



湖南省德夯峡谷生境种子植物功能性状多样性

刘冰¹,向晓媚²,谭璐²,王志成¹,杨含茹¹,陈功锡^{1,2*}

(1 吉首大学 植物资源保护与利用湖南省高校重点实验室,湖南吉首 416000;2 吉首大学 药学院,湖南吉首 416000)

摘要:为探明峡谷生境植物功能性状多样性组成基本规律,该研究以湖南省德夯峡谷 1 627 种种子植物为对象,选择生长型、叶型、叶级等 7 个营养性状以及性系统、花序类型、果实类型等 6 个繁殖性状为参数,建立该区域种子植物功能性状数据库并进行统计分析。结果表明:(1)受峡谷温热潮湿环境影响,德夯种子植物营养性状既有中亚热带又有南亚热带植物功能性状特点,生长型以多年生草本为主,叶性质以中小型叶、单叶、纸质、全缘、不裂、互生、两面都无毛为主,且中型叶多于小型叶。(2)德夯种子植物繁殖性状以两性花、顶生和腋生无限花序、干果、动物传播种子为主,且雌雄同株植物多于雌雄异株,表现出对峡谷生境的适应特性;花期主要集中在 4~8 月,果期主要集中在 7~10 月。研究发现,植物功能性状数据库在探寻特定环境下植物多样性组成规律时具有重要作用,值得进一步深入研究和运用。

关键词:植物多样性;功能性状;峡谷生境;植物区系;地质公园;德夯

中图分类号:Q944.2; Q948.1 文献标志码:A

Diversity of Functional Traits of Seed Plants in Dehang Canyon, Hunan Province

LIU Bing¹, XIANG Xiaomei², TAN Lu², WANG Zhicheng¹, YANG Hanru¹, CHEN Gongxi^{1,2*}

(1 Key Laboratory of Plant Resources Conservation and Utilization [College of Hunan Province], Jishou University, Jishou, Hunan 416000, China; 2 School of Pharmacy, Jishou University, Jishou, Hunan 416000, China)

Abstract: We selected 1 627 seed plants in Dehang Canyon of Hunan Province to explore the diversity composition basic rules of plant functional traits in the canyon habitat. Seven nutritional traits such as growth type, leaf type and leaf size and six reproductive traits such as sexual system, inflorescence type and fruit type were selected as the parameters for establishing the functional traits database of seed plants in this region. By statistical analysis of the database, we found that: (1) the nutritional traits of Dehang seed plants have the characteristics of both middle and south subtropical plant functional traits affected by the warm and humid environment of the canyon. The growth type was mostly perennial herbs, and the leaf was mainly mesophyllous and microphyllous, simple, papery, entire, undivided, alternate and hairless while the proportion of mesophyll was higher than that of microphyll. (2) The reproductive traits of Dehang seed plants were dominantly bisexuality, terminal and axillary infinite inflorescences, dry fruits and seeds spread by animals. There were more monoecious plants than dioecious, showing the adaptability to canyon habitat. The flowering period was concentrated from April to August, while the fruiting period was mainly from July to October. It is found that plant functional trait database plays an important role in exploring

收稿日期:2022-01-27;修改稿收到日期:2022-06-24

基金项目:国家自然科学基金项目(30770157);吉首大学研究生科研创新项目(JGY202170);吉首市德夯风景名胜区管理处项目(19DHK03)

作者简介:刘冰(1993—),女,在读硕士研究生,主要从事植物生态学研究。E-mail:18338177792@163.com

* 通信作者:陈功锡,教授,硕士生导师,主要从事植物分类学、植物生态学与植物资源学研究。E-mail:chengongxi2011@163.com

the composition rule of plant diversity in a specific environment, which is worthy of further researching and applying.

Key words: plant diversity; functional trait; canyon habitat; flora; geopark; Dehang

植物功能性状是指对植物体生长、繁殖和生存有潜在显著影响的一系列植物属性,包括植物形态、生理和物候等特征^[1],如生长型、叶面积大小、果实类型等。国内外学者出于不同研究目的将植物功能性状进行了类型划分,包括地上性状和地下性状、营养性状和繁殖性状、影响性状和响应性状、软性状和硬性状等^[2-4]。其中,营养性状和繁殖性状的分类能够更直观地反映出不同植物性状的功能特征,因此应用较为广泛^[5]。

植物功能性状能够体现出植物的生长状况及其对外部环境的适应性,也能反映植物在生态系统中的功能特征^[6-9]。一般而言,温带森林中的植物多具齿叶,雌雄同株植物比例较高^[10],而热带、亚热带植物群落全缘叶物种较多,且具有较高比例的雌雄异株植物^[11-12]。复叶具有气体交换量大、散热效果好、光能捕获率高等特点,更适应于干旱半干旱且强光的气候,而单叶在潮湿气候中占据主导地位^[13]。此外,不同海拔、坡向、地形和土壤特性下的植物功能性状特征均有显著差异^[14-17],换言之,不同类型生境下的植物功能性状特征不同。因此,研究特定生境下植物功能性状组成特征有助于更好地理解该生境特点,并揭示植物对该生境的适应性规律。

峡谷是深度大于宽度的“V”形河谷,径流量小,且有季节性断流现象^[18]。峡谷生境下的植物具有特殊的适应机制,具体表现在生长型、器官形态、生态适应类群等方面^[19]。但目前多是针对少量物种的个别性状进行研究^[20],峡谷生境植物功能性状的普遍规律尚未阐明,仍需深入探索。德夯地质公园地理位置特殊,地形地貌复杂,是典型的喀斯特岩溶峡谷景观。初步研究表明,德夯峡谷内草本、藤本植物占比均高于同属于中亚热带的小溪^[21]等地,其他植物功能性状与同气候地区也有差异。本研究通过对德夯地质公园1 627种种子植物功能性状的统计分析,阐明该地峡谷生境种子植物功能性状组成的基本规律,以期为进一步探明峡谷生境植物适应性策略,揭示特殊生境植物多样性形成与维持机制积累资料。

1 研究区域与方法

1.1 研究区域概况

德夯地质公园(简称德夯)位于湖南省吉首市境

内,地理坐标为 $28^{\circ}15'55''\sim28^{\circ}24'12''N, 109^{\circ}30'5''\sim109^{\circ}39'39''E$,总面积108.47 km²。该区整体属于云贵高原东缘,为中低山至丘陵地貌,同时也是中国第二阶梯至第三阶梯的过渡地带。区内峰林重叠,峭壁陡立,夯峡溪、九龙溪、玉泉溪等多条溪流穿梭其间,构成半封闭式的“V”形峡谷,为典型的喀斯特岩溶峡谷景观。谷底为常年流水溪河,两侧常为大小碎石基质的滑坡。该区域气候属于中亚热带季风湿润气候,全年云雾多,日照时间偏少。四季分明,气候温和,年均气温 $16\sim18^{\circ}\text{C}$,无霜期215~286 d。雨量充沛,年降雨量1 200~1 600 mm,春夏湿润多雨,秋冬干燥少雨。土壤多为石灰岩发育而成的山地黄壤,pH在6~9之间。森林覆盖率在70%左右,主要植被类型除中亚热带常绿阔叶林、暖性针叶林及竹林外还有部分灌丛、草丛和水生植被。

德夯峡谷植物多样性丰富,特有现象明显,目前已发现有吉首蒲儿根(*Sinosenecio jishouensis*)、吉首鱗毛蕨(*Dryopteris jishouensis*)和德夯栎(*Quercus dehangensis*)等多个本地特有物种^[22],且各物种对峡谷生境形成了特殊的适应机制^[23],是研究峡谷生境植物功能性状特征的理想区域。

1.2 植物功能性状参数选择

参考已有的植物功能性状分类体系^[3-5],结合本研究区域生态特征进行补充修正,选择生长型、叶型、叶序、叶级、叶质地、叶缘、叶毛被7个营养性状以及性系统、花序类型、花序位置、果实类型、种子传播方式、花果期6个繁殖性状作为统计参数。统计时,同一物种的叶缘、叶质地、叶序、花序位置、种子传播方式等性状有多种类型的重复统计;基生叶植物不统计叶序;无叶植物不统计叶的相关性状;菊科(Asteraceae)植物的一个头状花序视为一朵小花,统计由小花组成的花序;罗汉松科(Podocarpaceae)、三尖杉科(Cephalotaxaceae)、红豆杉科(Taxaceae)、银杏科(Ginkgoaceae)植物的果实(带有肉质假种皮的种子)按核果统计。由于竹子的主要繁殖方式为营养繁殖,因此竹亚科(Bambusoideae)植物的繁殖性状不作统计。

1.3 植物功能性状数据库的建立

数据库表字段包括序号、科名、科拉丁名、属名、属拉丁名、种名、种拉丁名以及植物功能性状的各个

参数,以种拉丁名为主键,除序号字段的数据类型为长整型外,其余字段数据类型皆为文本型且允许空字符串。根据2019~2021年间德夯地质公园种子植物本底调查所得的《德夯地质公园种子植物名录》,在《中国植物志》^[24]《中国高等植物图鉴》^[25]等文献中查阅植物性状信息,结合实地调查结果修正后获得植物功能性状数据,输入到数据库中,在此基础上进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 营养性状

营养性状是指对植物的生长和生存产生影响的性状,通过根、茎、叶等营养器官表现出来。茎功能性状与植物防御能力和固碳能力相关,叶功能性状与植物生长对策和资源利用能力密切相关,是所有营养器官中对环境变化最为敏感的器官。因此,本研究主要统计茎、叶的相关性状来探讨植物营养性状对德夯地质公园峡谷生境的适应性,结果如图1所示。

2.1.1 生长型 植物生长型是根据植物茎的大小、生存期的长短和生长状态划分的不同类型,是植物长期适应生长环境的结果^[25]。生长型稳定性较强,对于直观地揭示植物群落特征及其对环境的响应机制有重要作用。德夯种子植物生长型以草本为主,占总种数的51.57%;其中多年生草本较多,有598种,占总种数的36.75%,如蕺菜(*Houttuynia cordata*)、凹叶景天(*Sedum emarginatum*)、毛茛(*Ranunculus japonicus*)等;一年生草本有235种,占总种数的14.44%;二年生草本有6种,占总种数的0.37%。木本植物占总种数的34.60%,其中灌木较多,有266种,占总种数的16.35%,如水麻(*Debregeasia orientalis*)、河北木蓝(*Indigofera bungeana*)、短序荚蒾(*Viburnum brachybotrys*)等;小乔木153种,占总种数的9.40%;乔木最少,有144种,占总种数的8.85%。藤本植物占总种数的13.83%,其中木质藤本有165种,占总种数的10.14%,如石南藤(*Piper wallichii*)、三叶地锦(*Parthenocissus*

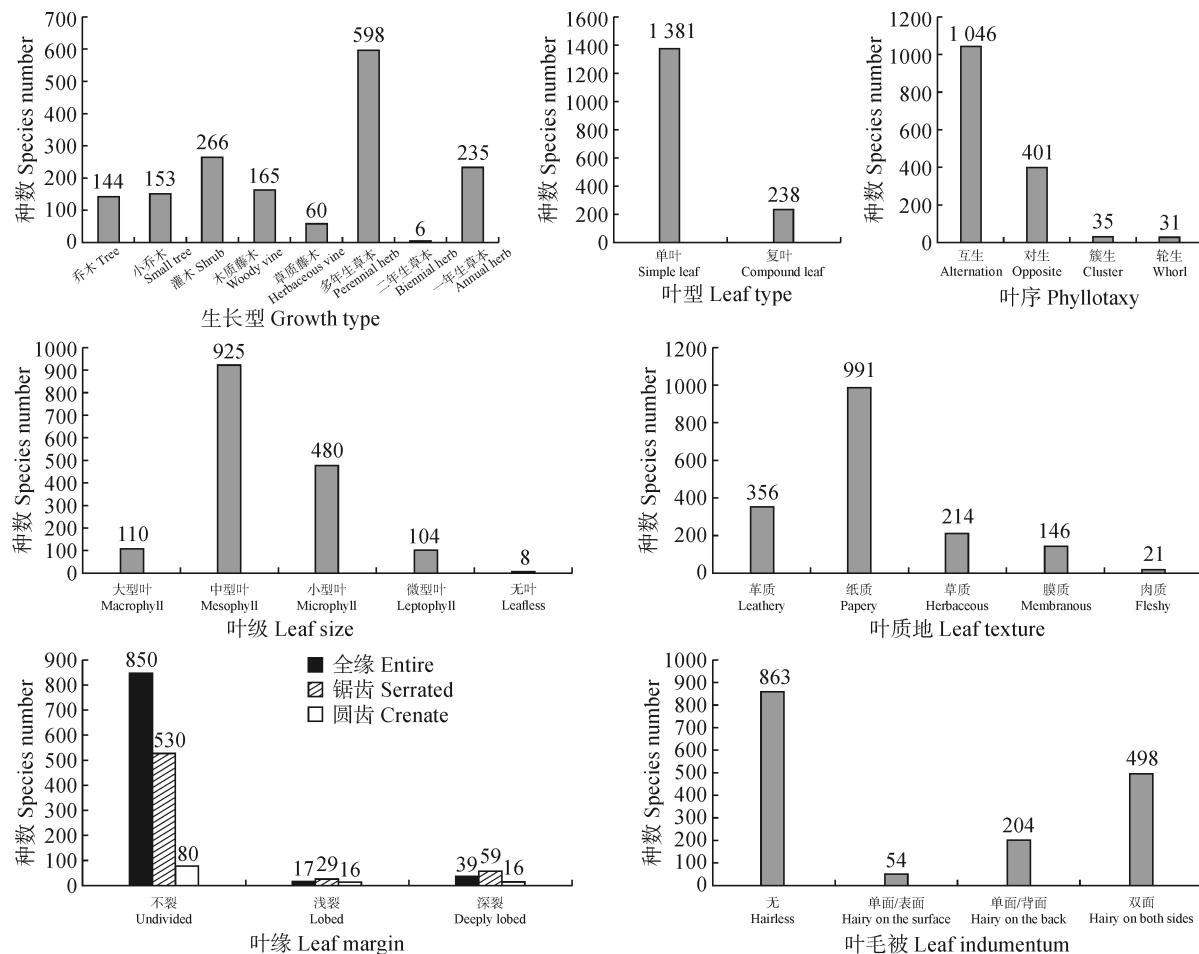


图1 德夯地质公园种子植物营养性状

Fig. 1 Nutritional characters of seed plants in Dehang Geopark

semicordata)、黑果菝葜(*Smilax glaucochina*)等;草质藤本有60种,占总种数的3.69%。总体来看,德夯草本植物所占比例远高于木本,一方面是因为草本植物较为进化,繁殖力和环境适应能力强,在瀑布周围、河漫滩等环境条件差异大的生境中都能生存;另一方面与其地形有关,德夯峡谷两侧多以大小碎石滑坡构成,土层稀薄,加之谷内日照时间短,不利于木本植物光合作用,因此木本植物较少,且以灌木和小乔木为主,只在峰顶地势平坦和光照充足的地区才有大片乔木林;再者,峡谷内有大片的悬崖峭壁,多数石缝中仅有草本植物能生存,为适应此生境,少部分植物已特化成为一年生或二年生植物,如本地特有种吉首紫菀(*Aster jishouensis*)^[19]等。此外,因峡谷内水热条件优越,环境温热潮湿,藤本植物也占有较高比例。

2.1.2 叶型 叶型是植物叶片的基本形态,包括单叶和复叶两种。德夯种子植物中单叶有1381种,占总种数的85.30%,如岩栎(*Quercus acrodonta*)、豪猪刺(*Berberis julianae*)、多花黄精(*Polygonatum cyrtonema*)等,表明德夯气候潮湿,这与该区域常年云雾缭绕的峡谷生境有关。复叶有238种,占总种数的14.70%,如化香树(*Platycarya strobilacea*)、棘茎楤木(*Aralia echinocaulis*)、河岸阴山荠(*Yinshania rivulorum*)等,表明该区域有一定的旱生生境,这可能与该区域大环境主体为石灰岩有关。单复叶比例接近6:1是典型的亚热带常绿阔叶林特征^[26-28],与德夯亚热带气候特征相符。

2.1.3 叶序 叶序是植物叶片在茎上的排列方式,是植物发育的形态特征之一。不同的叶序形成的发展角不同,会导致植物叶片在垂直方向上不同的重叠格局和植冠的投影格局^[29]。德夯种子植物叶序以光照获取率更高的互生为主,共有1046种,占总种数的69.18%,如湖北百合(*Lilium henryi*)、多花勾儿茶(*Berchemia floribunda*)、龙里冬青(*Ilex dunniana*)等。其次为对生,共有401种,占总种数的26.52%,如马桑(*Coriaria nepalensis*)、醉鱼草(*Buddleja lindleyana*)、风轮菜(*Clinopodium chinense*)等。此外,还有簇生叶35种,占总种数的2.31%,大多为木本植物;轮生叶31种,占总种数的2.05%,大多为草本植物。多样化的叶序类型表现出德夯种子植物为获取更多光照而采取不同的生存策略。

2.1.4 叶级 叶级是根据植物叶面积大小划分的不同等级,反映了植物对光的截获能力及水分利用效

率,受光、温度和水分共同限制,与气候带相关^[30]。德夯种子植物叶级以中小型叶为主,其中中型叶共有925种,占总种数的56.85%,如重阳木(*Bischofia polycarpa*)、宜昌悬钩子(*Rubus ichangensis*)、落地梅(*Lysimachia paridiformis*)等;小型叶共有480种,占总种数的29.50%,如丽叶女贞(*Ligustrum henryi*)、湖南黄芩(*Scutellaria hunanensis*)、鸭跖草(*Commelinina communis*)等,表明德夯具有一定的亚热带常绿阔叶林特征,而中型叶占比高于小型叶则与南亚热带常绿阔叶林特征相符(如鼎湖山、大岭山、白云山等地^[26]中型叶占比均高于55%)。这一方面是因为峡谷半封闭的地形造成了温热潮湿的环境,使其内生长的植物表现出更偏热带的性状;另一方面是因为良好的水热条件使得植物生长更加旺盛,叶子更大,占总种数6.76%的大型叶也是此特点的表现。此外,微型叶和无叶植物占总种数的6.88%,表明德夯植物多样性中有一定的干旱性成分,这可能与该地大片的石灰岩壁生境有关。

2.1.5 叶质地 叶的质地反映生境中光照、温度、水分等因子的综合作用。不同于其他亚热带常绿阔叶林内革质叶所占比例较高的特点(乌岩岭55%^[28]、古田山52%^[31]、哀牢山56.41%^[32]),德夯峡谷内草本植物较多、乔木较少,因此叶质地以纸质叶为主,共有991种,占总种数的61.21%,多集中在吸收弱光的灌草丛中,如鸭儿芹(*Cryptotaenia japonica*)、蜡梅(*Chimonanthus praecox*)、四川溲疏(*Deutzia setchuenensis*)等。革质叶共有356种,占总种数的21.99%,绝大多数为木本植物,如红柄木犀(*Osmanthus armatus*)、阔叶十大功劳(*Mahonia bealei*)、光叶石楠(*Photinia glabra*)等,集中分布在干燥、光照较强的山顶、阳坡等生境中。此外还有适应中生环境的草质叶214种,占总种数的13.22%;适应于潮湿环境的膜质叶146种,占总种数的9.02%;适应干旱和高盐土壤的肉质叶21种,占总种数的1.30%。叶质地的多样性也反映出德夯峡谷生境的复杂性。

2.1.6 叶缘 叶缘是指植物叶片边缘是否具齿或是否形成叶裂,对气候变化的响应非常敏感^[33]。德夯种子植物叶缘以不裂的全缘叶为主,共有850种,占总种数的52.50%,如苍叶守宫木(*Sauvagesia garrettii*)、小木通(*Clematis armandii*)、杜若(*Pollia japonica*)等,高于同属于亚热带的木林子(31.30%)^[27]、乌岩岭(42%)^[28]、哀牢山^[32]等地,再次说明德夯峡谷生境内气候偏热带性的特点。其次

是不裂的锯齿叶,共有 530 种,占总种数的 32.74%,如软条七蔷薇(*Rosa henryi*)、四角柃(*Eurya tetragonoclada*)、紫萼蝴蝶草(*Torenia violacea*)等,表明德夯也有一定量的温带性植物成分。此外,还有占总种数 4.94% 的不裂、圆齿叶 80 种,占总种数 3.64% 的深裂、锯齿叶 59 种,占总种数 2.41% 的深裂、全缘叶 39 种,以及其他种数不足 30 种的叶缘类型,多样化的叶缘特征体现出德夯峡谷生境小气候的复杂多样。

2.1.7 叶毛被 叶毛被是叶表皮细胞向外凸起形成的特殊结构,是植物为适应干旱环境而产生的次生结构,能降低蒸腾作用,有效防止水分散失。德夯种子植物叶毛被以两面都无毛为主,共有 863 种,占总种数的 53.30%,如华中五味子(*Schisandra sphenanthera*)、小花黄堇(*Corydalis racemosa*)、尖叶桂樱(*Laurocerasus undulata*)等,符合该区域湿润环境特点。其次为双面有毛植物,共有 498 种,占总种数的 30.76%,如柔毛半蒴苣苔(*Hemiboea mollifolia*)、湘西过路黄(*Lysimachia xiangxiensis*)、构树(*Broussonetia papyrifera*)等。此外,仅背面有毛植物共 204 种,占总种数的 12.60%;仅表面有毛植物 54 种,占总种数的 3.34%。有毛植物总占比接近 50%,表明德夯干旱性植物范围比例较大,这与该区域大片的石灰岩生境有关。

2.2 繁殖性状

繁殖是植物为保持种群的延续而进行的生命活动,不同种类的植物繁殖方式不同,种子植物因其花、果实、种子等繁殖器官的进化特性成为植物界最高级、分布最广的类群。繁殖性状对环境变化极为敏感,物种能否适应环境的变化很大程度上取决于其繁殖对环境变化的响应速度^[34]。德夯种子植物繁殖性状特征如图 2 所示。

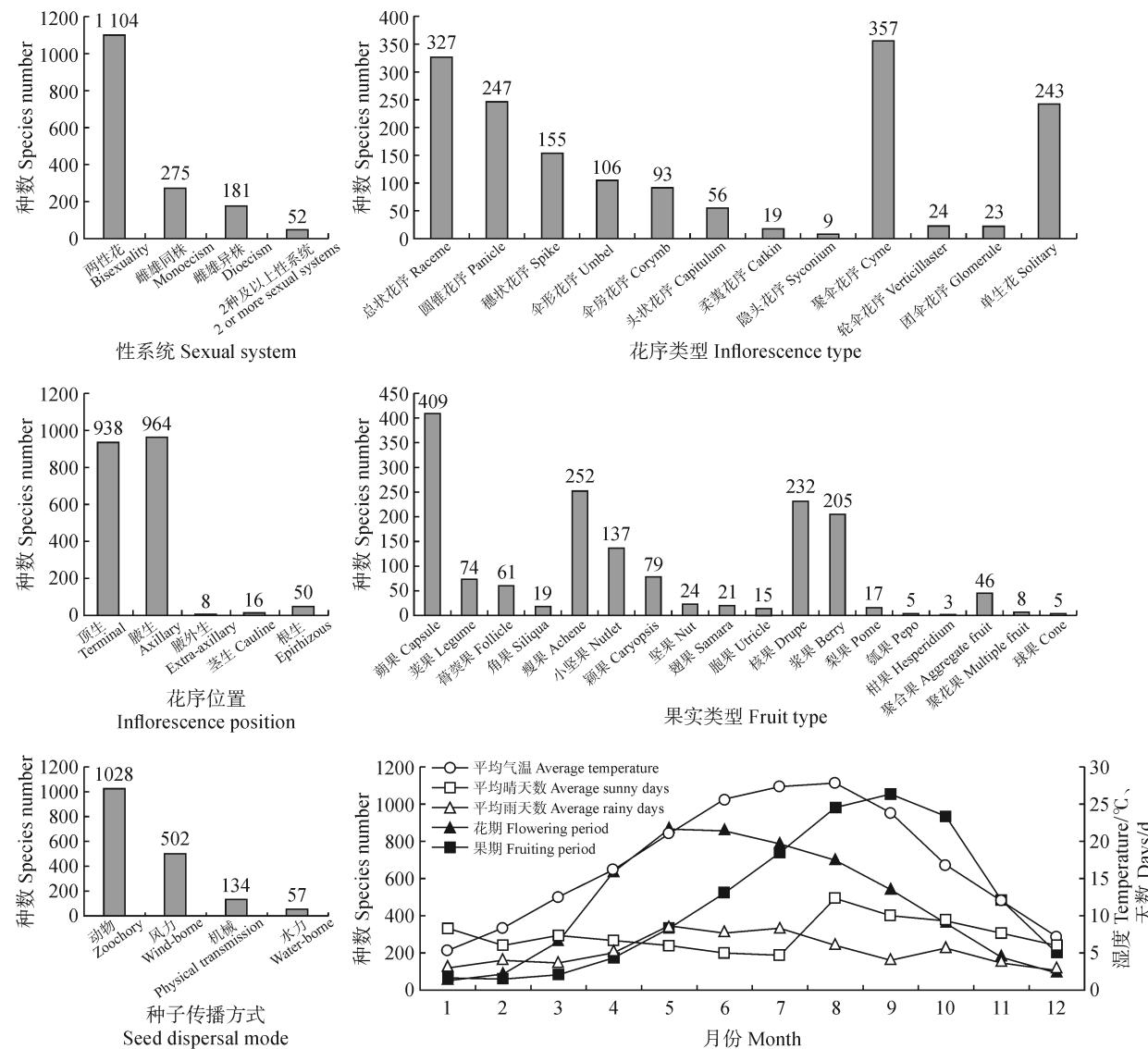
2.2.1 性系统 性系统是种子植物雌花/雌球花、雄花/雄球花、两性花三种性表型在种群中的不同组合,包括两性花、雌雄同株、雌雄异株等。不同地区、不同类型的群落因其生活型组成及生境等因素的差异较大,由此导致其植物性系统组成的差别。德夯种子植物性系统以两性花为主,共 1104 种,占总种数的 68.49%,如辣蓼(*Polygonum hydropiper*)、光皮梾木(*Cornus wilsoniana*)、金丝桃(*Hypericum monogynum*)等,低于温带的长白山(81.61%)^[10],略高于热带的尖峰岭^[11](60.90%)和亚热带的哀牢山(60.20%)^[12]。雌雄同株植物共有 275 种,占总种数的 17.06%,如透茎冷水花(*Pilea pumila*)、乌柏

(*Triadica sebifera*)、油桐(*Vernicia fordii*)等,高于雌雄异株植物的 11.23%,与长白山^[10](雌雄同株、异株比例分别为 13.26%、2.13%,下同)规律相同而与尖峰岭^[11](17.70%、21.50%)和哀牢山^[12](15.80%、24%)相反,但这并非说明德夯具有温带森林特征,而恰是其峡谷生境独特性的体现。德夯大部分种子植物的花期集中在降雨较多的春夏季节,此时环境湿度较高,不利于雌雄异株植物传粉。此外,德夯 2 种及以上性系统植物有 52 种,占总种数的 3.23%,多为荨麻科(Urticaceae)植物,在德夯分布范围较广,数量较多,由此反映出采取多种繁殖策略的植物对环境适应能力可能更强。

2.2.2 花序类型 花序是指花在花枝上的排列情况,可分为无限花序和有限花序两大类,研究表明,无限花序较为进化,且适应性更强^[35]。德夯种子植物花序类型以无限花序为主,共有 997 种(部分物种有多种花序类型),占总种数的 61.85%,其中总状花序占比较高,共 327 种,占总种数的 20.29%,如湖北紫荆(*Cercis glabra*)、假麦包叶(*Discoleidion rufescens*)、山麦冬(*Liriope spicata*)等;其次为圆锥花序,共 247 种,占总种数的 15.32%,如酸模(*Rumex acetosa*)、女贞(*Ligustrum lucidum*)、南天竹(*Nandina domestica*)等,其他类型花序占比较小,均在 10% 以下。有限花序 639 种,占总种数的 39.64%,有限花序以聚伞花序为主,共 357 种,占总种数的 22.15%,如四叶葎(*Galium bungei*)、烟管荚蒾(*Viburnum utile*)、粗糠树(*Ehretia dicksonii*)等;其次是单生花共 243 种,占总种数的 15.07%,如油茶(*Camellia oleifera*)、金樱子(*Rosa laevigata*)、裂叶地黄(*Rehmannia piasezkii*)等,其他类型花序占比均在 5% 以下。

2.2.3 花序位置 花序位置是花序在植物上着生的位置,德夯种子植物花序位置以顶生、腋生为主,其中顶生有 938 种,占总种数的 58.19%,且以无限花序为主,如青葙(*Celosia argentea*)、小黄枸(*Wikstroemia micrantha*)、海金子(*Pittosporum illinooides*)等;腋生有 964 种,占总种数的 59.80%,如青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)、锈毛铁线莲(*Clematis leschenaultiana*)、多花筋骨草(*Ajuga multiflora*)等。其他着生方式包括根生、茎生和腋外生共 74 种,占总种数的 4.59%,除岩木瓜(*Ficus tsiaangii*)外大部分为草本植物。

2.2.4 果实类型 果实是植物为了适应环境变化而演化出的繁殖器官,具有相对稳定性。特定植物



2019—2021年天气数据来源于网络(<https://lishi.tianqi.com/jishou>)

图2 德夯地质公园种子植物繁殖性状

The weather data from 2019 to 2021 comes from the Internet (<https://lishi.tianqi.com/jishou>)

Fig. 2 Reproductive characters of seed plants in Dehang Geopark

群落果实类型的组成可能是植物对生态环境的直接反应之一^[36]。按照发育来源的不同果实可分为聚合果、聚花果、单果、球果4大类,单果根据果皮性质又可分为肉果和干果2小类。在水分充足的热带、南亚热带地区,肉果比例较高(海南岛54.19%^[37]、鼎湖山62.50%^[26]),而在中亚热带以北地区则以干果为主(石林地质公园62.40%^[38]、白水江65.67%^[39]、长白山60.78%^[40])。德夯种子植物果实类型组成基本符合中亚热带植物群落特征,以干果为主,共1091种,占总种数的67.68%,且多为草本植物;干果中蒴果占比较高,共409种,占总种数的25.37%,如降龙草(*Hemiboea subcapitata*)、钩藤(*Uncaria rhynchophylla*)、复羽叶栾树(*Koel-*

reuteria bipinnata)等;其次为瘦果,共252种,占总种数的15.63%,如愉悦蓼(*Polygonum jucundum*)、尖叶唐松草(*Thalictrum acutifolium*)、鬼针草(*Bidens pilosa*)等;其他类型占比较小,均在10%以下。肉果共有462种,占总种数的28.66%,且大部分为木本植物;其中核果占比最高,共有232种,占总种数的14.39%,如红果黄肉楠(*Actinodaphne cupularis*)、青牛胆(*Tinospora sagittata*)、鳞斑莢蒾(*Viburnum punctatum*)等;其次为浆果,共有205种,占总种数的12.72%,如垂序商陆(*Phytolacca americana*)、毛葡萄(*Vitis heyneana*)、白英(*Solanum lyratum*)等,其他类型占比不足2%。此外,聚合果、聚花果、球果共59种,占总种数的

3.66%。

2.2.5 种子传播方式 种子几乎是植物唯一具有迁移能力的器官,其有效传播对植物的繁殖和环境适应具有重要影响。德夯种子植物传播方式以鸟兽、蚂蚁等动物传播为主,共1028种,占总种数的63.77%,如苍耳(*Xanthium strumarium*)、火棘(*Pyracantha fortuneana*)、猴欢喜(*Sloanea sinensis*)等。其次为风力传播,共有502种,占总种数的31.14%,如打破碗花花(*Anemone hupehensis*)、罗浮槭(*Acer fabri*)、一年蓬(*Erigeron annuus*)等具毛、具翅的物种。机械传播有134种,占总种数的8.31%,如翼萼凤仙花(*Impatiens pterosepala*)、野豇豆(*Vigna vexillata*)、老鹳草(*Geranium wilfordii*)等可以自体弹射的物种,以及岩栎、青冈等可以滚动传播的物种。水力传播57种,占总种数的3.54%,如韩信草(*Scutellaria indica*)、浮萍(*Lemna minor*)、野慈姑(*Sagittaria trifolia*)等。多样化的传播方式为德夯植物多样性提供了有力保障。

2.2.6 花果期 植物的花果期是其生活史中最重要的物候期,也是繁殖过程的体现,受温度、降水等环境因子影响较大。德夯种子植物花果期物候谱都是明显的单峰分布,与北半球季风气候类型下的植物开花结果模式相适应^[41]。由图2可知,德夯种子植物花期主要集中在4~8月,如车前(*Plantago asiatica*)、看麦娘(*Alopecurus aequalis*)、山姜(*Alpinia japonica*)等,此时气温逐渐上升,日照时间变长,雨水充足,有利于植物开花。8月以后,德夯降雨量减少,开花植物种数也大幅减少,因此水分可能是影响德夯植物开花的关键因子。德夯种子植物果期主要集中在7~10月,如青江藤(*Celastrus hindsii*)、大叶白纸扇(*Mussaenda shikokiana*)、杠板归(*Polygonum perfoliatum*)等,此时晴天多,气温较高,日照充足,有利于植物进行光合作用,积累营养物质。7月以后,德夯晴天数增多,结果的植物种类也大幅增加,因此光照可能是影响德夯种子植物结果的关键因子,这一点还有待进一步验证。

3 讨论

3.1 德夯峡谷种子植物功能性状的基本特征

(1)营养性状基本特征。德夯峡谷虽处于中亚热带地区,但其种子植物营养性状既有中亚热带又有南亚热带植物功能性状特点,生长型以多年生草本为主,叶性质以中小型叶、单叶、纸质、全缘、不裂、互生、两面都无毛为主,这主要与峡谷生境半封闭的

环境有关。峡谷内温热潮湿,水热条件良好,使得德夯部分植物功能性状呈现出更偏热带的南亚热带植物群落特征。与同属于河谷生境但谷底宽度、谷坡与谷底夹角更大的猛洞河^[42]相比,德夯峡谷草本、大型叶、有毛叶植物占比稍高,这与德夯河水径流量稍小、空气湿润度稍低的气候特征相符,也反映出河谷梯度对植物性状的影响。而与同属于中亚热带、且同为喀斯特地貌的漓江河岸^[43]相比,德夯峡谷乔木、藤本占比更高,这与德夯坡地范围较大、土壤条件较好有关;同时德夯峡谷纸质叶、膜质叶植物占比更高,而草质叶占比远低于漓江河岸,这可能是因为漓江河岸受河水周期性涨落影响,土壤养分更丰富,更有利于草质叶的中生植物生长。

(2)繁殖性状基本特征。德夯峡谷种子植物繁殖性状以两性花、顶生和腋生无限花序、干果、动物传播方式为主,花期主要集中在4~8月,果期主要集中在7~10月。虽然在性系统中,雌雄同株植物多于雌雄异株,但这并非说明德夯具有温带森林特征,而是其为适应石灰岩峡谷生境所选择的繁殖策略。在花序类型上,德夯峡谷与其他气候带已有研究结果相似^[40,43],并未表现出独特的特征,但在果实类型上,则明显表现出中亚热带植物群落特征^[38,43],这可能说明果实性状与气候带关系更为密切。从已有研究结果来看,种子传播方式在各个地区差异较大^[37-38,42-43],与气候环境、地形地貌、动物多样性等因素密切相关。

3.2 功能性状数据库在植物多样性研究中的潜力

植物功能性状多样性比物种多样性更能准确预测生态系统的功能或过程变化^[9],其研究已有相当长的历史,但近年来才随着新概念和新测度方法的出现而蓬勃发展,并逐步应用到生态学研究的各个领域中^[2]。究其原因,最主要的是功能性状资料获取难度大,耗费时间长,需要大量的人力、物力资源。实际上,随着大数据时代的到来,建立功能性状数据库已成为高效、快捷获取功能性状资料的有效方法,国际上已建立多个植物功能性状数据库并应用于多目标的研究^[44]。各个地区大量的植物区系基础资料,更是为利用功能性状数据库进行特定区域植物与环境关系研究提供了基础。本研究基于德夯地质公园植物区系资料,在对文献资料查询分析的基础上,建立德夯地质公园植物功能性状数据库,并利用该数据库进行峡谷生境植物的适应性研究,取得了较好的效果,后续可对该数据库进一步深入挖掘和运用,以期取得更多有意义的成果。

参考文献:

- [1] VIOILLE C, NAVAS M L, VILE D, et al. Let the concept of trait be functional! [J]. *Oikos*, 2007, **116**(5): 882-892.
- [2] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展[J]. 中国科学: 生命科学, 2015, **45**(4): 325-339.
- LIU X J, MA K P. Plant functional traits—Concepts, applications and future directions[J]. *Scientia Sinica (Vitae)*, 2015, **45**(4): 325-339.
- [3] CORNELISSEN J H C, LAVOREL S, GARNIER E, et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide [J]. *Australian Journal of Botany*, 2003, **51**(4): 335-380.
- [4] BARBONI D, HARRISON S P, et al. Relationships between plant traits and climate in the Mediterranean region: A pollen data analysis [J]. *Journal of Vegetation Science*, 2004, **15**(5): 635-646.
- [5] 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境和生态系统功能[J]. 植物生态学报, 2007, **31**(1): 150-165.
- MENG T T, NI J, WANG G H. Plant functional traits, environments and ecosystem functioning[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2007, **31**(1): 150-165.
- [6] GRIGULIS K, LAVOREL S, et al. Relative contributions of plant traits and soil microbial properties to mountain grassland ecosystem services[J]. *Journal of Ecology*, 2013, **101**(1): 47-57.
- [7] MAHARJAN S K, POORTER L, et al. Plant functional traits and the distribution of West African rain forest trees along the rainfall gradient[J]. *Biotropica*, 2011, **43**(5): 552-561.
- [8] 张雪妮, 李岩, 何学敏, 等. 荒漠植物功能性状及其多样性对土壤水盐变化的响应[J]. 生态学报, 2019, **39**(5): 1 541-1 550.
- ZHANG X N, LI Y, HE X M, et al. Responses of plant functional trait and diversity to soil water and salinity changes in desert ecosystem[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, **39**(5): 1 541-1 550.
- [9] 雷羚洁, 孔德良, 李晓明, 等. 植物功能性状、功能多样性与生态系统功能: 进展与展望[J]. 生物多样性, 2016, **24**(8): 922-931.
- LEI L J, KONG D L, LI X M, et al. Plant functional traits, functional diversity, and ecosystem functioning: Current knowledge and perspectives[J]. *Biodiversity Science*, 2016, **24**(8): 922-931.
- [10] XIA F C, CHENG F S, LIU Z Y, et al. Sexual system and ecological links of flowering plants in Changbai Mountain[J]. *Russian Journal of Ecology*, 2020, **51**(4): 345-350.
- [11] 王颖灿, 林家怡, 许涵, 等. 海南尖峰岭热带山地雨林 60 ha 大样地木本植物性别系统数量特征[J]. 生物多样性, 2019, **27**(3): 297-305.
- WANG Y C, LIN J Y, XU H, et al. Numerical characteristics of plant sexual system of the woody plants in the 60 ha plot in the tropical rain forest in Jianfengling, Hainan Island [J]. *Biodiversity Science*, 2019, **27**(3): 297-305.
- [12] CHEN X S, LI Q J. Patterns of plant sexual systems in subtropical evergreen broad-leaved forests in Ailao Mountains, SW China [J]. *Journal of Plant Ecology*, 2008, **1**(3): 179-185.
- [13] ROCKINGER A, FLORES A S, RENNER S S. Clock-dated phylogeny for 48% of the 700 species of *Crotalaria* (Fabaceae-Papilionoideae) resolves sections worldwide and implies conserved flower and leaf traits throughout its pantropical range[J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2017, **17**: 61.
- [14] 吴漫玲, 朱江, 朱强, 等. 星斗山常绿落叶阔叶混交林木本植物叶功能性状及其多样性特征分析[J]. 西北植物学报, 2019, **39**(9): 1 678-1 691.
- WU M L, ZHU J, ZHU Q, et al. Analysis of leaf functional traits and functional diversity of woody plants in evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest of Xingdoushan[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica*, 2019, **39**(9): 1 678-1 691.
- [15] 刘曼霞, 张国娟, 南笑宁, 等. 甘南高寒草甸坡向梯度对植物群落功能多样性的影响[J]. 西北植物学报, 2020, **40**(8): 1 414-1 423.
- LIU M X, ZHANG G J, NAN X N, et al. Effect of slope aspect gradients on functional diversity of plant community in alpine meadow of Gannan[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica*, 2020, **40**(8): 1 414-1 423.
- [16] 朋措吉, 宋明华, 周春丽, 等. 放牧影响下不同盖度金露梅灌丛草本植物叶功能性状与土壤因子的关系[J]. 西北植物学报, 2020, **40**(5): 870-881.
- PENG C J, SONG M H, ZHOU C L, et al. Relationship between leaf functional traits of herbaceous plants and soil factors in different coverage gradients of *Potentilla fruticosa* shrub under grazing[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica*, 2020, **40**(5): 870-881.
- [17] 丁佳, 吴茜, 闫慧, 等. 地形和土壤特性对亚热带常绿阔叶林内植物功能性状的影响[J]. 生物多样性, 2011, **19**(2): 158-167.
- DING J, WU Q, YAN H, et al. Effects of topographic variations and soil characteristics on plant functional traits in a subtropical evergreen broad-leaved forest[J]. *Biodiversity Science*, 2011, **19**(2): 158-167.
- [18] 徐亮, 陈功锡, 张洁, 等. 河谷梯度对湘西北主要河谷特殊生境种子植物区系的影响[J]. 西北植物学报, 2013, **33**(4): 800-807.
- XU L, CHEN G X, ZHANG J, et al. Effects of valley gradients on the flora of seed plants in the valley of Northwest Hu'nan[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica*, 2013, **33**(4): 800-807.
- [19] 陈功锡, 邓涛, 张代贵, 等. 湖南德夯风景区峡谷特殊生境植物区系与生态适应性初探[J]. 西北植物学报, 2009, **29**(7): 1 470-1 478.
- CHEN G X, DENG T, ZHANG D G, et al. Preliminary study on floristic characteristics and ecological adaptability of vascular plants in the special eco-environment of canyon in Dehang, Hu'nan[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica*, 2009, **29**(7): 1 470-1 478.
- [20] 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): 1 039-1 049.
- CHENG W, YU Y H, XIONG K N, et al. Leaf functional traits of dominant species in karst plateau-canyon areas[J]. *Guizhou University (Natural Sciences Edition)*, 2019, **39**(8): 1 039-1 049.
- [21] 徐亮, 陈功锡, 张代贵, 等. 湖南小溪自然保护区种子植物区系研究[J]. 西北植物学报, 2010, **30**(11): 2 307-2 316.
- XU L, CHEN G X, ZHANG D G, et al. Flora of seed plants in Xiaoxi National Nature Reserve, Hunan, China[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica*, 2010, **30**(11): 2 307-2 316.
- [22] 向晓媚, 谭璐, 刘冰, 等. 湖南德夯风景名胜区植物多样性研究与展望[J]. 吉首大学学报(自然科学版), 2020, **41**(5): 45-51.
- XIANG X M, TAN L, LIU B, et al. Research review on plant diversity of Dehang scenic spot in Hunan Province, China[J]. *Journal of Jishou University (Natural Sciences Edition)*, 2020, **41**(5): 45-51.
- [23] 邓涛, 陈功锡, 张代贵, 等. 吉首蒲儿根的繁殖生态学特

- 性及其濒危成因[J]. 生态学报, 2011, 31(15): 4 318-4 326.
- DENG T, CHEN G X, ZHANG D G, et al. The reproductive ecological characteristics of *Sinosenecio jishouensis* (Compositae) and its endangerment mechanisms[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(15): 4 318-4 326.
- [24] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志[M]. 北京: 科学出版社, 2004.
- [25] 中国科学院植物研究所. 中国高等植物图鉴[M]. 北京: 科学出版社, 1976.
- [26] 易慧琳, 郭颖涛, 刘玲, 等. 3个南亚热带季风常绿阔叶林群落主要性状特征比较[J]. 生态科学, 2017, 36(6): 137-146.
- YI H L, GUO Y T, LIU L, et al. A comparative study on the community main morphological characteristics of three lower subtropical monsoon evergreen broad-leaved forests [J]. *Ecological Science*, 2017, 36(6): 137-146.
- [27] 李博, 班继德. 鄂西木林子自然保护区自然植被群落学特点的研究[J]. 华中师范大学学报(自然科学版), 1989, 23(3): 393-402.
- LI B, BAN J D. Studies on phytocoenological features of natural vegetation of Mulinzi Nature Reserve in west[J]. *Journal of Central China Normal University (Natural Sciences)*, 1989, 23(3): 393-402.
- [28] 宋永昌, 张绅, 刘金林, 等. 浙江泰顺县乌岩岭常绿阔叶林的群落分析[J]. 植物生态学与地植物学丛刊, 1982, 6(1): 14-35.
- SONG Y C, ZHANG S, LIU J L, et al. Community analysis of the evergreen broad-leaf forest on mountain Wuyanling in Zhejiang Province[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 1982, 6(1): 14-35.
- [29] 申芳芳, 张万里, 李德志. 植物叶序研究的源流与发展[J]. 东北林业大学学报, 2006, 34(5): 83-86.
- SHEN F F, ZHANG W L, LI D Z. Origins and development of researches on phyllotaxis[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2006, 34(5): 83-86.
- [30] LI Y Q, ZOU D T, SHRESTHA N, et al. Spatiotemporal variation in leaf size and shape in response to climate[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2019, 13(1): 87-96.
- [31] 胡正华, 于明坚, 方腾, 等. 浙江古田山自然保护区常绿阔叶林群落特征[J]. 南京气象学院学报, 2003, 26(1): 63-69.
- HU Z H, YU M J, FANG T, et al. The community characteristics of evergreen broad-leaved forest in Gutian Mountain Natural Reserve of Zhejiang[J]. *Journal of Nanjing Institute of Meteorology*, 2003, 26(1): 63-69.
- [32] 杨国平, 郑征, 张一平, 等. 哀牢山中山湿性常绿阔叶林群落生态学特征[J]. 东北林业大学学报, 2010, 38(9): 16-19.
- YANG G P, ZHENG Z, ZHANG Y P, et al. Community characteristics of middle-mountain moist evergreen broad-leaved forest in Ailao Mountains[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2010, 38(9): 16-19.
- [33] ROYER D L, MEYERSON L A, ROBERTSON K M, et al. Phenotypic plasticity of leaf shape along a temperature gradient in *Acer rubrum*[J]. *PLoS One*, 2009, 4(10): e7653.
- [34] ECKERT C G, KALISZ S, GEBER M A, et al. Plant mating systems in a changing world[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2010, 25(1): 35-43.
- [35] 张凤英. 被子植物花序的演化问题[J]. 植物杂志, 1985, (3): 46-48.
- ZHANG F Y. Evolution of angiosperms inflorescences[J]. *Life World*, 1985, (3): 46-48.
- [36] 王国宏, 周广胜. 甘肃木本植物区系生活型和果实类型构成式样与水热因子的相关分析[J]. 植物研究, 2001, 21(3): 448-455.
- WANG G H, ZHOU G S. Correlation analysis on the relationship between plant life form, fruit type and hydrothermic factors in Gansu woody plant flora[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2001, 21(3): 448-455.
- [37] 姜勇, 杨栋林, 庄枫红, 等. 海南岛热带森林木本植物功能类型的分类研究[J]. 广西师范大学学报(自然科学版), 2017, 35(3): 119-125.
- JIANG Y, YANG D L, ZHUANG F H, et al. The research on functional type of tropical forest woody plants classification on Hainan Island, China[J]. *Journal of Guangxi Normal University (Natural Science Edition)*, 2017, 35(3): 119-125.
- [38] 俞筱押, 李玉辉, 杨光荣. 石林地质公园不同群落类型植物果实组成与种子散布特征[J]. 植物生态学报, 2018, 42(6): 663-671.
- YU X Y, LI Y H, YANG G R. Fruit types and seed dispersal modes of plants in different communities in Shilin Geopark, Yunnan, China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2018, 42(6): 663-671.
- [39] 陈学林, 田方, 戚鹏程. 白水江自然保护区植物果实类型组成及垂直分异[J]. 林业科学, 2007, 43(6): 61-66.
- CHEN X L, TIAN F, QI P C. Composition and vertical differentiation of fruit types in Baishuijiang National Nature Reserve in Gansu Province[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2007, 43(6): 61-66.
- [40] 王芸芸, 师帅, 蔺菲, 等. 长白山阔叶红松林木本植物繁殖特征及其关联性[J]. 科学通报, 2014, 59(24): 2 407-2 415.
- WANG Y Y, SHI S, LIN F, et al. Reproductive traits and their correlation among woody plants in a broadleaf-Korean pine(*Pinus koraiensis*) mixed forest in Northeast China[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2014, 59(24): 2 407-2 415.
- [41] CORLETT R T. Reproductive phenology of Hong Kong shrubland[J]. *Journal of Tropical Ecology*, 1993, 9(4): 501-510.
- [42] 谭璐, 邓涛, 张代贵, 等. 湖南猛洞河河谷特殊生境被子植物功能性状多样性及适应性初探[J]. 亚热带植物科学, 2020, 49(4): 279-285.
- TAN L, DENG T, ZHANG D G, et al. Preliminarily studies on functional diversity and adaptability of angiosperms in special habitat from Mengdong River valley, Hunan Province [J]. *Subtropical Plant Science*, 2020, 49(4): 279-285.
- [43] 杨丽婷, 姜勇. 漓江河岸植物功能性状的分类研究[J]. 广西科学院学报, 2019, 35(4): 274-280.
- YANG L T, JIANG Y. Research on functional traits of plants classification on Lijiang River bank, China[J]. *Journal of Guangxi Academy of Sciences*, 2019, 35(4): 274-280.
- [44] 付全升, 黄先寒, 申仕康, 等. 基于数据库的植物功能性状研究现状文献计量学分析[J]. 应用与环境生物学报, 2021, 27(1): 228-240.
- FU Q S, HUANG X H, SHEN S K, et al. Bibliometric analysis of the status quo of plant functional traits research based on databases across the Web of Science[J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2021, 27(1): 228-240.