

引用格式: 税伟, 孙祥, 李慧, 刘豫猛, 冯洁. 植物功能性状对喀斯特退化天坑内外生境的响应[J]. 山地学报, 2022, 40(4): 516-530.

SHUI Wei, SUN Xiang, LI Hui, LIU Yuanmeng, FENG Jie. Responses of plant functional traits to habitats inside and outside the degraded karst tiankengs [J]. Mountain Research, 2022, 40(4): 516-530.

植物功能性状对喀斯特退化天坑内外生境的响应

税伟*, 孙祥, 李慧, 刘豫猛, 冯洁

(福州大学 环境与安全工程学院, 福州 350116)

摘要: 分析喀斯特退化天坑内外植物功能性状特征及其与非生物因素的内在关系, 揭示植物群落对天坑生境的适应机制, 对喀斯特生态脆弱区的植被多样性维持与保护具有重要的指导意义。由于天坑区域地形复杂、采样难度较大, 已有关于天坑植物群落研究多集中于物种的分布特征方面, 对植物功能性状的研究较少, 尤其是从功能性状生态学视角探究植物功能性状变异对天坑内外生境的响应研究更为缺乏, 不利于揭示植物对退化天坑生境的生态策略, 难以科学指导喀斯特区域的植被生态恢复与重建。本文以云南沾益天坑群中的巴家陷塘天坑和深陷塘天坑为例, 采用相关性分析、多元逐步回归分析和冗余分析方法研究坑内坑外植物功能性状特征、土壤因子差异及二者的相关关系。结果表明: (1) 天坑内外的土壤 pH、全钾、铵态氮、有效磷等因子之间具有显著性差异 ($P < 0.05$)。土壤全氮和土壤有机质是影响坑内叶功能性状的主要因子, 土壤全磷是影响坑外叶功能性状的主要因子。(2) 坑内乔木的叶长、叶宽、叶面积、比叶面积显著大于坑外乔木 ($P < 0.05$), 坑外灌木的叶干物质含量显著大于坑内灌木 ($P < 0.05$), 坑内与坑外各功能性状之间存在一定的相关性。(3) 坑外灌木叶面积种间变异程度最大 (117.36%), 叶干物质含量种间变异程度最小 (13.04%)。天坑内外各乔灌木层间变异程度最大的均是叶面积, 最小的均是叶干物质含量。(4) 坑内物种生态位重叠度较大, 竞争排斥是植物群落构建的主导作用, 而坑外生境条件恶劣, 环境过滤是植物群落构建的主导作用。研究结果可为喀斯特天坑内外及云贵高原喀斯特生态脆弱区域的植被生态恢复和物种保护提供科学依据。

关键词: 叶功能性状; 喀斯特天坑; 土壤因子; 生态恢复

中图分类号: Q948

文献标志码: A

喀斯特天坑发育于降水充沛的热带或亚热带喀斯特地区, 是一种具有垂直峭壁、深度和宽度均超过 100 m 且形成机制与形态特征区别于漏斗、洼地、竖井的“桶”状负地形^[1-2]。受圈闭化地形的影响, 天坑内部形成了异于地表的微生境, 具有独特的水热条件, 造就了天坑地下森林景观^[3-5]。由于喀斯特天坑不同生境的木本植物叶功能性状特征主要受非生物环境因素(土壤养分、光照及温度等)、植物生活史策略及植物系统发育史等的驱动^[6-7], 加之天坑在坡位、坡向等尺度上的土壤营养物质分布不均, 使其地下森林的生态梯度及叶片功能性状产生异

变^[7-11]。开展天坑内外植被功能性状特征比较, 以及植物功能性状变异对天坑内外生境的响应研究, 对于揭示天坑植物应对微生境的生态策略, 科学指导喀斯特区域的地表植被生态恢复与重建具有重要意义。

目前发现的喀斯特天坑多为退化天坑, 原生天坑较为罕见, 相关研究也主要围绕退化天坑展开, 研究区域主要集中在广西大石围天坑群^[8, 12]和云南沾益天坑群^[1-2, 4-5, 8-9, 13-14]。天坑区域地形复杂, 开展野外调查和采样难度大^[14-15], 对于喀斯特天坑的研究集中于植物物种资源调查^[16-17]、植物群落结

收稿日期(Received date): 2022-01-30; 改回日期(Accepted date): 2022-08-19

基金项目(Foundation item): 国家自然科学基金(41871198)。[National Natural Science Foundation of China (41871198)]

作者简介(Biography): 税伟(1974-), 男, 四川射洪人, 教授, 博士, 主要研究方向: 地理学和生态学。[SHUI Wei (1974-), male, born in Shehong, Sichuan province, professor, Ph. D., research on geography and ecology] E-mail: shuiweiman@163.com

构分析^[3, 18-22]及植物多样性^[8, 22-25]等方面。在植物功能性状的研究中,部分研究发现其在坑内外环境梯度或坑内不同坡向的微生境上存在较大变异^[4, 7, 23]。但基于功能性状生态学视角,鲜见对比分析退化天坑内外植物功能性状变异特征,缺乏在坑内外环境梯度上探讨植物功能性状产生变异的非生物环境影响因素和生态策略。

本文选取沾益天坑群中现存规模较大的标准中度退化天坑——深陷塘天坑和巴家陷塘天坑为研究区域。两个天坑具有倒石坡形成的地下森林,坑内外温湿度及太阳辐射差异大,坑内生境较为优渥且具有丰富的植物多样性,是典型的喀斯特退化天坑。本文以这两个天坑坑内外植物功能性状为研究对象,运用相关分析、多元逐步回归分析和冗余分析方法,分析坑内坑外植物功能性状和土壤因子的差异,探讨植物功能性状之间、植物功能性状与土壤因子之间的关系,以期对喀斯特天坑及其附近地表区域的物种多样性保护和生态恢复提供科学支撑。

1 研究区域与研究方法

1.1 研究区概况

云南省曲靖市的沾益天坑群(25°35′~25°57′N, 103°29′~103°39′E, 图1)包括数十个原生天坑和退化天坑。区域内岩石以碳酸盐岩类为主,碎屑岩类次之,土壤以红壤为主。亚热带高原季风

气候类型,年均温 13.8℃~14.0℃,年降雨量 1073.5~1089.7 mm,年蒸发量 2069.1 mm,相对湿度 71%,年平均风速 2.7 m/s,风向以西南风为主^[1, 4-5, 8-9, 13-14]。研究区常见乔木有长圆叶栎木(*Cornus oblonga*)、头状四照花(*Cornus capitata*)、云南松(*Pinus yunnanensis*)等,灌木有清香木(*Pistacia weinmanniifolia*)、球核荚蒾(*Viburnum propinquum*)、铁仔(*Myrsine africana*)等。

1.2 样方设置与性状采集

2020年9—10月对巴家陷塘和深陷塘天坑进行群落调查和采样。巴家陷塘天坑长径为240 m,短径为197.7 m,深70 m。天坑内北侧和西侧为垂直峭壁,东侧为退化的裸露倒石堆,也是天坑“入口”,南侧是垂直峭壁和倒石坡的结合体,倒石坡上形成了地下森林,坑底退耕后的群落主要以草本为主^[1, 8, 14]。深陷塘天坑长径约为421.9 m,短径约为348.7 m,深约为148.7 m。天坑内西侧是垂直峭壁,北侧为退化坑壁,是天坑的“入口”,植被以稀疏灌木为主;东侧为垂直峭壁和倒石坡的结合体,倒石坡上分布着乔灌相间的植被;南侧是倒石坡,植被以乔木为主^[5, 13]。根据天坑内外实际植被群落分布特征,在坑内布设21个20 m×20 m的乔木样方,坑外布设24个乔木样方,按照“梅花五点法”在每个乔木样方内设置5个5 m×5 m的灌木样方,坑内共105个灌木样方,坑外共120个灌木样方(图2)。调查记录样方内所有木本植物,并采集相应物种的

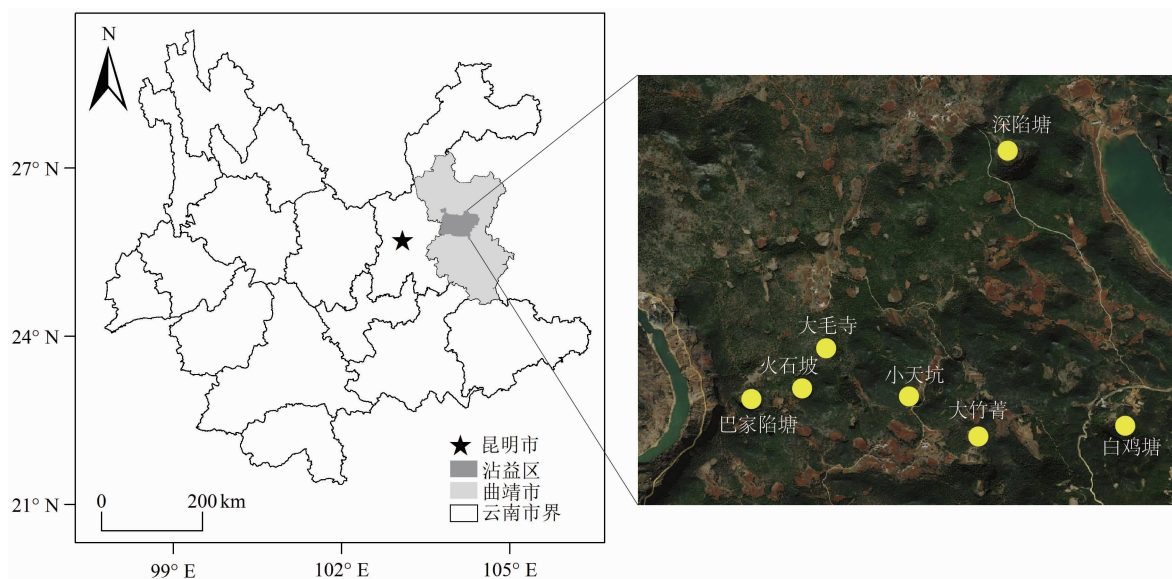


图1 沾益天坑群区位图

Fig. 1 Location of Zhanyi tiangkeng group

叶功能性状。共调查了 26 科 43 属 49 种木本植物 (表 1), 其中, 坑内木本植物 44 种, 坑外木本植物 33 种。在乔木样方内随机选取 3 份 0 ~ 20 cm 土层土样, 将同一样方内 3 份土样混合为 1 份, 共 28 份用于分析土壤理化性质。

1.3 叶功能性状测定

在样方内使用高枝剪采摘每个物种不同植株在不同方向且长势良好的 5 片叶子, 用叶面积仪记录叶片的叶长、叶宽和叶面积^[26]。叶厚度是用精度为 0.02 mm 电子数显卡尺三次测量叶片主脉一侧后的均值表示。用精度为 0.001 g 的电子天平称量叶鲜重, 测量完后放入 80℃ 的烘干箱, 烘 48 h 至恒重, 然

后称量其叶干重。将所有数据录入 Excel 后, 计算比叶面积和叶干物质含量, 其中比叶面积 = 叶面积/叶干重, 叶干物质含量 = 叶干重/叶鲜重。

1.4 物种多样性指数

α 多样性指数是群落内或生境内的多样性, 表征的是空间单元内的特征, 本研究中采用 Margalef 指数 (D)、Shannon-Wiener 指数 (H)、Pielou 指数 (J) 和 Simpson 指数 (C) 来计算 α 多样性。

$$D = (S - 1) / \ln N \tag{1}$$

$$H = - \sum_{i=1}^S (P_i \ln P_i) \tag{2}$$

$$J = - \sum_{i=1}^S (P_i \ln P_i) / \ln S \tag{3}$$

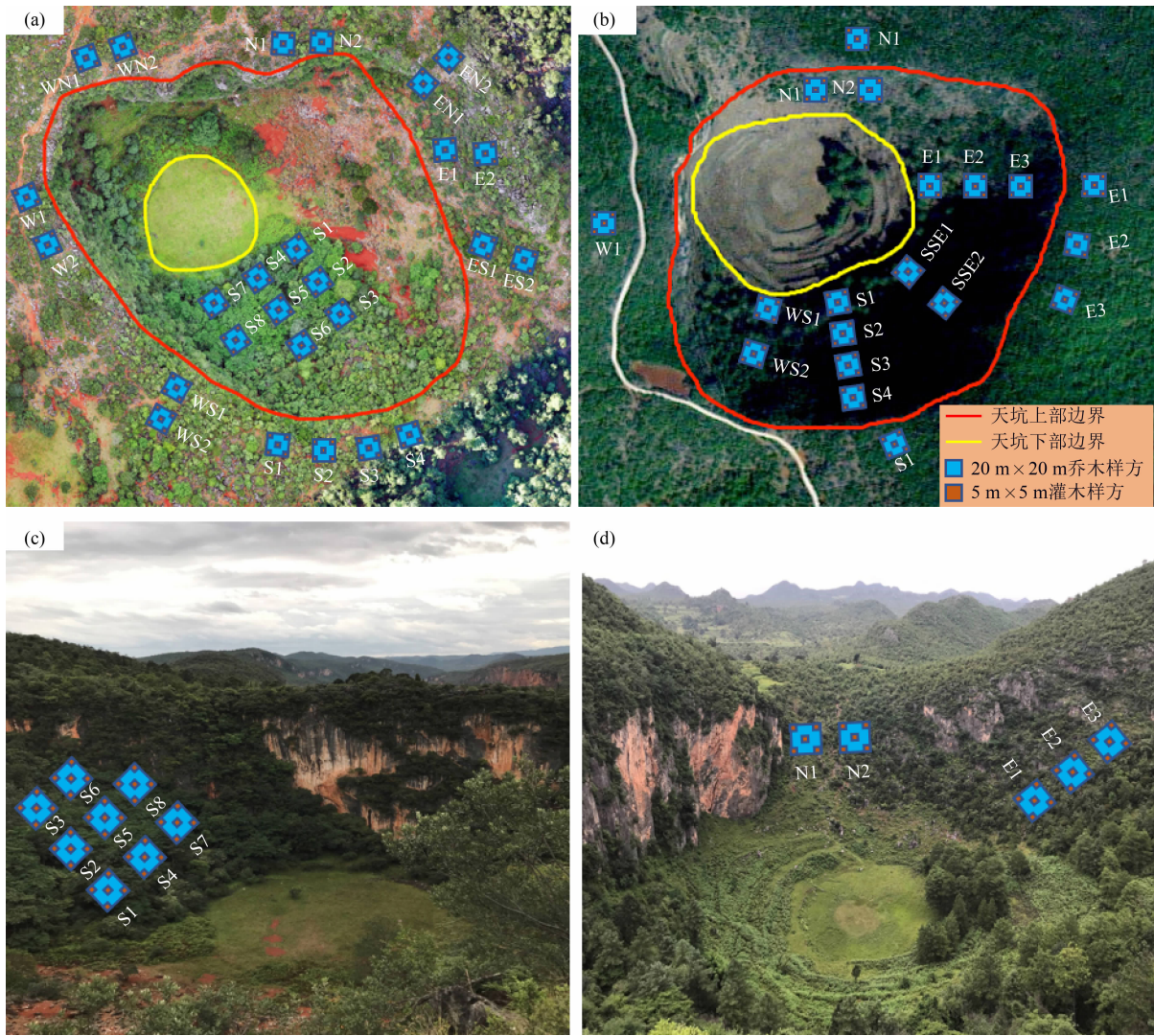


图 2 坑内坑外样方示意图: (a) 巴家陷塘天坑平面样方; (b) 深陷塘天坑平面样方; (c) 巴家陷塘天坑坑内垂直样方; (d) 深陷塘天坑坑内垂直样方

Fig.2 Schematic of quadrats inside and outside the tiangkeng: (a) planar quadrats of the Bajiaxiantang tiangkeng; (b) planar quadrats of the Shenxiantang tiangkeng; (c) schematic of vertical quadrats inside the Bajiaxiantang tiangkeng; (d) schematic of vertical quadrats inside the Shenxiantang tiangkeng

表 1 巴家陷塘天坑和深陷塘天坑物种组成

Tab. 1 Species composition of the Bajiaxiatang tiangkeng and the Shenxiantang tiangkeng

科	属	种	生活型	科	属	种	生活型
杨柳科 <i>Salicaceae</i>	杨属 <i>Populus</i>	滇杨 <i>P. yunnanensis</i>	乔木	桑科 <i>Moraceae</i>	构属 <i>Broussonetia</i>	构树 <i>B. papyrifera</i>	乔木
	柞木属 <i>Xylosma</i>	柞木 <i>X. congesta</i>	灌木		桑属 <i>Morus</i>	蒙桑 <i>M. mongolica</i>	灌木或乔木
五福花科 <i>Adoxaceae</i>	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	球核荚蒾 <i>V. propinquum</i>	灌木	报春花科 <i>Primulaceae</i>	铁仔属 <i>Myrsine</i>	铁仔 <i>M. africana</i>	灌木
		密花荚蒾 <i>V. congestum</i>	灌木		杜茎山属 <i>Maesa</i>	杜茎山 <i>M. japonica</i>	灌木
松科 <i>Pinaceae</i>	油杉属 <i>Keteleeria</i>	云南油杉 <i>K. evelyniana</i>	乔木	山茱萸科 <i>Cornaceae</i>	山茱萸属 <i>Cornus</i>	头状四照花 <i>C. capitata</i>	乔木
	松属 <i>Pinaceae</i>	华山松 <i>P. armandii</i>	乔木			长圆叶柝木 <i>C. oblonga</i>	灌木或小乔木
			云南松 <i>P. yunnanensis</i>		乔木	八角枫属 <i>Alangium</i>	八角枫 <i>A. chinense</i>
木犀科 <i>Oleaceae</i>	梣属 <i>Fraxinus</i>	光蜡树 <i>F. griffithii</i>	乔木	杜鹃花科 <i>Ericaceae</i>	杜鹃花属 <i>Rhododendron</i>	爆杖花 <i>R. spinuliferum</i>	灌木
	流苏树属 <i>Chionanthus</i>	流苏树 <i>C. retusus</i>	灌木或乔木		越橘属 <i>Vaccinium</i>	南烛 <i>V. bracteatum</i>	灌木或小乔木
壳斗科 <i>Fagaceae</i>	栎属 <i>Quercus</i>	栓皮栎 <i>Q. variabilis</i>	乔木	豆科 <i>Fabaceae</i>	羊蹄甲属 <i>Bauhinia</i>	鞍叶羊蹄甲 <i>B. brachycarpa</i>	灌木
		帽斗栎 <i>Q. guyavifolia</i>	小乔木		黄檀属 <i>Dalbergia</i>	象鼻藤 <i>D. mimosoides</i>	灌木
		槲栎 <i>Q. aliena</i>	乔木		相思树属 <i>Acacia</i>	金合欢 <i>A. farnesiana</i>	灌木或小乔木
	青冈属 <i>Cyclobalanopsis</i>	青冈 <i>C. glauca</i>	乔木		杭子梢属 <i>Campylotropis</i>	小雀花 <i>C. polyantha</i>	灌木
蔷薇科 <i>Rosaceae</i>	李属 <i>Prunus</i>	崖樱桃 <i>P. pseudocerasus</i>	乔木	漆树科 <i>Anacardiaceae</i>	盐肤木属 <i>Rhus</i>	盐肤木 <i>R. chinensis</i>	灌木或小乔木
		带叶石楠 <i>P. loriformis</i>	灌木		黄连木属 <i>Pistacia</i>	清香木 <i>P. weinmanniifolia</i>	灌木或小乔木
	石楠属 <i>Photinia</i>	球花石楠 <i>P. glomerata</i>	灌木或小乔木		漆树属 <i>Toxicodendron</i>	野漆 <i>T. succedaneum</i>	乔木
		火棘属 <i>Pyracantha</i>	火棘 <i>P. fortuneana</i>	灌木	桦木科 <i>Betulaceae</i>	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	云南鹅耳枥 <i>C. monbeigiana</i>
	栒子属 <i>Cotoneaster</i>	西南栒子 <i>C. franchetii</i>	灌木	夹竹桃科 <i>Apocynaceae</i>	娃儿藤属 <i>Tylophora</i>	娃儿藤 <i>T. ovata</i>	藤本
	悬钩子属 <i>Rubus</i>	空心泡 <i>R. rosifolius</i>	灌木	小檗科 <i>Berberidaceae</i>	小檗属 <i>Berberis</i>	粉叶小檗 <i>B. pruinosa</i>	灌木
	五列木科 <i>Pentaphylacaceae</i>	厚皮香属 <i>Ternstroemia</i>	厚皮香 <i>T. gymnanthera</i>	灌木或小乔木	荨麻科 <i>Urticaceae</i>	水麻属 <i>Debregeasia</i>	水麻 <i>D. orientalis</i>
马桑科 <i>Coriariaceae</i>	马桑属 <i>Coriaria</i>	马桑 <i>C. nepalensis</i>	灌木	金丝桃科 <i>Hypericaceae</i>	金丝桃属 <i>Hypericum</i>	尖萼金丝桃 <i>H. acmosepalum</i>	灌木
芸香科 <i>Rutaceae</i>	花椒属 <i>Zanthoxylum</i>	花椒 <i>Z. bungeanum</i>	灌木	柿科 <i>Ebenaceae</i>	柿属 <i>Diospyros</i>	君迁子 <i>D. lotus</i>	乔木
大麻科 <i>Cannabaceae</i>	朴属 <i>Celtis</i>	四蕊朴 <i>C. tetrandra</i>	乔木	柏科 <i>Cupressaceae</i>	刺柏属 <i>Juniperus</i>	刺柏 <i>J. formosana</i>	乔木
冬青科 <i>Aquifoliaceae</i>	冬青属 <i>Ilex</i>	齿叶冬青 <i>I. crenata</i>	灌木	无患子科 <i>Sapindaceae</i>	槭属 <i>Acer</i>	三角槭 <i>A. buergerianum</i>	乔木
桃金娘科 <i>Myrtaceae</i>	蒲桃属 <i>Syzygium</i>	轮叶蒲桃 <i>S. grijsii</i>	灌木				

$$C = 1 - \sum_{i=1}^S (P_i)^2 \quad (4)$$

式中, P_i 为第 i 个种占有所有物种的比例, 其中 $P_i = N_i/N$; N 为总个体数量 (棵); N_i 为第 i 个种的个体数量 (棵); S 为物种总数 (种)。

1.5 土壤因子测定

烘干法用于测定土壤含水量, 采用土壤酸度计测定土壤 pH, 土壤有机质的测定利用重铬酸钾-硫酸加热氧化法测定, 碱解扩散法测定土壤铵态氮。

土壤全氮是经浓硫酸的消煮后,用硼酸进行吸收,最后计算其含量。土壤全钾和速效钾采用火焰光度计法进行测定,土壤全磷和有效磷使用钼锑抗比色法测定。以上指标由福建省农业科学院土壤肥料研究所测定。

1.6 数据处理

经检验样本数据不符合正态分布,因此采用非参数 Kruskal-Wallis 秩和检验方法对天坑内外乔木和灌木功能性状进行差异性检验,用 Wilcoxon 加符号秩检验方法对坑内坑外土壤理化性质进行差异性检验,用 Pearson 相关分析在坑内坑外植物功能性状之间、土壤因子之间进行相关性分析。采用多元逐步回归分析和冗余分析探究哪些土壤因子对天坑内外植物叶功能性状有重要影响。利用 Excel 2016、SPSS 22 和 R 4.0.4 对数据进行统计检验,用 Origin2021、Canoco5.0 软件制图分析。

2 结果与分析

2.1 退化天坑内外的物种多样性

由表 2 可知,坑内的物种种类多于坑外,体现在 Margalef 物种丰富度指数高于坑外。坑内 Shannon 指数、Pielou 指数、Simpson 指数均低于坑外,可能的原因是坑内受垂直峭壁的影响,物种种类多,但数量少且分布不均,植物群落主要分布在南坡的倒石坡上。坑外各个方位上地形虽然有所差异,但物种数量较多且分布较均匀。

2.2 坑内植物功能性状特征

坑内乔木层和灌木层叶长、叶宽、叶面积、比叶面积具有显著性差异(图 3),其中坑内乔木的叶长

(76.51 ± 28.91 mm)、叶宽(48.55 ± 35.46 mm)、叶面积(32.31 ± 37.11 cm²)和比叶面积(107.75 ± 42.31 cm²/g)在坑内坑外生境中均最大(表 3)。坑内乔木层种间变异程度依次为:叶面积>叶宽>叶厚度>比叶面积>叶长>叶干物质含量,灌木层种间变异程度依次为:叶面积>叶宽>叶长>比叶面积>叶厚度>叶干物质含量。相关性分析显示:坑内叶厚度与比叶面积、叶干物质含量与除比叶面积外的其他性状均具有显著负相关性,叶干物质含量与比叶面积呈不显著负相关,其余性状间显著正相关(表 4)。

表 2 坑内坑外物种多样性指数差异

Tab.2 Differences of species diversity index inside and outside the tiankeng

生境	Margalef	Shannon	Pielou	Simpson
坑内	2.39	1.85	0.72	0.75
坑外	2.12	1.90	0.75	0.78

2.3 坑外植物功能性状特征

坑外乔木层和灌木层叶长、叶宽、叶面积、比叶面积之间具有显著性差异(图 3),其中坑外灌木的叶厚度(0.33 ± 0.19 mm)和叶干物质含量(0.81 ± 0.11 g/g)在坑内坑外生境中均最大(表 3)。坑外乔木层种间变异程度依次为:叶面积>叶宽>比叶面积>叶厚度>叶长>叶干物质含量,灌木层种间变异程度依次为:叶面积>叶宽>叶长>叶厚度>比叶面积>叶干物质含量。相关性分析显示:坑外叶长、叶宽及叶面积三者之间互呈显著的正相关,而叶厚度分别与叶干物质含量、比叶面积呈显著负相关(表 4)。

表 3 坑内坑外植物群落功能性状变异特征

Tab.3 Variation characteristics of functional traits in plant communities inside and outside the tiankeng

叶性状	坑内乔木		坑外乔木		坑内灌木		坑外灌木	
	MN \pm SD	CV/%	MN \pm SD	CV/%	MN \pm SD	CV/%	MN \pm SD	CV/%
叶长/mm	76.51 \pm 28.91a	37.79	60.19 \pm 25.91b	43.03	49.61 \pm 32.59c	65.68	41.55 \pm 26.25c	63.17
叶宽/mm	48.55 \pm 35.46a	73.03	31.73 \pm 16.76b	52.84	28.67 \pm 19.71b	68.71	18.43 \pm 12.6c	68.86
叶厚度/mm	0.26 \pm 0.12a	49.78	0.28 \pm 0.12ab	43.04	0.29 \pm 0.14ab	47.52	0.33 \pm 0.19b	57.39
叶面积/cm ²	32.31 \pm 37.11a	114.86	17.28 \pm 15.92b	92.14	12.83 \pm 12.56b	97.86	7.19 \pm 8.44c	117.36
叶干物质含量/(g \cdot g ⁻¹)	0.59 \pm 0.21a	35.64	0.77 \pm 0.15b	21.12	0.64 \pm 0.21a	32.32	0.81 \pm 0.11b	13.04
比叶面积/(cm ² \cdot g ⁻¹)	107.75 \pm 42.31a	39.27	69.50 \pm 33.65b	48.41	83.82 \pm 50.84b	60.65	52.53 \pm 18.86c	35.91

注:不同列小写字母表示有显著差异(P<0.05),其中 MN \pm SD 为均值 \pm 标准差, CV 为变异系数。

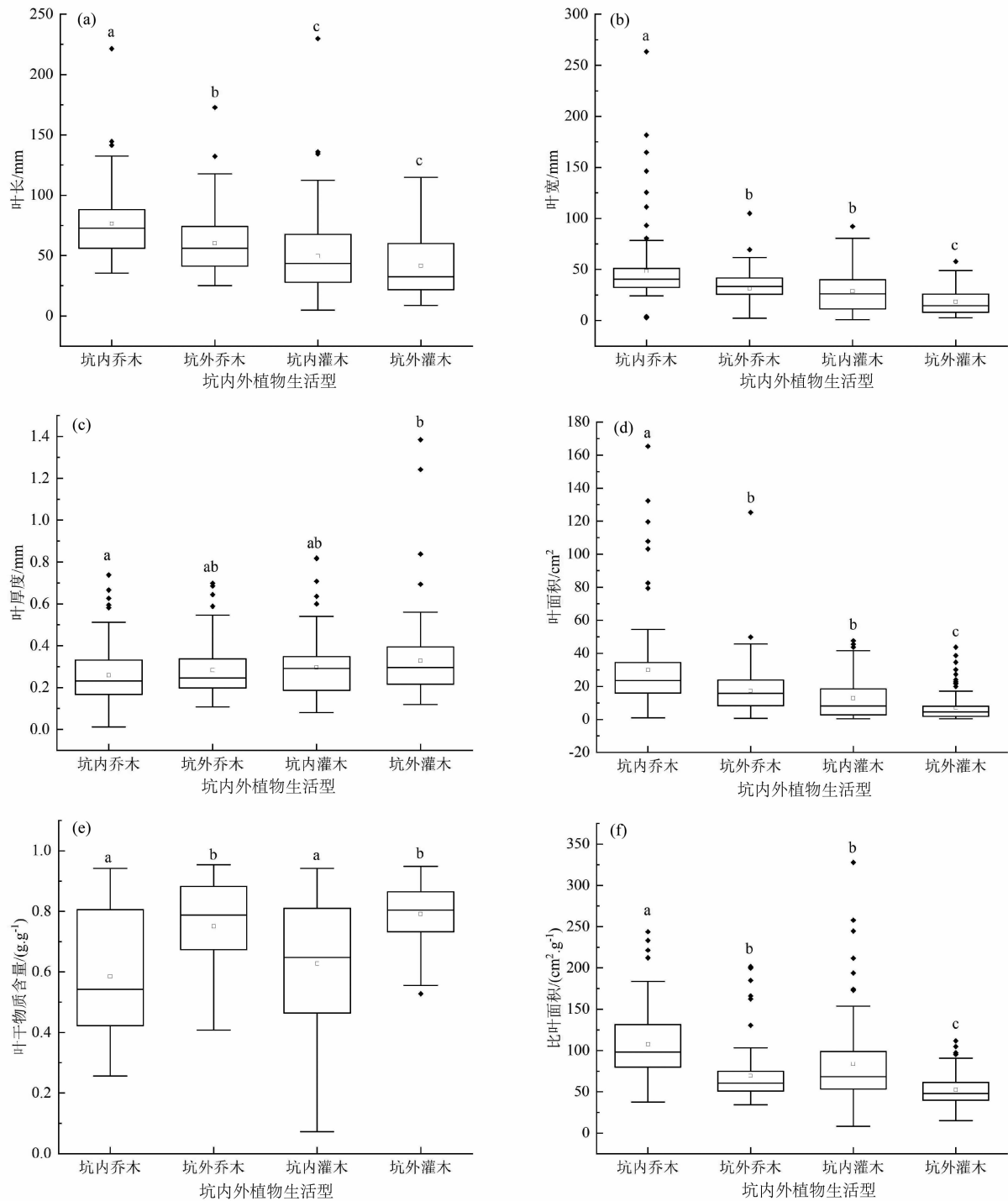


图3 坑内坑外植物功能性状:(a)叶长;(b)叶宽;(c)叶厚度;(d)叶面积;(e)叶干物质含量;(f)比叶面积

Fig. 3 Functional traits of plants inside and outside the tiankeng:

(a) leaf length; (b) leaf width; (c) leaf thickness; (d) leaf area; (e) leaf dry matter content; (f) specific leaf area

注:图中不同小写字母表示显著差异($P < 0.05$)。

2.4 坑内坑外土壤理化性质的差异

土壤 pH、全钾、铵态氮、有效磷在天坑内外具有显著性差异,而其余土壤理化性质则与之相反,在天坑内外无显著性差异(表 5)。相关分析表明:坑内

土壤全氮分别与有效磷、含水量、有机质,以及土壤有机质分别与有效磷、含水量之间显著正相关,而土壤有机质、土壤全氮、有效磷分别与土壤容重之间,以及全钾与铵态氮之间都呈显著的负相关;坑外土

表 4 坑内坑外植物性状相关性
Tab. 4 Correlation of plant traits inside and outside the tiankeng

叶性状	坑内性状相关性分析					坑外性状相关性分析				
	叶长	叶宽	叶厚度	叶面积	叶干物质含量	叶长	叶宽	叶厚度	叶面积	叶干物质含量
叶宽	0.58***					0.64***				
叶厚度	0.24***	0.16*				0.05	-0.11			
叶面积	0.69***	0.91***	0.22**			0.82***	0.87***	-0.06		
叶干物质含量	-0.27***	-0.31***	-0.45***	-0.33***		0.09	-0.07	-0.17*	-0.06	
比叶面积	0.20**	0.28***	-0.41***	0.29***	-0.03	-0.03	0.10	-0.45***	0.08	-0.11

注：* $P < 0.05$ ；** $P < 0.01$ ；*** $P < 0.001$ 。

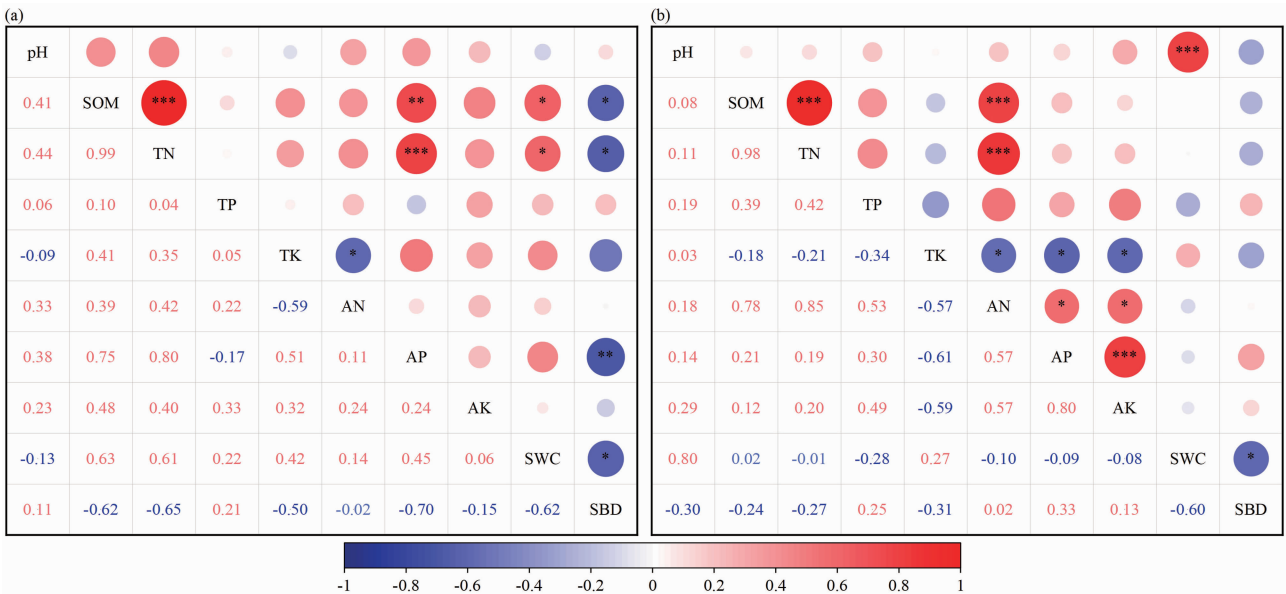


图 4 坑内坑外土壤理化性质相关性：(a)坑内土壤理化性质相关性；(b)坑外土壤理化性质相关性
Fig. 4 Correlation of soil physicochemical properties inside and outside the tiankeng: (a) correlation of soil physicochemical properties inside the tiankeng; (b) correlation of soil physicochemical properties outside the tiankeng

注：* $P < 0.05$ ；** $P < 0.01$ ；*** $P < 0.001$ 。SOM：土壤有机质；TN：全氮；TP：全磷；TK：全钾；AN：铵态氮；AP：有效磷；AK：有效钾；SWC：土壤含水量；SBD：土壤容重。

表 5 坑内坑外土壤理化性质
Tab. 5 Physical and chemical properties of soil inside and outside the tiankeng

指标	土壤理化性质	
	坑内	坑外
pH	6.94 ± 0.81a	6.42 ± 0.44b
土壤有机质/(g · kg ⁻¹)	58.28 ± 34.34a	64.16 ± 21.83a
全氮/(g · kg ⁻¹)	2.26 ± 1.35a	2.25 ± 0.95a
全磷/(g · kg ⁻¹)	0.57 ± 0.11a	0.52 ± 0.10a
全钾/(g · kg ⁻¹)	9.98 ± 6.09a	4.52 ± 2.48b
铵态氮/(mg · kg ⁻¹)	100.30 ± 78.55a	155.99 ± 83.17b
有效磷/(mg · kg ⁻¹)	5.79 ± 3.35a	3.24 ± 1.59b
有效钾/(mg · kg ⁻¹)	100.67 ± 50.16a	67.09 ± 26.6a
土壤含水量/%	27.41 ± 5.18a	27.02 ± 6.42a
土壤容重/(cm ³ · g ⁻¹)	1.20 ± 0.16a	1.18 ± 0.16a

注：不同行的小写字母表示有显著性差异($P < 0.05$)，表中数据形式均为均值 ± 标准差。

壤含水量与 pH，土壤有机质与全氮、铵态氮，全氮与铵态氮，铵态氮与有效磷、速效钾，以及有效磷与速效钾之间都呈显著的正相关，而全钾与铵态氮、有效磷及速效钾之间以及含水量与容重之间均显著负相关(图 4)。

2.5 植物功能性状与土壤因子的关系

多元逐步回归结果表明(表 6)：在坑内，对叶长有显著影响的是全氮，回归系数为 -17.06；对叶宽有显著影响的是全氮和铵态氮，回归系数为 -37.12 和 0.13；对叶面积有显著影响的也是全氮和铵态氮，回归系数为 -12.27 和 0.09；对比叶面积有显著影响是全氮、铵态氮和土壤容重，回归系数为 -42.09、0.14 和 -108.42；而坑内土壤因子对叶厚度和叶干物质含量作用不显著。在坑外，铵态氮、有

效磷、有效钾和土壤容重对叶宽有显著影响,回归系数分别为0.22、-7.97、0.32和25;土壤pH、全钾和土壤含水量对比叶面积有显著影响,回归系数为49.81、1.97和-3.08;而土壤因子对叶长、叶厚度、叶面积、叶干物质质量作用不显著。

冗余分析结果显示(图5):在坑内,轴1和轴2的总解释变量为67.9%。土壤全氮、土壤有机质、土壤有效磷对坑内植物功能性状的解释度分别为36.3%、34.3%和28.1%,土壤全氮和土壤有机质对坑内功能性状影响显著,是主要的影响因子,土壤

有效磷次之。在坑外,轴1和轴2的总解释变量为88.3%,土壤全磷、铵态氮和pH对坑外植物功能性状的解释度分别为41.1%、20.8%和15.9%,其中土壤全磷对坑外叶功能性状影响显著,是主要的影响因子,铵态氮和pH次之。

3 讨论

3.1 坑内坑外植物功能性状的比较

叶面积和比叶面积主要影响植物对光的捕获能

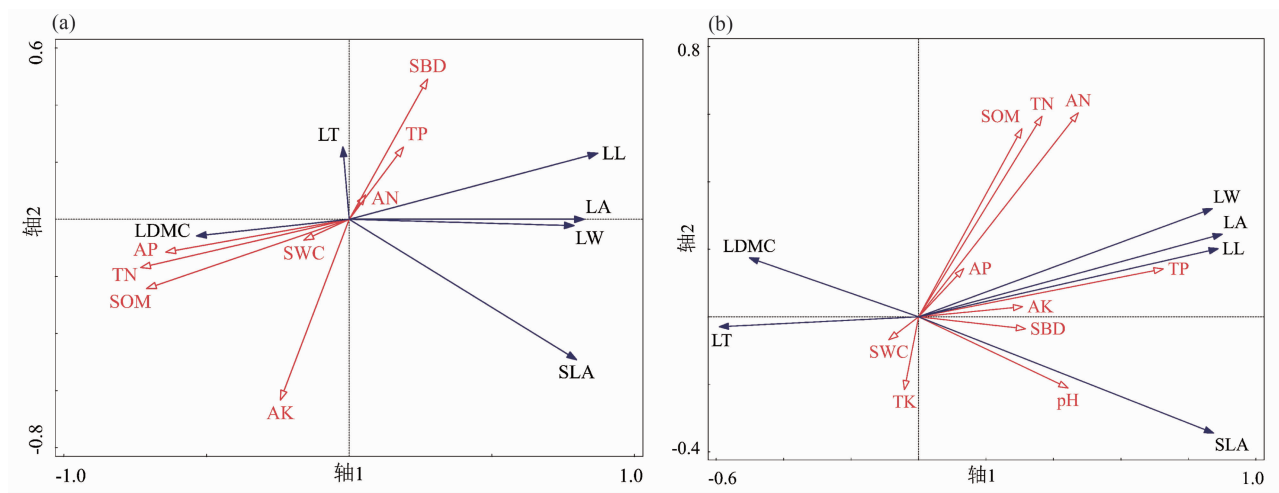


图5 叶功能性状与土壤因子 RDA 排序图:(a)坑内;(b)坑外

Fig.5 RDA ranking of leaf functional traits and soil factors: (a) inside the tiankeng; (b) outside the tiankeng

注:SOM:土壤有机质;TN:全氮;TP:全磷;TK:全钾;AN:铵态氮;AP:有效磷;AK:有效钾;SWC:土壤含水量;SBD:土壤容重。LL:叶长;LW:叶宽;LT:叶厚度;LA:叶面积;LDMC:叶干物质含量;SLA:比叶面积。

表6 坑内坑外叶功能性状与土壤因子的逐步回归分析

Tab.6 Stepwise regression analysis of functional traits of leaves inside and outside the tiankeng and soil factors

生境	性状	回归方程	调整后的 R^2	P 值
坑内	叶长	$LL = 140.94 - 17.06TN$	0.83 **	0.006
	叶宽	$LW = 113.63 - 37.12TN + 0.13AN$	0.48 *	0.04
	叶厚度	$LT = 0.12 + 0.27TP$	0.19	0.06
	叶面积	$LA = -12.27TN + 0.09AN$	0.51 *	0.03
	叶干物质含量	$LDMC = 0.86 + 0.14TN - 0.03TK - 0.002AN$	0.35	0.06
	比叶面积	$SLA = 248.44 - 42.09TN + 0.14AN - 108.42SBD$	0.81 **	0.002
坑外	叶长	$LL = 3.99TK + 0.34AN$	0.64	0.07
	叶宽	$LW = -36.74 + 0.22AN - 7.97AP + 0.32AK + 25SBD$	0.77 *	0.01
	叶厚度	$LT = 0.47 + 0.34TN - 0.03TK - 0.002AN$	0.48	0.12
	叶面积	$LA = -55.18 + 5.5AP + 22.89SBD$	0.66	0.06
	叶干物质含量	$LDMC = 1.76 - 0.22pH + 0.02SWC$	0.75	0.059
	比叶面积	$SLA = -191.5 + 49.81pH + 1.97TK - 3.08SWC$	0.75 **	0.004

注: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$ 。

力和碳获取能力,两者的大小也反映植物对生境中水热交换平衡的适应^[27-29]。本研究中,坑内乔灌的叶面积、比叶面积均显著大于坑外(图3、表3),这是由于垂直峭壁的遮挡作用导致坑内光照不足,植物为了获得更多的资源,进而加大性状的变异。坑内乔灌叶面积的种间变异系数分别达114.86%和97.86%,比叶面积的变异系数分别达39.27%和60.65%,植物通过增加叶面积和比叶面积来提高光资源截获能力,将更多的光能转化为用于自身生长的化学能^[30];而坑外乔灌木的叶面积和比叶面积较小,对干旱环境的适应能力更强,这与前人的研究结果一致^[5,31]。坑内乔灌植物的叶厚度小于坑外,这可能是由于坑外环境比坑内更加干旱。干旱贫瘠的环境中,植物为了贮存和维持水分平衡,会向叶片厚度加大碳投资,使叶片厚度增加便于储水^[32-33]。坑外光照充足,水分蒸发量大,植物更容易受到干旱胁迫,坑外乔灌木的叶厚度的种间变异分别达43.04%和57.39%,植物通过减小叶面积和增加叶厚度的生态策略,来提高自身的水分利用效率^[34]。

叶干物质含量能够影响植物对资源的获取能力^[35],反映植物存储营养物质的能力^[36-37]和对干旱气候的适应程度^[5];坑内乔灌叶干物质含量显著小于坑外,坑内乔灌叶干物质含量的种间变异系数(35.64%、32.32%)大于坑外(21.12%、13.04%)。一般来说,植物叶干物质含量越高,抵御环境胁迫的能力越强^[38],这说明坑内植物受环境胁迫的压力较小,在平衡获取资源时,可以更多的往生长发育方向加大投入,同时也表明坑外植物抵御干旱环境胁迫能力较强。相关研究表明,叶干物质含量与比叶面积大小呈负相关^[39-41],这在喀斯特天坑内外的植物研究中再次得到论证(表3)。在本研究中,坑内坑外各叶功能性状间有明显的相关性差异,这可能是由于植物通过不同的功能性状组合,来适应坑内坑外不同生境而导致的,形成了植物对环境适应的协同进化,从而反映出坑内外植物对生存环境的不同的适应策略。

3.2 退化天坑内外生境因子对植物功能性状的影响

本研究中,坑内植物功能性状的主要受到土壤有机质和全氮的影响。氮元素可以增强叶片对光资源的截获能力^[42],提高叶片光合作用的效率,促进植物生物量的积累^[43]。坑内受垂直峭壁的遮挡作

用,光照时间较短,植物通过增加氮含量来适应坑内生境,并使自身通过群落种间竞争而占据优势地位。土壤有机质的产生主要来源于动物残骸、微生物及凋落物的分解,林下凋落物的多寡致使土壤有机质含量存在差异,从而使植物功能性状发生变异^[44-45]。坑内地下森林植被茂盛,凋落物多,腐烂后使土壤有机物含量增多,土壤营养物质增加^[20,46],为坑内植物的生长提供了基础。受垂直峭壁的遮挡作用,光照因子也是影响坑内植物功能性状的重要因子^[6],坑内植物为了争夺有限的光照资源,各物种间的生态位重叠度较大,竞争排斥作用较强,致使植物功能性状变异程度较大。

在坑外,植物功能性状变异的驱动因子是全磷。有研究表明,喀斯特植被通常处于磷胁迫或氮和磷的共同胁迫下^[47],磷胁迫不仅会限制植物的光合作用,也会影响植物对氮素的吸收^[37],土壤磷含量较低时,较为保守的营养利用生存策略会被植物采取^[48]。当土壤中的磷元素相对匮乏时,坑外植物可能形成了对磷元素再利用的适应策略。另外,土壤含水量也可能是坑外植物功能性状的重要影响因素。因为喀斯特地区土层浅薄,水分渗透能力强,保水能力差,太阳辐射量大,水分欠缺是该地区显著的特征。植物频繁遭受到干旱胁迫^[49-50],加上人类砍伐和放牧等活动,坑外植物以灌木和小乔木为主,还未形成以优势建群种为主的高级森林群落,目前以环境过滤为主导作用,植物功能性状的变异程度整体上小于坑内,因此坑外植物采取减小比叶面积增加叶厚度的生态策略,来适应坑外恶劣且多变的环境。

3.3 喀斯特天坑地下森林的生态效益

喀斯特山区基岩裸露,成土母质以碳酸盐岩为主,风化成土速率慢,土被不连续,土壤发育空间差异较大,且在降水条件下填充在孔隙中的土壤易流失进入岩溶管道,形成喀斯特地区特有的“地下流失”^[51-53]。而作为负地形的喀斯特天坑,物质流失较少,且还累积正地形流失的物质,造就了坑内较厚的土层。同时,得益于垂直峭壁对光线的遮挡,使得坑内光照强度较弱,水分蒸发少,植物体内的水分蒸腾作用低,形成了坑内湿度大的特征。稳定的温度、光照、湿度等条件形成了喀斯特天坑内部独特的小气候,可以调节其内部生态系统的平衡,维持坑内物

种尤其是植物的多样性。而植物又通过一系列生命活动改善坑内的生境^[20],坑内乔灌木物种密集,乔灌木冠层截留降雨,减弱雨滴动能,叶片形态通过影响植被盖度,改变溅蚀强度,从而减缓雨滴对土壤的击溅,减少土壤侵蚀^[54]。且坑内植物根系发达对土壤具有盘绕固结作用,可以固持土壤,减少侵蚀^[46, 55]。

此外,乔灌木植物凋落后覆盖在地表,既提高了土壤肥力,又减缓了地表径流流速,进而减小土壤侵蚀强度^[56]。同时,枯枝落叶能截留降水,提高土壤含水量^[57],腐败后也会增加土壤有机物含量,促进生成土壤团粒,增强土壤的抗侵蚀性。坑外喀斯特坡地受人类过度的砍伐、耕作、放牧等活动的影响,易导致耕作侵蚀^[58],同时土壤因人为的踩踏而变得紧实,减弱了对水分的渗透与蓄积能力,导致土壤含水量较低^[59-60]。由于天坑地处偏远,坑内可进入性差,具有一定的危险性,因此受人类活动的影响较小,坑内生境没有受到严重破坏。随着时间的推移,其生态效益和物种保护库价值会得到进一步的提升。

4 结论

喀斯特天坑坑内坑外植物功能性状差异显著,坑内植物功能性状之间的相关性显著大于坑外($P < 0.05$),坑内植物性状变异程度(32.32% ~ 114.86%)也大于坑外(13% ~ 117.36%),坑内植物功能性状整体上优于坑外。坑内坑外土壤理化性质有一定的差异,土壤磷含量和有机质是坑内植物功能性状变异的主导因素,坑外则是土壤全磷。负地形的积聚效应及坑内的地下森林使得喀斯特天坑产生良好的生态效益。本文从喀斯特天坑坑内坑外植物叶功能性状差异、土壤差异以及性状与土壤之间的关系展开研究,对当地的植被恢复和物种保护具有重要的生态学意义,未来可以进一步加入根性状和小枝性状的研究,为喀斯特天坑植物群落的生态恢复提供科学的依据。

参考文献 (References)

[1] 简小枚,税伟,陈毅萍,等. 云南中度退化的喀斯特天坑草地植物群落优势种间关系[J]. 应用生态学报, 2018, **29**(2): 492 - 500. [JIAN Xiaomei, SHUI Wei, CHEN Yiping, et al. Interspecific relationships of dominant species in the grassland

community of moderately degraded tiankeng of Yunnan, China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2018, **29**(2): 492 - 500] DOI: 10.13287/j.1001-9332.201802.005

[2] 税伟,陈毅萍,王雅文,等. 中国喀斯特天坑研究起源、进展与展望[J]. 地理学报, 2015, **70**(3): 431 - 446. [SHUI Wei, CHEN Yiping, WANG Yawen, et al. Origination, study progress and prospect of karst tiankeng research in China [J]. Acta Geographica Sinica, 2015, **70**(3): 431 - 446] DOI: 10.11821/dlxb201503007

[3] 朱学稳,陈伟海. 中国的喀斯特天坑[J]. 中国溶岩, 2006, **25**(S1): 7 - 24. [ZHU Xuewen, CHEN Weihai. Tiankengs in the karst of China [J]. Carsologica Sinica, 2006, **25**(S1): 7 - 24] DOI: 10.3969/j.issn.1001-4810.2006.zl.003

[4] 税伟,陈毅萍,简小枚,等. 喀斯特原生天坑植物群落空间格局特征——以云南沾益天坑为例[J]. 应用生态学报, 2018, **29**(6): 1725 - 1735. [SHUI Wei, CHEN Yiping, JIAN Xiaomei, et al. Spatial pattern of plant community in original karst tiankeng: A case study of Zhanyi tiankeng in Yunnan, China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2018, **29**(6): 1725 - 1735] DOI: 10.13287/j.1001-9332.201806.010

[5] 冯洁,江聪,税伟,等. 喀斯特退化天坑阴坡阳坡壳斗科植物的功能性状特征[J]. 应用生态学报, 2021, **32**(7): 2301 - 2308. [FENG Jie, JIANG Cong, SHUI Wei, et al. Functional traits of Fagaceae plants in shady and sunny slopes in karst degraded tiankeng [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2021, **32**(7): 2301 - 2308] DOI: 10.13287/j.1001-9332.202107.021

[6] 余林兰,罗奕杏,薛跃规,等. 神木天坑不同小生境木本植物叶功能性状的差异与关联[J/OL]. 广西植物, 2022:1 - 12 [2022 - 08 - 31] <https://kns.cnki.net/kcms/detail/45.1134.Q.20220601.1304.010.html>. [YU Linlan, LUO Yixing, XUE Yuegui, et al. Differences and correlations in leaf functional traits of woody plants in various microhabitats of Shenmu Tiankeng [J/OL]. Guihaia, 2022:1 - 12 [2022 - 08 - 31] <https://kns.cnki.net/kcms/detail/45.1134.Q.20220601.1304.010.html>] DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202112046

[7] 税伟,郭平平,朱粟锋,等. 云南喀斯特退化天坑木本植物功能性状变异特征及适应策略[J/OL]. 地理科学, 2022:1 - 12 [2022 - 08 - 31]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/22.1124.P.20220809.1721.016.html>. [SHUI Wei, GUO Pingping, ZHU Sufeng, et al. Variation of plant functional traits and adaptive strategy of woody species in degraded karst tiankeng of Yunnan province [J/OL]. Scientia Geographica Sinica, 2022:1 - 12 [2022 - 08 - 31]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/22.1124.P.20220809.1721.016.html>]

[8] 郭平平,税伟,江聪,等. 退化天坑倒石坡林下优势物种生态位特征[J]. 应用生态学报, 2019, **30**(11): 3635 - 3645. [GUO Pingping, SHUI Wei, JIANG Cong, et al. Niche characteristics of understory dominant species of talus slope in degraded tiankeng [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2019, **30**(11): 3635 -

- 3645] DOI: 10.13287/j.1001-9332.201911.007
- [9] 税伟,陈毅萍,简小枚,等.喀斯特原生天坑垂直梯度上植物多样性特征——以云南沾益天坑为例[J].山地学报,2018,36(1): 53-62. [SHUI Wei, CHEN Yiping, JIAN Xiaomei, et al. Plant diversity characteristics of original karst tiankeng along vertical gradient: A case study of Zhanyi tiankeng in Yunnan province, China [J]. Mountain Research, 2018, 36(1): 53-62] DOI: 10.16089/j.cnki.1008-2786.000300
- [10] 王飞,郭树江,樊宝丽,等.不同年代梭梭叶功能性状差异及其与土壤因子的关系[J].草业科学,2020,37(12): 2486-2496. [WANG Fei, GUO Shuijiang, FAN Baoli, et al. Variation in leaf functional traits of different-aged *Haloxylon Ammodendron* communities, and the relationship with soil factors [J]. Pratacultural Science, 2020, 37(12): 2486-2496] DOI: 10.11829/j.issn.1001-0629.2020-0266
- [11] WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY M, et al. The worldwide leaf economics spectrum [J]. Nature, 2004, 428: 821-827. DOI: 10.1038/nature02403
- [12] 黄林娟,于燕妹,安小菲,等.广西大石围天坑群天坑森林主要木本植物种间关联性研究[J].广西植物,2021,41(5): 695-706. [HUANG Linjuan, YU Yanmei, AN Xiaofei, et al. Interspecific association of main woody plants in tiankeng forests of Dashiwei Tiankeng Group, Guangxi [J]. Guihaia, 2021, 41(5): 695-706] DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202008028
- [13] 朱粟锋,江聪,税伟,等.退化天坑倒石堆阴坡植物群落垂直分布特征——以云南沾益深陷塘为例[J].应用生态学报,2020,31(5): 1496-1504. [ZHU Sufeng, JIANG Cong, SHUI Wei, et al. Vertical distribution characteristics of plant community in shady slope of degraded tiankeng talus: A case study of Zhanyi Shenxiantang in Yunnan, China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2020, 31(5): 1496-1504] DOI: 10.13287/j.1001-9332.202005.004
- [14] 陈毅萍,江聪,简小枚,等.云南沾益中度退化天坑草地植物群落水平空间分布特征[J].生态学报,2018,38(22): 8008-8021. [CHEN Yiping, JIANG Cong, JIAN Xiaomei, et al. Spatial distribution characteristics of grassland plant communities in a moderately degraded tiankeng in Zhanyi, Yunnan [J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(22): 8008-8021] DOI: 10.5846/stxb201801150109
- [15] SHUI Wei, CHEN Yiping, JIAN Xiaomei, et al. Original karst tiankeng with underground virgin forest as an inaccessible refugia originated from a degraded surface flora in Yunnan, China [J]. Scientific Reports, 2022, 12(1): 9408. DOI: 10.1038/s41598-022-13678-0
- [16] 刘培亮,郭垚鑫,李忠虎,等.汉中天坑群两种植物分布新记录[J].中国岩溶,2019,38(2): 292-294. [LIU Peiliang, GUO Yaoxin, LI Zhonghu, et al. Two newly recorded plants the Hanzhong Tiankeng group [J]. Carsologica Sinica, 2019, 38(2): 292-294] DOI: 10.11932/karst20190215
- [17] 唐启明,冯超,韦玉梅.中国藓类植物新记录种——莫氏疣壶藓[J].西北植物学报,2018,38(8): 1562-1566. [TANG Qiming, FENG Chao, WEI Yumei. *Gymnostomiella monodii* P. de la Varde (Pottiaceae, Bryophyta) reported new to China [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2018, 38(8): 1562-1566] DOI: 10.7606/j.issn.1000-4025.2018.08.1562
- [18] 党桂兰,冯慧喆,唐启明,等.广西植物新分布[J].广西师范大学学报(自然科学版),2016,34(2): 147-150. [DANG Guilan, FENG Huizhe, TANG Qiming, et al. New recorded plant species in Guangxi, China [J]. Journal of Guangxi Normal University (Natural Science Edition), 2016, 34(2): 147-150] DOI: 10.16088/j.issn.1001-6600.2016.02.022
- [19] 朱成豪,唐健民,邹蓉,等.天坑植物资源研究进展[J].广西科学院学报,2020,36(1): 1-4+16. [ZHU Chenghao, TANG Jianmin, ZOU Rong, et al. Research progress on plant resources in tiankeng [J]. Journal of Guangxi Academy of Sciences, 2020, 36(1): 1-4+16] DOI: 10.13657/j.cnki.gxkxyxb.20200317.005
- [20] 于燕妹,黄林娟,薛跃规.广西大石围天坑群不同植物群落的特征[J].植物生态学报,2021,45(1): 96-103. [YU Yanmei, HUANG Linjuan, XUE Yuegui. Characteristics of different plant communities in the Dashiwei Tiankeng Group, Guangxi, China [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2021, 45(1): 96-103] DOI: 10.17521/cjpe.2020.0237
- [21] 吴金,李承义,李小芳,等.喀斯特天坑内孔雀藓科植物垂直分布特征及其与环境因子关系的研究[J].植物研究,2019,39(1): 45-53. [WU Jin, LI Chengyi, LI Xiaofang, et al. Vertical distribution of hypopterygiaceae and their relationship with environmental factors in karst tiankeng [J]. Bulletin of Botanical Research, 2019, 39(1): 45-53] DOI: 10.7525/j.issn.1673-5102.2019.01.006
- [22] 苏宇乔,薛跃规,范蓓蓓,等.广西流星天坑植物群落结构与多样性[J].西北植物学报,2016,36(11): 2300-2306. [SU Yuqiao, XUE Yuegui, FAN Beibei, et al. Plant community structure and species diversity in Liuxing Tiankeng of Guangxi [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2016, 36(11): 2300-2306] DOI: 10.7606/j.issn.1000-4025.2016.11.2300
- [23] 黄林娟,于燕妹,安小菲,等.天坑森林植物群落叶功能性状、物种多样性和功能多样性特征[J/OL].生态学报,2022,42(24): 1-12 [2022-08-31]. https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.2031.Q.20220728.1236.052.html. [HUANG Linjuan, YU Yanmei, AN Xiaofei, et al. Leaf functional traits, species diversity and functional diversity of plant community in Tiankeng forests [J]. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(24): 1-12 [2022-08-31]. https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.2031.Q.20220728.1236.052.html] DOI: 10.5846/stxb202110273025

- [24] 刘守江, 张斌, 杨清伟, 等. 四川兴文石海小岩湾园区植物群落物种组成与多样性初探[J]. 亚热带植物科学, 2009, **38**(1): 37–40. [LIU Shoujiang, ZHANG Bin, YANG Qingwei, et al. Species composition and diversity of plant communities in Xiaoyanwan Garden of Xingwen Karst National Geopark, Sichuan province [J]. Subtropical Plant Science, 2009, **38**(1): 37–40] DOI: 10.3969/j.issn.1009-7791.2009.01.010
- [25] 胡义, 唐力, 张瑜, 等. 陕西汉中天坑群维管植物多样性及区系分析[J]. 亚热带植物科学, 2021, **50**(3): 208–215. [HU Yi, TANG Li, ZHANG Yu, et al. Analysis on species diversity and flora of vascular plants in Hanzhong Tiankeng Group, Shaanxi province [J]. Subtropical Plant Science, 2021, **50**(3): 208–215] DOI: 10.3969/j.issn.1009-7791.2021.03.008
- [26] PEREZ-HARGUINDEGUY N, DIAZ S, GARNIER E, et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide [J]. Australian Journal of Botany, 2013, **61**(3): 167–234. DOI: 10.1071/BT12225_CO
- [27] KLEIMAN D, AARSEN L W. The leaf size/number trade-off in trees [J]. The Journal of Ecology, 2007, **95**(2): 376–382. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2006.01205.x
- [28] 宋贺, 于鸿莹, 陈莹婷, 等. 北京植物园不同功能型植物叶经济谱[J]. 应用生态学报, 2016, **27**(6): 1861–1869. [SONG He, YU Hongying, CHEN Yingting, et al. Leaf economics spectrum among different plant functional types in Beijing Botanical Garden, China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2016, **27**(6): 1861–1869] DOI: 10.13287/j.1001-9332.201606.010
- [29] 唐玉瑞, 赵成章, 赵辉, 等. 不同光环境下洮河护岸林沙棘叶干重与叶面积、叶厚度间的关系[J]. 生态学报, 2021, **40**(9): 2745–2753. [TANG Yurui, ZHAO Chengzhang, ZHAO Hui, et al. The relationship between leaf dry mass and leaf area, leaf thickness of Hippophae rhamnoides under different light conditions in Taohe River riparian forest [J]. Chinese Journal of Ecology, 2021, **40**(9): 2745–2753] DOI: 10.13292/j.1000-4890.202109.014
- [30] REICH P B, WRIGHT I J, CAVENDER-BARES J, et al. The evolution of plant functional variation: Traits, spectra, and strategies [J]. International Journal of Plant Sciences, 2003, **164**(S3): S143–S164. DOI: 10.1086/374368
- [31] 路兴慧, 丁易, 臧润国, 等. 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, 2011, **35**(12): 1300–1309. [LU Xinghui, DING Yi, ZANG Runguo, et al. Analysis of functional traits of woody plant seedlings in an old-growth tropical lowland rain forest on Hainan Island, China [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2011, **35**(12): 1300–1309] DOI: 10.3724/SP.J.1258.2011.01300
- [32] 张慧文, 马剑英, 孙伟, 等. 不同海拔天山云杉叶功能性状及其与土壤因子的关系[J]. 生态学报, 2010, **30**(21): 5747–5758. [ZHANG Huiwen, MA Jianying, SUN Wei, et al. Altitudinal variation in functional traits of Picea Schrenkiana var. Tianschanica and their relationship to soil factors in Tianshan Mountains, northwest China [J]. Acta Ecologica Sinica, 2010, **30**(21): 5747–5758]
- [33] 庞志强, 卢伟丽, 姜丽莎, 等. 滇中喀斯特 41 种不同生长型植物叶性状研究[J]. 广西植物, 2019, **39**(8): 1126–1138. [PANG Zhiqiang, LU Weili, JIANG Lisha, et al. Leaf traits of different growing plants in karst area of Shilin, China [J]. Guihaia, 2019, **39**(8): 1126–1138] DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201810009
- [34] ROZENDAAL D M A, HURTADO V H, POORTER L. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature [J]. Functional Ecology, 2006, **20**(2): 207–216. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2006.01105.x
- [35] 王飞, 郭树江, 纪永福, 等. 不同演替阶段白刺灌丛沙堆土壤因子与叶功能性状关系研究[J]. 干旱区地理, 2022, **45**(1): 176–184. [WANG Fei, GUO Shujiang, JI Yongfu, et al. Relationship between soil factors and leaf functional traits of Nitraria tangutorum shrub at different succession stages [J]. Arid Land Geography, 2022, **45**(1): 176–184] DOI: 10.12118/j.issn.1000-6060.2021.141
- [36] 祁建, 马克明, 张育新. 北京东灵山不同坡位辽东栎 (*Quercus Liaotungensis*) 叶属性的比较[J]. 生态学报, 2008, **28**(1): 122–128. [QI Jian, MA Keming, ZHANG Yuxin. Comparisons on leaf traits of *Quercus Liaotungensis* Koidz. on different slope positions in Dongling Mountain of Beijing [J]. Acta Ecologica Sinica, 2008, **28**(1): 122–128] DOI: 10.3321/j.issn:1000-0933.2008.01.014
- [37] 何斌, 李青, 冯图, 等. 不同林龄马尾松人工林针叶功能性状及其与土壤养分的关系[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2020, **44**(2): 181–190. [HE Bin, LI Qing, FENG Tu, et al. Variation in leaf functional traits of different aged *Pinus Massoniana* communities and relationships with soil nutrients [J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Science Edition), 2020, **44**(2): 181–190] DOI: 10.3969/j.issn.1000-2006.201904038
- [38] 赵新风, 徐海量, 张鹏, 等. 养分与水分添加对荒漠草地植物钠猪毛菜功能性状的影响[J]. 植物生态学报, 2014, **38**(2): 134–146. [ZHAO Xinfeng, XU Hailiang, ZHANG Peng, et al. Influence of nutrient and water additions on functional traits of *Salsola Nitraria* in desert grassland [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2014, **38**(2): 134–146] DOI: 10.3724/SP.J.1258.2014.00012
- [39] ROCHE P, DIAZ-BURLINSON N, GACHET S. Congruency analysis of species ranking based on leaf traits: Which traits are the more reliable? [J]. Plant Ecology, 2004, **174**(1): 37–48. DOI: 10.1023/B:VEGE.0000046056.94523.57

- [40] 宝乐,刘艳红.东灵山地区不同森林群落叶功能性状比较[J].生态学报,2009,29(7):3692-3703. [BAO Le, LIU Yanhong. Comparison of leaf functional traits in different forest communities in Mt. Dongling of Beijing [J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(7): 3692-3703] DOI: 10.3321/j.issn:1000-0933.2009.07.030
- [41] 徐梦琦,高艳菊,张志浩,等.骆驼刺叶片和根系主要功能性状对水分胁迫的适应[J].草业科学,2021,38(8):1559-1569. [XU Mengqi, GAO Yanju, ZHANG Zhihao, et al. Adaptation of the main function trait of *Alhagi sparsifolia* leaves and roots to soil water stress [J]. Pratacultural Science, 2021, 38(8): 1559-1569] DOI: 10.11829/j.issn.1001-0629.2021-0092
- [42] 周一平,张玉革,马望,等.氮添加和干旱对呼伦贝尔草原5种植物性状的影响[J].生态环境学报,2020,29(1):41-48. [ZHOU Yiping, ZHANG Yuge, MA Wang, et al. Effects of nitrogen addition and water reduction on the traits of five plants in Hulunbeir Grassland [J]. Ecology and Environment Sciences, 2020, 29(1): 41-48] DOI: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2020.01.005
- [43] 刘双娥,李义勇,方熊,等.不同氮添加量和添加方式对南亚热带4个主要树种幼苗生长的影响[J].植物生态学报,2015,39(10):950-961. [LIU Shuang'e, LI Yiyong, FANG Xiong, et al. Effects of the level and regime of nitrogen addition on seedling growth of four major tree species in subtropical China [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2015, 39(10): 950-961] DOI: 10.17521/cjpe.2015.0092
- [44] 黄小,姚兰,王进,等.土壤养分对不同生活型植物叶功能性状的影响[J].西北植物学报,2018,38(12):2293-2302. [HUANG Xiao, YAO Lan, WANG Jin, et al. Effect of soil nutrients on leaf functional traits of different life form plants [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2018, 38(12): 2293-2302] DOI: 10.7606/j.issn.1000-4025.2018.12.2293
- [45] 王敬哲,陈志强,陈志彪,等.南方红壤侵蚀区不同植被恢复年限下芒萁叶功能性状对土壤因子的响应[J].生态学报,2020,40(3):900-909. [WANG Jingzhe, CHEN Zhiqiang, CHEN Zhibiao, et al. Response of functional traits of *Dicranopteris dichotoma* leaves to soil factors in different vegetation restoration years in red soil erosion area of Southern China [J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(3): 900-909] DOI: 10.5846/stxb201810272320
- [46] 吴海勇,彭晚霞,宋同清,等.桂西北喀斯特人为干扰区植被自然恢复与土壤养分变化[J].水土保持学报,2008,22(4):143-147. [WU Haiyong, PENG Wanxia, SONG Tongqing, et al. Changes of soil nutrients in process of natural vegetation restoration in karst disturbed area in northwest Guangxi [J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2008, 22(4): 143-147] DOI: 10.13870/j.cnki.stbxb.2008.04.031
- [47] DU Youxin, PAN Genxing, LI Lianqing, et al. Leaf N/P ratio and nutrient reuse between dominant species and stands: Predicting phosphorus deficiencies in karst ecosystems, southwestern China [J]. Environmental Earth Sciences, 2011, 64(2): 299-309. DOI: 10.1007/s12665-010-0847-1
- [48] 龙文兴,臧润国,丁易.海南岛霸王岭热带山地常绿林和热带山顶矮林群落特征[J].生物多样性,2011,19(5):558-566. [LONG Wenxing, ZANG Runguo, DING Yi. Community characteristics of tropical montane evergreen forest and tropical montane dwarf forest in Bawangling National Nature Reserve on Hainan Island, South China [J]. Biodiversity Science, 2011, 19(5): 558-566] DOI: 10.3724/SP.J.1003.2011.09309
- [49] 林艳华,梁千慧,刘锦春.喀斯特地区适生树种复羽叶栎树幼苗对干旱胁迫下异质生境的生长和光合响应[J].西南大学学报(自然科学版),2019,41(8):20-26. [LIN Yanhua, LIANG Qianhui, LIU Jinchun. Response of growth and photosynthesis of *Koelreuteria Bipinnata*, an adaptive tree species to karst regions, to the heterogeneous habitat under water stress [J]. Journal of Southwest University (Natural Science Edition), 2019, 41(8): 20-26] DOI: 10.13718/j.cnki.xdsk.2019.08.004
- [50] 邓平,吴敏,赵英,等.干旱胁迫下外源钙对桂西北喀斯特地区青冈栎种子萌发的影响[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2020,48(2):69-79. [DENG Ping, WU Min, ZHAO Ying, et al. Effects of exogenous calcium on seed germination of *Cyclobalanopsis Glauca* in karst area of northwestern Guangxi under draught stress [J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2020, 48(2): 69-79] DOI: 10.13207/j.cnki.jnwafu.2020.02.009
- [51] 徐则民,黄润秋,唐正光,等.中国南方碳酸盐岩上覆红土形成机制研究进展[J].地球与环境,2005,33(4):33-40. [XU Zemin, HUANG Runqiu, TANG Zhengguang, et al. A review of advances and outstanding issues in research on the forming mechanism of laterite in south China [J]. Earth and Environment, 2005, 33(4): 33-40] DOI: 10.3969/j.issn.1672-9250.2005.04.005
- [52] YANG Jing, NIE Yunpeng, CHEN Hongsong, et al. Hydraulic properties of karst fractures filled with soils and regolith materials: Implication for their ecohydrological functions [J]. Geoderma: An International Journal of Soil Science, 2016, 276: 93-101. DOI: 10.1016/j.geoderma.2016.04.024
- [53] 吴丽萍,陈洪松,付智勇,等.喀斯特岩溶裂隙对地下径流和氮素垂直渗漏的影响[J].水土保持学报,2017,31(5):64-71. [WU Liping, CHEN Hongsong, FU Zhiyong, et al. Effects of karst fissures on subsurface runoff and nitrogen vertical leaching [J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2017, 31(5): 64-71] DOI: 10.13870/j.cnki.stbxb.2017.05.011
- [54] 刘泉宏,李铁,湛芸,等.香根草植物篱带宽对紫色土坡地产生流产沙的影响[J].水土保持学报,2019,33(4):93-101. [LIU

- Xiaohong, LI Tie, CHEN Yun, et al. Effects of *Vetiveria Zizanioides* L. hedgerow width on runoff and sediment yield on purple soil slope [J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2019, **33**(4): 93 – 101] DOI: 10.13870/j.cnki.stbxb.2019.04.014
- [55] BURYLO M, REY F, BOCHET E, et al. Plant functional traits and species ability for sediment retention during concentrated flow erosion [J]. *Plant and Soil*, 2012, **353**(1 – 2): 135 – 144. DOI: 10.1007/s11104-011-1017-2
- [56] VASQUEZ-MENDEN R, VENTURA-RAMOS E, OLESCHKO K, et al. Soil erosion and runoff in different vegetation patches from semiarid Central Mexico [J]. *Catena*, 2010, **80**(3): 162 – 169. DOI: 10.1016/j.catena.2009.11.003
- [57] 吴毅, 刘文耀, 沈有信, 等. 滇石林地质公园喀斯特山地天然林和人工林凋落物与死地被物的动态特征[J]. *山地学报*, 2007, **25**(3): 317 – 325. [WU Yi, LIU Wenyao, SHEN Youxin, et al. Dynamics of litterfall and litter on forest floor of natural forest and plantations in Stone Forest World Geological Park [J]. *Mountain Research*, 2007, **25**(3): 317 – 325] DOI: 10.3969/j.issn.1008-2786.2007.03.009
- [58] 苏正安, 张建辉. 耕作导致的土壤再分布对土壤水分入渗的影响[J]. *水土保持学报*, 2010, **24**(3): 194 – 198. [SU Zheng'an, ZHANG Jianhui. Impacts of soil redistribution by tillage on soil water infiltration [J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2010, **24**(3): 194 – 198] DOI: 10.13870/j.cnki.stbxb.2010.03.036
- [59] 沈有信, 江洁, 陈胜国, 等. 滇东喀斯特山地植被退化及其恢复对策[J]. *山地学报*, 2005, **23**(4): 425 – 430. [SHEN Youxin, JIANG Jie, CHEN Shengguo, et al. Vegetation degradation and its restoration strategies of karst upland in south-eastern Yunnan [J]. *Mountain Research*, 2005, **23**(4): 425 – 430] DOI: 10.3969/j.issn.1008-2786.2005.04.007
- [60] 李胜平, 王克林. 人为干扰对桂西北喀斯特山地植被多样性及土壤养分分布的影响[J]. *水土保持研究*, 2016, **23**(5): 20 – 27. [LI Shengping, WANG Kelin. Effect of human disturbance on soil nutrients and plant diversity of grassland in karst mountain [J]. *Research of Soil and Water Conservation*, 2016, **23**(5): 20 – 27] DOI: 10.13869/j.cnki.rswc.20160617.014

Responses of Plant Functional Traits to Habitats Inside and Outside the Degraded Karst Tiankengs

SHUI Wei*, SUN Xiang, LI Hui, LIU Yuanmeng, FENG Jie

(College of Environment and Safety Engineering, Fuzhou University, Fuzhou 350116, China)

Abstract: It is essential to analyze the plant functional traits inside and outside the degraded karst tiankengs and their intrinsic relationships with abiotic factors, and to reveal the flora adaptation mechanisms to karst tiankeng habitats, which are of great guidance for the maintenance and conservation of vegetation diversity in karst eco-fragile areas. Due to complex topography in karst tiankeng it is difficult to travel on feet. Most studies on karst tiankeng flora focused on the distribution characteristics, little attention was paid on plant functional traits, especially on the response of plant functional trait variation to inside and outside tiankeng habitats through the perspective of functional trait ecology, which is not beneficial in revealing the ecological strategies of plants for degraded karst tiankengs' habitats and makes it difficult to scientifically guide the ecological restoration and reconstruction of vegetation in karst areas. Based on the analysis of correlation, multiple stepwise regression as well as redundancy analysis, this study took the degraded karst tiankeng Bajiaxiantang and Shenxiantang in Zhanyi tiankeng group, Yunnan province as examples, to explore the plant functional trait characteristics, soil factors differences, and the relationship between them inside and outside the tiankengs. The results show that: (1) Significant differences were found among soil pH, total potassium (TK), ammonium nitrogen (AN), and available

phosphorus (AP) inside and outside the tiankeng ($P < 0.05$). Leaf functional traits inside the tiankeng were mainly influenced by soil total nitrogen (TN) and soil organic matter (SOM). Soil total phosphorus (TP) was the main contributor outside the tiankengs. (2) Leaf length (LL), leaf width (LW), leaf area (LA), and specific leaf area (SLA) of the trees in the tiankeng were significantly greater than those of the trees outside the tiankeng ($P < 0.05$). Leaf dry matter content (LDMC) of the shrubs outside the tiankeng was significantly greater than those of the shrubs inside the tiankeng ($P < 0.05$), and there were correlations between each functional trait inside and outside the tiankeng. (3) Shrubs outside the tiankeng had the highest degree interspecific variation in leaf area (117.36%), and the least interspecific variation in leaf dry matter content (13.04%). The greatest interspecific variation among trees and shrubs inside and outside the tiankeng was the leaf area, and the smallest was leaf dry matter content. (4) The species niches overlap in the tiankeng was high, and competitive exclusion was the dominant role. While the habitat conditions outside the tiankeng were harsh, environmental filtration was the dominant factor in community assembly. The findings can provide a scientific basis for the ecological restoration and species conservation in karst eco-fragile regions.

Key words: leaf functional traits; karst tiankeng; soil factors; ecological restoration