中文核心期刊
中国科技核心期刊
中国科学引文数据库(CSCD)来源期刊
首批林草科技重点期刊

ISSN 1000-3142
CN 45-1134/Q
CODEN GUZHEI

广西植物

GUIHAIA



第43卷 第3期 Vol. 43 No. 3
2023年3月 Mar. 2023

喀斯特（岩溶/天坑）植物研究 专刊

广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所 广西植物学会 主办
Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences
Guangxi Society of Botany

科学出版社 Science Press 出版

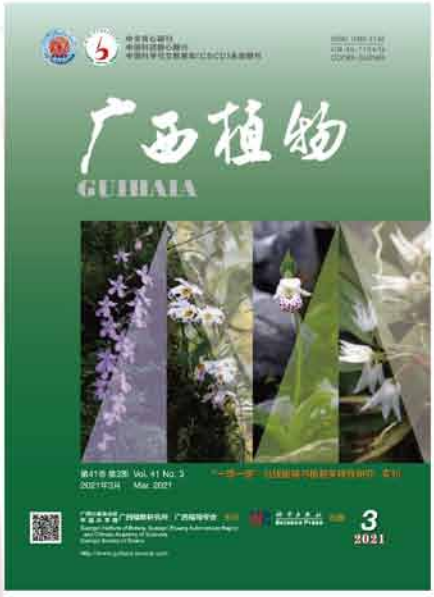
http://www.guihaia-journal.com

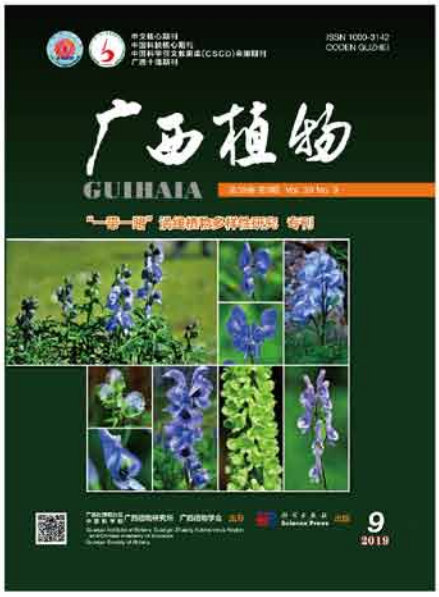
3
2023

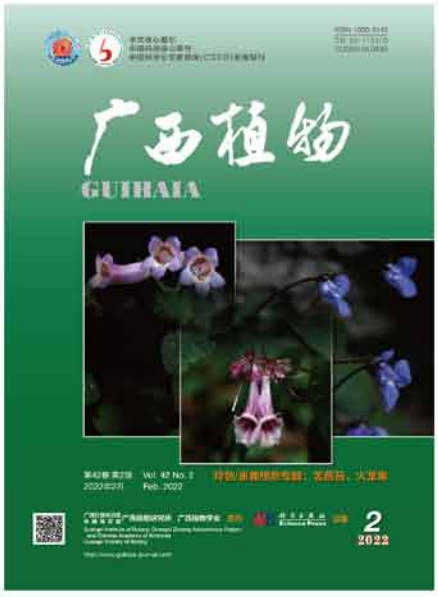
学习贯彻落实党的二十大精神
倡导生物多样性保护，支撑生态文明建设
—— 推动绿色发展，促进人与自然和谐共生

习近平总书记在党的二十大报告中指出：“推动绿色发展，促进人与自然和谐共生。尊重自然、顺应自然、保护自然，是全面建设社会主义现代化国家的内在要求。必须牢固树立和践行绿水青山就是金山银山的理念，站在人与自然和谐共生的高度谋划发展。”

“生物多样性保护与可持续利用”专辑征稿启事







当前，生物多样性丧失、气候变化和环境污染是全球性的环境危机，影响到人类的生存与福祉。生物多样性保护和可持续利用有助于为人类提供清洁的水、新鲜的空气、稳定的气候、文化娱乐灵感、一体化健康的世界。

2022年12月19日，联合国《生物多样性公约》第15次缔约方大会（COP15）第二阶段会议（蒙特利尔会议）终于就“昆明–蒙特利尔全球生物多样性框架”达成一致。这个框架是在人类面临严重的生物多样性丧失和气候变化等环境危机时，全球通过合作开展生物多样性治理、寻找建立人与自然和谐、实现可持续发展目标的共识，将为遏制生物多样性丧失并迎来拐点提供政治基础。这是一个历史性的成果，从此，国际社会明确了2030年保护、恢复和可持续利用生物多样性的目标和路线图。然而，如何落到实处产生预期成效，需要科学技术的有力支撑。

在此背景下，为更好地贯彻落实党的二十大报告精神，《广西植物》拟于2023年6月出版“生物多样性保护与可持续利用”专辑，重点关注生物多样性维持机制、就地保护、迁地保护和文化多样性等方面。特别邀请马克平研究员、任海研究员和龙春林教授等编委负责本专辑的组织和审稿，稿件截止时间为3月31日。

详情见《广西植物》网站（http://www.guihaia-journal.com）新闻公告栏。

广西植物
GUANGXI ZHIWU

2023 年 3 月　第 43 卷 第 3 期
（月刊）

目　　次

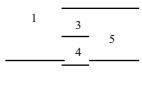
喀斯特（岩溶/天坑）植物研究　专刊

广西喀斯特地区毛唇芋兰根内与根际土壤真菌群落组成分析 …… 谭小明，杨鑫凤，孙雪萍，周雅琴，胡世一，袁长格，石忠衡(405)
喀斯特季节性雨林优势树种叶片微形态与光合生理特征及其生态适应性 …… 董燕平，王　斌，韦玉莲，何　凤，陆　芳，李冬兴，黄甫昭，郭屹立，向悟生，李先琨(415)
濒危喀斯特专性植物蚬木在中国的潜在适生区预测 …… 韦玉莲，王　斌，李冬兴，陆　芳，黄甫昭，李健星，何　凤，向悟生，陈　婷，李先琨(429)
石灰土和酸性土生境下金花茶组植物叶片钙形态差异 …… 朱显亮，唐健民，陶　英，秦惠珍，刘可慧，韦　霄，柴胜丰(442)
桂北喀斯特石漠化地区不同植物群落土壤种子库特征及其与土壤养分关系 …… 李佳奇，李雨菲，王晓静，李健星，文淑均，黄甫昭，谭艳芳，陆树华，陆　芳，陈　婷，郭屹立(452)
茂兰喀斯特森林不同演替阶段植物叶片功能性状与土壤因子的关系 …… 吴陶红，龙翠玲，熊　玲，李　娟，刘　奇(463)
地形因子对 FAST 周边喀斯特植物多样性及空间分布的影响 …… 张　婷，张建利，杨　涛，张　晨，溥丽华，赵卫权(473)
黔中天龙山典型喀斯特次生林地上生物量与环境因子的关系 …… 叶天木，容　丽，王梦洁，李　璇，杨文松，王　琪(484)
神木天坑不同小生境木本植物叶功能性状的差异与关联 …… 余林兰，罗奕杏，薛跃规，安小菲，黄　贵，刘昕宇，陈　铭(494)
广西天坑森林物种多样性与土壤酶活性和养分的关系 …… 安小菲，余林兰，陈　铭，刘昕宇，黄　贵，黄林娟，薛跃规(504)
蒜头果不同部位的营养成分分析 …… 杨一山，唐健民，孙菲菲，秦惠珍，蒋运生，韦　霄，邹　蓉(515)
桂林岩溶石山青冈优势种群空间分布格局及关联分析 …… 盘远方，卓文花，姜　勇，梁士楚，李丽香(527)
桂西南岩溶区八种适生植物光合性状的变异与关联 …… 庞世龙，欧芷阳，叶斯进，吴梓源，申文辉，何　峰，陆国导(536)
丛枝菌根真菌侵染率对喀斯特坡地坡位与灌木物种的响应 …… 陈美凤，王忠诚，蒋南南，郑生猛，胡亚军，陈香碧，何寻阳(547)
广西被子植物新资料 …… 李　雄，李　满，吴望辉，覃永华，罗开文，王双玲(557)
普定喀斯特次生林木本植物叶生活型比例和谱系多样性的驱动因素 …… 毛艳娇，肖梓波，邓　伟，张　潮，汤晓辛，金　毅(569)
岩黄连种子萌发特性研究 …… 潘燕林，郭伦发，王新桂，张怡彬，秦洪波(580)

责任编辑　蒋巧媛　李　莉　周翠鸣
责任校对　李　莉　蒋巧媛　邓斯丽　王登惠　周翠鸣
英文编辑/校对　李　莉　蒋巧媛　王登惠　邓斯丽　周翠鸣
封面/版式设计　蒋巧媛　李　莉　王登惠　邓斯丽　周翠鸣

期刊基本参数：CN 45-1134/Q * 1981 * m * A4 * 182 * zh+en * P * ￥45.00 * 1200 * 17 * 2023-3

封面说明：在桂西南喀斯特季节性雨林中，包含大量喀斯特专性植物和典型热带性植物。为适应喀斯特峰丛洼地地貌不同生境条件，植物生长在不同地貌部位，植物的叶片结构、生理功能、生态习性等具有规律性差异。山顶区域优势种为毛叶铁榄、黄梨木（*Boniodendron minus*）等喀斯特专性植物，乔木树种相对矮小，具耐旱性；中坡区域优势种为金丝李、蚬木（*Excentrodendron tonkinense*）等热带喀斯特标志植物，植物根系发达，具有在岩石缝隙扎根生长的特性；洼地区域优势种为中国无忧花、望天树（*Parashorea chinensis*）等典型热带区系植物，乔木树种高大，具喜湿热等热带雨林植物特征。



照片示：广西弄岗喀斯特季节性雨林 3 种典型植物。**1**. 金丝李；**2**. 中国无忧花；**3**. 金丝李的花；**4**. 中国无忧花的花；**5**. 毛叶铁榄。封面照片由王斌、刘晟源提供。（相关内容详见本期正文 415~428 页董燕平等的文章。）

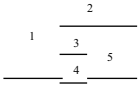
GUIHAIA **Mar. 2023 Vol. 43 No. 3**
(Monthly)

CONTENTS

Special Issue: Karst and Karst Tiankeng Plant Research

Analysis of fungal communities in roots and root-associated soil of *Nervilia fordii* from karst areas of Guangxi ····· TAN Xiaoming, YANG Xinfeng, SUN Xueping, ZHOU Yaqin, HU Shiyi, YUAN Changge, SHI Zhongheng(405)
Leaf micromorphological, photosynthetic physiological characteristics and their ecological adaptability of dominant tree species in a karst seasonal rain forest in Guangxi, China ····· DONG Yanping, WANG Bin, WEI Yulian, HE Feng, LU Fang, LI Dongxing, HUANG Fuzhao, GUO Yili, XIANG Wusheng, LI Xiankun(415)
Prediction of potential suitable areas for endangered karst obligate plant *Excentrodendron tonkinense* in China ····· WEI Yulian, WANG Bin, LI Dongxing, LU Fang, HUANG Fuzhao, LI Jianxing, HE Feng, XIANG Wusheng, CHEN Ting, LI Xiankun(429)
Difference in calcium speciation in leaves of golden *Camellia* species from calcareous soil and acidic soil habitats ····· ZHU Xianliang, TANG Jianmin, TAO Ying, QIN Huizhen, LIU Kehui, WEI Xiao, CHAI Shengfeng(442)
Characteristics of soil seed banks of different plant communities and their relationships with soil nutrients in karst desertification area, North Guangxi, China ····· LI Jiaqi, LI Yufei, WANG Xiaojing, LI Jianxing, WEN Shujun, HUANG Fuzhao, TAN Yanfang, LU Shuhua, LU Fang, CHEN Ting, GUO Yili(452)
Relationship between plant leaf functional traits and soil factors at different succession stages in karst forest of Maolan ····· WU Taohong, LONG Cuiling, XIONG Ling, LI Juan, LIU Qi(463)
Influence of topographic factors on plant diversity and spatial distribution of karst around FAST ····· ZHANG Ting, ZHANG Jianli, YANG Tao, ZHANG Chen, PU Lihua, ZHAO Weiquan(473)
Relationship between aboveground biomass and environmental factors of typical karst secondary forest in Tianlong Mountain, central Guizhou ··· YE Tianmu, RONG Li, WANG Mengjie, LI Xuan, YANG Wensong, WANG Qi(484)
Differences and correlations in leaf functional traits of woody plants in different microhabitats of Shenmu Tiankeng ····· YU Linlan, LUO Yixing, XUE Yuegui, AN Xiaofei, HUANG Gui, LIU Xinyu, CHEN Ming(494)
Relationships among species diversity and soil enzyme activities and nutrient contents in tiankeng forests, Guangxi ····· AN Xiaofei, YU Linlan, CHEN Ming, LIU Xinyu, HUANG Gui, HUANG Linjuan, XUE Yuegui(504)
Analysis of nutritional components in different parts of *Malania oleifera* ····· YANG Yishan, TANG Jianmin, SUN Feifei, QIN Huizhen, JIANG Yunsheng, WEI Xiao, ZOU Rong(515)
Spatial distribution pattern and correlation analysis of *Cyclobalanopsis glauca* dominant population in karst hills of Guilin ····· PAN Yuanfang, ZHUO Wenhua, JIANG Yong, LIANG Shichu, LI Lixiang(527)
Variation and correlation of photosynthetic traits of eight adaptive plants in karst region of Southwest Guangxi ····· PANG Shilong, OU Zhiyang, YE Sijin, WU Ziyuan, SHEN Wenhui, HE Feng, LU Guodao(536)
Responses of arbuscular mycorrhizal fungi colonization rate to slope position and shrub species in karst slopes ····· CHEN Meifeng, WANG Zhongcheng, JIANG Nannan, ZHENG Shengmeng, HU Yajun, CHEN Xiangbi, HE Xunyang(547)
New records of angiosperms in Guangxi ····· LI Xiong, LI Man, WU Wanghui, QIN Yonghua, LUO Kaiwen, WANG Shuangling(557)
Drivers of the leaf habit ratio and phylogenetic diversities of woody plants in the secondary karst forests in Puding, Guizhou ····· MAO Yanjiao, XIAO Zibo, DENG Wei, ZHANG Chao, TANG Xiaoxin, JIN Yi(569)
Seed germination characteristics of *Corydalis saxicola* ····· PAN Yanlin, GUO Lunfa, WANG Xingui, ZHANG Yibin, QIN Hongbo(580)

Cover images: Three species of typical plants in Guangxi Nonggang karst seasonal forest. **1**. *Garcinia paucinervis*; **2**. *Saraca dives*; **3**. A flower of the *Garcinia paucinervis*; **4**. A flower of the *Saraca dives*; **5**. *Sinosideroxylon pedunculatum* var. *pubifolium*. Cover images are provided by WANG Bin and LIU Shengyuan. For details, please see the text by DONG Yanping et al. on pages 415-428.



广西植物 Guihaia Mar. 2023, 43(3): 405-414 http://www.guihaia-journal.com

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202108021

谭小明, 杨鑫凤, 孙雪萍, 等, 2023. 广西喀斯特地区毛唇芋兰根内与根际土壤真菌群落组成分析 [J]. 广西植物, 43(3): 405-414.

TAN XM, YANG XF, SUN XP, et al., 2023. Analysis of fungal communities in roots and root-associated soil of *Nervilia fordii* from karst areas of Guangxi [J]. Guihaia, 43(3): 405-414.

广西喀斯特地区毛唇芋兰根内与根际土壤真菌群落组成分析

谭小明[1], 杨鑫凤[1], 孙雪萍[1], 周雅琴[1,2*], 胡世一[1], 袁长格[1], 石忠衡[1]

(1. 广西中医药大学, 南宁 530200; 2. 广西药用植物园, 南宁 530023)

摘 要: 为探索兰科(Orchidaceae)植物毛唇芋兰(*Nervilia fordii*)根内和根际土壤真菌群落多样性,该研究采用 Illumina MiSeq 高通量测序技术,分析了大新(DX)和龙州(LZ)两个样地(简称两地)毛唇芋兰根内和根际土壤的真菌组成。结果表明:(1)两地的毛唇芋兰根内和根际土壤真菌多样性很丰富,根际土壤真菌多样性均高于根内,主根的真菌多样性高于走茎。(2)通过测序共获得有效序列 118 040 条,207 个可操作分类单元(OTUs)涉及 8 门 19 纲 42 目 86 科 123 属。(3)担子菌门(Basidiomycota)真菌是两地毛唇芋兰根内真菌的共同优势菌群,涉及胶膜菌科(Tulasnellaceae)、Trimorphomycetaceae、角担菌科(Ceratobasidiaceae)、马拉色菌科(Malasseziaceae)和小皮伞科(Marasmiaceae)等,其中优势科和优势属分别是胶膜菌科(75%)和瘤菌根菌属(*Epulorhiza*)(56%),而土壤中的优势菌属则是镰刀菌属(*Fusarium*)。综上认为,毛唇芋兰根内与根际土壤中的优势菌群既差异显著也存在一些共同的 OTUs,同时该研究结果暗示 *Epulorhiza* 真菌可能对毛唇芋兰种子萌发和种苗生长发育产生至关重要的影响。

关键词: 毛唇芋兰, 菌根真菌, 高通量测序, 真菌多样性, FUNGuild

中图分类号: Q948.15 **文献标识码**: A **文章编号**: 1000-3142(2023)03-0405-10

Analysis of fungal communities in roots and root-associated soil of *Nervilia fordii* from karst areas of Guangxi

TAN Xiaoming[1], YANG Xinfeng[1], SUN Xueping[1], ZHOU Yaqin[1,2*], HU Shiyi[1], YUAN Changge[1], SHI Zhongheng[1]

(1. *Guangxi University of Chinese Medicine*, Nanning, 530200, China; 2. *Guangxi Botanical Garden of Medicinal Plant*, Nanning, 530023, China)

Abstract: To explore the fungal community diversity in the roots of *Nervilia fordii* as well as in the root-associated soil, we collected the terrestrial orchids grown in Daxin (DX) County and Longzhou (LZ) County of the karst areas in Guangxi

收稿日期: 2022-02-28

基金项目: 国家自然科学基金(31860128); 广西自然科学基金(2019GXNSFDA245017); 广西中医药大学大学生创新创业训练计划项目(202010600176; S2021110600121); 2022 年广西中医药科技成果转化与应用协同创新中心项目(0502200903); 广西壮瑶药重点实验室(桂科基字[2014]32 号)。

第一作者: 谭小明(1979-),博士,研究员,主要从事珍稀药用植物和药用真菌资源研究与利用,(E-mail)txm1978@126.com。

* **通信作者**: 周雅琴,副主任药师,主要从事药用植物内生真菌活性成分研究,(E-mail) zhouyaqin2009@126.com。

Zhuang Autonomous Region, China as well as the root-associated soil, respectively. We analyzed the composition of fungal communities in the roots and the root-associated soil by taking the Illumina MiSeq high-throughput sequencing technology. The results were as follows: (1)The fungal diversity in the roots and root-associated soil of DX and LZ were very rich. In addition, the diversity of fungi in root-associated soil was higher than that in roots, and the fungal diversity in the taproot was higher than that in walking stem. (2) A total of 118 040 valid sequences and 207 operational taxonomic unites (OTUs) were obtained. The BLAST results showed that these OUTs involved 8 phyla, 19 classes, 42 orders, 86 families and 123 genera. (3) The dominant fungal communities in roots of two areas (DX and LZ) both were Basidiomycota including Tulasnellaceae, Trimorphomycetaceae, Ceratobasidiaceae and Malasseziaceae as well as Marasmiaceae. Among them, Tulasnellaceae (75%) and *Epulorhiza* (Sexual type: *Tulasnella*) (56%) were the dominant family and genus, respectively. However, *Fusarium* was the dominant fungal genus in the root-associated soil. In conclusion, there is a significant difference in fungal communities between roots and root-associated soil, but there is some common OTUs. More importantly, our results also suggest that these fungi species belonging to *Epulorhiza* may play an important effect on the seed germination and seedling growth of *Nervilia fordii* grown in the karst area of Guangxi.

Key words: *Nervilia fordii*, mycorrhizal fungi, high-throughput sequencing, fungal diversity, FUNGuild

毛唇芋兰(*Nervilia fordii*)为兰科(Orchidaceae)狭域分布植物,又名青天葵、独脚莲、珍珠叶等,主要分布于我国广西、广东、福建等地(梁永枢等,2017)。其干燥叶或全株具有清热、润肺止咳、解毒散瘀等功效,其中对小儿咳嗽的治疗效果尤其明显,同时也是备受港台地区民众喜欢的一种高级菜,因而广受关注(梅全喜,2008;邱莉等,2011;Huang et al.,2012)。然而,由于栖息地受到果农开垦的严重破坏,加之种子自然条件下萌发率低,致使毛唇芋兰野生资源濒临枯竭,因此极大地限制了野生毛唇芋兰种群的扩展和生存。有研究表明,适宜的菌根真菌对兰科植物种子萌发和种苗生长发育产生重要的影响(Rasmussen & Rasmussen,2009;Fay,2016;陈艳红等,2017)。兰科植物根际土壤中的真菌可以通过根系进入兰科植物根细胞中定殖,进而与宿主植物形成共生关系(McCormick et al.,2016;Waud et al.,2016)。然而,目前对于根际土壤真菌的组成与兰科植物毛唇芋兰根内菌根真菌的相关性仍然不明确。因此,研究毛唇芋兰根中和根际土壤中真菌的组成和相关性,对于筛选和利用有效菌根真菌实现毛唇芋兰野生种群恢复和资源可持续利用具有重要意义。

McCormick 等(2016)研究表明,地生型兰科植物种子萌发的栖息地更容易发现特异性共生真菌,其丰度与成年兰科植物的距离呈一定的正相关;有的兰科植物根内真菌在土壤中普遍存在,这种特异性真菌更有助于兰科植物的生长(Waud et al.,2012)。兰科植物根内真菌群落和根际土壤中的真菌群落差异显著,并且这两种真菌群落在一定程度上是相互独立的,菌根真菌的种类和丰度与根际土壤中菌根真菌的种类与丰度无明显联系(蒋玉玲等,2019)。除了担子菌类菌根真菌以外,镰刀菌属(*Fusarium*)真菌还是地生兰根中和根际土壤中的特异性优势菌群(王晓国等,2021)。基于上述兰科植物菌根的研究现状,本文首次以我国广西喀斯特地区龙州和大新两个点为研究区域,以分布于该地区的野生毛唇芋兰为研究对象,采用 Illumina MiSeq 高通量测序技术方法,通过分析该区域内两个样地毛唇芋兰根系共生真菌和根际土壤真菌的组成及差异,拟探讨以下问题:(1)喀斯特地区毛唇芋兰根部内生真菌及其根际土壤真菌在分子水平上区系组成以及优势内生真菌类群;(2)两地毛唇芋兰根系共生真菌组成存在差异及其形成原因。本研究结果对于今后系统研究广西喀斯特地区毛唇芋兰菌根真菌资源,以及采用菌根技术实现毛唇芋兰种子伴菌萌发及地生型兰科药用植物的资源保护具有重要的参考意义。

1 材料与方法

1.1 材料和处理

毛唇芋兰植株与土壤样本于 2020 年 10 月 7 日从广西壮族自治区崇左市龙州县(106°67′ E、22°52′ N,海拔 333 m)和大新县(107°05′ E、22°81′ N,海拔 311 m)采集。选取毛唇芋兰健康植株,整株挖出并带根际土放入自封袋中,12 h 内

将样品带回广西中医药大学仙葫校区的实验室，随即在流水下冲洗干净根表杂质，使用滤纸吸干根表水分后，迅速采用液氮急冻，之后置于-80 ℃冰箱中保存，备用。

根际土壤采自毛唇芋兰根系表面 0~1 cm 范围内的土层，将采集的土壤置于无菌离心管中，编号分别为 DXTR（大新土壤）和 LZTR（龙州土壤）；分别取大新毛唇芋兰和龙州毛唇芋兰的主根、走茎（各 3 个重复）置于无菌离心管中，编号为 DXZG（-1，-2，-3）、DXZJ（-1，-2，-3）、LZZG（-1，-2，-3）、LZZJ（-1，-2，-3）。

1.2 样品基因组 DNA 的提取和分析

样品经冷链送至广州基迪奥生物科技有限公司，进行 DNA 的提取和 ITS rDNA 的测序分析；采用带有 barcode 的特异引物扩增 ITS 的 ITS1 plant 区（引物序列分别为 ITS1 F KYO2：5′-TAGAGGAAGTAAAAGTCGTAA-3′ 和 ITS86R：5′-TTCAAAGATTCGATGATTCAC-3′）；将纯化后的 PCR 产物（即扩增子）连接测序接头，构建测序文库，上机进行 Illumina MiSeq 高通量测序，并进行相应的信息分析。

1.3 数据处理和分析

过滤低质量 Reads，将双端 Reads 拼接为 Tag，对 Tag 进行低质量过滤，得到的数据称为 Clean Tag；使用 Usearch 软件进行聚类（Schloss et al.，2009），去除聚类过程中检测到的嵌合体 Tag，按照 97%相似性进行可操作分类单元（operational taxonomic unit，OTU）聚类分析，获得 OTU 后，基于 Effective Tag 进行 OTU 丰度统计。利用 R 语言 vegan 包进行维恩图分析（Oktalira et al.，2019）和使用 Qiime 软件（Schloss et al.，2009）进行 alpha 多样性指数，包括物种数（Sobs）、香农指数（Shannon 指数）、辛普森指数（Simpson 指数）、丰富度指数（Chao 1 指数）、基于丰度的覆盖估计值（Ace 指数）、谱系多样性指数（Pd 指数）及覆盖率（Good’s coverage）分析；同时，采用统计学方法进行差异特征发现和显著性检验。

2　结果与分析

2.1 测序结果分析

通过对大新县和龙州县的野生毛唇芋兰主根和走茎及根际土壤共 14 个样品的真菌 rDNA 基因 ITS1 区域进行高通量测序。测序结果表明，质控后每个样品的测序标签数均超过110 000条（表 1）；以测序数据量对应 OTU 数量构建的稀释曲线趋向平坦（图 1），说明测序数据量能够覆盖样品中绝大多数真菌种类，测序数据量合理。每个样品的覆盖率均达到 0.999（表 1），说明样本中有序列没有被测出的概率极低，测序深度合格。

Chao 1 指数和 Ace 指数用于评定样品中群落的丰富度；香农指数则可反映出群落分布多样性，其受到样品群落中物种丰富度以及物种均匀度的影响（庞美霞等，2021）。大新主根（DXZG）Chao 1 指数、Ace 指数和香农指数分别为 302.67±7.23、316.04±3.41、1.10±0.23（图 2：A），龙州主根（LZZG）Chao 1 指数、Ace 指数和香农指数分别为 212.72±143.99、215.14±145.47、2.23±0.15。龙州主根群体中反应群落多样性变化的香农指数（$P=0.003\ 5$）显著性上升（图 2：A），而表征物种丰度的 Chao 1 指数（$P>0.05$）和 Ace 指数（$P>0.05$）相较于大新主根群体均有所下降但无明显差异。大新走茎（DXZJ）Chao 1 指数、Ace 指数和香农指数分别为 205.41±113.57、210.70±118.47、0.72±0.25（图 2：B），龙州走茎（LZZJ）Chao 1 指数、Ace 指数和香农指数分别为 209.37±47.62、212.68±73.34、0.69±0.11（图 2：B）。由此可见，龙州走茎的真菌物种丰度及多样性低于大新走茎组，但差异不显著（$P>0.05$）。

2.2 根系共生真菌多样性及相关性分析

从毛唇芋兰 2 个根际土壤（DXTR、LZTR）样品、6 个走茎（DXZJ、LZZJ）样品和 6 个主根（DXZG、LZZG）样品内检测到大量 OTU。首先，不同土壤样品分析结果表明，DXTR 共获得 411 个 OTU，多于 LZTR 中的 OTU 数量 406；DXTR 的真菌香农指数、辛普森指数、Chao 1 指数以及 Pd 指数均略高于 LZTR（表 1），说明大新毛唇芋兰根际土壤真菌群落在丰富度和多样性上均高于龙州毛唇芋兰。另外，OTUs-Venn 图能够直观反映样本间相同及其独特的 OTU。DXTR 与 LZTR 真菌 OTUs-Venn 图如图 3 所示，2 个土壤样本中共获得 705 个 OTU，它们之间共有的 OTU 为 112 个，DXTR 特有 OTU 为 299 个，LZTR 特有 OTU 为 294 个。因此，综合 Alpha 多样性指数及 OTUs-Venn 图发现，大新和龙州的毛唇芋兰根际土壤真菌的组成均较为丰富，但它们在真菌的组成、结构和相对丰度上存在一定的差异。

表 1 毛唇芋兰(大新和龙州)菌根及其根际土壤真菌 Alpha 多样性指数统计

Table 1 Alpha diversity index of fungi in mycorrhiza and rhizosphere soil in *Nervilia fordii* from DX and LZ

分组 Group	标签数 Number of tags		物种数 Sobs	香农指数 Shannon index	辛普森指数 Simpson index	丰富度指数 Chao 1 index	覆盖率 Good's coverage	谱系多样性指数 Pd index
大新土壤 DXTR	110 910		411	5.835 213	0.955 921	423	0.999 781	111.510 6
大新主根 DXZG	DXZG-1	123 381	236.666 7	1.099 869	0.306 31	302.674	0.999 356	67.214 21
	DXZG-2	123 304						
	DXZG-3	113 326						
大新走茎 DXZJ	DXZJ-1	117 328	151.333 3	0.721 995	0.191 384	205.412 7	0.999 541	47.357 01
	DXZJ-2	126 729						
	DXZJ-3	114 675						
龙州土壤 LZTR	114 080		406	4.504 149	0.911 623	421.529 4	0.999 708	108.089 5
龙州主根 LZZG	LZZG-1	112 879	158	2.231 666	0.572 118	212.717 7	0.999 598	49.484 16
	LZZG-2	121 543						
	LZZG-3	124 861						
龙州走茎 LZZJ	LZZJ-1	115 979	151.333 3	0.686 55	0.148 323	209.374 5	0.999 599	45.784 53
	LZZJ-2	118 005						
	LZZJ-3	115 565						

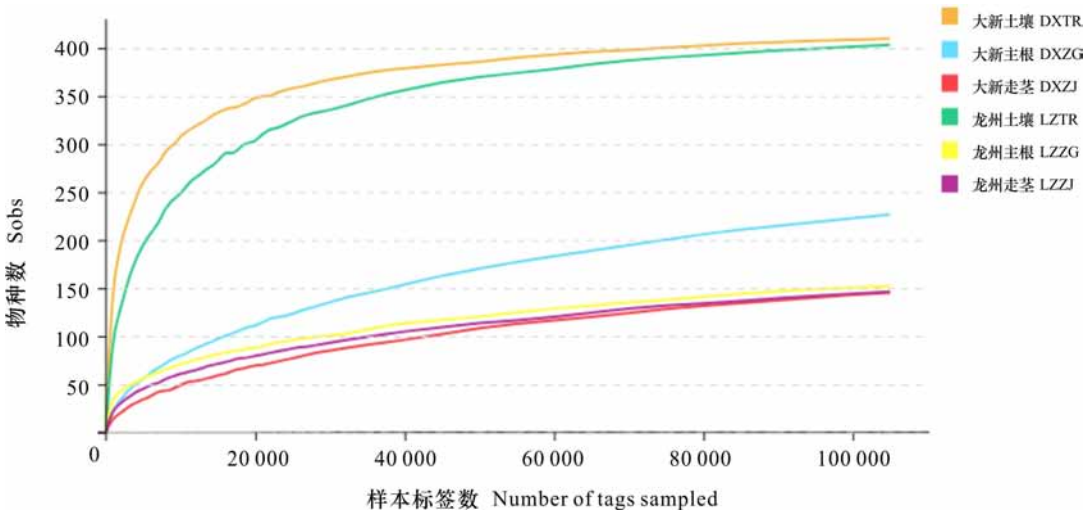


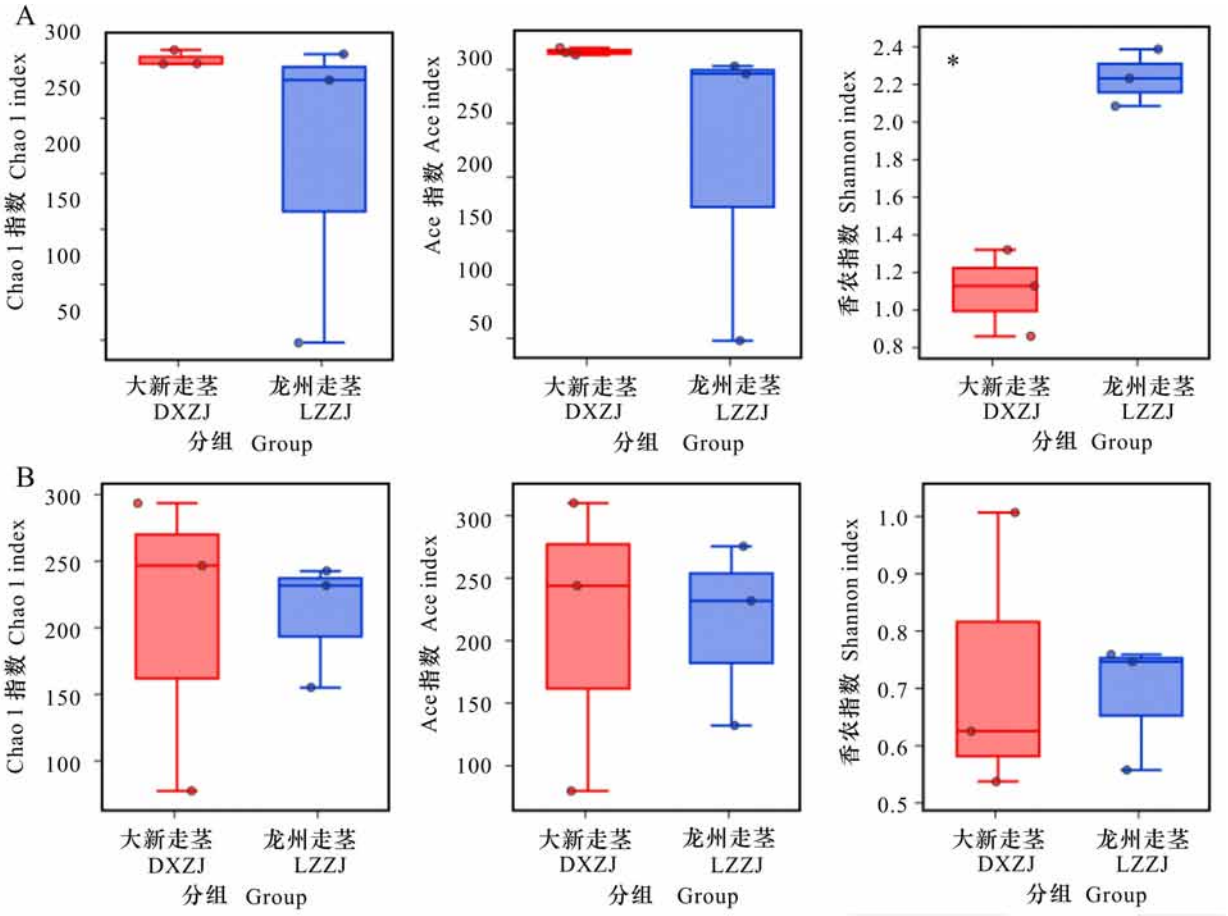
图 1 毛唇芋兰(大新和龙州)菌根及根际土壤真菌高通量测序稀释性曲线

Fig. 1 High-throughput sequencing dilution curve of mycorrhiza and rhizosphere soil fungi in *Nervilia fordii* from DX and LZ

DXZJ 与 DXZG、LZZJ 与 LZZG 真菌 OTUs-Venn 图(图 4)显示,龙州毛唇芋兰根系样品共获得 221 个 OTU,其中走茎和主根共有 126 个 OTU,主根特有 OTU 为 59 个,走茎特有 OTU 为 36 个;大新毛唇芋兰根系样品共获得 289 个 OTU,其中走茎和主根共有 OTU 为 113 个,主根特有 OTU 为 109 个,走茎特有 OTU 为 67 个。综合 Alpha 多样性指数结果(表 1)发现,大新毛唇芋兰与龙州毛唇芋兰在青天葵根系共生真菌组成中均较为丰富,但在主根组的真菌部位组成、结构及相对丰度上均比走茎组更高。

2.3 根系及其根际土壤真菌群落结构组成

从毛唇芋兰的根系及其根际土壤中获得有效序列 118 040 条,可操作分类单元 207 个,分属于 8



＊表示不同组间差异显著（$P \leqslant 0.05$）。

＊ means significant difference at 0.05 level between different groups.

图 2　毛唇芋兰大新主根（DXZG）和龙州主根（LZZG）组（A）、大新走茎（DXZJ）和龙州走茎（LZZJ）组（B）之间 Alpha 多样性指数的变化

Fig. 2　Variation of alpha diversity index in DXZG and LZZG groups (**A**), DXZJ and LZZJ groups (**B**) in *Nervilia fordii*

门 19 纲 42 目 86 科 123 属。以丰度均值排名 Top10 的物种作为主要分析对象，其他已知物种归为 others，未知物种标记为 unclassified；基于门、纲、目、科、属、种分类水平，分析不同样品组中真菌群落结构的变化。由图 2 可知，在不同的分类水平上，广西喀斯特地区两个不同产地之间供试样品中真菌群落结构存在差异。

从门一级分类水平上分析，毛唇芋兰根系与其根际土壤 14 个样本中共检测到的真菌涉及 8 个门（图 5：A），分别为担子菌门（Basidiomycota）、子囊菌门（Ascomycota）、球囊菌门（Glomeromycota）、被孢霉门（Mortierellomycota）、梳霉门（Kickxellomycota）、毛霉菌门（Mucoromycota）、壶菌门（Chytridiomycota）、虫囊霉门（Entomophthoromycota），未鉴定出来的序列（unclassified）占比为 18.24%。毛唇芋兰根系内生真菌主要分布于担子菌门（占 76%），在 DXZG、LZZG、DXZJ、LZZJ 中占比分别为 66.89%、78.68%、97.03%、96.39%；其次分布于子囊菌门（占 10%），占比分别为 1.90%、14.58%、0.74%和 2.52%。子囊菌门在 DXZJ 与 DXZG、LZZJ 间的物种丰度均值均存在显著差异（$P = 0.02, 0.02$）；LZZG 与 DXZG 物种丰度均值存在显著差异的真菌门为被孢霉门（$P = 0.01$）；LZZJ 与 LZZG 物种丰度均值存在显著差异的真菌门为担子菌门（$P = 0.02$）。大新和龙州的根际土壤中优势菌门组成与含量存在显著差异，前者的优势菌门为子囊菌门（59.34%），后者的优势菌门为担子菌门（36.63%）。

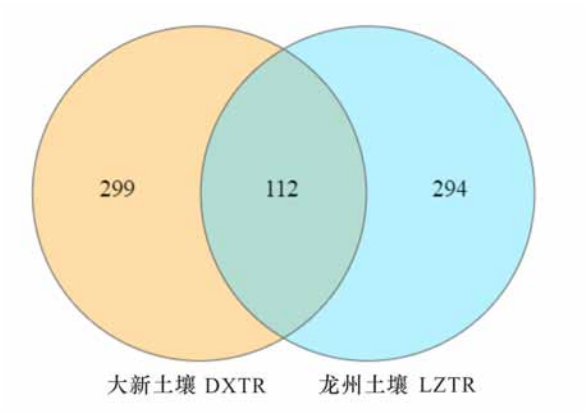


图 3 毛唇芋兰(大新和龙州)根际土壤真菌 OTUs 分布 Venn 图

Fig. 3 Venn diagram of OTUs distribution of fungi in rhizospheric soil samples in *Nervilia fordii* from DX and LZ

从纲一级分类水平上分析,毛唇芋兰根系及其根际土壤中优势真菌群落主要包括伞菌纲(Agaricomycetes)(总占比 58%)、粪壳菌纲(Sordariomycetes)(总占比 5%)、银耳纲(Tremellomycetes)(总占比 3%)、散囊菌纲(Eurotiomycetes)(总占比 1%)、古菌根菌纲(Archaeorhizomycetes)、马拉色菌纲(Malasseziomycetes)、座囊菌纲(Dothideomycetes)、球囊菌纲(Glomeromycetes)、酵母纲(Saccharomycetes)(图 5:B)。unclassified 序列占比为 34.90%,others 序列占比为 0.35%。伞菌纲、粪壳菌纲、银耳纲、散囊菌纲和古菌根菌纲在 DXTR 中的占比分别为 6.74%、29.85%、0.07%、6.57%和 12.79%,在 DXZG 中的占比分别为 38.85%、

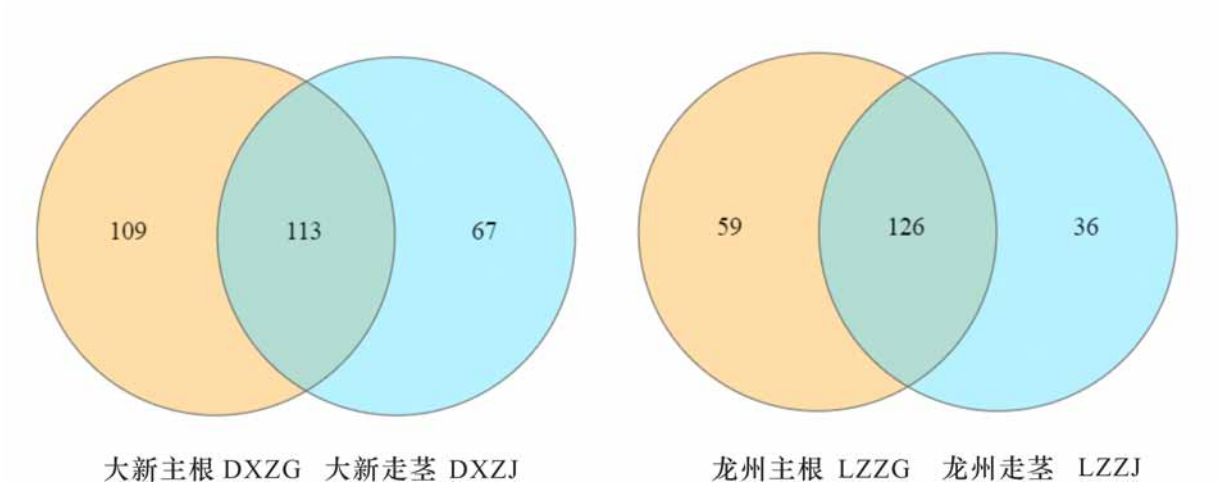


图 4 毛唇芋兰(大新和龙州)根系共生真菌 OTUs 分布 Venn 图

Fig. 4 Venn diagram of OTUs distribution of root symbiotic fungi in *Nervilia fordii* from DX and LZ

1.11%、1.38%、0.25%和 0.18%,在 DXZJ 中的占比分别为 60.43%、0.25%、1.04%、0.14%和 0.05%;在 LZTR 中的占比分别为 28.52%、6.12%、0.67%、0.59%和 0.002%,在 LZZG 中的占比分别为 66.24%、9.66%、9.66%、1.77%和 0.001%,在 LZZJ 中的占比分别为 93.20%、0.51%、0.32%、0.87%和 0.0003%。各真菌纲在不同产地毛唇芋兰根际土壤中所占比例存在显著差异($P<0.05$)。在根系样品之间真菌组成及比例存在差异,其中 LZZJ 与 LZZG 物种丰度均值均存在显著差异的真菌纲为伞菌纲($P=0.03$),DXZG 与 LZZG 物种丰度均值均存在显著差异的真菌纲为古菌根菌纲($P=0.01$)和马拉色菌纲($P=0.01$)。

从目一级分类水平上分析(图 5:C),主要包括鸡油菌目(Cantharellales)(占比 57%)、银耳目(Tremellales)(占比 3%)、肉座菌目(Hypocreales)(占比 2%)、散囊菌目(Eurotiales)(占比 1%)、古菌根菌目(Archaeorhizomycetales)、马拉色菌目(Malasseziales)、小丛壳目(Glomerellales)、粪壳菌目(Sordariales)、伞菌目(Agaricales)、煤炱目(Capnodiales)。

从科一级分类水平上分析(图 5:D),胶膜菌科(Tulasnellaceae)占担子菌的 75%,此外,还有少数属于 Trimorphomycetaceae、角担菌科(Ceratobasi-

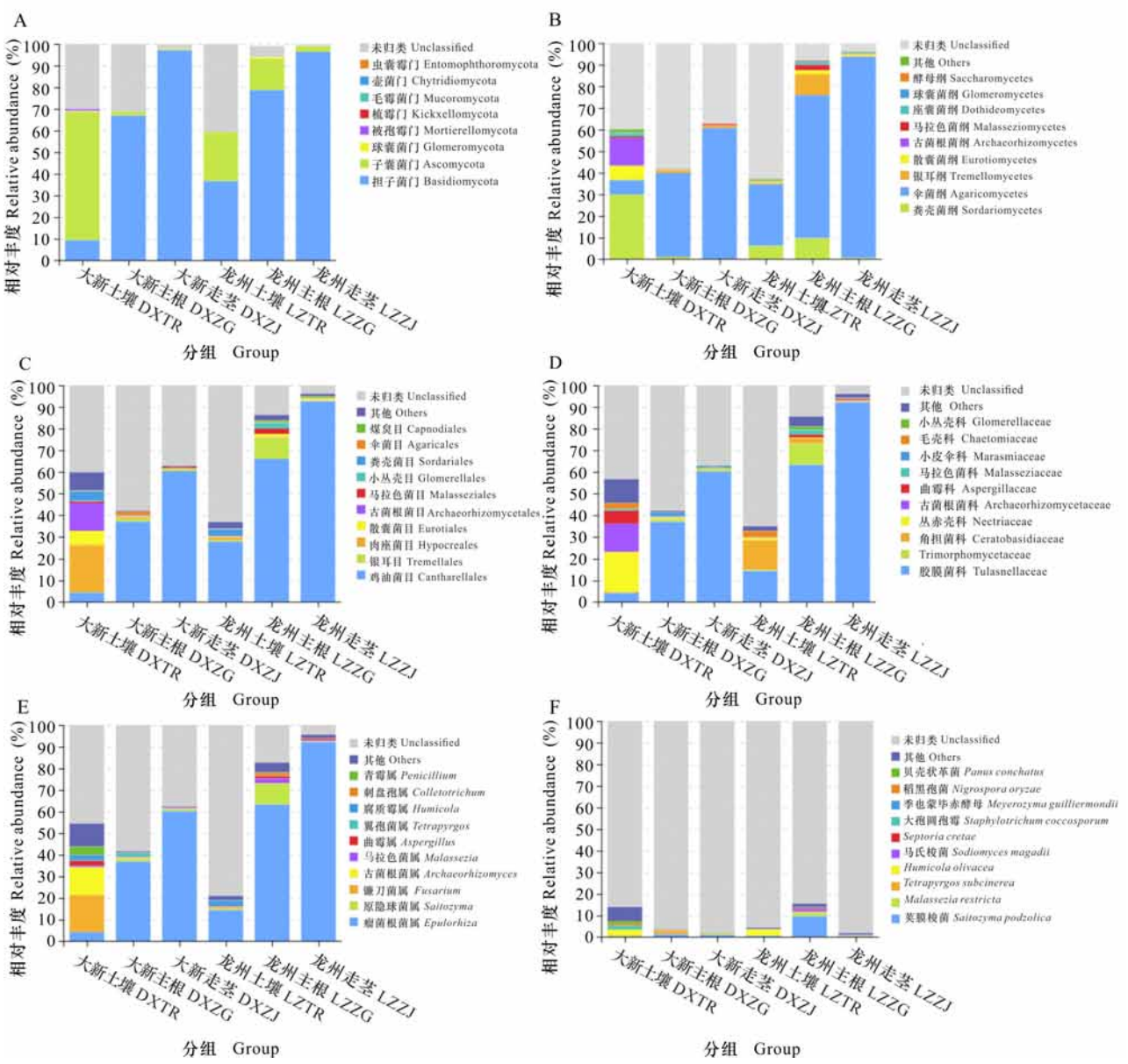


图 5　毛唇芋兰(大新和龙州)根系及根际土壤中真菌基于门(A)、纲(B)、目(C)、科(D)、属(E)和种(F)分类水平上的分布

Fig. 5　Fungal classification atphylum (**A**), class (**B**), order (**C**), family (**D**), genus (**E**) and species (**F**) levels in different root system and rhizospheric soil in *Nervilia fordii* samples from DX and LZ

diaceae)、马拉色菌科(Malasseziaceae)、小皮伞科(Marasmiaceae)等;子囊菌主要包含丛赤壳科(Nectriaceae)、古菌根菌科(Archaeorhizomycetaceae)、曲霉科(Aspergillaceae)、毛壳科(Chaetomiaceae)、小丛壳科(Glomerellaceae)等。

从属一级分类水平上分析(图 5:E),主要包括瘤菌根菌属(*Epulorhiza*)、原隐球菌属(*Saitozyma*)、镰刀菌属(*Fusarium*)、古菌根菌属(*Archaeorhizomyces*)、马拉色菌属(*Malassezia*)、曲霉属(*Aspergillus*)、翼孢菌属(*Tetrapyrgos*)、腐质霉属(*Humicola*)、刺盘孢属(*Colletotrichum*)、青霉属(*Penicillium*)。根际土中显著优势真菌菌种为镰刀属(*Fusarium*)。毛唇芋兰根茎的优势菌群均为瘤菌根菌属(*Epulorhiza*)真菌,在所分离真菌中占

比高达 56%,并且在根际土壤中该属真菌含量也很高,在大新土壤和龙州土壤中的占比分别为 4%和 14%。

从种一级分类水平上分析(图 5:F),主要包含贝壳状革菌(*Panus conchatus*)、稻黑孢菌(*Nigrospora oryzae*)、季也蒙毕赤酵母(*Meyerozyma guilliermondii*)、大孢圆孢霉(*Staphylotrichum coccosporum*)、*Septoria cretae*、马氏梭菌(*Sodiomyces magadii*)、*Humicola olivacea*、*Tetrapyrgos subcinerea*、*Malassezia restricta*、荚膜梭菌(*Saitozyma podzolica*)等。

总之,不同分类层级的真菌群落在两地根际土壤中,它们在真菌的组成、结构及相对丰度上存在一定的差异,并且两地不同根系之间也存在一定差异,主根在真菌的组成、结构及相对丰度上均比走茎更高。

3 讨论与结论

本研究基于高通量测序技术,比较分析了广西喀斯特地区的地生型兰科植物毛唇芋兰根系及其根际土壤中真菌菌落结构,结果发现瘤菌根菌属(有性型为胶膜菌属)真菌是大新与龙州两个样地的毛唇芋兰根中绝对优势菌群。Jacquemyn 等(2011)研究认为,地生兰的种子成熟后落入土壤中经历长时间的发育,在此期间依赖共生真菌提供稳定、持久的 C 源。因此,各地的地生兰往往与菌根真菌形成高特异性的菌根关系,表现为大多数地生兰均与胶膜菌属菌群共生,如竹叶兰属(*Arundina*)植物(Meng et al., 2019)、杓兰属(*Cypripedium*)植物(Yuan et al.,2010)等地生兰的优势共生菌群主要是胶膜菌属菌群。更为重要的是,胶膜菌不仅是兰科植物菌根真菌区系组成中的绝对优势类群,还是一类重要的兰科植物共生萌发真菌(Rafter et al.,2016;陈娟等,2017)。因此,瘤菌根菌属菌群可能在毛唇芋兰种子萌发和球茎生长发育过程中起到至关重要的作用,但更多证据还有待真菌共生萌发实验进一步确证。此外,瘤菌根菌属真菌在两地主根中的丰度均比走茎高,这可能与主根生长周期长、走茎生长周期短且侧重于生殖生长的特点有关。

真菌群落的组成和丰度对植物生态系统的功能调节具有重要作用,其中核心真菌组和关键物种的贡献一直是真菌生态学领域的研究热点(熊丹等,2020)。本研究基于 FUNGuild 数据库,对大新和龙州两地的毛唇芋兰根系和根际土壤中真菌的主要 OTU 进行了功能预测分析,结果发现共生型(Symbiotroph)是两地毛唇芋兰主根和走茎中真菌群落最主要的营养类型,相对丰度分别为 63%和 92%(龙州)、36%和 60%(大新),其他营养类型如病理寄生-腐生-共生(Pathotroph-Saprotroph-Symbiotroph)、病理寄生(Pathotroph)和病理寄生-共生(Pathotroph-Symbiotroph)的真菌群落则比较少,相对丰度均少于 2%;两地的根际土壤真菌群落的营养类型基本类似,其中大新病理寄生-腐生-共生的相对丰度占 17%、腐生和共生约占 4%,龙州共生和病理寄生-腐生-共生的相对丰度分别占 14.43%和 13.31%。从功能类型上分析,两地毛唇芋兰均主要由外生菌根(ectomycorrhizal)功能群构成,并且以瘤菌根菌属真菌群为核心真菌组;其他功能群包括未定义腐生菌群(undefined saprotroph)、动物病原菌(animal pathogen)、丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza)、内生菌根-植物病原菌-未定义腐生菌群(Endomycorrhizal-Plant Pathogen-Undefined Saprotroph)等,它们的相对丰度均比较低,这反映了毛唇芋兰根内和根际真菌的多样性。

本研究结果发现,两地毛唇芋兰根际土壤中的 OTU 总数均比根中的高,同时两地根际土壤和根中也存在共同的 OTU。这表明兰科植物根际土壤中的真菌类群要多于根中,并且两地兰科植物根际土壤和根中存在相同的真菌群落。蒋玉玲等(2019)在研究绶草等 9 种兰科植物过程中也发现类似的结果,认为兰科植物根际真菌的组成要比根中真菌的组成更复杂。大新和龙州两地毛唇芋兰根际土壤的优势菌门组成与含量存在显著差异,前者的优势菌门为子囊菌门,后者为担子菌门。在两地毛唇芋兰根中,子囊菌的物种丰度存在显著差异,被孢霉门真菌在 LZZG 与 DXZG 之间的物种丰度存在显著差异,这些结果表明毛唇芋兰根系真菌与根际土壤真菌的组成均很丰富,但它们在不同部位及不同区域之间的真菌组成、结构及相对丰度上存在一定的差异。这种差异与外界环境因子,如海拔高度(徐玲玲等,2019)、土壤湿度、酸碱度及营养条件(Ogura-Tsujita & Yukawa,2008;Bunch et al.,2013;Jacquemyn et al.,2015)和季风气候(马雪亭等,2016)及植被类型

(Lin et al., 2020)等对兰科植物真菌群落组成的影响有关。

总之,高通量测序等现代分子生物学技术为高效、全面分析兰科植物毛唇芋兰根系共生真菌组成提供了有效手段,也为进一步有针对性地分离培养可培养的菌根真菌,用于研究兰科种子共生萌发和菌根共生作用机制等提供了科学参考,这对采用菌根技术解决毛唇芋兰濒危植物资源保护和可持续利用具有非常重要的实践意义。然而,本研究虽然从毛唇芋兰根系和根际土壤中获得大量的序列,但由于 NCBI 数据库比对数据的不足,因此无法全部将这些生物信息解读出来,这对本研究的全面分析产生了一定的干扰,这部分工作还有待进一步完善。

参考文献:

BUNCH WD, COWDEN CC, WURZBURGER N, et al., 2013. Geography and soil chemistry drive the distribution of fungal associations in lady's slipper orchid, *Cypripedium acaule* [J]. Botany, 91(12): 850-856.

CHEN J, MENG ZX, XING YM, et al., 2017. Isolation and identification of endophytic fungi from five medicinal plants species of Orchidaceae [J]. Chin Pharm J, 52(4): 267-271. [陈娟, 孟志霞, 邢咏梅, 等, 2017. 5 种兰科药用植物可培养内生真菌的鉴定及多样性分析 [J]. 中国药学杂志, 52(4): 267-271.]

CHEN YH, XING XK, GUO SX, 2017. Nutritional relationships between orchids and mycorrhizal fungi: a review [J]. Mycosystema, 36(7): 807-819. [陈艳红, 邢晓科, 郭顺星, 2017. 兰科植物与菌根真菌的营养关系 [J]. 菌物学报, 36(7): 807-819.]

CHEN YH, XING XK, GUO SX, 2018. The endophytic fungal community composition of *Gymnadenia conopsea* in Beijing [J]. Mycosystema, 37(1): 35-42. [陈艳红, 邢晓科, 郭顺星, 2018. 北京地区手参内生真菌的区系组成分析 [J]. 菌物学报, 37(1): 35-42.]

FAY MF, 2016. Orchid conservation: further links [J]. Ann Bot, 118(1): 89-91.

FU YJ, ZHANG JL, HOU XQ, 2019. Comparative analysis of fungi diversity in rizospheric and non-rhizospheric soil from *Cypripedium macranthum* estimated via high-throughput sequencing [J]. Acta Agric Boreal-Occident Sin, 28(2): 253-259. [付亚娟, 张江丽, 侯晓强, 2019. 大花杓兰根际与非根际土壤真菌多样性的高通量测序分析 [J]. 西北农业学报, 28(2): 253-259.]

HUANG MQ, XIE YL, LAI XP, et al., 2012. Protection of total flavonoid fraction from *Nervilia fordii* on lipopolysaccharide-induced acute lung injury in rats [J]. Chin Med Mat, 4(4): 287-293.

JACQUEMYN H, BRYS R, WAUD M, et al., 2015. Mycorrhizal networks and coexistence in species-rich orchid communities [J]. New Phytolt, 206(3): 1127-1134.

JACQUEMYN H, MERCKX V, BRYS R, et al., 2011. Analysis of network architecture reveals phylogenetic constraints on mycorrhizal specificity in the genus *Orchis* (Orchidaceae) [J]. New Phytol, 192: 518-528.

JIANG YL, CHEN XH, MIAO Q, et al., 2019. Difference in fungal communities between in roots and in root-associated soil of nine orchids in Liaoning, China [J]. Chin J Plant Ecol, 43(12): 1079-1090. [蒋玉玲, 陈旭辉, 苗青, 等, 2019. 辽宁省 9 种兰科植物根内与根际土壤中真菌群落结构的差异 [J]. 植物生态学报, 43(12): 1079-1090.]

LIANG YS, GONG L, HUANG ZH, et al., 2017. Analysis of global ecological suitability of southern Chinese materia medica herba *Nervilia fordii* [J]. Subtrop Plant Sci, 46(4): 339-342. [梁永枢, 宫璐, 黄志海, 等, 2017. 南药青天葵全球产地生态适宜性分析 [J]. 亚热带植物科学, 46(4): 339-342.]

LIN M, XIONG H, XIANG X, et al., 2020. The effect of plant geographical location and developmental stage on root-associated microbiomes of *Gymnadenia conopsea* [J]. Front Microbiol, 11(1257): 1-17.

MA XT, XING XK, GUO SX, 2016. Correlation between distribution of *Dendrobium chrysotoxum* and mycorrhizal fungal community composition [J]. Mycosystema, 35(7): 814-821. [马雪亭, 邢晓科, 郭顺星, 2016. 鼓槌石斛的地理分布与菌根真菌区系组成的相关性 [J]. 菌物学报, 35(7): 814-821.]

MCCORMICK MK, JACQUEMYN H, 2014. What constrains the distribution of orchid populations? [J]. New Phytol, 202(2): 392-400.

MCCORMICK MK, TAYLOR DL, WHIGHAM DF, et al., 2016. Germination patterns in three terrestrial orchids relate to abundance of mycorrhizal fungi [J]. J Ecol, 104(3): 744-754.

MEI QX, 2008. Advance in the research of chemical constituent pharmacologic action and clinical application of Herba Nerviliae Plicatae [J]. Chin Arch Trad Chin Med, 26(10): 2239-2241. [梅全喜, 2008. 青天葵的化学成分药理作用与临床应用研究进展 [J]. 中华中医药学刊, 26(10): 2239-2241.]

MENG YY, ZHANG WL, SELOSSE MA, et al., 2019. Are fungi from adult orchid roots the best symbionts at germination? A case study [J]. Mycorrhiza, 2019, 29(5):

541-547.

OGURA-TSUJITA Y, YUKAWA T, 2008. High mycorrhizal specificity in a widespread mycoheterotrophic plant, *Eulophia zollingeri* (Orchidaceae) [J]. Am J Bot, 95(1): 93-97.

OKTALIRA FT, WHITEHEAD MR, LINDE CC, 2019. Mycorrhizal specificity in widespread and narrow-range distributed *Caladenia* orchid species [J]. Fungal Ecol, 42(C): e100869.

PANG MX, JIN G, HUANG ZL, et al., 2021. Diversity of fungi associated with *Caulerpa lentillifera* in the South China Sea [J]. Mycosystema, 40(8): 2171-2180. [庞美霞, 金刚, 黄志立, 等, 2021. 南海长茎葡萄蕨藻共附生真菌的多样性 [J]. 菌物学报, 40(8): 2171-2180.]

QIU L, XU LY, MAO JH, et al., 2011. Study advances on chemical constituents from *Nervilia fordii* (Hance) Schltr. and its bioactivities [J]. Lishizhen Med Mat Med Res, 22(9): 2258-2260. [邱莉, 徐灵源, 缪建华, 等, 2011. 青天葵植物化学成分和药理活性研究进展 [J]. 时珍国医国药, 22(9): 2258-2260.]

RAFTER M, YOKOYA K, SCHOFIELD EJ, et al., 2016. Non-specific symbiotic germination of *Cynorkis purpurea* (Thouars) Kraezl., a habitat-specific terrestrial orchid from the Central Highlands of Madagascar [J]. Mycorrhiza, 26(6): 541-552.

RASMUSSEN HN, RASMUSSEN FN, 2009. Orchid mycorrhiza: implications of a mycophagous life style [J]. Oikos, 118(3): 334-345.

SCHLOSS PD, WESTCOTT SL, RYABIN T, et al., 2009. Introducing mothur: open-source, platform-independent, community-supported software for describing and comparing microbial communities [J]. Appl Environ Microbiol, 5(23): 7537-7541.

WANG XG, LI XL, DONG Y, et al., 2021. Difference in fungal communities between in roots and in rhizospheric soil of *Paphiopedilum hirsutissimum* [J]. SW Chin J Agric, 34(4): 762-769. [王晓国, 李秀玲, 董艳, 等, 2021. 带叶兜兰根内与根区土壤的真菌群落组成分析 [J]. 西南农业学报, 34(4): 762-769.]

WAUD M, WIEGAND T, BRYS R, et al., 2016. Nonrandom seedling establishment corresponds with distance-dependent decline in mycorrhizal abundance in two terrestrial orchids [J]. New Phytol, 211(1): 255-264.

XIONG D, OU J, LI LP, et al., 2020. Community composition and ecological function analysis of endophytic fungi in the roots of *Rhododendron simsii* in *Pinus massoniana* forest in central Guizhou [J]. Acta Ecol Sin, 40(4): 1228-1239. [熊丹, 欧静, 李林盼, 等, 2020. 黔中地区马尾松林下杜鹃根部内生真菌群落组成及其生态功能 [J]. 生态学报, 40(4): 1228-1239.]

XU LL, ZHAO MY, LI J, et al., 2019. Correlation between vertical distribution of three *Cypripedium* species and composition of orchid mycorrhizal fungal community [J]. Mycosystema, 38(6): 811-821. [徐玲玲, 赵明阳, 李菁, 等, 2019. 不同海拔的三种杓兰属植物与菌根真菌群落组成相关性 [J]. 菌物学报, 38(6): 811-821.]

YUAN L, YANG ZL, LI SY, et al., 2010. Mycorrhizal specificity, preference, and plasticity of six slipper orchids from South Western China [J]. Mycorrhiza, 20(8): 559-568.

(责任编辑 蒋巧媛 邓斯丽)

广西植物 Guihaia Mar. 2023, 43(3): 415-428 http://www.guihaia-journal.com

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202203031

董燕平, 王斌, 韦玉莲, 等, 2023. 喀斯特季节性雨林优势树种叶片微形态与光合生理特征及其生态适应性 [J]. 广西植物, 43(3): 415-428.

DONG YP, WANG B, WEI YL, et al., 2023. Leaf micromorphological, photosynthetic physiological characteristics and their ecological adaptability of dominant tree species in a karst seasonal rain forest in Guangxi, China [J]. Guihaia, 43(3): 415-428.

喀斯特季节性雨林优势树种叶片微形态与光合生理特征及其生态适应性

董燕平[1,2,3], 王 斌[2,3*], 韦玉莲[1,2,3], 何 凤[2,3,4], 陆 芳[2,3], 李冬兴[2,3], 黄甫昭[2,3], 郭屹立[2,3], 向悟生[2,3], 李先琨[1,2,3]

(1. 广西师范大学 生命科学学院, 广西 桂林 541006; 2. 广西壮族自治区中国科学院 广西植物研究所, 广西喀斯特植物保育与恢复生态学重点实验室, 广西 桂林 541006; 3. 弄岗喀斯特生态系统广西野外科学观测研究站, 广西 崇左 532499; 4. 桂林理工大学 旅游与风景园林学院, 广西 桂林 541006)

摘 要: 为深入理解喀斯特季节性雨林优势树种对异质性生境条件的适应策略,该研究以广西弄岗原生性森林7个优势树种为对象,测定各树种成年个体叶片微形态结构及生长季光合生理特征等指标,探讨树种叶片结构功能对喀斯特峰丛山地异质性生境的响应规律。结果表明:(1)沿喀斯特地貌部位的洼地-中坡-山顶生境梯度,树木的叶片紧密度、栅栏组织厚度、角质层厚度、上表皮厚度等9个微形态指标均呈显著上升趋势,叶片疏松度呈显著下降趋势。(2)沿洼地-中坡-山顶生境梯度,树木的光补偿点、暗呼吸速率、最大蒸腾速率等均呈显著上升趋势,最大水分利用效率、最大胞间CO_2浓度、表观量子效率等均呈显著下降趋势。(3)叶片紧密度与光合能力、蒸腾能力等相关指标则表现为显著正相关,叶片疏松度与这两类指标则表现为显著负相关。综上认为,喀斯特季节性雨林优势树种叶片功能性状存在光合效率和耐旱性之间的权衡,洼地生长的树木具有显著的弱光适应特征,中坡生长的树木表现较广的生境适应范围,山顶分布的树种因受强光、高温和裸岩限制而表现出较强的干旱适应特征以及保守的生态适应策略。

关键词: 喀斯特, 季节性雨林, 生境异质性, 叶片微形态, 光合生理特征, 生态适应

中图分类号: Q948 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2023)03-0415-14

Leaf micromorphological, photosynthetic physiological characteristics and their ecological adaptability of dominant tree species in a karst seasonal rain forest in Guangxi, China

DONG Yanping[1,2,3], WANG Bin[2,3*], WEI Yulian[1,2,3], HE Feng[2,3,4], LU Fang[2,3], LI Dongxing[2,3], HUANG Fuzhao[2,3], GUO Yili[2,3], XIANG Wusheng[2,3], LI Xiankun[1,2,3]

收稿日期: 2022-04-27

基金项目: 国家自然科学基金(32271599, 32260276, 32260286); 广西师范大学珍稀濒危动植物生态与环境保护教育部重点实验室研究基金(ERESEP2021K03)。

第一作者: 董燕平(1995-),硕士研究生,研究方向为植物学,(E-mail)dyp120437@163.com。

*通信作者: 王斌,硕士,助理研究员,主要从事植物生态学研究,(E-mail)wangbinzjcc@qq.com。

(1. *College of Life Sciences*, *Guangxi Normal University*, Guilin 541006, Guangxi, China; 2. *Guangxi Key Laboratory of Plant Conservation and Restoration Ecology in Karst Terrain*, *Guangxi Institute of Botany*, *Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences*, Guilin 541006, Guangxi, China; 3. *Nonggang Karst Ecosystem Observation and Research Station of Guangxi*, Chongzuo 532499, Guangxi, China; 4. *College of Tourism & Landscape Architecture* , *Guilin University of Technology*, Guilin 541006, Guangxi, China)

Abstract: In order to study the adaptive strategies of dominant tree species in a karst seasonal rain forest to heterogeneous habitat conditions, seven dominant tree species in a virgin forest in Nonggang, China, were taken as the research objects. The leaf micromorphological physiological characteristics of adult individuals of each tree species and the photosynthetic indexes of leaves in the growing season of these trees were measured, and the response of leaf structure and function of tree species to heterogeneous habitat in karst peak-cluster mountain was discussed. The results were as follows: (1) Along the karst habitat gradient from valley to hilltop, nine leaf micromorphological indexes, such as leaf compactness, palisade tissue thickness, cuticle thickness, and epicuticle thickness, showed a significant upward trend, while leaf looseness showed a significant downward trend. (2) Along the karst habitat gradient from valley to hilltop, the light compensation points, dark respiration rate, and maximum transpiration rates of these leaves all showed a significant upward trend. However, the maximum water use efficiency, the maximum intercellular CO_2 concentration, and the apparent quantum efficiency showed a significant downward trend. (3) Leaf compactness was positively correlated with photosynthetic and transpiration ability indexes. Leaf looseness was negatively correlated with these two types of indexes. In conclusion, there is a trade-off relationship between photosynthetic efficiency and drought tolerance in leaf functional traits of dominant tree species in the karst seasonal rain forest. Trees distributed in the valley have obvious adaptive characteristics to weak light. Trees distributed on the slope show extensive habitat adaptability. Due to the limitation of strong light, high temperature and exposed rock, the trees distributed on the hilltop show strong drought adaptability and conservative ecological adaptive strategies.

Key words: karst, seasonal rain forest, habitat heterogeneity, leaf micromorphology, photosynthetic physiological characteristics, ecological adaptation.

植物功能性状(functional trait)是指能够响应生存环境变化且影响植物生态功能的植物核心属性(刘晓娟和马克平,2015)。植物功能性状间存在着普遍的权衡(trade-off)关系,也被称为生态策略(ecological strategy),与具体生境条件相适应(Wright et al.,2004;Li et al.,2021)。干旱环境下植物生态策略之一是维持光合作用效率与水力运输安全之间的权衡。前者与植物的光资源竞争能力、固碳能力等密切相关,后者与植物抗旱能力、元素耐受能力等密切相关。叶片是植物进行光合作用和水分运输等生理活动的重要器官(李耀琪和王志恒,2021)。叶片解剖结构性状与植物光合作用效率等密切相关(Tian et al., 2016;李冬林等,2019)。叶片表皮细胞为光进入叶肉提供了窗口,栅栏组织包含大量叶绿体有利于最大化吸收光能,海绵组织具有较大细胞间隙可以改善气体运输。叶片水力安全性状与植物耐旱性密切相关(刘金玉等,2012;潘莹萍和陈亚鹏, 2014)。当水分供应无法满足植物蒸腾时,可能引起叶片水分运输通道坍塌和栓塞,从而威胁叶片水力运输安全。叶片水力安全性状是维持植物叶片水分运输安全的功能性状,涉及植物叶片机械强度和叶脉导管抗坍塌能力等,与叶片硬度、细胞壁厚度、细胞排列紧密度、单位面积叶片重量等相关。此外,叶片气孔性状也与植物生境适应策略密切相关,稳定指标包括气孔大小、气孔密度、气孔开度等(Sun et al.,2021)。植物可通过关键功能性状差异来应对环境变化,实现植物光合作用效率和水分运输安全之间的权衡(陈莹婷和许振柱,2014;Li et al., 2022)。在湿润地区,植物可能更注重光合作用效率,积累生物量,从而提高个体竞争能力(孙梅等,2017; 张小燕等,2021)。有研究表明,植物的比叶面积、林冠层高度、光合能力、气孔导水率等相关性状与降雨量呈正相关。在干旱地区,植物可能更注重水力安全问题,增强抗旱型性状,从而维持个体生存能力(谭凤森等,2010;Zhang et al., 2021)。耐旱型植物叶片通常具有较大的叶片硬度、角质层厚度、叶肉组织紧密度、栅

栏组织比例、气孔密度、叶氮磷含量、叶片暗呼吸速率等。

喀斯特季节性雨林是在热带喀斯特地质背景下发育形成的独特森林植被，具有生境异质性强烈、群落类型多样、特有物种丰富等特点（李先琨等，2003；苏宗明等，2014；刘长成等，2021）。广西弄岗国家级自然保护区保存着典型的原生性喀斯特季节性雨林，属于典型的喀斯特峰丛洼地地貌，以“峰丛-洼地-峰丛”结构为典型特征，不同地貌部位生境条件具有强烈异质性，从洼地到山峰方向上的光照、水分、土壤条件、岩石裸露率等环境因子都会发生剧烈变化（王斌等，2014；郭屹立等，2016；向悟生，2018）。植物为适应喀斯特异质性生境而选择不同生存策略，在峰丛洼地梯度上形成生态位分化，不同物种聚集分布在特定喀斯特地貌部位，在局域尺度上呈现丰富的群落类型（郭柯等，2011；陈洪松等，2013；曹坤芳等，2014；黄甫昭等，2021）。为解释植物沿喀斯特生境梯度形成的生态位分布格局及物种生存策略，学者们从不同角度开展了研究。Zhang 等（2021）研究发现喀斯特峰丛洼地植物枝叶水力结构特征有助于解释植物生态位分化模式。黄甫昭等（2019）研究发现基于稳定性同位素技术的叶片水分利用效率在不同喀斯特生境代表树种中具有差异性。

目前，在喀斯特季节性雨林中，优势树种叶片器官的结构功能如何协同变异，实现光合作用效率与水力运输安全之间的权衡，以应对喀斯特不同地貌部位的干旱环境梯度尚未明确；其中，不同生境类型中群落上层优势树种能更好地体现植物功能性状间的权衡，是植物适应喀斯特生境梯度的典型代表。因此，本研究以广西弄岗原生性森林上层优势树种为对象，测定树木叶片的微形态结构及光合生理特征等指标，并结合每一株树木个体周围的野外环境因子，探讨优势树种生存策略及其对喀斯特异质生境的响应。

1　材料与方法

1.1 研究区概况

以广西弄岗原生性喀斯特季节性雨林典型优势树种为研究对象，研究区位于广西弄岗国家级自然保护区内（106°42′28″—107°04′54″ E、22°13′56″—22°33′09″ N），保护区为典型热带季风气候，年均气温为 22 ℃，年最低温和最高温分别为 13 ℃和 39 ℃，年降水量为 1 150～1 550 mm，雨季集中在 5—9 月，11 月至翌年 2 月为旱季，有明显干湿季节交替。

根据广西弄岗喀斯特季节性雨林的土壤及植被分布规律，该森林植被的生境类型大致可划分为三类（苏宗明等，1998）。（1）洼地：水化棕色石灰土连续分布，土层厚度在 60 cm 以上，受山体遮挡，郁闭度高，光照时间短，岩石分布不均匀，常年保持湿润，季节降雨时会有水淹可能；分布着由喜湿耐阴性树种组成的典型季节性雨林，优势树种为中国无忧花（*Saraca dives*）、大叶风吹楠（*Horsfieldia kingii*）、对叶榕（*Ficus hispida*）等。（2）中坡：棕色石灰土斑块分布，土层厚度为 30～60 cm，光照充足，岩石裸露度为 70%左右，湿度适中；优势树种为蚬木（*Excentrodendron tonkinense*）、金丝李（*Garcinia paucinervis*）、肥牛树（*Cephalomappa sinensis*）、海南椴（*Diplodiscus trichospermus*）等。（3）山顶：岩石裸露度在 90%以上，岩隙有黑色石灰土分布，土层厚度<30 cm，全天候阳光直射，夏季地表温度高可达 60 ℃；分布着由耐旱性极强的树种组成的山顶矮林，优势树种为毛叶铁榄（*Sinosideroxylon pedunculatum*）、黄梨木（*Boniodendron minus*）、清香木（*Pistacia weinmanniifolia*）等。

本研究团队于 2011 年建立了 15 hm^2 广西弄岗喀斯特季节性雨林动态监测样地（王斌等，2014）。弄岗样地内包含 1 个小型山峰和 1 个完整的洼地，具有“洼地-中坡-山顶”喀斯特变异生境梯度，海拔为 184～374 m，平均海拔为 262.7 m，平均坡度为 41.7°，平均岩石裸露度为 68.8%。样地内有 DBH≥1 cm 的木本植物 68 101 株，隶属于 56 科 157 属 223 种，每株树木个体有编号、物种名称、胸径、空间坐标、生长动态、周围地形因子等数据，样地植被包括 8 个群落类型。

1.2 研究方法

1.2.1 叶片样品采集　沿弄岗 15 hm^2 样地内“洼地-中坡-山顶”坡面，在 3 个典型生境类型中，分别选择 3 种群落上层优势树种。每个树种选择 10 株成熟树木，每个树木采集 5 片成熟叶片。其中，洼地优势树种为对叶榕、中国无忧花、金丝李（洼地），中坡优势树种为海南椴、金丝李（中坡）、蚬木，山顶优势树种为金丝李（山顶）、黄梨木、毛叶铁榄。

表 1 弄岗样地内 7 个优势树种 90 株采样树木周围的地形因子（平均值±标准差）

Table 1 Topographic factors around 90 sample trees of seven dominant tree species in Nonggang plot ($\bar{x}\pm s$)

编号 No.	树种 Species	生境 Habitat	海拔 Elevation (m)	坡度 Slope (°)	岩石裸露度 Rock bareness rate (%)	地形湿润度 Topographic wetness	地形干燥度 Topographic dryness
sp1	对叶榕 *Ficus hispida*	洼地 Valley	185.4±1.1	13.4±4.4	33.3±29.3	12.8±1.3	−0.5±0.8
sp2	中国无忧花 *Saraca dives*	洼地 Valley	210.3±7.3	32.0±4.8	69.1±21.1	7.7±0.7	−0.7±2.2
sp3	金丝李 *Garcinia paucinervis*	洼地 Valley	212.0±4.4	35.2±3.2	83.4±14.9	7.5±0.5	−0.5±1.3
sp4	海南椴 *Diplodiscus trichospermus*	中坡 Slope	262.5±25.3	46.9±8.7	65.7±17.8	6.5±0.7	3.7±6.9
sp5	金丝李 *Garcinia paucinervis*	中坡 Slope	268.2±21.0	43.5±8.5	76.0±10.8	7.3±0.6	−0.7±1.4
sp6	蚬木 *Excentrodendron tonkinense*	中坡 Slope	293.6±44.0	38.3±11.2	70.8±29.8	6.7±1.3	0.2±2.4
sp7	金丝李 *Garcinia paucinervis*	山顶 Hilltop	345.4±5.7	52.3±3.6	68.0±16.5	5.6±0.4	1.7±1.6
sp8	黄梨木 *Boniodendron minus*	山顶 Hilltop	352.3±3.6	50.5±5.7	91.5±6.1	5.2±0.2	9.2±3.9
sp9	毛叶铁榄 *Sinosideroxylon pedunculatum*	山顶 Hilltop	353.4±7.4	59.3±11.0	96.8±3.0	5.0±0.3	10.5±5.1

具体野外采样步骤：选择胸径>10 cm 的成熟个体，使用高枝剪沿 4 个不同方位剪取无病虫害的林冠层枝条，摘取枝条中部的成熟功能叶片；每棵树选取的叶片数不少于 5 片，避开主脉，在中脉至叶缘 1/2 处剪取若干 0.5 cm × 0.5 cm 的小块；立即投入装有体积分数为 2.5%戊二醛液的试管固定，带回实验室进行乙醇逐级脱水、临界点干燥以及镀金；于真空电子扫描电镜（ZEISS EVO18）下观察、拍照。

使用 AxioVision SE64 Rel. 4.9.1 扫描电镜配套软件，测定叶片厚度（leaf thickness，L_t）、角质层厚度（cuticle thickness，C_t）、上表皮厚度（epicuticle thickness，E_t）、下表皮厚度（hypodermis thickness，H_t）、栅栏组织厚度（palisade tissue thickness，P_t）、海绵组织厚度（spongy tissue thickness，S_t）、气孔长度（stomatal length）、气孔宽度（stomatal width）、气孔个数（stomatal number）等，并计算栅海比（P_t/S_t）、叶片紧密度（leaf compactness，P_t/L_t）、叶片疏松度（leaf looseness，S_t/L_t）、气孔开度（stomatal aperture，*SA*）、气孔密度（stomatal density，*SD*）等。其中，气孔开度=气孔宽度/气孔长度，气孔密度=视野下气孔数/视野下的面积。将每个叶片剪成小块测定叶片微形态性状，随机重复测定 5 次以上。因此，每个叶片微形态指标，共有 2 250 个数据（3 个生境 × 3 个树种 × 10 株树 × 5 片成熟叶片 × 5 次重复=2 250 个数据）。

记录每株树木在弄岗 15 hm^2 样地中的编号，查找每株树木周围的地形因子数据（表 1）。地形干燥度越大，代表地形条件越干旱；地形湿润度越大，代表地形条件越潮湿（郭屹立等，2016）。

1.2.2 光合生理指标的测定 选择喀斯特季节性雨林生长季，于 2021 年 9 月下旬至 10 月上旬（天气晴朗）每天 9:00—12:00，测定不同生境类型优势树种的光合生理指标。自然光诱导 0.5~1 h 后，采用 LI-6400XT 便携式光合测定系统进行离体测定（郑威等，2017），CO_2 浓度控制为（400 ± 2）μmol · mol^{-1}，光合有效辐射的梯度设置为2 000、1 800、1 500、1 200、1 000、800、500、300、200、150、100、50、20、0 μmol · m^{-2} · s^{-1}，设置温度为 25 ℃。每个树种测定 3~5 株的净光合速率（net photosynthesis rate，P_n）、最大气孔导度（maximum stomatal conductance，G_s）和胞间 CO_2 浓度（intercellular CO_2 concentration，C_i）、气孔限制系数（stomatal limitation coefficient，$L_{s\cdot max}$）等；用模型拟合光响应曲线，得到光响应曲线的表观量子效率（apparent quantum efficiency，*AQE*）、光饱和点（light saturation point，*LSP*）、最大净光合速率（maximum net photosynthetic rate，$P_{n\cdot max}$）、光补偿点（light compensation point，*LCP*）、暗呼吸速率（dark respiration rate，R_d）、最大蒸腾速率（maximum transpiration rate，$T_{r\cdot max}$），并计算叶片水分利用效率（water use efficiency，*WUE*），同时记录当时仪器测到的空气温度，以便后续分析生境温度对光合的影响。

光响应曲线采用直角双曲线修正模型对光响应曲线进行拟合。公式如下：

$$P_n(I) = Q\frac{1-\beta I}{1+\gamma I}I - R_d \quad (1)$$

式中：P_n 为净光合速率；I 为光合有效辐射；Q 为光响应曲线的初始斜率；$P_{n\cdot\max}$ 为最大净光合速率；R_d 为暗呼吸速率；γ 为光饱和项，其值为 $Q/P_{n\cdot\max}$。

水分利用效率（μmol · mmol^{-1}）的公式如下：

$$WUE = \frac{P_n}{T_r} \quad (2)$$

$$L_s = 1 - \frac{C_i}{C_a} \quad (3)$$

式中：L_s 表示气孔限制值；C_i 表示胞间 CO_2 浓度；C_a 表示大气 CO_2 浓度。L_s 能够反映叶片进行光合作用的气孔限制（姚庆群和谢贵水，2005）。

1.3 数据统计分析

使用光合计算软件 4.1.1（叶子飘等，2016）拟合光响应曲线以及光合参数；用 R4.2.0 软件（R Core Team，2022）进行数据统计及绘图。叶片微形态、光合生理指标等与海拔因子间使用一元线性回归分析；叶片微形态指标与光合生理指标间使用 Pearson 相关性分析。箱线图中从下至上的 4 条线段，分别代表原始数据的 2.5%、25%、50%、75%、97.5%分位数的数值，箱线图中的圆圈代表偏离 2.5%~97.5%范围的数值。

2　结果与分析

2.1 不同生境树种的叶片微形态

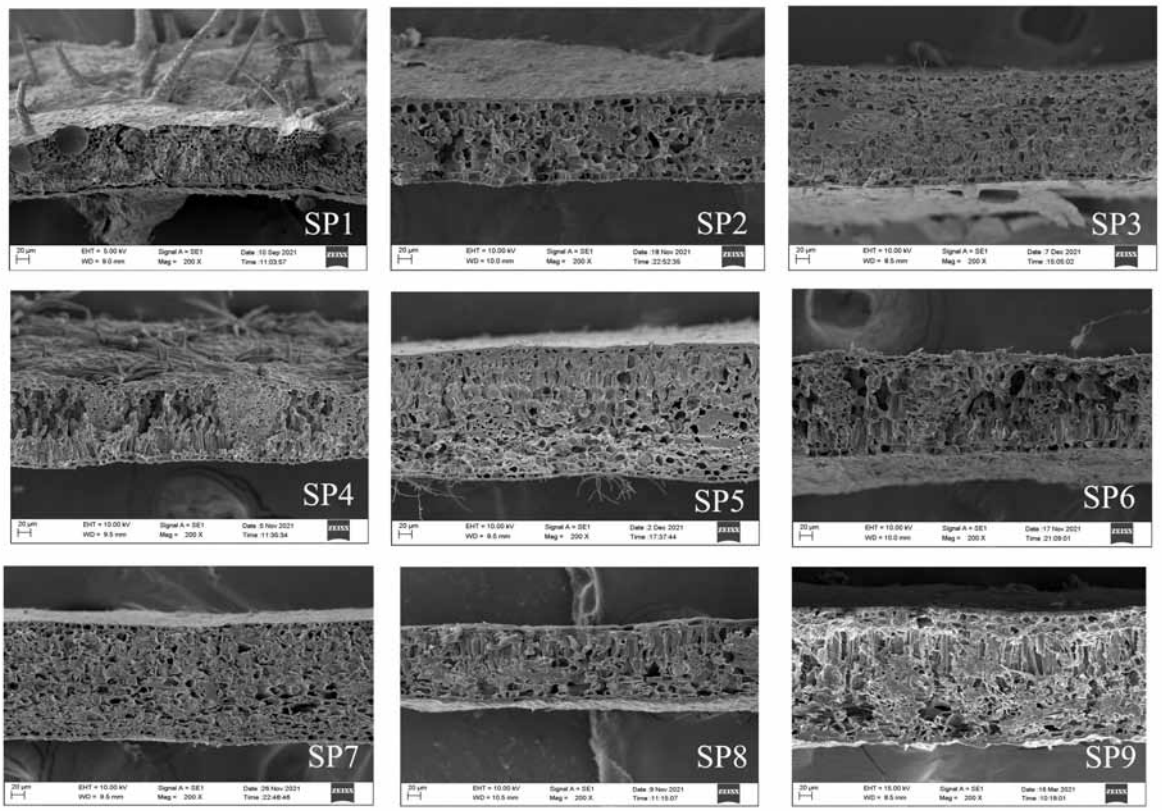
对 7 个优势树种叶片剖面结构进行观察，发现均为异面型叶，表明叶片在解剖结构上具有明显的栅栏组织、海绵组织区分（图 1），不同树种的叶片解剖特征参数具有变异性（图 2）。在山顶优势种中，毛叶铁榄具备最强的耐旱叶片结构，叶片厚度、角质层厚度、上表皮厚度等数值最大，（以平均值±标准差表示）分别为（219.11±26.55）、（7.27±1.12）、（44.01±7.25）μm；黄梨木耐旱性次之。在中坡优势种中，蚬木表现较强的耐旱性，其下表皮厚度、栅栏组织厚度、气孔开度等最大，分别为（17.71±2.82）、（96.39±19.08）、（0.58±0.10）μm；金丝耐旱性次之。在洼地优势树种中，中国无忧花的栅栏组织厚度、叶片紧密度、气孔开度等数值均最小，分别为（25.88±5.08）、（0.26±0.04）、（0.24±0.07）μm，对叶榕的角质层厚度、下表皮厚度、气孔开度等最小，分别为（1.98±0.32）、（9.27±1.67）、（0.24±0.06）μm；两个树种具备一定的阴生植物结构。另外，对叶榕的气孔密度最大，为（787.9±117.3）个 · mm^{-2}，而中国无忧花的气孔密度最小，为（295.5±53.7）个 · mm^{-2}。

局域广布种金丝李在 3 个生境中叶片解剖结构具有变异性。洼地分布的金丝李下表皮厚度、气孔开度等最大，中坡分布的金丝李气孔密度、角质层厚度、栅栏组织厚度、栅海比、叶片紧密度等最大，山顶分布的金丝李叶片厚度、海绵组织厚度、上表皮厚度、叶片疏松度等最大。表 1 结果表明，中坡金丝李的抗旱性结构最强，其次是山顶、洼地，这可能与金丝李生长的生境条件，即洼地-中坡-山顶的金丝李周围的岩石裸露度逐渐降低有关。

叶片微形态解剖特征与生境海拔因子存在相关性（图 3）。栅栏组织厚度、叶片厚度等 9 个指标表现为沿洼地-中坡-山顶生境梯度呈显著上升趋势（$P < 0.05$），其中显著性强度（t 检验统计值，T-score）为栅栏组织厚度>叶片厚度>角质层厚度>上表皮厚度>叶片紧密度>栅海比>下表皮厚度>气孔开度>海绵组织厚度；而叶片疏松度沿洼地-中坡-山顶生境梯度呈逐渐下降趋势（$P < 0.05$）。气孔密度在生境海拔的变化中无明显差异。这表明随着生境梯度的升高，树种叶片旱生结构逐渐增强，即叶片增厚、角质层增厚、栅栏组织增厚，而海绵组织厚度的占比则在下降。

2.2 不同生境树种的叶片光合生理特征

不同树种的叶片光合生理特征参数具有差异性（图 4）。在山顶优势树种中，毛叶铁榄的水分利用效率较低，而最大蒸腾速率的数值（以平均值±标准差表示）最大，为（5.0±0.9）mmol · m^{-2} · s^{-1}，净光合效率则次于黄梨木；黄梨木则表现对光照强度的广泛适应特征，其光补偿点、最大气孔导度、光饱和点的数值最大，分别为（19.1±2.5）、（0.3±0.1）、（2 427.6±13.6）μmol · m^{-2} · s^{-1}。在中坡优势树种中，海南椴的光合积累和消耗处于较高水平，最大净光合速率、暗呼吸速率的数值最大，分别为（13.4±1.8）、（1.2±0.1）μmol · m^{-2} · s^{-1}。在洼地优势树种中，中国无忧花的最大胞间 CO_2 浓度的数值最大，为（458.7±30.8）μmol · m^{-2} · s^{-1}；



sp1. 对叶榕；**sp**2. 中国无忧花；**sp**3 金丝李(洼地)；**sp**4. 海南椴；**sp**5. 金丝李(中坡)；**sp**6. 蚬木；**sp**7. 金丝李(山顶)；**sp**8. 黄梨木；**sp**9. 毛叶铁榄。下同。

sp1. *Ficus hispida*; **sp**2. *Saraca dives*; **sp**3. *Garcinia paucinervis* (valley); **sp**4. *Diplodiscus trichospermus*; **sp**5. *Garcinia paucinervis* (slope); **sp**6. *Excentrodendron tonkinense*; **sp**7. *Garcinia paucinervis* (hilltop); **sp**8. *Boniodendron minus*; **sp**9. *Sinosideroxylon pedunculatum* var. *pubifolium*. The same below.

图 1 7 个优势树种的叶片横切面(放大 200 倍,标尺 20 μm)

Fig. 1 Leaf cross section of seven dominant tree species (200-fold magnification, scale 20 μm)

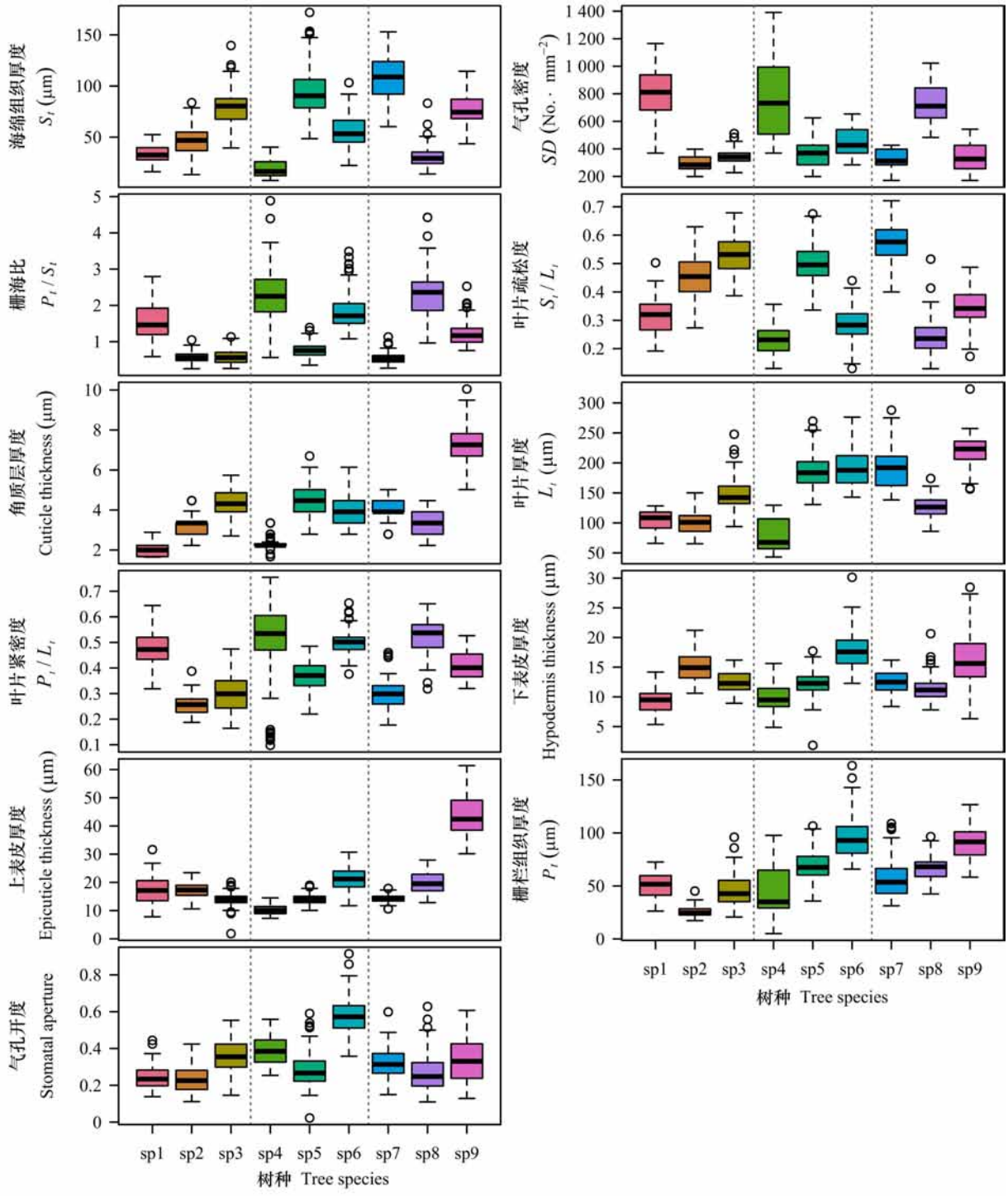
对叶榕的表观量子效率的数值最大,为(0.08 ± 0.02) μmol · m^{-2} · s^{-1}。整体光合能力表现为中坡>洼地>山顶,山顶的光合能力明显受限。

局域广布种金丝李在 3 个生境中叶片光合生理特性具有变异性。洼地分布的金丝李,最大光合值、最大气孔导度、光饱和点、表观量子效率等最大;中坡分布的金丝李,最大水分利用效率、最大气孔限制系数等最大;山顶分布的金丝李,最大蒸腾速率、光补偿点、暗呼吸速率、最大胞间 CO_2 浓度等最大。这表明金丝李在洼地的光合作用效率最高;在中坡受气孔和水分限制,光合作用效率降低;在山顶受高温影响,蒸腾作用增大,暗呼吸消耗增加。

叶片光合生理特征与生境海拔因子间存在显著相关性(图 5)。叶片光补偿点、最大蒸腾速率、暗呼吸速率等沿着生境海拔梯度的升高呈显著上升趋势($P < 0.05$),说明树种的水分散失和呼吸消耗沿着生境梯度上升而升高。最大水分利用效率、最大胞间 CO_2 浓度、表观量子效率则沿着生境海拔梯度的升高而显著下降($P < 0.05$),说明沿生境梯度的上升,优势种光合作用受到一定的限制。典型树种最大水分利用效率沿着生境梯度上升而下降,是由最大蒸腾速率沿生境梯度上升而显著升高引起的。

2.3 叶片解剖微形态与光合生理特征的相关性分析

叶片解剖微形态与光合生理特征之间存在普遍相关性(图 6)。栅海比与光饱和点、暗呼吸速率、最大气孔导度、最大净光合速率极显著正相关($P<0.01$),与光补偿点、最大蒸腾速率显著正相关



P_t. 栅栏组织厚度；S_t. 海绵组织厚度；SD. 气孔密度；L_t. 叶片厚度。下同。

P_t. Palisade tissue thickness; S_t. Spongy tissue thickness; SD. Stomatal density; L_t. Leaf thickness. The same below.

图 2　优势树种的叶片微形态解剖性状

Fig. 2　Leaf micromorphological anatomical characters of dominant tree species

($P<0.05$)，与最大气孔限制系数显著负相关($P<0.05$)。叶片紧密度呈现相似的规律。这表明叶片栅栏组织比例的增大，提高了叶片组织的紧密度，增加了最大气孔导度、光合作用效率和暗呼吸

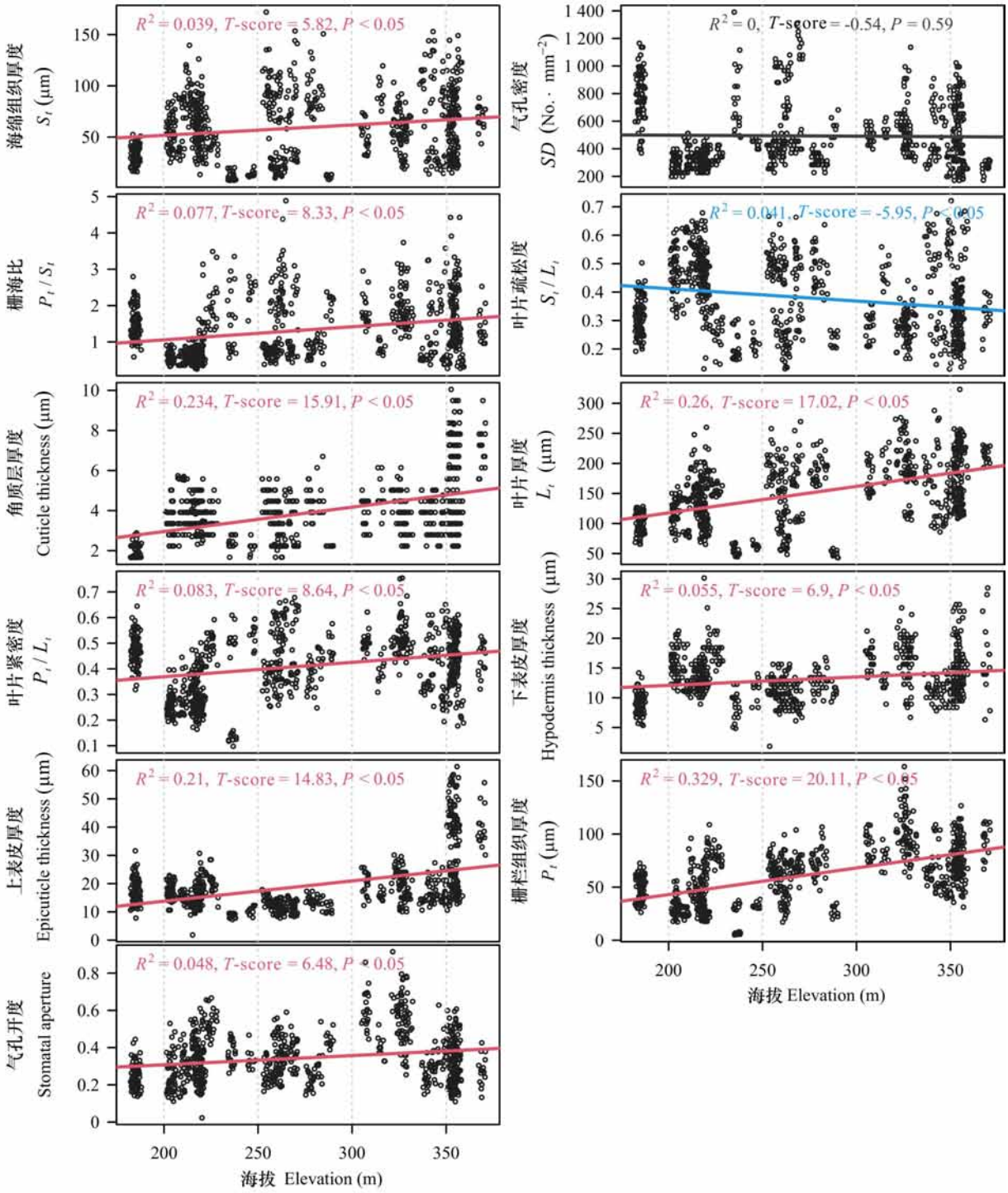
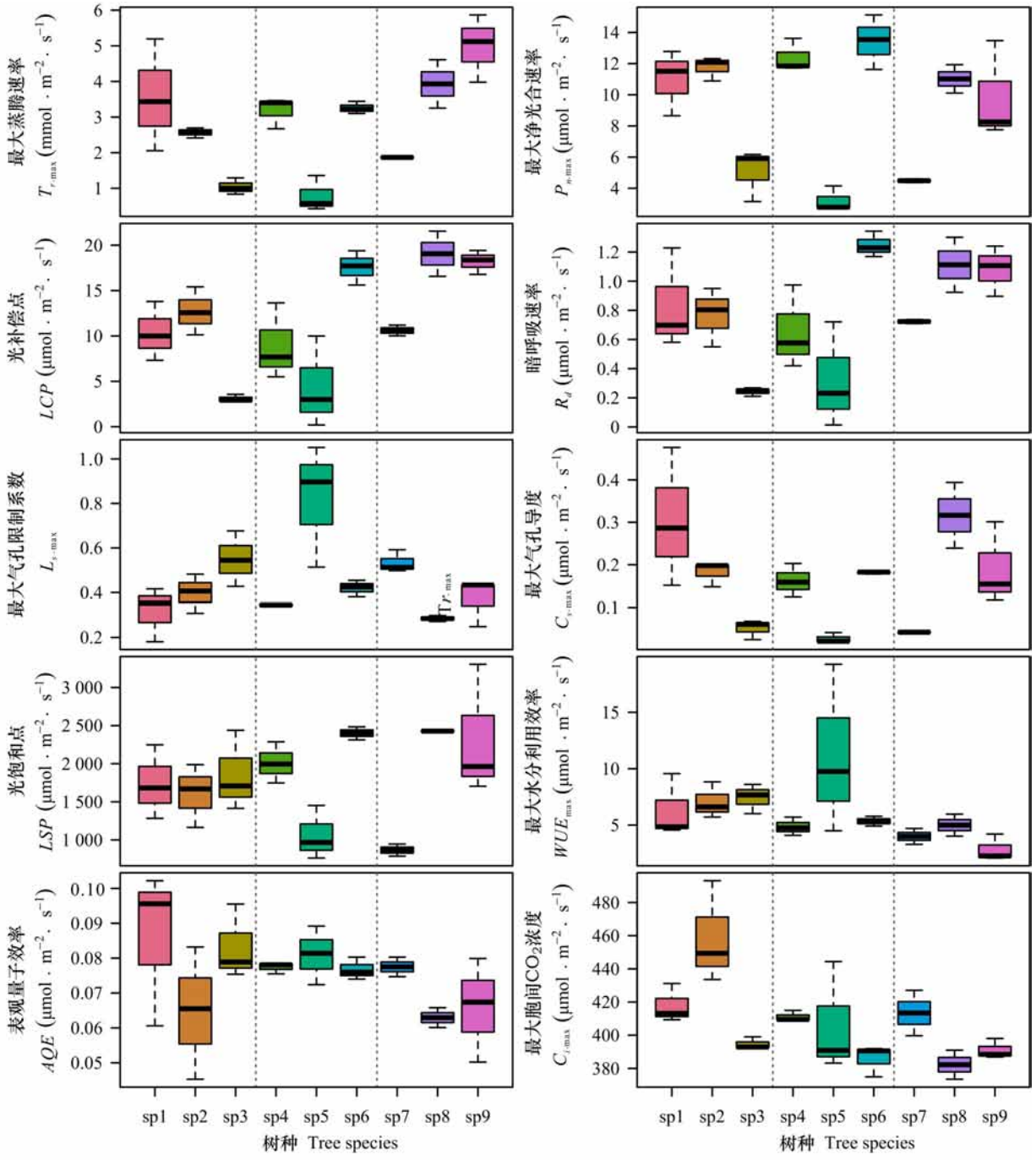


图 3 优势树种叶片微形态解剖性状沿生境海拔变化的规律

Fig. 3 Variation of leaf micromorphological anatomical characters of dominant tree species along habitat altitude

消耗。同时,结合前文结果可知,栅栏组织比例也与叶片抗旱生理性状具有相关性。

叶片疏松度与最大净光合速率、光饱和点极显著负相关(P<0.01),与最大蒸腾作用、光补偿点、暗呼吸速率、最大气孔导度显著负相关(P<0.05),与最大气孔限制值极显著正相关(P<0.05)。叶片疏松度升高说明叶片海绵组织比例增加而栅栏组织比例减小,从整体来看,叶片疏松



$T_{r\cdot max}$. 最大蒸腾速率；***$P_{n\cdot max}$***. 最大净光合速率；***LCP***. 光补偿点；***$L_{s\cdot max}$***. 最大气孔限制系数；***$G_{s\cdot max}$***. 最大气孔导度；***R_d***. 暗呼吸速率；***LSP***. 光饱和点；***WUE_{max}***. 最大水分利用效率；***AQE***. 表观量子效率；***$C_{i\cdot max}$***. 最大胞间 CO_2浓度。下同。

$T_{r\cdot max}$. Maximum transpiration rate；***$P_{n\cdot max}$***. Maximum net photosynthetic rate；***LCP***. Light compensation point；***$L_{s\cdot max}$***. Maximum stomatal limitation coefficient；***$G_{s\cdot max}$***. Maximum stomatal conductance；***R_d***. Dark respiration rate；***LSP***. Light saturation point；***WUE_{max}***. Maximum water use efficiency；***AQE***. Apparent quantum efficiency；***$C_{i\cdot max}$***. Maximum intercellular CO_2 concentration. The same below.

图 4　优势树种光响应曲线的特征参数

Fig. 4　Characteristic parameters of light response curves of dominant tree species

度表现为与叶片紧密度相反的模式。

上表皮厚度与最大蒸腾作用显著正相关($P<0.05$)。叶片上表皮增厚是旱生性的表现，可在一定程度上限制水分散失。蒸腾作用在干旱强光条

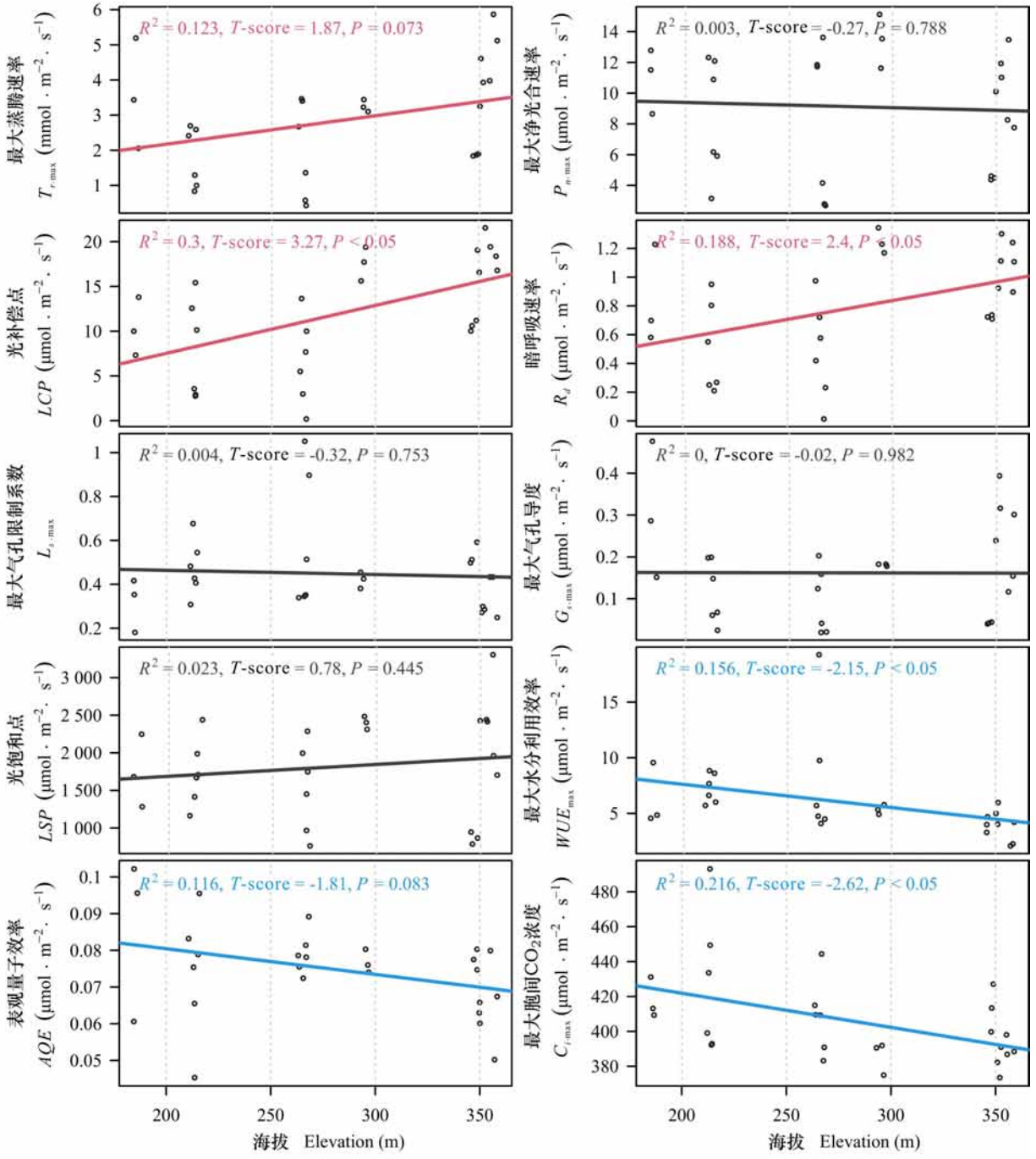


图 5 优势树种光响应曲线特征参数沿生境海拔变化规律

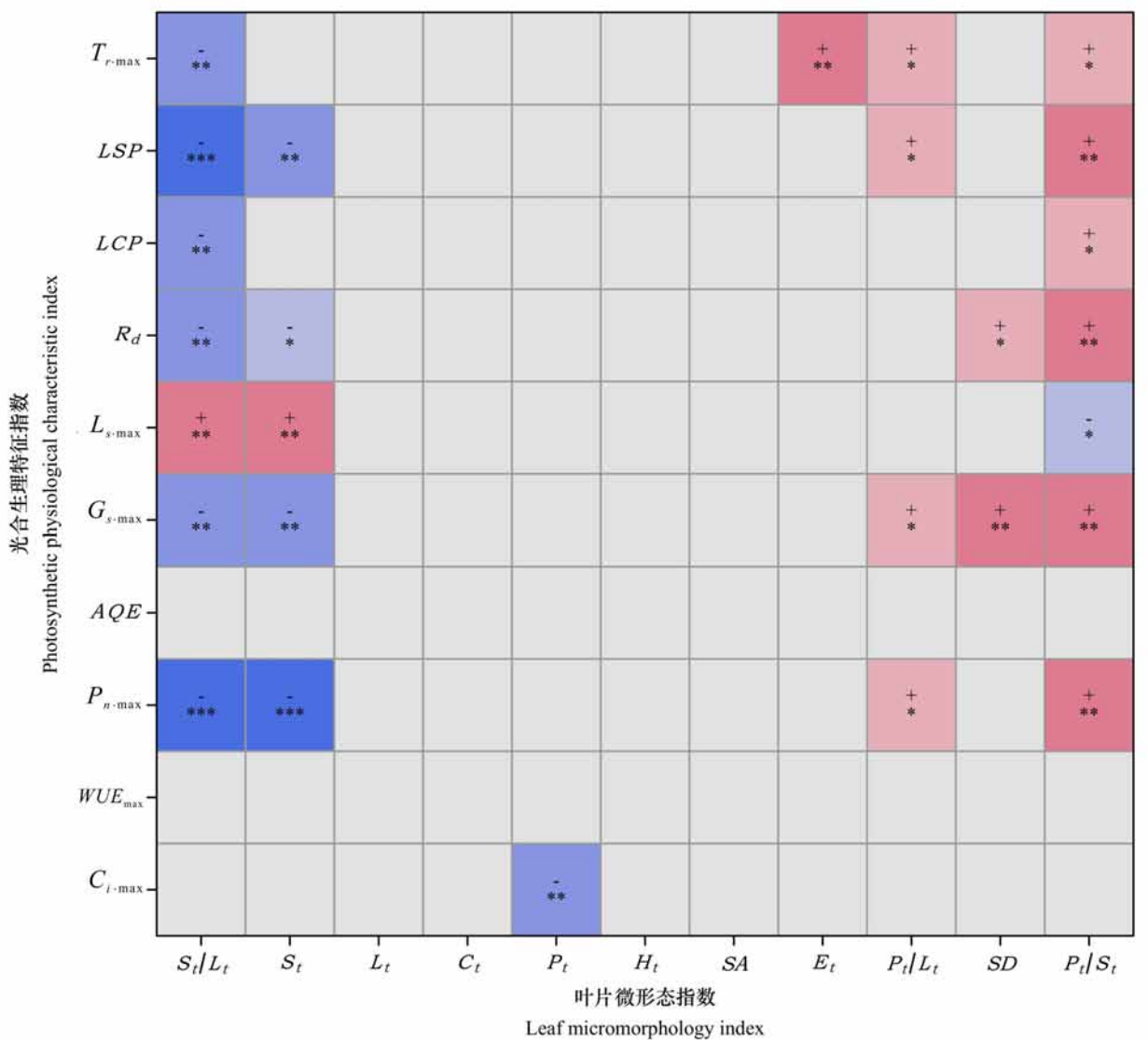
Fig. 5 Variation of characteristic parameters of light response curves of dominant tree species along habitat altitude

件下有增大趋势。因此,两者呈现出相关性。

气孔密度和气孔导度呈显著正相关(P< 0.05),与暗呼吸速率呈较弱的正相关(P<0.1)。这说明较密叶片气孔结构有助于气体交换,增加气孔导度,同时可能增加暗呼吸的消耗。

3 讨论与结论

本研究中海拔梯度反映的是喀斯特峰丛洼地的坡位变化,代表了不同生境类型中水热条件的



S*$_t$ / *L*$_t$**. 叶片疏松度；S*$_t$**. 海绵组织厚度；***L*$_t$**. 叶片厚度；***C*$_t$**. 角质层厚度；***H*$_t$**. 下表皮厚度；***SA***. 气孔开度；***P*$_t$**. 栅栏组织厚度；***E*$_t$**. 上表皮厚度；***SD***. 气孔密度；***P*$_t$ / *L*$_t$**. 叶片紧密度；***P*$_t$ / *S*$_t$**. 栅海比。*** $P<0.01$，** $P<0.05$，* $P<0.1$，灰色方格代表 $P\geqslant0.1$。

S*$_t$ / *L*$_t$**. Spongy tissue thickness / leaf thickness；S*$_t$**. Spongy tissue thickness；***L*$_t$**. Leaf thickness；***C*$_t$**. Cuticle thickness；***H*$_t$**. Hypodermis thickness；***SA***. Stomatal aperture；***P*$_t$**. Palisade tissue thickness；***E*$_t$**. Epicuticle thickness；***SD***. Stomatal density；***P*$_t$ / *L*$_t$**. Palisade tissue thickness / leaf thickness；***P*$_t$ / *S*$_t$**. Palisade tissue thickness / spongy tissue thickness. *** $P<0.01$，** $P<0.05$，* $P<0.1$，the gray squares represent $P\geqslant0.1$.

图 6　优势树种叶片解剖微形态与光合生理特征的相关性分析

Fig. 6　Correlation analysis between leaf anatomical micromorphology and photosynthetic physiological characteristics of dominant tree species

综合变化梯度。山顶区域光照强度大、水分欠缺、昼夜温差大、岩石裸露度高、土层薄，在中坡位置则次之，在洼地则相反（李先琨等，2008）。本研究中 7 个优势树种叶片微形态与光合生理性状呈现普遍的生境关联性，这些功能性状中存在光合效率和耐旱性间的权衡，是树种应对喀斯特生境异质性的生态策略。

3.1 异质性生境下叶片解剖微形态特征

叶片形态所发生的变化是植物在选择压力条件下对异质性生境适应的一种表现，反映植物对

环境变化的适应策略(Liu et al.,2020; 李耀琪和王志恒,2021)。本研究发现,在喀斯特季节性雨林海拔高差在 200 m 范围内,随着生境干旱程度上升,叶片的抗旱性结构逐渐增加。植物趋向增加叶片紧密度、叶片厚度、角质层厚度、上表皮厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度等。这些叶片解剖结构增厚可能与叶片水分运输安全密切相关,有利于植物抵御干旱胁迫。整体而言,山顶优势种表现出较强的耐旱性,中坡优势种次之,洼地优势种较差。7 个优势树种对干旱适应性依次为黄梨木>毛叶铁榄>金丝李>蚬木>海南椴>中国无忧花>对叶榕,与树种分布的平均海拔、地形干燥度等正相关。

3.2 异质性生境下叶片光合生理特征

光合生理性状是植物在环境适应性进化过程中较敏感的生理指标,沿着有利于植物光合作用方向发展是植物进化的重要特征(高松等,2009)。一般来说,最大净光合速率越大,表明光合作用潜力越大;植物拥有高的表观量子效率和低的光补偿点,表明对弱光的利用能力较强,耐阴性也就更好(曾小平等,2006)。干旱胁迫下,气孔限制是最大净光合速率下降的关键因子(姚庆群和谢贵水,2005)。本研究中,洼地树种对弱光和潮湿环境有着较强的适应能力,这与洼地优势树种有更快的生长速度是相一致的。中坡优势树种在耐受干旱时有着积极的应对策略,水分利用效率最高,光合潜力最大,说明对生境的适合度最高。山顶优势树种拥有更高的光饱和点,对强光的适应能力更高,说明山顶优势种对光照强度有更大的耐受范围。然而,由于山顶生境中光照强烈、极易干旱,叶片蒸腾效率、暗呼吸效率的提升幅度可能大于光合效率的提升幅度,因此平均水分利用效率最低。这表明山顶分布树种受到气孔限制和非气孔限制的共同影响,对高温、强光、裸岩采取保守的应对策略。

黄甫昭等(2019)利用^{13}C 同位素方法测算植物长期水分利用效率,发现从洼地到山顶不同喀斯特生境代表性树种的水分利用效率逐渐增大。本研究得出,优势种的水分利用效率的光响应曲线沿着生境梯度先升高而后下降,并且水分利用效率的下降是由生境梯度的升高、叶片的蒸腾速率上升幅度较大引起的。这可能是因为植物水分利用效率在时间尺度上有一定变异性,^{13}C 同位素方法测算的是植物长期水分利用效率,光合仪测算的是植物瞬时水分利用效率。本研究测算的植物水分利用效率体现的是 9—10 月每天 9:00—12:00 的植物水分利用效率,此时属于喀斯特季节性雨林的雨季,山顶植物可能并未受到长期干旱胁迫,采用比较“奢侈”的水分利用策略,气孔导度和蒸腾速率都比较高,而水分利用效率则较低。但是,随着旱季(11 月至翌年 2 月)的到来,生境的干旱程度逐渐增加,植物有可能采用更“保守”的用水策略,降低气孔导度、减少蒸腾,但为了避免植物碳饥饿却提高了水分利用效率。这还需要旱季相关实验进行验证。

3.3 异质性生境下叶片微形态与光合生理特征的相关性

叶肉是叶片进行光合作用最主要的部位,栅栏组织与海绵组织厚度及其比值的变化,必然对叶片的光合效率产生影响(李冬林等,2019)。叶片的解剖结构与植物的光合能力密切相关,不同环境条件下光照强度的差异会导致植物叶片的解剖结构发生变化,从而影响植物的生长发育(李芳兰和包维楷,2005)。而叶片厚度减小、表皮结构发达、海绵组织疏松通气则是叶片适应弱光和水分供给充足环境的一种适应特性(Coble et al.,2017)。本研究结果表明,叶片栅栏组织在叶肉组织中的占比越大,叶片紧密度越大、栅海比增加,叶片光合作用和利用强光的能力也显著上升。相反,海绵组织比例增大,叶片疏松度增加,生长速度和利用弱光的能力也显著提高。本研究结果还表明,叶片功能性状同时受到提高光合效率和耐旱性两种驱动力的影响,并表现一定的权衡策略。

3.4 研究展望

本研究还存在一些不足,将在后续研究中不断改进。本研究对象为 3 种典型喀斯特生境类型中群落上层优势树种,研究结果具有一定代表性,但在更大范围内是否具有普适性,需要采集更多树种进行验证。本研究中,植物叶片微形态指标没有包含叶脉结构性状,在指示叶片水力运输安全方面有一些不足,需要完善。叶片功能性状权衡策略可能受到物种进化历史的影响,需要结合物种间系统发育距离信息进行检验。树种生存策略分析,需要考虑树木的群落生物环境,结合树木生长动态和树种竞争能力等进行深入探讨。植物光合生理过程在时间尺度上有一定变异性,本研

究使用光合仪测算生长季上午时间段的瞬时光合生理特征，存在一定的不足。因此，后续需要在更长时间尺度上的相关实验来验证研究结果。

致谢　在实验室分析以及野外采样过程中，得到韦宇静、王登惠、李佳奇、阮杆臻、曹天龙、李磊、李惠怡、苏中平等人的协助；匿名审稿人对本文给予诸多宝贵意见，谨此一并表示衷心感谢！

参考文献：

CAO KF, FU PL, CHEN YJ, et al., 2014. Implications of the ecophysiological adaptation of plants on tropical karst habitats for the ecological restoration of desertified rocky lands in southern China [J]. Sci Sin (Vitae), 44(3): 238-247. [曹坤芳, 付培立, 陈亚军, 等, 2014. 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 [J]. 中国科学：生命科学, 44(3): 238-247.]

CHEN HS, NIE YP, WANG KL, 2013. Spatio-temporal heterogeneity of water and plant adaptation mechanisms in karst regions: a review [J]. Acta Ecol Sin, 33(2): 317-326. [陈洪松, 聂云鹏, 王克林, 2013. 岩溶山区水分时空异质性及植物适应机理研究进展 [J]. 生态学报, 33(2): 317-326.]

CHEN YT, XU ZZ, 2014. Review on research of leaf economics spectrum [J]. Chin J Plant Ecol, 38(10): 1135-1153. [陈莹婷, 许振柱, 2014. 植物叶经济谱的研究进展 [J]. 植物生态学报, 38(10): 1135-1153.]

COBLE A, FOGEL M, PARKER G, 2017. Canopy gradients in leaf functional traits for species that differ in growth strategies and shade tolerance [J]. Tree Physiol, 37(10): 1415-1425.

GAO S, SU PX, YAN QD, et al., 2009. Leaf anatomical structure and photosynthetic physiological characteristics of C4 desert species *Salsola collina* and *S. arbuscula* [J]. Chin J Plant Ecol, 33(2): 347-354. [高松, 苏培玺, 严巧娣, 等, 2009. C4 荒漠植物猪毛菜与木本猪毛菜的叶片解剖结构及光合生理特征 [J]. 植物生态学报, 33(2): 347-354.]

GUO K, LIU CC, DONG M, 2011. Ecological adaptation of plants and control of rocky desertification on karst region of Southwest China [J]. Chin J Plant Ecol, 35(10): 991-999. [郭柯, 刘长成, 董鸣, 2011. 我国西南喀斯特植物生态适应性与石漠化治理 [J]. 植物生态学报, 35(10): 991-999.]

GUO YL, WANG B, XIANG WS, et al., 2016. Responses of spatial pattern of woody plants' basal area to topographic factors in a tropical karst seasonal rainforest in Nonggang, Guangxi, southern China [J]. Biodivers Sci, 24 (1): 30-39. [郭屹立, 王斌, 向悟生, 等, 2016. 喀斯特季节性雨林木本植物胸高断面积分布格局及其对地形因子的响应 [J]. 生物多样性, 24(1): 30-39.]

HUANG FZ, LI DX, WANG B, et al., 2019. Foliar stable carbon isotope composition and water use efficiency of plant in the karst seasonal rain forest [J]. Chin J Appl Ecol, 30(6): 1833 - 1839. [黄甫昭, 李冬兴, 王斌, 等, 2019. 喀斯特季节性雨林植物叶片碳同位素组成及水分利用效率 [J]. 应用生态学报, 30(6): 1833-1839.]

HUANG FZ, LI JX, LI DX, et al., 2021. Physiological and ecological adaptation of karst woody plants to drought [J]. Guihaia, 41(10): 1644-1653. [黄甫昭, 李健星, 李冬兴, 等, 2021. 岩溶木本植物对干旱的生理生态适应 [J]. 广西植物, 41(10): 1644-1653.]

LI DL, JIN YQ, CUI MF, et al., 2019. Photosynthetic characteristics and leaf anatomical structure of *Cercidiphyllum japonicum* seedlings under shading condition [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 39(6): 1053 - 1063. [李冬林, 金雅琴, 崔梦凡, 等, 2019. 遮光对连香树幼苗光合特性及其叶片解剖结构的影响 [J]. 西北植物学报, 39(6): 1053-1063.]

LI FL, BAO WK, 2005. Response and adaptation of plant leaf morphological and anatomical structures to environmental changes [J]. Chin Bull Bot, 22(S1): 118-127. [李芳兰, 包维楷, 2005. 植物叶片形态解剖结构对环境变化的响应与适应 [J]. 植物学通报, 22(S1): 118-127.]

LI XK, HE CX, TANG JS, et al., 2008. Evolution and ecological processes of karst ecosystem of Guangxi [J]. Guangxi Sci, 28(1): 80-86. [李先琨, 何成新, 唐建生, 等, 2008. 广西岩溶山地生态系统特征与恢复重建 [J]. 广西科学, 28(1): 80-86.]

LI XK, SU ZM, LÜ SH, et al., 2003. The spatial pattern of natural vegetation in the karst regions of Guangxi and the ecological signality for ecosystem rehabilitation and reconstruction [J]. J M Sci, 21(2): 129-139. [李先琨, 苏宗明, 吕仕洪, 等, 2003. 广西岩溶植被自然分布规律及对岩溶生态恢复重建的意义 [J]. 山地学报, 21(2): 129-139.]

LI Y, LIU CC, XU L, et al., 2021. Leaf trait networks based on global data: Representing variation and adaptation in plants [J]. Front Plant Sci, 12: 710530.

LI YQ, WANG ZH, 2021. Leaf morphological traits: ecological function, geographic distribution and drivers [J]. Chin J Plant Ecol, 45(10): 1154 - 1172. [李耀琪, 王志恒, 2021. 植物叶片形态的生态功能、地理分布与成因 [J]. 植物生态学报, 45(10): 1154-1172.]

LI YZ, JIANG Y, ZHAO KN, et al., 2022. Exploring trait-performance relationships of tree seedlings along experimentally manipulated light and water gradients [J]. Ecology. https://doi.org/10.1002/ecy.3703.

LIU CC, WANG B, GUO K, et al., 2021. Karst vegetation classification system of China [J]. Guihaia, 41(10): 1618-1631. [刘长成, 王斌, 郭柯, 等, 2021. 中国喀斯特植被分类系统 [J]. 广西植物, 41(10): 1618-1631.]

LIU JY, FU PL, WANG YJ, et al., 2012. Different drought-adaptation strategies as characterized by hydraulic and water-relations traits of evergreen and deciduous figs in a tropical karst forest [J]. Plant Sci J, 30(5): 484-493. [刘金玉, 付培立, 王玉杰, 等, 2012. 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 [J]. 植物科学学报, 30(5): 484-493.]

LIU WS, ZHENG L, QI DH, 2020. Variation in leaf traits at different altitudes reflects the adaptive strategy of plants to environmental changes [J]. Ecol Evol, 10 (15): 8166-8175.

LIU XJ, MA KP, 2015. Plant functional traits-concepts, applications and future directions [J]. Sci Sin (Vitae), 45(4): 325-339. [刘晓娟, 马克平, 2015. 植物功能性状研究进展 [J]. 中国科学: 生命科学, 45(4): 325-339.]

PAN YP, CHEN YP, 2014. Recent advances in leaf hydraulic traits [J]. Chin J Ecol, 33(10): 2834-2841. [潘莹萍, 陈亚鹏, 2014. 叶片水力性状研究进展 [J]. 生态学杂志, 33(10): 2834-2841.]

R Core Team, 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. https://www.R-project.org/.

SU ZM, ZHAO TL, HUANG QC, 1998. Vegetation survey report of Nonggang Nature Reserve [J]. Guihaia, (Suppl. 1): 185-214. [苏宗明, 赵天林, 黄庆昌, 1998. 弄岗自然保护区植被调查报告 [J]. 广西植物, (增刊1): 185-214.]

SU ZM, LI XK, DING T, et al., 2014. The vegetation of Guangxi [M]. Beijing: China Forestry Publishing House: 70-74. [苏宗明, 李先琨, 丁涛, 等, 2014. 广西植被 [M]. 北京: 中国林业出版社: 70-74.]

SUN JG, LIU CC, HOU JH, et al., 2021. Spatial variation of stomatal morphological traits in grassland plants of the Loess Plateau [J]. Ecol Ind, 128: 107857.

SUN M, TIAN K, ZHANG Y, et al., 2017. Research on leaf functional traits and their environmental adaptation [J]. Plant Sci J, 35(6): 940-949. [孙梅, 田昆, 张赟, 等, 2017. 植物叶片功能性状及其环境适应研究 [J]. 植物科学学报, 35(6): 940-949.]

TAN FS, SONG HQ, LI ZG, et al., 2010. Hydraulic safety margin of 17 co-occurring woody plants in a seasonal rain forest in Guangxi's Southwest karst landscape, China [J]. Chin J Plant Ecol, 43 (3): 227-237. [谭凤森, 宋慧清, 李忠国, 等, 2010. 桂西南喀斯特季雨林木本植物的水力安全 [J]. 植物生态学报, 43 (3): 227-237.]

TIAN M, YU GR, HE NP, et al., 2016. Leaf morphological and anatomical traits from tropical to temperate coniferous forests: Mechanisms and influencing factors [J]. Sci Rep, 6: 19703.

WANG B, HUANG YS, LI XK, et al., 2014. Species composition and spatial distribution of a 15 ha northern tropical karst seasonal rain forest dynamics study plot in Nonggang, Guangxi, southern China [J]. Biodivers Sci, 22(2): 141-156. [王斌, 黄俞淞, 李先琨, 等, 2014. 弄岗北热带喀斯特季节性雨林 15 ha 监测样地的树种组成与空间分布 [J]. 生物多样性, 22(2): 141-156.]

WRIGHT IJ, REICH PB, WESTOBY M, et al., 2004. The worldwide leaf economics spectrum [J]. Nature, 428: 821-827.

XIANG WY, 2018. Gap characteristics and its effect on seedling regeneration in a karst ecosystem of Guangxi [D]. Guilin: Guangxi Normal University. [向悟生, 2018. 喀斯特季节性雨林群落林隙特征及其对幼苗更新的影响 [D]. 桂林: 广西师范大学.]

YAO QQ, XIE GS, 2005. The photosynthetic stomatal and non-stomatal limitation under drought stress [J]. Chin J Trop Agric Sci, 25(4): 80-85. [姚庆群, 谢贵水, 2005. 干旱胁迫下光合作用的气孔与非气孔限制 [J]. 热带农业科学, 25(4): 80-85.]

YE ZP, YANG XL, KANG HJ, 2016. Comparison of light-use and water-use efficiency for C3 and C4 species [J]. Acta Agric Zhengjiang, 28(11): 1867-1873. [叶子飘, 杨小龙, 康华靖, 2016. C3 和 C4 植物光能利用效率和水分利用效率的比较研究 [J]. 浙江农业学报, 28(11): 1867-1873.]

ZENG XP, ZHAO P, CAI XA, et al., 2006. Shade-tolerance of 25 low subtropical plants [J]. J Beijing For Univ, 28(4): 88-95. [曾小平, 赵平, 蔡锡安, 等, 2006. 25 种南亚热带植物耐阴性的初步研究 [J]. 北京林业大学学报, 28(4): 88-95.]

ZHANG QW, ZHU SD, JANSEN S, et al., 2021. Topography strongly affects drought stress and xylem embolism resistance in woody plants from a karst forest in Southwest China [J]. Funct Ecol, 35(3): 566-577.

ZHANG XY, WEE KSA, KAJITA T, et al., 2021. Effects of provenance on leaf structure and function of two mangroves species: the genetic adaptation to temperature [J]. Chin J Plant Ecol, 45(11): 1241-1250. [张小燕, WEE Kim Shan Alison, KAJITA Tadashi, 等, 2021. 种源地对两种红树叶片结构和功能的影响: 对温度的适应性遗传 [J]. 植物生态学报, 45(11): 1241-1250.]

ZHENG W, HE QF, PENG YH, et al., 2017. Comparison of photosynthesis-light response curve for six kinds of trees in karst area [J]. J Cent S Univ For Technol, 37(12): 85-90. [郑威, 何琴飞, 彭玉华, 等, 2017. 石漠化区 6 种退耕树种光响应曲线研究 [J]. 中南林业科技大学学报, 37(12): 85-90.]

(责任编辑 蒋巧媛 邓斯丽)

广西植物 Guihaia Mar. 2023, 43(3): 429-441 http://www.guihaia-journal.com

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202204081

韦玉莲, 王斌, 李冬兴, 等, 2023. 濒危喀斯特专性植物蚬木在中国的潜在适生区预测 [J]. 广西植物, 43(3): 429-441.
WEI YL, WANG B, LI DX, et al., 2023. Prediction of potential suitable areas for endangered karst obligate plant *Excentrodendron tonkinense* in China [J]. Guihaia, 43(3): 429-441.

濒危喀斯特专性植物蚬木在中国的潜在适生区预测

韦玉莲[1,2,3], 王 斌[2,3], 李冬兴[2,3], 陆 芳[2,3], 黄甫昭[2,3], 李健星[2,3], 何 凤[2,4], 向悟生[2,3*], 陈 婷[2,3], 李先琨[2,3]

(1. 广西师范大学 生命科学学院, 广西 桂林 541006; 2. 广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所, 广西喀斯特植物保育与恢复生态学重点实验室, 广西 桂林 541006; 3. 弄岗喀斯特生态系统广西野外科学观测研究站, 广西 崇左 532499; 4. 桂林理工大学 旅游与风景园林学院, 广西 桂林 541006)

摘 要: 蚬木(*Excentrodendron tonkinense*)是喀斯特季节性雨林建群种、喀斯特专性树种,属国家Ⅱ级重点保护野生植物、IUCN 濒危植物,具有极高的生态经济价值。为了探究蚬木的潜在适生区在全球变化背景下的变动情况及其关键驱动因子,该研究利用最大熵(MaxEnt)模型分析未来气候变化情景(SSP1-2.6 和 SSP5-8.5)下蚬木在中国的潜在地理分布变化,并测试喀斯特地质背景分布对喀斯特专性植物适生区预测的影响。结果表明:(1)在加入喀斯特地质背景数据的情况下,适生区预测模型的 AUC 平均值为 0.997,具有较好的预测效果,模型预测结果严格局限于喀斯特区域,与蚬木喀斯特专性植物的特性相符。(2)根据模型的拟合结果,喀斯特地质背景分布、最暖季降水量(800~950 mm)、最冷月最低温(7~11 ℃)为限制蚬木分布的关键因子。(3)未来随着温度升高,蚬木潜在适生区面积在喀斯特区域持续扩张,总体上呈现出向高纬度迁移的趋势,桂西南和滇东南的部分区域存在较大面积的稳定生境。综上认为,在预测蚬木等喀斯特专性植物的潜在地理分布时,必须考虑喀斯特地质背景的分布范围;如果未来持续升温,其潜在适生区将向高纬度地区扩张,濒危程度可能受气候变化的影响不明显;桂西南和滇东南部分区域是未来气候变化情景下蚬木保育和利用的适宜区。该研究结果为蚬木的引种栽培和可持续管理以及保护和利用提供了科学依据。

关键词: MaxEnt 模型, 蚬木, 喀斯特专性植物, 气候变化, 适生区

中图分类号: Q948 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2023)03-0429-13

Prediction of potential suitable areas for endangered karst obligate plant *Excentrodendron tonkinense* in China

WEI Yulian[1,2,3], WANG Bin[2,3], LI Dongxing[2,3], LU Fang[2,3], HUANG Fuzhao[2,3], LI Jianxing[2,3], HE Feng[2,4], XIANG Wusheng[2,3*], CHEN Ting[2,3], LI Xiankun[2,3]

收稿日期: 2022-06-27

基金项目: 国家重点研发计划项目(2019YFC0507503); 国家自然科学基金(31760131,31800371); 广西科学院"桂科学者"团队项目(CQZ-D-1903); 广西自然科学基金(2022GXNSFBA035552)。

第一作者: 韦玉莲(1997-),硕士研究生,研究方向为植物生态学,(E-mail)1269514147@qq.com。

*通信作者: 向悟生,研究员,主要从事植物生态学研究,(E-mail)xwusheng@qq.com。

(1. *College of Life Sciences*, *Guangxi Normal University*, Guilin 541006, Guangxi, China; 2. *Guangxi Key Laboratory of Plant Conservation and Restoration Ecology in Karst Terrain*, *Guangxi Institute of Botany*, *Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences*, Guilin 541006, Guangxi, China; 3. *Nonggang Karst Ecosystem Observation and Research Station of Guangxi*, Chongzuo 532499, Guangxi, China; 4. *College of Tourism and Landscape Architecture*, *Guilin University of Technology*, Guilin 541006, Guangxi, China)

Abstract: *Excentrodendron tonkinense* is a constructive species of karst seasonal rainforest and a karst obligate plant, which is also one of the national secondary key protected wild plant and an IUCN endangered plant, with high ecological economic value. In order to explore how the potential suitable areas of *E. tonkinense* change in the context of global change and its key driving factors, we used the maximum-entropy (MaxEnt) model to analyze the potential geographical distribution changes in China under future climate scenarios (SSP1-2.6 and SSP5-8.5), and tested the influence of the karst geological background distribution on predicting the suitable areas of karst obligate plants. The results were as follows: (1) In the case of adding karst geological background data, the average AUC value of the prediction model for the suitable area was 0.997, which had a good prediction effect. And the model prediction results were strictly limited to the karst region, consistent with the characteristics of karst obligate plant *E. tonkinense*. (2) According to the fitting results of the model, the karst geological background, the precipitation of the warmest quarter (800-950 mm), and the minimum temperature of the coldest month (7-11 ℃) were the key factors limiting the distribution of *E. tonkinense*. (3) With the increase of temperature in the future, the potential suitable areas for *E. tonkinense* would continue to expand in higher latitude karst areas; large areas of stable habitats existed in parts of southwestern Guangxi and southeastern Yunnan. In conclusion, the karst geological distribution is essential as predicting the potential geographic distribution of karst obligate plants such as *E. tonkinense*; if the temperature continues to rise in the future, its potential suitable areas will expand to high latitudes, and the degree of endangerment may be affected by climate, which means that it is not obvious under the influence of climate change; parts of Southwest Guangxi and Southeast Yunnan are suitable areas for the conservation and utilization of *E. tonkinense* under the climate change scenarios in the future. The results provide some scientific reference for the introduction, cultivation, sustainable management, protection and utilization of *E. tonkinense*.

Key words: MaxEnt model, *Excentrodendron tonkinense*, karst obligate plants, climate change, suitable area

物种的分布受到多种环境因子的影响,气候是其中最重要的非生物因子(O'Connor et al., 2019)。联合国政府间气候变化专门委员会(Intergovernmental Panel on Climate Change, IPCC)正式发布的第六次气候变化评估报告(AR6)表明,自 1850—1900 年以来,全球地表平均温度已上升约 1 ℃,未来 20 年的平均温度升高预计达到或超过 1.5 ℃(周天军等,2021)。气候变化会影响植物的维持和分布,尤其对一些濒危或分布范围狭窄的植物而言,全球变暖等气候变化过程会使其原生境无法提供稳定的生存条件(Bennett et al., 2019),进而导致物种改变其地理分布范围以适应新的环境。如果无法适应新的环境,大量的物种就可能会濒临灭绝(Urban, 2015)。因此,预测未来不同气候情景下物种的潜在生境变化及可能的灭绝风险,可以为濒危物种的引种回归、保护措施的制定和可持续利用提供理论依据。

物种分布模型(species distribution models, SDMs)是结合物种的分布点数据和相关环境变量,依据特定的算法推测出该物种的基础生态位(李国庆等,2013)。由于 SDMs 模型无需野外实验数据即可快速预测气候变化下物种的分布范围,因此在濒危物种保护中得到广泛应用(Guisan et al., 2005;Tariq et al., 2021)。一系列的方法被提出来用于构建 SDMs 模型,如广义线性模型、广义加性模型、随机森林模型、生物气候模型、最大熵模型等,此类模型不仅能预测物种当前的潜在分布区,还能预测物种在未来气候变化下的潜在分布格局(Guisan et al., 2002; 李国庆等,2013)。在诸多物种分布模型中,最大熵(maximum-entropy, MaxEnt)模型因其以很小的样本量即可获得很高精确度的预测结果且不受分布信息缺失的约束而成为濒危物种潜在适生区预测的有力工具(应凌霄等,2016)。

蚬木(*Excentrodendron tonkinense*)是喀斯特季节性雨林的主要建群种之一(李先琨等,2008),也是广西三大硬木之一,具有重要的生态和经济价值。由于以往有限的保护措施与过度开发利用,导致蚬木野生资源遭到较严重的破坏,并且蚬木雌雄异株,传粉易受阻隔,开花结实周期长且种子产量少,在开花结果年果实中能孕育的种子数仅占 9%,败育的种子高达 89%(高辉等,2006),因此蚬木种群数量持续下降,在最新的《国家重点保护野生植物名录》中被列为国家Ⅱ级重点保护野生植物(国家林业和草原局,2021)。蚬木种群的恢复对于喀斯特季节性雨林的稳定维持和生态功能的发挥具有重要意义。蚬木种群恢复的关键环节就是要对其种群的区域环境适应性进行评估,科学预测其生态适宜区,以此找出蚬木种群恢复过程中的限制性环境因素,科学识别种群的适宜恢复区域。现有标本数据和相关研究表明,蚬木在自然状态下严格分布于喀斯特区域(苏宗明等,1988;梁畴芬等,1988;韦毅刚,2018),是喀斯特专性物种。黄仕训等(2001)研究表明,当喀斯特濒危稀有物种迁移至酸性土壤后其叶片形状、种子大小及物候期均出现较明显差异。气候与地质背景等因素使得原喀斯特生境濒危物种无法通过开花结果来完成从种子到种子的世代更替过程。蚬木的抗寒性弱,极端低温将影响幼苗成活率和成树的生长率(中国科学院植物研究所生态室,1978)。当对蚬木进行迁地保护或引种栽培时,需要实际掌握蚬木对热量的需要和所能忍受的极端低温阈值,同时需要考虑地理布局。目前,关于蚬木的研究主要集中在生理生态特征(欧芷阳等,2017,2018,2020)、营林管理(庞世龙等,2012)、种群动态和群落结构描述(王斌,2012;向悟生等,2013)等方面,但关于蚬木的潜在适宜分布区及其关键的驱动因子等问题仍不清楚。以往采用物种分布模型研究濒危植物如南方红豆杉(*Taxus wallichiana* var. *mairei*)(李艳红等,2021)、天目铁木(*Ostrya rehderiana*)(Tang et al., 2021)、四合木(*Tetraena mongolica*)(段义忠等,2019)、珙桐(*Davidia involucrata*)(王雨生等,2019)、伯乐树(*Bretschneidera sinensis*)(龚维等,2015)等的分布区变化时,大多考虑气候因素和大尺度土壤理化性质的影响。全国土壤普查办公室(1998)研究表明,喀斯特区域生境异质性极高,其土壤理化性质在小范围内存在较大的变异性。因此,常用的大尺度土壤理化性质数据在预测蚬木这类喀斯特专性植物时,是否能有效刻画喀斯特独特而复杂的生境特征目前仍缺乏相关研究成果。

本研究以蚬木为对象,基于最大熵模型预测当前及未来 2070s(2061—2080 年)的 SSP1-2.6 和 SSP5-8.5 两种气候情景下的潜在地理分布,在考虑常用大尺度土壤理化性质数据时,尝试加入喀斯特地质背景分布数据反映喀斯特综合生境特征的物种分布模型预测结果。本研究拟回答以下问题:(1)限制蚬木分布的关键驱动因子有哪些;(2)未来不同气候变化是否会影响蚬木的潜在适生区范围。本研究结果将为喀斯特专性植物蚬木的引种、栽培以及可持续管理提供科学依据。

1　数据来源

1.1 蚬木地理数据获取

根据多年的实地调查数据、全球生物多样性信息网络(https://www.gbif.org/)、中国数字植物标本馆(http://www.cvh.org.cn)、中国国家标本资源平台(http://www.nsii.org.cn/)、中国植物图像库(http://ppbc.iplant.cn/)、广西壮族自治区特级保护古树名录和广西壮族自治区一级保护古树名录(http://www.gxzf.gov.cn)获取蚬木地理数据。将具体到村级小地名的地理信息借助百度坐标拾取系统(http://aqsc.shmh.gov.cn/gis/getpoint.htm)来补充其地理坐标,剔除重复错误、信息不明及引种栽培的分布点。为避免集群分布导致模型过拟合,在 ArcGIS 10.7 中运用 SDM_Toolbox 2.4 插件将所收集数据以 5 km 设置缓冲区,缓冲区内随机保留 1 个有效分布点,最终得到 81 个有效分布点。具体分布如图 1 所示。

1.2 环境数据

所采用的环境数据包含气候因子、地形因子及土壤因子。气候因子(Bio1-Bio19)及地形因子全部来源于世界气候数据网站(https://worldclim.org/)。未来气候数据使用 WorldClim v2.1 版本的数据,该数据采用国际耦合模式比较计划第六阶段(CMIP6)的全球气候系统模式模拟未来气候变化。为了分析蚬木分布范围在不同气候情景下的变异情况,分别选择了低排放情景(SSP1-2.6)和高排放情景(SSP5-8.5)进行分析,

两者分别对应未来社会的可持续发展路径和常规发展路径(O'Neill et al., 2016)。由于中国气象局北京气候中心提出的 BCC-CSM2-MR 模式在东亚具有良好的模拟表现(Wu et al., 2014),因此选择 BCC-CSM2-MR 模式数据模拟蚬木在 2070s(2060—2080 年)的分布范围。土壤因子数据来源于联合国粮农组织世界土壤数据库(https://www.fao.org/);地图数据来源于国家基础地理信息中心(http://www.ngcc.cn/);土地覆盖数据来源于中国科学院地理科学与资源研究所(https://www.resdc.cn/);喀斯特地质背景分布数据为 1985 年出版的"中国可溶岩类型图"数字化得到。

所有环境变量使用 ArcGIS 10.7 软件以中国为研究区进行掩膜提取,并将掩膜提取后的环境变量转换为 ASCII 格式,分辨率均为 2.5′,地理坐标系统一为 GCS_WGS_1984。

2 研究方法

2.1 环境因子的筛选

为避免因环境变量高度相关而导致模型多重共线性问题,在 ArcGIS 10.7 中运用 SDM_Toolbox 2.4 插件将所有环境因子进行 Pearson 相关性检验,并选择刀切法(Jackknife)检验各环境因子的重要性(Yang et al., 2013)。保留相关系数绝对值小于 0.8 的环境因子,当环境变量的相关系数绝对值大于 0.8 时,保留贡献较大的变量。根据前期的数据分析发现,由于常用的大尺度土壤特征数据较难反映喀斯特区异质性极高且复杂的生境特征,因此尝试将喀斯特地质背景分布数据作为综合的环境因子加入模型分析。经过模型初步拟合,剔除在模型中贡献率为 0 的环境因子,最终选择 17 个无共线性的环境变量进行蚬木潜在适生区预测(表 1)。

2.2 模型拟合与适生区划分

将蚬木地理分布数据和环境变量数据导入 MaxEnt 3.4.4 中进行模型运算。采用 Jackknife 预测各环境变量的贡献率;设置全部样本点的 25% 用于验证模型,其余 75% 用于训练模型;设置 10 次重复,模型中其余参数选择默认。利用受试者工作特征曲线下的面积 AUC 值进行 MaxEnt 预测精度检测,AUC 取值范围为 [0,1],AUC 值<0.5 表示预测失败,AUC 值为 0.5~0.7 表示预测较差,AUC 值为 0.7~0.9 表示一般或中等,AUC 值为 0.9~1.0 表示优秀(李艳红等,2021)。

将结果文件导入 ArcGIS 10.7 中,采用自然间断点分级法(Jenks)将当前气候情景下蚬木分布适宜度分为 4 个等级,即不适生区(0~0.06)、低适生区(0.06~0.22)、中适生区(0.22~0.43)、高适生区(0.43~0.81)(赵光华等,2021);未来气候情景和当前适生等级划分标准一致,均按当前适宜度进行手动划分,获得模型预测的蚬木潜在分布格局。

2.3 未来气候情景下潜在适生区与稳定生境分析

在 ArcGIS 10.7 的支持下,通过重叠分析获取 SSP1-2.6 和 SSP5-8.5 两种未来气候情景下的高适生区与当前气候条件下高适生区的稳定生境区(Tang et al., 2022)。由于稳定生境可以为蚬木提供稳定的环境条件,对气候变化情景下物种分布的稳定可能有重要作用,甚至成为气候变化条件下物种的避难所,因此稳定生境分析具有非常重要的意义(Tang et al., 2022)。为了分析蚬木在未来气候情景下新增适生区的土地利用来源,将扩张区与重新分类后的土地覆盖类型图层进行叠置,计算蚬木 SSP1-2.6 和 SSP5-8.5 两种未来气候情景下的新增适宜分布区中各种土地覆盖类型所占的比例。

3 结果与分析

3.1 模型精度及模拟当前气候条件适生区

模型的训练 AUC 平均值为 0.997(标准差±0.000)(图 2),模型拟合达到优秀水平。

模型预测结果(图 3)表明,当前蚬木适生区严格分布于喀斯特区域,与喀斯特植物专性植物特性相符;低适生区面积为 3.36 万 km^2、中适生区面积为 1.97 万 km^2、总适生区面积为 6.81 万 km^2;高适生区面积为 1.48 万 km^2,约占总适生区面积的 22%,主要分布在广西西南部及云南东南部喀斯特山地。

3.2 不同环境因子的贡献及其适应范围

模型拟合结果(表 1)表明,贡献率最高的环境因子为最暖季度降水量(Bio18)、喀斯特地质背景分布(Karst)和最冷月最低气温(Bio6),贡献率均超过 10%,其余环境因子贡献率均较小。根据环境因子的响应曲线,蚬木适宜的最暖季度降水量区间为 800~950 mm,最冷月最低气温区间为 7~11 ℃,同时必须为喀斯特地形(图 4)。

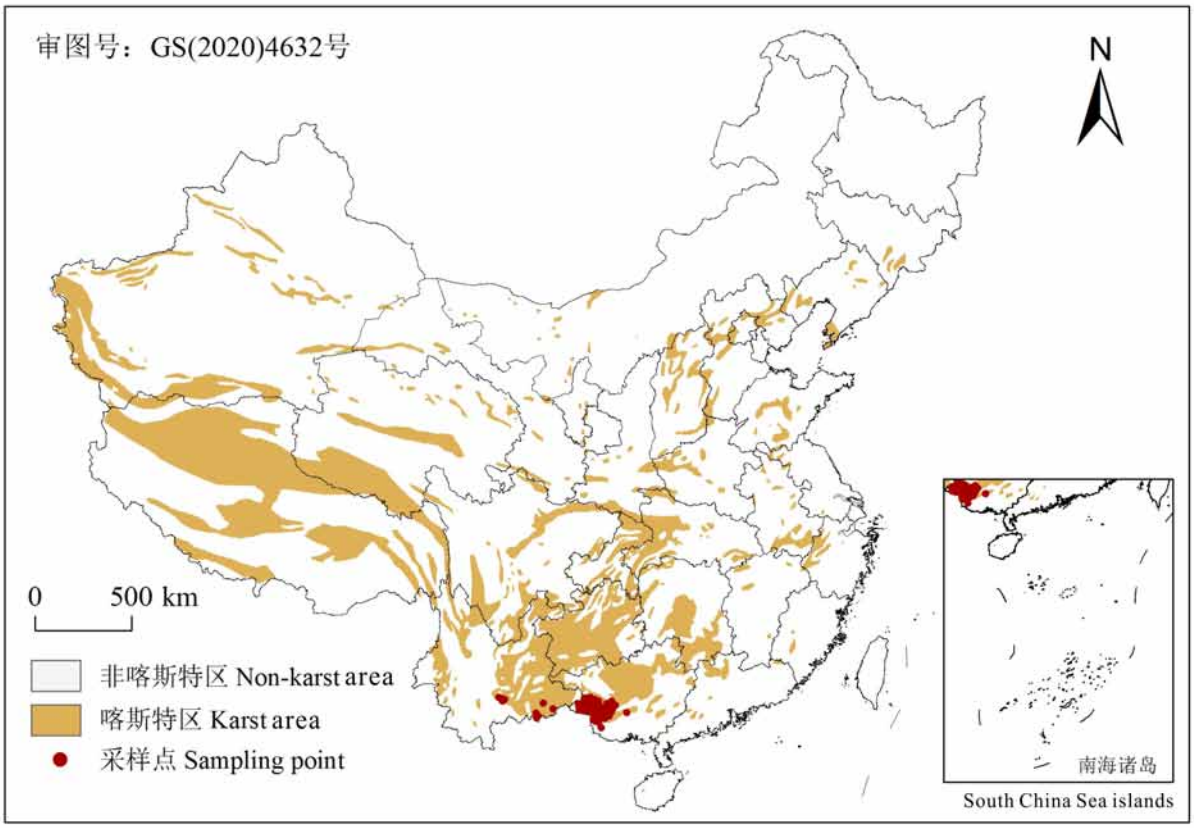


图 1　蚬木的分布点及喀斯特分布区

Fig. 1　Distribution points of *Excentrodendron tonkinense* and karst distribution areas

3.3 未来不同气候情景下蚬木潜在适生区的变化

在 2070s 的两种气候情景下，蚬木在我国的适生区域均发生了改变（图 5）。与当前气候条件适生区面积相比，SSP1-2.6 情景的高、中、低适生区面积均呈上升趋势（表 2）。在两种升温情景下，蚬木的适宜分布区在原有基础上分别扩张了 95.17%和 213.80%（图 6）。面积增加最多的区域为广西，其次为云南（表 3）。总体而言，未来气候情景下蚬木适生区将整体向高纬度喀斯特区域迁移。

叠置分析结果（表 4）表明，新增适宜分布区主要位于森林、草地和耕地；在两种升温情景下，新增适宜分布区位于林地的最大（比例均超过 49%），位于耕地和草地的为其次（比例均超过 19%）。

稳定生境区分析结果（图 6）显示，SSP5-8.5 和 SSP1-2.6 两种排放情景与当前气候条件的高适生分布区域基本重叠，面积分别为 1.48 万 km^2 和 1.45 万 km^2。

4　讨论

4.1 土壤及喀斯特地质背景分布对蚬木适生区模拟的影响

本研究模型拟合结果表明，喀斯特地质背景分布对喀斯特专性植物适生区的模拟具有重要影响。由于加入喀斯特地质背景分布数据，使得当前和未来时期蚬木的潜在地理分布完全局限于喀斯特区域，与蚬木这种喀斯特专性植物自然状态下只分布于喀斯特地区的特性相符。因此，利用 MaxEnt 模型预测喀斯特专性植物时，必须考虑喀斯特地质背景分布的影响。有研究表明，由于蚬木在自然情况下仅分布于石灰岩山上，而石灰岩成土过程受母岩的影响，因此，蚬木适生区与喀斯特地形存在极强联系（中国科学院植物研究所生态室，1978；苏宗明等，1988；李先琨等，2008）。蚬木在长期适应喀斯特生态环境过程中，形成了特

表 1 环境因子对蚬木分布的贡献率

Table 1 Contribution rates of environmental factors to the distribution of *Excentrodendron tonkinense*

环境变量 Environmental variable	描述 Description	贡献率 Contribution rate (%)
Bio18	最暖季度降水量 Precipitation of the warmest quarter	45.8
Karst	喀斯特地质背景分布 Karst geological background distribution	36.3
Bio6	最冷月最低气温 Minimum temperature of the coldest month	10.0
T_GRAVE	表层土砾石含量 Topsoil gravel content	3.0
Bio3	等温性 Isothermality	1.2
Bio7	温度年较差 Temperature annual range	0.9
Aspect	坡向 Aspect	0.7
Bio8	最湿季度平均气温 Mean temperature of the wettest quarter	0.6
ELEV	海拔 Elevation	0.5
T_CACO3	表层土壤碳酸钙 Topsoil calcium carbonate	0.5
T_TEB	表层土壤交换性盐基 Topsoil exchangeable base	0.2
Slope	坡度 Slope	0.2
Bio2	月平均昼夜温差 Mean diurnal range	0.2
T_BS	表层土壤基本饱和度 Topsoil base saturation	0.1
T_SILT	表层淤泥含量 Topsoil silt fraction	0.1
T_PH_H2O	表层土壤 pH Topsoil pH	0.1
Bio15	降水量季节性变化 Precipitation seasonality	0.1

有的生理生态习性与生长发育特征,对富含钙质的喀斯特生境土壤有极强的适应能力,甚至有一定的依赖性。根据以往研究,蚬木适宜分布的石灰性土壤呈微酸性至微碱性且土壤钙含量丰富(中国科学院植物研究所生态室,1978)。但是,本研究结果显示,土壤 pH 值和土壤含钙量的大尺度格局对蚬木的分布贡献很小,其原因可能与单独的土壤理化因子较难表征喀斯特生境的综合特征有关。现有的研究表明,由于存在复杂的淋溶与富集作用,所以喀斯特区域的土壤 pH 值和含钙量等理化性质变异极大(全国土壤普查办公室,1998)。目前,常用的 FAO 土壤数据库中的大尺度数据可能难以反映这种复杂变化的特征,从全国尺度来看,我国北方的盐碱土和黄土高原的黄土均有 pH 值呈碱性和含钙量很高的特征。此外,大尺度模拟时,气候因子的贡献值远高于土壤因子的贡献值,可能会掩盖土壤因子在局部尺度的作用。张晓玲等(2019)研究发现,茶树虽然适宜分布在酸性土中,但土壤酸碱度对全球茶树分布区的影响很小。当大尺度范围预测时,气候对模型模拟的贡献值要远高于土壤,而土壤因子的作用或许对较小的局部尺度的预测起到重要作用。

除了蚬木为喀斯特专性植物外,我国还有其他许多喀斯特地区特有濒危专性物种,如藤黄科的金丝李(*Garcinia paucinervis*)、大戟科的肥牛树(*Cephalomappa sinensis*)、东京桐(*Deutzianthus tonkinensis*)等,这些物种仅分布于我国滇黔桂及越南北部的喀斯特区域(梁畴芬等,1988)。有研究表明,滇黔桂喀斯特地区分布喀斯特专性植物共有 164 科 654 属1 831种(于胜祥等,2017;韦毅刚,2018)。这说明我国分布有丰富的喀斯特专性植物,并且很多喀斯特专性植物是具有重要生态价值和经济价值的濒危物种。本研究结果表明,在科学保育和利用这些喀斯特专性植物进行适生区模拟分析时,考虑喀斯特地形分布区范围是准确模拟预测的基础。

4.2 蚬木地理分布的主要气候驱动因素

气候条件是蚬木在纬度地带和垂直地带分布的重要驱动因素之一。本研究模型的预测结果表明,蚬木的分布对最暖月降水和最冷月的最低气温较为敏感。早期的试验观测数据表明,广西境内蚬木分布区的年降雨量为 1 100~1 550 mm,最冷月(1 月)平均气温为 10.9~13.9 ℃(中国科学院植物研究所生态室,1978)。本研究模型的预测结果与早期试验观测数据基本吻合。1954 年,研究人员从龙州县引入 3~4 年生的蚬木野生苗在桂林植物园进行栽培,1955 年 1 月受寒潮袭击,幼苗全部死亡(1955 年桂林极端最低气温为-4.9 ℃,寒潮当天日平均气温为 2.9 ℃)。在相对气温稍高的南宁栽培的蚬木,14 年生已结实,而在纬度更高的桂林引种的 25 年生植株未见开花(中国科学院植物研究所生态室,1978)。以上研究结果均表明,蚬木的生长发育对热量有一定的需求,同时对

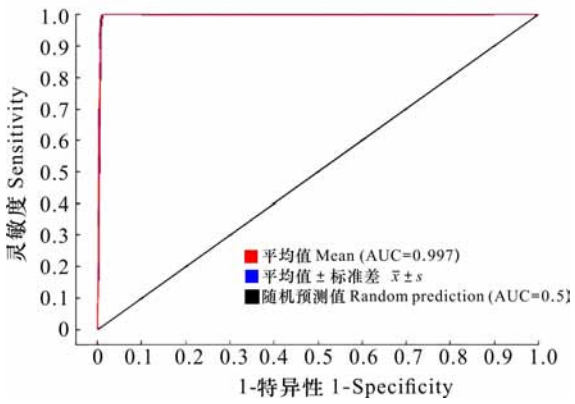


图 2　基于 MaxEnt 模型预测的蚬木分布 ROC 曲线

Fig. 2　ROC curve of MaxEnt model to predict the distribution of *Excentrodendron tonkinense*

最冷月的极低温敏感。这些研究结果进一步证实了本研究模型预测结果的合理性。

4.3 未来气候变化对蚬木适生区的影响

根据本研究模型的预测结果，未来升温会明显影响蚬木的潜在适生区。未来 SSP5-8.5 情景比 SSP1-2.6 情景的总适生面积增加超过 60%，SSP5-8.5 情景会导致蚬木大面积向高纬度的喀斯特区域迁移。在我国，蚬木主要分布于广西西南部，向西伸展至云南东南部。在广西境内的自然分布范围为 105°40′—108°06′ E、22°05′—24°16′ N，包括广西南宁地区的西部、百色地区南部以及河池地区的西南边缘（韦毅刚，2018；中国科学院植物研究所生态室，1978）。本研究中，未来气候变化下蚬木总适生区主要分布于广西西南及云南东南的

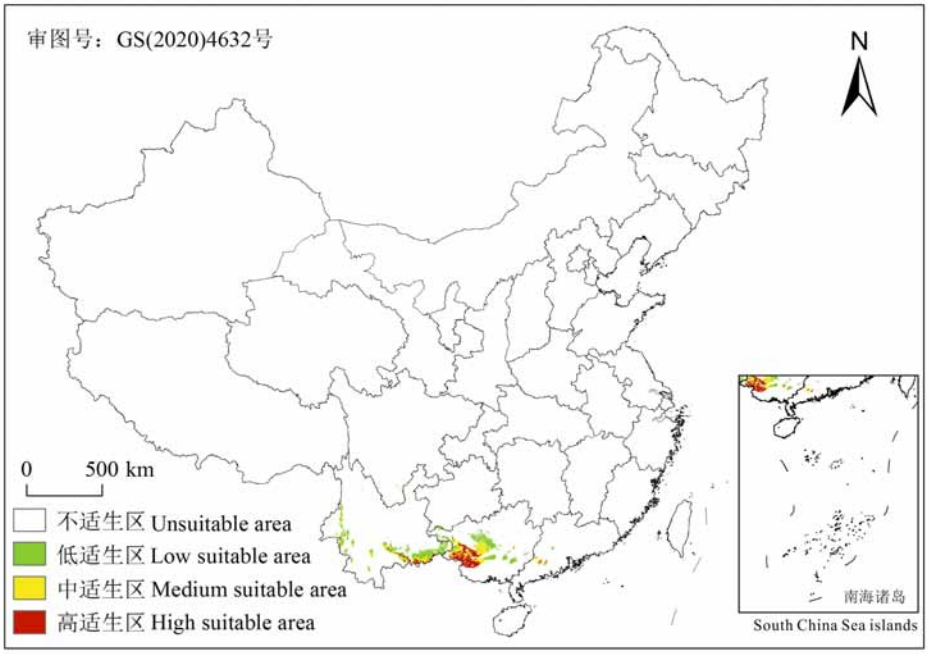
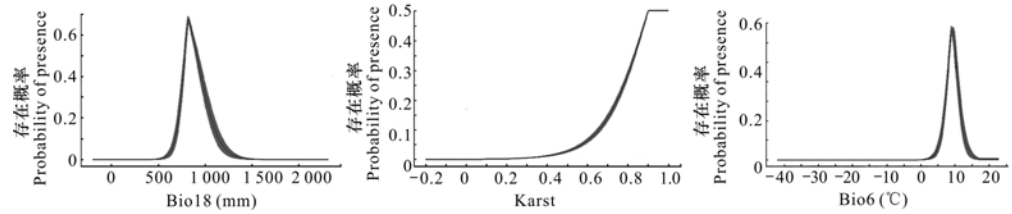


图 3　当前蚬木在中国适生区分布与潜在地理分布区的变化

Fig. 3　Current suitable area distribution of *Excentrodendron tonkinense* in China and changes in potential geographical distribution areas



Bio18. 最暖季度降水量（mm）；**Karst**. 喀斯特地质背景分布；**Bio6**. 最冷月最低温（℃）。

Bio18. Precipitation of the warmest season (mm); **Karst**. Karst geological background distribution; **Bio6**. Minimum temperature of the coldest month (℃).

图 4　主要环境因子的响应曲线

Fig. 4　Response curves of main environmental factors

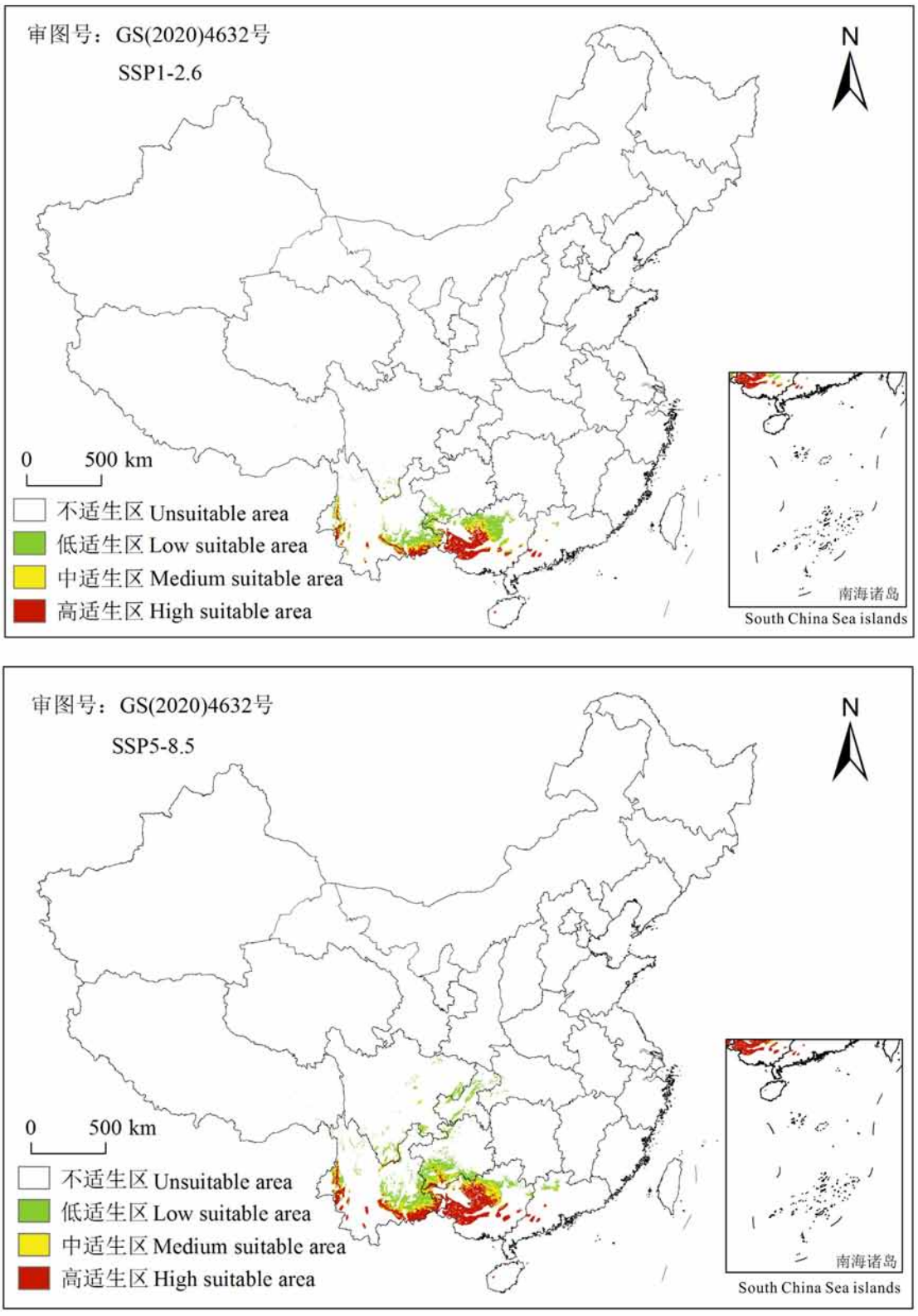
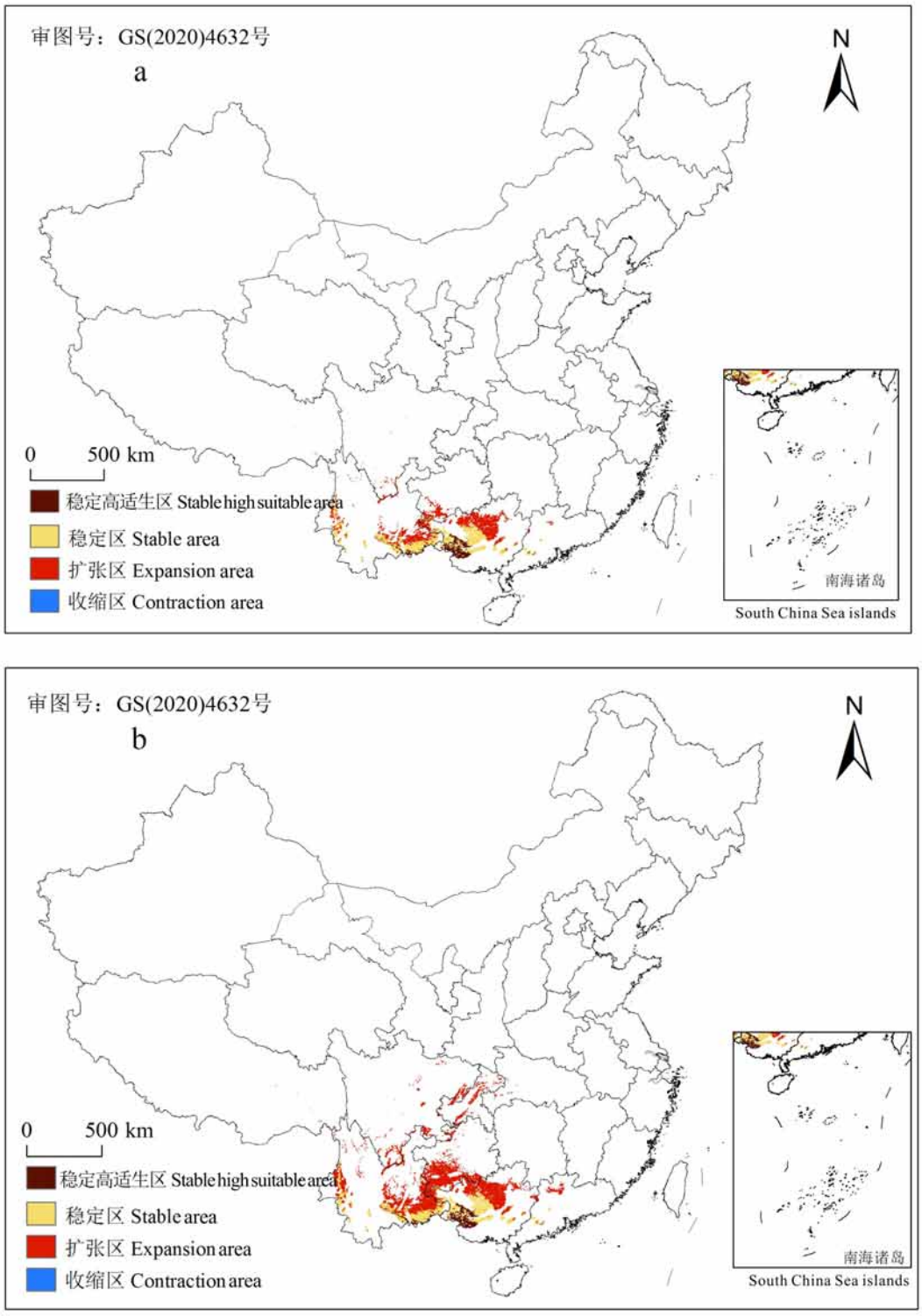


图 5 未来不同气候情景(SSP1-2.6 和 SSP5-8.5)下蚬木在中国的适生区分布

Fig. 5 Suitable area distribution of *Excentrodendron tonkinense* in China under different climate scenarios (SSP1-2.6 and SSP5-8.5) in the future



a. 当前至 2070s，SSP1-2.6 潜在适生区变化；**b**. 当前至 2070s，SSP5-8.5 潜在适生区变化。

a. Changes in potential suitable areas of SSP1-2.6 from current to 2070s; **b**. Changes in potential suitable areas of SSP1-2.6 from current to 2070s.

图 6　当前与未来不同气候情景下蚬木的分布区变化

Fig. 6　Changes in the distribution areas of *Excentrodendron tonkinense* under different climate scenarios at present and in the future

表 2 当前及未来气候情景下蚬木的适生区面积

Table 2 Suitable areas of *Excentrodendron tonkinense* under current and future climate scenarios

时期 Period	低适生区 Low suitable area (10^3 km^2)	中适生区 Medium suitable area (10^3 km^2)	高适生区 High suitable area (10^3 km^2)	总适生区 Total suitable area (10^3 km^2)
当前 Current	33.6	19.7	14.8	68.1
SSP1-2.6	62.5	24.0	47.9	134.4
SSP5-8.5	92.3	43.3	81.8	217.3

表 3 未来不同气候情景下中国不同省(区)蚬木适生区的面积变化

Table 3 Changes in the area of suitable areas for *Excentrodendron tonkinense* in different provinces and regions of China under different climate scenarios

省(区) Province (Region)	当前适生区 Current suitable area (10^3 km^2)	适生区面积变化 Change in the area of suitable area (10^3 km^2)		适生区面积变化比例 Change ratio in the area of suitable area (%)	
		SSP1-2.6	SSP5-8.5	SSP1-2.6	SSP5-8.5
广西 Guangxi	37.53	40.64	48.09	108.29	128.14
云南 Yunnan	27.45	29.97	56.12	109.18	204.44
广东 Guangdong	2.19	0.95	4.13	43.38	188.58
贵州 Guizhou	0.37	9.00	39.30	2 432.43	10 621.62
四川 Sichuan	0.21	0.27	14.87	128.57	7 080.95
海南 Hainan	0.16	0.01	0.01	6.25	6.25
重庆 Chongqing	0.00	0.00	9.72	0.00	—
湖北 Hubei	0.00	0.00	0.78	0.00	—
西藏 Tibet	0.00	0.00	0.38	0.00	—

喀斯特区域,模型预测结果与蚬木实际分布相似。未来气温升高可能导致部分植物的适生区增加,这种现象在其他濒危植物适生区预测的研究中也经常出现(杨启杰和李睿,2021)。此类情况的出现与植物对热量的需求有关(王绮等,2020;万广珍等,2021;杜志喧等,2021)。本研究中,蚬木是热带分布的植物种类,对热量具有明显的趋向性,未来 SSP5-8.5 情景会导致高纬度地区热量增加,而中国高纬度地区分布着大面积的喀斯特区域,蚬木在未来升温的情景下存在向高纬度迁移的可能性和途径。根据适生区来源分析的结果,由于在未来 SSP5-8.5 情景下新增的适宜分布区中约有

表 4 不同未来气候情景下蚬木新增适生区来源

Table 4 Sources of newly-increased suitable areas for *Excentrodendron tonkinense* under different future climate scenarios

土地覆盖类型 Land cover type	新增适生区来源 Sources of newly-increased suitable area (%)	
	SSP1-2.6	SSP5-8.5
林地 Woodland	56.12	49.97
耕地 Farmland	21.94	26.68
草地 Grassland	19.15	20.05
建设用地 Urban	1.51	1.99
水域 Waters	1.19	1.23
未利用土地 Unused land	0.09	0.08

50%的土地覆盖类型是林地,因此未来升温可能不会增加蚬木的濒危程度。然而,应该看到,喀斯特是一种非常脆弱的生境,蚬木现实分布区以北的喀斯特区域大部分不是保护区,存在高强度的人类活动,导致很多区域存在严重的石漠化(张雷等,2011;陈朝军等,2021);并且由于植物的保育和利用需要考虑生物的相互作用(如病害、虫害、传粉生物等),因此未来气候变化下,蚬木的分布区是否能北扩仍需开展深入研究。此外,未来气候变化不仅仅表现为气温的升高,同时也表现为极端气候事件发生的频率增加(Harrington et al., 2018);模型拟合的结果显示了蚬木对最冷月极低温的敏感性,如果未来较频繁的发生如 2008 年的极端低温事件(陈洪滨等,2008),可能也会严重影响蚬木的种群更新和数量。

4.4 潜在分布区土地转化的可能性及未来适生区的科学评估

本研究在预测未来气候变化下蚬木的潜在适生区时因分布数据所限未考虑极端气候事件的影响,未来随着全球温度的升高,极端气候事件发生的频次可能越来越高,会对蚬木的适生生境产生影响;本次研究也未考虑局部小生境的影响,喀斯特地形在极小的范围会发生急剧变化,小地形变化如何影响蚬木分布的研究不多,蚬木适生的小生境生态位也并未明确;本研究在模型拟合过程中仅考虑地形、土壤、气候、降水的影响,未考虑其与生物之间关系和人为活动的影响;由于物种分布模型主要考虑气候和土壤等物理因子的作用,

较少考虑生物相互作用和扩散作用，易高估物种的适生区，这些因素可能会导致研究结果产生不确定性。因此，下一步可结合此类问题开展进一步研究，为蚬木的有效保护和利用提供更精确的预测结果。

在未来气候变化情景下，高纬度新增适生区是否适合开展蚬木的人工培育及迁地保护仍需开展深入研究。为了减少不确定性，在进行人工培育和迁地保护时，可以选择蚬木在当前和未来气候情景均高适生的稳定生境。结合本研究图 6 的分析，在我国广西西南部及云南东南部的喀斯特地区建立蚬木人工培育基地较好。

参考文献：

BENNETT S, DUARTE CM, MARBA N, et al., 2019. Integrating within-species variation in thermal physiology into climate change ecology [J]. Philos Trans R Soc B, 374 (1778): 20180550.

CHEN CJ, YUAN DX, CHENG H, et al., 2021. Human activities and climate change have triggered rocky deserts in southwest China expansion of chemicalization [J]. Sci Chin Earth Sci, 51(11): 1950-1963. [陈朝军, 袁道先, 程海, 等, 2021. 人类活动和气候变化触发了中国西南石漠化的扩张 [J]. 中国科学: 地球科学, 51(11): 1950-1963.]

CHEN HB, FAN XH, 2009. Some extreme events of weather climate and related phenomena in 2008 [J]. Clim Environ Res, 14(3): 329-340. [陈洪滨, 范学花, 2009. 2008 年极端天气和气候事件及其他相关事件的概要回顾 [J]. 气候与环境研究, 14(3): 329-340.]

Department of Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, 1978. Plant ecology research report collection: Episode 1 [C]. Beijing: Science Press: 8-24. [中国科学院植物研究所生态室, 1978. 植物生态学研究报告集: 第一集 [C]. 北京: 科学出版社: 8-24.]

DUAN YZ, YU H, WANG HT, et al., 2019. Geographical distribution and prediction of potentially suitable regions of endangered relict plant *Tetraena mongolica* [J]. Plant Sci J, 37(3): 337-347. [段义忠, 鱼慧, 王海涛, 等, 2019. 孑遗濒危植物四合木(*Tetraena mongolica*)的地理分布与潜在适生区预测 [J]. 植物科学学报, 37(3): 337-347.]

DU ZX, SU QT, ZHOU B, et al., 2021. Potential distribution of invasive species *Bidens frondosa* under different climate change scenarios in China [J]. Chin J Ecol, 40(8): 2575-2582. [杜志喧, 苏启陶, 周兵, 等, 2021. 不同气候变化情景下入侵植物大狼把草在中国的潜在分布 [J]. 生态学杂志, 40(8): 2575-2582.]

GUISAN A, THUILLER W, 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models [J]. Ecol Lett, 8(1): 933-1009.

GUISAN A, EDWARDS TC, HASTIE T, 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene [J]. Ecol Model, 157(2/3): 89-100.

GONG W, XIA Q, CHEN HF, et al., 2015. Prediction of potential distributions of *Bretschneidera sinensis*, an rare and endangered plant species in China [J]. J S Chin Agric Univ, 36(4): 98-104. [龚维, 夏青, 陈红锋, 等, 2015. 珍稀濒危植物伯乐树的潜在适生区预测 [J]. 华南农业大学学报, 36(4): 98-104.]

GAN H, TANG Y, ZHANG LY, 2006. Megasporogenesis and embryo sac development in *Excentrodendron hsienmu* (Malvaceae) with reference to the systematic affinities of *Excentrodendron* [J]. Acta Phytotaxon Sin, 44(5): 538-550. [高辉, 唐亚, 张立芸, 2006. 蚬木的大孢子发生与胚囊发育兼论蚬木属的系统亲缘 [J]. 植物分类学报, 44(5): 538-550.]

HARRINGTON LJ, OTTOF E, 2018. Adapting attribution science to the climate extremes of tomorrow [J]. Environ Res Lett, 13(12): 123006-123006.

HUANG SX, LI RT, LUO WH, et al., 2001. Variation in characteristics of rare and threatened plants after *ex-situ* conservation [J]. Biodivers Sci, 9(4): 359-365. [黄仕训, 李瑞棠, 骆文华, 等, 2001. 石山稀有濒危植物在迁地保护后的性状变异 [J]. 生物多样性, 9(4): 359-365.]

Institute of Karst Geology, Chinese Academy of Geological Sciences, 1985. Explanation of the map of soluble rock types in China [M]. Beijing: Cartographic Publishing House: 1-38. [中国地质科学院岩溶地质研究所编, 1985. 中国可溶岩类型图说明书 [M]. 北京: 地图出版社: 1- 38.]

LI GQ, LIU CC, LIU YG, et al., 2013. Advances in theoretical issues of species distribution models [J]. Acta Ecol Sin, 33 (16): 4827 - 4835. [李国庆, 刘长成, 刘玉国, 等, 2013. 物种分布模型理论研究进展 [J]. 生态学报, 33(16): 4827-4835.]

LI XK, JIANG ZC, HUANG YQ, et al., 2008. Dynamics of dominant population and its influence on karstification in southwest Guangxi, China [J]. Acta Geosci Sin, 29(2): 253-259. [李先琨, 蒋忠诚, 黄玉清, 等, 2008. 桂西南岩溶山地优势植物种群动态及其对岩溶作用的影响 [J]. 地球学报, 29(2): 253-259.]

LIANG CF, LIANG JY, LIU LF, et al., 1988. A report on the floristic survey on the Longgang Natural Reseve [J]. Guihaia, (Suppl. 1): 83-184. [梁畴芬, 梁健英, 刘兰芳, 等, 1988. 弄岗自然保护区植物区系考察报告 [J]. 广西

植物, (增刊 1): 83-184.]

LI YH, ZHANG LJ, ZHU WB, et al., 2021. Geographical distribution changes of *Taxus wallichiana* var. *mairei* in the background of global change [J]. J Nat Resour, 36(3): 783-792. [李艳红, 张立娟, 朱文博, 等, 2021. 全球变化背景下南方红豆杉地域分布变化 [J]. 自然资源学报, 36(3): 783-792.]

National Forestry and Grassland Administration, Ministry of Agriculture and Rural Affaire, Decree No. 15, 2021. List of wild plants under state protection [EB/OL]. http://www.forestry.gov.cn/. [国家林业和草原局农村和农业部, 2021 年第 15 号公告. 国家重点保护野生植物名录 [EB/OL]. http://www.forestry.gov.cn/.]

National Soil Census Office, 1998. China soil [M]. Beijing: China Agriculture Press: 135-762. [全国土壤普查办公室, 1998. 中国土壤 [M]. 北京: 中国农业出版社: 135-762.]

O'CONNOR B, BOJINSKI S, RÖÖSLI C, et al., 2019. Monitoring global changes in biodiversity and climate is more important than ever as ecological crisis intensifies [J]. Ecol Inf, 55(1): 101033.

OU ZY, CAO YY, TAN CQ,et al., 2018. Effects of drought on photosynthesis and resistance physiology of *Excentrodendron hsienmu* seedlings in karst habitat [J]. Chin J Ecol, 2018, 37(11): 3270-3276. [欧芷阳, 曹艳云, 谭长强, 等, 2018. 干旱胁迫对喀斯特生境蚬木幼苗光合特性及抗性生理的影响 [J]. 生态学杂志, 37(11): 3270-3276.]

OU ZY, PANG SL, HE F, et al., 2020. Responses of *Excentrodendron hsienmu* leaf traits to micro-topographical changes in karst mountains of southwest Guangxi, China [J]. SW Chin J Agric Sci, 33(10): 2225-2231. [欧芷阳, 庞世龙, 何峰, 等, 2020. 桂西南喀斯特山地蚬木叶片性状对微地形变化的响应 [J]. 西南农业学报, 33(10): 2225-2231.]

OU ZY, PANG SL, TAN CQ, et al., 2017. Effects of forest structure on natural regeneration of *Excentrodendron hsienmu* population in southwest Guangxi, China [J]. Chin J Appl Ecol, 28(10): 3181-3188. [欧芷阳, 庞世龙, 谭长强, 等, 2017. 林分结构对桂西南蚬木种群天然更新的影响 [J]. 应用生态学报, 28(10): 3181-3188.]

O'NEILL BC, TEBALD C, VUUREN DP, et al., 2016. The Scenario Model Intercomparison Project (ScenarioMIP) for CMIP6 [J]. Geosci Model Dev, 9(9): 3461-3482.

PANG SL, LIU X, LIU SY, et al., 2012. The distribution status and main cultivation techniques of *Excentrodendron hsienmu* in Longgang National Nature Reserve, Guangxi [J]. For Sci Technol, 11(10): 63-64. [庞世龙, 刘秀, 刘晟源, 等, 2012. 广西弄岗国家级自然保护区蚬木资源分布现状及主要栽培技术探讨 [J]. 林业实用技术, 11(10): 63-64.]

SU ZM, ZHAO TL, HUANG QC, 1988. The vegetation of Longgang Natural Reserve in Guangxi [J]. Guihaia, (Suppl. 1): 185-214. [苏宗明, 赵天林, 黄庆昌, 1988. 弄岗自然保护区植被调查报告 [J]. 广西植物, (增刊 1): 185-214.]

TARIQ M, NANDI SK, BHATT ID, et al., 2021. Phytosociological and niche distribution study of *Paris polyphylla* Smith, an important medicinal herb of Indian Himalayan region [J]. Trop Ecol, 62(2): 163-173.

TANG SL, SONG YB, ZENG B, et al., 2022. Potential distribution of the extremely endangered species *Ostrya rehderiana* (Betulaceae) in China under future climate change [J]. Environ Sci Poll Res, 29(1): 7782-7792.

URBAN MC, 2015. Accelerating extinction risk from climate change [J]. Science, 348(6234): 571-573.

WEI YG, 2018, The distribution and conservation status of native plants in Guangxi, China [M]. Beijing: China Forestry Publishing House: 206-214. [韦毅刚, 2018. 广西本土植物及其濒危状况 [M]. 北京: 中国林业出版社: 206-214.]

WANG B, 2012. Ecological research on *Excentrodendron hsienmu* community in the northern tropical karst seasonal rainforest [D]. Guilin: Guangxi Normal University: 7-45. [王斌, 2012. 北热带喀斯特季节性雨林蚬木群落生态学研究 [D]. 桂林: 广西师范大学: 7-45.]

WANG YS, WANG ZH, XING HF, et al., 2019. Prediction of potential suitable distribution of *Davidia involucrata* Baill in China based on MaxEnt [J]. Chin J Ecol, 38(4): 1230-1237. [王雨生, 王召海, 邢汉发, 等, 2019. 基于 MaxEnt 模型的珙桐在中国潜在适生区预测 [J]. 生态学杂志, 38(4): 1230-1237.]

WU TW, SONG LC, LI WP, et al., 2014. An overview of BCC climate system model development and application for climate change studies [J]. J Meteorol Res, 28(1): 34-65.

WAN GZ, SHEN L, GUO YX, et al., 2021. Potential geographical distribution of *Forsythia suspensa* (Thunb.) Vahl under climate change based on maximum entropy model [J]. Chin J Inf Trad Chin Med, 28(12): 1-6. [万广珍, 申亮, 郭延秀, 等, 2021. 基于最大熵模型预测未来气候变化背景下连翘的潜在地理分布 [J]. 中国中医药信息杂志, 28(12): 1-6.]

WANG Q, FAN BG, ZHAO GH, 2020. Prediction of potential distribution area of *Corylus mandshurica* in China under climate change [J]. Chin J Ecol, 39(11): 3774-3784. [王绮, 樊保国, 赵光华, 2020. 气候变化下毛榛在中国的潜在适生区预测 [J]. 生态学杂志, 39(11): 3774-3784.]

XIANG WS, WANG B, DING T, et al., 2013. Age structure and quantitative dynamics of *Excentrodendron hsienmu* population in a karst seasonal rain forest in south China

[J]. Chin J Ecol, 32(4): 825-831. [向悟生, 王斌, 丁涛, 等, 2013. 喀斯特季节性雨林蚬木种群结构和数量动态 [J]. 生态学杂志, 32(4): 825-831.]

XIANG WS, NONG CG, WANG B, et al., 2013. Growth models of *Excentrodendron hsienmu* population in a karst seasonal rain forest [J]. Guihaia, 33(3): 285-290. [向悟生, 农重刚, 王斌, 等, 2013. 喀斯特季节性雨林蚬木种群的增长模型 [J]. 广西植物, 33(3): 285-290.]

YANG XQ, KUSHWAHA SPS, SARAN S, et al., 2013. Maxent modeling for predicting the potential distribution of medicinal plant, *Justicia adhatoda* L. in Lesser Himalayan foothills [J]. Ecol Eng, 51: 83-87.

YU SX, XU WB, WU JY, et al., 2017. Spermatophytae of karst area in Guangxi, Yunnan and Guizhou - a checklist [M]. Beijing: China Environmental Science Press: 135-142. [于胜祥, 许为斌, 武建勇, 等, 2017. 滇黔桂喀斯特地区种子植物名录 [M]. 北京: 中国环境出版社: 135-142.]

YANG QJ, LI R, 2021. Predicting the potential suitable habitats of *Alsophila spinulosa* and their changes [J]. Chin J Appl Ecol, 32(2): 538-548. [杨启杰, 李睿, 2021. 桫椤的潜在适生区及其变化 [J]. 应用生态学报, 32(2): 538-548.]

YING LX, LIU Y, CHEN ST, et al., 2016. Simulation of the potential range of *Pistacia weinmannifolia* in Southwest China with climate change based on the maximum-entropy (Maxent) model [J]. Biodivers Sci, 24(4): 453-461. [应凌霄, 刘晔, 陈绍田, 等, 2016. 气候变化情景下基于最大熵模型的中国西南地区清香木潜在分布格局模拟 [J]. 生物多样性, 24(4): 453-461.]

ZHOU TJ, CHEN ZM, CHEN XL, et al., 2021. Interpreting IPCC AR6: future global climate based on projection under scenarios and on near-term information [J]. Clim Change Res, 17(6): 652-663. [周天军, 陈梓明, 陈晓龙, 等, 2021. IPCC AR6 解读: 未来的全球气候——基于情景的预估和近期信息 [J]. 气候变化研究进展. 17(6): 652-663.]

ZHAO GH, CUI XY, WANG Z, et al., 2021. Prediction of potential distribution of *Ziziphus jujuba* var. *spinosa* in China under context of climate change [J]. Sci Silv Sin, 57(6): 158-168. [赵光华, 崔馨月, 王智, 等, 2021. 气候变化背景下我国酸枣潜在适生区预测 [J]. 林业科学, 57(6): 158-168.]

ZHANG XL, LI YC, WANG YY, et al., 2019. Influence of future climate change in suitable habitats of tea in different countries [J]. Biodivers Sci, 27(6): 595-606. [张晓玲, 李亦超, 王芸芸, 等, 2019. 未来气候变化对不同国家茶适宜分布区的影响 [J]. 生物多样性, 27(6): 595-606.]

ZHANG L, LIU SR, SUN PS, et al., 2011. Comparative evaluation of multiple models of the effects of climate change on the potential distribution of *Pinus massoniana* [J]. Chin J Plant Ecol, 35(11): 1091-1105. [张雷, 刘世荣, 孙鹏森, 等, 2011. 气候变化对马尾松潜在分布影响预估的多模型比较 [J]. 植物生态学报, 35(11): 1091-1105.]

(责任编辑　蒋巧媛　邓斯丽)

广西植物 Guihaia Mar. 2023, 43(3): 442-451 http://www.guihaia-journal.com

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202203052

朱显亮, 唐健民, 陶英, 等, 2023. 石灰土和酸性土生境下金花茶组植物叶片钙形态差异 [J]. 广西植物, 43(3): 442-451.
ZHU XL, TANG JM, TAO Y, et al., 2023. Difference in calcium speciation in leaves of golden *Camellia* species from calcareous soil and acidic soil habitats [J]. Guihaia, 43(3): 442-451.

石灰土和酸性土生境下金花茶组植物叶片钙形态差异

朱显亮[1], 唐健民[1], 陶　英[2], 秦惠珍[1], 刘可慧[1,2], 韦　霄[1], 柴胜丰[1*]

(1. 广西植物功能物质与资源持续利用重点实验室, 广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所, 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: 为探究不同生境下金花茶组植物的叶片钙形态特征,该研究以10种石灰土生境和4种酸性土生境的金花茶为对象,测定了其生境土壤的钙含量和pH值,以及该生境下金花茶组植物叶中的硝酸钙和氯化钙、水溶性有机酸钙、果胶酸钙、磷酸钙和碳酸钙、草酸钙、硅酸钙和总钙的含量。结果表明:(1)石灰土生境的土壤钙含量和土壤pH均极显著($P<0.01$)高于酸性土。(2)在石灰土生境中,金花茶组植物的叶钙形态以草酸钙(41.17%)为主,而在酸性土生境中则以果胶酸钙(43.10%)为主,除硝酸钙和氯化钙、果胶酸钙外,石灰土金花茶的各叶钙形态和总钙含量均极显著($P<0.01$)高于酸性土金花茶。(3)相关性分析结果显示,大部分叶钙形态含量与土壤pH和土壤钙含量呈极显著($P<0.01$)正相关,表明土壤环境对金花茶组植物叶钙形态特征具有重要影响。(4)单因素方差分析结果显示,各叶钙形态含量在物种间存在极显著($P<0.01$)差异,表明金花茶组植物在物种分化过程中叶钙形态特征具有多样性。(5)基于叶钙形态特征的聚类分析显示,14种金花茶可归为3大类。总体而言,不同生境背景下金花茶组植物的叶钙形态差异可能是土壤环境和遗传因素共同作用的结果。该研究结果有助于深入理解金花茶组植物对土壤钙的适应机制,为其保育措施制定提供了参考。

关键词: 金花茶, 土壤环境, 钙适应, 聚类分析, 喀斯特植物

中图分类号: Q945.79　　**文献标识码:** A　　**文章编号:** 1000-3142(2023)03-0442-10

Difference in calcium speciation in leaves of golden *Camellia* species from calcareous soil and acidic soil habitats

ZHU Xianliang[1], TANG Jianmin[1], TAO Ying[2], QIN Huizhen[1], LIU Kehui[1,2], WEI Xiao[1], CHAI Shengfeng[1*]

(1. *Guangxi Key Laboratory of Plant Functional Phytochemicals and Sustainable Utilization, Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences*, Guilin 541006, Guangxi, China; 2. *College of Life Sciences, Guangxi Normal University*, Guilin 541006, Guangxi, China)

收稿日期: 2022-05-07

基金项目: 国家自然科学基金(32060248,31860169); 广西重点研发计划项目(桂科 AB21196018)。

第一作者: 朱显亮(1996-),硕士,研究实习员,研究方向为保育生物学,(E-mail)xianliangzhu2021@126.com。

*通信作者: 柴胜丰,博士,研究员,主要从事珍稀濒危植物保育及可持续利用研究,(E-mail)sfchai@163.com。

Abstract: In order to study the calcium speciation characteristics in leaves of golden *Camellia* species under different habitats, 10 species of golden *Camellia* from calcareous soil habitats and four species from acidic soil habitats were used as the research objects. The calcium content (Soil-Ca) and pH (Soil-pH) of habitat soil, and the contents of calcium nitrate and calcium chloride (AIC-Ca), water soluble organic acid calcium (H_2O-Ca), calcium pectate (NaCl-Ca), calcium phosphate and calcium carbonate (HAC-Ca), calcium oxalate (HCl-Ca), calcium silicate (Res-Ca), and total calcium (Tot-Ca) of leaves were measured. The results were as follows: (1) the Soil-Ca and Soil-pH of calcareous soil were extremely significantly ($P<0.01$) higher than those of acidic soil. (2) The leaf calcium speciation of golden *Camellia* species from calcareous soil habitats was primarily HCl-Ca (41.17%), while species from acidic soil habitats was primarily NaCl-Ca (43.10%), and all calcium speciation and total calcium content in leaves of species from calcareous soil were extremely significantly ($P<0.01$) higher than that from acidic soil except for AIC-Ca and NaCl-Ca. (3) Correlation analysis showed that most of the content of calcium speciation in leaves was extremely significantly ($P<0.01$) and positively correlated with Soil-Ca and Soil-pH, indicating that soil environment had an important influence on the leaf calcium speciation characteristics of golden *Camellia* species. (4) According to one-way ANOVA, the content of each leaf calcium speciation was extremely significant ($P<0.01$) difference among the species in golden *Camellia* revealing that the calcium speciation characteristics had a considerable variation during the species differentiation. (5) Cluster analysis based on calcium speciation characteristics showed that the 14 species of golden *Camellia* could be grouped into three categories. In summary, the differences in leaf calcium speciation of plants of golden *Camellia* species in different habitats may be the consequence of a combination of soil environmental and genetic factors. The results of this study will help to understand the adaptation mechanism of golden *Camellia* species to soil calcium and provide a reference for the formulation of conservation measures.

Key words: golden *Camellia*, soil environment, calcium adaptation, cluster analysis, karst plant

钙是植物生长必不可少的营养元素,可以促进植物的生长发育、光合作用、抗逆性等,但过量的钙会产生细胞毒害,其对植物而言具有两面性(Min et al., 2009)。钙在植物体中主要以硝酸钙和氯化钙、水溶性有机酸钙、果胶酸钙、磷酸钙和碳酸钙、草酸钙、硅酸钙等化学形态存在(叶盛等,2000)。在高钙环境中,一些优势植物通常会进化出自身的钙适应机制,以此避免产生钙毒害。例如,植物可以通过泌钙腺体将体内多余的钙分泌出去(李强等,2007;Borer et al., 2012);或者形成钙化根,从源头上控制根系对钙的吸收(高有红等,2017)。此外,还可以通过调节自身某些生理活性物质的变化来适应高钙环境(张宇斌等,2008)。喀斯特地区又称岩溶地区,是典型的高钙环境,钙在喀斯特生态系统中扮演着重要角色(Huang et al., 2021)。长期以来,这里的大部分植物形成了喜钙、岩生、旱生等特性(罗绪强等,2012)。因此,喀斯特生境成为研究植物对高钙环境适应性方面的热点区域(谢丽萍等,2007;曹建华等,2011;齐清文等,2013)。

金花茶组(*Camellia* Sect. *Chrysantha*)系山茶科(Theaceae)山茶属(*Camellia* L.)常绿灌木或小乔木。由于金花茶种质资源稀缺以及极高的观赏价值,因此被誉为“植物界大熊猫”和“茶族王后”(韦霄等,2006)。同时,金花茶在抗肿瘤、抗氧化、防治三高、抗炎及抗过敏等方面具有较高的药用价值(孔桂菊等,2016)。在 2021 年 8 月发布的《国家重点保护野生植物名录》中,金花茶组所有种均被列入国家二级保护野生植物。目前,已报道且被认可的中国金花茶组植物种类超过 20 种,主要分布于广西西南部,其大部分物种的生境土壤为喀斯特石灰土,少数为酸性土(中国科学院中国植物志编辑委员会,1998)。在自然环境中,尚未发现可同时在石灰土和酸性土生境中生长的金花茶物种(苏宗明和莫新礼,1988)。因此,根据生境土壤的种类,可分为石灰土金花茶和酸性土金花茶。但是,人工引种试验表明,多数石灰土金花茶可以在酸性土中正常生长,而酸性土金花茶却难以适应石灰土环境(苏宗明和莫新礼,1988)。金花茶组植物对生境土壤的高度专一性可能与其对土壤的钙适应机制有关(柴胜丰等,2021)。然而,以往关于金花茶组植物的研究多集中于表观形态特征(李凤英等,2013;朱栗琼等,2021)、药用成分(Yang et al., 2018;李辛雷等,2019)、栽培技术(黄昌艳等,2016;邓荫伟等,

2017)、遗传多样性(刘凯等,2019;卢家仕等,2021)等方面,对于不同生境下金花茶组植物的钙适应机制仍然知之甚少。

本研究以 10 种石灰土金花茶和 4 种酸性土金花茶为对象,测定其生境土壤的钙含量和 pH 值以及该生境下植物叶中各钙形态的含量。主要探究:(1)不同生境下金花茶组植物的叶钙形态是否存在差异;(2)土壤因素是否对叶钙形态产生显著影响;(3)各金花茶组植物的叶钙形态特征。本研究结果将有助于深入理解金花茶组植物对其生境土壤的钙适应机制,以期为金花茶组植物保育措施的制定提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 材料

在金花茶组植物的主要自然分布区内选择了 14 个物种(表 1),包括 10 种石灰土金花茶,即凹脉金花茶(*Camellia impressinervis*, CIM)、龙州金花茶(*C. longzhouensis*, CLO)、柠檬金花茶(*C. limonia*, CLI)、弄岗金花茶(*C. grandis*, CGR)、毛瓣金花茶(*C. pubipetala*, CPU)、崇左金花茶(*C. perpetua*, CPE)、顶生金花茶(*C. terminalis*, CTE)、淡黄金花茶(*C. flavida*, CFL)、平果金花茶(*C. pingguoensis*, CPI)、贵州金花茶(*C. huana*, CHU)[注:原天峨金花茶(*C. tianeensis*)已并入贵州金花茶]和 4 种酸性土金花茶,即东兴金花茶(*C. tunghinensis*, CTU)、金花茶(*C. nitidissima*, CNI)、显脉金花茶(*C. euphlebia*, CEU)、小瓣金花茶(*C. parvipetala*, CPA)。在各采样点,选择长势基本一致的 3 株成年植株,每株从东、南、西、北 4 个方向分别采集一年生成熟叶,每株采集叶片约 100 g,共 42 个叶样,并相应地采集植株根部周围的表层(0~20 cm)土壤,每个土样采集约 1 kg。

1.2 测定方法

1.2.1 植物叶片钙形态的测定 在实验室将叶样于 105 ℃杀青 30 min,80 ℃烘干 12 h,粉碎过 100 目筛待测。叶片各钙形态测定主要参考齐清文等(2013)的方法并略作改进。首先,称取(0.500 0±0.000 5) g 叶样粉末加到 50 mL 的具盖离心管中;加入 20 mL 80%乙醇于 30 ℃恒温水浴锅中振荡提取 1 h,4 000 r · min^{-1}离心 10 min;取上清液过滤至 50 mL 容量瓶中,接着加入 10 mL 80%乙醇继续提取 2 次,每次 1 h,提取完后离心取上清液过滤,用 5%盐酸定容。然后,依次使用蒸馏水、1 mol · L^{-1}氯化钠、2%醋酸、0.6%盐酸重复上述步骤,共获得 5 种提取液。最后,将剩余残渣转入洁净的高脚烧杯中,电热板加热使杯内液体挥发干,于 KERRIC 通风橱内加硝酸-高氯酸(4∶1,*V*/*V*)5 mL,摇匀,50 ℃电热板上浸泡过夜;次日再加硝酸-高氯酸(4∶1,*V*/*V*)10 mL,并在瓶口加一玻璃小漏斗,80 ℃消解 30 min,升温至 150 ℃消解 1 h 后,继续升温至 180 ℃消解,使瓶口产生的棕色烟转为白色烟;待瓶口白烟冒净,高脚烧杯中液体挥发完全后,分 2 次加入 0.2%硝酸共 15 mL,在电热板上加热使底部沉淀物充分溶解,冷却后,定量转移至 25 mL 容量瓶中,用 0.2%硝酸定容,摇匀后于 0.45 μm 滤膜过滤,获得残渣钙提取液。同时,消煮空白和标准样品进行质量控制和结果校正。使用原子吸收分光光度计法分别测定上述 6 种提取液中的硝酸钙和氯化钙(calcium nitrate and calcium chloride, AIC-Ca)、水溶性有机酸钙(water soluble organic acid calcium, H_2O-Ca)、果胶酸钙(calcium pectate, NaCl-Ca)、磷酸钙和碳酸钙(calcium phosphate and calcium carbonate, HAC-Ca)、草酸钙(calcium oxalate, HCl-Ca)、硅酸钙(calcium silicate, Res-Ca)的含量。叶总钙(total calcium, Tot-Ca)含量为这 6 种钙形态含量之和。

1.2.2 土壤指标的测定 土壤样品经过自然风干、除杂、混合、磨细、过 100 目筛,制成分析样品备用。土壤 pH(Soil-pH)用玻璃电极法测定,即称取土样 10 g 于 50 mL 高型烧杯中,加 25 mL 去离子水,用玻璃棒搅拌 1 min,使土粒充分分散,放置 30 min 后采用玻璃电极法测定上清液 pH 值。土壤钙含量(Soil-Ca)用微波消解-火焰原子吸收分光光度法测定,即称取土样 0.1 g,加入 4 mL 浓硝酸和 2 mL 氢氟酸,放置一会,放到微波样品制备仪上进行微波消解,消解完成后用原子吸收分光光度计测定钙含量。

1.3 数据统计和分析

数据统计及分析采用 SPSS v23.0 软件。其中,石灰土金花茶和酸性土金花茶的土壤环境及叶钙形态间的差异比较使用独立样本 *T* 检验;使用 Spearman 系数计算叶钙形态与土壤指标间的相关性并进行显著性检验;使用单因素方差分析(one-way ANOVA)比较不同金花茶物种间的叶钙形态差异,并采用 Duncan 法进行多重检验。使用 R 语言

表 1　14 种金花茶的采样信息

Table 1　Sampling information of 14 golden *Camellia* species

生境土壤类型 Habitat soil type	物种 Species	采集地点 Sampling location	土壤 pH Soil pH	土壤钙含量 Soil Ca content (mg · kg^{-1})
石灰土 Calcareous soil	凹脉金花茶 CIM	广西弄岗国家级自然保护区 Nonggang National Nature Reserve of Guangxi	6.61±0.48b	2 536.14±942.54cd
	龙州金花茶 CLO	广西弄岗国家级自然保护区 Nonggang National Nature Reserve of Guangxi	6.99±0.27ab	5 121.01±1 010.38ab
	柠檬金花茶 CLI	广西弄岗国家级自然保护区 Nonggang National Nature Reserve of Guangxi	6.93±0.17ab	3 491.45±571.24bc
	弄岗金花茶 CGR	广西弄岗国家级自然保护区 Nonggang National Nature Reserve of Guangxi	6.98±0.59ab	5 882.71±1 615.88a
	毛瓣金花茶 CPU	广西龙虎山自然保护区 Longhushan Nature Reserve of Guangxi	7.28±0.13ab	5 958.49±1 488.48a
	崇左金花茶 CPE	广西宁明县亭亮乡 Tingliang Township, Ningming County, Guangxi	7.00±0.51ab	3 309.93±964.87bcd
	顶生金花茶 CTE	广西天等县小山乡 Xiaoshan Township, Tiandeng County, Guangxi	6.90±0.35ab	1 952.3±760.24cde
	淡黄金花茶 CFL	广西南宁市西乡塘区双定镇 Shuangding Town, Xixiangtang District, Nanning City, Guangxi	7.32±0.06a	3 529.01±1 263.73bc
	平果金花茶 CPI	广西平果县太平镇 Taiping Town, Pingguo County, Guangxi	7.53±0.28a	5 385.95±1 361.66a
	贵州金花茶 CHU	广西天峨县坡结乡 Pojie Township, Tian'e County, Guangxi	7.19±0.37ab	4 501.84±1 482.76ab
酸性土 Acidic soil	东兴金花茶 CTU	广西防城金花茶国家级自然保护区 Golden Camellia National Nature Reserve, Fangchenggang, Guangxi	5.00±0.37d	596.56±124.28e
	金花茶 CNI	广西防城金花茶国家级自然保护区 Golden Camellia National Nature Reserve, Fangchenggang, Guangxi	3.82±0.23e	396.87±163.88e
	显脉金花茶 CEU	广西防城金花茶国家级自然保护区 Golden Camellia National Nature Reserve, Fangchenggang, Guangxi	5.21±0.57d	483.54±103.69e
	小瓣金花茶 CPA	广西宁明县峙浪乡 Zhilang Township, Ningming County, Guangxi	5.86±0.15c	1 473.75±327.24de

注：数值为平均值±标准差；不同小写字母表示差异显著（$P<0.05$）。

Note: Dada indicate $\bar{x}\pm s$; different lowercase letters indicate significant differences ($P<0.05$).

Flexclust 程序包（Dolnicar & Leisch, 2014）对金花茶叶钙形态特征进行聚类分析，聚类方法采用系统聚类 Ward 法，并使用欧式距离作为聚类距离。

2　结果与分析

2.1 石灰土金花茶和酸性土金花茶的土壤环境及叶钙形态比较

T 检验结果显示，石灰土生境的 pH 和钙含量都极显著（$P<0.01$）高于酸性土（表 2），表明两种生境土壤环境存在较大差异。在叶中，除硝酸钙和氯化钙、果胶酸钙外，其余 4 种叶钙形态及叶总钙含量均表现为石灰土金花茶极显著（$P<0.01$）高于酸性土金花茶。各叶钙形态含量在石灰土金花茶中的大小依次为草酸钙（41.17%）、果胶酸钙（27.67%）、硅酸钙（16.36%）、磷酸钙和碳酸钙（13.82%）、水溶性有机酸钙（0.61%）、硝酸钙和氯化钙（0.37%）；而在酸性土金花茶中的大小依次为果胶酸钙（43.10%）、草酸钙（28.70%）、磷酸钙和碳酸钙（17.13%）、硅酸钙（10.16%）、硝酸钙和氯化钙（0.53%）、水溶性有机酸钙（0.37%）。其中，硝酸钙和氯化钙、水溶性有机酸钙在石灰土金花茶和酸性土金花茶中的含量均较低，所占比例均不足叶总钙含量的 1%。

表 2 石灰土金花茶和酸性土金花茶的土壤环境及叶钙形态比较

Table 2 Comparison of soil environment and leaf calcium speciation between golden *Camellias* species from calcareous soil and acidic soil

指标 Index	石灰土金花茶 Golden *Camellias* species from calcareous soil	酸性土金花茶 Golden *Camellias* species from acidic soil	差异显著性 Significant difference
土壤 pH Soil-pH	7.07±0.39	4.97±0.83	**
土壤钙含量 Soil-Ca (mg·kg^{-1})	4 166.88±1 680.65	737.68±481.25	**
叶硝酸钙和氯化钙 AIC-Ca (mg·kg^{-1})	19.79±12.43	15.99±8.07	NS
叶水溶性有机酸钙 H_2O-Ca (mg·kg^{-1})	32.29±17.08	11.28±10.54	**
叶果胶酸钙 NaCl-Ca (mg·kg^{-1})	1 462.90±187.87	1 296.58±326.13	NS
叶磷酸钙和碳酸钙 HAC-Ca (mg·kg^{-1})	730.51±187.60	515.42± 231.44	**
叶草酸钙 HCl-Ca (mg·kg^{-1})	2 176.80±249.68	863.44±862.50	**
叶硅酸钙 Res-Ca (mg·kg^{-1})	864.80±181.08	305.65±445.77	**
叶总钙含量 Tot-Ca (mg·kg^{-1})	5 287.10±673.75	3 008.35±1 773.53	**

注 ：** 表示极显著差异(P<0.01)；NS 表示无显著差异。

Note： ** indicates extremely significant difference (P<0.01)； NS means no significant difference.

2.2 土壤指标与叶钙形态间的相关性

相关性分析显示，土壤指标与各叶钙形态间的相关性(R)为 0.12~0.95(图 1)。其中，土壤 pH 与土壤钙含量呈极显著正相关(P<0.01)。土壤 pH 与各叶钙形态(除硝酸钙和氯化钙外)均呈极显著正相关(P<0.01)。土壤钙含量与叶总钙含量、水溶性有机酸钙、草酸钙、硅酸钙、磷酸钙和碳酸钙等叶钙形态呈显著(P<0.05)或极显著(P<0.01)正相关，但与硝酸钙和氯化钙、果胶酸钙相关性不显著(P>0.05)。叶总钙含量与 6 种钙形态的相关性均达到显著(P<0.05)及以上水平，其中与草酸钙与硅酸钙相关性分别达 0.95 和 0.92，表明这两种钙形态对叶总钙含量的影响最大。草酸钙与硅酸钙间相关性达 0.82，磷酸钙和碳酸钙与草酸钙、硅酸钙的相关性分别达 0.70 和 0.71，表明各叶钙形态间存在相互影响。

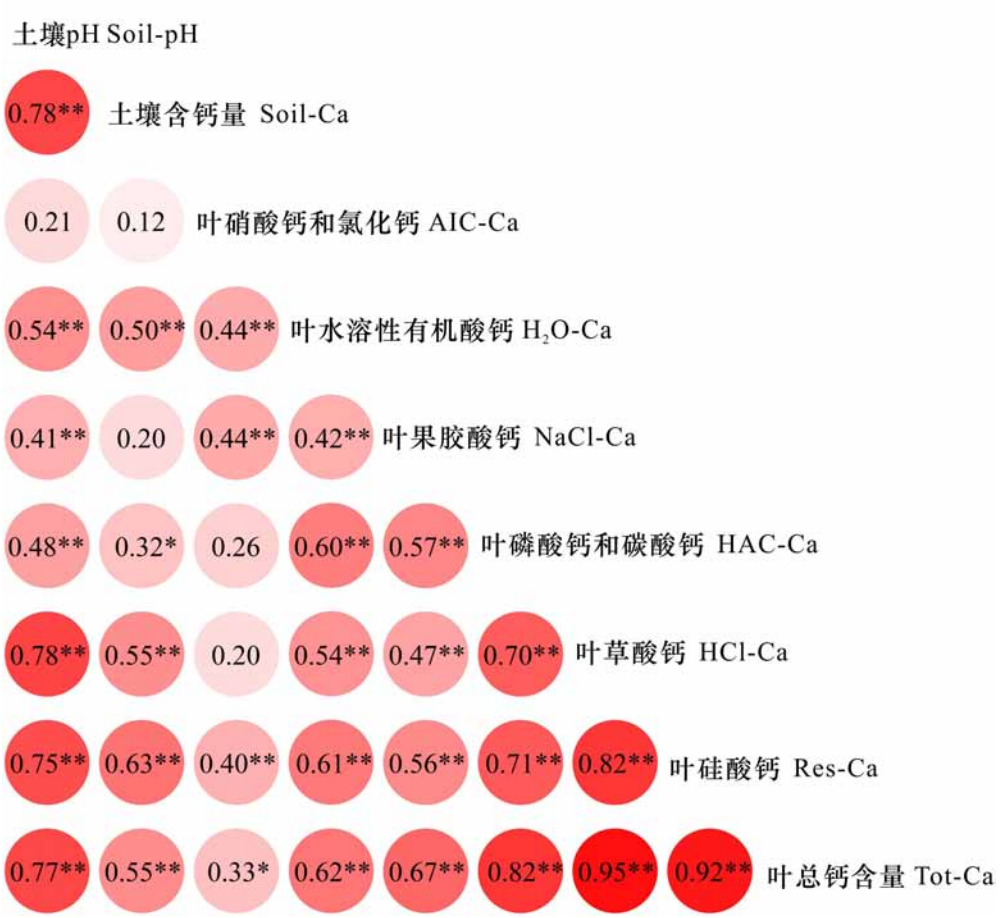
2.3 金花茶组植物间的叶钙形态比较及聚类分析

单因素方差分析显示，各叶钙形态及叶总钙含量在 14 种金花茶物种间均表现出极显著差异(P<0.01)(图 2)。其中，硝酸钙和氯化钙含量以柠檬金花茶最高(50.48 mg·kg^{-1})，并显著高于其他金花茶。水溶性有机酸钙和果胶酸钙的含量分别以平果金花茶(56.41 mg·kg^{-1})和顶生金花茶(1 739.33 mg·kg^{-1})最高。磷酸钙和碳酸钙含量以顶生金花茶最高(1 087.00 mg·kg^{-1})、金花茶最低(358.83 mg·kg^{-1})，金花茶、显脉金花茶、东兴金花茶等 3 种酸性土金花茶含量显著(P<0.05)低于大部分石灰土金花茶种类。同样，草酸钙含量以顶生金花茶最高(2 743.67 mg·kg^{-1})、金花茶最低(268.5 mg·kg^{-1})，而硅酸钙含量则以平果金花茶最高(1 164.23 mg·kg^{-1})、金花茶最低(53.21 mg·kg^{-1})。金花茶、显脉金花茶、东兴金花茶等 3 种酸性土金花茶叶钙形态含量特征较为一致，其草酸钙和硅酸钙含量显著(P<0.05)低于石灰土金花茶种类。小瓣金花茶叶钙形态含量特征与石灰土金花茶种类较为一致，其各钙形态含量与大部分石灰土金花茶无显著差异(P>0.05)。

进一步利用聚类分析比较了 14 种金花茶物种间的钙形态特征，图 3 结果表明，14 种金花茶可划分为三大类。Ⅰ. 叶总钙含量低：钙形态以果胶酸钙为主，有显脉金花茶、东兴金花茶、金花茶。Ⅱ. 叶总钙含量适中：钙形态以果胶酸钙与草酸钙为主，有淡黄金花茶、毛瓣金花茶、龙州金花茶、凹脉金花茶、崇左金花茶。Ⅲ. 叶总钙含量高：钙形态以草酸钙为主，有柠檬金花茶、弄岗金花茶、平果金花茶、顶生金花茶、贵州金花茶、小瓣金花茶。

3 讨论与结论

叶作为植物重要营养器官，对其钙形态特征的研究将有助于揭示植物对于栖息地土壤环境的钙富集、钙适应机制。曹建华等 (2011)报道的喀



* 和 ** 分别表示在 0.05 和 0.01 水平上相关性显著。

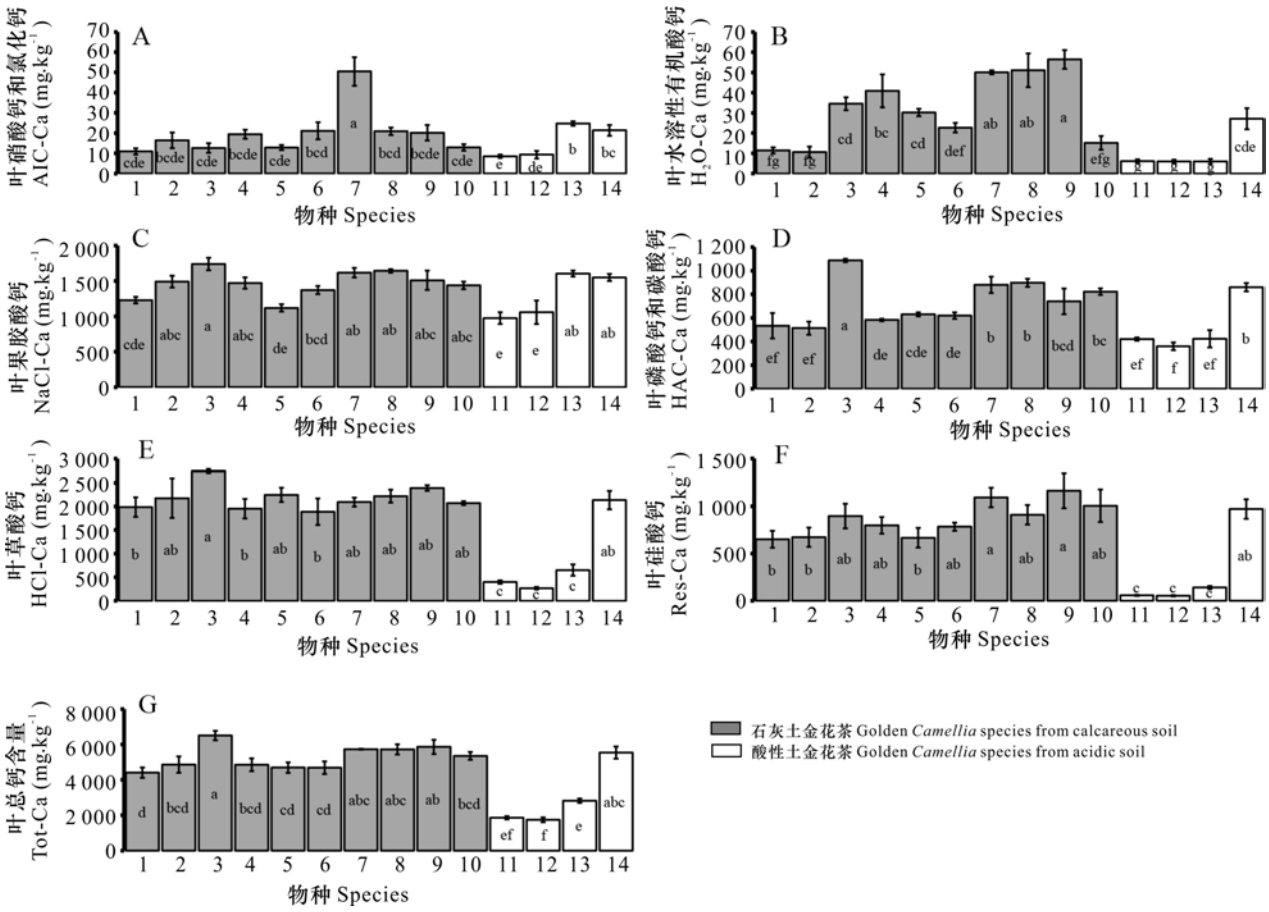
* and ** indicate significant correlations at 0.05 and 0.01 levels, respectively.

图 1　金花茶土壤环境与叶钙形态的相关性

Fig. 1　Correlation between soil environment and leaf calcium speciation of golden *Camellia* species

斯特地区植物平均叶总钙含量为 1 216.82 mg · kg^{-1}，非喀斯特地区植物的为 767.94 mg · kg^{-1}，如几种常见喀斯特地区乔木，即枫香（*Liquidambar formosana*，1 173.25 mg · kg^{-1}）、黄樟（*Cinnamomum parthenoxylon*，1 024.87 mg · kg^{-1}）、香椿（*Toona sinensis*，963.63 mg · kg^{-1}）等。齐清文等（2013）报道了 11 种草本的报春苣苔属（*Primulina*）植物叶钙形态含量和组成，其中来自石灰岩钙质土壤的植物叶平均总钙含量为 2 285.6 mg · kg^{-1}、砂页岩酸性土壤的为 1 379.3 mg · kg^{-1}、丹霞地貌土壤的为 1 329.1 mg · kg^{-1}。本研究中，石灰土金花茶和酸性土金花茶叶总钙含量分别达 5 287.10 mg · kg^{-1}和 3 008.35 mg · kg^{-1}，均远高于上述地区的植物，表明金花茶组植物具有较强钙富集能力。除物种差异外，金花茶组植物较强钙富集能力的部分原因可能是占据了生态位优势。例如，谢丽萍等（2007）在喀斯特森林生态系统中研究发现，不同层次植物对于土壤钙的吸收有较大差异，其中灌木层具有比草本层更强的钙富集能力。石灰土金花茶的叶总钙含量显著高于酸性土金花茶，可能与其生境土壤丰富的钙含量和高 pH 有关。这表明在不同生境土壤的长期适应中，石灰土金花茶和酸性土金花茶可能形成了独特的钙富集、钙适应机制。

植物调节体内钙形态组成，是适应不同钙环境的重要机制之一。曹建华等（2011）研究发现，喀斯特地区植物叶钙形态以果胶酸钙（27.91%～32.82%）为主，而非喀斯特地区植物则以草酸钙（33.69%～34.34%）为主。本研究结果显示，石灰土金花茶叶钙形态以草酸钙（41.17%）为主，而酸



1. 凹脉金花茶; **2**. 崇左金花茶; **3**. 顶生金花茶; **4**. 淡黄金花茶; **5**. 龙州金花茶; **6**. 毛瓣金花茶; **7**. 柠檬金花茶; **8**. 弄岗金花茶; **9**. 平果金花茶; **10**. 贵州金花茶; **11**. 东兴金花茶; **12**. 金花茶; **13**. 显脉金花茶; **14**. 小瓣金花茶。竖线为标准差,不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)。

1. *Camellia impressinervis*; **2**. *C. perpetua*; **3**. *C. terminalis*; **4**. *C. flavida*; **5**. *C. longzhouensis*; **6**. *C. pubipetala*; **7**. *C. limonia*; **8**. *C. grandis*; **9**. *C. pingguoensis*; **10**. *C. huana*; **11**. *C. tunghinensis* ; **12**. *C. nitidissima*; **13**. *C. euphlebia*; 14. *C. parvipetala*. Vertical line is standard deviation, different lowercase letters indicate significant differences($P<0.05$).

图 2 14 种金花茶的叶硝酸钙和氯化钙(A)、水溶性有机酸钙(B)、果胶酸钙(C)、磷酸钙和碳酸钙(D)、草酸钙(E)、硅酸钙(F)、总钙(G)的含量比较

Fig. 2 Comparison of AIC-Ca (**A**), H_2O-Ca (**B**), NaCl-Ca (**C**), HAC-Ca (**D**), HCl-Ca (**E**), Res-Ca (**F**), Tot-Ca (**G**) in leaves of 14 golden *Camellia*

性土金花茶则以果胶酸钙(43.10%)为主,与曹建华等(2011)的研究结果相反。一方面,这可能由于钙形态组成在不同物种间、同一物种的不同居群间都表现出广泛变异(齐清文等, 2013)。另一方面,叶的化学元素计量特征可能受不同发育时期、气候、地形等综合因素影响具有动态变化(王程媛等,2011;Sardans et al., 2016)。以往研究表明,草酸钙在植物体内的基本功能是调节细胞钙水平,在高钙环境下,一些优势种植物可以将体内过量的游离态钙离子与草酸结合形成稳定的草酸钙结晶,而草酸钙结晶的晶型、大小及数量随生长环境中钙离子浓度的变化而变化,以此避免产生钙毒害(冯晓英等,2010;He et al., 2014),这可能是石灰土金花茶对高钙环境的适应机制之一。而果胶酸钙是一种活性钙,主要存在于细胞壁中,齐清文等(2013)研究发现,在低钙的酸性砂页岩土壤中,果胶酸钙可维持细胞内钙稳定,从而保证植物生长过程中对钙的正常需求。因此,以果胶酸钙为主的钙形态分布可能有助于酸性土金花茶更好地适应低钙环境。

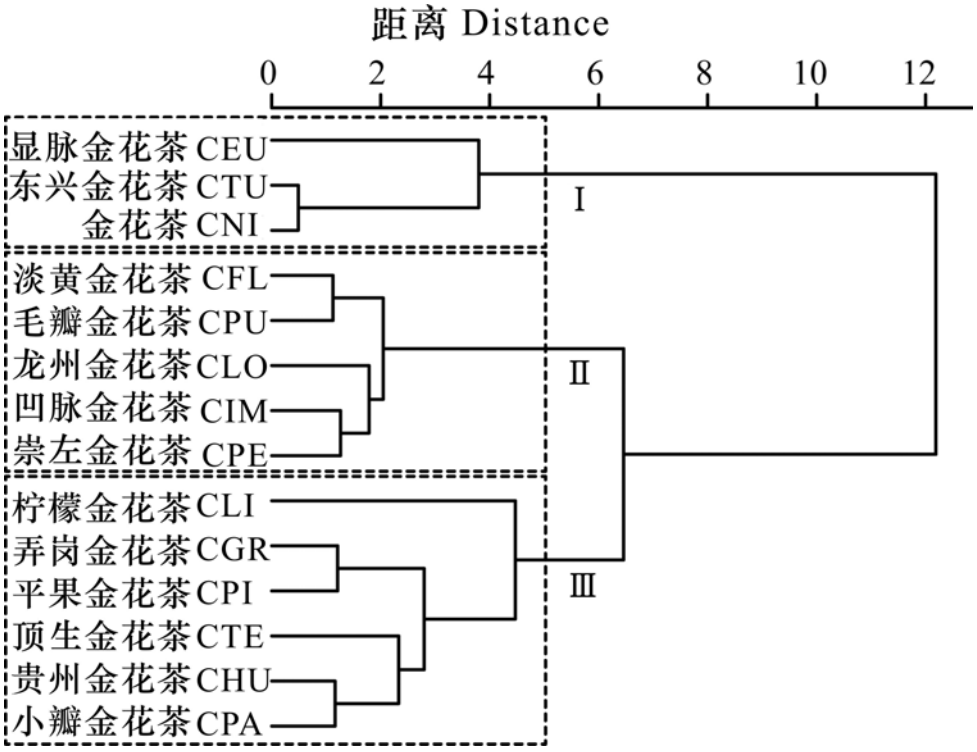


图 3　14 种金花茶叶片钙形态含量特征聚类树形分析图

Fig. 3　Cluster tree analysis diagram of the leaf calcium speciation characteristics of 14 golden *Camellia* species

土壤环境对于植物钙吸收的影响，一直是研究者关注的焦点（李晓婷等，2019；许木果等，2021）。在金花茶中，我们观察到大部分叶钙形态含量与土壤 pH、土壤钙含量呈显著（$P<0.05$）正相关，表明高钙和高 pH 的土壤环境会促进金花茶植物体内各钙形态的积累。而硝酸钙和氯化钙与土壤 pH 和土壤钙含量的相关性均不显著（$P>0.05$），这可能是由于硝酸钙和氯化钙在植物体内代谢较快、存在时间较短，因此受土壤环境影响小（曹建华等，2011）。此外，相关性分析还揭示了各钙形态间的一些相互影响，如叶总钙量受草酸钙、硅酸钙影响最大，而草酸钙、硅酸钙间的极显著正相关（$R=0.82$，$P<0.01$）可能暗示两者在金花茶体内的相互促进作用。然而，有关植物各类钙形态间相关性的报道目前较少，本研究结果将为植物叶片钙形态多样性研究提供参考。

叶总钙含量及各钙形态在金花茶物种间均存在极显著差异（$P<0.01$），表明金花茶组植物在物种多样化过程中钙形态特征产生了较大分化。为了更好地量化这些钙形态特征，我们利用系统聚类 Ward 法对 14 种金花茶进行了分类，结果显示除小瓣金花茶外，其余 3 种酸性土金花茶归为一类，而石灰土金花茶可进一步划分为两类。植物叶片化学含量特征在物种分化过程中具有系统发育保守性，如最近在八角莲属（*Dysosma*）植物的叶片中发现，90% 以上叶片化合物含量与物种间的系统发育密切相关（周鑫鹏，2019）。而金花茶组植物的叶钙形态特征也可能受到物种间的系统发育关系调控。例如，肖政等（2014）利用 ISSR 标记对 29 种金花茶进行遗传分析，发现顶生金花茶与平果金花茶的系统发育关系较近。刘凯等（2019）基于 SNP 和卢家仕等（2021）基于 SCoT 分子标记技术的研究结果均显示，金花茶、东兴金花茶、显脉金花茶的系统发育关系较近。这些结果与我们基于叶钙形态特征的聚类分析结果一致，表明金花茶组植物的叶钙形态特征也可能受到了物种间系统发育关系的影响。值得注意的是，小瓣金花茶与贵州金花茶的聚类距离最近，这与姜丽娜等（2020）对 22 种金花茶的花瓣多酚组分含量特征的聚类分析结果一致。但是，两者的系统发育关

系并未在先前研究(肖政等,2014)中得到证实。这也可能与小瓣金花茶的生境(土壤 pH=5.86,土壤钙含量=1 473.75 mg·kg^{-1})位于酸性土和石灰土的过渡区间有关,或者受到其他土壤因素的影响,如有机质含量、营养元素、微生物等(邸欣月等,2015)。综上所述,不同生境背景下金花茶组植物的叶钙形态差异可能是土壤环境和遗传因素共同作用的结果。在后续金花茶组植物的引种栽培和保育研究中,应尽可能确保其栽培土壤环境与原生境接近,并重点关注土壤 pH 和土壤钙含量等指标的变化,避免产生钙毒害或钙供应不足。

致谢 感谢广西壮族自治区防城金花茶国家级自然保护区管理中心、广西弄岗国家级自然保护区管理中心、广西龙虎山自然保护区管理处在采样过程中提供的帮助。

参考文献:

BORER CH, HAMBY MN, HUTCHINSON LH, 2012. Plant tolerance of a high calcium environment via foliar partitioning and sequestration [J]. J Arid Environ, 85: 128-131.

CAO JH, ZHU MJ, HUANG F, et al., 2011. Comparison study on calcium forms in plant leaves under different geological backgrounds — A case study in Maolan, Guizhou Province [J]. Bull Miner, Petrol Geochem, 30(3): 251-260.[曹建华, 朱敏洁, 黄芬, 等, 2011. 不同地质条件下植物叶片中钙形态对比研究——以贵州茂兰为例[J]. 矿物岩石地球化学通报, 30(3): 251-260.]

CHAI SF, FU R, ZOU R, et al., 2021. Effects of different calcium ion concentrations on photosynthetic and physiological indexes of calci-type and calcifuge-type golden *Camellia* [J]. Guihaia, 41(2): 167-176.[柴胜丰, 付嵘, 邹蓉, 等, 2021. 不同钙离子浓度对喜钙和嫌钙型金花茶光合及生理指标的影响[J]. 广西植物, 41(2): 167-176.]

Editorial Committee of Flora of China, Chinese Academy of Sciences, 1998. Flora Reipublicae Popularis Sinicae [M]. Beijing: Science Press.[中国科学院中国植物志编辑委员会, 1998. 中国植物志[M]. 北京: 科学出版社.]

DENG MW, WU CR, GUO JH, et al., 2017. Experiment of cutting seedlings of *Camellia nitidissim* [J]. Mol Plant Breed, 15(7): 2886-2890.[邓荫伟, 吴婵榕, 郭俊红, 等, 2017. 金花茶扦插育苗试验[J]. 分子植物育种, 15(7): 2886-2890.]

DI XY, AN XJ, DONG H, et al., 2015. The distribution and evolution of soil organic matter in the karst region, Guizhou Province, southwestern China [J]. Earth Environ, 43(6): 697-708.[邸欣月, 安显金, 董慧, 等, 2015. 贵州喀斯特区域土壤有机质的分布与演化特征[J]. 地球与环境, 43(6): 697-708.]

DOLNICAR S, LEISCH F, 2014. Using graphical statistics to better understand market segmentation solutions [J]. Int J Mark Res, 56(2): 207-230.

FENG XY, HU ZP, YI Y, 2010. Variation of proline and soluble protein content in leaves of *Eurycorymbus cavalerieian* and *Pinus armandii* under Ca^{2+} stress [J]. Guizhou Agric Sci, 38(9): 169-170.[冯晓英, 胡章平, 乙引, 2010. Ca^{2+} 胁迫下伞花木和华山松脯氨酸及可溶性蛋白质含量的变化[J]. 贵州农业科学, 38(9): 169-170.]

GAO YH, LI ZL, HAN L, et al., 2017. Calcareous root tubes in the Alashan Deserts: morphological characteristics, classification and environmental significance [J]. Acta Sedimentol Sin, 35(1): 75-84.[高有红, 李卓仑, 韩朗, 等, 2017. 阿拉善沙漠植物钙质根管: 形态特征、分类及其环境指示意义[J]. 沉积学报, 35(1): 75-84.]

HE H, VENEKLAAS EJ, KUO J, et al., 2014. Physiological and ecological significance of biomineralization in plants [J]. Trends Plant Sci, 19(3): 166-174.

HUANG CY, ZHOU ZG, WANG XG, et al., 2016. Seed germination and rapid propagation of *Camellia nitidissima* [J]. J S Agric, 47(5): 611-616.[黄昌艳, 周主贵, 王晓国, 等, 2016. 金花茶种子萌发与快速繁殖技术研究[J]. 南方农业学报, 47(5): 611-616.]

HUANG F, WEI XM, ZHU TB, et al., 2021. Insights into distribution of soil available heavy metals in karst area and its influencing factors in Guilin, southwest China [J]. Forests, 12: 609.

JIANG LN, LI JY, FAN ZQ, et al., 2020. Content analysis of polyphenols in flowers of yellow *Camellia* [J]. For Res, 33(4): 117-126.[姜丽娜, 李纪元, 范正琪, 等, 2020. 金花茶组植物花朵内多酚组分含量分析[J]. 林业科学研究, 33(4): 117-126.]

KONG GJ, YUAN ST, SUN L, 2016. Research progress on the pharmacological effects of yellow *Camellia* [J]. Lishizhen Med Mat Med Res, 27(6): 1459-1461.[孔桂菊, 袁胜涛, 孙立, 2016. 金花茶药理作用研究进展[J]. 时珍国医国药, 27(6): 1459-1461.]

LI FY, TANG SQ, LIANG SC, 2013. Leaf epidermal morphology of ser. *Chrysantha* (*Camellia*, sect. *Chrysantha*) [J]. Guihaia, 33(3): 376-382.[李凤英, 唐绍清, 梁士楚, 2013. 山茶属金花茶组金花茶系植物叶表皮形态学研究[J]. 广西植物, 33(3): 376-382.]

LI Q, DENG Y, YU LJ, et al., 2007. Research on structure of leaf epidermis of two species of *Flos Lonicerae* by SEM and its ecological adaptation [J]. Guihaia, 27(2): 146-151.[李强, 邓艳, 余龙江, 等, 2007. 两种忍冬属植物叶表皮扫描电镜观察及其生态适应性的研究[J]. 广西植物, 27(2): 146-151.]

LI XL, WANG JT, SUN ZY, et al., 2019. Flavonoid components and their relationship with flower colors in five species of *Camellia* section *Chrysantha* [J]. Chin J Ecol, 38(4): 961-966.[李辛雷, 王佳童, 孙振元, 等, 2019. 五种金花茶组植物类黄酮成分及其与花色关系[J]. 生态学杂

志，38(4)：961-966.]

LI XT, ZHANG J, LIN YP, et al., 2019. Distribution and correlation of calcium and magnesium contents in tobacco-growing soil and tobacco leaves in Baoshan, Yunnan Province [J]. Chin J Soil Sci, 50(1): 137-142.[李晓婷，张静，林跃平，等，2019. 云南保山烟区土壤与烟叶钙镁含量分布特征及相关性[J]. 土壤通报，50(1)：137-142.]

LIU K, LI KX, WEI XJ, et al., 2019. Development and genetic analysis on SNP sites from *Camellia nitidssima* based on SLAF-seq technology [J]. Non-wood For Res, 37(3): 79-83.[刘凯，李开祥，韦晓娟，等，2019. 基于 SLAF-seq 技术的金花茶 SNP 标记开发及遗传分析[J]. 经济林研究，37(3)：79-83.]

LU JS, LI XM, HUANG ZW, et al., 2021. Genetic diversity analysis of *Camellia* sect. *Chrysantha* Chang germplasm resources based on SCoT molecular markers [J]. Chin Trad Herb Drugs, 52(20): 6357-6364.[卢家仕，李先民，黄展文，等，2021. 基于 SCoT 分子标记的金花茶组植物种质资源遗传多样性分析[J]. 中草药，52(20)：6357-6364.]

LUO XQ, WANG CY, YANG HY, et al., 2012. Studies on adaptive mechanisms of karst dominant plant species to drought and high calcium stress [J]. Chin Agric Sci Bull, 28(16): 1-5.[罗绪强，王程媛，杨鸿雁，等，2012. 喀斯特优势植物种干旱和高钙适应性机制研究进展[J]. 中国农学通报，28(16)：1-5.]

MIN CK, CHUNG WS, YUN DJ, et al., 2009. Calcium and calmodulin-mediated regulation of gene expression in plants [J]. Mol Plant, 2(1): 13-21.

QI QW, HAO Z, TAO JJ, et al., 2013. Diversity of calcium speciation in leaves of *Primulina* species (Gesneriaceae) [J]. Biodivers Sci, 21(6): 715-722.[齐清文，郝转，陶俊杰，等，2013. 报春苣苔属植物钙形态多样性[J]. 生物多样性，21(6)：715-722.]

SARDANS J, ALONSO R, CARNICER J, et al., 2016. Factors influencing the foliar elemental composition and stoichiometry in forest trees in Spain [J]. Perspect Plant Ecol, Evol Syst, 18: 52-69.

SU ZM, MO XL, 1988. Geographic distribution of *Camellia* section *Chrysantha* from China [J]. Guihaia, 8(1): 77-83.[苏宗明，莫新礼，1988. 我国金花茶组植物的地理分布[J]. 广西植物，8(1)：77-83.]

WANG CY, WANG SJ, RONG L, et al., 2011. Analyzing about characteristics of calcium content and mechanisms of high calcium adaptation of common pteridophyte in Maolan karst area of China [J]. Chin J Plant Ecol, 35(10): 1061-1069.[王程媛，王世杰，容丽，等，2011. 茂兰喀斯特地区常见蕨类植物的钙含量特征及高钙适应方式分析[J]. 植物生态学报，35(10)：1061-1069.]

WEI X, JIANG SY, JIANG YS, et al., 2006. Research progress of *Camellia nitidssiam*, a rare and endangered plant [J]. J Fujian For Sci Technol, 33(3): 169-174.[韦霄，蒋水元，蒋运生，等，2006. 珍稀濒危植物金花茶研究进展[J]. 福建林业科技，33(3)：169-174.]

XIAO Z, LI JY, LI ZH, et al., 2014. Genetic relationships among species from *Camellia* sect. *Chrysantha* Chang revealed by ISSR analysis [J]. For Res, 27(1): 71-76.[肖政，李纪元，李志辉，等，2014. 金花茶组物种遗传关系的 ISSR 分析[J]. 林业科学研究，27(1)：71-76.]

XIE LP, WANG SJ, XIAO DA, 2007. Ca covariant relation in plant-soil system in a small karst catchment [J]. Earth Environ, 35(1): 26-32.[谢丽萍，王世杰，肖德安，2007. 喀斯特小流域植被-土壤系统钙的协变关系研究[J]. 地球与环境，35(1)：26-32.]

XU MG, CHEN GL, LIU ZM, et al., 2021. Contents of exchangeable calcium and magnesium in the soil of rubber plantation of Xishuangbanna and their influences on content of calcium and magnesium in the leaves [J]. J NW For Univ, 36(4): 88-93.[许木果，陈桂良，刘忠妹，等，2021. 西双版纳橡胶园土壤交换性钙镁含量及其对叶片钙镁含量的影响[J]. 西北林学院学报，36(4)：88-93.]

YANG R, GUAN Y, WANG W, et al., 2018. Antioxidant capacity of phenolics in *Camellia nitidissima* Chi flowers and their identification by HPLC triple TOF MS/MS [J]. PLoS ONE, 13(4): e0195508.

YE S, WANG DF, DING LZ, et al., 2000. Advances in the study of the presence of calcium forms in plants (review) [J]. J Anhui Agric Univ, 27(4): 417-421.[叶盛，汪东风，丁凌志，等，2000. 植物体内钙的存在形式研究进展(综述)[J]. 安徽农业大学学报，27(4)：417-421.]

ZHANG YB, ZHANG R, FENG L, et al., 2008. Effect of external calcium on POD activity of calciphile and calcifuge [J]. J Guizhou Norm Univ (Nat Sci Ed), 26(3): 14-16.[张宇斌，张荣，冯丽，等，2008. 外源 Ca^{2+} 对喜钙和嫌钙植物 POD 活性的影响[J]. 贵州师范大学学报(自然科学版)，26(3)：14-16.]

ZHOU XP, 2019. Preliminary studies on leaf phytochemical diversity of Podophylloideae (Berberdaceae) and its association with genetic and environmental variation [D]. Hangzhou: Zhejiang University.[周鑫鹏，2019. 鬼臼亚科叶片化学多样性及其与遗传和环境因子之间相关性的初步研究[D]. 杭州：浙江大学.]

ZHU LQ, QIN DM, ZHAO LJ, et al., 2021. Leaf epidermal micromortphological features and their systematic significance of six wild species of *Camellia chrysantha* [J]. Bull Bot Res, 41(6): 841-850.[朱栗琼，覃冬梅，招礼军，等，2021. 6 种野生金花茶叶表皮微形态特征及其系统学意义[J]. 植物研究，41(6)：841-850.]

（责任编辑　蒋巧媛）

广西植物 Guihaia Mar. 2023, 43(3): 452-462 http://www.guihaia-journal.com

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202208003

李佳奇, 李雨菲, 王晓静, 等, 2023. 桂北喀斯特石漠化地区不同植物群落土壤种子库特征及其与土壤养分关系 [J]. 广西植物, 43(3): 452-462.

LI JQ, LI YF, WANG XJ, et al., 2023. Characteristics of soil seed banks of different plant communities and their relationships with soil nutrients in karst desertification area, North Guangxi, China [J]. Guihaia, 43(3): 452-462.

桂北喀斯特石漠化地区不同植物群落土壤种子库特征及其与土壤养分关系

李佳奇[1,2,3], 李雨菲[1,2,3], 王晓静[4], 李健星[2,3], 文淑均[2,3], 黄甫昭[2,3], 谭艳芳[2,3], 陆树华[2,3], 陆 芳[2,3], 陈 婷[2,3], 郭屹立[2,3]*

(1. 桂林理工大学 旅游与风景园林学院, 广西 桂林 541006; 2. 广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所 广西喀斯特植物保育与恢复生态重点实验室, 广西 桂林 541006; 3. 弄岗喀斯特生态系统广西野外科学观测研究站, 广西 崇左 532499; 4. 济源职业技术学院, 河南 济源 459000)

摘 要: 土壤种子库作为地上植被遗传信息库,对植被自然演替更新以及生态修复建设具有重要作用。为探明桂北喀斯特石漠化地区植被自然恢复潜力和恢复策略,该文选取恭城瑶族自治县喀斯特石漠化地区3种典型植物群落为研究对象,分析不同群落的土壤种子库结构、多样性及其对土壤养分特征的响应,以期为该地区石漠化治理和植被恢复提供理论依据。结果表明:(1)共计监测到幼苗3 648株,隶属于33科51属55种,其中1年生和2年生草本幼苗共20种,多年生草本幼苗21种,藤本幼苗5种、灌木幼苗3种、乔木幼苗6种;不同植物群落土壤种子库平均密度为三华李经济林(22 493 grain·m^{-2})>青冈次生林(1 033 grain·m^{-2})>金竹灌丛(793 grain·m^{-2})。(2)土壤种子库植物生活型方面,三华李经济林主要分布1年生恶性杂草,青冈次生林和金竹灌丛则以多年生草本为主,木本植物占比较少;不同植被类型中土壤种子库物种多样性和相似性总体较低,同时与地上群落物种组成的相似性也较低。(3)研究区域的土壤元素存在高氮低磷的现象,其中磷元素为金竹灌丛和青冈次生林植物生长的限制因子。综上表明,恭城县石漠化地区植物群落虽然具备一定乡土种质资源,但其总体表现出的物种多样性较低,因此,亟须在自然封育的基础上人工引入乡土树种以加速植被正向演替,同时要注重养分管理特别是磷元素的调节。该研究结果为恭城的石漠化管理和植被修复提供了理论参考。

关键词: 石漠化, 土壤种子库, 土壤元素, 土地利用类型, 植被恢复

中图分类号: Q948 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2023)03-0452-11

Characteristics of soil seed banks of different plant communities and their relationships with soil nutrients in karst desertification area, North Guangxi, China

收稿日期: 2022-11-14

基金项目: 国家重点研发计划(2019YFC0507504,2019YFC0507503); 国家自然科学基金(32071540,31760141,31800371); 广西自然科学基金(2019GXNSFBA245097)。

第一作者: 李佳奇(1998-),硕士研究生,主要从事风景园林、森林生态学研究,(E-mail)1447935732@qq.com。

*通信作者: 郭屹立,博士,研究员,主要研究方向为生态系统结构与功能、恢复生态学,(E-mail)yiliguo0810414@163.com。

LI Jiaqi[1,2,3], LI Yufei[1,2,3], WANG Xiaojing[4], LI Jianxing[2,3], WEN Shujun[2,3], HUANG Fuzhao[2,3], TAN Yanfang[2,3], LU Shuhua[2,3], LU Fang[2,3], CHEN Ting[2,3], GUO Yili[2,3]*

(1. *College of Tourism and Landscape Architecture, Guilin University of Technology*, Guilin, 541006, Guangxi, China; 2. *Guangxi Key Laboratory of Plant Conservation and Restoration Ecology in Karst Terrain, Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences*, Guilin, 541006, Guangxi, China; 3. *Nonggang Karst Ecosystem Observation and Research Station of Guangxi*, Chongzuo 532499, China; 4. *Jiyuan Vocational and Technical College*, Jiyuan, 459000, Henan, China)

Abstract: As a repository of genetic information of above-ground vegetation, the soil seed bank plays an important role in the natural succession and renewal of vegetation and the construction of ecological restoration. In this paper, three typical plant communities in the rocky desertification area of Gongcheng Yao Autonomous County were selected for the study, and soil seed bank structure and diversity in different communities and their response to soil nutrient characteristics were analyzed. The results were as follows: (1) A total of 3 648 seedlings belonging to 55 species in 51 genera and 33 families were detected, which included 20 species of 1, 2-year-old herbs, 21 species of perennial herbs, 5 species of vines, 3 species of shrubs and 6 species of trees; the average density of soil seed bank of different plant communities in karstic desertification areas of Gongcheng was *Prunus salicina* economic forest (22 493 grain · m^{-2}) > *Cyclobalanopsis glauca* secondary forest (1 033 grain · m^{-2}) > *Phyllostachys sulphurea* shrub (793 grain · m^{-2}). (2) As for the plant life type of the soil seed bank, the soil seed bank life type of *Prunus salicina* economic forest was mainly annual malignant weeds, the plant life type of the soil seed banks in the *Cyclobalanopsis glauca* secondary forest and *Phyllostachys sulphurea* shrub was dominated by perennial herbs, while woody plants account for a relatively small proportion; the species diversity and similarity of the soil seed banks of different vegetation types were generally low, while the species composition of the soil seed banks also had low similarity with the aboveground communities. (3) The soil elements in the study area had higher nitrogen content and lower phosphorus content, and phosphorus was a limiting factor for plant growth in *Phyllostachys sulphurea* shrub and *Quercus glauca* secondary forest. In conclusion, the plant community in the stone desertification area of Gongcheng has some native germplasm resources, but overall shows a low species diversity, and it is urgent to introduce native tree species artificially to accelerate the positive vegetation succession on the basis of natural sequestration, and pay attention to nutrient management, especially the regulation of phosphorus elements. The results provide a theoretical reference for karst stone desertification management and vegetation restoration in Gongcheng.

Key words: rocky desertification, soil seed bank, soil elements, land use types, vegetation restoration

土壤种子库(soil seed bank, SSB)是指某一特定时间内单位面积土壤表面和土壤中具有活力的种子总数(Grime, 1979; He et al., 2016),拥有着成长为植物群落的潜力,也被认为是地上植物遗传信息库(Ma et al., 2010)。当地表植被面临严重退化时,土壤种子库的"缓冲"作用将尽可能降低种群消失的风险。相关试验表明,土壤种子库对物种多样性维持、植物群落恢复等方面具有重要作用(Alvarez-Buylla & Martínez-Ramos, 1990; 杨宁等,2014),如边坡绿化和裸地植被重建(梁耀元等,2009)、滨海喀斯特地区适生物种的筛选(Baeza & Vallejo, 2008)以及河滨带生态恢复(Hong et al., 2012)等。

植物群落多样性是全球植被生态系统多样性基础研究体系的核心内容(李基才,2007),可充分反映出不同植物群落内部物种组成、空间结构、生态功能等方面的异质性(董雪等,2017)。植物群落内部构成的物种多样性特征也同样反映出来自群落外环境的影响(左小安等,2006),如人为干扰是影响喀斯特植物群落生态功能退化的重要因素。广西恭城瑶族自治县喀斯特地貌占全县土地面积的60%,山地土壤稀薄、干旱贫瘠,长期的人为活动影响下造成水土大量流失以及植被退化(谢雨萍等,2009)。目前恭城县喀斯特地区植物群落在不同程度人为活动影响下主要分为青冈次生林、金竹灌丛、三华李经济林3种典型类型,同

时均存在不同程度的石漠化现象。

退化植被恢复还需要土壤养分供应的协同进行(刘志民等,2003)。土壤养分含量能显著影响土壤种子库的丰富度(Gad & Kelan, 2012; 陈颖颖等, 2016)以及地上植物分布格局(翟付群等,2013)。氮、磷等元素是土壤养分的重要组成部分,也是植物生长所需的大量元素和限制因子,土壤元素在一定程度上影响种子的萌发和分布(田善义等, 2017),进而影响地上植物群落结构(Miao & Zou, 2009)。目前,有关土壤种子库的研究主要集中在土壤种子持久活性、种子库本身特征及其与地上植被关系上(李国旗等,2022),而结合土壤养分特征及其与土壤种子库相互关系的研究较少。

为探明桂北喀斯特石漠化地区植被自然恢复潜力和恢复策略,本文以恭城县石漠化地区 3 种典型植物群落土壤种子库和土壤养分为研究对象,主要探讨以下问题:(1)恭城县石漠化地区典型植物群落地上植被和土壤种子库的物种组成以及内在联系;(2)典型植物群落土壤肥力现状以及对土壤种子库的影响;(3)评估恭城县石漠化地区土壤种子库的恢复作用和潜力。本研究可为恭城县喀斯特石漠化地区生态和经济协同发展的植被恢复模式以及土壤水肥管理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

恭城瑶族自治县隶属于广西壮族自治区桂林市,位于广西东北部、桂林东南部(110° 36′—111°10′ E、24°37′—25°17′ N)。属中亚热带季风气候,年均气温为 20.1 ℃,年降雨量为 1 453.1 mm,年均相对湿度为 74%,年均蒸发量为 1 524.0 mm,无霜期为 336 d。恭城县主要植被类型可以按照人为干扰程度分为 3 种,其中青冈次生林属于亚热带常绿落叶阔叶混交林,受到人为干扰较轻,是典型喀斯特自然群落,其主要物种有石岩枫(*Mallotus repandus*)、青冈(*Quercus glauca*)、翻白叶树(*Pterospermum heterophyllum*)、青檀(*Pteroceltis tatarinowii*)等,乔、灌、草层次明显;受人为干扰较轻的金竹灌丛以金竹(*Phyllostachys sulphurea*)占绝对优势,草本层物种较少,且无明显乔木层;三华李经济林是 3 种典型植被类型中受人为干扰严重的群落,除桃、李子等经济作物之外没有其他乔、灌层存在,草本层多分布有一年和多年生草本植物。

1.2 样地设置

结合恭城县喀斯特地形分布图和前期踏查,于 2020 年 7 月在西岭镇费村和莲花镇枧头村分别选取 3 种典型植物群落,每种类型各设置 3 个 20 m×20 m 的样地(图 1)。

(1)三华李经济林:以三华李(*Prunus salicina* 'Sanhua')为主要经济作物,在恭城县石山地区广泛分布。受经济利益驱使长期大规模使用除草剂、化肥等,对地表植被和土壤性质扰动强烈。该植被类型为砍伐原有植被,如金竹灌丛之后形成,表现为岩石裸露高、土壤季节性干旱等特点。

(2)金竹灌丛:为原生植被破坏或石山果园弃耕后自然形成的次生植被,以金竹占绝对优势,而草本层、灌木和小乔木物种稀少。该植被类型群落结构单一,群落高度通常不超过 3 m,物种组成和群落结构表现出明显的旱生性特征。现阶段受人为干扰较小。

(3)青冈次生林:为典型地带性植被类型的常绿落叶阔叶混交林,以青冈和翻白叶树等为主要优势种。现阶段在恭城县内分布稀少,仅有少量以风水林方式保存,但具有一定的次生性特征。通常位于村落附近的房前屋后,主要干扰来源于散养的鸡鸭等家禽对林下草本层和灌丛的破坏。

这 3 种植被类型在恭城县石漠化地区分布广泛,具有一定的研究价值。对这 3 种植被类型进行研究能够更好地了解恭城县石漠化地区植被现状,并提出更加适宜当地植被恢复的策略。

1.3 地上植被调查

根据实地调查选取的采样点进行经典群落调查法(样方法),记录样地情况,如坐标、地形、干扰程度、土壤信息、周边环境等信息。分别记录各样方内乔灌草 3 层物种数、盖度、密度、高度等数据,鉴定物种名称。对于高大乔木层林地采用大小为 20 m × 20 m 样方,对样方内直立木本植物中每木胸径≥ 1 cm 个体进行定位监测,测量指标包括:胸径、株高、冠幅等。对于灌木群落则采用大小为 5 m × 5 m 样方,监测小样方内灌木(胸径<1 cm 和株高≥1.3 m 的直立木本植物)生长情况,测量指标包括:地径、株高、冠幅、分枝情况等。对于草本植物群落(不存在乔木层和灌木层)则采用踏查的方法,选择有代表性的植物群落,在 1 m × 1 m 小样方内记录物种名、多度、盖度、株高等。

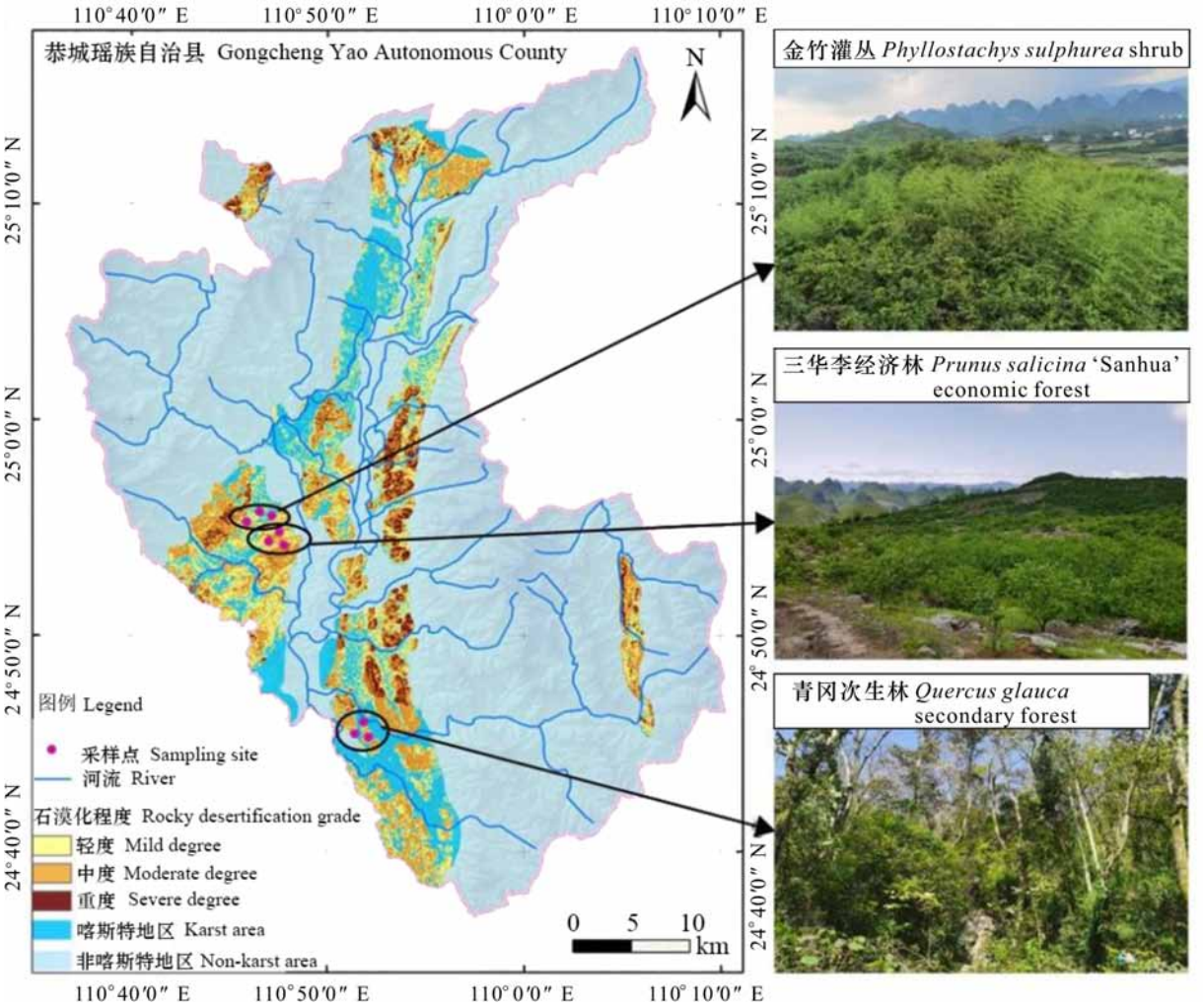


图 1　采样点空间分布图

Fig. 1 Spatial distribution map of sampling sites

1.4 土壤种子库实验

1.4.1 取样　于 2020 年 11 月初在上述每个 20 m×20 m 样方的四角以及中心位置设置大小为 10 cm×10 cm 的取土样方，共 45 个取土样方，在避开原有土壤理化性质分析取样位点的基础上进行取样用于土壤种子库测定。在取土样方内分 2 层取土，每层土 5 cm（果园因人为翻动土壤较为频繁因此取 3 层土），共计 105 份土样。取回的土样，在防止损坏种子的前提下将土块打散、风干，去除杂物，4.5 ℃恒温存放至 2021 年 1 月初，以期打破部分种子休眠。

1.4.2 萌发　在大小为 60 cm×40 cm×5 cm 的培养框内铺满厚 2~3 cm、经 120 ℃高温灭活的细沙，并将处理好的土样均匀平铺在培养框内。在防止土壤板结的前提下保持土壤湿度，萌发实验开始两周后，以 10 d 为一个固定观察日，鉴定物种并记录萌发数量。拔出已成功鉴别的幼苗，无法鉴别的继续培养至成功鉴定。土壤种子库萌发实验在适合萌发环境的大棚内进行，实验持续监测 12 个月。

1.5 土壤化学性质实验

在 20 m×20 m 的植被调查样方中，在四个角和中心位置随机取 5 份土样，装入布袋中，做好标记，带回实验室。取样时要注意避开裸石、树根等。将采集后的土壤均匀平铺在干净透气的纸上，放在室内通风处阴干，剔除石块、根系等杂物后，采用 0.25 mm 和 2 mm 的筛子进行过筛，将筛过样品混合均匀后取出 10 g 进行化学元素检测（表 1）。

有机碳（organic carbon，OC）含量用重铬酸钾

氧化-外加热法测定,全氮(total nitrogen, TN)含量采用半微量凯氏法,全磷(total phosphorus, TP)含量采用氢氧化钠碱熔-钼锑比色法,全钾(total potassium, TK)含量采用氢氟酸消煮-氢氧化钠熔融法,碱解氮(alkali-hydrolyzed nitrogen, AN)含量采用氢氧化钠碱解扩散法,速效磷(available phosphorus, AP)含量氟化铵-盐酸浸提,钼锑抗比色法测定,速效钾(available potassium, AK)含量采用 1 mol pH 7.0 乙酸铵浸提火焰光度法测定,钙(calcium, Ca)、镁(magnesium, Mg)含量采用干灰化-稀盐酸溶解-火焰原子吸收分光光度法测定。

表 1 3 种石漠化地区植被类型土壤元素含量(平均值±标准误)

Table 1 Contents of soil elements of vegetation types in three rocky desertification areas ($\bar{x}\pm s_{\bar{x}}$)

土壤元素指标 Soil element index	三华李经济林 *Prunus salicina* 'Sanhua' economic forest	金竹灌丛 *Phyllostachys sulphurea* shrub	青冈次生林 *Quercus glauca* secondary forest
有机碳 Organic carbon ($g \cdot kg^{-1}$)	55.42± 10.79	75.38± 19.44	46.76± 9.61
全氮 Total nitrogen ($g \cdot kg^{-1}$)	5.12± 1.06	5.98± 1.82	4.15± 1.05
全磷 Total phosphorus ($g \cdot kg^{-1}$)	1.98± 0.66	0.72± 0.07	0.91± 0.26
全钾 Total potassium ($g \cdot kg^{-1}$)	11.25± 1.21	9.35± 1.55	7.81± 0.59
碱解氮 Alkali-hydrolyzed nitrogen ($mg \cdot kg^{-1}$)	165.37± 34.47	183.30± 49.29	154.76± 29.80
速效磷 Available phosphorus ($g \cdot kg^{-1}$)	86.37± 77.49	1.02± 0.80	3.64± 1.09
速效钾 Available potassium ($mg \cdot kg^{-1}$)	556.00± 190.09	142.09± 28.68	98.70± 19.70
钙 Calcium ($g \cdot kg^{-1}$)	7.49± 1.29	7.52± 0.65	7.67± 1.60
镁 Magnesium ($g \cdot kg^{-1}$)	6.54± 0.69	6.30± 0.82	6.97± 0.56

1.6 数据处理

对地上植被数据进行数量、种类、生活型的统计,用 Jaccard 相似性系数和 Sorensen 相似性系数计算不同样地相互之间的土壤种子库和地上植被的相似性,并采用主成分分析法分析(PCA)和典型相关分析(CCA)全面揭示土壤养分的贡献率及其与地上植被和土壤种子库之间的关系。

本研究选取 4 个常见物种多样性指标:Shannon-Wiener 多样性指数(H)、Simpson 多样性指数(D)、Margalef 丰富度指数(R)、Pielou 均匀度指数(E),其中 H 是对样地内植物分布均匀程度与物种丰富度的一种综合反映,一般而言,随着物种数越多越均匀,其数值越高,常见区间为 1.5~3.5;D 则一般用来表示植物群落优势度的变化特征;R 能够很好地反映各样地物种多样性水平;E 反映的是物种个体数量分布的均匀程度。本文中所采用的计算公式如下。

Shannon-Wiener 多样性指数(H):

$$H=-\sum_{i=1}^{s}(P_i\ln P_i) \quad (1)$$

Simpson 多样性指数(D):

$$D=1-\sum_{i=1}^{s}\frac{N_i(N_i-1)}{N(n-1)} \quad (2)$$

Margalef 丰富度指数(R)

$$R=\frac{S-1}{\ln N} \quad (3)$$

Pielou 均匀度指数(E)

$$E=H/\ln S \quad (4)$$

式中:N 表示全部种的个体总数;N_i 表示种 i 的个体数;P_i 为第 i 个物种占总物种数的比例;S 表示物种数。

Jaccard 相似性系数

$$C=a/(a+b+c) \quad (5)$$

式中:a 为 A、B 两群落中相同的物种数量;b 为群落 B 有但群落 A 没有的物种数量;c 为群落 A 有但群落 B 没有的物种数量。

Sorense 相似性系数

$$SC=2w/(a+b) \quad (6)$$

式中:w 为种子库和地表植被共有的物种数;a 为土壤种子库中的物种数;b 为地表植被的物种数。

在 R4.1.1 软件中进行所有数据整理及绘图。

2 结果与分析

2.1 不同植物群落土壤种子库特征

2.1.1 密度及幼苗萌发数 萌发监测共计出现幼苗 3 648 株。其中,三华李经济林 3 374 株,占萌

发总数的 92.48%；金竹灌丛 119 株，青冈次生林 155 株。三华李经济林土壤种子库密度 22 493.33 grain · m^{-2}，金竹灌丛 793.34 grain · m^{-2}，青冈次生林 1 033.34 grain · m^{-2}（表 2）。不同植被类型、不同土层的土壤种子库萌发存在明显差异。在 0～5 cm 土层，三华李经济林幼苗 1 939 株，金竹灌丛 55 株，青冈次生林 124 株，共计2 118株；在 5～10cm 土层，三华李经济林 905 株，金竹灌丛 64 株，青冈次生林 31 株，共计 1 000 株；10～15 cm 层，只取了三华李经济林 3 块样地的土壤种子库，共计 530 株。

表 2　不同植被类型土壤种子库密度及垂直分布情况

Table 2　Density and vertical distribution of soil seed banks for different vegetation types

土壤深度 Soil depth (cm)	土壤种子库密度 Density of soil seed banks		
	三华李经济林 *Prunus salicina* 'Sanhua' economic forest	金竹灌丛 *Phyllostachys sulphurea* shrub	青冈次生林 *Quercus glauca* secondary forest
0～5	12 926.67±2 929.32	366.67±65.59	826.67±376.96
5～10	6 033.33±2 209.17	426.67±109.17	206.67±50.31
10～15	3 533.33±493.94	—	—

2.1.2 *物种组成*　3 种植被类型的土壤种子库共萌发出的幼苗，隶属于 33 科 51 属 55 种，其中 1 年生和 2 年生草本幼苗共 20 种，多年生草本幼苗 21 种，藤本幼苗 5 种、灌木幼苗 3 种、乔木幼苗 6 种。在三华李经济林中萌发的物种共 33 种，隶属于 20 科 32 属。优势科为茜草科（Rubiaceae）、石竹科（Caryophyllaceae）、酢浆草科（Oxalidaceae）、菊科（Asteraceae）、唇形科（Lamiaceae）。种子萌发较多的物种多为 1 年生杂草，如拉拉藤（*Galium spurium*）、繁缕（*Stellaria media*）、酢浆草（*Oxalis corniculata*）、饭包草（*Commelina bengalensis*）、鼠曲草（*Pseudognaphalium affine*）等。

在金竹灌丛中萌发的物种共 26 种，隶属于 17 科 25 属。优势科为菊科（Asteraceae）、苦苣苔科（Gesneriaceae）、禾本科（Poaceae）、莎草科（Cyperaceae）。种子萌发较多的物种多为多年生杂草，如狗尾草（*Setaria viridis*）、龙葵（*Solanum nigrum*）、野菊（*Chrysanthemum indicum*）等。

在青冈次生林中萌发的物种共 25 种，隶属于 18 科 24 属。优势科为瓶尔小草科（Ophioglossaceae）、岩蕨科（Woodsiaceae）、桑科（Moraceae）、禾本科。种子萌发较多的物种是阴地蕨（*Sceptridium ternatum*）、岩蕨（*Woodsia ilvensis*）、构树（*Broussonetia papyrifera*）、龙葵、竹叶草（*Oplismenus compositus*）等。

2.1.3 *多样性特征*　三华李经济林中 *H* 高于金竹灌丛和青冈次生林，但均小于 1.5，表现出较低的物种多样性。3 种植被类型的土壤种子库的 *D* 较平均，相差约 0.1。*E* 相差约 0.2，说明 3 种植被类型种子分布相对较均匀（表 3）。

2.1.4 *相似性*　3 种典型植物群落类型中的土壤种子库之间物种组成的相似性系数变化在 0.20～0.34 之间，表现出较低的相似性。其中，三华李经济林与金竹灌丛的群落相似性系数最高，为 0.34；其次是青冈次生林和金竹灌丛，为 0.3；青冈次生林与三华李经济林的土壤种子库物种相似性系数最低，为 0.2（表 4）。

2.2 不同植物群落类型地上植被特征及其与土壤种子库关系

地上植物群落样方调查植物共有 4 566 株，隶属于 96 种 38 科 91 属。三华李经济林以禾本科、鸭跖草科（Commelinaceae）为主要优势种，以 1 年生草本植物为主，优势草本为光头稗（*Echinochloa colona*）、饭包草、马唐（*Digitaria sanguinalis*）等。金竹灌丛以金竹占绝对优势，其他常见木本植物有檵木（*Loropetalum chinense*）、红背山麻杆（*Alchornea trewioides*）、构树等。青冈次生林以夹竹桃科（Apocynaceae）、禾本科为优势科，建群种为青冈、翻白叶树等，林下优势有金粟兰（*Chloranthus spicatus*）、剑叶凤尾蕨（*Pteris ensiformis*）等。

从单个类型样地萌发与地上物种对比看，三华李经济林种子库萌发物种数多于地上植被调查物种数，分别为 33 种和 28 种，种子库和地上植被中同时出现的植物有 2 种，分别是飞蓬（*Erigeron acris*）和饭包草；金竹灌丛种子库萌发物种数明显多于地上植被调查物种数，分别为 42 种和 26 种，在种子库和地上植被中同时出现的植物有 6 种，分别是千里光（*Senecio scandens*）、龙葵、木蓝（*Indigofera tinctoria*）、构树、狗尾草、翠云草（*Selagi-*

表 3 不同植被类型土壤种子库物种多样性(平均值±标准误)

Table 3 Species diversity of soil seed banks with different vegetation types ($\bar{x}\pm s_{\bar{x}}$)

群落类型 Community type	地上植被 Aboveground vegetation				土壤种子库 Seed bank			
	H	*D*	*R*	*E*	*H*	*D*	*R*	*E*
三华李经济林 *Prunus salicina* 'Sanhua' economic forest	1.82±0.13^{b}	0.41±0.07^{b}	2.06±0.26^{b}	0.62±0.12^{a}	1.39±0.09^{a}	0.65±0.03^{a}	3.22±0.33^{a}	0.96±0.10^{a}
金竹灌丛 *Phyllostachys sulphurea* shrub	1.27±0.09^{a}	0.64±0.03^{a}	3.19±0.32^{a}	0.82±0.03^{a}	1.12±0.15^{ab}	0.64±0.06^{a}	3.37±0.36^{a}	0.80±0.13^{ab}
青冈次生林 *Quercus glauca* secondary forest	1.39±0.11^{a}	0.67±0.04^{a}	3.67±0.39^{a}	0.81±0.04^{a}	0.84±0.16^{b}	0.58±0.07^{a}	2.91±0.38^{a}	0.51±0.09^{b}

注：同列不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$)。

Note: Different lowercase letters within the same column indicate significant differences ($P < 0.05$).

表 4 不同植物群落类型土壤种子库物种组成相似性

Table 4 Similarity of species composition of seed bank in different vegetation community types

群落类型 Community type	三华李经济林 *Prunus salicina* 'Sanhua' economic forest	金竹灌丛 *Phyllostachys sulphurea* shrub	青冈次生林 *Quercus glauca* secondary forest
三华李经济林 *Prunus salicina* 'Sanhua' economic forest	1	0.34	0.2
金竹灌丛 *Phyllostachys sulphurea* shrub		1	0.3
青冈次生林 *Quercus glauca* secondary forest			1

nella uncinata)；青冈次生林种子库萌发物种数明显少于地上植被调查物种数，分别为 25 种和 44 种，在种子库和地上植被中同时出现的植物有 4 种，分别是竹叶草、青冈、棕叶狗尾草(*Setaria palmifolia*)、黄连木(*Pistacia chinensis*)。总体上 3 种典型植被类型土壤种子库萌发物种数与地上植被物种数相似性较弱。

2.3 不同植物群落类型下土壤养分特征

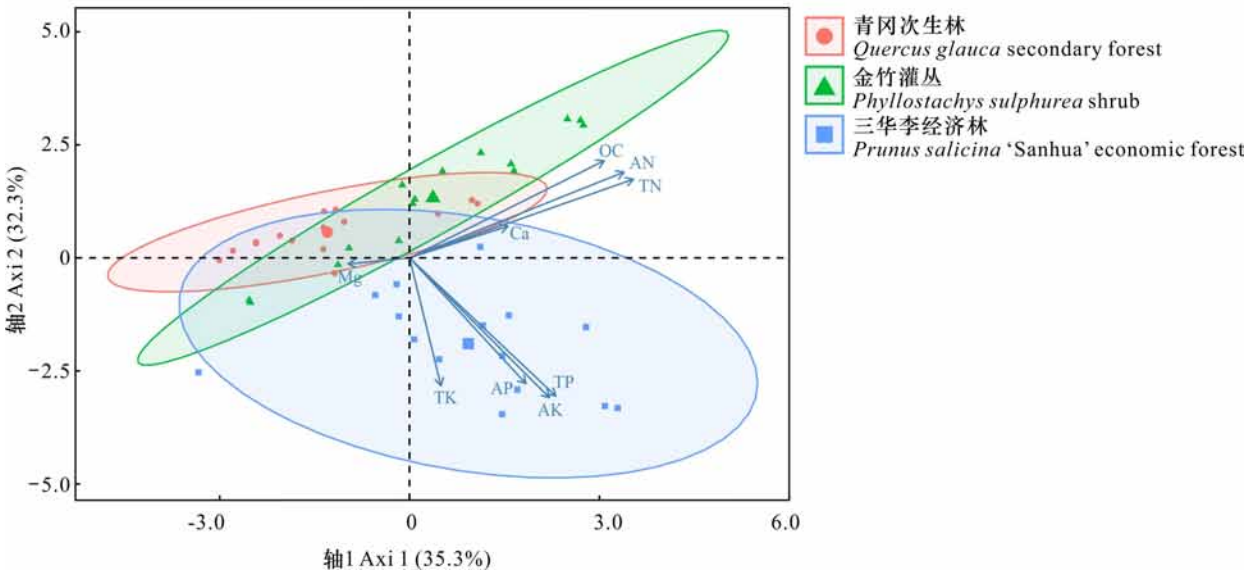
2.3.1 地上植被与土壤养分关系 不同群落之间土壤养分含量特征存在分离，其中三华李经济林与其他 2 种植被类型之间的分离度显著(图 2)。3 种典型植被类型地上植被与土壤养分的 CCA 排序结果(图 3)显示，前 6 个排序轴累计贡献率达到 89.31%，说明土壤养分能够较好地反映出地上植被物种的特征。速效钾、全磷、全钾、碱解氮、有机碳、全氮 6 个土壤元素对地上植被物种分布影响最大，不同生活型植被与土壤养分的相关性存在明显差异。1 年生草本植物在 3 种群落类型中均有分布，与三华李经济林相关性较强，同时容易受到速效钾、全磷、速效磷的影响。金竹灌丛地上植被位于第一排序轴的左上方，与有机碳、碱解氮含量相关性较大；青冈次生林集中在轴一左下方，与各土壤元素无显著相关性。

2.3.2 土壤种子库与土壤养分的关系 前 6 个排序轴的累计贡献率达 92.26%，说明土壤养分能够较好地反映出土壤种子库物种的特征，3 种典型植物类型土壤种子库物种在 CCA 结果(图 4)中的位置差异很大，表明它们各自具有其适宜的土壤养分需求。从各物种与土壤养分之间的相关性来看，对物种影响较大的养分因子有全磷、碱解氮、全氮、速效钾、全磷和有机碳。但是，不同植被类型土壤种子库物种与各土壤养分之间的相关程度有较大差异，三华李经济林与全磷、全钾、速效磷相关性相对较大；金竹灌丛与有机碳、碱解氮有一定相关性，与全钾、全磷相关性较弱；青冈次生林与镁相关性较大，与全氮、速效磷、碱解氮等相关性较弱。

3 讨论

3.1 不同植物群落土壤种子库特征

恭城县喀斯特地区 3 种典型植被类型中土壤种子库的平均密度为三华李经济林>青冈次生林>金竹灌丛，在物种多样性方面，三华李经济林最高，青冈次生林最低，总体表现出土壤种子库密度



OC. 有机碳；**TN**. 全氮；**TP**. 全磷；**TK**. 全钾；**Ca**. 钙；**Mg**. 镁；**AN**. 碱解氮；**AP**. 速效磷；**AK**. 速效钾。下同。
OC. Organic carbon; **TN**. Total nitrogen; **TP**. Total phosphorus; **TK**. Total potassium; **Ca**. Calcium; **Mg**. Magnesium; **AN**. Alkali-hydrolyzed nitrogen; **AP**. Available phosphorus; **AK**. Available potassium. The same below.

图 2　土壤元素主成分分析
Fig. 2　Principal component analysis of soil elements

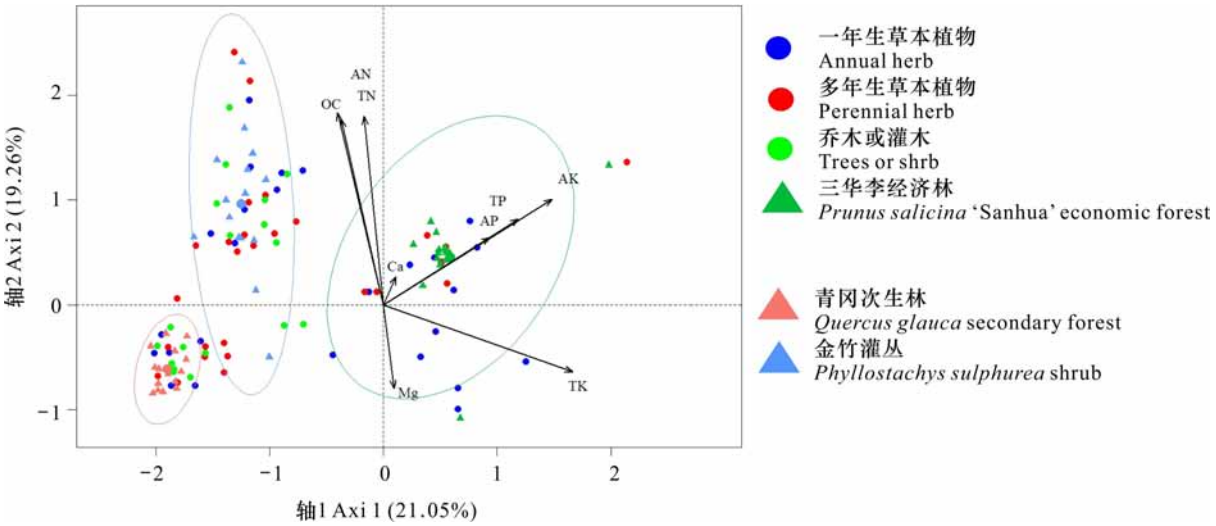


图 3　地上植被与土壤养分 CCA 排序
Fig. 3　CCA ranking of aboveground vegetation and soil nutrients

和物种丰富度均随着土地利用强度的增大而增大。这与贵州普定县石漠化地区土壤种子库分布特征类似(李生等,2008),与李阳兵等(2002)针对岩溶山地土壤种子库的研究结果相反,可能是因为总体上 3 种群落类型中草本植物以 74.5%的比例远超乔灌木,虽然三华李经济林在高强度人为干扰下地带性指示植物的种类和数量较少,但其土壤种子库草本植物如拉拉藤、繁缕等农田杂草种类占比较大,而这些 1 年生和 2 年生草本具有优秀的种子繁殖能力和充足的杂草种子储量使得三华李经济林整体表现出较高的物种多样性和种子库密度。金竹灌丛和青冈次生林受人为干扰较

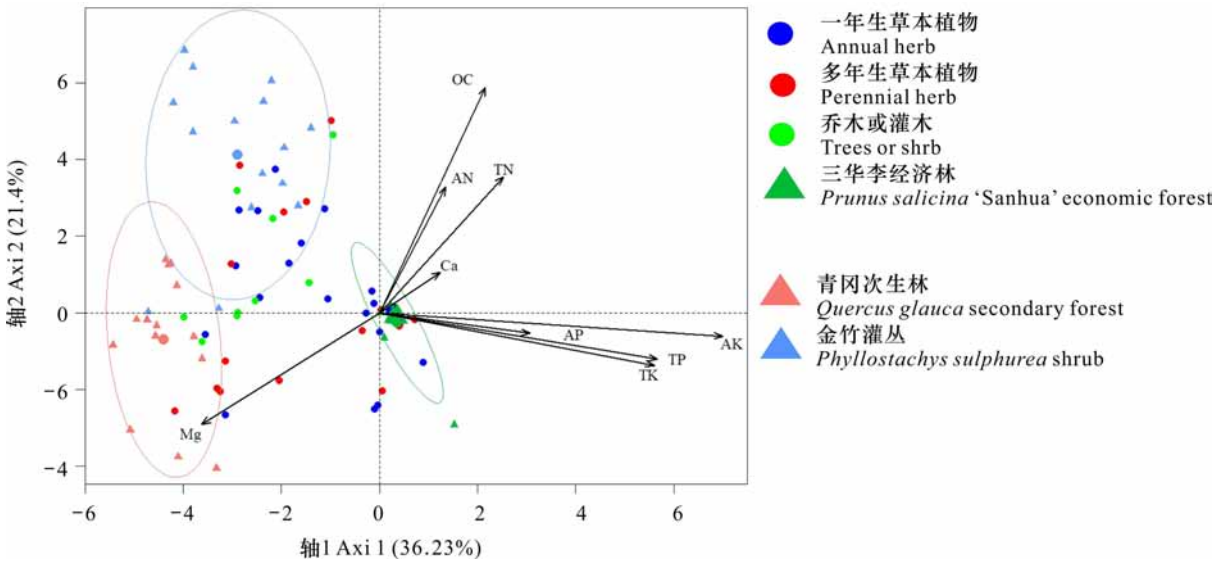


图 4 土壤种子库与土壤养分 CCA 排序

Fig. 4 CCA ranking of soil seed bank and soil nutrient

弱,人为或自然引入的 1 年生和 2 年生杂草较少,即使能够萌发也难以完成整个生活史周期。同时,虽然土壤中发达的根系以及密集的林冠限制了乔灌木的生长,但青冈次生林相对丰富的木本植物资源为其土壤种子库乔灌木物种水平带来了一定提升,如青冈、黄连木等,因此青冈次生林土壤种子库物种以无性繁殖突出的多年生草本为主同时存在一些木本植物。金竹灌丛物种多样性指数均高于青冈次生林,这可能是金竹灌丛在中度人为干扰(Connell, 1978)情况下比轻度干扰下的青冈次生林在多样性水平上有所提高。

本研究结果表明,随着土壤深度的增加土壤内所包含植物种子数量逐渐降低,这与其他大部分学者研究结论一致(罗超等,2021)。土壤结构影响种子在土壤垂直方向的分布,三华李经济林存在着周期性的农耕行为,疏松的土壤可以促进种子向更深的土层分布。在与村民访谈中了解到,金竹灌丛多为桃树种植弃耕后自然形成,部分区域的土壤曾经受到翻耕,这使得土壤中层仍然能有一定的种子储量;而青冈次生林土壤人为扰动程度低,质地坚实,种子难以穿透到达深层,因此其 5~10 cm 土层中种子稀少。

3.2 土壤种子库与地上植被相似性差异因素

土壤种子库对地上植物群落的演替更新具有重要作用,在严重受到外部因素干扰的地区,土壤种子库的物种组成与规模在很大程度上决定着植物群落的结构和组成,而同时植物群落的组成与分布对土壤种子库的空间变化与组成又具有重要影响(Zhang et al., 2017)。三华李经济林土壤种子库的物种多样性和丰富度总体大于地上植被,萌发实验结果显示,其土壤种子库与地上植被对应的物种为 1 年生或多年生草本。这是由于三华李经济林周期性农耕减少了植被的地上分布,同时莎草科、菊科等草本植物对当地环境有着很好的适应能力,如飞蓬和饭包草等,其较强的种子繁殖能力在一定程度上提升了三华李经济林土壤种子库的物种丰富度水平。

青冈次生林土壤种子库的生物多样性和丰富度均达不到地上植被水平,其土壤种子库与地上植被所对应物种的生活型大部分为多年生草本且乔木的比例有所增加。依据实地踏查和植被统计结果,青冈次生林乔灌木的种子是一些昆虫和动物的食物来源,体积小、质量轻的特点使种子在脱落过程中容易受风吹和地表径流的影响。同时,具有林下优势的金粟兰、竹叶草等多年生草本降低了种子的萌发率,因此造成了地上地下物种组成和丰富度的差异。

金竹灌丛土壤种子库与地上植被所共有的物种生活型大部分为 1 年生或多年生草本,具有绝对优势的金竹繁殖速度快、空间占据多,加上木质藤

本的缠绕导致土壤中的种子无法获取生长所需的自然条件而难以萌发，造成该植被类型中土壤种子库物种数明显多于地上植被调查物种数。总体而言，3 种典型植被类型土壤种子库和地上植被物种多样性指数相似度较低，其原因可能有两个方面：一方面，本次地上植被调查的时间为秋季，而种子库取样时间为春季且各类种子的休眠期长短的不同，仅靠一次取样难以统计周全；另一方面，室内土壤种子萌发环境满足不了所有植物的萌发条件，从而造成萌发物种与地上植被相似度的差异。

3.3 土壤养分对土壤种子库的影响

土壤种子库的组成特征受到地上植被和土壤因子的综合影响（张雪等，2016），地上植被为种子库提供种子源和有机物，土壤因子为种子萌发提供必要的养分和萌发条件，这是保证物种复杂性不可或缺的因素（Tackett & Craft，2010），Gerritsen 和 Greening（1989）研究表明，氮、磷元素是土壤种子萌发的主要影响因子。

经过土壤化学元素与种子库进行 CCA 排序后发现，地上植被物种组成与全磷、全钾、速效磷和速效钾呈正相关，土壤种子库物种组成与全磷、全钾、速效磷和速效钾呈负相关，这与盛茂银等（2015）在贵州喀斯特地区得出的结论一致，即氮、钾、有机质是石漠化梯度中物种多样性的主导因素。根据对农户的访谈和实地踏查，三华李经济林在施肥、滥用除草剂和杀虫剂等集约化种植的情况下极大地改变了土壤的化学性质，土壤元素测定结果显示其速效磷和速效钾的含量远高出其他 2 种植被类型，全氮、全钾含量也处于较高水平，这也是其种子库密度和多样性处于最高水平的原因之一。金竹灌丛和青冈次生林速效磷、全磷、速效钾含量较低，其中土壤速效磷均处于五级或更低水平。这是因为不同于三华李经济林人为整改后平坦的地势，其自然地形坡度和坚硬土壤质地造成了速效养分的快速流失。但是，金竹、藤本等茂密的地上茎秆，使得凋落物等有机组织被很好地固定，因此金竹灌丛有机碳、碱解氮、全氮含量在 3 种植物群落中处于最高水平。综上，金竹灌丛和青冈次生林的植物生长可能受到了磷元素的抑制，Wen 等（2016）认为岩溶地区钙质土壤中速效磷是养分限制的重要指标，这符合本研究结论。在后续喀斯特石漠化植被恢复过程中应该注重自然群落中磷元素的调节。

4　结论

三华李经济林长期的耕种活动减少了木本植物尤其是直立木本植物的种子来源，群落抗干扰性较弱，因此，建议在人工剔除恶性杂草的同时开展立体复合种植模式以实现更好的经济效益和生态效益；金竹灌丛的群落稳定性相对较好，但金竹占绝对优势，林下植物萌发生长困难，群落结构不合理，应在剔除部分金竹的基础上，结合人工引入乡土树种以促进群落正向演替；研究区域中土壤元素存在高氮低磷的现象，其中磷元素成为金竹灌丛和青冈次生林植物生长的限制因子，在植被近自然恢复过程中可通过人工施肥来改善土壤中磷元素条件；虽然青冈次生林群落结构稳定，存在一些乡土树种，但也要对其进行自然封育并建立相关法律法规（吕兴和郎发照，2020），以避免潜在的人畜破坏风险，进一步保护和丰富乡土种质资源，以提升基于土壤种子库技术的石漠化生态恢复的可行性。

参考文献：

AIVAREZ-BUYLLA ER, MARTÍNEZ-RAMOS M, 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree [J]. Oecologia, 84(3): 314-325.

BAEZA MJ, VALLEJO VR, 2008. Vegetation recovery after fuel management in Mediterranean shrublands [J]. Appl Veg Sci, 11(2): 151-158.

CHEN YY, WU ZY, PAN P, et al., 2016. The germination characteristics of soil seed bank and its relationship with soil properties in aerially-seeded *Pinus massoiana* plantations [J]. Chin J Soil Sci, 47(1): 92-97. [陈颖颖, 吴自荣, 潘萍, 等, 2016. 飞播马尾松林土壤种子库的萌发特征及其与土壤理化性质的关系 [J]. 土壤通报, 47(1): 92-97.]

CONNELL JH, 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs [J]. Science, 199(4335): 1302-1310.

DONG X, XIN ZM, LI XL, et al., 2017. Analysis on *Ammopiptanthus mongolicus* community characteristics in Ulanbuh desert [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 37(8): 1627-1634. [董雪, 辛智鸣, 李新乐, 等, 2017. 乌兰布和沙漠沙冬青群落特征的研究 [J]. 西北植物学报, 37(8): 1627-1634.]

GAD MRM, KELAN SS, 2012. Soil seed bank and seed germination of sand dunes vegetation in North Sinai-Egypt [J]. Ann Agric Sci, 57(1): 63-72.

GERRITSEN J, GREENING HS, 1989. Marsh seed banks of the Okefenokee Swamp: effects of hydrologic regime and nutrients [J]. Ecology, 70(3): 750-763.

GRIME K, 1979. Seasonal variation in the seed banks of

herbaceous species in ten contrasting habitats [J]. J Ecol, 67(3): 893-921.
HE MX, LV LY, LI HY, et al., 2016. Analysis on soil seed bank diversity characteristics and its relation with soil physical and chemical properties after substrate addition [J]. PLoS ONE, 11(1): e147439.
HONG JM, LIU S, SHI GP, et al., 2012. Soil seed bank techniques for restoring wetland vegetation diversity in Yeyahu Wetland, Beijing [J]. Ecol Eng, 42(9): 192-202.
LI GQ, XIE BX, XIE S, et al., 2022. Research progress of soil seed bank based on bibliometric analysis [J]. Soils, 54(1): 103-113. [李国旗, 谢博勋, 解盛, 等, 2022. 基于文献计量学的土壤种子库研究进展分析 [J]. 土壤, 54(1): 103-113.]
LI JC, 2007. Quantity analysis on species diversity of desert plant communities in the lower reaches of Tarim River, Xijiang [D]. Urumqi: Xinjiang Agricultural University: 46-47. [李基才, 2007. 塔里木河下游荒漠植物群落物种多样性数量分析 [D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学: 46-47.]
LI S, YAO XH, REN HD, et al., 2008. Different land-used soil seed banks in karst rocky desertification area of middle Guizhou Province, China [J]. Acta Ecol Sin, 28(9): 4602-4608. [李生, 姚小华, 任华东, 等, 2008. 黔中石漠化地区不同土地利用类型土壤种子库特征 [J]. 生态学报, 28(9): 4602-4608.]
LI YB, WEI CF, LI XY, et al., 2002. The soil seed banks in karst mountains as affected by land use [J]. 20(3): 319-324. [李阳兵, 魏朝富, 李先源, 等, 2002. 土地利用方式对岩溶山地土壤种子库的影响 [J]. 山地学报, 20(3): 319-324.]
LIANG YY, LI HY, MO XQ, et al., 2009. Topsoil application in vegetation restoration in Japan [J]. J Appl Ecol, 20(11): 2832-2838. [梁耀元, 李洪远, 莫训强, 等, 2009. 表土在日本植被恢复中的应用 [J]. 应用生态学报, 20(11): 2832-2838.]
LIU ZM, JIANG DM, GAO HY, et al., 2003. Relationships between plant reproductive strategy and distubance [J]. J Appl Ecol, 14(3): 418-422. [刘志民, 蒋德明, 高红瑛, 等, 2003. 植物生活史繁殖对策与干扰关系的研究 [J]. 应用生态学报, 14(3): 418-422.]
LÜ X, LANG FZ, 2020. Exploring the ideas and contents of forestry construction in the comprehensive management of stone desertification [J]. Xin Nongye, (23): 72-73. [吕兴, 郎发照, 2020. 石漠化综合治理中林业建设思路与内容探讨 [J]. 新农业, (23): 72-73.]
LUO C, GUO XP, FENG CD, et al., 2021. The characteristics of the soil seed bank in Wuhai and surrounding areas and the relationship with vegetation and soil factors [J]. Acta Pratac Sin, 30(11):13-28. [罗超,郭小平,冯昶栋,等, 2021. 乌海周边土壤种子库特征及其与地上植被和土壤因子的关系 [J]. 草业学报,30(11): 13-28.]
MA MJ, ZHOU XH, DU GZ, 2010. Role of soil seed bank along a disturbance gradient in an alpine meadow on the Tibet Plateau [J]. Flora, 205(2): 128-134.
MIAO S, ZOU CB, 2009. Seasonal variation in seed bank composition and its interaction with nutrient enrichment in the Everglades wetlands [J]. Aquat Bot, 90(2): 157-164.
SHENG MY, XIONG KN, CUI GY, et al., 2015. Plant diversity and soil physical-chemical properties in karst rocky desertification ecosystem of Guizhou, China [J]. Acta Ecol Sin, 35(2): 434-448. [盛茂银, 熊康宁, 崔高仰, 等, 2015. 贵州喀斯特石漠化地区植物多样性与土壤理化性质 [J]. 生态学报, 35(2): 434-448.]
TACKETT NW, CRAFT CB, 2010. Ecosystem development on a coastal barrier island dune chronosequence [J]. J Coastal Res, 26(4): 736-742.
TIAN SY, WANG MW, CHENG YH, et al., 2017. Effect of the combination of chemical and organic fertilizer on spring wheat grein yield formation and soil available nitrogen accumulation under plastic mulched rain-fed area [J]. Acta Ecol Sin, 37(15): 4963-4972. [田善义, 王明伟, 成艳红, 等, 2017. 化肥和有机肥长期施用对红壤酶活性的影响 [J]. 生态学报, 37(15): 4963-4972.]
WEN L, LI DJ, YANG LQ, et al., 2016. Rapid recuperation of soil nitrogen following agricultural abandonment in a karst area, southwest China [J]. Biogeochemistry, 129(3): 341-354.
XIE YP, WU H, LIU ZD, et al., 2009. Environment change of karst rocky desertification by quantitative remote sensing in Gongcheng [J]. J Guilin Univ Technol, 29(1): 65-71. [谢雨萍, 吴虹, 刘泽东, 等, 2009. 恭城县岩溶石漠化环境变化定量遥感研究 [J]. 桂林工学院学报, 29(1): 65-71.]
YANG N, FU MY, YANG MY, et al., 2014. Soil seed bank properties under different land-used models on sloping-land with purple soils in Hengyang of Hunan Province, south-central China [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 34(11): 2324-2330. [杨宁, 付美云, 杨满元, 等, 2014. 衡阳紫色土丘陵坡地不同土地利用模式下土壤种子库特征 [J]. 西北植物学报, 34(11): 2324-2330.]
ZHAI FQ, XU N, MO SQ, et al., 2013. Characteristics of soil seed banks and soil physical and chemical properties of hydro-fluctuation belt in Jiyun Canal [J]. Res Environ Sci, 26(1): 97-102. [翟付群, 许诺, 莫训强, 等, 2013. 天津蓟运河故道消落带土壤种子库特征与土壤理化性质分析 [J]. 环境科学研究, 26(1): 97-102.]
ZHANG M, CHEN FQ, CHEN SH, et al., 2017. The soil seed bank of a rehabilitated draw-down zone and its similarity to standing vegetation in the Three Gorges Reservoir Area [J]. Ecol Res, 32(6): 1011-1021.
ZHANG X, DONG WJ, SHEN SK, et al., 2016. Studies on soil seed bank of lakeside zone: a review [J]. Wetland Sci, 14(1): 97-102. [张雪, 董文婧, 申仕康, 等, 2016. 湖滨带土壤种子库研究进展 [J]. 湿地科学, 14(1): 97-102.]
ZUO XA, ZHAO XY, ZHAO HL, et al., 2006. Changes on species composition and function diversity in degraded process of grassland in Horqin sand land [J]. J Soil Water Conserv, 20(1): 181-185. [左小安, 赵学勇, 赵哈林, 等, 2006. 科尔沁沙地草地退化过程中的物种组成及功能多样性变化特征 [J]. 水土保持学报, 20(1): 181-185.]

(责任编辑 李 莉 王登惠)

广西植物 Guihaia Mar. 2023, 43(3): 463-472 http://www.guihaia-journal.com

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202202003
吴陶红, 龙翠玲, 熊玲, 等, 2023. 茂兰喀斯特森林不同演替阶段植物叶片功能性状与土壤因子的关系 [J]. 广西植物, 43(3): 463-472.
WU TH, LONG CL, XIONG L, et al., 2023. Relationship between plant leaf functional traits and soil factors at different succession stages in karst forest of Maolan [J]. Guihaia, 43(3): 463-472.

茂兰喀斯特森林不同演替阶段植物叶片功能性状与土壤因子的关系

吴陶红, 龙翠玲*, 熊 玲, 李 娟, 刘 奇

(贵州师范大学 地理与环境科学学院, 贵阳 550025)

摘 要: 植物如何改变功能性状来适应环境一直是生态学的研究征点。为探究茂兰喀斯特森林不同演替阶段植物叶片的适应策略,该文以茂兰自然保护区5个不同演替阶段(草本、灌木、灌乔、乔木和顶极群落阶段)优势种为研究对象,测定不同演替阶段的优势植物叶片功能性状与土壤理化性质。结果表明:(1)随着植被正向演替的进行,土壤全氮(STN)含量、土壤有机质(SOM)含量、土壤含水量(SWC)逐渐增加,土壤全磷(STP)含量和土壤全钾(STK)含量先增加后减少,土壤pH值整体呈减小的趋势。(2)随着植被演替的进行,叶面积(LA)、叶干物质含量(LDMC)、叶厚度(LT)和叶片碳含量(LCC)逐渐上升,比叶面积(SLA)与叶片钾含量(LKC)则与之相反,叶片氮含量(LNC)呈先升后降的趋势,叶片磷含量(LPC)呈先降后升的趋势。(3)冗余分析表明,演替初期植物主要分布在土壤pH值高而STK、STP、SWC、SOM、STN相对低的环境中,群落内植物叶片采取高SLA、LNC、LPC,低LA、LDMC、LT、LWC的性状组合,演替晚期植物主要分布在土壤水分和养分含量较高的环境,LDMC、LT、LA、LWC与演替初期相比呈上升趋势,SLA、LNC、LPC与演替初期相比呈下降趋势。综上表明,随着植被演替的进行,植物通过改变功能性状来适应环境,叶片功能性状由演替初期的开放性策略转向后期的保守性策略。

关键词: 喀斯特森林, 演替阶段, 叶片功能性状, 土壤因子, 生态策略

中图分类号: Q948 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2023)03-0463-10

Relationship between plant leaf functional traits and soil factors at different succession stages in karst forest of Maolan

WU Taohong, LONG Cuiling*, XIONG Ling, LI Juan, LIU Qi

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

Abstract: How plants change functional traists to adapt to the environment has always been the focus of ecology. In order to explore the adaptive strategies of plant leaves at different succession stages in karst forest of Maolan, taking the

收稿日期: 2022-06-04
基金项目: 国家自然科学基金(31660107); 黔科合基础([2020]1Z036); 黔科合平台人才([2020]6010, [2017]5726-45)。
第一作者: 吴陶红(1997-),硕士研究生,研究方向为喀斯特生态环境保护,(E-mail)2296667142@qq.com。
*通信作者: 龙翠玲,博士,教授,研究方向为植物生态学,(E-mail)longcuiling898@163.com。

dominant species in five different succession stages (herb, shrub, shrub-arbor, arbor and climax community stages) in Maolan Nature Reserve as the research object, the leaf functional properties and soil physical and chemical properties of dominant plants at different succession stages were measured. The results were as follows : (1) With the succession of vegetation, soil total nitrogen (STN) content, soil organic matter (SOM) content and soil water (SWC) content gradually increased, soil total phosphorus (STP) content and soil total potassium (STK) content first increased and then decreased, and soil pH value showed a decreasing trend as a whole. (2) With the succession of vegetation, leaf area (LA), leaf dry matter content (LDMC), leaf thickness (LT) and leaf carbon content (LCC) gradually increased. On the contrary, specific leaf area (SLA) and leaf potassium content (LKC), leaf nitrogen content (LNC) increased first and then decreased, and leaf phosphorus content (LPC) decreased first and then increased. (3) Redundant analysis showed that plants were mainly distributed in the soil environment of high pH and relatively low STK, STP, SWC, SOM and STN at the early succession stage. Plant leaves in the community took high SLA, LNC and LPC, and low LA, LDMC, LT and LWC. Plants at the late succession stage were mainly distributed in the soil environment of high moisture and nutrients. LDMC, LT, LA and LWC showed an upward trend compared with the early succession stage, and SLA, LNC and LPC showed a downward trend compared with the early succession stage. In conclusion, with the forward succession of vegetation, plants adapt to the environment by changing functional traits, and leaf functional traits change from open strategy in the early succession stage to conservative strategy in the late succession stage.

Key words: karst forest, succession stage, leaf functional traits, soil factors, ecological strategy

植物功能性状是植物长期演化中形成的多种生理、形态、物候等方面的适应对策(罗恬等,2022),其变化通常表现为植物器官和生殖结构的变化(Cornelissen et al., 2003;孟婷婷等,2007)。叶片作为植物对环境变化最敏感的器官(宝乐和刘艳红,2009),其功能性状综合体现了植物对资源的生产和利用能力(Zirbel et al., 2017),从叶片功能性状研究植物对环境的适应与响应已成为生态学研究的重点之一。演替是群落内物种的构成随时间变化,向着具体方向进行、具有特定顺序的演变过程(李庆康和马克平,2002)。随着演替的进行,群落环境、群落组成和结构都将发生变化,群落内部的环境因子对叶片功能性状有强烈的影响,导致群落表现出趋同或者趋异的适应方式(Valérie et al., 2012)。如温带雨林演替初期的植物生长快速,且具有较高的气孔导度,而演替后期植物具有较高的叶片水分利用效率(water use efficiency, WUE)和比叶面积(specific leaf area, SLA)(Bonal et al., 2007)。长白山森林的茎组织密度、叶片氮含量、比叶面积随正向演替而增加,叶干物质含量、叶片磷含量则减少(胡耀升等,2014)。北美温带落叶阔叶林随演替的进行,SLA增大(Reich et al., 2003)。可见,植物叶功能性状在群落演替过程中产生相应的适应特征,不同演替阶段的光照、水分和土壤是影响植物生态策略的重要因素(Vile, 2006;张增可等,2019)。土壤与植物叶片功能性状的关系最为密切,一方面,植物通过凋落物分解养分循环来改善土壤质量,另一方面,土壤质量对植被生长及群落演替方向和速度具有重要影响(慕宗杰等,2020)。群落演替过程中,影响叶片功能性状的关键土壤因子不同(胡耀升等,2014;张增可等,2019)。因此,研究不同演替阶段植物叶片功能性状对土壤因子的响应,对揭示植物群落水平层次上的生态适应策略具有重要意义。

喀斯特森林是一类特殊的非地带性生物地理群落,与地带性植被相比具有生态环境脆弱、抗干扰能力差的特点(朱守谦,2003)。由于人类的干扰与破坏,西南地区的喀斯特森林出现不同程度的退化现象,退化喀斯特植被的恢复与重建成为恢复生态学的重要内容之一(王世杰等,2003)。喻阳华等(2021)对喀斯特森林不同演替阶段植物群落物种多样性、功能性状、化学计量及其关联进行了研究,从群落组成结构-性状-功能的角度,分析喀斯特森林生态系统的生态过程与功能,为群落种群优化配置和调控提供科学依据。茂兰自然保护区保存着世界同纬度地区原生性较强的喀斯特森林,是研究喀斯特森林更新演替规律的理想场所。有关茂兰喀斯特森林群落演替过程中优势种叶功能性状及对环境的响应研究较少,对群落

动态变化过程中植物种群的生态适应性知之甚少。因此，对茂兰喀斯特森林群落演替过程中植物叶片功能性状与土壤因子的关系进行研究，拟从植物叶功能的角度探讨植物种群对喀斯特生境的适应策略，揭示喀斯特森林群落的动态演化规律。基于此，在茂兰自然保护区选取 5 个演替阶段（草本、灌木、灌乔、乔木和顶极群落阶段）（喻理飞等，2000），测定与植物生长、资源利用力、竞争和抵御能力等密切相关的叶片功能性状和主要土壤理化性质，分析其叶片功能性状和土壤因子之间的关系及其变化规律，旨在探讨：（1）喀斯特森林植物叶片功能性状随演替进行的变化规律；（2）不同演替阶段土壤因子的变化规律；（3）喀斯特森林植物叶片功能性状和土壤因子的关系，以期揭示群落演替过程中植物的生态策略，为退化喀斯特植被恢复中种群的调控提供理论依据。

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（107°52′—108°05′ E、25°09′—25°20′ N，海拔为 430～1 078 m），地处黔桂交界。保护区内为典型的喀斯特峰丛地貌，地势整体为西北高东南低，海拔约为 800 m。当地年均气温为 15.3 ℃，7 月均气温为 26.4 ℃，1 月均气温为 8.3 ℃，年均降雨量为 1 320.5 mm，年均相对湿度为 83%，属中亚热带季风湿润气候。地面基岩裸露，成土母岩以白云岩和石灰岩为主；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；植被类型为常绿落叶阔叶混交林（朱守谦，2003）。

1.2 样地设置与群落调查

在全面探查的基础上，采用空间代替时间的方法，选取具有代表性的处于不同演替阶段的典型样地，在选择样地时尽量保证立地条件的一致。在草本群落阶段选取 4 个 4 m×5 m 的草本样地（喻理飞等，2000），灌木群落阶段选取 4 个 10 m×10 m 灌木样地，灌乔群落阶段、乔木群落阶段和顶极群落阶段分别选取 4 个 20 m×20 m 的样地，共 20 个样地。在乔木样方内沿对角线设置 4 个5 m×5 m 的灌木样方（张增可等，2019），然后在每个灌木样方中心选取一个 1 m×1 m 的草本样方，分别调查样地内灌木的种类、株数、株高、基径和盖度以及草本的种类和盖度（张增可等，2020）。树高< 2 m 的木本植物记为灌木（喻阳华等，2021），同时记录样地的经纬度和海拔。计算各个样地中乔木层、灌木层、草本层物种的重要值，选取重要值排序前 10 位的物种作为优势种群，各演替阶段的优势种见（表 1）。

1.3 植物功能性状取样

于 2021 年 7—8 月对样地内优势种的叶片进行采集，此时植物生长茂盛。乔木和灌木植物的采集方法：在每个样地中每一优势种选择 5 株生长成熟的植株，每株选择植物冠层中部的枝条，用高枝剪分别从东南西北方向采集 4 根长势良好的枝条，每根枝条采集完全展开、健康的叶片 10 片。草本植物的采样方法：每个样地中每一优势种选择 10 株长势良好的植株，叶片较小的草本植物可适当增加采取 15～20 株，用短枝剪直接剪取充分展开的草本叶片（Cornelissen et al.，2003）。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，按照样地编号放置在随身携带的保鲜箱内带回实验室测定。

1.4 叶片功能性状测定

选取的叶片功能性状包括叶面积（leaf area，LA）、比叶面积（specific leaf area，SLA）、叶厚度（leaf thickness，LT）、叶干物质含量（leaf dry matter content，LDMC）、叶片含水量（leaf water content，LWC）、叶片碳含量（leaf carbon content，LCC）、叶片氮含量（leaf nitrogen content，LNC）、叶片磷含量（leaf phosphorus content，LPC）、叶片钾含量（leaf potassium content，LKC）、叶片氮磷比（LNC∶LPC）。将叶片用纱布擦拭干净后测定，叶片鲜重（leaf fresh weight，LFW）用电子天平称量（精度为 0.000 1）；叶面积用便携式激光面积仪（CI-202，Walz，Camma，USA）测定；叶厚度用数显千分尺测量（精度为 0.001 mm），在沿着叶片主脉 0.25 cm 处均匀选 3 个点测量，3 个点厚度的平均值即为叶片厚度。将叶片放入温度为 120 ℃的烘箱内杀青 30 min 后，在 80 ℃下烘 24 h 至恒重，称量叶干重（leaf dry weight，LDW）。将烘干的叶片研磨粉碎，过 100 目筛用于叶片养分含量测定。叶片全碳含量与叶片全氮含量采用元素分析仪（德国 Elementar Vario Macro Cube）测定；叶片全磷含量采用钼锑抗比色法测定，叶片全钾含量采用火焰

表 1 各演替阶段群落样地基本信息

Table 1 Basic information of sample plots at each succession stage

演替阶段 Succession stage	经纬度 Latitude and longitude	海拔 Altitude (m)	坡度 Slope (°)	优势种 Dominant species
草本群落阶段 Herb stage	107°55′50″ E、25°17′33″ N	710.4~718.0	15~25	狗牙根、细柄草、苣荬菜、千里光、鬼针草、石韦、一年蓬、野草香、山马兰、秋海棠 *Cynodon dactylon*, *Capillipedium parviflorum*, *Sonchus wightianus*, *Senecio scandens*, *Bidens pilosa*, *Pyrrosia lingua*, *Erigeron annuus*, *Elsholtzia cypriani*, *Aster lautureanus*, *Begonia grandis*
灌木群落阶段 Shrub stage	107°55′55″ E、25°18′39″ N	748.3~752.6	20~25	水麻、野桐、宽苞十大功劳、南天竹、香叶树、胡颓子、裂果卫矛、青篱柴、鼠李、石岩枫 *Debregeasia orientalis*, *Mallotus tenuifolius*, *Mahonia eurybracteata*, *Nandina domestica*, *Lindera communis*, *Elaeagnus pungens*, *Euonymus dielsianus*, *Tirpitzia sinensis*, *Rhamnus davurica*, *Mallotus repandus*
灌乔群落阶段 Shrub-arbor stage	107°54′45″ E、25°17′47″ N	752.5~752.7	20~25	紫弹树、枫香树、南方荚蒾、箬竹、香叶树、宽苞十大功劳、月桂、山矾、朴树、狭叶海桐 *Celtis biondii*, *Liquidambar formosana*, *Viburnum fordiae*, *Indocalamus tessellatus*, *Lindera communis*, *Mahonia eurybracteata*, *Laurus nobilis*, *Symplocos sumuntia*, *Celtis sinensis*, *Pittosporum glabratum* var. *Neriifolium*
乔木群落阶段 Arbor stage	107°55′56″ E、25°18′40″ N	804.6~805.5	25~35	翅荚香槐、香港四照花、润楠、香叶树、轮叶木姜子、巴东荚蒾、小叶青冈、化香树、光皮梾木、黄梨木 *Platyosprion platycarpum*, *Cornus hongkongensis*, *Machilus nanmu*, *Lindera communis*, *Litsea verticillata*, *Viburnum henryi*, *Quercus myrsinifolia*, *Platycarya strobilacea*, *Cornus wilsoniana*, *Boniodendron minus*
顶极群落阶段 Climax stage	107°55′55″ E、25°18′37″ N	759.5~764.2	30~35	朴树、青冈、球核荚蒾、大叶青冈、罗浮锥、化香树、云贵鹅耳枥、柿、樟叶槭、翅荚香槐 *Celtis sinensis*, *Quercus glauca*, *Viburnum propinquum*, *Quercus jenseniana*, *Cyclobalanopsis jenseniana*, *Castanopsis faberi*, *Platycarya strobilacea*, *Carpinus pubescens*, *Diospyros kaki*, *Acer cinnamomifolium*, *Platyosprion platycarpum*

光度法测定(Kuo, 1996)。比叶面积、叶干物质含量、叶片含水量按照下列公式进行计算(Kuo, 1996)。比叶面积=叶面积/叶片干重;叶干物质含量=叶片干重/叶片鲜重;叶片含水量=(叶鲜重-叶干重)/叶干重×100%。

1.5 土壤取样与测定

在设定样地中采集土壤样本,采样深度为 0~15 cm。喀斯特区土层浅薄且分布不连续,样地内部分土层深度不足 15 cm,因此在每个样方采用梅花 5 点采样法,在每个样方用土钻钻取 0~15 cm 的土样混合,每个样方设置 3 个重复。同时在样地中心位置用标准环刀取样,用于测定土壤含水量(soil water content, SWC)。将土钻土样自然风干,分别过筛(100 目和 60 目)后,进行土壤理化性质测定。具体测定方法为土壤全氮(soil total nitrogen, STN)含量采用元素分析仪(德国 Elementar Vario Macro Cube)测定;土壤全磷(soil total phosphorus, STP)含量采用氢氧化钠熔融法-钼锑抗比色法测定;土壤全钾(soil total potassium content, STK)含量采用氢氧化钠熔融法-火焰光度法测定;土壤有机质(soil organic matter, SOM)含量采用重铬酸钾容量法-外加热法测定;pH 用酸度计测定(国家林业和草原局,2000)。

1.6 数据处理

用 Excel 2010 对数据进行整理,用 SPSS 25.0 进行单因素方差分析(One-way ANOVA),邓肯法(Duncan)对各演替阶段参数平均数进行显著性检验,分析土壤因子和叶片功能性状在各演替阶段的变化规律。Duncan 法的显著特点是不同平均数间的比较所采用的显著差数标准不同,从而克服了 LSD 法的缺点(刘万里,2007)。用 Conoco 5 进行冗余分析(redundancy analysis, RDA),进一步验证植物叶片功能性状和土壤因子的关系。首先对原始数据进行去趋势对应分析(detrended correspondence analysis, DCA),判断其适合使用单峰模型还是线性模型,分析结果显示排序轴梯度长度小于 3,因此选择冗余分析(Shen et al., 2015)。用 Origin 2018 可视化分析结果。

2　结果与分析

2.1 土壤因子随演替阶段的变化

在不同演替阶段，除 pH 值之外，其余土壤因子呈显著差异（$P<0.05$）（图 1）。随着群落正向演替的进行，STN、SOM 和 SWC 逐渐增加，其平均含量均为草本群落阶段最低，顶极群落阶段最高；STP 和 STK 整体呈先增加后减少的趋势，从草本群落阶段到乔木群落阶段逐渐增加，从乔木群落阶段到顶极群落阶段降低，其平均含量乔木群落阶段最高，顶极群落阶段次之，草本群落阶段最低；pH 值整体呈现减小的趋势，灌乔群落阶段的 pH 均值最小，各个阶段无显著差异，土壤呈弱碱性。总体而言，土壤养分和水分条件随着群落演替的进展逐渐改善。

2.2 植物叶片功能性状随着演替阶段的变化

所有植物的叶片功能性状随着演替的进行均呈现出显著的变化（$P<0.05$）（图 2）。随着正向演替的进行，LA 显著增大，SLA 整体呈现出逐渐减小的趋势，草本群落阶段与灌木群落阶段、灌乔群落阶段、顶极群落阶段具有显著差异；LDMC 从草本群落阶段到灌木群落阶段显著增加，往后趋于平稳；LT 整体呈现出逐渐增大的趋势，从乔木群落阶段到顶极群落阶段 LT 略微减小；LCC 呈逐渐上升的趋势；LNC 呈现出波动上升下降的趋势，其平均含量在草本群落和灌木群落阶段最高，在顶极阶段最低；LPC 呈先下降后上升的趋势，演替的后期其平均含量低于前期，具体表现为从草本群落阶段到灌乔群落阶段逐渐下降，往后略微上升后下降；LWC 整体呈现出先下降后上升的趋势，草本群落阶段与灌木群落阶段、灌乔群落阶段、顶极群落阶段具有显著差异（$P<0.05$）；LKC 随演替的进行呈现出逐渐下降的趋势，除乔木群落阶段和顶极群落阶段外，各个阶段的 LKC 均有显著差异（$P<0.05$）。综上所述，随正向演替的进行，LA、LDMC、LT、LCC 逐渐上升，SLA、LKC 与之相反；LNC 呈现出先升后降的趋势，LPC 呈先下降后上升的趋势。植物叶片功能性状在不同演替阶段差异较大，其中 LA 最为敏感，LNC、LPC、LKC 次之。

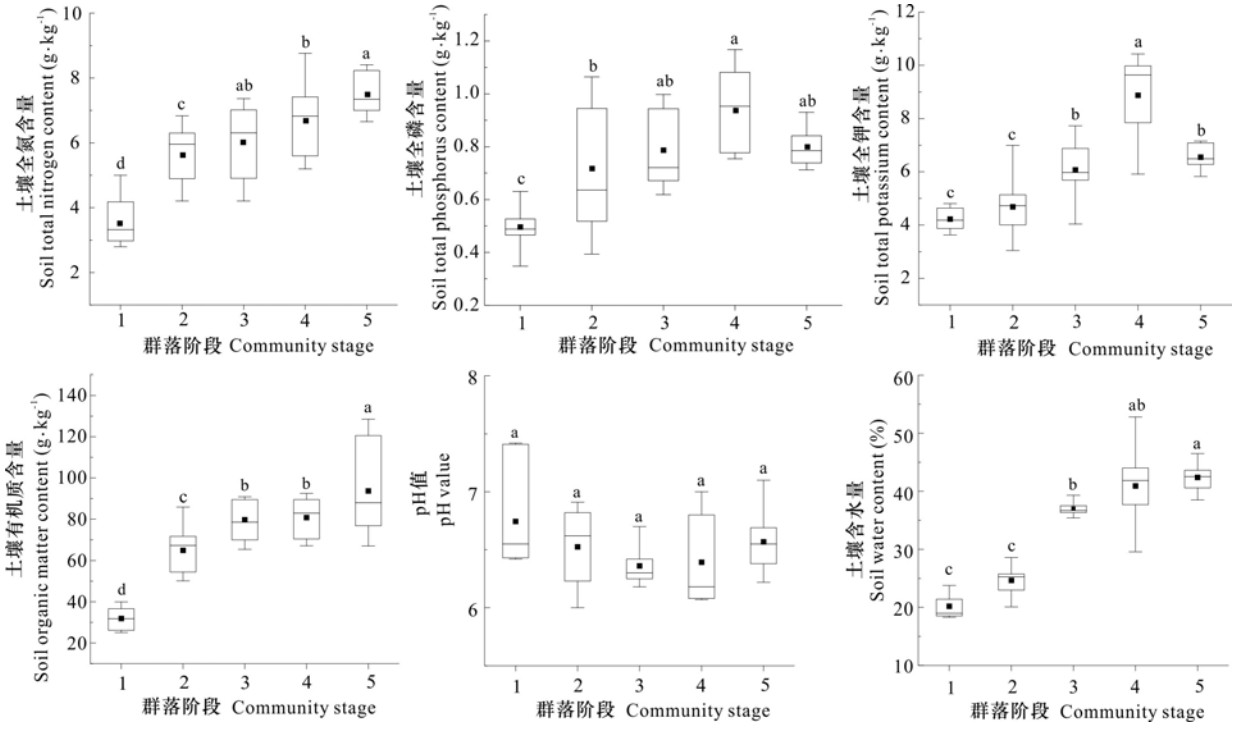
2.3 植物叶片功能性状与土壤因子的关系

在 RDA 结果中，STK、SWC、STN、SOM 是主要影响因子（图 3）。SLA 与 STK、STP 呈正相关，与 STN、SOM、PH 呈负相关；LDMC、LNC：LPC、LA 与 STK、STP、SWC、SOM、STN 呈正相关，与 pH 呈负相关；LT 与 STK、STP、SWC、SOM、STN 呈正相关；LPC、LKC、LNC、LWC 与 pH 呈正相关，与 STP、SWC、SOM、STN 呈负相关。总体而言，演替初期阶段植物主要分布在土壤 pH 值高而 STK、STP、SWC、SOM、STN 相对低的环境中，土壤水分和养分相对缺乏；演替后期阶段植物主要分布在土壤 STP、SWC、SOM、STN 含量高而 pH 值及 STK 较低的环境，土壤水分充足养分含量高。

3　讨论

3.1 不同演替阶段土壤因子的变化特征

植物演替是植物与土壤相互作用的生态过程，土壤为植物生长提供必需的水分和营养元素，同时植物群落生长也影响土壤理化性质（岳琳艳等，2015）。研究发现，随着演替的正向进行，STN、SOM 呈逐渐增加的趋势。这是因为在演替进程中，随着植被由低级到高级演变，地表植被覆盖度的增大以及森林垂直结构的形成，改变了地表凋落物的构成及土壤水热条件，土壤微生物活动加强，凋落物分解速率加快，STN 和 SOM 得到有效积累（林德喜等，2004；郑鸾和龙翠玲，2020）。研究发现，STK 随正向演替的进行先增加后减少，但 STP 的变化趋势略有不同，从乔木群落阶段到顶极群落阶段呈下降的趋势。一方面是因为岩石的风化和淋洗是土壤磷来源的主要途径之一，茂兰喀斯特森林由于纯质厚层碳酸岩层成片集中分布，岩石裸露面积大（吴鹏，2017），演替早期受地表径流冲刷作用强烈，促进成土母质中磷元素的释放，而到乔木群落阶段以后，森林垂直结构形成，地表径流作用减弱，因此磷元素的获得明显下降。另一方面是因为在自然状态下随植被的正向演替，土壤全 N 含量增加全 P 含量减少（Wright et al.，2004），因此，全 P 从草本群落阶段到乔木群落阶段的增幅低于有机碳和全氮，到乔木群落阶段后开始减少。李亚锦等（2021）、韦兰英和上官周平（2006）研究发现随着群落正向演替的进行，SWC 得到逐渐改善，与本研究结果一致。虽然喀斯特地区有临时性干旱以及土壤水分渗漏性强这一特殊的生境基质（王世杰等，2003），但演替后期由于植被覆盖增加，土壤水分蒸发减小，能够很好地储



图中不同小写字母表示不同演替阶段差异显著（$P<0.05$）。**1**–**5** 数字分别代表不同演替阶段。**1**. 草本群落阶段；**2**. 灌木群落阶段；**3**. 灌乔群落阶段；**4**. 乔木群落阶段；**5**. 顶极群落阶段。下同。

Different small letters indicate significant differences in different succession stages ($P<0.05$). Numbers **1**–**5** represent different succession stages. **1**. Herb stage; **2**. Shrub stage; **3**. Shrub-arbor stage; **4**. Arbor stage; **5**. Climax stage. The same below.

图 1 喀斯特森林不同演替阶段土壤因子的变化规律

Fig. 1 Variation patterns of soil factors in different succession stages of karst forests

藏水分，同时，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（朱守谦，2003），均有利于土壤含水量的保存。

3.2 不同演替阶段植物叶片功能性状特征

LA 大小与水分状况密切相关，直接影响植物对光的截获和碳的获取能力（Milla & Reich，2007）。熊玲等（2022）对茂兰喀斯特森林木本植物的研究发现 LA 较大，与本研究乔木群落阶段和顶极群落阶段一致，但钟巧连等（2018）对黔中喀斯特地区的研究却发现植物叶片的 LA 较小。这是因为茂兰喀斯特森林郁闭度大，随着正向演替的进行，植物对空间资源需求的增加，植物叶片增大能够使光合效益最大化，使其在阴凉、潮湿或者荫蔽的环境条件下占优势，因此植物采取增大 LA 的策略。SLA 反映植物获取和利用资源的能力，本研究发现 SLA 随正向演替呈减小的趋势，说明在资源充足的后期环境中，植物对水分和养分的保存与利用效率提高，因此 SLA 减小。LDMC 反映植物保存养分以及对环境胁迫的适应能力，LT 则与植物水分和养分的保存和利用效率密切相关（孟婷婷等，2007）。随正向演替的进行，LDMC 呈先增加后略微下降的趋势，LT 呈增加的趋势。这是因为喀斯特森林小生境复杂多样，土壤水分季节性亏缺大，植物普遍具有耐旱的特征，演替的后期植被盖度增大，群落环境趋于稳定，因此植物采取保守性策略以提高资源利用效率。

植物 LNC、LPC 和 N∶P 是反应植物光合作用和养分限制的重要指标（Tilman et al.，1997；Vile et al.，2006）。演替初期的 LNC 和 LPC 高，演替后期则反之。原因可能与植物自身有关，在生长初期因叶片生长旺盛，需要大量的蛋白质与核酸来提供生长所需条件，因此提升了 N、P 浓度，而到了演替中后期，植物所吸收的养分迁移到其他的生长器官，从而导致叶片中的含量有所降低（孙书存和陈灵芝，2001）。N∶P 对于衡量植物营养利用情况具有关键作用（曾德慧和陈广生，2005），比值

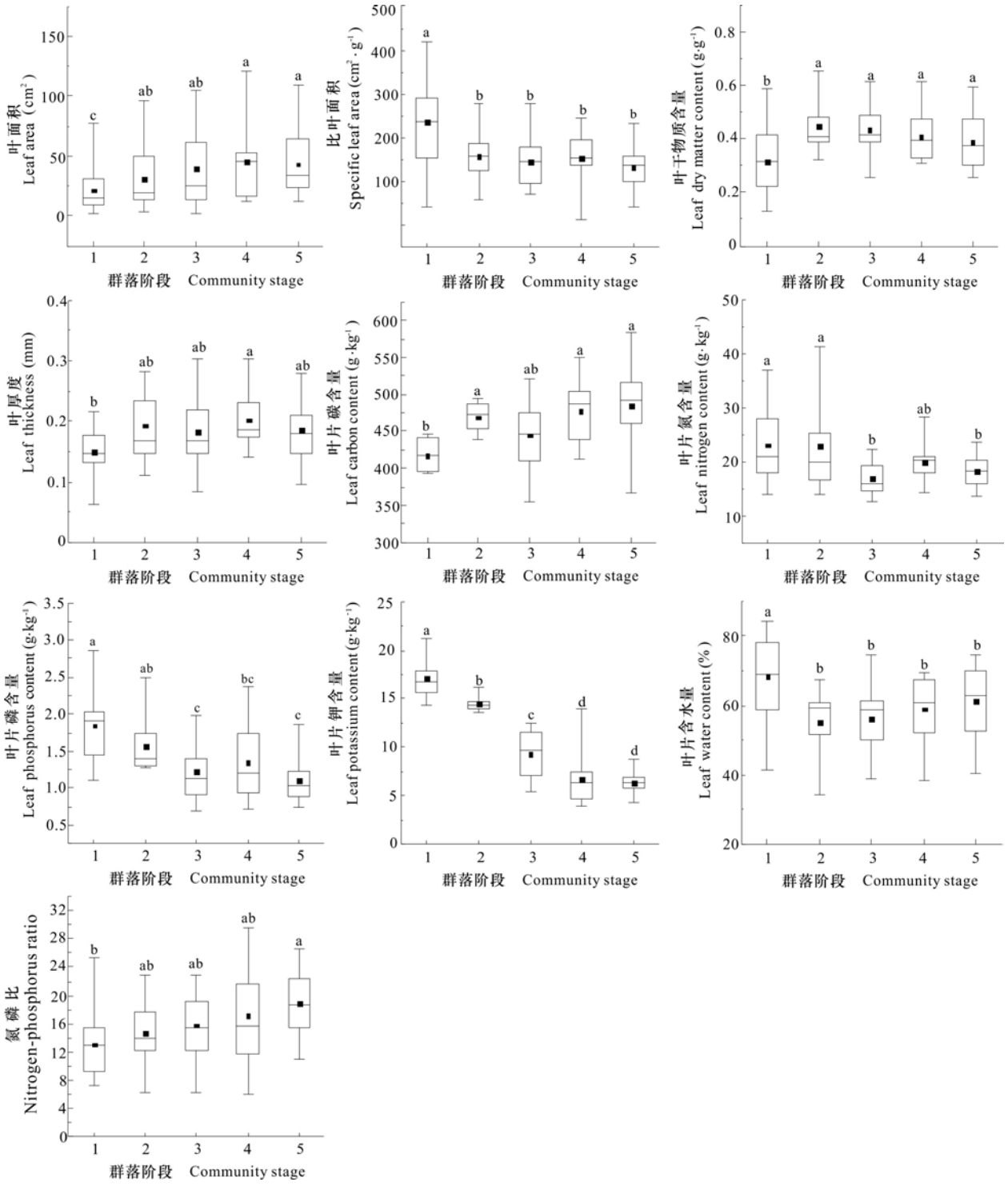
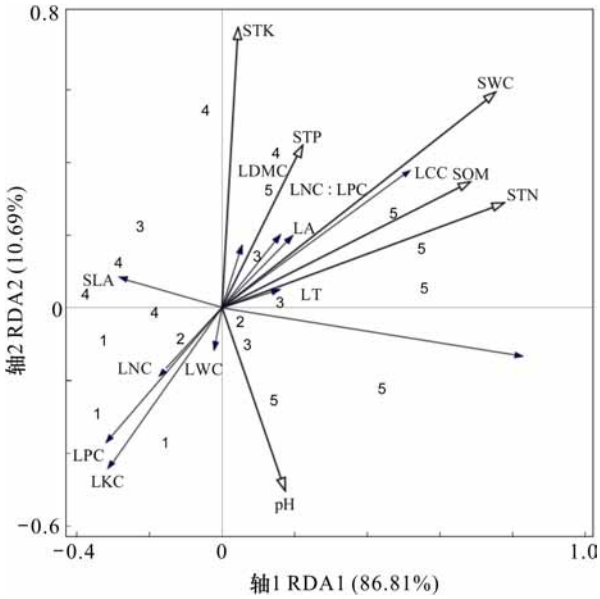


图 2　喀斯特森林不同演替阶段植物叶片功能性状的变化规律

Fig. 2　Variation patterns of plant leaf functional traits in different succession stages of karst forest

低表明植物生长速率快(Evine & Chapin, 2003)。当N∶P<14 时,植物生长受 N 限制;当 N∶P>16 时,植物生长受 P 限制;当 N∶P 在 14~16 之间时,则同时受 N、P 限制(Koerselman & Meuleman, 1996)。本研究中各个演替阶段的平均值分别约为 13、15、15、17、18,总体而言,草本群落阶段到灌



冗余分析(RDA)表示叶功能性状和土壤因子间的相关性:连线长度与相关性呈正比;夹角介于0°~90°时,两变量之间呈正相关;当夹角介于90°~180°时,两者呈负相关;当夹角角度等于90°时,表示二者无显著的相关关系(丁佳等,2011)。

Redundancy analysis (RDA) indicates the correlation between leaf functional traits and soil factors: the length of connection is proportional to the correlation; when the angle is between 0° and 90°, there is a positive correlation between the two variables; when the angle is between 90° and 180°, the two are negatively correlated; when the angle is equal to 90°, there is no obvious correlation between the two (Ding et al., 2011).

图 3 植物叶片功能性状与土壤因子的关系

Fig. 3 Relationship between plant leaf functional traits and soil factors

木群落阶段先受 N 限制,其限制性逐渐减小,灌木和灌乔群落阶段受 N、P 共同限制。从乔木群落阶段到顶极群落阶段受 P 的限制,高于 He 等(2008)研究的中国木本的 N∶P(15.9),表明在演替的后期植物生活在 N 元素含量相对丰富,P 元素含量相对缺乏的环境中,为维持自身的生长需要而采取缓慢生长方式,这也符合茂兰喀斯特森林树木生长速度缓慢的特性(朱守谦,2003)。

3.3 喀斯特森林植物叶片功能性状与土壤因子的关系

植物与土壤间存在极强的物质转化关系(Chai et al., 2016),一方面,植物的枯枝落叶在微生物的作用下分解成营养物质返回土壤,同时植物的根系释放的营养元素也使土壤理化性质发生变化;另一方面,植物生长过程中所需的水分与养分由土壤提供,对植物功能性状的变化有重要影响(张增可等,2019)。研究发现不同演替阶段的植物叶片性状与土壤因子具有相关性(图 3),说明不同演替阶段植物的叶片功能性状对土壤因子的变化响应明显。演替早期阶段土壤水分和养分相对匮乏,群落内植物采取高 SLA、LNC、LPC,低 LA、LDMC、LT、LWC 的性状组合,植物的寿命短,采取开放性策略快速获取资源。随正向演替的进行,森林垂直层次的形成,群落结构复杂,群落内的生境条件改善,到乔木和顶极群落阶段的土壤水分和养分含量高,植物的 LDMC、LT、LA、LWC 与演替初期相比升高,SLA、LNC、LPC 与演替初期相比下降,植物采取保守性策略生长缓慢,增强资源的保存能力以适应喀斯特地区的特殊生境,这与前人的研究结果相似(Tilman et al., 1997;林德喜等,2004;Vile et al., 2006;柴永福,2013;张增可等,2019)。总之,茂兰喀斯特森林在演替过程中,土壤养分和水分条件得到改善,植物群落由演替初期的速生、耐贫瘠的草本和灌木过渡到耐荫、生长缓慢的乔木和顶极群落;植物叶片功能性状由演替初期的快速生长,开放性策略转向后期的慢速生长,保守性策略。

4 结论

在不同的演替阶段,植物通过改变功能性状来适应环境。茂兰喀斯特森林植被演替过程中,土壤因子的特性变化差异较大,植物叶片性状在草本和灌木群落阶段采取高 SLA、LNC、LPC,低 LA、LDMC、LT、LWC 的性状组合,乔木和顶极群落阶段则反之,由演替初期的快速生长,开放性策略转向后期的慢速生长,保守性策略。土壤因子与演替过程中的植物叶片功能性状相互响应,其中土壤水分、全氮、有机质和全钾是茂兰喀斯特森林群落演替过程中植物叶片功能性状变化的主要影响因子,在演替前期植物生长受氮含量的限制,随演替的进行限制作用减小,到乔木和顶极群落阶段受磷含量的限制。本文探究了茂兰喀斯特区植物叶片性状和土壤因子随演替的变化规律以及叶片性状对环境变化采取的适应策略,进一步的研究还需综合其他环境因素,深入探讨茂兰喀斯特森林不同演替阶段植物叶功能性状与其他环境因素的关系。

参考文献：

BAO L, LIU YH, 2009. Comparison of leaf functional traits in different forest communities in Mt. Dongling of Beijing [J]. Acta Ecol Sin, 29(7): 3692-3703. [宝乐, 刘艳红, 2009. 东灵山地区不同森林群落叶功能性状比较 [J]. 生态学报, 29(7): 3692-3703.]

BONAL D, CéLINE B, BRECHET C, et al., 2007. The successional status of tropical rainforest tree species is associated with differences in leaf carbon isotope discrimination and functional traits [J]. Ann For Sci, 64(2): 169-176.

CHAI YF, 2013. Leaf traits in dominant species from different seondary succession stages of deciduous forest in the Loess Plateau of Northern China [D]. Xi'an: Northwest University. [柴永福, 2013. 陕北黄土高原落叶林不同演替阶段优势物种的叶属性 [D]. 西安: 西北大学.]

CHAI YF, YUE M, WANG M, et al., 2016. Plant functional traits suggest a change in novel ecological strategies for dominant species in the stages of forest succession [J]. Oecologia, 180(3): 771-783.

CORNELISSEN JHC, LAVOREL S, GARNIER E, et al., 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide [J]. Aust J Bot, 51(4): 335-380.

DING J, WU Q, YAN H, et al., 2011. Effects of topographic variations and soil characteristics on plant functional traits in a subtropical evergreen broad-leaved forest [J]. Biodivers Sci, 19(2): 158-167. [丁佳, 吴茜, 闫慧, 等, 2011. 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, 19(2): 158-167.]

EVINER VT, CHAPIN FS, 2003. Functional matrix: a conceptual frame work for predicting multiple plant effects on ecosystem processes [J]. Ann Rev Ecol Evol S, 34(1): 455-485.

HE JS, WANG L, FLYNN DFB, et al., 2008. Leaf nitrogen: phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes [J]. Oecologia, 155(2): 301-310.

HU YS, MO XY, LIU YH, 2014. The functional traits of forests at different succession stages and their relationship to terrain factors in Changbai Mountains [J]. Acta Ecol Sin, 34(20): 5915-5924. [胡耀升, 么旭阳, 刘艳红, 2014. 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, 34(20): 5915-5924.]

KOERSELMAN W, MEULEMAN AFM, 1996. The vegetation N : P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation [J]. J Appl Ecol, 33(6): 1441-1450.

KUO S, 1996. Methods of soil analysis [M]. Madison, Wisconsin, USA: Soil Science Society of America, Inc., American Society of Agronomy, Inc.: 869-919.

LI QK, MA KP, 2002. Advances in plant succession ecophysiology [J]. Chin J Plant Ecol, 26(S1): 9-19. [李庆康, 马克平, 2002. 植物群落演替过程中植物生理生态学特性及其主要环境因子的变化 [J]. 植物生态学报, 26(S1): 9-19.]

LI YJ, ZHENG JM, WANG GZ, et al., 2021. A study of functional traits of natural secondary forests and their influencing factors in different succession stages in karst areas: a case study of Dahei Mountain, Yunnan Province [J]. Acta Geosci Sin, 42(3): 397-406. [李亚锦, 郑景明, 王根柱, 等, 2021. 喀斯特区天然林不同演替阶段功能性状特征及其影响因素研究——以云南大黑山为例 [J]. 地球学报, 42(3): 397-406.]

LIN DX, FAN HB, SU BQ, et al., 2004. Effect of interplantation of broad-leaved trees in *Pinus massoniana* forest on physical and chemical properties of the soil [J]. Acta Pedol Sin, 41(4): 655-659. [林德喜, 樊后保, 苏兵强, 等, 2004. 马尾松林下套种阔叶树土壤理化性质的研究 [J]. 土壤学报, 41(4): 655-659.]

LIU WL, 2007. Evaluation of multiple comparison methods with quantitative data [D]. Urumqi: Xinjiang Medical University. [刘万里, 2007. 计量资料多重比较方法评价 [D]. 乌鲁木齐: 新疆医科大学.]

LUO T, YU FY, LIAN JY, et al., 2022. Impact of canopy vertical height on leaf functional traits in a lower subtropical evergreen broad-leaved forest of Dinghushan [J]. Biodivers Sci, 30(5): 4-17. [罗恬, 俞方圆, 练琚愉, 等, 2022. 冠层垂直高度对植物叶片功能性状的影响:以鼎湖山南亚热带常绿阔叶林为例 [J]. 生物多样性, 30(5): 4-17.]

MENG TT, NI J, WANG GH, 2007. Plant functional traits, environments and ecosystem functioning [J]. Chin J Plant Ecol, 31(1): 150-165. [孟婷婷, 倪健, 王国宏, 2007. 植物功能性状与环境和生态系统功能 [J]. 植物生态学报, 31(1): 150-165.]

MILLA R, REICH PB, 2007. The scaling of leaf area and mass: the cost of light interception increases with leaf size [J]. P Roy Soc B-Biol Sci, 274(1622): 2109-2115.

MU ZJ, LIU GH, GUI R, et al., 2020. Dynamic changes of plant community structure at different recovery stages of aerial-seeding region in Otindag Sandy Land [J]. J Huazhong Agric Univ, 39(4): 46-56. [慕宗杰, 刘果厚, 桂荣, 等, 2020. 浑善达克沙地飞播区不同恢复阶段植物群落结构动态变化 [J]. 华中农业大学学报, 39(4): 46-56.]

REICH PB, WRIGHT IJ, CAVENDER-BARES J, et al., 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies [J]. Int J Plant Sci, 164(S3): S143-S164.

SHEN ZY, HOU XS, LI W, et al., 2015. Impact of landscape pattern at multiple spatialscales on water quality: A casestudy in a typical urbanised watershed in China [J]. Ecol Indic, 48: 417-427.

State Forestry and Grassland Administration, 2000. Forestry

Industry Standard of the People's Republic of China - Forest Soil Analysis Method [M]. Beijing: China Standards Press. [国家林业局, 2000. 中华人民共和国林业行业标准-森林土壤分析方法 [M]. 北京: 中国标准出版社.]

SUN SC, CHEN LZ, 2001. Leaf nutrient dynamics and resorption efficiency of *Quercus liaoiaotungensis* in the Dongling Mountain region [J]. Chin J Plant Ecol, 25(1): 76-82. [孙书存, 陈灵芝, 2001. 东灵山地区辽东栎叶养分的季节动态与回收效率 [J]. 植物生态学报, 25(1): 76-82.]

TILMAN DL, KNOPS J, WEDIN D, 1997. The influenced of functional diversity and composition on ecosystem processes [J]. Science, 277: 1300-1302.

VALÉRIE R, CYRILLE V, FRANCOIS M, 2012. Mechanisms of ecological succession: insights from plant functional strategies [J]. Oikos, 121(11): 1761-1770.

VILE D, SHIPLEY B, GARNIER E, 2006. A structural equation model to integrate changes in functional strategies during old-field succession [J]. Ecology, 87(2): 504-517.

WANG SJ, LI YB, LI RL, 2003. Karst rocky desertification: formation background, evolution and comprehensive taming [J]. Quatern Sci, 23(6): 657-666. [王世杰, 李阳兵, 李瑞玲, 2003. 喀斯特石漠化的形成背景、演化与治理 [J]. 第四纪研究, 23(6): 657-666.]

WEI LY, SHANGGUAN ZP, 2006. Relationship between vertical distribution of fine root in different successional stages of herbaceous vegetation and soil environment in Loess Plateau [J]. Acta Ecol Sin, 26(11): 3740-3748. [韦兰英, 上官周平. 黄土高原不同演替阶段草地植被细根垂直分布特征与土壤环境的关系 [J]. 生态学报, 26(11): 3740-3748.]

WRIGHT IJ, REICH PB, WESTOBY M, et al., 2004. The worldwide leaf economics spectrum [J]. Nature, 428 (6985): 821-827.

WU P, 2017. Study on ecological stoichiometric characteristics of plant leaf-litter-soil in the process of natural restoration in Maolan karst forest [D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry. [吴鹏, 2017. 茂兰喀斯特森林自然恢复过程中植物叶片-凋落物-土壤生态化学计量特征研究 [D]. 北京: 中国林业科学研究院.]

XIONG L, LONG CL, LIAO QL, et al., 2022. Leaf functional traits and their interrelationships of woody plants in karst forest of Maolan [J]. Chin J Appl Environ Biol, 28(1): 152-159. [熊玲, 龙翠玲, 廖全兰, 等, 2022. 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, 28(1): 152-159.]

YU LF, ZHU SQ, YE JZ, et al., 2000. A study on evaluation of natural restoration for degraded karst forest [J]. Sci Silv Sin, 36(6), 12-19. [喻理飞, 朱守谦, 叶镜中, 等, 2000. 退化喀斯特森林自然恢复评价研究 [J]. 林业科学, 36(6): 12-19.]

YU YH, ZHONG XP, ZHENG W, et al., 2021. Species diversity, functional traits, stoichiometry and correlation of plant community in different succession stages of karst forest [J]. Acta Ecol Sin, 41(6): 2408-2417. [喻阳华, 钟欣平, 郑维, 等, 2021. 喀斯特森林不同演替阶段植物群落物种多样性、功能性状、化学计量及其关联 [J]. 生态学报, 41(6): 2408-2417.]

YUE LY, ZHENG JQ, HAN SJ, et al., 2015. Soil chemical properties and microbial community structure at different succession stages of temperate forest in Changbai Mountains [J]. Chin J Ecol, 34(9): 2590-2597. [岳琳艳, 郑俊强, 韩士杰, 等, 2015. 长白山温带森林不同演替阶段土壤化学性质及微生物群落结构的变化 [J]. 生态学杂志, 34(9): 2590-2597.]

ZENG DH, CHEN GS, 2005. Ecological stoichiometry: a science to explore the complexity of living systems [J]. Chin J Plant Ecol, 29(6): 141-153. [曾德慧, 陈广生, 2005. 生态化学计量学: 复杂生命系统奥秘的探索 [J]. 植物生态学报, 29(6): 141-153.]

ZHANG ZK, ZHENG XX, LIN HZ, et al., 2019. Summary of changes in plant functional traits and environmental factors in different successional stages of island plants [J]. Acta Ecol Sin, 39(10): 3749-375. [张增可, 郑心炫, 林华贞, 等, 2019. 海岛植物不同演替阶段植物功能性状与环境因子的变化规律 [J]. 生态学报, 39(10): 3749-3758.]

ZHANG ZK, WU YH, WANG Q, et al., 2020. Effects of environmental factors on stem and leaf functional traits of island plants [J]. Guihaia, 40(3): 433-442. [张增可, 吴雅华, 王齐, 等, 2020. 环境因子对海岛植物茎、叶功能性状的影响 [J]. 广西植物, 40(3): 433-442.]

ZHENG L, LONG CL, 2020. Differences of plant diversity and soil physicochemical properties in Maolan karst forest under different topographic conditions [J]. Guihaia, 40(6): 792-801. [郑鸾, 龙翠玲, 2020. 茂兰喀斯特森林不同地形植物多样性与土壤理化特征研究 [J]. 广西植物, 40(6): 792-801.]

ZHONG QL, LIU LB, XU X, et al., 2018. 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, 42(5): 562-572. [钟巧连, 刘立斌, 许鑫, 等, 2018. 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, 42(5): 562-572.]

ZHU SQ, 2003. Study of karst forest ecology-Ⅲ [M]. Guiyang: Guizhou Sci-tech Publishing House. [朱守谦, 2003. 喀斯特森林生态研究-Ⅲ [M]. 贵阳: 贵州科技出版社.]

ZIRBEL CR, BASSETT T, GRMAN E, et al., 2017. Plant functional traits and environmental conditions shape community assembly and ecosystem functioning during restoration [J]. J Appl Ecol, 54(4): 1070-1079.

(责任编辑 李 莉)

广西植物 Guihaia Mar. 2023, 43(3): 473-483 http://www.guihaia-journal.com

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202203045

张婷, 张建利, 杨涛, 等, 2023. 地形因子对 FAST 周边喀斯特植物多样性及空间分布的影响 [J]. 广西植物, 43(3): 473-483.

ZHANG T, ZHANG JL, YANG T, et al., 2023. Influence of topographic factors on plant diversity and spatial distribution of karst around FAST [J]. Guihaia, 43(3): 473-483.

地形因子对 FAST 周边喀斯特植物多样性及空间分布的影响

张 婷[1], 张建利[1*], 杨 涛[1], 张 晨[1], 溥丽华[1,2], 赵卫权[3]

(1. 贵州民族大学 生态环境工程学院, 贵阳 550025; 2. 共青团贵州民族大学委员会, 贵阳 550025; 3. 贵州省山地资源研究所, 贵阳 550001)

摘 要: 为探究地形因子对 500 米口径球面射电望远镜(Five-hundred-meter Aperture Spherical radio Telescope, FAST)周边植物物种多样性及空间分布的影响,该文选取 FAST 周边喀斯特峰丛洼地 3 种典型植物群落(乔木层、灌木层、藤本层)作为研究对象,采用方差分析及典范对应分析(CCA)研究不同地形因子(海拔、坡度、坡向、坡位)梯度下植物群落物种多样性及空间分布特征。结果表明:(1)FAST 周边植物群落 α 多样性指数呈现灌木层>乔木层>藤本层的趋势,乔木层、藤本层植物 α 多样性指数随海拔升高而增加(P<0.05),地形因子对灌木层植物 α 多样性无显著性影响。(2)FAST 周边植物群落物种的空间分布受海拔的影响最大,其次为坡度(P<0.05)。(3)FAST 周边 3 种植物群落的 Jaccard 相似性指数随海拔的升高呈现增加的趋势,沿坡度的增加呈现先升高后降低的趋势。综上所述,物种对生境的选择具有差异性,海拔和坡度是影响 FAST 周边喀斯特峰丛洼地植物群落空间分布的关键因子。

关键词: 喀斯特峰丛洼地, 地形因子, 物种多样性, 空间分布, FAST

中图分类号: Q948 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2023)03-0473-11

Influence of topographic factors on plant diversity and spatial distribution of karst around FAST

ZHANG Ting[1], ZHANG Jianli[1*], YANG Tao[1], ZHANG Chen[1], PU Lihua[1,2], ZHAO Weiquan[3]

(1. *College of Eco-Environmental Engineering, Guizhou Minzu University*, Guiyang 550025, China; 2. *The Communist Youth League Committee of Guizhou Minzu University*, Guiyang 550025, China; 3. *Institute of Mountain Resources of Guizhou Province*, Guiyang 550001, China)

Abstract: To explore the influence of topographic factors on the diversity and spatial distribution of plant species around FAST (Five-hundred-meter Aperture Spherical radio Telescope), three typical plant communities (tree layer, shrub

收稿日期: 2022-11-21

基金项目: 贵州省科技计划项目(黔科合基础[2019]1421 号); 贵州省科技支撑计划项目(黔科合支撑[2021]一般 460); 贵州科学院省级科研专项资金项目(黔科院科专合字[2021]03 号)。

第一作者: 张婷(1997-), 硕士研究生, 研究方向为喀斯特特异质生境生物多样性, (E-mail)1160499906@qq.com。

*通信作者: 张建利, 博士, 副研究员, 研究方向为喀斯特石漠化生态修复, (E-mail)zhangjl-z@163.com。

layer, vine layer) in the karst peak-cluster depression around FAST were selected as the study objects, and ANOVA and canonical correspondence analysis (CCA) were used to investigate the species diversity and spatial distribution of plant communities under different topographic factors (altitude, slope, aspect, and gradient). The results were as follows: (1) The α-diversity index of plant communities around FAST showed a trend of shrub layer > tree layer > vine layer, and the α-diversity index of plants in the tree layer and vine layer increased with the increase of altitude ($P<0.05$), while the topographic factor had no significant effect on the α-diversity of plants in shrub layer. (2) The spatial distribution of plant community species around FAST was most influenced by the altitude, followed by the slope ($P<0.05$). (3) The Jaccard similarity index above 70% was extremely dissimilar and moderately dissimilar at altitude and slope gradients. The Jaccard similarity index of the three plant communities tended to increase with the increase of altitude and then decrease along the increase of the slope around FAST. In summary, species differed in their habitat selection, and altitude and slope are key factors affecting the spatial distribution of plant communities in the karst depressions around FAST. Species diversity can better reflect the differences in plant communities in terms of species composition. Species diversity is not only influenced by topographic factors, but also related to biotic and abiotic factors, such as temperature, precipitation, human activities, and functional plant traits. Therefore, corresponding environmental factors need to be added in future studies to further investigate the intrinsic mechanisms of plant species diversity and species spatial distribution at the regional scale and to strengthen the ecological protection of the surrounding area, improve the forest composition, and provide a good natural environment around FAST and in the karst peak-cluster depression.

Key words: karst peak-cluster depression, topographical factor, species diversity, spatial distribution, FAST

物种多样性是用来衡量一定区域内生物资源丰富程度的客观性指标,能够反映植物群落内部的结构多样性和空间异质性。生态系统中物种多样性越高,群落结构越复杂,抗干扰能力越强,则稳定性越高(Loreau et al., 2013;张柳桦等,2018;杨扬等,2019)。植物群落的空间异质性是由生物学和生态学特性的各因素共同作用形成,对植物群落环境因素的研究有利于分析种群的分布格局,能更好地经营和管理植物群落(张仕豪,2020)。众多环境因素中,地形因子对植物种群的空间分布、群落演替以及生态修复等影响一直是生态学研究领域的重要内容(龙翠玲,2007;王洪丹,2016)。地形因子的差异导致了生态环境的差异性,为群落中物种的共存提供了有利条件,有助于维持植物群落生物多样性(黄甫昭等,2016)。海拔作为重要的环境因素之一,其变化规律对植物物种多样性的影响是生态学热点问题之一(张荟荟,2008)。物种沿海拔梯度的数量特性能综合反映物种的空间分布特征,进而反映物种对环境的适应能力(郝建锋等,2014)。坡位是指自然坡面的不同位置,是坡面尺度上的一个重要地形条件(朱羚等,2018)。坡度主要影响太阳的投射角,从而对其他环境因素产生影响,坡度较缓的区域土层较厚,酸碱性适宜,水分充足,无机盐的流失缓慢(温佩颖和金光泽,2019)。坡向能改变植物生长过程中的诸多生境因子,如光照、温度、水分和土壤等,从而影响物种多样性(张起鹏,2019)。目前,地形因子对物种多样性的影响研究尺度较单一,大多数研究集中于单一的海拔(赫建峰等,2014;黄甫昭等,2016;何斌等,2021)、坡度(李成俊等,2013)、坡向(牛钰杰等,2017)、坡位(朱羚等,2018),针对喀斯特地区植物群落物种多样性多层次尺度的研究鲜有报道,尤其是喀斯特峰丛洼地地区植物群落与地形因子之间关系的研究相对较少。

喀斯特峰丛洼地是岩溶山区典型地貌类型之一,主要分布在我国西南地区,其生态系统较脆弱,稳定性和抗干扰能力较差,生态环境破碎,因此具有高度的异质性特征(盛茂银等,2015)。森林生态系统作为陆地生态系统的重要类型之一,不仅具有涵养水源、减少水土流失的功能,还具有调节气候、降低风速、促进浮尘沉降的作用(王兵等,2011)。500 米口径球面射电望远镜(Five-hundred-meter Aperture Spherical radio Telescope, FAST)作为世界上最大的天文望远镜,选址于典型喀斯特峰丛洼地的大窝凼,承担着许多重大的天

文观测任务，其运行过程需要一个相对稳定的自然环境，因此，植物群落稳定性和生态安全对于 FAST 周边的生态建设和保护显得尤为重要（赵祖伦等，2020）。虽然国内外已经进行了很多关于地形因子对植物物种多样性及空间分布影响的相关研究，但针对喀斯特峰丛洼地地区地形因子对植物群落物种多样性及空间分布的影响研究鲜有报道。

本研究以 FAST 周边典型喀斯特峰丛洼地为研究区域，依托典型样地调查法获取物种数据并计算多样性指数，采用方差分析及典范对应分析检验研究结果，通过分析地形因子中海拔、坡度、坡向、坡位对不同植物群落物种多样性及空间分布的影响，拟探讨以下问题：（1）地形因子对植物群落 α 多样性的影响如何；（2）地形因子对植物群落空间分布的解释如何；（3）地形因子梯度下的 β 多样性特征。旨在为喀斯特峰丛洼地地区森林植物群落的稳定性及维持机制提供数据支撑。

1　研究区域与研究方法

1.1 研究区域概况

研究区位于贵州省黔南布依族苗族自治州平塘县克度镇，该区域属于云贵高原东南向广西丘陵过渡地带，周边为典型喀斯特峰丛洼地地貌，该区域为中亚热带季风湿润气候区，植被属于中亚热带常绿阔叶林地带。FAST 周边植物群落调查样地区域为 106° 48′ 24″—106° 53′ 05″ E、25°30′18″—25°38′47″ N，植被类型以阔叶林、灌丛为主，降雨充沛，年均降雨量在 1 217 mm 左右，年均气温约为 17 ℃，无霜期达 312 d，年均日照时间1 065.7 h，土壤主要以石灰土、黄壤土主，岩石裸露率为 25 % ~ 40 %（谢刚等，2018）。主要乔木有枫香树（*Liquidambar formosana*）、麻栎（*Quercus acutissima*）、青冈（*Quercus glauca*）等，主要灌木有异叶鼠李（*Rhamnus heterophylla*）、黄花恋岩花（*Echinacanthus lofouensis*）、香叶树（*Lindera communis*）、白瑞香（*Daphne papyracea*）等，主要藤本有藤黄檀（*Dalbergia hancei*）、飞龙掌血（*Toddalia asiatica*）、菝葜（*Smilax china*）、雀梅藤（*Sageretia thea*）等。

1.2 样地设置和调查

于 2015 年 10 月中旬，采用典型样地调查法进行植物群落调查，设置 20 m × 20 m 的调查样地，调查样地内设置 10 个 4 m × 10 m 的乔木物种调查样方（宋同清等，2010；陈吉泉和阳树英，2014），同时设置 5 个 5 m × 5 m 的灌木和藤本植物调查样方（草本植物群落结构简单，故不设样方），共设置植物群落调查样地 26 个。调查样地内乔木物种胸径大于 5 cm 的植株进行每木尺检，对胸径小于 5 cm 的乔木、灌木和藤本物种测量其地径，分别记录样方内的物种名称、高度、胸径（地径）及数量等，同时记录调查样地的盖度、海拔、坡向、坡度、坡位等信息（吴华等，2013；张建利等，2013）。

1.3 地形因子的划分标准

根据典型植物群落调查样地信息，将 26 个样地按不同地形因子（海拔、坡度、坡向、坡位）进行划分，如表 1 所示（李芹等，2019；田奥等，2021）。

1.4 数据处理

1.4.1 *重要值计算*　喀斯特典型植物群落乔木层、灌木层、藤本层植物物种重要值（importance value，*IV*）计算公式为（龙文兴，2016）：

IV =（相对密度 + 相对频度 + 相对优势度）/3

式中：相对密度为样方中某一物种个体数占全部物种个体数的比例；相对频度为样方中某一物种频度占全部物种频度的比例；相对优势度为样方中某一物种个体胸高断面积（灌木、藤本采用基盖度）占全部物种胸高断面积（基盖度）的比例。

1.4.2 *多样性测度*　采用 Margalef 丰富度指数（*R*）、Simpson 多样性指数（*D*）、Shannon-Wiener 多样性指数（*H'*）、Pielou 均匀度指数（*E*）对喀斯特峰丛洼地植物群落 α 多样性指数进行分析（马佳明等，2021；殷丽峰等，2021）；采用 Jaccard 相似性系数（C_j）对植物群落 β 多样性指数进行分析。Jaccard 相似性指数取值在 0 ~ 1 之间，数值越大表示两个植物群落的相似程度越高，当 $0 < C_j < 0.25$ 为极不相似，$0.25 < C_j < 0.50$ 为中等不相似，$0.50 < C_j < 0.75$ 为中等相似，$0.75 < C_j < 1$ 为极相似（马佳明等，2021）。

α 多样性指数：

$$R = \frac{S - 1}{\ln N}$$

$$D = 1 - \sum_{i=1}^{S} (Pi)^2$$

$$H' = - \sum_{i=1}^{S} (P_i \ln P_i)$$

表 1 地形因子划分标准表

Table 1 Standard table of division of topographical factor

地形因子 Topographical factor	划分等级 Classification	划分标准 Criteria for the classification	样地数量 Number of sample plots
海拔 Altitude (m)	低海拔 Low altitude	700 ~ 900	7
	中海拔 Medium altitude	900 ~ 1100	15
	高海拔 High altitude	> 1100	4
坡度 Slope (°)	平坡 Flat slope	0 ~ 5	4
	缓坡 Gentle slope	6 ~ 15	1
	斜坡 Slope	16 ~ 25	5
	陡坡 Steep slope	26 ~ 35	3
	急坡 Sharp slope	36 ~ 45	5
	险坡 Risky slope	> 45	8
坡向 Aspect (°)	阴坡 Shady aspect	337.5 ~ 22.5, 22.5 ~ 67.5	10
	半阴坡 Semi-shady aspect	67.5 ~ 112.5, 292.5 ~ 337.5	4
	阳坡 Sunny aspect	157.5 ~ 202.5, 205.5 ~ 247.5	5
	半阳坡 Semi-sunny aspect	112.5 ~ 157.5, 247.5 ~ 292.5	7
坡位 Gradient	坡顶 Top of the gradient		4
	上坡 Uphill		5
	中坡 Mid gradient		9
	下坡 Downhill		8

$$E = \frac{H}{\ln S}$$

式中：S 为植物群落中物种总数目；N 是样地群落中全部物种个体总数；P_i 为第 i 种的相对重要值。

β 多样性指数：

$$C_j = \frac{c}{a + b - c}$$

式中：c 为 2 个样地的共有物种数，a 和 b 分别为样地 A 和 B 的物种数。

1.5 数据分析

采用 SPSS 26.0 软件对数据进行正态性检验和方差齐性检验，对不符合检验的数据进行转换后再检验，采用单因素方差分析（One-way ANOVA）对 α 多样性指数的差异进行检验，多重比较采用 Tukey 法（$P<0.05$）。典范对应分析（canonical correspondence analysis，CCA）使用 Canoco 5.0 软件，绘图使用 Origin 2018 软件。CCA 分析中地形因子采用数字等级赋值，平坡表示为 1，缓坡表示为 2，斜坡表示为 3，陡坡表示为 4，急坡表示为 5，险坡表示为 6；阴坡表示为 1，半阴坡表示为 2，半阳坡表示为 3，阳坡表示为 4；下坡表示为 1，中坡表示为 2，上坡表示为 3，顶坡表示为 4，其他的环境数据采用实测值。

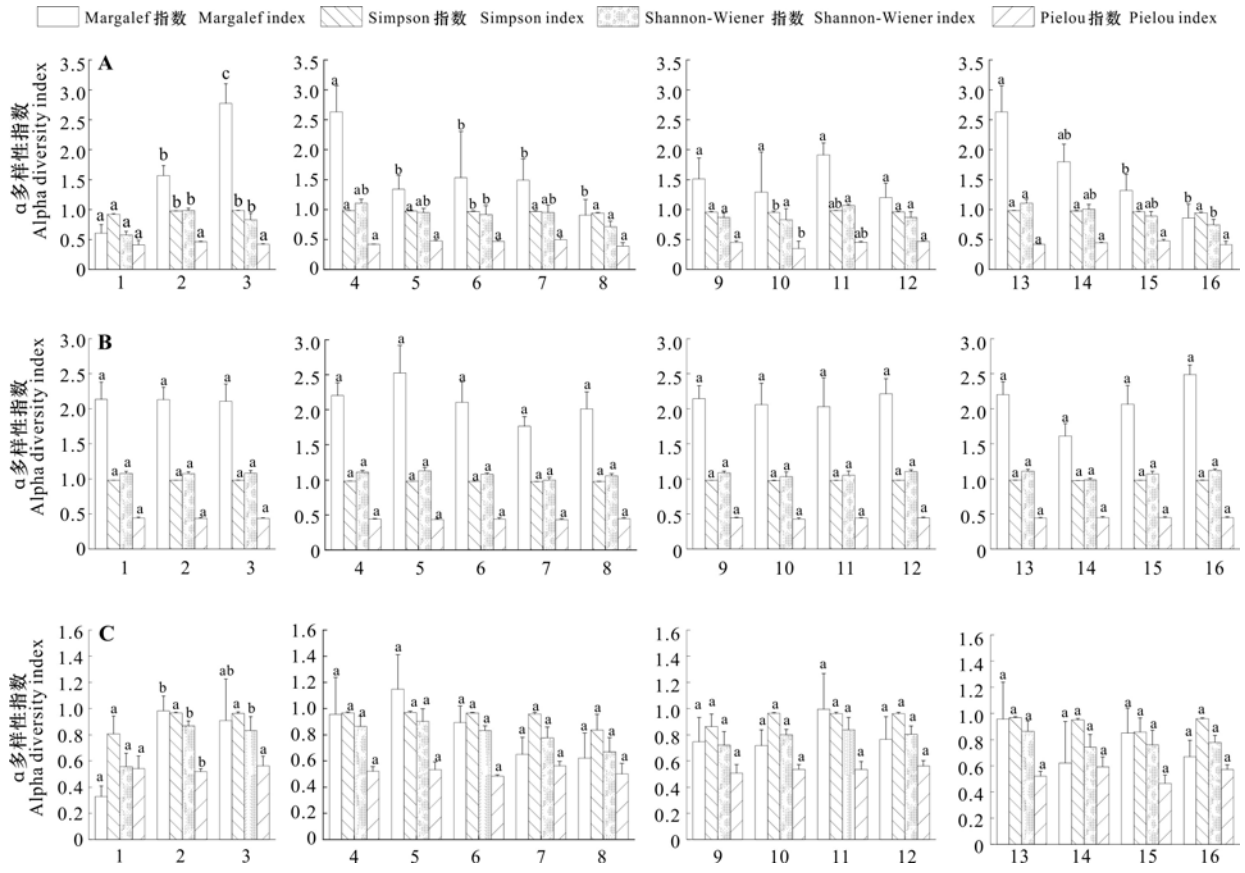
2 结果与分析

2.1 地形因子对 FAST 周边植物群落 α 多样性的影响

对 FAST 周边典型喀斯特植物群落 α 多样性分析如图 1 所示（由于缓坡样地数量的单一，故未进行方差分析），α 多样性指数呈现灌木层>乔木层>藤本层的趋势。对植物群落 α 多样性指数随地形因子变化特征分析中发现，乔木层植物 Margalef 丰富度指数、Simpson 多样性指数和 Shannon-Wiener 多样性指数均呈现中海拔和高海拔大于低海拔区域（$P<0.05$），平坡的 Margalef 丰富度指数显著高于其他区域（$P<0.05$），阴坡和半阳坡植物 Pielou 均匀度指数显著高于半阴坡区域（$P<0.05$），坡顶的 Margalef 丰富度指数、Shannon-Wiener 多样性指数显著高于下坡区域（$P<0.05$）；地形因子对灌木层植物 α 多样性指数均无显著性影响；藤本层植物 α 多样性指数主要受海拔影响，中海拔的 Margalef 丰富度指数和 Shannon-Wiener 多样性指数显著高于低海拔区域（$P<0.05$）。

2.2 地形因子对 FAST 周边植物群落物种空间分布的影响

对 FAST 周边植物物种空间分布与地形因子 CCA，乔木层植物 CCA 排序如图 2：A 所示，细叶青冈（*Quercus shennongii*）、水青冈（*Fagus longipetiolata*）、青冈等物种在排序轴的左上方，主要分布在较高海拔和上坡区域；苦木（*Picrasma quassioides*）、香槐（*Cladrastis wilsonii*）、云南樟（*Cinnamomum glanduliferum*）等物种在排序轴的右下方，主要分布在坡度较陡坡、阴坡和低海拔区域。灌木层植物



A. 乔木层 α 多样性指数；**B**. 灌木层 α 多样性指数；**C**. 藤本层 α 多样性指数；**1**. 低海拔；**2**. 中海拔；**3**. 高海拔；**4**. 平坡；**5**. 斜坡；**6**. 陡坡；**7**. 急坡；**8**. 险坡；**9**. 阴坡；**10**. 半阴坡；**11**. 阳坡；**12**. 半阳坡；**13**. 坡顶；**14**. 上坡；**15**. 中坡；**16**. 下坡。不同小写字母表示 α 多样性指数的差异性（$P<0.05$）。

A. α diversity index of tree layer; **B**. α diversity index of shrub layer; **C**. α diversity index of vine layer; **1**. Low altitude; **2**. Medium altitude; **3**. High altitude; **4**. Flat slope; **5**. Slope; **6**. Steep slope; **7**. Sharp slope; **8**. Risky slope; **9**. Shady aspect; **10**. Semi-shady aspect; **11**. Sunny aspect; **12**. Semi-sunny aspect; **13**. Top of the gradient; **14**. Uphill; **15**. Mid-gradient; **16**. Downhill. Different lowercase letters indicate differences in the α diversity index ($P<0.05$).

图 1　地形因子对 FAST 周边喀斯特植物群落 α 多样性指数的影响

Fig.1　Influence of topographic factors on the α-diversity index of the karst plant communities around FAST

CCA 排序如图 2：B，扁核木（*Prinsepia utilis*）、短绒槐（*Sophora velutina*）、直角荚蒾（*Viburnum foetidum*）等物种在排序轴的左下方，主要分布在较高海拔和上坡区域；香叶树、三对节（*Rotheca serrata*）、西南栒子（*Cotoneaster franchetii*）等物种在排序轴的右下方，主要分布在较陡坡、低海拔和阴坡区域。藤本层植物 CCA 排序如图 2：C，藤黄檀、雀梅藤、皱叶雀梅藤（*Sageretia rugosa*）等物种在排序轴的左上方，主要分布在较阳坡和缓坡区域；亮叶鸡血藤（*Millettia nitida*）、花叶菝葜（*Smilax guiyangensis*）、短梗南蛇藤（*Celastrus rosthornianus*）等物种在排序轴的左下方，主要分布在较高海拔、上坡和缓坡区域。

由表 2 可知，FAST 周边植物群落地形因子的重要性呈现海拔>坡度>坡位>坡向的趋势，海拔和坡度对乔木层、灌木层、藤本层植物群落物种的空间分布均有显著性影响（$P<0.05$）。

2.3 基于海拔和坡度的 β 多样性分析

CCA 的显著性检验表明海拔和坡度对 3 种植物群落物种的空间分布均有显著性影响（$P<0.05$），因此采用 Jaccard 相似性指数对海拔和坡度进行 β 多样性分析。FAST 周边植物群落沿海拔的 β 多样性分析如图 3 所示，乔木层、灌木层、藤本层植物群落在中海拔—高海拔区域 Jaccard 相似

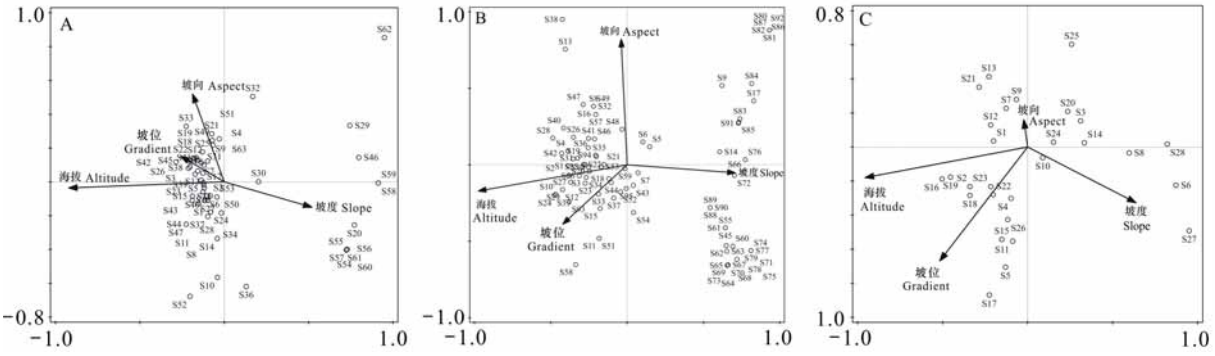
表 2 FAST 周边植物群落 CCA 重要性排序和显著性检验

Table 2 Results of CCA importance ranking and significance testing of plant communities around FAST

地形因子 Topographical factor	乔木层 Tree layer				灌木层 Shrub layer				藤本层 Vine layer			
	重要性排序 Importance ranking	解释变量 Explanatory variable (%)	*F* 值 *F* value	*P* 值 *P* value	重要性排序 Importance ranking	解释变量 Explanatory variable (%)	*F* 值 *F* value	*P* 值 *P* value	重要性排序 Importance ranking	解释变量 Explanatory variable (%)	*F* 值 *F* value	*P* 值 *P* value
海拔 Altitude	1	11.8	3.0	0.002**	1	10.5	2.8	0.002**	1	8.5	2.1	0.002**
坡度 Slope	2	5.4	1.4	0.048*	2	7.0	1.8	0.004**	2	6.1	1.5	0.036*
坡位 Gradient	3	4.0	1.0	0.404	3	5.2	1.3	0.070	3	5.9	1.4	0.066
坡向 Aspect	4	3.6	0.9	0.696	4	4.4	1.1	0.184	4	3.0	0.7	0.914

注：* $P<0.05$，** $P<0.01$。

Note: * $P<0.05$, ** $P<0.01$.



A. 乔木层 CCA 排序图；**B**. 灌木层 CCA 排序图；**C**. 藤本层 CCA 排序图。

A. CCA ordering diagram of tree layer; **B**. CCA ranking map of shrub layer; **C**. CCA ranking map of vine layer.

图 2 FAST 周边植物群落 CCA 排序图

Fig. 2 CCA ordination map of the plant communities around FAST

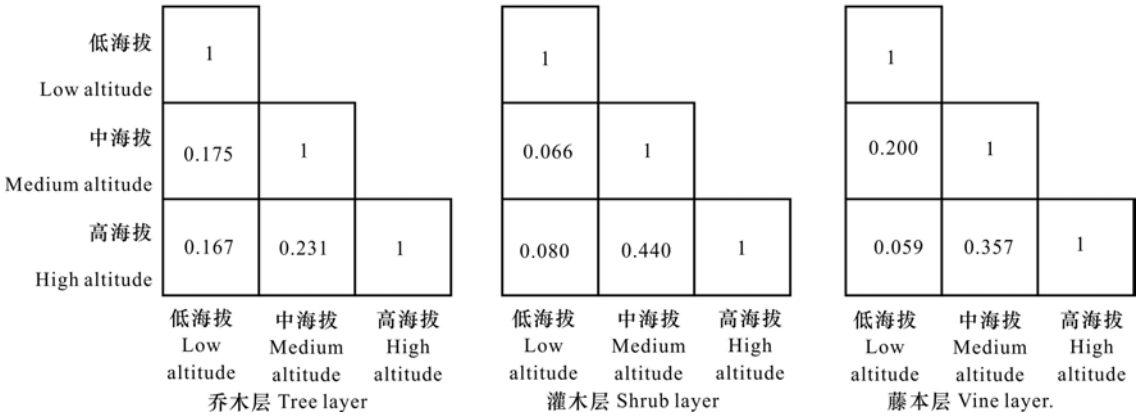


图 3 FAST 周边植物群落沿海拔梯度的 Jaccard 相似性指数特征

Fig. 3 Jaccard similarity index characteristics of plant communities around FAST along the altitude gradient

性指数最高。乔木层和藤本层植物群落在低海拔—高海拔区域 Jaccard 相似性指数最低；灌木层在低海拔—中海拔区域 Jaccard 相似性指数最低。FAST 周边植物群落沿坡度的 β 多样性分析如图 4

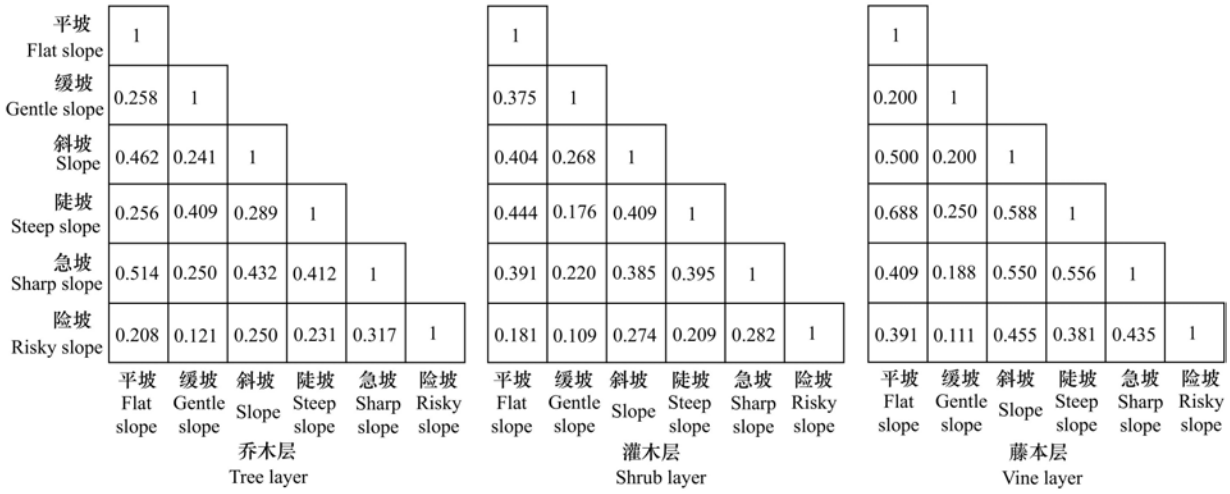


图 4　FAST 周边植物群落沿坡度梯度的 Jaccard 相似性指数特征

Fig. 4　Jaccard similarity index characteristics of the plant communities around FAST along the slope gradient

所示，乔木层植物群落在平坡—急坡区域 Jaccard 相似性指数最高；灌木层和藤本层植物群落在平坡—陡坡区域 Jaccard 相似性指数最高；乔木层、灌木层、藤本层植物群落在缓坡—险坡区域 Jaccard 相似性指数最低。

3　讨论与结论

3.1 地形因子对 FAST 周边植物群落 α 多样性的影响

植物群落物种多样性及其空间分布与环境因子的关系受研究尺度的影响较大，在大尺度上，气候条件起主导作用；在小尺度上，地形因素起主导作用（熊斌梅等，2016）。物种多样性能体现植物群落的数量特征，FAST 周边植物群落物种多样性指数呈现灌木层>乔木层>藤本层，这与高伟等（2021）结果相似，表明 FAST 周边植物群落处于良好的演替和生长状态，灌木植物种类较丰富，对资源和空间的需求加大，随着群落的演替，更多的乔木物种幼树出现在灌木丛，故物种多样性指数较高。海拔能影响光照强度、土壤及水分资源的再分配，从而影响植物群落的组成及结构（黄甫昭等，2016）。乔木层和藤本层的 Margalef 丰富度指数、Simpson 多样性指数、Shannon-Wiener 多样性指数、Pielou 均匀度指数随海拔的变化趋势不尽一致，但物种多样性总体上大致相同，均表现为中海拔和高海拔的物种多样性高于低海拔区域，这与熊斌梅等（2016）研究结果相似，说明各层物种多样性除受到海拔不同引起的光照、温度、土壤等小气候差异外，还可能在很大程度上受到人为干扰的影响，本研究的调查时间正处于 FAST 建设时期，旅游开发可能会增加周边的人为干扰。同时，喀斯特峰丛洼地生态环境脆弱，海拔的升高使水力侵蚀加剧、土壤运移加剧，这也为喜阳性耐瘠薄物种的迁入和定居提供了有利条件，高海拔光照较为充足，像枫香树和麻栎等植物，喜光且耐旱，在研究区域分布较广泛。

坡度作为喀斯特峰丛洼地重要的环境因子，通常可用来解释植物群落物种丰富度的空间分布（任学敏等，2014）。在本研究中，坡度较缓区域的乔木层、灌木层、藤本层物种多样性均较高，可能是因为喀斯特峰丛洼地地貌多为峰丛与低洼地势交错分布，起伏变化剧烈，坡度变化明显，坡度越小，水力侵蚀作用越小，越有利于水土资源保持，因此在坡度较平缓的区域物种存活率较高，物种多样性也随之升高。

坡向能够影响植物接受光照的强度，不同坡面接受的太阳辐射量不同，从而使土壤产生水热差异。在本研究中，阳坡和半阳坡的物种多样性高于阴坡和半阴坡，这与邹文涛等（2014）的研究结果不同，一方面，可能是阳坡区域光照充足、土壤有机质含量较高等多种原因所致；另一方面，由于喀斯特峰丛洼地地貌的限制，调查样地的分布条件难以得到严格把控，使得样地划分的均匀性

较低,该误差是否会产生较大的影响还需要进一步的研究。

一般而言,坡顶和上坡区域的光照更充足,而下坡的土层更厚,土壤肥力更优(刘雅静等,2019)。在本研究中,乔木层和藤本层坡顶的物种多样性高于下坡区域,而灌木层下坡的物种多样性高于坡顶区域,这与刘广营等(2015)研究结果不同,可能是研究区域分布较广泛的乔木物种大多喜光,同时,藤本植物需攀附于其他植物或匍匐于地面生长,坡顶区域阳光充足,人为对林内干扰小,利于藤本和乔木植物的生长,而灌木物种普遍生物量更大,生长速率较快,对土壤肥力的需求更大,因此,灌木层的物种多样性在下坡高于坡顶区域。由此可见,地形因子对物种多样性的影响较复杂,不同植物群落类型、土壤条件等因素对物种多样性的响应规律也会有所差异。

3.2 地形因子对 FAST 周边植物群落物种空间分布的影响

地形因子影响植物群落微环境的温度、养分、光照等因素,进而影响植物群落的空间分布(李芹等,2019)。曹杨等(2005)认为 CCA 排序图能更好地解释植物物种与环境因子之间的相关性,更适合植物群落物种的空间分布研究。对 FAST 周边植物群落物种 CCA 分析发现,前两轴累积物种与环境关系的方差占比均超过 60%,表明 CCA 排序能较好地解释物种与环境之间的关系。CCA 排序将植物物种与地形因子结合起来,能综合反映植物群落物种的分布与地形因子之间的关系,箭头与排序轴夹角的大小表明该环境因子与排序轴的相关性(邵方丽等,2012)。大多数学者认为海拔是地形因子中影响植物空间分布与群落变化的主要地形因子,海拔变化会影响植物群落微环境,进而影响植物的分布(Fosaa, 2010; Raulings et al., 2010)。本研究发现海拔是影响 FAST 周边植物空间分布的重要地形因子,坡度次之,这与前人的研究结果相似(黄甫昭等,2014;熊斌梅等,2016;李芹等,2019),海拔和坡度与植物群落的空间分布有显著的相关性,表明了生境的过滤作用对植物群落构建的影响,同时验证了研究区域不同植物群落物种的生态位特征。此外,不同植物群落类型对地形因子的响应规律有所差异,在坡度梯度下,灌木植物比乔木和藤本植物对生境的响应能力更敏感,研究区域灌木物种数量较多且分布较广泛,其中,异叶鼠李、白瑞香等灌木植物适应能力强但习性喜湿,常分布于阴湿处,因此灌木物种对生境选择的要求更高。研究区域乔木植物的分布较为集中,而灌木和藤本植物的分布较为分散,表明乔木植物之间的竞争较激烈,而灌木和藤本植物群落相对较稳定。地形的变化对不同植物群落物种的空间分布影响不同,主要原因有两方面:一方面,可能是地形部位的水文功能特征和地貌过程的强度不同,如坡位较低的区域易发生径流冲刷,坡度较陡的区域易发生山体崩塌等,喀斯特峰丛洼地地貌地势起伏变化大,坡度陡峭,在水力作用下水土迁移堆积作用明显,导致植物群落微生境破碎异质化,从而形成了不同的干扰体系;另一方面,不同生长习性的植物对地形的选择也会有所差异,因此,海拔和坡度是影响 FAST 周边植物群落空间分布的主导因素。本研究选取的 4 个地形因子对 3 种植物群落物种空间分布的总解释量均较低,不能解释的变量大于 70%,可能是因为所选择的环境因子还不够充分,除地形因子外,相关研究表明土壤理化性质和气候因子也会影响植物物种的空间分布(温璐等,2011;张殷波等,2022),此外,还可能存在人为干扰、种间相互作用、扩散抑制等因素,对此还有待进一步的研究。

3.3 FAST 周边海拔和坡度的 β 多样性特征

Jaccard 指数反映了不同生境之间物种的相似性程度,指数越小,说明物种组成差异越大(殷丽峰等,2021)。在本研究中,海拔梯度下的 Jaccard 相似性指数中有 7 对极为不相似,2 对中等不相似,表明 FAST 周边植物组成在海拔梯度下的差异性较大,随着植被的演替 β 多样性逐渐降低,物种间竞争趋缓,这与李梁等(2018)的研究结果相似,一方面可能是由于物种对不同的地形条件具有选择性,另一方面,可能是由于样地划分的不均匀性所致。坡度梯度下的 Jaccard 相似性指数中有 13 对极为不相似,26 对中等不相似,6 对中等相似,在海拔和坡度梯度下 Jaccard 相似性指数 70%以上为极为不相似和中等不相似,表明 FAST 周边物种间的竞争较小,植物群落较为稳定。目前的普遍结论是随海拔的升高,β 多样性指数逐渐减小(何斌等,2021)。在本研究中,低海拔—中海拔到中海拔—高海拔,3 种植物群落 β 多样性指数均呈升高趋势,这与普遍结论存在差异,可能是喀斯特峰丛洼地生境异质性程度较高和人为干扰频繁所致,植物群落之间总体上的差异性还可能与生境

条件和植物的习性有关。在坡度梯度下，3 种植物群落沿坡度 Jaccard 相似性指数均呈先升高后降低趋势，乔木层、灌木层和藤本层分别在平坡—急坡、平坡—陡坡、平坡—陡坡的 Jaccard 相似性指数达到最大，说明在坡度较缓和坡度较陡的区域，植物群落之间总体差异小，共有的物种较多，随坡度的增加，植物群落进一步发育，群落间物种组成的差异不断增大，群落之间的生态距离逐渐变宽，到达一定的坡度后干扰减小，群落间的局部小环境更加稳定。

综上所述，物种对生境的选择具有差异性，海拔和坡度是影响 FAST 周边喀斯特峰丛洼地植物群落空间分布的关键因子。物种多样性能较好地反映植物群落在物种组成方面的差异，物种多样性不仅受地形因子的影响，还与生物因素和非生物因素有关，如温度、降水量、人类活动、植物功能性状等。因此，在今后的研究中还需增加相应的环境因子，进一步探究区域尺度的植物物种多样性及物种空间分布的内在机制，同时加强周边的生态保护，改善林分组成，为 FAST 周边以及喀斯特峰丛洼地提供一个良好的自然环境。

参考文献：

CHEN JQ, YANG SY, 2014. Terrestrial ecology research methods [M]. Beijing: Higher Education Press: 179-213. [陈吉泉, 阳树英, 2014. 陆地生态学研究方法 [M]. 北京: 高等教育出版社: 179-213.]

CAO Y, SHANGGUAN TL, ZHANG JT, et al., 2005. The numerical classification and ordination of *Oxytropis coerulea* community of Wutai Mountain in Shanxi Province [J]. J Plant Resour Environ, 14(3): 1-6. [曹杨, 上官铁梁, 张金屯, 等, 2005. 山西五台山蓝花棘豆群落的数量分类和排序 [J]. 植物资源与环境学报, 14(3): 1-6.]

GAO W, HUANG SD, LIN JL, et al., 2021. Coupling relationships between community characteristics and species diversity of three forest types in subtropical China [J]. Chin J Trop Crops, 42(6): 1756-1763. [高伟, 黄石德, 林建丽, 等, 2021. 亚热带 3 种森林类型的群落特征与物种多样性的耦合关系 [J]. 热带作物学报, 42(6): 1756-1763.]

FOSAA AM, 2010. Biodiversity patterns of vascular plant species in mountain vegetation in the Faroe Islands [J]. Divers Distrib, 10(3): 217-223.

HUANG FZ, DING T, LI XK, et al., 2016. Species diversity for various associations along an altitudinal gradient in the karst seasonal rainforest in Nonggang [J]. Acta Ecol Sin, 36(14): 4509-4517. [黄甫昭, 丁涛, 李先琨, 等, 2016. 弄岗喀斯特季节性雨林不同群丛物种多样性随海拔的变化 [J]. 生态学报, 36(14): 4509-4517.]

HUANG FZ, WANG B, DING T, et al., 2014. Numerical classification of associations in a northern tropical karst seasonal rain forest and the relationships of these associations with environmental factors [J]. Biodivers Sci, 22(2): 157-166. [黄甫昭, 王斌, 丁涛, 等, 2014. 弄岗北热带喀斯特季节性雨林群丛数量分类及与环境的关系 [J]. 生物多样性, 22(2): 157-166.]

HAO JF, WANG DY, LI Y, et al., 2014. Effect of altitude on structure and species diversity of *Cunninghamia lanceolata* plantation in Jiangyou District, Sichuan Province [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 34(12): 2544-2552. [郝建锋, 王德艺, 李艳, 等, 2014. 海拔高度对江油地区杉木人工林群落结构和物种多样性的影响 [J]. 西北植物学报, 34(12): 2544-2552.]

HE B, LI Q, CHEN QL, et al., 2021. Altitudinal pattern of species diversity of *Pseudotsuga sinensis* community in Northwestern Guizhou, China [J]. Ecol Environ Sci, 30(6): 1111-1120. [何斌, 李青, 陈群利, 等, 2021. 黔西北黄杉群落物种多样性的海拔梯度格局 [J]. 生态环境学报, 30(6): 1111-1120.]

LOREAU M, MAZANCOURT CD, DUFFY E, 2013. Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms [J]. Ecol Lett, 16: 106-115.

LONG CL, 2007. Comparison of species diversity in karst forest among different topography sites — A case study in Maolan Natural Reserve, Guizhou Province [J]. Carsol Sin, 26(1): 55-60. [龙翠玲, 2007. 不同地形部位喀斯特森林物种多样性的比较研究——以贵州茂兰自然保护区为例 [J]. 中国岩溶, 26(1): 55-60.]

LONG WX, 2016. Plant ecology [M]. Beijing: Science Press: 84-185. [龙文兴, 2016. 植物生态学 [M]. 北京: 科学出版社: 84-185.]

LI Q, RONG L, WANG M, et al., 2019. Effects of topography on diversity and distribution pattern of plant species in karst mountains area [J]. Bull Soil Water Conserv, 39(6): 27-34. [李芹, 容丽, 王敏, 等, 2019. 地形对喀斯特山地植物物种多样性及分布格局的影响 [J]. 水土保持通报, 39(6): 27-34.]

LI CJ, SUN Q, CHEN Z, at al., 2013. Effects of roadside slope gradient on plant diversity during revegetation [J]. Bull Bot Res, 33(4): 477-483. [李成俊, 孙琦, 陈璋, 等, 2013. 道路边坡坡度对植被恢复中物种多样性的影响研究 [J]. 植物研究, 33(4): 477-483.]

LI L, ZHANG JJ, CHEN BQ, et al., 2018. Dynamic changes of

vegetation communities in a small watershed been chronically closed in Loess Plateau in Western Shanxi Province [J]. Sci Silv Sin, 54(2): 1-9. [李梁, 张建军, 陈宝强, 等, 2018. 晋西黄土区长期封禁小流域植被群落动态变化 [J]. 林业科学, 54(2): 1-9.]

LIU YJ, ZHANG SY, LI J, et al., 2019. Effect of slope position and density on the species diversity of understory vegetation and productivity of *Eucalyptus* plantation [J]. For Environ Sci, 35(4): 48-55. [刘雅静, 张书源, 李静, 等, 2019. 坡位和密度对桉树林生产力和林下植被多样性的影响 [J]. 林业与环境科学, 35(4): 48-55.]

LIU GY, MA CM, GUO YM, et al., 2015. Impact of slope position on the growth and undergrowth species diversity of *Larix principis-rupprechtii* plantation [J]. Hebei J For Orchard Res, 30(1): 5-8. [刘广营, 马长明, 郭延朋, 等, 2015. 坡位对华北落叶松生长及林下物种多样性的影响 [J]. 河北林果研究, 30(1): 5-8.]

MA JM, LU QG, ZHAO P, at al., 2021. Study on species diversity under different forest types in Chongling Watershed [J]. For Ecol Sci, 36(2): 111-118. [马佳明, 陆贵巧, 赵鹏, 等, 2021. 崇陵流域不同林分类型下物种多样性研究 [J]. 林业与生态科学, 36(2): 111-118.]

NIU YJ, ZHOU JW, YANG SW, et al., 2017. Relationships between soil moisture and temperature, plant species diversity, and primary productivity in an alpine meadow considering topographic factors [J]. Acta Ecol Sin, 37(24): 8314-8325. [牛钰杰, 周建伟, 杨思维, 等, 2017. 基于地形因素的高寒草甸土壤温湿度和物种多样性与初级生产力关系研究 [J]. 生态学报, 37(24): 8314-8325.]

REN XM, YANG GH, ZHU Y, et al., 2014. Effect of environmental variables on species composition and richness of alpine vegetation in Taibai Mountain [J]. Acta Ecol Sin, 34(23): 6993-7003. [任学敏, 杨改河, 朱雅, 等, 2014. 环境因子对太白山高山植被物种组成和丰富度的影响 [J]. 生态学报, 34(23): 6993-7003.]

RAULINGS EJ, MORRIS K, ROACHE MC, et al., 2010. The importance of water regimes operating at small spatial scales for the diversity and structure of wetland vegetation [J]. Freshwater Biol, 55(3): 701-715.

SHENG MY, XIONG KN, CUI GA, et al., 2015. Plant diversity and soil physical-chemical properties in karst rocky desertification ecosystem of Guizhou, China [J]. Acta Ecol Sin, 35(2): 434-448. [盛茂银, 熊康宁, 崔高仰, 等, 2015. 贵州喀斯特石漠化地区植物多样性与土壤理化性质 [J]. 生态学报, 35(2): 434-448.]

SHAO FL, YU XX, ZHENG JK, et al., 2012. Relationships between dominant arbor species distribution and environmental factors of shelter forests in the Beijing Mountain area [J]. Acta Ecol Sin, 32(19): 6092-6099. [邵方丽, 余新晓, 郑江坤, 等, 2012. 北京山区防护林优势树种分布与环境的关系 [J]. 生态学报, 32(19): 6092-6099.]

SONG TQ, PENG WX, ZENG FP, et al., 2010. Spatial pattern of forest communities and environmental interpretation in Mulun National Nature Reserve, karst cluster-peak depression region [J]. Chin J Plant Ecol, 34(3): 298-308. [宋同清, 彭晚霞, 曾馥平, 等, 2010. 木论喀斯特峰丛洼地森林群落空间格局及环境解释 [J]. 植物生态学报, 34(3): 298-308.]

TIAN A, LI WJ, WANG JG, et al., 2021. Influence of topographic factors on the community characteristics of *Sophora davidii* in rocky desertification area of Guanling County [J]. J W Chin For Sci, 50(3): 34-41. [田奥, 李苇洁, 王加国, 等, 2021. 关岭县石漠化地区立地因子对白刺花群落特征的影响 [J]. 西部林业科学, 50(3): 34-41.]

WANG HD, 2016. Influence study of soil and topography factors on vegetation restoration in an opencast coal mine dump in a loess area [D]. Beijing: China University of Geosciences: 6-8. [王洪丹, 2016. 黄土区露天煤矿排土场土壤与地形因子对植被恢复的影响研究 [D]. 北京: 中国地质大学: 6-8.]

WANG B, REN XX, HU W, 2011. Assessment of forest ecosystem services value in China [J]. Sci Silv Sin, 47(2): 145-153. [王兵, 任晓旭, 胡文, 2011. 中国森林生态系统服务功能及其价值评估 [J]. 林业科学, 47(2): 145-153.]

WEN PY, JIN GZ, 2019. Effects of topography on species diversity in a typical mixed broadleaved-Korean pine forest [J]. Acta Ecol Sin, 39(3): 945-956. [温佩颖, 金光泽, 2019. 地形对阔叶红松林物种多样性的影响 [J]. 生态学报, 39(3): 945-956.]

WEN L, DONG SK, ZHU L, et al., 2011. The effect of natural factors and disturbance intensity on special heterogeneity of plant diversity in alpine meadow [J]. Acta Ecol Sin, 31(7): 1844-1854. [温璐, 董世魁, 朱磊, 等, 2011. 环境因子和干扰强度对高寒草甸植物多样性空间分异的影响 [J]. 生态学报, 31(7): 1844-1854.]

WU H, ZHANG JL, FAN YW, et al., 2013. Numerical classification and ordination of forest communities in Caohai basin [J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed), 37(3): 47-52. [吴华, 张建利, 范怡雯, 等, 2013. 草海流域植物群落结构数量分类与排序 [J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 37(3): 47-52.]

XIONG BM, LEI G, WANG ZX, et al., 2016. Effect of topography on plant species richness and distribution in Qizimei Mountains Nature Reserve [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 36(11): 2307-2313. [熊斌梅, 雷耘, 汪正

祥，等，2016. 地形对七姊妹山自然保护区植物丰富度及分布格局的影响［J］. 西北植物学报，36（11）：2307-2313.］

XIE G，LIAO XF，XIE YG，et al.，2018. Investigation and evaluation of local features medicinal herbs resources in FAST surrounding area［J］. Guizhou Agric Sci，46（8）：109-112.［谢刚，廖小锋，谢元贵，等，2018. FAST 周边区域地方特色药用植物资源调查与评价［J］. 贵州农业科学，46（8）：109-112.］

YANG Y，ZHANG XT，XIAO L，et al.，2019. Effect of forest-fire rehabilitation time on plant diversity in Daxing'an Mountains，Northeastern China［J］. Bull Bot Res，39（4）：514-520.［杨扬，张喜亭，肖路，等，2019. 火灾恢复年限对大兴安岭森林乔灌草多样性及优势种影响［J］. 植物研究，39（4）：514-520.］

YIN LF，LI W，REN BB，2021. Plant diversity and its community characteristics of Urban Greenways of Beijing［J］. J W Chin For Sci，50（2）：28-34.［殷丽峰，李薇，任斌斌，2021. 北京城市绿道植物多样性及其群落特征［J］. 西部林业科学，50（2）：28-34.］

ZHANG QP，2019. Effects of topography on plant diversity patterns in Alpine Meadow using multi-scale analysis taking Hezuo City as an example［D］. Nanjing：Nanjing Normal University：13-15.［张起鹏，2019. 地形对高寒草甸植物多样性影响的多层次分析［D］. 南京：南京师范大学：13-15.］

ZHU L，JIN YL，CONG RH，et al.，2018. Effects of environmental factors and interspecific competition in community biodiversity pattern［J］. Arid Zone Res，35（6）：1427-1435.［朱羚，金一兰，丛日慧，等，2018. 环境因素及种间竞争在群落多样性格局中的作用［J］. 干旱区研究，35（6）：1427-1435.］

ZHANG LY，QI JQ，LIU PY，et al.，2018. Effects of stand density on community structure and species diversity of *Eucalyptus robusta* plantation［J］. Acta Bot Boreal-Occident Sin，38（1）：166-175.［张柳桦，齐锦秋，柳苹玉，等，2018. 林分密度对桉树人工林群落结构和物种多样性的影响［J］. 西北植物学报，38（1）：166-175.］

ZHANG SH，2020. Succession law of plant communities and structural management techniques in the karst rocky desertification［D］. Guiyang：Guizhou Normal University：4-6.［张仕豪，2020. 喀斯特石漠化植物群落演替规律与结构经营技术［D］. 贵阳：贵州师范大学：4-6.］

ZHANG HH，2008. Study on species diversity characteristics of forest community in Kanasi Tourism Region of Xinjiang［D］. Wulumuqi：Xinjiang Agricultural University：5-7.［张荟荟，2008. 新疆喀纳斯旅游区森林群落物种多样性特征研究［D］. 乌鲁木齐：新疆农业大学：5-7.］

ZHAO ZL，ZHAO WQ，LI W，et al.，2020. Study on the spatial and temporal evolution characteristics and influence mechanism of fractional vegetation coverage around FAST［J］. J Green Sci Technol，（14）：1-7.［赵祖伦，赵卫权，李威，等，2020. FAST 周边植被覆盖度时空演变特征及影响机制研究［J］. 绿色科技，（14）：1-7.］

ZHANG JL，WU H，YU LF，et al.，2013. Study on dominant species of karst wetland watershed forest based on the community quantitative characteristics［J］. Ecol Environ Sci，22（1）：58-65.［张建利，吴华，喻理飞等，2013. 基于群落数量特征的喀斯特湿地森林群落优势种分析［J］. 生态环境学报，22（1）：58-65.］

ZHANG YB，QIN H，MENG QX，et al.，2022. Spatial patterns of and factors influencing species diversity in the forest communities of China's Taihang Mountains［J］. Chin J Appl Environ Biol，28（2）：331-338.［张殷波，秦浩，孟庆欣，等，2022. 太行山森林群落物种多样性空间格局及其影响因素［J］. 应用与环境生物学报，28（2）：331-338.］

ZOU WT，JIANG Y，YIN GT，et al.，2014. Biodiversity comparison of forestland with different altitude or aspect in Shimen National Forest Park［J］. J Centr S Univ For Technol，34（4）：77-81.［邹文涛，姜艳，尹光天，等，2014. 石门森林公园不同海拔或坡向林地物种多样性的比较［J］. 中南林业科技大学学报，34（4）：77-81.］

（责任编辑　李　莉）

广西植物 Guihaia Mar. 2023, 43(3): 484-493 http://www.guihaia-journal.com

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202111079

叶天木, 容丽, 王梦洁, 等, 2023. 黔中天龙山典型喀斯特次生林地上生物量与环境因子的关系 [J]. 广西植物, 43(3): 484-493.

YE TM, RONG L, WANG MJ, et al., 2023. Relationship between aboveground biomass and environmental factors of typical karst secondary forest in Tianlong Mountain, central Guizhou [J]. Guihaia, 43(3): 484-493.

黔中天龙山典型喀斯特次生林地上生物量与环境因子的关系

叶天木[1,2], 容 丽[1,2*], 王梦洁[1,2], 李 璇[1,2], 杨文松[1,2], 王 琪[1,2]

(1. 贵州师范大学 地理与环境科学学院(喀斯特研究院), 贵阳 550001;
2. 中国科学院普定喀斯特生态观测研究站, 贵州 安顺 562100)

摘 要: 为探究喀斯特次生林地上生物量与环境因子的关系,该文以黔中普定县喀斯特天龙山典型次生林样地为研究对象,采取单物种及不同径级组地上生物量模型计算优势种及群落生物量,采用空间分布图描述环境因子与群落地上生物量空间分布状况,利用相关性检验(Pearson)、一般线性模型(GLM)以及冗余分析(RDA)讨论群落、生活型、物种地上生物量与环境因子的关系。结果表明:(1)喀斯特次生林群落地上生物量总量为 106.94 t · hm^{-2},优势种地上生物量占整个样地的 91.77%,其中常绿植物高于落叶,窄叶柯(*Lithocarpus confinis*)与化香树(*Platycarya strobilacea*)地上生物量在群落中占比最高,分别为 34.23% 和 34.37%。(2)岩石裸露率空间分布呈现明显的上下梯度差异,上坡显著大于下坡,坡度与土壤厚度空间分布不连续,无明显规律。(3)群落地上生物量与土壤厚度呈显著正相关,二者空间分布趋于一致,土壤厚度是群落地上生物量的主要影响因子,岩石裸露率与坡度对群落地上生物量的影响较低。(4)对于不同生活型,岩石裸露率对地上生物量的影响程度最高,土壤厚度与坡度对常绿植物的影响大于落叶。(5)对于不同物种,环境因子与地上生物量的相关性复杂,大部分物种与土壤厚度呈正相关,化香树、刺异叶花椒(*Zanthoxylum dimorphophyllum* var. *spinifolium*)分别与岩石裸露率、坡度呈正相关。综上认为,该研究区次生林植被恢复缓慢,土壤厚度是群落地上生物量的主要影响因子,但对于不同生活型和物种而言,地上生物量对环境的响应会受到生活型差异、物种生境偏好及种间关系等生物因素的影响。

关键词: 喀斯特, 地上生物量, 土壤厚度, 岩石裸露率, 坡度

中图分类号: Q948 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2023)03-0484-10

Relationship between aboveground biomass and environmental factors of typical karst secondary forest in Tianlong Mountain, central Guizhou

YE Tianmu[1,2], RONG Li[1,2*], WANG Mengjie[1,2], LI Xuan[1,2], YANG Wensong[1,2], WANG Qi[1,2]

收稿日期: 2022-04-25

基金项目: 国家"十三五"重点研发计划课题(2016YFC0502607); 贵州省科技计划重大专项([2017]5411); 贵州省世界一流学科建设计划项目([2019]125)。

第一作者: 叶天木(1997-),硕士研究生,主要从事植物地理学研究,(E-mail) gyytm1233@163.com。

*通信作者: 容丽,博士,教授,研究方向为植物生态、岩溶环境生态等,(E-mail) ronglit@126.com。

(1. *College of Geography and Environmental Sciences*, *Guizhou Normal University* (*Karst Research Institute*), Guiyang 550001, China;
2. *Puding Karst Ecological Observation and Research Station*, *Chinese Academy of Sciences*, Anshun 562100, Guizhou, China)

Abstract: In order to explore the relationship between the aboveground biomass of karst secondary forest land and environmental factors, we took the typical secondary forest sample of karst Tianlong Mountain in Puding County, Central Guizhou as the research object, adopted the aboveground biomass model of single species and different diameter groups to calculate the biomass of dominant species and community, used the spatial distribution map to describe the spatial distribution of environmental factors and aboveground biomass of community, and used the correlation test (Pearson) General linear model (GLM) and redundancy analysis (RDA) to discuss the relationship between community, life form, species aboveground biomass and environmental factors. The results were as follows: (1) The total aboveground biomass of karst secondary forest group was 106.94 $t \cdot hm^{-2}$, and the aboveground biomass of dominant species accounted for 91.77% of the whole sample plot. The aboveground biomass of evergreen plants was higher than that of deciduous plants. The aboveground biomass of *Lithocarpus confinis* and *Platycarya strobilacea* accounted for the highest proportion in the community, 34.23% and 34.37% respectively. (2) The spatial distribution of rock exposure rate showed obvious upper and lower gradient difference, the upper slope was significantly greater than the lower slope, and the spatial distribution of slope and soil thickness was discontinuous and had no obvious law. (3) There was a significant positive correlation between aboveground biomass and soil thickness, and their spatial distribution tended to be consistent. Soil thickness was the main influencing factor of aboveground biomass of the community, and the influence of rock exposure rate and slope on aboveground biomass of the community was low. (4) For different life forms, the influence of rock exposure rate on aboveground biomass was the highest, and the influence of soil thickness and slope on evergreen plants was greater than that of defoliation. (5) For different species, the correlation between environmental factors and aboveground biomass was complex. Most species were positively correlated with soil thickness. *Platycarya strobilacea* and *Zanthoxylum dimorphophyllum* var. *spinifolium* were positively correlated with rock exposure rate and slope respectively. In conclusion, the vegetation restoration of secondary forest in the study area is slow, and soil thickness is the main influencing factor of aboveground biomass of the community. However, for different life forms and species, the response of aboveground biomass to the environment will be affected by biological factors such as life form differences, species habitat preferences and interspecific relationships.

Key words: karst, aboveground biomass, soil thickness, rock exposure rate, slope

生物量是指生物个体或者群落在一段时间积累的有机质总量(付威波等,2014),是生态系统获取能量的重要指标,植物生物量作为生态系统中生产力的基础,在植被恢复的评价过程中有着重要意义(Nagaraja et al., 2005;郭娜和刘剑秋,2011)。森林是陆地生态系统的主体,森林生物量不仅能揭示森林生态系统能量平衡、养分循环和生产力等功能过程的变化规律(Poorter et al., 2012),还可以反映出生态系统功能的强弱(赵士洞和汪业勖,2001)。目前,关于森林生物量已有大量研究,基于收获法、分层切割法、皆伐法及遥感等方法对不同区域进行估算(范文义等,2011;李尚益等,2018;刘立斌等,2020),对个体、种群、群落、区域到生物圈等多个尺度进行分析(巨文珍和农胜奇,2011)。此外,植物生物量不仅与气候、地形、土壤养分等非生物因素存在显著关系(Krankina et al., 2005;杨远盛等,2015;邓瑞明,2018),还受到林分类型、物种特性、种间竞争等生物因素的影响(Chen et al., 2004;杨远盛等,2015;李尚益等,2018)。但是,由于森林类型以及区域差异,影响植物生物量的因素并不统一(Ashton & Hall, 1992),因此,通过分析不同区域森林群落生物量与环境关系,有利于补充生态功能研究的完整性。同时,关于两者关系多为大尺度讨论(王晓莉等,2014;沙威等,2016;刘莉等,2017),Burke (2001)研究表明,小尺度上的植物群落发育更多由非地带性因素主导,因此,从小尺度上探讨植物生物量与环境关系对理解植被功能维持机制具有重要意义。

位于贵州中部的普定县(简称黔中)是喀斯特

石漠化的典型地区,土层浅薄且不连续,土壤持水能力差,石缝、石沟等小生境复杂多样(刘长成等,2009),在此立地条件上生长的植物多具有耐旱性、石生性等特征,明显不同于非喀斯特地区植被。目前,对喀斯特森林生物量的研究主要集中于森林地上生物量的估算(刘之洲等,2017;刘立斌等,2020),而关于地上生物量与环境关系的研究相对较少且侧重于单个因素的影响,如土壤厚度、地形、火烧等(张喜等,2011;马士彬,2019;刘媛,2020),喀斯特地区立地环境复杂,仅考虑单一因素不足以揭示喀斯特森林生态功能系统的维持机制。

本文以普定天龙山喀斯特典型次生林为研究对象,选取坡度、岩石裸露率、土壤厚度作为环境因子,从群落、生活型、物种 3 个角度分析植物地上生物量与环境因子的关系,拟探讨以下问题:(1)3 种环境因子对群落地上生物量的影响程度;(2)对于不同生活型及不同物种,植物地上生物量对环境因子的响应程度有何变化。

1 研究区与研究方法

1.1 研究区和样地概况

样地位于贵州省中部的普定县,贵州高原长江水系与珠江水系的分水岭处,海拔为 1 460 m。属于中亚热带季风温暖湿润气候,季风交替十分明显,全年气候温和,辐射能量低,年均气温为 15.1 ℃,平均日照时数为 1 164.9 h,无霜期长,可达到 301 d,雨量充沛,年均降水为 1 378.2 mm,降水主要集中在 5—9 月。该研究区是典型的喀斯特次生林,植被以壳斗科(Fagaceae)、樟科(Lauraceae)、胡桃科(Juglandaceae)、海桐科(Pittosporaceae)、虎耳草科(Saxifragaceae)、鼠李科(Rhamnaceae)、桦木科(Betulaceae)、芸香科(Rutaceae)、榆科(Ulmaceae)为主。

1.2 样地调查和样品采集

2012 年在贵州省普定县(105°45′ 06.65″ E、26°22′ 07.06″ N)天龙山南坡设置面积为 2 hm^2的永久监测样地,样地划分为 200 个 10 m×10 m 的小样方。本研究于 2020 年对样方内 DBH≥1 cm 的木本植物进行复查,调查群落中的植物种类、数量、高度、胸径、冠幅等,同时记录样方的坡度、岩石裸露率,并在每个 10 m×10 m 小样方内的对角线上使用带刻度的钢钎随机测 5 次土壤厚度,取其平均值(刘媛,2020)。

1.3 计算和统计方法

1.3.1 *重要值计算* 重要值表征物种的优势程度(李博,2020),其方法如下:

重要值=(相对密度+相对频度+相对显著度)/3;相对频度=(某物种的频度/全部物种的频度总和)×100%;相对显著度=(某物种个体胸面积和/全部物种胸面积总和)×100%;相对密度=(某物种植物的密度/全部物种的总密度)×100%。

1.3.2 *地上生物量估算* 本研究中地上生物量计算公式使用刘长成及本课题组在相同样地根据植物的干重、胸径、高度、冠幅的回归关系所拟合的物种以及径级组地上生物量模型(刘长成等,2009),优势种地上生物量采用 8 个单独模型(表 1),其余物种则采用不同径级的回归模型,最后求和得出群落地上生物量。

1.3.3 *统计方法* 根据地上生物量估算模型计算每个小样方的地上生物量,利用 Origin 2021 软件制作群落地上生物量、土壤深度、岩石裸露率、坡度的空间分布图,在 R 语言中使用 Corrplot 制作土壤厚度、岩石裸露率、坡度、地上生物量的相关性热图。通过 IBM SPSS Statistics 软件中的一般线性模型,分析环境因子对群落和不同生活型地上生物量的解释度,采用 Canoc4.5 软件中的冗余分析(RDA)分析优势种地上生物量与环境因子之间的关系,实心箭头表示优势种地上生物量,空心箭头表示环境因子,相关性等于矢量之间角度的余弦,两个矢量之间的夹角小于 90°说明两者之间呈正相关;大于 90°且小于 180°说明两者之间呈负相关;两者之间的夹角越接近 90°,则相关性越弱(龙建等,2012)。

2 结果与分析

2.1 天龙山次生林地上生物量特征

喀斯特天龙山典型次生林主要物种有窄叶柯(*Lithocarpus confinis*)、化香树(*Platycarya strobilacea*)、滇鼠刺(*Itea yunnanensis*)、安顺润楠(*Machilus cavaleriei*)、短萼海桐(*Pittosporum brevicalyx*)、云贵鹅耳枥(*Carpinus pubescens*)、香叶树(*Lindera communis*)、刺异叶花椒(*Zanthoxylum dimorphophyllum* var. *spinifolium*)、朴树(*Celtis sinensis*)、

表 1　主要树种和不同径级地上生物量估算模型

Table 1　Biomass estimation models of main tree species and different diameter classes

模型对象 Model object	地上生物量模型 Aboveground biomass model	模型评价 Model evaluation
窄叶柯 *Lithocarpus confinis*	$y=0.896\ 7(D^2H)^{0.963\ 6}$	$R^2=0.981\ 7$, $P<0.01$
化香树 *Platycarya strobilacea*	$y=1.961\ 1(D^2H)^{0.892\ 1}$	$R^2=0.988\ 6$, $P<0.01$
滇鼠刺 *Itea yunnanensis*	$y=1.954\ 5(D^2H)^{0.899\ 6}$	$R^2=0.956\ 8$, $P<0.01$
安顺润楠 *Machilus cavaleriei*	$y=2.621\ 1(D^2H)^{0.856\ 5}$	$R^2=0.973\ 3$, $P<0.01$
短萼海桐 *Pittosporum brevicalyx*	$y=-0.000\ 001(D^2H)^2+0.0593\ 5(D^2H)+2.681\ 4$	$R^2=0.994\ 5$, $P<0.01$
云贵鹅耳枥 *Carpinus pubescens*	$y=0.807\ 6(D^2H)^{0.937\ 8}$	$R^2=0.998\ 1$, $P<0.01$
香叶树 *Lindera communis*	$y=2.279\ 5(D^2H)^{0.763\ 6}$	$R^2=0.961\ 9$, $P<0.01$
刺异叶花椒 *Zanthoxylum dimorphophyllum* var. *spinifolium*	$y=0.537\ 9(D^2H)+29.405$	$R^2=0.935\ 9$, $P<0.01$
所有木本植物（$1.0<D\leqslant5$） All woody plants（$1.0<D\leqslant5$）	$y=0.583\ 4(D^2H)-8.151$	$R^2=0.958\ 4$, $P<0.01$
所有木本植物（$D>5$） All woody plants（$D>5$）	$y=2.014\ 1(D^2H)^{0.889\ 0}$	$R^2=0.922\ 8$, $P<0.01$

倒卵叶旌节花（*Stachyurus obovatus*）、珊瑚冬青（*Ilex corallina*）、多脉猫乳（*Rhamnella martini*）、异叶鼠李（*Rhamnus heterophylla*）、白蜡树（*Fraxinus chinensis*）、猴樟（*Cinnamomum bodinieri*）等。根据植物群落实际情况，将重要值排前 8 的物种作为优势种。

天龙山次生林群落地上生物量为 106.94 t · hm^{-2}，优势种地上生物量占群落的 91.77%（表 2），其中落叶植物占 41.42 t · hm^{-2}，常绿植物占 56.72 t · hm^{-2}。窄叶柯单个物种占群落地上生物量的 34.23%，重要值为 24.6%，是天龙山次生林中的建群种；化香树地上生物量占比最高，为 34.37%。

2.2 地上生物量与环境因子空间分布特征

天龙山样地土壤厚度均值为 15.59 cm，最高值为 35.40 cm，最低值为 5.80 cm，变异系数为 68.03%（表 3），根据岩溶地区的坡度地划分，该样地为陡坡（李瑞玲，2004），其变异系数较低（34.88%）。岩石裸露率平均值为 44.69%，且空间分布呈明显的上下坡梯度差异（图 1），岩石裸露率较高的区域基本分布于样地上坡，坡度整体呈不连续性，而群落地上生物量空间分布与土壤厚度趋于一致。

2.3 地上生物量与环境因子之间的关系

从图 2 可以看出，通过相关性分析发现，群落地上生物量与土壤厚度呈显著正相关（$P<0.01$），岩石裸露率与坡度呈显著正相关（$P<0.01$），土壤厚度与坡度（$P<0.01$）、岩石裸露率（$P<0.05$）呈负相关。

从表 4 可以看出，土壤厚度对群落地上生物量的解释度最高（$R^2=0.505$），而岩石裸露率和坡度则较低。对于不同生活型，岩石裸露率对常绿与落叶植物的解释度最高（$R^2=0.386$，$R^2=412$），坡度与土壤厚度对常绿植物的影响大于落叶植物，而岩石裸露率对常绿植物的影响略小于落叶植物。

从图 3 可以看出，3 个环境因子与 8 个优势种呈现不同的相关性，窄叶柯、刺异叶花椒、云贵鹅耳枥、短萼海桐与土壤厚度呈正相关。化香树与岩石裸露率呈正相关，刺异叶花椒与坡度呈正相关。

3　讨论

3.1 优势种对群落地上生物量起决定作用

天龙山次生林地上生物量总量为 106.94 t · hm^{-2}，显著低于多年前同一气候带下的云南哀牢山木果石栎林（348.7 t · hm^{-2}）（邱学钟，1984）以及茂兰原生林（168.02 t · hm^{-2}）（朱守谦等，1995），喀斯特天龙山次生林在五六十年代受过间伐，虽然经过较长时间恢复，但其地上生物量仍然较低，说明该特殊环境背景下，植被的恢复速度较慢。

喀斯特土壤贫瘠，立地条件差，环境过滤出的优势种能较好适应喀斯特的环境胁迫，在竞争中能保持优势，在同样条件下能大量生长并积累营养元素（陈萍，2015；王磊等，2020），优势种占群落地上生物量的 91.77%，对群落地上生物量起决定

表 2 天龙山优势种特征

Table 2 Characteristics of dominant species in Tianlong Mountain

物种 Species	生活型 Life form	生活习性 Living habit	重要值 Importance value (%)	地上生物量 Aboveground biomass (t · hm^{-2})	地上生物量占比 Proportion of aboveground biomass (%)
窄叶柯 *Lithocarpus confinis*	常绿 Evergreen	中生 Mesophily	24.6	36.60	34.23
化香树 *Platycarya strobilacea*	落叶 Deciduous	阳生 Heliophyte	17.4	36.76	34.37
滇鼠刺 *Itea yunnanensis*	常绿 Evergreen	阳生 Heliophyte	8.7	11.10	10.35
安顺润楠 *Machilus cavaleriei*	常绿 Evergreen	中生 Mesophily	8.7	7.76	7.23
短萼海桐 *Pittosporum brevicalyx*	常绿 Evergreen	阴生 Shade	4.9	0.28	0.25
云贵鹅耳枥 *Carpinus pubescens*	落叶 Deciduous	阳生 Heliophyte	4.5	4.02	3.74
香叶树 *Lindera communis*	常绿 Evergreen	阴生 Shade	4.2	0.98	0.90
刺异叶花椒 *Zanthoxylum dimorphophyllum* var. *spinifolium*	落叶 Deciduous	阴生 Shade	3.7	0.64	0.59

表 3 天龙山环境因子数据特征

Table 3 Data characteristics of environmental factors in Tianlong Mountain

环境因子 Environmental factor	最小值 Minimum value	最大值 Maximum value	标准差 Standard deviation	变异系数 Coefficient of variation (%)
土壤厚度 Soil thickness (cm)	5.80	35.40	10.61	68.03
坡度 Slope (°)	8.00	61.25	10.81	34.88
岩石裸露率 Rock exposure rate (%)	2.00	96.00	26.22	58.67

性作用,与选择效应假说一致(Slik et al., 2010)。本研究中的常绿植物地上生物量大于落叶植物,可能由于常绿植物更适合南方湿润喀斯特环境,黔中地区日照率较低,仅为 26.3%(倪健等,2017),使得偏好光照资源的落叶植物在竞争过程中呈劣势(Givnish, 2001;车俭等,2020)。

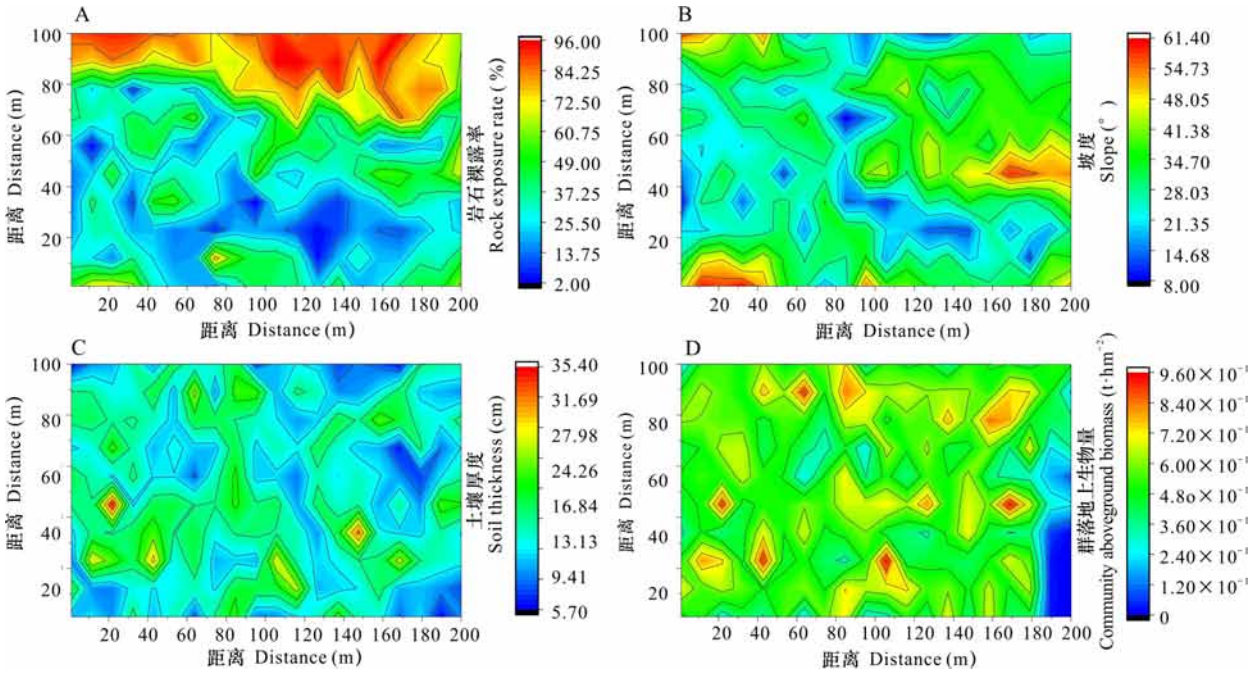
窄叶柯与化香树的地上生物量分别占群落地上生物量的 34.23%和 34.37%,属于喀斯特次生林群落中的主要乔木树种,耐旱、耐贫瘠能力强,物种个体数量多且分布广泛,生态幅宽(李婷婷,2021)。窄叶柯在天龙山扮演着建群种和主要生产者的角色,且窄叶柯是中生性植物,在未来的群落演替中仍有较大的成长空间。化香树的重要值虽低于窄叶柯,但其地上生物量却略高于窄叶柯,可能因为本文中地上生物量计算模型是根据植物的干重与胸径、高度与冠幅的多种回归关系所拟合(刘长成等,2009),而化香树的植株干重相对较高,即在个体大小相同的情况下,化香树地上生物量高于窄叶柯。

3.2 群落地上生物量与土壤厚度空间分布趋于一致

从空间分布情况来看,岩石裸露率有着明显的上下梯度差异,可能是上坡受到雨水冲刷较多,使得样地上方基岩大量裸露。坡度与土壤厚度的空间分布不连续,土壤厚度与微地形关系密切,体现了喀斯特生境高度异质性。Sheng 等(2018)研究表明,环境因子会影响植物的空间分布状况。土壤厚度是影响群落物种多样性、植物生物量的重要因子(刘媛,2020),本文中群落地上生物量呈不连续分布,地上生物量较高的区域土壤较厚,二者空间分布趋于一致,反映出植物地上生物量对土壤厚度的高度依赖性,与大部分学者的相关研究结果相符(王志强,2007;李程程等,2012),这可能因为更深的土壤厚度具有较高的土壤质量,土壤微生物的数量更丰富(周玮等,2018)有关,同时,较厚的土壤能为植物根系提供更多的生存空间,并且能提升土壤对水分与矿物养分的保持能力(Belcher et al., 1995;李程程等,2012),从而影响植物的生长发育,使得其拥有较高的生物量。

3.3 不同生态类群、物种对环境响应方式不同

通过一般线性模型与 Pearson 相关性检验分析,结果显示土壤厚度对群落地上生物量的解释度最高,与前人的研究结果一致(梁千慧,2016;刘要驱动力。坡度和岩石裸露率对群落地上生物量



A. 岩石裸露率空间分布；**B**. 坡度空间分布；**C**. 土壤厚度空间分布；**D**. 群落地上生物量空间分布。

A. Spatial distribution of rock exposure rate; **B**. Spatial distribution of slope; **C**. Spatial distribution of soil thickness; **D**. Spatial distribution of community aboveground biomass.

图 1　天龙山地上生物量与环境因子空间分布图

Fig. 1　Spatial distribution of aboveground biomass and environmental factors in Tianlong Mountain

的解释度较低，这主要可能与喀斯特植物的生态适应性有关，具有攀缘特性的物种（如藤黄檀等）在坡度较高的环境中仍能生长（魏兴琥等，2014）。此外，植物为适应喀斯特环境形成了独特的养分吸收策略（Huang et al.，2011），如化香树，其根系发达，可在岩石缝隙中扎根生长，从中吸收养分和水分（徐良等，1997）。岩石裸露率、坡度与土壤厚度呈负相关是一种普遍的现象，土壤的抗流失能力一般随坡度的增高而降低，而基岩裸露也会造成土壤黏性降低，引起土壤流失（Heimsath et al.，1997；张伟等，2007）。因此，坡度和岩石裸露率可能是通过影响土壤厚度来间接作用于群落地上生物量。

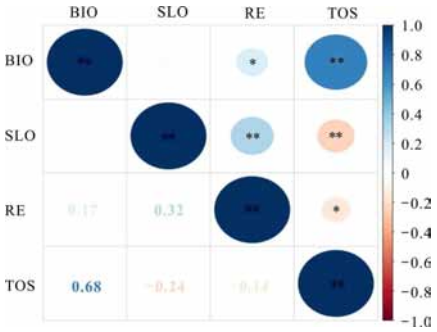
同一生活型是指植物对环境有相似的要求与适应能力（高贤明和陈灵芝，1998；杨秀清等，2017）。在本文中，岩石裸露率对地上生物量的解释度最高，说明以岩石裸露率为主导的生境分化是天龙山次生林常绿与落叶植物地上生物量空间分布差异以及共存的重要因素之一，而土壤厚度对常绿植物的解释度大于落叶植物，这可能是由

表 4　环境因子对植物地上生物量的解释度

Table 4　Interpretation degree of environmental factors to aboveground biomass of plants

项目 Item	土壤厚度 Soil thickness	岩石裸露率 Rock exposure rate	坡度 Slope
群落 Community	0.505	0.030	0.062
常绿植物 Evergreen plant	0.268	0.386	0.100
落叶植物 Deciduous plant	0.094	0.412	0.003

不同生活型植物的生态习性差异所致，常绿植物更倾向于对土壤肥力和水分的选择，而落叶植物通过规律性落叶来降低自身消耗，使其能在土壤资源稀缺的环境中生存，并且落叶植物对光照有更高需求（车俭等，2020），岩石裸露较高的区域，林木相对稀少，林窗以及空旷地较大，落叶植物为获取更多光照资源而生长在岩石裸露率高的区域。谢玉彬等（2012）发现地形因子对常绿植物的影响大于对落叶植物，本文中坡度对常绿植物的解释度大于对落叶植物的，即常绿植物由于生活

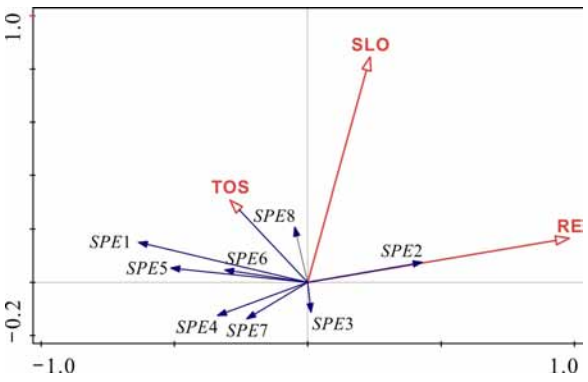


BIO. 群落地上生物量; **TOS**. 土壤厚度; **RE**. 岩石裸露率; **SLO**. 坡度。下同。* 表示在 0.01 级别显著相关; ** 表示在 0.05 级别呈显著相关。

BIO. Community aboveground biomass; **TOS**. Soil thickness; **RE**. Rock exposure rate; **SLO**. Slope. The same below. * indicates significantly correlated at level 0.05; ** indicates significantly correlated at level 0.01.

图 2 环境因子与群落地上生物量之间的相关性

Fig. 2 Correlation between environmental factors and community aboveground biomass



***SPE*1**. 窄叶柯; ***SPE*2**. 化香树; ***SPE*3**. 滇鼠刺; ***SPE*4**. 安顺润楠; ***SRE*5**. 短萼海桐; ***SPE*6**. 云贵鹅耳枥; ***SPE*7**. 香叶树; ***SPE*8**. 刺异叶花椒。

***SPE*1**. *Lithocarpus confinis*; ***SPE*2**. *Platycarya strobilacea*; ***SPE*3**. *Itea yunnanensis*; ***SPE*4**. *Machilus cavaleriei*; ***SRE*5**. *Pittosporum brevicalyx*; ***SPE*6**. *Carpinus pubescens*; ***SPE*7**. *Lindera communis*; ***SPE*8**. *Zanthoxylum dimorphophyllum* var. *spinifolium*.

图 3 优势种地上生物量与环境因子 RDA 排序图

Fig. 3 RDA ranking diagram of aboveground biomass and environmental factors of dominant species

习性,更容易受到坡度的限制。样地中坡度虽呈不连续分布,但其变化程度不大,加剧资源异质程度的能力有限,导致坡度对不同生活型植物地上生物量的解释度较低。

对于不同物种,植物地上生物量与环境因子间相关性更为复杂,喀斯特植物有着独特的环境偏好(胡刚等,2017),不同树种占有特定的资源和空间以实现物种间的共存(Nakashizuka, 2001)。窄叶柯、云贵鹅耳枥、短萼海桐、刺异叶花椒的地上生物量与土壤厚度呈正相关,说明以上物种在选择环境时,更加倾向于土壤资源相对丰富的区域,以此吸收更多土壤养分供给自身的生长需求,而各物种对环境因子的相关程度不同,可能是由植物的生活习性与资源利用能力差异所致,如刺异叶花椒的优势度相对较低,对资源的利用能力不及其他优势种,且喜阴的习性更倾向于林窗较小的环境,土壤较厚的区域植被相对茂盛,使刺异叶花椒与土壤厚度表现出较强的相关性。滇鼠刺对土壤资源的要求不高,为保证其在群落中的优势地位,其生境的选择与其他优势物种趋异。香叶树个体较小,根系相对较浅,岩石裸露率与坡度较高的环境会限制根系水平生长,且香叶树对水分的利用能力较强(邓晓琪等,2015),使其对土壤厚度的需求降低,其地上生物量与土壤厚度呈不相关。化香树的地上生物量与岩石裸露率呈正相关,可能是由于岩石裸露率较高的区域水土亏缺,植被相对稀疏,林冠空隙较大,而化香树有着较强的岩溶环境适应能力(徐良等,1997),为获得更多光照资源,倾向于岩石裸露率较高的区域大量生长。杨文松等(2022)发现化香树与窄叶柯、安顺润楠呈互斥的生态关系,本研究中岩石裸露率与窄叶柯、安顺润楠地上生物量均呈负相关,说明植物的环境偏好、种间关系共同影响着植物地上生物量对环境的响应方式。云贵鹅耳枥虽与化香树同为阳生性落叶树种,但与环境间的关系同化香树有明显差异,可能是由于云贵鹅耳枥作为群落演替中的先锋种,群落发育早期在土壤厚度较高的区域占据森林的上层资源,且自身竞争策略导致该物种只有在森林上层遭到破坏后,才会重新生长以补充上层(梁士楚,1992),使得在水平空间上的变化较小,表现出与化香树不同的环境响应方式,这说明植物生活史对策同样会影响地上生物量与环境的关系。

综上所述,当研究对象从群落依次变为物种时,植物地上生物量对环境因子的响应方式愈加

复杂，这是由于受到不同生活型的环境适应性、物种生活史、种间关系以及生境偏好等生物因素的影响。但在本文中，尚未具体分析生物因素对植物地上生物量的作用强度，今后研究将进一步讨论生物与非生物因素对喀斯特生态功能的共同影响机制。

4　结论

本文通过探讨喀斯特典型次生林植物地上生物量与环境因子之间的关系，得出以下结论：(1)天龙山次生林群落地上生物量为106.94 t · hm^{-2}，植被恢复缓慢，显著低于多年前同一气候带下的非喀斯特森林以及区域喀斯特原生林，土壤厚度是群落地上生物量的主要影响因子；(2)岩石裸露率的分异是造成常绿植物与落叶植物空间分布差异及共存的重要因素，常绿树种相比落叶植物更容易受到土壤厚度与坡度的限制；(3)对于不同物种而言，生物因素的干扰，如种间关系、植物生活史对策、物种生境偏好等，使得物种地上生物量与环境的关系较群落、不同生活型间更为复杂。

参考文献：

ASHTON PS, HALL P, 1992. Comparisons of structure among mixed dipterocarp forests of north-western Borneo [J]. J Ecol, 80(3): 459-481.

BELCHER JW, KEEDY PA, TWOLAN SL, 1995. Root and shoot competition intensity along a soil depth gradient [J]. J Ecol, 84(4): 673-682.

BURKE A, 2001. Classification and ordination of plant communities of the Naukluft Mountains, Namibia [J]. J Veg Sci, 12(1): 53-60.

CHE J, ZHENG J, JIANG Y, et al., 2020. Separation of phylogeny and ecological behaviors between evergreen and deciduous woody angiosperms in the subtropical forest dynamics plots of China [J]. J Plant Ecol, 44(10): 1007-1014. [车俭, 郑洁, 蒋娅, 等, 2020. 中国亚热带森林动态监测样地常绿和落叶木本被子植物谱系结构及生态习性差异 [J]. 植物生态学报, 44(10): 1007-1014.]

CHEN P, 2015. Research on nutrient distribution characteristics of secondary forest ecosystems in plateau karst of Itea yunnanensis [D]. Guiyang: Guizhou University. [陈萍, 2015. 高原型喀斯特云南鼠刺次生林生态系统营养元素分配特征研究 [D]. 贵阳：贵州大学.]

CHEN JQ, SONG B, RUDNICKI M, et al., 2004. Spatial relationship of biomass and species distribution in an old-growth Pseudotsuga-Tsuga forest [J]. For Sci, 50(3): 364-375.

DENG XQ, RONG L, DENG XX, 2015. Study of different plant water use in karst areas [J]. Wireless Internet Technol, (1): 151 - 152. [邓晓琪, 容丽, 邓晓霞, 2015. 喀斯特区植物水分利用研究 [J]. 无线互联科技, (1): 151-152.]

DENG RM, 2018. Relationship between the biomass characteristics and soil nutrients among different forest types in Daiyun Mountain [J]. For Constr, (6): 29-32. [邓瑞明, 2018. 戴云山不同类型森林生物量差异特征及其与土壤养分的关系 [J]. 林业建设, (6): 29-32.]

FAN YW, LI MZ, YANG JM, 2011. Forest biomass estimation models of remote sensing in Changbai Mountain forests [J]. For Sci, 47(10): 16-20. [范文义, 李明泽, 杨金明, 2011. 长白山林区森林生物量遥感估测模型 [J]. 林业科学, 47(10): 16-20.]

FU WB, PENG WX, SONG TQ, et al., 2014. Biomass and its allocation characteristics of *Eucalyptus urophylla* × *E. grandis* plantations at different stand ages [J]. Acta Ecol Sin, 34(18): 5234 - 5241. [付威波, 彭晚霞, 宋同清, 等, 2014. 不同林龄尾巨桉人工林的生物量及其分配特征 [J]. 生态学报, 34(18): 5234-5241.]

GAO XM, CHEN LZ, 1998. The revision of plant life-form system and an analysis of the life-form spectrum of forst plants in the warm an analysis of the life-form temperate zone of China [J]. Chin Bull Bot, 40(6): 70-76. [高贤明, 陈灵芝, 1998. 植物生活型分类系统的修订及中国暖温带森林植物生活型谱分析 [J]. 植物学报, 40(6): 70-76.]

GUO N, LIU JQ, 2011. A review of research on plant biomass [J]. Subtrop Plant Sci, 40(2): 83-88. [郭娜, 刘剑秋, 2011. 植物生物量研究概述(综述) [J]. 亚热带植物科学, 40(2): 83-88.]

GIVNISH TJ, 2001. Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox [J]. Silv Fenn, 36(3): 703-743.

HEIMSATH AM, DIRTRICH WE, NISHIIZUMIi K, et al., 1997. The soil production function and landscape equilibrium [J]. Nature, 388: 358-361.

HUANG YQ, LI XK, ZHANG ZF, et al., 2011. Seasonal changes in *Cyclobalanopsi glauca* transpiration and canopy stomatal conductance and their dependence on subtemanean water and climatic factors in rocky karst terainm [J]. J Hydrol, 402(1/2): 135-143.

HU G, ZHANG ZH, CHENG AY, et al., 2017. Characterizing and analyzing stand spatial structure of a northern subtropical karst secondary forest in tianlong mountain of central Guizhou Province, China [J]. Earth Environ, 45(1): 25-31. [胡刚, 张忠华, 程安云, 等, 2017. 黔中天龙山喀斯特次生林林分空间结构的量化与分析 [J]. 地球与环境, 45(1): 25-31.]

JU WZ, NONG SQ, 2011. Research advance of forest biomass [J]. J SW For Univ, 31(2): 78-83. [巨文珍, 农胜奇,

2011. 森林生物量研究进展 [J]. 西南林业大学学报, 31(2): 78-83.]

KRANKINA ON, HOUGHTON RA, HARMON ME, et al., 2005. Effects of climate, disturbance, and species on forest biomass across Russia [J]. Can J For Res, 35(9): 2281-2293.

LI CC, CHENG X, YANG SC, 2012. Study on the soil thickness factor of plant growth in karst mountains — Take the Guizhou Xiangbao Mountain as an example [J]. J Guizhou Norm Coll, 28(9): 38-41. [李程程, 程星, 杨士超, 2012. 岩溶山区植物生长的土壤厚度因素研究——以贵州相宝山为例 [J]. 贵州师范学院学报, 28(9): 38-41.]

LI RL, 2004. Natural background and spatial differentiation of land rocky desertification in karst areas of Guizhou [D]. Guiyang: Institute of Geochemistry, Chinese Academy of Sciences. [李瑞玲, 2004. 贵州岩溶地区土地石漠化形成的自然背景及其空间地域分异 [D]. 贵阳: 中国科学院地球化学研究所.]

LI TT, 2021. Study on the dynamics of vegetation community in the karst mountains in Central Guiyang [D]. Guizhou: Guizhou Normal University. [李婷婷, 2021. 黔中喀斯特山地次生林的群落动态研究 [D]. 贵阳: 贵州师范大学.]

LI SY, FANG X, CHEN JL, et al., 2018. Effects of different degrees of anthropogenic disturbance on biomass and spatial distribution in Subtropical forests in Central Southern China [J]. Acta Ecol Sin, 38(17): 6111-6124. [李尚益, 方晰, 陈金磊, 等, 2018. 人为干扰对中亚热带森林生物量及其空间分布格局的影响 [J]. 生态学报, 38(17): 6111-6124.]

LIANG QH, 2016. Growth and physiological response of ryegrass to karst soil depth under different water conditions [D]. Chongqing: Southwest University. [梁千慧, 2016. 不同水分条件下黑麦草对喀斯特土壤深度的生长与生理响应 [D]. 重庆: 西南大学.]

LIANG SC, 1992. A preliminary study on the structure and dynamics of pubescent hornbeam population in karst mountain of Guiyang [J]. Chin J Plant Ecol, 16(2): 108-117. [梁士楚, 1992. 贵阳喀斯特山地云贵鹅耳枥种群结构和动态初探 [J]. 植物生态学与地植物学学报, 16(2): 108-117.]

LIU LB, ZHOU YC, CHENG AY, et al., 2020. Aboveground biomass estimate of a karst forest in central Guizhou Province, southwestern China based on direct harvest method [J]. Acta Ecol Sin, 40(13): 4455-4461. [刘立斌, 周运超, 程安云, 等, 2020. 利用皆伐法估算黔中喀斯特森林地上生物量 [J]. 生态学报, 40(13): 4455-4461.]

LIU L, HAN M, LIU YB, et al., 2017. Spatial distribution of wetland vegetation biomass and its influencing factors in the Yellow River Delta Nature Reserve [J]. Acta Ecol Sin, 37(13): 4346-4355. [刘莉, 韩美, 刘玉斌, 等, 2017. 黄河三角洲自然保护区湿地植被生物量空间分布及其影响因素 [J]. 生态学报, 37(13): 4346-4355.]

LIU Y, 2020. Effects of soil depth on plant community structure and biomass in karst region [D]. Chongqing: Southwest University. [刘媛, 2020. 喀斯特土壤厚度对植物群落结构及生物量的影响 [D]. 重庆: 西南大学.]

LIU CC, WEI YF, LIU YG, et al., 2009. Biomass of canopy and shrub layers of karst forests in Puding, Guizhou, China [J]. Chin J Plant Ecol, 33(4): 698-705. [刘长成, 魏雅芬, 刘玉国, 等, 2009. 贵州普定喀斯特次生林乔灌层地上生物量 [J]. 植物生态学报, 33(4): 698-705.]

LIU ZZ, NING C, YAN WD, et al., 2017. Three kinds of pine forest biomass and carbon storage research in karst landform [J]. J Centr S Univ For Technol, 37(10): 105-111. [刘之洲, 宁晨, 闫文德, 等, 2017. 喀斯特地区 3 种针叶林林分生物量及碳储量研究 [J]. 中南林业科技大学学报, 37(10): 105-111.]

LONG J, LIAO HK, LI J, et al., 2012. Relationships between soil and rocky desertification in typical karst mountain area based on redundancy analysis [J]. Chin J Environ Sci, 33(6): 2131-2138. [龙健, 廖洪凯, 李娟, 等, 2012. 基于冗余分析的典型喀斯特山区土壤-石漠化关系研究 [J]. 环境科学, 33(6): 2131-2138.]

MA SB, 2019. Estimation of secondary forest age and the above-ground biomass of the tree layer in areas with complex terrain [D]. Guiyang: Guizhou Normal University. [马士彬, 2019. 复杂地形区次生林林龄与乔木层地上生物量遥感估算研究 [D]. 贵阳: 贵州师范大学.]

NAKASHIZUKA T, 2001. Species coexistence in temperate, mixed deciduous forests [J]. Trends Ecol Evol, 16(4): 205-210.

NAGARAJA BC, SONASHEKAR RK, RAJ MB, 2005. Tree species diversity and composition in logged and unlogged rainforest of Kudremukh National Park, South India [J]. J Environ Biol, 26(4): 627-634.

NI J, WANG SJ, LIU LB, et al., 2017. Establishment and monitoring of biological plots at puding karst ecosystem research station [J]. Earth Environ, 45(1): 106-113. [倪健, 王世杰, 刘立斌, 等, 2017. 普定喀斯特生态系统观测研究站的生物样地建设与监测工作 [J]. 地球与环境, 45(1): 106-113.]

POORTER H, NIKLAS KJ, REICH PB, et al., 2012. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control [J]. New Phytol, 193(1): 30-50.

QIU XZ, XIE SC, JING GF, et al., 1984. A preliminary study on the biomass of *Lithocarpus xylocarpus* forest in Xujiaba area, Ailao Mts, Yunnan [J]. Acta Bot Yunnan, 6(1): 85-92. [邱学忠, 谢寿昌, 荆桂芬, 等, 1984. 云南哀牢山徐家坝地区木果石栎林生物量的初步研究 [J]. 云南植物研究, 6(1): 85-92.]

SHENG MY, XIONG KN, WANG LJ, et al., 2018. Response of soil physical and chemical properties to rocky desertification succession in South China Karst [J]. Carbon Evapor, 33(1): 15-28.

SHA W, DONG SK, LIU SL, et al., 2016. Spatial patterns of

plant community biomass and species diversity in Aerjin Mountain Nature Reserve and their influencing factors [J]. Chin J Ecol, 35(2): 330-337. [沙威, 董世魁, 刘世梁, 等, 2016. 阿尔金山自然保护区植物群落生物量和物种多样性的空间格局及其影响因素 [J]. 生态学杂志, 35(2): 330-337.]

SLIK J, AIBA S, BREARLEY FQ, et al., 2010. Environmental correlates of tree biomass, basal area, wood specific gravity and stem density gradients in Borneo's tropical forests [J]. Glob Ecol Biogeogr, 19(1): 50-60.

WANG L, CUI M, LIU YG, et al., 2020. Relationship between stand growth and impact factors in karst area [J]. J Zhejiang A F Univ, 37(6): 1036-1044. [王磊, 崔明, 刘玉国, 等, 2020. 岩溶区林分生长与影响因子的关系 [J]. 浙江农林大学学报, 37(6): 1036-1044.]

WANG XL, CHANG Y, CHEN HW, et al., 2014. Spatial pattern of forest biomass and its influencing factors in Daxinganling, Heilongjiang Province [J]. J Appl Ecol, 25(4): 974-982. [王晓莉, 常禹, 陈宏伟, 等, 2014. 黑龙江省大兴安岭森林生物量空间格局及其影响因素 [J].应用生态学报, 25(4): 974-982.]

WANG ZQ, LIU BY, HAI CX, 2007. Effects of soil depth on vegetation cover and above ground biomass in east part of Inner Mongolia [J]. J Soil Water Conserv, 21(4): 164-167. [王志强, 刘宝元, 海春兴, 2007. 土壤厚度对天然草地植被盖度和生物量的影响 [J]. 水土保持学报, 21(4): 164-167.]

WEI XH, XU XZ, LEI LL, et al., 2014. Study on the features of vegetation in different landforms of peak forest plain in the North Guangdong [J]. Carsol Sin, 33(4): 441-448. [魏兴琥, 徐喜珍, 雷俐, 等, 2014. 粤北岩溶峰林不同地貌部位植被特征研究 [J].中国岩溶, 33(4): 441-448.]

XIE YB, MA ZP, YANG QS, et al., 2012. Coexistence mechanisms of evergreen and deciduous trees based on topographic factors in Tiantong region, Zhejiang Province, eastern China [J]. Biodivers Sci, 20(2): 159-167. [谢玉彬, 马遵平, 杨庆松, 等, 2012. 基于地形因子的天童地区常绿树种和落叶树种共存机制研究 [J]. 生物多样性, 20(2): 159-167.]

XU L, HE XR, FANG ZJ, et al., 1997. Study on the community characteristics of the world's only walnut single leaf incense tree [J]. J NW For Univ, 12(4): 1-6. [徐良, 何新荣, 房志坚, 等, 1997. 世界唯一胡桃目单叶化香树植物群落学特点的研究 [J]. 西北林学院学报, 12(4): 1-6.]

YANG HK, CHENG SZ, 1991. Study on biomass of the karst forest community in Maolan, Guizhou Province [J]. Acta Ecol Sin, 11(4): 307-312. [杨汉奎, 程仕泽, 1991. 贵州茂兰喀斯特森林群落生物量研究 [J]. 生态学报, 11(4): 307-312.]

YANG XQ, SHI C, WANG XG, et al., 2017. Correlation between different life-form species and habitat in secondary Picea forest [J]. Chin J Ecol, 36(6): 1481-1487. [杨秀清, 史婵, 王旭刚, 等, 2017. 关帝山云杉次生林不同生活型物种与生境相关性 [J]. 生态学杂志, 36(6): 1481-1487.]

YANG WS, RONG L, YE TM, et al., 2022. Spacial distribution and correlation of dominant species of karst secondary forest in central Guizhou, China [J]. Chin J Appl Ecol, 33(5): 1215-1222. [杨文松, 容丽, 叶天木, 等, 2022. 黔中喀斯特次生林优势物种空间分布格局及关联性 [J]. 应用生态学报, 33(5): 1215-1222.]

YANG YS, ZHANG XX, YU HY, et al., 2015. The spatial distribution of China's forest biomass and its influencing factors [J]. J SW For Univ, 35(6): 45-52. [杨远盛, 张晓霞, 于海艳, 等, 2015.中国森林生物量的空间分布及其影响因素 [J]. 西南林业大学学报, 35(6): 45-52.]

YIN L, 2012. Spatial differentiation of soil thickness in a watershed of highland areas in karst region [D]. Changsha: Hunan University. [尹亮, 2012. 西南岩溶高原石漠化地区小流域土壤厚度空间分异规律研究 [D]. 长沙: 湖南大学.]

ZHAO SD, WANG YX, 2001. Forest and carbon cycle [J]. Impact Sci Soc, (3): 38-41. [赵士洞, 汪业勖, 2001. 森林与碳循环 [J]. 科学对社会的影响, (3): 38-41.]

ZHANG W, CHEN HS, WANG KL, et al., 2007. Effects of planting pattern and bare rock ratio on spatial distribution of soil nutrients in karst depression area [J]. Chin J App Ecol, 18(7): 1459-1463. [张伟, 陈洪松, 王克林, 等, 2007. 种植方式和裸岩率对喀斯特洼地土壤养分空间分异特征的影响 [J]. 应用生态学报, 18(7): 1459-1463.]

ZHANG X, CUI YC, ZHU J, et al., 2011. Influence of fire on stands of *Pinus massoniana* in a karst mountain area of central Guizhou Province [J]. Acta Ecol Sin, 31(21): 6442-6450. [张喜, 崔迎春, 朱军, 等, 2011. 火烧对黔中喀斯特山地马尾松林分的影响 [J]. 生态学报, 31(21): 6442-6450.]

ZHOU W, YAN M, SU CH, et al., 2018. Study on soil microbial quantity and biomass developed from different carbonate-rock and soil thickness: A case study of Huaxi District in Guiyang [J]. Carsol Sin, 2018, 37(2): 168-174. [周玮, 严敏, 苏春花, 等, 2018. 不同碳酸盐岩和土层厚度下土壤微生物数量及生物量的研究——以贵阳市花溪区为例 [J]. 中国岩溶, 37(2): 168-174.]

ZHU SQ, WEI LM, CHEN ZR, et al., 1995. A preliminary study on biomass components of karst forest in Maolan of Guizhou Province, China [J]. 19(4): 358-367. [朱守谦, 魏鲁明, 陈正仁, 等, 1995. 茂兰喀斯特森林生物量构成初步研究 [J]. 植物生态学报, 19(4): 358-367.]

（责任编辑　李　莉　王登惠）

广西植物 Guihaia Mar. 2023, 43(3): 494-503 http://www.guihaia-journal.com

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202112046

余林兰, 罗奕杏, 薛跃规, 等, 2023. 神木天坑不同小生境木本植物叶功能性状的差异与关联 [J]. 广西植物, 43(3): 494-503.

YU LL, LUO YX, XUE YG, et al., 2023. Differences and correlations in leaf functional traits of woody plants in different microhabitats of Shenmu Tiankeng [J]. Guihaia, 43(3): 494-503.

神木天坑不同小生境木本植物叶功能性状的差异与关联

余林兰[1,2,3], 罗奕杏[1,3], 薛跃规[1,2,3*], 安小菲[1,2,3], 黄 贵[1,2,3], 刘昕宇[1,2,3], 陈 铭[1,2,3]

(1. 广西师范大学 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 广西漓江流域景观资源保育与可持续利用重点实验室, 广西 桂林 541006; 3. 广西师范大学 生命科学学院, 广西 桂林 541006)

摘 要: 为进一步探讨天坑生境下木本植物的生存策略,该研究以神木天坑不同小生境(底部、坑腰和边缘)的木本植物为对象,选取叶厚度、叶组织密度、叶面积等 10 个叶功能性状指标,运用单因素方差分析和相关性分析等方法,分析了天坑木本植物叶功能性状的变异特征以及小生境对木本植物叶功能性状的影响。结果表明:(1)在神木天坑木本植物 10 个叶功能性状中,叶面积变异系数最大(113.9%),叶碳含量变异系数最小(10.5%)。(2)天坑边缘、坑腰的乔木叶组织密度显著高于底部($P<0.05$),天坑底部乔木、灌木的叶钾含量显著高于边缘($P<0.05$),3 种小生境中木质藤本未出现显著差异($P>0.05$)。(3)不同小生境叶功能性状相关性存在一定差异,从天坑底部到边缘小生境,叶厚度与叶面积逐渐呈极显著正相关;主成分分析结果显示叶组织密度(-0.833)、叶钾含量(0.782)、叶干物质含量(-0.647)贡献较大,是神木天坑不同小生境木本植物叶功能性状的主要指标。综上认为,叶功能性状之间普遍关联,天坑木本植物通过对叶功能性状的权衡来适应不同小生境。该研究结果为了解植物对特殊生境的适应机制以及天坑植被的保护提供了理论指导。

关键词: 叶功能性状, 木本植物, 天坑, 性状差异, 相关性

中图分类号: Q948.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2023)03-0494-10

Differences and correlations in leaf functional traits of woody plants in different microhabitats of Shenmu Tiankeng

YU Linlan[1,2,3], LUO Yixing[1,3], XUE Yuegui[1,2,3*], AN Xiaofei[1,2,3], HUANG Gui[1,2,3], LIU Xinyu[1,2,3], CHEN Ming[1,2,3]

(1. *Key Laboratory of Ecology of Rare and Endangered Species and Environmental Protection* (*Guangxi Normal University*), *Ministry of Education*, Guilin 541006, Guangxi, China; 2. *Guangxi Key Laboratory of Landscape Resources Conservation and Sustainable Utilization in Lijiang River Basin*, Guilin 541006, Guangxi, China; 3. *College of Life Sciences*, *Guangxi Normal University*, Guilin 541006, Guangxi, China)

收稿日期: 2022-05-03

基金项目: 国家自然科学基金(31960047); 珍稀濒危动植物生态与环境保护教育部重点实验室研究基金(ERESEP2019Z04)。

第一作者: 余林兰(1997-),硕士研究生,主要研究方向为植物生态学,(E-mail)yulinlan119@163.com。

*通信作者: 薛跃规,博士,教授,从事植物生态学和植物分类与区系学研究,(E-mail)xueyuegui@126.com。

Abstract: In order to further explore the survival strategy of woody plants in tiankeng habitat. This study selected woody plants in different microhabitats (bottom, waist and edge of Shenmu Tiankeng) as the objects. Shenmu Tiankeng is a typical karst tiankeng in Dashiwei Tiankeng Group in Guangxi, and there is a well-preserved underground forest that is easily accessible. Ten leaf functional traits (leaf thickness, leaf tissue density, leaf area, etc.) were selected, and single-factor analysis of variance and correlation analysis were conducted to investigate the relationship between leaf functional traits in different microhabitats. The results were as follows: (1) Among the 10 leaf functional traits of woody plants in Shenmu Tiankeng, the variable coefficient for leaf area (113.9%) was highest, while leaf carbon content was relatively stable (10.5%). (2) Ten leaf functional traits were almost no significant differences ($P>0.05$) for woody lianas in three different microhabitats. The leaf tissue density for trees was significantly higher at the edge and waist compared to the bottom ($P<0.05$), while the leaf potassium contents for trees and shrubs at the bottom were higher than that at the edge ($P<0.05$). (3) There were some differences in the correlation of leaf functional traits in different microhabitats. Leaf thickness was extremely significantly positively correlated with leaf area ($P<0.01$) at the edge of Tiankeng. The results of principal component analysis suggested that leaf tissue density (−0.833), leaf potassium content (0.782), and leaf dry matter content (−0.647) were the critical indicators for leaf functional traits of woody plants in different microhabitats of Shenmu Tiankeng. In conclusion, there is a general correlation between leaf functional traits, and this study demonstrate that different growth types of woody plants can adapt to the three microhabitats of tiankeng via the trade-off of leaf functional traits. This study is expected to provide theoretical guidance for understanding the adaptation mechanism of plants to special habitats and the protection of tiankeng vegetation.

Key words: leaf functional traits, woody plants, tiankeng, trait difference, correlation

植物功能性状能在一定程度上反映植物对气候与环境变化的适应和响应,是生态学的研究热点(杨浩和罗亚晨,2015)。植物功能性状是指植物个体水平上可测量的任何形态、生理或物候特征,通过对生长、繁殖和生存的影响,间接影响其适合度(Violle et al., 2007)。叶片是植物进行光合作用与蒸腾作用的主要场所,是对环境胁迫响应的敏感器官(龚春梅等,2011;Li et al., 2017)。叶功能性状能够反映植物养分变化以及植物对生存环境的适应策略(胡耀升等,2014)。对不同生境的植物叶功能性状进行深入研究,有助于揭示植物在不同生境的生长策略及资源分配模式,为预测全球变暖变化下植物叶功能性状的响应机制提供科学依据(何芸雨等,2019)。

喀斯特生态系统可以解释为受喀斯特环境制约的生态系统,其内涵包括喀斯特环境对生命的影响以及生命对喀斯特环境的反作用(Yuan, 2001)。近年来,在喀斯特地区开展了一系列关于叶功能性状变异及其适应策略的研究。钟巧连等(2018)研究表明木本植物采取较小的比叶面积,较大的叶组织密度等来适应干旱贫瘠的生境。贵州的喀斯特高原峡谷优势种也采取类似的叶功能性状策略在高温、缺水和少土的生境生存(程雯等,2019)。天坑全名喀斯特天坑(karst tiankeng),是指一种大型陷坑状负地形(朱学稳等,2003),具有独特的生态环境和生物多样性等综合属性(朱学稳和陈伟海,2006),是乡土植物区系“避难所”(Su et al., 2017)。近年来,对天坑的科学考察更加频繁,众多学者对天坑的演化及植被生态系统进行了深入研究(蒲高忠等,2021)。天坑底部到顶部边缘,物种呈现圈层分布的特点,小生境差异大(黄林娟等,2021),底部能获得更多的水分及养分,土壤有机质、全氮以及钙含量高(Pu et al., 2019),天坑群落成层现象明显,乔木层优势种、灌木层优势种分布均匀(于燕妹等,2021)。然而,作为喀斯特的特殊生境,对天坑森林开展的叶功能性状研究较少,仅有学者针对单一科植物在退化天坑不同坡位的功能性状进行研究(冯洁等,2021),对天坑不同小生境叶功能性状之间的关系却鲜见报道。鉴于此,本研究以神木天坑不同小生境(底部、坑腰和边缘)木本植物为对象,选取环境中相对稳定的结构型性状,即叶厚度、叶组织密度、叶面积、比叶面积、叶干物质含量、叶碳含量、叶氮含量、叶磷含量、叶钾含量和叶氮磷比 10 个叶功能性状指标进行测量,采用单因素方差分析、相关性分析及主成分分析等方法,拟探讨以下问

题:(1)天坑木本植物的叶功能性状变异特征;(2)3 种小生境木本植物的叶功能性状差异;(3)叶功能性状之间的关联性。通过分析以上问题,以期为深入探讨天坑生境下木本植物的生存策略提供理论基础,同时为天坑植物的保护和保育提供进一步的参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

神木天坑属于广西大石围天坑群,该天坑群位于广西壮族自治区百色市乐业县(106°10′—106°51′ E、24°03′—24°30′ N)中部,属于亚热带季风气候,年平均降水量为 1 400 mm,年平均气温为 16.6 ℃,雨热同期(黄保健等,2004)。神木天坑由 2 个对峙的山峰和垭口组成,坑底形状为多边形,长 370 m,宽 340 m,平均深度为 186 m,最大深度为 234 m,坑口面积为 70 860 m^2。研究区内常见的植物有粉叶润楠(*Machilus glaucifolia*)、粗柄槭(*Acer tonkinense*)、掌叶木(*Handeliodendron bodinieri*)、异叶梁王荼(*Metapanax davidii*)、紫弹树(*Celtis biondii*)、短齿楼梯草(*Elatostema brachyodontum*)、点乳冷水花(*Pilea glaberrima*)。

1.2 样地设置和调查

在神木天坑底部、坑腰和边缘 3 个小生境(图 1)各设置 3 个大小为 20 m × 20 m 的样方,对样方内所有胸径≥1 cm 的木本植物进行调查,记录植物种名、多度,测量植物胸径、高度、冠幅等,同时记录相对湿度、海拔、郁闭度等指标。在神木天坑共采集木本植物 52 种,包括乔木 20 种、灌木 18 种、木质藤本 14 种。具体样地信息以及在天坑不同小生境下不同生长型优势种如表 1 所示。

1.3 叶片采集和指标测定

2019 年 7 — 10 月,根据调查资料采集样方内优势木本植物叶片。选择生长成熟、长势良好的个体(乔木、灌木每种 5 株,木质藤本全部采集),每株个体采集 20~40 片成熟、健康的叶片。叶功能性状测量参考 Cornelissen 等(2003)的方法。

叶厚度测定:将一组 10 片叶子叠在一起,沿叶片主脉方向均匀选 3 个点,使用精确度为 0.01 mm 的数显游标卡尺测量距叶片主脉一侧约 0.25 cm 处的厚度,3 个点的平均厚度除以 10 即该组平均叶厚度,每物种测 8 组,其平均值即该物种叶厚度。

叶面积测定:使用佳能扫描仪[CanoScan LIDE400,佳能(中国)有限公司]获取叶面积图像,通过 Image J 软件计算出叶面积,每 10 片为一组,共 8 组,其平均值即该物种叶面积。

叶鲜重测定:将叶片浸湿并置于约 5 ℃的保温箱中黑暗储存 12 h,取出后用滤纸吸干叶表面水分,用1/1 000的电子天平称量叶片饱和鲜重。叶干重测定:将新鲜叶片置于 70 ℃的烘箱 24~48 h 后,取出称量叶干重;将烘干的叶片进行研磨、粉碎、过 60 mm 筛,用于测量叶片营养元素含量。

叶碳含量以及叶氮含量采用 C/N 元素分析仪(vario MICRO cube,德国艾力蒙塔公司)测定,叶磷含量采用钼锑抗比色法(鲍士旦,2005)测定,叶钾含量采用火焰原子吸收光谱法(鲍士旦,2005)测定。

叶组织密度、比叶面积、叶干物质含量、叶氮磷比计算公式:

$$\text{叶组织密度} = \frac{\text{叶干重}}{\text{叶面积}\times\text{叶厚度}} \times 100\%;$$

$$\text{比叶面积} = \frac{\text{叶面积}}{\text{叶干重}} \times 100\%;$$

$$\text{叶干物质含量} = \frac{\text{叶干重}}{\text{叶鲜重}} \times 100\%;$$

$$\text{叶氮磷比} = \frac{\text{叶氮含量}}{\text{叶磷含量}} \times 100\%。$$

1.4 数据处理分析

将神木天坑所采集到的植株样本叶功能性状平均值用来作为该物种叶性状的平均值。变异系数计算公式:

变异系数 = 标准差/平均值 × 100%。

用 Microsoft Excel 2010 软件进行数据的初步整理后,运用 SPSS 软件中的 Shapiro-Wilk 进行正态检验,通过正态检验且方差显著的进行事后比较,方差齐性时选择 Duncan 法,方差不齐时选择 Games-Howell 法。未通过正态检验的进行根号开平方、对数转换处理,仍未通过正态检验的选择非参数检验法(Kruskal-Wallis 法),进行不同小生境不同生长型叶功能性状之间的比较。使用 Origin 2021 软件中 Spearman 相关性分析检验叶功能性状之间的相关性,结合主成分分析(PCA)找出关键的叶功能性状。绘图过程在 Origin 2021 软件中完成。

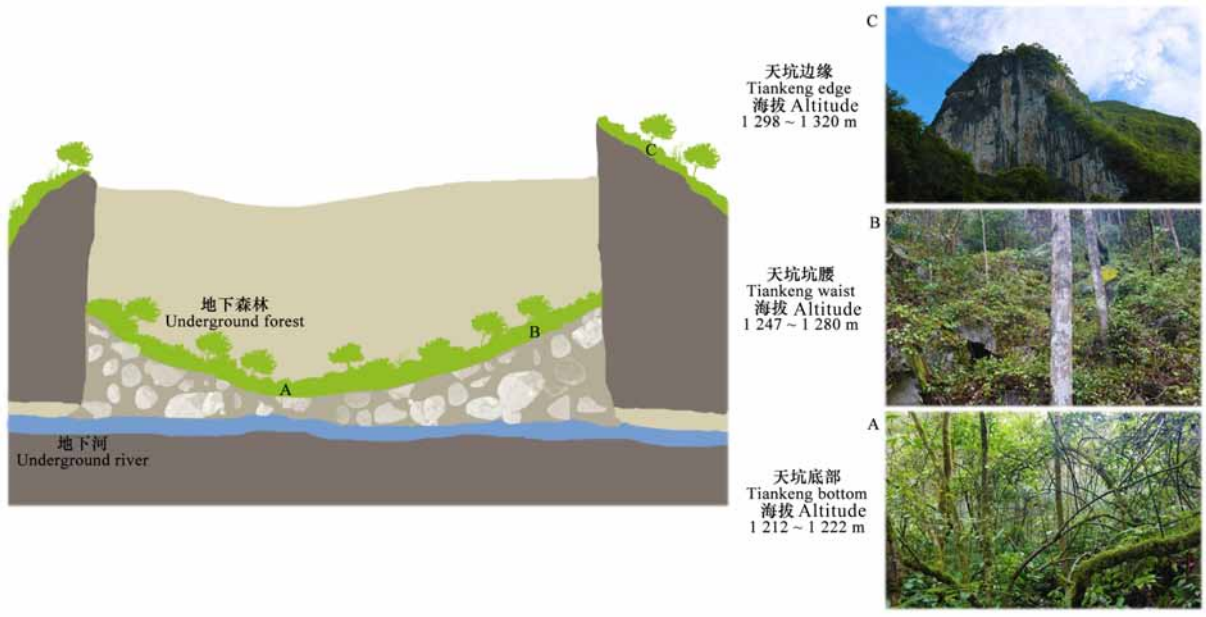


图 1　神木天坑示意图及取样位置

Fig. 1　Sketch map of Shenmu Tiankeng and sampling location

表 1　神木天坑小生境信息及不同生长型优势种

Table 1　Shenmu Tiankeng microhabitat information and dominant species of different growth types

小生境 Microhabitat	相对湿度 Relative humidity (%)	海拔 Altitude (m)	郁闭度 Canopy density	优势种 Dominant species
天坑底部 Tiankeng bottom	73.6~80.7	1 210~1 222	0.83~0.85	粗柄槭(*Acer tonkinense*)、喜花草(*Eranthemum pulchellum*)、薜荔(*Ficus pumila*)
天坑坑腰 Tiankeng waist	70.8~80.3	1 247~1 280	0.55~0.60	掌叶木(*Handeliodendron bodinieri*)、短序鹅掌柴(*Schefflera bodinieri*)、常春藤(*Hedera nepalensis* var. *sinensis*)
天坑边缘 Tiankeng edge	62.1~66.1	1 298~1 320	0.60~0.65	粉叶润楠(*Machilus glaucifolia*)、异叶梁王茶(*Metapanax davidii*)、常春藤(*Hedera nepalensis* var. *sinensis*)

2　结果与分析

2.1 叶功能性状总体描述

神木天坑木本植物叶功能性状特征如表 2 所示。其中,叶面积变异系数最大(为 113.9%),叶碳含量变异系数最小(为 10.5%),叶厚度、叶组织密度、比叶面积、叶干物质含量、叶氮含量、叶磷含量、叶钾含量和叶氮磷比变异系数在 23.5%~85.0%之间,说明叶面积受物种以及环境等因素影响较大,叶碳含量相对稳定。

2.2 不同小生境木本植物叶功能性状特征

从神木天坑木本植物叶功能性状比较结果(图 2)可以看出,在神木天坑不同小生境中,不同生长型木本植物叶功能性状存在显著差异($P<0.05$)。其中,天坑边缘、坑腰的乔木叶组织密度显著高于天坑底部,天坑底部乔木、灌木叶钾含量显著高于天坑边缘,在天坑不同小生境木质藤本植物中未发现显著差异($P>0.05$),但在天坑边缘木质藤本中叶钾含量显著高于乔木。这表明乔木和灌木在 3 种小生境中呈现相似的叶功能性状,木质藤本对小生境变化不敏感,但采取与乔木、灌木不同的叶功能性状策略来与之竞争资源。

2.3 叶功能性状之间的关联分析

由图 3 可知,不同小生境植物叶功能性状之间相关性存在一定差异。从天坑底部到边缘,叶厚

表 2 神木天坑木本植物叶功能性状的特征

Table 2 Characteristics of leaf functional traits of woody plants in Shenmu Tiankeng

叶功能性状 Leaf functional trait	最小值 Minimum	最大值 Maximum	变异范围 Variation range	均值±标准差 $\bar{x}\pm s$	变异系数 Coefficient of variation (%)
叶厚度 Leaf thickness (mm)	0.09	0.44	0.35	0.20±0.07	35.0
叶组织密度 Leaf tissue density ($g \cdot cm^{-3}$)	0.11	1.83	1.72	0.60±0.51	85.0
叶面积 Leaf area (cm^2)	0.85	139.25	138.40	24.58±28.03	113.9
比叶面积 Specific leaf area ($cm^2 \cdot g^{-1}$)	26.56	425.64	399.08	124.63±92.30	74.1
叶干物质含量 Leaf dry matter content ($g \cdot g^{-1}$)	0.16	0.52	0.36	0.34±0.08	23.5
叶碳含量 Leaf carbon content ($g \cdot kg^{-1}$)	351.73	615.90	264.17	464.48±48.85	10.5
叶氮含量 Leaf nitrogen content ($g \cdot kg^{-1}$)	13.40	69.10	55.70	28.30±9.64	34.1
叶磷含量 Leaf phosphorus content ($g \cdot kg^{-1}$)	0.38	3.04	2.66	1.07±0.42	39.3
叶钾含量 Leaf potassium content ($g \cdot kg^{-1}$)	4.47	36.97	32.50	22.94±8.95	39.0
氮磷比 Nitrogen-phosphorus ratio	13.04	79.23	66.19	29.00±12.40	42.8

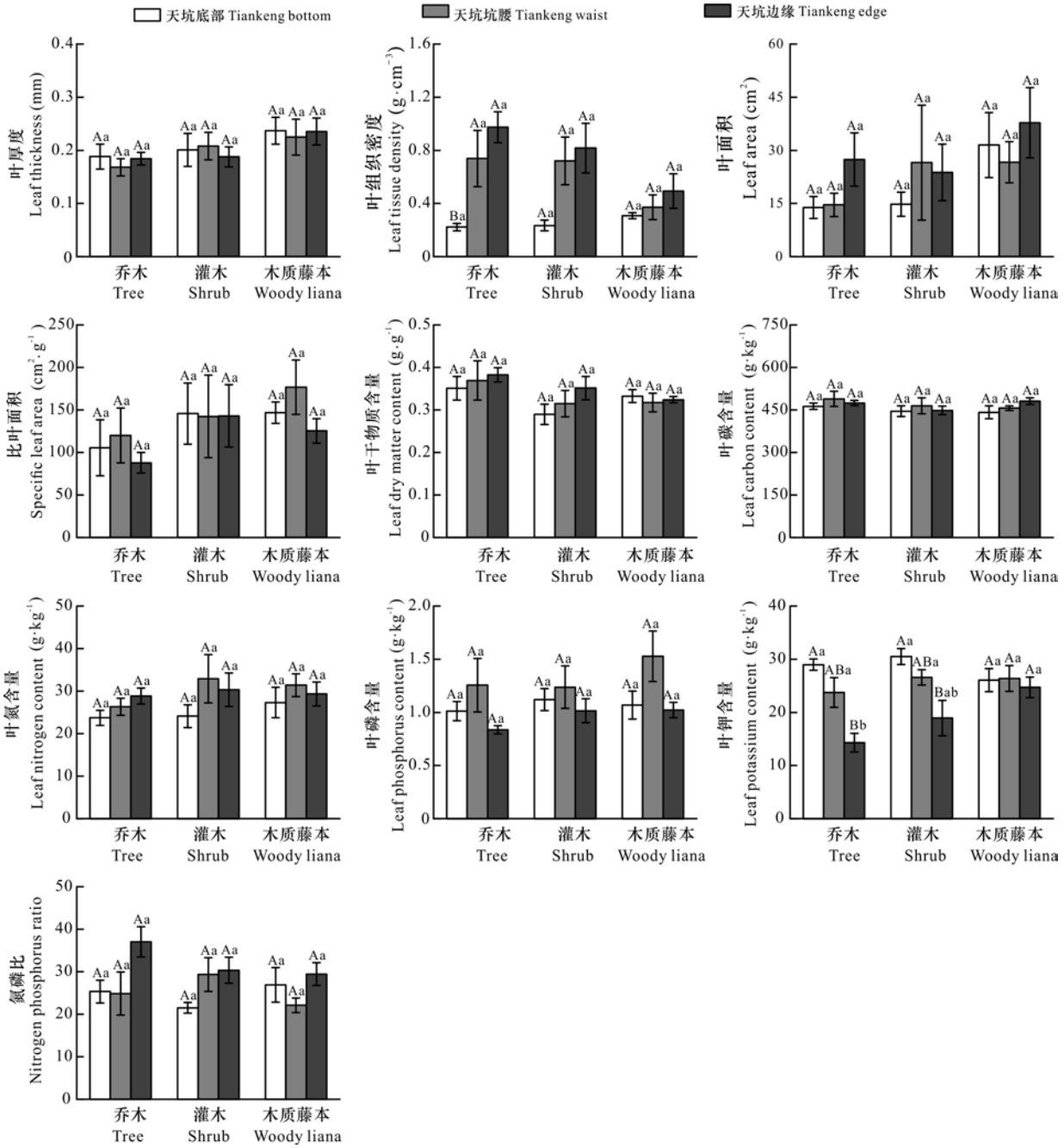
度与叶面积的相关性逐渐变强,由不显著正相关($P>0.05$)到呈极显著正相关($P<0.001$),表明随着天坑小生境的变化,木本植物叶面积与叶厚度之间的促进作用显著加强。在天坑底部,比叶面积和叶干物质含量呈显著正相关,但在天坑的坑腰与边缘,比叶面积和叶干物质含量呈极显著负相关,说明生境差异可以影响比叶面积和叶干物质含量之间的相关性。天坑边缘叶组织密度、叶干物质含量与叶钾含量、叶厚度、叶面积和比叶面积呈显著或极显著负相关。

叶功能性状主成分分析结果(图 4,表 3)表明,前 4 个排序轴的特征根大于 1,故提取前 4 个主成分进行分析。第一主成分的贡献率为29.50%,叶组织密度(-0.833)、叶钾含量(0.782)、叶干物质含量(-0.647)贡献较大;第二主成分的贡献率为18.00%,叶厚度(0.670)、叶磷含量(-0.664)贡献较大,前四轴累计贡献率达74.53%。第一主成分贡献较大的叶组织密度、叶钾含量、叶干物质含量可作为神木天坑木本植物叶功能性状主要指标。

3 讨论与结论

3.1 叶功能性状变异特征

植物性状变异系数用来反映物种功能性状的变异程度,而不同性状的变异程度由环境和物种共同决定(Campetella et al., 2020)。叶面积的大部分变异可以由植物分类群、个体高度和生活型的交互作用解释(陈文等,2016)。天坑木本植物叶面积变异系数为 113.9%,高于庞世龙等(2021)对喀斯特优势木本经济植物研究得出的叶面积变异系数(24.3%)。一方面,与所选取的物种数相差较大有关,本研究共涉及 52 种木本植物,喀斯特优势木本经济作物的研究涉及 5 种,物种数量的差异导致天坑木本植物叶面积变异系数较大。另一方面,天坑小生境异质性高,天坑底部、坑腰以及边缘环境条件差异较大,相对湿度随着天坑底部至边缘迅速降低,光照则逐渐增多,从而使天坑植物种类与群落类型分布存在着差异,坑内物



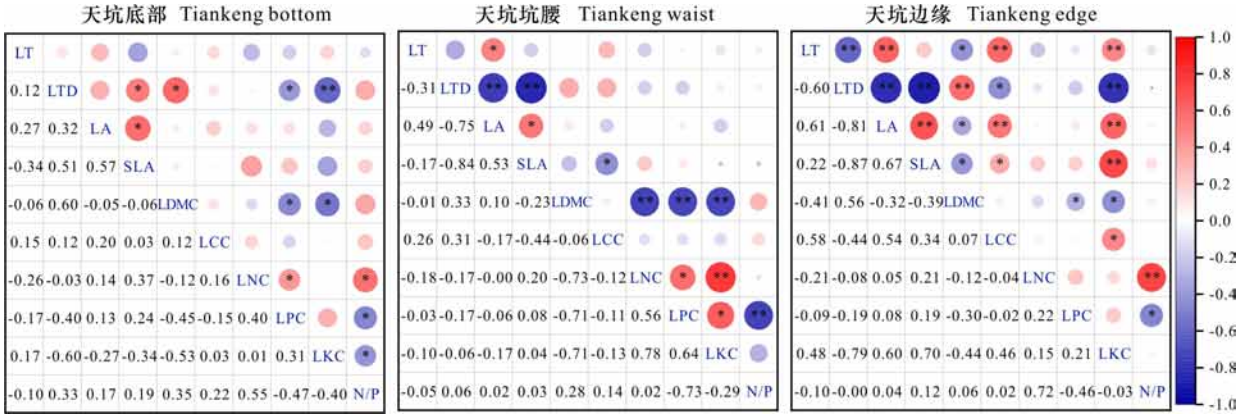
不同大写字母表示在天坑不同小生境中相同生长型植物叶功能性状差异显著($P<0.05$)；不同小写字母表示在天坑相同小生境中不同生长型植物叶功能性状差异显著。

Different uppercase letters indicate significant differences in leaf functional traits of the same growth type plants in different habitats of the tiankeng ($P<0.05$); different lowercase letters indicate significant differences in leaf functional traits of different growth type plants in the same habitat of the tiankeng.

图 2　神木天坑木本植物叶功能性状的差异性比较

Fig. 2　Difference comparison of leaf functional traits of woody plants in Shenmu Tiankeng

种喜阴,而边缘物种喜阳,致使叶面积变异较大。本研究中,叶碳含量变异系数最小,主要原因是碳元素作为植物所必需的大量元素,构成植物骨架,本身具有一定的内稳性。此外，木本植物之间对



表示 $P<0.001$，*表示 $P<0.05$。LT**. 叶厚度；**LTD**. 叶组织密度；**LA**. 叶面积；**SLA**. 比叶面积；**LDMC**. 叶干物质含量；**LCC**. 叶碳含量；**LNC**. 叶氮含量；**LPC**. 叶磷含量；**LKC**. 叶钾含量；**N/P**. 氮磷比。下同。

** indicates $P<0.001$, * indicates $P<0.05$. **LT**. Leaf thickness; **LTD**. Leaf tissue density; **LA**. Leaf area; **SLA**. Specific leaf area; **LDMC**. Leaf dry matter content; **LCC**. Leaf carbon content; **LNC**. Leaf nitrogen content; **LPC**. Leaf phosphorus content; **LKC**. Leaf potassium content; **N/P**. Nitrogen-phosphorus ratio. The same below.

图 3 神木天坑叶功能性状的 Spearman 相关性分析

Fig. 3 Spearman correlation analysis of leaf functional traits in Shenmu Tiankeng

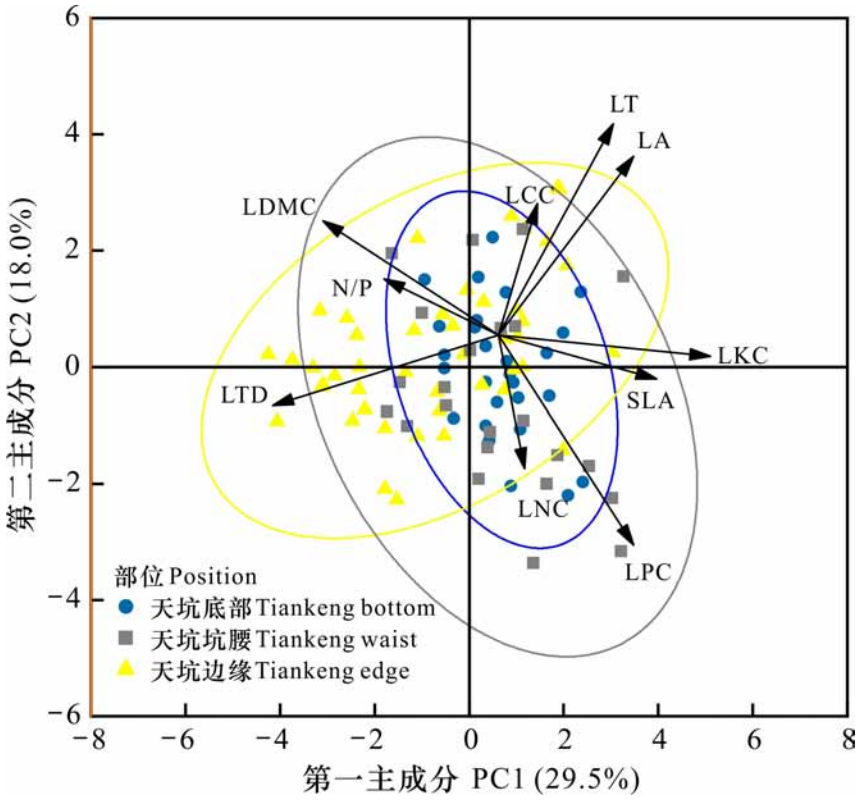


图 4 神木天坑叶功能性状主成分分析双标图

Fig. 4 Biplot of principal component analysis of leaf functional traits in Shenmu Tiankeng

碳的积累具有一致性(郑帷婕等,2007)。因此,变异程度不高,天坑木本植物叶碳含量具有相对稳定性。综上表明,天坑木本植物叶功能性状变异特征表现为叶面积变异大,叶碳含量变异小。

表 3　神木天坑叶功能性状的载荷矩阵和解释方差

Table 3　Load matrix and interpreted variance of leaf functional traits in Shenmu Tiankeng

叶功能性状 Leaf functional trait	第一主成分 PCA1	第二主成分 PCA2	第三主成分 PCA3	第四主成分 PCA4
叶厚度 Leaf thickness	0.425	0.670	−0.162	0.409
叶组织密度 Leaf tissue density	−0.833	−0.224	−0.024	0.286
叶面积 Leaf area	0.499	0.568	0.251	−0.099
比叶面积 Specific leaf area	0.585	−0.139	0.390	−0.561
叶干物质含量 Leaf dry matter content	−0.647	0.363	0.045	−0.276
叶碳含量 Leaf carbon content	0.144	0.417	0.317	0.452
叶氮含量 Leaf nitrogen content	0.098	−0.421	0.825	0.251
叶磷含量 Leaf phosphorus content	0.499	−0.664	−0.105	0.326
叶钾含量 Leaf potassium content	0.782	−0.067	−0.016	0.023
氮磷比 Nitrogen-phosphorus ratio	−0.420	0.178	0.802	0.016
特征根 Characteristic root	2.950	1.800	1.679	1.024
方差比例 Variance ratio	29.50	18.00	16.79	10.24
累计方差比例 Cumulative variance ratio	29.50	47.50	64.29	74.53

3.2 木本植物叶功能性状对小生境的响应

植物的生长型是描绘群落外貌特征和垂直结构的重要指标，反映了植物在相同环境条件下生长的环境状况，是植物趋同适应的结果（Galmán et al., 2017）。神木天坑小生境多样，不同生长型植物形成具有一定特色的叶功能性状策略。叶组织密度与植物的抗胁迫性、干扰性有关，表征植物对水分、养分的利用和保存能力（魏圆慧等，2020），叶组织密度高的植物通常生长速率较缓慢（张晶等，2018）。天坑边缘与外部的喀斯特森林相连，受人为扰动较大，该小生境下乔木通过提高叶组织密度来抵御外界干扰，如掌叶木的叶组织密度在干扰较大的天坑边缘最大（0.76 g · cm^{-3}），在干扰较小的天坑底部最小（0.17 g · cm^{-3}）。此外，天坑内部的木本植物多采取资源获取型策略，较低的叶组织密度有助于它们提高生长速率，天坑边缘的木本植物则将更多的养分用于储存，多指示较慢的生长速率。相关研究表明，随着植物庇荫作用增大，叶钾含量随之增加，叶钾含量的增加从一定程度上可以加强光合作用速率（智西民等，2020）。本研究中，乔木、灌木物种叶钾含量在天坑底部时含量最高，因为天坑底部位于负地形结构最低处，光照强度较小，植物通过增加叶钾含量来提高对光照资源的利用率。此外，韩维栋等（2004）研究指出钾元素渗透性强，易被雨水冲刷带走，天坑边缘位置土壤易受到流水侵蚀，土壤钾元素被雨水冲刷汇集于坑内，天坑底部植物可利用的钾元素增加，造成木本植物叶钾含量高。本研究中，木质藤本物种叶功能性状在天坑不同小生境差异不显著，但木质藤本物种叶功能性状策略可以为其提供相对于乔木和灌木的竞争优势。植物叶片氮磷比是反映植物氮、磷限制的评价指标，当氮磷比大于 16 时，植物受磷限制（Koerselman & Meuleman, 1996），木本植物氮磷比在天坑 3 种小生境中其值都高于 16，说明天坑木本植物易受磷限制。综上表明，植物在不同的小生境中具有不同的适应策略，在天坑底部采取资源获取型策略，在边缘时则采取资源保守型策略。植物通过叶功能性状之间的权衡来适应天坑多样化小生境。

3.3 叶功能性状间的关联

植物叶功能性状之间的关系能表征植物在适应生境过程中的响应机制（谢立红等，2019）。本研究结果表明，随着底部到边缘小生境的变化，叶厚度与叶面积逐渐呈极显著正相关，与冯洁等（2021）对云南沾益退化天坑的研究结果不一致，但与钟巧连等（2018）对黔中喀斯特地区的研究结果一致，说明叶厚度和叶面积相关性可能随物种、

环境等发生改变。在天坑边缘,叶面积与叶厚度呈现促进效应,如木质藤本菝葜,其叶面积和叶厚度的耦合关系有助于它在林隙中存活,这与胡杨为适应较为干旱的环境,采取植物叶厚度增加,叶片光合作用面积(叶面积)和光合效率也随之增加的策略一致(黄文娟等,2010)。在天坑边缘,叶组织密度与比叶面积呈负相关,这与钟巧连等(2018)、程雯等(2019)对喀斯特植物叶功能性状分析的结果一致。叶组织密度和比叶面积都是表征植物耐旱性的指标,比叶面积减小,叶片体积较小,使得叶组织密度增大(郑颖等,2015)。天坑边缘木本植物通过增加叶组织密度来减少水分丧失,以适应干旱、贫瘠的天坑边缘生境。在天坑底部,由于水资源相对充足,所以叶组织密度与比叶面积未呈现与天坑边缘一致的相关性。

叶组织密度、叶钾含量、叶干物质含量在第一主成分中贡献最大,表征植物防御策略的叶组织密度、与光合作用密切相关的叶钾含量以及表征植物保持养分能力的叶干物质含量,都可以作为神木天坑不同小生境木本植物叶功能性状的主要指标。天坑木本植物叶功能性状相比其他喀斯特地区既具有普遍性又具有独特性,主要原因是神木天坑边缘小生境虽与其他喀斯特地区相似,但天坑内部小生境则显著不同。天坑边缘具有充足的光照,较为干旱、贫瘠,而天坑内部的负地形和地下河流为植物生长提供了相对充足的养分和水分,但光照较为匮乏使得植物叶功能性状在天坑不同小生境中呈现差异。天坑特殊的地形是影响木本植物叶功能性状的主要因素之一,本研究通过结构型性状分析神木天坑不同小生境木本植物叶功能性状特征,有助于进一步了解植物对天坑环境的适应及响应。但是,植物叶功能性状的影响因素是复杂的,在今后需要结合具体环境因子,全面揭示植物功能性状对天坑的适应及响应机制。

致谢 感谢乐业—凤山世界地质公园管理处雷兰优主任及全体员工在野外作业中提供的支持与配合!致敬乐业县同乐镇杨胜锋全家对野外调查给予的通勤保障!

参考文献:

BAO SD, 2005. Soil and agricultural chemistry analysis [M]. Beijing: China Agriculture Press: 268-270. [鲍士旦, 2005. 土壤农化分析 [M]. 北京: 中国农业出版社: 268-270.]

CAMPETELLA G, CHELLI S, SIMONETTI E, et al., 2020. Plant functional traits are correlated with species persistence in the herb layer of old-growth beech forests [J]. Sci Rep, 10: 19253.

CHEN W, WANG JH, MA RJ, et al., 2016. Variance in leaf functional traits of 89 species from the eastern Guangdong of China [J]. Chin J Ecol, 35(8): 2101-2109. [陈文, 王桔红, 马瑞君, 等, 2016. 粤东89种常见植物叶功能性状变异特征 [J]. 生态学杂志, 35(8): 2101-2109.]

CHENG W, YU YH, XIONG KN, et al., 2019. Leaf functional traits of dominant species in karst plateau-canyon areas [J]. Guihaia, 39(8): 1039-1049. [程雯, 喻阳华, 熊康宁, 等, 2019. 喀斯特高原峡谷优势种叶片功能性状分析 [J]. 广西植物, 39(8): 1039-1049.]

CORNELISSEN JHC, LAVOREL S, GARNIER E, et al., 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide [J]. Aust J Bot, 51(4): 335-380.

FENG J, JIANG C, SHUI W, et al., 2021. Functional traits of Fagaceae plants in shady and sunny slopes in karst degraded tiankeng [J]. Chin J Appl Ecol, 32(7): 2301-2308. [冯洁, 江聪, 税伟, 等, 2021. 喀斯特退化天坑阴坡阳坡壳斗科植物的功能性状特征 [J]. 应用生态学报, 32(7): 2301-2308.]

GALMÁN A, ABDALA-ROBERTS L, SHUANG Z, et al., 2017. A global analysis of elevational gradients in leaf herbivory and its underlying drivers: effects of plant growth form, leaf habit and climatic correlates [J]. J Ecol, 106(1): 413-421.

GONG CM, BAI J, LIANG ZS, 2011. Advance on indicating functions of plant functional traits to global climate changes [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 31(11): 2355-2363. [龚春梅, 白娟, 梁宗锁, 2011. 植物功能性状对全球气候变化的指示作用研究进展 [J]. 西北植物学报, 31(11): 2355-2363.]

HAN WD, ZHAO YT, LU CY, et al., 2004. Seven metal element's biological accumulation and circulation of *Sonneratiaa petala* plantation in Leizhou, Guangdong [J]. Chin J Appl Environ Biol, 10(1): 27-34. [韩维栋, 赵云涛, 卢昌义, 等, 2004. 雷州无瓣海桑群落7种元素的生物累积和循环 [J]. 应用与环境生物学报, 10(1): 27-34.]

HE YY, GUO SL, WANG Z, 2019. Research progress of trade-off relationships of plant functional traits [J]. Chin J Plant Ecol, 43(12): 1021-1035. [何芸雨, 郭水良, 王喆, 2019. 植物功能性状权衡关系的研究进展 [J]. 植物生态学报, 43(12): 1021-1035.]

HU YS, YAO XY, LIU YH, 2014. The functional traits of forests at different succession stages and their relationship to terrain factors in Changbai Mountains [J]. Acta Ecol Sin, 34(20): 5915-5924. [胡耀升, 么旭阳, 刘艳红, 2014. 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, 34(20): 5915-5924.]

HUANG BJ, CAI WT, XUE YG, et al., 2004. Research on

tourism resource characteristics of Tiankeng Group in Dashiwei, Guangxi [J]. Geogr Geo-Inf Sci, 20(1): 109-112. [黄保健, 蔡五田, 薛跃规, 等, 2004. 广西大石围天坑群旅游资源研究 [J]. 地理与地理信息科学, 20(1): 109-112.]

HUANG LJ, YU YM, AN XF, et al., 2021. Interspecific association of main woody plants in tiankeng forests of Dashiwei Tiankeng Group, Guangxi [J]. Guihaia, 41(5): 695-706. [黄林娟, 于燕妹, 安小菲, 等, 2021. 广西大石围天坑群天坑森林主要木本植物种间关联性研究 [J]. 广西植物, 41(5): 695-706.]

HUANG WJ, LI ZJ, YANG ZP, et al., 2010. Heteromorphic leaf structural characteristics and their correlations with diameter at breast height of *Populus euphratica* [J]. Chin J Ecol, 29(12): 2347-2352. [黄文娟, 李志军, 杨赵平, 等, 2010. 胡杨异形叶结构型性状及其与胸径关系 [J]. 生态学杂志, 29(12): 2347-2352.]

KOERSELMAN W, MEULEMAN AFM, 1996. The vegetation N∶P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation [J]. J Appl Ecol, 33(6): 1441-1450.

LI Y, KROEBER W, BRUELHEIDE H, et al., 2017. Crown and leaf traits as predictors of subtropical tree sapling growth rates [J]. J Plant Ecol, 10(1): 136-145.

PANG SL, OU ZY, SHEN WH, et al., 2021. Leaf function traits variations and adaptive strategies of dominant woody economic plants in karst area of Southwest Guangxi [J]. Guihaia, 41(5): 707-714. [庞世龙, 欧芷阳, 申文辉, 等, 2021. 桂西南喀斯特地区优势木本经济植物叶功能性状变异及其适应策略 [J]. 广西植物, 41(5): 707-714.]

PU GZ, LÜ YN, DONG LN, et al., 2019. Profiling the bacterial diversity in a typical karst tiankeng of China [J]. Biomolecules, 9(5): 187.

PU GZ, WANG KY, MO L, et al., 2021. Research progress on evolution and vegetation ecosystem of karst Tiankeng in China [J]. Guihaia, 41(10): 1632-1643. [蒲高忠, 王柯懿, 莫凌, 等, 2021. 中国喀斯特天坑演化及植被生态系统研究进展 [J]. 广西植物, 41(10): 1632-1643.]

SU YQ, TANG QM, MO FY, et al., 2017. Karst tiankengs as refugia for indigenous tree flora amidst a degraded landscape in southwestern China [J]. Sci Rep, 7: 4249.

VIOLLE C, NAVAS ML, VILE D, et al., 2007. Let the concept of trait be functional [J]. Oikos, 116(5): 882-892.

WEI YH, WANG ZX, LIANG WZ, et al., 2020. Response and adaptation of twig-leaf functional traits of *Populus euphratica* to groundwater gradients [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin 40(6): 1043-1051. [魏圆慧, 王志鑫, 梁文召, 等, 2020. 胡杨枝叶功能性状对地下水位梯度的响应与适应 [J]. 西北植物学报, 40(6): 1043-1051.]

XIE LH, HUANG QY, CAO HJ, et al., 2019. Leaf functional traits of *Acer mono* in Wudalianchi Volcano, China [J]. Biodivers Sci, 27(3): 56-66. [谢立红, 黄庆阳, 曹宏杰, 等, 2019. 五大连池火山色木槭叶功能性状特征 [J]. 生物多样性, 27(3): 56-66.]

YANG H, LUO YC, 2015. Responses of the functional traits in *Cleistogenes squarrosa* to nitrogen addition and drought [J]. Chin J Plant Ecol, 39(1): 32-42. [杨浩, 罗亚晨, 2015. 糙隐子草功能性状对氮添加和干旱的响应 [J]. 植物生态学报, 39(1): 32-42.]

YU YM, HUANG LJ, XUE YG, 2021. Characteristics of different plant communities in the Dashiwei Tiankeng group, Guangxi, China [J]. Chin J Plant Ecol, 45(1): 96-103. [于燕妹, 黄林娟, 薛跃规, 2021. 广西大石围天坑群不同植物群落的特征 [J]. 植物生态学报, 45(1): 96-103.]

YUAN DX, 2001. On the karst ecosystem [J]. Acta Geol Sin, 75(3): 336-338.

ZHANG J, ZHAO CZ, LI XP, et al., 2018. The relationship between the net photosynthetic rate and leaf area and thickness of *Phragmites australis* in the grass lake wetlands of Jiayuguan [J]. Acta Ecol Sin, 38(17): 6084-6091. [张晶, 赵成章, 李雪萍, 等, 2018. 嘉峪关草湖湿地芦苇净光合速率与叶面积和叶厚度的关系 [J]. 生态学报, 38(17): 6084-6091.]

ZHENG WJ, BAO WK, GU B, et al., 2007. Carbon concentration and its characteristics in terrestrial higher plants [J]. Chin J Ecol, 26(3): 307-313. [郑帷婕, 包维楷, 辜彬, 等, 2007. 陆生高等植物碳含量及其特点 [J]. 生态学杂志, 26(3): 307-313.]

ZHENG Y, WEN ZM, SONG G, et al., 2015. Adaptation strategies of different plant functional types and their composition along a vegetation restoration gradient in a forest-steppe zone in the Yanhe River catchment, Shaanxi, China [J]. Acta Ecol Sin, 35(17): 5834-5845. [郑颖, 温仲明, 宋光, 等, 2015. 延河流域森林草原区不同植物功能型适应策略及功能型物种数量随退耕年限的变化 [J]. 生态学报, 35(17): 5834-5845.]

ZHI XM, HE JW, WANG MY, et al., 2020. Effects of shading and soil types on growth and nutrient content of *Firmiana platanifolia* seedlings [J]. Chin J Ecol, 39(12): 3961-3970. [智西民, 何靖雯, 王梦颖, 等, 2020. 遮荫和土壤类型对青桐幼苗生长和养分含量的影响 [J]. 生态学杂志, 39(12): 3961-3970.]

ZHONG QL, LIU LB, XU X, et al., 2018. 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, 42(5): 562-572. [钟巧连, 刘立斌, 许鑫, 等, 2018. 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, 42(5): 562-572.]

ZHU XW, CHEN WH, 2006. Tiankengs in the karst of China [J]. Carsol Sin, 25(S1): 7-24. [朱学稳, 陈伟海, 2006. 中国的喀斯特天坑 [J]. 中国岩溶, 25(S1): 7-24.]

ZHU XW, ZHU DH, HUANG BJ, et al., 2003. A brief study on karst tiankeng [J]. Carsol Sin, 22(1): 51-65. [朱学稳, 朱德浩, 黄保健, 等, 2003. 喀斯特天坑略论 [J]. 中国岩溶, 22(1): 51-65.]

（责任编辑　蒋巧媛　邓斯丽）

广西植物 Guihaia Mar. 2023, 43(3): 504-514 http://www.guihaia-journal.com

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202108031

安小菲, 余林兰, 陈铭, 等, 2023. 广西天坑森林物种多样性与土壤酶活性和养分的关系 [J]. 广西植物, 43(3): 504-514.
AN XF, YU LL, CHEN M, et al., 2023. Relationships among species diversity and soil enzyme activities and nutrient contents in tiankeng forests, Guangxi [J]. Guihaia, 43(3): 504-514.

广西天坑森林物种多样性与土壤酶活性和养分的关系

安小菲[1,2,3], 余林兰[1,2,3], 陈 铭[1,2,3], 刘昕宇[1,2,3],
黄 贵[1,2,3], 黄林娟[1,2,3], 薛跃规[1,2,3*]

(1. 广西师范大学 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 广西漓江流域景观资源保育与可持续利用重点实验室, 广西 桂林 541006; 3. 广西师范大学 生命科学学院, 广西 桂林 541006)

摘 要: 为研究天坑负地形生境土壤酶活性、养分和木本植物多样性的分布特征和内在联系,该文以广西大石围天坑群天坑森林为研究区,基于天坑坑内—坑口—坑外群落多样性调查和土壤生境调查,采用相关性分析和冗余分析方法,探究木本植物物种多样性与土壤因子间的耦合关系。结果表明:(1)坑内木本植物有21种31属20科,坑口木本植物有91种58属58科,坑外木本植物有47种30属30科,天坑坑内Margalef指数和Patrick指数显著低于天坑坑口和坑外生境,沿天坑坑内—坑口—坑外生境变化,物种分布总体较为均匀,但物种数量增多。(2)天坑坑外土壤全氮含量显著高于坑内和坑口生境,坑内的土壤全镁、土壤全磷和土壤速效磷含量显著高于坑口和坑外生境,坑外的土壤碱性磷酸酶和土壤脲酶活性显著高于坑口和坑内生境,表明天坑坑内土壤磷含量较高,但土壤酶活性总体偏低。(3)物种多样性与土壤养分、土壤酶活性相关性强。综上表明,天坑生境对物种多样性、土壤酶活性及土壤养分含量的分布特征影响较大,土壤速效磷、土壤碱性磷酸酶、土壤含水量、土壤脲酶、土壤全镁和土壤全磷是影响天坑森林木本植物物种多样性的关键因子。该研究为喀斯特地区植物资源的保护与重建提供了理论基础。

关键词: 植物多样性, 土壤养分, 土壤酶活性, 天坑森林, 土壤磷含量

中图分类号: Q948.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2023)03-0504-11

Relationships among species diversity and soil enzyme activities and nutrient contents in tiankeng forests, Guangxi

AN Xiaofei[1,2,3], YU Linlan[1,2,3], CHEN Ming[1,2,3], LIU Xinyu[1,2,3],
HUANG Gui[1,2,3], HUANG Linjuan[1,2,3], XUE Yuegui[1,2,3*]

(1. *Key Laboratory of Ecology of Rare and Endangered Species and Environmental Protection* (*Guangxi Normal University*), *Ministry of Education*, Guilin 541006, Guangxi, China; 2. *Guangxi Key Laboratory of Landscape Resources Conservation and Sustainable Utilization in Lijiang River Basin*, Guilin 541006, Guangxi, China; 3. *College of Life Sciences*, *Guangxi Normal University*, Guilin 541006, Guangxi, China)

收稿日期: 2022-05-25

基金项目: 国家自然科学基金(31960047); 珍稀濒危动植物生态与环境保护教育部重点实验室研究基金(ERESEP2019Z04)。

第一作者: 安小菲(1996-),硕士研究生,主要研究方向为森林生态,(E-mail)anxiaofei2021@163.com。

*通信作者: 薛跃规,博士,教授,从事植物生态学、植物分类和区系学研究,(E-mail)xueyuegui@126.com。

Abstract: In order to study, the distribution characteristics and internal links of soil enzyme activities, nutrient content and woody plant diversity in negative topographic habitats of tiankeng, the tiankeng forests of the Dashiwei tiankeng group in Guangxi were selected as the object, and the relationship between species diversity and soil factors of woody plants was explored by correlation analysis and redundancy analysis methods, based on the community diversity survey and soil habitat survey along the inner area-top area-outer area of tiankeng. The results were as follows: (1) There were 21 species, 31 genera and 20 families of woody plants in the inside area of tiankeng, 91 species, 58 genera and 58 families of woody plants in the top area of tiankeng, and 47 species, 30 genera and 30 families of woody plants in the outside area of tiankeng. The Margalef index and Patrick index in the inside areas of tiankeng were significantly lower than those in the top and outside areas of tiankeng, indicating that the individuals of species increased, but the species distribution was steady. (2) The total soil nitrogen content in the outside areas of tiankeng was significantly higher than those in the top and outside areas of tiankeng. The soil total magnesium content, soil phosphorus content and soil available phosphorus content in the inside area of tiankeng were significantly higher than those in the top and outside area of tiankeng. The soil alkaline phosphatase content and soil urease activities in the outside area of tiankeng were significantly higher than those in the top and inside area of tiankeng. The soil phosphorus content in the tiankeng was higher, but the soil enzyme activities were lower. (3) The species diversity was strongly correlated with soil nutrients and soil enzyme activities. In conclusion, it can be seen that the habitats of the tiankeng have a great influence on the species diversity, soil enzyme activity and soil nutrient content distribution characteristics, and the soil available phosphorus content, soil alkaline phosphatase activity, soil moisture content, soil urease activity, soil total magnesium content and soil total phosphorus content are the key factors affecting the species diversity of woody plants in the tiankeng forest. The results provide a theoretical basis for the protection and reconstruction of plant resources in karst areas.

Key words: plant diversity, soil nutrients, soil enzyme activities, Tiankeng forest, soil phosphorus content

植物与土壤是生态系统的重要组成部分(郭曼等,2010),两者之间相互作用、相互影响,共同维持生态系统稳定(Zhang et al., 2018;廖全兰,2021)。土壤为植被的生长、发育、繁殖过程中提供大量的营养物质和水分,而植被生长反过来又影响土壤的结构和理化性质(关松荫,1986;由政,2016)。酶是森林土壤中一切生化代谢过程的主要催化剂,参与土壤物质氧化循环与生物转化的整个过程(陈光升等,2002),在一定程度上表征养分供应能力和植物对营养物质的吸收效果。如碱性磷酸酶、脲酶、蔗糖酶和过氧化氢酶与森林生态系统中土壤元素 C、N、P 的循环紧密相关(郑鸾和龙翠玲,2020)。受地形地貌、树种、温湿度、土壤等综合因素影响,土壤酶活性在不同的生境中的响应不同(张彧娜,2021)。目前,国内外已有对植物多样性与土壤酶活性和养分之间关系的研究,包括苔原(Iturrate-Garcia et al., 2016;张相昱,2021)、草地(Ljubicic et al., 2014)、高原森林(杨媛媛等,2017)、湿地(肖德荣等,2008)、丘陵(郭曼等,2010)、喀斯特石漠化区(刘子玥等,2021)、热带山地(De Carvalho et al., 2014)等,但对一些特殊负地形生境中的群落研究较少。因此,探讨天坑生境下植物群落与土壤养分、酶活性的关系对特殊生境森林生态系统的保护具有重要作用。

大石围天坑群天坑森林为天坑特殊负地形生境下所形成的森林,主要分布在我国西南地区,为亚热带森林中植被保存较为原始而完整的森林生态系统(林宇,2005;黄林娟等,2021)。天坑负地形生境地势陡峭、地形复杂,造就了天坑独特的地理环境和气候条件,使天坑物种经过长期的适应与进化,形成了独特的植物群落结构(Su et al., 2017;黄林娟等,2021)。虽然已有学者对喀斯特天坑的形态(朱学稳,2018)、形成与演化机制(朱学稳和陈伟海,2006;冯慧哲,2015)、动植物资源(曾小飚和苏仕林,2013;Huang et al., 2022)和微生物资源(Pu et al., 2019;江聪等,2019)、物种种间联结性(简小枚等,2018a、2018b;黄林娟等,2021)、叶功能性状(冯洁等,2021)等方面做了大量的研究工作,但是缺乏对天坑不同生境植被—土壤系统的综合研究。基于此,本文选取大石围天坑群天坑森林为研究对象,沿天坑坑内(天坑森林内部)—坑口(天坑森林边缘)—坑外(天坑周边

喀斯特森林)生境梯度开展物种多样性与土壤酶活性、养分的关系研究。主要探究以下几个科学问题:(1)沿天坑不同生境木本植物物种多样性、土壤酶活性和养分含量的分布特征有何差异;(2)木本植物物种多样性—土壤酶活性—土壤养分三者之间存有何内在关系;(3)影响天坑森林木本植物物种多样性的关键土壤因子是什么? 旨在从植物群落样方调查的基础上,综合分析天坑生境土壤质量与群落物种多样性的关系,为喀斯特生态脆弱地区植物资源的保护与重建提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

广西大石围天坑群(106°10′—106°51′ E、24°30′—25°03′ N)位于中国广西壮族自治区乐业县,桂西山原北部高峰深洼带(朱学稳等,2018)。该区域处于暖湿气流交汇处,气候温和湿润,雨热同期,为中亚热带温湿气候;水文条件优越、水利发达;地形地貌复杂,有岩溶地貌形成的石山、天坑、溶洞和岩溶峰丛等;海拔差异较大,土壤以石灰岩风化的石灰土为主(黄林娟等,2021)。大石围天坑群植物群落类型多样,包括常绿落叶阔叶混交林、暖性针叶林、落叶阔叶混交林、季雨林化常绿阔叶林等(林宇,2005;沈利娜等,2020)。天坑独特负地形生境多样,可分为天坑内部、天坑边缘生境和天坑外 3 种生境,各个生境特征表现如下。(1)天坑坑内:由天坑森林内部组成,位于天坑负地形内部下坡坡位,地形较为平坦,有成片土壤分布,岩石裂隙发育,水分条件好,光照条件适中,环境封闭,基本无人类活动干扰。(2)天坑坑口:由天坑森林边缘组成,位于天坑负地形顶部,坡体的上部,土壤浅薄且多分布于岩石裂缝处,水分条件差,光照条件好,环境开放,存在少量人类活动干扰,且是天坑内部森林与天坑外部周边喀斯特森林的一个群落交错区。(3)天坑坑外:由天坑外部地表喀斯特森林组成,位于天坑周边喀斯特石山下坡位,土壤浅薄呈不连续分布,水分条件好,光照条件适中,环境开放,受到人类干扰较大(冯慧喆,2015)。

1.2 植被调查

2020 年 7—11 月,在充分踏查了大石围天坑群及其周边喀斯特森林的基础上,在距大石围天坑 6 km 范围内选取 3 个植被完整、群落结构原始的天坑(由近到远依次为苏家天坑、神木天坑和大曹天坑)和 1 个天坑外部的喀斯特森林为研究区。大曹天坑和苏家天坑均属中型天坑,天坑形态为井筒型,深度范围为 92~167 m,口部面积为 2.37×10^4~2.99×10^4 m^2;神木天坑属大型天坑,天坑形态为井筒型,最大深度为 234 m,口部面积为 7.09×10^4 m^2;坑外喀斯特森林为苏家天坑附近的天然次生林,靠近农田,属于天坑外部的地表森林。并依据坑内、坑口和坑外 3 种生境,各设置 4 个大小为 20 m × 20 m 的标准样地,并将每个样地划分为 4 个 10 m × 10 m 的小样方进行木本植物每木检尺,测量并记录物种种名、胸径(基径/地径)、高度和盖度等,并记录海拔、经纬度、坡度、郁闭度、坡度等生境因子(表 1)。

1.3 土壤样品采集与测定

2020 年 7 月,以梅花五点法在每个样地中设置 5 个 2 m^2采样区,每个采样区中设置 3~5 个采样点,并结合土壤状况,选取地下 0~15 cm 处的土壤按比例混匀,带回实验室用以土壤指标测量。选取 20~30 g 鲜土过 2 mm(10 目)筛后测定土壤酶活性,剩余部分经自然风干,挑出落叶、细根、石头等,研磨过 0.125 mm(100 目)后用以土壤养分测定。土壤养分测定指标包括土壤 pH、土壤含水量(soil moisture content, SWC)、土壤有机质(soil organic matter, SOM)、土壤全氮(total nitrogen, TN)、土壤全磷(total phosphorus, TP)、土壤速效磷(available phosphorus, AP)、土壤速效钾(available potassium, AK)、土壤全钙(total calcium, TCa)、全镁(total magnesium, TMg),详细方法参考鲍士旦(2006)和王巧环等(2013)。土壤酶活性测定指标包括过氧化氢酶(catalase, CAT)活性、碱性磷酸酶(alkaline phosphatase, ALP)活性、脲酶(urease, URE)活性和蔗糖酶(saccharase, SAC)活性,详细测定方法参考关松荫(1986)和杨兰芳等(2011)。

1.4 物种多样性指数计算

本研究选取了 5 种常用的物种多样性指数,分别为 Patrick 丰富度指数(S)、Margalef 丰富度指数(M)、Simpson 多样性指数(D)、Shannon-Wiener 多样性指数(H)和 Pielou 均匀度指数(J),详细计算公式参考张金屯(2004)和 Keylock(2005)。

1.5 数据统计分析

数据的初步处理及物种多样性的计算均在 Excel

表 1　三种生境基本概况

Table 1　Basic information in three habitats

生境 Habitat	样地 Plot	取样点 Sampling location	经纬度 Latitude and longitude	海拔 Altitute (m)	坡度 Slope (°)	坡向 Aspect	郁闭度 Canopy density (%)	干扰程度 Interference level
坑内 Inside of tiankeng	Q1	大曹天坑 Dacao Tiankeng	106°30′49.35″ E、24°47′21.07″ N	1 150	45	S	70	轻度 Light
	Q2	大曹天坑 Dacao Tiankeng	106°30′49.24″ E、24°47′20.17″ N	1 145	40	WS	75	
	Q3	大曹天坑 Dacao Tiankeng	106°30′50.81″ E、24°47′21.02″ N	1 135	35	WS	79	
	Q4	大曹天坑 Dacao Tiankeng	106°30′50.89″ E、24°47′22.07″ N	1 130	43	S	76	
坑口 Top of tiankeng	Q5	苏家天坑 Sujia Tiankeng	106°27′23.67″ E、24°48′17.71″ N	1 368	25	E	75	轻度 Light
	Q6	苏家天坑 Sujia Tiankeng	106°27′25.16″ E、24°48′19.14″ N	1 366	22	E	80	
	Q7	神木天坑 Shenmu Tiankeng	106°27′59.77″ E、24°48′42.92″ N	1 296	37	EN	80	
	Q8	神木天坑 Shenmu Tiankeng	106°27′59.97″ E、24°48′42.62″ N	1 276	39	EN	60	
坑外 Outside of tiankeng	Q9	蓝靛瑶 Landianyao forest	106°27′22.64″ E、24°48′30.48″ N	1 322	31	S	72	中度 Middle
	Q10	蓝靛瑶 Landianyao forest	106°27′22.73″ E、24°48′31.31″ N	1 321	32	WS	75	
	Q11	蓝靛瑶 Landianyao forest	106°27′05.70″ E、24°48′05.79″ N	1 390	40	S	70	
	Q12	蓝靛瑶 Landianyao forest	106°27′05.32″ E、24°48′06.19″ N	1 391	41	S	60	

2020 中进行。在 SPSS 26.0 中，采用单因素分析结合最小显著性差异法（LSD）分析天坑 3 种生境木本植物物种多样性和土壤酶活性、养分的分布差异，并使用 Pearson 相关性分析物种多样性与土壤酶活性、养分的内在关系。在 R 4.0.0 中，使用“rdacca.hp”包实现冗余分析（redundancy analysis，RDA）及层次分割理论（Lai et al.，2022），并结合“MASS”包中的逐步回归分析，筛选出影响大石围天坑群木本植物物种多样性的主要土壤因子。所有图形均用 R 4.0.0 和 Origin 2021 进行绘制。

2　结果与分析

2.1 天坑不同生境下物种多样性特征

本研究所调查的样地共有木本植物 128 种 56 属 55 科，其中，天坑坑内有 21 种 31 属 20 科，天坑坑口有 91 种 58 属 58 科，天坑坑外有 47 种 30 属 30 科。由表 2 可知，沿 3 种生境下木本植物多样性表现为，坑内生境的 Margalef 指数和 Patrick 丰富度指数显著低于坑口和坑外生境（$P<0.05$），而 Simpson 多样性指数、Pielou 均匀度指数和 Shannon-Wiener 多样性指数在 3 种生境中差异均不显著（$P>0.05$），说明天坑不同生境生态因子发生改变，植物对环境生理生态变化的适应能力也会随之改变，从而制约整个植物群落的结构组成及垂直分布。沿着天坑坑内—坑口—坑外生境的变化，总体上物种分布较为均匀，但物种数量增多。

2.2 天坑不同生境下土壤养分和酶活性特征

不同生境土壤养分特征（表 3）表明，土壤全氮含量、土壤全磷含量、土壤速效磷含量和土壤全镁含量在三种生境中差异显著。不同生境土壤酶活性特征（图 1）表明，坑外生境土壤碱性磷酸酶和脲酶活性显著高于坑内生境，而与坑口生境差异

表 2 不同生境物种多样性指数

Table 2 Species diversity index of different habitats

指数 Index	坑内 Inside of tiankeng	坑口 Top of tiankeng	坑外 Outside of tiankeng
Pielou's 均匀度指数 Pielou's evenness index (*J*)	0.89± 0.21a	0.86± 0.02a	0.85± 0.01a
Simpson 多样性指数 Simpson diversity index (*D*)	0.78± 0.13a	0.91± 0.02a	0.92± 0.01a
Shannon-Wiener 多样性指数 Shannon-Wiener diversity index (*H*)	2.55± 0.51a	2.98± 0.12a	2.86± 0.07a
Margalef 丰富度指数 Margalef richness index (*M*)	3.51± 0.34b	6.33± 1.01a	5.36± 0.36a
Patrick 丰富度指数 Patrick richness index (*S*)	18.00± 2.45b	32.25± 3.10a	28.75± 1.71a

注：同列不同小写字母表示不同生境差异显著($P<0.05$)。下同。

Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant differences in different habitats ($P<0.05$). The same below.

表 3 不同生境土壤养分含量特征

Table 3 Characteristics of soil nutrient content in different habitats

指标 Index	坑内 Inside of tiankeng	坑口 Top of tiankeng	坑外 Outside of tiankeng
土壤有机质 SOM(g·kg^{-1})	225.10± 9.50a	126.22± 1.84a	269.22± 11.68a
pH 值 pH value	6.80± 0.51a	7.02± 0.11a	6.75± 0.22a
土壤含水量 SWC(%)	0.24± 0.02a	0.28± 0.07a	0.25± 0.11a
全氮 TN(g·kg^{-1})	1.10± 0.52b	0.91± 0.39b	3.63± 1.46a
全钙 TCa(g·kg^{-1})	5.35± 6.35a	3.91± 1.39a	3.89± 1.55a
全镁 TMg(g·kg^{-1})	4.59± 0.31a	3.20± 0.49b	3.34± 0.14b
全磷 TP(g·kg^{-1})	1.72± 0.38a	0.79± 0.25b	1.02± 0.28b
速效磷 AP(mg·kg^{-1})	11.1± 0.11a	3.11± 0.19c	7.90± 0.05b
速效钾 AK(mg·kg^{-1})	182.86± 34.24a	197.20± 7.34a	171.46± 28.24a

不显著。综上表明，土壤养分含量和土壤酶活性受生境差异影响较大，尽管本研究样地群落多为地带性常绿阔叶物种，但在坑口和坑外生境分布有较多的落叶植物，因而植被类型分布不均匀，使土壤养分含量和土壤酶活性的空间变异较大。整体而言，天坑坑内生境土壤磷含量较高，但土壤酶活性较低。

2.3 土壤酶活性与土壤养分的关系

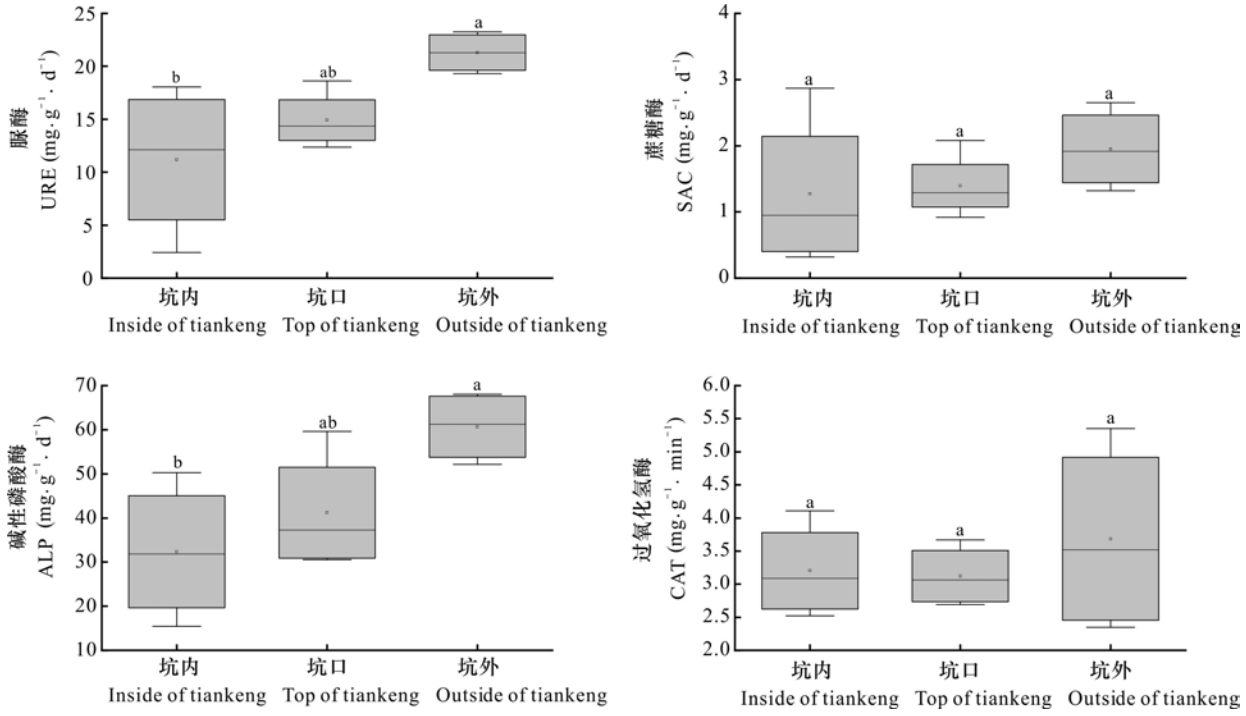
Pearson 相关性分析结果(表 4)表明，土壤养分和土壤酶活性存在显著相关性。其中，土壤过氧化氢酶活性与土壤含水量呈极显著负相关，脲酶和碱性磷酸酶与土壤全氮呈显著正相关，土壤脲酶与全镁达到显著负相关，土壤脲酶和碱性磷酸酶与全磷呈显著负相关关系，表明大石围天坑群复杂多样的生境会抑制土壤酶对土壤养分的分解，使得该地区土壤养分和土壤酶活性间相关性与其他地区不同，具有明显的空间异质性。

2.4 物种多样性与土壤养分和酶活性的关系

RDA 分析结果(图 2)显示，物种多样性与土壤养分、酶活性相关性强。物种多样性指数与土壤因子在前两轴的解释率分别为 99.61% 和 0.28%。Pielou 均匀度指数与土壤有机质、过氧化氢酶、速效磷和全镁呈正相关，与土壤全钙呈负相关；Margalef 丰富度指数、Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 多样性指数、Patrick 丰富度指数与土壤蔗糖酶、pH、含水量、脲酶、碱性磷酸酶呈正相关，而 Shannon-Wiener 多样性指数与全氮呈显著负相关；Simpson 多样性指数与土壤全氮、碱性磷酸酶呈正相关。

回归模型结果(图 3)表明，土壤养分、土壤酶活对大石围天坑群木本植物群落多样性的解释程度从大到小依次为速效磷>碱性磷酸酶>含水量>脲酶>全镁>全钙>过氧化氢酶、蔗糖酶>pH>全氮>有机质，其中速效磷、碱性磷酸酶分别解释了 75.5%、10.5% 的变化，是影响物种多样性的关键因子。这表明土壤养分对群落物种多样性的贡献率较大，而土壤酶活性对植物物种多样性贡献率较小。

逐步回归分析结果(表 5)表明，物种多样性指数与土壤养分、土壤酶活性之间存在显著和极显著回归关系。Patrick 丰富度指数受到多因子的影响，随速效磷、碱性磷酸酶、含水量的增加且脲酶减少多样性指数增大；Margalef 丰富度指数随速效磷、全镁的增加而减小；Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 多样性指数均随全镁、全磷的增加而减小。由此可见，速效磷、碱性磷酸酶、含水量、脲酶、全镁、全磷是影响喀斯特天坑群落物种多样性



不同小写字母表示不同生境差异显著（$P<0.05$）。

Different lowercase letters indicate significant differences in different habitats ($P<0.05$).

图 1　不同生境土壤酶活性特征

Fig. 1　Characteristics of soil enzyme activity in different habitats

表 4　土壤养分和土壤酶活性的 Pearson 相关系数

Table 4　Pearson correlation coefficient between soil nutrient contents and soil enzyme activities

指标 Index	脲酶 URE	蔗糖酶 SAC	碱性磷酸酶 ALP	过氧化氢酶 CAT
有机质 SOM	0.283	0.037	0.223	−0.244
pH 值 pH	0.191	0.196	0.027	−0.166
含水量 SWC	−0.279	−0.405	−0.433	−0.809**
全氮 TN	0.613*	0.273	0.578*	−0.009
全钙 TCa	0.238	0.507	0.207	0.179
全镁 TMg	−0.599*	−0.362	−0.487	−0.151
全磷 TP	−0.642*	−0.550	−0.658*	−0.455
速效磷 AP	−0.065	0.080	0.014	0.153
速效钾 AK	−0.079	0.050	−0.183	−0.398

注：*表示显著相关（$P<0.05$），**表示极显著相关（$P<0.01$）。

Note：* indicates significant correlation ($P<0.05$), ** indicates extremely significant correlation ($P<0.01$).

表 5　天坑森林群落物种多样性与土壤因子的逐步回归分析

Table 5　Stepwise regression analysis between community species diversity and soil factors in tiankeng

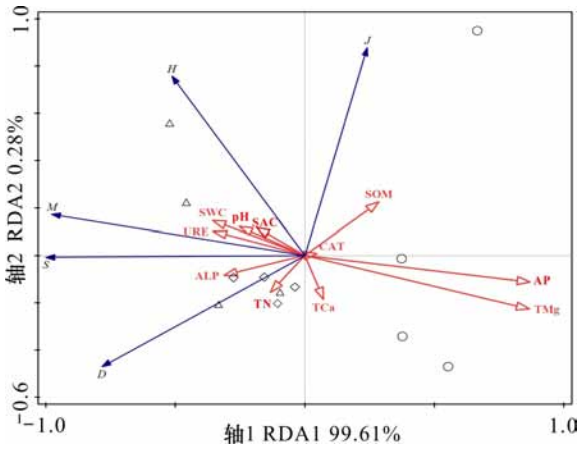
逐步回归方程 Stepwise regression equation	决定系数 Determination coefficient	F 值 F value	显著性 Significance
$S=18.546-14.878SAP+0.529ALP+40.460SWC-0.976URE$	0.936	41.195	$P<0.01$
$M=9.726-2.050SAP-0.849TMg$	0.861	35.146	$P<0.01$
$H=3.943-0.308TMg$	0.386	7.927	$P<0.05$
$D=1.021-0.128STP$	0.352	6.963	$P<0.05$

的最佳土壤变量，是驱动喀斯特天坑群落物种多样性变化的关键因子。

3　讨论

3.1 天坑不同生境木本植物物种多样性指数、土壤酶活性及养分的差异

中度干扰假说表明，局部区域物种多样性在中等强度干扰下最高（Markus et al.，2018），本研



J. 均匀度指数; ***H***. 多样性指数; ***M***. 丰富度指数; ***S***. 丰富度指数; ***D***. 多样性指数; **SOM**. 土壤有机质; **CAT**. 过氧化氢酶; **AP**. 速效磷; **TMg**. 全镁; **TCa**. 全钙; **TN**. 全氮; **ALP**. 碱性磷酸酶; **URE**. 脲酶; **SWC**. 土壤含水量; **pH**. pH 值; **SAC**. 蔗糖酶; ○. 坑内; △. 坑口; ◇. 坑外。
J. Pielou's index; ***H***. Shannon-Wiener index; ***M***. Margalef index; ***S***. Patrick index; ***D***. Simpson index; **SOM**. Soil organic matter; **CAT**. Catalase; **AP**. Available phosphorus; **TMg**. Total magnesium; **TCa**. Total calcium; **TN**. Total nitrogen; **ALP**. Alkaline phosphatase; **URE**. Urease; **SWC**. Soil moisture content; **pH**. pH value; **SAC**. Sucrase; ○. Inside area; △. Top area; ◇. Outside area.

图 2 物种多样性与土壤因子的 RDA 分析

FIG. 2 RDA analysis of species diversity and soil factors

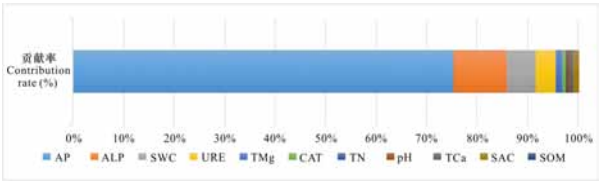


图 3 土壤因子对喀斯特天坑群落物种多样性的贡献率

Fig. 3 Contribution rate of soil factors on community species diversity of karst tiankeng

究结果表明,沿着天坑坑内—坑口—坑外生境的变化,坑外和坑口木本植物 Margalef 丰富度指数和 Patrick 丰富度指数均显著高于坑内生境,符合中度干扰假说。原因是坑内生境位于负地形内部,四周险峻的崖壁基本隔绝了人为干扰,坑口生境与坑外生境相连,存在少量的人类活动,且坑外生境经常伴随着人类耕种、放牧等中度干扰(范蓓蓓,2014;冯慧喆,2015;朱学稳等,2018),从而导致物种数量的增多。木本植物 Simpson 多样性指数、Pielou 均匀度指数和 Shannon-Wiener 多样性指数在天坑 3 种生境中差异不显著,表明天坑内外生境中植物群落可能存在不同的功能群落,因为不同的功能群落在天坑森林水平结构上的圈层分布可以增强群落的稳定,促进物种之间的交流(黄林娟等,2021)。沿着天坑坑内—坑口—坑外生境的变化,物种分布总体上较为均匀,但物种数量增多。

土壤中的酶是表征土壤肥厚或贫瘠的关键活性指标,易受生境水热条件、土壤生物、树种等多因素的影响,从而使土壤中酶活性大小也随生境变化而产生差异(符裕红等,2012)。本研究中土壤脲酶、碱性磷酸酶、蔗糖酶活性在天坑 3 种不同生境中的变化与木本植物多样性的变化趋势相似,表现为坑内生境土壤脲酶、碱性磷酸酶显著低于坑外生境,因为土壤酶活性可以直接或间接地影响植物对养分的吸收(严思维等,2016;廖全兰,2021)。坑外生境土壤脲酶活性显著高于坑内和坑口生境,与坑外生境土壤全氮的含量也显著高于坑口和坑内生境结果一致,因为土壤供氮水平可以直接决定土壤脲酶活性(申佳艳等,2018)。坑外生境碱性磷酸酶活性显著高于坑内生境,因为碱性磷酸酶与土壤全氮含量显著正相关,这与坑外土壤全氮含量最高的结果一致。土壤蔗糖酶活性和过氧化氢酶活性在 3 种生境之间的差异性不显著,可能是因为坑内生境属于负地形、小生境复杂多样、森林郁闭度较高(沈利娜等,2020),坑口生境光照辐射范围广,水分蒸发大,坑外生境与坑口生境相连,土层较薄且分布不集中,不同因素对酶的综合作用,致使土壤蔗糖酶和过氧化氢酶活性在 3 种生境间的差异不显著。

土壤养分状况是植物的生长发育的直接影响因素(薛飞等,2020)。本研究发现天坑坑内生境土壤全磷含量、土壤速效磷含量和土壤全镁含量显著高于坑口、坑外生境,其主要与天坑负地形有关。一方面,天坑负地形土壤汇集效应强(江聪等,2019),为天坑内部积累了大量的养分,而坑口和坑外生境坡度大,土壤流失进入农田、天坑等地势低洼处的速度快,从而引起养分含量低(范蓓蓓,2014)。另一方面,坑内丰富的水热条件促进了土壤的养分循环过程,而坑外受水分胁迫,直接影响植物对土壤养分的归还(郑生猛,2016;廖全兰等,2020)。土壤全氮含量为坑外生境显著高于坑口、坑内,这是因为坑外位于喀斯特石山下坡

位，环境开放，干扰较多，促进了凋落物的分解和土壤氮的矿化过程。土壤速效钾含量表现为坑口>坑内>坑外，土壤速效钾能促进植物进行光合作用（刘玉祯，2020），增强植物的抗胁迫性，这与坑口植物抗干扰能力强特征相一致（黄林娟等，2021）。土壤全钙含量在天坑三种生境差异均不显著，因为喀斯特地区土壤钙含量普遍较高，钙离子（CA^{2+}）极易与土壤中的有机质络合而成不易分解的化合物，致使养分的释放量也减少（王琪等，2022）。综上表明，不同生境下土壤养分、酶活性和物种多样性的分布差异较大，天坑坑内生境资源较为丰富，但物种种类较少；而坑口和坑外生境受人类干扰较大，环境受到一定的胁迫，但物种数量较多。

3.2 物种多样性指数-土壤养分-土壤酶活性之间的相关性

喀斯特天坑土壤发育于碳酸盐岩石，经过长期的岩溶、冲刷作用，森林土壤酶活性和土壤养分之间存在复杂的内在联系。本研究结果中土壤脲酶与土壤全氮呈显著正相关，而与土壤全镁和全磷呈显著负相关，土壤碱性磷酸酶与土壤全氮呈显著正相关，与土壤全磷呈显著负相关，说明在酶活性参与养分循环过程中，土壤氮素能适应生境条件异质而正向释放氮元素，相反，土壤磷素释放量受到生境条件制约。因为土壤全氮含量可间接影响土壤中微生物产生的酶数量（罗攀等，2017），土壤磷素的有效来源只有通过土壤有机质的氧化分解，而有机质又是通过地上枯落物循环分解所获得（李海云等，2018），因此，天坑不同生境凋落物的储量、分解效率及土壤有机质含量会影响土壤磷素的释放量，进而影响土壤酶活性。过氧化氢酶与含水量之间存在极显著负相关性，这是因为过高的土壤含水量在一定程度上会抑制过氧化氢酶活性，影响土壤呼吸和土壤微生物数量（申佳艳等，2018）。土壤养分有机质、全钙、速效磷和速效钾与土壤酶之间相关性不显著，可能是因为天坑森林内部土壤中大量的养分来源于坑外森林，而通过坑内土壤酶释放的养分较少。坑内负地形结构有利于土壤的汇集，这大大促进了坑外土壤养分在坑内生境的累积，同时，天坑植被多样、地形复杂也会影响土壤酶对土壤养分的分解。

土壤养分、微生物的活性和土壤酶活性之间相互作用，共同影响群落物种的结构和组成（廖全兰，2021）。本研究结果表明，土壤养分（速效磷的解释率高达 75.5%）对群落物种多样性的贡献率最大，而土壤酶活性（碱性磷酸酶解释率为 10.5%）对植物物种多样性贡献率较小，此结果与宁盼等（2021）的研究结果一致。天坑森林地形复杂、土壤肥厚，是天坑生态系统生物多样性丰富的原因之一（于燕妹等，2021），植物群落物种组成受不同生境条件限制，对环境生理生态变化的适应能力也会随之改变，从而制约整个植物群落的结构组成及垂直分布，使地面的枯落物组成、分解效率等产生差异，影响土壤养分和酶的分布（郑鸾和龙翠玲，2020）。Simpson 多样性指数和 Margalef 丰富度指数与土壤速效磷呈负相关，这是由于物种多样性不仅受土壤养分的影响，还受到天坑环境的开放程度有关。开放的环境促进了物种的进化，而封闭的环境加速了物种的灭绝（郑淑华等，2011）。坑外生境和坑口生境相连，环境开放，增加了物种丰富度；而坑内物种养分含量高，但受到天坑面积、地形、土壤分布、生物活动等其他综合因素的影响，可被利用的土壤养分速效磷与植物 Patrick 丰富度指数多样性呈负相关。

物种多样性与土壤酶活性总体表现为相关性较弱，其原因可能与酶自身特性有关。天坑森林地区坑内生境相比坑口和坑外生境物种相对原始、异质性强，影响土壤酶活性强度（Pu et al.，2019）。天坑坑内生境森林多为常绿落叶阔叶混交林，常绿树种相对较多，而常绿物种的凋落物分解较缓慢，微生物活动小，酶活性低（刘微，2014）。这主要是因为影响天坑森林物种多样性的因素有很多，如天坑特殊负地形、土壤养分、酶活性、群落组成、土壤环境及人为干扰等，不同的因素对物种多样性的作用形式也不同。在西南喀斯特地区中，天坑森林位于一个特殊的巨大负地形中，随着天坑内部土壤有机质、氮、磷含量的增加，植物群落的物种多样性随着土壤肥沃程度的增加而增加，而酶活性极易受空间异质性、水热条件等的综合影响（田静，2019），不同生境中随植被演替、群落结构调整，土壤酶活性均具有不同的响应形式。因此，未来在研究物种多样性和土壤酶活性、土壤养分的关系时，应针对具体的自然环境状况选取对生境具有指示作用的酶，并结合地形结构、群落结构等，以便更有针对性地研究植被与土壤之间的关系。

4 结论

(1)沿天坑坑内—坑口—坑外生境,物种分布总体上较为均匀,而物种数量增多;(2)天坑坑内生境土壤中的全磷和速效磷含量较高,而碱性磷酸酶和脲酶活性较低;(3)木本植物物种多样性与土壤养分、土壤酶活性相关性强,土壤中的速效磷、碱性磷酸酶、含水量、脲酶、全镁、全磷是影响喀斯特天坑群落物种多样性的关键因子。

致谢 感谢中国乐业-凤山世界地质公园管理处的工作人员对野外调查工作给予的支持。

参考文献:

BAO SD, 2006. Soil agricultural chemistry analysis [M]. Beijing: Higher Education Press. [鲍士旦, 2006. 土壤农化分析 [M]. 北京: 高等教育出版社.]

CHEN GS, ZHONG ZC, QI DH, 2002. Relationship between soil enzymatic activity and fertility of the evergreen broad-leaved forest in the Jinyun Mountain [J]. J Sichuan Norm Univ, 23(1): 19-23. [陈光升, 钟章成, 齐代华, 2002. 缙云山常绿阔叶林土壤酶活性与土壤肥力的关系 [J]. 四川师范学院学报, 23(1): 19-23.]

DE CARVALHO F, GODOY EL, LISBOA FJG, et al., 2014. Relationship between physical and chemical soil attributes and plant species diversity in tropical mountain ecosystems from Brazil [J]. J Mt Sci, 11(4): 875-883.

FAN BB, 2014. The study on characteristics and succession of karst Tiankeng community in Dashiwei, Guangxi [D]. Guilin: Guangxi Normal University. [范蓓蓓, 2014. 广西大石围天坑群天坑植物群落特征及演替研究 [D]. 桂林: 广西师范大学.]

FENG HZ, 2015. The study on origion and evolution of karst Tiankeng flora in Dashiwei, Guangxi [D]. Guilin: Guangxi Normal University. [冯慧喆, 2015. 广西大石围天坑群植物区系的起源和演化研究 [D]. 桂林: 广西师范大学.]

FENG J, JIANG C, SHUI W, et al., 2021. Functional traits of fagaceae plants in shady and sunny slopes in karst degraded Tiankeng [J]. Chin J Appl Ecol, 32(7): 2301-2308. [冯洁, 江聪, 税伟, 等, 2021. 喀斯特退化天坑阴坡阳坡壳斗科植物的功能性状特征 [J]. 应用生态学报, 32(7): 2301-2308.]

FU YH, HUANG ZS, YU LF, 2012. Soil enzyme activities in the type of root underground habitat typical of karst areas [J]. Acta Soda Sin, 49(6): 1202-1209. [符裕红, 黄宗胜, 喻理飞, 2012. 岩溶区典型根系地下生境类型中土壤酶活性研究 [J]. 土壤学报, 49(6): 1202-1209.]

GUAN SY, 1986. Soil enzymes and their research methods [M]. Beijing: Agricultural Press. [关松荫, 1986. 土壤酶及其研究法 [M]. 北京: 农业出版社.]

GUO M, ZHENG FL, WEN X, et al., 2010. Variation of vegetation diversity and its relationship with soil nutrient and enzyme activity in lands of different abandoned years in the Loess hilly-gully region [J]. Acta Soda Sin, 47(5): 979-986. [郭曼, 郑粉莉, 文祥, 等, 2010. 黄土丘陵区不同退耕年限植被多样性变化及其与土壤养分和酶活性的关系 [J]. 土壤学报, 47(5): 979-986.]

HUANG LJ, YU YM, AN XF, et al., 2021. Interspecific association of main woody plants in tiankeng forests of Dashiwei Tiankeng group, Guangxi [J]. Guihaia, 41(5): 695-706. [黄林娟, 于燕妹, 安小菲, 等, 2021. 广西大石围天坑群天坑森林主要木本植物种间关联性研究 [J]. 广西植物, 41(5): 695-706.]

HUANG LJ, YANG H, AN XF, et al., 2022. Species adundance distribution pattern between tiankeng forests and non-tiankeng forests [J]. Diversity, 12(2): 64-76.

ITURRATE-GARCIA M, O'BRIEN MJ, KHITUN O, et al., 2016. Interactive effects between plant functional types and soil factors on tundra species diversity and community composition [J]. Ecol Evol, 6(22): 8126-8137.

JIAN XM, SHUI W, CHEN YP, et al., 2018a. Interspecific relationships of dominant species in the grassland community of moderately degraded tiankeng of Yunnan, China [J]. Chin J Appl Ecol, 29(2): 492-500. [简小枚, 税伟, 陈毅萍, 等, 2018a. 云南中度退化的喀斯特天坑草地植物群落优势种种间关系 [J]. 应用生态学报, 29(2): 492-500.]

JIAN XM, SHUI W, WANG YN, et al., 2018b. Species diversity and stability of grassland plant community in heavily-degraded karst tiankeng: a case of Zhanyi tiankeng in Yunnan, China [J]. Acta Ecol Sin, 38(13): 4704-4714. [简小枚, 税伟, 王亚楠, 等, 2018b. 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, 38(13): 4704-4714.]

JIANG C, SHUI W, JIAN XM, et al., 2019. Soil microorganism distribution characteristics of talus slope of negative topography in degraded karst tiankeng in southwestern China [J]. Acta Ecol Sin, 39(15): 5642-5652. [江聪, 税伟, 简小枚, 等, 2019. 西南喀斯特退化天坑负地形倒石坡的土壤微生物分布特征 [J]. 生态学报, 39(15): 5642-5652.]

KEYLOCK CJ, 2005. Simpson diversity and the Shannon-Wiener index as special cases of a generalized entropy [J]. Oikos, 109(1): 203-207.

LI HY, ZHANG JG, YAO T, et al., 2018. Soil nutrients, enzyme activities and ecological stoichiometric characteristics in degraded alpine grasslands [J]. J Soil Water Conserv, 32(5): 287-295. [李海云, 张建贵, 姚拓, 等, 2018. 退化高寒草地土壤养分、酶活性及生态化学计量特征 [J]. 水土保持学报, 32(5): 287-295.]

LIAO QL, 2021. Study on soil enzymes and influencing factors in karst forests of different terrains in Maolan [D]. Guiyang: Guizhou Normal Univ. [廖全兰, 2021. 茂兰不同地形喀斯特森林土壤酶及影响因素研究 [D]. 贵阳: 贵州师范大学.]

LIAO QL, LONG Cl, XUE F, et al., 2020. Soil enzyme activity and nutrient characteristics of different topography in Maolan karst forest [J]. J For Environ, 40(2): 164-170. [廖全兰, 龙翠玲, 薛飞, 等, 2020. 茂兰喀斯特森林不同地形土壤酶活性及养分特征 [J]. 森林与环境学报, 40(2): 164-170.]

LAI JS, ZOU Y, ZHANG JL, 2022. Generalizing hierarchical and variation partitioning in multiple regression and canonical analyses using the rdacca. hp r package [J]. Methods Ecol Evol, 13(4): 782-788.

LJUBICIC I, BRITVEC M, JELASKA SD, et al., 2014. Plant diversity and chemical soil composition of rocky pastures in relation to the sheep grazing intensity on the northern Adriatic islands [J]. Acta Bot Croat, 73(2): 419-435.

LUO P, CHEN H, XIAO KC, et al., 2017. Effects of topography, tree species and soil properties on soil enzyme activity in karst regions [J]. Chin J Environ Sci, 38(6): 2577-2585. [罗攀, 陈浩, 肖孔操, 等, 2017. 地形、树种和土壤属性对喀斯特山区土壤胞外酶活性的影响 [J]. 环境科学, 38(6): 2577-2585.]

LIN Y, 2005. Species diversity of karst tiankeng forest in Dashiwei Tiankeng, Guangxi [D]. Guilin: Guangxi Normal University. [林宇, 2005. 广西大石围天坑群天坑森林物种多样性研究 [D]. 桂林: 广西师范大学.]

LIU W, 2014. Leaf N, P stoichiometry and allocation of main deciduous and evergreen tree species in Tiantong national forest park, Zhejiang Province, China [D]. Shanghai: East China Normal University. [刘微, 2014. 天童主要落叶和常绿树种叶片 N、P 化学计量学及分配特征研究 [D]. 上海: 华东师范大学.]

LIU YZ, 2020. Response of shrub patches characteristics of dominant shrubs to enclosure on Eastern Qilian Mountain [D]. Lanzhou: Gansu Agr University. [刘玉祯, 2020. 祁连山东段优势灌丛斑块特征对围封的响应 [D]. 兰州: 甘肃农业大学.]

LIU ZY, WANG YC, LUO PZ, et al., 2021. Coupling relationships between plant diversity and soil characteristics in rocky desertification areas of Western Hunan [J]. J For Environ, 41(5): 471-477. [刘子玥, 王祎宸, 骆丕昭, 等, 2021. 湘西石漠化地区植物多样性与土壤因子的耦合关系 [J]. 森林与环境学报, 41(5): 471-477.]

MARKUS D, JAN S, MARTIN E, et al., 2018. Decreased wheat grain yield stimulation by free air CO_2 enrichment under N deficiency is strongly related to decreased radiation use efficiency enhancement [J]. Eur J Agron, 101: 38-48.

NING P, HOU XW, HU YY, et al., 2021. Relationship between species diversity of *Juniperus tibetica* community and soil factors in Qinghai Province [J]. Acta Bot Boreal - Occident Sin, 41(11):1924-1931. [宁盼, 侯晓巍, 胡云云, 等, 2021. 青海省大果圆柏群落物种多样性与土壤因子的关系[J]. 西北植物学报, 41(11): 1924-1931.]

PU GZ, LV YN, DONG LN, et al., 2019. Profiling the bacterial diversity in a typical karst tiankeng of China [J]. Biomolecules, 9(5): 187.

SU YQ, TANG QM, MO FY, et al., 2017. Karst Tiankengs as refugia for indigenous tree flora amidst a degraded landscape in southwestern China [J]. Sci Rep, 7(1): 4249.

SHEN JY, LI XY, YUAN Y, et al., 2018. Response of soil enzymes to different elevations and aspects in Naban Basin Nature Reserve [J]. J Soil Water Conserv, 25(1): 111-119. [申佳艳, 李小英, 袁勇, 等, 2018. 纳板河自然保护区土壤酶对不同海拔、坡向的响应 [J]. 水土保持研究, 25(1): 111-119.]

SHEN LN, HOU MF, XU WB, et al., 2020. Research on flora of seed plants in Dashiwei karst Tiankeng Group of Leye, Guangxi [J]. Guihaia, 40(6): 751-764. [沈利娜, 侯满福, 许为斌, 等, 2020. 广西乐业大石围天坑群种子植物区系研究 [J]. 广西植物, 40(6): 751-764.]

TIAN J, 2019. Spatial-temporal distribution and influencing factors of soil enzyme activity in the typical karst fragile ecosystems [D]. Guiyang: Guizhou Normal University. [田静, 2019. 典型喀斯特脆弱生态系统土壤酶活性时空分布特征及其影响因素研究 [D]. 贵阳: 贵州师范大学.]

WANG QH, REN YF, MENG L, et al., 2013. Simultaneous determination of total nitrogen and organic carbon in soil with an elemental analyzer [J]. Anal Lab, 32(10): 41-45. [王巧环, 任玉芬, 孟龄, 等, 2013. 元素分析仪同时测定土壤中全氮和有机碳 [J]. 分析试验室, 32(10): 41-45.]

WANG Q, RONG L, WANG MJ, et al., 2022. Response of leaf functional traits of woody plants to degraded karst soil In Central Guizhou [J]. Earth Environ, 50(5): 639-647. [王琪, 容丽, 王梦洁, 等, 2022. 黔中木本植物叶功能性状对退化喀斯特土壤特性的响应 [J]. 地球与环境, 50(5): 639-647.]

XIAO DR, TIAN K, ZHANG LQ, 2008. Relationship between plant diversity and soil fertility in Napahai wetland of Northwestern Yunnan Plateau [J]. Acta Ecol Sin, 28(7):

3116-3124. [肖德荣, 田昆, 张利权, 2008. 滇西北高原纳帕海湿地植物多样性与土壤肥力的关系 [J]. 生态学报, 28(7): 3116-3124.]

XUE F, LONG Cl, LIAO QL, et al., 2020. An analysis of litter, soil, stoichiometry, and soil enzymes in karst forest [J]. J For Environ, 40(5): 449-458. [薛飞, 龙翠玲, 廖全兰, 等, 2020. 喀斯特森林凋落物对土壤养分及土壤酶的影响 [J]. 森林与环境学报, 40(5): 449-458.]

YAN SW, DU K, CHEN AM, et al., 2016. The effects of vegetation type on soil nutrients and enzymes in Jiangjia Gulley with frequent debris flow [J]. J Appl Environ Biol, 22(1): 49-57. [严思维, 杜锟, 陈爱民, 等, 2016. 蒋家沟泥石流频发区不同植被类型与土壤养分及酶的关系 [J]. 应用与环境生物学报, 22(1): 49-57.]

YANG LF, ZENG Q, LI HB, et al., 2011. Measurement of catalase activity in soil by ultraviolet spectrophotometry [J]. Chin J Soil Sci, 42(1): 207-210. [杨兰芳, 曾巧, 李海波, 等, 2011. 紫外分光光度法测定土壤过氧化氢酶活性 [J]. 土壤通报, 42(1): 207-210.]

YANG YY, CHEN QB, LI JQ, et al., 2017. Vegetation diversity and soil biological fertility of *Pinus armandii* in Central Yunnan Plateau, China [J]. Soils, 49(1): 90-96. [杨媛媛, 陈奇伯, 黎建强, 等, 2017. 滇中高原华山松植物多样性与土壤生物肥力特征 [J]. 土壤, 49(1): 90-96.]

YOU Z, 2016. Changes of plant community characteristics at different succession stage and its influence on soil properties in abandoned cropland [D]. Xianyang: Northwest A & F University. [由政, 2016. 退耕地不同演替阶段植物群落特征及其对土壤性质的影响 [D]. 咸阳: 西北农林科技大学.]

YU YM, HUANG LJ, XUE YG, 2021. Characteristics of different plant communities in the Dashiwei Tiankeng Group, Guangxi, China [J]. J Plant Ecol, 45(1): 96-103. [于燕妹, 黄林娟, 薛跃规, 2021. 广西大石围天坑群不同植物群落的特征 [J]. 植物生态学报, 45(1): 96-103.]

ZENG XB, SU SL, 2013. Survey of amphibian resources in Dashiwei tiankeng group scenic tourism area, Guangxi [J]. Jiangsu Agric Sci, 41(3): 348-350. [曾小飚, 苏仕林, 2013. 广西大石围天坑群风景旅游区两栖动物资源调查 [J]. 江苏农业科学, 41(3): 348-350.]

ZHANG JT, 2004. Quantitative ecology [M]. Beijing: Sci Press. [张金屯, 2004. 数量生态学 [M]. 北京: 科学出版社.]

ZHANG W, QIAO WJ, GAO DX, et al., 2018. Relationship between soil nutrient properties and biological activities along a restoration chrono sequence of *Pinus tabulaeformis* plantation forests in the Ziwuling Mountains, China [J]. catena, 161: 85-95.

ZHANG XY, 2021. Effects of disturbance on aboveground vegetation diversity and soil in tundra zone of Changbai Mountain [D]. Changchun: Jilin University. [张相昱, 2021. 人为干扰对长白山苔原带地上植物多样性和土壤的影响研究 [D]. 长春: 吉林大学.]

ZHANG YN, 2021. Effects of different vegetation restoration models on plants, soil and microorganisms in the Mashan karst area [D]. Nanning: Guangxi University. [张彧娜, 2021. 马山岩溶区不同植被修复模式对植物、土壤及微生物的影响 [D]. 南宁: 广西大学.]

ZHENG SH, WANG K, YANG SL, et al., 2011. The concept of land island and its basic theory [J]. Inn Mongol Grassl Ind, 23(1): 1-8. [郑淑华, 王堃, 杨胜利, 等, 2011. 陆岛的概念及其基本理论 [J]. 内蒙古草业, 23(1): 1-8.]

ZHENG L, LONG CL, 2020. Differences of plant diversity and soil physicochemical properties in Maolan karst forest under different topographic conditions [J]. Guihaia, 40(6): 792-801. [郑鸾, 龙翠玲, 2020. 茂兰喀斯特森林不同地形植物多样性与土壤理化特征研究 [J]. 广西植物, 40(6): 792-801.]

ZHENG SM, 2016. The distribution pattern of dominant shrub species in a typical karst area and the environment interpretation [D]. Guilin: Guangxi Normal University. [郑生猛, 2016. 典型喀斯特灌丛优势种分布格局及环境解释 [D]. 桂林: 广西师范大学.]

ZHU XW, CHEN WH, 2006. Tiankeng in the karst of China [J]. Carsol Sin, 25(8): 7-24. [朱学稳, 陈伟海, 2006. 中国的喀斯特天坑 [J]. 中国岩溶, 25(8): 7-24.]

ZHU XW, ZHANG YH, CHEN WH, et al., 2018. Leye Tiankeng [M]. Nanning: Guangxi Science Technology Press. [朱学稳, 张远海, 陈伟海, 等, 2018. 乐业天坑 [M]. 南宁: 广西科学技术出版社.]

(责任编辑 李 莉 王登惠)

广西植物 Guihaia Mar. 2023, 43(3): 515-526 http://www.guihaia-journal.com

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202205043

杨一山, 唐健民, 孙菲菲, 等, 2023. 蒜头果不同部位的营养成分分析 [J]. 广西植物, 43(3): 515-526.

YANG YS, TANG JM, SUN FF, et al., 2023. Analysis of nutritional components in different parts of *Malania oleifera* [J]. Guihaia, 43(3): 515-526.

蒜头果不同部位的营养成分分析

杨一山[1,2], 唐健民[1], 孙菲菲[1,2], 秦惠珍[1], 蒋运生[1], 韦 霄[1], 邹 蓉[1*]

(1. 广西植物功能物质与资源持续利用重点实验室, 广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所, 广西 桂林 541006; 2. 桂林医学院 药学院, 广西 桂林 541004)

摘 要: 为明确喀斯特珍稀植物蒜头果各部位营养价值特点及开发利用方向,该研究以采自广西河池市巴马县交乐天坑的蒜头果成熟的果实、叶、枝皮和树皮为材料,采用我国食品营养成分国家标准的分析方法,测定其不同部位的基本营养物质、氨基酸和矿物质的种类及含量,并对各部位的氨基酸进行营养价值评价。结果表明:(1)在基本营养成分方面,果皮的灰分含量高于其他部位,为 5.7 g·(100 g)$^{-1}$;种仁中粗脂肪和蛋白质含量高于其他部位,分别为 36.0、14.0 g·(100 g)$^{-1}$;叶中维生素 C 的含量高于其他部位,为 33.9 mg·(100 g)$^{-1}$;枝皮中粗纤维含量高于其他部位,为 40.5 g·(100 g)$^{-1}$;树皮中碳水化合物含量高于其他部位,为 78.6 g·(100 g)$^{-1}$;只在种仁和叶中检测出挥发油,分别为 0.26、0.15 mL·(100 g)$^{-1}$。(2)在蒜头果整体中共检测出 16 种氨基酸,其中必需氨基酸 7 种;种仁中氨基酸总量与必需氨基酸总量远高于其他部位,分别为 12.71、4.8 g·(100 g)$^{-1}$;在氨基酸营养价值方面,种仁和果皮的营养价值最高,其次为叶、枝皮和树皮,必需氨基酸比值系数分(*SRC*)分别为 62.98、59.40、57.31、52.25、48.17。(3)在常量元素方面,种仁、果皮和叶中含量最高的常量元素均为 K,枝皮和树皮中含量最高的常量元素均为 Ca,Na 在蒜头果 5 个部位中的含量均最低;在微量元素方面,蒜头果 5 个部位的 Mn、Fe 含量均高于其他微量元素,其中种仁中的 Mn 含量最高,枝皮中 Fe 含量最高。综上认为,蒜头果种仁营养价值最高,其他部分也具有独特的开发利用潜力,可根据其不同部位的不同价值特点进行有效精准的开发和利用。该研究结果为今后蒜头果产品的开发和利用提供了科学依据和理论支持。

关键词: 喀斯特, 蒜头果, 不同部位, 营养成分, 氨基酸, 矿质元素

中图分类号: Q946.91; Q946.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2023)03-0515-12

Analysis of nutritional components in different parts of *Malania oleifera*

YANG Yishan[1,2], TANG Jianmin[1], SUN Feifei[1,2], QIN Huizhen[1], JIANG Yunsheng[1], WEI Xiao[1], ZOU Rong[1*]

收稿日期: 2022-11-11

基金项目: 河池市科技计划项目(河科 AB210306); 中央州政林业改革发展资金资助项目(2022 年)。

第一作者: 杨一山 (1998-),硕士研究生,研究方向为药用植物化学成分分析,(E-mail)1214104853@qq.com。

*通信作者: 邹蓉,副研究员,主要从事保护生物学研究,(E-mail)175183030@qq.com。

(1. *Guangxi Key Laboratory of Plant Functional Phytochemicals and Sustainable Utilization*, *Guangxi Institute of Botany*, *Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences*, Guilin 541006, Guangxi, China;
2. *College of Pharmacy*, *Guilin Medical University*, Guilin 541004, Guangxi, China)

Abstract: In order to clarify the nutritional value characteristics and development and utilization direction of different parts of the rare karst plant *Malania oleifera*, , the mature fruits, leaf, branch bark and bark of *M. oleifera* collected from Jiaole Tiankeng, Bama County, Hechi City, Guangxi were used as materials in this study. The types and contents of essential nutrients, amino acids and minerals in different parts of *M. oleifera* were determined by the national standard analysis method of food nutrients in China, and the nutritional values of amino acids in different parts were evaluated. The results were as follows: (1) In terms of essential nutrients, except for naphtha, there were extremely significant differences in the contents of the remaining six essential nutrients among five parts ($P<0.01$). The ash content of peel was higher than those in other parts, which was 5.7 g · (100 g)$^{-1}$. The contents of crude fat and protein in kernel were higher than those in other parts, which were 36.0 and 14.0 g · (100 g)$^{-1}$ respectively. The content of vitamin C in leaf was higher than those in other parts, which was 33.9 mg · (100 g)$^{-1}$. The content of crude fiber in branch bark was higher than those in other parts, which was 40.5 g · (100 g)$^{-1}$. The content of carbohydrate in bark was higher than those in other parts, which was 78.6 g · (100 g)$^{-1}$. Naphtha was detected only in kernel and leaf, with the contents of 0.26 and 0.15 mL · (100 g)$^{-1}$ respectively. (2) A total of 16 amino acids were detected in the five parts of *M. oleifera*, including seven essential amino acids. The total numbers of amino acids and essential amino acids of kernel were much higher than those of other parts. In terms of amino acid nutritional value, the nutritional value of kernel and peel were higher than other parts, followed by leaf, branch bark and bark, and the essential amino acid ratio coefficient score (*SRC*) was 62.98, 59.40, 57.31, 52.25, 48.17, respectively. (3) In terms of macroelements, the highest content of major elements in kernel, peel and leaf was K, the highest contents of major elements in branch bark and bark were Ca, and the contents of Na in five parts of *M. oleifera* were the lowest. In terms of microelements, the contents of Mn and Fe in five parts of *M. oleifera* were higher than others. The content of Mn in kernel was the highest, and the content of Fe in branch bark was the highest. In conclusion, the kernel has the highest nutritional value, and other parts also have unique development and utilization potential, which can be effectively and accurately developed and utilized according to the different value characteristics of different parts. The results of this study provide scientific basis and theoretical support for the development and utilization of *M. oleifera* products in the future.

Key words: karst, *Malania oleifera* , different parts, nutritional component, amino acid, mineral element

蒜头果(*Malania oleifera*)系铁青树科(Olacaceae)蒜头果属(*Malania*)的常绿乔木,又称马兰后(广西壮语)、山桐果(广南语)、猴子果、咪民等,是国家特有的二级保护单种属稀有植物,生长于广西西部的低山地和云南的广南县与富宁县等地(黄开响等,2008)。蒜头果作为重要的山地木本油料作物,可谓通身是宝,从枝叶到果实都蕴藏着丰富的研究与应用价值。其种仁作为应用与研究最为核心的部位,富含健康油脂且含量高达65%,其中神经酸(二十四碳烯酸)相对含量最高,占总油脂的 50.71%,其次为油酸和亚麻酸(张茜等,2016)。神经酸是一种长链的多不饱和脂肪酸,不仅在神经细胞发育和修复、改善记忆力(袁华等,2013)等方面发挥着巨大作用,还是云南白药、麝香保心丸等药物的主要成分(周琴芬,2017)。种仁中的蒜头果蛋白具有较高的药用价值,不仅对 Hela 细胞和 Vero 细胞具有强烈的细胞毒性(杨敏,2020),还对人白血病 K562 体外生长具有抑制作用(袁燕等,2014)。除种仁外,蒜头果果壳和果皮中也含有少量的粗脂肪,分别为 6.47%、6.60%(杨玉玲等,2022)。其果壳和枝木中木质素丰富,为蒜头果的综合利用开辟了新的途径(唐婷范等,2013)。唐婷范等(2013)研究发现蒜头果新鲜枝叶和果皮果肉中均含有挥发油,枝叶和果皮果肉挥发油主要成分均为苯甲醇、苯甲醛和扁桃腈,种仁中挥发油的主要成分为苯甲醇和苯甲醛。黄开响等(2008)以蒜头果叶为材料,共鉴定出 5 种挥发油,占总含量的 98.75%,其中扁桃腈相对含量最高,其次为苯甲醛。由此可见,蒜头果各部位挥发油的组成和相对含量有所不同,

其整体含有丰富的天然香料成分，可应用于化妆品、食品等行业。除医疗保健价值外，蒜头果因其树干通直、木材纹理好、密度大、耐腐蚀而成为制造家具船舶的上好材料，商品价值较高，市售价在4 000元·m^{-3}左右（陈福等，2021）。

近年来，随着人工造林技术的日益进步，蒜头果的生产和加工必将产业化。然而，在果实和木材被采收后，枝叶、果皮和树皮等未得到充分利用，不仅造成了资源浪费，还造成了环境的污染。由于蒜头果种植收获周期长，一般种植 10 a 后可盛产，所以更需要对其整体进行开发研究，增加经济效益，刺激种植与生产。但是，目前的研究大多集中于种仁中油脂、多糖（Yuan et al. ，2009）、蛋白、木脂素及神经酸的提取纯化等方面，而对其种仁及整体营养方面的研究还处于起步阶段。张磊等（2012）首次采用湿法硝酸-高氯酸消解法对蒜头果种仁中 Al、Ca、Fe、K、Mg、Mn、Zn 七种金属元素的含量进行了测定，为蒜头果种仁中金属元素的研究提供了科学依据。此后，苏霁玲等（2021）对蒜头果种仁中的蛋白质、粗脂肪及脂肪酸的组成和矿质元素含量进行了测定，并对种仁中的氨基酸进行了营养价值评价，研究表明种仁中氨基酸的营养价值较高，营养元素丰富且未检测出重金属元素，在食品深加工方面极具潜力。此外，在营养研究方面还未见有其他相关报道，许多问题还亟待解决，如蒜头果哪个部位的营养价值最高，不同部位营养价值的特点，营养价值形成的物质基础，不同地区蒜头果矿质元素、营养成分等是否存在差异等。

为综合开发蒜头果资源，明确其不同部位的营养价值特点以及提高蒜头果种植的附加经济效益，本研究采用常规食物营养成分的分析方法，对蒜头果整个植株包括种仁、果皮、叶、枝皮和树皮五个部位，进行基本营养成分、氨基酸、矿物质的种类及含量的测定，并对各部位进行营养价值评价，以明确各部位的营养价值差异和特点，探讨其价值形成的内在机制，为今后蒜头果产品的开发和利用提供科学依据。

1　材料与方法

1.1 材料和仪器

材料为蒜头果成熟的果实、叶、枝皮和树皮，采自广西壮族自治区河池市巴马县交乐天坑内的 5 株已成年、健康且生长年限相同的植株，经广西植物研究所韦霄研究员鉴定为蒜头果（*Malania oleifera*）。采集时间为 2021 年 10 月中旬，采集地属于亚热带季风气候，干湿分明，6、7、8 月为雨季，降水丰沛，10 月上旬雨季基本结束。天坑内部气温较低，水分蒸发量小且底部有河流和地下暗河，气候湿润，土壤肥沃，大多为中性偏碱的石灰性土壤。

仪器为 QE-100 型高速粉碎机（浙江屹立工贸有限公司）、L-8900 氨基酸分析仪、全自动凯氏定氮仪（济南海能）、电子天平（梅特勒）、高速冷冻离心机（日本日立）、高效液相色谱系统（美国 Waters）、双光束扫描紫外可见分光光度计（美国热电）、ZEEEnit 700 原子吸收光谱仪（德国耶拿）、IRIS Intrepid 等离子体发射光谱仪（美国热电）、X7 Series 等离子体质谱仪（美国热电）、SA-10 原子荧光形态分析仪（北京吉天）、TU-1810 紫外可见分光光度计（北京谱析）等。

1.2 方法

1.2.1 *原材料预处理*　首先，将蒜头果成熟果实的种仁和果皮手工分离后洗净；然后，与洗净的叶、枝皮和树皮共同置于烘箱中，60 ℃烘干至恒重；最后，用粉碎机粉碎，过 60 目筛，制成样品粉末，备用。

1.2.2 *蒜头果不同部位基本营养成分、氨基酸及矿质元素的测定*　采用我国食品营养成分国家标准分析方法，对蒜头果不同部位的灰分、粗脂肪、蛋白质、氨基酸、矿质元素等进行检测：灰分（重量法，GB 5009.4—2016）、粗脂肪（索式抽提法，GB 5009.6—2016）（Zhang et al.，2011）、蛋白质（凯氏定氮法，GB 5009.5—2016）、粗纤维（重量法，GB/T 8310—2013）、碳水化合物（硫酸苯酚法，GB 28050—2011）（朱成文等，2005）、维生素 C（高效液相色谱法，GB 5009.86—2016）、挥发油（甲苯法，GB/T 30385—2013）、氨基酸（氨基酸自动分析仪，GB/T 5009.124—2016）。每种样品重复测定 3 次，取平均值。

1.2.3 *蒜头果不同部位矿质元素的测定*　精密称取 1.00 g 蒜头果种仁、果皮、叶、枝皮和树皮的粉末分别置于消解管中，加入 5.0 mL 的 HNO_3 和 2.0 mL H_2O_2，在微波消解仪进行消解。待消解完毕，将消解管置于赶酸仪中赶酸，用 2% 的 HNO_3 定容，

待测。K、Ca、Mg、Na、Fe、Cu 采用电感耦合等离子体发射光谱仪测定,P、Mn、Zn、Se 等矿质元素采用等离子质谱仪测定(王丽军等,2021)。每种样品重复测定 3 次,取平均值。

1.3 氨基酸营养价值评价方法

采用氨基酸比值系数法(侯敏等,2019),对蒜头果种仁、果皮、叶、枝皮和树皮进行必需氨基酸营养价值评价。以世界卫生组织和联合国粮农组织(World Health Organization and Food and Agriculture Organization of the United Nations, WHO/FAO)所提供的必需氨基酸模式为标准,计算出必需氨基酸比值(ratio of essential amino acids, *RAA*)、样品中所有必需氨基酸比值的平均值(mean value of *RAA*, $\overline{RAA}$)、必需氨基酸比值系数(Essential amino acid ratio coefficient, *RC*)、所有必需氨基酸比值系数平均值(mean value of *RC*, $\overline{RC}$)、*RC* 变异系数(coefficient of variation of *RC*, *CV*)、各必需谷氨基酸比值系数 *RC* 的标准差(standard deviation of *RC*, *SD*)、必需氨基酸比值系数分(score of ratio coefficient of essential amino acid, *SRC*)。计算方法如下:

$$\text{必需氨基酸比值}(RAA)=\frac{\text{样品中某必需氨基酸含量}}{\text{WHO/FAO 模式中该必需氨基酸含量}};$$

$$\text{必需氨基酸比值系数}(RC)=\frac{\text{某必需氨基酸比值}(RAA)}{\text{样品中所有必需氨基酸比值的平均值}(\overline{RAA})};$$

$$\text{必需氨基酸比值系数分}(SRC)=(1-CV)\times 100;$$

$$RC\text{ 变异系数}(CV)=\frac{\text{各必需氨基酸比值系数 }RC\text{ 的标准差}(SD)}{\text{所有必需氨基酸比值系数平均值}(\overline{RC})}。$$

1.4 数据处理

采用 Excel 2016 软件进行数据统计,采用 SPSS 18.0 软件进行数据统计学分析。

2 结果与分析

2.1 蒜头果种仁、果皮、叶、枝皮和树皮中基本营养成分的组成及含量

由表 1 可知,不同部位之间除碳水化合物外,其余 7 种基本营养物质的含量均存在极显著差异($P<0.01$)。在灰分含量方面,果皮中含量最高,为 5.7 g·(100 g)$^{-1}$;种仁中含量最低,具体表现为果皮>树皮>枝皮>叶>种仁。在粗脂肪含量方面,种仁中含量最高,为 36.0 g·(100 g)$^{-1}$;枝皮中含量最低,具体表现为种仁>果皮>叶>树皮>枝皮。在蛋白质含量方面,种仁中含量最高,为 14.0 g·(100 g)$^{-1}$;

表 1 蒜头果种仁、果皮、叶、枝皮、树皮中基本营养物质的组成及含量

Table 1 Composition and contents of essential nutrients in kernel, peel, leaf, branch bark and bark of *Malania oleifera*

基本营养物质 Essential nutrient	种仁 Kernel	果皮 Peel	叶 Leaf	枝皮 Branch bark	树皮 Bark	*P* 值 *P* value
灰分 Ash [g·(100 g)$^{-1}$]	2.7±0.05a	5.7±0.17e	3.4±0.07b	3.7±0.05c	5.0±0.15d	0.000 0
粗脂肪 Crude fat [g·(100 g)$^{-1}$]	36.0±0.65c	1.9±0.05b	2.0±0.06b	0.9±0.03a	1.5±0.02b	0.000 1
蛋白质 Protein [g·(100 g)$^{-1}$]	14.00±0.27e	5.20±0.03b	9.19±0.00d	3.28±0.00a	6.09±0.06c	0.000 0
粗纤维 Crude fiber [g·(100 g)$^{-1}$]	31.7±1.51d	4.9±0.09a	16.5±0.56b	40.5±0.47e	27.0±0.13c	0.001 0
碳水化合物 Carbohydrate [g·(100 g)$^{-1}$]	33.4±0.52a	33.7±2.52a	70.0±1.11b	72.9±0.44c	78.6±1.32d	0.857 1
维生素 C Vitamin C [mg·(100 g)$^{-1}$]	3.27±0.10a	8.03±0.10b	33.90±1.12e	12.80±1.16c	19.30±0.59d	0.000 0
挥发油 Naphtha [mL·(100 g)$^{-1}$]	0.26±0.02d	0.00	0.15±0.01a	0.00	0.00	0.000 0

注:不同小写字母表示在 0.05 水平上存在显著性差异($P<0.05$)。下同。

Note: Different lowercases represent significant differences ($P<0.05$). The same below.

枝皮中含量最低，具体表现为种仁>叶>树皮>果皮>枝皮。在粗纤维含量方面，枝皮中含量最高，为 40.5 g·(100 g)$^{-1}$；果皮中含量最低，具体表现为枝皮>种仁>树皮>叶>果皮。在碳水化合物含量方面，树皮中含量最高，为 78.6 g·(100 g)$^{-1}$；种仁中含量最低，具体表现为树皮>枝皮>叶>果皮>种仁。在维生素 C 含量方面，叶中含量最高，种仁中含量最低，具体表现为叶>树皮>枝皮>果皮>种仁。在挥发油含量方面，只在种仁和叶中检测出挥发油且两者存在显著差异(P<0.05)。不同部位中的主要基本营养成分也是不同的，种仁中基本营养物质以粗脂肪和碳水化合物为主，果皮中以碳水化合物为主，叶中以碳水化合物和维生素 C 为主，枝皮和树皮中以粗纤维和碳水化合物为主。从上述分析可以看出，蒜头果各部位中的基本营养物质含量各有特点，并且不同部位之间存在不同程度的差异性。因此，可以根据蒜头果的特点进行开发与利用。

2.2 蒜头果种仁、果皮、叶、枝皮和树皮中氨基酸的组成及含量

2.2.1 氨基酸总量分析　由表 2 可知，在种仁、果皮、叶中共检测出 16 种氨基酸，其中必需氨基酸 7 种。在枝皮和树皮中共检测出 15 种氨基酸，其中必需氨基酸 6 种，未检测出蛋氨酸(Met)。各部分氨基酸总量依次为 12.71、3.35、7.32、2.21、4.46 g·(100 g)$^{-1}$。种仁氨基酸总量和每一种氨基酸含量均显著高于其他部位(P<0.05)。枝皮中氨基酸含量和各种氨基酸含量均显著低于其他部位(P<0.05)。蒜头果 5 个部位中谷氨酸(Glu)和天冬氨酸(Asp)的含量均高于其他氨基酸。除蛋氨酸外，不同部位中同一种氨基酸均存在极显著差异(P<0.01)，蛋氨酸含量则呈现显著差异(P<0.05)。

表 2　蒜头果叶、果、枝皮、树皮中氨基酸的组成及含量

Table 2　Composition and contents of amino acids in kernel, peel, leaf, branch bark and bark of *Malania oleifera*

氨基酸 Amino acid [g·(100 g)$^{-1}$]	种仁 Kernel	果皮 Peel	叶 Leaf	枝皮 Branch bark	树皮 Bark	P 值 P value
天冬氨酸 Asp	1.46±0.12d	0.56±0.10bc	0.72±0.10c	0.23±0.03a	0.50±0.08b	0.000 6
苏氨酸 Thr *	0.62±0.03e	0.16±0.00b	0.36±0.02d	0.12±0.01a	0.22±0.03c	0.000 9
丝氨酸 Ser	0.72±0.01e	0.18±0.01b	0.40±0.02d	0.15±0.01a	0.32±0.01c	0.000 0
谷氨酸 Glu	1.96±0.12d	0.48±0.03b	0.82±0.02c	0.24±0.01a	0.48±0.02b	0.000 0
脯氨酸 Pro	0.72±0.02c	0.21±0.01a	0.66±0.04c	0.20±0.05a	0.44±0.05b	0.000 0
甘氨酸 Gly	0.64±0.02d	0.17±0.00a	0.47±0.03c	0.14±0.01a	0.24±0.03b	0.000 9
丙氨酸 Ala	0.58±0.02e	0.27±0.00b	0.52±0.02d	0.19±0.00a	0.31±0.01c	0.000 6
半胱氨酸 Cys	—	—	—	—	—	
缬氨酸 Val *	0.76±0.02d	0.20±0.05b	0.45±0.02c	0.13±0.02a	0.24±0.01b	0.000 1
蛋氨酸 Met *	0.09±0.03b	0.02±0.01a	0.02±0.01a	0.00	0.00	0.011 1
异亮氨酸 Ile *	0.59±0.02d	0.16±0.02b	0.35±0.01c	0.09±0.03a	0.16±0.01b	0.000 0
亮氨酸 Leu *	1.21±0.08d	0.27±0.02ab	0.70±0.06c	0.18±0.01a	0.36±0.01b	0.000 0
酪氨酸 Tyr	0.47±0.01d	0.12±0.01b	0.22±0.02c	0.05±0.03a	0.14±0.01b	0.000 0
苯丙氨酸 Phe *	0.59±0.03d	0.19±0.01b	0.43±0.02c	0.11±0.01a	0.20±0.02b	0.002 0
赖氨酸 Lys*	0.94±0.02e	0.29±0.01b	0.62±0.03d	0.20±0.01a	0.45±0.03c	0.000 0
氨 NH_3	—	—	—	—	—	
组氨酸 His	0.34±0.03c	0.11±0.01a	0.18±0.01b	0.08±0.03a	0.20±0.05b	0.005 6
精氨酸 Arg	1.02±0.08c	0.16±0.02a	0.40±0.05b	0.10±0.05a	0.20±0.06a	0.000 1
氨基酸总量 TAA	12.71±1.05d	3.55±0.34b	7.32±0.29c	2.21±0.17a	4.46±0.36b	0.000 1
必需氨基酸总量 EAA	4.80±0.16e	1.29±0.15b	2.93±0.28d	0.83±0.10a	1.63±0.10c	0.000 0
非必需氨基酸总量 NEAA	7.91±0.08e	2.26±0.21b	4.39±0.29c	1.38±0.34a	2.83±0.22c	0.000 0
必需氨基酸总量/氨基酸总量 EAA/TAA (%)	37.77	36.33	40.02	37.56	36.55	
必需氨基酸总量/非必需氨基酸总量 EAA/NEAA (%)	60.69	57.08	66.74	60.14	57.59	

注：* 为必需氨基酸。

Note: * is essential amino acid.

蒜头果 5 个部位中的必需氨基酸含量相差较大,其中种仁中必需氨基酸含量最高[为 4.8 g·(100 g)$^{-1}$],枝皮的含量最低,具体表现为种仁>叶>树皮>果皮>枝皮。种仁和叶中含量最高的必需氨基酸为亮氨酸(Leu),果皮、枝皮和树皮中含量最高的必需氨基酸为赖氨酸(Lys)。叶中必需氨基酸总量/氨基酸总量(EAA/TAA)和必需氨基酸总量/非必需氨基酸总量(EAA/NAA)最高,分别为 40.02%和 66.74%。

2.2.2 *必需氨基酸营养评价* 根据 FAO/WHO 推荐模式,计算出蒜头果种仁、果皮、叶、枝皮、树皮的必需氨基酸比值(*RAA*)、必需氨基酸比值系数(*RC*)、必需氨基酸比值系数分(*SRC*),计算结果见表 3、表 4。*RC* 值<1,表明该种氨基酸相对不足;*RC* 值>1,表明该种氨基酸相对过剩。由表 4 可知,蒜头果 5 个部位中蛋氨酸+半胱氨酸(Met+Cys)的 RC 值均最小。因此,5 个部位的第一限制氨基酸均为蛋氨酸+半胱氨酸(Met+Cys)。

现代营养学研究认为,氨基酸不足和过剩都会限制食品的营养价值。必需氨基酸比值系数分(*SRC*)常被用来对食物蛋白中的氨基酸进行综合评价。*SRC* 是将某种食物蛋白中氨基酸的组成比例与推荐模式相比较,若与推荐模式一致则 *SRC*=100,表明蛋白质的营养价值越高;若与推荐模式相差越大则 *SRC* 值越小,表明蛋白质的营养价值越差。由表 4 可知,蒜头果各部分的必需氨基酸比值系数分依次为树皮(48.17)<枝皮(52.25)<叶(57.31)<果皮(59.40)<种仁(62.98)。从以上数据可以看出,种仁中氨基酸的营养价值最高,果皮的营养价值次之,树皮的营养价值最低。

2.3 蒜头果种仁、果皮、叶、枝皮、树皮中矿质元素的种类及含量

2.3.1 *常量元素* 由表5 可知,种仁、果皮和叶中含量最高的常量元素均为 K,分别为 1.08×10^3、2.73×10^3、704 mg·(100 g)$^{-1}$;枝皮和树皮中含量最高的常量元素均为 Ca,分别为 1.28×10^3、1.32×10^3 mg·(100 g)$^{-1}$;Na 在蒜头果所有部位中的含量均最低。不同部位中 5 种常量元素均存在极显著差异($P<0.01$)。与其他部位相比,种仁中 P、Mg 含量显著高于其他部位($P<0.05$),果皮中 K、Na 含量显著高于其他部位($P<0.05$),树皮中 Ca 含量显著高于其他部位($P<0.05$)。

2.3.2 *微量元素* 由表 6 可知,种仁和树皮中微量元素含量由高到低均表现为 Mn>Fe>Zn>Cu>Se,Mn 含量均最高;果皮和叶表现为 Fe>Mn>Zn>Cu>Se,Fe 含量均最高;枝皮中微量元素表现为 Fe>Zn>Mn>Cu>Se,Fe 含量最高。5 个部位微量元素的含量均存在一定程度的差异性,其中 Mn、Fe、Zn、Cu 的含量呈极显著差异($P<0.01$),Se 含量呈显著差异($P<0.05$)。种仁中 Mn 含量高于其他部位,并与叶、树皮的差异性不显著($P>0.05$),但三者显著高于果皮和枝皮($P<0.05$)。在 5 个部位中还检测出少量的 Se,其中种仁中含量最高,并与叶的差异不显著($P>0.05$),但两者显著高于其他部位。枝皮中的 Fe 和 Zn 含量显著高于其他部位($P<0.05$);树皮中的 Cu 含量显著高于其他部位($P<0.05$)。

3 讨论与结论

蒜头果 5 个部位基本营养成分的含量差异较大。其中,种仁作为蒜头果最主要的部位,其粗脂肪和蛋白质的含量显著高于其他部位。油脂含量作为评价油料作物的重要指标,既可鉴别其品质的高低,又是优良种质选择的重要依据。有研究表明,云南产蒜头果种仁中粗脂肪的含量在 60%以上(赵劲平和欧乞鍼,2010;苏霁玲等,2021),但从本研究所得结果来看,广西巴马县交乐天坑内的蒜头果种仁中粗脂肪的含量仅为 36%,显著低于云南所产。一般认为,土壤中水分越充足越有利于果油的积累,尤其在生殖期内(李小芳等,2006)。本研究广西交乐天坑中土壤大多为保水性差的石灰性土壤,由于此地区降水丰沛,天坑内部气温较低,水分蒸发量小且底部有河流和地下暗河,气候湿润,因此认为除土壤水分外,还有其他因素导致其地区的种仁含油量较低,如长期岩溶环境的胁迫、土壤元素有效态等。赖家业等(1999)通过对石山、土山两种立地条件下的蒜头果叶片中叶绿素含量对比分析,发现土壤中矿质元素是导致两者叶绿素产生巨大差异的原因。因此,在蒜头果引种栽培时,要注意产地的土壤、环境等因素,选育出适合本地生长的优良品种。

与传统蒜头果资源开发和利用不同,本研究首次对叶、枝条等部位的营养成分进行分析,结果表明除种仁外,其他部位也极具开发潜力,其叶中维生素 C 的含量[为 33.9 mg·(100 g)$^{-1}$]显著高

表 3　蒜头果种仁、果皮、叶、枝皮、树皮中必需氨基酸比值

Table 3　Amino acid scores of kernel, peel, leaf, branch bark and bark of *Malania oleifera*

部位 Part	必需氨基酸种类及构成 Type and composition of essential amino acids							
	Ile	Leu	Met+Cys	Phe+Tyr	Thr	Val	Lys	*RAA*
种仁 Kernel	0.59	1.21	0.09	1.06	0.62	0.76	0.94	0.14
果皮 Peel	0.16	0.27	0.02	0.31	0.16	0.20	0.29	0.03
叶 Leaf	0.35	0.70	0.02	0.65	0.36	0.45	0.62	0.08
枝皮 Branch bark	0.09	0.18	0.00	0.16	0.12	0.13	0.20	0.02
树皮 Bark	0.16	0.36	0.00	0.34	0.22	0.24	0.45	0.05
FAO/WHO 推荐模式 Recommendation mode of FAO/WHO	40	70	35	60	40	50	55	

表 4　蒜头果叶、果、枝皮、树皮中必需氨基酸比值系数及必需氨基酸比值系数分

Table 4　Essential amino acid ratio coefficients and ratio coefficient scores of kernel, peel, leaf, branch bark and bark of *Malania oleifera*

部位 Part	必需氨基酸比值系数 *RC*							必需氨基酸比值系数分 *SRC*
	Ile	Leu	Met+Cys	Phe+Tyr	Thr	Val	Lys	
种仁 Kernel	1.03	1.21	0.18*※	1.24	1.08	1.06	1.20	62.98
果皮 Peel	1.26	1.22	0.14*※	1.34	1.26	1.26	1.66	59.40
叶 Leaf	1.03	1.18	0.07*※	1.28	1.06	1.06	1.33	57.31
枝皮 Branch bark	0.94*	1.08	0.00*※	1.12	1.26	1.09	1.52	52.25
树皮 Bark	1.09	1.09	0.00*※	1.14	0.84*	0.97*	0.87*	48.17

注：* 表示该种氨基酸相对不足；※为第一限制氨基酸。

Note: * indicates that the amino acid is relatively insufficient; ※ is first limiting amino acid.

表 5　蒜头果种仁、果皮、叶、枝皮、树皮中常量元素的组成及含量

Table 5　Composition and contents of macroelement in kernel, peel, leaf, branch bark and bark of *Malania oleifera*

常量元素 Content of macroelement ($mg \cdot kg^{-1}$)	种仁 Kernel	果皮 Peel	叶 Leaf	枝皮 Branch bark	树皮 Bark	*P* 值 *P* value
P	237.0±2.19e	117.0±0.56c	132.0±2.59d	61.5±0.96a	70.9±1.31b	0.000
K	1.08×10^3±3.81d	2.73×10^3±1.82e	704±1.57b	278±1.73a	812±1.85c	0.000
Na	0.335±0.01b	0.814±0.03d	0.740±0.04c	0.159±0.00a	0.210±0.05a	0.000
Mg	221.0±3.13e	80.0±2.46b	140.0±1.59d	49.0±1.31a	102.0±0.96c	0.005
Ca	24.3±1.41b	19.1±0.85a	579.0±0.79c	1.28×10^3±1.31d	1.32×10^3±5.19e	0.009

于其他部位，维生素 C 又称抗坏血酸，在人体正常生长发育中发挥着重要作用，近年来还发现其具有良好的抗肿瘤功效。有研究表明，维生素 C 不仅可以在对正常细胞无毒性作用的前提下直接杀死肿瘤细胞（Chen et al., 2005），还可以干扰肿瘤细胞周期诱导其凋亡（Kang et al., 1999）。因此，可以将蒜头果叶作为维生素 C 的天然来源进行加工处理。不同植物或相同植物的不同部位，其维生素 C 的含量往往存在差异，甚至相差数十倍（Devey et al., 2000），这说明维生素 C 含量的多少

表 6 蒜头果种仁、果皮、叶、枝皮、树皮中微量元素的组成及含量

Table 6 Composition and contents of microelement in kernel, peel, leaf, branch bark and bark of *Malania oleifera*

微量元素 Content of microelement (mg · kg^{-1})	种仁 Kernel	果皮 Peel	叶 Leaf	枝皮 Branch bark	树皮 Bark	*P* 值 *P* value
Mn	18.30±1.78b	4.35±0.13a	16.10±2.31b	5.85±0.15a	17.20±1.76b	0.005
Fe	14.80±0.66b	9.18±0.70a	17.80±1.76b	21.40±2.52c	15.60±1.08b	0.001
Zn	7.68±0.20c	4.32±0.16a	7.95±0.13c	14.90±0.85d	5.31±0.17b	0.000
Cu	2.66±0.16b	1.30±0.28a	2.55±0.23b	3.03±0.31b	3.87±0.26c	0.002
Se	0.082±0.02d	0.030±0.01ab	0.072±0.01cd	0.028±0.01a	0.052±0.00bc	0.018

是由遗传决定并具有组织特性。在某些特定组织中,其维生素 C 含量受到外部因素的影响,如光照。叶作为光合作用的主要场所,其中维生素 C 含量与光照密切相关。一方面,高光照可以改善碳水化合物库,利于维生素 C 的积累;另一方面,光对催化维生素 C 合成的关键酶半乳糖内酯脱氢酶(GalLDH)具有激活作用,较高光照条件下,GalLDH 的活性得到提高,使维生素 C 的合成增加(安华明等,2004)。这可能是蒜头果叶中维生素 C 含量高于其他部位的原因。

在蒜头果不同部位中含量最高的氨基酸均为谷氨酸(Glu)和天冬氨酸(Asp)。谷氨酸和天冬氨酸不仅同为鲜味氨基酸中的特征氨基酸,是合成味精——谷氨酸钠和门冬酸钠的原料,还同为药用氨基酸,具有较高的药用价值。本研究的这一结果为蒜头果相关食品或保健品等开发提供了一定的理论基础。在人体中,谷氨酸和天冬氨酸同为兴奋性氨基酸,是中枢神经系统的主要兴奋性神经递质。在中枢神经系统中谷氨酸的含量最高、分布最广且作用最强,参与学习、记忆等活动(Lutgen et al., 2016)。但是,谷氨酸含量过高时,会产生兴奋性毒性,持续刺激其受体,损伤神经元,从而引发一系列的神经系统疾病(Morizane, et al., 1997)。天冬氨酸在促进人体肝细胞内核酸形成的同时,还可以促进肝细胞内能量的合成,利于修复损伤的肝细胞(成军,2015)。因此,在对蒜头果种仁进行食品、药品开发利用时,应注意其含量的高低。根据联合国粮食及农业组织/世界卫生组织(FAO/WHO)提供的蛋白模式,优质蛋白中的必需氨基酸与氨基酸总量的比值应达到 40%,必需氨基酸与非必需氨基酸的比值应在 60%以上(冯耐红,2019)。参考这一标准,本研究在蒜头果 5 个部位中只有叶的蛋白质是优质蛋白。苏霁玲等(2021)通过研究发现,蒜头果种仁必需氨基酸与氨基酸总量的比值为 37%,此结果与本研究的结果基本一致。本研究还发现,种仁中氨基酸(*SRC* = 62.98)的营养价值最高,其次为果皮(*SRC* = 59.40)和叶(*SRC* = 57.31)。可见,蒜头果除种仁外,其果皮和叶也具有较高的营养价值。蒜头果各部位的第一限制氨基酸均为蛋氨酸+半胱氨酸(Met+Cys)。其原因:一部分是蛋氨酸主要存在于动物性蛋白中,植物性蛋白含量较少(王冉和周岩民,1999);另一部分是在水解时半胱氨酸可能被破坏,在各部位中均未被检出。因此,在开发利用时,应适当补充含硫氨基酸以提高其营养价值。

蒜头果 5 个部位矿质元素的种类及含量十分丰富。K 主要集中于植物最活跃的部位,本研究发现,果皮中的 K 含量高于其他部位,说明在蒜头果成熟期间果皮是生理活动最活跃的部位。虽然 K 不参与重要有机物的合成,但其可促进光合产物的转化和运输,使其迅速转运到根部和种子中(张志华等,2001)。因此,在蒜头果果实成熟期间,叶和种仁中的 K 可能在向果皮转运过程中,粗脂肪等营养物质也转运到了种仁中。K 除了对植物本身营养物质积累方面具有重要意义外,还在调节人体细胞内液的渗透压以及 pH 值方面发挥着重要作用。有研究表明,合理提高血液中 K 的含量不仅可以增加血管的弹性、扩张血管,还可以有效地阻止血脂的沉积,从而降低罹患高血压疾病的风险(Tobian et al., 1985; Kieneker et al., 2014)。值得注意的是,蒜头果各部分的 K/Na 比

值都较大，呈现出“高钾低钠”的特点，其中种仁和果皮最为显著，K/Na 比分别约为 3 223 ∶ 1 和 3 353 ∶ 1。Chang 等(2006)研究表明，在老年人群中“高钾低钠”的饮食可以使因心血管疾病而死亡的风险降低 41%。因此，整个蒜头果的果实可以作为开发“高钾低钠”产品的最佳选择。

蒜头果枝皮和树皮中 Ca 含量十分丰富。Ca 不仅是生物生长发育必需的营养元素，还是细胞内外的信号传递分子，参与人体中神经递质的传递、肌肉的收缩等生理功能(Cashman et al.，2002)。Ca 在植物体内是一种难移动且分布不均匀的营养元素。一般认为，Ca 在植物体内的运输动力主要来自蒸腾拉力(井大炜等，2012)。茎(树皮)、叶(老叶高于嫩叶)中 Ca 含量一般较高，果实、种子等器官含量较低，当 Ca 运输到相应器官后，其含量多数趋于稳定，几乎不发生转运(周卫和林葆，2000)。因此，蒸腾作用越旺盛、生长时间越长的组织和器官其 Ca 积累量越高，这可能是蒜头果枝皮和树皮中 Ca 含量高于其他部位的原因之一。余慧嵘(2013)研究发现，蒜头果在碳酸钙含量高的立地条件下，长势更旺，具有喜钙性。本研究中，蒜头果样品采集地——广西河池市巴马县交乐天坑，属于典型的喀斯特岩溶地貌，其土壤中 Ca 含量较高。蒜头果对土壤中 Ca 的吸收和利用，不仅能满足自身正常生长发育，还对土壤中的 Ca 起到一定的富集作用，便于富钙类产品的开发，如可将采收剩余的树皮和枝皮加工成钙肥或动物饲料。

在植物整个生长过程中，其不同组织的元素库是不断变化的，这取决于植物的生长速度和发育阶段。P 作为植物体内易于移动的矿质元素，在营养生长阶段早期，主要分布于叶中，到营养生长阶段末期和生殖生长期，储存在衰老叶片中的 P 会被重新活化并转移到生长旺盛的器官，如果实、新叶(孙艳等，2021)。本研究发现，在蒜头果成熟的种仁中 P 含量显著高于其他部位，并且此时其叶中的 P 含量也仅次于种仁。因此，在蒜头果果实成熟期，其种仁中高含量的 P 是否由叶片转运而来，各组织中 P 的动态变化有无关联性等都值得进一步研究。

本研究发现，种仁对 P 的富集有利于蒜头果油脂的积累，可在油脂积累前期适当增施 P 肥，有利于种仁中脂肪含量的增加。本研究还发现，除 P 外，种仁中 Mg 含量也高于其他部位。Jernejc 和 Legisa(2002)研究表明在黑曲霉中添加 Mg，可提高 PUFA 的含量。但是，范思琪等(2018)研究发现，山杏种仁中的 P 含量与含油量不存在显著相关性，Mg 含量与 PUFA 的含量则呈负相关。不同植物脂肪酸合成途径的差异，可能是造成上述差异的原因。因此，掌握蒜头果油脂积累期与相关矿质元素的种类及含量的关系，对蒜头果的引种栽培具有重要意义。

在微量元素方面，本研究蒜头果 5 个部位中的 Mn、Fe 含量均高于其他微量元素。对大多数作物而言，当其体内 Mn 含量低于 20 mg · kg^{-1}时，则视为缺 Mn(安振锋和方正，2002)。本研究发现，在蒜头果 5 个部位中，种仁中的 Mn 含量最高，为 18.3 mg · kg^{-1}，说明交乐天坑内的蒜头果可能处于缺 Mn 状态。Mn 虽然是土壤中十分活跃的微量元素，但因其氧化还原和淋溶特征，在石灰性土壤中，Mn 匮乏已成为仅次于 Fe 匮乏的营养失调问题(安振锋和方正，2002)。苏霁玲等(2021)研究发现，云南产蒜头果种仁中 Mn 含量为 24.26 mg · kg^{-1}，种仁中粗脂肪含量为 61.05%，蛋白质含量为 21.02%，高于本研究中蒜头果种仁中的粗脂肪含量(36%)和蛋白质含量(14%)。缺 Mn 胁迫或 Mn 含量高低，对种仁中油脂和蛋白质的积累是否存在影响还需进一步讨论。

Mn 在植物体内运输的难易程度会根据部位的不同而存在差异，如向种子移动相对较易，向根部移动相对较难(刘铮，1991)。植物在受到缺 Mn 胁迫时，根和茎中储藏的 Mn 会通过韧皮部转运到种子中(安振锋和方正，2002)。因此，本研究认为相比其他部位，种仁中 Mn 含量较高，部分原因可能是缺 Mn 胁迫。Mn 在人体的中枢神经系统的神经激素传导方面发挥着重要作用，Mn 的缺乏可能会导致神经介质多巴胺的水平降低(马亚兵等，2009)以及引发癫痫、侏儒症等疾病。此外，Mn 还因其具有刺激造血的能力，可以用来治疗贫血(杨心乐等，2006)。一个成年人体内 Mn 含量约为 10~20 mg 且每天需摄入 2.5~5.0 mg(向昌国等，2010)，蒜头果种仁、叶和树皮中的 Mn 含量为 16.1~18.3 mg · kg^{-1}。因此，其种仁、叶和树皮可以作为人体 Mn 的补充来源。

Fe 是植物生长发育必需微量元素，在植物的许多生命活动过程中均起着重要作用。大多数植

物体内 Fe 含量为 100~300 mg·kg^{-1},但不同植物的不同部位 Fe 含量会存在一定差异(董晓雨和郭鹏飞,2014)。Rout 和 Sahoo(2015)研究指出,植物地上部分大约 90%的 Fe 分布在叶绿体中。本研究结果表明,蒜头果枝皮中的 Fe 含量最高,其次是叶。Fe 在植物体内的运输同样靠蒸腾拉力,由根吸收并通过茎运输到叶。茎作为运输中间体,可能是其 Fe 含量高于其他部位的原因,也可能是在果实成熟期间,叶中的 Fe 转运到果实中,从而造成其含量的降低。

Fe 在人体必需微量元素中居首位,参与血红蛋白和某些酶类的合成,Fe 的含量还与人体的造血功能密切相关(孙长峰和郭娜,2011),Fe 匮乏会导致缺铁性贫血,枝皮中的 Fe 含量为 21.4 mg·kg^{-1},远高于其他部位。因此,可以选择枝皮进行补 Fe 类产品的开发,而 Mn 和 Fe 均具有治疗贫血的能力,可选用 Mn、Fe 总量较高的种仁和叶进行相关产品的开发。

综上所述,蒜头果各部位均具开发利用价值,但各部位特点不一,各有所长。种仁中具有高含量的粗脂肪、氨基酸、P、Mg 等且氨基酸营养价值最高,在食品保健等方面具有广阔的发展空间。果皮中的 K 含量最高且氨基酸的营养价值仅次于种仁。叶中维生素 C 含量高于普通蔬菜且在氨基酸评价中也具有好的表现,说明叶在食品或饲料开发等方面也具有一定的开发利用价值。树皮和枝皮虽然营养价值不及其他部位,但其中的粗纤维、碳水化合物及 Ca 的含量较高,可以将其开发为动物饲料添加剂。此外,果皮、种仁以及其他部位中高水平的 K/Na 比值,也显示出其资源具有巨大的开发利用潜力。但是,本研究只是对各部位同一时期的蒜头果进行比较分析,其营养成分的动态变化还需进一步研究,以确定其各部位的最佳采收时期。总之,对蒜头果整体营养价值的对比分析,不仅明确了各部分的价值特点,还使其在原有生态效益的基础上,增加了经济效益,对蒜头果产业的发展及野生资源的保护具有重要的促进作用。

参考文献:

AN HM, CHEN LG, FAN WG, et al., 2004. Advances in research on function, biosynthesis and metabolism of ascorbic acid in higher plants [J]. Chin Bull Bot, 21(5): 608-617. [安华明, 陈力耕, 樊卫国, 等, 2004. 高等植物中维生素 C 的功能、合成及代谢研究进展 [J]. 植物学通报, 21(5): 608-617.]

AN ZF, FANG Z, 2002. The advance of manganese nutrition in plant [J]. J Hebei Agric Sci, 6 (4): 35-41. [安振锋, 方正, 2002. 植物锰营养研究进展 [J]. 河北农业科学, 6(4): 35-41.]

CASHMAN KD, 2002. Calcium intake, calcium bioavailability and bone health [J]. Br J Nutr, 87(S2): S169-S177.

CHANG HY, HU YW, YUE CS, et al., 2006. Effect of potassium-enriched salt on cardiovascular mortality and medical expenses of elderly men [J]. Am J Clin Nutr, 83(6): 1289-1296.

CHEN F, MA SG, WANG HX, et al., 2021. The development status and suggestions of *Malania oleifera* industry in Wenshan Prefecture [J]. Mod Agric Sci Technol, (15): 253-258. [陈福, 马顺光, 王海祥, 等, 2021. 文山州蒜头果产业发展现状及建议 [J]. 现代农业科技, (15): 253-258.]

CHENG J, 2015. Clinical application and pharmacological effect of L-ornithine-L-aspartate in liver diseases [J]. Chin J Liver Dis (Electron Ed), 7(3): 49-51. [成军, 2015. 门冬氨酸鸟氨酸的肝病临床应用与研究进展 [J]. 中国肝脏病杂志(电子版), 7(3): 49-51.]

CHEN Q, ESPEY MG, KRISHAN MC, et al., 2005. Pharmacologic ascorbic acid concentrations selectively kill cancer cells: action as a pro-drug to deliver hydrogen peroxide to tissues [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 102(38): 13604-13609.

DAVEY MW, VAN MONTAGU M, INZE D, et al., 2000. Plant L-ascorbic acid: chemistry, function, metabolism, bioavailability and effects of processing [J]. Sci Food Agric, 80(7): 825-860.

DONG XY, GUO PF, 2014. Distribution of iron in plants and its effect on human nervous system developing [J]. Mod Agric Sci Technol, (13): 241-242. [董晓雨, 郭鹏飞, 2014. 铁在植物中的分布及其对人类神经系统发育的影响 [J]. 现代农业科技, (13): 241-242.]

FAN SQ, 2018. Oil accumulation of *Prunus sibirica* kernel and response to magnesium fertilizer spraying [D]. Beijing: Chinese Academy Forestry. [范思琪, 2018. 山杏种仁油脂累积特性及其对喷施镁肥的响应 [D]. 北京: 中国林业科学研究院.]

FENG NH, HOU DH, YANG CY, et al., 2020. Evaluation of main nutrients and amino acid components of different varieties of foxtail millet [J]. Sci Technol Food Ind, 41(8): 224-229. [冯耐红, 侯东辉, 杨成元, 等, 2020. 不同品种小米主要营养成分及氨基酸组分评价 [J]. 食品工业科技, 41(8): 224-229.]

HOU M, LI JN, LI SF, et al., 2019. Nutritional composition analysis and evaluation of *Cinnamomum chago* [J]. J W

Chin For Sci, 48(6): 80-85. [侯敏, 李俊南, 李淑芳, 等, 2019. 茶果樟果实营养成分分析及其营养评价 [J]. 西部林业科学, 48(6): 80-85.]

HUANG KX, LAI JY, SHI HM, et al., 2008. Research status of protection and utilization of *Malania oleifera* in China [J]. J Guangxi Agric Biol Sci, 27(Suppl.): 76-80. [黄开响, 赖家业, 石海明, 等, 2008. 我国特有单种属植物蒜头果的保护与利用研究状况 [J]. 广西农业生物科学, 27(增刊): 76-80.]

HUANG KX, LAI JY, YUAN X, et al., 2008. Study on extraction and chemical analysis of the essential oil composition from leaves of *Malania oleifera* [J]. J Guangxi Univ (Nat Sci Ed), 33(Suppl.): 88-91. [黄开响, 赖家业, 袁霞, 等, 2008. 蒜头果叶挥发油提取工艺及其成分分析研究 [J]. 广西大学学报(自然科学版), 33(增刊 1): 88-91.]

JERNEJC K, LEGISA M, 2002. The influence of metal ions on malic enzyme activity and lipid synthesis in *Aspergillus niger* [J]. Fems Microbiol Lett, 217(2): 185-190.

JING DW, XING SJ, MA BY, et al., 2000. Research advances on calcium nutrition in soil and plant [J]. Biol Disaster Sci, 35(4): 447-451. [井大炜, 邢尚军, 马丙尧, 等, 2012. 土壤与植物中钙营养研究进展 [J]. 生物灾害科学, 35(4): 447-451.]

KANG JH, SHI YM, ZHENG RL, 2000. Effects of ascorbic acid and DL-alpha-tocopherol on human hepatoma cell proliferation and redifferentiation [J]. Acta Pharm Sin, 21(4): 358-352.

KIENEKER LM, GANSEVOORT RT, MUKAMAL KJ, et al., 2014. Urinary potassium excretion and risk of developing hypertension: the prevention of renal and vascular end-stage disease study [J]. Hypertension, 64(4): 769-776.

LAI JY, YANG ZD, WEN XF, 1999. A study on leaf chlorophyll content from *Malania oleifera* under two kinds of site conditions *in vitro* [J]. Guihaia, 19(3): 272-276. [赖家业, 杨振德, 文祥凤, 1999. 两种立地条件下蒜头果叶绿素含量比较研究 [J]. 广西植物, 19(3): 272-276.]

LI XF, CAO JH, XU XM, 2006. Study comparatively on the quality of fruit oil of *Malania oleifera* on acid soil and neutral soil by GC-MS [J]. J Henan Norm Univ (Nat Sci Ed), 34(3): 128-131. [李小方, 曹建华, 徐祥明, 2006. GC-MS 技术对比研究两种土壤上蒜头果果油品质 [J]. 河南师范大学学报(自然科学版), 34(3): 128-131.]

LIU Z, 1991. Research progress of manganese in soil and plant [J]. Progr Soil Sci, (6): 1-10. [刘铮, 1991. 土壤与植物中锰的研究进展 [J]. 土壤学进展, (6): 1-10.]

LUTGEN V, NARASIPURA SD, SHARMA A, et al., 2016. β-Catenin signaling positively regulates glutamate uptake and metabolism in astrocytes [J]. J Neuroinflammation, 13: 242.

MA YB, WANG HG, GAO HQ, et al., 2009. Study on the relationship between trace elements of traditional Chinese medicine and its pharmacology [J]. Capital Med, 16(22): 42-43. [马亚兵, 王海刚, 高海青, 等, 2009. 中药微量元素与其药理的关系研究 [J]. 首都医药, 16(22): 42-43.]

MORIZANE C, ADACHI K, FURUTANI I, et al., 1997. N^{ω}-Nitro-L-arginine methyl ester protects retinal neurons against *N*-methyl-D-aspartate-induced neurotoxicity *in vivo* [J]. Eur J Pharmacol, 328(1): 45-49.

ROUT GR, SAHOO S, 2015. Role of iron in plant growth and metabolism [J]. Rev Agric Sci, 3: 1-24.

SU JL, LIN X, YANG BX, et al., 2021. Nutritional components of *Malania oleifera* seed kernel [D]. Chin Oils Fats, 46(12): 108-111. [苏霁玲, 林昕, 杨宝钦, 等, 2021. 蒜头果种仁的营养成分分析 [J]. 中国油脂, 46(12): 108-111.]

SUN CF, GUO N, 2011. Trace element iron effects on human health [J]. Stud Trace Elem Health, 28(2): 64-66. [孙长峰, 郭娜, 2011. 微量元素铁对人体健康的影响 [J]. 微量元素与健康研究, 28(2): 64-66.]

SUN Y, HONG WT, HAN Y, et al., 2021. Targeting internal phosphorus re-utilization to improve plant phosphorus use efficiency [J]. J Plant Nutr Fert, 7(12): 2216-2228. [孙艳, 洪婉婷, 韩阳, 等, 2021. 植物内部磷循环利用提高磷效率的研究进展 [J]. 植物营养与肥料学报, 27(12): 2216-2228.]

TANG TF, 2013. Studies on effective components and bioactivity of *Malania oleifera* [D]. Nanning: Guangxi University. [唐婷范, 2013. 蒜头果有效成分及其生物活性研究 [D]. 南宁: 广西大学.]

TANG TF, LIU XM, GUO ZJ, et al., 2013. Analysis of the chemical component of lignin extract from *Malania oleifera* [J]. Fine Chem, 30(5): 591-594. [唐婷范, 刘雄民, 郭占京, 等, 2013. 蒜头果木质素提取及成分分析 [J]. 精细化工, 30(5): 591-594.]

TOBIAN L, LANGE J, ULM K, et al., 1985. Potassium reduces cerebral hemorrhage and death rate in hypertensive rats, even when blood pressure is not lowered [J]. Hypertension, 7(Suppl. I): 110-114.

WANG JY, 1999. Trace elements and diseases [J]. Chem world, 40(5): 277-279. [王建英, 1999. 微量元素与疾病 [J]. 化学世界, 40(5): 277-279.]

WANG LJ, LIAO SQ, LIANG J, et al., 2021. Analysis and evaluation of nutritional components of *Kadsura coccinea* seeds [J]. Chin Oils Fats, 46(12): 112-117. [王丽军, 廖苏奇, 梁洁, 等, 2021. 黑老虎种子的营养成分分析及评价 [J]. 中国油脂, 46(12): 112-117.]

WANG R, ZHOU YM, 1999. Research advance of methionine nutrition for animals [J]. Cereal Feed Ind, (4): 29-32. [王冉, 周岩民, 1999. 动物蛋氨酸营养研究进展 [J]. 粮食与饲料工业, (4): 29-32.]

WU B, GAO YH, LI Y, et al., 2016. Oil flax phosphorous transformation, distribution and utilization under nitrogen phosphorous combination on dry land [J]. Chin J Oil Crop Sci, 38(5): 619-625. [吴兵, 高玉红, 李玥, 等, 2016. 旱地胡麻不同氮磷配施后磷素转运分配和磷肥的利用效率 [J]. 中国油料作物学报, 38(5): 619-625.]

XIANG CG, LI WF, CHEN YB, et al., 2010. Analysis on the nutritional components in stem, leaf and flower of Pumpkin [J]. Nat Prod Res De, 22(1): 68-71. [向昌国, 李文芳, 陈阳波, 等, 2010. 南瓜茎、叶、花的营养成分分析 [J]. 天然产物研究与开发, 22(1): 68-71.]

YANG M, 2020. Purification, identification and analysis of malanin from *Malania oleifera* [J]. Chin Oils Fats, 45(4): 24-27. [杨敏, 2020. 蒜头果蛋白的纯化鉴定及分析 [J]. 中国油脂, 45(4): 24-27.]

YANG XL, WANG GL, ZHANG ZC, 2006. Manganese and health of human body [J]. Med Recapitulate, 12(18): 1134-1136. [杨心乐, 王桂兰, 张忠诚, 2006. 锰与人体健康 [J]. 医学综述, 12(18): 1134-1136.]

YANG YL, WANG XY, ZHAO DW, et al., 2022. Screening of the extraction technology of crude fat from shell and peel of *Malania oleifera* by orthogonal test [J]. Anhui Agric Sci, 50(1): 190-193. [杨玉玲, 王序英, 赵大伟, 等, 2022. 正交试验法优选蒜头果果壳和果皮粗脂肪提取工艺 [J]. 安徽农业科学, 50(1): 190-193.]

YU HR, 2013. Effect of different base fertilizers on the growth of *Malania oleifera* seedlings [J]. Anhui For Sci Technol, 39(4): 33-35. [余慧嵘, 2013. 不同基肥对蒜头果幼苗生长的影响 [J]. 安徽林业科技, 39(4): 33-35.]

YUAN H, WANG QH, WANG YY, et al., 2013. Effect of docosahexaenoic acid and nervonic acid on the damage of learning and memory abilities in rats induced by 1-bromopropane [J]. Chin J Ind Hyg Occup Dis, 31(11): 806-810. [袁华, 王清华, 王韵阳, 等, 2013. 二十二碳六烯酸和神经酸对 1-溴丙烷染毒大鼠学习记忆的影响 [J]. 中华劳动卫生职业病杂志, 31(11): 806-810.]

YUAN Y, DAI XC, WANG DB, et al., 2009. Purification, characterization and cytotoxicity of malanin, a novel plant toxin from the seeds of *Malania oleifera* [J]. Toxicon, 54(2): 121-127.

YUAN Y, ZHANG W, LI B, et al., 2014. The inhibitory effect of *Malania Oleifera* on the growth of human leukemia K562 cells *in vitro* [J]. Sci Technol Food Ind, 35(20): 379-382. [袁燕, 张薇, 李彬, 等, 2014. 蒜头果蛋白对人白血病 K562 细胞体外生长的抑制作用 [J]. 食品工业科技, 35(20): 379-382.]

ZHANG J, YAN H, YANG T, et al., 2011. Removal of dicofol from water by immobilized cellulase and its reaction kinetics [J]. J Environ Manage, 92(1): 53-58.

ZHANG L, LIU XM, TANG TF, 2012. Determination of contents of seven metallic elements in seeds of *Malania oleifera* [J]. J Guangxi Univ (Nat Sci Ed), 37(3): 521-524. [张磊, 刘雄民, 唐婷范, 2012. 蒜头果果仁中 7 种金属元素含量的测定 [J]. 广西大学学报(自然科学版), 37(3): 521-524.]

ZHANG X, TAN Y, LI YQ, et al., 2016. Content of fatty acids in *Malania oleifera* fruit oil determined by GC-MS method [J]. J Anhui Agri, 44(5): 15-17. [张茜, 谭瑜, 李雁群, 等, 2016. GC-MS 测定蒜头果油中的脂肪酸含量 [J]. 安徽农业科学, 44(5): 15-17.]

ZHANG ZH, GAO Y, WANG WJ, et al., 2001. Changes of main nutrients during the fruit ripening of walnut [J]. Acta Hortic Sin, 28(6): 509-511. [张志华, 高仪, 王文江, 等, 2001. 核桃果实成熟期间主要营养成分的变化 [J]. 园艺学报, 28(6): 509-511.]

ZHAO JP, OU QZ, 2010. Application research on the seed oil from *Malania oleifera* chun et Lee [J]. China Oils Fats, 35(7): 12-16. [赵劲平, 欧乞鋮, 2010. 蒜头果仁油的应用研究 [J]. 中国油脂, 35(7): 12-16.]

ZHOU QF, 2017. Studies on preparation of nervonic acid from *Malania Oleifera* [D]. Hangzhou: Zhejiang University. [周琴芬, 2017. 蒜头果种仁神经酸制备工艺研究 [D]. 杭州: 浙江大学.]

ZHOU W, LIN B, 2000. Study on pathways of Ca^{2+} movement in young fruit tissue of apple and its regulation by hormones [J]. J Plant Nutr Fert, 6(2): 214-219. [周卫, 林葆, 2000. 苹果幼果组织钙运输途径与激素调控 [J]. 植物营养与肥料学报, 6(2): 214-219.]

ZHU CW, BAI TC, LIU QD, et al., 2005. Application of phenol-sulfuric acid method associated with caramelizing-grating photometer method to determine the content of polysaccharide in algae solution [J]. J Suzhou Univ (Nat Sci Ed), 21(2): 63-67. [朱成文, 白同春, 刘德启, 等, 2005. 硫酸苯酚法与焦糖化分光光度法相结合测定藻类水溶液中总糖浓度 [J]. 苏州大学学报(自然科学版), 21(2): 63-67.]

(责任编辑 蒋巧媛)

广西植物 Guihaia Mar. 2023, 43(3): 527-535 http://www.guihaia-journal.com

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202112052

盘远方, 卓文花, 姜勇, 等, 2023. 桂林岩溶石山青冈优势种群空间分布格局及关联分析 [J]. 广西植物, 43(3): 527-535.
PAN YF, ZHUO WH, JIANG Y, et al., 2023. Spatial distribution pattern and correlation analysis of *Cyclobalanopsis glauca* dominant population in karst hills of Guilin [J]. Guihaia, 43(3): 527-535.

桂林岩溶石山青冈优势种群空间分布格局及关联分析

盘远方[2], 卓文花[1,3], 姜 勇[1,3], 梁士楚[1,3], 李丽香[1,3*]

(1. 广西师范大学 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. 广西科学院, 广西红树林研究中心, 广西 北海 536000; 3. 广西师范大学 生命科学学院, 广西 桂林 541006)

摘 要: 种群空间分布格局是研究种群特征、种间相互作用以及种群与环境关系的重要手段。青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)是岩溶生态系统顶极群落的建种群,为进一步了解其种群空间分布格局特征,该研究根据样地调查规范对面积为 60 m × 60 m 样地中的木本植物进行空间定位且进行每木调查,并运用点格局方法中的 $g(r)$ 和 $L_{12}(r)$ 函数对青冈幼苗(DBH<2 cm)、幼树(2 cm≤DBH<10 cm)和成树(10 cm≤DBH)进行空间分布特征和关联性分析。结果表明:(1)青冈种群的径级结构符合倒"J"型分布。(2)幼苗、幼树和成树在较小尺度上表现为聚集分布,而幼树和成树在中、大尺度上基本表现为随机分布。(3)不同径级个体空间关联性主要表现为幼苗与幼树在 0~15 m 尺度上呈正相关;幼树与成树在 0~10 m 尺度上呈不相关,而在 10~15 m 尺度上呈正相关;幼苗与成树在 0~2 m 尺度上呈不相关,而在 2~15 m 尺度上呈正相关。因此,青冈种群的分布格局及其关联性随空间尺度和发育阶段而变化,这是由种群自身的生物学特性、种内种间关系以及环境条件共同作用的结果。该研究结果为该区域植物群落形成和维持机制及资源利用研究提供了基础资料。

关键词: 青冈种群, 径级结构, 空间点格局, 空间关联性, 岩溶石山

中图分类号: Q948.15 **文献标识码**: A **文章编号**: 1000-3142(2023)03-0527-09

Spatial distribution pattern and correlation analysis of *Cyclobalanopsis glauca* dominant population in karst hills of Guilin

PAN Yuanfang[2], ZHUO Wenhua[1,3], JIANG Yong[1,3], LIANG Shichu[1,3], LI Lixiang[1,3*]

(1. *Key Laboratory of Ecology of Rare and Endangered Species and Environment Protection*, *Ministry of Education*, *Guangxi Normal University*, Guilin 541006, Guangxi, China; 2. *Guangxi Mangrove Research Center*, *Guangxi Academy of Sciences*, Beihai 536000, Guangxi, China; 3. *College of Life Sciences*, *Guangxi Normal University*, Guilin 541006, Guangxi, China)

Abstract: The spatial distribution pattern of population is an important means to describe population characteristics, interspecific interactions, and the relationship between population and environment. *Cyclobalanopsis glauca* is a

收稿日期: 2022-04-30

基金项目: 国家自然科学基金(31860124); 国家级大学生创新创业训练计划项目(20181060263)。

第一作者: 盘远方(1994-),硕士,研究实习员,研究方向为植物生理生态学,(E-mail)yuanfangpan124@163.com。

*通信作者: 李丽香,硕士,讲师,研究方向为植物生态学,(E-mail)lixiang_li66@126.com。

constructive population of climax community in karst ecosystems, in order to further understand the spatial distribution pattern of its populations, according to the sample plot investigation specification, a sample plot of 60 m × 60 m was set up, and the woody plants in the plot were spatially located and investigated for each tree. The *C. glauca* population was divided into three different diameter classes in the study, belonging to seedling (DBH<2 cm), sapling (2 cm≤DBH< 10 cm), adult tree (10 cm≤DBH). Using the point pattern analysis method, $g(r)$ and $L_{12}(r)$ functions based on Ripley's K function were used for the analysis of the spatial distribution pattern and correlation analysis of *C. glauca* population in different diameter classes. The results were as follows: (1) The diameter class structure of *C. glauca* population was in an inverted "J" type distribution. (2) On the small scale, the stage of seedlings, saplings and adult trees, the spatial distribution pattern tended to cluster distribution, and the saplings, adult trees tended to random distribution on the medium and large scales. (3) The performances of spatial correlation between different diameter classes were different, the seedlings and saplings were positively related on the scale of 0-15 m; saplings and adult trees reflected on the scale of 0-10 m were no correlation, and there was a positive correlation on the scale of 10-15 m; seedling and adult trees reflected on the scale of 0-2 m were no correlation, and there was a positive correlation on the scale of 2-15 m. Therefore, the spatial distribution pattern and correlation of *C. glauca* population in the karst area of Guilin change with the spatial scale and development stage, which was the result of the combined effects of the population's biological characteristics, intraspecific and interspecific relationships, and environmental conditions. The results of the study can provide basic information for the formation and maintenance mechanism of plant community and resource utilization research of karst hills.

Key words: *Cyclobalanopsis glauca* population, diameter class, spatial point pattern, spatial correlation, karst hills

某一特定时间组成种群所有植株个体在二维空间上的分布状况或布局称之为种群空间分布格局(Cao et al., 2003; 高福元等, 2012),通常在群落中有随机分布、聚集分布和均匀分布 3 种基本类型。种群空间分布格局是分析种群与环境关系的重要手段,对解释种群本身生态学过程、结构发展历史和环境变迁具有重要意义(Hubbell, 2001; 张金屯等, 2004; Zhao et al., 2010)。有研究表明,种群空间分布格局与尺度有关(Harms et al., 2001; Wiegand & Moloney, 2004),在某一尺度上可能呈随机分布或聚集分布,而在另一尺度上可能呈均匀分布(Stoyan & Penttinen, 2000)。种群空间分布格局除与尺度有关外,还受到扩散限制(dispersal limitation)和生境异质性(habitat heterogeneity)的影响,在较小的尺度上可能受种内竞争、种间竞争、扩散限制等因素影响,而在较大尺度上则可能由种群分布区环境的异质性决定(Harms et al., 2001; Lin et al., 2011)。

目前,国内外学者已在种群空间分布格局和关联方面做了不少研究。例如,Ripley(1981)利用 K 函数的单因素和双因素函数分析个体的空间分布格局;Call 和 Nilsen(2003)采用 Ripley's K 函数分析美国布莱克斯堡 2 个优势种的空间关联性;Schleicher 等(2011)运用 Ripley's 函数研究热带草原不同土地类型对 2 种灌木种群生长和空间分布的影响;苏松锦等(2014)运用 O-ring 函数分析戴云山黄山松种群空间分布格局和关联;Zhao 等(2010)采用 Ripley's K 函数分析常绿阔叶林优势种的空间分布格局。但是,目前文献资料显示均以大尺度研究为主,而小尺度研究较为缺乏。宋于洋等(2010)研究认为,小尺度种群空间分布格局与关联是揭示种群生态学过程的关键尺度,即小尺度范围内的种群空间分布格局和关联分析结果更能准确地从生物学背景上提供和解释植物个体周围的局部空间结构。因此,研究小尺度种群空间分布格局和关联性对深入理解种内种间的相互作用、群落组成及其形成和维持机制具有重要意义。

桂林位于广西东北部,是广西岩溶石山地貌聚集地之一,也是我国石漠化水土治理和植被恢复的重点区域(刘彦随等, 2006)。其典型的岩溶生态特征表现为岩石裸露率高、土壤贫瘠、土壤少且不连续和地表水缺乏等,其脆弱的生态系统备受全球关注(王明章, 2004; 胡芳等, 2018)。该生态系统的植被是在碳酸盐类岩石风化壳发育形成的钙质土壤中生长的,植被形成时间十分缓慢

(Zhang et al., 2013; 徐艳芳等, 2016)。若该生态系统遭到破坏,其植被容易退化且难以修复。独特的岩溶地质背景和高异质性的生境类型,形成了特有的植物区系组成及结构,这对维持岩溶生态系统的稳定极为重要。但是,岩溶石山的地形、植被组成和研究手段等是限制岩溶石山野外调查的重要因素。目前,关于岩溶石山植物种群空间格局方面的研究远不如非岩溶石山植被的深入。青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)是我国南方亚热带地区常绿落叶阔叶混交林的主要树种之一,是岩溶生态系统顶级群落的建群种,具有良好的抗旱性、喜钙性、耐贫瘠性和发达根系等特点,在防止岩溶石山石漠化、维持脆弱生态系统稳定、调节区域碳平衡和维持物种多样性等方面具有重要的生态学意义(Hu et al., 2007, 2017; Li et al., 2008)。鉴于此,本研究以桂林岩溶石山青冈优势种群为对象,采用空间点格局方法中的 $g(r)$ 函数和 $L_{12(r)}$ 函数,拟探讨幼苗、幼树和成树的空间分布格局变化,以及幼苗、幼树和成树之间存在的关联性,以期为岩溶石山森林资源的保护、营林管理、生物多样性保护以及岩溶石山退化植被生态系统修复提供科学依据。

1　研究区域与研究方法

1.1 研究区域概况

本研究区域位于桂林市郊的演坡山(110°15′17″—110°15′19″ E、25°19′7″—25°19′10″ N),为典型的岩溶石山地貌,海拔大多在 200~400 m。该区域岩溶地貌特征显著,地貌类型以碳酸盐溶蚀所形成的峰丛洼地和峰丛谷地为主,具有成土速度缓慢、土壤钙含量高、地表土蓄水能力差及环境容纳量低等特点;属于亚热带湿润季风气候,气候温和,雨量充沛,年均降雨量为1 856.7 mm,降雨量年分配不均,降雨主要集中在 4—7 月,年均蒸发量为 1 458.4 mm,年均气温为 19 ℃,无霜期长达 300 d,全年以偏北风为主,平均风速为 2.7 m·s^{-1}。土壤主要为红壤、棕壤等砂质土。典型植被以壳斗科的青冈为主,其伴生种主要有檵木(*Loropetalum chinense*)、干花豆(*Fordia cauliflora*)、扁片海桐(*Pittosporum planilobum*)、粗糠柴(*Mallotus philippensis*)、红背山麻杆(*Alchornea trewioides*)、朴树(*Celtis sinensis*)等。

1.2 试验设计和调查方法

2017 年 7—9 月,经过实地踏勘,结合青冈群落特点及生境情况,选取最具有代表性且分布较集中的青冈群落作为研究对象。但是,由于受到地形和植被的限制,即岩溶石山山体整体偏小,山体中上部位较为陡峭;在样地踏查过程中,发现山体中上部位较少有青冈的分布,主要分布着檵木、龙须藤和金樱子等藤本和小灌木,而青冈主要分布在山底至山中部位。因此,结合青冈的分布情况和地形条件确定以 110°15′17″ E、25°19′7″ N 为样地原点坐标,设置一个面积为 60 m × 60 m 的样地。虽然整个研究样地相对偏小,但这是目前找到保存相对完好、原生性较强、生长较为集中的青冈种群样地。为了便于野外调查,采用相邻格子调查方法将整个样地分成 9 个 20 m × 20 m 的样方,各样方的基本概况如表 1 所示。调查时对每个 20 m × 20 m 的样方进行每木检尺,记录样方内胸径≥1 cm 乔木物种和基径≥1 cm 灌木物种的种名、胸径、基径、株高及生长状况,并测量每个植株的空间位置坐标。同时,记录每个 20 m × 20 m 样方的经纬度、坡向、海拔、岩石裸露率等环境特征。

表 1　各样方的基本概况

Table 1　Basic informations of each quadrat

样方编号 No. of quadrats	物种数 Number of species	密度 Density (plant·hm^{-2})	海拔 Altitude (m)	岩石裸露率 Rock exposure rate (%)	土壤含水量 Soil water content (%)
P_1	23	10 650	255	56	21.39
P_2	22	11 225	258	65	21.45
P_3	23	8 250	219	72	19.71
P_4	17	9 025	234	51	32.85
P_5	21	29 100	237	54	21.66
P_6	19	6 525	237	76	21.73
P_7	19	7 300	240	67	24.02
P_8	24	6 175	254	60	19.83
P_9	18	6 400	268	58	33.51

1.3 径级划分

不同物种其径级的划分标准不相同,需根据物种的生物学特性和生长状况进行划分(何增丽等, 2017)。生长在相似立地条件下相同物种的

龄级和径级对环境的反映规律具有一致性(任毅华等, 2021)。因此,该研究采用空间代替时间的方法,将青冈调查数据(样地中,青冈的平均胸径为 8.63 cm,最大胸径为 47.72 cm)划分为 3 个径级阶段,即幼苗的胸径 DBH<2 cm;幼树的胸径为 2 cm≤DBH<10 cm;成树的胸径 10 cm≤DBH,以不同径级结构代替年龄结构分析青冈种群不同年龄结构的空间分布格局。虽然这样划分径级并不能非常科学准确地定义幼苗、幼树和成树,但有利于分析的简化。

1.4 数据处理和分析

1.4.1 不同径级青冈的空间格局 $L(r)$ 函数和 $g(r)$ 函数是由 Ripley's K 函数衍化而来(Ripiey, 1977),即以 Ripley's K 函数为基础,通过对 Ripley's K 函数进行方差校正和线性化得到 $L(r)$ 函数,运用 $L(r)$ 函数来判断不同径级个体在各尺度上的空间分布格局。但是,$L(r)$ 函数为积累分布函数,在分析大尺度的空间分布格局时容易受到小尺度积累效应的影响,使得格局分析复杂化(王鑫厅等,2012,2022)。$g(r)$ 函数用环代替了 Ripley's K 函数中的圆,它利用两圆心之间的距离,计算任一点为圆心、r 为半径的圆环区域内点的数量来进行点格局分析,计算过程中消除了累积效应(郭屹立等, 2015)。因此,本研究使用 $g(r)$ 函数来描述青冈种群不同径级个体在各空间尺度上的分布格局。其中,Ripley's K 函数、$L(r)$ 函数和 $g(r)$ 函数公式如下:

$$K(r) = \frac{A}{n^2}\sum_{i=1}^{n}\sum_{j=1}^{n}\frac{I_r(u_{ij})}{w_{ij}}(i \neq j)\ ;$$

$$L(r) = \sqrt{K(r)/\pi} - r\ ;\ g(r) = \frac{\mathrm{d}K(r)}{2\pi r \mathrm{d}r}。$$

式中:A 表示样地面积;n 为样地内个体总数;r 表示空间尺度;w_{ij} 为消除边界效应的权重;u_{ij} 为点 i 到点 j 之间的距离;I 为指示函数。当 $g(r)=0$ 时,个体在 r 尺度上呈完全空间随机分布;$g(r)<0$ 时,为均匀分布;$g(r)>0$ 时,为聚集分布。

1.4.2 不同径级青冈的空间关联性 在分析物种间的空间关联时,Diggle(1983)在 Ripley's K 函数基础上引入了 $K_{12}(r)$ 函数。同样,对 $K_{12}(r)$ 函数进行方差校正和线性化得到 $L_{12}(r)$ 函数。因此,本研究利用分析物种间空间关联的方法来分析青冈种群不同径级间的空间关联。其中,$K_{12}(r)$ 函数和 $L_{12}(r)$ 函数公式如下:

$$K_{12}(r) = \frac{A}{n_1 n_2}\sum_{i=1}^{n_1}\sum_{j=1}^{n_2}\frac{I_r(d_{ij})}{w_{ij}}(i \neq j)\ ;$$

$$L_{12}(r) = \sqrt{K_{12}(r)/\pi} - r\ 。$$

式中:n_1、n_2 表示两个不同径级的青冈植株个体数;i 和 j 表示两个不同径级的植株。$L_{12}=0$ 时,表明两个径级植株之间相互独立或无显著相关性;$L_{12}<0$ 时,表明两个径级的植株在 r 尺度上呈显著负相关;$L_{12}>0$ 时,表明两个径级的植株在 r 尺度上呈显著正相关。

本研究采用完全空间随机模型(complete spatial randomness, CSR),使用 Monte Carlo 进行 100 次的随机模拟,利用模拟得出的最大值和最小值来计算上下包迹线分布的估计范围,并根据其分布的区间截取 95%的置信水平。若实际分布的 $g(r)$ 值和 $L_{12}(r)$ 值落在包迹线内,则青冈呈随机分布或两径级之间相互独立,无空间相关性;若在包迹线以上,则为聚集分布或两径级之间呈空间正相关;若在包迹线以下,则为均匀分布或两径级之间呈空间负相关。数据分析过程在 R3.6.3 软件中的 spatstat 软件包中完成。

2 结果与分析

2.1 青冈种群及其所在群落的空间分布

如图 1 和表 2 所示,本次调查共记录到 DBH≥1 cm 的植株个体 4 384 株,隶属于 29 科 43 属 50 种,密度为 12 177 株·hm^{-2},平均胸径为 6.12 cm,幼苗、幼树和成树的个体数分别是 2 982、964、438 株,分别约占总个体数的 68.1%、21.9%和 9.9%。其中,青冈个体 2 239 株,密度为 6 219 株·hm^{-2},种群平均胸径为 8.63 cm,幼苗、幼树和成树的个体数分别是 1 540、370、329 株,分别约占青冈总个体数的 68.8%、16.5%和 14.7%。从径级分布趋势可以看出,样地内有大量的小径级个体储备,个体数量随径级的增大而逐渐减少,种群的径级结构更接近于倒“J”型,种群属于增长型,种群的更新状态良好。

2.2 不同径级青冈种群的空间分布格局

如图 2 所示,幼苗在 0~15 m 尺度上表现为聚集分布;幼树在 0~5.5 m、8~10 m 和 12~15 m 尺度上表现为聚集分布,在 5.5~8 m 和 10~12 m 尺度上表现为随机分布;成树在 0~4 m 尺度上表现为聚集分布,在 4~15 m 尺度上以随机分布为主。

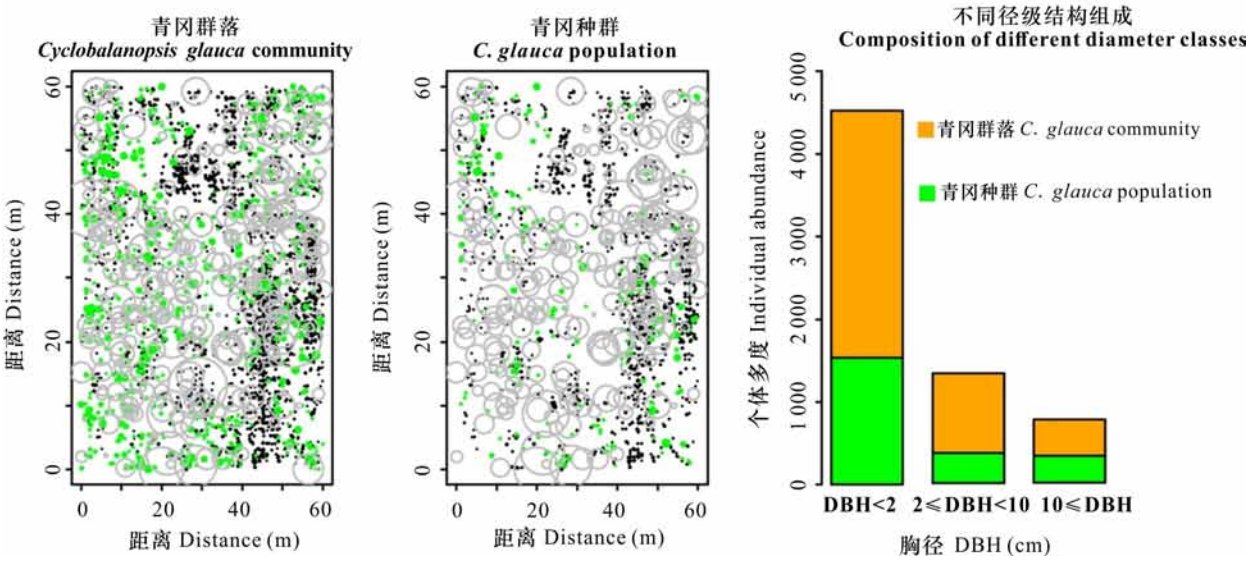


图 1　不同径级结构的青冈群落及种群在样地的分布

Fig. 1　Distribution of *Cyclobalanopsis glauca* community and population in different diameter classes

表 2　不同径级青冈群落和青冈种群的个体数目分布情况

Table 2　Number distribution of *Cyclobalanopsis glauca* community and population in different diameter classes

类型 Type	生长阶段 Life stage						合计 Total
	幼苗 Seedling	比例 Proportion (%)	幼树 Sapling	比例 Proportion (%)	成树 Adult tree	比例 Proportion (%)	
青冈群落 *Cyclobalanopsis glauca* community	2 982	68.1	964	21.9	438	9.9	4 384
青冈种群 *C. glauca* population	1 540	68.8	370	16.5	329	14.7	2 239
合计 Total	4 522	136.9	1 334	38.4	767	24.6	6 623

不同径级的青冈种群在小尺度上均表现为聚集分布，除幼苗外，幼树和成树在较大尺度上主要表现为随机分布。

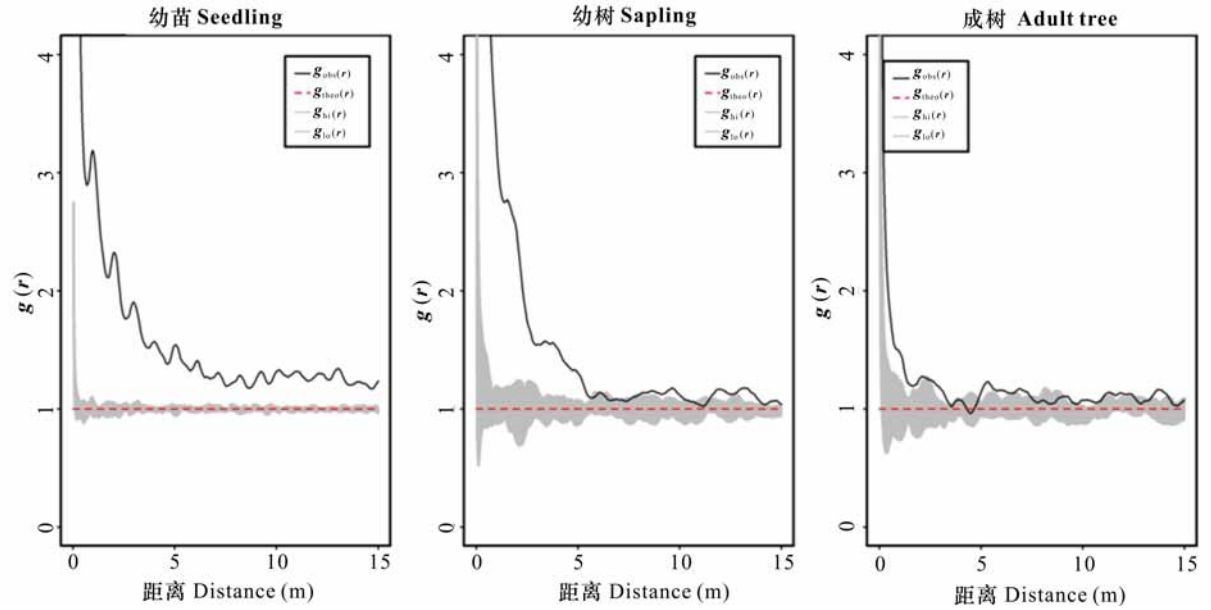
2.3 不同径级青冈种群的空间关联

如图 3 所示，幼苗与幼树在 0~15 m 尺度上表现为正相关；幼树与成树在 0~10 m 尺度上表现为不相关，在 10~15 m 尺度上表现为正相关；幼苗与成树在 0~2 m 尺度上表现为不相关，在 2~15 m 尺度上表现为正相关。

3　讨论

3.1 青冈种群的径级结构

种群的径级结构是指植株按径级大小的分配状况或各径级大小在种群内所占据的比例（拓锋等，2020）。它是种群重要的结构特征之一，也是种群的繁殖特性对不同环境因子长期适应的结果，在一定程度上可以反映群落结构现状和更新策略，更是预测种群或群落动态发展趋势的有效途径（Gao et al.，2003；Miao et al.，2018）。本研究发现，青冈种群径级结构为倒“J”型，说明小径级的青冈幼苗数量储备较为丰富，其种群属于增长型，具有较强的自我更新和维持能力，若不受强烈的干扰，将来该种群数量会保持稳定，这与汪国海等（2021）的研究结果相同。青冈种群小径级个体所占的比例最高。一方面，由其繁殖特性决定，青冈成树产生的成熟种子在重力作用下大多都聚集于母株冠幅下方，而自然条件下萌发形成大量小径级个体也集中分布在母株冠幅周围，在母树的庇护下，占据着有利的资源，有利于青冈幼苗个

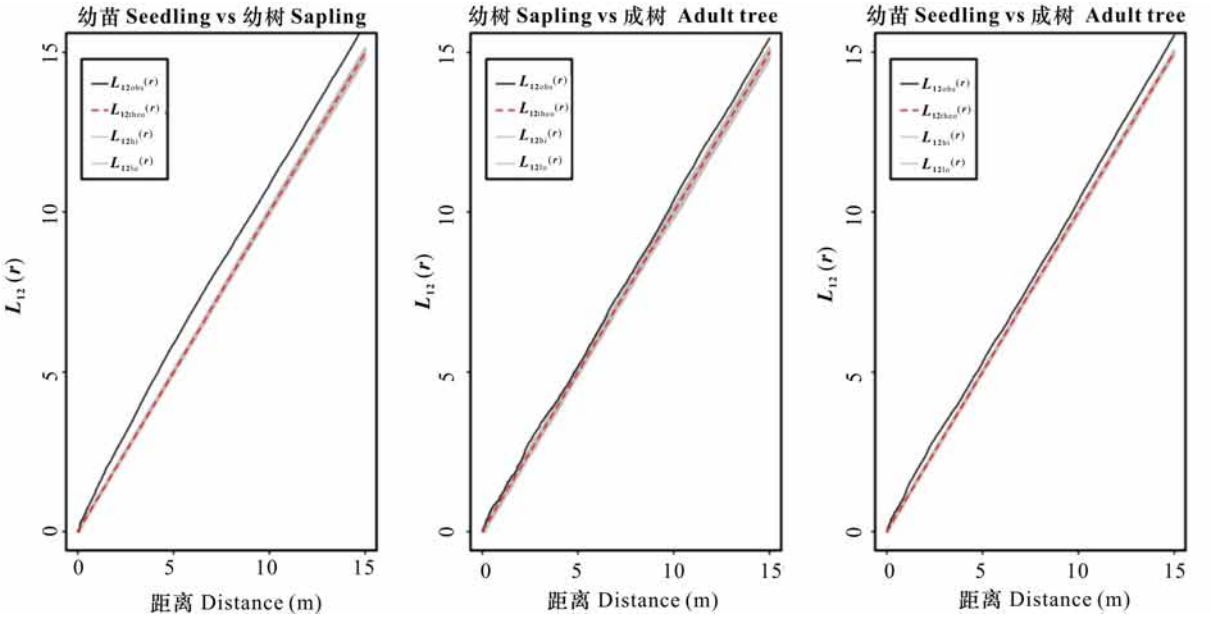


—$g_{obs}(r)$. 成对相关函数 $g(r)$ 的函数值；– – $g_{theo}(r)$. $g(r)$ 函数的期望值；— $g_{hi}(r)$. $g(r)$ 函数 95% 置信区间上包迹线；— $g_{lo}(r)$. $g(r)$ 函数 95% 置信区间下包迹线；r. 以目标树为圆点的取样圆半径。

—$g_{obs}(r)$. Function value of the pair-correlation function $[g(r)]$; – – $g_{theo}(r)$. Expected value of the function $[g(r)]$; — $g_{hi}(r)$. Upper limit on the 95% confidence interval of the function $[g(r)]$; — $g_{lo}(r)$. Lower limit on the 95% confidence interval of the function $[g(r)]$; r. Radius of the sampling circle with the target tree as the centroid.

图 2 不同径级青冈种群的空间格局分析

Fig. 2 Spatial pattern analysis of *Cyclobalanopsis glauca* population in different diameter classes



—$L_{12obs}(r)$. 成对相关函数 L_{12} 的函数值；– –$L_{12theo}(r)$. L_{12} 函数的期望值；— L_{12}hi(r). L_{12} 函数 95% 置信区间上包迹线；—$L_{12lo}(r)$. L_{12} 函数 95% 置信区间下包迹线；r. 以目标树为圆点的取样圆半径。

—$L_{12obs}(r)$. Function value of the pair-correlation function (L_{12}); – –$L_{12theo}(r)$. Expected value of the function (L_{12}); — L_{12}hi(r). Upper limit on the 95% confidence interval of the function (L_{12}); —$L_{12lo}(r)$. Lower limit on the 95% confidence interval of the function (L_{12}). r. Radius of the sampling circle with the target tree as the centroid.

图 3 不同径级青冈种群的空间关联性

Fig. 3 Spatial correlation of *Cyclobalanopsis glauca* population in different diameter classes

体与其他种群竞争过程中发挥群体效应。另一方面，由于岩溶石山土壤水分缺乏、土壤浅薄、岩石裸露、碳酸盐溶蚀和土壤贫瘠等特点（王明章，2004；胡芳等，2018），严重制约了青冈种子的萌发和幼苗的更新。有研究表明，幼苗是森林更新过程中最重要和最敏感的阶段，随着幼苗个体的生长，同种个体对光照、养分、水分及空间等资源的利用方式相同，但由于岩溶石山生境资源有限，种内种间竞争加剧，因此出现强烈的自疏效应（Das et al.，2011；Bai et al.，2012）。由于幼苗在生长过程中竞争能力较弱的幼苗个体会大量死亡，只有少量个体能够成功向幼树阶段转化，所以样地内存在大量的幼苗，而幼树和成树的数量却较少（Hu et al.，2012）。这样的种群径级结构分布能够维持种群持续健康发展，保持良好的更新潜力，这对该种群的稳定具有积极意义。

3.2 青冈种群的空间分布格局

种群的空间分布格局是种群在二维空间上布局的一个定量描述，研究其特征有助于阐明种群空间分布格局的形成机制（Comita & Hubbell，2009）。种群的空间分布格局与尺度存在密切的关系，随着尺度的变化而变化（张华等，2016）。本研究发现，青冈种群在小尺度上均表现为聚集分布，随尺度增加，其聚集强度逐渐减弱，在中、大尺度上以随机分布为主（幼苗除外）。这与拓锋等（2020）、张华等（2016）、任毅华等（2021）的研究结果具有一致性。一方面，小尺度上的物种分布格局主要受到种群自身的生物学特性影响（Zhao et al.，2010；Lin et al.，2011），如青冈成树成熟种子呈卵形、长卵形或椭圆形且无毛或被薄毛，主要靠重力传播，大部分成熟种子因重力作用而直接沉积在母株冠幅下方，而高度裸露的岩石形成地漏、石缝、石槽等地理屏障，从而限制了青冈成熟种子的传播距离。另一方面，岩溶石山微地形复杂、土壤总量少且斑块化，使得水分、养分资源等生态因子的再分配呈很高的空间异质性，在空间上形成更多的微生境隔离（Wiegand et al.，2004；Hu et al.，2012），这样青冈成树的成熟种子能到达适宜萌发的微生境的概率大大降低，从而导致幼苗呈聚集分布。虽然幼苗的聚集分布会加剧种内不同个体之间对光照、养分、水分和空间等资源的竞争，但这种聚集分布有利于种群发挥群体效应，能加快区域贫瘠环境的营养积累和幼苗因竞争而发生死亡后营养元素的循环，使得该环境更有利于更新幼苗的生长，从而提高植物的种间竞争和抵抗外界不良环境的能力（Ripley，1981；Harms et al.，2001）。

随着植株个体年龄增长，植株对养分等资源的需求逐渐增大，个体之间的竞争也会逐渐增加，种内和种间的个体之间因竞争激烈而出现大量的个体死亡现象（即自疏和他疏现象），最终导致种群密度的大大降低，其聚集强度也逐渐减弱（Nathan & Muller-Landau，2000；Comita & Hubbell，2009）。因此，随着年龄增长，种群由聚集分布向随机分布或均匀分布转化。另外，中、大径级青冈种群之所以在较大尺度上呈随机分布，可能是因为青冈种群为优势树种且占据林冠层，而青冈成树的树冠和根系延伸到一定范围内基本定型，因种内和种间竞争加剧，自疏和他疏效应使得该种群由聚集分布向随机分布转化（Wiegand et al.，2004；汪国海等，2021）。

3.3 青冈种群的空间关联性

植物种群不同径级个体的空间关联可以揭示种群内部个体间在某一特定时间内的空间分布和功能关系，这是种群个体与周围环境长期相互作用的结果，对同一种群不同径级个体的空间关联研究有利于描述种群的现状并预测种群的动态状况（Schleicher et al.，2011；王慧杰等，2016）。本研究结果发现，幼苗与幼树在 0～15 m 尺度上呈显著正相关，说明幼苗与幼树之间存在正向或相互有利的生态关系。由于幼苗、幼树对光照、水分等资源的竞争能力都比较弱，但为了生存，他们不得不采取协同策略来适应不利的生境，因此体现出一种互相帮助或互相“庇护”的互利共生关系（Comita & Hubbell，2009）。Das 等（2011）研究表明，小径级个体之间的空间关联性呈正关联，表明他们对环境资源的选择具有一致性，它们在空间分布上通常结伴出现或相互依存。另外，小径级个体之间的生长发育阶段较为接近，对环境资源的需求具有相似性且存在生态位重叠的现象，而幼树相对幼苗来说，对光照、水分、养分等资源的竞争相对较强，仍然需要借助高大的成树进行庇护（Harms et al.，2001；宋于洋等，2010）。因此，幼苗与幼树个体需要采取互惠的生态关系来适应资源有限的岩溶石山生境，从而提高幼苗与幼树的成活率。幼树与成树在 0～10 m 尺度上无显著关联性，在 10～15 m 尺度上呈正相关性，这主要是

成树占据林分的主林层,幼树与成树占据不同的生态位空间,进而对光照等资源的竞争不激烈,能够彼此相对独立的分享生境资源,表现出种群处于一种较稳定发展状态(李明辉等, 2011;Lan et al., 2012)。幼苗与成树在 0~2 m 尺度上表现出无显著关联性,在 2~15 m 尺度上表现出正相关,这是由种子扩散限制或种间竞争引起的(Wiegand & Moloney, 2004)。幼苗与成树的关联性变化与青冈种子自身的生物学特性有关,青冈成树能够产生大量种子,主要通过重力散播,而幼苗的分布范围在一定程度上体现了成熟种子的分布情况。

4 结论

本研究结果表明径级结构呈倒“J”型分布,说明该种群处于稳定发展阶段且具有一定自我维持和更新的能力。幼苗、幼树和成树在较小尺度上表现为聚集分布,但幼树和成树在中、大尺度上基本表现为随机分布。这表明岩溶石山生境贫瘠,聚集分布有利于种群在竞争有限资源时发挥群体效应,从而提高种群的存活率。而幼苗与幼树和成树之间主要呈空间正相关,说明幼苗对环境资源的需求与幼树和成树具有相似性和互补性,但由于幼苗竞争能力弱,因此需要借助大树进行庇护才能生存。本研究结果揭示了岩溶石山脆弱生态系统青冈种群不同发育阶段的空间分布规律及其空间关联情况,为我国西南岩溶石山地区植被重建与恢复以及生态系统服务功能的评价提供了科学依据。

参考文献:

BAI XJ, QUEENBOROUGH SA, WANG XG, et al., 2012. Effects of local biotic neighbors and habitat heterogeneity on tree and shrub seedling survival in an old-growth temperate forest [J]. Oecologia, 170: 755-765.

CALL LJ, NILSEN ET, 2003. Analysis of spatial patterns and spatial association between the invasive tree-of-heaven (*Ailanthus altissima*) and the native black locust (*Robinia pseudoacacia*) [J]. Am Midl Nat, 150(1): 1-14.

CAO GX, ZHONG ZC, LIU Y, et al., 2003. The study of distribution pattern of *Camellia rosthorniana* population in Jinyun Mountain [J]. J Biol, 20(1): 10-12.

COMITA LS, HUBBELL SP, 2009. Local neighborhood and species' shade tolerance influence survival in a diverse seedling bank [J]. Ecology, 90(2): 328-334.

DAS A, BATTLES J, STEPHENSON NL, 2011. The contribution of competition to tree mortality in old-growth coniferous forests [J]. For Ecol Manag, 261: 1203-1213.

DIGGLE PJ, 1983. Statistical analysis of spatial point patterns [M]. New York: Academic Press.

GAO FY, ZHAO CZ, 2012. In the process of grassland degradation the spatial pattern and spatial association of dominant species [J]. Acta Ecol Sin, 32(21): 6661-6669. [高福元, 赵成章, 2012. 甘肃臭草型退化草地优势种群空间格局及其关联性 [J]. 生态学报, 32(21): 6661-6669.]

GUO YL, WANG B, XIANG WS, et al., 2015. Spatial distribution of tree species in a tropical karst seasonal rainforest in Nonggang, Guangxi, southern China [J]. Biodivers Sci, 23(2): 183-191. [郭屹立, 王斌, 向悟生, 等, 2015. 广西弄岗北热带喀斯特季节性雨林监测样地种群空间点格局分析 [J]. 生物多样性, 23(2): 183-191.]

HARMS KE, CONDIT R, FOSTER HRB, 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot [J]. J Ecol, 89(6): 947-959.

HE ZL, XU H, QIN XS, et al., 2017. Spatial distribution patterns and association of two Apocynaceae plants in the tropical mountain rainforests of Jianfengling, Hainan Island, China [J]. Biodivers Sci, 25(10): 1065-1074. [何增丽, 许涵, 秦新生, 等, 2017. 海南尖峰岭热带山地雨林 2 种夹竹桃科植物的空间分布格局与关联性 [J]. 生物多样性, 25(10): 1065-1074.]

HU F, ZENG FP, DU H, et al., 2018. Scale-dependent spatial patterns for species diversity in a karst evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest of northwest Guangxi [J]. Acta Ecol Sin, 38(17): 6074-6083. [胡芳, 曾馥平, 杜虎, 等, 2018. 桂西北喀斯特常绿落叶阔叶混交林物种多样性分布格局的尺度效应 [J]. 生态学报, 38(17): 6074-6083.]

HU YH, SHA LQ, BLANCHET FG, et al., 2012. Dominant species and dispersal limitation regulate tree species distributions in a 20-ha plot in Xishuangbanna, southwest China [J]. Oikos, 121: 952-960.

HU G, LIANG SC, ZHANG ZH, 2007. Quantitative analysis of *Cyclobalanopsis glauca* community on karst hills of Guilin [J]. Chin J Ecol, 26(8): 1177-1171.

HU G, ZENG SQ, LONG SS, 2017. Structure and dynamic characteristics of *Cyclobalanopsis glauca* secondary forests [J]. J Cent S Univ For Technol, 37(11): 110-114.

HUBBELL SP, 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography [M]. Princeton: Princeton University Press: 127-139.

LIN YC, CHANG LW, YANG KC, et al., 2011. Point patterns of tree distribution determined by habitat heterogeneity and dispersal limitation [J]. Oecologia, 165(1): 175-184.

LAN G, GETZIN S, WIEGAND T, et al., 2012. Spatial distribution and interspecific associations of tree species in a tropical seasonal rain forest of China [J]. PLoS ONE, 7(9): e46074.

LI XK, HE CX, TANG JS, 2008. Evolution and ecological processes of karst ecosystem of Guangxi [J]. Guangxi Sci, 15(1): 80-86.

LI MH, HE FH, PAN CD, 2011. Spatial distribution pattern of different strata and spatial assocations of different strata in the Schrenk Spruce Forest, northwest China [J]. Acta Ecol Sin, 31(3): 620-628. [李明辉, 何风华, 潘存德,

2011. 天山云杉天然林不同林层的空间格局和空间关联性 [J]. 生态学报, 31(3): 620-628.]

LIU YS, DENG XS, HU YC, 2006. Rocky land degradation and poverty alleviation strategy in Guangxi karst mountainous area [J]. Mt Res, 24(4): 228-233. [刘彦随, 邓旭升, 胡业翠, 2006. 广西喀斯特山区土地石漠化与扶贫开发探析 [J]. 山地学报, 24(4): 228-233.]

MIAO N, XU H, MOERMOND TC, et al., 2018. Density-dependent and distance-dependent effects in a 60-ha tropical mountain rain forest in the Jianfengling mountains, Hainan Island, China: Spatial pattern analysis [J]. For Ecol Manag, 429: 226-232.

NATHAN R, MULLER-LANDAU HC, 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment [J]. Trends Ecol Evol, 15(7): 278-285.

RIPLEY BD, 1981. Spatial statistics [M]. New York: John Wiley & Sons: 252.

RIPLEY BD, 1977. Modelling spatial pattern [J]. J Royal Statist Soc, 39(2): 172-192.

REN YH, ZHOU YZ, HOU L, et al., 2021. Spatial distribution patterns of standing trees at different ages in *Abies georgei* var. *smithii* forests in Sejila Mountain [J]. Acta Ecol Sin, 41(13): 5417-5424. [任毅华, 周尧治, 侯磊, 等, 2021. 色季拉山急尖长苞冷杉种群不同龄级立木的空间分布格局 [J]. 生态学报, 41(13): 5417-5424.]

STOYAN D, PENTTINEN A, 2000. Recent applications of point process methods in forestry statistics [J]. Statist Sci, 15(1): 61-78.

SCHLEICHER J, WIEGAND K, WARD D, 2011. Changes of woody plant interaction and spatial distribution between rocky and sandy soil areas in a semi-arid savanna, South Africa [J]. J Arid Environ, 75(3): 270-278.

SU SJ, LIU JF, CHEN WW, 2014. Spatial variability and patterns of soil moisture physical properties in *Pinus taiwanensis* forest based on geostatistics and GIS [J]. Resour Sci, 36(11): 2423-2430. [苏松锦, 刘金福, 陈文伟, 等, 2014. 戴云山黄山松林土壤水分物理性质空间变异特征与格局 [J]. 资源科学, 36(11): 2423-2430.]

SONG YY, LI YY, ZHANG WH, 2010. Analysis of spatial pattern and spatial association of *Haloxylon ammodendron* population in different developmental stages [J]. Acta Ecol Sin, 30(16): 4317-4327. [宋于洋, 李园园, 张文辉, 2010. 梭梭种群不同发育阶段的空间格局与关联性分析 [J]. 生态学报, 30(16): 4317-4327.]

TUO F, LIU XD, LIU RH, et al., 2020. Spatial distribution patterns and association of *Picea crassifolia* population in Dayekou Basin of Qilian Mountains, northwestern China [J]. Chin J Plant Ecol, 44(11): 1172-1183. [拓锋, 刘贤德, 刘润红, 等, 2020. 祁连山大野口流域青海云杉种群空间格局及其关联性 [J]. 植物生态学报, 44(11): 1172-1183.]

WIEGAND T, MOLONEY KA, 2004. Rings, circles, and null-models for point analysis in ecology [J]. Oikos, 104(2): 209-229.

WANG GH, PAN Y, QIN GL, et al., 2021. Population structure and spatial distribution pattern of *Kmeria septentrionalis* an endangered species, in karst habitat [J]. For Res, 34(3): 81-87. [汪国海, 潘扬, 覃国乐, 等, 2021. 喀斯特生境中濒危植物单性木兰种群结构及空间分布格局研究 [J]. 林业科学研究, 34(3): 81-87.]

WANG HJ, CHANG SL, ZHANG YT, et al., 2016. Density-dependent effects in *Picea schrenkiana* forests in Tianshan Mountains [J]. Biodivers Sci, 24(3): 252-261. [王慧杰, 常顺利, 张毓涛, 等, 2016. 天山雪岭云杉森林群落的密度制约效应 [J]. 生物多样性, 24(3): 252-261.]

WANG MZ, 2004. A deliberation upon the karst environment of geology and its implication [J]. Guizhou Geol, 21(4): 251-253. [王明章, 2004. 论喀斯特生态地质环境及其研究意义 [J]. 贵州地质, 21(4): 251-253.]

WANG XT, WANG DJ, LI HB, et al., 2022. Cumulative effects of *K*-function in the research of point patterns [J]. Chin J Appl Ecol, 33(5): 1275-1282. [王鑫厅, 王殿杰, 李海兵, 等, 2022. 点格局研究过程中 *K*-函数的累积效应 [J]. 应用生态学报, 33(5): 1275-1282.]

WANG XT, HOU YL, LIANG CZ, et al., 2012. Point pattern analysis based on different null models for detecting spatial patterns [J]. Biodivers Sci, 20(2): 151-158. [王鑫厅, 侯亚丽, 梁存柱, 等, 2012. 基于不同零模型的点格局分析 [J]. 生物多样性, 20(2): 151-158.]

XU YF, WANG KL, QI XK, et al., 2016. Spatial and temporal vegetation changes under geological settings of dolomite and limestone based on TM images [J]. Acta Ecol Sin, 36(1): 180-189. [徐艳芳, 王克林, 祁向坤, 等, 2016. 基于 TM 影像的白云岩与石灰岩上喀斯特植被时空变化差异研究 [J]. 生态学报, 36(1): 180-189.]

ZHAO CZ, GAO FY, WANG XP, et al., 2010. Fine-scale spatial patterns of *Stellera chamaejasme* population in degraded alpine grassland in upper reaches of Heihe, China [J]. Chin J Plant Ecol, 34(11): 1319-1326.

ZHANG ZH, HU G, ZHU JD, et al., 2013. Aggregated spatial distributions of species in a subtropical karst forest, southwestern China [J]. J Plant Ecol, 6(2): 131-140.

ZHANG JT, 2004. Two methods for two dimensional pattern analysis of community [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 24(8): 1448-1451. [张金屯, 2004. 群落二维格局分析的两种方法 [J]. 西北植物学报, 24(8): 1448-1451.]

ZHANG H, HUANG Q, ZHAO CY, et al., 2016. Spatial pattern analysis of individuals in different age-classes of *Picea crassifolia* [J]. Chin J Ecol, 35(5): 1182-1187. [张华, 黄琴, 赵传燕, 等, 2016. 青海云杉不同龄级立木的点格局分析 [J]. 生态学杂志, 35(5): 1182-1187.]

（责任编辑　蒋巧媛　邓斯丽）

广西植物 Guihaia Mar. 2023, 43(3): 536-546 http://www.guihaia-journal.com

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202203099

庞世龙, 欧芷阳, 叶斯进, 等, 2023. 桂西南岩溶区八种适生植物光合性状的变异与关联 [J]. 广西植物, 43(3): 536-546.
PANG SL, OU ZY, YE SJ, et al., 2023. Variation and correlation of photosynthetic traits of eight adaptive plants in karst region of Southwest Guangxi [J]. Guihaia, 43(3): 536-546.

桂西南岩溶区八种适生植物光合性状的变异与关联

庞世龙[1], 欧芷阳[1*], 叶斯进[2], 吴梓源[2], 申文辉[1], 何 峰[1], 陆国导[1]

(1. 广西壮族自治区林业科学研究院, 南宁 530002; 2. 南宁青秀山风景名胜旅游开发有限责任公司, 南宁 530022)

摘 要: 为探究岩溶植物的光合生理适应机制,采用 Li-6400XT 便携式光合作用测量系统,对广西平果市岩溶区 8 种适生植物的叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、蒸腾速率(T_r)、水分利用效率(WUE)和气孔限制值(L_s)等光合特征参数进行了测定分析。结果表明:(1)6 个光合特征参数在种内和种间均存在不同程度的变异,并且种内变异均大于种间变异。(2)G_s 和 T_r 的变化主要来源于种间变异(46.72% ~ 49.76%),而 P_n、C_i、WUE 和 L_s 变化主要来源于种内变异(48.66% ~ 64.50%)。在生活型水平上,P_n、G_s 和 T_r 的种内变异表现为常绿植物小于落叶植物,而 C_i、WUE 和 L_s 则相反。(3)各参数的种间变异均表现为落叶植物大于常绿植物。(4)无论在种内还是种间,G_s 的总体变异程度最大,其次是 T_r 和 P_n,再次是 L_s 和 WUE,C_i 最小。P_n、G_s 和 T_r 三者之间呈显著正相关($P<0.01$);L_s 与 WUE 呈显著正相关($P<0.05$),而与 G_s 和 C_i 呈显著负相关($P<0.05$)。这种关系与全球尺度基本一致,反映了植物对资源的权衡策略,验证了岩溶植物叶经济谱(LES)的存在。(5)常绿植物具有较高的 L_s、WUE 和较低的 G_s、T_r、C_i 及 P_n,在 LES 中的位置更靠近具有高 WUE、低蒸腾、低光合等特点的"缓慢投资-收益"型物种的一端;而落叶植物与之相反,位于低 WUE、高蒸腾、高光合等特点的"快速投资-收益"型物种的一端。该研究结果表明,植物通过性状间的协同与权衡,采取了不同的生存策略以适应变化的环境,为后续筛选适生物种,加速植被恢复演替进程提供了科学依据。

关键词: 光合性状, 种内变异, 种间变异, 叶经济谱, 岩溶

中图分类号: Q945 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2023)03-0536-11

Variation and correlation of photosynthetic traits of eight adaptive plants in karst region of Southwest Guangxi

PANG Shilong[1], OU Zhiyang[1*], YE Sijin[2], WU Ziyuan[2], SHEN Wenhui[1], HE Feng[1], LU Guodao[1]

(1. *Guangxi Forestry Research Institute*, *Guangxi Zhuang Autonomous Region*, Nanning 530002, China; 2. *Nanning Qingxiu Mountain Tourism Development Co., Ltd.*, Nanning 530022, China)

收稿日期: 2022-06-25

基金项目: 广西林业科研与推广项目(GL2020KT08); 广西科技计划项目(桂科 AB16380300)。

第一作者: 庞世龙(1977-),高级工程师,主要从事喀斯特石漠化植被恢复研究,(E-mail)ps5218@126.com。

*通信作者: 欧芷阳,博士,教授,主要从事植物生理学研究,(E-mail)ozhiyang@126.com。

Abstract: In order to explore the photosynthetic physiological adaptation mechanism of karst plant, the leaf photosythetic parameters of eight karst adaptable plants in Pingguo City, Guangxi were detected and analyzed, including net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductivity (G_s), intercellular CO_2 concentration (C_i), transpiration rate (T_r), water use efficiency (WUE) and stomatal limitation value (L_s), by using Li-6400XT portable photosynthesis system. Statistical methods, such as Pearson correlation analysis, principal component analysis (PCA), and permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) were also used in this study. The results were as follows: (1) Six photosynthetic parameters had different variations within and between species, and all the intraspecific variations were greater than the interspecific. (2) Change of G_s and T_r mainly originated from interspecific variation (46.72% - 49.76%), while that of P_n, C_i, WUE and L_s mainly from intraspecific variation (48.66% - 64.50%). At the life form level, the intraspecific variations of P_n, G_s and T_r of evergreen plants were less than those of deciduous plants, but the intraspecific variation of C_i, WUE and L_s of evergreen plants was higher. (3) Interspecific variations of all the parameters of deciduous plants were greater than those of evergreen plants. (4) G_s variation was the greatest both at the intraspecific and the interspecific levels, followed by T_r and P_n, then L_s and WUE, and C_i variation were the least. There were significant positive correlations among P_n, G_s and T_r ($P < 0.01$). L_s was significantly positively correlated with WUE ($P<0.05$), but negatively with G_s and C_i ($P<0.05$). The correlations among these photosynthetic parameters are basically consistent with the global scale, which reflects the diverse trade-off strategies of plants to environment resources. The results also verified the leaf economics spectrum (LES) of karst plant. (5) Evergreen plants were located at the slow investment-return end of the LES with high values of L_s, WUE and low values of G_s, T_r, C_i and P_n. On the contrary, deciduous plants were located at the quick investment-return end of the LES with low value of WUE and high value of P_n and T_r. The results reflect karst plant adapt to changing environment with different adaptation strategies by trade-offs or co-ordinations among traits, and provide scientific basis for selecting adaptive tree species and accelerating the succession process of vegetation restoration in the karst area.

Key words: photosynthetic traits, intraspecific variation, interspecific variation, leaf economics spectrum, karst

光合作用是植物吸收光能转化为化学能的过程,是植物干物质积累和新陈代谢最重要的生理过程,对实现自然界能量转换,维持大气碳-氧平衡具有重要意义(潘业兴和王帅, 2016)。光合作用既受叶片自身性状的影响,又与光照、温度、湿度、CO_2浓度以及水分等外界环境因子密切相关,不同的环境因子会表现出不同的生态适应性和适应机制(Robert et al., 2007; 池永宽等, 2014)。在植物生理生态学研究中,叶片光合生理一直备受关注(曹生奎等, 2012; 谭代军等, 2019)。

近年来,气候变化对全球生态系统和生物多样性造成的一系列负面或潜在影响已引起全社会的密切关注(王常顺和汪诗平, 2015)。叶片性状对气候变化极为敏感,能够较为准确地反映植物对气候变化的响应与适应机制(Scoffoni et al., 2011; 肖迪等, 2016)。因此,以叶片为研究对象,国内外众多生态学者进行了大量研究(Wright et al., 2004; Read et al.,2014; 荀彦涵等, 2020; 庞世龙等, 2021a)。其中,叶经济谱(leaf economics spectrum, LES)的提出,为生态学研究提供了新的理论与方法(Sakschewski et al., 2015; 宋贺等; 2016),也为更好地理解植物对气候变化的适应机制提供了科学依据。LES 是一系列相互联系、协同变化的性状组合,同时量化了一系列连续变化的植物资源权衡策略。LES 的一端是“快速投资-收益”型物种,而另一端是“缓慢投资-收益”型物种,其间是二者的过渡梯度类型(Wright et al., 2004; 陈莹婷和许振柱, 2014; 金鹰和王传宽, 2015)。此后,在全球范围内有关 LES 的研究相继展开,虽然从不同尺度、不同分类群、不同生态系统利用不同性状指标验证了 LES 的普遍存在(Sakschewski et al., 2015; Asner et al., 2016; Zirbel et al., 2017; 朱济友等, 2018),但也有一些研究报道了与 LES 存在差异或矛盾的结果(Messier et al., 2017)。LES 理论的检验与应用仍需更多验证。在中国 LES 的研究仍然存在较大空缺,尤其对极端和特殊生境的研究相对有限。

中国西南岩溶区碳酸盐岩出露面积 54 万

km^2,是全球分布面积最大、岩溶发育最强烈、地貌类型最齐全、生态环境最脆弱的地区(何霄嘉等, 2019)。其地质背景独特、复杂且时空异质性高,水土地下漏失严重,植被无法获得充足的水分,生长受到限制,一旦遭到破坏,极难恢复,甚至会引发和加剧土地石漠化。水分亏缺是该区植被生长、分布和恢复重建的主要限制因子(Gu et al., 2015; 谭凤森等, 2019)。岩溶植被在长期进化过程中形成了独特的形态结构和生理适应机制(倪隆康等, 2019; 黄甫昭等, 2021),这为探讨岩溶植物的光合生理及其背后的生态学机理提供了良好的研究对象。目前,有关岩溶植物光合作用的研究多集中于不同物种或基于不同环境因子控制下的比较研究(罗绪强等, 2019; 李玉凤等, 2020; 欧芷阳等, 2020),对退化的岩溶生态系统植被恢复过程中植物光合生理对异质性生境的响应及其适应性调控机理的研究较少。本研究以桂西南岩溶区 8 种适生植物为研究对象,拟探讨如下问题:(1)不同物种及生活型植物间光合特征参数是否存在差异;(2)植物光合特征参数的种内和种间变异特征如何;(3)检验 LES 理论在局域尺度上的适用性。这些问题的科学解答,不仅能客观地反映出岩溶植物的生理适应机制,还能有效地揭示植物群落的构建与维持机制,为西南岩溶区石漠化综合治理和生态恢复重建提供科学依据。

1 研究地区与方法

1.1 研究区概况

研究地位于广西平果市太平镇旺里村(107°28′24″ E、23°35′10″ N),海拔 402.0 ~ 667.5 m,属南亚热带季风气候,光照充足,热量丰富,雨量充沛,雨热同期。年均日照时数为 1 682.7 h,年均气温为 18.1 ~ 21.5 ℃,年均降水量为 1 400 ~ 1 550 mm,集中分布于 5—9 月,占全年降水量的 70%以上,年均蒸发量为 1 571.9 mm,相对湿度为 81%,全年无霜期 345 d。该地区为典型的岩溶峰丛洼地地貌,山势险峻,岩石裸露率高,土层稀少、浅薄且分布不连续,人为干扰强烈,原始植被已遭破坏,退化为藤刺灌丛或草丛,局部土地石漠化趋势明显。2016 年退耕还林,引入材用类、药用类、油料类、果木类、蔬菜类和观赏类等水土保持植物 32 种,其中茶条木(*Delavaya toxocarpa*)和苏木(*Caesalpinia sappan*)采用播种造林,泡核桃(*Juglans sigillata*)、长穗桑(*Morus wittiorum*)、任豆(*Zenia insignis*)和香椿(*Toona sinensis*)采用裸根苗造林,其余为容器苗造林。造林后连续抚育 3 年。

1.2 试验材料

在退耕还林区内,选择坡位、坡向和苗木长势基本一致的地块作为试验样地,从中选取不同生活型和叶片质地存在显著差异的 8 种适生植物作为研究对象(表 1)。

1.3 测定方法

试验于植物生长旺季 8 月上旬,选择连续晴朗天气,在 8:00—18:00 时段内,采用 Li-6400XT 便携式光合作用测量系统(Li-Cor, Inc., USA)的 2 cm × 3 cm 标准透明叶室测定植物叶片光合日变化,每隔 2 h 测定 1 批次。测定时,设置气体流速为 500 μmol · s^{-1},保持叶室与自然光线垂直。每物种测定 3 株,每株选取 3 片受光方向一致、叶位相同、大小相近、健康成熟的叶片进行测定。输出的测定参数包括净光合速率(P_n, μmol · m^{-2} · s^{-1})、气孔导度(G_s, mol · m^{-2} · s^{-1})、胞间 CO_2浓度(C_i, μmol · mol^{-1})、蒸腾速率(T_r, mmol · m^{-2} · s^{-1})和大气 CO_2浓度(C_a, μmol · mol^{-1})等。水分利用效率(WUE = P_n/T_r, μmol mol^{-1})和气孔限制值(L_s = (C_a−C_i)/C_a×100%)的计算方法参见文献(欧芷阳等, 2020)。

1.4 数据处理

鉴于植物叶片 P_n多在 10:00 前后达到日最大值,因此选取该时刻的光合数据,对各光合特征参数进行正态性和方差齐性检验,测定数据均服从正态分布和方差齐性;然后采用单因素方差分析(one-way ANOVA)和最小显著性差异法(LSD)检验不同物种及生活型之间的均值是否存在显著性差异。采用变异系数(CV = 标准偏差/平均值×100%)衡量各参数在种内、种间和总体水平的变异程度。其中,种内变异利用各物种所有个体的实测值计算,种间变异利用每个物种的平均值计算,总体变异采用所有个体的实测值计算。利用线性混合模型(linear mixed model, LMM)和方差分解方法对生活型、物种和个体水平上的性状变异进行方差分解。以生活型为固定因子,物种和个体为嵌套随机因子,相应光合特征参数作为因变量构建线性混合模型,通过限制最大似然(restricted-maximum-likelihood, REML)来拟合模型,

表 1　桂西南岩溶区 8 种适生植物基本信息

Table 1　Basic information about the eight suitable plants in karst region of Southwest Guangxi

编号 Number	物种 Species	生活型 Life form	叶质地 Leaf texture	平均胸径 Mean DBH (mm)	平均树高 Mean height (m)
E1	降香 *Dalbergia odorifera*	常绿 Evergreen	近革质 Near leathery	23.91±4.93	2.83±0.37
E2	枇杷 *Eriobotrya japonica*	常绿 Evergreen	革质 Leathery	19.77±5.20	2.41±0.25
E3	蚬木 *Excentrodendron tonkinense*	常绿 Evergreen	革质 Leathery	14.69±4.73	2.21±0.42
E4	海南菜豆树 *Radermachera hainanensis*	常绿 Evergreen	近革质 Near leathery	17.75±6.33	2.10±0.53
D1	顶果木 *Acrocarpus fraxinifolius*	落叶 Deciduous	薄纸质 Thinly papery	25.82±5.31	2.83±0.49
D2	台湾桤木 *Alnus formosana*	落叶 Deciduous	纸质 Papery	52.93±11.06	6.14±0.95
D3	柚木 *Tectona grandis*	落叶 Deciduous	厚纸质 Thickly papery	19.10±5.69	2.35±0.51
D4	香椿 *Toona sinensis*	落叶 Deciduous	纸质 Papery	44.40±7.01	3.84±0.89

注：表中数据为平均值±标准偏差。下同。

Note: The data in the table are $\bar{x}\pm s_{\bar{x}}$. The same below.

然后利用 ape::varcomp( ) 函数从拟合对象中获取方差分量估计。采用 Pearson 相关性分析各参数在种内和种间水平上的相关关系。采用主成分分析(principal component analysis, PCA)对不同植物叶片光合特征参数进行排序，据此分析植物在 LES 上的分布状况，并进行置换多元方差分析(permutational multivariate analysis of variance, PERMANOVA)不同生活型对植物叶片光合特征参数的影响。上述数据分析与作图均使用 R 3.6.3 软件完成。

2　结果与分析

2.1 植物叶片光合特征

由表 2 可知，桂西南岩溶区 8 种适生植物叶片 P_n、G_s、C_i、T_r、WUE 和 L_s 的变幅分别为 2.03 ~ 10.79 μmol · m^{-2} · s^{-1}、0.04 ~ 0.33 mol · m^{-2} · s^{-1}、137.51 ~ 213.78 μmol · mol^{-1}、0.71 ~ 3.91 mmol · m^{-2} · s^{-1}、1.94 ~ 4.53 μmol · mol^{-1} 和 18.06% ~ 47.89%，平均值分别为 6.68 μmol · m^{-2} · s^{-1}、0.18 mol · m^{-2} · s^{-1}、180.43 μmol · mol^{-1}、2.41 mmol · m^{-2} · s^{-1}、2.86 μmol · mol^{-1} 和 31.39%。其中，P_n、G_s 和 T_r 均以柚木最大，C_i 以降香最大，WUE 和 L_s 以枇杷最大；P_n、G_s 和 T_r 以香椿最小，C_i、WUE 和 L_s 分别以枇杷、柚木和降香最小。方差分析结果表明，6 个光合特征参数在部分植物间差异显著($P<0.05$)，但在不同生活型(常绿和落叶)植物之间差异均不显著($P>0.05$)。

2.2 光合特征参数的种内和种间变异

6 个光合特征参数在种内和种间水平上均存在不同程度的变异，且种内变异均大于种间变异(表 3)。从物种水平上看，香椿的 P_n(47.98%)、G_s(50.65%) 和 T_r(46.44%) 以及枇杷的 C_i(11.41%)、海南菜豆树的 WUE(30.57%) 和 L_s(30.02%)种内变异最大。在生活型水平上，P_n、G_s 和 T_r 的种内变异表现为常绿植物小于落叶植物，而 C_i、WUE 和 L_s 则相反。各参数的种间变异均表现为落叶植物大于常绿植物。无论在种内还是种间水平，G_s 的总体变异程度最大，其次是 T_r 和 P_n，再次是 L_s 和 WUE，C_i 最小。

2.3 光合特征参数变异的来源

线性混合模型和方差分解结果表明，植物生活型、种内个体和种间物种水平对叶片光合特征参数的影响具有不同的效应(表 4)。P_n、C_i、WUE 和 L_s 的变化主要来源于种内变异(48.66% ~ 64.50%)，而 G_s 和 T_r 变化主要来源于种间变异(46.72% ~ 49.76%)，生活型对所有光合特征参数的影响几乎不存在。总体而言，桂西南岩溶区植物叶片光合特征参数的种内变异(49.62%)大于种间变异(37.17%)，因此，种内变异是叶片光合特征参数变异的主要来源之一。

2.4 光合特征参数在种内和种间水平上的相关性

Pearson 相关性分析结果表明(图 1)，在种内个体水平上，除 P_n 与 C_i、WUE 和 L_s 显著不相关外($P>0.05$)，其余参数之间均存在显著的相关关系($P<0.05$)。在种间物种水平上，各参数的相关性

表 2 不同物种和生活型的植物叶片光合特征

Table 2 Leaf photosynthetic characteristic of different plant species and life forms

物种 Species	净光合速率 P_n ($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)	气孔导度 G_s ($mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)	胞间 CO_2 浓度 C_i ($\mu mol \cdot mol^{-1}$)	蒸腾速率 T_r ($mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)	水分利用效率 WUE ($\mu mol \cdot mol^{-1}$)	气孔限制值 L_s (%)
降香 *Dalbergia odorifera*	5.37±1.21bc	0.16±0.04abc	200.96±2.23a	2.06±0.31cd	2.59±0.20b	24.97±0.74c
枇杷 *Eriobotrya japonica*	5.84±0.68abc	0.10±0.02c	158.25±18.05c	1.56±0.23d	3.79±0.64a	40.80±6.14a
蚬木 *Excentrodendron tonkinense*	6.22±0.55abc	0.14±0.04bc	170.11±10.54bc	2.42±0.45bcd	2.60±0.23b	34.50±4.11abc
海南菜豆树 *Radermachera hainanensis*	7.55±1.40ab	0.24±0.08ab	190.35±20.59ab	2.66±0.59abc	2.96±0.90ab	27.39±8.22bc
顶果木 *Acrocarpus fraxinifolius*	7.46±3.17ab	0.19±0.10abc	176.02±10.90abc	2.55±0.95abc	2.92±0.38ab	32.18±4.23abc
台湾桤木 *Alnus formosana*	8.30±1.88ab	0.25±0.03a	190.16±21.62ab	3.06±0.26ab	2.75±0.79b	28.11±7.83bc
柚木 *Tectona grandis*	8.39±1.27a	0.26±0.08a	187.21±8.53ab	3.42±0.66a	2.46±0.12b	28.16±3.23bc
香椿 *Toona sinensis*	4.27±2.05c	0.09±0.05c	170.36±17.64bc	1.52±0.70d	2.84±0.48b	35.00±6.26ab
常绿植物 Evergreen plant	6.25±1.22a	0.16±0.07a	179.92±21.50a	2.17±0.56a	2.99±0.71a	31.92±8.03a
落叶植物 Deciduous plant	7.11±2.57a	0.20±0.09a	180.94±15.73a	2.64±0.95a	2.74±0.46a	30.86±5.71a

注：同一列不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences at 0.05 level.

表 3 不同物种和生活型的植物叶片光合特征参数(种内/种间)变异系数

Table 3 Intraspecific- and -interspecific variation coefficients of leaf photosynthetic parameters of different plant species and life forms

物种 Species	变异系数 Coefficient of variation (%)					
	净光合速率 P_n	气孔导度 G_s	胞间 CO_2 浓度 C_i	蒸腾速率 T_r	水分利用效率 WUE	气孔限制值 L_s
降香 *Dalbergia odorifera*	22.46	25.49	1.11	15.11	7.81	2.95
枇杷 *Eriobotrya japonica*	11.59	17.32	11.41	14.61	16.83	15.05
蚬木 *Excentrodendron tonkinense*	8.91	25.76	6.19	18.46	8.69	11.91
海南菜豆树 *Radermachera hainanensis*	18.55	33.07	10.81	22.04	30.57	30.02
顶果木 *Acrocarpus fraxinifolius*	42.46	49.71	6.19	37.20	12.91	13.13
台湾桤木 *Alnus formosana*	22.60	13.86	11.37	8.40	28.60	27.87
柚木 *Tectona grandis*	15.17	31.63	4.55	19.33	4.84	11.46
香椿 *Toona sinensis*	47.98	50.65	10.36	46.44	16.75	17.89
常绿植物 Evergreen plant	19.49/3.27	42.13/28.83	11.95/5.90	25.82/5.31	23.71/12.39	25.15/9.65
落叶植物 Deciduous plant	36.11/13.78	45.98/31.22	8.69/6.15	36.12/14.99	16.88/14.81	18.51/13.35
总体平均 Overall average	30.14/22.20	45.17/37.51	10.21/7.78	33.28/28.01	20.87/14.41	21.77/16.62

显著程度均低于种内个体水平。无论是在种内还是种间水平，P_n、G_s和 T_r三者之间呈显著正相关($P<0.01$)，L_s与 WUE 呈显著正相关($P<0.05$)，而与 G_s和 C_i呈显著负相关($P<0.05$)。

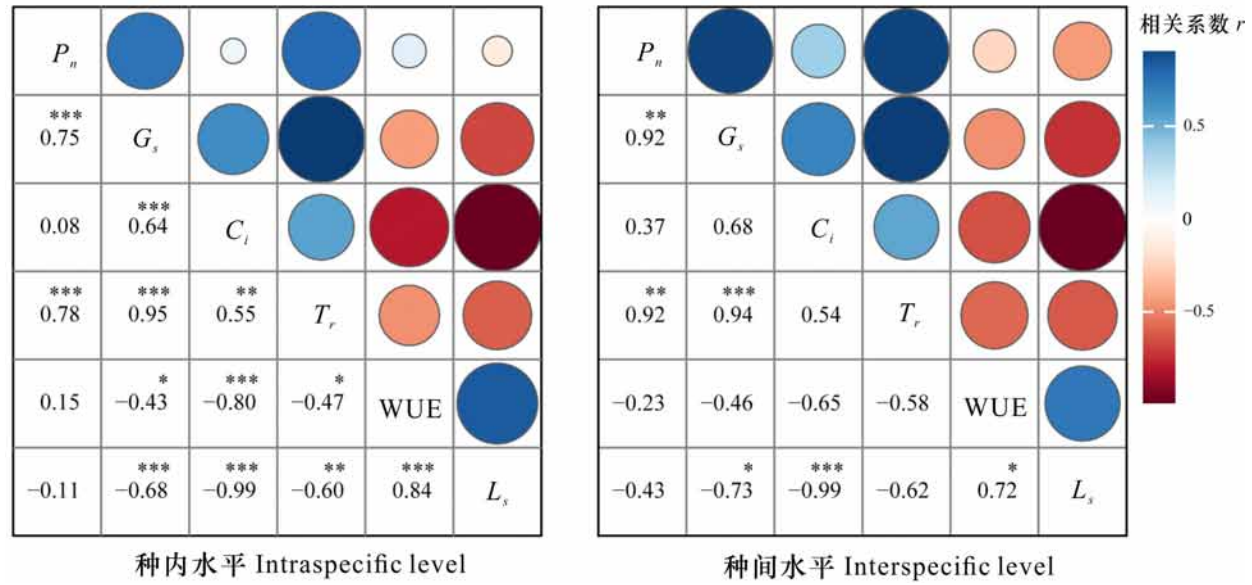
2.5 光合特征参数的主成分分析

PCA 结果表明(图 2:A)，第 1 主成分解释了植物叶片光合特征参数总变异的 71.64%，与 G_s、T_r、C_i和 P_n呈显著正相关，与 L_s呈显著负相关。第 2 主成分解释了总变异的 20.42%，与各参数均无显著相关性($P>0.05$)。两者累积解释率为 92.06%，保留了原始数据的绝大部分信息，较好地反映了植物在生长过程中对资源的利用与分布，并且其影响大小主要由第 1 主成分决定，相当于叶片经济谱(LES)理论中的“投资-收益”策略轴。

表 4　生活型、种内和种间水平对不同植物叶片光合特征参数变异的贡献

Table 4　Contribution of life form, intraspecific and interspecific level to different plant leaf photosynthetic parameters

光合特征参数 Photosynthetic parameter	贡献百分比 Percentage of contribution (%)			
	生活型 Life form	种内水平 Intraspecific level	种间水平 Interspecific level	随机误差 Random error
净光合速率 P_n	5.22	56.49	29.48	8.81
气孔导度 G_s	4.58	40.97	46.72	7.73
胞间 CO_2 浓度 C_i	4.95	48.66	38.04	8.35
蒸腾速率 T_r	4.43	38.33	49.76	7.48
水分利用效率 WUE	5.35	64.50	21.12	9.03
气孔限制值 L_s	4.95	48.77	37.92	8.36
平均值 Mean value	4.91	49.62	37.17	8.29



* 表示 $P<0.05$；** 表示 $P<0.01$；*** 表示 $P<0.001$。

* indicates $P<0.05$; ** indicates $P<0.01$; *** indicates $P<0.001$.

图 1　叶片光合特征参数在种内和种间水平上的 Pearson 相关系数

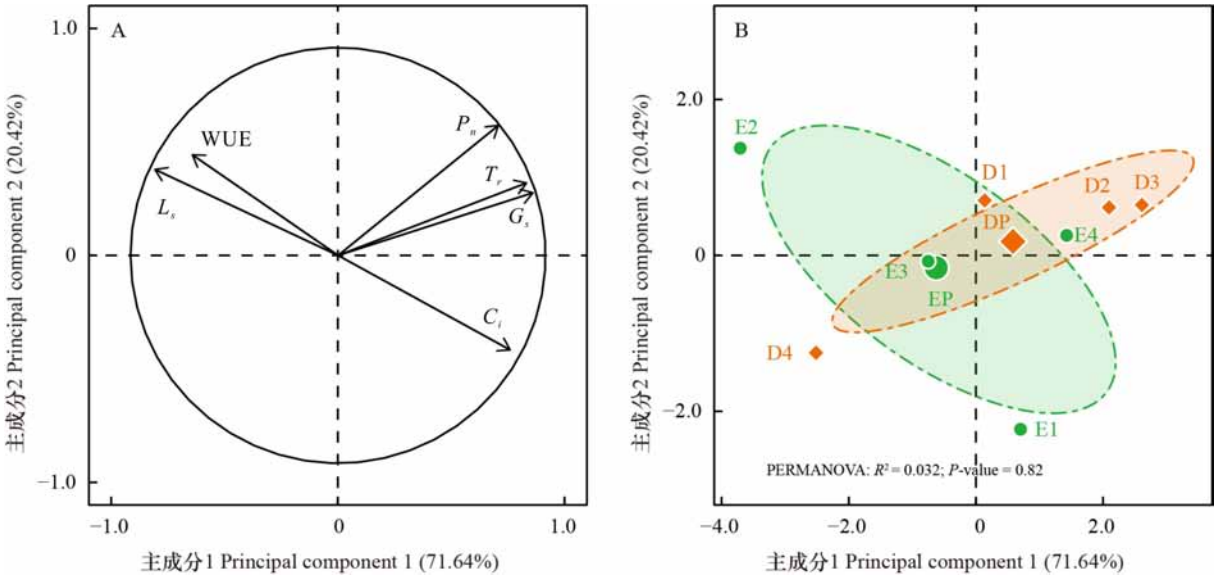
Fig. 1　Pearson correlation coefficients between different leaf photosynthetic parameters at the intraspecific and interspecific levels

各参数对第 1 主成分的贡献由大到小依次为 G_s（20.70%）> T_r（19.34%）> L_s（18.28%）> C_i（16.13%）> P_n（13.98%）> WUE（11.58%），沿第 1 主成分从左至右呈现 L_s、WUE 逐渐减小而 G_s、T_r、C_i、和 P_n 逐渐增大的变化梯度。

在物种排序图中（图 2:B），常绿植物的质心位于第 1 主成分轴的负向区域，具有较高的 L_s、WUE 和较低的 G_s、T_r、C_i 及 P_n；而落叶植物的质心位于第 1 主成分轴的正向区域，呈现相反的趋势。PERMANOVA 结果显示，常绿和落叶植物间的差异不显著（$P>0.05$），群体性状相似、趋同；但常绿植物降香、枇杷、海南菜豆树和落叶植物顶果木以及香椿均分布在其 95% 置信区间的外围，个体趋异适应性分化较明显。

3　讨论与结论

叶片光合特性反映了植物对自然环境的响应与适应（师生波等，2006；李玉凤等，2020）。其中，G_s 作为植物与大气间进行碳水交换的重要通



EP. 常绿植物（绿色部分）; **DP**. 落叶植物（橙色部分）; **E1**. 降香; **E2**. 枇杷; **E3**. 蚬木; **E4**. 海南菜豆树; **D1**. 顶果木; **D2**. 台湾栲木; **D3**. 柚木; **D4**. 香椿。

EP. Evergreen plant (green part); **DP**. Deciduous plant (orange part); **E1**. *Dalbergia odorifera*; **E2**. *Eriobotrya japonica*; **E3**. *Excentrodendron tonkinense*; **E4**. *Radermachera hainanensis*; **D1**. *Acrocarpus fraxinifolius*; **D2**. *Alnus formosana*; **D3**. *Tectona grandis*; **D4**. *Toona sinensis*.

图 2 桂西南岩溶区 8 种适生植物叶片光合特征参数的主成分分析

Fig. 2 Principal component analysis of leaf photosynthetic parameters of the eight adaptive plants in karst area of Southwest Guangxi

道(高冠龙等, 2016),调节光合碳同化速率与水分消耗之间的平衡(Gagen et al., 2011;全先奎和王传宽, 2015),在一定程度上反映植物的生态适应性(李中华等, 2016)。P_n是表征植物光合能力强弱最直接的参数,其大小反映植物的生存与竞争能力(罗绪强等, 2019; 刘旻霞等, 2020)。WUE 是衡量植物碳水耦合关系的重要参数之一,表征植物抗旱性能和水分利用状况(李玉凤等, 2020)。本研究中,柚木的 P_n、G_s和 T_r最大,表现出了较高的光能利用效率,表明其具有相对较高的光合生产力。枇杷的 WUE 和 L_s最大,表明其更耐旱,适应能力更强。桂西南岩溶区 8 种适生植物的 G_s、P_n和 WUE 低于东南沿海防护林主要树种(黄敏参等, 2012),而高于湘西野生巨紫荆(*Cercis gigantea*)(和红晓等, 2021)。不同地区植物主要光合特征参数的差异,体现了植物对自然环境的生态适应性。相较于自然条件相对优越的东南沿海地区植物而言,桂西南岩溶区植物光合碳同化力较低,光合生产能力较弱,表现出较弱的光合特性和保守的生存策略,同时在一定程度上也反映了桂西南岩溶生境恶劣,植物生长受到抑制。

表型可塑性是植物适应异质性生境的一种普遍策略,对植物分布具有重要意义(陆霞梅等, 2007; 施建敏等, 2014)。本研究 6 个光合特征参数在种内和种间均存在不同程度的变异,表明不同光合参数受遗传因素和环境条件的影响程度存在差异。变异分解结果表明,G_s和 T_r的变化主要来源于种间变异(46.72% ~ 49.76%),受遗传因素的限制,具有相对稳定的变化特征;而 P_n、C_i、WUE 和 L_s变化主要来源于种内变异(48.66% ~ 64.50%),这可能源于种内个体之间的遗传变异或异质性生境下产生的表型可塑性,是植物抵御环境胁迫的重要响应与适应机制(Jung et al., 2010)。本研究还发现,这 6 个光合特征参数的种内变异均大于种间变异,表明植物个体在面临环境胁迫时会采取更灵活的适应策略,表现出较高的表型可塑性。这是趋同适应的结果,种内变异越高意味着物种对生境的适应性越强(Lu et al., 2018);而种间变异小则说明物种特性所带来的影

响作用较小。这与前人(Hulshof et al., 2013; Carlucci et al., 2015)的研究结果一致。在局域尺度上,种内变异常常主导着群落对环境变异的响应。

在本研究中,8 种适生植物叶片光合特征参数的种内变异平均值为 19.54%,低于贵州退化喀斯特森林常见植物(45.21%)(罗绪强等, 2019),反映了恶劣生境下较小表型可塑性(Auger & Shipley, 2013),这可能是生境专性化的一个结果,低变异种更常见于恶劣生境(钟巧连等, 2018; 何雁等, 2021)。在生活型水平上,P_n、G_s和 T_r的种内变异表现为常绿植物小于落叶植物,而 C_i、WUE 和 L_s则相反。常绿植物的叶片通常为革质,CO_2和 H_2O 等气体从气孔到叶绿体的扩散路径较长、阻力较大(Zhang et al., 2015),从而导致 P_n下降(Sack et al., 2013; 金鹰和王传宽, 2015),生长速率减缓,延长叶片碳积累的时间,进而提高 WUE,增强其对异质性生境的适合度(庞世龙等, 2021a);而落叶植物的叶片为纸质,气孔阻力小,光合能力强,旱季通过落叶减少水分蒸腾和代谢消耗,承受干旱胁迫的能力较差(金鹰和王传宽, 2015)。这种差异反映了不同生活型植物叶片光合生理特性的内在区别(Tomlinson et al., 2014),直接减少了小尺度下常绿和落叶植物的竞争强度。各参数的种间变异均表现为落叶植物大于常绿植物,这可能是因为常绿植物属区域亚热带常绿阔叶林带的常见种,具有最佳的资源利用性状,占据群落性状空间的核心位置,也因此降低了种间的性状变异。落叶植物大多处于不适生长的条件下,为了生存而表现出较高的表型变异。无论在种内还是种间水平,G_s的总体变异程度最大,其次是 T_r和 P_n,再次是 L_s和 WUE,C_i最小。气孔对环境变化极为敏感,其孔径大小直接控制植物的蒸腾和光合作用(李中华等, 2016)。气孔性状由遗传和环境条件共同决定,不同遗传背景的植物气孔差异较大,其变异幅度随生境而异(Westoby & Wright, 2006)。

植物在漫长的进化过程中,逐渐形成了一系列相互联系、协同变化的性状组合(Wright et al., 2004; 陈莹婷和许振柱, 2014)。本研究发现,P_n、G_s和 T_r三者之间呈显著正相关关系($P<0.01$),这是因为光合作用和蒸腾作用与气孔开度密切联系且同时进行,在演替中具有协同性,呈现一致的变化规律(许洺山等, 2015)。L_s与 WUE 呈显著正相关关系($P<0.05$),与 G_s和 C_i呈显著负相关关系($P<0.05$),表明植物通过 L_s权衡碳水之间的平衡,从而最大限度地利用有限的资源,维持较高的光合生理活动强度(Casson & Hetherington, 2010; 熊慧等, 2014)。这种关系与全球尺度基本一致,反映了植物对资源的权衡策略,进一步表明 LES 也存在于岩溶异质性生境。这 6 个光合特征参数的协同或权衡关系在种内个体水平和种间物种水平大致相同,这与何东(2016)、刘润红等(2020)的研究结果一致。这表明这些参数的相关关系在地理空间上具有广泛的有效性,以及表型发育限制对于性状变异的普遍作用(何东, 2016)。

不同物种在 LES 上有不同的位点,具有不同的性状组合(Wright et al., 2004; 宋贺等, 2016; 庞世龙等, 2021b)。PCA 结果显示,常绿植物的质心位于第 1 主成分轴的负向区域,具有较高的 L_s、WUE 和较低的 G_s、T_r、C_i及 P_n,表明常绿植物在 LES 中的位置更靠近具有高 WUE、低蒸腾、低光合等特点的“缓慢投资-收益”型物种的一端,而落叶植物与之相反,位于低 WUE、高蒸腾、高光合等特点的“快速投资-收益”型物种的一端。植物在长期的进化中形成了常绿和落叶 2 种不同的生活史对策(王钊颖等, 2021),常绿和落叶植物生态策略的差异反映了叶寿命和光合能力之间的权衡(刘润红等, 2020)。常绿植物的叶片通常更厚实、寿命更长,用于单位叶面积建成的资源较多,以增强植物对干旱和贫瘠的适应能力,必然减少对维持光合与呼吸功能的资源投入(Ordoñez et al., 2009),导致光合能力相对较弱,植株生长缓慢(Wright et al., 2004)。相反,落叶植物叶片寿命短、光合能力强、生长速率快,但抵御环境胁迫的能力较差,常以落叶的方式克服不良环境对其生长的不利影响(Poorter & Kitajima, 2007)。研究表明,常绿是对低资源可用性的适应反应,落叶是减少干旱胁迫下水分损失的适应(Lusk et al., 2008; Zhao et al., 2017)。研究区地质性和季节性干旱频发,在植被恢复与重建过程中,应对“缓慢投资-收益”型物种——常绿植物给予重视(于鸿莹等, 2014; 庞世龙等; 2021a)。PERMANOVA 结果显示,常绿和落叶植物间的差异不显著($P>0.05$),二者在 LES 上没有相互分离。这可能是由于实验设计没有区分早期和晚期落叶植物所致

(Zhao et al., 2017; 王钊颖等, 2021),也可能是岩溶植被具有强烈的选择性(嗜钙性、耐旱性、耐瘠性和石生性),使其在性状和资源间的协调趋于一致(Reich, 2014)。

LES 为分析植物对全球气候变化的响应与适应机制提供了新的思路和探索途径(Shipley et al., 2006; 宋贺等, 2016)。本研究以桂西南 8 种适生植物为研究对象,分析验证了其 LES 的存在,并进一步指出不同生活型植物叶片光合性状的特征及其相互关系,体现了植物通过性状间的协同与权衡,采取不同的生存策略适应变化的环境。这为遏制岩溶区植被退化、加快生态恢复、促进可持续发展提供了科学依据,具有重要的理论和现实意义。未来应加强人类活动和气候变化双重胁迫下植物群落分布格局及其构建机制的研究,有助于推动退化生态系统的恢复重建。

参考文献:

ASNER GP, KNAPP DE, ANDERSON CB, et al., 2016. Large-scale climatic and geophysical controls on the leaf economics spectrum [J]. Proc Nat Acad Sci USA, 113(28): 4043-4051.

AUGER S, SHIPLEY B, 2013. Inter-specific and intra-specific trait variation along short environmental gradients in an old-growth temperate forest [J]. J Veg Sci, 24(3): 419-428.

CAO SK, FENG Q, SI JH, et al., 2012. Relationships of photosynthesis and transpiration of *Populus euphratica* with their affecting factors [J]. J Arid Land Res Environ, 26(4): 155-159. [曹生奎, 冯起, 司建华, 等, 2012. 胡杨光合蒸腾与影响因子间关系的研究 [J]. 干旱区资源与环境, 26(4): 155-159.]

CARLUCCI MB, DEBASTIANI VJ, PILLAR VD, et al., 2015. Between- and within-species trait variability and the assembly of sapling communities in forest patches [J]. J Veg Sci, 26(1): 21-31.

CASSON SA, HETHERINGTON AM, 2010. Environmental regulation of stomatal development [J]. Curr Opin Plant Biol, 13(1): 90-95.

CHEN YT, XU ZZ, 2014. Review on research of leaf economics spectrum [J]. Chin J Plant Ecol, 38(10): 1135-1153. [陈莹婷, 许振柱, 2014. 植物叶经济谱的研究进展 [J]. 植物生态学报,38(10): 1135-1153.]

CHI YK, XIONG KN, ZHANG JH, et al., 2014. Study on the photosynthetic rate and water use efficiency of three leguminous grass species in karst rocky desertification area [J]. Sin J Grassl, 36(4): 2057-2064. [池永宽, 熊康宁, 张锦华, 等, 2014. 喀斯特石漠化地区三种豆科牧草光合与蒸腾特性的研究 [J]. 中国草地学报, 36(4): 2057-2064.]

GAO GL, ZHANG XY, CHANG ZQ, et al., 2016. Environmental response simulation and the up-scaling of plant stomatal conductance [J]. Acta Ecol Sin, 36(6): 1491-1500. [高冠龙, 张小由, 常宗强, 等, 2016. 植物气孔导度的环境响应模拟及其尺度扩展 [J]. 生态学报, 36(6): 1491-1500.]

GAGEN M, FINSINGER W, WAGNER-CREMER F, et al., 2011. Evidence of changing intrinsic water-use efficiency under rising atmospheric CO_2 concentrations in Boreal Fennoscandia from subfossil leaves and tree ring $\delta^{13}C$ ratios [J]. Global Change Biol, 17(2): 1064-1072.

GU DX, ZHANG, ZF, MALLIK, A, et al., 2015. Seasonal water use strategy of *Cyclobalanopsis glauca* in a karst area of southern China [J]. Environ Earth Sci, 72(2):1007-1014.

HE D, 2016. Plant functional trait variation and community assembly: a case study in a subtropical evergreen forest [D]. Guangzhou: Sun Yat-Sen University. [何东, 2016. 植物功能性状变异与群落构建: 以黑石顶常绿阔叶林为例 [D]. 广州: 中山大学.]

HE HX, YANG Y, HUANG B, 2021. Study on photosynthetic rate diurnal variation of wild *Cercis gigantea* with two flower colors in western Hunan [J]. Nonw For Res, 39(2): 213-221. [和红晓, 杨艳, 黄斌, 2021. 湘西两种花色野生巨紫荆光合作用日变化规律 [J]. 经济林研究, 39(2): 213-221.]

HE XJ, WANG L, KE B, et al., 2019. Progress on ecological conservation and restoration for China karst [J]. Acta Ecol Sin, 39(18): 6577-6585. [何霄嘉, 王磊, 柯兵, 等, 2019. 中国喀斯特生态保护与修复研究进展 [J]. 生态学报, 39(18): 6577-6585.]

HE Y, YAO YP YAO YP, et al., 2021. Interspecific and intraspecific variation of functional traits of woody species in the dominant *Cyclobalanopsis glauca* community in the karst area of Guilin city, Southwest China [J]. Acta Ecol Sin, 41(20): 8237-8245. [何雁, 姚玉萍, 姚义鹏, 等, 2021. 桂林岩溶石山青冈群落植物功能性状的种间和种内变异研究 [J]. 生态学报, 41(20): 8237-8245.]

HUANG FZ, LI JX, LI DX, et al., 2021. Physiological and ecological adaptation of karst woody plants to drought [J]. Guihaia, 41(10): 1644-1653. [黄甫昭, 李健星, 李冬兴, 等, 2021. 岩溶木本植物对干旱的生理生态适应 [J]. 广西植物, 41(10): 1644-1653.]

HUANG MS, DU XN, LIAO MM, et al., 2012. Photosynthetic characteristics and water use strategies of coastal shelterbelt plant species in Southeast China [J]. Chin J Ecol, 31(12): 2996-3002. [黄敏参, 杜晓娜, 廖蒙蒙, 等, 2012. 东南沿海潮间带防护林主要树种的光合特性及水分利用策略 [J]. 生态学杂志, 31(12): 2996-3002.]

HULSHOF CM, VIOLLE C, SPASOJEVIC MJ, et al., 2013. Intra-specific and inter-specific variation in specific leaf area reveal the importance of abiotic and biotic drivers of species diversity across elevation and latitude [J]. J Veg Sci, 24(5): 921-931.

JIN Y, WANG CK, 2015. Trade-offs between plant leaf hydraulic and economic traits [J]. Chin J Plant Ecol, 39(10): 1021-1032. [金鹰, 王传宽, 2015. 植物叶片水力

与经济性状权衡关系的研究进展［J］. 植物生态学报, 39(10)：1021-1032.］
JUNG V, VIOLLE C, MONDY C, et al., 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly［J］. J Ecol, 8(5)：1134-1140.
LI YF, HUANG J, MA JM, et al., 2020. The leaf photosynthetic characteristics of 50 common plants on karst rocky mountain in Guilin［J］. Acta Ecol Sin, 40(23)：8649-8659.［李玉凤, 黄婧, 马姜明, 等, 2020. 桂林喀斯特石山 50 种常见植物叶片光合特性［J］. 生态学报, 40(23)：8649-8659.］
LI ZH, LIU JP, GU HL, et al., 2016. Review on the effects of drought stress on plant stomatal characteristics［J］. Subtrop Plant Sci, 45(2)：195-200.［李中华, 刘进平, 谷海磊, 等, 2016. 干旱胁迫对植物气孔特性影响研究进展［J］. 亚热带植物科学, 45(2)：195-200.］
LIU MX, XIA SJ, MU RL, et al., 2020. Seasonal variation of photosynthetic characteristics of three typical green plant species in central Loess Plateau［J］. Chin J Ecol, 39(12)：4098-4109.［刘旻霞, 夏素娟, 穆若兰, 等, 2020. 黄土高原中部三种典型绿化植物光合特性的季节变化［J］. 生态学杂志, 39(12)：4098-4109.］
LIU RH, BAI JL, BAO H, et al., 2020. Variation and correlation in functional traits of main woody plants in the *Cyclobalanopsis glauca* community in the karst hills of Guilin, southwest China［J］. Chin J Plant Ecol, 44(8)：828-841.［刘润红, 白金连, 包含, 等, 2020. 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, 44(8)：828-841.］
LU XM, ZHOU CF, AN SQ, et al., 2007. Phenotypic plasticity, allometry and invasiveness of plants［J］. Chin J Ecol, 26(9)：1438-1444.［陆霞梅, 周长芳, 安树青, 等, 2007. 植物的表型可塑性、异速生长及其入侵能力［J］. 生态学杂志, 26(9)：1438-1444.］
LU XT, HU YY, ZHANG HY, et al., 2018. Intraspecific variation drives community-level stoichiometric responses to nitrogen and water enrichment in a temperate steppe［J］. Plant Soil, 423(1/2)：307-315.
LUO XQ, ZHANG GL, WANG SJ, et al., 2019. The variation characteristics of leaf photosynthesis of common plants in degraded karst forest communities［J］. Ecol Environ Sci, 28(9)：1713-1721.［罗绪强, 张桂玲, 王世杰, 等, 2019. 退化喀斯特森林群落常见植物叶片光合作用变异特征［J］. 生态环境学报, 28(9)：1713-1721.］
LUSK CH, REICH PB, MONTGOMERY RA, et al., 2008. Why are evergreen leaves so contrary about shade［J］. Trend Ecol Evol, 23(6)：299-303.
MESSIER J, MCGILL BJ, ENQUIST BJ, et al., 2017. Trait variation and integration across scales: is the leaf economic spectrum present at local scales?［J］. Ecography, 40(6)：685-697.
NI LK, GU DX, HE W, et al., 2019. Research advances in plant ecological adaptability in karst area［J］. Chin J Ecol, 38(7)：2210-2217.［倪隆康, 顾大形, 何文, 等, 2019. 岩溶区植物生态适应性研究进展［J］. 生态学杂志, 38(7)：2210-2217.］
ORDOÑEZ JC, VAN BODEGOM PM, WITTE JPM, et al., 2009. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility［J］. Glob Ecol Biogeogr, 18(2)：137-149.
OU ZY, PANG SL, TAN ZQ, et al., 2020. Effects of drought stress on photosynthesis and water consumption of main afforestation tree species in the rocky desert area in Southwest Guangxi［J］. Chin J Ecol, 39(10)：3237-3246.［欧芷阳, 庞世龙, 谭长强, 等, 2020. 干旱胁迫对桂西南石漠化地区主要造林树种光合与耗水特性的影响［J］. 生态学杂志, 39(10)：3237-3246.］
PAN YX, WANG S, 2016. Plant physiology［M］. Yanji: Yanbian University Press.［潘业兴, 王帅, 2016. 植物生理学［M］. 延吉：延边大学出版社.］
PANG SL, OU ZY, LING FC, et al., 2021a. Leaf trait variations and leaf economic spectrum of 18 plant species suitable in a karst area of Southwest Guangxi［J］. Chin J Ecol, 40(10)：3041-3049.［庞世龙, 欧芷阳, 凌福诚, 等, 2021a. 桂西南岩溶区 18 种适生植物叶性状变异及经济谱［J］. 生态学杂志, 40(10)：3041-3049.］
PANG SL, OU ZY, SHEN WH, et al., 2021b. Leaf function traits variations and adaptive strategies of dominant woody economic plants in karst area of Southwest Guangxi［J］. Guihaia, 41(5)：707-714.［庞世龙, 欧芷阳, 申文辉, 等, 2021b. 桂西南喀斯特地区优势木本经济植物叶功能性状变异及其适应策略［J］. 广西植物, 41(5)：707-714.］
POORTER L, KITAJIMA K, 2007. Carbohydrate storage and light requirements of tropical moistand dry forest tree species［J］. Ecology, 88(4)：1000-1011.
QUAN XK, WANG CK, 2015. Comparison of foliar water use efficiency among 17 provenances of *Larix gmelinii* in the Mao'ershan area［J］. Chin J Plant Ecol, 39(4)：352-361.［全先奎, 王传宽, 2015. 帽儿山 17 个种源落叶松针叶的水分利用效率比较［J］. 植物生态学报, 39(4)：352-361.］
READ QD, MOORHEAD LC, SWENSON NG, et al., 2014. Convergent effects of elevation on functional leaf traits within and among species［J］. Funct Ecol, 28(1)：37-45.
REICH PB, 2014. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto［J］. J Ecol, 102(2)：275-301.
ROBERT J, JAMES WD, KYLE EH, et al., 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species［J］. Proc Nat Acad Sci USA, 104(3)：864-869.
SACK L, SCOFFONI C, JOHN GP, et al., 2013. How do leaf veins influence the worldwide leaf economic spectrum? Review and synthesis［J］. J Exp Bot, 64(13)：4053-4080.
SAKSCHEWSKI B, VON BLOH W, BOIT A, et al., 2015. Leaf and stem economics spectra drive diversity of functional plant traits in a dynamic global vegetation model［J］. Glob Change Biol, 21(7)：2711-2725.
SCOFFONI C, RAWLS M, MCKOWN A, et al., 2011. Decline of leaf hydraulic conductance with dehydration: relationship to leaf size and venation architecture［J］. Plant Physiol, 156(2)：832-843.

SHI JM, YE XH, CHEN FS, et al., 2014. Adaptation of bamboo to heterogeneous habitat: phenotypic plasticity [J]. Acta Ecol Sin, 34(20): 5687-5695. [施建敏, 叶学华, 陈伏生, 等, 2014. 竹类植物对异质生境的适应—表型可塑性 [J]. 生态学报, 34(20): 5687-5695.]

SHI SB, LI HM, WANG XY, et al., 2006. Comparative studies of photosynthetic characteristics in typical alpine plants of the Qinghai-Tibet Plateau [J]. Chin J Plant Ecol, 30(1): 40-46. [师生波, 李惠梅, 王学英, 等, 2006. 青藏高原几种典型高山植物的光合特性比较 [J]. 植物生态学报, 30(1): 40-46.]

SHIPLEY B, LECHOWICZ MJ, WRIGHT I, et al., 2006. Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum [J]. Ecology, 87(3): 535-541.

SONG H, YU HY, CHEN YT, et al., 2016. Leaf economics spectrum among different plant functional types in Beijing Botanical Garden, China [J]. Chin J Appl Ecol, 27(6): 1861-1869. [宋贺, 于鸿莹, 陈莹婷, 等, 2016. 北京植物园不同功能型植物叶经济谱 [J]. 应用生态学报, 27(6): 1861-1869.]

TAN DJ, XIONG KN, ZHANG Y, et al., 2019. Daily photosynthesis dynamics of different degraded *Zanthoxylum bungeanum* in karst rocky desertification area and its relationship with environmental factors [J]. Chin J Ecol, 38(7): 2057-2064. [谭代军, 熊康宁, 张俞, 等, 2019. 喀斯特石漠化地区不同退化程度花椒光合日动态及其与环境因子的关系 [J]. 生态学杂志, 38(7): 2057-2064.]

TAN FS, SONG HQ, LI ZG, et al., 2019. Hydraulic safety margin of 17 co-occurring woody plants in a seasonal rain forest in Guangxi's Southwest karst landscape, China [J]. Chin J Plant Ecol, 43(3): 227-237. [谭凤森, 宋慧清, 李忠国, 等, 2019. 桂西南喀斯特季雨林木本植物的水力安全 [J]. 植物生态学报, 43(3): 227-237.]

TOMLINSON KW, POORTER L, BONGERS F, et al., 2014. Relative growth rate variation of evergreen and deciduous savanna tree species is driven by different traits [J]. Ann Bot, 114(2): 315-324.

WANG CS, WANG SP, 2015. A review of research on responses of leaf traits to climate change [J]. Chin J Plant Ecol, 39(2): 206-216. [王常顺, 汪诗平, 2015. 植物叶片性状对气候变化的响应研究进展 [J]. 植物生态学报, 39(2): 206-216.]

WANG ZY, CHEN XP, CHENG Y, et al., 2021. Leaf and fine root economics spectrum across 49 woody plant species in Wuyi Mountains [J]. Chin J Plant Ecol, 45(3): 242-252. [王钊颖, 陈晓萍, 程英, 等, 2021. 武夷山 49 种木本植物叶片与细根经济谱 [J]. 植物生态学报, 45(3): 242-252.]

WESTOBY M, WRIGHT IJ, 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits [J]. Trend Ecol Evol, 21(5): 261-268.

WRIGHT IJ, RRICH PB, WESTOBY M, et al., 2004. The worldwide leaf economics spectrum [J]. Nature, 428(6985): 821-827.

XIAO D, WANG XJ, ZHANG K, et al., 2016. Effects of nitrogen addition on leaf traits of common species in natural *Pinus tabuliformis* forests in Taiyue Mountain, Shanxi Province, China [J]. Chin J Plant Ecol, 40(7): 686-701. [肖迪, 王晓洁, 张凯, 等, 2016. 氮添加对山西太岳山天然油松林主要植物叶片性状的影响 [J]. 植物生态学报, 40(7): 686-701.]

XIONG H, MA CE, LI L, et al., 2014. Stomatal characteristics of ferns and angiosperms and their responses to changing light intensity at different habitats [J]. Chin J Plant Ecol, 38(8): 868-877. [熊慧, 马承恩, 李乐, 等, 2014. 不同生境条件下蕨类和被子植物的气孔形态特征及其对光强变化的响应 [J]. 植物生态学报, 38(8): 868-877.]

XU MS, HUANG HX, SHI QR, et al., 2015. Responses of soil water content to change in plant functional traits in evergreen broadleaved forests in eastern Zhejiang Province [J]. Chin J Plant Ecol, 39(9): 857-866. [许洺山, 黄海侠, 史青茹, 等, 2015. 浙东常绿阔叶林植物功能性状对土壤含水量变化的响应 [J]. 植物生态学报, 39(9): 857-866.]

XUN YH, DI XY, JIN GZ, 2020. Vertical variation and economic strategy of leaf trait of major tree species in a typical mixed broadleaved-Korean pine forest [J]. Chin J Plant Ecol, 44(7): 730-741. [荀彦涵, 邸雪颖, 金光泽, 2020. 典型阔叶红松林主要树种叶性状的垂直变异及经济策略 [J]. 植物生态学报, 44(7): 730-741.]

YU HY, CHEN YT, XU ZZ, et al., 2014. Analysis of relationships among leaf functional traits and economics spectrum of plant species in the desert steppe of Nei Mongol [J]. Chin J Plant Ecol, 38(10): 1029-1040. [于鸿莹, 陈莹婷, 许振柱, 等, 2014. 内蒙古荒漠草原植物叶片功能性状关系及其经济谱分析[J]. 植物生态学报, 38(10): 1029-1040.]

ZHANG YJ, CAO KF, SACK L, et al., 2015. Extending the generality of leaf economic design principles in the cycads, an ancient lineage [J]. New Phytol, 206(2): 817-829.

ZHAO YT, ALI A, YAN ER, 2017. The plant economics spectrum is structured by leaf habits and growth forms acrosssubtropical species [J]. Tree Physiol, 37(2): 173-185.

ZHONG QL, LIU LB, XU X, et al., 2018. 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, 42(5): 562-572. [钟巧连, 刘立斌, 许鑫, 等, 2018. 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, 42(5): 562-572.]

ZHU JY, YU Q, LIU YP, et al., 2018. Response of plant functional traits and leaf economics spectrum to urban thermal environment [J]. J Beijing For Univ, 40(9): 72-81. [朱济友, 于强, 刘亚培, 等, 2018. 植物功能性状及其叶经济谱对城市热环境的响应 [J]. 北京林业大学学报, 40(9): 72-81.]

ZIRBEL CR, BASSETT T, GRMAN E, et al., 2017. Plant functional traits and environmental conditions shape community assembly and ecosystem functioning during restoration [J]. J Appl Ecol, 54(4): 1070-1079.

(责任编辑 李 莉 王登惠)

广西植物 Guihaia Mar. 2023, 43(3): 547-556 http://www.guihaia-journal.com

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202111050

陈美凤, 王忠诚, 蒋南南, 等, 2023. 丛枝菌根真菌侵染率对喀斯特坡地坡位与灌木物种的响应 [J]. 广西植物, 43(3): 547-556.

CHEN MF, WANG ZC, JIANG NN, et al., 2023. Responses of arbuscular mycorrhizal fungi colonization rate to slope position and shrub species in karst slopes [J]. Guihaia, 43(3): 547-556.

丛枝菌根真菌侵染率对喀斯特坡地坡位与灌木物种的响应

陈美凤[1,2,3], 王忠诚[1], 蒋南南[1], 郑生猛[2,3,4], 胡亚军[2], 陈香碧[2], 何寻阳[2,3*]

(1. 中南林业科技大学 林学院, 长沙 410004; 2. 中国科学院亚热带农业生态研究所, 亚热带农业生态过程重点实验室, 长沙 410125; 3. 中国科学院环江喀斯特生态系统观测研究站, 广西 河池 547000; 4. 武夷学院 生态与资源工程学院, 福建 南平 354300)

摘 要: 明确丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)侵染率对喀斯特坡地坡位与物种的响应及其关键影响因子,是合理利用土壤 AMF 促进喀斯特植被恢复的前提。该研究在充分调查喀斯特峰丛洼地典型灌丛坡地环境背景信息的基础上,采用曲利苯蓝染色-镜检法检测并计算典型灌木黄荆(*Vitex negundo*)、红背山麻杆(*Alchornea trewioides*)和火棘(*Pyracantha fortuneana*)根系 AMF 侵染频度、侵染强度和丛枝丰度等侵染率参数。结果表明:(1)相同坡位火棘的侵染频度、侵染强度和丛枝丰度均显著低于红背山麻杆和黄荆;下坡位黄荆和火棘的侵染强度均高于中、上坡位,而中坡位红背山麻杆的丛枝丰度显著高于上、下坡位($P<0.05$)。(2)物种显著影响 AMF 侵染频度、侵染强度和丛枝丰度,坡位显著影响 AMF 侵染强度,物种与坡位的交互作用仅对 AMF 丛枝丰度有显著影响($P<0.05$)。(3)影响 AMF 侵染率的关键土壤因子是土壤深度和全钾含量($P<0.05$)。因此,合理利用土壤 AMF 促进喀斯特地区植被恢复需要考虑地形与物种的选择,并应注重兼顾喀斯特地区的水土保持。该研究结果为合理利用土壤 AMF 和植物的共生关系,促进喀斯特峰丛洼地生态恢复提供了科学依据。

关键词: 喀斯特, 丛枝菌根真菌, 频度, 强度, 丰度

中图分类号: Q948 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2023)03-0547-10

Responses of arbuscular mycorrhizal fungi colonization rate to slope position and shrub species in karst slopes

CHEN Meifeng[1,2,3], WANG Zhongcheng[1], JIANG Nannan[1], ZHENG Shengmeng[2,3,4], HU Yajun[2], CHEN Xiangbi[2], HE Xunyang[2,3*]

(1. *College of Forestry, Central South University of Forestry & Technology*, Changsha 410004, China; 2. *Key Laboratory of Agro-Ecological Processes in Subtropical Region, Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academy of Sciences*, Changsha 410125, China; 3. *Huanjiang Observation and Research Station for Karst Ecosystems, Chinese Academy of Sciences*, Hechi 547000, Guangxi, China; 4. *School of Ecology and Resource Engineering, Wuyi University*, Nanping 354300, Fujian, China)

收稿日期: 2022-05-23

基金项目: 国家自然科学基金(U20A2011, 31870503)。

第一作者: 陈美凤(1995-),硕士研究生,主要从事丛枝菌根真菌多样性研究,(E-mail)1164663182@qq.com。

*通信作者: 何寻阳,博士,研究员,主要从事土壤微生物生态研究,(E-mail)hbhpjhn@isa.ac.cn。

Abstract: The response of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) colonization rate to slope position and shrub species in karst slope and the key influencing factors were identified, which is the prerequisite for rational utilization of soil AMF to promote karst vegetation restoration. Based on field investigation of typical shrub communities and environmental variables on slopes of a karst peak cluster depression. The fine root samples of three typical shrub species (*Vitex negundo*, *Alchornea trewioides* and *Pyracantha fortuneana*) were collected from three positions (upper, middle and lower) along three slopes. The frequency, intensity and abundance of AMF colonization were detected and calculated by the Trypan blue-microscope method. The results were as follows: (1) The colonization frequency, colonization intensity and abundance of AMF for *Vitex negundo* and *Alchornea trewioides* were higher than those for *Pyracantha fortuneana* in the same slope. The colonization intensity for *Vitex negundo* and *Pyracantha fortuneana* in the lower slope was higher than that in the upper and middle slopes. The abundance of AMF for *Alchornea trewioides* in the middle slope was significantly higher than that in the upper and lower slopes ($P<0.05$). (2) Shrub species had significant effect on the colonization frequency, intensity and abundance of AMF, and slope position only had significant effect on the colonization intensity of AMF. Slope position and shrub species had significant interactive effect on the abundance of AMF ($P<0.05$). (3) Soil depth and total potassium content were identified as the two strongest explanatory factors on AMF colonization rate according to the redundancy analysis ($P<0.05$). Therefore, the rational use of soil AMF to promote vegetation restoration in karst areas needs to consider the choice of terrain and species, and should pay attention to the water and soil conservation. The results of this study provide a scientific basis for rational utilization of the symbiotic relationship between soil AMF and plants and promoting ecological restoration of karst peak cluster depression.

Key words: karst, arbuscular mycorrhizal fungi, frequency, intensity, abundance

丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)能与地球上大约 80%的植物形成共生体(Smith & Smith, 2011),具有扩大根系范围、促进植物养分吸收和提高植物抗旱性等生态功能(米屹东等,2020; Kang et al., 2020; 刘娜等,2021)。因此,AMF 在退化或破坏的生态系统恢复重建中得到广泛应用(魏源等,2012)。

西南喀斯特地区岩溶作用强烈,土层浅薄且不连续,生态环境极其脆弱,是我国水土流失最严重的地区之一(黄同丽等,2019);其退化生态系统恢复最重要的任务是植被恢复(李先琨等,2003)。其中,峰丛洼地是植被恢复最快的地貌类型(Tong et al., 2020),坡地占比超过 70%。受地质和地貌背景的制约,引发坡地快速水文过程,喀斯特地区土壤层较薄且不连续,岩溶渗漏致使土层水肥保持能力差、土壤贫瘠(李先琨等,2008)。不同坡位的土壤养分等条件往往存在巨大差异(李先琨等,2003;梁月明等,2017),显著影响 AMF 的基本特征,如侵染率(张中峰等,2015;屈明华等,2021)。侵染率是表征菌根真菌与宿主植物是否建立共生关系的重要指标,主要包含菌根侵染频度、侵染强度和丛枝丰度等参数(任禛等,2014)。王淼焱等(2006)研究表明,土壤中磷含量较低时 AMF 的侵染率较高。同时,AMF 作为植物的共生真菌,其宿主植物种类是影响 AMF 侵染的重要因素(杨康等,2019)。由于不同植物生物学特征与生态习性等方面存在差异,因此必然会影响丛枝菌根真菌对宿主植物的侵染(梁月明等,2018)。例如,红锥和单性木兰根系 AMF 侵染率显著高于紫弹树(张海波等,2016)、香椿的侵染率显著高于茶条木(张中峰等,2018);灌丛既是喀斯特峰丛洼地的主要植被类型,又是喀斯特植被恢复的关键阶段(胡芳等,2018);在喀斯特峰丛洼地坡地,灌木优势植物根系中的 AMF 侵染率会随坡位而发生改变,这种改变可能会因植物而异。因此,研究喀斯特坡地典型灌木物种 AMF 侵染率对坡位的响应,对于深入理解植物与 AMF 互作关系并合理利用 AMF 促进该区植被恢复具有重要意义。

本文选取广西环江典型喀斯特峰丛洼地的 3 个坡位(上、中、下坡位)和 3 个优势灌木物种黄荆(*Vitex negundo*)、红背山麻杆(*Alchornea trewioides*)和火棘(*Pyracantha fortuneana*)作为研究对象,测定不同坡位的土壤理化性质以及植物根系 AMF 侵染频度、侵染强度和丛枝丰度等侵染率参数,明确坡位与灌木物种对 AMF 侵染率是否存在交互作用,以及影响 AMF 侵染率的主要因素,为合理利

用土壤 AMF 和植物的共生关系，促进喀斯特峰丛洼地生态恢复提供科学依据。

1　材料与方法

1.1 研究区概况

本研究区位于广西壮族自治区环江毛南族自治县中国科学院环江喀斯特生态系统观测站木连峰丛洼地小流域（108°18′—108°19′ E、24°43′—24°44′ N）；属于亚热带季风气候，年平均气温为 13 ℃，年平均降水量为 800～1 500 mm，降水的季节分配差异大，夏季雨量较为集中，冬季干旱少雨；主要土壤类型为石灰土，坡地植被以灌丛为主。

1.2 样地设置和植被调查

在前期充分调研的基础上，于研究区内选择坡向一致（均为西南向）、海拔高度相近且植被群落相似度较高的坡地设置 3 条样线，并分别于上、中、下 3 个坡位先设置灌丛群落调查样地（10 m × 10 m），同一样线不同坡位间样地的垂直落差为 28～46 m（样地详细信息见表 1）。用全站仪将每个样地再划分为 4 个小样方（5 m × 5 m），于生长旺季 7—8 月进行植被调查，调查样方内胸径（DBH）≥1 cm 的木本植物（包括藤本），记录其种名、胸径、树高、冠幅等指标；对胸径 DBH< 1 cm 的乔木和灌木幼苗以及草本层植物，简要记录其种名、株数、高度、盖度等特征，并计算物种的重要值，即重要值=（相对多度+相对频度+相对盖度）/3（郑生猛等，2016；王志学等，2021）。

1.3 目标植物的选择和样品采集

在上述样地中，选择共有优势种黄荆、红背山麻杆、火棘作为目标植物，每个样地中同一物种选择 4 株生长良好、胸径一致（±0.05 cm）的植株，挖取植物根系。选择直径小于 2 mm 的细根（梁月明等，2021），充分混匀，取 20 g 置于塑料自封袋内，暂存于低温冰盒，24 h 带回实验室。根系先用清水冲洗 2～3 次，洗去表面附着的土壤，再用蒸馏水冲洗 2～3 次，4 ℃保存（石国玺等，2017），用于 AMF 侵染率测定。

采用网格法采集表层（0～20 cm）的土壤：将每个 10 m × 10 m 的样地划分为 2 m × 2 m 的 25 个格子，在每个格子顶点用土钻进行采样，共 36 个点，充分混匀，用四分法分出 500 g 用于土壤理化性质测定。

表 1　本研究样地的概况

Table 1　General situation of sample plots

坡位 Slope position	经度和纬度 Latitude and longitude	坡度 Slope (°)	海拔 Altitude (m)	典型灌木物种的重要值 Importance value of typical shrub species
1 号上坡 No. 1 upper	108°19′28″ E、24°44′4″ N	37	364	16.41[b]、7.15[c]、2.08[a]
1 号中坡 No. 1 middle	108°19′30″ E、24°44′35″ N	33	325	11.69[c]、10.53[b]、8.85[a]
1 号下坡 No. 1 lower	108°19′33″ E、24°44′35″ N	30	282	26.10[a]、13.23[b]、6.71[c]
2 号上坡 No. 2 upper	108°19′4″ E、24°44′0″ N	36	376	15.44[b]、12.88[c]、7.73[a]
2 号中坡 No. 2 middle	108°19′5″ E、24°44′3″ N	34	334	17.46[a]、4.51[b]、3.48[c]
2 号下坡 No. 2 lower	108°19′31″ E、24°44′0″ N	29	306	29.91[c]、29.38[a]、9.16[b]
3 号上坡 No. 3 upper	108°18′56″ E、24°43′21″ N	39	353	8.45[b]、6.23[c]、5.77[a]
3 号中坡 No. 3 middle	108°18′46″ E、24°43′30″ N	32	307	12.86[a]、6.74[b]、2.50[c]
3 号下坡 No. 3 lower	108°18′47″ E、24°43′31″ N	30	278	12.88[a]、3.71[b]、3.62[c]

注：[a] 表示黄荆，[b] 表示红背山麻杆，[c] 表示火棘。

Note: [a] indicates *Vitex negundo*, [b] indicates *Alchornea trewioides*, [c] indicates *Pyracantha fortuneana*.

1.4 指标和测定方法

1.4.1 AMF 侵染率的测定 采用曲利苯蓝染色-镜检法(Muthukumar & Udaiyan, 2000),按照常规的操作步骤,先进行透明、酸化、染色、脱色,再选取30条根段进行制片、镜检。根据根段中菌根侵染(分为0、<1%、<10%、<50%、>50%、>90%,对应级别为 N_0、N_1、N_2、N_3、N_4、N_5)和泡囊丰度(分为0、较少、较多、非常多,对应级别为 A_0、A_1、A_2、A_3 级别),判断每个根段级别,代表性侵染率状况见图1。输入 MYCOCALC 软件,计算侵染率的参数侵染频度、侵染强度、丛枝丰度(冯海艳等,2003)。

侵染频度(%):代表所有含有真菌结构的根系占整个根系的比例,其中只要含有一个侵入点的根段就算作侵染根段。

$$\text{侵染频度}=\frac{\text{侵染根段数}}{\text{全部的根段数}}\times 100\% \quad (1)$$

侵染强度(%):代表整个根系中 AMF 结构形成的强度。

$$\text{侵染强度}=\frac{0.95\times n_5+0.7\times n_4+0.3\times n_3+0.05\times n_2+0.01\times n_1+0\times n_0}{\text{全部根段数}}\times 100\% \quad (2)$$

式中:n_5 表示菌根侵染>90%(N_5级)的根段数;n_4 菌根侵染>50%(N_4级)的根段数;以此类推。

丛枝丰度(%):代表菌根化的根系中丛枝结构形成的丰度。

$$\text{丛枝丰度}=(1\times mA_3+0.5\times mA_2+0.1\times mA_1+0\times mA_0)\times 100\% \quad (3)$$

$$mA_3=\frac{0.95\times A_3^5+0.7\times A_3^4+0.3\times A_3^3+0.05\times A_3^2+1\times A_3^1+0\times A_3^0}{\text{被侵染根段数}}\times m \quad (4)$$

式中:$A_3{}^5$、$A_3{}^4$、$A_3{}^3$、$A_3{}^2$、$A_3{}^1$、$A_3{}^0$ 分别表示泡囊丰度为 A_3 级别的根段中 N_5、N_4、N_3、N_2、N_1、N_0 根段数;mA_2、mA_1、mA_0 计算方法同 mA_3;m 代表侵染根段的菌根侵染密度。

$$m=\text{侵染强度}\times\frac{\text{全部的根段数}}{\text{被侵染根段数}} \quad (5)$$

1.4.2 土壤理化性质的测定 土壤理化性质采用常规方法测定(鲍士旦等,2000)。土壤有机质(soil organic matter, OM)采用重铬酸钾-外加热法;全氮(total nitrogen, TN)用半微量凯氏法;全磷(total phosphorus, TP)和速效磷(available phosphorus, AP)用钼锑抗比色法;全钾(total potassium, TK)和速效钾(available potassium, AK)用火焰光度法;土壤碱解氮(available nitrogen, AN)用碱解扩散法;pH 用 Metro320 pH 计测定(水土比为 2.5∶1);土壤含水率(water content of soil, WC)用烘干法;土壤深度用测钎测量;表层土壤碎石含量(gravel content)用称重法。

1.5 数据处理和统计分析

采用 SPSS 26.0 软件进行数据的正态性、方差齐性检验,必要时对数据进行转换以满足要求。不同坡位土壤理化性质采用单因素方差分析(one-way ANOVA)并进行多重比较(Duncan);坡位和灌木物种及两者的交互作用对 AMF 侵染率各参数影响采用双因素方差分析(two-way ANOVA)方法并进行多重比较(Duncan)。植物的相对密度、多度、频度重要值的计算采用 R 语言 vegan 包。采用 Canoco 5.0 软件进行冗余分析(redundancy analysis, RDA),明确各灌木物种 AMF 侵染率与环境因子的关系。显著性检验水平 $\alpha=0.05$,图表中数据为平均值±标准差。

2 结果与分析

2.1 不同坡位土壤理化性质的差异

土壤有机质、全氮、全磷、全钾、pH、含水量和碎石含量在各坡位间均无显著差异(表2)。速效钾含量下坡位显著高于上坡位、中坡位;速效磷含量中坡位、下坡位显著高于上坡位;碱解氮含量为下坡位>中坡位>上坡位;土壤深度下坡位显著高于上坡位。

2.2 AMF 侵染状况

对所采集的植物根系通过染色后进行镜检,发现多数能够清晰观察到丛枝菌根的菌丝、泡囊、丛枝等结构。部分胞间菌丝侧向分枝进入到宿主植物细胞内呈二分叉状生长,形成灌木状的丛枝。在黄荆和红背山麻杆根系中能够在皮层细胞的细胞间和细胞内观察到泡囊结构,观察到的泡囊有椭圆形、圆形、长方形和不规则形状等,其中最多的泡囊形状是椭圆形。

黄荆、红背山麻杆、火棘在上、中、下坡位均能被 AMF 侵染(图版 I)。其中,与火棘相比,黄荆(图版 I: B)和红背山麻杆(图版 I: D, F)根系内能形成较为明显的丛枝菌根结构。

2.3 AMF 侵染率的变化特征

同一坡位下,火棘的侵染频度(图1:A)和侵染强度(图1:B)和丛枝丰度(图1:C)均显著低于

表 2　不同坡位土壤的理化性质

Table 2　Physical and chemical properties of soil in different slope positions

指标 Index	上坡位 Upper slope	中坡位 Middle slope	下坡位 Lower slope
有机质 OM（g·kg^{-1}）	48.83± 9.83	44.94± 6.72	64.77± 10.32
全氮 TN（g·kg^{-1}）	4.96± 1.06	5.14± 1.01	5.16± 0.76
全钾 TK（g·kg^{-1}）	2.05± 0.91	3.16± 0.89	3.59± 0.12
全磷 TP（g·kg^{-1}）	0.85± 0.21	1.13± 0.33	1.07± 0.15
速效钾 AK（mg·kg^{-1}）	79.44± 8.11b	82.55± 11.12b	128.95± 10.90a
速效磷 AP（mg·kg^{-1}）	6.92± 0.70b	9.16± 0.88a	11.12± 0.84a
碱解氮 AN（mg·kg^{-1}）	281.71± 10.88c	383.06± 3.47b	472.83± 8.05a
pH	7.90± 0.05	7.86± 0.03	7.80± 0.05
土壤含水量 WC（%）	17.41± 2.00	14.23± 1.25	15.82± 1.66
土壤深度 Soil depth（cm）	14.43± 2.97b	18.49± 0.86ab	21.10± 0.15a
碎石含量 Gravel content（%）	10.00± 5.00	10.00± 8.00	9.00± 1.00

注：不同小写字母表示该指标不同坡位间差异显著（$P<0.05$）；仅标识处理间的显著差异。

Note：Different lowercase letters indicate significant differences between different slope positions（$P<0.05$）；only significant differences between treatments are marked.

红背山麻杆、黄荆（$P<0.05$）；同一物种下，3 个优势物种的侵染频度、红背山麻杆的侵染强度以及火棘、黄荆的丛枝丰度在坡位间均无显著差异（$P>0.05$），黄荆、火棘的侵染强度表现为下坡位显著高于中、上坡位，红背山麻杆的丛枝丰度表现为中坡位显著高于上、下坡位（$P<0.05$）。

2.4 AMF 侵染率的影响因素

坡位仅对 AMF 侵染强度有显著影响（$P<0.01$），物种显著影响 AMF 侵染频度、侵染强度和丛枝丰度（$P<0.01$），坡位与物种的交互作用显著影响 AMF 丛枝丰度（$P<0.05$）（表 3）。

冗余分析结果（图 2）表明，第一和第二主变量共解释了 71.99% 的变异，分别解释了 42.14% 和 29.85% 的变异，影响 AMF 侵染率的主要土壤因子是土壤深度（$F=2.8$，$P=0.034$）和全钾含量（$F=2.7$，$P=0.040$）。上、下坡位相对聚集，而中坡位较为分散。

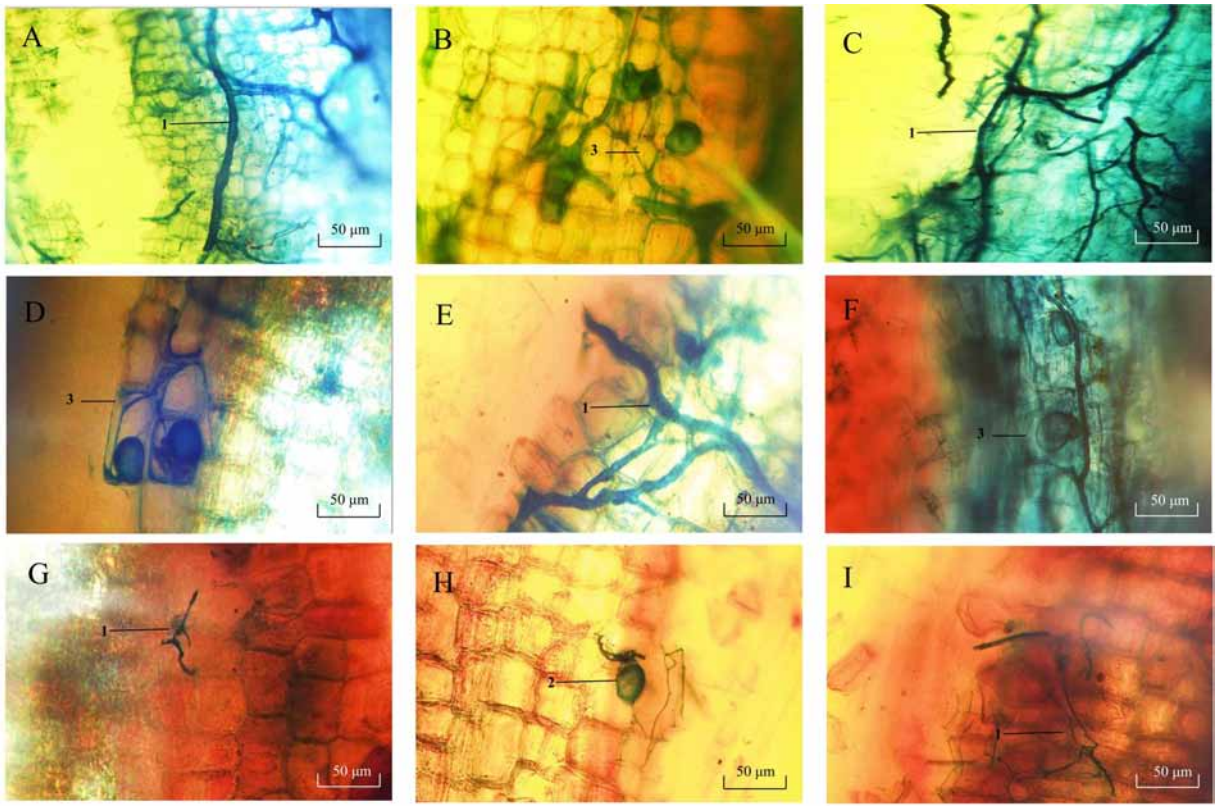
由图 2 可知，黄荆、红背山麻杆的侵染频度，火棘的侵染频度、侵染强度、丛枝丰度分别与土壤深度显著相关，而与土壤全钾显著负相关；黄荆、红背山麻杆侵染强度与土壤全钾相关性最高，而与土壤深度呈负相关；黄荆丛枝丰度与土壤深度、土壤全钾相关性较高。

3　讨论

喀斯特地区具有独特的水土二元流失特征，导致坡位间土壤养分差异较大，进而影响土壤微生物的分布（李先琨等，2003；冯书珍等，2015）。本研究中，坡位对 AMF 的侵染强度有显著影响，原因可能是喀斯特坡地土壤有机质含量和速效养分表现为下坡位高于上坡位，有机质及养分含量较高利于 AMF 的生长繁殖，能显著提高 AMF 对植物根系的侵染强度（王晓英和王冬梅，2009），最终表现为下坡位黄荆、火棘的侵染强度均显著高于上坡位。

物种显著影响 AMF 的侵染频度、侵染强度和丛枝丰度，说明宿主植物种类对 AMF 具有重要影响。本研究中，黄荆、红背山麻杆的 AMF 的侵染频度、侵染强度和丛枝丰度均高于火棘，可能与不同宿主植物的生物学特征和生态习性差异有关（陈伟立等，2016；车俭等，2022）。在叶表皮形态上，与火棘相比，黄荆、红背山麻杆具有气孔密度更大、维管组织更发达等特征，有利于减少植物体内水分的散失，并能促进水分运输和营养元素的迁移，更适应岩溶区干旱环境条件（李强和曹建华，2008；邓彭艳等，2010；董蕾等，2011）。在根系形态上，黄荆和红背山麻杆根系构型均属于典型叉状分支模式（苏樑等，2018a），而火棘根系为鱼尾形分支模式（吴静等，2022）。其中，叉状分支模式的根系更容易获取表层的土壤养分和水分，在表层土壤中占据更大的空间（苏樑等，2018a），增大根系与土壤 AMF 的接触面，有利于 AMF 侵染根系构建共生关系，最终表现为黄荆、红背山麻杆 AMF 的侵染频度、侵染强度和丛枝丰度均显著高于火棘。

坡位与物种的交互作用显著影响土壤微生物区系，如不同坡位条件下，与植物的群落结构共同

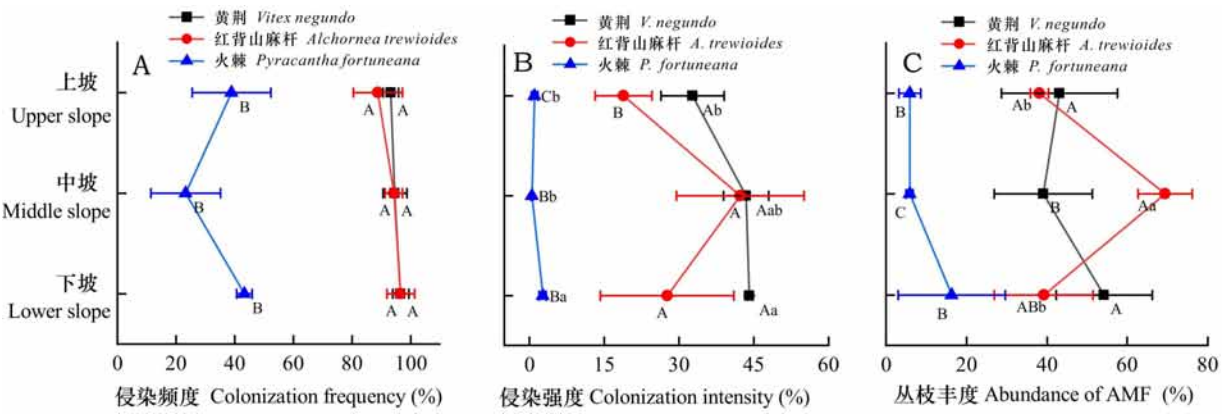


A-C 、**D-F**、**G-I** 分别为黄荆、红背山麻杆、火棘根系中 AMF 侵染状况(从左到右分别为上、中、下坡位)。**1**. 菌丝; **2**. 泡囊; **3**. 菌丝和泡囊。

A-C , **D-F** and **G-I** are the AMF colonization in the roots of *Vitex negundo*, *Alchornea trewioides* and *Pyracantha fortuneana*, respectively (from left to right, they are the upper, middle and lower slope positions). **1**. Hyphae; **2**. Vesicale; **3**. Hyphae and vesicale.

图版 Ⅰ 不同灌木物种根系中 AMF 侵染状况

Plate Ⅰ AMF colonization in roots of different shrub species



不同大写字母表示同一坡位下不同物种间的差异, 不同小写字母表示同一物种不同坡位间的差异, 显著水平 $P<0.05$; 仅标识处理间的显著差异。

Different uppercase letters indicate the differences between different species at the same slope position, and different lowercase letters indicate the differences between different slope positions of the same species, and the significant level is $P<0.05$; only significant differences between treatments are marked.

图 1 AMF 侵染率对 3 个坡位和 3 个物种的响应特征比较

Fig. 1 Characteristic comparison of AMF colonization rate responded to three slope positions and three species

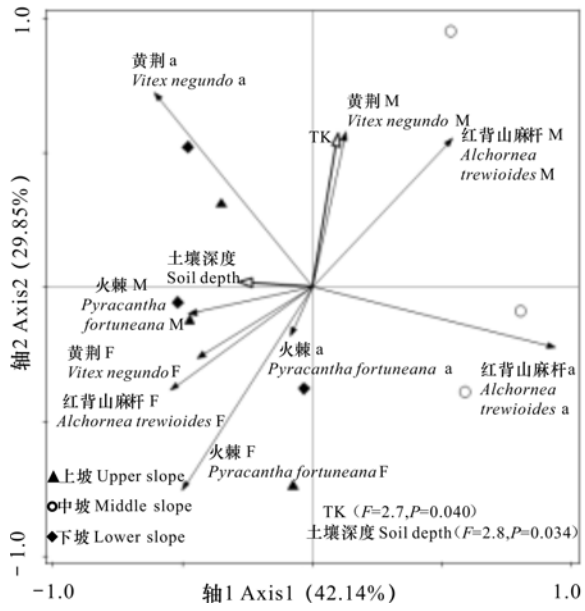
表 3　坡位、灌木物种及两者交互作用对 AMF 侵染率的影响

Table 3　Effects of slope positions, species and their interaction on AMF colonization rate

项目 Item	侵染频度 Colonization frequency		侵染强度 Colonization intensity		丛枝丰度 Abundance of AMF	
	df	*F*	*df*	*F*	*df*	*F*
坡位 Slope position	2	1.99	2	3.99*	2	1.44
物种 Species	2	136**	2	49.50**	2	29.20**
坡位 × 物种 Slope position × Species	4	1.53	4	1.76	4	3.49*

注：** 表示 $P<0.01$；* 表示 $P<0.05$。

Note：** indicates $P<0.01$；* indicates $P<0.05$.



F. 侵染频度；**M**. 侵染强度；**a**. 丛枝丰度；**TK**. 全钾含量。仅标识有显著影响的性质。

F. Colonization frequency; **M**. Colonization intensity; **a**. Abundance of AMF; **TK**. Total potassium content. Only properties with significant impacts are marked.

图 2　影响 AMF 侵染率的土壤性质

Fig. 2　Soil properties affecting AMF colonization rate

影响土壤 AMF 群落结构(梁月明等,2017)。然而,目前对 AMF 侵染率影响的研究还较少。在我国西南地区高温多雨气候下,土壤颗粒随降雨后水流由上坡位迁移至较低坡位,养分含量表现为下坡位>中、上坡位(邱虎森等,2013;彭旭东等,2017)。喀斯特地区独特的岩溶作用使岩石表面形成无数大小不等的凹槽,凹槽聚集于坡面对水分和养分有一定的截留作用,导致不同坡位间水分和养分的时空异质性更为突出(李先琨等,2008;邱虎森等,2013)。为了适应这种极端的空间资源分配,植物需要发达的根系以扩大水分和养分的吸收面积(李先琨等,2008),这种应对策略能够更好地让植物根系与 AMF 共生(王森等,2008;姜攀和王明元,2012)。因此,坡位与物种的交互作用会显著影响 AMF 侵染率。本研究中,喀斯特坡地坡位及灌木物种的交互作用显著影响 AMF 丛枝丰度。丛枝丰度综合反映了真菌侵染的根段中丛枝结构出现的频度和侵染强度,代表菌根化的根系中丛枝结构形成的丰富程度(冯海艳,2003)。具体表现为红背山麻杆的丛枝丰度在中坡位显著高于上、下坡位,说明在喀斯特地区菌根化的根系中丛枝结构形成的丰度对坡位与物种的综合效应有较强的响应,在指征 AMF 侵染率时,AMF 丛枝丰度比 AMF 的侵染频度、侵染强度更为敏感。

土壤深度和全钾含量是喀斯特坡地 AMF 侵染率的显著影响因子。喀斯特地区缺水、少土,立地条件十分恶劣(李先琨等,2008)。在这种资源贫瘠的生境中,一方面植物需要招募 AMF 扩大根系获取水分和养分,另一方面不同 AMF 为获取碳源需要竞争侵染植物根系(郑世学,2006; Sanders & Croll, 2010;刘娜等,2021)。土壤深度的微小差异可能带来植物可利用养分总量显著差别(邱虎森等,2013),直接影响宿主植物的根系分布,进而对植物根系中的菌根侵染率产生影响(苏樑等,2018b)。钾离子是植物细胞中最主要的无机渗透物质,充足的钾可诱导可溶性物质积累,从而降低渗透势,帮助细胞在渗透胁迫下保持膨压,提高植物对干旱胁迫的耐受(Wang et al., 2013)。自然生态系统土壤中的钾主要来源于土壤母质,喀斯特土壤快速的水文过程加剧了钾的流失(邱虎森

等,2013)。缺水条件下植物对钾的需求量增大,进一步促进植物与 AMF 共生(Visentin et al.,2016;刘娜等,2021)。因此,全钾含量显著既影响喀斯特优势树种根系中 AMF 的群落组成,也影响 AMF 侵染率(张海波等,2016)。

4 结论

喀斯特丛枝菌根真菌侵染率同时受坡位与物种的影响,但两者对 AMF 侵染率的表征参数具有不同的效应,AMF 侵染频度主要受物种的影响,侵染强度主要受坡位养分条件的影响,而 AMF 丛枝丰度同时反映了物种与坡位的综合效应。

土壤深度和全钾含量是影响喀斯特峰丛洼地坡地优势灌木 AMF 侵染率的显著因子,在喀斯特坡地进行植被恢复时不仅需要考虑植物种类,而且需要考虑喀斯特独特地质背景所控制的水土分布中空间异质性及钾素养分的供给。未来,需要关注植物大量营养钾素的研究,并结合水文过程和养分循环,进一步阐明物种对土壤 AMF 共生的选择性,量化植物-菌根共生的生态效应,为土壤 AMF 资源在喀斯特脆弱生境中的植被恢复应用提供科学指导。

参考文献:

BAO SD, 2000. Analysis of soil agrochemical [M]. 3rd ed. Beijing: China Agriculture Press. [鲍士旦, 2000. 土壤农化分析 [M]. 3 版. 北京: 中国农业出版社.]

CHE J, ZHENG J, JIANG Y, et al., 2020. Separation of phylogeny and ecological behaviors between evergreen and deciduous woody angiosperms in the subtropical forest dynamics plots of China [J]. Chin J Plant Ecol, 44(10): 1007-1014. [车俭, 郑洁, 蒋娅, 等, 2020. 中国亚热带森林动态监测样地常绿和落叶木本被子植物谱系结构及生态习性差异 [J]. 植物生态学报, 44(10): 1007-1014.]

CHEN WL, LI J, ZHU HH, et al., 2016. A review of the regulation of plant root system architecture by rhizosphere microorganisms [J]. Acta Ecol Sin, 36(17): 5285-5297. [陈伟立, 李娟, 朱红惠, 等, 2016. 根际微生物调控植物根系构型研究进展 [J]. 生态学报, 36(17): 5285-5297.]

DENG PY, CHEN HS, NIE YP, et al., 2010. Photosynthetic characteristics of *Radermachera sinica* and *Alchornea trewioides* in karst regions of northwest Guangxi, China in dry and rainy seasons [J]. Chin J Ecol, 29(8): 1498-1504. [邓彭艳, 陈洪松, 聂云鹏, 等, 2010. 桂西北喀斯特地区菜豆树和红背山麻杆旱、雨季光合特性比较 [J]. 生态学杂志, 29(8): 1498-1504.]

DONG L, CAO HL, YE WH, et al., 2011. Leaf anatomic traits of 5 species in southwestern China's karst region [J]. Chin J Appl Environ Biol, 17(5): 747-749. [董蕾, 曹洪麟, 叶万辉, 等, 2011. 5 种喀斯特生境植物叶片解剖结构特征 [J]. 应用与环境生物学报, 17(5): 747-749.]

FENG HY, 2003. Growth and alkaline phosphatase activity of arbuscular mycorrhizal fungi as affected by P supply [D]. Beijing: China Agricultural University: 23. [冯海艳, 2003. 土壤和宿主磷水平对 AM 真菌生长及 ALP 活性调控的研究 [D]. 北京: 中国农业大学: 23.]

FENG HY, FENG G, WANG JG, et al., 2003. Regulation of P status in host plant on alkaline phosphatase (ALP) activity in intraradical hyphae and development of extraradical hyphae of AM fungi [J]. Mycosystema, 22(4): 589-598. [冯海艳, 冯固, 王敬国, 等, 2003. 植物磷营养状况对丛枝菌根真菌生长及代谢活性的调控 [J]. 菌物系统, 22(4): 589-598.]

FENG SZ, SU YR, ZHANG W, et al., 2015. Effects of slope position and soil horizon on soil microbial biomass and abundance in karst primary forest of southwest China [J]. Chin J Environ Sci, 36(10): 3832-3837. [冯书珍, 苏以荣, 张伟, 等, 2015. 坡位与土层对喀斯特原生林土壤微生物生物量与丰度的影响 [J]. 环境科学, 36(10): 3832-3837.]

HU F, DU H, ZENG FP, et al., 2018. Dynamics of soil nutrient content and microbial diversity following vegetation restoration in a typical karst peak-cluster depression landscape [J]. Acta Ecol Sin, 38(6): 2170-2179. [胡芳, 杜虎, 曾馥平, 等, 2018. 典型喀斯特峰丛洼地不同植被恢复对土壤养分含量和微生物多样性的影响 [J]. 生态学报, 38(6): 2170-2179.]

HU KJ, LUAN L, ZHENG J, et al., 2022. Effects of different treatments with straw returning on arbuscular mycorrhizal fungal community and corn phosphorus utilization efficiency [J/OL]. Acta Pedol Sin: 1-12 [2023-03-16] http://kns.cnki.net/kcms/detail/32.1119.P.20210910.1105.004.html. [胡凯婕, 栾璐, 郑洁, 等, 2022. 秸秆还田方式对丛枝菌根真菌群落和玉米磷素利用的影响 [J/OL]. 土壤学报: 1-12 [2023-03-16] http://kns.cnki.net/kcms/detail/32.1119.P.20210910.1105.004.html.]

HUANG TL, TANG LX, CHEN L, et al., 2019. Root architecture and ecological adaptation strategy of three shrubs in karst area [J]. Sci Soil Water Conserv, 17(1): 89-94. [黄同丽, 唐丽霞, 陈龙, 等, 2019. 喀斯特区 3 种灌木根系构型及其生态适应策略 [J]. 中国水土保持科学, 17(1): 89-94.]

JIANG P, WANG MY, 2012. Colonization rate and diversity of AM fungi in the rhizosphere of seven medicinal plants in Xiamen [J]. Acta Ecol Sin, 32(13): 4043-4051. [姜攀, 王明元, 2012. 厦门市七种药用植物根围 AM 真菌的侵染率和多样性 [J]. 生态学报, 32(13): 4043-4051.]

KANG FR, YANG B, WJSGL, et al., 2020. Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate the negative effect of nitrogen deposition on ecosystem functions in meadow grassland [J]. Land Degrad Dev, 31(6): 748-759.

LI Q, CAO JH, 2008. Structure of leaf epidermis and ecology adaptation of *Vitex negundo* L. at karat area in southwest China [J]. J Henan Agric Norm Univ (Nat Sci Ed), 36(5): 131-134. [李强, 曹建华, 2008. 黄荆叶表皮形态结构及其生态适应性研究 [J]. 河南师范大学学报(自然科学版), 36(5): 131-134.]

LI Q, RONG L, WANG M, 2019. Effects of topography on diversity and distribution pattern of plant species in karst mountains area [J]. Bull Soil Water Conserv, 39(6): 27-34. [李芹, 容丽, 王敏, 2019. 地形对喀斯特山地植物物种多样性及分布格局的影响 [J]. 水土保持通报, 39(6): 27-34.]

LI XK, HE CX, JIANG ZC, 2003. Method and principles of ecological rehabilitation and reconstruction in fragile karst ecosystem [J]. Carsol Sin, 22(1): 12-17. [李先琨, 何成新, 蒋忠诚, 2003. 岩溶脆弱生态区生态恢复、重建的原理与方法 [J]. 中国岩溶, 22(1): 12-17.]

LI XK, HE CX, TANG JS, et al., 2008. Evolution and ecological processes of karst ecosystem of Guangxi [J]. Guangxi Sci, 15(1): 80-86. [李先琨, 何成新, 唐建生, 等, 2008. 广西岩溶山地生态系统特征与恢复重建 [J]. 广西科学, 15(1): 80-86.]

LIANG YM, PAN FJ, MA JM, et al., 2021. Ecological stoichiometry characteristics of needle leaves and roots in different age and density stands of *Pinus massoniana* plantations [J]. Guihaia, 41(9): 1497-1508. [梁月明, 潘复静, 马姜明, 等, 2021. 不同林龄和密度马尾松人工林针叶和根系的生态化学计量特征 [J]. 广西植物, 41(9): 1497-1508.]

LIANG YM, SU YR, HE XY, et al., 2017. Various effects on the abundance and composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities in soils in karst shrub ecosystems [J]. Environ Sci, 38(11): 4828-4835. [梁月明, 苏以荣, 何寻阳, 等, 2017. 喀斯特灌丛土壤丛枝菌根真菌群落结构及丰度的影响因子 [J]. 环境科学, 38(11): 4828-4835.]

LIANG YM, SU YR, HE XY, et al., 2018. Structure analysis of arbuscular mycorrhizal in roots from different shrubs in karst regions [J]. Environ Sci, 39(12): 5658-5664. [梁月明, 苏以荣, 何寻阳, 等, 2018. 岩溶区典型灌丛植物根系丛枝菌根真菌群落结构解析 [J]. 环境科学, 39(12): 5658-5664.]

LIU N, ZHAO ZY, JIANG XL, et al., 2021. Review and prospect of researches on the mechanisms of mycorrhizal fungi in improving plant drought resistance [J]. Mycosystema, 40(4): 851-872. [刘娜, 赵泽宇, 姜喜铃, 等, 2021. 菌根真菌提高植物抗旱性机制的研究回顾与展望 [J]. 菌物学报, 40(4): 851-872.]

MI YD, LI XR, LIU XM, et al., 2020. Research advance of arbuscular mycorrhizal fungi diversity in karst areas [J]. Earth Environ, 48(5): 631-641. [米屹东, 李信茹, 刘秀明, 等, 2020. 喀斯特地区丛枝菌根真菌多样性研究进展 [J]. 地球与环境, 48(5): 631-641.]

MUTHUKUMAR T, UDAIYAN K, 2000. Arbuscular mycorrhizas of plants growing in the Western Ghats region, Southern India [J]. Mycorrhiza, 9(6): 297-313.

PENG XD, DAI QH, LI CL, et al., 2017. Effect of simulated rainfall intensities and underground pore fissure degrees on soil nutrient loss from slope farmlands in karst region [J]. Trans Chin Soc Agric Eng, 33(2): 131-140. [彭旭东, 戴全厚, 李昌兰, 等, 2017. 模拟雨强和地下裂隙对喀斯特地区坡耕地养分流失的影响 [J]. 农业工程学报, 33(2): 131-140.]

QIU HS, SU YR, LI L, et al., 2013. Distribution of soil nutrients and its influencing factors in slope of typical karst plateau [J]. Soils, 45(6): 985-991. [邱虎森, 苏以荣, 黎蕾, 等, 2013. 典型喀斯特高原坡地土壤养分分布及其影响因素 [J]. 土壤, 45(6): 985-991.]

QU MH, LI S, YU YC, et al., 2021. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the root morphology of *Zenia insignis* in karst soil habitat [J]. Sci Soil Water Conserv, 19(1): 107-114. [屈明华, 李生, 俞元春, 等, 2021. 喀斯特土壤生境下丛枝菌根真菌侵染对任豆根系构型的影响 [J]. 中国水土保持科学, 19(1): 107-114.]

REN Z, ZHANG YF, XIA TY, et al., 2014. Study on physiological mechanism of maize *Rhizoctonia solani* resistance induced by arbuscular mycorrhizal fungi [J]. Heilongjiang Agric Sci, (11): 52-57. [任禛, 张永福, 夏体渊, 等, 2014. AMF 诱导玉米纹枯病抗性的生理机制研究 [J]. 黑龙江农业科学, (11): 52-57.]

SANDERS IR, CROLL D, 2010. Arbuscular mycorrhiza: the challenge to understand the genetics of the fungal partner [J]. Ann Rev Genet, 44: 271-292.

SHI GX, JIANG SJ, LUO JJ, et al., 2017. Relationships between plant phylogeny and arbuscular mycorrhizal fungal colonization in an alpine meadow ecosystem [J]. Acta Ecol Sin, 37(11): 3628-3635. [石国玺, 蒋胜竞, 罗佳佳, 等, 2017. 高寒草甸植物系统发育与 AM 真菌侵染的关系 [J]. 生态学报, 37(11): 3628-3635.]

SMITH SE, SMITH FA, 2011. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales [J]. Ann Rev Plant Biol, 62(1): 227-250.

SU L, DU H, WANG H, et al., 2018a. Root architecture of the dominant species in various vegetation restoration processes in karst peak-cluster depression [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 38(1): 150-157. [苏樑, 杜虎, 王华, 等, 2018a. 喀斯特峰丛洼地不同植被恢复阶段优势种根系构型特征 [J]. 西北植物学报, 38(1): 150-157.]

SU L, SONG TQ, DU H, et al., 2018b. Biomass and morphological characteristics of fine roots and their affecting factors in different vegetation restoration stages in depressions

between karst hills [J]. Chin J Appl Ecol, 29(3): 783-789. [苏樑, 宋同清, 杜虎, 等, 2018b. 喀斯特峰丛洼地不同植被恢复阶段细根生物量、形态特征及其影响因素 [J]. 应用生态学报, 29(3): 783-789.]

TONG XW, BRANDT M, YUE YM, et al., 2020. Forest management in southern China generates short term extensive carbon sequestration [J]. Nat Commun, 11(1): 1-10.

VISENTIN I, VITALI M, FERRERO M, et al., 2016. Low levels of strigolactones in roots as a component of the systemic signal of drought stress in tomato [J]. New Phytol, 212(4): 954-963.

WANG M, ZHENG QS, SHEN QR, et al., 2013. The critical role of potassium in plant stress response [J]. Int J Mol Sci, 14(4): 7370-7390.

WANG MY, LIU ST, LIU RJ, 2006. P-tolerance of arbuscular mycorrhizal fungi in soil under long-term fertilization [J]. Acta Pedol Sin, 43(6): 1056-1059. [王淼焱, 刘树堂, 刘润进, 2006. 长期定位施肥土壤中 AM 真菌耐磷性的比较 [J]. 土壤学报, 43(6): 1056-1059.]

WANG S, TANG M, NIU ZC, et al., 2008. Relationship between AM fungi resources of rare medicinal plants and soil factors in Lishan Mountain [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 28(2): 355-361. [王森, 唐明, 牛振川, 等, 2008. 山西历山珍稀药用植物 AM 真菌资源与土壤因子的关系 [J]. 西北植物学报, 28(2): 355-361.]

WANG XY, WANG DM, 2009. The study on the ecological effects of the interaction between AMF and soil nutrients [J]. N Hortic, (6): 111-115. [王晓英, 王冬梅, 2009. 丛枝菌根真菌与土壤养分交互作用的生态效应研究 [J]. 北方园艺, (6): 111-115.]

WANG XY, WANG DM, CHEN BD, et al., 2010. Growth response of white clover to inoculation with different arbuscular mycorrhizal fungi communities [J]. Acta Ecol Sin, 30(6): 1456-1462. [王晓英, 王冬梅, 陈保冬, 等, 2010. 丛枝菌根真菌群落对白三叶草生长的影响 [J]. 生态学报, 30(6): 1456-1462.]

WANG ZX, LIU FZ, LI HB, et al., 2022. Assessment of conservation effectiveness of protected areas based on target control samples: a case study of *Abies fanjingshanensis* communities [J]. Res Environ Sci, 35(2): 519-529. [王志学, 刘方正, 李海波, 等, 2022. 基于目标对照样本的自然保护地保护成效评估——以梵净山冷杉群落为例 [J]. 环境科学研究, 35(2): 519-529.]

WEI Y, WANG SJ, LIU XM, et al., 2012. Arbuscular mycorrhizal fungi and their application in karst rocky desertification control [J]. Earth Environ, 40(1): 84-92. [魏源, 王世杰, 刘秀明, 等, 2012. 丛枝菌根真菌及在石漠化治理中的应用探讨 [J]. 地球与环境, 40(1): 84-92.]

WU J, SHENG MY, XIAO HL, et al., 2022, Fine root architecture of adaptive plants and its correlation with nutrient stoichiometric characteristics of fine root and rhizosphere soils in karst rocky desertification environments, SW China [J]. Acta Ecol Sin, 42(2): 677-687. [吴静, 盛茂银, 肖海龙, 等, 2022. 西南喀斯特石漠化环境适生植物细根构型及其与细根和根际土壤养分计量特征的相关性 [J]. 生态学报, 42(2): 677-687.]

YANG K, SUN JR, WANG Y, et al., 2019. Effects of invasive plants interacting with native plants on colonization of arbuscular mycorrhizal fungi [J]. Mycosystema, 38(11): 1938-1947. [杨康, 孙建茹, 王妍, 等, 2019. 入侵植物与本地植物互作对丛枝菌根真菌 AMF 侵染率的影响 [J]. 菌物学报, 38(11): 1938-1947.]

ZHANG HB, LIANG YM, FENG SZ, et al., 2016. The effects of soil types and plant species on arbuscular mycorrhizal fungi community and colonization in the rhizosphere [J]. Res Agric Mod, 37(1): 187-194. [张海波, 梁月明, 冯书珍, 等, 2016. 土壤类型和树种对根际土丛枝菌根真菌群落及其根系侵染率的影响 [J]. 农业现代化研究, 37(1): 187-194.]

ZHANG XM, QI XK, YUE YM, et al., 2020. Natural regionalization for rocky desertification treatment in karst peak-cluster depression regions [J]. Acta Ecol Sin, 40(16): 5490-5501. [张雪梅, 祁向坤, 岳跃民, 等, 2020. 喀斯特峰丛洼地石漠化治理自然地域分区 [J]. 生态学报, 40(16): 5490-5501.]

ZHANG ZF, ZHANG JC, HUANG YQ, et al., 2015. Effects of water stress and mycorrhizal fungi on root morphology of *Cyclobalanopsis glauca* seedlings [J]. Chin J Ecol, 34(5): 1198-1204. [张中峰, 张金池, 黄玉清, 等, 2015. 水分胁迫和接种菌根真菌对青冈栎根系形态的影响 [J]. 生态学杂志, 34(5): 1198-1204.]

ZHANG ZF, ZHANG JC, ZHOU LW, et al., 2018. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the growth of afforestation seedlings in a rocky desertification area [J]. Chin J Ecol, 37(10): 2927-2934. [张中峰, 张金池, 周龙武, 等, 2018. 丛枝菌根真菌对石漠化地区造林苗木生长的影响 [J]. 生态学杂志, 37(10): 2927-2934.]

ZHENG SM, GAI SS, XIE Q, et al., 2016. The interspecific associations between dominant species and their environmental interpretation under a typical shrub community in karst peak-cluster depression regions of Northwest Guangxi [J]. Res Agric Mod, 37(6): 1198-1205. [郑生猛, 盖爽爽, 谢强, 等, 2016. 桂西北喀斯特峰丛洼地典型灌丛植物种间关系及环境解释 [J]. 农业现代化研究, 37(6): 1198-1205.]

ZHENG SX, 2006. Growth and alkaline phosphatase activity of arbuscular mycorrhizal fungi as affected by P supply [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University: 14-15. [郑世学, 2006. AM 真菌的资源和竞争侵染及土壤微生物的量热研究 [D]. 武汉: 华中农业大学: 14-15.]

(责任编辑 蒋巧媛 邓斯丽)

广西植物 Guihaia Mar. 2023, 43(3): 557-568 http://www.guihaia-journal.com

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202205007
李雄, 李满, 吴望辉, 等, 2023. 广西被子植物新资料 [J]. 广西植物, 43(3): 557-568.
LI X, LI M, WU WH, et al., 2023. New records of angiosperms in Guangxi [J]. Guihaia, 43(3): 557-568.

广西被子植物新资料

李 雄[1,2], 李 满[1,2], 吴望辉[1,2*], 覃永华[1], 罗开文[1], 王双玲[3]

(1. 广西壮族自治区林业勘测设计院, 南宁 530011; 2. 广西华森设计咨询有限公司, 南宁 530011; 3. 广西科学院生态环境研究所, 南宁 530007)

摘 要: 桂西南喀斯特地区是广西也是中国生物多样性保护优先区域。基于该地区关键区域的深入调查,该文报道了广西被子植物新记录 20 种,即木姜叶征镒木 [*Wuodendron praecox* (Hook. f. & Thomson) B. Xue, Y. H. Tan & X. L. Hou]、大果楠(*Phoebe macrocarpa* C. Y. Wu)、国楣铁线莲(*Clematis fengii* W. T. Wang)、方籽栝楼(*Trichosanthes tetragonosperma* C. Y. Cheng & Yueh)、栃叶花楸(*Sorbus yunnanensis* L. T. Lu)、长苞楼梯草(*Elatostema longibracteatum* W. T. Wang)、富宁槭(*Acer paihengii* Fang)、云南山茱萸(*Cornus eydeana* Q. Y. Xiang & Y. M. Shui)、长梗杜鹃(*Rhododendron longipedicellatum* Lei Cai & Y. P. Ma)、粉花安息香(*Styrax roseus* Dunn)、滇南山矾(*Symplocos hookeri* C. B. Clarke)、歧笔菊(*Dicercoclados triplinervis* C. Jeffrey & Y. L. Chen)、海桐状香草(*Lysimachia pittosporoides* C. Y. Wu)、麻栗坡红丝线(*Lycianthes marlipoensis* C. Y. Wu & S. C. Huang)、百节赛爵床(*Justicia multinodis* Benoist)、西畴黄芩(*Scutellaria sichourensis* C. Y. Wu & H. W. Li)、折唇羊耳蒜(*Liparis bistriata* C. S. P. Parish & Rchb. f.)、细茎阔蕊兰(*Peristylus tenuicallus* Ormerod)、滇南苹兰 [*Pinalia yunnanensis* (S. C. Chen & Z. H. Tsi) S. C. Chen & J. J. Wood]、全唇线柱兰(*Zeuxine integrilabella* C. S. Leou),隶属于 17 科 20 属,其中征镒木属(*Wuodendron* B. Xue, Y. H. Tan & Chaowasku)和歧笔菊属(*Dicercoclados* C. Jeffrey & Y. L. Chen)为广西新记录属,同时提供了这些物种的形态描述、引证标本、地理分布和图片。此外,基于收集的材料,就方籽栝楼、歧笔菊的部分关键分类学特征作了详细的补充与修订。最后,讨论了新记录属种发现的生物地理学意义以及桂西南喀斯特地区的生物多样性保护工作。

关键词: 中越边境, 新记录, 石灰岩植物区系, 补充描述

中图分类号: Q949 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2023)03-0557-12

New records of angiosperms in Guangxi

LI Xiong[1,2], LI Man[1,2], WU Wanghui[1,2*], QIN Yonghua[1], LUO Kaiwen[1], WANG Shuangling[3]

(1. *Guangxi Forestry Inventory and Planning Institute*, Nanning 530011, China; 2. *Guangxi Huasen Design Consulting Co., Ltd.*, Nanning 530011, China; 3. *Institute of Eco-Environmental Research*, *Guangxi Academy of Sciences*, Nanning 530007, China)

Abstract: The limestone region in Southwest Guangxi is defined as a priority area for biodiversity conservation and research not only at provincial but also at national level. Through in-depth investigation in the two nature reserves of this region, 20 angiosperm species from 20 genera and 17 families were found as new records for the flora of Guangxi, including *Wuodendron praecox* (Hook. f. & Thomson) B. Xue, Y. H. Tan & X. L. Hou, *Phoebe macrocarpa* C. Y. Wu,

收稿日期: 2022-06-20
基金项目: 广西科学院创新团队科研项目(CQ-C-2405); 广西重点实验室建设项目(19-185-7)。
第一作者: 李雄(1995-),硕士,助理工程师,主要从事植物分类和生物多样性保护工作,(E-mail)469745664@qq.com。
*通信作者: 吴望辉,博士,工程师,主要从事生物多样性保护工作,(E-mail)wu-wanghui@163.com。

Clematis fengii W. T. Wang, *Trichosanthes tetragonosperma* C. Y. Cheng & Yueh, *Sorbus yunnanensis* L. T. Lu, *Elatostema longibracteatum* W. T. Wang, *Acer paihengii* Fang, *Cornus eydeana* Q. Y. Xiang & Y. M. Shui, *Rhododendron longipedicellatum* Lei Cai & Y. P. Ma, *Styrax roseus* Dunn, *Symplocos hookeri* C. B. Clarke, *Dicercoclados triplinervis* C. Jeffrey & Y. L. Chen, *Lysimachia pittosporoides* C. Y. Wu, *Lycianthes marlipoensis* C. Y. Wu & S. C. Huang, *Justicia multinodis* Benoist, *Scutellaria sichourensis* C. Y. Wu & H. W. Li, *Liparis bistriata* C. S. P. Parish & Rchb. f., *Peristylus tenuicallus* Ormerod, *Pinalia yunnanensis* (S. C. Chen & Z. H. Tsi) S. C. Chen & J. J. Wood and *Zeuxine integrilabella* C. S. Leou. Among them, *Wuodendron* B. Xue, Y. H. Tan & Chaowasku and *Dicercoclados* C. Jeffrey & Y. L. Chen were new recorded genera of Guangxi. All species were annotated by morphological and distribution description, voucher specimens and pictures. In addition, based on collected materials, several key taxonomic characteristics of *Trichosanthes tetragonosperma* C. Y. Cheng & Yueh and *Dicercoclados triplinervis* C. Jeffrey & Y. L. Chen were supplemented and revised respectively. Lastly, the biogeographic significance of these newly records as well as protection effectiveness of the reserves in limestone region of southwestern Guangxi were discussed.

Key words: Sino-Vietnamese border, new records, limestone flora, supplementary description

中国桂西南地区属于世界生物多样性热点印度-缅甸区(Indo-Burma)的重要组成部分(Myers et al., 2000),总面积213万 hm^2,涉及百色市那坡、德保、靖西3县(市)以及崇左市天等、大新、扶绥、江州和龙州5县(区),是中国乃至全世界最典型、最集中的喀斯特地貌分布区域之一。该区域地跨北热带和南亚热带,水热条件好,地形地貌复杂,生境异质性强烈,是广西植物多样性最为丰富的地区之一,也是广西植物三大特有中心之一,以石灰岩地区特有现象最为显著(Hou et al., 2010; 丁莉等, 2010)。随着调查研究的不断深入,近年该区域的植物多样性得到进一步丰富,发现新种有中越万寿竹(*Disporum sinovietnamicum* R. C. Hu & Y. Feng Huang)(Hu et al., 2016)、德保金花茶(*Camellia debaoensis* R. C. Hu & Y. Q. Liufu)(Hu et al., 2019)、那坡越橘(*Vaccinium napoense* Y. H. Tong & N. H. Xia)(Tong et al., 2020)、淑美安息香(*Styrax hwangiae* M. Tang & W. B. Xu)(Xu et al., 2020)、盾叶虎皮楠(*Daphniphyllum peltatum* Yan Liu & T. Meng)(Meng et al., 2020)、邦亮越橘(*Vaccinium bangliangense* Y. S. Huang & Y. H. Tong)(Huang et al., 2022)、长梗赤爬(*Thladiantha longipedicellata* Gao Xie, Ying Qin & Yan Liu)(Xie et al., 2022)等,新记录有筱英凤尾蕨(*Pteris xiaoyingae* H. He & L. B. Zhang)(刘静等, 2017)、三岛球兰(*Hoya tamdaoensis* Rodda & T. B. Tran)(农东新等,2018)、红柱开口箭(*Tupistra cardinalis* Aver., N. Tanaka & Son)(农东新等, 2020)、多支守宫木(*Sauropus racemosus* Beille)(胡仁传等, 2021)、麻核藤(*Natsiatopsis thunbergiifolia* Kurz)(黄宝优等,2021)以及拟泰国卷瓣兰(*Bulbophyllum nipondhii* Seidenf.)、聚叶钗子股(*Luisia appressifolia* Aver.)、峨眉竹茎兰(*Tropidia emeishanica* K. Y. Lang)、芳线柱兰(*Zeuxine nervosa* Trimen)、条裂鸢尾兰(*Oberonia jenkinsiana* Lindle)、果香兰(*Cymbidium suavissimum* C. Curtis)等多种兰科植物(邹春玉等,2018;黄雪奎等,2021),在一定程度上反映了植物本底仍未彻底摸清。

2019年9月至2021年4月,研究团队对桂西南地区的老虎跳、底定自治区级自然保护区植物资源开展了深入调查,采集植物标本3 200余号,发现广西植物新记录19种。此外,在开展广西湿地调查监测中,发现广西植物新记录1种。为丰富广西植物区系本底资料,补充植物资源,特别是珍稀物种的分布情况,完善部分物种形态描述,特报道如下。文中的引证标本存于广西林业勘测设计院植物标本室(GXF)和广西植物研究所标本馆(IBK)。

1 新记录属

1.1 征镒木属(番荔枝科 Annonaceae)

Wuodendron B. Xue, Y. H. Tan & Chaowasku in Taxon 67(2): 259. 2018.

大型落叶乔木。叶柄基部膨大包裹柄下芽,上面具槽;叶椭圆形,长圆形,卵型至倒卵形;侧脉平行,向上凸起,向叶端逐渐不显著,三级叶脉网状。花单生,腋生于从老叶脱落的叶痕中,常伴有幼枝;花萼3,三角状披针形;花瓣6,2轮,近相等,线形;雄蕊多数,药隔顶端截形;心皮5~9,柱头宽具短柔毛;每心皮3~5(8)胚珠,1~2排。成熟心皮近球形至长圆形,种子间隔处稍缢缩;种子3~5(8),长圆形,纵向具明显槽纹,胚乳呈嚼烂片状。

木姜叶征镒木 图版Ⅰ：A-B

Wuodendron praecox (Hook. f. & Thomson) B. Xue, Y. H. Tan & X. L. Hou in Taxon 67(2): 261. 2018; — *Unona praecox* Hook. f. & Thomson, Fl. Ind. 1: 136. 1855; — *Polyalthia litseifolia* C. Y. Wu ex P. T. Li in Acta Phytotax. Sin. 14: 110. 1976.

落叶乔木。叶柄基部膨大包裹柄下芽,叶膜质至薄革质,两侧无毛,叶背具明显腺点。花单生于老叶脱落的叶痕中;花瓣两轮,内外轮近等长;胚珠 3~5(8);胚乳片状。

广西:那坡县百南乡那珍村弄烈屯,海拔 863 m 石灰岩山坡路旁,2020-07-12,吴望辉、唐栋贵、肖广义等 LHT829。

分布:中国(云南)、越南、印度、泰国、缅甸、柬埔寨、老挝。广西首次记录。

1.2 歧笔菊属(菊科 Asteraceae)

Dicercoclados C. Jeffrey et Y. L. Chen in Kew Bull. 39(2): 214. 1984.

多年生草本。茎直立,单叶互生,茎叶具柄,具明显离基三出脉。头状花序腋生于上部叶腋,单生或稀 2;花序托略凸起,具窝孔;总苞圆柱形,具外层小苞片;总苞片 10~11,1 层,线形或线状披针形,近革质,边缘干膜质;小花 15~16,全部管状,两性,结实;花冠黄色,辐射对称,管部狭长,檐部漏斗状,5 裂,裂片长圆状披针形;花药线形,伸出花冠,基部有尾,顶端具披针形附片;花药内壁细胞壁增厚两极排列;花药颈部狭长无增大基生细胞,与花丝等宽而短于花药尾部;花药分枝具汇合柱头区,顶端稍凸,具长乳头状毛,毛在顶端叉分为二画笔状裂。子房圆柱形,无毛,冠毛糙毛状,多层。

歧笔菊 图版Ⅲ

Dicercoclados triplinervis C. Jeffrey & Y. L. Chen in Kew Bull. 39(2): 214. 1984; Fl. Guizhou. 9: 227. 1989; Fl. Reipubl. Popularis Sin. 77(1): 18. 1999; Higher Pl. Chin 11: 486. 2005; Fl. Chin 20-21: 437. 2011.

形态特征描述同属。

广西:那坡县百南乡 573-575 号界碑,海拔 1 376 m石灰岩山坡林下,2020-07-09,吴望辉、唐栋贵、肖广义等 LHT651;那坡县百南乡573-570 号界碑,海拔 1 365 m 石灰岩山顶林下,2020-07-28,吴望辉、李满、李雄等 LHT1657;那坡县百南乡 573-575 号界碑,海拔 1 420 m 石灰岩山顶密林下,2020-09-11,吴望辉、李满、李雄等 LHT2121;靖西市南坡乡书立村,海拔 1 268 m 石灰岩山顶阔叶林下,2020-08-23,吴望辉、李满、李雄等 DD647。

分布:中国贵州。广西首次记录。

2 新记录种

2.1 大果楠(樟科 Lauraceae) 图版Ⅰ：C-E

Phoebe macrocarpa C. Y. Wu in Acta Phytotax. Sin. 6(1): 21. 1957; Fl. Reipubl. Popularis Sin. 31: 108. 1982; Fl. Yunnan. 3:148. 1983; Fl. Chin 7: 196. 2008.

小枝、叶柄、叶背、花序密被黄褐色绒毛或糙伏毛。叶形长椭圆状倒披针形,长 18~30(38) cm,侧脉每边 23~34 条,横脉及小脉显著。果形大,椭圆形,长 3.5~3.8(4.2) cm,径 1.9~2.2 cm。

广西:那坡县百南乡 514 界碑,海拔 1 221 m 石灰岩山坡密林中,2020-08-03,吴望辉、李满、李雄等 LHT2002。

分布:中国(云南)、越南。广西首次记录。

2.2 国楣铁线莲(毛茛科 Ranunculaceae) 图版Ⅰ：F-H

Clematis fengii W. T. Wang in Acta Phytotax. Sin. 38(5): 418. 2000; Fl. Yunnan. 11: 643. 2000; Fl. Chin 6: 381. 2001.

木质藤本。除节间被白色糠秕状毛外,枝、叶柄、叶片、花序无毛;主茎叶柄基部具托叶状叶片,呈抱茎状。一回羽状复叶,7 小叶,边缘全缘,叶脉不明显。腋生聚伞花序,花序梗长 7.8~14 cm,花稀疏,常 3 花;萼片白色,正面无毛,背面密被黄色短绒毛;雄蕊无毛。

广西:那坡县百南乡夭皇山,海拔 1 405 m 沟谷阔叶林下,2019-07-26,吴望辉、李满、李雄等 LHT1578。

分布:中国云南。广西首次记录。

2.3 方籽栝楼(葫芦科 Cucurbitaceae) 图版Ⅰ：I-K

Trichosanthes tetragonosperma C. Y. Cheng & Yueh in Acta Phytotax. Sin. 12(4): 425. 1974; Fl. Reipubl. Popularis Sin. 73(1): 253. 1986; Fl. Yunnan. 6: 543. 1995; Fl. Chin 19: 45. 2001.

藤本,卷须细,2 歧;叶狭卵形或戟状狭卵形,基部微凹或戟形,长 8.5~11.5 cm,宽 4.0~5.0 cm,两面近无毛。果实卵形,顶端具喙;种子近方形,中央环带极窄而凹,种脐端下延成三角形,两侧室宽大,臃胀中空。

广西:那坡县百南乡上隆村弄尧屯果地岩,海拔 1 098 m 石灰岩山坡林下路旁,2020-07-16,LHT1091;那坡县百省乡 508 号界碑,海拔 1 032 m 石灰岩山坡路旁,2020-07-20,LHT1390;那坡县百南乡夭皇山,海拔 1 238 m 石灰岩山谷,2020-09-09,LHT2060。

分布:中国云南。广西首次记录。

2.4 栃叶花楸(蔷薇科 Rosaceae) 图版Ⅰ:L

Sorbus yunnanensis L. T. Lu in Acta Phytotax. Sin. 38(3): 279. 2000; Fl. Chin 9: 162. 2003; Fl. Yunnan. 12: 395. 2006.

灌木。毛被不发达,仅叶背脉腋、幼嫩花序轴和叶柄被少量柔毛。叶椭圆形或长圆状椭圆形,叶形较小,长 5.0~8.0 cm,宽 2.0~3.5 cm;侧脉叶面下陷,背面突起,边缘具不整齐尖锐单锯齿。复伞房花序生于短枝顶端,具灰白色小皮孔,花少数。果实近球形,较小,径(0.8)1.0~1.2 cm,具少数皮孔,先端萼片宿存。

广西:那坡县百南乡弄民村弄孟屯,海拔 1 489 m石灰岩山顶,2020-07-13,吴望辉、唐栋贵、肖广义等 LHT906;靖西市南坡乡书立村,海拔 1 239 m石灰岩山顶,2020-08-23,吴望辉、李满、李雄等 DD610。

分布:中国云南。广西首次记录。

2.5 长苞楼梯草(荨麻科 Urticaceae) 图版Ⅰ:M

Elatostema longibracteatum W. T. Wang in Bull. Bot. Res., Harbin 2(1): 6. 1982; Fl. Reipubl. Popularis Sin. 23(2): 237. 1995; Fl. Yunnan. 7: 278. 1997; Fl. Chin 5: 141. 2003.

草本,雌雄同株,高 20~26 cm,分支少。叶互生,无柄,斜披针形,长 3.5~7.0 cm,宽 1.2~2.5 cm;半离基三出脉,叶脉稀疏,两侧具疏齿,先端尾状渐尖;钟乳体线形,长 0.1~0.5 mm;托叶褐色,线形,长 3.0 mm。雄花序单生叶腋,花序托不明显;苞片 2,角状突起长 9.0~12.0 mm,小苞片明显,先端有角状突起。

广西:那坡县百南乡 573-575 号界碑,海拔 1 400 m石灰岩密林下,2020-9-11,李雄摄DSC_4601。

分布:中国(云南)、越南。广西首次记录。

2.6 富宁槭(槭树科 Aceraceae) 图版Ⅰ:N

Acer paihengii Fang in Acta Phytotax. Sin. 11(2): 169. 1966; Fl. Reipubl. Popularis Sin. 46: 190. 1981; Fl. Yunnan. 5: 226. 1991; Fl. Chin 11: 536. 2008.

乔木。叶革质,卵形或长椭圆形,叶形小,长 4.0~6.0 cm,宽 1.6~2.8 cm;三出基脉,基部圆形,先端锐尖,常具 2 枚不明显钝裂片;叶背微被白粉。伞形花序,翅果常紫红色,小坚果特别凸起,翅呈钝角。

广西:那坡县百南乡晚朝,海拔 1 100 m 石灰岩山顶,2020-07-10,吴望辉、唐栋贵、肖广义等 LHT729;那坡县百南乡 512 界碑,海拔 1 254 m 石灰岩阔叶林,2020-08-02,吴望辉、李满、李雄等 LHT1952;靖西市南坡乡书立村,海拔 1 158 m 石灰岩阔叶林,2020-08-22,吴望辉、李满、李雄等 DD600。

分布:中国云南。广西首次记录。

2.7 云南山茱萸(山茱萸科 Cornaceae) 图版Ⅰ:O-P

Cornuseydeana Q. Y. Xiang & Y. M. Shui in Syst. Bot. 28(4): 757. 2003; Seed Pl. Karst Region Chin 1: 123. 2006.

常绿乔木。叶对生,革质或厚纸质,宽椭圆形至卵状椭圆形,侧脉 3~4 对。伞形花序顶生,花序梗 1.8~3.7 cm,具小花 50~70,花两性。核果大,长圆状球形,长 2.4~2.9 cm,径 1.3~1.5 cm,成熟时深紫红色。

广西:那坡县百南乡 573-575 号界碑,海拔 1 379 m石灰岩山顶密林下,2020-09-11,吴望辉、李满、李雄等 LHT2091。

分布:中国云南。广西首次记录。

2.8 长梗杜鹃(杜鹃花科 Ericaceae) 图版Ⅰ:Q-S

Rhododendron longipedicellatum Lei Cai & Y. P. Ma in Phytotaxa 282(4): 296. 2016.

灌木。毛被不发达,小枝具腺鳞片,叶柄、叶背疏生鳞片。叶轮生,叶柄红色偶有绿色;叶片革质,倒卵形至长圆倒卵形,长 4.0~7.5 cm,宽 2.0~3.8 cm,基部楔形,先端圆形,微缺,边缘稍外卷。伞形花序顶生,花梗长 3.0~4.2 cm;花冠钟状,纯黄色无斑点,花小,长 1.5~2.0 cm,筒部径 0.7~1.0 cm;雄蕊 10,不等长,未超出花冠;子房密被白色短柔毛。蒴果密被短柔毛,长 1.0 cm。

广西:那坡县百南乡弄民村弄孟屯南,海拔 1 554 m 石灰岩山顶,2020-07-13,吴望辉、唐栋贵、肖广义等 LHT908。

分布:中国云南。广西首次记录。

2.9 粉花安息香(安息香科 Styracaceae) 图版Ⅱ:A-B

Styrax roseus Dunn in Bull. Misc. Inform. Kew 1911(6): 273. 1911; Fl. Yunnan. 3: 319. 1983;



A–B. 木姜叶征镒木；**C–E**. 大果楠；**F–H**. 国楣铁线莲；**I–K**. 方籽栝楼；**L**. 栃叶花楸；**M**. 长苞楼梯草；**N**. 富宁槭；**O–P**. 云南山茱萸；**Q–S**. 长梗杜鹃。

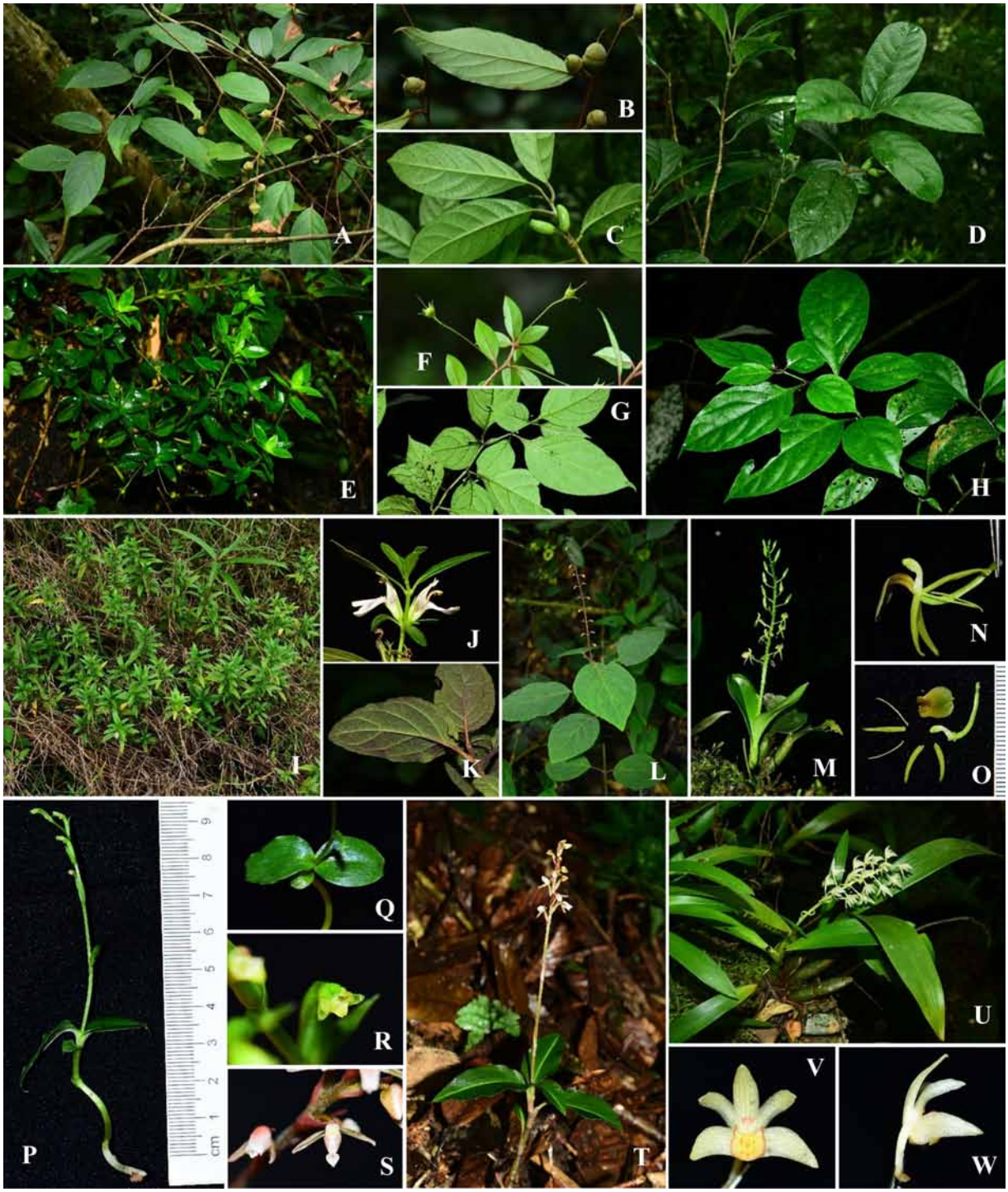
A–B. *Wuodendron praecox* (Hook. f. & Thomson) B. Xue, Y. H. Tan & X. L. Hou; **C–E**. *Phoebe macrocarpa* C. Y. Wu; **F–H**. *Clematis fengii* W. T. Wang; **I–K**. *Trichosanthes tetragonosperma* C. Y. Cheng & Yueh; **L**. *Sorbus yunnanensis* L. T. Lu; **M**. *Elatostema longibracteatum* W. T. Wang; **N**. *Acer paihengii* Fang; **O–P**. *Cornus eydeana* Q. Y. Xiang & Y. M. Shui; **Q–S**. *Rhododendron longipedicellatum* Lei Cai & Y. P. Ma.

图版 Ⅰ　广西被子植物新记录 9 种

Plate Ⅰ　New records of nine angiosperms species from Guangxi, China

Fl. Reipubl. Popularis Sin. 60 (2): 100. 1987; Fl. Chin 15: 259. 1996.

小乔木。叶纸质，椭圆形、长椭圆形或卵状椭圆形，边缘具腺体状锯齿；两面除叶脉被灰白色星

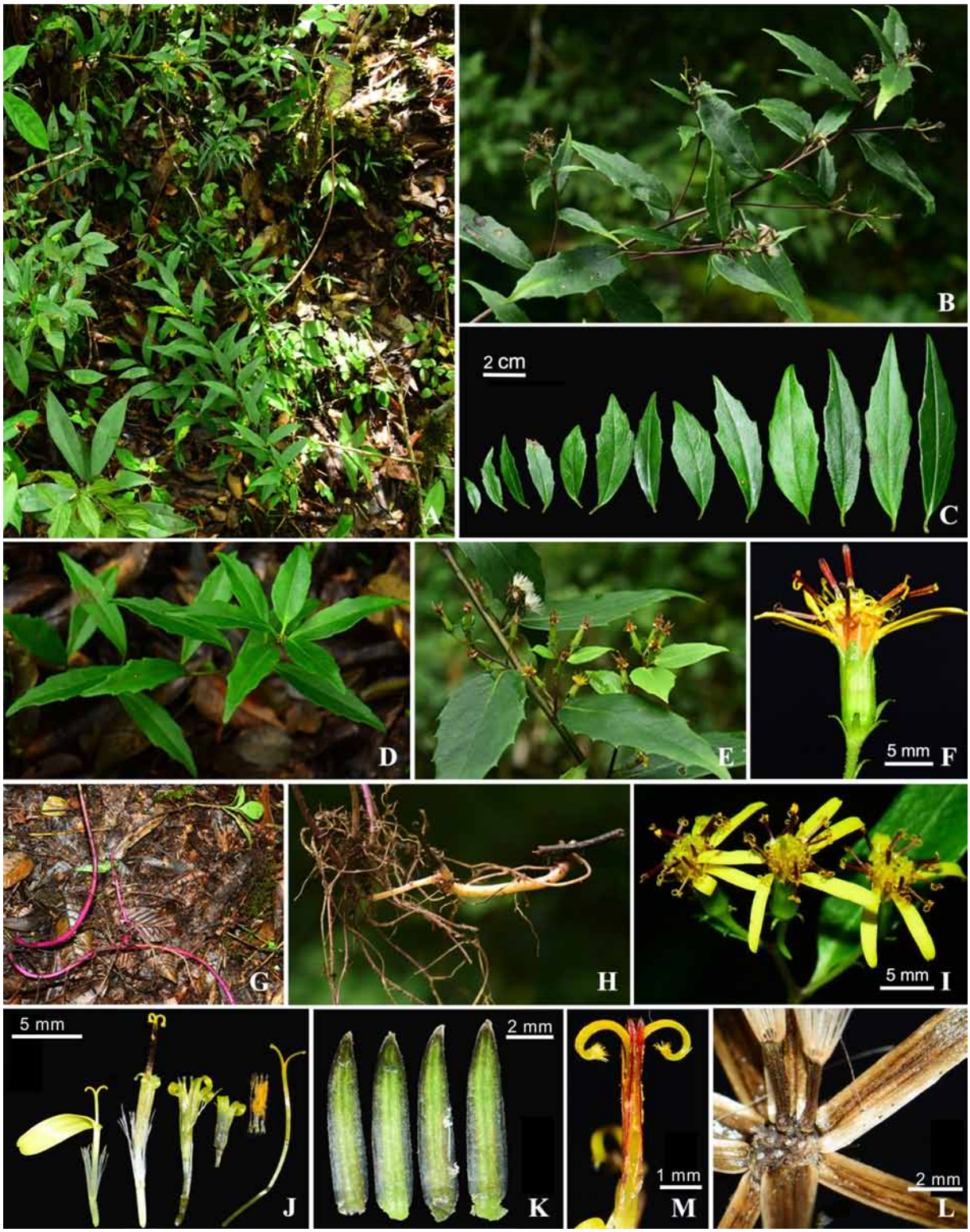


A–B. 粉花安息香；**C–D**. 滇南山矾；**E–F**. 海桐状香草；**G–H**. 麻栗坡红丝线；**I–J**. 百节赛爵床；**K–L**. 西畴黄芩；**M–O**. 折唇羊耳蒜；**P–R**. 细茎阔蕊兰；**S–T**. 全唇线柱兰；**U–W**. 滇南苹兰。

A–B. *Styrax roseus* Dunn；**C–D**. *Symplocos hookeri* C. B. Clarke；**E–F**. *Lysimachia pittosporoides* C. Y. Wu；**G–H**. *Lycianthes marlipoensis* C. Y. Wu & S. C. Huang；**I–J**. *Justicia multinodis* Benoist；**K–L**. *Scutellaria sichourensis* C. Y. Wu & H. W. Li；**M–O**. *Liparis bistriata* C. S. P. Parish & Rchb. f.；**P–R**. *Peristylus tenuicallus* Ormerod；**S–T**. *Zeuxine integrilabella* C. S. Leou；**U–W**. *Pinalia yunnanensis*（S. C. Chen & Z. H. Tsi）S. C. Chen & J. J. Wood.

图版 Ⅱ　广西被子植物新记录 10 种

Plate Ⅱ　New records of ten angiosperms species from Guangxi, China



A. 植株生境；**B**. 植株上部；**C**. 叶形比较；**D**. 幼苗；**E**. 腋生花序；**F**. 头状花序侧面；**G**. 有幼苗的横走地下茎；**H**. 须状根；**I**. 头状花序正面；**J**. 舌状花、管状花及解剖的管状花；**K**. 部分苞片正面；**M**. 雄蕊与柱头；**L**. 花盘与瘦果。

A. Habitat; **B**. Upper part of plant in flowering; **C**. Comparison of leaf shapes; **D**. Young individual; **E**. Inflorescence in upper leaf axils; **F**. Capitulum in lateral views; **G**. Subterraneous rhizome; **H**. Fibrous roots; **I**. Capitulum in frontal views; **J**. Ray floret, whole and dissected disc florets; **K**. Abaxial surface of partial phyllaries; **M**. Stamens and style of disc floret; **L**. Ripe achenes attached to receptacle.

图版 Ⅲ　歧笔菊形态特征图

Plate Ⅲ　Morphology of *Dicercoclados triplinervis* C. Jeffrey & Y. L. Chen

状短柔毛外,其余疏被单毛。总状花序顶生,花序梗、花梗和小苞片均密被星状柔毛;花白色,有时粉红色,花较大,长 1.5~2.5 cm;花蕾时作覆瓦状排列,花梗短,长 2.0~8.0 mm;萼齿小不明显,花后常深裂成 2~3 个圆齿,长 1.2~1.5 cm;果实近球形,径 1.2~1.4 cm。

广西:那坡县百南乡 599 号界碑,海拔 1 320 m 石灰岩山顶,2020-07-14,吴望辉、李满、李雄等 LHT933;那坡县百南乡夭皇山,海拔 1 545 m 石灰岩阔叶林,2020-07-26,吴望辉、李满、李雄等 LHT1583;那坡县百南乡夭皇山,海拔 1 270 m 石灰岩阔叶林,2020-09-08,吴望辉、李满、李雄等 LHT2037。

分布:中国西藏、陕西、四川、云南、贵州、湖北。广西首次记录。

2.10 滇南山矾(山矾科 Symplocaceae) 图版Ⅱ:C-D

Symplocos hookeri C. B. Clarke in Fl. Brit. India 3(9): 578. 1882; Fl. Reipubl. Popularis Sin. 60(2): 45. 1987; Fl. Chin 15: 247. 1996; Fl. Yunnan. 16: 319. 2006.

乔木。小枝无毛或被褐色绒毛,稍有棱,腋芽球形。叶纸质,倒卵形或倒卵状长圆形,两面无毛或叶背短柔毛;边缘有浅锯齿,叶脉明显,向下突起;叶柄长 1.0~2.0 cm。总状花序腋生,长 3.0~4.0 cm。核果椭圆形或长圆状椭圆形,长 1.4~2.0 cm,粗 0.5~0.9 cm,萼裂片宿存。

广西:那坡县百南乡夭皇山,海拔 1 560 m 石灰岩山顶密林,2019-09-27,彭定人、覃永华、吴望辉等 LHT239;那坡县百南乡夭皇山,海拔 1 532 m 石灰岩山顶密林,2020-09-10,吴望辉、李满、李雄等 LHT2082。

分布:中国(云南)、印度、老挝、缅甸、泰国、越南。广西首次记录。

2.11 海桐状香草(报春花科 Primulaceae) 图版Ⅱ:E-F

Lysimachia pittosporoides C. Y. Wu in Yunnan Trop. Subtrop. Fl. Res. Rep. 1: 39. 1965; Fl. Reipubl. Popularis Sin. 59(1): 34. 1989; Fl. Chin 15: 50. 1996; Fl. Yunnan. 15: 346. 2003.

亚灌木。茎直立,极多分枝,木质。叶互生,在新梢的顶端稍密聚,形成近等距离的多层叶轮;叶片倒披针形,长 2.0~4.0 cm,宽 0.4~1.0 cm,近革质;花单出腋生,花梗长 1.0~2.0 cm;花萼长达 0.5 cm,深裂近达基部;花冠黄色,长 6.0~7.0 mm;花丝基部与花冠合生达 0.5 mm。蒴果球形,径 3.0~4.0 mm。

广西:那坡县百南乡 573-575 号界碑,海拔 1 383 m石灰岩阔叶林下,2020-07-09,吴望辉、唐栋贵、肖广义等 LHT603;那坡县百南乡 573-570 号界碑,海拔 1 389 m 石灰岩阔叶林下,2020-07-28,吴望辉、李满、李雄等 LHT1695;那坡县百南乡 512 界碑,海拔 1 266 m 石灰岩山顶,2020-08-02,吴望辉、李满、李雄等 LHT1983。

分布:中国云南。广西首次记录。

2.12 麻栗坡红丝线(茄科 Solanaceae) 图版Ⅱ:G-H

Lycianthes marlipoensis C. Y. Wu & S. C. Huang in Acta Phytotax. Sin. 16(2): 78. 1978; Fl. Reipubl. Popularis Sin. 67(1): 129. 1978; Fl. Yunnan. 2: 597. 1979; Fl. Chin 17: 327. 1994.

亚灌木。全株无毛。叶互生,在上部叶假双生,厚纸质;叶形大,偏斜,长 10.5~14.0 cm,宽 4.0~5.5 cm;叶柄粗壮,长 1.0~1.5 cm。果序无柄,常 2~4(8)果着生于叶腋;果宿萼浅杯状,萼齿长 0.5~1.0 mm,瘤状三角形。

广西:那坡县百南乡 573-570 号界碑,海拔 1 321 m石灰岩山坡密林下,2020-07-28,吴望辉、李满、李雄等 LHT1649。

分布:中国云南。广西首次记录。

2.13 百节赛爵床(爵床科 Acanthaceae) 图版Ⅱ:I-J

Justicia multinodis Benoist in Fl. Indo-Chine. 4: 734. 1935, et Humbert in Not. Syst. 5: 114, latine. 1936; — *Calophanoides multinodis* (R. Ben.) C. Y. Wu et H. S. Lo in Fl. Hainan. 3: 568. 1974; Fl. Reipubl. Popularis Sin. 70: 284. 2002.

亚灌木。枝多数,丛生或稍作披散状,基部匍匐生根,节间较短,被短柔毛。叶纸质,线形或披针状线形,长 1.5~3.5 cm,宽 2.0~8.0 mm,近全缘,叶片两端渐狭,叶柄较短,侧脉近 4 对。花单生或 2~3 朵簇生腋生,具短梗;花序苞片披针形或近匙形,长 4.0~6.0 mm;花萼 5 深裂几至基部,萼裂片披针状线形长约 5.0 mm,具半透明膜质边缘;花冠白色,长约 8.0 mm,蒴果纺锤形,长约 5.0 mm,稍长于萼片。

广西:来宾市兴宾区红水河河岸,海拔 50 m 河岸石滩上,2021-11-06,LIXiong2021110601。

分布:中国(海南)、越南、老挝。广西首次记录。

分类学备注：*Flora of China* 中将 *J. multinodis* 处理为 *J. neesiana* 的异名。但童毅(2016)通过标本研究表明两者在花序苞片、叶脉结构、叶柄等性状仍存在稳定的区别，应恢复该种的独立地位。

2.14 西畴黄芩（唇形科 Lamiaceae） 图版Ⅱ：K-L

Scutellaria sichourensis C. Y. Wu & H. W. Li in Fl. Yunnan. 1：543. 1977；Fl. Chin 17：84. 1994.

草本。茎四棱形，常被锈色短柔毛及腺点。叶形大，长 5.0～9.0 cm，椭圆形或倒卵状椭圆形；基部楔形，具波状圆齿，两面散布浅黄色腺点。总状花序顶生，长 4.5～7.5 cm；苞片椭圆形，最下一对较大，长 4.0～4.5(7) mm；花萼长 2.0 mm，盾片平展，长 1.0 mm；花冠淡紫或紫红，大，长 2.2 cm；冠筒长 1.6 cm，前方基部曲膝状，中部以上渐宽，冠檐 2 唇形。

广西：那坡县百南乡 602－603 界碑，海拔 1 156 m石灰岩山坡林下，2020-07-18，吴望辉、李满、李雄等 LHT1249。

分布：中国的云南、贵州。广西首次记录。

2.15 折唇羊耳蒜（兰科 Orchidaceae） 图版Ⅱ：M-O

Liparis bistriata C. S. P. Parish & Rchb. f. in Trans. Linn. Soc. London 30：155. 1874；Fl. Reipubl. Popularis Sin. 18：93. 1999；Fl. Xizang. 5：847. 1987；Fl. Chin 25：224. 2009.

附生植物。假鳞茎密集，圆柱形，长 9.0～12.0 cm，粗 0.5～0.7 cm，顶生 2 枚叶。叶片近椭圆形，长 6.5～9.0 cm，宽 2.6～3.4 cm，基部具短柄和关节。花序长 18.0～24.0 cm，无翅，具花 20 余朵，淡绿色；花苞片披针形，萼片近狭长圆形，边缘外卷，花瓣线形；唇瓣长圆形，长 4.5～5.0 mm，宽 2.0 mm，先端呈啮蚀状，中央微缺，中部以下皱缩而使上部外折，蕊柱长 3.5 mm。

广西：靖西市南坡乡书立村，海拔 1 100 m 石灰岩山坡树干附生，2021－04－29，吴望辉、李雄 DD1088。

分布：中国(云南、西藏)、越南、不丹、印度、缅甸、泰国(Averyanov et al.，2019)。广西首次记录。

2.16 细茎阔蕊兰（兰科 Orchidaceae） 图版Ⅱ：P-R

Peristylus tenuicallus Ormerod in Turczaninowia 14(2)：96. 2011.

地生植物。植株纤细，高 10.0～20.0 cm，茎直立，无毛，中下部具 3 枚叶片。叶形小，卵形至窄卵形，长 1.5～3.5 cm，宽 1.0～1.5 cm，无毛。花序长 8.0～12.0 cm，无毛；苞片状小叶披针形，长 1.3 cm；疏生 6～7 花，苞片卵形至窄卵形；花黄绿色，小，花梗和子房长共 7.0 mm；中萼片卵形，侧萼片长圆形，花瓣斜卵形，长度均不超过 2.1 mm；唇瓣长椭圆形，长 2.4 mm，宽 1.2 mm，在中部三裂，基部具 3 胼胝体；侧裂片三角形，细小不显著，中裂片三角卵形；距三角倒卵形，稍 2 裂，长 1.2 mm。

广西：靖西市南坡乡书立村，海拔 1 195 m 石灰岩山坡林下，2020－08－24，吴望辉、李满、李雄等 DD708。

分布：中国(云南)、越南(Lin et al.，2021)。广西首次记录。

2.17 滇南苹兰（兰科 Orchidaceae） 图版Ⅱ：U-W

Pinalia yunnanensis (S. C. Chen & Z. H. Tsi) S. C. Chen & J. J. Wood in Fl. Chin 25：355. 2009；Atlas of native orchids in China 985. 2019；— *Eria yunnanensis* S. C. Chen & Z. H. Tsi in Acta. Bot. Yunnan. 6 (4)：381. 1984；Fl. Reipubl. Popularis Sin. 19：39. 1999.

附生植物。假鳞茎椭圆形，长 2.5～3 cm，粗 1.0～1.5 cm，具 1～2 节，中上部着生 1 枚较小的叶，之上具 3～4 枚大的叶。叶狭长圆状披针形，长 8.0～16.0 cm，宽 0.6～1.4 cm。花序生于假鳞茎顶部，1～2 个，长 4.5～7.5 cm，被毛；花苞片披针形；花淡黄绿色，中萼片宽卵形，侧萼片斜卵形，基部与蕊柱足合生呈萼囊，花瓣卵形；唇瓣略呈十字架形，基部具爪，3 裂，爪上面具槽；侧裂片近扇形，边缘波状，中裂片长圆形，唇盘上具 4～5 条稍粗厚的脉。

广西：那坡县百南乡那珍村规教屯，海拔 1 094 m石灰岩山顶树干附生，2020－07－23，吴望辉、李满、李雄等 LHT1453。

分布：中国云南。广西首次记录。

2.18 全唇线柱兰（兰科 Orchidaceae） 图版Ⅱ：S-T

Zeuxine integrilabella C. S. Leou in Quart. J. Exp. Forest. 8 (4)：2. 1994；Fl. Chin 25：72. 2009.

地生草本。高约 27.0 cm，茎直立，淡红褐色，具 3～4 枚叶。叶近莲座状，上面绿色，沿中肋具 1 条银白色的条纹，长圆形至卵状披针形，长 2.0～7.0 cm，宽 1.5～3.5 cm。花序长 15.0 cm，被绒毛，具 2～3 枚鞘状苞片、8～14 朵花；花半张开，子房扭

转,中萼片椭圆形,侧萼片长圆形,花瓣镰刀形,与中萼片黏合呈兜状,无毛;唇瓣菱形,长 6.0 mm,宽 4.0 mm,全缘,基部收缩,不与蕊柱合生,无胼胝体,前部收狭。蕊柱具翅,长 2.3~2.8 mm。

广西:那坡县百南乡夭皇山,海拔 1 554 m 石灰岩山顶密林下,2020-09-10,吴望辉、李满、李雄等 LHT2063。

分布:中国的台湾、海南(黄明忠等,2017)。广西首次记录。

3 补充描述

3.1 方籽栝楼(*Trichosanthes tetragonosperma* C. Y. Cheng & Yueh)

雄花形态特征在栝楼属种级水平界定中具有重要分类学意义,而方籽栝楼的现有描述未涉及该部分内容,根据野外观察和标本材料作出如下补充描述。

雄花序总状,花序梗纤细,分支少,苞片无;花梗纤细,长达 3.0 cm;花萼筒狭漏斗形,长 25.0 mm,顶部径约 5.0 mm,具纵条纹,外疏被短柔毛,内疏被长柔毛;萼齿短披针形,长 2.0 mm;花冠绿白色,裂片三角状披针形,长约 10.0 mm,具绿色脉纹,内被短柔毛,边缘具长达 20.0 mm 纤细白色流苏;花药柱长圆形,长 3.0 mm,宽 1.5 mm,花丝长 2.0 mm,花药具毛,药隔无毛。

3.2 歧笔菊(*Dicercoclados triplinervis* C. Jeffrey & Y. L. Chen) 图版Ⅲ

歧笔菊属(*Dicercoclados*)是我国特有单种属,在系统学研究方面具有重要科学价值。而通过查阅模式标本和现有描述,发现模式种歧笔菊的描述不充分,尤其是在根、头状花序、果实等关键形态性状上。通过对广西百色靖西市、那坡县和贵州望谟县的居群调查取样,更正补充了该种形态特征、生境喜好和资源分布等基础信息。

多年生草本,成年植株通常高 40.0~70.0 cm,强壮时高达 1.0 m。具地下匍匐茎,长达 25.0 cm,具节,各节生有须根多数,须根长达 18.0 cm,具根毛,常节上长出新植株后母株死亡。茎斜生,在节处常 2~3 分枝簇生,中上部通常不分枝,偶于上部 2~3 分枝,幼嫩时被白色短柔毛,后变无毛,紫色近木质,干后具纵纹。叶均匀生于茎中上部两侧,中部叶片椭圆形至披针形,中上部叶片披针形至长圆状披针形,顶部叶渐小,披针形或线状披针形,最宽在中下部;叶片长 5.0~10.0 cm,宽 0.8~3.0 cm,基部楔形,顶端尾状渐尖,常镰状,边缘疏生具小尖头齿 3~6 对,上面沿主脉及边缘被短柔毛,下面中脉幼嫩时疏被短柔毛,上面深绿色,下面浅绿色或紫色,近革质,干时稍反卷;离基三出脉,主脉下陷,侧脉纤细,3~5 对,叶柄长约 8.0 mm,疏被短柔毛。花序生于植株上部叶腋,常由 1~2 头状花序组成,植株强壮时,头状花序呈总状着生叶腋,在茎端组成圆锥花序,腋生花序多可达 7 头状花序组成;总苞片叶状,逐渐向上部过渡至线形,花序梗细,长 1.0~2.5 cm,被白色短柔毛;头状花序总苞圆柱形,长 7.0~9.0 mm,宽 3.0~4.0 mm,外层苞片 5~6,线状钻形,细小,边缘疏被短柔毛;总苞片 8,稀 10,长圆形,长 7.0~9.0 mm,宽约 2.0 mm,具 3 脉,顶端尖,两侧干膜质,宽约 0.3 mm,花序托平,具窝孔。具舌状花和管状花,舌状花 5~7,长 9.0~11.0 mm,花冠管长约 5.6 mm,舌片黄色,椭圆状长圆形,长 7.0~9.0 mm,宽约 2.0 mm,顶端钝,具 3 齿,子房长 2.2 mm,冠毛白色,长 5.0~7.0 mm;管状花 9~11,长 14.0~19.0 mm,黄色,花冠管(包括檐部)长 7.3~9.5 mm,檐部狭漏斗状,花冠裂片长圆状披针形,顶端尖,被乳头状毛,长约 1.8 mm;花药线形,长 3.5~5.0 mm,具明显尾,颈部长三角形,尾部长为颈部 2~3 倍,顶部附片披针形,外疏被柔毛;花柱分枝长 1.5~2.2 mm,顶端近截形,分叉成画笔状长毛;子房圆柱形,长约 2.5 mm,冠毛多层,白色,基部常红色,近等长,长 5.8~8.0 mm。瘦果圆柱形,长 2.6~3.6 mm,宽 0.3~0.4 mm,具 8 肋,无毛,黑褐色。花果期 7—9 月。常见于海拔 900~1 200 m 的原生性强的石灰岩疏林林下或林缘,偶见于溪沟湿壁。

4 讨论

征镒木属是 2018 年才发表的新属,仅木姜叶征镒木一种,为 15.0~40.0 m 的高大乔木,广泛分布于印度东部、缅甸和中南半岛地区,在广西西南部的发现再次表明桂西南植物区系与中南半岛植物区系有着重要的联系。此外,本文报道的国楣铁线莲、方籽栝楼、栃叶花楸、富宁槭、云南山茱萸、长梗杜鹃、海桐状香草、麻栗坡红丝线、滇南苹兰 9 种新记录植物都曾为滇东南地区特有物种,在桂西南的发现,也充分证明桂西南植物区系和滇东南植物区系具有密切联系。桂西南、滇东南和越南北部喀斯特地区构成了一个完整的喀斯特植物区系地理单元,这些植物在越南北部喀斯特

地区的发现值得期待。

歧笔菊属为贵州特有单种属，该属在桂西南喀斯特地区的发现印证了滇黔桂喀斯特地区为自然的植物区系地理单元，在开展该地区的植物区系地理学、关键类群的生物地理学等研究时都非常有必要将其作为一个整体进行分析探讨。笔者还基于贵州和广西的材料对该物种进行了详细的形态补充描述，为其后续的形态学、系统学研究和开发利用等提供了重要的基础资料。

桂西南喀斯特地区经过了多年的生物多样性调查，包括各类自然保护地的本底调查和植物专科专属的采集，许为斌等(2018)记录中越边境喀斯特地区分布有种子植物3 118种，隶属 187 科 1 050属。本次发现的新记录物种既有木姜叶征镒木、滇南山矾、粉花安息香等乔木类群，又有栎叶花楸、长梗杜鹃等灌木类群，更有长苞楼梯草、海桐状香草、西畴黄芩、折唇羊耳蒜、滇南苹兰以及国楣铁线莲、方籽栝楼等草本和藤本类群，说明桂西南喀斯特地区的采集调查仍然存在薄弱区域，十分有必要针对采集薄弱的区域及类群开展更加深入的调查工作。本文报道了发现于该地区的 20 种广西新记录植物，进一步丰富了桂西南地区的物种多样性，为广西植物多样性研究和资源开发提供新资料。

桂西南喀斯特地区是广西生物多样性保护的关键地区，而踞守中越边境的老虎跳自治区级自然保护区，是特有及重点保护植物分布的富饶之地，也是印支虎的历史分布区域、多种珍稀保护动物的重要栖息地，其特殊的地理位置和十分丰富的自然资源对中越边境生物交流通道的维持和国家生态安全建设具有重要战略意义，从生物多样性保护的角度来说，该保护区非常有必要晋升为国家级自然保护区，其重要性和紧迫性不言而喻。另外，桂西南喀斯特地区分布有弄岗、崇左白头叶猴、恩城、邦亮长臂猿 4 个国家级自然保护区和多个自治区级自然保护区，如何将这些自然保护区联动起来形成完整的桂西南喀斯特生物多样性保护带，构建重要的南方生态屏障，值得思考。

致谢　广西大学唐栋贵、肖广义、李家潮以及广西民族师范学院农宇、赖俊仁、林芳、杨美雪参与了野外调查，贵州省望谟县林业局黄江华工程师在歧笔菊采样过程中大力帮助，广西植物研究所刘演研究员、许为斌研究员、覃营助理研究员、广西中医药研究院黄云峰副研究员、农友助理研究员、广州中医药大学童毅博士、中国科学院植物研究所金效华研究员、中国科学院西双版纳植物园谭运洪研究员、中国科学院昆明植物研究所赵飞博士、云南省林业和草原科学院蒋宏高级工程师在物种鉴定上给予了宝贵意见，谨致谢意。

参考文献：

AVERYANOV LV, NGUYEN VC, NGUYEN KS, et al., 2019. New orchids (Orchidaceae) in the flora of Vietnam I. Epidendroideae [J]. Taiwania, 64(2): 176-188.

CAI L, NEILSEN J, DAO ZL, et al., 2016. *Rhododendron longipedicellatum* (Ericaceae), a new species from southeastern Yunnan, China [J]. Phytotaxa, 282(4): 296-300.

CHEN JR, LIN Q, FRIIS I, et al., 2003. Urticaceae [M]// WU ZY, RAVEN PH. Fl. China. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 5: 278.

CHEN XQ, LIU ZJ, ZHU GH, et al., 2009. Orchidaceae [M]// WU ZY, RAVEN PH. Flora of China. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 25: 72, 224, 355.

DING L, TANG WX, LUO WH, et al., 2010. Floristic characteristics of endemic plants to Guangxi [J]. Guihaia, 30(2): 202-208. [丁莉, 唐文秀, 骆文华, 等, 2010. 广西特有植物区系特征研究 [J]. 广西植物, 30(2): 202-208.]

Editorial Committee of Flora of Yunnanica, 2005. Flora Yunnanica [M]. Beijing: Science Press, 12: 319, 395. [云南植物志编辑委员会, 2005. 云南植物志 [M]. 北京: 科学出版社, 12: 319, 395.]

Editorial Committee of Flora of Yunnanica, 2005. Flora Yunnanica [M]. Beijing: Science Press, 15: 346. [云南植物志编辑委员会, 2005. 云南植物志 [M]. 北京: 科学出版社, 15: 346.]

HOU MF, JORDI LP, QIN HN, et al., 2011. Distribution pattern and conservation priorities for vascular plants in southern China: Guangxi Province as a case study [J]. Bot Stud, 51: 377-386.

HUANG BY, XIE YY, HUANG XY, et al., 2021. Three newly recorded genera of angiosperms from Guangxi [J]. Mod Chin Med, 23(6): 973-975. [黄宝优, 谢月英, 黄雪彦, 等, 2021. 广西被子植物三新记录属 [J]. 中国现代中药, 23(6): 973-975.]

HUANG MZ, WANG QL, YANG GS, 2017. Two genera and seven species of Orchidaceae, newly recorded in Hainan [J]. Chin J Trop Crops, 38(1): 1-3. [黄明忠, 王清隆, 杨光穗, 2017. 海南兰科植物 2 新记录属 7 新记录种 [J]. 热带作物学报, 38(1): 1-3.]

HUANG XK, QIN Y, XIE G, et al., 2022. Supplement to Guangxi Plant List VI: four new record genera and thirteen new record species of Orchidaceae [J/OL]. Guihaia: 1-11 [2022-05-01]. http://kns.cnki.net//kcms/detail/45.1134.Q.20211130.1233.002.html. [黄雪奎, 覃营, 谢高,

等, 2022. 广西植物名录补遗Ⅵ——兰科 4 新记录属和 13 新记录种 [J/OL]. 广西植物: 1-11[2022-05-01]. http://kns.cnki.net//kcms/detail/45.1134.Q.20211130.1233.002.html.]

HUANG YS, NONG SY, LI XK, et al., 2022. *Vaccinium bangliangense*, a new species of Ericaceae from limestone areas in Guangxi, China [J]. Phytokeys, 194(2): 23-31.

HU RC, WEI SJ, LIUFU YQ, et al., 2019. *Camellia debaoensis* (Theaceae), a new species of yellow camellia from limestone karsts in southwestern China [J]. Phytokeys, 135(3): 49-58.

HU RC, WU WH, HUANG YS, et al., 2021. Discovery of *Sauropus racemosus* (Phyllanthaceae) from China with supplementary description [J/OL]. Guihaia: 1-6[2022-04-30]. http://kns.cnki.net/kcms/detail/45.1134.q.20210519.1635.005.htm. [胡仁传, 吴望辉, 黄俞淞, 等, 2021. 多支守宫木在中国的发现及其补充描述 [J/OL]. 广西植物: 1-6[2022-04-30]. http://kns.cnki.net/kcms/detail/45.1134.9.20210519.1635.005.htm.]

HU RC, XU WB, HUANG YF. 2016. *Disporum sinovietnamicum* sp. nov. (Colchicaceae) from southwestern Guangxi, China [J]. Nord J Bot, 34(2): 152-155.

HWANG SM, GRIMES J, 1996. Styracaceae [M]// WU ZY, RAVEN PH. Fl. China. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 15: 259.

LIN DL, YA JD, SCHUITEMAN A, et al., 2021. Four new species and a new record of Orchidinae (Orchidaceae: Orchideae) from China [J]. Plant Divers, 43(5): 390-400.

LIU J, LI SW, WEI JJ, et al., 2017. New records of ferns from Guangxi, China (Ⅱ) [J]. Guihaia, 37(4): 449-452. [刘静, 李述万, 韦佳佳, 等, 2017. 广西蕨类植物新记录(Ⅱ) [J]. 广西植物, 37(4): 449-452.]

LI XW, HEDGE IC, 1994. Lamiaceae [M]// WU ZY, RAVEN PH. Flora of China. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 17: 84.

LI XW, LI J, HUANG PH, et al., 2008. Lauraceae [M]// WU ZY, RAVEN PH. Flora of China. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 7: 196.

LU AM, HAUNG LQ, CHEN SK, et al., 2001. Cucurbitaceae [M]// WU ZY, RAVEN PH. Flora of China. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 19: 45.

MENG T, NONG DX, YUAN Q, et al., 2020. *Daphniphyllum peltatum*, a new species of Daphniphyllaceae from limestone areas in southwestern Guangxi, China [J]. Taiwania, 65(2): 232-236.

MYERS N, MITTERMEIER RA, MITTERMEIER CG, et al., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities [J]. Nature, 403(6772): 853-858.

NONG DX, PENG YD, YU LY, et al., 2020. Notes on *Tupistra* (Asparagaceae) in Guangxi [J]. Guihaia, 40(7): 921-925. [农东新, 彭玉德, 余丽莹, 等, 2020. 广西长柱开口箭属(天门冬科)植物小志 [J]. 广西植物, 40(7): 921-925.

NONG DX, PENG YD, HUANG BY, et al., 2018. *Hoya tamdaoensis*, a newly recorded species of Apocynaceae from China [J]. J Trop Subtrop Bot, 26(1): 82-84. [农东新, 彭玉德, 黄宝优, 等, 2018. 三岛球兰, 中国夹竹桃科一新记录种 [J]. 热带亚热带植物学报, 26(1): 82-84.]

SHI Z, CHEN YL, CHEN YS, et al., 2011. Asteraceae (Compositae) [M]// WU ZY, RAVEN PH. Flora of China. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 20-21: 437.

TONG YH, HUANG YS, YE XH, et al., 2020. *Vaccinium napoense*, a new species of *V.* sect. *Conchophyllum* (Ericaceae) from Guangxi, China [J]. Nord J Bot, 38(12): e02773.

TONG Y, 2016. Taxonomic study on *Justicia* sect. *Harnieria* Benth. in Asian [D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences: 122: 194-195. [童毅, 2016. 亚洲爵床属杜根藤组的分类学研究 [D]. 北京: 中国科学院大学: 122: 194-195.]

WANG WC, FU DZ, LI LQ, et al., 2001. Ranunculaceae [M]// WU ZY, RAVEN PH. Flora of China. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 6: 643.

XIANG QY, SHUI YM, MURRELL Z, 2003. *Cornus eydeana* (Cornaceae), a new cornelian cherry from China: notes on systematics and evolution [J]. Syst Bot, 28(4): 757-764.

XIE G, QIN Y, HUANG YS, et al., 2022. *Thladiantha longipedicellata* (Cucurbitaceae), a new species from Guangxi, China [J]. Phytotaxa, 548(1): 113-118.

XUE B, TAN YH, TOMAS DC, et al., 2018. A new Annonaceae genus, *Wuodendron*, provides support for a post-boreotropical origin of the Asian-Neotropical disjunction in the tribe Miliuseae [J]. Taxon, 67(2): 250-266.

XU TZ, CHENG YS, JONG PC, et al., 2008. Aceraceae [M]// WU ZY, RAVEN PH. Flora of China. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 11: 536.

XU WB, HUANG YS, WU WH, et al., 2018. Study on plant diversity in typical karst areas, a case of seed plant in karst areas of Guangxi along the Sino-Vietnamese border [J]. Guangxi Sci, 25(5): 611-619. [许为斌, 黄俞淞, 吴望辉, 等, 2018. 典型喀斯特区域植物物种多样性研究——以广西中越边境喀斯特地区种子植物为例 [J]. 广西科学, 25(5):611-619.]

XU WB, YANG P, HUANG YS, et al., 2020. *Styrax hwangiae* (Styracaceae), a new species endemic to limestone areas of Guangxi, China [J]. Phytotaxa, 478(1).

ZHANG ZY, LU AM, D'ARCY WG, 1994. Solanaceae [M]// WU ZY, RAVEN PH. Flora of China. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 17: 327.

ZOU CY, QIN Y, LI SW, et al., 2018. New records of six Orchideceae species from Guangxi [J]. Guihaia, 38(8): 1106-1110. [邹春玉, 覃营, 李述万, 等, 2018. 广西兰科植物新记录 [J]. 广西植物, 38(8): 1106-1110.]

(责任编辑 李 莉)

广西植物 Guihaia Mar. 2023, 43(3): 569-579 http://www.guihaia-journal.com

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202210052

毛艳娇, 肖梓波, 邓伟, 等, 2023. 普定喀斯特次生林木本植物叶生活型比例和谱系多样性的驱动因素 [J]. 广西植物, 43(3): 569-579.

MAO YJ, XIAO ZB, DENG W , et al., 2023. Drivers of the leaf habit ratio and phylogenetic diversities of woody plants in the secondary karst forests in Puding, Guizhou [J]. Guihaia, 43(3): 569-579.

普定喀斯特次生林木本植物叶生活型比例和谱系多样性的驱动因素

毛艳娇[1], 肖梓波[1,2,3], 邓 伟[1,2,3], 张 潮[1,2], 汤晓辛[2,3], 金 毅[1,2*]

(1. 贵州师范大学 生命科学学院, 贵阳 550025; 2. 贵州师范大学 西南喀斯特山地生物多样性保护国家林业和草原局重点实验室, 贵阳 550025; 3. 贵州师范大学 贵州省植物生理与发育调控实验室, 贵阳 550025)

摘 要: 为探讨喀斯特森林落叶阔叶植物(DBL)与常绿阔叶植物(EBL)比例和生物多样性差异及其驱动因素,该研究以贵州省普定县 43 个喀斯特次生林样地作为研究对象,采用广义线性回归模型、模型选择和 Mantel 检验的多元回归方法,分析地理距离、环境(包括地形和基岩类型)和人类活动等因素对样地内落叶阔叶植物和常绿阔叶植物所占比例以及谱系多样性的影响。结果表明:(1)普定喀斯特次生林样地内落叶阔叶植物与常绿阔叶植物虽在物种丰富度和个体多度上总体相当,但样地间差异较大;样地落叶与常绿阔叶植物谱系 alpha 多样性(即 SES.MPD)无明显差异,但落叶阔叶植物谱系 beta 多样性(即 SES.betaMPD)明显小于常绿阔叶植物。(2)落叶阔叶植物丰富度占比和相对多度随基岩类型改变而变化,均表现为泥灰岩森林高于石灰岩森林,而落叶阔叶植物丰富度占比随人类活动增强而上升。(3)样地落叶阔叶植物谱系 alpha 多样性随人类活动增强而升高,而常绿阔叶植物谱系 alpha 多样性受环境和人类活动等因素的作用不明显;落叶阔叶植物和常绿阔叶植物谱系 beta 多样性受不同因素调节,前者随基岩类型和人类活动等因素变化而升高,后者则随地理距离增加而升高。该研究揭示了普定喀斯特次生林内落叶阔叶植物和常绿阔叶植物比例受到环境条件和人类活动共同调控,在此基础上,落叶阔叶植物谱系多样性受到地形和基岩类型等因素介导的生境过滤等生态位过程影响,而常绿阔叶植物谱系多样性则受到地理距离所介导的扩散限制等空间过程的影响。该研究有助于了解喀斯特森林生物多样性维持机制,为喀斯特森林经营管理提供理论支持。

关键词: 地形, 人类活动, 基岩类型, 群落构建, 乔木层, 叶生活型

中图分类号: Q948 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2023)03-0569-11

Drivers of the leaf habit ratio and phylogenetic diversities of woody plants in the secondary karst forests in Puding, Guizhou

收稿日期: 2023-02-04

基金项目: 贵州省科学技术基金(黔科合基础 [2020]1Z013);国家自然科学基金委员会-贵州省人民政府喀斯特科学研究中心项目(U1812401)。

第一作者: 毛艳娇(1998-),硕士研究生,主要从事植物功能性状研究,(E-mail)1242545360@qq.com。

*通信作者: 金毅,博士,副教授,主要从事群落生态学、生物地理学、宏生态学等研究,(E-mail)codon@126.com。

MAO Yanjiao[1], XIAO Zibo[1,2,3], DENG Wei[1,2,3], ZHANG Chao[1,2], TANG Xiaoxin[2,3], JIN Yi[1,2*]

(1. *School of Life Sciences*, *Guizhou Normal University*, Guiyang 550025, China; 2. *Key Laboratory of National Forestry and Grassland Administration on Biodiversity Conservation in Karst Mountainous Areas of Southwestern China*, *Guizhou Normal University*, Guiyang 550025, China; 3. *Key Laboratory of Plant Physiology and Developmental Regulation*, *Guizhou Normal University*, Guiyang 550025, China)

Abstract: In order to understand of the drivers of the ratio of deciduous broad-leaved plants (DBL) to evergreen broad-leaved plants (EBL) and the diversities of each leaf habit group in the karst forests, with 43 secondary karst forest sample plots in Puding County of Guizhou Province as study objects, we adopted statistical methods such as the generalized linear regression model, model selection and the multiple regression extension of the Mantel test, and we examined the effects of geographical distance, environment (including topography and bedrock type), and human activities on the proportion of DBL and EBL as well as their phylogenetic alpha and beta diversities. The results were as follows: (1) The DBL and EBL in puding were about equal in overall richness and abundance, but large differences existed among sample plots; the phylogenetic alpha diversity (i.e., SES.MPD) of DBL and EBL was not different, whereas the phylogenetic beta diversity (i.e., SES.betaMPD) of DBL between sample plots was smaller than EBL plants. (2) The richness ratio and relative abundance of DBL shifted with bedrock type, and displayed as the marlstone forests comprised higher richness ratio and relative abundance of DBL compared with limestone forests. In addition, the richness ratio of DBL also increased as human activities intensified. (3) The phylogenetic alpha diversity of DBL increased with the intensified human activities, whereas the phylogenetic alpha diversity of EBL was not influenced by the environmental factors and human activities, which might partly be due to the conserved resource utilization strategies of EBL that blunt their claim for the resources released by human disturbance. The phylogenetic beta diversities of DBL and EBL, however, were shaped by different sets of factors, the former increased with the change of bedrock type and the intensity of human activities, the latter increased with geographical distance. The findings imply that the ratio of DBL to EBL in the secondary karst forests of Puding are mainly driven by environment conditions and human activities, based on which the phylogenetic diversities of DBL are regulated by niche processes such as habitat filtering mediated by topography and bedrock type, whereas EBL are shaped by spatial processes such as dispersal limitation mediated by geographical distance. This study sheds light on the biodiversity maintenance mechanisms of karst forests, and provides theoretical support for the management of karst forests.

Key words: topography, human activities, bedrock type, community assembly, tree layer, leaf habit

在我国亚热带西南地区的喀斯特地貌上,广泛生长着一类非地带性森林,被称为喀斯特森林(屠玉麟,1989;周游游等,2003),主要分布在贵州、广西及云南等地区(吴征镒,1980)。典型的喀斯特森林通常为常绿落叶阔叶混交林(朱守谦,1997;兰斯安等,2016),林内含有较大比例的落叶阔叶植物。

喀斯特地貌上的地形(郑鸾和龙翠玲,2020)和基岩类型(Cottle, 2004; 张喜,2007; Li et al., 2022)等环境因子复杂多样,通过光照、土壤和水分等,调控着喀斯特森林内的植物组成。研究表明,与常绿阔叶植物相比,落叶阔叶植物更喜好高光照(Jin et al., 2018)和肥沃土壤等环境条件(Fang et al., 2016)。同时,长期的人类活动干扰对西南地区喀斯特森林物种组成产生了重要影响(姚长宏等,2001;刘长成等,2021;贺忠权等,2021)。喀斯特森林受到干扰较多(郭柯等,2011)且植被演替慢(李婷婷等,2021)等,可能有利于落叶阔叶植物在喀斯特森林内持久生存。但是,目前尚不清楚地形、基岩类型和人类活动干扰等因素,如何共同影响喀斯特森林内落叶和常绿阔叶木本被子植物所占比例。

Bews(1927)和 Axelrod(1966)从被子植物起源演化推定,常绿性状较落叶性状古老。近期针对我国亚热带常绿阔叶林内落叶和常绿阔叶木本被子植物谱系多样性差异的研究结论(车俭等,

2020)也支持该观点,但目前还不清楚在西南喀斯特森林内落叶阔叶植物谱系多样性是否也小于常绿阔叶植物。此外,已有研究表明我国亚热带地区森林植物谱系多样性受到地形(王雷宏等,2020)、基岩类型(Shi et al., 2021)和人类干扰(Feng et al., 2014)等因素调控。同时,由于常绿和落叶阔叶植物的生态习性存在明显差异(Givnish, 2002; 车俭等,2020),两者分布格局的驱动因子也不同(Tang & Ohsawa, 2002; Fang et al., 2016)。据此,推测喀斯特森林内常绿和落叶阔叶植物谱系多样性及其驱动因子也应存在差异,但目前尚没有研究进行验证。

综上所述,本研究以贵州省中部普定县境内的 43 个喀斯特次生林样地作为研究对象(贺忠权等,2021),拟探讨普定喀斯特次生林木本被子植物的叶生活型比例、谱系多样性格局及其驱动过程,旨在回答以下问题:(1)空间、环境(地形、基岩类型)和人类活动等因素如何影响普定喀斯特次生林内落叶阔叶植物和常绿阔叶植物所占比例;(2)常绿和落叶阔叶植物之间的谱系多样性及其驱动因子有何差异。以期更深入认识喀斯特森林生物多样性维持机制,为喀斯特森林经营和管理政策的制定提供理论支持。

1　材料与方法

1.1 研究地点与材料

贺忠权等(2021)公布了黔中高原 86 个喀斯特森林样地数据。这批样地分布在贵州省普定县、镇宁县、长顺县和黔西县等地,调查时间集中在 2007—2009 年、2013 年和 2019—2020 年。其中,本研究选择调查时间为 2019 年 7 月至 2020 年 8 月,调查人为贺忠权和蔡先立,均选择普定县境内的 43 个样地作为研究对象(图 1)。本研究涉及样地的地理分布范围为 105°33′47″—105°55′3″ E,26°11′42″—26°29′12″ N,单个样地面积为 400 m^2(20 m × 20 m),样地森林类型均为次生林。

本研究所使用数据为样地内胸径(diameter at breast height,DBH)≥ 3 cm 的所有木质非藤本被子植物植株。单个样地包含个体多度平均 69 株,范围 27~124 株;单个样地包含物种丰富度均值 12 种,范围 6~19 种。43 个样地包含总个体多度2 946株,总物种丰富度 98 种,隶属于 40 科 67 属。按叶生活型(leaf habit)划分为落叶阔叶植物 1 628 株 53 种,常绿阔叶植物 1 318 株 45 种。样地环境因子包括地形和基岩岩性。地形包括海拔、坡度、坡向和坡位。其中,参考 Legendre 等(2009)研究,将坡向分解为北向和东向两个分量进行后续分析。坡位为有序分类变量,从坡下部、坡中部、坡上部到坡顶,位置逐渐升高。基岩类型包括石灰岩和泥灰岩。样地内人类活动主要为樵采、放牧和采药等,按强度可分为轻度和中度(贺忠权等,2021;表 1)。

表 1　本研究的环境因子和人类活动概况

Table 1　General information of the environmental factors and human activities of this study

连续变量 Continuous variable	均值 Mean	范围 Range
海拔 Altitude (m)	1 355.37	1 245~1 614
坡度 Slope (°)	36.19	0~70
坡向 Aspect (°)	143.84	0~345
分类变量 Discrete variable	类别(样地数量) Category (Number of sample plots)	
坡位 Slope position	坡下部(6),坡中部(19),坡上部(16),坡顶(2) Lower slope (6), mid-slope (19), upper slope (16), top slope (2)	
基岩类型 Bedrock type	石灰岩 (38), 泥灰岩 (5) Limestone (38), marlstone (5)	
人类活动 Human activity	轻度(31), 中度 (12) Mild (31), moderate (12)	

1.2 谱系树构建

通过 R 语言 *Taxonstand* 软件包的“TPL”函数(Cayuela et al., 2012)访问 The Plant List 网站(http://www.theplantlist.org),查询本研究涉及的 98 种木本被子植物的科名。采用 *V. PhyloMaker*2 软件包“phylo.maker”函数的 Scenario 3 方式构建种级谱系树(Jin & Qian, 2022)。通过 *phytools* 软件包的“phylosig”函数(Revell, 2012),分析 98 种被子植物叶生活型的谱系信号。

1.3 统计分析方法

通过 Phylocom 4.2 软件(Webb et al., 2008)的“comstruct”函数计算落叶阔叶植物和常绿阔叶植物的净亲缘关系指数(net relatedness index, NRI)和平均谱系距离(mean pairwise distance, MPD);采用 Wilcoxon 秩和检验评估落叶阔叶植物和常绿

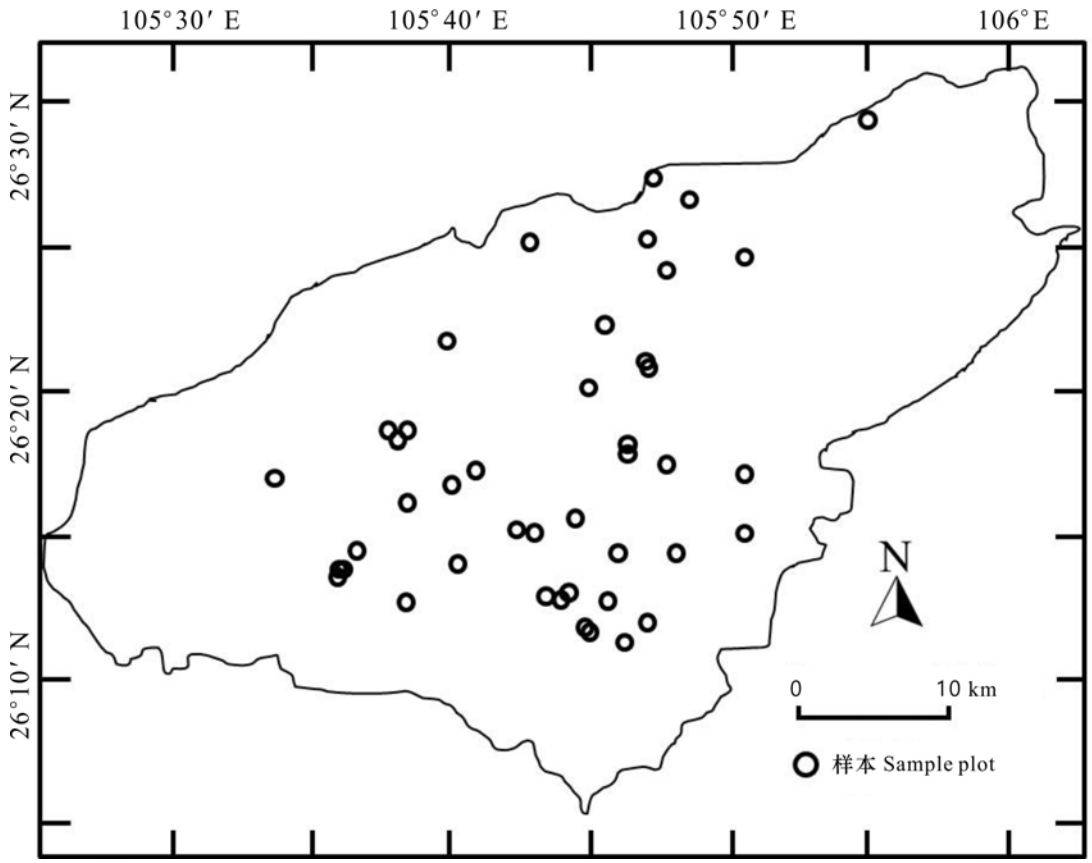


图 1 本研究中普定 43 个喀斯特次生林样地的地理分布

Fig. 1 Geographical distribution of the 43 secondary karst forest sample plots of this study in Puding

阔叶植物的 MPD 差异。谱系多样性采用 alpha 多样性(standardized effect size of MPD, SES.MPD)和 beta 多样性(standardized effect size of MPD between samples, SES.betaMPD)指数衡量(车俭等, 2020),前者为标准化的群落内平均种间谱系距离,值越大则谱系 alpha 多样性越高,后者为标准化的群落间平均种间谱系距离,值越大则谱系 beta 多样性越高(Swenson, 2014),通过"comstruct"和"comdist"函数分别计算这 2 个指数。采用 Wilcoxon 符号秩检验评估落叶阔叶植物和常绿阔叶植物 SES.MPD 和 SES.betaMPD 差异。

采用线性回归模型分析地形、基岩类型和人类活动对叶生活型组成比例以及谱系 alpha 多样性的影响。首先,通过 *ape* 软件包(Paradis & Schliep, 2019)的"Moran.I"函数发现落叶阔叶植物丰富度占比存在空间自相关(Moran's I = 0.101, $P < 0.05$)。因此,通过 *nlme* 软件包的"gls"函数进行广义线性回归模型分析,了解落叶阔叶植物丰富度占比的影响因素。通过 *Rcompanion* 软件包(Mangiafico, 2022)的"nagelkerke"函数计算广义线性回归模型的伪 R 方(pseudo R-squared)。其余因变量无空间自相关,采用线性回归模型评估地形、基岩类型和人类活动的影响。然后,通过 *MuMIn* 软件包(Bartoń, 2019)的"dredge"函数进行模型选择,选出 AICc 值最小模型作为最优模型(Jin et al., 2018)。其次,采用 *ecodist* 软件包的"MRM"函数(Goslee & Urban, 2007)进行 Mantel 检验的多元回归分析(Multiple regression extension of the Mantel test),以了解地理距离、地形、基岩类型和人类活动对谱系 beta 多样性的影响。最后,通过 *geodist* 软件包的"geodist"函数计算样地间地理距离(Padgham & Sumner, 2020);通过"dist"函数计算连续变量和有序分类变量的欧氏距离;通过 *cluster* 软件包的"gower"函数计算其余分类变量的高尔距离(Maechler et al., 2022)。以上所有统计分析在 R 3.6.1 中完成(R Core Team, 2019)。

2　结果与分析

2.1 木本被子植物叶生活型比例

衡量叶生活型比例的指标是落叶阔叶植物丰富度占比和相对多度，前者为落叶阔叶植物丰富度与总丰富度比值，后者为落叶阔叶植物个体多度与总多度比值。这 2 个指标值上升表示落叶阔叶植物优势增大；反之，则是常绿阔叶植物优势增大。在普定 43 个喀斯特次生林样地内，落叶阔叶与常绿阔叶木本被子植物的丰富度和多度大致相当，表现为落叶阔叶植物物种丰富度占比平均为 0.495，分布范围为 0.231～0.857（图 2：A）；落叶阔叶植物个体相对多度平均为 0.554，范围为 0.259～0.848（图 2：B）。此外，98 种木本被子植物的叶生活型具有显著的谱系信号（Pagel's lambda = 0.483，P<0.001）。

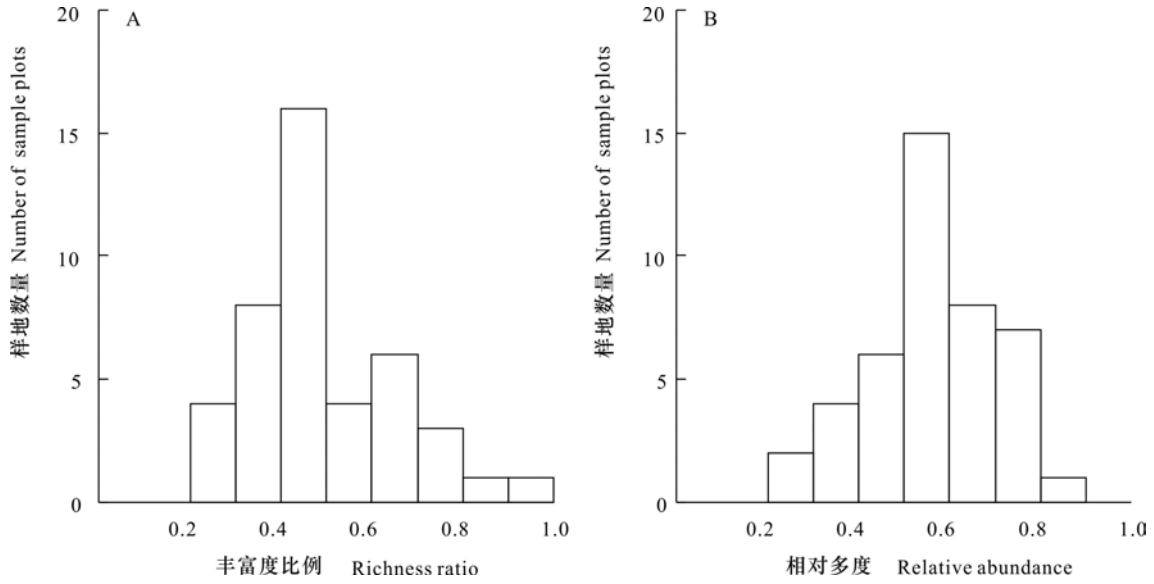


图 2　落叶阔叶植物丰富度占比（A）和相对多度（B）

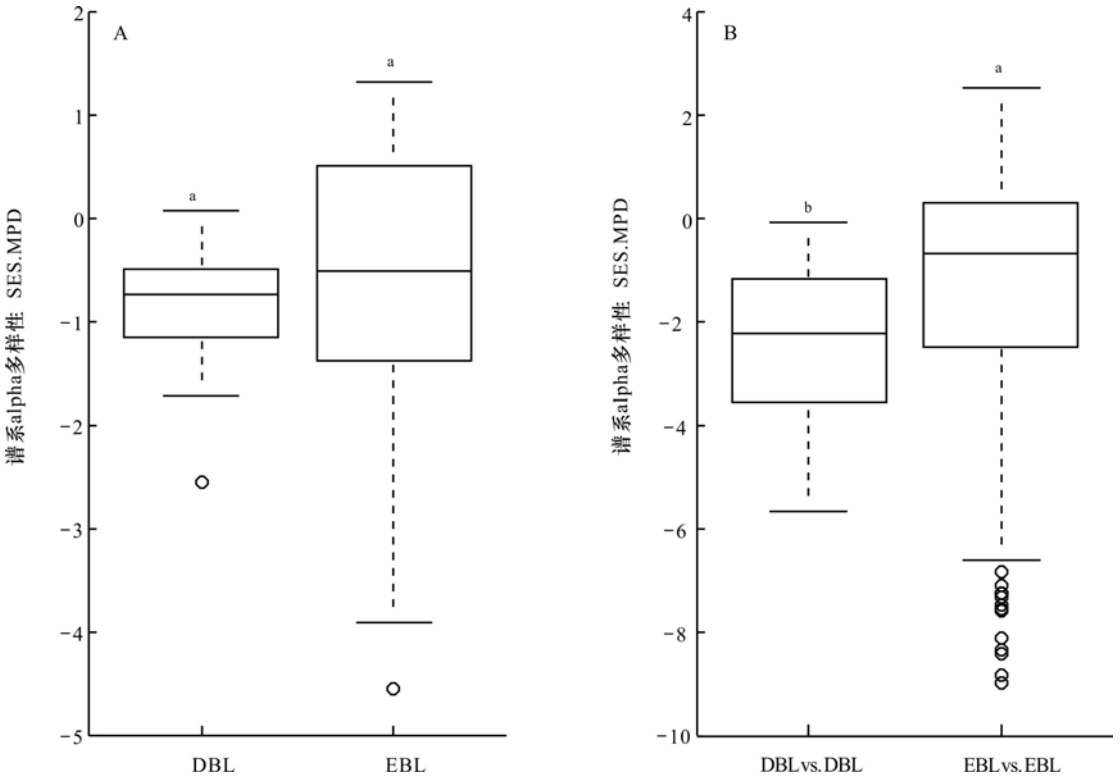
Fig. 2　Richness ratio (**A**) and relative abundance (**B**) of deciduous broad-leaved plants

2.2 木本被子植物谱系多样性差异

落叶阔叶性状在 98 种木本被子植物构成的谱系树上的分布呈现为明显收敛结构（NRI = 4.244，P<0.001），而常绿阔叶性状则并未呈现出收敛或发散结构（NRI = −1.337，P = 0.921）；落叶阔叶植物的平均种间谱系距离（MPD = 227.443 Ma）比常绿阔叶植物（MPD = 240.651 Ma）更小（P<0.001；Wilcoxon 秩和检验）。43 个样地的落叶阔叶植物与常绿阔叶植物谱系 alpha 多样性水平无明显差异（图 3：A；P = 0.176，Wilcoxon 符号秩检验），而样地间落叶阔叶植物谱系 beta 多样性比常绿阔叶植物更低（图 3：B；P<0.001，Wilcoxon 符号秩检验）。

2.3 木本被子植物叶生活型比例和谱系多样性差异的驱动因素

普定 43 个喀斯特次生林样地内，落叶阔叶植物丰富度占比的最优拟合模型（R_{pseudo}^2 = 0.334）主要包含了基岩类型和人类活动（表 2），表现为泥灰岩森林所含落叶阔叶植物种类比例比石灰岩森林更高（图 4：A）；人类活动增强引起落叶阔叶植物种类丰富度占比上升（图 4：B）。落叶阔叶植物相对多度的最优拟合模型（R_{adj}^2 = 0.09）仅包含基岩类型，表现为泥灰岩森林所含落叶阔叶植物相对多度也高于石灰岩森林（表 2；图 4：A）。样地内落叶阔叶植物谱系 alpha 多样性（即 SES.MPD）的最优拟合模型（R_{adj}^2 = 0.245）包含了人类活动（效应值 0.494，P = 0.004）和海拔（效应值 −0.002，P = 0.069），表现为随人类活动增强，落叶阔叶植物谱系 alpha 多样性上升；而常绿阔叶植物谱系 alpha 多样性的最优拟合模型则并不包含任何因子。MRM 模型（R^2 = 0.178）显示落叶阔叶植物谱系 beta 多样性（即 SES.betaMPD）随基岩类型（图 5：A）、人类活动强度（图 5：B）以及坡位的改变而升高；另一方面，MRM 模型（R^2 = 0.08）显示常绿阔叶植物谱系 beta 多样性随地理距离增加而升高（表 3）。



DBL. 落叶阔叶植物;**EBL**. 常绿阔叶植物。箱线图上方字母不同说明有显著差异(P< 0.05, Wilcoxon 符号秩检验),字母相同则表示无显著差异。下同。

DBL. Deciduous broad-leaved plants; **EBL**. Evergreen broad-leaved plants. Different letters above the boxes indicate significant difference (P< 0.05, Wilcoxon signed-rank test), identical letters indicate insignificant difference. The same below.

图 3 落叶阔叶与常绿阔叶植物谱系 alpha(A)和 beta(B)多样性差异

Fig. 3 Differences in the phylogenetic alpha (**A**) and beta (**B**) diversities of deciduous and evergreen broad-leaved plants

表 2 地形、基岩类型和人类活动对落叶阔叶植物丰富度占比和相对多度的影响

Table 2 Shifts in the richness ratio and relative abundance of deciduous broad-leaved plants in response to topography, bedrock type and human activities

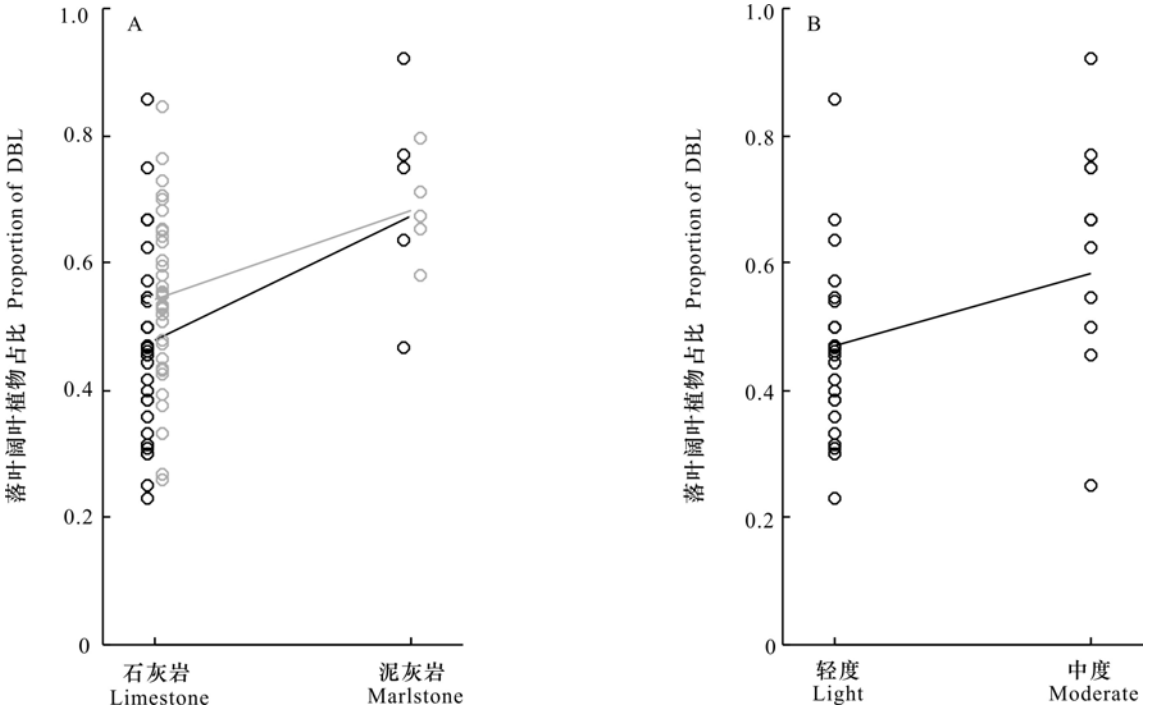
影响因子 Influence factor	丰富度占比 Richness ratio		相对多度 Relative abundance	
	效应值 Coeffi-cient	P 值 P value	效应值 Coeffi-cient	P 值 P value
海拔 Elevation	—	—	—	—
坡度 Slope	—	—	—	—
坡向(北) Aspect (North)	—	—	—	—
坡向(东) Aspect (East)	—	—	—	—
坡位 Slope position	−0.046	0.087	—	—
基岩类型(泥灰岩) Bedrock type (Marlstone)	0.195	0.002	0.141	0.029
人类活动 Human activity	0.114	0.029	—	—

3 讨论与结论

喀斯特森林广泛分布于我国西南地区且蕴涵着丰富的植物多样性,而植物多样性对该地区自然环境的稳定发挥着重要作用(Fu et al., 2019)。以往研究表明喀斯特森林的环境条件有利于落叶阔叶植物生长(Jiang et al., 2016; Liu et al., 2019);同时,也有研究表明人类活动对喀斯特森林组成产生了巨大影响(谢标和杨永岗,1998;赵东等,2006)。在此基础上,本研究综合分析了空间、环境条件和人类活动对贵州普定县喀斯特次生林木本被子植物叶生活型比例以及不同叶生活型植物谱系多样性的影响。

3.1 木本被子植物叶生活型比例及驱动因素

本研究发现基岩类型对普定喀斯特次生林落



黑点和灰点分别表示样地内落叶阔叶植物丰富度占比和相对多度；黑色和灰色线段分别表示最优(广义)线性回归模型估计的样地内落叶阔叶植物丰富度占比和相对多度随基岩类型和人类活动而变化的拟合值。

The black and grey circles respectively represent the richness ratio and relative abundance of deciduous broad-leaved plants of the plots; the black and grey lines respectively represent the fitted value of shift in the richness ratio and relative abundance of deciduous broad-leaved plants of the plots in response to bed rock type and human activities eatimated by the most supported (generalized) linear regression model.

图 4　基岩类型(A)和人类活动(B)对落叶阔叶植物丰富度占比和相对多度的影响

Fig. 4　Shifts in the richness ratio and relative abundance of deciduous broad-leaved plants with respect to bedrock type (**A**) and human activities (**B**)

叶阔叶植物比例存在重要作用,与其他喀斯特森林中的研究结论一致(Toure & Ge, 2014; Liu et al., 2019)。例如,Toure 和 Ge(2014)发现基岩类型是控制广西龙虎山喀斯特森林植物丰富度的重要环境因子。本研究发现,与石灰岩相比,泥灰岩上生长的喀斯特森林含有更高比例的落叶阔叶植物丰富度和个体多度,部分原因可能是泥灰岩基质上的土壤较石灰岩基质上的土壤更肥沃且通气透水性能更好,蓄水能力更强等(黄琼玲,1984;孙启堂和苗本胜,1991),更有助于落叶阔叶植物定居(Monk, 1966;Pausas & Carreras, 1995; 张喜, 2007;Fayolle et al., 2012)。例如,张喜(2007)发现黔中地区的退化喀斯特森林自然恢复过程中,土壤量和养分积累呈上升趋势,落叶阔叶植物物种丰富度和植株密度也呈上升趋势且增幅均快于常绿阔叶植物。若喀斯特植被恢复与土壤条件存在反馈关系,则泥灰岩较石灰岩更肥沃的土壤(黄琼玲,1984)可能有利于促进植被与土壤间的反馈,加快喀斯特森林的恢复进程,有利于泥灰岩森林比石灰岩森林积累更大比例的落叶阔叶植物。此外,研究发现人类活动干扰通常会导致森林群落组成发生改变(Fuller et al., 1998; Mcmichael et al., 2017; Yang et al., 2021)。本研究发现,随着人类活动的增强,普定喀斯特次生林内落叶阔叶植物的物种丰富度呈上升趋势。这可能是因为人类干扰的增强可导致喀斯特森林群落高度降低、生物量减小(喻理飞等,2002),改变林内环境条件(如增强光照)等,朝着有利于落叶阔叶植物的方向倾斜(姚长宏等,2001;白坤栋等,2015;林红玲等,2021)。例如,Miura 等(2001)和 Jin 等(2018)研究发现,相对于常绿阔叶植物,干扰引起的高光照等环境条件更有助于森林内落叶阔叶植物的更新。

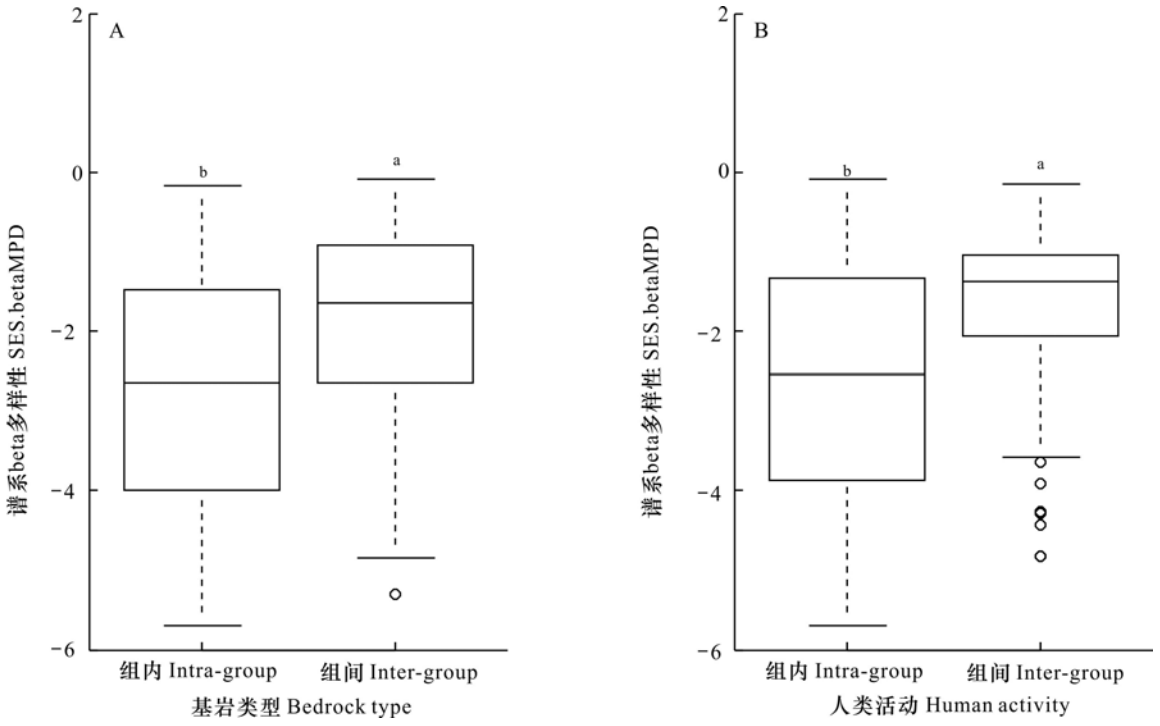


图 **A** 中“组内”指石灰岩样地之间,以及泥灰岩样地之间;“组间”指石灰岩样地与泥灰岩样地之间。图 **B** 中“组内”指轻度人类活动样地之间,以及中度人类活动样地之间;“组间”指轻度与中度人类活动样地之间。
In subplot **A**, “Intra” represents between limestone plots, and between marlstone plots; “Inter” represents between limestone plot and marstone plot. In subplot **B**, “Intra” represents between plots with light human activities, and between plots with moderate human activities; “Inter” represents between plot with light human activities and plot with moderate human activities.

图 5 基岩类型(A)和人类活动(B)对落叶阔叶植物谱系 beta 多样性的影响
Fig. 5 Shifts in the phylogenetic beta diversity of deciduous broad-leaved plants with respect to bed rock type (**A**) and human activitiy (**B**)

3.2 木本被子植物谱系多样性差异及驱动因素

通过 NRI 与 MPD 指数来了解木本被子植物谱系结构和种间亲缘关系,NRI 值越小,MPD 值越大,表示谱系结构越发散,种间亲缘关系越远;反之,谱系结构越收敛,种间亲缘关系则越近。普定喀斯特次生林内落叶阔叶植物 NRI 大于常绿植物而 MPD 小于常绿阔叶植物,与我国亚热带常绿阔叶林有一致规律(车俭等,2020)。但是,本研究发现样地内的落叶阔叶植物 alpha 多样性并不低于常绿阔叶植物,与车俭等(2020)的结果不一致,部分原因可能是由于人类活动干扰有利于落叶阔叶植物更新。具体而言,在人类活动干扰增大的背景下,普定喀斯特次生林内落叶阔叶植物谱系 alpha 多样性升高,而常绿阔叶植物谱系 alpha 多样性并未随之改变。这种差异性响应可能逐渐缩小乃至消除落叶阔叶植物和常绿阔叶植物在谱系多样性方面的固有差距。一方面,人类干扰的增强,可能通过促进竞争释放等,提供更多林内空间和资源(例如光照和土壤养分),更有利于生态策略较激进和多样的落叶阔叶植物(Givnish, 2002;车俭等,2020),而常绿阔叶植物由于生态策略较为保守,对高资源的利用效率较低(Givnish, 2002),可能导致了其对人类干扰的不敏感。另一方面,本研究也证实了普定喀斯特次生林内的落叶阔叶植物和常绿阔叶植物谱系 beta 多样性受到不同因素的驱动。其中,驱动落叶阔叶植物谱系 beta 多样性的人类活动、基岩类型和坡位这 3 个因素,均与光照和土壤等环境条件存在密切关联(Fu et al., 2019;郑鸾和龙翠玲,2020),这一结果与车俭等(2020)发现亚热带常绿阔叶林内落叶阔叶植物谱系 beta 多样性受到气温限制相一致,表明环境条件所介导的生境过滤等生态位过程对亚热带

表 3　地理距离、地形、基岩类型和人类活动对普定落叶阔叶和常绿阔叶植物谱系 beta 多样性的影响

Table 3　Shifts in the phylogenetic beta diversities of deciduous and evergreen broad-leaved plants in response to geographical distance, topography, bedrock type and human activities

影响因子 Influence factor	落叶阔叶植物谱系 beta 多样性 SES.beta MPD of DBL		常绿阔叶植物谱系 beta 多样性 SES.beta MPD of EBL	
	效应值 Coeffi-cient	*P* 值 *P* value	效应值 Coeffi-cient	*P* 值 *P* value
地理距离 Geographical distance	0.103	0.599	0.964	0.003
海拔 Elevation	−0.001	0.505	0.003	0.102
坡度 Slope	0	0.985	0.014	0.118
坡向(北) Aspect (North)	−0.107	0.381	0.073	0.648
坡向(东) Aspect (East)	0.030	0.775	−0.004	0.983
坡位 Slope position	0.366	0.004	0.104	0.511
基岩类型(泥灰岩) Bedrock type (Marlstone)	0.813	0.008	−0.672	0.109
人类活动 Human activities	0.689	0.003	0.183	0.430

注：**DBL**. 落叶阔叶植物；**EBL**. 常绿阔叶植物。

Note: **DBL**. Deciduous broad-leaved plants; **DBL**. Deciduous broad-leaved plants.

地区森林内落叶阔叶植物谱系 beta 多样性分布可能发挥着广泛的调控作用。常绿阔叶植物谱系 beta 多样性则随地理距离增大而上升，表明扩散限制等空间过程可能在驱动常绿阔叶植物谱系 beta 多样性的分布格局上发挥着重要作用(Myers et al., 2013)。但是，本研究并未发现人类活动和环境因素对普定喀斯特次生林常绿阔叶植物谱系 beta 多样性有显著影响，部分原因可能是由于常绿阔叶植物的资源利用策略通常较为保守(Givnish, 2002)，对低资源环境的耐受能力较强，而对高资源环境的资源利用效率较低，导致其对喀斯特森林生境异质性的响应不明显。

综上所述，本研究在位于西南喀斯特核心地带的贵州省普定县喀斯特次生林内的发现，表明环境条件和人类活动共同调控着喀斯特次生林内落叶和常绿阔叶木本被子植物比例。但是，两类植物谱系多样性的驱动因素存在区别。其中，落叶阔叶植物谱系多样性受制于地形和基岩类型等环境因素所介导的生境过滤等生态位过程作用；而常绿阔叶植物谱系多样性则受到地理距离所介导的扩散限制等空间过程的影响。

参考文献：

AXELROD DI, 1966. Origin of deciduous and evergreen habits in temperate forests [J]. Evolution, 20(1): 1-15.

BAI KD, MO L, LIU M, et al., 2015. Nutrient resorption patterns of evergreen and deciduous tree species at different altitudes on Mao'er Mountain, Guangxi [J]. Acta Ecol Sin, 35(17): 5776-5787. [白坤栋, 莫凌, 刘铭, 等, 2015. 广西猫儿山不同海拔常绿和落叶树种的营养再吸收模式 [J]. 生态学报, 35(17): 5776-5787.]

BARTOŃ K, 2019. MuMIn: multi-model inference. R package version 1.43. 15 [EB/OL]. https: ://CRAN.R-project.org/package=MuMIn.

BEWS JW, 1927. Studies in the ecological evolution of the angiosperms [J]. New Phytol, 26(3): 129-148.

CAYUELA L, CERDA GLÍ, ALBUQUERQUE FS, et al., 2012. Taxonstand: An R package for species names standardisation in vegetation databases [J]. Methods Ecol Evol, 3(6): 1078-1083.

CHE J, ZHENG J, JIANG Y, et al., 2020. Separation of phylogeny and ecological behaviors between evergreen and deciduous woody angiosperms in the subtropical forest dynamics plots of China [J]. Chin J Plant Ecol, 44(10): 1007-1014. [车俭, 郑洁, 蒋娅, 2020, 等. 中国亚热带森林动态监测样地常绿和落叶木本被子植物谱系结构及生态习性差异 [J]. 植物生态学报, 44(10): 1007-1014.]

COTTLE R, 2004. Linking geology and biodiversity. external relations team [R]. English Nature Report, 562: 11-12.

FANG XF, SHEN GC, YANG QS, et al., 2016. Habitat heterogeneity explains mosaics of evergreen and deciduous trees at local-scales in a subtropical evergreen broad-leaved forest [J]. J Veg Sci, 28(2): 379-388.

FAYOLLE A, ENGELBRECHT B, FREYCON V, et al., 2012. Geological substrates shape tree species and trait distributions in African moist forests [J]. PLoS ONE, 7(8): e42381.

FENG G, SVENNING JC, MI XC, et al., 2014. Anthropogenic disturbance shapes phylogenetic and functional tree community structure in a subtropical forest [J]. For Ecol Manag, 313: 188-198.

FU PL, ZHU SD, ZHANG JL, et al., 2019. The contrasting leaf functional traits between a karst forest and a nearby non-karst forest in south-west China [J]. Funct Plant Biol, 46(10): 907-915.

FULLER JL, FOSTER DR, MCLACHLAN JS, et al., 1998. Impact of human activity on regional forest composition and dynamics in central New England [J]. Ecosystems, 1(1): 76-95.

GIVNISH TJ, 2002. Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox [J]. Silv Fenn, 36(3): 703-743.

GOSLEE SC, URBAN DL, 2007. The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data [J]. J Stat Softw, 22(7): 1-19.

GUO K, LIU CC, DONG M, 2011. Ecological adaptation of plants and control of rocky-desertification on karst region of Southwest China [J]. Chin J Plant Ecol, 35(10): 991-999. [郭柯, 刘长成, 董鸣, 2011. 我国西南喀斯特植物生态适应性与石漠化治理 [J]. 植物生态学报, 35(10): 991-999.]

HE ZQ, LIU CC, CAI XL, et al., 2021. Types and community characteristics of karst mixed evergreen and deciduous broad-leaved forests in the central Guizhou Plateau, China [J]. Chin J Plant Ecol, 45(6): 670-680. [贺忠权, 刘长成, 蔡先立, 等, 2021. 黔中高原喀斯特常绿与落叶阔叶混交林类型及群落特征 [J]. 植物生态学报, 45(6): 670-680.]

HUANG QL, 1984. Soil characteristics of marl development and its location in production and classification [J]. Soil Fert, 21(3): 25-27. [黄琼玲, 1984. 泥灰岩发育的土壤特征及其在生产和分类中的位置 [J]. 土壤肥料, 21(3): 25-27.]

JIANG Y, CHEN XB, MA JM, et al., 2016. Interspecific and intraspecific variation in functional traits of subtropical evergreen and deciduous broadleaved mixed forests in karst topography, Guilin, Southwest China [J]. Trop Conserv Sci, 9(4): 1-9.

JIN Y, QIAN H, 2022. V. PhyloMaker2: An updated and enlarged R package that can generate very large phylogenies for vascular plants [J]. Plant Divers, 44(4): 335-339.

JIN Y, RUSSO SE, YU MJ, 2018. Effects of light and topography on regeneration and coexistence of evergreen and deciduous tree species in a Chinese subtropical forest [J]. J Ecol, 106(4): 1634-1645.

LAN SA, SONG M, ZENG FP, et al., 2016. Species composition of woody plants in evergreen-deciduous broad-leaved karst forests, southwest China [J]. Guihaia, 36(10): 1156-1164. [兰斯安, 宋敏, 曾馥平, 等, 2016. 喀斯特常绿落叶阔叶混交林木本植物组成特征 [J]. 广西植物, 36(10): 1156-1164.]

LEGENDRE P, MI XC, REN HB, et al., 2009. Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China [J]. Ecology, 90(3): 663-674.

LI J, ZHANG LJ, LI YF, 2022. Exposed rock reduces tree size, but not diversity [J]. Front Plant Sci, 13: 851781.

LI TT, RONG L, WANG MJ, et al., 2021. Dynamics of phytoecommunity structure of karst secondary forest in Central Guizhou [J]. Guihaia, 41(5): 684-694. [李婷婷, 容丽, 王梦洁, 等, 2021. 黔中喀斯特次生林群落结构动态 [J]. 广西植物, 41(5): 684-694.]

LIN HL, LIANG SC, YAO YP, et al., 2021. Species composition and environmental analysis of deciduous broad-leaved forests in karst hills of Guilin [J]. Guihaia, 41(5): 758-768. [林红玲, 梁士楚, 姚义鹏, 等, 2021. 桂林岩溶石山落叶阔叶林种类组成及其环境解释 [J]. 广西植物, 41(5): 758-768.]

LIU CC, QIAO XG, WANG Z, et al., 2019. Distinct taxonomic and phylogenetic patterns of plant communities on acid and limestone soils in subtropical and tropical China [J]. J Veg Sci, 31(1): 194-207.

LIU CC, WANG B, GUO K, et al., 2021. Karst vegetation classification system of China [J]. Guihaia, 41(10): 1618-1631. [刘长成, 王斌, 郭柯, 等, 2021. 中国喀斯特植被分类系统 [J]. 广西植物, 41(10): 1618-1631.]

MAECHLER M, ROUSSEEUW P, STRUYF A, et al., 2022. cluster: Cluster analysis basics and extensions. R package version 2.1.4. [EB/OL]. https://CRAN.R-project.org/package=cluster.

MANGIAFICO S, 2022. rcompanion: Functions to support extension education program evaluation. R package version, 2.4.15. [EB/OL]. http://rcompanion.org/.

MCMICHAEL CN, MATTHEWS-BIRD F, FARFAN-RIOS W, et al., 2017. Ancient human disturbances may be skewing our understanding of Amazonian forests [J]. PNAS, 114(3): 522-527.

MIURA M, MANABE T, NISHIMURA N, et al., 2001. Forest canopy and community dynamics in a temperate old-growth evergreen broad-leaved forest, south-western Japan: A 7-year study of a 4-ha plot [J]. J Ecol, 89(5): 841-849.

MONK CD, 1966. An ecological significance of evergreenness [J]. Ecology, 47(3): 504-505.

MYERS JA, CHASE JM, JIMENEZ I, et al., 2013. Beta-diversity in temperate and tropical forests reflects dissimilar mechanisms of community assembly [J]. Ecol Lett, 16(2): 151-157.

PADGHAM M, SUMNER MD, 2020. geodist: Fast, dependency-free geodesic distance calculations. R package version 0.0.4. [EB/OL]. https://CRAN.R-project.org/package=geodist.

PARADIS E, SCHLIEP K, 2019. Ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R [J]. Bioinformatics, 35(3): 526-528.

PAUSAS JG, CARRERAS J, 1995. The effect of bedrock type, temperature and moisture on species richness of Pyrenean Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) forests [J]. Vegetatio, 116(1): 85-92.

R Core Team, 2019. R: a language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria [EB/OL]. https://www.R-project.org/.

REVELL LJ, 2012. phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things) [J]. Method Ecol Evol, 3(2): 217-223.

SHI W, WANG YQ, XIANG WS, et al., 2021. Environmental filtering and dispersal limitation jointly shaped the taxonomic and phylogenetic beta diversity of natural forests in southern China [J]. Ecol Evol, 11(13): 8783-8794.

SUN QT, MIAO BS, 1991. The type of marlitic karst fissure and its water-rich property [J]. J Shandong Norm Univ (Nat Sci Ed), 6(1): 69-73. [孙启堂, 苗本胜, 1991. 泥灰岩岩溶裂隙类型及其富水性 [J]. 山东师大学报(自然科学版), 6(1): 69-73.]

SWENSON NG, 2014. Functional and phylogenetic ecology in R (Vol. 639) [M]. New York: Springer, Int Stat Rev: 1-201.

TANG CQ, OHSAWA M, 2002. Coexistence mechanisms of evergreen, deciduous and coniferous trees in a mid-montane mixed forest on Mt. Emei, Sichuan, China [J]. Plant Ecol, 161(2): 215-230.

TOUER DD, GE JW, 2014. Plant species richness responses to the interactions between karst environmental factors, southwest China [J]. Am J Res Commun, 2(5): 28-48.

TU YL, 1989. Preliminary study on karst forests in Guizhou [J]. Carsol Sin, 8(4): 282-290. [屠玉麟, 1989. 贵州喀斯特森林的初步研究 [J]. 中国岩溶, 8(4): 282-290.]

WANG LH, YANG JX, CAO CP, 2020. Phylogenetic structure of karst forest in Maolan National Nature Reserve, Guizhou Province, China [J]. J Mount Sci, 2020, 38(2): 201-209. [王雷宏, 杨俊仙, 曹翠萍, 2020. 茂兰国家自然保护区喀斯特森林系统发育结构 [J]. 山地学报, 38(2): 201-209.]

WEBB CO, ACKERLY DD, KEMBEL SW, 2008. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution [J]. Bioinformatics, 24(18): 2098-2100.

WU ZY, 1980. Vegetation of China [M]. Beijing: Science Press. [吴征镒, 1980. 中国植被 [M]. 北京: 科学出版社.]

XIE B, YANG YG, 1998. Relationship between ecological environmental fragility and human activities in karst mountain areas of Guizhou Province — A case study at Xifeng County [J]. Bull Soil Water Conserv, 18(4): 12-16. [谢标, 杨永岗, 1998. 贵州省岩溶山区生态环境脆弱性及人为活动的影响—以息烽县为例 [J]. 水土保持通报, 18(4): 12-16.]

YANG QC, ZHANG HH, WANG LH, et al., 2021. Topography and soil content contribute to plant community composition and structure in subtropical evergreen-deciduous broadleaved mixed forests [J]. Plant Divers, 43(4): 264-274.

YAO CH, JIANG ZC, YUAN DX, 2001. Vegetation karst effects on the karst area of southwest China [J]. Acta Geo Sin, 22(2): 159-164. [姚长宏, 蒋忠诚, 袁道先, 2001. 西南岩溶地区植被喀斯特效应 [J]. 地球学报, 22(2): 159-164.]

YU LF, ZHU SQ, YE JZ, et al., 2002. Evaluation on degradation of karst forest community and human disturbance [J]. J Appl Ecol, 13(5): 529-532. [喻理飞, 朱守谦, 叶镜中, 等, 2002. 人为干扰与喀斯特森林群落退化及评价研究 [J]. 应用生态学报, 13(5): 529-532.]

ZHANG X, 2007. Astudy on forest structure and function patterns in natural restoration process from karst and non-karst rock groupsin Guizhou Provincial central mountainous area, China [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University. [张喜, 2007. 黔中山地喀斯特和非喀斯特岩组退化森林结构与功能规律研究 [D]. 南京: 南京林业大学.]

ZHAO D, LIN CH, HE TB, 2006. The influence of human activity to the rocky desertification of Guizhou karst mountainous district and the countermeasure [J]. Guizhou Sci, 24(4): 49-53. [赵东, 林昌虎, 何腾兵, 2006. 人类活动对贵州喀斯特山区石漠化的影响以及对策 [J]. 贵州科学, 24(4): 49-53.]

ZHENG L, LONG CL, 2020. Differences of plant diversity and soil physicochemical properties in Maolan karst forest under different topographic conditions [J]. Guihaia, 40(6): 792-801. [郑鸾, 龙翠玲, 2020. 茂兰喀斯特森林不同地形植物多样性与土壤理化特征研究 [J]. 广西植物, 40(6): 792-801.]

ZHOU YY, LI SS, HUANG TF, 2003. Features of karst forest ecosystem in China and its conservation in utilisation — A case study on Maolan Mulun Nonggang typical karst forests in southwest China [J]. J Guangxi Norm Coll (Nat Sci Ed), 20(3): 1-7. [周游游, 黎树式, 黄天放, 2003. 我国喀斯特森林生态系统的特征及其保护利用——以西南地区茂兰、木论、弄岗典型喀斯特森林区为例 [J]. 广西师范学院学报(自然科学版), 20(3): 1-7.]

ZHU SQ, 1997. Ecologicalresearch on karst forest Ⅱ [M]. Guiyang: Guizhou Science and Technology Press: 5-6. [朱守谦, 1997. 喀斯特森林生态研究二 [M]. 贵阳: 贵州科技出版社: 5-6.]

(责任编辑　李　莉　王登惠)

广西植物 Guihaia Mar. 2023, 43(3): 580-586 http://www.guihaia-journal.com

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202207011
潘燕林, 郭伦发, 王新桂, 等, 2023. 岩黄连种子萌发特性研究 [J]. 广西植物, 43(3): 580-586.
PAN YL, GUO LF, WANG XG, et al., 2023. Seed germination characteristics of *Corydalis saxicola* [J]. Guihaia, 43(3): 580-586.

岩黄连种子萌发特性研究

潘燕林[1,2], 郭伦发[1,2*], 王新桂[1], 张怡彬[1], 秦洪波[1]

(1. 广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所, 广西 桂林 541006; 2. 广西植物功能物质与资源持续利用重点实验室, 广西 桂林 541006)

摘 要: 岩黄连是一种多年生草本植物,主要分布于我国西南部岩溶地区,具有重要的生态及医药价值,开发利用前景广阔。由于生存环境脆弱和人为采挖的影响使得野生岩黄连资源面临枯竭,因此被列入 2021 年国家重点保护野生植物名录。为探索该物种濒危的原因,该文研究了种子保存方法、化学试剂前处理、温度、光照、干旱、pH 以及混沙保湿冷藏处理对种子萌发的影响。结果表明:(1)低温保存能够延长岩黄连种子的活性,保存 2 a 的种子萌发率仍能达到 30%。(2)化学试剂 HCl 及 NaClO 对种子的前处理使其发芽率提升 50%~60%;种子在 20 ℃时萌发率能达到 50%,而 30 ℃时基本不能萌发;黑暗条件下的萌发率显著高于周期性光照条件;萌发率随着干旱程度加深不断下降;萌发率在 pH 值 3.0~8.0 的条件下无显著变化。(3)混沙保湿冷藏使种子发芽势和萌发率显著提高,萌发率达到对照的 2 倍。综上认为,岩黄连种子在室温条件下易失活且不能在 30 ℃以上高温萌发的特性与其濒危有较大关系;高效的种子萌发方法可以为岩黄连保护与产业化应用提供有效途径。该研究结果为野生岩黄连的保育提供了理论和技术保障,为其大田栽培和产业化推广提供了技术支持。

关键词: 岩黄连, 种子贮藏, 萌发方法, 萌发力指标, 萌发特性

中图分类号: Q945 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2023)03-0580-07

Seed germination characteristics of *Corydalis saxicola*

PAN Yanlin[1,2], GUO Lunfa[1,2*], WANG Xingui[1], ZHANG Yibin[1], QIN Hongbo[1]

(1. *Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences*, Guilin 541006, Guangxi, China; 2. *Guangxi Key Laboratory of Plant Functional Phytochemicals and Sustainable Utilization*, Guilin 541006, Guangxi, China)

Abstract: *Corydalis saxicola* is a perennial herbaceous plant, which mainly distributed in the karst areas of southwest China. Due to its important ecological and medicinal value, *Corydalis saxicola* has great prospects for development and utilization. With fragile living environmental condition and anthropogenic harvesting pressure, the wild resource of *Corydalis saxicola* is on the verge of exhaustion, so it has been included in the list of national key protected wild plants in 2021. In order to explore the causes for the endangerment of *Corydalis saxicola* and provide reference for its conservation and seedling breeding, this paper investigated the influencing factors on seed germination that including seed preservation methods, chemical pre-treatments, temperature, light, drought, pH, mix with wet sand and refrigerate treatment. The results were as follows: (1) Low-temperature storage can prolonged the seed activity, germination rate of

收稿日期: 2022-09-06
基金项目: 中央引导地方科技发展资金项目(桂科 ZY21195035); 桂林市重点研发计划项目(20210211-1); 广西科学院基本科研业务费项目(CQZ-C-1913)。
第一作者: 潘燕林(1986-),博士,副研究员,主要从事特色经济植物重要性状及功能基因研究,(E-mail)panyanlinll@163.com。
*通信作者: 郭伦发,副研究员,主要从事特色经济植物的研究与利用研究,(E-mail)37623630@qq.com。

2-years stored seed could still reached 30%. (2) Germination rates of seed pre-treatments by HCl and NaClO solutions can reached to 50%~60%; germination rate was 50% at 20 ℃, while closed to zero at 30 ℃; darkness was more favorable for seed germination than periodic light condition; the seed germination rate kept decreasing with deepening drought; the seed germination rate did not changed significantly under the conditions of pH 3.0~8.0. (3) Mix with wet sand and refrigerate treatment can significantly promoted the seed germination potential and germination rate, and the germination rate was twofold of the control. In summary, the seed inactivation at room temperature and germination inability at high temperatures above 30 ℃ are more related to its endangerment; efficient seed germination methods can provide an effective way for conservation and industrial application of *Corydalis saxicola*. The results provide a theoretical and technical guarantee for the conservation of wild *Corydalis saxicola*, and technically support is cultivation.

Key words: *Corydalis saxicola*, seed storage, germination method, index of germination ability, germination characteristic

种子是植物有性繁殖的基础,种子萌发是植物生长和发育的第一步。种子萌发受到其自身因素和外部环境的共同作用:种子的形态构造、化学成分、发育、成熟、休眠等均能影响萌发进程(Bareke, 2018);另外,环境因素如温度、水分、氧气、光照、土壤酸碱度等也会对种子萌发产生重要的影响(Carrera-Castaño et al., 2020);细菌、真菌、病毒等微生物则是种子萌发的生物影响因素(Xiao et al., 2020)。种子萌发和幼苗定居障碍是许多珍稀濒危植物致濒的重要原因(Nicole et al., 2011; 盛茂银等,2011)。研究濒危植物的种子萌发特性,探寻种子萌发的限制因素,可以为其致濒机制研究及保护策略的制定提供依据,也可以为其开发利用奠定基础。

岩黄连(*Corydalis saxicola*),又名石生黄堇,是罂粟科(Papaveraceae)紫堇属(*Corydalis*)植物,主要分布于广西、贵州、云南等地的岩溶地区(余姣娇等,2018)。岩黄连全株可入药,主要药用成分为生物碱类,包括脱氢卡维丁、巴马汀和小檗碱等(Xie et al., 2021),具有抗炎、抗病毒和抗肿瘤的药理作用(Guo et al., 2022),临床上已被开发成相应的注射液和片剂用于肝炎、肝硬化及肝癌等治疗。由于自身繁育困难与人为采挖,岩黄连野外种群数量锐减,被列入 2021 年国家重点保护野生植物名录。为了解决野生资源保护与生产应用之间的矛盾,开展岩黄连种苗繁育、野外回归保育及人工种植等工作势在必行。

岩黄连植株多为丛生,7~14 cm 长的总状花序以顶生或叶对生方式从枝条上长出,授粉后形成的蒴果单个含 20~30 粒种子(蒋水元等,2002),30 d 左右种子即能成熟。岩黄连种子细小,每克种子数量为 1 700~2 000 粒。以上这些特性对于种子育苗和人工种植都具有一定优势。蒋水元等(2002)研究表明,岩黄连种子发芽率较低,即采即播发芽率最高为 40%~50%,一般在 20%~30%之间;随着存储时间增加发芽率不断降低,室温存储半年后发芽率基本丧失。蒋运生等(2006)对岩黄连种子的不同着生部位、贮藏方法、贮藏时间和播种基质等影响因素进行实验,证实着生在果穗中部的种子发芽率最高、纸袋密封和低温贮藏的种子发芽率最好、火土加肥泥的播种基质更有利于种子萌发。另外,酸碱溶液对种子的萌发前处理也能影响其萌发率(陈柯羽,2011)。以上是关于岩黄连种子萌发的一些研究结果,但种子萌发特性在岩黄连致濒原因、野外回归保育及生产应用方面的研究还有待进一步加强,可推广应用的优良种子萌发方法还需深入探索。

该研究以岩黄连种子为材料,针对种子保存条件和种子萌发处理方法进行研究,拟探究以下问题:(1)岩黄连种子较适合的保存方法;(2)化学试剂前处理、温度、光照、干旱及 pH 对种子萌发的影响;(3)可推广的岩黄连种子高效萌发方法。基于以上的研究,探究岩黄连的致濒原因,从而为野生岩黄连的保育提供理论和技术保障;为其大田栽培和产业化推广提供技术支持。

1　材料与方法

1.1 实验材料

供试材料为 2020 年 6 月及 2021 年 6 月从广西壮族自治区河池市东兰县桂源药材专业合作社的栽培基地采收的岩黄连种子,将脱壳后的种子用塑料袋密封后置于 4 ℃冰箱中避光保存备用。岩黄连种子呈椭圆形,种皮黑亮、质地坚硬,种子颗粒饱满、健康,千粒重为 0.465~0.472 g,水分含量为17.2%~18.5%。

1.2 实验方法

1.2.1 *温度对岩黄连种子活力及萌发的影响*　将适量 2020 年采收的岩黄连种子(简称 2020 年种子)和 2021 年采收的岩黄连种子(简称 2021 年种

子)分装到密封袋中,分别置于室温和 4 ℃冰箱中避光保存。分别取保存 1、3、6 个月后的种子,用 4% NaClO 溶液浸泡 10 min 除菌,无菌水洗 6 次后进行播种。每个培养皿播 100 粒左右的种子,每个处理 3 皿,每隔 2~3 d 加入 1 mL 无菌水保持种子湿润,于 25 ℃培养箱的暗培养条件下进行萌发。从萌发实验的第 10 天开始,每隔 2 d 统计种子萌发数,若连续 10 d 无种子萌发则实验结束。

另外,取 4 ℃冰箱中保存的 2021 年种子,经 4% NaClO 溶液浸泡及无菌水清洗后播种于培养皿中,分别置于 20、25、30、35 ℃恒温培养箱中,黑暗条件下进行萌发实验。

1.2.2 化学试剂前处理对种子萌发的影响 取 4 ℃冰箱中保存的种子,进行以下 4 种处理:①种子用清水漂洗后,直接用无菌水洗 6 次进行播种;②种子用 4% NaClO 溶液浸泡 10 min,无菌水漂洗 6 次后播种;③种子用 1 mol · L^{-1} HCl 溶液浸泡 1 h,无菌水漂洗 6 次后播种;④种子首先经 1 mol · L^{-1} HCl 溶液浸泡 1 h,然后经 4% NaClO 溶液浸泡 10 min,最后用无菌水漂洗 6 次后播种。在 25 ℃黑暗条件下进行萌发实验。

1.2.3 光照、干旱及 pH 对种子萌发的影响 取 4 ℃冰箱保存的 2021 年种子,用 1.2.2 的 4 种处理方式处理种子后分别在 25 ℃周期性光照(12 h 光照/12 h 暗)和完全黑暗条件下进行萌发实验。

以 PEG6000 建立干旱胁迫,研究不同干旱胁迫下种子的萌发情况。取 4 ℃冰箱保存的 2021 年种子,经 4% NaClO 溶液浸泡 10 min 后用无菌水清洗 6 次,分别置于去离子水对照和 5%、10%、15%、20% 的 PEG6000 溶液浸润滤纸的培养皿中,每隔 2~3 d 向培养皿中加入 1 mL 的无菌水,保持 PEG6000 的相应浓度,于 25 ℃黑暗条件下进行萌发实验。

分别用 HCl、NaOH 溶液调节无菌去离子水 pH 值至 3.0、4.0、5.0、6.0、7.0、8.0,取 4 ℃冰箱保存的 2021 年种子,经 4% NaClO 溶液浸泡 10 min 后用无菌水清洗 6 次,置于不同 pH 值去离子水浸润滤纸的培养皿中,每隔 2~3 d 向培养皿中加入 1 mL 相应 pH 值的无菌水,于 25 ℃黑暗条件下进行萌发实验。

1.2.4 混沙保湿冷藏对种子萌发的影响 将 4 ℃冰箱保存的 2020、2021 年种子与干净的河沙、无菌水按 1∶10∶3 的体积比例混合,置于密封袋中,并于 4 ℃冰箱中避光保藏 60 d,之后取出种子于室温条件下进行萌发。同时,以干燥冷藏的种子作为对照,将其直接与河沙、无菌水混合后于室温条件下进行萌发。

1.3 数据分析

萌发率=全部萌发种子数/播种种子数;发芽势为萌发处理 15 d 后的种子萌发率。运用 Excel 软件对数据进行统计和均值、方差分析;利用 GraphPad Prism 5 软件进行显著性分析和绘图。

2 结果与分析

2.1 温度对岩黄连种子活力及萌发率的影响

取保存于 4 ℃冰箱的 2020、2021 年种子,于 2021 年 11 月开始分别进行室温和 4 ℃冰箱存储,分别在存储 1、3、6 个月后对种子进行萌发实验。图 1 结果显示,4 ℃冰箱存储的 2020 年种子发芽率基本没有降低,保持在 30%左右;4 ℃冰箱存储的 2021 年种子的发芽率不仅没有降低,还稍微有所提升;2020 年种子经室温保存后,发芽率随保存时间增加不断降低;2021 年种子与 2020 年种子相似,发芽率随室温保存时间增加也逐渐降低。这说明相比于室温,4 ℃冰箱保存更有利于延长种子活力,4 ℃冰箱保存 2 a 的种子萌发率仍能达到 30%。

以 2021 年种子为材料,分别在 20、25、30、35 ℃的恒温培养箱中进行萌发实验。图 2 结果显示,20 ℃条件下的种子发芽率最高,25 ℃发芽率与 20 ℃相比虽稍微有所降低,但不显著;在 30 ℃时,种子基本不能萌发,35 ℃时种子完全不能萌发,与 20 ℃条件相比均呈显著降低。这说明高温明显不利于种子的萌发。

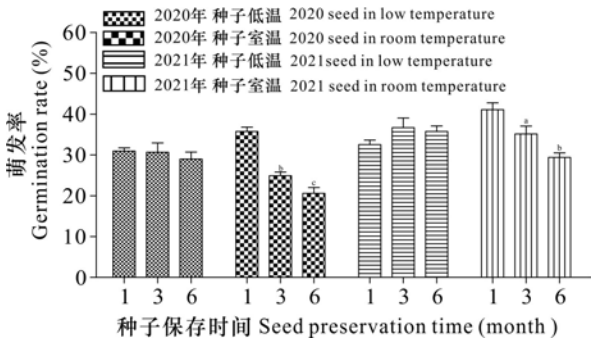
以上结果说明,温度是影响种子活力及萌发率至关重要的因素之一。与室温相比,低温保存更有利于延长种子的活力;种子在 20~25 ℃条件下的发芽势及发芽率都能保持在较高水平,而在 30 ℃以上的高温下,种子几乎完全失活,从而丧失萌发率。

2.2 化学试剂处理对岩黄连种子萌发的影响

图 3 结果显示,与 H_2O 对照相比,4% NaClO 溶液处理种子对发芽势无促进作用,甚至会使发芽势稍微降低,而 1 mol · L^{-1} HCl、HCl+NaClO 处理均能显著提高种子发芽势(图 3:A)。无论是 1M HCl、4% NaClO 单独处理还是两种试剂合并处理,均能显著提高种子发芽率(图 3:B)。除利用 HCl 和 NaClO 溶液处理种子外,还尝试使用 NaOH 溶液处理种子,处理后基本未能观察到种子萌发。这说明酸性化学试剂对种子的前处理能显著提高其发芽率,其中 HCl、HCl+NaClO 溶液的处理能同时显著提高发芽势和发芽率,是较优的种子前处理方法。

2.3 光照和化学试剂处理对岩黄连种子萌发的影响

图 4 结果显示,以 2021 年种子为材料,经 4 种



a. P <0.05; **b**. P <0.01; **c**. P <0.001(t 检验)。下同。
a, **b**, and **c** indicate statistically significant differences at $P < 0.05$, $P < 0.01$, and $P < 0.001$, respectively (Student's t-test). The same below.

图 1　不同存储方法对种子萌发率的影响
Fig. 1　Effects of different storage on the *Corydalis saxicola* seed germination

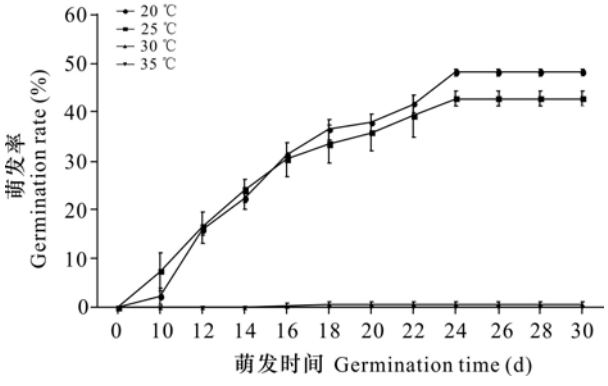


图 2　不同温度对岩黄连种子萌发的影响
Fig. 2　Effects of different temperatures on the *Corydalis saxicola* seed germination

前处理的种子在黑暗条件下的发芽率都显著高于光照条件，并且经 NaClO+HCl 处理后，暗培养条件下种子发芽率的增高率比直接水浸更为显著。以上结果说明，黑暗条件更有利于种子的萌发。

2.4 干旱对岩黄连种子萌发的影响

以 2021 年种子为材料，以 H_2O 为对照，以 5%、10%、15%、20%PEG6000 溶液（分别代表不同干旱程度）为不同干旱条件，于 25 ℃黑暗条件下进行萌发实验。图 5 结果显示，种子在 H_2O 条件下发芽势和萌发率最高；在 5% PEG6000 溶液处理下发芽势降低，萌发率与对照无明显差异；10%、15% PEG6000 溶液处理下的种子发芽势和萌发率与对照相比均显著降低；在 20% PEG6000 处理下，种子萌发明显滞后且萌发率显著低于对照，为对照组的 50%左右。这说明干旱胁迫对种子的萌发具有一定影响，随着干旱程度增加，虽然发芽势逐渐降低，但只有达到较高程度的干旱时，其种子萌发率才会显著降低。

2.5 不同 pH 条件对岩黄连种子萌发的影响

以 2021 年种子为材料，分别置于 pH 值为 3.0、4.0、5.0、6.0、7.0、8.0 的无菌去离子水润湿培养皿中，于 25 ℃黑暗条件下进行萌发实验。图 6 结果显示，6 个不同 pH 条件下的种子萌发率均在 40%左右浮动，发芽势差异不大。这说明种子在 pH 值 3.0~8.0 不同条件下萌发，发芽势和萌发率均无显著差异。

2.6 混沙保湿冷藏对岩黄连种子萌发的影响

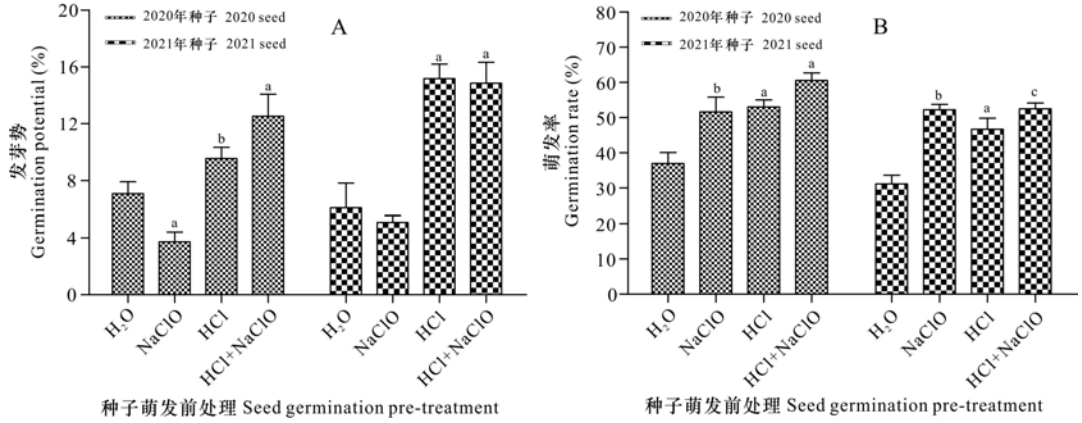
以 2020、2021 年种子为材料，采用混沙保湿冷藏 60 d 后室温萌发和直接室温萌发 2 种方式，研究岩黄连种子适宜的发芽方式。图 7 结果显示，由于冬季室温偏低，室温条件下种子需要在 38 d 后开始萌发，在 76 d 后萌发基本结束；而经混沙保湿冷藏处理的种子，置于室温条件下仅需 4 d 即可萌发且快速达到萌发高峰。从发芽率结果（图 7）来看，经过低温混沙湿藏的种子萌发率显著高于直接室温萌发的发芽率。这说明混沙保湿冷藏处理能显著提高种子的发芽势和萌发率，有利于提升苗的整齐度。

3　讨论与结论

3.1　环境因子对岩黄连种子萌发的影响

种子生存能力受其自身特性和储藏条件的共同影响，低温干燥保存有利于降低种子变质、减缓种子呼吸和其他代谢进程，是一种常用的种子保存方法（Bareke，2018）。蒋水元等（2002）研究证实，岩黄连种子寿命很短，常温保存几个月后就会丧失大部分活力。本研究结果显示，低温密封保存种子的萌发率显著高于常温密封保存，常温保存 6 个月的种子萌发率为低温保存的 2/3 左右，说明岩黄连种子较适宜低温干燥的保存方式。本研究结果常温保存种子萌发率与蒋水元等（2002）报道的结果有所差异，推测保存室温相对偏低（本研究保存时间为 11 月至次年 5 月）和密封保持种子水分含量等方式能够有效延缓岩黄连种子活力降低的进程。

适宜的温度有助于种子体内酶的活化，促使赤霉素和脱落酸等影响种子萌发的激素水平发生改变，从而促进种子萌发（Carrera-Castaño et al.，2020）。本研究的温度梯度实验证实，20~25 ℃对种子的萌发较为有利，30~35 ℃时种子发芽率基本丧失，说明岩黄连种子萌发对温度的耐受范围



A. 种子的发芽势;**B**. 种子的萌发率;H_2O、NaClO、HCl 和 HCl+NaClO 分别代表不同的种子前处理方法。下同。

A. Germination potential of seed collected in 2020 and 2021; **B**. Germination rate of seed collected in 2020 and 2021; H_2O, NaClO, HCl and HCl+NaClO represent different seed pre-treatments, respectively. The same below.

图 3 不同化学试剂处理对岩黄连种子萌发的影响

Fig. 3 Different chemical reagent treatments on the *Corydalis saxicola* seed germination

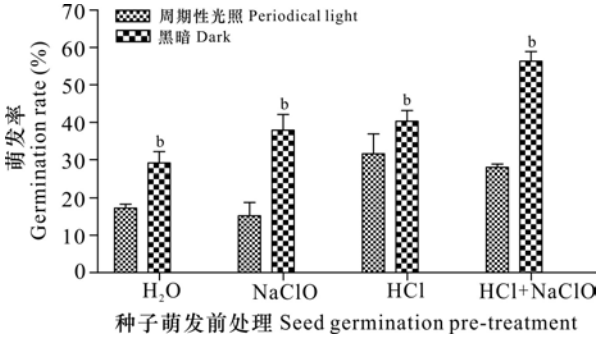


图 4 光照和黑暗条件对岩黄连种子萌发的影响

Fig. 4 Light and dark conditions on the *Corydalis saxicola* seed germination

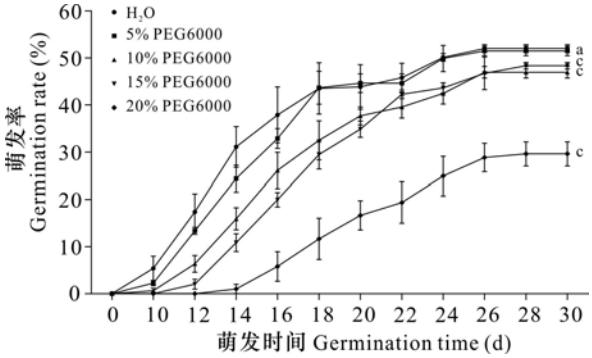


图 5 不同干旱条件对岩黄连种子萌发的影响

Fig. 5 Effects of different drought conditions on the *Corydalis saxicola* seed germination

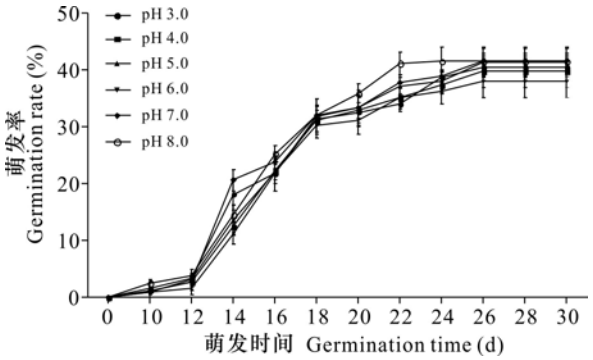


图 6 不同 pH 对岩黄连种子萌发的影响

Fig. 6 Effects of different pH on the *Corydalis saxicola* seed germination

较窄。岩黄连植株生长期最适宜的温度为 10~20 ℃,高于 25 ℃后,各器官的衰老加剧。这说明岩黄连从种子萌发到生长发育阶段都偏好于凉爽的气候,高温等极端天气可能是加剧该物种濒危的重要因素。

种皮是种子与外界环境的屏障,具有保护种胚和防止病虫害入侵的作用,但种皮也会对种子萌发造成障碍。韩凤等(2012)研究证实,毛黄堇种子外被蜡质,影响了吸水膨胀和通气,对萌发有一定的抑制作用。岩黄连种子与其近源种毛黄堇种子类似,其种皮对种子萌发可能存在抑制作用。适量的酸能腐蚀种皮、增强种子的透水透气性、解除种子内外物质交换的障碍,从而提高其发芽率和缩短萌发周期(Bareke,2018)。此外,酸还能降解种皮上的部分抑制性成分、杀死细菌或真菌以减少霉变,从而促进萌发(李兵兵等,2013)。本研究中,利用 HCl 和 NaClO 对岩黄连种子进行萌发

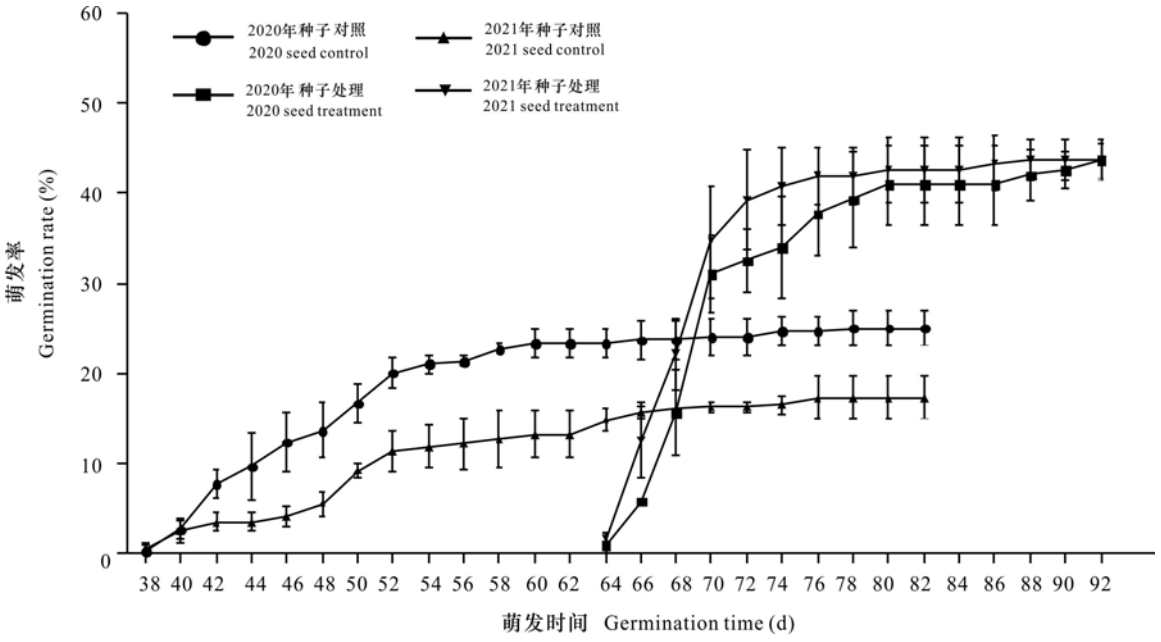


图 7　低温混沙湿藏对岩黄连种子萌发的影响

Fig. 7　Effects of mix with wet sand and refrigerate treatment on the *Corydalis saxicola* seed germination

前处理,其发芽势和萌发率都得到了显著提升,说明适当的酸处理能够解除岩黄连种皮对萌发的抑制作用,从而促进种子萌发。

水分和光照是种子萌发的关键影响因素。种子吸水能触发呼吸活动的恢复、能量的产生、修复机制的激活、蛋白质的生物合成和运输等生理生化反应(Carrera-Castaño et al., 2020)。不同物种的种子萌发对光照的需求差异很大(Yang et al., 2020),光抑制种子萌发被认为是避免种子在土壤表面或接近土壤表面发芽,从而保护幼苗在极端高温下免受脱水和暴露的一种生理适应性(Carta et al., 2017)。野生岩黄连植株常生长于无直射光且雨水不能直接淋湿的陡壁石缝中(陆瑞群, 2006),具有避强光性和一定的干旱耐受性。本研究中,种子的发芽势随着干旱程度的增加而逐渐降低,低程度干旱胁迫下的发芽率与对照相比无显著差异,只有在较高干旱胁迫时发芽率才会明显降低,说明岩黄连种子萌发能耐受一定的干旱胁迫。光照和黑暗条件下的萌发实验证实,岩黄连种子在黑暗条件下萌发率更高,说明强光对岩黄连种子萌发具有抑制作用。

种子萌发和幼苗生长阶段对酸碱环境的适应性是决定植物能否生存的关键(申玉华等,2016)。本研究中,pH 值为 3.0~8.0 的条件下,种子发芽势及萌发率均无显著差异,说明岩黄连种子萌发能耐受较宽范围的酸碱度变化,这与其植株对黑色石灰土与酸性红壤的较强适应能力具有一致性(蒋水元等,2002)。

陆瑞群(2006)研究结果证实,岩黄连种子的发芽过程慢且不整齐;本研究中,种子在恒温条件下萌发需要 1 个月左右完成,室温条件萌发则需要 2 个月左右。该种子萌发特性可能对岩黄连这类珍稀濒危植物类群在恶劣生境中的持续存在具有重要意义,发芽过程缓慢有助于部分种子先避开高温、干旱和强光等恶劣环境后再进行萌发、生长和繁衍。

3.2 岩黄连种苗繁育困难的原因分析及对其野外保育的启示

岩黄连母株的种子产量较高,而其野外的幼苗更新却非常困难,推测是由种子难萌发、幼苗难存活等因素共同造成的。本研究证实,岩黄连种子在温度超过 30 ℃时基本不能萌发,并且随着干旱程度加深种子发芽势和发芽率都会降低。自然环境下,岩黄连植株于 3 月下旬至 4 月进入盛花期,种子成熟后掉落萌发时间在 6—8 月之间(钱月华,2019)。6—8 月的气温基本都会超过 25 ℃,常在 30~35 ℃之间波动,严重制约了岩黄连种子的萌发;另外,空气湿度变化大、岩黄连所生长的岩缝环境缺少水分等因素也不利于岩黄连种子的萌发;岩黄连幼苗具有高度依赖外部环境和易感

病害等特性,使得能存活长大的植株数量进一步减少(蒋水元等,2006)。以上因素共同导致了岩黄连野外幼苗更新困难,而人为采挖进一步威胁了种群的更新和扩大。

本研究中,低温保存 2 a 的种子发芽率都能达到 30%,有效延长了岩黄连种子的活力;化学试剂对种子的前处理能进一步将萌发率提高至 50%左右。这证明岩黄连播种不必受限于即采即播,可以先在种子采集后进行低温冷藏以保持其活力,再选择适当的气候进行播种;另外,还可以在播种前通过化学试剂处理来进一步提高其萌发率。在岩黄连野外回归保育上,采取错峰播种使其种子更易萌发,或许可以获得更多的幼苗,从而提高其种群存活数量,实现其野外保育的目的。

3.3 可推广应用的岩黄连种苗繁育方法

岩黄连除了用于药品生产外,还用于岩溶区的植被恢复、林下种植、园林景观等领域,应用前景广阔。由于生产应用条件的限制,人们较难对岩黄连种子的消毒灭菌和萌发条件进行严格的控制。本研究中,与直接室温萌发相比,对岩黄连种子先用混沙保湿冷藏一段时间后再进行室温萌发的操作能够显著提高种子的发芽势和萌发率,该方法操作简单,所需设备仅为 4 ℃冰箱,在实际生产上具有普遍推广和应用的潜能。

参考文献:

BAREKE T, 2018. Biology of seed development and germination physiology [J]. Adv Plants Agric Res, 8(4): 336-346.

CARRERA-CASTAÑO G, CALLEJA-CABRERA J, PERNAS M, et al., 2020. An updated overview on the regulation of seed germination [J]. Plants, 9(6): 703.

CARTA A, SKOURTI E, MATTANA E, et al., 2017. Photoinhibition of seed germination: occurrence, ecology and phylogeny [J]. Seed Sci Res, 27(2): 131-153.

CHEN KY, 2011. Molecular cloning and expression analysis of involved in berberine alkaloids biosynthesis in *Corydalis saxicola* Bunt. and microbial transformation of steroidal alkaloids in *Veratrum nigrum* Linn [D]. Shanghai: Second Military Medical University: 1-176. [陈柯羽, 2011. 岩黄连中小檗碱型生物碱生物合成途径相关基因的研究及藜芦中甾体生物碱的微生物转化 [D]. 上海: 第二军医大学: 1-176.]

GUO YR, ZHAO LJ, CHAO BT, et al., 2022. The traditional uses, phytochemistry, pharmacokinetics, pharmacology, toxicity, and applications of *Corydalis saxicola* Bunting: a review [J]. Front Pharmacol, 13: 822792.

HANG F, LING MX, XIAO JY, et al., 2012. Preliminary study on the seed germination characteristics of *Corydalis tomentella* [J]. Hunan Agric Sci, (4): 20-21. [韩凤, 林茂祥, 肖杰易, 等, 2012. 毛黄堇种子萌发特性的初步研究 [J]. 湖南农业科学, (4): 20-21.]

JIANG SY, HU XH, ZHAO RF, 2002. Study on the introduction and cultivation of *Corydalis saxicola* Bunting [J]. Guihaia, 22 (5): 469-473. [蒋水元, 胡兴华, 赵瑞峰, 2002. 岩黄连引种栽培研究 [J]. 广西植物, 22(5): 469-473.]

JIANG SY, WEI X, LI H, et al., 2006. GAP standard operating procedure on *Corydalis saxicola* Bunting [J]. Guihaia, 26(6): 675-680. [蒋水元, 韦霄, 李虹, 等, 2006. 岩黄连规范化种植标准操作规程(SOP) [J]. 广西植物, 26(6): 675-680.]

JIANG YS, ZHU HJ, JIANG SY, et al., 2006. Seeding propagation of *Corydalis saxicola* Bunting [J]. Guangxi Sci, 13(4): 324-326. [蒋运生, 朱鸿杰, 蒋水元, 等, 2006. 岩黄连种子繁殖研究 [J]. 广西科学, 13(4): 324-326.]

LI BB, WEI XH, XU Y, 2013. The causes of *Gentiana straminea* Maxim. seeds dormancy and the methods for its breaking [J]. Acta Ecol Sin, 33(15): 4631-4638. [李兵兵, 魏小红, 徐严, 2013. 麻花秦艽种子休眠机理及其破除方法 [J]. 生态学报, 33(15): 4631-4638.]

LU RQ, 2006. The geologic background and the tissue culture technique research of *Corydalis Saxicola* Bunting [D]. Guilin: Guangxi Normal University: 1-45. [陆瑞群, 2006. 岩黄连的地质背景及组织培养技术研究 [D]. 桂林: 广西师范大学: 1-45.]

NICOLE F, DAHLGREN JP, VIVAT A, et al., 2011. Interdependent effects of habitat quality and climate on population growth of an endangered plant [J]. J Ecol, 99(5): 1211-1218.

QIAN YH, 2019. Cultivation techniques for rare medicinal plant *Corydalis saxicola* [J]. Anhui For Sci Technol, 45(2): 28-30. [钱月华, 2019. 珍稀药用植物岩黄连的栽培技术 [J]. 安徽林业科技, 45(2): 28-30.]

SHENG MY, SHEN CZ, CHEN X, et al., 2011. Resources situation and conservation strategies of endangered wild plants in China [J]. Chin J Nat, 33(3): 149-154. [盛茂银, 沈初泽, 陈祥, 等, 2011. 中国濒危野生植物的资源现状与保护对策 [J]. 自然杂志, 33(3): 149-154.]

SHEN YH, WANG JH, KANG JH, et al., 2016. Study on seed germination characteristics of *Medicago sativa* L. under acid and alkali stress [J]. Seed, 35(9): 68-72. [申玉华, 王嘉慧, 亢俊桦, 等, 2016. 酸碱胁迫下紫花苜蓿种子萌发期的抗逆性研究 [J]. 种子, 35(9): 68-72.]

XIAO ZX, ZOU T, LU SG, et al., 2020. Soil microorganisms interacting with residue-derived allelochemicals effects on seed germination [J]. Saud J Biol Sci, 27(4): 1057-1065.

XIE GY, JIN SY, LI HT, et al., 2021. Chemical constituents and antioxidative, anti-inflammatory and anti-proliferative activities of wild and cultivated *Corydalis saxicola* [J]. Ind Crop Prod, 169(537): 113647.

YANG LW, LIU SR, LIN RC, 2020. The role of light in regulating seed dormancy and germination [J]. J Integr Plant Biol, 62(9): 1310-1326.

YU JJ, QIU ZX, LIU QY, et al., 2018. Research advance on *Corydalis saxicola* Bunting [J]. J Pharm Res, 137(6): 342-345. [余姣娇, 邱志霞, 刘秋燕, 等, 2018. 岩黄连的研究进展 [J]. 药学研究, 137(6): 342-345.]

(责任编辑 蒋巧媛)

公益广告

播种希望 静待曙光
新生万物 美好发芽



广西植物编辑部 宣

广西植物 被国际和国内重要数据库收录：

☆ 俄罗斯《文摘杂志》(AJ，VINITI，Abstract Journal)
☆ 美国《化学文摘》(CA，Chemical Abstracts)
☆ 英国《国际农业与生物科学研究中心（全文库）》(CABI)
☆ 英国《全球健康》(Global Health)
☆ 美国《剑桥科学文摘》(CSA：NS)
☆ 波兰《哥白尼索引精选数据库》（ICI Journals Master List)
☆ 日本《日本科学技术振兴机构数据库》(JST，Japan Science and Technology Agency)
☆ 美国《乌利希国际期刊指南》(Ulrich's，PD)
☆ 美国《史蒂芬斯全文数据库—艾博思科数据库》(EBSCOhost)
☆ 英国《邱园索引》(Index Kewensis)
☆ 美国《柯尔比科学文化信息中心》(CICSC)
☆ 中国《中文核心期刊要目总览》—中文核心期刊
☆ 中国科技论文统计与分析数据库(CSTPCD)—中国科技核心期刊
☆ 中国科学引文数据库(CSCD)、科学引文数据库（SCD)
☆ 中国生物学文献数据库(CBAD)、中国生物学文摘(CBA)
☆ 中国学术期刊文摘数据库(CSAD)、中国化学化工文摘(网络版)
☆ 中国期刊全文数据库(CJFD)
☆ 中国学术期刊综合评价数据库(CAJCED)
☆ 中国知识资源总库—中国科技期刊精品数据库(http://epub.cnki.net)
☆ 中国知网《中国学术期刊(网络版)》(CAJ-N)首批收录期刊(http://navi.cnki.net/knavi/JournalDetail?pcode=CJFD&pykm=GXZW)
☆ 中文科技期刊数据库（SWIC）(http://www.cqvip.com)
☆ 中国核心期刊（遴选）数据库(http://wanfangdata.com.cn)
☆ 中国生物医学文献服务系统(SinoMed) (http://www.sinomed.ac.cn)
☆ 中国台湾华艺中文电子期刊服务资料库—思博网(CEPS)(http://www.ceps.com.tw)
☆ 博看网(http://www.bookan.com.cn)、龙源期刊网(http://www.qikan.com.cn)
☆ 中国科学院科技论文预发布平台(ChinaXiv)(http://chinaxiv.org)
☆ 中国科学院科技期刊开放获取平台(CAS-OAJ)(http://www.oaj.cas.cn)
☆ 国家科技期刊开放平台（http://doaj.istic.ac.cn)

广西植物
月刊，1981年创刊
第43卷 第 3 期 2023年3月

GUIHAIA
Monthly，Started in 1981
Vol. 43 No. 3 Mar. 2023

主管单位：广西科学院
主办单位：广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所
广西植物学会
名誉主编：马克平
主　　编：李先琨
副 主 编：蒋巧媛(常务)　李　莉
编辑单位：《广西植物》编辑部
地　　址：桂林市雁山　邮编：541006
电话/传真：（0773）3550074
电子信箱：guihaia@gxib.cn
网　　址：http://www.guihaia-journal.com
出版单位：科学出版社
（北京东黄城根北街16号 邮编：100717）
印刷装订：桂林日报印刷厂
订 购 处：全国各地邮局
总 发 行：科学出版社
国内发行：中国邮政集团公司桂林市分公司
海外总发行：中国国际图书贸易集团有限公司
（北京399信箱）

Supervised by Guangxi Academy of Sciences
Sponsored by Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences
Guangxi Society of Botany
Honorary Editor-in-Chief: MA Keping
Editor-in-Chief: LI Xiankun
Associate Editors-in-Chief: JIANG Qiaoyuan(Managing)　LI Li
Edited by Editorial Office of *GUIHAIA*
Addr.: Yanshan, Guilin 541006, Guangxi, China
Tel. / Fax: 86-773-3550074
E-mail: guihaia@gxib.cn
http://www.guihaia-journal.com
Published by Science Press
(16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China)
Printed by Guilin Daily Printer (China)
Subscribed by All Local Post Offices in China
Distributed by Science Press
Domestically Distributed by Guilin Branch of China Post Group
Overseas Distributed by China International Book Trading Corporation
(P.O.Box 399, Beijing)

ISSN 1000-3142
CN 45-1134/Q
国内定价：45.00元
国内邮发代号：48-43
国外发行代号：MO-5054

版权所有©　国内外公开发行

（购买本刊请扫上方二维码）

ISSN 1000-3142
9 771000 314237 03