

喀斯特地区植被恢复过程中适生植物的生理生态学研究进展

何跃军^{1,2}, 钟章成^{2*}

(1. 贵州大学林学院, 贵阳 550025; 2. 三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆 400715)

摘要: 从喀斯特地区适生植物的生境适应性、光合生理、水分生理、养分生理、菌根生理以及遗传生理等方面综述了当前喀斯特地区植被恢复过程中开展的一些生理生态学研究成果, 提出今后喀斯特地区需要开展适生植物的钙适应机制、碳循环以及抗旱遗传机制等方面的研究, 为喀斯特地区植被恢复提供理论参考。

关键词: 喀斯特地区; 植被; 生理生态学

中图分类号: Q948.118 文献标识码: A 文章编号: 1005-3395(2010)05-0586-07
doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2010.05.019

Research Advances in Ecophysiology of Vegetation Restoration Process in Karst Areas

HE Yue-jun^{1,2}, ZHONG Zhang-cheng^{2*}

(1. Forestry College of Guizhou University, Guiyang 550025, China; 2. Key Laboratory of Eco-environments of Three Gorges Reservoir Region, Ministry of Education, Chongqing 400715, China)

Abstract: Karst area is a special terrain mainly consisting of limestone in south China. Water deficit with thin and soil is its typical characteristics. The problem of desertification is attracting more attentions in Karst area. Soil severely erodes, bedrock appears massively, and productivity decreases in limestone districts, which are all caused by human's unreasonable social economic activity. It is becoming urgent to carry out ecological restoration in limestone desertification region. As a degraded limestone ecosystem, some ecophysiological characteristics of restoration process are studied by the plant-ecophysiology-method in limestone region. It's important significance to quest the succession mechanism of population adapting growing in Karst area. The advances in habitat fitness, photosynthesis-physiology, water-physiology, nutrient-physiology, mycorrhizal physiology, genetic physiology of limestone plants were summarized. Furthermore, some prospects on calcium fitness, carbon circle and genetic mechanism under drought in limestone area were discussed.

Key words: Karst area; Vegetation; Ecophysiology

喀斯特地貌是一种具有特殊的物质、能量、结构和功能的生态系统^[1], 又叫喀斯特地貌或岩溶地貌。喀斯特生态系统生境的多样性反映了生境高度的异质性和复杂性, 导致喀斯特生境下物种组成以及生态类型的多样性和复杂性。喀斯特生境特

点主要表现为地表水亏缺而地下水丰富, 土壤干旱瘠薄富钙, 土被不连续等, 这种严酷的生境特征决定了喀斯特适生植物在生理上表现出喜钙、耐干旱瘠薄的生长发育特点^[2]。喀斯特适生植物形成特有的喀斯特植被, 大多为一些退化的次生林, 植被

收稿日期: 2009-10-23 接受日期: 2010-02-20
基金项目: 国家自然科学基金项目(30370279; 30670334); 贵州省林业厅科研项目(2008-05); 贵州省教育厅自然科学研究重点项目(2008005)资助
作者简介: 何跃军(1977~), 男, 副教授, 硕士, 贵州习水人, 主要从事植物生态学、喀斯特地区恢复生态学研究, email: hyj1358@163.com
* 通讯作者 Corresponding author, email: zzhong@swu.edu.cn

一旦遭到破坏难以恢复,但仍具有恢复潜力^[3]。喀斯特植被和环境之间相互作用和发展,加速了喀斯特植被的恢复演替,植被的自然恢复是由低级阶段向高级阶段顺序替代的过程^[4],恢复的实质是群落演替^[5]。喀斯特植被恢复的过程同时也是一个复杂的植物生理随环境(如光、热、水、气、土等)变化的适应过程,演替植物具有许多共同的生理特征,包括种子萌发、气体交换特点、生长、物质分配以及响应的适应性等方面^[6-8]。在喀斯特退化生态系统植被恢复中,通过对植物生境适应性的研究,可筛选出喀斯特适生植物进行育苗造林,同时探索植物对喀斯特的特殊适应机理,并从微观了解喀斯特植被恢复演替的机制;研究不同演替阶段植物种群遗传变异特征的适应性,可为宏观植被生态演替现象提供实验依据和理论依据;通过研究光合生理了解植被恢复过程中生产力变化特点;通过蒸腾作用了解喀斯特系统中蒸散水量平衡等。本文综述了喀斯特地区植被恢复过程中开展的生理生态学研究成果,为喀斯特地区植被恢复研究提供一定的理论参考。

1 群落演替的生理生态学研究

喀斯特系统是一种典型的退化生态系统,其恢复的实质是群落演替过程^[9-10]。这个过程中物种的生存、生长及消退的生理反应与群落结构和生态因子的关系正是植物群落演替的生理生态机理,包括种子萌发、气体交换特点、生长、物质分配以及响应的适应性等^[6-7]。喻理飞等^[11]把喀斯特自然恢复演替过程划分为6个阶段,即草本群落阶段、灌草群落阶段、灌木灌丛阶段、灌乔过渡阶段、乔林阶段、顶极常绿落叶阔叶混交林阶段;而也有划分为石漠化阶段、草丛阶段、藤刺灌丛阶段、乔灌林阶段、顶极群落阶段等5个阶段的^[12]。我们认为石漠化是喀斯特地区逆行演替,不应该作为喀斯特植物群落自然演替的阶段。

有人认为喀斯特地区因生境复杂,能适应同一演替阶段生境的物种是具有相同适应性的多物种构成^[13]。各物种间是如何发生关系的?各阶段的物种是如何替代的?按照喀斯特森林演替优势种的种间联结性和协变关系划分5个适应等级种组,如先锋种、次先锋种、过渡种、次顶级种和顶级种,喀斯特森林自然恢复过程是不同适应等级种组的替代过程^[11,13-14]。不同种组具有不同的水分平衡方

式和耐旱适应性,其中先锋种、次先锋种的耐旱性强于顶极种、次顶极种,以过渡种耐旱性最弱,同一种组内落叶树种耐旱适应性低于常绿树种。先锋种和次先锋种以吸水潜能高、耗水能力低和水分利用效率高,即高输入低输出高效率的水分平衡方式,适应生境干旱严酷、水分胁迫压力很大的演替初期阶段环境,其它种组树种难以生存。演替中后期阶段,受林内环境影响,水分胁迫压力减小,因对光照条件适应的差异,先锋种和次先锋种优势地位逐渐减弱,而以吸水潜能中等、耗水能力中等、水分利用效率中等,即中输入中输出中效率的水分平衡方式的次顶极种和顶极种占优势。种组间耐旱适应性差异是对群落生境中水分胁迫的总体反应,是趋同适应的结果^[15]。这些对了解喀斯特地区植物群落演替机理以及进行演替物种的筛选提供了重要的理论参考。

2 种群水平的生理生态学研究

生态系统结构与机能关系的植物生理生态学研究在退化生态系统的植被恢复中起到重要作用^[5]。喀斯特植被恢复过程中生态系统结构和功能从简单到复杂、从低级向高级演变,演变的过程是种群的替代过程,群体水平上的生理生态研究有助于构建具有生物多样性、高功能、抗逆性强、稳定的森林生态系统类型,其主要手段是选择合适的建群植物种类。目前喀斯特退化生态系统植被恢复过程中适生种群生理生态学研究主要有以下几个方面。

2.1 植物适应性

喀斯特地区总的生境特征是土被不连续,土层瘠薄,富钙缺水,生境异质性大。喀斯特地区适生种群对其生境有高度适应性,并反映在形态特征上。陈蓉蓉报道喀斯特生境中pH为5~6最适合苔藓植物的生长,受 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 Al^{3+} 、 Mn^{2+} 及光照、湿度、温度等多种因素的影响和制约^[16]。陈成斌的研究表明木豆(*Cajanus cajan*)对喀斯特地区适应性强,生长快^[17]。容丽对贵州花江喀斯特干热河谷先锋植物叶片的生态适应性研究表明,喀斯特生境中叶表皮细胞旱化,叶肉分化明显^[18]。喻理飞研究了喀斯特森林不同种组植物的耐旱适应性^[15],傅松玲^[19]研究了喀斯特次生演替植物的生理特性,结果表明,榆科(*Ulmaceae*)树种对高钙、干旱的喀斯特生境有较好的适应性,如水分利用效率较高,叶片

水势值偏低,体内 Ca、Mg、Cu、Zn 含量较高,叶肉栅栏组织与海绵组织分化明显,气孔密度较小,具角质层。李颖^[20]的研究表明,南天竹(*Nandina domestica*)对喀斯特土壤具有高度适应性,其叶片中叶绿素、类胡萝卜素、叶片的 N、可溶性糖和蛋白质含量均显著高于紫色土和黄壤。碳酸酐酶是植物体细胞内外碳素转移和利用的一个重要调节酶,是碳酸岩溶解的生物催化剂,曾宪东的研究表明岩溶地区黄荆(*Vitex negundo*)叶片的碳酸酐酶比较适应岩溶土壤水体的离子环境,从而保持酶活性的相对稳定^[21]。张祝平^[22]从喀斯特地区造林适应性;李衍雄^[23]、植石群^[24]等从气候适应性,罗在柒^[25]、金静等^[26]认为,植物生长的过程也是对生境适应和改变的过程,生境适应性的生理生态研究,对探索喀斯特特殊地貌植被生存的内在机制有重要作用,如高钙抗旱生境的适应正是喀斯特适生植物的重要生态学特性。

2.2 光合生理生态学

谢宗强^[27]、朱守谦等^[3]报道影响森林植物对喀斯特退化生境定居和改造的主要障碍因子是水分和光照。喀斯特地区植被恢复的过程也是小生境不断变化的过程,演替初期植被覆盖率低,光照强度大,主要是一些喜光的阳性先锋植物,如鬼针草(*Bidens pilosa*)、白酒草(*Conyza japonica*)等,随着演替进行,光环境改变,光照强度降低,喀斯特上层植被主要为阳性植物,中下层主要为耐阴性植物,这些植物的生理表现各异。刘锦春等的研究表明,十大功劳(*Mahonia fortunei*)的光合光响应特性能够较好地适应喀斯特地区的强光环境,采取低光合低蒸腾高水分利用效率的对策来适应喀斯特地区的干旱生境^[28-29],而木豆在喀斯特地区则表现出高光合高蒸腾和低水分利用效率的特征^[30]。光照强度对喀斯特植物生物量分配有重要影响,强光下苗木将生物量相对多地分配到地下根系,弱光下则相对多地分配到地上部分^[31]。因喀斯特地区岩石裸露率高,对光照反射较大,植物叶片近、远轴面必须在这种特殊生境中形成完整的适应机制。

2.3 水分生理生态学

干旱瘠薄的土壤生境决定了水分是喀斯特地区植被恢复的限制性因子,对喀斯特地区水分生理的研究主要集中在水分胁迫的研究上。在人工模拟水分胁迫下,16 种喀斯特森林常见树种幼苗发

生了生理反应过程,结果表明,随着水分胁迫加剧,幼苗叶绿素含量均下降;质膜相对透性上升;POD 活性呈先上升后下降的趋势;可溶性糖含量上升;硝酸还原酶活性下降;游离脯氨酸含量增加^[32]。喀斯特地区常绿树种幼苗耗水量为春季>夏季>秋季>冬季,落叶树种幼苗耗水量为夏季>春季>秋季>冬季,喀斯特土壤不同水分胁迫水平下,不同树种幼苗耗水量也有差异^[33]。金静^[26]研究了水分对喀斯特地区木豆表型可塑性的影响,结果表明随土壤含水量的增加,分配到木豆根和枝的生物量增加,分配到叶的生物量减少,土壤含水量达到 12.4% 时,情况则相反,说明木豆幼苗的适宜水分生态位是较干旱的土壤环境,木豆幼苗通过器官生物量分配和形态结构调整来适应干旱胁迫。水分胁迫下喀斯特常见树种的蒸腾速率、气孔导度、净光合速率和暗呼吸速率均下降,而水分利用效率则上升^[34],木豆随着水分供应减少,其始花期延迟,花期长度缩短,开花高峰期的持续时间则变长^[35]。榆科树种是贵州喀斯特森林群落的重要组成树种,具有耐旱、喜钙特性,适应能力强,随土壤水分胁迫程度加剧,榆科植株水势降低,质膜透性增大,膜伤害程度增加,渗透调节物质脯氨酸含量增加,膜脂过氧化产物 MDA 含量呈上升→下降→上升的变化^[36-37],反映了其幼苗膜系统从适应到破坏的过程,与保护酶系统的作用有关。另外还对水青冈(*Fagus longipetiolata*)、金银花(*Lonicera japonica*)、任豆(*Zenia insignis*)和狗骨木(*Ephedra sinica*)等^[38-39]进行了研究。朱守谦把喀斯特地区森林树种对水分胁迫的适应和反应的策略可归纳为:岩石裂隙中常有较稳定的水分养分供应源(虽然其量不大但持续),这种选择压力使多数喀斯特树种具有发达、穿透能力较强的根系^[40]。何纪星认为喀斯特地区有利的温度使树种具有常绿的特征,而不同程度的水分胁迫又使得一些落叶树种得以发展,从而形成常绿落叶阔叶混交林的属性^[41]。但不可否认落叶树种的存在与季风也有一定关系,地处亚热带湿润区有利于常绿阔叶树种生存,但喀斯特地区裂缝漏水形成的干旱使落叶树种得以存在,是适应对策的产物,这是亚热带喀斯特地区常绿阔叶落叶树种混交林存在的本质。

2.4 养分生理生态学

植物生理生态学关注的焦点是植物养分资源与环境胁迫的相互作用。何跃军的研究表明,水分

和养分是喀斯特系统植被恢复的关键生态因子^[42]。周运超^[43]将喀斯特地貌上30种植物分成嗜钙型植物,喜钙型植物,随遇型植物和厌钙型植物4种生态型,并认为喀斯特地区生态恢复树种的选择应以 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 含量高的树种为前提。诸葛菜(*Orychophras* *gmus*)是喀斯特地区的一种适生植物,低钠、高钾钙镁是其在喀斯特地区适生性的重要机制^[44-45]。喀斯特植物缺Zn是一个普遍问题^[46],而榆科植物体内的Zn含量则高于一般植物,说明其根系分泌物对土壤中难溶性的Zn具有活化作用^[19],这种在养分生理上对喀斯特地区高度适应的特性,使得榆科植物在喀斯特地区能广泛分布。

2.5 菌根植物生理生态学

喀斯特地区因岩石渗水性大,容易造成养分的流失,菌根具有扩大养分吸收的作用。对喀斯特地区适生植物菌根真菌资源的调查^[47-48],表明许多植物如鬼针草、构树(*Broussonetia papyrifera*)等有AM真菌的存在^[49-50]。金沙江干热河谷地带的构树被丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)侵染,每100 g根际土壤中有AMF孢子2220个^[51]。对喀斯特生境下构树丛枝菌根的形成及其生态学意义尚缺乏充分的认识和研究。近年来,应用菌根促进植物生长^[52-56]、AMF对改变植物根际环境的研究报道不少^[57-60],菌根是否是喀斯特系统中植被演替恢复过程中的一种重要对策成为探索喀斯特生态系统植被恢复的重要问题。用喀斯特地区的适生植物构树、鬼针草进行AMF接种实验,结果表明,接种AM真菌能显著提高植株对养分N、P的吸收,净光合速率显著增强,而光合耗水量显著降低,同时接种植物物质代谢也显著增强^[61-63]。植物能适应特殊的喀斯特生境,除了本身的生物学特性外,还与根系环境有重要关系,菌根是研究土壤环境和植物特性的关系纽带,探索植物的内在适应机理以及对喀斯特地区菌根化育苗造林有重要的理论和实践意义。

2.6 遗传生理生态学

喀斯特地区植物对生境的高度适应性是植物长期遗传进化适应的结果。蜈蚣蕨(*Pteris vittata*)在不同喀斯特小生境下大量生长,与其遗传生理适应性有较大关系。周厚高等^[64]的研究表明,广西喀斯特地区的蜈蚣蕨居群遗传多样性程度较高,每个位点的等位基因数1.67,多态位点百分率达57.78%,

平均期望杂合度为0.249,蜈蚣蕨居群的遗传组成在居群间的差异并不与空间距离成正比。彭忠华用RAPD标记和SSR标记研究了喀斯特高海拔地区玉米(*Zea mays*)自交系的遗传多样性,23个多态性好的引物共扩增出152条多态带,多态性位点百分率为86.1%,UPGMA聚类分析将我国喀斯特高海拔山区玉米自交系划分为6个类群,认为特殊的地理环境和自然条件是玉米遗传类群多样化的主要原因^[65-66]。对喀斯特地区适生种群遗传多样性的研究是今后探索的方向。

3 展望

植物生理生态学的发展,人工控制环境条件的改善,为研究喀斯特退化生态系统植被恢复的机理和解释植被恢复的宏观生态学问题提供有效的实验证据。目前喀斯特地区以中观水平的群落生态学研究较多,而种群生态学尤其是种群生理生态学研究还很薄弱。喀斯特植被演替是一个复杂的生态过程,探索演替发生的机理来开展生理生态学研究具有重要意义。今后喀斯特地区的植物生理生态学研究应从以下几方面开展:(1)喀斯特地区的一个典型特征是土壤富钙,该地区植物种群能够在高钙环境中较好生长,有其特殊的进化适应机制,研究喀斯特地区适生种群对钙的适应性,将进一步了解喀斯特植被恢复机制有重要作用;(2)喀斯特地区土壤的主要成分为碳酸钙,因此喀斯特地区是大气重要的碳库,植被-土壤-岩石系统的碳循环将是该区域生理生态重要的研究方向,对探索大气 CO_2 浓度升高导致的全球气候变暖具有重要意义;(3)喀斯特地区植物能够在土壤干旱瘠薄的环境下生长,与植物遗传和基因水平上的进化机制有关,研究喀斯特干旱生境中适生植物遗传变异特征,进一步从分子水平上研究并提取抗旱适应基因,通过转基因方式培育抗逆植物对探索喀斯特生态系统植被发育演变的干旱遗传适应机制具有重要的理论和实践意义。

参考文献

- [1] Zheng Y C(郑永春), Wang S J(王世杰). Geological cause of calcareous soil erosion and land rocky desertification in Karst area, Guizhou Province [J]. Resour Environ Yangtze Basin(长江流域资源与环境), 2002, 11(5): 461-465.(in Chinese)
- [2] Huang W L(黄威廉), Chu Y L(屠玉麟). Guizhou Vegetation [M]. Guiyang: Guizhou People's Press, 1988: 1-20.(in Chinese)
- [3] 朱守谦. 茂兰喀斯特森林小生境特征研究 [M]// 朱守谦. 喀斯特

- 森林生态学研究(Ⅲ). 贵阳: 贵州科技出版社, 2003: 38–48.
- [4] Yu L F(喻理飞), Zhu S Q(朱守谦), Zhu X K(祝小科), et al. A study on evaluation of restoration and remedy technology of degraded karst forest [J]. Guizhou Sci(贵州科学), 2002, 20(1): 7–13.(in Chinese)
- [5] Zhao P(赵平). Advances in plant ecophysiological studies on revegetation of degraded ecosystems [J]. Chin J Appl Ecol(应用生态学报), 2003, 14(11): 2031–2036.(in Chinese)
- [6] Bazzaz F A. Regeneration of tropical forests: Physiological response of pioneer and secondary species [M]// Gomez P A, Whitmor T C, Hadley M. Rain Forest Regeneration and Management. Parkridge, NJ: Parthenon Publishing Group, 1991: 91–118.
- [7] Huston M, Smith T. Plant succession: Life history and competition [J]. Amer Nat, 1987, 130: 168–198.
- [8] Zhao P(赵平), Peng S L(彭少麟). Species and species diversity in relation with restoration and persistence of degraded ecosystem functions [J]. Chin J Appl Ecol(应用生态学报), 2001, 12(1): 132–136.(in Chinese)
- [9] 彭少麟. 南亚热带森林群落动态学 [M]. 北京: 科学出版社, 1996: 12–55.
- [10] 王伯荪. 植物群落学 [M]. 北京: 高等教育出版社, 1987: 34–143.
- [11] Yu L F(喻理飞), Zhu S Q(朱守谦), Wei L M(魏鲁明), et al. Study on the natural restoration process of degraded karst communities — Successional sere [J]. J Mount Agri Biol(山地农业生物学报), 1998, 17(2): 71–77.(in Chinese)
- [12] Si B(司彬), He B H(何丙辉), Yao X H(姚小华), et al. Analysis of causes of rocky desertification in karst areas and discussion on approaches to restoring vegetation [J]. Acta Agri Univ Jiangxi(江西农业大学学报), 2006, 28(3): 392–396.(in Chinese)
- [13] Yu L F(喻理飞), Zhu S Q(朱守谦), Ye J Z(叶镜中), et al. A study on evaluation of natural restoration for degraded karst forest [J]. Sci Silv Sin(林业科学), 2000, 36(6): 12–19.(in Chinese)
- [14] 喻理飞. 退化喀斯特森林适应等级种组划分研究 [M]// 朱守谦. 喀斯特森林生态研究(Ⅲ). 贵阳: 贵州科技出版社, 2003: 189–196.
- [15] Yu L F(喻理飞), Zhu S Q(朱守谦), Ye J Z(叶镜中), et al. Preliminary study on the adaptability of tolerate-drought for different species group in karst forest [J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci) (南京林业大学学报: 自然科学版), 2002, 16(1): 19–22.(in Chinese)
- [16] 陈蓉蓉, 刘宁, 杨松. pH 值对黔灵山喀斯特生境中几种苔藓植物生长的影响 [J]. 贵州环保科技, 1998(1): 22–24.
- [17] Chen C B(陈成斌), Chen J Q(陈家裘), Liang S C(俩世春), et al. An adaptive test of *Pigeonpea* on karst area in Guangxi [J]. Subtrop Bot Sci(亚热带植物科学), 2000, 29(4): 24–28.(in Chinese)
- [18] Rong L(容丽), Wang S J(王世杰), Liu N(刘宁), et al. Leaf anatomical characters and its ecological adaptation of the pioneer species in the karst mountain area with a special reference to the Huajiang Canyon of Guizhou [J]. J Mount Sci(山地学报), 2005, 23(1): 35–42.(in Chinese)
- [19] Fu S L(傅松玲), Huang B L(黄宝龙). Analysis on succession trend and physiological characters of secondary forest tree species in limestone mountain of eastern Anhui Province [J]. Sci Silv Sin(林业科学), 2002, 38(1): 50–55.(in Chinese)
- [20] Li Y(李颖), Zhong Z C(钟章成), He Y J(何跃军), et al. Research on differences of heavenly bamboo growing in three types of soil [J]. Guihaia(广西植物), 2006, 26(2): 137–141.(in Chinese)
- [21] Zeng X D(曾宪东), Yu L J(余龙江), Li W(李为), et al. Stability of carbonic anhydrase in leaves of *Vitex negundo* in karst areas of southwest China [J]. Chin Bull Bot(植物学通报), 2005, 22(2): 169–175.(in Chinese)
- [22] Zhang Z P(张祝平), He D Q(何道泉), Ao H X(敖惠修), et al. The characteristic of physiological ecology of the main tree species used for afforestation at limestone regions in north Guangdong [J]. Acta Phytoecol Sin(植物生态学报), 1993, 17(2): 133–142.(in Chinese)
- [23] 李衍雄, 植石群, 陈新光. 粤北石灰岩地区黄烟气候生态适应性分析 [J]. 广东气象, 1996(3): 21–23.
- [24] 植石群, 李衍雄, 陈新光. 粤北喀斯特反季节蔬菜气候生态适应性分析 [J]. 广东气象, 1996(1): 24–27.
- [25] Luo Z Q(罗在柒), Yi Y(乙引). Study on the physiological adaptability of *Taxiphyllum taxiramenum* (Titt.) Fleisch under water stress [J]. Guizhou For Sci Techn(贵州林业科技), 2006, 34(3): 29–32.(in Chinese)
- [26] Jing J(金静), Zhong Z C(钟章成), Liu J C(刘锦春), et al. Response of the phenotypic plasticity of *Cajanus cajan* seedlings to relative soil water content in limestone areas [J]. J SW China Agri Univ (Nat Sci)(西南农业大学学报: 自然科学版), 2005, 27(1): 89–92.(in Chinese)
- [27] Xie Z Q(谢宗强), Jiang M X(江明喜). The characteristics and utilization of shrub vegetation in the limestone area of Sanxia region [J]. Chin Bull Bot(植物学通报), 1995(82): 85–89.(in Chinese)
- [28] Liu J C(刘锦春), Zhong Z C(钟章成), He Y J(何跃军), et al. Studies about the photosynthetic response of the shrub *Mahonia fortunei* in the limestone area of Chongqing [J]. J SW China Norm Univ (Nat Sci) (西南师范大学学报: 自然科学版), 2005, 30(2): 316–320.(in Chinese)
- [29] Liu J C(刘锦春), Zhong Z C(钟章成), He Y J(何跃军), et al. Study on the photosynthetic dynamic and the response to CO₂ of *Mahonia fortunei* in the limestone zone in Chongqing [J]. J Wuhan Bot Res(武汉植物学研究), 2006, 24(2): 140–143.(in Chinese)
- [30] Liu J C(刘锦春), Zhong Z C(钟章成), He Y J(何跃军). Leaf gas exchange characteristics of *Cajanus cajan* and *Mahonia fortunei* in the limestone area in Chongqing, China [J]. Acta Ecol Sin(生态学报), 2006, 26(9): 2964–2970.(in Chinese)
- [31] Wei X L(韦小丽). Ecological adaption of *Cinnamomum camphora* and *Cinnamomum bodinieri* seedlings in different light environment [J]. J Mount Agri Biol(山地农业生物学报), 2003, 22(3): 208–213.(in Chinese)
- [32] Liu W L(刘伟玲), Xie S X(谢双喜), Yu L F(喻理飞). Physiological response of several karst common tree species

- seedlings to water stress [J]. Guizhou Sci(贵州科学), 2003, 21(3): 51–55.(in Chinese)
- [33] Liu Y H(刘延惠), Zhang X S(张晓珊), Hu Q(胡冀). Water consumption of the seedlings of main adaptive tree species in karst upland in different seasons and different drought stress levels [J]. Guizhou For Sci Techn(贵州林业科技), 2006, 34(3): 10–15.(in Chinese)
- [34] Liu W L(刘伟玲). Study on drought resistibility and evaluation of forest tree species in karst area [D]. Guiyang: Guizhou University, 2003: 13–18.(in Chinese)
- [35] Jin J(金静). Effect of water treatment to growth and reproduction of *Cajanus cajan* (L.) Millspaugh in the limestone zone [D]. Chongqing: Southwest Normal University, 2005: 16–35.(in Chinese)
- [36] Wei X L(韦小丽), Xu X Z(徐锡增), Zhu S Q(朱守谦). Variation of physiological and biochemical indexes in seedlings of three Ulmaceae species under water stress [J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci)(南京林业大学学报: 自然科学版), 2005, 29(2): 47–50.(in Chinese)
- [37] Wei X L(韦小丽), Zhu S Q(朱守谦), Xu X Z(徐锡增). The change regularity of water parameters in four Ulmaceae tree species with season and age [J]. J Mount Agri Biol(山地农业生物学报), 2005, 24(1): 17–21.(in Chinese)
- [38] Deng Y(邓艳), Jiang Z C(蒋忠诚), Luo W Q(罗为群), et al. Study on water physiology of *Cyclobalanopsis glauca* on different karst drought stress [J]. Res Agri Modern(农业现代化研究), 2006, 27(3): 238–240.(in Chinese)
- [39] Huang Y Q(黄玉清), Wang X Y(王晓英), Liu S H(陆树华), et al. Studies of photosynthesis, transpiration and water use efficiency of some dominant species in rocky desert area, Guangxi, China [J]. Guihaia(广西植物), 2006, 26(2): 171–177.(in Chinese)
- [40] 朱守谦. 茂兰喀斯特森林初析 [C]// 茂兰喀斯特森林科学考察集. 贵阳: 贵州人民出版社, 1987: 210–223.
- [41] 何纪星, 朱守谦, 祝小科. 喀斯特森林树种水分生态初步研究 [M]// 朱守谦. 喀斯特森林生态研究 (I). 贵阳: 贵州人民出版社, 1996: 63–73.
- [42] He Y J(何跃军), Zhong Z C(钟章成), Liu J M(刘济明), et al. Soil enzyme activities of limestone degraded ecosystem at its different restoration phases [J]. Chin J Appl Ecol(应用生态学报), 2005, 16(6): 1077–1081.(in Chinese)
- [43] Zhou Y C(周运超). A study on the part plants main nutrient elements content of Guizhou karst region [J]. J Mount Agri Biol(山地农业生物学报), 1997, 16(1): 11–16.(in Chinese)
- [44] 吴铅友, 蒋九余, 帅世文, 等. 喀斯特适生模式植物—诸葛菜的研究和开发 [M]// 彭汝明. 地质地球化学研究. 贵阳: 贵州人民出版社, 1996: 118–122.
- [45] Wu Q Y(吴铅友), Jiang J Y(蒋九余), Shuai S W(帅世文), et al. Approach to mechanism of inorganic nutrition about karst adaptability of *Orychophragmus violaceus* [J]. Chin J Oil Crop Sci(中国油料), 1997, 19(1): 47–49.(in Chinese)
- [46] Yousself R A, Chino M. Root-induced changes in the rhizosphere of plants: II. Distribution of heavy metals across the rhizosphere in soils [J]. Soil Sci Plant Nutri, 1989, 35(4): 609–621.
- [47] Zuo F L(邹方伦), Long H W(龙汉武), Pan G C(潘高潮), et al. Distributive features of mycorrhizal fungi and their use in Guizhou, China [J]. Guizhou Sci(贵州科学), 2006, 24(2): 68–70.(in Chinese)
- [48] Li T, Zhao Z W. Arbuscular mycorrhizas in a hot and arid ecosystem in southwest China [J]. Appl Soil Ecol, 2005, 29: 135–141.
- [49] Li J P(李建平), Li T(李涛), Zhao Z W(赵之伟). Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in the hot-dry valley of Jinsha River [J]. Mycosystema(菌物系统), 2003, 22(4): 604–612.(in Chinese)
- [50] Lei Z P(雷增普), Wang C W(王昌温), Wu B Y(吴炳云). The application of biological preparation on afforestation by *Ptarmicaefonnis* and *Porientalis* [J]. J Beijing For Univ(北京林业大学学报), 1991, 13(suppl. 1): 79–87.(in Chinese)
- [51] Li T, Li J P, Zhao Z W. Arbuscular mycorrhizas in a valley-type savanna in southwest China [J]. Mycorrhiza, 2004, 14: 323–327.
- [52] David P J, Michelle S S. Inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi enhances growth of *Lüchi chinensis* Sonn. trees after propagation by air-layering [J]. Plant Soil, 2001, 233: 85–94.
- [53] Gehring C A. Growth responses to arbuscular mycorrhizae by rain forest seedlings vary with light intensity and tree species [J]. Plant Ecol, 2003, 167(1): 127–139.
- [54] Yan X F(阎秀峰), Wang Q(王琴). Effects of ectomycorrhizal inoculation on the seedling growth of *Quercus liaotungensis* [J]. Chin J Plant Ecol(植物生态学报), 2002, 26(6): 701–707.(in Chinese)
- [55] Yan X F(阎秀峰), Wang Q(王琴). Effects of Co-inoculation with two ectomycorrhizal fungi on *Quercus liaotungensis* seedlings [J]. Chin J Plant Ecol(植物生态学报), 2004, 28(1): 17–23.(in Chinese)
- [56] He X Y(何兴元), Wu Q F(吴清凤), Zhou Y Z(周玉芝). Study on the joint symbiotic association of *Robinia pseudoacacia* and the microbion [J]. Sci Silv Sin(林业科学), 2002, 38(4): 78–83.(in Chinese)
- [57] Huang Y(黄艺), Chen Y J(陈有键). Effect of rhizospheric environment of VA-mycorrhizal plants on forms of Cu, Zn, Pb and Cd in polluted soil [J]. Chin J Appl Ecol(应用生态学报), 2000, 11(3): 431–434.(in Chinese)
- [58] Feng G(冯固), Bai D S(白灯莎), Yang M Q(杨茂秋). Effects of salinity on VA mycorrhiza formation and of inoculation with VAM fungi on saline-tolerance of plants [J]. Chin J Appl Ecol(应用生态学报), 1999, 10(1): 79–82.(in Chinese)
- [59] Feng G(冯固), Yang M Q(杨茂秋), Bai D S(白灯莎). Influence of VA mycorrhizal fungi on availability of different phosphates in calcareous soil [J]. Plant Nutr Fertil Sci(植物营养与肥料学报), 1997, 3(1): 43–48.(in Chinese)
- [60] 弓明钦, 陈应龙, 仲崇录. 菌根研究及应用 [M]. 北京: 中国林业出版社, 1997: 121–135.
- [61] He Y J(何跃军), Zhong Z C(钟章成), Liu J M(刘济明), et al. Growth response of *Broussonetia papyrifera* seedlings to VA mycorrhizal fungi inoculation [J]. Chin J Appl Ecol(应用生态学

报), 2007(10): 2209–2213.(in Chinese)

[62] He Y J(何跃军), Zhong Z C(钟章成), Liu J M(刘济明), et al. The effects of VA mycorrhizal fungus inoculation on material metabolisms of *Broussonetia papyrifera* seedlings [J]. Acta Ecol Sin(生态学报), 2007, 27(12): 5455–5462.(in Chinese)

[63] He Y J(何跃军), Zhong Z C(钟章成), Liu J M(刘济明), et al. Response of N and P absorption on *Broussonetia papyrifera* seedlings to inoculate Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus [J]. Acta Ecol Sin(生态学报), 2007, 27(11): 4840–4847.(in Chinese)

[64] Zhou H G(周厚高), Xie Y L(谢义林), Li H(黎桦), et al. Analysis of genetic diversity on *Pteris vittata* L. populations from Guangxi limestone area [J]. Guihaia(广西植物), 2002, 22(1): 67–70.(in Chinese)

[65] Peng Z H(彭忠华), Zhang M S(张明生), Gao X(高翔), et al. Study on genetic diversity of kaster high elevation mountain area location maize inbred lines by RAPD markers [J]. Seed(种子), 2005, 24(2): 20–23. (in Chinese)

[66] Peng Z H(彭忠华), Zhao Z(赵致), Zhang M S(张明生), et al. Study of genetic diversity based on SSR markers among maize inbred lines and adapted to karst high elevation mountainous areas in southwestern China [J]. J SW Univ (Nat Sci)(西南农业大学学报: 自然科学版), 2006, 28(1): 17–21.(in Chinese)