

# 黔北优势植物对槽谷型喀斯特生境的适应策略： 基于功能性状与生态化学计量相关联的证据

杨勇<sup>1,2</sup>, 许鑫<sup>1,2</sup>, 徐玥<sup>1</sup>, 倪健<sup>1,3,\*</sup>

(1. 中国科学院地球化学研究所 环境地球化学国家重点实验室, 贵阳 550081; 2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 浙江师范大学 化学与生命科学学院 浙江 金华 321004)

**摘要:**以黔北槽谷型喀斯特地区三种优势植物化香(*Platycarya strobilacea*)、马尾松(*Pinus massoniana*)和烟管荚蒾(*Viburnum utile*)为研究对象,测定其叶片、枝条和根系的功能性状与C、N、P、Ca、Mg元素含量,分析植物不同器官间功能性状和生态化学计量学的特征与关联,探讨优势物种对槽谷喀斯特环境的适应策略。结果表明:(1)叶片干物质含量在物种间无显著差异,比叶面积、枝干物质含量、枝密度、粗根密度和中根密度在种间差异显著,比叶面积种间变异最大(32.13%),而干物质含量种间变异最小(12.76%)。(2)比叶面积与干物质含量、粗根和中根密度呈显著负相关,干物质含量、枝干物质含量、枝密度、粗根密度和中根密度两两正相关。(3)植物C含量在叶片、枝条和根系中的分配较为均匀,N、P、Mg含量均表现为叶片>枝条>根系,C/N、C/P表现为根系>枝条>叶片;叶片N/P范围为10.89~27.39,平均值为17.75。(4)在相应器官内,N与P元素和N/P显著正相关,C与Ca、Mg元素显著负相关,Ca与Mg显著正相关,叶片Ca与叶片P显著负相关。(5)比叶面积与叶片N、P、Mg含量显著正相关,与叶片C含量显著负相关;粗根和中根组织密度与根Ca含量极显著正相关。这说明黔北槽谷喀斯特地区的优势植物在功能性状上产生分化,减少生态位重叠,以降低资源竞争。为适应干旱贫瘠环境,植物一方面形成低比叶面积、高干物质含量和高组织密度的功能性状组合,另一方面改变器官间的元素分配,增加枝条和根系的投入。

**关键词:**槽谷型喀斯特;植物功能性状;生态化学计量学;适应策略

中图分类号:Q948.1 文献标识码:A 文章编号:1672-9250(2020)04-0413-11 doi:10.14050/j.cnki.1672-9250.2020.48.061

以贵州为中心的我国南方喀斯特地区,是全球连片裸露碳酸盐岩分布面积最大的区域,也是海拔跨度大、地势格局复杂、生态脆弱的独特地理单元<sup>[1]</sup>。该地区的地表具二维三元结构,山地土层浅薄,土被不连续,岩石裸露率高,土壤富钙而偏碱性,土壤肥沃但总量少<sup>[1-2]</sup>;喀斯特生态系统复杂且脆弱,受人类活动影响强烈而退化,石漠化严重<sup>[3]</sup>。生长在喀斯特地区的植物,适应于严酷生境的空间异质性、土壤干旱胁迫及高钙,在形态解剖、光合与水分生理及对矿物元素的吸收、转运和积累等诸多方面表现出独特的特征<sup>[4]</sup>。

表现在植物种间与种内相互关联又有差异的功能性状上,喀斯特地区的植物具有较小的比叶面积、比根长度和较高的叶片干物质含量、叶组织密度等,该性状组合有利于减少蒸腾与水分散失、增

加养分储存,以适应高温、缺水、少土的喀斯特生境<sup>[5-8]</sup>。从生态化学计量学特征来看,喀斯特地区的植物营养元素含量,在不同植物间差异较大,但除Ca、Mg较高外,其它普遍较低,尤其是P、K;而植物生长主要受N、P限制<sup>[9-10]</sup>。很多元素间呈显著正或负相关<sup>[9-12]</sup>,但也有很多元素间无显著的相关性,且在各植物种间及植物与土壤之间差异较大<sup>[10-12]</sup>。

既反映生态系统功能特征又反映植物对环境适应的植物功能性状<sup>[13-14]</sup>,可揭示植物对各种环境的响应机制及其应对策略<sup>[15]</sup>,尤其在严酷环境下的植物具有较强的方向选择压力,环境迫使植物在“投资-收益”性状之间进行取舍,从而呈现功能性状的相关性<sup>[15-16]</sup>。而关注生态系统过程中化学元素和环境交互作用的生态化学计量学研究<sup>[17]</sup>,则对

收稿日期:2019-06-04; 改回日期:2019-12-13

基金项目:国家重点研发计划项目(2016YFC0502304)。

第一作者简介:杨勇(1993-)女,硕士研究生,主要研究方向为植物功能性状和生态化学计量学。E-mail:1044596383@qq.com

\* 通讯作者:倪健(1968-)男,教授,主要从事全球变化生态学、植被生态学和古生态学研究。Email:nijian@zjnu.edu.cn

于揭示群落的稳定性、养分限制、种群生存对策等具有重要意义<sup>[18]</sup>,不同植物、不同器官中元素分布的差异性,有助于阐明植物养分的利用模式<sup>[19-20]</sup>,同样与生态系统结构和功能密切相关<sup>[21]</sup>。因此,将植物功能性状和生态化学计量学方法相结合,可从宏观和微观角度深入揭示植物种的适应策略。

我国南方喀斯特地貌有8种类型,以峰丛洼地型、高原面型、峡谷型、槽谷型、断陷盆地型等占据优势,各有其独特的水、岩、土、气、生相互作用<sup>[22]</sup>,前面所述喀斯特地区植物的功能性状与生态化学计量学特征研究,主要集中于广西、贵州分布较多的峰丛洼地和高原喀斯特生态系统,多关注顶极和次顶极群落,而对于分布在贵州、四川和重庆等交界地区的槽谷型喀斯特退化生态系统涉猎较少。槽谷喀斯特地区干谷发育,降雨产汇流过程迅速,槽谷两翼山地水土流失严重,土壤贫瘠<sup>[23]</sup>。受人为活动的强烈干扰,黔北槽谷喀斯特地区植被破坏严重,除马尾松(*Pinus massoniana*)林外,现存植被均为20年前封山育林后的次生类型。那么,槽谷喀斯特地区退化植被的植物功能性状与生态化学计量学特征如何?它们是否与峰丛洼地和高原喀斯特植被相同或相异?植物适应同样的高温、缺水、少土、高钙的喀斯特环境,是否产生相似的适应机制与应对策略?为回答这些问题,本文选取黔北槽谷喀斯特地区3种代表性优势植物化香(*Platycarya strobilacea*)、马尾松和烟管荚蒾(*Viburnum utile*),测定其不同器官的功能性状和元素含量,研究元素在器官间的分布特征及植物性状权衡策略,探讨优势植物种对喀斯特生境的适应机制,以期为退化植被的生态修复提供理论依据。

## 1 研究方法

### 1.1 研究地概况

研究位于贵州省北部印江县朗溪流域的昔莆村满阳坡(108°30'E, 28°02'N),为典型的槽谷型喀斯特地貌。槽谷谷底海拔480 m,所选研究区海拔740~1 100 m,地处中亚热带季风湿润气候区。根据能够获取的印江县气象站(108°24'E, 28°01'N, 457 m)最近50年(1961~2009)的气象记录,该地区年平均气温16.8℃,1月均温5.6℃,7月均温27℃,年均降水量1 114.7 mm,雨热同期,68.7%的降水发生在4~8月的高温期;年日照时数达

1 222.8 h,日照百分率仅25.5%;无霜期275~317天。母岩为石灰岩,基岩裸露率平均达43%,主要土壤类型为山地黄壤,很可能是山顶砂页岩风化后搬运堆积而来,pH范围为6.02~6.63,土壤表层(0~10 cm)全C、全N、全P含量分别为76.08、3.59、0.31 mg/g,交换性Ca、交换性Mg含量分别为4.15、0.22 mg/g。

郎溪流域内原生植被已破坏殆尽,现存均为次生和栽培植被,主要包括青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)-麻栎(*Quercus acutissima*)常绿落叶阔叶混交林,栓皮栎(*Quercus variabilis*)落叶阔叶林,马尾松、马尾松-柏木(*Cupressus funebris*)常绿针叶林,马尾松-麻栎针阔混交林,烟管荚蒾-火棘(*Pyracantha fortuneana*)灌丛和小芒(*Arundinella setosa*)草地,以及桔园、桃园、稻田等。采样地位于槽谷南坡,海拔从谷底的540 m到山顶的1 100 m,其植被类型在山谷低地为果园和农田,低海拔地区为次生灌丛与灌草丛,中至较高海拔地区为次生针阔混交林。其乔木层高7~18 m,盖度为65%,优势树种有化香树、马尾松,常见有山槐(*Maackia amurensis*)、侧柏(*Platycladus orientalis*)、毛白杨(*Populus tomentosa*)等。灌木层一般在3 m以下,盖度为31%,优势灌木有烟管荚蒾、盐肤木(*Rhus chinensis*)、火棘,常见的有小果蔷薇(*Rosa cymosa*)、扁担杆(*Grewia biloba*)、杭子梢属(*Campylotropis*)、胡颓子属(*Eleagnus*)等。主要藤本植物有象鼻藤(*Dalbergia mimosoides*)、蛇葡萄属(*Ampelopsis*)等。岩石裸露率高,平均为38%。

### 1.2 样品采集

在2017年7~10月,我们沿次生针阔混交林海拔740~1 100 m处布设1条宽100 m的样带,从海拔740 m开始,每增加100 m划定一个梯度,总共4个梯度。于每个海拔梯度内选取优势物种化香、马尾松和烟管荚蒾各20株,记录每一株的种名、胸径和树高等(表1)。在每株东南西北4个方位的中上部各采集一根完整枝条,每根枝条摘取5~10片完整、无病虫害叶片,保证化香和烟管荚蒾每株取20个叶片,马尾松取40个松针。同时选取每株植物的一条主根,采集完整根系。

### 1.3 植物性状和元素测定

利用精密天平称量所有叶片、4根20~30 cm小枝末端样品、主根系上所有粗根(根径≥10 mm)和中根(2 mm≤根径≤10 mm)鲜重,利用WinFOLIA

表 1 采样点生境特征

Table 1 Habitat characteristics of sampling sites

梯度	海拔/m	坡度/°	胸径(平均值±标准差)/cm			树高(平均值±标准差)/m			岩石裸露率/%
			化香	马尾松	烟管荚蒾	化香	马尾松	烟管荚蒾	
1	740~840	19	2.81±1.18	8.79±4.50	1.85±0.43	3.12±0.55	4.76±1.22	1.87±0.34	15
2	840~940	21	3.70±1.38	11.31±5.86	1.59±0.49	4.33±0.84	5.89±1.59	2.32±0.75	33
3	940~1 040	23	4.12±1.62	20.12±9.65	1.99±0.42	4.68±0.92	7.79±2.12	2.90±0.90	40
4	1 040~1 100	30	-	21.57±6.02	2.44±0.83	-	8.93±1.18	3.28±0.68	65

注: - 表示无数据。

多用途叶面积仪 (Regent Instruments, Québec, Canada) 扫描叶片, 获得叶面积、长宽指标。截取小枝、粗根和中根 2~3 cm, 去掉外皮, 用排水法测定体积。将上述叶片、枝条、根系放入 105 °C 烘箱中杀青 30 min, 在 75 °C 下烘 48 h 至恒重, 再称取干重。叶片、枝条和根系的性状指标按照以下公式计算:

比叶面积 (Specific leaf area, SLA,  $\text{cm}^2/\text{g}$ ) = 新鲜叶片面积 / 叶片干质量;

叶干物质含量 (Leaf dry-matter content, LDMC,  $\text{g}/\text{g}$ ) = 叶片干质量 / 叶片鲜质量;

枝干物质含量 (Twig dry-matter content, TDMC,  $\text{g}/\text{g}$ ) = 枝干质量 / 枝鲜质量;

枝组织密度 (Twig tissue density, TTD,  $\text{g}/\text{cm}^3$ ) = 枝干质量 / 枝体积;

粗根组织密度 (Coarse root tissue density, CRTD,  $\text{g}/\text{cm}^3$ ) = 粗根干质量 / 粗根体积;

中根组织密度 (Medium root tissue density, MRTD,  $\text{g}/\text{cm}^3$ ) = 中根干质量 / 中根体积。

将烘干的叶片、枝条和根系粉碎, 过 100 目筛。采用高温外热重铬酸钾氧化-容量法测定有机碳, 采用硫酸-双氧水消煮-蒸馏滴定法测定全 N, 采用硫酸-双氧水消煮-钼钒黄比色法测定全 P, 采用干灰化-稀盐酸溶解-火焰原子吸收分光光度法测定全 Ca、全 Mg。

### 1.4 数据分析

求取功能性状和元素含量的平均值、变异系数 (CV = 标准差 / 平均值), 利用单因素方差分析 (One-way ANOVA, LSD) 和 t 检验比较数据间差异显著性, 运用 Pearson 法分析植物功能性状、元素以及功能性状和元素之间的相关性, 统计分析在 SPSS 19 软件中完成。

## 2 结果

### 2.1 植物功能性状特征

除叶干物质含量外, 郎溪流域槽谷喀斯特地区 3 种优势植物的功能性状 (表 2) 在物种间均呈显著差异 ( $p < 0.05$ )。其中, 叶片性状为化香 > 马尾松 > 烟管荚蒾, 枝与根系性状绝大部分为烟管荚蒾 > 化香 > 马尾松。3 个物种的功能性状种内变异均小于 25%, 化香与马尾松所有功能性状的种内变异均小于种间变异, 而烟管荚蒾叶片和枝干物质含量的种内变异大于种间变异, 比叶面积、枝与根系密度均为种间变异大于种内变异。

### 2.2 生态化学计量特征

除枝条 P 含量在物种间无显著差异外, C、N、P、Ca、Mg、C/N、C/P、N/P 在物种间以及同一物种不同器官间均有差异, 但各物种和不同器官的不同元素含量表现不一致 (图 1)。在 3 个优势种中, 针叶树

表 2 印江郎溪流域 3 种优势植物的功能性状 (平均值±标准差) 及种内或种间变异系数

Table 2 Functional traits (mean±SD) and interspecific or intraspecific coefficient variations of three dominant species in the Langxi watershed, Yinjiang County, northern Guizhou Province

项目	所有植物		化香		马尾松		烟管荚蒾	
	平均值±标准差	变异系数/%	平均值±标准差	变异系数/%	平均值±标准差	变异系数/%	平均值±标准差	变异系数/%
比叶面积/( $\text{cm}^2/\text{g}$ )	93.72±33.85	32.13	143.13±17.61a	12.31	86.33±12.54b	24.53	74.58±10.29c	13.79
叶干物质含量/( $\text{g}/\text{g}$ )	0.47±0.07	12.76	0.51±0.03a	6.33	0.49±0.06a	11.71	0.48±0.08a	16.30
枝干物质含量/( $\text{g}/\text{g}$ )	0.52±0.09	17.34	0.53±0.04a	7.30	0.48±0.04b	7.85	0.52±0.13ab	24.40
枝密度/( $\text{g}/\text{cm}^3$ )	0.60±0.16	27.74	0.62±0.11b	17.53	0.45±0.06c	13.11	0.75±0.14a	18.69
粗根密度/( $\text{g}/\text{cm}^3$ )	0.59±0.17	29.00	0.54±0.08b	14.36	0.43±0.09c	21.78	0.77±0.05a	7.03
中根密度/( $\text{g}/\text{cm}^3$ )	0.54±0.17	31.90	0.55±0.05b	9.39	0.39±0.08c	19.88	0.71±0.16a	22.79
样本数/个	220		60		80		80	

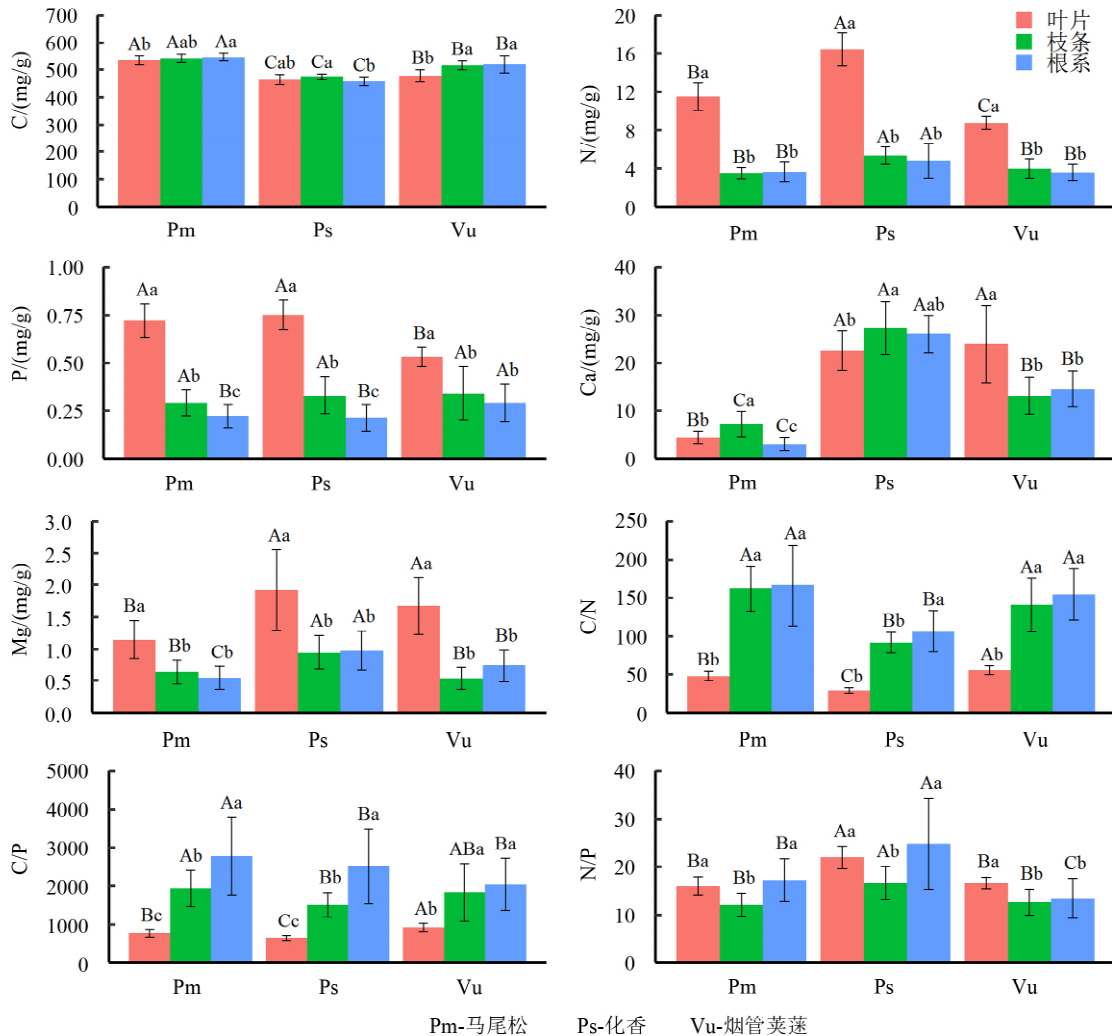
注: 单个物种下的变异系数为种内变异系数, 所有植物下的变异系数为种间变异系数。同行不同字母表示同一功能性状在不同物种间差异显著 ( $p < 0.05$ )。

马尾松所有器官内的 C 含量最高,而 Ca、Mg 含量最低;落叶化香 C 含量最低,但其它 4 种元素都是最高的;灌木烟管荚蒾的 C、Ca 和 Mg 含量居中,但 N、P 含量最低。N、P、Mg 元素含量在 3 个物种呈现出叶片>枝条>根系,但 C、Ca 的表现则不一致。C/N、C/P 均是马尾松最高,而化香 C/N 最低,烟管荚蒾 C/P 最低,在不同器官间 3 个物种均表现为根系>枝条>叶片。N/P 则是化香>马尾松>烟管荚蒾,除烟管荚蒾外,均表现为根系>叶片>枝条。

化香元素含量与计量比的变异范围为 2.07%~39.00%,马尾松为 2.63%~47.14%,烟管荚蒾为 3.12%~42.82%(图 1)。其中,烟管荚蒾元素含量变异大部分为最大值,化香多数为最小值,而马尾松变异系数的大小分布较为均匀。烟管荚蒾 C 变

异最大,化香 Ca 变异最小。在不同器官中,马尾松除 C 含量外,其余元素含量变异为根系>枝条>叶片;化香 C、Mg 变异为叶片>根系>枝条,N、P 叶片变异为根系>枝条>叶片,Ca 为枝条>叶片>根系;烟管荚蒾根系 C、Mg 变异最大,N、P 变异为枝条>根系>叶片,Ca 变异为叶片>枝条>根系。

马尾松叶片 C/N、C/P、N/P 变异最大,但枝条 C/P、N/P 和根系 N/P 变异最小;烟管荚蒾枝条 C/N、C/P、N/P 变异最大,而叶片 C/N、N/P 和根系 C/N、C/P 变异最小;化香根系 C/P、N/P 变异最大,叶片 C/P 和枝条 C/N 变异最小,其余比值变异居中。在不同器官中,除烟管荚蒾的 C/N、C/P 表现为枝条>根系>叶片外,C/N、C/P、N/P 均为根系>枝条>叶片(图 1)。



大写字母为不同物种同一元素在同一器官间的比较,小写字母表示同一物种同一元素在不同器官间的比较,不同字母表示差异显著( $p < 0.05$ )。

图 1 印江郎溪流域 3 个优势种不同器官的化学计量学特征

Fig.1 Chemometric characteristics of different organs of three dominant species in the Langxi watershed, Yinjiang County, northern Guizhou Province

2.3 植物功能性状与生态化学计量特征的相关性

印江郎河流域优势植物在同一物种中,除化香和马尾松的 SLA 与 LDMC 显著负相关,LDMC 与 TDMC 极显著正相关,以及马尾松 CRTD 与 MRTD 极显著正相关外,其余性状间均无显著相关性。化香 C 与 N、P、Ca、Mg、C/N、C/P、N/P 均无显著相关性,马尾松部分显著相关,而烟管荚蒾极显著正或负相关。物种内 N、P 与 Mg 极显著正相关,与 C/N、C/P 极显著负相关,Mg 与 C/N、C/P 极显著负相关,C/N 与 C/P 极显著正相关。

种间水平功能性状的相关性强(表 3),SLA 与其它植物性状之间均为负相关关系,其中与 CRTD 极显著负相关;除 SLA 之外的所有性状之间均呈正相关关系,且绝大多数为极显著。同一器官内的元素含量表现出不同的相关性(表 4),叶枝根 C 与 Ca、Mg、N/P 极显著负相关,与 C/N 极显著正相关,与 C/P 无显著相关关系。N 与 P、N/P 极显著正相关,与 C/N、C/P 极显著负相关,枝条的 N 与 Ca 和 Mg 也呈极显著正相关。P 与 C/N、C/P 大都极显著负相关,除叶片外还与 N/P 呈极显著负相关。Ca 与 Mg 元素均呈极显著正相关,其中枝条和根系的 Ca、Mg 元素与 C/N、C/P 呈极显著负相关(根系 C/P 除外),而 Ca 与 N/P 有极显著正相关。C、N、P 的比值绝大多数都呈极显著或显著正相关,只有 C/N

与 N/P 呈极显著负相关。

表 3 印江郎河流域优势植物功能性状的 Pearson 相关性  
Table 3 Pearson correlations among functional traits of dominant plants in the Langxi watershed, Yinjiang

County, northern Guizhou Province						n = 220
植物功能性状	比叶面积	叶干物质含量	枝干物质含量	枝密度	粗根密度	
叶干物质含量	-0.145*					
枝干物质含量	-0.120	0.351**				
枝密度	-0.079	0.253**	0.419**			
粗根密度	-0.297**	0.226**	0.544**	0.616**		
中根密度	-0.166*	0.176*	0.537**	0.604**	0.865**	

注: \* 表示在 0.05 水平上(两侧)显著相关; \*\* 表示在 0.01 水平上(两侧)显著相关。文中类似表格中\*、\*\* 含义同上。

从植物性状与元素之间的相关性来看,不同植物种、不同器官之间的差异较大(表 5)。3 个器官中的比叶面积与多数元素含量之间的相关性最大,其中与叶片 Ca 元素之外的所有元素呈极显著正或负相关,与枝条和根系 P、C/P 之外的所有元素也呈极显著或显著正或负相关。叶和枝干物质含量与元素含量之间的相关性不显著。枝条密度和根系密度与叶片中的多数元素含量之间的相关性都强于枝条和根系,其中在叶片和枝条中,与元素含量相关性为负、与元素比值相关性为正,而在根系中的元素比值绝大部分为负相关;另外,它们与叶片和根系中的 Ca、Mg 元素含量相关性都高于枝条。

表 4 印江郎河流域优势植物器官内元素及其比值的 Pearson 相关性

Table 4 Pearson correlations of elements and their ratios in dominant plant organs in the Langxi watershed, Yinjiang County, northern Guizhou Province

Yinjiang County, northern Guizhou Province									n = 55
植物器官	元素	C	N	P	Ca	Mg	C/N	C/P	
叶片	N	-0.231							
	P	0.118	0.734**						
	Ca	-0.822**	0.029	-0.321*					
	Mg	-0.480**	0.060	-0.139	0.479**				
	C/N	0.366**	-0.965**	-0.713**	-0.137	-0.112			
	C/P	0.215	-0.786**	-0.924**	0.023	-0.037	0.838**		
	N/P	-0.418**	0.763**	0.129	0.308*	0.220	-0.736**	-0.269*	
枝条	N	-0.503**							
	P	-0.039	0.654**						
	Ca	-0.752**	0.744**	0.220					
	Mg	-0.458**	0.480**	0.304*	0.521**				
	C/N	0.573**	-0.945**	-0.579**	-0.762**	-0.505**			
	C/P	0.238	-0.703**	-0.884**	-0.375**	-0.428**	0.721**		
	N/P	-0.479**	0.248	-0.529**	0.505**	0.108	-0.290*	0.421**	
根系	N	-0.194							
	P	0.189	0.224						
	Ca	-0.778**	0.278*	-0.119					
	Mg	-0.558**	0.250	0.249	0.526**				
	C/N	0.474**	-0.814**	-0.267*	-0.480**	-0.465**			
	C/P	0.068	-0.830**	-0.854**	-0.086	-0.385**	0.469**		
	N/P	-0.357**	0.603**	-0.586**	0.372**	0.017	-0.445**	0.482**	

表5 印江郎河流域优势植物功能性状与元素之间的 Pearson 相关性

Table 5 Pearson correlations among functional traits of dominant plants and elements in the Langxi watershed, Yinjiang County, northern Guizhou Province

n = 53

植物器官	项目	比叶面积	叶干物质含量	枝干物质含量	枝密度	粗根密度	中根密度
叶片	C	-0.376**	-0.027	-0.001	-0.452**	-0.598**	-0.499**
	N	0.803**	0.160	-0.004	-0.288*	-0.517**	-0.284*
	P	0.512**	0.083	-0.107	-0.558**	-0.661**	-0.516**
	Ca	0.187	-0.063	0.207	0.580**	0.639**	0.532**
	Mg	0.427**	-0.100	0.269	0.317*	0.406**	0.208
	C/N	-0.806**	-0.100	0.079	0.269	0.437**	0.221
	C/P	-0.644**	-0.006	0.163	0.443**	0.495**	0.379**
	N/P	0.650**	0.167	0.098	0.114	-0.118	0.093
枝条	C	-0.645**	-0.086	-0.090	-0.322*	-0.354*	-0.288*
	N	0.543**	0.022	0.320*	-0.018	-0.081	0.147
	P	0.026	-0.082	0.319*	-0.093	0.022	0.110
	Ca	0.679**	0.101	0.225	0.237	0.102	0.253
	Mg	0.538**	0.162	0.274	-0.059	-0.098	-0.060
	C/N	-0.532**	-0.095	-0.342*	-0.014	-0.014	-0.222
	C/P	-0.197	0.017	-0.211	0.198	-0.004	-0.048
	N/P	0.543**	0.131	0.050	0.199	-0.055	0.110
根系	C	-0.640**	-0.412**	-0.235	-0.328*	-0.239	-0.287*
	N	0.288*	-0.011	0.251	-0.003	-0.260	-0.026
	P	-0.217	-0.151	0.381**	0.180	0.222	0.168
	Ca	0.604**	0.115	0.206	0.446**	0.367*	0.432**
	Mg	0.349*	0.201	0.497**	0.408**	0.227	0.239
	C/N	-0.405**	-0.078	-0.275	-0.101	0.090	-0.121
	C/P	0.078	0.050	-0.304*	-0.258	-0.260	-0.184
	N/P	0.456**	0.080	-0.046	-0.137	-0.320*	-0.105

### 3 讨论

#### 3.1 喀斯特槽谷植物的功能性状

除了 LDMC, 槽谷喀斯特植物的功能性状在物种间存在显著差异。在相似环境条件下, 种间功能性状存在显著差异反映了不同物种形态和功能的内在区别<sup>[24]</sup>, 也是植物降低生态位重叠, 减小竞争的表现<sup>[25]</sup>。植物性状种内变异均小于 25%, 种间变异均小于 35%, 说明在严酷环境下, 环境压力是表型变异的主要因素<sup>[15]</sup>。

与亚热带非喀斯特地区相比(表 6), 黔北印江槽谷喀斯特植物 SLA 小于鄂西南和粤东植物, 但与赣中植物相近。LDMC 大于鄂西南和粤东植物, TTD 和 CRTD 大于鄂西南和赣中植物。与其它喀斯特地区植物相比, 黔北槽谷喀斯特优势植物的 SLA 小于桂北峰林平原、滇中断陷盆地和黔中高原喀斯特植物, TTD 小于黔中, 而 LMDC 大于桂北、滇中和黔中植物, TDMC 也较黔中大。SLA 能够表征植物光合能力, SLA 越大, 光合能力越强<sup>[26]</sup>。较低 SLA 的植物更能适应干旱贫瘠环境, 为了减小蒸腾作用, 喀斯特地区的植物一般具有较小的 SLA<sup>[6]</sup>。非喀斯

特地区植物 SLA 低于喀斯特植物, 与植物的生活型有关, 前者多为常绿植物, 而后者是常绿与落叶植物混交<sup>[5]</sup>; 同时也说明喀斯特植物比非喀斯特植物更耐受干旱生境<sup>[6]</sup>。而喀斯特槽谷地区的植物 SLA 更小于其它地貌类型的喀斯特植物, 说明槽谷型喀斯特植物的耐受干旱能力更强。植物干物质含量和组织密度与抵抗外界的伤害能力有关, LDMC 能表征植物对资源的获取、利用及有效性的高低<sup>[7]</sup>, 而组织密度越大, 寿命越长<sup>[16]</sup>, 通常高的组织密度表明树种采取较为保守的生存策略<sup>[27]</sup>。干旱或贫瘠地区, 植物增加组织密度有利于保存营养物质<sup>[28]</sup>。枝密度的增加有利于预防因干旱导致的栓塞和空穴现象<sup>[29]</sup>, 且低组织密度植物所受环境资源竞争压力较大<sup>[20]</sup>, 因而, 植物提高组织密度是其适应严酷环境的一种策略。喀斯特槽谷植物的组织密度大于非喀斯特植物, 说明前者对资源的保存能力较好, 利用率较高, 从而具有较强的抵抗外界干扰能力, 对资源贫乏生境的适应较好。而其组织密度也大于其它喀斯特类型植物, 说明在同为喀斯特生境中, 喀斯特槽谷区植物组织寿命更高, 采取了更为保守的生存策略<sup>[27]</sup>。喀斯特槽谷地区雨量集中

表6 亚热带森林植物功能性状的比较

Table 6 Comparison of functional traits of subtropical forest plants

地貌类型	研究地点	比叶面积/ ( $\text{cm}^2/\text{g}$ )	叶干物质含量/ ( $\text{g}/\text{g}$ )	枝干物质含量/ ( $\text{g}/\text{g}$ )	枝密度/ ( $\text{g}/\text{cm}^3$ )	粗根密度/ ( $\text{g}/\text{cm}^3$ )	文献
非喀斯特	赣中大岗山	93.52	-	-	0.40	0.41	[25]
	粤东	300.15	0.22	-	-	-	[26]
	鄂西南星斗山(常绿树)	153.52	0.38	-	0.56	-	[27]
	鄂西南星斗山(落叶树)	285.43	0.30	-	0.51	-	
喀斯特	黔中普定	134.44	0.40	0.48	0.69	-	[5]
	滇中石林	195.98	0.40	-	-	-	[6]
	桂北桂林	150.32	0.44	-	-	-	[7]
	黔北印江	93.72	0.47	0.52	0.60	0.59	本研究

注: - 表示引用文献中没有相应的功能性状值。

在高温期,水分蒸发量较大,同时由于特殊的地貌结构,山地水漏失严重,加剧了其干旱境况<sup>[23]</sup>。喀斯特地区水分主要受降雨的影响<sup>[30]</sup>。黔北喀斯特槽谷地区降雨量(1114 mm)稍高于滇中石林(967 mm),而低于黔中普定地区(1341 mm),但黔北年平均温度(16.8℃)高于滇中(16.2℃)和黔中(15.2℃),且其7月均温达27℃,因此环境干旱胁迫更强。总之,黔北喀斯特槽谷地区植物表现出高叶干物质含量、高组织密度和低比叶面积的性状组合模式,以适应更加干旱的生境。

植物功能性状通常是由一共同性状轴所代表的、反映进化或生物物理权衡共同变化的一系列性状,沿该轴植物性状可根据各自的策略发生变化<sup>[15]</sup>。本研究发现,喀斯特槽谷植物的SLA与LDMC显著负相关,这与众多研究相同<sup>[6,16,26]</sup>。随着SLA的减小,LDMC增大,有利于增加叶片内部水分向叶表扩散的距离或阻力,从而降低植物内部水分散失<sup>[6]</sup>。与滇中、黔中和桂北喀斯特植物相比,喀斯特槽谷植物SLA减小和LDMC增加的幅度较大,说明黔北地区水分亏缺较为严重。与前人<sup>[20]</sup>的研究结果一致,本地SLA与TTD、RTD显著负相关,说

明喀斯特槽谷植物倾向于同时增加叶片、枝条和根系的投资,降低元素循环速率,以确保植株营养的供给。

### 3.2 喀斯特槽谷植物的生态化学计量特征

目前森林生态化学计量学的研究主要以叶片为主<sup>[31]</sup>,与已发表的研究相比(表7),喀斯特槽谷植物叶片C含量高于全球平均水平及川北非喀斯特次生林乔木,高于桂西北峰丛洼地喀斯特植物。较高的叶片C含量有利于植物抵御环境,也说明植物光合速率较小。但同时低于黔东南非喀斯特优势植物,也低于黔中高原喀斯特优势植物,除了与选取的植物种类和土壤有机质含量相关外(印江土壤有机质显著低于普定和茂兰地区),也与黔北喀斯特地区植被恢复时间短,初级生产力低有一定关系。喀斯特槽谷植物叶片N、P含量低于全球和全国,也低于亚热带非喀斯特和喀斯特植物,可能是由于本研究只测定了乔木和灌木,没有涉及到草本,而草本比木本植物具有更高的N、P吸收效率<sup>[32]</sup>。此外,喀斯特槽谷区土壤P本底值较低(0.31 mg/g),叶片P含量也受土壤P含量的影响<sup>[10]</sup>。喀斯特槽谷植物叶片Ca、Mg含量低于峰丛

表7 不同区域植物叶片元素特征

Table 7 Elemental compositions of plant leaves from different areas

地貌类型	研究地点	C/(mg/g)	N/(mg/g)	P/(mg/g)	Ca/(mg/g)	Mg/(mg/g)	C/N	C/P	N/P	文献
	全球	464.0	20.1	1.8	-	-	22.5	232.0	13.8	[17,36]
	全国	-	19.7	1.5	-	-	-	-	16.3	[37]
喀斯特	黔北印江	493.3	11.8	0.7	16.4	1.5	44.9	771.3	17.8	本研究
	黔南茂兰	-	27.1	1.1	25.6	4.8	-	-	-	[9]
	黔中修文	515.0	17.2	1.4	-	-	31.6	411.7	13.2	[10]
	桂西北环江	427.5	21.2	1.2	-	-	<25.0	<400.0	17.4	[11]
非喀斯特	川北老君山	487.6	22.1	1.6	-	-	25.1	329.1	14.5	[38]
	黔东南月亮山	530.1	14.8	1.0	-	-	35.6	561.8	16.3	[39]
	浙东北天童山(常绿阔叶林)	-	-	-	-	-	39.4	758.0	17.8	[40]
	浙东北天童山(常绿针叶林)	-	-	-	-	-	48.1	677.9	14.2	

注: - 表示引用文献中没有相应的元素含量或比值。<25.0、<400.0为引用文献中没有C/N、C/P平均值,只有最大值。

洼地喀斯特地区<sup>[9]</sup>,一方面与物种有关,因为根据叶片 Ca 和 Mg 含量之和<sup>[33]</sup>,喀斯特植物可分成嗜钙型( $>40$  mg/g)、喜钙型(30~40 mg/g)、随遇型(140~250 mg/g)和厌钙型植物( $<130$  mg/g),郎溪地区化香和烟管荚蒾属于随遇型,马尾松为厌钙型,而茂兰地区<sup>[9]</sup>植物包括了四种类型,且大多为嗜钙型、喜钙型和随遇型。另一方面可能与土壤 pH 相关,本研究区域土壤偏酸性,与成土母质密切相关,印江是二叠系与回星峭组的接触地区,岩性主要为碳酸盐岩夹碎屑岩<sup>[34]</sup>,且黔北地区广泛分布高岭土矿<sup>[35]</sup>,导致该区域 pH 较小。而茂兰土壤偏碱性,嗜钙和喜钙型植物在酸性土壤中会发育不良<sup>[9]</sup>。同时也说明土壤 pH 对植物分布有重要影响。

生物体 C、N、P 元素比值与生长速率有很强的相关性<sup>[17]</sup>,植物 C/N、C/P 能够反映植物 N、P 利用效率<sup>[11]</sup>。喀斯特槽谷植物 C/N、C/P 与浙东北常绿针叶林植物 C/N、常绿阔叶林植物 C/P 相近,高于全球和川、黔非喀斯特地区,也高于桂北、黔南和黔中喀斯特地区(表 7),说明槽谷喀斯特地区在单位 N、P 养分条件下,叶片建成效率较高<sup>[40]</sup>。本地区植物叶片 N/P 高于全球、全国以及川、黔非喀斯特地区,与浙东北常绿阔叶林和桂北常绿落叶阔叶林相近,也高于黔中优势植物。研究认为<sup>[41]</sup>,当  $N/P < 14$  时,植物生长主要受 N 限制,当  $N/P > 16$  时,植物生长主要受 P 限制,当  $14 < N/P < 16$  时,植物生长受 N、P 共同限制。因此,喀斯特槽谷地区植物总体受 P 限制,这与前人对喀斯特地区的研究结果一致<sup>[9]</sup>,但比其它喀斯特地貌类型中的优势植物更受 P 限制。

除了枝条 P 含量,C、N、P、Ca、Mg、C/N、C/P、N/P 在物种间以及同一物种不同器官间均有差异,这种差异与植物分类和表型可塑性有关<sup>[21]</sup>,也与器官组织结构和功能属性有关<sup>[31]</sup>。同一空间竞争的不同物种长期适应特定的生物和非生物因素,为了避免种间竞争采取不同的资源利用策略,从而使得元素在物种间存在差异<sup>[21]</sup>。叶片是植物光合作用的主要器官,植株为了确保生长需求将大部分营养物质输送至叶片,而枝和根作为营养的传输和吸收器官,较少储存养分<sup>[21]</sup>,因此叶片 N、P、Mg 元素含量显著高于枝条和根系。同时有研究发现,在高营养条件下,植物会将绝大部分元素分配到叶片和根系等生产性器官<sup>[20]</sup>。研究表明,非喀斯特地区植物

叶片和根系 N、P 含量高于枝条<sup>[42-43]</sup>。而本研究叶片和枝条 N、P 含量高于根系,说明在土壤贫瘠的喀斯特槽谷地区,植物增加了对枝条的投资。也有研究表明,枝条 C 含量高于叶片和根系<sup>[31]</sup>,而本地区主要表现为根系 C 含量最大,可能是受喀斯特干旱生境的影响,植物为了提高水分和养分的吸收效率而增加根系投资,这是喀斯特地区的突出表现<sup>[5]</sup>。3 物种 Ca 含量在器官间的分布规律不一,可能与植物对 Ca 元素的利用策略有关。枝条和根系 C/N、C/P 大于叶片,与前人研究结果一致<sup>[31, 42-43]</sup>,C 含量在植物器官间相差较小,且含量高,C/N、C/P 主要由 N、P 含量决定<sup>[11]</sup>,而枝条和根系 N、P 含量显著低于叶片,因此叶片比值最大。叶片和根系 N/P 大于枝,这可能与器官功能属性不同有关<sup>[42]</sup>。

从相关性来看,喀斯特槽谷植物 N 与 P、N/P 正相关,C 与 N、N/P 负相关,这与众多研究相同<sup>[37]</sup>。本文得出 C 与 Ca、Mg 极显著负相关,表明植物较高的 Ca、Mg 含量不利于 C 的储存,即植物初级生产力下降。喀斯特钙生植物 Ca 元素有助于提高植物对土壤贫瘠、季节性干旱的适应性,但当 Ca 浓度超过最适浓度时,会影响到植物生理功能<sup>[44]</sup>。研究<sup>[45]</sup>发现,高钙环境胁迫下,植株叶绿素含量减少,气孔导度下降,蒸腾速率降低,使得植物光合强度降低。另外,C 与 Ca 极显著负相关,暗示 C 元素含量的增加能够抑制植物对 Ca 元素的吸收,有助于降低喀斯特地区高钙环境对植物的损害。喀斯特地区植物叶片 Mg 含量普遍较高,可抑制光合作用的磷酸化过程<sup>[46]</sup>,从而也降低植物产量。因此,喀斯特槽谷植物 C 含量随着 Ca、Mg 含量的增加而显著降低,三者间存在重要权衡。

### 3.3 喀斯特槽谷植物功能性状与生态化学计量的耦合

通过对叶枝根的 6 种元素含量和 6 种性状的相关性研究发现,在物种水平上,喀斯特槽谷植物性状和元素含量以及计量比之间没有一致的关系,与周鹏等(2010)<sup>[47]</sup>和赵文霞等(2016)<sup>[48]</sup>研究结果相同。在种间水平上,本文与 Fortunel 等(2012)<sup>[49]</sup>均得出 SLA 与叶 C 含量极显著负相关,与叶 N、P 极显著正相关,本研究还发现 SLA 与叶 Mg 含量显著正相关,表明喀斯特槽谷植物沿叶经济谱发生协变<sup>[50]</sup>。SLA 的减小能够降低水分的蒸散,而一些富含 C 的化合物利于水分的运输<sup>[21]</sup>。与非喀斯特地区相比(表 6、7),喀斯特地区植物具有较小的 SLA



和较高的叶 C 含量,说明增加 C 含量和减小 SLA,是植物应对干旱环境的策略之一。N、P、Mg 元素与植物的光合作用密切相关<sup>[34]</sup>,叶 N 和 SLA 与植物光合最大速率和叶建成消耗有关,SLA 低的植物将叶中大部分物质用于建造保卫结构<sup>[51]</sup>,光合能力较弱,叶片 N、P、Mg 需求量降低,导致喀斯特槽谷植物叶片 N、P、Mg 含量低于其他区域植物(表 7),表明喀斯特槽谷植物更能适应贫瘠环境。LDMC 和 TDMC 与叶片和枝条元素含量和计量比间无显著相关性,可能是由于干物质含量不受营养供应的影响<sup>[20]</sup>。有研究认为,根系组织密度与根 N、P 含量显著负相关<sup>[52-53]</sup>,而本研究中的根组织密度与根 N、P 含量均无显著相关性,但与根 Ca 含量显著正相关,可能与喀斯特特殊的高钙环境有关,有研究认为<sup>[54]</sup>喀斯特钙生植物 Ca 元素有助于提高植物对土壤贫瘠、季节性干旱的适应性。

## 4 结论

除 LDMC 外,黔北槽谷喀斯特植物功能性状在

种间有显著差异,不同器官功能性状具有较好的相关性。除了枝条 P 含量,C、N、P、Ca、Mg、C/N、C/P、N/P 在种间和器官间均有不同程度的差异。与非喀斯特植物相比,槽谷喀斯特植物 SLA 较小,LDMC、TDMC、TTD 和 RTD 较高,营养元素含量较低,说明喀斯特槽谷植物更耐干旱和贫瘠。而与非喀斯特植物不同,槽谷喀斯特植物 C 含量在器官间为根系最大,N、P 含量为根系最小,说明喀斯特槽谷植物为适应环境,植株增加了防御性器官的投资,生长策略较为保守。与其他喀斯特地貌区域植物相比,槽谷喀斯特植物 SLA 较小,LDMC 和 TDMC 较大,且营养含量低,说明喀斯特槽谷植物能更好的适应贫瘠环境。

### 致谢

感谢李炎、皇开源、史帅营、王飞、王学玲、夏小雪、杨阳、赵梦琪、张小廷和朱允正等本科生,以及钟巧连、刘立斌和郭银明等研究生在野外调查中的帮助,感谢黔南民族师范学院俞筱桢副教授协助鉴定植物,感谢吴洋洋在文稿写作中的帮助。

## 参 考 文 献

- [1] 王世杰,刘再华,倪健,等. 中国南方喀斯特地区碳循环研究进展[J]. 地球与环境,2017,45(1): 2-9.
- [2] 朱守谦. 喀斯特森林生态研究(III) [M]. 贵阳: 贵州科技出版社,2003.
- [3] 王世杰,李阳兵. 喀斯特石漠化研究存在的问题与发展趋势[J]. 地球科学进展,2007,22(6): 573-582.
- [4] 郭柯,刘长成,董鸣. 我国西南喀斯特植物生态适应性及石漠化治理[J]. 植物生态学报,2011,35(10): 991-999.
- [5] 钟巧连,刘立斌,许鑫,等. 黔中喀斯特木本植物功能性状变异及其适应策略[J]. 植物生态学报,2018,42(5): 562-572.
- [6] 庞志强,卢炜丽,姜丽莎,等. 滇中喀斯特 41 种不同生长型植物叶性状研究[J]. 广西植物,2019,39(8): 1126-1138.
- [7] 马姜明,张秀珍,梁士楚,等. 桂林尧山常见植物叶片性状研究[J]. 广西师范大学学报(自然科学版),2012,30(1): 77-82.
- [8] 习新强,赵玉杰,刘玉国,等. 黔中喀斯特山区植物功能性状的变异与关联[J]. 植物生态学报,2011,35(10): 1000-1008.
- [9] 罗绪强,张桂玲,杜雪莲,等. 茂兰喀斯特森林常见钙生植物叶片元素含量及其化学计量学特征[J]. 生态环境学报,2014,23(7): 1121-1129.
- [10] 皮发剑,袁丛军,喻理飞,等. 黔中天然次生林主要优势树种叶片生态化学计量特征[J]. 生态环境学报,2016,25(5): 801-807.
- [11] 曾昭霞,王克林,刘孝利,等. 桂西北喀斯特森林植物-凋落物-土壤生态化学计量特征[J]. 植物生态学报,2015,39(7): 682-693.
- [12] 俞月凤,彭晚霞,宋同清,等. 喀斯特峰丛洼地不同森林类型植物和土壤 C、N、P 化学计量特征[J]. 应用生态学报,2014,25(4): 947-954.
- [13] 孟婷婷,倪健,王国宏. 植物功能性状与环境 and 生态系统功能[J]. 植物生态学报,2007,31(1): 150-165.
- [14] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits world-wide[J]. Australian Journal of Botany, 2003, 51(4): 335-380.
- [15] Reich P B, Wright I J, Cavender-Bares J, et al. The evolution of plant functional variation, traits, spectra, and strategies[J]. International Journal of Plant Sciences, 2003, 164(S3): S143-164.
- [16] Wilson P J J, Thompson K, Hodgson J G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies[J]. The New Phytologist, 1999, 143(1): 155-162.
- [17] Elser J J, Fagan W F, Denno R F, et al. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs[J]. Nature, 2000, 408(6812): 578-580.
- [18] 黄小波,刘万德,苏建荣,等. 云南普洱季风常绿阔叶林 152 种木本植物叶片 C、N、P 化学计量特征[J]. 生态学杂志,2016,35(3): 567-575.
- [19] Elser J J, Fagan W F, Kerkhoff A J, et al. Biological stoichiometry of plant production, metabolism, scaling and biological stoichiometry of plant

- production metabolism, scaling and ecological response to global change[J]. *New Phytologist*, 2010, 186 (3): 593-608.
- [20] Ryser P, Notz R. Competitive ability of three ecologically contrasting grass species at low nutrient supply in relation to their maximal relative [J]. *Bulletin of the Geobotanical Institute ETH Zurich*, 1996, 62: 3-12.
- [21] Sardans J, Peñuelas J. Climate and taxonomy underlie different elemental concentrations and stoichiometries of forest species, the optimum "biogeochemical niche" [J]. *Plant Ecology*, 2014, 215 (4): 441-455.
- [22] 王世杰, 张信宝, 白晓永. 南方喀斯特石漠化分区的名称商榷与环境特点[J]. *山地学报*, 2013, 31 (1): 18-24.
- [23] 蒋勇军, 刘秀明, 何师意, 等. 喀斯特槽谷区土地石漠化与综合治理技术研发[J]. *生态学报*, 2016, 36 (22): 7092-7097.
- [24] Tomlinson K W, Poorter L, Bongers F, et al. Relative growth rate variation of evergreen and deciduous savanna tree species is driven by different traits[J]. *Annals of Botany*, 2014, 114 (2): 315-324.
- [25] 郭志文, 赵文霞, 罗久富, 等. 大岗山亚热带常绿阔叶林 16 种木本植物功能性状的变异特征[J]. *福建师范大学学报(自然科学版)*, 2019, 35 (1): 82-87.
- [26] 陈文, 王桔红, 马瑞君, 等. 粤东 89 种常见植物叶功能性状变异特征[J]. *生态学杂志*, 2016, 35 (8): 2101-2109.
- [27] 唐青青, 黄永涛, 丁易, 等. 亚热带常绿落叶阔叶混交林植物功能性状的种间和种内变异[J]. *生物多样性*, 2016, 24 (3): 262-270.
- [28] Comas L H, Eissenstat D M. Linking fine root traits to maximum potential growth rate among 11 mature temperate tree species [J]. *Functional Ecology*, 2004, 18 (3): 388-397.
- [29] Cavender Bares J, Holbrook N M. Hydraulic properties and freezing-induced cavitation in sympatric evergreen and deciduous oaks with contrasting habitats [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2001, 24 (12): 1243-1256.
- [30] 吴韦, 蒋勇军, 贾亚男, 等. 典型岩溶槽谷区土壤水  $\delta D$  和  $\delta^{18}O$  时空分布特征, 以重庆市中梁山岩溶槽谷为例 [J]. *环境科学*, 2018, 39 (12): 5418-5427.
- [31] 封焕英, 杜满义, 辛学兵, 等. 华北石质山地侧柏人工林 C、N、P 生态化学计量特征的季节变化 [J]. *生态学报*, 2019, 39 (5): 1572-1582.
- [32] 姜沛沛, 曹扬, 陈云明, 等. 陕西省 3 种主要树种叶片、凋落物和土壤 N、P 化学计量特征 [J]. *生态学报*, 2017, 37 (2): 443-454.
- [33] 周运超. 贵州喀斯特植被主要营养元素含量分析 [J]. *贵州农学院学报*, 1997, 16 (1): 11-16.
- [34] 闫帮国, 何光熊, 李纪潮, 等. 金沙江干热河谷地区植物叶片中各生源要素的化学计量特征以及异速增长关系 [J]. *植物生态学报*, 2012, 36 (11): 1136-1144.
- [35] 向茂木, 甘朝勋, 马忠魏. 黔北及邻区上二叠统底部高岭土矿床地质特征及成因 [J]. *矿床地质*, 1986, 5 (1): 73-78.
- [36] Mcgroddy M E, Daufresne T, Hedin L O. Scaling of C, N, P Stoichiometry in forests worldwide, implications of terrestrial redfield-type ratios [J]. *Ecology*, 2004, 85 (9): 2390-2401.
- [37] Han W X, Fang J Y, Guo D L. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China [J]. *New Phytologist*, 2005, 168 (2): 377-385.
- [38] 蒋龙, 徐振锋, 吴福忠, 等. 亚热带 3 种典型常绿森林土壤和植物叶片 C、N、P 化学计量特征 [J]. *应用与环境生物学报*, 2019, 25 (4): 1-16.
- [39] 张亚冰, 吕文强, 周传艳, 等. 贵州月亮山 5 个优势树种叶片与土壤生态化学计量特征 [J]. *水土保持研究*, 2017, 24 (5): 182-188.
- [40] 阎恩荣, 王希华, 郭明, 等. 浙江天童常绿阔叶林、常绿针叶林与落叶阔叶林的 C:N:P 化学计量特征 [J]. *植物生态学报*, 2010, 34 (1): 48-57.
- [41] 郑淑霞, 上官周平. 黄土高原地区植物叶片养分组成的空间分布格局 [J]. *自然科学进展*, 2006, 16 (8): 965-973.
- [42] 张雨鉴, 宋娅丽, 王克勤. 滇中亚高山森林乔木层各器官生态化学计量特征 [J]. *生态学杂志*, 2019, 38 (6): 1669-1678.
- [43] 陈美玲, 崔君滕, 邓蕾, 等. 黄土高原两种针叶树种不同器官水碳氮磷分配格局及其生态化学计量特征 [J]. *地球环境学报*, 2018, 9 (1): 54-63.
- [44] 罗绪强, 王程媛, 杨鸿雁, 等. 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*, 2012, 28 (16): 1-5.
- [45] 李青云, 葛会波, 胡淑明, 等. 钠盐和钙盐胁迫对草莓光合作用的影响 [J]. *西北植物学报*, 2006, 26 (8): 1713-1717.
- [46] 汪洪, 褚天铎. 植物镁素营养的研究进展 [J]. *植物学报*, 1999, 16 (3): 245-250.
- [47] 周鹏, 耿燕, 马文红, 等. 温带草地主要优势植物不同器官间功能性状的关联 [J]. *植物生态学报*, 2010, 34 (1): 7-16.
- [48] 赵文霞, 邹斌, 郑景明, 等. 常绿阔叶林常见树种根茎叶功能性状的相关性 [J]. *北京林业大学学报*, 2016, 38 (6): 35-41.
- [49] Fortunel C, Fine P V A, Baraloto C. Leaf, stem and root tissue strategies across 758 Neotropical tree species [J]. *Functional Ecology*, 2012, 26 (5): 1153-1161.
- [50] Wright I J, Reich P B, Westoby M. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 2004, 428 (6985): 821-827.
- [51] 杨冬梅, 章佳佳, 周丹, 等. 木本植物茎叶功能性状及其关系随环境变化的研究进展 [J]. *生态学杂志*, 2012, 31 (3): 702-713.
- [52] 王钊颖, 程林, 王满堂, 等. 武夷山落叶林木本植物根细性状研究 [J]. *生态学报*, 2018, 38 (22): 8088-8097.
- [53] 龚时慧, 温仲明, 施宇. 延河流域植物群落功能性状对环境梯度的响应 [J]. *生态学报*, 2011, 31 (20): 6088-6097.
- [54] Ding W, Clode P L, Clements J C, et al. Effects of calcium and its interaction with phosphorus on the nutrient status and growth of three *Lupinus* species [J]. *Physiologia Plantarum*, 2018, 163 (3): 386-398.

## Adaptation Strategies of Three Dominant Plants in the Trough-valley Karst Region of Northern Guizhou Province , Southwestern China , Evidence from Associated Plant Functional Traits and Ecstoichiometry

YANG Yong<sup>1,2</sup> , XU Xin<sup>1,2</sup> , XU Yue<sup>1</sup> , NI Jian<sup>1,3</sup>

( 1. State Key Laboratory of Environmental Geochemistry , Institute of Geochemistry , Chinese Academy of Sciences , Guiyang 550081 , China; 2. Chinese Academy of Sciences , Beijing 100049 , China; 3. College of Chemistry and Life Sciences , Zhejiang Normal University , Jinhua Zhejiang 321004 , China)

**Abstract:** Three dominant woody species ( *Platycarya strobilacea* , *Pinus massoniana* and *Viburnum utile* ) were selected to determine plant functional traits and C , N , P , Ca and Mg contents of leaves , twigs and roots along an elevation gradient in the Langxi Watershed of northern Guizhou Province , southwestern China. The key features of functional traits and ecstoichiometry among different plant organs and their correlations were analyzed , the adaptive strategies of three dominant species to the trough-valley karst environment were further explored. Results showed that: ( 1 ) The leaf dry-matter contents ( LDMC ) of three dominant species had no significant interspecific variation , but specific leaf area ( SLA ) , twig dry-matter content ( TDMC ) , twig tissue density ( TTD ) , coarse root tissue density ( CRTD ) and medium root tissue density ( MRTD ) had significant interspecific variation. The highest interspecific variation occurred in SLA ( 32. 13% ) and the lowest one in LDMC ( 12. 76% ) . ( 2 ) SLA and LDMC , CRTD and MRTD had significant negative correlations , but LDMC , TDMC , TTD , CRTD and MRTD had parallel positive correlations. ( 3 ) The distribution of C contents in leaves , branches and roots was relatively uniform. N , P and Mg contents had the same trend of leaf > twig > root in three plants , the trend of C/N and C/P was root > twig > leaf , and the leaf N/P ranged from 10. 89 to 27. 39 with an average of 17. 75. ( 4 ) In the corresponding plant organs , N was significantly and positively correlated with P and N/P , C was significantly and negatively correlated with Ca and Mg , Ca was significantly and positively correlated with Mg , while Ca was significantly and negatively correlated with P in leaves. ( 5 ) SLA had significant and positive correlations with contents of leaf N , P and Mg , but had a significant and negative correlation with leaf content of C. Ca contents in coarse and medium roots had very significant and positive correlations with the tissue densities of roots , indicating that the dominant plants in karst areas of northern Guizhou trough valley differentiated in their functional traits to reduce the overlap of niches and such to reduce the resource competition. In order to adapt the arid and infertile environment , on the one hand , karst plants developed multiple functional traits of lower specific leaf area , higher dry matter content and higher tissue density , on the other hand , they re-allocated the element distribution among organs and increased investments of twig and root.

**Key words:** trough-valley karst; plant functional traits; ecstoichiometry; adaptive strategy