

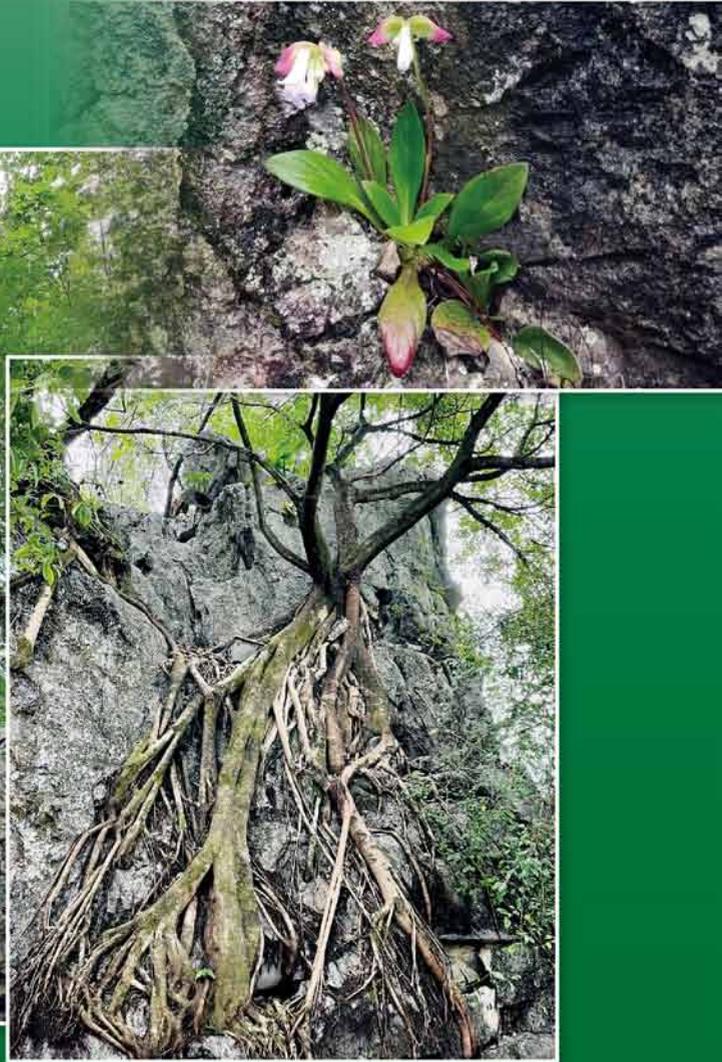
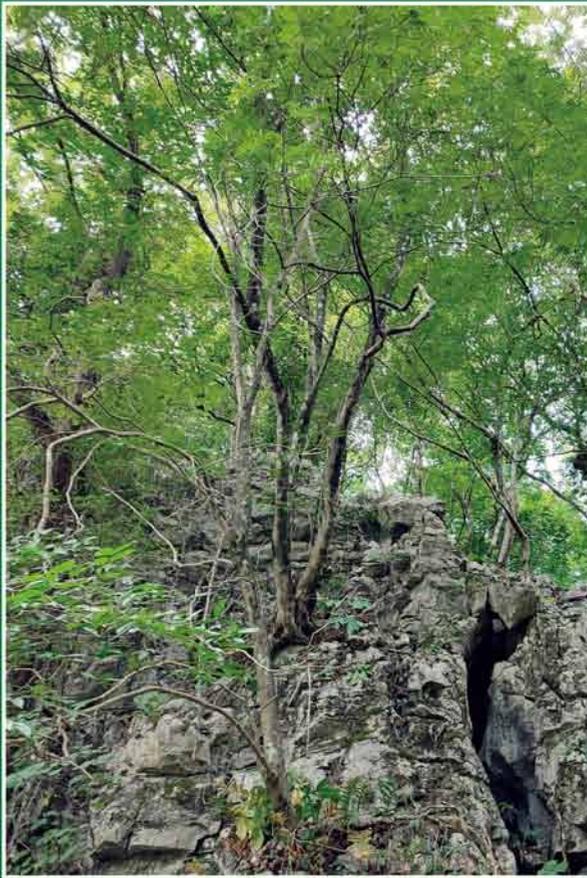


中文核心期刊
中国科技核心期刊
中国科学引文数据库(CSCD)来源期刊

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

广西植物

GUIHAIA



第42卷 第6期 Vol. 42 No. 6
2022年6月 Jun. 2022

喀斯特(岩溶)植物 专题



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

科学出版社 出版
Science Press

6
2022

<http://www.guihaia-journal.com>

新书介绍



《掇菁撷芳——王文采院士论文增编》

2022年6月，在中国科学院院士王文采先生96岁寿辰前昔，由山东科学技术出版社出版、中国科学院植物研究所系统与进化植物学国家重点实验室专项经费资助的《掇菁撷芳——王文采院士论文增编》（以下简称《增编》）问世，该书由王先生的子女、学生和从事植物分类学专业的学者共同组成编委会。汇编工作千头万绪，在编委会的得力领导下，收集、整理、校对、排版等各项工作有条不紊，前后历时一年，终成150余万字的著作。

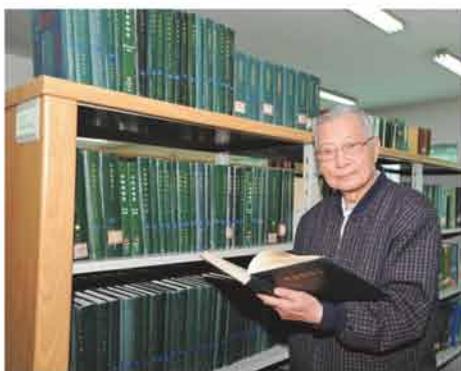
中国植物分类学百年历史，王文采先生是承上启下的一代学者，在北京师范大学植物系求学之时，王先生即得到菊科分类学家林镛先生亲自指导，并在1950年得到“中国生物学界的老祖宗”胡先骕先生的举荐，进入中国科学院植物研究所工作至今。王文采先生是我国著名的植物分类学家，在国际学术界也声誉斐然。王先生长期致力于具体分类群的研究实践，著作等身，主持编写的《中国高等植物图鉴及中国高等植物科属检索表》于1987年荣获国家自然科学基金一等奖；2009年，作为主要完成人之一的《中国植物志》编研再次荣获国家自然科学基金一等奖。由于从事植物分类学研究的人才队伍逐渐萎缩，王先生在媒体上呼吁，并以身作则，继续推动我国植物分类学学科向前发展，因此培养了被子植物大科、大属的研究专家，亲自授课，答疑解惑，稳定了植物分类学研究的人才队伍。

《增编》整理汇编了王文采先生2011—2022年独立发表和作为第一作者发表的77篇论文，并收录了5篇《王文采院士论文集》（上卷、下卷）中遗漏的论文作为“补遗”。《增编》收录的论文既有王先生发表的毛茛科（*Ranunculaceae*）、荨麻科（*Urticaceae*）、罂粟科（*Papaveraceae*）等新分类群原文，又有对银莲花属（*Anemone*）、翠雀花属（*Delphinium*）属级新分类、新修订的论文，还有补遗中对被子植物分类系统的介绍。《增编》与《王文采院士论文集》互成姊妹，相互独立，一共收录了王先生66年研究生涯发表的251篇论文，充分体现了王先生在植物分类学、植物地理学的研究思路，为学界深入研讨王先生学术思想奠定了坚实的基础。经过初步整理，在植物分类学研究领域，王先生共发表28个新属、约1370个新种、242个新组合、303个新等级（族、系、组等）；建立了唐松草属（*Thalictrum*）、铁线莲属（*Clematis*）、楼梯草属（*Elatostema*）、赤车属（*Pellionia*）等新分类系统；修订了石蝴蝶属（*Petrocosmea*）、唇柱苣苔属（*Chirita*）、微孔草属（*Microula*）等分类系统。在植物地理学研究领域，王先生最重要的研究成果是根据96个科植物分布区的分析，提出了16个间断分布式样和3条迁移路线，同时提出“中国云贵高原一带可能是被子植物的发展早期在此形成了发展中心”的重要推断。

2011年，王先生时年85岁，直至2022年《四川毛茛科二新种—乌头属一新种和唐松草属一新种》一文刊出，王先生由于身体原因才暂时离开了心爱的植物分类学事业。这十一年间，王先生不仅发表了《增编》收入的77篇论文，而且出版了《中国楼梯草属植物》和《中国唐松草属植物》2本专著。王先生如此的研究热情和精力，值得每一位研究者所敬佩与学习。



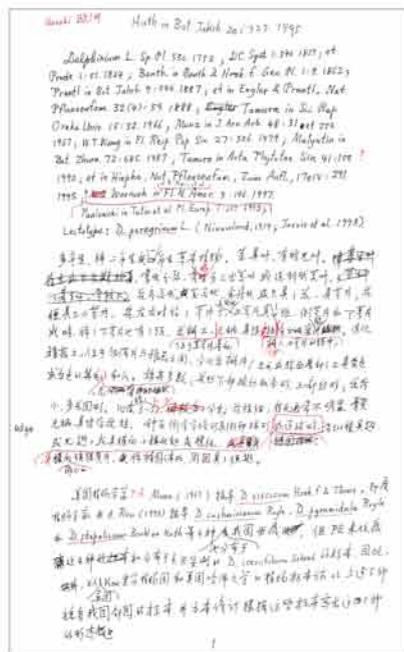
王文采院士工作留影，2013年（孙英宝供图）



王文采院士工作留影，2013年（孙英宝供图）

《增编》付印之际，有感于王先生生命不息、事业不止的奋斗精神，乐于助人、谦谦君子的高尚品格，陈竺院士题写贺词，丁仲礼院士挥毫题签，陈宜瑜、肖培根、康乐院士作序题跋。王先生疗养期间暂时无法工作，编委会经过讨论，建议以王先生80岁时所作《八十杂感》为基础，稍作修订，经王先生审阅同意后，作为自序《九六杂感》，与王先生96岁寿辰山鸣谷应。

正如《增编》中所言，翻阅此书，不仅仅是“毛茛科和荨麻科等被子植物关键类群的经典分类学研究的重要参考文献，是植物分类学、植物系统学和药用植物学等众多领域研究人员的案头资料，也是我国生态保护和可持续发展国家战略的重要科学依据”，更重要的是感悟王先生“热爱祖国、热爱科学、淡泊名利的高贵品格”的契机！



王文采院士手稿（赵鑫磊供图）

目次

综述

HCO₃⁻对植物生长发育及代谢的促进作用 童成英, 吴沿友(895)

专题: 喀斯特(岩溶)植物

西南岩溶区植被碳循环研究进展 杨慧, 宁静, 马洋, 周孟霞, 曹建华(903)

基于光谱指数的喀斯特植物叶片叶绿素含量定量估算 何文, 余玲, 姚月锋(914)

喀斯特石漠化地区土壤养分对泡核桃功能性状的影响 杨珊, 喻阳华, 熊康宁, 张仕豪, 李廷铃, 王治福, 秦瑶, 胡廷会(927)

喀斯特地区三种人工林土壤微生物群落结构特征 张彧娜, 周晓果, 温远光, 朱宏光, 王磊, 邵文哲, 陈秋海(938)

喀斯特地区珍贵树种黄枝油杉的种子萌发特性 江海都, 谢伟玲, 柴胜丰, 唐健民, 蒋运生, 秦惠珍, 韦霄(951)

黔西南北盘江镇喀斯特高原峡谷区植被演替阶段碳氮稳定同位素特征 吴银菇, 喻阳华, 李一彤, 郑维(961)

喀斯特不同土地利用方式和恢复模式对土壤酶活性 C : N : P 比值的影响 章润阳, 钱前, 刘坤平, 梁月明, 张伟, 靳振江, 潘复静(970)

亚热带喀斯特地区不同地形植物群落物种多度分布格局 田力, 安明态, 余江洪, 吴墨栩(983)

生理与生态

CBL-CIPK 信号系统参与小桐子抗冷性形成的生物信息学分析 王海波, 李芙蓉, 杨金翠, 郭俊云(996)

不同土壤硒水平对白术幼苗生长及部分生理特性的影响 张美德, 吴海棠, 张雅娟, 李大荣, 熊琳珂, 段媛媛, 周武先(1008)

不同产地苦楝苗期生长节律研究 蔡金峰, 郁万文, 汪贵斌, 曹福亮(1018)

盐胁迫对藜麦种子萌发的影响研究 张娜, 罗于洋, 马迎梅, 包斯琴毕力格, 明明(1029)

元江锥群落垂直结构的构建机制初探 付靖媛, 张谦, 苏文华(1040)

金佛山方竹经营对扁刺栲群落物种多样性和优势种群结构的影响 王静梅, 周礼华, 黄力, 胡四维, 靳程, 杨永川(1049)

贵州省野生兜兰属植物资源现状及保护成效分析 施金竹, 陈慧, 安明态, 张央, 叶超, 武建勇(1059)

浙江东白山次生针阔混交林群落组成及结构动态 李桥, 范清平, 唐战胜, 孟杰, 张敏德, 王云泉, 李铭红, 仲磊, 陈建华(1067)

责任编辑 蒋巧媛 周翠鸣 李莉
责任校对 李莉 周翠鸣 蒋巧媛 邓斯丽
英文编辑/校对 周翠鸣 李莉 邓斯丽 蒋巧媛
封面/版式设计 周翠鸣 蒋巧媛 李莉 邓斯丽

期刊基本参数: CN 45-1134/Q * 1981 * m * A4 * 182 * zh+en * P * ¥45.00 * 1200 * 17 * 2022-06

封面说明: 我国南方岩溶区由于其可溶性碳酸岩的地质背景特征发育了高裂隙度、空间结构丰富的地球表面形态—表层岩溶带, 使地表土壤随裂隙向下移动, 形成可供植物生长的空间, 有利于地表植物根系向岩溶深层内部生长和延伸。岩溶区植物根系不仅生长于地表土壤中, 而且生长于岩石的裂缝中, 其供植物根系生长的环境复杂, 这种特性主要取决于岩石的性质、岩石产状, 包括走向、倾向和倾角等。岩溶区植被由于受岩溶地质环境的制约, 具有独特的形态特征和生理适应性, 岩溶植被地上和地下生物量的分配受不同土壤生境带来的物理空间限制。因此, 岩溶区植被碳的固定机理具有特殊性和复杂性。
照片示: 1. 岩溶区基岩上生长的灌木; 2. 岩溶区基岩上生长的乔木根系; 3. 牛耳朵。照片 1 和 2 由梁建宏提供; 照片 3 由刘翔提供。相关内容详见本期正文 903~913 杨慧等的文章。

CONTENTS

Review

Promoting effect of bicarbonate (HCO_3^-) on plant growth and metabolism TONG Chengying, WU Yanyou(895)

Special Subject: Karst plants

Research progress on carbon cycle on karst vegetation in Southwest China YANG Hui, NING Jing, MA Yang, ZHOU Mengxia, CAO Jianhua(903)

Estimation of plant leaf chlorophyll content based on spectral index in karst areas HE Wen, YU Ling, YAO Yuefeng(914)

Effects of soil nutrients on functional traits of *Juglans sigillata* in karst rocky desertification areas YANG Shan, YU Yanghua, XIONG Kangning, ZHANG Shihao, LI Tingling, WANG Zhifu, QIN Yao, HU Tinghui(927)

Characteristics of soil microbial community structure of three plantations in a karst region ZHANG Yuna, ZHOU Xiaoguo, WEN Yuanguang, ZHU Hongguang, WANG Lei, SHAO Wenzhe, CHEN Qiu hai(938)

Seed germination characteristics of *Keteleeria calcarea*, a precious tree species in karst area JIANG Haidu, XIE Weiling, CHAI Shengfeng, TANG Jianmin, JIANG Yunsheng, QIN Huizhen, WEI Xiao(951)

Carbon and nitrogen stable isotopes of vegetation succession stages in karst plateau gorge area of Beipanjiang in southwestern Guizhou WU Yingu, YU Yanghua, LI Yitong, ZHENG Wei(961)

Effects of different land use and ecological restoration types on soil enzymatic C : N : P ratios in a karst ecosystem ZHANG Runyang, QIAN Qian, LIU Kunping, LIANG Yueming, ZHANG Wei, JIN Zhenjiang, PAN Fujing(970)

Species abundance distribution pattern of plant communities in different terrains in subtropical karst area TIAN Li, AN Mingtai, YU Jianghong, WU Moxu(983)

Physiology and Ecology

Bioinformatics analysis of CBL-CIPK signaling system participating in the formation of cold resistance in *Jatropha curcas* WANG Haibo, LI Furong, YANG Jincui, GUO Junyun(996)

Effects of different soil selenium levels on growth and partial physiological characteristics of *Atractylodes macrocephala* seedlings ZHANG Meide, WU Haitang, ZHANG Yajuan, LI Darong, XIONG Linke, DUAN Yuanyuan, ZHOU Wuxian(1008)

Annual growth rhythm of *Melia azedarach* seedlings from different seed sources CAI Jinfeng, YU Wanwen, WANG Guibin, CAO Fuliang(1018)

Effects of salt stress on seed germination of *Chenopodium quinoa* ZHANG Na, LUO Yuyang, MA Yingmei, BAOSIQIN Bilige, MING Ming(1029)

A preliminary study on construction mechanism of vertical structure in *Castanopsis orthacantha* community FU Jingyuan, ZHANG Qian, SU Wenhua(1040)

Effects of *Chimonobambusa utilis* management on species diversity and dominant population structures of *Castanopsis platyacantha* community in Jinpo Mountain WANG Jingmei, ZHOU Lihua, HUANG Li, HU Siwei, JIN Cheng, YANG Yongchuan(1049)

Analyses on distribution characteristics and protection effect of wild *Paphiopedilum* in Guizhou Province SHI Jinzhu, CHEN Hui, AN Mingtai, ZHANG Yang, YE Chao, WU Jianyong(1059)

Community composition and structure dynamics of secondary coniferous and broad-leaved mixed forest in Dongbaishan, Zhejiang Province LI Qiao, FAN Qingping, TANG Zhansheng, MENG Jie, ZHANG Minde, WANG Yunquan, LI Minghong, ZHONG Lei, CHEN Jianhua(1067)

Cover images: 1. Shrubs growing on bedrock in karst area; 2. Tree roots growing on bedrock in karst area; 3. *Primulina eburnea*. Cover images 1 and 2 are provided by LIANG Jianhong; Cover image 3 is provided by LIU Xiang. For detail, please see the text by YANG Hui et al. on page 903–913.

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202008023

童成英, 吴沿友. HCO_3^- 对植物生长发育及代谢的促进作用 [J]. 广西植物, 2022, 42(6): 895–902.TONG CY, WU YY. Promoting effect of bicarbonate (HCO_3^-) on plant growth and metabolism [J]. *Guihaia*, 2022, 42(6): 895–902.

HCO_3^- 对植物生长发育及代谢的促进作用

童成英^{1,2}, 吴沿友^{1*}

(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)

摘要: 重碳酸盐 (bicarbonate, HCO_3^-) 是碳酸盐岩经岩溶作用风化的产物, 它深刻地影响着植物的生长发育和岩溶地区的生态环境。以往研究大都关注 HCO_3^- 对植物生长代谢的负面影响, 如抑制植物的光合作用、降低碳氮代谢关键酶活性、破坏离子平衡等, 少有人关注其对植物生长代谢的积极作用。该文依据前人的研究结果, 综述了 HCO_3^- 对植物生长代谢的促进作用。已有的研究工作显示, HCO_3^- 不仅在干旱等逆境胁迫下为植物提供短期的碳源和水源, 促进气孔打开, 恢复光合作用, 而且通过调节碳氮代谢关键酶活性促进植物的碳氮代谢, 参与调控植物的碳同化和氮还原等复杂的生理过程; 此外, HCO_3^- 还通过影响葡萄糖代谢歧化, 改变植物糖酵解途径和磷酸戊糖途径的分配, 以增强植物的抗逆能力, 从而获取生存机会。 HCO_3^- 的这些积极作用不仅使之成为促进植物生理代谢的关键因子, 而且成为连接光合作用和岩溶作用的纽带。阐明 HCO_3^- 对植物生长发育的积极作用, 可为维护喀斯特生态系统的生物多样性和稳定性、优化喀斯特生态系统功能提供理论依据。

关键词: 重碳酸盐, 植物, 生长, 耦合, 代谢

中图分类号: Q948 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2022)06-0895-08

Promoting effect of bicarbonate (HCO_3^-) on plant growth and metabolism

TONG Chengying^{1,2}, WU Yanyou^{1*}

(1. State Key Laboratory of Environmental Geochemistry, Institute of Geochemistry, Chinese Academy of Sciences, Guiyang 550081, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Bicarbonate (HCO_3^-) is the product of karst weathering of carbonate rocks, which profoundly affects the growth and development of plants and the ecological environment in karst areas. Previous studies mostly focused on the negative effects of HCO_3^- on plant growth and metabolism, such as inhibiting plant photosynthesis, reducing the activity of key enzymes in carbon and nitrogen metabolism, and damaging ion balance, while few people paid attention to its positive effects on plant growth and metabolism. Based on the results of previous studies, this paper reviewed the role of HCO_3^- in promoting plant growth and metabolism. Previous studies have shown that HCO_3^- is not only provides short-term carbon and water sources for plants under stress such as drought, but also promotes stomatal opening and restores

收稿日期: 2021-03-22

基金项目: 国家自然科学基金联合基金 (U1612441-2); 国家重点研发计划专题项目 (2016YFC0502602-5) [Supported by National Natural Science Foundation of China (U1612441-2); Key Technologies Research and Development Program of China (2016YFC0502602-5)].

第一作者: 童成英 (1994-), 博士, 研究方向为生物地球化学, (E-mail) Tone1214910327@163.com。

*通信作者: 吴沿友, 博士, 研究员, 研究方向为生物地球化学, (E-mail) wuyanyou@mail.gyig.ac.cn。

photosynthesis. At the same time, it also promotes plant carbon and nitrogen metabolism by regulating the key enzyme activities of carbon and nitrogen metabolism, and participates in the regulation of complex physiological processes such as carbon assimilation and nitrogen reduction in plants. In addition, HCO_3^- can also change the distribution of glycolysis pathway and pentose phosphate pathway by affecting glucose metabolism disproportionation, so as to enhance the stress resistance of plants and obtain survival opportunities. These positive effects of HCO_3^- not only make it a key factor to promote plant physiological metabolism, but also become a link connecting photosynthesis and karstification. Clarifying the positive effect of HCO_3^- on plant growth and development can provide a theoretical basis for maintaining the biodiversity and stability of karst ecosystem and optimizing the function of karst ecosystem.

Key words: bicarbonate, plant, growth, coupling, metabolism

HCO_3^- 是碳酸盐岩经岩溶作用风化的产物,它深刻地影响着植物的生长代谢和岩溶地区的生态环境。以往研究大都报道了 HCO_3^- 对植物生长代谢的负面影响,如抑制植物的光合作用(Zhang et al., 2019)、降低碳氮代谢关键酶活性(Gong et al., 2013)、破坏离子平衡(孙晓华等,2020)等,缺乏有关 HCO_3^- 对植物生长代谢促进作用的报道。近年来,有学者提出,干旱等非生物胁迫下, HCO_3^- 通过为植物提供短期的碳源和水源(吴沿友,2011;Tang & Lian, 2012)、缓解气孔关闭(Wu et al., 2011; Wang et al., 2017)、调节碳氮代谢关键酶活性(吴沿友等,2018)及影响葡萄糖代谢歧化(Yao & Wu, 2021)等方面促进植物的生长发育及代谢,并深刻影响着“岩-土”界面的碳酸盐岩的溶蚀和沉积作用,表明 HCO_3^- 是连接光合作用和岩溶作用的耦合因子。

基于已有研究,该文从碳源作用、气孔运动、碳氮代谢、葡萄糖代谢歧化等方面评述了 HCO_3^- 对植物生长发育的积极作用,以期为维护喀斯特生态系统的生物多样性和稳定性、优化喀斯特生态系统功能提供理论依据。

1 HCO_3^- 的碳源作用

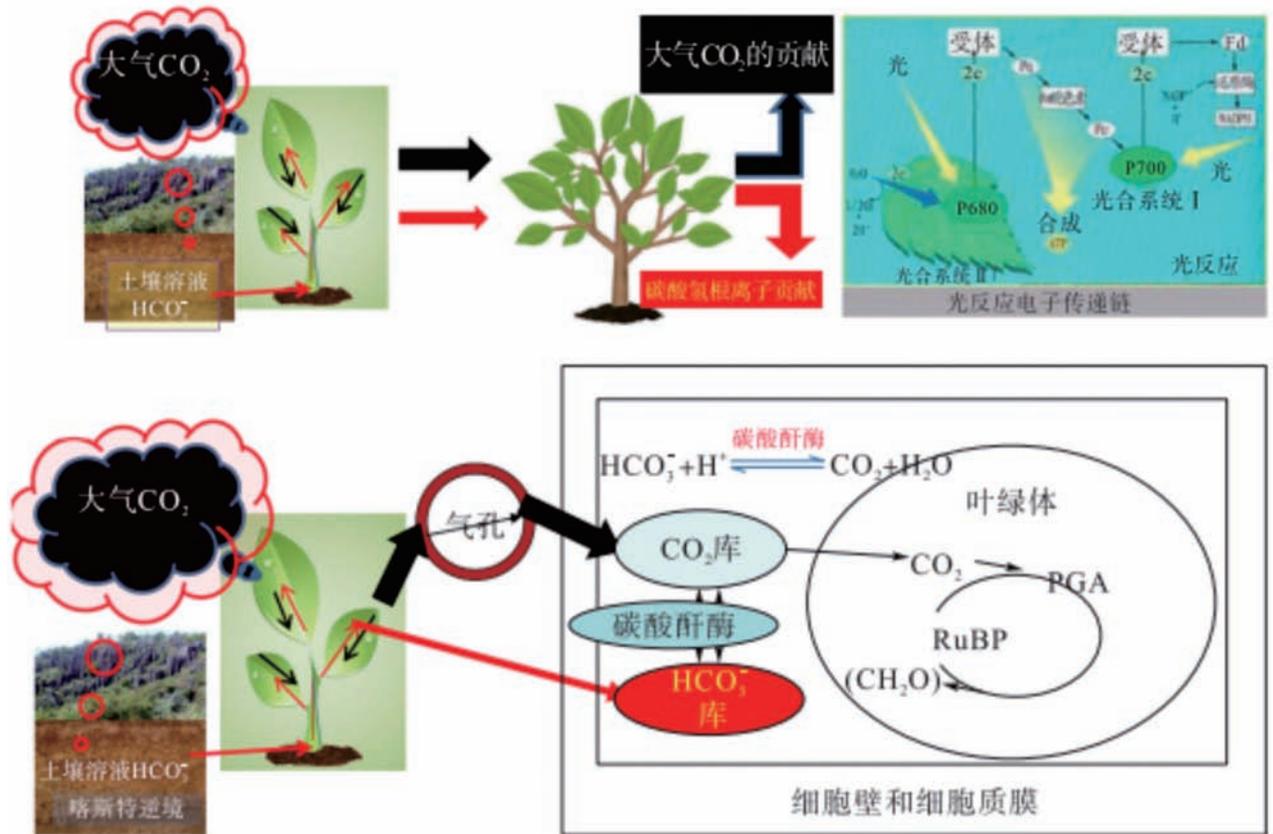
HCO_3^- 是干旱等逆境下植物的重要碳源,一方面,广袤的碳酸盐岩面积和强烈的岩溶作用促进了干旱、高重碳酸盐、高 pH 等喀斯特逆境形成,导致植物叶片气孔关闭,抑制了光合作用。为适应逆境,植物 CA 活性上调,将根系的 HCO_3^- 催化为 CO_2 和 H_2O ,使叶片气孔打开,以回补光合作用(Wang et al., 2015; 杭红涛等,2018)。已有学者基于 HCO_3^- 的碳源作用开展了相关研究, HCO_3^- 利用能力是表征 HCO_3^- 碳源作用的重要指标(Wang

et al., 2017; 吴沿友等,2018)。外源 HCO_3^- 浓度为5、10、15 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, HCO_3^- 增加导致诸葛菜的总光合作用降低,但 HCO_3^- 利用能力随着 HCO_3^- 浓度增大而增大,分别为5.28%、13.28%和17.31%(Hang & Wu, 2016)。干旱胁迫下,桑树、构树、油菜和诸葛菜对10 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 HCO_3^- 利用能力分别为15%、30%、2%、37%,表明了构树和诸葛菜具有更高的 HCO_3^- 利用能力(吴沿友等,2018)。模拟干旱和重碳酸盐胁迫下,Wu等(2011)基于双向碳同位素标记法计算桑树和构树的 HCO_3^- 利用能力,构树的 HCO_3^- 利用份额高达30%,而桑树为0,表明 HCO_3^- 对构树的碳源作用更显著。Rao和Wu(2017)研究了0、100、200 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ PEG模拟干旱胁迫下 HCO_3^- 对喜树的碳源作用, HCO_3^- 为喜树总无机碳同化的贡献率增加了6.26%~9.71%。 HCO_3^- 作为光合作用的重要碳源,不仅提高了植物的无机碳利用能力,而且为光反应器官PSII提供电子,缓解光合器官“空转”,促进植物碳同化(吴沿友,2011; Banerjee et al., 2019)。另一方面, HCO_3^- 促进了植物光合作用和生长代谢,有利于生物多样性的形成,对岩溶作用和喀斯特生境存在重要的正向调节作用(吴沿友等,2018)。以上研究表明, HCO_3^- 既是植物的重要碳源,也是连接植物光合作用和岩溶作用的重要耦合因子(图1)。

2 HCO_3^- 对植物其他代谢的正向调节作用

2.1 气孔运动

HCO_3^- 在调控气孔运动中发挥着重要作用(图2)(Meyer et al., 2010)。高 HCO_3^- 胁迫下,植物体



CO_2 . 二氧化碳; HCO_3^- . 碳酸氢根离子; **P680**. 光系统 II (PS II) 吸收高峰为波长 680 nm 处; **P700**. 光系统 (PS I) 吸收高峰为波长 700 nm 处; H^+ . 氢离子; H_2O . 水; $\text{C}(\text{H}_2\text{O})$. 碳水化合物; **PGA**. 三磷酸甘油酸; **RUBP**. 1,5-二磷酸核酮糖。

CO_2 . Carbon dioxide; HCO_3^- . Bicarbonate ion; **P680**. Absorption peak of PSII is at 680 nm; **P700**. Absorption peak of the optical system (PS I) is at 700 nm; H^+ . Hydrogen ion; H_2O . Water; $\text{C}(\text{H}_2\text{O})$. Carbohydrate; **PGA**. 3-phosphoglycerate; **RUBP**. Ribulose-1,5-bisphosphate.

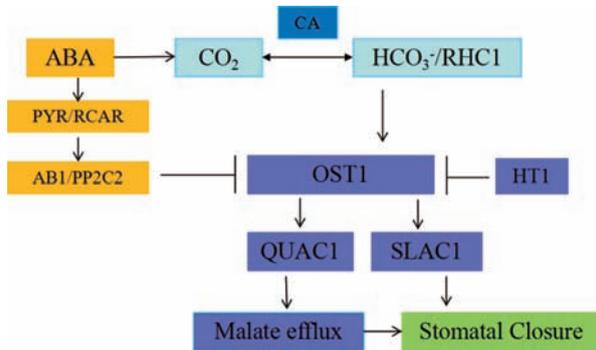
图 1 HCO_3^- 对植物光合作用的回补效应和固碳增汇作用 (吴沿友等, 2018)

Fig. 1 HCO_3^- compensation effect on plant photosynthesis and carbon sequestration

内 CA 上调, 将 HCO_3^- 分解为 CO_2 和 H_2O , 参与调节保卫细胞气孔运动, 弥补因气孔关闭而导致的 CO_2 供应不足, 从而获取生存机会 (吴沿友, 2011; 杭红涛, 2016; Shahsavandi et al., 2020)。Stefan 等 (2010) 研究表明, 高 HCO_3^- 环境下, 植物的 S 型阴离子通道 (SLAC1) 被激活, 促进 Cl^- 或 NO_3^- 等阴离子排出细胞, 同时促进 R 型通道 (AtALMT12/QUAC1) 排出苹果酸。此外, HCO_3^- 是脱落酸 (ABA) 途径的重要信号, 而 ABA 通过激活蛋白激酶 (RHC1) 的表达, 抑制热激蛋白 (HT1) 的表达正向调节阴离子通道蛋白 (OST1), 促进细胞排出阴离子, 从而调节植物叶片的气孔运动 (Meyer et al., 2010)。

2.2 碳氮代谢

一些学者报道了 HCO_3^- 参与调节碳氮代谢的研究, 主要表现在调节碳氮代谢关键酶、有机酸代谢及相关基因的表达等方面 (图 3)。一方面, HCO_3^- 与乙酰辅酶 a 羧化酶 (Acetyl-CoA carboxylase, ACC) 和磷酸烯醇丙酮酸羧化酶 (PEPC) 等共同参与协调植物碳氮代谢, 脂肪酸是参与三羧酸循环和类黄酮 A 环生物合成反应的重要物质 (Yukiko & Yukio, 2004), 参与调控乙烯的合成代谢 (Nikolau et al., 2003), 而 HCO_3^- 则通过影响 ACC 催化乙酰辅酶 A 羧化反应, 调控脂肪酸前体-丙二酰辅酶 A (Malonyl-CoA) 的形成。另一方面, HCO_3^- 与 PEPC 共同参与 C4 和 CAM 植物的



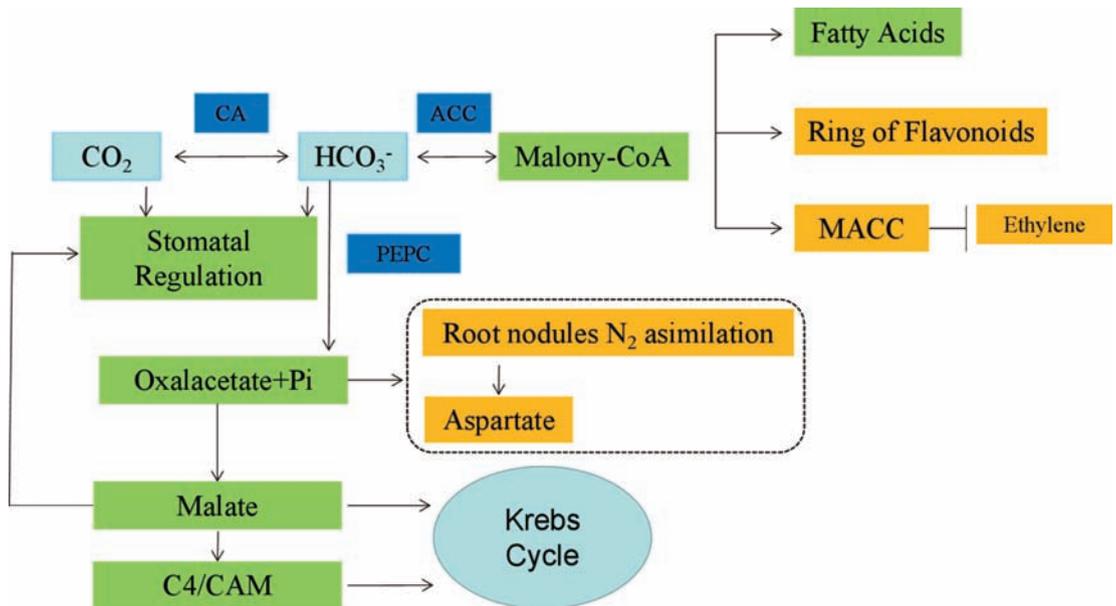
CA. 碳酸酐酶; ABA. 脱落酸; PYR/RCAR. 吡菌素 ABA 受体 (RCAR) 的抗性 (PYR) 调节剂成分; ABA1/PP2C2. 脱落酸不敏感的蛋白磷酸盐 C2; HCO₃⁻/RHC1. 耐高浓度的 CO₂, 此时 MATE 型转运蛋白被 HCO₃⁻ 激活; HT1. 叶片高温激酶; OST1. 开放式气孔蛋白激酶; SLAC1. 慢阴离子通道 1; QUAC1. 快速阴离子通道 1。

CA. Carbonic anhydrase; ABA. Abscisic acid; PYR/RCAR. Pyrabactin resistance (PYR) regulator component of ABA receptor (RCAR); ABA1/PP2C2. Abscisic acid insensitive protein phosphates C2; HCO₃⁻/RHC1. Resistant to high CO₂, MATE-type transporter specific activated by HCO₃⁻; HT1. High leaf temperature kinase; OST1. Open stomatal protein kinase; SLAC1. Slow anion channel1; QUAC1. Quick anion channel1.

图 2 HCO₃⁻ 调节植物的气孔运动

Fig. 2 HCO₃⁻ regulates the stomatal movement of plants (Charlotte et al., 2018)

碳代谢过程。PEPC 基因过表达被认为是 C4 和 CAM 植物适应逆境的进化机制, HCO₃⁻ 在 PEPC 催化下生成草酰乙酸(OAA), 而 OAA 在调控植物的苹果酸代谢和碳氮同化中发挥着重要作用, 在 NADPH 或 NADP 辅助下 OAA 经苹果酸脱氢酶 (malate dehydrogenase, MDH) 催化形成苹果酸等有机酸储存在植物体内, 以提高植物的抗逆性 (Doubnerová et al., 2011)。HCO₃⁻ 参与调节植物的有机酸代谢, NaHCO₃ 胁迫能诱导莢藜苜蓿 GsPEPCs 基因过表达, 苹果酸脱氢酶 (malate dehydrogenase, MDH)、丙酮酸激酶 (pyruvate kinase, PK) 等基因与 Gs PEPCs 基因存在显著的共表达 (Zhang et al., 2019)。低 NaHCO₃ 胁迫下, 玉米体内的 PEPC 活性显著增强, 有机酸含量较高, PEPC 活性显著下降时, 有机酸含量也大幅降低 (贾双杰等, 2020)。干旱诱导转基因水稻中 PEPC 过表达, 能显著缓解干旱对植物光合作用的抑制 (Doubnerov et al., 2011)。此外, HCO₃⁻ 参与调节植物的氮代谢, HCO₃⁻ 在 PEPC 催化下不可逆生成草酰乙酸 (OAA) 和磷酸盐 (Pi), 其中一部分的 OAA 则参与了根部的氮同化, 最终产物为天冬氨酸 (Asp) 供植物代谢利用 (赵洲, 2019)。

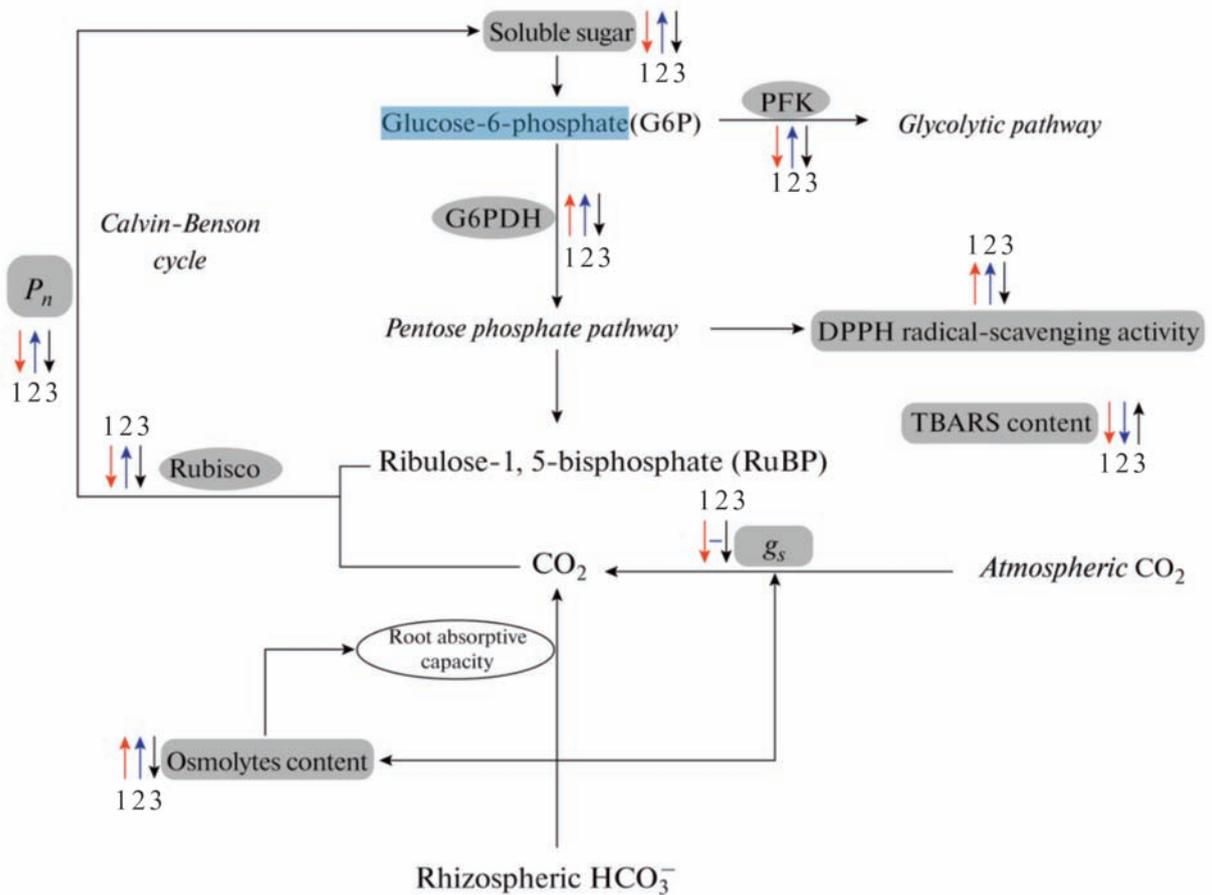


CA. 碳酸酐酶; PEPC. 磷酸烯醇丙酮酸羧化酶; ACC. 乙酰辅酶 A 羧化酶; MACC. 丙二酰基-1-氨基环丙烷-1-羧酸。

CA. Carbonic anhydrase; PEPC. Phosphoenolpyruvate carboxylase; ACC. Acetyl-coa carboxylase; MACC. Malonyl-1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid.

图 3 HCO₃⁻ 调节植物的碳氮代谢

Fig. 3 HCO₃⁻ regulates carbon and nitrogen metabolism in plants (Charlotte et al., 2018)



对照. 1/2 Hogland 营养液; **T1**. 1/2 Hogland 营养液+50 g · L⁻¹ PEG6000; **T2**. 1/2 Hogland 营养液+ 50 g · L⁻¹ PEG6000+3 mmol · L⁻¹ NaHCO₃; **T3**. 1/2 Hogland 营养液+50 g · L⁻¹ PEG6000+6 mmol · L⁻¹ NaHCO₃; **T4**. 1/2 Hogland 营养液+50 g · L⁻¹ PEG6000+9 mmol · L⁻¹ NaHCO₃。箭头向上和向下分别表示测量值增加或减少,短划线表示测量值无显著变化。红色箭头(1)表示 T1 与对照相比的调节作用;蓝色箭头和短划线(2)表示 T2 相对于 T1 的调节作用;黑色箭头(3)表示 T4 相对于 T1 的调节作用。

Control. 1/2 Hoagland nutrient solution; **T1**. 1/2 Hoagland nutrient solution +50 g · L⁻¹ PEG 6000; **T2**. 1/2 Hoagland nutrient solution + 50 g · L⁻¹ PEG 6000 +3 mmol · L⁻¹ NaHCO₃; **T3**. 1/2 Hoagland nutrient solution + 50 g · L⁻¹ PEG 6000 + 6 mmol · L⁻¹ NaHCO₃; **T4**. 1/2 Hoagland nutrient solution + 50 g · L⁻¹ PEG 6000 + 9 mmol · L⁻¹ NaHCO₃. Arrows indicate, whether measurements have increased or decreased, and short dash indicate measurements have no significant changes. Red arrows (1) indicate moderating effect of T1 compared with control; Blue arrows and short dash (2) indicate moderating effect of T2 compared with T1; Black arrows (3) indicate moderating effect of T4 compared with T1.

图 4 模拟干旱胁迫下根际 HCO_3^- 对构树葡萄糖代谢和抗逆性的影响

Fig. 4 Schematic representation of rhizospheric HCO_3^- modulates glucose metabolism and stress tolerance of paper mulberry seedlings under simulated drought stress (Yao & Wu, 2021)

2.3 葡萄糖代谢歧化

干旱等逆境胁迫下, HCO_3^- 通过影响葡萄糖代谢歧化增强植物的抗逆能力。植物主要的葡萄糖代谢途径包括糖酵解途径(embden-meyerhof pathway, EMP)和磷酸戊糖途径(phosphopentose pathway, PPP), EMP途径产生的ATP为驱动植物碳氮代谢等生理过程提供了重要的能量来源,常

用EMP途径表征植物的光合生产力(吴沿友等, 2018)。PPP途径产生的NAD(P)H为光合作用、氮代谢等提供还原力, NAD(P)H在植物抵抗逆境中发挥着重要作用,常用PPP途径来表征植物适应逆境的能力。糖代谢强度常用糖代谢限速酶活力来表示,磷酸果糖激酶(PFK)和葡萄糖-6-磷酸脱氢酶(G6PDH)是主要的碳代谢限速酶(Mutuku

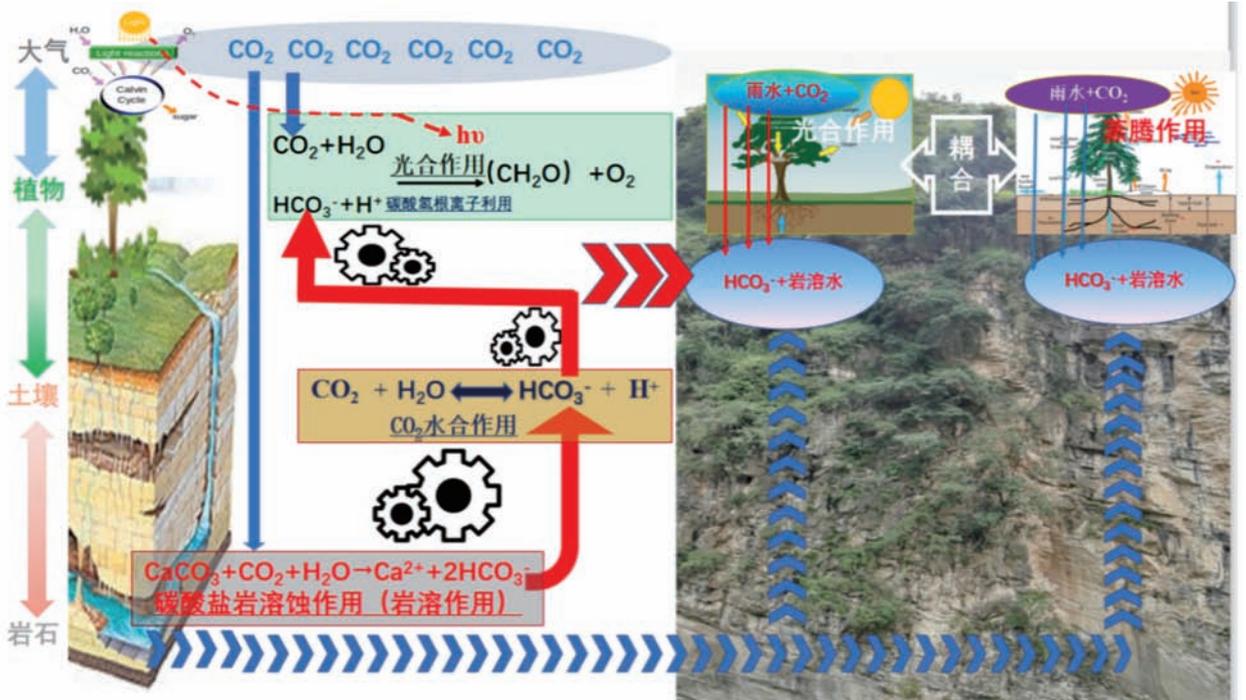


图5 HCO_3^- 对喀斯特生态系统“岩-土-植物”及其界面水碳循环的调控作用(吴沿友等,2018)

Fig. 5 HCO_3^- regulates the water-carbon cycle of “rock-soil-plant” in the karst ecosystem and its interface

& Nose, 2012; Zhao et al., 2015)。PFK 是 EMP 途径的限速酶,它能不可逆催化果糖-6-磷酸生成果糖-1,6-二磷酸,使葡萄糖进入 EMP 途径代谢并产生 ATP,PFK 活性可用来表征植物 EMP 途径的强弱。G6PDH 是 PPP 途径的限速酶,它能不可逆地催化葡萄糖-6-磷酸为 6-磷酸葡萄糖酸,使葡萄糖进入 PPP 途径代谢并产生 NAD(P)H 等还原性辅酶,G6PDH 活性可用来表征植物 PPP 途径的强弱(Mutuku & Nose, 2012; Li et al., 2020; Yao & Wu, 2021),PFK、G6PDH 是植物抵抗逆境的重要物质,研究表明,低浓度 HCO_3^- 能同时促进植物的 EMP 途径和 PPP 途径,提高植物的抗逆能力。Yao 和 Wu (2021) 提出,模拟干旱胁迫下,3 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ HCO_3^- 促进了构树光合作用和葡萄糖代谢歧化,Rubisco 酶活性、净光合速率、EMP 途径和 PPP 途径升高;而 9 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ HCO_3^- 则限制了构树叶片细胞的气孔运动,不利于构树的光合作用及葡萄糖代谢(图 4)。吴沿友等(2018)用 PFK、G6PDH 活力分别表示植物的光合生长力和碳代谢受体 RuBP 的再生能力,10 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaHCO_3 和模拟干旱的复合环境下,植物的光合生长力与

PFK 活力及日均光合速率(AP_N)呈正相关关系,RuBP 再生能力则与 G6PDH 活力及日均光合速率(AP_N)呈正关关系,表明逆境胁迫下植物可能会优先选择 PPP 途径维持自身生产力。

3 总结和展望

本研究中, HCO_3^- 对植物生长发育和代谢的促进作用体现在以下方面:(1)干旱等逆境下,植物根系将吸收的 HCO_3^- 储存在叶片中,在 CA 作用下可将 HCO_3^- 转化为 H_2O 和 CO_2 ,以缓解气孔限制,回补光合作用;(2) HCO_3^- 能提高植物交替利用 CO_2 和 HCO_3^- 的能力,并通过改变有机酸代谢等影响植物的碳氮代谢;(3) HCO_3^- 通过改变植物的葡萄糖代谢途径,促使植物优先选择 PPP 途径以维持生命活力等。由此可见, HCO_3^- 是岩溶作用和光合作用的耦联因子,在喀斯特生态系统的水、碳以及多元素循环中发挥着重要作用。这些研究可以为筛选植物抗逆性的生化指标和选育喀斯特适生植物以及提高喀斯特生态系统生产力提供理论依据。

今后,研究应重视 HCO_3^- 的碳源作用,进一步明确 HCO_3^- 在碳酸盐岩-土壤-植被生态系统的水碳循环中的调控作用及调控机制。同时,要加强研究植物代谢对 HCO_3^- 的耦合响应,如在干旱等逆境下,植物气孔运动、碳氮代谢以及葡萄糖歧化等多项代谢对 HCO_3^- 的耦合响应特征。整体阐明 HCO_3^- 对植物生长发育和代谢的促进作用,完善 HCO_3^- 对植物积极作用的研究,可为增加岩溶地区生物多样性以及促进生态可持续发展奠定良好的理论基础。

参考文献:

BANERJEE G, GHOSH I, KIM CJ, et al., 2019. Bicarbonate rescues damaged proton transfer pathway in photosystem II [J]. *Biochim Biophys Acta*, 1860(8): 611-617.

CHARLOTTE P, JOS F, LOURDES R, et al., 2018. Transport and use of bicarbonate in plants: current knowledge and challenges ahead [J]. *Int J Mol Sci*, 19(5): 1352-1377.

DOUBNEROV V, RYŠLAV H, 2011. What can enzymes of C4 photosynthesis do for C3 plants under stress? [J]. *Plant Sci*, 180(4): 575-583.

GONG B, WEN D, VANDENLANGENBERG K, et al., 2013. Comparative effects of NaCl and NaHCO_3 stress on photosynthetic parameters, nutrient metabolism, and the antioxidant system in tomato leaves [J]. *Sci Hortic*, 157: 1-12.

HANG HT, WU YY, 2016. Quantification of photosynthetic inorganic carbon utilisation via a bidirectional stable carbon isotope tracer [J]. *Acta Geochim*, 35: 130-137.

HANG HT, WU YY, XING DK, et al., 2018. Photosynthetic and physiological characteristics of three afforestation plants in Guizhou Yushe National Forest Park [J]. *Guihaia*, 38(1): 36-47. [杭红涛, 吴沿友, 邢德科, 等, 2018. 贵州玉舍国家森林公园三种造林植物光合生理特征研究 [J]. *广西植物*, 38(1): 36-47.]

JIA SJ, LI HW, JIANG YP, et al., 2020. Effects of drought stress on photosynthetic characteristics and panicle development characteristics of maize leaves [J]. *Acta Ecol Sin*, 40(3): 1-9. [贾双杰, 李红伟, 江艳平, 等, 2020. 干旱胁迫对玉米叶片光合特性和穗发育特征的影响 [J]. *生态学报*, 40(3): 1-9.]

LI CY, WEI ML, GE YH, et al., 2020. The role of glucose-6-phosphate dehydrogenase in reactive oxygen species metabolism in apple exocarp induced by acibenzolar-S-methyl [J]. *Food Chem*, 308: 125-663.

LIU CG, WU YB, XUE JH, et al., 2012. The relationship

between soil enzyme activity and soil nutrient in pure and mixed plantations of *Robinia pseudoacacia* and *Lupinus duclouxiana* [J]. *Soil Bull*, 43(6): 1427-1431. [刘成刚, 吴永波, 薛建辉, 等, 2012. 刺槐滇柏混交林及纯林土壤酶与养分相关性研究 [J]. *土壤通报*, 43(6): 1427-1431.]

MEYER S, MUMM P, IMES D, et al., 2010. AtALMT12 represents an R-type anion channel required for stomatal movement in Arabidopsis guard cells [J]. *Plant J*, 63(6): 1054-1062.

MUTUKU JM, NOSE A, 2012. High activities and mRNA expression of pyrophosphate-fructose-6-phosphate-phosphotransferase and 6-phosphofructokinase are induced as a response to *Rhizoctonia solani* infection in rice leaf sheaths [J]. *Physiol Mol Plant Pathol*, 77(1): 41-51.

NIKOLAU BJ, OHLROGGE JB, WURTELE ES, 2003. Plant biotin-containing carboxylases [J]. *Arch Biochem Biophys*, 414(2): 211-222.

RAO S, WU YY, 2017. Root derived bicarbonate assimilation in response to variable water deficit in *Camptotheca acuminata* seedlings [J]. *Photosynth Res*, 134(1): 59-70.

SHAHSAVANDI F, ESHGHI S, GHARAGHANI A, et al., 2020. Effects of bicarbonate induced iron chlorosis on photosynthesis apparatus in grapevine [J]. *Sci Hortic*, 270(109): 4-27.

STEFAN M, PATRICK M, et al., 2010. ALMT12 represents an R type anion channel required for stomatal movement in Arabidopsis guard cells [J]. *Plant J*, 63(6): 1054-1062.

SUN XH, DONG XJ, LI XJ, et al., 2020. Response of growth and physiological characteristics of muskmelon seedlings to alkali stress [J]. *N Hortic*, 9(7): 51-59. [孙晓华, 董晓静, 李晓静, 等, 2020. 甜瓜幼苗生长及生理特性对碱胁迫的响应 [J]. *北方园艺*, 9(7): 51-59.]

TANG Y, LIAN B, 2012. Diversity of endolithic fungal communities in dolomite and limestone rocks from Nanjiang Canyon in Guizhou karst area, China [J]. *Can J Microbiol*, 58(6): 685-693.

WANG R, WU YY, XING DK, et al., 2015. Physiological characteristics and inorganic carbon-usage capacity of three biomass plants under simulated karst adversity (bicarbonate stress) [J]. *Earth Environ*, 43(1): 21-30.

WANG R, WU YY, XING DK, 2017. Biomass production of three biofuel energy plants' use of a new carbon resource by carbonic anhydrase in simulated karst soils: Mechanism and capacity [J]. *Energies*, 10: 1370-1383.

WU YY, 2011. Strategy of carbon sequestration and increasing foreign exchange in karst suitable plants [J]. *Chin Karst*, 30(4): 461-465. [吴沿友, 2011. 喀斯特适生植物固碳增汇策略 [J]. *中国岩溶*, 30(4): 461-465.]

WU YY, LIANG Z, XING DK, 2011a. Comparison of

- physiological characteristics of *Broussonetia papyrifera* and mulberry under simulated drought stress [J]. *Guihaia*, 31(1): 92-96. [吴沿友, 梁铮, 邢德科, 2011a. 模拟干旱胁迫下构树和桑树的生理特征比较 [J]. *广西植物*, 31(1): 92-96.]
- WU YY, SHI QQ, WANG K, 2011. An electrochemical approach coupled with Sb microelectrode to determine the activities of carbonic anhydrase in the plant leaves [M]// *Future Intelligent Information Systems*. Berlin: Springer: 87-94.
- WU YY, XING DK, LIU Y, 2011b. Characteristic analysis of plants using bicarbonate ion [J]. *Earth Environ*, 39(2): 273-277. [吴沿友, 邢德科, 刘莹, 2011b. 植物利用碳酸氢根离子的特征分析 [J]. *地球与环境*, 39(2): 273-277.]
- WU YY, XING DK, ZHAO K, et al., 2018. Principles and technology of determination on plant's adaptation to karst environment [M]. Beijing: Science Press. [吴沿友, 邢德科, 赵宽, 等, 2018. 植物的喀斯特适生性检测原理和技术 [M]. 北京: 科学出版社.]
- XING DK, WU YY, WU YS, et al., 2016. Photosynthetic physiological responses of *Jatropha curcas* and *Populus tomentosa* seedlings to five simulated karst stresses [J]. *Chin Karst*, 35(6): 649-656. [邢德科, 吴沿友, 吴沿胜, 等, 2016. 麻疯树和枫杨幼苗对 5 种模拟喀斯特逆境的光合生理响应 [J]. *中国岩溶*, 35(6): 649-656.]
- YAO K, WU YY, 2021. Rhizospheric bicarbonate improves glucose metabolism and stress tolerance of *Broussonetia papyrifera* L. seedlings under simulated drought stress [J]. *Russ J Plant Physiol*, 68(1). DOI: 10.1134/S1021443721010209.
- YAO YH, 2014. Research progress and prospects of karst rocky desertification in southwest China [J]. *Progr Geog*, 33(1): 76-84. [姚永慧, 2014. 中国西南喀斯特石漠化研究进展与展望 [J]. *地理科学进展*, 33(1): 76-84.]
- YUKIKO S, YUKIO N, 2004. Plant acetyl-CoA carboxylase: structure, biosynthesis, regulation, and gene manipulation for plant breeding [J]. *Biosci Biotechnol Biochem*, 68(6): 1175-1184.
- ZHANG X, PU P, TANG Y, et al., 2019. C4 photosynthetic enzymes play a key role in wheat spike bracts primary carbon metabolism response under water deficit [J]. *Plant Physiol Biochem*, 142: 163-172.
- ZHAO CZ, WANG XM, WANG XY, et al., 2015. Glucose-6-phosphate dehydrogenase and alternative oxidase are involved in the cross tolerance of highland barley to salt stress and UV-B radiation [J]. *J Plant Physiol*, 181: 83-95.
- ZHU CB, ZHAI XQ, XI YM, et al., 2020. Efficient CO₂ capture from the air for high microalgal biomass production by a bicarbonate pool [J]. *J CO₂ Utiliz*, 37: 320-327.
- ZHAO Z, 2019. Physiological and molecular mechanisms of oats responding to alkali stress [D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University. [赵洲, 2019. 燕麦响应碱胁迫的生理及分子机制研究 [D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学.]

(责任编辑 蒋巧媛)

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202106060

杨慧, 宁静, 马洋, 等. 西南岩溶区植被碳循环研究进展 [J]. 广西植物, 2022, 42(6): 903–913.

YANG H, NING J, MA Y, et al. Research progress on carbon cycle of karst vegetation in Southwest China [J]. *Guihaia*, 2022, 42(6): 903–913.



西南岩溶区植被碳循环研究进展

杨 慧¹, 宁 静^{1,2}, 马 洋¹, 周孟霞¹, 曹建华^{1,3*}

(1. 中国地质科学院岩溶地质研究所/自然资源部、广西岩溶动力学重点实验室, 广西 桂林 541004; 2. 桂林理工大学环境科学与工程学院, 广西 桂林 541006; 3. 联合国教科文组织国际岩溶研究中心, 广西 桂林 541004)

摘 要: 由于岩溶关键带是地球关键带系统中重要的部分, 岩溶区的植被是陆地生态系统重要的碳汇项, 岩溶区植被的地上部分通过植物生长固碳的同时其地下部分的碳储量也非常可观, 地下生物量生长和凋落物分解也会提高土壤有机碳和无机碳的含量, 因此岩溶区植被碳循环已成为当前岩溶碳汇研究的热点之一。该文梳理了近四十年来岩溶植被固碳过程的研究文献, 阐述了西南岩溶区植被特有的生理学特征, 重点论述了以下 4 个方面的内容: (1) 西南岩溶区植被生物量、生产力、碳储量评估; (2) 西南岩溶区植被时空变化格局与碳源汇效应; (3) 岩溶区植被碳利用特殊机制; (4) 岩溶区植被碳循环模型预测与碳汇潜力。同时, 提出了目前研究中存在的问题, 并对今后的研究方向进行了展望, 认为今后应在岩溶区植被碳循环的相关参数系统测定和机理过程研究, 精细识别西南岩溶地区植被景观类型、量化固碳过程, 以及对岩溶植被碳循环模型进行校正和修改等方面开展研究。该文可为深入理解岩溶区碳的时空演化规律、探索区域碳循环机理提供参考。

关键词: 岩溶区, 植被, 固碳, 生物量, 碳循环

中图分类号: Q948 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2022)06-0903-11

Research progress on carbon cycle of karst vegetation in Southwest China

YANG Hui¹, NING Jing^{1,2}, MA Yang¹, ZHOU Mengxia¹, CAO Jianhua^{1,3*}

(1. *Key Laboratory of Karst Dynamics, MNR/Guangxi, Institute of Karst Geology, CAGS, Guilin 541004, Guangxi, China*; 2. *College of Environmental Science and Engineering, Guilin University of Technology, Guilin 541006, Guangxi, China*; 3. *International Research Center on Karst Under the Auspices of UNESCO, Guilin 541004, Guangxi, China*)

Abstract: Because the karst critical zone is an important part of the Earth Critical Zone system, the vegetation in karst area is an important carbon sink of terrestrial ecosystem, and the aboveground part of the vegetation in the karst area sequesters carbon through plant growth, the carbon storage in the underground part is also very considerable, the growth of underground biomass and decomposition of litter also increase soil organic carbon and inorganic carbon

收稿日期: 2022-01-24

基金项目: 国家重点研发计划项目(2021YFE0107100); 广西科技基地和人才专项(桂科 AD20297090, 桂科 AD19245176); 桂林市科技计划项目(2020010403); 中国地质科学院岩溶地质研究所基本科研业务费项目(2020004) [Supported by National Key Research Development Program of China (2021YFE0107100); Natural Scientific Foundation of Guangxi Zhuang Autonomous Region of China (Guike AD20297090, Guike AD19245176); Guilin Science and Technology Project (2020010403); Special Fund for Basic Scientific Research of Institute of Karst Geology, CAGS (2020004)].

第一作者: 杨慧(1981-), 博士, 副研究员, 研究方向为岩溶生态系统与碳循环, (E-mail) karstyanghui@163.com。

*通信作者: 曹建华, 研究员, 研究方向为岩溶区生物地球化学, (E-mail) cjianhua@mail.cgs.gov.cn。

content. Therefore, vegetation carbon cycle in karst area is one of the hotspots of karst carbon sink research. Based on the reviewing of research literature on carbon sequestration of karst vegetation in the past 40 years, this paper expounds the unique physiological characteristics of karst vegetation in Southwest China, and focuses on the following four aspects: (1) Evaluation of vegetation biomass, productivity and carbon storage in karst area of Southwest China; (2) Temporal and spatial variation patterns of vegetation and carbon source and sink effect in karst area of Southwest China; (3) Special mechanism of vegetation carbon utilization in karst area; (4) Prediction of vegetation carbon cycle model and carbon sink potential in karst area. The problems existing in the current research are put forward, and the future research direction is prospected. It is proposed that the future research should be carried out in the aspects of systematic determination of relevant parameters and mechanism process of vegetation carbon cycle in karst area, fine identification of vegetation landscape types in southwest karst area, quantification of carbon sequestration process, and correction and modification of karst vegetation carbon cycle model. This paper provides a reference for in-depth understanding the temporal and spatial evolution of carbon cycle in karst region and for exploring regional carbon cycle mechanism.

Key words: karst area, vegetation, carbon sequestration, biomass, carbon cycle

碳循环作为地球各圈层间相互连接与转化的纽带,不仅影响着全球的气候变化,而且对维持生物圈结构和功能的稳定起着重要的作用,是全球物质能量循环与气候变化的关键(段巍岩和黄昌,2021)。植被是陆地生态系统的重要组成部分,尽管在调节碳平衡中起着至关重要的作用,但也对气候变化和人类活动高度敏感(Zhao et al.,2019;Zhang et al.,2021)。全球变化是当前最受人们关注的科学问题之一,我国在“碳达峰”和“碳中和”等战略需求下,评价并寻求陆地生态系统碳汇潜力是当前研究的热点。

中国是全球岩溶的重要分布区,面积达360万 km^2 ,其中裸露型碳酸盐岩面积约130万 km^2 ,40%以上分布于西南地区(Sweeting,2012;Jiang et al.,2014)。该地区岩溶发育强烈,特殊的地质背景加之人地矛盾突出,自然植被不断被破坏,土壤侵蚀严重且基岩大面积裸露,土地生产力严重下降,从而导致“石漠化”快速扩展,严重制约了西南岩溶区社会发展,其综合治理已列入国家发展目标(王世杰和李阳兵,2007;熊康宁等,2012;Jiang et al.,2014)。近几十年来,中国各级政府发起多项生态工程用以恢复退化的环境和减轻贫困(Wang et al.,2019)。石漠化面积实现“持续净减少”(Tong et al.,2018;Tong et al.,2020)、“封山育林”以及“人工造林”等政策促使西南岩溶区生态环境显著改善,有效提升了区域的固碳潜力(Wang et al.,2019;Tong et al.,2020)。西南岩溶地区属亚热带季风气候区,植物资源丰富,植被覆盖率较高,是我国森林植被碳库的主要分布区。岩溶地

区雨热资源丰富但分布不均,岩石裸露率高,土层浅薄且不连续,土壤总量少,季节性干旱严重,岩溶地区所具有的典型的环境脆弱性和易伤性特点,导致该地区土层薄、成土慢、土壤保水性能差,从而使植被的生长受到很大的限制(杨世凡和安裕伦,2014)。岩溶区植被具有非地带性的特征,这些植物种类具有独特的形态特征和生理适应性,岩溶植被具有石生性、旱生性、喜钙性和耐瘠性等特点(苏樑等,2018)。植被碳储量是估算陆地生态系统与大气 CO_2 交换量的关键因子(张明阳等,2014)。西南岩溶地区植被变化与该地区气候变化的响应特征明显(蒙吉军和王钧,2007)。因此,岩溶区植被碳的来源与去向有别于非岩溶区植被,具有特殊性和复杂性(Ni et al.,2015;王世杰等,2017)。岩溶生态系统具有活跃的 CO_2 - H_2O - CaCO_3 生物/化学过程,在温室气体源汇关系效应中既可能是汇又可能是源,在全球碳循环中发挥着重要的作用(曹建华和袁道先,2005)。

西南岩溶区植被碳循环关键过程的研究工作始于20世纪90年代,三十年来开展了一系列的研究工作,积累了大量的数据与资料,取得了一些重要的进展。本文针对已有的岩溶区植被固碳关键过程的研究,主要是从植物地上或地下生物量的调查与估算、陆生和水生植物光合作用途径等角度进行综述并提出下一步的研究展望,旨在为岩溶区生态系统功能维持以及在“碳达峰”和“碳中和”等环境外交谈判需求的背景下岩溶区碳汇潜力对全球变化响应的敏感性等方面提供依据。

1 植被生物量、生产力、碳储量的评估

1.1 植被生物量的评估

植物群落生物量(包括地上和根系生物量)作为植被生态系统最重要的功能之一,是表征从立地到区域和全球尺度陆地碳循环的关键指标(刘立斌等,2018),是研究不同时空尺度与不同生物群区的植被生产力、碳储量、碳循环和碳固定以及生物多样性维持与生态系统稳定性的基础(罗东辉等,2010)。同时,也是估算碳储量的基础数据,详实可靠的生物量数据对碳储量的准确估算至关重要。目前,根据研究对象的时空尺度,生物量的获取方法包括野外收获测量法、遥感估算法、模型估算法等,其中野外测量法既是最直接可靠的数据来源,也是其他诸如模型估算法的基础(侯满福等,2011),但只能应用于小尺度的研究。大尺度的研究主要借助模型模拟法和遥感估测法。

1.1.1 西南岩溶区植被地上部分生物量 从20世纪90年代开始,研究者针对岩溶区开展了植被生物量及植被生产力等相关研究。总体上,研究者多数是从较小尺度上对西南岩溶区植被生物量及植被生产力的关系进行分析,并且较为分散。另外,由于研究方法不统一,加上岩溶区物种间体积质量密度差异悬殊等原因,对地上生物量的估算差别较大(刘长成等,2009)。比如,杨汉奎和程仕泽(1991)、屠玉麟和杨军(1995)采用收获法虽对贵州南部茂兰岩溶森林群落生物量($5.75 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$),贵州中部岩溶区灌丛群落生物量($18.08 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$)等进行了测定,但研究结果差异较大。杜有新等(2010)采用实地调查和典型取样方法,探讨了贵州省普定县3个不同退化程度的岩溶生态系统生物量结构与养分分布格局,灌草丛、灌木林和乔木林地上部分的生物量分别为 1.96 、 4.47 、 $139.58 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。随着科技的进步,研究者逐渐开始利用遥感数据和数学模型等相结合的方式,开展大尺度研究西南岩溶区植被生物量。于维莲等(2010)利用1989—1993年西南五省(区)[广西、贵州、云南、四川(含重庆)、湖南]森林清查资料,估算和分析了森林的生物量特征与空间分布格局,得出上述五省(区)的森林平均总生物量为 $148.66 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$,净第一性生产力(NPP)为 $9.64 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$,并比较了岩溶区森林和非岩溶区森林生物量

的差异。总体上,岩溶区森林生物量($124.33 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$)和NPP($8.67 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)均低于非岩溶区的森林生物量($163.48 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$)和NPP($9.56 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)。朱宏光等(2015)以马山县岩溶植被年龄序列的3个次生林(幼龄林、中龄林、老龄林)为对象,采用前人在岩溶区建立的生物量方程以及相关参数研究了岩溶次生林自然恢复过程中群落的生物量和碳储量及其变化规律,并采用群落平均根茎比来量化群落的根系生物量,群落生物量从幼林群落的 $48.17 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 到中龄林群落的 $113.47 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$,再到老龄林群落的 $242.59 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。老龄林生态系统的碳储量较高,平均为 $236.69 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$,中龄林和幼龄林较低且非常相近,分别为 $225.17 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 和 $224.76 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。刘立斌等(2020)利用皆伐法,首次精确估算了我国西南贵州省中部岩溶区森林的地上生物量($122.81 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$),并检验了已有生物量回归方程和平均标准木法对该岩溶区森林地上生物量的估算效果。从以上分析可以看出,即使同一研究区由于采用的方法不同,加之分类不一样,研究结果相差也较大。

1.1.2 西南岩溶区根系生物量 根系生物量既是整个群落生物量中的一部分,又是衡量植物生长能力的重要指标,对群落的功能、构建和结构有着一定的影响(罗东辉等,2010)。相对于地带性常绿阔叶林植被而言,岩溶森林林下土壤的不连续性和岩石的高裸露率与高渗透性,导致部分植物根系可以生长至地表以下较深的岩石裂隙中,从而进一步增加了获取标准木完整根系生物量的难度(尤其是胸径较大的乔木)(刘立斌等,2018)。然而,由于取样的困难性,因此目前对岩溶区根系生物量估算的研究还较少,使得人们对岩溶植被根系生物量的特征知之甚少,从而妨碍了对这种特殊植被类型在碳循环等方面功能的理解。目前,有的研究是采用收获法对贵州中部岩溶区灌丛群落生物量的研究,为 $7.76 \sim 23.06 \text{ Mg} \cdot \text{hm}^{-2}$,平均为 $14.38 \text{ Mg} \cdot \text{hm}^{-2}$ (屠玉麟和杨军,1995);在贵州茂兰岩溶森林国家自然保护区内,利用平均标准木机械布点法对根系进行采集,分析了其生物量总量、不同根系径级的分配格局和地下空间的分布规律,岩溶区地下生物量从草本群落的 $2.63 \text{ Mg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 增加到顶极森林群落的 $58.15 \text{ Mg} \cdot \text{hm}^{-2}$ (罗东辉等,2010);基于生物量回归方程估算黔中岩溶区常绿落叶阔叶混交林木本植物的根系

生物量为 $22.72 \text{ Mg} \cdot \text{hm}^{-2}$ (刘立斌等, 2018), 与 Liu 等 (2016) 利用土柱挖掘法研究的同一岩溶森林的根系生物量 ($20.27 \text{ Mg} \cdot \text{hm}^{-2}$) 接近。

由于根系生物量的分布受到立地条件、土壤水分和养分、土层厚度、物种自身特性等影响 (罗东辉等, 2010; Ni et al., 2015), 因此不同土壤生境带来的物理空间限制会影响植物根系生长和生物量积累与分配 (宋海燕等, 2019)。比如, 罗东辉等 (2010) 和 Ni 等 (2015) 利用土柱挖掘法研究了贵州南部峰丛洼地型岩溶森林的根系生物量, 结果表明峰丛洼地与高原型岩溶森林的根系生物量特征存在很大的差异。受环境条件的恶劣和资源的限制等影响, 植物更倾向于将更多的生物量分配给根系 (屠玉麟和杨军, 1995)。Jones 等 (2021) 评估了施加碳酸盐岩对小麦和豌豆两种作物的影响, 并与石灰进行了比较, 结果显示用碳酸钙种植的小麦比用石灰种植的小麦分别多产生 40% 以上的地上生物量和 50% 以上的根系生物量 (Jones et al., 2021)。

综上所述, 在景观高度异质的中国西南岩溶地区 (Guo et al., 2020), 岩溶森林物种组成复杂, 虽然前期的研究积累了大量研究文献和资料, 但植被地上部分、地下部分的生物量的研究方法仍然没有达成共识, 目前对岩溶区植被生物量的研究较为分散, 这些研究只是关于典型林分或群落生物量的实测和估算。并且, 只是某一时间段植被群落现存的生物量, 缺乏在较大时空尺度上对群落生物量, 特别是碳储量的动态变化进行研究。因此, 亟需根据不同景观类型、不同生活型植被等开展更多长期观测以及结合遥感、地质雷达等手段进行更加精细的研究, 为准确评估岩溶区植被碳汇提供更加可靠的基础数据。

1.2 植被生产力的评估

NPP 作为生态系统功能的重要指标, 既可以反映植被的生长状况, 又是判断生态系统碳源汇和调节生态过程的重要因子, 在全球或地区碳循环中居重要地位 (Field et al., 1998)。岩溶地区植被 NPP 的研究是植被恢复的重要基础, 其影响因素的定量识别对岩溶地区的生态恢复与区域可持续发展具有重要意义。目前, 针对岩溶区的研究主要集中在利用卫星遥感资料等模拟植被 NPP 并对其影响因素进行分析。比如, 黄晓云等 (2013) 基于岩溶地区卫星遥感和地面气象观测资料分析

气候变化背景下中国南方岩溶区 NPP 在 2000—2011 年间的时空变化规律, 结果显示 2000—2005 年间研究区 NPP 值总体呈上升趋势, 2006—2011 年间 NPP 值总体呈下降趋势, 岩溶区 NPP 的变化幅度明显大于非岩溶区, 这与中国各级政府自 2000 年以来实施各项生态工程保护项目后植被生长迅速有关。周爱萍等 (2014) 利用卫星遥感资料, 对 2001—2010 年十年间广西植被 NPP 时空特征及其影响因素进行了研究, 发现年均气温和降水对 NPP 时间变化作用显著。左丽媛和高江波 (2020) 在高精度 NDVI 数据反演的基础上, 运用 CASA 模型模拟贵州省典型峰丛洼地区三岔河流域 2015 年区域尺度的植被 NPP, 发现植被覆盖度与温度是植被 NPP 的显著控制因子, 地貌形态类型对植被 NPP 的空间分布具有宏观控制作用。

综上所述, 在岩溶地区未来的发展过程中, 应考虑多种环境因子之间的交互作用, 应从多视角、多维度探究环境因子对植被 NPP 的影响, 为岩溶石漠化的治理工作提供参考依据。

1.3 植被碳储量的评估

目前, 对植被碳储量的研究方法多采用将生物量换算为碳储量的方法 (侯满福等, 2011; 张明阳等, 2013a; 兰秀等, 2019)。张明阳等 (2013b) 利用遥感影像数据采用数学模型估算区域净植被初级生产力。根据方精云等 (1996) 的研究成果, 生产力与生物量的函数关系, 先通过生产力反求生物量来估算区域植被生物量, 再乘以植物含碳率 (0.45), 最终求得碳储量。在该研究中, 研究区桂西北在 1990 年、2000 年和 2005 年 3 个年份的平均碳密度分别为 14.82 、 20.38 、 $23.49 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。张明阳等 (2013b) 以林业清查资料为主要数据源, 结合基础数据和统计数据, 采用生物量转换因子法, 即以植被生物量乘以碳含量推算求得植被的碳储量, 运用 3S 技术估算并分析了桂西北 (河池和百色市, 共 23 个县市) 植被碳的空间分布及其变化, 植被碳储量由 2005 年的 $4.19 \times 10^4 \text{ t}$ 增加到 2010 年的 $4.27 \times 10^4 \text{ t}$, 植被碳密度从 $29.04 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 增加到 $29.57 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。之后, 张明阳等 (2014) 基于 2000—2010 年连续 11 a 的遥感数据, 得出十一年间年均 NPP 和净生态系统生产力 (NEP) 分别为 396.61 、 $370.58 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2}$, 并通过 13 个环境因子的 1 377 个样点数据对桂西北岩溶区植被碳密度空间分布的影响因素进行了研究, 发现植被碳密度空

间分布的影响最为重要的是土地类型、森林类型、林种和植被类型等可通过人为活动改变的因素。杜虎等(2015)采用样方法研究了西南岩溶区峰丛洼地草地、灌丛、次生林、原生林4种植被类型碳格局,发现随植被正向演替植被碳储量增加,4种植被类型生态系统总碳储量分别为133.84、160.79、179.08、261.24 $\text{Mg C} \cdot \text{hm}^{-2}$,其中植被碳储量为5.02、6.59、20.87、60.20 $\text{Mg C} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。而植被地下部分碳储量为1.76、0.95、2.60、0.82 $\text{Mg C} \cdot \text{hm}^{-2}$,占总碳储量的0.32%~1.45%。

综上所述,尽管前期关于岩溶区植被碳储量开展了一系列的研究,但从地质背景、环境条件、植被恢复阶段等关联的高度变异性问题尚没有关注。因此,亟需开展岩溶区植被碳储量的动态变化研究工作。

2 植被时空变化格局与碳源汇效应

目前,利用遥感手段可以深入了解大尺度植被的动态(Guo et al., 2017)。许多研究报道了自2000年以来中国很多地区呈现绿化趋势,并解释为植被覆盖的增加(Zhao et al., 2020; Hong et al., 2020)。特别是在景观高度异质的中国西南岩溶地区,根据长时间序列的卫星观测和模型预测的结果,发现总体呈现绿化趋势(Tong et al., 2018; Xu et al., 2019; Liu et al., 2020)。比如,最新的研究显示,1982—2016年,中国西南岩溶地区(滇黔桂三省)总体绿化趋势,与参考期(1982—2000年)相比,自2000年以来中国各级政府实施各项生态工程保护项目后,岩溶地区的植被生长迅速增加,在保护期内(2001—2016年)绿化趋势更明显(Zhang et al., 2021)。集成长时间序列遥感影像以及林业清查与统计数据等,结合模型算法,研究发现在不同恢复管理措施下,西南地区森林覆盖(高度 ≥ 5 m)由1982年的21%增加到2016年的38%,2002—2017年西南地区植被地上生物量固碳速率为 $(0.11 \pm 0.05) \text{Pg C} \cdot \text{a}^{-1}$,其中新建林的贡献达32%;虽然老林/天然林面积仅占8.8%,但固定了研究区20.5%的碳,是相对稳定的碳库;2002—2017年自然恢复(面积5.4%)和人工造林(面积7.4%)的固碳速率分别达 $0.01 \text{Pg C} \cdot \text{a}^{-1}$ 和 $0.021 \text{Pg C} \cdot \text{a}^{-1}$,对整个区域碳吸收的贡献率分别为14%和18%;研究区2017年的木材产量是2003

年的3倍,但人工林采伐区域的植被生长依然贡献了约16%的碳汇。相比1980s—1990s中国森林 $0.075 \text{Pg C} \cdot \text{a}^{-1}$ 以及陆地生态系统的 $0.177 \text{Pg C} \cdot \text{a}^{-1}$ 的固碳能力,西南地区植被恢复固碳能力较强(Tong et al., 2020)。

综上所述,作为亚热带湿润半湿润区,西南岩溶地区碳源汇效应,仍需要更多的长期观测。同时,长时间序列遥感影像区分了大区域尺度不同植被恢复措施下的固碳效应,亟需结合遥感大数据及深度学习来精细识别植被恢复景观类型,进一步量化固碳过程及其生态服务效应,揭示西南岩溶地区区域生态恢复过程中碳汇潜力的关键驱动因子。

3 岩溶区植被碳利用特殊机制

3.1 岩溶区陆生植物碳的利用途径

植物光合作用所需要的碳,主要是空气中的 CO_2 ,同时还能利用细胞中的 HCO_3^- 作为酶的底物,为自身提供无机碳源。而陆生植物对 HCO_3^- 的利用主要依赖于碳酸酐酶(CA)的分解调节作用(邢德科等, 2015)。CA以其在岩溶生态系统中连续分布、数量丰富、专一且高效快速催化特有的 CO_2 和 HCO_3^- 之间的相互转化反应为特征,将地表岩石、土壤、植物、大气之间的无机碳和有机碳紧密地耦联(吴沿友等, 2011)。岩溶区植物由于受到岩溶干旱、高钙、偏碱、重碳酸根离子以及低无机营养等逆境胁迫,导致气孔导度减少或关闭,因此阻碍空气中的 CO_2 进入细胞(邢德科等, 2016)。植物为了应对因这种气孔导度减小甚至关闭造成的水分和 CO_2 不足,快速上调了叶片中特定的CA同工酶的基因表达(Hu et al., 2011; 吴沿友等, 2018),升高了相应的CA同工酶活力(吴沿友等, 2004; Wu et al., 2009),将来自土壤的 HCO_3^- 转化为 CO_2 和 H_2O ,既增加了对大气 CO_2 的利用,也增加了对 HCO_3^- 的利用(吴沿友等, 2018)。此外,在干旱胁迫下,岩溶区植物减少气孔导度或关闭气孔避免脱水,光合作用减弱,而植物叶片CA活力增强,CA能将细胞内的 HCO_3^- 转化为 CO_2 和 H_2O (吴沿友等, 2011),进而弥补植物光合作用过程中碳源和水源的不足,维持植物光合作用的正常进行。同样,在光强相对较低的情况下,较高的CA活性使岩溶区适生植物利用 HCO_3^- 的效率会更

高,并能在较低光强下具有较高的光能利用效率(邢德科等,2016)。因此,植物对 HCO_3^- 的利用能力的大小与 CA 活力以及植物的岩溶适生性有关,并且植物能交替利用 HCO_3^- 作为无机碳源(吴沿友等,2011)。最新的研究发现,植物对 HCO_3^- 的利用影响植物的水分关系,从而影响植物对大气 CO_2 的利用,同时土壤的 HCO_3^- 浓度影响土壤 CO_2 通量,这种影响同样受到 CA 的调节控制(Nathan & Ammini,2019;Price et al.,2019)。但是目前,这种复杂的影响机制还没有弄清楚。

3.2 岩溶区水生植物碳的利用途径

岩溶区河流、湖泊中的水生植物尤其是沉水植物能直接利用水体中的无机碳如 HCO_3^- 作为碳源进行光合作用,改变了水生植物仅利用水气交换带所捕获的 CO_2 作为碳源的传统认识(刘再华等,2007;Liu et al.,2010;张强,2012)。这一生物过程意味着碳酸盐岩风化产生的一部分无机碳将被陆地水生植物截留进入生物圈并最终形成稳定的有机碳。Wang 等(2020)研究黑藻在不同 HCO_3^- 浓度梯度岩溶水中的培养试验结果表明,岩溶水环境中,由于大量 HCO_3^- 的存在不仅为沉水植物生长提供大量的无机碳而且其碱性的环境能吸收大气中 CO_2 。我们通过室内培养试验对比了小球藻在岩溶水和非岩溶水中利用无机碳的效率,非岩溶区小球藻可以将水体中 30% 的无机碳转化为有机物,岩溶水中的小球藻对无机碳的转化率达 40%(Wang et al.,2014)。在流域尺度上,项目组以桂林海洋-寨底地下河系统补给的地表河为研究对象,利用稳定碳同位素技术揭示了岩溶地下水补给的河流中沉水植物的稳定碳同位素组成沿流程方向呈“梯度分布”的规律,定性地阐明了沉水植物对岩溶水中无机碳的利用策略(Wang et al.,2017);同时发明了溶解氧法(ZL201610710672.0)并定量计算沉水植物群落对岩溶碳汇的转化量为 48.61%。沈育伊等(2021)研究了会仙湿地不同水生植物光合作用固定 HCO_3^- 的比例,并根据植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的变化特征结合 N、P 化学计量等,发现会仙湿地 3 种水生植物可能通过增加磷利用效率来促进低水分利用率环境下的碳的合成。以上研究结果说明,岩溶水中的无机碳通过光合作用被水生植物吸收的原位沉降过程是一种真正的碳汇。

综上所述,虽然在岩溶区植物利用碳的特殊

机制上取得了一定的进展,但是在精确量化岩溶作用和光合作用、植物对 HCO_3^- 利用和对 CO_2 利用的化学计量关系,并阐明 CA 调节岩溶生态系统中碳的迁移转化机制等方面还需要长期的监测。

4 岩溶区植被碳循环模型预测与碳汇潜力

岩溶区植被生长深度参与了区域的碳循环过程。根据岩溶区植物生长特征以及前人的研究成果,绘制了岩溶区植物碳循环过程示意图(图 1)。岩溶区植物通过光合作用吸收大气 CO_2 ,产生有机碳供给植物体生长,同时通过碳的输送为地下部分生物量生长提供碳源。植物地上部分和地下部分生长储存固定的碳为植物碳。植物凋落物在地表分解过程中不断产生有机碳和无机碳进入土壤,为土壤提供了丰富的营养物质。随着根系生长,根系分泌物增多,土壤有机碳含量也会随之增加。这两部分的碳储存在土壤中,一部分长期稳定存在为稳定有机碳,部分矿化后形成无机碳;另一部分在微生物作用和物理释放作用下,排出土壤重新进入大气。植被在进行光合作用的同时,还会进行呼吸作用。植物体细胞内的有机物在一系列酶的作用下逐步氧化分解,同时释放能量,产生的 CO_2 进入大气。我国南方岩溶地区通常降雨量充沛,雨热同期,加上碳酸盐岩溶蚀裂隙发育,土壤漏失携带有机碳和无机碳进入地下水含水层系统造成的碳流失的量不容忽视。

CO_2 浓度升高会促进植物的光合产物向根系分配,从而提高陆地生态系统地下部分的碳素固定量(吴伊波和崔骁勇,2009)。在岩溶区, CO_2 浓度的升高对根系生物量的影响因树种和生境而异,随着 CO_2 浓度的升高,促进了岩溶植被根系的周转(吴静和盛茂银,2020),细根周转率显著提高(Prior et al.,2012)。此外,也有一些不同的研究结果,如 Arnone 等(2000)通过对瑞士岩溶区石灰性土壤草地进行了为期 2 a 的根系周转试验,结果显示 CO_2 浓度升高没有改变 18 cm 土层内根的生长率和死亡率,而深层土壤中的细根寿命增加了 48%,死亡率没有变化。同样,Niklaus 等(2001)利用 ^{13}C 同位素示踪法研究了瑞士岩溶区石灰性土壤草地 CO_2 浓度升高对根系分泌或周转的影响,结

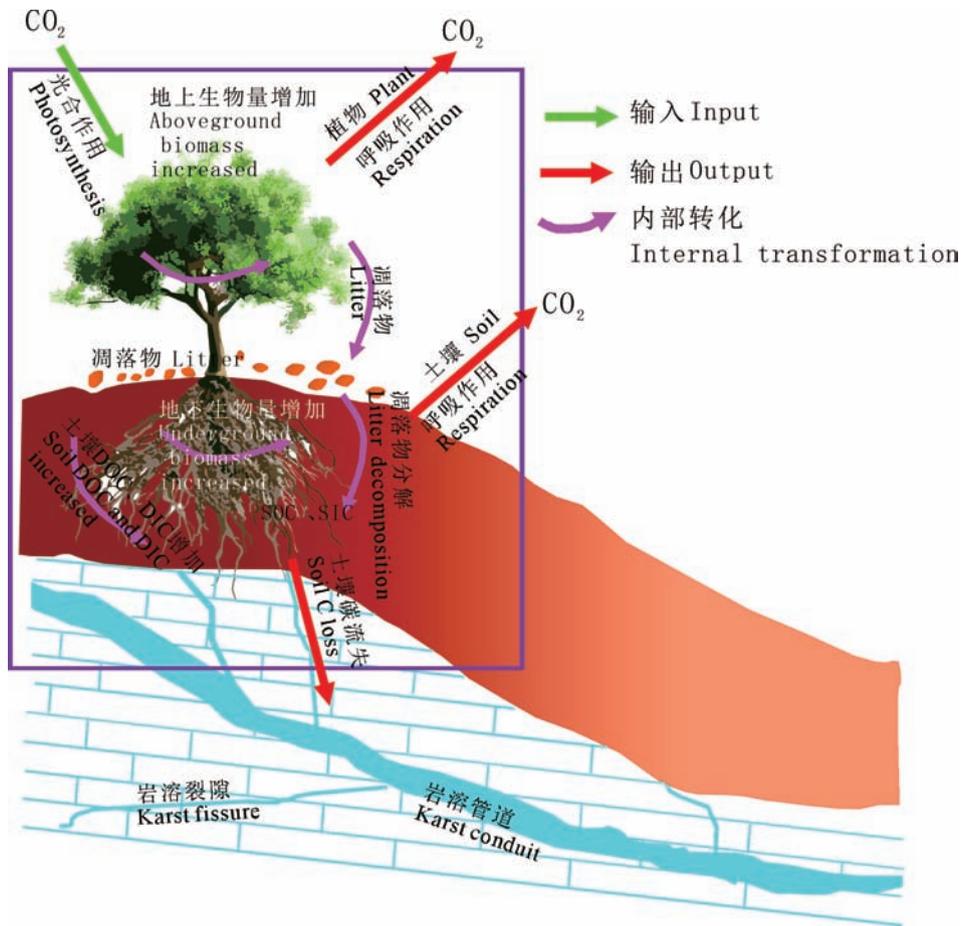


图 1 岩溶区植被碳循环过程示意图

Fig. 1 Schematic diagram of carbon cycle of vegetation in karst area

果表明 CO_2 对土壤微生物生物量的标记以及低密度大有机组分中 C 和 ^{13}C 积累的影响不存在, 表明 CO_2 浓度升高对根系分泌或周转没有显著影响。

岩溶区与非岩溶区的植物凋落物分解速率有很大差别。黄芬等(2018)采用野外网袋分解法对岩溶区和非岩溶区榿木和马尾松林原地进行了为期 1 a 的凋落叶分解对比实验发现, 在不同地质背景下的 2 个树种凋落叶分解速率均为岩溶区小于非岩溶区。相同地质背景生境下, 两树种间凋落叶分解 50% 和 95% 时, 岩溶区榿木所需时间为 0.85 a 和 3.384 a, 马尾松所需时间为 2.61 a 和 10.83 a; 而非岩溶区榿木所需时间为 0.82 a 和 3.376 a, 马尾松所需时间为 1.73 a 和 6.97 a。这说明岩溶区树种凋落叶分解周期比非岩溶区长, 特别是岩溶区的马尾松分解时间比非岩溶区长。

岩溶区不同植被类型对土壤的呼吸速率有直接关系。彭艳等(2010)对贵阳郊区耕作土壤、灌

丛、女贞人工纯林和马尾松人工纯林表层土壤微生物生物量碳、微生物呼吸和微生物代谢熵的研究结果表明, 土壤微生物量碳和微生物呼吸均表现为次生林高于耕作土壤, 灌丛最高; 马尾松林土壤微生物活动显著弱于其他样地。曹建华等(2004)分析了树箱、土箱、草箱的植物根系呼吸作用发现, 树箱具有较大的树冠可截获更多的降雨, 根系的呼吸作用、分泌作用和土壤微生物活力的提高使土壤环境中 CO_2 浓度提高。其中, 树箱比土箱、草箱分别提高 148.08%、75.01%, 而土壤呼吸排放 CO_2 的量则分别提高 175.75%、171.14%; 树箱随水排泄的无机碳浓度分别提高 77.78%、72.119%, 排泄的总量分别提高 166.49%、153.81%; 碳循环强度的增加, 使土下碳酸盐岩的侵蚀能力加强, 树箱比土箱提高 2.84 倍, 比草箱提高 1.36 倍。土壤呼吸呈现出日变化特征。重庆金佛山岩溶区植被-空气各层 CO_2 浓度日变化动态

的研究结果显示,植被的林层、灌草丛 CO_2 浓度的最大值均出现在凌晨 4:00 左右的地面处,这说明土壤表面呼吸作用产生的 CO_2 浓度的贡献值大于植被夜间呼吸作用造成的 CO_2 浓度增加量。 CO_2 浓度最低值出现在中午 13:00 左右的林层,这是由于此时植被冠层叶片的光合作用最强烈,消耗了大量 CO_2 (李林立等, 2005)。

5 问题与展望

岩溶区植被由于受岩溶地质环境的制约,具有独特的形态特征和生理适应性,岩溶植被的地上生物量和地下生物量的分配受到不同土壤生境带来的物理空间限制。因此,植被碳的固定机理具有特殊性和复杂性,已在非岩溶区建立的植被碳循环参数不能直接应用于岩溶区植被碳循环模块,需要对岩溶区植被碳循环的相关参数进行系统测定,并对机理过程进行研究。

西南岩溶地区碳源汇效应,仍需要更多的长期观测。同时,长时间序列遥感影像区分了大区域尺度不同植被恢复措施下的固碳效应,亟需结合遥感大数据以及深度学习来精细识别植被恢复景观类型,进一步量化固碳过程及其生态服务效应,揭示西南岩溶地区区域生态恢复过程中碳汇潜力的关键驱动因子。

岩溶区的陆生植物和水生植物均可以同时利用 CO_2 和 HCO_3^- 进行光合作用,二者的比例取决于碳酸酐酶的活性和环境中无机碳的存在形式以及植物的生理特征等。但是目前,对于影响植物利用两者比例的因素的研究还较为薄弱,需要开展进一步的研究。

岩溶景观与其他景观相比,植被碳循环过程更为复杂、机理更难理解,已有的有关植被碳循环研究模型的普适性、可靠性、精度更低。亟需依据岩溶区植被碳循环过程通过长期观测数据,来进行校正和修改。

参考文献:

ARNONE J, ZALLER J, SPEHN E, et al., 2000. Dynamics of root systems in native grasslands: Effects of elevated atmospheric CO_2 [J]. *New Phytol*, 147(1): 73–85.
CAO JH, YUAN DX, PEI JG, et al., 2005. Karst ecosystem of

Southwest China constrained by geological setting [M]. Beijing: Geology Press. [曹建华, 袁道先, 裴建国, 等, 2005. 受地质条件制约的中国西南岩溶生态系统 [M]. 北京: 地质出版社.]
CAO JH, YUAN DX, PAN GX, et al., 2004. Influence of soil carbon transfer under different vegetations on carbon cycle of karst dynamics system [J]. *Earth Environ*, 32(1): 90–96. [曹建华, 袁道先, 潘根兴, 等. 不同植被下土壤碳转移对岩溶动力系统中碳循环的影响 [J]. *地球与环境*, 32(1): 90–96.]
DU H, SONG TQ, ZENG FP, et al., 2015. Carbon storage and its controlling factors under different vegetation types in depressions between karst hills, southwest China [J]. *Acta Ecol Sin*, 35(14): 4658–4667. [杜虎, 宋同清, 曾馥平, 等, 2015. 喀斯特峰丛洼地不同植被类型碳格局变化及影响因子 [J]. *生态学报*, 35(14): 4658–4667.]
DU YX, PAN GX, LI LQ, et al., 2010. Partitioning of vegetation biomass, nutrient storage and cycling of degraded ecosystems from mountainous karst region, central Guizhou, China [J]. *Acta Ecol Sin*, 30(23): 6338–6347. [杜有新, 潘根兴, 李恋卿, 等, 2010. 黔中喀斯特山区退化生态系统生物量结构与 N、P 分布格局及其循环特征 [J]. *生态学报*, 30(23): 6338–6347.]
DUAN WY, HUANG C, 2021. Research progress on the carbon cycle of rivers and lakes [J]. *Chin Environ Sci*, 41(8): 3792–3807. [段巍岩, 黄昌, 2021. 河流湖泊碳循环研究进展 [J]. *中国环境科学*, 41(8): 3792–3807.]
FANG JY, LIU GH, XU SL, 1996. Biomass and net production of forests vegetation in China [J]. *Acta Ecol Sin*, 16(5): 497–508. [方精云, 刘国华, 徐嵩龄, 1996. 我国森林植被的生物量和净生产量 [J]. *生态学报*, 16(5): 497–508.]
FIELD CB, BEHRENFELD MJ, RANDERSON JT, et al., 1998. Primary production of the biosphere: Integrating terrestrial and oceanic components [J]. *Science*, 281(5374): 237–240.
GUO B, ZANG WQ, LUO W, 2020. Spatial-temporal shifts of ecological vulnerability of Karst Mountain ecosystem—impacts of global change and anthropogenic interference [J]. *Sci Total Environ*, 741: 140256.
GUO XY, ZHANG HY, WU ZF, et al., 2017. Comparison and evaluation of annual NDVI time series in China derived from the NOAA AVHRR LTDR and Terra MODIS MOD13C1 products [J]. *Sensors*, 17(6): 1298.
HONG SB, YIN GD, PIAO SL, et al., 2020. Divergent responses of soil organic carbon to afforestation [J]. *Nat Sustain*, 3(9): 694–700.
HOU MF, HUANG WC, QIN XQ, 2011. Preliminary study on the biomass and the carbon storage in karst grassland in Liujiang Basin, Guangxi [J]. *Carsol Sin*, 30(4): 391–396. [侯满福, 黄伟川, 覃小群, 2011. 柳江流域岩溶草群落生物量和碳储量的初步研究 [J]. *中国岩溶*, 30(4): 391–396.]

- HU H, AURÉLIEN BD, MARIA IN, et al., 2011. Erratum: Carbonic anhydrases are upstream regulators of CO₂-controlled stomatal movements in guard cells [J]. *Nat Cell Biol*, 13(6): 734–734.
- HUANG F, WU X, YANG H, et al., 2018. Study on carbon cycle of karst critical zone in Maocun subterranean river basin of Guilin [J]. *Guangxi Sci*, 25(5): 515–523 [黄芬, 吴夏, 杨慧, 等, 2018. 桂林毛村地下河流域岩溶关键带碳循环研究 [J]. *广西科学*, 25(5): 515–523.]
- HUANG XY, LIN DG, WANG JA, et al., 2013. Temporal and spatial NPP variation in the karst region in south China under the background of climate change [J]. *Sci Silv Sin*, 49(5): 10–16. [黄晓云, 林德根, 王静爱, 等, 2013. 气候变化背景下中国南方喀斯特地区 NPP 时空变化 [J]. *林业科学*, 49(5): 10–16.]
- JIANG ZC, LIAN YQ, QIN XQ, 2014. Rocky desertification in Southwest China: Impacts, causes, and restoration [J]. *Earth-Sci Rev*, 132: 1–12.
- JONES JM, GUINEL FC, ANYUNES PM, 2021. Carbonate rock can enhance plant growth and nutrition depending on crop traits [J]. *Plant Soil*, 465: 335–347.
- LAN X, DU H, SONG TQ, et al., 2019. Vegetation carbon storage in the main forest types in Guangxi and the related influencing factors [J]. *Acta Ecol Sin*, 39(6): 2043–2053. [兰秀, 杜虎, 宋同清, 等, 2019. 广西主要森林植被碳储量及其影响因素 [J]. *生态学报*, 39(6): 2043–2053.]
- LI LL, KUANG MS, ZHANG YZ, et al., 2005. CO₂ concentration of the soil vegetation-system under different vegetation covers in karst area of Mt. Jinpo in Chongqing [J]. *J Ecol Rural Environ*, 21(3): 67–70. [李林立, 况明生, 张远瞩, 等, 2005. 重庆金佛山岩溶区不同植被条件下土壤-植被系统 CO₂ 浓度日变化 [J]. *农村生态环境*, 21(3): 67–70.]
- 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 HY, JIAO FS, YIN JQ, et al., 2020. Nonlinear relationship of vegetation greening with nature and human factors and its forecast — a case study of Southwest China [J]. *Ecol Indic*, 111: 1–12.
- LIU LB, WU YY, HU G, et al., 2016. Biomass of karst evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest in central Guizhou Province, southwestern China: a comprehensive inventory of a 2 ha plot [J]. *Silv Fenn*, 50(3): 1492.
- LIU LB, ZHONG QL, NI J, 2018. Allometric function-based root biomass estimate of woody plants in a karst evergreen and deciduous broadleaf and mixed forest in central Guizhou Province, southwestern China [J]. *Acta Ecol Sin*, 38(24): 8726–8732. [刘立斌, 钟巧连, 倪健, 2018. 基于生物量回归方程估算黔中喀斯特常绿落叶阔叶混交林木本植物的根系生物量 [J]. *生态学报*, 38(24): 8726–8732.]
- 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 ZH, DREYBRODT W, WANG HJ, 2010. A new direction in effective accounting for the atmospheric CO₂ budget: considering the combined action of carbonate dissolution, the global water cycle and photosynthetic uptake of DIC by aquatic organisms [J]. *Earth-Sci Rev*, 99(3): 162–172.
- LIU ZH, DREYBRODT W, WANG HJ, 2007. A potentially important CO₂ sink generated by the global water cycle [J]. *Sci Bull*, 52(20): 2418–2422. [刘再华, Dreybrodt W, 王海静, 2007. 一种由全球水循环产生的可能重要的 CO₂ 汇 [J]. *科学通报*, 52(20): 2418–2422.]
- LUO DH, XIA J, YUAN JW, et al., 2010. Root biomass of karst vegetation in a mountainous area of southwestern China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 34(5): 611–618. [罗东辉, 夏婧, 袁婧薇, 等, 2010. 我国西南山地喀斯特植被的根系生物量初探 [J]. *植物生态学报*, 34(5): 611–618.]
- MENG JJ, WANG J, 2017. The response of vegetation dynamics to climate change in the southwestern karst region of China since the early 1980s [J]. *Geograph Res*, 26(5): 857–856. [蒙古军, 王钧, 2007. 20 世纪 80 年代以来西南喀斯特地区植被变化对气候变化的响应 [J]. *地理研究*, 26(5): 857–865.]
- NATHAN VK, AMMINI P, 2019. Carbon dioxide sequestering ability of bacterial carbonic anhydrase in a mangrove soil microcosm and its bio-mineralization properties [J]. *Water, Air Soil Poll*, 230(8): 192.
- NI J, LUO DH, XIA J, et al., 2015. Vegetation in karst terrain of southwestern China allocates more biomass to roots [J]. *Solid Earth Discussion*, 6(3): 799–810.
- NIKLAUS PA, GLÖCKLER E, SIEGWOLF R, et al., 2001. Carbon allocation in calcareous grassland under elevated CO₂: a combined ¹³C pulse-labelling soil physical fractionation study [J]. *Funct Ecol*, 15(1): 43–50.
- PENG Y, LI XQ, CHENG JZ, et al., 2010. Influence of vegetation types and seasonal variation on soil microbial biomass and microbial respiration in karst region of Guiyang, southwest China [J]. *Geochimica*, 39(3): 266–273. [彭艳, 李心清, 程建中, 等, 2010. 贵阳喀斯特地区植被类型与季节变化对土壤微生物生物量和微生物呼吸的影响 [J]. *地球化学*, 39(3): 266–273.]
- PRICE GD, LONG BM, FÖRSTER B, 2019. DABs accumulate bicarbonate [J]. *Nat microbiol*, 4(12): 2029–2030
- PRIOR SA, RUNION GB, TORBERT HA, et al., 2012. Sour orange fine root distribution after seventeen years of atmospheric CO₂ enrichment [J]. *Agric For Meteorol*, (162/163): 85–90.

- SHEN YY, ZHANG DN, XU GP, et al., 2021. Characteristics and significance of $\delta^{13}\text{C}$ of three typical aquatic plants in the Huixian karst wetland, Guilin [J]. *Guihaia*, 41(5): 769–779. [沈育伊, 张德楠, 徐广平, 等, 2021. 会仙喀斯特湿地 3 种典型植物叶片碳同位素 ($\delta^{13}\text{C}$) 特征及其指示意义 [J]. *广西植物*, 41(5): 769–779.]
- SHU L, SONG TQ, DU H, et al., 2018. 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, 2018. 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.]
- SONG HY, ZHANG J, LI SH, et al., 2019. Growth response of *Lolium perenne* L. under different soil habitats and water conditions based on container partition in a karst area [J]. *Acta Ecol Sin*, 39(10): 3557–3565. [宋海燕, 张静, 李素慧, 等, 2019. 基于容器分区处理探究黑麦草生长对喀斯特不同土壤生境和水分的响应 [J]. *生态学报*, 39(10): 3557–3565.]
- SWEETING MM, 2012. *Karst in China: Its geomorphology and environment* [M]. New York: Springer.
- TONG XW, BRANDT M, YUE YM, et al., 2018. Increased vegetation growth and carbon stock in China karst via ecological engineering [J]. *Nat Sustain*, 1: 44–50.
- TONG XW, BRANDT M, YUE YM, et al., 2020. Forest management in southern China generates short term extensive carbon sequestration [J]. *Nat Comm*, 11(1): 129.
- TU YL, YANG J, 1995. Study on biomass of the karst scrub community in central region of Guizhou Province [J]. *Carsol Sin*, 14(3): 199–208. [屠玉麟, 杨军, 1995. 贵州中部喀斯特灌丛群落生物量研究 [J]. *中国岩溶*, 14(3): 199–208.]
- WANG KL, ZHANG CH, CHEN HS, et al., 2019. Karst landscapes of China: patterns, ecosystem processes and services [J]. *Landscape Ecol*, 34: 2743–2763.
- WANG P, HU G, CAO JH, 2017. Stable carbon isotopic composition of submerged plants living in karst water and its eco-environmental importance [J]. *Aquat Bot*, 140: 78–83.
- WANG P, HU QJ, YANG H, et al., 2014. Preliminary study on the utilization of Ca^{2+} and HCO_3^- in karst water by different sources of *Chlorella vulgaris* [J]. *Carbonate Evaporite*, 29(2): 203–210.
- WANG P, ZHANG XR, WANG DW, et al., 2020. Experimental study on growth of *Hydrilla verticillata* under different concentrations of bicarbonate and its implication in karst aquatic ecosystem [J]. *Carbonate Evaporite*, 35(3): 1–9.
- WANG SJ, LI YB, 2007. Problems and development trends about researches on karst rocky desertification [J]. *Adv Earth Sci*, 22(6): 573–582. [王世杰, 李阳兵, 2007. 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*, 22(6): 573–582.]
- WANG SJ, LIU ZH, NI J, et al., 2017. A review of research progress and future prospective of carbon cycle in karst area of south China [J]. *Earth Environ*, 45(1): 2–9 [王世杰, 刘再华, 倪健, 等, 2017. 中国南方喀斯特地区碳循环研究进展 [J]. *地球与环境*, 45(1): 2–9.]
- WU J, SHENG MY, 2020. Research progress in root ecology of karst vegetation in China [J]. *Plant Sci J*, 38(4): 565–573. [吴静, 盛茂银, 2020. 我国喀斯特植被根系生态学研究进展 [J]. *植物科学学报*, 38(4): 565–573.]
- WU YB, CUI XY, 2009. Responses of root carbon reserves and turnover to experimental CO_2 enrichment in grasslands [J]. *Acta Ecol Sin*, 29(1): 378–388. [吴伊波, 崔骁勇, 2009. 草地植物根系碳储量和碳流转对 CO_2 浓度升高的响应 [J]. *生态学报*, 29(1): 378–388.]
- WU YY, LIANG Z, XING DK, 2011. Comparison of the physiological characteristics of paper mulberry (*Broussonetia papyrifera*) and mulberry (*Morus alba*) under simulated drought stress [J]. *Guihaia*, 31(1): 92–96. [吴沿友, 梁铮, 邢德科, 2011. 模拟干旱胁迫下构树和桑树的生理特征比较 [J]. *广西植物*, 31(1): 92–96.]
- WU YY, LIU CQ, LI PP, et al., 2009. Photosynthetic characteristics involved in adaptability to Karst soil and alien invasion of paper mulberry [*Broussonetia papyrifera* (L.) Vent.] in comparison with mulberry (*Morus alba* L.) [J]. *Photosynthetica*, 47(1): 155–160.
- WU YY, LIU CQ, WANG SJ, 2004. Karst adaptability of *Orychophragmus violaceus* (L.) [M]. Guiyang: Guizhou Science Technology Publishing House. [吴沿友, 刘丛强, 王世杰. 诸葛菜的喀斯特适生性 [M]. 贵阳: 贵州科技出版社.]
- WU YY, XING DK, HANG HT, et al., 2018. Principles and techniques of karst suitability detection for plants [M]. Beijing: Science Press. [吴沿友, 邢德科, 杭洪涛, 等, 2018. 植物的喀斯特适生性检测原理和技术 [M]. 北京: 科学出版社.]
- WU YY, XING DK, LIU Y, 2011. The characteristics of bicarbonate used by plants [J]. *Earth Environ*, 39(2): 273–277. [吴沿友, 邢德科, 刘莹, 2011. 植物利用碳酸氢根离子的特征分析 [J]. *地球与环境*, 39(2): 273–277.]
- XING DK, WU YY, FU WG, et al., 2016. Photosynthetic physiological response of three plant species to different slope environments in karst forest of Guizhou, China [J]. *Guihaia*, 36(10): 1147–1155. [邢德科, 吴沿友, 付为国, 等, 2016. 贵州喀斯特森林三种植物对不同坡位环境的光合生理响应 [J]. *广西植物*, 36(10): 1147–1155.]
- XING DK, WU YY, WANG R, et al., 2015. Inorganic carbon utilization traits of three woody species growing in the mountain area of Guizhou Province [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 35(3): 579–586. [邢德科, 吴沿友, 王瑞, 等, 2015. 贵州山区 3 种木本植物无机碳利用特性的比较

- [J]. 西北植物学报, 35(3): 579-586.]
- XIONG KN, LI J, LONG MZ, 2012. Features of soil and water loss and key issues in demonstration areas for combating karst rocky desertification [J]. *Acta Geogr Sin*, 67(7): 878-888. [熊康宁, 李晋, 龙明忠, 2012. 典型喀斯特石漠化治理区水土流失特征与关键问题. *地理学报*, 67(7): 878-888.]
- XU XJ, LIU HY, LIN ZS, et al., 2019. Relationship of abrupt vegetation change to climate change and ecological engineering with multi-timescale analysis in the karst region, Southwest China [J]. *Remote Sensing*, 11: 1564 .
- 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 SF, AN YL, 2014. Spatial and temporal variations of vegetation coverage in karst areas under the background of ecological recovery: a case study in the central area of Guizhou Province [J]. *Earth Environ*, 42(3): 404-412. [杨世凡, 安裕伦, 2014. 生态恢复背景下喀斯特地区植被覆盖的时空变化——以黔中地区为例 [J]. *地球与环境*, 42(3): 404-412.]
- YU WL, DONG D, NI J, 2010. Comparisons of biomass and net primary productivity of karst and non-karst forests in mountainous areas, southwestern China [J]. *J Subtrop Resour Environ*, 5(2): 25-30. [于维莲, 董丹, 倪健, 2010. 中国西南山地喀斯特与非喀斯特森林的生物量与生产力比较 [J]. *亚热带资源与环境学报*, 5(2): 25-30.]
- ZHANG MY, LUO WJ, LIU HY, et al., 2013a. Spatial distribution and change of vegetation carbon in northwest Guangxi, China on the basis of vegetation inventory data [J]. *Acta Ecol Sin*, 33(16): 5067-5077. [张明阳, 罗为检, 刘会玉, 等, 2013a. 基于林业清查资料的桂西北植被碳空间分布及其变化特征 [J]. *生态学报*, 33(16): 5067-5077.]
- ZHANG MY, WANG KL, LIU HY, et al., 2013b. Spatio-temporal variation of vegetation carbon storage and density in karst areas of northwest Guangxi based on remote sensing images [J]. *Chin J Eco-Agr*, 21(12): 1545-1553. [张明阳, 王克林, 刘会玉, 等, 2013b. 基于遥感影像的桂西北喀斯特区植被碳储量及密度时空分异 [J]. *中国生态农业学报*, 21(12): 1545-1553.]
- ZHANG MY, WANG KL, DENG ZH, et al., 2014. Factors influencing the distribution of vegetation carbon density in karst landscapes of Northwest Guangxi: a case study based on radial basis function network model [J]. *Acta Ecol Sin*, 34(12): 3472-3479. [张明阳, 王克林, 邓振华, 等, 2014. 基于RBFN的桂西北喀斯特区植被碳密度空间分布影响因素分析 [J]. *生态学报*, 34(12): 3472-3479.]
- ZHANG Q, 2012. The stability of carbon sink effect related to carbonate rock dissolution: a case study of the caohai lake Geological carbon sink [J]. *Acta Geosci Sin*, 33(6): 947-952. [张强, 2012. 岩溶地质碳汇的稳定性——以贵州草海地质碳汇为例 [J]. *地球学报*, 33(6): 947-952.]
- ZHANG XM, YUE YM, TONG XW, et al., 2021. Eco-engineering controls vegetation trends in southwest China karst [J]. *Sci Total Environ*, 770: 145160.
- ZHAO AZ, ZHANG AB, LIU JH, et al., 2019. Assessing the effects of drought and “Grain for Green” Program on vegetation dynamics in China’s Loess Plateau from 2000 to 2014 [J]. *Catena*, 175: 446-455.
- ZHAO S, PEREIRA P, WU XQ, et al., 2020. Global karst vegetation regime and its response to climate change and human activities [J]. *Ecol Indic*, 113: 11.
- ZHOU AP, XIANG WS, YAO YF, et al., 2014. Analyzing variation characteristics of vegetation net primary productivity (NPP) in Guangxi [J]. *Guihaia*, 34(5): 622-628. [周爱萍, 向悟生, 姚月锋, 等, 2014. 广西植被净初级生产力(NPP)时空演变及主要影响因素分析 [J]. *广西植物*, 34(5): 622-628.]
- ZHU HG, LAN JC, LIU H, et al., 2015. Biomass and carbon storage of communities in secondary karst forests in Mashan County, Guangxi [J]. *Acta Ecol Sin*, 35(8): 2616-2621. [朱宏光, 蓝嘉川, 刘虹, 等, 2015. 广西马山岩溶次生林群落生物量和碳储量 [J]. *生态学报*, 35(8): 2616-2621.]
- ZUO LY, GAO JB, 2020. Quantitative attribution analysis of NPP in karst peak cluster depression based on geographical detector [J]. *Ecol Environ Sci*, 29(4): 686-694. [左丽媛, 高江波, 2020. 基于地理探测器的喀斯特植被NPP定量归因 [J]. *生态环境学报*, 29(4): 686-694.]

(责任编辑 蒋巧媛)

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202106031

何文, 余玲, 姚月锋. 基于光谱指数的喀斯特植物叶片叶绿素含量定量估算 [J]. 广西植物, 2022, 42(6): 914–926.

HE W, YU L, YAO YF. Estimation of plant leaf chlorophyll content based on spectral index in karst areas [J]. *Guihaia*, 2022, 42(6): 914–926.

基于光谱指数的喀斯特植物叶片叶绿素含量定量估算

何文^{1,2}, 余玲³, 姚月锋^{1*}

(1. 广西喀斯特植物保育与恢复生态学重点实验室, 广西壮族自治区广西植物研究所, 广西 桂林 541006; 中国科学院

2. 桂林理工大学 环境科学与工程学院, 广西 桂林 541006; 3. 西南大学 地理科学学院, 重庆 400715)

摘要: 为了探讨适合于喀斯特植物叶片叶绿素含量估算的光谱指数,在总结以往基于光谱指数的植物生化参数估算研究基础上发现,常用光谱指数通常采用差值、比值、归一化以及倒数差值方式来构建。因此,我们通过上述4种光谱指数构建方式对所采集的4种典型喀斯特植物——黄荆(*Vitex negundo*)、盐麸木(*Rhus chinensis*)、朴树(*Celtis sinensis*)和红背山麻杆(*Alchornea trewioides*)叶片原始光谱反射率及其一阶导数值与同步测定的叶片叶绿素含量进行遍历分析,以期获得最优光谱指数并将其应用于喀斯特植物叶片叶绿素含量定量估算研究。结果表明:(1)常用光谱指数中,改良红边归一化指数(modified red-edge normalized difference vegetation index, mND705)对喀斯特植物叶片叶绿素含量估算效果较好(决定系数为0.45,均方根误差为0.26 mg·g⁻¹)。(2)虽然荧光比值(fluorescence ratio index, FRI1)和叶绿素吸收面积光谱指数(chlorophyll absorption area index, CAAI)在估算喀斯特与非喀斯特植物叶片叶绿素含量能力相当,但是其估算精度相对较低(决定系数小于0.45)。(3)通过差值、比值、归一化以及倒数差值方式构建的光谱指数无论是基于植物叶片原始光谱反射率,还是其一阶导数值,相比常用光谱指数都能更好地估算喀斯特植物叶片叶绿素含量(决定系数大于0.60)。其中,基于植物叶片原始光谱反射率一阶导数值的差值光谱指数[*dD*(760, 769)]对喀斯特植物叶片叶绿素含量的估算精度最好,其决定系数为0.71,均方根误差为0.19 mg·g⁻¹。综上可知,结合高光谱遥感技术的光谱指数模型可快速定量估算喀斯特植物叶片叶绿素含量,为典型喀斯特地区植物生长诊断及其对环境胁迫适应性评价提供重要科学依据和技术支持。

关键词: 叶绿素含量, 光谱指数, 光谱转换, 高光谱模型, 喀斯特地区

中图分类号: Q948; TP79 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2022)06-0914-13

Estimation of plant leaf chlorophyll content based on spectral index in karst areas

HE Wen^{1,2}, YU Ling³, YAO Yuefeng^{1*}(1. *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*; 2. *College of Environmental Science and Engineering, Guilin University of Technology, Guilin 541006, Guangxi, China*; 3. *School of Geographical Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, China*)

收稿日期: 2021-06-25

基金项目: 国家自然科学基金(32060369); 广西自然科学基金(2019GXNSFBA245036); 广西科学院基本科研业务费(2019YJJ1009); 广西高校中青年教师科研基础能力提升项目(2020KY58008) [Supported by National Natural Science Foundation of China (32060369); Natural Science Foundation of Guangxi (2019GXNSFBA245036); Basic Scientific Research Fund of Guangxi Academy of Sciences (2019YJJ1009); Basic Ability Improvement Project for Young and Middle-Age Teachers in Guangxi Colleges and Universities (2020KY58008)].

第一作者: 何文(1988-), 博士, 助理研究员, 主要从事生态遥感方向研究, (E-mail) hewen0320@126.com。**通信作者:** 姚月锋, 博士, 副研究员, 主要从事植被变化与地表水热平衡定量研究, (E-mail) yf.yao@gxib.cn。

Abstract: Leaf chlorophyll content is central to carbon, water and energy exchange between the biosphere and the atmosphere, also to the terrestrial ecosystem function. Quantitative estimates of leaf chlorophyll content with hyperspectral imagery can provide scientific insight for assessing plant's growth and stress as affected by abiotic and biotic factors. However, few studies have been conducted on the application of spectral indexes in estimation of leaf chlorophyll contents of plants in karst areas, especially in South China. After a review of the application of common spectral indexes in estimation of leaf biochemistry parameters, we found that most of the common spectral indexes were developed based on the difference, simple ratios, normalized difference and inverse difference formulation of leaf spectral reflectance. Therefore, we firstly measured the raw reflectance spectra of leaves from four typical karst species, namely *Vitex negundo*, *Rhus chinensis*, *Celtis sinensis* and *Alchornea trevioides* with a ASD Field Spec 4 (Analytical Spectral Devices, Inc., Boulder, Colorado, US) spectrometers. We then used the above-mentioned four formulations to process the raw reflectance spectra and their first-order derivative spectra. Finally, we analyzed the relation between leaf chlorophyll contents and relative leaf raw reflectance spectra and their first-order derivative spectra, and tried to propose the best spectral index for estimation leaf chlorophyll content of plants of karst areas in South China. The results were as follows: (1) Among the common spectral indexes, the modified normalized difference vegetation index (mND705) performed well in estimation leaf chlorophyll contents of four typical karst species in term of the determination coefficient (R^2 was equal to 0.45) and root mean squared error (RMSE was equal to $0.26 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$). (2) However, most of the common spectral indices were not suitable for estimation leaf chlorophyll content of plants in karst areas. Though the prediction capability of fluorescence ratio index (FRI1) and chlorophyll absorption area index (CAAI) were almost the same in estimation of leaf chlorophyll content of plants in karst and non-karst areas, their accuracy of prediction was relative low according to the determination coefficient. (3) The spectral indices proposed in this study performed well in estimation leaf chlorophyll content of plants in karst areas either based on the raw reflectance spectra or their first-order derivative spectra compared against others common spectral indexes, especially for the difference spectral index based on the first-order derivative spectra [$DD(760, 769)$]. Its determination coefficient was 0.71 and the root mean squared error was $0.19 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$. We, therefore proposed that the difference spectral index based on the first-order derivative spectra [$DD(760, 769)$] can be used for estimation leaf chlorophyll content of plants in karst areas. Our results indicated that leaf chlorophyll content of plants in karst areas can be quickly and quantitatively estimated using spectral index combined with hyperspectral remote sensing data. These results can also provide scientific insights for estimating plants' growth and their adaptation to environmental stress.

Key words: chlorophyll content, spectral index, spectral conversion, hyperspectral model, karst areas

植物叶片叶绿素作为主要的光能吸收物质,能直接把吸收的光能进行转化与传递(Gitelson et al., 2003),是生物圈与大气圈之间碳、水和能量交换与循环的重要环节(Croft et al., 2020)。健康植物体内的叶绿素含量通常被认为高于不健康植物(Wu et al., 2008)。因此,植物叶片叶绿素含量的高低可作为典型区域如喀斯特地区植被生长健康状况及其对周围环境胁迫适应的重要指示指标(Palta, 1990)。传统的植物叶片叶绿素测定方法主要是通过测量叶片叶绿素提取液的吸光度实现,这种方法不但要破坏植株,耗时费力,而且不能实时地进行大尺度监测(Madeira et al., 2000;苏伟等,2019)。随着遥感技术特别是高光谱遥感技术的发展,由于其具有波段多且能够捕获不同植物叶片对微弱光谱的

差异,为植被生化参数特别是植物叶绿素含量的定量估算提供了快速、有效、非破坏性的数据采集与分析方法(Gitelson et al., 2003;Zhang et al., 2008;Bioucas-Dias et al., 2013)。

目前,对植物叶片叶绿素含量进行高光谱定量估算的主要方法大致可以归纳为两种:一种是通过建立各种辐射传输机理模型进行估算,如经典的PROSPECT模型(Jacquemoud et al., 2009);另一种则是通过寻找适宜的光谱指数模型进行估算(Croft et al., 2020)。辐射传输机理模型适用性广,但一般机理模型都是基于一定条件的假设,不确定性因素较多,且在不同区域或不同植物类型的应用上往往具有病态性特征(Darvishzadeh et al., 2008)。同时,辐射传输机理模型所需的驱动参数较多,有些参数不易获取。相反,经验光谱指

数模型虽然强烈依赖拟合的数据库,但其对驱动参数要求简单且在植物叶片叶绿素含量估算上精度较高(Fang et al., 2017)。由于数据源和研究方法的局限性,构建适用于所有区域植物叶片叶绿素含量定量估算的光谱指数(Rei & Quan, 2017)以及探讨适合于典型喀斯特区域植物叶片叶绿素含量定量估算的光谱指数研究还相对缺乏。

我国西南喀斯特地区属于全球三大喀斯特集中分布区中面积最大(约54万km²)、发育最强烈的连片裸露碳酸盐岩地区(王世杰等,2017;王克林等,2019)。该地区作为珠江及西南诸河的源头,是长江流域及东南亚一些国际河流的重要补给区,也是我国重要的生态屏障区,对维系珠江、长江流域下游乃至东南亚的生态与社会安全具有重要的作用(陈洪松等,2018)。但该地区也属于老、少、边、穷地区,贫困区与石漠化高度重叠,形成了典型的生态脆弱区。喀斯特地区地表植被对于维持脆弱生态系统具有决定性作用(Zhao et al., 2020)。通过对喀斯特植物叶片叶绿素含量等生化参数的遥感定量估算研究,不仅可以及时掌握喀斯特脆弱生态系统的动态变化,为喀斯特脆弱生态系统功能评价提供重要参数,还可为喀斯特脆弱生态系统应对气候变化与人类活动的研究提供科学依据。

在总结以往植物叶片生化参数估算所常用光谱指数研究的基础上,我们通过差值、比值、归一化以及倒数差值的光谱指数构建方式对所采集的4种典型喀斯特植物——黄荆(*Vitex negundo*)、盐麸木(*Rhus chinensis*)、朴树(*Celtis sinensis*)和红背山麻杆(*Alchornea trewioides*)叶片原始光谱波段(400~2 500 nm)的反射率及其一阶导数值与同步测定的植物叶片叶绿素含量进行遍历分析,以期找到最优光谱指数模型并将其应用于喀斯特植物叶片叶绿素含量的定量估算研究,为喀斯特植物叶片叶绿素含量及其他植物生化参数的遥感定量估算提供科学依据与技术支撑。

1 材料与方法

1.1 研究区

本研究样地位于广西桂林市大埠乡喀斯特山地(110°19'49" E, 25°03'16" N),境内喀斯特发育强烈,属典型的喀斯特峰林平原或峰丛平原地貌。

该地区属于中亚热带季风气候区,年均气温约19℃,年平均降雨量约1 900 mm,且雨热同期于每年3—9月。土壤类型为喀斯特典型的红色石灰壤。该区域自然植被以灌丛为主,优势植物种为龙须藤(*Bauhinia championi*)、金樱子(*Rosa laevigata*)、黄荆、朴树以及红背山麻杆等。

此外,为比较同一植物在喀斯特和非喀斯特生境下叶片叶绿素含量和反射光谱差异,在距离大埠乡喀斯特样地约15 km的中国科学院桂林植物园内(非喀斯特区域)进行同种植物的叶片叶绿素含量及其光谱波段同步测量进行对照试验。两个样地距离较近,气温、降雨、湿度等气候条件基本一致,但在地质条件等因素上差异显著:大埠乡样地为典型喀斯特山地,岩体主要由石灰岩构成,土层薄,植被群落为典型的喀斯特灌丛;而中国科学院桂林植物园样地内岩体为砂页岩,土层深厚,植被群落为典型亚热带常绿阔叶林,以乔木为主。为消除因植物种类不同和个体差异因素对实验造成的影响,选择喀斯特区常见优势树种,且非喀斯特区共有的黄荆、盐麸木、朴树和红背山麻杆4个树种为研究对象,并选择树龄、胸径、冠幅等相对一致的植株进行测量(表1)。

1.2 植物叶片反射光谱和叶绿素含量测量

本实验叶片样品采集及叶片光谱测量时间选择植物的生长季(2017年夏季7—9月),并选择晴朗无云的正午进行测量。在试验样地内选取4种喀斯特区域常见植物——黄荆、盐麸木、朴树和红背山麻杆;每种植物随机选择6~8株,每株选取3片健康完整叶片,同步测量叶片反射光谱(原位测量)和叶片叶绿素含量。其中,叶片反射光谱数据采用美国ASD Field Spec 4便携式地物光谱仪(波段范围为350~2 500 nm)加载的手持叶夹式叶片光谱探测器测量。因便携式地物光谱仪350~400 nm的波段对叶片光谱反射率的信号噪声较大,在实际的光谱反射率选择中选择400~2 500 nm波段反射率与同步测定的植物叶片叶绿素含量建立关系。每个叶片重复测量3条光谱,将同一植株上3片叶子的所测光谱取平均值作为叶片光谱反射率。总共采集32株植物,96个叶片的光谱反射率。

叶片叶绿素含量参照李合生(2000)的试验方法,采用紫外分光光度计(SPECORD 50 PLUS)测量。叶片叶绿素含量测定时将同一植株上测过反射光谱的3片叶子混合后取样测量。

表 1 4种植物基本形态特征

Table 1 Basic morphological characteristics of four species

树种 Species	喀斯特地区 Karst area				非喀斯特地区 Non-karst area			
	基径 Base diameter (cm)	树高 Tree height (cm)	冠幅 Crown size (cm × cm)	树龄 Tree age (a)	基径 Base diameter (cm)	树高 Tree height (cm)	冠幅 Crown size (cm × cm)	树龄 Tree age (a)
朴树 <i>Celtis sinensis</i>	6.45	407.50	219×181	5	6.60	410.00	235×186	5
黄荆 <i>Vitex negundo</i>	2.57	178.33	129×119	3.25	2.47	304.33	172×152	3
盐麸木 <i>Rhus chinensis</i>	4.57	360.00	241×216	6	5.30	323.00	234×267	6
红背山麻杆 <i>Alchornea trewioides</i>	1.95	226.75	80×85	2	1.77	187	115×122	2

1.3 分析方法

1.3.1 光谱指数及其转换 植被光谱指数种类繁多且功能各不相同 (Xue & Su, 2017)。通过文献收集和整理,从 130 多种常用植被光谱指数中筛选出 15 种与植被色素有关的常用光谱指数(表 2),并探讨这些光谱指数在喀斯特植物叶片叶绿素含量定量估算中的表现。

表 2 中各光谱指数主要为差值植被指数 (difference vegetation index, DVI)、比值植被指数 (simple ratio vegetation index, SRVI)、归一化植被指数 (normalized difference vegetation index, NDVI) 以及倒数差值植被指数 (inverse difference vegetation index, IDVI)。因此,利用差值、比值、归一化以及倒数差值方式对所采集的喀斯特植物叶片原始光谱反射率及其一阶导数值与同步测定的植物叶片叶绿素含量进行遍历分析,直至找到最优光谱波段组合的指数模型,进一步探讨这些光谱指数与喀斯特植物叶片叶绿素含量之间的关系,以期为喀斯特植物叶片叶绿素含量快速定量估算提供更可靠的光谱指数。差值、比值、归一化以及倒数差值光谱指数表达式如式(1)(2)(3)和(4)所示:

$$DVI(\lambda_1, \lambda_2) = R_{\lambda_1} - R_{\lambda_2} \quad (1)$$

$$SRVI(\lambda_1, \lambda_2) = R_{\lambda_1} / R_{\lambda_2} \quad (2)$$

$$NDVI(\lambda_1, \lambda_2) = (R_{\lambda_1} - R_{\lambda_2}) / (R_{\lambda_1} + R_{\lambda_2}) \quad (3)$$

$$IDVI(\lambda_1, \lambda_2) = 1/R_{\lambda_1} - 1/R_{\lambda_2} \quad (4)$$

式中: λ 为光谱波段; R_{λ} 为对应波段反射率。

对植物叶片原始光谱反射率进行转换通常能够提高基于光谱指数方法对植物生化参数估算的精度 (Dawson et al., 1998)。因此,本研究采用导数

转换将叶片原始光谱反射率转换为一阶导数值,并将基于一阶导数值构建的光谱指数分别命名为 dDVI、dSRVI、dNDVI 和 dIDVI。一阶导数转换后的光谱指数数学表达式与原始光谱指数一致,仅将叶片原始光谱反射率 R 替换为原始光谱反射率一阶导数值 dR 。

1.3.2 基于光谱指数的植物叶片叶绿素含量定量估算验证 为了验证基于各光谱指数估算的植物叶片叶绿素含量精度,我们以实验室测定的叶片叶绿素含量为真值,采用决定系数 (R^2) 及均方根误差 (root mean squared error, RMSE) 评价基于光谱指数的喀斯特与非喀斯特植物叶片叶绿素含量的估算能力。决定系数和均方根误差的数学表达式如式(5)和式(6)所示 (Zhao et al., 2017):

$$R^2 = 1 - \frac{\sum_{i=1}^n (y_i - \hat{y}_i)^2}{\sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y}_i)^2} \quad (5)$$

$$RMSE = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (y_i - \hat{y}_i)^2} \quad (6)$$

式中: y_i 为植物叶片叶绿素含量实测值; \hat{y}_i 为基于光谱指数估算的叶片叶绿素含量预测值; \bar{y}_i 为实测叶片叶绿素含量平均值。

2 结果与分析

2.1 喀斯特和非喀斯特植物叶片叶绿素含量及其光谱特征

喀斯特生境生长的朴树、黄荆和盐麸木叶片叶绿素含量均显著高于非喀斯特区域 ($P < 0.01$), 均值

表 2 本研究使用的光谱指数
Table 2 Spectral indexes used in this study

光谱指数 Spectral index		表达式 Formulation	参考文献 Reference
归一化植被指数 Normalized difference vegetation index (NDVI)		$(R_{800} - R_{680}) / (R_{800} + R_{680})$	Rouse et al., 1974
绿色归一化植被指数 Green normalized difference vegetation index (Green NDVI)		$(R_{750} - R_{550}) / (R_{750} + R_{550})$	Gitelson et al., 1996
改良红边归一化植被指数 Modified red-edge normalized difference vegetation index (mND705)		$(R_{750} - R_{705}) / (R_{750} + R_{705} - 2 * R_{445})$	Sims & Gamon 2002
色素简单比值指数 Pigment specific simple ratio (PSND)	a	R_{800} / R_{680}	
	b	R_{800} / R_{635}	
	c	R_{800} / R_{470}	Blackburn, 1998
结构不敏感色素指数 Structure-insensitive pigment index (SIPI)		$(R_{800} - R_{445}) / (R_{800} - R_{680})$	Penuelas et al., 1995
改良的类胡萝卜素反射指数 Modified carotenoid reflectance index (mCRI)		$R_{780} / [(1/R_{510}) - (1/R_{550})]$	Gitelson et al., 2002
生理反射指数 Physiological reflectance index (PRI)		$(R_{531} - R_{570}) / (R_{531} + R_{570})$	Gamon et al., 1992
荧光比值指数 Fluorescence ratio indices (FRI)	FRI1	R_{600} / R_{690}	
	FRI2	R_{740} / R_{800}	Dobrowski et al., 2005
转换叶绿素吸收比率指数 Transformed chlorophyll ratio index (TCARI)		$3 [(R_{700} - R_{670}) - 0.2 (R_{700} - R_{550}) (R_{700} / R_{670})]$	Haboudane et al., 2002
三角形植被指数 Triangle vegetation index (TVI)		$0.5 [120 (R_{750} - R_{550}) - 200 (R_{670} - R_{550})]$	Rouse et al., 1974
叶绿素吸收面积指数 Chlorophyll absorption area index (CAAI)		$[40 (R_{700} - R_{670}) - 30 * (R_{670} - R_{630})] / [(70 (R_{700} + R_{630}))]$	焦全军等, 2006
综合叶绿素光谱指数 Modified transformed chlorophyll absorption ratio index (MCARI) to optimized soil adjusted vegetation index (OSAVI) (MCARI/OSAVI)		$[(R_{700} - R_{670}) - 0.2 * (R_{700} - R_{550}) (R_{700} / R_{670})] (R_{700} / R_{670}) / [1.6 * (R_{800} - R_{670}) / (R_{800} + R_{670} + 0.16)]$	Wu et al., 2008

分别相差 1.08、1.12、1.05 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ (图 1)。而红背山麻杆叶片叶绿素含量在不同生境中差异不显著 ($P > 0.05$)。经方差分析与多重比较表明,不同植物叶片光谱反射率差异显著 ($P < 0.01$),尤其是朴树与其他 3 种植物叶片光谱反射率之间皆存在显著性差异 ($P < 0.05$)。不同植物之间叶片光谱反射率差异主要发生在可见光波段中 530~590 nm、近红外波段中 750~1 300 nm、1 600 nm 及 2 200 nm 附近(图 2)。此外,同一植物叶片光谱反射率在喀斯特与非喀斯特生境中存在差异,其中红背山麻杆和黄荆差异较小,而盐麸木和朴树的光谱反射率差异明显。

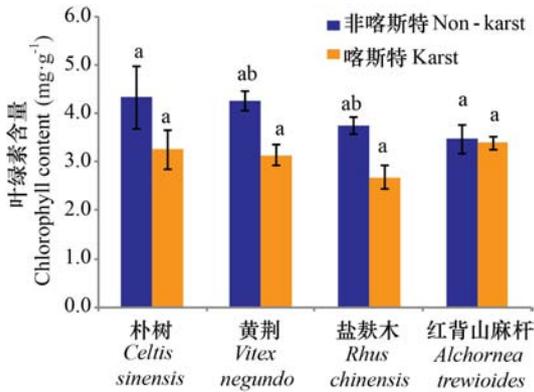
2.2 喀斯特植物叶片叶绿素含量与光谱各波段的相关性

喀斯特植物叶片叶绿素含量与光谱反射率之

间的相关性随波段不同差异较大(图 3)。叶片原始光谱反射率与植物叶片叶绿素含量的相关系数 (r) 在 1 661 nm 波段处最大,为 0.53。叶片原始光谱经过一阶导数转换后与植物叶片叶绿素含量的相关性在部分波段明显增强,相关系数绝对值大于 0.53 的波段达到 270 个,绝对值最大值出现在 2 384 nm 波段处,为 0.78。

2.3 基于叶片原始光谱反射率及其一阶导数值的最优光谱指数查找

上述研究表明,很难找到一种通用的光谱指数适合于喀斯特与非喀斯特地区植物叶片叶绿素含量定量估算。因此,探讨适合于特定区域植物叶片叶绿素含量定量估算的光谱指数仍需进一步研究,尤其是在生境较为特殊的喀斯特区域。通



喀斯特为大埠乡喀斯特区植物样本,非喀斯特为中国科学院桂林植物园非喀斯特区植物样本,下同;ab表示区域间样本在0.01水平差异极显著;a表示区域间样本在0.05水平差异不显著。数据均为平均值 \pm 标准误(样本量为32)。Karst represents the samples from karst areas in Dabu Township, and Non-karst represents the samples from Guilin Botanical Garden, the same below; a and b indicate extremely significant differences at the level of 0.01, and a indicate no significant differences at the level of 0.05 between different areas. Each point of data represents $\bar{x}\pm s_x$ (number of sample sizes is 32).

图1 不同区域不同植被叶片叶绿素含量变化
Fig. 1 Leaf chlorophyll content changes of different vegetations in different areas

过差值、比值、归一化以及倒数差值光谱指数与各波段组合方式探讨发现,在500~800 nm处、1500~1700 nm处以及1900~2100 nm处4种光谱指数与其他波段组合的相关性较为显著(图4),说明这些范围波段的光谱对植物叶片叶绿素含量相对较为敏感。叶片原始光谱反射率经过一阶导数变换后,其与叶片叶绿素含量相关性较高的光谱指数高值区域更加集中(图5)。其中,500~800 nm波段是基于原始光谱反射率一阶导数值的差值、比值、归一化以及倒数差值光谱指数最敏感的区域。

基于叶片原始光谱反射率的各类型光谱指数大致在1642 nm和1665 nm附近的波段组合效果最好(表3),决定系数最大且均方根误差较小。各类光谱指数的喀斯特植物叶片叶绿素含量定量估算精度基本一致,决定系数都超过0.6。但叶片原始光谱反射率经过一阶导数变换后,4种类型光谱指数对喀斯特植物叶片叶绿素含量的定量估算精度均有所提高,其中以叶片原始光谱反射率一阶导数值的差值光谱指数 $[dD(760,769)]$ 估算精

度最好,决定系数高达0.71,均方根误差仅为0.19 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 。

2.4 基于各光谱指数的喀斯特植物叶片叶绿素含量估算精度验证

本研究所采用的15种常用光谱指数不一定适合于喀斯特植物叶片叶绿素含量的定量估算(表4)。常用光谱指数对喀斯特植物叶片叶绿素含量的定量估算能力普遍较弱,决定系数(R^2)为0~0.45,表现相对较好的是改良红边归一化植被指数(mND705)和叶绿素吸收面积光谱指数(CAAI),其决定系数分别为0.45和0.43,均方根误差均为0.26 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 。采用相同方法对非喀斯特植物叶片叶绿素含量进行定量估算及其精度验证发现,基于归一化植被指数、色素简单比值指数(PSNDa和PSNDb)以及生理反射指数(PRI)对非喀斯特植物叶片叶绿素进行定量估算均取得较好的效果, R^2 均在0.4以上,说明这些常用光谱指数在非喀斯特植物叶片叶绿素含量定量估算中更为适用,但在喀斯特植物叶片叶绿素含量定量估算中并不能通用。虽然荧光比值指数(FRII)和叶绿素吸收面积光谱指数在定量估算喀斯特与非喀斯特植物叶片叶绿素含量时精度相当,但从决定系数来看,其估算能力还是相对较低。

2.5 喀斯特植物叶片叶绿素含量定量估算的光谱指数选择

差值光谱指数在400~2500 nm间任意两个波段的组合运算相比其他3种类型光谱指数所表现出来的喀斯特植物叶片叶绿素含量定量估算精度要更好(图6)。差值光谱指数与喀斯特植物叶片叶绿素含量相关系数大于0.70的光谱指数个数在叶片原始光谱反射率中达36734个,而在叶片原始光谱反射率一阶导数值中达到61876个,远远优于其他3种光谱指数表现形式。且从表3中可以看出,无论是基于叶片原始光谱反射率还是其一阶导数值,其最优的光谱指数都是差值光谱指数,说明4种光谱指数中,差值光谱指数更适用于喀斯特植物叶片叶绿素含量的定量估算。

通过喀斯特与非喀斯特植物叶片光谱的“三边”参数研究发现(表5),喀斯特植物叶片光谱红边位置红移现象明显,样本平均红边面积明显增大。同时,相比于非喀斯特区域,喀斯特植物叶片光谱除红边位置红移外,蓝边位置及黄边位置也有一定的变化。而许多常用光谱指数都与这三边

表 3 基于叶片原始光谱反射率及其一阶导数值的不同类型光谱指数最优波段组合

Table 3 Optimal combination of spectral indexes based on raw reflectance spectra and first-order derivative spectra of leaves

光谱类型 Spectra type	光谱指数类型 Type of spectral index	波段 1 λ_1	波段 2 λ_2	决定系数 R^2	均方根误差 RMSE	概率值 P-value
原始光谱 Raw reflectance spectra	差值植被指数 Difference vegetation index (DVI)	1 642	1 666	0.63	0.21	0.00
	比值植被指数 Simple ratios vegetation index (SRVI)	1 642	1 665	0.62	0.22	0.00
	归一化植被指数 Normalized difference vegetation index (NDVI)	1 642	1 665	0.62	0.27	0.00
	倒数差值植被指数 Inverse difference vegetation index (IDVI)	1 639	1 666	0.61	0.40	0.00
一阶导数光谱 First-order derivative spectra	差值植被指数 Derivative difference vegetation index (dDVI)	760	769	0.71	0.19	0.00
	比值植被指数 Derivative simple ratios vegetation index (dSRVI)	16 53	1 781	0.67	0.49	0.00
	归一化植被指数 Derivative normalized difference vegetation index (dNDVI)	942	1 655	0.63	0.44	0.00
	倒数差值植被指数 Derivative inverse difference vegetation index (dIDVI)	642	2 317	0.63	0.44	0.00

表 4 常用光谱指数的植物叶片叶绿素含量定量估算精度验证

Table 4 Accuracy performance of different spectral indexes in estimation of plant leaf chlorophyll content

光谱指数 Spectral index	喀斯特地区 Karst area			非喀斯特地区 Non-karst area		
	决定系数 R^2	均方根误差 RMSE	概率值 P-value	决定系数 R^2	均方根误差 RMSE	概率值 P-value
归一化植被指数 NDVI	0.00	0.35	0.99	0.44	0.18	0.00
绿色归一化植被指数 Green NDVI	0.32	0.29	0.00	0.21	0.21	0.06
改良红边归一化植被指数 mND705	0.45	0.26	0.00	0.21	0.21	0.07
色素简单比值指数 PSND	a	0.00	0.35	0.44	0.18	0.00
	b	0.26	0.30	0.00	0.44	0.18
	c	0.00	0.35	0.81	0.29	0.20
结构不敏感色素指数 SIPI	0.00	0.35	0.86	0.29	0.20	0.02
改良的类胡萝卜素反射指数 mCRI	0.11	0.33	0.07	0.29	0.20	0.01
生理反射指数 PRI	0.18	0.32	0.02	0.53	0.16	0.00
荧光比值指数 FRI	FRI1	0.24	0.31	0.01	0.27	0.20
	FRI2	0.24	0.31	0.01	0.03	0.22
转换叶绿素吸收比率指数 TCARI	0.16	0.32	0.02	0.18	0.21	0.12
三角形植被指数 TVI	0.06	0.34	0.19	0.04	0.22	0.70
叶绿素吸收面积指数 CAAI	0.43	0.26	0.00	0.45	0.21	0.00
综合叶绿素光谱指数 MCARI/OSAVI	0.29	0.30	0.00	0.20	0.22	0.06

参数有或多或少的关系,这可能是常用指数在喀斯特植物叶片叶绿素含量定量估算效果不理想的原因之一。对比喀斯特与非喀斯特同一植物的叶片比叶面积发现,喀斯特植物叶片比叶面积均值为

(150.1±12.03) cm² · g⁻¹,非喀斯特植物叶片比叶面积均值为(118.81±4.46) cm² · g⁻¹,两者有明显差异在一定程度上说明同一种植物的叶片结构在喀斯特与非喀斯特地区有所差异。植物叶片结构的差

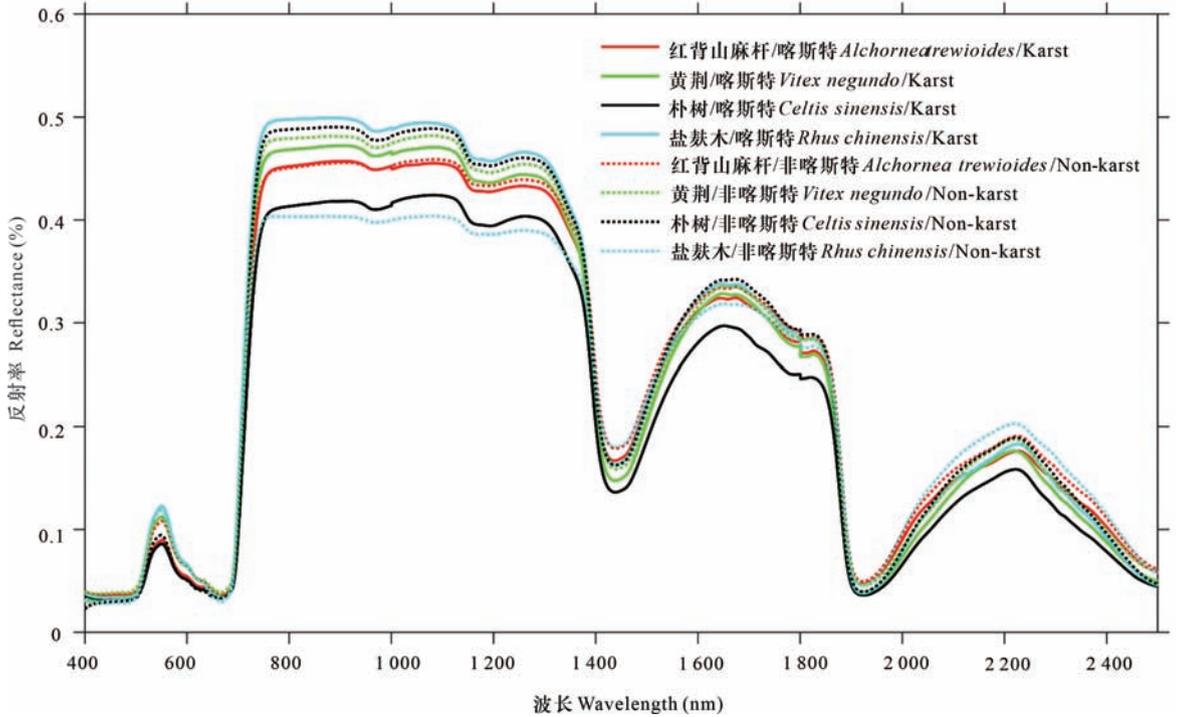


图 2 植物在喀斯特与非喀斯特区叶片光谱反射率差异

Fig. 2 Differences in leaf spectral reflectance of plants in karst and non-karst areas

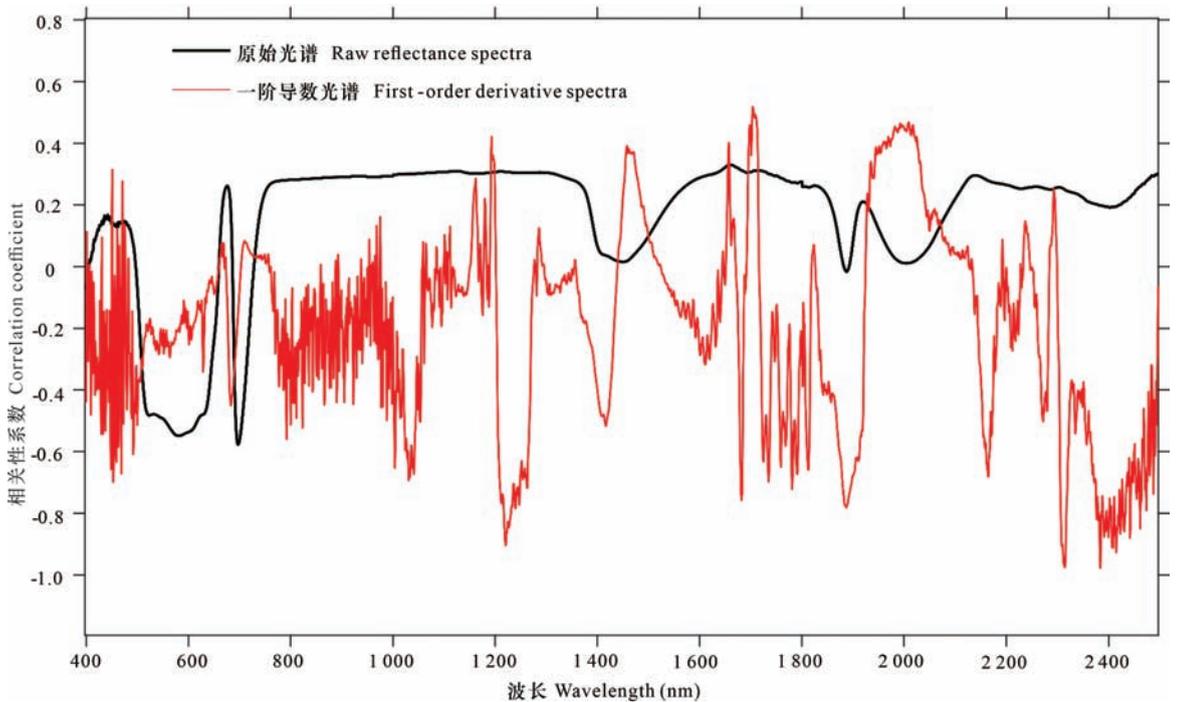


图 3 植物叶片叶绿素含量与叶片原始光谱反射率及其一阶导数值相关性

Fig. 3 Correlations between leaf chlorophyll content and spectral reflectance (raw reflectance spectra and the first-order derivative spectra)

异也导致了叶片对光谱敏感度的不同。

对基于叶片原始光谱反射率及其一阶导数值

的 4 种类型光谱指数在 400~2 500 nm 波段遍历研究发现(表 6),相比于喀斯特区,非喀斯特区 4 种光

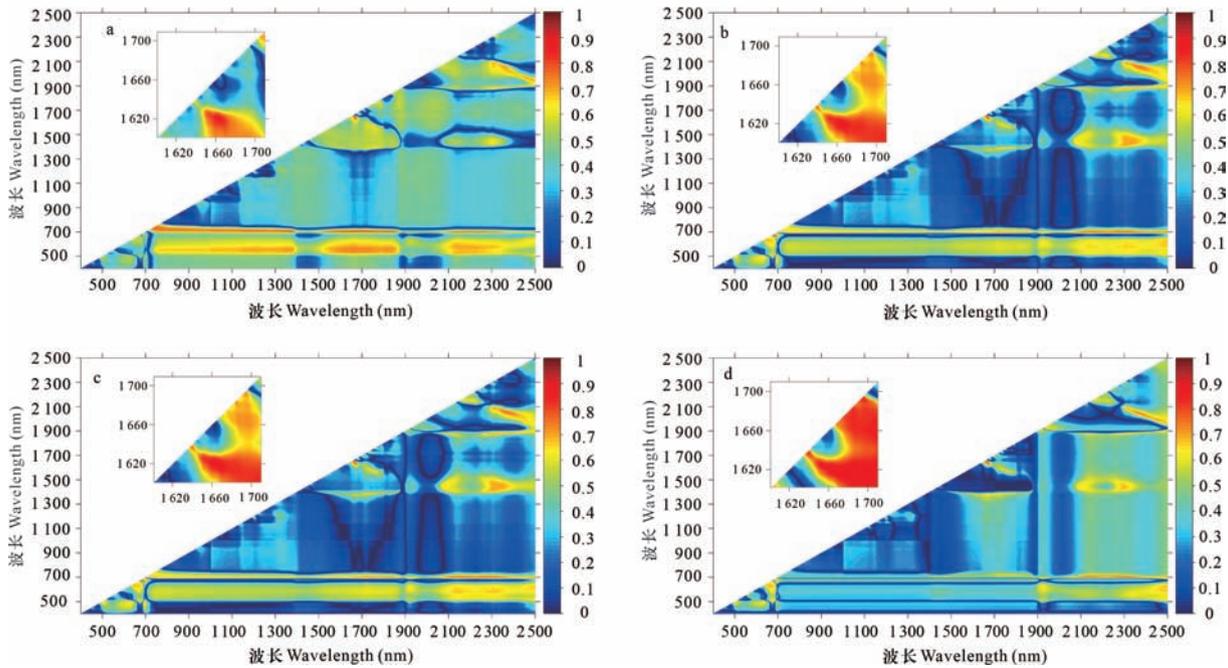


图 4 基于叶片原始光谱反射率的差值植被指数 (a), 比值植被指数 (b), 归一化植被指数 (c) 和倒数差值植被指数 (d) 相关系数分布图

Fig. 4 Correlation coefficient distributions of difference vegetation index (a), simple ratio vegetation index (b), normalized difference vegetation index (c), and inverse difference vegetation index (d) based on the raw reflectance spectra of leaves

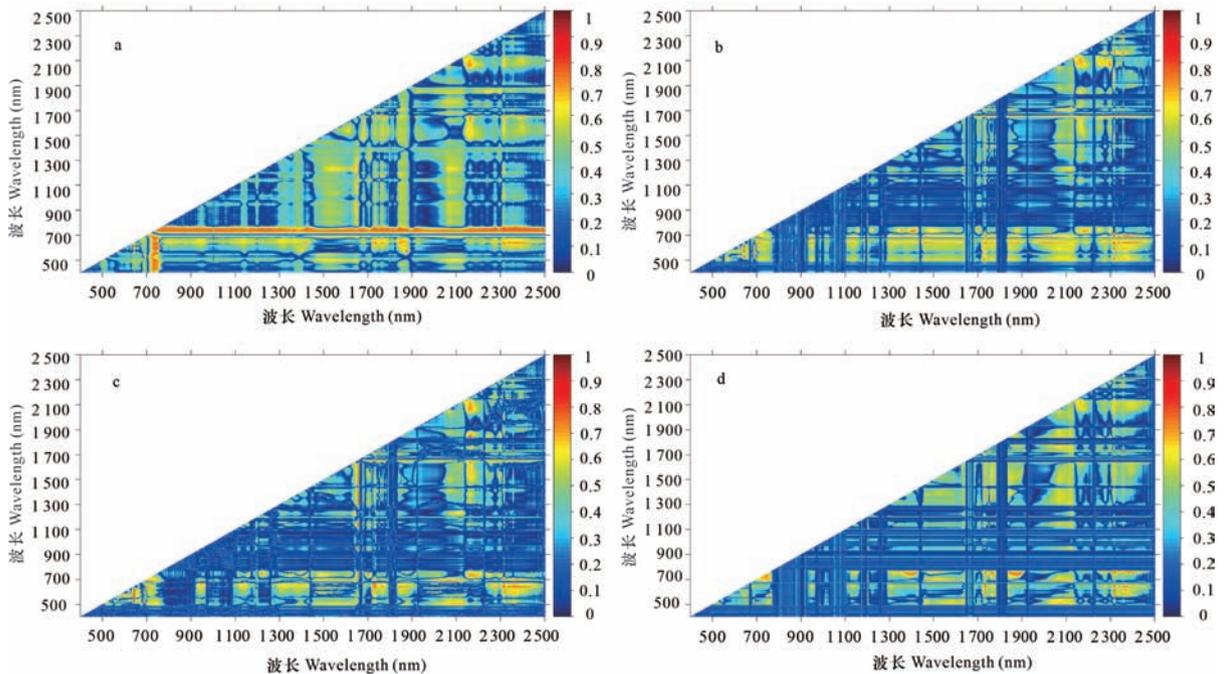


图 5 基于叶片原始光谱反射率一阶导数值的差值植被指数 (a), 比值植被指数 (b), 归一化植被指数 (c) 和倒数差值植被指数 (d) 相关性系数分布图

Fig. 5 Correlation coefficient distributions of difference vegetation index (a), simple ratio vegetation index (b), normalized difference vegetation index (c), and inverse difference vegetation index (d) based on the first-order derivative spectra of leaves

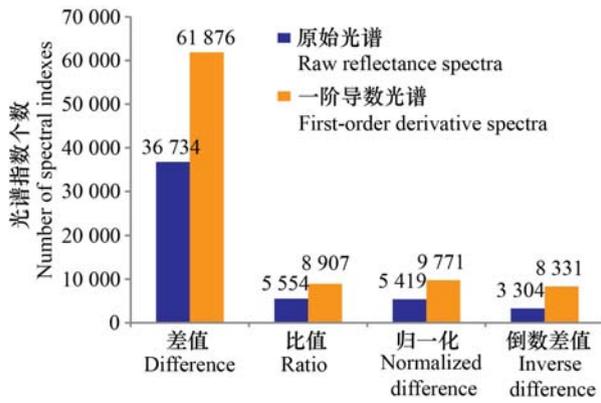


图6 与植物叶片叶绿素含量相关系数大于等于0.70的光谱指数个数

Fig. 6 Number of spectral indexes that correlation coefficients values are larger than and equal to 0.7 with plants leaf chlorophyll content

表5 喀斯特与非喀斯特植物叶片光谱“三边”参数对比
Table 5 Comparison of trilateral parameters of leaf spectral reflectance of plants in karst and non-karst areas

“三边”参数 Trilateral parameter	喀斯特地区 Karst area	非喀斯特地区 Non-karst area
蓝边位置 Blue edge position	522.03	521.07
蓝边幅值 Blue edge magnitude	0.00	0.00
黄边位置 Yellow edge position	629.11	628.10
黄边幅值 Yellow edge magnitude	0.00	0.00
红边位置 Red edge position	709.19	707.27
红边幅值 Red edge magnitude	0.01	0.01
蓝边面积 Blue edge area	0.06	0.06
黄边面积 Yellow edge area	-0.06	-0.06
红边面积 Red edge area	0.49	0.41

谱指数的最优光谱指数波段 λ_1 向蓝光和绿光方向移动,而波段 λ_2 向近红外长波方向移动,表明适用于非喀斯特植物叶片叶绿素含量定量估算的光谱指数不一定适合于喀斯特地区。

3 讨论与结论

目前,通过光谱指数定量估算植物叶片叶绿素含量已经可获得较高精度(Main et al., 2011; Croft

et al., 2014),但这些常用光谱指数主要基于非喀斯特植物叶片光谱反射率与叶片叶绿素含量间关系建立起来,对于基于光谱指数的喀斯特植物叶片叶绿素含量遥感定量估算及其光谱指数适应性研究还相对缺乏。我国西南喀斯特地区面积约 54 万 km^2 ,是全球喀斯特集中分布区面积最大,岩溶发育最强烈,生物多样性丰富,人地矛盾最尖锐的典型生态脆弱区(王克林等,2019)。喀斯特地区土层浅薄,土壤富钙而偏碱性,且具有高度的土被空间异质性(朱守谦,1997)。特殊的喀斯特生境胁迫尤其是干旱胁迫成为我国西南喀斯特地区植物生长演替与分布的主要限制因子(Liu et al., 2011)。受特殊喀斯特生境影响,生长于喀斯特地区的植物与非喀斯特地区的植物相比,往往表现出不同的功能性状特征(Geekiyana et al., 2017),如喀斯特植物往往具有较高的光合作用能力和水分利用效率(Fu et al., 2019)。植物叶片叶绿素含量可作为典型区域植物生长及其对环境胁迫响应的指示指标(Zhang et al., 2008)。因此,本研究在总结以往基于光谱指数的植物生化参数定量估算研究基础上,通过差值、比值、归一化以及倒数差值光谱指数构建方式对所采集的4种典型喀斯特植物——黄荆、盐麸木、朴树和红背山麻杆叶片原始光谱波段(400~2 500 nm)反射率及其一阶导数值与同步测定的叶片叶绿素含量进行遍历分析,直至获得最优光谱波段组合的指数模型,并将其应用于喀斯特植物叶片叶绿素含量定量估算。

本研究所选择的15种与植被色素有关的常用光谱指数中,改良红边归一化光谱指数(mND705)对喀斯特植物叶片叶绿素含量定量估算精度较高。这可能是由于改良红边归一化光谱指数受植物种类以及叶片结构影响的敏感性较低,能够更好地应用于不同植被类型的叶片叶绿素含量定量估算(Main et al., 2011);而其他常用光谱指数在喀斯特植物叶片叶绿素含量的定量估算中相比非喀斯特地区估算精度较差。如本研究中,基于归一化植被指数、结构不敏感色素指数以及三角形光谱指数在定量估算喀斯特植物叶片叶绿素含量时,模型的决定系数(R^2)均为0。受植物叶片结构差异对光谱敏感性影响,采用经典的归一化植被指数在定量估算植物叶片叶绿素含量时精度低于其他光谱指数如叶绿素植被指数(chlorophyll vegetation index, CVI)(Frazzi, 2011)。基于光谱指数的植物生化参数定

表 6 非喀斯特植物叶片原始光谱反射率及其一阶导数值的不同类型光谱指数最优波段组合

Table 6 Optimal combination of different types of spectral indexes based on raw reflectance spectra and first-order derivative reflectance of plant leaf in non-karst areas

光谱类型 Spectra type	光谱指数类型 Type of spectral index	波段 1 λ_1	波段 2 λ_2	决定系数 R^2	均方根误差 RMSE	概率值 P-value
原始光谱 Raw reflectance spectra	差值植被指数 DVI	597	2 176	0.48	0.34	0.00
	比值植被指数 SRVI	641	2 203	0.49	2.73	0.00
	归一化植被指数 NDVI	709	2 193	0.45	0.43	0.00
	倒数差值植被指数 IDVI	475	478	0.41	0.47	0.00
一阶导数光谱 First-order derivative spectra	差值植被指数 dDVI	539	1 953	0.62	0.35	0.00
	比值植被指数 dSRVI	487	2 230	0.56	0.79	0.00
	归一化植被指数 dNDVI	539	1 991	0.61	0.88	0.00
	倒数差值植被指数 dIDVI	1 752	2 345	0.60	0.68	0.00

量估算中,归一化植被指数并非一直有效(Khadka et al., 2021)。相关研究也表明,基于三角形光谱指数的植物叶片叶绿素估算精度较低,且低于真实值(姜海玲等,2016)。因此,在选择光谱指数进行植物生化参数定量估算时需要考虑光谱指数的普适性。喀斯特植物叶片结构、营养元素等均与非喀斯特区具有明显差别,这可能是导致喀斯特与非喀斯特植物叶片对光谱反射率敏感性不一的原因。因此,基于非喀斯特地区植物叶片光谱反射率与叶片叶绿素含量之间关系建立的光谱指数模型不一定适合于喀斯特地区植物叶片叶绿素含量的定量估算。

光谱指数的波段组合方式及其表现形式多种多样(刘畅等,2016),光谱波段的有效选取是建立光谱指数模型的关键。本研究通过差值、比值、归一化以及倒数差值的光谱构建方式对喀斯特植物叶片原始光谱反射率及其一阶导数值与同步测定的植物叶片叶绿素含量进行遍历研究发现,基于植物叶片原始光谱反射率一阶导数值的差值光谱指数 [$dD(760,769)$]能够很好地估算喀斯特植物叶片叶绿素含量,其精度优于其他常用光谱指数。 $dD(760,769)$ 所选择的波段接近短波近红外区,这一区域对植物叶片色素具有一定的相关性,同时对植物叶片结构等较为敏感(Jacquemoud & Baret, 1990; 宫兆宁等,2014)。喀斯特与非喀斯特区相比,水分条件是关键影响因素。在相同的气候条件下,喀斯特地区植被更容易受到水分胁迫(郭柯等,2011; Liu et al., 2011)。干旱胁迫下植物叶片大小、厚度、气孔导度、栅栏组织等都会

发生变化(曹林青等,2018),并引起植物叶片光谱反射率显著差异(Chaturvedi et al., 2019)。本研究对比喀斯特和非喀斯特地区的同一植物叶片光谱特征时也发现类似结果,在喀斯特与非喀斯特不同生境条件下,同一植物叶片光谱反射率差异显著,尤其是对光谱的近红外波段尤其敏感。因此,针对特殊生境的喀斯特区域,单独提出喀斯特植物叶片叶绿素含量定量估算的光谱指数是必要的。此外,受样本量以及区域限制的影响,本研究所提出的基于植物叶片原始光谱反射率一阶导数值的差值光谱指数 [$dD(760,769)$],需要在不同喀斯特生境以及不同植物大量样本的叶片叶绿素含量定量估算中进一步研究验证,以提高其估算精度及适用性。

喀斯特植物叶片叶绿素含量及其他生化参数定量估算精度的提高,是快速、准确评价喀斯特地区植物生长状况及其对环境胁迫响应研究的关键。本研究通过对4种典型喀斯特植物实测的叶片高光谱反射率数据与同步测定的叶片叶绿素含量之间关系进行研究,提出了基于植物叶片原始光谱反射率一阶导数值的差值光谱指数 [$dD(760,769)$],并成功应用于喀斯特植物叶片叶绿素含量的定量估算。基于植物叶片原始光谱反射率一阶导数值的差值光谱指数 [$dD(760,769)$]在喀斯特植物叶片叶绿素含量定量估算的精度远优于其他常用光谱指数,丰富了喀斯特植物叶片叶绿素含量遥感定量估算的研究,为大范围无损监测喀斯特植物叶片叶绿素含量及其他生化参数提供科学依据与技术支持。

参考文献:

- BIOUCAS-DIAS JM, PLAZA A, CAMPS-VALLS G, et al., 2013. Hyperspectral remote sensing data analysis and future challenges [J]. *Ieee Geosc Rem Sen M*, 1(2): 6–36.
- BLACKBURN GA, 1998. Quantifying chlorophylls and carotenoids at leaf and canopy scales; An evaluation of some hyperspectral approaches [J]. *Remote Sens Environ*, 66(3): 273–285.
- CAO LQ, ZHONG QP, LUO S, et al., 2018. Variation in leaf structure of *Camellia oleifera* under drought stress [J]. *For Res*, 31(3): 136–143. [曹林青, 钟秋平, 罗帅, 等, 2018. 干旱胁迫下油茶叶片结构特征的变化 [J]. *林业科学研究*, 31(3): 136–143.]
- CHATURVEDI AK, SURENDRAN U, GOPINATH G, et al., 2019. Elucidation of stage specific physiological sensitivity of okra to drought stress through leaf gas exchange, spectral indices, growth and yield parameters [J]. *Agric Water Manage*, 222: 92–104.
- CHEN HS, YUE YM, WANG KL, 2018. Comprehensive control on rocky desertification in karst regions of southwestern China: Achievements, problems, and countermeasures [J]. *Carsol Sin*, 37(1): 37–42. [陈洪松, 岳跃民, 王克林, 2018. 西南喀斯特地区石漠化综合治理: 成效、问题与对策 [J]. *中国岩溶*, 37(1): 37–42.]
- CROFT H, CHEN JM, WANG R, et al., 2020. The global distribution of leaf chlorophyll content [J]. *Remote Sens Environ*, 236: 111479.
- CROFT H, CHEN JM, ZHANG Y, 2014. The applicability of empirical vegetation indices for determining leaf chlorophyll content over different leaf and canopy structures [J]. *Ecol Complex*, 17: 119–130.
- DARVISHZADEH R, SKIDMORE A, SCHLERF A, et al., 2008. Inversion of a radiative transfer model for estimating vegetation LAI and chlorophyll in a heterogeneous grassland [J]. *Remote Sens Environ*, 112(5): 2592–2604.
- DOBROWSKI SZ, PUSHNIK JC, ZARCO-TEJADA PJ, et al., 2005. Simple reflectance indices track heat and water stress-induced changes in steady-state chlorophyll fluorescence at the canopy scale [J]. *Remote Sens Environ*, 97(3): 403–414.
- FANG MH, JU WM, ZHAN WF, et al., 2017. A new spectral similarity water index for the estimation of leaf water content from hyperspectral data of leaves [J]. *Remote Sens Environ*, 196: 13–27.
- FRAZZI MVE, 2011. Comparing narrow and broad-band vegetation indices to estimate leaf chlorophyll content in planophile crop canopies [J]. *Precis Agric*, 12(3): 334–344.
- 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.
- GAMON JA, PEÑUELAS J, FIELD CB, 1992. A narrow-waveband spectral index that tracks diurnal changes in photosynthetic efficiency [J]. *Remote Sens Environ*, 41(1): 35–44.
- GEEKIYANAGE N, GOODALE UM, CAO K, et al., 2018. Leaf trait variations associated with habitat affinity of tropical karst tree species [J]. *Ecol Evol*, 8(1): 286–295.
- GITELSON AA, GRITZ Y, MERZLYAK MN, 2003. Relationships between leaf chlorophyll content and spectral reflectance and algorithms for non-destructive chlorophyll assessment in higher plant leaves [J]. *J Plant Physiol*, 160(3): 271–282.
- GITELSON AA, KAUFMAN YJ, MERZLYAK MN, 1996. Use of green channel in remote sensing of global vegetation from EOS-MODIS [J]. *Remote Sens Environ*, 58(3): 289–298.
- GITELSON AA, ZUR Y, CHIVKUNOVA OB, et al., 2002. Assessing carotenoid content in plantleaves with reflectance spectroscopy [J]. *Photochem Photobiol*, 75(3): 272–281.
- GONG ZN, ZHAO YL, ZHAO WJ, et al., 2014. Estimation model for plant leaf chlorophyll content based on the spectral index content [J]. *Acta Ecol Sin*, 34(20): 5736–5745. [宫兆宁, 赵雅莉, 赵文吉, 等. 基于光谱指数的植物叶片叶绿素含量的估算模型 [J]. *生态学报*, 34(20): 5736–5745.]
- HABOUDANE D, MILLER JR, TREMBLAY N et al., 2002. Integrated narrow-band vegetation indices for prediction of crop chlorophyll content for application to precision agriculture [J]. *Remote Sens Environ*, 81(2–3): 416–426.
- JACQUEMOUD S, VERHOEF W, BARET F, et al., 2009. PROSPECT + SAIL models: A review of use for vegetation characterization [J]. *Remote Sens Environ*, 113: S56–S66.
- JACQUEMOUD S, BARET F, 1990. PROSPECT: A model of leaf optical properties spectra [J]. *Remote Sens Environ*, 34(2): 75–91.
- JIANG HL, ZHANG LF, YANG H, et al., 2016. Research on spectral scale effect in the estimation of vegetation leaf chlorophyll content [J]. *Spectrosc Spect Anal*, 36(1): 169–176. [姜海玲, 张立福, 杨杭, 等, 2016. 植被叶片叶绿素含量反演的光谱尺度效应研究 [J]. *光谱学与光谱分析*, 36(1): 169–176.]
- JIAO QJ, ZHANG X, ZHANG B, et al., 2006. The retrieval of forest chlorophyll concentration based on foliar spectra [J]. *Remote Sens Land Resourc*, (2): 26–30. [焦全军, 张霞, 张兵, 等, 2006. 基于叶片光谱的森林叶绿素浓度反演研究 [J]. *国土资源遥感*, (2): 26–30.]
- KHADKA K, BURT AJ, EARL HJ, et al., 2021. Does leaf waxiness confound the use of NDVI in the assessment of chlorophyll when evaluating genetic diversity panels of wheat? [J]. *Agronomy*, 11(3): 486.

- LI HS, 2000. Principle and technology of plant physiological and biochemical experiments [M]. Beijing: Higher Education Press: 134-137. [李合生, 2000. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 北京: 高等教育出版社: 134-137.]
- LIU CC, LIU YG, GUO K, et al., 2011. Effect of drought on pigments, osmotic adjustment and antioxidant enzymes in six woody plant species in karst habitats of southwestern China [J]. *Environ Exp Bot*, 71(2): 174-183.
- LIU C, SUN PS, LIU SR, 2016. A review of plant spectral reflectance response to water physiological changes [J]. *Chin J Plant Ecol*, 40(1): 80-91. [刘畅, 孙鹏森, 刘世荣, 2016. 植物反射光谱对水分生理变化响应的研究进展 [J]. *植物生态学报*, 40(1): 80-91.]
- MADEIRA AC, MENDONÇA A, FERREIRA ME, et al., 2000. Relationship between spectroradiometric and chlorophyll measurements in green beans [J]. *Commun Soil Sci Plant Anal*, 31(5/6): 631-643.
- MAIN R, CHO MA, MATHIEU R, et al., 2011. An investigation into robust spectral indices for leaf chlorophyll estimation [J]. *ISPRS J Photogramm Remote Sens*, 66: 751-761.
- PALTA JP, 1990. Leaf chlorophyll content [J]. *Remote Sens Rev*, 5(1): 207-213.
- PEÑUELAS J, BARET F, FILELLA I, 1995. Semi-empirical indices to assess carotenoids/chlorophyll a ratio from leaf spectral reflectance [J]. *Photosynthetica*, 31(2): 221-230.
- REI S, QUAN W, 2017. Towards a universal hyperspectral index to assess chlorophyll content in deciduous forests [J]. *Remote Sens*, 9(3): 191.
- ROUSE JW, HAAS RH, SCHELL JA, et al., 1974. Monitoring vegetation systems in the Great Plains with ERTS [M]// FREDEN SC, MERCANTI EP, BECKER MA. Third earth resources technology satellite-1 symposium: Volume I: Technical Presentation Section A. Washington, D. C.,: Scientific and Technical Information Office, National Aeronautics and Space Administration: 309-317.
- SIMS DA, GAMON JA, 2002. Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages [J]. *Remote Sens Environ*, 81(2-3): 337-354.
- SU W, ZHAO XF, SUN ZP, et al., 2019. Estimating the corn canopy chlorophyll content using the Sentinel-2A image [J]. *Spectrosc Spect Anal*, 39(5): 1535-1542. [苏伟, 赵晓凤, 孙中平, 等, 2019. 基于 Sentinel-2A 影像的玉米冠层叶绿素含量估算 [J]. *光谱学与光谱分析*, 39(5): 1535-1542.]
- WANG KL, YUE YM, CHEN HS, et al., 2019. The comprehensive treatment of karst rocky desertification and its regional restoration effects [J]. *Acta Ecol Sin*, 39(20): 7432-7440. [王克林, 岳跃民, 陈洪松, 等, 2019. 喀斯特石漠化综合治理及其区域恢复效应 [J]. *生态学报*, 39(20): 7432-7440.]
- WANG SJ, LIU ZH, NI J, et al., 2017. A review of research progress and future prospective of carbon cycle in karst area of South China [J]. *Earth Environ*, 45(1): 2-9. [王世杰, 刘再华, 倪健, 等, 2017. 中国南方喀斯特地区碳循环研究进展 [J]. *地球与环境*, 45(1): 2-9.]
- WU CY, NIU Z, TANG Q, et al., 2008. Estimating chlorophyll content from hyperspectral vegetation indices: Modeling and validation [J]. *Agric For Meteorol*, 148(8-9): 1230-1241.
- XUE JR, SU BF, 2017. Significant remote sensing vegetation indices: A review of developments and applications [J]. *J Sens*, 2017: 1-17.
- ZHAO HS, ZHU XC, LI C, et al., 2017. Improving the accuracy of the hyperspectral model for apple canopy water content prediction using the equidistant sampling method [J]. *Sci Rep*, 7(1): 1-9.
- ZHANG Y, CHEN JM, MILLER JR, et al., 2008. Leaf chlorophyll content retrieval from airborne hyperspectral remote sensing imagery [J]. *Remote Sens Environ*, 122(7): 3234-3247.
- ZHAO S, PEREIRA P, WU XQ, et al., 2020. Global karst vegetation regime and its response to climate change and human activities [J]. *Ecol Indic*, 113: 106208.
- ZHU SQ, 1997. Ecological research on karst forest II [M]. Guiyang: Guizhou Science and Technology Press. [朱守谦, 1997. 喀斯特森林生态研究II [M]. 贵州: 贵州科技出版社.]

(责任编辑 李 莉)

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202104025

杨珊, 喻阳华, 熊康宁, 等. 喀斯特石漠化地区土壤养分对泡核桃功能性状的影响 [J]. 广西植物, 2022, 42(6): 927-937.
YANG S, YU YH, XIONG KN, et al. Effects of soil nutrients on functional traits of *Juglans sigillata* in karst rocky desertification areas [J]. *Guihaia*, 2022, 42(6): 927-937.



喀斯特石漠化地区土壤养分对泡核桃功能性状的影响

杨珊, 喻阳华, 熊康宁*, 张仕豪, 李廷铃, 王治福, 秦瑶, 胡廷会

(贵州师范大学喀斯特研究院/国家喀斯特石漠化防治工程技术研究中心, 贵阳 550001)

摘要: 为了探究喀斯特石漠化地区植物叶片功能性状及影响因素, 以及揭示其对石漠化环境的适应机理, 该文以中国南方喀斯特高原峡谷地区的泡核桃 (*Juglans sigillata*) 为对象, 揭示土壤养分对叶片结构和光合性状的影响效应。结果表明: (1) 泡核桃叶功能性状随石漠化等级增加, 叶面积减小, 比叶面积增大, 叶干物质含量和叶组织密度先降后升, 蒸腾速率、胞间 CO₂ 浓度、气孔导度和光能利用率先下降后升高, 其他性状变化趋势不显著。(2) 冗余分析表明土壤养分能够解释 37.4% 的光合性状变异与 53.4% 的结构性状变异, 其中全磷和溶解性有机碳对光合性状影响最大, 而对结构性状影响最显著的是碱解氮和速效磷。(3) 比叶面积分别与叶干物质含量极显著负相关, 与净光合速率极显著正相关, 叶厚度与叶组织密度极显著负相关, 蒸腾速率与胞间 CO₂ 浓度、气孔导度极显著正相关, 水分利用速率与蒸腾速率、胞间 CO₂ 浓度、气孔导度极显著负相关, 光能利用率与净光合速率显著正相关。研究结果表明, 泡核桃为适应喀斯特石漠化的特殊生境采取增强生长功能性状, 同时提高资源获取能力的开拓型生长策略, 以提高对环境胁迫的抵御和适应能力。

关键词: 泡核桃, 光合特性, 结构性状, 土壤养分, 石漠化, 喀斯特

中图分类号: Q948 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2022)06-0927-11

Effects of soil nutrients on functional traits of *Juglans sigillata* in karst rocky desertification areas

YANG Shan, YU Yanghua, XIONG Kangning*, ZHANG Shihao,
LI Tingling, WANG Zhifu, QIN Yao, HU Tinghui

(School of Karst Science/State Engineering Technology Institute for Karst Desertification Control, Guizhou Normal University, Guiyang 550001, China)

Abstract: To explore the characteristics and influencing factors of leaf functional traits of plants in karst rocky desertification areas, and to reveal their adaptation mechanism to rocky desertification environment, this study reveals the effects of soil nutrients on leaf structure and photosynthetic traits in *Juglans sigillata* from the karstic plateau canyon areas of South China. The results were as follows: (1) The functional traits of blister *J. sigillata* leaves decreased with

收稿日期: 2021-09-17

基金项目: 国家重点研发计划课题(2016YFC0502607); 贵州省科技计划重大专项(黔科合平台人才[2017]5411号); 贵州省世界一流学科建设计划项目(黔教科研发[2019]125号) [Supported by National Key R & D Program of China (2016YFC0502607); Key Science and Technology Program of Guizhou Province (Qiankehe Pingtai Rencai[2017]5411); World Top Discipline Program of Guizhou Province (Qianjiao Keyan Fa[2019]125)].

第一作者: 杨珊(1995-), 硕士研究生, 研究方向为喀斯特生态建设与区域经济, (E-mail) 1441262701@qq.com。

*通信作者: 熊康宁, 教授, 博士研究生导师, 研究方向为喀斯特地貌洞穴、世界遗产和石漠化治理, (E-mail) xiongnk@163.com。

increasing rocky desertification grade, leaf area decreased, specific leaf area increased, leaf dry matter content and leaf tissue density decreased first and then increased, transpiration rate, intercellular CO₂ concentration, stomatal conductance and light energy utilization decreased and then increased, and the trends of other traits were not significant. (2) Redundancy analysis (RDA) showed that soil nutrients explained 37.4% of the variation in photosynthetic traits and 53.4% of the variation in structural traits, with total phosphorus and dissolved organic carbon having the greatest influence on photosynthetic traits, while the most significant effects on structural traits were alkali hydrolyzed nitrogen and available phosphorus. (3) Specific leaf area was highly significantly negatively correlated with leaf dry matter content and highly significantly positively correlated with net photosynthetic rate, leaf thickness was highly significantly negatively correlated with leaf tissue density, transpiration rate was highly significantly positively correlated with intercellular CO₂ concentration and stomatal conductance, water use efficiency was highly significantly negatively correlated with transpiration rate, intercellular CO₂ concentration and stomatal conductance, respectively, light energy utilization was significantly positively correlated with net photosynthetic rate. The results suggest that blister *J. sigillata* adapts to the special habitat of karstic desertification through a pioneering growth strategy of enhancing growth functional traits while improving resource acquisition capacity to improve resistance and adaptation to environmental stresses.

Key words: *Juglans sigillata*, photosynthetic characteristics, structural traits, soil nutrients, rocky desertification, karst

植物功能性状广泛用于检测和解释植物在各种环境下形成的外在形态和内在生理方面的适应性特征(孟婷婷等,2007)。叶片是裸露的且对外部环境变化敏感,叶性状属植物重要的功能性状之一(Wang & Chen, 2013),其中生理性状体现了叶片生长和代谢的生理特征,光合作用是植物生长发育重要的物质和能量来源(李理渊等,2018);而结构性状是特定环境条件下保持相对稳定的生物形态结构(欧晓岚,2017)。国内外学者进行了诸多不同尺度植物功能性状与环境关联的研究,表明降水、地形和土壤养分是植物性状塑造的重要影响因子。在小尺度范围内坡度、坡向、坡位、海拔等地形因素影响光照、降水、温度和土壤养分(Diaz et al., 1998; 宋立宁等, 2012)。Luo 等(2005)分析了贡嘎山东坡高山垂直地带性6个原状林地的植物性状,发现叶寿命和叶氮含量随海拔升高而增大。盘远方等(2019)研究坡向与植物功能性状的关系时指出比叶面积阴坡>阳坡,木质密度阴坡<阳坡。张增可等(2019)研究表明海岛植物功能性状主要受坡度与坡位等地形因子,有机质和全氮等土壤因子制约。无论是个体、物种还是群落尺度,叶片功能性状变异与土壤有机碳(卜文圣等,2013),与氮、磷含量均密切相关(康勇等,2017)。许滔山等(2015)研究群落演替中植物功能性状和土壤含水量关系时发现,表层土壤含水量与叶片净光合速率、蒸腾速率显著负相关,土

壤含水量是土壤养分变化的主要驱动因子(李红林等,2015),由此推测,土壤养分对于植物光合生理特性亦存在一定的相关关系。

泡核桃(*Juglans sigillata*)是木本油料植物,适生性强,能提高喀斯特地区地表植被覆被,经济效益与环境效益兼备,是石漠化综合治理效果较好的树种。泡核桃中不饱和脂肪酸、蛋白质含量高,且富含多种氨基酸和对人体有益的矿质元素和维生素,对人体的心脑血管疾病具有治疗和保健作用,是优质营养食品。核桃作为四大干果之一,在全国许多地区均有分布,西南地区以泡核桃为主(刘茂桥,2016)。在土壤养分与植物光合生理性状的关系探讨中,有研究指出高磷胁迫显著抑制了核桃幼苗的生长及光合作用(刘春花等,2021),适量的磷供应可显著提高苹果幼苗的叶净光合速率、蒸腾速率以及水分利用效率(周罕觅等,2015),张翠萍等(2014)研究发现氮素对核桃幼苗木质部发育的影响可改变其水分运输能力,进而影响植物光合能力。

喀斯特生境空间异质性大,表现为土层浅薄且不连续、基岩裸露率高等特点(卢耀如,1986)。在不同等级石漠化区域,土壤理化性质具有差异(盛茂银等,2015),而植物功能性状的影响因素中,土壤因子是其中重要的部分(王曙光等,2013)。目前,关于喀斯特生境植物叶结构性状、光合生理性状以及与土壤养分的相关研究较少

(钟巧连等,2018;庞志强等,2019)。对于泡核桃等经济林土壤养分对植物功能性状影响机理的研究更是欠缺。为此,本文以喀斯特石漠化治理经果林泡核桃为研究对象,通过对不同石漠化梯度泡核桃叶生理性状、结构性状以及土壤养分的差异探究,探讨土壤养分对泡核桃功能性状的影响机理,对于理解泡核桃对石漠化环境的适应特征具有重要意义,为石漠化地区生态修复、泡核桃经济林科学管理提供参考。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于黔西南州贞丰县北盘江镇查耳岩村一带(105°38'48" E,25°39'35" N),该区域属干热河谷气候,年均降雨量1 100 mm,季节分配不均,冬春旱及伏旱严重,年均温 18.4 °C,年均极端高温 32.4 °C,年均极端低温 6.6 °C,年总积温达 6 542.9 °C,水热资源丰富;区域内为河谷地形,河谷深切,地下水深埋,坡度陡峭,海拔高度 530~1 473 m,垂

直高差约 940 m;石漠化发育,基岩裸露率在 50%~80%之间,以中度和强度石漠化为主。碳酸盐岩类岩石占 78.45%,土壤以石灰岩为成土母质的石灰土为主,土层浅薄,分布不连续,保水性、耐旱性差,生态环境极度脆弱(黄静等,2016)。主要经济林树种有竹叶椒(*Zanthoxylum armatum*)、泡核桃、枇杷(*Eriobotrya japonica*)、金银花(*Lonicera japonica*)等。

1.2 实验方法

1.2.1 样地设置与环境因子的调查与测定 2020年7—8月在花江查耳岩村一带进行广泛野外踏查,根据喀斯特石漠化强度分级标准(熊康宁等,2002),结合实地调查情况,在同一品种、同一林龄的泡核桃林地设置 12 个 20 m × 20 m 标准样地,每个样地间距离 > 20 m,样地包含潜在石漠化(potential rocky desertification, PRD)、轻度石漠化(slight rocky desertification, SRD)、中度石漠化(moderate rocky desertification, MRD)和强度石漠化(intensity rocky desertification, IRD) 4 个梯度,每个梯度 3 个重复。测定样地的海拔、经纬度、坡度、坡向、坡位等基本信息(表 1)。

表 1 样地基本信息

Table 1 Basic informations of sample plots

样地 Sample plot	石漠化等级 Rocky desertification grade	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔 Altitude (m)	坡度 Slope (°)	坡向 Aspect	坡位 Slope position
YD1	潜在 Potential	105°64'46" E	25°65'82" N	773	9.7	西南坡 Southwest slope	中 Middle
YD2	轻度 Slight	105°64'27" E	25°65'83" N	775.3	45.3	南坡 South slope	中 Middle
YD3	中度 Moderate	105°64'30" E	25°65'92" N	737.3	29	南坡 South slope	中 Middle
YD4	强度 Intensity	105°63'86" E	25°65'60" N	810	33.3	南坡 South slope	中 Middle

注: YD 代表样地。下同。

Note: YD stands for sample plots. The same below.

在每个标准样地内选择长势良好、健康的 3 棵植株,在树冠的投射面积内,避开施肥沟(坑),按“梅花”型布点,将土壤表面凋落物及生长的植物等杂物清除,避开石块、砂砾等以减少干扰,分别取 5 个样点表层 0~20 cm 土壤,混匀后取 1 kg 编号装袋带回实验室,在通风干燥、无污染环境下自然风干后除去杂质,磨碎依次过 1 mm 和 0.25 mm 筛,测定土壤化学性质。土壤溶解性有机碳

(dissolved organic carbon, DOC)采用重铬酸钾外加热氧化法测定(谭波等,2011);全氮(total nitrogen, TN)采用凯氏定氮法测定,铵态氮(ammonium nitrogen, $\text{NH}_4^+\text{-N}$)和硝态氮(nitrate nitrogen, $\text{NO}_3^-\text{-N}$)采用连续流动分析仪测定,碱解氮(alkali hydrolyzed nitrogen, AN)采用碱解扩散法测定,全磷(total phosphorus, TP)采用 $\text{HClO}_4\text{-H}_2\text{SO}_4$ 消煮-钼锑抗比色法测定,速效磷(available phosphorus, AP)采

用碳酸氢钠浸提, 钼锑抗比色测定, pH 采用电位法测定(鲍士旦, 2000)。

1.2.2 叶片光合生理参数的测定 生理性状的测定于 2020 年 8 月在 3 个连续晴天的 9:00—11:00 am 进行, 利用光合仪(LI-6800, LI-COR Inc, USA)配合阔叶叶室, 测定向阳健康、成熟及充分展开的 1 叶片的光合特征, 在测定时以环境值作为控制叶室空气相对湿度、温度的设定值, CO_2 浓度为 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 、流速为 $600 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$ 。测定参数包括净光合速率(net photosynthetic rate, P_n)、蒸腾速率(transpiration rate, T_r)、气孔导度(stomatal conductance, G_s)、胞间 CO_2 浓度(intercellular CO_2 concentration, C_i)。计算叶片瞬时水分利用效率(water use efficiency, WUE) = 净光合速率/蒸腾速率, 光能利用率(light utilization energy, LUE) = 净光合速率/光合有效辐射(photosynthetically active radiation, PAR)。

1.2.3 叶片结构型指标的测定 每个标准样地内选择长势良好、健康的 3 棵植株, 于上午 11 点前采集充分展开、无病虫害的成熟叶片, 编号装袋后置于冷藏箱中, 测定叶结构性状, 称取叶鲜重(fresh leaf weight, FLW)后用扫描仪对叶片面积(leaf area, LA)进行扫描, 叶面积采用便携式叶面积仪(YMJ-D)测定, 采用数显游标卡尺(广陆, 111N-101-10)测量叶尖、叶中和叶基处的厚度, 取均值作为叶厚度(leaf thickness, LT), 测量完后将叶片置于清洁自来水中浸泡 12 h 后, 用吸水纸将叶片表面水分吸干后称重, 计为叶饱和鲜重(leaf saturated fresh weight, LSFW), 叶干重(dry leaf weight, DLW)采用恒温干燥法测定。叶片干物质含量(leaf dry matter content, LDMC) = 叶干重/叶鲜重, 比叶面积(specific leaf area, SLA) = 叶面积/叶干重, 叶片含水率(leaf moisture content, LMC) = (叶鲜重 - 叶干重)/叶鲜重, 叶组织密度(leaf tissue density, LTD) = 叶干重/(叶面积 × 叶厚度)。叶性状的测量方法主要参照 Cornelissen 等(2003)。

1.3 数据处理

采用 Microsoft Excel 2010 软件进行数据初步整理; 应用 SPSS 22.0 统计软件进行分析, 采用单因素方差分析(one-way ANOVA)对泡核桃光合生理参数、结构功能性状和土壤养分指标进行差异性检验, 使用 Pearson 相关性分析探究叶结构功能性状、光合生理参数间的关系, 运用冗余分析

(RDA) 探究植物功能性状和土壤养分之间的相关性。进行 RDA 约束排序分析时需要物种数据和环境数据 2 个矩阵, 在排序之前, 对所有不同量纲的参数做标准化处理, 在最后得出的排序图中箭头长度代表特征向量的长度, 可以看作环境因子对功能性状的解释量大小。两箭头夹角表示植物功能性状和环境的相关性。具体如下: 当夹角为 $0^\circ \sim 90^\circ$ 时, 两变量间呈正相关关系; 当夹角为 $90^\circ \sim 180^\circ$ 时, 二者间呈负相关关系; 当夹角为 90° 时, 表示二者无显著相关关系。数据表达形式为平均值 ± 标准差, 显著性水平均设定为 $P = 0.05$, 极显著性水平均设定为 $P = 0.01$ 。使用软件 Origin 8.6 和 Canoco 5.0 作图。

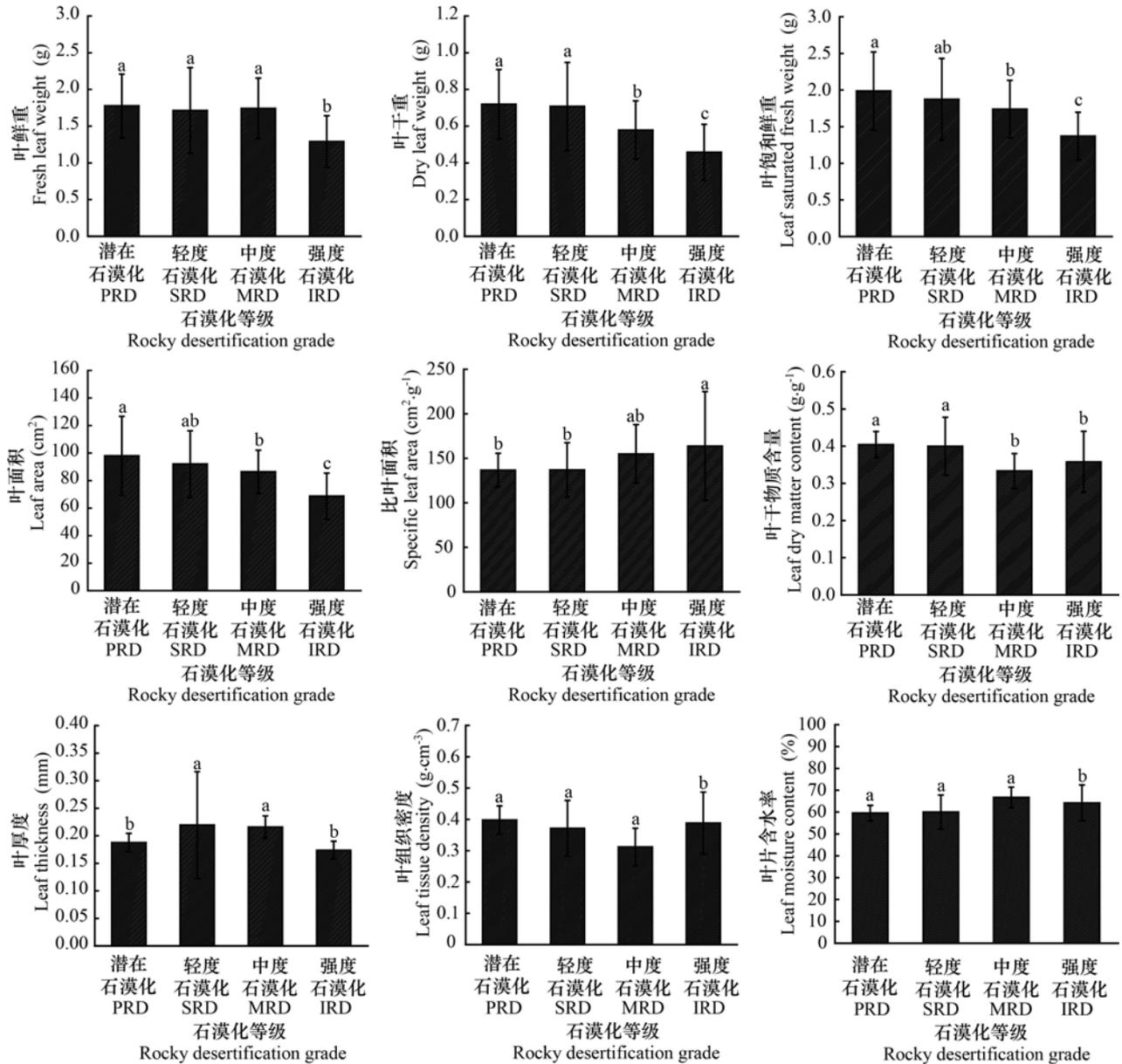
2 结果与分析

2.1 叶片功能性状

2.1.1 叶结构性状 由图 1 可知: 泡核桃 DLW、LSFW、LA 随石漠化等级增加均呈下降趋势, 各石漠化等级间差异性显著($P < 0.05$, 下同); SLA、LDMC 和 LTD 随石漠化等级增加呈先降后升的趋势; LT、LMC 与 LDMC、LTD 的变化趋势相反, 先升后降。FLW、DLW、LSFW、LA、LDMC 和 LTD 在潜在石漠化等级中达到最高, 而在强度石漠化中 SLA 达到最高, FLW、DLW、LSFW、LA 和 LT 达到最低值(图 1)。

2.1.2 叶光合生理性状特征 由表 2 可知, T_r 、 C_i 、 G_s 和 LUE 随石漠化加剧呈先降后升的变化趋势, 强度石漠化的 T_r 、 C_i 、 G_s 与其他等级石漠化差异性显著。随着石漠化程度增加, WUE 总体呈先增后减的趋势, 强度石漠化与其他等级石漠化差异性显著; P_n 在潜在石漠化达到最高, 轻度石漠化地区 P_n 最低, 各石漠化等级差异性显著。在强度石漠化中 T_r 、 C_i 、 G_s 达到最高, WUE 最低; 在轻度石漠化地区 T_r 、 C_i 、 P_n 和 LUE 出现最低值, WUE 达到最高值。

2.1.3 叶生理与结构性状的相关性分析 由表 3 可知: LT 与 LTD 极显著负相关($P < 0.01$, 下同), 与 C_i 显著正相关; DLW 与 LSFWS、LDMC、LTD 极显著正相关, 与 LMC 极显著负相关; SLA 与 LDMC、LTD、DLW 极显著负相关, 与 P_n 极显著正相关; LTD 与 LDMC 极显著正相关, 与 C_i 显著负相关; T_r 与 C_i 、 G_s 极显著正相关, 与 WUE 极显著负相关; P_n 与 WUE 显著负相关, 与 LUE 极显著正相关; C_i 与



不同字母表示差异显著($P<0.05$)。下同。

Different letters indicate significant differences ($P<0.05$). The same below.

图 1 不同石漠化区域泡核桃叶结构性状特征

Fig. 1 Characteristics of structural traits of *Juglans sigillata* leaves in different rocky desertification areas

G_s 极显著正相关;WUE与 T_r 、 C_i 、 G_s 极显著负相关。

2.2 土壤养分特征

由表4可知,随着石漠化程度增加 NO_3^- -N、AN、pH和DOC先降后升,在强度石漠化达到最小值,AP、TP与石漠化等级呈负相关关系,随石漠化等级增加,AP、TP含量逐渐减小。土壤全部呈现为酸性土,pH为6.03~6.82,DOC和AN在不同等

级石漠化土地中的含量差异较大,其范围分别为 $17.03\sim 36.80\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、 $150.50\sim 259.00\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,而 NH_4^+ -N、TN变化趋势不明显,数值依次为 $0.91\sim 1.72\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、 $1.48\sim 4.31\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。

2.3 叶功能性状与土壤养分的相关性分析

RDA排序分析显示,土壤养分能解释37.4%的光合性状变异(影响为 $\text{TP}>\text{DOC}>\text{TN}>\text{AN}$)(图2:a)

表 2 不同石漠化区域泡核桃叶生理性状特征

Table 2 Characteristics of physiological traits of *Juglans sigillata* leaves in different rocky desertification areas

样地 Sample plot	蒸腾速率 T_r ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	净光合速率 P_n ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	胞间 CO_2 浓度 C_i ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	气孔导度 G_s ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	水分利用效率 WUE ($\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$)	光能利用效率 LUE ($\mu\text{mol} \cdot \mu\text{mol}^{-1}$)
YD1	3.534±0.351b	8.314±0.238a	202.793±9.106c	0.109±0.011b	2.366±0.167b	0.006±0.001a
YD2	1.155±0.252c	4.340±0.739d	163.716±11.821d	0.033±0.008c	3.789±0.181a	0.003±0.001b
YD3	3.019±0.372b	7.139±0.395b	230.942±25.532b	0.030±0.006c	2.381±0.16b	0.005±0.001a
YD4	6.971±0.715a	6.193±0.128c	325.257±3.107a	0.223±0.023a	0.894±0.075c	0.005±0.001ab

注：同列不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

Note: Different letters in the same column indicate significant differences ($P < 0.05$). The same below.

表 3 泡核桃叶功能性状间的相关性分析

Table 3 Correlation analysis among functional traits of *Juglans sigillata* leaves

功能性状 Functional trait	叶鲜重 FLW	叶干重 DLW	叶饱和 鲜重 LSFW	叶面积 LA	比叶 面积 SLA	叶干物质 含量 LDMC	叶片 含水率 LMC	叶组织 密度 LTD	蒸腾 速率 T_r	净光合 速率 P_n	胞间 CO_2 浓度 C_i	气孔 导度 G_s	水分 利用 效率 WUE	光能 利用 效率 LUE
叶厚度 LT	0.068	0.058	0.053	0.027	-0.041	-0.029	0.029	-0.410**	0.328	-0.317	0.474*	0.254	-0.335	-0.276
叶鲜重 FLW	1	0.765**	0.840**	0.810**	-0.220*	0.004	-0.004	0.024	-0.266	-0.063	-0.290	-0.188	0.278	-0.038
叶干重 DLW		1	0.832**	0.805**	-0.589**	0.534**	-0.534**	0.395**	-0.361	-0.232	-0.339	-0.306	0.361	0.006
叶饱和和鲜重 LSFW			1	0.920**	-0.166	0.122	-0.122	-0.004	-0.312	0.168	-0.326	-0.321	0.260	0.218
叶面积 LA				1	-0.068	0.143	-0.143	-0.080	-0.081	0.311	-0.071	-0.142	0.014	0.323
比叶面积 SLA					1	-0.729**	0.729**	-0.779**	0.346	0.464*	0.312	0.274	-0.386	0.194
叶干物质含量 LDMC						1	-1.000**	0.687**	-0.248	-0.342	-0.182	-0.270	0.241	-0.001
叶片含水率 LMC							1	-0.687**	0.248	0.342	0.182	0.270	-0.241	0.001
叶组织密度 LTD								1	-0.428	-0.243	-0.484*	-0.306	0.468*	-0.029
蒸腾速率 T_r									1	0.322	0.942**	0.936**	-0.975**	0.129
净光合速率 P_n										1	0.206	0.184	-0.451*	0.700**
胞间 CO_2 浓度 C_i											1	0.834**	-0.945**	0.103
气孔导度 G_s												1	-0.858**	0.074
水分利用效率 WUE													1	-0.269

注：**表示在 0.01 水平显著；*表示在 0.05 水平显著。

Note: ** indicates significant at 0.01 level; * indicates significant at 0.05 level.

和 53.4% 的结构功能性状变异 (AN 影响最大, AP、TN、DOC、 NO_3^- -N 次之) (图 2:b)。功能性状与土

壤养分的关系表现如下: T_r 、 C_i 、 G_s 与 TN 正相关, 与 TP、AN、DOC 负相关; P_n 、LUE 随着 TP、TN 增加而

表 4 不同石漠化区域土壤养分特征

Table 4 Soil nutrient characteristics in different rocky desertification areas

样地 Sample plot	铵态氮 NH ₄ ⁺ -N (mg · kg ⁻¹)	硝态氮 NO ₃ ⁻ -N (mg · kg ⁻¹)	碱解氮 AN (mg · kg ⁻¹)	全氮 TN (g · kg ⁻¹)	速效磷 AP (mg · kg ⁻¹)	全磷 TP (g · kg ⁻¹)	pH	溶解性有机碳 DOC (mg · kg ⁻¹)
YD1	0.920± 0.01b	1.950± 0.238a	169.167± 21.385b	1.937± 0.145a	0.907± 0.045a	1.980± 0.131a	6.593± 0.143a	22.387± 3.089b
YD2	1.423± 0.285a	2.320± 0.723a	232.167± 24.831a	2.960± 0.337a	0.533± 0.114b	1.800± 0.219ab	6.753± 0.059a	32.783± 3.719a
YD3	1.250± 0.177ab	2.067± 0.73a	189.000± 18.187b	2.023± 0.237a	0.463± 0.191b	1.580± 0.115b	6.320± 0.079b	28.620± 2.548ab
YD4	1.303± 0.363ab	1.957± 0.651a	176.333± 17.552b	2.563± 1.527a	0.363± 0.107b	1.310± 0.132c	6.167± 0.118b	24.470± 7.532ab
最小值 Min.	0.91	1.23	150.50	1.48	0.24	1.16	6.03	17.03
最大值 Max.	1.72	3.13	259.00	4.31	0.95	1.99	6.82	36.80

增加,随 DOC 的增加而减小;WUE 与 AN、TP、DOC 正相关,与 TN 负相关;SLA 与 AP、NO₃⁻-N 正相关,与 DOC、AN 和 TN 负相关;LDMC、LTD 随 AP 升高而减小,随 AN、DOC、TN 增加而增加,LA 与 TN 正相关,与 NO₃⁻-N 负相关。

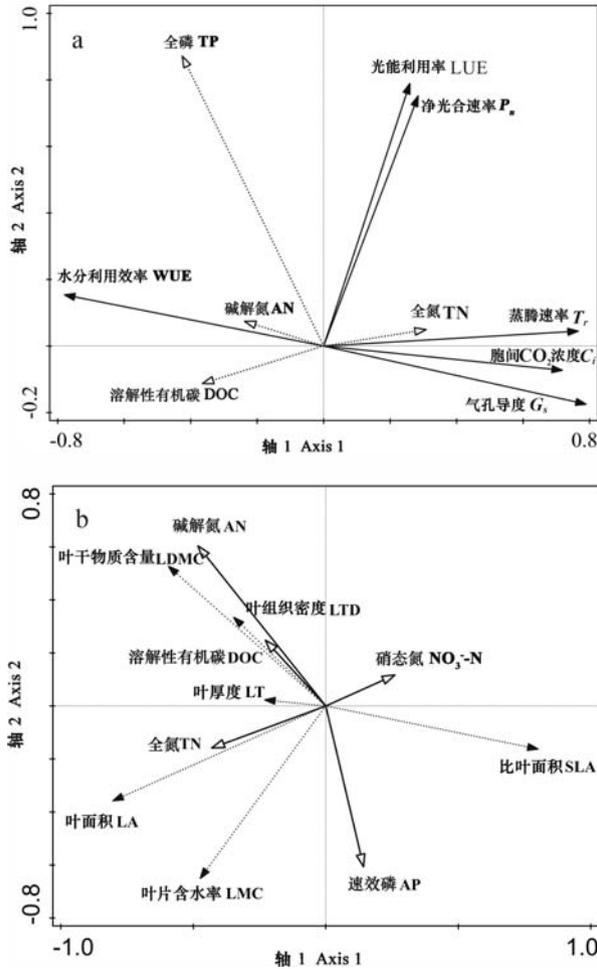
3 讨论与结论

3.1 不同等级石漠化区域中泡核桃叶功能性状分析

植物对环境的适应往往会通过性状的变化表现出来(孙梅等,2017)。本研究结果表明,FLW、DLW、LSFW、LA 随石漠化的加剧而降低,这与李素慧等(2019)的研究结果一致,说明石漠化胁迫生境影响泡核桃结构性状的塑造,抑制了叶片的展开,原因可能是石漠化发育导致土壤表层水分含量降低、温度增加,小生境趋于胁迫,植物采取减少水分损失而降低 LA 的保护模式,逆境下较小的 LA 有利于减少植物蒸腾和呼吸,以减少树体水分丧失,保持树体水分平衡。这与张仕豪等(2019)对不同石漠化地区优势种叶片性状的研究结果一致。较大的 LDMC 利于增强植物耐贫瘠、耐干旱以及养分储存的能力(庞世龙等,2021),该研究 LDMC 随石漠化加剧呈先减后增的变化趋势,由于石漠化地区“堆窝土”的存在,水土分布空间异质性大,加上间歇性降水较多,植物具有较好的向水性为其本身生长生存提供所需的养分和水分,环境变异导致植物性状变化复杂,而 LDMC 主要反映植物对养分的吸收率,变化趋势无规律说

明不同等级石漠化地区土壤养分变化复杂,从而使得 LDMC 变化异常(周旭,2017)。SLA 反映植物获取光等资源的能力和在强光下自我保护的能力,SLA 越大说明其获取光能资源的能力越强,植物生长速率及养分流动循环也越快(路兴慧等,2011),本研究泡核桃 SLA 随着石漠化的加剧呈现上升的趋势,说明随石漠化加剧泡核桃获取光的能力增强,植物采取较高的生长速率策略,同时强光下自我保护的能力也更强。这与张仕豪等(2019)和钟巧莲等(2018)对喀斯特地区的优势种研究结果不符,可能是研究对象不同,喀斯特地区优势种多为常绿树种,其采取低生长率保守策略来获取保存资源(刘金玉等,2012),而泡核桃属于落叶树种,生存策略趋向于 SLA 高但寿命缩短,通过提高光合作用加速生长,增加机体的干物质储量(Grime et al., 1977),而在干旱季节采取落叶的方式以减少水分蒸腾来适应环境。亦可能是石漠化程度越高,生境更加脆弱,植物通过提高资源利用效率以抵御生境胁迫。

本研究中,随石漠化加剧 P_n 呈降-升-降的趋势,轻度石漠化地区最低,一般而言, P_n 的变化往往是内部生理和外界环境因素相互作用的结果(郭连金等,2017),石漠化环境对泡核桃 P_n 的影响较为复杂,在轻度石漠化地区, P_n 出现最低值, T_r 、 C_i 、 G_s 值也较低,由于泡核桃气孔限制因素以及蒸腾速率的影响,较低的 T_r 使得植物体内物质运输较慢,较低的 G_s 限制了 CO₂ 分子的进入, P_n 伴随着 T_r 、 G_s 的降低而降低,这可能是泡核桃在适应干旱少土等多变的石漠化环境所衍生出的应对策



a 图中实线表示植物叶光合生理性状,虚线表示土壤养分;
b 图中实线表示土壤养分,虚线表示叶结构功能性状。横
纵坐标表示负荷量。

The solid lines in the figure a indicate plant leaf photosynthetic physiological traits, the dashed lines indicate soil nutrients. The solid lines in the figure b indicate soil nutrients, the dashed lines leaf structural and functional traits. Horizontal and vertical coordinates indicate loadings.

图2 泡核桃光合生理性状(a)、结构功能性状(b)与土壤养分的RDA分析

Fig. 2 RDA analysis between soil nutrients and photosynthetic physiological traits (a), and structural and functional traits (b) of *Juglans sigillata*

略。WUE能反映植物水消耗和生产力之间的关系(韩阳瑞等,2021),在水分亏缺时,植物通过调节水分利用效率适应不良环境,该研究中随着石漠化等级增加WUE先增后减,在轻度石漠化达到最高值,这与 T_r 的下降幅度小于 P_n 有关,直接导致WUE的升高,蒸腾缺水和光合碳同化对水分的竞

争导致轻度干旱胁迫下WUE提升(Verslues et al., 2006),自轻度石漠化起WUE逐渐降低,原因可能是石漠化环境胁迫加深,植物叶片生理动态平衡被打破,各方面机能下降,水分利用效率也会下降,这与干旱胁迫下的相关研究结论相符(张恒硕等,2021)。这反映了植物功能性状为应对石漠化地区干旱少土高温等多变的环境呈现不同的响应类型(习新强等,2011)。

3.2 泡核桃叶功能性状特征与土壤养分之间的关系

喀斯特特殊的地上地下“二元三维”结构(杨明德,1982),土壤养分严重漏失,岩石裸露,土层浅薄且分布不均(熊康宁,2015),养分变异对植物生长影响较大(王世杰和李阳兵,2007)。RDA排序分析显示,土壤养分能解释37.4%光合性状变异(以TP最大,DOC、TN、AN次之)和53.4%的结构性状变异(影响为AN>AP>TN>DOC)。这与诸多研究结果类似,例如:SOM和TN是影响海岛植物茎、叶功能性状的主要环境因子(张增可等,2019);SOM是制约不同林龄刺槐林SD、LT的主要因子(段媛媛等,2017);黄小等(2018)研究发现土壤SOM、TP、AK是不同生活型植物叶功能性状的主要影响因素。TP、AN、DOC等作为生态系统碳氮磷循环的重要组成部分,对植物功能性状变异具有重要影响。本研究显示 T_r 、 C_i 、 G_s 与TN显著正相关, P_n 、LUE随着TP、TN增加而增加,原因可能是P参与三磷酸腺苷(ATP)等的能量代谢,又是膜脂与核苷酸的重要组分,在植物光合作用、呼吸作用中起着重要的生理作用(孙华,2005)。有研究表明营养元素P对光合作用的影响很大(江力等,2000), P_n 与LUE呈显著的正相关关系,这与韩阳瑞等(2021)对干旱区灌木光合特性与环境因子关系的研究结果相符,P通过影响 P_n ,从而影响LUE。N素对植物叶片叶绿素、光合速率以及光呼吸强度等均有明显影响,直接或间接作用于植物光合作用(孙华,2005),一般而言,植物的呼吸作用是受 T_r 、 G_s 与 C_i 共同影响的,使得 T_r 、 C_i 、 G_s 会随TN的变化而变化。陈锦强和李明启(1983)的试验证明,适宜施N量会提高植物叶片N素水平,N同化作用加强,光合速率随之提高。SLA与DOC、AN和TN显著负相关,这与盘远方等(2019)对桂林岩溶石山青冈优势种群落的研究结果相似,但与董水丽和刘恩斌(2015)、刘旻霞

(2017)对不同坡向土壤养分含量与植物功能性状关系的研究结果不符,一般来说,土壤养分含量高的 SLA 要大于养分贫瘠和干旱的生境,本文研究结果与之不符,可能是喀斯特高原峡谷地区,小生境较为复杂,加之本文研究对象为泡核桃,因为泡核桃对贫瘠生境适应性强且耐干旱等特性共同作用,说明了植物 SLA 的变化不仅与所在环境有关,也受其他因素影响,比如自身的遗传特性等(盘远方等,2019)。LDMC、LTD 与 AN、DOC 和 TN 显著正相关,这与张增可等(2020)在研究海岛环境因子与植物功能性状中的结果相似,LDMC、LTD 含量高则凋落物中进入土壤的有机质更多,另外,在土壤 AN、DOC 和 TN 高的情况下植物通过提高 LDMC 和 LTD 来增强资源的保存能力,才能有效抵御干旱高温等自然环境的危害。碳氮循环是生态系统养分循环的重要组成部分,在 LDMC 和结构组成中具有重要的作用(康勇等,2017)。喀斯特石漠化地区环境变化更加复杂且脆弱,土壤覆被少且容易流失,生境一旦被破坏则恢复困难,泡核桃是石漠化治理效果较好的树种,为了适应其特殊的生存环境采取相应的适生策略,协调自身光合生理性状和结构功能性状。其中 TP 和 AN 是影响泡核桃光合生理性状、结构功能性状的主要土壤因子。总体来说,该区泡核桃采取增强生长功能性状,提高资源获取能力的开拓型生长策略,以提高对环境胁迫的抵御和适应能力。

参考文献:

BAO SD, 2000. Analysis of soil agrochemical [M]. 3rd ed. Beijing: China Agriculture Press: 25-114. [鲍士旦, 2000. 土壤农化分析 [M]. 3 版. 北京: 中国农业出版社: 25-114.]

BU WS, ZANG RG, DING Y, et al., 2013. Relationships between plant functional traits at the community level and environmental factors during succession in a tropical lowland rainforest on Hainan Island, South China [J]. Biodivers Sci, 21(3): 278-287. [卜文圣, 臧润国, 丁易, 等, 2013. 海南岛热带低地雨林群落水平植物功能性状与环境因子相关性随演替阶段的变化 [J]. 生物多样性, 21(3): 278-287.]

CHEN JQ, LI MQ, 1983. The effects of nitrogen nutrition on photosynthesis and phototranspiration of jute leaves, with special reference to the relation between photorespiration and nitrate reduction [J]. Plant Physiol J, (3): 251-259. [陈锦强, 李明启, 1983. 不同氮素营养对黄麻叶片的光合作用、光呼吸的影响及光呼吸与硝酸还原的关系

[J]. 植物生理学报, (3): 251-259.]

CORNELISSEN J, 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.

DIAZ S, CABIDO M, CASANOVES F, 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale [J]. J Veg Sci, 9(1): 113-122.

DONG SL, LIU EB, 2015. Comparison of leaf functional traits of dominant woody plants on shady slope and sunny slope in the loessial hilly region [J]. Res Soil Water Conserv, 22(4): 327-331. [董水丽, 刘恩斌, 2015. 黄土丘陵区阴坡和阳坡优势木本植物叶功能性状比较 [J]. 水土保持研究, 22(4): 327-331.]

DUAN YY, SONG LJ, NIU SQ, et al., 2017. Variation in leaf functional traits of different-aged *Robinia pseudoacacia* communities and relationships with soil nutrients [J]. Chin J Appl Ecol, 28(1): 28-36. [段媛媛, 宋丽娟, 牛素旗, 等, 2017. 不同林龄刺槐叶功能性状差异及其与土壤养分的关系 [J]. 应用生态学报, 28(1): 28-36.]

GRIME JP, 1977. Evidence for existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory [J]. Am Nat, 111(982): 1169-1194.

GUO LJ, DU JP, WU YP, et al., 2017. Photosynthetic characteristics of *Emmenopterys henryi* seedlings and their relationships with environmental factors [J]. Chin J Appl Ecol, 28(5): 1473-1481. [郭连金, 杜佳朋, 吴艳萍, 等, 2017. 香果树实生苗的光合特性及其与环境因子的关系 [J]. 应用生态学报, 28(5): 1473-1481.]

HAN YR, SHAN W, XU DW, et al., 2021. Photosynthetic characteristics of three typical shrubs in arid region and their response to environmental factors [J]. Chin J W For Sci, 50(1): 64-70. [韩阳瑞, 单炜, 许大为, 等, 2021. 干旱区 3 种典型灌木光合特性及其对环境因子的响应 [J]. 西部林业科学, 50(1): 64-70.]

HUANG J, ZHOU ZF, LIU ZJ, 2016. Comprehensive evaluation on ecological carrying capacity of Huajiang demonstration area in Guizhou [J]. Guizhou Agric Sci, 44(3): 168-171. [黄静, 周忠发, 刘肇军, 2016. 贵州花江示范区的生态承载力综合评价 [J]. 贵州农业科学, 44(3): 168-171.]

HUANG X, YAO L, WANG J, et al., 2018. Effect of soil nutrients on leaf functional traits of different life form plants [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 38(12): 2293-2302. [黄小, 姚兰, 王进, 等, 2018. 土壤养分对不同生生活型植物叶功能性状的影响 [J]. 西北植物学报, 38(12): 2293-2302.]

JIANG L, ZHANG RX, 2000. Effect of different nitrogen, potassium levels on photosynthesis in flue-cured tobacco [J]. J Anhui Agric Univ, (4): 328-331. [江力, 张荣铤, 2000. 不同氮钾水平对烤烟光合作用的影响 [J]. 安徽农业大学学报, (4): 328-331.]

KANG Y, XIONG MH, HUANG J, et al., 2017. Variation in

- woody plant functional traits of the tropical cloud forests in Bawangling, Hainan Island [J]. *Acta Ecol Sin*, 37(5): 1572–1582. [康勇, 熊梦辉, 黄瑾, 等, 2017. 海南岛霸王岭热带云雾林木本植物功能性状的分异规律 [J]. *生态学报*, 37(5): 1572–1582.]
- LI HL, GONG L, ZHU ML, et al., 2015. Stoichiometric characteristics of soil in an oasis on northern edge of tarim basin, China [J]. *Acta Pedol Sin*, 52(6): 1345–1355. [李红林, 贡璐, 朱美玲, 等, 2015. 塔里木盆地北缘绿洲土壤化学计量特征 [J]. *土壤学报*, 52(6): 1345–1355.]
- LI LY, LI J, TONG XJ, et al., 2018. Simulation on the light-response curves of electron transport rate of *Quercus variabilis* and *Robinia pseudoacacia* leaves in the Xiaolangdi area, China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 42(10): 1009–1021. [李理渊, 李俊, 同小娟, 等, 2018. 黄河小浪底栓皮栎、刺槐叶片电子传递速率-光响应的模拟 [J]. *植物生态学报*, 42(10): 1009–1021.]
- LI SH, ZHAO YJ, WANG L, et al., 2019. Growth and biomass distribution strategies of two photosynthetic plants in rocky desertification habitats [J]. *J Chongqing Norm Univ (Nat Sci Ed)*, 36(4): 106–111. [李素慧, 赵雅洁, 王丽, 等, 2019. 石漠化生境中两种不同光合类型植物的生长和生物量分配策略 [J]. *重庆师范大学学报(自然科学版)*, 36(4): 106–111.]
- LIU CH, ZHANG, XIE F, et al., 2021. Response of photosynthetic characteristics of walnut seedlings to high phosphorus stress [J]. *Xinjiang Agric Sci*, 58(2): 254–264. [刘春花, 张锐, 谢富, 等, 2021. 核桃实生幼苗光合特性对高磷胁迫的响应 [J]. *新疆农业科学*, 58(2): 254–264.]
- LIU MX, 2017. Response of plant element content and soil factors to the slope gradient of alpine meadows in Gannan [J]. *Acta Ecol Sin*, 37(24): 8275–8284. [刘旻霞, 2017. 甘南高寒草甸植物元素含量与土壤因子对坡向梯度的响应 [J]. *生态学报*, 37(24): 8275–8284.]
- LIU MQ, 2016. Soil and leaf nutrient status and its evaluation of walnut orchards in the major producing areas of Guizhou [D]. Guiyang: Guizhou University. [刘茂桥, 2016. 贵州核桃主产区核桃园土壤与叶片养分状况及其评价 [D]. 贵阳: 贵州大学.]
- 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.]
- LU XH, DING Y, ZANG RG, et al., 2011. Analysis of functional traits of woody plant seedlings in an old-growth tropical lowland rain forest on Hainan Island, China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 35(12): 1300–1309. [路兴慧, 丁易, 臧润国, 等, 2011. 海南岛热带低地雨林老龄林木本植物幼苗的功能性状分析 [J]. *植物生态学报*, 35(12): 1300–1309.]
- LU YR, 1986. Models of karst geomorphological evolutions in China [J]. *Geogr Res*, (4): 25–35. [卢耀如, 1986. 中国喀斯特地貌的演化模式 [J]. *地理研究*, (4): 25–35.]
- LUO TX, LUO J, PAN YD, 2005. Leaf traits and associated ecosystem characteristics across subtropical and timberline forests in the Gongga Mountains, Eastern Tibetan Plateau [J]. *Oecologia*, 142(2): 261–273.
- 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及生态系统功能 [J]. *植物生态学报*, 31(1): 150–165.]
- OU XL, 2017. Leaf functional traits of current-year and former-year leaves of *Pinus tabulaeformis* in Songshan, Beijing [D]. Beijing: Beijing Forestry University. [欧晓岚, 2017. 北京松山油松当年生和往年生叶功能性状特征 [D]. 北京: 北京林业大学.]
- PAN YF, CHEN XB, JIANG Y, et al., 2019. Response of plant functional traits on the soil environmental factors along with slope aspects in karst hills of Guilin, South China [J]. *Guihaia*, 39(2): 189–198. [盘远方, 陈兴彬, 姜勇, 等, 2019. 桂林岩溶石山植物群落植物功能性状对不同坡向环境因子的响应 [J]. *广西植物*, 39(2): 189–198.]
- 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.]
- PANG ZQ, LU WL, JIANG LS, et al., 2019. Leaf traits of different growing plants in karst area of Shilin, China [J]. *Guihaia*, 39(8): 1126–1138. [庞志强, 卢炜丽, 姜丽莎, 等, 2019. 滇中喀斯特 41 种不同生长型植物叶性状研究 [J]. *广西植物*, 39(8): 1126–1138.]
- 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.]
- SONG LN, ZHU JJ, LI MC, et al., 2012. Needles stable carbon isotope composition and traits of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* in sparse wood grassland in south edge of Keerqin Sandy Land under the conditions of different precipitation [J]. *Chin J Appl Ecol*, 23(6): 1435–1440. [宋立宁, 朱教君, 李明财, 等, 2012. 不同降水条件下科尔沁沙地南缘疏林草地樟子松针叶 $\delta^{13}\text{C}$ 和叶性状特征 [J]. *应用生态学报*, 23(6): 1435–1440.]
- SUN H, 2005. Influence of soil qualities on the photosynthesis, physiological and ecological functions of vegetable [J]. *Chin J Eco-Agric*, 13(1): 122–124. [孙华, 2005. 土壤质量对植物光合生理生态功能的影响研究进展 [J]. *中国生态*

- 农业学报, 13(1): 122-124.]
- 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, 张贇, 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 B, WU FZ, YANG WQ, et al., 2011. Effects of snow pack removal on the dynamics of winter-time soil temperature, carbon, nitrogen, and phosphorus in alpine forests of west Sichuan [J]. *Chin J Appl Ecol*, 22(10): 2553-2559. [谭波, 吴福忠, 杨万勤, 等, 2011. 雪被去除对川西高山森林冬季土壤温度及碳、氮、磷动态的影响 [J]. *应用生态学报*, 22(10): 2553-2559.]
- VERSLUES PE, AHARWAL M, KATIYAR AS, et al., 2006. Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status [J]. *Plant J*, 46(6): 1092-1092.
- WANG HY, CHEN H, 2013. Plant functional groups based on vegetative and reproductive traits in a subtropical forest community [J]. *J For Res*, 2013, 18(6): 482-490.
- WANG SJ, LI YB, 2007. Problems and development trends about researches on karst rocky desertification [J]. *Adv Earth Sci*, 22(6): 573-582. [王世杰, 李阳兵, 2007. 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*, 22(6): 573-582.]
- WANG SG, LI ZQ, JIA SS, et al., 2013. Relationships of wheat leaf stomatal traits with wheat yield and drought-resistance [J]. *Chin J Appl Ecol*, 24(6): 1609-1614. [王曙光, 李中青, 贾寿山, 等, 2013. 小麦叶片气孔性状与产量和抗旱性的关系 [J]. *应用生态学报*, 24(6): 1609-1614.]
- XI XQ, ZHAO YJ, LIU YG, et al., 2011. Variation and correlation of plant functional traits in karst area of central Guizhou Province, China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 35(10): 1000-1008. [习新强, 赵玉杰, 刘玉国, 等, 2011. 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*, 35(10): 1000-1008.]
- XIONG KN, 2002. A typical study on remote sensing-GIS of karstic rock desertification in Guizhou Province [M]. Beijing: Geology Press; 25-28. [熊康宁, 2002. 喀斯特石漠化的遥感-GIS 典型研究—以贵州省为例 [M]. 北京: 地质出版社; 25-28.]
- XIONG KN, CHI YK, 2015. The problems in southern China karst ecosystem in southern of China and its counter measures [J]. *Ecol Econ*, 31(1): 23-30. [熊康宁, 池永宽, 2015. 中国南方喀斯特生态系统面临的问题及对策 [J]. *生态经济*, 31(1): 23-30.]
- 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. [许沼山, 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.]
- YANG MD, 1982. The geomorphological regularities of karst water occurrences in Guizhou plateau [J]. *Carsol Sin*, (2): 4-14. [杨明德, 1982. 论贵州岩溶水赋存的地貌规律性 [J]. *中国岩溶*, (2): 4-14.]
- ZHANG CP, MENG P, LI JZ, et al., 2014. Interactive effects of soil acidification and phosphorus deficiency on photosynthetic characteristics and growth in *Juglans regia* seedlings [J]. *Chin J Plant Ecol*, 38(12): 1345-1355. [张翠萍, 孟平, 李建中, 等, 2014. 磷元素和土壤酸化交互作用对核桃幼苗光合特性的影响 [J]. *植物生态学报*, 38(12): 1345-1355.]
- ZHANG HS, ZHA TG, LI X, et al., 2021. Photosynthetic and physiological responses of six shrub species to drought stress in northern Hebei Province [J]. *Chin J Ecol*, 40(2): 352-362. [张恒硕, 查同刚, 李肖, 等, 2021. 冀北地区 6 种灌木对干旱胁迫的光合及生理响应 [J]. *生态学杂志*, 40(2): 352-362.]
- ZHANG SH, XIONG KN, ZHANG Y, et al., 2019. Response of plant community species diversity and leaf traits of dominant species to environmental factors in different grades of rocky desertification areas [J]. *Guihaia*, 39(8): 1069-1080. [张仕豪, 熊康宁, 张俞, 等, 2019. 不同等级石漠化地区植物群落物种多样性及优势种叶片性状对环境因子的响应 [J]. *广西植物*, 39(8): 1069-1080.]
- 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): 3749-3758. [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.]
- 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.]
- ZHOU HM, ZHANG FC, ROGER K, et al., 2015. Response of physiological properties and crop water productivity of young apple tree to water and fertilizer [J]. *Trans Chin Soc Agric Mach*, 46(4): 77-87. [周罕觅, 张富仓, Roger Kjelgren, 等, 2015. 苹果幼树生理特性和水分生产率对水肥的响应研究 [J]. *农业机械学报*, 46(4): 77-87.]
- ZHOU X, 2017. Responses of plant functional traits to different degrees of rocky desertification: In a case of Wushan County, Chongqing [D]. Chongqing: Southwest University. [周旭, 2017. 不同程度石漠化环境中植物功能性状研究——以重庆巫山县为例 [D]. 重庆: 西南大学.]

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202102020

张或娜, 周晓果, 温远光, 等. 喀斯特地区三种人工林土壤微生物群落结构特征 [J]. 广西植物, 2022, 42(6): 938–950.
ZHANG YN, ZHOU XG, WEN YG, et al. Characteristics of soil microbial community structure of three plantations in a karst region [J]. *Guihaia*, 2022, 42(6): 938–950.



喀斯特地区三种人工林土壤微生物群落结构特征

张或娜¹, 周晓果^{1,2}, 温远光^{1,2,3*}, 朱宏光^{1,3}, 王磊¹, 邵文哲¹, 陈秋海¹

(1. 广西大学 林学院 广西森林生态与保育重点实验室, 南宁 530004; 2. 广西科学院生态产业研究院, 南宁 530007; 3. 广西友谊关森林生态系统定位观测研究站, 广西 凭祥 532600)

摘要: 为揭示不同人工植被修复模式对喀斯特土壤微生物群落的影响, 采用氯仿熏蒸提取法和磷脂脂肪酸 (phospholipid fatty acid, PLFA) 法研究人工构建的降香黄檀 (*Dalbergia odorifera*) 纯林 (PDOP)、顶果木 (*Acrocarpus fraxinifolius*) 纯林 (PAFP)、顶果木×降香黄檀混交林 (MADP) 对土壤微生物生物量及土壤微生物群落结构的影响。结果表明: (1) PDOP 的土壤微生物生物量碳 (MBC) 和微生物生物量氮 (MBN) 含量显著高于 PAFP 和 MADP, PAFP 显著高于 MADP。 (2) 三种人工林土壤真菌、丛枝菌根真菌和总 PLFA 含量无显著差异, 但 PDOP 土壤细菌、放线菌、丛枝菌根真菌和总 PLFA 含量均高于 PAFP 和 MADP, PAFP 高于 MADP。PDOP 的土壤细菌、革兰氏阳性菌、革兰氏阴性菌、放线菌的 PLFA 含量显著高于 MADP。MADP 的真菌细菌比显著高于 PDOP, 但与 PAFP 无显著差异。 (3) 冗余分析表明, 土壤阳离子交换量、pH 和 C : N 是影响土壤微生物群落组成的最主要影响因子。从三种人工林的土壤微生物生物量及微生物群落结构来看, 在喀斯特地区 MADP 并未显示出酸性地区混交林提高土壤微生物生物量、改善土壤微生物群落结构的优势, 但混交林的真菌细菌比最高, 更有利于提高土壤生态系统的稳定性。

关键词: 喀斯特, 植被修复, 固氮树种, 土壤微生物生物量, 土壤微生物群落

中图分类号: Q948 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2022)06-0938-13

Characteristics of soil microbial community structure of three plantations in a karst region

ZHANG Yuna¹, ZHOU Xiaoguo^{1,2}, WEN Yuanguang^{1,2,3*}, ZHU Hongguang^{1,3},
WANG Lei¹, SHAO Wenzhe¹, CHEN Qiuhai¹

(1. *Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation, Forestry College of Guangxi University, Nanning 530004, Guangxi, China;*

2. Institute of Ecological Industry, Guangxi Academy of Sciences, Nanning 530007, Guangxi, China; 3. Guangxi Youyiguan

Forest Ecosystem Research Station, Pingxiang 532600, Guangxi, China)

收稿日期: 2021-05-08

基金项目: 国家自然科学基金 (31860171, 31560201); 广西重点研发计划项目 (2018AB40007); 中国博士后科学基金 (2019M663409); 广西自然科学基金 (2017GXNSFAA198114); 广西高等学校重大科研项目 (201201ZD001); 广西森林生态与保育重点实验室开放课题 (QZKFKT2019-01); 广西林业厅 (桂林科学 [2009] 第八号) 科研项目 [Supported by National Natural Science Foundation of China (31860171, 31560201); Key Science and Technology Program of Guangxi (2018AB40007); China Postdoctoral Science Foundation (2019M663409); Natural Science Foundation of Guangxi (2017GXNSFAA198114); Major Scientific Research Program of Guangxi Colleges and Universities (201201ZD001); Open Foundation of Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation (QZKFKT2019-01); Scientific Research Program of Guangxi Forestry Department ([2009] No. 8)]。

第一作者: 张或娜 (1994-), 硕士研究生, 研究方向为森林生态学, (E-mail) 1643287775@qq.com。

*通信作者: 温远光, 博士, 二级教授, 研究方向为森林生态学, (E-mail) wenyg@263.net。

Abstract: In order to reveal the effects of different vegetation restoration modes on soil microbial communities in karst areas, this study took pure *Dalbergia odorifera* plantation (PDOP), pure *Acrocarpus fraxinifolius* plantation (PAFP) and their mixed plantation (MADP) as research subjects. The soil microbial biomass and microbial community structure of different plantations were analyzed by chloroform fumigation extraction method and phospholipid fatty acid (PLFA) method. The results were as follows: (1) The soil microbial biomass carbon (MBC) and microbial biomass nitrogen (MBN) contents of PDOP were significantly higher than those of PAFP and MADP, and that of PAFP was significantly higher than that of the MADP. (2) The contents of soil fungi, arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and total PLFA were not significantly different among the three plantations, but the contents of soil bacteria, actinomycetes, AMF and total PLFA in PDOP were higher than those in PAFP and MADP, and those in the PAFP were higher than those in MADP. The PLFA contents of bacteria, gram-positive bacteria, gram-negative bacteria and actinomycetes in PDOP were significantly higher than those in MADP. The ratio of fungi to bacteria in MADP was significantly higher than that in PDOP, but there were no significant differences between MADP and PAFP. (3) Redundancy analysis showed that soil cation exchange capacity, pH, and C : N were the most important factors affecting the functional group composition of soil microbial community. From the perspective of soil microbial biomass and microbial community structure of the three plantations, MADP in karst area don't show the advantage of mixed forest in acid soil region to improve soil microbial community structure. However, the ratio of fungi to bacteria in the mixed plantation is the highest, which is more conducive to improving the stability of soil ecosystem.

Key words: karst, vegetation restoration, nitrogen-fixing tree species, soil microbial biomass, soil microbial community

喀斯特峰丛洼地是我国西南山区面积最大、最典型的喀斯特类型。由于喀斯特植被生态系统的脆弱性和人类的长期干扰,我国西南喀斯特森林植被大面积消失(Qi et al., 2013; Jiang et al., 2014),导致严重的环境退化和生态灾难(喻理飞等, 2002; 李先琨等, 2008; Wei et al., 2011)。西南石漠化防治已成为我国植被恢复和生态重建的重点和难点(袁道先, 2005; 贺庆棠和陆佩玲, 2006),石漠化生态修复成为国家的重大战略需求(Guan & Fan, 2020)。20世纪90年代末以来,我国实施了多项生态修复工程,喀斯特地区大部分严重退化土地得到了生态修复(Li et al., 2018)。然而,有证据表明,由于缺乏对恢复生态系统关键过程和机理的了解,许多修复项目失败或只取得有限的成功(Asmelash et al., 2016)。喀斯特植被修复成败与树种、林分类型、立地生态环境密切相关。我国早期喀斯特地区植被恢复策略主要是封山育林,以先锋种造林驱动生态系统恢复(温远光等, 2015)。有研究表明,单一树种造林尤其是马尾松纯林的营造不利于土壤的恢复(卢晓强等, 2015)。应用豆科植物作为驱动种恢复石漠化生态系统功能(如生物碳固持)可以取得快速、高效和显著的效果(温远光等, 2015)。最近,有研究发现,自然恢复的灌丛对土壤质量的修复能力显著高于桉树、李、任豆人工林(Guan & Fan, 2020)。

因此,在生态修复工程的实施中,选择合适的树种和林分类型才能获得较好的修复效应。

土壤微生物群落包括细菌、腐生真菌、丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)和放线菌,在维持多种生态系统功能方面发挥着重要作用,是土壤健康和肥力的关键指标(Bardgett & van der Putten, 2014),也是评价退化生态系统植被恢复有效性的关键指标(Hu et al., 2020)。研究表明,土壤微生物群落的丰度、组成和结构受土壤pH、基质数量和质量、土壤温度和水分、植物多样性和组成等多种非生物和生物因素的影响(Prescott & Grayston, 2013; Liang et al., 2015)。由于管理方式、小气候、物种组成、根系数量和质量等方面的差异,不同修复策略对土壤微生物群落特征的影响可能不同(He et al., 2008; Fan et al., 2019)。

在喀斯特区域, Li等(2018)研究发现,退耕后,香椿人工林、桂牧1号杂交象草、任豆套种桂牧1号杂交象草三种修复模式土壤微生物群落及其功能群的丰度和真菌细菌比值均显著增加,土壤有机碳是调节土壤微生物群落及其功能群丰度变化的主要因素。Fan等(2019)分析了自然恢复和人工修复条件下喀斯特和非喀斯特环境中微生物的多样性和组成,发现土壤微生物多样性差异不显著,但与地质条件和树种相关的微生物群落差异显著。Hu等(2020)研究发现,自然植被恢复

中较为丰富的植物物种多样性可能对 AMF 群落丰度起重要作用,自然植被恢复在短期内维持多种生态系统功能方面可能优于人工植被恢复。这些研究表明,了解不同修复模式下的土壤微生物群落结构,可为研究退化土地恢复策略的有效性提供依据。有研究表明,在酸性土地地区,人工纯林与混交林植被修复对土壤微生物的影响存在明显差异,树种混交可以增加和改善凋落物的数量和质量(Santos et al., 2018),改善土壤微生物群落组成和结构(Pereira et al., 2019),增强土壤养分转化速率和土壤酶活性(Fan et al., 2019; Yao et al., 2019),进而提高林分的质量和效益(You et al., 2018)。但对喀斯特峰丛洼地人工纯林和混交林植被修复对土壤微生物群落的影响研究相对缺乏。本研究以三种人工植被修复类型:降香黄檀纯林(pure *Dalbergia odorifera* plantation, PDOP)、顶果木纯林(pure *Acrocarpus fraxinifolius* plantation, PAFP)和顶果木×降香黄檀混交林(mixed *Acrocarpus fraxinifolius* and *Dalbergia odorifera* plantation, MADP)为研究对象,采用氯仿熏蒸提取法和磷脂脂肪酸法研究不同人工植被修复类型对土壤微生物生物量和微生物群落的影响,为深入认识喀斯特峰丛洼地人工纯林和混交林土壤微生物的生态功能修复效应提供理论基础,并为喀斯特峰丛洼地人工植被修复中的树种和林分类型选择提供科学建议。

1 材料与方法

1.1 研究区和林分概况

研究区位于广西壮族自治区马山县,境内喀斯特地貌发育,喀斯特土地面积占马山县面积的 68.89%,其中石漠化面积占土地总面积的 15.08%,其中重度石漠化面积占 82.02%,是广西石漠化最严重的地区之一(马一琳,2015),也是国家石漠化综合治理试点县(温远光等,2015)。该地区属于亚热带季风气候区,光照充足,雨量充沛,年平均降水量为 1 667.1 mm,主要集中在 4—9 月,年蒸发量为 1 400~1 800 mm,相对湿度 76%,年平均气温为 21.3 °C,最高温度 38.9 °C,最低温度 -0.7 °C,≥10 °C 的活动积温为 7 126 °C,平均无霜期为 343 d。该地区土壤主要由碳酸盐岩发育而成的石灰土,土层浅薄,基岩裸露程度大。马山

县喀斯特地区的原生植被属于南亚热带常绿阔叶混交林,受人类活动的影响,大多开荒种植玉米。2000 年后,按照国家要求实施退耕还林(温远光等,2013)。

试验地位于马山县白山镇民族村弄着屯(108°22' E, 23°69' N),是 2011 年由广西大学林学院营建的喀斯特植被修复试验林,试验林总面积约 66 hm²,采用随机区组试验设计,设置 5 个区组,每个区组随机设置 3 种林分,即降香黄檀纯林(PDOP)、顶果木纯林(PAFP)、顶果木×降香黄檀混交林(MADP),每个区组每种林分面积 3~4 hm²。2011 年春季,采用人工挖穴整地的方式清理林地,植苗前,在各区组各林分的代表性地段,选择坡度、坡向相同或相近的典型区域,分别设置 1 个 20 m × 20 m 的固定样地,采集土壤样品进行土壤理化性质的本底调查。本研究共有固定样地 15 个,即 3 种林分,每种林分 5 个重复。在进行土壤理化性质的本底调查时,首先在每个样地随机选定 3 个采样点,采用 100 cm³ 环刀取 0~10 cm 土层的土样,用于土壤物理性质的测定。然后采用内径 5 cm 的原状取土钻随机钻取 9 个采样点 0~10 cm 土层的土样,去除植物根系及石砾,将 9 个采样点的土壤充分混合为 1 个混合土样,过 2 mm 孔径筛,将样品分为 2 份,一份风干用于测定土壤理化性质,一份保存于 4 °C 冰箱用于土壤铵态氮、硝态氮含量的测定。各林分固定样地土壤本底理化性质见表 1,从土壤理化性质的方差分析来看,各林分土壤理化性质本底值均无显著差异($P>0.05$)。

1.2 样地调查与土壤样品采集

2019 年 4 月,对各林分固定样地中的林木进行每木调查,测定胸径、树高和郁闭度,各林分乔木层群落概况见表 2,群落外貌特征见图 1。采用与土壤本底调查相同的方法进行土壤样品采集,采用 100 cm³ 环刀取 0~10 cm 土层的土样,每个样地随机取 3 个点,用于土壤物理性质的测定;采用内径 5 cm 的原状取土钻随机钻取 9 个采样点 0~10 cm 土层的土样,去除植物根系及石砾,将 9 个采样点的土样充分混合为 1 个混合土样,过 2 mm 孔径筛,将样品分为 3 份,一份风干用于测定土壤理化性质,一份经冷冻干燥用于分析土壤微生物群落磷脂脂肪酸(phospholipid fatty acid, PLFA),另一份保存于 4 °C 冰箱用于测定土壤微生物生物量碳、氮及铵态氮、硝态氮含量。

表 1 不同样地土壤理化性质本底值

Table 1 Background values of soil physicochemical properties in different plantations

变量 Variable	PAFP	MADP	PDOP
SWC (%)	39.14± 5.70a	37.78± 6.53a	35.92± 8.03a
SBD (g·cm ⁻³)	1.21± 0.16a	1.16± 0.16a	1.15± 0.13a
pH	7.43± 0.46a	7.07± 0.49a	7.33± 0.49a
SOC (g·kg ⁻¹)	25.65± 3.45a	25.17± 4.03a	26.47± 4.76a
TN (g·kg ⁻¹)	2.05± 0.39a	2.08± 0.65a	1.95± 0.65a
TP (g·kg ⁻¹)	1.09± 0.28a	1.00± 0.37a	0.98± 0.36a
TK (g·kg ⁻¹)	9.98± 3.91a	9.97± 3.47a	9.05± 2.80a
NO ₃ ⁻ -N (mg·kg ⁻¹)	4.46± 0.85a	4.35± 0.51a	4.28± 0.75a
NH ₄ ⁺ -N (mg·kg ⁻¹)	24.25± 2.83a	23.57± 2.42a	23.41± 3.61a
AP (mg·kg ⁻¹)	10.45± 3.29a	10.64± 3.58a	10.08± 4.03
AK (mg·kg ⁻¹)	60.98± 17.91a	61.97± 13.47a	60.52± 13.80a
CEC (cmol·kg ⁻¹)	21.46± 2.21a	21.90± 3.29a	21.10± 1.51a
ECa (cmol·kg ⁻¹)	20.51± 3.99a	19.24± 4.01a	19.09± 4.91a
EMg (cmol·kg ⁻¹)	5.45± 1.68a	5.38± 0.86a	5.85± 1.06a

注: SWC. 土壤含水量; SBD. 土壤容重; pH. 土壤酸碱度; SOC. 土壤有机碳; TN. 全氮; TP. 全磷; TK. 全钾; NO₃⁻-N. 硝态氮; NH₄⁺-N. 铵态氮; AP. 速效磷; AK. 速效钾; CEC. 阳离子交换量; ECa. 交换性钙; EMg. 交换性镁; PAFP. 顶果木纯林; MADP. 顶果木×降香黄檀混交林; PDOP. 降香黄檀纯林。不同小写字母表示不同林分间差异显著($P<0.05$)。下同。

Note: SWC. Soil water content; SBD. Soil bulk density; pH. Soil pH; SOC. Soil organic carbon; TN. Total nitrogen; TP. Total phosphorus; TK. Total potassium; NO₃⁻-N. Nitrate nitrogen; NH₄⁺-N. Ammonium nitrogen; AP. Available phosphorus; AK. Available potassium; CEC. Cation exchange capacity; ECa. Exchangeable calcium; EMg. Exchangeable magnesium; PAFP. Pure *Acrocarpus fraxinifolius* plantation; MADP. Mixed *Acrocarpus fraxinifolius* and *Dalbergia odorifera* plantation; PDOP. Pure *Dalbergia odorifera* plantation. Different lowercase letters indicate significant differences among different plantations ($P<0.05$). The same below.

1.3 土壤理化性质的测定

参照《土壤农化分析》中的方法测定土壤理化性质(鲍士旦,2000)。采用环刀法测定土壤容重

(soil bulk density, SBD);采用重量法测定土壤含水量(soil water content, SWC);采用水土比(2.5:1)电位法测定土壤 pH 值;采用重铬酸钾容量法-外加热法测定土壤有机碳(soil organic carbon, SOC);采用凯氏定氮法测定土壤全氮(total nitrogen, TN);采用氯化钾溶液浸提法测定有效氮[铵态氮(ammonium nitrogen, NH₄⁺-N)和硝态氮(nitrate nitrogen, NO₃⁻-N)];采用酸溶-钼锑抗比色法测定土壤全磷(total phosphorus, TP);采用双酸(HCl-H₂SO₄)浸提-钼锑抗比色法测定速效磷(available phosphorus, AP);采用火焰光度法测定土壤全钾(total potassium, TK);采用乙酸铵浸提法测定土壤速效钾(available potassium, AK);采用乙酸铵交换-原子吸收分光光度法测定土壤交换性钙(exchangeable calcium, ECa)、交换性镁(exchangeable magnesium, EMg);采用乙酸钠-火焰光度法测定土壤阳离子交换量(cation exchange capacity, CEC)。

1.4 土壤微生物生物量碳、氮的测定

采用氯仿熏蒸提取法测定土壤微生物生物量碳(microbial biomass carbon, MBC)、土壤微生物生物量氮(microbial biomass nitrogen, MBN)(Brookes et al., 1982; Vance et al., 1987)。浸提的土壤上清液通过总有机碳(total organic carbon, TOC)分析仪测定微生物生物量碳、氮。MBC 和 MBN 的计算公式如下:

$$MBC = E_C / 0.38; MBN = E_N / 0.45。$$

式中: E_C 和 E_N 分别表示熏蒸与未熏蒸土壤的测定差值, 0.38 和 0.45 表示转换系数。

1.5 土壤微生物群落组成的测定

采用磷脂脂肪酸法测定土壤微生物群落的组成(Frostegård et al., 1991)。采用 MIDI (Microbial Identification System) 系统对土壤微生物类群进行提取和鉴定。用 nmol·g⁻¹干土作为单个 PLFA 含量的计量单位,以摩尔百分比(mol%)作为单个 PLFA 相对丰度的计量单位。本研究中选取 percent>1% 的特征微生物进行分析。以 i14:0、a15:0、i15:0、i16:0、a17:0、i17:0 指示革兰氏阳性菌(gram-positive bacteria, GP),以 16:1ω7c、cy17:0、18:1ω5c、18:1ω7c、cy19:0 指示革兰氏阴性菌(gram-negative bacteria, GN),以 10Me16:0、10Me18:0 指示放线菌(actinomycetes, ACT),以 18:1ω9c、18:2ω6c 指示真菌(fungi, F),以 16:1ω5c

表2 不同林分乔木层群落概况

Table 2 Characteristics of tree layers in different plantations

林分 Stand	树种 Tree species	密度 Density (tree · hm ⁻²)	覆盖度 Coverage (%)	胸径 DBH (cm)	树高 Height (m)	胸高断面积 Basal area (m ² · hm ⁻²)
PAFP	顶果木 <i>Acrocarpus fraxinifolius</i>	1 360±483.35a	55.42±4.52a	7.90±0.57a	9.36±2.05a	6.85±1.74a
PDOP	降香黄檀 <i>Dalbergia odorifera</i>	1 510±166.40a	61.58±6.35a	7.66±0.43a	7.74±1.87b	7.63±0.58a
MADP	顶果木和降香黄檀 <i>Acrocarpus fraxinifolius</i> & <i>Dalbergia odorifera</i>	1 710±171.94a	60.12±5.35a	7.60±0.80a	9.12±1.00a	8.18±1.90a
	顶果木 <i>Acrocarpus fraxinifolius</i>	1 100±251.87	—	7.50±1.90	9.81±1.83	5.15±0.94
	降香黄檀 <i>Dalbergia odorifera</i>	610±255.32	—	7.75±1.99	8.41±1.56	3.03±1.34

注：—表示混交林中单个树种的覆盖度未统计。

Note: — indicates the coverage of individual tree species in mixed plantations is not measured.

指示丛枝菌根真菌 (AMF), 以 16:0、18:0、i17:1ω9c、10Me 17:1ω7c 指示其他菌群 (other) (Yan et al., 2020; Bai et al., 2020)。

1.6 数据统计分析

应用 SPSS 19.0 软件进行数据统计分析。采用单因素方差分析 (one-way ANOVAs) 检验不同林分土壤理化因子和土壤微生物指标的差异显著性, 采用 LSD 法进行多重比较, 显著性水平设置为 $P < 0.05$ 。在 R 3.5.1 的 vegan 软件包中, 以土壤理化因子、微生物生物量为解释变量, 采用冗余分析 (redundancy analysis, RDA) 及方差分解分析 (variance partitioning analysis) 确定影响土壤微生物群落变异的主要因子及其解释率。

2 结果与分析

2.1 不同人工林的土壤性质

研究发现, 虽然三种人工林对土壤含水量 (SWC)、土壤容重 (SBD)、有机碳 (SOC)、全氮 (TN)、全磷 (TP)、全钾 (TK)、有效氮 (AN)、速效磷 (AP)、速效钾 (AK) 含量及碳磷比 (C:P)、氮磷比 (N:P) 的影响没有显著差异, 但其土壤 pH、碳氮比 (C:N)、阳离子交换量 (CEC)、交换性钙 (ECa)、交换性镁 (EMg)、硝态氮 (NO_3^- -N) 和铵态氮 (NH_4^+ -N) 的含量存在显著差异 (表 3)。MADP 的土壤 pH 显著低于 PAFP 和 PDOP ($P < 0.05$),

PAFP 与 PDOP 差异不显著 ($P > 0.05$)。MADP 的土壤 NH_4^+ -N 则显著高于 PAFP 和 PDOP ($P < 0.05$), PAFP 与 PDOP 差异不显著 ($P > 0.05$); 土壤 NO_3^- -N 表现为 PDOP > PAFP > MADP, 三种林分间差异显著 ($P < 0.05$)。PDOP 的土壤 C:N 显著高于 PAFP ($P < 0.05$), 与 MADP 差异不显著 ($P > 0.05$)。PDOP 的土壤 CEC 和 ECa 显著低于 PAFP 和 MADP ($P < 0.05$), PAFP 与 MADP 差异不显著 ($P > 0.05$); PAFP 的土壤 EMg 显著高于 MADP 和 PDOP, PDOP 显著高于 MADP ($P < 0.05$) (表 3)。此外, 在差异不显著的因子中, 不同人工林也存在变化。PDOP 的土壤 SBD、TK、AN、AP、AK 含量及 C:P 比高于 PAFP 和 MADP, PAFP 的土壤 SWC、TN、TP 和 N:P 比高于 MADP 和 PDOP, 而 MADP 的土壤因子大多处于中低水平 (表 3)。

2.2 不同人工林土壤微生物生物量

土壤微生物生物量测定表明, 三种人工林土壤微生物生物量碳 (MBC) 含量介于 368.46 ~ 719.61 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 之间, 微生物生物量氮 (MBN) 含量介于 43.68 ~ 106.39 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 之间, 微生物生物量碳氮比 (MBC:MBN) 介于 6.80 ~ 8.71 之间 (图 2)。PDOP 的土壤 MBC 和 MBN 含量显著高于 PAFP 和 MADP, PAFP 显著高于 MADP ($P < 0.05$)。相反, PAFP 和 MADP 的土壤 MBC:MBN 比值显著高于 PDOP ($P < 0.05$), PAFP 和 MADP 之间差异不显著 ($P > 0.05$) (图 2)。

A 降香黄檀纯林

Pure *Dalbergia odorifera* plantation

B 顶果木纯林

Pure *Acrocarpus fraxinifolius* plantation

C 顶果木×降香黄檀混交林

Mixed *Acrocarpus fraxinifolius* and *Dalbergia odorifera* plantation

图 1 不同植被修复样地的外貌特征

Fig. 1 Photographs of different vegetation restoration experiment plots

2.3 不同人工林土壤微生物群落磷脂脂肪酸含量

磷脂脂肪酸 (PLFA) 含量分析结果表明 (图 3), 三种人工林的真菌 (F) PLFA、丛枝菌根真菌 (AMF) PLFA 和总磷脂脂肪酸 (tPLFA) 含量无显著差异 ($P>0.05$), 但不同人工林的细菌 (B)、革兰氏阳性菌 (GP)、革兰氏阴性菌 (GN)、放线菌 (ACT)、真菌细菌比 (F : B) 的含量存在显著差异 (图 3)。土壤 B、ACT、AMF 和 tPLFA 含量的变化

表 3 不同林分的土壤性质

Table 3 Soil properties of different plantations

变量 Variable	PAFP	MADP	PDOP
SWC (%)	36.32± 2.12a	35.91± 3.70a	35.15± 3.29a
SBD (g · cm ⁻³)	1.25± 0.03a	1.28± 0.09a	1.28± 0.06a
pH	7.42± 0.12a	6.53± 0.31b	7.28± 0.36a
SOC (g · kg ⁻¹)	29.32± 2.12a	28.77± 4.61a	25.36± 3.88a
TN (g · kg ⁻¹)	2.95± 0.25a	2.76± 0.33a	2.69± 0.37a
TP (g · kg ⁻¹)	1.17± 0.23a	0.98± 0.50a	1.00± 0.35a
TK (g · kg ⁻¹)	10.45± 2.78a	10.35± 1.46a	10.55± 1.51a
AN (mg · kg ⁻¹)	30.03± 6.75a	32.36± 10.91a	39.35± 6.53a
AP (mg · kg ⁻¹)	14.16± 3.94a	13.50± 3.42a	15.78± 4.21a
AK (mg · kg ⁻¹)	68.14± 13.85a	77.69± 13.30a	83.50± 13.64a
C : N	9.16± 0.52b	9.95± 0.37ab	10.67± 0.30a
C : P	30.22± 11.88a	25.96± 6.62a	32.10± 12.25a
N : P	3.33± 1.35a	2.62± 0.72a	2.99± 1.10a
NO ₃ ⁻ -N (mg · kg ⁻¹)	4.87± 1.01b	2.53± 0.90c	13.42± 3.84a
NH ₄ ⁺ -N (mg · kg ⁻¹)	25.16± 5.83b	29.83± 10.46a	25.93± 4.09b
CEC (cmol · kg ⁻¹)	23.40± 2.45a	26.34± 2.20a	20.01± 3.44b
ECa (cmol · kg ⁻¹)	23.50± 2.91a	26.46± 5.31a	19.94± 2.41b
EMg (cmol · kg ⁻¹)	10.14± 0.81a	1.99± 0.44c	5.94± 3.60b

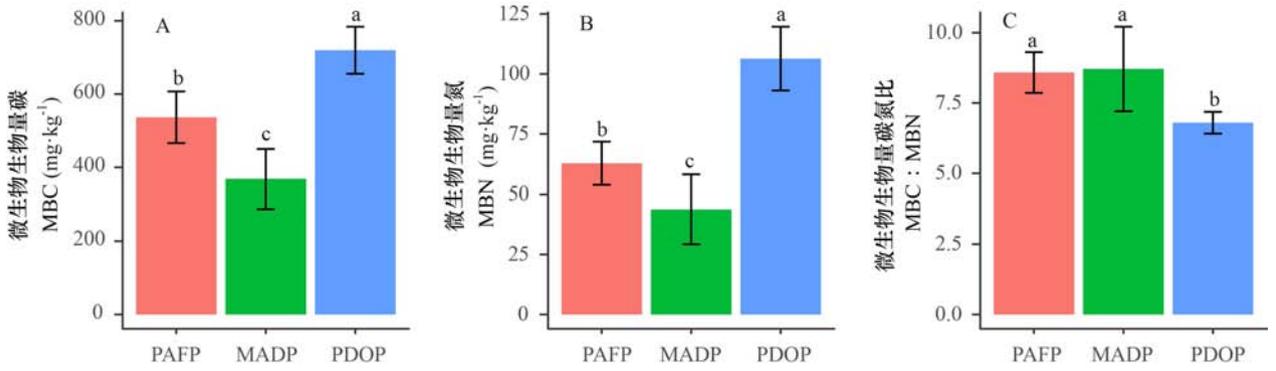
注: AN. 有效氮; C : N. 土壤有机碳与全氮含量之比; C : P. 土壤有机碳与全磷含量之比; N : P. 土壤全氮与全磷含量之比。

Note: AN. Available nitrogen; C : N. Ratio of soil organic carbon to total nitrogen; C : P. Ratio of soil organic carbon to total phosphorus; N : P. Ratio of soil total nitrogen to total phosphorus.

规律一致, 都表现为 PDOP 高于 PAFP 和 MADP, PAFP 高于 MADP。PDOP 土壤 B、GP、GN、ACT 的 PLFA 含量显著高于 MADP ($P<0.05$), 而 F : B 比值显著低于 PAFP 和 MADP, 其余差异不显著 (图 3)。

2.4 不同人工林土壤微生物群落结构

PLFA 相对丰度分析结果表明 (图 4), 三种人

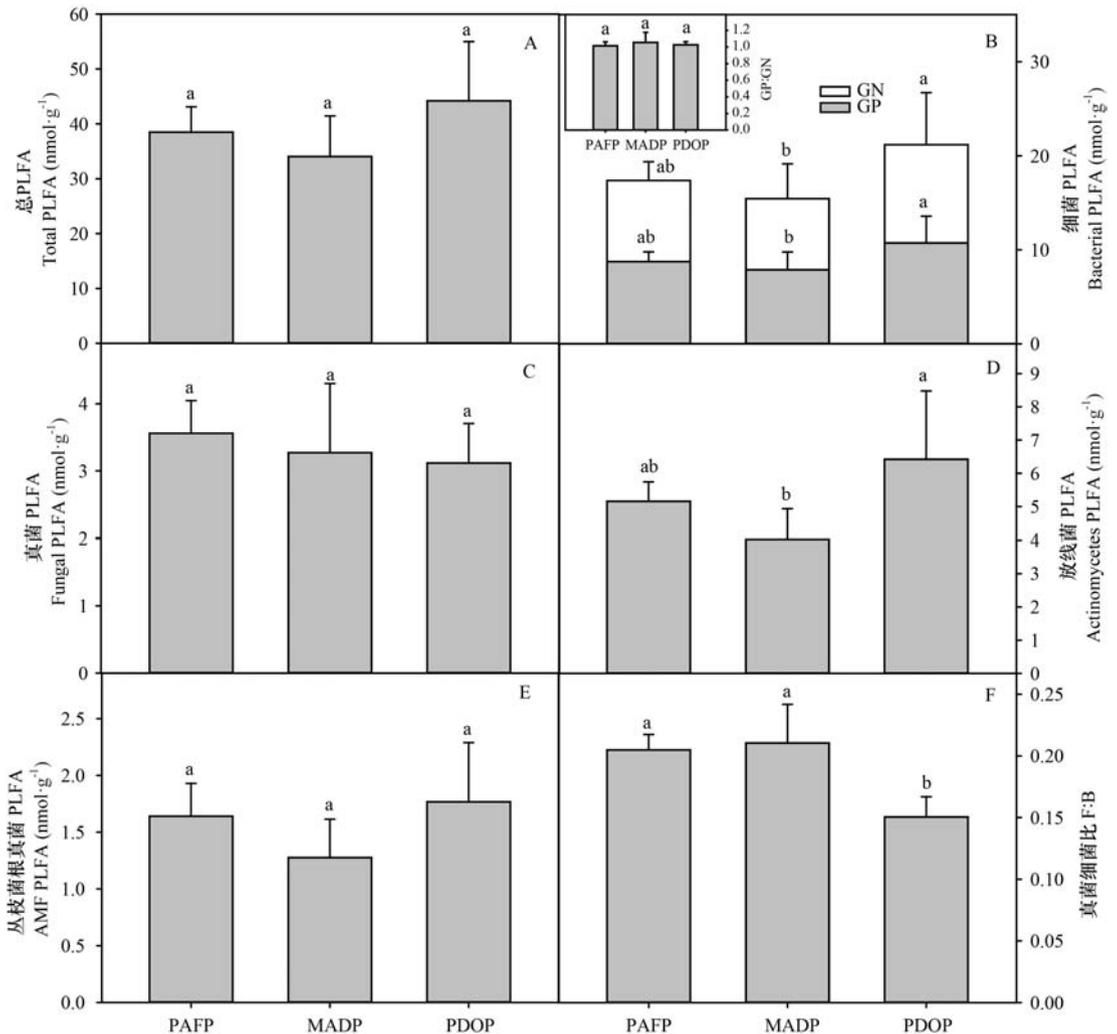


不同小写字母表示不同林分间差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

Different lowercase letters indicate significant differences among different plantations ($P < 0.05$). The same below.

图 2 不同林分的土壤微生物生物量碳和氮

Fig. 2 Soil microbial biomass carbon and nitrogen of different plantations



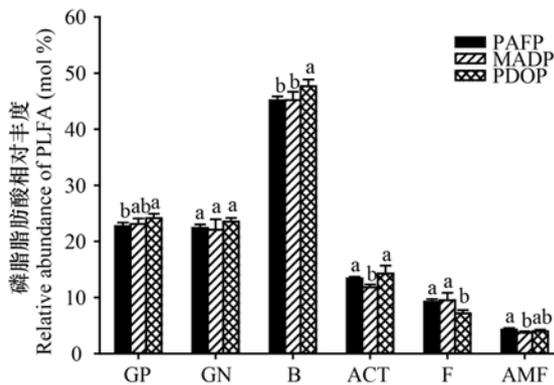
GP. 革兰氏阳性菌; GN. 革兰氏阴性菌; AMF. 丛枝菌根真菌; F. 真菌; B. 细菌。下同。

GP. Gram-positive bacteria; GN. Gram-negative bacteria; AMF. Arbuscular mycorrhizal fungi; F. Fungi; B. Bacteria. The same below.

图 3 不同林分土壤微生物 PLFA 含量

Fig. 3 Soil microbial PLFA contents of different plantations

工林土壤中,均以细菌(GP、GN)占主导地位,其次是 ACT 和真菌群落,AMF 群落极小。不同人工林土壤微生物群落结构存在差异。PDOP 土壤细菌的相对丰度显著高于 PAFP 和 MADP,GP 显著高于 PAFP ($P < 0.05$),与 MADP 差异不显著,PAFP 与 MADP 差异也不显著 ($P > 0.05$);PDOP 的 GN 高于 PAFP 和 MADP,但差异不显著 ($P > 0.05$)。MADP 土壤 ACT 的相对丰度显著低于 PAFP 和 PDOP ($P < 0.05$),后两者差异不显著 ($P > 0.05$)。PDOP 土壤真菌的相对丰度显著低于 PAFP 和 MADP ($P < 0.05$),PAFP 与 MADP 差异不显著 ($P > 0.05$)。AMF 却表现为 MADP 显著低于 PAFP ($P < 0.05$),而与 PDOP 差异不显著 ($P > 0.05$) (图 4)。



ACT. 放线菌。下同。

ACT. Actinomycetes. The same below.

图 4 不同林分土壤微生物功能群的 PLFA 相对丰度

Fig. 4 Relative abundance of soil microbial functional groups PLFA in different plantations

2.5 不同人工林土壤理化性质与微生物群落结构的关系

相关分析表明,土壤微生物群落中,B、F、ACT、AMF、GP 和 GN、tPLFA 含量与土壤 pH(F 除外)、TN(ACT 除外)、MBC 和 MBN(F 除外)含量呈显著或极显著正相关,与 CEC(F 除外)呈显著或极显著负相关 ($P < 0.05$ 或 $P < 0.01$) (表 4)。此外,F 与 SWC、SOC 呈显著或极显著正相关 ($P < 0.05$ 或 $P < 0.01$),ACT、AMF 的 PLFA 含量与 EMg 含量呈显著正相关 ($P < 0.05$),F : B 与 C : N、CEC、ECa 和 MBC : MBN 呈显著或极显著正相关,而与 MBC 和 MBN 为显著或极显著负相关 ($P < 0.05$ 或 $P < 0.01$)。GP : GN 则表现为与土壤 C : P 呈显著正相关 ($P < 0.05$) (表 4)。其余组分与变量

间相关不显著 ($P > 0.05$)。

以土壤微生物功能群成为响应变量,土壤因子为解释变量进行 RDA 分析,结果表明,第一、二主成分轴分别能解释土壤微生物群落组成变异的 56.83%、13.79% (图 5:A)。经蒙特卡洛检验,pH、TN、C : N、C : P、CEC、SWC、MBC : MBN 7 个影响土壤微生物群落组成的因子被选入最优模型,pH、CEC、C : N 是影响土壤微生物群落组成的最主要影响因素 (表 5)。pH 显著影响 ACT、AMF、GP,CEC 与 C : N 则显著影响 F 及 tPLFA。方差分解分析表明,土壤微生物群落组成变异的主要影响因素来自土壤化学性质的独立效应 (解释率为 40%)、土壤化学性质和微生物特性的叠加效应 (解释率为 25%);土壤物理性质的独立效应可以解释土壤微生物群落组成变异的 14%,而土壤物理性质和土壤微生物特性能够共同解释土壤微生物群落组成变异的 2% (图 5:B)。

3 讨论与结论

3.1 植被修复树种和类型对土壤微生物生物量碳、氮含量的影响

树种组成和林分类型的改变可能显著影响土壤中有机的输入量和质量,进而影响土壤微生物生物量 (Santos et al., 2018)。大量的研究表明,喀斯特地区自然与人工植被修复对土壤微生物生物量的影响研究结果并不一致 (刘玉杰等,2011; 叶莹莹等,2015)。在桂西北喀斯特峰丛洼地,对草丛、灌木林、次生林和原生林的自然修复序列研究表明,土壤 MBC 和 MBN 均表现为灌木林 > 原生林 > 次生林 > 草丛 (叶莹莹等,2015),而在邻近的贵州茂兰喀斯特地区,却表现为原生林 > 灌木林 > 次生林 > 草丛 (刘玉杰等,2011)。卢成阳等 (2013) 在桂西北喀斯特峰丛洼地原生林、次生林、人工林、农作区的研究表明,土壤 MBC 和 MBN 的大小序列均表现为原生林 > 次生林 > 人工林 > 农作区。卢晓强等 (2015) 的研究结果与之相似,为原生林 > 次生林 > 竹林 > 马尾松人工林 > 草地。这表明植被自然修复过程中,人为干扰少,原生林和次生林每年归还土壤的凋落物量大,给土壤微生物提供了丰富的碳源,因而能显著提高微生物的活性 (刘玉杰等,2011);而人工植被修复过程中,人工林树种组成较为单一,凋落物数量和质量不如

表 4 土壤微生物 PLFA 含量与微生物生物量和环境因子的相关分析

Table 4 Correlation analysis of soil microbial PLFA contents with microbial biomass and environmental factors

变量 Variable	tPLFA	B	F	ACT	AMF	GN	GP	F : B	GP : GN
SWC	0.394	0.381	0.545 *	0.321	0.417	0.379	0.378	0.139	0.061
SBD	-0.319	-0.305	-0.389	-0.309	-0.302	-0.274	-0.331	-0.068	-0.267
pH	0.650 **	0.625 *	0.457	0.739 **	0.690 **	0.602 *	0.638 *	-0.229	0.088
SOC	0.3281	0.2844	0.705 **	0.173	0.332	0.273	0.292	0.348	0.048
TN	0.568 *	0.542 *	0.664 **	0.473	0.574 *	0.534 *	0.542 *	-0.004	-0.031
TP	0.159	0.144	0.053	0.137	0.291	0.206	0.080	-0.147	-0.486
C : N	-0.256	-0.297	0.284	-0.393	-0.249	-0.305	-0.285	0.647 **	0.138
C : P	0.055	0.060	0.219	0.038	-0.109	-0.017	0.134	0.190	0.559 *
N : P	0.099	0.115	0.113	0.121	-0.065	0.043	0.184	0.012	0.497
AN	0.363	0.388	0.094	0.461	0.265	0.343	0.426	-0.242	0.408
AP	0.216	0.225	-0.019	0.281	0.285	0.243	0.204	-0.186	0.002
CEC	-0.552 *	-0.574 *	0.024	-0.652 **	-0.541 *	-0.587 *	-0.552 *	0.709 **	0.259
ECa	-0.318	-0.353	0.240	-0.417	-0.322	-0.391	-0.310	0.703 **	0.464
EMg	0.483	0.450	0.362	0.563 *	0.599 *	0.465	0.428	-0.143	-0.194
MBC	0.546 *	0.574 *	0.086	0.645 **	0.531 *	0.566 *	0.573 *	-0.576 *	-0.031
MBN	0.523 *	0.567 *	-0.008	0.622 *	0.473	0.563 *	0.563 *	-0.667 **	-0.087
MBC : MBN	-0.322	-0.371	0.134	-0.390	-0.264	-0.390	-0.348	0.590 *	0.291

注: GP. 革兰氏阳性菌; GN. 革兰氏阴性菌; AMF. 丛枝菌根真菌; F. 真菌; B. 细菌; ACT. 放线菌。* 表示显著相关 ($P < 0.05$); ** 表示极显著相关 ($P < 0.01$)。下同。

Note: GP. Gram-positive bacteria; GN. Gram-negative bacteria; AMF. Arbuscular mycorrhizal fungi; F. Fungi; B. Bacteria; ACT. Actinomycetes. * indicates significant correlation ($P < 0.05$); ** indicates extremely significant correlation ($P < 0.01$). The same below.

表 5 林分土壤因子与排序轴的相关性

Table 5 Correlation of soil variables and ordinate axes in different plantations

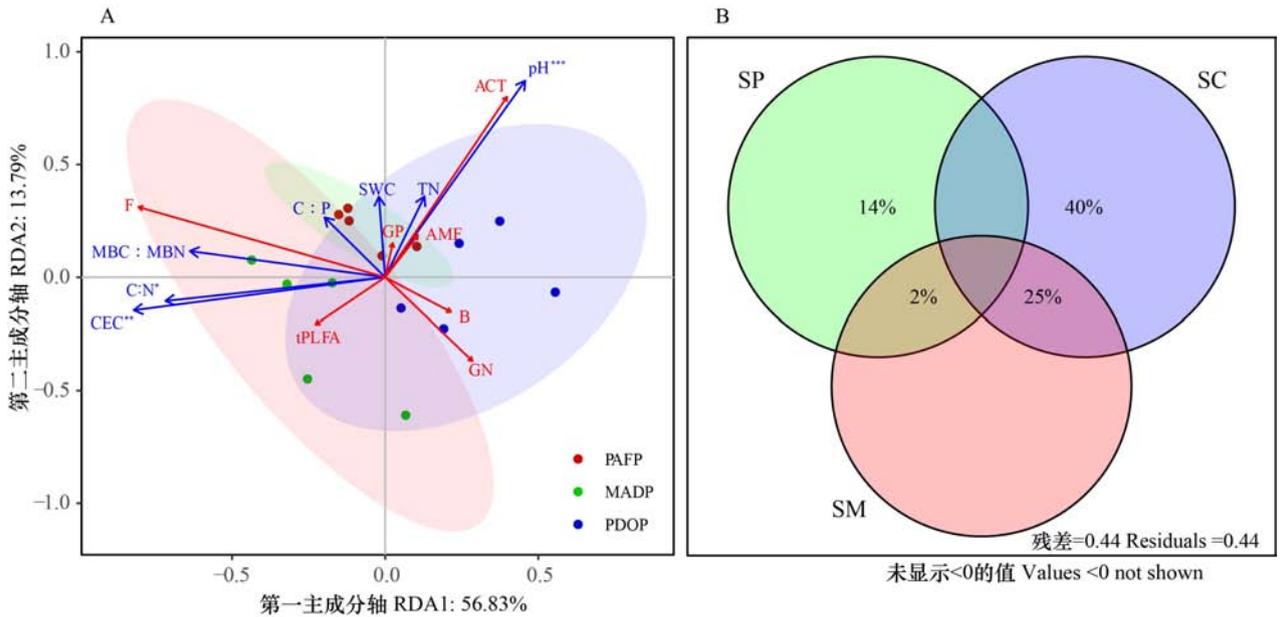
变量 Variable	第一 主成分轴 RDA1	第二 主成分轴 RDA2	相关系数 r^2	显著性 P
pH	0.490	0.872	0.835	0.001
TN	0.372	0.928	0.124	0.430
C : N	-0.983	-0.184	0.447	0.028
C : P	-0.592	0.806	0.088	0.563
CEC	-0.977	-0.212	0.593	0.010
SWC	-0.014	1.000	0.106	0.519
MBC : MBN	-0.991	0.136	0.348	0.074

原生林和次生林,施肥、翻耕等人为干扰也对土壤理化性质造成影响,进而影响土壤微生物活性(卢晓强等,2015)。在本研究中,PDOP 的土壤 MBC 和 MBN 显著高于 PAFP。这一结果说明,不同树种对喀斯特地区土壤微生物生物量的影响是不同的,与

顶果木相比,降香黄檀有利于提高土壤微生物生物量。本研究还发现,MADP 土壤微生物生物量显著低于 PAFP 和 PDOP,这与酸性土地地区马尾松×红锥混交林土壤 MBC 和 MBN 含量均显著高于马尾松纯林和红锥纯林的研究结果不一致(Wu et al., 2019)。究其原因,顶果木与降香黄檀混交,两者都属于豆科落叶阔叶树种,凋落物的互补性弱,同质性强,两者混交可能影响功能微生物的多样性,从而使混交的正效应难以体现,因而混交林土壤 MBC 和 MBN 含量不如纯林;而马尾松针叶树种与红锥阔叶树种混交,凋落物的互补性强,有效改善凋落物的数量和质量,因而有利于提高混交林土壤 MBC 和 MBN 含量(Wu et al., 2019)。本研究结果从土壤微生物生物量视角为喀斯特峰丛洼地石漠化植被修复中的树种和林分类型的选择提供了理论依据。

3.2 植被修复树种和类型对土壤微生物群落的影响

土壤微生物群落主要由细菌(革兰氏阳性菌、



* 表示 $P < 0.05$; ** 表示 $P < 0.01$; *** 表示 $P < 0.001$; SP. 土壤物理性质; SC. 土壤化学性质; SM. 土壤微生物特性。

* indicates $P < 0.05$; ** indicates $P < 0.01$; *** indicates $P < 0.001$; SP. Soil physical properties; SC. Soil chemistry properties; SM. Soil microbial properties.

图 5 土壤微生物群落与土壤理化因子的冗余分析及方差分解分析

Fig. 5 Redundancy analysis and variance partitioning analysis of soil microbial community and soil physicochemical factors

革兰氏阴性菌)、真菌(腐生真菌、丛枝菌根真菌)、放线菌等组成。土壤微生物群落通过参与土壤有机质分解、矿化等过程影响土壤养分循环、调节和指示土壤功能(Huang et al., 2014; Santos et al., 2018)。植被修复树种和类型是影响土壤微生物群落的重要因素。魏安琪等(2019)研究表明,山西吉县刺槐和油松人工林的细菌、放线菌、革兰氏阳性菌、丛枝菌根真菌和总 PLFA 含量显著高于荒草地。有研究表明,在喀斯特区域,与玉米-大豆轮作的农地相比,采用香椿人工林、桂牧 1 号杂交象草、任豆套种桂牧 1 号杂交象草三种植被恢复方式均能显著提高革兰氏阳性菌、革兰氏阴性菌、放线菌、真菌、丛枝菌根真菌及总 PLFA 的含量(Li et al., 2018)。在本研究中,PDOP 土壤细菌、放线菌、丛枝菌根真菌及总 PLFA 含量均高于 PAFP 和 MADP,而且 PDOP 的土壤细菌和放线菌显著高于 MADP,这说明三种人工林对土壤微生物群落的影响并不一致,这与三种林分树种组成、凋落物数量和质量不同有关。

土壤 F : B 比值通常用来评价土壤微生物群落中真菌与细菌生物量的变化及土壤生态系统的稳定性(Boyle-Yarwood et al., 2008)。土壤 F : B 比值较大时,较高的真菌 C : N(真菌和细菌的 C :

N 分别为 10 和 4)使得真菌被食真菌动物分解后,土壤中氮底物水平较低,矿化速率较小。同时,较大的 F : B 比值使得真菌生物量以及真菌菌丝体增多,与土壤有效养分的接触面积增大,土壤养分元素的流失减少,因而土壤生态系统越来越稳定(de Vries et al., 2006; Bardgett et al., 1999; Bardgett & McAlister, 1999)。罗达等(2014)在酸性土地地区的研究认为,与纯林相比,格木与马尾松混交林的土壤 F : B 比值增大,认为混交更有利于提高土壤生态系统的稳定性。在本研究中,MADP 土壤 F : B 比值显著高于 PDOP,而与 PAFP 无显著差异,再次表明酸性土地地区混交林的效应与喀斯特钙质土地地区明显不同,这可能与本研究中两个树种的生长速度、凋落物数量和质量的不同有关(卢晓强等,2015;薛世玉等,2021)。从本研究三种人工林的土壤微生物生物量及微生物群落结构来看,在喀斯特地区 MADP 并未显示出酸性土地地区混交林提高土壤微生物生物量、改善土壤微生物群落结构的优势,但混交林的 F : B 比值最高,更有利于提高土壤生态系统的稳定性。

3.3 土壤微生物群落的主要影响因子

前人研究发现,不同植被类型、不同树种及其

组合可能对基质的数量和质量、根际化学和其他土壤性质产生不同的影响(Russell et al., 2007; Frouz et al., 2013),从而诱导不同的土壤微生物群落(Prescott & Grayston, 2013)。本研究的冗余分析表明,pH、CEC、C:N是影响土壤微生物群落组成的最主要因子。土壤 pH 值是影响微生物生长和活性的一个重要因素,对土壤微生物生物量和微生物群落结构有显著影响(Hackl et al., 2004; Clark et al., 2009;张地等,2012)。本研究中,在喀斯特峰丛洼地钙质土地地区,细菌、放线菌、总 PLFA 均随土壤 pH 值增加而增加,这与 Cao 等(2009)在南亚热带桉树人工林中的研究结果相一致,而与罗达等(2014)在酸性土地地区对马尾松、格木纯林与混交林的研究不一致,这说明土壤微生物群落与 pH 之间的相关关系可能因土壤类型、林分类型的不同而有所差异。土壤微生物群落与土壤氮含量呈极显著相关,说明土壤氮是影响微生物生长和发育的重要因素(张莉等,2012)。本研究中,PDOP 适中的 pH,较高的 AN、AP、AK 含量,维持了较高的微生物生物量;除了真菌 PLFA 含量外,CEC 与其他土壤微生物结构组分呈显著或极显著负相关关系,PDOP 较低的 CEC 含量也有利于增强微生物生物量。本研究还发现,固氮树种人工林显著提高了土壤 AP 含量,而土壤 AP 与土壤真菌 PLFA 呈显著负相关关系,是土壤微生物群落组成差异的主要驱动因子。在钙质岩溶土壤中,钙对磷的强烈吸附和沉淀会导致磷的限制(Hinsinger, 2001),因此磷的有效性是影响植被恢复的主要限制因素之一(Zhang et al., 2015)。将豆科植物引入喀斯特生态系统,能够通过生物固氮作用提高氮素有效性,而生物固氮与磷获取是相关的(Tian et al., 2020)。固氮豆科植物对阳离子的吸收多于阴离子,并从根部释放质子引起根际酸化,增加磷矿物的溶解(Tang, 1998; Hinsinger, 2001),提高钙质土壤磷的有效性(Aguilar & van Diest, 1981; Richardson et al., 2009),从而加速土壤微生物群落和退化土地的恢复(Wang et al., 2019)。

参考文献:

AGUILAR SA, VAN DIEST A, 1981. Rock-phosphate mobilization induced by the alkaline uptake pattern of

- legumes utilizing symbiotically fixed nitrogen [J]. *Plant Soil*, 61(1): 27-41.
- ASMELASH F, BEKELE T, BIRHANE E, 2016. The potential role of arbuscular mycorrhizal fungi in the restoration of degraded lands [J]. *Front Microbiol*, 7: 1095. DOI: 10.1010.3389/fmicb.2016.01095.
- BAI YH, ZHA X, CHEN SF, 2020. Effects of the vegetation restoration years on soil microbial community composition and biomass in degraded lands in Changting County, China [J]. *J For Res*, 31(4): 1295-1308.
- BAO SD, 2000. *Soil agrochemical analysis* [M]. 3rd ed. Beijing: China Agriculture Press: 22-176. [鲍士旦, 2000. 土壤农化分析 [M]. 3 版. 北京: 中国农业出版社: 22-173.]
- BARDGETT RD, MAWDSLEY JL, EDWARDS S, et al., 1999. Plant species and nitrogen effects on soil biological properties of temperate upland grasslands [J]. *Funct Ecol*, 13(5): 650-660.
- BARDGETT RD, MCALISTER E, 1999. The measurement of soil fungal: Bacterial biomass ratios as an indicator of ecosystem self-regulation in temperate meadow grasslands [J]. *Biol Fert Soils*, 9(3): 282-290.
- BARDGETT RD, VAN DER PUTTEN WH, 2014. Belowground biodiversity and ecosystem functioning [J]. *Nature*, 515(7528): 505-511.
- BOYLE-YARWOOD SA, BOTTOMLEY PJ, MYROLD DD, 2008. Community composition of ammonia-oxidizing bacteria and archaea in soils under stands of red alder and Douglas fir in Oregon [J]. *Environ Microbiol*, 10(11): 2956-2965.
- BROOKES PC, POWLSON DS, JENKINSON DS, 1982. Measurement of microbial biomass phosphorus in soil [J]. *Soil Biol Biochem*, 14(4): 319-329.
- CAO YS, FU SL, ZOU XM, et al., 2009. Soil microbial community composition under *Eucalyptus* plantations of different age in subtropical China [J]. *Eur J Soil Biol*, 46(2): 128-135.
- CLARK JS, CAMPBELL JH, GRIZZLE H, 2009. Soil microbial community response to drought and precipitation variability in the Chihuahuan desert [J]. *Microbial Ecol*, 57(2): 248-260.
- DE VRIES FT, HOFFLAND E, EEKEREN NV, 2006. Fungal/bacterial ratios in grasslands with contrasting nitrogen management [J]. *Soil Biol Biochem*, 38(8): 2092-2103.
- FAN ZZ, LU SY, LIU S, et al., 2019. Changes in plant rhizosphere microbial communities under different vegetation restoration patterns in karst and non-karst ecosystems [J]. *Sci Rep*, 9(1): 1-12.
- FROSTEGÅRD Å, TUNLID A, BÅÅTH E, 1991. Microbial biomass measured as total lipid phosphate in soils of different organic content [J]. *J Microbiol Meth*, 14(3): 151-163.
- FROUZ J, LIVEČKOVÁ M, ALBRECHTOVÁ J, et al., 2013. Is the effect of trees on soil properties mediated by soil

- fauna? A case study from post-mining sites [J]. *For Ecol Manag*, 309: 87–95.
- GUAN HL, FAN JW, 2020. Effects of vegetation restoration on soil quality in fragile karst ecosystems of southwest China [J]. *PeerJ*, 8: e9456. DOI: 10.7717/peerj.9456.
- HACKL E, PFEFFER M, DONAT C, et al., 2004. Composition of the microbial communities in the mineral soil under different types of natural forest [J]. *Soil Biol Biochem*, 37(4): 661–671.
- HE QT, LU PL, 2006. Rocky desertification and its preventive strategies in Karst region of China [J]. *J Beijing For Univ*, 28(1): 117–120. [贺庆棠, 陆佩玲, 2006. 中国岩溶山地石漠化问题与对策研究 [J]. *北京林业大学学报*, 28(1): 117–120.]
- HE XY, WANG KL, ZHANG W, et al., 2008. Positive correlation between soil bacterial metabolic and plant species diversity and bacterial and fungal diversity in a vegetation succession on karst [J]. *Plant Soil*, 307(1/2): 123–134.
- HINSINGER P, 2001. Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review [J]. *Plant Soil*, 237(2): 173–195.
- HU PL, XIAO J, ZHANG W, et al., 2020. Response of soil microbial communities to natural and managed vegetation restoration in a subtropical karst region [J]. *Catena*, 195. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2020.104849>.
- HUANG XM, LIU SR, WANG H, et al., 2014. Changes of soil microbial biomass carbon and community composition through mixing nitrogen-fixing species with *Eucalyptus urophylla* in subtropical China [J]. *Soil Biol Biochem*, 73: 42–48.
- JIANG ZC, LIAN YQ, QIN XQ, 2014. Rocky desertification in southwest China: impacts, causes, and restoration [J]. *Earth-SCI Rev*, 132: 1–12.
- LI DJ, WEN L, JIANG S, et al., 2018. Responses of soil nutrients and microbial communities to three restoration strategies in a karst area, Southwest China [J]. *J Environ Manag*, 207: 456–464.
- 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, HE XY, CHEN CY, et al., 2015. Influence of plant communities and soil properties during natural vegetation restoration on arbuscular mycorrhizal fungal communities in a karst region [J]. *Ecol Eng*, 82: 57–65.
- LIU YJ, WANG SJ, LIU XM, et al., 2011. Research on soil microbial biomass carbon and nitrogen at the different stages of vegetation success in the Maolan karst area [J]. *Earth Environ*, 39(2): 188–195. [刘玉杰, 王世杰, 刘秀明, 等, 2011. 茂兰喀斯特植被演替中土壤微生物量碳氮研究 [J]. *地球与环境*, 39(2): 188–195.]
- LU CY, PENG WX, SONG TQ, et al., 2013. Coupling relationships between soil microbe and soil nutrient under different ecosystems in depression between karst hills [J]. *Chin J Ecol*, 32(3): 522–528. [卢成阳, 彭晚霞, 宋同清, 等, 2013. 喀斯特峰丛洼地不同生态系统土壤微生物与养分的耦合关系 [J]. *生态学杂志*, 32(3): 522–528.]
- LU XQ, YANG WX, XI MY, et al., 2015. Effects of different vegetation recovery types on soil chemical and microbial biomass properties in Maolan karst region [J]. *J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed)*, 39(5): 73–80. [卢晓强, 杨万霞, 奚月明, 等, 2015. 喀斯特地区不同植被恢复类型对土壤化学及微生物生物量的影响 [J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 39(5): 73–80.]
- LUO D, SHI ZM, TANG JC, et al., 2014. Soil microbial community structure of monoculture and mixed plantation stands of native tree species in south subtropical China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 25(9): 2543–2550. [罗达, 史作民, 唐敬超, 等, 2014. 南亚热带乡土树种人工纯林及混交林土壤微生物群落结构 [J]. *应用生态学报*, 25(9): 2543–2550.]
- MA YL, 2015. Dynamics analysis of rocky desertification of karst area in Nanning [D]. Nanning: Guangxi University: 1–50. [马一琳, 2015. 南宁市岩溶地区石漠化动态分析 [D]. 南宁: 广西大学: 1–50.]
- PEREIRA APA, DURRER A, GUMIERE T, et al., 2019. Mixed *Eucalyptus* plantations induce changes in microbial communities and increase biological functions in the soil and litter layers [J]. *For Ecol Manag*, 433: 332–342.
- PRESCOTT CE, GRAYSTON SJ, 2013. Tree species influence on microbial communities in litter and soil: current knowledge and research needs [J]. *For Ecol Manag*, 309: 19–27.
- QI XK, WANG KL, ZHANG CH, 2013. Effectiveness of ecological restoration projects in a karst region of southwest China assessed using vegetation succession mapping [J]. *Ecol Eng*, 54: 245–253.
- RICHARDSON AE, BAREA JM, MCNEILL AM, et al., 2009. Acquisition of phosphorus and nitrogen in the rhizosphere and plant growth promotion by microorganisms [J]. *Plant Soil*, 321(1–2): 305–339.
- RUSSELL AE, RAICH JW, VALVERDE-BARRANTES OJ, et al., 2007. Tree species effects on soil properties in experimental plantations in tropical moist forest [J]. *Soil Sci Soc Am J*, 71(4): 1389–1397.
- SANTOS FM, BALIEIRO FDC, FONTES MA, et al., 2018. Understanding the enhanced litter decomposition of mixed-species plantations of *Eucalyptus* and *Acacia mangium* [J]. *Plant Soil*, 423(1): 141–155.
- TANG C, 1998. Factors affecting soil acidification under legumes I. Effect of potassium supply [J]. *Plant Soil*, 199(2): 275–282.
- TIAN JH, LU X, CHEN QQ, et al., 2020. Phosphorus fertilization affects soybean rhizosphere phosphorus dynamics

- and the bacterial community in karst soils [J]. *Plant Soil*, <https://doi.org/10.1007/s11104-020-04662-6>.
- VANCE ED, BROOKES PC, JENKINSON DS, et al., 1987. An extraction method for measuring soil microbial biomass C [J]. *Soil Biol Biochem*, 19(6): 703-707.
- WANG KL, ZHANG CH, CHEN HS, et al., 2019. Karst landscapes of China: patterns, ecosystem processes and services [J]. *Landscape Ecol*, 34(12): 2743-2763.
- WEI AQ, WEI TX, LIU HY, et al., 2019. PLFA analysis of soil microorganism under *Robinia pseudoacacia* and *Pinus tabulaeformis* plantation in loess area [J]. *J Beijing For Univ*, 41(4): 88-98. [魏安琪, 魏天兴, 刘海燕, 等, 2019. 黄土区刺槐和油松人工林土壤微生物 PLFA 分析 [J]. 北京林业大学学报, 41(4): 88-98.]
- WEI Y, YU LF, ZHANG JC, et al., 2011. Relationship between vegetation restoration and soil microbial characteristics in degraded karst regions: A case study [J]. *Pedosphere*, 21(1): 132-138.
- WEN YG, LEI LQ, ZHU HG, et al., 2013. Community characteristics in a chronosequence of karst vegetation in Mashan County, Guangxi [J]. *Acta Ecol Sin*, 33(18): 5723-5730. [温远光, 雷丽群, 朱宏光, 等, 2013. 广西马山岩溶植被年龄序列的群落特征 [J]. 生态学报, 33(18): 5723-5730.]
- WEN YG, ZHANG J, YAN L, et al., 2015. Restoring ecosystem carbon sequestration through legume species afforestation: A case study for karst de-certification restoration [J]. *Guangxi Sci*, 22(6): 573-577. [温远光, 张健, 严理, 等, 2015. 豆科植物对石漠化土地生物碳固持能力的影响 [J]. 广西科学, 22(6): 573-577.]
- WU WX, ZHOU XG, WEN YG, et al., 2019. Coniferous-broadleaf mixture increases soil microbial biomass and functions accompanied by improved stand biomass and litter production in subtropical China [J]. *Forests*, 10: 879. DOI: 10.3390/f10100879.
- XUE SY, LI XF, GUO JY, et al., 2021. Litter fall and its nutrient content in *Santalum album-Dalbergia odorifera* mixed plantation under different management regimes [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 27(5): 1186-1193. [薛世玉, 李小飞, 郭俊誉, 等, 2021. 不同管理措施下檀香-降香黄檀混交林凋落物特征 [J]. 应用与环境生物学报, 27(5): 1186-1193.]
- YAN YJ, DAI QH, HU G, et al., 2020. Effects of vegetation type on the microbial characteristics of the fissure soil-plant systems in karst rocky desertification regions of SW China [J]. *Sci Total Environ*. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.136543>.
- YAO XY, LI YF, LIAO LN, et al., 2019. Enhancement of nutrient absorption and interspecific nitrogen transfer in a *Eucalyptus urophylla* × *Eucalyptus grandis* and *Dalbergia odorifera* mixed plantation [J]. *For Ecol Manag*, 449: 117465. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117465>.
- YE YY, LIU SJ, ZHANG W, et al., 2015. Dynamics of soil microbial biomass and soil enzyme activity along a vegetation restoration gradient in a karst peak-cluster depression area [J]. *Acta Ecol Sin*, 35(21): 6974-6982. [叶莹莹, 刘淑娟, 张伟, 等, 2015. 喀斯特峰丛洼地植被演替对土壤微生物生物量碳、氮及酶活性的影响 [J]. 生态学报, 35(21): 6974-6982.]
- YOU YM, HUANG XM, ZHU HG, et al., 2018. Positive interactions between *Pinus massoniana* and *Castanopsis hystrix* species in the uneven-aged mixed plantations can produce more ecosystem carbon in subtropical China [J]. *For Ecol Manag*, 410: 193-200.
- YU LF, ZHU SQ, YE JZ, et al., 2002. Dynamics of a degraded karst forest in the process of natural restoration [J]. *Sci Silv Sin*, 38(1): 1-7. [喻理飞, 朱守谦, 叶镜中, 等, 2002. 退化喀斯特森林自然恢复过程中群落动态研究 [J]. 林业科学, 38(1): 1-7.]
- YUAN DX, 2005. The development of modern karstology in my country [J]. *Bull Natl Nat Sci Found Chin*, (3): 139-141. [袁道先, 2005. 现代岩溶学在我国的发展 [J]. 中国科学基金, (3): 139-141.]
- ZHANG W, ZHAO J, PAN FJ, et al., 2015. Changes in nitrogen and phosphorus limitation during secondary succession in a karst region in southwest China [J]. *Plant Soil*, 391(1): 77-91.
- ZHANG D, ZHANG YX, QU LY, et al., 2012. Effects of altitude on soil microbial community in *Quercus liaotungensis* forest [J]. *Chin J Appl Ecol*, 23(8): 2041-2048. [张地, 张育新, 曲来叶, 等, 2012. 海拔对辽东栎林地土壤微生物群落的影响 [J]. 应用生态学报, 23(8): 2041-2048.]
- ZHANG L, DANG J, LIU W, et al., 2012. Effects of continuous enclosure and fertilization on soil microbial community structure in alpine meadow [J]. *Chin J Appl Ecol*, 23(11): 3072-3078. [张莉, 党军, 刘伟, 等, 2012. 高寒草甸连续围封与施肥对土壤微生物群落结构的影响 [J]. 应用生态学报, 23(11): 3072-3078.]

(责任编辑 周翠鸣)

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202108028

江海都, 谢伟玲, 柴胜丰, 等. 喀斯特地区珍贵树种黄枝油杉的种子萌发特性 [J]. 广西植物, 2022, 42(6): 951-960.
JIANG HD, XIE WL, CHAI SF, et al. Seed germination characteristics of *Keteleeria calcarea*, a precious tree species in karst area [J]. *Guihaia*, 2022, 42(6): 951-960.



喀斯特地区珍贵树种黄枝油杉的种子萌发特性

江海都^{1,2}, 谢伟玲², 柴胜丰^{1,2*}, 唐健民², 蒋运生², 秦惠珍², 韦 霄^{1,2}

(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 广西植物研究所, 广西 桂林 541006)
中国科学院

摘 要: 黄枝油杉为中亚热带喀斯特地区珍贵树种, 该物种分布范围狭窄, 野生种群幼苗数量少, 严重限制了其自然更新。为探求该物种濒危的原因, 同时为其保护和利用提供参考, 该文对黄枝油杉的种实性状进行了测定, 并研究了温度、光照、土壤含水量、基质、贮藏温度和时间、不同地理种源等因素对种子萌发的影响。结果表明: (1) 黄枝油杉球果平均结种率为 $7.45\% \pm 6.54\%$, 种子有较长种翅 [(2.27 ± 0.32) cm], 种子平均长度为 (1.55 ± 0.15) cm (不含种翅), 平均宽度为 (0.62 ± 0.05) cm, 平均厚度为 (0.46 ± 0.04) cm, 平均千粒重为 (214.81 ± 14.76) g, 风干种子平均含水量为 $15.28\% \pm 1.66\%$ 。(2) 黄枝油杉种子萌发的适宜温度为 $25\text{ }^\circ\text{C}$, 在 $20\text{ }^\circ\text{C}$ 和 $30\text{ }^\circ\text{C}$ 下萌发率显著降低 ($P < 0.05$); 种子萌发不需要光照, 但周期性光照条件下的萌发率显著高于持续光照和持续黑暗条件 ($P < 0.05$); 种子在土壤含水量为 $10\% \sim 30\%$ 条件下均能萌发, 且能耐一定程度的干旱; 适宜萌发基质为质地疏松、透气性好的泥炭土和珍珠岩; 种子不耐贮藏, 采集后应及时播种; 3 个不同地理种源中以桂林恭城县三江乡种群种子萌发率最高。黄枝油杉球果结种率较低, 种子萌发对温度要求严格, 且种子易失去活力, 这可能与其濒危有很大关系。

关键词: 黄枝油杉, 种子, 形态, 萌发, 贮藏

中图分类号: Q945.53 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2022)06-0951-10

Seed germination characteristics of *Keteleeria calcarea*, a precious tree species in karst area

JIANG Haidu^{1,2}, XIE Weiling², CHAI Shengfeng^{1,2*}, TANG Jianmin²,
JIANG Yunsheng², QIN Huizhen², WEI Xiao^{1,2}

(1. College of Tourism and Landscape Architecture, Guilin University of Technology, Guilin 541006, Guangxi, China; 2. Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences, Guilin 541006, Guangxi, China)

Abstract: *Keteleeria calcarea* is a precious tree species in the mid-subtropical karst area, this species has a narrow distribution range and very few seedlings in wild populations, which severely limits the natural renewal of the population. In order to explore the causes for the endangerment of this species and provide reference for its protection and utilization, the cones and seeds morphological characteristics of *K. calcarea* were measured, and the effects of

收稿日期: 2022-02-09

基金项目: 广西自然科学基金(2018GXNSFAA281015); 广西科技攻关项目(桂科能 1598025-49) [Supported by Natural Science Foundation of Guangxi (2018GXNSFAA281015); Guangxi Science Research and Technology Development Project (1598025-49)].

第一作者: 江海都(1995-), 硕士研究生, 主要从事植物保育生物学研究, (E-mail) 2889947842@qq.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。

temperatures, light conditions, soil water contents, substrates, storage temperatures and time, and different geographical provenances on seed germination were studied. The results were as follows: (1) The average seed setting rate of *K. calcarea* cone was $7.45\% \pm 6.54\%$, the seed wing length was (2.27 ± 0.32) cm, the average seed length was (1.55 ± 0.15) cm (excluding seed wing), the average width was (0.62 ± 0.05) cm, the average thickness was (0.46 ± 0.04) cm, and the average 1 000-seed weight was (214.81 ± 14.76) g, the average water content of dried seeds was $15.28\% \pm 1.66\%$. (2) The optimum temperature for seed germination was $25\text{ }^{\circ}\text{C}$, and the germination rate decreased significantly at $20\text{ }^{\circ}\text{C}$ and $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ ($P < 0.05$); Seed germination did not need light, but the germination rate under periodic light was significantly higher than that under continuous light and continuous darkness ($P < 0.05$); The seeds could germinate under the conditions of 10%–30% soil water contents, and could withstand a certain degree of drought; Peat soil and perlite with loose texture and good air permeability were suitable for germination; The seeds were not resistant to storage and should be sown in time after collection; The seed germination rate of Sanjiang population in Gongcheng County of Guilin was the highest among the three geographical provenances. The seed setting rate of *K. calcarea* cone was low, the seed germination was strict with temperature, and the seed was easy to lose vigor, which may be an important reason for its endangerment.

Key words: *Keteleeria calcarea*, seed, morphology, germination, storage

种子植物完成受精发育成为种子,并在适宜的条件下萌发为新的幼苗,种子是其生物学特性赖以生存的基础,在植物繁殖育种、生物多样性保护、种群扩散中具有重要的功能(郑光华,2004; Borja et al., 2016)。种子萌发是植物生活史中的一个关键环节,是植物完成种群扩散、占领新界和种群再生极为关键的步骤(杨辉等,2006)。研究植物种子的萌发过程可阐明该物种如何适应生境以及环境因子如何调节种子萌发(Jozef et al., 2002)。种子萌发是植物对外界环境抵抗力最弱的阶段,受温度、光照、土壤水分等环境因子以及自身生理特性的影响(郑道君等,2016;刘雪松,2019),也是植物为适应环境、维持自身繁殖发展而形成的一种生物学特性,具有重要的生态学意义(Liu et al., 2013)。种子萌发与定居受胁迫成为许多物种濒危与分布受限制的关键因素。濒危红树植物红榄李(*Lumnitzera littorea*)种子萌发对果皮、温度、盐度和光照等微环境的适应性狭窄是其处于濒危状态的主要原因之一(杨勇等,2016);海南龙血树(*Dracaena cambodiana*)种子萌发对果皮、温度、光照强度等微环境的依赖性较强,原有生境破坏导致微环境的改变可能是其处于濒危状态的主要原因之一(郑道君等,2016);合柱金莲木(*Sauvagesia rhodoleuca*)种子萌发速度慢,萌发不整齐,幼苗生长缓慢,且种子萌发对温度的适应范围狭窄,再加上林下光照不足限制种子萌发,这些是导致该物种自然更新困难的重要因素(柴胜丰

等,2010);蛛网萼(*Platycrater arguta*)和金丝李(*Garcinia paucinervis*)种子萌发对温度和水分的要求较高,这与其濒危有很大关系(张丽芳等,2015;张俊杰等,2018)。研究濒危植物的种子萌发特性,探寻种子萌发的限制因素,可为其濒危原因的阐明及保护策略的制定提供依据。

黄枝油杉(*Keteleeria calcarea*)为松科油杉属常绿大乔木,是我国宝贵的植物资源(何平,2005),主要分布于广西、湖南、贵州三省(区)交界处的喀斯特石山局部区域,其树形优美,树干笔直,雄伟挺拔,适宜在园林绿化中种植;其抗旱性强,是石灰岩山地造林的优良树种(黄立铨,1982);其木材坚硬,结构精细,纹理平直,是建筑、家具、水利等行业的优良用材树种(蒋柏生等,2008)。由于黄枝油杉幼龄植株生长缓慢,母树结实较少,自然更新能力弱(黄立铨,1982),再加上近年来滥砍滥伐十分严重,野生资源数量迅速下降,已列入《国家重点保护野生植物名录》(国家林业和草原局,农业农村部,2021)。笔者近年来对其野生种群的初步调查表明,在一些小种群,即使在结实大年,其结实植株数量和球果产量均较少,这可能与其濒危有很大关系;而在一些大种群,在结实大年有10%~20%的成年植株结实,且少数植株结实球果数达500个以上,但其种群幼苗数量仍极少,这一方面可能是球果中饱满种子数量少,另一方面生境中的温度、光照、水分、土壤等环境因子可能限制了种子到幼

苗转化。因此,对黄枝油杉的种实性状及其种子萌发特性开展研究有利于阐明该物种濒危的原因。目前,关于黄枝油杉的研究主要集中在引物开发(石远婷等,2021)、群落特征(江海都等,2020)、遗传多样性(谢伟玲等,2016,2017)、光合特性(柴胜丰等,2015)、繁殖技术(蒋柏生等,2008)、化学成分(何道航等,2006)等方面,而关于其种实性状及种子萌发特性方面的研究则未见报道。为此,本文拟对黄枝油杉的种实性状和种子萌发特性进行研究,旨在了解其种子形态特征及结种率,探讨温度、光照、土壤含水量、基质、贮藏温度和时间、不同地理种源等因素对种子萌

发的影响,进而分析该物种濒危的原因,为其被有效保护和利用提供参考。

1 材料与方法

1.1 供试材料

黄枝油杉球果于10月中旬采自广西桂林市恭城县三江乡(GC)和临桂区沉桥村(LG)两个野生种群,以及桂林市雁山区桂林植物园(YS)迁地保护种群(表1),球果带回实验室自然风干1周。所有鳞片裂开后,将种子拨出,并选择完整饱满的种子作为备用。

表1 各样地种群概况

Table 1 General profiles of sampling sites

种群 Population	采样地点 Location	纬度 Latitude	经度 Longitude	海拔 Altitude (m)	生境 Habitat
桂林恭城 Gongcheng, Guilin (GC)	恭城县三江乡 Sanjiang Town, Gongcheng County	25°50'26" N	110°05'47" E	670	喀斯特石山山坡 Karst mountain slope
桂林临桂 Lingui, Guilin (LG)	临桂区沉桥村 Chenqiao Village, Lingui District	25°12'47" N	110°11'51" E	160	喀斯特石山山坡 Karst mountain slope
桂林雁山 Yanshan, Guilin (YS)	桂林植物园 Guilin Botanical Garden	25°4'15" N	110°17'57" E	170	酸性土平地 Acid soil flat

1.2 球果及种子形态特征的测定

用于形态特征测定的球果和种子(图1)来自上述3个种群。用游标卡尺和电子天平测量20个球果的长度、直径和重量,并统计每个球果种子总数以及饱满种子数,计算球果结种率。每个球果选5颗饱满种子,测定种鳞长、宽,种子长、宽、厚以及种子重(含种翅)。电子天平测定100粒×8组种子重量,计算千粒重。采用烘干法测定种子含水量,取100粒种子在105℃下烘干至恒重,计算种子含水量,重复3次。

1.3 种子萌发试验

选用粒形饱满、粒径均匀的恭城县三江乡种群的种子(不同种源试验除外),在LRH-250-G型光照培养箱中进行试验。试验前种子用0.3% K₂MnO₄溶液消毒30 min,再用清水冲洗干净。在种子萌发试验中,用小塑料盒铺2 cm厚的基质,将种子播种在基质表层。播种后喷洒0.5%的多菌灵溶液消毒,此后每半个月喷洒一次,并适时补充水分。每个处理设3个重复,每个重复为50粒种

子。种子开始萌发后,每4 d统计一次萌发数量,种子萌发以胚根长度达到种子长度1/2为标准,连续20 d没有种子萌发则试验结束。

1.3.1 温度对种子萌发的影响 培养条件:光照设置为3 000 lx,12 h·d⁻¹,以沙土(1/2河沙+1/2黏质土壤,用孔径为2 mm的土壤筛过筛后等体积混合,基质经过高温消毒)为萌发基质,设置3个温度梯度:30、25、20℃,进行不同温度处理下种子萌发试验。

1.3.2 光照对种子萌发的影响 培养条件:温度25℃,不同光照条件分别为持续光照(3 000 lx,24 h·d⁻¹)、周期性光照(3 000 lx,12 h·d⁻¹)和持续黑暗(0 lx,24 h·d⁻¹)。以沙土为萌发基质,研究不同光照处理对种子萌发的影响。

1.3.3 土壤含水量对种子萌发的影响 培养条件:温度25℃,光照3 000 lx,12 h·d⁻¹,分别设置30%、25%、20%、15%和10% 5个不同土壤含水量处理,以沙土为萌发基质,测定不同土壤含水量对种子萌发的影响。在萌发过程中每4 d称量1次,以补充蒸发的水分。

1.3.4 不同基质对种子萌发的影响 培养条件:温度 25 ℃,光照 3 000 lx, 12 h · d⁻¹, 分别以河沙、黏质土壤、沙土、泥炭土、珍珠岩和石山土为萌发基质, 研究不同基质类型对种子萌发的影响。

1.3.5 贮藏温度和时间对种子萌发的影响 培养条件:温度 25 ℃,光照 3 000 lx, 12 h · d⁻¹, 沙土为萌发基质。以在 -20 ℃、4 ℃、室温(15 ~ 25 ℃)下分别贮藏 1、3、6 个月的种子为材料, 进行萌发试验。-20 ℃ 条件下的种子置于塑料袋中密封保存, 4 ℃ 条件下的种子置于牛皮纸袋中保存, 室温条件下的种子置于纤维袋中保存。

1.3.6 不同地理种源种子的萌发率比较 培养条件:温度 25 ℃,光照 3 000 lx, 12 h · d⁻¹, 沙土为萌发基质, 选取 GC、LG 和 YS 种群的种子进行萌发试验, 测定不同种源种子萌发率的差异。

1.4 数据分析

记录种子萌发开始时间、萌发种子总数及萌发持续时间。萌发开始时间表示从播种到第 1 粒种子萌发所需要的天数; 萌发率为全部萌发种子占播种种子数的百分比; 萌发持续时间为从种子萌发开始至萌发结束的时间。运用 SPSS 25.0 软件检验不同处理间的差异显著性, 并进行多重比较(Duncan 法), 使用 Origin 2015 软件绘图。

2 结果与分析

2.1 球果及种子形态特征

黄枝油杉果熟期为 10 月中下旬, 球果圆柱形, 平均长度(13.90±1.43) cm, 平均直径(3.41±0.28) cm; 种鳞平均长度(2.80±0.25) cm, 平均宽度(2.60±0.17) cm。种子浅棕色, 光滑, 具长翅[平均长(2.27±0.32) cm], 种子平均长度(不含种翅)(1.55±0.15) cm, 平均宽度(0.62±0.05) cm, 平均厚度(0.46±0.04) cm, 平均重量(含种翅)(0.21±0.04) g(表 2), 种子平均千粒重(214.81±14.76) g, 风干种子平均含水量 15.28%±1.66%。3 个种群球果平均结种率 7.45%±6.54%, 恭城种群最高, 平均可达 14.89%±1.82%, 临桂种群次之, 雁山种群最低(2.58%±1.10%)(表 2)。

2.2 温度对种子萌发的影响

不同温度处理下黄枝油杉种子萌发率有显著性差异($P<0.05$)。25 ℃ 条件下的萌发率显著高于 20 ℃ 和 30 ℃ 处理($P<0.05$)(图 2)。30 ℃ 条

件下, 种子开始萌发时间和持续时间均较短。黄枝油杉种子萌发对温度有严格的要求, 温度过高或过低, 均不利于种子的萌发。

2.3 光照条件对种子萌发的影响

不同光照条件下黄枝油杉种子萌发率有显著性差异($P<0.05$)。周期性光照(3 000 lx, 12 h · d⁻¹)条件下的种子萌发率显著高于持续光照(3 000 lx, 24 h · d⁻¹)和持续黑暗(0 lx, 24 h · d⁻¹)($P<0.05$)(图 3)。在持续光照和持续黑暗下, 种子萌发持续时间均较短。持续黑暗条件下, 其幼苗呈现淡绿色或白色; 持续光照条件下, 幼苗长势较差, 持续光照和持续黑暗条件处理不利于种子萌发和幼苗生长。

2.4 土壤含水量对种子萌发的影响

不同土壤含水量下, 黄枝油杉的种子萌发率没有显著性差异($P>0.05$)。各处理种子萌发开始时间均为 28 d, 萌发持续时间在 65~88 d 之间。在 30%、25% 和 20% 3 种土壤含水量条件下, 其种子萌发速度要快于 15% 和 10% 土壤含水量(图 4)。该物种种子萌发对土壤水分要求不严, 能适应一定程度的土壤干旱条件。

2.5 基质对种子萌发的影响

不同萌发基质对黄枝油杉种子萌发率有显著影响($P<0.05$)。珍珠岩和泥炭土的种子萌发率显著高于河沙、沙土、石山土和黏质土壤 4 个处理($P<0.05$); 黏质土壤的种子萌发率最低, 显著低于其他处理($P<0.05$)(图 5)。在珍珠岩和泥炭土基质下, 种子萌发持续时间明显长于其他处理。可见, 黄枝油杉种子萌发对基质有严格的要求。

2.6 贮藏温度和时间对种子萌发的影响

不同贮藏温度和贮藏时间对黄枝油杉种子萌发率有显著影响($P<0.05$)。-20 ℃ 条件下贮藏种子的萌发率为 0; 4 ℃ 和室温(15~25 ℃)下贮藏 1 个月的种子萌发率分别为 38.00% 和 36.00%, 两者无显著性差异($P>0.05$); 4 ℃ 和室温下贮藏 3 个月的种子萌发率显著降低(分别为 20.00% 和 12.00%)($P<0.05$); 4 ℃ 和室温下贮藏 6 个月的种子萌发率仅为 6.00% 和 2.00%(图 6)。可见, 零上低温贮藏是更好的贮藏方式, 但随着贮藏时间的延长, 种子萌发率快速下降。

2.7 地理种源对种子萌发的影响

不同地理种源的黄枝油杉种子萌发率有显著性差异($P<0.05$)。恭城种群的种子萌发率显著高

表 2 黄枝油杉球果和种子的形态特征

Table 2 Morphological characteristics of cones and seeds of *Keteleeria calcarea*

种群 Population	球果 Cone		种鳞 Pericarp		种翅 Seed wing		种子 Seed			结种率 Seed setting rate (%)
	长度 Length (cm)	直径 Diameter (cm)	长度 Length (cm)	宽度 Width (cm)	长度 Length (cm)	长度 Length (cm)	宽度 Width (cm)	厚度 Thickness (cm)	重量 Weight (g)	
GC	14.50±	3.71±	2.65±	2.74±	2.23±	1.54±	0.61±	0.47±	0.21±	14.89±
	1.30	0.17	0.26	0.18	0.20	0.11	0.06	0.07	0.05	1.82
LG	12.73±	3.23±	2.50±	2.54±	2.00±	1.50±	0.63±	0.49±	0.21±	4.90±
	0.98	0.29	0.14	0.18	0.15	0.05	0.08	0.01	0.02	2.67
YS	14.47±	3.31±	2.85±	2.58±	2.58±	1.60±	0.62±	0.43±	0.20±	2.58±
	1.75	0.15	0.26	0.13	0.32	0.26	0.02	0.05	0.06	1.10
平均值 Mean	13.90±	3.41±	2.80±	2.60±	2.27±	1.55±	0.62±	0.46±	0.21±	7.45±
	1.43	0.28	0.25	0.17	0.32	0.15	0.05	0.04	0.04	6.54



A. 球果; B. 种鳞; C. 种子。
A. Cones; B. Pericarps; C. Seeds.

图 1 黄枝油杉球果和种子形态

Fig. 1 Cones and seeds morphology of *Keteleeria calcarea*

于临桂种群和雁山种群 ($P < 0.05$) (图 7)。3 个地理种源的种子萌发开始时间和持续时间基本一致。

3 讨论与结论

3.1 黄枝油杉球果及种子形态特征

种子是种子植物生活史的重要阶段,也是植物成功定居和更新的保障,能保证植物在时空上逃避不利环境 (Bu et al., 2007)。种子大小影响植物后代的适合度,决定了幼苗建成和幼苗活力 (Kidson & Westoby, 2000)。通常大粒种子比小粒种子能储藏更多的养分,有利于种子萌发和幼苗生长 (傅家瑞, 1985)。植物遗传因素、资源竞争和环境因子可以使植物产生不同大小的种子 (Dech & Maun, 2006)。种子资源的投入有两种

策略:一种是生产少量大种子以获得竞争优势,另一种是生产大量小种子以占据更多的生态位 (李文良等, 2008; 呈福山等, 2020)。本试验中,黄枝油杉种子平均长度 1.55 cm (不含种翅),平均宽度 0.62 cm,平均厚度 0.46 cm,平均重量 0.21 g,稍低于乔木树种的种子平均重量 0.328 g (Silvertown, 1982),但与同属的云南油杉 (种子重量为 0.099 g) (陈美卿等, 2010) 和江南油杉 (种子重量为 0.107 g) (杨森森等, 2020) 相比,黄枝油杉的种子重较大,也高于近缘物种秦岭冷杉 (千粒重为 33.92 g) (赖江山等, 2003) 和元宝山冷杉 (千粒重为 16.96 g) (唐润琴等, 2001)。恭城种群的球果结种率为 14.89%,临桂种群为 4.90%,远低于同属广布种江南油杉 (49.35%) (何应会等, 2017)。可见黄枝油杉更倾向于生产少量大种子的繁殖策略。恭城种群是目前已发现的最大的种群,有较多

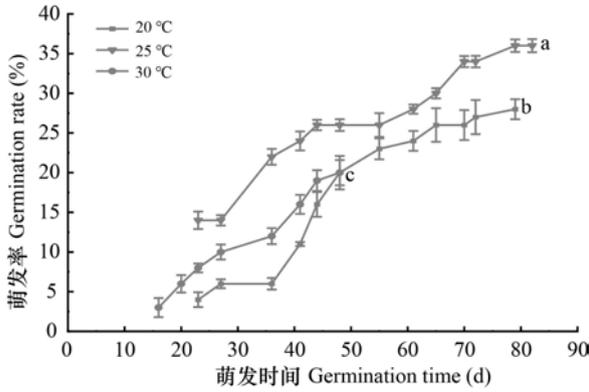


图2 不同温度条件下黄枝油杉的种子萌发进程
 Fig. 2 Seed germination process of *Keteleeria calcarea* under different temperatures

图3 不同光照条件下黄枝油杉的种子萌发进程
 Fig. 3 Seed germination process of *Keteleeria calcarea* under different light conditions

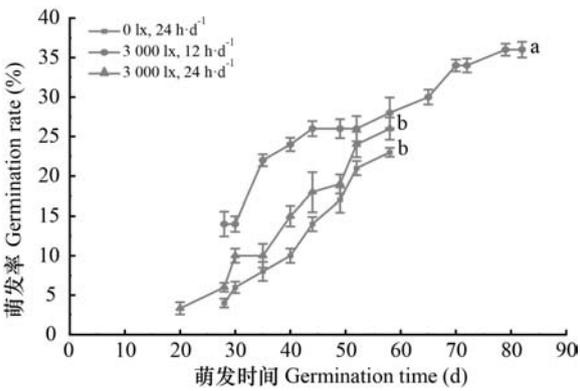


图4 不同土壤含水量下黄枝油杉的种子萌发进程
 Fig. 4 Seed germination process of *Keteleeria calcarea* under different soil water contents

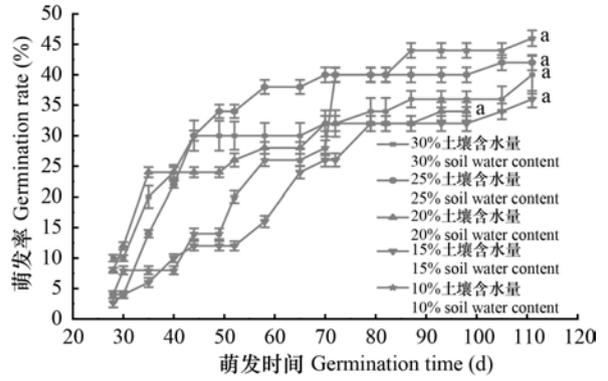


图5 不同基质条件下黄枝油杉的种子萌发进程
 Fig. 5 Seed germination process of *Keteleeria calcarea* under different substrates

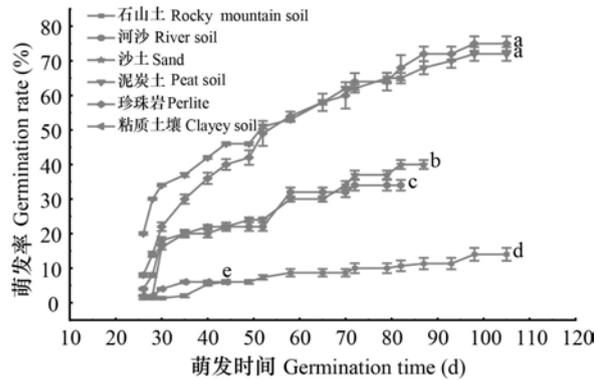


图6 不同贮藏温度和时间下黄枝油杉的种子萌发进程
 Fig. 6 Seed germination process of *Keteleeria calcarea* under different storage temperatures and time

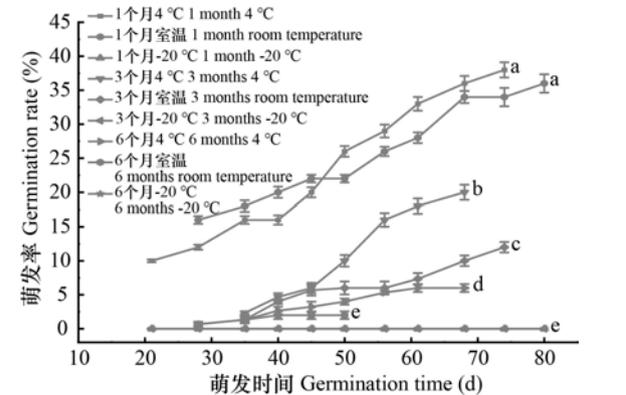


图6 不同贮藏温度和时间下黄枝油杉的种子萌发进程
 Fig. 6 Seed germination process of *Keteleeria calcarea* under different storage temperatures and time

中大径级个体,种群内个体数量超过 2 000 株,而临桂种群以中小径级个体为主,种群个体数量小于 400 株(江海都等,2020),种群大小和结构的差异可能是其结种率差异的重要原因。临桂种群仅有 5 株个体结实,结实数量从几十至二百不等,较低的种子产量是其种群更新障碍的重要原因。恭城种群有约 10%的植株生产球果,多者球果数每株有 500 个以上,可见种子数量并不是该种群更新障碍的主要原因,种子向幼苗转化过程中环境因子的限制可能与其濒危有很大关系。

3.2 环境因子对黄枝油杉种子萌发的影响

温度是决定植物种子能否萌发的因素之一,

过高或过低的温度都可能抑制种子萌发,或引起种子休眠或死亡(贺一鸣等,2008;闫兴富等,

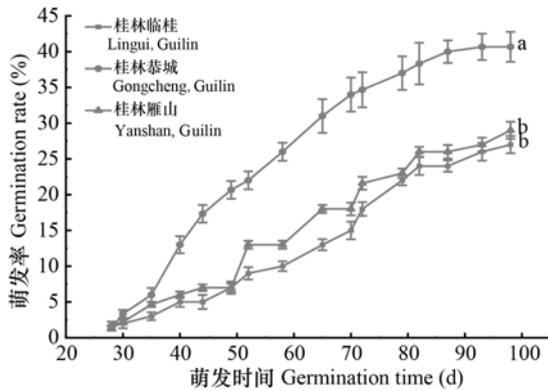


图 7 不同地理种源黄枝油杉的种子的萌发进程
Fig. 7 Seed germination process of *Keteleeria calcarea* under different geographical provenances

2016),这与一系列种子萌发参与的酶有关,酶需要在适宜的温度条件下发挥催化作用(张巧仙,2005)。适宜的温度是种子萌发所需的必要条件,掌握适宜种子萌发的温度对指导苗木生产实践具有重要意义(Maria et al., 2003)。本试验结果表明,黄枝油杉种子萌发率在 25 °C 显著高于 20 °C 和 30 °C,表明该物种种子萌发对温度的要求较为严格。温度过低,种子积温不足,不能在一定时间里积累到种子萌发所需的热量,种子相继出现活力降低、腐烂和发霉等现象;温度过高影响种子内部酶变性、膜的透性以及膜结合的活性导致萌发率降低,这与对江南油杉的研究结果相类似(王鸿彬等,2018a)。

不同物种种子萌发所需的光照条件不同(杨期和等,2001;Ali et al., 2021)。黄枝油杉种子在持续光照和持续黑暗条件下的萌发率显著低于周期性光照,且幼苗生长较差,说明持续光照或黑暗不利于黄枝油杉种子萌发及幼苗生长。在持续黑暗条件下,幼苗不能进行光合作用产生有机物质,原来储存的物质和能量随时间的推移被消耗,导致幼苗无法存活;持续光照可抑制种子萌发,同时也会引起干旱,使种子脱水失去活力,威胁幼苗生长。

土壤水分是影响种子萌发的重要因素。本试验中,黄枝油杉的种子萌发率在 10%~30% 土壤含水量范围内的差异不显著,但在土壤含水量高的情况下种子发芽较快,表明黄枝油杉对土壤水分没有严格要求,能耐石山干旱环境。这与江南油

杉种子萌发对水分的需求明显不同,江南油杉在 10% 土壤含水量下不能萌发,15% 和 20% 土壤含水量条件下显著低于 25% 和 30% 土壤含水量(王鸿彬等,2018b)。黄枝油杉耐干旱环境可能是其长期对喀斯特石山生境的适应。

不同的基质含有不同的营养物质、微生物种类,其紧密性也不同,从而影响种子的萌发、幼苗的生长和存活(Carolina et al., 2005)。本试验中泥炭土和珍珠岩的种子萌发率显著高于其他处理,而黏质土壤的种子萌发率最低。这可能是由于泥炭土和珍珠岩的质地疏松,透气性好,氧气充足,减少了霉变的发生,有利于黄枝油杉种子萌发;黏质土壤的粒间空隙小,透气性和透水性差,种子易霉变,萌发率低。

不同植物种子适宜的贮藏温度和时间存在较大的差异。我国亚热带地区的枫香,阴干后(含水量为 10.54%)在室温、4 °C、-20 °C 和 -70 °C 条件下贮藏 1 a,种子活力无明显差异,若贮藏 2 a 以上,则 -70 °C 的贮藏效果最佳(裴云霞等,2020);而松科银杉种子活力的保持局限在一定的贮藏时间内,种子不耐过长时间的贮藏,宜随采随播,4 °C 低温苔藓包裹是适宜的保存方式(曹基武等,2010)。温度是影响种子新陈代谢的主要因子,种子在低温环境下呼吸作用很弱,物质和能量的消耗很少,因此胚部细胞可以长期保存其活力(浙江农业大学种子教研组,1987)。本试验中,黄枝油杉种子在室温、4 °C 和 -20 °C 3 种贮藏条件下,4 °C 贮藏相对较好,但贮藏 3 个月后种子萌发率仍会降低近一半,表明黄枝油杉的种子不耐贮藏,采回后宜及时播种。种子不能在 -20 °C 贮藏可能与零下低温导致胞间和胞内水分结冰而产生组织损害有关。

不同地理种源的种子质量及活力因其母株地理位置和生境条件不同而不同,从而导致最终萌发率的差异(魏胜利等,2008;宿昊等,2021)。在本试验中,恭城种群的种子萌发率最高,这可能与该种群种子质量较好有关。该种群中的植株数量超过 2 000 株,是目前发现的最大野生种群(江海都等,2020),拥有许多大径级个体,结实母株数量和比例是最高的;而临桂种群以中小个体居多,结实植株数量少,种子质量较差。

本研究中的种子萌发试验在光照培养中进行,且种子均铺在长宽高不超过 20 cm 的小塑料盒

内,虽然对种子和基质都进行了消毒处理,但种子萌发环境相对密闭,且萌发时间较长,仍有相当数量的种子发生霉变,导致本研究中黄枝油杉的种子萌发率相对较低。如能做好消毒处理或在通风透光条件好的环境下,将有助于该物种种子萌发率的提升。

3.3 黄枝油杉濒危原因分析及其对保育的启示

一方面,黄枝油杉依赖风媒传粉,且雄球花的花粉具有集中成熟和寿命短的特点,再加上散粉期在4月上旬,阴雨天气较多,若遭遇不利天气影响,将不利于其花粉的传播和胚珠受精,导致结实率低下,这可能是其结种率低的重要原因。在自然生境中,黄枝油杉球果于10月中下旬至11月上旬成熟,种鳞裂开后种子随风飘落到林下,但此时气温逐渐降低,桂林地区11月平均气温低于18℃,12月和1月的平均气温低于10℃,这将不利于黄枝油杉种子的萌发,再加上种子不耐贮藏,过冬后大部分种子将失去活力,这可能是限制种子向幼苗转化的关键因素。另一方面,黄枝油杉林下调落物较多,光照不足,可能对种子萌发有一定影响,部分种子虽能萌发,但由于前期生长缓慢,无法与冠层下生长迅速的耐荫阔叶树抗衡,很容易被林中灌木或杂草淘汰。为了使种子落入土壤,同时提升其光照水平,以促进其生根发芽,可在黄枝油杉结果母树周边除草松土,为其自然更新创造条件;同时可对郁闭度较高的林分适当间伐,增强林下透光率,促进幼苗生长。此外,在黄枝油杉球果成熟时,可人工采集球果带回室内,在适宜的萌发条件下繁殖苗木,在合适时机对小种群进行回归引种,以满足种群更新的需要。

综上所述,黄枝油杉球果结种率较低,种子萌发对温度要求严格,且种子不耐贮藏,易失去活力,这与其濒危有很大关系。黄枝油杉野生种群幼苗数量少,种群更新困难,可采取人工抚育和回归引种的方式促进种群更新。

参考文献:

ALI S, KHAN FD, ULLAH R, et al., 2021. Correction: seed germination ecology of *Conyza stricta* Willd. and implications for management [J]. PLoS ONE, 16(2): e0248083.
BU HY, DU GZ, CHEN XL, et al., 2007. Community-wide germination strategies in an alpine meadow on the eastern

Qinghai-Tibet plateau: phylogenetic and life-history correlates [J]. Plant Ecol, 195(1): 87-98.
BORJA JA, FERNANDO AOS, ALESSANDRA F, et al., 2016. Seed germination traits can contribute better to plant community ecology [J]. J Veg Sci, 27(3): 637-645.
CAROLINA PP, JOSE MG, REGINO Z, 2005. Species-specific effects on topsoil development affect *Quercus ilex* seedling performance [J]. Acta Oecol, 29(1): 65-71.
CHEN MQ, WANG CY, ZHANG ZK, et al., 2010. A study on the ecological adaptive characters related to the seeds dispersal in *Keteleeria evelyniana* [J]. J Yunnan Univ (Nat Sci Ed), 32(2): 233-238. [陈美卿, 王崇云, 张宗魁, 等, 2010. 云南油杉种子散布的生态适应特征研究 [J]. 云南大学学报(自然科学版), 32(2): 233-238.]
CAO JW, LIU CL, ZHANG B, et al., 2010. Seed germination of endangered *Cathaya argyrophylla* Chun & Kuang [J]. Acta Ecol Sin, 30(15): 4027-4034. [曹基武, 刘春林, 张斌, 等, 2010. 珍稀植物银杉的种子萌发特性 [J]. 生态学报, 30(15): 4027-4034.]
CHAI SF, JIANG YS, WEI X, et al., 2010. Seed germination characteristics of endangered plant *Sinia rhodoleuca* [J]. Chin J Ecol, 29(2): 233-237. [柴胜丰, 蒋运生, 韦霄, 等, 2010. 濒危植物合柱金莲木种子萌发特性 [J]. 生态学杂志, 29(2): 233-237.]
CHAI SF, TANG JM, YANG X, et al., 2015. Fitting analysis for 4 photosynthesis light response curve models of *Keteleeria calcarea* [J]. J Guangxi Acad Sci, 31(4): 289-291. [柴胜丰, 唐健民, 杨雪, 等, 2015. 4种模型对黄枝油杉光合光响应曲线的拟合分析 [J]. 广西科学院学报, 31(4): 286-291.]
CHENG FS, ZHOU M, WU MJ, et al., 2020. Spatiotemporal distribution and seed germination characteristics of *Betula costata* seed rain in the spruce-fir mixed forest [J]. J Beijing For Univ, 42(12): 32-39. [程福山, 周末, 吴蒙嘉, 等, 2020. 云冷杉阔叶混交林枫桦种子雨时空分布及种子萌发特性研究 [J]. 北京林业大学学报, 42(12): 32-39.]
DECH JP, MAUN MA, 2006. Adventitious root production and plastic resource allocation to biomass determine burial tolerance in woody plants from central Canadian coastal dunes [J]. Ann Bot, 98(5): 1095-105.
FU JR, 1985. Seed physiology [M]. Beijing: Science Press: 76-78. [傅家瑞, 1985. 种子生理学 [M]. 北京: 科学出版社: 76-78.]
HUANG LQ, 1982. *Keteleeria calcarea* Cheng et l.k.fu — a valuable tree for afforesting the limestone hills [J]. Guihaia, 2(2): 103-104. [黄立铨, 1982. 石山绿化优良树种——黄枝油杉 [J]. 广西植物, 2(2): 103-104.]
HE P, 2005. Conservation biology of the rare & endangered plants [M]. Chongqing: Southwest Normal University Press. [何平, 2005. 珍稀濒危植物保护生物学 [M]. 重庆: 西南师范大学出版社.]
HE DH, PANG Y, SONG SY, et al., 2006. Chemical

- constituents of essential oil from twigs of *Keteleeria calcarea* [J]. Biomass Chem Eng, 40(2): 8–10. [何道航, 庞义, 宋少云, 等, 2006. 黄枝油杉嫩枝中精油的化学成分研究 [J]. 生物质化学工程, 40(2): 8–10.]
- HE YH, JIANG Y, HUANG RL, et al., 2017. Differences of seed quality in *Keteleeria cyclolepis* flous from different provenances [J]. J Cent South Univ For Technol, 37(11): 38–41. [何应会, 蒋焱, 黄荣林, 等, 2017. 不同种源江南油杉球果种子品质差异 [J]. 中南林业科技大学学报, 37(11): 38–41.]
- HE YM, LI QF, HE X, et al., 2018. Effect of environmental factors on seed germination and seedling establishment of *Caryopteris mongolica* [J]. Acta Ecol Sin, 38(13): 4724–4732. [贺一鸣, 李青丰, 贺晓, 等, 2018. 环境因子对蒙古莠种子萌发及幼苗建成的影响 [J]. 生态学报, 38(13): 4724–4732.]
- JOZEF VA, DIANE VN, PAUL D, 2002. The comparative germination ecology of nine *Rumex* species [J]. Plant Ecol, 159(2): 131–142.
- JIANG BS, WEN GX, TANG Y, et al., 2008. Effects of different treatments on cuttage cultivation and growth of *Keteleeria calcarea* [J]. Guihaia, 28(4): 549–552. [蒋柏生, 文桂喜, 唐芸, 等, 2008. 不同处理对濒危植物黄枝油杉扦插育苗的影响 [J]. 广西植物, 28(4): 549–552.]
- JIANG HD, CHAI SF, TANG JM, et al., 2020. Habitat condition and population structure characteristics of *Keteleeria calcarea* forest in karst area of Guangxi [J]. J Guangxi Acad Sci, 36(1): 56–64. [江海都, 柴胜丰, 唐健民, 等, 2020. 广西喀斯特地区黄枝油杉林的生境及种群结构特征 [J]. 广西科学院学报, 36(1): 56–64.]
- KIDSON R, WESTOBY M, 2000. Seed mass and seedling dimensions in relation to seedling establishment [J]. Oecologia, 125(1): 11–17.
- LAI JS, LI QM, XIE ZQ, 2003. Seed germinating characteristics of the endangered plant *Abies chensiensis* [J]. Chin J Plant Ecol, 27(5): 661–666. [赖江山, 李庆梅, 谢宗强, 2003. 濒危植物秦岭冷杉种子萌发特性的研究 [J]. 植物生态学报, 27(5): 661–666.]
- LI WL, ZHANG XP, HAO CY, et al., 2008. Characteristics of seed germination of the rare plant *Cercidiphyllum japonicum* [J]. Acta Ecol Sin, 28(11): 5445–5453. [李文良, 张小平, 郝朝运, 等, 2008. 珍稀植物连香树 (*Cercidiphyllum japonicum*) 的种子萌发特性 [J]. 生态学报, 28(11): 5445–5453.]
- LIU K, BASKIN JM, BASKIN CC, et al., 2013. Effect of diurnal fluctuating versus constant temperatures on germination of 445 species from the eastern Tibet Plateau [J]. PLoS ONE, 8(7): e69364.
- LIU XS, WANG HB, YAN C, et al., 2017. Difference in biological characteristics of *Keteleeria fortunei* var. *cyclolepis* seeds from different provenances [J]. J W Chin For Sci, 46(4): 1–6. [刘雄盛, 王鸿彬, 晏巢, 等, 2017. 不同种源江南油杉种子基本生物学特性差异比较 [J]. 西部林业科学, 46(4): 1–6.]
- LIU XS, 2019. Effects of temperature, light, and PEG on seed germination in different ecotypes of *Achnatherum inebrians* [J]. Pratac Sci, 36(6): 1600–1607. [刘雪松, 2019. 温度、光照及 PEG 胁迫对不同生态型醉马草种子萌发的影响 [J]. 草业科学, 36(6): 1600–1607.]
- MARIA SOA, LETICIA PLG, ROSAURA G, et al., 2003. Germination of four species of the genus *Mimosa* (Leguminosae) in a semi-arid zone of Central Mexico [J]. J Arid Environ, 55(1): 75–92.
- National Forestry and Grassland Administration, Ministry of Agriculture and Rural Affairs (No. 15, 2021). List of state key protected wild plants, 2021. [国家林业和草原局, 农业农村部 (2021 年第 15 号). 国家重点保护野生植物名录, 2021.]
- PEI YX, CAO J, DU KB, et al., 2020. Effects of storage temperature on seed storability of *Liquidambar formosana* [J]. For Res, 33(5): 55–60. [裴云霞, 曹健, 杜克兵, 等, 2020. 贮藏温度对枫香种子耐贮性的影响 [J]. 林业科学研究, 33(5): 55–60.]
- SILVERTOWN JW, 1982. Introduction to plant population ecology [M]. London: Longman: 92.
- Seed Teaching and Research Group, Zhejiang Agricultural University. 1987. A concise course book on seed science [M]. Beijing: Agricultural Press: 131. [浙江农业大学种子教研组, 1987. 种子学简明教程 [M]. 北京: 农业出版社: 131.]
- SU H, SHEN YR, CAI J, et al., 2021. Germination characteristics of *Betula albo-sinensis* seeds from different provenances [J]. J NW For Univ, 36(3): 109–114. [宿昊, 申耀荣, 蔡靖, 等, 2021. 不同种源红桦种子的萌发特性 [J]. 西北林学院学报, 36(3): 109–114.]
- SHI YT, LAI BW, WANG XJ, et al., 2021. Development EST-SSR markers based on transcriptome sequences in *Keteleeria calcarea* [J/OL]. Mol Plant Breed: 1–18 [2021–09–06]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20210906.1107.002.html>. [石远婷, 赖柏玫, 王晓洁, 等, 2021. 基于转录组测序的黄枝油杉 EST-SSR 引物开发 [J/OL]. 分子植物育种: 1–18 [2021–09–06]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20210906.1107.002.html>.]
- TANG RQ, LI XK, OU ZL, et al., 2001. The fruiting characteristics and reproductive capacity of seeds of *Abies yuanbaoshanensis* [J]. Bull Bot Res, 22(3): 403–408. [唐润琴, 李先琨, 欧祖兰, 等, 2001. 濒危植物元宝山冷杉结实特性与种子繁殖力初探 [J]. 植物研究, 22(3): 403–408.]
- WANG HB, LIU XS, LI ZH, et al., 2018a. Effect of temperature on seed germination characteristics of *Keteleeria fortunei* var. *cyclolepis* [J]. Seed, 37(1): 46–51. [王鸿彬, 刘雄盛, 李志辉, 等, 2018a. 温度对江南油杉种子萌发特性的影响 [J]. 种子, 37(1): 46–51.]

- WANG HB, LIU XS, JIANG Y, et al., 2018b. Effects of illumination, moisture and substrate on seed germination of *Keteleeria fortunei* var. *cyclolepis* [J]. Guangxi For Sci, 47 (2): 170-174. [王鸿彬, 刘雄盛, 蒋焱, 等, 2018b. 光照、水分、基质对江南油杉种子萌发的影响 [J]. 广西林业科学, 47(2): 170-174.]
- WEI SL, WANG WQ, QIN SY, et al., 2008. Study on geographical variation of morphologic and germination characteristic of different *Glycyrrhiza uralensis* provenance seeds [J]. Chin J Chin Mat Med, 33(8): 869-873. [魏胜利, 王文全, 秦淑英, 等, 2008. 甘草种源种子形态与萌发特性的地理变异研究 [J]. 中国中药杂志, 33(8): 869-873.]
- XIE WL, CHAI SF, JIANG YS, et al., 2016. Establishment and optimization of ISSR-PCR system for *Keteleeria calcarea* Cheng et L.K.Fu [J]. Seed, 35(6): 17-21. [谢伟玲, 柴胜丰, 蒋运生, 等, 2016. 黄枝油杉 ISSR-PCR 反应体系的建立与优化 [J]. 种子, 35(6): 17-21.]
- XIE WL, CHAI SF, JIANG YS, et al., 2017. ISSR analysis on genetic diversity of *Keteleeria calcarea* [J]. Guihaia, 37 (1): 36-41. [谢伟玲, 柴胜丰, 蒋运生, 等, 2017. 黄枝油杉遗传多样性的 ISSR 分析 [J]. 广西植物, 37(1): 36-41.]
- YAN XF, ZHOU LB, SI BB, et al., 2016. Stress effects of simulated drought by polyethylene glycol on the germination of *Caragana korshinskii* Kom. seeds under different temperature conditions [J]. Acta Ecol Sin, 36(7): 1989-1996. [闫兴富, 周立彪, 思彬彬, 等, 2016. 不同温度下 PEG-6000 模拟干旱对柠条锦鸡儿种子萌发的胁迫效应 [J]. 生态学报, 36(7): 1989-1996.]
- YANG QH, YANG W, LI XR, 2001. Preliminary study on factors affecting seed germination of tropical plants [J]. Seed, (5): 45-48. [杨期和, 杨威, 李秀荣, 2001. 热带植物种子萌发影响因素初探 [J]. 种子, (5): 45-48.]
- YANG H, HUA P, HUANG PY, 2006. Study on the relationship between seed characteristics and population spreading of *Sophora alopecuroides* [J]. J Arid Land Res Environ, 20 (1): 198-201. [杨辉, 华鹏, 黄培祐, 2006. 苦豆子种子特性与种群扩展关系的研究 [J]. 干旱区资源与环境, 20(1): 198-201.]
- YANG Y, ZHONG CR, LI YH, et al., 2016. The morphological structure and germination characters of seed of endangered mangrove *Lumnitzera littorea* (Jack.) Voigt [J]. Mol Plant Breed, 14(10): 2851-2858. [杨勇, 钟才荣, 李燕华, 等, 2016. 濒危红树植物红榄李种子形态及萌发特性 [J]. 分子植物育种, 14(10): 2851-2858.]
- YANG MM, HE WG, CHEN WR, et al., 2020. Phenotypic traits diversity analysis of seeds of candidate superior trees of *Keteleeria cyclolepis* [J]. J Fujian For Sci Technol, 47(4): 18-21. [杨淼淼, 何文广, 陈文荣, 等, 2020. 江南油杉优树种子表型性状的多样性分析 [J]. 福建林业科技, 47(4): 18-21.]
- ZHENG GH, 2004. Researches on seed physiology [M]. Beijing: Science Press: 15. [郑光华, 2004. 种子生理研究 [M]. 北京: 科学出版社: 15.]
- ZHANG QX, 2005. Advances in physiology of seed germination [J]. Biol Teach, 30(4): 4-5. [张巧仙, 2005. 种子发芽生理研究进展 [J]. 生物学教学, 30(4): 4-5.]
- ZHANG LF, LIN CY, YU Q, et al., 2015. The morphological structure and germination characters of seed of rare and endangered species *Platycrater arguta* [J]. Acta Agric Univ Jiangxi, 37(3): 497-503. [张丽芳, 林昌勇, 俞群, 等, 2015. 珍稀濒危植物蛛网萼的种子形态及萌发特性 [J]. 江西农业大学学报, 37(3): 497-503.]
- ZHENG DJ, WU YJ, YUN Y, et al., 2016. Seed germination and its environment adaptability of endangered tree *Dracaena cambodiana* [J]. J Trop Subtrop Bot, 24(1): 71-79. [郑道君, 吴宇佳, 云勇, 等, 2016. 濒危植物海南龙血树种子萌发及其环境适应性分析 [J]. 热带亚热带植物学报, 24(1): 71-79.]
- ZHANG JJ, CHAI SF, WEI X, et al., 2018. Germination characteristics of the seed of a rare and endangered plant, *Garcinia paucineris* [J]. Sci Silv Sin, 54 (4): 174-185. [张俊杰, 柴胜丰, 韦霄, 等, 2018. 珍稀濒危植物金丝李种子的萌发特性 [J]. 林业科学, 54(4): 174-185.]

(责任编辑 周翠鸣)

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202012028

吴银菇, 喻阳华, 李一彤, 等. 黔西南北盘江镇喀斯特高原峡谷区植被演替阶段碳氮稳定同位素特征 [J]. 广西植物, 2022, 42(6): 961–969.

WU YG, YU YH, LI YT, et al. Carbon and nitrogen stable isotopes of vegetation succession stages in karst plateau gorge area of Beipanjiang in southwestern Guizhou [J]. *Guihaia*, 2022, 42(6): 961–969.



黔西南北盘江镇喀斯特高原峡谷区植被演替阶段碳氮稳定同位素特征

吴银菇¹, 喻阳华^{2*}, 李一彤², 郑维¹

(1. 贵州师范大学 地理与环境科学学院, 贵阳 550025; 2. 贵州师范大学 喀斯特研究院/国家喀斯特石漠化防治工程技术研究中心, 贵阳 550001)

摘要: 为了探究森林不同演替阶段碳氮(C、N)、稳定碳氮同位素值($\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$)随演替发生的变化特征与内在联系, 该文以喀斯特高原峡谷区草灌、灌木、乔灌和乔木 4 个演替阶段的森林植物群落为研究对象, 测定了叶片-凋落物-土壤的 C、N 及稳定同位素值, 并分析其在不同层次间的互作效应。结果表明: (1) 喀斯特地区森林叶片-凋落物-土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 值分别为 $-31.31\text{‰} \sim -28.23\text{‰}$ 、 $-29.96\text{‰} \sim -20.07\text{‰}$ 、 $-26.83\text{‰} \sim -21.14\text{‰}$, 相应的 $\delta^{15}\text{N}$ 值依次为 $-3.41\text{‰} \sim 1.54\text{‰}$ 、 $-2.61\text{‰} \sim 0.99\text{‰}$ 、 $5.36\text{‰} \sim 8.63\text{‰}$, 总体上土壤表现出富集效应。(2) 伴随着演替发生, 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与土壤 $\delta^{15}\text{N}$ 值均为先减小后增大, 土壤、凋落物 $\delta^{13}\text{C}$ 值呈降低趋势, 叶片和凋落物 $\delta^{15}\text{N}$ 值均无明显变化规律。(3) 乔灌阶段叶片-土壤 $\delta^{15}\text{N}$ 值最低, 表明该阶段生态系统 N 饱和程度较小, N 含量相对亏缺。(4) 叶片-土壤 C、N 及稳定同位素之间相关性较强, 表明两者间养分循环紧密相关, 具有显著抑制或促进效应。综上认为, 该区生态系统修复时, 应选择水分利用效率高的川樟 (*Lindera pulcherima*)、圆叶乌桕 (*Triadica rotundifolia*)、翅荚香槐 (*Cladrastis platycarpa*) 等树种, 提高生态系统对资源利用和养分吸收的自调控能力。

关键词: $\delta^{13}\text{C}$ 值, $\delta^{15}\text{N}$ 值, 叶片-凋落物-土壤连续体, 森林演替, 碳氮循环, 喀斯特高原峡谷
中图分类号: Q948 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2022)06-0961-09

Carbon and nitrogen stable isotopes of vegetation succession stages in karst plateau gorge area of Beipanjiang in southwestern Guizhou

WU Yingu¹, YU Yanghua^{2*}, LI Yitong², ZHENG Wei¹

(1. School of Geography and Environment Science, Guizhou Normal University, Guiyang 550025, China; 2. School of Karst Science/State Engineering Technology Institute for Karst Decertification Control, Guizhou Normal University, Guiyang 550001, China)

Abstract: To explore the variations and internal relations between the carbon and nitrogen (C and N), and the carbon and nitrogen stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) with succession proceeding. Four succession stages about forest communities

收稿日期: 2021-04-07

基金项目: 国家重点研发计划课题(2016YFC0502603); 贵州师范大学 2020 年度“省级大学生创新创业训练计划”项目(S202010663026) [Supported by National Key R & D Program of China (2016YFC0502603); Guizhou Normal University 2020 “Provincial College Students Innovation and Entrepreneurship Training Plan” Project (S202010663026)]。

第一作者: 吴银菇(1999-), 主要从事环境生态学研究, (E-mail) 1716509456@qq.com。

*通信作者: 喻阳华, 博士, 副教授, 主要从事喀斯特环境保护与治理研究, (E-mail) yuyanghua2003@163.com。

in karst plateau gorge area were selected as the subjects, which were herbage-shrub, shrub, tree-shrub and tree. By measuring C, N and stable isotope ratios in leaf-litter-soil to analyze their interaction effects among different levels. The results were as follows: (1) The $\delta^{13}\text{C}$ values of leaf-litter-soil in karst forest were -31.31‰ – -28.23‰ , -29.96‰ – -20.07‰ , -26.83‰ – -21.14‰ respectively, and the corresponding $\delta^{15}\text{N}$ values were -3.41‰ – 1.54‰ , -2.61‰ – 0.99‰ and 5.36‰ – 8.63‰ , generally, the soil showed a more enrichment effect. (2) With the succession, the leaf $\delta^{13}\text{C}$ and soil $\delta^{15}\text{N}$ values increased first and then decreased, while the soil and litter $\delta^{13}\text{C}$ values decreased, and there were no obvious changing rules about the leaf and litter $\delta^{15}\text{N}$ values. (3) The leaf-soil $\delta^{15}\text{N}$ values at the tree-shrub stage was the lowest, indicating the stage with low N saturation and relatively deficient N content. (4) The correlations among the leaf-soil C, N and their isotopes were strong, demonstrating that the both cycles were closely relevant with the significant inhibiting or promoting effects. In conclusion, in order to improve the self-regulation ability of the ecosystem to resource utilization and nutrient absorption, the tree species with high water use efficiency, such as *Lindera pulcherima*, *Triadica rotundifolia* and *Cladrastis platycarpa*, should be applied for ecosystem restoration in this area.

Key words: $\delta^{13}\text{C}$ value, $\delta^{15}\text{N}$ value, leaf-litter-soil continuum, forest succession, carbon and nitrogen cycle, karst plateau gorge

碳(C)、氮(N)作为必需生命元素,其生物地球化学循环过程一直都是生态学研究的重点与热点(熊鑫等,2016)。植物-土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 组成能够准确记录影响植物新陈代谢和生态系统 C、N 循环的综合作用(姚凡云等,2012;刘建锋等,2018),揭示植物对特定环境资源利用策略的响应与适应机制。稳定 C、N 同位素技术可示踪、整合和指示目标物,具有检测迅速、结果准确、不受时间限制等优点(郑秋红和王兵,2009),是研究森林演替过程中 C、N 循环的理想方法。

近年来, $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值被国内外学者广泛用来指示植物水分利用效率和生态系统 C、N 循环机理(Zheng et al., 2018; 刁浩宇等,2019)。司高月等(2017)和 Twohey 等(2018)研究发现叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值可表征植物水分利用率和固 C 耗水成本,其组成能够揭示 C 固定的综合特征;姚凡云等(2012)研究认为植物-土壤 $\delta^{15}\text{N}$ 值可作为生态系统 N 饱和程度和 N 循环长期变化趋势的指示因子。显然,稳定同位素技术的发展为研究生态系统化学元素循环开启了窗口。叶片-凋落物-土壤作为生态系统 C、N 循环的主要载体(张萍等,2018),其同位素特征能精准刻画与森林植物群落演替相关的影响因素和环境信息变化,亦能厘清生态系统结构和功能的变化过程,因而研究三者之间 C、N 及稳定同位素基本特征与内在关联,有助于深入阐明喀斯特高原峡谷区森林生态系统 C、N 循环特征和养分分布随演替进程的变化格局。目前,针对喀斯特森林演替过程,主要集中在生态化学计量特征、土壤理化属性和土壤微生物等角度(盛茂银等,2015;皮发剑等,2016;吴

求生等,2019),但基于 C、N 稳定同位素方法对喀斯特森林演替过程及规律研究的报道鲜见。对喀斯特生态系统演替过程中 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 变化特征的了解尚不全面,特别是森林演替过程中叶片-凋落物-土壤连续体的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值的分布特征及其如何指示生态学效应等,均需深入研究。

基于此,本文以贵州喀斯特高原峡谷区不同演替阶段植物群落为对象,采用稳定 C、N 同位素方法,通过测定 4 个演替阶段植物叶片-凋落物-土壤 C、N 及稳定同位素,分析其互作效应,试图回答以下 2 个科学问题:(1)探讨喀斯特森林不同演替阶段植物叶片-凋落物-土壤 C、N 及稳定同位素特征,阐明森林 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值随演替发生的变化规律;(2)探究随森林演替过程,植物叶片-凋落物-土壤 C、N 与其稳定同位素间的内在关联,揭示喀斯特森林演替过程中植物资源利用与适应策略的变化规律,为诊断养分状况和制定喀斯特森林生态系统可持续经营措施提供理论支撑。

1 材料与方 法

1.1 研究区概况

研究区位于贵州省黔西南州贞丰县北盘江镇($105^{\circ}38'11''\text{E}$ 、 $25^{\circ}40'16''\text{N}$),属典型的喀斯特高原峡谷地貌,地表破碎,地势起伏大,海拔为 370~1 473 m。区内属亚热带季风气候,年均降水量为 1 100 mm,但时间分布不均,集中在 5—10 月,季节性干旱严重。年总积温为 6 542.9 $^{\circ}\text{C}$,年均温为 18.4 $^{\circ}\text{C}$,年均最高、最低温度依次为 32.4、6.6 $^{\circ}\text{C}$,

四季干湿、冷热明显,光热条件丰富。土壤类型以石灰土为主,土层浅薄且肥力较低,基岩裸露率高。植被以亚热带常绿落叶针阔混交林为主,受人为活动干扰,原生植被基本被破坏,次生植被和人工林分布居多(杜家颖等,2017)。突出的生态问题包括水土流失严重、生态系统脆弱等。

草灌阶段以毛葡萄(*Vitis heyneana*)、叶下珠(*Phyllanthus urinaria*)、多花木蓝(*Indigofera amblyantha*)等为主;灌木阶段以川钓樟(*Lindera pulcherima*)为优势种,滇鼠刺(*Itea yunnanensis*)、清香木(*Pistacia weinmannifolia*)等均有分布;乔灌阶段以朴树(*Celtis sinensis*)、毛八角枫(*Alangium kurzii*)、山麻杆(*Alchornea davidii*)居多;乔木阶段以圆叶乌桕(*Triadica rotundifolia*)、翅荚香槐(*Cladrastis platycarpa*)为主,南酸枣(*Choerospondias axillaris*)、构树(*Broussonetia papyrifera*)等亦有分布。

1.2 群落调查

2019年7—8月,在对研究区进行全面踏查的基础上,参考卢永飞等(2015)对喀斯特植被演替阶段的划分方法,将植物群落划分为草灌、灌木、乔灌和乔木4个演替阶段(表1)。每个演替阶段设置3个20 m × 20 m的调查样地(海拔810 ~ 850 m,经度、纬度和坡度差异均较小,坡向一致),进行植物群落学调查。受喀斯特地表破碎、土层浅薄等特殊地形地貌的影响,采样时将样地间距确定为>10 m。灌木和草本调查样方大小依次为10 m × 10 m、1 m × 1 m,在每个样地内设置4个灌木小样方和4个草本小样方,树高<2 m的木本植物即记为灌木。同时,记录乔木名称、树高、胸径、冠幅;灌木名称、树高、地径、盖度;草本名称、盖度、平均高度。调查的环境因子包括经纬度、海拔、坡度、坡向等。

1.3 样品采集方法

在对样地进行调查分析的基础上,将重要值大于0.2的树种视为优势种,每个样地随机选取5株优势种,摘取东、南、西、北、中5个方位无病虫害、健康成熟的叶片,混匀制成1个样品装入尼龙袋。每个样地按S形路线采集未分解、半分解及全分解层凋落物(全分解层凋落物以不能辨识种类但未形成腐殖质层为判断依据),组成1个混合样装入尼龙袋。同时在采集凋落物的地方,采集0~20 cm土壤,组成混合土样,采用四分法保留鲜土约0.5 kg。4个演替阶段植物叶片、凋落物和土

壤样品各12份(4个演替阶段 × 3个标准样地)。

1.4 样品处理与分析

样品带回实验室后,叶片和凋落物在(65 ± 2)℃温度下烘干至恒重后,粉碎、过筛备用;土壤用镊子剔除根系、凋落物、石块和动植物残体,置于室内自然风干后,用研磨机粉碎并依次通过2.00、0.15 mm筛,装入专用玻璃瓶中密闭保存,用于测定C、N含量及稳定同位素自然丰度。

叶片-凋落物-土壤C、N含量及 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值在自然资源部第三海洋研究所实验室采用元素分析仪-稳定性同位素质谱仪联机(Vario ISOPOTE Cube-Isoprime, Elementar公司)完成测定,同位素比值采用千分比单位(‰),用 δ 表示。

$\delta^{13}\text{C}$ 值以PDB国际标准作为参考标准,计算公式如下:

$$\delta^{13}\text{C}(\text{‰}) = [R(^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{sample}})/R(^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{PDB}}) - 1] \times 1000. \text{式中}, R(^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{PDB}}) \text{为国际标准物 PDB(Peedee Belemnite)的 C 同位素比值, } \delta^{13}\text{C} \text{ 值的分析精度为 } \pm 0.2\text{‰}.$$

$\delta^{15}\text{N}$ 值以空气中 N_2 作为参考标准, $\delta^{15}\text{N}$ 计算公式如下:

$$\delta^{15}\text{N}_{\text{air}}(\text{‰}) = [R(^{15}\text{N}/^{14}\text{N}_{\text{sample}})/R(^{15}\text{N}/^{14}\text{N}_{\text{air}}) - 1] \times 1000. \text{式中}, R(^{15}\text{N}/^{14}\text{N}_{\text{air}}) \text{为空气中 } \text{N}_2 \text{ 的 N 同位素比值, } \delta^{15}\text{N} \text{ 值分析精度为 } \pm 0.25\text{‰}.$$

1.5 数据处理与分析

利用单因素方差分析(One-way ANOVA)检验森林不同演替阶段叶片-凋落物-土壤C、N含量和 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 比值之间的差异,利用最小显著差异法(least significant difference, LSD)进行多重比较,采用Pearson相关分析法对参数进行相关性检验。数据整理、分析、制图等采用Microsoft Excel 2010、SPSS 20.0、Origin Pro 2018软件完成。

2 结果与分析

2.1 不同演替阶段叶片C、N含量及 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值特征

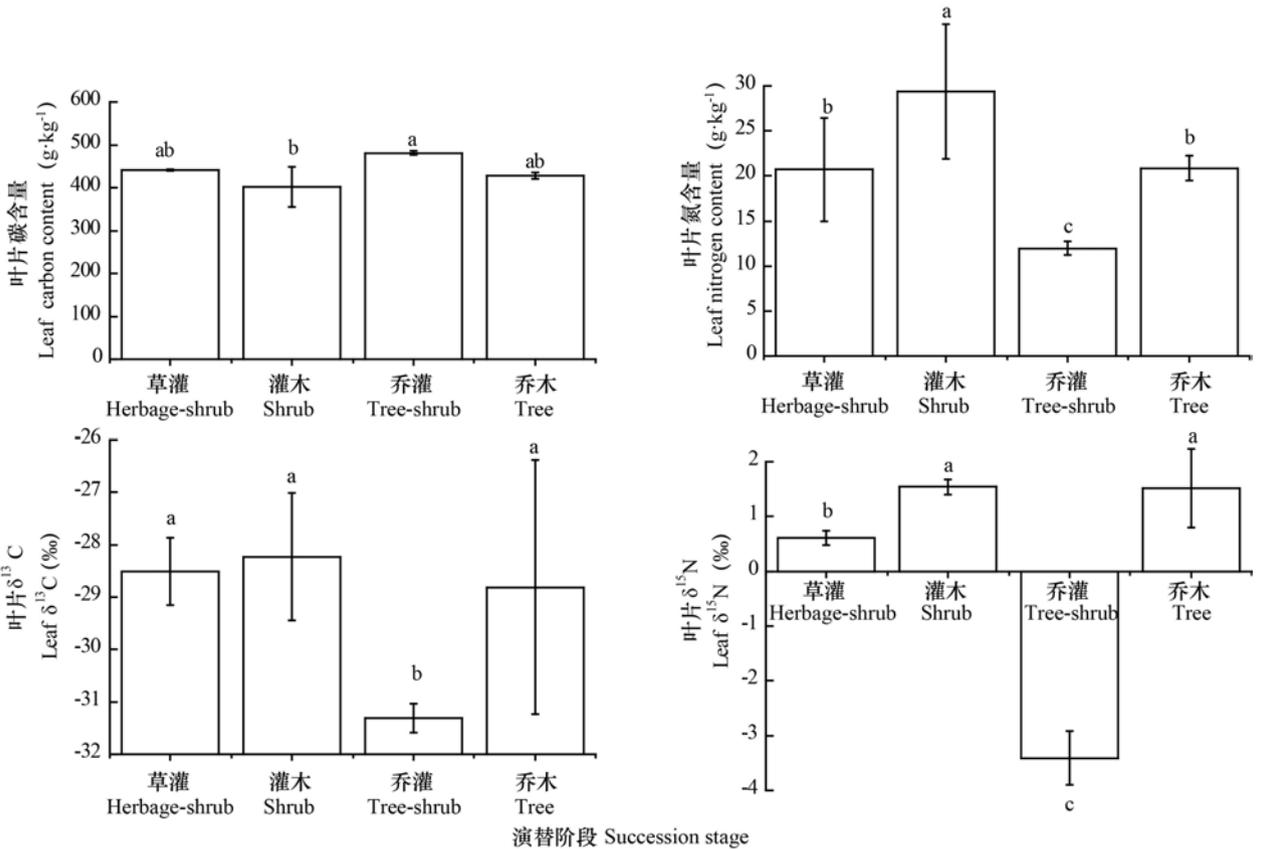
不同演替阶段优势种叶片C以灌木阶段为最小(402.55 g · kg⁻¹),说明其有机物含量较低,暗示潜在的C积蓄相对较弱。叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值以乔灌阶段为最低(-31.31‰),且与草灌、灌木和乔木阶段间差异显著($P < 0.05$,下同),随演替进程先减小后增加,表明植物水分利用效率随演替进行发生了部分调整。叶片N含量、 $\delta^{15}\text{N}$ 值依次为11.97~29.35

表 1 样地基本概况
Table 1 Basic situation of plots

演替阶段 Succession stage	林分类型 Forest type	盖度 Coverage (%)	高度 Height (m)	平均胸径 Mean diameter (cm)	平均地径 Mean ground diameter (cm)
草灌 Herbage-shrub	叶下珠群落和多花木蓝群落 <i>Phyllanthus urinaria</i> community and <i>Indigofera amblyantha</i> community	95	1.8	—	1.0
灌木 Shrub	川钓樟群落 <i>Lindera pulcherima</i> community	90	2.6	—	3.4
乔灌 Tree-shrub	毛八角枫群落 <i>Alangium kurzii</i> community	90	7.0	6.2	3.8
乔木 Tree	翅荚香槐群落 <i>Cladrastis platycarpa</i> community	92	9.0	11.5	1.9

注：—表示没有数据,表中地径指的是灌木层的地径。下同。

Note: — indicates that there is no data, the ground diameter in the table refers to the ground diameter of the shrub layer. The same below.



不同字母表示演替阶段之间存在显著性差异 ($P < 0.05$)。下同。

Different letters indicate significant differences among the succession stages ($P < 0.05$). The same below.

图 1 不同演替阶段植物群落叶片 C、N 含量及稳定同位素值

Fig. 1 Contents and stable isotope ratios of C and N in leaves of plant communities at different succession stages

$\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、 $-3.41\text{‰} \sim 1.52\text{‰}$,均以乔灌阶段为最低,随演替进行无明显变化规律,叶片 N 含量、 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 演替前期总体上大于演替后期(图 1)。

2.2 不同演替阶段凋落物 C、N 含量及 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值特征

凋落物 C 含量以乔灌阶段为最大 ($475.9 \text{ g} \cdot$

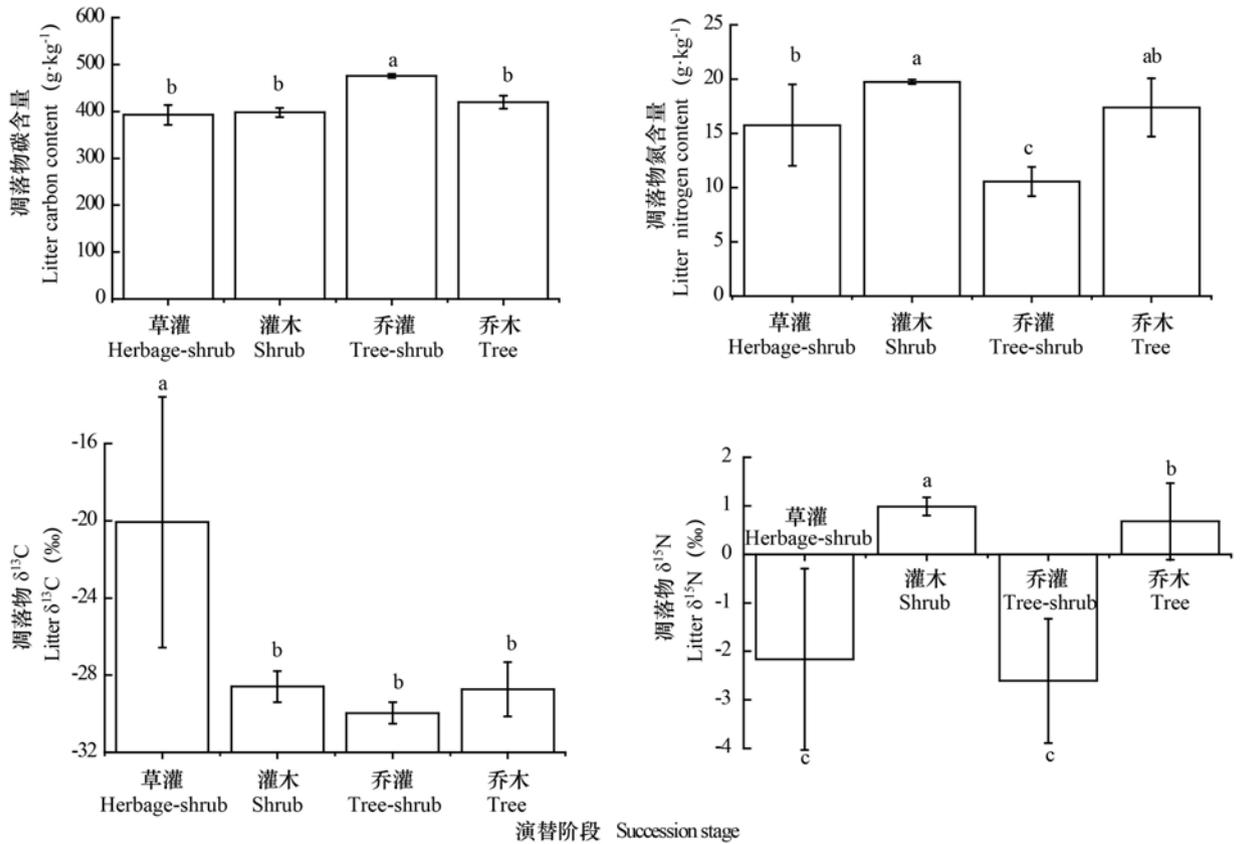


图 2 不同演替阶段植物群落凋落物 C、N 含量及稳定同位素值

Fig. 2 Contents and stable isotope ratios of C and N in litters of plant communities at different succession stages

kg⁻¹), 显著高于草灌、灌木和乔木阶段, 表明乔灌群落有利于生态系统养分回归。凋落物 N 含量以乔灌阶段为最小 (10.55 g · kg⁻¹), 草灌和乔木、灌木和乔木阶段之间均无显著差异 ($P > 0.05$, 下同)。凋落物 δ¹³C 值为 -29.96‰ ~ -20.07‰, 以草灌阶段为最高, 随演替进行呈降低趋势, 说明凋落物演替初期更易于分解。凋落物 δ¹⁵N 值为 -2.61‰ ~ 0.99‰, 随演替发生表现出正、负值交替出现的现象, 表明该值的变异率较大 (图 2)。

2.3 不同演替阶段土壤 C、N 含量及 δ¹³C、δ¹⁵N 值特征

土壤 C、N 含量依次为 57.3 ~ 147.65 g · kg⁻¹、5.45 ~ 16.15 g · kg⁻¹, 均表现为灌木、乔木阶段最高, 乔灌阶段其次, 草灌阶段最低, 说明 C、N 循环之间存在紧密的耦合关系。土壤 δ¹³C 值为 -26.83‰ ~ -21.14‰, 随演替进行呈降低趋势, 草灌阶段显著高于其他 3 个阶段, 暗示其土壤有机

质分解更彻底。土壤 δ¹⁵N 值为 5.36‰ ~ 8.63‰, 随演替进行先减小后增大, 总体上, 土壤更表现出 ¹⁵N 富集, 表明随森林演替, 土壤矿化过程 ¹⁵N 分馏增强 (图 3)。

2.4 叶片-凋落物-土壤 C、N 含量及 δ¹³C、δ¹⁵N 值之间的相关关系

由表 2 可见, 叶片-土壤 C、N 及其同位素之间存在较强的相关性, 表明植物-土壤之间养分循环存在紧密关联, 具有显著协同或权衡效应。凋落物 N、δ¹³C 和 δ¹⁵N 与其他指标均无显著相关关系, 凋落物 C 与土壤 N、δ¹⁵N 分别呈显著、极显著负相关 (-0.777、-0.845), 说明凋落物与土壤之间的互作关系强于凋落物与叶片。

3 讨论与结论

3.1 叶片-凋落物-土壤连续体 δ¹³C、δ¹⁵N 值特征

本文研究区森林 4 个演替阶段叶片 δ¹³C 值为

表 2 不同演替阶段叶片-凋落物-土壤 C、N 含量及 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值之间的相关分析Table 2 Correlation analyses between for C and N contents and $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of leaf-litter-soil at different succession stages

指标 Index	C _{leaf}	$\delta^{13}\text{C}_{\text{leaf}}$	N _{leaf}	$\delta^{15}\text{N}_{\text{leaf}}$	C _{litter}	$\delta^{13}\text{C}_{\text{litter}}$	N _{litter}	$\delta^{15}\text{N}_{\text{litter}}$	C _{soil}	$\delta^{13}\text{C}_{\text{soil}}$	N _{soil}
$\delta^{13}\text{C}_{\text{leaf}}$	-0.789 *	1									
N _{leaf}	-0.449	0.324	1								
$\delta^{15}\text{N}_{\text{leaf}}$	-0.728 *	0.516	0.725 *	1							
C _{litter}	0.624	-0.592	-0.777 *	0.845 **	1						
$\delta^{13}\text{C}_{\text{litter}}$	-0.084	0.306	0.361	0.180	-0.592	1					
N _{litter}	-0.688	0.609	0.287	0.629	-0.301	-0.454	1				
$\delta^{15}\text{N}_{\text{litter}}$	-0.232	-0.490	-0.457	-0.583	0.746 *	-0.645	-0.099	1			
C _{soil}	0.988 **	-0.789 *	-0.449	-0.728 *	0.624	-0.084	-0.688	0.232	1		
$\delta^{13}\text{C}_{\text{soil}}$	-0.789 *	0.988 **	0.324	0.516	-0.592	-0.306	0.609	-0.490	-0.789 *	1	
N _{soil}	-0.499	0.324	0.988 **	0.725 *	-0.777 *	0.361	0.287	-0.457	-0.499	0.324	1
$\delta^{15}\text{N}_{\text{soil}}$	-0.728 *	0.516	0.725 *	0.988 **	-0.845 **	0.180	0.629	-0.583	-0.728 *	0.516	0.725 *

注: ** 表示极显著相关 ($P < 0.01$); * 表示显著相关 ($P < 0.05$); C_{leaf}. 叶片碳含量; N_{leaf}. 叶片氮含量; $\delta^{13}\text{C}_{\text{leaf}}$. 叶片 $\delta^{13}\text{C}$; $\delta^{15}\text{N}_{\text{leaf}}$. 叶片 $\delta^{15}\text{N}$; C_{litter}. 凋落物碳含量; N_{litter}. 凋落物氮含量; $\delta^{13}\text{C}_{\text{litter}}$. 凋落物 $\delta^{13}\text{C}$; $\delta^{15}\text{N}_{\text{litter}}$. 凋落物 $\delta^{15}\text{N}$; C_{soil}. 土壤碳含量; N_{soil}. 土壤氮含量; $\delta^{13}\text{C}_{\text{soil}}$. 土壤 $\delta^{13}\text{C}$; $\delta^{15}\text{N}_{\text{soil}}$. 土壤 $\delta^{15}\text{N}$.

Note: ** indicates extremely significant correlation ($P < 0.01$); * indicates significant correlation ($P < 0.05$); C_{leaf}. Leaf carbon content; N_{leaf}. Leaf nitrogen content; $\delta^{13}\text{C}_{\text{leaf}}$. Leaf $\delta^{13}\text{C}$; $\delta^{15}\text{N}_{\text{leaf}}$. Leaf $\delta^{15}\text{N}$; C_{litter}. Litter carbon content; N_{litter}. Litter nitrogen content; $\delta^{13}\text{C}_{\text{litter}}$. Litter $\delta^{13}\text{C}$; $\delta^{15}\text{N}_{\text{litter}}$. Litter $\delta^{15}\text{N}$; C_{soil}. Soil carbon content; N_{soil}. Soil nitrogen content; $\delta^{13}\text{C}_{\text{soil}}$. Soil $\delta^{13}\text{C}$; $\delta^{15}\text{N}_{\text{soil}}$. Soil $\delta^{15}\text{N}$.

-31.31‰~-28.23‰,较鼎湖山非喀斯特森林偏正(表3),原因可能是:其一,该研究区属于喀斯特高原峡谷,而鼎湖山基岩为泥盆系的厚层砂岩、砂页岩,属于非喀斯特地区,土壤类型主要为赤红壤,其保水性能较喀斯特地区好,加之鼎湖山降水量(1955 mm)亦高于该区(1100 mm),使土壤水分趋于丰富;其二,喀斯特地貌特殊的地上、地下二元结构,导致水分可利用性偏低,而水分可利用性与其利用效率、叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值均呈负相关(Xu et al., 2017),据此推断该区较低的水分可利用性导致叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值更高。叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 值为-3.41‰~1.54‰,与滨海沙地人工林植物叶片相比偏正(表3),表明该研究区森林生态系统N饱和程度相对较高,N含量愈加丰富,原因是喀斯特高原峡谷区生境脆弱,资源供应能力相对匮乏,植物通过提高对资源的竞争能力来适应这一特殊生境,将更多养分用于器官构建。

本文4个演替阶段凋落物 $\delta^{13}\text{C}$ 值为-29.96‰~-20.07‰,高于黔西北次生林优势种凋落物 $\delta^{13}\text{C}$ 值(表3),原因可能是凋落物种类、微生物数量及活性等均存在差异,加之不同样区生境水分、岩石裸露率等异质性较高,影响了凋落物的分解速率和程

度。凋落物 $\delta^{15}\text{N}$ 值为-2.61‰~0.99‰,高于罗绪强等(2014)在贵州清镇研究的结果(表3),原因是研究区采取了植树造林、退耕还林等森林生态修复与保护措施,植物群落发生正向演替,生态系统结构趋于复杂,地表凋落物组成向多样化发展,微生物数量增多,凋落物分解速率加快,有利于 ^{15}N 富集的氮挥发增加,从而导致地表凋落物 $\delta^{15}\text{N}$ 值偏高(潘复静等,2011;罗绪强等,2014)。

本研究区4个演替阶段土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 值为-26.83‰~-21.14‰,较高寒草甸土壤偏正(表3),原因是不同研究区温度具有较大差异,高寒草甸属高原大陆性气候,而该研究区属亚热带季风气候,温度明显较高,高温促进了土壤微生物活性,使土壤有机质分解速率加快(周咏春等,2019),进而导致土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 值升高。土壤 $\delta^{15}\text{N}$ 值为5.36‰~8.63‰,较鼎湖山森林土壤偏高(表3),这与微生物分解凋落物补偿土壤养分过程有关,Collins等(2008)研究认为微生物C限制条件下,土壤矿化过程 ^{15}N 分馏加强,本文结果显示凋落物C与土壤 $\delta^{15}\text{N}$ 值极显著负相关,与该结论一致,原因是喀斯特高原峡谷区森林凋落物蓄积量虽逐渐增加,但总体偏少,分解补充到土壤中的C量仍较低,导致其C含量低于非

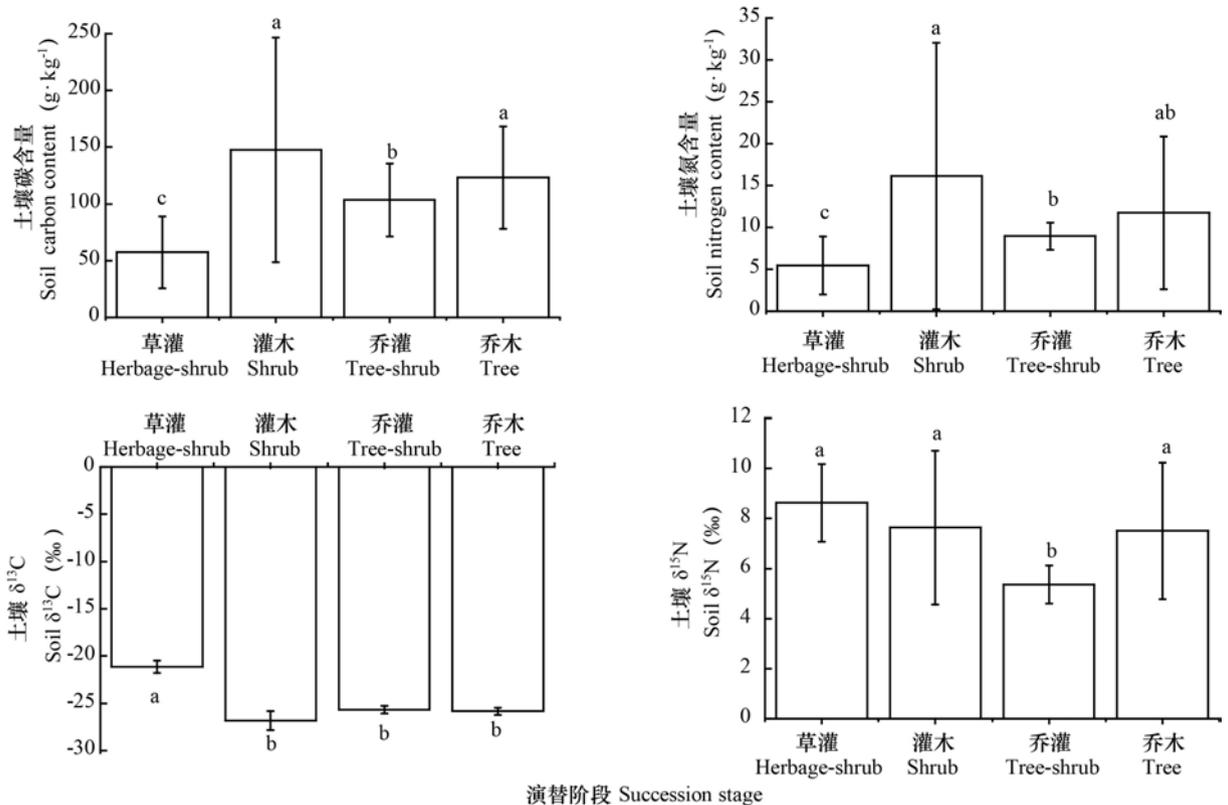


图 3 不同演替阶段植物群落土壤 C、N 含量及稳定同位素值

Fig. 3 Contents and stable isotope ratios of C and N in soil of plant communities at different succession stages

喀斯特地区,微生物主要受 C 限制,矿化过程¹⁵N 分馏增强,土壤 δ¹⁵N 值增大。

3.2 叶片-凋落物-土壤 δ¹³C、δ¹⁵N 值与其元素相关性随群落演替的关系

不同层次间 C 含量变异较为显著,原因可能是:其一,随着演替进展,植物群落结构、林内小气候以及凋落物的输入、输出和分解状况等均发生改变,导致归还土壤的养分含量不同(熊鑫等, 2016);其二,生态系统 C、N 循环之间有着密切关联,固 C 潜力较大程度受限于土壤供 N 能力(李德军等, 2018),受群落结构、环境因子和供 N 能力等诸多因素协同作用,森林 C 含量变异尤为明显。此外,本研究还发现叶片-凋落物-土壤 δ¹³C、δ¹⁵N 随演替进程变化规律较弱,说明森林演替过程发生了同位素分馏,原因是随演替发生,地表植被类型、水热条件以及生态系统养分分配格局等均存在显著差异,植物为适应环境、维持生存,亦采取了相应的资源利用和适应策略。伴随着资源利用策略和生存方式的改变,植物光合作用、呼吸作用

也会同步变化,进而影响森林稳定 C、N 同位素分馏机制,最终导致各组分 δ¹³C、δ¹⁵N 值随演替过程的变化规律各异。但植物新陈代谢如何驱动稳定 C、N 同位素分馏尚需深入研究。

本文研究结果还显示,乔灌阶段植物群落叶片 δ¹³C 值最低,原因是乔、灌木混交林中,上层乔木枝叶茂盛,其叶片阻挡了进入林中的部分光线,导致林内光照强度和温度降低(刘效东等, 2014),致使光合能力下降,林内大气 CO₂ 浓度上升,导致 C_i/C_a 升高,δ¹³C 值降低。物种水平上,叶片 δ¹³C 值可表征植物长期的水分利用效率(Yu et al., 2008),指示固 C 耗水成本,亦能评价植物对逆境的适应能力(Hussain et al., 2018)。通常,叶片 δ¹³C 值越大,水分利用效率越高,固 C 耗水成本越低(Yu et al., 2008),固定相同数量 C 所消耗的水分越少。本研究发现,该研究区内川钓樟、圆叶乌柏和翅荚香槐等优势种叶片 δ¹³C 值较高,表明该区灌木和乔木阶段的树种具有较高的水分利用效率,光合作用固 C 耗水成本较低,适应水分胁迫生

表 3 贵州喀斯特森林与其他研究区域叶片-凋落物-土壤 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值比较Table 3 $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values in leaf-litter-soil in Guizhou karst forest communities in comparison with forests of other regions

项目 Item	研究区域 Region	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	文献 Reference
叶片 Leaf	贵州黔西南 Southwestern Guizhou	-31.31~-28.23	-3.4~1.54	本文 This study
	广东鼎湖山 Dinghushan in Guangdong	-33.37~-29.19	-4.78~-2.29	熊鑫等,2016
	福建长乐 Changle in Fujian	-31.68~-29.32	-5.55~-2.17	葛露露等,2018
凋落物 Litter	贵州黔西南 Southwestern Guizhou	-29.9~-20.07	-2.61~0.99	本文 The study
	广东鼎湖山 Dinghushan in Guangdong	-30.43~-28.84	-5.19~-4.02	熊鑫等,2016
	贵州毕节 Bijie in Guizhou	-31.50~-28.84	—	喻阳华等,2018
	贵州清镇 Qingzhen in Guizhou	—	-4.49~-1.83	罗绪强等,2014
土壤 Soil	贵州黔西南 Southwestern Guizhou	-26.83~21.14	5.36~8.63	本文 The study
	广东鼎湖山 Dinghushan in Guangdong	-27.31~-21.38	2.52~8.19	熊鑫等,2016
	福建长乐 Changle in Fujian	—	-4.68~-2.98	葛露露等,2018
	黄河源区 Source region of the Yellow River	-25.42~-24.20	3.37~4.61	全小龙等,2016

境的能力更强,可作为生态系统恢复的优选树种。

他人研究表明,叶片和土壤 $\delta^{15}\text{N}$ 值可以指示生态系统 N 饱和程度,叶片-土壤 $\delta^{15}\text{N}$ 值越大,生态系统越接近 N 饱和(Pardo et al., 2006; 郑璐嘉等,2015)。本文结果显示,灌木阶段优势种叶片、土壤 $\delta^{15}\text{N}$ 值更大,表明该阶段生态系统 N 饱和程度相对较高,原因可能是该阶段 N 循环更活跃,N 的输出量偏高,伴随着 N 的硝化作用和 NO_3^- 的淋失(Huang et al., 2013; 郑璐嘉等,2015),更多贫乏的 N 离开生态系统,导致土壤和叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 值升高。同时,叶片较土壤表现出贫乏 ^{15}N ,原因是轻的 ^{14}N 被植物根系优先利用,而较重的 ^{15}N 被视为没有使用过的碳酸盐积累在细胞中(Craigne et al., 2015),并通过根部外液从体内排出,最终进入到土壤介质,导致其 $\delta^{15}\text{N}$ 值更趋正。综上可知,该研究区内川钓樟、圆叶乌柏和翅荚香槐等树种更适用于喀斯特高原峡谷区森林生态系统恢复。

参考文献:

COLLINS JC, DIJKSTRA P, HART SC, et al., 2008. Nitrogen source influences natural abundance ^{15}N of *Escherichia coli* [J]. *FEMS Microbiol Lett*, 282(2): 246-250.

CRAINE J, BROOKSHIRE E, CRAMER M, et al., 2015. Ecological interpretation of nitrogen isotope ratios of terrestrial plants and soils [J]. *Plant Soil*, 396(1/2): 1-26.

DIAO HY, WANG AZ, YUAN FH, et al., 2019. Stable carbon isotopic characteristics of plant-litter-soil continuum along a successional gradient of broadleaved Korean pine forests in

Changbai Mountain, China [J]. *Chin J App Ecol*, 30(5): 1435-1444. [刁浩宇, 王安志, 袁辉, 等, 2019. 长白山阔叶红松林演替序列植物-凋落物-土壤碳同位素特征 [J]. *应用生态学报*, 30(5): 1435-1444.]

DU JY, WANG LJ, SHENG MY, et al., 2017. Soil C, N, and P stoichiometry of rocky desertification ecosystems in the Karst Plateau Canyon Area [J]. *J Sichuan Agric Univ*, 35(1): 45-51. [杜家颖, 王霖娇, 盛茂银, 等, 2017. 喀斯特高原峡谷石漠化生态系统土壤 C、N、P 生态化学计量学特征 [J]. *四川农业大学学报*, 35(1): 45-51.]

GE LL, LIN Y, MENG QQ, et al., 2018. Comparison and relationship analysis of water use efficiency and foliar nutrient concentration in different tree species of Southeast Coastal Area [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 38(7): 1332-1339. [葛露露, 林宇, 孟庆权, 等, 2018. 滨海沙地人工林树种水分利用效率和叶片养分浓度比较及其关系分析 [J]. *西北植物学报*, 38(7): 1332-1339.]

HUANG ZQ, WAN XH, HE ZM, et al., 2013. Soil microbial biomass, community composition and soil nitrogen cycling in relation to tree species in subtropical China [J]. *Soil Biol Biochem*, 62: 68-75.

HUSSAIN MI, AI-DAKHEEL AJ, LIU YF, et al., 2018. Effect of salinity stress on phenotypic plasticity, yield stability, and signature of stable isotope of carbon and nitrogen in safflower [J]. *Environ Sci Poll R*, 25(24): 23685-23694.

LI DJ, CHEN H, XIAO KC, et al., 2018. Nitrogen biogeochemical cycling and its effects on carbon sequestration in karst ecosystems, Southwest China [J]. *Res Agric Mod*, 39(6): 916-921. [李德军, 陈浩, 肖孔操, 等, 2018. 西南喀斯特生态系统氮素循环特征及其固碳效应 [J]. *农业现代化研究*, 39(6): 916-921.]

LIU XD, ZHOU GY, CHEN XZ, et al., 2014. Forest microclimate change along with the succession and response to climate change in south subtropical region [J]. *Acta Ecol Sin*, 34(10): 2755-2764. [刘效东, 周国逸, 陈修治, 等, 2014. 南亚热带森林演替过程中小气候的改变及对气候变化的响应 [J]. *生态学报*, 34(10): 2755-2764.]

LIU JF, ZHANG YT, NI YY, et al., 2018. Latitudinal trends

- in foliar $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of *Quercus variabilis* and their influencing factors [J]. *Chin J App Ecol*, 29(5): 1373–1380. [刘建锋, 张玉婷, 倪妍妍, 等, 2018. 栓皮栎叶 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 的纬向趋势及其影响因子 [J]. *应用生态学报*, 29(5): 1373–1380.]
- LU YF, YU LF, ZHANG YW, 2014. Soil quality changes during the process of vegetation restoration in degraded karst [J]. *Guizhou Sci*, 32(5): 41–47. [卢永飞, 喻理飞, 张玉武, 2014. 退化喀斯特植被不同恢复阶段土壤质量变化 [J]. *贵州科学*, 32(5): 41–47.]
- LUO XQ, WANG SJ, ZHANG GL, et al., 2014. Characteristics of nitrogen isotope in surficial litter under karst rocky desertification [J]. *Bull Mineral Petrol Geochem*, 33(2): 214–220. [罗绪强, 王世杰, 张桂玲, 等, 2014. 喀斯特石漠化过程中地表凋落物 $\delta^{15}\text{N}$ 特征 [J]. *矿物岩石地球化学通报*, 33(2): 214–220.]
- PAN FJ, ZHANG W, WANG KL, et al., 2011. Litter C : N : P ecological stoichiometry character of plant communities in typical Karst Peak-Cluster Depression [J]. *Acta Ecol Sin*, 31(2): 335–343. [潘复静, 张伟, 王克林, 等, 2011. 典型喀斯特峰丛洼地植被群落凋落物 C : N : P 生态化学计量特征 [J]. *生态学报*, 31(2): 335–343.]
- PARDO LH, TEMPLER PH, GOODALE CL, et al., 2006. Regional assessment of N saturation using foliar and root $\delta^{15}\text{N}$ [J]. *Biogeochemistry*, 80(2): 143–171.
- PI FJ, YUAN CJ, YU LF, et al., 2016. Ecological stoichiometry characteristics of plant leaves from the main dominant species of natural secondary forest in the central of Guizhou [J]. *Ecol Environ Sci*, 25(5): 801–807. [皮发剑, 袁丛军, 喻理飞, 等, 2016. 黔中天然次生林主要优势种叶片生态化学计量特征 [J]. *生态环境学报*, 25(5): 801–807.]
- QUAN XL, DUAN ZH, QIAO YM, et al., 2016. Variations in soil carbon and nitrogen stable isotopes and density among different alpine meadows [J]. *Acta Pratac Sin*, 25(12): 27–34. [全小龙, 段中华, 乔有明, 等, 2016. 不同高寒草甸土壤碳氮稳定同位素密度的差异 [J]. *草业学报*, 25(12): 27–34.]
- SI GY, LI XY, CHENG SL, et al., 2017. Organic carbon dynamics of the leaf-litter-soil continuum in the typical forests of the Changbai Mountain transect: an analysis of stable carbon isotope technology [J]. *Acta Ecol Sin*, 37(16): 5285–5293. [司高月, 李晓玉, 程淑兰, 等, 2017. 长白山垂直带森林叶片-凋落物-土壤连续体有机碳动态——基于稳定性碳同位素分析 [J]. *生态学报*, 37(16): 5285–5293.]
- 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.]
- TWOHEY RY, ROBERTS LM, STUDER A, 2018. Leaf stable carbon isotope composition reflects transpiration efficiency in *Zea mays* [J]. *Plant J*, 97(3): 475–483.
- WU QS, LONG J, LI J, et al., 2019. Effects of different microhabitat types on soil microbial community composition in the Maolan Karst Forest in Southwest China [J]. *Acta Ecol Sin*, 39(3): 1009–1018. [吴求生, 龙健, 李娟, 等, 2019. 茂兰喀斯特森林小生境类型对土壤微生物群落组成的影响 [J]. *生态学报*, 39(3): 1009–1018.]
- XIONG X, ZHANG HL, WU JP, et al., 2016. ^{13}N and ^{15}N isotopic signatures of plant-soil continuum along a successional gradient in Dinghushan Biosphere Reserve [J]. *Chin J Plant Ecol*, 40(6): 533–542. [熊鑫, 张慧玲, 吴建平, 等, 2016. 鼎湖山森林演替序列植物-土壤碳氮同位素特征 [J]. *植物生态学报*, 40(6): 533–542.]
- XU X, GUAN HD, SKRZYPEK GG, et al., 2017. Response of leaf stable carbon isotope composition to temporal and spatial variabilities of aridity index on two opposite hillslopes in a native vegetates catchment [J]. *J Hydrol*, 553(6): 214–223.
- YAO FY, ZHU B, DU EZ, 2012. Use of ^{15}N natural abundance in nitrogen cycling of terrestrial ecosystems [J]. *Chin J Plant Ecol*, 36(4): 346–352. [姚凡云, 朱彪, 杜恩在, 2012. ^{15}N 自然丰度法在陆地生态系统氮循环研究中的应用 [J]. *植物生态学报*, 36(4): 346–352.]
- YU YH, CHENG W, YANG DL, et al., 2018. Carbon stable isotopic characteristics of organic matter in the leaf-litter-soil continuum of dominant tree species in a secondary forest in northwestern Guizhou [J]. *Acta Ecol Sin*, 38(24): 8733–8740. [喻阳华, 程雯, 杨丹丽, 等, 2018. 黔西北次生林优势树种叶片-凋落物-土壤连续体有机质碳稳定同位素特征 [J]. *生态学报*, 38(24): 8733–8740.]
- YU GY, SONG X, WANG QF, et al., 2008. Water-use efficiency of forest ecosystems in eastern China and its relations to climatic variables [J]. *New Phytol*, 177(4): 927–937.
- ZHENG QH, WANG B, 2009. Applications of stable isotope techniques to determine components of CO_2 and H_2O fluxes in forest ecosystems [J]. *For Res*, 22(1): 109–114. [郑秋红, 王兵, 2009. 稳定性同位素技术在森林生态系统碳水通量组分区分中的应用 [J]. *林业科学研究*, 22(1): 109–114.]
- ZHANG P, ZHANG GQ, ZHAO YP, et al., 2018. Ecological stoichiometry characteristics of leaf-litter-soil interactions in different forest types in the loess hilly-gully region of China [J]. *Acta Ecol Sin*, 38(14): 5087–5098. [张萍, 章广琦, 赵一婷, 等, 2018. 黄土丘陵不同森林类型叶片-凋落物-土壤生态化学计量特征 [J]. *生态学报*, 38(14): 5087–5098.]
- ZHENG LJ, MA JJ, SUN XH, et al., 2018. Responses of photosynthesis, dry mass and carbon isotope discrimination in winter wheat to different irrigation depths [J]. *Photosynthetica*, 56(4): 1437–1446.
- ZHENG LJ, HUANG ZQ, HE ZM, et al., 2015. Influence of forest ages on the composition of stable carbon and nitrogen isotope of *Cunninghamia lanceolata* in subtropic China [J]. *Sci Silv Sin*, 51(1): 22–28. [郑璐嘉, 黄志群, 何宗明, 等, 2015. 林龄、叶龄对亚热带杉木人工林碳氮稳定同位素组成的影响 [J]. *林业科学*, 51(1): 22–28.]
- ZHOU YC, ZHANG WB, CHENG XL, et al., 2019. A review on the responses of plant and soil carbon stable isotope composition to environmental change [J]. *Res Environ Sci*, 32(4): 565–572. [周咏春, 张文博, 程希雷, 等, 2019. 植物及土壤碳同位素组成对环境变化响应研究进展 [J]. *环境科学研究*, 34(2): 565–572.]

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202108058

章润阳, 钱前, 刘坤平, 等. 喀斯特不同土地利用方式和恢复模式对土壤酶活性 C : N : P 比值的影响 [J]. 广西植物, 2022, 42(6): 970–982.

ZHANG RY, QIAN Q, LIU KP, et al. Effects of different land use and ecological restoration types on soil enzymatic C : N : P ratios in a karst ecosystem [J]. *Guihaia*, 2022, 42(6): 970–982.

喀斯特不同土地利用方式和恢复模式对土壤酶活性 C : N : P 比值的影响

章润阳^{1,4}, 钱前^{1,4}, 刘坤平², 梁月明³, 张伟², 靳振江^{1,4}, 潘复静^{1,4*}

(1. 桂林理工大学 环境科学与工程学院 广西环境污染控制理论与技术重点实验室, 广西 桂林 541004; 2. 中国科学院环江喀斯特生态系统观测研究站, 广西 环江 547100; 3. 中国地质科学院岩溶地质研究所 自然资源部广西壮族自治区岩溶动力学重点实验室, 广西 桂林 541004; 4. 岩溶地区水污染控制与用水安全保障协同创新中心, 广西 桂林 541004)

摘要: 为探究喀斯特地区不同土地利用方式和生态恢复模式对土壤酶活性及其碳(C):氮(N):磷(P)比值的影响, 该文在广西环江县的中国科学院环江喀斯特生态系统观测研究站长期定位观测试验地选取了3种土地利用方式[退化干扰地、牧草地和果树(枇杷)林地]和4种恢复模式(常绿乔木林、落叶乔木林、常绿落叶混交林和自然恢复林)作为研究对象, 分析了4种土壤酶[β -1,4-葡萄糖苷酶(β G)、 β -1,4-N-乙酰葡萄糖苷酶(NAG)、亮氨酸氨基肽酶(LAP)和碱性磷酸酶(ALP)]的活性和C:N:P比值变化与土壤生态因子之间的关系。结果表明:(1)恢复模式土壤的4种酶活性均高于土地利用方式。在不同土地利用方式中, 牧草地4种酶的活性、C:P和N:P比值高于其他两种土地利用方式; 在不同恢复模式中, 落叶乔木林的 β G和ALP酶活性显著高于自然恢复林和常绿乔木林, 常绿乔木林的NAG酶活性显著高于其他3种恢复模式, 而落叶乔木林的酶活性C:P比值和常绿落叶混交林的酶活性N:P比值均显著低于其他3种恢复模式。另外, 酶活性计量比值矢量角度分析显示, 所有土地利用和恢复模式受磷限制。(2)4种酶活性均与土壤有机碳(SOC)、铵态氮(NH_4^+ -N)和硝态氮(NO_3^- -N)含量呈显著正相关, 与全磷(TP)含量呈显著负相关; β G酶活性与速效磷(AP)含量呈显著正相关, ALP酶活性与全氮(TN)含量呈显著正相关。(3)冗余分析(RDA)显示, 土壤TP、 NH_4^+ -N、 NO_3^- -N和AP含量分别解释了土壤酶活性和C:N:P比值变化的38.3%、9.5%、9.3%和8.0%。综上认为, 喀斯特不同土地利用和恢复模式中土壤磷限制普遍存在, 意味着土地利用开发和恢复过程中磷的赋存和转化是土壤质量改善的重点。另外, 牧草地、常绿落叶混交林和落叶乔木林相对于其他土地利用和恢复模式具有较高的土壤酶活性和C:P比值以及AP含量, 表明牧草和落叶植物可能对喀斯特土地利用和生态恢复过程中土壤质量改善有积极作用。

关键词: 喀斯特生态系统, 土地利用, 土地恢复, 土壤酶活性, 酶活性生态化学计量

中图分类号: Q948.113 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2022)06-0970-13

收稿日期: 2022-02-28

基金项目: 国家自然科学基金(U20A2011, 41907208, 31800441); 广西自然科学基金(2018GXNSFBA138012) [Supported by National Natural Science Foundation of China (U20A2011, 41907208, 31800441); Guangxi Natural Science Foundation (2018GXNSFBA138012)]。

第一作者: 章润阳(1996-), 硕士研究生, 主要从事喀斯特退化生态系统恢复机理研究, (E-mail) 824633387@qq.com。

*通信作者: 潘复静, 博士, 副研究员, 主要从事生态恢复及地上地下生态学研究, (E-mail) panfujing@glut.edu.cn。

Effects of different land use and ecological restoration types on soil enzymatic C : N : P ratios in a karst ecosystem

ZHANG Runyang^{1,4}, QIAN Qian^{1,4}, LIU Kunping², LIANG Yueming³,
ZHANG Wei², JIN Zhenjiang^{1,4}, PAN Fujing^{1,4*}

(1. Guangxi Key Laboratory of Theory and Technology for Environmental Pollution Control, College of Environmental and Engineering, Guilin University of Technology, Guilin 541004, Guangxi, China; 2. Huanjiang Observation and Research Station for Karst Ecosystems, Huanjiang 547100, Guangxi, China; 3. Key Laboratory of Karst Dynamics, Ministry of Natural and Resources & Guangxi Zhuangzu Autonomy Region, Institute of Karst Geology, Chinese Academy of Geological Sciences, Guilin 541004, Guangxi, China; 4. Collaborative Innovation Center for Water Pollution Control and Water Safety in Karst Area, Guilin 541004, Guangxi, China)

Abstract: To explore the effects of land use and ecological restoration types on soil enzyme activities and C : N : P ratios in the karst ecosystem, we selected three land use types [disturbed land, pasture grassland, and orchard forest (loquat)] and four restoration types (evergreen forest, deciduous forest, evergreen-deciduous mixed forest, and natural restoration forest), which are long-term positioning observation experimental plots of the Huanjiang Observation and Research Station for Karst Ecosystems, measured the activities of four soil enzymes [β -1,4-glucosidase (β G), β -1,4-N-acetylglucosaminidase (NAG), leucine aminopeptidase (LAP), and alkaline phosphatase (ALP)], and analyzed the relationships between activities levels and the C : N : P ratios and soil-associated physical and chemical factors. The results were as follows: (1) Enzyme activities were higher in the restoration types than in the three land use types. In addition, the activities of the four enzymes, enzymatic N : P, and enzymatic C : P of pasture grassland were higher than those in the other restoration types. The β G and ALP activities in the deciduous forest were significantly higher than those in the natural restoration and evergreen forest, and NAG activity in the evergreen forest was significantly higher than that in the other three restoration types. The enzymatic N : P ratios of the evergreen-deciduous mixed forests were significantly lower than those in the other restoration types, as was the enzymatic C : P ratio of the deciduous forest. In addition, vector analysis of the enzyme activity measurement ratio showed that all land use and restoration types were limited by P. (2) The activities of the four enzymes were positively correlated with soil organic C (SOC), ammonia N ($\text{NH}_4^+\text{-N}$), and nitrate N ($\text{NO}_3^-\text{-N}$), whereas negatively correlated with total P (TP). β G activity was positively correlated with available P (AP) and ALP activity was positively correlated with total N (TN). (3) Redundancy analysis (RDA) showed that the levels of TP, $\text{NH}_4^+\text{-N}$, $\text{NO}_3^-\text{-N}$, and AP explained 38.3%, 9.5%, 9.3%, and 8.0%, respectively, of the changes in soil enzyme activities and C : N : P ratios. Based on these results, the different land use and restoration types in karst areas are shown to generally exist under the limitation of soil P, which implies that the fixation and transformation of P should be the focus of soil quality improvement in the land use development and restoration process. Furthermore, soil enzyme activities, C : P ratios, and AP contents in pasture grassland, evergreen-deciduous mixed forest, and deciduous forest were higher than those in the other land use and restoration types. The result indicates that forage and deciduous plants are important for soil nutrient cycling and should be considered in the process of karst land use and restoration.

Key words: karst ecosystem, land use, land restoration, soil enzyme activity, enzymatic stoichiometry

土壤胞外酶来源于植物和微生物的分泌物 (Błońska et al., 2017), 与生态系统中的养分转化和能量流动密切相关 (陈晓丽等, 2015), 其变化规律能够反映植物和微生物对养分的需求特征与环境变化关系 (杨君珑等, 2018)。土壤中的元素循环需要许多胞外酶的参与, 例如 β -1,4-葡萄糖苷酶 (β -1,4-glucosidase, β G) 可以分解纤维素, β -1,4-N-乙酰葡

萄糖苷酶 (β -1,4-N-acetylglucosaminidase, NAG) 可以分解几丁质, 亮氨酸氨基肽酶 (leucine aminopeptidase, LAP) 可以水解蛋白质和多肽, 碱性磷酸酶 (alkaline phosphatase, ALP) 可以矿物质化有机磷 (罗攀等, 2017)。生态化学计量学理论是一种用于研究生态系统中各种元素 (主要是 C、N、P 和 S) 平衡和能量均衡的方法 (Elser et al., 1996)。涉

及 C、N、P 循环相关的酶活性的相对比值即为酶活性 C : N : P 生态化学计量比值。 $\ln\beta G$: $\ln(NAG + LAP)$ 可以作为酶活性 C : N 比值, $\ln\beta G$: $\ln ALP$ 作为酶活性 C : P 比值, 而 $\ln(NAG + LAP)$: $\ln ALP$ 则作为酶活性 N : P 比值(Sinsabaugh et al., 2008)。

土壤胞外酶活性与其生态化学计量比值受到土地利用方式、土壤温度和质量、植被类型等多种因素的影响(吴鹏等, 2019; 王丽君等, 2020)。通常来讲, 这些指标的影响具有相互效应。当土地利用方式发生改变, 土壤扰动方式和地上植被类型和结构也会随之发生变化, 影响土壤的酸碱度、温度、湿度、有机质含量、营养元素有效性以及微生物群落组成等(Lauber et al., 2008), 进而造成土壤酶活性的差异。比如, 森林土壤的脱氢酶和脲酶活性显著高于耕地(Błońska et al., 2016)。有研究显示, 随着土地利用强度的增强, 在高强度的人为扰动下, 土壤酶活性均有不同程度的降低(de Barros et al., 2020)。因而, 减少土壤扰动强度是提高土壤酶活性、维持良好土壤养分循环的途径。随着土地的生态恢复, 环境发生改变, 不同植被类型的土壤酶活性差异显著(史丽娟等, 2020)。研究表明, 落叶阔叶林的葡萄糖苷酶活性显著高于常绿阔叶林(常月等, 2021)。当土壤的酶活性 C : P 和 N : P 比值逐渐变小, 意味着从磷限制变为碳限制(Yang et al., 2020; Zhang et al., 2021)。用酶活性计量比值矢量长度(Vector L)和矢量角度(Vector A)表示土壤养分的限制特征则更容易理解: 当比值矢量长度越长时, 土壤的碳限制程度更强; 矢量角度偏离 45° 时表明受氮或磷限制的变化, 当角度向上偏离越大时则受磷限制越强, 角度向下偏离越大时则受氮限制越强(Moorhead et al., 2016)。从以上信息可以看出, 土壤酶活性及 C : N : P 比值不仅能够表示养分循环过程中养分限制特征, 还能反映出这种过程中不同养分活化或转化的变化, 是表征生物需求和土壤 C、N、P 养分循环的指标(Feng et al., 2019; Jiao & Yuan, 2019)。

喀斯特是碳酸岩基岩溶蚀后形成的独特地貌类型, 有土层薄、土壤形成慢、抗蚀性较差以及景观格局复杂等特点(Wang et al., 2019)。我国西南的喀斯特地区自 20 世纪 50 年代以来, 经历了自然植被破坏、土地不合理利用等一系列人为干扰过程, 土壤侵蚀加剧的同时基岩大面积裸露, 土壤

生产力下降(罗旭玲等, 2021; 赵楚等, 2021), 严重阻碍了土地的可持续发展。近年来, 一系列的退耕还林和生态修复工程使得石漠化恶化趋势得到缓解, 土壤肥力有所提升(王克林等, 2016)。已有研究表明, 林地土壤养分含量比果园和耕地更高(孙建等, 2019; 夏光辉等, 2020; Kaur et al., 2021), 土壤 C、N 固持和土壤微生物生物量都得到明显改善; 其中坡耕地转变成马尾松林、柏树林等后, 土壤酶活性也得到提升(孙彩丽等, 2021)。但是, 土地资源开发利用管理和修复过程是一对矛盾共同体, 而研究不同土地利用方式和生态恢复模式的土壤酶活性特征有助于理解土地开发和恢复后土壤质量的改善(白世红等, 2012)。目前, 土地利用方式和恢复模式的变化对喀斯特地区土壤酶活性及其化学计量比的影响机制还不够明确。因此, 研究土壤酶活性及其 C : N : P 比值的变化与环境因子的关系, 有助于评估喀斯特不同土地利用方式和恢复模式的土壤质量状况, 可为喀斯特土地资源开发利用管理与生态恢复决策提供理论依据。

本文以中国科学院环江喀斯特生态系统观测研究站的顺坡垦殖观测场平台作为研究样地, 选取了 3 种土地利用方式[退化干扰地、牧草地和果树(枇杷)林地]和 4 种生态恢复模式(常绿乔木林、落叶乔木林、常绿落叶混交林和自然恢复林)作为研究对象, 分析不同土地利用方式和生态恢复模式土壤 βG 、NAG、LAP 和 ALP 4 种酶的活性及其 C : N : P 比值的变化及其与土壤环境因子的关系, 阐明不同土地利用方式和生态恢复模式养分限制特征及其驱动因素的变化。

1 材料与方 法

1.1 研究区概况

中国科学院环江喀斯特生态系统观测研究站(108°18'—108°19' E, 24°43'—24°44' N, 平均海拔为 228.5~337.8 m)在广西壮族自治区环江毛南族自治县。该区域位于北回归线以北、云贵高原东南, 为典型的亚热带季风气候, 七月室外平均温度 29 °C, 年平均气温 15.4~22.4 °C, 全年日照时数 4 422 h, 全年太阳辐射量 98.89 kJ · cm⁻², 无霜期 290 d, 年平均降水量 1 400~1 500 mm, 降雨多集中于 4 至 9 月, 占全年降雨量的 70%(张伟等, 2013)。

研究区在 1985 年前经历了频繁的火烧和放牧,导致了严重的石漠化。1985 年研究区内所有居民外迁,退化的生态系统才得到了逐步恢复。2004 年,选择坡面土壤和植被较为均一的山坡建立顺坡垦殖观测场平台,模拟人为扰动和生态恢复方式设立了面积、坡度相仿的长期控制性试验样地。3 种不同土地利用方式(退化干扰区、牧草地、果树林地)和 4 种不同生态恢复模式(常绿乔木林、落叶乔木林、常绿落叶混交林、自然恢复林)的具体处理方式见表 1。该研究区内基岩裸露率小于 10%,碎石覆盖率为 30%~60%,地表土碎岩体积含量为 10%~30%。土壤主要为白云岩风蚀形成的碱性石灰土,并随着坡向下,土层平均厚度由 10~30 cm 逐步上升到 50~80 cm(陈洪松等,2012)。

1.2 土壤样品采样

2020 年 7 月,在中国科学院环江喀斯特生态系统观测研究站坡地顺坡垦殖观测场平台选取 3 种不同土地利用方式和 4 种不同恢复模式作为研究地(图 1)。每种类型即为一个径流场,站内坡面径流场投影面积约为 100 m × 10 m,横跨山体的坡脚到中上位置。我们在每种类型的径流场上、中、下三个不同位置共设置 3 个 10 m × 10 m 的样方,共 3 个重复样方,每个样方间隔不低于 20 m。

每个样方再设置 3 个采样点,在每个采样点 3 m × 3 m 范围内按照五点法进行采样,每个采样点采集的土样进行混合形成 1 个样,每个样方有 3 个混合样,因此,每种土地利用方式或恢复模式共 9 个混合土样(图 1),共采集到 63 个土壤样品。土样中的石头和根系于样品采集后 4 h 内挑出,然后过 10 目筛,并分成等量的两份。将第 1 份置于 4 °C 冰箱保存,用于土壤胞外酶活性和铵态氮、硝态氮的测定;第 2 份风干,研磨,过 20 目和 100 目,用于土壤养分的测定。

1.3 土壤养分测定

采用 pH 计(雷磁 PHS-2F)在水土比 1 : 2.5 情况下测定土壤的 pH 值;采用重铬酸钾-硫酸溶液加热氧化土壤,然后用硫酸亚铁溶液滴定重铬酸钾溶液来测定土壤有机碳(soil organic C, SOC);采用半微量凯氏法消煮土样,使用流动注射仪(AA3HR)测定消煮液的氮素浓度,计算全氮(total N, TN)含量;用 NaOH 熔融土样,消煮液使用钼锑抗显色剂显色,然后使用紫外可见分光光度计(PerkinElmerL60200060)测定全磷(total P, TP)含

量;用 KCl 溶液浸提土样,浸提液则用流动注射仪(AA3HR)测定铵态氮(ammonia N, $\text{NH}_4^+\text{-N}$)和硝态氮(nitrate N, $\text{NO}_3^-\text{-N}$)浓度,后计算两者含量;首先使用 Na_2HCO_3 溶液浸提,然后使用钼锑抗显色剂显色,最后用紫外可见分光光度计(PerkinElmerL60200060)测定速效磷(available P, AP)(鲁如坤,2000)。

1.4 土壤酶活性测定

应用 MUB 荧光光度法测定土壤酶活性。称取鲜土 1 g 于 500 mL 灭菌带盖玻璃瓶中,添加 125 mL 灭菌冷却后的醋酸钠缓冲液或碳酸氢钠缓冲液,用匀浆机搅拌形成土壤悬浊液。悬浊液用涡旋仪使其处于匀浆状态,然后使用移液枪吸土壤悬浮液于 96 微孔板内,将微孔板置于 20 °C 黑暗条件下培养 4 h 后,再在每个孔中加入 10 μL 的 NaOH 溶液($1 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$)使反应完全结束,用酶标仪(SynergyH4)测定荧光值。将 $\text{nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 作为酶活性的单位(Phillips et al., 2012)。

1.5 数据处理

酶活性 C : N : P 比值通过 $\ln(\beta G) : \ln(\text{NAG} + \text{LAP}) : \ln(\text{AP})$ 计算。

酶活性计量比值矢量长度(Vector L)和矢量角度(Vector A)计算公式如下(Moorhead et al., 2016):

$$\text{Vector } L = \{ [\ln(\beta G) / \ln(\text{NAG} + \text{LAP})]^2 + [\ln(\beta G) / \ln(\text{AP})]^2 \}^{1/2};$$

$$\text{Vector } A = \text{Degrees} \{ \text{ATAN2} [\ln(\beta G) / \ln(\text{AP}), \ln(\beta G) / \ln(\text{NAG} + \text{LAP})] \}。$$

式中:Vector L 表示土壤受微生物碳限制程度的高低;Vector A 表示土壤受微生物氮、磷的限制程度高低,Vector A 偏离 45° 时表示受氮或磷限制,向上偏离越大受磷限制越强,向下偏离越大受氮限制越强。

各项指标先进行正态分布检验,然后采用单因素方差数据分析(one-way ANOVA)和多重比较分析(least-significant-differences, LSD)方法(SPSS 22.0 软件)分析不同土地利用和恢复模式对土壤酶活性和各理化指标的影响,并利用 Origin 2018 软件制图。应用斯皮尔曼法(Spearman; SPSS 22.0 软件)对土壤酶活性及生态化学计量比和土壤理化性质进行相关分析。利用冗余分析(RDA)计算土壤环境因子对土壤酶活性及生态化学计量比变化的影响贡献率(Canoco 5.0 软件)。

表 1 不同土地利用方式和生态恢复模式样地概况

Table 1 Plot conditions of different land use and ecological restoration types

土地利用方式 Land use type	处理方法 Treatment method	土壤扰动情况 Soil disturbance	海拔 Altitude (m)	山坡走向 Hillside trend	植被情况 Vegetation condition
退化干扰地 Disturbed land	每年 12 月份,地上植被刈割,除根 In December of each year, mow to remove root vegetation	高 High	310	东南 Southeast	以白茅、蔓生秀竹、毛桐苗等草本植物为主 Mainly herbaceous plants such as <i>Imperata cylindrical</i> , <i>Microstegium vagans</i> and <i>Mallotus barbatus</i>
牧草地 Pasture grass	去除原始植被,挖根,然后种植桂牧 1 号,每年在收割后施肥 Removed the original vegetation, dug the roots, then planted <i>Pennisetum purpureum</i> cv. Guimu-1, and fertilize after harvest every year	中 Medium	296	东南 Southeast	桂牧 1 号 <i>Pennisetum purpureum</i> cv. Guimu-1
果树林 Orchard forest	栽种枇杷后连续 3 a 去除原始植被,除根,果实成熟后采摘并修剪枝干 After planting <i>Eriobotrya japonica</i> , remove the original vegetation and roots for three consecutive years, pick and prune the branches after the ripe fruit	中 Medium	299	东南 Southeast	以枇杷为主,几乎没有地下植被,地表多枇杷叶凋落物 Mainly <i>Eriobotrya japonica</i> , there is almost no underground vegetation, and there are many loquat leaf litter on the surface
常绿乔木林 Evergreen forest	栽种青冈栎后连续 3 a 去除原始植被,除根 Remove the original vegetation and roots for three consecutive years after planting <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	低 Low	297	东南 Southeast	以青冈栎为主,地下草本星状分布,凋落物层很薄 Mainly <i>Cyclobalanopsis glauca</i> , with a star-shaped distribution of underground herbs, and the litter layer is very thin
落叶乔木林 Deciduous forest	栽种任豆后连续 3 a 去除原始植被,除根 Remove the original vegetation and roots for three consecutive years after planting <i>Zenia insignis</i>	低 Low	296	东南 Southeast	以任豆为主,地下草本片状分布,凋落物层较薄 Mainly <i>Zenia insignis</i> , the subterranean herbs are distributed in sheets, and the litter layer is thin
常绿落叶混交林 Evergreen-deciduous mixed forest	栽种青冈栎和任豆后连续 3 a 去除原始植被,除根 Remove the original vegetation and roots for three consecutive years after planting <i>Cyclobalanopsis glauca</i> and <i>Zenia insignis</i>	低 Low	297	东南 Southeast	以任豆及青冈栎为主 Mainly <i>Zenia insignis</i> and <i>Cyclobalanopsis glauca</i>
自然恢复林 Natural restoration forest	原始状态,自然演替 Original state, natural succession	无 No	305	东南 Southeast	植被覆盖率高于 90%,多灌木,地表有丰富的藤本和杂草分布,主要植被为盐肤木、黄荆、毛桐、火棘、竹叶花椒等,凋落物层较厚 The vegetation coverage rate is higher than 90%, there are many shrubs, and there are abundant vines and weeds on the surface. The main vegetation are <i>Rhus chinensis</i> , <i>Vitex negundo</i> , <i>Mallotus barbatus</i> , <i>Pyracantha fortuneana</i> , <i>Zanthoxylum armatum</i> , etc., and the litter layer is thick

2 结果与分析

2.1 不同土地利用与恢复模式土壤养分特征

由表 2 可知,3 种土地利用方式中,SOC 和 TP

含量无显著差异。退化干扰区土壤 TN 含量显著高于其他土地利用方式,但 NO_3^- -N 含量最低。牧草地土壤 AP 和 NH_4^+ -N 含量最高,其中:AP 含量比退化干扰区、果树林地分别高 78.31%、51.29%; NH_4^+ -N 含量比退化干扰地和果树林分别高



I. 退化干扰地; II. 牧草地; III. 果树林地; IV. 常绿乔木林; V. 落叶乔木林; VI. 常绿落叶混交林; VII. 自然恢复林。下同。

I. Disturbed land; II. Pasture grass; III. Orchard forest; IV. Evergreen forest; V. Deciduous forest; VI. Evergreen-deciduous mixed forest; VII. Natural restoration forest. The same below.

图 1 采样方式示意图

Fig. 1 Sampling method sketch map

13.03%、96.76%。果树林地土壤具有最高的 NO_3^- -N 含量,分别比退化干扰区和牧草地高 180.48%、31.91%。在 4 种恢复模式中,SOC 和 TP 含量无显著差异,落叶乔木林具有最高的 NO_3^- -N 和 AP 含量,其中 NO_3^- -N 含量比常绿乔木林、常绿落叶混交林、自然恢复林分别高 39.60%、34.59%、51.13%;常绿落叶混交林土壤 TN 和 NH_4^+ -N 含量最高,其中 NH_4^+ -N 含量比自然恢复林高 42.82%;自然恢复林的 NH_4^+ -N 和 NO_3^- -N 含量最低。另外,3 种土地利用方式 SOC、TN、TP、 NH_4^+ -N、 NO_3^- -N 和 AP 含量的均值与 4 种恢复模式的均值无显著差异(表 3)。

2.2 不同土地利用与恢复模式土壤酶活性及其 C : N : P 比值的变化

由图 2 可知,3 种土地利用方式中,牧草地的

NAG 和 LAP 酶活性均显著高于其他土地利用方式,果树林地 NAG 酶活性显著低于其他土地利用方式,退化干扰地 βG 酶活性显著低于其他土地利用方式,不同土地利用方式 ALP 酶活性无显著差异。在 4 种恢复模式中,落叶乔木林的 βG 酶活性显著高于自然恢复林和常绿乔木林,常绿乔木林的 NAG 酶活性显著高于其他三种恢复模式,常绿乔木林和常绿落叶混交林的 LAP 酶活性显著高于落叶乔木林和自然恢复林,落叶乔木林和常绿落叶混交林 ALP 酶活性显著高于常绿乔木林和自然恢复林。由表 3 可知,不同恢复模式酶活性均值显著高于不同土地利用方式酶活性均值。

由表 4 可知,不同土地利用方式和恢复模式土壤酶活性 C : N : P 比值存在显著差异 ($P < 0.05$)。在不同土地利用方式中,退化干扰地的酶活性 C :

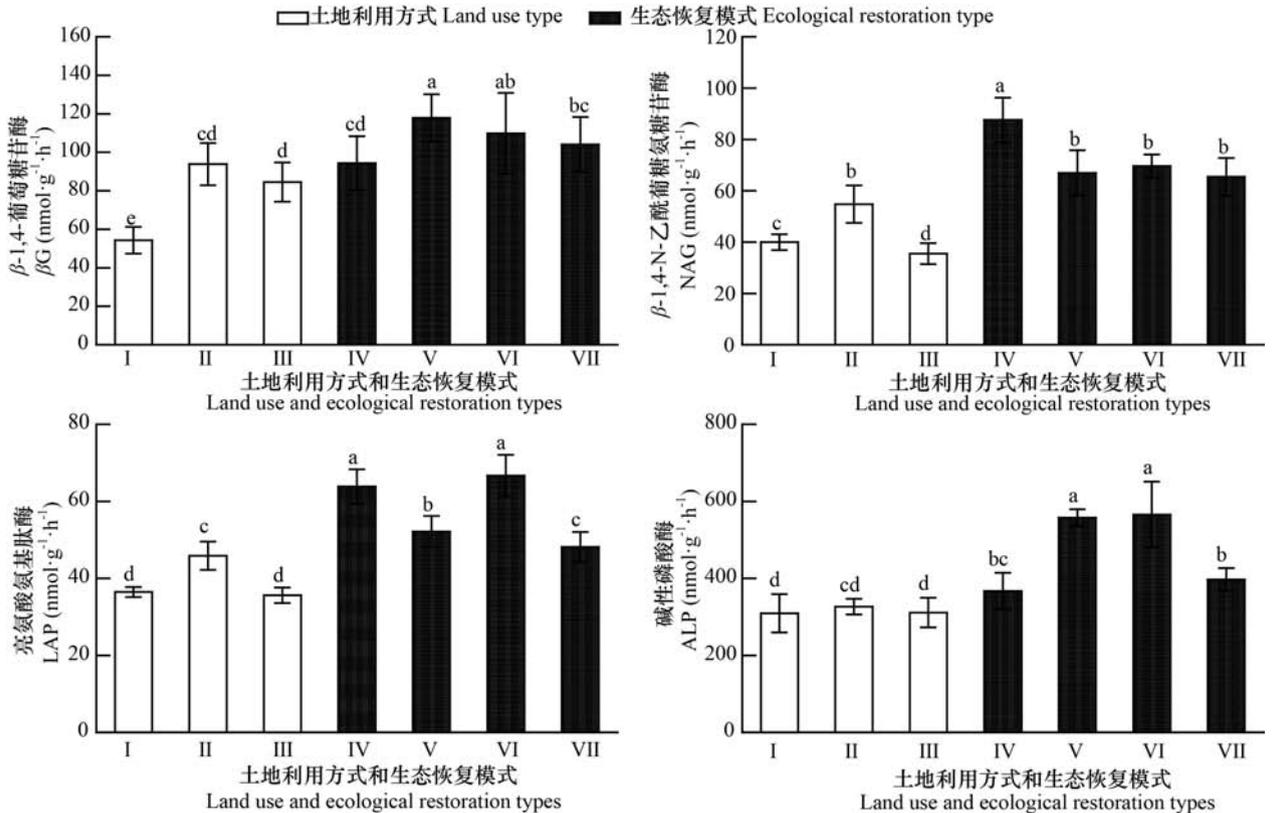
表 2 不同土地利用和生态恢复模式下土壤基本理化性质

Table 2 Soil basic physicochemical properties of different land use and ecological restoration types

理化性质 Physicochemical property	退化干扰地 Disturbed land (I)	牧草地 Pasture grass (II)	果树林地 Orchard forest (III)	常绿乔木林 Evergreen forest (IV)	落叶乔木林 Deciduous forest (V)	常绿落叶 混交林 Evergreen- deciduous mixed forest (VI)	自然恢复林 Natural restoration forest (VII)
有机碳 SOC ($g \cdot kg^{-1}$)	47.91±3.04c	48.37±2.5c	48.24±2.33c	50.83±5.09bc	52.82±2.48b	53.64±3.89b	57.53±3.04a
全磷 TP ($g \cdot kg^{-1}$)	1.15±0.09a	1.1±0.06a	1.09±0.16a	0.79±0.04b	0.8±0.04b	0.83±0.05b	0.85±0.07b
全氮 TN ($g \cdot kg^{-1}$)	4.8±0.18ab	4.24±0.16de	4.01±0.35e	4.32±0.3cd	4.57±0.2bc	4.92±0.23a	4.62±0.43b
速效磷 AP ($mg \cdot kg^{-1}$)	8.9±0.63c	15.87±1.81a	10.49±0.95b	8.42±1.62c	15.25±1.66a	10.35±1.4b	15.25±1.16a
氨态氮 NH_4^+-N ($mg \cdot kg^{-1}$)	3.76±0.26c	4.25±0.47b	2.16±0.34e	4.59±0.33a	4.67±0.33a	4.87±0.5a	3.41±0.11d
硝态氮 $NO_3^- -N$ ($mg \cdot kg^{-1}$)	4.2±0.33d	8.93±2.39c	11.78±2.24b	11.54±1.61b	16.11±1.46a	11.97±0.8b	10.66±1.5b
pH	7.56±0.06b	7.23±0.1d	7.75±0.13a	7.32±0.24cd	7.45±0.12bc	7.51±0.16b	7.78±0.16a

注：不同小写字母表示不同土地利用和生态恢复模式间差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

Note: Different small letters indicate significant differences among different land use and ecological restoration types ($P < 0.05$). The same below.



不同小写字母表示不同土地利用和生态恢复模式间差异显著 ($P < 0.05$)。

Different small letters indicate significant differences among different land use and ecological restoration types ($P < 0.05$).

图 2 土壤酶活性的变化特征

Fig. 2 Variation characteristics of soil enzyme activities

表 3 不同土地利用和生态恢复模式下
土壤理化指标均值和酶活性均值

Table 3 Mean values of soil physicochemical indexes
and enzyme activities in different land use
and ecological restoration types

理化性质和酶活性 Physicochemical property and enzyme activity	土地利用方式 Land use type	生态恢复模式 Ecological restoration type
SOC ($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$)	48.17±2.54a	53.7±4.36a
TP ($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$)	1.11±0.11a	0.81±0.06a
TN ($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$)	4.35±0.41a	4.61±0.36a
AP ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	11.75±3.26a	12.32±3.37a
$\text{NH}_4^+\text{-N}$ ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	3.39±0.98a	4.38±0.67a
$\text{NO}_3^-\text{-N}$ ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	8.31±3.67a	12.57±2.51a
pH	7.51±0.24a	7.52±0.24a
βG ($\text{nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)	77.57±19.46b	106.57±17.34a
NAG ($\text{nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)	43.44±9.74b	72.42±11.55a
LAP ($\text{nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)	39.31±5.32b	57.7±8.95a
ALP ($\text{nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)	315.52±37.64b	471.92±104.37a

N : P 比值均为最低;牧草地的酶活性 C : P 和 N : P 比值均为最高,其中酶活性 C : N 比值比退化干扰地高 12.48%;果树林地酶活性 C : N 比值最高,比退化干扰地高 12.92%。在不同恢复模式中,常绿乔木林酶活性 C : P 和 N : P 比值均为最高;落叶乔木林的酶活性 C : N 和 C : P 比值较高,酶活性 N : P 比值显著低于其他恢复模式;常绿落叶混交林酶活性比值均较低;自然恢复林的酶活性比值均较高。在不同土地利用方式中,果树林地的酶活性比值矢量长度 (Vector L) 显著高于其他两种利用方式。在不同恢复模式中,落叶乔木林和自然恢复林的 Vector L 显著高于其他恢复模式。所有土地利用方式和恢复模式的矢量角度 (Vector V) 均大于 45°。

2.3 土壤酶活性及其 C : N : P 比值与土壤理化因子的关系

相关性分析表明, βG 酶活性与 AP、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 呈极显著正相关 ($P < 0.01$, 下同); NAG 和 LAP 酶活性与 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 呈极显著正相关, LAP 酶活性与 TN 呈极显著正相关 ($P < 0.01$), 与 pH 呈负相关; ALP 酶活性与 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 呈极显著正相关 ($P < 0.01$); 4 种酶活性均与 TP 呈极

显著负相关 ($P < 0.01$)。酶 C : N 比值与 AP 和 pH 呈极显著正相关 ($P < 0.01$), 与 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 呈极显著负相关 ($P < 0.01$); 酶 C : P 比值与 AP 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 呈极显著正相关 ($P < 0.01$); 酶 N : P 比值与 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 呈极显著负相关 ($P < 0.01$), 与 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 呈极显著正相关 ($P < 0.01$), 与 TP 呈显著负相关 (表 5)。不同土地利用方式和恢复模式土壤酶活性及化学计量比与土壤理化因子关系密切。

冗余分析分析表明,土壤理化性质对土壤酶活性及其化学计量比的总累积解释率为 66.6%, 第一轴解释了变量的 65.8%, 第二轴解释了变量的 0.81% (图 3)。其中, TP ($F = 37.9$; $P = 0.002$)、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ ($F = 11.0$; $P = 0.002$)、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ ($F = 12.9$; $P = 0.002$)、AP ($F = 13.4$; $P = 0.002$) 是影响土壤酶活性及其化学计量比的显著影响因子, 其解释量分别为 38.3%、9.5%、9.3%、8.0% (表 6)。

3 讨论

3.1 土壤酶活性及其 C : N : P 比值变化及其影响因素

土壤酶活性及计量比值受土壤理化性质改变的影响, 而土壤理化性质的改变与土地利用方式转化 (de Oliveira et al., 2019)、植被种类的变化 (Woźniak, 2019) 息息相关。本研究中, 喀斯特地区不同土地恢复模式下酶活性均值明显高于土地利用方式, 且不同土地利用方式和恢复模式的土壤酶活性也有较大的差异。造成不同土地利用方式和恢复模式土壤酶活性变化可能有两个因素: (1) 与土地的扰动强度有关。由于常绿乔木林、落叶乔木林、常绿落叶混交林和自然恢复林受到人为干扰相比于果树林地、牧草地和退化干扰地较弱, 因此, 凋落物回归量的改善和细根死亡的生物量输入会增加土壤微生物对植物来源养分的可用性 (Philippot et al., 2013), 影响土壤微生物硝化与反硝化过程 (张东等, 2019), 影响溶磷菌等微生物释放酶的速率 (岑龙沛等, 2020), 进而引起酶活性的提高。(2) 与植物的生理生态指标有关。牧草地上生物量较多并且高度较高并且拥有发达的根系, 而落叶树种的主要适应策略以提高资源利用效率为主, 其年生长周期短, 养分周转速率及叶片更新速率高 (王思琦等, 2020)。又由于试验地 pH 较高, 磷素易被络合成不被植物和微生物吸

表 4 不同土地利用和生态恢复模式下土壤酶活性 C : N : P 比值及其矢量特征

Table 4 Soil enzyme activity C : N : P ratios and vector characteristics in different land use and ecological restoration types

土地利用方式 Land use type	C : N	C : P	N : P	矢量长度 Vector length	矢角角度 Vector range(°)
I	0.92±0.028d	0.697±0.022d	0.758±0.021d	0.441±0.031c	69.96±2.261ab
II	0.984±0.034bc	0.784±0.023a	0.797±0.017b	0.531±0.043b	65.133±1.556d
III	1.039±0.028a	0.773±0.025ab	0.744±0.015d	0.583±0.035a	68.419±1.89bc
IV	0.904±0.031d	0.77±0.031ab	0.851±0.028a	0.435±0.042c	61.776±3.408e
V	0.998±0.03b	0.753±0.015bc	0.756±0.013d	0.526±0.037b	70.667±0.823a
VI	0.953±0.043c	0.74±0.032c	0.777±0.018c	0.473±0.057c	69.786±2.202ab
VII	0.981±0.038bc	0.775±0.02ab	0.791±0.018bc	0.52±0.047b	66.492±1.277cd
平均值 Mean value	0.968±0.054	0.756±0.036	0.782±0.038	0.501±0.065	67.462±3.576

表 5 土壤酶活性及其 C : N : P 比值与土壤各因子之间的相关性

Table 5 Correlation analysis between soil enzyme activities, enzymatic C : N : P ratios and other soil factors

指标 Index	SOC	TP	TN	AP	NH ₄ ⁺ -N	NO ₃ ⁻ -N	pH
β G	0.431 **	-0.569 **	0.002	0.458 **	0.351 **	0.659 **	-0.03
NAG	0.358 **	-0.740 **	0.132	0.031	0.616 **	0.434 **	-0.340 **
LAP	0.303 *	-0.684 **	0.237	-0.126	0.686 **	0.422 **	-0.301 *
ALP	0.336 **	-0.617 **	0.336 **	0.151	0.567 **	0.575 **	-0.062
C : N	0.05	0.161	-0.324 **	0.449 **	-0.417 **	0.286 *	0.324 **
C : P	0.204	-0.12	-0.387 **	0.443 **	-0.138	0.333 **	0.017
N : P	0.144	-0.318 *	-0.035	-0.091	0.334 **	0.018	-0.353 **

注: * 表示 $P < 0.05$; ** 表示 $P < 0.01$ 。

Note: * indicates $P < 0.05$; ** indicates $P < 0.01$.

收和利用的形态(高雨秋等,2019),有机质稳定更高,氮磷有效性降低(曾成城等,2021)。为了吸收更多的养分,植物分泌大量的有机质给土壤微生物,促进微生物生长和分泌更多的酶来提高土壤养分的可利用性(王丽君等,2021)。

3.2 不同土地利用方式和恢复模式影响土壤酶活性及其 C : N : P 比值

本研究得出,在不同土地利用方式中,牧草地比退化干扰地和果树林地具有较高的 NAG 和 LAP 酶活性以及酶活性 N : P 比值。一般认为,土壤养分有效性、生物属性是影响土壤酶活性及其化学计量比变化的重要因素(Zhang et al., 2021)。造成不同土地利用方式土壤酶活性及其比值的变化可能有如下两个原因:(1)受到土壤磷素限制的影

响。在本研究中,酶活性适量角度表明所有的土地利用类型都受到磷缺乏的限制。牧草地酶活性 C : P 和 N : P 比值高于其他土地利用方式,同时酶活性比值适量角度较小,说明牧草地相对于其他土地利用方式受磷限制减弱。植物通过调节土壤微生物的酶生产来改变其土壤养分的有效性,因此,牧草地土壤中的 AP 含量显著高于其他土地利用方式能够支持该利用方式磷限制减弱的趋势。这可能与牧草样地建立前期施肥所致,氮磷养分的补充使得磷限制降低(张永亮等,2020)。(2)受到氮素含量变化的影响。上述中讲到磷限制降低,意味氮素在生物活动的作用凸显。土壤中的氮素大部分来源于有机质的分解(母容等,2011)。因此,本研究发现 NAG 和 LAP 酶活性与

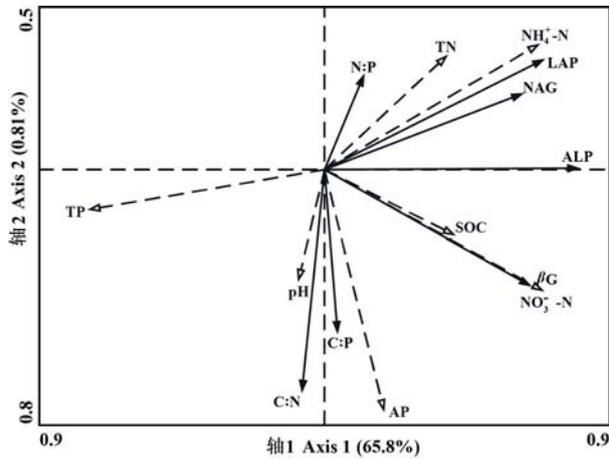


图3 土壤酶活性及其 C : N : P 比值与土壤理化性质关系的冗余分析 (RDA)

Fig. 3 Redundancy analysis (RDA) of soil enzyme activities, enzymatic C : N : P ratios and physicochemical properties in soil

表6 土壤酶活性及其 C : N : P 比值的影响因素

Table 6 Factors influencing soil enzyme activities and enzymatic C : N : P ratios

指标 Index	重要性排序 Importance ranking	解释量 Explanatory quantity (%)	F 值 F value	P 值 P value
TP	1	38.3	37.9	0.002
NH ₄ ⁺ -N	2	9.5	11.0	0.002
NO ₃ ⁻ -N	3	9.3	12.9	0.002
AP	4	8.0	13.4	0.002

SOC 呈显著正相关。牧草具有发达的根系, 细根较多, 其根尖是生理功能区, 不仅能够分泌更多的酶, 也会分泌更多的有机物给微生物繁殖来分泌水解酶, 共同分解有机质 (Avellaneda-Torres et al., 2013)。NH₄⁺-N 来自于土壤 TN 的矿化, 牧草地土壤对 NH₄⁺-N 的吸附性强, 土壤氮素补给高于其他土地利用方式 (焦泽彬等, 2021)。因此, 本研究中土壤 NAG 和 LAP 酶活性与 NH₄⁺-N 含量呈显著正相关关系。综上所述, 与其他土地利用方式相比, 牧草地具有更好的养分循环状况。

在不同恢复模式中, 落叶乔木林和常绿落叶混交林具有较高的 βG 和 ALP 酶活性, 具有较低的 N : P 比值和较大的矢量角度, 说明落叶乔木林和常绿落叶混交林受磷限制的影响比其他恢复模式

严重。这种情况的发生, 有可能与落叶植物的存在有一定关系。理由如下: (1) 由于落叶植物的生理特征所致。落叶植物具有较高的生长速率、生产力和光合作用速率等, 对土壤养分的需求较多。当土壤的养分可用性较低时, 微生物会分泌更多的酶来提高有效性养分的供应 (Zhang et al., 2019)。 (2) 与凋落物归还有关。落叶乔木林和常绿落叶混交林较其他恢复模式有较高的凋落物量, 这为植物和微生物获取养分提供了充足的有机物。土壤养分很多来源于土壤有机质的分解和矿化, 这些过程依靠分解酶来完成。本研究结果发现土壤酶活性与 SOC 呈极显著正相关。综上所述, 落叶植物更易于对外界环境的变化作出响应, 对喀斯特植被恢复中土壤碳氮磷的固持更有帮助 (周晓东和邓艳, 2017)。

3.3 酶活性及 C : N : P 比值变化的驱动因素

本研究发现影响土壤酶活性及化学计量比的显著因子是 TP、NH₄⁺-N、NO₃⁻-N 和 AP。其中, TP 对土壤酶活性及 C : N : P 比值影响最大, 其 F 值为 37.9。土壤氮和磷已经被证实是影响土壤酶活性及 C : N : P 比值的重要因素 (Hill et al., 2010)。例如: 邢肖毅等 (2012) 以黄土高原丘陵不同植被群落为研究对象, 发现土壤 NAG 酶活性与 NH₄⁺-N 和 NO₃⁻-N 呈显著相关; 杨凯等 (2021) 通过研究青海地区玉米地发现土壤中的 NH₄⁺-N 和 NO₃⁻-N 主要通过影响固氮微生物进而影响 NAG 和 LAP 酶活性。TP 是土壤磷的总储量虽然不能完全反映土壤磷素的供应水平, 但与 TN 和 SOC 构成比例关系, 依然是酶活性的重要影响因子。研究地区受磷限制, AP 可以反映土壤磷养分的可用性, 磷酸酶加快有机磷向无机磷转化的速率, 促进植物对无机磷的吸收 (Zhang et al., 2021)。此外, 冗余分析表明 7 种 (SOC、TP、TN、AP、NH₄⁺-N、NO₃⁻-N、pH) 理化性质对不同土地利用方式和恢复模式下土壤酶活性及其化学计量解释量为 66.6%, 这些环境因子解析了酶活性变化的主要贡献率, 在喀斯特土地利用和生态恢复中应该更需这些因素的控制或者调控。

4 结论

本文通过对研究区不同土地利用方式和生态恢复模式土壤酶活性及其 C : N : P 比值的研究,

得出以下结论:(1)研究区不同恢复模式下土壤酶活性均值高于不同土地利用方式;(2)研究区植被主要受到土壤磷限制,土壤酶活性的变化是磷素转化的关键;(3)在不同土地利用方式和恢复模式中,牧草和落叶植物对土壤酶活性及其 C : N : P 比值变化的影响程度更强。

参考文献:

- AVELLANEDA-TORRES LM, MELGAREJO LM, NARVÁEZ-CUENCA CE, et al., 2013. Enzymatic activities of potato crop soils subjected to conventional management and grassland soils [J]. *J Soil Sci Plant Nut*, 13(2): 301-312.
- BAI SH, MA FY, LI SH, et al., 2012. Relational analysis of soil enzyme activities, nutrients and microbes in *Robinia pseudoacacia* plantations in the Yellow River Delta with different degradation degrees [J]. *Chin J Eco-Agric*, 20(11): 1478-1483. [白世红, 马风云, 李树生, 等, 2012. 黄河三角洲不同退化程度人工刺槐林土壤酶活性、养分和微生物相关性研究 [J]. *中国生态农业学报*, 20(11): 1478-1483.]
- BŁOŃSKA E, LASOTA J, GRUBA P, 2016. Effect of temperate forest tree species on soil dehydrogenase and urease activities in relation to other properties of soil derived from loess and glaciofluvial sand [J]. *Ecol Res*, 31(5): 655-664.
- BŁOŃSKA E, LASOTA J, ZWYDAK M, 2017. The relationship between soil properties, enzyme activity and land use [J]. *For Res Papers*, 78(1): 39-44.
- CEN LP, YAN YJ, DAI QH, et al., 2020. Occurrence characteristics of organic carbon and phosphorus in fissured soil under different land use types in Karst area [J]. *Acta Ecol Sin*, 40(21): 7567-7575. [岑龙沛, 严友进, 戴全厚, 等, 2020. 喀斯特不同土地利用类型裂隙土壤有机碳及磷素赋存特征 [J]. *生态学报*, 40(21): 7567-7575.]
- CHANG Y, DING XQ, HOU HB, 2021. Characteristics of soluble organic nitrogen and soil enzyme activities in subtropical forest along a restoration gradient [J]. *Res Agric Mod*, 42(3): 570-578. [常月, 丁咸庆, 侯红波, 等, 2021. 亚热带不同演替阶段森林土壤可溶性有机氮与酶活性特征 [J]. *农业现代化研究*, 42(3): 570-578]
- CHEN HS, YANG J, FU W, et al., 2012. Characteristics of slope runoff and sediment yield on karst hill-slope with different land-use types in northwest Guangxi [J]. *Trans Chin Soc Agric Eng*, 28(16): 121-126. [陈洪松, 杨静, 傅伟, 等, 2012. 桂西北喀斯特峰丛不同土地利用方式坡面产流产沙特征 [J]. *农业工程学报*, 28(16): 121-126.]
- CHEN XL, WANG GX, YANG Y, et al., 2015. Response of soil surface enzyme activities to short-term warming and litter decomposition in a mountain forest [J]. *Acta Ecol Sin*, 35(21): 7071-7079. [陈晓丽, 王根绪, 杨燕, 等, 2015. 山地森林表层土壤酶活性对短期增温及凋落物分解的响应 [J]. *生态学报*, 35(21): 7071-7079.]
- DE BARROS JA, DE MEDRIROS EV, DA COSTA DP, et al., 2020. Human disturbance affects enzyme activity, microbial biomass and organic carbon in tropical dry sub-humid pasture and forest soils [J]. *Arch Agron Soil Sci*, 66(4): 458-472.
- DE OLIVEIRA SÉ, DE MEDEIROS EV, DUDA GP, et al., 2019. Seasonal effect of land use type on soil absolute and specific enzyme activities in a Brazilian semi-arid region [J]. *Catena*, 172: 397-407.
- ELSER JJ, DOBBERFUHL DR, MACKAY NA, et al., 1996. Organism size, life history, and N : P stoichiometry [J]. *Bioscience*, 46(9): 674-684.
- FENG C, MA YH, JIN X, et al., 2019. Soil enzyme activities increase following restoration of degraded subtropical forests [J]. *Geoderma*, 351: 180-187.
- FU ZQ, CHEN Q, LEI PF, et al., 2021. Soil fungal communities and enzyme activities along local tree species diversity gradient in subtropical evergreen forest [J]. *Forests*, 12(10): 1321.
- GAO YQ, DAI XQ, WANG JL, et al., 2019. Characteristics of soil enzymes stoichiometry in rhizosphere of understory vegetation in subtropical forest plantations [J]. *Chin J Plant Ecol*, 43(3): 258-272. [高雨秋, 戴晓琴, 王建雷, 等, 2019. 亚热带人工林下植被根际土壤酶化学计量特征 [J]. *植物生态学报*, 43(3): 258-272.]
- HILL BH, MCCORMICK FH, HARVEY BC, et al., 2010. Microbial enzyme activity, nutrient uptake and nutrient limitation in forested streams [J]. *Freshwater Biol*, 55(5): 1005-1019.
- JIAO YJ, YUAN L, 2019. Positive effects of increasing crop diversity in land use on soil microbial biomass, enzyme activity and bacterial community composition [J]. *Soil Res*, 57(7): 779-787.
- JIAO ZB, LI YQ, CHEN ZH, et al., 2021. Response of soil enzyme activities to short-term litter input in different types of forest in subalpine western Sichuan [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 27(3): 608-616. [焦泽彬, 李羿桥, 陈子豪, 等, 2021. 川西亚高山不同森林类型土壤酶活性对短期凋落物输入量变化的响应 [J]. *应用与环境生物学报*, 27(3): 608-616.]
- KAUR T, SEHGAI SK, SINGH S, et al., 2021. Assessment of seasonal variability in soil nutrients and its impact on soil quality under different land use systems of lower shivalik

- foothills of Himalaya, India [J]. Sustainability-Basel, 13(3): 1398.
- LAUBER CL, STRICKLAND MS, BRADFORD MA, et al., 2008. The influence of soil properties on the structure of bacterial and fungal communities across land-use types [J]. Soil Biol Biochem, 40(9): 2407-2415.
- LU RK, 2000. Analytical methods of soil agricultural chemistry [M]. Beijing: China Agricultural Science Press. [鲁如坤, 2000. 土壤农业化学分析方法 [M]. 北京: 中国农业科技出版社.]
- 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]. 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.]
- LUO XL, WANG SJ, BAI XY, et al., 2021. Analysis on the spatio-temporal evolution process of rocky desertification in Southwest Karst area [J]. Acta Ecol Sin, 41(2): 680-693. [罗旭玲, 王世杰, 白晓永, 等, 2021. 西南喀斯特地区石漠化时空演变过程分析 [J]. 生态学报, 41(2): 680-693.]
- MOORHEAD DL, SINSABAUGH RL, HILL BH, et al., 2016. Vector analysis of coenzyme activities reveal constraints on coupled C, N and P dynamics [J]. Soil Biol Biochem, 93: 1-7.
- MU R, PAN KW, WANG JC, et al., 2011. Effects of ferulic acid, p-hydroxybenzoic acid and their mixture on mineral nitrogen and relative microbial function groups in forest soils [J]. Acta Ecol Sin, 31(3): 793-800. [母容, 潘开文, 王进闯, 等, 2011. 阿魏酸、对羟基苯甲酸及其混合液对土壤氮及相关微生物的影响 [J]. 生态学报, 31(3): 793-800.]
- PHILIPPOT L, RAAIJMAKERS JM, LEMANCEAU P, et al., 2013. Going back to the roots: the microbial ecology of the rhizosphere [J]. Nat Rev Microbiol, 11(11): 789-799.
- PHILLIPS RP, MEIER IC, BERNHARDT ES, et al., 2012. Roots and fungi accelerate carbon and nitrogen cycling in forests exposed to elevated CO₂ [J]. Ecol Lett, 15(9): 1042-1049.
- SHI LJ, WANG HM, FU XL, et al., 2020. Soil enzyme activities and their stoichiometry of typical plantations in mid-subtropical China [J]. Chin J Appl Ecol, 31(6): 1980-1988. [史丽娟, 王辉民, 付晓莉, 等, 2020. 中亚热带典型人工林土壤酶活性及其化学计量特征 [J]. 应用生态学报, 31(6): 1980-1988.]
- SINSABAUGH RL, LAUBER CL, WEINTRAUB MN, et al., 2008. Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale [J]. Ecol Lett, 11(11): 1252-1264.
- SUN CL, WANG YW, WANG CJ, et al., 2021. Effects of land use conversion on soil extracellular enzyme activity and its stoichiometric characteristics in karst mountainous areas [J]. Acta Ecol Sin, 41(10): 4140-4149. [孙彩丽, 王艺伟, 王从军, 等, 2021. 喀斯特山区土地利用方式转变对土壤酶活性及其化学计量特征的影响 [J]. 生态学报, 41(10): 4140-4149.]
- SUN J, LIU ZQ, ZHU DY, et al., 2019. Evaluation on soil qualities of different ecological restoration models in rocky desertification control area [J]. Res Soil Water Conserv, 26(5): 222-228. [孙建, 刘子琦, 朱大运, 等, 2019. 石漠化治理区不同生态恢复模式土壤质量评价 [J]. 水土保持研究, 26(5): 222-228.]
- WANG KL, ZHANG CH, CHEN HS, et al., 2019. Karst landscapes of China: patterns, ecosystem processes and services [J]. Landscape Ecol, 34(12): 2743-2763.
- WANG KL, YUE YM, MA ZL, et al., 2016. Research and demonstration on technologies for rocky desertification treatment and ecosystem services enhancement in karst peak-cluster depression regions [J]. Acta Ecol Sin, 36(22): 7098-7102. [王克林, 岳跃民, 马祖陆, 等, 2016. 喀斯特峰丛洼地石漠化治理与生态服务提升技术研究 [J]. 生态学报, 36(22): 7098-7102.]
- WANG LJ, CHENG RM, XIAO WF, et al., 2021. Seasonal responses of soil enzyme activities and microbial biomass to nitrogen addition at different levels in *Ponus massoniana* plantation in the Three Gorges Reservoir Area [J]. Acta Ecol Sin, 41(24): 1-11. [王丽君, 程瑞梅, 肖文发, 等, 2021. 三峡库区马尾松人工林土壤酶活性和微生物生物量对不同水平氮添加的季节性响应 [J]. 生态学报, 41(24): 1-11.]
- WANG SQ, XUE YF, WANG Y, et al., 2020. Effect of soil-rock interface on soil organic matter hydrolase activity under different disturbance gradients in Karst Critical Zone [J]. Acta Ecol Sin, 40(10): 3431-3440. [王思琦, 薛亚芳, 王颖, 等, 2020. 喀斯特关键带不同干扰梯度下土壤-岩石界面对土壤有机质水解酶活性的影响 [J]. 生态学报, 40(10): 3431-3440.]
- WOŹNIAK, 2019. Chemical properties and enzyme activity of soil as affected by tillage system and previous crop [J]. Agriculture (Basel), 9(12): 262.
- WU P, CUI YC, ZHAO WJ, et al., 2019. Characteristics of soil stoichiometric in natural restoration process of Maolan karst forest vegetation, southwestern China [J]. J Beijing For Univ, 41(3): 80-92. [吴鹏, 崔迎春, 赵文君, 等, 2019. 喀斯特森林植被自然恢复过程中土壤化学计量特征 [J]. 北京林业大学学报, 41(3): 80-92.]
- XIA GH, GUO QX, LU QM, et al., 2020. Soil nutrients and ecological stoichiometry characteristics under different land use patterns in loess hilly area [J]. Bull Soil Water Conserv, 40

- (2): 140-147. [夏光辉, 郭青霞, 卢庆民, 等, 2020. 黄土丘陵区不同土地利用方式下土壤养分及生态化学计量特征 [J]. 水土保持通报, 40(2): 140-147.]
- XING XY, HUANG YM, HUANG HB, et al., 2012. Soil nitrogen and enzymes involved in nitrogen metabolism under different vegetation in Ziwuling Mountain in the Loess Plateau, China [J]. *Acta Ecol Sin*, 32(5): 1403-1411. [邢肖毅, 黄懿梅, 黄海波, 等, 2012. 黄土丘陵区子午岭不同植物群落下土壤氮素及相关酶活性的特征 [J]. 生态学报, 32(5): 1403-1411.]
- YANG JL, LI XW, CAO B, et al., 2018. Effects of different vegetation restoration models on soil fertility and enzyme activity in eco-emigration area of Liupanshan [J]. *J SE For Univ(Nat Sci Ed)*, 38(5): 13-19. [杨君珑, 李小伟, 曹兵, 等, 2018. 六盘山生态移民迁出区不同植被恢复模式对土壤养分和土壤酶活性的影响 [J]. 西南林业大学学报(自然科学版), 38(5): 13-19.]
- YANG K, LIU YC, ZHANG FL, et al., 2021. Effects of plastic film mulching on the contents of soil inorganic nitrogen and enzymatic activity in maize field in eastern Qinghai [J]. *J Qinghai Univ*, 39(1): 38-43. [杨凯, 刘颖川, 张发莲, 等, 2021. 青海东部地区地膜覆盖对玉米地土壤无机氮含量和酶活性的影响 [J]. 青海大学学报, 39(1): 38-43.]
- YANG Y, LIANG C, WANG YQ, et al., 2020. Soil extracellular enzyme stoichiometry reflects the shift from P-to N-limitation of microorganisms with grassland restoration [J]. *Soil Biol Biochem*, 149: 107928.
- ZENG CC, SU TM, SU LR, et al., 2021. Soil nutrient characteristics of different land use patterns in typical karst areas of Guangxi [J]. *Jiangsu Agric Sci*, 49(2): 199-203. [曾成城, 苏天明, 苏利荣, 等, 2021. 广西典型喀斯特地区不同土地利用方式土壤养分特征 [J]. 江苏农业科学, 49(2): 199-203.]
- ZHANG D, CHAO R, WAN ZQ, et al., 2019. Effects of different grazing intensities on soil extracellular enzyme activities in a typical steppe grassland [J]. *J Arid Land Resour Environ*, 33(9): 145-151. [张东, 钞然, 万志强, 等, 2019. 不同放牧强度对典型草原土壤胞外酶活性的影响 [J]. 干旱区资源与环境, 33(9): 145-151.]
- ZHANG Q, ZHANG DD, WU JJ, et al., 2021. Soil nitrogen-hydrolyzing enzyme activity and stoichiometry following a subtropical land use change [J]. *Land Degrad Dev*, 32(15): 4277-4287.
- ZHANG W, CHEN HS, SU YR, et al., 2013. Effects of different crops and fertilization methods on soil fertility of newly reclaimed lime soil [J]. *Chin J Soil Sci*, 44(4): 925-930. [张伟, 陈洪松, 苏以荣, 等, 2013. 不同作物和施肥方式对新垦石灰土土壤肥力的影响 [J]. 土壤通报, 44(4): 925-930.]
- ZHANG YL, SUN CX, CHEN ZH, et al., 2019. Stoichiometric analyses of soil nutrients and enzymes in a Cambisol soil treated with inorganic fertilizers or manures for 26 years [J]. *Geoderma*, 353: 382-390.
- ZHANG YL, YU TF, HAO F, et al., 2020. Effects of fertilization and legume-grass ratio on forage yield and NPK utilization efficiency [J]. *Acta Pratac Sin*, 29(11): 91-101. [张永亮, 于铁峰, 郝凤, 等, 2020. 施肥与混播比例对豆禾混播牧草产量及氮磷钾利用效率的影响 [J]. 草业学报, 29(11): 91-101.]
- ZHAO C, SHENG MY, BAI YX, et al., 2021. Soil available nitrogen and phosphorus contents and the environmental impact factors across different land use types in typical karst rocky desertification area, Southwest China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 32(4): 1383-1392. [赵楚, 盛茂银, 白义鑫, 等, 2021. 喀斯特石漠化地区不同土地利用类型土壤氮磷有效性及其环境影响因子 [J]. 应用生态学报, 32(4): 1383-1392.]
- ZHOU XD, DENG Y, 2017. Soil elements level and availability in different vegetation succession stages in karst area [J]. *Bull Soil Water Conserv*, 37(5): 40-45. [周晓东, 邓艳, 2017. 岩溶区不同植被演替过程中土壤元素及其有效态 [J]. 水土保持通报, 37(5): 40-45.]

(责任编辑 周翠鸣)

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202109070

田力, 安明态, 余江洪, 等. 亚热带喀斯特地区不同地形植物群落物种多度分布格局 [J]. 广西植物, 2022, 42(6): 983–995.

TIAN L, AN MT, YU JH, et al. Species abundance distribution pattern of plant communities in different terrains in subtropical karst area [J]. *Guihaia*, 2022, 42(6): 983–995.



亚热带喀斯特地区不同地形植物群落物种多度分布格局

田力^{1,2}, 安明态^{1,2*}, 余江洪^{1,2}, 吴墨栩^{1,2}

(1. 贵州大学 林学院, 贵阳 550025; 2. 贵州大学 生物多样性与自然保护研究中心, 贵阳 550025)

摘要: 为探究亚热带喀斯特地区不同地形下植物群落物种多度分布格局, 揭示不同地形下群落的物种多度格局形成的作用机制, 丰富该地区植物群落构建理论, 该文以贵州茂兰喀斯特地区山脊、槽谷、鞍部、洼地 4 种典型地形下植物群落的乔木层与灌木层为对象, 统计物种多度, 采用累计经验分布曲线 (ECDF) 表征多度分布格局, 采取 Wilcoxon 秩和检验探究不同地形之间物种多度的差异性。采用不同生态学模型进行多度拟合, 利用 Kolmogorov-Smirnov (K-S) 检验与赤池信息量准则 (AIC) 检验模型接受与拟合优度。结果表明: (1) 不同地形下植物群落的个体数量与物种数存在差异, 鞍部个体数最多, 洼地的物种数最多, 山脊的个体数、物种数均最少。(2) 不同地形下植物群落的乔木层物种多度格局无显著差异, 灌木层之间出现显著差异, 山脊与鞍部、洼部, 鞍部与槽谷、洼部都存在显著差异。(3) 不同地形下乔木层物种多度对中性模型接受较好, 其中山脊拟合最优, 对生态位模型接受较差, 仅山脊与鞍部通过两种生态位模型, 拟合优度不及中性模型。灌木层对中性模型接受也较好, 鞍部拟合最优, 对生态位模型接受较差, 仅洼地通过断棍模型。整体而言, 乔木层比灌木层能更好地接受两种生态学模型, 可能乔木层物种多度格局有更明显生态过程的印记, 但不同地形下灌木层拟合优度差异更大, 可能与灌木层物种对环境变化更剧烈有关。不同地形会引起群落构建不同程度的生态学过程, 物种多度分布格局会逐渐适应地形。

关键词: 地形, 物种多度, 模型拟合, 喀斯特森林, 茂兰

中图分类号: Q948.15 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2022)06-0983-13

Species abundance distribution pattern of plant communities in different terrains in subtropical karst area

TIAN Li^{1,2}, AN Mingtai^{1,2*}, YU Jianghong^{1,2}, WU Moxu^{1,2}

(1. College of Forestry, Guizhou University, Guiyang 550025, China; 2. Research Center of Biodiversity and Nature Conservation, Guizhou University, Guiyang 550025, China)

Abstract: In order to explore of the species abundance distribution (SAD) pattern of plant communities under different terrains in subtropical karst area, to reveal the SAD formation mechanism of the community under different terrains, and to enrich the theory of plant community construction in this area, the arbor layer and shrub layer of plant communities

收稿日期: 2022-01-02

基金项目: “十三五”国家重点研发计划课题 (2016YFC05026040); 贵州省科技计划重大专项 (黔科合 JZ 字 [2014]2002) [Supported by the 13th Five-Year National Key R & D Project (2016YFC05026040); Major Project of Guizhou Science and Technology Plan (Qiankehe JZ [2014]2002)].

第一作者: 田力 (1996-), 硕士研究生, 主要从事植物生态学研究, (E-mail) 1484068567@qq.com。

*通信作者: 安明态, 正高级实验师, 主要从事植物分类研究, (E-mail) gdanmingtai@126.com。

under four typical landforms of ridge, trough valley, saddle and depression in Maolan karst area of Guizhou Province were used as the objects. The empirical cumulative distribution function (ECDF) was used to characterize the SAD, at the same time, the Wilcoxon rank sum test was used to analyze the differences in species abundance between different terrain. Then different ecological models were used for fitting, and Kolmogorov-Smirnov (K-S) test and Akaike Information Criterion (AIC) were used to detect model acceptance and goodness of fit. The results were as follows: (1) There were differences in the number of individuals and species in plant communities under different terrains, the number of individuals in saddles was the most, the number of species in depressions was the most, and the number of individuals and species in ridges was the least. (2) There were significant differences among shrub layers, between ridge and saddle, between ridge and depression, between saddle and trough valley, and between saddle and depression, while there were no significant differences in the SAD of arbor layers in plant communities under different terrains. (3) The SAD of the arbor layer under different terrains was well accepted by the neutral model. The ridge fitted best, but all terrains were poorly accepted by ecological models, only the ridge and saddle passed through the two niche models, and the goodness of fit was not as good as that of the neutral model. The shrub layer was also well accepted by the neutral model with the best fit of the saddle, but it was poorly accepted by the niche model, and only the depression passed the broken stick model. Overall, the arbor layer was more acceptable to the two ecological models than the shrub layer, probably because the SAD of the arbor layer had more obvious imprints of ecological processes. However, the difference in the goodness of fit of the shrub layer under different terrains is greater, which may be related to the more drastic changes of the shrub layer species to the environment. Consequently, different terrains lead to different ecological processes of community construction, and the SAD pattern gradually adapts to the terrain.

Key words: terrain, species abundance, model fitting, karst forest, Maolan

自从群落构建的确定性进程的问题被提出以来,针对这一方向的探索一直从未间断,也被认为是群落生态学研究领域的关键方向(Chun et al., 2017)。对于这一过程的研究产生了许多理论与假设,其中最具争议的当属生态位理论与中性理论(Dawn et al., 2017),传统生态位理论提出群落中所有物种得以共存主要依赖于物种生态位的分化,是物种及其所处环境互相影响的结果(柴永福和岳明,2016),但在研究过程中,某些物种生态位的生态性状产生相似性的重叠影响了研究成效(Ning et al., 2020),因此适用性受到质疑。群落中性理论的提出者 Hubbell 等人则认为群落中各物种不存在生态功能的差异,随机效应和扩散限制才是控制物种分布方面的主导因素,这一理论在群落构建研究中另辟蹊径,为传统生态位观点的不足提供了较为完善的补充说明,但是中性理论过度强调随机性假设而忽略确定性过程的发掘(刘浩栋等,2020),因此也饱受质疑。尽管过去两种理论在持久的争论中逐渐相互完善,但是都不能完全兼容群落构建中的现象,因此,近年来大多数生态学家逐渐将精力从两种理论的争论转向了两种理论的整合(牛克昌等,2009)。

群落物种的多度格局在群落生态学研究作

为基础特征之一,是揭示物种组成结构、探索构建过程的关键手段,相较于多样性系数量化群落特性的作用,物种多度格局分析更为直观(苏强,2015)。最初物种多度格局用于动物群落结构研究,后引入植物群落,在揭示群落物种多度过程中,不断有新的理论与模型被提出,丰富了群落物种多度分布的研究方法,建立物种多度拟合模型分析群落构建的生态学过程是目前流行的研究方式(臧丽鹏,2019)。模型按照生态学意义可以大致可以分为生态位模型、中性模型与数学纯统计模型三大类,而数学纯统计模型由于其生态学意义未明晰(李全弟等,2019),因此中性模型与生态位模型成为解释物种多度的两大重要模型,代表着两种生态学过程。目前物种多度格局研究聚焦于群落水平和物种水平,由于研究对象的多样性,对于物种多度内容仍在不断扩展,如程佳佳等(2011)研究了物种多度格局对取样尺度的响应表明了模型拟合效果随取样尺度发生变化,再有闫琰等(2012)研究发现物种多度分布也受群落演替阶段的影响,此外,植物生活型(白浩楠等,2021)、稀有种比例(刘旻霞等,2020)等因素也是物种多度分布的控制因素,但物种多度格局的构建是一个复杂的演替进程,其形成过程也与诸多环境因

素密不可分。在大尺度上受气候控制,在小尺度上受区域环境的诸多因素干扰,如地形、海拔等(王家鸣等,2018),尤其地形异质性是影响群落物种多度格局重要因素,但是目前对这方面的研究较少,这限制了我们的理解群落物种多度格局形成机制与环境的关联。

地形是控制物种多度分布的主要因素(孙永光等,2015),地形异质性会直接影响光照、土壤养分(廖全兰等,2020)、群落特征(赵鹏等,2019)、植物功能性状等(陈晨等,2015),进而影响群落多样性与空间分布特征,因此地形异质性对群落变化影响的研究已有先例,但是这方面的研究多数聚焦于常态地貌,对于喀斯特地形异质性的关注较为薄弱(张忠华等,2011),相较于常态地貌,后者的生境变异较大,地形态势起伏不定,因此与环境资源的分布产生重要联系(黄明芝等,2021),与群落特征的关联性更强。贵州荔波作为中国南方喀斯特地貌主要组成之一,在喀斯特地貌世界地理分布上有重要地位(盛茂银等,2015),该地区溶岩发育典型且强烈,峰丛错综复杂,土壤瘠薄并且临时性干旱频发(罗丝琼等,2020),在这样严酷生境下,经过长期演替,形成了典型的、原始的喀斯特顶极森林群落。该地区物种丰富多样,生理生态特性高度适应当地环境,其独特的群落结构与形成机制一直是中外学者研究的重点,但是当前对该地区研究集中于土壤水热格局,凋落物动态,微生物等(秦随涛等,2018),但是对该地区群落物种多度格局的研究分析较少,而对于该地区地形异质性下物种多度格局的研究更是欠缺,这限制了我们对亚热带喀斯特群落物种多度构建机制的认识,这也限制了我们的了解环境因素对于群落物种多度格局的影响。

本研究以贵州茂兰国家级自然保护区喀斯特顶极森林群落为研究区域,依托该地区山脊、槽谷、鞍部、洼地4种典型喀斯特地形下森林群落,采用物种调查与多度拟合的方法,通过Wilcoxon秩和检验、K-S检验、赤池信息准则检验研究结果,拟探讨以下问题:(1)该地区不同群落主要物种组成、不同地形下物种数与个体数量及形成因素;(2)4种典型喀斯特地形下群落物种多度格局的差异及影响因素;(3)不同地形下群落物种多度构建的生态学过程。以期揭示该地区地形异质性下群落物种多度分布特征与物种多度格局形成过

程,为亚热带喀斯特森林群落构建过程的研究提供理论基础。

1 研究区概况与方法

1.1 研究区概况

研究开展于贵州省南部的茂兰国家级自然保护区(图1),保护区的经纬度为 $107^{\circ}52'—108^{\circ}05'E$, $25^{\circ}09'—25^{\circ}20'N$ 。保护区最高海拔与最低海拔差约600 m,平均海拔800 m左右。该地区的喀斯特溶岩形成强烈,并且该区域温湿适宜,拥有充沛的光水热资源,全年平均温度 $15.3^{\circ}C$,降水量充沛,全年总计达1750.5 mm。保护区森林植被构成复杂,乔木层物种丰富,林下物种多样,空间利用率高。形成了在地球上同纬度地带少见的喀斯特森林生态系统。

1.2 样地设置和物种调查

经考察选中茂兰国家级自然保护区白鹇山附近,该区域植被原生性好并兼具多种地形。参照李宗发(2011)对贵州喀斯特地貌形态特征的界定,结合实际调查,选中山脊、槽谷、鞍部、洼地4种典型喀斯特地形,地形之间间隔大于150 m且均未受人为干扰。样地面积以种-面积曲线为依据,设置样地调查最小面积 900 m^2 。按照国家标准《森林生态系统长期定位观测方法》(GB/T 33027—2016)中的相关规范设置样地。每种地形设置3个 $30\text{ m} \times 30\text{ m}$ 相连的标准样地,将每个样地划分为9个 $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ 样方。

在调查中发现,该地区群落分层明显,为避免植物生长状况引起统计偏差,因此参照袁泉等(2021)对于植物生长型界定,以群落中木本植物为对象,计树高(H) $\geq 5\text{ m}$ 且胸径(DBH) $\geq 5\text{ cm}$ 记录为乔木层,树高(H) $< 5\text{ m}$ 且胸径 $< 5\text{ cm}$ 的木本植物为灌木层,为避免统计遗漏,部分个体树高(H) $\geq 5\text{ m}$ 但胸径 $< 5\text{ cm}$ 作为亚乔木种计入乔木层,树高 $< 5\text{ m}$ 但胸径 $\geq 5\text{ cm}$ 的植株则计入灌木层。在统计物种种类、株数、胸径、基径、高度的同时,记录每种地形的海拔、坡向、土壤类型、坡位等信息(表1)。

1.3 物种多度表示方法

为避免模型在进行数学处理和解释时会造成困难而难以比较不同的物种分布,因此本研究采用累积经验分布函数(empirical cumulative distribution function, ECDF)(陈俊等,2018),使用

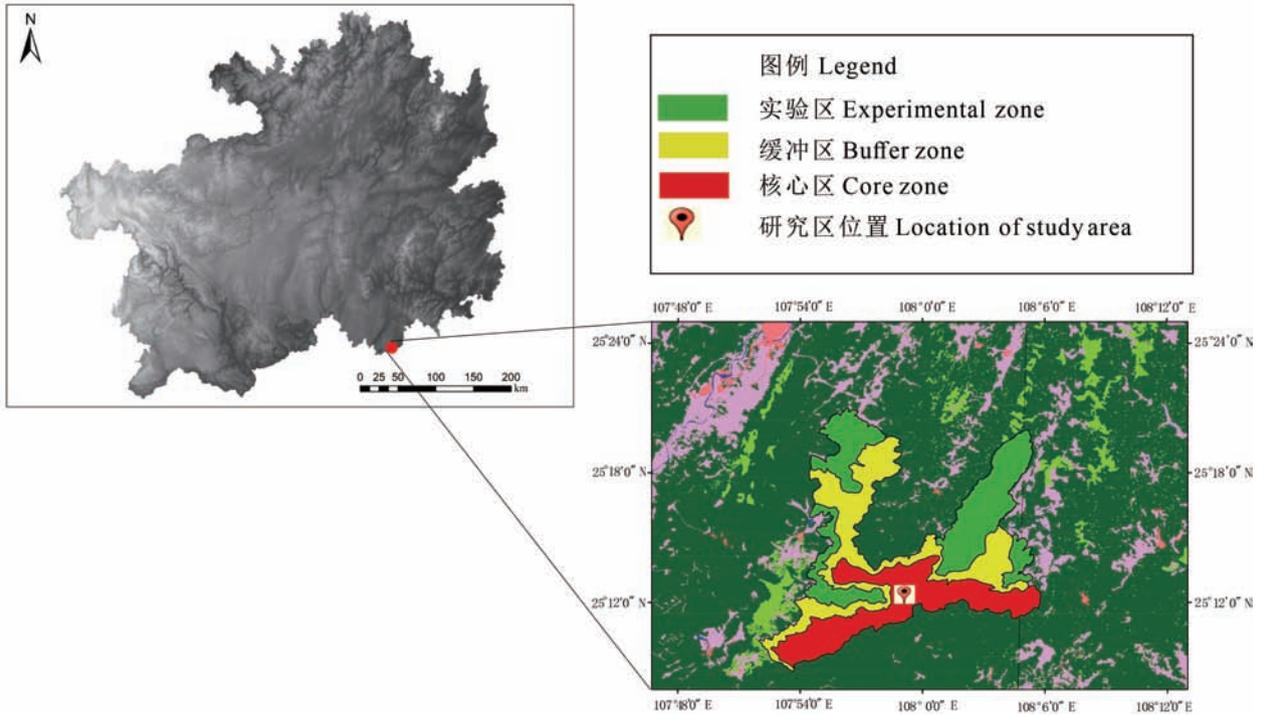


图 1 研究区示意图

Fig. 1 Illustration of the study area

表 1 样地基本信息

Table 1 Basic information of sample plot

地形类型 Terrain type	海拔 Altitude (m)	坡度 Slope (°)	坡向 Aspect	土壤类型 Soil type	调查面积 Investigation area (m ²)
山脊 Ridge	759	45	南 South	石灰土 Limestone soil	2 700
槽谷 Trough valley	850	40	西南 Southwest	石灰土 Limestone soil	2 700
鞍部 Saddle	869	21	南 South	石灰土 Limestone soil	2 700
洼地 Depression	845	13	全向 Omnibearing	石灰土 Limestone soil	2 700

Wilcoxon 秩和检验对比不同地形的群落之间的物种多度差异。

1.4 主要种组成

采用物种重要值(importance value, IV) 衡量群落中物种的重要程度(张田田等, 2020)。以 4 种地形群落样地物种数据为基础, 计算不同地形下乔木层与灌木层树种的重要值。重要值 = (相对多度 + 相对频度 + 相对显著度) / 3。其中, 相对多度 = 某一物种多度 / 所有物种多度和, 相对频度 = 某一物种出现频率 / 所有物种出现频率, 乔木层物种的相对显著度 = 某一物种胸高断总面积 / 所有物种胸高断总面积, 灌木层物种的相对显著度 = 某一物种基部总面积 / 所有物种基部总面积。

1.5 多度模型拟合及检验

1.5.1 中性模型 (1) 复合群落零和多项式模型 (meta community zero-sum multinomial, mzsM) 零和多项式模型存在两点假设: 一是假设在群落中所有生物的个体数总体没有变动, 群落中不同物种多度变化是一个零和过程 (Luís et al., 2012), 如果一个物种多度的增加, 会导致另一物种多度等量减少, 双方得失相抵, 总数为零; 二是群落中个体物种的生存以及物种形成速率一致。该模型是中性模型的代表:

$$S(n) = \frac{\theta}{n} \int_0^1 f_{n,1}(y) \left(1 - \frac{y}{J}\right)^{\theta-1} dy \quad (1)$$

$$f_{n,\delta}(y) = \frac{1}{\Gamma(n)} \delta^n \exp\left(-\frac{y}{\delta}\right) y^{n-1} \quad (2)$$

$$\Gamma(z) = \int_0^{\infty} t^{z-1} e^{-t} dt \quad (3)$$

式中: J 为样地内的个体数, θ 是基本生物多样性指数。

(2) Volkov 模型 (Volkov model, Volkov)

Volkov 模型是基于零和多项式模型提出的, 该模型相较于后者多了 1 个迁移系数 (Volkov et al., 2003), Volkov 模型公式如下:

$$S(n) = \theta \frac{J!}{n! (J-n)!} \frac{\Gamma(n+y)}{\Gamma(J+\gamma)} \int_0^{\gamma} \frac{\Gamma(n+y)}{\Gamma(1+y)} \frac{\Gamma(J-n+\gamma-y)}{\Gamma(\gamma-y)} \exp\left(-\frac{y\theta}{\gamma}\right) dy \quad (4)$$

$$\Gamma(z) = \int_0^{\infty} t^{z-1} e^{-t} dt \quad (5)$$

$$\gamma = \frac{m(J-1)}{1-m} \quad (6)$$

式中: γ 为迁徙的总个体数; m 为迁移系数。

1.5.2 生态位模型 (1) 生态位优先模型或几何级数模型 (geometric series model, gs)

该模型假设最先进入的物种优先占有群落资源总和的 k 份, 而第 2 个进入的物种又占有余下总资源的 k 份, 即 $k(1-k)$ 。后面的物种依次占据先前物种进入后余下总资源的 k 份, 直到资源殆尽, 群落达到饱和和无法再容纳下一物种截止。 A_i 为第 i 个种的多度 (Whittaker, 1965)。公式如下:

$$A_i (1-k)^{i-1} (i=1, 2, 3, \dots, S) \quad (7)$$

(2) 断棍模型 (broken-stick model, bs)

该模型假设某一环境的群落所有生态位为长为 1 的小棍, 将这一小棍分为 s 段, 代表着总体生态位被 s 个物种占据, 模型假定 s 个物种拥有相等的系统分类地位与竞争力, 且在群落中同时出现。 j 表示群落内物种的个体总数, A_i 表示第 i 物种的多度 (Robert, 1957)。公式如下:

$$A_i = \frac{j}{s} \sum_{x=i}^s \frac{1}{x} (i=1, 2, 3, \dots, S) \quad (8)$$

1.5.3 纯统计模型

(1) 对数级数模型 (log-series model, ls) (马克平等, 1997), 公式如下:

$$S(n) = \alpha \frac{X^n}{n} (n=1, 2, 3, 4, \dots) \quad (9)$$

式中: $S(n)$ 表示多为 n 的物种数; α 代表群落内物种多样性。

(2) 对数正态分布模型 (log normal model, lnorm) (Preston, 1948), 公式如下:

$$A_i = e^{\log(\mu) + \log(\delta) \varphi} (i=1, 2, 3, \dots, S) \quad (10)$$

式中: μ 为正态分布的均值; δ 代表方差; A_i 为第 i 个物种的多度。

1.6 拟合效果检验

采取 Kolmogorov-Smirnov 检验 (K-S) 来检验模型拟合接受情况, 通过比较各自检验的显著性概率 (P); 采用赤池信息量准则 (Akaike Information Criterion, AIC) 来验证拟合优度, 其公式为: $AIC = -2\ln(L) + 2k$, 通过该公式计算出的值来比较物种多度的拟合程度, AIC 兼具简约性与最优性。本研究的数据处理与分析在软件 Excel 2010 中完成, 拟合与检验与绘图均在 R-3.6.3 软件中进行, 其中模型拟合、绘图与 AIC 检验在“sads”包中完成, K-S 检验在“Matching”包完成 (Anchi, et al., 2019)。

2 结果与分析

2.1 群落物种组成

在 4 种地形群落样地内共调查到乔木 1 442 株, 根据计算重要值可知 (表 2), 在乔木层存在黄梨木 (*Boniodendron minus*)、化香树 (*Platycarya strobilacea*)、光皮柃木 (*Cornus wilsoniana*)、齿叶黄皮 (*Clausena dunniana*)、多脉青冈 (*Cyclobalanopsis multinervis*) 等主要物种; 调查到灌木 9 005 株, 灌木层有九里香 (*Murraya exotica*)、南天竹 (*Nandina domestica*)、川桂 (*Cinnamomum wilsonii*)、小叶柿 (*Diospyros mollis*)、黄花恋岩花 (*Echinacanthus lofovensis*) 等主要物种; 4 种地形的群落个体数与物种组成见表 3, 由表 3 可知, 鞍部群落的个体数最高 (3 483 株)。其次是槽谷 (2 864 株)、山脊 (1 626 株), 个体数最低的是洼地 (2 474 株), 不同地形物种数也存在差异, 在乔木层, 物种数量顺序为洼地 > 槽谷 > 鞍部 > 山脊, 在灌木层, 物种数顺序为洼地 > 鞍部 > 槽谷 > 山脊, 两个群落层次在物种数量呈相似的格局, 且灌木层的物种数在不同地形下均高于乔木层的物种数, 其中洼地群落的个体数虽然最少, 但是其物种最为丰富 (乔木 65 种, 灌木 140 种), 而山脊地形的群落个体数与物种数均较低。

表 2 群落主要物种组成
Table 2 Main species composition of community

排名 Rank	乔木 Tree	重要值 Importance value	灌木 Shrub	重要值 Importance value
1	黄梨木 <i>Boniodendron minus</i>	7.08	九里香 <i>Murraya exotica</i>	17.17
2	化香树 <i>Platycarya strobilacea</i>	6.60	南天竹 <i>Nandina domestica</i>	10.97
3	光皮楸木 <i>Cornus wilsoniana</i>	6.58	川桂 <i>Cinnamomum wilsonii</i>	9.52
4	齿叶黄皮 <i>Clausena dunniana</i>	5.99	小叶柿 <i>Diospyros mollis</i>	5.46
5	多脉青冈 <i>Cyclobalanopsis multinervis</i>	4.51	黄花恋岩花 <i>Echinacanthus lofouensis</i>	4.57
6	裂果卫矛 <i>Euonymus dielsianus</i>	4.48	齿叶黄皮 <i>Clausena dunniana</i>	2.78
7	天峨槭 <i>Acer wangchii</i>	4.03	香叶树 <i>Lindera communis</i>	1.82
8	小果润楠 <i>Machilus microcarpa</i>	3.86	杨梅叶蚊母树 <i>Distylium myricoides</i>	1.80
9	铁榄 <i>Sinosideroxylon pedunculatum</i>	3.28	狭叶方竹 <i>Chimonobambusa angustifolia</i>	1.64
10	小叶柿 <i>Diospyros mollis</i>	2.80	密花树 <i>Myrsine seguinii</i>	1.39

表 3 不同地形群落的物种组成
Table 3 Species composition of communities under different terrains

地形类型 Terrain type	个体数 Individual number	乔木层 Tree layer			灌木层 Shrub layer		
		科 Family	属 Genus	种 Species	科 Family	属 Genus	种 Species
山脊 Ridge	1 626	30	42	47	50	76	92
槽谷 Trough valley	2 864	34	41	53	61	100	132
鞍部 Saddle	3 483	30	41	51	63	105	134
洼地 Depression	2 474	39	55	65	61	105	140

2.2 不同地形下群落物种多度分布格局

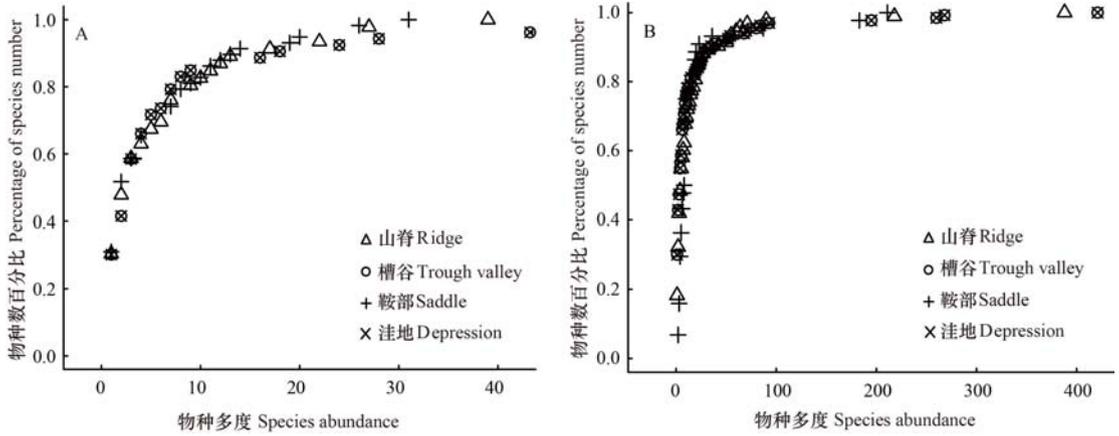
茂兰喀斯特森林群落 4 种喀斯特典型地形下群落物种的累计经验分布如图 2 所示。由图 2 可知,不同地形下群落两种生长型物种的 ECDF 均呈现一定程度的 S 型,所有地形下群落均有较高的稀有种比例,且不同地形下群落的稀有种比例相近,而灌木层的比例比乔木层更高。根据 Wilcoxon 秩和检验得知,不同地形下群落的乔木层 ECDF 之间并无显著性差异 ($P > 0.05$), 4 种地形下群落的灌木层的物种多度存在显著差异,其中山脊与鞍部 ($P = 0.049$)、洼部 ($P = 0.0048$) 差异显著,鞍部与槽谷 ($P = 0.00126$)、洼部 ($P = 0.0001$) 也存在显著不同。

2.3 不同地形下群落物种多度模型拟合

2.3.1 不同地形植物群落乔木层物种多度模型拟合

4 种喀斯特典型地形下森林群落乔木层的物种多度分布格局模型拟合效果见表 4。经 K-S 检验与 AIC 检验发现,山脊的拟合优度顺序为中性模型 > 纯统计模型 > 生态位模型,其中对复合群落零和多项式模型接受最好 ($AIC = 242.1$),对断棍模

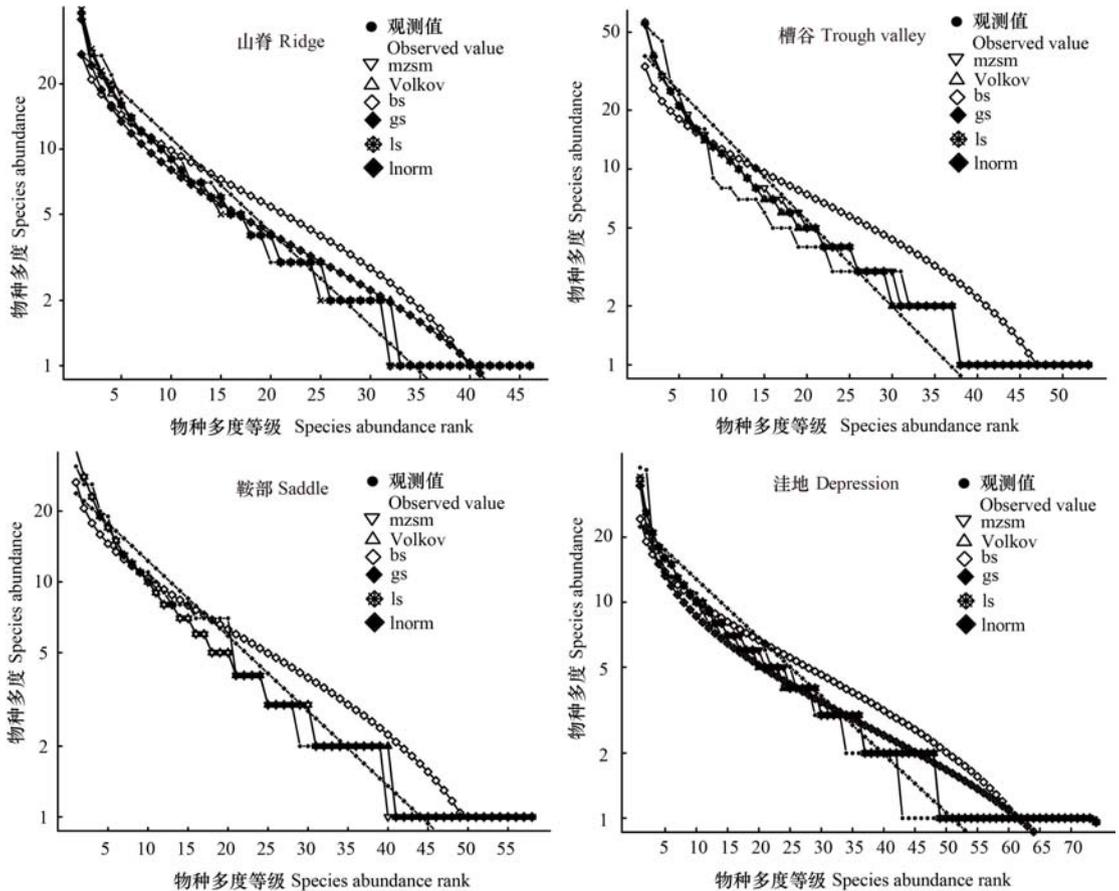
型拟合也较好 ($AIC = 260.9$),而对于几何级数模型接受最差 ($AIC = 1862.6$),从图 3 中也可直观看出:山脊地形的物种多度等级与几种模型多度等级的拟合效果,表明山脊地形下的物种多度构建机制不仅受中性过程控制,还受一定程度的生态位过程影响;槽谷对于中性模型与纯统计模型接受较好,且两种模型拟合效果差异很小,而对于生态位模型接受较差,断棍模型的拟合值为 319.1,拒绝了几个级数模型,说明该地形下乔木层的物种多度构建主要以中性过程为主,断棍模型代表的生态位过程也发挥作用,几何级数模型代表的过程未明晰;鞍部对不同模型拟合效果与山脊相似,同时受生态位过程与中性过程控制,拟合优度的顺序为中性模型 > 纯统计模型 > 生态位模型,中性过程更加强烈;而洼地仅对中性模型接受较好,拒绝了两种生态位模型和纯统计模型中的对数正态分布模型,表明该地形物种多度构建的生态位过程不明晰或被掩盖,中性过程成为主要作用机制。由上述可知,山脊、鞍部这两种地形下乔木层



A. 乔木层; B. 灌木层。

A. Tree layer; B. Shrub layer.

图 2 不同地形群落物种的累计经验分布函数
Fig. 2 ECDF of species in different terrain communities



mzsm. 复合群落零和多项式模型; **Volkov.** Volkov 模型; **bs.** 断棍模型; **gs.** 几何级数模型; **ls.** 对数级数模型; **Inorm.** 对数正态分布模型; 观测值表示物种多度。下同。

mzsm. Metacommunity zero-sum multinomial distribution model; **Volkov.** Volkov model; **bs.** Broken-stick model; **gs.** Geometric series model; **ls.** Log-series model; **Inorm.** Lognormal model. Observed value represents species abundance. The same below.

图 3 不同地形下乔木层物种多度分布及模型拟合
Fig. 3 Species abundance distribution and model fitting of tree layer under different terrains

表 4 不同地形植物群落乔木层物种多度的模型拟合

Table 4 Model fitting of species abundance in tree layer of different terrains

地形类型 Terrain type	θ	m	检验方法 Test method	mzsm	Volkov	bs	gs	ls	lnorm
山脊 Ridge	14.94	0.88	AIC	242.1	244.2	260.9	1 862.6	242.22	251.8
	D	0.022	0.022	0.217	0.261	0.022	0.174		
	P	1	1	0.227	0.0873	1	0.49		
槽谷 Trough valley	15.93	1	AIC	287.9	289.8	319.1	2 537	287.8	297.7
	D	0.075	0.075	0.245	0.321	0.075	0.17		
	P	1	1	0.082	<0.05 *	1	0.43		
鞍部 Saddle	19.65	0.88	AIC	296.9	299	318.5	2 342.6	297.1	309
	D	0.086	0.086	0.224	0.241	0.086	0.19		
	P	0.98	0.98	0.109	0.068	0.98	0.25		
洼地 Depression	26.54	1	AIC	344	345.9	386.3	2 732.9	343.8	363.9
	D	0.081	0.081	0.257	0.324	0.081	0.257		
	P	0.97	0.97	<0.05 *	<0.05 *	0.97	<0.05 *		

注: θ . 基础多样性指数; m . 群落迁移系数; AIC. 赤池信息准则; D. k-s 检验统计量。* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, 表示拒绝该模型; mzsm. 复合群落零和多项式模型; Volkov. Volkov 模型; bs. 断棍模型; gs. 几何级数模型; ls. 对数级数模型; lnorm. 对数正态分布模型。下同。

Note: θ . Basic diversity index; m . Community migration coefficient; AIC. Akaike Information Criterion; D. Statistic of k-s test. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, indicating that the model is rejected; mzsm. Metacommunity zero-sum multinomial distribution model; Volkov. Volkov model; bs. Broken-stick model; gs. Geometric series model; ls. Log-series model; lnorm. Log normal model. The same below.

的多度构建机制比较复杂,受两种生态学过程控制,槽谷、洼地则主要受中性过程控制。此外,不同地形下的群落有不同的基础多样性指数 θ 与迁移系数 m ,这与喀斯特地区较高的生境异质性有关。

2.3.2 不同地形植物群落灌木层物种多度模型拟合

4种喀斯特典型地形下森林群落灌木层的物种多度分布格局模型拟合效果见表5,经K-S检验与AIC检验发现,山脊对于中性模型与纯统计模型接受较好且拟合优度接近,而拒绝了两种生态位模型;槽谷与鞍部对于3种理论模型的拟合接受情况与山脊相似,对于中性模型与纯统计模型的接受优于生态位模型;洼地对中性模型与纯统计模型的接受较好,拒绝生态位理论的几何级数模型,仅接受断棍模型的拟合($P = 0.574$),可知洼地灌木层物种多度的构建主要受中性过程主导,断棍模型代表的生态学过程也具有一定作用(图4)。由上述可知,4种地形下植物群落灌木层的物种多度对几种理论模型的接受拟合情况与乔木层相似,中性模型、纯统计模型的适用性优于生态位模型,表明4种地形下植物群落灌木层的物种多度

构建也主要以中性过程为主,灌木层物种多度对于生态位模型接受情况比乔木层更差,表明生态位过程在4种地形下灌木层物种多度构建的作用更弱或更难被揭示。而对比不同地形下两种生长型植物的物种多度拟合值发现,乔木层对于模型拟合值要优于灌木层,灌木层物种多度模型拟合值随地形的不同波动也更大。不同地形下植物群落的灌木层也有更高的基础多样性指数。

3 讨论与结论

3.1 群落物种组成

群落主要物种组成是决定群落性质的基本要素,而重要值是衡量群落中物种优势度的常用指标(郑俊鸣等,2021)。调查发现,乔木层存在黄梨木、化香树、光皮栎木、齿叶黄皮、多脉青冈等主要物种,在灌木层存在九里香、南天竹、川桂、小叶栎、黄花恋岩花等主要物种,群落的垂直层次存在差异。该地区整体坡度与小生境凹凸度较大,导致群落存在间隙为灌木物种提供生长空间,因此该地区森林群落不同生长型的物种组成差异明显;

表 5 不同地形植物群落灌木层物种多度的模型拟合

Table 5 Model fitting of species abundance in shrub layer of different terrains

地形类型 Terrain type	θ	m	检验方法 Test method	mzsm	Volkov	bs	gs	ls	lnorm
山脊 Ridge	20.1	0.72	AIC	635.8	636.3	723.5	11 579	634.9	642.4
	D	0.076	0.076	0.315	0.359	0.076	0.098		
	P	0.95	0.95	<0.01 **	<0.01 **	0.95	0.77		
槽谷 Trough valley	29.1	1	AIC	862.9	863.8	1049.4	17 933	861.8	887.4
	D	0.128	0.12	0.383	0.451	0.12	0.15		
	P	0.23	0.29	<0.01 **	<0.01 **	0.29	0.1		
鞍部 Saddle	9.44	0.22	AIC	341.2	334	351.7	5 035.3	340.9	319
	D	0.25	0.182	0.341	0.318	0.273	0.182		
	P	0.13	0.46	<0.05 *	<0.05 *	0.08	0.46		
洼地 Depression	35.36	0.23	AIC	498.9	497.3	521.7	4 228.5	499.2	505.7
	D	0.071	0.051	0.111	0.202	0.071	0.172		
	P	0.97	1	0.574	<0.05 *	0.97	0.11		

不同地形下群落有着不同的物种数量与个体数,在喀斯特地区土壤条件比常态地貌严峻,因此水热条件群落维持群落个体数量的重要条件(Chen et al., 2009),洼地、槽谷属于低洼地势,坡度较小,有利于水热能源的积累,因此环境能支持更多个体存活,山脊水土流失性大,因此引起地形之间的群落个体数量差异。群落物种最丰富的是洼地,乔木层与灌木层的物种数均高于其他地形,该地形地势平坦,空间变异性小,为物种进入与共存创造了稳定环境(王艳红等,2020),槽谷与鞍部这两种地形不仅开阔,其结构也适合水分保持,因此两种地形物种数也较高,山脊由于不利于水土养分积累而限制了物种的丰富度与种群扩大。

3.2 不同地形下群落物种多度分布

累计经验函数分布函数与 Wilcoxon 秩和检验可以表现并验证群落的物种多度分布差异,解释稀有种、一般种和常见种的组成特征(Thomas et al., 2015)。本研究结果表明,4种喀斯特典型地形下群落的乔木层与灌木层均拥有较高稀有种比例,与白浩楠等(2016)、方晓峰等(2021)对同纬度带常态地貌下群落的物种多度研究结果相似,而该地区的典型喀斯特地形下的森林群落有更高稀有种比例。茂兰喀斯特森林群落位于亚热带季风气候区,受东南季风影响,雨热充沛,为植物生长提供养分,而该地区空间异质性较高,限制了优势种的扩散,为稀有种进入创造了机会,一些种群

在竞争中也逐渐成为稀有种,因此该地区存在着较高比例的稀有种。此外,稀有种相较于常见种在群落物种多度中具有显著贡献,刘旻霞等(2020)在对甘南亚高寒草甸稀有种的研究时已验证;经 Wilcoxon 秩和检验发现,4种地形下群落乔木层的物种多度分布不存在显著差异,可能研究对象均处于同一地区,该地区虽然土壤贫瘠稀少,但是充足的雨热、光照资源是该地区鲜明的特征,植物对于资源的需求极大地提升空间和资源利用率,因此乔木层的物种多度格局虽然受地形异质性影响,但是经过长期适应有了更加明显的地区资源格局特征。而灌木层之间的物种多度随地形差异出现显著不同,灌木层的物种进入环境的初期,并处于生长阶段,因此对地形异质性带来的资源差异的响应更加剧烈。

3.3 不同地形下群落物种多度模型拟合

4种典型地形下群落的物种多度格局能很好地接受中性模型与纯统计模型,且不同地形对模型的拟合优度存在差异,而对于生态位模型接受较差。虽然纯统计模型通过数学与生态学结合的方法拟合群落物种多度格局,对于量化生态学过程、表征群落多样性有作用,但是该模型对物种多度构建机制解释不足。本研究的纯统计模型对物种多度拟合结果较优,与康佳鹏等(2021)、郭跃东(2021)等研究结果相似,丰富了该模型的适用范围;本研究也验证了中性理论在该地区森林群落

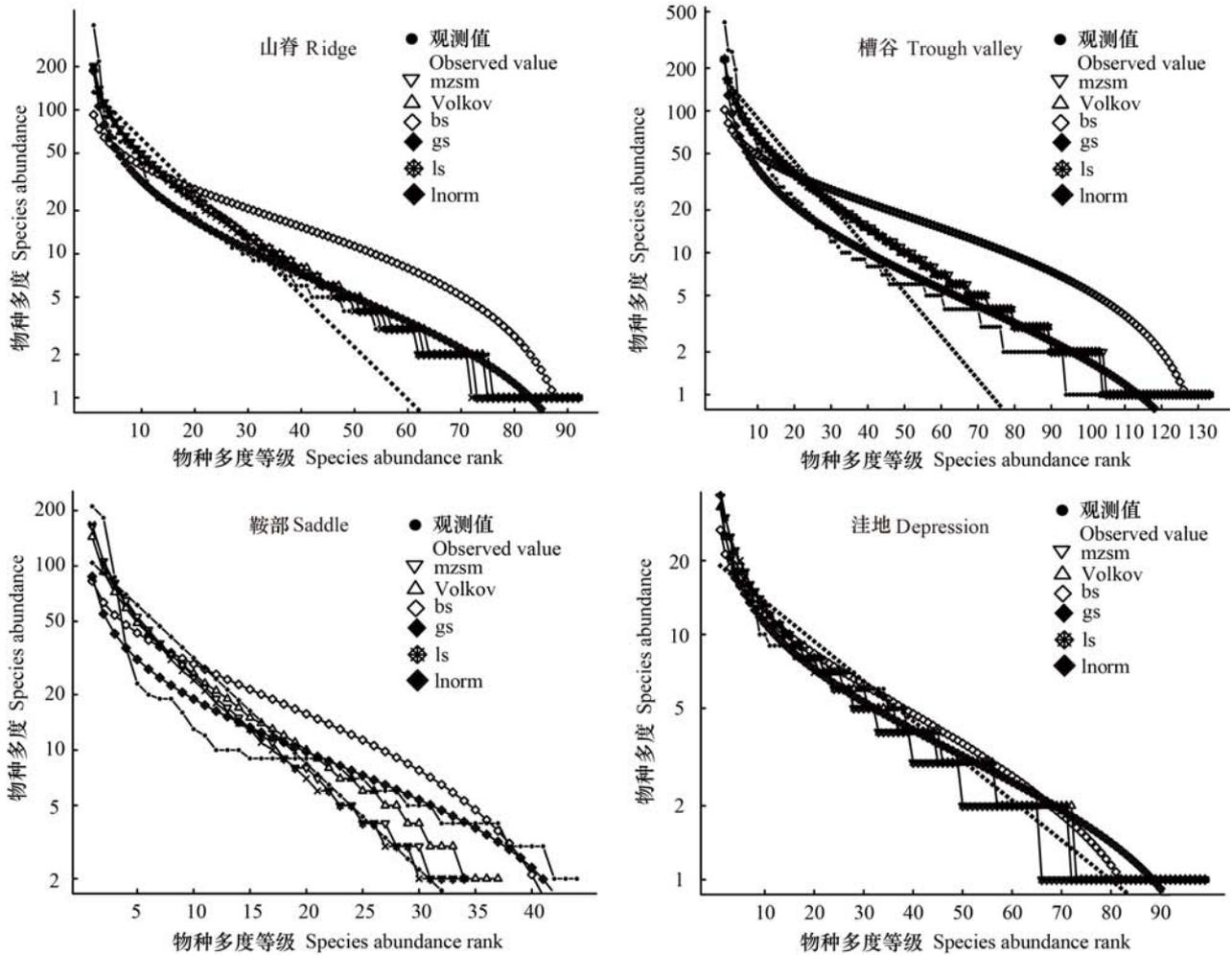


图 4 不同地形下灌木层物种多度分布及模型拟合

Fig. 4 Species abundance distribution and model fitting of shrub layer under different terrains

的物种多度格局构建过程中的重要作用,该地区的环境相异性较高,加之溶岩形成微生境较多,所以扩散限制与随机过程发挥作用。各群落的拟合值也随地形不同发生变化,表明中性理论的作用强度受生境异质性影响,其中山脊的拟合最优,可能由于该地形生境严酷导致中性过程更强烈。此外,乔木层比灌木层能更好拟合中性模型,乔木层的物种经历中性过程作用达到稳定,因此其物种多度格局有更深的中性过程印记。而灌木层的物种处于进入、生长时期,扩散限制的作用未显现,导致中性过程未被模型量化出来,加之灌木层的物种较丰富,物种的生态性状重叠也影响了模型拟合;4种典型地形群落的物种多度格局对于生态位模型接受较差,是由于该地区群落属于顶极演替阶段,物种已达到稳定共存,生态位过程已弱

化,尤其是洼地、槽谷两种地形的地势平坦,资源相对丰富。但是,不同地形下群落的灌木层多数拒绝了生态位模型,仅洼地接受断棍模型,是因为洼地部位地势平坦,环境相对稳定,利于物种总体生态位的分割,而其他地形的环境异质性较高,物种多度构建受到随机因素影响较深,因此生态位过程表现不明显或被掩盖。

虽然本研究利用不同模型解释了喀斯特地区典型地形下群落的物种多度分布格局,但是作用过程有待进一步揭示(Laroche et al., 2020),并且用物种多度分布格局推测其后形成的生态学机制也存在一定不确定性,因为不同的生态学过程共同作用可能会导致相同或相似的物种多度格局(Etienne, 2010)。此外,两种理论都不具有良好的兼容性,因此仅用模型拟合去探究群落物种多

度分布格局形成具有局限性,目前研究学者更倾向于探索两种理论的整合,量化不同群落组合机制的相对重要性,完善并丰富理论(Liu et al., 2013)。当然,群落物种多度格局的构建是一个伴随着演替且复杂的生态学进程,受影响的因素极多,除了关注理论的创新,还需要综合考虑环境因素,取样尺度和研究方法、土壤因子以及功能性状等因素也会影响研究结果。

参考文献:

ANCHI W, XIANGWEN D, HONGLIN H, et al., 2019. Responses of species abundance distribution patterns to spatial scaling in subtropical secondary forests [J]. *Ecol Evol*, 9(9): 1-10.

BAI HN, NIU X, WANG B, et al., 2021. Distribution pattern of different life form tree species in evergreen broad-leaved forest of Dagangshan Mountain [J]. *J Trop Biol*, 12(1): 49-56. [白浩楠, 牛香, 王兵, 等, 2021. 大岗山常绿阔叶林不同生活型树种多度分布格局 [J]. *热带生物学报*, 12(1): 49-56.]

CAI YF, YUE M, 2016. Research progress on plant community construction mechanism [J]. *Acta Ecol Sin*, 36(15): 4557-4572. [柴永福, 岳明, 2016. 植物群落构建机制研究进展 [J]. *生态学报*, 36(15): 4557-4572.]

CHEN C, LIU DH, WU JJ, et al., 2015. Relationship between leaf traits and topographic factors of *Quercus liaotungensis* in Dongling Mountain area [J]. *Chin J Ecol*, 34(8): 2131-2139. [陈晨, 刘丹辉, 吴键军, 等, 2015. 东灵山地区辽东栎叶性状与地形因子关系 [J]. *生态学杂志*, 34(8): 2131-2139.]

CHEN J, AI XR, YAO L, et al., 2018. Responses of species-abundance distribution to varying sampling scales in a typical forest community in Mulinzi Nature Reserve [J]. *J Hubei Univ Nat (Nat Sci Ed)*, 36(2): 130-133. [陈俊, 艾训儒, 姚兰, 等, 2018. 木林子天然次生林典型群落物种多度分布格局的尺度效应 [J]. *湖北民族学院学报(自然科学版)*, 36(2): 130-133.]

CHEN X, ZHANG ZC, CHEN XH, et al., 2009. The impact of land use and land cover changes on soil moisture and hydraulic conductivity along the karst hillslopes of southwest China [J]. *Environ Earth Sci*, 59(4): 811-820.

CHENG JJ, MI XC, MA KP, et al., 2011. Responses of species-abundance distribution to varying sampling scales in a subtropical broad-leaved forest [J]. *Biodivers Sci*, 19(2): 168-177. [程佳佳, 米湘成, 马克平, 等, 2011. 亚热带常绿阔叶林群落物种多度分布格局对取样尺度的响应

[J]. *生物多样性*, 19(2): 168-177.]

CHUN Y, LING ZT, CHUN YZ, et al., 2017. An alysing taxonomic structures and local ecological processes in temperate forests in north eastern China [J]. *BMC Ecol*, 17(1): 33-42.

DAWN MK, ADAM DS, SONYA B, 2017. Multiple phase transitions in an agent-based evolutionary model with neutral fitness [J]. *Roy Soc Open Sci*, 4(4): 5-20.

ETIENNE RS, 2010. A new sampling formula for neutral biodiversity [J]. *Ecol Lett*, 8(3): 253-260.

FANG XF, YANG QS, LIU HM, et al., 2016. Species abundance distribution pattern of evergreen and deciduous species in Tiantong evergreen broad-leaved forest [J]. *Biodivers Sci*, 24(6): 629-638. [方晓峰, 杨庆松, 刘何铭, 等, 2016. 天童常绿阔叶林中常绿与落叶物种的物种多度分布格局 [J]. *生物多样性*, 24(6): 629-638.]

GUO YD, ZHANG HR, LU J, et al., 2021. Species abundance pattern of spruce-fir broadleaf mixed forest on the northern slope of Changbai Mountain [J]. *Sci Silv Sin*, 57(5): 93-107. [郭跃东, 张会儒, 卢军, 等, 2021. 长白山北坡云冷杉阔叶混交林的物种多度格局 [J]. *林业科学*, 57(5): 93-107.]

HUANG MZ, LAN JC, WEN LQ, et al., 2021. Response of soil quality to ecological restoration in karst rocky desertification area [J]. *J For Environ*, 41(2): 148-156. [黄明芝, 蓝家程, 文柳茜, 等, 2021. 喀斯特石漠化地区土壤质量对生态修复的响应 [J]. *森林与环境学报*, 41(2): 148-156.]

KANG JP, HAN L, FENG CH, et al., 2021. Species abundance distribution pattern in different habitats of riparian forest in Tarim Desert [J]. *Biodivers Sci*, 29(7): 875-886. [康佳鹏, 韩路, 冯春晖, 等, 2021. 塔里木荒漠河岸林不同生境群落物种多度分布格局 [J]. *生物多样性*, 29(7): 875-886.]

LAROCHE F, VIOLLE C, TAUDIÈRE A, et al., 2020. Analyzing snapshot diversity patterns with theneutral theory can show functional groups' effects on community assembly [J]. *Ecology*, 101(4): 2977-2989.

LI QD, LIU WX, XIA SJ, et al., 2019. changes of species-abundance relationship along slope direction in alpine meadow communities in South Gansu [J]. *J Plant Ecol*, 43(5): 418-426. [李全弟, 刘旻霞, 夏素娟, 等, 2019. 甘南高寒草甸群落的物种-多度关系沿坡向的变化 [J]. *植物生态学报*, 43(5): 418-426.]

LI ZF, 2011. Karst landform zoning in Guizhou [J]. *Guizhou Geol*, 28(3): 177-181. [李宗发, 2011. 贵州喀斯特地貌分区 [J]. *贵州地质*, 28(3): 177-181.]

LIAO QL, LONG CL, XUE F, et al., 2020. Soil enzyme activity and nutrient characteristics in different terrain of

- 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.]
- LIU KC, LIU YN, SHEN ZH, et al., 2009. Neutral theory and niche theory of community construction [J]. *Biodivers Sci*, 17(6): 579–593. [牛克昌, 刘恽宁, 沈泽昊, 等, 2009. 群落构建的中性理论和生态位理论 [J]. *生物多样性*, 17(6): 579–593.]
- LIU MX, LI QD, JIANG XX, et al., 2020. Contribution of rare species to species diversity and distribution pattern in subalpine meadow of Gannan [J]. *Biodivers Sci*, 28(2): 107–116. [刘旻霞, 李全弟, 蒋晓轩, 等, 2020. 甘南亚高寒草甸稀有物种对物种多样性和物种多度分布格局的贡献 [J]. *生物多样性*, 28(2): 107–116.]
- LIU MX, ZHAO L, LI N, et al., 2016. Relative contribution of rare and common species to species richness pattern of plant communities [J]. *Biodivers Sci*, 24(6): 658–664. [刘旻霞, 赵亮, 李娜, 等, 2016. 稀有物种和常见种对植物群落物种丰富度格局的相对贡献 [J]. *生物多样性*, 24(6): 658–664.]
- LIU XJ, SWENSON NG, ZHANG JL, et al., 2013. The environment and space, not phylogeny, determine trait dispersion in a subtropical forest [J]. *Funct Ecol*, 27(1): 264–272.
- LUÍS BDÁ, PAULO AVB, STEPHEN PH, et al., 2012. Spatial scaling of species abundance distributions [J]. *Ecology*, 35(6): 549–556.
- LUO SQ, ZHAHG GQ, GUO QQ, et al., 2020. Updating composition of woody plants under window of evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest in Maolan karst [J]. *Chin J Ecol*, 39(7): 2131–2139. [罗丝琼, 张广奇, 郭其强, 等, 2020. 茂兰喀斯特常绿落叶阔叶混交林窗下木本植物更新组成 [J]. *生态学杂志*, 39(7): 2131–2139.]
- MA KP, LIU CR, YU SL, et al., 1997. Plant community diversity in Dongling Mountain, Beijing, China III. Species-abundance relations of several types of forest communities [J]. *Acta Ecol Sin*, 17(6): 573–583. [马克平, 刘灿然, 于顺利, 等, 1997. 北京东灵山地区植物群落多样性的研究 III. 几种类型森林群落的种-多度关系研究 [J]. *生态学报*, 17(6): 584–592.]
- NING DL, YUAN MT, WU LW, et al., 2020. A quantitative framework reveals ecological drivers of grassland microbial community assembly in response to warming [J]. *Nat Comm*, 11(1): 20–33.
- NIU HD, CHEN Q, XU ZY, et al., 2020. Interpretation of species diversity and topographic factors of *Dacrydium pectinatum* natural community in Bawangling, Hainan island [J]. *Chin J Ecol*, 39(2): 394–403. [刘浩栋, 陈巧, 徐志扬, 等, 2020. 海南岛霸王岭陆均松天然群落物种多样性及地形因子的解释 [J]. *生态学杂志*, 39(2): 394–403.]
- PRESTON FW, 1948. The commonness and rarity of species [J]. *Ecology*, 29(3): 254–283.
- QIN ST, LONG CL, WU BL, 2018. Effect of topographic position on community structure and species diversity of karst forest in Maolan county, Guizhou Province [J]. *J Beijing For Univ*, 40(7): 18–26. [秦随涛, 龙翠玲, 吴邦利, 2018. 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*, 40(7): 18–26.]
- ROBERT HM, 1957. On the relative abundance of bird species [J]. *PNAS*, 43(3): 293–295.
- SHENG MY, XIONG KN, CUI GY, et al., 2015. Plant diversity and soil physicochemical properties in karst rocky desertification area of Guizhou Province [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.]
- SU Q, 2015. Fractal analysis of community species abundance pattern [J]. *Prog Geogr*, 30(10): 1144–1150. [苏强, 2015. 群落物种多度格局的分形解析 [J]. *地球科学进展*, 30(10): 1144–1150.]
- SUN YG, KANG J, WANG WW, et al., 2015. Response of spatial characteristics of island vegetation landscape heterogeneity to topographic changes — a case study of Dachangshan Island [J]. *Chin J Ecol*, 34(6): 1705–1712.
- THOMAS JM, ROBERT JW, 2015. On the species abundance distribution in applied ecology and biodiversity management [J]. *J Appl Ecol*, 52(2): 443–454.
- VOLKOV I, BANAVAR JR, HUBBELL SP, et al., 2003. Neutral theory and relative species abundance in ecology [J]. *Nature*, 424(6952): 1035–1037.
- WANG YH, LI SF, LANG XD, et al., 2020. Effects of topographic heterogeneity on species diversity of monsoon evergreen broad-leaved forest in Puer, Yunnan Province [J]. *Chin J Plant Ecol*, 44(10): 1015–1027. [王艳红, 李帅锋, 郎学东, 等, 2020. 地形异质性对云南普洱季风常绿阔叶林物种多样性的影响 [J]. *植物生态学报*, 44(10): 1015–1027.]
- WANG JM, XU H, LI YD, et al., 2018. Effects of topographic heterogeneity on community structure and diversity of woody plants in Jianfengling tropical montane rainforest [J]. *Sci Silv Sin*, 54(1): 1–11. [王家鸣, 许涵, 李意德, 等, 2018. 地形异质性对尖峰岭热带山地雨林木本植物群落结构及多样性的影响 [J]. *林业科学*, 54(1): 1–11.]
- WHITTAKER RH, 1965. Dominance and diversity in land plant communities; numerical relations of species express the importance of competition in community function and

- evolution [J]. *Science*, 147(3655): 250–260.
- XU YD, DONG SK, LI S, et al., 2019. Research progress on ecological filtering mechanism of plant community construction [J]. *Acta Ecol Sin*, 39(7): 2267–2281. [许驭丹, 董世魁, 李帅, 等, 2019. 植物群落构建的生态过滤机制研究进展 [J]. *生态学报*, 39(7): 2267–2281.]
- YAN Y, ZHANG CY, ZHAO XH, 2012. Species-abundance distribution patterns at different successional stages of conifer and broad-leaved mixed forest communities in Changbai mountains, China [J]. *J Plant Ecol*, 36(9): 923–934. [闫琰, 张春雨, 赵秀海, 2012. 长白山不同演替阶段针阔混交林群落物种多度分布格局 [J]. *植物生态学报*, 36(9): 923–934.]
- YUAN Q, CAO JY, LIU JF, et al., 2021. Statistical bias of plant functional traits in forest ecosystem caused by different growth type classification schemes [J]. *Acta Ecol Sin*, 41(3): 1106–1115. [袁泉, 曹嘉瑜, 刘建峰, 等, 2021. 生长型分类方案不同导致森林生态系统植物功能性状的统计偏差 [J]. *生态学报*, 41(3): 1106–1115.]
- ZANG LP, 2019. Spatial heterogeneity analysis of tropical mountain rain forest sample plots in Jianfengling, Hainan Island [D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry Sciences. [臧丽鹏, 2019. 海南岛尖峰岭热带山地雨林大样地内空间异质性分析 [D]. 北京: 中国林业科学研究院.]
- ZHANG TT, WANG X, JIN Y, et al., 2020. Comparative study on species composition between Gutianshan and other eastern typical evergreen broad-leaved forests in China [J]. *Guihaia*, 40(8): 1061–1070. [张田田, 王璇, 金毅, 等, 2020. 古田山与中国其他东部典型常绿阔叶林物种组成特征的比较 [J]. *广西植物*, 40(8): 1061–1070.]
- ZHANG ZH, HU G, ZHU JD, et al., 2011. Spatial heterogeneity of soil nutrients in karst forest and its influence on tree species distribution [J]. *Chin J Plant Ecol*, 35(10): 1038–1049. [张忠华, 胡刚, 祝介东, 等, 2011. 喀斯特森林土壤养分的空间异质性及其对树种分布的影响 [J]. *植物生态学报*, 35(10): 1038–1049.]
- ZHAO P, QU JJ, XU XY, et al., 2019. Characteristics of vegetation community and its relationship with topographic factors in desertification alpine grassland in the source area of Yangtze River [J]. *Acta Ecol Sin*, 39(3): 1030–1040. [赵鹏, 屈建军, 徐先英, 等, 2019. 长江源区沙化高寒草地植被群落特征及其与地形因子的关系 [J]. *生态学报*, 39(3): 1030–1040.]
- ZHENG JM, LI M, ZHANG M, et al., 2021. Interspecific association and niche analysis of mixed forest communities of casuarina equisetifolia and phyllostachys praecox in coastal shelter forest [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 29(5): 465–473. [郑俊鸣, 李敏, 张盟, 等, 2021. 滨海防护林木麻黄和花吊丝竹混交林群落的种间关联和生态位分析 [J]. *热带亚热带植物学报*, 29(5): 465–473.]

(责任编辑 李 莉)

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202102031

王海波, 李芙蓉, 杨金翠, 等. CBL-CIPK 信号系统参与小桐子抗冷性形成的生物信息学分析 [J]. 广西植物, 2022, 42(6): 996–1007.

WANG HB, LI FR, YANG JC, et al. Bioinformatics analysis of CBL-CIPK signaling system participating in the formation of cold resistance in *Jatropha curcas* [J]. *Guihaia*, 2022, 42(6): 996–1007.

CBL-CIPK 信号系统参与小桐子抗冷性形成的生物信息学分析

王海波^{1,2*}, 李芙蓉¹, 杨金翠¹, 郭俊云¹

(1. 曲靖师范学院 生物资源与食品工程学院, 云南 曲靖 655011; 2. 曲靖师范学院 云南省高校云贵高原动植物遗传多样性及生态适应性进化重点实验室, 云南 曲靖 655011)

摘要: 类钙调磷酸酶 B 亚基蛋白 (calcineurin B-like calcium sensor, CBL) 属 Ca^{2+} 结合蛋白, 通过与类钙调磷酸酶 B 亚基互作蛋白激酶 (calcineurin B-like calcium sensor interacting protein kinase, CIPK) 互作介导 Ca^{2+} 信号转导过程。CBL-CIPK 信号系统参与了植物对多种逆境胁迫的响应过程。为深入探讨小桐子的抗冷性机制, 该研究基于 BLAST 序列比对的方法, 在全基因组水平对小桐子 CBL 与 CIPK 基因家族进行了鉴定, 并对其系统进化、基因结构、表达特性及功能互作进行了解析。结果表明: (1) 在小桐子基因组中共鉴定到 8 个 CBL 基因与 18 个 CIPK 基因, CBL 与 CIPK 蛋白长度分别在 211~257 aa 与 422~484 aa 之间, 等电点分别在 4.65~5.08 与 6.20~9.26 之间。(2) 另外, CBL 基因家族都包含 8~10 个外显子, 而 CIPK 基因家族分为显著的 1~2 个外显子 (11 个基因) 和 12~15 个外显子 (7 个基因) 两类。(3) 多序列比对显示, 小桐子 CBL 蛋白都鉴定到 1 个由 14 个氨基酸残基组成的非典型 EF-hand 基序与 3 个取代程度不同的典型 EF-hand 基序, 而 CIPK 蛋白都包含 N 端激酶结构域与 C 端自抑制 FISL/NAF 结构域。(4) 染色体定位显示, 26 个小桐子 CBL 与 CIPK 基因不均匀地分布于 9 条染色体上。(5) 转录组数据分析表明, 大部分 CBL 与 CIPK 基因在小桐子叶片、根及种子中都有高水平表达, 其中 *JcCIPK14* 与 *JcCIPK18* 在低温处理时上调表达量达到了极显著水平 ($P < 0.01$), 参与小桐子的抗冷性过程。综上结果为开展小桐子 CBL 和 CIPK 基因的功能鉴定与低温信号转导机制研究提供了借鉴。

关键词: 小桐子, 蛋白激酶, CBL-CIPK, 基因家族, 表达分析, 抗冷性

中图分类号: Q943 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2022)06-0996-12

Bioinformatics analysis of CBL-CIPK signaling system participating in the formation of cold resistance in *Jatropha curcas*

WANG Haibo^{1,2*}, LI Furong¹, YANG Jincui¹, GUO Junyun¹

收稿日期: 2021-07-15

基金项目: 云南省地方本科高校(部分)基础研究联合专项项目(202001BA070001-003); 云南省大学生创新创业训练计划项目(202010684038); 国家自然科学基金(31460179) [Supported by Yunnan Local Colleges Applied Basic Research Project (202001BA070001-003); Training Project of Yunnan Undergraduate on Innovation and Entrepreneurship (202010684038); National Natural Science Foundation of China (31460179)]。

第一作者: 王海波(1980-), 博士, 教授, 研究方向为植物逆境分子生物学, (E-mail) bocai0406@163.com。

*通信作者

(1. College of Biological Resource and Food Engineering, Qujing Normal University, Qujing 655011, Yunnan, China; 2. Key Laboratory of Yunnan Province Universities of the Diversity and Ecological Adaptive Evolution for Animals and Plants on Yungui Plateau, Qujing Normal University, Qujing 655011, Yunnan, China)

Abstract: Calcineurin B-like calcium sensor (CBL) is a Ca^{2+} -binding protein that mediates the Ca^{2+} signal transduction process by interacting with Calcineurin B-like calcium sensor interacting protein kinase (CIPK). CBL-CIPK signaling system is involved in the response of plants to a variety of stress conditions. For insight into the chilling mechanism of CBL and CIPK in *Jatropha curcas*, the CBL and CIPK gene families were identified from *J. curcas* based on the BLAST method, and then the phylogenetic relationship, gene structure, expression profile, and functional interaction were analyzed. The results were as follows: (1) A total of 8 CBL and 18 CIPK genes were identified from *J. curcas* genome. The protein length of CBLs and CIPKs ranged from 211 to 257 aa and 422 to 484 aa, respectively, and the putative isoelectric point ranged from 4.65 to 5.08 and 6.20 to 9.26, respectively. (2) Furthermore, all the CBL genes family contained 8–10 exons, while the CIPK genes family were divided into significant 1–2 exons (11 genes) and 12–15 exons (7 genes). (3) Sequence alignment revealed that CBL proteins identified 1 atypical EF-hand motif consisting of 14 amino acid residues and three typical EF-hand motifs with different substitutions, while CIPK proteins contained kinase domains in N-terminal and self-inhibiting FISL/NAF domains in C-terminal. (4) Chromosome mapping analysis indicated that 26 *J. curcas* CBL and CIPK genes were distributed with different densities on nine chromosomes. (5) Transcriptome data analysis showed that most of the CBL and CIPK genes were highly expressed in *J. curcas* leaves, roots and seeds. Among them, the up-regulated expression of *JcCIPK14* and *JcCIPK18* reached significant levels under cold stress, which was involved in the cold resistance of *J. curcas*. All the results of this study might lay a significant foundation for further studies on the gene function and chilling signaling transduction mechanism of CBL and CIPK gene families in *J. curcas*.

Key words: *Jatropha curcas*, protein kinase, CBL-CIPK, gene family, expression analysis, cold resistance

蔗糖非发酵-1型相关蛋白激酶(sucrose non-fermenting-1 related protein kinase, SnRK)是广泛存在于植物中的丝氨酸/苏氨酸(Ser/Thr)类蛋白激酶家族。根据氨基酸序列聚类结果,SnRK家族分为SnRK1、SnRK2、SnRK3三个亚家族。SnRK3又被称为类钙调磷酸酶B亚基互作蛋白激酶CIPK(calcineurin B-like calcium sensor interacting protein kinase)(Shi et al., 1999; Kim et al., 2000)或盐过敏蛋白SOS(salt overly sensitive)(Ji et al., 2013),类钙调磷酸酶B亚基蛋白(calcineurin B-like calcium sensor, CBL)是CIPK的直接上游互作蛋白,也能够感知胞内 Ca^{2+} 信号,共同组成 Ca^{2+} -CBL-CIPK级联信号系统,参与植物渗透、高盐、低温、高温等非生物逆境胁迫的响应过程(Li et al., 2009; Sanyal et al., 2016)。作为 Ca^{2+} 受体蛋白,CBL都含有4个保守性不同的“螺旋-环-螺旋”(helix-loop-helix, HLH)EF手型(EF-hand)基序,是 Ca^{2+} 结合所必需的(Weinl & Kudla, 2009),同时,部分CBL蛋白N端还具有脂类修饰的N-豆蔻酰化(N-Myristoylation)或N-棕榈酰化(N-Palmitoylation)位

点,辅助该蛋白的跨膜转运(Batistic et al., 2008)。CIPK蛋白N端激酶结构域中都包含1个激活环(activation-loop)基序,位于DFG-与APE-序列之间,其中3个高度保守的Ser、Thr、Tyr残基是激酶活性发挥所必须的(Guo et al., 2001),而C端负责调控激酶结构域的催化活性,其中由21或24个氨基酸残基组成的FISL(Phe-Ile-Ser-Leu)/NAF(Asn-Ala-Phe)结构域是CIPK与CBL结合的核心序列(Du et al., 2011),正常情况下,FISL/NAF结构域与N端激酶结构域互作从而具有自抑制作用,当结合 Ca^{2+} 而被激活的CBL蛋白与FISL/NAF结构域结合后,可解除FISL/NAF结构域对激酶结构区的抑制作用,从而表现出激酶活性(Akaboshi et al., 2008)。另外,C端还包含1个由37个氨基酸残基组成的PPI(protein phosphatase interaction)结构域,决定与CIPK结合的蛋白磷酸酶PP2C(protein phosphatase 2C)种类,也竞争性将CBL蛋白脱离FISL/NAF结构域,使CIPK回到自抑制状态(Ohta et al., 2003)。

目前,已经对多种植物在全基因组水平进行

了 *CBL* 与 *CIPK* 基因的鉴定, *CBL* 基因家族包括: 拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 10 个 (Kolukisaoglu et al., 2004)、水稻 (*Oryza sativa*) 10 个 (Kolukisaoglu et al., 2004)、玉米 (*Zea mays*) 10 个 (李利斌等, 2010)、杨树 (*Populus trichocarpa*) 10 个 (Zhang et al., 2008)、小麦 (*Triticum aestivum*) 7 个 (Sun et al., 2015)、油菜 (*Brassica napus*) 7 个 (Zhang et al., 2014)、茄子 (*Solanum melongena*) 5 个 (Li et al., 2016) 等; *CIPK* 基因家族包括: 拟南芥 25 个 (Kolukisaoglu et al., 2004)、水稻 33 个 (Kolukisaoglu et al., 2004; Kanwar et al., 2014)、玉米 43 个 (Chen et al., 2011)、杨树 27 个 (Yu et al., 2007)、小麦 20 个 (Sun et al., 2015)、大豆 (*Glycine max*) 52 个 (Zhu et al., 2016)、油菜 23 个 (Zhang et al., 2014)、茄子 15 个 (Li et al., 2016)、苹果 (*Malus domestica*) 34 个 (Niu et al., 2018)、葡萄 (*Vitis vinifera*) 16 个 (路志浩等, 2017)、番茄 (*Lycopersicon esculentum*) 22 个 (王傲雪和刘思源, 2018) 等。小桐子 (*Jatropha curcas*) 属大戟科 (Euphorbiaceae) 麻疯树属 (*Jatropha* Linnaeus) 多年生落叶小型乔木, 原产中南美洲地区 (林娟等, 2004)。作为重要的木本油料植物, 小桐子种子含油量为 35%~60%, 适应各种柴油发动机, 且关键技术指标达到了欧 IV 标准, 具有广阔的开发利用前景 (Makkar & Becker, 2009)。目前, 对于小桐子 *CBL* 与 *CIPK* 家族的基因鉴定及其互作分析还未见报道。本研究基于小桐子基因组信息 (Sato et al., 2011), 利用生物信息学方法鉴定小桐子 *CBL* 与 *CIPK* 基因, 并对其理化性质、基因结构、蛋白基序、系统进化、低温表达及功能互作进行了分析, 以期研究小桐子 *CBL* 与 *CIPK* 基因家族的抗逆信号转导机制奠定基础。

1 材料与方法

1.1 *CBL* 与 *CIPK* 基因家族的鉴定

根据 Kolukisaoglu 等 (2004)、Zhang 等 (2008)、Yu 等 (2007) 鉴定的模式植物拟南芥、水稻及小桐子近科物种杨树的 *CBL* 与 *CIPK* 基因家族序列, 从 TAIR 数据库 (<https://www.arabidopsis.org/>) 下载拟南芥 10 个 *CBL* 基因与 25 个 *CIPK* 基因的蛋白序列, 从 PlantBiology 数据库 (<http://rice.plantbiology.msu.edu/>) 下载水稻 10 个 *CBL* 基因与 33 个 *CIPK* 基

因的蛋白序列, 从 Phytozome 数据库 (<https://phytozome.jgi.doe.gov/pz/portal.html>) 下载杨树 10 个 *CBL* 基因与 27 个 *CIPK* 基因的蛋白质序列, 通过 Clustal X 进行多重序列比对, 利用 Hmmer 3.0 软件的 Hmmbuild 程序将比对文件生成 *CBL* 与 *CIPK* 结构域的隐马可夫 HMM 模型。同时, 分别从 GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genome/915/>) 与 Kazusa (<http://www.kazusa.or.jp/jatropha/>) (Sato et al., 2011) 下载小桐子最新注释蛋白质数据库, 利用 NCBI 的 Makeblastdb 程序将该数据库本地化。利用 NCBI Blast 程序对小桐子蛋白质数据库进行本地 BlastP 相似性比对 (阈值 $E < 1e-10$, 序列相似性 > 50%), 得到初步筛选的小桐子 *CBL* 与 *CIPK* 蛋白质序列。通过序列自对比 (self-blast) 去除重复序列, 将非冗余的候选序列利用 Pfam (<http://pfam.sanger.ac.uk/>) 与 CDD (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/cdd/wrpsb.cgi>) 在线工具分析 *CBL* 的 EF-hand 基序与 *CIPK* 的蛋白激酶结构域 (protein kinase domain) 做进一步筛选, 得到小桐子 *CBL* 与 *CIPK* 家族蛋白序列。同时下载其对应的基因序列与 mRNA 序列用于后续基因结构分析。

1.2 *CBL* 与 *CIPK* 基因家族的序列分析

利用 ExPaSy 提供的在线工具 ProtParam (<http://web.expasy.org/protparam/>) 对小桐子 *CBL* 与 *CIPK* 进行氨基酸数目、理论分子量 (Mw)、等电点 (pI) 等基本参数的分析。将鉴定的小桐子 *CBL* 与 *CIPK* 蛋白序列与拟南芥、水稻及杨树的 *CBL* 与 *CIPK* 蛋白序列利用 Clustal X 进行序列相似性比对, 然后用 MEGA 6.0 软件通过邻接法 (NJ) 构建系统进化树, 并采用自展法 (bootstrap) 进行检验。同时, 利用 GenDOC 软件对 Clustal X 比对结果进行 *CBL* 与 *CIPK* 蛋白保守结构域分析。另外, 通过 CDS 序列 (coding sequence) 与基因序列比对以确定 *CBL* 与 *CIPK* 基因内含子与外显子的结构, 并利用 GSDS (gene structure display server, <http://gsds.cbi.pku.edu.cn/>) 绘制基因结构图。另外, 染色体定位以 Wu 等 (2015) 构建的小桐子遗传连锁图谱进行锚定, 并通过 MapChart (version 2.1) 绘制基因定位图。利用 STRING (<http://string-db.org>) 进行 *CBL* 与 *CIPK* 蛋白的信号互作网络分析 (设置可信度大于 0.7)。

1.3 *CBL* 与 *CIPK* 基因家族的表达分析

从 GenBank 的 SRA 数据库下载小桐子不同器

官的 Illumina 高通量测序数据(叶片 SRR1639660、根 SRR1639659、种子 SRR1639661)。通过 Bowtie2 与 Samtools 工具将鉴定到的小桐子 *CBL* 与 *CIPK* 家族基因与测序数据进行比对,得到各 *CBL* 与 *CIPK* 基因的表达 reads 数据,之后通过 Cufflinks 程序计算每个基因的表达量 FPKM (fragments per kilobase per million) 值,进行以 2 为底的对数转化,并设置以基因与器官同时进行聚类,聚类方法选择层次聚类法 (hierarchical clustering)。另外,以我们前期小桐子转录组 (Wang et al., 2014) 与数字基因表达谱 (digital gene expression, DGE) (Wang et al., 2013) 数据为基础,提取对照与 12 °C 低温处理 12、24、48 h 的 *CBL* 与 *CIPK* 基因的原始 Clean Taq 数据,通过 TPM (transcript per million clean tags) 获得标准化的基因表达量 (Thoen et al., 2008; Morrissy et al., 2009), 得到小桐子 *CBL* 与 *CIPK* 基因家族在低温处理下的差异表达数据。利用 R 软件 (version 3.4.1) 的 *gplots* 与 *pheatmap* 函数绘制聚类分析热图 (heatmap)。

2 结果与分析

2.1 *CBL* 与 *CIPK* 的鉴定及序列特征

通过同源序列比对检索,在小桐子基因组中共鉴定到 8 个 *CBL* 基因 (*JcCBL1* ~ *JcCBL8*) 与 18 个 *CIPK* 基因 (*JcCIPK1* ~ *JcCIPK18*) (表 1)。通过 ExPASy 工具对小桐子 *CBL* 与 *CIPK* 家族基因进行理化参数的分析,结果表明,*CBL* 家族基因长度分布在 2 172 bp (*JcCBL7*) ~ 9 344 bp (*JcCBL2*) 之间,蛋白质序列长度分布在 211 aa (*JcCBL8*) ~ 257 aa (*JcCBL7*) 之间,等电点全部显强酸性,分布在 4.59 (*JcCBL5*) ~ 5.08 (*JcCBL4*) 之间。另外,*CIPK* 家族基因长度分布在 1 522 bp (*JcCIPK16*) ~ 9 348 bp (*JcCIPK9*) 之间,蛋白质序列长度分布在 422 aa (*JcCIPK16*) ~ 484 aa (*JcCIPK2*) 之间,除 *JcCIPK9*、*JcCIPK14*、*JcCIPK15* 及 *JcCIPK17*, 等电点全部呈强碱性,分布在 8.03 (*JcCIPK2*) ~ 9.26 (*JcCIPK4*) 之间。

2.2 *CBL* 与 *CIPK* 基因的系统进化与基因结构

通过 MEGA 分别构建小桐子与拟南芥、水稻、杨树的 *CBL* 与 *CIPK* 基因家族系统进化树 (图 1), 结果表明,*CBL* 基因家族聚类为 I、II、III、IV 四个亚族,小桐子对应基因数量分别为 3 (*JcCBL4*、

JcCBL6、*JcCBL8*)、1 (*JcCBL3*)、2 (*JcCBL5*、*JcCBL7*)、2 (*JcCBL1*、*JcCBL2*) (图 1: A), 与小桐子 *CBL* 基因家族单独聚类结果吻合 (图 2: A), 其中 *JcCBL3* 在单独聚类中与 *JcCBL1*、*JcCBL2* 距离较近,而在多物种共聚类中则属单独 II 亚族,与 *JcCBL3* 基因结构 (9 个外显子) 不同于 *JcCBL1*、*JcCBL2* (10 个外显子) 一致。另外,*CIPK* 基因家族共聚类为 6 个亚族,小桐子对应基因数量分别为 3、1、5、2、2、5 (图 1: B), 也与小桐子 *CIPK* 基因家族单独聚类结果吻合 (图 2: B)。

结合小桐子 *CBL* 与 *CIPK* 基因家族的聚类结果,利用 GSDS 工具分析其基因结构,结果显示,小桐子 *CBL* 与 *CIPK* 基因家族的亚族聚类特性与基因结构吻合。小桐子 8 个 *CBL* 基因的外显子数量为 8 ~ 10 个 (表 1), 且都包含 5'-UTR 与 3'-UTR 区域,其中亚族 III 的 *JcCBL5* (2 501 bp) 与 *JcCBL7* (2 172 bp) 都包含 9 个外显子,且基因都较短,而亚族 IV 的 *JcCBL1* (7 811 bp) 与 *JcCBL2* (9 344 bp) 都包含 10 个外显子,且基因都较长 (图 2: A)。Kolukisaoglu 等 (2004) 报道的其他物种 *CIPK* 基因家族的聚类结果与基因结构关系,小桐子 *CIPK* 基因家族也都包含 5'-UTR 与 3'-UTR 区域,18 个基因成员根据基因结构分为两大类,11 个 *JcCIPK* 基因包含 1 ~ 2 个外显子,其中 *JcCIPK4*、*JcCIPK5*、*JcCIPK8*、*JcCIPK10*、*JcCIPK13*、*JcCIPK16* 和 *JcCIPK18* 仅包含 1 个外显子,而 *JcCIPK1*、*JcCIPK2*、*JcCIPK3* 和 *JcCIPK6* 包含 2 个外显子。另外,7 个 *JcCIPK* 基因包含 12 ~ 15 个外显子,其中 *JcCIPK7*、*JcCIPK9*、*JcCIPK11*、*JcCIPK12* 和 *JcCIPK17* 都包含 15 个外显子,而 *JcCIPK14* 与 *JcCIPK15* 分别包含 14 个与 12 个外显子 (图 2: B)。

2.3 *CBL* 与 *CIPK* 氨基酸序列及结构域分析

Kolukisaoglu 等 (2004) 研究表明,*CBL* 蛋白含有 4 个保守性不同的 EF-hand 手型基序,螺旋-环-螺旋作为 EF-hand 的典型结构,中间环 (包含 12 个氨基酸残基,共有序列为 -DKDGDGKIDFEE-) 的 1 (X)、3 (Y)、5 (Z)、7 (-Y)、9 (-X)、12 (-Z) 位氨基酸残基较为保守,被认为是 *CBL* 蛋白结合 Ca^{2+} 所必需的 (图 3: A)。通过分析 8 个小桐子 *CBL* 蛋白的氨基酸序列显示,第一个 EF-hand (EF1) 都具有 14 个氨基酸残基,不是典型的 EF-hand 结构,而第 2 ~ 4 个 EF-hand

表 1 小桐子 *CBL* 与 *CIPK* 基因家族的序列特征Table 1 Sequence characteristic of *Jatropha curcas* *CBL* and *CIPK* gene families

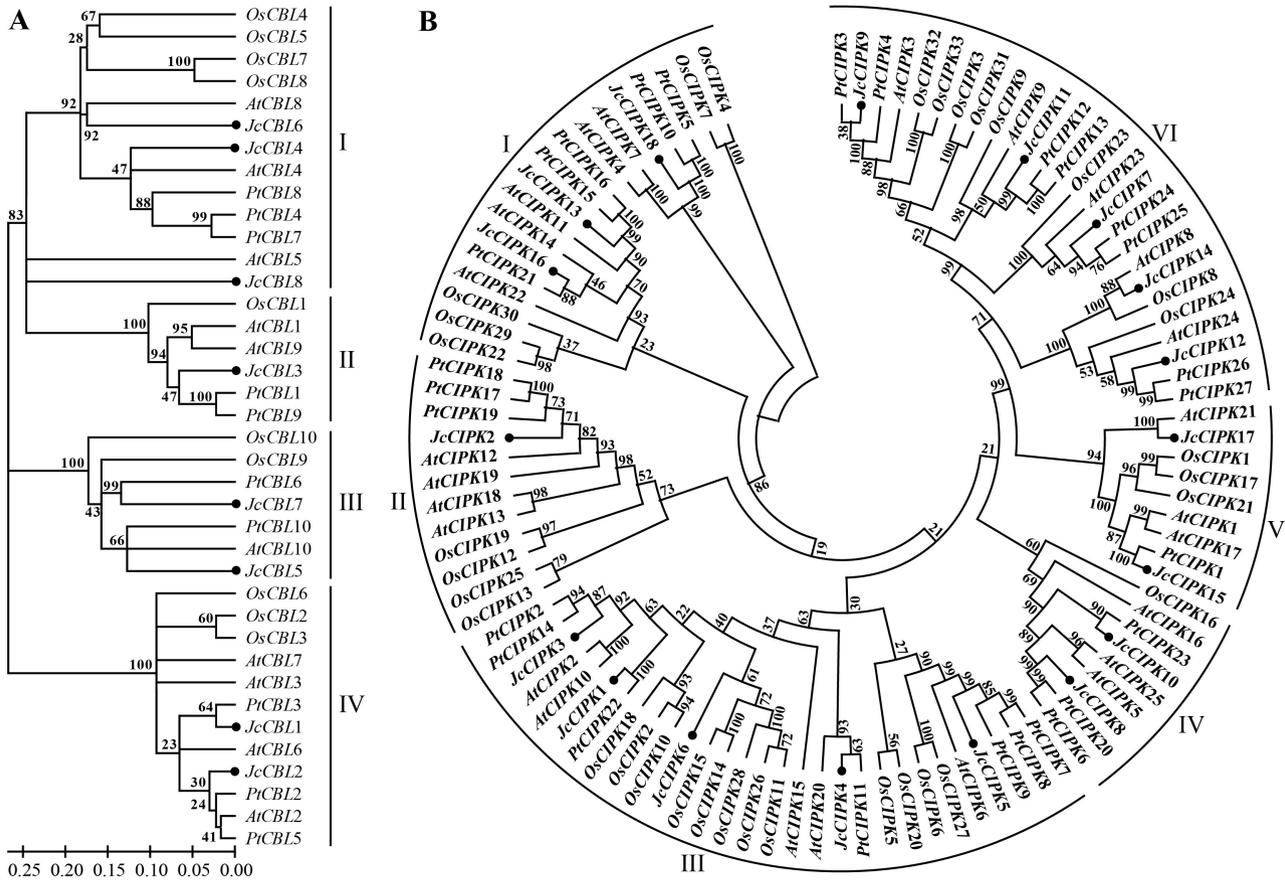
基因名称 Gene name	基因编号 ^A Gene ID ^A	基因长度 Gene length (bp)	mRNA 长度 mRNA length (bp)	氨基酸数目 Amino acid number (aa)	等电点 ^B pI ^B	外显子数目 Exon number	染色体定位 ^C Chromosomal localization ^C
<i>JcCBL1</i>	105636225	7 811	1 246	226	4.65	10	6
<i>JcCBL2</i>	105642436	9 344	1 453	230	4.72	10	3
<i>JcCBL3</i>	105641144	5 327	1 216	213	4.66	9	3
<i>JcCBL4</i>	105628645	4 765	2 256	222	5.08	9	8
<i>JcCBL5</i>	105638156	2 501	1 320	249	4.59	9	11
<i>JcCBL6</i>	105645647	6 427	1 210	212	4.94	10	9
<i>JcCBL7</i>	105631691	2 172	1 197	257	4.99	9	2
<i>JcCBL8</i>	105646026	2 295	1 456	211	4.73	8	9
<i>JcCIPK1</i>	105648050	3 049	2 148	465	8.89	2	6
<i>JcCIPK2</i>	105649679	4 015	1 968	484	8.03	2	3
<i>JcCIPK3</i>	105639024	2 810	2 170	458	8.92	2	4
<i>JcCIPK4</i>	105649678	1 740	1 740	445	9.26	1	3
<i>JcCIPK5</i>	105633501	2 076	2 076	435	9.22	1	11
<i>JcCIPK6</i>	105649201	3 104	2 168	453	9.13	2	10
<i>JcCIPK7</i>	105634022	6 365	2 346	459	8.98	15	3
<i>JcCIPK8</i>	105637561	2 006	2 006	447	8.60	1	11
<i>JcCIPK9</i>	105637170	9 348	2 323	451	6.56	15	8
<i>JcCIPK10</i>	105630316	1 947	1 947	449	9.06	1	2
<i>JcCIPK11</i>	105642786	5 136	1 995	443	8.65	15	8
<i>JcCIPK12</i>	105639377	8 199	1 907	448	8.83	15	11
<i>JcCIPK13</i>	105638989	1 737	1 737	425	8.76	1	4
<i>JcCIPK14</i>	105630750	5 880	2 117	446	6.54	14	4
<i>JcCIPK15</i>	105643632	4 159	1 931	440	7.22	12	1
<i>JcCIPK16</i>	105648048	1 522	1 522	422	8.78	1	6
<i>JcCIPK17</i>	105628484	4 503	2 249	464	6.20	15	11
<i>JcCIPK18</i>	105632073	1 880	1 880	442	8.74	1	1

注: ^A基因编号来自 GenBank 小桐子基因组数据库; ^B通过 ExPASy 工具计算蛋白质等电点; ^C基于 Wu 等构建的小桐子遗传连锁图谱进行染色体定位 (Wu et al., 2015)。

Note: ^AGene IDs are available in the National Center for Biotechnology Information (NCBI) *Jatropha curcas* (Annotation Release 101) database (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>); ^BProtein characteristics of pI (isoelectric point) was predicted using the ExPASy online service (<http://web.expasy.org/protparam/>); ^CChromosomal localization was completed based on the linkage map constructed by Wu et al. (2015).

(EF2-4)具有典型的 12 个氨基酸残基,其中除第 1 位 (Asp) 和第 12 位 (Glu) 氨基酸绝对保守外,其他氨基酸位 (3、5、7、9 位) 都发生了部分取代,且 EF4、EF3 和 EF2 的氨基酸取代率逐渐增加。另外,第 3 位 Asp (D) 在 EF2 中被 Lys (K) 取代,在 EF3 中被 Lys (K) 与 Arg (R) 取代,在 EF4 中被 Lys (K) 与 Asn (N) 取代;第 5 位 Asp (D) 在 EF2 中被 Asn (N) 与 Lys (K) 取代,在 EF3 中被 Gln (Q) 与 Asn (N) 取代;第 7 位 Lys (K) 在 EF2 中被 Val (V)

与 Ile (I) 取代,在 EF3 中被 Phe (F) 与 Try (Y) 取代;第 9 位 Asp (D) 在 EF2 与 EF3 中都被 Glu (E) 取代 (图 3: B)。以上结果显示,EF-hand2-4 结构中都被相同类型的氨基酸取代,保证了 EF-hand 结合 Ca²⁺ 的能力与多样性。另外,根据 N 端区域的长度,小桐子 CBL 家族的 *JcCBL1*、*JcCBL2*、*JcCBL3*、*JcCBL4*、*JcCBL6* 和 *JcCBL8* 包含 16~34 aa 较短的 N 端序列,且在 *JcCBL3* 与 *JcCBL8* N 端鉴定到-MGCXXSK/T-的豆蔻酰化序列,以加强 CBL



A. *CBL* 基因家族; B. *CIPK* 基因家族。下同。

A. *CBL* gene family; B. *CIPK* gene family. The same below.

图 1 小桐子与拟南芥、水稻及杨树 *CBL* 与 *CIPK* 基因家族的系统进化分析

Fig. 1 Phylogenetic relationship analysis of *Jatropha curcas* with *Arabidopsis thaliana*, *Oryza sativa*, and *Populus trichocarpa* *CBL* and *CIPK* gene families

蛋白与膜的结合,而 *JcCBL5* 与 *JcCBL7* 则包含较长的 N 端序列(图 3: A)。

植物特有的 CIPK 蛋白也称为 SnRK3,该激酶与酵母 SNF1、哺乳动物 AMPK 同源,都具有 N 端激酶结构域,其中内部激活环(activation-loop)基序发挥核心作用。在小桐子 18 个 CIPK 蛋白的 N-端都鉴定到被-DFG-与-APE-序列(图 3: C 下划线表示)间隔的激活环基序(图 3: C),且都包含保守的 Ser、Thr 和 Tyr 氨基酸残基(图 3: C 箭头所示)。另外,在 C 端都鉴定到 CIPK 蛋白 21 aa 自抑制基序 FISL/NAF 的保守-NAF-序列(图 3: D 下划线表示),以保证 CIPK 蛋白正常处于自抑制状态。

2.4 *CBL* 与 *CIPK* 基因家族的染色体定位

依据 Wu 等(2015)构建的小桐子高密度遗传

连锁图谱,在染色体水平定位小桐子 *CBL* 与 *CIPK* 基因,结果表明,除 5 号与 7 号染色体没有基因分布外,26 个小桐子 *CBL* 与 *CIPK* 基因不均匀地分布于 9 条染色体上,其中 3 号与 11 号染色体上的基因数量最多 5 个,而 10 号染色体上的基因数量最少,仅包含 1 个 *JcCIPK6* 基因,进一步鉴定到 9 号染色体上 *CBL* 基因家族的串联复制基因 *JcCBL6/JcCBL8*,以及 3 号、4 号、6 号染色体上 *CIPK* 基因家族的串联复制基因 *JcCIPK2/JcCIPK4*、*JcCIPK3/JcCIPK13* 和 *JcCIPK1/JcCIPK16*(图 4),推测该类基因发生了倍增。

2.5 *CBL* 与 *CIPK* 基因的差异表达分析

基于 GenBank 小桐子转录组数据,通过 Cufflinks 程序得到小桐子 *CBL* 与 *CIPK* 基因家族 26 个基因的器官表达数据(图 5)。结果表明,除

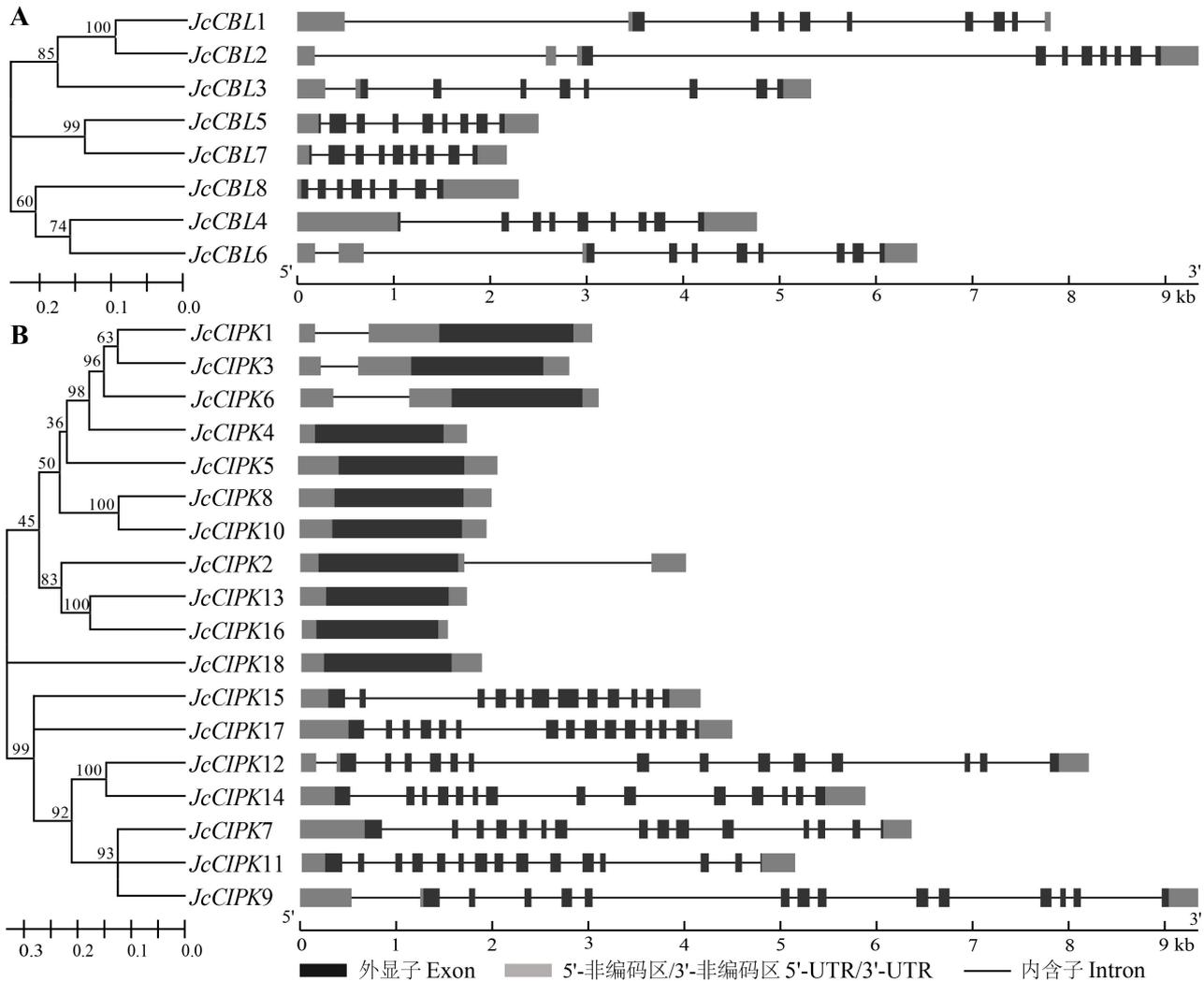


图 2 小桐子 *CBL* 与 *CIPK* 家族基因的基因结构

Fig. 2 Gene structure features of *CBL* and *CIPK* gene families in *Jatropha curcas*

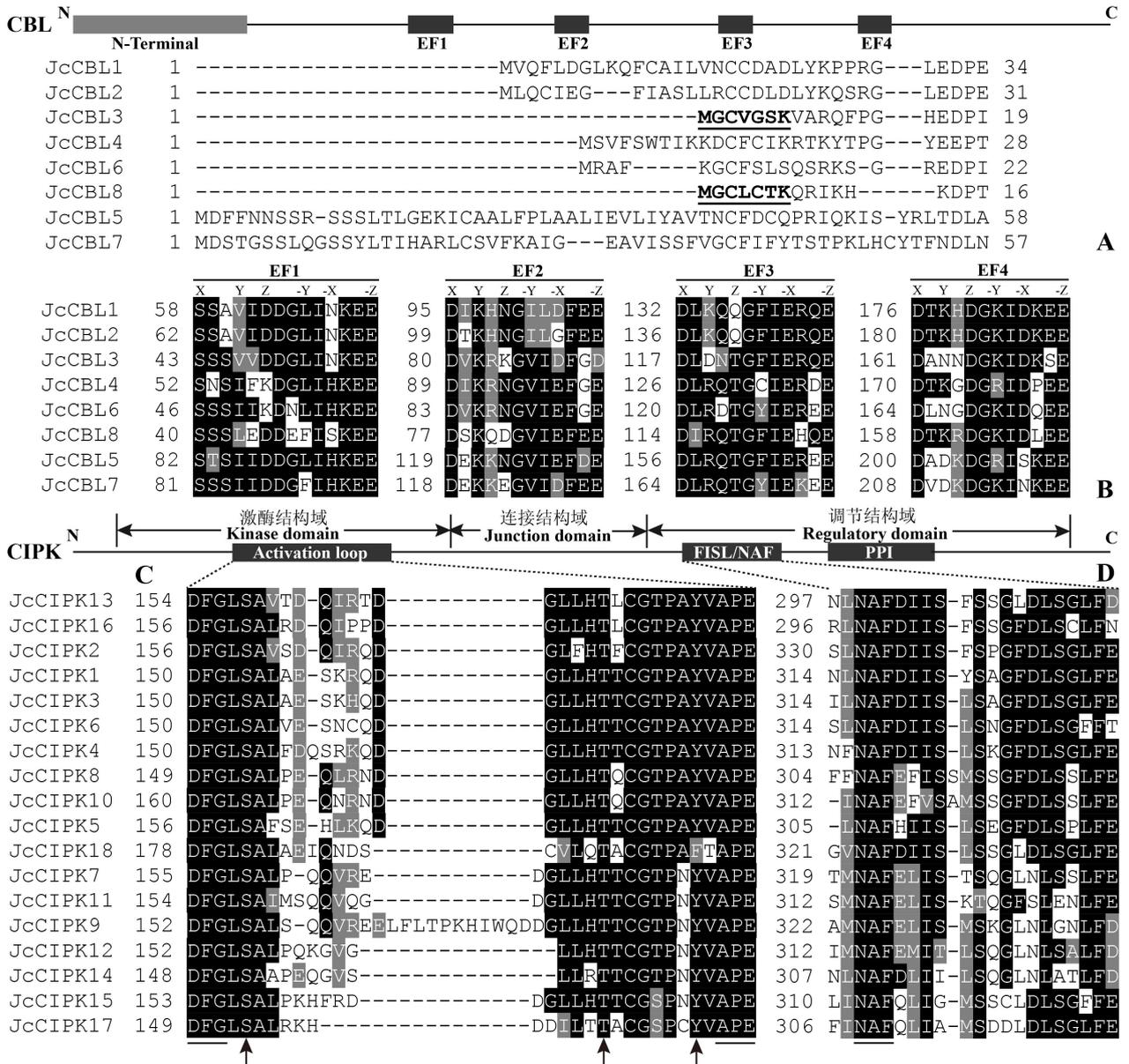
JcCBL6 与 *JcCBL8* 在种子中没有表达外,其他 24 个小桐子 *CBL* 与 *CIPK* 基因在叶片、根及种子中都有表达。其中, *JcCBL2*、*JcCIPK1*、*JcCIPK3*、*JcCIPK5*、*JcCIPK7*、*JcCIPK8*、*JcCIPK13* 和 *JcCIPK18* 在三种器官中表达量都较高 (\log_2 FPKM > 3.5),其中 *JcCIPK5* 在三种器官中表达量都最高,推测在小桐子 Ca^{2+} -CBL-CIPK 信号转导系统中处于核心地位。其他基因存在器官表达特异性, *JcCIPK4* 在叶片中表达量较高,而在种子中表达量较低; *JcCBL7* 只在根中表达,而在叶片与种子中表达量甚微; *JcCBL4* 在叶片与根中表达量较高,而在种子中基本没有表达(图 5)。

通过 DGE 数据分析得到 9 个小桐子 *CBL* 与

CIPK 家族基因在低温处理条件下的表达数据(图 6)。与对照相比, *JcCIPK14* 与 *JcCIPK18* 在 12 °C 低温处理 12、24、48 h 时上调表达量都达到了极显著水平 ($P < 0.01$),与小桐子的抗冷性直接相关。另外, *JcCIPK4* 与 *JcCIPK16* 随着低温处理时间的延长,表达量也在逐渐提高,在低温处理 48 h 时,分别较对照上调表达 9.92 倍 ($P < 0.01$) 与 2.10 倍。同时, *JcCIPK1* 与 *JcCIPK2* 是响应低温较快的基因,其表达量都在低温处理 12 h 时达到最大,分别较对照上调表达 5.21 倍与 2.87 倍,之后表达量逐渐下调(图 6)。

2.6 CBL 与 CIPK 蛋白的互作网络解析

基于小桐子、拟南芥 CBL 和 CIPK 同源蛋白,



A. 小桐子 CBL 蛋白 N 端结构域, 下划线表示 JcCBL3 与 JcCBL8 的 N 端豆蔻酰化结构域; **B.** 小桐子 CBL 蛋白 4 个 EF 手型基序序列比对 (EF1-4); **C.** 小桐子 CIPK 蛋白 N 端激酶结构域中的功能激活环, 箭头表示保守的 Ser, Thr, Tyr 残基; **D.** 小桐子 CIPK 蛋白 FISL/NAF 结构域。

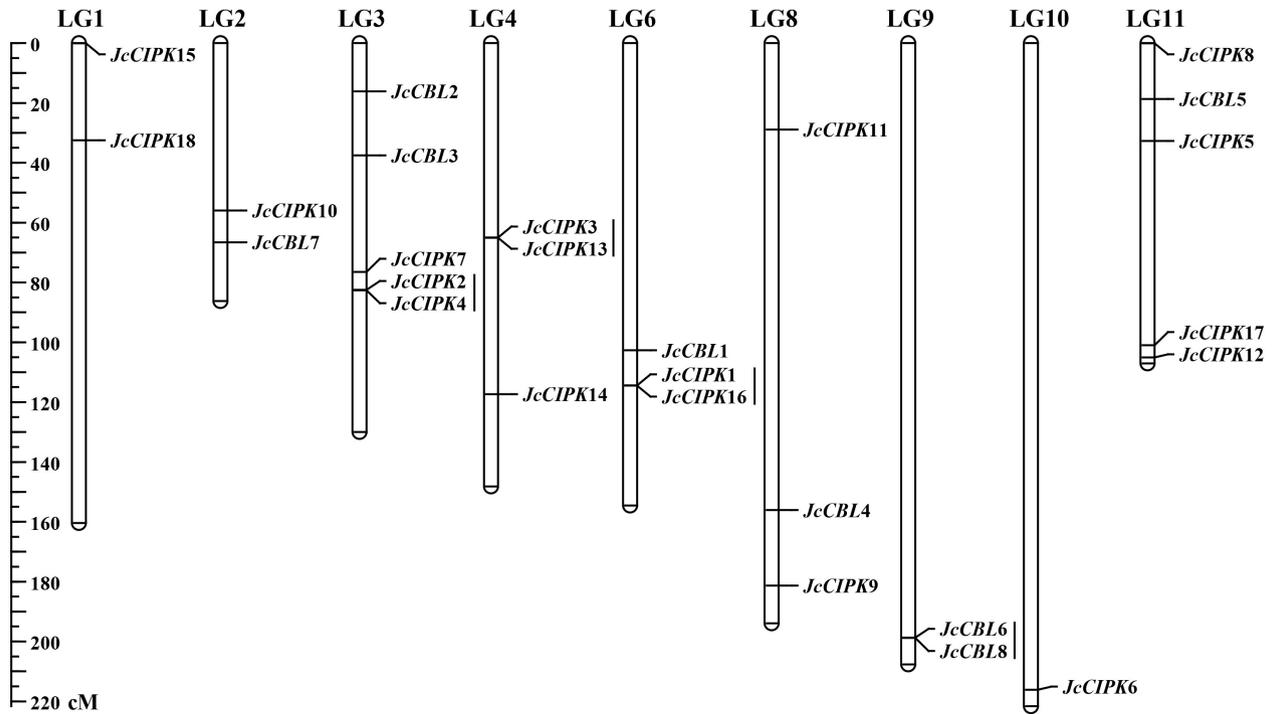
A. N-terminal domain of *J. curcas* CBL proteins, N-Myristoylation domains of JcCBL3 and JcCBL8 were underlined; **B.** Sequence alignment of CBL EF-hand (EF1-4) in *J. curcas*; **C.** Activation loop within N-terminal kinase domain in *J. curcas* CIPK protein was presented, conserved amino acid residues of Ser, Thr, and Tyr were marked by arrows; **D.** FISL/NAF domain of *J. curcas* CIPK proteins.

图 3 小桐子 CBL 与 CIPK 结构域序列比对

Fig. 3 Sequence alignment of *Jatropha curcas* CBL and CIPK domains

通过 STRING 10.5 进行蛋白互作网络分析, 以解析其参与的信号转导途径以及可能的潜在功能。结果表明, 在可信度为 0.7 的情况下, 除 JcCIPK1、JcCIPK3、JcCIPK4 和 JcCIPK6 外, 另外 8 个 JcCBLs 与 14 个 JcCIPKs 都参与了典型的 CBL-CIPK 信号

转导途径, 且表现出一对多与多对一的互作模式。其中, JcCBL1/2、JcCBL3 可分别与 12 个、10 个 JcCIPKs 互作结合, 推测两者在 Ca^{2+} -CBL-CIPK 信号网络中可能发挥关键作用, 而 JcCBL6 只能与 JcCIPK7 和 JcCIPK16 互作结合。同时, JcCIPK7



竖线表示基因串联复制；刻度表示厘摩；LG 表示染色体。

Vertical line indicates tandem duplication; Scale is in centiMorgans (cM); LG means chromosome.

图 4 小桐子 *CBL* 与 *CIPK* 基因家族的染色体定位

Fig. 4 Chromosomal localization of *Jatropha curcas* *CBL* and *CIPK* gene families

可以与所有 8 个小桐子 *JcCBLs* 结合,而 *JcCIPK17* 与 *JcCIPK18* 仅可与 *JcCBL1/2* 结合(图 7)。

3 讨论与结论

传递类 Ca^{2+} 结合蛋白 CBL 通过解码与感知 Ca^{2+} 浓度与分布的变化 (Scrase-Field & Knight, 2003; Batistic & Kudla, 2012), 并特异结合下游 CIPK 蛋白共同组成 Ca^{2+} -CBL-CIPK 信号系统参与小桐子的抗冷性过程 (Sanders et al., 2002)。本研究在小桐子全基因组共鉴定到 8 个 *CBL* 基因与 18 个 *CIPK* 基因, 其蛋白长度、基因结构都较为保守, 尤其 CBL 与 CIPK 蛋白的等电点都具有显著的家族特异性, CBL 蛋白等电点都呈酸性, 而 CIPK 蛋白等电点大部分都呈碱性, 即生理 pH 环境条件下, 这两类互作蛋白带相反的电荷, 预示静电库伦力在 CBL 蛋白结合 CIPK 蛋白 FISL/NAF 结构域中可能发挥重要作用。同时, 酵母双杂交实验表明, 小桐子与拟南芥 CBL 与 CIPK 互作结合还表现

出交叉性与偏好性 (Kim et al., 2000; Guo et al., 2001), 如小桐子 *JcCBL1/2* 可以与 12 个 *JcCIPKs* 结合, 而 *JcCIPK7* 可与所有鉴定的小桐子 *JcCBLs* 结合, 另外, *JcCIPK17* 与 *JcCIPK18* 偏好结合 *JcCBL1/2*, 而 *JcCIPK8/10* 则偏好结合 *JcCBL4/8*。本研究结果与 Kim 等 (2000) 的类似, 拟南芥 *AtCIPK7/17* 偏好结合 *AtCBL9*; *AtCIPK24* 偏好结合 *AtCBL4*; *AtCIPK9* 偏好结合 *AtCBL2*。这种特异性与偏好性, 主要由 CBL 蛋白的 EF 手型基序决定的 Ca^{2+} 结合能力 (Nagae et al., 2003; Sanchez-Barrena et al., 2005)、CIPK 蛋白的 FISL/NAF 结构域及其两侧序列结构差异性决定 (Kim et al., 2000; Halfter et al., 2000; Guo et al., 2001)。与典型的 12 个氨基酸残基 EF 手型基序不同, 8 个小桐子 CBL 蛋白的第一个 EF 手型基序都由 14 个氨基酸残基组成, 较其他 3 个 EF 手型基序都变异较大, 且 Asp (D) 多被 Ser (S) 取代, 推测该基序决定了小桐子 CBL 蛋白与 Ca^{2+} 不同的亲和力, 赋予小桐子 CBL 蛋白同时解码不同 Ca^{2+} 信号的能力 (Sanchez-Barrena et al., 2007; Weinl & Kudla,

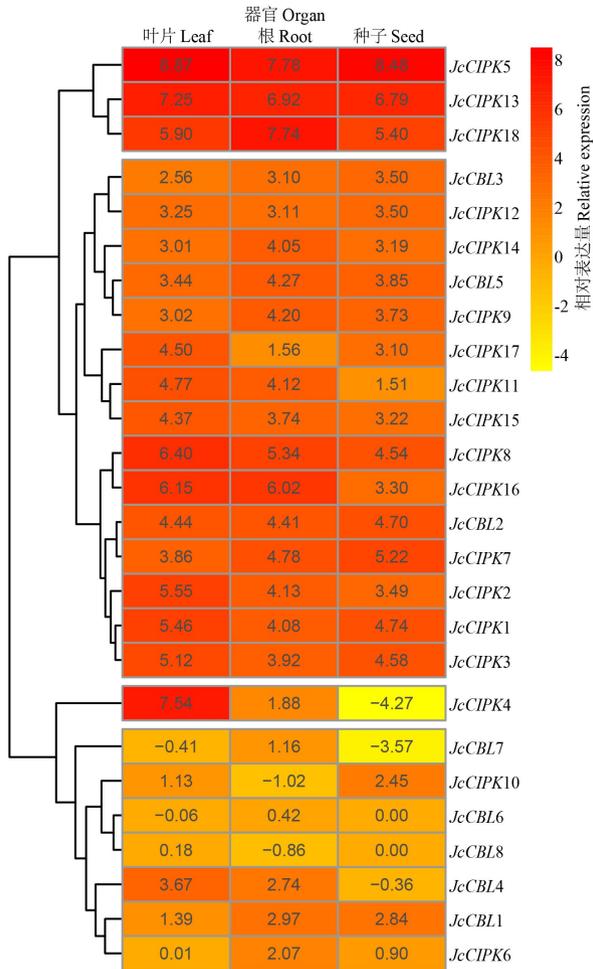


图 5 小桐子 CBL 与 CIPK 家族基因的器官差异表达分析

Fig. 5 Differential expression analysis of *Jatropha curcas* CBL and CIPK gene families in different organs

2009)。当 CIPK 蛋白的 FISL/NAF 结构域结合 CBL 后,导致 CIPK 激酶结构域中激活环保守氨基酸磷酸化而被激活(Weinl & Kudla, 2009)。本研究中小桐子 CIPK 蛋白激活环都位于保守的-DFG-与-APE-之间,且都鉴定到三个保守磷酸化的 Ser (S)、Thr(T)及 Tyr(Y)残基作为激活位点。

从低等到高等植物,CBL-CIPK 信号系统进化与植物的环境适应性如生物与非生物胁迫是协同的(Weinl & Kudla, 2009)。小桐子起源热带,具备较强的抗旱、抗盐能力,但对低温环境耐受力有限。CBL-CIPK 信号系统的研究始于拟南芥高盐超敏感 SOS 途径(salt overly sensitive),当拟南芥遭受高盐胁迫时,AtCBL4 (SOS3)、AtCBL10 结合

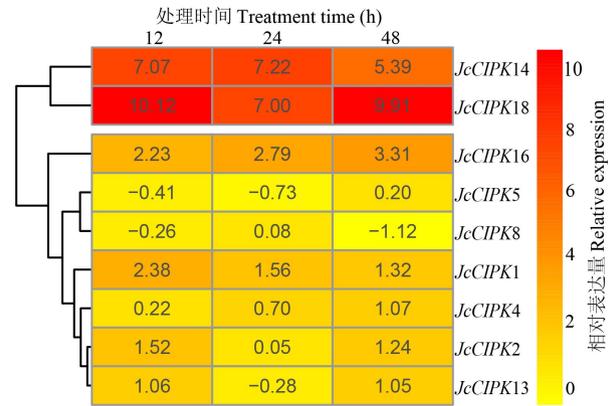


图 6 小桐子 CBL 与 CIPK 家族基因的低温处理表达分析

Fig. 6 Expression analysis of *Jatropha curcas* CBL and CIPK gene families under chilling stress

Ca²⁺,再与 AtCIPK24 (SOS2) 结合形成蛋白复合体,通过 AtCBL4/10-AtCIPK24 途径调控细胞膜与液泡膜上 Na⁺-K⁺ 逆转运蛋白(SOS1),将过量的 Na⁺ 泵动至胞外或区隔化至液泡中,从而抵抗或减轻高盐胁迫的伤害(Zhu, 2002; Quan et al., 2007),根据拟南芥同源蛋白比较,小桐子对应的 SOS 级联途径为 JeCBL4/5/7-JeCIPK12。基于同样的方法,本研究还鉴定到小桐子抗旱信号途径 JeCBL3-JeCIPK15,而对应拟南芥通过 AtCBL1/9-AtCIPK1 信号途径进行感知,并促进 CBF 基因家族表达,进而实现渗透平衡,以达到抗旱的目的(Dangelo et al., 2006)。作为低温敏感植物,小桐子在低温环境下,同样会启动 CBL-CIPK 信号系统,并传递至下游抗冷相关转录因子或关键限速蛋白的基因。本研究中,通过小桐子 12 °C 低温处理转录组数据,也鉴定到与小桐子抗冷性密切相关的 JeCIPK14 与 JeCIPK18,成为后续克隆与抗冷性功能鉴定的重要候选基因。文献报道,低温胁迫下,拟南芥通过 AtCBL1-AtCIPK3 感知将信号传递至下游抗冷性相关转录因子如 RD29A (Kim et al., 2003),而水稻和玉米分别通过 OsCIPK3 与 ZmCIPK3 作用于渗透相关基因,通过提高转基因株系的脯氨酸和可溶性糖含量,进而提高其抗冷性(Xiong et al., 2007; 边鸣镝等, 2008),说明以上转录因子与代谢途径是验证小桐子 CBL-CIPK 低温信号途径下游作用机制的主要研究方向。

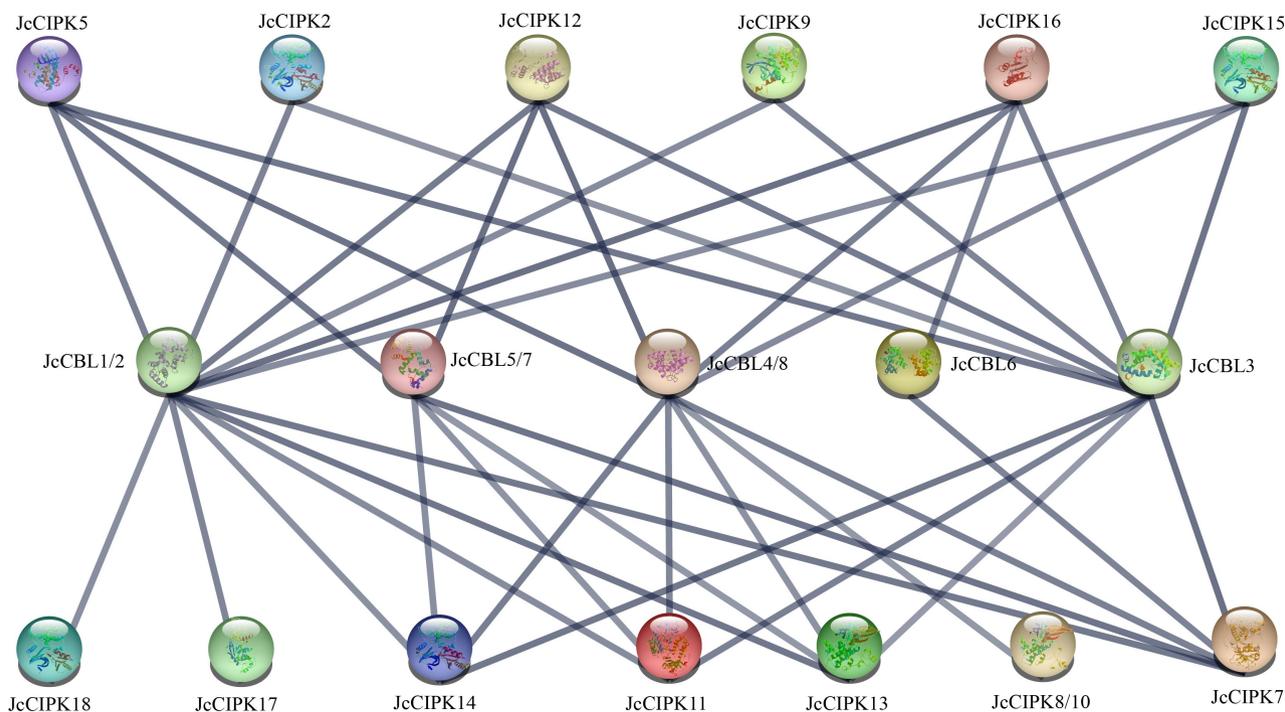


图 7 小桐子与拟南芥同源 CBL 与 CIPK 蛋白的互作网络分析

Fig. 7 Interaction network analysis of CBL and CIPK proteins identified in *Jatropha curcas* and homologous proteins in *Arabidopsis thaliana*

参考文献:

- AKABOSHI M, HASHIMOTO H, ISHIDA H, et al., 2008. The crystal structure of plant-specific calcium-binding protein AtCBL2 in complex with the regulatory domain of AtCIPK14 [J]. *J Mol Biol*, 377(1): 246–257.
- BATISTIC O, KUDLA J, 2012. Analysis of calcium signaling pathways in plants [J]. *BBA-Biomembranes*, 1820 (8): 1283–1293.
- BATISTIC O, SOREK N, SCHULTKE S, et al., 2008. Dual fatty acyl modification determines the localization and plasma membrane targeting of CBL/CIPK Ca^{2+} signaling complexes in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 20(5): 1346–1362.
- BIAN MD, LI WL, GUO QX, et al., 2008. cDNA cloning and expression characteristics of maize protein kinase gene *ZmIPK3* in response to abiotic stress [J]. *J Maize Sci*, 16(6): 52–57. [边鸣镝, 李文亮, 郭庆勋, 等, 2008. 非生物胁迫诱导的玉米蛋白激酶基因 *ZmCIPK3* 的 cDNA 克隆和表达特性 [J]. *玉米科学*, 16(6): 52–57.]
- CHEN XF, GU ZM, XIN DD, et al., 2011. Identification and characterization of putative *CIPK* genes in maize [J]. *J Genet Genom*, 38(2): 77–87.
- DANGELO C, WEINL S, BATISTIC O, et al., 2006. Alternative complex formation of the Ca^{2+} -regulated protein kinase CIPK1 control abscisic acid-dependent and independent stress responses in *Arabidopsis* [J]. *Plant J*, 48(6): 857–872.
- DU WM, LIN HX, CHEN S, et al., 2011. Phosphorylation of SOS3-like calciumbinding proteins by their interacting SOS2-

- like protein kinases is a common regulatory mechanism in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 156 (4): 2235–2243.
- GUO Y, HALFTER U, ISHITANI M, et al., 2001. Molecular characterization of functional domains in the protein kinase SOS2 that is required for plant salt tolerance [J]. *Plant Cell*, 13(6): 1383–1399.
- HALFTER U, ISHITANI M, ZHU JK, 2000. The *Arabidopsis* SOS2 protein kinase physically interacts with and is activated by the calcium binding protein SOS3 [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 97(7): 3735–3740.
- JI HT, PARDO JM, BATELLI G, et al., 2013. The salt overly sensitive (SOS) pathway: Established and emerging roles [J]. *Mol Plant*, 6(2): 275–86.
- KANWAR P, SANYAL SK, TOKAS I, et al., 2014. Comprehensive structural, interaction and expression analysis of CBL and CIPK complement during abiotic stresses and development in rice [J]. *Cell Calcium*, 56 (2): 81–95.
- KIM KN, CHEONG YH, GRANT JJ, et al., 2003. CIPK3, a calcium sensor-associated protein kinase that regulates abscisic acid and cold signal transduction in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 15(2): 411–423.
- KIM KN, CHEONG YH, GUPTA R, et al., 2000. Interaction specificity of *Arabidopsis* calcineurin B-like calcium sensors and their target kinases [J]. *Plant Physiol*, 124 (4): 1844–1853.
- KOLUKISAOGLU U, WEINL S, BLAZEVIC D, et al., 2004. Calcium sensors and their interacting protein kinases: genomics of the *Arabidopsis* and rice CBL-CIPK signaling

- networks [J]. *Plant Physiol*, 134(1): 43–58.
- LI LB, LIU KC, WANG DF, et al., 2010. Bioinformatics analysis on maize *CBL* genes [J]. *J Maize Sci*, 18(1): 6–11. [李利斌, 刘开昌, 王殿峰, 等, 2010. 玉米 *CBL* 基因的生物信息学分析 [J]. *玉米科学*, 18(1): 6–11.]
- LI J, JIANG MM, REN L, et al., 2016. Identification and characterization of *CBL* and *CIPK* gene families in eggplant (*Solanum melongena* L.) [J]. *Mol Genet Genom*, 291(4): 1769–1781.
- LI RF, ZHANG JW, WEI JH, et al., 2009. Functions and mechanisms of the CBL-CIPK signaling system in plant response to abiotic stress [J]. *Prog Nat Sci*, 19(6): 667–676.
- LIN J, ZHOU XW, TANG KX, et al., 2004. A survey of the studies on the resources of *Jatropha curcas* L. [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 12(3): 285–290. [林娟, 周选围, 唐克轩, 等, 2014. 麻疯树植物资源研究概况 [J]. *热带亚热带植物学报*, 12(3): 285–290.]
- LU ZH, HUO JQ, MA Y, et al., 2017. Genome-wide identification and expression analysis of the *CIPK* gene family in grape [J]. *Acta Agric Boreal-Occident Sin*, 26(11): 1619–1630. [路志浩, 霍建强, 马钰, 等, 2017. 葡萄 *CIPK* 基因家族的鉴定表达分析 [J]. *西北农业学报*, 26(11): 1619–1630.]
- MAKKAR HPS, BECKER K, 2009. *Jatropha curcas*, a promising crop for the generation of biodiesel and value-added coproducts [J]. *Eur J Lipid Sci Technol*, 111(8): 773–787.
- MORRISSY AS, MORIN RD, DELANEY A, et al., 2009. Next-generation tag sequencing for cancer gene expression profiling [J]. *Genome Res*, 19(10): 1825–1835.
- NAGAE M, NOZAWA A, KOIZUMI N, et al., 2003. The Crystal structure of the novel Calcium-binding protein at CBL from *Arabidopsis thaliana* [J]. *J Biol Chem*, 278(43): 42240–42246.
- NIU LL, DONG BY, SONG ZH, et al., 2018. Genome-wide identification and characterization of *CIPK* family and analysis responses to various stresses in apple (*Malus domestica*) [J]. *Int J Mol Sci*, 19(7): 2131.
- OHTA M, GUO Y, HALFTER U, et al., 2003. A novel domain in the protein kinase SOS2 mediates interaction with the protein phosphatase 2C ABI2 [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 100(20): 11771–11776.
- QUAN RP, LIN HX, MENDOZA I, et al., 2007. SCABP8/CBL10, a putative calcium sensor, interacts with the protein kinase SOS2 to protect *Arabidopsis* shoots from salt stress [J]. *Plant Cell*, 19(4): 1415–1431.
- SANCHEZ-BARRENA MJ, FUJII H, ANGULO I, et al., 2007. The structure of the C-terminal domain of the protein kinase AtSOS2 bound to the calcium sensor AtSOS3 [J]. *Mol Cell*, 26(3): 427–435.
- SANCHEZ-BARRENA MJ, MARTINEZ-RIPOLL M, ZHU JK, et al., 2005. The structure of the *Arabidopsis thaliana* SOS3: Molecular mechanism of sensing calcium for salt stress response [J]. *J Mol Biol*, 345(5): 1253–1264.
- SANDERS D, PELLOUX J, BROWNLEE C, et al., 2002. Calcium at the cross-roads of signaling [J]. *Plant Cell*, 14: S401–417.
- SANYAL SK, RAO S, MISHRA LK, et al., 2016. Plant stress responses mediated by CBL-CIPK phosphorylation network [J]. *Enzymes*, 40: 31–64.
- SATO S, HIRAKAWA H, ISOBE S, et al., 2011. Sequence analysis of the genome of an oil-bearing tree, *Jatropha curcas* L. [J]. *DNA Res*, 18(1): 65–76.
- SCRASE-FIELD S, KNIGHT MR, 2003. Calcium: just a chemical switch [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 6(5): 500–506.
- SHI JR, KIM KN, RITZ O, et al., 1999. Novel protein kinase associated with calcineurin B-like calcium sensors in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 11(12): 2393–2406.
- SUN T, WANG Y, WANG M, et al., 2015. Identification and comprehensive analyses of the *CBL* and *CIPK* gene families in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *BMC Plant Biol*, 15: 269.
- THOEN PA, ARIYUREK Y, THYGESEN HH, et al., 2008. Deep sequencing-based expression analysis shows major advances in robustness, resolution and inter-lab portability over five microarray platforms [J]. *Nucl Acids Res*, 36(21): e141.
- WANG AX, LIU SY, 2018. Identification and bioinformatics analysis on *CIPK* gene family in tomato [J]. *J NE Agric Univ*, 49(2): 31–38. [王傲雪, 刘思源, 2018. 番茄 *CIPK* 基因家族鉴定及生物信息学分析 [J]. *东北农业大学学报*, 49(2): 31–38.]
- WANG HB, ZOU ZR, WANG SS, et al., 2014. Deep sequencing-based transcriptome analysis of the oil-bearing plant physic nut (*Jatropha curcas* L.) under cold treatments [J]. *Plant Omics*, 7(3): 178–187.
- WANG HB, ZOU ZR, WANG SS, et al., 2013. Global analysis of transcriptome responses and gene expression profiles to cold stress of *Jatropha curcas* L. [J]. *PLoS ONE*, 8(12): e82817.
- WEINL S, KUDLAJ, 2009. The CBL-CIPK Ca²⁺-decoding signaling network: function and perspectives [J]. *New Phytol*, 184(3): 517–528.
- WU PZ, ZHOU CP, CHENG SF, et al., 2015. Integrated genome sequence and linkage map of physic nut (*Jatropha curcas* L.), a biodiesel plant [J]. *Plant J*, 81(5): 810–821.
- XIONG Y, HUANG YM, XIONG LZ, 2007. Characterization of stress-responsive *CIPK* genes in rice for stress tolerance improvement [J]. *Plant Physiol*, 144(3): 1416–1428.
- YU YH, XIA XL, YIN WL, et al., 2007. Comparative genomic analysis of *CIPK* gene family in *Arabidopsis* and populus [J]. *Plant Growth Regul*, 52(2): 101–110.
- ZHANG H, YANG B, LIU WZ, et al., 2014. Identification and characterization of *CBL* and *CIPK* gene families in canola (*Brassica napus* L.) [J]. *BMC Plant Biol*, 14: 8.
- ZHANG HC, YIN WL, XIA XL, 2008. Calcineurin B-like family in populus: comparative genome analysis and expression pattern under cold, drought and salt stress treatment [J]. *Plant Growth Regul*, 56(2): 129–140.
- ZHU JK, 2002. Salt and drought stress signal transduction in plants [J]. *Ann Rev Plant Biol*, 53: 247–273.
- ZHU KK, CHEN F, LIU JY, et al., 2016. Evolution of an intron-poor cluster of the *CIPK* gene family and expression in response to drought stress in soybean [J]. *Sci Rep*, 6: 28225.

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202102015

张美德, 吴海棠, 张雅娟, 等. 不同土壤硒水平对白术幼苗生长及部分生理特性的影响 [J]. 广西植物, 2022, 42(6): 1008–1017.

ZHANG MD, WU HT, ZHANG YJ, et al. Effects of different soil selenium levels on growth and partial physiological characteristics of *Atractylodes macrocephala* seedlings [J]. *Guihaia*, 2022, 42(6): 1008–1017.

不同土壤硒水平对白术幼苗生长及部分生理特性的影响

张美德¹, 吴海棠¹, 张雅娟², 李大荣¹, 熊琳珂¹, 段媛媛¹, 周武先^{1*}

(1. 湖北省农业科学院中药材研究所, 湖北 恩施 445000; 2. 恩施土家族苗族自治州农业农村局, 湖北 恩施 445000)

摘要: 硒(Se)为植物非必需营养元素,但适量的硒对植物生长发育具有促进作用,因此研究植物生长对硒的响应及其生理机制具有重要意义。该研究采用盆栽试验,设置6种不同的土壤硒处理(0、5、10、25、50、100 mg·kg⁻¹),观察不同硒处理对白术幼苗生理生长的影响及其综合效应。结果表明:(1)相比于对照处理,5 mg·kg⁻¹的硒处理可以提高白术幼苗鲜重、叶片叶绿素相对含量(SPAD值)以及可溶性糖(SS)含量,增幅分别为8.8%、8.4%和60.3%;显著降低白术幼苗叶片的过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性;同时减少叶片可溶性蛋白(SP)和丙二醛(MDA)含量,降幅分别为32.1%和18.9%。(2)25 mg·kg⁻¹以上硒处理则不利于白术幼苗的生长,会导致MDA和超氧阴离子自由基($\cdot O_2^-$)含量显著上升,使白术幼苗的抗氧化系统遭受胁迫。(3)主成分分析表明,鲜重、株高、叶片SP含量、CAT和POD活性等可作为反映白术幼苗生理生长的重要特征指标。综上表明,土施适量硒可以显著促进白术幼苗的生长,并以5 mg·kg⁻¹的硒处理效果最佳,可用于白术幼苗的高效优质繁育和工业化生产。

关键词: 硒, 白术, 生长, 形态特征, 抗氧化系统

中图分类号: Q945 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2022)06-1008-10

Effects of different soil selenium levels on growth and partial physiological characteristics of *Atractylodes macrocephala* seedlings

ZHANG Meide¹, WU Haitang¹, ZHANG Yajuan², LI Darong¹,
XIONG Linke¹, DUAN Yuanyuan¹, ZHOU Wuxian^{1*}

(1. Institute of Chinese Herbal Medicines, Hubei Academy of Agricultural Sciences, Enshi 445000, Hubei, China; 2. Enshi Tujia and Miao Autonomous Prefecture of Agriculture and Rural Bureau, Enshi 445000, Hubei, China)

Abstract: Although selenium (Se) has not been considered an essential element for higher plants, but moderate Se plays an important role in promoting plant growth. Therefore, it is of great significance to learn the roles and underlying mechanism of Se in regulating the growth of *Atractylodes macrocephala*. In this study, a pot experiment was conducted to

收稿日期: 2021-04-19

基金项目: 湖北省重点研发计划项目(2020BCA059);湖北省农业科技创新中心重大科技研发项目(2020-620-000-002-04);恩施自治州科技计划项目(D20200017)[Supported by Hubei Key Research and Development Program(2020BCA059); Hubei Technology Innovation Center for Agricultural Sciences-Key Research and Development Project of Science and Technology(2020-620-000-002-04); Science and Technology Plan of Enshi Autonomous Prefecture(D20200017)].

第一作者: 张美德(1978-), 博士, 副研究员, 主要从事药用植物资源利用研究, (E-mail) emailtoecho@163.com。

*通信作者: 周武先, 硕士, 助理研究员, 主要从事药用植物生理生态研究, (E-mail) zhou_wx222@163.com。

explore the comprehensive effects of different Se treatments (0, 5, 10, 25, 50, 100 milligram Se per kilogram air-dry soil) on growth of *A. macrocephala* seedlings. The results were as follows: (1) 5 mg · kg⁻¹ Se treatment increased the fresh weight, leaf SPAD value (soil and plant analyzer development value) and leaf soluble sugar (SS) content of *A. macrocephala* seedlings by 8.8%, 8.4% and 60.3%, respectively; While decreased the leaf soluble protein (SP) and malondialdehyde (MDA) contents by 32.1% and 18.9% respectively, as well as depressed the activities of peroxidase (POD) and catalase (CAT), compared with the control. (2) Treatments of Se >25 mg · kg⁻¹ were not beneficial to the growth of *A. macrocephala* seedlings, resulting in a significant increase in MDA and superoxide anion radical ($\cdot\text{O}_2^-$) content, which destroyed the antioxidant system. (3) Principal component analysis showed that fresh weight, plant height, leaf SP content and activities of CAT and POD could be defined as critical indexes to learn the growth condition of *A. macrocephala* seedlings. In conclusion, the appropriate soil Se levels could significantly promote the growth of *A. macrocephala* seedlings, and 5 mg · kg⁻¹ soil Se level was the optimum. Application of appropriate Se to the soil could be beneficial for efficient breeding and industrial production of *A. macrocephala*.

Key words: selenium, *Atractylodes macrocephala*, growth, morphological characteristics, antioxidant system

硒(selenium)是植物非必需营养元素,其对植物的生长具有促进或抑制作用,这种促进或抑制作用主要取决于植物体内硒元素浓度的大小。一般而言,低浓度的硒有利于植物的生长,过量的硒则会抑制植物的生长并产生毒害作用(金小琬等, 2019)。适量硒可以提高植物的光合作用,主要通过促进植物叶绿素的合成,增加叶绿素的积累来实现(李秀启等, 2019)。此外,硒元素还享有活性氧“清道夫”的美誉,能直接或间接参与植物体内过量活性氧的清除,其在生物体内的酶促和非酶促防御系统中均起着极为关键的抗氧化作用,从而可以提高植物对逆境的抵抗能力(Williams et al., 2009)。胡旭雅等(2019)的研究表明低浓度硒可促进薄壳山核桃幼苗生长,而高浓度硒则产生严重的抑制作用,且硒浓度越高,抑制作用越明显。周武先等(2021a)的研究表明适宜浓度的外源硒可以强化白术对钾的吸收从而促进白术的生长。王丹丹等(2021)的研究表明,适量的硒可以促进茶树的生长,提高茶叶的品质,提高茶叶茶多酚含量。Zhu 等(2017)的研究表明,适量硒能提高轮叶党参的营养品质,增加其蛋白质、微量元素和大多数氨基酸的含量,从而提高了轮叶党参的品质和经济效益。

白术(*Atractylodes macrocephala*)为菊科苍术属多年生草本植物,是一种常用大宗中药材,以根茎入药,具补脾健胃、燥湿利水、止汗安胎等功能(药典一部, 2020),其主要药效成分苍术酮、苍术醇和白术内酯等具有抗氧化(Li et al., 2012)、去炎症(Li et al., 2007)、抗突变(Huang et al., 2006)和抗肿瘤(Wen et al., 2010)等作用。在我国,白术年用

量达数万吨,同时也是重要的出口中药材,具有广阔的种植前景,因此研究硒对白术生长的影响具有重要意义。王华等(2019)的研究表明适量浓度的硒溶液浸种可以促进白术种子萌发,且叶面喷施适量硒肥可以促进白术幼苗的生长。黄思勇等(2020)的研究表明叶面喷施适量的硒肥可以显著提高白术的产量,并增加其根际土壤部分养分含量。Zhou 等(2021)的研究表明叶面喷施适量硒肥可以显著提高白术的存活率和产量,并改善其根际土壤微生态环境。以往的研究主要集中于叶面喷施硒肥对白术生长的影响,而土施硒肥对白术产量及生理特性影响的研究仍未见报道。因此,本研究通过设置不同浓度的土壤硒处理,探索不同土壤硒水平对白术幼苗生长发育的影响,为白术幼苗高效优质繁育提供科学依据和技术支撑。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

白术种子于 2019 年 11 月采集于湖北省咸丰县小村乡李子溪村(108°54'51" E, 29°53'05" N, 海拔 832 m)。外源硒为亚硒酸钠(Na_2SeO_3 , 分析纯),购自山东西亚化学股份有限公司。选用壤土和椰糠作为白术育苗的基质原材料,壤土和椰糠的基本性质见表 1。试验所用育苗盘及 32 孔穴盘内径分别为 52 cm × 26 cm × 8 cm 和 50 cm × 25 cm × 6 cm。

1.2 试验设计

试验于 2020 年 9 月在湖北省农业科学院中药

表 1 壤土和椰糠的基本性质

Table 1 Basic chemical properties of the loam and coconut coir

栽培基质 Cultivation substrate	pH	全碳 TC (%)	有机质 OM (g · kg ⁻¹)	全氮 TN (g · kg ⁻¹)	全磷 TP (g · kg ⁻¹)	全钾 TK (g · kg ⁻¹)	碱解氮 AN (mg · kg ⁻¹)	速效磷 AP (mg · kg ⁻¹)	速效钾 AK (mg · kg ⁻¹)
壤土 Loam	6.71	—	45.43	2.64	0.49	14.44	102.8	7.06	29.0
椰糠 Coconut coir	5.10	41.55	—	9.63	0.39	1.42	102.4	79.84	4 553.5

注: TC. 全碳; OM. 有机质; TN. 全氮; TP. 全磷; TK. 全钾; AN. 碱解氮; AP. 速效磷; AK. 速效钾;

Note: TC. Total carbon; OM. Organic matter; TN. Total nitrogen; TP. Total phosphorus; TK. Total potassium; AN. Alkali-hydrolyzale nitrogen; AP. Available phosphorus; AK. Available potassium.

材研究所温室大棚中进行。将壤土和椰糠按体积比 1 : 1 进行混合作为白术的育苗基质。白术播种前种子用清水浸泡 2 h, 之后用 75% 酒精消毒处理 1 min, 蒸馏水润洗干净后用 3% 次氯酸钠浸泡消毒 10 min 并漂洗干净, 最后用蒸馏水润洗 3~4 次, 晾干备用。分别设置 6 种不同的土壤硒处理: 0、5、10、25、50、100 mg · kg⁻¹。将硒溶解到水中, 加水进土壤里搅拌均匀, 对照使用等体积蒸馏水代替硒溶液, 每个处理 4 次重复。将消毒好的种子均匀撒播于育苗盘中, 每天根据育苗基质水分情况适量补水, 保持基质湿润直到出苗。将长出两片真叶的白术幼苗移栽至装有不同硒浓度穴盘中, 移栽后定期浇灌 1/4 Hoagland's 营养液, 并根据白术生长情况进行日常补水管理。分别在移栽 0、7、14、21、28 d 时测定幼苗形态指标, 最后一次测定完成后进行破坏性取样, 称量地上部和地下部鲜重, 并剪取叶片装入取样袋中用于测定各项生理指标。

1.3 指标测定及方法

幼苗生长指标的测定: 移栽后每 7 d 用直尺测量每个处理白术幼苗的叶长、叶宽和株高(茎基部到茎尖的长度), 并用便携式手持叶绿素仪(TYS-A, 浙江托普云农科技股份有限公司)测量叶片叶绿素相对含量(SPAD 值)。培养结束后将白术幼苗拔出, 用蒸馏水冲洗干净, 吸水纸吸干表面水分, 从茎基部剪断, 将白术幼苗分为地上和地下部分, 采用千分之一电子天平称量白术幼苗各部分鲜重, 总鲜重=地上鲜重+地下鲜重。

抗氧化系统相关指标的测定参照施海涛(2016)的《植物逆境生理学实验指导》进行。采用紫外吸收法测定氧化氢酶(CAT)活性, 以在规定的条件下每 min 内引起 D₂₄₀ 减少 0.1 的酶量为 1

个 CAT 活性单位; 采用 Sigma 法测定过氧化物酶(POD), 以在规定的条件下每 min 内引起 D₂₄₀ 增加 0.1 的酶量为 1 个 POD 活性单位; 采用硫代巴比妥酸法测定丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量; 采用 G-250 考马斯亮蓝法可溶性蛋白(soluble protein, SP)含量; 采用蒽酮法测定可溶性糖(soluble sugar, SS)含量; 采用硝基四氮唑蓝还原法测定超氧阴离子自由基($\cdot O_2^-$)含量(任迎虹等, 2017)。

1.4 数据处理

参照周武先等(2019)的方法计算白术幼苗对不同硒处理的生理生长响应指数(physiological growth response index, PGRI)以及不同硒处理对白术幼苗生理生长的综合效应(combined effect, CE)。

试验数据采用 Excel 2016 软件进行处理; 使用 SPSS 20.0 软件进行统计和分析, 用 One way ANOVA 进行方差分析, 用 Duncan 法($\alpha = 0.05$)进行多重比较, 用 Pearson 法进行相关性分析; 使用 Origin 8.5 制图; 图表中数据均使用平均值 ± 标准偏差表示。

2 结果与分析

2.1 不同硒处理对白术幼苗形态特征及叶片 SPAD 值的影响

从图 1 可以看出, 硒对白术幼苗的生长影响较大, 呈现低浓度促进, 高浓度抑制的现象, 硒处理浓度为 5 mg · kg⁻¹ 时白术幼苗的株高和根长均最大(图 1)。从图 2 可以看出, 不同硒处理浓度处理下白术幼苗叶长、叶宽、株高和 SPAD 值均随时间变化呈不断上升的趋势。结束培养后, 不同浓度硒处理对幼苗叶片的生长有一定的影响, 结束培

养后硒处理浓度为 $5 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时,幼苗的叶长和叶宽最大,与对照相比增幅分别为 4.3% 和 9.1%,当硒处理浓度超过 $25 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时,白术幼苗叶长和叶宽显著低于对照,硒处理浓度达到 $100 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时,叶长和叶宽最小,降幅分别为 15.3% 和 21.2%。硒处理浓度为 $5 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时,幼苗的株高最高,与对照相比差异性显著,增幅为 7.7%。当硒处理浓

度超过 $25 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时,白术幼苗的株高呈现下降趋势,在硒浓度达到 $100 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时降幅最大,为 18.8%。SPAD 值的变化趋势与株高类似,当硒处理浓度为 $5 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时 SPAD 值最高,与对照相比增幅为 8.4%,当硒处理浓度超过 $25 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时,SPAD 值呈现下降趋势,在硒浓度为 $100 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时 SPAD 值最低,与对照相比降幅为 13.6%。



图 1 不同硒处理对白术幼苗生长的影响

Fig. 1 Effects of different Se treatments on the growth of *Atractylodes macrocephala* seedlings

2.2 不同硒处理对白术幼苗生物量的影响

从图 3 可以看出,不同硒浓度处理下,白术幼苗鲜重基本呈现先上升后下降的趋势。 $5 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 处理总鲜重与 0、 $10 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 处理相比无显著差异,但显著高于其他各处理(表 2)。 5 、 10 、 $25 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 硒处理地上部鲜重与对照相比无显著性差异, 50 、 $100 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 地上部鲜重显著低于对照,与对照相比降幅分别为 24.3% 和 50.0%。 $5 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 硒处理的白术幼苗地下部鲜重高于对照处理,增幅为 15.4%, 50 、 $100 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 两个硒处理显著低于对照,降幅分别为 19.2% 和 38.5%。 10 、 $25 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 两个硒处理地下部鲜重与对照相比无显著性差异。

2.3 不同硒处理对白术幼苗抗氧化系统的影响

从图 4 可以看出,不同硒处理中,以 $5 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 硒处理的白术幼苗叶片 CAT 活性最低, 100

$\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 硒处理最高,且与对照处理相比均达到显著性差异。 10 、 25 、 $50 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 硒处理与对照相比无显著差异。 $5 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 硒处理的白术幼苗叶片 POD 活性显著低于对照处理, $100 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 硒处理的白术幼苗叶片 POD 活性显著高于对照处理,其余硒处理与对照相比无显著差异。总体来看,不同浓度硒处理的白术幼苗 CAT 与 POD 活性变化趋势基本相同。白术幼苗叶片中的 $\cdot \text{O}_2^-$ 含量随着硒浓度的增加基本呈现逐渐上升的趋势,其中 5 、 10 、 $25 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 硒处理的白术幼苗叶片中 $\cdot \text{O}_2^-$ 含量与对照处理相比没有显著性差异, 50 、 $100 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 处理叶片中的 $\cdot \text{O}_2^-$ 含量显著高于对照处理。

随着硒处理浓度的升高,白术幼苗叶片中 SS 含量呈现先增加后减少的趋势,当硒浓度达到 $10 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时,白术幼苗叶片 SS 含量最高,为 29.9

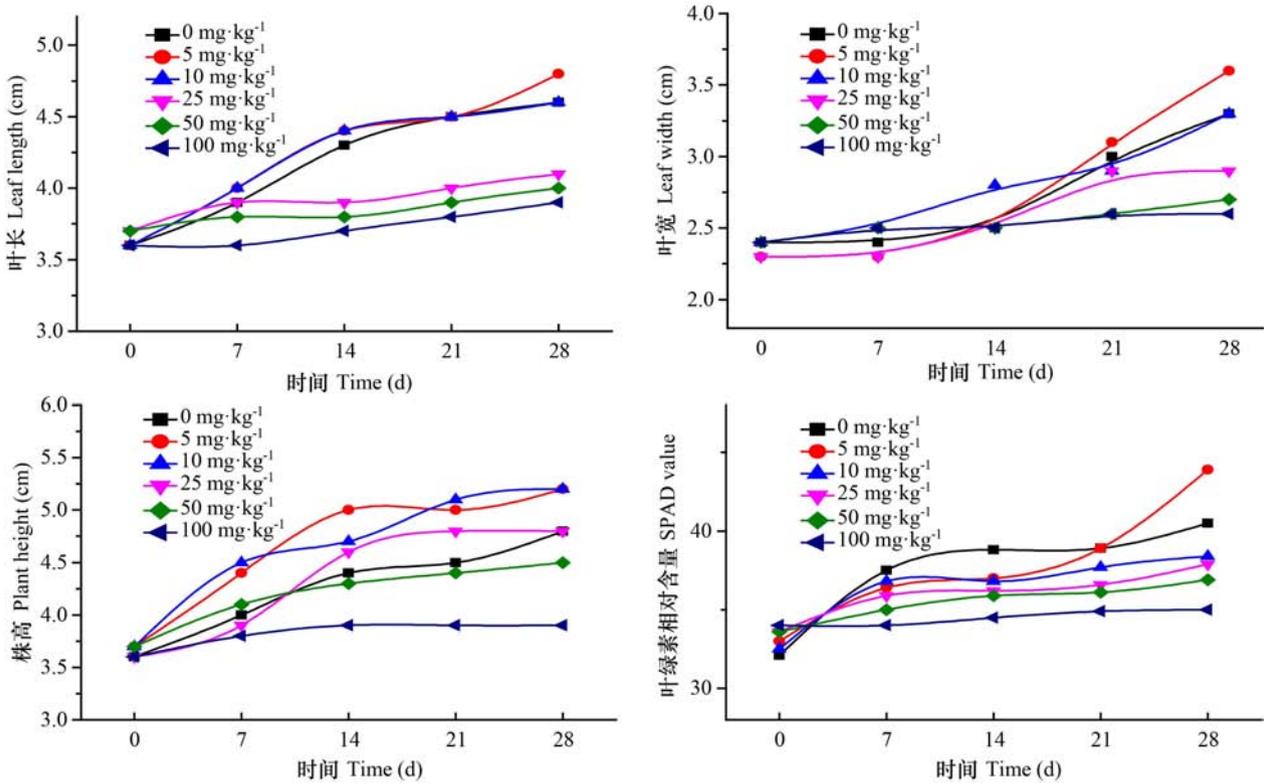
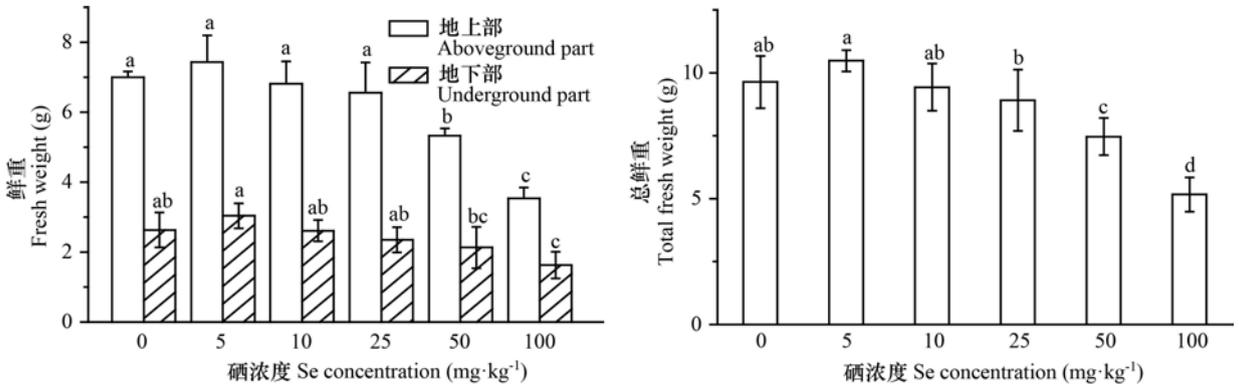


图2 不同硒处理下白术幼苗形态特征和叶片 SPAD 值随时间的变化
Fig. 2 Morphological characteristics and leaf SPAD values of *Atractylodes macrocephala* seedlings in different growth stages under different Se treatments



不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$), 下同。

Different lowercase letters indicate significant differences between different treatments ($P < 0.05$), the same below.

图3 不同硒处理对白术幼苗鲜重的影响
Fig. 3 Effects of different Se treatments on fresh weight of *Atractylodes macrocephala* seedlings

mg·g⁻¹, 相比于对照增幅为 72.0%。随着硒处理浓度的增加, 白术幼苗叶片中 SP 含量呈现先减少后增加的趋势, 在硒处理浓度为 100 mg·kg⁻¹ 时, 白术幼苗叶片 SP 含量最高, 为 14.2 mg·g⁻¹, 相比于对照增加了 73.7%, 10、25、50 mg·kg⁻¹ 硒处理

的 SP 含量与对照处理相比无显著性差异。5 mg·kg⁻¹ 硒处理的白术幼苗叶片 SP 含量呈显著下降趋势, 含量为 5.57 mg·g⁻¹, 相比于对照降幅为 32.1%。不同浓度硒处理间白术幼苗叶片 MDA 含量无显著性差异 (图 4)。

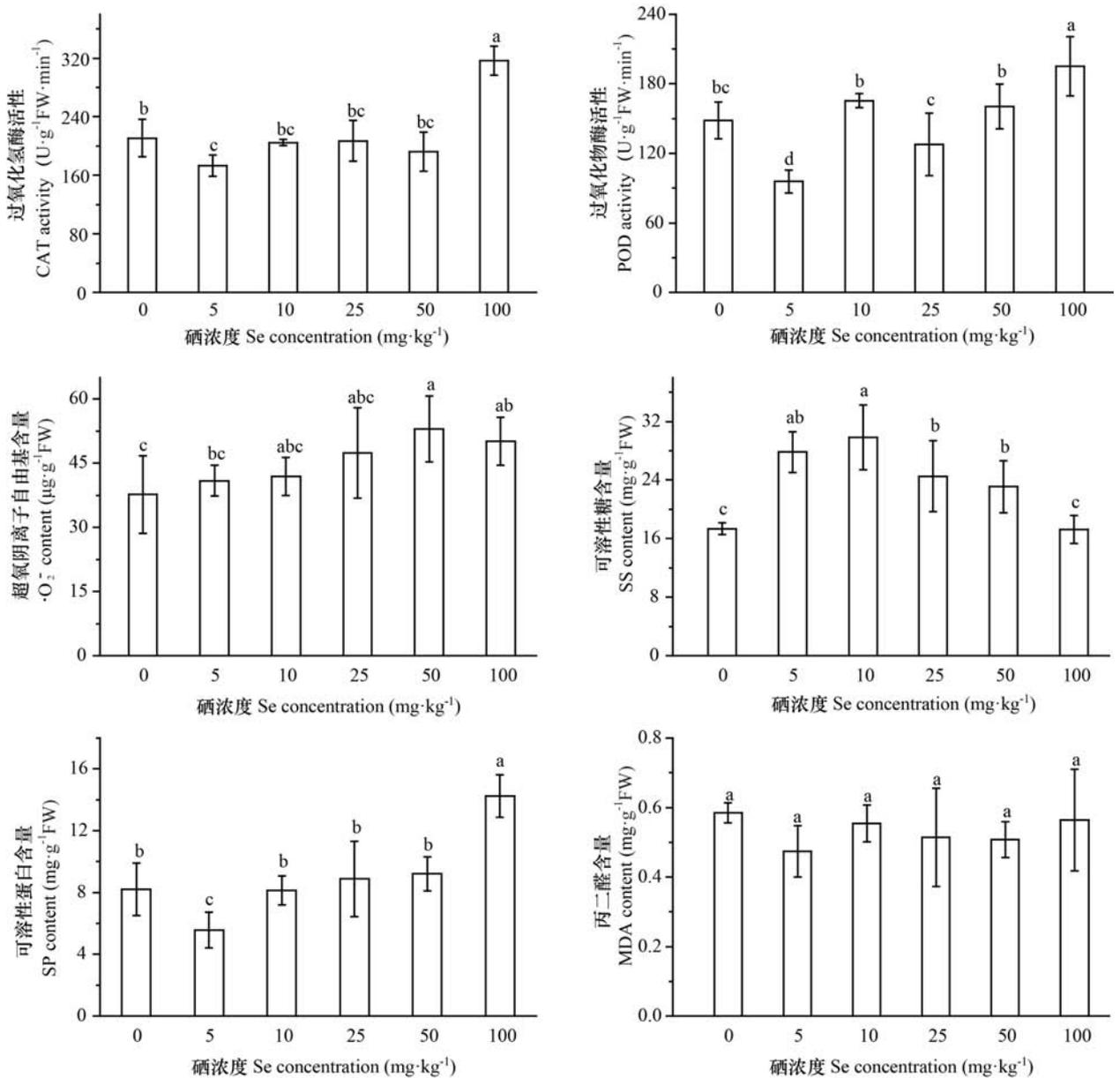


图4 不同硒处理对白术幼苗抗氧化系统的影响

Fig. 4 Effects of different Se treatments on antioxidant system of *Atractylodes macrocephala* seedlings

2.4 不同硒处理对白术幼苗生理生长的综合效应

由于形态特征、光合特性和生物量是评价白术幼苗生长状况的主要因素,因此本研究选取叶长、叶宽、株高、SPAD值以及鲜重作为评价外源硒对白术幼苗生长影响的考核指标。从表2可以看出,不同硒处理下白术幼苗生理生长响应指数(PGRI)存在差异;不同硒处理对白术幼苗生长的综合效应(CE)也存在显著差异。外源硒对白术幼苗生理生长的CE由大到小依次为5 mg·

kg⁻¹(0.336) > 10 mg·kg⁻¹(0.013) > 25 mg·kg⁻¹(-0.370) > 50 mg·kg⁻¹(-0.672) > 100 mg·kg⁻¹(-1.141)。随着硒处理浓度的升高,CE值呈现先增加后下降的趋势,并以5 mg·kg⁻¹硒处理对白术幼苗生长的促生效果最佳,当硒处理浓度超过25 mg·kg⁻¹时,白术幼苗的生长受到严重抑制。

2.5 白术幼苗生理生长指标的相关性分析和PCA分析

如表3所示,SPAD值与CAT活性、POD活性

表 2 不同硒处理对白术幼苗生理生长特性的综合效应

Table 2 Comprehensive effects of different Se treatments on the morphological and physiological characteristics of *Atractylodes macrocephala* seedlings

硒浓度 Se concentration ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	生理生长响应指数 PGRI					综合效应 CE
	叶长 Leaf length	叶宽 Leaf width	株高 Plant height	叶绿素相对含量 SPAD value	鲜重 Fresh weight	
5	0.040	0.070	0.068	0.077	0.081	0.336
10	0.007	0.002	0.078	-0.053	-0.021	0.013
25	-0.110	-0.130	0.009	-0.064	-0.075	-0.370
50	-0.122	-0.167	-0.070	-0.088	-0.225	-0.672
100	-0.145	-0.205	-0.191	-0.136	-0.464	-1.141

表 3 白术幼苗生理指标的相关性分析

Table 3 Correlation analysis of physiological indexes of *Atractylodes macrocephala* seedlings

指标 Index	SPAD	CAT	POD	SS	SP	MDA	$\cdot \text{O}_2^-$
SPAD	1						
CAT	-0.653 **	1					
POD	-0.767 **	0.754 **	1				
SS	0.343	-0.394	-0.225	1			
SP	-0.780 **	0.901 **	0.832 **	-0.357	1		
MDA	-0.180	0.413 *	0.592 **	0.100	0.455 *	1	
$\cdot \text{O}_2^-$	-0.489 *	0.446 *	0.439 *	0.119	0.594 **	0.167	1

注: * 和 ** 分别表示在 0.05 和 0.01 水平上差异显著。

Note: * and ** indicate significant differences at 0.05 and 0.01 levels, respectively.

和 SP 含量呈极显著负相关关系,与 $\cdot \text{O}_2^-$ 含量显著负相关;CAT 活性与 POD 活性和 SP 含量呈极显著正相关关系,与 MDA 含量和 $\cdot \text{O}_2^-$ 含量显著正相关;POD 活性与 SP 含量及 MDA 含量呈极显著正相关关系,与 $\cdot \text{O}_2^-$ 含量显著正相关;SP 含量与 MDA 含量呈显著正相关关系,与 $\cdot \text{O}_2^-$ 含量极显著正相关。说明白术幼苗的光合代谢与抗氧化系统间存在密切联系。

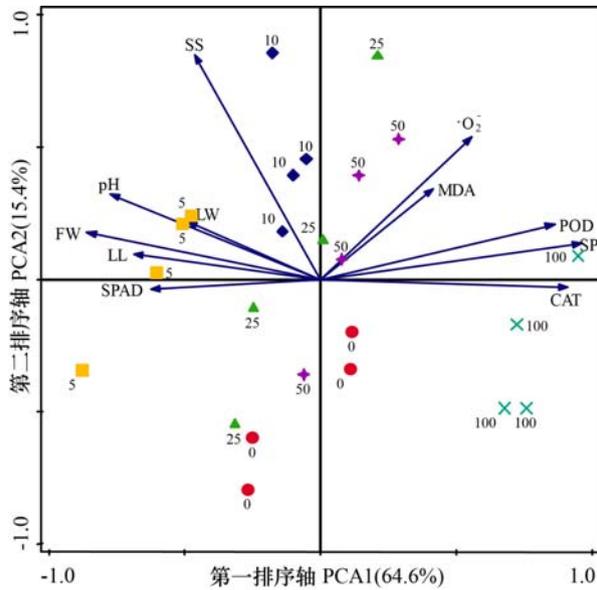
从图 5 可以看出,第一排序轴 (PCA1) 解释了变量的 64.6%, 第二排序轴 (PCA2) 解释了变量的 15.4%, 前两个排序轴累计解释了变量的 80.0%。鲜重、株高、SAPD 值、SP、CAT 和 POD 等与 PCA1 显著相关,SS 和 $\cdot \text{O}_2^-$ 与 PCA2 显著相关。这表明鲜重、株高、SAPD 值、SP、CAT 和 POD 等可作为反映白术幼苗生理生长的重要特征指标。此外,不同

硒处理投影到 PCA 二维平面的样点分散聚集,表明不同硒处理下白术幼苗的生理生长特性存在差异。

3 讨论

3.1 硒对白术幼苗生长和光合代谢的影响

众多的研究表明,硒对植物生长发育具有明显的剂量效应,呈现低浓度促进高浓度抑制的现象 (Schiavon et al., 2017; Zhou et al., 2021)。本研究结果显示,低浓度的硒处理 ($5 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$) 对白术幼苗叶长、叶宽以及株高均具有显著的促进作用,并在一定程度上增加了白术幼苗的总生物量,而高浓度的硒处理 ($\geq 25 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$) 则会抑制白术幼苗生长甚至产生严重的毒害作用。这与外源硒对黄瓜 (Hawrylak et al., 2015)、小麦 (姜宗昊等,



LL. 叶长; LW. 叶宽; pH. 株高; SPAD. 叶绿素相对含量; FW. 鲜重; CAT. 过氧化氢酶; POD. 过氧化物酶; MDA. 丙二醛; SP. 可溶性蛋白; SS. 可溶性糖; $\cdot O_2^-$. 超氧阴离子自由基。

LL. Leaf length; LW. Leaf width; pH. Plant height; SPAD. Soil and plant analyzer development; FW. Fresh weight; CAT. Catalase; POD. Peroxidase; MDA. Malondialdehyde; SP. Soluble protein; SS. Soluble sugar; $\cdot O_2^-$. Superoxide anion free radical.

图5 白术幼苗生长影响因素的PCA排序

Fig. 5 PCA ordination of factors affecting the growth of *Atractylodes macrocephala* seedlings

2021)以及川党参(周武先等,2021b)等作物生长影响的研究结果类似。说明硒浓度的把控对通过外源施硒促进作物生长的农业技术开发尤为重要。叶绿素是植物进行光合作用的重要物质,同时也是植物进行光合作用及能量转换的基础(金小璇等,2019),其含量可作为反映植物营养状况和光合能力的重要生理指标(冷芬等,2020)。本研究发现,硒处理浓度为 $5\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 时,白术幼苗叶片SPAD值最高,随着硒处理浓度的增加SPAD值逐渐下降,当硒处理浓度为 $100\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 时,白术幼苗叶片的SPAD值最低,说明低浓度的硒处理($5\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)可以促进白术幼苗的光合作用,而高浓度的硒处理($\geq 25\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)则会对白术幼苗的光合代谢产生抑制作用。

3.2 硒对白术幼苗抗氧化系统的影响

CAT和POD均为植物体内抗氧化酶系统的重

要成员,可以有效抑制细胞膜脂质过氧化反应,帮助植物抵御逆境胁迫(杨舒怡等,2016)。CAT主要存在于植物的叶绿体、线粒体和内质网中,是过氧化物酶体的标志酶,其作用是将过氧化氢还原成水: $2\text{H}_2\text{O}_2 \rightarrow \text{O}_2 + 2\text{H}_2\text{O}$,清除体内的过氧化氢,避免细胞遭受 H_2O_2 的毒害,是生物防御体系的关键酶之一。POD广泛存在于植物体中,是活性较高的一种蛋白酶,其与呼吸作用、光合作用以及生长素的氧化等都存在密切关系。MDA是生物膜系统脂质过氧化产物之一,可以用来表征植物细胞膜系统的受损程度。 $\cdot O_2^-$ 是生物体内氧分子在参与酶促或非酶促反应时,接受一个电子后形成的氧自由基,它可以进一步衍生为其他更活泼的氧自由基并引发过氧化反应,对细胞膜和生物大分子产生破坏作用(施海涛,2016)。因此, $\cdot O_2^-$ 也是衡量植物在受到逆境胁迫时的重要生理指标。本研究结果显示, $5\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 硒处理的CAT和POD活性均显著低于对照,而 $100\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 硒处理的CAT和POD活性显著高于对照。这可能是由于低浓度硒处理的土壤环境相比于对照处理更加适宜白术幼苗的生长,没有产生逆境胁迫,因此抗氧化酶活性水平较低;而高浓度的硒处理形成了较强的逆境胁迫,产生较多的氧自由基,植物细胞启动保护机制,调节相关基因表达,激活了CAT和POD活性。随着硒处理浓度的增加,白术幼苗体内的 $\cdot O_2^-$ 呈现逐渐上升的趋势,硒浓度达到 $100\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 时, $\cdot O_2^-$ 显著高于对照处理,这与高浓度硒处理白术幼苗CAT和POD活性显著增加相符。不同硒处理下白术幼苗MDA含量没有显著变化,可能是因为 $0\sim 100\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 的硒处理还未能使白术幼苗体内发生严重的脂质过氧化反应。

有研究表明,部分SP和SS可作为植物细胞内的渗透调节物质,维持胞内水分平衡,在遭遇逆境胁迫时植物会通过体内主动积累SP和SS等渗透调节物质从而维持正常的细胞渗透压,以增强对逆境胁迫的适应能力(刘彬等,2020)。王华等(2019)的研究表明,随着喷施硒肥浓度的增加,白术幼苗可溶性蛋白呈现先增加后下降的趋势。本研究结果与王华等(2019)的研究结果相反,推测可能与白术幼苗所遭受的逆境胁迫程度不同有关,本研究中高浓度的硒处理可能使白术幼苗产生一种适应机制,通过增加SP含量维持正常的细胞渗透压,从而降低其受到的伤害。本研究中SS的变化与

SP 基本呈现相反的变化趋势,这可能是由于白术幼苗体内 SP 和 SS 在一定条件下可以相互转化,为了维持正常的细胞渗透压而形成的一种保护机制,但具体的作用机理还有待进一步研究。

3.3 硒对白术幼苗生理生长的综合效应

植物的形态特征和生理指标可以反映植物的生长状况,也是植物响应外界环境变化的方式之一(段媛媛等,2017;周武先等,2021a)。主成分分析法(PCA)是一种高效降维方法,通过 PCA 分析,可以筛选植物响应外界环境的主要生理生长指标,并进行针对性的分析,从而量化外界环境对植物生理生长的影响(段媛媛等,2017)。本研究对影响白术生理生长的因素进行了 PCA 分析,结果表明,白术的光合代谢和抗氧化系统间存在密切联系,两者相辅相成,相互影响,显著影响着白术幼苗的生长,其中鲜重、株高、SAPD 值、SP、CAT 和 POD 可作为反映白术幼苗生理生长状况的重要指标。本研究利用部分筛选出来的重要特征指标,计算出不同硒处理对白术生理生长影响的综合效应(CE)指数,量化了外源硒对白术幼苗生长的影响。研究结果显示,5 mg·kg⁻¹硒处理对白术幼苗的生长具有显著的促进作用,而硒浓度超过 25 mg·kg⁻¹时对白术的生理生长则会产生一定的抑制作用,随着硒浓度的提高,抑制作用则更加明显。这可能与过量施硒使白术幼苗遭受逆境胁迫进而抑制了白术的生长有关。

4 结 论

土施 5 mg·kg⁻¹硒肥可以提升白术幼苗叶片 SPAD 值,对其生长有一定促进作用,过量施硒肥(≥25 mg·kg⁻¹)则会使白术幼苗的光合代谢和抗氧化系统遭受胁迫,严重抑制白术幼苗的生理生长。因此,在白术育苗过程中,通过在土壤基质中添加硒肥可以达到高效优质繁育的目的,但硒肥的施用量要控制在合理范围。

参考文献:

Chinese Pharmacopoeia Committee, 2020. Pharmacopoeia of the People's Republic of China [S]. Part 1. China Medical Science and Technology Press; 103-104. [国家药典委员会, 2020. 中华人民共和国药典 [S]. 一部. 中国医药科技

出版社: 103-104.]

- DUAN YY, SONG LJ, NIU SQ, et al., 2017. Variation in leaf functional traits of different-aged *Robinia pseudoacacia* communities and relationships with soil nutrients [J]. J Appl Ecol, 28(1): 28-36. [段媛媛, 宋丽娟, 牛素旗, 等, 2017. 不同林龄刺槐叶功能性状差异及其与土壤养分的关系 [J]. 应用生态学报, 28(1): 28-36.]
- HAWRYLAK NB, MATRASZEK R, POGORZELEC M, 2015. The dual effects of two inorganic selenium forms on the growth, selected physiological parameters and macronutrients accumulation in cucumber plants [J]. Acta Physiol Plant, 37(2): 41.
- HUANG SY, ZHOU GL, KANG ZX, et al., 2020. Effects of exogenous selenium on the growth and physical and chemical properties of rhizosphere soil of *Atractylodes macrocephala* in Xianfeng [J]. J Chin Med Mat, 43(9): 2085-2090. [黄思勇, 周光龙, 康振兴, 等, 2020. 外源硒对咸丰白术生长及其根际土壤理化性质的影响 [J]. 中药材, 43(9): 2085-2090.]
- HUANG QS, LI HZ, ZHANG YL, et al., 2006. The research on the effect of abstraction of *Atractylodes* on the ability of resisting mutation of human peripheral blood lymphocytes for Cr⁶⁺ [J]. Prog Mod Biomed, 6(7): 20-21. [黄青松, 李红枝, 张咏莉, 等, 2006. 白术提取物对六价铬致人外周血淋巴细胞抗突变作用研究 [J]. 现代生物医学进展, 6(7): 20-21.]
- HU XY, LI CY, NI ZT, et al., 2019. Effects of selenium treatment on the growth of pecan seedlings [J]. J Nucl Agric, 33(8): 1639-1646. [胡旭雅, 李财运, 倪钟涛, 等, 2019. 硒处理对薄壳山核桃幼苗生长的影响 [J]. 核农学报, 33(8): 1639-1646.]
- JIANG ZH, LIU YX, ZHANG ZM, et al., 2021. Effects of different selenium contents in soil on main traits related to yield of wheat and selenium absorption [J]. Acta Agric Boreal-Occident Sin, (1): 1-9. [姜宗昊, 刘玉秀, 张正茂, 等, 2021. 土壤不同硒含量对小麦主要产量相关性状和硒吸收利用的影响 [J]. 西北农业学报, (1): 1-9.]
- JIN XW, ZHU X, HUANG J, et al., 2019. Effects of selenium on chloroplast and photosynthesis [J]. Mol Plant Breed, 17(1): 288-294. [金小琬, 朱茜, 黄进, 等, 2019. 硒对叶绿体及光合作用的影响 [J]. 分子植物育种, 17(1): 288-294.]
- LENG F, YANG ZJ, WU YC, et al., 2020. Effects of soil pH value on physiological and photosynthetic characteristics and active component contents of *Polygonum multiflorum* Thunb. under different soil pH values [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 40(9): 1566-1573. [冷芬, 杨在君, 吴一超, 等, 2020. 土壤 pH 值对何首乌生理及其光合特性和有效成分含量的影响 [J]. 西北植物学报, 40(9): 1566-1573.]
- LI CQ, HE LC, DONG HY, et al., 2007. Screening for the anti-inflammatory activity of fractions and compounds from

- Atractylodes macrocephala* Koidz. [J]. *J Ethnopharmacol*, 114(2): 212–217.
- LI XC, JIAN L, HAN WJ, et al., 2012. Antioxidant ability and mechanism of rhizoma *Atractylodes macrocephala* [J]. *Molecules*, 17(17): 13457–13472.
- LI XQ, YIN GH, HAO HH, et al., 2019. Absorption and utilization of selenium in plants and selenium biofortification of main crops [J]. *Gansu Agric Sci Technol*, (4): 65–71. [李秀启, 尹国红, 郝浩浩, 等, 2019. 植物对硒的吸收利用及主要农作物硒生物强化研究进展 [J]. *甘肃农业科技*, (4): 65–71.]
- LIU B, CAO SJ, WANG Y, et al., 2020. Overexpression of *LpNAC6* gene in *Lilium pumilum* enhancing salt tolerance in transgenic tobacco [J]. *J Beijing For Univ*, 42(4): 69–79. [刘彬, 曹尚杰, 王莹, 等, 2020. 过表达细叶百合 *LpNAC6* 基因增强烟草的耐盐性 [J]. *北京林业大学学报*, 42(4): 69–79.]
- REN YH, LIU SQ, QI WL, et al., 2017. Changes of super oxygen anion in mulberry varieties under water stress [J]. *Guihaia*, 37(9): 1122–1129. [任迎虹, 刘松青, 祁伟亮, 等, 2017. 干旱胁迫下桑树叶片中超氧阴离子的变化规律 [J]. *广西植物*, 37(9): 1122–1129.]
- SCHIAVON M, PILION-SMITS EAH, 2017. The fascinating facets of plant selenium accumulation-biochemistry, physiology, evolution and ecology [J]. *New Phytol*, 213(4): 1582–1596.
- SHI HT, 2016. Experimental guidance of plant stress physiology [M]. Beijing: Science Press. [施海涛, 2016. 植物逆境生理实验指导 [M]. 北京: 科学出版社.]
- WANG DD, HUANG Y, ZHOU ZZ, et al., 2021. Effects of selenate at different concentrations on growth and physiological indexes of tea tree [J]. *Guihaia*, 41(2): 183–194. [王丹丹, 黄妍, 周中政, 等, 2021. 不同浓度硒酸钠对茶树的生长和生理指标的影响 [J]. *广西植物*, 41(2): 183–194.]
- WANG H, ZHANG YJ, ZHOU WX, et al., 2019. Effects of exogenous selenium on seed germination and seedling physiological characteristics of *Atractylodes macrocephala* [J]. *Mol Plant Breed*, 17(22): 7551–7558. [王华, 张雅娟, 周武先, 等, 2019. 外源硒对白术种子萌发及幼苗生理特性的影响 [J]. *分子植物育种*, 17(22): 7551–7558.]
- WEN Z, LIU B, ZHENG ZK, et al., 2010. Preparation of liposomes entrapping essential oil from *Atractylodes macrocephala* Koidz. by modified RESS technique [J]. *Chem Eng Res Des*, 88(8): 1102–1107.
- WILLIAMS P, LOMBI E, SUN GX, et al., 2009. Selenium characterization in the global rice supply chain [J]. *Environ Sci Technol*, 43(15): 6024–6030.
- YANG SY, CHEN XY, HUI WK, et al., 2016. Progress in responses of antioxidant enzyme systems in plant to environmental stresses [J]. *J Fujian Agric For Univ (Nat Sci Ed)*, 45(5): 481–489. [杨舒怡, 陈晓阳, 惠文凯, 等, 2016. 逆境胁迫下植物抗氧化酶系统响应研究进展 [J]. *福建农林大学学报(自然科学版)*, 45(5): 481–489.]
- ZHOU WX, HE YS, ZHU YH, et al., 2019. Improvement effects of quicklime and calcium magnesium phosphate fertilizer on acidified soil cultivating *Codonopsis tangshen* [J]. *Chin J Appl Ecol*, 30(9): 3224–3232. [周武先, 何银生, 朱盈徽, 等, 2019. 生石灰和钙镁磷肥对酸化川党参土壤的改良效果 [J]. *应用生态学报*, 30(9): 3224–3232.]
- ZHOU WX, ZHANG MD, WANG H, et al., 2021a. Benefits of partially substituting mineral fertilizers with organic manure combined with foliar selenium on the growth of *Atractylodes macrocephala* Koizd. [J]. *J Agric Resour Environ*, 38(3): 457–465. [周武先, 张美德, 王华, 等, 2021a. 有机肥替代部分化肥结合外源硒对白术的促生作用 [J]. *农业资源与环境学报*, 38(3): 457–465.]
- ZHOU WX, LIU CJ, DUAN YY, et al., 2021b. Roles and underlying mechanisms of foliar selenium application in regulating growth of *Codonopsis tangshen* [J]. *J Agric Resour Environ*, 38(4): 618–625. [周武先, 刘翠君, 段媛媛, 等, 2021b. 外源硒对川党参生长的影响及其可能作用机制 [J]. *农业资源与环境学报*, 38(4): 618–625.]
- ZHOU WX, DUAN YY, ZHANG YJ, et al., 2021. Effects of foliar selenium application on growth and rhizospheric soil micro-ecological environment of *Atractylodes macrocephala* Koidz. [J]. *S Afr J Bot*, 137: 98–109.
- ZHU LX, WANG P, ZHANG WJ, et al., 2017. Effects of selenium application on nutrient uptake and nutritional quality of *Codonopsis lanceolata* [J]. *Sci Hort-Amsterdam*, 225(18): 574–580.

(责任编辑 周翠鸣)

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202106021

蔡金峰, 郁万文, 汪贵斌, 等. 不同产地苦楝苗期生长节律研究 [J]. 广西植物, 2022, 42(6): 1018–1028.

CAI JF, YU WW, WANG GB, et al. Annual growth rhythm of *Melia azedarach* seedlings from different seed sources [J].*Guihaia*, 2022, 42(6): 1018–1028.

不同产地苦楝苗期生长节律研究

蔡金峰, 郁万文, 汪贵斌, 曹福亮

(南京林业大学南方现代林业协同创新中心, 南京 210037)

摘要: 苦楝在我国分布广泛, 具有丰富的遗传变异性。为进一步做好苦楝种源筛选和良种选育工作, 该文对不同产地苦楝实生苗生长性状和各阶段的生长特点进行了比较分析, 初步揭示了苦楝苗期生长规律。以 15 个产地的 1 年生实生苗为试材, 对苗高、地径、复叶生长及生物量积累等生长性状进行了观测分析, 并用 Logistics 方程对生长节律进行了拟合。结果表明: (1) 不同产地苦楝苗高、地径生长差异均达显著水平, 根生物量、茎生物量及复叶相关性状差异均达极显著性水平; (2) 苗高和地径生长均呈现慢-快-慢的 S 型生长规律, 且均存在 2 次生长高峰, 与苗高生长高峰出现时间相比, 地径生长高峰出现时间较晚; (3) Logistic 拟合方程的 R^2 为 0.976~0.994, 均达到极显著相关水平, 说明可用 Logistic 方程拟合苦楝的生长节律; (4) 总体上地径速生期较苗高速生期长 20~30 d, 北方产地苗高和地径进入速生期和结束速生期的时间均早于南方产地, 速生期苗高和地径累积生长量均超过总生长量的 60%; (5) 各生长指标均与纬度负相关, 苗高、生物量及复叶面积与经度正相关, 其他指标与经度负相关。综上结果表明, 苦楝为全期生长型树种, 各生长性状在产地间达显著差异水平, 生长受纬度和经度双重控制, 以纬度控制为主。

关键词: 苦楝, 苗期, Logistic 方程, 生长节律, 生长性状

中图分类号: Q945; S723.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2022)06-1018-11

Annual growth rhythm of *Melia azedarach* seedlings from different seed sources

CAI Jinfeng, YU Wanwen, WANG Guibin, CAO Fuliang

(Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China)

Abstract: *Melia azedarach* is widely distributed in China and has a wide range of genetic variation. In order to study the growth characters of one-year-old seedlings of *M. azedarach* from different seed sources, the growth characters of seedling height, ground diameter, compound leaf growth and biomass accumulation of *M. azedarach* seedlings from 15 seed sources were observed, and the growth rhythm was fitted by logistic equation. The results were as follows: (1) There were significant differences between seedling height and ground diameter ($P < 0.05$), and significant differences between root biomass, stem biomass and compound leaf ($P < 0.01$). (2) The growth of seedling height and ground diameter showed a slow-fast-slow growth pattern with type S. Compared with the emergence time of seedling height growth peak,

收稿日期: 2021-09-20

基金项目: 国家重点研发计划项目(2017YFD0600701); 江苏省农业科技自主创新资金项目(CX(16)1005) [Supported by National Key Research and Development Program(2017YFD0600701); Agricultural Science and Technology Independent Innovation Fund of Jiangsu Province(CX(16)1005)].

第一作者: 蔡金峰(1984-), 博士研究生, 研究方向为森林培育, (E-mail)caijinfeng1984@126.com。

the emergence time of ground diameter growth peak was later. (3) The R^2 of logistic fitting equation was 0.976–0.994, which reached the extremely significant correlation level, indicating that the growth rhythm of *M. azedarach* can be fitted by logistic equation. (4) According to theoretical calculation and practical observation, the duration of fast-growing stage of ground diameter was generally 20–30 d longer than that of high-speed growth stage of seedling. The time of seedling height and ground diameter entering fast-growing stage and ending fast-growing stage in northern locality was earlier than that in southern locality. (5) All though traits were negatively correlated with latitude, seedling height, biomass and leaf area were positively correlated with longitude, while other traits were negatively correlated with longitude. In general *M. azedarach* belongs to full-time growth type with significant differences in growth traits among seed sources. The growth was regulated by both latitude and longitude, mainly by latitude.

Key words: *Melia azedarach*, seedling stage, Logistic equation, growth rhythm, growth trait

苦楝 (*Melia azedarach*) 为楝科 (Meliaceae) 楝属 (*Melia*) 落叶乔木, 在亚洲热带、亚热带地区广泛分布 (郑万钧, 2004)。苦楝速生, 材质优良, 树形优美, 是优良的速生用材和园林绿化树种; 其根、皮、花、果均可入药, 有“天然杀虫剂”之美誉, 是高效、低毒的广谱植物源农药之一 (程诗明, 2005); 苦楝耐瘠薄, 抗盐能力较强, 在总含盐量 0.5% 以下的土壤中能正常生长, 是盐碱土和石漠化地区生态植被恢复树种 (林栖凤, 2004)。因此, 苦楝作为多功能可综合利用的乡土树种逐渐得到重视。

苦楝环境适应性强, 自然分布十分广泛, 分布区内整体呈散生和零星分布状态, 成片天然林分很少, 分布区地形复杂, 气候多变, 加之长期自然选择和生殖隔离等原因, 产生了存在丰富遗传变异的不同地理生态种源 (程诗明和顾万春, 2005; 马万侠等, 2010)。长期以来人们着眼于对自然资源的索取, 不重视苦楝资源的管理, 特别是利用树皮提取苦楝素对资源破坏严重, 导致种质资源逐渐减少。同时, 现有的苦楝人工林造林苗木大多为未经选育的实生苗, 遗传品质参差不齐, 严重影响了苦楝的开发利用。因此, 开展苦楝种质资源收集与种源实验, 研究苦楝苗木生长规律, 比较不同产地间苦楝生长性状差异, 是选育优良苦楝种质资源的有效途径。20世纪80年代以来, 国内学者对苦楝种源选择和良种选育工作进行了一系列研究, 主要以材用型和苦楝素含量为选育目标, 初步筛选出适合不同地区优良种源、家系、无性系或单株 (崔贇栋等, 1994; 陈羨德等, 2008; 教忠意等, 2015; 何霞等, 2018; 陈丽君等, 2018)。分析苗木的年生长节律, 可了解苗木在苗期的生长特性及其生长类型, 以确定田间管理措施和抓住关键时期, 这是生产中提高苗木质量、培育优良苗木的重要技术环节 (杨万霞,

2013)。目前, 对苦楝苗期生长节律及模型拟合的研究相对较少, 且不同种源或产地苗木在不同栽培地区所表现出的生长规律也存在较大的差异 (程诗明和顾万春, 2006; 陈丽君等, 2014)。

本研究以不同产地苦楝 1 年生苗为研究对象, 对苗高、地径生长情况进行定期观测, 比较不同产地苦楝生长性状的差异, 采用数学模型进行拟合, 分析苦楝苗期年生长节律, 比较各阶段生长特点, 以抓住关键时期并确定培育优质壮苗的田间管理措施; 同时对不同产地苦楝苗期生长变异情况进行系统分析, 并采用数学模型进行拟合, 对不同构件生物量及叶片相关性状指标进行比较分析, 拟探究以下问题: (1) 不同产地间苦楝幼苗生长差异性如何; (2) 苦楝 1 年生苗生长节律及在各生长阶段有何生长特点; (3) 各生长性状与产地地理气候因子的相关性如何。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地设在南京市溧水区和凤镇毛公铺村俞家 (118°59'E, 31°25'N), 土壤疏松, 排水良好, 地处亚热带季风气候区, 气候温和湿润, 四季分明, 降雨主要集中在 6—9 月, 平均年降雨量 1 037 mm, 年均温 15.5 °C, 全年无霜期 222~224 d, 地形为低山丘陵。

1.2 试验材料

2016 年 11—12 月在我国华东、华中和华南地区选取 15 个苦楝天然产地进行采种, 各采样点地理分布和气候条件见表 1。每采样点选取生长健壮、无病虫害且达到大量开花结实年龄的采种母树 10~20 棵, 采种母树间隔 300 m 以上, 果核淘洗

表 1 苦楝采种点地理位置和气候条件

Table 1 Location and climatic conditions of *Melia azedarach* seed collection sites

产地 Seed source	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔 Atitude (m)	年均气温 Annual average temperature ($^{\circ}\text{C}$)	1 月均温 Average temperature in Jan. ($^{\circ}\text{C}$)	7 月均温 Average temperature in Jul. ($^{\circ}\text{C}$)	年平均降雨量 Annual average precipitation (mm)	无霜期 Frost-free season (d)
JSNJ	118°49'	32°05'	12~20	15.4	2.0	28.8	1 106	237
JSPZ	117°59'	34°21'	18~32	14.2	-4.1	31.6	868	210
SDDM	115°01'	35°16'	54~65	13.7	-2.8	30.8	630	215
JSTX	120°03'	32°17'	3~6	14.5	2.1	27.6	991	215
JXNC	115°52'	28°40'	55~112	17.6	6.4	29.4	1 458	277
HNXY	114°01'	31°49'	60~150	15.3	2.2	27.4	1 100	225
AHHF	117°9'	31°50'	45~88	15.7	2.1	28.3	1 000	228
SDDY	118°34'	37°25'	3~5	12.8	-2.6	26.8	556	206
GDST	116°39'	23°19'	5~10	20.0	13.1	28.3	1 600	350
GXNN	108°24'	22°47'	95~122	21.6	12.8	28.3	1 310	340
HNCS	112°55'	28°11'	88~180	17.2	4.7	29.3	1 361	275
HBZJ	112°10'	30°22'	30~55	15.9	4.1	28.0	1 250	255
ZJLA	119°42'	30°15'	35~160	16.0	4.3	28.4	1 614	237
ZJYQ	120°41'	27°57'	38~128	18.5	8.0	28.0	1 717	305
JXJGS	115°02'	27°06'	66~225	17.6	6.4	29.4	1 458	277

注: JSNJ. 江苏南京; JSPZ. 江苏邳州; SDDM. 山东东明; JSTX. 江苏泰兴; JXNC. 江西南昌; HNXY. 河南信阳; AHHF. 安徽合肥; SDDY. 山东东营; GDST. 广东汕头; GXNN. 广西南宁; HNCS. 湖南长沙; HBZJ. 湖北荆州; ZJLA. 浙江临安; ZJYQ. 浙江乐清; JXJGS. 江西井冈山。下同。

Note: JSNJ. Nanjing, Jiangsu; JSPZ. Pizhou, Jiangsu; SDDM. Dongming, Shandong; JSTX. Taixing, Jiangsu; JXNC. Nanchang, Jiangxi; HNXY. Xinyang, Henan; AHHF. Hefei, Anhui; SDDY. Dongying, Shandong; GDST. Shantou, Guangdong; GXNN. Nanning, Guangxi; HNCS. Changsha, Hunan; HBZJ. Jingzhou, Hubei; ZJLA. Lin'an, Zhejiang; ZJYQ. Yueqing, Zhejiang; JXJGS. Jinggangshan, Jiangxi. The same below.

干净后于通风干燥处保存,每个产地由不同母树果核等量混合而成。

1.3 试验设计

2017年3月15日,温水浸种3 d,3月18日进行播种育苗。采用随机区组试验设计,3个小区。每个产地每小区播种10行,行距30 cm,每行播种10粒,播种后苗床铺设遮阳网保湿。4月25日左右,大部分种子发芽,揭去遮阳网,由于每个果核有多粒种子,发芽后幼苗成丛,待苦楝苗高10 cm左右进行间苗,株距15~20 cm。

1.4 指标测定方法

苗高、地径:每个产地在每小区随机选择10株苗,共30株苗木进行挂牌,作为固定观测株,从2017年5月15日起至2017年11月20日苗木生长停止为止,用卷尺和游标卡尺测量苗高和地径,

分别精确到0.1 cm和0.01 mm,每15 d测量一次。

生物量:苗木停止生长落叶后,每产地选择10株接近平均苗木进行生物量测定,起苗时要保证根系的完整。苗木带回实验室,冲洗干净根部土壤,从根茎处剪开,分地上和地下部分,在105 $^{\circ}\text{C}$ 下烘干至质量恒定,分别称量,精确到0.01 g。

复叶性状:2017年9月中旬,苗木生长达到成熟稳定状态时,采摘由顶部数第4片或第5片复叶带回实验室,用卷尺测定复叶长、复叶宽,计算长宽比,利用图像处理法测定复叶面积(于守超等,2012)。每产地每个小区采摘5片复叶进行测量。

1.5 数据处理

采用偏度和峰度法对各指标测定数据进行正态分布检验,采用拉依达准则(Pauta criterion,又称 3σ 准则)剔除存在异常值的单个样品的整组表型

数据(张辉等,2014)。用SPSS 23.0统计软件对苗高和地径Logistics曲线拟合(陈丽君等,2014)。

$$\text{Logistics 曲线拟合方程: } y = \frac{k}{1 + a e^{-bx}}$$

式中: y 为苗高或地径生长量; k 为生长潜力,即苗高或地径生长可能达到的极限值,可用等差三点法计算, $k = \frac{y_2^2(y_1 + y_3) - 2y_1y_2y_3}{y_2^2 - y_1y_3}$; x 为生长时间; a 、 b 为待测系数,可通过SPSS非线性回归分析求解。对拟合方程进行三阶求导,得S曲线瞬间斜率连续变化最快的2个点,即速生期起始点 x_1 和速生期结束点 x_2 , $x_1 = \frac{1}{b} \ln \frac{a}{2 + \sqrt{3}}$, $x_2 = \frac{1}{b} \ln \frac{a}{2 - \sqrt{3}}$, 两点之间为速生期。

2 结果与分析

2.1 幼苗生长性状的差异

方差分析表明,不同产地苦楝1年生苗高、地径累积生长量差异均达显著水平($P < 0.05$),根生物量、茎生物量及复叶相关性状差异均达极显著性水平($P < 0.01$),各指标的变异系数为13.22%~44.01%,说明苦楝苗木各生长性状在产地间存在显著变异(表2)。由表2可知,广东汕头、广西南宁、浙江临安和江西井冈山产地的苗高和地径生长均较快,河南信阳和山东东营产地表现较差;广东汕头、浙江临安和江西井冈山产地的根、茎生物量积累均较大,而苗高、地径生长表现较差的河南信阳和山东东营产地生物量积累则相对较低;复叶长、宽最大的分别是江西井冈山和湖南长沙产地,而山东东营和江苏邳州的复叶长、宽则显著低于其他产地;复叶面积最大的是江西井冈山产地,广西南宁产地复叶面积最小。

2.2 苗期生长节律差异分析

由图1和图2可知,不同产地苦楝苗高、地径生长节律基本一致,总体均呈现“慢-快-慢”的趋势,为典型的S型生长曲线。出苗后至7月上旬,苗高生长缓慢,产地间差异不大;7月中旬苗高生长进入快速生长期;到9月中旬,苗高生长差异逐渐增大;9月下旬至10月上旬,苗高生长速度放缓,且生长量并不明显。出苗后至6月底期间,地径生长均较为缓慢,且产地间差异不大;7月初,地径生长速度显著提高,产地间差异不断增大,一直持续到10月中

旬;10月下旬以后地径生长逐渐放缓甚至停止生长。

在不同时间内苦楝苗高、地径净增长量均存在较大差异,但总体上均存在2次生长高峰,且不同产地出现生长高峰的时间不一致(图3,图4)。苗高生长第1次生长高峰均出现在7月中旬,之后生长速度减缓,江苏南京、江苏泰兴、河南信阳、安徽合肥、山东东营、湖北荆州、浙江临安和浙江乐清产地在8月中旬出现第2次生长高峰,其余产地则在8月底至9月上旬达到第2次生长高峰。各产地地径生长出现第1次生长高峰相对比较集中,均出现在7月下旬,除湖南长沙和广东汕头产地外,其余产地在8月地径生长均有所减缓,9月中旬至9月底,各产地地径生长均出现第2次生长高峰。总体而言,与苗高生长高峰期相比,地径生长高峰出现时间相对较晚。

2.3 苗期生长模型的拟合及生长特点分析

以苗高和地径观测数据为基础,用Logistic方程拟合苦楝的生长模型(表3),由表3可知,苗高、地径拟合方程的 R^2 为0.976~0.994,均达到了极显著相关水平。

根据Logistic方程求出不同产地苦楝苗木生长模型的两个拐点 x_1 和 x_2 ,两点之间为速生期, x_1 之前为幼苗期, x_2 之后为生长后期。不同产地苦楝在不同生长阶段的起始时间、持续时间及净生长量等指标见表4。

由表4可知,与地径相比,苗高进入速生期时间相对较晚,且结束速生期时间相对较早,即苗高速生期持续时间较短,经理论计算结合实际观测,苗高速生期总体上比地径速生期短20~30 d。

不同产地苗高进入速生期的时间和持续时间有一定的差异,山东东明和山东东营产地进入速生期和结束速生期时间均较早,而广西南宁产地进入速生期和结束速生期时间均相对较晚,不同产地间苗高速生期持续时间差异规律不明显。地径进入速生期时间和持续时间差异比较明显,最早进入速生期的是山东东营产地,最晚进入速生期的是广东汕头产地,速生期持续时间最短的是河南信阳产地,持续时间最长的是浙江临安产地。

由表4可知,苦楝在不同生长阶段内的生长量存在显著差异。在幼苗期和生长后期,苗高和地径累积生长量分别占总生长量的35%~39%和25%~38%,在6—9月的速生期苗高和地径累积生长量均超过总生长量的60%。

表 2 苦楝各生长性状比较
Table 2 Analysis on growth traits of *Melia azedarach* seedlings

产地 Seed source	苗高 Seedling height (cm)	地径 Ground diameter (mm)	根生物量 Biomass of root (g)	茎生物量 Biomass of stem (g)	茎根比 Ratio of shoot to root	复叶长 Compound leaf length (cm)	复叶宽 Compound leaf width (cm)	复叶面积 Compound leaf area (cm ²)
JSNJ	160.49± 8.78bc	12.28± 1.04bcdef	28.98± 4.92BCD	31.16± 5.31CD	1.07± 0.18BCD	25.52± 4.57EFG	16.23± 2.84CD	137.94± 39.95E
JSPZ	147.07± 15.66cd	12.59± 2.51bcdef	31.23± 5.31BCD	23.82± 3.65DE	0.76± 0.13DEF	23.33± 3.37G	14.59± 2.34D	124.66± 40.52E
SDDM	148.34± 15.85cd	11.34± 1.38ef	24.62± 4.19CDE	16.85± 2.93EF	0.68± 0.12FG	24.06± 5.18FG	15.17± 2.42D	149.4± 67.54DE
JSTX	164.81± 21.23bc	11.55± 3.08def	17.24± 2.93E	23.47± 3.34DE	1.36± 0.23AB	26.39± 5.91EFG	16.78± 3.84CD	160.89± 51.23CDE
JXNC	148.67± 16.36cd	12.92± 2.52bcdef	37.23± 6.34B	28.91± 4.22CD	0.78± 0.13DEF	31.39± 2.93BCD	18.14± 1.58ABCD	202.44± 33.75BC
HNXY	134.06± 16.66d	10.25± 0.90f	24.82± 4.22CDE	10.49± 2.32F	0.42± 0.07G	25.68± 2.78EFG	15.42± 1.54CD	140.43± 30.44E
AHHF	144.33± 12.26cd	12.91± 0.86bcdef	35.32± 6.01BC	25.46± 5.55CDE	0.72± 0.12EF	28.78± 2.99CDEF	19.3± 2.35ABC	148.82± 68.34DE
SDDY	145.95± 14.64cd	10.45± 1.97f	14.09± 2.40E	15.21± 4.21EF	1.08± 0.18BCD	22.31± 3.54G	14.94± 3.30D	130.24± 41.67E
GDST	195.23± 13.38a	15.59± 4.15ab	48.62± 8.27A	49.89± 9.88A	1.03± 0.17CDE	32.98± 7.46BC	19.23± 1.82ABC	195.13± 70.70BCD
GXNN	178.22± 11.44ab	14.46± 1.23abcd	31.95± 5.44BCD	44.36± 7.84AB	1.39± 0.24A	26.82± 5.07DEFG	18.41± 4.20ABCD	114.48± 18.06E
HNCS	144.34± 5.28cd	14.32± 2.82abcde	36.77± 6.26B	41.89± 4.25AB	1.14± 0.19ABC	33.67± 4.13B	21.90± 2.41A	198.51± 51.16BCD
HBJZ	147.51± 3.58cd	12.08± 0.99cdef	21.45± 3.65DE	22.35± 3.26DE	1.04± 0.18CD	25.04± 2.91FG	15.21± 1.54D	130.38± 19.99E
ZJLA	160.07± 7.51bc	16.12± 3.59a	55.58± 9.46A	47.25± 8.25A	0.85± 0.14CDEF	33.33± 8.17BC	17.75± 3.08BCD	217.98± 78.20B
ZJYQ	163.49± 14.50bc	13.02± 1.06bcdef	33.83± 5.77BC	35.58± 6.78BC	1.05± 0.18CD	30.2± 2.51bcDE	16.63± 2.03CD	167.94± 11.46BCDE
JXJGS	157.53± 5.84bc	14.87± 1.21abc	50.29± 8.68A	47.81± 8.54A	0.94± 0.16CDEF	42.12± 10.58A	21.01± 1.40AB	274.39± 116.04A
均值 Mean	150.11	12.98	32.85	30.96	0.95	28.77	17.38	166.24
变异系数 Variation coefficient (CV,%)	13.22	21.73	39.61	44.01	33.06	25.05	19.44	40.67
F 值 F value	5.51 *	3.91 *	22.275 **	15.36 **	7.077 **	13.213 **	4.168 **	7.607 **

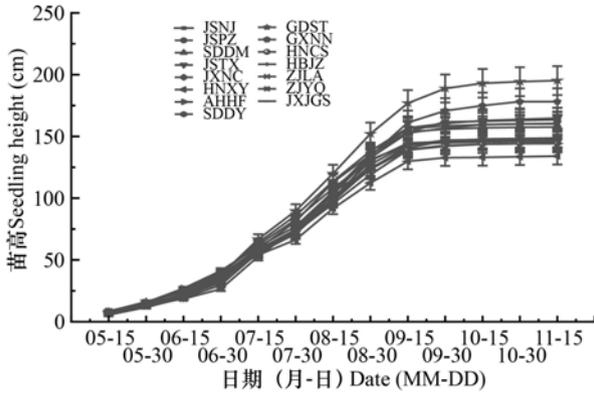
注：表中数据为平均值±标准差。同列中不同小写字母和大写字母分别表示在 0.05 和 0.01 水平下差异显著；* 和 ** 分别表示在 0.05 或 0.01 水平下差异显著。

Note: Data in the table are $\bar{x} \pm s$. Different small letters and capital letters in the same columns indicate significant differences at the levels of 0.05 and 0.01 respectively; * and ** indicate significant differences at the levels of 0.05 and 0.01 respectively.

2.4 生长性状的相关性分析

由表 5 可知,苗高与茎生物量、地径与根生物量和茎生物量之间相关性均达到极显著水平 ($P < 0.01$),各复叶性状与地径、根生物量、茎生物量均呈显著或极显著正相关,而苗高与根生物量、复叶长、复叶宽及复叶面积相关性不显著,说明苦楝 1 年生幼苗苗高对其根系生物量积累及复叶生长性状的影响不明显。

苗木生长存在广泛的地理变异,影响这些变异的除了苗木自身遗传特性,林木生长所处的地理和气候条件也是重要的影响因子。由表 6 可知,苦楝苗高、根生物量及复叶面积与经度正相关,而其他指标与经度负相关;各生长指标均与纬度负相关,与年均气温、1 月均温、年平均降雨量 and 无霜期均正相关,说明在年均气温和 1 月均温较高,无霜期较长的低纬度地区,苦楝苗高和地径的生长长期长,生物量积累较多。



JSNJ. 江苏南京; JSPZ. 江苏邳州; SDDM. 山东东营; JSTX. 江苏泰兴; JXNC. 江西南昌; HNX Y. 河南信阳; AHHF. 安徽合肥; SDDY. 山东东营; GDST. 广东汕头; GXNN. 广西南宁; HNC S. 湖南长沙; HB JZ. 湖北荆州; ZJLA. 浙江临安; ZJYQ. 浙江乐清; JXJGS. 江西井冈山。下同。

JSNJ. Nanjing, Jiangsu; JSPZ. Pizhou, Jiangsu; SDDM. Dongming, Shandong; JSTX. Taixing, Jiangsu; JXNC. Nanchang, Jiangxi; HNX Y. Xinyang, Henan; AHHF. Hefei, Anhui; SDDY. Dongying, Shandong; GDST. Shantou, Guangdong; GXNN. Nanning, Guangxi; HNC S. Changsha, Hunan; HB JZ. Jingzhou, Hubei; ZJLA. Lin'an, Zhejiang; ZJYQ. Yueqing, Zhejiang; JXJGS. Jinggangshan, Jiangxi. The same below.

图1 苦楝苗高累积生长曲线

Fig. 1 Accumulated growth curve of heights of *Melia azedarach* seedlings

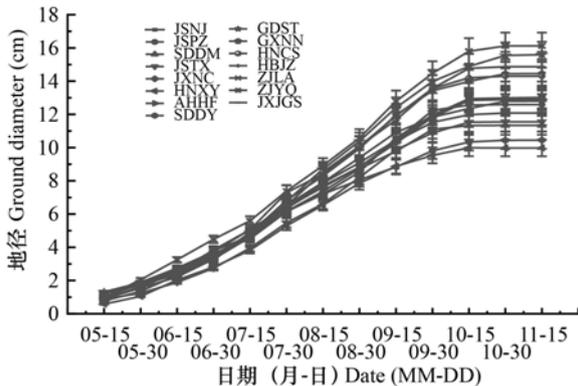


图2 苦楝地径累积生长曲线

Fig. 2 Accumulated growth curve of ground diameters of *Melia azedarach* seedlings

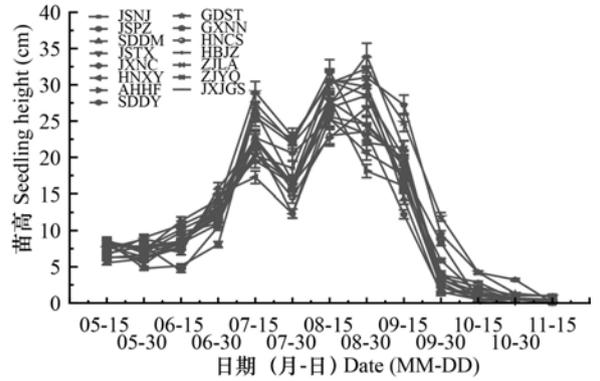


图3 苦楝苗高净生长曲线

Fig. 3 Net growth curve of heights of *Melia azedarach* seedlings

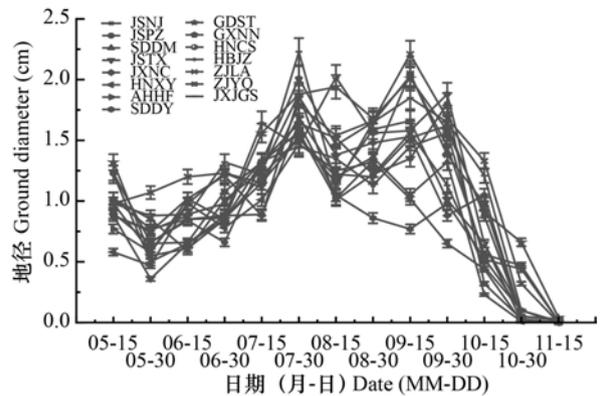


图4 苦楝地径净生长曲线

Fig. 4 Net growth curve of ground diameters of *Melia azedarach* seedlings

研究实生苗的生长节律,比较产地间的苗期生长表现及性状变异,是苦楝优良种质选育的重要途径。研究发现,各生长性状在产地间均达到显著或极显著差异水平。苦楝分布广泛,且各分布区环境条件复杂,长时间地理隔离有可能造成物种的生殖隔离,再加上自然选择,不同产地苦楝必然会产生丰富的遗传变异。本试验是在同一试验地开展,且人工管理措施一致,因此认为这种差异主要是由种子产地地理气候条件及自身遗传差异造成的,说明苦楝有较大的遗传改良潜力。

本研究结果表明,苦楝幼苗苗高和地径生长均存在2次生长高峰,且总体上到达高峰的时间相互交错,因此认为苦楝生长类型属于全期生长型,这与同科植物麻楝(*Chukrasia tabularis*) (武冲, 2013)、红椿(*Toona ciliata*) (李培等, 2017)生长节

3 讨论与结论

目前,苦楝以种子繁殖为主要繁殖方式,因此

表 3 苦楝苗高和地径的 Logistic 拟合方程

Table 3 Logistics regression of heights and ground diameters of *Melia azedarach* seedlings

产地 Seed source	苗高 Seedling height		地径 Ground diameter	
	Logistic 方程 Logistic model	R^2 R-value	Logistic 方程 Logistic model	R^2 R-value
JSNJ	$y = 166.091 / (1 + 29.772e^{-0.043x})$	0.976	$y = 13.800 / (1 + 11.681e^{-0.029x})$	0.978
JSPZ	$y = 152.706 / (1 + 24.172e^{-0.042x})$	0.994	$y = 13.652 / (1 + 11.489e^{-0.03x})$	0.992
SDDM	$y = 152.777 / (1 + 32.343e^{-0.046x})$	0.988	$y = 12.098 / (1 + 10.426e^{-0.031x})$	0.987
JSTX	$y = 168.916 / (1 + 23.906e^{-0.043x})$	0.992	$y = 12.372 / (1 + 16.469e^{-0.033x})$	0.987
JXNC	$y = 154.458 / (1 + 20.683e^{-0.040x})$	0.976	$y = 13.782 / (1 + 12.277e^{-0.031x})$	0.983
HNXY	$y = 139.273 / (1 + 20.203e^{-0.040x})$	0.995	$y = 10.432 / (1 + 14.814e^{-0.035x})$	0.991
AHHF	$y = 149.087 / (1 + 18.547e^{-0.041x})$	0.987	$y = 13.909 / (1 + 13.058e^{-0.03x})$	0.976
SDDY	$y = 150.096 / (1 + 22.257e^{-0.044x})$	0.985	$y = 11.049 / (1 + 7.939e^{-0.029x})$	0.988
GDST	$y = 201.714 / (1 + 28.586e^{-0.041x})$	0.978	$y = 16.870 / (1 + 15.597e^{-0.03x})$	0.989
GXNN	$y = 184.879 / (1 + 35.130e^{-0.042x})$	0.987	$y = 15.499 / (1 + 14.874e^{-0.031x})$	0.992
HNCS	$y = 150.421 / (1 + 19.460e^{-0.039x})$	0.991	$y = 15.504 / (1 + 13.604e^{-0.03x})$	0.985
HBZJ	$y = 153.793 / (1 + 22.651e^{-0.041x})$	0.985	$y = 12.876 / (1 + 11.246e^{-0.031x})$	0.977
ZJLA	$y = 164.221 / (1 + 35.632e^{-0.047x})$	0.992	$y = 17.895 / (1 + 12.085e^{-0.027x})$	0.986
ZJYQ	$y = 167.952 / (1 + 42.985e^{-0.047x})$	0.987	$y = 14.264 / (1 + 13.659e^{-0.029x})$	0.982
JXJGS	$y = 163.857 / (1 + 32.717e^{-0.044x})$	0.993	$y = 16.104 / (1 + 13.994e^{-0.03x})$	0.976

律相似,并与黄连木 (*Pistacia chinensis*) (陈隆升, 2009)、青钱柳 (*Cyclocarya paliurus*) (杨万霞, 2013) 等具有相似趋势。各产地苦楝苗高和地径生长均呈现慢-快-慢的 S 型曲线, Logistic 方程拟合回归关系达极显著水平,说明可用 Logistic 方程对其生长节律进行拟合分析,与陈丽君等 (2014) 和李培等 (2017) 研究结果一致。理论计算结合实际观测分析表明,苗高和地径生长均可划分为出苗期、速生期和生长后期 3 个阶段,产地间各个生长阶段的持续时间存在显著差异。总体而言,北方产地苗高和地径进入速生期和结束速生期的时间要早于南方产地,与麻栎 (*Quercus acutissima*) (刘志龙, 2010)、黄连木 (陈隆升, 2009) 研究结果类似。产生这种现象的原因可能主要与温度和光照有关,与南方产地相比,北方产地生长期对温度的要求较低,所以开始生长早;对于广东汕头和广西南宁等亚热带产地苗木,种植在北亚热带的南京地区,生长季节内日照相对延长,则会延长生

长期,影响封顶,所以速生期结束较晚。

幼苗生长量是决定苗木质量的重要依据,苗高和地径则是幼苗长势最直接的形态反映,也是衡量苗木质量最为直观的指标 (翟明普和马履一, 2020),以速生为选育目标时,速生期的生长量则可作为基本的参考依据 (邝雷等, 2014)。陈菊艳等 (2013) 研究指出,生长盛期红花木莲 (*Manglietia insignis*) 苗高和地径净生长量分别占全年总生长量的 58.90% ~ 69.34% 和 67.43% ~ 71.49%。而不同种源黄连木幼苗,在不到 70 d 的速生期,苗高累积生长量就占到全年生长量的 60% (陈隆升, 2009)。本试验结果显示,在 6—9 月期间,由于雨水充足,日照充分,苦楝苗高和地径累积生长量均超过总生长量的 60%,说明速生期内的苗高和地径生长量决定着苦楝整个生长期的生长量,这也是生长的关键时期,在这一时期应重视苗木养分的供应,以促进苦楝苗木的快速生长,生长后期应停止施肥和减少灌溉,以促进苗木

表4 苦楝苗高和地径生长阶段的划分及有关参数

Table 4 Phenological phase and growth parameters of heights and ground diameters for *Melia azedarach* seedlings

产地 Seed source	指标 Trait	幼苗期 Seedling stage		速生期 Fast growing stage				生长后期 Late growth stage		
		净生长量 Net growth (cm)	百分率 Percentage (%)	起始时间 Starting time	持续时间 Duration (d)	净生长量 Net growth (cm)	百分率 Percentage (%)	起始时间 Starting time	净生长量 Net growth (cm)	百分率 Percentage (%)
JSNJ	苗高 Seedling height	26.89	17.66	7.10	61	95.89	62.97	8.31	29.50	19.37
JSPZ		25.45	18.15	6.27	63	88.16	62.86	8.29	26.63	18.99
SDDM		23.13	17.01	6.22	61	86.08	63.31	8.23	26.75	19.67
JSTX		27.46	17.54	6.26	61	97.52	62.29	8.26	31.59	20.18
JXNC		23.98	17.13	6.25	66	89.18	63.70	8.30	26.85	19.18
HNXY		21.63	17.13	6.25	66	80.41	63.69	8.30	24.22	19.18
AHHF		26.74	18.73	6.29	58	88.21	61.77	8.26	27.85	19.50
SDDY		25.16	18.05	6.23	60	86.66	62.17	8.22	27.57	19.78
GDST		35.08	18.69	7.20	64	116.46	62.05	9.40	36.14	19.26
GXNN		32.22	18.80	7.60	63	106.74	62.29	9.70	32.41	18.91
HNCS		23.34	17.17	6.25	67	86.85	63.91	8.31	25.71	18.92
HBJZ		24.73	17.70	6.26	65	88.79	63.54	8.30	26.22	18.76
ZJLA		28.37	18.45	7.10	56	94.81	61.67	8.26	30.55	19.87
ZJYQ		26.95	17.39	7.40	57	96.97	62.58	8.30	31.03	20.03
JXJGS	28.41	18.78	7.20	60	94.60	62.52	8.31	28.30	18.70	
JSNJ	地径 Ground diameter	1.70	14.67	6.22	91	7.97	68.77	9.21	1.92	16.57
JSPZ		1.66	14.61	6.20	88	7.88	69.37	9.16	1.82	16.02
SDDM		1.54	14.92	6.16	85	6.98	67.64	9.90	1.80	17.44
JSTX		1.73	16.23	6.27	80	7.14	66.98	9.15	1.79	16.79
JXNC		1.93	16.16	6.21	85	7.96	66.67	9.14	2.05	17.17
HNXY		1.62	17.22	6.22	75	6.02	63.97	9.50	1.77	18.81
AHHF		2.17	17.87	6.24	88	8.03	66.14	9.20	1.94	15.98
SDDY		1.10	11.93	6.10	89	6.38	69.20	9.70	1.74	18.87
GDST		2.25	15.76	6.30	88	9.74	68.21	9.26	2.29	16.04
GXNN		2.40	17.66	6.27	85	8.95	65.86	9.20	2.24	16.48
HNCS		2.30	17.27	6.26	87	8.95	67.19	9.21	2.07	15.54
HBJZ		1.70	15.37	6.18	85	7.43	67.18	9.11	1.93	17.45
ZJLA		2.80	18.49	6.26	98	10.33	68.23	10.20	2.01	13.28
ZJYQ		2.11	17.41	6.27	91	8.24	67.99	9.26	1.77	14.60
JXJGS	2.52	18.01	6.27	87	9.30	66.48	9.22	2.17	15.51	

枝干木质化提高抗性。在本试验地条件下,广东汕头、广西南宁、浙江临安、浙江乐清、江西井冈山和江苏南京等产地苗木在速生期苗高和地径净生长量均相对较大,但广东汕头和广西南宁产地苗木在试验地有冻害发生,因此在试验地附近造林可优先考虑浙江临安、浙江乐清、江西井冈山和江苏南京这4个地区进行采种育苗。

分布区广的树种,因长期受到不同环境条件的影 响和基因交流的限制,种内不同群体间在各种性状上便发生了遗传分化,将不同群体栽植到相同的环境条件下,必然会产生丰富的地理变异(陈晓阳和沈熙环,2005)。不同种源花楸树(*Sorbus pohuashanensis*)(郑健等,2012)和红椿(李培等,2017)苗期生长性状均受纬度和经度双重控

表 5 苦楝产地间生长性状相关性分析

Table 5 Correlation analysis among growth traits of different seed sources of *Melia azedarach* seedlings

性状 Trait	苗高 Seedling height	地径 Ground diameter	根生物量 Biomass of root	茎生物量 Biomass of stem	茎根比 Ratio of shoot to root	复叶长 Compound leaf length	复叶宽 Compound leaf width	复叶面积 Compound leaf area
苗高 Seedling height	1							
地径 Ground diameter	0.615 *	1						
根生物量 Biomass of root	0.388	0.892 **	1					
茎生物量 Biomass of stem	0.688 **	0.967 **	0.830 **	1				
茎根比 Ratio of shoot to root	0.579 *	0.285	-0.135	0.423	1			
复叶长 Compound leaf length	0.272	0.732 **	0.830 **	0.769 **	0.042	1		
复叶宽 Compound leaf width	0.274	0.700 **	0.658 **	0.743 **	0.240	0.837 **	1	
复叶面积 Compound leaf area	0.159	0.605 *	0.761 **	0.621 *	-0.069	0.939 **	0.691 **	1

表 6 苦楝苗期生长性状与地理气候因子相关性分析

Table 6 Correlation analysis between growth traits of seedlings and geography-climatic factors

性状 Trait	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔 Atitude	年均气温 Annual average temperature	1月均温 Average temperature in Jan.	7月均温 Average temperature in Jul.	年平均降雨量 Annual average precipitation	无霜期 Frost-free season
苗高 Seedling height	0.042	-0.654 **	-0.084	0.673 **	0.722 **	-0.075	0.475	0.731 **
地径 Ground diameter	-0.074	-0.713 **	0.333	0.670 **	0.650 **	0.351	0.735 **	0.639 *
根生物量 Biomass of root	0.028	-0.605 *	0.460	0.536 *	0.521 *	0.386	0.734 **	0.493
茎生物量 Biomass of stem	-0.091	-0.783 **	0.380	0.752 **	0.742 **	0.263	0.770 **	0.737 **
茎根比 Ratio of shoot to root	-0.064	-0.335	-0.091	0.370	0.408	-0.188	0.165	0.401
复叶长 Compound leaf length	-0.031	-0.614 *	0.686 **	0.514	0.551 *	0.214	0.720 **	0.490
复叶宽 Compound leaf width	-0.243	-0.651 **	0.554 *	0.584 *	0.582 *	0.171	0.554 *	0.539 *
复叶面积 Compound leaf area	0.148	-0.389	0.625 *	0.261	0.334	0.195	0.584 *	0.269

制,红椿以经度控制为主,呈由东到西苗高及地径生长变快的趋势,而纬度在花楸树的变异中起主要作用。闽楠(*Phoebe bournei*)苗高生长与经度和纬度均呈不显著负相关,地径生长与经度显著负相关,与海拔呈显著正相关关系(谭文婧等, 2019)。本研究结果表明,苦楝苗期苗高、地径生

长及干物质积累均与纬度呈极显著负相关,与经度的相关性不明显,与陈羨德等(2008)和廖柏勇(2015)研究结果一致。上述性状与纬度的负相关性实际上是与种源地的温度、年降雨量及无霜期的正相关性,相关分析也证明了这一点,表明温度是制约苦楝生长的主要因素。前文分析认为苦楝

属于全期生长型树种,无霜期长意味着生长期的延长,从而利于苦楝的生长和生物量的积累。

苦楝在我国分布广泛,具有丰富的遗传变异性。由于客观条件限制,本试验没有从苦楝全分布区进行采样,仅从华东、华中和华南几个省份采集了15个产地的有限样本,因此研究结论有一定的局限性。为使研究结果更科学合理,还需要进一步扩大采样范围,同时开展田间多点造林试验,进行连年持续跟踪调查,筛选优异种质。

参考文献:

- CHEN JY, DENG LX, CHEN JY, et al., 2013. A study on the annual growth dynamics of *Manglietia insignis* seedlings from different provenances [J]. *Chin Agric Sci Bull*, 29(31): 8-14. [陈菊艳, 邓伦秀, 陈景艳, 等, 2013. 不同种源红花木莲实生苗年生长规律研究 [J]. *中国农学通报*, 29(31): 8-14.]
- CHEN LJ, LIU MQ, LIAO BY, et al., 2014. Growth traits and growth rhythm of *Melia azedarach* seedlings from different provenances [J]. *Guangdong Agric Sci*, 34(4): 1-7. [陈丽君, 刘明骞, 廖柏勇, 等, 2014. 苦楝不同种源苗期生长性状和生长节律研究 [J]. *西南林业大学学报*, 34(4): 1-7.]
- CHEN LJ, LIU MQ, LIAO BY, et al., 2018. Growth traits from different provenances of *Melia azedarach* at seedling stage [J]. *Guangdong Agric Sci*, 45(5): 30-35. [陈丽君, 刘明骞, 廖柏勇, 等, 2018. 不同种源苦楝苗期生长性状变异研究 [J]. *广东农业科学*, 45(5): 30-35.]
- CHEN LS, 2009. The researches on seed quality and seedling growth characteristics of *Pistacia chinensis* Bunge from different provenances [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University: 27-40. [陈隆升, 2009. 不同种源黄连木种子品质与苗期生长特性研究 [D]. 南京: 南京林业大学: 27-40.]
- CHEN XD, CHEN LG, QUE MW, et al., 2008. Preliminary study on the provenance test of *Melia azedarach* at young forest stage [J]. *J Fujian Coll For*, 28(1): 23-26. [陈羨德, 陈礼光, 阙茂文, 等, 2008. 不同种源苦楝幼林试验初步研究 [J]. *福建林学院学报*, 28(1): 23-26.]
- CHEN XY, SHEN XH, 2005. Forest breeding [M]. Beijing: Higher Education Press: 51-70. [陈晓阳, 沈熙环, 2005. 林木育种学 [M]. 北京: 高等教育出版社: 51-70.]
- CHENG SM, 2005. Study on genetic diversity of multitudinous populations and construction of core germplasm in *Melia Azedarach* [D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry: 1-16. [程诗明, 2005. 苦楝聚合群体遗传多样性研究与核心种质构建 [D]. 北京: 中国林业科学研究院: 1-16.]
- CHENG SM, GU WC, 2005. The phenological division of distribution area in China for *Melia azedarach* [J]. *Sci Silv Sin*, 41(3): 186-191. [程诗明, 顾万春, 2005. 苦楝中国分布区的物候区划 [J]. *林业科学*, 41(3): 186-191.]
- CHENG SM, GU WC, 2006. Studies on filial generation seedling growth rhythm of different *Melia azedarach* populations [J]. *J Zhejiang For Sci Technol*, 26(2): 1-4. [程诗明, 顾万春, 2006. 苦楝聚群子代苗期生长节律研究 [J]. *浙江林业科技*, 26(2): 1-4.]
- CUI YD, FU ZX, WANG JH, et al., 1994. Study on provenance trials of *Melia azedarach* [J]. *J Henan For Sci Technol*, 44(2): 14-16. [崔赟栋, 傅兆祥, 王建华, 等, 1994. 苦楝种源试验研究 [J]. *河南林业科技*, 44(2): 14-16.]
- DENG B, FANG SZ, YANG WX, et al., 2014. Provenance variation in growth and wood properties of juvenile *Cyclocarya paliurus* [J]. *New For*, 45(5): 625-639.
- HE X, LV ZH, LIAO BY, et al., 2018. Adaptability and early selection of different provenances of *Melia azedarach* introduced to Guangdong Province [J]. *J Centr S Univ For Technol*, 38(3): 44-50. [何霞, 吕子豪, 廖柏勇, 等, 2018. 苦楝不同种源在广东生长适应性表现及早期选择 [J]. *中南林业科技大学学报*, 38(3): 44-50.]
- JIAO ZY, YANG X, HE KY, 2015. Selection of superior individuals of *Melia azedarach* L. for high toosendanin content [J]. *J Jiangsu For Sci Technol*, 42(5): 10-13. [教忠意, 杨湘, 何开跃, 2015. 高苦楝素含量苦楝优良单株初步选择 [J]. *江苏林业科技*, 42(5): 10-13.]
- KUANG L, DENG XM, CHEN S, et al., 2014. Growth rhythm of *Zenia insignis* seedlings from four provenances [J]. *J S Chin Agric Univ*, 35(5): 98-101. [邝雷, 邓小梅, 陈思, 等, 2014. 4个任豆种源苗期生长节律的研究 [J]. *华南农业大学学报*, 35(5): 98-101.]
- LI P, KAN QM, WU LY, et al., 2017. Growth rhythms of *Toona ciliata* seedlings from different provenances [J]. *J S Chin Agric Univ*, 38(1): 96-102. [李培, 阙青敏, 吴林瑛, 等, 2017. 红椿不同种源的苗期生长节律研究 [J]. *华南农业大学学报*, 38(1): 96-102.]
- LIAO BY, 2015. Studies on geographic variation and genetic diversity of Chinese populations of *Melia azedarach* L. germplasm resources [D]. Guangzhou: South China Agricultural University: 31-56. [廖柏勇, 2015. 苦楝地理变异和遗传多样性研究 [D]. 广州: 华南农业大学: 31-56.]
- LIN QF, 2004. Study on salt tolerant plants [M]. Beijing: Science Press: 284-286. [林栖凤, 2004. 耐盐植物研究 [M]. 北京: 科学出版社: 284-286.]
- LIU ZL, 2010. A study on provenance selection and key silviculture techniques of fuelwood plantations of *Quercus*

- acutissima* [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University; 20–75. [刘志龙, 2010. 麻栎炭用林种源选择与关键培育技术研究 [D]. 南京: 南京林业大学; 20–75.]
- MA WX, CHEN MS, SONG SW, et al., 2010. Seedling growth traits in one-years-old seedlings of half-sib families of *Melia azedarach* L. [J]. J Shandong Agric Univ (Nat Sci Ed), 41(1): 27–30. [马万侠, 陈民生, 宋尚文, 等, 2010. 苦楝半同胞家系苗期生长性状的研究 [J]. 山东农业大学学报(自然科学版), 41(1): 27–30.]
- TAN WJ, LI J, LIN JY, et al., 2019. Geographic variation of seeding growth traits for *Phoebe bournei* among different provenances [J]. For Environ Sci, 35(2): 52–58. [谭文婧, 李娟, 林建勇, 等, 2019. 闽楠种源苗期生长性状地理变异研究 [J]. 林业与环境科学, 35(2): 52–58.]
- WU C., 2013. Genetic diversity of germplasm resources of *Chukrasia tabularis* A. Juss. [D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry; 23–54. [武冲, 2013. 麻楝种质资源遗传多样性研究 [D]. 北京: 中国林业科学研究院; 23–54.]
- YANG WX, 2013. Variation in seedling growth and its contents of leaf medicinal compositions in different *Cyclocarya paliurus* provenances [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University; 13–28. [杨万霞, 2013. 不同种源青钱柳苗期生长及叶药用成分含量的差异性研究 [D]. 南京: 南京林业大学; 13–28.]
- YU SC, ZHANG XS, JI LS, 2012. A method for leaf area measurement of plant based on photoshop CS₅ software [J]. Hubei Agric Sci, 51(15): 3340–3342. [于守超, 张秀省, 冀芦莎, 2012. 基于 photoshop CS₅ 的植物叶面积测定方法 [J]. 湖北农业科学, 51(15): 3340–3342.]
- ZHAI MP, MA LY, 2020. Silviculture [M]. 4th ed. Beijing: China Forestry Publishing House; 137–203. [翟明普, 马履一, 2020. 森林培育学 [M]. 4 版. 北京: 中国林业出版社; 137–203.]
- ZHANG H, DONG LM, ZENG YR, et al., 2014. Phenotypic variation on fresh nuts, seeds and seedlings traits among open-pollinated families of *Carya cathayensis* from natural population [J]. Chin For Sci Technol, 28(3): 93–95. [张辉, 董雷鸣, 曾燕如, 等, 2014. 山核桃天然群体家系种实和幼苗性状变异分析 [J]. 林业科技开发, 28(3): 93–95.]
- ZHENG J, HU ZH, ZHENG YQ, et al., 2012. Analysis on geographic variation of phenotypic traits of *Sorbus pohuashanensis* among different provenances [J]. J Plant Resour Environ, 21(3): 50–56. [郑健, 胡增辉, 郑勇奇, 等, 2012. 花楸树种源间表型性状的地理变异分析 [J]. 植物资源与环境学报, 21(3): 50–56.]
- ZHENG WJ, 2004. Sylva Sinica; Vol. IV [M]. Beijing: China Forestry Publishing House; 4128–4129. [郑万钧, 2004. 中国树木志: 第四卷 [M]. 北京: 中国林业出版社; 4128–4129.]

(责任编辑 李 莉)

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202009040

张娜, 罗于洋, 马迎梅, 等. 盐胁迫对藜麦种子萌发的影响研究 [J]. 广西植物, 2022, 42(6): 1029–1039.
ZHANG N, LUO YY, MA YM, et al. Effects of salt stress on seed germination of *Chenopodium quinoa* [J]. *Guihaia*, 2022, 42(6): 1029–1039.



盐胁迫对藜麦种子萌发的影响研究

张娜, 罗于洋*, 马迎梅, 包斯琴毕力格, 明明

(内蒙古农业大学 沙漠治理学院, 荒漠生态系统保护与修复国家林业局重点实验室, 呼和浩特 010011)

摘要: 再生水资源可浇灌农田, 但水中含有的阴离子可使土壤产生盐胁迫。为研究盐胁迫对藜麦 (*Chenopodium quinoa*) 种子萌发特性及胚根、胚芽生长的影响, 该研究以 6 个藜麦品种 (红藜麦、国红藜麦、台红藜麦、台紫红藜麦、黄藜麦、台黄红藜麦) 为材料, 分别以 NaCl、Na₂SO₄、NaHCO₃ 和对照 (CK) 处理 6 个藜麦品种种子, 测定其发芽率、胚根、胚芽抑制率等指标, 运用均方差决策法对不同藜麦品种耐盐性进行综合评价, 初步筛选出不同盐胁迫下耐盐性较强的品种。结果表明: (1) 三种盐胁迫中, Na₂SO₄ 对种子萌发指标抑制作用最明显, 6 个藜麦品种的发芽率均相对较低, 一直保持在 5% 以下, 除黄藜麦、台黄红藜麦, 其余 4 个品种的活力指数和生长速率均为 0, 除黄藜麦外, Na₂SO₄ 对其余 5 个藜麦品种的胚根、胚芽抑制率均达到 100%; NaCl 对种子萌发和生长的抑制作用较小, 甚至可促进胚根和胚芽生长, 国红藜麦和台黄红藜麦的生长速率在 NaCl 处理下始终高于对照, 在 9 h 和 21 h 时国红藜麦胚根抑制率为 -28.32% 和 -37.57%。(2) 运用均方差决策法对 6 个藜麦品种的萌发指标和生长指标进行综合评价结果显示, 国红藜麦对 NaCl、NaHCO₃ 抗性较高, 黄藜麦对 Na₂SO₄ 抗性较高。综合以上结果表明, 盐胁迫不利于藜麦种子萌发及生长, 但在不同盐分地区种植适宜生长的品种可提高藜麦成活率, 提高其生长质量, 以达到藜麦园林绿化及再生水资源灌溉的要求。

关键词: 藜麦, 盐胁迫, 种子萌发, 发芽指数, 生长速率

中图分类号: Q945.78 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2022)06-1029-11

Effects of salt stress on seed germination of *Chenopodium quinoa*

ZHANG Na, LUO Yuyang*, MA Yingmei, BAOSIQIN Bilige, MING Ming

(Key Laboratory of State Forestry Administration for Desert Ecosystem Protection and Restoration, College of Desert Control Science and Engineering, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010011, China)

Abstract: Reclaimed water can irrigate farmland, but anions in water can cause salt stress to the plants. In order to study the effects of salt stress on seed germination characteristics, radicle and germ growth of *Chenopodium quinoa*, this experiment was designed to measure germination rate, germination vigor, radical and germ elongation inhibition rate in six types of quinoa cultivars (Red quinoa, China-red quinoa, Tai-red quinoa, Tai purple-red quinoa, Yellow quinoa,

收稿日期: 2021-05-26

基金项目: 内蒙古自然科学基金 (2018BS03003); 内蒙古农业大学高层次人才引进科研启动项目 (NDYB2017-12) [Supported by Inner Mongolia Natural Science Foundation (2018BS03003); High Level Talents Introduction and Scientific Research Program of Inner Mongolia Agricultural University (NDYB2017-12)]。

第一作者: 张娜 (1995-), 硕士研究生, 主要从事水土保持与荒漠化防治方面的研究, (E-mail) 1021840983@qq.com。

*通信作者: 罗于洋, 博士, 副教授, 主要从事植物资源保护与利用方面的研究, (E-mail) luo680715@163.com。

and Tai yellow-red quinoa) under three types of salt treatments (NaCl , Na_2SO_4 , NaHCO_3 and control). The salt tolerance of different quinoa varieties was comprehensively evaluated by using the mean square error decision method, and the varieties with strong salt tolerance under different salt stresses were preliminarily selected. The results were as follows: (1) Na_2SO_4 had the most obvious inhibition effect on germination index of seeds, and the germination rates of six quinoa varieties were relatively low, which kept below 5%, and growth rates in which values were all 0 in four of the cultivars except for Yellow and Tai yellow-red quinoa. The inhibition rates of Na_2SO_4 on radicle and germ of the other five quinoa varieties were 100% except for Yellow quinoa, the growth rates of China-red quinoa and Tai yellow-red quinoa under NaCl treatment were higher than that of the control, at 9 h and 21 h, the radicle inhibition rates were -28.32% and -37.57%. (2) The results of the mean square error decision method showed that China-red quinoa had higher resistance to NaCl and NaHCO_3 , and Yellow quinoa had higher resistance to Na_2SO_4 . All the above results indicate that salt stress is not conducive to the seed germination and growth of quinoa, but planting suitable varieties in different salt areas can improve the survival rate and growth quality of quinoa, so as to reach the requirements of landscaping using reclaimed water as irrigation.

Key words: *Chenopodium quinoa* (quinoa), salt stress, seeds germination, germination index, growth rate

由于中国水资源短缺,人均水资源稀少,城市水资源供需产生诸多矛盾(白保勋,2010)。良好地运用再生水资源为灌溉水源成为解决水资源短缺和水污染问题的关键途径。再生水是城市污水经过适当再生工艺处理后含有氮、磷、有机质等营养元素的水,可改善土壤环境,并为植物提供营养元素(胡廷飞等,2020),然而研究认为,再生水中含有较多 HCO_3^- 、 Cl^- 、 CO_3^{2-} 、 Na^+ 、 Mg^{2+} 、 Ca^{2+} 离子(赵全勇等,2017),灌溉后会增加土壤盐分,使土壤发生盐碱化,对植物产生盐胁迫。盐胁迫下,植物主要通过吸收无机盐离子进行渗透调解,防止细胞脱水(杨小菊等,2013),但高盐环境导致 Na^+ 涌入胞内,打破植物体内的离子动态平衡,使植物产生渗透胁迫和离子胁迫,改变植物细胞内部离子浓度和种类(丁俊男和迟德富,2014),进而引起植物生理(朱金方等,2015)、内源激素(张敏等,2008)、酶系统(孙国荣等,2001)、形态(于畅等,2014)等发生改变,严重时可使植物萎蔫死亡。因此,研究了解植物对盐碱环境的适应性,筛选耐盐植物对利用再生水资源和城市节约用水具有重要意义。

藜麦(*Chenopodium quinoa*)是藜科一年生植物,籽实含有丰富的蛋白质、维生素、氨基酸和矿物质等营养元素(Bhargava et al., 2007; Antonio et al., 2010)及其他植物所缺乏而人体必需的赖氨酸(王黎明等,2014)。因此,藜麦在食品领域中具有广阔的发展前景。藜麦不仅有食用价值,而且因其颜色多样的花序(白色、黄色、深红、紫色等)而具有较高的景观价值。若能将这些观赏价值高的

藜麦经济作物用于城市绿化中,则可丰富园林绿化模式,形成城市绿化中独特的农作物景观。藜麦还具有一定的耐盐碱性,不同品种的耐受性阈值不同,但盐分浓度过高同样可导致藜麦的死亡。顾闽峰等(2017)发现当 NaCl 浓度为 0.6% 时可促进盐藜 47 号、48 号种子的生长,当 NaCl 浓度为 1.8% 时盐藜 47 号、48 号种子的根抑制率接近 100%,严重抑制种子的生长。杨发荣等(2017)研究了 3 个藜麦品种在 NaCl 胁迫下的生理响应,发现陇藜 1 号在 $500 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 浓度下可溶性糖含量、可溶性蛋白含量、脯氨酸含量等指标显著高于其他 2 个品种,表明该品种具有良好的耐盐性。因此,本文通过研究藜麦不同品种在盐胁迫下的萌发特性及不同类型藜麦品种对盐胁迫的响应,使用均方差决策法综合藜麦各发芽指标,筛选出具有多重耐盐性的藜麦品种,以期对藜麦品种的耐盐性筛选和园林绿化提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

供试 6 个品种的藜麦种子(红藜麦、国红藜麦、台红藜麦、台紫红藜麦、黄藜麦、台黄红藜麦)由内蒙古益稷公司提供。

1.2 试验设计

采用滤纸皿床发芽试验,供试培养皿用蒸馏水清洗干净后在高温灭菌锅中灭菌晾干后备用。选取籽粒饱满,大小一致,无病虫害的藜麦种子,

用 0.5% 的高锰酸钾消毒 30 min, 蒸馏水冲洗干净后待用。将 100 粒种子放入事先铺有 2 层滤纸的培养皿中, 分别加入 5 mL 200 mmol · L⁻¹ 的 NaCl、Na₂SO₄、NaHCO₃, 以蒸馏水处理组作为对照 (CK), 每个处理 4 次重复, 将培养皿置于 25 °C 的培养箱中进行培养, 待 6 h 后, 每隔 3 h 记录种子萌发数, 测量胚根和胚芽的长度。

1.3 种子萌发指标计算

种子萌发指标按如下公式计算 (黄振英等, 2001; 毛培春和王勇, 2004; 郜少敏等, 2019):

$$\text{发芽率 } G = n/N \times 100\% \quad (1)$$

式中: n 为萌发种子数; N 为培养皿中种子数。

$$\text{发芽指数 } G_i = \sum (G_i/D_i) \quad (2)$$

式中: G_i 为 t 日萌发数; D_i 为相应的萌发天数。

$$\text{活力指数 } I_v = S \times G_i \quad (3)$$

$$\text{生长速率} = L / \sum [N_i \times (D_i - D_i + 0.5)] \quad (4)$$

根伸长抑制率 = (对照胚根长 - 处理胚根长) / 对照胚根长 × 100% (5)

芽伸长抑制率 = (对照胚芽长 - 处理胚芽长) / 对照胚芽长 × 100% (6)

式中: L 为每一培养皿全部萌发种子胚根长度的总和; S 为胚根长度加胚轴长, 单位 cm; N_i 为第 i 天萌发的种子数; D_i 为实验持续的天数; D_i 为第 i 天。

1.4 数据分析

1.4.1 评价指标标准化 采用极差变换法 (易鹏涛等, 2018) 将数据进行无量纲标准化处理, 经过标准化处理后所有指标都会满足 [0, 1] 的范围, 并且最终所有指标都会转化为正向指标, 优化后最优结果趋近于 1, 最差结果趋近于 0。具体计算公式如下:

$$G_{ij} = \frac{B_i - B_{\min}}{B_{\max} - B_{\min}} \quad (\text{正向指标}) \quad (7)$$

$$G_{ij} = \frac{B_{\max} - B_i}{B_{\max} - B_{\min}} \quad (\text{逆向指标}) \quad (8)$$

式中: G_{ij} 为指标标准化后的值; B_i 为第 i 项指标的测定值; B_{\max} 为该指标中的最大值; B_{\min} 为该指标中的最小值。

1.4.2 基于均方差决策法的萌发指标综合评价 采用均方差决策法对 3 种盐胁迫下 6 种藜麦萌发指标进行综合评价。用标准化后的值作为各评价指标随机变量的取值, 计算出随机变量的均值、均方差, 将这些均方差归一化, 获得各指标的权重系

数, 最后使用权重系数和各发芽指标标准化后的值计算不同盐胁迫下 6 种藜麦的综合得分 (易鹏涛等, 2018)。具体计算步骤如下:

(1) 计算随机变量的均值 $E(G_j)$:

$$E(G_j) = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n G_{ij} \quad (9)$$

(2) 计算指标集 G_j 的均方差

$$\sigma(G_j) = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (G_{ij} - E(G_j))^2} \quad (10)$$

(3) 计算指标集 G_j 的权重系数:

$$W(G_j) = \frac{\sigma(G_j)}{\sum_{j=1}^m \sigma(G_j)} \quad (11)$$

(4) 多指标决策与排序

$$D_i(W) = \sum_{j=1}^m G_{ij} W(G_j) \quad (12)$$

1.4.3 单因素方差分析 用 Microsoft Excel 2018 软件进行数据整理, 用 SPSS Statistics 20 软件进行单因素方差 (ANOVA) 分析, 采用 LSD 法和 DUNCAN 法进行多重比较和显著性检验 ($P < 0.05$)。用 Origin 2018 软件绘图。

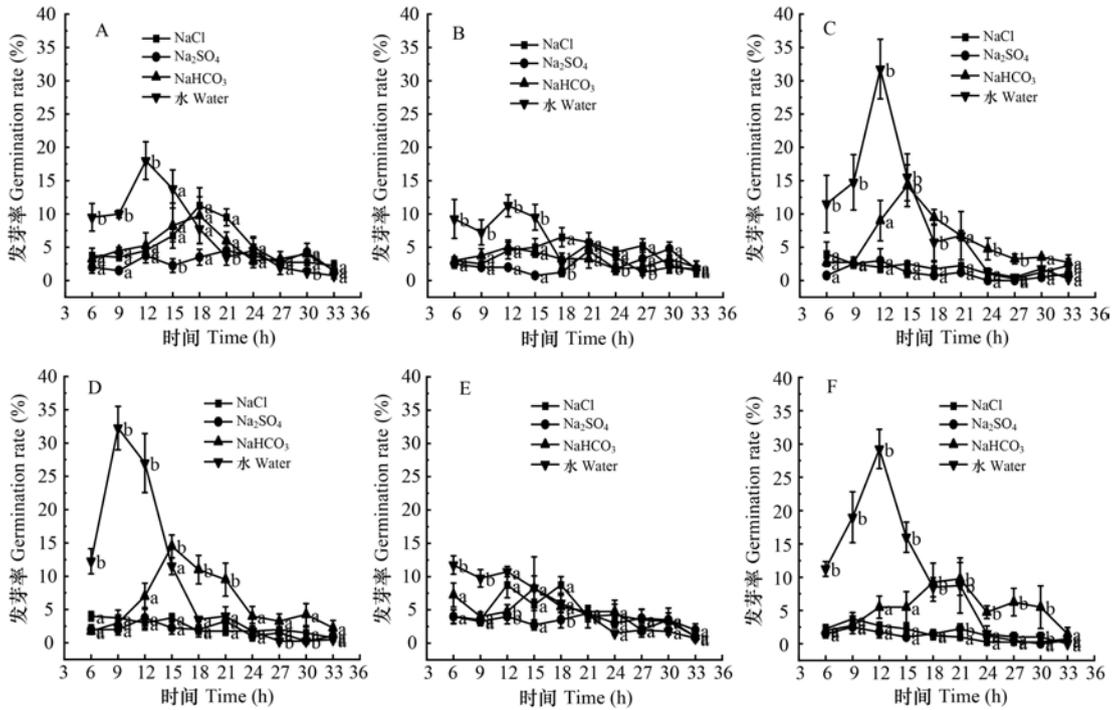
2 结果与分析

2.1 3 种盐胁迫对藜麦发芽率的影响

经盐溶液处理的藜麦发芽率 18 h 后普遍高于对照, 直至试验结束 (图 1)。不同盐胁迫对种子萌发率的抑制作用差别较大, Na₂SO₄ 对 6 个藜麦品种的抑制作用比较明显, 其发芽率随着时间推移而小范围浮动, 且发芽率相对较低, 一直在 5% 以下, 在国红藜麦 30 h 时达到最高, 为 4.75% (图 1: B)。经 NaHCO₃ 处理的红藜麦、台红藜麦、台紫红藜麦、台黄红藜麦在发芽中期发芽率得到显著提升 (图 1: A、C、D、E), 在台紫红藜麦 18 h 时发芽率最高, 为 14.5%, 是同时期 NaCl、Na₂SO₄ 的 3.87、6.44 倍 (图 1: D)。

2.2 3 种盐胁迫对藜麦发芽指数的影响

经 Na₂SO₄ 处理的 6 个藜麦品种发芽指数均为最低 (图 2), 台红藜麦 33 h 时最低, 为 3.83, 低于 NaCl 51.03% 和 NaHCO₃ 75.23% (图 2: C)。经 NaHCO₃ 处理的藜麦发芽指数均为最高 (对照除外), 其中黄藜麦在 33 h 时达到最大值, 为 16.2, 分别高于 NaCl 13.45% 和 Na₂SO₄ 34.70% (图 2: E)。6 个品种中, 台红、台紫红、台黄红藜麦在发芽前



A. 红藜麦; B. 国红藜麦; C. 台红藜麦; D. 台紫红藜麦; E. 黄藜麦; F. 台黄红藜麦。下同。不同小写字母表示不同盐溶液对该藜麦品种影响差异显著 ($P < 0.05$)。

A. Red quinoa; B. China-red quinoa; C. Tai-red quinoa; D. Tai purple-red quinoa; E. Yellow quinoa; F. Tai yellow-red quinoa. The same below. Different lowercase letters indicate that the effects of different salt types on *Chenopodium quinoa* species are significantly different ($P < 0.05$).

图 1 不同盐溶液对藜麦种子发芽率的影响(平均值±标准误差)。

Fig. 1 Effects of different salt types on the germination rates of *Chenopodium quinoa* seeds ($\bar{x} \pm s_x$)

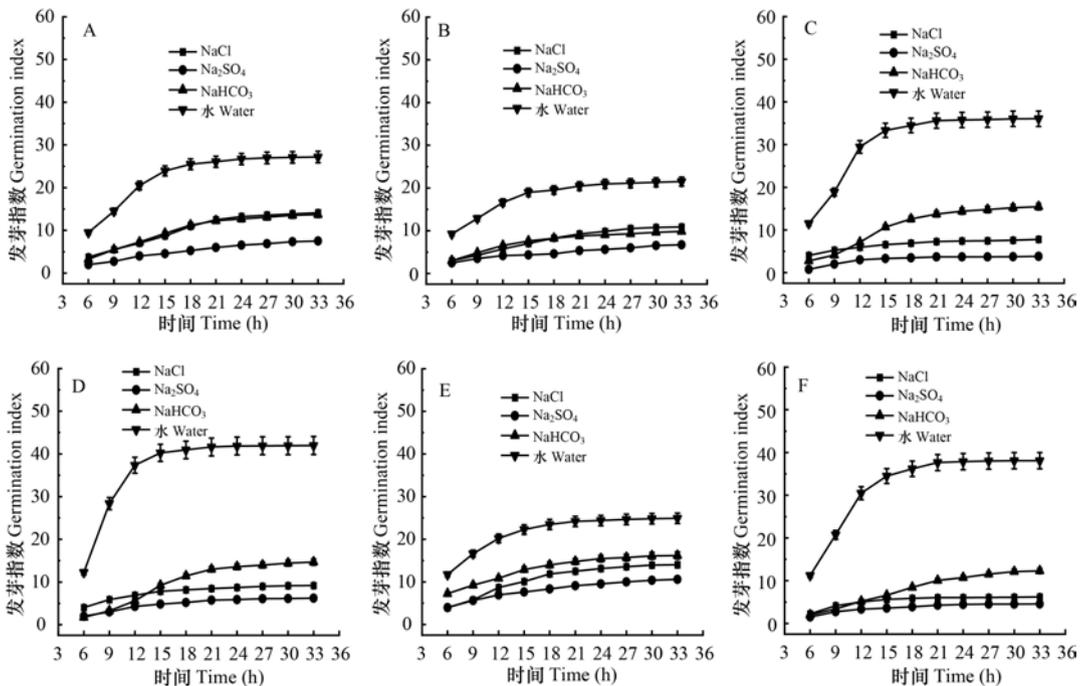


图 2 不同盐溶液对藜麦种子发芽指数的影响(平均值±标准误差)

Fig. 2 Effects of different salt types on the germination indexes of *Chenopodium quinoa* seeds ($\bar{x} \pm s_x$)

12 h, 经 Na_2SO_4 处理的种子发芽指数高于 NaHCO_3 的发芽指数; 12 h 之后 NaHCO_3 发芽指数高于 Na_2SO_4 (图 2: C、D、F); 国红藜麦在 18 h 时才发生上述变化 (图 2: B)。

2.3 3 种盐胁迫对藜麦活力指数的影响

活力指数代表种子迅速整齐萌发的发芽潜能、生长和生产潜力。在逆境条件下, 种子活力指数越高, 代表种子抗逆性越好 (吴彦等, 2004)。NaCl 对藜麦的抑制作用较其他两种盐低。6 个品种中, 国红藜麦对 NaCl 抗性较高, 其活力指数明显高于其他 5 个品种, 在 33 h 时, 国红藜麦活力指数分别比红、台红、台紫红、黄、台黄红藜麦高 47.66% (图 3: A)、73.31% (图 3: C)、63.85% (图 3: D)、59.90% (图 3: E)、75.68% (图 3: F)。红藜麦、国红藜麦、台红藜麦、台紫红藜麦对 Na_2SO_4 抗性较小, 其活力指数均为 0 (图 3: A-D)。

2.4 3 种盐胁迫对藜麦生长速率的影响

3 种盐溶液对藜麦胚根生长速率的影响不同, 试验初期, NaCl 处理的红藜麦生长速率高于对照, 随时间推移, NaCl 处理的红藜麦生长速率不断下降, 最终在 12 h 时生长速率低于对照, 最低为 0.14 (30 h 时) (图 1: A)。NaCl 处理的国红藜麦胚根生长速率高于对照, 在 9 h 时达到最高, 是对照的 5.71 倍, 但在 Na_2SO_4 影响下生长速率为 0 (图 1: B)。NaHCO₃ 处理的台紫红藜麦在 6 h 时生长速率为 0.78, 分别为同时期对照和 Na_2SO_4 的 2.05 倍和 9.15 倍, 随后大幅下降, 到 33 h 时接近于 0 (图 4: D)。NaCl 对藜麦胚根生长速率影响不明显, 对于国红藜麦和台黄红藜麦起到促进作用 (图 4: B、F), 但 Na_2SO_4 抑制了胚根生长, 除黄藜麦和台黄红藜麦之外, 其他 4 个品种的生长速率均为 0 (图 4: A-D)。

2.5 3 种盐胁迫对藜麦胚根抑制率的影响

随时间推移, NaCl 对红藜麦的胚根抑制率不断增加, 从初始 12.47% 增加到 30 h 时 85.02%, NaHCO_3 抑制率也从 84.85% 增加到 98.24% (图 5: A)。NaCl 对国红藜麦胚根一直处于较低抑制状态且抑制作用随时间的增加而减弱。6 h 时抑制率为 42.92%, 30 h 时为 12.11%, 在 9 h 时和 21 h 时为 -28.32% 和 -37.57%, 说明 NaCl 促进了胚根的生长 (图 5: B)。盐溶液对其余 4 种藜麦也均有影响, 且时间越长, 抑制率越高, 其中 Na_2SO_4 对胚根抑制作用较大, 除黄藜麦和台黄红藜麦外, 其他

胚根抑制率为 100% (图 5: A-D)。盐溶液对胚根抑制的影响大小顺序为 $\text{Na}_2\text{SO}_4 > \text{NaHCO}_3 > \text{NaCl}$ 。

2.6 3 种盐胁迫对藜麦胚芽抑制率的影响

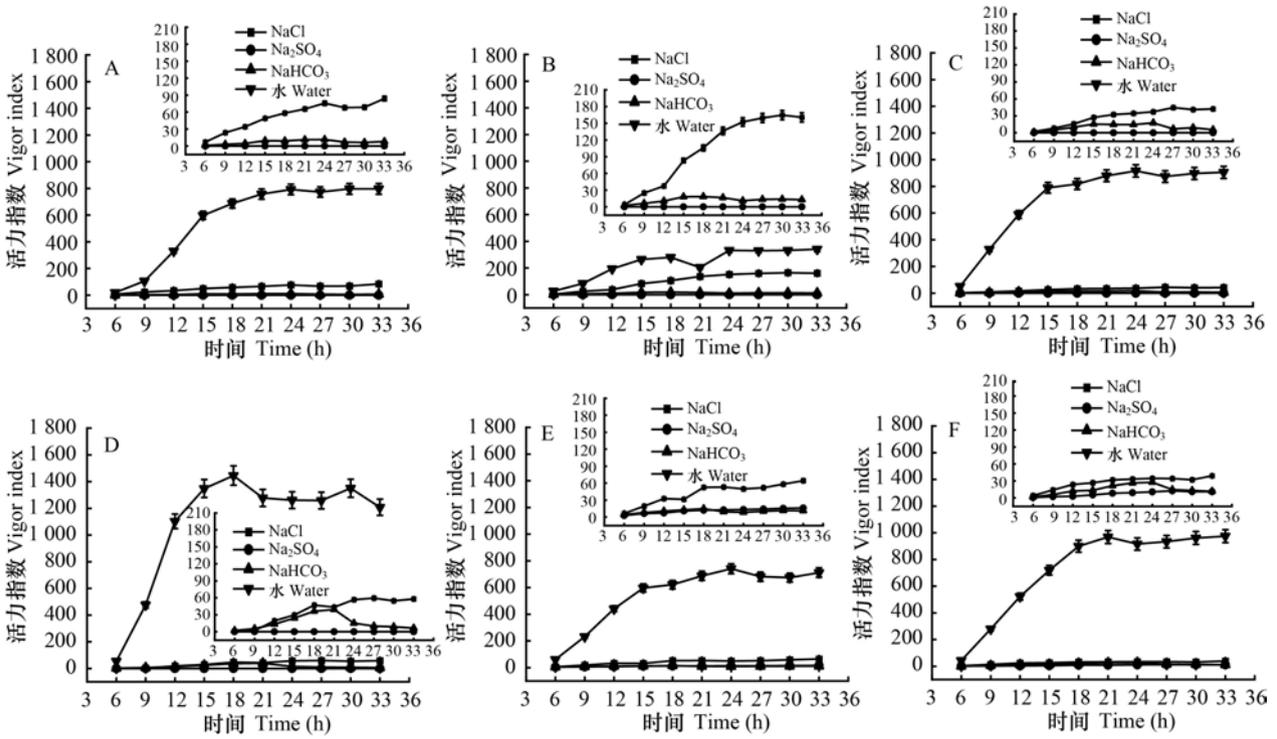
盐胁迫 6 h 时, 3 种盐对国红藜麦抑制率达到 100% (图 6: B), 而对其他 5 个品种的抑制率均为 0% (图 6: A、C、D、E、F)。从 9 h 起, 盐溶液开始抑制胚芽伸长, 且 Na_2SO_4 的抑制率为 100% (图 6: A-E)。NaCl 处理的国红藜麦在 15 h 时抑制率低于 0%, 在 21 h 时抑制率最低, 为 -81.25% (图 6: B)。Na₂SO₄ 处理的台黄红藜麦, 其胚芽伸长抑制率 < 100%, 且随时间推移, 胚芽抑制率呈下降趋势, 从 6 h 的 97.47% 到 33 h 的 77.49%, 下降了 20.50%, 说明台黄红藜麦抵抗盐胁迫的能力较高 (图 6: F)。

2.7 藜麦种子萌发综合评价

使用均方差决策法综合各萌发指标, 对 3 种盐分下各藜麦萌发进行评价, 各指标得分值及排序见表 1-3。通过均方差决策法对不同盐胁迫下各藜麦的萌发指标的评价能够综合筛选出耐盐性最好的藜麦品种。均方差决策法显示, NaCl 处理下国红藜麦萌发情况最好, 而台红藜麦萌发情况最差; Na_2SO_4 处理下黄藜麦萌发情况最好, 而台红藜麦藜麦萌发情况最差; NaHCO_3 处理下国红藜麦萌发情况最好, 而台红藜麦藜麦萌发情况最差。

3 讨论

种子萌发是植物生命的开始, 是植物整个生长过程中最为重要, 也是最脆弱的阶段, 因其极易受到外界环境的影响, 其中盐碱胁迫对种子萌发影响较大 (李亚萍等, 2019), 因而在种子萌发阶段进行植物品种耐盐性筛选是一种常用的育种方式。种子发芽率、发芽指数、活力指数、生长速率是衡量种子萌发情况的常用指标, 可综合反映盐胁迫对种子的影响 (杨永义等, 2019; 陈雅昕等, 2019)。本研究中, 6 个藜麦品种在 3 种盐溶液影响下发芽率、发芽指数、活力指数、生长速率总体呈现出相对一致的规律: 发芽率、生长速率先升高后降低, 发芽指数、活力指数随着时间缓慢升高。由此可看出, 盐胁迫对藜麦种子萌发阶段影响较小。在种子萌发过程中, 感受到盐胁迫的“刺激”, 藜麦开启渗透调节作用, 加快种子生长速率, 保证种子可正常萌发, 但胁迫时间过长会导致体内离子积累过多, 产生离子胁迫, 这时渗透胁迫与离子



图中小图代表无对照情况下3种盐胁迫作用的变化趋势。

Small figures in big figures indicate the changes without three types of salt stresses.

图3 不同盐溶液对藜麦种子活力指数的影响(平均值±标准误差)

Fig. 3 Effects of different salt types on the vigor indexes of *Chenopodium quinoa* seeds ($\bar{x} \pm s_x$)

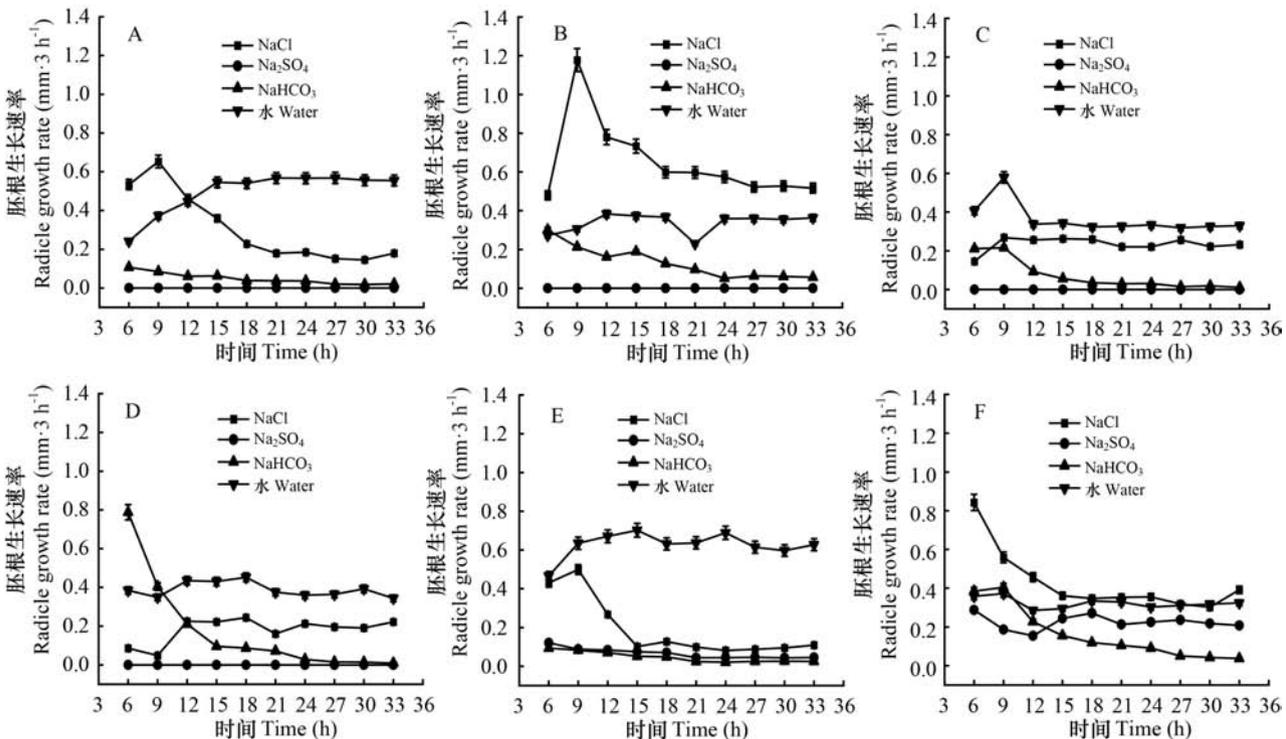


图4 不同盐溶液对藜麦种子胚根生长速率的影响(平均值±标准误差)

Fig. 4 Effects of different salt types on the radicle growth rates of *Chenopodium quinoa* seeds ($\bar{x} \pm s_x$)

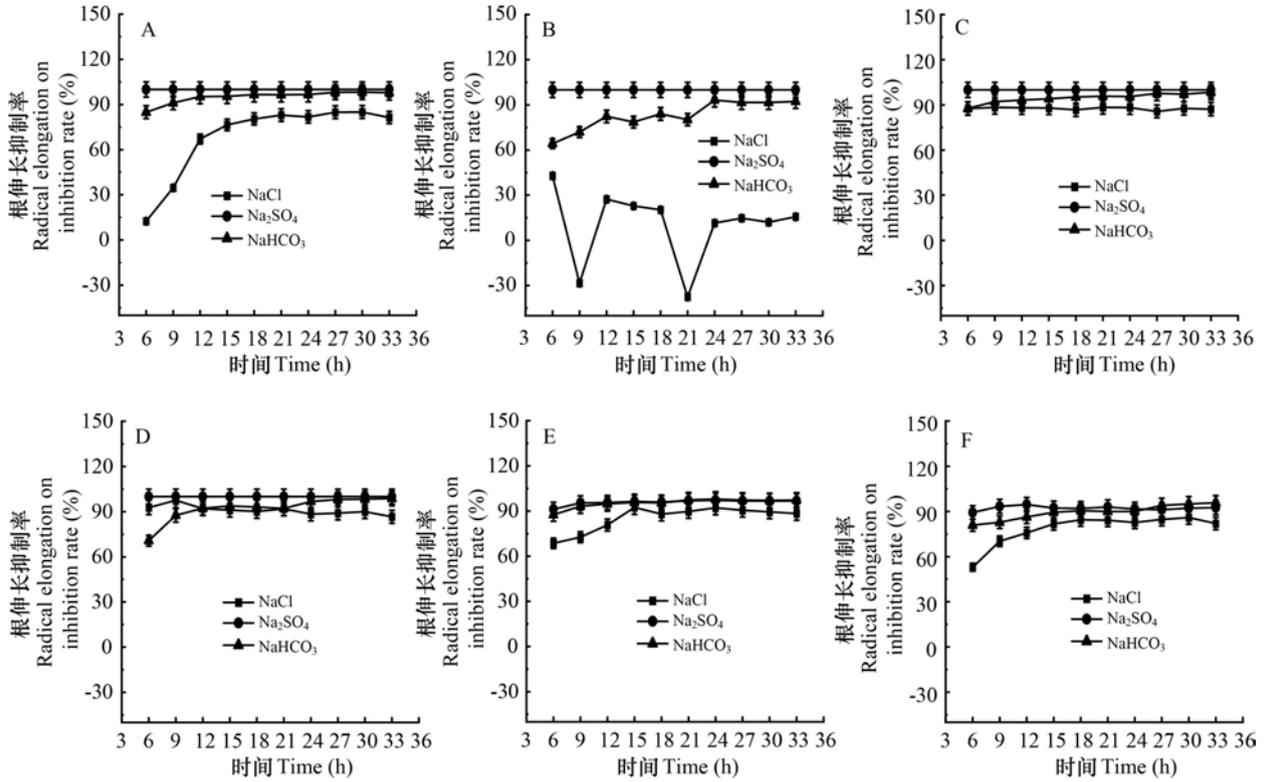


图5 不同盐溶液对藜麦种子胚根伸长抑制率的影响(平均值±标准误差)

Fig. 5 Effects of different salt types on the inhibition rates of radical elongation in *Chenopodium quinoa* seeds ($\bar{x} \pm s_x$)

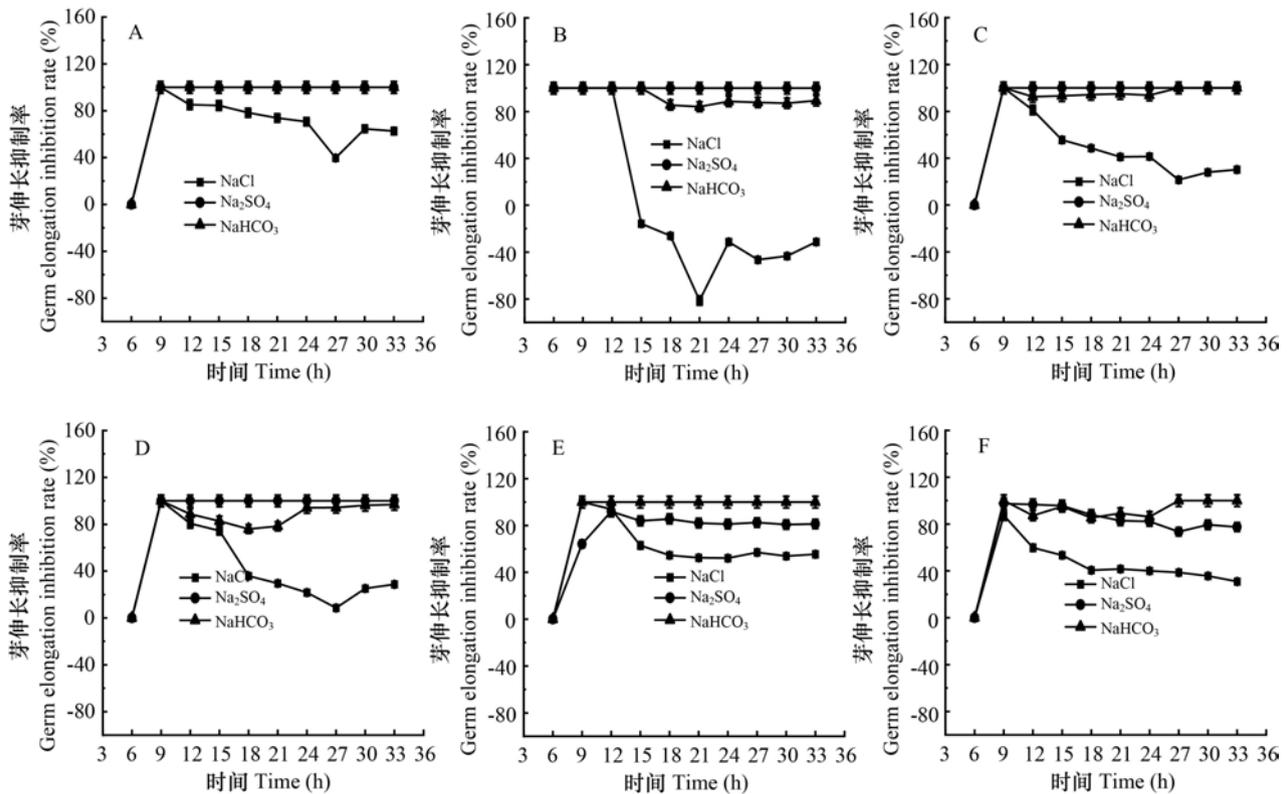


图6 不同盐溶液对藜麦种子胚芽伸长抑制率的影响(平均值±标准误差)

Fig. 6 Effects of different salt types on the inhibition rates of germ elongation in *Chenopodium quinoa* seeds ($\bar{x} \pm s_x$)

表 1 NaCl 处理下藜麦各评价指标 $D_i(W)$ 值及得分情况Table 1 $D_i(W)$ values and scores of quinoa under NaCl treatment

品种 Variety	发芽率 Germination rate	发芽指数 Germination index	活力指数 Vigor index	胚根生长 速率 Radicle growth rate	根伸长 抑制率 Radical elongation inhibition rate	芽伸长 抑制率 Germ elongation inhibition rate	综合得分 Comprehensive score	综合评价 排序 Ranking of comprehensive evaluation
台红藜麦 Tai-red quinoa	0.02	0.04	0	0.05	0	0.05	0.16	6
红藜麦 Red quinoa	0.18	0.18	0.05	0.03	0.02	0	0.46	2
台紫红藜麦 Tai purple-red quinoa	0.05	0.07	0.02	0.05	0	0.06	0.25	4
国红藜麦 China-red quinoa	0.13	0.11	0.14	0.16	0.17	0.16	0.87	1
台黄红藜麦 Tai yellow-red quinoa	0	0	0	0.11	0.02	0.05	0.18	5
黄藜麦 Yellow quinoa	0.16	0.18	0.03	0	0	0.01	0.38	3

表 2 Na_2SO_4 处理下藜麦各评价指标 $D_i(W)$ 值及得分情况Table 2 $D_i(W)$ values and scores of quinoa under Na_2SO_4 treatment

品种 Variety	发芽率 Germination rate	发芽指数 Germination index	活力指数 Vigor index	胚根生长 速率 Radicle growth rate	根伸长 抑制率 Radical elongation inhibition rate	芽伸长 抑制率 Germ elongation inhibition rate	综合得分 Comprehensive score	综合评价 排序 Ranking of comprehensive evaluation
台红藜麦 Tai-red quinoa	0	0	0	0	0	0	0	6
红藜麦 Red quinoa	0.13	0.08	0	0	0	0	0.21	3
台紫红藜麦 Tai purple-red quinoa	0.06	0.05	0	0	0	0	0.11	5
国红藜麦 China-red quinoa	0.09	0.06	0	0	0	0	0.15	4
台黄红藜麦 Tai yellow-red quinoa	0.01	0.02	0.12	0.16	0.17	0.19	0.67	2
黄藜麦 Yellow quinoa	0.16	0.14	0.18	0.04	0.07	0.16	0.75	1

表 3 NaHCO_3 处理下藜麦各评价指标 $D_i(W)$ 值及得分情况Table 3 $D_i(W)$ values and scores of quinoa under NaHCO_3 treatment

品种 Varieties	发芽率 Germination rate	发芽指数 Germination index	活力指数 Vigor index	胚根生长 速率 Radicle growth rate	根伸长 抑制率 Radical elongation inhibition rate	芽伸长 抑制率 Germ elongation inhibition rate	综合得分 Comprehensive score	综合评价 排序 Ranking of comprehensive evaluation
台红藜麦 Tai-red quinoa	0.15	0.14	0	0.01	0.01	0	0.31	6
红藜麦 Red quinoa	0.09	0.11	0.06	0.04	0.02	0	0.32	5
台紫红藜麦 Tai purple-red quinoa	0.16	0.12	0.02	0	0	0.05	0.35	4
国红藜麦 China-red quinoa	0	0	0.18	0.16	0.16	0.17	0.67	1
台黄红藜麦 Tai yellow-red quinoa	0.12	0.06	0.15	0.10	0.08	0	0.51	2
黄藜麦 Yellow quinoa	0.08	0.16	0.14	0.06	0.04	0	0.48	3

胁迫共同作用导致种子无法正常萌发,最终导致发芽率下降。研究发现,盐胁迫对燕麦(罗志娜等,2012)、白榆种子(朱建峰等,2020)萌发具有相似的影响。盐胁迫对种子的萌发、形态、细胞、生理、分子等水平产生影响,当胁迫严重时,会抑制植物的生长(李亚萍等,2019;陈雅昕等,2019)。赵颖等(2019)研究混合盐碱胁迫对藜麦种子萌发的影响,发现中性盐 NaCl 与 Na_2SO_4 对藜麦抑制作用较低。然而,在本研究中, Na_2SO_4 和碱性盐 NaHCO_3 对胚根、胚芽的抑制作用较大,除黄藜麦外, Na_2SO_4 对其余 5 个藜麦品种的抑制率均达到 100%。NaCl 对藜麦胚根和胚芽抑制程度最小,并可促进胚根胚芽的生长。这与潘平新等(2021)、王晓航等(2020)得出的结论一致,而李珍等(2019)、卫红萍和王静(2020)研究也发现 NaCl 抑制植物的生长。NaCl 胁迫对不同植物种子的抑制效果各不相同,这是因为不同植物对不同盐的耐受能力各不相同,不同种子生理代谢也存在一定差异(李善家等,2016),对于不同品种亦如此。碱胁迫与盐胁迫对植物的抑制机理不同,盐胁迫主要通过渗透作用与离子毒害抑制植物生长,而碱胁迫在此基础上还包括了较高的 pH 值,这种作用可能会使种子发生离子失衡,从而增加碱胁迫对植物的伤害(张通颖等,2019)。这与国内很多植物耐盐碱性的研究结果相似:颜宏等(2005)对羊草(*Leymus chinensis*)和向日葵(*Helianthus annuus*)进行盐胁迫和碱胁迫处理时,碱胁迫对植物的损伤远大于盐胁迫;低浓度中性盐对栓皮栎种子起到促进作用,而碱性盐则抑制栓皮栎种子萌发(李志萍等,2015);盐、碱胁迫对芸豆(*Phaseolus vulgaris*)种子萌发也有同样的影响(郑丽娜等,2018)。再生水经过处理后仍含有一定量的离子,会对植物生长产生一定的抑制作用,因此,再生水灌溉应以耐盐植物为主。本研究发现,盐胁迫对藜麦种子萌发及生长具有抑制作用,3 种盐中,中性盐 NaCl 对藜麦的影响最小并对个别品种起到促进作用,碱性盐则完全抑制藜麦的生长,因此若在种植藜麦的地区使用再生水资源进行灌溉时应注意尽量去除水中的碱性离子,以保证植物的正常生长。

植物的耐盐性是由多种因素相互作用而构成一个较为复杂的综合性状,选择不同的耐盐指标可能得出不同的结果(李珍等,2019),这时就需要对

各项指标进行综合评价,这时常用到隶属函数法,该方法应用得较早,各方面也比较成熟,但该方法客观性较差,具有较强的主观性。均方差决策法常用于城镇化水平和集约度的评价(任彩凤等,2019;朱靖等,2020),也有文章使用该方法对不同培育措施的草地进行评价,通过对相关的指标进行计算处理,客观赋以权重(董云龙等,2015)。本文通过均方差决策法对种子萌发各项指标进行客观的综合评价,发现 NaCl 通过限制种子胚根生长从而抑制种子生长,在该处理下台红、红、黄藜麦的胚根抑制率为最高,国红藜麦萌发情况最好,其生长速率最快,而对胚根、胚芽抑制效果最不明显。 Na_2SO_4 对种子抑制效果最明显,其主要影响种子活力指数、生长速率、根伸长抑制率和芽伸长抑制率,6 种藜麦中黄藜麦表现最好,发芽率、活力指数、发芽指数均高于其他品种。 NaHCO_3 对胚芽抑制率影响较大,其中国红藜麦在该处理下生长最好,其发芽率、发芽指数较低,但活力指数、生长速率均高于其他品种,而胚根、胚芽抑制率低于其他品种。盐胁迫下,植物根系最早感受到逆境胁迫信号,并产生相应的生理反应(卢艳敏,2012)。张利霞等(2015)研究盐碱胁迫对夏枯草(*Peunella vulgaris*)种子萌发的影响,发现幼根对盐分胁迫更加敏感。本研究发现,当种子正常萌发后,胚根直接接触盐溶液,从而使更多盐离子进入植物体内,进一步加剧体内离子紊乱,最终使已正常萌发的种子死亡。台黄红藜麦在 3 种盐胁迫下均可萌发和生长,并且在生长环境较为严酷的 Na_2SO_4 环境下有较为良好的发育空间,说明台黄红藜麦对复合盐环境有较强的适应力,具有较强的推广应用价值。

4 结论

3 种不同盐胁迫处理下,不同藜麦品种种子的发芽率、生长速率、活力指数及根长与对照相比差异较显著。6 个藜麦品种经 NaCl 处理的综合排序为国红>红>黄>台紫红>台黄红>台红,经 Na_2SO_4 处理的排序为黄>台黄红>红>国红>台紫红>台红,经 NaHCO_3 处理的排序为国红>台黄红>黄>台紫红>红>台红。综合三种盐胁迫对 6 个藜麦品种的抑制程度排序为 $\text{Na}_2\text{SO}_4 > \text{NaHCO}_3 > \text{NaCl}$ 。

结合本文试验结果,6 个藜麦品种中,国红藜麦适合生长在 NaCl、 NaHCO_3 严重的盐碱化的地

区;黄藜麦适合生长在 Na_2SO_4 严重的盐碱化地区;台黄红藜麦适合生长在复合盐碱化地区。

参考文献:

- ANTONIO VG, MARGARITA M, JUDITH V, et al., 2010. Nutrition facts and functional potential of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) an ancient Andean grain: A review [J]. *J Sci Food Agric*, 90(15): 2541-2547.
- BAI BX, 2010. Slow rate eco-treatment for domestic wastewater with *Populus simonii* plantation [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University: 15-44. [白保勋, 2010. 城镇生活污水杨树林地慢速渗滤生态处理研究 [D]. 南京: 南京农业大学: 15-44.]
- BHARGAVA A, SHUKLA S, OHRI D, 2007. Genetic variability and interrelationship among various morphological and quality traits in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) [J]. *Field Crop Res*, 101(1): 104-116.
- CHEN YX, DENG JJ, ZHOU YB, et al., 2019. Response of seed germination of *Lycium barbarum* from different provenances to salt and alkali stress [J]. *Jiangsu Agric Sci*, 47(6): 96-100. [陈雅昕, 邓娇娇, 周永斌, 等, 2019. 不同种源黑果枸杞种子萌发对盐碱胁迫的响应 [J]. *江苏农业科学*, 47(6): 96-100.]
- DING JN, CHI DF, 2014. Effects of mixed saline alkali stress on seed germination and root growth of *Morus alba* [J]. *J Centr S Univ For Technol*, 34(12): 78-82. [丁俊男, 迟德富, 2014. 混合盐碱胁迫对桑树种子萌发和根系生长的影响 [J]. *中南林业科技大学学报*, 34(12): 78-82.]
- DONG YL, HU XZ, CHEN JG, et al., 2015. Evaluation of alpine meadow with different cultivation measures based on mean square error weight method [J]. *Grassl Turf*, 35(6): 46-50. [董玉龙, 胡新振, 陈建纲, 等, 2015. 基于均方差权重法对不同培育措施高寒草甸的现状评价 [J]. *草原与草坪*, 35(6): 46-50.]
- GAO SM, GENG YQ, CONG RC, et al., 2019. Effects of alkali stress on seed germination and seedling growth of *Suaeda salsa* [J]. *Sci Soil Water Conserv Chin*, 17(6): 126-131. [郭少敏, 耿玉清, 丛日春, 等, 2019. 碱胁迫对碱蓬种子萌发及幼苗生长的影响 [J]. *中国水土保持科学*, 17(6): 126-131.]
- GB/T 19923—2005, 2005. The reuse of urban recycling water — Water quality standard for industrial uses [S]. Beijing: Standards Press of China [GB/T 19923—2005, 2005. 城市污水再生利用工业用水水质 [S]. 北京: 中国标准出版社.]
- GU MF, WANG ND, WANG J, et al., 2017. Effects of salt stress on germination rate and seedling growth of different *Quinoa* varieties [J]. *Jiangsu Agric Sci*, 45(22): 77-80. [顾闽峰, 王乃顶, 王军, 等, 2017. 盐胁迫对不同藜麦品种发芽率及幼苗生长的影响 [J]. *江苏农业科学*, 45(22): 77-80.]
- HU TF, WANG H, TAN S, 2020. Effects of reclaimed water irrigation mode on soil aggregate and its organic carbon distribution [J]. *J Agric Environ Sci*, 39(1): 143-151. [胡廷飞, 王辉, 谭帅, 2020. 再生水灌溉模式对土壤团聚体及其有机碳分布的影响 [J]. *农业环境科学学报*, 39(1): 143-151.]
- HUANG ZY, ZHANG XS, YITZCHAK G, et al., 2001. Effects of light, temperature and salinity on seed germination of *Haloxylon ammodendron* [J]. *J Plant Physiol*, 27(3): 275-280. [黄振英, 张新时, YITZCHAK G, 等, 2001. 光照、温度和盐分对梭梭种子萌发的影响 [J]. *植物生理学报*, 27(3): 275-280.]
- LI SJ, HAN DH, WANG EJ, et al., 2016. Effects of exogenous betaine on seed germination and seedling protective enzyme activities of *Lycium ruthenicum* under salt stress [J]. *Pratacult Sci*, 33(4): 674-680. [李善家, 韩多红, 王恩军, 等, 2016. 外源甜菜碱对盐胁迫下黑果枸杞种子萌发和幼苗保护酶活性的影响 [J]. *草业科学*, 33(4): 674-680.]
- LI YP, SU J, ZHOU FM, et al., 2019. Effects of drought and salt stress on seed germination and antioxidant enzyme activities of *Medicago polymorpha* seedlings [J]. *Grassl Sci*, (3): 24-35. [李亚萍, 苏剑, 周发明, 等, 2019. 干旱和盐胁迫对金花菜种子萌发及幼苗抗氧化保护酶活性的影响 [J]. *草学*, (3): 24-35.]
- LI Z, YUN L, SHI ZY, et al., 2019. Effects of salt stress on seed germination and physiological characteristics of *Psathyrostachys juncea* [J]. *Acta Pratacult Sin*, 28(8): 119-129. [李珍, 云岚, 石子英, 等, 2019. 盐胁迫对新麦草种子萌发及幼苗期生理特性的影响 [J]. *草业学报*, 28(8): 119-129.]
- LI ZP, ZHANG WH, CUI YC, 2015. NaCl and Na_2CO_3 effects of three stresses on seed germination and seedling growth of *Quercus variabilis* [J]. *J Ecol*, 35(3): 742-751. [李志萍, 张文辉, 崔豫川, 2015. NaCl 和 Na_2CO_3 胁迫对栓皮栎种子萌发及幼苗生长的影响 [J]. *生态学报*, 35(3): 742-751.]
- LU YM, 2012. Effects of different salt stress on seed germination of *Festuca elata* [J]. *Pratacult Sci*, 29(7): 1088-1093. [卢艳敏, 2012. 不同盐胁迫对高羊茅种子萌发的影响 [J]. *草业科学*, 29(7): 1088-1093.]
- LUO ZN, ZHAO GQ, LIU H, 2012. The comprehensive evaluation of salt tolerance for 24 *Avena sativa* varieties [J]. *Grassl Turf*, 32(1): 34-38. [罗志娜, 赵桂琴, 刘欢, 2012. 24 个燕麦品种种子萌发耐盐性综合评价 [J]. *草原与草坪*, 32(1): 34-38.]
- MAO PC, WANG Y, 2004. Salt tolerance of seed germination of different gramineous forage materials [J]. *J Inn Mongol Agric Univ(Nat Sci Ed)*, (2): 115-118. [毛培春, 王勇, 2004. 不同禾本科牧草材料种子萌发的耐盐性试验 [J]. *内蒙古农业大学学报(自然科学版)*, (2): 115-118.]
- PAN PX, NI Q, MA R, et al., 2021. Effects of different salt treatments on seed germination and seedling growth of *Lycium ruthenicum* [J]. *Acta Agr Sin*, 29(2): 342-348. [潘平新, 倪强, 马瑞, 等, 2021. 不同盐分处理对黑果枸杞种子萌发和幼苗生长的影响 [J]. *草地学报*, 29(2): 342-348.]
- REN CF, CHENG YM, ZHENG X, et al., 2019. Evaluation of ecological carrying capacity of Huaibei City based on mean square error decision method [J]. *Ecol Sci*, 38(5): 168-177. [任彩凤, 程艳妹, 郑欣, 等, 2019. 基于均方差决策法的淮北市生态承载力评价 [J]. *生态科学*, 38(5): 168-177.]
- SUN GR, GUAN M, YAN XF, 2001. Effects of salt stress on protective enzyme system of *Puccinellia tenuiflora* seedlings [J]. *Acta Agr Sin*, 9(1): 34-38. [孙国荣, 关旻, 阎秀峰, 2001. 盐胁迫对星星草幼苗保护酶系统的影响 [J]. *草地学报*, 9(1): 34-38.]

- WANG JR, WANG L, XU XY, et al., 2020. Salt tolerance of four annuals during seed germination in arid desert region [J]. *Pratacult Sci*, 37(2): 237-244. [王景瑞, 王立, 徐先英, 等, 2020. 干旱荒漠区 4 种一年生植物种子萌发期耐盐性 [J]. 草业科学, 37(2): 237-244.]
- WANG JJ, ZHANG WH, 2011. Effects of NaCl and Na₂CO₃ stress on seed germination and protective enzyme activity of *Atriplex canescens* [J]. *Sci Silv Sin*, 47(2): 154-160. [王娟娟, 张文辉, 2011. NaCl 和 Na₂CO₃ 胁迫对四翅滨藜种子萌发及保护酶活性的影响 [J]. 林业科学, 47(2): 154-160.]
- WANG LM, MA N, LI S, et al., 2014. Nutritive value and application prospect of *Quinoa* [J]. *Food Ind Technol*, 35(1): 381-384. [王黎明, 马宁, 李颂, 等, 2014. 藜麦的营养价值及其应用前景 [J]. 食品工业科技, 35(1): 381-384.]
- WANG XH, LI HT, SONG YP, et al., 2020. Effects of different salt stress on seed germination of *Alisma plantago-aquatica* [J]. *Seed*, 39(12): 103-106. [王晓航, 李海涛, 宋宇鹏, 等, 2020. 不同盐胁迫对泽泻种子萌发的影响 [J]. 种子, 39(12): 103-106.]
- WU Y, LIU Q, HE H, et al., 2004. Effects of illumination and temperature on seed germination of *Picea asperata* and *Betula platyphylla* [J]. *J Appl Ecol*, 15(12): 2229-2232. [吴彦, 刘庆, 何海, 等, 2004. 光照与温度对云杉和红桦种子萌发的影响 [J]. 应用生态学报, 15(12): 2229-2232.]
- WEI HP, WANG J, 2020. Effects of different salt stress on seed germination and seedling physiological characteristics of *Ipomoea purpurea* [J]. *J Shanxi Norm Univ (Nat Sci Ed)*, 34(3): 74-78. [卫红萍, 王静, 2020. 不同盐胁迫对牵牛花种子萌发及幼苗生理特征影响 [J]. 山西师范大学学报(自然科学版), 34(3): 74-78.]
- YAN H, ZHAO W, SHENG YM, et al., 2005. Effects of alkali stress on *Leymus chinensis* and *Helianthus annuus* [J]. *J Appl Ecol*, 16(8): 1497-1501. [颜宏, 赵伟, 盛艳敏, 等, 2005. 碱胁迫对羊草和向日葵的影响 [J]. 应用生态学报, 16(8): 1497-1501.]
- YANG FR, LIU WY, HUANG J, et al., 2017. Physiological response and salt tolerance evaluation of different *Quinoa* varieties to salt stress [J]. *Acta Pratacult Sin*, 26(12): 77-88. [杨发荣, 刘文瑜, 黄杰, 等, 2017. 不同藜麦品种对盐胁迫的生理响应及耐盐性评价 [J]. 草业学报, 26(12): 77-88.]
- YANG XJ, ZHAO X, SHI Y, et al., 2013. Effects of salt stress on ion distribution in different organs of *Echinops gmelinii* [J]. *Acta Pratacult Sin*, 22(4): 116-122. [杨小菊, 赵昕, 石勇, 等, 2013. 盐胁迫对砂蓝刺头不同器官中离子分布的影响 [J]. 草业学报, 22(4): 116-122.]
- YANG YY, NI Q, MA R, et al., 2019. Effects of NaCl + NaHCO₃ and NaCl on seed germination and seedling growth of *Lycium barbarum* [J]. *Resour Environ Arid Area*, 33(7): 168-173. [杨永义, 倪强, 马瑞, 等, 2019. 混合盐(NaCl+NaHCO₃)和 NaCl 对黑果枸杞种子萌发和幼苗生长的影响 [J]. 干旱区资源与环境, 33(7): 168-173.]
- YI PT, ZHAO JS, YI PF, et al., 2018. Evaluation of comprehensive carrying capacity of land resources in central Yunnan urban agglomeration based on mean square error decision analysis [J]. *Software*, (3): 181-186. [易鹏涛, 赵俊三, 易鹏飞, 等, 2018. 基于均方差决策分析法的滇中城市群土地资源综合承载力评价研究 [J]. 软件, (3): 181-186.]
- YU C, WANG JH, XUE F, et al., 2014. Morphological and physiological responses of seabuckthorn to *Hippophae rhamnoides* salt stress [J]. *J Centr S Univ For Technol*, 34(9): 70-75. [于畅, 王竞红, 薛菲, 等, 2014. 沙棘对碱性盐胁迫的形态和生理响应 [J]. 中南林业科技大学学报, 34(9): 70-75.]
- ZHANG LX, CHANG QS, HOU XG, et al., 2015. Effects of different sodium salt stress on seed germination characteristics of *Prunella vulgaris* [J]. *Acta Pratacult Sin*, 24(3): 177-186. [张利霞, 常青山, 侯小改, 等, 2015. 不同钠盐胁迫对夏枯草种子萌发特性的影响 [J]. 草业学报, 24(3): 177-186.]
- ZHANG M, CAI RG, LI HZ, et al., 2008. Changes of seedling growth and endogenous hormones of *Triticum aestivum* varieties with different salt tolerance under salt stress [J]. *Acta Ecol Sin*, 28(1): 310-320. [张敏, 蔡瑞国, 李慧芝, 等, 2008. 盐胁迫环境下不同抗盐性小麦品种幼苗长势和内源激素的变化 [J]. 生态学报, 28(1): 310-320.]
- ZHANG TY, SHENG J, WANG RY, et al., 2019. Effects of saline alkali stress and temperature on seed germination of *Artemisia scoparia* [J]. *J Grassl Sci*, 27(3): 581-588. [张通颖, 盛军, 王柔懿, 等, 2019. 盐碱胁迫和温度对猪毛蒿种子萌发的影响 [J]. 草地学报, 27(3): 581-588.]
- ZHENG LN, LIANG HY, YU S, et al., 2018. Effect of salt alkali stress on germination characteristics of *Phaseolus vulgaris* seeds [J]. *Seed*, 37(11): 73-78. [郑丽娜, 梁海芸, 于崧, 等, 2018. 盐碱胁迫对芸豆种子萌发特性的影响 [J]. 种子, 37(11): 73-78.]
- ZHAO QY, LI DJ, SUN HX, et al., 2017. Review on the effect of reclaimed water irrigation on soil quality [J]. *Water Saving Irrig*, (1): 53-58. [赵全勇, 李冬杰, 孙红星, 等, 2017. 再生水灌溉对土壤质量影响研究综述 [J]. 节水灌溉, (1): 53-58.]
- ZHAO Y, WEI XH, HE YL, et al., 2019. Effects of salt and alkali stress on seed germination and seedling antioxidant properties of *Quinoa* [J]. *Acta Pratacult Sin*, 28(2): 156-167. [赵颖, 魏小红, 赫亚龙, 等, 2019. 混合盐碱胁迫对藜麦种子萌发和幼苗抗氧化特性的影响 [J]. 草业学报, 28(2): 156-167.]
- ZHU J, XU YB, WANG S, 2020. Study on comprehensive evaluation method of water environment treatment performance in Mintuojiang River Basin [J]. *Resour Environ Yangtze River Basin*, 29(9): 1995-2004. [朱靖, 余玉冰, 王淑, 2020. 岷沱江流域水环境治理绩效综合评价方法研究 [J]. 长江流域资源与环境, 29(9): 1995-2004.]
- ZHU JF, LIU JT, LU ZH, et al., 2015. Effects of salt stress on physiological characteristics of *Tamarix chinensis* seedlings [J]. *Acta Ecol Sin*, 35(15): 5140-5146. [朱金方, 刘京涛, 陆兆华, 等, 2015. 盐胁迫对中国柽柳幼苗生理特性的影响 [J]. 生态学报, 35(15): 5140-5146.]
- ZHU JF, ZHANG HL, YANG XY, et al., 2020. Evaluation of salt and alkaline tolerance of 35 superior families of *Ulmus pumila* [J]. *Acta Agric Boreal-Occident*, 29(9): 1417-1429. [朱建峰, 张会龙, 杨秀艳, 等, 2020. 35 个白榆优良家系种子萌发期耐盐碱性评价 [J]. 西北农业学报, 29(9): 1417-1429.]

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202011043

付靖媛, 张谦, 苏文华. 元江锥群落垂直结构的构建机制初探 [J]. 广西植物, 2022, 42(6): 1040–1048.

FU JY, ZHANG Q, SU WH. A preliminary study on construction mechanism of vertical structure in *Castanopsis orthacantha* community [J]. *Guihaia*, 2022, 42(6): 1040–1048.

元江锥群落垂直结构的构建机制初探

付靖媛^{1,2}, 张 谦^{2,3}, 苏文华^{1*}

(1. 云南大学 生态学与环境学院, 昆明 650500; 2. 中国科学院西双版纳热带植物园 热带森林生态学重点实验室, 云南 勐仑 666303; 3. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘 要: 基于功能性状探讨物种共存机制, 已成为近年来群落生态学研究热点内容。为探讨群落垂直结构构建的成因, 该研究以昆明筇竹寺地区的半湿润常绿阔叶林为对象, 调查乔木层、灌木层及草本层不同层次间植物叶片的功能性状。结果表明: (1) 植物各功能性状均存在不同程度的随层次变化的趋势。(2) 按照植物的生活型将元江锥群落分为乔木、灌木以及草本 3 层, 与功能性状的聚类结果基本一致。(3) 乔木、灌木和草本 3 个层次的 *S.E.S PW* 值均小于 0, 可知群落内物种的功能性状结构均呈现显著的发散。综上所述认为, 植物群落不同物种的叶片功能特征对群落垂直方向上不同光照和水分条件组合的适应是群落垂直结构构成的主要影响因素, 支持生境过滤是群落垂直结构构建的主要生态过程; 在不同层次内的物种具有不同的功能性状, 同一层次内通过竞争排斥加大物种多样性; 群落垂直结构的形成是群落内垂直方向上环境因子发生变化的结果, 对资源有不同需求的物种分布在不同空间高度上, 群落垂直结构则是对资源的有效利用, 增加了群落内物种多样性。

关键词: 群落垂直结构, 群落构建, 群落功能性状结构, 生境过滤, 竞争排斥

中图分类号: Q948.15 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2022)06-1040-09

A preliminary study on construction mechanism of vertical structure in *Castanopsis orthacantha* community

FU Jingyuan^{1,2}, ZHANG Qian^{2,3}, SU Wenhua^{1*}

(1. College of Ecology and Environmental Sciences, Yunnan University, Kunming 650500, China; 2. Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Menglun 666303, Yunnan, China; 3. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Exploring the mechanism of species coexistence based on functional traits has become a hot topic of community ecology in recent years. This study was aimed to understand the reasons for the establishment of the vertical structure, and to investigate the functional traits of plant leaves at different layers of the semi-humid evergreen broad-leaf forest in Qiongzhu Temple, Kunming. The results were as follows: (1) All plant functional traits showed varying degrees of trends at different layers. (2) The *Castanopsis orthacantha* community was divided into three layers according to plant life forms, i.e. tree, shrub, and herb, which were consistent with the clustering results of functional traits. (3) The *S.E.S PW* values at the tree, shrub and herb layers were all < 0, indicating that the functional structure in the

收稿日期: 2021-03-12

基金项目: 国家自然科学基金(31770450) [Supported by National Natural Science Foundation of China (31770450)].

第一作者: 付靖媛(1995-), 硕士, 研究方向为植物生态学, (E-mail) fujingyuan@xtbg.ac.cn.

* 通信作者: 苏文华, 博士, 教授, 研究方向为植物生理生态学, (E-mail) whsu@ynu.edu.cn.

community exhibited a significant divergence. In summary, the adaptation of leaf functional traits of different species in plant communities to different combinations of light and water conditions in the vertical direction of the community, was the main influence on the establishment of the vertical structure, which supporting habitat filtering is the main ecological process in the establishment of the vertical structure. Species at different layers had different functional traits, and the species diversity at the same layer increased through the varying degrees of competitive exclusion. The formation of community vertical structure was the result of changes in environmental factors in the vertical direction within the community; species with different needs for resources were distributed at different heights, and vertical structure was an effective use of resources, and increased species diversity within the community.

Key words: community vertical structure, community construction, community functional trait structure, habitat filtering, competitive exclusion

生物多样性形成和维持机制即群落构建一直是生态研究的热点。近年来,由于生物多样性丧失不断加剧,因此群落构建和维持机制的问题愈发重要。对植物群落而言,物种的空间分布是极为重要的结构要素。空间分布格局反映了群落中不同种群的不同个体及同一种群个体在空间中的相互关系,是种内、种间及环境条件相互作用的结果。然而,现有群落空间分布的研究多在群落的水平结构上进行(Worthy & Swenson, 2019),而对于群落垂直结构的构建机制了解不多。群落垂直结构是群落重要特征,群落结构的复杂性影响着群落生物多样性的(桂旭君等,2019)。在森林中,高大乔木处于上层可以优先利用光能资源,而灌木层和草本层的植物只能有效地利用弱光或提高耐荫性。因此,不同高度的植物引起的分层现象直接影响群落的垂直结构特征,进而决定了群落内可容纳物种的种类和数量(Shen et al., 2009)。同时,有研究表明森林群落垂直分层数与物种多样性指数相关(郑景明等,2007),随高度增加物种多样性逐渐降低(张蕾等,2020)。因此,研究群落的垂直结构特征对于理解群落物种多样性及物种共存具有重要意义。

植物功能性状通常被用来衡量物种是否具有繁殖能力和获取资源能力的指标(McGill et al., 2006),一个物种的功能特征可反映物种在群落中真实的生态位,从而推断物种的生态策略。然而,物种水平上的生态策略差异会影响群落的垂直结构,造成不同的空间格局。对性状多样性的理解有助于理解物种多样性的形成和维持机制,对理解生态系统过程具有重要意义(Mittelbach et al., 2001; Hooper et al., 2005)。功能性状的变化趋势与生态学理论上的生境过滤和竞争排斥两个主要的群落构建过程相一致(Dimichele et al., 2008)。

生境过滤表示物种能够共存在一个群落中,因为它们能耐受相同的非生物条件,所以群落内的物种具有相似的性状和生态位(Fukami et al., 2005)。其中,物种性状值的限制范围可被视作生境过滤的证明(Pausas & Verdu, 2008)。相反,由于竞争排斥可导致共存物种具有不同性状,因此物种之间具有不同的生态位(Webb et al., 2002)。通过比较群落中共存物种分布模式与零模型的差异,可以了解影响群落构建的主要驱动力。如果共存物种性状的分布模式相对于零模型表现为聚集性状,那么生境过滤是群落构建的主要驱动力;相反,如果表现为发散性状,那么种间竞争起主导作用(Webb et al., 2002)。目前,大多数基于物种功能性状的研究证明在大尺度空间上生境过滤在植物群落中起主导作用,在小尺度空间内竞争排斥起主导作用(Cornwell et al., 2006; Kraft et al., 2008; Cornwell & Ackerly, 2009)。

常绿阔叶林是世界主要植被类型之一(祝燕等,2008),半湿润常绿阔叶林是滇中高原地区的基本植被类型,上层优势种或共优树种主要是壳斗科,其中以滇青冈(*Cyclobalanopsis glaucooides*)、黄毛青冈(*C. delavayi*)和元江锥(*Castanopsis orthacantha*)等为主要优势种(吴征镒和朱彦承,1987)。关于常绿阔叶林的群落构建和物种共存过程与机制研究者已开展了大量的研究(曹科等,2013;饶米德等,2013;杨洁等,2014)。然而,这些研究大都忽视了群落内垂直结构对群落构建和物种共存机制的可能影响。为了全面和深入地理解这一问题,本研究以昆明地区半湿润常绿阔叶林的典型群落类型—元江锥群落为对象,通过分析群落的功能性状结构在不同高度中的变化,旨在探讨半湿润常绿阔叶林群落的垂直结构特征、构建机制及其对群落物种共存的影响。

1 材料与方 法

1.1 研究区域概况

研究区域位于云南省昆明市西北郊昆明筇竹寺(100°66' E, 22°16' N),海拔为 2 000 ~ 2 320 m,是昆明盆地周围的低山区。该地区气候属于亚热带高原季风气候,年平均气温为 14.5 °C。年平均降水量为 1 035.3 mm,降水分配不均匀,干湿季分明,5—10 月为雨季,占全年降水量的 85%。山体起伏较大,坡面以西北坡为主,坡度为 20° ~ 40°。主要岩层为砂岩页岩,土壤为红壤,随海拔及坡向坡度的变化,土层厚薄和土壤肥力均有较大变化。地带性植被元江锥为优势种的半湿润常绿阔叶林。

1.2 研究方法

1.2.1 叶片的采集 2015 年 10 月,在筇竹寺附近的元江锥林中选择 4 块样地(20 m × 20 m)进行群落学调查,样方间距离 ≥ 100 m,分乔木层、灌木层和草本层,并按物种属性进行分层采样,调查样地内所有胸径(DBH) ≥ 2.5 cm 的木本植物,草本层全部取样,每层每个物种选 15 株,个体少于 15 株的全部采集。乔木层的个体选择向阳面的枝条,灌木层的个体采集顶部枝条。每枝条取 10 片完好的成熟叶片用于测定叶片性状,另取 5 片用于测定叶片电导流失率。采集的叶片装入塑料自封袋带回实验室进行性状测定。

1.2.2 叶片性状测定 为了能更好地反映植物生长阶段对环境因子的适应,本研究选择测定叶厚度、叶面积、叶干物质含量、叶组织密度、叶片含水量、比叶面积、叶片电导流失率 7 个功能性状(Cornelissen et al., 2003)(表 1)。采样当天用 0.001 g 的电子秤测定叶片鲜重;使用 0.001 mm 的电子千分尺测定叶片厚度(leaf thickness, LT),测量时避开主叶脉及两侧次级叶脉,测量 3 次取平均值;使用叶面积仪测定叶片面积(leaf area, LA);待所有测量完成后,将叶片在 70 °C 下烘至恒重,称量干重。计算比叶面积(specific leaf area, SLA)、叶组织密度(leaf tissue density, LTD)、叶干物质含量(leaf dry matter content, LDMC)、叶片含水量(leaf water content, LWC)。叶片电导流失率是测量叶片在去离子水中的电导率 EC₁,将叶片在 -8 °C 处理 14 h 后测量其电

导率 EC₂,计算其电导流失率(percentage of electrolyte leakage, PEL)。

1.2.3 功能性状树构建 采用以 ward linkage 计算距离的层次聚类(Ward)构建功能性状树,并与划分聚类(PAM)、模糊聚类(fanny)和基于高斯混合模型的聚类(GMM)结果进行对比。

采用霍普金斯统计量(Hopkins & Skellam, 1954)判断数据的聚类性能。霍普金斯统计量趋近于 1,数据的聚类趋势明显;趋近于 0.5,数据呈现随机分布;趋近于 0,数据呈现均匀分布。采用轮廓系数与聚类结合生态学意义相结合的方式选择聚类簇数目。

1.2.4 群落功能性状结构 采用平均成对性状距离指数的标准化效应指数(standardized effect size for mean pairwise trait distance, *S.E.S PW*)和最近性状距离的标准化效应指数(standardized effect size for mean nearest neighbors trait distance, *S.E.S NN*)(Liu et al., 2013),分别计算群落在林冠、林下和地被 4 层的功能性状结构。

$$S.E.S NN = -1 \times \frac{[NN_{\text{sample}} - \text{mean}(NN_{\text{random}})]}{\text{sd}(NN_{\text{random}})}$$

$$S.E.S PW = -1 \times \frac{[PW_{\text{sample}} - \text{mean}(PW_{\text{random}})]}{\text{sd}(PW_{\text{random}})}$$

式中: *NN* 表示平均邻近性状距离; *PW* 表示平均成对性状距离; *NN_{sample}*、*PW_{sample}* 代表实际观察的 *NN* 值和 *PW* 值; *NN_{random}*、*PW_{random}* 代表随机产生的 999 个零群落的 *NN* 值和 *PW* 值; *sd*(*NN_{random}*)、*sd*(*PW_{random}*) 为零群落的标准差; *mean*(*NN_{random}*)、*mean*(*PW_{random}*) 代表平均值。*S.E.S PW* > 0 或 *S.E.S NN* > 0 表示样方物种的功能性状结构聚集; *S.E.S PW* < 0 或 *S.E.S NN* < 0 表示物种的功能性状结构发散; *S.E.S PW* = 0 或 *S.E.S NN* = 0 表示物种的功能性状结构随机。

本研究中, *S.E.S PW* 值和 *S.E.S NN* 值,均使用 R 3.6.1 进行分析,主要由 picante 包(version 1.8.2)的 ses.mpd 和 ses.mntd 函数计算得到(Liu et al., 2013)。

2 结果与分析

2.1 不同层次间植物功能性状

本研究共调查了 34 个物种,隶属于 20 科 30 属(表 2)。从图 1 可以看出,元江锥群落中所测量

表 1 相关功能性状的信息

Table 1 Information of related functional traits

功能性状 Functional trait	生态策略 Ecological strategy
叶厚度 LT (mm)	与叶片寿命长短、投入多少、抗干扰能力以及光合作用相关 It's related to leaf life-span, input amount, anti-interference ability and photosynthesis (Cornelissen et al., 2003)
叶面积 LA (cm ²)	反映了植物抗干扰能力,与植物的捕获光的能力以及叶片的水热平衡有关 It reflects the anti-interference ability of plants, which is related to the ability of the plant to capture light and the balance between water and heat of the leaves (Cornelissen et al., 2003)
叶干物质含量 LDMC (mg · g ⁻¹)	反映植物分配于生长与分配于抵御环境变化以及病虫害的权衡 It reflects the trade-off between plant growth and resistance to environmental change and pests (Cornelissen et al., 2003)
叶组织密度 LTD (kg · m ⁻³)	反映了植物生长和生存能力,生物量快速生产与资源有效保护之间的权衡 It reflects the trade-off between plant growth and viability, rapid biomass production and effective resource conservation (Garnier et al., 2001)
叶片含水量 LWC (%)	衡量水分的重要指标,反应植物的实际发展水平与植物生存状况 It is an important indicator for measuring water content, reflecting the actual development level of plants and their living conditions (Novriyanti et al., 2012)
比叶面积 SLA (cm ² · g ⁻¹)	反映了植物资源捕获能力,与物种的生长速率、养分利用率、光合速率、防御投入以及叶片寿命相关 It reflects the resource capture capability of the plant, and is related to the growth rate, nutrient utilization rate, photosynthetic rate, defense input and leaf life-span of the species (Wright et al., 2004; Cornelissen, 2003)
电导流失率 PEL (%)	反映了植物的低温敏感性 It reflects the low-temperature sensitivity of the plant (Cornelissen et al., 2003)

的7个功能性状均存在变化趋势。叶厚度在乔木层和灌木层分别为(0.23 ± 0.06) mm、(0.21 ± 0.06) mm,显著高于草本层[(0.14 ± 0.06) mm] ($P < 0.05$)。乔木层的叶面积(25.62 ± 6.40) cm²显著高于草本层[(7.94 ± 3.20) cm²] ($P < 0.05$),灌木层(17.55 ± 12.87) cm²与其余两层之间无显著差异。乔木层和灌木层的叶干物质含量分别为(423.56 ± 62.00) mg · g⁻¹、(373.60 ± 72.93) mg · g⁻¹,显著高于草本层[(195.81 ± 51.18) mg · g⁻¹] ($P < 0.05$)。乔木层和灌木层的叶组织密度分别为(417.96 ± 88.80) kg · m⁻³、(360.31 ± 91.46) kg · m⁻³,显著高于草本层[(204.87 ± 54.09) kg · m⁻³] ($P < 0.05$)。灌木层和草本层的叶片含水量分别为(62.67% ± 7.28%)、(80.42% ± 5.12%),显著高于乔木层[(57.74% ± 6.20%)] ($P < 0.05$)。灌木层和草本层的比叶面积分别为(160.07 ± 64.73) cm² · g⁻¹、(481.37 ± 161.15) cm² · g⁻¹,显著高于乔木层[(118.76 ± 46.48) cm² · g⁻¹] ($P < 0.05$)。乔木层和灌木层的电导流失率分别为(38.93% ± 10.61%)、(38.32% ± 9.95%),高于草本层(44.23% ± 6.89%),但无显著差异。

2.2 功能性状树的构建

元江锥群落内功能形状的霍普金斯统计量为

(0.706 ± 0.018),介于0.5和1之间,具有一定的聚类趋势。由平均轮廓宽度值,聚类簇的最佳数目为2;考虑到植物生活型,选择聚类簇数目为3。进行层次聚类后,得到功能性状聚类树(图2)。PAM、fanny、GMM与Ward的结果高度吻合,相似度分别为91.18%、100%、97.06%。

34个物种在聚类分析时与其分层基本一致,其中7个物种在聚类分析时与其所在层次不符,分别是胡颓子(*Elaeagnus pungens*)、南烛(*Vaccinium bracteatum*)、昆明山海棠(*Tripterygium hypoglaucum*)、山茶(*Camellia japonica*)、菝葜(*Smilax china*)、银木荷(*Schima argentea*)及薄叶鼠李(*Rhamnus leptophylla*)。灌木层内物种大部分在聚类簇2内,少数分布于聚类簇1内,仅薄叶鼠李分布于聚类簇3。

2.3 群落功能性状结构

乔木、灌木和草本3个层次的S.E.S NN值均小于0,可见样方内物种的功能性状结构乔木和灌木层次上均呈不显著的发散($P > 0.05$),在草本层次上呈极显著($P < 0.001$)的发散。经置换检验,各层之间S.E.S NN值无显著差异(图3)。

乔木、灌木和草本3个层次的S.E.S PW值均小于0,可见样方内物种的功能性状结构在3个层次上均呈非常显著($P < 0.01$)或极显著($P < 0.001$)

表 2 元江锥群落内不同层次 34 种植物信息
Table 2 34 species from different layers in *Castanopsis orthacantha* community

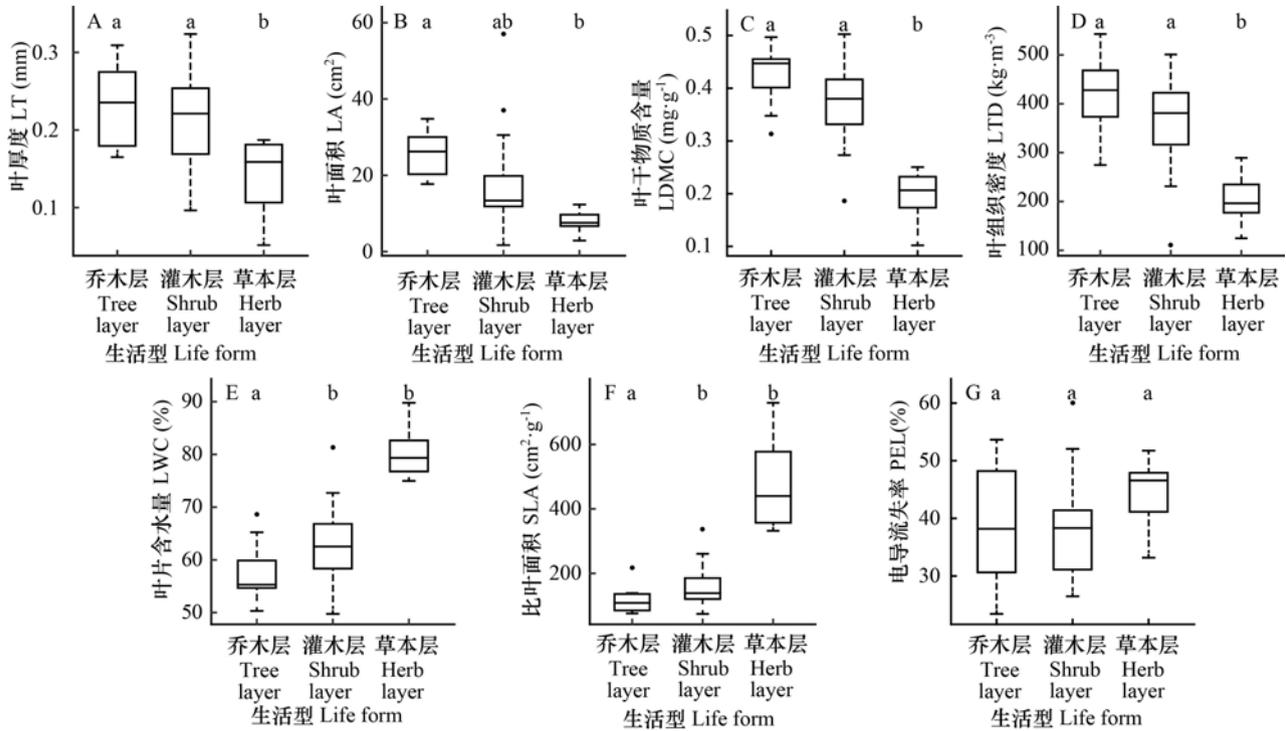
层次 Layer	种名 Species	科 Family	属 Genus	个体数 Number of individuals
乔木层 Tree layer	元江锥 <i>Castanopsis orthacantha</i>	壳斗科 Fagaceae	锥属 <i>Castanopsis</i>	21
	白柯 <i>Lithocarpus dealbatus</i>	壳斗科 Fagaceae	柯属 <i>Lithocarpus</i>	21
	石楠 <i>Photinia serrulata</i>	蔷薇科 Rosaceae	石楠属 <i>Photinia</i>	18
	银木荷 <i>Schima argentea</i>	山茶科 Theaceae	木荷属 <i>Schima</i>	9
	华中樱桃 <i>Cerasus conradinae</i>	蔷薇科 Rosaceae	樱属 <i>Cerasus</i>	2
	珍珠花 <i>Lyonia ovalifolia</i>	杜鹃花科 Ericaceae	珍珠花属 <i>Lyonia</i>	4
	红梗润楠 <i>Machilus rufipes</i>	樟科 Lauraceae	润楠属 <i>Machilus</i>	2
	头状四照花 <i>Dendrobenthamia capitata</i>	山茱萸科 Cornaceae	四照花属 <i>Dendrobenthamia</i>	2
灌木层 Shrub layer	米饭花 <i>Vaccinium sprengelii</i>	杜鹃花科 Ericaceae	越橘属 <i>Vaccinium</i>	9
	厚皮香 <i>Ternstroemia gymnanthera</i>	五列木科 Pentaphylacaceae	厚皮香属 <i>Ternstroemia</i>	13
	山茶 <i>Camellia japonica</i>	山茶科 Theaceae	山茶属 <i>Camellia</i>	9
	香叶树 <i>Lindera communis</i>	樟科 Lauraceae	山胡椒属 <i>Lindera</i>	11
	细齿叶柃 <i>Eurya nitida</i>	五列木科 Pentaphylacaceae	柃属 <i>Eurya</i>	2
	柃木 <i>E. japonica</i>	五列木科 Pentaphylacaceae	柃属 <i>Eurya</i>	13
	绣叶杜鹃 <i>Rhododendron siderophyllum</i>	杜鹃花科 Ericaceae	杜鹃花属 <i>Rhododendron</i>	13
	牛筋条 <i>Dichotomanthes tristaniiarpa</i>	蔷薇科 Rosaceae	牛筋条属 <i>Dichotomanthes</i>	9
	马醉木 <i>Pieris japonica</i>	杜鹃花科 Ericaceae	马醉木属 <i>Pieris</i>	7
	昆明山海棠 <i>Tripterygium hypoglaucum</i>	卫矛科 Celastraceae	雷公藤属 <i>Tripterygium</i>	2
	胡颓子 <i>Elaeagnus pungens</i>	胡颓子科 Elaeagnaceae	胡颓子属 <i>Elaeagnus</i>	2
	南烛 <i>Vaccinium bracteatum</i>	杜鹃花科 Ericaceae	越橘属 <i>Vaccinium</i>	2
	云南金叶子 <i>Craibiodendron yunnanense</i>	杜鹃花科 Ericaceae	金叶子属 <i>Craibiodendron</i>	9
	亮毛杜鹃 <i>Rhododendron microphyton</i>	杜鹃花科 Ericaceae	杜鹃花属 <i>Rhododendron</i>	7
	光叶铁仔 <i>Myrsine stolonifera</i>	报春花科 Primulaceae	铁仔属 <i>Myrsine</i>	9
	云南含笑 <i>Michelia yunnanensis</i>	木兰科 Magnoliaceae	含笑属 <i>Michelia</i>	11
	云南杨梅 <i>Myrica nana</i>	杨梅科 Myricaceae	香杨梅属 <i>Myrica</i>	2
	薄叶鼠李 <i>Rhamnus leptophylla</i>	鼠李科 Rhamnaceae	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	2
菝葜 <i>Smilax china</i>	菝葜科 Smilacaceae	菝葜属 <i>Smilax</i>	10	
草本层 Herb layer	白薇 <i>Cynanchum atratum</i>	夹竹桃科 Apocynaceae	鹅绒藤属 <i>Cynanchum</i>	4
	白花地丁 <i>Viola patrinii</i>	堇菜科 Violaceae	堇菜属 <i>Viola</i>	7
	紫花地丁 <i>V. philippica</i>	堇菜科 Violaceae	堇菜属 <i>Viola</i>	9
	宽穗兔儿风 <i>Ainsliaea latifolia</i> var. <i>platyphylla</i>	菊科 Asteraceae	兔儿风属 <i>Ainsliaea</i>	9
	荩草 <i>Arthraxon hispidus</i>	禾本科 Poaceae	荩草属 <i>Arthraxon</i>	2
	宿苞豆 <i>Shuteria involucrata</i>	豆科 Fabacea	宿苞豆属 <i>Shuteria</i>	2
	玉竹 <i>Polygonatum odoratum</i>	天门冬科 Asparagaceae	黄精属 <i>Polygonatum</i>	2

的发散。经置换检验,各层之间 $S.E.S PW$ 值存在显著 ($P < 0.05$) 差异;进行 Scheffe 多重比较后发现,乔木的 $S.E.S PW$ 值显著 ($P < 0.05$) 高于草本,灌木与乔木、草本无显著差异 ($P > 0.05$) (图 3)。

3 讨论与结论

3.1 群落内层次的构建

根据不同分层方法可将群落分成不同层次,



不同字母表示生活型间有显著性差异 ($P < 0.05$)。下同。

Different letters indicate significant differences between life forms ($P < 0.05$). The same below.

图1 元江锥群落不同层次物种间功能性状箱点图

Fig. 1 Box-plots illustrating species' functional traits in different layers of the *Castanopsis orthacantha* community

如利用塔吊及测高杆精准测量,将鼎湖山南亚热带常绿阔叶林分为林冠上层、林冠中层、林冠下层、亚冠层和灌木层(桂旭君等,2019);通过最大受光面法,将格氏栲单优群落划分为受光层和非受光层(马志波等,2020)。本研究最初按照植物的生活型将元江锥群落分为乔木、灌木以及草本3层,该层次划分与功能性状的聚类结果基本一致,表明群落垂直结构分层与生境分异的功能群有关(Jia et al., 2019)。然而,聚类结果与分层不符的主要是高大灌木或木质藤本,可能是高大灌木利用了乔木的资源、叶片功能性状与乔木相似导致的。这也符合高大灌木作为层间植物的生态生物学特征。

林内环境因子的异质性导致了森林群落垂直方向上的成层现象。不同功能性状反映植物生长环境因子的不同(Cornelissen et al., 2003)。植物群落在各层之间,除电导流失率无显著差异外,其余性状均存在显著差异($P < 0.05$)。叶厚度与叶片寿命长短、投入多少、抗干扰能力以及光合作用

相关(Cornelissen et al., 2003),本研究表明阳光充足、长寿的叶片更厚,乔木层和灌木层相较于草本层而言拥有更多的光照资源。然而,随着植物高度不断增加其所需资源越来越多,在资源有限的情况下,叶片也更倾向于投入更多的资源使叶片更长寿以适应资源匮乏的环境。叶面积反应植物抗干扰能力,与植物的捕获光的能力以及叶片的水热平衡有关(Cornelissen et al., 2003),是植物高光捕获能力、低叶温与低光捕获能力、高叶温之间的权衡,乔木层光照充足,植物叶片温度较高通过低光捕获能力进行自我保护。本研究中,叶干物质含量反映植物资源分配于生长与分配于抵御环境变化以及病虫害的权衡,叶干物质含量较高的物种往往具有较高的叶片硬度,对于物理危害(虫害、风、冰雹等)有着较高的抵御能力,乔木层位于群落上层,面对物理危害具有更高的风险,增加叶片的投入有利于在物理危害中保护自己。叶组织密度与植物的生长和生存状态有重要联系,反映了植物资源利用对策(Garnier et al., 2001),低的

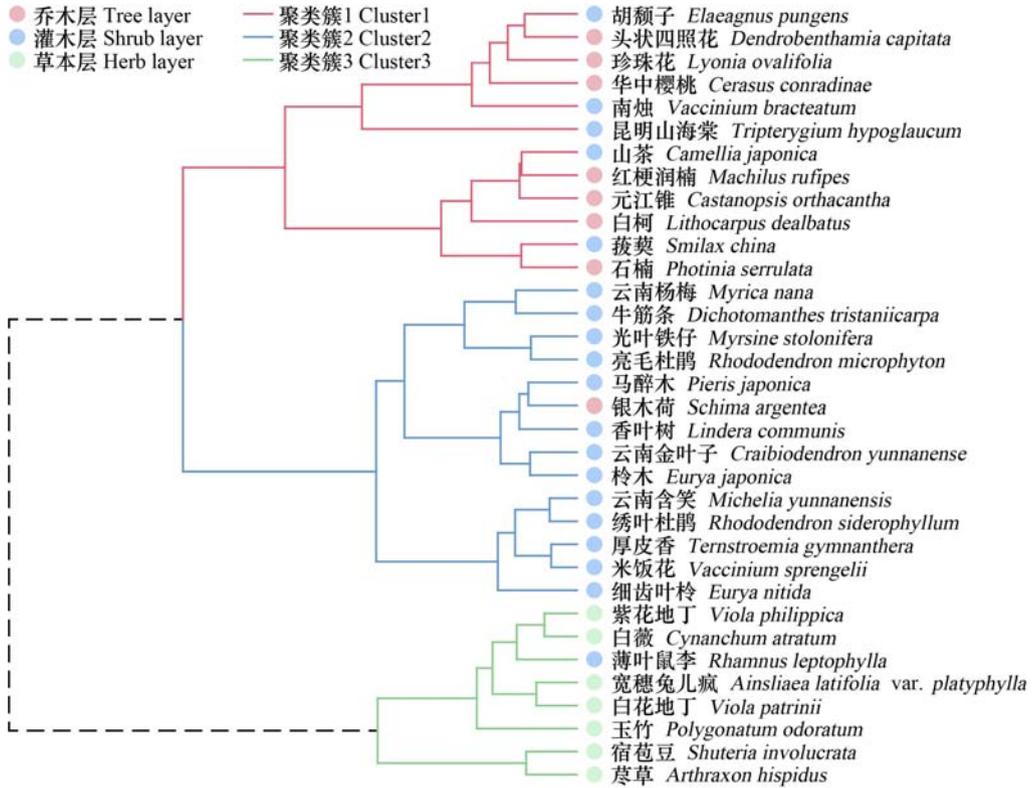


图 2 元江锥群落的功能性状聚类树

Fig. 2 Functional traits clustering tree of *Castanopsis orthacantha* community

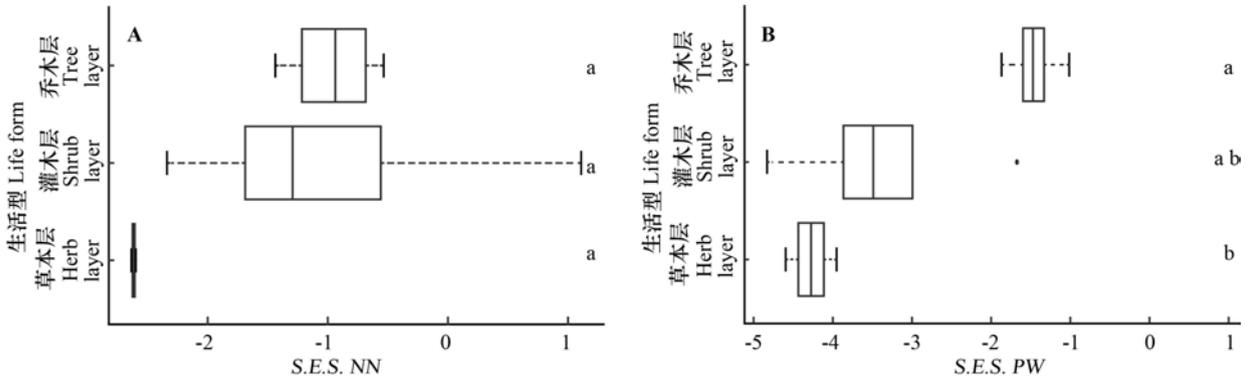


图 3 元江锥群落 S.E.S. NN (A) 和 S.E.S. PW (B) 指数

Fig. 3 *Castanopsis orthacantha* community's S.E.S. NN (A) and S.E.S. PW (B)

叶组织密度和含量代表生物量快速生产对策,而高的叶组织密度则是资源有效保护对策 (Ryser & Urbas, 2000)。本研究中,元江锥群落内垂直结构靠下的物种叶组织密度积较小,乔木层叶组织密度较高植株更偏向于资源有效保护对策;而草本层的叶组织密度较低,植株更偏向于生物量快速生长对策。叶片含水量反映了植物的实际发展水

平与植物生存状况 (Novriyanti et al., 2012),群落垂直结构内层次越低其含水量越高也反映不同高度的植物对水分利用情况不同,草本层叶片含水量最高也说明其生境内水资源更充足。比叶面积在一定程度上反映了叶片截获光的能力和强光下的自我保护能力 (Cornelissen et al., 2003)。乔木层作为林冠上层,较小的比叶面积有助于其在强

光下进行自我保护(Ellsworth & Reich, 1993)。本研究中,灌木层和草本层有较大的比叶面积,是作为林冠下层获取更多光能而产生的适应性特征,但这一特征在灌木层与草本层之间没有显著差异,说明两者对光能的利用程度相似。电导流失率反映了植物对低温的敏感度(Cornelissen et al., 2003),该性状不存在显著差异说明其群落内垂直方向上温度变化无显著差异。本研究中,光照和水分的不同是导致群落垂直结构的重要因素。垂直空间上环境因子的变化,使需求不同的物种得以生长在群落的不同高度。可以说,生境过滤是导致群落垂直结构构建的主要生态过程。

3.2 群落内同一层次内物种组成构建机制

本研究元江锥群落乔木、灌木和草本层内物种的功能性状结构发散,说明在层次内物种组成种间竞争排斥作用为主要生态过程。不同层次发散程度的不同,表明各层内种间竞争强度的不同,发散程度随高度的降低而增加,反映了竞争强度的逐步增大。桂旭君等(2019)的研究表明随林层向上,物种丰富度、多度和 Shannon-Wiener 指数均下降, Pielou 均匀度指数在林冠下层最大。本研究草本层相较于乔木层拥有更加发散的結構,说明该层竞争排斥更加强烈、植物性状更加多样化、物种多样性也更高,这是群落内林冠下层的物种多样性更高的原因。在小尺度的空间上,功能特性相差较大的物种因资源利用的不同,得以共存并导致群落结构的发散(房帅等, 2014),通过竞争排斥增加同一层次内的物种多样性。不同物种的特征会影响物种利用共享的有限资源或产生后代的能力,由此产生的平均适合度差异有利于竞争排斥(Tilman, 1982; van Kleunen et al., 2010)。物种的功能性状表现出越多的分化,说明生态位越稳定(Kraft et al., 2015)。本研究群落下层内性状比乔木层更加发散,说明群落下层内性状分化更多、生态位更稳定。

过去研究认为,不同水平空间尺度上,生境过滤、竞争排斥作用大小不同。大尺度上以生境过滤为主,小尺度上以竞争排斥为主(Cornwell et al., 2006; Kraft et al., 2008; Cornwell & Ackerly, 2009)。本研究通过对元江锥群落垂直结构构建机制的探索发现,垂直空间上的层次间和层次内控制物种组成的主要作用存在类似的变化规律,层间对应水平空间的大尺度,以生境过滤为主;各

个层次对应水平空间的小尺度,以竞争排斥为主。

本研究结合植物功能性状和群落功能性状结构揭示了元江锥群落垂直结构构建机制,结果显示,光照和水分条件组合的适应是群落垂直结构构成的主要影响因素,生境过滤是群落垂直结构构建的主要机制,在同一层次内物种通过竞争排斥加大的物种多样性。本研究是通过物种属性进行分层采样对垂直结构及其构建机制的初探,在今后的研究中应进一步结合多种方式量化物种层次及其构建过程,从多角度分析植物群落垂直结构构建机制。

参考文献:

- CAO K, RAO MD, YU JP, et al., 2013. The phylogenetic signal of functional traits and their effects on community structure in an evergreen broad-leaved forest [J]. *Biodivers Sci*, 21(5): 564-571. [曹科, 饶米德, 余建平, 等, 2013. 古田山木本植物功能性状的系统发育信号及其对群落结构的影响 [J]. *生物多样性*, 21(5): 564-571.]
- CORNELISSEN J, 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: 335-380.
- CORNWELL WK, ACKERLY DD, 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California [J]. *Ecol Monogr*, 79(1): 109-126.
- CORNWELL WK, SCHWILK DW, ACKERLY DD, 2006. A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume [J]. *Ecology*, 87(6): 1465-1471.
- DIMICHELE WA, GASTALDO RA, 2008. Plant paleoecology in deep time [J]. *Ann Mo Bot Gard*, 95(1): 144-198.
- ELLSWORTH DS, REICH PB, 1993. Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in a deciduous forest [J]. *Oecologia*, 96(2): 169-178.
- FANG S, YUAN ZQ, LIN F, et al., 2014. Functional and phylogenetic structures of woody plants in broad-leaved Korean pine mixed forest in Changbai Mountains, Jilin, China [J]. *Chin Sci Bull*, 59(24): 2342-2348. [房帅, 原作强, 蔺菲, 等, 2014. 长白山阔叶红松林木本植物系统发育与功能性状结构 [J]. *科学通报*, 59(24): 2342-2348.]
- FUKAMI T, BEZEMER TM, MORTIMER SR, et al., 2005. Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly [J]. *Ecol Lett*, 8(12): 1283-1290.
- GARNIER E, SHIPLEY B, ROUMET C, et al., 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content [J]. *Funct Ecol*, 15(5):

- 688–695.
- GUI XJ, LIAN JY, ZHANG RY, et al., 2019. Vertical structure and its biodiversity in a subtropical evergreen broadleaved forest at Dinghushan in Guangdong Province, China [J]. *Biodivers Sci*, 27(6): 619–629. [桂旭君, 练琺愉, 张入匀, 等, 2019. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林群落垂直结构及其物种多样性特征 [J]. *生物多样性*, 27(6): 619–629.]
- HOPKINS B, SKELLAM JG, 1954. A new method for determining the type of distribution of plant individuals [J]. *Ann bot*, 18(70): 213–227.
- HOOPER DU, CHAPIN FS, EWEL JJ, et al., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge [J]. *Ecol Monogr*, 75(1): 3–35.
- JIA HR, CHEN Y, WANG XY, et al., 2019. The relationships among topographically-driven habitats, dominant species and vertical layers in temperate forest in China [J]. *Russ J Ecol-Engl Tr*, 50(2): 172–186.
- KRAFT NJB, VALENCIA R, ACKERLY DD, 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an amazonian forest [J]. *Science*, 322(5901): 580–582.
- KRAFT NJB, GODOY O, LEVINE JM, 2015. Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence [J]. *Proc Natl Acad Sci US-biol Sci*, 112(3): 797–802.
- LIU X, SWENSON NG, ZHANG J, et al., 2013. The environment and space, not phylogeny, determine trait dispersion in a subtropical forest [J]. *Funct Ecol*, 27(1): 264–272.
- MA ZB, HUANG QL, ZHUANG CY, et al., 2020. Stratification of mono-dominant forest communities in mid-subtropical area: a case study of *Castanopsis kawakamii* community [J]. *Sci Silv Sin*, 56(3): 1–7. [马志波, 黄清麟, 庄崇洋, 等, 2020. 中亚热带单优群落的林层划分——以格氏栲群落为例 [J]. *林业科学*, 56(3): 1–7.]
- MCGILL BJ, ENQUIST BJ, WEIHER E, et al., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits [J]. *Trend Ecol Evol*, 21(4): 178–185.
- MITTELBACH GG, STEINER CF, SCHEINER SM, et al., 2001. What is the observed relationship between species richness and productivity [J]. *Ecology*, 82(9): 2381–2396.
- NOVRIYANTI E, WATANABE M, MAKOTO K, et al., 2012. Photosynthetic nitrogen and water use efficiency of acacia and eucalypt seedlings as afforestation species [J]. *Photosynthetica*, 50(2): 273–281.
- PAUSAS JG, VERDU M, 2008. Fire reduces morphospace occupation in plant communities [J]. *Ecology*, 89(8): 2181–2186.
- RYSER P, URBAS P, 2000. Ecological significance of leaf life span among Central European grass species [J]. *Oikos*, 91: 41–50.
- RAO MD, FENG G, ZHANG JL, et al., 2013. Effects of environmental filtering and dispersal limitation on species and phylogenetic beta diversity in Gutianshan National Nature Reserve [J]. *Chin Sci Bull*, 58(13): 1204–1212. [饶米德, 冯刚, 张金龙, 等, 2013. 生境过滤和扩散限制作用对古田山森林物种和系统发育 β 多样性的影响 [J]. *科学通报*, 58(13): 1204–1212.]
- SHEN G, YU M, HU XS, et al., 2009. Species-area relationships explained by the joint effects of dispersal limitation and habitat heterogeneity [J]. *Ecology*, 90(11): 3033–3041.
- TILMAN D, 1982. Resource competition and community structure [J]. *Monogr Pop Biol*, 17: 1–296.
- VAN KLEUNEN M, WEBER E, FISCHER M, 2010. A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species [J]. *Ecol Lett*, 13(2): 235–245.
- WEBB CO, ACKERLY DD, MCPREEK MA, et al., 2002. Phylogenies and community ecology [J]. *Ann Rev Ecol Syst*, 33: 475–505.
- WORTHY SJ, SWENSON NG, 2019. Functional perspectives on tropical tree demography and forest dynamics [J]. *Ecol Proc*, 8(1): 11.
- WRIGHT IJ, REICH PB, WESTOBY M, et al., 2004. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 428(6985): 821–827.
- WU ZY, ZHU YC, 1987. *Yunnan Vegetation* [M]. Beijing: Science Press. [吴征镒, 朱彦承, 1987. *云南植被* [M]. 北京: 科学出版社.]
- YANG J, LU MM, CAO M, et al., 2014. Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in mid-mountain humid evergreen broad-leaved forest [J]. *Chin Sci Bull*, 59(24): 2349–2358. [杨洁, 卢孟孟, 曹敏, 等, 2014. 中山湿性常绿阔叶林系统发育和功能性的 α 及 β 多样性 [J]. *科学通报*, 59(24): 2349–2358.]
- ZHANG Q, ZHANG LK, JIANG L, et al., 2020. Species diversity and structural characteristics of typical forest communities in the nature reserve of Baihua Mountain [J]. *J Beijing Norm Univ (Nat Sci Ed)*, 56(1): 122–131. [张蔷, 张立坤, 姜磊, 等, 2020. 百花山自然保护区典型群落结构及物种多样性特征 [J]. *北京师范大学学报(自然科学版)*, 56(1): 122–131.]
- ZHENG JM, ZHANG CY, ZHOU JX, et al., 2007. Study on vertical structure of forest communities in Yunmeng shan [J]. *For Res*, 20(6): 768–774. [郑景明, 张春雨, 周金星, 等, 2007. 云蒙山典型森林群落垂直结构研究 [J]. *林业科学研究*, 20(6): 768–774.]
- ZHU Y, ZHAO GF, ZHANG LW, et al., 2008. Community composition and structure of Gutianshan forest dynamic plot in a mid-subtropical evergreen broad-leaved forest, East China [J]. *J Plant Ecol*, 32(2): 262–273. [祝燕, 赵谷风, 张俐文, 等, 2008. 古田山亚热带常绿阔叶林动态监测样地—群落组成与结构 [J]. *植物生态学报*, 32(2): 262–273.]

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202102003

王静梅, 周礼华, 黄力, 等. 金佛山方竹经营对扁刺栲群落物种多样性和优势种群结构的影响 [J]. 广西植物, 2022, 42(6): 1049–1058.

WANG JM, ZHOU LH, HUANG L, et al. Effects of *Chimonobambusa utilis* management on species diversity and dominant population structures of *Castanopsis platyacantha* community in Jinfo Mountain [J]. *Guihaia*, 2022, 42(6): 1049–1058.



金佛山方竹经营对扁刺栲群落物种多样性和优势种群结构的影响

王静梅, 周礼华, 黄力, 胡四维, 靳程, 杨永川*

(重庆大学 三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆 400045)

摘要: 为探讨金佛山方竹经营对扁刺栲群落物种多样性和优势种群结构的影响, 该研究以金佛山的扁刺栲自然群落和金佛山方竹经营群落为对象, 分析了两类群落的物种组成特征、物种多样性及优势种群结构。结果表明: (1) 两种群落内共记录维管束植物 84 种, 隶属于 40 科 63 属, 以樟科、蔷薇科、壳斗科、山茶科物种为主; 扁刺栲为群落优势种, 中华木荷和灰柯为次优势种, 金佛山方竹为灌木层优势种, 扁刺栲群落组成与亚热带其他地区的扁刺栲群落组成相似。(2) 金佛山方竹经营群落的灌木层物种丰富度显著低于自然群落, 草本层 Shannon-Wiener 指数和 Pielou 指数均显著低于自然群落。(3) 扁刺栲和灰柯在自然群落中为稳定型种群, 而在金佛山方竹经营群落中为衰退型种群, 中华木荷在两类群落中均为衰退型种群。(4) 自然群落中扁刺栲、中华木荷、灰柯种群的萌枝率、有萌个体率和幼苗相对优势度均高于金佛山方竹经营群落。综上认为, 金佛山方竹经营对金佛山扁刺栲群落灌木层和草本层物种多样性产生了负面影响, 并显著影响扁刺栲群落优势种群更新和维持。

关键词: 金佛山方竹经营, 扁刺栲, 物种多样性, 种群结构, 金佛山

中图分类号: Q948.15 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2022)06-1049-10

Effects of *Chimonobambusa utilis* management on species diversity and dominant population structures of *Castanopsis platyacantha* community in Jinfo Mountain

WANG Jingmei, ZHOU Lihua, HUANG Li, HU Siwei, JIN Cheng, YANG Yongchuan*

(Key Laboratory of Three Gorges Reservoir Region's Eco-Environment of Ministry of Education, Chongqing University, Chongqing 400045, China)

Abstract: To explore the effects of *Chimonobambusa utilis* management on species diversity and dominant population structures of *Castanopsis platyacantha* community in Jinfo Mountain, the natural community of *Castanopsis platyacantha* and the managed community of *Chimonobambusa utilis* in Jinfo Mountain were used as the research object to analyze

收稿日期: 2021-05-09

基金项目: 国家科技基础性工作专项(2015FY210200-16) [Supported by Special Topics on National Basic Scientific and Technological Work (2015FY210200-16)].

第一作者: 王静梅(1997-), 硕士研究生, 研究方向为恢复生态学, (E-mail) 18302688865@163.com。

*通信作者: 杨永川, 博士, 教授, 研究方向为植被生态学, (E-mail) ycyang@cqu.edu.cn。

species composition characteristics, species diversity and dominant population structures in the two communities. The results were as follows: (1) A total of 84 species of vascular plants in the plots were found, belonging to 40 families and 63 genera, dominated by Lauraceae, Rosaceae, Fagaceae and Theaceae; *Castanopsis platyacantha* was the dominant species in the community, *Schima sinensis* and *Lithocarpus henryi* were the subordinates and *Chimonobambusa utilis* was the dominant species in the shrub layer, which the species composition of *Castanopsis platyacantha* community in Jinfo Mountain was similar to other subtropical regions. (2) The species richness of the shrub layer of the managed community was significantly lower than that of the natural community, and the Shannon-Wiener index and Pielou index of the herb layer were significantly lower than that of the natural community. (3) Dominant tree species of *Castanopsis platyacantha* and *Lithocarpus henryi* in the natural community were stable populations, but those were declining populations in the managed community, and *Schima sinensis* in the two communities appeared to be in decline. (4) The ratio of total sprouts to total individuals, number of multi-stemmed individuals/number of all individuals and seedling relative dominance value of *Castanopsis platyacantha*, *Schima sinensis* and *Lithocarpus henryi* in the natural community were higher than those in the management community of *Chimonobambusa utilis*. In conclusion, the *Chimonobambusa utilis* management has a negative impact on the species diversity with the strongest on the shrub and herb layers of *Castanopsis platyacantha* community in Jinfo Mountain, and the managed activities significantly affect the renewal and maintenance of the dominant species in *Castanopsis platyacantha* community.

Key words: *Chimonobambusa utilis* management, *Castanopsis platyacantha*, species diversity, population structure, Jinfo Mountain

物种多样性是生态系统的本质特征,维持群落物种多样性对生态系统稳定具有重要意义(徐炜等,2016)。随着人类活动日益频繁,人为干扰已成为影响生物多样性的主要因素(Lefevr et al., 2012; Ribeiro et al., 2016)。近年来,国内外对林木间伐、林业经营、旅游活动等不同形式的人为干扰对植物群落影响的研究广泛(郝建锋等,2016; Utaile et al., 2020; 林建勇等,2020),表明不当人为干扰对森林群落结构及物种多样性具有显著的负面影响,不利于森林植物资源的保护及其功能的发挥。因此,研究人为干扰对森林群落物种多样性和种群结构的影响,对指导森林资源保护和林区可持续经营和管理具有重要意义。

亚热带常绿阔叶林是东亚地区最典型的地带性植被类型,发挥着极其重要的生态系统服务功能(宋永昌,2013)。扁刺栲(*Castanopsis platyacantha*)群落为中国西南山地亚热带常绿阔叶林典型代表群落之一,在重庆、贵州、四川和云南等地广泛分布(宋永昌,2004)。近年来,针对扁刺栲群落的研究主要集中于四川峨眉山、瓦屋山、红灵山,云南乌蒙山等地,研究内容主要集中在地理分布、群落结构及物种多样性、种群格局等方面(杨一川等,1994;包维楷和刘照光,2002;杜燕等,2019;周杰等,2019)。前人研究表明,小径竹类入侵是扁刺栲群落维持面临的主要问题之一,竹类可通过竹

冠层、茎秆、根系、竹叶凋落物等多重因素直接或间接地阻碍林内乔木幼苗幼树的生长,从而导致森林群落物种组成和多样性的改变(Li et al., 2014; Kong et al., 2017; Qian et al., 2019)。

虽然重庆金佛山分布有十分典型的扁刺栲群落,但针对重庆金佛山扁刺栲群落特征的研究鲜有报道,目前仅有少量文献粗略记录到其群落分布地(马声远等,1998)。金佛山扁刺栲群落主要分布在东南坡海拔1 700~1 900 m的范围内,金佛山方竹(*Chimonobambusa utilis*)在林下大面积分布,并在灌木层成为优势种甚至是单优种(易思荣等,2012)。金佛山方竹经营有着悠久的历史,方竹采集和经营管理活动广泛存在。实际上,长期的竹笋采收和竹林管理等活动已经被发现对珙桐(*Davidia involucrata*)这类第三纪孑遗植物种群的更新和维持产生了负面影响(Qian et al., 2017)。目前,金佛山方竹入侵和人为干扰对扁刺栲群落物种组成及其多样性和种群结构产生的影响仍不明确。

该研究对金佛山扁刺栲群落进行了全面的调查,并通过对比研究有无金佛山方竹经营活动的两类扁刺栲群落的物种组成特征和优势种群结构,明确金佛山方竹经营对扁刺栲群落物种多样性和种群更新的影响,以期对亚热带山地扁刺栲群落的管理和可持续保护提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

金佛山国家级自然保护区位于中国西南山地,重庆市南川区境内(107° 00'—107° 20' E、28°50'—29°20' N)。金佛山位于云贵高原向四川盆地的过渡带,最高海拔2 238 m,海拔高差约1 600 m,属于典型的喀斯特地貌。该区属于亚热带湿润季风气候,气候垂直变化明显,年均温为12.3℃,年平均降雨量为1 434.3 mm(周礼华等,2019)。土壤类型主要为黄壤、黄棕壤、石灰土及少量亚高山草甸土(张治伟等,2017)。主要植被类型为亚热带常绿阔叶林、常绿落叶和阔叶混交林、山地矮林、针叶林、灌丛和草甸等(马声远等,1998)。

1.2 样地设置与样方调查

2018年11月,对金佛山东南坡的扁刺栲群落进行调查。在扁刺栲群落的典型分布区设置6个20 m×30 m的调查样方,其中A1–A3为扁刺栲自然群落(无金佛山方竹经营活动),B1–B3为金佛山方竹经营群落(有金佛山方竹经营活动,主要为竹笋采收、竹林间伐、护笋养竹、林下灌丛杂木以及乔木萌枝修剪等人为干扰),详情见表1。对样方内所有高度大于1.3 m的本本植物进行每木调查,记录胸径、树高和株数,对1.3 m以下的个体测量其高度和盖度(Tang & Ohsawa, 1997)。按照植株的实生个体和萌生个体分别统计(商侃侃等,2018),另外,记录其幼苗株数、测量高度和盖度。根据样地植被情况,将 $H \geq 5$ m的植株划分为乔木层, $1.3 \text{ m} \leq H < 5$ m的植株划分为灌木层,其余划

表1 重庆金佛山调查样方的基本信息

Table 1 Basic information of plots in Jinfo Mountain, Chongqing

样地编号 Plot ID	样地面积 Plot area (m ²)	经度、纬度 Latitude and longitude	海拔 Elevation (m)	坡向 Aspect	坡度 Slope (°)	金佛山方竹密度 Density of <i>Chimonobambusa utilis</i> (plant·m ⁻²)
A1	600	107°11.863' E、29°00.328' N	1 897	S191°	15	0.56
A2	600	107°11.846' E、29°00.280' N	1 904	ES149°	10	<0.10
A3	600	107°11.845' E、29°00.339' N	1 910	EN37°	35	0.50
B1	600	107°11.740' E、29°00.401' N	1 973	NE15°	30	1.24
B2	600	107°11.308' E、29°00.213' N	1 987	WS200°	5	1.40
B3	600	107°11.825' E、29°00.206' N	1 905	SE168°	30	1.52

分为草本层(樊海东等,2019)。野外未识别出的物种拍照记录后采集标本,在室内进行鉴定。

1.3 数据处理

1.3.1 优势种确定 参考马克平等(1995)、张金屯(2011)的方法,通过计算乔木层、灌木层、草本层各物种的重要值衡量物种优势度,采用优势度分析法确定优势种(Ohsawa, 1984)。

乔木层、灌木层重要值=(相对密度+相对高度+相对显著度)/3 (1)

草本层重要值=(相对盖度+相对高度)/2 (2)

$$d = \frac{1}{N} \left[\sum_{i \in T} (x_i - \bar{x})^2 + \sum_{j \in U} x_j^2 \right] \quad (3)$$

式(3)中: N 为物种总数; x_i 表示将重要值降

序排列后,排在前列的物种的重要值; \bar{x} 表示以优势种数量确定的优势种理想百分比; x_j 为剩余种的百分比。即如果只有1个优势种,那么优势种的理想百分比为100%;如果有2个优势种,则理想百分比为50%;如果有3个优势种,则理想百分比为33.3%,依次类推。

1.3.2 群落多样性的测度 采用物种丰富度(R)、Shannon-Wiener指数(H)、Simpson指数(D)、Pielou指数(E)(马克平等,1995;张金屯,2011)计算不同群落各层次的多样性指数。

$$R = S \quad (4)$$

$$H = - \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i \quad (5)$$

$$D = \sum_{i=1}^s P_i^2 \quad (6)$$

$$E = H/\ln S \quad (7)$$

式(4)(5)(6)(7)中: S 为样地内的物种数;

$P_i = N_i/N$; N 为样地群落物种总重要值; N_i 为第 i 个种的重要值。

1.3.3 种群结构 根据样地树种分布情况,对乔木优势树种分别进行径级和高度级的划分(Zhu et al., 2010)。(1)径级结构:根据个体大小划分为 I 级幼苗 $H < 1.3$ m; II 级幼树 $DBH < 5$ cm 且 $H \geq 1.3$ m; III 级中树 5 cm $\leq DBH < 10$ cm; IV 级大树 10 cm $\leq DBH < 15$ cm; V 级大树 $DBH \geq 15$ cm。(2)高度级结构:高度级划分为 I 级 $H < 1.3$ m; II 级 1.3 m $\leq H < 5$ m; III 级 5 m $\leq H < 10$ m; IV 级 10 m $\leq H < 15$ m; V 级 $H \geq 15$ m。(3)乔木优势种植株按照实生个体和萌生个体分别统计,计算每个乔木优势种的萌枝率(RS)和有萌个体率($PMSI$) (Nanami et al., 2004)。(4)幼苗相对优势度(RD)参考 Ohsawa 和 Kitazawa(2002)的方法进行计算。

$$RS = \text{萌枝数}/\text{实生个体数} \quad (8)$$

$$PMSI = \text{有萌枝个体}/\text{实生个体} \quad (9)$$

$$RD = (H_i \times C_i) / \sum_{i=1}^n (H_i \times C_i) \quad (10)$$

式(10)中: H_i 为第 i 种的最大高度(m); C_i 为第 i 种的盖度(%)。

采用单因素方差分析(one-Way ANOVA)和最小显著差异法(LSD)检验两类群落各层次物种多样性指数的显著性差异($P=0.05$)。

2 结果与分析

2.1 扁刺栲群落特征

金佛山6个样方共含维管束植物40科63属84种。其中,蕨类植物2科3属3种;种子植物包括裸子植物1科1属1种;被子植物37科59属80种,占样地物种数的95.24%,是群落的主要组成成分。群落物种以樟科(Lauraceae)和蔷薇科(Rosaceae)占优势,物种数分别占10.71%、9.52%;其次为壳斗科(Fagaceae)、禾本科(Poaceae)、山茶科(Theaceae),分别占7.14%、5.95%、5.95%;另外寡种科(1~2种)有34个科,累计占群落物种数的57.16%,其中单属单种科占23.84%(表2)。

扁刺栲自然群落垂直分层明显,可分为乔木层、

表2 金佛山扁刺栲群落物种组成
Table 2 Species composition of *Castanopsis platyacantha* community in Jinfo Mountain

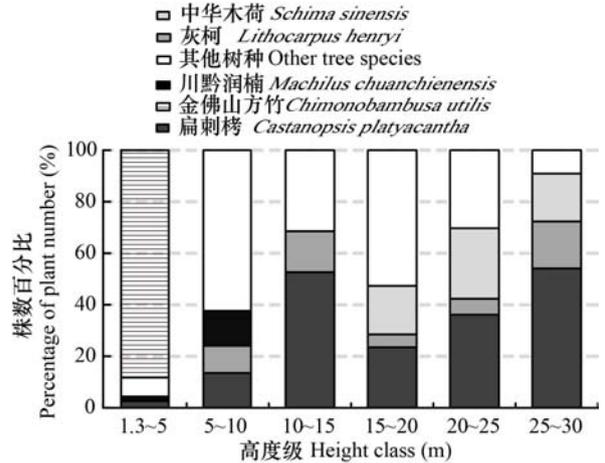
序号 Number	科 Family	属 Genus	种 Species	比例 Proportion (%)
1	樟科 Lauraceae	4	9	10.71
2	蔷薇科 Rosaceae	4	8	9.52
3	壳斗科 Fagaceae	4	6	7.14
4	禾本科 Poaceae	4	5	5.95
5	山茶科 Theaceae	3	5	5.95
6	槭树科 Aceraceae	1	3	3.57
7	安息香科 Styracaceae	2	2	2.38
8	菝葜科 Smilacaceae	1	2	2.38
9	百合科 Liliaceae	2	2	2.38
10	冬青科 Aquifoliaceae	1	2	2.38
11	豆科 Fabaceae	2	2	2.38
12	杜鹃花科 Ericaceae	2	2	2.38
13	菊科 Compositae	2	2	2.38
14	鳞毛蕨科 Dryopteridaceae	2	2	2.38
15	木兰科 Magnoliaceae	2	2	2.38
16	木通科 Lardizabalaceae	1	2	2.38
17	山矾科 Symplocaceae	1	2	2.38
18	山茱萸科 Cornaceae	2	2	2.38
19	卫矛科 Celastraceae	1	2	2.38
20	小檗科 Berberidaceae	2	2	2.38
21	其他单种单属科 Other single species	20	20	23.84

灌木层和草本层3层。乔木层高达26m,共计树种13科21属26种,以壳斗科、山茶科和樟科为主,建群种和优势种为扁刺栲,次优势种和共建种为中华木荷(*Schima sinensis*)、灰柯(*Lithocarpus henryi*)、小果冬青(*Ilex micrococca*)、曼青冈(*Cyclobalanopsis oxyodon*)。灌木层高4.5m,共计12科18属21种,以禾本科和壳斗科为主,金佛山方竹占绝对优势,含少量扁刺栲、格药柃(*Eurya muricata*)、川黔润楠(*Machilus chuanchienensis*)个体。草本层平均盖度21.67%,物种丰富,分布较均匀,共计26科42属49种,含鳞毛蕨科(Dryopteridaceae)、凤仙花科(Balsaminaceae)、壳斗科等植物,由扁刺栲、鳞毛蕨(*Dryopteris Adanson*)、近轮叶木姜子(*Litsea elongata* var. *subverticillata*)、黄金凤(*Impatiens siculifer*)等物种组成(图1,表3)。

表 3 扁刺栲自然群落各层次主要物种及其重要值 (基于 A1-A3)

Table 3 Main species and importance value of different layers in *Castanopsis platyacantha* natural community (based on A1-A3)

层次 Layer	物种 Species	重要值 Importance value
乔木层 Tree layer	扁刺栲 <i>Castanopsis platyacantha</i>	0.29
	中华木荷 <i>Schima sinensis</i>	0.10
	灰柯 <i>Lithocarpus henryi</i>	0.09
	小果冬青 <i>Ilex micrococca</i>	0.04
	曼青冈 <i>Cyclobalanopsis oxyodon</i>	0.03
	其余 21 种 21 remaining species	0.45
	灌木层 Shrub layer	金佛山方竹 <i>Chimonobambusa utilis</i>
	格药柃 <i>Eurya muricata</i>	0.04
	扁刺栲 <i>Castanopsis platyacantha</i>	0.03
	川黔润楠 <i>Machilus chuanchienensis</i>	0.03
	其余 17 种 17 remaining species	0.29
草本层 Herb layer	扁刺栲 <i>Castanopsis platyacantha</i>	0.06
	鳞毛蕨 <i>Dryopteris Adanson</i>	0.06
	近轮叶木姜子 <i>Litsea elongata var. subverticillata</i>	0.05
	黄金凤 <i>Impatiens siculifer</i>	0.03
	中华木荷 <i>Schima sinensis</i>	0.04
	其余 44 种 44 remaining species	0.76



包括 $H>1.3$ m 的所有木本植物。

Including all woody plants with $H>1.3$ m.

图 1 扁刺栲自然群落高度级结构
Fig. 1 Height class structure of *Castanopsis platyacantha* natural community

自然群落中的扁刺栲和灰柯径级结构和高度级结构均较金佛山方竹经营群落完整,表现出一定的连续性,并且小径级和小高度级个体数量较多,表明种群有一定的自然更新能力,种群偏向稳定型。虽然灰柯种群高大个体最少,但其幼苗储备居多,有一定种群发展潜力。金佛山方竹经营群落中扁刺栲、灰柯以大径级和大高度级的个体为主,种群偏向衰退型。两类群落的中华木荷径级和高度级结构严重缺失,幼苗数量居中,并且转化受阻,种群倾向衰退型。

两类群落中扁刺栲、中华木荷、灰柯种群的萌枝率、有萌个体率和幼苗优势度均具有明显差异,均表现为自然群落>金佛山方竹经营群落,表明林下方竹抚育行为对乔木种群萌枝能力和幼苗生长均具有负面影响。

2.2 金佛山方竹经营对群落物种多样性的影响

金佛山方竹经营群落的灌木层物种丰富度显著低于自然群落,草本层 Shannon-Wiener 指数和 Pielou 指数均显著低于自然群落, Simpson 指数显著高于自然群落(图 2),金佛山方竹经营对草本层和灌木层的多样性影响最明显。

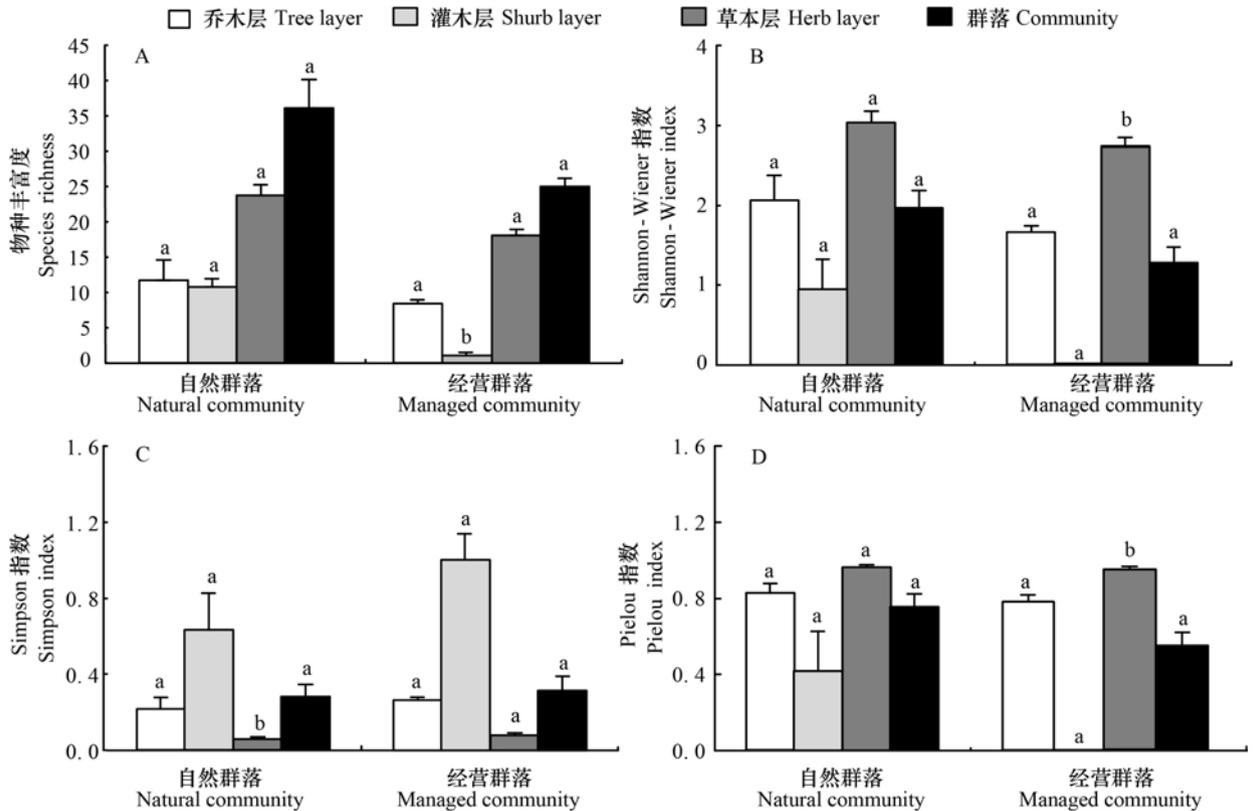
2.3 金佛山方竹经营对优势种群结构的影响

两类扁刺栲群落中乔木层优势种扁刺栲、中华木荷、灰柯的径级结构和高度级结构差异明显。

3 讨论与结论

3.1 金佛山扁刺栲群落特征

金佛山扁刺栲群落科属和物种组成与亚热带其他地区的扁刺栲群落相似(杨一川等, 1994; 包维楷和刘照光, 2002; 梁政等, 2018; 杜燕等, 2019),均以壳斗科、樟科、蔷薇科、山茶科物种为主。我国西南山地扁刺栲群落普遍存在小径竹类入侵、成为灌木层优势种的情况。本研究中,金佛



不同小写字母表示不同群落间差异显著。

Different lowercase letters indicate significant differences between different communities.

图2 扁刺栲自然群落与金佛山方竹经营群落各层物种多样性指数

Fig. 2 Species diversity indexes of various levels in natural *Castanopsis platyacantha* and managed *Chimonobambusa utilis* communities

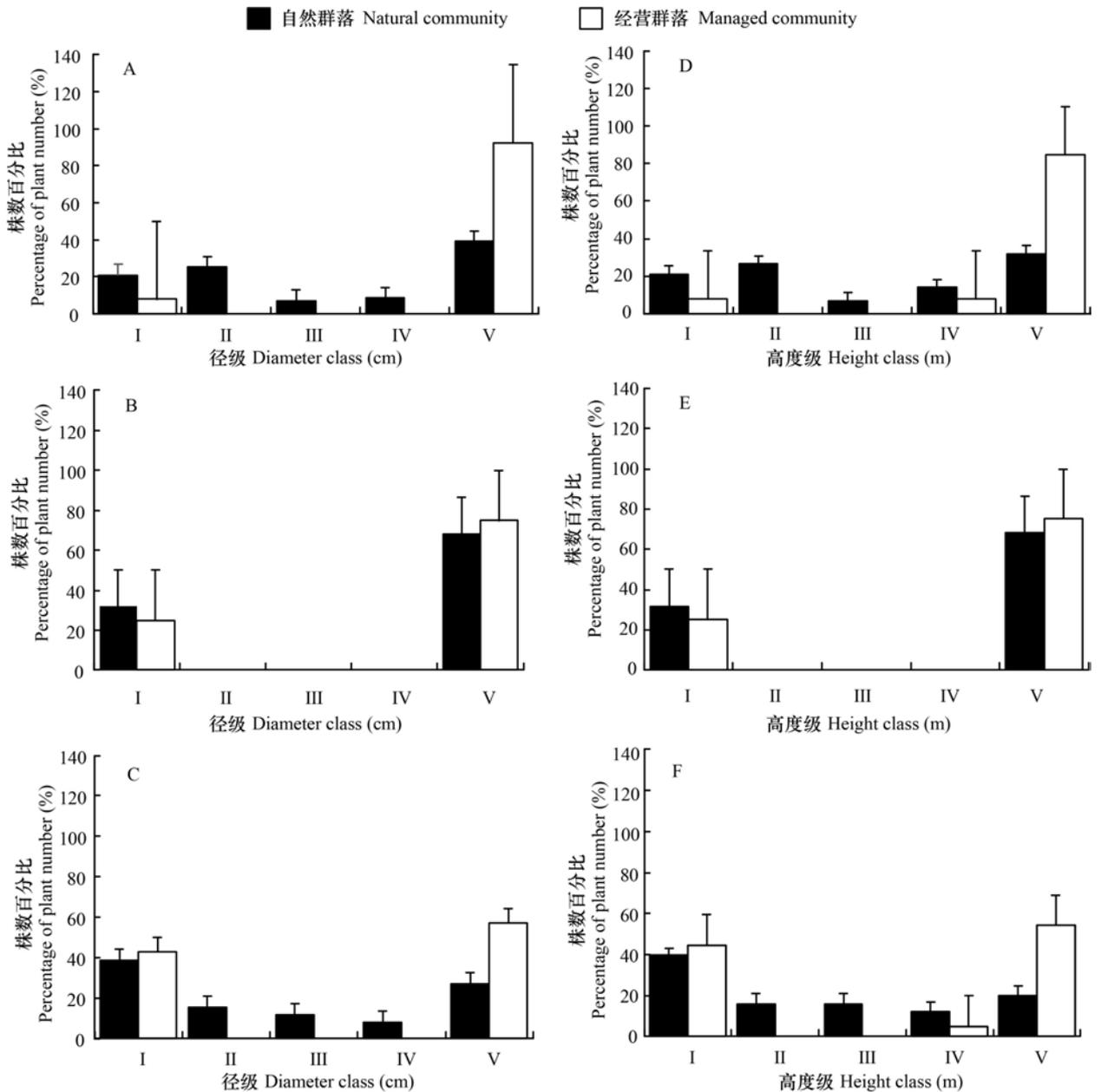
山方竹在灌木层成为优势种,瓦屋山、峨眉山、红灵山、乌蒙山等地的箭竹 (*Fargesia spathacea*)、箬竹 (*Chimonobambusa tumidissinoda*)、方竹 (*C. quadrangularis*)等在灌木层成为共优种或单优势种(谷海燕等,2006;杜燕等,2019;周杰等,2019)。在种群结构方面,金佛山自然群落中的扁刺栲种群与红灵山和峨眉山虽同为稳定型种群,但金佛山方竹经营群落的扁刺栲种群与乌蒙山的扁刺栲种群同为衰退型种群。金佛山扁刺栲群落的伴生种中华木荷种群为衰退型或严重衰退型种群,不同于乌蒙山、红灵山和峨眉山为增长型或稳定型种群(杜燕等,2019;周杰等,2019)。

本研究对比金佛山、瓦屋山(梁政等,2018)、峨眉山(谷海燕和李策宏,2006)三地扁刺栲自然群落多样性指数发现,金佛山扁刺栲群落的Shannon-Wiener指数和Pielou指数略低于瓦屋山和峨眉山,Simpson指数与瓦屋山相近。梁政等

(2018)提到瓦屋山和峨眉山扁刺栲群落自解放初期受破坏后自然恢复期间,基本无进一步的人为干扰,优势树种扁刺栲、中华木荷逐渐恢复优势,群落其他伴生树种如小叶青冈 (*Cyclobalanopsis myrsinifolia*)等逐渐增加,群落恢复相对稳定。然而,金佛山扁刺栲群落目前受金佛山方竹大面积入侵和人为干扰强烈,影响乔木优势树种更新,群落发展不稳定,因而群落物种多样性较低。

3.2 金佛山方竹经营对群落物种多样性的影响

本研究发发现金佛山方竹经营对扁刺栲群落物种多样性具有负面效应,高强度的竹笋采收、竹林间伐、金佛山方竹抚育行为等经营活动降低了扁刺栲群落物种多样性。人为干扰对扁刺栲群落各层的物种多样性影响程度不同,相对而言灌木层和草本层受到的影响更为严重,这与人为干扰的方式与范围、群落的各层次物种组成以及植物生态特性有关(郝建锋,2016)。乔木层整体物种多



A, D. 扁刺栲; B, E. 中华木荷; C, F. 灰柯。

A, D. *Castanopsis platyacantha*; B, E. *Schima sinensis*; C, F. *Lithocarpus henryi*.

图3 扁刺栲自然群落与金佛山方竹经营群落优势乔木种群径级和高度级结构

Fig. 3 Diameter class and height class structure of dominant tree species in natural *Castanopsis platyacantha* and managed *Chimonobambusa utilis* communities

样性在两类群落中差异并不明显,因为人为干扰主要作用于林下,所以对大乔木影响相对较小。金佛山方竹经营群落灌木层物种丰富度显著低于自然群落,金佛山方竹的入侵和长期的人为干扰使得经营群落组成单一,物种丰富度低,这与郝建锋等(2014)、张潇月等(2019)的研究结果相似。

此外,金佛山方竹经营群落草本层的物种多样性显著低于自然群落,林下的抚育行为对草本层的多样性影响最大,由于长期开展竹笋采收、抚育、间伐等经营活动,农户定期地选择性林木间伐和人为踩踏对草本层发育均造成严重破坏,因此影响群落幼苗的更新。

表 4 两类群落乔木优势树种的萌枝率和幼苗优势度

Table 4 Re-sprouting ratio and seedling relative dominance value of dominant tree species

物种 Species	指标 Index	自然群落 Natural community (%)	金佛山方竹 经营群落 Managed community of <i>Chimonobambusa utilis</i> (%)
扁刺栲 <i>Castanopsis platyacantha</i>	RS	29.55	< 0.10
	PMSI	20.45	< 0.10
	RD	11.93	0.39
中华木荷 <i>Schima sinensis</i>	RS	25.00	< 0.10
	PMSI	8.33	< 0.10
	RD	6.51	1.19
灰柯 <i>Lithocarpus henryi</i>	RS	77.78	9.09
	PMSI	22.22	9.09
	RD	4.70	4.77

注: **RS.** 萌枝率; **PMSI.** 有萌个体率; **SRD.** 幼苗相对优势度。

Note: **RS.** Ratio of total sprouts to total individuals; **PMSI.** Number of multi-stemmed individuals/Number of all individuals; **SRD.** Seedling relative dominance value.

3.3 金佛山方竹经营对优势种群结构的影响

Qian 等(2017)的研究表明,金佛山方竹抚育对珙桐种群更新产生明显的负面影响,本研究也发现这种负面效应在扁刺栲群落的优势乔木上同样存在。金佛山方竹经营活动导致扁刺栲群落优势种群高度级结构和径级结构均间断分布,种群内以大径级个体($DBH \geq 15$ cm)为主,而缺少幼苗和幼树。从物种来看,扁刺栲自然群落中的扁刺栲、灰柯种群偏向稳定型,其萌枝能力与幼苗优势度明显优于金佛山方竹经营群落,但幼苗向幼树的转化不足。相反,金佛山方竹经营群落的扁刺栲、灰柯种群偏向衰退型,表明金佛山方竹经营活动显著影响了扁刺栲群落优势种群更新和维持。金佛山方竹入侵后与乔木幼苗和幼树竞争资源与养分,密集的竹冠层形成一定光照遮蔽,竹叶凋落物层堆积对种子萌发与幼苗生长产生阻隔。虽然有研究指出,一定程度的荫蔽条件和一定厚度的凋落物与腐殖质层虽对幼苗的生长有利(Qian et al., 2019),但随着幼苗生长,由于对光照、营养物

表 5 金佛山扁刺栲群落多样性指数与其他地区的比较

Table 5 Comparison of diversity index of *Castanopsis platyacantha* community in Jinfo Mountain to other zones

地区 Site	瓦屋山 Wawu Mountain	峨眉山 Emei Mountain	金佛山 Jinfo Mountain
经度 Longitude	102°51'—103°20' E	103°15'—103°28' E	107°00'—107°20' E
纬度 Latitude	29°31'—29°51' N	29°31'—29°38' N	28°50'—29°20' N
海拔 Elevation (m)	1 000~2 000	1 500~2 300	1 700~2 000
气候 Climate	中亚热带湿润季风气候 Mid-subtropical humid monsoon climate	中亚热带季风气候 Mid-subtropical monsoon climate	亚热带湿润季风气候 Subtropical humid monsoon climate
Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index	1.94±0.15	2.00±0.80	1.62±0.20
Simpson 指数 Simpson index	0.31±0.03	—	0.30±0.05
Pielou 指数 Pielou index	0.34±0.02	0.68±0.14	0.65±0.09
参考文献 References	梁政, 2018 LIANG Zheng, 2018	谷海燕, 2006 GU Haiyan, 2006	本研究 This study

质和生长空间等需求的提高,幼苗生长逐渐衰弱,转化受阻(Li et al., 2014; Kong et al., 2017; 谢佩耘等, 2017; Qian et al., 2019)。另外,金佛山方竹笋生产作为金佛山地区的重要经济支柱产业,当

地居民每年定期开展金佛山方竹经营,如林木间伐、护笋养竹等,并选择性地保留了大径级乔木,去除乔木萌枝分枝并剔除林下杂木,人为干扰强烈,直接造成存在金佛山方竹经营活动的扁刺栲

群落林下乔木幼苗幼树的破坏,不利于森林群落健康发展,这与郝建峰等(2015)、林建勇等(2019)对青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)和闽楠(*Phoebe bournei*)群落结构及物种多样性的研究中得出的结论一致。因此,建议对金佛山扁刺栲群落的木本幼苗进行抚育,并对金佛山方竹林进行适度间伐,调节林分结构,并降低竹笋经营中的人为干扰,以尽可能地实现经济发展与常绿阔叶林保护并行的双重需求。

参考文献:

BAO WK, LIU ZG, 2002. Community features of the primary and naturally secondary evergreen broad-leaved forests in Mt. Wawu in Sichuan, China [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 39(2): 120–126. [包维楷, 刘照光, 2002. 四川瓦屋山原生和次生常绿阔叶林的群落学特征 [J]. 应用与环境生物学报, 39(2): 120–126.]

DU Y, LIU X, ZHANG HY, et al., 2019. Species composition and community structure of the subtropical evergreen broad-leaved forest in Hongling Mountain, Tianquan County, Sichuan Province, China [J]. *Plant Sci J*, 37(5): 583–592. [杜燕, 刘鑫, 张瀚曰, 等, 2019. 红灵山亚热带常绿阔叶林维管植物组成与群落结构特征 [J]. 植物科学学报, 37(5): 583–592.]

FAN HD, CHEN HY, WU YN, et al., 2019. Community characteristics of main vegetation types on the southern slope of Beishan Mountain in Jinhua, Zhejiang, China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 43(10): 921–928. [樊海东, 陈海燕, 吴雁南, 等, 2019. 金华北山南坡主要植被类型的群落特征 [J]. 植物生态学报, 43(10): 921–928.]

GU HY, LI CH, 2006. Biodiversity and flora of the mixed evergreen and deciduous broadleaved forest in Emei [J]. *Bull Bot Res*, 26(5): 618–623. [谷海燕, 李策宏, 2016. 峨眉山常绿落叶阔叶混交林的生物多样性及植物区系初探 [J]. 植物研究, 26(5): 618–623.]

HAO JF, LI Y, QI JQ, et al., 2016. Effects of anthropogenic disturbances on the species diversity and niche of the dominant populations in a *Castanopsis fargesii* secondary forest community in Bifengxia, Sichuan [J]. *Acta Ecol Sin*, 36(23): 7678–7688. [郝建锋, 李艳, 齐锦秋, 等, 2016. 人为干扰对碧峰峡栲树次生林群落物种多样性及其优势种群生态位的影响 [J]. 生态学报, 36(23): 7678–7688.]

HAO JF, ZHANG YB, WANG DY, et al., 2015. Effects of human disturbance on species diversity of *Cyclobalanopsis glauca* community in Lotus Mountain in Ya'an [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 35(7): 1451–1459. [郝建锋, 张逸博, 王德艺, 等, 2015. 人为干扰对雅安莲花山青冈次生林群落结构和物种多样性的影响 [J]. 西北植物学报,

35(7): 1451–1459.]

HAO JF, WANG DY, LI Y, et al., 2014. Effects of human disturbance on species diversity of *Phoebe zhenan* community in Jinfengshan Mountain in western Sichuan [J]. *Acta Ecol Sin*, 34(23): 6930–6942. [郝建锋, 王德艺, 李艳, 等, 2014. 人为干扰对川西金佛山楠木次生林群落结构和物种多样性的影响 [J]. 生态学报, 34(23): 6930–6942.]

KONG B, CHEN L, KASAHARA Y, et al., 2017. Understory dwarf bamboo affects microbial community structures and soil properties in a *Betula ermanii* forest in northern Japan [J]. *Microbes Environ*, 31(2): 103–111.

LI QY, ZHANG ZW, TAO JP, et al., 2014. Effect of elevation and canopy condition on morphological traits and leaf fluctuating asymmetry of a bamboo, *Chimonobambusa utilis* in Jinfo Mountain Nature Reserve, southwest China [J]. *Sains Malays*, 43(8): 1119–1125.

LEFEVR KL, SHARMA S, RODD FH. 2012. Moderate human disturbance of rain forest alters composition of fruiting plant and bird communities [J]. *Biotropica*, 44(3): 427–436.

LIANG Z, MA HY, TU LH, 2018. Species diversity of tree layer in a secondary evergreen broad-leaved forest in the Wawu Mountain [J]. *J Sichuan For Sci Technol*, 39(2): 85–89. [梁政, 马豪宇, 涂利华, 2018. 瓦屋山常绿阔叶次生林乔木层物种多样性研究 [J]. 四川林业科技, 39(2): 85–89.]

LIN JY, LI J, LI JF, et al., 2020. Dynamic effects of collection disturbance on the population structure and quantity of *Phoebe bournei* [J]. *J For Environ*, 40(4): 377–385. [林建勇, 李娟, 李俊福, 等, 2020. 采集干扰对闽楠种群结构和数量的动态影响 [J]. 森林与环境学报, 40(4): 377–385.]

LIN JY, TANG FC, HE YM, et al., 2019. Effects of human disturbance on community structure and species diversity of *Phoebe bournei* community [J]. *W Chin J For Sci*, 48(4): 72–78. [林建勇, 唐复呈, 何应明, 等, 2019. 人为干扰对闽楠群落结构及物种多样性的影响 [J]. 西部林业科学, 48(4): 72–78.]

MA KP, HUANG JH, YU SL, et al., 1995. Plant community diversity in Dongling Mountain, Beijing, China: II. species richness, evenness and species diversities [J]. *Acta Ecol Sin*, 15(3): 268–277. [马克平, 黄建辉, 于顺利, 等, 1995. 北京东灵山地区植物群落多样性的研究: II 丰富度、均匀度和物种多样性指数 [J]. 生态学报, 15(3): 268–277.]

MA SY, MA JL, WANG X, et al., 1998. Jinfo Mountain Nature Reserve scientific investigation report [M]. Chongqing: Forestry Bureau of Chongqing Nanchuan: 35–65. [马声远, 马建伦, 王霞, 等, 1998. 金佛山自然保护区科学考察集 [M]. 重庆: 重庆南川市林业局: 35–65.]

NANAMI S, KAWAGUCHI H, TATENO R, et al., 2004. Sprouting traits and population structure of co-occurring *Castanopsis* species in an evergreen broad-leaved forest in

- southern China [J]. *Ecol Res*, 19(3): 341–348.
- OHSAWA M, 1984. Differentiation of vegetation zones and species strategies in the subalpine region of Mt. Fuji [J]. *Plant Ecol*, 57(1): 15–52.
- OHSAWA M, KITAZAWA T, 2002. Patterns of species diversity in rural herbaceous communities under different management regimes, Chiba, central Japan [J]. *Biol Conserv*, 104(2): 239–249.
- QIAN F, SONG HY, CHEN M, et al., 2019. Multivariate path analysis of the relationships between seedling regeneration and environmental factors beneath a dwarf bamboo understory [J]. *Ecol Evol*, 9(18): 10277–10290.
- QIAN SH, TANG CQ, YI S, et al., 2017. Conservation and development in conflict: regeneration of wild *Davidia involucrata* (Nyssaceae) communities weakened by bamboo management in south-central China [J]. *Oryx*, 52(3): 1–10.
- RIBEIRO EMS, SANTOS BA, ARROYO-RODRIGUEZ V, et al., 2016. Phylogenetic impoverishment of plant communities following chronic human disturbances in the Brazilian Caatinga [J]. *Ecology*, 7(6): 1583–1592.
- SONG YC, 2004. Tentative classification scheme of evergreen broad-leaved forests of China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 28(4): 435–448. [宋永昌, 2004. 中国常绿阔叶林分类试行方案 [J]. *植物生态学报*, 28(4): 435–448.]
- SONG YC, 2013. Evergreen broad-leaved forests in China [M]. Beijing: Science Press: 3–177. [宋永昌, 2013. 中国常绿阔叶林 [M]. 北京: 科学出版社: 3–177.]
- TANG CQ, OHSAWA M, 1997. Zonal transition of evergreen, deciduous, and coniferous forests along the altitudinal gradient on a humid subtropical mountain, Mt. Emei, Sichuan, China [J]. *Plant Ecol*, 133(1): 63–78.
- UTAILE YU, HELSEN K, AYDAGNEHUM SG, et al., 2020. Typology of the woody plant communities of the Ethiopian Nech Sar National Park and an assessment of vegetation-environment relations and human disturbance impacts [J]. *Plant Ecol Evol*, 153(1): 33–44.
- XIE PY, HE YJ, GAO ML, et al., 2017. Effect of *Chimonobambusa utilis* on the number of saplings of *Fagus lucida* population [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 25(3): 225–232. [谢佩耘, 何跃军, 高明浪, 等, 2017. 金佛山方竹对亮叶水青冈幼树种群数量结构的影响 [J]. *热带亚热带植物学报*, 25(3): 225–232.]
- XU W, MA ZY, JING X, et al., 2016. Biodiversity and ecosystem multifunctionality: advances and perspectives [J]. *Biodivers Sci*, 24(1): 55–71. [徐炜, 马志远, 井新, 等, 2016. 生物多样性与生态系统多功能性: 进展与展望 [J]. *生物多样性*, 24(1): 55–71.]
- YANG YC, ZHUANG P, NI XR, 1994. Ecological studies on the forest community of *Castanopsis platyacantha* - *Schima sinensis* on Emei Mountain [J]. *Chin J Plant Ecol*, 18(2): 105–120. [杨一川, 庄平, 黎系荣, 1994. 峨眉山峨眉栲、华木荷群落研究 [J]. *植物生态学报*, 18(2): 105–120.]
- YI SR, HUANG Y, XIAO B, et al., 2012. Preliminary analysis on natural spread ecological effects of *Chimonobambusa utilis* (Keng) Keng f. [J]. *Ecol Sci*, 31(1): 22–25. [易思荣, 黄娅, 肖波, 等, 2012. 金佛山方竹自然扩散生态效应初步分析 [J]. *生态科学*, 31(1): 23–26.]
- ZHANG JT, 2011. Quantitative ecology [M]. Beijing: Science Press: 19–21. [张金屯, 2011. 数量生态学 [M]. 北京: 科学出版社: 19–21.]
- ZHANG XY, QI JQ, ZHANG LY, et al., 2019. Effects of human disturbance on species diversity and soil physical and chemical properties of re-vegetation forest in Wenjiang section of the Jinma River [J]. *Bull Bot Res*, 39(1): 78–86. [张潇月, 齐锦秋, 张柳桦, 等, 2019. 人为干扰对金马河温江段护岸林物种多样性和土壤理化性质的影响 [J]. *植物研究*, 39(1): 78–86.]
- ZHANG ZW, XU JJ, YAN HD, et al., 2017. Effects of elevation and lithology on clay mineral composition of soils derived from limestone [J]. *Acta Pedol Sin*, 54(2): 535–542. [张治伟, 许娟娟, 严焕德, 等, 2017. 海拔与岩性变异对石灰岩发育土壤黏土矿物组成的影响 [J]. *土壤学报*, 54(2): 535–542.]
- ZHOU J, PENG MC, WANG CY, et al., 2019. Community characteristics of *Castanopsis platyacantha*, *Schima scinensis* forest in Wumeng Mountain [J]. *Guihaia*, 39(2): 248–260. [周杰, 彭明春, 王崇云, 等, 2019. 乌蒙山峨眉栲、华木荷群落特征研究 [J]. *广西植物*, 39(2): 248–260.]
- ZHOU LH, HUANG L, QIAN SH, et al., 2019. Vertical change in air temperature on the west slope of Mt. Jinfo, China [J]. *Mount Sci*, 37(6): 818–827. [周礼华, 黄力, 钱深华, 等, 2019. 金佛山西坡气温的垂直变化特征 [J]. *山地学报*, 37(6): 818–827.]
- ZHU Y, MI XC, REN HB, et al., 2010. Density dependence is prevalent in a heterogeneous subtropical forest [J]. *Oikos*, 119(1): 109–119.

(责任编辑 蒋巧媛)

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202009038

施金竹, 陈慧, 安明态, 等. 贵州省野生兜兰属植物资源现状及保护成效分析 [J]. 广西植物, 2022, 42(6): 1059–1066.
SHI JZ, CHEN H, AN MT, et al. Analyses on distribution characteristics and protection effect of wild *Paphiopedilum* in Guizhou Province [J]. *Guihaia*, 2022, 42(6): 1059–1066.



贵州省野生兜兰属植物资源现状及保护成效分析

施金竹^{1,2}, 陈慧³, 安明态^{1,2*}, 张央^{1,2}, 叶超^{1,2}, 武建勇³

(1. 贵州大学 林学院, 贵阳 550025; 2. 贵州大学 生物多样性与自然保护研究中心, 贵阳 550025; 3. 生态环境部南京环境科学研究所, 南京 210042)

摘要: 兰科 (Orchidaceae) 兜兰属 (*Paphiopedilum*) 植物花形奇特, 研究价值和观赏价值都很高, 对环境要求严格, 是生物多样性保护中的“旗舰”类群。为掌握贵州省野生兜兰属植物资源现状和保护成效, 该研究对野生兜兰属植物进行专项调查, 对其资源量、分布格局、受威胁因素和就地保护等进行分析。结果表明: (1) 共调查到 8 种兜兰属植物的 103 个分布点, 分布于 27 个县, 以南部、西南部为主要分布区, 生境复杂多样, 自然分布不均衡。(2) 各物种分布面积从大到小的顺序为硬叶兜兰>小叶兜兰>麻栗坡兜兰>巨瓣兜兰>带叶兜兰>长瓣兜兰>白花兜兰>同色兜兰, 资源丰富度从高到低的顺序为硬叶兜兰>小叶兜兰>带叶兜兰>巨瓣兜兰>麻栗坡兜兰>白花兜兰>长瓣兜兰>同色兜兰。(3) 该类群受干扰因素复杂, 受威胁较为严重, 其中过度采挖、干旱、生境退化和破碎化是其濒危的主要原因。(4) 该属“有效保护 (EP)”2 种, “较好保护 (WP)”1 种, “一般保护 (GP)”2 种, “较少保护 (LP)”3 种, 未找到目标物种以致“保护状况不明 (PSU)”2 种。已调查到的物种保护率达 100%, 但分布点保护率仅 29.13%, 各物种分布点保护率差异显著; 建议相关部门有针对性地提升全省兜兰属植物的保护强度, 进一步优化保护方式和范围, 确保这些珍稀濒危的植物资源得到持续的生存发展。

关键词: 兜兰属, 野生资源, 分布格局, 干扰因素, 就地保护, 贵州省

中图分类号: Q948.3 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2022)06-1059-08

Analyses on distribution characteristics and protection effect of wild *Paphiopedilum* in Guizhou Province

SHI Jinzhu^{1,2}, CHEN Hui³, AN Mingtai^{1,2*}, ZHANG Yang^{1,2}, YE Chao^{1,2}, WU Jianyong³

(1. College of Forestry, Guizhou University, Guiyang 550025, China; 2. Biodiversity and Conservation Research Center of Guizhou University, Guiyang 550025, China; 3. Nanjing Institute of Environmental Sciences, Ministry of Ecology and Environment, Nanjing 210042, China)

Abstract: *Paphiopedilum* of Orchidaceae is a “flagship” group in biodiversity conservation, with high research value and ornamental value, and it grows in special environment. In order to understand the resource status and conservation effect of *Paphiopedilum* in Guizhou Province, this study conducted a special investigation of wild *Paphiopedilum*, and the resource status, distribution pattern, threatened factors and local protection of them were analyzed. The results are as

收稿日期: 2021-03-12

基金项目: 生态环境部生物多样性调查、观测和评估项目 (8-3-7-20-3); 国家自然科学基金 (31960042) [Supported by the Biodiversity Survey, Observation and Assessment Program of Ministry of Ecology and Environment (8-3-7-20-3); National Natural Science Foundation of China (31960042)].

第一作者: 施金竹 (1996-), 硕士研究生, 主要从事生物多样性保护、园林植物与观赏园艺研究, (E-mail) shijinzhu0726@126.com。

*通信作者: 安明态, 博士, 正高级实验师, 主要从事生物多样性保护与植物生态学研究, (E-mail) gdanmingtai@126.com。

follows: (1) A total of 103 distribution sites of eight species of *Paphiopedilum* are found in this special survey, distributed in 27 counties, with the southern and southwestern regions as the main distribution areas, their habitats are complex and diverse, and the natural distribution are uneven. (2) Their distribution areas are sorted from the largest to the smallest as *P. micranthum* > *P. barbigerum* > *P. malipoense* > *P. bellatulum* > *P. hirsutissimum* > *P. dianthum* > *P. emersonii* > *P. concolor*, the order of resource richness from high to low is *P. micranthum* > *P. barbigerum* > *P. hirsutissimum* > *P. bellatulum* > *P. malipoense* > *P. emersonii* > *P. dianthum* > *P. concolor*. (3) The plants of this genus suffer from complex disturbance factors and serious threats, among which overexploitation, drought, habitat degradation and fragmentation are the main reasons for its endangered status. (4) Two species of the genus “effective protection (EP)”, one species of “well protection (WP)”, two species of “general protection (GP)”, three species of “less protection (LP)”, two species of “unknown protection status (UPS)” because no target species are found. The species conservation rate is 100%, but the conservation rate of distribution sites is 29.13%. There are significant differences in population conservation rates among different species. It is suggested that relevant departments should enhance the protection intensity of *Paphiopedilum* plants in Guizhou, and further optimize the protection mode and scope, so as to ensure the sustainable survival and development of these rare and endangered plant resources.

Key words: *Paphiopedilum*, wild resource, distribution pattern, interference factor, *situ* protection, Guizhou Province

兜兰属 (*Paphiopedilum*) 是兰科 (Orchidaceae) 中较原始且极具观赏价值的濒危类群 (刘仲健等, 2009; 朱亚艳等, 2017), 具有显著的生态优势和资源优势 (甘春雁等, 2019)。花朵具有造型独特、色彩绚丽、观赏花期持久等特点, 兜兰属植物常作为高档花卉被广泛栽培应用且流行于市场 (曾宋君等, 2011)。兜兰属植物对生境高度依赖且分布具有个体高度聚集生长和局限生长于生态环境脆弱的喀斯特地区的特点 (罗毅波等, 2003), 极易受到人为干扰、生境退化、自然传粉昆虫减少等因素的影响。自 20 世纪 80 年代以来兰花热狂潮的兴起, 野生兜兰遭到掠夺性采挖, 资源破坏严重 (王代谷等, 2009)。近年来, 野生兜兰属植物受威胁现象仍旧存在, 部分地区的兜兰属植物已经濒危、极危甚至区域性灭绝。兜兰属所有种均被《濒危野生动植物种国际贸易公约》(CITES) 附录 I 收录 (2021)。

贵州省处于我国东南季风和西南季风的重要交汇区, 水热条件良好, 气候类型丰富多样, 地形复杂, 地势起伏, 喀斯特面积占全省面积的 60.19% (李宗发, 2011), 是我国典型的生态环境脆弱区 (张颖等, 2019), 生境具有高度异质性、严酷性的特征, 为野生植物的生长繁育提供了丰富多样和复杂特殊的环境。兜兰属植物作为植物界的“明星”类群深受人们关注, 据资料 (罗杨等, 2015; 陈东升等, 2019) 记载, 贵州省共有兜兰属植物 10 种, 但该类群在贵州省的具体分布、数量等资源本底不清, 受威胁及保护状况不明, 科学保护与合理利用受到限制。为此, 本研究结合多年来对贵州

省兜兰属植物资料的整理以及 2019—2020 年兜兰属植物的专项补充调查结果, 对贵州省兜兰属植物种类、分布、干扰因素、保护现状等进行统计分析, 并在此基础上提出保护对策, 以期对贵州省野生兜兰属植物的科学保护提供参考依据。

1 研究方法

1.1 历史数据整理

查阅已有文献、科考集等资料, 结合中国数字植物标本馆 (<http://www.cvh.ac.cn/>), 重点获取并汇总贵州省兜兰属植物历史分布数据。

1.2 实地调查与统计方法

2019 年 7 月至 2020 年 11 月, 对全省历史分布数据进行专项实地核查。同时, 通过访谈法、典型生境抽样法对兜兰属植物的潜在分布区、历史调查薄弱区和空白区进行实地补充调查。由于兜兰属植物的自然分布区 (目标物种出现的自然居群连续、未间断的分布区域) 往往非常狭窄, 调查时, 对各个分布点尽量采取“直数法”调查; 难以通过“直数法”调查的, 则根据分布面积采用“样方法”进行典型抽样调查, 样方大小 5 m × 5 m, 每个抽样调查点至少设置 3 个样方。记录指标包括每个分布点兜兰属植物物种名称、株 (丛) 数、经纬度、海拔、坡位、坡向、所处的植被类型以及主要伴生物种、受干扰方式及程度、保护措施、自然更新状况等信息。

参考胡会强等 (2019) 对野生兰科植物资源量

分级的方法,将贵州省野生兜兰属植物资源量划分为高(植株数量: $N>5\ 000$)、中($1\ 000<N\leq 5\ 000$)、低($500<N\leq 1\ 000$)、罕见($N\leq 500$)4个等级。

1.3 自然保护区数据获取

贵州省行政单元空间数据来源于全国地理信息资源目录服务系统(<http://www.webmap.cn>),124个自然保护区数据来自中华人民共和国生态环境部发布的全国自然保护区名录(<http://www.mee.gov.cn/ywgz/zrstbh/zrbhdjg/201905/P020190514616282907461.pdf>)。调查中不确定目标物种是否位于自然保护区时,则与当地相关管理部门进一步确认核实。

1.4 就地保护评价

以国家公园为主体的自然保护地体系是我国生物多样性保护,尤其珍稀濒危物种及其生态环境保护的最主要方式,贵州省暂没有国家公园试点。因此,自然保护区是贵州省目前为止最主要和最严格的就地保护方式。根据目标物种分布点处于自然保护区的占比情况(就地保护率),以及目标物种分布面积、种群数量、天然更新状况等,结合前人(蒋明康等,2006;金效华,2012;秦卫华等,2012)的研究方法,将全省野生兜兰属植物就地保护水平划分为以下6个等级。

(1)有效保护(EP):野生种群在10个及以上自然保护区内有分布,或分布狭窄的物种,其分布于保护区内的种群面积(或数量)在 $2/3$ 以上,且在保护区内生长良好,能正常繁衍。(2)较好保护(WP):野生种群在7~9个自然保护区内有分布或 $1/2\sim 2/3$ 的种群面积(或数量)分布于保护区内,且在保护区内能正常更新。(3)一般保护(GP):野生种群分布于4~6个自然保护区,或 $1/3\sim 1/2$ 种群面积(或数量)分布于保护区内。(4)较少保护(LP):野生种群分布的自然保护区数量仅1~3个或分布于保护区内的种群面积(或数量)小于 $1/3$,在保护区内繁衍更新不良。(5)未受保护(UP):全省目前尚无野生种群分布于自然保护区内。(6)保护状况不明(UPS):已有资料尚不能证明其是否在保护区内有分布。

2 结果与分析

2.1 种类组成及资源丰富度

资料整理和调查结果(表1)表明,贵州省有记

载的10种野生兜兰属植物,本次调查共找到8种,即硬叶兜兰(*Paphiopedilum micranthum*)、小叶兜兰(*P. barbigerum*)、巨瓣兜兰(*P. bellatulum*)、带叶兜兰(*P. hirsutissimum*)、长瓣兜兰(*P. dianthum*)、白花兜兰(*P. emersonii*)、麻栗坡兜兰(*P. malipoense*)和同色兜兰(*P. concolor*)。其中,盘州记载的杏黄兜兰(*P. armeniacum*)、兴义记载的文山兜兰(*P. wenshanense*)在本次实地调查中皆未发现。

从全省各兜兰属植物的资源丰富度来看,硬叶兜兰为最高,共计43个分布点,各居群从北到南零散分布于江口、湄潭、惠水、紫云、望谟、荔波等18个县级行政单元;其次为小叶兜兰,共17个分布点,各居群从中部到南部零散分布于开阳、乌当、福泉等10个县级行政单元;带叶兜兰、巨瓣兜兰资源丰富度居中,分布点分别有13个和9个;长瓣兜兰、麻栗坡兜兰、白花兜兰资源丰富度偏低,其分布点分别为8、8、4个;同色兜兰资源丰富度最低,目前仅发现1个分布点。

2.2 水平分布与生境特征

从自然地理区统计结果来看,贵州省兜兰属植物主要分布于南盘江至北盘江流域以及黔南喀斯特山地,据统计,该地区分布着贵州省有记载的10种野生兜兰属植物,本次调查共有89个野生兜兰属植物分布点位于该地区,占全省总分布点(103个,下同)的86.41%。南盘江至北盘江地区有记载野生兜兰属植物9种,本次调查共有49个分布点位于该地区,占47.57%。从野生兜兰属植物是否处于喀斯特环境统计来看,全省喀斯特环境有分布点87个,占全省总分布点的84.47%。从所处植被类型统计来看,针叶林分布点3个,占2.91%;阔叶林分布点99个,占96.12%;灌木林分布点1个,占0.97%;林外灌草坡、草坡、裸地等全光照环境未发现兜兰属植物。从所处坡向统计来看,阳坡分布点66个,占64.08%;阴坡分布点37个,占35.92%。从分布坡位统计来看,山坡上部的分布点46个,占44.66%;中部分布点42个,占40.78%;中部和上部合计分布点88个,占85.44%;下部分布点15个,占14.56%。

从市州级行政辖区统计结果来看,贵州省兜兰属植物主要分布于除毕节市(贵州西北部)以外的其余8个市州共27个县,以黔西南州、黔南州为主要分布区(图1)。其中,黔西南州物种丰富度最高,达8种,占全省有记载兜兰属植物总种数

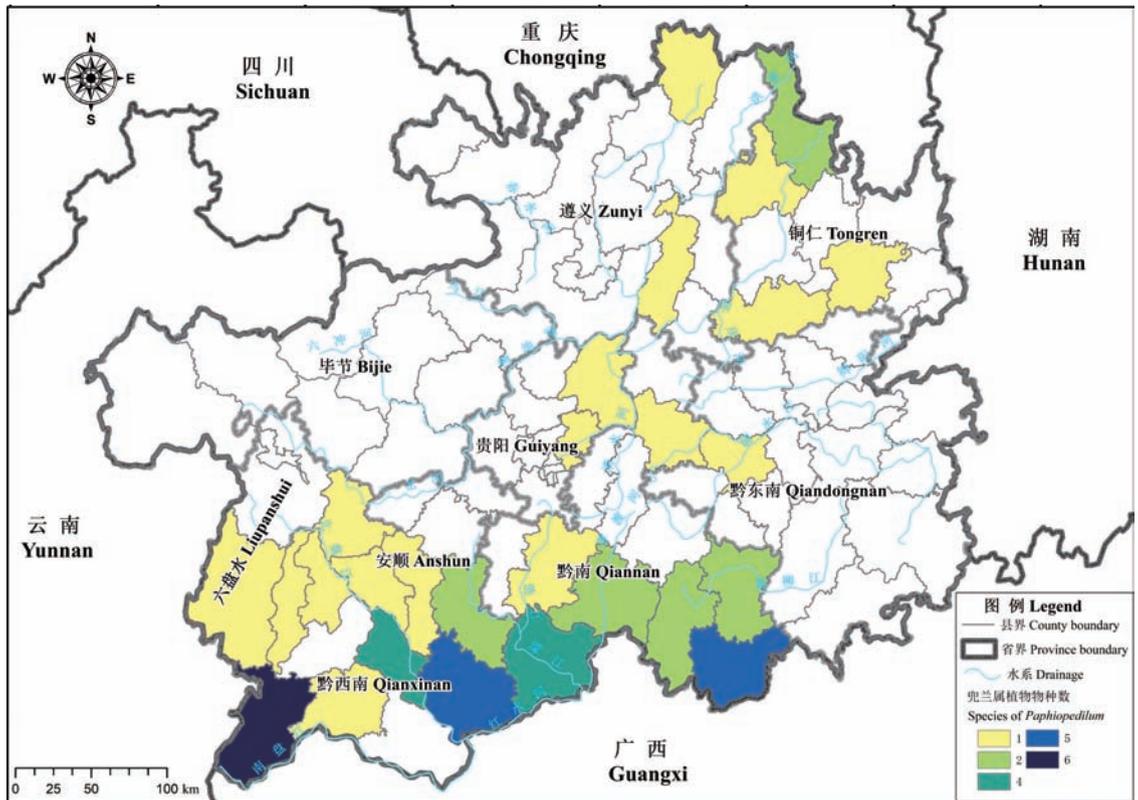
表 1 贵州省野生兜兰属植物种类、分布及资源丰富度状况

Table 1 Species, distribution and resources richness of wild *Paphiopedilum* in Guizhou

物种名 Species	分布市、州数 Number of distributed cities and states	分布县级行政单元数 Number of county-level administrative units	分布点数 Number of distribution points	喀斯特地区分布点数 Number of distribution points in karst area	资源丰富度 Resource richness
硬叶兜兰 <i>P. micranthum</i>	6	18	43	37	高 High
小叶兜兰 <i>P. barbigerum</i>	4	10	17	15	高 High
带叶兜兰 <i>P. hirsutissimum</i>	2	5	13	11	中 Medium
巨瓣兜兰 <i>P. bellatulum</i>	3	5	9	8	中 Medium
麻栗坡兜兰 <i>P. malipoense</i>	3	6	8	6	低 Low
长瓣兜兰 <i>P. dianthum</i>	3	4	8	6	低 Low
白花兜兰 <i>P. emersonii</i>	1	1	4	3	低 Low
同色兜兰 <i>P. concolor</i>	1	1	1	1	罕见 Rare
杏黄兜兰 <i>P. armeniacum</i>	1	未见 Not found	不详 Unknown	不详 Unknown	不详 Unknown
文山兜兰 <i>P. wenshanense</i>	1	未见 Not found	不详 Unknown	不详 Unknown	不详 Unknown
合计 Total	8	27	103	87	—

注：表中目的物种分布市、州数和县级行政单元数合计项为非重复统计。

Note: The total items of city, state and county distribution of target species in the table are non-duplicate statistics.

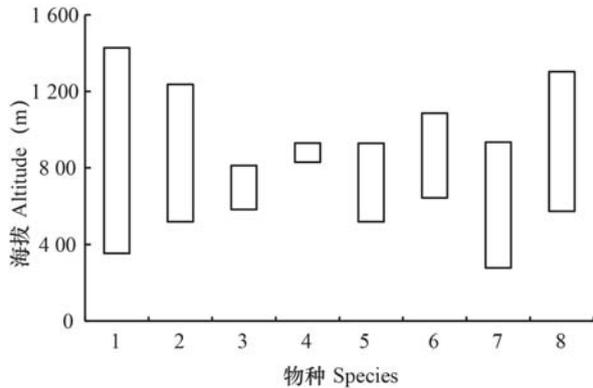


数字 1~6 表示兜兰属植物物种数。

Figures 1~6 indicate the number of species of *Paphiopedilum* distributed.

图 1 贵州省野生兜兰属植物物种县域分布丰富度示意图

Fig. 1 Diagram of county distribution richness of wild *Paphiopedilum* species in Guizhou



1. 硬叶兜兰; 2. 小叶兜兰; 3. 白花兜兰; 4. 同色兜兰;
5. 麻栗坡兜兰; 6. 长瓣兜兰; 7. 带叶兜兰; 8. 巨瓣兜兰。
1. *Paphiopedilum micranthum*; 2. *P. barbigerrum*; 3. *P. emersonii*;
4. *P. concolor*; 5. *P. malipoense*; 6. *P. dianthum*; 7. *P.*
hirsutissimum; 8. *P. bellatulum*.

图2 贵州省野生兜兰属植物物种丰富度垂直分布图
Fig. 2 Vertical distribution of species richness of
wild *Paphiopedilum* in Guizhou

的80%,分布点30个,占全省总分布点的29.13%;其次为黔南州,共分布6种,占全省有记载兜兰属植物总种数的60%,分布点40个,占全省总分布点的38.83%;黔东南州和贵阳市最少,皆仅分布1种,各占全省有记载兜兰属植物总种数的10%,分布点分别为1个和2个,分别占全省总分布点的0.97%、1.94%。从县域分布来看,位于贵州西南部的兴义市物种丰富度最高,为6种,其次为荔波县和望谟县,各占5种,最少的为道真、镇宁等17个县,皆仅分布1种。

本研究表明,野生兜兰属植物在贵州省的自然分布区主要为水热条件好、无霜期最长的区域,同时也是喀斯特地貌最典型发育、地形切割明显、小生境最复杂的区域。该植物类群在贵州省西南部至南部地区的物种丰富度及其种群密集程度皆明显高于西部、北部至东部地区,通常分布在通风透气和水热条件较好的山脊、陡崖等喀斯特环境。在喀斯特发育明显但海拔较高、水热条件较差的黔西北地区,以及水热条件较好但以非喀斯特地貌为主的黔东南低山丘陵地区,基本上没有发现野生兜兰属植物分布。贵州省兜兰属植物的这种自然地理分布格局在一定程度上反映出该类群喜湿热、偏荫但要求排水、透气良好的以喀斯特环境为主的总体特征。

2.3 垂直分布特点

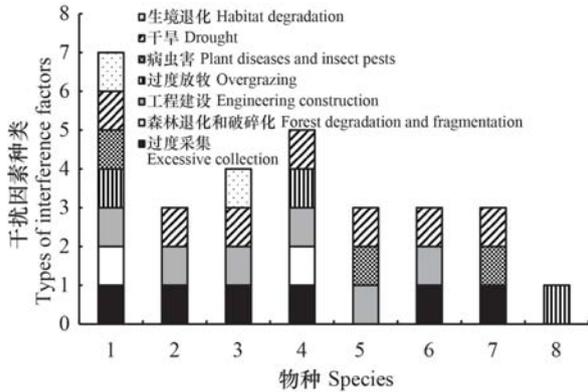
贵州省野生兜兰属植物主要分布于海拔200~1600 m范围,各物种垂直分布差异较大,物种丰富度总体上表现出随海拔先升高后降低的趋势(图2)。海拔400~1200 m是该属植物在贵州省主要集中分布的垂直段,当海拔在600~1000 m时,物种丰富度最高,为7种,且种群数量和密度达到最高。海拔低于200 m时未发现目标物种分布;海拔高于1000 m时,带叶兜兰、麻栗坡兜兰和白花兜兰3种无分布;海拔高于1400 m时,仅硬叶兜兰1种有分布。从各目标物种的海拔分布范围来看,硬叶兜兰分布幅度最大,200~1600 m均有分布,海拔高差达1400 m;其次是巨瓣兜兰和小叶兜兰,分布范围为400~1400 m,海拔高差1000 m;带叶兜兰、长瓣兜兰、麻栗坡兜兰和白花兜兰分布海拔范围主要集中在400~1200 m之间,海拔高差为600~800 m;同色兜兰垂直分布范围较为狭窄,仅在海拔1000~1200 m有发现。

2.4 威胁因素分析

兜兰属植物对生存环境要求非常严格。贵州省野生兜兰属植物分布环境除需要充足的水热条件和适宜的荫蔽环境外,往往土体疏松,土层浅薄,有一定的腐殖质且较为干净,排水透气性好。因此,该类群实际分布范围极其狭窄,各分布点常局限于几十至几百平方米不等的狭小空间,除带叶兜兰外,基本上没有发现自然分布面积超过1000 m²的分布点,部分分布点面积不到10 m²甚至更小,例如罗甸、荔波、江口等县的部分硬叶兜兰分布点;荔波等县的部分麻栗坡兜兰、白花兜兰分布点;乌当区的小叶兜兰分布点等。可见,兜兰属植物是对生态环境高度敏感的类群,极易因外界干扰导致的生境退化而威胁其生存。同时,因兜兰属植物花形奇特,艳丽多姿,是野生观赏植物中的“明星”类群,极易引起人们关注并招致掠夺性、毁灭性采挖。

图3统计结果表明,过度采挖、森林砍伐、过度放牧、工程建设等人为因素以及干旱、冰雹、凝冻、病虫害、滑坡等自然灾害都会对兜兰属植物造成影响。全省各地的野生兜兰属植物除少数位于保护级别较高的自然保护区的分布点受到严格保护外,大多数分布点受威胁状况仍较为严重。其中,硬叶兜兰受干扰因素最多,包括生境退化、干旱、病虫害、过度放牧、工程建设、森林退化和破碎

化、过度采集等至少7类。近年来,随着宣传和保护管理力度加大,包括野生兜兰属植物在内的各类兰花、珍稀濒危植物等乱采滥挖的现象得到一定程度的控制,但这类现象仍普遍存在。加之兜兰属植物多分布于喀斯特山地,森林生态系统退化和破碎化后导致生境退化、临时性干旱频繁甚至环境改变,影响其野生种群正常繁衍,这是导致贵州省野生兜兰属植物受威胁严重甚至濒危和极危的重要原因。



1. 硬叶兜兰; 2. 长瓣兜兰; 3. 带叶兜兰; 4. 巨瓣兜兰; 5. 麻栗坡兜兰; 6. 小叶兜兰; 7. 白花兜兰; 8. 同色兜兰。下同。

1. *Paphiopedilum micranthum*; 2. *P. dianthum*; 3. *P. hirsutissimum*; 4. *P. bellatulum*; 5. *P. malipoense*; 6. *P. barbigerum*; 7. *P. emersonii*; 8. *P. concolor*. The same below.

图3 贵州省野生兜兰属植物威胁因素
Fig. 3 Disturbance factors of wild *Paphiopedilum* in Guizhou

2.5 就地保护状况分析

贵州省有记载的10种兜兰属植物,有8种分布于各级自然保护区得到不同程度的保护,另2种因未找到,情况不明。在全省已知的103个自然分布点中,有30个分布点位于自然保护区内,就地保护率为29.13%。各目标物种的就地保护成效和就地保护率亦有所不同(图4)。其中,白花兜兰和同色兜兰为“有效保护(EP)”,这2个种各自然分布点的实际分布面积积极其狭窄,有2/3以上种群分布于自然保护区内,且种群自然繁殖更新良好,其中白花兜兰分布于贵州茂兰国家级自然保护区,同色兜兰分布于贵州兴义坡岗喀斯特森林州级自然保护区。硬叶兜兰为“较好保护(WP)”,其自然分布点在8个自然保护区内有分

布,1/2以上种群受到保护。麻栗坡兜兰和带叶兜兰为“一般保护(GP)”,其中,麻栗坡兜兰在5个自然保护区内有分布,带叶兜兰在4个自然保护区内有分布。“较少保护(LP)”有小叶兜兰、巨瓣兜兰和长瓣兜兰3种,均在2个自然保护区内有分布,其中,巨瓣兜兰和长瓣兜兰所在保护区级别都较低,保护力度较弱。杏黄兜兰和文山兜兰此次调查未发现,保护状况不明。

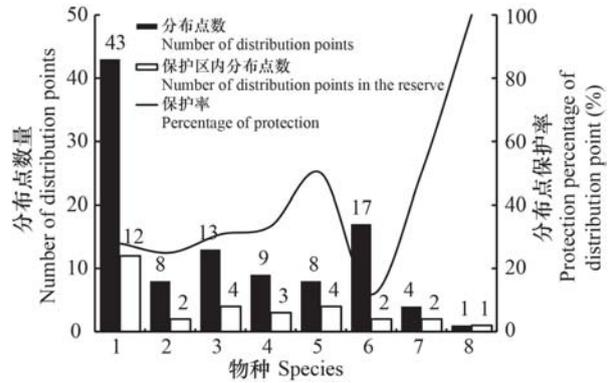


图4 贵州省野生兜兰属植物分布点保护率
Fig. 4 Population protection percentage of wild *Paphiopedilum* in Guizhou

3 讨论与结论

本研究中,兜兰属植物在贵州省由南到北皆有分布,总体上呈“西南部、南部较丰富,中部、东北部丰富度较低、西北部和东南部缺乏”的空间分布特征,其分布较为零散,各市、州之间物种丰富度差异明显,小生境尺度分布狭窄,局限于特殊生境中。在自然地理上,以水热条件较好、喀斯特地貌高度发育的南盘江至北盘江流域以及黔南喀斯特山地为主要分布区。这些区域生境特殊,异质化程度较高,植被原生性保存较完好,被王瑞等(2014)划分为贵州省生物多样性热点地区,是贵州省兰科植物尤其兜兰属植物热点地区。本研究中,贵州省兜兰属植物垂直分布于海拔范围200~1600 m以内,中海拔地区物种丰富度最高。其中,小叶兜兰和带叶兜兰主要生长在河谷两旁的悬崖陡壁上,其余种主要分布于排水透气、透光性好的特殊狭窄生境中。除长瓣兜兰外,其余各物种在其适宜生长的环境中均以几十甚至上百株的数量集群分布,这可能是长瓣兜兰植株个体较大,

开花时花葶较高, 主要集中能量以发育成熟进行开花繁殖, 侧芽萌发产生新植株的能力较其余种弱所导致。硬叶兜兰在全省分布范围最广, 资源量最丰富, 可见贵州省分布的野生兜兰属植物中, 该种的生态适应性较其他种强, 至于各物种的适应性与自然地理环境间的关系, 有待进一步探索。据资料记载, 杏黄兜兰分布于盘州市(陈东升等, 2019), 文山兜兰分布于兴义市(邓朝义等, 2013), 调查组多次调查寻找未见, 有待进一步调查研究。

兜兰属植物缺少多数兰科植物所具有的假鳞茎(可以储藏养分和水分), 对极端气候环境的适应能力较弱(何荆洲等, 2013), 该类群在贵州省集中分布于水热条件良好的喀斯特地区, 对生境要求高且对适生环境具有高度的依赖性。随着社会经济条件恶化, 野外生境质量急剧下降甚至退化丧失, 加之兜兰属植物为兰科中的观赏“旗舰类群”, 深受各方“爱兰人士”的青睐, 在小区域内集群生长的兜兰属植物一旦遭到采挖, 对种群产生的毁灭性影响几乎不可逆转。因此, 干旱、生境破碎化及人为过度采挖等因素已成为贵州省兜兰属植物野外生存的主要威胁。

本研究中, 贵州省野生兜兰属植物物种保护率较高, 但分布点保护率仅为 29.13%, 可见自然保护区的保护范围和保护力度尚存在很大优化空间。此外, 野外调查过程中发现, 即使分布于保护区内的兜兰属植物, 也受人为采挖和生境丧失等因素的干扰较轻, 但病虫害现象仍较为严重, 全省除少部分分布于国家级自然保护区的种群得到较好保护外, 市州级、县级自然保护区保护级别较低, 保护强度较薄弱, 保护成效相对较弱。兜兰属植物本身对生境要求严格, 实际分布非常狭窄, 即使是分布范围相对较广泛的硬叶兜兰也往往局限于不足 10 hm² 甚至更小的区域生长, 管理难度加大。尽管相关部门已经高度重视此类珍稀濒危植物的保护工作, 并尽可能将其纳入保护范围, 但是此类植物生长环境特殊复杂, 常受到多种威胁因素交叉干扰, 具体保护措施的实施存在较多阻碍。因此, 兜兰属植物的保护工作仍需进一步完善和细化, 如果不及时采取相关保护措施, 种群发展将受到威胁, 甚至在贵州省内一些自然分布区将濒临灭绝。综合以上来看, 野生兜兰属植物的保护, 建议优先考虑就地结合近地的保护手段, 必要时

可采取迁地保护措施。

目前, 虽然兰科植物的保护级别和受关注度普遍较高, 但在有效保护层面上没有直接法律依据, 很大程度上限制了兰科植物的科学保护与合理利用。作为兰科植物中极具观赏价值的类群, 兜兰属植物花形奇特、生境要求特殊, 具有很高的科研价值和经济价值。贵州省地形地貌、土壤及气候条件特殊, 兜兰属植物资源丰富, 局部生态环境良好, 为开展兜兰属植物相关研究工作提供了先天条件。总体而言, 野外本底资源的掌握是开展一切科学研究的基础, 野生兜兰属植物自然资源的保护是关键。今后, 希望能在进一步优化保护范围、改善保护方式等的基础上, 不断完善法律依据, 加强宣传工作, 提高公众对此类珍稀植物的保护意识, 让更多需要保护的植物得到更加切实有效的保护。

参考文献:

- CHEN DS, ZHU JY, FAN YM, et al., 2019. Identification manual of wild Orchids in Guizhou Province [M]. Guiyang: Guizhou Science and Technology Press; 27-29. [陈东升, 朱惊毅, 范云美, 等, 2019. 贵州野生兰科植物鉴别手册 [M]. 贵阳: 贵州科技出版社: 27-29.]
- Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora, 2021. [EB/OL]. (2021-02-18): <https://cites.org/sites/default/files/eng/app/2021/E-Appendices-2021-02-14.pdf>
- DENG CY, CHENG K, HUANG Y, 2013. New recorded of Orchidaceae in Guizhou Province (III) [J]. Seed, 32(4): 58-59. [邓朝义, 程坤, 黄勇, 2013. 贵州兰科植物新分布记录(III) [J]. 种子, 32(4): 58-59.]
- GAN CY, WEI MQ, SHEN LJ, et al., 2019. A brief discussion on the research status of the genus *Paphiopedilum* in China [J]. Anhui Agric Sci Bull, 25(11): 52-53. [甘春雁, 韦妙琴, 沈丽娟, 等, 2019. 浅析我国兜兰属植物的研究现状 [J]. 安徽农学通报, 25(11): 52-53.]
- HE JZ, BU ZY, LI JL, et al., 2013. Introduction and cultivation of *Paphiopedilum* plants [J]. Guangdong Agric Sci, 40(19): 35-37. [何荆洲, 卜朝阳, 李俊玲, 等, 2013. 兜兰属植物的引种与栽培 [J]. 广东农业科学, 40(19): 35-37.]
- HU HQ, YU ZP, WANG GB, et al., 2019. Resources of Orchidaceae medicinal plants in Jiangxi Province [J]. Chin J Exp Trad Med Form, 25(21): 148-154. [胡会强, 余泽平, 王国兵, 等, 2019. 江西兰科药用植物资源调查

- [J]. 中国实验方剂学杂志, 25(21): 148-154.]
- JIANG MK, WANG Z, QIN WH, et al., 2006. Effectiveness of national priority wildlife protection in nature reserves [J]. J Ecol Rural Environ, (4): 35-38. [蒋明康, 王智, 秦卫华, 等, 2006. 我国自然保护区内国家重点保护物种保护成效评价 [J]. 生态与农村环境学报, (4): 35-38.]
- JIN XH, 2012. A comment on "Assessment of *in situ* conservation of 1, 334 native Orchids in China" [J]. Biodivers Sci, 20(2): 235-237. [金效华, 2012. 对《中国 1,334 种兰科植物就地保护状况评价》一文的评论 [J]. 生物多样性, 20(2): 235-237.]
- LI ZF, 2011. Partition of karst landform in Guizhou [J]. Guizhou Geol, 28(3): 177-181. [李宗发, 2011. 贵州喀斯特地貌分区 [J]. 贵州地质, 28(3): 177-181.]
- LIU ZJ, CHEN XQ, CHEN LJ, et al., 2009. The genus *Paphiopedilum* in China [M]. Beijing: Science Press: 10-12. [刘仲健, 陈心启, 陈利君, 等, 2009. 中国兜兰属植物 [M]. 北京: 科学出版社: 10-12.]
- LUO YB, JIA JS, WANG CL, 2003. Conservation strategy and potential advantages of the Chinese *Paphiopedilum* [J]. Biodivers Sci, 11(6): 491-498. [罗毅波, 贾建生, 王春玲, 2003. 初论中国兜兰属植物的保护策略及其潜在资源优势 [J]. 生物多样性, 11(6): 491-498.]
- LUO Y, DENG LX, YANG CH, et al., 2015. Guizhou vascular plant catalogue [M]. Beijing: China Forestry Publishing House: 533-554. [罗杨, 邓伦秀, 杨成华, 等, 2015. 贵州维管束植物编目 [M]. 北京: 中国林业出版社: 533-554.]
- QIN WH, JIANG MK, XU WG, et al., 2012. Assessment of *in situ* conservation of 1, 334 native Orchids in China [J]. Biodivers Sci, 20(2): 177-183. [秦卫华, 蒋明康, 徐网谷, 等, 2012. 中国 1,334 种兰科植物就地保护状况评价 [J]. 生物多样性, 20(2): 177-183.]
- WANG DG, DENG KY, WEI CJ, 2009. Current situation and prospect of *Paphiopedilum* in Guizhou [J]. J Anhui Agric Sci, 37(6): 2469-2470. [王代谷, 邓克云, 魏春杰, 2009. 贵州兜兰属植物的现状及展望 [J]. 安徽农业科学, 37(6): 2469-2470.]
- WANG R, AN YL, WANG PB, et al., 2014. Study on biodiversity hotspots in Guizhou Province [J]. Res Soil Water Conserv, 21(6): 152-157. [王瑞, 安裕伦, 王培彬, 等, 2014. 贵州省生物多样性热点地区研究 [J]. 水土保持研究, 21(6): 152-157.]
- ZENG SJ, XIA NH, CHEN ZL, et al., 2011. Research progress on cross breeding of *Paphiopedilum* [J]. Chin Wild Plant Resour, 30(2): 9-13. [曾宋君, 夏念和, 陈之林, 等, 2011. 国产兜兰属植物观赏价值评价及其在华南地区的应用前景分析 [J]. 中国野生植物资源, 30(2): 9-13.]
- ZHANG Y, YANG ZM, CHEN YQ, et al., 2019. Land system vulnerability measurement and its spatial differentiation in Guizhou Province [J]. Res Soil Water Conserv, 26(5): 249-257. [张颖, 杨智谋, 陈瑜琦, 等, 2019. 贵州省土地系统脆弱性测度及其空间分异特征 [J]. 水土保持研究, 26(5): 249-257.]
- ZHU YY, WANG G, HOU N, et al., 2017. Genetic diversity analysis of wild *Paphiopedilum* species in the South of Guizhou [J]. J SW For Univ, 37(1): 10-14. [朱亚艳, 王港, 侯娜, 等, 2017. 贵州南部野生兜兰 SRAP 遗传多样性分析 [J]. 西南林业大学学报, 37(1): 10-14.]

(责任编辑 蒋巧媛)

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202012022

李桥, 范清平, 唐战胜, 等. 浙江东白山次生针阔混交林群落组成及结构动态 [J]. 广西植物, 2022, 42(6): 1067–1076.
LI Q, FAN QP, TANG ZS, et al. Community composition and structure dynamics of secondary coniferous and broad-leaved mixed forest in Dongbaishan, Zhejiang Province [J]. *Guihaia*, 2022, 42(6): 1067–1076.



浙江东白山次生针阔混交林群落组成及结构动态

李 桥¹, 范清平¹, 唐战胜^{1,2}, 孟 杰³, 张敏德⁴,
王云泉¹, 李铭红⁵, 仲 磊⁶, 陈建华^{1*}

(1. 浙江师范大学 化学与生命科学学院, 浙江 金华 321004; 2. 浙江九龙山国家级自然保护区管理中心, 浙江 遂昌 323300;
3. 诸暨东白山省级自然保护区管理站, 浙江 诸暨 311800; 4. 诸暨市陈蔡水库林场, 浙江 诸暨 311818; 5. 浙江师范大学
行知学院, 浙江 兰溪 321100; 6. 浙江大学 生命科学学院, 杭州 310058)

摘 要: 次生针阔混交林是亚热带地区常见的森林类型, 研究次生针阔混交林群落的演替特征及其更新规律, 将为本地区植被恢复及森林经营管理提供重要依据。该文基于 2013 和 2018 年两次调查东白山次生针阔混交林 1 hm² 固定样地的数据, 从木本植物组成、群落物种多样性、物种重要值、径级结构等方面, 分析了东白山次生针阔混交林群落组成和结构的动态变化。结果表明: (1) 2013—2018 年间, 群落内物种数和植株数均显著下降 ($P < 0.05$); (2) 样地内 DBH ≥ 1 cm 的个体死亡 1 505 株, 年均死亡率 6.40%, 新增个体 71 株, 年均补员率 0.35%; (3) 群落物种多样性指数均显著下降 ($P < 0.05$), 其中 Margalef 丰富度指数下降最多, 降低了 25.03%, Shannon-Wiener 指数降低了 11.88%; (4) 林冠层中常绿阔叶树种的优势地位在进一步加强, 而针叶树种的优势度在逐渐下降; (5) 5 a 间, 大、中径级的个体比例逐渐增加, 小径级植株的存活个体比例逐渐下降。该研究表明, 2013—2018 年间, 东白山次生针阔混交林群落组成和结构总体发生了较为显著的动态变化, 群落处于次生针阔混交林向常绿阔叶林快速演替阶段。

关键词: 东白山, 次生针阔混交林, 群落动态, 死亡率和补员率, 径级结构

中图分类号: Q948.1 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2022)06-1067-10

Community composition and structure dynamics of secondary coniferous and broad-leaved mixed forest in Dongbaishan, Zhejiang Province

LI Qiao¹, FAN Qingping¹, TANG Zhansheng^{1,2}, MENG Jie³, ZHANG Minde⁴,
WANG Yunquan¹, LI Minghong⁵, ZHONG Lei⁶, CHEN Jianhua^{1*}

(1. College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, Zhejiang, China; 2. Management Center of Zhejiang Jiulongshan National Nature Reserve, Suichang 323300, Zhejiang, China; 3. Zhuji Dongbaishan Provincial Nature Reserve Administration Station, Zhuji 311800, Zhejiang, China; 4. Chencai Reservoir Forest Farm of Zhuji City, Zhuji 311818, Zhejiang, China; 5. Xingzhi College, Zhejiang Normal University, Lanxi 321100, Zhejiang, China; 6. College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China)

收稿日期: 2021-05-17

基金项目: 浙江省财政厅、浙江省环保厅项目; 诸暨东白山省级自然保护区管理处合作项目 (KYH06Y17254) [Supported by Zhejiang Provincial Department of Finance and Zhejiang Provincial Department of Environmental Protection Program; Zhuji Dongbaishan Provincial Nature Reserve Administration Station Cooperation Program (KYH06Y17254)].

第一作者: 李桥 (1996-), 硕士研究生, 研究方向为植物资源与多样性, (E-mail) liqiao@zjnu.edu.cn.

* 通信作者: 陈建华, 博士, 教授, 研究方向为植物资源与多样性, (E-mail) sky78@zjnu.cn.

Abstract: Secondary coniferous and broad-leaved mixed forest is very common in subtropical regions. Studying the community succession characteristics and regeneration rules of the secondary coniferous and broad-leaved mixed forest will provide a scientific basis for vegetation restoration and forest management in this area. Using two datasets (2013 and 2018) from a permanent 1 hm² secondary coniferous and broad-leaved mixed forest plot in Dongbaishan (DBS), we analyzed the community composition and structure dynamics of tree species composition, community species diversity, species importance values, and size class structure and so on. The results were as follows: (1) Species richness and individual numbers were significantly reduced in the community during 2013–2018 ($P < 0.05$); (2) In the plot, 1 505 individuals DBH ≥ 1 cm died, with an annual average mortality of 6.40%, and 71 new individuals recruited, with an annual average recruitment rate of 0.35%; (3) The community species diversity indexes declined significantly ($P < 0.05$), of which Margalef richness index changed greatly, decreased by 25.03%, and Shannon-Wiener index decreased by 11.88%; (4) The dominant position of evergreen broad-leaved tree species were strengthening, while coniferous tree species were gradually reduced; (5) During the five years, the proportion of large and medium size class plants gradually increased, while the proportion of small size class plants gradually decreased. In general, the community composition and structure dynamics of the secondary coniferous and broad-leaved mixed forest community in DBS changed significantly during 2013–2018. The community is in a rapid succession stage from secondary coniferous and broad-leaved mixed forest to evergreen broad-leaved forest.

Key words: Dongbaishan (DBS), secondary coniferous and broad-leaved mixed forest, community dynamics, mortality and recruitment rate, size class structure

群落动态是森林生态学研究热点问题之一 (Rees et al., 2001), 森林群落动态主要涉及植物群落的形成、变化、演替及演化等 (王伯荪, 1987)。物种组成和群落结构是森林群落的重要组成部分, 了解群落结构动态变化对理解生物多样性格局变化以及生态系统的形成和维持机制具有重要意义 (Fardusi et al., 2018)。近年来, 国内外生态学家利用长期动态监测样地 (固定样地) 开展了大量森林群落组成和结构等的相关研究, 具体涉及群落的物种组成、个体密度、径级结构和垂直结构等方面 (祝燕等, 2008; Anderson et al., 2015; 邹顺等, 2018; 宋庆丰等, 2020)。基于固定样地的群落结构动态研究中, 研究区域主要集中在热带雨林 (胡跃华等, 2010; Feeley et al., 2011)、亚热带常绿阔叶林 (金毅等, 2015)、温带常绿阔叶林 (Miura et al., 2001) 等。由于人类活动的长期干扰等历史原因, 我国现存森林植被中近一半是次生林, 次生林是现有森林资源的主体 (吴征镒, 1980; 朱教君, 2002)。但基于固定样地的亚热带次生针阔混交林的群落动态鲜有报道, 仅有少数研究关注了温带次生针阔混交林 (李建等, 2020)。

次生针阔混交林是亚热带地区常见的森林类型, 是亚热带常绿阔叶林植被恢复过程中的重要阶段, 起着“承前启后”的过渡作用 (陈金磊等, 2019)。次生针阔叶混交林的研究对丰富生物多

样性研究的内容和植被恢复具有重要意义 (胡正华等, 2008)。东白山区属于中亚热带常绿阔叶林地带北部亚地带的浙闽山丘甜槠木荷林区 (吴征镒, 1980)。王云泉等 (2015) 在固定样地调查的基础上, 对东白山的针阔混交林群落结构及物种多样性现状进行了具体分析, 但东白山区针阔混交林的群落动态一直未见报道。

2013年, 参照中国森林生物多样性监测网络 (CForBio) 的建设标准 (马克平, 2008), 在东白山省级自然保护区龙船坞建立了 1 hm² 木荷 (*Schima superba*)–马尾松 (*Pinus massoniana*) 次生针阔混交林长期动态监测样地。本文以东白山龙船坞 1 hm² 固定样地为研究对象, 在 1 hm² 植物群落水平上, 通过对 2013 年和 2018 年野外调查数据的具体分析, 试图发现: (1) 2013 年和 2018 年东白山次生针阔混交林的物种组成和群落物种多样性有何具体变化; (2) 5 a 间不同垂直结构重要值的变化规律如何; (3) 5 a 间存活个体和死亡个体的径级结构又如何变化。本研究有助于理解东白山次生针阔混交林群落的演替特征及其更新规律, 将为本地区植被恢复及森林经营管理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

东白山省级自然保护区 (120° 22' 45"—

120°30'48" E, 29°07'36"—29°36'18" N) 位于浙江省诸暨、嵊州和东阳 3 市交界处, 总面积 5 071.5 hm², 主峰太白尖海拔 1 194.6 m。区内物种丰富, 有维管植物共计 179 科 749 属 1 530 种, 国家一级、二级重点保护野生植物 8 种, 其中香榧古树 1.2 万株, 是香榧种质资源保护库(任钦良等, 2007)。

东白山气候属中北亚热带季风气候过渡带, 四季分明, 雨量充沛。东白山年均气温仅为 11.7 ℃; 年均降水量 1 541.4 mm, 月际变化大, 全年降雨量呈双峰型, 4—6 月、8 月、9 月多雨; 年无霜期 233 d, 年际间变化很大, 最长的达 260 d, 最短不足 220 d; 区内主要土壤类型有红壤、黄壤、石灰岩土等 5 种(孙善松等, 2008)。

1.2 样地设置

参照 CForBio 的建设标准, 2013 年在东白山自然保护区龙船坞区域建立了 1 hm² 的固定动态监测样地(120° 23' 35. 69"—120° 23' 40. 63" E, 29°34'01.36"—29°34'05.87" N)。龙船坞 1 hm² 样地为长宽各 100 m(投影距离)的正方形; 最低海拔 135 m, 最高海拔 157 m, 最大高度差 22 m; 最小坡度 8°, 最大坡度 62°, 平均坡度 34°。2013 年, 对样地内所有胸径(DBH) ≥ 1 cm 木本植物进行定位、鉴定和挂牌, 并调查记录树种名称、胸径、树长、树高、冠幅、坐标等信息, 以便进行永久监测。2018 年, 在省环保厅等部门的统一组织下进行了第一次复查, 监测记录所有挂牌植株的相关指标和存活状态, 对新增的 DBH ≥ 1 cm 的个体(补员个体)测量胸径、鉴定物种、挂牌并记录坐标。

1.3 数据统计与分析

以 2013 和 2018 年两次调查获得的野外数据为基础, 分析群落内所有 DBH ≥ 1 cm 的木本植物的物种及个体数量、物种多样性、重要值和径级结构等的变化情况(Mori et al., 1983; Condit et al., 1992; Levesque et al., 2011)。

稀有种: 每 hm² 个体数仅为 1 株的物种; 偶见种: 每 hm² 个体数为 2~10 株的物种(Hubell & Foster, 1986; He et al., 1997)。

通过计算各物种在不同径级的年均死亡率(M)和年均补员率(R), 比较物种间的差异: $M = (\ln N_0 - \ln S_i) / T$; $R = (\ln N_i - \ln S_i) / T$ 。式中: N_0 代表 2013 年调查时某物种的个体数; S_i 是该种群在 2013 年调查时某物种的存活个体数; N_i 代表 2018

年调查时某物种的个体数; T 为两次调查时间间隔(Condit et al., 1999)。

采用马克平和刘玉明(1994)的物种多样性指数计算方法。Margalef 丰富度指数(R): $R = (S - 1) / \ln N$; Shannon-Wiener 多样性指数(H): $H = -\sum P_i \log_2 P_i$; Simpson 多样性指数(D): $D = 1 - \sum P_i^2$; Pielou 均匀度指数(J): $J = H / \ln S$ 。式中: S 为群落物种数; N 为群落内总个体数; $P_i = N_i / N$, N_i 为第 i 个种类的个体数。

参照吴征镒(1980)在《中国植被》中对乔灌木层的划分方法, 具体划分本群落的垂直结构为林冠层(≥8 m)、亚乔木层(>5 m, <8 m)及灌木层(≤5 m)。

参考有关种群的径级划分方法(Zhu et al., 2009; 丁文勇等, 2014), 然后根据调查的实际情况, 把样地林木径级划分为 7 个等级: 径级 I (1 cm ≤ DBH < 5 cm)、径级 II (5 cm ≤ DBH < 10 cm)、径级 III (10 cm ≤ DBH < 15 cm)、径级 IV (15 cm ≤ DBH < 20 cm)、径级 V (20 cm ≤ DBH < 25 cm)、径级 VI (25 cm ≤ DBH < 30 cm) 和径级 VII (DBH ≥ 30 cm)。将 DBH < 5 cm 定为小径级; 5 cm ≤ DBH < 20 cm 定为中径级; DBH ≥ 20 cm 定为大径级。

采用软件 Excel 2016 和 Origin 2019b 进行数据分析与绘图。采用 25 个 20 m × 20 m 样方内 2013—2018 年间的物种数、植株数和群落物种多样性作为变量-样方矩阵, 在软件 Origin 2019b 中进行 t -test 检验 5 a 间的差异性。

2 结果与分析

2.1 物种组成及数量变化

2013—2018 年, 群落的物种组成和个体数量发生了较大的变化(表 1)。2018 年有木本植物 35 种, 隶属于 17 科 28 属, 和 2013 年相比, 5 a 间减少了 6 科 10 属 13 种, 减少的均为稀有或偶见种, 其中红枝柴(*Meliosma oldhamii*)、甜槠(*Castanopsis eyrei*)、豆腐柴(*Premna microphylla*)等 8 个为稀有种, 野漆树(*Toxicodendron succedaneum*)、山鸡椒(*Litsea cubeba*)、冬青(*Ilex chinensis*)等 5 个为偶见种。

5 a 间样地内木本植物个体从 5 493 株减少到 4 059 株, 植株总数减少了 1 434 株, 降幅达 26.11%。此外, 新增了 71 株 DBH ≥ 1 cm 的补员个

体,占2018年木本植物个体总数的1.75%,年均补员率为0.35%;死亡个体1505株,占2013年样地内木本植物个体总数的27.38%,年均死亡率达6.40%(表1)。样地内大多数物种的新增个体数远小于死亡个体数(表2)。物种数和植株数在两次调查期间差异显著(图1),2013年的物种数和植株数均显著高于2018年($P<0.05$)。

表1 东白山次生针阔混交林2013—2018年群落特征变化概况

Table 1 Community dynamics of secondary coniferous and broad-leaved mixed forest in Dongbaishan during 2013–2018

变量 Variable	2013	2018
物种数 Number of species	48	35
植株数 Number of trees	5 493	4 059
补员数 Recruit number	—	71
死亡数 Mortal number	—	1 505
年均补员率 Annual average recruitment rate (%)	—	0.35
年均死亡率 Annual average mortality (%)	—	6.40
胸高断面面积 Basal area ($\text{m}^2 \cdot \text{hm}^{-2}$)	41.09	43.87

2.2 群落物种多样性变化

从群落物种多样性的指标看(表3):5 a间Margalef丰富度指数的变化较大,降低了3.145,下降率为25.03%;Shannon-Wiener指数降低0.21,下降率为11.88%;Simpson指数以及Pielou均匀度指数下降率分别为6.74%和4.16%。四种群落物种多样性指数均显著下降($P<0.05$)。

2.3 群落各垂直结构重要值动态变化

对群落内各林层树种的重要值进行分析(表4),发现5 a间林冠层中常绿阔叶树种的重要值增加了6.41%,为63.73%,针叶树种重要值降低了5.7%,为33.82%。林冠层中木荷、马尾松、石栎(*Lithocarpus glaber*)、苦槠(*Castanopsis sclerophylla*)和锥栗(*Castanea henryi*)的重要值仍占据前5位,大小排序不变,但优势种木荷和马尾松的重要值变化较大,其中木荷重要值增加了6.81%,马尾松降低了5.42%。亚乔木层和灌木层中木荷、石栎、隔药桉(*Eurya muricata*)等常绿阔叶树种仍占主导地位,马尾松的重要值逐渐减少。总体而言,5 a间样地各垂直结构中常绿阔叶树种的重要值在稳

步增加,优势地位进一步加强,而针叶树种(马尾松等)的重要值在逐渐减弱。

从不同垂直结构的植株数量变化看,林冠层中马尾松和木荷的死亡个体最多,分别为311株和76株,石栎排名第三,死亡73株,这3个树种的死亡量占死亡总数的30.56%。此外,亚乔木层死亡最多的物种为木荷,死亡了141株,其次为石栎和苦槠,分别死亡43株和26株;灌木层中死亡个体数最多的物种为木荷、欏木(*Loropetalum chinense*)和石栎,分别为301株、94株和80株。

2.4 群落径级结构动态变化

2013—2018年间,东白山次生针阔混交林群落中存活个体的径级分布变化较大,小径级($1 \leq \text{DBH} < 5 \text{ cm}$)和中径级($5 \leq \text{DBH} < 20 \text{ cm}$)的个体数减少较多,分别减少了938株和640株,大径级($\text{DBH} \geq 20 \text{ cm}$)个体数则增加了144株(图2:A)。2013年样地内 $\text{DBH} \geq 1 \text{ cm}$ 的物种共5493株,最大胸径为29.1 cm,平均胸径为8.31 cm;2018年样地内 $\text{DBH} \geq 1 \text{ cm}$ 的物种共4059株,最大胸径为33.7 cm,平均胸径为9.73 cm。5 a间群落中最大胸径值和平均胸径值都呈现增大趋势。从不同径级的个体数量看,2013年,大、中、小径级的个体数分别占总个体数的2.38%、56.75%和40.87%;2018年复查结果显示大、中、小径级的个体数分别占总个体数的6.78%、61.02%和32.20%。5 a间大、中径级个体比例在逐渐增加,小径级个体比例在逐渐下降。

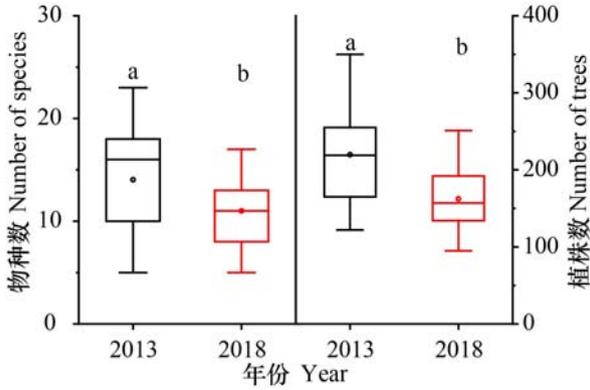
从不同径级死亡个体的情况看,5 a间样地内死亡个体的径级分布呈倒“J”型(图2:B)。不同径级的死亡个体数表现出较大差异,大、中、小径级的死亡个体数分别为5、541和959。死亡个体主要集中于小径级植株,占死亡总数的63.72%,随着径级的增大,死亡个体逐渐变少。总体而言,大径级个体死亡较少,小径级个体死亡较多。

3 讨论与结论

研究表明,2013—2018年东白山样地物种数和植株数显著下降。减少的13个物种主要为稀有种和偶见种,这可能是由于稀有物种的适合度较低且负密度制约效应较为明显,在样地中竞争力较弱,从而更容易被竞争排除(Comita et al., 2010; Wang et al., 2020)。除此之外,年际间的环

表 2 东白山次生针阔混交林 2013—2018 年木本植物多度变化、死亡数和新增量
Table 2 Abundance variation, mortal and recruit numbers of woody species in secondary coniferous and broad-leaved mixed forest in Dongbaishan during 2013–2018

物种 Species	多度 Abundance		多度变化 Abundance variation	死亡数 Mortal number	新增量 Recruit number
	2013	2018			
木荷 <i>Schima superba</i>	2 727	2 221	-506	517	11
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	1 132	801	-331	334	3
石栎 <i>Lithocarpus glaber</i>	526	336	-190	197	7
隔药柃 <i>Eurya muricata</i>	242	248	+6	18	24
苦槠 <i>Castanopsis sclerophylla</i>	145	51	-94	94	0
榿木 <i>Loropetalum chinense</i>	144	43	-101	102	1
马银花 <i>Rhododendron ovatum</i>	130	112	-18	24	6
山矾 <i>Symplocos sumuntia</i>	81	79	-2	15	13
乌饭 <i>Vaccinium mandarinorum</i>	44	3	-41	41	0
梔子 <i>Gardenia jasminoides</i>	32	34	+2	3	5
锥栗 <i>Castanea henryi</i>	20	9	-11	11	0
杨梅 <i>Myrica rubra</i>	27	17	-10	10	0
山合欢 <i>Albizia kalkora</i>	21	7	-14	14	0
杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	17	10	-7	7	0
短柄枹 <i>Quercus serrata</i>	16	11	-5	5	0
白栎 <i>Q. fabri</i>	16	2	-14	14	0
映山红 <i>Rhododendron simsii</i>	20	5	-15	15	0
垂珠花 <i>Styrax dasyanthus</i>	18	6	-12	12	0
乌药 <i>Lindera aggregata</i>	15	2	-13	13	0
石斑木 <i>Rhaphiolepis indica</i>	15	10	-5	5	0
茅栗 <i>Castanea seguinii</i>	11	5	-6	6	0
枫香 <i>Liquidambar formosana</i>	11	8	-3	3	0
枪刀竹 <i>Phyllostachys nidularia</i>	10	5	-5	5	0
檫木 <i>Sassafras tzumu</i>	6	5	-1	1	0
江南越橘 <i>Vaccinium mandarinorum</i>	9	3	-6	6	0
郁香野茉莉 <i>Styrax odoratissimus</i>	5	4	-1	1	0
毛花连蕊茶 <i>Camellia fraterna</i>	8	7	-1	2	1
青皮木 <i>Schoepfia jasminodora</i>	4	1	-3	3	0
野柿 <i>Diospyros kaki</i> var. <i>silvestris</i>	5	5	0	0	0
黄檀 <i>Dalbergia hupeana</i>	4	2	-2	2	0
野漆树 <i>Toxicodendron succedaneum</i>	4	0	-4	4	0
苦竹 <i>Pleioblastus amarus</i>	4	1	-3	3	0
浙江柿 <i>Diospyros japonica</i>	3	3	0	0	0
铁冬青 <i>Ilex rotunda</i>	3	1	-2	2	0
香冬青 <i>I. suaveolens</i>	2	0	-2	2	0
白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	2	0	-2	2	0
青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	1	1	0	0	0
山鸡椒 <i>Litsea cubeba</i>	2	0	-2	2	0
冬青 <i>Ilex chinensis</i>	2	0	-2	2	0
刺柏 <i>Juniperus formosana</i>	1	0	-1	1	0
红枝柴 <i>Meliosma oldhamii</i>	1	0	-1	1	0
甜槠 <i>Castanopsis eyrei</i>	1	0	-1	1	0
板栗 <i>Castanea mollissima</i>	1	0	-1	1	0
小叶石楠 <i>Photinia parvifolia</i>	1	0	-1	1	0
枸杞 <i>Lycium chinense</i>	1	0	-1	1	0
山胡椒 <i>Lindera glauca</i>	1	1	0	0	0
宜昌荚蒾 <i>Viburnum erosum</i>	1	0	-1	1	0
豆腐柴 <i>Premna microphylla</i>	1	0	-1	1	0
总计 Total	5 493	4 059	-1 434	1 505	71



不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$), 相同字母表示差异不显著 ($P > 0.05$)。

Different letters indicate significant differences ($P < 0.05$), same letters indicate no significant differences ($P > 0.05$).

图 1 东白山次生针阔混交林 2013—2018 年物种和植株数变化

Fig. 1 Number changes of species and trees of secondary coniferous and broad-leaved mixed forest in Dongbaishan during 2013—2018

表 3 东白山次生针阔混交林 2013—2018 年群落物种多样性变化

Table 3 Changes in community species diversity of secondary coniferous and broad-leaved mixed forest in Dongbaishan during 2013—2018

年份 Year	Margalef 丰富度 指数 Margalef richness index	Shannon- Wiener 指数 Shannon- Wiener index	Simpson 指数 Simpson index	Pielou 均匀度 指数 Pielou evenness index
2013	12.567	1.768	0.697	0.457
2018	9.422	1.558	0.650	0.438

境波动也会直接或间接影响物种多样性 (Chen et al., 2019)。另一方面, 5 a 间群落优势物种组成基本不变, 这与 Ayyappan 和 Parthasarathy (2004)、葛结林等 (2012) 的研究结论一致, 可能和样地中优势物种总体更新良好有关 (Liu et al., 2018)。5 a 间植株总数减少了 1 434 株, 降幅为 26.11%, 平均死亡 301 株 $\cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, 年均死亡率远高于纬度相近的古田山亚热带常绿阔叶林 (汪殷华等, 2011)。这可能与两地群落类型及演替阶段不同有关, 相较于古田山, 东白山森林群落的林龄较小, 群落内种群密度较大, 容易引起自疏或他疏现

象 (Lu et al., 2021)。东白山样地物种组成及数量变化提示, 5 a 间该样地处于较高强度的动态变化中, 物种间的相互作用较为剧烈。

5 a 间东白山次生针阔混交林的群落物种多样性指数均呈显著下降, 和武夷山甜槠常绿阔叶林 Margalef 丰富度指数、Shannon-Wiener 指数增高的结论不同 (丁晖等, 2018), 这可能与两地群落的发育阶段及环境因素的不同有关。此外, Simpson 指数的降低表明群落的生态优势度在增大, 群落中的优势种地位在进一步加强; Pielou 均匀度指数的降低, 表明群落均匀度在下降, 即各物种个体数量的差异变大, 一定程度上反映了本群落优势种 (木荷等) 的优势度在 5 a 间有所增强 (丁晖等, 2015)。结合袁金凤等 (2011) 对浙江省马尾松针叶林-马尾松针阔混交林等基于空间代替时间的研究结果, 推断东白山样地物种多样性指数的降低可能是群落演替过程中的阶段性下降, 暗示随着现有的针阔混交林向常绿阔叶林方向的不断演替, 不久的将来东白山样地的物种多样性将可能会逐渐反弹上升。

通过对群落内各林层的优势树种的重要值进行分析。一方面, 发现东白山样地林冠层虽然优势树种基本稳定, 但其中的优势种木荷和马尾松的重要值变化较大, 林冠层木荷等常绿阔叶植物重要值稳步增加和马尾松等针叶植物重要值逐渐降低, 和同处中亚热带的天童山常绿针叶林在过去 30 年的动态变化相似 (吴洋洋等, 2014)。另一方面, 亚乔木层和灌木层物种在群落演替中也非常重要 (张炜琪等, 2016), 5 a 的调查发现, 东白山样地内亚乔木层和灌木层中马尾松的个体数量越来越少, 木荷、石栎、隔药铃等常绿物种却储备充足, 林下更新整体良好。可以预见, 喜光的先锋树种马尾松等正在逐渐失去原有的优势地位, 次生针阔混交林将逐渐演替为以木荷等为优势种的常绿阔叶林 (熊能等, 2010)。

2013—2018 年间, 一方面, 大、中径级存活个体比例在逐渐增加, 小径级个体比例在逐渐下降, 平均胸径增值为 1.42 cm, 说明植物群落总体更新良好。另一方面, 死亡个体的径级结构总体呈倒“J”型, 随着 DBH 增大, 死亡个体数量逐渐减少, 死亡个体主要分布于小径级 (占死亡总数的 63.72%), 这与以往的相关研究相似 (Chao et al., 2008)。这可能是由于小径级个体数量较多、密度

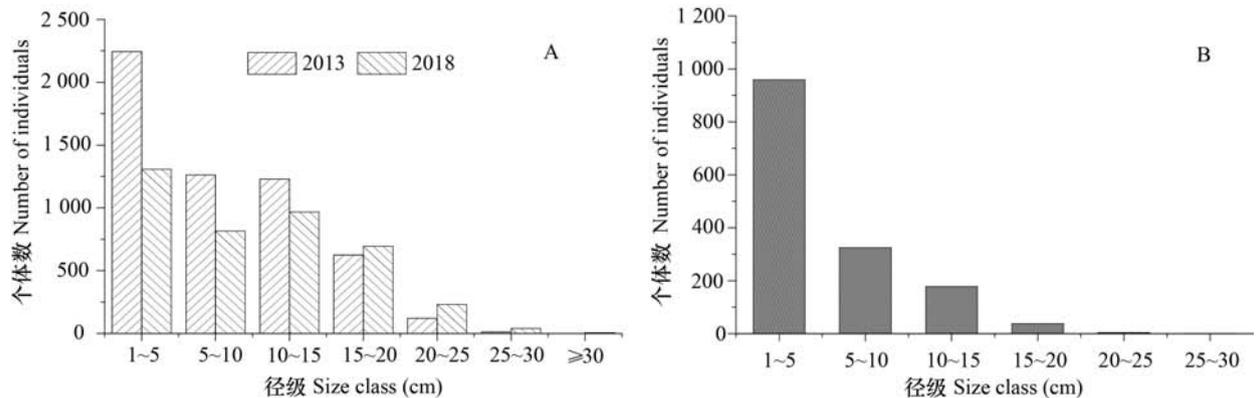
表 4 东白山次生针阔混交林 2013—2018 年不同垂直结构主要树种的重要值变化

Table 4 Changes in importance values of the most abundant tree species with different vertical structures in secondary coniferous and broad-leaved mixed forest in Dongbaishan during 2013–2018

层次 Layer	物种 Species	生活型 Life form	2013		2018	
			重要值 Importance value	重要值排序 Importance value order	重要值 Importance value	重要值排序 Importance value order
林冠层 Canopy layer	木荷 <i>Schima superba</i>	E	41.91	1	48.72	1
	马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	E	39.02	2	33.60	2
	石栎 <i>Lithocarpus glaber</i>	E	13.62	3	12.87	3
	苦槠 <i>Castanopsis sclerophylla</i>	E	1.66	4	1.71	4
	锥栗 <i>Castanea henryi</i>	D	0.88	5	0.48	5
亚乔木层 Subtree layer	木荷 <i>Schima superba</i>	E	68.83	1	64.37	1
	石栎 <i>Lithocarpus glaber</i>	E	11.92	2	11.36	2
	苦槠 <i>Castanopsis sclerophylla</i>	E	5.42	3	5.13	3
	马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	E	3.57	4	2.04	6
	榿木 <i>Loropetalum chinense</i>	E	1.90	5	3.49	4
灌木层 Shrub layer	木荷 <i>Schima superba</i>	E	41.45	1	27.16	1
	隔药柃 <i>Eurya muricata</i>	E	12.38	2	17.60	2
	石栎 <i>Lithocarpus glaber</i>	E	6.67	3	3.58	8
	榿木 <i>Loropetalum chinense</i>	E	6.52	4	4.55	6
	马银花 <i>Rhododendron ovatum</i>	E	6.09	5	9.07	3

注：E. 常绿；D. 落叶。

Note: E. Evergreen; D. Deciduous.



A. 存活个体；B. 死亡个体。

A. Surviving individuals; B. Dead individuals.

图 2 东白山次生针阔混交林群落径级结构

Fig. 2 Community size class structure of secondary coniferous and broad-leaved mixed forest in Dongbaishan

较大,密度制约效应更容易导致个体死亡(Zhu et al., 2015),同时小径级植株在阳光、营养等资源竞争中处于弱势,容易受到病虫害的影响等

(Guarin & Taylor, 2005; Coomes et al., 2010);此外,原有的部分小径级植株逐渐变成了中径级植株,加上较低的年均补员率和相对较高的年均死

亡率,可能也是小径级植株死亡率较高的原因之一。其他方面,大径级个体数量虽然较少,但在群落中的综合竞争力比较强,植株生长较为稳定,抵抗环境压力的能力较强,个体死亡数量较少。中径级树木在群落内的竞争力介于大径级和小径级树木之间,死亡数量处于中间水平(Smith & Shortle, 2003; Hopkin et al., 2003)。

综上所述,2013—2018年间,东白山次生针阔混交林的群落组成和结构总体发生了较为显著的动态变化,群落处于次生针阔混交林向常绿阔叶林快速演替阶段。一方面,表明在制定保护措施时应更多地关注次生针阔混交林,经营管理时应减少人为干预,采取封山育林为主的保护措施;另一方面,造成群落物种组成和结构动态发生显著变化的主要原因还需要更长期的定位监测,并结合生物因素、气候变化等环境因素进行综合分析。

致谢 感谢赖正标、何土保、姜兴福、陈伯祥、周国夫师傅以及浙江师范大学钱长生、焦新、吴丽莹、程成等同学在样地调查中给予的帮助。样地建设和复查得到了浙江大学于明坚教授的指导,特此致谢!

参考文献:

- ANDERSON KJ, DAVIES SJ, BENNETT AC, et al., 2015. CTFs-Forest GEO: A worldwide network monitoring forests in an era of global change [J]. *Glob Chang Biol*, 21(2): 528–549.
- AYYAPPAN N, PARTHASARATHY N, 2004. Short-term changes in tree populations in a tropical evergreen forest at Varagalaiar, Western Ghats, India [J]. *Biodivers Conserv*, 13(10): 1843–1851.
- CHAO KJ, PHILLIPS OL, GLOOR E, et al., 2008. Growth and wood density predict tree mortality in Amazon forests [J]. *J Ecol*, 96(2): 281–292.
- CHEN JL, FANG X, GU X, et al., 2019. Composition, structure, and floristic characteristics of two forest communities in the central-subtropical China [J]. *Sci Silv Sin*, 55(2): 159–172. [陈金磊, 方晰, 辜翔, 等, 2019. 中亚热带2种森林群落组成、结构及区系特征 [J]. *林业科学*, 55(2): 159–172.]
- CHEN L, WANG YQ, MI XC, et al., 2019. Neighborhood effects explain increasing asynchronous seedling survival in a subtropical forest [J]. *Ecology*, 100(11): e02821.
- COMITA LS, MULLER-LANDAU HC, AGUILAR S, et al., 2010. Asymmetric density dependence shapes species abundances in a tropical tree community [J]. *Science*, 329(5989): 330–332.
- CONDIT R, ASHTON PS, MANOKARAN N, et al., 1999. Dynamics of the forest communities at Pasoh and Barro Colorado: Comparing two 50-ha plots [J]. *Philos T R Soc B*, 354(1391): 1739–1748.
- CONDIT R, HUBBELL SP, FOSTER RB, 1992. Short-term dynamics of a neotropical forest [J]. *Biol Sci*, 42(11): 822–828.
- COOMES DA, DUNCAN RP, ALLEN RB, et al., 2010. Disturbances prevent stem size-density distributions in natural forests from following scaling relationships [J]. *Ecol Lett*, 6(11): 980–989.
- DING H, XU H, XU XJ, et al., 2018. Community dynamics of arbor layer in the *Castanopsis eyrei* evergreen broadleaved forest in the Wuyi Mountains, Fujian Province, southeastern China in 2011–2016 [J]. *Acta Ecol Sin*, 38(20): 7391–7399. [丁晖, 徐辉, 徐鲜钧, 等, 2018. 2011–2016年武夷山甜槠常绿阔叶林乔木层群落动态 [J]. *生态学报*, 38(20): 7391–7399.]
- DING H, YANG YF, XU HG, et al., 2015. Species composition and community structure of the typical evergreen broadleaved forest in the Wuyi Mountains of Southeastern China [J]. *Acta Ecol Sin*, 35(4): 1142–1154. [丁晖, 杨云方, 徐海根, 等, 2015. 武夷山典型常绿阔叶林物种组成与群落结构 [J]. *生态学报*, 35(4): 1142–1154.]
- DING WY, WENG DM, JIN Y, et al., 2014. Density-dependent effects on dominant tree survival in an *Fagus hayatae* community located at Qingliangfeng National Nature Reserve [J]. *J Zhejiang Univ (Sci Ed)*, 41(5): 583–592. [丁文勇, 翁东明, 金毅, 等, 2014. 清凉峰自然保护区台湾水青冈群落优势种群密度制约效应分析 [J]. *浙江大学学报(理学版)*, 41(5): 583–592.]
- FARDUSI MJ, CASTALDI C, CHIANUCCI F, et al., 2018. A spatiotemporal dataset of forest mensuration for the analysis of tree species structure and diversity in semi-natural mixed floodplain forests [J]. *Ann For Sci*, 75(1): 11–15.
- FEELEY KJ, DAVIES SJ, PEREZ R, et al., 2011. Directional changes in the species composition of a tropical forest [J]. *Ecology*, 92(4): 871–882.
- GE JL, XIONG GM, DENG LQ, et al., 2012. Community dynamics of a montane *Fagus engleriana*-*Cyclobalanopsis multiervis* mixed forest in Shennongjia, Hubei, China [J]. *Biodivers Sci*, 20(6): 643–653. [葛结林, 熊高明, 邓龙强, 等, 2012. 湖北神农架山地米心水青冈-多脉青冈混交林的群落动态 [J]. *生物多样性*, 20(6): 643–653.]
- GUARIN A, TAYLOR AH, 2005. Drought triggered tree

- mortality in mixed conifer forests in Yosemite National Park, California, USA [J]. *For Ecol Manag*, 218 (1-3): 229-244.
- HE F, LEGENDRE P, LAFRANKIE JV, 1997. Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest [J]. *J Veg Sci*, 8(1): 105-114.
- HOPKIN A, WILLIAMS T, SAJAN R, et al., 2001. Ice storm damage to eastern Ontario forests: 1998 - 2001 [J]. *For Chron*, 79(1): 47-53.
- HU YH, CAO M, LIN LX, 2010. Dynamics of tree species composition and community structure of a tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna, Southwest China [J]. *Acta Ecol Sin*, 30(4): 949-957. [胡跃华, 曹敏, 林露湘, 2010. 西双版纳热带季节雨林的树种组成和群落结构动态 [J]. *生态学报*, 30(4): 949-957.]
- HU ZH, YU MJ, SUO FX, et al., 2008. Species diversity characteristics of coniferous broad-leaved forest in Gutian Mountain National Nature Reserve, Zhejiang Province [J]. *Ecol and Environ Sci*, 17(5): 1961-1964. [胡正华, 于明坚, 索福喜, 等, 2008. 古田山自然保护区针阔叶混交林植物物种多样性特征 [J]. *生态环境*, 17(5): 1961-1964.]
- HUBELL SP, FOSTER RB, 1986. Commonness and rarity in a neotropical forest: implications for tropical tree conservation [C]. *Conservation Biology: Science of Scarcity and Diversity*. Sunderland: Sinauer Press: 205-231.
- JIN Y, CHEN JH, MI XC, et al., 2015. Impacts of the 2008 ice storm on structure and composition of an evergreen broad-leaved forest community in eastern China [J]. *Biodivers Sci*, 23(5): 610-618. [金毅, 陈建华, 米湘成, 等, 2015. 古田山 24 ha 森林动态监测样地常绿阔叶林群落结构和组成动态: 探讨 2008 年冰雪灾害的影响 [J]. *生物多样性*, 23(5): 610-618.]
- LEVESQUE M, MCLAREN KP, MCDONALD MA, 2011. Recovery and dynamics of a primary tropical dry forest in Jamaica, 10 years after human disturbance [J]. *For Ecol Manag*, 262(5): 817-826.
- LI J, LI XY, CAO J, et al., 2020. Community structure and dynamics of secondary coniferous and broad-leaved mixed forest in Changbai Mountains [J]. *Acta Ecol Sin*, 40(4): 1195-1206. [李建, 李晓宇, 曹静, 等, 2020. 长白山次生针阔混交林群落结构特征及群落动态 [J]. *生态学报*, 40(4): 1195-1206.]
- LIU LB, NI J, ZHONG QL, et al., 2018. High mortality and low net change in live woody biomass of karst evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest in southwestern China [J]. *Forests*, 9(5): 263.
- LU MZ, DU H, SONG TQ, et al., 2021. Effects of density dependence in an evergreen-deciduous broadleaf karst forest in Southwest China [J]. *For Ecol Manag*, 490: 119142.
- MA KP, LIU YM, 1994. Measurement of biotic community diversity VI: the statistical aspects of diversity measures [J]. *Biodivers Sci*, 2(4): 231-239. [马克平, 刘玉明, 1994. 生物群落多样性的测度方法 I: α 多样性的测度方法 (下) [J]. *生物多样性*, 2(4): 231-239.]
- MA KP, 2008. Large scale permanent plots: important platform for long term research on biodiversity in forest ecosystem [J]. *Chin J Plant Ecol*, 32(2): 237. [马克平, 2008. 大型固定样地: 森林生物多样性定位研究的平台 [J]. *植物生态学报*, 32(2): 237.]
- MIURA M, TOHRU M, NAOYUKI 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.
- MORI SA, BOOM BM, CARYALINO AM, et al., 1983. Ecological importance of Myrtaceae in an Eastern Brazilian wet forest [J]. *Bioropica*, 15(1): 68-70.
- REES M, CONDIT R, CRAWLEY M, et al., 2001. Long-term studies of vegetation dynamics [J]. *Science*, 293(5530): 650-655.
- REN QL, CHEN GL, GUO WH, 2007. Zhuji Dongbaishan Nature Reserve — A wonderful flower in central Zhejiang [J]. *Zhejiang For*, 14(1): 37. [任钦良, 陈国良, 郭维华, 2007. 诸暨东白山自然保护区——浙中的一朵奇葩 [J]. *浙江林业*, 14(1): 37.]
- SMITH KT, SHORTLE WC, 2003. Radial growth of hardwoods following the 1998 ice storm in New Hampshire and Maine [J]. *Can J For Res*, 33(2): 325-329.
- SONG QF, WANG B, NIU X, et al., 2020. The characteristic of species composition and community structure of low-altitude evergreen broad-leaved forest in Dagang Mountain, Jiangxi Province [J]. *Chin J Ecol*, 39(2): 384-393. [宋庆丰, 王兵, 牛香, 等, 2020. 江西大岗山低海拔常绿阔叶林物种组成与群落结构特征 [J]. *生态学杂志*, 39(2): 384-393.]
- SUN SS, JIN GL, YANG HB, et al., 2008. Basic survey and present situation evaluation in Donbai Mountain Nature Reserve [J]. *Anhui Agric Sci Bull*, 14(18): 142-146. [孙善松, 金国龙, 杨海炳, 等, 2008. 东白山自然保护区基本概况及现状评价 [J]. *安徽农学通报*, 14(18): 142-146.]
- WANG BX, 1987. *Phytocoenology* [M]. Beijing: Higher Education Press. [王伯荪, 1987. *植物群落学* [M]. 北京: 高等教育出版社.]
- WANG YH, MI XC, CHEN SW, et al., 2011. Regeneration dynamics of major tree species during 2002 - 2007 in a subtropical evergreen broad-leaved forest in Gutianshan National Nature Reserve in East China [J]. *Biodivers Sci*, 19(2): 178 - 189. [汪殷华, 米湘成, 陈声文, 等,

2011. 古田山常绿阔叶林主要树种 2002–2007 年间更新动态 [J]. 生物多样性, 19(2): 178–189.]
- WANG YQ, CADOTTE MW, CHEN JH, et al., 2020. Neighborhood interactions on seedling survival were greatly altered following an extreme winter storm [J]. For Ecol Manag, 461: 117940.
- WANG YQ, TIAN L, ZHONG L, et al., 2015. Community structure and species diversity of *Schima superba*-*Pinus massoniana* communities in Dongbaishan Nature Reserve [J]. J Zhejiang Univ (Sci Ed), 42(1): 38–46. [王云泉, 田磊, 仲磊, 等, 2015. 东白山自然保护区木荷–马尾松群落结构及物种多样性分析 [J]. 浙江大学学报(理学版), 42(1): 38–46.]
- WU YY, GUO CZ, NI J, 2014. Dynamics of major forest vegetations in Tiantong National Forest Park during the last 30 years [J]. Chin J Appl Ecol, 25(6): 1547–1554. [吴洋洋, 郭纯子, 倪健, 2014. 天童国家森林公园主要森林植被过去 30 年的动态变化 [J]. 应用生态学报, 25(6): 1547–1554.]
- WU ZY, 1980. Vegetation of China [M]. Beijing: Science Press: 146. [吴征镒, 1980. 中国植被 [M]. 北京: 科学出版社: 146.]
- XIONG N, JIN ZX, GU JJ, et al., 2010. Population structure and distribution pattern of dominant tree species in a secondary forest on Laoshan island of Qiandao Lake Region [J]. Chin J Ecol, 29(5): 847–854. [熊能, 金则新, 顾婧婧, 等, 2010. 千岛湖次生林优势种群结构与分布格局 [J]. 生态学杂志, 29(5): 847–854.]
- YOU SX, ZHANG C, KU WP, et al., 2016. Community dynamics of arbor layer in the mixed evergreen and deciduous broad-leaved forests during 1996–2012 in Tianmu Mountain [J]. Sci Silv Sin, 52(10): 1–9. [游诗雪, 张超, 库伟鹏, 等, 2016. 1996–2012 天目山常绿落叶阔叶混交林乔木层群落动态 [J]. 林业科学, 52(10): 1–9.]
- YUAN JF, HU RY, SHEN JH, et al., 2011. Comparison of Species composition and diversity of four successional forest communities in Zhejiang Province, East China [J]. Bull Bot Res, 31(1): 61–66. [袁金凤, 胡仁勇, 慎佳泓, 等, 2011. 4 种不同演替阶段森林群落物种组成和多样性的比较研究 [J]. 植物研究, 31(1): 61–66.]
- ZHANG WQ, CHEN H, LIN WJ, et al., 2016. Analysis on community diversity in coniferous-broadleaved mixed forests in Wuyi Mountain [J]. J For Environ, 36(2): 136–140. [张伟琪, 陈辉, 林文俊, 等, 2016. 武夷山针阔混交林的群落多样性 [J]. 森林与环境学报, 36(2): 136–140.]
- ZHU JJ, 2002. A review on fundamental studies of secondary forest management [J]. Chin J Appl Ecol, 13(12): 1689–1694. [朱教君, 2002. 次生林经营基础研究进展 [J]. 应用生态学报, 13(12): 1689–1694.]
- ZHU Y, COMITA LS, HUBELL SP, et al., 2015. Conspecific and phylogenetic density-dependent survival differs across life stages in a tropical forest [J]. J Ecol, 103(4): 957–966.
- ZHU Y, MI XC, REN HB, et al., 2009. Density dependence is prevalent in a heterogeneous subtropical forest [J]. Oikos, 119(1): 109–119.
- ZHU Y, ZHAO GF, ZHANG LW, et al., 2008. Community composition and structure of Gutianshan forest dynamic plot in a mid-subtropical evergreen broad-leaved forest, East China [J]. Chin J Plant Ecol, 32(2): 262–273. [祝燕, 赵谷风, 张俪文, 等, 2008. 古田山中亚热带常绿阔叶林动态监测样地—群落组成与结构 [J]. 植物生态学报, 32(2): 262–273.]
- ZOU S, ZHOU GY, ZHANG QM, et al., 2018. Long-term (1992–2015) dynamics of community composition and structure in a monsoon evergreen broad-leaved forest in Dinghushan Biosphere Reserve [J]. Chin J Plant Ecol, 42(4): 442–452. [邹顺, 周国逸, 张倩媚, 等, 2018. 1992–2015 年鼎湖山季风常绿阔叶林群落结构动态 [J]. 植物生态学报, 42(4): 442–452.]

(责任编辑 周翠鸣)

世界 环境日

6月5日

美丽中国 我是行动者

世界环境日为每年的6月5日，它反映了世界各国人民对环境问题的认识和态度，

表达了人类对美好环境的向往和追求。

它是联合国促进全球环境意识，提高政府对环境问题的

注意并采取行动的主要媒介之一。



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》(IC, Index of Copernicus)
- ☆ 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42卷 第6期 2022年6月

GUIHAIA

Monthly, Started in 1981
Vol. 42 No. 6 Jun. 2022

主管单位: 广西科学院
主办单位: 广西壮族自治区 广西植物研究所
中国科学院 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 © 国内外公开发刊



(购买本刊请扫上方二维码)

ISSN 1000-3142
9 771000 314220 06>