



喀斯特森林木本植物叶片功能性状对土壤特性的响应

熊玲, 龙翠玲, 梁盛, 吴陶红, 刘奇, 廖全兰, 薛飞

引用本文:

熊玲, 龙翠玲, 梁盛, 吴陶红, 刘奇, 廖全兰, 薛飞. 喀斯特森林木本植物叶片功能性状对土壤特性的响应[J]. 热带亚热带植物学报, 2024, 32(3): 310–318.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4765>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

黔中喀斯特9种木质藤本叶功能性状研究

Studies on Leaf Functional Traits of Nine Woody Lianas in the Karst Area of Central Guizhou Province

热带亚热带植物学报. 2021, 29(5): 455–464 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4328>

井冈山鹿角杜鹃群落灌木层植物叶功能性状对海拔梯度的响应

Response of Leaf Functional Traits of Shrubs to Altitude in *Rhododendron latoucheae* Communities in Mt. Jinggangshan, Jiangxi, China

热带亚热带植物学报. 2019, 27(2): 129–138 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3930>

寄主植物的功能性状对桑寄生寄主专一性的影响初探

Preliminary Studies on Effects of Host Functional Traits on Host Specificity of Mistletoe Species

热带亚热带植物学报. 2019, 27(2): 187–195 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3936>

基于植物功能性状的生态学研究进展:从个体水平到全球尺度

Plant Functional Traits: From Individual Plant to Global Scale

热带亚热带植物学报. 2019, 27(5): 523–533 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4108>

不同原生境的6种棕榈科植物叶片水力性状的对比研究

Comparative Studies on Leaf Hydraulic Traits of Six Palm (Arecaceae) Species Originally Distributed in Different Habitats

热带亚热带植物学报. 2020, 28(5): 472–478 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4199>

向下翻页, 浏览PDF全文

喀斯特森林木本植物叶片功能性状对土壤特性的响应

熊玲^{1,2}, 龙翠玲^{1*}, 梁盛², 吴陶红¹, 刘奇¹, 廖全兰¹, 薛飞¹

(1. 贵州师范大学地理与环境科学学院, 贵阳 550025; 2. 贵州习水国家级自然保护区管理局, 贵州 习水 564600)

摘要: 为明确喀斯特森林植物叶片功能性状对土壤特性的响应, 采用样地与样线相结合的方法调查茂兰喀斯特森林的木本植物群落, 计算不同地形木本植物叶片加权平均性状值, 运用单因素方差分析和冗余分析不同地形植物叶片功能性状的差异及其与土壤特性的关系。结果表明, 在生长型(常绿、落叶)和群落水平上, 植物叶片功能性状在不同地形间存在显著差异 ($P<0.05$), 其中叶面积最为敏感, 对生境的响应明显, 常绿植物的叶厚度大于落叶植物, 比叶面积则相反, 而叶绿素含量差异不显著 ($P>0.05$)。不同地形间土壤特性差异显著 ($P<0.05$), 漏斗地形土壤的田间持水量、毛管孔隙度、全氮含量、全磷含量及有机质含量较高, 土壤肥力最佳, 槽谷和阴坡次之, 而阳坡地段土壤相对贫瘠。不同地形植物叶片功能性状与土壤特性间具有相关性, 但不同地形土壤特性对叶片功能性状变异的解释率不同, 影响植物叶片功能性状的主要土壤特性为有机质含量、全氮含量、全磷含量、田间持水量和土壤容重。茂兰喀斯特森林不同地形植物叶片功能性状和土壤特性的差异较大, 随着土壤特性的改变, 叶片功能性状的响应特征不同, 这有利于林区物种共存及生物多样性维持。

关键词: 喀斯特森林; 地形; 土壤特性; 叶片功能性状; 冗余分析

doi: 10.11926/jtsb.4765

Response of Leaf Functional Traits of Woody Plants to Soil Characteristics in Karst Forests

XIONG Ling^{1,2}, LONG Cuiling^{1*}, LIANG Sheng², WU Taohong¹, LIU Qi¹, LIAO Quanlan¹, XUE Fei¹

(1. College of Geography and Environmental Sciences, Guizhou Normal University, Guiyang 550025, China; 2. Administration Bureau of Guizhou Xishui National Nature Reserve, Xishui 564600, Guizhou, China)

Abstract: In order to understand the response of plant leaf functional traits to soil characteristics in karst forest, the woody plant communities in Maolan National Reserve were investigated by using the methods of sample plot and transversal, the weighted average leaf traits of woody plants in different terrain were calculated, and the relationship between leaf functional traits and soil characteristics analyzed by One-Way ANOVA and redundancy. The results showed that there were significant differences in plant leaf functional traits between different terrains at the growth type (evergreen/deciduous) and community level ($P<0.05$), among which the leaf area was the most sensitive, its response to habitat was obvious. However, leaf thickness of evergreen plants was greater than that of deciduous plants, while specific leaf area was the opposite, and the difference in chlorophyll content is not significant ($P>0.05$). There were significant difference in soil characteristics among different terrains ($P<0.05$). The field water capacity, capillary porosity, contents of total nitrogen, total phosphorus and organic matter of soil on funnel terrain were higher, and the soil fertility was the best, followed by valley and shady slope, while the soil

收稿日期: 2022-12-08 接受日期: 2023-03-19

基金项目: 贵州省科技计划项目([2020]1Z036); 黔科合平台人才项目([2020]6010)资助

This work was supported by the Project for Science and Technology Planning in Guizhou (Grant No. [2020]1Z036), and the Program for Talent-platform in Guizhou (Grant No. [2020]6010).

作者简介: 熊玲(1994年生), 女, 硕士, 工程师, 主要从事环境生态与森林保护研究。E-mail: 1403502517@qq.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: longcuiling898@163.com

on sunny slope was relatively barren. There was a correlation between leaf functional traits and soil characteristics in different terrain, but the interpretation rate of leaf functional traits variation was different in different terrain soil characteristics. The main soil characteristics affecting leaf functional traits were organic matter content, total nitrogen content, total phosphorus content, field water capacity and soil bulk density. Therefore, leaf functional traits and soil characteristics differ greatly in different terrain of Maolan karst forest. With the change of soil characteristics, leaf functional traits have different response characteristics, which is conducive to species coexistence and biodiversity maintenance in forest area.

Key words: Karst forest; Terrain; Soil characteristic; Leaf functional trait; Redundancy analysis

性状-环境关系在生态学研究开启了新的视角,对物种适应性研究及生态环境保护都是一条有效的途径,近年来已在植被研究中显得尤为明显^[1]。植物功能性状会随着环境的变化呈现出对应的形态结构和生理特征,这是植物适应环境的一种表现形式^[2]。叶片功能性状作为植物功能性状的重要组成部分,其中叶片与环境的接触面积最大,对环境变化最为敏感^[3],是植物、土壤、大气进行物质交换的重要载体^[4],叶片还能很好地表征养分循环和生产力强度^[5],是维持陆地生态系统功能的最基本要素^[6]。因此,探讨植物叶片功能性状对环境响应机制和适应策略已成为热点课题^[7-8]。我国南方地处热带亚热带地区,森林生态系统主要由常绿和落叶木本植物组成,是研究不同生长型木本植物叶片功能性状的最佳对象^[9],而土壤对植物叶片功能性状的影响显著,综合土壤特性和地形因子对植物叶片功能性状的影响,更有利于揭示植物对环境的适应策略^[10]。已有研究表明,土壤养分对植物叶片性状起着关键性作用,可引发多个独立功能性状的协调反应^[11];土壤肥力对叶厚度、叶干物质含量具有抑制效应,而对比叶面积具有促进作用,当土壤养分质量较差时,比叶面积与土壤全氮含量呈负相关^[12-13]; Becknell 等^[14]研究表明,比叶面积等性状变异的解释率有 33%~60%由土壤特性所致;张慧文等^[15]报道天山云杉(*Picea schrenkiana* var. *tianschanica*)叶片功能性状沿海拔梯度变化的主要驱动因子为土壤含水量和土壤氮含量;胡耀升等^[16]研究表明比叶面积主要受土壤全氮含量的影响;而在岩溶生境下,土壤含水量是影响比叶面积的关键因子^[17]。可见,在不同的研究中起决定作用的因素并没有一致的认识,土壤与植物叶片功能性状的关系十分复杂,尤其在地形组合多样的喀斯特森林中,因此,加强喀斯特森林植物叶片功能性状对土壤特性的响应研究具有重要意义。

茂兰保护区保存着同纬度地区集中连片且原生性较强的喀斯特森林生态系统^[18]。由于地质环境独特,区内地貌形态多样,有典型的落水洞、漏斗、槽谷、洼地、盲谷和坡立谷等,具有丰富的小生境类型且土壤高度异质化^[19]。近年来已有学者对其不同地形植物群落结构^[20]、土壤理化性质^[19]、土壤酶活性及凋落物动态等^[21]方面进行了研究,关于喀斯特区植物叶片功能性状对环境因子的响应已有大量研究^[17,22-23],但大多基于喀斯特石漠化区的优势种或同种植物叶片功能性状的适应策略研究,而喀斯特区丰富生境类型下的群落结构多样,从植物群落水平研究不同生境叶片功能性状的可塑性是必要的。本研究从生长型和群落水平比较不同地形植物叶片功能性状特征以及不同地形土壤特性的差异,明晰典型喀斯特森林不同地形植物叶片功能性状与土壤特性之间的关系,探讨茂兰喀斯特森林不同地形物种多样性维持机制,为喀斯特石漠化区森林植被恢复提供参考。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究地位于贵州省南部荔波县茂兰国家自然保护区(107°52'~108°05' E, 25°20' N),全区总面积约 2×10^4 hm²,森林覆盖率高达 87%,是原生性喀斯特森林分布范围最大的区域,为典型的喀斯特峰从地貌,海拔高度 430~1 078.6 m,平均海拔 800 m 左右,属中亚热带季风湿润气候。据气象站记录全年平均气温为 15.3 °C,1 月平均气温 8.3 °C,7 月平均气温 26.4 °C,≥10 °C 年积温 5 727.9 °C,降雨量多集中在 4 月~10 月,年均 1 320.5 mm,蒸发量年均 1 343.6 mm,相对湿度约为 83%,气候温和,雨量充沛,湿度大,适宜林木生长^[18]。土壤大多是黑色石灰土,土壤有机质含量、全氮、全磷、全钾

含量丰富, pH 值 7.5~8.0, 呈弱碱性, 土层浅薄且土被不连续, 岩石裸露率较高^[18-19]。

本研究选取阴坡、阳坡、槽谷、漏斗 4 种主要地形地貌设置样地。阴坡位于坡体中上部的背光面, 海拔 736 m 左右, 坡度为 25°~35°, 岩石碎块较多, 土层浅薄且土被不连续, 土壤多分布于岩石缝隙之中, 覆盖度约 40%, 土壤厚度 1~3 cm, 枯枝落叶层厚度 3~7 cm, 水分条件较好, 含水率约 34%, 光照条件较好, 林内主要树种有长梗罗伞(*Brassaiopsis glomerulata*)、光皮柞木(*Swida wilsoniana*)、青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)、狭叶润楠(*Machilus rehderi*)等; 阳坡位于坡体上部的向光面, 海拔 784 m, 坡度为 30°~45°, 岩石崩塌碎块多, 土层浅薄且土被不连续, 土壤多分布于岩石缝隙之中, 覆盖度约 35%, 土壤厚度 1~3 cm, 枯枝落叶层厚度 3~5 cm, 水分条件差, 含水率约 30%, 光照条件好, 林内主要树种有掌叶木(*Handeliendron bodinieri*)、球核荚蒾(*Viburnum propinquum*)、黄连木(*Pistacia chinensis*)、南天竹(*Nandina domestica*)等; 槽谷位于下坡位且谷底平坦, 海拔约 685 m, 坡度为 15°~25°, 土壤覆盖率约为 60%, 低凹处土壤厚度为 2~6 cm, 枯枝落叶层厚度 3~8 cm, 水分条件适中, 含水率达 44%, 光照条件适中, 林内主要有湖北十大功劳(*Mahonia fortunei*)、光皮柞木(*Swida wilsoniana*)、构树(*Broussonetia papyrifera*)、香叶树(*Lindera communis*)等树种; 漏斗位于低凹处的负地形, 海拔 566 m, 坡度为 5°~10°, 岩石裂隙发育, 有成片土壤分布, 土壤覆盖率约为 85%, 低凹处土壤厚度为 5~20 cm, 枯枝落叶层厚度 5~10 cm, 水分条件好, 部分地段有积水现象, 总体含水率达 52%, 光照条件差, 林内主要树种有翅荚香槐(*Cladrastis platycarpa*)、裂果卫矛(*Euonymus dielsianus*)、椴木石楠(*Photinia davidsonian*)、紫珠(*Callicarpa bodinieri*)等; 区内植被类型主要为常绿落叶阔叶混交林^[20-22]。

1.2 样地设置与调查

每种地形根据实际情况设 20 m×20 m 的固定样地 5 个, 不连续样地共 20 个, 相邻样地直线距离控制在 50 m 内。把每个样地再细化为 5 m×5 m 的小样方, 用群落调查方法, 记录木本植物种名、乔木的胸径、灌木的基径、树高、冠幅、枝下高、郁闭度等指标, 样地的海拔、坡度、坡向用 GPS 测定。调查样地中共有 38 科 65 属 76 种, 其中常绿树种 42 种, 占 55.3%; 落叶树种 34 种, 占 44.7%^[23]。

1.3 样品采集与处理

2020 年 7 月—8 月参照叶片功能性状采样方法^[24-25]进行叶片采集。采集样地中胸径≥10 cm 的木本植物, 胸径<10 cm 的按照胸径大小选择前 5 个植株采样, 如果样地中树种个体数不足 5 株采取全部采样方式^[25]。用高枝剪先剪下植株各个方向的枝条, 再用手持短枝剪剪下枝上生长状况良好、完全展开、无病虫害的完整成熟叶, 整理好叶片装入袋中, 并在袋上标注种名、地形部位等信息后放入保鲜箱带回实验室进行叶片功能性状的测定。各地形采集的叶片样品数不同, 其中阴坡 148 份、阳坡 156 份、槽谷 193 份、漏斗 185 份, 常绿树种有 416 份, 落叶树种 266 份。此外, 在每个样地的东、南、西、北、中 5 个方位上设置 1 m×1 m 的样方采集土样, 用 100 cm³ 的标准环刀采集原状土, 将土样装入自封袋, 混合均匀后编号带回实验室自然风干, 挑出可见的碎石、细根等杂物, 研细过 100 目筛后用于土壤特性的测定。

1.4 方法

叶片功能性状测定 在每个植物叶片样品中选取东南西北中朝向的 5 片健康完整叶, 用纱布擦拭干净并编号标记, 用 0.000 1 的电子天平称量叶鲜重(FW)。叶面积(LA)用便携式激光面积仪(CI-202, Walz, Camma, USA)进行扫描, 取 5 片叶片的叶面积平均值为该样品的叶面积。厚度(LT)用数显千分尺沿着叶片主脉约 0.25 cm 处均匀选取上中下 3 个点测量, 测得的 3 个厚度值进行平均即为该叶片的平均厚度, 5 片叶子的平均厚度即为该样品的厚度^[26]。采用便携式叶绿素仪 SPAD-502PLUS (Konica Minolta, Japan)测定叶片叶绿素含量(Chl), 测量编号标记叶片的主脉和叶缘部位各 3 个点的叶绿素含量, 取平均值代表单个叶片的叶绿素含量, 5 片叶片叶绿素含量的平均值为单个样品的叶绿素含量。待测完叶面积、叶厚度、叶绿素含量等指标后, 将叶片放入 120 °C 烘箱杀青 30 min, 之后在 80 °C 下烘 24 h, 称量叶干重(DW)^[24]。叶片功能性状取平均值, 计算各物种的比叶面积(SLA)、叶干物质含量(LDMC)和叶组织密度(LTD), $SLA = \text{叶面积}(\text{cm}^2) / \text{叶干重}(\text{g})$ 、 $LDMC = \text{叶干重}(\text{g}) / \text{叶鲜重}(\text{g})$ 、 $LTD = \text{叶干重}(\text{g}) / \text{叶体积}(\text{cm}^3)$ ^[25-26]。

土壤特性测定 土壤容重(Bd)、田间持水量(Fc)、毛管孔隙度(Cp)采用环刀法测定, 非毛管孔隙度(Np)=Tp-Cp, 其中 Tp 是土壤总孔隙度, Tp=

93.947-32.995×Bd^[27]; 用重铬酸钾容量法-外加热法测定土壤有机质含量; 用凯氏定氮法测定全氮含量; 土壤全磷含量用 NaOH 熔融-钼锑抗比色法测定; 用 NaOH 熔融-火焰光度法测定土壤全钾含量, 用 pH 计测定土壤 pH, 土壤养分含量的测定主要参照土壤农化分析^[28]。

1.5 数据处理

将每个地形群落、每种物种按照不同生长型分类测定叶片功能性状值, 结合相应的多度进行加权平均, 算出同一地形不同生长型植物叶片功能性状值, 然后把相同地形不同生长型植物叶片功能性状再进行加权平均, 算出同一地形群落的功能性状值, 实现对不同生长型、不同地形叶片功能性状值进行比较^[24-26]。用 Excel 2010 对数据做初步整理后, 对不同量纲的指标参数做标准化处理使其符合正态分布, 用 Canoco 5.0 分别对 4 种地形植物叶片功能性状和土壤特性进行冗余分析(RDA), 探讨植物叶片功能性状对土壤特性的响应特征。用 SPSS 25.0 对不同地形植物叶片功能性状及土壤特性进行单因素方差分析(One-Way ANOVA), 并用

Duncan 法进行多重比较。用 Origin Pro. 2018 绘图软件完成作图。

2 结果和分析

2.1 不同地形植物叶片功能性状特征

从图 1 可见, 常绿植物的叶厚度、叶干物质含量和叶绿素含量在不同地形间无显著差异, 而叶面积、比叶面积和叶组织密度在不同地形之间表现出显著的差异性; 相反落叶植物的叶组织密度和比叶面积在不同地形间无显著差异, 叶面积、叶厚度、叶干物质含量和叶绿素含量在不同地形之间存在显著差异。叶面积最为敏感, 在不同地形间都存在显著差异, 常绿植物表现为阴坡最大, 漏斗最小, 即阴坡>槽谷>阳坡>漏斗, 落叶植物则是槽谷>阴坡>阳坡, 漏斗与阳坡相当; 总体而言, 在 4 种地形中, 生长型水平植物叶片功能性状的呈现状态有所不同, 常绿植物的叶厚度、叶干物质含量和叶组织密度值比落叶植物要大, 仅有比叶面积是落叶植物高于常绿植物, 在常绿落叶植物间叶绿素含量相当。

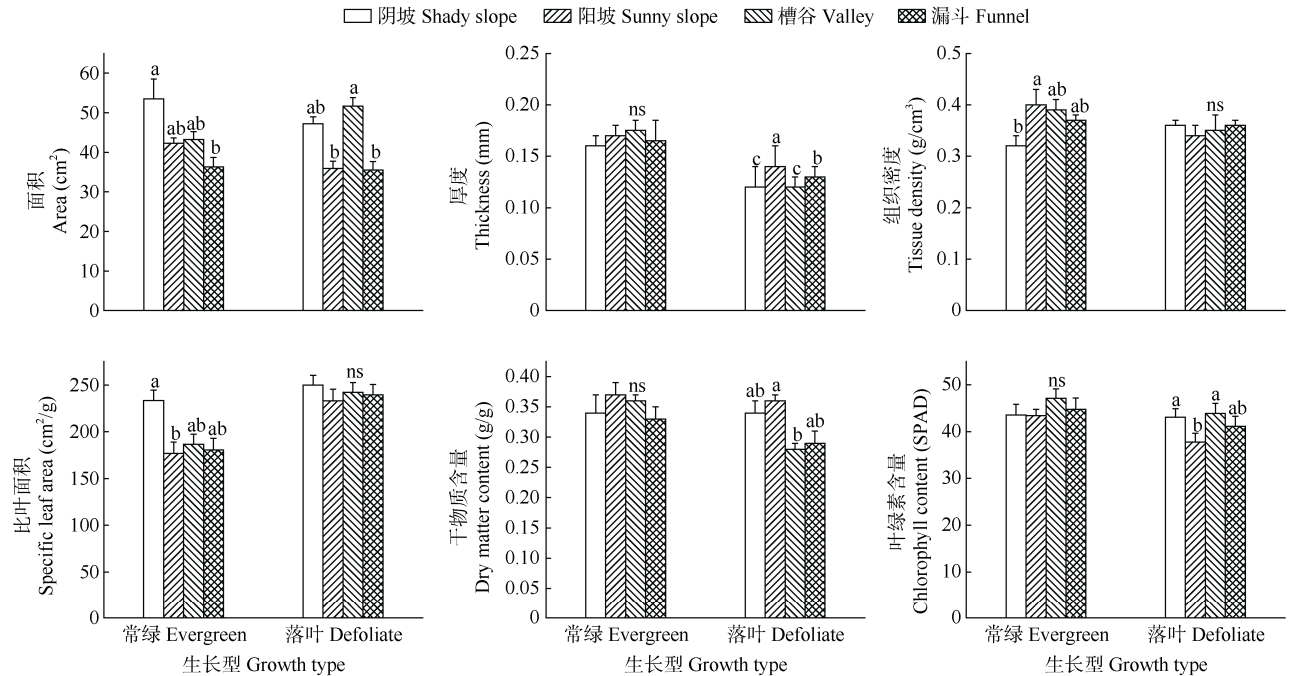


图 1 不同地形植物叶片的功能性状特征。柱上不同字母表示差异显著(P<0.05)。

Fig. 1 Characteristics of leaf functional traits. Different letters upon column indicate significant differences at 0.05 level.

在群落水平上, 不同地形植物叶片功能性状特征不同(表 1), 叶厚度和叶组织密度对环境的适应性较好, 在不同地形间差异不显著; 叶面积、比叶面

积、叶绿素含量和叶干物质含量随环境的改变而表现出显著差异, 对环境的响应度较高。不同地形植物叶面积表现为阴坡>槽谷>阳坡>漏斗; 阴坡植物

的比叶面积最大, 而阳坡最小; 不同地形植物的叶干物质含量存在显著差异; 叶绿素含量对环境的依赖性较强, 阳坡和槽谷存在显著差异, 阴坡和漏斗含量相近; 叶组织密度则是阳坡、槽谷和漏斗相近, 阴坡最小。

2.2 不同地形土壤特性的差异

不同地形土壤均呈弱碱性, pH 值没有显著差异, 其他土壤特性指标在不同地形间差异显著。土壤容重及非毛管孔隙度为阳坡>阴坡>槽谷>漏斗; 田间持水量、毛管孔隙度、有机质含量、全氮含量和全磷含量在漏斗地形里最为丰富, 在阳坡地段上土壤较为贫瘠, 土壤特性数值最小, 均表现为漏斗>槽谷>阴坡>阳坡; 不同地形中土壤有机质含量为 90~180 g/kg, 土壤的田间持水量和毛管孔隙度差异性最大, 全氮含量在漏斗和阳坡间存在显著差异, 而槽谷和阴坡土壤全氮含量差异不大, 全磷含量在漏斗、槽谷和阳坡间存在显著差异; 土壤全钾含量的差异性表现为槽谷>阴坡>漏斗>阳坡, 槽谷地形中相对较高(表 2)。整体而言, 漏斗地形的土壤肥力最佳, 槽谷次之, 而阳坡最为贫瘠。

2.3 植物叶片功能性状与土壤特性的关系

对群落植物叶片功能性状平均值进行去趋势对应分析(DCA), 4 种地形的最大梯度长度为 0.3~3, 适合基于线性模型排序分析, 故采用 RDA 排序分析不同地形植物 6 个叶片功能性状特征对 9 个土壤特性因子的响应关系, 通过排序图直观地反映其相关关系。阴坡植物的叶面积、叶干物质含量、比叶面积、叶绿素含量与土壤特性的相关性明显, 其中土壤全磷含量、容重和有机质含量是影响阴坡植物叶片性状变异的主要土壤因子(图 2: A)。比叶面积、叶组织密度、叶绿素含量与土壤全磷含量、田间持水量、全氮含量存在显著相关关系, 叶厚度、叶干物质含量与土壤田间持水量、非毛管孔隙度、全钾含量正相关, 与全磷含量、毛管孔隙度负相关, 影响叶片功能性状变异的主要土壤因子有全氮含量、全磷含量和田间持水量(图 2: B)。土壤毛管孔隙度、pH、非毛管孔隙度、全钾含量、田间持水量与植物叶片功能性状显著相关, 叶面积受多个土壤因子影响, 影响叶片功能性状变化的土壤因子有毛管孔隙度、pH 和非毛管孔隙度(图 2: C)。相较其他 3 种地形, 漏斗土壤特性与植物叶片功能性状的相关性程

表 1 不同地形群落水平植物叶片功能性状特征

Table 1 Characteristics of plant leaf functional traits of community in different terrains

地形 Terrain	叶面积 Leaf area (cm ²)	叶厚度 Leaf thickness (mm)	比叶面积 Specific leaf area (cm ² /g)	叶干物质含量 Leaf dry matter content (g/g)	叶绿素含量 Chlorophyll content (SPAD)	叶组织密度 Leaf tissue density (g/cm ³)
阴坡 Shady slope	50.93±6.67a	0.145±0.010a	239.94±12.83a	0.34±0.03ab	43.37±1.51ab	0.33±6.67a
阳坡 Sunny slope	39.54±3.83ab	0.160±0.006a	200.90±12.86b	0.37±0.04a	41.00±1.18b	0.38±3.83a
槽谷 Valley	46.65±3.80ab	0.151±0.009a	203.69±10.98ab	0.33±0.03ab	45.81±1.47a	0.38±3.80a
漏斗 Funnel	35.99±2.01b	0.149±0.008a	203.55±14.06ab	0.31±0.02b	43.26±1.66ab	0.37±2.01a

同列数据后不同字母表示差异显著($P<0.05$)。下同

Data followed different letters within column indicate significant differences at 0.05 level. The same below

表 2 不同地形的土壤特性

Table 2 Soil characteristics of different terrains

性质 Trait	阴坡 Shady slope	阳坡 Sunny slope	槽谷 Valley	漏斗 Funnel
pH	7.24±0.06a	7.26±0.22a	7.12±0.08a	7.05±0.11a
容重 Bulk density (g/cm ³)	1.02±0.02b	1.10±0.03a	0.97±0.03ab	0.86±0.04c
田间持水量 Field moisture content /%	34.59±0.94c	26.26±0.74d	40.64±1.17b	46.97±1.84a
毛管孔隙度 Capillary porosity /%	38.05±0.77c	29.97±1.14d	42.37±1.04b	46.85±1.63a
非毛管孔隙度 Non-capillary porosity /%	20.37±0.86b	28.66±0.51a	18.24±0.96bc	15.45±1.54c
有机质含量 Organic matter content (g/kg)	100.23±5.33bc	93.95±6.89c	128.36±6.72b	179.42±10.23a
全氮含量 Total nitrogen content (g/kg)	7.19±0.63ab	6.67±0.27b	7.32±0.31ab	9.08±0.36a
全磷含量 Total phosphorus content (g/kg)	1.75±0.13bc	1.48±0.09c	2.25±0.12b	3.19±0.07a
全钾含量 Total potassium content (g/kg)	7.28±0.32ab	5.87±0.27b	9.19±0.98a	6.83±0.66ab

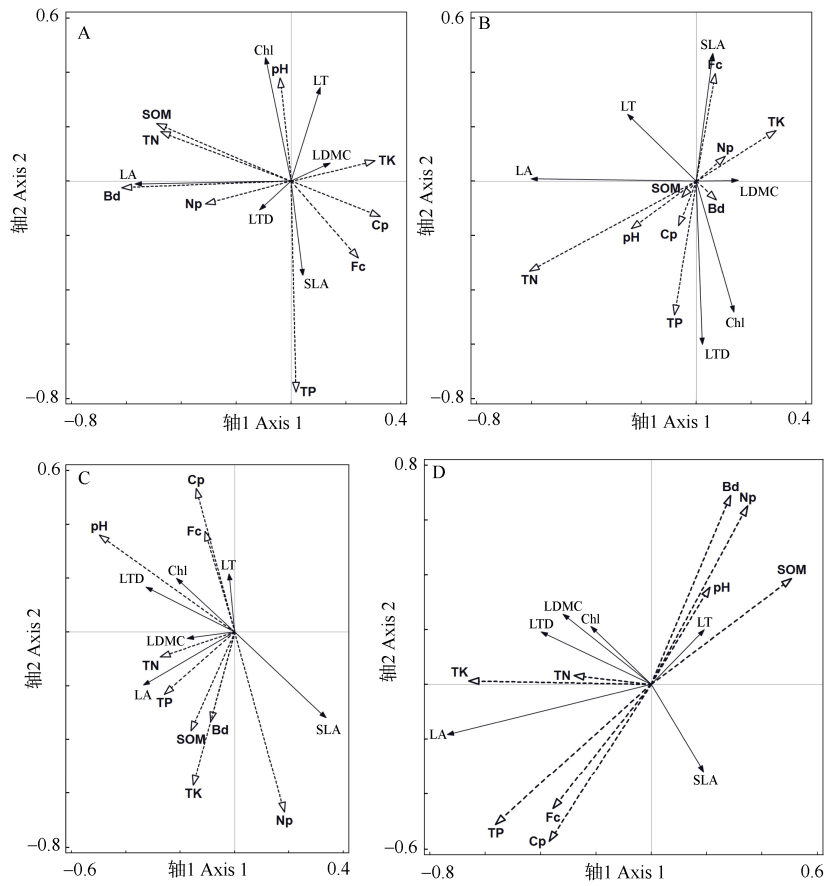


图 2 植物叶片功能性状与土壤特性的 RDA 排序分析图。A: 阴坡; B: 阳坡; C: 槽谷; D: 漏斗; LA: 叶面积; LT: 叶厚度; SLA: 比叶面积; LDMC: 叶干物质含量; Chl: 叶绿素含量; LTD: 叶组织密度; pH: pH 值; Bd: 容重; Fc: 田间持水量; Cp: 毛管孔隙度; Np: 非毛管孔隙度; SOM: 有机质含量; TN: 全氮含量; TP: 全磷含量; TK: 全钾含量。

Fig. 2 Redundancy analysis between plant leaf functional traits and soil characteristics in different terrains. A: Shady slope; B: Sunny slope; C: Valley; D: Funnel; LA: Leaf area; LT: Leaf thickness; SLA: Specific leaf area; LDMC: Leaf dry matter content; Chl: Chlorophyll content; LTD: Leaf tissue density; Bd: Bulk density; Fc: Field moisture content; Cp: Capillary porosity; Np: Non-capillary porosity; SOM: Organic matter content; TN: Total nitrogen content; TP: Total phosphorus content; TK: Total potassium content.

度不高, 只有叶面积、叶厚度和叶组织密度与土壤特性之间有相关性, 其他叶片功能性状与土壤特性间的相关性不显著(图 2: D)。阴坡、阳坡、槽谷、漏斗植物叶片功能性状总变异分别为 19.7、20.4、12.7 和 6.9, 漏斗地形植物叶片功能性状的变异程度最小。可见不同地形土壤特性对植物叶片功能性状的变异解释各有不同, 叶片功能性状对不同地形土壤特性的响应存在一定差异。

3 结论和讨论

3.1 不同地形植物叶片功能性状特征

植物通常在异质环境下表现出较强的形态可塑性, 主要体现在叶片部分^[29-30], 其中叶面积最为

敏感, 对环境的响应明显, 一定程度上反映了叶片对光的利用效率, 比叶面积也能很好的反映植物在不同环境下的资源获取能力。在小尺度研究中, 地形和土壤特性对植物叶片功能性状的变异有显著影响, 其中土壤养分是决定群落物种组成的主要因子, 与植物之间存在一种相互作用的联系^[10]。本研究表明, 无论是生长型水平还是群落水平, 在不同地形间植物叶片功能性状具有较大差异, 叶面积的变化最大, 而叶厚度和叶组织密度对生境的适应性较好, 说明叶片功能性状对环境的响应程度高, 不同地形的生境特征对叶片功能性状的表现特征有一定影响, 与多数研究结果基本一致^[4,10-11]。在生长型水平上, 叶面积在不同地形间差异显著, 常绿植物表现为阴坡>槽谷>阳坡>漏斗, 落叶植物则是

槽谷>阴坡>阳坡,漏斗与阳坡相当,主要是由于阳坡光照条件好,在光照充足的阳坡不需要通过增大叶面积来增加光合速率,在阳坡地段的土壤水分低且风力较大,叶面积大的植物呼吸和蒸腾成本更高,对光拦截能力不强反而有利于其适应性生长^[31]。相反阴坡太阳辐射较弱且生境湿润,表现出叶面积和比叶面积较大的叶性策略。而漏斗则有所不同,其枯枝落叶层较厚,土壤有机质含量高,叶片普遍细小饱满,可能是由于漏斗位于研究区内低凹处的负地面,常年无直射光照入,导致生长在该生境的植物叶片为了适应弱光环境而采取缩小叶面积的策略^[24]。对应的叶厚度、叶组织密度和叶干物质含量都表现为阳坡最大,这与阳坡的土壤相对贫瘠是密切相关的,植物为了适应干旱生境,大部分物质用于保卫构建形成较厚的叶片。槽谷地形光照和水热条件适中,有利于植物生长,叶绿素含量适中,促进叶片的呼吸和蒸腾作用。

3.2 不同地形土壤特性的差异比较

本研究中,不同地形的土壤 pH 值没有显著差异,均为弱碱性土,这可能与喀斯特森林的成土母质有关,都是由石灰岩、白云岩等碳酸盐类岩石经过溶蚀作用形成富含钙、镁的黑色石灰土^[19]。除土壤 pH 外,其他土壤特性指标在不同地形间表现出显著差异,其中田间持水量、毛管孔隙度、有机质含量、全氮含量和全磷含量在漏斗地形里最为丰富,而阳坡地段相对最小,主要是因为漏斗处于低凹处的负地形,局部积水较多,土壤湿度大且环境温度低、风力小,加之四周坡地上的枯枝落叶层不断落入并堆积分解,使得腐殖质层加厚,更利于土壤有机质等养分的积累,从而土质疏松。阳坡地段的环境明显较漏斗要差,阳坡位于坡体中上部,地势陡峭且水土流失严重,土层浅薄,土被不连续,岩石露头多且裂隙发育明显,太阳照射时间长,地表温度高,阳坡风力大且水分蒸发快,土壤湿度较漏斗要小,从而水分渗透快,保水保肥效果差。即土壤容重及非毛管孔隙度在阳坡表现明显,在漏斗地形中数值最小。土壤全氮含量在槽谷和阴坡差异不大,主要是槽谷和阴坡的水热条件相当,槽谷地形地势平坦、水热分布比较集中,成土条件理想,有利于土壤全氮的积累,阴坡太阳光的辐射时间短,水分蒸发缓慢,土壤湿度相对较好,利于土壤养分的持续积累。全钾含量在槽谷地形中含量较高,这与槽谷地形的平坦地势和集中较好的水热光照条

件是密切相关的,也可能是钾元素在相对平坦地形中的迁移速度慢^[21],相比而言坡地的雨水淋溶作用强,漏斗地形积水现象多,土壤养分积累只有局部区域,不利于部分元素的保存。

3.3 植物叶片功能性状对土壤特性的响应

植物叶片功能性状不仅与自身的遗传特性有关,还与其生长环境因子密切相关^[30],土壤因子作为植物生长的物质来源,是影响叶片功能性状的重要因子。而植物叶片功能性状又能够反映植物对土壤等外部环境的适应与响应,尤其对土壤氮、磷、钾的变化响应明显^[11]。本研究中,不同地形土壤特性对植物叶片功能性状的变异解释量不同,叶片功能性状对不同地形土壤特性的响应程度也各具差异。阴坡木本植物的叶面积、比叶面积、叶干物质含量与叶绿素含量对土壤容重、全磷含量和有机质含量具有强烈响应,而阳坡上限制植物叶片功能性状的主要是土壤全氮、全磷含量,这可能是土层浅薄、土被不连续导致成土差异所致。槽谷地形植物的叶面积对土壤毛管孔隙度、非毛管孔隙度和 pH 响应明显,其他叶性状指标未体现显著相关性,相较阴坡和阳坡来说,槽谷植物叶功能性状主要受地上环境的影响。在漏斗地形中土壤氮、磷含量较高,其中土壤全氮含量对叶面积、叶干物质含量、叶绿素含量和叶组织密度有显著的促进作用,土壤全磷含量与叶面积显著正相关,与叶厚度呈负相关。有研究表明土壤氮、磷含量会对群落植物功能性状产生影响,当土壤磷含量降低时,植物获取营养的能力受到限制^[31],本研究再次旁证了这一事实。张秀芳等^[32]研究琅岐岛 4 种优势植物叶片功能性状的影响因子,认为土壤含水量与比叶面积呈正相关,与叶厚度呈负相关,土壤含水量越高,比叶面积越大。本研究中,阴坡和阳坡群落植物比叶面积均与田间持水量呈显著正相关,而漏斗群落植物叶厚度与田间持水量呈负相关。王鑫等^[2]也报道土壤有效水分与比叶面积、叶干物质含量、叶面积、叶厚度呈显著相关,土壤含水量低对叶绿素的合成具有抑制作用。本研究的叶绿素含量也与田间持水量呈负相关,说明植物比叶面积、叶厚度和叶绿素含量对土壤含水量的响应规律具有普适性。

综上,通过分析不同地形植物叶片功能性状和土壤特性的差异及其关联,表明茂兰喀斯特森林不同地形无论是生长型还是群落水平,植物叶片功能性状在不同地形间差异较大,其中叶面积最为敏

感,对生境的响应明显,而叶厚度及叶组织密度适应性较强。常绿植物的叶厚度大于落叶植物,而比叶面积比落叶植物要小,二者的叶绿素含量相当。不同地形土壤特性之间存在显著差异,漏斗地形的土壤养分较槽谷和阴坡更为丰富,阳坡地段土壤相对贫瘠。不同地形土壤特性与植物叶片功能性状具有相关性,叶片功能性状的变异受土壤特性的影响,土壤有机质含量、全氮含量、全磷含量、田间持水量和土壤容重是影响植物叶片功能性状的主要土壤因子。喀斯特森林不同地形植物叶片功能性状与土壤特性的差异较大,随着土壤特性的改变叶片功能性状的表现特征不同。探讨不同地形的植物叶片功能性状对土壤特性的响应,对茂兰喀斯特森林不同地形物种多样性维持机制有了进一步的了解,有利于较好的掌握群落物种组成及其对生境的响应规律。今后的研究中需要全面考虑各种环境因子综合对植物叶片功能性状的影响,深入探讨同种植物叶片功能性状在不同地形地貌下的变化特征。

参考文献

- [1] KLEYER M, DRAY S, BELLO F, et al. Assessing species and community functional responses to environmental gradients: Which multivariate methods? [J]. *J Veg Sci*, 2012, 23(5): 805–821. doi: 10.1111/j.1654-1103.2012.01402.x.
- [2] WANG X, YANG L, ZHAO Q, et al. Response of grassland community functional traits to soil water in a typical the Loess Plateau watershed [J]. *Acta Ecol Sin*, 2020, 40(8): 2691–2697. [王鑫, 杨磊, 赵倩, 等. 黄土高原典型小流域草地群落功能性状对土壤水分的响应 [J]. *生态学报*, 2020, 40(8): 2691–2697. doi: 10.5846/stxb201903030395.]
- [3] VENDRAMINI F, DÍAZ S, GURVICH D E. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species [J]. *New Phytol*, 2002, 154(1): 147–157. doi: 10.1046/j.1469-8137.2002.00357.x.
- [4] ZHAO X W, WANG Y F, MA W M. The relationship of transpiration rate with leaf characters of *Thermopsis lanceolate* in different slopes of an alpine meadow [J]. *Acta Ecol Sin*, 2019, 39(7): 2494–2500. [赵夏纬, 王一峰, 马文梅. 高寒草地不同坡向披针叶黄华蒸腾速率与叶性状的关系 [J]. *生态学报*, 2019, 39(7): 2494–2500. doi: 10.5846/stxb201801170131.]
- [5] GARNIER E, CORTEZ J, BILLÈS G, et al. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession [J]. *Ecology*, 2004, 85(9): 2630–2637. doi: 10.1890/03-0799.
- [6] WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY M, et al. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 2004, 428(6985): 821–827. doi: 10.1038/nature02403.
- [7] HENN J J, YELENIK S, DAMSCHEN E I. Environmental gradients influence differences in leaf functional traits between native and non-native plants [J]. *Oecologia*, 2019, 191(2): 397–409. doi: 10.1007/s00442-019-04498-7.
- [8] HAN L D, WO X T, XIAO Y F. Analysis on the influence of topographical factors on the leaf functional traits [J]. *Anhui Agric Sci Bull*, 2021, 27(6): 24–25. [韩丽冬, 沃晓棠, 肖宇飞. 浅析地形因子对植物叶片功能性状的影响 [J]. *安徽农学通报*, 2021, 27(6): 24–25. doi: 10.3969/j.issn.1007-7731.2021.06.008.]
- [9] LI J X, XU W T, XIONG G M, et al. Leaf nitrogen and phosphorus concentration and the empirical regulations in dominant woody plants of shrublands across southern China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2017, 41(1): 31–42. [李家湘, 徐文婷, 熊高明, 等. 中国南方灌丛优势木本植物叶的氮、磷含量及其影响因素 [J]. *植物生态学报*, 2017, 41(1): 31–42. doi: 10.17521/cjpe.2016.0251.]
- [10] HUANG X, YAO L, WANG J, et al. Effect of soil nutrients on leaf functional traits of different life form plants [J]. *Acta Bot Boreali-Occid Sin*, 2018, 38(12): 2293–2302. [黄小, 姚兰, 王进, 等. 土壤养分对不同生活型植物叶功能性状的影响 [J]. *西北植物学报*, 2018, 38(12): 2293–2302. doi: 10.7606/j.issn.1000-4025.2018.12.2293.]
- [11] CHEN C F, QIN L, DUAN Y X, et al. Effects of different management models on leaf functional traits and soil physical and chemical properties of natural secondary forest of *Quercus mongolica* [J]. *Acta Ecol Sin*, 2018, 38(23): 8371–8382. [陈超凡, 覃林, 段艺璇, 等. 不同经营模式对蒙古栎次生林叶功能性状和土壤理化性质的影响 [J]. *生态学报*, 2018, 38(23): 8371–8382. doi: 10.5846/stxb201801190146.]
- [12] JAGER M M, RICHARDSON S J, BELLINGHAM P J, et al. Soil fertility induces coordinated responses of multiple independent functional traits [J]. *J Ecol*, 2015, 103(2): 374–385. doi: 10.1111/1365-2745.12366.
- [13] GARCÍA-PALACIOS P, MAESTRE F T, MILLA R. Community-aggregated plant traits interact with soil nutrient heterogeneity to determine ecosystem functioning [J]. *Plant Soil*, 2013, 364(1/2): 119–129. doi: 10.1007/s11104-012-1349-6.
- [14] BECKNELL J M, POWERS J S. Stand age and soils as drivers of plant functional traits and aboveground biomass in secondary tropical dry forest [J]. *Can J For Res*, 2014, 44(6): 604–613. doi: 10.1139/cjfr-2013-0331.
- [15] ZHANG H W, MA J Y, SUN W, et al. Altitudinal variation in functional traits of *Picea schrenkiana* var. *tianschanica* and their relationship to soil factors in Tianshan Mountains, northwest China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2010, 30(21): 5747–5758. [张慧文, 马剑英, 孙伟, 等. 不

- 同海拔天山云杉叶功能性状及其与土壤因子的关系 [J]. 生态学报, 2010, 30(21): 5747–5758.]
- [16] HU Y S, YAO X Y, LIU Y H. Specific leaf area and its influencing factors of forests at different succession stages in Changbai Mountains [J]. Acta Ecol Sin, 2015, 35(5): 1480–1487. [胡耀升, 么旭阳, 刘艳红. 长白山森林不同演替阶段比叶面积及其影响因子 [J]. 生态学报, 2015, 35(5): 1480–1487. doi: 10.5846/stxb201310132459.]
- [17] CHRISTIANSON M L, NIKLAS K J. Patterns of diversity in leaves from canopies of *Ginkgo biloba* are revealed using specific leaf area as a morphological character [J]. Am J Bot, 2011, 98(7): 1068–1076. doi: 10.3732/ajb.1000452.
- [18] ZHU S Q. Study of Karst Forest Ecology, III [M]. Guiyang: Guizhou Science and Technology Publishing House, 2003: 38–266. [朱守谦. 喀斯特森林生态研究 III [M]. 贵阳: 贵州科学技术出版社, 2003: 38–266.]
- [19] ZHENG L, LONG C L. Differences of plant diversity and soil physico-chemical properties in Maolan karst forest under different topographic conditions [J]. Guihaia, 2020, 40(6): 792–801. [郑鸾, 龙翠玲. 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, 2020, 40(6): 792–801. doi: 10.11931/guihaia.gxzw.201906034.]
- [20] QIN S T, LONG C L, WU B L. Effects of topographic sites on the community structure and species diversity of karst forest in Maolan, Guizhou Province of southwestern China [J]. J Beijing For Univ, 2018, 40(7): 18–26. [秦随涛, 龙翠玲, 吴邦利. 地形部位对贵州茂兰喀斯特森林群落结构及物种多样性的影响 [J]. 北京林业大学学报, 2018, 40(7): 18–26. doi: 10.13332/j.1000-1522.20170466.]
- [21] XUE F, LONG C L, LIAO Q L, et al. An analysis of litter, soil, stoichiometry, and soil enzymes in karst forest [J]. J For Environ, 2020, 40(5): 449–458. [薛飞, 龙翠玲, 廖全兰, 等. 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, 2020, 40(5): 449–458. doi: 10.13324/j.cnki.jfcf.2020.05.001.]
- [22] ZHANG S H, ZHANG Y, XIONG K N, et al. Changes of leaf functional traits in karst rocky desertification ecological environment and the driving factors [J]. Glob Ecol Conserv, 2020, 24: e01381. doi: 10.1016/j.gecco.2020.e01381.
- [23] XIONG L, LONG C L, LIAO Q L, et al. Leaf functional traits and their interrelationships with woody plants in karst forest of Maolan [J]. Chin J Appl Environ Biol, 2022, 28(1): 152–159. [熊玲, 龙翠玲, 廖全兰, 等. 茂兰喀斯特森林木本植物叶的功能性状及其相互关系 [J]. 应用与环境生物学报, 2022, 28(1): 152–159. doi: 10.19675/j.cnki.1006-687x.2020.09069.]
- [24] PÉREZ-HARGUINDEGUY N, DÍAZ S, GARNIER E, et al. New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide [J]. Aust J Bot, 2013, 61(3): 167–234. doi: 10.1071/BT12.225.
- [25] WANG J, ZHU J, AI X R, et al. Effects of topography on leaf functional traits across plant life forms in Xingdou Mountain, Hubei, China [J]. Chin J Plant Ecol, 2019, 43(5): 447–457. [王进, 朱江, 艾训儒, 等. 湖北星斗山地形变化对不同生活型植物叶功能性状的影响 [J]. 植物生态学报, 2019, 43(5): 447–457. doi: 10.17521/cjpe.2018.0228.]
- [26] LIU G F, LIU Y P, BAIYILA DAFU, et al. Leaf traits of dominant plants of main forest communities in Daqinggou Nature Reserve [J]. Acta Ecol Sin, 2017, 37(14): 4646–4655. [刘贵峰, 刘玉平, 达福白乙拉, 等. 大青沟自然保护区主要森林群落优势种的叶性状 [J]. 生态学报, 2017, 37(14): 4646–4655. doi: 10.5846/stxb201603290575.]
- [27] SHENG M Y, XIONG K N, CUI G Y, et al. Plant diversity and soil physical-chemical properties in karst rocky desertification ecosystem of Guizhou, China [J]. Acta Ecol Sin, 2015, 35(2): 434–448. [盛茂银, 熊康宁, 崔高仰, 等. 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, 2015, 35(2): 434–448. doi: 10.5846/stxb201303220488.]
- [28] BAO S D. Soil Agricultural Chemistry Analysis [M]. Beijing: Higher Education Press, 2006: 30–101. [鲍士旦. 土壤农化分析 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2006: 30–101.]
- [29] DING J, WU Q, YAN H, et al. Effects of topographic variations and soil characteristics on plant functional traits in a subtropical evergreen broad-leaved forest [J]. Biodiv Sci, 2011, 19(2): 158–167. [丁佳, 吴茜, 闫慧, 等. 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, 2011, 19(2): 158–167. doi: 10.3724/SPJ.1003.2011.10312.]
- [30] ZHOU T Y, GAO J, HE J D, et al. Plant height, leaf traits, and biomass allocation of three species at heterogeneous slope aspects along a transect in an alpine meadow [J]. Chin J Appl Environ Biol, 2018, 24(3): 425–433. [周天阳, 高景, 贺俊东, 等. 高山草地环山样带异质坡向上 3 种植物的株高、叶片性状与生物量分配 [J]. 应用与环境生物学报, 2018, 24(3): 425–433. doi: 10.19675/j.cnki.1006-687x.2017.08029.]
- [31] PAN Y F, CHEN X B, JIANG Y, et al. Changes in leaf functional traits and soil environmental factors in response to slope gradient in karst hills of Guilin [J]. Acta Ecol Sin, 2018, 38(5): 1581–1589. [盘远方, 陈兴彬, 姜勇, 等. 桂林岩溶石山灌丛植物叶功能性状和土壤因子对坡向的响应 [J]. 生态学报, 2018, 38(5): 1581–1589. doi: 10.5846/stxb201701210173.]
- [32] ZHANG X F, MU Z B, LIN M J, et al. Functional traits of leaves of four dominant plants on Langqi Island, Fuzhou, and factors influencing these traits [J]. Chin J Appl Environ Biol, 2020, 26(3): 667–673. [张秀芳, 穆振北, 林美娇, 等. 琅岐岛 4 种优势植物叶功能性状及其影响因子 [J]. 应用与环境生物学报, 2020, 26(3): 667–673. doi: 10.19675/j.cnki.1006-687x.2019.07058.]