

DOI:10.11913/PSJ.2095-0837.2018.10103

宋海燕, 张静, 赵雅洁, 滕吉, 刘锦春. 不同程度石漠化对金山英莲末端小枝的生长和生物量积累及分配的影响[J]. 植物科学学报, 2018, 36(1): 103-111

Song HY, Zhang J, Zhao YJ, Teng J, Liu JC. Effects of rocky desertification on growth and biomass accumulation and distribution of terminal twigs in *Viburnum chinshanense* Graebn.[J]. *Plant Science Journal*, 2018, 36(1): 103-111

## 不同程度石漠化对金山英莲末端小枝的生长和生物量积累及分配的影响

宋海燕, 张静, 赵雅洁, 滕吉, 刘锦春\*

(三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆市三峡库区植物生态与资源重点实验室,  
西南大学生命科学学院, 重庆 400715)

**摘要:**以金山英莲(*Viburnum chinshanense* Graebn.)末端小枝为研究对象,通过野外调查,研究不同程度(轻度、中度、重度)石漠化生境对金山英莲小枝的生长形态、生物量积累及分配的影响。结果表明,在石漠化地区,金山英莲的小枝生物量积累受到抑制,且随石漠化程度的加剧而增大,其中,小枝花的生物量相比茎、叶下降幅度最小。与无石漠化地区相比,金山英莲小枝的形态指标(叶片数、叶面积、比叶面积、茎长、茎径)均显著降低,且石漠化对植物小枝茎长的抑制作用大于茎径,而叶面积受到的抑制程度最大。金山英莲在轻度、中度石漠化地区尽可能通过提高叶生物量比、降低茎生物量比来适应石漠化生境;但金山英莲在3种不同程度石漠化生境中均以提高花生物量比来增加生殖投入,从而保证其繁殖能力和种群延续;其通过减小茎、叶等营养器官投资的策略来适应严苛生境,最大程度维持生态系统的格局和稳定。

**关键词:**石漠化;金山英莲;末端小枝;生物量积累与分配

中图分类号: Q948.11

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2018)01-0103-09

## Effects of rocky desertification on growth and biomass accumulation and distribution of terminal twigs in *Viburnum chinshanense* Graebn.

Song Hai-Yan, Zhang Jing, Zhao Ya-Jie, Teng Ji, Liu Jin-Chun\*

(Key Laboratory of Eco-environments in Three Gorges Reservoir Region (Ministry of Education), Chongqing Key Laboratory of Plant Ecology and Resources Research in Three Gorges Reservoir Region, School of Life Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, China)

**Abstract:** Karst rocky desertification is a serious geological disaster in southwestern China. *Viburnum chinshanense* Graebn. shrubs were selected to study how growth of its terminal twigs responded to different degrees of rocky desertification by assessing its biomass accumulation and allocation and morphological plasticity. Results showed that in the rocky desertification area, twig biomass accumulation was significantly restrained, and the degree of restraint increased with the degree of rocky desertification. Compared with leaf and stem biomass, the decrease in flower biomass was minimal. Compared with non-rocky

收稿日期: 2017-08-19, 退修日期: 2017-09-26。

基金项目: 国家自然科学基金项目(31500399); 教育部第49批留学回国人员科研启动基金资助项目。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (31500399) and 49th Group of the Ministry of Education Research and Launch Fund.

作者简介: 宋海燕(1994-), 女, 硕士研究生, 研究方向为植物生态(E-mail: haiyansong20@163.com)。

\* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: jinchun@swu.edu.cn)。

desertification, the morphological growth indexes (leaf number, leaf area, specific leaf area, stem length, and stem diameter) of *V. chinshanense* significantly decreased, and the inhibition of rocky desertification on stem length was greater than that of stem diameter, whereas leaf area was the most inhibited. Leaf biomass and stem biomass ratios in the slight and moderate rocky desertification habitats increased as an adaptation to such habitats. However, in three of the habitats with different degrees of rocky desertification, the reproductive investment of *V. chinshanense* increased by increasing the flower biomass ratio to ensure reproductive capacity and population continuity. *V. chinshanense* uses strategies to reduce the investment of vegetative organs, such as leaves and stems, to adapt to harsh habitats and maintain ecosystem structure and stability at the maximum degree.

**Key words:** Rocky desertification; *Viburnum chinshanense* Graebn.; Terminal twigs; Biomass accumulation and allocation

中国是喀斯特地貌分布范围最广的国家,其中西南喀斯特地区是世界上“最大的喀斯特连续带”。由于脆弱的地质条件以及后天人类活动的干扰,喀斯特地区出现了非常严重的石漠化现象,且呈现不断扩张的态势<sup>[1]</sup>。土地石漠化会导致生态环境持续恶化,水土流失加剧,旱涝等自然灾害频繁交替出现,严重破坏当地农牧业生产,阻碍当地社会经济可持续发展<sup>[2,3]</sup>。因此,喀斯特地区的石漠化问题已经引起学术界和各级政府相关部门的高度重视<sup>[4,5]</sup>。

喀斯特地区石漠化程度不同对植物产生的影响也不同。通常情况下,随着石漠化程度的加重,表层土壤资源减少且分布不连续,毛管空隙及自然含水量也将降低,土壤容重增大,且土壤有机质、氮、磷、钾等养分含量也将随之降低<sup>[6]</sup>。因而,石漠化程度越高,植物可利用土壤资源条件越不能满足其生长需要。这将导致植物幼苗存活率降低,生长受到抑制,生长指标(如株高、茎长、茎径、生物量等)降低<sup>[7]</sup>。秦平书<sup>[8]</sup>研究不同石漠化程度对马尾松(*Pinus massoniana* Lamb.)幼龄林的影响发现,马尾松幼龄林的平均树高和胸径随石漠化程度的加剧而逐渐降低。因而,石漠化将会抑制植物的生长并且随着石漠化程度的加剧而增强。

很多学者将树冠结构看成是由一系列树梢组成的模块(构件),植物的生长是由这些模块单位(如枝、花、叶、果)的大小和数量调节的,例如枝条通常负载着茎、叶等多个器官和组织,在水分和养分的传输、碳的获取等生理过程中起着重要的作用,因此可以将单个枝条当成独立的单元代替整

株植物进行研究<sup>[9-11]</sup>。资源利用假说认为,在特定条件下,植物生长与繁殖的平衡是通过营养构件与繁殖构件的资源调控实现的<sup>[12]</sup>。张艳茹等<sup>[13]</sup>研究发现,小枝的营养生长与生殖生长间呈异速生长关系,且常绿植物同化产物可以更多的投入到繁殖器官中,繁殖器官的增长速度可能大于营养器官。但在石漠化生境中,植物小枝组分间生物量分配是否会呈现繁殖投资大于生长投资的异速生长关系尚未明确。茎和叶的形态特征是对石漠化干旱环境高度适应的结果<sup>[14]</sup>。杨冬梅等<sup>[15]</sup>研究木本植物的小枝生物量分配关系发现,叶柄在小枝生物量分配中占据优势。而周旭等<sup>[16]</sup>对不同石漠化程度下矛叶荛草(*Arthraxon lanceolatus* (Roxb.) Hochst.)茎的形态适应性研究中发现,石漠化程度越高,矛叶荛草越倾向于产生较多的分枝以负载更多叶片,制造更多的同化产物以维持生长,而主茎则以相对较多、较长的节间储备营养物质来适应严峻的石漠化生境。因而,石漠化胁迫存在时,植物对生长投入的资源有可能更倾向于茎。

金山荚蒾(*Viburnum chinshanense* Graebn.)为忍冬科常绿灌木,不但耐旱而且耐瘠薄,生态适应性强,同时具有很高的观赏和药用价值,在喀斯特地区分布十分广泛,是该地区群落演替初期及次生林的先锋与优势种,适于立地造林,对喀斯特地区植被恢复具有很大的应用价值<sup>[17]</sup>。因此,本研究以金山荚蒾末端小枝为研究对象,通过野外调查,探究喀斯特适生灌木在不同石漠化生境下的生长、形态特征以及生物量分配策略,阐明石漠化是

否会抑制金山茛苳末端小枝的生长，且抑制作用是否会随着石漠化程度的加剧而增强，金山茛苳为适应石漠化生境胁迫，其末端小枝会将更多的生物量分配给茎还是繁殖器官等，以期在石漠化地区植被恢复重建提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究地区概况

海石公园地处重庆市沙坪坝区歌乐山中段(29°39′ ~ 30°03′ N, 106°18′ ~ 106°56′ E)，平均海拔 500 ~ 700 m，年均降水 1000 ~ 1300 mm，年均气温 16.8℃，属亚热带湿润季风气候区。研究区位于低山丘陵地带，是典型的喀斯特地貌。该地区土壤是由石灰岩发育形成的黄色石灰土，岩石裸露率较高。在 20 世纪 50 年代，该地区植被主要以马尾松和杉木 (*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.) 为优势种，但在 1950 – 1960 年间，由于不合理的砍伐破坏了自然森林群落<sup>[18]</sup>。1996 年，该地区成立了以石漠化治理为主的公园，随后工作人员对园内植被景观进行了一系列的规划和恢复<sup>[19]</sup>。目前，公园内的主要植被为次生灌木群落，优势种有铁仔 (*Myrsine africana* Linn.)、毛桐 (*Mallotus barbatus* (Wall.) Muell. Arg.)、黄荆 (*Vitex negundo* L.)、金山茛苳、火棘 (*Pyracantha fortuneana* (Maxim.) Li) 和盐肤木 (*Rhus chinensis* Mill.)<sup>[17]</sup>。金山茛苳在该园区分布十分广泛，是次生演替初期群落中的优势种。

1.2 研究方法

1.2.1 样地选取

根据苏维词<sup>[20]</sup>和李森等<sup>[21]</sup>对石漠化土壤的分级标准(表 1)，结合野外考察，本研究于 2017 年 3 月 17 日在研究区选取无石漠化 (NSD)、轻度石漠化 (SSD)、中度石漠化 (MSD) 和重度石漠化 (ISD) 4 个不同石漠化程度的样地，每个样地选取 3 个 5 m × 5 m 的典型样方，记录样地及生境信息(表 2、表 3)并采集土样和植物材料。

每个样方内随机选取株型、大小基本一致的金山茛苳 3 株，每株采集发育完整、长势良好、没有明显叶片破损的末端小枝，装入自封袋带回实验室测量。为避免光对叶片的影响，采集的末端小枝均来自树冠中部东西南北 4 个不同方向。末端小枝指

表 1 重庆岩溶山区石漠化土地强度分级标准  
Table 1 Grading standards of rocky desertification in the Chongqing karst mountain area

石漠化等级 Rocky desertification grade	基岩裸露率 Rate of bare rock (%)	植被及土被覆盖率 Rate of vegetation and soil coverage (%)	土层厚度 Soil depth (cm)
NSD	< 30	> 70	> 50
SSD	30~50	50~70	30~50
MSD	50~70	30~50	20~30
ISD	< 70	< 30	< 20

注：NSD，无石漠化；SSD，轻度石漠化；MSD，中度石漠化；ISD，重度石漠化。下同。  
Notes: NSD, no rocky desertification; SSD, slight rocky desertification; MSD, moderate rocky desertification; ISD, intense rocky desertification. Same below.

从枝条最末端到最后一个末梢分枝处、没有分枝的小枝。

1.2.2 指标测定

形态指标测定：采用直尺测量茎长，统计叶片数，用游标卡尺测量茎径。使用扫描仪 (STD1600Epson USA) 获得叶片图像，并运用 WinRhizo (Version 410B) 分析软件 (Regent Instrument Inc, Canada) 对叶面积进行定量分析。生物量测定：将花、茎、叶片、叶柄分别装入信封中，置于烘箱，60℃烘干至恒重，计算出叶生物量、小枝生物量。采用烘干法测定土壤含水量。参数计算方法为：

茎生物量比 = 茎生物量/小枝生物量；

叶生物量比 = 叶生物量/小枝生物量；

花生物量比 = 花生物量/小枝生物量。

1.2.3 数据统计分析

利用 SPSS 20.0 软件的 one-way ANOVA 对数据进行统计分析，使用 Origin 8.6 软件作图。

2 结果分析

2.1 土壤厚度和土壤含水量

研究发现，土壤厚度随着石漠化程度的加剧显著降低。无石漠化生境中土壤厚度为 51.3 cm，轻度、中度、重度石漠化生境下的土壤厚度分别为 35.6、21.3、11.3 cm，下降幅度分别为 30.5%、58.4%和 77.9%(图 1：A)。土层厚度与重庆岩溶山区石漠化土地强度分级标准一致<sup>[20,21]</sup>。

表 2 样地基本信息

Table 2 Basic information on typical plot

样地编号 Plot number	石漠化等级 Rocky desertifi cation grade	纬度 Latitude	经度 Longitude	海拔 Altitude (m)	坡向 Aspect	坡度 Slope (°)	岩石裸露率 Rate of bare rock (%)	植被覆盖度 Rate of vegetation coverage (%)
I -1	NSD	29°41'44"N	106°24'35"E	602	东南	5	10	90
I -2	NSD	29°41'39"N	106°24'35"E	597	东南	0	0	100
I -3	NSD	29°41'48"N	106°24'35"E	600	东南	5	5	95
II -1	SSD	29°41'53"N	106°24'38"E	606	西南	10	40	60
II -2	SSD	29°41'44"N	106°24'35"E	600	东南	5	35	65
II -3	SSD	29°41'36"N	106°24'35"E	606	东北	15	25	75
III -1	MSD	29°41'41"N	106°24'35"E	597	东南	15	65	35
III -2	MSD	29°41'40"N	106°24'35"E	600	东南	20	60	40
III -3	MSD	29°41'36"N	106°24'35"E	604	东北	10	50	50
IV -1	ISD	29°41'53"N	106°24'39"E	601	东南	22	80	20
IV -2	ISD	29°41'38"N	106°24'35"E	595	东南	25	80	20
IV -3	ISD	29°41'28"N	106°24'38"E	616	东南	20	90	10

表 3 样地内优势物种组成

Table 3 Dominant species of typical plot

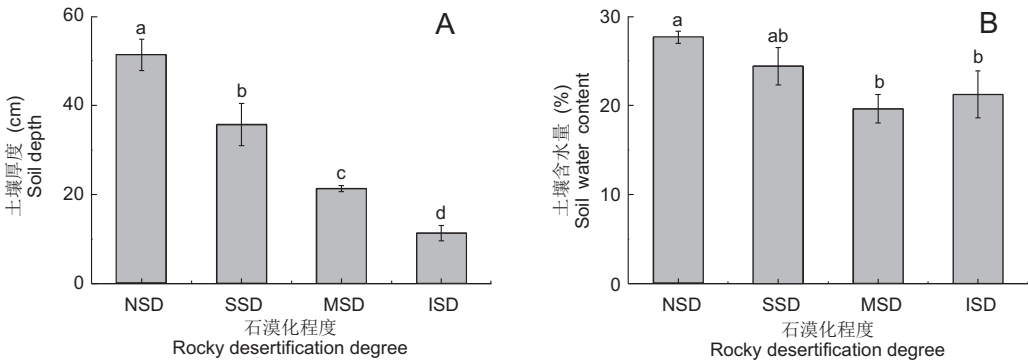
石漠化等级 Rocky desertification grade	草本层 Herb layer	木本层 Woody layer
NSD	芒 <i>Miscanthus sinensis</i> Anderss.	金银花 <i>Lonicera japonica</i> Thunb.
	白茅 <i>Imperata cylindrica</i> (L.) Beauv.	乌泡子 <i>Rubus parkeri</i> Hance.
	茜草 <i>Rubia cordifolia</i> L.	香花崖豆藤 <i>Millettia dielsiana</i> Harms.
	艾 <i>Artemisia argyi</i> Levl. et Van.	黄葛树 <i>Ficus virens</i> Ait. var. <i>sublanceolata</i> (Miq.) Corner
	异叶黄鹌菜 <i>Youngia heterophylla</i> (Hemsl.) Babc. et Stebbins	
	攀倒甍 <i>Patrinia villosa</i> (Thunb.) Juss.	
SSD	芒 <i>M. sinensis</i>	金银花 <i>L. japonica</i>
	白茅 <i>I. cylindrica</i>	火棘 <i>Pyracantha fortuneana</i> (Maxim.) Li.
	荩草 <i>Arthraxon hispidus</i> (Thunb.) Makino.	乌泡子 <i>R. parkeri</i>
	茜草 <i>R. cordifolia</i>	红泡刺藤 <i>R. niveus</i> Thunb.
	艾 <i>A. argyi</i>	胡颓子 <i>Elaeagnus pungens</i> Thunb.
	野胡萝卜 <i>Daucus carota</i> L.	
	青绿苔草 <i>Carex leucochlora</i> Bunge.	
MSD	芒 <i>M. sinensis</i>	金银花 <i>L. japonica</i>
	白茅 <i>I. cylindrica</i>	火棘 <i>P. fortuneana</i>
	茜草 <i>R. cordifolia</i>	红泡刺藤 <i>R. niveus</i>
	艾 <i>A. argyi</i>	南天竹 <i>Nandina domestica</i> Thunb.
	野胡萝卜 <i>D. carota</i> L.	菝葜 <i>Smilax china</i> L.
	青绿苔草 <i>C. leucochlora</i>	
ISD	芒 <i>M. sinensis</i>	火棘 <i>P. fortuneana</i>
	青绿苔草 <i>C. leucochlora</i>	金樱子 <i>Rosa laevigata</i> Michx.
		云实 <i>Caesalpinia decapetala</i> (Roth) Alston.
		南天竹 <i>N. domestica</i>
		黄荆 <i>Vitex negundo</i> L.
		盐肤木 <i>Rhus chinensis</i> Mill.
		铁线莲 <i>Clematis finetiana</i> Thunb.
		铁仔 <i>Myrsinea fricana</i> L.
		棕榈 <i>Trachycarpus fortunei</i> (Hook.) H. Wendl.

土壤含水量随着石漠化程度的加剧整体上呈降低趋势。与无石漠化相比，轻度、中度和重度石漠化生境的土壤含水量分别降低了 11.7%、30.0%和 23.5%(图 1: B)。按照《中华人民共和国水利行业标准》(SL424-2008)的分级标准，本地区无石漠化和轻度石漠化生境水分含量适中，中度和重度石漠化生境属于轻度干旱。

2.2 生物量积累

研究结果表明，金山英莨的小枝生物量积累受石漠化生境的影响显著。小枝上叶、茎、花和小枝总生物量均随着石漠化程度加剧而显著降低(图

2)。与无石漠化相比，轻度、中度和重度石漠化生境下小枝上叶生物量分别降低了 52.0%、59.0%和 71.4%；茎生物量分别降低了 64.62%、72.7%和 72.0%；中度、重度石漠化生境中花生物量分别减少了 24.5%和 24.1%，差异达显著水平( $P < 0.05$ )，但轻度石漠化生境中花生物量比无石漠化反而增加了 6%；轻度、中度和重度石漠化生境下小枝总生物量显著下降，分别降低了 47.9%、58.2%和 65.2%。在小枝各器官中，茎生物量下降的幅度最大，叶片次之，而花生物量下降的幅度最小。



不同小写字母表示各处理间差异显著 ( $P < 0.05$ )，下同。  
Different lower-case letters mean significant differences among treatments at 0.05, same below.

图 1 不同石漠化程度下土壤厚度和含水量  
Fig. 1 Soil depth and water content under different degrees of rocky desertification

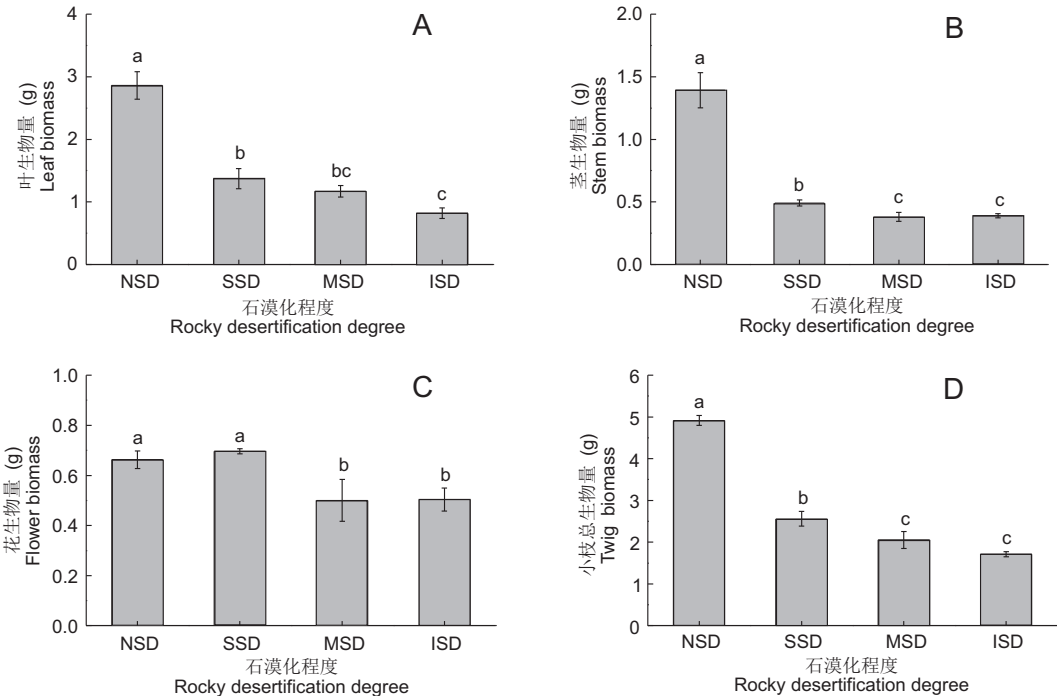


图 2 不同石漠化程度下金山英莨小枝生物量积累  
Fig. 2 *Viburnum chinshanense* twig biomass accumulation under different degrees of rocky desertification



2.3 生物量分配

研究结果显示,在无石漠化、轻度和中度石漠化生境中,金山茛苳小枝叶生物量比无显著差异,但重度石漠化生境比无石漠化生境生物量比显著降低了 21.9%(图 3: A);与无石漠化相比,茎生物量比在轻度、中度和重度石漠化生境中显著下降,分别降低了 32.2%、34.8%和 19.9%(图 3: B),但不同石漠化生境间无显著差异;花生物量比与茎生物量比相反,即在轻度、中度、重度石漠化生境中显著升高,分别上升了 104.3%、78.9%和 119.6%,但不同石漠化生境间没有显著差异(图 3: C)。

2.4 小枝生长形态特征

研究发现,石漠化生境里金山茛苳的小枝叶片数、叶面积、比叶面积、茎长和茎径等形态指标均显著低于无石漠化生境,但在不同石漠化生境间整体上无显著差异(图 4: A~E)。

3 讨论

生物量是植物积累能量最主要的表现方式,在生态系统发育和结构的形成中扮演着至关重要的角色<sup>[22,23]</sup>。本研究中,随着石漠化程度的加剧,金山茛苳小枝的叶、茎、花及总生物量均呈降低趋势。在喀斯特地区,石漠化程度越高,岩石出露率越高,土层厚度和土壤含水量也就越低。土层厚度的降低和水分含量减少造成的双重胁迫必然抑制植物的生长,导致叶片的光合作用下降<sup>[24]</sup>,程杰等<sup>[25]</sup>对柠条锦鸡儿(*Caragana korshinskii* Kom.)灌木林生长特征的研究发现,植物生物量积累变化趋势与土壤含水量相吻合。本研究发现,随着石漠化程度的加剧,小枝各部分生物量的积累受到明显抑制,然而,在小枝各器官中,茎、叶生物量的下降幅度大于花的下降幅度,说明在水分和土壤缺少

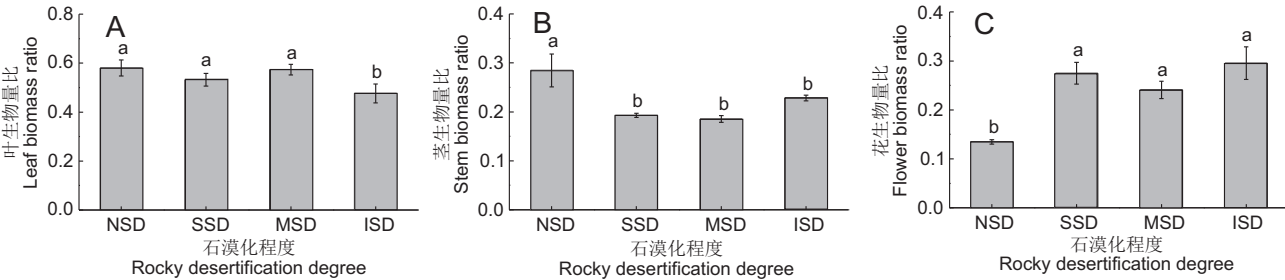


图 3 不同石漠化程度下金山茛苳小枝生物量分配  
Fig. 3 *V. chinshanense* twig biomass allocation under different degrees of rocky desertification

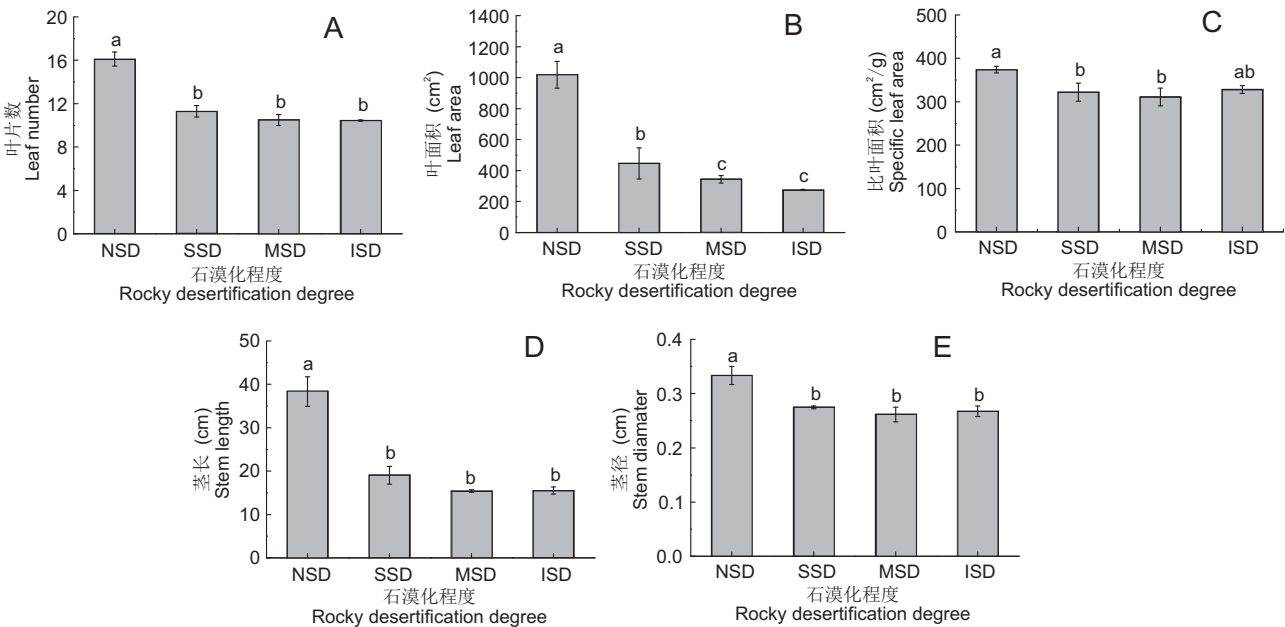


图 4 不同石漠化程度下金山茛苳小枝形态指标  
Fig. 4 *V. chinshanense* twig morphology characteristics under different degrees of rocky desertification

的石漠化生境中, 金山苣荬生长投资与繁殖投资比例不同, 呈现异速生长关系, 且以牺牲营养器官的生物量积累为代价, 尽可能使花受到的影响最低, 以维持繁殖的需要。这与张艳茹等<sup>[13]</sup>对低海拔常绿杜鹃(*Rhododendron*)小枝的繁殖分配研究结果相同, 说明植物在逆境条件下, 营养-繁殖间存在权衡关系。

生物量在根、茎、叶、花等之间的分配直接影响植物的生长、发育和繁殖<sup>[26]</sup>。末端小枝作为树冠中生长最有活力的部分, 其内部的生物量分配与构建特征是植物生活史对策研究的重要内容之一<sup>[15]</sup>。在逆境条件下实现资源的优化分配是植物应对环境胁迫的最基本策略之一, 也是衡量植物逆境适应能力的指标<sup>[27]</sup>。本研究结果显示, 在轻、中度石漠化生境中, 叶生物量比不变, 而茎生物量比下降, 这表明相对于无石漠化而言, 轻、中度石漠化生境下的金山苣荬优先减少茎生物量的投资, 尽可能地维持叶生物量投资, 从而保证更多的同化物产量供给植物生长, 有利于植物在石漠化逆境中生长和生存。在重度石漠化生境下, 金山苣荬叶生物量比和茎生物量比均减少, 这可能是由于在重度石漠化生境中, 土壤资源、水资源极度缺乏, 使得植物可利用的水分急剧减少, 为了生存植物减少对叶和茎生物量的投资, 而增加对根系的投入。李鹏等<sup>[28]</sup>对小蓬竹(*Drepanostachyum luodianense* (Yi et R. S. Wang) Keng f.)繁殖和某些生理特性的研究表明, 轻度干旱条件下, 小蓬竹还会维持叶片投资, 但当干旱胁迫加剧, 小蓬竹会采取减少茎叶投资, 提高根系活力, 从而适应逆境。本研究在3种石漠化生境下, 金山苣荬的花生物比均显著高于无石漠化生境, 这进一步表明金山苣荬在石漠化逆境下通过增加生殖投资来最大程度的保证其繁殖能力, 保证种群的延续, 维持其所在生态系统格局和稳定<sup>[29]</sup>。

植物的形态结构特征与环境因素有十分密切的关系, 植物对环境改变的长期适应过程中, 其形态结构特征会发生适应性和可塑性变化<sup>[30,31]</sup>。研究发现, 植物体细胞的生长和分裂受到干旱胁迫的抑制, 导致植物的茎伸长迟缓、株高降低、茎秆变细, 同时为了减少水分散失也会降低叶面积<sup>[23,32]</sup>。本研究中, 与无石漠化生境相比, 轻度、中度和重度石漠化显著抑制了金山苣荬小枝的生长活动, 小

枝的茎长、茎径、叶片数以及叶面积在石漠化生境中均显著降低, 说明植物在石漠化地区受到水分胁迫, 这一表现与其它植物在面对干旱胁迫时的响应相符<sup>[33,34]</sup>。同时, 我们发现石漠化对金山苣荬茎长的抑制作用大于茎径, 而叶面积受到的抑制程度最大。叶片中的气孔是蒸腾作用的门户, 植物体70%的水分是通过叶片气孔蒸发散失<sup>[35-37]</sup>。因此, 相比减少茎径等其它性状, 减少叶面积更能高效地减少金山苣荬的水分散失, 以适应石漠化干旱。比叶面积是植物叶片的重要性状之一, 关系着植物的生长和生存对策, 可以反映不同环境下植物的适应方法<sup>[38,39]</sup>。有研究认为, 比叶面积能够反映植物对资源获取的能力, 若植物的比叶面积高, 植物则拥有较强的保持体内营养的能力, 若植物的叶面积低, 植物则拥有更强的适应贫瘠资源和干旱环境的能力<sup>[39,40]</sup>。本研究中, 与无石漠化生境相比, 石漠化生境中金山苣荬的比叶面积降低, 说明其拥有较强的适应石漠化生境的能力。

综上所述, 石漠化生境显著抑制了金山苣荬的小枝生长, 表现为叶、茎、花生物量累积减少, 叶片数、比叶面积、茎长等小枝形态特征指标降低; 金山苣荬通过降低其茎生物量比、增加花生物量比, 增加生殖投资来保证其繁殖能力和种群的延续, 从而维持生态系统的格局和稳定。但金山苣荬小枝各器官生物量以及形态特征在不同石漠化程度间的差异不大, 这可能是我们调查的样地尽管石漠化程度不一, 但土壤含水量差别不大, 尤其是中度和重度石漠化间水分含量没有差异, 所以多数形态指标在两者间的差异未显现出来。

## 参考文献:

- [1] 宋同清, 彭晚霞, 杜虎, 王克林, 曾馥平. 中国西南喀斯特石漠化时空演变特征、发生机制与调控对策[J]. 生态学报, 2014, 34(18): 5328-5341.  
Song TQ, Peng WX, Du H, Wang KL, Zeng FP. Occurrence, spatital-temporai dynamics and regulation strategies of karst rocky desertification in Southwest China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(18): 5328-5341.
- [2] 赵雨苹. 基于MODIS数据的喀斯特地区石漠化时空演变特征研究[D]. 北京: 中国地质大学, 2015: 68.
- [3] 覃小群, 朱明秋, 蒋忠诚. 近年来我国西南岩溶石漠化研究进展[J]. 中国岩溶, 2006, 25(3): 234-238.  
Qin XQ, Zhu MQ, Jiang ZC. A review on recent advances in rocky desertification in Southwest China karst region[J].

- Carsologica Sinica*, 2006, 25(3): 234–238.
- [4] 郭柯, 刘长成, 董鸣. 我国西南喀斯特植物生态适应性及石漠化治理[J]. 植物生态学报, 2011, 35(10): 991–999.  
Guo K, Liu CC, Dong M. Ecological adaptation of plants and control of rocky-desertification on karst region of Southwest China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, 35(10): 991–999.
- [5] 张军以, 戴明宏, 王腊春, 苏维词, 曹立国. 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.  
Zhang JY, Dai MH, Wang LC, Su WC, Cao LG. Plant selection and their ecological adaptation for rocky desertification control in karst region in the Southwest of China[J]. *Earth and Environment*, 2015, 43(3): 269–278.
- [6] 彭熙, 黄英, 车家骧, 卢兰. 不同石漠化等级条件下土壤性状变化规律研究——以贵州喀斯特中心普定站为例[J]. 中国岩溶, 2009, 28(4): 402–405.  
Peng X, Huang Y, Che JX, Lu L. Changing rule of soil physicochemical features under different grade of desertification—A case study at Puding station of Guizhou karst center[J]. *Carsologica Sinica*, 2009, 28(4): 402–405.
- [7] 冯大兰, 黄小辉, 刘芸, 朱恒星, 向仲怀. 4种木本植物在石漠化地区的生长状况及光合特性[J]. 北京林业大学学报, 2015, 37(5): 62–69.  
Feng DL, Huang XH, Liu Y, Zhu HX, Xiang ZH. Growth and photosynthetic characteristics of four woody plants in the rocky and desertified area[J]. *Beijing Forestry University*, 2015, 37(5): 62–69.
- [8] 秦平书. 石漠化对马尾松幼林生长的影响[J]. 湖南林业科技, 2015, 42(6): 82–85.  
Qing PS. The effects of rocky desertification on sapling forest growth of *Pinus massoniana* [J]. *Hunan Forestry Science & Technology*, 2015, 42(6): 82–85.
- [9] 李志波, 李平衡, 王权, 徐璐. 梭梭和多枝怪柳的末端小枝异速生长特征研究[J]. 植物研究, 2013, 33(3): 274–281.  
Li ZB, Li PH, Wang Q, Xu L. Allometric characteristics of terminal twigs of *Tamarix ramosissima* and *Haloxylon ammodendron* [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2013, 33(3): 274–281.
- [10] Osada N. Crown development in a pioneer tree, *Rhus tri-chocarpa*, in relation to the structure and growth of individual branches[J]. *New Phytologist*, 2006, 172(4): 667–678.
- [11] David K, Lonnie A. The leaf size/number trade-off in trees[J]. *J Ecol*, 2007, 95(2): 376–382.
- [12] 罗长维, 李昆, 孙永玉, 刘方炎, 唐国勇, 陈友. 部分砍伐干扰下麻疯树繁殖特征的研究[J]. 西南大学学报: 自然科学版, 2010, 32(12): 50–55.  
Luo CW, Li K, Sun YY, Liu FY, Tang GY, Chen Y. Changes on propagation characteristics of *Jatropha curcas* under continuing cutting-off[J]. *Journal of Southwest University: Natural Science Edition*, 2010, 32(12): 50–55.
- [13] 张艳茹, 陈红, 王海洋. 低海拔常绿杜鹃小枝繁殖分配与异速生长关系研究[J]. 西南大学学报: 自然科学版, 2016, 38(3): 77–82.  
Zhang YR, Chen H, Wang HY. The relationships between within-twig reproductive allocation and allometric scaling in evergreen phododendron at low altitude[J]. *Journal of Southwest University: Natural Science Edition*, 2016, 38(3): 77–82.
- [14] 张显强. 贵州石生藓类对石漠化干旱环境的生态适应性研究[D]. 重庆: 西南大学, 2012.
- [15] 杨冬梅, 毛林灿, 彭国全. 常绿和落叶阔叶木本植物小枝内生物量分配关系研究: 异速生长分析[J]. 植物研究, 2011, 31(4): 472–477.  
Yang DM, Mao LC, Peng GQ. Within-twig biomass allocation in evergreen and deciduous broad-leaved species: allometric scaling analyses[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2011, 31(4): 472–477.
- [16] 周旭, 齐代华, 蒋宣斌, 贺丽, 闵鹏, 等. 不同程度石漠化生境中矛叶蔓草 *Arthraxon prionodes* 茎形态适应性研究[J]. 西南大学学报: 自然科学版, 2016, 38(11): 40–49.  
Zhou X, Qi DH, Jiang XB, He L, Min P, et al. Study on the adaptation of *Arthraxon hispidus* stems to different degrees rocky desertification habitats[J]. *Journal of Southwest University: Natural Science Edition*, 2016, 38(11): 40–49.
- [17] 范文武, 陈晓德, 李加海, 张淑琴, 李艳霞. 重庆中梁山海石公园石灰岩山地植物多样性研究[J]. 西南大学学报: 自然科学版, 2009, 31(5): 106–110.  
Fan WW, Chen XD, Li JH, Zhang SQ, Li YX. A study on the species diversity of plants on the Haishi Park limestone shrubland in the Zhongliang Mountains of Chongqing[J]. *Journal of Southwest University: Natural Science Edition*, 2009, 31(5): 106–110.
- [18] 卢高峰. 重庆中梁山海石公园九种野生观赏植物物候分析及野生植物观赏价值等级评价体系研究[D]. 重庆: 西南大学, 2011: 59.
- [19] 曾嘉庆, 祝佳杏, 王微, 陶建平. 重庆喀斯特地区不同干扰生境中山麻杆种群的结构与格局[J]. 生态学杂志, 2016, 35(9): 2313–2320.  
Zeng JQ, Zhu JX, Wang W, Tao JP. Population structure and spatial pattern of *Alchornea davidii* in different disturbed Karst habitats in Chongqing[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2016, 35(9): 2313–2320.
- [20] 苏维词. 喀斯特土地石漠化类型划分及其生态治理模式探讨[J]. 中国土地科学, 2008, 22(4): 32–37.  
Su WC. Types division of karst rocky desertification and a tentative survey of its ecological treatment mode[J]. *China Land Science*, 2008, 22(4): 32–37.



- [21] 李森, 董玉祥, 王金华. 土地石漠化概念与分级问题再探讨[J]. 中国岩溶, 2007, 26(4): 279–284.  
Li S, Dong YX, Wang JH. Re-discussion on the concept and classification of rocky desertification[J]. *Carsologica Sinica*, 2007, 26(4): 279–284.
- [22] Hester MW, Mendelssohn IA, McKee KL. Species and population variation to salinity stress in *Panicum hemitomon*, *Spartina patens*, and *Spartina alterniflora*: morphological and physiological constraints[J]. *Environ Exp Bot*, 2001, 46(3): 277–297.
- [23] 李芳兰. 三种豆科灌木对干旱胁迫的响应与适应[D]. 成都: 中国科学院研究生院(成都生物研究所), 2007.
- [24] 李周, 高凯敏, 刘锦春, 梁千慧, 陶建平. 西南喀斯特地区两种草本对干湿交替和 N 添加的生长响应[J]. 生态学报, 2016, 36(11): 3372–3380.  
Li Z, Gao KM, Liu JC, Liang QH, Tao JP. Growth response of two annual herb species to alternating drying-wetting and nitrogen addition in the karst area of Southwest China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(11): 3372–3380.
- [25] 程杰, 刘永辉, 田瑛. 宁夏半干旱区柠条锦鸡儿灌木林生长特征[J]. 水土保持通报, 2016, 36(1): 332–336.  
Cheng J, Liu YH, Tian Y. Growth characteristics of *Caragana korshinskii* shrubbery in semi-arid regions of Ningxia Hui Autonomous Region[J]. *Bulletin of Soil and Water Conservation*, 2016, 36(1): 332–336.
- [26] 高成杰. 滇重楼生物量分配与环境调控机制研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2015.
- [27] 赵彬彬, 牛克昌, 杜国祯. 放牧对青藏高原东缘高寒草甸群落 27 种植物地上生物量分配的影响[J]. 生态学报, 2009, 29(3): 1596–1606.  
Zhao BB, Niu KC, Du GZ. The effect of grazing on above-ground biomass allocation of 27 plant species in an alpine meadow plant community in Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(3): 1596–1606.
- [28] 李鹏, 刘济明, 颜强, 池馨, 廖小锋, 王军才. 干旱胁迫对小蓬竹繁殖和某些生理特性的影响[J]. 江苏农业科学, 2014, 42(8): 181–184.
- [29] 杨帅, 王碧霞, 胥晓, 郝慧慧, 秦芳, 陈梦华. 葎草雌雄植株开花物候和花器官对干旱的响应差异[J]. 植物分类与资源学报, 2014, 36(5): 653–660.  
Yang S, Wang BX, Xu X, Huan HH, Qin F, Chen MH. Sex-specific responses of flowering phenology and floral morphology of *Humulus scandens* to drought[J]. *Plant Diversity and Resources*, 2014, 36(5): 653–660.
- [30] England JR, Attiwill PM. Changes in sapwood permeability and anatomy with tree age and height in the broad-leaved evergreen species *Eucalyptus regnans*[J]. *Tree Physiol*, 2007, 27(8): 1113–1124.
- [31] Luo T, Luo J, Pan Y. Leaf traits and associated ecosystem characteristics across subtropical and timberline forests in the Gongga Mountains, Eastern Tibetan Plateau[J]. *Oecologia*, 2005, 142(2): 261–273.
- [32] 王晨阳. 土壤水分胁迫对小麦形态及生理影响的研究[J]. 河南农业大学学报, 1992, 26(1): 89–98.  
Wang CY. The effects of soil water stress on morphological and physiological of wheat[J]. *Journal of Henan Agricultural University*, 1992, 26(1): 89–98.
- [33] 向莘苇. 5 种灌木的抗旱性研究[D]. 成都: 四川农业大学, 2013.
- [34] 高小锋. 干旱胁迫对刺槐幼树水分特性及干物质积累与分配的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2010.
- [35] 高春娟, 夏晓剑, 师恺, 周艳虹, 喻景权. 植物气孔对全球环境变化的响应及其调控防御机制[J]. 植物生理学报, 2012, 48(1): 19–28.  
Gao CJ, Xia XJ, Shi K, Zhou YH, Yu JQ. Response of stomata to global climate changes and the underlying regulation mechanism of stress responses[J]. *Plant Physiology Journal*, 2012, 48(1): 19–28.
- [36] 王睿芳, 马剑, 潘耕耘, 陈国松, 赵万里. 小粒咖啡叶片解剖结构和综合抗旱性评[J]. 热带作物学报, 2017, 38(2): 246–251.  
Wang RF, Ma J, Pan GY, Chen GS, Zhao WL. Leaf anatomical structures and drought resistance evaluation of *Coffea arabica*[J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2017, 38(2): 246–251.
- [37] Hetherington AM, Woodward FI. The role of stomata in sensing and driving environmental change[J]. *Nature*, 2003, 424(6951): 901.
- [38] Meziane D, Shipley B. Interacting determinants of specific leaf area in 22 herbaceous species: effects of irradiance and nutrient availability[J]. *Plant Cell Environ*, 1999, 22(5): 447–459.
- [39] Wilson PJ, Thompson P, Hodgson JG. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies[J]. *New Phytologist*, 2010, 143(1): 155–162.
- [40] Lambers H, Poorter H. Inherent variation in growth rate between higher plants—a search for physiological causes and ecological consequences[J]. *Adv Ecol Res*, 1992, 23(6): 187–261.