

王晨瑶, 张婷, 曾德武, 等. 德夯岩溶河谷异质生境中半蒴苣苔的水分生理生态适应性[J]. 中国岩溶, 2024, 43(4): 900-910.

DOI: 10.11932/karst2024y031

德夯岩溶河谷异质生境中半蒴苣苔的水分生理生态适应性

王晨瑶^{1,2}, 张婷^{1,2}, 曾德武¹, 李龙¹, 叶庆子³, 田向荣^{1,2,4}

(1. 吉首大学生物资源与环境科学学院, 湖南吉首 416000; 2. 武陵山区植物资源保护与利用湖南省高校重点实验室, 湖南吉首 416000; 3. 湘西世界地质公园, 湖南吉首 416000; 4. 杜仲综合利用技术国家地方联合工程实验室, 湖南吉首 416000)

摘要:以湘西世界地质公园德夯岩溶河谷内克隆植物半蒴苣苔(*Hemiboea subcapitata*)为材料,测定其生长、形态与光合水分生理指标,探究其对德夯岩溶台地河谷演化中形成的三类异质生境(峡谷岩壁表面、风化碎裂岩表和河岸有机质层)的水分生理生态适应性。结果显示:(1)异质生境中半蒴苣苔单(分)株叶片自然含水量仅有较小差异(<2%),而相对含水量和自然饱和亏则无显著差异;异质生境中叶片水分需求随基质含水量降低而明显增加,但叶片水势也随之显著降低。(2)单株生长差异大但群体累积生物量无明显差异。如峡谷岩壁表面单株的株高和叶面积均显著高于河岸有机质层单株,但群体累积株高、累积叶面积差异不显著。(3)单株外部形态变化显著,匍匐茎长度、直径和根着生密度均呈现峡谷岩壁表面>风化碎裂岩表>河岸有机质层的趋势;峡谷岩壁表面单株叶片比河岸有机质层单株平均增厚近60 μm,比叶面积则降低至其78.2%,气孔密度则显著降低至其66%。(4)光合生理指标中,叶片气孔限制值随叶片水势降低而显著增加,同时气孔导度明显提升,故而胞间CO₂浓度并无明显变化,但峡谷岩壁表面单株叶片的净光合速率仅达到河岸有机质层单株叶片的69.6%。(5)水分亏缺最多的峡谷岩壁表面单株叶片水分利用效率却最低(3.029 ± 0.461 μmol CO₂·mmol⁻¹ H₂O),仅为河岸有机质层单株的73%。表明,半蒴苣苔可通过自身水分维持机制来保证岩溶异质生境中单株水分的相对稳定,并以增加根系密度、匍匐茎长度、叶片厚度和重量,减少气孔密度等形态可塑性来适应干旱的岩溶岩壁生境,通过增加气孔导度保持蒸腾拉力来维持胞间CO₂浓度,以高耗水来维持生长状态相对稳定的方式达成对岩溶河谷水分异质性生境的适应。

关键词:岩溶河谷;半蒴苣苔;水分利用效率;水分生理生态适应

创新点:武陵山区被誉为华中动植物基因库,岩溶峡谷特殊生境是研究植物物种分化和生物多样性形成的最佳地域。本实验首次对德夯岩溶峡谷异质性生境上的植物进行生理生态适应性研究,半蒴苣苔代表大叶型植物在岩溶峡谷岩壁上生长,其生理生态适应性具有鲜明特色。

中图分类号: Q948 文献标识码: A

文章编号: 1001-4810(2024)04-0900-11

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



0 引言

德夯峡谷是湘西世界地质公园的重要组成部分,

是典型的岩溶台地经河流侵蚀形成的“箱型”河流峡谷群^[1-2]。由于峡谷破碎化程度高,生境异质性复杂,前人根据小生境成因和外部形态特征将德夯峡谷分

基金项目: 国家自然科学基金项目(31660119)。

第一作者简介: 王晨瑶(1998—),女,硕士研究生,研究方向为植物生态学; E-mail: 120270772@qq.com。

通信作者: 田向荣(1979—),男,教授,博士,研究方向为植物生理生态,种子生物学; E-mail: dna_rna_pro@126.com。

收稿日期: 2023-10-13

为8类小生境^[3],但根据德夯峡谷的演化形成过程的相关研究^[2],实际上这8类生境归为三类水分异质性生境,即:①峡谷岩壁表面(Canyon Karst Wall):水侵蚀后风化程度低,一般无土壤或土壤极其稀薄;②风化碎裂岩表(Bank Weathered Rock):风化程度较高,常有少量土壤混合其中;③河岸有机质层(Bank soil Organic Horizon):风化程度高,河岸岩石碎屑上堆积了相当数量的土壤有机质。这三类水分异质生境的分化使德夯岩溶台地侵蚀型河谷成为研究环境与植物区系成分相关性的天然地域,同时也成为研究异质性生境中植物生理生态适应性的理想场所^[4]。

异质性生境通常会诱导植物在繁殖、形态和生理上产生不同的适应特征。一部分植物针对异质化生境中某一特定小生境发生演化,进而导致植物的专性适应。如红树植物为适应海岸潮间带松软、高盐、缺氧的环境在繁殖上进化出胎生^[5],在形态上具备革质叶以及特化出各种形态的根系等^[6]。对德夯岩溶河谷的生物多样性研究中也常见这种现象,如邓涛等^[7]和张洁等^[8]发现德夯特有种吉首蒲儿根(*Sinosenecio oldhamianus*)仅生于流纱瀑布下风化层,演化出无冠毛种子并兼行有性繁殖和营养繁殖;徐亮等^[9]发现河谷内接骨草(*Sambucus chinensis*)叶尖显著增长使其便于排水;XIANG等^[10]发现德夯栎(*Quercus dehangensis*)为适应河谷山顶严寒其幼枝覆盖红棕色鳞状绒毛;向晓媚等^[11]发现河谷中苦苣苔科植物广泛分布,但柔毛半蒴苣苔(*Hemiboea mollifolia*)专性生长于阴湿环境和滴水岩石上,并周身遍布白色柔毛。也正因如此,德夯河谷的异质性生境才塑造了其中植物形态和生理特征的复杂性与多样性。

但仍有一部分植物并不针对异质性生境中某个特定小生境而发生适应性进化,而是借助自身形态可塑性和生理生态整合能力来实现跨小生境适应,这其中具有克隆生长特性的植物尤其突出。张雅君等^[12]对红背山麻杆(*Alchornea trewioides*)、王龙凤^[13]对淡竹(*Phyllostachys glauca*)的研究证明了在跨小生境适应中,植物可通过克隆整合支持各分株之间的水分和养分资源从而分摊生存风险。克隆植物以分株(ramet)和分株群为基础形成斑块,并使斑块间可以相互整合,协调水分、矿质营养,甚至产生植物个体和增加生物量,从而实现跨生境边界生长和对异质性生境的适应^[14]。那么克隆植物如何适应岩

溶河谷水分异质生境呢?

本文以德夯岩溶河谷异质生境中生长的多年生克隆植物半蒴苣苔(*Hemiboea subcapitata*)为材料,从植株生长、茎叶形态、水分状态、光合和水分生理等出发,对比三类异质性生境中分株的水分生理生态适应能力,探讨其跨小生境生长的形态和生理适应机制。

1 材料与方法

1.1 试验地自然条件

试验研究地点位于湖南省湘西土家族苗族自治州,湘西世界地质公园德夯岩溶河谷内(28°29'-28°34' N, 109°57'-109°72' E),平均海拔约286.2 m。典型的中亚热带季风气候,空气湿度较大,年平均气温在16~17℃,最高气温达40℃,最低气温为-7℃。全年日照约1400 h左右;年降水量1400 mm。

1.2 试验材料

试验材料为生长在德夯岩溶河谷演替过程中三种典型生境(即:峡谷岩壁表面,风化碎裂岩表,河岸有机质层)下的半蒴苣苔。每种生境选取生长情况良好、无病虫害的成熟植株进行形态观察,以其主要功能叶片(第2~4层成熟叶,每株2~4片)进行生理生态指标测定。

1.3 试验方法

1.3.1 不同生境环境因子的测定

采用手持式光度计(UT383、UNI-T、中国)、温湿度计(UT330B、UNI-T、中国)于7月上旬在试验地内对半蒴苣苔的生境进行光照度、温湿度测定。采集0~2 cm深度的植物着生基质,迅速研磨后用快速水分测定仪(MJ33、Mettler Toledo、瑞士)测定含水量^[15]。

1.3.2 植株生长及形态指标测定与观察

以植株的高度来表示生长量。在不同生境内划定1 m×1 m的样方,每种生境设置3~5个样方。测量样方内所有植株的高度,计算半蒴苣苔的平均株高;统计样方中植株数量,计算半蒴苣苔的植株密度。以样方内地面以上部分半蒴苣苔的高度之和计算累积植株高度,作为生长量的表征。使用叶面积仪

(Yaxin-1241、雅欣理仪、中国)测定三种生境半蒴苣苔第 2~4 层叶片的叶面积,参考刘金炽等^[16]的方法,计算样方内比叶面积(叶面积与叶干重之比)、累积叶面积;应用游标卡尺(量程 1 500 mm,精度 0.2 mm、中国旗丰)对叶片长、宽、匍匐茎的长、粗进行测定,并记录匍匐茎上的根密度。采用徒手撕片法和徒手切片法观察并测量气孔数目、叶厚、海绵组织和栅栏组织的厚度。

1.3.3 叶片含水量、水势及光合水分利用效率的测定

参考张显强等^[17]的方法测定叶片的鲜重、干重、临界鲜重、饱和鲜重等,并计算自然含水量、临界含水量、饱和含水量、相对含水量、自然饱和亏、临界饱和亏和需水程度。叶片水势测定参考朱建军等^[18]的方法,使用露点水势仪(Psypro、Wescor、美国)进行测定。使用便携式光合仪^[19](Li-6400、LI-COR、美国),选择晴朗的天气,在上午 10:00—12:00 根据环境光强和温度设置仪器光强和叶室温度,测量不同生境下半蒴苣苔植株相同叶位的净光合速率(Pn)、气孔导度(Gs)、胞间 CO₂ 浓度(Ci)、大气 CO₂ 浓度(Ca)和蒸腾速率(Tr)。每类生境选取 5 个植株,重复测定三次,连续测量 3 d。计算气孔限制值 Ls=(Ca-

Ci)/Ca;用净光合速率(Pn)和蒸腾速率(Tr)的比值表示水分利用效率(WUE)。

1.4 数据处理

数据均采用平均数±标准差表达,运用 Origin 2023 绘图。使用 SPSS 26.0 对数据进行单因素方差分析(LSD 法),当 $P<0.05$ 时认为差异有显著性。

2 结果与分析

2.1 不同生境的干旱胁迫

峡谷岩壁表面和风化碎裂岩表两种生境的光照强度差异不显著,但两者约为河岸有机质层的 11 倍。在空气温湿度上,三类生境间的差异显著,但温度变化幅度仅为 1.2 ℃,变化幅度小于最低值的 5%;相对湿度差异最大可达 12.02%,变化幅度可达最低值的 20% 左右。三种异质生境的基质含水量差异显著,河岸有机质层的基质含水量可达 $32.54 \pm 0.38\%$ 约为峡谷岩壁表面的 89 倍(表 1)。显然,三类异质生境中差异最明显的是植物着生基质含水量,由河岸有机质层向峡谷岩壁表面的转变将主要导致干旱胁迫。

表 1 不同生境环境因子的差异
Table 1 Differences of environmental factors in different habitats

	光照强度 Light illumination /Lux	空气温度 Air temperature / ℃	空气湿度 Air humidity /%	基质含水量 Moisture content of matrix /%
峡谷岩壁表面	9 053.52±10.03a	22.83 ± 0.34a	64.02 ± 1.60c	0.36 ± 0.05c
风化碎裂岩表	9 054.26±9.96a	23.03 ± 0.34b	70.47 ± 1.02b	5.81 ± 0.49b
河岸有机质层	850.30±8.63b	24.04 ± 0.30c	76.04 ± 1.12a	32.54 ± 0.38a

注:同列不同小写字母表示差异显著性($P<0.05$),其中基质含水量均为表层基质(0~2 cm)含水量。
Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant difference ($P<0.05$), and the matrix water content is surface matrix (0~2 cm) water content.

2.2 叶片含水量与水分亏缺

峡谷岩壁表面半蒴苣苔分株的叶片含水量最低为 $87.31\% \pm 0.15\%$,与最高的河岸有机质层植株的 $89.3\% \pm 0.11\%$ 相比仅相差 2% 左右,变化幅度很小。饱和含水量也与自然含水量有相同趋势,基质水分条件最差的峡谷岩壁表面与河岸有机质层之间也仅相差 2% 左右。与叶片自然含水量和饱和含水量不同,三种生境中叶片的相对含水量均在 90% 左右,且无显著差异(图 1A)。三类不同生境分株的自然饱和亏与临界饱和亏分别在 10% 左右和 30%~35%,且

无显著差异。而需水程度的差异主要表现为随着生境含水量的下降而显著上升,峡谷岩壁表面植株叶片需水程度达到 $33.5\% \pm 3.82\%$,而河岸有机质层的仅为 $25.27\% \pm 2.46\%$ (图 1B)。

2.3 株高、密度及累积植株高度

如图 2 所示,峡谷岩壁表面和风化碎裂岩表半蒴苣苔分株的平均株高分别达到 43.82 ± 4.62 cm 和 43.43 ± 5.18 cm,而河岸有机质层的植株仅为 27.52 ± 2.97 cm,峡谷岩壁表面植株与河岸有机质层的相差

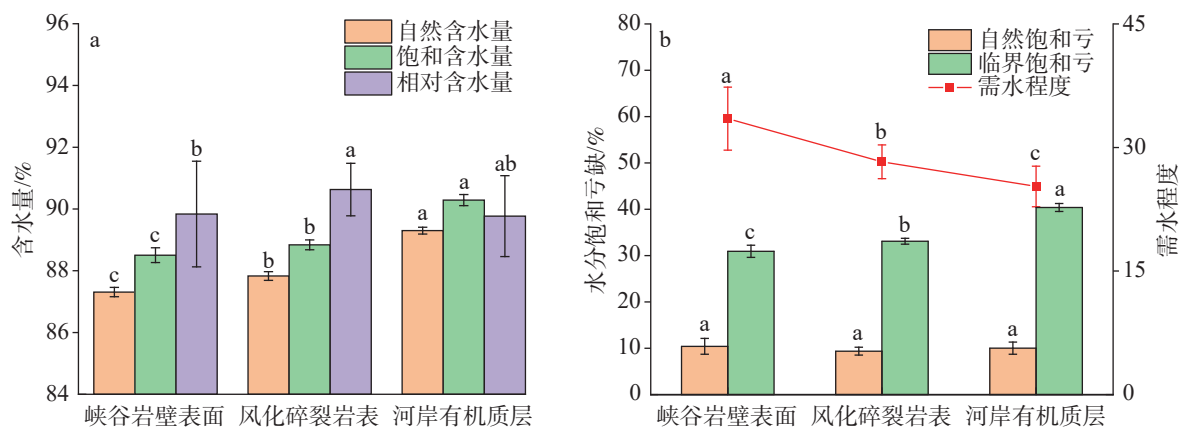


图 1 三种生境半蒴苣苔的含水量及水分饱和和亏缺

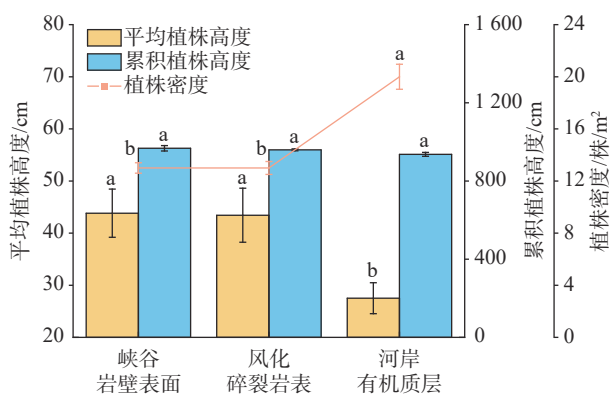
Fig. 1 Water content and water saturation deficit of *H. subcapitata* in three habitats

图 2 三种生境半蒴苣苔的平均植株高度、密度及累积植株高度

Fig. 2 Average plant height, density and cumulative plant height of *H. subcapitata* in three habitats

约 16%, 差异显著。在分株密度上, 峡谷岩壁表面和风化碎裂岩表为 13.00 ± 0.45 株·m⁻², 而河岸有机质层上则达到了 20.00 ± 0.96 株·m⁻², 峡谷岩壁表面仅为河岸有机质层植株密度的 60%, 且两者之间差异显著。然而就累积株高而言, 三类异质生境之间并无显著差异。

2.4 叶片及根茎形态结构

三种生境半蒴苣苔每层叶片的形态如图 3、图 4, 峡谷岩壁表面分株叶片的叶面积平均比风化碎裂岩表和河岸有机质层分株大。从主要功能叶的分层来看, 峡谷岩壁表面和风化碎裂岩表分株分布于第 3、4 层叶片, 河岸有机质层分株则分布于第 2、3 层叶片, 光合作用主要功能叶的着生位置随着生境含水量的降低而逐渐升高。

峡谷岩壁表面与风化碎裂岩表半蒴苣苔分株的平均叶面积差异不显著, 但显著高于河岸有机质层

分株; 三类生境中半蒴苣苔分株单位面积内的叶片累积面积差异却不显著。从比叶面积来看, 河岸有机质层半蒴苣苔分株的叶片为 2310.03 ± 187.10 mm²·g⁻¹, 峡谷岩壁表面与风化碎裂岩表分株则均显著减小到不足河岸有机质层分株的 70%, 单位叶片干物质明显增加(图 5A)。

如图 4A、B、C 和图 5B 所示, 在叶片厚度上, 峡谷岩壁表面半蒴苣苔分株叶片中脉附近的厚度比河岸有机质层的高约 60 μm 左右, 但三类生境的栅栏组织层数和厚度却基本一致, 相应的, 海绵组织厚度则呈现峡谷岩壁表面>风化碎裂岩表>河岸有机质层的趋势。水分亏缺的峡谷岩壁表面和风化碎裂岩表分株明显发展出了细胞间隙发达的海绵组织。如图 4D、E、F 所示, 三类生境分株叶片的气孔密度有显著差异。

由图 4G、H、I 和图 5C 的数据可知峡谷岩壁表面半蒴苣苔分株匍匐茎的直径和着生的根系数量明显高于河岸有机质层分株。峡谷岩壁表面半蒴苣苔分株间匍匐茎长度最高为 187.91 ± 38.36 mm, 是河岸有机质层分株间匍匐茎长度的 2.26 倍; 匍匐茎的直径也与长度的趋势一致。同样, 峡谷岩壁表面分株匍匐茎着生的根密度数值为 0.24 ± 0.02 个·mm⁻¹, 可达河岸有机质层生境的 2 倍以上。

2.5 光合水分利用效率

由表 2 可知, 三类生境半蒴苣苔分株叶片的水势差距甚大, 峡谷岩壁表面分株叶片的水势达 -1.630 ± 0.047 MPa, 已超过正常植物叶片水势的萎蔫临界含水量, 而河岸有机质层分株叶片的水势提高了近 44%。生境含水量最低的峡谷岩壁表面分株



图 3 峡谷岩壁表面生境半蒴苣苔及三种生境半蒴苣苔 1-5 层叶片

Fig. 3 *H. subcapitata* on canyon karst walls and 1-5 layers of leaves of *H. subcapitata* in three habitats

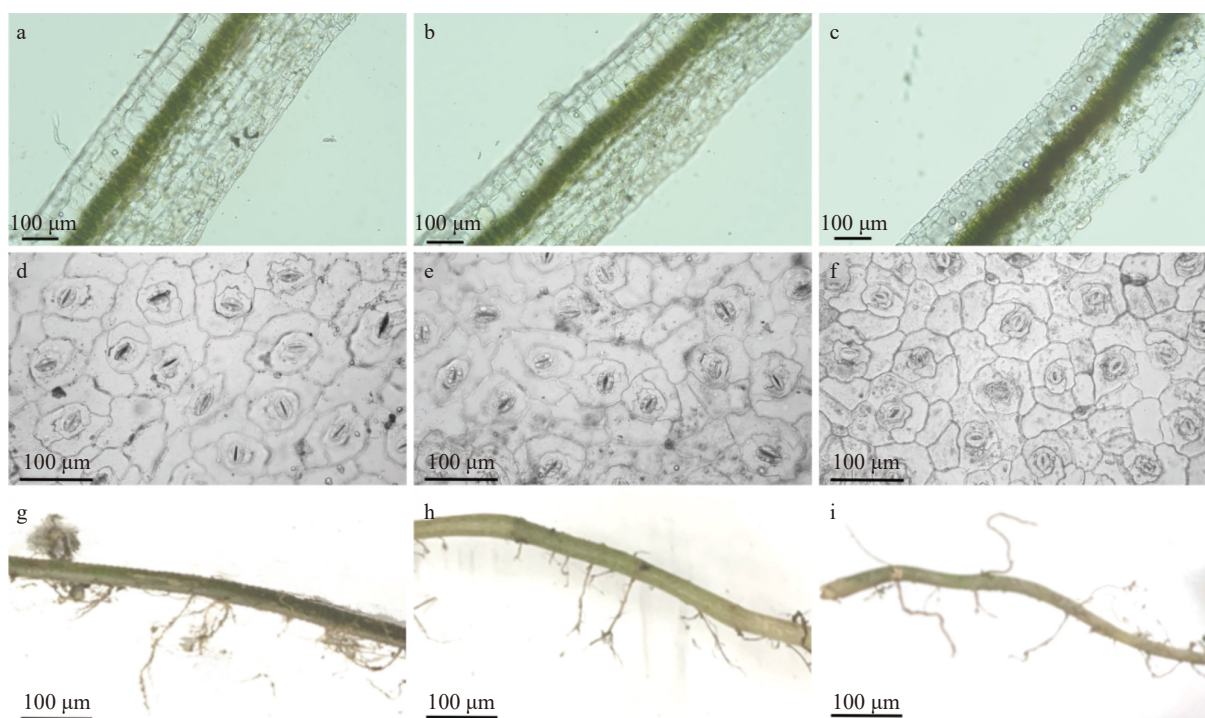


图 4 三种生境半蒴苣苔的叶片解剖结构和根茎形态

注: A. 峡谷岩壁表面半蒴苣苔叶片的横切 B. 风化碎裂岩表半蒴苣苔叶片的横切 C. 河岸有机质层半蒴苣苔叶片的横切 D. 峡谷岩壁表面半蒴苣苔叶片的气孔密度 E. 风化碎裂岩表半蒴苣苔叶片的气孔密度 F. 河岸有机质层半蒴苣苔叶片的气孔密度 G. 峡谷岩壁表面半蒴苣苔的根茎形态 H. 风化碎裂岩表半蒴苣苔的根茎形态 I. 河岸有机质层半蒴苣苔的根茎形态

Fig. 4 Leaf anatomy and rhizome morphology of *H. subcapitata* in three habitats

Note: A. transection of *H. subcapitata* leaf on canyon karst walls; B. transection of *H. subcapitata* leaf on bank weathered rocks; C. transection of *H. subcapitata* leaf in bank soil organic horizons; D. stomatal density of *H. subcapitata* leaf on canyon karst walls; E. stomatal density of *H. subcapitata* leaf on canyon karst walls; F. stomatal density of *H. subcapitata* leaf on canyon karst walls; G. rhizome morphology of *H. subcapitata* on canyon karst walls; H. rhizome morphology of *H. subcapitata* on bank weathered rocks; I. rhizome morphology of *H. subcapitata* in bank soil organic horizons

叶片的气孔密度最小, 仅为河岸有机质层分株叶片气孔密度的 66%。气孔导度(G_s)与气孔限制值(L_s)的结果差异远小于气孔密度的差异。峡谷岩壁表面

分株叶片的气孔导度与风化碎裂岩表分株无显著差异, 但作为水分最少的峡谷岩壁表面分株叶片的气孔导度比河岸有机质层分株提高了 12% 左右。有意

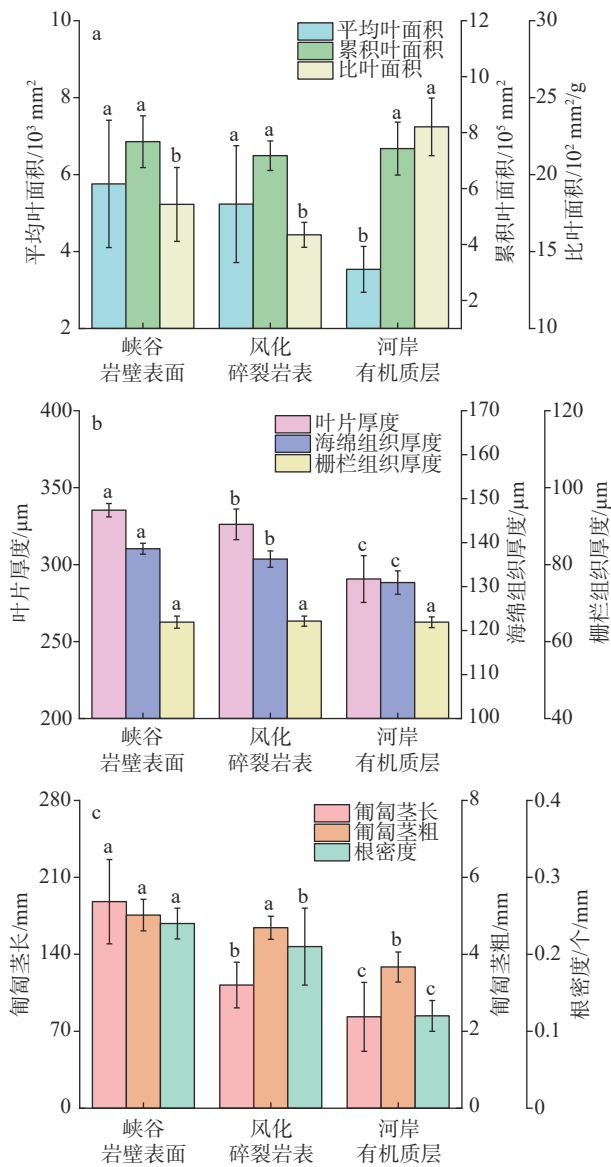


图 5 三种生境半蒴苣苔的叶片及根茎
Fig. 5 Roots, stems and leaves of *H. subcapitata* in three habitats

思的是峡谷岩壁表面分株叶片也拥有最高的气孔限制值,相较于河岸有机质层分株提升了近 8%。三类异质生境中分株的叶片蒸腾速率无显著差异和胞间 CO₂ 浓度均无显著差异,但峡谷岩壁表面分株仍略有提升。由表 2 可知,峡谷岩壁表面半蒴苣苔分株的叶片净光合速率显著低于另外两类异质生境分株,降低了近五分之一。相应的,水分利用效率也为最低,仅为河岸有机质层半蒴苣苔分株叶片的 73%。

3 讨 论

3.1 半蒴苣苔的水分状态维持与岩溶河谷异质生境适应

绝大多数维管植物都是恒水植物,可维持自身含水量稳定,但遭遇严重水分亏缺将会出现失水萎蔫甚至脱落^[20-21]。本研究中,三类水分异质生境中单株叶片自然含水量波动范围仅 2%,相较于不同基质中栽菜的含水量变化,以及沙化地草本植物叶片含水量变化而言,可以认为其具有更强的水分维持能力。叶片相对含水量一般可用来衡量植物旱后恢复能力^[22-24]。三类异质生境中分株叶片相对含水量差异不显著,也证明了各生境植株的水分恢复能力无显著差别。自然饱和和亏、临界饱和和亏和需水程度的差异反映植物的抗旱能力,三类异质生境中分株叶片的自然饱和和亏和临界饱和和亏稳定在 10% 和 30%~40% 左右,进一步证明了具有相似的抗旱能力。

水势是解释水分运动的重要指标^[17, 25]。峡谷岩壁表面半蒴苣苔分株的需水程度与水势相较于河岸有机质层分株的显著提升,不仅反映了峡谷岩壁表

表 2 三种生境半蒴苣苔光合气体交换参数及水分利用效率

Table 2 Photosynthetic gas exchange parameters and water use efficiency of *H. subcapitata* in three habitats

指标 Index	峡谷岩壁表面	风化碎裂岩表	河岸有机质层
水势/MPa	-1.630 ± 0.047c	-1.015 ± 0.041b	-0.705 ± 0.025a
气孔密度/mm ²	1 518.00 ± 98.00c	2 198.24 ± 102.53b	2 299.00 ± 158.00a
气孔导度/mol H ₂ O·m ⁻² ·s ⁻¹	0.178 ± 0.045a	0.175 ± 0.069a	0.154 ± 0.085b
蒸腾速率/mmol H ₂ O·m ⁻² ·s ⁻¹	1.601 ± 0.108a	1.739 ± 0.173a	1.704 ± 0.217a
胞间CO ₂ 浓度/μmol CO ₂ ·mol ⁻¹	420.988 ± 48.439a	414.436 ± 36.612a	394.325 ± 40.597a
气孔限制值/Ls	0.936 ± 0.031a	0.876 ± 0.086b	0.804 ± 0.080b
净光合速率/μmol CO ₂ ·m ⁻² ·s ⁻¹	4.820 ± 0.537b	6.075 ± 0.468a	6.923 ± 1.663a
水分利用效率/μmol CO ₂ ·mmol ⁻¹ H ₂ O	3.029 ± 0.461b	3.519 ± 0.377ab	4.134 ± 0.333a

注: 同行不同小写字母表示差异显著性 ($P < 0.05$)。
Note: Different lowercase letters in the same line indicate significant difference ($P < 0.05$).

面植株受到水分胁迫的程度显著提高,而且提示了峡谷岩壁表面植株为了维持水分状态的基本稳定必须有水分的输入。结合其克隆生长的特性,有理由认为峡谷岩壁表面分株接受了来自河岸有机质层和风化碎裂岩表分株的水分输送。一般认为,需水程度越高会提高水分的利用效率,莫凌等^[26]关于西南岩溶地区红背山麻杆的研究结果也证明该观点。而德夯岩溶河谷异质生境中半蒴苣苔的需水程度与水分利用效率的关系却正好与之相反,说明其在水分来源上更广泛更稳定,进一步表明峡谷岩壁表面分株水分可能来自河岸有机质层和风化碎裂岩表分株的合理性。

以上各项水分状态的结果均证明半蒴苣苔在含水量相差高达两个数量级的岩溶河谷异质生境中保持了水分状态的稳定。与异质生境中剧烈变化的水分含量对比,不仅可以认定半蒴苣苔有很强的水分维持能力,而且可以认为其水分维持能力与克隆植物的水分整合有密切关联。

3.2 半蒴苣苔生长和形态的可塑性与岩溶河谷异质生境适应

植株生长上,蒙芳等^[19]基于对热带岩溶植物蚬木幼苗在水分亏缺状态下株高变化实验,认为株高可作为岩溶植物生长量变化的敏感因素。峡谷岩壁表面的半蒴苣苔分株株高明显增高的现象与蚬木幼苗在水分亏缺状态下生长的现象一致,但如果考察单位面积内分株的累积株高则可见生境异质性并不导致半蒴苣苔生长发生明显变化。水分亏缺生境的株高增加、密度降低应当是在生物量积累相同的条件下发生的自疏、增高的形态可塑性,而这也是克隆植物的典型特征之一。

叶片形态上,峡谷岩壁表面半蒴苣苔叶片的增厚、比叶面积降低、气孔密度降低等都是典型的水分亏缺适应反应^[20],De Wilde 等^[27]对天山泽芹、水茴草、水薄荷等植物的水分控制性实验和邓云等^[28]对桉树叶在干旱条件下形态的变异,与半蒴苣苔峡谷岩壁表面分株叶片性状改变均有相同变化。与分株叶片形态形成显著差异相对应,单位面积内分株累积叶面积的相对稳定,也是叶片形态可塑性的结果。但值得指出的是,峡谷岩壁表面分株的主叶面积明显高于其他分株所有叶片,且其增厚并未如其他植物一样增加栅栏组织层数。参照季传泽等^[29]的研究,有理由认为

主叶面积扩大和海绵组织间隙发达所导致的叶片增厚可能有利于内部气体交换,增加光照利用率。

根茎形态上,半蒴苣苔在匍匐茎长、粗以及根密度数值上所呈现的趋势与 POOTER 等^[30]所提出的观点一致,即干旱胁迫的植物会增加根茎的生物量分配。另外,匍匐茎伸长,根密度增加便于获取水分和养分,还可增加其岩壁附着力。一般认为,同一植物的根,直径越小,它的生理功能就更加活跃^[31-32],河岸有机质层分株所具备的细根可能也是对更多水分与营养的适应。参考朱志玲等^[33]综述中关于克隆整合的观点,有理由认为半蒴苣苔在岩溶河谷中的生长与形态变化,都是在以形态的可塑性适应生境的异质性。

3.3 半蒴苣苔光合-水分生理整合与岩溶河谷异质生境适应

土壤—植物—大气系统中的水是一个连续体 (SPAC),作为环节之一的蒸腾作用虽受多种因素影响,但其强弱主要由基质可利用水分决定^[34]。本文实验中异质性生境中基质水分差异高达上百倍,尤其峡谷岩壁表面半蒴苣苔分株叶片理应关闭气孔降低蒸腾作用,但实测数值却恰恰相反,虽然叶片气孔密度减小,但气孔导度却最高,两者叠加就导致三类生境中分株叶片的蒸腾速率并无差异,换言之,峡谷岩壁表面分株在气孔数量限制条件下仍然达到了较高的蒸腾水平。考虑到气孔的开闭是在水分维持和光合碳同化之间的权衡^[35],对这种现象的合理解释应当是半蒴苣苔在适应岩溶岩壁生境时,采取了提高叶片气孔导水效率的方式维持气孔的开启状态,以获取更多的光合碳同化底物 CO_2 ,从而达到适应。而这种适应的生理过程还需要考察净光合速率和水分利用效率变化。

正常条件下,水分亏缺会导致叶片 CO_2 摄入受限,进而导致净光合速率下降^[20,35]。峡谷岩壁表面半蒴苣苔的分株在水分严重亏缺情况下,净光合速率发生了明显的降低,结合胞间 CO_2 浓度增高,按照许大全^[36]对气孔限制值的判断方法,峡谷岩壁表面分株叶片气孔限制值增大的主要原因是非气孔限制,即岩溶岩壁的水分亏缺主要使得光合碳同化受到了阻碍。这种限制的结果是半蒴苣苔峡谷岩壁表面分株在蒸腾相差不大的情况下,只获得相对较低的净光合速率,提示其水分利用效率将明显降低。

对于岩溶地貌植物在水分亏缺状态下水分利用

效率问题一直存在争议。张正斌和山仑^[37]认为适应干旱逆境时水分利用效率会显著增加; Querejeta等^[38-39]对岩溶区植物水分利用效率的研究也证明岩溶区植物一般具有较高的水分利用效率。而陈洪松等^[40]在综述岩溶植物生理生态适应机制时指出, 岩溶区植物通常能通过提高水分利用效率来适应干旱, 还有部分岩溶区植物的水分利用效率在水分亏缺时保持不变或者显著下降。庞世龙等^[41]也认为岩溶区域水资源匮乏, 为实现长期的生存繁衍, 植物通过性状权衡, 可能采取不同适应策略。本文研究结果表明峡谷岩壁表面半蒴苣苔分株水分利用效率相较于其他分株下降显著, 结合气孔限制值和净光合速率变化来看, 峡谷岩壁表面分株会优先以维持蒸腾拉力来确保自身水分状态稳定, 哪怕牺牲部分光合碳同化也在所不惜。但有意思的是, 三类异质性生境中的分株累积生长株高(至少是干物质积累密度)基本不变。这种现象只能解释为在异质生境下光合产物通过克隆生理整合在各克隆分株之间进行再分配。参考 Franklin 等综述中的观点^[14], 半蒴苣苔水分异质性生境适应方式应当是在丰水小生境中增加克隆分株加强水分获取, 而亏水分缺情况下减少和增高克隆分株, 以形态可塑性和克隆生理整合维持水分状态和光合作用的相对稳定, 并补足碳同化产物保证生长生物量的同步增加。

4 结 论

半蒴苣苔可通过自身水分维持机制来保证岩溶异质生境中单株水分的相对稳定, 作为克隆植物, 其通过增加根系密度、匍匐茎长度、叶片厚度和重量、减少气孔密度等形态可塑性来适应干旱的岩溶岩壁生境, 通过增加气孔导度保持蒸腾拉力来维持胞间CO₂浓度, 以高耗水来维持生长状态相对稳定的方式达成对岩溶河谷水分异质性生境的适应。但其在水分异质性生境中如何实现吸收水分和积累生物量分配机制, 以及觅食行为特征和分株形成机制还有待于进一步探讨。

参考文献

- [1] Jiang Zhongcheng, Lian Yanqing, Qin Xiaoqun. Rocky desertification in Southwest China: Impacts, causes, and restoration[J]. Earth-Science Reviews, 2014, 132(1): 1-12.
- [2] 蒋忠诚, 张晶, 黄超, 容悦冰, 吴亮君. 湘西地质公园岩溶峡谷群成因及其地学意义[J]. 中国岩溶, 2019, 38(2): 269-275.
- [3] JIANG Zhongcheng, ZHANG Jing, HUANG Chao, RONG Yuebing, WU Liangjun. Causes of formation and geo-scientific significance of karst gorge group in Xiangxi geopark[J]. Carsologica Sinica, 2019, 38(2): 269-275.
- [4] 邓涛. 河谷特殊生境植物多样性特征与生态适应性: 以湘西北主要河谷为例[D]. 吉首: 吉首大学, 2010.
- [5] DENG Tao. Plant diversity characteristics and ecological adaptation to canyon special microhabitat in north western Hunan, China[D]. Jishou: Jishou University, 2010.
- [6] 陈功锡, 邓涛, 张代贵, 李晓腾, 姚碧艳. 湖南德夯风景区峡谷特殊生境植物区系与生态适应性初探[J]. 西北植物学报, 2009, 29(7): 1470-1478.
- [7] CHEN Gongxi, DENG Tao, ZHANG Daigui, LI Xiaoteng, YAO Biyan. Preliminary study on floristic characteristics and ecological adaptability of vascular plants in the special eco-environment of canyon in Dehang, Hunan[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2009, 29(7): 1470-1478.
- [8] 周晓旋, 蔡玲玲, 傅梅萍, 洪礼伟, 沈英嘉, 李庆顺. 红树植物胎生现象研究进展[J]. 植物生态学报, 2016, 40(12): 1328-1343.
- [9] ZHOU Xiaoxuan, CAI Lingling, FU Meiping, HONG Liwei, SHEN Yingjia, LI Qingshun. Progress in the studies of vivipary in mangrove plants[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2016, 40(12): 1328-1343.
- [10] 陈鹭真, 林鹏, 王文卿. 红树植物淹水胁迫响应研究进展[J]. 生态学报, 2006, 26(2): 586-593.
- [11] CHEN Luzhen, LIN Peng, WANG Wenqing. Mechanisms of mangroves waterlogging resistance[J]. Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(2): 586-593.
- [12] 邓涛, 陈功锡, 张代贵, 魏华. 吉首蒲儿根的繁殖生态学特性及其濒危成因[J]. 生态学报, 2011, 31(15): 4318-4326.
- [13] DENG Tao, CHEN Gongxi, ZHANG Daigui, Wei Hua. The reproductive ecological characteristics of *Sinosenecio jishouensis* (Compositae) and its endangerment mechanisms[J]. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(15): 4318-4326.
- [14] 张洁, 陈功锡, 徐亮, 邓涛, 周建军, 张代贵, 孟明明. 吉首蒲儿根的繁育系统及克隆构型[J]. 西北植物学报, 2015, 35(5): 948-956.
- [15] ZHANG Jie, CHEN Gongxi, XU Liang, DENG Tao, ZHOU Jianjun, ZHANG Daigui, MENG Mingming. Breeding system and clonal architecture of *Sinosenecio jishouensis*[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2015, 35(5): 948-956.
- [16] 徐亮, 陈功锡, 张洁, 张代贵, 朱群英. 河谷内外特殊生境对接骨草形态与细胞的影响[J]. 吉首大学学报(自然科学版), 2013, 34(2): 77-83.
- [17] XU Liang, CHEN Gongxi, ZHANG Jie, ZHANG Daigui, ZHU Qunying. Influence of habitat inside and outside valley on morphology and cytology of *Sambucus Chinensis*[J]. Journal of Jishou University (Natural Science Edition), 2013, 34(2): 77-83.
- [18] Xiang Xiaomei, Wang Benzong, Zhang Jiyan, Zhang Daigui, Chen Gongxi. *Quercus dehangensis*: A new species of Quercus

- (Fagaceae) from Hunan Province, China[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2020, 40(10): 1778-1783.
- [11] 向晓媚, 谭璐, 刘冰, 陈功锡. 湖南德夯风景名胜区植物多样性研究与展望[J]. *吉首大学学报 (自然科学版)*, 2020, 41(5): 45-51.
- XIANG Xiaomei, TAN Lu, LIU Bing, CHEN Gongxi. Research review on plant diversity of Dehang scenic[J]. *Journal of Jishou University*, 2020, 41(5): 45-51.
- [12] 张雅君, 马姜明, 苏静, 秦佳双, 莫燕华. 喀斯特石山克隆生长红背山麻杆的生理响应及耐受性评价[J]. *广西师范大学学报 (自然科学版)*, 2018, 36(4): 151-158.
- ZHANG Yajun, MA Jiangming, SU Jing, QIN Jiashuang, MO Yanhua. Tolerance evaluation and physiological responses of the clonal plant *Alchornea trewioides* in karst rocky mountains[J]. *Journal of Guangxi Normal University (Natural Science Edition)*, 2018, 36(4): 151-158.
- [13] 王龙凤. 石灰岩山地淡竹克隆整合特性及其应用研究[D]. 南昌: 江西农业大学, 2017.
- WANG Longfeng. The characteristics of clonal integration and its application for *Phyllostachys glauca* in limestone mountain[D]. Nanchang: Jiangxi Agricultural University, 2017.
- [14] Franklin Scott, Alpert Peter, Salguero Gómez Roberto, Janovsky Zdenek, Herben Tomas, Klimesova limešová Jitka, Douhovnikoff Vladimir. Next-gen plant clonal ecology[J]. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2021, 49: 125601.
- [15] 刘元生, 陈祖拥, 刘方, 蒲通达. 牧草品种与生物质炭对植草土壤水分的调控效应[J]. *水土保持通报*, 2019, 39(3): 175-179.
- LIU Yuansheng, CHEN Zuyong, LIU Fang, PU Tongda. Impacts of different forage species and biochar application on soil moisture[J]. *Bulletin of Soil and Water Conservation*, 2019, 39(3): 175-179.
- [16] 刘金炽, 招礼军, 朱栗琼. 遮阴对三种木兰科幼苗生长和光合特性的影响[J]. *广西植物*, 2020, 40(8): 1159-1168.
- LIU Jinchí, ZHAO Lijun, ZHU Liqiong. Effects of shading on growth and photosynthetic characteristics of three Magnoliaceae seedlings[J]. *Guihaia*, 2020, 40(8): 1159-1168.
- [17] 张显强, 刘天雷, 从春蕾. 干旱和复水对喀斯特石生穗枝赤齿蕨水分及光合生理的影响[J]. *中国岩溶*, 2019, 38(6): 901-909.
- ZHANG Xianqiang, LIU Tianlei, CONG Chunlei. Effect of alternating wetting-drying on physiological features of water content and photosynthesis of *Erythrodontium julaceum* (Schwaegr.) Par. in karst habitat[J]. *Carsologica Sinica*, 2019, 38(6): 901-909.
- [18] 朱建军, 柏新富, 刘林德. 露点水势仪用于植物活体原位水势测定的技术改进[J]. *植物学报*, 2013, 48(5): 531-539.
- ZHU Jianjun, BAI Xinfu, LIU Linde. Improved protocol for the in situ measurement of water potential of plants with a thermocouple psychrometer[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2013, 48(5): 531-539.
- [19] 蒙芳, 曹艳云, 欧芷阳, 谭长强, 庞世龙, 申文辉. 干旱胁迫对枫木幼苗生长及光合特征的影响[J]. *广西林业科学*, 2017, 46(2): 186-191.
- MENG Fang, CAO Yanyun, OU Zhiyang, TAN Changqiang, PANG Shilong, SHEN Wenhui. Effect of drought stress on the growth and photosynthetic characteristics of *Excentrodendron hsienmu* seedlings[J]. *Guangxi Forestry Science*, 2017, 46(2): 186-191.
- [20] 李永华, 卢琦, 吴波, 朱雅娟, 刘殿君, 张金鑫, 靳占虎. 干旱区叶片形态特征与植物响应和适应的关系[J]. *植物生态学报*, 2012, 36(1): 88-98.
- LI Yonghua, LU Qi, WU Bo, ZHU Yajuan, LIU Dianjun, ZHANG Jinxin, JIN Zhanhu. A review of leaf morphology plasticity linked to plant response and adaptation characteristics in arid ecosystems[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2012, 36(1): 88-98.
- [21] Levionnois S, Ziegler C, Heuret P, Jansen S, Stahl C, Calvet E, Goret J Y, Bonal D, Coste S. Is vulnerability segmentation at the leaf-stem transition a drought resistance mechanism? A theoretical test with a trait-based model for Neotropical canopy tree species[J]. *Annals of Forest Science*, 2021, 78: 87.
- [22] 王晓鹏, 叶梅荣, 张雪平, 张龙飞, 景宁宁, 苏伟. 遮荫条件下蕞菜对基质水分变化的生理适应性研究[J]. *湿地科学*, 2016, 14(3): 446-450.
- WANG Xiaopeng, YE Meirong, ZHANG Xueping, ZHANG Longfei, JING Ningning, SU Wei. Physiological adaptation of *Houttuynia cordata* on substrate moisture change under shading condition[J]. *Wetland Science*, 2016, 14(3): 446-450.
- [23] 李莹, 曾晓琳, 游明鸿, 刘金平, 蔡捡. 5 种川西北沙化地草本植物生态适应策略的差异性[J]. *草业科学*, 2016, 33(5): 843-850.
- LI Ying, ZENG Xiaolin, YOU Minghong, LIU Jinping, CAI Jian. Differences in ecological adaptation strategies of five herbaceous plants in sandy land of northwest Sichuan[J]. *Pratacultural Science*, 2016, 33(5): 843-850.
- [24] 段洪浪, 吴建平, 刘文飞, 廖迎春, 张海娜, 樊后保. 干旱胁迫下树木的碳水过程以及干旱死亡机理[J]. *林业科学*, 2015, 51(11): 113-120.
- DUAN Honglang, WU Jianping, LIU Wenfei, LIAO Yingchun, ZHANG Haina, FAN Houbao. Water relations and carbon dynamics under droughts stress and the mechanisms of drought-induced tree mortality[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2015, 51(11): 113-120.
- [25] 付爱红, 陈亚宁, 李卫红, 张宏锋. 干旱、盐胁迫下的植物水势研究与进展[J]. *中国沙漠*, 2005(5): 744-749.
- FU Aihong, CHEN Yaning, LI Weihong, ZHANG Hongfeng. Research advances on plant water potential under drought and salt stress[J]. *Journal of Desert Research*, 2005(5): 744-749.
- [26] 莫凌, 黄玉清, 覃家科, 王晓英, 陆树华, 袁维圆. 西南喀斯特地区四种植物水分生理的初步研究[J]. *广西植物*, 2008, 28(3): 402-406.

- MO Ling, HUANG Yuqing, QIN Jiake, WANG Xiaoying, LU Shuhua, YUAN Weiyan. A preliminary study on the water physiology of four plant species in karst area of Southwest China[J]. *Guihaia*, 2008, 28(3): 402-406.
- [27] De Wilde M, Sebei Nadia, Puijalon Sara, Bornette Gudrun. Responses of macrophytes to dewatering: Effects of phylogeny and phenotypic plasticity on species performance[J]. *Evolutionary Ecology*, 2014, 28: 1155-1167.
- [28] 邓云, 王冰, 苏文华, 张光飞, 邓晓保. 干旱胁迫下巨尾桉的形态可塑性和生理响应特征[J]. *西北植物学报*, 2010, 30(6): 1173-1179.
- DENG Yun, WANG Bing, SU Wenhua, ZHANG Guangfei, DENG Xiaobao. Phenotypic plasticity and physiological responses of *Eucalyptus grandis*, *E. urophylla* seedling under drought stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2010, 30(6): 1173-1179.
- [29] 季传泽, 熊康宁, 喻阳华, 张俞, 杨晨. 喀斯特高原石漠化区植物光合特性及其环境响应[J]. *西南农业学报*, 2020, 33(4): 747-753.
- JI Chuanze, XIONG Kangning, YU Yanghua, ZHANG Yu, YANG Chen. Photosynthetic characteristics and environmental response of plants in rocky desertification area of karst plateaus[J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2020, 33(4): 747-753.
- [30] Poorter Hendrik, Niklas Karl J, Reich Peter B, Oleksyn Jacek, Poot Pieter, Mommer Liesje. Biomass allocation to leaves, stems and roots: Meta-analyses of inter specific variation and environmental control[J]. *New Phytologist*, 2012, 193(1): 30-50.
- [31] Guo Dali L, Mitchell Robert J, Hendricks Joseph J. Fine root branch orders respond differentially to carbon source-sink manipulations in a long leaf pine forest[J]. *Oecologia*, 2004, 140(3): 450-457.
- [32] Ma Zeqing, Guo Dali, Xu Xingliang, Lu Mingzhen, Bardgett Richard D, Eissenstat David M, McCormack M Luke, Hedin Lars O. Evolutionary history resolves global organization of root functional traits[J]. *Nature*, 2018, 555(7694): 94-97.
- [33] 朱志玲, 李德志, 王绪平, 盛丽娟, 石强. 克隆植物的水分生理整合及其生态效应[J]. *西北植物学报*, 2006, 26(12): 2602-2614.
- ZHU Zhiling, LI Dezhi, WANG Xuping, SHENG Lijuan, SHI Qiang. Water physiology integration and its ecological effect of clonal plants[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2006, 26(12): 2602-2614.
- [34] Duursma Remko, Barton Craig, Lin Yanshih, Medlyn Belinda, Eamus Derek, Tissue David, Ellsworth David, Mcmuurtrie Ross. The peaked response of transpiration rate to vapour pressure deficit in field conditions can be explained by the temperature optimum of photosynthesis[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2014, 189-190(6): 2-10.
- [35] Hans Lambers, Chapin Francis Stuart, Pons Thijs Leendert. *Plant physiological ecology*[M]. New York: Springer, 2008.
- [36] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题[J]. *植物生理学通讯*, 1997, 33(4): 241-244.
- XU Daquan. Some problems in stomatal limitation analysis of photosynthesis[J]. *Plant Physiology Communications*, 1997, 33(4): 241-244.
- [37] 张正斌, 山仑. 作物水分利用效率和蒸发蒸腾估算模型的研究进展[J]. *干旱地区农业研究*, 1997, 15(1): 76-81.
- ZHANG Zhengbin, SHAN Lun. Research development in estimation models of crop water use efficiency and transpiration and evaporation[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 1997, 15(1): 76-81.
- [38] José Ignacio Querejeta, Hector Estrada Medina, Michael F Allen, Juan J Jimenez Osornio, Rocio Ruenes. Utilization of bedrock water by *Brosimum alicastrum* trees growing on shallow soil atop limestone in a dry tropical climate[J]. *Plant and Soil*, 2006, 287(1/2): 187-197.
- [39] José Ignacio Querejeta, Hector Estrada Medina, Michael F Allen, Juan J Jimenez Osornio, Rocio Ruenes. Water source partitioning among trees growing on shallow karst soils in a seasonally dry tropical climate[J]. *Oecologia*, 2007, 152(1): 26-36.
- [40] 陈洪松, 聂云鹏, 王克林. 岩溶山区水分时空异质性及植物适应机理研究进展[J]. *生态学报*, 2013, 33(2): 0317-0326.
- CHEN Hongsong, NIE Yunpeng, WANG Kelin. Spatio-temporal heterogeneity of water and plant adaptation mechanisms in karst regions: A review[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(2): 0317-0326.
- [41] 庞世龙, 欧芷阳, 申文辉, 何峰, 陆国导. 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*, 2021, 41(5): 707-714.
- PANG Shilong, OU Zhiyang, SHEN Wenhui, HE Feng, LU Guodao. Leaf function traits variations and adaptive strategies of dominant woody economic plants in karst area of southwest Guangxi[J]. *Guihaia*, 2021, 41(5): 707-714.

Water eco-physiological adaptability of *Hemiboea subcapitata* in heterogeneous habitats in the Dehang karst valley

WANG Chenyao^{1,2}, ZHANG Ting^{1,2}, ZENG Dewu¹, LI Long¹, YE Qingzi³, TIAN Xiangrong^{1,2,4}

(1. College of Biology and Environmental Sciences, Jishou University, Jishou, Hunan 416000, China; 2. Key Laboratory of Plant Resources Conservation and Utilization in Colleges and Universities of Hunan Province, Jishou, Hunan 416000, China; 3. Xiangxi UNESCO Global Geopark, Jishou, Hunan 416000, China; 4. National & Local United Engineering Laboratory of Integrative

Utilization Technology of *Eucommia Ulmoides*, Jishou, Hunan 416000, China)

Abstract The Dehang canyon of Xiangxi UNESCO Global Geopark is cut by the runoff of streams. As a unique karst landform, it is an ideal area for studying plant species diversity and ecological adaptability. Collecting the clone plants, *Hemiboea subcapitata*, as samples from the Dehang karst valley in Xiangxi Global Geopark, this study measured their growth, morphology, and photosynthetic and water physiological indicators. On this basis, this study explored the water eco-physiological adaptability of the plants to three types of heterogeneous habitats formed during the evolution of the Dehang karst valley. These three habitats are canyon karst walls slightly weathering after water erosion without soil covering, bank weathered rocks with little soil covering and bank soil organic horizons highly weathering with soil covering.

The results show as follows. (1) There was only a small difference ($< 2\%$) in the natural water content in ramet leaves of *H. subcapitata* in heterogeneous habitats, while there is no significant difference in terms of relative water content and natural saturation deficit. It is proved that they not only have a strong water maintenance mechanism but also have no obvious difference in their recovery ability after drought. The lowest water potential of canyon karst walls was -1.630 ± 0.047 Mpa, and the highest water potential of bank soil organic horizons was -0.705 ± 0.025 Mpa. It is obvious that, in heterogeneous habitats, the water demand of ramet leaves increased significantly with the decrease of the matrix water content, but the water potential of leaves decreased significantly. (2) There was a significant difference in ramet growth but no significant difference in total biomass. For example, the plant heights and leaf areas of ramets on the surfaces of canyon karst walls were significantly higher than those in bank soil organic horizons, but there was no significant difference in the cumulative height and leaf area of total population. (3) The morphological changes of ramets were significant. Values of lengths, diameters and root densities of stolons were listed as: canyon karst walls>bank weathered rocks>bank soil organic horizons. The leaf thickness on canyon karst walls was nearly 60 μm thicker than that in bank soil organic horizons, while the specific leaf area (SLA) decreased to 78.2%, and the stomatal density significantly reduced to 66%. The highest stomatal density was $2,299 \pm 158 \text{ mm}^2$ in the habitats of bank soil organic horizons, and the lowest stomatal density was $1,518 \pm 98 \text{ mm}^2$ in the habitats of canyon karst walls. (4) In terms of photosynthetic parameters, stomatal limit values of leaves increased significantly with the decrease of leaf water potential in different habitats, but stomatal conductance increased significantly at the same time, so the intercellular CO_2 concentration did not change significantly. However, the net photosynthesis of ramet leaves on bank soil organic horizons only reached 69.6% of that in bank soil organic horizons. (5) The water use efficiency (WUE) of the habitats of bank soil organic horizons was the highest ($4.134 \pm 0.333 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$). When the water deficit of leaves on canyon karst walls was the highest, the water use efficiency was the lowest ($3.029 \pm 0.461 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$), only 73% of that in bank soil organic horizons. These results indicate that *H. subcapitata* can ensure the relative water stability of ramets in karst heterogeneous habitats through its own water maintenance mechanism. *H. subcapitata* can be adapted to the habitats of arid karst rock walls by increasing root density, stolon length, leaf thickness and weight, and by reducing stomatal density and other morphological plasticity. It can also keep intercellular CO_2 concentration by increasing stomatal conductance to maintain transpiration pull. At last, it can be adapted to water heterogeneous habitats in karst river valleys by relatively stable growth with higher water consumption.

Key words karst valley, *Hemiboea subcapitata*, water use efficiency (WUE), water eco-physiological adaptability

(编辑 张玲)