

◆特邀专稿◆

热带亚热带喀斯特森林树种的水分生理研究进展*

黄冬柳, 朱师丹**

(广西大学林学院, 广西森林生态与保育重点实验室, 广西南宁 530004)

摘要: 热带亚热带喀斯特地区具有丰富且独特的自然资源, 是我国重要的生态功能区, 但也面临严重的石漠化问题。水分是影响该地区天然林结构功能和石漠化植被修复的关键环境因素。基于树木水分生理的研究有助于深入了解喀斯特树种干旱适应策略, 可为气候变化背景下喀斯特地区森林(天然林和人工林)的可持续发展提供理论依据。本文从水分来源、木质部水力结构以及蒸腾耗水等方面总结了近年来该区域喀斯特天然林树种在水分适应策略方面的研究进展, 发现典型喀斯特树种能够稳定地利用岩溶水, 其蒸腾耗水量的季节动态较小, 且其茎木质部的抗栓塞能力强, 在极端干旱时期可通过脆弱性分割维持水力安全。另外, 基于树木水分生理的研究还能够为石漠化生态恢复适宜树种的筛选和人工林的经营管理提供科学依据。部分抗性强、耗水少的珍贵用材树种兼顾生态和经济效益, 可用于石漠化地区的植被修复。建议今后的研究结合控制实验平台, 长期监测树种生长和水分动态变化, 基于多重机制系统阐明喀斯特森林树种的生态适应策略。

关键词: 喀斯特; 抗旱性; 水力性状; 水分来源; 树干液流

中图分类号: Q948 文献标识码: A 文章编号: 1005-9164(2023)04-0634-09

DOI: 10.13656/j.cnki.gxkx.20230831.001

喀斯特地貌总面积占我国陆地总面积的10%—15%, 其中以云贵高原为中心的贵州、广西、云南等省区是喀斯特地貌分布面积最集中、岩溶发育最强烈的地区^[1]。喀斯特地貌的分布呈纬度地带性, 从南到北依次为热带喀斯特、亚热带喀斯特和温带喀斯特。热带亚热带喀斯特地区受海洋季风影响, 气候湿润, 特殊的地质构造和气候环境形成了独特的地貌和生态系统; 该地区具有较高的生物多样性和丰富的自然资

源, 与区域的生态安全以及可持续发展息息相关, 是我国重要的生态功能区^[2]。喀斯特地区生态系统脆弱, 长期的人类活动导致森林植被覆盖锐减、水土流失现象加剧, 逐渐形成生态环境差、抗干扰能力弱的石漠化景观, 极大地影响了这一地区的水文、土壤和生态条件^[3,4]。由于石漠化地区岩石裸露率高、地表干燥缺水、土壤发育不良、保水能力差等^[5], 因此, 水分是该地区进行植被修复和重建的限制性因素^[6]。

收稿日期: 2023-05-15

修回日期: 2023-06-26

* 国家自然科学基金项目(32060330)资助。

【第一作者简介】

黄冬柳(1996—), 女, 在读博士研究生, 主要从事植物水分生理生态研究, E-mail: 1716025073@qq.com。

【**通信作者】

朱师丹(1984—), 男, 教授, 主要从事植物生理生态研究, E-mail: zhushidan@gxu.edu.cn。

【引用本文】

黄冬柳, 朱师丹. 热带亚热带喀斯特森林树种的水分生理研究进展[J]. 广西科学, 2023, 30(4): 634-642.

HUANG D L, ZHU S D. Advances in Water Physiology of Tropical Subtropical Karst Forest [J]. Guangxi Sciences, 2023, 30(4): 634-642.

综上,揭示喀斯特植物应对干旱胁迫的生理机制对于石漠化地区的植被修复至关重要。

了解树木对水分的需求及其适应水分亏缺的方式,对于预测植物的存活和生长起着至关重要的作用^[7,8]。树木水分生理主要研究水分吸收、运输和散失的过程及相关机理,是植物生物学、林学以及群落生态学等学科交叉的核心内容^[9]。基于盆栽和野外控制试验的研究均证明木质部水力失败是热带亚热带树种干旱死亡的主要生理机制^[8,10]。我国热带亚热带喀斯特地区的气候总体趋于干热化,极端干旱事件频发,而且喀斯特生境基质漏水,植物具有明显的旱生性,对气候变化较为敏感^[11-14]。因此,树木水分生理研究可为评价喀斯特森林树种的生态表现提供重要的生理解释和依据^[15-19]。鉴于此,本文基于热带亚热带喀斯特森林植被和生境特点[图 1(a)],从树木水力结构、水分来源和蒸腾耗水(树干液流)等方面分析喀斯特森林植物的水分适应策略,并探讨树木水分生理研究对石漠化生态恢复适宜树种的筛选和人工林的经营管理的指导意义,进一步总结目前喀斯特树木在水分生理方面亟待解决的问题和研究展望,有助于理解喀斯特树种的生长分布、干旱适应和存活动态,可为天然林植物多样性保护和石漠化地区的植被修复提供理论指导[图 1(b)]。

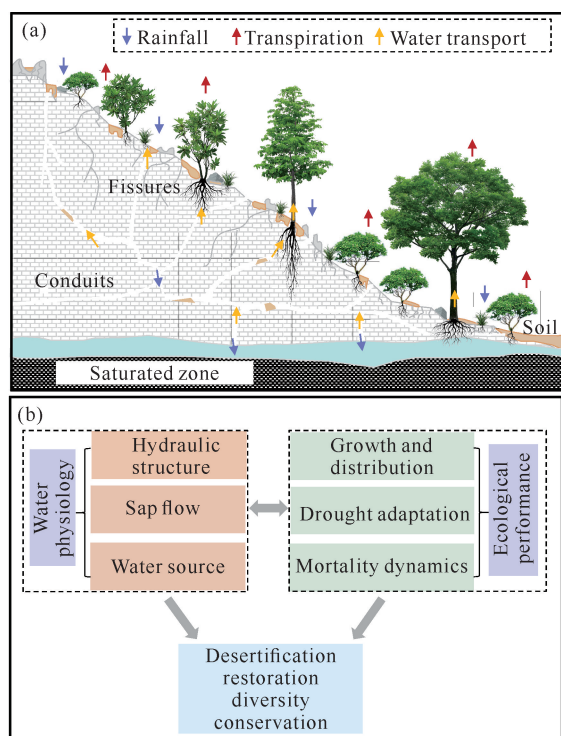


图 1 研究思路框架

Fig. 1 Research idea framework

1 热带亚热带喀斯特地区生境和植被

热带亚热带喀斯特地貌以峰丛-洼地、峰丛-谷地为主,因强烈的碳酸盐岩溶蚀作用形成许多独特的景观,如石林、溶洞、地下河等,具有岩石裸露率高、生境异质性强、地下水资源充足和特有种丰富等特点^[20,21]。喀斯特峰丛-洼地生境的垂直梯度明显,洼地岩石裸露率在 10% 左右,土层较厚,在雨季甚至会发生涝害;而山顶基岩裸露率在 95% 以上,土层稀薄,水分条件差^[1]。地表裸露的岩石与不连续的浅薄土层相互交错镶嵌,导致大面积基岩出露,增加了水分和养分流动过程中的复杂性和空间异质性^[22]。由白云岩和碳酸盐岩地质构造而成的溶蚀性岩石易被地下水侵蚀和溶解形成孔隙和裂缝,这一特殊的地质构造使得多余的雨水可以通过这些裂缝和孔隙渗入地下,形成丰富且复杂的地下水系统[图 1(a)]^[1],在干旱季节给植物提供了水源保证。此外,由于喀斯特地区复杂多变且不均匀的地貌和优越的水热条件,形成多样且独特的微生境,可为众多物种提供适宜的生境,因此喀斯特地区天然林物种多样性高,特有种丰富。

热带亚热带喀斯特地区的代表性植被类型以常绿和落叶阔叶混交林以及季节性雨林为主^[23,24]。喀斯特地区特殊的地质背景和气候条件导致植被呈现明显的片段化分布,在群落的物种组成、空间结构和分布等方面表现出显著的差异^[25]。例如,在广西弄岗喀斯特森林中,生长在山脚、洼地的植物以中国无忧花 (*Saraca dives*) 和东京桐 (*Deutzianthus tonkinensis*) 等高大的乔木为优势种,坡地中部以蚬木 (*Excentrodendron tonkinense*) 和闭花木 (*Cleistanthus sumatranus*) 等旱生性较强的植物为主,而生长在坡顶的植物以毛叶铁榄 (*Sinosideroxylon pedunculatum* var. *pubifolium*) 和米念芭 (*Tirpitzia ovoidea*) 等矮小的灌木为优势种^[26]。此外,为了适应石沟、洼地和山顶等不同的生境,喀斯特植物表现出与石生性、旱生性、喜钙性以及耐瘠性等相适应的形态和生理特征^[27]。例如,喀斯特植物具有更发达的表皮毛、更厚的叶片,以及更高效的光合速率和水分利用效率来适应干旱的环境^[28]。然而,由于受到不合理的人为干扰和破坏,大部分原生植被已经发生退化,逐渐被次生林、灌丛和草地所取代^[24]。

2 喀斯特森林木本植物干旱适应研究

2.1 水力结构

水力结构是树木水分生理研究的热点领域, 主要从木质部的结构(导管、纹孔)和功能(水分运输、栓塞抗性)探讨树木的水分适应策略、干旱死亡机制以及空间分布格局^[29,30]。当树木遭受持续干旱胁迫时, 木质部导管内水势降低(负压增大), 水柱中的空气粒子形成气泡并扩散直至充塞整个导管, 形成栓塞(Cavitation), 同时空气可通过导管侧壁的纹孔进入相邻导管, 导致栓塞扩散, 从而造成木质部输水能力下降并影响正常的生理功能^[5]。当发生极端干旱胁迫时, 木质部失去水分运输功能(水力失败), 引起树木干旱死亡^[31]。脆弱性曲线是描述木质部导水率随水势降低而下降直至完全丧失的过程, 把损失 50% 导水率时的水势值(P_{50})作为评价木质部抗栓塞能力的指标和发生水力失败的阈值^[32]。测定自然状况下的最低水势, 计算其与 P_{50} 之间的差值, 即水力安全边界, 可反映树种发生水力失败的风险程度^[33,34]。在干旱胁迫下, 植物会采取一系列的策略(如避旱、耐旱)以维持木质部水力安全, 这涉及到不同器官、不同机制的协同响应^[9,35]。

近来研究发现相比于非喀斯特地区树种, 热带亚热带喀斯特地区(云南西双版纳、广西木论和凭祥)树种的叶片膨压丧失点更负, 但是气孔水力安全边界更低^[36]。前期 Fan 等^[17]和 Liu 等^[37]研究贵州省西南部喀斯特地区木本植物, 发现喀斯特树种在雨季保持较高的木质部水分, 而在旱季正午叶片水势较低, 利用注气法发现其枝条 P_{50} 较高(P_{50} 平均值为 -1.3 MPa), 表明这些树种的枝条抗栓塞能力较弱。但是近年来有学者利用改进的测定技术(自然干燥法)研究发现, 云南西双版纳热带喀斯特森林和广西环江中亚热带喀斯特森林树种的茎木质部抗栓塞能力较强(P_{50} 平均值分别为 -4.11 MPa 和 -3.46 MPa)^[38,39]。因此, 喀斯特树种具有较高的枝条抗栓塞能力, 倾向于采取“异水策略”(对气孔的调节较小, 水势较低)以适应水分胁迫的生境。

由于喀斯特地区生境的高度异质性, 植物功能性状也相应地表现出显著的差异。基于树木水力学的研究发现, 从洼地到坡顶, 北热带喀斯特山地木本植物水势趋于降低, 叶片和茎的抗栓塞能力逐渐增强, 但枝条导水率没有显著变化, 表明这种抗旱能力的增强并不是以牺牲水分运输效率为代价^[40]。此外, 喀

斯特峰丛坡顶植物个体普遍较矮小, 体内储存水有限, 水分补偿策略的缺乏使得这些植物主要通过发育耐旱的组织来应对水分胁迫^[41]。因此, 木质部水力安全是喀斯特木本植物主要的适应特征, 也是生态位分化和群落构建的潜在机制^[10,40]。

热带亚热带喀斯特地区(云南西双版纳、广西环江和凭祥) 57 种木本植物的叶片抗栓塞能力较弱(P_{50} 平均值高于 -2.0 MPa), 导致喀斯特树种表现出显著的正向茎-叶脆弱性分割, 枝条的水力安全边界更宽^[42]。结合这些喀斯特森林固定样地的监测数据, 进一步分析发现木质部抗栓塞能力强、脆弱性分割显著的优势树种不仅后期生长较快^[43], 而且遭遇干旱后树种的死亡率较低, 丰富度显著增加^[44]。在极端干旱期间, 喀斯特森林优势常绿树种出现的叶片萎蔫和末梢枯死是干旱适应的正常现象, 即通过牺牲相对廉价的叶片来维持主茎的水力安全^[38,44]。因此, 喀斯特树种在极端干旱时期表现出较高的枝条抗栓塞能力、水力安全边界和脆弱性分割, 说明其对气候干热化具有较强的适应能力。

2.2 水分来源

水分来源是喀斯特树种水分生理研究的重要内容, 有助于分析喀斯特树种水分吸收来源特征^[45]。研究发现在北美部分干旱地区, 树木所需的 50% 以上的水分都来自基岩^[46]。在西南喀斯特地区的研究发现, 基岩的储水能力显著地影响地上植被生产力^[47]。在广西环江木论喀斯特地区的研究表明, 岩溶水是植物主要的水分来源, 其利用比例显著高于表层土壤水和深层地下水^[48]。同样, 通过温室和野外实验对比分析发现, 生长在高多孔岩石中的植物能够保持更有利的水分状态, 表明植物可以利用岩溶水, 这可能是限制植物在干旱条件下生存的重要因素^[49]。因此, 能利用稳定的岩溶水(受蒸发影响小且同位素值相对稳定)的树种, 在干旱胁迫下叶片水势稳定、水分利用效率高、生长受影响小、死亡率低、个体大^[50]。

测定植物不同水源的氢氧同位素组成, 结合相关模型(如 Isosource、MixSIAR 等), 有助于准确了解不同环境条件下植物水分利用的变化规律和机制。前期 Nie 等^[45]和聂云鹏等^[51]研究发现, 生长在广西环江连片出露基岩生境的菜豆树(*Radermachera sinica*)和圆果化香(*Platycarya longipes*)在旱季(浅层土壤水分亏缺时)主要利用深层裂隙水, 雨季以近期雨水或者浅层土壤水为主要水源, 表明这些植物具

有二态根系系统,以适应多变的水分环境;粉苹婆(*Sterculia euosma*)和鹅掌柴(*Heptapleurum heptaphyllum*)等树种无论旱、雨季都始终以饱和层水分为主要水源,可能是由于植物分布在饱和层水位较浅的洼地或者山脚;灌木红背山麻秆(*Alchornea trewioides*)始终以近期雨水为主要水源,因为这一类植物主要发展高密度的浅层根系来增加对表层土壤水分的吸收。容丽等^[52]通过分析贵州荔波喀斯特地区不同演替时期的优势木本植物,发现在少雨季节,灌木林和原生林加大对表层岩溶带水的吸收利用,而次生林对表层土壤水的利用率更高,表明次生林树种分布有较浅的根系;灌木林和原生林受到人为干扰较轻,岩石中的裂缝长期被枯落物填充使得表层岩溶带水散发较慢。值得注意的是,在雾量较大、雾时较长的西双版纳热带喀斯特森林中,空气中的雾水是附生植物[如芳香石豆兰(*Bulbophyllum ambrosia*)]和藤本植物[如阔叶风车子(*Combretum latifolium*)]在干季补充水分的重要来源,这对于维持植物在干季时期的水分平衡具有重要的意义^[15,53]。然而这些研究主要集中在空间来源(不同深度和位置的水源),而忽视了时间来源对植物适应机制的影响。近年来,Luo等^[54]基于广西环江喀斯特地区,同时收集全球相关已发表文献的数据,对比分析在不同气候类型下(如温带季风和地中海气候等)植物蒸腾水龄的季节动态变化,结果发现分布在喀斯特地区的植物蒸腾平均水龄最短(<30 d),表明降水频率对植物适应特殊的喀斯特生境的重要性;此外,不同气候类型区植物蒸腾水龄季节变化范围大(1-229 d):分布在湿润地区的植物主要依赖当月降水,而在相对干旱的地区以前几个月的降水为主要水源,这进一步表明了影响植物蒸腾水龄的关键因素是气候类型。因此,喀斯特树种不仅可以获取不同位置和不同时间的水源,比如降雨、浅层土壤水和雾水等水源,还具有发达的根系,可在干季时从更深层次的岩石和土壤中获得水分,以适应干旱胁迫的环境。

2.3 树干液流

根系从土壤中吸收水分,并通过树干的导管运输到叶片后,利用气孔进行蒸腾作用,将水分释放到大气中,这一过程在树干内部形成连续不断的树干液流,可为蒸腾作用提供99%以上的水分,是由气候-土壤-植被之间相互作用的复杂过程^[55]。应用热耗散探针技术长期监测树干液流动态,可用于分析树冠蒸腾及其对环境变化的响应。前期研究贵州茂兰喀

斯特天峨槭(*Acer wangchii*)和广西桂林喀斯特青冈栎(*Cyclobalanopsis glauca*)的树干液流特征及其影响因素,发现树种在旱季的树干液流密度较高,主要受到环境因子(如光合有效辐射和空气温度等)的影响^[56,57]。研究广西环江喀斯特地区圆叶乌桕(*Tridaca rotundifolia*)和菜豆树的树干液流特征,结果发现圆叶乌桕的蒸腾耗水量主要受到光合有效辐射的影响,而菜豆树受到水汽压亏缺的影响更大,可能是因为圆叶乌桕表皮具有较厚的蜡质层,使得其在高温时期能有效减少气孔的蒸腾作用,而菜豆树则可能由于光合有效辐射的增强超过了自身的耐受值而直接关闭气孔,从而更容易受到水汽压亏缺的影响,表明树种自身生理特性是影响蒸腾耗水量的关键因素^[58]。其他非喀斯特地区的研究表明,土壤因子(如温度和含水量)^[59]和树木形态(如胸径大小)^[60]等因素也会影响树种的树干液流。

树干液流在人工林的水分利用研究方面应用也较为广泛^[61-63]。研究广西凭祥喀斯特地区造林树种[如蚬木、降香(*Dalbergia odorifera*)和任豆(*Zenia insignis*)]的树干液流动态及其对环境变化的响应,发现任豆的林分蒸腾耗水量最大,降香和蚬木的林分蒸腾耗水量和冠层导度的季节变化程度较小,在极端干旱的情况下也未受到显著的影响(未发表数据),这可能与它们的水力学特性有关^[64]。另外,研究位于广东省北部喀斯特地区任豆树种的不同时间尺度(时、日和月)树干液流动态,发现树干液流与降水量和土壤含水量没有显著的相关性,表明具有深根系的任豆能够从岩石中获取稳定的水源^[65]。然而在土壤蓄水能力较低的喀斯特地区,若持续利用岩石中的水分则会导致地下水枯竭,当经历干旱胁迫时可能会对生态系统功能造成不可逆转的破坏^[66]。因此,树干液流是衡量树木生长状况和水分利用规律的重要指标,可以反映整株植物冠层蒸腾耗水状况,深入了解喀斯特地区人工林树种的蒸腾耗水特征及其对生产力的形成、维持和影响机制,对于喀斯特人工林的管理具有重要的现实意义^[67]。

3 树木水分生理研究对石漠化植被修复的指导意义

热带亚热带喀斯特地区水土流失严重,受到放牧、采伐等过度的人为干扰的影响,大面积的原生植被进一步受到破坏,土地丧失农业利用价值,生态环境逐渐退化,进一步加重该地区的石漠化现象^[68]。

此外,喀斯特地区土层浅薄(一般为5-30 cm),土壤持水能力低,地表干旱程度高,限制了植物吸收表层土壤水分的能力^[69],严重威胁着该地区植被的正常生长^[31,70]。尽管受到北热带-亚热带季风气候影响,热带亚热带喀斯特地区水热条件较好,但是由于临时性干旱频发、季节分配不均等因素导致季节性干旱显著,树种存活率低,植被修复困难,造林成本高,进一步限制了区域经济的发展^[71]。因此,喀斯特石漠化治理一直是我国生态恢复的重点和难点。如何筛选合适的树种构建稳定的生物群落是当前喀斯特地区石漠化治理需首要解决的关键问题^[24,72]。由于水分是石漠化地区植物生长的环境限制因子,而解决这些问题的关键是厘清不同喀斯特植物的水分生理特征,因此石漠化珍贵用材林的经营管理迫切需要了解其水分需求以及对干旱胁迫的响应和适应。

从20世纪80年代开始,在桂西南石漠化山地(广西凭祥市大青山石山树木园)进行引种栽培试验,筛选出一批适宜于石漠化修复的珍贵用材树种,如降香、蚬木、任豆、香椿(*Toona sinensis*)、顶果木(*Acrocarpus fraxinifolius*)等^[73,74]。根据这一经验,选择珍贵用材树种(降香和顶果木)在桂中喀斯特重度石漠化区(广西南宁市马山县)进行植被恢复试验,发现幼树早期存活率较高(>80%),混交种植的生态效应更优^[75]。虽然研究发现任豆树种能够利用深层次的水分适应干旱的岩溶环境^[65],但是其耗水强,易导致地下水资源减少,只适宜在洼地中生长,难以分布在水分亏缺且石漠化严重的山坡和山顶。树木水分生理研究也表明,速生树种如香椿的抗栓塞能力较低(-1.72 MPa),发生水力失败导致干旱死亡的风险更高^[71]。前期针对广西凭祥市石漠化区珍贵造林树种的木质部水力特征开展了初步研究,发现部分树种(如蚬木和降香)不仅抗栓塞能力强(耐旱),水分需求少(未发表数据),而且生长速率快,兼顾生态和经济效益,可以考虑用作石漠化地区适宜的植被修复树种^[64]。因此,在选择进行植被修复的树种时,要结合树木水分生理研究筛选出抗性强和水分利用效率高的树种,以最大限度减少水资源的消耗^[76]。

4 展望

本文从水力结构、水分来源和树干液流的角度,揭示了树木水分生理对石漠化植被修复具有重要的意义。典型喀斯特植物采取耐旱策略,通过提高木质部的抗栓塞能力和水分利用效率以缓解水分胁迫;而

一些植物采取避旱策略,通过叶片脱落和调整根系结构吸收深层水源、气孔数量、叶片厚度等方面减少水分损失。以上结果有助于认识热带亚热带喀斯特树种多样化的水分适应策略,而且这些水分生理指标在基于性状的森林动态模型中有重要的应用价值。虽然目前对喀斯特树种的水分适应策略的认识不断深入,但对于包括人为干扰、气候变化在内的环境胁迫下的适应机制仍缺乏系统的研究,对指导石漠化地区的修复和重建依然有很大的局限性。因此,未来的研究可从以下3个方面深入探讨(图2)。

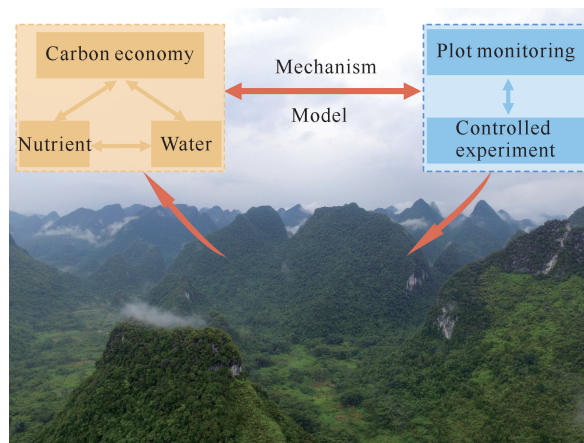


图2 研究展望框架

Fig. 2 Research outlook framework

(1) 模拟喀斯特生境进行野外控制实验

由于喀斯特树种的根系穿插在不同的石缝中,限制了对植物地下部分(如根系结构、地下生物量等方面)的系统研究。同时,喀斯特地区高度的生境异质性使得该地区的植物不仅面临干旱胁迫,还可能会遭遇其他逆境胁迫的影响。随着全球气候变化的加剧,喀斯特森林的干旱胁迫会逐渐增加,且干早期可能会延长,若严重超出树种能够承受的范围,则可能会造成大面积树木干旱死亡的现象。因此,应加强研发可模拟野外喀斯特生境的装置,通过控制多个因素(如增温和降雨等)的交互作用对喀斯特树种水分适应策略的影响,准确探讨喀斯特地区不同树种对某一胁迫和多重胁迫下的抗性机制,筛选出抗性强、水分利用效率高的树种,为喀斯特石漠化修复提供理论依据。

(2) 长期监测树种生长和水分动态

尽管研究表明部分喀斯特树种不仅具有较强的抗旱性和恢复能力,还能够利用岩溶水来补充干旱时期所需的水分,但是目前对喀斯特地区基岩水分状况及其对维持植物生长的贡献所知甚少。因此,需要进一步深入研究喀斯特地区基岩水分来源(空间和时

间)、分布和利用情况,监测树干基部和冠层液流来探讨树干储存水对干旱的调节作用。同时,增加喀斯特森林固定样地的数量,结合长期群落调查数据(如生长速率和死亡率等)和树种的水势监测数据等,探讨干旱对植物的长期效应(Drought legacy),以揭示气候变化背景下喀斯特树种对干旱的响应和适应机制。

(3)整合分析植被碳氮水耦合过程

目前许多研究仅局限于植物的某一器官(如叶片和枝条)的水分运输和抗旱特征^[17-19],或仅关注水分运输、来源和蒸腾等某一方面水分特征^[51-52,58],因而无法全面反映出树种整体的生态适应性。因此,今后的研究需要综合地上-地下部分的功能性状,同时结合碳经济学和养分计量学内容,为揭示喀斯特植被碳氮水耦合的变化特征和规律提供机理解释,这对构建和完善基于性状的生态预测模型具有重要意义。

参考文献

- [1] GEEKIYANAGE N,GOODALE U M,CAO K F,et al. Plant ecology of tropical and subtropical karst ecosystems [J]. *Biotropica*,2019,51:626-640.
- [2] 何霄嘉,王磊,柯兵,等. 中国喀斯特生态保护与修复研究进展[J]. *生态学报*,2019,39(18):6577-6585.
- [3] TONG X W,BRANDT M,YUE Y M,et al. Forest management in southern China generates short term extensive carbon sequestration [J]. *Nature Communications*,2020,11:129.
- [4] JIANG Z C,LIAN Y Q,QIN X Q. Rocky desertification in Southwest China: impacts, causes, and restoration [J]. *Earth-Science Reviews*,2014,132:1-12.
- [5] 刘润红,白金连,包含,等. 桂林岩溶石山青冈群落主要木本植物功能性状变异与关联[J]. *植物生态学报*,2020,44(8):828-841.
- [6] WANG W,WANG W J,LI J S,et al. The impact of sustained drought on vegetation ecosystem in southwest China based on remote sensing [J]. *Procedia Environmental Sciences*,2010,2:1679-1691.
- [7] PIVOVAROFF A L,PASQUINI S C,DE GUZMAN M E,et al. Multiple strategies for drought survival among woody plant species [J]. *Functional Ecology*,2016,30:517-526.
- [8] CHEN Y J,CHOAT B,STERCK F,et al. Hydraulic prediction of drought-induced plant dieback and top-kill depends on leaf habit and growth form [J]. *Ecology Letters*,2021,24:2350-2363.
- [9] SACK L,BALL M C,BRODERSEN C,et al. Plant hydraulics as a central hub integrating plant and ecosystem function:meeting report for ‘emerging frontiers in plant hydraulics’ (Washington, DC, May 2015) [J]. *Plant Cell & Environment*,2016,39:2085-2094.
- [10] DUAN H L,LI Y Y,XU Y,et al. Contrasting drought sensitivity and post-drought resilience among three cooccurring tree species in subtropical China [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*,2019,272/273:55-68.
- [11] TAN F S,SONG H Q,FU P L,et al. Hydraulic safety margins of co-occurring woody plants in a tropical karst forest experiencing frequent extreme droughts [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*,2020,292/293:108107.
- [12] ZHU S D,CHEN Y J,FU P L,et al. Different hydraulic traits of woody plants from tropical forests with contrasting soil water availability [J]. *Tree Physiology*,2017,37(11):1469-1477.
- [13] SU B,HUANG J L,FISCHER T,et al. Drought losses in China might double between the 1.5 °C and 2.0 °C warming [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*,2018,115(42):10600-10605.
- [14] WANG Z L,ZHONG R D,LAI C G,et al. Climate change enhances the severity and variability of drought in the Pearl River Basin in South China in the 21st century [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*,2018,249:149-162.
- [15] FU P L,LIU W J,FAN Z X,et al. Is fog an important water source for woody plants in an Asian tropical karst forest during the dry season? [J]. *Ecohydrology*,2016,9:964-972.
- [16] HUANG Y Q,LI X K,ZHANG Z F,et al. Seasonal changes in *Cyclobalanopsis glauca* transpiration and canopy stomatal conductance and their dependence on subterranean water and climatic factors in rocky karst terrain [J]. *Journal of Hydrology*,2011,402(1/2):135-143.
- [17] FAN D Y,JIE S L,LIU C C,et al. The trade-off between safety and efficiency in hydraulic architecture in 31 woody species in a karst area [J]. *Tree Physiology*,2011,31:865-877.
- [18] FU P L,JIANG Y J,WANG A Y,et al. Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are coordinated with the leaf phenology of angiosperm trees in an Asian tropical dry karst forest [J]. *Annals of Botany*,2012,110:189-199.
- [19] 谭凤森,宋慧清,李忠国,等. 桂西南喀斯特季雨林木本植物的水力安全[J]. *植物生态学报*,2019,43(3):227-237.

- [20] HARTMANN A, GOLDSCHIEDER N, WAGENER T, et al. Karst water resources in a changing world: review of hydrological modeling approaches [J]. *Reviews of Geophysics*, 2014, 52: 218-242.
- [21] 袁道先. 中国西南部的岩溶及其与华北岩溶的对比 [J]. *第四纪研究*, 1992(4): 352-361.
- [22] GUO Y L, WANG B, LI D X, et al. Effects of topography and spatial processes on structuring tree species composition in a diverse heterogeneous tropical karst seasonal rainforest [J]. *Flora*, 2017, 231: 21-28.
- [23] 李先琨, 苏宗明, 吕仕洪, 等. 广西岩溶植被自然分布规律及对岩溶生态恢复重建的意义 [J]. *山地学报*, 2003, 21(2): 129-139.
- [24] 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.
- [25] 丁亚丽. 喀斯特峰丛坡地典型植物对水分变化的响应机制 [D]. 北京: 中国科学院大学, 2019.
- [26] 黄甫昭, 丁涛, 李先琨, 等. 弄岗喀斯特季节性雨林不同群丛物种多样性随海拔的变化 [J]. *生态学报*, 2016, 36(14): 4509-4517.
- [27] 曹建华, 袁道先, 杨慧, 等. 岩溶生态系统中的植物 [J]. *中国岩溶*, 2022, 41(3): 365-377.
- [28] FU P L, ZHU S D, ZHANG J L, et al. The contrasting leaf functional traits between a karst forest and a nearby non-karst forest in south-west China [J]. *Functional Plant Biology*, 2019, 46(10): 907-915.
- [29] CHOAT B, BRODRIBB T J, BRODERSEN C R, et al. Triggers of tree mortality under drought [J]. *Nature*, 2018, 558: 531-539.
- [30] MCDOWELL N G, BRODRIBB T J, NARDINI A. Hydraulics in the 21st century [J]. *New Phytologist*, 2019, 224(2): 537-542.
- [31] LIU M X, XU X L, WANG D B, et al. Karst catchments exhibited higher degradation stress from climate change than the non-karst catchments in southwest China: an ecohydrological perspective [J]. *Journal of Hydrology*, 2016, 535: 173-180.
- [32] ANDEREGG W R L, FLINT A, HUANG C Y, et al. Tree mortality predicted from drought-induced vascular damage [J]. *Nature Geoscience*, 2015, 8(5): 367-371.
- [33] CHOAT B, JANSEN S, BRODRIBB T J, et al. Global convergence in the vulnerability of forests to drought [J]. *Nature*, 2012, 491: 752-755.
- [34] ANDEREGG W R L, ANDEREGG L D L, KERR K L, et al. Widespread drought-induced tree mortality at dry range edges indicates that climate stress exceeds species' compensating mechanisms [J]. *Global Change Biology*, 2019, 25(2): 3793-38022.
- [35] CREEK D, BLACKMAN C J, BRODRIBB T J, et al. Coordination between leaf, stem, and root hydraulics and gas exchange in three arid-zone angiosperms during severe drought and recovery [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2018, 41: 2869-2881.
- [36] 万春燕, 余俊瑞, 朱师丹. 喀斯特与非喀斯特森林木叶性状及其相关性网络的差异 [J/OL]. *植物生态学报*, 2023 (2023-06-09) [2023-06-15]. <https://www.plant-ecology.com/CN/10.17521/cjpe.2022.0469>. DOI: 10.17521/CJPE.2022.0469.
- [37] LIU C C, LIU Y G, FAN D Y, et al. Plant drought tolerance assessment for revegetation in heterogeneous karst landscapes of southwestern China [J]. *Flora*, 2012, 207: 30-38.
- [38] CHEN Y J, MAENPUEN P, ZHANG Y J, et al. Quantifying vulnerability to embolism in tropical trees and lianas using five methods: can discrepancies be explained by xylem structural traits? [J]. *New Phytologist*, 2021, 229: 805-819.
- [39] 倪鸣源. 中亚热带喀斯特天然林树种枝条木质部性状与生长速率的相关性研究 [D]. 南宁: 广西大学, 2021.
- [40] ZHANG Q W, ZHU S D, JANSEN S, et al. Topography strongly affects drought stress and xylem embolism resistance in woody plants from a karst forest in Southwest China [J]. *Functional Ecology*, 2021, 35: 566-577.
- [41] 张启伟. 北热带喀斯特山地不同坡位木本植物的水力结构与功能 [D]. 南宁: 广西大学, 2021.
- [42] 余俊瑞, 万春燕, 朱师丹. 热带亚热带喀斯特森林木本植物的水力脆弱性分割 [J/OL]. *植物生态学报*, 2023 (2023-05-24) [2023-06-15]. <https://www.plant-ecology.com/CN/10.17521/cjpe.2022.0262>. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0262.
- [43] ARISTARA A N A, NI M Y, WANG Y Q, et al. Tree growth is correlated with hydraulic efficiency and safety across 22 tree species in a subtropical karst forest [J]. *Tree Physiology*, 2023, 43(8): 1307-1318. DOI: 10.1093/treephys/tpad050.
- [44] WANG Y Q, SONG H Q, CHEN Y J, et al. Hydraulic determinants of drought-induced tree mortality and changes in tree abundance between two tropical forests with different water availability [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2023, 331: 109329.
- [45] NIE Y P, CHEN H S, DING Y L, et al. Qualitative

- identification of hydrologically different water sources used by plants in rock-dominated environments [J]. *Journal of Hydrology*, 2019, 573:386-394.
- [46] MCCORMICK E L, DRALLE D N, JESSE HAHM W, et al. Widespread woody plant use of water stored in bedrock [J]. *Nature*, 2021, 597:225-229.
- [47] JIANG Z H, LIU H Y, WANG H Y, et al. Bedrock geochemistry influences vegetation growth by regulating the regolith water holding capacity [J]. *Nature Communications*, 2020, 11:2392.
- [48] DENG Y, KE J, WU S, et al. Responses of plant water uptake to groundwater depth in limestone outcrops [J]. *Journal of Hydrology*, 2020, 590:125377.
- [49] NARDINI A, PETRUZZELLIS F, MARUSIG D, et al. Water 'on the rocks': a summer drink for thirsty trees? [J]. *New Phytologist*, 2021, 229:199-212.
- [50] DING Y L, NIE Y P, CHEN H S, et al. Water uptake depth is coordinated with leaf water potential, water-use efficiency and drought vulnerability in karst vegetation [J]. *New Phytologist*, 2021, 229:1339-1353.
- [51] 聂云鹏, 陈洪松, 王克林. 石灰岩地区连片裸露石丛生境植物水分来源的季节性差异[J]. *植物生态学报*, 2011, 35(10):1029-1037.
- [52] 容丽, 王世杰, 俞国松, 等. 荔波喀斯特森林4种木本植物水分来源的稳定同位素分析[J]. *林业科学*, 2012, 48(7):14-22.
- [53] WU Y, SONG L, LIU W Y, et al. Fog water is important in maintaining the water budgets of vascular epiphytes in an Asian tropical karst forests during the dry season [J]. *Forests*, 2018, 9:260.
- [54] LUO Z D, NIE Y P, CHEN H S, et al. Water age dynamics in plant transpiration: the effects of climate patterns and rooting depth [J]. *Water Resources Research*, 2023, 59: e2022WR033566.
- [55] 赵春彦, 司建华, 冯起, 等. 树干液流研究进展与展望[J]. *西北林学院学报*, 2015, 30(5):98-105.
- [56] 吴鹏, 杨文斌, 崔迎春, 等. 喀斯特区天峨槭(*Acer wangchii*)树干液流特征及其与环境因子的相关分析[J]. *生态学报*, 2017, 37(22):7552-7567.
- [57] HUANG Y Q, ZHAO P, ZHANG Z F, et al. Transpiration of *Cyclobalanopsis glauca* (syn. *Quercus glauca*) stand measured by sap-flow method in a karst rocky terrain during dry season [J]. *Ecological Research*, 2009, 24:791-801.
- [58] 张慧玲, 丁亚丽, 陈洪松, 等. 喀斯特出露基岩生境两种典型乔木的树干液流特征[J]. *应用生态学报*, 2017, 28(8):2431-2437.
- [59] 黄雅茹, 马迎宾, 辛智鸣, 等. 桉柳不同季节树干液流特征及其与土壤含水量及土壤温度的关系[J]. *西北林学院学报*, 2021, 36(5):1-10.
- [60] SCHOPPACH R, CHUN K P, HE Q, et al. Species-specific control of DBH and landscape characteristics on tree-to-tree variability of sap velocity [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2021, 307(4):1085333.
- [61] GRANIER A, BIRON P, BREDA N, et al. Transpiration of trees and forest stands: short and long-term monitoring using sapflow methods [J]. *Global Change Biology*, 2006, 2(3):265-274.
- [62] OUYANG L, ZHAO P, RAO X Q, et al. Interpreting the water use strategies of plantation tree species by canopy stomatal conductance and its sensitivity to vapor pressure deficit in South China [J]. *Forest Ecology and Management*, 2022, 505:119940.
- [63] 赵平. 整树水力导度协同冠层气孔导度调节森林蒸腾[J]. *生态学报*, 2011, 31(4):1164-1173.
- [64] HUANG D L, LI Z G, XIANG W, et al. Hydraulic safety predicts long-term growth of economical timber tree species planted in a degraded tropical karst area [J]. *Trees*, 2022, 36:1497-1505.
- [65] LI H X, ZHOU H Y, WEI X H, et al. Variations in sap flow of *Zenia insignis* under different rock bareness rate in North Guangdong, China [J]. *Journal of Mountain Science*, 2019, 16(10):2320-2334.
- [66] WU Z, BEHZAD H M, HE Q F, et al. Seasonal transpiration dynamics of evergreen *Ligustrum lucidum* linked with water source and water-use strategy in a limestone karst area, southwest China [J]. *Journal of Hydrology*, 2021, 597:126199.
- [67] 黄玉清, 王晓英, 陆树华, 等. 岩溶石漠化治理优良先锋植物种类光合、蒸腾及水分利用效率的初步研究[J]. *广西植物*, 2006, 26(2):171-177.
- [68] 侯文娟, 高江波, 韬彭, 等. 结构—功能—生境框架下的西南喀斯特生态系统脆弱性研究进展[J]. 2016, 35(3):320-330.
- [69] NIE Y P, CHEN H S, WANG K L, et al. Water source utilization by woody plants growing on dolomite outcrops and nearby soils during dry seasons in karst region of Southwest China [J]. *Journal of Hydrology*, 2012, 420/421:264-274.
- [70] WILCOX B P, TAUCER P I, MUNSTER C L, et al. Subsurface stormflow is important in semiarid karst shrublands [J]. *Geophysical Research Letters*, 2008, 35:L10403.
- [71] YI R Z, XU X L, ZHU S D, et al. Difference in hydrau-

- lic resistance between planted forest and naturally regenerated forest and its implications for ecosystem restoration in subtropical karst landscapes [J]. *Journal of Hydrology*, 2021, 596: 126093.
- [72] 刘润红, 陈乐, 涂洪润, 等. 桂林岩溶石山青冈群落灌木层主要物种生态位与种间联结[J]. *生态学报*, 2020, 40(6): 2057-2071.
- [73] 陈泓, 黄仕训. 广西热带稀有濒危植物迁地保护地域探讨[J]. *广西植物*, 2006, 26(6): 670-674.
- [74] 蔡道雄, 卢立华. 石漠化治理丰富的树种资源库: 大青山石山树木园[J]. *广西林业*, 2001(4): 26.
- [75] 温远光, 夏承博, 周晓果, 等. 不同石漠化治理模式下群落的植物组成及多样性[J]. *广西科学*, 2017, 24(2): 168-174, 181.
- [76] CAO M, WU C, LIU J C, et al. Increasing leaf $\delta^{13}\text{C}$ values of woody plants in response to water stress induced by tunnel excavation in a karst trough valley: implication for improving water-use efficiency [J]. *Journal of Hydrology*, 2020, 586(4): 124895.

Advances in Water Physiology of Tropical Subtropical Karst Forest

HUANG Dongliu, ZHU Shidan* *

(Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation, College of Forestry, Guangxi University, Nanning, Guangxi, 530004, China)

Abstract: The tropical and subtropical karst terrain is of an important ecological function in China for its abundant and distinct natural resources. However, most environmental issues occur in karst areas, particularly aggravated rock desertification. Water is a key environmental factor influencing the structural function of natural forests and the restoration of rocky desertification vegetation in the region. Studies on water physiology of tree in karst region can gain an insight into the drought adaptation strategies of karst tree species and provide a theoretical basis for the sustainable development of natural forests and plantations in these areas in the context of global climate change. In this review, we summarized the up-to-date research on water adaptation strategies of karst natural forest species in the region in terms of water sources, xylem hydraulic structure, and transpiration water consumption. Typical karst tree species were found to be able to utilize karst water stably, with low seasonal dynamics of their transpiration water consumption, and with high resistance to embolism in their stem xylem, which maintains hydraulic security through vulnerability partitioning during extreme drought periods. Furthermore, studies on water physiology can also shed light on the selecting scenario of suitable tree species for ecological restoration of rocky desertification and management of plantations. In order to balance ecological and economic benefits, some of the valuable timber tree species that are highly drought resistant and consume less water can be used for vegetation restoration in rocky desertification areas. In addition, it is recommended that future studies incorporate controlled experimental platforms to monitor the growth and water dynamics of tree species over time, and to systematically elucidate the ecological adaptation strategies of karst forest tree species based on multiple mechanisms.

Key words: karst; drought tolerance; hydraulic traits; water source; sap flow

责任编辑: 陆 雁