

DOI: 10.13718/j.cnki.xdzk.2016.11.007

# 不同程度石漠化生境中矛叶荩草 *Arthraxon prionodes* 茎形态适应性研究<sup>①</sup>

周旭<sup>1</sup>, 齐代华<sup>1</sup>, 蒋宣斌<sup>2</sup>, 贺丽<sup>1</sup>,  
闵鹏<sup>1</sup>, 梁洪海<sup>3</sup>, 卢峰<sup>3</sup>

1. 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; 2. 重庆市林业科学研究院, 重庆 400036;  
3. 重庆市巫山县林业局, 重庆 巫山 404700

**摘要:** 喀斯特石漠化是我国西南地区最严重的地质灾害, 其生境对植物的强烈胁迫作用阻碍了石漠化环境的恢复, 在胁迫作用更为强烈的地区, 木本植物并不能作为先锋物种, 因此草本植物对环境的初步改良作用将起到很大的作用。在重庆不同程度的石漠化地区, 均能发现矛叶荩草生存, 因此确定矛叶荩草是石漠化环境适生种之一。该文通过研究不同石漠化程度下矛叶荩草茎形态的特征, 分析了矛叶荩草茎对石漠化生境的适应策略, 以期对喀斯特植被恢复及管理提供依据。实验结果表明: 随着石漠化程度加深, 矛叶荩草主茎及侧枝相关指标整体呈现出先降低后升高的趋势, 分 3 个阶段: 潜在石漠化阶段, 轻度石漠化、中度石漠化阶段, 重度石漠化、极度石漠化阶段。影响主茎长度的主要因子是主茎的节间长度, 影响侧枝长度的主要因子是节间数, 侧枝分枝格局显示随着石漠化程度加深, 矛叶荩草倾向于产生更多的分枝。因此, 矛叶荩草对石漠化生境具有较强的生存能力, 其适应策略是随着石漠化程度加深, 矛叶荩草生境从乔灌木群落过渡到草本群落, 矛叶荩草主茎产生更多的较长节间以储备营养物质, 而侧枝产生更多的较短节间增加侧枝的物理支撑能力, 达到增加叶片挂载的目的, 增强光能的利用, 尽管侧枝主要功能是增加叶片挂载, 但在营养储备功能上与主茎互补。

**关键词:** 喀斯特石漠化; 矛叶荩草; 主茎; 侧枝; 适应策略

**中图分类号:** Q145

**文献标志码:** A

**文章编号:** 1673-9868(2016)11-0040-10

全球集中连片的岩溶区域主要分布在欧洲中南部、北美东部和中国西南部<sup>[1-3]</sup>。我国西南喀斯特山区, 受喀斯特脆弱地质及人为不合理经济活动的影响, 出现了强烈的水土流失、植被退化、基岩大面积裸露、生产力下降等土地退化特征, 即喀斯特石漠化现象<sup>[4-8]</sup>。而地表植被的退化与生态功能的丧失是石漠化土地退化最为明显的现象, 并且成为石漠化地区可持续发展的障碍之一<sup>[9]</sup>。

岩溶生态系统植被具有喜钙、石生、旱生的特点, 一旦被破坏, 极难恢复, 因此如何有效地进行植被恢复重建, 实现水土资源的协调利用是西南岩溶山区石漠化综合治理面临的主要难题<sup>[10-13]</sup>。根据岩溶石漠化地区特点, 可以将岩溶石漠化生境对植物的影响因子归结为光照、破碎异质性生境、干旱条件、浅薄贫瘠的土壤及土壤高钙、镁含量等<sup>[14]</sup>。光照对植物生长的直接作用是光能促进细胞增大和分裂, 促进组织与器官分化, 制约器官的生长和发育速度<sup>[15]</sup>。植物对光照敏感性最大的器官是叶片, 而植物间的竞争关系及喀

① 收稿日期: 2015-09-11

基金项目: 国家自然科学基金(30670334/C0309)。

作者简介: 周旭(1989-), 男, 江西丰城人, 硕士研究生, 主要从事应用生态学研究。

通信作者: 齐代华, 副教授, 硕士研究生导师。

斯特生境的空间层次,促使植物在茎或者枝发生相对应的适应特征.木本植物随着光照尺度的增加,冠幅厚度和面积、叶片盖度、叶片聚集度及基茎都逐步增加,植物的垂直枝比例降低,相对应的水平枝增加,并且植物冠幅曝光指数呈减小趋势<sup>[16]</sup>.草本植被群落中植物体现出的形态响应是增加草本植株高度,并且增加草本植物分枝数、叶分配等能增加其对光能的利用<sup>[17]</sup>.

克隆性草本植物可以在一定范围内促进对必需资源获取的搜寻或分枝过程,即觅食行为<sup>[18]</sup>,并突破资源分布的局限,扩展种群生存生长空间<sup>[19]</sup>.克隆植物在光照条件不足的情况下,其纵向间隔子(叶柄)伸长,而横向间隔子(节间)伸长,并且植株分枝减弱<sup>[20]</sup>,在极低或极高光照环境下,两者表现出缩短现象<sup>[21]</sup>.喀斯特生境极端破碎化主要体现为土壤与岩石相互组合的破碎化植物生存生境及土壤下水分时空异质性生境,藤本植物及克隆植物对破碎化生存空间具有独特的适应能力,地果等喀斯特常见藤本会在湿润土壤斑块产生不定根吸收水分和养分,匍匐生长的茎叶蔓延到周边石质化的广阔区域进行光合作用<sup>[22]</sup>,这种觅食行为不仅对空间资源进行了有效利用,并且为植株水分及营养的吸收提供了更多来源.植物对土壤下水分时空异质性的适应方式表现在深根系植物利用岩石裂隙水分和更深层水分,而浅根系植物则提高水分利用效率<sup>[11]</sup>.植物一方面通过形成高密度浅层根系提高吸收效率,另一方面通过降低叶片气孔导度提高水分利用效率<sup>[23-24]</sup>.植物适应干旱胁迫的策略大体上可分为避旱性策略和耐旱性策略<sup>[25]</sup>,避旱性植物比耐旱性植物反应更为敏感,刘长成等<sup>[26]</sup>研究显示,在严重干旱胁迫下,火棘及小果蔷薇幼苗表现出较强的耐旱性,通过一系列形态及生理功能的改变使得其耐旱性增加;而木猴樟表现出一定的耐旱性,但严重干旱胁迫下生理条件也将下降;圆果化香则更加敏感.喀斯特地区植物解剖结构表现出栅栏组织发达,海绵组织排列紧密,细胞间隙小,角质层或蜡质层较厚,表皮毛发达等特征,从宏观角度来看,喀斯特地区优势物种表现出较大的根冠比<sup>[27-29]</sup>.植物对高钙环境的适应行为关系到对钙素的吸收、转运及积累<sup>[30-31]</sup>.

目前从岩溶石漠化地区的治理模式主要为封山育林及生态林或者经济林治理模式,但是针对石漠化程度较高的区域,岩石裸露较高,土壤贫瘠,植被稀疏,封山育林或者植树改善石漠化生境短时间内难以凑效.草本植物具有根系密集、固结土壤、能够提供大量有机质和氮素、改善土壤结构的特点,并能增强土壤的渗透性和蓄水能力,有效控制水土流失,减少地表径流<sup>[32]</sup>,因此利用草本恢复岩溶石漠化地区植被具有重要的生态意义.矛叶荇草为禾本科矛叶荇草属一年生植物,具有秆细弱、多节、常分枝、基部倾斜、着地后节易生根等特点,矛叶荇草野生资源丰富、生态型多、生长期长、生长速度快、再生性好,具有广泛的生态适应性<sup>[33-34]</sup>,其作为匍匐茎克隆草本植物,根茎具有较大的变异性,在不同的喀斯特石漠化环境下都能适应生长,是石漠化地区适生物种之一.本研究旨在研究喀斯特岩溶地区矛叶荇草茎形态性状对不同石漠化程度的响应,确定矛叶荇草对石漠化区域的适应能力及适应策略,以期对喀斯特植被恢复及管理提供依据.

## 1 研究地概况

巫山县位于重庆东北部,地理位置处在 N 30°46′—31°28′, E 109°33′—110°11′,最高点海拔 2 691.8 m,最低点海拔 73.1 m,山地面积占国土面积的 96%,丘陵坪坝仅有 4%.巫山县属亚热带季风性湿润气候区,气候温和,雨量充沛;年平均气温 18.4 °C,年极端最高气温 41.8 °C,年平均降水量为 1 049.3 mm,土壤主要以黄壤、紫色土、石灰岩土、黄棕壤与棕壤为主<sup>[35]</sup>.巫山县处于重庆地区石漠化较高敏感性分布区,全县不敏感区域面积为 199.47 km<sup>2</sup>,占全县总面积的 6.74%;轻度敏感区域面积为 6.0 km<sup>2</sup>,占全县总面积的 0.20%;中度敏感面积为 685.53 km<sup>2</sup>,占全县总面积的 23.18%;高度敏感面积为 1 498.81 km<sup>2</sup>,占全县总面积的 50.67%;极度敏感面积为 568.12 km<sup>2</sup>,占全县总面积的 19.21%<sup>[36]</sup>.

巫山县无石漠化地区,主要以马尾松林为主,林下灌木丰富,无明显优势物种,草本较少.随着石漠化程度加深,乔木树种逐渐稀疏甚至消失,可以看到稀疏的马尾松、柏木灌丛及黄栌 *Cotinus coggygia*、牡荆 *Vitex negundo*、糯米条 *Abelia chinensis* 灌丛;当石漠化程度进一步加深,植被将变为茂密的灌草丛及稀疏的草丛,以拟金茅 *Eulaliopsis binata*、黄茅 *Heteropogon contortus*、矛叶荇草等禾本科植物为主.

## 2 研究方法

### 2.1 样地概况与样地取样

依据李森等<sup>[37]</sup>的分级标准、实验要求以及重庆石漠化具体特征,利用基岩裸露率,土壤深度等特征的不同,在重庆市巫山县确定重度石漠化、中度石漠化、轻度石漠化、潜在石漠化、无石漠化 5 个等级样地,具体分级特征见表 1。

表 1 重庆石漠化地区样地景观指征

石漠化土地分级	综合景观指征
强度石漠化(E)	基岩裸露率大于 70%; 土层厚度一般小于 20 cm; 以稀疏灌草丛为主, 之间可见低矮灌木
中度石漠化(D)	基岩裸露率为 50%~70%; 土层厚度一般为 20~40 cm; 以草灌丛为主, 草灌丛中还分布有灌木丛
轻度石漠化(C)	基岩裸露率为 30%~50%; 土层厚度为 30~50 cm; 为较稀疏的小乔木灌丛, 林下主要为草本群落
潜在石漠化(B)	基岩裸露率为 20%~30%; 土层厚度为 50~70 cm; 为较为稀疏的大乔木, 林下灌木及草本都较少
无石漠化(A)	无基岩裸露; 土层厚度大于 70 cm; 为较为茂密的大乔木, 林下灌木丰富, 草本较少

注:下文表中将分别用 A,B,C,D,E 代表无石漠化、潜在石漠化、轻度石漠化、中度石漠化、强度石漠化。

### 2.2 实验设计与指标测定

在重庆巫山县城周边选取上述样地类型,每个样地类型选择 3 个 2 m×2 m 的典型样方,在样方中以对角线形式随机选取 3~5 株成熟矛叶荇草。茎的指标主要包括主茎长、主茎节间长、主茎节间数、主茎直径、侧枝长、侧枝数、侧枝节间长、侧枝节间数及侧枝直径,测定方法主要依据游标卡尺和直尺。

根据小枝划分方法<sup>[38-39]</sup>由外及内,最外层小枝为 1 级枝,而 1 级枝着生的枝条为 2 级枝,依次类推。依据 Whitney<sup>[40]</sup>及 Steingraeber 等<sup>[41]</sup>的计算逐步分枝率及枝径比。

逐步分枝率(stepwise bifurcation ratio, SBR):

$$S_{i+1} = N_i / N_{i+1}$$

式中  $N_i$  和  $N_{i+1}$  分别是第  $i$  和第  $i+1$  级枝条总数。

枝径比(ratio of branch diameter, RBD):

$$R = D_{i+1} / D_i$$

式中  $D_{i+1}$  和  $D_i$  分别是第  $i+1$  和第  $i$  级枝条的直径。

### 2.3 数据分析

实验数据运用 Excel 进行统计,用 origin 8.6 及 SPSS 20.0 对数据进行分析及作图。

## 3 结果与分析

### 3.1 不同等级石漠化对主茎形态的影响

主茎指标中除了主茎顶端茎直径,其他指标均显示出先降低后升高的趋势。潜在石漠化、轻度石漠化环境矛叶荇草各指标数据均显最小;潜在石漠化、轻度石漠化环境与中度石漠化、强度石漠化环境矛叶荇草主茎变化较为明显,而潜在石漠化、轻度石漠化之间及中度石漠化、强度石漠化之间变化不显著。

矛叶荇草主茎长在  $p=0.05$  水平上变化显著,对主茎节间数及主茎节间长的分析发现,主茎节间数并没有显著不同,而主茎节间长在不同程度石漠化环境下具有显著变化,因此认为在不同程度石漠化环境中,主茎长的显著变化主要是由主茎节间长的显著变化导致的(表 2)。

在测量矛叶荇草主茎长时,发现矛叶荇草植株主茎变化呈 3 个阶段,分别是无石漠化环境下主茎较长,而潜在石漠化及轻度石漠化环境下主茎较短,中度石漠化及强度石漠化环境下主茎最长。本研究对 3 个阶段进行单因素方差分析比较(表 3),发现无石漠化环境下矛叶荇草主茎长与其他 2 个阶段差异不明显,但节间长与潜在石漠化、轻度石漠化环境下矛叶荇草差异也很大,节间数与中度石漠化、强度石漠化环境下矛叶荇草差异很大;而潜在石漠化、轻度石漠化阶段与中度石漠化、强度石漠化阶段矛叶荇草主茎体现的

差异很明显,即主茎节间数及节间长差异均很明显,但这 2 个阶段内部两两之间差异并不明显。

表 2 不同程度石漠化环境对矛叶苾草茎形态影响的单因素方差分析

形态特征指标	A	B	C	D	E	F 值
主茎长/cm	32.283±6.144	23.719±4.206	22.844±4.817	41.687±4.521	39.028±3.955	3.176*
主茎节间数	13.778±1.362	13.556±1.492	12.667±1.748	17±1.225	19±2.330	2.577 <sup>ns</sup>
主茎节间直径/cm	0.078±0.002	0.058±0.001	0.079±0.002	0.089±0.002	0.092±0.002	13.800***
主茎节间长/cm	2.387±0.120	1.744±0.077	1.819±0.078	2.447±0.131	2.085±0.111	8.595***
基茎直径/cm	0.081±0.014	0.074±0.004	0.072±0.004	0.135±0.010	0.130±0.017	9.768***
中位茎直径/cm	0.082±0.009	0.059±0.004	0.081±0.005	0.098±0.005	0.104±0.015	5.403**
顶端茎直径/cm	0.058±0.008	0.040±0.006	0.061±0.006	0.058±0.005	0.057±0.014	1.219 <sup>ns</sup>

注:\*\*\*表示  $p < 0.001$  水平差异具有统计学意义; \*\*表示  $p < 0.01$  水平差异具有统计学意义; \*表示  $0.05 > p > 0.01$  水平差异具有统计学意义; <sup>ns</sup>表示  $p > 0.05$  水平差异不具有统计学意义。下同。

表 3 不同程度石漠化环境矛叶苾草主茎形态指标单因素方差分析

变量	A 与 B,C	A 与 D,E	B,C 与 D,E	A 与 B	D 与 E
主茎长	0.008 <sup>ns</sup>	0.187 <sup>ns</sup>	15.941***	0.019 <sup>ns</sup>	0.191 <sup>ns</sup>
主茎节间长	26.888***	0.011 <sup>ns</sup>	29.396***	0.254 <sup>ns</sup>	1.261 <sup>ns</sup>
主茎节间数	0.128 <sup>ns</sup>	4.352*	8.282**	0.149 <sup>ns</sup>	0.616 <sup>ns</sup>

矛叶苾草茎的功能与节间有着密切的关系,本研究对节间长作频数分析,结果显示无石漠化、中度石漠化、强度石漠化环境下,节长范围分布较广,并且根据比例显示这 3 个石漠化环境下,矛叶苾草节长趋向于产生较长节( $> 2$  cm),而潜在石漠化、轻度石漠化环境下,矛叶苾草趋向于产生较短节( $\leq 2$  cm)(图 1)。

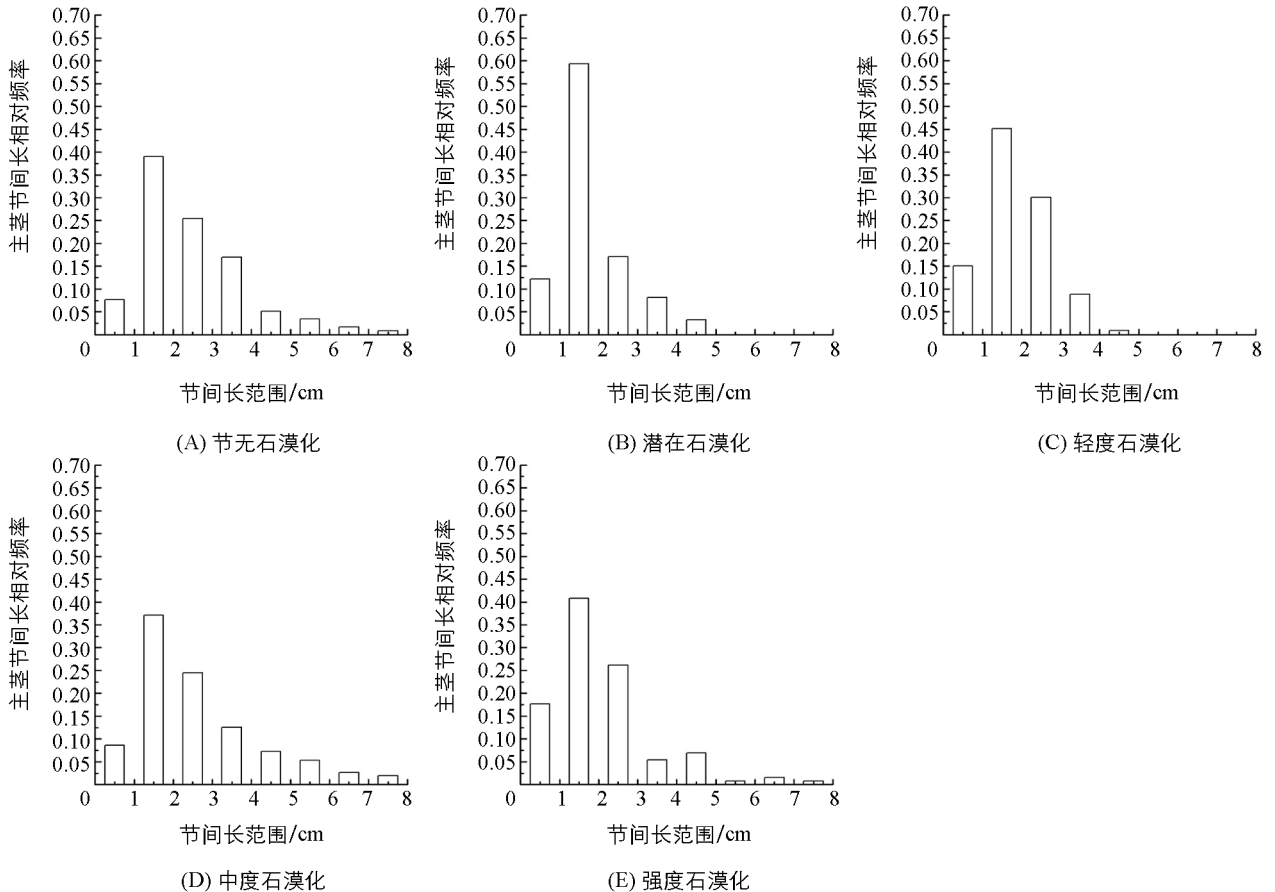


图 1 不同程度石漠化主茎节间长范围频率分析

### 3.2 不同等级石漠化对侧枝形态的影响

无石漠化程度下矛叶荩草侧枝相关指标与潜在石漠化、轻度石漠化程度下矛叶荩草侧枝指标差异并不明显,而从这 3 个程度向中度、强度石漠化过渡的过程中,侧枝指标的差异性十分显著,因此本文将侧枝形态变化划分为 2 个阶段,第一阶段为无石漠化、潜在石漠化及轻度石漠化,第二阶段为中度石漠化和重度石漠化(表 4),通过对节间分析发现影响矛叶荩草侧枝长的主要因素并不是节间长而是节间数(表 5)。

表 4 不同程度石漠化环境对矛叶荩草侧枝形态影响的单因素方差分析

形态特征	A	B	C	D	E	F 值
侧枝长/cm	14.357±8.821	10.576±4.505	14.922±8.242	36.644±8.338	47.506±16.426	2.596 <sup>ns</sup>
侧枝节间数	13.600±5.784	8.285±1.614	11.667±4.793	20.333±4.346	24.125±5.983	3.931 <sup>**</sup>
侧枝节间直径/cm	0.064±0.003	0.049±0.003	0.076±0.002	0.077±0.001	0.081±0.002	21.179 <sup>***</sup>
侧枝节间长/cm	1.836±0.112	1.488±0.107	1.947±0.130	1.641±0.067	1.971±0.102	3.781 <sup>**</sup>
基茎直径/cm	0.074±0.008	0.056±0.004	0.083±0.004	0.096±0.004	0.105±0.007	9.968 <sup>***</sup>
中位茎直径/cm	0.075±0.005	0.047±0.004	0.071±0.003	0.079±0.003	0.087±0.006	7.127 <sup>***</sup>
顶端茎直径/cm	0.057±0.011	0.035±0.005	0.044±0.004	0.055±0.004	0.057±0.007	1.211 <sup>ns</sup>

表 5 不同程度石漠化环境矛叶荩草侧枝因子单因素方差分析

变 量	A,B,C 与 D,E	A,B,C 之间	D 与 E
侧枝长	29.683 <sup>***</sup>	0.101 <sup>ns</sup>	0.513 <sup>ns</sup>
侧枝节间长	1.912 <sup>ns</sup>	0.163 <sup>ns</sup>	0.329 <sup>ns</sup>
侧枝节间数	26.367 <sup>***</sup>	0.021 <sup>ns</sup>	0.117 <sup>ns</sup>

随着石漠化程度的加深,矛叶荩草平均分枝数呈逐渐增加的趋势,分枝率也随之上升,无石漠化、潜在石漠化与轻度石漠化矛叶荩草分枝差异不明显,中度石漠化与强度石漠化矛叶荩草分枝差异也不明显。分析 1 级分枝及 2 级分枝数,无石漠化、潜在石漠化、轻度石漠化不倾向于产生分枝,而中度石漠化、强度石漠化环境下矛叶荩草 2 级分枝相对较多,1 级分枝均较少(表 6)。

表 6 不同程度石漠化矛叶荩草分枝构型分析

变 量	无石漠化	潜在石漠化	轻度石漠化	中度石漠化	强度石漠化
1 级枝分枝数	0.11	0.11	0	0.44	0.56
2 级枝分枝数	0.889	1	1	2	2
1 级枝逐步分枝率	0.056	0.056	0	0.250	0.306
2 级枝逐步分枝率	0.889	1	1	2	2
1 级枝枝径比	0.854	1.042	0.934	0.873	0.842
2 级枝枝径比	2.486	2.100	0	0.931	2.076

侧枝节长频率分析显示,侧枝节长范围相对于主茎节长范围要窄,即相比较主茎,侧枝倾向于产生较短节。无石漠化环境下矛叶荩草产生的较长节仍然比较多,潜在石漠化环境下矛叶荩草产生的较短节也较多,而轻度石漠化环境下矛叶荩草产生的较长节比例最大,中度环境下矛叶荩草产生的较长节比例最小(图 2)。



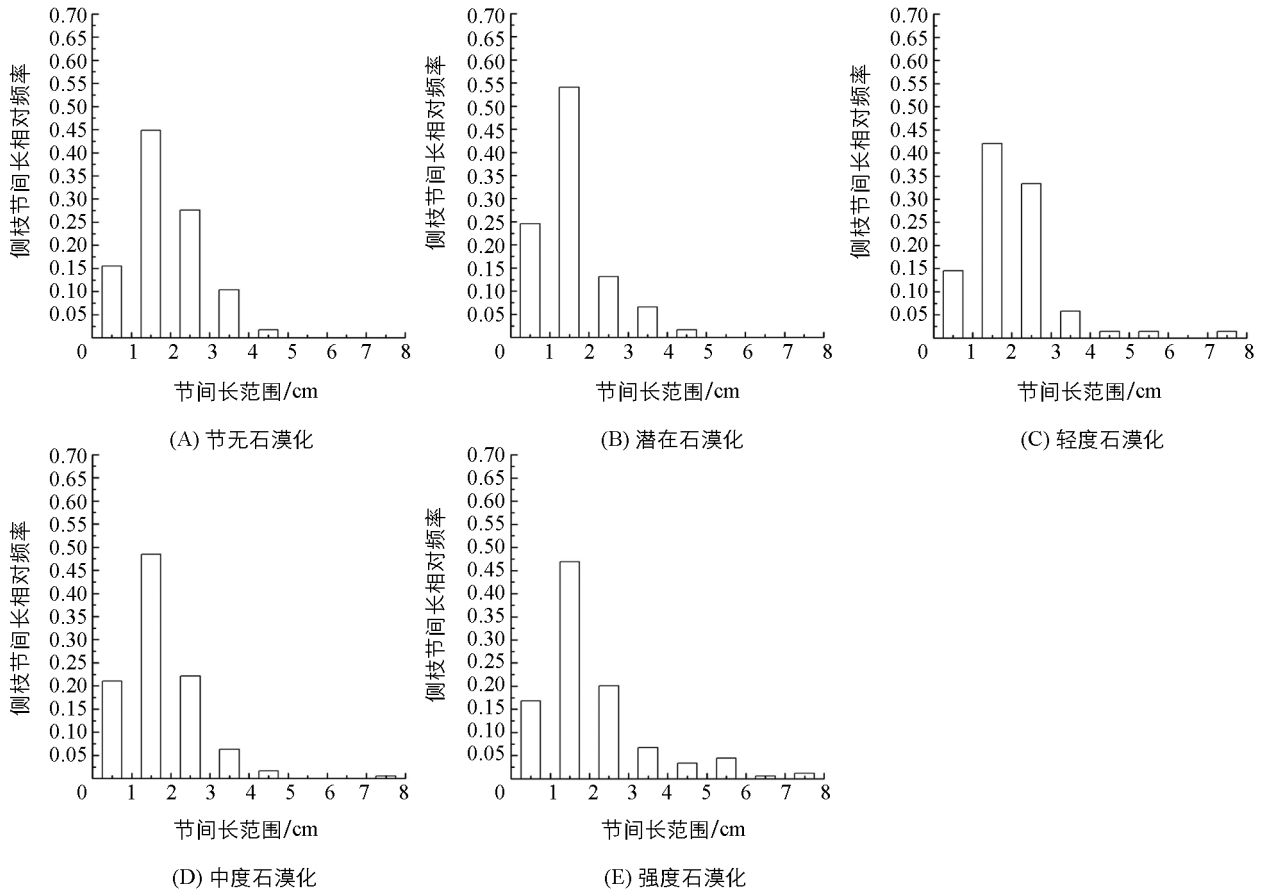


图 2 不同程度石漠化矛叶荩草侧枝节间长范围频率分析

## 4 讨论与结论

植物形态的可塑性是适应异质性环境的一个重要能力,使植物能够合理地利用有限的资源,并且能够较好地避免受到胁迫境的影响.叶片是植物进行光合作用获得碳最重要的功能结构,枝条主要行使物理支撑、运输功能及营养存储功能,二者在生物力学及功能上有密切联系<sup>[42]</sup>,因此两者在胁迫环境下形态响应最为剧烈.矛叶荩草的繁殖方式包括克隆无性繁殖和有性生殖,而它的克隆无性繁殖方式对石漠化环境的适应性具有重要的作用.以 Eriksson 等<sup>[43]</sup>对克隆植物的描述可知,矛叶荩草并不属于“genet-splitter”,即具有短命的分株连接,这种连接一般仅活一个生长季.通过实地观察及文献查阅表明,矛叶荩草基部及中部茎均为匍匐部分,但是矛叶荩草顶部茎为直立部分,所以矛叶荩草的茎具有存储功能<sup>[44-47]</sup>,也具有明显的物理支撑能力.

节间作为茎的组成部分,承担对茎的功能的分担作用,克隆植物匍匐根茎中存储了比较丰富的碳水化合物和蛋白质,以应对逆境胁迫环境<sup>[48]</sup>,节间长度可以反映节间储存物质量的多少.研究证明<sup>[49]</sup>,长节间对植物干扰后的恢复促进作用更大,因此植物产生更多长节间作用主要在于营养物质的储存.节间两端节点是分节植物重要的支撑作用点,节点外厚壁加强组织对植物支撑能力具有很大的贡献<sup>[50]</sup>,而植物产生较多的短节在一定意义上增加了节点,从而增加茎的物理支撑力.

### 4.1 主茎功能分析

主茎长及节间的单因素方差分析结果表明,在不同石漠化程度下,植物主茎长有显著变化,节间数随石漠化程度变化而变化的程度不明显,节间长却显著变化,因此本研究认为主茎的变化随主茎节间长的变

化而产生. 而对不同石漠化程度下茅叶荇草主茎、主茎节间长、主茎节间数进行单因素分析, 结果显示潜在石漠化、轻度石漠化向中度石漠化、强度石漠化过渡过程中, 主茎长变化十分明显, 影响这两组主茎长的因素既包括主茎的节间长也包括主茎的节间数, 但主茎的节间长影响程度更大.

无石漠化环境, 潜在石漠化、轻度石漠化环境及中度石漠化、强度石漠化环境茅叶荇草主茎节长、节间指标的单因素方差分析说明, 无石漠化环境下茅叶荇草主茎节间长与潜在石漠化、轻度石漠化环境下茅叶荇草节间长差异显著, 而无石漠化茅叶荇草节间数与中度石漠化、强度石漠化环境下荇草节间数也差异显著, 本研究认为在石漠化程度逐渐变轻, 环境条件逐渐变好的情况下, 茅叶荇草主茎不趋向于节间数的增多, 而是更趋向于节间长的增长. 可能的原因是在较低程度石漠化环境中, 茅叶荇草周围的树种多为乔木及灌木, 因此茅叶荇草的光能利用能力受到限制, 而茅叶荇草植株高度及叶片数量相对于光能生境达到饱和, 但是茅叶荇草主茎却通过节间增长来增加对营养物质的储存以增强自身的抗逆性.

随着潜在石漠化向轻度石漠化加深, 环境趋于恶化, 较高植物逐渐减少, 草本光能利用增加, 茅叶荇草节间数减小, 而节间长增长. 在潜在石漠化、轻度石漠化向中度石漠化、强度石漠化环境过渡的过程中, 植被变化都比较显著, 没有上层植物的干扰, 茅叶荇草倾向于产生更长的直立主茎来增强对光能的竞争能力. 中度石漠化、强度石漠化环境下土壤营养环境较差, 因此茅叶荇草也需要更长的匍匐茎及节间来增强对营养的储存能力. 茎直径是研究植物生长的一个重要指标, 可以反映环境因素胁迫下, 植物生长的响应机制<sup>[43]</sup>, 随着潜在石漠化向强度石漠化过渡, 茅叶荇草主茎逐渐趋于加粗.

#### 4.2 侧枝功能分析

侧枝测量分析中, 无石漠化、潜在石漠化、轻度石漠化环境下荇草侧枝长与中度石漠化、强度石漠化环境下荇草侧枝长出现显著差异, 而显著差异主要体现在侧枝的节间数上, 因此本研究认为茅叶荇草侧枝的主要功能并不是储存功能.

茅叶荇草侧枝的功能可能有 2 个: ① 作为叶的物理支撑, ② 作为植物营养的储存结构. 但是, 随着石漠化程度的加深, 侧枝作为叶的物理支撑作用更加明显. 本文通过分析茅叶荇草的分枝格局, 发现随着石漠化程度的加深, 茅叶荇草分枝数及分枝率都呈现出增加的趋势, 而茅叶荇草生长生境中低光照向高光照的变化, 使茅叶荇草产生更多的分枝, 将有利于扩展自身的生存空间, 并且产生更多的叶片, 增强自身对光能的竞争能力.

随着石漠化程度的加深, 茅叶荇草侧枝长同样产生显著的变化, 造成这种变化的原因在于侧枝节间数大量增加, 并且通过节间频率分析显示, 除了轻度石漠化环境, 从潜在石漠化向强度石漠化过渡的过程中, 侧枝产生较长节间普遍较少, 侧枝有较多的短节间形成, 有利于增强侧枝的物理支撑能力, 对侧枝产生叶片有重要的作用. 但轻度石漠化环境下较长节间占据比例较大, 这可能是侧枝对主茎功能的补充作用, 即补充主茎的存储功能.

#### 参考文献:

- [1] PRAISER M, PASCALI V. Surface and Subsurface Habitatsal Degradation in the Karst of Apulia(Southern Italy) [J]. *Habitats Geology*, 2003, 44(3): 247—256.
- [2] GAMS I. Origin of the Term “Karsr”, and the Transformation of the Classical Karst(Kras) [J]. *Habitatsal Geology*, 1993, 21(3): 110—114.
- [3] SAURO U. Human Impact on the Karsr of Venetian Fore-Alps, Italy [J]. *Habitatsal Geology*, 1993, 21(3): 115—121.

- [4] 郝秀东, 欧阳绪红, 谢世友. 岩溶山区和石漠化区表土孢粉组合的差异性——以重庆市南川区为例 [J]. 生态学报, 2011, 31(18): 5235—5245.
- [5] 李阳兵, 王世杰, 容 丽. 关于喀斯特石漠和石漠化概念的讨论 [J]. 中国沙漠, 2004, 24(6): 689—695.
- [6] 王世杰. 喀斯特石漠化概念演绎及其科学内涵的探讨 [J]. 中国岩溶, 2002, 21(2): 101—105.
- [7] 屠玉麟. 贵州土地石漠化现状及成因分析 [M] //李菁. 石灰岩地区开发治理. 贵阳: 贵州人民出版社, 1996.
- [8] 张殿发, 王世杰, 周德全, 等. 贵州省喀斯特地区山地土地石漠化的内动力作用机制 [J]. 水土保持通报, 2001, 21(4): 1—5.
- [9] 陆冠尧, 魏兴琥, 李 森, 等. 粤北石漠化地区植被退化及其与降雨截留量和土壤的相关性 [J]. 中国沙漠, 2013, 33(2): 358—366.
- [10] 中国科学院学部. 关于推进西南岩溶地区石漠化综合治理的若干建议 [J]. 地球科学进展, 2003, 18(4): 489—492.
- [11] 陈洪松, 聂云鹏, 王克林. 岩溶山区水分时空异质性及植物适应机理研究进展 [J]. 生态学报, 2013, 33(2): 317—326.
- [12] 刘宏伟, 王 薇, 左 娟, 等. 中梁山石灰岩山地 30 中主要植物叶片性状研究 [J]. 西南师范大学学报(自然科学版), 2014, 39(9): 50—55.
- [13] 施松梅, 陈 柯, 涂 波, 等. 石漠化地区桑根机 AM 真菌多样性及桑壮苗培育研究 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2013, 35(10): 24—30.
- [14] 郭 柯, 刘长成, 董 鸣. 我国西南喀斯特植物生态适应性与石漠化治理 [J]. 植物生态学报, 2011, 35(10): 991—999.
- [15] 王 艺, 韦小丽. 不同光照对植物生长、生理生化和形态结构的影响的研究进展 [J]. 山地农业生物学报, 2010, 29(4): 353—359, 370.
- [16] 杨晓东, 阎恩荣, 张志浩, 等. 浙江天童常绿阔叶林演替阶段共有种的树木构型 [J]. 植物生态学报, 2013, 37(7): 611—619.
- [17] 马银山, 王晓芬, 张作亮, 等. 光照强度和肥力变化对冷地早熟禾生长的影响 [J]. 中国农业科学, 2009, 42(10): 3475—3484.
- [18] HUTCHINGS M J, DE KROON H. Foraging in Plants: the Role of Morphological Plasticity in Resource Acquisition [J]. *Advances in Ecological Research*, 1994, 25: 159—238.
- [19] DE KROON H, HURCHINGS M J. Morphological Plasticity in Clonal Plants: the Foraging Concept Reconsidered [J]. *Journal of Ecology*, 1995, 83(1): 143—152.
- [20] 于海飞. 克隆植物异质性环境的生态适应对策 [D]. 北京: 中国科学院研究生院, 2002.
- [21] 董 鸣. 资源异质性生境中的植物克隆生长: 觅食行为 [J]. 植物学报, 1996, 28(6): 828—835.
- [22] LIU Chang-cheng, LIU Yu-guo, GUO Ke, et al. Exploitation of Patchy Soil Water Resources by the Clonal Vine *Ficus tikoua* in Karst Habitats in South Western China [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2011, 33(1): 93—102.
- [23] ROSE K L, GRAHAM R C, PARKER D R. Water Source Utilization by *Pinus Jeffreyi* and *Arctostaphylos Patula* on Thin Soils over Bedrock [J]. *Oecologia*, 2003, 134(1): 46—54.
- [24] HUBBERT K R, BEYERS J L, GRAHAM R C. Roles of Weathered Bedrock and Soil in Seasonal Water Relations of *Pinus Jeffreyi* and *Arctostaphylos patula* [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2001, 31(11): 1947—1957.
- [25] CHAVES M M, MAROCO J P, PEREIRA J S. Understanding Plant Responses to Drought—from Genes to the Whole Plant [J]. *Functional and Experimental Botany*, 2003, 30(3): 239—264.
- [26] 刘长成, 刘玉国, 郭 柯. 四种不同生活型植物幼苗对喀斯特生境干旱的生理生态适应性 [J]. 植物生态学报, 2011, 35(10): 1070—1082.
- [27] 张建国, 李吉跃, 沈国舫. 树木耐旱性特征及其机理研究 [M]. 北京: 中国林业出版社, 2000.
- [28] 莫 凌, 黄玉清, 覃家科, 等. 西南喀斯特地区四种植物水分生理的初步研究 [J]. 广西植物, 2008, 28(3): 402—406.



- [29] 容 丽, 王世杰, 刘 宁, 等. 喀斯特山区先锋植物叶片解剖特征及其生态适应性评价——以贵州花江峡谷区为例 [J]. 山地学报, 2005, 23(1): 35—42.
- [30] 姬飞腾, 李 楠, 邓 馨. 喀斯特地区植物钙含量特征与高钙适应方式分析 [J]. 植物生态学报, 2009, 33(5): 926—935.
- [31] 谢英赞, 何 平, 王朝英, 等. 外源  $\text{Ca}^{2+}$ , SA, NO 对盐胁迫下决明幼苗生理特性的影响 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2013, 35(3): 36—43.
- [32] 龙忠富, 唐成斌, 杨义成. 草本植物在石漠化综合治理与可持续发展中的作用探讨 [J]. 贵州农业科学, 2005, 33(B09): 69—71.
- [33] 中国科学院中国植物志编委会. 中国植物志 [M]. 北京: 科学出版社, 2004.
- [34] 刘金平. 坡度对野生茅叶荩草分株特征及生殖分配的影响 [J]. 草业科学, 2013, 30(10): 1602—1607.
- [35] 余亮源, 谢世友. 金银花药源植物在岩溶石漠化地区种植的生态经济效益分析 [J]. 湖北农业科学, 2013, 52(4): 873—882.
- [36] 刘春霞, 李月臣, 杨 华. 三峡库区(重庆段)石漠化敏感性评价及空间分异特征 [J]. 长江流域资源与环境, 2011, 20(3): 291—297.
- [37] 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.
- [38] 王丽娟, 孙栋元, 赵成义, 等. 准噶尔盆地梭梭、白梭梭植物构型特征 [J]. 生态学报, 2011, 31(17): 4952—4960.
- [39] 李 钰, 赵成章, 董小刚, 等. 高寒草地狼毒枝—叶性状的坡度差异性 [J]. 植物生态学报, 2013, 37(8): 709—717.
- [40] WHITNEY G G. The Bifurcation Ratio as an Indicator of Adaptive Strategy in Woody Plant Species [J]. Bulletin of the Torrey Botanical Club, 1976, 103(2): 67—72.
- [41] SELIER D, FOURCAUD F. Crown Structure and Woody Properties: Influence on Tree Sway and Response to High Winds [J]. American Journal of Botany, 2009, 96(5): 885—896.
- [42] 张 丹, 李传荣, 许景伟. 沙质海岸黑松分枝格局特征及其抗风折能力分析 [J]. 植物生态学报, 2011, 35(9): 926—936.
- [43] ERIKSSON O, JERLING L. Hierarchical Selection and Risk Spreading in Clonal Plants [M] // Van Groenendael J, De Kroon H. Clonal Growth in Plants: Regulation and Function. The Hague: SPB Academic Publishing, 1990.
- [44] STUEFER J F, HUBER H. The Role of Stolon Internodes for Ramet Survival after Clone Fragmentation in *Potentilla anserina* [J]. Ecology Letters, 1999, 3(2): 135—139.
- [45] TUMER L B, POLLOCK C J. Changes in Stolon Carbohydrates During the Winter in Four Varieties of White Clover (*Trifolium repens* L.) with Contrasting Frost Hardiness [J]. Ann Bot, 1998, 81(1): 97—107.
- [46] DE KROON H, Knops J. Habitat exploration through morphological plasticity in two chalk grassland perennials [J]. Oikos, 1990, 59(1): 39—49.
- [47] DONG M, DE KROON H. Plasticity in Morphology and Biomass Allocation in *Cynodon Dactylon*, a Grass Species Forming Stolons and Rhizomes [J]. Oikos, 1994, 70(1): 90—106.
- [48] EATELLE G, FREDERIK L D, LUDOVIC T, et al. Vegetative Storage Proteins in White Clover (*Trifolium repens* L.): Quantitative and Qualitative Features [J]. Ann Bot, 2001, 88(1): 789—795.
- [49] DONG Bi-cheng, YU Guo-lei, GUO Wei, et al. How Internode Length, Position and Presence of Leaves affect Survival and Growth of *Alternanthera philoxeroides* after Fragmentation [J]. Evol Ecol, 2010, 24: 1447—1461.
- [50] SPATA H C, KOHLER L, SPECK T. Biomechanics and Functional Anatomy of Hollow-Stemmed Sphenopsids. I. *Equisetum giganteum* (Equisetaceae) [J]. American Journal of Botany, 1998, 85(3): 305—314.

## Study on the Adaptation of *Arthraxon hispidus* Stems to Different Degrees Rocky Desertification Habitats

ZHOU Xu<sup>1</sup>, QI Dai-hua<sup>1</sup>, JIANG Xuan-bin<sup>2</sup>, HE Li<sup>1</sup>,  
MIN Peng<sup>1</sup>, LIANG Hong-hai<sup>3</sup>, LU Feng<sup>3</sup>

1. Key Laboratory of Eco-Environment in Three Gorges Reservoir Region of 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;

2. Chongqing Academy of Forestry, Chongqing 400036, China;

3. Chongqing Wushan Forestry Administration, Wushan Chongqing 404700, China

**Abstract:** Karst rocky desertification is the most serious geological disaster in Southwest China. In Karst rocky areas, we found plants species are poor because of intensive stresses given to plants. And these factors hinder the revegetation of Karst rocky area. In the regions which receive intense stress, woody plants do not grow very well because they are not given suitable conditions from the soil habitats. With these features of the rapid growth cycle, simple growth condition and ameliorating soil habitat, herb will plays important role to ameliorate Karst rocky habitat. Based on the investigation of the vegetation, we found *Arthraxon hispidus* can survive in 5 different degrees rocky desertification habitats, so we argued *Arthraxon hispidus* is suitable specie in Karst rocky areas. The paper studied *Arthraxon hispidus* stems morphological characteristics in 5 different degrees of rocky desertification habitats, and analyzed adaptation strategies to rocky desertification habitats. In the last, we wished the paper can offer theoretical basis to restoration and management rocky areas. We analyzed the morphological data of main stem and lateral branches, we found the main stem and the main stem internodes becomes longer and coarser from in slight rocky desertification habitat to in extreme rocky desertification habitat. Branches number is increasing, and branches also become longer and coarser. But branches tend to produce shorter internodes and more nodes. In latent rocky desertification habitat, the main stem is longer and coarser than the main stem's in slight rocky desertification habitat and medium rocky desertification habitat. And branches also show these feature. So we argued *Arthraxon hispidus* is more suitable for more serious rocky areas. And the adaptation strategies were summarized as: with the deepening of rocky desertification degree, the main stem produce more lengthier internodes to store nutrients to cope with less soil nutrients; with the change of vegetation types (Arbor community into herbaceous community), *Arthraxon hispidus* has stronger competitive for light. So *Arthraxon hispidus* produce more lateral branches to amplify living space and produce more leaves. Lateral branches produce more short internodes and nodes to enhance the physical support force; in latent rocky desertification habitats, the ability of leaves to Capture light energy is limited. So plants do not produce more leaves, and produce more long-length internodes; although the main function of lateral branches is producing more leaves, but lateral branches also have storage function to compensate for the lack of main stems'.

**Key words:** Karst rocky desertification; *Arthraxon hispidus*; main stem; lateral branches; adaptation strategies

