

DOI: 10.13718/j.cnki.xdzk.2023.03.011

喀斯特石漠化地区苔藓植物功能性状 与微生境的关系

曾辰午, 李宗峰, 张学朝, 陈明月, 张梅, 陶建平

西南大学 生命科学学院/三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆 400715

摘要: 为探究苔藓植物功能性状与微生境之间的关系, 在中梁山喀斯特石漠化地区选择坡度、坡向和岩性相对一致的缓坡, 调查优势苔藓植物功能性状及其所处的微生境因子。结果表明: 研究区域内微生境可划分为石沟、石缝和石洞 3 种类型; 苔藓植物生物量存在明显差异, 石洞型微生境生物量显著大于其他两者 ($p < 0.05$); 相关性分析和冗余分析均表明: 微生境宽度、微生境深度、土壤厚度、土壤 pH 和相对光强是影响苔藓植物功能性状(苔藓植物生物量、苔藓厚度、苔藓盖度)的主要环境因子, 微生境长度与苔藓植物生物量无明显关联。研究结果对退化植被恢复和景观再造具有一定的指导作用。

关键词: 苔藓植物; 微生境; 微型地貌; 功能性状

中图分类号: Q948.114

文献标志码: A

文章编号: 1673-9868(2023)03-0131-07

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Relationships between Bryophytes Functional Traits and Microhabitats in Karst Desertification Area

ZENG Chenwu, LI Zongfeng, ZHANG Xuechao,
CHEN Mingyue, ZHANG Mei, TAO Jianping

*School of Life Sciences, Southwest University / Key Laboratory of Eco-Environments
in Three Gorges Reservoir Region (Ministry of Education), Chongqing 400715, China*

Abstract: In order to investigate the relationships between the micro-habitats and bryophytes functional traits, a gentle slope with a constant slope aspect and lithology was selected to be the experimental plot so as to investigate bryophytes' functional traits and relative factors of micro-habitat types. The results show that the micro-habitats can be divided into three types namely: rocky ditch, swallet and stone cavern. There were significant variations in bryophyte biomass. The bryophyte biomass of stone cavern type was

收稿日期: 2021-07-13

基金项目: 国家重点研发计划子课题(2016YFC0502304); 2020 年西南大学“大学生创新创业训练计划”项目(X202010635268)。

作者简介: 曾辰午, 硕士研究生, 主要从事生态学的研究。

通信作者: 陶建平, 博士, 教授。

significantly higher than that of the other two micro-habitats types ($p < 0.05$). Both correlation analysis and redundancy analysis showed that the width and depth of micro-habitat, and soil thickness, soil pH, and relative light intensity were the main environmental factors affecting the bryophyte functional traits (biomass, bryophyte thickness and bryophyte coverage). There was no significant correlation between micro-habitat length and bryophyte biomass. The micro-habitats in karst rocky desertification area affect the functional traits of bryophytes in different ways. The research results have a certain instruction function for the restoration of degraded vegetation and landscape reconstruction.

Key words: bryophytes; micro-habitats; micro-landform; functional traits

喀斯特石漠化地区的生境脆弱性往往导致植物多样性较低^[1-2], 且对植物种类成分具有强烈的选择性^[3]. 苔藓植物能够广泛分布在喀斯特石漠化地区, 并在成土、保湿方面为其他高等植物种子的萌发和生长提供了有利条件, 成为喀斯特地貌下生物多样性的的重要组成部分^[4-8]; 同时, 苔藓植物的生长受小环境的影响非常显著, 其功能性状能够对所处环境做出灵敏的反应^[9].

当前学界对于喀斯特地区苔藓植物物种多样性、生态分布、生活型以及结皮功能与环境因子之间的关联开展了大量的研究工作: 任青青^[10]对喀斯特苔藓研究发现小生境异质性导致石生苔藓植物组成具有明显的差异性; Kimmerer 等^[11]和 John 等^[12]对苔藓物种丰富度与小环境关系研究发现, 石生苔藓物种多样性与基质岩石类型及大小、岩面的角度和方向存在密切联系; 涂国章等^[13]对喀斯特地区石生苔藓生态分布与环境因子之间的关系研究发现, 影响石生苔藓分布的主要环境因子为坡度、土壤厚度、pH 等; 龙明忠等^[14]对喀斯特地貌下苔藓植物的微气候效应研究发现, 苔藓植物影响周围局部微气候, 对微气候具有增加湿度、降低温度的作用; 申家琛等^[15]和程才等^[16]研究阐明了苔藓结皮能够有效改善小环境, 促进植被演替, 增加生物多样性, 利于石漠化生态系统的正向演替. 这些工作有效补充了苔藓植物与环境关系的研究, 但苔藓植物功能性状与微生境因子之间的联系鲜有报道.

因此, 本文选择中梁山喀斯特石漠化区域的苔藓植物群落为研究对象, 对不同微生境类型下苔藓植物的部分功能性状进行探究, 以期弄清苔藓植物功能性状与微生境类型及因子之间的相互关系, 进而为喀斯特石漠化地区的植被恢复提供参考.

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

研究区域在重庆市中梁山(106°35′31″E, 30°05′36″N). 中梁山位于重庆市北部, 地处四川盆地东部, 川东平行岭谷地带, 地势呈北向南倾斜, 起伏大, 有大量的喀斯特石漠化景观. 海拔 500~700 m, 属亚热带湿润季风气候, 雨量充沛, 热量丰富; 多年平均气温 17.3 °C, 年平均降水量 1 000~1 300 mm, 降雨集中在每年 4—9 月, 5 月最多, 占全年降水的 70%. 地貌类型以石灰岩山地为主, 属于喀斯特低山峰丛地貌, 地貌类型受到地质构造和岩性的强烈控制; 土壤发育的背景是三叠纪嘉陵江组的岩溶砾状白云质灰岩, 土层浅薄, 土被不连续, 岩石裸露率高^[17]. 研究区域石灰岩裸露, 石缝甚多, 坡上生长大量的苔藓植物, 并随着微型地貌的改变呈现不同的状态.

1.2 野外调查及采样

研究样地大小为 20 m×20 m, 整块、裸露植被覆盖很低的石灰岩, 坡度、坡向一致, 主要植被为苔藓植物, 经鉴定种类为长叶曲柄藓(*Campylopus atro-virens de not*). 在样地内设置 31 个苔藓植物群落样方, 调查每个样方所在的微生境类型、微生境宽度、微生境长度、微生境深度、相对光照、土壤 pH 和土壤厚度等因子, 同时调查苔藓植物的生物量、盖度和厚度等指标以表征苔藓植物的功能性状. 微生境类型判定参考杨瑞等^[18]和罗海波等^[19]的研究(表 1).

表 1 微生境类型及判定依据

微生境类型	长宽比	面积/cm ²	土体
石沟	≥4	≤0.2	间断连续
石缝	≥16	≤0.15	间断连续
石洞	<4	≥0.3	连续

首先根据表 1 判断调查样方属于何种微生境类型; 然后用样方框统计样方内苔藓盖度, 用铁钎和直尺测量苔藓厚度和土壤厚度^[20], 用照度计测量相对光照^[21], 用直尺测量微生境长度、宽度和深度. 每个指标测量重复 5 次并取平均值; 最后用铲子采集样本带回实验室供进一步分析、测试.

1.3 样本处理和测试

用筛网和镊子将苔藓植物体和土壤基质分离, 再将苔藓样本用水浸泡洗净、自然风干, 然后将苔藓植物体放入烘箱内 80 ℃ 烘 72 h, 样本取出称干质量. 将土壤基质与水按 1 : 1 混合, 静置 1 h 后用 pH 计测量土壤 pH^[22]. 记录实验结果, 每个指标测量重复 5 次并取平均值.

1.4 数据处理与分析

藓类生物量的计算参照徐杰等^[23]的计算公式

$$M = m \times C$$

式中, M 为藓类生物量(g/cm²), m 为藓类干质量(g/cm²), C 为盖度(%).

数据分析采用 Excel 2019, SPSS 26 软件, 显著性水平设定为 $\alpha=0.05$. 采用 one-way ANOVA 分析不同微生境类型生物量的差异; 用 Pearson 相关性系数初步分析苔藓植物功能性状和环境因子间的互相作用. 采用 Canoco 5 软件对苔藓功能性状和环境因子进行 RDA 分析(冗余分析), 作图使用 Excel 软件.

2 结果与分析

2.1 微生境类型

不同微生境分类如图 1, 在实验区域中石缝类微生境 10 个, 石沟类微生境 11 个, 石洞类微生境 10 个, 共 31 个样方, 其中石沟类微生境数量较多, 石缝和石洞类微生境数量一样, 3 种类型数量整体差别不大.

2.2 不同类型微生境苔藓群落生物量的比较

不同类型微生境苔藓群落生物量的比较如图 2. 石洞、石缝和石沟生物量平均值分别为 0.003 3 g/cm², 0.001 1 g/cm², 0.000 97 g/cm². 由不同类型微生境生物量方差齐性分析检验结果可知, Levene Statistic 为 5.696, $p=0.008<0.05$, 非齐性. 因此对不同类型微生境生物量进行 Brown-Forsythe 检验和 Welch 检验(表 2), 3 种不同类型微生境苔藓植物生物量有统计学意义. 对不同类型微生境生物量进行 Dunnett T3 检验配对比较(表 3), 显示石洞苔藓生物量相比石缝类和石沟类微生境生物量差异有统计学意义. 石洞类微生境样本生物量分布较离散, 而后两者样本生物量相对集中.

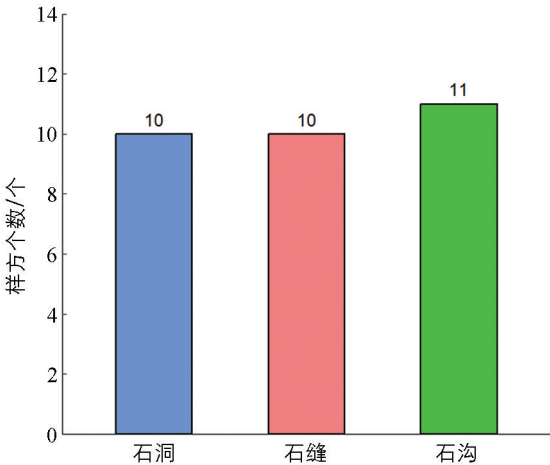


图 1 微生境类型统计示意图

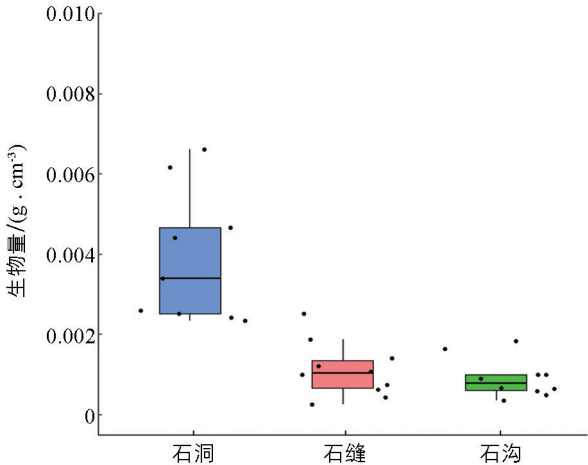


图 2 不同微生境苔藓植物生物量比较示意图

表 2 不同类型微生境苔藓植物生物量 Brown-Forsythe 和 Welch 检验结果

检验方法	自由度 1	自由度 2	显著性
Brown-Forsythe 检验	2	9.776	0.005
Welch 检验	2	15.638	0.023

表 3 不同类型微生境生物量 Dunnett T3 检验配对比较

生境类型		均值差	标准误	显著性
石洞	石沟	0.003 99 *	0.001 31	0.037
	石缝	0.004 12 *	0.001 30	0.031
石沟	石洞	−0.003 99 *	0.001 31	0.037
	石缝	0.000 13	0.000 26	0.938
石缝	石洞	−0.004 12 *	0.001 30	0.031
	石沟	−0.000 13	0.000 26	0.938

注：* 表示 $p<0.05$ ，差异有统计学意义。

2.3 苔藓植物功能性状与微生境因子之间的相关性分析

Pearson 相关性分析表明了微生境因子与苔藓植物功能性状之间的相关性。由表 4 可知，微生境宽度与苔藓盖度、苔藓厚度和生物量之间呈极显著正相关，微生境深度与苔藓盖度、苔藓厚度和生物量之间呈极显著正相关，土壤厚度与苔藓厚度和生物量之间呈极显著正相关；土壤 pH 与生物量和苔藓盖度之间呈极显著负相关。微生境长度与各苔藓功能性状之间均没有显著相关性。微生境宽度和微生境深度之间呈极显著正相关，土壤厚度与微生境宽度和微生境深度之间呈极显著正相关，土壤 pH 与微生境宽度呈极显著负相关，表明不同环境因子之间也会相互影响。相对光照主要与群落上面的植被覆盖有关，与其他微生境因子和功能性状均没有显著相关性。

表 4 苔藓植物功能性状与微生境因子 Pearson 相关性分析

相关性分析	微生境 长度/cm	微生境 宽度/cm	微生境 深度/cm	土壤 厚度/cm	相对 光照	土壤 pH	苔藓 厚度/cm	生物量/ (g·cm ^{−2})	苔藓 盖度
微生境长度/cm	1								
微生境宽度/cm	−0.227	1							
微生境深度/cm	−0.219	0.793 **	1						
土壤厚度/cm	−0.152	0.548 **	0.860 **	1					
相对光照	−0.119	0.255	0.257	0.282	1				
土壤 pH	−0.034	−0.573 **	−0.430 *	−0.356 *	−0.126	1			
苔藓厚度/cm	−0.318	0.558 **	0.854 **	0.802 **	0.295	−0.213	1		
生物量/(g·cm ^{−2})	−0.250	0.473 **	0.607 **	0.596 **	0.091	−0.611 **	0.579 **	1	
苔藓盖度	0.066	0.820 **	0.486 **	0.120	0.121	−0.473 **	0.199	0.184	1

* 表示 $p<0.05$ ，** 表示 $p<0.01$ ，差异有统计学意义。

2.4 苔藓植物功能性状与环境因子之间的冗余分析(RDA)

冗余分析是回归分析结合主成分分析的排序方法，能够反映响应变量与解释变量之间的相关关系^[24]，广泛应用于生态学的研究中^[25]。为更好地揭示微生境因子与苔藓植物功能性状之间的相互关系，本实验将苔藓盖度、生物量、苔藓厚度作为石生苔藓植物的功能性状指标，微生境因子包括微生境长度、微生境宽

度、微生境深度和土壤厚度、土壤 pH 以及相对光照. 对两组数据进行冗余分析(图 3), 黑色箭头代表微生境因子, 红色箭头代表苔藓植物功能性状. 黑色连线越长, 表明在环境因子中影响占比越大, 反之越小. 黑色箭头与红色箭头之间的夹角, 反映环境因子与功能性状的相关性. 黑色箭头之间夹角反应各环境因子之间的相关性, 夹角越小, 相关程度越大, 若成直角则说明无相关性, 夹角为钝角时, 表示呈负相关.

经 RDA 排序后可知, 微生境因子对功能性状的解释量为 78.87%. 第一轴和第二轴中, 苔藓植物功能性状和微生境因子相关性累计百分比为 77.67%和 1.20%, 其特征值分别为 0.688 2 和 0.071 9, 都大于 0.05, 达到显著性水平^[26]. 微生境因子中对苔藓植物功能性状有影响的因子为微生境深度、微生境宽度、土壤厚度和相对光照. 除微生境长度和土壤 pH 外, 各微生境因子之间均存在显著的正相关. RDA 分析发现相对光照对苔藓植物功能性状也有影响, 但影响较弱; 微生境长度与苔藓植物功能性状没有明显关联; 土壤 pH 与苔藓植物功能性状之间呈极显著负相关. 以上结果都与 Pearson 分析相吻合.

3 讨论

为了控制环境变量对苔藓植物功能性状影响的一致性, 本研究选择在坡度、坡向和岩性基本一致的缓坡上进行. 调查微生境包括石沟类 11 个, 石缝类 10 个和石洞类 10 个. 相关研究指出微生境的形态特征与植物生长状况密切相关^[27], 本研究发现石洞、石缝和石沟 3 种微生境类型中苔藓植物生物量有统计学意义, 其中石洞类苔藓植物生物量显著多于其余二类, 说明苔藓植物生物量受到微生境类型影响较大. 这与 Heino 等^[28]和 Mod 等^[29]的研究结果一致. 王福星等^[30]和蒙文萍等^[31]研究指出苔藓植物溶蚀作用对于微生境的构造也具有显著影响, 苔藓植物功能性状与微生境类型存在相互作用、相互影响的关系. 苔藓植物通过吸收雨水中 $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$ 分泌酸性物质溶解岩石矿物塑造溶蚀微生境^[32-33], 相反微生境也可以影响苔藓植物的生长.

微生境宽度、微生境深度、土壤厚度与苔藓植物功能性状之间呈显著正相关, 可能是因为微生境宽度和深度的增加拓宽了微生境体积, 增大了苔藓殖居空间, 促进了生物量的累积, 进而影响苔藓植物其他功能性状^[34]. 土壤 pH 与苔藓功能性状之间呈显著负相关, 这与刘艳等^[35]的研究结果一致, 可能是因为土壤 pH 升高使土壤中有机质和矿物质含量降低, 进而阻碍了苔藓植物对有机质和矿物质的有效吸收, 抑制了苔藓植物的生长^[36]; 也可能是土壤 pH 对苔藓植物并非直接抑制, 而是通过影响土壤微生物区系^[37], 间接控制土壤矿物质转化来参与调控苔藓植物的生长. 冗余分析发现相对光照对苔藓植物功能性状也有影响, 这与 St. Martin 等^[38]的研究结果一致. 光照影响苔藓植物的光合作用, 促进苔藓植物对营养元素的利用, 苔藓植物生物量的增加与相对光照密不可分.

4 结论

有关苔藓植物功能性状的研究已较多, 但关于喀斯特石漠化地区微生境与苔藓植物功能性状关系的研究较少. 本研究开展了微生境对苔藓植物功能性状影响的研究, 迫于实验样地条件限制, 研究样本数仅有 31 个, 数量偏少. 后续研究需加大样本数量和拓展微生境类型, 并进一步探讨影响苔藓植物功能性状的主

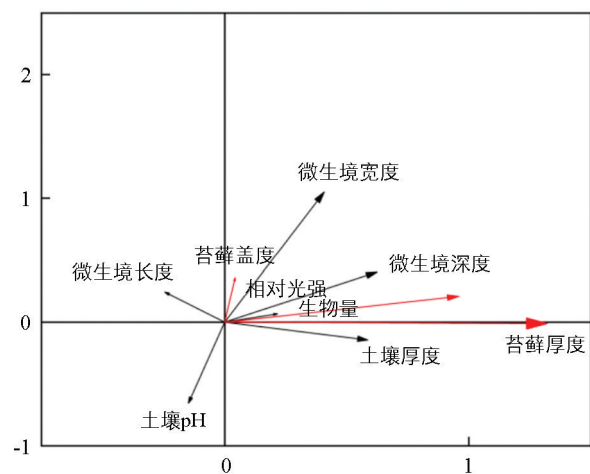


图 3 苔藓功能性状与微生境因子关系 RDA 分析

要驱动因子以及不同苔藓植物对微生境因子的响应.

由于生物量大的苔藓植物在退化生态系统修复上具有重要意义, 结合本研究, 在喀斯特石漠化地区进行生态修复或城市景观再造时, 选择恰当的微生境和生物量大的苔藓植物, 如在宽大的石洞中栽种本地优势苔藓植物, 将有利于生态恢复和城市绿化的效果.

参考文献:

- [1] 朱守谦. 喀斯特森林生态研究(Ⅲ) [M]. 贵阳: 贵州科技出版社, 2003.
- [2] 伏文兵, 严友进, 李华林, 等. 岩溶槽谷石漠化综合治理区治理生态效益评价 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2021, 43(7): 146-156.
- [3] 朱守谦. 喀斯特森林生态研究(Ⅱ) [M]. 贵阳: 贵州科技出版社, 1997.
- [4] 段启辉, 刘俊婷, 李素慧, 等. 重庆喀斯特地区适生植物种子大小分布及吸水特征 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2021, 43(7): 68-73.
- [5] 艾应伟, 刘浩, 李伟, 等. 苔藓植物资源保护利用中的生态环境效应研究进展 [J]. 生态环境学报, 2010, 19(1): 227-232.
- [6] 潘莎, 王智慧, 张朝晖, 等. 贵州省茅台镇砂页岩结皮层藓类植物的生态功能 [J]. 生态学杂志, 2011, 30(9): 1930-1934.
- [7] 张显强, 曾建军, 湛金吾, 等. 石漠化干旱环境中石生藓类水分吸收特征及其结构适应性 [J]. 生态学报, 2012, 32(12): 3902-3911.
- [8] REN H, WANG F G, YE W, et al. Bryophyte Diversity is Related to Vascular Plant Diversity and Microhabitat under Disturbance in Karst Caves [J]. Ecological Indicators, 2021, 120: 106947.
- [9] 王登富, 张朝晖, 郭坤亮. 茅台上游河谷地区苔藓植物生态学研究 [J]. 热带亚热带植物学报, 2012, 20(4): 341-348.
- [10] 任青青. 喀斯特石生苔藓植物功能性状与其生境的互作机制 [D]. 贵阳: 贵州大学, 2020.
- [11] KIMMERER R W, DRISCOLL M J L. Bryophyte Species Richness on Insular Boulder Habitats: The Effect of Area, Isolation, and Microsite Diversity [J]. Bryologist, 2000, 103(4): 748-756.
- [12] JOHN E, DALE M R T. Environmental Correlates of Species Distributions in a Saxicolous Lichen Community [J]. Journal of Vegetation Science, 1990, 1(3): 385-392.
- [13] 涂国章, 唐书, 张显强. 贵州普定喀斯特石生藓类生态分布与环境因子的相关分析 [J]. 基因组学与应用生物学, 2020, 39(3): 1248-1256.
- [14] 龙明忠, 李榜江, 陆亚一, 等. 贵州省施秉喀斯特地区苔藓植物的微气候效应 [J]. 水土保持通报, 2014, 34(4): 285-290.
- [15] 申家琛, 张朝晖, 王智慧. 石漠化程度对苔藓植物多样性及其结皮土壤化学性质的影响 [J]. 生态学报, 2018, 38(17): 6043-6054.
- [16] 程才, 李玉杰, 龙明忠, 等. 苔藓结皮在我国喀斯特石漠化治理中的应用潜力 [J]. 应用生态学报, 2019, 30(7): 2501-2510.
- [17] 贾红杰, 傅瓦利, 赵俊丽, 等. 重庆中梁山岩溶区耕作侵蚀影响因素研究 [J]. 水土保持学报, 2008, 22(1): 28-32.
- [18] 杨瑞, 喻理飞, 安明态. 喀斯特区小生境特征现状分析: 以茂兰自然保护区为例 [J]. 贵州农业科学, 2008, 36(6): 168-169, 192.
- [19] 罗海波, 刘方, 刘元生, 等. 喀斯特石漠化地区不同植被群落的土壤有机碳变化 [J]. 林业科学, 2009, 45(9): 24-28.
- [20] RENÉ VAN DER W, SUZAN M J L, MAARTEN J J E L. Herbivore Impact on Bryophytes Depth, Soil Temperature and Arctic Plant Growth [J]. Polar Biology, 2001, 24(1): 29-32.
- [21] AINA N N M J, MOHDE W, MUGUNTHAN P, et al. Effects of Soil Compaction and Relative Light Intensity on Survival and Growth Performance of Planted *Shorea macrophylla* (de Vriese) in Riparian Forest along Kayan Ulu River, Sarawak, Malaysia [J]. International Journal of Forestry Research, 2018(1): 1-11.

- [22] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法 [M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.
- [23] 徐杰, 白学良, 杨持, 等. 固定沙丘结皮层藓类植物多样性及固沙作用研究 [J]. 植物生态学报, 2003, 27(4): 545-551.
- [24] 韩湘云, 景元书, 李根. 低丘红壤坡面土壤水分变化的气象因素冗余分析 [J]. 生态学杂志, 2013, 32(9): 2368-2374.
- [25] OVASKAINEN O, DEKNEGT H J, DELMARDELGADO M, et al. Quantitative Ecology and Evolutionary Biology: Integrating Models with Data [M]. Oxford: Oxford University Press, 2016.
- [26] WHITTAKER R H. Evolution and Measurement of Species Diversity [J]. Taxon, 1972, 21(2/3): 213-251.
- [27] 蔡胡霖. 碳酸盐岩表面溶蚀形态及其影响因素 [D]. 昆明: 云南师范大学, 2017.
- [28] HEINO J, VIRTANEN R. Relationships between Distribution and Abundance Vary with Spatial Scale and Ecological Group in Stream Bryophytes [J]. Freshwater Biology, 2006, 51(10): 1879-1889.
- [29] MOD H K, HEIKKINEN R K, LE ROUX P C, et al. Contrasting Effects of Biotic Interactions on Richness and Distribution of Vascular Plants, Bryophytes and Lichens in an Arctic-Alpine Landscape [J]. Polar Biology, 2016, 39(4): 649-657.
- [30] 王福星, 曹建华, 黄俊发. 洞穴弱光带的生物岩溶 [J]. 中国岩溶, 1998, 17(1): 41-48.
- [31] 蒙文萍, 戴全厚, 冉景丞. 苔藓植物岩溶作用研究进展 [J]. 植物生态学报, 2019, 43(5): 396-407.
- [32] 张朝晖, 祝安. 黄果树喀斯特洞穴群苔藓植物岩溶的初步研究 [J]. 中国岩溶, 1996, 15(3): 224-232.
- [33] 张元明, 曹同, 潘伯荣. 干旱与半干旱地区苔藓植物生态学研究综述 [J]. 生态学报, 2002, 22(7): 1129-1134.
- [34] 朱显谟. 论原始土壤的成土过程 [J]. 水土保持研究, 1995, 2(4): 83-89.
- [35] 刘艳, 曹同, 王剑, 等. 杭州市区土生苔藓植物分布与生态因子的关系 [J]. 应用生态学报, 2008, 19(4): 775-781.
- [36] 福英, 白学良, 张乐, 等. 五大连池火山熔岩地貌苔藓植物对土壤养分积累的作用 [J]. 生态学报, 2015, 35(10): 3288-3297.
- [37] 徐鹏, 赵东, 赵勇, 等. 黄河小浪底库区不同恢复阶段土壤退化评价 [J]. 安徽农业科学, 2007, 35(10): 2959-2961, 3102.
- [38] ST. MARTIN P, MALLIK A U. The Status of Non-Vascular Plants in Trait-Based Ecosystem Function Studies [J]. Perspectives In Plant Ecology Evolution and Systematics, 2017, 27(1): 1-8.

责任编辑 周仁惠