

小生境对黔中喀斯特次生林物种组成及叶功能性状的影响

王琪^{1,2}, 容丽^{2,①}, 李璇²

(1. 贵阳学院材料科学与工程学院, 贵州 贵阳 550005; 2. 贵州师范大学喀斯特研究院, 贵州 贵阳 550025)

摘要: 为探究石面、石-土交界面、土面 3 类小生境对黔中喀斯特次生林物种组成和叶功能性状的影响, 分析不同生长型植物对异质小生境的响应机制与适应策略, 以贵州天龙山喀斯特次生林为研究对象, 比较 3 类小生境中次生林物种组成和叶功能性状的差异, 分析乔木和灌木在小生境梯度上的变异模式。结果表明: 不同小生境明显影响喀斯特次生林不同生长型物种组成, 石面、石-土交界面、土面生境中分别有乔木 10、12、11 种, 灌木 15、8、11 种(含种下等级, 下同), 其中, 土面生境中窄叶柯(*Lithocarpus confinis* C. C. Huang ex Y. C. Hsu et H. W. Jen) 重要值最高(35.80%)。与石面、石-土交界面生境相比, 土面生境资源优化, 常绿乔木重要值升高、优势度上升, 落叶乔木重要值降低、优势度下降; 与石面生境相比, 石-土交界面生境中有 46.7% 的灌木物种消失, 石-土交界面生境对灌木具有最强的环境筛选作用。区域内乔木和灌木叶功能性状分异明显, 同一小生境下乔木叶面积、叶干物质含量、叶组织密度显著($P < 0.05$) 高于灌木, 而灌木叶厚度、叶绿素含量则更具优势。乔木和灌木叶功能性状变异系数处于中等水平(6.69%~75.46%), 其中, 石-土交界面生境中灌木叶面积的变异系数最大、叶绿素含量的变异系数最小。乔木和灌木叶功能性状在不同小生境中的相关性具有差异性, 石面生境中乔木叶厚度与叶绿素含量呈极显著正相关($P < 0.01$), 与比叶面积和叶组织密度呈极显著负相关; 石-土交界面和土面生境中, 乔木叶厚度均与叶组织密度呈极显著负相关, 叶绿素含量与比叶面积呈极显著负相关; 灌木叶功能性状的相关性在 3 类小生境中相对较稳定。综合研究结果显示: 黔中喀斯特次生林物种组成和叶功能性状受异质小生境影响明显, 乔木与灌木的响应模式及适应策略有明显区别: 乔木一般采取资源获取型策略, 灌木一般采取资源保守型策略。在喀斯特地区开展植被恢复与生物多样性保护时, 应考虑小生境的异质性, 根据不同生长型植物的适应性, 科学地选择物种并配置空间。

关键词: 黔中喀斯特; 次生林; 小生境; 物种组成; 叶功能性状

中图分类号: Q948.15; Q948.3 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2026)03-0092-10

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2026.03.10

Effects of microhabitats on species composition and leaf functional traits of secondary forests in the karst of Central Guizhou WANG Qi^{1,2}, RONG Li^{2,①}, LI Xuan² (1. College of Materials Science and Engineering, Guiyang University, Guiyang 550005, China; 2. School of Karst Science, Guizhou Normal University, Guiyang 550025, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2026, 35(3): 92-101

Abstract: To investigate the effects of three microhabitats of rock surface, rock-soil interface, and soil surface on the species composition and leaf functional traits of secondary forest in the karst of Central Guizhou, and to analyze the response mechanisms and adaptation strategies of different growth form plants to heterogeneous microhabitats, the secondary forest in the karst of Tianlong Mountain in Guizhou was taken as research object, the difference of species composition and leaf functional traits of secondary forests in three microhabitats were compared, and the variation patterns of trees and shrubs along the

收稿日期: 2025-07-22

基金项目: 贵州省教育厅高等学校科学研究项目(青年项目)(黔教技[2022]300号)

作者简介: 王琪(1991—), 女, 贵州遵义人, 博士研究生, 主要从事植物地理学方面的研究。

①通信作者 E-mail: ronglit@163.com

引用格式: 王琪, 容丽, 李璇. 小生境对黔中喀斯特次生林物种组成及叶功能性状的影响[J]. 植物资源与环境学报, 2026, 35(3): 92-101.

gradient of microhabitats were analyzed. The results show that different microhabitats obviously affect the species composition of different growth forms in the karst secondary forest, and there are 10, 12, and 11 tree species, and 15, 8, and 11 shrub species (including infraspecies, the same below) in the rock surface, rock-soil interface, and soil surface habitats respectively. Among them, *Lithocarpus confinis* C. C. Huang ex Y. C. Hsu et H. W. Jen in the soil surface habitat has the highest importance value (35.80%). Compared with the rock surface and rock-soil interface habitats, the soil surface habitat exhibits better resource availability, with increases in importance value and dominance of evergreen trees and decreases in importance value and dominance of deciduous trees; compared with the rock surface habitat, 46.7% of shrub species disappear in the rock-soil interface habitat, indicating that the rock-soil interface habitat has the strongest environmental filtering effect on shrubs. There are obvious differences in leaf functional traits between trees and shrubs in the region, and within the same microhabitat, leaf area, leaf dry matter content, and leaf tissue density of trees are significantly ($P < 0.05$) higher than those of shrubs, while shrubs have greater leaf thickness and chlorophyll content. The coefficients of variation of leaf functional traits of trees and shrubs are at moderate levels (6.69%–75.46%), among which, the coefficient of variation of leaf area of shrubs in the rock-soil interface habitat is the largest, while that of leaf chlorophyll content is the smallest. The correlations among leaf functional traits of trees and shrubs differ across microhabitats, and in the rock surface habitat, leaf thickness of trees shows an extremely significant positive correlation ($P < 0.01$) with leaf chlorophyll content, and an extremely significant negative correlation with specific leaf area and leaf tissue density; in the rock-soil interface and soil surface microhabitats, leaf thickness of trees shows an extremely significant negative correlation with leaf tissue density, and leaf chlorophyll content shows an extremely significant negative correlation with specific leaf area; the correlations among leaf functional traits of shrubs are relatively stable across the three microhabitats. The comprehensive research result shows that the species composition and leaf functional traits of secondary forest in the karst of Central Guizhou are obviously affected by heterogeneous microhabitats, and the response patterns and adaptation strategies of trees and shrubs are distinctly different; trees generally adopt a resource-acquisition strategy, while shrubs generally adopt a resource-conservation strategy. When carrying out vegetation restoration and biodiversity conservation in karst region, the heterogeneity of microhabitats should be considered, and species should be scientifically selected and spatially arranged according to the adaptability of different growth forms.

Key words: karst of Central Guizhou; secondary forest; microhabitat; species composition; leaf functional trait

生境作为植物生存与繁衍的物质基础,其异质性对维持群落生物多样性至关重要^[1]。喀斯特地区具有独特的地貌特征和生态过程,地表广泛分布的碳酸岩在强烈的岩溶作用下,加之土壤空间分布的显著异质性,导致区域小生境呈现高度异质化特征^[2],石面、土面、石沟等多样化小生境并存。这些小生境在生态学特性及植物资源利用效率上存在显著差异^[3],光照、温度、水分等生态因子在空间上复杂多变,进一步加剧了土壤及小气候环境的异质性^[4]。受这种特殊地理构造与水热条件的影响,喀斯特地区植物长期面临多重环境因子的制约。为适应复杂多变的生存环境,植物在长期进化过程中从生理结构到生化过程均发生了适应性改变,形成了多样化的生存策略^[5]。物种组成作为植物群落的核心特征之一,是揭示群落生态系统稳定性与演替机制的重要切入点^[6]。已有研究结果^[7]表明:生物群落的多样性特

征与环境条件密切相关,可有效反映环境与植物群落之间的相互作用关系。在喀斯特中度石漠化地区,土面与石沟小生境因土壤和水分条件具有较大优势,物种组成最为丰富^[8];而溶蚀石堆与裂隙溶沟等小生境中,物种构成及种群数量则表现出较高的稳定性^[9]。由此可见,基岩裸露程度、土壤厚度及保水保肥能力的差异,是导致不同小生境物种组成显著分化的重要因子。

植物功能性状是指可直接作用于植物生长、繁殖、存活等表现,并间接影响植物个体适合度的各类形态、生理或物候特征^[10]。其中,叶片作为植物的关键器官,其功能性状是植物适应环境时生态策略选择的重要体现^[11],在碳同化过程及水热条件适应机制中发挥关键作用^[12]。近年来,针对不同区域与尺度下植物叶功能性状对环境变化的响应机制已开展了大量的研究。研究结果显示:气候因子约能解释植物

叶性状 18% 的变异^[13];石漠化区域灌木物种在土面生境中的叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值呈现偏负特征,指示石漠化土面生境条件更为优越^[14];此外,研究还表明随着石漠化程度不断加深,土壤有机碳含量、密度及储量均呈逐步下降趋势,同时石槽小生境以及石灰岩、泥灰岩的成土母质的土壤有机碳含量相对较高^[15]。可见,群落物种组成及植物叶片功能性状会随环境不同而产生差异。

黔中普定县作为中国南方喀斯特石漠化的典型区域,长期的强烈岩溶作用造就了显著的地表-地下“二元结构”,形成了复杂多样的水平与垂直小生境(石面、石-土交界面、土面等)。由于该区域成土过程缓慢、土层薄、持水能力差,加上岩石渗透性强,导致区域生境长期面临干湿频繁交替的水分胁迫^[16]。在钙含量较高的土壤环境中,植物逐渐形成了石生、旱生、喜钙等独特的生态特性,其植物种类、数量及功能特性均呈现出鲜明的区域特色。近年来,学者从生态群落的物种构成特征^[17]及功能属性表现^[18]等角度对该地区进行了探讨。现有研究多聚焦单一生长型(如乔木)或均质生境对比,对石-土交界面过渡带的灌木筛选机制及不同生长型协同响应模式缺乏系统解析。如 Frei 等^[7]发现喀斯特植物具有独特功能多样性,但未涉及石-土界面的物种替代过程;李婷婷^[19]虽分析了次生林物种组成,但未区分不同生长型的生态策略差异。因此,深入探究微观小生境下物种组成及优势种功能性状,对于揭示植物对环境的响应机制、明晰群落物种共存规律有重要意义。

鉴于此,本研究以生境复杂多样的黔中(贵州天龙山)喀斯特次生林群落为研究对象,系统计算不同生长型优势种叶功能性状的变异程度,深入剖析不同生长型物种对小生境的响应机制,以及物种间功能性状的内在关联。探讨生境驱动对不同生长型物种组成的特异性分化机制,乔木与灌木叶片功能性状在小生境梯度上的协同变异模式,异质小生境对群落物种共存格局的影响策略。以期深化对喀斯特生态系统植物和环境之间相关性的理解,为喀斯特生态系统的植被修复及生物多样性保护提供理论参考。

1 研究地概况和研究方法

1.1 研究地概况

天龙山(北纬 $26^{\circ}22'07.06''$ 、东经 $105^{\circ}45'06.65''$)

位于贵州省普定县城关镇北部,地处典型的喀斯特地貌区域,平均海拔约 1 100 m,地势表现为南部和北部较高,中部相对较缓,该区域属于乌江上游三岔河流域的一部分,其喀斯特地貌覆盖范围约占全县总面积的 80%。该地区土壤主要由石灰岩构成。在湿润的季风气候与人为活动干扰的共同作用下,形成了以喀斯特次生林为主的非地带性植被。

1.2 研究方法

1.2.1 小生境划分 在小生境划分过程中,参考文献[3-4]中的分类体系,并结合野外实际调查情况进行优化调整,综合土层厚度和岩石露出形态,将研究区小生境划分为石面(R)、石-土交界面(R-S)及土面(S)3种类型,其中,石面生境特征为植被直接生长在岩石上或石缝中,石面通风好但水分蒸发迅速,植被周围基岩直接露出地表,植被根部没有土壤或少量土壤(土层厚度小于 2 cm),土壤养分的保留与固定功能较弱,生境条件极为严酷;石-土交界面生境特征为植被生长在浅土层岩石上或石沟中,植被周围基岩没有完全露出地表,岩石上有一层土但土层厚度小于 5 cm 生境条件介于石面与土面生境之间,属中度严苛过渡型生境;土面生境特征为植被周围无基岩露出,土层厚度大于 30 cm,植被根系完全生长在土壤中,通风条件好,土壤保水、保肥能力强,生境条件优越。

1.2.2 群落调查及植物叶片性状测定 在研究区内划定一块面积 $200\text{ m}\times 100\text{ m}$ 的典型喀斯特次生林样地。为系统比较石面、石-土交界面和土面 3 类小生境,采用分层随机取样法布设调查样方。首先,在野外踏查基础上,于样地内初步识别并标注 3 类小生境的分布范围。随后,在每类小生境的分布区域内,随机设置若干个面积 $10\text{ m}\times 10\text{ m}$ 的乔木样方,确保每类小生境的样方数与其在样地中的面积比例大致相符,共设置 50 个样方,其中,石面生境 15 个,石-土交界面生境 20 个,土面生境 15 个。具体方法为:在每类小生境的分布范围内,使用 GPS 结合地形图,随机生成样方中心点坐标,确保任意 2 个样方中心点间距不小于 20 m;以中心点为基点,使用钢卷尺(精度 1 cm)划定面积 $10\text{ m}\times 10\text{ m}$ 的正方形样方边界,对样方内所有胸径大于或等于 1 cm 的木本植物进行每木调查,记录种名、胸径、地径、树高及所处小生境类型。胸径大于或等于 1 cm 的木本植物使用胸径尺(精度 0.1 cm)测量胸径,胸径小于 1 cm 的木本植物使用游

标卡尺(精度 0.02 mm)测量地径;使用激光测高仪(精度 0.1 cm)测量树高。参考文献[20-21]中的方法计算重要值,并将不同生长型中重要值大于 5%的物种作为优势种,其余为伴生种。将 3 类小生境中均存在的优势种作为共优种。选取共优种作为叶功能性状的研究对象,以较好反应出群落物种情况,包括窄叶柯(*Lithocarpus confinis* C. C. Huang ex Y. C. Hsu et H. W. Jen)、香叶树(*Lindera communis* Hemsl.)、化香树(*Platycarya strobilacea* Siebold et Zucc.)、安顺润楠(*Machilus cavaleriei* H. Lévl.)和短萼海桐(*Pittosporum brevicalyx* (Oliv.) Gagnep.) 5 种乔木,以及云南旌节花(*Stachyurus yunnanensis* Franch.)、异叶鼠李(*Rhamnus heterophylla* Oliv.)和刺异叶花椒(*Zanthoxylum dimorphophyllum* var. *spinifolium* Rehder et E. H. Wilson) 3 种灌木。每种随机选取 10~25 株,每株采集 20~25 枚位于树冠中上部、向阳、完全展开、健康无病虫害且非新萌发或衰老的成熟叶片,装袋密封保存,带回实验室。

根据文献[20-21]中的方法进行叶功能性状指标测量。使用万分之一电子天平称量叶鲜质量(m_1);使用游标卡尺(精度 0.02 mm)测量叶厚度(d),测量叶厚度时尽量避开主叶脉,对同一叶片不同位置重复测量 3 次后取平均值;使用 CI-202 多用途叶面积仪(美国 CID Bio-Science 公司)测量单叶面积(A);使用 SPAD-502 便携式叶绿素仪(日本 Konica Minolta 公司)测量叶绿素含量(w_{chl}),每枚叶片选取 3 个代表性位点测量后取平均值。上述实验完成后,将叶片置于烘箱内,105 °C 下杀青 2 min,85 °C 下烘干至恒质量,使用万分之一电子天平称量叶干质量(m_2)。并进一步计算比叶面积(SLA)、叶干物质含量(w_1)、叶组织密度(ρ),计算公式分别为 $SLA = A/m_1$ 、 $w_1 = m_2/m_1$ 和 $\rho = m_2/(A \times d)$ 。参考文献[18]中的方法计算变异系数。

1.3 数据处理和分析

使用 EXCEL 2019 软件进行数据处理;使用 SPSS 26 软件进行 Pearson 相关性分析、 t 检验、方差分析(ANOVA)、事后检验;使用 Origin 2021 软件制图。

2 结果和分析

2.1 不同小生境物种组成及共优种重要值比较

黔中喀斯特次生林不同小生境乔木和灌木的物

种组成见表 1。结果显示:石面生境中有乔木植物 10 种,隶属于 8 科 9 属,其中,樟科(Lauraceae,含 2 属 2 种)的物种数最多;优势种为窄叶柯、朴(*Celtis sinensis* Pers.)、香叶树、化香树、安顺润楠和短萼海桐 6 种。灌木植物有 15 种(含种下等级,下同),隶属于 12 科 15 属,其中,蔷薇科(Rosaceae,含 3 属 3 种)和鼠李科(Rhamnaceae,含 2 属 2 种)的物种数较多;优势种为地果(*Ficus tikoua* Bureau)、山莓(*Rubus corchorifolius* Linn. f.)、滇鼠刺(*Itea yunnanensis* Franch.)、多叶勾儿茶(*Berchemia polyphylla* Wall. ex M. A. Lawson)、异叶鼠李、云南旌节花、刺异叶花椒和铁仔(*Myrsine africana* Linn.)。

石-土交界面生境有乔木植物 12 种,隶属于 10 科 11 属,其中,樟科(含 3 属 3 种)物种数最多;优势种为安顺润楠、窄叶柯、香叶树、化香树和短萼海桐。灌木植物有 8 种,隶属于 7 科 8 属,其中,鼠李科(含 2 属 2 种)物种数较多;优势种为刺异叶花椒、异叶鼠李、十大功劳[*Mahonia fortunei* (Lindl.) Fedde]和云南旌节花。

土面生境有乔木植物 11 种,隶属于 9 科 11 属,其中樟科(含 2 属 2 种)物种数最多;优势种为窄叶柯、香叶树、安顺润楠、短萼海桐和化香树。灌木植物有 11 种,隶属于 9 科 11 属,其中鼠李科(含 2 属 2 种)物种数较多;优势种为刺异叶花椒、异叶鼠李、滇鼠刺、云南旌节花、铁仔、小果蔷薇(*Rosa cymosa* Tratt.)和地果。

进一步统计共优种的重要值,不同小生境中 5 种乔木共优种的重要值之和在 74.62%~92.68%之间,3 种灌木共优种的重要值之和在 25.93%~68.63%之间。结果(表 2)显示:从乔木看,石面生境中窄叶柯重要值最高(27.55%),安顺润楠和短萼海桐重要值较低(分别为 8.94%和 7.58%);石-土交界面生境中安顺润楠重要值最高(33.12%),其他 4 种植物重要值在 11.13%~16.36%之间;土面生境中窄叶柯重要值最高(35.80%),短萼海桐和化香树重要值较低(分别为 5.65%和 5.05%)。从灌木看,石面生境中云南旌节花和异叶鼠李重要值较高(分别为 10.11%和 9.53%),刺异叶花椒的重要值最低(6.29%);石-土交界面生境中刺异叶花椒和异叶鼠李重要值较高(分别为 32.70%和 28.27%),云南旌节花的重要值最低(7.66%);土面生境中刺异叶花椒的重要值最高(17.37%),云南旌节花的重要值最低(5.20%)。

表1 黔中喀斯特次生林不同小生境乔木和灌木的物种组成
Table 1 Species composition of trees and shrubs in different microhabitats of secondary forest in the karst of Central Guizhou

小生境 Microhabitat	种数 Species number	乔木物种组成 Species composition of trees	
		优势种 Dominant species	伴生种 Associated species
石面 Rock surface	10	窄叶柯 <i>Lithocarpus confinis</i> , 朴 <i>Celtis sinensis</i> , 香叶树 <i>Lindera communis</i> , 化香树 <i>Platycarya strobilacea</i> , 安顺润楠 <i>Machilus cavaleriei</i> , 短萼海桐 <i>Pittosporum brevicalyx</i>	多脉猫乳 <i>Rhamnella martini</i> , 香椿 <i>Toona sinensis</i> , 石楠 <i>Photinia serratifolia</i> , 紫弹树 <i>Celtis biondii</i>
石-土交界面 Rock-soil interface	12	安顺润楠 <i>Machilus cavaleriei</i> , 窄叶柯 <i>Lithocarpus confinis</i> , 香叶树 <i>Lindera communis</i> , 化香树 <i>Platycarya strobilacea</i> , 短萼海桐 <i>Pittosporum brevicalyx</i>	多脉猫乳 <i>Rhamnella martini</i> , 云贵鹅耳枥 <i>Carpinus pubescens</i> , 珊瑚冬青 <i>Ilex corallina</i> , 朴 <i>Celtis sinensis</i> , 猴樟 <i>Camphora bodinieri</i> , 石楠 <i>Photinia serratifolia</i> , 紫弹树 <i>Celtis biondii</i>
土面 Soil surface	11	窄叶柯 <i>Lithocarpus confinis</i> , 香叶树 <i>Lindera communis</i> , 安顺润楠 <i>Machilus cavaleriei</i> , 短萼海桐 <i>Pittosporum brevicalyx</i> , 化香树 <i>Platycarya strobilacea</i>	云贵鹅耳枥 <i>Carpinus pubescens</i> , 珊瑚冬青 <i>Ilex corallina</i> , 多脉猫乳 <i>Rhamnella martini</i> , 猴樟 <i>Camphora bodinieri</i> , 紫弹树 <i>Celtis biondii</i> , 野桐 <i>Mallotus tenuifolius</i>
小生境 Microhabitat	种数 Species number	灌木物种组成 Species composition of shrubs	
		优势种 Dominant species	伴生种 Associated species
石面 Rock surface	15	地果 <i>Ficus tikoua</i> , 山莓 <i>Rubus corchorifolius</i> , 滇鼠刺 <i>Itea yunnanensis</i> , 多叶勾儿茶 <i>Berchemia polyphylla</i> , 异叶鼠李 <i>Rhamnus heterophylla</i> , 云南旌节花 <i>Stachyurus yunnanensis</i> , 刺异叶花椒 <i>Zanthoxylum dimorphophyllum</i> var. <i>spinifolium</i> , 铁仔 <i>Myrsine africana</i>	忍冬 <i>Lonicera japonica</i> , 十大功劳 <i>Mahonia fortunei</i> , 土茯苓 <i>Smilax glabra</i> , 小果蔷薇 <i>Rosa cymosa</i> , 黑果菝葜 <i>Smilax glaucocchina</i> , 三叶木通 <i>Akebia trifoliata</i> , 金丝桃 <i>Hypericum monogynum</i>
石-土交界面 Rock-soil interface	8	刺异叶花椒 <i>Zanthoxylum dimorphophyllum</i> var. <i>spinifolium</i> , 异叶鼠李 <i>Rhamnus heterophylla</i> , 十大功劳 <i>Mahonia fortunei</i> , 云南旌节花 <i>Stachyurus yunnanensis</i>	刺楸 <i>Kalopanax septemlobus</i> , 多叶勾儿茶 <i>Berchemia polyphylla</i> , 连翘 <i>Forsythia suspensa</i> , 地果 <i>Ficus tikoua</i>
土面 Soil surface	11	刺异叶花椒 <i>Zanthoxylum dimorphophyllum</i> var. <i>spinifolium</i> , 异叶鼠李 <i>Rhamnus heterophylla</i> , 滇鼠刺 <i>Itea yunnanensis</i> , 云南旌节花 <i>Stachyurus yunnanensis</i> , 铁仔 <i>Myrsine africana</i> , 小果蔷薇 <i>Rosa cymosa</i> , 地果 <i>Ficus tikoua</i>	十大功劳 <i>Mahonia fortunei</i> , 山莓 <i>Rubus corchorifolius</i> , 多叶勾儿茶 <i>Berchemia polyphylla</i> , 黑果菝葜 <i>Smilax glaucocchina</i>

表2 黔中喀斯特次生林不同小生境乔木和灌木共优种重要值的比较¹⁾

Table 2 Comparison of importance values of co-dominant species of trees and shrubs in different microhabitats of secondary forest in the karst of Central Guizhou¹⁾

MH ²⁾	乔木共优种重要值/% Importance value of co-dominant species of trees					灌木共优种重要值/% Importance value of co-dominant species of shrubs		
	Lc1	Lc2	Ps	Mc	Pb	Sy	Rh	Zd
R	27.55	16.00	14.55	8.94	7.58	10.11	9.53	6.29
R-S	16.36	14.84	11.58	33.12	11.13	7.66	28.27	32.70
S	35.80	23.44	5.05	22.74	5.65	5.20	14.02	17.37

¹⁾ Lc1: 窄叶柯 *Lithocarpus confinis* C. C. Huang ex Y. C. Hsu et H. W. Jen; Lc2: 香叶树 *Lindera communis* Hemsl.; Ps: 化香树 *Platycarya strobilacea* Siebold et Zucc.; Mc: 安顺润楠 *Machilus cavaleriei* H. Lévl.; Pb: 短萼海桐 *Pittosporum brevicalyx* (Oliv.) Gagnep.; Sy: 云南旌节花 *Stachyurus yunnanensis* Franch.; Rh: 异叶鼠李 *Rhamnus heterophylla* Oliv.; Zd: 刺异叶花椒 *Zanthoxylum dimorphophyllum* var. *spinifolium* Rehder et E. H. Wilson.

²⁾ MH: 小生境 Microhabitat. R: 石面 Rock surface; R-S: 石-土交界面 Rock-soil interface; S: 土面 Soil surface.

2.2 不同小生境乔木和灌木叶功能性状差异分析

黔中喀斯特次生林不同小生境乔木和灌木叶功能性状的比较见表3。结果显示:在同一小生境中,乔木叶面积、叶干物质含量和叶组织密度显著($P <$

0.05)高于灌木,而叶厚度和叶绿素含量则显著低于灌木。比叶面积在土面生境的乔木和灌木间差异不显著;比叶面积在石-土交界面、土面生境的乔木和灌木间差异显著,其中,石-土交界面生境中灌木显著高于乔木,而土面生境中乔木显著高于灌木。

同一生长型下,乔木叶厚度和叶组织密度在石面、石-土交界面、土面生境间差异不显著;土面和石面生境中叶面积(分别为 23.95 和 23.52 cm^2)显著高于石-土交界面生境(20.50 cm^2);石面、石-土交界面生境中叶绿素含量(分别为 49.22 和 48.55 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)显著高于土面生境(45.67 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$);土面生境中比叶面积(163.19 $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$)显著高于石-土交界面生境(137.22 $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$);石-土交界面生境中叶干物质含量(0.53 $\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)显著高于土面生境(0.42 $\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)。灌木的叶厚度、叶绿素含量、叶干物质含量、叶组织密度在3类小生境间均无显著差异;石面生境中叶面积(12.72 cm^2)显著高于石-土交界面生境(9.03 cm^2),石-土交界面生境中比叶面积(177.21 $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$)显著高于石面和土面生境(分别为 142.27 和 143.69 $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$)。

土面生境中乔木叶厚度和叶组织密度的变异系数高于石面和石-土交界面生境, 而石面和石-土交界面生境中叶面积、叶绿素含量、比叶面积和叶干物质含量的变异系数普遍高于土面生境。石-土交界面和土面生境中灌木叶厚度、叶面积、比叶面积和叶干物质含量的变异系数高于石面生境; 土面生境中的叶绿素含量高于石面和石-土交界面生境, 而叶组织密度低于石面和石-土交界面生境。总体上看, 石-

土交界面生境中灌木叶面积的变异系数最大 (75.46%), 灌木叶绿素含量的变异系数最小 (6.69%)。石面和石-土交界面生境中乔木叶厚度、叶绿素含量、比叶面积、叶干物质含量的变异系数高于灌木, 而叶组织密度的变异系数低于灌木; 土面生境中乔木叶面积、叶绿素含量、比叶面积、叶干物质含量的变异系数低于灌木, 而叶厚度和叶组织密度的变异系数高于灌木。

表 3 黔中喀斯特次生林不同小生境乔木和灌木叶功能性状的比较 ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

Table 3 Comparison of leaf functional traits of trees and shrubs in different microhabitats of secondary forest in the karst of Central Guizhou ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

		乔木 Tree				
小生境 ²⁾ Microhabitat ²⁾	叶厚度/mm Leaf thickness	叶面积/cm ² Leaf area	叶绿素含量/(mg · g ⁻¹) Chlorophyll content	比叶面积/(cm ² · g ⁻¹) Specific leaf area	叶干物质含量/(g · g ⁻¹) Leaf dry matter content	叶组织密度/(g · cm ⁻³) Leaf tissue density
R	0.14±0.06Ba (45.96%)	23.52±10.21Aa (43.40%)	49.22±7.16Ba (14.54%)	156.89±82.76Aab (52.75%)	0.49±0.22Aab (46.07%)	0.70±0.36Aa (51.03%)
R-S	0.13±0.06Ba (46.98%)	20.50±6.75Ab (32.94%)	48.55±7.43Ba (15.30%)	137.22±50.72Bb (36.96%)	0.53±0.34Aa (63.83%)	0.73±0.39Aa (52.69%)
S	0.11±0.08Ba (66.97%)	23.95±9.30Aa (38.84%)	45.67±4.72Bb (10.34%)	163.19±43.17Aa (26.45%)	0.42±0.09Ab (20.45%)	0.81±0.50Aa (61.76%)
		灌木 Shrub				
小生境 ²⁾ Microhabitat ²⁾	叶厚度/mm Leaf thickness	叶面积/cm ² Leaf area	叶绿素含量/(mg · g ⁻¹) Chlorophyll content	比叶面积/(cm ² · g ⁻¹) Specific leaf area	叶干物质含量/(g · g ⁻¹) Leaf dry matter content	叶组织密度/(g · cm ⁻³) Leaf tissue density
R	0.21±0.07Aa (35.08%)	12.72±4.49Ba (35.32%)	52.94±4.66Aa (8.80%)	142.27±28.52Ab (20.05%)	0.31±0.08Ba (27.76%)	0.42±0.29Ba (69.36%)
R-S	0.16±0.07Aa (43.02%)	9.03±6.81Bb (75.46%)	53.88±3.60Aa (6.69%)	177.21±55.87Aa (31.53%)	0.32±0.14Ba (43.63%)	0.47±0.31Ba (66.18%)
S	0.19±0.12Aa (61.16%)	9.61±6.10Bab (63.46%)	52.88±6.65Aa (12.57%)	143.69±56.97Bb (39.65%)	0.35±0.17Ba (46.76%)	0.51±0.26Ba (51.29%)

¹⁾ 同列中不同小写字母表示同一生长型在不同小生境间差异显著 ($P < 0.05$) Different lowercases in the same column indicate the significant differences ($P < 0.05$) between different microhabitats of the same growth form; 同列中不同大写字母表示同一小生境在不同生长型间差异显著 ($P < 0.05$) Different uppercases in the same column indicate the significant differences ($P < 0.05$) between different growth forms in the same microhabitat. 括号内数值为变异系数 The values in parentheses are the coefficient of variation.

²⁾ R: 石面 Rock surface; R-S: 石-土交界面 Rock-soil interface; S: 土面 Soil surface.

2.3 不同小生境下植物叶片功能性状间的相关性分析

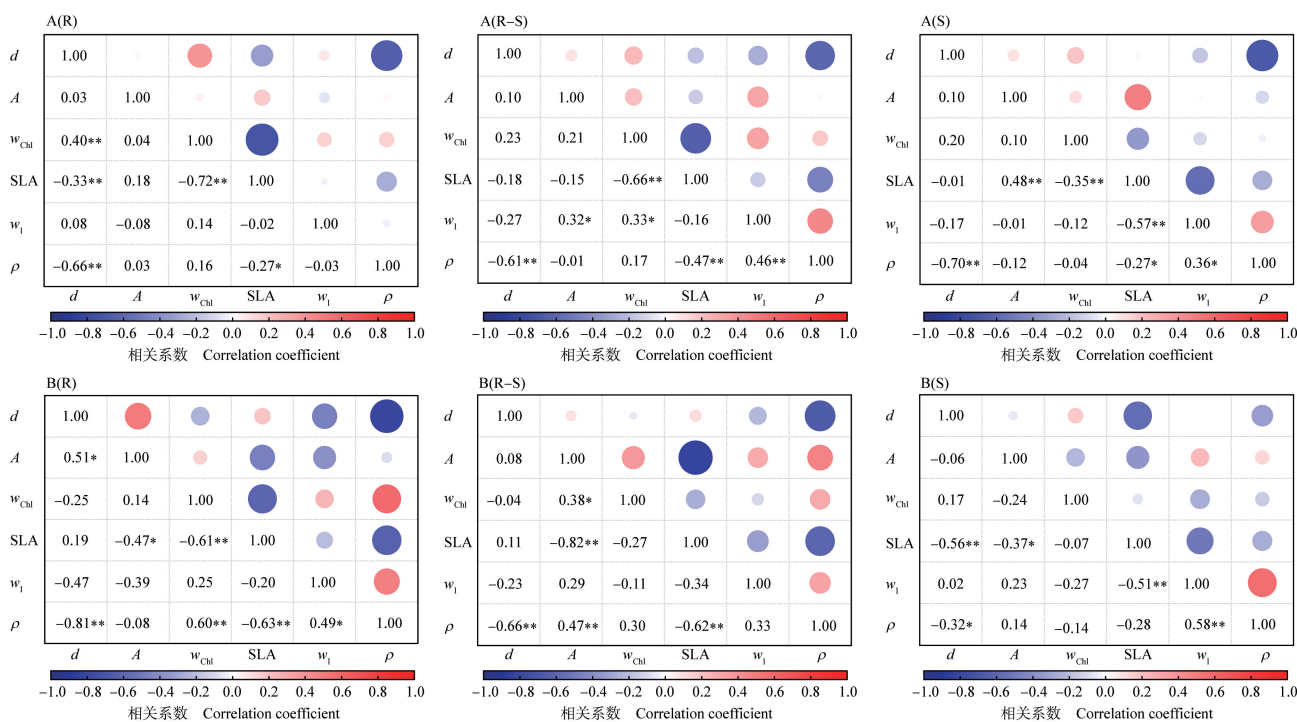
黔中喀斯特次生林不同小生境中乔木和灌木叶功能性状的相关性见图 1。结果显示: 乔木和灌木叶功能性状在不同小生境中的相关性具有差异性。石面生境中, 乔木叶厚度与叶绿素含量呈极显著正相关 ($P < 0.01$), 与比叶面积和叶组织密度呈极显著负相关; 叶绿素含量与比叶面积呈极显著负相关; 比叶面积与叶组织密度呈显著负相关 ($P < 0.05$)。石-土交界面生境中, 乔木叶厚度与叶组织密度呈极显著负相关; 叶面积与叶干物质含量呈显著正相关; 叶绿素含

量与比叶面积呈极显著负相关, 与叶干物质含量呈显著正相关; 比叶面积与叶组织密度呈极显著负相关; 叶干物质含量与叶组织密度呈极显著正相关。土面生境中, 乔木叶厚度与叶组织密度呈极显著负相关, 叶面积与比叶面积呈极显著正相关, 叶绿素含量与比叶面积呈极显著负相关, 比叶面积与叶干物质含量和叶组织密度呈极显著或显著负相关, 叶干物质含量与叶组织密度呈显著正相关。

石面生境中, 灌木叶厚度与叶面积呈显著正相关, 与叶组织密度呈极显著负相关; 叶面积与比叶面积呈显著负相关; 叶绿素含量与比叶面积呈极显著负

相关,与叶组织密度呈极显著正相关;比叶面积与叶组织密度呈极显著负相关;叶干物质含量与叶组织密度呈显著正相关。石-土交界面生境中,灌木叶厚度与叶组织密度呈极显著负相关;叶面积与叶组织密度呈极显著或显著正相关,与比叶面积呈

极显著负相关;比叶面积与叶组织密度呈极显著负相关。土面生境中,灌木叶厚度与比叶面积和叶组织密度呈极显著或显著负相关;叶面积与比叶面积呈显著负相关;比叶面积与叶干物质含量呈极显著负相关;叶干物质含量与叶组织密度呈极显著正相关。



R: 石面 Rock surface; R-S: 石-土交界面 Rock-soil interface; S: 土面 Soil surface. d : 叶厚度 Leaf thickness; A : 叶面积 Leaf area; w_{chl} : 叶绿素含量 Chlorophyll content; SLA: 比叶面积 Specific leaf area; w_1 : 叶干物质含量 Leaf dry matter content; ρ : 叶组织密度 Leaf tissue density. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$.

图1 黔中喀斯特次生林不同小生境中乔木(A)和灌木(B)叶功能性状的相关性

Fig. 1 Correlation of leaf functional traits of trees (A) and shrubs (B) in different microhabitats of secondary forest in the karst of Central Guizhou

3 讨论和结论

3.1 不同小生境对物种组成的影响

本研究中,喀斯特石面、石-土交界面和土面生境对次生林群落物种组成和叶功能性状有明显影响,乔木和灌木的响应模式也存在明显差异。物种组成是环境筛选和生物互作共同作用的结果。调查发现,乔木物种数最多的是石-土交界面生境(12种),而灌木物种数最多的是石面生境(15种);与石面生境相比,石-土交界面生境中灌木物种数减少了46.7%。该现象与经典的环境筛选理论一致,即非生物环境用生理耐受性的阈值来筛选物种库^[22]。石-土交界面

生境属于典型的生态过渡带,土壤浅薄、持水能力差且水分波动大,是强烈的胁迫环境^[4,16],会造成许多根系浅、抗旱能力弱的阳生灌木(地果、山莓等)因不能耐受而退出,体现出该生境对灌木物种的强过滤作用。相比之下,乔木因为根系较深、输导水分和储存水分能力强,更能缓冲这类生境的胁迫,物种数量得以保持甚至略有增加^[17]。与石面生境相比,土面生境的环境得到改善(土层加厚,资源条件优化),群落优势种明显演替。常绿乔木(安顺润楠、香叶树)重要值升高、优势度上升,落叶乔木(化香树)重要值降低、优势度下降。这与部分研究强调落叶树种在季节性干旱喀斯特环境中更具适应优势的观点有所不同^[23]。这可能与不同生境下光竞争格局的变化有

关^[24]。在资源匮乏的石面生境中,落叶策略可以减少干季的水分损耗,但随着生境改善(特别是土面生境),群落郁闭度增大,林下光环境成为关键限制因子。常绿树种由于具有终年保持的冠层以及全年都能进行光合作用的能力,在荫蔽的环境下可以更有效地获取、利用光资源,从而在竞争中占据优势。常绿树种的凋落物分解缓慢,可能会因改变土壤微环境(酸度、养分循环等)而进一步巩固自身优势^[25]。

3.2 不同小生境对植物叶功能性状的影响

植物功能性状的分异与变异格局是其响应生境过滤、采取差异化资源利用策略的表征^[26]。本研究结果显示:喀斯特次生林乔木与灌木在叶功能性状上呈现明显分异,且对不同小生境的响应不同,这与喀斯特异质生境及植物生态位分化规律高度一致^[27]。就同一小生境而言,乔木叶面积、叶干物质含量与叶组织密度显著($P < 0.05$)高于灌木,反映出乔木更倾向于生物量积累与结构构建,以维持冠层空间优势^[28];灌木则以更高的叶厚度与叶绿素含量占优,体现其对叶片保水与光合效率的优先投入,进而适配林下微环境的资源利用需求^[29]。比叶面积的生境依赖性分异尤为关键,在石-土交界面,灌木比叶面积显著高于乔木,偏向快速资源获取^[18];而在土面生境,乔木比叶面积显著高于灌木,强化其快速生长与空间占据能力^[4]。这种生长型间的性状分异,印证了叶经济谱框架下乔灌木生态位分化适应机制^[12]。

同一生长型下,乔木叶厚度与叶组织密度在3种生境间无显著差异,结构性状稳定性较强,与其深根系、高抗旱性的生物学特性相符^[23]。但乔木物种其他性状存在显著差异,石面生境严酷贫瘠,其叶绿素含量最高,符合快速投资-收益策略,通过提升光合色素效率,最大化单位干物质投资的光合回报^[12];石-土交界面生境属于资源过渡型,叶面积和比叶面积最小,呈保守型特征,以降低水分与养分流失风险^[18];在土面生境中资源得到改善,叶面积和比叶面积最高、叶干物质含量最低,转变为资源获取型策略,快速占据空间并加速生长^[23]。灌木仅叶面积与比叶面积在3类生境间存在显著差异,其余性状指标间无显著差异,体现其性状整体保守性与高可塑性并存^[30]。灌木物种在石面生境中的叶厚度、叶面积最高,形成“厚叶-大叶片”组合,增强保水能力和光合器官密度,适配石面生境的干旱胁迫;石-土交界面生境中比叶面积最大、叶面积最低,生境中灌木采取

快速获取策略,以高效利用过渡带的有限资源;土面生境中叶干物质含量和叶组织密度最高,受乔木生长限制,林下光照成为灌木生长的主要限制因子,高叶干物质含量与叶组织密度意味着更长叶片寿命与更强物理防御,利于灌木在荫蔽与植食压力下生存^[31]。

从变异系数看,本研究中乔木和灌木叶功能性状的变异系数处于中等水平(6.69%~75.46%),低于喀斯特原生林(13.33%~103.33%)^[32],可能是由于次生林受到人为干扰后环境均质化以及演替时间较短,物种功能分化还没有达到顶极群落水平^[19]³⁸。值得注意的是,变异系数最大值(灌木叶面积的变异系数)和最小值(灌木叶绿素含量的变异系数)都出现在石-土交界面生境的灌木物种中,体现出该生境中灌木物种形态可塑性强、光合生理保守的特征^[30]。整体上,石面和石-土交界面生境中乔木叶厚度、叶面积、叶绿素含量、比叶面积、叶干物质含量变异系数高于灌木,反映出严酷生境对乔木的过滤作用,驱动其形态和生理性状的差异化适应,在土面生境中乔木叶厚度和叶组织密度的变异系数更高,而灌木叶面积、叶绿素含量、比叶面积、叶干物质含量的变异系数更高,表明良好生境下灌木的功能分化更活跃,通过性状变异拓展生态位^[27]。

3.3 不同小生境植物叶功能性状间的相关性

喀斯特石面、石-土交界面、土面生境在水分保持、土壤养分供给、基质稳定性上存在梯度分化,直接导致植物叶功能性状权衡与协同关系发生改变^[4]。石面生境岩石裸露率高,几乎无土壤覆盖,水分和养分极度匮乏,植物面临强烈的干旱与养分胁迫,因此乔木在该生境下形成了叶厚度与叶绿素含量呈极显著正相关($P < 0.01$)、与比叶面积和叶组织密度呈极显著负相关的性状关联,厚叶形态可提升水分储存能力,高叶绿素含量保障有限光资源的高效利用,低比叶面积则减少水分蒸腾散失,以抗旱保水、高效光合应对贫瘠胁迫^[33]。相较于石面生境,石-土交界面生境水分和养分条件有所改善,而土面生境土壤层更厚、资源供给相对充足,植物面临的环境胁迫逐步减弱,叶功能性状相关性也随之调整。石-土交界面和土面生境中,乔木叶厚度均与叶组织密度呈极显著负相关,叶绿素含量与比叶面积呈极显著负相关,石-土交界面生境中的叶面积与叶干物质含量以及土面生境中的叶干物质含量与叶组织密度呈显著正相关($P < 0.05$),这一变化反映出随着生境资源条件优化,

植物从侧重抗逆的保守策略向兼顾生长与资源利用的中间型策略转变,通过增大叶面积提升光合效率、提高叶干物质含量、增强叶片结构稳定性,实现生长与抗逆平衡^[34]。

本研究中,灌木叶功能性状相关性在3类小生境中表现出更高的稳定性,叶厚度与叶组织密度、叶面积与比叶面积的显著或极显著负相关在3类生境中均保持稳定,这一规律凸显了灌木对喀斯特多变小生境的较强适应性,采取资源保守型策略。与乔木相比,灌木植株低矮、根系分布较浅,更易受小生境水分、养分波动的影响,在长期进化过程中形成了稳定的性状权衡策略,即通过叶厚度与叶组织密度的负相关,平衡叶片抗逆性与构建成本^[29];通过叶面积与比叶面积的负相关,合理分配光合产物,在不同胁迫程度的小生境中均能维持基本生长和代谢。同时,灌木在不同小生境下也形成了差异化的性状关联,体现其适应策略的灵活性。石面生境中,灌木叶绿素含量与叶组织密度呈极显著正相关,兼顾光合效率与叶片抗逆性^[26];石-土交界面生境中,叶面积与叶绿素含量和叶组织密度呈显著或极显著正相关,实现光合面积与生理功能的协同提升^[23];土面生境中,比叶面积与叶干物质含量呈极显著负相关,优化资源利用效率^[28]。而乔木仅在土面生境中表现出叶面积与比叶面积的极显著正相关,整体性状关联的灵活性弱于灌木,这与乔木植株高大、根系更深、对微生境胁迫敏感度较低的生长特性密切相关,也反映出喀斯特地区不同生长型植物适应策略的分化^{[19]49-50}。可见,胁迫越强,性状关联越耦合、策略越保守;资源改善后,乔木关联解耦、转向获取型,灌木关联复杂化、强化保守型,生境异质性与生长型分化共同驱动植物叶性状权衡关系。

3.4 结论

喀斯特石面、石-土交界面、土面小生境明显影响次生林群落物种组成与叶功能性状,乔木和灌木响应模式存在明显分化。物种组成上,环境筛选起主导作用,石-土交界面生境对灌木的胁迫性强,物种数大幅减少,乔木因根系深抗逆性强物种数保持稳定;土面生境资源优化,常绿乔木取代落叶乔木占据优势。叶功能性状方面,乔木和灌木性状分异明显,乔木侧重生物量积累与空间占据,灌木优先保障保水与光合效率,契合叶经济谱生态位分化理论。不同小生境下,乔木结构性状更稳定,随资源改善从保守型转

向资源获取型策略;灌木性状整体保守且可塑性强,根据生境胁迫调整适应策略。性状相关性上,生境胁迫越强,乔木和灌木性状关联越紧密、策略越保守,资源优化后二者适应策略分化,灌木性状关联更稳定。此外,本研究中次生林性状的变异系数低于原生林,受干扰与演替时间影响,物种功能分化较弱。综上,喀斯特异质小生境与生长型差异,共同驱动植物物种分布及叶功能性状的权衡适应,揭示了喀斯特植物的特殊生境适应机制。因此,异质小生境通过不同的环境过滤和资源竞争格局,共同塑造了喀斯特次生林乔木和灌木物种组成的分化,并且驱动二者形成了乔木偏获取、灌木偏保守的互补性生态策略。在喀斯特地区开展植被恢复与生物多样性保护时,应考虑小生境的异质性,根据不同生长型植物的适应性,科学地选择物种并配置空间,以达到群落结构改善和生态功能持续提升的目的。

本研究主要关注极端生境类型,未涵盖5~30 cm的中等土层生境,未来研究可进一步细化生境梯度。另,本研究中灌木共优种数量较少(仅3种),虽为优势种,但未能全面涵盖所有功能型,尤其是已在石-土交界面生境中消失的物种(如地果、山莓)。未来研究应扩大灌木样本量,特别是对不同消失物种与留存物种的性状进行对比,以更全面地揭示生境筛选机制。

参考文献:

- [1] YUAN C J, WANG H D, DAI X Y, et al. Effect of karst microhabitats on the structure and function of the rhizosphere soil microbial community of rhododendron pudingense [J]. Sustainability, 2023, 15: 7104.
- [2] JIANG X, ZHOU H, ZHAO W J, et al. The impact of microhabitat and microtopography on the photosynthetic characteristics of typical karst forest plants in Guizhou, China [J]. Forests, 2025, 16: 532.
- [3] ZHANG Z M, HUANG X F, LIU Y Y. Species composition and diversity of plants at different successional stages in small catchments of karst areas [J]. Pakistan Journal of Botany, 2020, 52 (2): 551-556.
- [4] 周汀, 崔迎春, 叶雨艳, 等. 不同小生境下典型喀斯特森林植物叶片功能性状特征 [J]. 中南林业科技大学学报, 2022, 42 (10): 129-140.
- [5] LIU C N, HUANG Y, WU F, et al. Plant adaptability in karst regions [J]. Journal of Plant Research, 2021, 134: 889-906.
- [6] WU Y Y, WU Y S. The diversification of adaptive strategies for karst-adaptable plants and the utilization of plant resources in karst ecosystems [J]. Agronomy, 2023, 13: 2135.

- [7] FREI K, E-VOJTKÓ A, TÖLGYESI C, et al. Topographic complexity drives trait composition as well as functional and phylogenetic diversity of understory plant communities in microrefugia: new insights for conservation[J]. *Forest Ecosystems*, 2025, 12: 100278.
- [8] 程 晶, 刘济明, 熊 华, 等. 喀斯特中度石漠化不同小生境的植物群落特征[J]. *四川农业大学学报*, 2020, 38(3): 272-279.
- [9] 俞筱押, 李玉辉, 马遵平. 云南石林喀斯特小生境木本植物多样性特征[J]. *山地学报*, 2007, 25(4): 438-447.
- [10] RAVNJAK B, BAVCON J, ČARNI A. Plant functional traits of plants species colonizing forest gaps[J]. *Diversity*, 2023, 15: 973.
- [11] PÉREZ-HARGUINDEGUY N, DÍAZ S, GARNIER E, et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide[J]. *Australian Journal of Botany*, 2013, 61: 167-234.
- [12] ACKERLY D D, KNIGHT C A, WEISS S B, et al. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses[J]. *Oecologia*, 2002, 130: 449-457.
- [13] WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY M, et al. The worldwide leaf economics spectrum[J]. *Nature*, 2004, 428: 821-827.
- [14] 杜雪莲, 王世杰, 容 丽. 喀斯特石漠化区不同小生境常见灌木种叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值特征[J]. *应用生态学报*, 2011, 22(12): 3094-3100.
- [15] 王兴富, 黄先飞, 胡继伟, 等. 喀斯特石漠化过程中小生境及岩性的演替对土壤有机碳的影响[J]. *水土保持学报*, 2020, 34(4): 295-303.
- [16] 张军以, 戴明宏, 王腊春, 等. 西南喀斯特石漠化治理植物选择与生态适应性[J]. *地球与环境*, 2015, 43(3): 269-278.
- [17] 王梦洁, 容 丽, 叶天木, 等. 黔中喀斯特次生林木本植物更新动态特征[J]. *应用与环境生物学报*, 2022, 28(6): 1586-1593.
- [18] 王 琪, 容 丽, 王梦洁, 等. 黔中木本植物叶功能性状对退化喀斯特土壤特性的响应[J]. *地球与环境*, 2022, 50(5): 639-647.
- [19] 李婷婷. 黔中喀斯特山地次生林的群落动态研究[D]. 贵阳: 贵州师范大学, 2021.
- [20] 林新豪, 傅可怡, 杨芝来, 等. 中国岛屿特有植物油叶柯群落特征与物种多样性分析[J]. *植物资源与环境学报*, 2026, 35(1): 83-92.
- [21] 周 刚, 赵德缙, 陈 奎, 等. 神农架南坡珍稀濒危植物与主要优势种的生态位和种间联结关系[J]. *植物科学学报*, 2025, 43(6): 739-748.
- [22] 许驭丹, 董世魁, 李 帅, 等. 植物群落构建的生态过滤机制研究进展[J]. *生态学报*, 2019, 39(7): 2267-2281.
- [23] 隆庆之, 杜 虎, 苏 樑, 等. 喀斯特常绿阔叶林木本植物功能性状变异及其适应策略[J]. *生态学报*, 2023, 43(21): 8875-8883.
- [24] 廖 靛, 俞 飞, 伊力塔, 等. 亚热带森林演替阶段下不同光环境对芒萁光合生理的影响[J]. *生态学报*, 2023, 43(5): 1853-1860.
- [25] 阎恩荣, 王希华, 周 武. 天童常绿阔叶林不同退化群落的凋落物特征及与土壤养分动态的关系[J]. *植物生态学报*, 2008, 32(1): 1-12.
- [26] STERCK F, MARKESTEIJN L, SCHIEVING F, et al. Functional traits determine trade-offs and niches in a tropical forest community[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(51): 20627-20632.
- [27] DUAN B J, WEI S G, LI L, et al. Functional trait space reveals resource use strategies of woody plants in the Lijiang River basin[J]. *Ecology and Evolution*, 2025, 16: e72927.
- [28] 夏霁晖, 冶佩霞, 杨 海, 等. 大别山北缘不同生活型木本植物叶功能性状及其耦合关系[J]. *浙江农林大学学报*, 2024, 41(5): 970-977.
- [29] 杜英杰, 范爱连, 王 雪, 等. 亚热带天然常绿阔叶林乔木树种与林下灌木树种根-叶功能性状协调性及差异[J]. *植物生态学报*, 2025, 49(4): 585-595.
- [30] 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]. *地理科学*, 2022, 42(7): 1295-1306.
- [31] 程 雯, 喻阳华, 熊康宁, 等. 喀斯特高原峡谷优势种叶片功能性状分析[J]. *广西植物*, 2019, 39(8): 1039-1049.
- [32] 王 敏. 植物群落功能性状对白云岩山地景观的响应: 以贵州施秉世界自然遗产地为例[D]. 贵阳: 贵州师范大学, 2020: 10-11.
- [33] 高永龙, 孙艳丽, 徐铭泽, 等. 北京百花山落叶阔叶林群落内木本植物的叶片功能性状变异特征[J]. *北京林业大学学报*, 2024, 46(4): 40-51.
- [34] 王梦洁, 容 丽, 李婷婷, 等. 黔中喀斯特9种木质藤本叶功能性状研究[J]. *热带亚热带植物学报*, 2021, 29(5): 455-464.

(责任编辑: 郭严冬)