01381.
- [26] Carvajal D E, Loayza A P, Rios R S, Delpiano C A, Squeo F A. A hyper-arid environment shapes an inverse pattern of the fast-slow plant economics spectrum for above-, but not below-ground resource acquisition strategies. *Journal of Ecology*, 2019, 107(3): 1079-1092.
- [27] Cornwell W K, Dylan W Schwilk L, Ackerly D D. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, 2006, 87(6): 1465-1471.
- [28] Mayfield M M, Levine J M. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters*, 2010, 13(9): 1085-1093.
- [29] Aiello-Lammens M E, Slingsby J A, Merow C, Mollmann H K, Euston-Brown D, Jones C S, Silander J A Jr. Processes of community assembly in an environmentally heterogeneous, high biodiversity region. *Ecography*, 2017, 40(4): 561-576.
- [30] Coyle J R, Halliday F W, Lopez B E, Palmquist K A, Wilfahrt P A, Hurlbert A H. Using trait and phylogenetic diversity to evaluate the generality of the stress-dominance hypothesis in eastern North American tree communities. *Ecography*, 2014, 37(9): 814-826.
- [31] Butterfield B J, Callaway R M. A functional comparative approach to facilitation and its context dependence. *Functional Ecology*, 2013, 27(4): 907-917.
- [32] 雷颖, 罗杰, 郭旭曼, 秘二停, 刘锦春. 小生境尺度下喀斯特弃耕地植物多样性、生物量及其影响因素. *草业学报*, 2024, 33(2): 28-38.
- [33] Guo Y L, Wang B, Mallik A U, Huang F Z, Xiang W S, Ding T, Wen S J, Lu S H, Li D X, He Y L, Li X K. Topographic species-habitat

- associations of tree species in a heterogeneous tropical Karst seasonal rain forest, China. *Journal of Plant Ecology*, 2017, 10(3): 450-460.
- [34] Monteiro J, Vieira C, Branquinho C. Bryophyte assembly rules across scales. *Journal of Ecology*, 2023, 111(7): 1531-1544.
- [35] de Bello F, Vandewalle M, Reitalu T, Lepš J, Prentice H C, Lavorel S, Sykes M T. Evidence for scale- and disturbance-dependent trait assembly patterns in dry semi-natural grasslands. *Journal of Ecology*, 2013, 101(5): 1237-1244.
- [36] Price J, Tamme R, Gazol A, de Bello F, Takkis K, Uria-Diez J, Kasari L, Pärtel M. Within-community environmental variability drives trait variability in species-rich grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 2017, 28(2): 303-312.
- [37] Mudrák O, Janeček Š, Götzenberger L, Mason N W H, Horník J, de Castro I, Doležal J, Klimešová J, de Bello F. Fine-scale coexistence patterns along a productivity gradient in wet meadows: shifts from trait convergence to divergence. *Ecography*, 2016, 39(3): 338-348.
- [38] Liu Y J, Shi G X, Mao L, Cheng G, Jiang S J, Ma X J, An L Z, Du G Z, Collins Johnson N, Feng H Y. Direct and indirect influences of 8 yr of nitrogen and phosphorus fertilization on Glomeromycota in an alpine meadow ecosystem. *The New Phytologist*, 2012, 194(2): 523-535.
- [39] Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte M S, Cornwell W K, Craine J M, Gurvich D E, Urcelay C, Veneklaas E J, Reich P B, Poorter L, Wright I J, Ray P, Enrico L, Pausas J G, de Vos A C, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson J G, Thompson K, Morgan H D, ter Steege H, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti M V, Conti G, Staver A C, Aquino S, Cornelissen J H C. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2013, 61(3): 167-234.
- [40] Moraes D A, Cavalin P O, Moro R S, Oliveira R A C, Carmo M R B, Marques M C M. Edaphic filters and the functional structure of plant assemblages in grasslands in southern Brazil. *Journal of Vegetation Science*, 2016, 27(1): 100-110.
- [41] Wang R L, Wang Q F, Liu C C, Kou L, Zhao N, Xu Z W, Zhang S X, Yu G R, He N P. Changes in trait and phylogenetic diversity of leaves and absorptive roots from tropical to boreal forests. *Plant and Soil*, 2018, 432(1): 389-401.
- [42] Sporbert M, Jakubka D, Bucher S F, Hensen I, Freiberg M, Heubach K, König A, Nordt B, Plos C, Blinova I, Bonn A, Knickmann B, Koubek T, Linstädter A, Mašková T, Primack R B, Rosche C, Shah M A, Stevens A D, Tielbörger K, Träger S, Wirth C, Römermann C. Functional traits influence patterns in vegetative and reproductive plant phenology-a multi-botanical garden study. *New Phytologist*, 2022, 235(6): 2199-2210.
- [43] Bernard-Verdier M, Navas M L, Vellend M, Violle C, Fayolle A, Garnier E. Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *Journal of Ecology*, 2012, 100(6): 1422-1433.
- [44] Luo W X, Liang J J, Cazzolla Gatti R, Zhao X H, Zhang C Y. Parameterization of biodiversity-productivity relationship and its scale dependency using georeferenced tree-level data. *Journal of Ecology*, 2019, 107(3): 1106-1119.
- [45] 管孝艳, 王少丽, 高占义, 吕焜, 付小军. 盐渍化灌区土壤盐分的时空变异特征及其与地下水埋深的关系. *生态学报*, 2012, 32(4): 198-206.
- [46] Xu J S, Zhang Y H, Liu S Q, Chai Y F, Dang H, Yue M, Liu X, Guo Y X. Patterns of diversity and community assembly change across local to regional scales: an evidence of deterministic assembly processes along resource availability gradient at temperate forest. *Ecological Indicators*, 2021, 132: 108261.
- [47] Feng G, Svenning J C, Mi X C, Jia Q, Rao M D, Ren H B, Bebbler D P, Ma K P. Anthropogenic disturbance shapes phylogenetic and functional tree community structure in a subtropical forest. *Forest Ecology and Management*, 2014, 313: 188-198.
- [48] Lhotsky B, Kovács B, Ónodi G, Csekerits A, Rédei T, Lengyel A, Kertész M, Botta-Dukát Z. Changes in assembly rules along a stress gradient from open dry grasslands to wetlands. *Journal of Ecology*, 2016, 104(2): 507-517.
- [49] Keddy P A. A pragmatic approach to functional ecology. *Functional Ecology*, 1992, 6(6): 621-626.
- [50] Stein A, Gerstner K, Kreft H. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters*, 2014, 17(7): 866-880.
- [51] Lohbeck M, Poorter L, Lebrija-Trejos E, Martínez-Ramos M, Meave J A, Paz H, Pérez-García E A, Eunice Romero-Pérez I, Tauro A, Bongers F. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology*, 2013, 94(6): 1211-1216.
- [52] Spasojevic M J, Suding K N. Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns: the importance of multiple assembly processes. *Journal of Ecology*, 2012, 100(3): 652-661.
- [53] Fukami T. Historical contingency in community assembly: integrating niches, species pools, and priority effects. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2015, 46: 1-23.
- [54] Li S P, Cadotte M W, Meiners S J, Hua Z S, Jiang L, Shu W S. Species colonisation, not competitive exclusion, drives community overdispersion over long-term succession. *Ecology Letters*, 2015, 18(9): 964-973.
- [55] Conti L, de Bello F, Lepš J, Acosta A T R, Carboni M. Environmental gradients and micro-heterogeneity shape fine-scale plant community assembly on coastal dunes. *Journal of Vegetation Science*, 2017, 28(4): 762-773.

- [56] Purves D W, Law R. Fine-scale spatial structure in a grassland community: quantifying the plant's-eye view. *Journal of Ecology*, 2002, 90(1): 121-129.
- [57] Reitalu T, Prentice H C, Sykes M T, Lonn M, Johansson L J, Hall K. Plant species segregation on different spatial scales in semi-natural grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 2008, 19(3): 407-416.
- [58] Weiher E, Paul Clarke G D, Keddy P A. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos*, 1998, 81(2): 309-322.
- [59] Xiao D, Gai S S, He X Y, Zhang W, Hu P L, Soromotin A V, Kuzyakov Y, Wang K L. Habitat heterogeneity drives arbuscular mycorrhizal fungi and shrub communities in Karst ecosystems. *Catena*, 2023, 233: 107513.
- [60] Delpiano C A, Prieto I, Loayza A P, Carvajal D E, Squeo F A. Different responses of leaf and root traits to changes in soil nutrient availability do not converge into a community-level plant economics spectrum. *Plant and Soil*, 2020, 450(1): 463-478.
- [61] Wu Y Y, Wu Y S. The diversification of adaptive strategies for Karst-adaptable plants and the utilization of plant resources in Karst ecosystems. *Agronomy*, 2023, 13(8): 2135.
- [62] Song L, Luo W T, Griffin-Nolan R J, Ma W, Cai J P, Zuo X A, Yu Q, Hartmann H, Li M H, Smith M D, Collins S L, Knapp A K, Wang Z W, Han X G. Differential responses of grassland community nonstructural carbohydrate to experimental drought along a natural aridity gradient. *Science of the Total Environment*, 2022, 822: 153589.
- [63] Pérez-Ramos I M, Roumet C, Cruz P, Blanchard A, Autran P, Garnier E. Evidence for a 'plant community economics spectrum' driven by nutrient and water limitations in a Mediterranean rangeland of southern France. *Journal of Ecology*, 2012, 100(6): 1315-1327.
- [64] de la Riva E G, Pérez-Ramos I M, Tosto A, Navarro-Fernández C M, Olmo M, Marañón T, Villar R. Disentangling the relative importance of species occurrence, abundance and intraspecific variability in community assembly: a trait-based approach at the whole-plant level in Mediterranean forests. *Oikos*, 2016, 125(3): 354-363.
- [65] Johnson C M, Fan X G, Mahmood R, Groves C, Polk J S, Yan J. Evaluating weather research and forecasting model sensitivity to land and soil conditions representative of Karst landscapes. *Boundary-Layer Meteorology*, 2018, 166(3): 503-530.
- [66] Asefa M, Worthy S J, Cao M, Song X Y, Lozano Y M, Yang J. Above- and below-ground plant traits are not consistent in response to drought and competition treatments. *Annals of Botany*, 2022, 130(7): 939-950.
- [67] Guo X M, Luo J, Luo W X, Du H H, Zhao Y J, Tao W J, Li Z F, Shehzadi K, Tao J P, Liu J C. Soil resource heterogeneity promotes species richness only at a fine scale at the early restoration of Karst abandoned farmland. *iScience*, 2024, 27(12): 111408.