

税伟, 郭平平, 朱栗锋, 等. 云南喀斯特退化天坑木本植物功能性状变异特征及适应策略 [J]. 地理科学, 2022, 42(7): 1295-1306. [Shui Wei, Guo Pingping, Zhu Sufeng et al. Variation of plant functional traits and adaptive strategy of woody species in degraded karst tiankeng of Yunnan Province. Scientia Geographica Sinica, 2022, 42(7): 1295-1306.] doi: 10.13249/j.cnki.sgs.2022.07.016

云南喀斯特退化天坑木本植物功能性状 变异特征及适应策略

税伟¹, 郭平平^{1,2}, 朱栗锋¹, 冯洁¹, 孙祥¹, 李慧¹

(1. 福州大学地理科学与规划系, 福建 福州 350116; 2. 厦门大学环境与生态学院, 福建 厦门 361102)

摘要: 以云南省沾益自然保护区内典型而宏大的喀斯特中度退化天坑——深陷塘为例, 分析了该天坑地下森林的 34 种木本植物的 8 个功能性状的变异程度, 并从种内和种间水平进一步探究功能性状变异与科类群、生活型、生长型和生态因子的关系及土壤因子对植物性状变异的解释效应。结果表明: 天坑地下森林内分布的木本植物具有叶厚度大、比叶面积较小、叶干物质含量较高的特点; 灌木植物性状种间变异普遍小于乔木, 植物性状变异程度在常绿和落叶间相差不大, 大部分叶性状的种内种间变异大于小枝性状; 天坑内植物性状的平均种内变异系数达 23.45%, 相较于其他非喀斯特区域的植被类型, 其性状种内变异幅度较低, 表明喀斯特天坑区域的植物具有较小的形态可塑性; 土壤养分是决定样地尺度上群落性状变异的主导环境因素, 但物种系统发育历史及其生活史特性也是该地带性植被功能性状变异的内生动力。综上, 表明天坑地下森林的木本植物物种在长期演化过程中, 其功能性状及其变异程度受非生物环境因素、系统发育过程、生活史策略等的综合影响。研究结果可为负地形的喀斯特天坑的物种避难所价值提供材料和证据, 为提升云南高原喀斯特生态脆弱区和自然保护区生态系统服务功能、科学开展天坑外部区域和地带性植被的生态恢复工作提供科学支撑。

关键词: 喀斯特天坑; 植物功能性状; 种内变异; 种间变异

中图分类号: Q948 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-0690(2022)07-1295-12

植物功能性状^[1]是指植物在整个生命周期演化过程中采用特定的生态策略来实现生存效率的最大化, 从而产生的一系列植物属性。它能反映群落构建过程中个体、种群、群落和生态系统水平上生物之间、生物与环境之间的联系^[2], 这些属性也能单独或联合地响应生态环境变化^[3]。叶片、小枝性状及其组合可以反映资源限制情况下植物采取的生长-防御权衡生存策略。叶片^[4-6]作为植物进行光合作用的最主要部位, 其性状与表征养分循环、提供结构支撑的枝干性状密切相关。不同植物体功能性状的相异性使得它们在适应环境的过程中表现出不同的权衡策略, 对生态功能的稳定性维持具有重要作用。

环境筛选影响着物种的组配和局域群落的共存。环境筛选不仅可以反映功能性状和非生物环境之间的关系, 还可以研究功能性状在个体、种内、种

间水平尺度上的变化^[7]。物种共存的重要前提是物种间的性状差异, 其也是研究功能性状的主要途径^[8-10]。Jackson^[11]等认为种间变异的贡献相对于种内变异更显著。然而近年来, 有学者提出不同的看法, 认为种内变异表征植物的最大适应力, 并从根本上决定植物的生态位宽度, 如 Jung^[12]认为在整个群落构建过程中种内变异占物种性状变异的 44%, 种内变异会通过减轻物种的过滤作用, 从而促进物种的共存。越来越多证据表明, 需要综合考虑功能性状种间和种内变异才能更真实反映群落构建过程中物种与环境的变化的复杂关系^[13,14]。

植物的功能性状研究, 应当考虑非生物环境的影响、物种系统发育背景及其生活史特征, 才能更好地揭示植物的进化机制和群落构建机制。有研究表明遗传背景与生活史对植物性状的形成与进化极

收稿日期: 2021-12-06; 修订日期: 2022-05-20

基金项目: 国家自然科学基金项目(41871198)资助。[Foundation: National Natural Science Foundation of China (41871198).]

作者简介: 税伟(1974-), 男, 四川射洪人, 博士, 教授, 博导, 主要从事生物地理、综合地理学等研究。E-mail: shuiweiman@163.com

为重要,植物的系统发育背景决定植物的适应策略和方式,因此某些功能性状在亲缘物种之间也会较为接近^[15,16]。科是植物分类学中重要的分类单位,反映了物种共同起源的共同特征,相同科属的物种间有相似的进化关系和亲缘关系^[17]。对植物生活型^[18]和生长型^[19]的研究可以了解群落的外貌特征及其区域的生物气候特征,是解析群落演替规律及群落构建机制的重要手段。

喀斯特地区的代表性植被具有喜钙、耐瘠、岩生等生理学和生态学特性^[20,21]。喀斯特不同地区植物叶性状普遍呈现出比叶面积和叶面积小、叶干物质含量高、叶组织密度和叶片厚度大的干旱性状组合^[22,23]。喀斯特天坑是四周岩壁峭立,平均宽度和深度均超过 100 m 且形成过程、形态特征与漏斗、洼地、竖井等有显著区别的一种规模宏大的喀斯特地表负地形^[24]。截至 2022 年,全世界已发现约 310 个天坑,中国就有 220 个左右,主要位于广西、陕西、贵州、湖北和云南等地,全球十大天坑中,有 9 个分布在中国。作为负地形的喀斯特天坑,圈闭陡峭的岩壁将其与外界环境隔离,使其类似一个典型的“陆岛”。圈闭化的负地形使坑内形成了与坑外异质性较大的局部微气候,生境差异较大^[25]。与坑外地表相比,天坑内部具有更高的空气湿度、较低的空气温度和较高的负氧离子浓度^[26,27],由此产生独特的气候效应^[28,29],为植物的繁衍和生长提供有利支撑的同时,植物也通过适应环境而产生功能性状变异来达到最佳的生存策略^[30,31]。坑内植物经历了开拓、定居、竞争、适应,最终演替成为顶极群落,形成了“地下森林”。天坑“地下森林”可作为保存原始森林群落的现代避难所,与坑外地表相比具有更丰富的植物区系多样性^[32]。目前,关于天坑植物研究主要集中于物种调查、物种多样性研究等方面,而功能性状方面研究并不多甚至还存在空白。功能性状多样性特征的研究集中于国家级自然保护区^[33]和典型流域河岸带^[7],以研究叶片功能性状的变异特征为主,而对分布于受人类活动干扰小且不易到达,采样难度较大的喀斯特天坑内部的本木植物叶片和小枝的功能性状变异特征研究较少。此外,本木植物作为森林群落的主体,群落结构复杂,竞争更激烈,自然演替时间长,更能反映出植物与天坑环境的相互作用和群落的动态变化和构建。因此,

研究天坑本木植物的功能性状组合与变异特征,是探索天坑植物群落构建的一项重要工作,对维持区域生态环境和全球碳平衡具有重要作用。

本研究以典型的中度退化天坑为例,选取天坑内部的乔木和灌木为研究对象,测定本木层的小枝和叶片的性状,分析两类性状的特征及其种内、种间的变异,进一步探究功能性状变异与科类群、生活型、生长型和生态因子的关系,主要探讨 2 个问题:① 天坑内部常绿和落叶树种采取何种生态策略来适应天坑特殊的隐域生境?② 生活史、遗传史、生态因子是否对天坑内部的本木植物功能性状变异贡献程度存在影响?

1 研究区域与研究方法

1.1 研究区概况

沾益天坑群(103°29'E~103°39'E, 25°35'N~25°57'N)位于云南省曲靖市沾益海峰自然保护区内,包含数十个大小不同、退化程度各异的原生天坑和退化天坑。该地所属气候为温带高原季风气候向亚热带高原季风气候过渡区,年均温为 13.8℃~14℃,年降水量为 1073.5~1089.7 mm,主要集中在夏秋季,年蒸发量为 2069.1 mm^[19]。该区域地层主要是古生界各系的地层,少量是第四系河湖与洞穴堆积外所出露的岩石,这些岩石以碳酸岩类和白云岩为主^①。天坑群内土壤主要为红壤、黄棕壤、石灰土及紫色土等。

选取海拔为 2028.1 m,长径约为 421.9 m,短径约 348.7 m,坑深约 148.7 m 的沾益天坑群中典型的中度退化天坑——深陷塘为研究区域。深陷塘天坑是沾益天坑群中目前调查发现的规模最大的标准退化天坑,与坑外相比,坑内生境优渥,且内部混交林下的小气候呈现空气温度较低、湿度较大、太阳辐射较小的特征,植物物种多样性丰富,因此深陷塘天坑可称之为沾益天坑群内典型的中度退化天坑。该退化天坑坑底已退耕数年,经过次生演替形成了灌草群落;北侧是完全退化的陡石坡坑壁,分布着以黄背栎(*Quercus pannosa*)为优势种的灌木群落;西侧为垂直坑壁,生长着少数苔藓植物;东侧半退化坑壁下部的岩石崩塌形成较小的倒石堆,本木植物和草本植物均有分布;南侧倒石坡植被类型极其丰富,是重要的生态交错带。深陷塘天坑内部

① 云南省沾益县林业局. 云南省沾益海峰自然保护区综合考察报告. 2001.

的优势乔木为青冈栎(*Cyclobalanopsis glauca*)、黄背栎、清香木(*Pistacia weinmanniifolia*)、栓皮栎(*Quercus variabilis*)等, 优势灌木为球核荚蒾(*Viburnum propinquum*)、马桑(*Coriaria nepalensis*)、水麻(*Debregeasia orientalis*)等。

1.2 植物群落调查与土壤采样

2019 年 8 月, 根据植被生长的实际分布情况和地形特征, 沿深陷塘天坑不同方位布设样方样线, 大样方为 20 m×20 m, 小样方为 10 m×10 m, 分别在北面布设 1 个大样方, 东面布设 2 个大样方, 南面布设 5 个大样方, 西南面布设 2 个大样方。每个大样地等分为 4 个小样方, 即在整个深陷塘天坑内部的样带坡向上共布设 10 个大样方、40 个小样方(图 1)。调查每个小样方内胸径(DBH)≥2 cm 的所有乔灌木植株, 记录物种名, 并采集部分标本带回室内请专家进行验证, 测其胸径、高度等指标。本研究不考虑藤本植物。经统计, 40 个样方中共有 34 种物种, 其中乔木 24 种, 灌木 10 种。各样地的经纬度、坡位、坡向及海拔高度等地理位置信息利用手持 GPS 测定。在每个小样方内随机选取 3 个采样点, 土壤除去腐殖质层, 用环刀采集 0~15 cm 土层土样, 将同一样方内的 3 份土样合并为 1 份, 每个大样方得到 4 份土样, 共计 40 份土样。土壤风干后, 委托青岛衡立环境技术研究院进行土壤理化性质的测定。

1.3 植物功能性状的采集和测定

根据每个样方内的物种调查数据, 每个物种选 5 株作为研究对象, 在每株树冠外层的不同方位采

集 10~15 cm 全光照条件下 2~3 a 无病虫害、截面直径>1 cm 的完整枝条 4 根, 并在每根枝条上采集 10~15 片完全展开的当年成熟接受光照的叶片, 将采集好的叶片标记名称并分别装袋带回驻地, 及时进行叶片性状的测定。性状指标和所测方法如表 1 所示。

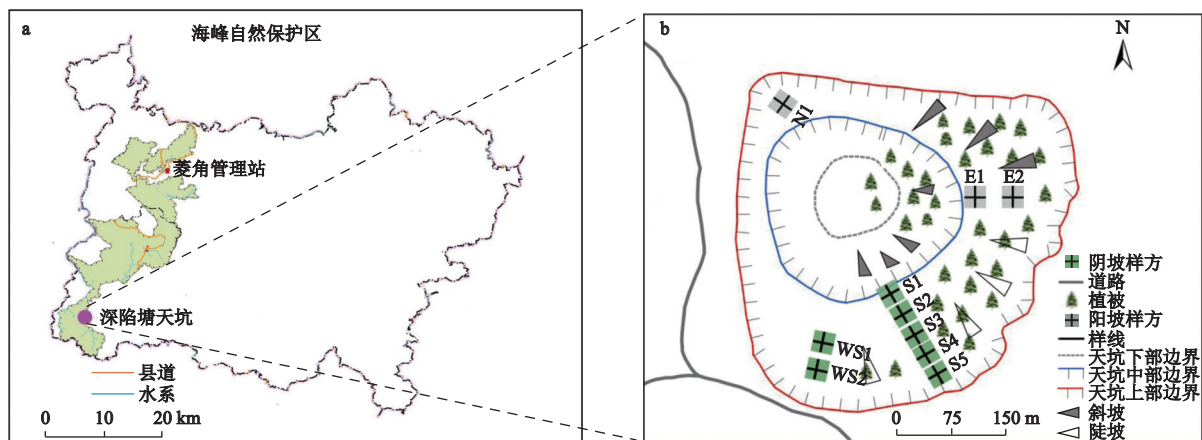
1.4 数据分析

数据采用 Excel、R 语言和 SPSS22.0 软件分别进行数据处理与统计分析, 求得每个性状的平均值和标准差, 采用独立样本 *t* 检验比较不同生活型和生长型的植物性状的差异。物种间与物种内的植物功能性状变异程度用变异系数 $CV = (\text{标准差 } SD / \text{平均值 } M) \times 100\%$ 计算, 利用单因素分析法(ANOVA)检测植物生活型、生长型、科类群、树高和胸径对叶片功能性状变异的影响, 用最小显著差异法(LSD)分析各类植物叶性状的差异程度。为使植物功能性状数据达到正态分布和方差齐性, 将数据进行了对数转换。同时采用层次模型, 结合性状和环境因子构建最优模型, 计算最优模型与零模型的方差缩减量。

2 结果与分析

2.1 天坑木本植物性状的总体变异

深陷塘天坑 34 种木本植物性状总特征(图 2)表明, 不同植物间的同一性状变异较大, 除叶干物质含量、小枝含水量、小枝密度外, 其他各性状变异值在物种间均表现出显著差异。34 种植物的叶厚度平均值为 0.36 mm, 变异系数为 43.30%; 叶干物质含量平均值是 0.46, 最大是光蜡树, 最小是清香木, 变异系数为 31.49%; 叶绿素含量最大是云南



S1~S5 和 WS1、WS2 为 7 个阴坡 20 m×20 m 的大样方; E1、E2、N1 为 3 个阳坡 20 m×20 m 的大样方

图 1 深陷塘天坑区位及样方示意图

Fig.1 Location and quadrats of Shenxiantang Tiankeng

表 1 主要的植物功能性状指标及分析方法

Table 1 Major plant traits and their analysis methods

器官	功能性状指标	指标简称	分析方法
叶片	叶面积	LA	用便携式叶面积仪测量其叶片面积, 3次重复, 取均值为平均单叶面积(ALA)
	叶厚度	LT	将较薄的物种叶片5片叶子叠在一起, 沿距离主脉0.25 cm方向均匀选取上中下3个点, 选用精度为0.02 mm的数显式游标卡尺, 测量叶片主脉一侧的厚度, 测得的3个厚度值取平均再除以5即为该组叶片的平均厚度, 每株测3组, 其平均值即为单物种的叶片平均厚度, 较厚的叶片将单片叶子按照上述方法进行测量
	比叶面积	SLA	将同一物种的所有叶片面积求均值, 即每个物种的平均单叶面积, 将叶片用自封袋保存, 带回实验室, 接着将叶片置于80℃烘箱中烘干48 h至恒重并测定其干质量。叶干重=干重/叶片个数; 比叶面积=叶片面积(cm ²)/叶干重(g)
	叶干物质含量	LDMC	将新鲜的物种叶片置于电子天平中进行称重, 记其鲜重(mg), 质量较小的叶片多片进行称重再求均值, 将叶片置于80℃烘箱中烘干48 h至恒重再测定其质量, 叶干物质含量=叶干重(g)/叶片饱和鲜重(g)
	叶绿素含量	CC	选择完全展开的当年成熟无损害接受光照的叶片, 无需采摘, 利用 TYS-A便携式叶绿素仪置于叶片中心, 仪器根据叶绿体色素提取液对可见光谱的吸收, 利用分光光度计在某一特定波长测定其吸光度, 得到叶绿素的含量(SPAD)
	叶长宽比	LAR	用便携式叶面积仪测量其叶长、叶宽, 计算长宽比, 3次重复, 取均值
小枝	小枝密度	TWD	截取3根5 cm长的二年生枝条, 去皮用电子天平称其鲜重(g), 利用排水法测量其体积(cm ³)后, 75℃烘干48 h至恒重后采用电子天平称其干重(g), 小枝密度=小枝干重(g)/小枝体积(cm ³)
	小枝含水量	TWC	小枝含水量=(小枝鲜重-小枝干重)/小枝鲜重
个体	树高	H	选好基准面使用测高仪多次测量树高取均值
	胸径	DBH	主干离地表面1.3 m处的直径, 断面畸形时, 测取最大值和最小值的平均值, 得到物种的胸径

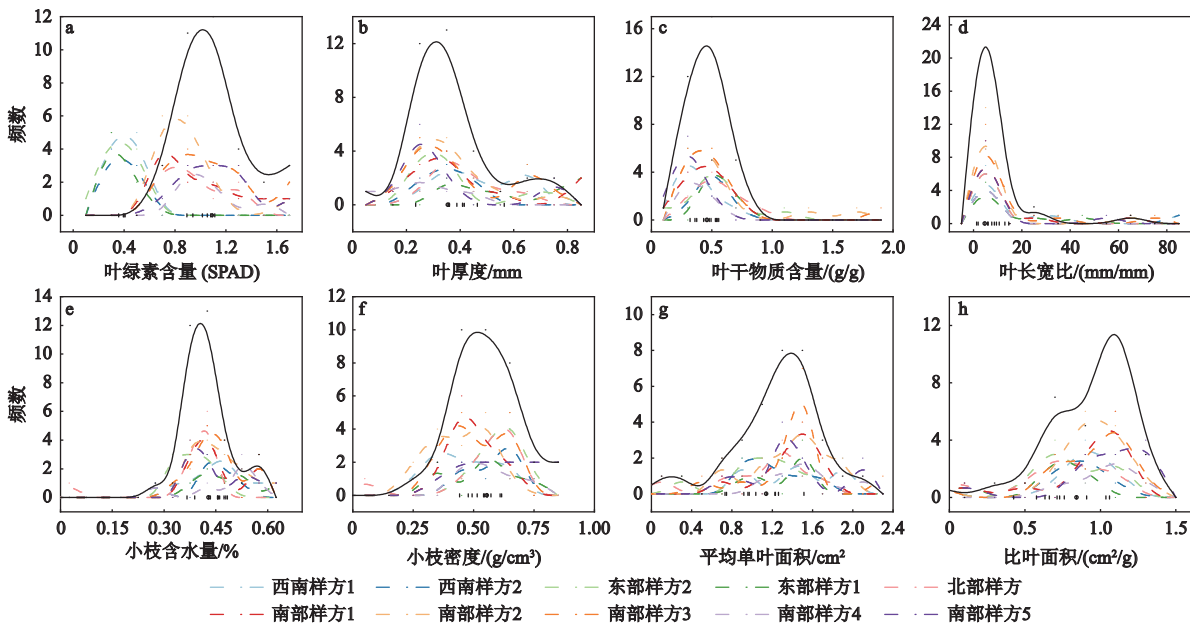


图 2 深陷塘天坑植物性状分布模式

Fig.2 Distribution pattern of functional traits in Shenxiantang Tiankeng

松, 叶长宽比最小的是鞍叶羊蹄甲, 变异系数为 256.47%; 小枝含水量最大是马桑, 最小的是流苏树; 平均单叶面积最大的是八角枫, 最小的是华山松, 变异系数 100.82%; 小枝密度平均值为 0.56 g/cm³,

最大的是栓皮栎, 最小的是野漆; 比叶面积最大的是云南松, 最小的是榲桲, 变异系数 56.01%。坑内的木本植物具有叶厚度大、比叶面积较小、叶干物质含量较大的特点。

比叶面积、叶绿素含量、平均单叶面积在乔木、灌木两种生长型间差异均显著,且灌木植物性状种间变异普遍小于乔木。乔木的叶绿素含量、叶厚度、叶长宽比、平均单叶面积、小枝密度大于灌木,叶干物质含量、比叶面积、小枝含水量却相反。对常绿和落叶植物而言,乔木和灌木性状间的差异相同,比叶面积、叶绿素含量、平均单叶面积在 2 种生活型间差异均显著。常绿植物的叶绿素含量、叶厚度、叶干物质含量、小枝密度大于落叶植物,而比叶面积、平均单叶面积和小枝含水量 3 种性状则是落叶大于常绿植物。落叶植物的叶绿素含量仅为常绿植物的 53.2%,而常绿植物的平均单叶面积仅为落叶植物的 42.6%,比叶面积仅为落叶植物的 45.6%。常绿植物与落叶植物相比,叶绿素含量、叶厚度、叶长宽比、叶干物质含量的变异系数均高于落叶植物(图 3)。

2.2 天坑木本植物性状的种内与种间变异

深陷塘坑内木本植物功能性状的种内、种间变异较大,且不同性状间存在差异(图 3)。2 种生长型中乔木的叶干物质含量种内变异最高,叶长宽比种间变异最高;灌木的平均单叶面积种内变异最高,叶长宽比种间变异最高,与乔木相同;两种生活型中常绿植物的叶干物质含量种内变异最高,叶长宽比种间变异最大;落叶植物叶干物质含量种内变异最高,平均单叶面积种间变异最高。植物性状种间变异普遍高于种内变异,且叶绿素含量、叶长宽比、比叶面积、平均单叶面积种间变异较大。两种生活

型间叶长宽比、叶干物质含量、比叶面积、小枝含水量的种内变异是常绿植物>落叶植物,平均单叶面积、小枝密度、小枝含水量的种间变异是落叶植物>常绿植物;两种生长型间叶绿素含量、叶厚度、平均单叶面积、小枝密度、小枝含水量的种内变异是灌木>乔木,除了小枝含水量,其他 7 种性状的种间变异是乔木>灌木(图 4)。

2.3 天坑木本植物性状变异的来源

不同科类群的木本植物间的叶绿素含量差异极显著($P<0.001$),叶厚度差异较显著($0.001<P<0.01$),平均单叶面积、小枝含水量差异显著($0.01<P<0.05$),比叶面积、小枝密度、叶长宽比、叶干物质含量差异不显著($P>0.05$)。不同生活型植物之间的叶厚度、叶长宽比、叶绿素差异极显著。不同胸径的植物之间的叶绿素差异较显著,比叶面积、叶长宽比差异显著。方差分析显示,科类群对功能性状的解释均超过 40.0%,对叶绿素含量、叶厚度、叶长宽比、小枝含水量、平均单叶面积变异的解释分别为 92.4%、84.9%、76.8%、83.1%、86.0%。生活型对叶绿素含量、叶厚度、叶长宽比的解释分别为 80.9%、50.1%、76.6%。胸径对叶绿素含量、叶长宽比的解释分别为 42.7%、43.2%(表 2)。

2.4 土壤因子对天坑木本植物性状变异的解释效应

在不同样地尺度探讨微生境土壤因子对 8 个性状变异的相对影响(表 3、4)。结果表明,土壤全

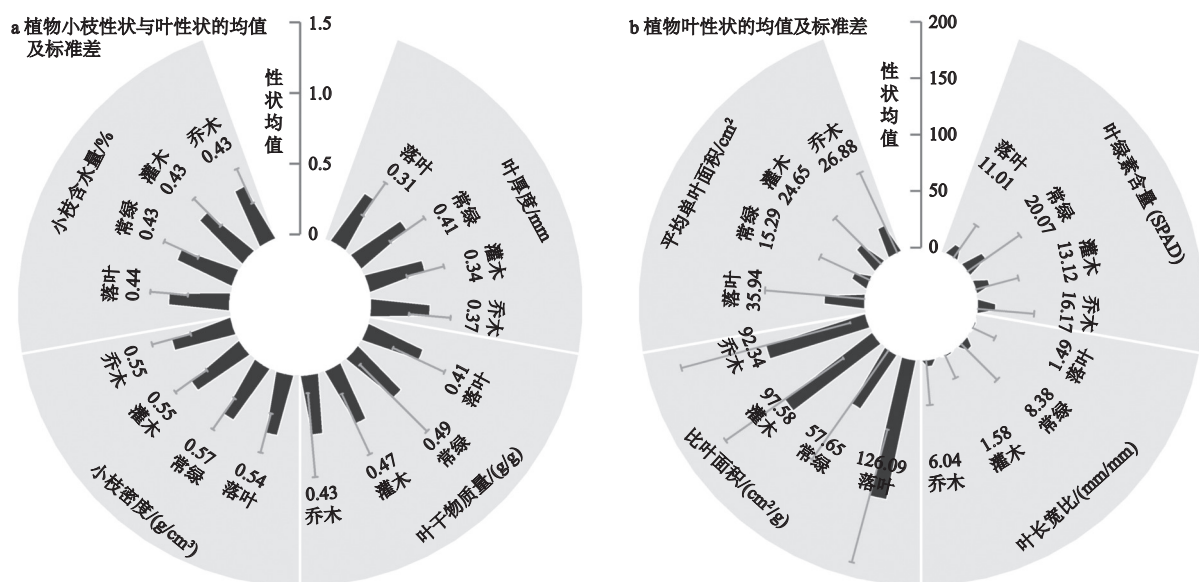
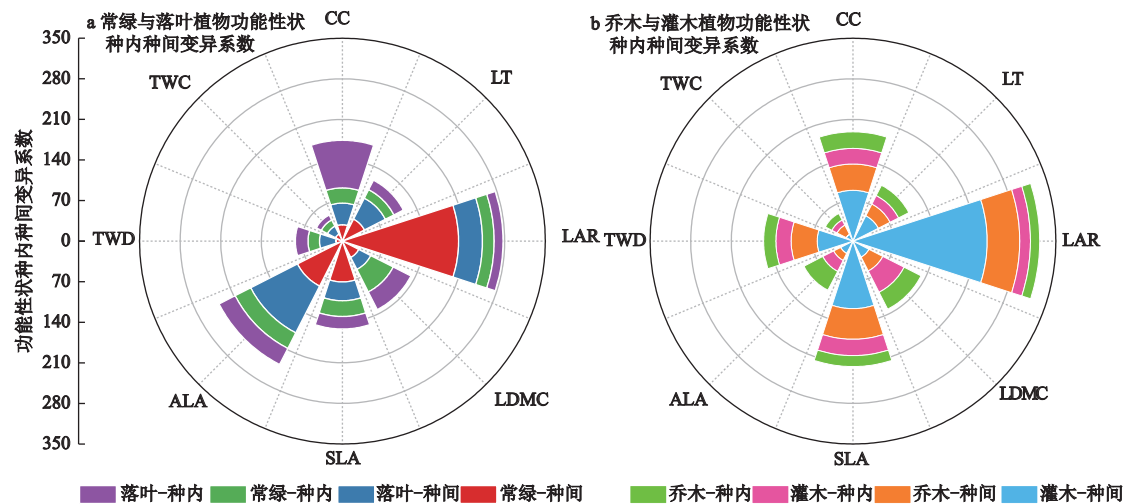


图 3 不同生长型和生活型的植物性状均值及标准差

Fig.3 The mean and standard deviation of plant functional traits with different growth and life forms



各功能性状简称含义见表 1。各功能性状单位如下: LAR/(mm/mm); LDMC/(g/g); SLA/(cm²/g); ALA/cm²; TWD/(g/cm³); TWC/%; CC/SPAD; LT/mm

图 4 不同生长型和生活型的植物功能性状种内种间变异系数

Fig.4 Intraspecific and interspecific variation coefficient of plant functional traits with different growth forms and life forms

表 2 方差分析显示变量对木本植物性状的影响

Table 2 Result of ANOVAs showing effect of variables on functional traits

种类群							种类群						
生活型							生活型						
生长型							生长型						
树高							树高						
胸径							胸径						
SLA	df	20	2	1	3	4	LAR	df	20	2	1	3	4
	F	0.780	0.540	0.029	2.113	3.508		F	2.318	52.322	1.030	1.962	5.701
	P	0.702	0.702	0.865	0.119	0.018*		P	0.056	0.000***	0.318	0.140	0.002*
	R ²	0.527	0.527	0.001	0.170	0.319		R ²	0.768	0.766	0.030	0.160	0.432
DBH	df	20	2	1	3	4	LDMC	df	20	2	1	3	4
	F	0.813	0.488	0.015	0.606	0.704		F	0.502	1.675	0.177	0.458	0.377
	P	0.672	0.619	0.902	0.616	0.595		P	0.922	0.203	0.677	0.713	0.823
	R ²	0.537	0.030	0	0.055	0.086		R ²	0.418	0.095	0.005	0.042	0.048
ALA	df	20	2	1	3	4	LT	df	20	2	1	3	4
	F	4.298	5.163	1.650	1.752	1.299		F	3.946	16.071	0.047	0.865	1.344
	P	0.004*	0.011*	0.208	0.177	0.293		P	0.006**	0.000***	0.499	0.469	0.277
	R ²	0.860	0.244	0.048	0.145	0.148		R ²	0.849	0.501	0.014	0.077	0.152
TWC	df	20	2	1	3	4	CC	df	20	2	1	3	4
	F	3.454	3.857	1.002	0.963	0.745		F	8.487	67.584	0.378	2.166	5.591
	P	0.011*	0.032*	0.324	0.423	0.569		P	0.000***	0.000***	0.543	0.112	0.002**
	R ²	0.831	0.194	0.029	0.085	0.090		R ²	0.924	0.809	0.011	0.173	0.427

注: * $P<0.05$, ** $P<0.01$, *** $P<0.001$; R^2 反映因变量的全部变异能被自变量解释所占的比例; 各性状简称见表 1。

氮、土壤温度、土壤含水量在样地尺度上对植物功能性状变异影响最显著,不同环境因子对 8 个性状的筛选效应也有所不同。土壤全氮对叶绿素、叶长宽比、小枝密度小枝含水量具有较显著($P<0.01$)正效应,对平均单叶面积具有极显著($P<0.001$)正效应,对叶厚度具有较显著($P<0.01$)负效应。土壤温度对叶绿素、叶长宽比具有极显著正效应,对小枝

含水量具有较显著正效应,而对小枝密度则具有较显著负效应,对叶厚度具有显著负效应($P<0.05$)。即从阳坡至阴坡,叶绿素、叶长宽比逐渐增大,叶厚度逐渐减小。土壤含水量对叶绿素具有极显著正效应,对叶长宽比、小枝含水量具有较显著正效应,对小枝密度和叶厚度具有较显著的负效应。土壤因子分别解释了群落性状在样地间 14.29%~99.96% 的

表 3 深陷塘天坑群落性状的最优模型

Table 3 The optimal models of plant communities functional traits in the Shenxiantang Tiankeng

性状	最优模型
CC	$YLS_{ij} = \gamma_{00} + \gamma_{01} * ST_j + \gamma_{02} * HS_j + \gamma_{03} * TN_j + u_{0j} + r_{ij}$
LT	$YHD_{ij} = \gamma_{00} + \gamma_{01} * ST_j + \gamma_{02} * HS_j + \gamma_{03} * TN_j + \gamma_{04} * AP_j + u_{0j} + r_{ij}$
LDMC	$YGW_{ij} = \gamma_{00} + \gamma_{01} * AP_j + \gamma_{02} * SK_j + u_{0j} + r_{ij}$
LAR	$YCK_{ij} = \gamma_{00} + \gamma_{01} * ST_j + \gamma_{02} * HS_j + \gamma_{03} * TN_j + \gamma_{04} * SK_j + u_{0j} + r_{ij}$
SLA	$BYM_{ij} = \gamma_{00} + \gamma_{01} * AP_j + \gamma_{02} * SK_j + u_{0j} + r_{ij}$
ALA	$LAI_{ij} = \gamma_{00} + \gamma_{01} * TN_j + \gamma_{02} * PH_j + u_{0j} + r_{ij}$
TWD	$MD_{ij} = \gamma_{00} + \gamma_{01} * ST_j + \gamma_{02} * HS_j + \gamma_{03} * TN_j + \gamma_{04} * PH_j + u_{0j} + r_{ij}$
TWC	$HSL_{ij} = \gamma_{00} + \gamma_{01} * ST_j + \gamma_{02} * HS_j + \gamma_{03} * TN_j + u_{0j} + r_{ij}$

注: 各性状简称见表1。ST为土壤温度, HS为土壤含水量, TN为土壤全氮, AP为土壤有效磷, SK为土壤速效钾, PH为土壤pH, i 表示环境因子层次, j 表示样方层次。 r_{ij} 为误差项, γ_{00} 为固定截距, γ_{01} 、 γ_{02} 、 γ_{03} 、 γ_{04} 为模型的各项系数, u_{0j} 为模型的随机截距。YLS代指性状CC, YHD 代指性状LT, YGW代指性状LDMC, YCK 代指性状LAR, BYM代指性状SLA, LAI 代指性状ALA, MD 代指性状TWD, HSL代指性状TWC。

表 4 群落性状与环境因子的层次模型拟合结果

Table 4 Multilevel models of plant community functional traits coupled with environmental factors using the restricted maximum likelihood method

	CC	LT	LDMC	LAR	SLA	ALA	TWD	TWC
固定效应								
截距	14.851 ^{***}	0.389 ^{***}	0.477 ^{***}	6.446 ^{***}	8.811 ^{***}	2.681 ^{***}	0.566 ^{***}	0.447 ^{***}
TN	5.282 ^{**}	-0.126 ^{**}	—	3.444 ^{**}	—	2.043 ^{***}	0.306 ^{**}	0.043 ^{**}
PH	—	—	—	—	—	-2.172 ^{***}	-1.924 ^{**}	—
ST	9.880 ^{***}	-0.104 [*]	—	10.431 ^{***}	—	—	-1.747 ^{**}	0.065 ^{**}
AP	—	0.010 [*]	-0.018 ^{***}	—	0.686 ^{***}	—	—	—
SK	—	—	0.001 ^{**}	0.023 [*]	-0.011 ^{**}	—	—	—
HS	151.412 ^{***}	-2.945 ^{**}	—	212.555 ^{**}	—	—	-39.13 ^{**}	1.547 ^{**}
方差分量								
样方内方差	205.775	0.033	0.070	251.600	22.955	7.779	0.044	0.005
样方间方差	0.065	0.001	—	0.074	0.005	0.001	0.007	0.001
样方内解释方差%	1.24	2.43	3.52	—	4.02	5.63	—	0.19
样方间解释方差%	72.53	37.50	99.96	—	99.93	90.75	15.10	14.29
模型支持指标								
AIC	679.0	-18.6	49.2	703.0	523.8	421.0	-1.0	-173.6
BIC	693.6	-1.5	61.4	720.1	536.0	433.2	16.1	-158.9
-2LL	-333.5	16.3	-19.6	-334.5	-256.9	-205.5	7.5	92.8

注: * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$ 。“—”为无此项; 各环境因子含义见表3。各性状简称见表1。

变异, 在样地内 0.19%~5.63% 的变异。

3 讨论

3.1 天坑木本植物功能性状的变异特性

生境过滤机制和生物竞争作用在群落构建过程中共同影响植物性状值的分布。植物种内和种间个体的功能性状变异是群落构建的必要条件。种间竞争主要影响小尺度群落构建, 仅能反映不同生境

下的物种组成变化情况。而种内变异可以更灵敏精确地度量物种的生态位和性状的重叠程度, 揭示物种更替、种内基因型差异及环境条件导致的形态可塑性及物种在竞争中的相对作用^[9]。深陷塘天坑内植物性状的种内变异平均达 23.45%, 相较于其他非喀斯特区域的植被类型, 其性状种内变异幅度较低, 这可能反映了喀斯特天坑微生物境条件下较小的形态可塑性。

对深陷塘天坑的乔木和灌木而言,比叶面积、叶绿素含量、平均单叶面积在乔木、灌木两种生长型间差异均显著,灌木植物性状的种间变异普遍小于乔木,说明深陷塘乔木类型比灌木丰富。这可能是因为植被群落在自然演替过程中已达到与林下生境条件相互适应的动态平衡过程,形成了较稳定的植被系统。常绿植物与落叶植物相比,叶片构建成本与叶习性的季节变化较大^[34],因此常绿植物的叶绿素含量、叶厚度、叶干物质含量、小枝密度大于落叶植物,常绿植物的叶绿素含量、叶厚度、叶长宽比、叶干物质含量、比叶面积的变异系数高于落叶植物。

叶绿素含量、叶长宽比、比叶面积、平均单叶面积的变异主要来源于种间水平,与系统发育差异相关。叶干物质含量和小枝密度的种内和种间变异基本一致,表明在这个生境内,不同种类木本植物均采取较为一致的生存策略来应对资源限制和生物竞争。本研究还发现大多数叶性状的种内和种间变异均大于小枝性状,这与 Kang^[35]、唐青青^[33]、钟巧连^[20]、刘润红^[7]等人的研究结果相似,说明叶片对资源竞争和环境变化响应比较敏感,具有更强的可塑性(种内变异),能更加充分地利用光照资源和提高资源获取效率。

3.2 天坑木本植物功能性状变异的驱动力

在海岛、洼地、喀斯特天坑等较小尺度的研究区域内,非生物因素对植物群落的响应较为明显,生境异质性越高,越能满足不同物种的生长需求^[36,37]。生境异质性主要受地形因素和土壤水分、养分等微生境因素差异影响。本研究发现,土壤全氮、土壤温度、土壤含水量在样地尺度上对植物功能性状变异具有最显著的影响,这些因素都是反映土壤环境的重要指标,其中土壤水分^[38]是土壤侵蚀、溶质迁移和土壤大气之间相互作用的重要介质。土壤温度^[39]可以影响种子萌发、微生物活性、有机质分解等生态过程,从而间接影响植物的生长发育。本研究虽然在天坑植物功能性状变异及环境驱动方面得到初步结果,但由于样方数量、研究区域和环境因子多样性受限,无法对天坑群落演替进行完全剖析。下一步研究还需考虑更大范围的区域、增加不同类型的天坑,设置更多样方以增加随机性,也需要进一步考虑气候、海拔等大尺度环境因子,以便得出哪些指标更能指示环境筛选作用。

植物性状是由遗传因素与环境条件共同决定

的,有学者发现物种系统发育史、生活史、胸径、株高对性状分异的影响要大于环境因子^[40]。本研究发现植物科类群对功能性状的解释均超过 40%,生活型对叶绿素含量、叶厚度、叶长宽比的解释率及胸径对叶绿素含量、叶长宽比的解释率都不低,表明物种系统发育史以及与之密切相关的生活史特征是造成该地带植物叶片功能性状变异的主要原因。生长型和株高对深陷塘木本植物性状无影响,这与 Westoby^[41]的研究不同,这可能是由于天坑四周峭壁的圈闭化作用,木本植物受人类活动影响较小,在自然演替中与适宜的生境条件易达到一定的动态平衡,所以不受树高的影响。

3.3 天坑木本植物的环境适应策略

植物生长和长期适应环境过程中受生理、系统发育、环境等因素的综合作用,各性状呈一定的相关性,最终形成一系列适应特定环境的最佳功能性状组合,具有相似性状和功能的物种通过环境筛选作用而被选入相近的生态位,导致群落内的功能性状趋同进化^[38]。在相同气候的环境中,为了缓解资源限制,微生境通过筛选作用使天坑植物物种的性状产生变异进而实现生存效率的最大化^[36,42]。本研究发现,喀斯特地区植物枝叶性状间的相关性显著。在季节性土壤水分亏缺的喀斯特等干旱环境下,更多的叶片光合产物用于构建保卫组织或增加叶肉密度,以防止高温对叶片的损伤或水分的丧失,从而提高水分利用效率,结果导致比叶面积减小和叶厚度的增加^[43,44],这与本研究结果一致。我们发现深陷塘植物叶厚度与叶干物质含量呈正相关,而叶干物质含量与叶面积呈负相关,一般认为叶干物质含量高且叶厚度大的叶片相对坚韧,对物理胁迫的抵抗力更强^[45],能够增强其对于干旱生境的适合度。喀斯特地区植物的叶厚度虽然不如干旱环境植物的大,但叶片大多数为革质叶或是较厚的纸质叶,均有利于植物保持水分。

研究结果显示,与常绿树种相比,落叶树种具备较小的比叶面积和叶面积,较高的叶干物质含量和小枝密度。这是由于落叶树种通过采取高生长率的生存策略,利用资源向上生长及增长叶面积,在夏季温度降水适宜的环境下快速生长,并以落叶的方式保障树木在极端环境下能继续存活^[46]。常绿树种则采取保守性策略,生物量一部分用于根茎的生长,另一部分用于投资枝干和叶片组织的硬度的生长来适应极端环境^[47,48]。因此,常绿树种具备较高的

叶干物质含量, 但比叶面积和叶厚度较落叶树种低。

本研究植物来自同一地点, 具有相似的生境和资源, 但结果表明, 有一半的植物性状在不同物种中表现出显著差异。这不仅反映了不同种类植物物种对局域环境的适应策略不同, 也反映了共存物种间由于竞争排斥导致功能策略趋异^[3,36]。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。本研究植被相比桂林喀斯特地区^[49]具有较高的叶厚度和叶干物质含量, 两地区的比叶面积差异不显著。两地同属于喀斯特地貌, 但植被类型不同, 桂林是常绿和落叶阔叶灌丛, 本研究是常绿与落叶阔叶林。林下环境也不同, 桂林是灌丛中的灌木处于上木层, 本研究的灌木则为林下层。除此之外, 地形因素也是两地区植物叶性状存在差异的主要原因, 与桂林喀斯特相比, 深陷塘天坑属于典型的负地形、高原型喀斯特地貌, 而桂林属低山峰丛。

4 结论

以探究云南喀斯特深陷塘退化天坑木本植物的功能性状变异特征及适应策略为目标, 通过测定其木本层的功能性状, 在种内种间水平上分析功能性状的变异特征, 探讨科类群、生活型、生长型、环境因子、系统发育史及生活史策略等因素对其变异特征的解释能力。主要得出以下结论:

1) 天坑木本植物的性状总体上在土壤有机碳含量较低、土壤速效钾适量、酸性土壤的样方中有较高的性状值。木本植物群落性状在同区域各个样地间存在较大变异。

2) 微生境因子的筛选作用使植物群落性状发生分异, 在不同生长型或生活型间性状差异均较显著, 乔木性状均值普遍大于灌木。落叶植物的叶绿素含量均值仅为常绿植物的 41.4%, 比叶面积均值仅为常绿植物的 16.9%, 而常绿植物的平均单叶面积均值仅为落叶植物的 41.8%。

3) 深陷塘坑内木本植物种内与种间变化较大, 主要表现为种间变异高于种内变异。常绿植物性状的种内变异和种间变异普遍大于落叶植物, 灌木性状的种内变异普遍大于乔木, 而乔木性状的种间变异大于灌木。

4) 生长型和株高对深陷塘木本植物性状无影响; 科类群对功能性状具有一定的解释力, 均超过 40%; 生活型及胸径对叶片形态性状及理化性状具有较高的解释力。因此在功能性状的研究中, 也应

考虑物种系统发育史、生活史特征、胸径对功能性状的影响。

参考文献(References):

- [1] Violle C, Navas M L, Vile D et al. Let the concept of trait be functional[J]. *Oikos*, 2007, 116(5): 882-892.
- [2] 张全国, 张大勇. 生物多样性与生态系统功能: 进展与争论[J]. *生物多样性*, 2002, 10(1): 49-60. [Zhang Quanguo, Zhang Dayong. Biodiversity and ecosystem functioning: Recent advances and controversies. *Biodiversity Science*, 2002, 10(1): 49-60.]
- [3] 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境及生态系统功能[J]. *植物生态学报*, 2007, 31(1): 150-165. [Meng Tingting, Ni Jian, Wang Guohong. Plant functional traits, environments and ecosystem functioning. *Chinese Journal of Ecology*, 2007, 31(1): 150-165.]
- [4] 张仕豪, 熊康宁, 张俞, 等. 典型石漠化生态系统演替过程优势植物种叶片功能性状特征及影响因素[J]. *生态环境学报*, 2019, 28(11): 29-39. [Zhang Shihao, Xiong Kangning, Zhang Yu et al. Leaf functional traits characteristics of dominant species and influencing factors in succession of the typical rocky desertification ecosystems. *Ecology and Environment Sciences*, 2019, 28(11): 29-39.]
- [5] 郭雯, 雷刚, 漆良华, 等. 海南岛箬竹属5个种雨季光合特性与叶片形态结构性状[J]. *林业科学*, 2019, 55(8): 63-72. [Guo Wen, Lei Gang, Qi Lianghua et al. Photosynthetic characteristics and leaf morphological characteristics of five Bamboo species of Bambusa in Hainan Island during the rainy season. *Scientia Silvae Sinicae*, 2019, 55(8): 63-72.]
- [6] Westoby M. A Leaf-Height-Seed (LHS) plant ecology strategy scheme[J]. *Plant and Soil*, 1998, 199(2): 213-227.
- [7] 刘润红, 梁士楚, 黄冬柳, 等. 漓江河岸带木本植物功能性状跨尺度变异研究[J]. *生态学报*, 2019, 39(21): 8038-8047. [Liu Runhong, Liang Shichu, Huang Dongliu et al. Variation in functional traits of woody species across scales in a riparian zone of Lijiang River, Southwest China. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39(21): 8038-8047.]
- [8] Díaz S, Asri Y, Band S R et al. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents[J]. *Journal of Vegetation Science*, 2004, 15(3): 295-304.
- [9] Tholen D, Poorter V H. Ethylene insensitivity does not increase leaf area or relative growth rate in Arabidopsis, Nicotiana tabacum, and Petunia X hybrida[J]. *Plant Physiology*, 2004, 134(4): 1803-1812.
- [10] Poorter H, Niklas K J, Reich P B et al. Biomass allocation to leaves, stems and roots: Meta-analyses of interspecific variation and environmental control[J]. *New Phytologist*, 2012, 193(1): 30-50.
- [11] Jackson B G, Peltzer D A, Wardle D A. The within species leaf economic spectrum does not predict leaf litter decomposability at either the within-species or whole community levels[J].

- Journal of Ecology*, 2013, 101: 1409-1419.
- [12] Jung V, Violle C, Mondy C et al. Intraspecific variability and trait-based community assembly[J]. *Journal of Ecology*, 2010, 98(5): 1134-1140.
 - [13] Jana D, Douda J. Along with intraspecific functional trait variation, individual performance is key to resolving community assembly processes[J]. *Functional Ecology*, 2020, 34(11): 2362-2374.
 - [14] Niu K C, Zhang S, Lechowicz M J. Harsh environmental regimes increase the functional significance of intraspecific variation in plant communities[J]. *Functional Ecology*, 2020, 34(8): 1666-1677.
 - [15] Guilherme P C, Marais D. The genetic basis of plant functional traits and the evolution of plant-environment interactions[J]. *International Journal of Plant Sciences*, 2019, 181(1): 56-74.
 - [16] Alena B, Liz F A, Tomá H et al. Comparative analysis of root sprouting and its vigour in temperate herbs: Anatomical correlates and environmental predictors[J]. *Annals of Botany*, 2021, 30: 1-38.
 - [17] 吴征镒, 周浙昆, 李德铎, 等. 世界种子植物科的分布区类型系统[J]. *植物分类与资源学报*, 2003, 25(3): 245-257. [Wu Zhengyi, Zhou Zhekun, Li Dezhu et al. The areal types of the world families of seed plants. *Acta Botanica Yunnanica*, 2003, 25(3): 245-257.]
 - [18] Gao X M, Chen L Z. The revision of plant life from system and an analysis of the life form spectrum of forest plants in the warm temperate zone of China[J]. *Acta Botanica Sinica*, 1998, 40(6): 553-559.
 - [19] 刘润红, 白金连, 包含, 等. 桂林岩溶石山青冈群落主要木本植物功能性状变异与关联[J]. *植物生态学报*, 2020, 44(8): 42-55. [Liu Runhong, Bai Jinlian, Bao Han et al. Variation and correlation in functional traits of main woody plants in the Cyclobalanopsis Glauca community in the karst hills of Guilin, southwest China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2020, 44(8): 42-55.]
 - [20] 钟巧连, 刘立斌, 许鑫, 等. 黔中喀斯特木本植物功能性状变异及其适应策略[J]. *植物生态学报*, 2018, 42(5): 562-572. [Zhong Qiaolian, Liu Libin, Xu Xin et al. 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.]
 - [21] 税伟, 陈毅萍, 王雅文, 等. 中国喀斯特天坑研究起源、进展与展望[J]. *地理学报*, 2015, 70(3): 431-446. [Shui Wei, Chen Yiping, Wang Yawen et al. Origination, study progress and prospect of karst tiankeng research in China. *Acta Geographica Sinica*, 2015, 70(3): 431-446.]
 - [22] 税伟, 陈毅萍, 简小枚, 等. 喀斯特原生天坑垂直梯度上植物多样性特征——以云南沾益天坑为例[J]. *山地学报*, 2018, 36(1): 56-65. [Shui Wei, Chen Yiping, Jian Xiaomei et al. Plant diversity characteristics of original karst tiankeng along vertical gradient: A case study of Zhanyi tiankeng in Yunnan Province, China. *Mountain Research*, 2018, 36(1): 56-65.]
 - [23] 郭平平, 税伟, 江聪, 等. 退化天坑倒石坡林下优势物种生态位特征[J]. *应用生态学报*, 2019, 30(11): 3635-3645. [Guo Pingping, Shui Wei, Jiang Cong et al. Niche characteristics of understory dominant species of talus slope in degraded tiankeng. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, 30(11): 3635-3645.]
 - [24] 朱学稳, 陈伟海. 中国的喀斯特天坑[J]. *中国岩溶*, 2006, 25(1): 7-24. [Zhu Xuewen, Chen Weihai. Tiankengs in the karst of China. *Carsologica Sinica*, 2006, 25(1): 7-24.]
 - [25] 郑子成, 先其江, 兰肖雄, 等. 兴文地质公园小岩湾天坑地貌地质成因分析及其发展预测[J]. *四川地质学报*, 2009, 29(增刊1): 21-27. [Zheng Zicheng, Xian Qijiang, Lan Xiaoxiong et al. Genesis and developmental trend of landforms in Xiaoyanwan tiankeng, Xingwen Geopark. *Acta Geologica Sichuan*, 2009, 29(S1): 21-27.]
 - [26] 简小枚, 税伟, 王亚楠, 等. 重度退化的喀斯特天坑草地物种多样性及群落稳定性——以云南沾益退化天坑为例[J]. *生态学报*, 2018, 38(13): 4704-4714. [Jian Xiaomei, Shui Wei, Wang Yanan et al. Species diversity and stability of grassland plant community in heavily-degraded karst tiankeng: A case study of Zhanyi tiankeng in Yunnan, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(13): 4704-4714.]
 - [27] Bátori Z, Erdős L, Gajdács M et al. Managing climate change microrefugia for vascular plants in forested karst landscapes[J]. *Forest Ecology and Management*, 2021, 496: 119446.
 - [28] Yang G, Peng C, Liu Y et al. Tiankeng: An ideal place for climate warming research on forest ecosystems[J]. *Environmental Earth Sciences*, 2019, 78: 64.
 - [29] Pu G, Lv Y, Xu G et al. Research progress on karst tiankeng ecosystems[J]. *Botanical Review*, 2017, 83: 5-37.
 - [30] 税伟, 冯洁, 李慧, 等. 喀斯特退化天坑不同坡向植物群落的系统发育与功能性状结构[J]. *生态学报*, 2022, 42(19). [Shui Wei, Feng Jie, Li Hui et al. Phylogeny and functional traits structure of plant communities with different slope aspects in the degraded karst tiankeng. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 42(19).]
 - [31] Xu J, Chen Y, Zhang L et al. Using phylogeny and functional traits for assessing community assembly along environmental gradients: A deterministic process driven by elevation[J]. *Ecology and Evolution*, 2017, 7: 5056-5069.
 - [32] Su Y, Tang Q, Mo F et al. Karst tiankengs as refugia for indigenous tree flora amidst a degraded landscape in southwestern China[J]. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 4249.
 - [33] 唐青青, 黄永涛, 丁易, 等. 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[J]. *生物多样性*, 2016, 24(3): 262-270. [Tang Qingqing, Huang Yongtao, Ding Yi et al. Interspecific and intraspecific variation in functional traits of subtropical evergreen and deciduous broad-leaved mixed forests. *Biodiversity Science*, 2016, 24(3): 262-270.]
 - [34] Hikosaka K, Kurokawa H, Arai T et al. Intraspecific variations in leaf traits, productivity and resource use efficiencies in the dominant species of subalpine evergreen coniferous and deciduous broad-leaved forests along the altitudinal gradient[J]. *Journal of Ecology*, 2013, 101: 1409-1419.

- al of Ecology, 2021, 109(4): 1804-1818.
- [35] Kang M, Chang S, Yan E et al. Trait variability differs between leaf and wood tissues across ecological scales in subtropical forests[J]. *Journal of Vegetation Science*, 2014, 25: 703-714.
- [36] Wang X, Swenson N G, Wiegand T et al. Phylogenetic and functional diversity area relationships in two temperate forests[J]. *Ecography*, 2013, 36(8): 883-893.
- [37] 许驭丹, 董世魁, 李帅, 等. 植物群落构建的生态过滤机制研究进展[J]. *生态学报*, 2019, 39(7): 2267-2281. [Xu Yudan, Dong Shikui, Li Shuai et al. Research progress on ecological filtering mechanisms for plant community assembly. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39(7): 2267-2281.]
- [38] 何其华, 何永华, 包维楷. 干旱半干旱区山地土壤水分动态变化[J]. *山地学报*, 2003, 21(2): 25-32. [He Qihua, He Yonghua, Bao Weikai. Research on dynamics of soil moisture in arid and semiarid mountainous areas. *Mountain Research*, 2003, 21(2): 25-32.]
- [39] Seneviratne S I, Corti T, Davin E L et al. Investigating soil moisture-climate interactions in a changing climate: A review[J]. *Earth Science Reviews*, 2010, 99(3): 125-161.
- [40] 陈文, 王桔红, 马瑞君, 等. 粤东89种常见植物叶功能性状变异特征[J]. *生态学杂志*, 2016, 35(8): 2101-2109. [Chen Wen, Wang Juhong, Ma Ruijun et al. Variance in leaf functional traits of 89 species from the eastern Guangdong of China. *Chinese Journal of Ecology*, 2016, 35(8): 2101-2109.]
- [41] Westoby M, Wright I J. Land-plant ecology on the basis of functional traits[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2006, 21(5): 261-268.
- [42] Brathen K A, Gonzalez V T, Yoccoz N G. Gatekeepers to the effects of climate warming? Niche construction restricts plant community changes along a temperature gradient[J]. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2018, 30: 71-81.
- [43] Comstock J, Mencuccini M. Control of stomatal conductance by leaf water potential in *Hymenoclea Salsola*, a desert subshrub[J]. *Plant, Cell and Environment*, 1998, 21: 1029-1038.
- [44] Ohashi Y, Nakayama N, Saneoka H et al. Effects of drought stress on photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and stem diameter of soybean plants[J]. *Biologia Plantarum*, 2006, 50: 138-141.
- [45] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide[J]. *Australian Journal of Botany*, 2003, 5: 335-380.
- [46] Grime J P. Evidence for existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory[J]. *The American Naturalist*, 1977, 111: 1169-1194.
- [47] Poorter L, Kitajima K. Carbohydrate storage and light requirements of tropical moist and dry forest tree species[J]. *Ecology*, 2007, 88: 1000-1011.
- [48] 张永香, 勾晓华, 胡文东, 等. 树轮记录的贺兰山区近百年来的干旱事件[J]. *生态学报*, 2005(8): 2121-2126. [Zhang Yongxiang, Gou Xiaohua, Hu Wendong et al. The drought events recorded in tree ring width in Helant Mt. over past 100 years. *Acta Ecologica Sinica*, 2005(8): 2121-2126.]
- [49] Jiang Y, Chen X, Ma J et al. Interspecific and intraspecific variation in functional traits of subtropical evergreen and deciduous broadleaved mixed forests in karst topography, Guilin, Southwest China[J]. *Tropical Conservation Science*, 2016, 24(3): 262-270.

Variation of Plant Functional Traits and Adaptive Strategy of Woody Species in Degraded Karst Tiankeng of Yunnan Province

Shui Wei¹, Guo Pingping^{1,2}, Zhu Sufeng¹, Feng Jie¹, Sun Xiang¹, Li Hui¹

(1. Department of Geography and Planning, Fuzhou University, Fuzhou 350116, Fujian, China; 2. College of the Environment and Ecology, Xiamen University, Xiamen 361102, Fujian, China)

Abstract: In the context of global climate change, habitat adaptation studies of the karst tiankeng plants are gradually being highlighting. However, it is unclear what ecological strategies plants adopt to acclimate to tiankeng microhabitat, and how plant life history, genetic history, and ecological factors contribute to functional trait variation. Therefore, we analyzed the degree of variation of 8 functional traits from 34 woody species in a typical moderate-degraded Shenxiantang Tiankeng of Zhanyi Nature Reserve of Yunnan Province. The relationship between functional trait variation and family group, life type, growth type and ecological factors and the explanatory effect of soil factors on plant trait variation were further explored at intraspecific and interspecific levels. Our results showed that the characteristics of woody species from tiankeng underground forest were large leaf thickness, small specific leaf area and large leaf dry matter content. Interspecific variation of plant traits in shrubs was generally smaller than that of trees, and the degree of variation of plant traits did not significantly difference between evergreen and deciduous tree species. The majority of intraspecific and interspecific variation of leaf traits was greater than that of branchlet traits. The average intraspecific variation coefficient of plant traits in the Shenxiantang Tiankeng amounted to 23.45%, which was lower compared to the vegetation types in other non-karst regions. It indicated that plants had less shape plasticity under the karst tiankeng regions. Soil nutrients were the dominant environmental factor which determined the variability of community traits at the sample site scale. Moreover, the phylogenetic history of species and their life history characteristics were also internal drivers of functional trait variation in this zonal vegetation. In conclusion, during the long-term evolution of species, the functional traits and their degree of variability were influenced by a combination of non-biological environmental factors, phylogenetic processes, and life history strategies. This study aims to provide materials and evidence for the value of species refuges in karst tiankengs with negative topography, and to contribute scientific support for enhancing the ecosystem service functions of karst ecologically vulnerable areas and nature reserves in Yunnan Plateau, and for scientifically undertaking ecological restoration of tiankeng external areas and zonal vegetation.

Key words: karst tiankeng; functional trait of vegetation; intraspecific variation; interspecific variation