

桂林喀斯特石山不同坡向乔灌木功能性状对比研究*

苑晓霞^{1,2}, 刘润红^{1,2}, 盘远方^{1,2}, 郑沁然^{1,2}, 姜勇^{1,2**}

(1. 珍稀濒危动植物生态与环境保护教育部重点实验室, 广西桂林 541006; 2. 广西师范大学生命科学学院, 广西桂林 541006)

摘要:植物功能性状是连接植物与环境的桥梁,能够客观表达植物对不同生长环境的响应,研究植物功能性状特征及其随坡向的变化规律,对认识不同环境梯度下植物群落的形成过程及其对环境的适应机制具有重要意义。以桂林喀斯特石山不同坡向乔、灌木为研究对象,对比分析不同坡向灌丛植物功能性状在营养性状(生长型、生活习性、比叶面积、叶干物质含量、叶片厚度、叶组织密度)和生理性状(叶绿素含量)上的差异,探究喀斯特石山植被对不同坡向微气候生境的适应策略。结果表明:阴坡的灌木和耐阴物种数多于阳坡,比叶面积、叶绿素含量的群落加权平均值为阴坡大于阳坡;阳坡的乔木物种数多于阴坡,叶干物质含量、叶厚度和叶组织密度的群落加权平均值也均为阳坡大于阴坡。植物营养性状(叶片厚度和叶组织密度)为喀斯特石山不同坡向植物群落差异显著的主要功能性状。植物功能性状随坡向的规律性变化,反映了喀斯特石山灌丛群落构建过程中环境对植被的筛选效应。

关键词:喀斯特石山 植物功能性状 坡向 营养性状 生理性状 适应策略

中图分类号: Q949 文献标识码: A 文章编号: 1002-7378(2019)04-0253-09

0 引言

植物功能性状是连接环境和植物的纽带,对植物的生理、形态和生活史等具有较强烈的生态指示作用^[1]。通过对植物功能性状的研究能客观地揭示植物对生长环境的响应过程,从而显著提高群落生态学的研究水平和对具体生态学过程及其变化规律的深入理解^[2-4]。根据植物对生境适应所采取生存策略的不同,植物功能性状可分为植物营养性状(Vegeta-

tive traits)、繁殖性状(Regenerative traits)和生理性状(Physiological traits)^[5]。植物营养性状主要包括生长型、比叶面积、叶干物质含量、叶片厚度、叶组织密度等;繁殖性状主要包括果实类型、种子质量和传播途径等;生理性状主要包括叶绿素含量、枝条比导率和气孔导度等。这些性状特征及其之间的关系变化为认识植物提供资源利用策略和植物对异质生境适应机制等提供重要信息^[6]。其中生长型(Growth type)是植物对外部环境条件适应后在其生理、结构

* 广西中青年教师基础能力提升项目(ky2016YB062),广西大学生创新创业训练计划项目(201710602254)和广西硕士研究生创新项目(YCSW2017079)资助。

【作者简介】

苑晓霞(1992—),女,硕士研究生,主要从事植物生态学研究,E-mail:yuanxiaoxia2222@163.com。

【**通信作者】

姜勇(1981—),女,博士,讲师,硕士生导师,主要从事植物生态学研究,E-mail:yongjiang226@126.com。

【引用本文】

DOI:10.13657/j.cnki.gxkxyxb.20191129.005

苑晓霞,刘润红,盘远方,等. 桂林喀斯特石山不同坡向乔灌木功能性状对比研究[J]. 广西科学院学报,2019,35(4):253-261.

YUAN X X, LIU R H, PAN Y F, et al. Comparative study on functional traits of trees and shrubs in different slope aspect on karst hills of Guilin [J]. Journal of Guangxi Academy of Sciences, 2019, 35(4): 253-261.

及外部形态上的一种具体反映,植物在相同环境条件下往往具有相似的生长型,这是趋同适应的结果^[7]。比叶面积(Specific Leaf Area, SLA)是植物重要的叶性状之一,代表植物单位叶干重的光截获面积,能够反映植物获取环境资源的能力,与植物的生存对策有密切的联系,可以反映植物对不同环境的适应性特征^[8-9]。叶干物质含量(Leaf Dry Matter Content, LDMC)是植物获取资源能力的预测指标,反映叶片对干旱气候的适应程度和对营养元素的保存能力,是资源利用分类轴上定位植物种类的最佳变量^[10]。叶片厚度(Leaf Thickness, LT)和叶组织密度(Leaf Tissue Density, LTD)在植物生长方面扮演着重要的角色,它们与植物获取资源、利用资源的策略、水分保存和同化都息息相关,随着叶片厚度或叶组织密度的增加,叶片中的水分向叶片表层扩散的阻力也会增加,从而能防止植物内部水分被蒸发^[11]。叶绿素含量(Chlorophyll Content, Chl)与植被的氮素状况、光合能力以及发育阶段有较好的相关性,是研究植物生长特性、生理变化和氮素营养状况的重要生理性状指标^[12]。

桂林是我国喀斯特峰丛洼地地貌类型的典型地区^[13]。土壤主要为碱性石灰土,土层浅薄,土被不连续,岩石裸露率高,土壤营养资源缺乏^[14-15]。由于这些特殊的生境条件,喀斯特地貌植物具有群落结构多样、树种组成丰富、优势物种突出等特点,其植物功能性状也特殊,与相同气候带的地带性植被——常绿阔叶林相比较,石灰岩常绿落叶阔叶混交林的树木径级和高度明显较小,落叶种类比例大^[16]。坡向作为重要的地形因子之一,往往能够营造出局部的微气候生境,导致光照、温度、降水量、风速和土壤养分等产生明显的差异,促进了水分的分布和太阳辐射的空间再分配,因而坡向梯度的变化会对植物功能性状产生重要影响^[17-20]。所以从微生境坡向上研究植物功能性状随坡向的规律性变化,对于揭示植物在不同生境中的资源配置策略与生长规律具有重要意义。目前,针对喀斯特石山植物功能性状研究主要集中在叶功能性状以及不同物候类型的种内种间性状对比研究,但数据量均有限,与热带雨林功能性状丰富的研究资料相比^[21-22],喀斯特石山植物功能性状的研究起步较晚,资料相对零散。成霄峰等^[23]研究喀斯特地区不同类型兰科植物的叶片性状,发现相比于落叶兰,常绿兰具有较高的比叶重和叶片碳氮比,但其叶片氮、磷含量较低。习新强等^[24]研究黔中喀斯特山区植物

功能性状在灌丛、落叶阔叶林、落叶常绿混交林3个演替阶段的变化规律,发现随演替的进展,群落优势物种对环境的适应策略由高速生长转向提高资源利用效率,而同一群落内共存的物种采取不同的性状组合来适应共同的群落环境。刘宏伟等^[15]研究中梁山石灰岩山地30种主要植物叶片性状,发现叶干质量和比叶面积是植物资源利用分类轴上划分植物类群的最佳指标,石灰岩地区不同生活型植物叶片性状不同,是植物和环境相互选择综合作用的结果。然而,从阴坡—阳坡角度去探究喀斯特石山植物功能性状随坡向变化规律的研究却鲜见报道。鉴于此,本文以亚热带喀斯特石山阴坡—阳坡灌丛植物营养性状(生长型、生活习性、比叶面积、叶干物质含量、叶片厚度、叶组织密度)和生理性状(叶绿素含量)为研究对象,分析不同坡向灌丛植物功能性状的差异,探究喀斯特石山植被对不同坡向生境的适应策略,揭示微气候生境对植物群落分布格局的影响,以为喀斯特退化生态系统的植被恢复与重建的物种选择及植被布局规划提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究地点位于桂林市临桂区西南部,为典型的喀斯特石山地貌区,地理位置为 $110^{\circ}09' \sim 110^{\circ}42'E$, $24^{\circ}38' \sim 25^{\circ}39'N$,海拔100~500 m。研究区属于中亚热带季风气候,年平均气温为 $18 \sim 19^{\circ}C$,全年无霜期大约为300 d,年平均日照为1 550 h,年平均降雨量为1 950 mm,降雨量季节分配不均,4—7月的降水占全年降水量的60%左右,年平均蒸发量为1 490~1 905 mm,平均相对湿度为70%^[25]。该地区岩石裸露情况较严重,阳坡岩石裸露率明显高于阴坡。受其特殊的环境条件影响,研究区主要植被类型以灌丛为主,其适生的植物具有嗜钙性、耐旱性、石生性等特点。阴坡主要优势种有红背山麻杆(*Alchornea trewioides* var. *trewioides*)、牡荆(*Vitex negundo* var. *cannabifolia*)、山麻杆(*Alchornea davidii*)、紫薇(*Lagerstroemia indica*)、南烛(*Vaccinium bracteatum*)、巴豆(*Croton tiglium*)、金樱子(*Rosa laevigata*);阳坡主要优势种有欆木(*Loropetalum chinense* var. *chinense*)、山麻杆(*Alchornea davidii*)、红背山麻杆(*Alchornea trewioides* var. *trewioides*)、紫薇(*Lagerstroemia indica*)、广西绣线菊(*Spiraea kwangsiensis*)、小果蔷薇(*Rosa cymosa*)

var. *cymosa*)。

1.2 群落调查

经过野外踏查,于2016年9—11月在桂林市临桂区会仙镇阳家村、山尾村、大联村、同助村和黄山底村,选取5处阴阳坡差异比较明显的岩溶石山作为研究样地,每个样地阴阳坡下坡位各设置2个大小为

10 m×10 m的样方,共20个样方。记录样方内所有胸径≥1 cm的乔木以及基径≥1 cm的灌木植物的种名、基径/胸径、高度、空间坐标,同时记录各样方的经纬度、海拔、坡向、坡位、岩石裸露率等信息。各样方的基本概况如表1所示。

表1 各样方生境基本情况

Table 1 Basic conditions of habitat in different sampling sites

样地编号 Sample No.	地理位置 Geographic position	物种数 Number of species	密度 Density (株/100 m ²)	海拔 Altitude (m)	岩石裸露率 Exposed rate of rock (%)	坡向 Slope aspect	优势物种 Dominant species
P ₁	110°13'23.16"E 25°04'23.16"N	16	113	186	15	阴坡 Shady slope	红背山麻杆、牡荆 <i>Alchornea trewioides</i> var. <i>trewioides</i> , <i>Vitex negundo</i> var. <i>cannabifolia</i>
P ₂	110°13'23.43"E 25°04'23.22"N	21	161	185	40	阴坡 Shady slope	红背山麻杆 <i>Alchornea trewioides</i> var. <i>trewioides</i>
P ₃	110°13'06.94"E 25°04'50.31"N	17	139	183	5	阴坡 Shady slope	红背山麻杆、山麻杆 <i>Alchornea trewioides</i> var. <i>trewioides</i> , <i>Alchornea davidii</i>
P ₄	110°13'06.43"E 25°04'50.68"N	20	117	182	7	阴坡 Shady slope	山麻杆、牡荆 <i>Alchornea davidii</i> , <i>Vitex negundo</i> var. <i>cannabifolia</i>
P ₅	110°11'38.30"E 25°03'40.80"N	26	187	214	10	阴坡 Shady slope	红背山麻杆、牡荆 <i>Alchornea trewioides</i> var. <i>trewioides</i> , <i>Vitex negundo</i> var. <i>cannabifolia</i>
P ₆	110°11'38.53"E 25°03'41.13"N	26	154	215	20	阴坡 Shady slope	红背山麻杆、牡荆 <i>Alchornea trewioides</i> var. <i>trewioides</i> , <i>Vitex negundo</i> var. <i>cannabifolia</i>
P ₇	110°12'58.13"E 25°03'17.08"N	22	111	217	20	阴坡 Shady slope	红背山麻杆、牡荆 <i>Alchornea trewioides</i> var. <i>trewioides</i> , <i>Vitex negundo</i> var. <i>cannabifolia</i>
P ₈	110°12'59.20"E 25°03'16.49"N	24	113	221	30	阴坡 Shady slope	红背山麻杆、牡荆 <i>Alchornea trewioides</i> var. <i>trewioides</i> , <i>Vitex negundo</i> var. <i>cannabifolia</i>
P ₉	110°12'19.01"E 25°03'58.33"N	23	191	179	5	阴坡 Shady slope	红背山麻杆、牡荆 <i>Alchornea trewioides</i> var. <i>trewioides</i> , <i>Vitex negundo</i> var. <i>cannabifolia</i>
P ₁₀	110°12'19.44"E 25°03'58.42"N	18	188	179	2	阴坡 Shady slope	红背山麻杆、牡荆 <i>Alchornea trewioides</i> var. <i>trewioides</i> , <i>Vitex negundo</i> var. <i>cannabifolia</i>
P ₁₁	110°13'06.49"E 25°04'40.33"N	14	87	179	3	阳坡 Sunny slope	山麻杆、紫薇 <i>Alchornea davidii</i> , <i>Lagerstroemia indica</i>
P ₁₂	110°13'06.28"E 25°04'40.42"N	18	122	179	8	阳坡 Sunny slope	山麻杆、紫薇 <i>Alchornea davidii</i> , <i>Lagerstroemia indica</i>
P ₁₃	110°13'37.31"E 25°04'01.23"N	17	106	181	3	阳坡 Sunny slope	山麻杆、檵木 <i>Alchornea davidii</i> , <i>Loropetalum chinense</i> var. <i>chinense</i>

续表 1

Continued table 1

样地编号 Sample No.	地理位置 Geographic position	物种数 Number of species	密度 Density (株/100 m ²)	海拔 Altitude (m)	岩石裸露率 Exposed rate of rock (%)	坡向 Slope aspect	优势物种 Dominant species
P ₁₄	110°13'37.14"E 25°04'01.14"N	22	140	181	30	阳坡 Sunny slope	红背山麻杆、欐木 <i>Alchornea trewioides</i> var. <i>trewioides</i> , <i>Loropetalum chinense</i> var. <i>chinense</i>
P ₁₅	110°11'41.99"E 25°03'35.05"N	23	116	217	35	阳坡 Sunny slope	欐木、龙须藤、山麻杆 <i>Loropetalum chinense</i> var. <i>chinense</i> , <i>Bauhinia championii</i> , <i>Alchornea davidii</i>
P ₁₆	110°11'41.41"E 25°03'35.18"N	19	101	221	60	阳坡 Sunny slope	欐木、山麻杆 <i>Loropetalum chinense</i> var. <i>chinense</i> , <i>Alchornea davidii</i>
P ₁₇	110°13'00.25"E 25°03'11.55"N	22	116	174	10	阳坡 Sunny slope	欐木、龙须藤、山麻杆 <i>Loropetalum chinense</i> var. <i>chinense</i> , <i>Bauhinia championii</i> , <i>Alchornea davidii</i>
P ₁₈	110°13'00.39"E 25°03'11.11"N	20	117	161	25	阳坡 Sunny slope	欐木、龙须藤 <i>Loropetalum chinense</i> var. <i>chinense</i> , <i>Bauhinia championii</i>
P ₁₉	110°12'19.01"E 25°03'58.33"N	23	97	168	30	阳坡 Sunny slope	欐木、龙须藤 <i>Loropetalum chinense</i> var. <i>chinense</i> , <i>Bauhinia championii</i>
P ₂₀	110°12'09.44"E 25°03'58.42"N	20	109	173	40	阳坡 Sunny slope	欐木、龙须藤 <i>Loropetalum chinense</i> var. <i>chinense</i> , <i>Bauhinia championii</i>

1.3 功能性状数据收集和测定

1.3.1 性状数据收集

生长型和生活习性数据主要通过查阅网络数据库,如《中国植物志》(<http://frps.iplant.cn/>)、广西植物资源信息(<http://flora.gxib.cn/index.php>)、Wood Density Database(<http://www.Worldagroforestrycentre.org/sea/Products/AFDbases/WD/Index.html>)、TRY(<http://www.try-db.org>)、中国数字植物标本馆(Chinese Virtual Herbarium, CVH; <http://www.cvh.org.cn/>),以及结合前人的研究等进行数据获取。

1.3.2 性状数据测定

对调查过程中每个样方内所有胸径 ≥ 1 cm的乔木以及基径 ≥ 1 cm的灌木植物个体,选取树冠顶端3片完全展开的健康成熟的叶片放入密封袋内带回实验室进行叶功能性状测定。首先利用叶面积仪(Yaxin-1241, Yaxin, China)和0.0001 g的电子天秤(BSM-220.4, Zhuojing, China)测量每片叶片的叶面积和鲜重;接着分别在植物叶片主脉方向均匀选3个点,用精度为0.01 mm的电子数显卡尺(SF2000, Guilin, China)和叶绿素含量测定仪(SPAD-502 Plus, Konica Minolta, Japan)分别测量叶厚度和叶绿素含量,叶厚度和叶绿素含量取3点的平均值。随后

将叶片样品置于70℃烘箱中烘干至恒重,称量其干重。叶干物质含量(Leaf Dry Matters Content, LD-MC)为叶片干重与鲜重之比($g \cdot g^{-1}$),比叶面积(Specific Leaf Area, SLA)是叶面积与叶干物含量的比值($cm^2 \cdot g^{-1}$),叶组织密度(Leaf Tissue Density, LTD)是比叶质量(叶干物质含量/叶面积)与叶片厚度的比值($g \cdot cm^{-3}$)。

1.4 数据分析与处理

首先,根据植物的可见结构,将植物生长型划分为乔木与灌木;根据植物对光照强度需求的差异,将植物生活习性划分为耐阴与喜阳植物。多生长在高温、干旱且阳光充足的地方,在强光环境中才能生长且发育健壮,而在荫蔽或弱光条件下生长不良的植物为喜阳植物;多生长在潮湿背阴的地方或密林中,在弱光照下生长得比在强光下要好的植物为耐阴植物。依据生长型和生活习性的分类属性以物种数对其进行数据量化。比叶面积、叶干物质含量、叶片厚度、叶组织密度、叶绿素含量等功能性状是以每个样方中出现物种的多度加权平均值进行量化;其次,采用Wilcoxon秩和非参数检验对不同坡向的营养性状中分类性状(生长型和生活习性)进行差异性检验;利用 t 检验对不同坡向的营养性状中数值型数据类型的性状(比叶面积、叶干物质含量、叶片厚度和叶组织密

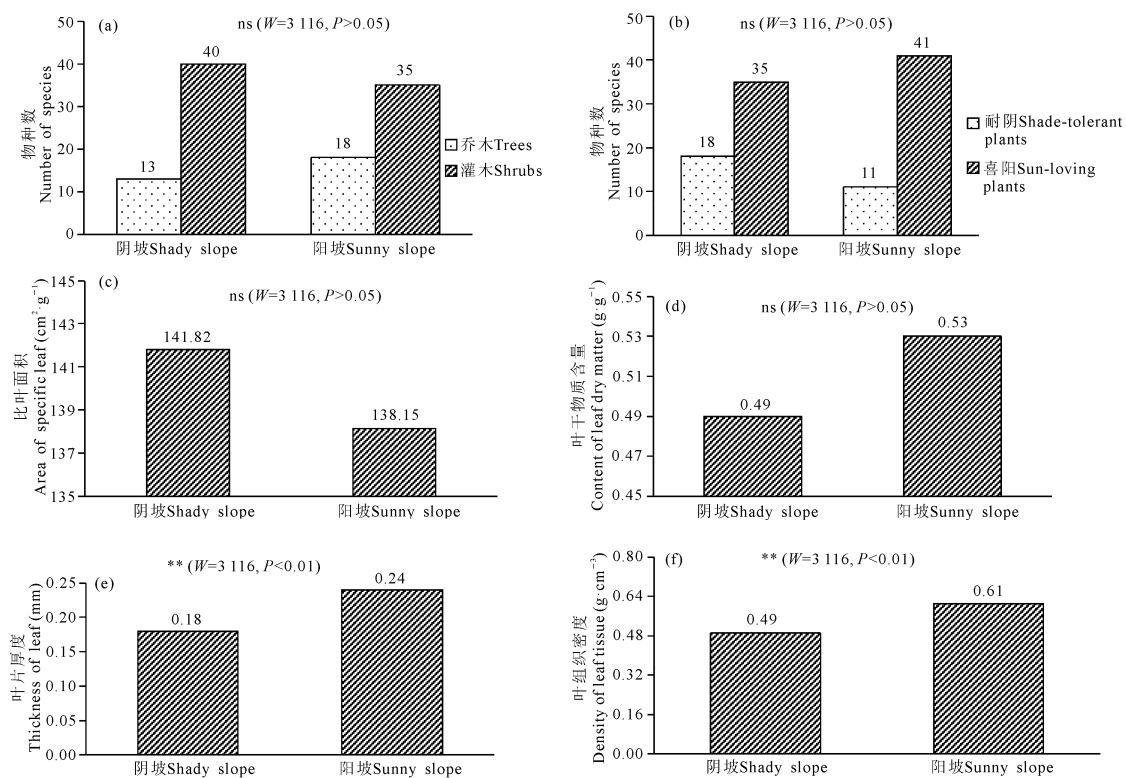
度)进行差异性检验。其中, Wilcoxon 秩和非参数检验和 t 检验利用 R 3.4.0 软件分析^[26], 其他数据统计与作图均在 Excel 2016 中完成。

2 结果与分析

2.1 不同坡向植物营养性状的比较

由图 1 可知, 阴坡—阳坡乔木物种数表现为阴坡少于阳坡, 物种数分别为 13 和 18, 灌木物种数表现为阴坡多于阳坡, 物种数分别为 40 和 35(图 1a); 耐阴植物物种数表现为阴坡多于阳坡, 物种数分别为

18 和 11, 喜阳植物物种数表现为阴坡小于阳坡, 物种数分别为 35 和 41(图 1b)。比叶面积均值表现为阴坡 $>$ 阳坡, 分别为 $141.82 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ 和 $138.15 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ (图 1c); 叶干物质含量均值表现为阴坡 $<$ 阳坡, 分别为 $0.49 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1}$ 和 $0.53 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1}$ (图 1d); 阴坡—阳坡的叶片厚度和叶组织密度均值表现为阴坡 $<$ 阳坡, 分别为 0.18 mm 、 0.24 mm 和 $0.49 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$ 、 $0.61 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$, 且阴坡、阳坡差异性显著 ($P < 0.05$)(图 1e~f)



ns 表示差异性不显著 ($P > 0.05$), ** 表示差异性显著 ($P < 0.01$), W 表示个体数

ns indicates that the difference is not significant ($P > 0.05$), ** indicates significant differences ($P < 0.01$), W indicates the number of individuals for all samples

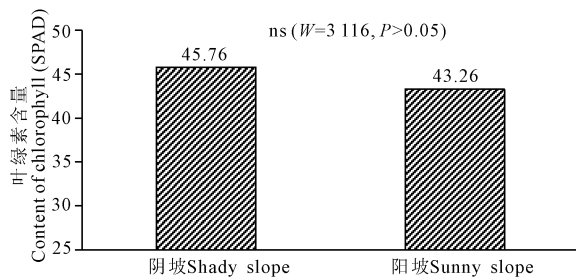
图 1 不同坡向的植物营养性状的比较

Fig. 1 Comparison of plant nutrition traits in different slopes

2.2 不同坡向植物生理性状的比较

如图 2 所示, 叶绿素含量代表了植物潜在的太阳能利用效率的综合性能指数, 本研究发现阴坡叶绿素

含量为 45.76 SPAD, 阳坡叶绿素含量为 43.26 SPAD, 叶绿素含量表现为阴坡 $>$ 阳坡。



ns 表示差异性不显著 ($P > 0.05$), W 表示个体数

ns indicates that the difference is not significant ($P > 0.05$), W indicates the number of individuals

图 2 不同坡向植物生理性状的比较

Fig. 2 Comparison of physiological traits of different slope plants

3 讨论

3.1 植物营养性状对不同坡向的响应

植物生长型是根据植物的可见结构划分成不同类群,能反映植物生活的环境条件,相同的环境条件具有相似的生长型,是趋同适应的结果^[27]。因此,通过对植物生长型的分析,可以直观地揭示群落的结构特征和对环境梯度的适应机制^[28]。由于长期适应与进化,不同生长型植物对光照的需求不同,因而在不同坡向的分布情况也不同。坡向作为重要的地形因子之一,包括迎风坡与背风坡、阴坡(北坡)与阳坡(南坡),存在显著的坡向分异特征,进而影响植物接受太阳辐射强度和时间^[29]。如图 1a 显示,乔木物种数阳坡多于阴坡,灌木物种数阴坡多于阳坡,可能是因为样地中乔木多为铜钱树(*Paliurus hemsleyanus*)、鸡仔木(*Sinoadina racemosa*)等喜阳植物,且乔木多分布在群落的最上层兼具耐旱的生活特性,对阳光要求较高;而灌木对阳光要求较低,多分布在群落的下层。本研究对此研究有限,接下来需结合环境因子做进一步研究。此外,阳坡由于太阳辐射较强,光照时间长,因此阳坡的喜阳植物物种数多于阴坡;相反,阴坡由于太阳辐射较弱,光照时间较短,因此阴坡的阴性植物物种数多于阳坡。

比叶面积是表征植物生长过程中叶片获取光源和利用资源能力的关键叶功能性状指标,能够反映植物对不同生境的适应特性。一般情况下,在资源有限的生境中,生长缓慢的物种都具有较低的比叶面积,而生长在土壤营养资源丰富的植物具有较高的比叶面积,且保持体内营养的能力较强^[19]。图 1c 显示,比叶面积阴坡 > 阳坡,阳坡由于太阳辐射较强,土壤

养分、水分含量都比较低,土壤比较贫瘠,环境因子的胁迫下植物比叶面积较小^[30-31],相反阴坡由于光照强度较弱,资源相对丰富,植物需提高资源利用效率来提高光合速率,因此,阴坡植物需要较大的比叶面积来获取光能,以便最大程度地进行光合作用。叶干物质含量是植物生态学研究中的首选指标,它可以很好地指示植物对养分元素的保存能力^[32]。土壤的持水能力是土壤肥力的重要促进因素,而阳坡岩石裸露率相对阴坡较高,风化严重,导致土壤结构和孔隙度发生巨大变化。加之阳坡光照强度大,地表温度高,而喀斯特具有岩溶的发育特征及其透水性,水分易于蒸发和漏失,因此阳坡土壤持水性差于阴坡^[33-34]。在岩石裸露率和水分因子综合作用下,植株将叶生物量投资于机械支持结构与微管结构,叶干物质含量的增加,使叶片内部水分向叶片表面扩散的距离或阻力增大,降低植物内部水分散失^[35-36],因此,阳坡植被具有较高的叶干物质含量。图 1e 和 f 显示,叶片厚度和叶组织密度阳坡显著大于阴坡($P < 0.05$),坡向起到最关键的作用,从阴坡到阳坡的生境变化过程中,环境因子发生显著变化^[18]。在阳坡上叶片尽管能够获得较多的光照资源,但是高温、强辐射造成植物叶片蒸腾加剧,使植物面临着水分胁迫,且阳坡具有高透水性和水分易于漏失等特点^[33],土壤含水率较低,叶片出于防卫而增加叶厚度和叶肉细胞密度,以增强机械防御结构,限制水分蒸散,增强叶片保水能力,维持水分平衡。因此,阳坡具有较大的叶片厚度和叶组织密度。

3.2 植物生理性状对不同坡向的响应

叶绿素是光合作用过程中起吸收作用的主要色素,叶绿素含量与植物的光合能力、发育阶段以及氮素含量等具有较好的相关性,是植物光合作用能力、发育阶段和氮素胁迫的良好指示器,也是研究植物生长特性、生理变化和氮素营养状况的重要指标^[12,37-40]。许多研究表明,当土壤存在氮元素缺乏、干旱等胁迫时,叶片叶绿素含量会随之下降^[41-42]。朱晓锋等^[43]研究表明土壤氮素流失主要是通过降雨、地表径流与深层渗漏共同作用的结果。与阴坡相比,阳坡具有高岩石裸露率、石漠化严重、土壤结构破坏严重、孔隙度变大和通气度好等特点,加之喀斯特岩溶的发育特征及其透水性,使得降雨不断入渗,氮素也随地表径流和深层渗漏而大量损失,因此,阳坡土壤氮含量和含水量低于阴坡^[19]。同时,阳坡光照强度比较大,叶绿素含量的降低可能有利于减少叶片对

可见光的吸收,使植物免受强辐射的损伤^[7]。另外, Larcher^[44]、曾小平等^[45]、张建新等^[46]研究也发现阴生植物叶绿素含量相对较高。因此,如图2所示,喀斯特石山灌丛植物群落水平叶片叶绿素含量阴坡大于阳坡。

4 结论

桂林喀斯特石山地貌生境条件特殊,由阴坡到阳坡的异质生境中光照、温度、风速、土壤含水量、土壤营养资源等环境因子往往发生了较大的变化,其适生植物功能性状也存在较大差异。灌木型物种数、耐阴物种数、叶绿素含量和比叶面积均表现为阴坡>阳坡,体现了阴坡水热条件良好,具有较高的土壤营养资源,而乔木型物种数、喜阳物种数、叶干物质含量、叶片厚度和叶组织密度均表现为阳坡>阴坡,则体现了阳坡光照充足、温度高和土壤营养资源较贫瘠的特点。在喀斯特地貌的环境条件下,阴阳坡中不同的植物功能性状的差异性反映异质生境对喀斯特石山植物的筛选效应,体现植物功能性状之间、植物与环境相互适应的机制,较好地验证了植物可以通过功能性状可塑性来响应环境变异的协同适应性机制。建议在喀斯特石山营造人工林时,根据造林树种在不同坡向的生长适应性策略进行合理布局,在阴坡选择红背山麻杆、牡荆等具有较高比叶面积、较低叶干物质含量、较小叶厚度、较低叶组织密度,耐阴、喜湿润肥沃土壤的植物,在阳坡选择柃木、广西绣线菊等具有较低比叶面积、较高叶干物质含量、较大叶厚度、较高叶组织密度,喜阳、抗旱、耐贫瘠的植物,以提高植物对水、热和养分等资源的利用效率。本研究对喀斯特地区植被恢复重建中的物种选择及植被布局规划等具有重要实践意义。

参考文献

- [1] VIOLLE C, NANAS M L, VILE D, et al. Let the concept of trait be functional! [J]. *Oikos*, 2007, 116(5): 882-892.
- [2] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展[J]. *中国科学: 生命科学*, 2015, 45(4): 325-339.
- [3] AIBA M, TAKAFUMI H, HIURA T. Interspecific differences in determinants of plant species distribution and the relationships with functional traits [J]. *Journal of Ecology*, 2012, 100(4): 950-957.
- [4] KUNSTLER G, FALSTER D, COOMES D A, et al. Plant functional traits have globally consistent effects on competition [J]. *Nature*, 2016, 529(7585): 204-207.
- [5] 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境和生态系统功能[J]. *植物生态学报*, 2007, 31(1): 150-165.
- [6] 孙国钧, 张荣, 周立. 植物功能多样性与功能群研究进展[J]. *生态学报*, 2003, 23(7): 1430-1435.
- [7] 祁建, 马克明, 张育新. 辽东栎(*Quercus liaotungensis*)叶特性沿海拔梯度的变化及其环境解释[J]. *生态学报*, 2007, 27(3): 930-937.
- [8] 杨冬梅, 章佳佳, 周丹, 等. 木本植物茎叶功能性状及其关系随环境变化的研究进展[J]. *生态学杂志*, 2012, 31(3): 702-713.
- [9] 周济源, 何俊洁, 郭治远, 等. 淮北相山主要优势物种比叶面积与叶干物质含量初步研究[J]. *淮北师范大学学报: 自然科学版*, 2013, 31(3): 52-54.
- [10] 周欣, 左小安, 赵学勇, 等. 科尔沁沙地植物功能性状的尺度变异及关联[J]. *中国沙漠*, 2016, 36(1): 20-26.
- [11] WILKINS M B. *Advanced plant physiology* [M]. London: Pitman Publishing Limited, 1984.
- [12] 马姜明, 黄婧, 杨栋林, 等. 桂林喀斯特石山 50 种常见植物叶片光合色素含量及耐荫性定量评价[J]. *林业科学*, 2015, 51(10): 67-74.
- [13] 蔡德所, 马祖陆. 漓江流域的主要生态环境问题研究[J]. *广西师范大学学报: 自然科学版*, 2008, 26(1): 110-112.
- [14] 张信宝, 王世杰, 曹建华, 等. 西南喀斯特山地水土流失特点及有关石漠化的几个科学问题[J]. *中国岩溶*, 2010, 29(3): 274-279.
- [15] 刘宏伟, 王微, 左娟, 等. 中梁山石灰岩山地 30 种主要植物叶片性状研究[J]. *西南师范大学学报: 自然科学版*, 2014, 39(9): 50-55.
- [16] 王献溥, 孙世洲, 李信贤. 广西石灰岩山地常绿落叶阔叶混交林分类的研究[J]. *植物研究*, 2014, 17(3): 235-259.
- [17] 刘彦随, 邓旭升, 胡业翠. 广西喀斯特山区土地石漠化与扶贫开发探析[J]. *山地学报*, 2006, 24(4): 228-233.
- [18] 刘旻霞, 马建祖. 甘南高寒草甸植物功能性状和土壤因子对坡向的响应[J]. *应用生态学报*, 2012, 23(12): 3295-3300.
- [19] 刘旻霞, 马建祖. 阴阳坡植物功能性状与环境因子的变化特征[J]. *水土保持研究*, 2013, 20(1): 102-106.
- [20] 党晶晶, 赵成章, 李钰, 等. 祁连山高寒草地甘肃臭草叶性状与坡向间的关系[J]. *植物生态学报*, 2015, 39(1): 23-31.
- [21] JIANG Y, ZANG R G, LU X H, et al. Effects of soil and microclimatic conditions on the community - level plant functional traits across different tropical forest types [J]. *Plant and Soil*, 2015, 390(1/2): 351-367.

- [22] JIANG Y, ZANG R G, LETCHER S G, et al. Associations between plant composition/diversity and the abiotic environment across six vegetation types in a biodiversity hotspot of Hainan Island, China [J]. *Plant and Soil*, 2016, 403(1/2): 21-35.
- [23] 成霄峰, 李树云, 胡虹, 等. 喀斯特地区不同类型兰科植物的叶片性状[J]. *植物分类与资源学报*, 2011, 33(6): 595-604.
- [24] 习新强, 赵玉杰, 刘玉国, 等. 黔中喀斯特山区植物功能性状的变异与关联[J]. *植物生态学报*, 2011, 35(10): 1000-1008.
- [25] 陈超, 周广胜. 1961—2010年桂林气温和地温的变化特征[J]. *生态学报*, 2013, 33(7): 2043-2053.
- [26] The R Core Team. R: A Language and environment for statistical computing [M]. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2017.
- [27] ROWE N, SPECK T. Plant growth forms: An ecological and evolutionary perspective [J]. *New Phytologist*, 2005, 166(1): 61-72.
- [28] 孙菊, 李秀珍, 王宪伟, 等. 大兴安岭冻土湿地植物群落结构的环境梯度分析[J]. *植物生态学报*, 2010, 34(10): 1165-1173.
- [29] 区余端, 苏志尧, 李镇魁, 等. 地形因子对粤北山地森林不同生长型地表植物分布格局的影响[J]. *应用生态学报*, 2011, 22(5): 1107-1113.
- [30] REICH P B, ELLSWARTH D S, WALTERS M B, et al. Generality of leaf traits relationship: A test across six biomass [J]. *Ecology*, 1999, 80(6): 1955-1969.
- [31] ROSSATTO D R, HOFFMANN W A, FRANCO A C. Differences in growth patterns between co-occurring forest and savanna trees affect the forest-savanna boundary [J]. *Functional Ecology*, 2009, 23(2): 689-698.
- [32] 张曦, 王振南, 陆姣云, 等. 紫花苜蓿叶性状对干旱的阶段响应[J]. *生态学报*, 2016, 36(9): 2669-2676.
- [33] 盛茂银, 刘洋, 熊康宁. 中国南方喀斯特石漠化演替过程中土壤理化性质的响应[J]. *生态学报*, 2013, 33(19): 6303-6313.
- [34] 廖洪凯, 龙健. 喀斯特山区不同植被类型土壤有机碳的变化[J]. *应用生态学报*, 2011, 22(9): 2253-2258.
- [35] 李永华, 罗天祥, 卢琦, 等. 青海省沙珠玉治沙站 17 种主要植物叶性因子的比较[J]. *生态学报*, 2005, 25(5): 994-999.
- [36] 胡耀升, 么旭阳, 刘艳红. 长白山不同演替阶段森林植物功能性状及其与地形因子间的关系[J]. *生态学报*, 2014, 34(20): 5915-5924.
- [37] MINOLTA C. Chlorophyll SPAD-502 instruction manual [A]. Osaka, Japan: Radiometric Instruments Operation, 1989: 17-21.
- [38] 罗璐, 申国珍, 谢宗强, 等. 神农架海拔梯度上 4 种典型森林的乔木叶片功能性状特征[J]. *生态学报*, 2011, 31(3): 6420-6428.
- [39] 张永贺, 陈文惠, 郭乔影, 等. 桉树叶片光合色素含量高光谱估算模型[J]. *生态学报*, 2013, 33(3): 876-887.
- [40] 李文敏, 魏虹, 李昌晓, 等. 基于高光谱参数的枫杨叶绿素含量估算模型优化[J]. *林业科学*, 2014, 50(4): 55-59.
- [41] 杨燕, 刘庆, 林波, 等. 不同施水量对云杉幼苗生长和生理生态特征的影响[J]. *生态学报*, 2005, 25(9): 2152-2158.
- [42] 丁佳, 吴茜, 闫慧, 等. 地形和土壤特性对亚热带常绿阔叶林内植物功能性状的影响[J]. *生物多样性*, 2011, 19(2): 158-167.
- [43] 朱晓锋, 陈洪松, 付智勇, 等. 喀斯特灌丛坡地土壤-表层岩溶带产流及氮素流失特征[J]. *应用生态学报*, 2017, 28(7): 2197-2206.
- [44] LARCHER W. *Physiological plant ecology* (4th ed) [M]. Berlin: Springer-Verlag, 2003.
- [45] 曾小平, 赵平, 蔡锡安, 等. 25 种南亚热带植物耐荫性的初步研究[J]. *北京林业大学学报*, 2006, 28(4): 88-95.
- [46] 张建新, 方依秋, 丁彦芬, 等. 蕨类植物的叶绿素、光合参数与耐荫性[J]. *浙江大学学报: 农业与生命科学版*, 2011, 37(4): 413-420.

Comparative Study on Functional Traits of Trees and Shrubs in Different Slope Aspects on Karst Hills of Guilin

YUAN Xiaoxia^{1,2}, LIU Runhong^{1,2}, PAN Yuanfang^{1,2}, ZHENG Qinran^{1,2}, JIANG Yong^{1,2}

(1. Key Laboratory of Ecology of Rare and Endangered Species and Environment Protection, Ministry of Education, Guilin, Guangxi, 541006, China; 2. College of Life Sciences, Guangxi Normal University, Guilin, Guangxi, 541006, China)

Abstract: Plant functional traits are a bridge that connects plants to the environment, which can objectively express the response of plants to different growth environments. Studying the characteristics of plant functional traits and their changes with slope aspects is of great significance for understanding the process of plant community formation and its adaptation mechanism to the environment under different environmental gradients. Taking trees and shrubs in different slopes of karst hills of Guilin as the research object, the differences in functional traits (growth type, living habits, specific leaf area, leaf dry matter content, leaf thickness, leaf tissue density) and physiological traits (chlorophyll content) of plants in different slope shrubs were comparatively analyzed to explore the adaptation strategies of karst hills vegetation to different slope microclimate habitats. The results showed that the number of shrubs and shade-tolerant species on the shady slope was more than that of the sunny slope, and the community-weighted average of the specific leaf area and chlorophyll content on shady slope was greater than that on sunny slope. The number of tree species on sunny slope was more than that on shady slope. The community-weighted average of leaf dry matter content, leaf thickness, and leaf tissue density on shady slope was also greater than those on sunny slope. Plant nutritional traits (leaf thickness and leaf tissue density) are the main functional traits which have significant differences among different slope plant communities in karst hills. The regular changes of plant functional traits with slope aspect reflect the screening effect of environment on vegetation during the construction of shrub communities in karst hills.

Key words: karst hill, plant functional traits, slope aspect, nutritional traits, physiological traits, adaptive strategies

责任编辑:符支宏



微信公众号投稿更便捷

联系电话:0771-2503923

邮箱:gxkxyxb@gxas.cn

投稿系统网址: <http://gxkx.ijournal.cn/gxkxyxb/ch>