

石生植物生长影响因素及其适应策略:研究进展与展望

黄亚浩¹, 贾振江¹, 李王成^{1,2,3,4}, 吴洋洋¹, 马东祥¹,

吕航¹, 张一帆¹, 高素素¹

(1. 宁夏大学土木与水利工程学院, 银川 750021; 2. 旱区现代农业水资源高效利用教育部工程研究中心, 银川 750021; 3. 省部共建西北土地退化与生态恢复国家重点实验室, 银川 750021; 4. 宁夏回族自治区黄河水联网数字治水重点实验室, 银川 750021)

摘要: [目的] 系统梳理、总结、分析岩石-土壤-植物三者协同作用的研究现状, 重点探讨植物在石质化土壤环境下的适应机制, 以为石质生境植被生长及生态环境修复提供理论支撑和科学依据。[方法] 从内因岩石碎片体积分数及所处位置、外因植被类型与降雨气候条件等不同维度, 深入分析石质土壤对植物生长的综合效应, 揭示石质生境下植物在形态、生理及分子层面的适应策略。[结果] 石质土壤对植物生长的调控作用与岩石形状、体积分数、埋深及气候条件、植物类型等因素密切相关。石质土壤中植物生长受限的主要因素是土壤水分流失和养分匮乏。在此情形下, 植物通过调节自身生长性状及生理代谢以更好地应对环境胁迫。[结论] 未来相关研究可从3个方面拓展和深化: 1) 石质土壤中不同属性微生物对植物生长发育的协同作用效果及植物的遗传适应机制。2) 寻求石质土壤环境下适宜植物生长的最佳岩石碎片参数组合。3) 未来的研究应致力于特定区域适生植物的优化筛选, 选取具有强抗逆性的植物品种, 以促进区域植物稳定定植, 进而逐步改良并提升生态环境质量。

关键词: 石质生境; 环境胁迫; 植物适应策略

中图分类号: S152

文献标识码: A

文章编号: 1009-2242(2025)02-0001-11

Growth-Affecting Factors and Adaptive Strategies of Lithophyte: Research Progress and Prospect

HUANG Yahao¹, JIA Zhenjiang¹, LI Wangcheng^{1,2,3,4}, WU Yangyang¹, MA Dongxiang¹,

LÜ Hang¹, ZHANG Yifan¹, GAO Susu¹

(1. School of Civil and Hydraulic Engineering, Ningxia University, Yinchuan 750021, China; 2. Engineering Research Center for Efficient Utilization of Modern Agricultural Water Resources in Arid Regions, Ministry of Education, Yinchuan 750021, China; 3. State Key Laboratory of Land Degradation and Ecological Restoration in Northwest China, Yinchuan 750021, China; 4. Key Laboratory of the Internet of Water and Digital Water Governance of the Yellow River in Ningxia, Yinchuan 750021, China)

Abstract: [Objective] To systematically categorize, summarize, and analyze the current understanding of synergistic interactions among rocks, soil, and plants, discuss the mechanisms of plants' adaptation to lithified soil environments, in order to provide theoretical support and scientific evidence for the growth of vegetation and ecological environment restoration in stony habitats. [Methods] From different dimensions such as the content and burial depth of internal rock fragments, external vegetation types, and rainfall and climatic conditions, a comprehensive analysis of the effects of rocky soil on plant growth was conducted to reveal the adaptive strategies of plants at the morphological, physiological, and molecular levels in the rocky habitats. [Results] The regulatory

收稿日期: 2024-09-24

修回日期: 2024-10-24

录用日期: 2024-10-30

网络首发日期 (www.cnki.net): 2024-12-05

资助项目: 国家自然科学基金项目(52169010); 国家重点研发计划项目(2021YFD1900600); 宁夏自然科学基金重点项目(2021AAC02008); 宁夏高等学校一流学科建设基金项目(NXYLXK2021A03)

第一作者: 黄亚浩(2001—), 男, 硕士研究生, 主要从事水土资源退化与修复研究。E-mail: 14795038732@163.com

通信作者: 李王成(1974—), 男, 博士, 教授, 博士生导师, 主要从事水土资源退化与修复研究。E-mail: liwangcheng@126.com

http://stbcb.alljournal.com.cn

effect of stony soil on plant growth is closely related to factors such as rock shape, content, burial depth, climatic conditions, and plant types. The main limiting factors for plants in stony soil are soil moisture and nutrient scarcity. Under such circumstances, plants will better cope with environmental stress by regulating their own growth traits and physiological metabolism. [Conclusion] The following three aspects can be expanded and deepened in the future. 1) The synergistic effects of different types of microorganisms in rocky soil on plant growth and development, as well as the genetic adaptation mechanism of plants. 2) Seeking the optimal combination of rock fragment parameters suitable for plant growth in rocky soil environments. 3) Future research should focus on optimizing and screening suitable plants for specific regions, selecting plant varieties with strong stress resistance to promote stable plant colonization in the area, and gradually improving and enhancing the quality of the ecological environment.

Keywords: stony habitat; environmental stress; plant adaptation strategies

Received: 2024-09-24

Revised: 2024-10-24

Accepted: 2024-10-30

Online(www.cnki.net): 2024-12-05

石质土壤通常是指岩石碎片体积分数超过 30% 的土壤,展现出全球性的分布格局,尤其是在山地和高原等地区中普遍存在^[1-2]。土壤中岩石碎片(直径 > 2 mm 的土壤矿物颗粒,包括砾石、鹅卵石、石头和巨石)空间分配、粒度分布、形态特征、风化程度及相对丰度共同塑造复杂的土壤物理结构,对土壤水热、养分及微生物环境有着直接或间接的影响,进而决定根系对营养物质的可获取性,是植物立地和生长的关键因素之一^[3-4]。

石质土壤中岩石与细土界面处所形成的特殊孔隙结构,显著影响土壤热质量,增强土壤保温与绝热效果,进而有效提升土壤的热惰性^[5]。土壤岩石碎片的存在显著影响石质土壤持水性、水力特性及其水文过程^[1]。有研究^[6]表明,石质土壤相较于其他土壤类型,其贮水能力明显不足。室内模拟石质土壤水分运动的相关试验中,岩石碎屑体积分数是一个极其重要的变量,土壤水分入渗速率及剖面水分体积分数受岩石碎屑体积分数的调控作用显著^[7-8]。田间监测过程中,石质土壤保水、持水性能也随土壤中砾石体积分数的增加而降低^[9]。值得注意的是,在中度干旱阶段,岩石碎片自身贮水性能为植物提供一定的水分补给,植物可以直接吸收或者水分通过细土传递至植物^[10]。通常认为岩石碎片对土壤水分具有惰性影响^[11-12]。但关于岩石碎片对土壤水分的影响,前人的研究结论并非一致,这可能是由于岩石碎片大小、种类、体积分数及在土壤中的分布等因素引起的研究间异质性所致,除此之外,石质土壤中岩石碎片自然成土化过程对土壤环境的调控作用也不容忽视。由于土壤中砾石的自然风化成土作用,石生植物体内元素质量分数及种类有明显的继承性,即基岩-根际土壤-植物三者之间的元素传递^[13-14]。石质

土壤能够通过改变土壤水力特性调控土壤中氮循环,进而影响土壤中有机质分解速率及其稳定性^[15-16]。有研究^[17]表明,石质土壤表层有机质受砾石体积分数的约束,有机质主要发生在砾石集中区域。在石质土壤微生物生态学研究领域,岩石表面及其内部存在的微生物群落是石质土壤微生物不可忽视的重要组成部分。据研究^[18]揭示,石质土壤中微生物种类及丰度同非石质土壤中微生物群落存在显著差异。岩石孔隙特征与水分保持能力,能够为微生物提供关键的生存环境,促进其生长与繁衍,微生物生长与土壤水分状况密切相关^[19]。

石质土壤环境由于岩石碎片的存在形成独特的土壤环境,土壤水热、土壤有机质及土壤微生物环境同非石质土壤差异显著。植物在面对石质土壤这一特殊的生长环境时会调整自身形态以适应环境胁迫^[20],对生态修复与农业生产有潜在的应用价值。当前研究重点聚焦在岩石碎片对土壤环境的影响效应,而对岩石-土壤-植物三者之间关联机制缺乏统筹性研究。鉴于此,本文对石质生境下植物生长及其影响因素展开全方位描述总结,并对重度石质化环境中植物适应策略从植物群落构建、生物量分配、生长性状和生理代谢等层面进行系统阐述,旨在为生态修复和植物生长提供科学依据和理论支持。

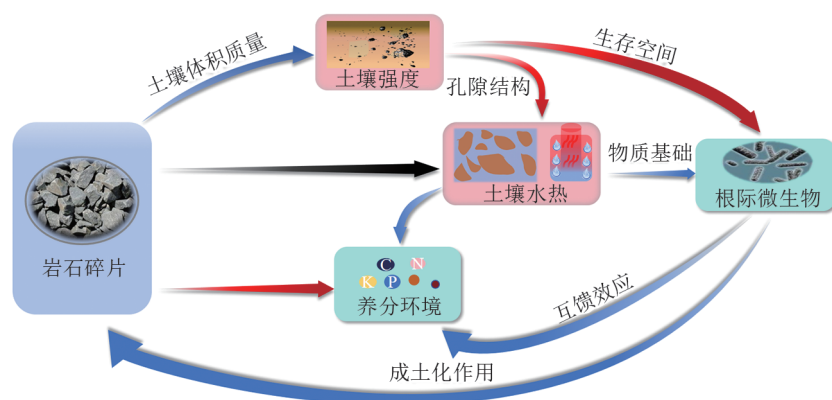
1 石质土壤环境对植物生长发育的影响

1.1 岩石碎片体积分数对石质土壤中植物生长的影响

石质土壤中岩石碎片占比对植物生长发育起到关键作用,岩石碎片存在所营造的土壤物理结构和孔隙大小对植物根系生长的干预程度较植物基因型及土壤施氮量影响更加显著^[21](图 1)。石质土壤在欧洲广泛分布,欧洲 41% 的土壤中含有超过 10% 的

石头^[22]。有研究^[23]表明,植物根深与土壤中砾石体积分数呈线性负相关,岩石碎片体积分数越高,植物根尖受到的物理阻碍效应越强,最终导致植物根深相较于岩石碎片低的石质土壤中较浅。根系生长发育状况与土壤孔隙结构及土壤强度显著相关,岩石碎片体积分数较低的石质土壤中,土壤强度较低且孔隙结构较发达,植物根系可随着土壤孔隙而延伸^[24]。可能是由于根系在孔隙中生长遇到的阻力相对较小,且孔隙在降雨过后短时间内能够储存更多的水分,根系从孔隙中能够更加高效地获取生长发

育所需水分^[25]。同时,高岩石碎片占比使土壤水热条件有限,致使土壤肥力低下、养分循环受限,土壤养分低也是植物根系生长的限制因素之一^[26]。针对石质土壤中植物生长的研究多聚焦于细土分析,通过岩石碎片对土壤环境的间接影响探讨其与植物生长的关联程度,极少直接考察岩石碎片本身的生态作用。ZHENG等^[27]运用X射线层析成像技术,揭示岩石体积分数在一定阈值范围内,其形状因子能显著促进植物地下生物量的增长,对提升土壤环境质量和促进植物生长具有积极效应。



注:蓝色线条表示正向效应;红色线条表示负向效应;黑色线条表示目前研究不明确。

图1 岩石碎片对土壤环境的调控途径

Fig. 1 Pathways of the regulation of soil environment by the presence of rock fragments

石质土壤对植物茎叶生长和植物多种生物特性均有影响,不同岩石碎片体积分数下所营造的特殊土壤水热条件是调控植物地上部分生长发育的核心因子^[28]。土壤中岩石碎片体积分数达到50%和75%时,不仅限制植物茎干的水分运输效能,而且因土壤热惰性的增强,对叶片的光合作用产生负面影响^[11,29]。喀斯特地区岩石体积分数极高的情况下,细土占比过少导致土壤保水、持水性能不足,干旱胁迫致使植物茎和叶的水分体积分数下降,无法满足叶片光合作用的需求,进而使得植物地上部分生物量减少^[12]。ZHANG等^[30]在植物叶片水力特性对土壤岩石碎片体积分数响应的研究中也指出,岩石碎片过高的石质土壤中,水分可利用性限制植物叶片单位面积质量,对植物地上部分生长发育影响显著。岩石碎片对根系的物理限制作用导致土壤水分利用效率低下,也是植物生长受限的主要因素之一。作为叶片-根系之间养分传输的重要器官,环境变化对植物茎的影响明显强于对植物根系的影响^[20]。植物生长所需水分的缺失,最终导致植物冠层的生长受到抑制,并使冠层导度下降^[31]。土壤有机质是构成土壤固相部分的重要组分,在维持土壤肥力、促进植物生长等方面发挥着重要作用,其形成及稳定性是由有机化合物

的分子多样性及其在空间和时间上异质性的相互作用所决定^[32-33]。土壤中N、P元素质量分数在很大程度上是由土壤有机质决定,重度石质化土壤土层厚度有限,细土占比较少,土壤中速效氮、磷和微量元素质量分数远不及非石质土壤,是植物发病死亡的主要原因^[34]。有研究^[35]表明,劣质土壤中掺杂一定量的岩石碎片可作为土壤改良措施,为根系生长营造良好的生存环境。经过多年种植后,土壤中岩石碎片由于风化成土作用,粗颗粒最终使得土壤中的粉粒、砂粒占比提高,土壤形成大量的团聚体,土壤质量得到提升,对植物生长起到积极作用^[36]。岩石碎片体积分数不超过阈值下的非重度石质土壤,其独特的物理结构为植物提供根系生长空间的同时,可营造良好的空气和水分环境^[10],对植物生长起到积极作用^[37-38]。岩石矿物组成和风化程度对土壤化学特性有重要的影响^[39-40],其化学特性决定对植物的影响效应是否积极正向。刘巧玲^[14]通过干湿淋溶物理措施有效地加快岩石碎片成土化进程,土壤中植物生长必需元素和营养元素质量分数升高,为植物生长、果实成熟提供帮助。喀斯特等重度石质化山区植物生长受限的因素除岩石碎片体积分数过高外,其碳酸盐岩组成导致土壤pH普遍较高,也是植物生长受限的主要因素^[13,20]。

1.2 岩石碎片埋深对石质土壤中植物生长的影响

石质土壤中岩石碎片埋深对植物根系发育及植被覆盖度具有决定性影响。植物根系与土壤直接接触,是植物从土壤汲取水分和养分的直接器官^[41-42]。石质土壤中,植物根系生长发育受到岩石碎片的局部限制,石质土壤上层对植物根系的生长具有阻碍作用,而位于石质土壤下层的基岩裂隙及孔洞对根系生长有一定促进作用,究其原因主要是由于石质土壤下层基岩孔隙水及潜在地下水能够为植物根系提供良好的水分环境^[36]。SIM等^[31]通过苜蓿在不同砾石埋深土壤中的生长状况表明,当岩石碎片处于1.8~3.5 m深度时,可界定为非石质土壤,有利于根系正常生长与扩展;而位于2.3 m深度以内定义为石质土壤,虽对根系存在一定挑战,但并未形成根本性障碍;当岩石分布于距地表仅0.5 m深度时,土壤进入重度石质化状态,直接对根系生长构成物理性阻碍,根尖遇到难以穿透的障碍时,根系主动躲避障碍物,同时侧根和须根数量显著增加,以增强土壤抓握力及养分吸收效率,使根系分布失去规律性,呈现出更为复杂的空间布局。相较于非石质土壤,石质土壤的植被覆盖率普遍较低,岩层的埋深同植被覆盖率呈负相关^[43]。主要是由于石质土壤的结构阻碍植物根系的扩展,限制土壤保水能力,进而影响土壤资源的有效利用。植物生长对岩石碎片埋深的响应还受到植物根系和岩石岩性的影响,是引起不同研究间异质性的主要原因。土壤微生物作为联系植物与土壤之间的桥梁,微生物群落的组成在一定程度上由土壤理化性质决定,根际微生物群落同植物生长发育及其抗性密切相关^[44],表现出十分显著的生态特性和功能^[45]。与此同时,微生物对土壤有机质合成、养分分布起到重要作用,二者之间存在明显的互作机制^[46]。不同埋藏深度下岩石碎片承载的微生物定殖状态显现异质性,定殖率与岩石碎片的埋深及尺寸呈负相关。微小岩石碎片表层通常密布菌丝,象征其经历更高度的风化与蚀变过程;相较之下,深层岩石碎片表面鲜见微生物踪迹,对土壤总体微生物量几乎无影响^[19],表明石质土壤因微生物对岩石碎片的定殖,孕育出与非石质土壤截然不同的微生物群落,展现出数量与多样性上的显著区别,石质土壤特有的岩石风化细菌经由分解还原酶的作用,高效降解硫酸盐或亚硫酸盐,生成小分子化合物以溶解岩石,从而提升土壤有机质与全碳质量分数,丰富养分供给,加之石质土壤中根瘤菌丰度远超常态,其不仅固氮效能卓著,更能通过激素分泌激发植物块状根茎的蓬勃生长,深化植物与环境的共生纽带^[18]。

岩石碎片在土壤中的埋藏深度直接影响植物根系的拓张,形成物理性障碍,障碍力度随植物种属与根系繁盛状态波动。石质土壤中微生物群落同岩石碎片埋深及其体积分数关系密切,定殖于岩石碎片表面或裂缝中的微生物对土壤微生物群落组成及其多样性均有一定影响。风化细菌在石质土壤中表现出独特的生态功能,通过促进岩石风化提高土壤养分,并促进植物生长。岩石风化程度主要取决于岩石碎片的埋深,随着岩石碎片埋藏深度的增加,其所承载的微生物数量呈递减趋势,相应地,岩石的风化与蚀变程度亦随之减弱。

1.3 植被类型对石质土壤中植物生长的影响

石质土壤中植被分布及生长状态与植物种属的生态适应性紧密相连,彰显植物对环境需求的生物学特质。拥有发达根系且水分需求低的植物,其在石质生境中的生长表现往往优于非石质黏质土环境,得益于石质土壤特有的多孔隙结构,为根系扩展提供优越的生长空间,进而促进植物的健康发育^[38]。植物的空间格局是植物种群的基本特征之一,石生植物通常呈现聚集分布,体现种群内相互有利的生态关系,也反映种群对特定生境的适应策略^[6]。陈育^[47]在落日花群落的考察研究中已证实这一现象。落日花的分布与石质、砾石质土壤紧密相关,其种群及其各年龄段在中小尺度上呈聚集分布,这种聚集分布可能是因为石质土壤的物理特性限制种子的扩散和幼苗的生长,从而导致种群更新困难。群落物种多样性和群落生物量是反映群落结构特征的重要指标,石质土壤养分、质量状况对群落结构特征有重要影响^[48]。随着生长环境的改变,植物群落及植物的生长发育状况在空间分布上呈现出明显差异性^[49]。通过石质土壤中砾石体积分数对苔藓植物多样性的影响研究发现,砾石体积分数与苔藓植物多样性呈负相关,土壤中砾石体积分数越高,苔藓植物 Shannon 指数越低^[50]。也有研究^[51]表明,只有当地表砾石体积分数超过一定阈值时,裸果木群落生物学特性才明显降低,且裸果木群落 Shannon-Wiener 多样性指数随地表砾石体积分数没有明显差异。这种研究结论的异质性可能是由于植物种类及其生物学特性之间的差异引起的,苔藓植物对生长环境中岩石碎片体积分数的敏感性较高,因此,苔藓植物多样性变动对石质生境的响应更加强烈^[52]。诸多学者^[6,53-54]发现,植物群落丰富度与生长环境的响应并不显著,植物群落丰富度及群落布局是植物种类、种间水分和养分竞争等多因素耦合作用后的结果,与土壤基质的关系不大,不同土壤基质中植物群落也可以呈现相同的分布格局。由于地区间岩石

碎片自身特性及其分布、植物种类等因素的差异,使得当前研究局限于特定条件下的植物群落分析。植物群落特性对土壤石质化梯度的响应各异,主要原因在于各物种具备特异的生物属性与环境适应力。植物群落特征是多因素耦合作用下的产物,具有多变性。

1.4 气候条件对石质土壤中植物生长的影响

中国气候体系多元,降水与蒸发分布不均,构筑湿润与干燥二元格局。湿润区细分为湿润、半湿润地带,干旱领域则涵盖旱区、半干旱区,凸显地域生态环境的广袤差异。气候条件差异对石质生境下植物生长的调控作用不可忽视^[23]。在雨季内石质土壤剖面含水量受砾石体积分数的调控作用愈加显著,而全季节上对土壤的连续增温效果相同^[11]。干旱、半干旱地区降雨少且较为集中、蒸发强烈,致使土壤表层容易形成结皮,导致雨水入渗困难,因此,石质土壤表层0~20 cm土壤水分状况较好,植物根系趋向于浅层生长,并产生大量细根^[41]。区域微气候变更,特别是局部的光照、温度、湿度等因素对植物生长差异影响显著。石质土地势不同的前提下降雨对植物的生长影响更加显著,当植物生长地势较高时,降雨侵蚀导致石质土壤中细土、土壤碳和氮流向地势较低的区域,使生长在地势较低的石生植物根系生长得到促进^[29]。植物根系生长也受到温度的调控,最佳温度具有生物学特性,但石生植物生育期内石质土壤中存在的土壤孔隙相较于土壤中岩石导致的土壤水热变化对植物根深的影响更大^[23]。时空维度上强烈的季节性气候温度变化,对石生植物地上部分生物量及其叶面积指数影响显著,土壤中岩石碎片的存在,通过增强土壤热惰性,进一步加剧土壤温度和强度对植物生长的调控效应。春季,较高的岩石体积分数延缓土壤升温,抑制植物地上部分生长;冬季,土壤硬化同样使得植物生长受限,这种影响相较于粉质土壤更为明显^[28]。

大尺度下的降雨量级与小尺度下的微环境波动,对相同石质化水平土壤中植物生长状况的探索是跨地域、跨季节下植物持续生存的关键环节。因此,探讨石质生境下特定的外界气候特征对土壤环境和植物生长调节的作用在农业和生态发展具有重要的意义。

2 石质土壤生境下的植物适应过程及自我调节机制

2.1 石质土壤生境下的植物形态特征

2.1.1 植物根系结构特征 植物根系构型是指根系在土壤中伸展形成的三维空间结构,一定程度上能

够体现植物根系对土壤资源的利用效率,反映植物适应能力强弱、根系的分支密度、根长、根直径及根尖分布等特征,是根系构型的重要组成部分^[55]。石质土壤中植物自身抗性使得植物根系更加倾向于大面积、浅层生长,且须根数量及分支密度均有显著变化(图2)。研究^[56]表明,石质化严重的喀斯特地区土壤中裸露岩石较多,土层厚度有限,植物根系普遍都是浅根型,比根长较小,细根组织密度较大,根系物质储贮能力强,水分吸收能力高,可以满足植物生长对水分和养分的需求。通过拓扑指数可实现对根系构型的量化,使得植物对环境适应的相关研究更进一步^[57]。拓扑指数是描述根系构型复杂性的定量参数,其值接近1时,根系呈鲱鱼骨状,值接近0或0.5时,根系构型为叉状分支结构^[58]。鲱鱼骨和叉状分支结构均可提高植物根系对土壤中资源的吸收范围,通过增加土壤养分汲取途径提高植物对土壤养分的利用效率。鲱鱼骨结构深探土壤,增加深层土壤的养分吸收^[59],叉状结构扩大根系与近地表土壤的接触面积,提升浅层养分的获取效率^[55]。韦柳端^[3]通过石质山地5种植物根系的研究发现,多数植物根系构型在石质土壤中均为叉状分支构型。不同植物类型面对石质土壤环境所采取的适应措施不同,且差异显著,随着土壤中砾石体积分数的增加,土壤贫瘠程度越严重。不同植物根系分支强度、连接长度及其他根系性状指标不尽相同,是植物的遗传差异性所导致。

2.1.2 植物茎、叶形态特征 植物的茎叶是其主要的营养器官。植物茎对叶片起到支撑作用,并负责养分的传输。某些植物的茎,甚至具有繁殖功能,而植物叶片则是与外界进行物质交换的重要器官,为植物的生长和存活提供必需的物质基础。当土壤中岩石碎片体积分数超过植物所能接受的阈值时,植物通过降低与外界之间的物质交换速率来应对土壤养分贫瘠和水分匮乏的生长环境。通过对黔中喀斯特木本植物功能性状的研究^[60]发现,10种植物在适应石质土壤的生长环境时,普遍表现出较小的叶面积、较大的叶干物质量和较高的叶组织密度,以此来减少蒸发并储存养分,维持自身存活。通过植物叶片水力特性的研究^[61]表明,土壤岩石碎片增多所导致的水分胁迫,促使植物在叶片安全性和水力效率间进行重新分配,并达到平衡,具体表现为调整木质部内外水分传导途径,牺牲部分水力效率为代价以优先确保叶片安全性。在重度石质化地区喀斯特中适生植物木质化现象普遍存在,植物茎的木质化使水分和养分的传输过程更加高效^[56]。

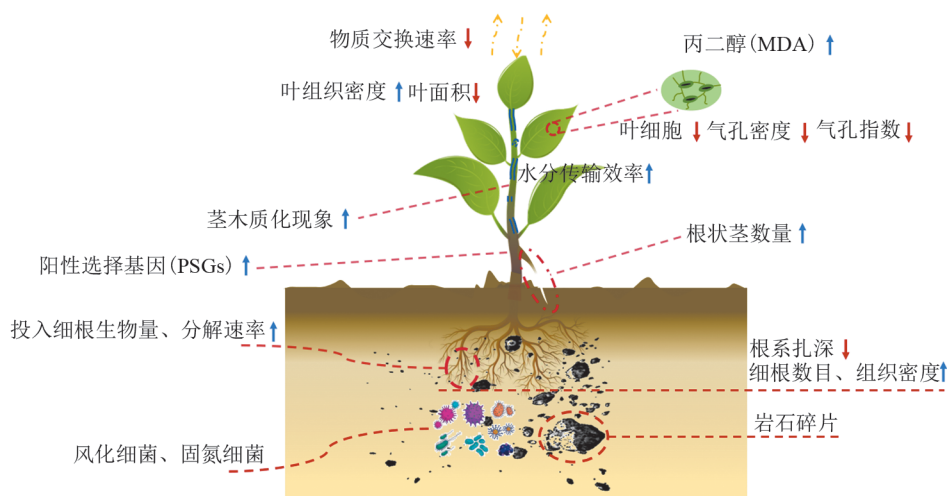


图 2 石质化土壤环境中植物适应机制

Fig. 2 Mechanisms of plants' adaptation to lithified soil environments

2.2 石质土壤生境下的植物生理特性

2.2.1 植物根系生理特性 石质土壤条件下,植物生长面临显著挑战,其存活难度显著提升,主要归因于养分与水分的极端匮乏。为了更好地适应石质土壤环境,植物将较大的生物量投入到细根当中,使根系生长得更好,加大与土壤的接触面积,以此获取更多生长所需的水分和养分^[62-63]。刘航江^[4]在不同基质下对菵草扦插苗构件形状的研究指出,菵草在面临石质土壤有机质质量分数较少的情况时,菵草生出更多的根须,加大与土壤的接触面积,从而汲取更多的土壤养分以保证自身的存活。植物细根分解过程展现出复杂的动态特征,细根分解使养分回归到土壤中维持土壤养分在相对水平,土壤石质化程度较轻时,细根分解速率随石质化程度的加剧而升高;在极端石质化生境下,植物优先保障自身生存而非细根分解,土壤养分水平始终保持在较低状态,形成一种自我调节机制以适应环境胁迫^[64]。细根分解速率在不同阶段表现出显著差异,前期由于根系富含易分解的碳水化合物,分解速率高;而后期因木质化程度提高,分解速率显著减缓,此类阶段性变化体现出植物适应复杂环境的生物学智慧^[65-66]。通过改变根系形态,调节自身生理特性以保证从土壤中捕获有限的资源,提高根系对土壤养分汲取效率,维持根系自身的养分。根系独特的适应机制是通过内部及外部不同功能形状共同作用下实现对环境胁迫的适应^[67]。

2.2.2 植物茎、叶生理特性 植物通过协调并权衡多种功能性状以提高整体的环境适应能力^[63]。当土壤条件不能同时满足作物生长需求和安全性时,植物通过重新分配叶片中的养分和水分以保证关键器官工作正常维持植物存活,这种资源的重分配及折

中展现其对不利环境的适应策略,不仅体现在异器官当中,而且在同一器官不同细胞间同样存在。

植物茎作为传输水分的重要器官,应对水分匮乏的自我调节措施主要是增加植物汲水途径及提高水分、养分的传输速率。喀斯特地区石质土壤的主要特点是岩层厚、土壤稀薄,植物可利用的水资源有限,是石质土壤研究中的重要组成部分。LIU等^[12]通过研究喀斯特地区的藤本植物(*Ficus tikoua*)在遭受干旱胁迫时其茎功能性状的相关研究发现,水分胁迫促进茎状根的子代产生更多不定根,增强植物从土壤中获取水分的途径,以应对石质土壤中水分短缺的问题。在石质土壤水分亏缺、养分不足的情况下,植物调节更多的水分到植物茎当中,牺牲植物叶片的光合速率以维持根-叶间的水分传输,进而保证植物存活^[4]。从微观层面来看,在石质土壤中生长的植物其叶片细胞通常更小,这种小细胞结构有利于增强植物代谢,提高植物与外界环境的物质交换,有效促进植物生物量的积累;同时,较小的叶片细胞能够降低气孔密度和气孔指数,从而减少水分的流失^[68]。叶片分泌的蜡质层在植物面对环境胁迫的响应中担任重要角色,有研究^[69]表明,植物叶片在石质生境下分泌蜡质层以减少叶片水分流失,并使植物能够避免光氧化危害,进而保证植物叶片维持存活。植物还通过提高细胞中光合色素质量分数或者通过调节细胞壁同光合器官间的氮分配以保证叶片光合作用^[3,70]。丙二醛常被用作植物细胞氧化损伤分析,是重要的脂质过氧化产物之一,具有强氧化性和毒性^[71]。植物受到环境胁迫时细胞渗透调节物质如可溶性糖、脯氨酸、可溶性蛋白协同抗氧化酶如超氧化物歧化酶、过氧化氢酶、过氧化物酶有效防止细胞受到由活性氧引

发的氧化胁迫伤害,石质生境下植物体内抗氧化酶活性显著提高,细胞渗透调节物质质量分数较低,使得丙二醛质量分数维持在植物可接受的安全范围内,保证植物在石质生境下能够正常生长发育^[4]。

2.3 石质土壤生境下的植物分子机理

转录组学技术,尤其是转录组测序技术,已成为解析植物适应复杂环境的分子机制提供强有力的工具^[71]。在喀斯特地貌的极端条件下,采用转录组测序技术揭示植物通过表达一系列抗逆性和水分平衡相关基因来精细调控其对环境压力的响应,阳性选择基因通常指在自然选择过程中,由于其在基因中频率的增加为生物体的生存和繁殖中提供优势。其中很多涉及细胞离子稳态、钙离子转运及水分保持,展现植物对环境压力的精细调控^[68],如钙调蛋白激酶13(CPK 13)、干旱响应诱导蛋白2(DRIP 2)、晚胚胎期丰富蛋白6(LEA 6)等基因的表达,在水分保持和逆境适应中扮演核心角色,强调植物遗传基础的重要性;钙调蛋白激酶13作为信号转导的关键因子,正向调控植物对冷、盐和干旱胁迫的响应;而晚胚胎期丰富蛋白6则在维管植物的干旱适应中扮演重要角色,共同揭示植物如何通过遗传机制增强其适应性和生存能力。

总体来看,石质土壤环境中植物地上、地下部分展现出高度可塑性,通过形态和生理调整适应恶劣环境,进而确保自身存活。植物在面临环境胁迫时常通过提高根冠比来优化资源配置^[72]。石质环境下的植物适应性研究始终备受关注,对筛选强适应性物种及修复生态环境至关重要。然而,驱动植物在石质土壤中适应与进化的遗传机制研究尚浅,未来研究应深入探究石生植物进化中遗传因素的作用。

3 结论与展望

石质土壤在全球范围内广泛分布,以其独特的岩石碎片体积分数与分布,显著影响土壤环境理化特性及微生物环境,进而对植物生长产生深远影响。土壤中岩石碎片的空间分布、体积分数、种类及大小对土壤水热环境有直接影响效应,通过改变石质土壤内微环境及土壤孔隙结构对土壤中有机质、微生物群落起到调控作用,从而影响植物群落分布及生长状况。石生植物生长状况的检测还应综合考虑时空维度上气候条件及植物种属的作用效果。石质土壤广泛分布于全球,其生态修复、农业生产、人工景观及边坡稳定等方面的研究受到国际学术界的关注。当前研究虽取得一定进展,但在时空尺度和研究方法上仍有不足。为深化理解岩石碎片-土壤-植

物系统的协同作用,未来的理论与技术研究需从3个方面不断深化与拓展。

1)石生植物生长影响效应综合系统分析。植物在石质与非石质土壤中的表现差异明显,石生环境对植物生长的正负效应界定较为模糊,区域尺度内独特的石质化土壤、特定的适生植物种属及其多样化的气候条件为深入研究设下障碍。当前,石质土壤研究多聚焦于特定物种、特定土壤环境条件及特定地理区域,导致石质土壤对植物生长正负效应影响阈值探索受阻,且缺乏全面系统化的理论框架来阐明其对植物生长的综合效应。

2)岩石碎片自身对植物生长的调控机制。岩石碎片在调控石质土壤性质及影响植物生长方面的作用机制受限于现有的研究技术,目前的研究多集中于土壤理化性质与微生物分析。岩石碎片的形貌特征、理化属性及其表面与内部微生物活动对植物影响的研究相对匮乏,特别是石质土壤孔隙结构与保水能力对植物生长影响的探索不足,对土壤中全微生物群落的相关研究尚不完善。未来研究应利用非侵入性检测技术,无须破坏土壤结构,即可精准掌握岩石分布、形貌及其调控土壤与植物生长状态的作用机制,以期全面揭示岩石碎片在石质土壤生态系统中的复杂角色。

3)区域适生植物的优化筛选。未来的研究应继续致力于特定区域适生植物的优化筛选,特别是那些具有强抗逆性的植物品种。深入研究植物生态适应性和功能性状,分析总结植物对特定环境的适应机制,采用生物技术手段如基因编辑和转基因技术,加速植物的遗传改良进程。筛选植物优势种对改良生态环境、提高农业种植具有实际应用价值,同时为石质土壤的生态恢复和植物资源的合理利用提供科学依据。

参考文献:

- [1] LAI X M, ZHU Q, ZHOU Z W, et al. Rock fragment and spatial variation of soil hydraulic parameters are necessary on soil water simulation on the stony-soil hillslope [J]. *Journal of Hydrology*, 2018, 565: 354-364.
 - [2] ZHANG Y H, ZHANG M X, NIU J Z, et al. Rock fragments and soil hydrological processes: Significance and progress [J]. *Catena*, 2016, 147: 153-166.
 - [3] 韦柳端. 北京石质山地主要景观树种根系功能性状对干瘠环境的适应 [D]. 北京: 北京林业大学, 2021.
- WEI L D. Adaptation of root functional traits of landscape tree species to dry and barren site in stony moun-

- tainous area in Beijing[D].Beijing: Beijing Forestry University, 2021.
- [4] 刘航江. 基质对葎草扦插苗构件性状及生理代谢影响的性别差异[D]. 四川 南充: 西华师范大学, 2020.
- LIU H J. Gender differences on the components and physiological metabolism of *Humulus scandens* cuttings in several substrates [D]. Nanchong, Sichuan: China West Normal University, 2020.
- [5] BECK-BROICHSITTER S, RIZVI Z H, HORN R, et al. Effect of gravel content on soil water retention characteristics and thermal capacity of sandy and silty soils[J]. Journal of Hydrology and Hydromechanics, 2023, 71(1): 1-10.
- [6] 马俊梅, 郭春秀, 何芳兰, 等. 民勤绿洲外围不同立地类型黑果枸杞种群分布格局[J]. 干旱区研究, 2019, 36(1): 122-130.
- MA J M, GUO C X, HE F L, et al. Spatial distribution pattern of *Lycium ruthenicum* in different site types in periphery of the Minqin oasis [J]. Arid Zone Research, 2019, 36(1): 122-130.
- [7] MA Y, WANG Y Q, ZHANG Y H, et al. Effects of gravel on the water infiltration process and hydraulic parameters of stony soil in the eastern foothills of Helan Mountain, China [J]. Scientific Reports, 2024, 14(1): e16426.
- [8] KHETDAN C, CHITTAMART N, TAWORN-PRUEK S, et al. Influence of rock fragments on hydraulic properties of Ultisols in Ratchaburi Province, Thailand [J]. Geoderma Regional, 2017, 10: 21-28.
- [9] NOVÁK V, KŇAVA K. The influence of stoniness and canopy properties on soil water content distribution: Simulation of water movement in forest stony soil [J]. European Journal of Forest Research, 2012, 131(6): 1727-1735.
- [10] TETEGAN M, KORBOULEWSKY N, BOUTHIER A, et al. The role of pebbles in the water dynamics of a stony soil cultivated with young poplars [J]. Plant and Soil, 2015, 391(1): 307-320.
- [11] HUANG L, BAO W K, HU H, et al. Rock fragment content alters spatiotemporal patterns of soil water content and temperature: Evidence from a field experiment [J]. Geoderma, 2023, 438: e116613.
- [12] LIU C C, LIU Y G, GUO K, et al. Exploitation of patchy soil water resources by the clonal vine *Ficus tikoua* in karst habitats of southwestern China [J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2011, 33(1): 93-102.
- [13] 杜光映, 严福林, 何卫军, 等. 贵州喀斯特地区基岩-根际土壤-铁皮石斛中稀土元素分布特征及健康风险评价 [J]. 中药材, 2021, 44(10): 2274-2279.
- DU G Y, YAN F L, HE W J, et al. Distribution and health risk assessment of rare earth elements in bedrock-rhizosphere soil-*Dendrobium candidum* from Kras, Guizhou Province [J]. Journal of Chinese Medicinal Materials, 2021, 44(10): 2274-2279.
- [14] 刘巧玲. 干湿循环下压砂砾石元素释放对土壤环境及枣果产量和品质的影响[D]. 银川: 宁夏大学, 2023.
- LIU Q L. Effect of the release of mulched gravel elements on soil environment and jujube yield and quality under dry-wet cycles [D]. Yinchuan: Ningxia University, 2023.
- [15] LIAO K H, LAI X M, ZHOU Z W, et al. Whether the rock fragment content should be considered when investigating nitrogen cycle in stony soils? [J]. Journal of Geophysical Research: Biogeosciences, 2019, 124(3): 521-536.
- [16] CEACERO C J, DÍAZ-HERNÁNDEZ J L, DEL CAMPO A D, et al. Soil rock fragment is stronger driver of spatio-temporal soil water dynamics and efficiency of water use than cultural management in holm oak plantations [J]. Soil and Tillage Research, 2020, 197: e104495.
- [17] CASALS P, ROMANYÀ J, CORTINA J, et al. CO₂ efflux from a Mediterranean semi-arid forest soil. I. Seasonality and effects of stoniness [J]. Biogeochemistry, 2000, 48(3): 261-281.
- [18] HONG C T, SHAO Q S, QIN W S, et al. Bacterial communities are associated with the tuber size of *Tetraglioma hemsleyanum* in stony soils [J]. Biology and Fertility of Soils, 2021, 57(3): 373-388.
- [19] CERTINI G, CAMPBELL C D, EDWARDS A C. Rock fragments in soil support a different microbial community from the fine earth [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2004, 36(7): 1119-1128.
- [20] 田玲, 李双智, 陈凯, 等. 喀斯特地区植物对石生高钙环境的生态适应研究进展 [J]. 南方林业科学, 2023, 51(5): 53-59.
- TIAN L, LI S Z, CHEN K, et al. Advances in the ecological adaptation of plants to lithophytic highcalcium environments in karst regions [J]. South China Forestry Science, 2023, 51(5): 53-59.
- [21] MAWODZA T, ZHOU H, ATKINSON B S, et al. Soil structure has a greater effect on the rooting of wheat (*Triticum aestivum* L.) than nitrogen fertilisation rate or genotype [J]. Rhizosphere, 2023, 27: e100770.
- [22] STENDAHL J, LUNDIN L, NILSSON T. The stone and boulder content of Swedish forest soils [J]. Catena, 2009, 77(3): 285-291.

- [23] MORANDAGE S, VANDERBORGHT J, ZÖRNER M, et al. Root architecture development in stony soils[J]. Vadose Zone Journal, 2021, 20(4):e20133.
- [24] FAKIH M, DELENNE J Y, RADJAI F, et al. Modeling root growth in granular soils: Effects of root stiffness and packing fraction[J]. EPJ Web of Conferences, 2017, 140:e14013.
- [25] GRISMER M. Cracks in irrigated clay soil may allow some drainage[J]. California Agriculture, 1992, 46(5):9-11.
- [26] JIN W C, AUFRECHT J, PATINO-RAMIREZ F, et al. Modeling root system growth around obstacles[J]. Scientific Reports, 2020, 10(1):e15868.
- [27] ZHENG Y, CHEN N, ZHANG C K, et al. Effects of rock fragments on the soil physicochemical properties and vegetation on the northeastern Tibetan Plateau[J]. Frontiers in Environmental Science, 2021, 9:e693769.
- [28] HUUN T, MATTHIAS L, JAN V, et al. Comparison of root water uptake models in simulating CO₂ and H₂O fluxes and growth of wheat [J]. Hydrology and Earth System Sciences, 2020, 24(10):4943-4969.
- [29] DU Z Y, CAI Y J, YAN Y, et al. Embedded rock fragments affect alpine steppe plant growth, soil carbon and nitrogen in the northern Tibetan Plateau [J]. Plant and Soil, 2017, 420(1):79-92.
- [30] ZHANG X L, MA S W, HU H, et al. A trade-off between leaf hydraulic efficiency and safety across three xerophytic species in response to increased rock fragment content[J]. Tree Physiology, 2024, 44(3):e10.
- [31] SIM R E, BROWN H E, TEIXEIRA E I, et al. Soil water extraction patterns of lucerne grown on stony soils [J]. Plant and Soil, 2017, 414(1):95-112.
- [32] 王超, 王建宇, 王菲, 等. 中卫市压砂地土壤有机质空间变异特点研究[J]. 土壤通报, 2016, 47(2):287-293.
- WANG C, WANG J Y, WANG F, et al. Spatial variability of soil organic matter in gravel-mulched land of Zhongwei City[J]. Chinese Journal of Soil Science, 2016, 47(2):287-293.
- [33] WENG Z, LEHMANN J, VAN ZWIETEN L, et al. Probing the nature of soil organic matter [J]. Critical Reviews in Environmental Science and Technology, 2022, 52(22):4072-4093.
- [34] 石凤莲, 高国平, 黄荣雁, 等. 油松落叶病的发生与土壤条件关系的分析[J]. 辽宁林业科技, 2007(2):15-18.
- SHI F L, GAO G P, HUANG R Y, et al. Relationships of *Lophodermium conigenum* of *Pinus tabulaeformis* and soil conditions in eastern Liaoning [J]. Liaoning Forestry Science and Technology, 2007(2):15-18.
- [35] ESTRADA-MEDINA H, GRAHAM R C, ALLEN M F, et al. The importance of limestone bedrock and dissolution karst features on tree root distribution in northern Yucatán, México [J]. Plant and Soil, 2013, 362(1):37-50.
- [36] LI J. Effect of mixing ratio and planting years on the micro structure of soft rock and sand compound soil: A scanning electron microscope study [J]. Applied Ecology and Environmental Research, 2019, 17(5):10599-10610.
- [37] EAVIS B W. Soil physical conditions affecting seedling root growth [J]. Plant and Soil, 1972, 37(1):151-158.
- [38] MESSENGER A S, DI STEFANO J F, FOURNIER L A. Rooting and growth of cuttings of *Bursera simarouba*, *Gliricidia sepium*, and *Spondias purpurea* in upland stony, upland non-stony and lowland non-stony soils in Ciudad Colon, Costa Rica [J]. Journal of Sustainable Forestry, 1997, 5(3/4):139-151.
- [39] 张腾蛟, 刘洪, 欧阳渊, 等. 中高山区土壤成土母质理化特征及主控因素初探: 以西昌市为例 [J]. 沉积与特提斯地质, 2020, 40(1):106-114.
- ZHANG T J, LIU H, OUYANG Y, et al. A preliminary discussion on the physical and chemical characteristics and main controlling factors of soil and parent material in the middle and high mountain area: Take Xichang as an example [J]. Sedimentary Geology and Tethyan Geology, 2020, 40(1):106-114.
- [40] KÖGEL-KNABNER I, AMELUNG W. Soil organic matter in major pedogenic soil groups [J]. Geoderma, 2021, 384:e114785.
- [41] 杜明凤, 丁贵杰, 赵熙州. 不同家系马尾松对持续干旱的响应及抗旱性 [J]. 林业科学, 2017, 53(6):21-29.
- DU M F, DING G J, ZHAO X Z. Responses to continuous drought stress and drought resistance of different Masson pine families [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2017, 53(6):21-29.
- [42] 钟芳, 王红赤, 李俊年, 等. 兰州市南北两山水热条件对侧柏根系分布的影响 [J]. 中国沙漠, 2006, 26(4):559-563.
- ZHONG F, WANG H C, LI J N, et al. Influence of water-heat condition on distribution of *Platycladus orientalis* (L.) Franco roots in southern and northern mountains of Lanzhou City [J]. Journal of Desert Research, 2006, 26(4):559-563.
- [43] FEHMI J S. Research note: A rock mulch layer supported little vegetation in an arid reclamation setting [J]. Arid Land Research and Management, 2018, 32(2):253-256.
- [44] LI Y C, LI Y F, YANG M K, et al. Changes of micro-

- bial functional capacities in the rhizosphere contribute to aluminum tolerance by genotype-specific soybeans in acid soils [J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2020, 56 (6) : 771-783.
- [45] WONG F K Y, LACAP D C, LAU M C Y, et al. Hypolithic microbial community of quartz pavement in the high-altitude tundra of central Tibet [J]. *Microbial Ecology*, 2010, 60(4):730-739.
- [46] 李王成, 马东祥, 贾振江, 等. 砾石覆盖下的农田土壤环境效应: 研究进展与展望[J]. *江西农业大学学报*, 2024, 46(2):278-288.
- LI W C, MA D X, JIA Z J, et al. Soil environmental effects of gravel-sand mulched field: Research progress and prospects[J]. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 2024, 46(2):278-288.
- [47] 陈育. 西鄂尔多斯半日花群落生态学研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2014.
- CHEN Y. The study of community ecology on *Helianthemum songaricum* Schrenk [D]. Hohhot: Inner Mongolia University, 2014.
- [48] 王志泰, 包玉, 李毅. 石质边坡植被建群两周年群落特征与土壤养分动态[J]. *草业学报*, 2012, 21(2):34-42.
- WANG Z T, BAO Y, LI Y. Community characteristics and soil nutrient dynamics in the beginning two years after artificial vegetation on rock slope[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2012, 21(2):34-42.
- [49] 郝建锋, 姚小兰, 黄雨佳, 等. 不同生境对金马河温江段河岸带草本群落物种多样性和构件生物量的影响[J]. *西北植物学报*, 2016, 36(9):1864-1871.
- HAO J F, YAO X L, HUANG Y J, et al. Effect of different habitats on the species diversity of communities and modular biomass of riparian vegetation in the Wenjiang section of the Jinma River[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2016, 36(9):1864-1871.
- [50] 李德辉, 刘忠英, 马欣, 等. 遵义市凤凰山土壤砾石与水分含量对苔藓植物多样性的影响[J]. *北方园艺*, 2016 (19):188-191.
- LI D H, LIU Z Y, MA X, et al. Effect of bryophytes diversity by soil gravel and moisture content in Fenghuangshan national forest park of Zunyi Town, Guizhou Province[J]. *Northern Horticulture*, 2016(19):188-191.
- [51] 孙亚菲, 柴永青. 祁连山西端不同生境孑遗植物裸果木群落物种多样性及其与土壤水分、盐分的关系[J]. *草地学报*, 2023, 31(7):2059-2067.
- SUN Y F, CHAI Y Q. Species diversity of *Gymnocarpus przewalskii* community in different habitats and its relationship with the soil moisture and salinity in the western end of Qilian Mountain [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2023, 31(7):2059-2067.
- [52] 付卓文. 全球气候变化背景下秦巴山地珍稀濒危云杉属植物适生区变化[D]. 河南 开封: 河南大学, 2023.
- FU Z W. Study on the change of suitable rare and endangered *Picea* plants in Qinba mountain under the background of global climate change [D]. Kaifeng, Henan: Henan University, 2023.
- [53] 余飞燕, 王坤悦, 叶鑫, 等. 金马河温江段河岸带不同生境草本群落物种多样性和生物量变化研究[J]. *草地学报*, 2020, 28(3):793-800.
- YU F Y, WANG K Y, YE X, et al. Research on species diversity and biomass variation of herbaceous community in different habitats in Wenjiang section of Jinma River[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2020, 28(3):793-800.
- [54] 张潇月, 鱼舜尧, 李婷婷, 等. 金马河温江段河岸带不同生境下草本植物多样性和植物区系与土壤环境因子的关系[J]. *应用与环境生物学报*, 2019, 25(4):838-844.
- ZHANG X Y, YU S Y, LI T T, et al. Relationship between species diversity, flora, and soil environmental factors of the herb community in different habitats in the Wenjiang section of the Jinma River[J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2019, 25 (4) : 838-844.
- [55] 杨小林, 张希明, 李义玲, 等. 塔克拉玛干沙漠腹地 3 种植物根系构型及其生境适应策略[J]. *植物生态学报*, 2008, 32(6):1268-1276.
- YANG X L, ZHANG X M, LI Y L, et al. Analysis of root architecture and root adaptive strategy in the Taklimakan desert area of China[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2008, 32(6):1268-1276.
- [56] 马璟. 华北石质山地麻栎林细根形态及寿命研究[D]. 山东 泰安: 山东农业大学, 2017.
- MA J. Study on root morphology and lifespan of *Quercus acutissima* forest in rocky mountain area of North China [D]. Taian, Shandong: Shandong Agricultural University, 2017.
- [57] FITTER A H, STICKLAND T R, HARVEY M L, et al. Architectural analysis of plant root systems 1. Architectural correlates of exploitation efficiency[J]. *New Phytologist*, 1991, 118(3):375-382.
- [58] FORT F, VOLAIRE F, GUILIONI L, et al. Root traits are related to plant water-use among rangeland Mediterranean species [J]. *Functional Ecology*, 2017, 31 (9):1700-1709.
- [59] FITTER A H. An architectural approach to the comparative ecology of plant root systems [J]. *New Phytologist*, 1987, 106(s1):61-77.
- [60] 钟巧连, 刘立斌, 许鑫, 等. 黔中喀斯特木本植物功能性

- 状变异及其适应策略[J].植物生态学报,2018,42(5):562-572.
- ZHONG Q L, LIU L B, XU X, et al. Variations of plant functional traits and adaptive strategy of woody species in a karst forest of central Guizhou Province, southwestern China [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2018,42(5):562-572.
- [61] LICHTER-MARCK I H, BALDWIN B G. Edaphic specialization onto bare, rocky outcrops as a factor in the evolution of desert angiosperms [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2023,120(6):e2214729120.
- [62] 李佳梅,朱启良,马璟,等.华北石质山地麻栎和刺槐混交林浅层细根特征[J].西北林学院学报,2018,33(1):37-42.
- LI J M, ZHU Q L, MA J, et al. Comparison on fine root traits of *Quercus accutissima* and *Robinia pseudoacacia* in lower soil layer in rocky mountainous area of northern China [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2018,33(1):37-42.
- [63] 王钊颖,程林,王满堂,等.武夷山落叶林木本植物细根性状研究[J].生态学报,2018,38(22):8088-8097.
- WANG Z Y, CHENG L, WANG M T, et al. Fine root traits of woody plants in deciduous forest of the Wuyi Mountains [J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38 (22) : 8088-8097.
- [64] 王吉高,汪依妮,陈超,等.岩溶地区不同石漠化程度下草地细根对土壤养分的贡献[J].生态学报,2022,42(1):313-321.
- WANG J G, WANG Y N, CHEN C, et al. Contribution of fine root to soil nutrient in different rocky desertification grasslands in karst area [J]. Acta Ecologica Sinica, 2022,42(1):313-321.
- [65] LIN C F, YANG Y S, GUO J F, et al. Fine root decomposition of evergreen broadleaved and coniferous tree species in mid-subtropical China: Dynamics of dry mass, nutrient and organic fractions [J]. Plant and Soil, 2011,338(1):311-327.
- [66] YANG Y S, CHEN G S, GUO J F, et al. Decomposition dynamic of fine roots in a mixed forest of *Cunninghamia lanceolata* and *Tsoongiodendron odorum* in mid-subtropics [J]. Annals of Forest Science, 2004,61(1):65-72.
- [67] BERNARD-VERDIER M, NAVAS M L, VELLEND M, et al. Community assembly along a soil depth gradient: Contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland [J]. Journal of Ecology, 2012,100(6):1422-1433.
- [68] XIE D F, CHENG R Y, FU X, et al. A combined morphological and molecular evolutionary analysis of karst-environment adaptation for the genus *Urophysa* (*Ranunculaceae*) [J]. Frontiers in Plant Science, 2021,12:e667988.
- [69] 何敏宜,袁锡强,秦新生.石灰岩特有植物圆叶乌柏叶表皮形态特征及其生态适应性研究[J].西北植物学报,2012,32(4):709-715.
- HE M Y, YUAN X Q, QIN X S. Characteristics of leaf epidemic and the association with their environmental adaptation of *Triadica rotundifolia*, a limestone endemic species [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2012,32(4):709-715.
- [70] ZHANG X L, HU H, LI F L, et al. Within leaf nitrogen allocation regulates the photosynthetic behavior of xerophytes in response to increased soil rock fragment content [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2023, 200:e107753.
- [71] 刘巧玲,李王成,贾振江,等.干旱胁迫下植物根系适应性机制研究进展与热点分析[J].江苏农业科学,2023,51(9):34-40.
- LIU Q L, LI W C, JIA Z J, et al. Research progress and hotspot analysis of plant root adaptation mechanisms under drought stress [J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2023,51(9):34-40.
- [72] 罗胜男.重庆四种乡土植物环境适应特征研究[D].重庆:西南大学,2021.
- LUO S N. Study on environmental adaptation characteristics of four native plants in Chongqing [D]. Chongqing: Southwest University, 2021.