



热带岩溶植物生理生态适应性对于南方石漠化土地生态重建的启示

曹坤芳^{①②}, 付培立^②, 陈亚军^②, 姜艳娟^②, 朱师丹^③^① 广西大学林学院, 亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室, 南宁 530004;^② 中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 勐腊 666303;^③ 中国科学院华南植物园退化生态系统植被恢复与管理重点实验室, 广州 510650

E-mail: kunfangcao@gxu.edu.cn

收稿日期: 2013-12-27; 接受日期: 2014-02-11

国家自然科学基金(批准号: 31170399, 31100291)、国家重点基础研究计划(批准号: 2006CB403207)和广西大学科研基金(批准号: XDZ120929)资助项目

doi: 10.1360/052013-234

摘要 岩溶地质在我国分布广泛, 特别是西南地区连片分布着世界上面积最大的岩溶地貌。由于长期人为活动的影响, 目前我国南方地区岩溶石漠化土地面积已达 $1.2 \times 10^5 \text{ km}^2$, 导致当地生态条件恶化, 经济、社会发展面临严重困难。南方岩溶山地土层薄, 养分贫瘠, 保水性能差。对热带岩溶森林开展了一系列生理生态研究, 研究结果对南方岩溶石漠化山地生态重建有启发意义。研究结果暗示, 岩溶生境常绿、落叶木本植物和木质藤本植物共存对于维持生态系统水平平衡有重要意义。常绿植物枝条木质部耐气穴化能力强, 叶片耐失水性能强。落叶植物采取避旱策略, 通过落叶减少旱季蒸腾和水分消耗。岩溶山地大部分植物具有很深的根系, 藤本植物根系更深, 旱季能利用地下深层岩石下和缝隙水。有些植物如木棉、董棕利用树干储存水保持旱季必要的生理代谢。岩溶山地木本植物叶片和枝条木质部结构和生理功能的密切关联对于适应水分胁迫起重要作用。热带岩溶植物可能普遍缺乏锌、钾元素, 这方面问题需引起重视和研究。藤蔓植物可以利用石漠化岩溶山地局部水土资源和丰富的生长空间和光照资源, 并且大多数藤蔓植物气孔调节能力强, 对强光的适应和利用能力强, 是石漠化山地生态重建的理想植物材料。目前中国科学院西双版纳植物园正在推广的一种珍贵的油料植物——星油藤, 可以作为南方热区石漠化山地生态重建的理想植物材料。石漠化土地的重建要合理利用不同功能类群植物, 特别是岩溶生境的乡土植物, 最好构建多层复合群落。

关键词水力特征
耐旱性
植物功能群
植物水力学安全边界
养分缺乏
碳酸盐岩
喀斯特

由于自然条件导致化学风化强烈, 加上长期人为活动的影响, 我国南方岩溶地区石漠化严重, 迫切

需要开展生态恢复和重建。对现存的岩溶自然植被生物的适应机制开展研究, 可以为生态重建提供参

引用格式: 曹坤芳, 付培立, 陈亚军, 等. 热带岩溶植物生理生态适应性对于南方石漠化土地生态重建的启示. 中国科学: 生命科学, 2014, 44: 238–247

Cao K F, Fu P L, Chen Y J, et al. Implications of the ecophysiological adaptation of plants on tropical karst habitats for the ecological restoration of desertified rocky lands in southern China. SCIENTIA SINICA Vitae, 2014, 44: 238–247, doi: 10.1360/052013-234

考依据. 本文总结本研究组关于热带岩溶植物的生理生态适应研究成果, 特别是水分关系和养分计量学的研究成果, 参考相关文献, 探讨对生态重建的启发.

1 我国热带岩溶生境特点

岩溶(喀斯特)地质在我国分布广泛, 出露部分占国土面积的 1/7~1/6^[1]. 特别是西南地区连片分布着世界上面积最大的岩溶地貌, 构成独特的景观. 该地区岩溶地质古老, 以前三叠纪的致密、坚硬的碳酸盐岩为主. 岩石主要有石灰岩和白云岩. 此地区石灰岩孔隙度一般小于 1%, 白云岩孔隙度一般不到 5%, 而中美洲新生代的碳酸盐岩一般比较松软, 其孔隙度可达 16%~44%. 这是我国西南岩溶地形远较中美洲类似地形更为雄伟的一个原因^[1]. 青藏高原的隆起使得我国南方自新生代以来长期处于湿热气候, 岩溶地区碳酸盐岩的化学风化强烈, 因矿石组成的原因和雨水强烈淋洗, 土壤形成很慢^[1,2], 土层薄, 偏碱性, 土壤养分元素有效态含量往往较低, 可能缺磷和钾和一些微量元素如锌、铁、硼等, 而钙和镁元素富集^[1~3]. 白云岩发育的土壤含镁量比石灰岩土壤高^[4,5], 对植物有毒性.

热带岩溶基质有许多淋溶形成的空隙、空洞而漏水, 并且土层很薄, 许多植物甚至就长在裸露的岩石上, 即使在多雨的湿润地区, 植物也频繁遭受干旱胁迫. 滇南的西双版纳地区一年有半年的干旱, 岩溶山地植物遭受更为严峻的干旱胁迫. 旱季, 西双版纳热带岩溶土壤水势低至-3.2 MPa(未发表资料), 但是由于夜间有雾, 植物凌晨水势却不太低, 在-0.8 MPa; 由于蒸腾耗水, 植物中午水势降低许多, 旱季最低的中午水势低至-4 MPa 左右^[6]. 2010 年, 云南冬春季发生严重连续干旱, 一种典型的热带岩溶植物尖叶闭花木(*Cleistanthus sumatranus* (Mig.) Müll. Arg.)凌晨水势最低至-6.55 MPa^[6].

在滇南、滇东南和桂西南的热带岩溶地区分布着组成独特、含有一定比例旱季落叶成分的季节性雨林^[7~9], 其生物多样性十分丰富, 含有许多岩溶特有植物, 如滇南热带岩溶季节性雨林中约有 10% 的植物只能生长在岩溶山地, 如油朴(*Celtis philippensis* Blanco)、尖叶闭花木、云南翅子树(*Pterospermum yunnanense* H. H. Hsue)等, 另有 12% 的植物虽然在非岩溶山地也有分布, 但在岩溶山地生长得更好^[9]. 热

带岩溶季节性雨林中生长许多重要阔叶用材树种, 如滇南岩溶的油朴、尖叶闭花木、云南翅子树、四树木(*Tetrameles nudiflora* R. Br.)、轮叶戟(*Lasiococca comberi* var. *pseudoverticillata* (Merr.) H. S. Kiu)、毛麻楝(*Chukrasia tabularis* A. Juss. var. *velutina* (Wall.) King)等, 桂西南的蚬木(*Excentrodendron tonkinense* (A. Chev.) H. T. Chang et R. H. Miao)、金丝李(*Garcinia paucinervis* Chun ex F. C. How)、任木(*Zenia insignis* Chun)等, 同时还分布有一些重要的针叶用材树种, 如罗汉松科的长叶竹柏(*Podocarpus fleuryi* Hickel)、鸡毛松(*Podocarpus imbricatus* Bl.)等. 林中生长着许多重要药用植物, 如剑叶龙血树(*Dracaena cochinchinensis* (Lour.) S. C. Chen)、美登木(*Maytenus hookeri* Loes.)、尖叶闭花木和一些苦苣苔科植物. 一些藤本(如四川轮环藤(*Cyclea sutchuenensis* Gagnep))、变色马兜铃(*Aristolochia versicolor* S. M. Hwang)、金银花(*Lonicera* spp.)和蕨类植物(如垫状卷柏(*Selagiella pulvinata* (Hook. et Grev) Maxim.))也是重要的药用植物. 许多国家重点保护植物, 如望天树(*Parashorea chinensis* (Hsie Wang) H. Zhu)、四树木、董棕(*Caryota urens* Linn.)、任木、柬埔寨龙血树(*Dracaena cambodiana* Pierre ex Gagnep.)等也分布在这些森林中^[7~9]. 此外, 一些动物偏爱分布于该地区岩溶山地, 如国家一级保护动物白头叶猴(*Trachypithecus leucocephalus*)、黑叶猴(*Trachypithecus francoisi*)^[10,11]. 鉴于滇南、滇东南和桂西南岩溶地区分布许多特有动植物及丰富的生物多样性, 该地区和横断山区以及邻近国家相连的地区一起被列为世界上生物多样性热点地区之一.

2 热带岩溶植物养分状况

岩溶地区土壤富含钙、镁元素. 适当丰富的钙有助于植物细胞的发育, 对于维持细胞膜和细胞壁的完整性和稳定性, 抑制呼吸, 延长寿命, 增强植物抗逆、抗病和修复创伤能力等过程是有益的^[12,13], 但过量的钙对嫌钙植物有毒害作用. 喜钙植物能把过量的钙在细胞外形成草酸盐结晶, 避免其在原生质中富积而造成对细胞的伤害. 过量镁对植物有更大毒性, 但钙离子对镁离子有拮抗作用. 国外学者研究指出, 土壤钙/镁比例小于 1 时对于一些非钙土植物可能产生镁毒害, 比例越低, 毒性越强^[14,15]. 广西弄拉

白云岩土壤的钙/镁比例为 0.22~0.26, 弄岗石灰岩土壤钙/镁比例为 0.38~0.50^[4], 因此该地区植物可能遭受镁毒害. 西双版纳勐仑镇绿石林石灰岩表层土钙/镁比例为 3.4 左右, 5~50 cm 土壤钙/镁比例为 1.6 左右(未发表资料), 应该没有镁毒害.

对西双版纳热带岩溶森林 21 种植物的叶片矿质养分分析(未发表资料, 表 1)表明, 这里植物叶片普遍富含钙镁, 达到过丰富水平. 石筋草(*Pilea plataniflora* C. H. Wright, 75.4 g/kg)、油朴(74.7 g/kg)和槟榔青(*Spondias pinnata* (L. F.) Kurz, 56.2 g/kg)叶片含钙量特别高. 含钙高植物叶片镁含量也比较高, 但是也有个别植物富集镁. 叶片氮/磷比例大于 17 暗示植物可能缺磷. 测定的植物中, 油朴、藤春(*Alphonsea monogyna* Merr. & Chun)、多毛坡垒(*Hopea mollissima* C.Y. Wu)、南亚岩豆树(*Millettia pulchra* Kurz)和火烧花(*Mayodendron igneum* (Kurz) Kurz)叶片氮/磷比例大于 17. 欧洲学者通过长期研究, 建立了诊断该地区主要树木叶片大量和微量养分元素缺素阈值及适宜范围^[16]. 借用其中的阔叶树夏栎(*Quercus robur* L.)潜在缺素阈值作为粗略参考, 对比分析西双版纳绿石林热带岩溶森林植物叶片元素含量, 发现测定的 21 种植物有 11 种(52%)植物叶片钾含量, 18 种(85%)植物叶片锌含量和 3 种植物(清香木(*Pistacia weinmanniifolia* J. Poiss. ex Franch.)、披针叶楠(*Phoebe lanceolata* (Nees) Nees 和石筋草)叶片硼含量低于潜在缺素阈值, 只有大苞藤黄(*Garcinia bracteata* C. Y. Wu ex Y. H. Li)、火烧花和鸡骨香

(*Croton crassifolius* Geisel.)3 种植物不缺锌. 因此, 热带岩溶植物缺锌、钾可能相当普遍, 此问题需要进一步研究.

3 热带岩溶植物叶片结构特征及耐失水能力

在土壤干旱和养分贫瘠的生境, 植物的叶片小而小、多毛, 利于散热和反射光; 常常有较厚的蜡质层和角质层, 叶肉组织中栅栏组织发达、排列紧密, 而海绵组织发育差^[17,18]. 这样的组织结构利于在叶肉组织内形成遮荫作用, 缓和干旱时期光合作用受到抑制时强光对叶绿体的伤害. 养分贫瘠的生境植物往往叶片寿命长, 减少因为落叶导致的碳损失和叶片建成的投入. 对 21 种木本植物叶片解剖观测表明, 它们的叶片解剖特征包括叶片厚度、角质层和叶肉组织厚度及比例以及气孔密度(表 2)与热带雨林植物的类似^[17], 这与西双版纳湿热的气候有关. 对西双版纳岩溶森林 12 种树木的观测表明, 这些植物叶片寿命为 5~37 个月^[19]. 它们的叶片丧失膨压时的水势(π^0)为-1.2~-3.5 MPa, 耐失水能力比较强. π^0 与叶片寿命相关, 叶片寿命长的耐脱水能力也强, 叶片耐脱水能力最强的有常绿树油朴、清香木、尖叶闭花木和轮叶戟^[19,20], 它们都是热带岩溶标志性植物. 与季节性热带雨林植物相比, 热带岩溶植物叶片导水率较低, 但是叶片耐气穴化能力较高(图 1).

表 1 西双版纳岩溶森林木本植物叶片养分元素含量的平均值、最小值、最大值及变异系数^{a)}

叶片养分含量(mg/g)	平均值	最小值	最大值	变异系数	欧洲夏栎潜在缺素阈值
碳含量(C)	485.9	393.0	546.0	7.9	—
氮含量(N)	24.09	14.45	38.63	27.7	18~20.3
磷含量(P)	1.69	0.97	2.91	28.8	0.9~1.4
氮磷比(N/P)	14.70	10.78	22.68	21.1	—
钾含量(K)	6.97	3.85	12.64	36.9	<7.6
钙含量(Ca)	25.98	9.32	74.73	60.1	<5.4
镁含量(Mg)	2.72	1.66	4.28	28.8	<1.3
锰含量(Mn)	0.117	0.017	0.596	131.9	<0.07
铁含量(Fe)	0.255	0.140	0.892	58.8	<0.1
钠含量(Na)	0.039	0.018	0.067	39.4	—
锌含量(Zn)	0.027	0.010	0.083	62.8	<0.04
硼含量(B)	0.038	0.007	0.114	64.4	<0.02

a) 基于 21 种植物的数据(未发表)以及欧洲夏栎(*Quercus robur* L.)潜在缺素阈值作为参考^[16]

表 2 西双版纳岩溶森林木本植物叶片解剖结构特征的平均值、最大值、最小值以及变异系数^{a)}

叶片解剖结构特征	平均值	最小值	最大值	变异系数
叶片总厚度(μm)	187.8	96.5	509.2	47.9
叶片上表皮厚度(μm)	23.08	7.9	43.8	44.3
叶片栅栏组织厚度(μm)	61.0	31.1	113.9	36.5
叶片海绵组织厚度(μm)	89.0	37.0	372.6	79.2
叶片下表皮厚度(μm)	14.5	6.6	26.9	40.4
栅栏组织和海绵组织比	0.87	0.20	2.02	50.9
叶肉厚度(μm)	150.0	76.8	448.2	52.6
气孔密度(no. mm ⁻²)	444.8	178	845.8	43.2
保卫细胞长度(μm)	18.8	12.3	30.1	17.0
气孔指数	0.16	0.03	0.33	47.8

a) 基于 21 种植物的数据(未发表资料)

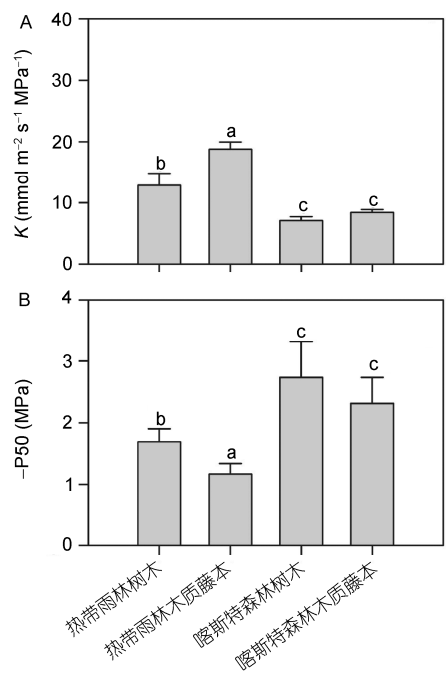


图 1 热带喀斯特森林与热带雨林优势乔木和木质藤本的叶片导水率(K)和叶片气穴化脆弱性(P50)的比较

每个类群包括 3 个物种, 数据为 $\bar{x} \pm \text{SE}$. 不同字母表示类群间具有显著性差异($P < 0.05$, ANOVA)

4 热带岩溶木本植物的水力特征

植物对干旱的适应可分为耐旱和避旱策略. 旱季落叶植物通过落叶避旱. 常绿植物的叶片经历干旱时期, 因此其叶片和木质部耐旱的能力较强. 植物的输导组织与耐旱性密切相关^[21~23]. 干旱缺水情况下, 植物输导组织含水的管道(导管或管胞)中形成较大的负压, 导致周围的空气从导管或管胞侧壁纹孔膜上的小孔注入, 使得管道气穴化而栓塞, 引起植物

水分传导发生困难^[24~26]. 导管孔径较小的树木, 输导组织栓塞的恢复较快, 可表现为旱季过后展叶早, 恢复生长早^[27]. 对西双版纳岩溶森林 12 种树木水力特征研究发现, 它们的木材密度为 0.46~0.69 g/cm³, 平均值为 0.59 g/cm³. 常绿树木材密度显著高于落叶树, 导管直径偏小, 为 36~110 μm, 因此边材比导率在一个低值范围, 为 2.0~8.9 kg m⁻¹ s⁻¹ MPa⁻¹. 全球热带阔叶树边材比导率为 1~45 kg m⁻¹ s⁻¹ MPa⁻¹^[28].

木质部失去 50% 导水率的水势(P50)被用做衡量耐气穴化的一个指标. 西双版纳热带岩溶 6 种常绿阔叶树枝条 P50 平均值为 -2.37 MPa, 6 种落叶阔叶树为 -1.27 MPa, 木质藤本植物为 -1.2 MPa(图 2A)^[19]. 常绿阔叶树耐气穴化能力强得多, 最强的有清香木(P50 为 -4.1 MPa)和尖叶闭花木(P50 为 -3.2 MPa). Fan 等人^[29]对贵州不同退化程度亚热带岩溶 31 种木本植物的水力特征测定的结果显示, 这些植物枝条的 P50 为 -0.5 ~ -4.37 MPa, 平均值为 -1.27 MPa, P50 低于 -2 MPa 的有倒卵叶旌节花(*Stachyurus obovatus* (Rehd.) Handel-Mazzetti, -4.3 MPa)、大叶女贞(*Ligustrum lucidum* W. T. Aiton, -3.7 MPa)、冬青(*Ilex chinensis* Sims, -2.8 MPa)、云贵鹅耳枥(*Carpinus pubescens* Burkill, -2.5 MPa)和锐齿斛栎(*Quercus aliena* Blume var. *acutiserrata* spp., -2.1 MPa)^[29]. 总体来说, 贵州岩溶植物的 P50 与本研究组测定的热带岩溶的落叶树和木质藤本的情况类似. 植物在田间的最低水势减去 P50 的差值, 可用作植物水力学安全边界指数. 在测定的热带岩溶植物中, 反而木质藤本的安全边界稍宽, 但是上述 3 个植物类群安全边界都比较窄, 并且没有显著差异(图 2B). 这与最近报道的全球阔叶树安全边界趋同, 都比较窄的结果是一

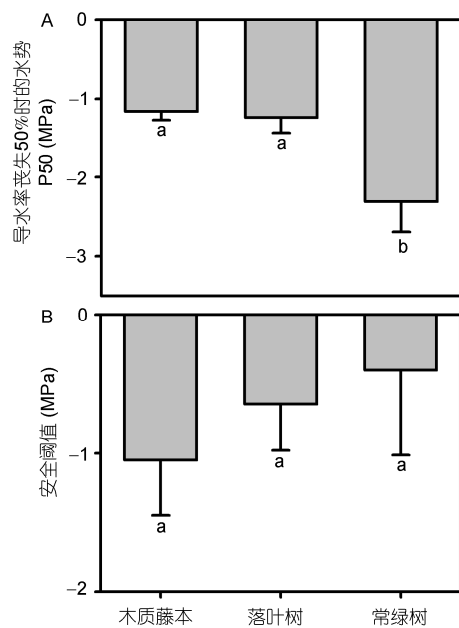


图2 热带岩溶落叶(6种)、常绿树木(6种)和木质藤本(13种)木质部导水率丧失50%的水势(P50)和安全边界(植物最低水势-P50)比较
不同字母表示差异显著($P < 0.05$)

致的^[30]。热带岩溶森林枝条 P50 与叶片耐脱水能力正相关(图 3), 说明叶片和枝条木质部耐旱能力的关联进化对于适应旱生生境的重要性, 常绿植物叶片耐脱水能力比落叶植物强得多^[19,20,31]。

5 热带岩溶植物的水分利用策略

树木的树干液流能很好地反映树冠生理活动、木质部水分传导和树冠蒸腾耗水情况。对热带岩溶植

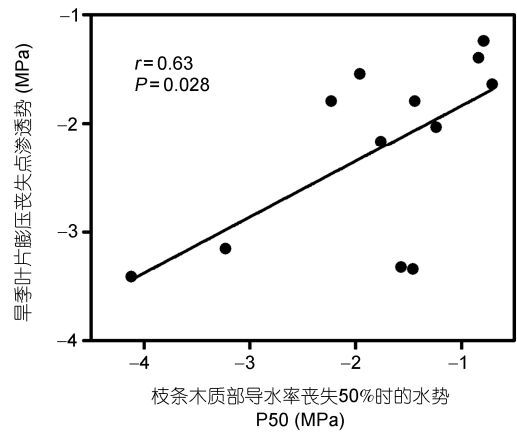


图3 西双版纳热带岩溶森林植物的枝条导水率丧失50%时的水势(P50)与叶片旱季膨压丧失点水势之间的相关关系
每个点代表一个树种

物的液流测定发现, 雨季木质藤本植物有更强的液流, 旱季树木和藤本液流都大幅度降低, 而藤本降低的幅度更大(图 4), 暗示藤本有较强的调节水分利用能力。树木由于个体大, 单株耗水量要比木质藤本植物大得多(图 5)。

在热带地区, 雨水的稳定性同位素丰度季节差异很小^[32], 然而由于蒸发分馏作用, 土壤水分的氢和氧稳定性同位素丰度随土壤深度的增加而下降, 在浅层土壤中常常富集较多的同位素。利用同位素技术, 对植物的体液水分中的稳定性同位素组分分析, 可以确定其水分的不同来源: 土壤深层水、浅层水、雨水、雾水等^[33]。通过对热带岩溶森林木本植物枝条中水分稳定性同位素组分分析发现, 雨季木本植物主要利用 60 cm 以内上层土壤或岩石表层吸附的水,

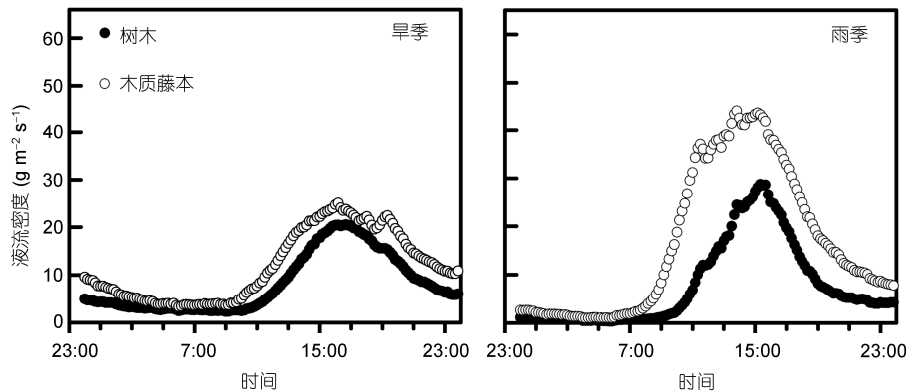


图4 木质藤本和树木不同季节液流特征比较
数据为7种藤本的18株个体和8种树木14株个体的平均值

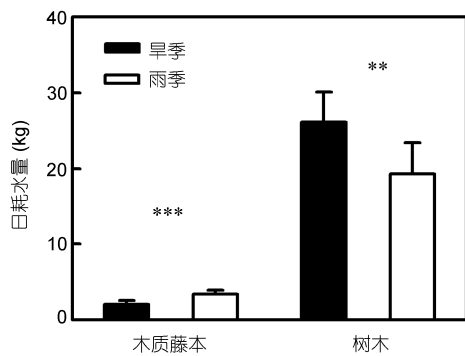


图 5 木质藤本和树木树干蒸腾耗水季节变化对比

数据为 7 种藤本的 18 株个体和 8 种树木 14 株个体的平均值。

: $P < 0.01$; *: $P < 0.001$

而旱季主要利用 61~250 cm 深度的深层岩石缝隙和基质所含的水, 木质藤本利用更深层(151~250 cm)水的比例更高(图 6)。Querejeta 等人^[33]报道, 在墨西哥尤卡坦半岛热带岩溶地区, 旱季部分植物主要利用 15 cm 上层土壤和岩石表面吸附的水, 一些植物利用 2~3 m 深层岩石缝隙和基质所含的水。那里的碳酸盐岩比较疏松、空隙率大而吸附水多, 浅根性植物旱季得益于这部分水而维持生存。

6 热带岩溶植物生理生态适应性对生态重建的启发

由于长期的人为活动的影响, 目前我国南方岩溶石漠化土地面积已达近 $12 \times 10^5 \text{ km}^2$, 占岩溶土地面积的 26.5%, 潜在石漠化土地总面积为 $13.3 \times 10^5 \text{ km}^2$, 占岩溶土地面积的 29.4%^[34], 导致当地生态条件恶化, 经济、社会发展面临严重困难。南方岩溶石漠化土地的生态重建是当前面临的紧迫而又艰巨的任务, 政

府和学术界都很重视^[35,36]。

水分不足是石漠化土地的一个主要限制因子, 在石漠化土地重建过程中应该考虑利用不同水分策略的植物。常绿、落叶和藤本木本植物混栽对于维持岩溶生态系统水分平衡有重要意义。常绿植物的枝条木质部耐气穴化能力强, 叶片耐失水性能强, 前面列举的耐气穴化能力强的都是常绿植物; 而落叶植物采取避旱策略, 通过落叶减少旱季蒸腾和代谢消耗; 木质藤本植物虽然耐气穴化能力弱, 但是其根系较深, 能够利用深层地下水, 并且藤蔓植物可以利用石漠化岩溶山地局部水土资源及丰富的生长空间和光照资源, 大多数藤蔓植物气孔调控能力强, 调节水分利用, 对强光的适应和利用能力强, 是石漠化山地生态重建的理想植物材料。药用植物金银花在石漠化山地种植取得良好的经济和生态效益^[37,38]。目前中国科学院西双版纳植物园正在推广的一种珍贵的食用油料植物——星油藤(*Plukenetia volubilis* L.)^[39], 其光合能力很强, 适应性强, 可以作为南方热区石漠化山地生态重建的理想植物材料。有些植物如热带岩溶地区常见的木棉树(*Bombax ceiba* Linn.)、董棕可利用树干储存水保持旱季必要的生理代谢。分布于热带亚热带喀斯特生境的兰科植物和苦苣苔科植物一些种进行景天酸光合代谢^[40,41], 特别耐旱, 并且这 2 个科的植物许多种有重要的药用和观赏价值^[42,43], 可以作为生态重建的选材。石漠化土地的重建要合理利用不同功能类群植物, 特别是岩溶生境的乡土植物, 最好构建多层复合群落。

石漠化土地重建另一个限制因子是土壤和基质养分贫瘠, 上文提到热带岩溶地区可能普遍缺锌和钾元素, 缺乏这些元素不仅影响植物生长和生产, 这

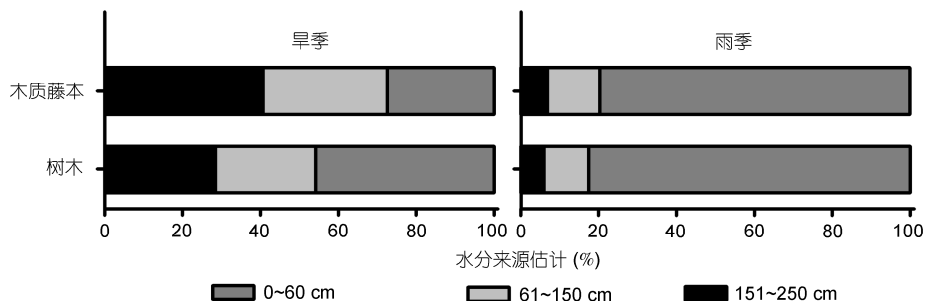


图 6 热带岩溶木质藤本和树木对地下不同深度水分利用的季节变化对比

数据为 8 种木质藤本 16 株个体和 9 种树木 18 株个体的平均值

些地区种植的食物材料中,也可能缺乏这些元素,而对人的健康产生不利影响。在白云岩为基质的土地生长的植物可能受镁毒害。热带亚热带岩溶地区土壤养分的特殊性,需要开展进一步研究,在农林业生产及生态重建过程中应该加以重视。豆科植物有固氮功能,温远光等人(未发表资料)在广西马山县石漠

化山地栽种豆科用材树种降香黄檀(*Dalbergia odorifera* T. Chen)和顶果木(*Acrocarpus fraxinifolius* Wight ex Arn.),长势良好。有些植物通过菌根和根系分泌有机酸来分解被固定的矿质元素,要开展岩溶植物这方面的研究,为石漠化土地生态重建和农林生产提供科学依据。

参考文献

- 1 袁道先. 中国西南部的岩溶及其与华北岩溶的对比. 第四纪研究, 1992, 4: 352–361
- 2 曹建华, 袁道先, 潘根兴. 岩溶生态系统中的土壤. 地球科学进展, 2003, 18: 37–44
- 3 蒋忠诚. 论南方岩溶山区生态环境的元素有效态. 中国岩溶, 2000, 19: 123–128
- 4 邓艳, 蒋忠诚, 罗为群, 等. 不同岩溶生态系统中元素的地球化学迁移特征比较—以广西弄拉和弄岗自然保护区为例. 中国岩溶, 2006, 25: 168–171
- 5 章程, 谢运球, 吕勇, 等. 广西弄拉峰丛山区土壤有机质与微量营养元素有效态. 中国岩溶, 2006, 25: 63–66
- 6 付培立. 热带喀斯特森林常绿和落叶树木水力结构、水分关系以及光合能力的对比研究. 博士学位论文. 北京: 中国科学院研究生院, 2011
- 7 吴春林. 广西热带石灰山季节雨林分类与排序. 植物生态学与地植物学学报, 1991, 15: 17–26
- 8 王洪, 朱华, 李保贵. 西双版纳石灰山森林植被. 广西植物, 1997, 17: 101–117
- 9 Zhu H. Ecology and biogeography of the limestone vegetation in southern Yunnan, SW China. Kunming: Yunnan Science & Technology Press, 2002. 67
- 10 黄乘明, 薛跃辉, 韦毅, 等. 白头叶猴栖息环境与栖息地选择的研究. 兽类学报, 2000, 20: 180–185
- 11 吴名川, 韦振逸, 何农林. 黑叶猴在广西的分布及生态. 野生动物, 1987, 38: 12–13, 19
- 12 McLaughlin S B, Wimmer R. Calcium physiology and terrestrial ecosystem processes. New Phytol, 1999, 142: 373–417
- 13 Hirschi K D. The calcium conundrum. Both versatile nutrient and specific signal. Plant Physiol, 2004, 136: 2438–2442
- 14 Sanik J Jr, Perkins A T, Schrenk W G. The effect of the calcium-magnesium ratio on the solubility and availability of plant nutrients. Soil Sci Soc Amer Proc, 1952, 16: 263–267
- 15 Dixon J M, Todd H. *Koeleria macrantha*: performance and distribution in relation to soil and plant calcium and magnesium. New Phytol, 2001, 152: 59–68
- 16 Göttelein A, Baier R, Mellert K H. New nutrition levels for the main forest tree species in Central Europe—A statistical derivation from van den Burg's literature compilation. Allgemeine Forst und Jagdzeitung, 2011, 182: 173–186
- 17 Cao K F. Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 woody species in contrasting light conditions in a Bornean heath forest. Can J Bot, 2000, 78: 1245–1253
- 18 宋富强, 曹坤芳. 元江干热河谷植物叶片解剖和养分含量特征. 应用生态学报, 2005, 16: 33–38
- 19 Fu P L, Jiang Y J, Wang A Y, et al. Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are coordinated with the leaf phenology of angiosperm trees in an Asian tropical dry karst forest. Ann Bot, 2012, 110: 189–199
- 20 王爱英, 姜艳娟, 郝广友, 等. 季节性干旱胁迫对石灰山三种常绿优势树种的水分和光合生理的影响. 云南植物研究, 2008, 30: 325–332
- 21 Tyree M T, Davis S D, Cochard H. Biophysical perspectives of xylem evolution: is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? IAWA J, 1994, 15: 335–360
- 22 Sperry J S. Evolution of water transport and xylem structure. Int J Plant Sci, 2003, 164: S115–S127
- 23 李吉跃, 翟洪波. 木本植物水力结构与抗旱性. 应用生态学报, 2000, 11: 301–305
- 24 安锋, 张硕新, 赵平娟. 木本植物木质部栓塞脆弱性研究进展. 西北林学院学报, 2002, 17: 30–34
- 25 樊大勇, 谢宗强. 木质部导管空穴化研究中的几个热点问题. 植物生态学报, 2004, 28: 126–132
- 26 Meinzer F C, Clearwater M J, Goldstein G. Water transport in trees: current perspectives, new insights and some controversies. Environ Exp Bot, 2001, 45: 239–262
- 27 Sperry J S, Nichols K L, Sullivan J E M, et al. Xylem embolism in ring-porous, diffuse-porous, and coniferous trees of northern Utah and interior Alaska. Ecology, 1994, 75: 1736–1752
- 28 Tyree M T, Zimmermann M H. Xylem Structure and the Ascent of Sap. Berlin: Springer, 2002. 283
- 29 Fan D Y, Jie S L, Liu C C, et al. The trade-off between safety and efficiency in hydraulic architecture in 31 woody species in a karst area.

- Tree Physiol, 2011, 31: 865–877
- 30 Choat B, Jansen S, Brodribb T J, et al. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 2012, 491: 752–756
- 31 刘金玉, 付培立, 王玉杰, 等. 热带喀斯特森林常绿和落叶榕树的水力特征和水分关系与抗旱策略. *植物科学学报*, 2012, 30: 484–493
- 32 Yurtsever Y, Gat J R. Atmospheric waters. In: Gat J R, Gonfianti R, eds. *Stable Isotope Hydrology: Deuterium and Oxygen-18 in the Water Cycle*. Technical report series 210. Vienna: International Atomic Energy Agency, 1981. 103–142
- 33 Querejeta J I, Estrada-Medina H, Allen M F, et al. Water source partitioning among trees growing on shallow karst soils in a seasonally dry tropical climate. *Oecologia*, 2007, 152: 26–36
- 34 国家林业局. 中国石漠化状况公报. *中国绿色时报*, 2012/6/18/第 3 版
- 35 单洋天. 我国西南岩溶石漠化及其地质影响因素分析. *中国岩溶*, 2006, 25: 163–167
- 36 周洁敏. 我国石漠化现状与防治对策. *林业资源管理*, 2009, 3: 13–16
- 37 陇光国. 喀斯特山区生态建设与金银花(黄褐毛忍冬)产业发展. *贵州农业科学*, 2005, 33: 103–104
- 38 李文付, 黄大勇. 广西喀斯特峰丛地区金银花产业开发与可持续利用. *广西林业科学*, 2006, 35: 46–48
- 39 蔡志全. 特种木本油料作物星油藤的研究进展. *中国油脂*, 2011, 36: 1–6
- 40 Silvera K, Santiago L S, Cushman J C, et al. Crassulacean acid metabolism and epiphytism linked to adaptive radiations in the Orchidaceae. *Plant Physiol*, 2009, 149: 1838–1847
- 41 Guralnick L J, Ting I P, Lord E M. Crassulacean acid metabolism in the Gesneriaceae. *Am J Bot*, 1986, 73: 336–345
- 42 吕惠珍, 余丽莹, 黄宝优, 等. 广西苦苣苔科药用植物资源. *中国民族民间医药杂志*, 2010, 7: 6–10
- 43 文和群, 钟树华, 韦毅刚. 广西苦苣苔科观赏植物资源. *广西植物*, 1998, 18: 209–212

Implications of the Ecophysiological Adaptation of Plants on Tropical Karst Habitats for the Ecological Restoration of Desertified Rocky Lands in Southern China

CAO KunFang^{1,2}, FU PeiLi², CHEN YaJun², JIANG YanJuan² & ZHU ShiDan³

1 State Key Laboratory of Conservation and Utilization of Subtropical Agro-biological Resources, College of Forestry, Guangxi University, Nanning 530004, China;

2 Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, China;

3 Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystems, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China

Karst lands are widely spread in China, particularly in Southwest China, which cover the largest continuous karst area with a unique landscape. Due to the human interference for a long time and the special substrate and hot and humid climate, the karst lands in this region have been severely degraded, the desertified rocky karst lands now totally cover the area of $1.2 \times 10^5 \text{ km}^2$ in southern China. This results in environmental deterioration and difficulty for the social and economical development. Karst lands in southern China are characterized with thin or little soil, low soil nutrients and low water holding capacity. We have done a series of research on the ecophysiological adaption of plants on a tropical karst mountain. In this article, we briefly synthesize our research and the key findings, and also some other research in order to provide reference information for the ecological restoration of desertified karst lands. Our studies have indicated that the co-existence of evergreen and deciduous trees and lianas is helpful for the maintenance of water balance of karst ecosystems. The evergreen trees are tolerant to water deficit and xylem cavitation, while deciduous trees shed leaves to reduce water use in the dry season. Most of karst woody plants have deep roots, while the lianas have the deepest roots in order to reach deeper water source belowground in dry season. Some plants such as *Bombax ceiba* Linn. and *Caryota urens* Linn. store water in their stems to support the necessary physiological processes in dry season. Most of the tropical karst plants are short of Zn and K nutrients according to the foliar nutrient analysis, this should be taken into account during the ecological restoration and agricultural practices. Lianas are able to use the localized water and nutrients and employ the abundant light source and spaces of desertified karst lands by means of their climbing stems. They often have high photosynthesis and strong regulation of water use, and are useful plant materials for the restoration of the desertified karst lands. An important oil liana, *Plukenetia volubilis* L., is now recommended for plantation by the Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, which is an ideal plant for the restoration of desertified karst lands. The ecological restoration of desertified karst lands could consider using different function groups of plants to construct a multiple-storey community.

hydraulic traits, drought tolerance, plant functional groups, hydraulic safety margin, nutrient deficiency, carbonatite, karst

doi: 10.1360/52013-234



曹坤芳 研究员, 博士生导师. 主要从事植物生理生态学研究. 1999 年获中国科学院“引进国外杰出人才”(“百人计划”A 类)资格. 其团队首次发现: 根压是控制竹类植物最大生长高度的机制; 系统报道了植物的水力特征是植物功能性状的核心特征, 与植物的生理功能和生长密切相关. 先后主持研究项目 15 项, 包括国家自然科学基金重点项目和面上项目、中国科学院重要方向性项目、国家重点基础研究发展计划子专项、百人计划等. 已发表 SCI 收录论文 78 篇, 包括 *Ecology Letters*, *Ecology*, *Journal of Ecology*, *Global Ecology and Biogeography*, *Plant Cell and Environment*, *Functional Ecology* 等生态学著名期刊, 被 SCI 期刊他引 700 多次. 发表国内期刊论文 50 多篇. 2003 年获中央组织部、国家人事部等六部委联合颁发“全国留学回国人员先进个人”奖, 2006 年获云南省政府津贴, 2009 年获中国科学院“朱李月华优秀教师奖”, 2012 年获国务院政府特殊津贴和“中国科学院创新文化建设先进个人”奖. 目前任国际期刊 *Plant Ecology* 和 *Journal of Plant Hydraulics* 副主编, *Ecological Processes*, 《植物生态学报》, 《生物多样性》和《植物科学学报》编委, 昆明市政府参事, 中国生态学会理事.