

喀斯特区天然林不同演替阶段功能性状特征 及其影响因素研究 ——以云南大黑山为例

李亚锦¹⁾, 郑景明^{1)*}, 王根柱²⁾, 周金星²⁾, 刘玉国³⁾, 哈文秀⁴⁾

1) 北京林业大学生态与自然保护学院, 北京 100083;

2) 北京林业大学水土保持学院, 云南建水喀斯特断陷盆地石漠化防治野外科学观测研究站,
水土保持国家林业局重点实验室, 北京 100083;

3) 中国林业科学研究院荒漠化研究所, 北京 100091;

4) 宁夏回族自治区自然资源厅, 国土整治修复中心, 宁夏银川 750002

摘 要: 不同演替阶段群落的环境条件有所不同, 变化的环境因子驱使群落水平上功能性状和物种适应环境的生态对策改变, 然而次生演替过程中群落功能性状和物种生态对策随演替时间的变化规律尚不清楚。本文以云南大黑山喀斯特地区弃耕后处于不同恢复阶段的天然次生林(3 年, 6 年, 20 年, 40 年)和老龄林为研究对象, 结合不同群落演替阶段的物种特征和群落结构, 分析不同演替阶段叶、枝功能性状的变化规律, 以及功能性状与环境因子的关系。结果表明: (1)随着演替的进行, 土壤养分(除磷外)和水分逐渐增加, 土壤容重先下降后趋于稳定, 土壤 pH 变化不明显; 比叶面积逐渐下降, 叶片干物质含量和潜在最大高度逐渐增大。叶和枝的氮含量呈先下降后上升的趋势, 磷含量均下降, N:P 总体呈上升趋势。(2)冗余分析表明, 演替早期灌木林阶段主要分布在土壤容重高, 水分和养分相对匮乏的环境中, 植物往往采取高养分含量、高光合速率、短寿命的开放性策略; 演替后期乔木林阶段主要分布在土壤水分和养分相对肥沃的环境中, 耐阴树种逐渐占据主导地位, 植物通常采取低养分含量、低光合速率、长寿命的保守性策略。其中, 土壤含水量、全氮含量、容重和有机质是影响喀斯特植物演替过程中功能性状变化的关键环境因子。研究喀斯特植物功能性状与环境因素随演替的变化规律, 以及功能性状如何响应环境变化, 旨在为今后科学指导人工植物群落构建和防止植被退化提供依据。

关键词: 植物功能性状; 喀斯特; 次生演替; 土壤因子; 生态策略; 大黑山

中图分类号: P642.25; Q148 文献标志码: A doi: 10.3975/cagsb.2020.070902

A Study of Functional Traits of Natural Secondary Forests and Their Influencing Factors in Different Succession Stages in Karst Areas: A Case Study of Dahei Mountain, Yunnan Province

LI Ya-jin¹⁾, ZHENG Jing-ming^{1)*}, WANG Gen-zhu²⁾, ZHOU Jin-xing²⁾, LIU Yu-guo³⁾, HA Wen-xiu⁴⁾

1) College of Ecology and Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083;

2) Jianshui Research Station, School of Soil and Water Conservation, Key Laboratory of State Forestry Administration on Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083;

3) Institute of Desertification Studies, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091;

4) Department of Natural Resources of Ningxia Hui Autonomous Region, Land Remediation and Restoration Center, Yinchuan, Ningxia 750002

本文由国家自然科学基金项目(编号: 31870707)和国家重点研发计划(编号: 2016YFC0502500; 2016YFC0502504)联合资助。

收稿日期: 2020-05-06; 改回日期: 2020-07-08; 网络首发日期: 2020-07-11。责任编辑: 闫立娟。

第一作者简介: 李亚锦, 女, 1996 年生。硕士研究生。生态学专业。E-mail: yajinli@bjfu.edu.cn。

*通讯作者: 郑景明, 男, 1971 年生。副教授。主要研究方向为恢复生态与入侵生态。E-mail: zhengjm@bjfu.edu.cn。

Abstract: The environmental conditions of the community are different at different succession stages. The changing environmental factors may drive the changes in plant functional traits at the community level and the ecological strategies of the species' adaptation. However, mechanism of these changes in secondary succession has been understudied so far. Based on natural secondary forests (3 years, 6 years, 20 years, and 40 years) at different recovery stages after abandoning farming and old growth forests in Dahei Mountain karst areas of Yunnan Province, this study combine the species characteristics and community structure of different community successional stages. We analyzed the changes in leaf and branch functional traits during the succession and the relationship between functional traits and environmental factors. The results are as follows: (1) As the succession progressed, soil nutrients (except phosphorus) and soil water content gradually increased, soil bulk density decreased first and then stabilized, meanwhile soil pH did not change significantly; specific leaf area gradually decreased, leaf dry matter content gradually increased, and the potential maximum height also gradually increased. The nitrogen content of leaves and branches decreased first followed by increase, the phosphorus content of leaves and branches decreased, and N:P generally increased during community recovery. (2) Redundant analysis shows that, in the early successional stage, plants were mainly distributed in soils with higher soil bulk density and lower water and nutrients content, and plant species often adopted open strategies with high nutrient content, high photosynthetic rate, and short life span. While in the late successional stage, plants was mainly distributed in more fertile soil with higher soil moisture and less sunlight, and shade-tolerant tree species gradually dominated the communities, and plant species usually adopted conservative strategies with low nutrient content, low photosynthetic rate, and long life span. Among all the environmental factors, soil water content, total nitrogen content, bulk density and organic matter seem to have been the key factors influencing the change of functional traits during the succession of karst plant communities. The study of the trend of functional traits of plant species and environmental factors during community succession and the problem as to how functional traits respond to environmental changes could provide references for guiding construction of artificial plant communities and preventing vegetation degradation in karst areas in the future.

Key words: plant functional traits; karst; secondary succession; soil factor; ecological strategy; Dahei Mountain

植物功能性状是植物在不同的环境条件下的功能和形态表现(Laughlin, 2014; Li et al., 2015; Poorter et al., 2018), 反映了物种的生态策略, 通常被用来理解和预测群落与生态系统功能(Garnier et al., 2004; Diaz et al., 2007), 以及物种沿演替梯度的共存机制(Bhaskar et al., 2014)。植物群落的演替, 即植物物种随时间的替换过程(Prach and Walker, 2011)。随着演替的进行, 非生物条件逐渐改善(Buma et al., 2017), 环境因素可以作为“筛”, 选择适合在群落中生存和维持的物种或性状(Keddy, 1992), 因此植物群落组配的过程将随演替而变化。物种的生态策略一般指植物所具有的能够产生足够的有机物来维持生存和繁殖后代的方式(Westoby et al., 2002)。在特定的生境下, 不同群落之间总是存在趋同或者趋异的生态策略, 功能性状会对环境作出相应的响应(Vile et al., 2006)。在长白山红松阔叶混交林的不同演替阶段, 群落中比叶面积、叶氮浓度随演替的进行呈现明显增加趋势, 叶干物质含量、叶磷浓度随演替呈减少的趋势(胡耀升, 2014)。法国南部温带落叶阔叶林演替系列中, 群落水平上的性状从演替早期的高比叶面积、低叶干物质含量和高叶氮含量逐渐向演替后期相反的性状趋势转变(Cortez et al., 2007)。而在热带雨林的研究中, 植物

在演替前期有着较高的氮含量和比叶面积, 且随着演替的进行, 氮含量和比叶面积呈现增加的趋势(Bonal et al., 2007)。研究不同演替阶段群落功能性状的变化不仅可以深入理解植物随时间的演替过程, 也有利于为森林的管理和重建提供指导(McGill et al., 2006)。

群落内部的环境因子对植物功能性状有强烈的影响, 不同演替阶段的光、土壤水分和土壤养分的变化会影响植物的功能性状和光合作用(张增可等, 2019)。植物通过参与养分循环以及根系活动和凋落物的分解来提高土壤中营养元素和有机质的含量, 从而改善土壤质量。反过来, 土壤的质量又影响植被的发育及演替的方向和速度(慕宗杰, 2017)。植物群落的构建、物种的组成配置以及多样性的合理布局都必须以群落功能性状与环境因子的关系为依据(Kabrick et al., 2008), 这对于人工植物群落构建和防止植被退化具有重要指导作用(Condit et al., 2013; Laughlin, 2014)。

喀斯特断陷盆地石漠化区作为我国石漠化综合治理的重要类型区, 主要分布在滇东—攀西地区, 该地区生态系统具有特殊的结构和功能, 生态敏感度高, 环境容纳量低, 稳定性差(王世杰等, 2003)。已有研究表明, 为适应喀斯特土层浅薄、土壤水分

渗漏等生境特征及较长的旱季, 植物普遍呈现出比叶面积和叶面积低、叶干物质含量高的性状组合(习新强等, 2011; 刘宏伟等, 2015; Jiang et al., 2016)。但目前关于喀斯特地区功能性状的研究, 很少考虑演替序列, 大部分集中于物种水平的比较。本文利用空间代替时间的方法, 以喀斯特地区弃耕后处于不同恢复阶段的天然次生林和老龄林为研究对象, 选取与植物的生长速率、最大光合速率、竞争力和养分循环存在密切关联的叶、枝功能性状, 通过分析植物功能性状和环境因子的变化趋势, 探讨不同演替阶段的群落水平上植物功能性状如何响应环境变化, 着重回答: (1)喀斯特天然林群落的环境因子和群落水平功能性状随着演替的进行具有怎样的变化规律? (2)群落水平功能性状在不同演替阶段对环境因子有何响应? 影响植物功能性状变化的关键环境因子是哪些? (3)演替过程中物种的生态策略有何变化规律?

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区大黑山位于云南省屏边县境内, 大围山山系的西南方向, 山势由北向南倾斜, 是典型的断陷盆地地貌(图 1)。屏边县地处东经 $103^{\circ}24'—103^{\circ}58'$, 北纬 $22^{\circ}49'—23^{\circ}23'$, 位于云南省南部, 红河州东南部。辖区内海拔 154~2590 m, 属亚热带山地湿润季风气候, 年最高气温 30°C , 最低气温 -1.4°C , 平均气温 14.3°C ; 受东南海洋暖湿气流的影响, 境内湿润多雨。年最高降雨量 2200 mm, 最低降雨量 1290 mm, 年平均降雨量为 1650 mm。全

年日照时数约 1555 h, 空气湿度高达 87%。大黑山历史上具有物种丰富的植物群落, 近代受人类活动的影响, 遭到了不同程度的破坏。近年来, 由于环保政策的落实和退耕还林还草、石漠化治理工程的实施, 弃耕地开始自然恢复, 从而形成了处于不同恢复阶段的次生林。目前, 除少部分地段保留有一些老龄林分斑块外, 大黑山大部分都是农田弃耕后处于不同恢复阶段的天然次生林, 本次选取了不同恢复年限的次生林和未经干扰的老龄林作为研究群落演替的试验对象。

1.2 群落调查

采用空间代替时间的方法, 在全面踏查的基础上, 根据代表性和典型性原则选取具有相似的海拔、母岩、土壤类型的, 弃耕后处于不同恢复阶段(3 年灌木林, 6 年灌木林, 20 年乔木林, 40 年乔木林)的典型样地, 并选取老龄林群落作为对照。具体恢复年限通过询问当地村委会工作人员及护林工人确定。样地直线距离不超 10 km, 以降低地形及气候的影响(温远光等, 2013)。每个样地设置三个重复样方, 群落组成调查参考方精云等(2009)的方法。3 年、6 年灌木林的样方面积为 $20\text{ m}\times 20\text{ m}$, 20 年、40 年乔木林和老龄林样方面积为 $40\text{ m}\times 40\text{ m}$, 将样方划分为 $10\text{ m}\times 10\text{ m}$ 的样格。在每个样格中记录胸径 $\geq 3\text{ cm}$ 的木本(乔木和大灌木)的种类、高度和胸径。选取样方对角线和中心位置上 5 个 $5\text{ m}\times 5\text{ m}$ 的样格, 记录样格内胸径 $< 3\text{ cm}$ 且高度 $> 30\text{ cm}$ 的木本(灌木和小乔木)植物的种类、基径和高度。同时记录地理位置、土壤类型、海拔高度、坡度和岩石裸露度等环境因子。样地位置见图 1, 各演替阶段样地基本信息见表 1。

1.3 植物功能性状取样与测定

选取的功能性状包括比叶面积(SLA, cm^2/g)、叶片干物质含量(LDMC, %)、潜在最大高度(Hmax, m)、叶氮含量(LNC, g/kg)、叶磷含量(LPC, g/kg)、叶氮磷比(LN:LP)、枝氮含量(BNC, g/kg)、枝磷含量(BPC, g/kg)和枝氮磷比(BN:BP)。比叶面积(SLA)通常与潜在相对生长速率或者最大光合速率呈正相关, 物种具有较小的 SLA 意味着较强的叶片“防御”和较长的叶片寿命(Poorter, 1999)。叶片干物质含量(LDMC)反映植物生态行为差异和资源获取能力, 叶片具有较高的 LDMC 意味着具有更强的保存营养和抵抗物理性伤害的能力(Méndez Alonzo et al., 2013)。潜在最大高度(Hmax)与植物的竞争力、整个植株的生产力及干扰后的恢复能力有关(Cornelissen et al., 2003)。植物不同器官氮、磷含量与最大光合速率和植株养分的留存存在密切的关系, 并影响植物代谢和生长发育(Vitousek et al., 2010)。

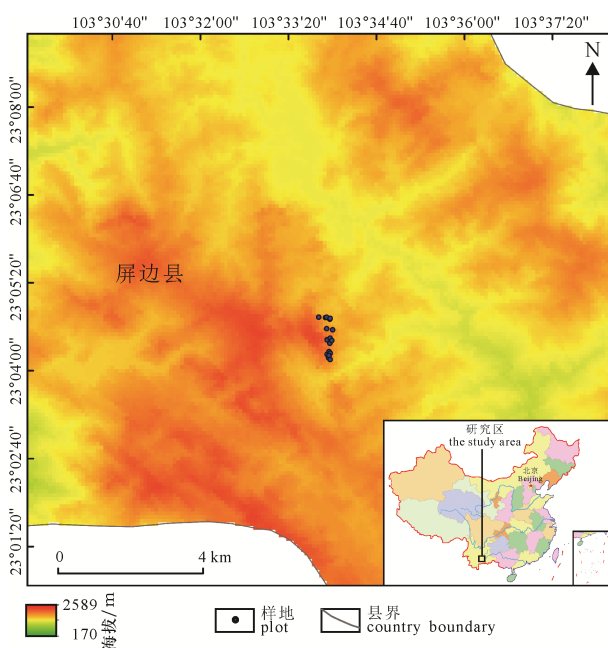


图 1 研究区概况图

Fig. 1 Overview of the study area

表 1 各演替阶段样地基本信息
Table 1 Basic information of plots in each succession stage

演替阶段	海拔/m	坡度/°	岩石裸露度/%	丰富度	多样性	均匀度	优势种
3 年灌木林	1630~1634	0	5~10	9.7(±0.6)b	1.72(±0.23)b	0.77(±0.12)a	臭荚蒾(<i>Viburnum foetidum</i>)、黄脉莓(<i>Rubus xanthoneurus</i>)、伊桐(<i>Itoa orientalis</i>)、栽秧泡(<i>Rubus ellipticus obcordatus</i>)等
6 年灌木林	1627~1637	0	5~10	14.0(±4.6)ab	2.28(±0.20)ab	0.88(±0.03)a	栽秧泡、黄脉莓、米团花(<i>Leucosceptrum canum</i>)、绣球(<i>Hydrangea macrophylla</i>)等
20 年乔木林	1758~1795	15~25	60~70	24.3(±1.2)a	2.23(±0.20)ab	0.70(±0.06)a	水红木(<i>Viburnum cylindricum</i>)、山羊角树(<i>Carrierea calycina</i>)、尖子木(<i>Oxyspora paniculata</i>)、臭荚蒾等
40 年乔木林	1758~1790	20~30	15~45	27.3(±10.2)a	2.58(±0.47)a	0.79(±0.06)a	红果树(<i>Stranvaesia davidiana</i>)、山羊角树、尖子木、米团花等
老龄林	1760~1770	25~32	10~25	25.7(±3.1)a	2.76(±0.06)a	0.79(±0.07)a	红果树、鹅掌柴(<i>Schefflera octophy</i>)、青荚叶(<i>Helwingia japonica</i>)、针齿铁仔(<i>Myrsine semiserrata</i>)等

注：不同字母代表显著差异($P<0.05$)。

植物氮磷比(N:P)可以指示环境(特别是土壤)对植物生长的养分供应状况,明确植物群落生产力受到哪种元素的限制作用(Güsewell, 2004)。

对样地内木本植物优势种的叶、枝进行功能性状取样和测定。在每个样地中,用高枝剪从每颗植株冠层中部外围东西南北四个不同方向上采集 4 个生长良好的枝条,每一条枝条剪取了一定数量的健康成熟叶片及当年生小枝,叶片和小枝分别混合成样品装入干净信封,每个优势种选择 3~5 株。叶片用扫描仪(CanoScan LIDE300)扫描,后期通过 Image J(V1.8.0)测定叶面积。叶片样品置于 60℃烘箱烘至恒重,一般为 72 h,称取叶片干重。比叶面积=叶面积/叶片干重。叶片干物质含量=叶片干重/叶片鲜重。烘干后的叶和枝样品经研磨仪粉碎后供化学分析测试用。氮、磷含量用全自动间断化学分析仪(SmartChem200)测定。物种潜在最大高度通过查找《中国植物志》和野外调查数据获取。

1.4 土壤取样与测定

土壤取样与植被调查同步进行,完成地上群落的调查后,用土钻在每个样方内沿对角线五点混合取样,取样深度为 0~30 cm。由于位于岩溶区,样地内土层分布不连续,岩石裸露度较高,有些剖面土壤深度没有 20 cm 甚至 10 cm 以下,采用其余剖面的样品混合。同时在样地中心位置取环刀土样,测定土壤容重(BD, g/cm³)和土壤含水量(WC, %)。等土钻土样自然风干后,带入实验室进行化学性质测定,具体指标包括 pH 值(pH)、有机质(SOM, mg/kg)、全氮(TN, g/kg)、全磷(TP, g/kg)、有效氮(AN, mg/kg)、有效磷(AP, mg/kg)和有效钾(AK, mg/kg)。所有的土壤测定方法依据国家林业行业标准执行(国家林业局, 2000),其中 pH 用酸度计测定;有机

质采用重铬酸钾氧化稀释热法测定;全氮、全磷、有效氮和有效磷于全自动分析仪进行分析;有效钾采用火焰光度计法测定。

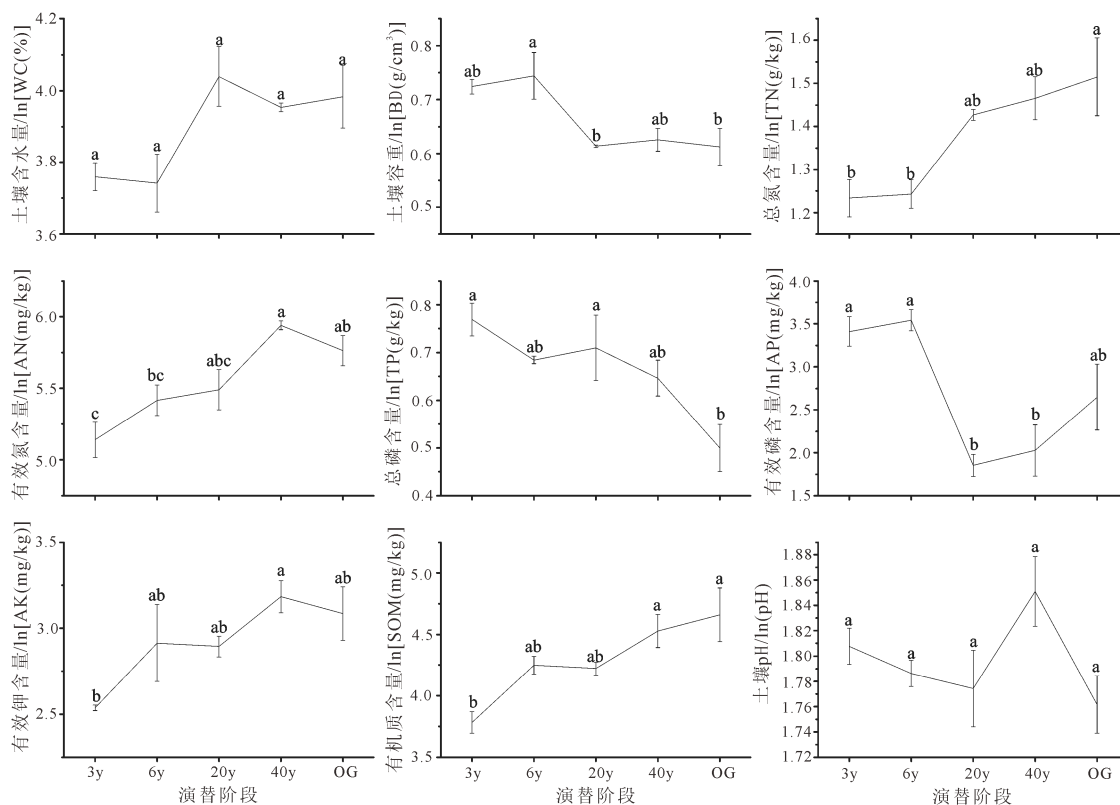
1.5 数据处理

群落水平功能性状值(CWM)是通过物种水平的功能性状值按物种多度进行加权平均,得到的各性状在群落水平的平均功能性状值。每个群落的功能性状值由 R 3.6.2 里面的 FD 程序包完成(Villéger et al., 2008),本文以下提到的功能性状均指群落水平功能性状值。在统计分析之前对所有数据进行自然对数转换以提高数据的正态性和方差齐性(Li et al., 2019)。不同演替阶段群落的环境因子和功能性状采用单因素方差分析和多重比较(Tukey HSD),分析不同群落的环境因子和功能性状差异及其随演替时间的变化规律。为了进一步验证植物功能性状与环境因子的关系,运用 Vegan 程序包对植物功能性状值和环境因子做冗余分析(redundancy analysis, RDA),并基于层次分割(Hierarchical Partitioning)理论运用 hier.part 程序包定量分析环境因子对功能性状的解释率(Chevan and Sutherland, 1991)。所有统计分析均由 R 3.6.2 完成。

2 结果

2.1 环境因子随演替阶段的变化

除土壤含水量(WC)和 pH 值外,其余环境因子在不同演替阶段呈现显著($P<0.05$)的差异(图 2)。随着演替的进行,土壤容重(BD)、总磷含量(TP)逐渐减小;有效磷含量(AP)先下降后稍有回升;土壤总氮(TN)、有效氮(AN)、有效钾(AK)、有机质含量(SOM)逐渐增加;WC 虽呈上升趋势,但差异不显著。

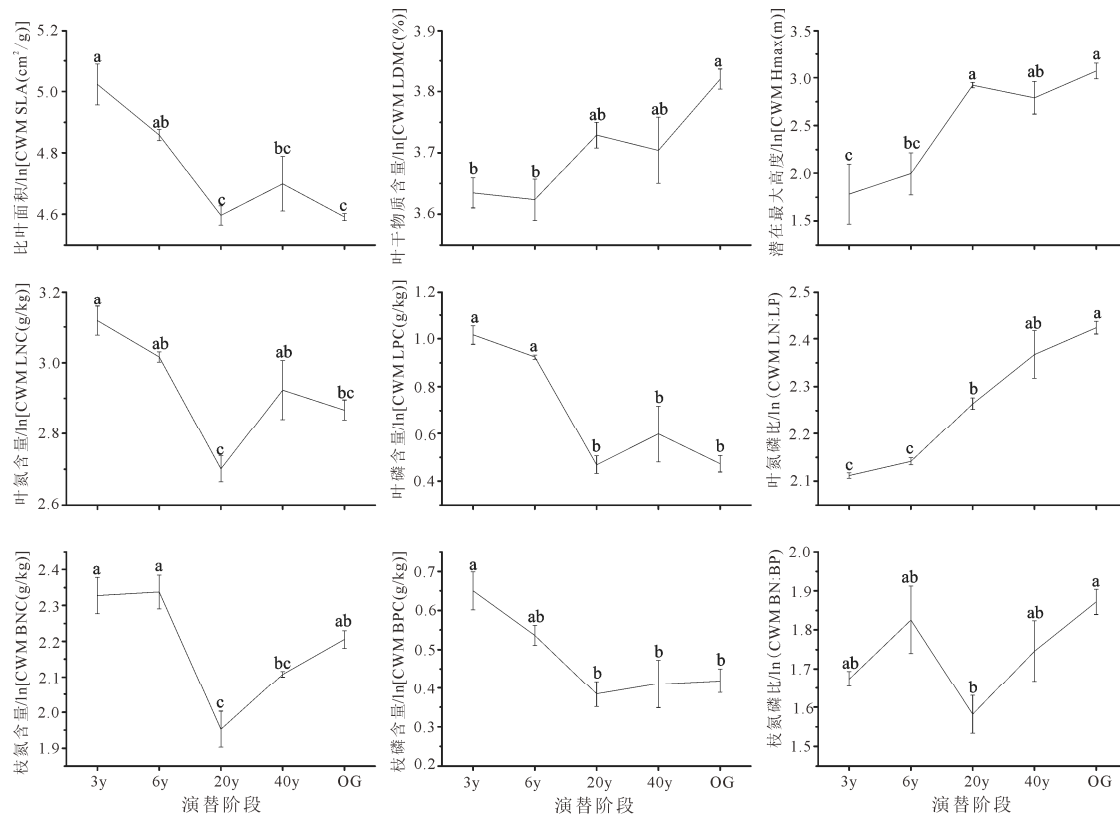


图中均为经自然对数转化后的环境因子数据，不同的字母表示差异显著($P < 0.05$)。

Data in the figures are all environmental factor data after natural logarithm conversion, and different letters indicate significant differences ($P < 0.05$).

图2 大黑山不同演替阶段森林群落环境因子的变化规律

Fig. 2 Variations of environmental factors during different successional stages of forest community in Dahei Mountain



图中均为经自然对数转化后的群落水平功能性状值，不同的字母表示差异显著($P < 0.05$)。

Data in the figures are all community-level functional trait values after natural logarithmic transformation, and different letters indicate significant differences ($P < 0.05$).

图3 大黑山不同演替阶段森林群落功能性状的变化规律

Fig. 3 Variations of functional traits during different successional stages of forest community in Dahei Mountain

2.2 植物功能性状随演替阶段的变化

如图 3 所示,所有植物功能性状随演替均呈现显著($P<0.05$)的变化。随着演替的进行,比叶面积(SLA)显著下降,叶片干物质含量(LDMC)逐渐升高,潜在最大高度(Hmax)也显著增加。叶和枝养分含量的变化趋势大致相同,N含量呈先下降后上升的趋势,且均在 20 年乔木林中出现最小值;P含量先显著下降,在 20 年乔木林中达到最低后趋于平稳。叶的 N:P 随演替呈现显著上升趋势;而枝的 N:P 变化相对稳

定,在 20 年乔木林中最低,在老龄林中最高。

2.3 植物功能性状与环境因子的关系

在 RDA 的结果中,环境因子总体对功能性状的解释率达到 82%,RDA 前两轴解释率达到了 78.3%,WC、TN、BD 和 SOM 是影响植物演替过程中功能性状变化的主要环境因子(图 4)。SLA 与 TP 呈正相关,与 TN、SOM 呈负相关;Hmax 与 TN 呈显著正相关;LDMC、叶 N:P 与 TN、AK、SOM 呈正相关,与 TP 呈负相关;叶和枝的 N、P 含量与 P

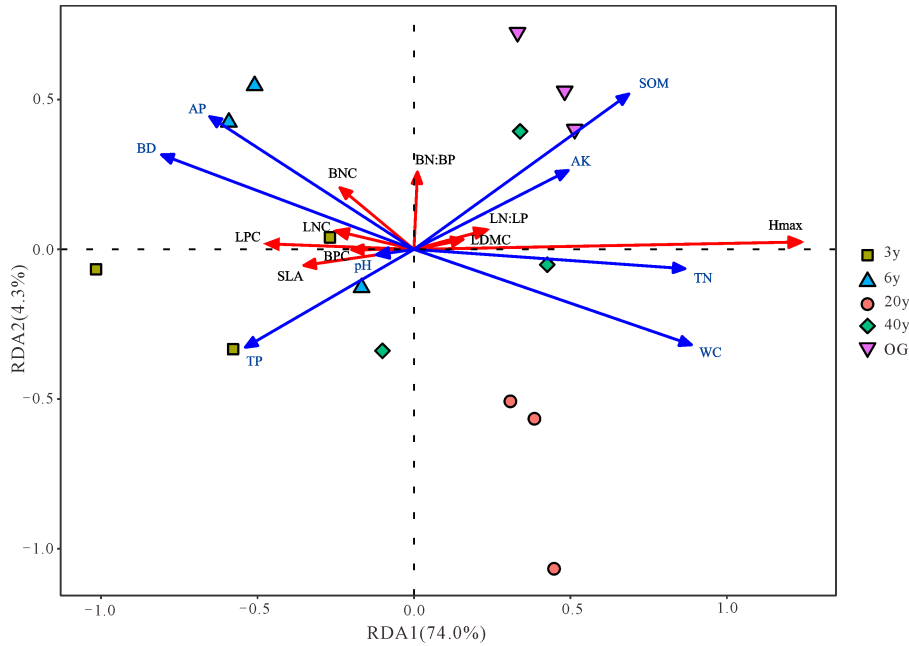


图 4 冗余分析(RDA)显示群落植物功能性状与环境因子的关系

Fig. 4 A biplot for redundancy analysis showing the relationships between plant function traits and environmental factors

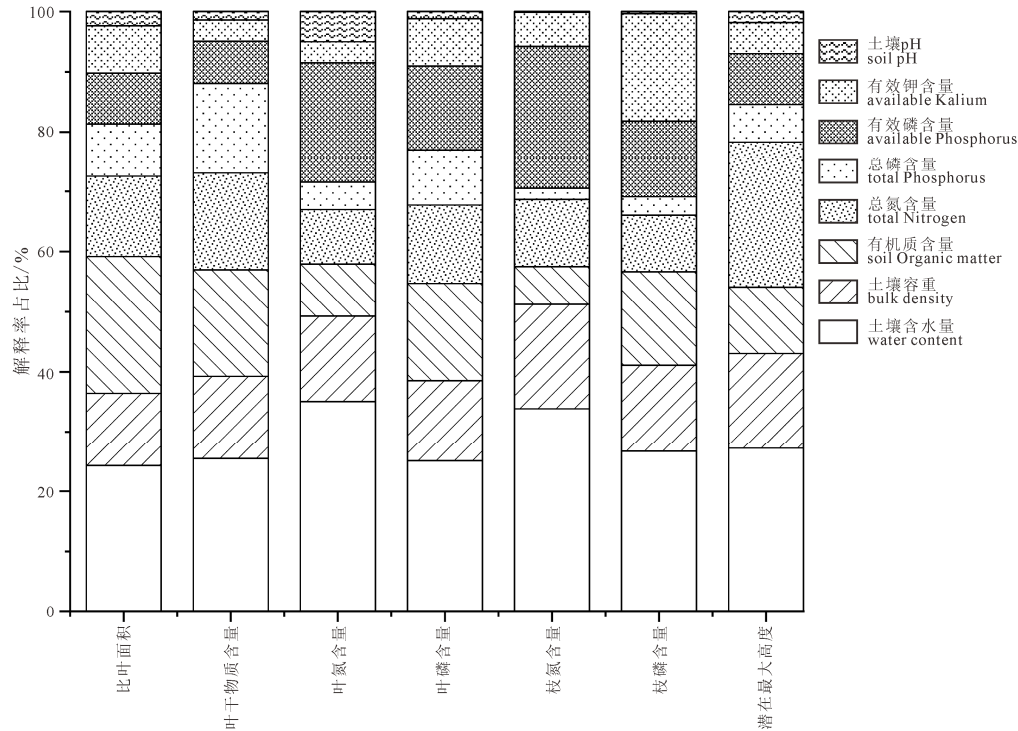


图 5 各环境因子对功能性状变异的解释率占比

Fig. 5 Proportion of explanation rate of functional trait variation by each environmental factor

和 BD 呈正相关, 与 TN、WC 呈负相关。

从环境因子对功能性状的解释率(图 5)来看, 除 WC 外, SLA 主要受 SOM 和 TN 的影响; LDMC 主要受到 SOM、TN 和 TP 的影响; LNC 主要受到 AP 的影响; LPC 主要受到 SOM 和 AP 的影响; BNC、BPC 的影响因子分别和 LNC、LPC 的分布较为相似, 其中 BPC 与 AK 有一定的相关性; Hmax 主要受到 TN 的影响。从不同的演替阶段来看, 演替早期灌木林阶段主要分布在土壤 P、BD 高, TN、WC、SOM 相对低的环境中, 水分和养分相对匮乏; 演替后期乔木林阶段主要分布在土壤 TN、WC、SOM 高, 而土壤 P 较低的环境中, 水分和养分相对肥沃。

3 讨论

3.1 不同演替阶段环境因子的变化特征

喀斯特地区有明显的旱季且土层浅薄、土壤水分渗漏严重, 导致该区石漠化现象严重, 水分是影响其植被恢复最关键的因素(沈有信, 2016)。在气候干旱的黄土高原, 演替后期群落 WC 比演替前期群落要高, 随着群落演替, 土壤水分条件逐步改善(韦兰英和上官周平, 2006), 这与本研究发现的 WC 几乎对所有功能性状影响都最大的结果一致, 表明保存在石块缝隙。此外, 土壤水分和养分之间是相互促进的关系(张芳芳等, 2012)。在大黑山喀斯特区中, 土壤中的水分和大部分养分均呈现逐渐上升的趋势。其中, SOM、TN、AN 和 AK 含量均随演替逐渐增加, 说明植被恢复对这些养分含量具有明显的累积作用。而 TP 和 AP 则相反, 恢复初期显著高于中后期。通常在无干扰的情况下, 随着植被演替的进行, 土壤全 N 含量增加, 全 P 反而减少(WARDLE et al., 2004), 这与本研究结果一致, 其他喀斯特地区的土壤特征研究也有类似发现(俞月凤等, 2014; 李菲等, 2015)。土壤 N 素的获得途径多样, 主要来源是生物固氮和随降水进入土壤中的氮, 土壤 P 素则主要来自岩石风化和淋洗(Turrión et al., 2000)。随着演替的进行, 群落的生产力明显提高, 对养分的需求也随之增加, 使得供植物吸收的土壤 AP 明显不足, 此消彼长, 导致 P 的缺失速度明显要高于 N。植被恢复后期 BD 趋向稳定, 可能是因为随着恢复年限的增加, 植物群落趋于稳定, 土壤有机物输入不再明显增加(焦梦妍等, 2018)。

3.2 不同演替阶段植物功能性状特征

随着演替的进行, 大黑山喀斯特区植物群落 SLA 显著下降, LDMC 和 Hmax 逐渐增加, 植物演替前期 N、P 含量大于演替后期。SLA 反映植物获取和利用资源的能力, SLA 显著下降表明群落随演替

不断提高自身的养分利用率和水分保存率。LDMC 能够反映植物保有营养物质的能力和对环境胁迫的适应程度, 群落 LDMC 越高其保存营养和抵抗物理性伤害能力更强。Hmax 逐渐增大, 说明植被的竞争力、生产力及干扰后的恢复能力随演替逐渐增强。植物 N、P 含量与植物光合作用密切相关。总体上, 随着演替的进行, 物种之间对光、养分等资源的竞争越来越激烈, 喜光先锋树种逐渐地被耐阴性树种所替代。先锋树种往往采取养分含量高的、高光合速率的、短寿命的开放性策略, 具有较高的 SLA、N 含量、P 含量, 以及较低的 LDMC, 快速获取外部资源; 耐阴性树种在演替后期阶段占据主导地位, 采取与先锋树种相反的保守性策略, 以提高资源利用效率, 这与 Garnier et al.(2004)和 Wright et al.(2004)提出的随演替进行群落物种的生态对策逐渐趋于保守的理论预期较为相符, 黔中高原的次生演替系列研究也得到了类似结论(习新强等, 2011)。

植物氮磷比(N:P)可以指示环境对植物生长的养分供养情况, Koerselman and Meuleman(1996)研究表明, 通常情况下, 当 $N:P < 14$ 时植物受到 N 的限制; $N:P > 16$ 时受到 P 的限制; 当 $N:P$ 值在 14~16 时, 同时受到 N 和 P 的限制。本研究中植物的 $N:P$ 随演替逐渐增加(均小于 14, 8~11), N 对植物的限制性逐渐减小, 且植物体内 P 含量和土壤 P 含量均随演替下降, 根据利比希最小因子定律, P 也可能成为演替后期植物生长的重要限制因素。由于研究区域、植物的生长阶段、植物种类等存在差异, 均会影响 $N:P$ 化学计量比值临界值的变化(Güsewell, 2004; 曾德慧和陈广生, 2005)。因此, 用 $N:P$ 值来判断喀斯特森林养分供应情况, 临界值还需再通过进一步实验加以确定。

3.3 功能性状与环境因子之间的关系

随着弃耕时间的延长, 次生群落的物种组成多样性提高(表 1), 土壤水分和土壤养分状况均得到良好的改善, 森林植被、土壤水分和养分之间能够形成良好的协同效应, 增进生态系统的良性循环。本研究结果表明, WC、TN、BD 和 SOM 是影响大黑山喀斯特植物演替过程中功能性状变化的主要土壤因子(图 5), 对其生态系统的恢复和稳定起着决定作用(Ding et al., 2012)。演替初期, 土壤中的水分和大部分养分含量较低, 群落此时的物种中多样性和丰富度最低, 群落结构单一。群落内主要优势种是臭荚蒾、黄脉莓和栽秧泡等植物寿命短, 生长快的灌木, 一般采取高 SLA、LNC、LPC, 低 LDMC 的性状组合, 拥有快速获取资源的开放策略; 随着演替的进行群落逐渐形成较复杂的垂直结构, 尖子

木等耐阴树种开始出现, 20 年乔木林中群落物种多样性和丰富度均有所增加, 而群落枝叶 N 含量在此时达到最低。随着后期土壤 N 元素的不断增加, 枝叶 N 含量呈现逐渐回升的趋势; 演替后期, 土壤养分和水分逐渐增加, 林冠层光线适中, 群落内物种多样性和丰富度较高, 该阶段物种丰富, 群落结构复杂, 山羊角和水红木也逐渐被演替后期喜阴、喜湿的红果树、鹅掌柴、长梗润楠和深根性的大叶桂樱所取代, 植物逐渐转变为低 SLA、LNC、LPC, 高 LDMC 的性状组合, 采取保守性策略, 增强自身的养分和水分利用效率, 增强竞争力。

4 结论

大黑山喀斯特区天然林植被自然演替过程中非生物环境因子差异较大, 植物群落在不同演替阶段呈现出不同的性状组合以响应环境的变化, 群落组成物种由养分含量高的、快速生长的、短寿命的开放性策略转向养分含量低的、慢速生长的、长寿命的保守性策略。环境因子对喀斯特群落演替植物功能性状值有一定的影响, 其中, 土壤水分、全氮含量、容重和有机质对植物演替过程中功能性状的变化起到主要作用, 与该区域特殊的气候和地质条件大背景有关。植物在生长过程中主要受到土壤氮的限制, 土壤磷含量虽然也随时间呈下降趋势, 但其在演替后期是否起到限制作用还需要进一步探究。本文研究喀斯特植物功能性状与环境因素随演替的变化规律, 以及功能性状如何响应环境变化, 为今后喀斯特地区人工植物群落构建和退化植被恢复提供依据。

Acknowledgements:

This study was supported by National Natural Science Foundation of China (No. 31870707), and National Key Research and Development Program of China (Nos. 2016YFC0502500 and 2016YFC0502504).

参考文献:

- 方精云, 王襄平, 沈泽昊, 唐志尧, 贺金生, 于丹, 江源, 王志刚, 郑成洋, 朱江玲, 郭兆迪. 2009. 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范[J]. 生物多样性, 17(06): 533-548.
- 国家林业局. 2000. 中华人民共和国林业行业标准-森林土壤分析方法[M]. 北京: 中国标准出版社.
- 胡耀升. 2014. 长白山森林不同演替阶段植物功能性状及其影响因子的研究[D]. 北京: 北京林业大学.
- 焦梦妍, 从怀军, 姚静, 杜好田. 2018. 自然恢复序列梯度上退耕地土壤容重变化及其蓄水性能效应[J]. 水土保持学报, 32(05): 128-133.
- 李菲, 李娟, 龙健, 廖洪凯, 刘灵飞, 张文娟. 2015. 典型喀斯特山区植被类型对土壤有机碳、氮的影响[J]. 生态学杂志,

34(12): 3374-3381.

- 刘宏伟, 刘文丹, 王微, 柴捷, 陶建平. 2015. 重庆石灰岩地区主要木本植物叶片性状及养分再吸收特征[J]. 生态学报, 35(12): 4071-4080.
- 慕宗杰. 2017. 浑善达克沙地飞播区植被恢复状况及土壤性状研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学.
- 沈有信. 2016. 石林喀斯特地带性植被及其自然演替动力[M]. 昆明: 云南科技出版社.
- 王世杰, 李阳兵, 李瑞玲. 2003. 喀斯特石漠化的形成背景、演化与治理[J]. 第四纪研究, 23(6): 657-666.
- 韦兰英, 上官周平. 2006. 黄土高原不同演替阶段草地植被根垂直分布特征与土壤环境的关系[J]. 生态学报, 26(11): 3740-3748.
- 温远光, 雷丽群, 朱宏光, 刘虹, 覃林, 马祖陆, 王克林, 庄嘉, 蓝嘉川, 龙涛, 陆晓明, 邓艳, 谢益君, 王家妍. 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.
- 习新强, 赵玉杰, 刘玉国, 王欣, 高贤明. 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.
- 俞月凤, 彭晚霞, 宋同清, 曾馥平, 王克林, 文丽, 范夫静. 2014. 喀斯特峰丛洼地不同森林类型植物和土壤 C、N、P 化学计量特征[J]. 应用生态学报, 25(04): 947-954.
- 曾德慧, 陈广生. 2005. 生态化学计量学: 复杂生命系统奥秘的探索[J]. 植物生态学报, 29(6): 1007-1019.
- 张芳芳, 张丽萍, 王文艳, 王小云. 2012. 水蚀风蚀交错区土壤养分特征与土壤质地及水分关系[J]. 水土保持学报, 26(02): 99-104.
- 张增可, 郑心炫, 林华贞, 林欣, 黄柳菁. 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.

References:

- BHASKAR R, DAWSON T E, BALVANERA P. 2014. Community assembly and functional diversity along succession post-management[J]. Functional Ecology, 28(5): 1256-1265.
- BONAL D, BORN C, BRECHET C, COSTE S, MARCON E, ROGGY J, GUEHL J. 2007. The successional status of tropical rainforest tree species is associated with differences in leaf carbon isotope discrimination and functional traits[J]. Annals of Forest Science, 64(2): 169-176.
- BUMA B, BISBING S, KRAPEK J, WRIGHT G. 2017. A foundation of ecology rediscovered: 100 years of succession on the William S. Cooper plots in Glacier Bay, Alaska[J]. Ecology, 98(6): 1513-1523.
- CHEVAN A, SUTHERLAND M. 1991. Hierarchical Partitioning[J]. The American Statistician, 45(2): 90-96.
- CONDIT R, ENGELBRECHT B M J, PINO D, PEREZ R, TURNER B L. 2013. Species distributions in response to individual soil nutrients and seasonal drought across a community of tropical trees[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 110(13): 5064-5068.

- CORNELISSEN J H C, LAVOREL S, GARNIER E, DÍAZ S, BUCHMANN N, GURVICH D E, REICH P B, STEEGE H T, MORGAN H D, HEIJDEN M G A V, PAUSAS J G, POORTER H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide[J]. *Australian Journal of Botany*, 51(4): 335-380.
- CORTEZ J, GARNIER E, PÉREZ-HARGUINDEGUY N, DEBUSSCHE M, GILLON D. 2007. Plant traits, litter quality and decomposition in a Mediterranean old-field succession[J]. *Plant & Soil*, 296(1-2): 19-34.
- DIAZ S, LAVOREL S, de BELLO F, QUETIER F, GRIGULIS K, ROBSON T M. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(52): 20684-20689.
- DING Yi, ZANG Run-guo, LIU Shi-rong, HE Fang-liang, LETCHER S G. 2012. Recovery of woody plant diversity in tropical rain forests in southern China after logging and shifting cultivation[J]. *Biological Conservation*, 145(1): 225-233.
- FANG Jing-yun, WANG Xiang-ping, SHEN Ze-hao, TANG Zhi-yao, HE Jin-sheng, YU Dan, JIANG Yuan, WANG Zhi-heng, ZHENG Cheng-yang, ZHU Jiang-ling, GUO Zhao-di. 2009. Main contents, methods and technical specifications of inventory of plant communities[J]. *Biodiversity*, 17(06): 533-548(in Chinese with English abstract).
- GARNIER E, CORTEZ J, BILLÈS G, NAVAS M L, ROUMET C, DEBUSSCHE M, LAURENT G, BLANCHARD A, AUBRY D, BELLMANN A, NEILL C, TOUSSAINT J P. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession[J]. *Ecology*, 85(9): 2630-2637.
- GÜSEWELL S. 2004. N: P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance[J]. *New Phytologist*, 164(2): 243-266.
- HU Yao-sheng. 2014. Plant Functional Traits and Their Impacting Factors for the Different Succession Stages in Changbai Mountains[D]. Beijing: Beijing Forestry University(in Chinese with English abstract).
- JIANG Yong, CHEN Xing-bin, MA Jiang-ming, LIANG Shi-chu, HUANG Jing, LIU Run-hong, PAN Yuan-fang. 2016. Inter-specific and intraspecific variation in functional traits of subtropical evergreen and deciduous broadleaved mixed forests in karst topography, Guilin, Southwest China[J]. *Tropical Conservation Science*, 9(4): 1-9.
- JIAO Meng-yan, CONG Huai-jun, YAO Jing, DU Hao-tian. 2018. Soil Bulk Density Changes and Its Water-storage Capacity of Abandoned Farmland in Natural Restoration Series Gradient of Loess Hilly-gully Region[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 32(5): 128-133(in Chinese with English abstract).
- KABRICK J M, ZENNER E K, DEY D C, GWAZE D, JENSEN R G. 2008. Using ecological land types to examine landscape-scale oak regeneration dynamics[J]. *Forest Ecology and Management*, 255: 3051-3062.
- KEDDY P A. 1992. Assembly and Response Rules: Two Goals for Predictive Community Ecology[J]. *Journal of Vegetation Science*, 3: 157-164.
- KOERSELMAN W, MEULEMAN A F M. 1996. The Vegetation N:P Ratio: a New Tool to Detect the Nature of Nutrient Limitation[J]. *Journal of applied Ecology*, 33(6): 1441-1450.
- LAUGHLIN D C. 2014. Applying trait-based models to achieve functional targets for theory-driven ecological restoration[J]. *Ecology Letters*, 17(7): 771-784.
- LI Fei, LI Juan, LONG Jian, LIAO Hong-kai, LIU Ling-fei, ZHANG Wen-juan. 2015. Effects of vegetation types on soil organic carbon and nitrogen in typical karst mountainous areas[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 34(12): 3374-3381(in Chinese with English abstract).
- LI R H, ZHU S D, CHEN HAN Y H, JOHN R, ZHOU G, ZHANG D Q, ZHANG Q M, YE Q. 2015. Are functional traits a good predictor of global change impacts on tree species abundance dynamics in a subtropical forest?[J]. *Ecology Letters*, 11(18): 1181-1189.
- LI Yin, BAO Wei-kai, BONGERS F, CHEN Bin, CHEN Guo-ke, GUO Ke, JIANG Ming-xi, LAI Jiang-shan, LIN Dun-mei, LIU Chun-jiang, LIU Xiao-juan, LIU Yi, MI Xiang-cheng, TIAN Xing-jun, WANG Xi-hua, XU Wu-bing, YAN Jun-hua, YANG Bo, ZHENG Yuan-run, MA Ke-ping. 2019. Drivers of tree carbon storage in subtropical forests[J]. *Science of the Total Environment*, 654: 684-693.
- LIU Hong-wei, LIU Wen-dan, WANG Wei, CHAI Jie, TAO Jian-ping. 2015. Leaf traits and nutrient resorption of major woody species in the karst limestone area of Chongqing[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 35(12): 4071-4080(in Chinese with English abstract).
- MCGILL B J, ENQUIST B J, WEIHER E, WESTOBY M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(4): 178-185.
- MÉNDEZ ALONZO R, EWERS F W, SACK L. 2013. Ecological variation in leaf biomechanics and its scaling with tissue structure across three mediterranean-climate plant communities[J]. *Functional Ecology*, 27(2): 544-554.
- MU Zong-jie. 2017. Study on Vegetation Recovery and Soil Properties of the Aerial-Seeding Region in Otindag Sandy Land[D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University(in Chinese with English abstract).
- POORTER L, CASTILHO C V, SCHIETTI J, OLIVEIRA R S, COSTA F R C. 2018. Can traits predict individual growth performance? A test in a hyperdiverse tropical forest[J]. *New Phytologist*, 219(1): 1-13.
- POORTER L. 1999. Growth Responses of 15 Rain-Forest Tree Species to a Light Gradient: The Relative Importance of Morphological and Physiological Traits[J]. *Functional Ecology*, 13: 396-410.
- PRACH K, WALKER L R. 2011. Four opportunities for studies of ecological succession[J]. *Trends in Ecology & Evolution*,

- 26(3): 119-123.
- SHEN You-xin. 2016. Stone forest karst zonal vegetation and its natural succession dynamics[M]. Kunming: Yunnan Science and Technology Press(in Chinese).
- State Forestry Administration. 2000. Forestry Industry Standards of the People's Republic of China-Forest Soil Analysis Methods[M]. Beijing: China Standard Press(in Chinese).
- TURRIÓN M B, GLASER B, SOLOMON D, NI A, ZECH W. 2000. Effects of deforestation on phosphorus pools in mountain soils of the Alay Range, Khyrgyzia[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 31: 134-142.
- VILE D, SHIPLEY B, GARNIER B S A E. 2006. A Structural Equation Model to Integrate Changes in Functional Strategies during Old-Field Succession[J]. *Ecology*, 87(2): 504-517.
- VILLÉGER S, MASON N W H, MOUILLOT D. 2008. New Multidimensional Functional Diversity Indices for a Multifaceted Framework in Functional Ecology[J]. *Ecology*, 89(8): 2290-2301.
- VITOUSEK P M, PORDER S, HOULTON B Z, CHADWICK O A. 2010. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions[J]. *Ecological Applications*, 20(1): 5-15.
- WANG Shi-jie, LI Yang-bing, LI Rui-ling. 2003. Karst rocky desertification: formation background, evolution and comprehensive taming[J]. *Quaternary Sciences*, 23(6): 657-666(in Chinese with English abstract).
- WARDLE D A, WALKER L R, BARDGETT R D. 2004. Ecosystem Properties and Forest Decline in Contrasting Long-Term Chronosequences[J]. *Science*, 305(5683): 509-513.
- WEI Lan-ying, SHANGGUAN Zhou-ping. 2006. Relationship between vertical distribution of fine root in different successional stages of herbaceous vegetation and soil environment in Loess Plateau[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 26(11): 3740-3748(in Chinese with English abstract).
- WEN Yuan-guang, LEI Li-qun, ZHU Hong-guang, LIU Hong, QIN Lin, MA Zu-lu, WANG Ke-lin, ZHUANG Jia, LAN Jia-chuan, LONG Tao, LU Xiao-ming, DENG Yan, XIE Yi-jun, WANG Jia-yan. 2013. Community characteristics in a chronosequence of karst vegetation in Mashan county, Guangxi[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 33(18): 5723-5730(in Chinese with English abstract).
- WESTOBY M, FALSTER D S, MOLES A T, VESK P A, WRIGHT I J. 2002. Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species[J]. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 33: 125-159.
- WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY M, ACKERLY D D, BARUCH Z, BONGERS F, CAVENDER-BARES J, CHAPIN T, CORNELISSEN J H C, DIEMER M, FLEXAS J, GARNIER E, GROOM P K, GULIAS J, HIKOSAKA K, LAMONT B B, LEE T, LEE W, LUSK C, MIDGLEY J J, NAVAS M L, NIINEMETS Ü, OLEKSYN J, OSADA N, POORTER H, POOT P, PRIOR L, PYANKOV V. 2004. The worldwide leaf economics spectrum[J]. *Nature*, 428: 821-827.
- XI Xin-qiang, ZHAO Yu-jie, LIU Yu-guo, WANG Xin, GAO Xian-ming. 2011. Variation and correlation of plant functional traits in karst area of central Guizhou Province, China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35(10): 1000-1008(in Chinese with English abstract).
- YU Yue-feng, PENG Wan-xia, SONG Tong-qing, ZENG Fu-ping, WANG Ke-lin, WEN Li, FAN Fu-jing. 2014. Stoichiometric characteristics of plant and soil C, N and P in different forest types in depressions between karst hills, southwest China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25(4): 947-954(in Chinese with English abstract).
- ZENG De-hui, CHEN Guang-sheng. 2005. Ecological stoichiometry: a science to explore the complexity of living systems[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 29(6): 1007-1019(in Chinese with English abstract).
- ZHANG Fang-fang, ZHANG Li-ping, WANG Wen-yan, WANG Xiao-yun. 2012. Relationships Between Characteristic of Soil Nutrients and Soil Texture and Moisture in Wind-Water Erosion Crisscross Region[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 26(2): 99-104(in Chinese with English abstract).
- ZHANG Zeng-ke, ZHENG Xin-xuan, LIN Hua-zhen, LIN Xin, HUANG Liu-jing. 2019. Summary of changes in plant functional traits and environmental factors in different successional stages of island plants[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 39(10): 3749-3758(in Chinese with English abstract).