

我国西南喀斯特植物生态适应性与石漠化治理

郭柯* 刘长成 董鸣

中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093

摘要 我国西南喀斯特地区生态脆弱, 石漠化问题严重, 植被恢复/重建的难度极大。为此, 近年来开展了许多基础性研究, 以求为石漠化治理提供科技支撑。该文概略介绍了该地区喀斯特生境的特点, 回顾和评述了喀斯特生境中植物适应性、植物种群、植物群落和生态系统生态学方面取得的主要研究进展, 并结合石漠化综合治理的现状, 提出了喀斯特植物生态研究的几点期望。

关键词 钙质土, 干旱胁迫, 生境异质性, 喀斯特, 养分限制

Ecological adaptation of plants and control of rocky-desertification on karst region of South-west China

GUO Ke*, LIU Chang-Cheng, and DONG Ming

State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

Abstract

Karst region of Southwest China is ecologically very fragile. It has been suffering from severe rock-desertification and its vegetation has been damaging heavily. The restoration or reconstruction of the vegetation is extremely difficult. In recent years, a lot of pure and application-oriented basic researches have been performed in order to scientifically and technologically support the management of the rock-desertification. In this paper, we summarize habitat characteristics of the karst region and review the progress in ecological researches on plant adaptation, plant population, plant community and ecosystem in the region. In addition, as for current situation in management of the rock-desertification, we propose, particularly from angle of plant ecology, expectations for further researches in the region.

Key words calcium soil, drought stress, habitat heterogeneity, karst, nutrient limit

我国西南喀斯特地区面积达50多万km², 是全球喀斯特集中分布区面积最大、岩溶发育最强烈、景观类型复杂、生物多样性丰富、生态系统极为脆弱的典型地区, 在全球喀斯特生态系统中占有重要地位(刘丛强, 2009)。该地区生态条件的特殊性和长期的人类活动, 尤其是最近一个世纪以来的人类活动干扰, 导致其脆弱的生态系统发生了大面积的退化, 许多地方形成了石漠化的自然景观, 对水肥的调蓄能力大为降低, 生态系统的功能受到极大的削弱。例如滇、黔、桂3省区的石漠化面积已达6.79万km², 占3省区总面积的18%, 而且石漠化仍在进一步加剧(李阳兵等, 2005)。

近年来, 喀斯特山地石漠化问题越来越受到学术界和各级政府有关部门的重视。学术界针对我国西南喀斯特生态系统的特殊性和石漠化综合治理与

生态系统科学管理的需要开展了大量的研究。从最初的地质、地貌形成和水文特性领域逐渐扩展到了生物多样性及其适应性与保护等领域, 尤其是最近10多年来, 以退化生态系统的植被恢复和重建为目的的植物生态学研究取得了可喜的进展。在石漠化综合治理方面, 国家已投入大量资金, 实施了退耕还林、封山育林、生态移民、能源替代、土地整理等重大工程措施, 取得了一定的成效。本文结合这期喀斯特专题, 就我国西南喀斯特地区植物生态适应性和石漠化治理的研究进展进行简短的综述, 并对存在的问题和今后的研究方向提出我们的看法, 与植物生态学研究同行们分享。

1 我国西南喀斯特地区生态特点

我国西南喀斯特地区位于21°–31° N之间, 青

藏高原的东部,以云贵高原及其周边地区为主,包括贵州、云南、广西、重庆、四川等省区,属于中亚热带到北热带湿润季风气候,大部分地区冬季温暖而夏季炎热,年降水量丰沛但季节性分配极不均,雨热同季但时常会发生伏旱。地带性植被为常绿阔叶林和季节性雨林,但在土层较薄的石灰岩和白云岩基质上发育的主要是常绿与落叶阔叶混交林和含有较多落叶成分的季节性雨林,受人为干扰的影响,大部分地区目前为次生的矮林和灌草丛,其中有相当部分(约1/5)已退化为石漠化的山地。

喀斯特山地土层浅薄,土被不连续,岩石裸露率高,土壤富钙而偏碱性,土壤肥沃但总量少(朱守谦, 1997, 2003)。由此,喀斯特生境的特殊性表现为:(1)水平空间上的高度异质性。生态条件差异鲜明的石面、石缝、石沟、石洞、石槽、土面等小生境在狭小的空间上常常交错分布在一起,呈现出千变万化的组合方式(朱守谦, 1993, 2003)。(2)垂直剖面上的多层次性。由于碳酸岩裂隙的高度发育和岩石的高渗透性,使得在土壤层以下广厚的岩层中构成巨大且相对连续的生态空间,岩层中大量发育的构造裂隙既是水分和养分的储存空间和运转通道,也是植物根系穿窜的途径,根系可以从地表以下较深的岩石裂隙中不断得到量少而相对稳定的水分与养分补充。(3)土壤有效水分的高度时空异质性。由于土层浅薄,持水能力低以及岩石的渗透性强,喀斯特生境普遍存在着干湿频繁交替巨变的胁迫。充分降雨后土壤保持的田间持水量一般也仅可供植物7–14天的蒸腾需要(周运超和潘根兴, 2001; 李安定等, 2008)。所以,即使在雨季,植物也常常遭受到干旱胁迫。这种干旱胁迫的发生具有偶然性或临时性,发生频率可以很高而持续时间可能相对较短,即临时性干旱很容易被较频繁的降雨所解除(朱守谦, 1997)。另外,不同类型小生境的土壤含水量存在较大差异,水分的空间分布具有高度的异质性。如在贵阳花溪石灰岩山丘上,雨后连续晴天4天后,石洞的土壤含水量为67.7%,而土面的土壤含水量为31.3%(朱守谦, 1993)。当地群众的顺口溜“地下水滚滚流,地面水贵如油,天晴三天地冒烟,下雨三天水淹田”极为深刻地描绘了喀斯特山地生境垂直剖面上的生态多层性和水分的高度异质性及其危害。(4)土壤富含钙和有机质,但矿质养分总量不足。由CaCO₃、MgCO₃等可溶性盐岩上发育的土壤多为钙

质土,尽管土壤较肥沃,但由于土层薄和土壤总量少致使喀斯特土壤养分(除Ca、Mg外)总量较少,限制喀斯特山地植被生产力(张信宝和王克林, 2009; Du *et al.*, 2011)。

2 植物适应性研究

2.1 植物对小生境空间异质性的适应性

喀斯特山地生长的植物对该地区特殊且丰富的小生境及其配置格局具有明显的适应性,主要表现在两个方面。一是丰富的小生境类型为不同生态适应性的植物提供各自需求的生存环境;二是许多具有匍匐茎的藤本植物能够充分利用这些小生境的空间分布格局开拓自己的生存空间,由此适应喀斯特生境资源分布的空间异质性。如地果(*Ficus tikoua*)等喀斯特常见的藤本植物会在有湿润土壤的斑块产生不定根来吸收水分和养分,匍匐生长的茎叶蔓延到石质化的周边广阔区域进行光合作用,分株之间通过生理整合而共享所获资源,当母株受到干旱胁迫时,克隆整合促进位于水分条件较好生境中的子株生长大量不定根,从其所在土壤斑块中获取水分,使其从短暂干旱胁迫中恢复过来,并对干旱胁迫下的母株进行光合补偿(Liu *et al.*, 2011)。在贵州关岭花江峡谷(北盘江谷地)两侧高度石质化的山坡上藤本植物发挥着极为重要的作用,反映出这些植物对该异质性环境特点的适应性。草本植物根系较浅,主要利用地表有土壤覆盖的斑块生长,而很多乔木和灌木则具有较深的根系,它们一旦定居下来,根系往往会深深地扎入岩隙之中,利用深层岩隙中的水分和养分。如在茂兰喀斯特山地,可以看到很多榕属(*Ficus*)的乔木根系沿岩隙或湿润的岩壁下延达数十米深。张忠华等(2011)采用半方差函数、Kriging空间插值和典范对应分析等方法分析了喀斯特森林土壤养分的空间异质性特征及其对树种分布的影响,结果表明喀斯特地形因子是造成土壤养分空间变异的重要因素,土壤养分的空间变异性显著影响到群落中树种的组成与空间分布,体现了不同植物在土壤资源利用上的生态位分化,这种分化有助于喀斯特森林群落物种多样性与稳定性的维持。

2.2 植物对干旱胁迫的适应性

干旱胁迫是影响喀斯特地区植物生存的重要因素,因此,喀斯特植物对干旱胁迫的适应性研究

很多, 涉及从形态解剖、分子生理过程、植物水分利用方式和途径等许多方面。如喀斯特森林不同演替阶段种组的吸水潜能、耗水能力和水分利用效率存在明显的区别(喻理飞等, 2002); 退化喀斯特山地许多植物叶片的解剖结构性状具有叶小而厚, 栅栏组织发达, 角质层及上皮层厚, 叶肉细胞小而排列紧密, 气孔下陷, 表皮毛发达等抗旱性特征(容丽等, 2005); 不同生活型植物木质部水力结构具有明显区别, 落叶树种具有较粗的导管、较高的木质部比导率和边材比导率, 常绿树种的水力导度较低、抵抗空穴化能力较强、水分运输安全性较高、但长期水分利用效率较低(Chen *et al.*, 2009; Fan *et al.*, 2011)。试验研究证明, 植物幼苗的可溶性糖、游离脯氨酸、抗氧化酶活性等植物幼苗期的生理活动对干旱胁迫的响应明显, 是植物适应干旱胁迫的重要生理机制(刘伟玲等, 2003; Zhu *et al.*, 2009)。刘长成等(2011)人工模拟不同干旱强度, 通过研究叶片水分关系、光合效率、渗透调节与抗氧化保护能力以及生物量, 探讨了不同生活型植物幼苗对干旱胁迫的适应策略, 结果表明: 常绿灌木火棘(*Pyracantha fortuneana*)、落叶灌木小果蔷薇(*Rosa cymosa*)和常绿乔木猴樟(*Cinnamomum bodinieri*)主要采用耐旱策略, 其中猴樟抗严重干旱的能力较弱; 落叶乔木圆果化香树(*Platycarya longipes*)对干旱胁迫更为敏感, 主要采用避旱策略。然而, 大部分的研究都主要集中在植物在干旱胁迫下的适应性反应, 而对雨后的恢复能力以及相关的生理代谢关注较少。韦小丽等(2007)报道了青檀(*Pteroceltis tatarinowii*)经干旱胁迫, 复水后的恢复能力随着干旱次数的增多而逐渐下降, 但未考虑干旱强度对复水后植物恢复能力的影响。Liu等(2010)研究了不同喀斯特植物对不同强度临时性干旱的适应性反应, 发现中度干旱的多次重复一般不会进一步加深植物光合生理的受损程度, 而严重干旱的多次重复阻碍了火棘、小果蔷薇和猴樟复水后光合作用的完全恢复。面临频繁的临时性干旱, 喀斯特植物一般会表现出增强的光合能力和光保护机制。

2.3 植物对高钙的适应性

土壤钙、镁含量不仅影响土壤的性质, 也影响植物对矿物元素的吸收。植物对土壤高钙环境的适应行为关系到植株对钙素的吸收、转运、积累等各个环节(姬飞腾等, 2009)。目前, 有研究以土壤-基质

条件和植物叶片Ca、Mg含量为基础, 将喀斯特植物划分为: 嗜钙植物或专性钙生植物(含Ca + Mg 4.0%以上)、喜钙植物(含Ca + Mg 3.0%–4.0%)、随遇植物(含Ca + Mg 1.4%–2.5%)和厌钙植物(含Ca + Mg 1.3%以下)等类型(屠玉麟, 1995; 周运超, 1997)。姬飞腾等(2009)通过测定植物地上部分和地下部分的全钙含量以及土壤的交换性钙含量, 将14种优势植物对土壤高钙的适应方式分为3种类型: 随遇型、高钙型和低钙型: 随遇型植物的钙含量主要受土壤交换性钙含量的影响, 其地上部分和地下部分的钙含量均与土壤交换性钙含量成显著正相关, 其适应方式表现为植物对自身钙含量变化的缓冲能力较强, 通过调节钙库中的钙结合量, 稳定细胞质中的钙离子水平; 高钙型植物具有较强的钙富集能力, 其地上部分即使在低钙含量的土壤中也维持较高的钙含量, 其适应方式表现为通过加强钙的吸收及转运维持植物体较高的钙含量水平, 对钙有较高的需要或较强的忍耐力; 低钙型植物的地上部分即使在高钙含量的土壤中亦可维持较低的钙含量, 其适应方式为通过减少钙的吸收量或从地下部分向地上部分的转运量来维持地上部分较低的钙水平。蕨类植物在喀斯特地区广泛分布, 它们对土壤高钙的适应方式存在明显的差异(王程媛等, 2011)。

3 种群生态学研究

喀斯特植物种群生态学的研究主要体现在优势树种的种群结构、生物量构成、分布格局等方面。目前取得的主要结果有: 圆果化香树和云贵鹅耳枥(*Carpinus pubescens*)的年龄、径级、树高结构及其类型、种群结构的时空变化、分布格局及其动态(梁士楚, 1992; 朱守谦, 1997); 无性系小株、同生群和种群水平上黔竹(*Dendrocalamus tsiangii*)的生物量构成与分配及其与种群参数、生境因子和经营强度的关系, 以及这3个水平上黔竹叶构件的含水量、叶面积和生物量特征及变化趋势(朱守谦, 1997); 冬青叶鼠刺(月月青, *Itea ilicifolia*)的萌枝种群的形成和扩展, 种群的数量特征、年龄结构、分布格局、生物量构成、根系形态等(朱守谦, 2003); 茂兰喀斯特森林优势植物种圆果化香树、天峨槭(*Acer wangchii*)、齿叶黄皮(*Clausena dunniana*)、短刺米槠(*Castanopsis carlesii* var. *spinulosa*)、杨梅叶蚊母树(*Distylium myricoides*)和鹿角杜鹃(*Rhododendron*

latoucheae)等种群呈集群分布,而紫弹树(*Celtis biondii*)和小叶青冈(*Cyclobalanopsis myrsinaefolia*)呈随机分布,种间关联性在大多数植物种间表现出负相关,但在圆果化香树和齿叶黄皮以及短刺米楮和鹿角杜鹃之间表现出正相关,岩石裸露率影响种群空间分布格局和种间关系(Zhang *et al.*, 2010)。

喀斯特植物生物量和生产力研究是一个难点,尤其是木本植物的根系生物量一直困惑着植物生态学研究。以往对喀斯特森林生物量的研究主要应用个体生物量与胸径或胸径和植株高度的回归关系来计算(朱守谦等, 1995),近年来,考虑到不同喀斯特植物种的木材密度存在着巨大的差异,植株体态和构型也极为不同,植物生态学研究开始对群落中优势植物和常见的每种植物分种分别建立生物量与胸径和树高的回归方程,由此通过测定植株胸径(灌木一般用基径)和植株个体的高度来计算种群的生物量及其构成(刘长成等, 2009)。但是,地下生物量测定依然是一个难解的困局。

4 群落与生态系统生态学研究

我国西南喀斯特地区的代表性植被类型主要为常绿和落叶阔叶混交林和热带北缘的季节性雨林,破坏后的次生植被类型则有草丛、灌丛和矮林等。

群落生态学的研究目前涉及的主要是不同地区不同演替阶段的群落物种组成、群落结构、生物量构成、植物功能性状和群落演替系列特征等(朱守谦, 1993, 1997, 2003; 刘玉国等, 2011b; 习新强等, 2011)。总体上来说,喀斯特植物群落中物种组成繁杂多样,物种丰富度、多样性指数较高,而生态优势度较低,与生境的高度异质性、所在的气候带、群落演替阶段和生境中土壤数量与质量存在密切的关系。东部东南季风影响的区域、海拔较低的地区、土壤较多的区域和原始性较强的森林群落常绿物种相对较多,随着植被的退化和地表的石质化即石漠化的发生和发展,落叶的成分一般有增多的趋势。另外,在一定的区域内,森林群落冠层的高度与群落的密度或郁闭度也呈正相关关系。

群落空间格局方面,宋同清等(2010)基于广西木论自然保护区典型峰丛洼地景观尺度内不同微生境条件和植物群落类型50个样地的系统取样调查,用二元物种指示方法对样地内胸径 ≥ 1 cm的木本植

物进行分类,选择10个土壤环境因子和5个空间因子,利用除趋势典范对应分析研究了森林群落分布的土壤环境与空间格局,表明喀斯特峰丛洼地森林群落的物种共存受生态位分化理论和中性理论双重控制。

生态条件的特殊性决定了喀斯特森林是低生产力和低生物量的森林。如茂兰原生性喀斯特森林群落生物量仅为 $146\text{--}191\text{ t}\cdot\text{hm}^{-2}$ (杨汉奎和程仕泽, 1991; 朱守谦等, 1995),黔中高原喀斯特次生林的地上生物量仅为 $89\text{ t}\cdot\text{hm}^{-2}$ 左右(刘长成等, 2009),远低于水热条件相似的亚热带原生性低山常绿阔叶林和人工林,也低于高纬度的寒温带针阔混交林和亚高山针叶林(杨汉奎和程仕泽, 1991; 朱守谦等, 1995);喀斯特灌丛植被的总生物量在 $24\text{--}46\text{ t}\cdot\text{hm}^{-2}$,其地上/地下比例约为1(屠玉麟, 1995; 屠玉麟和杨军, 1995a, 1995b)。由于喀斯特生境的垂直结构特点,群落根系生物量的测定极为困难,目前这方面的数据很少。罗东辉等(2010)的研究发现,植被恢复过程中,茂兰喀斯特植物群落的根系生物量由草本植物群落的 $2.63\text{ t}\cdot\text{hm}^{-2}$ 增加到顶级常绿落叶阔叶林的 $58.15\text{ t}\cdot\text{hm}^{-2}$ 。

植物功能性状的研究发现,随群落恢复的演替进展,黔中高原群落优势物种对环境的适应策略由高速生长转向提高资源利用效率,而同一群落内共存的物种采取不同的性状组合来适应共同的群落环境(习新强等, 2011)。

目前,有关西南喀斯特地区植物群落演替系列特征的研究工作很多,主要集中在茂兰和黔中高原,一般是将其演替过程划分为6个阶段(系列):草本群落阶段、灌草群落阶段、灌木灌丛阶段、灌乔过渡阶段、次生乔木林阶段、顶级常绿落叶阔叶混交林阶段(喻理飞等, 1998, 2000, 2002)。许多研究植物群落或其生态系统特征的工作也是依据这6个阶段来展开(刘玉国等, 2011a; 俞筱押和李玉辉, 2010)。

生态系统水、土、气、生过程的研究是揭示系统功能和制定石漠化治理方案的关键。聂云鹏等(2011)运用稳定性氢氧同位素技术结合IsoSource模型揭示出喀斯特典型植物水分来源的季节性差异。鉴于喀斯特地区土壤总量少,调蓄水肥能力差的特点,许多关于石漠化治理的基础研究工作聚焦在了枯落物和土壤方面。刘玉国等(2011a)在贵州普定研究了不同演替阶段的枯落物储量及其水文效应,发

现贵州普定喀斯特山地次生林的枯落物层平均厚度为2.7–13.7 cm, 枯落物总储量为4.9–9.1 t·hm⁻², 枯落物的持水能力仅相当于约1.5 mm水层深度, 极为有限, 但在抑制土壤蒸发方面的作用非常明显。俞国松等(2011)发现茂兰喀斯特原生乔木林、次生林和灌木林的年平均凋落物量分别为4.503、3.505和2.912 t·hm⁻², 叶凋落物量占总凋落物量的64.72%–75.94%, 月凋落物量的年动态变化规律均为双峰型, 峰值分别出现在生长季早期(3–5月)和休眠期(10–12月)。曾昭霞等(2011)在桂西北发现, 叶凋落量占总凋落物量的80%左右, 次生林的总凋落物量及养分归还量一般大于原生林。

喀斯特生态系统中单位土壤体积养分含量高, 但土壤量少, 养分总量贫乏, 尤其是石漠化的地区, 因此, 不同自然演替阶段或不同植被恢复模式下喀斯特土壤质量与肥力的变化也得到了广泛关注(何跃军等, 2005; 龙健等, 2005, 2006; 吴海勇等, 2008; 朱双燕等, 2009; 杜有新等, 2010; 周玮和周运超, 2010; 邹军等, 2010; Du *et al.*, 2011; 潘复静等, 2011)。在黔中高原, 随着生态系统不断退化, 植被地上部分生物量和土壤有效态养分含量呈下降趋势, 植物营养物质通过凋落物返还土壤的比例也呈类似的趋势, 植被的N/P比值逐渐升高, 对P的重吸收利用是优势植物适应喀斯特生态系统缺P的重要机制(杜有新等, 2010; Du *et al.*, 2011)。土壤养分不足一般被认为是限制喀斯特植被生产力的重要因素(张信宝和王克林, 2009; 刘淑娟等, 2011)。

另外, 土壤微生物和酶活性, 尤其是不同生境中丛枝菌根真菌在喀斯特生态系统恢复和石漠化治理方面的价值, 目前也受到关注(刘成刚和薛建辉, 2011; 魏源等, 2011)。

5 石漠化综合治理现状与植物生态学研究展望

喀斯特地区石漠化治理近年来越来越受到各界的重视。“十一五”期间, 国家投入巨资在西南地区8省区的100个县开展了综合治理示范, 同时, 通过扶贫、退耕还林、水土保持、公益林建设、天然林保护、农田水利基本建设和其他生态重建等项目在各地建立了许多石漠化治理的模式, 取得了一些明显的成效, 石漠化发展的趋势在一些地方得到了初步抑制。但是, 喀斯特山地石质化发展的趋势被

认为是不可逆的过程, 一些早期被认为是有成效的治理模式目前也暴露出了很多问题, 取得的初步成效能否持续还有待进一步检验, 石漠化治理的任务依然艰难, 需要从理论上加以研究和总结。

我们认为涉及植物生态学研究的以下几个方面还需要加强:

其一, 植物群落演替规律是制订喀斯特植被恢复宏观决策和具体措施的理论基础, 自然恢复是退化喀斯特生态系统恢复与重建的最重要和切实可行的途径(朱守谦, 2003)。目前, 关于群落演替的研究还多表现在对各阶段现象的描述方面, 关于演替动力和机理性的成果还很少, 涉及的类型不够全面。未来应该在不同气候带、不同地貌类型、不同岩性构成和不同利用方式和强度的地方, 再结合生态系统过程的研究探索群落演替的规律和机制, 探索群落稳定性维持的机理和限制退化生态系统恢复的主导因素及其解决的途径。

其二, 植物对喀斯特生境的适应性对于揭示群落演替机理和制定具体的生态治理与生产措施都极为关键, 不可缺少。喀斯特植物如何适应高度异质性生境(水平的、垂直的)仍然需要高度的重视, 目前仅仅局限在克隆植物对斑块性资源的利用方面, 可能还有其他的途径, 比如不同生活型植物之间的组合关系对异质性生境中资源的充分利用(生态位分化)。喀斯特植物对水分亏缺胁迫的研究目前较多, 从分子到群落水平的都有, 未来的研究应该进一步结合植物生活型和群落演替的生态种组, 并关注经济植物的水分适应性和比较频发的极端干旱事件对植物的影响。喀斯特地区有很多的特有植物, 它们对钙质土的适应机理有可能为开发喀斯特植物资源和筛选适生植物提供指导。目前, 植物对土壤高钙含量特点的适应仅停留在对土壤和植物器官钙含量的比较和分析方面, 还属于比较表面的层次, 缺少机理性的研究, 应该加强植物生理过程和分子生物学研究来探索植物适应高钙的机理。

其三, 植物根系生态学是目前生态学研究的一个热点, 不仅对生态过程的探索非常重要, 对当前生态系统固碳机理的研究也非常关键。然而, 从方法学来看, 喀斯特生态系统生物量的测定一直是一个难点。在喀斯特地区, 生境高度异质性, 岩隙深度和宽度的变化极为复杂, 植物赖以生存的土壤和水分分布的极不均匀, 植物的根冠比随生境的不同而

有巨大变化, 木本植物的根系又常生长在岩隙之中, 生物量很难直接测定, 也不宜用根冠比和回归关系来推算。所以, 未来需要继续探索其他新技术的应用, 比如同位素示踪或超声探测等。

其四, 喀斯特生态系统土壤盈亏与养分限制性的问题也是需要深入研究的领域。在石漠化喀斯特生态系统恢复过程中, 土壤中本来就比较缺乏的矿物养分会随着群落的恢复而被增加的生物量所固持。所以, 矿物养分极有可能成为限制石漠化地区(石质化生境)植被恢复的最主要因素, 目前相关的研究结果还不够一致, 涉及的也仅仅是少量的元素, 未来应通过系统的分析和实验生态学研究, 在不同的生境条件下开展生物地球化学方面的相关研究, 揭示养分在植被恢复过程中的作用。

参考文献

- Chen JW, Zhang Q, Cao KF (2009). Inter-species variation of photosynthetic and xylem hydraulic traits in the deciduous and evergreen Euphorbiaceae tree species from a seasonally tropical forest in southwestern China. *Ecological Research*, 24, 65–73.
- Du YX (杜有新), Pan GX (潘根兴), Li LQ (李恋卿), Hu ZL (胡忠良), Wang XZ (王新洲) (2010). Partitioning of vegetation biomass, nutrient storage and cycling of degraded ecosystems from mountainous karst region, central Guizhou, China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 30, 6338–6347. (in Chinese with English abstract)
- Du YX, Pan GX, Li LQ, Hu ZL, Wang XZ (2011). Leaf N/P ratio and nutrient reuse between dominant species and stands: predicting phosphorus deficiencies in karst ecosystems, southwestern China. *Environmental Earth Sciences*, 64, 299–309.
- Fan DY, Jie SL, Liu CC, Zhang XY, Xu XW, Zhang SR, Xie ZQ (2011). The trade-off between safety and efficiency in hydraulic architecture in 31 woody species in a karst area. *Tree Physiology*, doi:10.1093/treephys/tpr076.
- He YJ (何跃军), Zhong ZC (钟章成), Liu JM (刘济明), Liu JC (刘锦春), Jin J (金静), Li QY (李青雨) (2005). Soil enzyme activities of limestone degraded ecosystem at its different restoration phases. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 16, 1077–1081. (in Chinese with English abstract)
- Ji FT (姬飞腾), Li N (李楠), Deng X (邓馨) (2009). Calcium contents and high calcium adaptation of plants in karst areas of China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 33, 926–935. (in Chinese with English abstract)
- Li AD (李安定), Lu YF (卢永飞), Wei XL (韦小丽), Yu LF (喻理飞) (2008). Studies on the regime of soil moisture under different microhabitats in Huajiang karst valley. *Carsologica Sinica* (中国岩溶), 27, 56–62. (in Chinese with English abstract)
- Li YB (李阳兵), Tan Q (谭秋), Wang SJ (王世杰) (2005). Current status, problems analysis and basic framework of karst rocky desertification research. *Science of Soil and Water Conservation* (中国水土保持科学), 3, 27–34. (in Chinese with English abstract)
- Liang SC (梁士楚) (1992). A preliminary study on the structure and dynamics of pubescent hornbeam population in karst mountain of Guiyang. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学学报), 16, 108–117. (in Chinese with English abstract)
- Liu CC (刘长成), Liu YG (刘玉国), Guo K (郭柯) (2011). Ecophysiological adaptations to drought stress of seedlings of four plant species with different growth forms in karst habitats. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 35, 1070–1082. (in Chinese with English abstract)
- Liu CC, Liu YG, Guo K, Fan DY, Yu LF, Yang R (2011). Exploitation of patchy soil water resources by the clonal vine *Ficus tikoua* in karst habitats in southwestern China. *Acta Physiologiae Plantarum*, 33, 93–102.
- Liu CC, Liu YG, Guo K, Zheng YR, Li GQ, Yu LF, Yang R (2010). Influence of drought intensity on the response of six woody karst species subjected to successive cycles of drought and rewatering. *Physiologia Plantarum*, 139, 39–54.
- Liu CC (刘长成), Wei YF (魏雅芬), Liu YG (刘玉国), Guo K (郭柯) (2009). Biomass of canopy and shrub layers of karst forests in Puding, Guizhou, China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 33, 698–705. (in Chinese with English abstract)
- Liu CG (刘成刚), Xue JH (薛建辉) (2011). Basic soil properties and comprehensive evaluation in different plantations in rocky desertification sites of the karst region of Guizhou Province, China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 35, 1050–1060. (in Chinese with English abstract)
- Liu CQ (刘丛强) (2009). *Biogeochemical Processes and Cycling of Nutrients in the Earth's Surface: Cycling of Nutrients in Soil-plant Systems of Karstic Environments, Southwest China* (生物地球化学过程与地表物质循环

- 西南喀斯特土壤-植被系统生源要素循环). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Liu SJ (刘淑娟), Zhang W (张伟), Wang KL (王克林), Chen HS (陈洪松), Shu SY (舒世燕), Tan WL (谭卫宁) (2011). Spatiotemporal heterogeneity of topsoil nutrients in karst Peak-Cluster depression area of Northwest Guangxi, China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 31, 3036–3043. (in Chinese with English abstract)
- Liu WL (刘伟玲), Xie SX (谢双喜), Yu LF (喻理飞) (2003). Physiological response of several karst common tree species seedlings to water stress. *Guizhou Science* (贵州科学), 21, 51–55. (in Chinese with English abstract)
- Liu YG (刘玉国), Liu CC (刘长成), Li GQ (李国庆), Wei YF (魏雅芬), Liu YG (刘永刚), Guo K (郭柯) (2011a). Litter mass of five karst forests and their hydrological effects in Guizhou. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 47(3), 82–88. (in Chinese with English abstract)
- Liu YG (刘玉国), Liu CC (刘长成), Wei YF (魏雅芬), Liu YG (刘永刚), Guo K (郭柯) (2011b). Species composition and community structure at different vegetation successional stages in Puding, Guizhou Province, China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 35, 1009–1018. (in Chinese with English abstract)
- Long J (龙健), Deng QQ (邓启琼), Jiang XR (江新荣), Liu F (刘方) (2005). Effects of different de-farming and reafforestation patterns on changes of soil fertility quality in karst region of southwestern China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 16, 1279–1284. (in Chinese with English abstract)
- Long J (龙健), Li J (李娟), Jiang XR (江新荣), Deng QQ (邓启琼), Li YB (李阳兵) (2006). Effects of different recover and restoration measures on soil quality in karst rocky desertification region. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 17, 615–619. (in Chinese with English abstract)
- Luo DH (罗东辉), Xia J (夏婧), Yuan JW (袁婧薇), Zhang ZH (张忠华), Zhu JD (祝介东), Ni J (倪健) (2010). Root biomass of karst vegetation in a mountainous area of southwestern China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 34, 611–618. (in Chinese with English abstract)
- Nie YP (聂云鹏), Chen HS (陈洪松), Wang KL (王克林) (2011). Seasonal variation of water sources for plants growing on continuous rock outcrops in limestone area of Southwest China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 35, 1029–1037. (in Chinese with English abstract)
- Pan FJ (潘复静), Zhang W (张伟), Wang KL (王克林), He XY (何寻阳), Liang SC (梁士楚), Wei GF (韦国富) (2011). Litter C:N:P ecological stoichiometry character of plant communities in typical karst Peak-Cluster Depression. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 31, 335–343. (in Chinese with English abstract)
- Rong L (容丽), Wang SJ (王世杰), Liu N (刘宁), Yang L (杨龙) (2005). Leaf anatomical characters and its ecological adaptation of the pioneer species in the karst mountain area—with a special reference to the Huajiang Canyon of Guizhou. *Journal of Mountain Science* (山地学报), 23, 35–42. (in Chinese with English abstract)
- Song TQ (宋同清), Peng WX (彭晚霞), Zeng FP (曾馥平), Wang KL (王克林), Qin WG (覃文更), Tan WL (谭卫宁), Liu L (刘璐), Du H (杜虎), Lu SY (鹿士杨) (2010). Spatial pattern of forest communities and environmental interpretation in Mulun National Nature Reserve, karst cluster-peak depression region. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 34, 298–308. (in Chinese with English abstract)
- Tu YL (屠玉麟) (1995). An analysis of flora and ecological characteristics of karst scrubs in Guizhou Province. *Journal of Guizhou Normal University (Natural Science)* (贵州师范大学学报(自然科学版)), 13, 1–8. (in Chinese with English abstract)
- Tu YL (屠玉麟), Yang J (杨军) (1995a). Study on biomass of the karst scrub community in central region of Guizhou Province. *Carsologica Sinica* (中国岩溶), 14, 119–208. (in Chinese with English abstract)
- Tu YL (屠玉麟), Yang J (杨军) (1995b). Study on types of the karst scrub community in Guizhou Province. *Journal of Guizhou Normal University (Natural Science)* (贵州师范大学学报(自然科学版)), 13, 27–43. (in Chinese with English abstract)
- Wang CY (王程媛), Wang SJ (王世杰), Rong L (容丽), Luo XQ (罗绪强) (2011). Analyzing about characteristics of calcium content and mechanisms of high calcium adaptation of common pteridophyte in Maolan karst area of China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 35, 1061–1069. (in Chinese with English abstract)
- Wei XL (韦小丽), Yu LF (喻理飞), Zhu SQ (朱守谦), Xu XZ

- (徐锡增) (2007). Effect of soil drying-wetting alternation on physiology and growth of *Pteroceltis tatarinowii* seedlings. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 43(8), 23–28. (in Chinese with English abstract)
- Wei Y (魏源), Wang SJ (王世杰), Liu XM (刘秀明), Huang TZ (黄天志) (2011). Genetic diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in karst microhabitat of Guizhou Province, China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 35, 1083–1090. (in Chinese with English abstract)
- Wu HY (吴海勇), Peng WX (彭晚霞), Song TQ (宋同清), Zeng FP (曾馥平), Li XH (黎星辉), Song XJ (宋希娟), Ouyang ZW (欧阳资文) (2008). Changes of soil nutrients in process of natural vegetation restoration in karst disturbed area in northwest Guangxi. *Journal of Soil and Water Conservation* (水土保持学报), 22(4), 143–147. (in Chinese with English abstract)
- Xi XQ (习新强), Zhao YJ (赵玉杰), Liu YG (刘玉国), Wang X (王欣), Gao XM (高贤明) (2011). Variation and correlation of plant functional traits in karst area of central Guizhou Province, China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 35, 1000–1008. (in Chinese with English abstract)
- Yang HK (杨汉奎), Cheng SZ (程仕泽) (1991). Study on biomass of the karst forest community in Maolan, Guizhou Province. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 11, 307–313. (in Chinese with English abstract)
- Yu GS (俞国松), Wang SJ (王世杰), Rong L (容丽), Ran JC (冉景丞) (2011). Litter dynamics of major successional communities in Maolan karst forest of China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 35, 1019–1028. (in Chinese with English abstract)
- Yu LF (喻理飞), Zhu SQ (朱守谦), Wei LM (魏鲁明), Chen ZR (陈正仁), Xiong ZB (熊志斌) (1998). Study on the natural restoration process of degraded karst communities-successional sere. *Journal of Mountain Agricultural and Biology* (山地农业生物学报), 17, 71–77. (in Chinese with English abstract)
- Yu LF (喻理飞), Zhu SQ (朱守谦), Ye JZ (叶镜中) (2002). Preliminary study on the adaptability of tolerate-drought for different species group in karst forest. *Journal of Nanjing Forestry University* (南京林业大学学报), 26, 19–22. (in Chinese with English abstract)
- Yu LF (喻理飞), Zhu SQ (朱守谦), Ye JZ (叶镜中), Wei LM (魏鲁明), Chen ZR (陈正仁) (2000). A study on evaluation of natural restoration for degraded karst forest. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 36(6), 12–19. (in Chinese with English abstract)
- Yu LF (喻理飞), Zhu SQ (朱守谦), Ye JZ (叶镜中), Wei LM (魏鲁明), Chen ZR (陈正仁) (2002). Dynamics of a degraded karst forest in the process of natural restoration. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 38(1), 1–7. (in Chinese with English abstract)
- Yu XY (俞筱押), Li YH (李玉辉) (2010). Characteristics of woody plant regeneration in karren-habitats successional plant communities in Yunnan Shilin karst area of China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 34, 889–897. (in Chinese with English abstract)
- Zeng ZX (曾昭霞), Liu XL (刘孝利), Song XJ (宋希娟), Wang KL (王克林), Zeng FP (曾馥平), Song TQ (宋同清) (2011). Litter fall mass and its decomposition in typical primary and secondary forests in karst region of Northwest Guangxi. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 30, 201–207. (in Chinese with English abstract)
- Zhang XB (张信宝), Wang KL (王克林) (2009). Ponderation on the shortage of mineral nutrients in the soil-vegetation ecosystem in carbonate rock-distributed mountain regions in Southwest China. *Earth and Environment* (地球与环境), 37, 337–341. (in Chinese with English abstract)
- Zhang ZH, Hu G, Zhu JD, Luo DH, Ni J (2010). Spatial patterns and interspecific associations of dominant tree species in two old-growth karst forests, SW China. *Ecological Research*, 25, 1151–1160.
- Zhang ZH (张忠华), Hu G (胡刚), Zhu JD (祝介东), Ni J (倪健) (2011). Spatial heterogeneity of soil nutrients and its impact on tree species distribution in a karst forest of Southwest China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 35, 1038–1049. (in Chinese with English abstract)
- Zhou W (周玮), Zhou YC (周运超) (2010). Soil enzyme activities under different vegetation types in Beipan river karst gorge district. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 46(1), 136–141. (in Chinese with English abstract)
- Zhou YC (周运超) (1997). A study on the part plants' main nutrient elements content of Guizhou karst region. *Journal of Guizhou Agricultural College* (贵州农学院学报), 16, 11–16. (in Chinese with English abstract)
- Zhou YC (周运超), Pan GX (潘根兴) (2001). Adaptation and adjustment of Maolan forest ecosystem to karst environment.

- Carsologica Sinica* (中国岩溶), 20, 47–52. (in Chinese with English abstract)
- Zhu JJ, Zhang JL, Liu HC, Cao KF (2009). Photosynthesis, non-photochemical pathways and activities of antioxidant enzymes in a resilient evergreen oak under different climatic conditions from a valley-savanna in Southwest China. *Physiologia Plantarum*, 135, 62–72.
- Zhu SQ (朱守谦) (1993). *Ecological Research on Karst Forest* (I) (喀斯特森林生态研究I). Guizhou Science and Technology Press, Guiyang. (in Chinese)
- Zhu SQ (朱守谦) (1997). *Ecological Research on Karst Forest* (II) (喀斯特森林生态研究II). Guizhou Science and Technology Press, Guiyang. (in Chinese)
- Zhu SQ (朱守谦) (2003). *Ecological Research on Karst Forest* (III) (喀斯特森林生态研究III). Guizhou Science and Technology Press, Guiyang. (in Chinese)
- Zhu SQ (朱守谦), Wei LM (魏鲁明), Chen ZR (陈正仁), Zhang CG (张从贵) (1995). A preliminary study on biomass components of karst forest in Maolan of Guizhou Province, China. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 19, 358–367. (in Chinese with English abstract)
- Zhu SY (朱双燕), Wang KL (王克林), Zeng FP (曾馥平), Zeng ZX (曾昭霞), Song TQ (宋同清) (2009). Carbon and nutrient pools and their seasonal changes of forest floor in secondary forest in karst region of Guangxi. *Journal of Soil and Water Conservation* (水土保持学报), 23, 237–242. (in Chinese with English abstract)
- Zou J (邹军), Yu LF (喻理飞), Li YY (李媛媛) (2010). Study on soil enzyme activity characteristics during succession of degraded karst vegetation. *Ecology and Environmental Sciences* (生态环境学报), 19, 894–898. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 谢 巍