

吴陶红, 龙翠玲 熊玲, 刘奇. 喀斯特森林不同生长型植物叶片功能性状变异及其适应特征[J]. 应用与环境生物学报, 2023, 29 (5): 1043-1049

Wu TH, Long CL, Xiong L, Liu Q. Variation and adaptation of functional leaf traits of different plant types in karst forests [J]. Chin J Appl Environ Biol, 2023, 29 (5): 1043-1049

喀斯特森林不同生长型植物叶片功能性状变异及其适应特征

吴陶红 龙翠玲✉ 熊玲 刘奇

贵州师范大学地理与环境科学学院 贵阳 550025

摘要 叶片功能性状的变异及性状间的耦合关系反映植物对环境变化的协调或权衡。为探讨原生性喀斯特森林植物叶片功能性状特征,以茂兰喀斯特森林不同生长型(乔木、灌木、草本)的优势种植物为研究对象,通过测定叶片的叶面积(LA)、比叶面积(SLA)、叶绿素含量(Chl)、叶干物质含量(LDMC)、叶厚度(LT)、叶氮含量(LNC)、叶碳含量(LCC)7项叶片功能性状指标,分析叶片的变异特征及其相关性,比较不同生长型植物叶片的差异。结果表明:(1)叶片功能性状整体变异范围较大,为9.7%-87.4%,叶片结构性状的整体变异程度高于叶片化学性状;不同生长型植物叶性状存在种间差异,灌木种间变异大于乔木和草本。(2)叶片功能性状间具有普遍的相关性,SLA与LDMC、Chl均呈极显著负相关,与LNC呈显著正相关;LT与Chl呈极显著正相关,与LNC呈显著负相关。(3)不同生长型植物叶片功能性状差异显著,乔木和灌木的LA、LT和LCC显著高于草本植物,SLA和LNC反之;灌木的Chl和LDMC显著高于乔木和草本植物。本研究表明茂兰喀斯特森林不同生长型优势种植物表现出LA、SLA、Chl较大而LT、LDMC较低的性状特征,以适应原生性较强的喀斯特环境。(图1 表3 参36)

关键词 叶功能性状; 变异及关联; 性状组合; 茂兰

Variation and adaptation of functional leaf traits of different plant types in karst forests

WU Taohong, LONG Cuiling✉, XIONG Ling & LIU Qi

College of Geography and Environmental Sciences, Guizhou Normal University, Guiyang 550025, China

Abstract The variation in functional leaf traits and the coupling relationships of these traits reflect the coordination or trade-offs of plants in response to environmental changes. To explore the functional leaf traits of native karst forest plants, the dominant species of different plant types (trees, shrubs, and herbs) in the Maolan Nature Reserve were selected as study objects. The leaf area (LA), specific leaf area (SLA), chlorophyll content (Chl), leaf dry matter content (LDMC), leaf thickness (LT), leaf nitrogen content (LNC), and leaf carbon content (LCC), as well as the variations in these characteristics and their correlation, were analyzed. The differences in the leaves of the different plants were compared. The results showed the following: (1) The overall range of the variation in the functional leaf traits was large (9.7%-87.4%). The variation in structural leaf traits was larger than that in chemical leaf traits. Interspecific differences were found in the leaf traits of the different plant types, and the interspecific variation in shrubs was larger than that in trees and herbs. (2) A general correlation was found among functional leaf traits: SLA negatively correlated with LDMC and Chl and positively correlated with LNC; LT significantly positively correlated with Chl and negatively correlated with LNC. (3) Significant differences were identified in the functional leaf traits among different plant types: the LA, LT, and LCC of trees and shrubs were significantly higher than those of herbaceous plants, whereas SLA and LNC showed the opposite trend. The Chl and LDMC of shrubs were significantly higher than those of trees and herbs. In conclusion, the dominant species of different plant types in the Maolan karst forest showed higher LA, SLA, and Chl but lower LT and LDMC, enabling them to adapt to the more primitive karst environment.

Keywords leaf functional trait; variation and association; trait combination; Maolan

收稿日期 Received: 2022-06-24 接受日期 Accepted: 2022-09-06

国家自然科学基金项目(31660107)和贵州省科技计划项目(黔科合平台人才[2017]5726-45号)资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (31660107) and Science and Technology Project of Guizhou Province ([2017]5726-45)

✉通信作者 Corresponding author (E-mail: longcuiling898@163.com)

植物功能性状是指与植物的生长适应有关的属性,是联系植物、环境和生态系统功能的桥梁。植物功能性状的研究,已成为近年来探讨植物对环境适应的热点课题^[1]。叶片作为植物对生境变化最为敏感的器官,具有较强的可塑性,其性状特征对植物的基本行为和功能有直接的影响^[1-2]。不同叶片性状间既相互关联又有分离^[3],叶片功能性状的差异性和相关性体现对不同环境的协调或权衡^[2]。生长型是根据植物可见的形态与外貌分成的不同类群(如森林植被中的乔木、灌木、藤本、草本),是研究植物功能性状变异及关联的重要基础,也是探索森林生态系统保护的关键^[4-5]。相关研究表明,地中海不同生长型植物的叶片水分利用效率不同,对缺水环境表现出特定的形态调整^[6]。巴西热带干旱森林草本和亚灌木的生理生态反应受降雨的影响大于乔木物种^[7]。我国滇中喀斯特区不同生长型植物叶片性状存在显著差异^[8]。由此可见,探索植物不同生长型叶片功能性状对于揭示植物应对环境采取的适应策略以及群落对全球变化的响应具有重要作用^[3]。

喀斯特森林是一类特殊的非地带性植被,林内小生境复杂多样、森林群落性质、更新动态、群落外貌及物种组成等方面都与地带性森林植被类型不同,生物多样性丰富,对喀斯特区生态功能稳定性维持具有重要作用^[9]。前人在美国东北部岩溶生境^[10]以及我国黔中^[11]、滇中^[8]、重庆中梁山^[12]等喀斯特区对植物叶片性状研究发现,次生性喀斯特植物叶片功能性状存在较大差异,植物为适应生境表现出叶干物质含量(LDMC)较高和比叶面积(SLA)、叶面积(LA)较低,趋向于适应干旱环境的性状组合。目前有关喀斯特森林生态系统植物叶片功能性状的研究,主要集中在次生性喀斯特森林木本植物及其适应性研究^[8, 10-12],涉及原生性喀斯特森林植物叶片功能性状的研究较少。茂兰自然保护区是世界同纬度地区保存较好的原生性喀斯特森林,是研究喀斯特森林种群适应特征的理想场所^[9]。基于此,以茂兰保护区内不同生长型(乔木、灌木、草本)的优势种植物为研究对象,综合叶片的形态性状与化学性状7个指标,旨在探讨:原生性较强的喀斯特地区植物叶片性状的变化特征;叶片性状间的相互关系;不同生长型间植物功能性状差异及其适应策略。本研究旨在深入了解植物叶片在原生性喀斯特生境的变化特征以及适应策略,为喀斯特区退化植被的恢复提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究地位于茂兰国家级自然保护区(25°09'-25°20' N, 107°52'-108°05' E, 海拔430-1 078 m),地处黔桂交界。保护区内为以石灰岩和白云岩为主所组成的典型喀斯特峰丛地貌,地势整体为西北高东南低,平均海拔800 m以上。当地年均温15.3℃,7月均温26.4℃,1月均温8.3℃,年均降雨量1 320.5 mm,属中亚热带季风湿润气候。年均相对湿度83%。地面基岩裸露,土壤以黑色石灰土为主,土层较薄且多存于岩缝之中,富钙和富盐基化,有机质含量高^[9]。保护区内乔木以青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)、香叶树(*Lindera communis*)、翅荚香槐(*Cladrastis platycarpa*)等为优势种的常绿落叶阔叶混交林,灌木层优势种有南天竹(*Nandina domestica*)、宽苞十大功劳(*Mahonia eurybracteata*)等。

1.2 植物叶片取样

于2021年6月,根据植物群落生态学研究的方法,将森林

群落生长型划分为乔木层、灌木层、草本层^[13]。在茂兰喀斯特森林中设置5个20 m × 30 m的大样地,样地的海拔高度为510-700 m,将样地划分为10 m × 10 m的样方进行群落调查。根据样方调查的结果,计算乔木、灌木、草本的重要值,分别选择不同生长型重要值排序前10位的植物作为优势种(表1)。乔木和灌木叶片的采集方法是:对样地内每一优势种选择5株生长成熟的植株,选择每株植物冠层中部相同高度不同方位的枝条采样,用高枝剪分别从东南西北方向采集4根长势良好的枝条,每根枝条采集叶片完全展开、成熟度相似、健康的叶片10片。草本叶片的采样方法是:每个样地中每一优势种选择10-20株长势良好的植株,用短枝剪直接剪取充分展开的草本叶片^[14]。所有采集的叶片均去除叶柄,将采集的叶片铺展置于两片湿润的滤纸之间,放入自封袋内,放置在随身携带的保鲜箱内带回实验室测定。重要值按照下列公式进行计算:乔木重要值=(相对密度+相对优势度+相对频度)/3;灌木重要值=(相对密度+相对盖度+相对频度)/3;草本重要值=(相对多度+相对频度+相对盖度)/3^[15]。

1.3 叶片功能性状的测定

先将叶片用纱布擦拭干净后待测,叶绿素含量(Chl, SPAD)采用便携式叶绿素仪(SPAD-502 PLUS)测定,叶厚度(LT, mm)采用数显千分尺测量(精度为0.001 mm),测量方法均为沿着叶片主脉0.25 cm处均匀选3个点测量,3个点的平均值即为叶绿素含量和叶片厚度。叶面积(LA, cm²)采用便携式激光面积仪(CI-202, Walz, Camma, USA)测定。然后将叶片放置于黑暗环境中,使其完全浸没于去离子水中12 h,取出后迅速吸干叶片表面的水分,采用电子天平称量(精度为0.000 1),得到叶片饱和鲜重(FW, g)。最后将叶片放入温度为120℃的烘箱内先杀青30 min,再将烘箱温度设置为80℃,烘24 h至恒重,称量叶干重(DW, g)。将烘干的叶片研磨粉碎过筛(100目)后,用于叶片养分含量测定。叶片全碳含量(LCC, g/kg)和叶片全氮含量(LNC, g/kg)采用元素分析仪(德国Elementar Vario Macro cube)测定。比叶面积(SLA, cm²/g)和叶干物质含量(LDMC, g/g)按照下列公式进行计算:比叶面积=叶面积/叶片干重;叶干物质含量=叶片干重/叶片饱和鲜重。

1.4 数据处理

用Excel 2010对数据进行整理,用SPSS 25.0进行数据分析。采用变异系数(coefficient of variation)计算各叶片功能性状的变异程度;用Pearson相关系数检验叶片功能性状之间的相关性;用单因素方差分析(one-way ANOVA)和邓肯法(Duncan)对不同生长型植物叶片功能性状的平均值进行显著性检验;用Origin 2018可视化分析结果。

2 结果与分析

2.1 叶性状变异特征

由表2可见,茂兰喀斯特森林植物叶性状特征值整体变异范围较大,为9.7%-87.4%。LA的变异系数(87.4%)为强变异,SLA、LDMC、LT、LNC的变异系数(26.9%-42.1%)为中等变异,Chl和LCC的变异系数(9.7%-19.3%)为弱变异。从生长型水平看,所有叶片功能性状在乔木、灌木和草本种间变异差异显著,LA、SLA和LNC的变异系数为灌木>草本>乔木;LT和LCC是灌木>乔木>草本;Chl是草本>灌木>乔木;LDMC则是草本>乔木>灌木。总之,叶性状值整体变异范围

表1 茂兰喀斯特森林不同生长型优势种

Table 1 Dominant species of different growth types in Maolan karst forest

生长型 Growth form	种 Species	科 Family	属 Genus
乔木 Tree	青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	壳斗科 Fagaceae	栎属 <i>Quercus</i>
	润楠 <i>Machilus nanmu</i>	樟科 Lauraceae	润楠属 <i>Machilus</i>
	翅荚香槐 <i>Cladrastis platycarpa</i>	豆科 Fabaceae	翅荚香槐属 <i>Platysprion</i>
	香港四照花 <i>Cornus hongkongensis</i>	山茱萸科 Cornaceae	山茱萸属 <i>Cornus</i>
	巴东荚蒾 <i>Viburnum henryi</i>	五福花科 Adoxaceae	荚蒾属 <i>Viburnum</i>
	香叶树 <i>Lindera communis</i>	樟科 Lauraceae	山胡椒属 <i>Lindera</i>
	朴树 <i>Celtis sinensis</i>	大麻科 Cannabaceae	朴属 <i>Celtis</i>
	光皮楸木 <i>Cornus wilsoniana</i>	山茱萸科 Cornaceae	山茱萸属 <i>Cornus</i>
	单性木兰 <i>Kmeria septentrionalis</i>	木兰科 Magnoliaceae	单性木兰属 <i>Kmeria</i>
	轮叶木姜子 <i>Litsea verticillata</i>	樟科 Lauraceae	木姜子属 <i>Litsea</i>
灌木 Shrub	南天竹 <i>Nandina domestica</i>	小檗科 Berberidaceaa	南天竹属 <i>Nandina</i>
	宽苞十大功劳 <i>Mahonia eurybracteata</i>	小檗科 Berberidaceaa	十大功劳属 <i>Mahonia</i>
	球核荚蒾 <i>Viburnum propinquum</i>	五福花科 Adoxaceae	荚蒾属 <i>Viburnum</i>
	水麻 <i>Debregeasia orientalis</i>	荨麻科 Urticaceae	水麻属 <i>Debregeasia</i>
	鼠李 <i>Rhamnus davurica</i>	鼠李科 Rhamnaceae	鼠李属 <i>Rhamnus</i>
	野桐 <i>Mallotus tenuifolius</i>	大戟科 Euphorbiaceae	野桐属 <i>Mallotus</i>
	裂果卫矛 <i>Euonymus dielsianus</i>	卫矛科 Celastraceae	卫矛属 <i>Euonymus</i>
	吴茱萸 <i>Tetradium ruticarpum</i>	芸香科 Rutaceae	吴茱萸属 <i>Tetradium</i>
	火棘 <i>Pyracantha fortuneana</i>	蔷薇科 Rosaceae	火棘属 <i>Pyracantha</i>
	胡颓子 <i>Elaeagnus pungens</i>	胡颓子科 Elaeagnaceae	胡颓子属 <i>Elaeagnus</i>
草本 Herb	狗牙根 <i>Cynodon dactylon</i>	禾本科 Gramineae	狗牙根属 <i>Cynodon</i>
	千里光 <i>Senecio scandens</i>	菊科 Asteraceae	千里光属 <i>Senecio</i>
	细柄草 <i>Capillipedium parviflorum</i>	禾本科 Gramineae	细柄草属 <i>Capillipedium</i>
	山马兰 <i>Aster lautureanus</i>	菊科 Asteraceae	紫菀属 <i>Aster</i>
	鬼针草 <i>Bidens pilosa</i>	菊科 Asteraceae	鬼针草属 <i>Bidens</i>
	一年蓬 <i>Erigeron annuus</i>	菊科 Asteraceae	飞蓬属 <i>Erigeron</i>
	五月艾 <i>Artemisia indica</i>	菊科 Asteraceae	蒿属 <i>Artemisia</i>
	野香草 <i>Elsholtzia cyprianii</i>	唇形科 Labiatae	香薷属 <i>Elsholtzia</i>
	秋海棠 <i>Begonia grandis</i>	秋海棠科 Begoniaceae	秋海棠属 <i>Begonia</i>
	苣荬菜 <i>Sonchus wightianus</i>	菊科 Asteraceae	苦苣菜属 <i>Sonchus</i>

表2 茂兰喀斯特森林不同生长型优势种叶功能性状特征

Table 2 Leaf functional traits of dominant species of different growth types in Maolan karst forest

性状 Trait	生长型 Growth form	平均值±标准误差 Mean ± SE	最小值 Minimum	最大值 Maximum	变异系数 Coefficient of variation (CV/%)
叶面积 (LA/cm ²)	乔木 Tree	60.51 ± 1.500	11.63	121.12	76.3
	灌木 Shrub	35.76 ± 5.17	2.36	105.06	89.1
	草本 Herb	20.85 ± 3.84	2.53	76.80	86.4
	总体 Totals	35.83 ± 2.86	2.36	121.12	87.4
比叶面积 (SLA/cm ² g ⁻¹)	乔木 Tree	143.65 ± 7.11	44.58	245.23	31.7
	灌木 Shrub	152.41 ± 8.98	60.01	276.45	36.3
	草本 Herb	244.00 ± 18.55	90.00	419.39	35.7
	总体 Totals	169.13 ± 6.98	44.58	419.39	42.1
叶干物质含量 (LDMC/g g ⁻¹)	乔木 Tree	143.65 ± 0.01	0.25	0.62	24.3
	灌木 Shrub	0.44 ± 0.016	0.26	0.66	21.8
	草本 Herb	0.32 ± 0.02	0.16	0.58	35.4
	总体 Totals	0.39 ± 0.01	0.16	0.66	27.3
叶片厚度 (LT/mm)	乔木 Tree	0.19 ± 0.01	0.10	0.30	23.6
	灌木 Shrub	0.19 ± 0.00	0.08	0.30	31.7
	草本 Herb	0.16 ± 0.03	0.10	0.22	20.3
	总体 Totals	0.18 ± 0.05	0.08	0.30	27.4
叶绿素含量 (Chl/SPAD)	乔木 Tree	43.19 ± 0.98	33.60	59.10	14.5
	灌木 Shrub	46.40 ± 1.30	29.30	67.80	17.2
	草本 Herb	34.65 ± 1.42	26.60	52.70	19.3
	总体 Totals	42.51 ± 0.80	26.60	67.80	19.3
叶碳含量 (LCC/g kg ⁻¹)	乔木 Tree	478.17 ± 7.53	413.30	551.07	8.3
	灌木 Shrub	451.94 ± 10.96	355.63	522.23	10.3
	草本 Herb	418.11 ± 13.11	394.08	445.34	6.3
	总体 Totals	463.92 ± 6.33	355.63	551.07	9.7
叶氮含量 (LNC/g kg ⁻¹)	乔木 Tree	19.22 ± 0.47	13.73	28.50	17.1
	灌木 Shrub	19.77 ± 1.60	12.63	41.58	36.3
	草本 Herb	23.26 ± 2.08	14.19	37.24	32.3
	总体 Totals	19.63 ± 0.57	12.63	41.58	26.9

CV > 50%为强变异, 20% ≤ CV < 50%为中等变异表现, CV < 20%属于弱变异^[15].
CV > 50% is strong variation, 20% ≤ CV < 50% is medium variation, and CV < 20% is weak variation^[16].
LA: Leaf area; SLA: Specific leaf area; LDMC: Leaf dry matter content; LT: Leaf thickness; Chl: Chlorophyll content; LCC: Leaf carbon content; LNC: Leaf nitrogen content. The same as below.

较大, LA易受环境的影响而发生变异, 其稳定性较差, LCC变化相对稳定. 由此可知, 叶片结构性状中的LA、SLA、LDMC、LT和Chl的整体变异程度高于叶片化学性状中的LNC和LCC. 不同生长型植物叶片性状变异范围不同, 种间变异灌木大于乔木和草本.

2.2 叶性状之间的相关关系

相关性检验(表3)表明, SLA与Chl、LDMC呈极显著负相关($P < 0.01$), 与LNC呈显著正相关($P < 0.05$), 即Chl、LDMC随SLA的增加而减小, LNC随SLA的增加而增加. Chl与LT呈极显著正相关($P < 0.01$), LDMC与LT呈显著正相关($P < 0.05$), LT与LNC呈显著负相关($P < 0.05$), 其他各性状之间无显著相关性($P < 0.05$). 总之, 茂兰喀斯特森林叶片功能性状间表现出普遍的相关性, 各功能性状之间的关系联系紧密.

2.3 不同生长型植物叶性状比较

从图1可知, LA、LT和LCC表现为乔木和灌木显著高于草本($P < 0.05$), 在乔木与灌木之间差异不显著($P > 0.05$), 整体呈现出乔木>灌木>草本的趋势; SLA和LNC的变化趋势相反, 草本的SLA和LNC显著高于灌木和乔木($P < 0.05$); Chl和LDMC灌木显著高于乔木和草本($P < 0.05$). 总之, 茂兰喀斯特森林不同生长型植物叶功能性状具有显著差异, 其中草本

与乔木和灌木的差异最为显著, 乔木和灌木的差异不明显.

3 讨论

3.1 茂兰喀斯特森林优势种植物叶片性状特征

在同一生境中由于受环境和资源条件的限制, 植物之间会产生竞争排斥, 表现出趋异的一面, 即植物会通过增加叶片功能性状的变异以降低竞争的强度, 其性状变异幅度因生境而异^[1, 17]. 研究发现茂兰喀斯特森林优势种植物的功能性状整体变异幅度达9.7%-87.4%, 高于黔中喀斯特区(14.8%-58.9%)和重庆中梁山(4.6%-50.8%)的变异幅度^[10-11], 但低于粤东地区(27%-145.1%)^[18]的变异幅度, 说明喀斯特地区共存植物的叶片性状对环境变化的反应不同, 主要是通过改变叶片功能性状特征来适应喀斯特生境, 同时由于茂兰喀斯特森林林区内滞留水排泄点多, 流量虽小, 但动态稳定, 加之丰富多样的小生境^[9], 使植物对水分和养分的利用更加具有优势, 因此性状的变异幅度高于其他喀斯特区^[10-11]. 与土壤和气候条件优越的粤东地区相比, 喀斯特地区生境异质性较高^[19], 石生环境抑制了植物的生长, 植物生长相对缓慢, 因而性状的可塑性变异幅度小于粤东地区. 叶片结构性状的整体变异程度要高于叶片化

表3 茂兰喀斯特森林植物叶片功能性状的相关系数

Table 3 Correlation coefficients of plant leaf functional traits in Maolan karst forest

功能性状 Functional trait	叶面积 LA	比叶面积 SLA	叶绿素含量 Chl	叶干物质含量 LDMC	叶片厚度 LT	叶碳含量 LCC
比叶面积 SLA	-0.17					
叶绿素含量 Chl	0.071	-0.374**				
叶干物质含量 LDMC	-0.013	-0.360**	0.137			
叶片厚度 LT	0.024	-0.618	0.294**	0.215*		
叶碳含量 LCC	0.046	-0.107	-0.210	-0.022	0.024	
叶氮含量 LNC	-0.176	0.259*	-0.127	-0.175	-0.245*	0.084

Pearson相关分析, 双尾检验; ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$.

Pearson correlation analysis and two-tailed test; ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$.

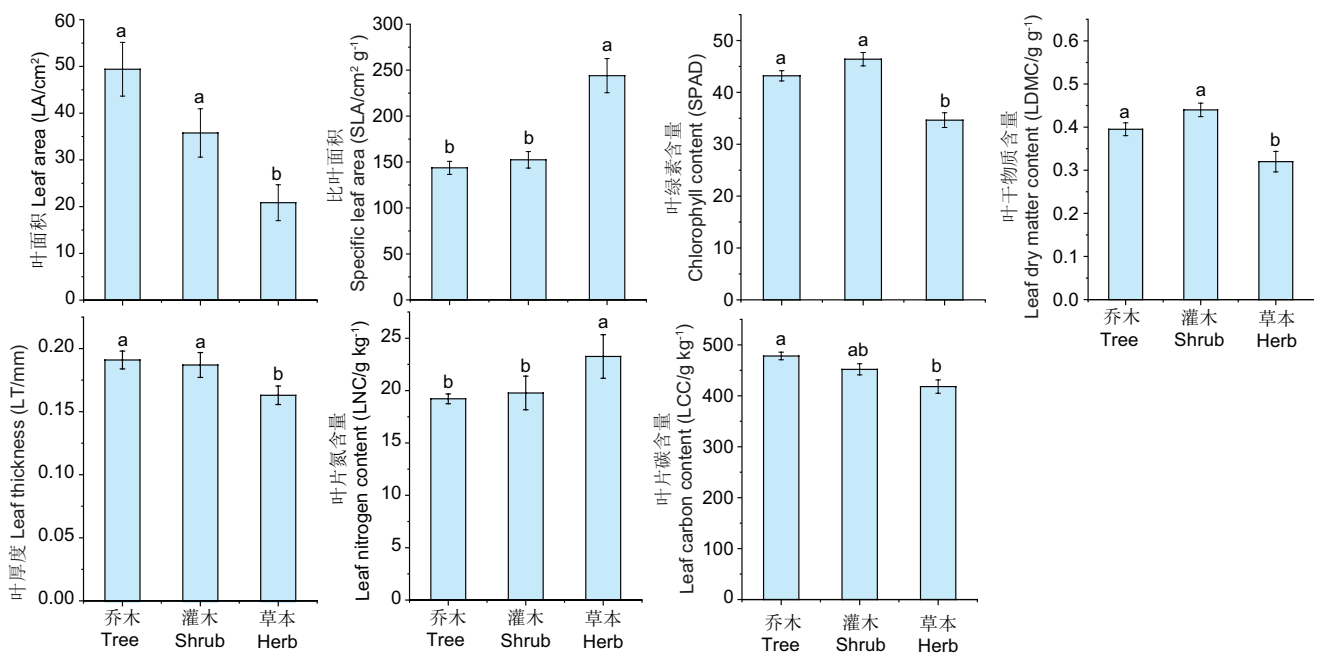


图1 不同生长型叶功能性状. 不同小写字母代表不同生长型叶性状之间具有显著差异($P < 0.05$); 图中数据为平均值±标准误差.

Fig. 1 Leaf functional traits of different growth forms. There are significant differences in the leaf traits of different growth types represented by different lowercase letters ($P < 0.05$). The data in the figure are average $\pm$ standard error.

学性状,表明叶片结构性状的可塑性较强,同时反映植物应对不同环境采取不同的适应策略^[12]。从不同生长型来看,种间变异灌木大于乔木和草本,这可能是由于灌木生长的林下环境复杂性和多变性导致不同的植物对立地条件的适应存在较大差异有关,这与钟巧连等的研究结论^[11]相似。总之,茂兰喀斯特森林优势种植物叶片功能性状在整体变异幅度较其他喀斯特区高^[10-11],种间变异灌木大于乔木和草本,说明不同物种及性状对喀斯特环境胁迫的适应策略具有明显差异。

LA大小与植物水分状况密切相关,影响植物对光的截获和碳的获取能力^[1],SLA反映植物对资源的利用和保存能力^[19]。本研究优势种植物LA和SLA的平均值均大于桂林尧山^[19]、黔中喀斯特区和云南大围山^[11,20],与滇中喀斯特区差异不大^[8],但略低于茂兰木本植物研究结果^[21]。分析其原因是茂兰喀斯特森林林内滞留水排泄点多^[9],由于植物的竞争,植物叶片增大能够使光合效益最大化,增大LA有利于植物在阴凉、潮湿或者荫蔽的环境条件中占优势。LA低于该区的木本植物则可能是木本植物对光资源获取的竞争更大。SLA的差异可能是研究区内郁闭度大,林中大量的枯枝落叶凋落物积累,土壤腐殖质高,为植物生长提供了较其他喀斯特区资源相对丰富的环境^[9]。LDMC反映叶片抵抗环境的能力^[1],通常LDMC含量高的植物能很好地生存在资源匮乏的生境中^[22],本研究的LDMC的均值为0.39 g/g,与桂林尧山0.37 g/g相当^[19],表明不同生境的植物可能在环境资源匮乏时采取相似的适应策略^[8],但普遍低于其他喀斯特区^[8,11,20],旁证了茂兰喀斯特森林的原生性较强,林内的生境条件优于其他喀斯特区。LT越厚植物对水分和养分的保存和利用效率越高^[22],本研究LT的平均值为0.18 mm,整体上较桂林尧山0.25 mm和云南大围山0.45 mm喀斯特地区^[19-20]要小,在气候条件湿润、养分充足的地区,叶片厚度通常较环境恶劣的地区薄^[22],说明茂兰喀斯特区土壤养分等环境资源较其他喀斯特区优越。

碳、氮元素对植物的生长发育具有重要的作用,碳是植物各种生理生化过程的基质和能量来源,氮与植物氨基酸、叶绿素、酶等物质的合成有关,是维持植物生长发育所必需的营养元素^[23]。本研究LCC的均值为463.92 g/kg,低于金华北山474.93 g/kg和全球陆生植物均值476.1 g/kg^[24-25],但要远高于阿拉善地区379 g/kg^[26]。这可能是由于一方面喀斯特地区石生环境抑制了植物的生长,植物生长速度缓慢,积累较多的木质素等物质构建保卫结构^[27],因此叶片LCC含量相对较高。另一方面本研究区自然条件较阿拉善地区优越,属于亚热带季风气候区,土壤虽浅薄,但有机质含量高,因此植物碳储存能力较强。本研究LNC的均值为19.97 g/kg,与吴鹏等对该区域植物叶片的研究结果18.05 g/kg^[28]相当,从侧面说明高LCC的植物普遍具有较低的LNC这一高等陆生植物碳、氮元素计量的普遍规律。Chl的高低对植物光合能力的强弱有直接的影响,而光合作用对水分胁迫较为敏感^[29],水分胁迫会显著降低叶片光合酶的活性,致使其净光合速率下降^[30]。本研究区植物叶片Chl均值为42.5 SPAD,高于滇中地区24.74 SPAD^[8],与熊玲等对该研究区木本植物的叶绿素含量结果43.33 SPAD^[21]相当。原因是茂兰喀斯特森林林内郁闭度大,环境潮湿、荫蔽^[9],在隐蔽条件下的氮投入叶绿素上用于光的捕获,因此有较高Chl,然而在滇中地区光照充足的条件下,大部分的氮被用于羧化酶的生成,所以Chl低^[23]。总体而言,茂兰喀斯特森林主要植物表现出LA、SLA和Chl较大而LT与LDMC较低等一系列的性状组合,以适应原生性较强的喀斯特生境。

3.2 植物叶性状间的相互关系

植物的生长受到生理发育和环境等因素的影响,各性状间相互耦合相互影响,经过自然筛选后最终形成适应特定环境的最优功能性状组合,反映了植物对生存环境采取的不同生态策略^[31]。研究发现茂兰喀斯特森林优势种植物的SLA和LDMC之间呈极显著负相关,原因是叶片内水分向表面扩散的阻力增加,降低了叶片内部水分散失速度,从而增加叶片组织密度,导致叶片透光性差,降低植物的光合作用能力,从而减少了比叶面积^[32]。研究发现LNC与SLA呈显著正相关关系,与LT呈显著负相关关系,这与刘宏伟等^[12]和吴漫玲等^[33]的研究结果一致。前者是因为有较高LNC的叶片,SLA大,体现植株较高的相对生长速率^[34],后者则是由于LT与资源获取、水分保存和同化有关^[27]。本研究中Chl与LT呈极显著正相关关系,与SLA呈极显著负相关,与熊玲等对本研究区木本植物的研究结论^[21]相符。相关研究表明,LDMC与LT呈显著负相关关系^[24],本研究与之相反,表明喀斯特地区的植物将光合产物更多利用于构建叶片的防御器官,从而适应贫瘠干旱的环境。植物通过采取不同的性状组合来适应原生性较强的喀斯特生境,整体趋向于发展一套适应干旱、耐贫瘠环境的性状组合。尽管植物叶片在形状、大小等方面极具变化和多样性,但各生境中无论是喀斯特森林还是非喀斯特森林,植物的叶功能性状存在着相似的相关关系,反映了植物对生境适应策略的趋同性^[35]。

3.3 不同生长型叶片性状的差异

植物的生长型在植物功能性状差异研究中具有重要作用,不同生长型的叶片功能性状及植物对环境的适应方式可能存在差异^[8]。研究发现乔木和灌木的LDMC高于草本,SLA则草本最大。这是因为喀斯特地区土层浅薄,基岩裸露,土壤养分缺乏,再加上临时性干旱这一特殊的生境条件,乔灌木植物采取较高的LDMC和较小的SLA,以提高植物获取养分的能力,减少植物中的水分损失^[33]。草本的生物量相对较低,对养分和水的需求较少,所以其SLA大于乔木和灌木。LCC、LA和LT表现为乔木灌木显著高于草本,这是由于叶碳主要存在于叶片纤维含量中,乔木灌木叶片的纤维含量高于草本叶片;植物叶片增大能够使光合效益最大化,因此乔木和灌木的LA大于草本;喀斯特地区植物的LT虽然不如干旱环境植物的LT厚,但叶片大多数为革质叶,加之乔木灌木通常具有较深的根系,能吸收土深层的水资源,因此LT均大于草本^[36]。研究发现LNC表现为草本最大,乔木次之,灌木最小,这是由于草本的叶片寿命短,生长快、需要更多的氮含量满足其快速生长的需要,这就导致LNC比采取慢速生长策略的乔木和灌木的高。

整体而言,不同生长型中乔木(青冈、润楠、翅荚香槐等)的寿命长、生长速度缓慢,植物采取高LA、LT、LCC和低SLA、LNC的保守策略,增强资源的保存和利用能力,以适应乔木群落林内郁闭度大、阴凉的环境。灌木(南天竹、宽苞十大功劳、球状荚蒾等)位于林下层,植物的Chl、LDMC较大,LA、LT、LCC、SLA、LNC值介于乔木和草本之间。草本(狗牙根、千里光、山马兰等)的寿命短、生长速度快、叶片薄,植物采取高SLA、LNC和低LA、LDMC、LT、Chl、LCC的性状组合,拥有快速获取资源的开放性策略适应环境。

4 结论

茂兰喀斯特森林不同生长型优势种植物叶片功能性状既相互联系又存在较大的差异,不同生长型植物采取不同的生

态策略来适应环境. 与其他喀斯特地区和非喀斯特地区植物相比, 原生性喀斯特森林优势植物表现出LA、SLA和Chl较大而LT与LDMC较低的一系列性状组合. 本研究在相对较小的尺度, 从群落水平开展研究, 揭示了不同生长型植物叶片功能性状对原生性较强的喀斯特生境的适应特征, 有助于深入探讨

不同喀斯特区植物的生长适应性, 可为喀斯特区退化植被的恢复提供参考. 但植物应对环境的变化各个器官都会采取不同的策略, 本研究尚未涉及其他植物器官的功能性状以及环境因子, 它们将如何影响植物的适应特征, 还有待于进一步研究.

参考文献 [References]

- 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境 and 生态系统功能[J]. 植物生态学报, 2007, **31** (1): 150-165 [Meng TT, Ni J, Wang GH. Plant functional traits, environments and ecosystem functioning [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2007, **31** (1): 150-165]
- 栗马玲, 宋沼鹏, 刘艳红, 王洪林. 火烧强度对兴安落叶松群落叶片功能性状及功能多样性的影响[J]. 应用生态学报, 2019, **30** (12): 4021-4030 [Li ML, Song ZP, Liu YH, Wang HL. Effects of fire intensity on leaf functional traits and functional diversity of *Larix gmelinii* community [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2019, **30** (12): 4021-4030]
- Reich PB, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude [J]. *PNAS*, 2004, **101** (1): 11001-11006
- Rowe N, Speck T. Plant growth forms: an ecological and evolutionary perspective [J]. *New Phytol*, 2005, **166** (1): 61-72
- Spicer ME, Mellor H, Carson WP. Seeing beyond the trees: a comparison of tropical and temperate plant growth forms and their vertical distribution [J]. *Ecology*, 2020, **101** (1): e02974
- Medrano H, Flexas J, Galmés J. Variability in water use efficiency at the leaf level among Mediterranean plants with different growth forms [J]. *Plant Soil*, 2008, **317** (1): 17-29
- Falcão HM, Medeiros CD, Almeida-Cortez J, Santos MG. Leaf construction cost is related to water availability in three species of different growth forms in a Brazilian tropical dry forest [J]. *Theor Exp Plant Phys*, 2017, **29** (2): 95-108
- 庞志强, 卢炜丽, 姜丽莎, 靳珂, 宁峥. 滇中喀斯特41种不同生长型植物叶性状研究[J]. 广西植物, 2019, **39** (8): 1126-1138 [Pang ZQ, Lu WL, Jiang LS, Jin K, Qi Z. Leaf traits of different growing plants in karst area of Shilin, China [J]. *Guihaia*, 2019, **39** (8): 1126-1138]
- 朱守谦. 喀斯特森林生态研究-III [M]. 贵阳: 贵州科技出版社, 2003 [Zhu SQ. Study of Karst Forest Ecology-III [M]. Guiyang: Guizhou Sci-tech Publishing House, 2003]
- Christianson ML, Niklas KJ. Patterns of diversity in leaves from canopies of *Ginkgo biloba* are revealed using Specific Leaf Area as a morphological character [J]. *Am J Bot*, 2011, **98** (3): 1068-1076
- 钟巧连, 刘立斌, 许鑫, 杨勇, 郭银明, 许海洋, 蔡先立, 倪健. 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 QL, Liu LB, Xu X, Yang Y, Guo YM, Xu HY, Cai XL, Ni J. Variations of plant functional traits and adaptive strategy of woody species in a karst forest of central Guizhou province, southwestern China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2018, **42** (5): 562-572]
- 刘宏伟, 王微, 左娟, 陶建平. 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 [Liu HW, Wang W, Zuo J, Tao JP. Leaf traits of main plants on Limestone area in Zhongliang Mountain [J]. *J SW Chin Nor Univ (Nat Sci Ed)*, 2014, **39** (9): 50-55]
- 方精云, 王襄平, 沈泽昊, 唐志尧, 贺金生, 于丹, 江源, 王志恒, 郑成洋, 朱江玲, 郭兆迪. 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范[J]. 生物多样性, 2009, **17** (6): 533-548 [Fang JY, Wang XP, Shen ZH, Tang ZY, He JS, Yu D, Jiang Y, Wang ZH, Zheng CY, Zhu JL, Guo ZD. Methods and protocols for plant community inventory [J]. *Biodiv Sci*, 2009, **17** (6): 533-548]
- Cotnelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, Steege Ter H, Morgan HD, Heijden Van Der MGA, Pausas JG, Poorter H. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide [J]. *Aust J Bot*, **51** (4): 335-380
- 宝乐, 刘艳红. 东灵山地区不同森林群落叶功能性状比较[J]. 生态学报, 2009, **29** (7): 3692-3703 [Bao L, Liu YH. Comparison of leaf functional traits in different forest communities in Mt. Dongling of Beijing [J]. *Acta Ecol Sin*, 2009, **29** (7): 3692-3703]
- 秦娟, 孔海燕, 刘华. 马尾松不同林型土壤C、N、P、K的化学计量特征[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2016, **44** (2): 68-76 [Qin J, Kong HY, Liu H. Stoichiometric characteristics of soil C, N, P and K in different *Pinus massoniana* forests [J]. *J NW A&F Univ*, 2016, **44** (2): 68-76]
- Auger S, Shipley B. Inter-specific and intra-specific trait variation along short environmental gradients in an old-growth temperate forest [J]. *J Veg Sci*, 2013, **24** (2): 419-428
- 陈文, 王桔红, 马瑞君, 齐威, 刘坤, 张丽娜, 陈学林. 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 W, Wang JH, Ma RJ, Qi W, Liu K, Zhang LN, Chen XL. Variance in leaf functional traits of 89 species from the eastern Guangdong of China [J]. *Chin J Ecol*, 2016, **35** (8): 2101-2109]
- 马姜明, 张秀珍, 梁士楚, 陈婷, 黄秋菊. 桂林尧山常见植物叶片性状研究[J]. 广西师范大学学报(自然科学版), 2012, **30** (1): 77-82 [Ma JM, Zhang XZ, Liang SC, Chen T, Huang QJ. Leaf traits of common plants in Yaoshan Mountain of Guilin, China [J]. *J Guangxi Norm Univ (Nat Sci Ed)*, 2012, **30** (1): 77-82]
- 王博. 云南喀斯特区主要树种叶功能性状及其对海拔的响应[D]. 北京: 北京林业大学, 2020 [Wang Bo. Leaf functional traits of main tree species and their response to altitude in Yunnan karst area [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2020]
- 熊玲, 龙翠玲, 廖全兰, 薛飞. 茂兰喀斯特森林木本植物叶的功能性状及其相互关系[J]. 应用与环境生物学报, 2022, **28** (1): 152-159 [Xiong L, Long CL, Liao QL, Xue F. Leaf functional traits and their interrelationships with woody plants in karst forest of Maolan [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2022, **28** (1): 152-159]
- 刘金环, 曾德慧, Lee DK. 科尔沁沙地东南部地区主要植物叶片性状及其相互关系[J]. 生态学杂志, 2006, **15** (8): 921-925. [Liu JH, Zeng DH, Lee DK. Leaf traits and their interrelationships of main plant species in southeast Horqin sandy land [J]. *Chin J Ecol*, 2006, **15** (8): 921-925]
- Fife DN, Nambiar EK, Saur E. Retranslocation of foliar nutrients in evergreen tree species planted in a Mediterranean environment [J]. *Tree Physiol*, 2008, **28** (2): 187-196
- 袁泉. 金华北山植物叶片功能性状及其与环境的关系[D]. 杭州: 浙江师范大学, 2020 [Yuan Q. Leaf functional traits and their relationship with environmental factors in Beishan Mountain,

- Jinhua, Zhejiang Province [D]. Hangzhou: Zhejiang Normal University, 2020]
- 25 Kattge J, Diaz S, Lavorel S, Prentice IC, Leadley P, BöNisch G, Wright IJ. TRY-a global database of plant traits [J]. *Globa Chang Biol*, 2011, **17** (1): 2905-2935
- 26 张珂, 何明珠, 李新荣, 谭会娟, 高艳红, 李刚, 韩国君, 吴杨杨. 阿拉善荒漠典型植物叶片碳、氮、磷化学计量特征[J]. *生态学报*, 2014, **34** (22): 6538-6547 [Zhang K, He MZ, Li XR, Tan HJ, Gao YH, Li G, Han GJ, Wu YY. Foliar carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of typical desert plants across the Alashan Desert [J]. *Acta Ecol Sin*, 2014, **34** (22): 6538-6547]
- 27 秦海, 李俊祥, 高三平, 李钺, 李蓉, 沈兴华. 中国660种陆生植物叶片8种元素含量特征[J]. *生态学报*, 2010, **30** (5): 1247-1257 [Qin H, Li JX, Gao SP, Li C, Li R, Shen XH. characteristics leaf element contents for eight nutrients across 660 trrestrial plant species in China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2010, **30** (5): 1247-1257]
- 28 吴鹏, 崔迎春, 赵文君, 侯贻菊, 朱军, 丁访军, 杨文斌. 茂兰喀斯特区68种典型植物叶片化学计量特征[J]. *生态学报*, 2020, **40** (14): 5063-5080 [Wu P, Cui YC, Zhao WJ, Hou YJ, Zhu J, Ding LJ, Yang WB. Leaf stoichiometric characteristics of 68 typical plant species in Maolan National Nature Reserve, Guizhou, China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2020, **40** (14): 5063-5080]
- 29 Li Y, He N, Hou J, Xu L, Liu C, Zhang J, Wang QF, Zhang XM, Wu XQ. Factors influencing leaf chlorophyll content in natural forests at the biome scale [J]. *Front Ecol Evol*, 2018, **6** (1): 64-75
- 30 韦兰英, 袁维圆, 焦继飞, 张建亮, 尤业明, 莫凌, 黄玉清, 李先琨. 紫花苜蓿和菊苣比叶面积和光合特性对不同用量保水剂的响应[J]. *生态学报*, 2009, **29** (12): 6772-6778 [Wei LY, Yuan WY, Jiao JF, Zhang JL, You YM, Mo L, Huang YQ, Li XK. The response of SLA and photosynthesis of *Medicago sativa* and *Cichorium intybus* to different rates of super absorbent polymer [J]. *Acta Ecol Sin*, 2009, **29** (12): 6772-6778]
- 31 Wright IJ, Ackerly DD, Bongers F, Harms KE, IbarraManriquez G, Martine-Ramos M, Mazer SJ, MullerLandau HC, Paz H, Pitman NCA, Poorter L, Silman MR, Vriesendorp CF, Webb CO, Westoby M, Wright SJ. Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests [J]. *Ann Bot*, 2007, **99** (2): 1003-1015
- 32 Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies [J]. *New Phytol*, 1999, **143** (2): 155-162
- 33 吴漫玲, 朱江, 朱强, 黄小, 王进, 刘易. 星斗山常绿落叶阔叶混交林木本植物叶功能性状及其多样性特征分析[J]. *西北植物学报*, 2019, **39** (9): 1678-1691 [Wu ML, Zhu J, Zhu Q, Huang X, Wang J, Liu Y. Analysis of leaf functional traits and functional diversity of woody plants in evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest of Xingdoushan [J]. *Bor-Occid Sin*, 2019, **39** (9): 1678-1691]
- 34 Cantón Y, Barrio GD, Solé-Benet A, Lázaro, R. Topographic controls on the spatial distribution of ground cover in the Tabernas badlands of SE Spain [J]. *Catena*, 2003, **55** (1): 341-365
- 35 Stanisci A, Bricca A, Calabrese V, Cutini M, Pauli H, Steinbauer K, Carranza ML. Functional composition and diversity of leaf traits in subalpine versus alpine vegetation in the Apennines [J]. *AoB Plants*, 2020, **12** (3): 156-171
- 36 Han WX, Fang JY, Guo DL, Zhang Y. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China [J]. *New Phytol*, 2005, **168** (1): 377-385