

DOI:10.13275/j.cnki.lykxyj.2022.005.016

滇南 3 种不同类型热带森林优势种幼树 树干生态化学计量特征

屠 晶, 栗忠飞*, 孙 靖, 赵晓鹏

(西南林业大学生态与环境学院, 昆明 650224)

摘要: [目的] 探讨滇南地区热带、亚热带森林物种养分元素分配模式、受限制状况、吸收利用资源能力等特征, 以期揭示外界环境变化下物种的适应性机制。[方法] 以滇南区域热带季节雨林、热带山地雨林和中山湿性常绿阔叶林 3 种热带森林主要优势种为研究对象, 分析不同类型森林不同层次优势种幼树树干 C、N、P 化学计量特征变化。[结果] 1) 3 种森林优势种幼树树干全 C 含量随海拔梯度的增加总体呈增加趋势, 全 N 含量和全 P 含量随海拔梯度的增加呈降低趋势; 2) 中山湿性常绿阔叶林的 C:N、C:P 相对较高, 热带季节雨林和热带山地雨林 N:P 均小于 14, 中山湿性常绿阔叶林大于 16; 3) 森林上层优势种幼树树干全 C、全 N 含量均低于下层树种, 全 P 含量则高于下层树种, 上层优势种 N:P 均小于 14, 下层优势种大于 16, 说明上层优势种生长主要受到 N 元素的限制, 且吸收和利用养分能力高于下层优势种; 4) 冗余分析表明: 海拔和层次对优势种幼树树干养分含量及化学计量比的影响较大。[结论] 滇南地区 3 种森林中, 中山湿性常绿阔叶林拥有相对较高的氮、磷利用效率, 本区生态系统主要受到 N、P 元素的共同限制作用。不同生长环境条件下植物体内养分元素生态化学计量特征的差异性, 可以进一步揭示物种适应各种生态环境的应对机制。

关键词: 热带森林; 化学计量; 海拔梯度; 层次; 树干

中图分类号: S718.54

文献标志码: A

文章编号: 1001-1498(2022)05-0146-10

植物 C、N、P 元素的生态化学计量是衡量陆地生态系统动态特征的关键指标^[1-4], 尤其是在植物生长的元素限制性特征以及资源利用效率等领域, C、N、P 化学计量比的研究已经成为至关重要的方法途径^[5-6]。全球气候变化背景下, 陆地生态系统的响应更具复杂性^[7-8], 其中热带森林对气候变化的响应尤为敏感^[9]。不同森林类型群落结构与功能随外界环境发生的变化, 会引起植物体内化学元素含量分配格局、受限制状况、吸收和利用养分效率的改变^[10-12], 进而对生态系统的养分供求和循环模式产生影响^[13]。深入研究森林群落植物体内的元素化学计量特征, 对于揭示不同环境梯度下的群落类型对气候变化的响应及生态适应策略, 具有

重要科学意义^[8]。

植物不同器官之间养分含量的差异, 与生态系统养分动态平衡和分配格局存在内在关联^[14-15]。已有研究表明, 植物各器官内养分元素含量及其计量比与其自身光合作用、支持和储存功能等特性紧密相关^[16], 尤其植物茎干组织作为植物体内各种营养元素传输和储存的重要器官^[14], 在连接叶片与根系和提供养分储存空间等方面具有至关重要的作用^[17]。当前, 国内外有关生态化学计量的研究多集中于植物叶片以及土壤等方面, 诸如针对荒漠^[18]、草地^[19]、森林^[11]、湿地^[6]等。近几年来, 张雨鉴等^[16]和吴一博等^[20]的研究, 广泛涉及到乔木和灌木各器官间养分元素的分配特征, 但对树干这一特

收稿日期: 2021-12-19 修回日期: 2022-02-08

基金项目: 云南省科技计划项目 (2009ZC084M); 云南省教育厅科技计划项目 (08C0093); 西南林业大学生态学校级重点建设学科项目 (XKX200902)

* 通讯作者: 栗忠飞, 博士, 教授, 主要从事环境生态学研究。E-mail: lizhongfei2016@163.com

定器官开展的相关研究还非常缺乏。

滇南热带森林生态系统,即在中国植被区划的热带季雨林、雨林区域(V区)和亚热带常绿阔叶林区域(IV区),是中国西南部阔叶林植被类型南北向空间分布格局、沿纬度和海拔梯度变化的典型代表^[21]。在这一植被区域中,胡朝臣等^[22]和卢平等^[23]对热带雨林植物和土壤进行生态化学计量特征分析,而滇南区域季节雨林、山地雨林、中山湿性常绿阔叶林等主要优势种生态化学计量沿海拔变化的生态适应研究仍处于空白阶段。幼树是对环境变化响应最为敏感的类群之一^[8,24],群落中幼树的生态化学计量格局,对于揭示系统物质循环及其对气候气候变化的响应机制等均具有更为重要的意义^[25],而当前面向滇南热带森林幼树的生态化学计量特征的研究,仅见少量报道^[26-27],相关科学问题仍缺乏系统深入的了解。本研究面向上述3种森林类型,选取群落主要优势种幼树,对树干全C、全N、全P化学计量特征开展研究,探讨其随物种差异、森林类型、海拔梯度以及气候环境等变化下的特征规律,为深入揭示生态系统的养分供需状况、物种对环境变化的适应机制等提供科学依据。

1 研究区概况

热带季节雨林位于西双版纳勐仑生态站(21°55' N, 101°16' E),海拔约为600 m。受北热带西南季风气候,区域内年平均温度约22.4℃,年降水量约1557 mm,多集中于雨季,全年分旱季、雨季、雾凉季,土壤类型为砖红壤^[23,26]。该区热带季节雨林上层优势树种为千果榄仁(*Terminalia myriocarpa* Vaniot Huerck et Muell.-Arg.)、绒毛番龙眼(*Pometia pinnata* (Bl.) Teysm. et Binn.)、云南玉蕊(*Barringtonia pendula* Kurz);下层优势树种为银钩花(*Mitrephora thorelii* Pierre)、小叶红光树(*Knema globularia* (Lam.) Warb.)、云南肉豆蔻(*Myristica yunnanensis* Y. H. Li)、木奶果(*Baccaurea ramiflora* Lour.)等。

热带山地雨林位于西双版纳南部大勐龙勐宋地区(21°56'~22°16' N, 100°24'~100°40' E),海拔1600~1800 m。受热带山地季风气候影响,区域内年平均温度约16.7℃,年平均降水量约1738 mm,全年干湿季变换明显,土壤以红壤、赤红壤为主^[25]。该区热带山地雨林上层优势树种

为红木荷(*Schima wallichii* (DC.) Korth.)、滇南红厚壳(*Calophyllum polyanthum* Wall. ex Choisy)、山桂花(*Paramichelia baillonii* (Pierre) Hu);下层优势树种为红果欐木(*Dysoxylum binectariferum* (Roxb.) Hook. f. ex Bedd.)、滇南插柚紫(*Linociera insignis* C. B. Clarke in Hook. f.)、云南黄叶树(*Xanthophyllum hainanense* Hu)、蓝果树(*Nyssa sinensis* Oliv.)等。

中山湿性常绿阔叶林位于云南省景东县哀牢山自然保护区内(24°00'~24°44' N, 101°29'~101°54' E),海拔2400~2600 m。受典型的西南季风气候影响,区域内年平均温度为11.3℃,年平均降水量约1841 mm,全年干湿季分明,雨季降水量大约占全年的85%,土壤类型主要为黄棕壤^[26-27]。该区中山湿性常绿阔叶林上层优势树种为南洋木荷(*Schima noronhae* Reinw. ex Bl. Bijdr.)、腾冲栲(*Castanopsis wattii* (King ex Hook. f.) A. Camus)、木果石栎(*Lithocarpus xylocarpus* (kurz) markg.);下层优势树种为黄心树(*Machilus gamblei* King ex J. D. Hooker)、景东石栎(*Lithocarpus jingdongensis* Y. C. Hsu et H. J. Qian)、舟柄茶(*Stewartia pteropetiolat* Cheng)、红花木莲(*Manglietia insignis* (Wall.) Bl. Fl. Jav. Magnol)等。

2 研究方法

2.1 样地的建立及调查采样

本试验于2009年8月(雨季)期间,在西双版纳勐仑、勐宋生态站和哀牢山国家级自然保护区核心区的徐家坝内,分别选取中心海拔为600 m、1600 m和2500 m的各森林群落类型,按照《生物多样性观测技术指导-陆生维管植物》(HJ 710.1—2014)中的标准^[28],选取坡度、方向等立地条件基本一致的典型地段,分别建立热带季节雨林、热带山地雨林以及中山湿性常绿阔叶林样地各3块,每块样地面积为100 m×100 m,重复3次。各个样地具体情况见表1。

在各样地中,选取7种不同层次(上层、下层)的主要优势种幼树,每种幼树选择胸径约1.5 cm的3~5棵植株,用生长锥在其胸径处(离地面约1.3 m)钻取树心,每棵树钻取2~3次。将采集的样品带回实验室,放入75℃恒温箱中烘干

表 1 滇南地区各森林类型研究样地概况

Table 1 Geophysical characteristics of the investigating plots in each forest type in southern Yunnan

植被类型 Vegetation type	样地 Plot No.	林龄 Age/a	海拔 Elevation/ m	植被盖度 Vegetation coverage/%	坡度 Slop gradient/ (°)	坡向 Slope aspect	株数 Number of samples	平均胸径 Average DBH/ cm	土壤类型 Soil category
热带季节雨林	1	6	589	75.33	22	西北 NW	21	1.5	砖红壤
	2	6	644	82.65	18	西北 NW	21	1.5	砖红壤
	3	5	621	85.14	26	西北 NW	21	1.5	砖红壤
热带山地雨林	1	7	1 657	77.32	25	西北 NW	21	1.5	红壤
	2	5	1 782	72.56	30	西北 NW	21	1.5	红壤
	3	6	1 715	65.73	20	西北 NW	21	1.5	赤红壤
中山湿性常绿阔叶林	1	7	2 593	80.24	16	东北 NE	21	1.5	黄棕壤
	2	6	2 522	73.61	20	东北 NE	21	1.5	黄棕壤
	3	7	2 548	78.19	18	东北 NE	21	1.5	黄棕壤
热带季节雨林		6±0.47 A	618±22.55 A	81±4.16 A	22±3.27 A				
热带山地雨林		6±0.82 A	1 718±51.08 B	72±4.76 B	25±4.08 A				
中山湿性常绿阔叶林		7±0.47 A	2 554±29.33 C	77±2.77 AB	18±1.63 A				

注：不同大写字母表示不同植被类型间差异显著 ($P<0.05$)，不同小写字母表示不同层次间差异显著 ($P<0.05$)，下同。

Notes: Different capital letters indicate that there are significant differences among different forest types, different small letters indicate that there are significant differences among different tree community; the same below. DBH: Diameter at breast height.

至恒质量，随后进行全 C、全 N、全 P 元素含量测量。样品全 C 含量采用 vario MACRO cube 碳氮分析仪测定，全 N 含量采用半微量凯氏定氮法 (LY/T 1269—1999) 测定^[12,24]，全 P 含量采用 $H_2SO_4-H_2O_2$ 消煮后，采用 ICP-AES 方法进行测定^[16]。

2.2 数据处理

采用 Excel 2013 软件对原始数据进行整理、计算平均值以及作图。以 SPSS 22.0、OriginLab 及 Canoco 5 软件分别对原始数据进行单因素方差分析 (one-way ANOVA)、差异性显著分析 (T 检验和 Duncan 检验)、相关性分析 (Pearson 检验) 和冗余分析 (Redundancy Analysis, RDA)。

3 结果

3.1 3 种滇南森林上、下层优势种幼树树干化学计量特征

图 1 显示，滇南地区热带季节雨林、热带山地雨林、中山湿性常绿阔叶林优势种幼树干 C、N、P 化学计量特征存在显著差异 ($P<0.05$)。优势种幼树干全 C 含量分布处于 $455.0\sim 486.7\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 范围，随着海拔梯度的升高呈显著增加趋势 ($P<0.05$)；全 N 含量分布处于 $3.11\sim 7.95\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 范围，随着海拔梯度的升高呈显著降

低趋势 ($P<0.05$)；全 P 含量分布则处于 $0.22\sim 0.57\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 范围，呈现热带季节雨林中分布最高，热带山地雨林中分布最低的特征，从而幼树干 C:N、C:P、N:P 在热带山地雨林中分布最高。同时，优势种幼树干 N:P 在热带季节雨林和中山湿性常绿阔叶林中小于 14，在热带山地雨林中大于 16。

图 2 显示，滇南地区热带森林上、下层优势种幼树干 C、N、P 化学计量特征存在显著差异 ($P<0.05$)。上层优势种幼树干 C 含量、N 含量显著低于下层，P 含量显著高于下层 ($P<0.05$)，从而上层优势种幼树 C:N 显著高于下层，C:P、N:P 显著低于下层 ($P<0.05$)。同时，热带森林上层优势种幼树干 N:P 小于 14，下层优势种 N:P 大于 16。

3.2 滇南森林不同层次优势种幼树树干化学计量特征回归分析

图 3 显示，滇南森林上层优势种幼树干全 C 含量、全 N 含量与海拔梯度变化呈显著正相关关系 ($P<0.05$)，全 P 含量与海拔之间呈先显著降低后增加的趋势 ($P<0.01$)；从而 C:N 与海拔梯度变化呈显著负相关关系 ($P<0.05$)，C:P、N:P 与海拔之间则呈先显著增加后降低的趋势 ($P<0.01$)。

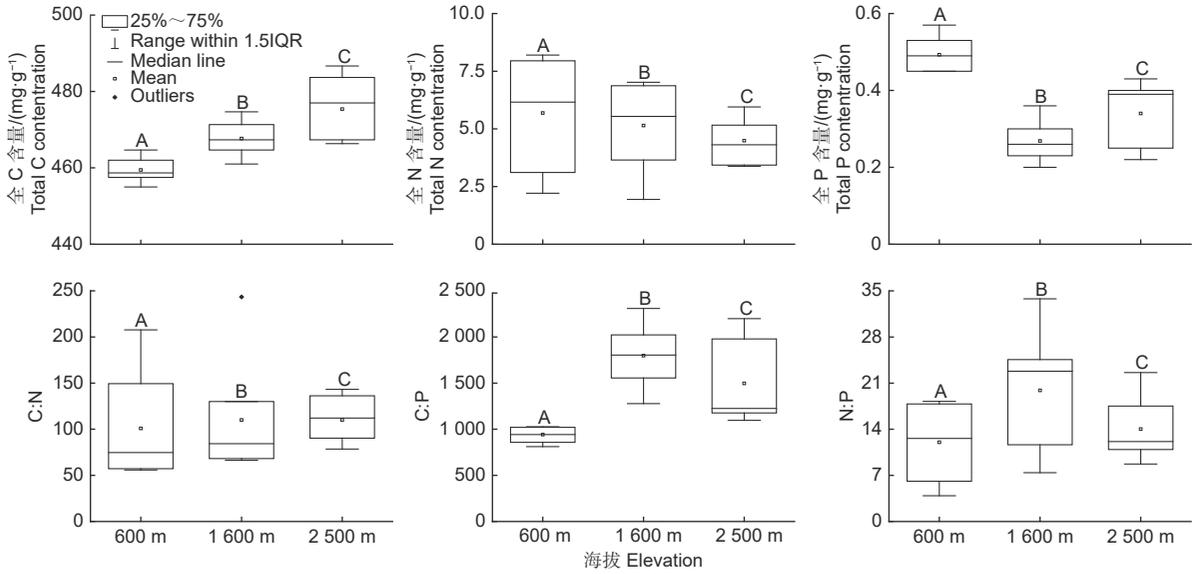


图 1 3 种滇南森林优势种幼树干生态化学计量特征差异分析

Fig. 1 Stoichiometric characteristics of C, N and P in sapling stems of dominant species in three tropical forests

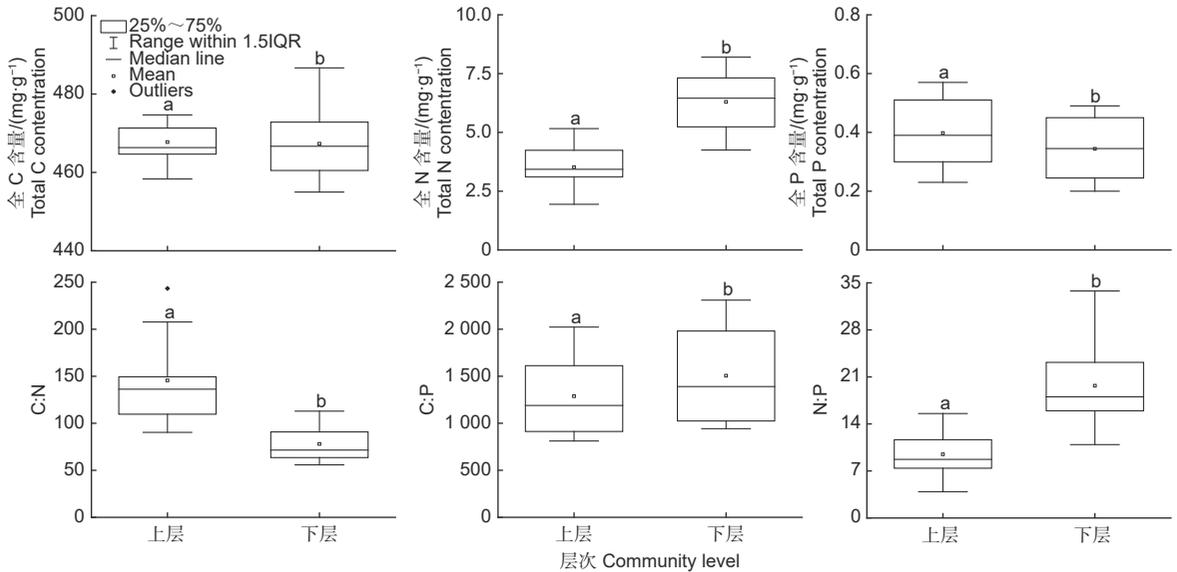


图 2 滇南森林上、下层优势种幼树干生态化学计量特征差异分析

Fig. 2 Stoichiometric characteristics of C, N and P in sapling stems of dominant species in different tree community

图 4 显示, 滇南森林下层优势种幼树干全 C 含量与海拔梯度变化呈显著正相关关系 ($P < 0.001$), 全 N 含量与海拔梯度变化呈显著负相关关系 ($P < 0.001$), 全 P 含量与海拔之间呈先显著降低后增加的趋势 ($P < 0.001$); 从而 C:N 与海拔之间存在显著正相关关系 ($P < 0.001$), C:P、N:P 与海拔之间则呈先显著增加后降低的趋势 ($P < 0.001$)。

3.3 滇南森林优势种幼树干化学计量特征相关性分析

图 5 显示, 热带季节雨林中, 优势种幼树干全 N 含量与全 P 含量、C:N 与 C:P、C:N 与 N:P 之间均显著负相关, C:P 与 N:P 之间显著正相关 ($P < 0.05$); 热带山地雨林中, 树干全 C 含量与全 N 含量、C:N 与 N:P 之间均显著负相关, C:P 与 N:P 之间显著正相关 ($P < 0.05$); 中山湿

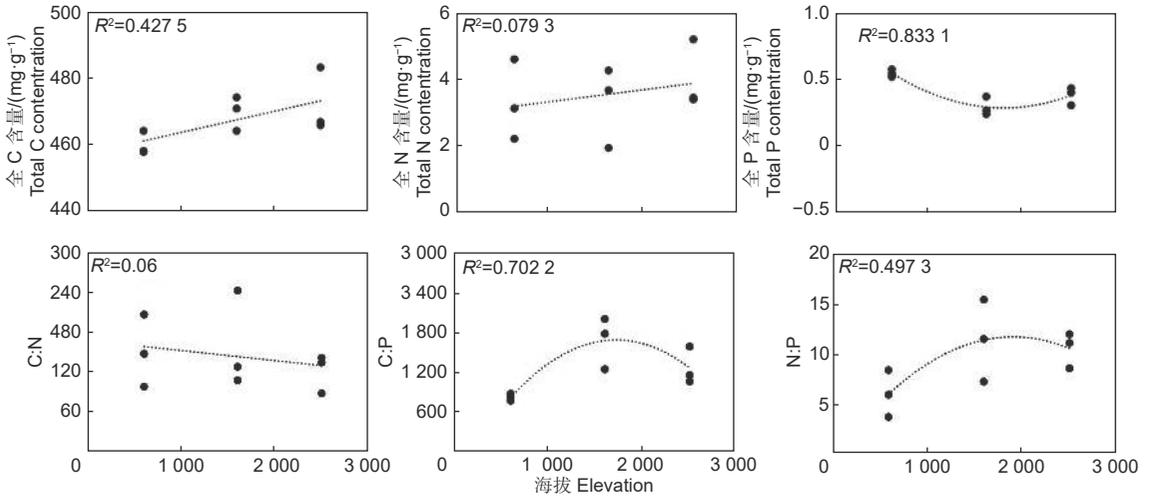


图 3 滇南森林上层优势种幼树树干化学计量特征与海拔梯度的回归分析

Fig. 3 The regression analysis between stoichiometric characteristics of sapling stems and elevation gradient of upper canopy in southern Yunnan

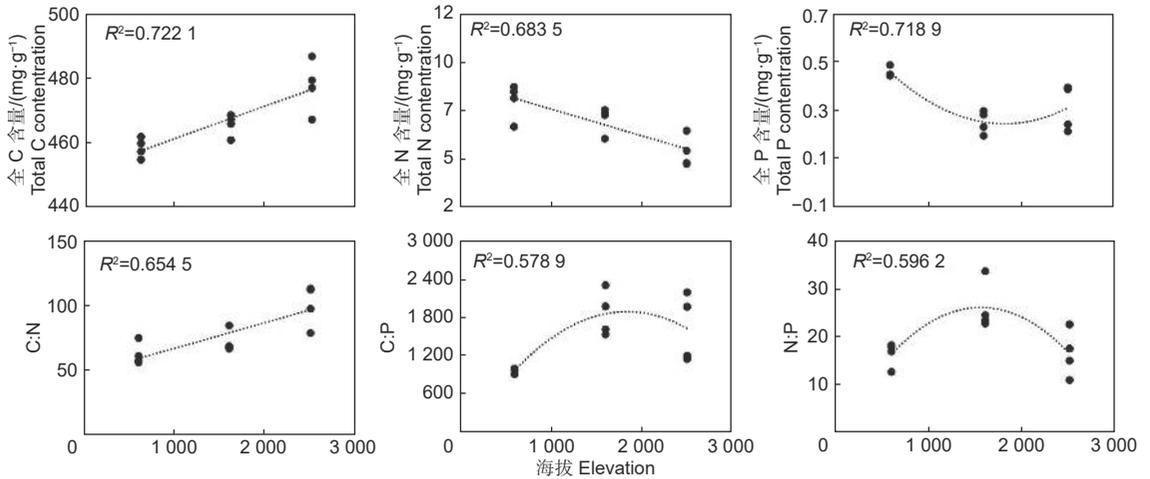


图 4 滇南森林下层优势种幼树树干化学计量特征与海拔梯度的回归分析

Fig. 4 The regression analysis between stoichiometric characteristics of sapling stems and elevation gradient of lower canopy in southern Yunnan

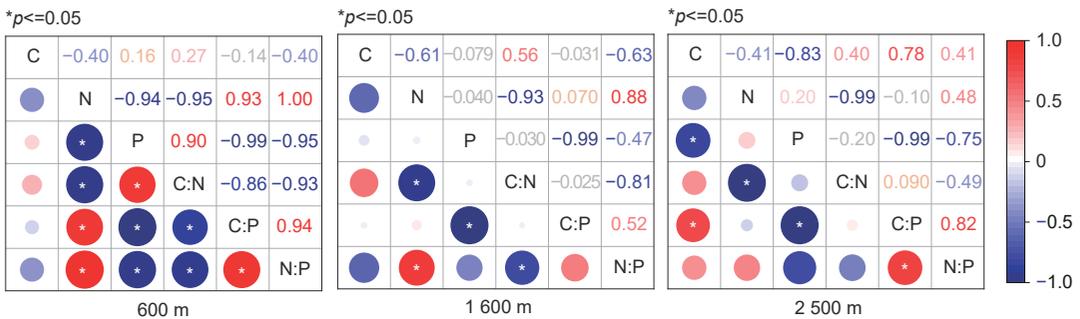


图 5 3 种滇南森林优势种幼树树干化学计量特征之间相关性分析

Fig. 5 The correlation between each element in sapling stems of dominant species in three tropical forests

性常绿阔叶林中，干全 C 含量与全 P 含量之间显著负相关，C:P 与 N:P 之间显著正相关

($P < 0.05$)。

图 6 显示，上层优势种幼树树干全 C 含量与

全 P 含量、C:N 与 N:P 之间均显著负相关, 下层全 C 含量与全 N 含量、全 C 含量与全 P 含量之间

均显著负相关, 而上、下层 C:P 与 N:P 之间均显著正相关 ($P<0.05$)。

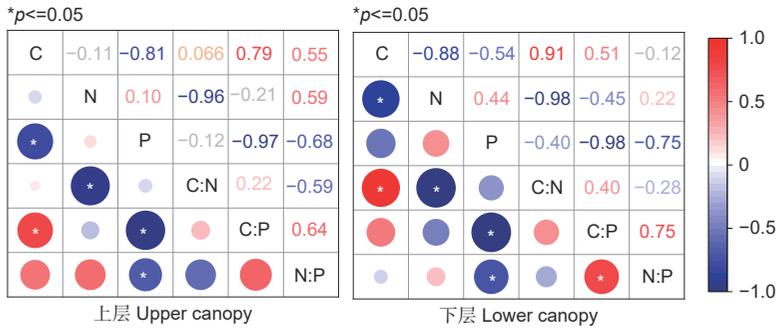


图 6 滇南热带森林上、下层优势种幼树干化学计量特征之间相关性分析

Fig. 6 The correlation between each element in sapling stems of dominant species in different tree community

3.4 滇南森林优势种幼树干化学计量特征冗余分析

图 7 显示, 轴 1、轴 2 和轴 3 解释量分别为 44.16%、39.17% 和 9.07%, 累积解释量达 92.4%, 说明其能准确解释滇南森林优势种幼树干化学计

量特征与海拔、层次之间的相关关系。

沿 RDA 第 1、2 轴, 海拔与幼树树干全 C 含量、C:N、C:P、N:P 之间夹角小于 90°, 表明海拔与全 C 含量、C:N、C:P、N:P 呈正相关关系, 其中海拔与全 C 含量、C:P 之间夹角最小, 其相关性最为显著。相反, 海拔与幼树树干全 N 含量、全 P 含量之间的夹角大于 90°, 表明海拔与全 N 含量、全 P 含量呈负相关关系, 且海拔与全 P 含量之间夹角最大, 其相关性最为显著。

层次与幼树树干全 N 含量、C:P、N:P 之间夹角小于 90°, 表明层次与全 N 含量、C:P、N:P 呈正相关关系, 其中层次与全 N 含量、N:P 之间夹角最小, 其相关性最为显著。相反, 层次与幼树树干全 C 含量、全 P 含量、C:N 之间的夹角大于 90°, 表明层次与全 P 含量、C:N、C:P 呈负相关关系, 且层次与 C:N 之间夹角最大, 其相关性最为显著。

此外, 海拔和层次的因子解释量分别为 7% 和 15%, 说明层次对优势种幼树干 C、N、P 含量及其化学计量比的影响程度大于海拔, 是影响优势种幼树干化学计量特征的主要因子。

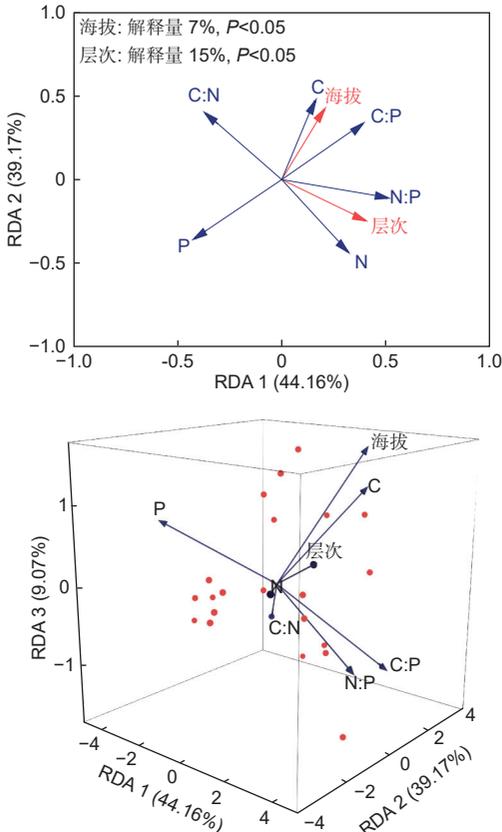


图 7 优势种幼树干化学计量特征与海拔、层次的冗余分析

Fig. 7 RDA analysis of ichiometric characteristics of sapling stems and elevation and tree community

4 讨论

4.1 滇南热带森林优势种幼树干 C、N、P 含量特征

植物往往通过调节自身生长机制及资源配置等以长期适应外界环境变化, 导致植物养分元素在不同生境中出现明显差异^[3,14]。植物茎干 C 含量动态平衡可作为植物体积有机物质能力的重要指示剂^[7,29], 而 N、P 元素是植物生长发育的重要限制

因子,对植物养分分布状况、吸收和利用资源效率等具有重要意义^[10,22]。本研究结果显示,中山湿性常绿阔叶林优势种幼树干全 C 含量相对较高,热带季节雨林全 N 含量相对较高,而热带季节雨林和中山湿性常绿阔叶林全 P 含量较高,热带山地雨林最低,表明高纬度、高海拔区域物种能够储存更多的 C 元素,积累营养物质能力较强,而低海拔区域温度较高,降雨充足,使土壤中有效态氮发生较强的淋溶作用,从而对 N 的吸收能力较强^[27]。同时,植物体 P 含量很大程度上与土壤养分之间存在紧密联系,热带山地雨林主要属于红壤、赤红壤,其 P 含量普遍较低,因此对 P 的固定作用较强,吸收和利用 P 元素的能力较弱^[16]。可见,滇南热带森林中,中山湿性常绿阔叶林物种具有高 C 高 P 低 N 的元素分配格局特征。

本研究中,滇南地区热带森林优势种幼树干全 C、全 N 和全 P 含量(分别为: $469.49 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 、 $4.55 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 、 $0.40 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)总体上均明显高于黔中喀斯特阔叶林^[15](分别为: $387.5 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 、 $3.98 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 、 $0.32 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$),但显著低于滇中亚高山森林^[16](分别为: $487.49 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 、 $6.52 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 、 $0.53 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$),这很可能是因为贵州喀斯特地区森林退化严重,生态环境日益“石漠化”,其物种对资源转运、吸收和利用的能力较低,且本研究针对幼龄时期的树木进行开展,存储、积累矿物质能力相较成熟林更弱,从而养分含量在同一区域尺度下相对较低。此外,植物个体水平上,热带森林优势种幼树干全 C 含量高于中国植物叶片平均水平^[30]($459.1 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$),全 N、全 P 含量则显著低于该水平(分别为 $18.0 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 、 $2.3 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$),表明植物不同器官对养分的分布状况、吸收和利用效率及其结构与功能具有明显差异。在植物各器官中,茎干组织的木质化程度较高,需要吸收更多的碳来维持自身的生长发育^[17];同时,树干是合成多种化合物的重要器官,也是连接叶片和根系及土壤之间的重要枢纽,需要不断运输营养元素支持其他器官正常生长,因而 N、P 含量较低^[12,20]。

4.2 滇南热带森林优势种幼树干 C、N、P 化学计量比特征

Elser 等^[1]认为在自然界中植物具有多途径吸收和储存 C 的能力,在陆地生态系统植物生长过程中不会受到限制作用,其 C 含量可由 N、P 元素的可获得量控制,且 C:N、C:P 可反映植物生长

速率以及体内养分元素的吸收利用效率。大量研究表明,森林群落中, N:P<14 时,可反映为植物在生长发育过程中主要受 N 元素限制, N:P>16 时,主要受 P 元素限制,而 $14<\text{N:P}<16$ 时,则受到 N 元素和 P 元素的共同限制作用^[7,17]。本研究结果显示,中山湿性常绿阔叶林优势种幼树干 C:N、C:P 均显著高于热带季节雨林和热带山地雨林,表明在高海拔地区,植物因受寒冷气候条件的影响导致其生长周期较短,需要吸收利用大量的营养物质来维持自身快速的生长节奏^[31-32]。同时,热带季节雨林和热带山地雨林 N:P(分别为: $11.23 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 、 $13.29 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)均小于 14,而中山湿性常绿阔叶林($18.52 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)大于 16,表明滇南热带森林中,较低海拔区域植物的生长发育主要受到 N 元素的限制作用,而较高海拔区域更多受到 P 的限制作用。这可为进一步揭示大尺度区域下植物群落的管理提供科学理论依据。

本研究中,滇南地区热带森林优势种幼树干平均 C:N、C:P(分别为: $103.18 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 、 $1173.72 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)显著低于粤北针阔混交林^[2](分别为: $339.9 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 、 $5164.5 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$),但略高于滇中亚高山森林(分别为: $74.77 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 、 $919.79 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$),表明西南地区优势树种的 C 同化速率较低,而该区域热带、亚热带森林生态系统的 N、P 含量普遍较高,其中滇南热带森林限制性养分元素含量更高,极大促进了植物的正常生长发育和森林生态系统的演替及进化^[16]。同时,优势种幼树干平均 N:P($14.43 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)介于 14 与 16 之间,说明滇南区域热带森林生态系统受到 N、P 元素的共同限制作用。

4.3 滇南热带森林优势种幼树干生态化学计量特征的海拔效应

研究结果显示,滇南热带森林中,高海拔地区优势种幼树干全 C 含量相对较高,低海拔地区全 N、全 P 含量相对较高,且海拔梯度的变化对全 C、全 P 含量具有显著影响,因而 C:N、C:P、N:P 随海拔梯度的升高而增加。这与 Kerkhoff 等^[7]和王晶苑等^[3]研究结果有较大出入,可能是由于在物种个体水平上,不同植物在生长过程中对养分元素的需求不同,本研究对象为幼树,对周围环境变化具有高度敏感性,因此沿海拔梯度的变化较为显著^[8,24]。同时,植物体养分元素更多来源于土壤,Garkoti 等^[33]认为土壤养分含量与海拔梯度之间密

切相关,而滇南地区3种热带森林土壤养分元素均不相同,这也是导致出现差异的重要原因。

此外,滇南热带森林上层优势种幼树干全C含量、全N含量与海拔梯度显著正相关,全P含量则呈先降低后升高的趋势,而下层优势种全C含量与海拔梯度显著正相关,全N含量与海拔梯度显著负相关,全P含量则呈先降低后升高的趋势,这很可能是因为上层优势种受到较为充足的降水和光照,生长状况良好,对养分元素的吸收利用效率较高,因此对外界环境变化的响应更为强烈^[4]。同时也表明,植物C、N、P的供需机制在不同群落结构中也存在较大差别,物种养分元素的生态适应策略不仅归因于物种差异、森林类型、海拔梯度、土壤性质以及气候环境的变化,而且在很大程度上也与生态系统间的异质性紧密关联^[29,33]。

4.4 滇南热带森林优势种幼树干生态化学计量特征的层次效应

滇南地区3种热带森林中,上层优势种幼树干全C、全N含量均低于下层树种,全P含量则高于下层树种,从而上层优势种C:N高于下层,C:P、N:P低于下层,表明植物茎干组织C、N、P化学计量特征与群落结构相关联,且养分元素的不足或稀缺在一定程度上限制着植物生长,从而导致上、下层优势种出现不同的生态位^[30]。同时,热带季节雨林、热带山地雨林、中山湿性常绿阔叶林中,上层优势种干N:P(分别为:6.15 mg·g⁻¹、11.43 mg·g⁻¹、11.03 mg·g⁻¹)均小于14,下层优势种(分别为:16.32 mg·g⁻¹、25.61 mg·g⁻¹、16.06 mg·g⁻¹)均大于16,说明上层树种生长发育强烈受到N元素限制,下层树种更多受到P元素限制。总体而言,滇南不同类型热带森林中,上层树种对养分元素的吸收利用效率高于下层优势种。

4.5 3种滇南森林上、下层优势种幼树干生态化学计量特征的相关性

C、N、P化学计量特征动态平衡是植物响应外界环境变化的具体表现方式之一^[9,18]。滇南森林中,热带季节雨林优势种幼树干全N含量与全P含量、热带山地雨林全C含量与全N含量、中山湿性常绿阔叶林全C含量与全P含量均呈显著负相关关系,且上、下层优势种全C含量与全P含量均呈显著负相关关系,C:P与N:P均呈显著正相关关系,说明在区域尺度上,植物茎干组织养分元素含量及化学计量比因受森林类型、群落结构

等环境因素的影响而呈现不同的规律特征,植物通过调节体内养分元素的分配模式、受限制状况、吸收利用资源效率及适应性机制来应对周围环境的剧烈变化,说明外界环境对物种养分元素的供需具有一定的共变性^[10,13]。同时,滇南热带森林优势种幼树干养分元素化学计量特征之间的相关性仍存在明显差异,可能是因为不同物种为适应外界生存环境的变化,在生长发育过程中,其体内养分循环流动、供应和受限制状况受到物种个体自身的差异性的影响,从而产生了一系列不同的生态适应策略^[14,32]。

冗余分析表明,海拔和层次对优势种幼树干养分含量及化学计量比的影响较大,且层次的影响程度大于海拔,海拔与幼树干全C含量、C:N、C:P、N:P呈正相关关系,层次与幼树干全N含量、C:P、N:P呈正相关关系,这与黄雍容等^[34]和陈晓萍等^[35]认为光照、温度、降水、海拔、群落结构、土壤养分等环境因子与植物养分元素含量成正比的结论基本一致,支持了“温度-植物生理假说”^[36]。研究表明,植物的生长快慢和合成有机物质能力与养分元素动态平衡存在相互作用,尤其与N、P含量呈正相关关系,因此植物茎干组织需要吸收更多的N、P元素来供应植物体进行光合作用和代谢过程,进而抵消较高海拔地区和较低海拔地区植物因受寒冷或炎热气候而产生的低效率生物化学反应^[37-39]。

5 结论

滇南热带森林优势种幼树干全C含量随海拔梯度的升高而增加,全N、全P含量随海拔梯度的升高而降低,总体上该区域植物具有高C高N高P的元素分配格局特征。同时,滇南森林中,热带季节雨林和热带山地雨林N:P均小于14,中山湿性常绿阔叶林大于16,可见滇南地区森林生态系统植物的生长受N、P元素的共同限制作用。此外,滇南热带森林上层优势种幼树干全C、全N含量均低于下层树种,全P含量则高于下层树种,上层优势种N:P均小于14,下层优势种大于16,说明上层优势种生长主要受到N元素的限制,且对养分元素的吸收利用效率高于下层优势种。本研究仅针对森林类型、海拔梯度以及群落结构变化下植物养分元素的生态化学计量特征进行研究,下一步还需考虑不同发育阶段、不同器官

和土壤养分对其的影响作用,以期能够更全面地揭示物种响应环境变化的生态策略。

参考文献:

- [1] Elser J J, Sterner R W, Gorokhova E, *et al.* Biological stoichiometry from genes to ecosystems[J]. *Ecology Letters*, 2000, 3(6): 540-550.
- [2] 张天霖, 邱治军, 吴仲民, 等. 粤北针阔混交林不同器官碳氮磷钾的生态化学计量特征[J]. *林业科学研究*, 2021, 34(2): 149-157.
- [3] 王晶苑, 王绍强, 李纫兰, 等. 中国四种森林类型主要优势植物的 C: N: P 化学计量学特征[J]. *植物生态学报*, 2011, 35(6): 587-595.
- [4] Huang J B, Liu W Y, Li S, *et al.* Ecological stoichiometry of the epiphyte community in a subtropical forest canopy[J]. *Ecology and Evolution*, 2019, 9(24): 14394-14406.
- [5] Zhang Q, Liu Q, Yin H J. C: N: P stoichiometry of Ericaceae species in shrubland biomes across Southern China: influences of climate, soil and species identity[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2019, 12(2): 346-357.
- [6] Dagne T D, Zhang K, Yuan S Q, *et al.* Ecological stoichiometric characteristics of carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) in leaf, root, stem, and soil in four wetland plants communities in Shengjin Lake, China [M]. *Plos One*, 2020, 15(8): e0230089.
- [7] Kerkhoff A J, Enquist B J, Elser J J, *et al.* Plant allometry, stoichiometry and the temperature-dependence of primary productivity[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2005, 14(6): 585-598.
- [8] 郑跃芳, 钟全林, 程栋梁, 等. 亚热带4种林木幼苗的碳氮磷含量及其化学计量比特征[J]. *应用与环境生物学报*, 2017, 23(2): 379-383.
- [9] Sun L W, Chen J W, Deng Q. Research progress of terrestrial plants N/P ecological stoichiometry under global change[J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2019, 27(5): 534-540.
- [10] Austin A T, Vitousek P M. Introduction to a virtual special issue on ecological stoichiometry and global change[J]. *New Phytologist*, 2012, 196(3): 649-651.
- [11] Reis F, Martins F B, Torres R R, *et al.* Climate change impact on the initial development of tropical forest species: a multi-model assessment[J]. *Theoretical and Applied Climatology*, 2021, 145(1): 533-547.
- [12] Minden V, Kleyer M. Internal and external regulation of plant organ stoichiometry[J]. *Plant Biology*, 2014, 16(5): 897-907.
- [13] Lepš J, Těšitel J. Root hemiparasites in productive communities should attack competitive host, and harm them to make regeneration gaps[J]. *Journal of Vegetation Science*, 2015, 26(3): 407-408.
- [14] Zhang J H, Zhao N, He N P. C: N: P stoichiometry in China's forests: from organs to ecosystems[J]. *Functional Ecology*, 2018, 32(1): 50-60.
- [15] 皮发剑, 舒理贤, 喻理飞, 等. 黔中喀斯特10种优势树种根茎叶化学计量特征及其关联性[J]. *生态环境学报*, 2017, 26(4): 628-634.
- [16] 张雨鉴, 宋娅丽, 王克勤. 滇中亚高山森林乔木层各器官生态化学计量特征[J]. *生态学杂志*, 2019, 38(6): 1669-1678.
- [17] Yang Y, Liu B R, An S S. Ecological stoichiometry in leaves, roots, litters and soil among different plant communities in a desertified region of Northern China[J]. *Catena*, 2018, 166: 328-338.
- [18] 李单凤, 于顺利, 王国勋, 等. 黄土高原优势灌丛营养器官化学计量特征的环境分异和机制[J]. *植物生态学报*, 2015, 39(5): 453-465.
- [19] 张仁懿, 徐当会, 陈凌云, 等. 基于N: P化学计量特征的高寒草甸植物养分状况研究[J]. *环境科学*, 2014, 35(3): 1131-1137.
- [20] 吴一博, 金光泽. 阔叶红松林不同演替阶段灌木器官的N、P分配特征[J]. *生态学报*, 2021, 24: 1-9.
- [21] Compiling Group of the Vegetation of China (中国植被编写组). *The Vegetation of China* [M]. China Agricultural University Press, 1980: 889-916 (in Chinese).
- [22] 胡朝臣, 刘学炎, 类延宝, 等. 西双版纳外来入侵植物及其共存种叶片氮、磷化学计量特征[J]. *植物生态学报*, 2016, 40(11): 1145-1153.
- [23] 卢同平, 王艳飞, 王黎明, 等. 西双版纳热带雨林土壤与叶片生态化学计量特征的干湿度效应[J]. *生态学报*, 2018, 38(7): 2333-2343.
- [24] 李旭, 谭钠丹, 吴婷, 等. 增温对南亚热带常绿阔叶林4种幼树生长和碳氮磷化学计量特征的影响[J]. *生态学报*, 2021, 41(15): 6146-6158.
- [25] 王焯妮, 张玲. 西双版纳4种生境下的桑寄生与寄主植物多样性及分布特点[J]. *植物生态学报*, 2017, 39: 701-711.
- [26] 朱华. 云南常绿阔叶林的植被地理研究[J]. *植物生态学报*, 2021, 45(3): 224-241.
- [27] 李洁琼, 宋晓阳, 曹敏. 云南哀牢山和玉龙雪山森林树种幼苗对海拔梯度的响应及其季节性差异[J]. *应用生态学报*, 2016, 27(11): 3403-3412.
- [28] 环境保护部. 生物多样性观测技术指导-陆生维管植物(HJ710.1-2014)[S]. 中国环境科学出版社, 2015: 12-17.
- [29] Zhang T L, Qiu Z J, Wu Z M, *et al.* Stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen, phosphorus and potassium in organs of coniferous-broadleaved mixed forest in Northern Guangdong[J]. *Forest Research*, 2021, 34(2): 149-157.
- [30] 马玉珠, 钟全林, 靳冰洁, 等. 中国植物根碳、氮、磷化学计量的空间变化及其影响因子[J]. *植物生态学报*, 2015, 39(2): 159-166.
- [31] Fan Y, Pan Y L, Chen Z W, *et al.* C: N: P stoichiometry in roots, stems, and leaves of four mangrove species[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2019, 38(4): 1041-1048.

- [32] Zhu L, Gu G J, Xu Z F, *et al.* Ecological stoichiometric ratio of carbon, nitrogen, and phosphorus in tree, shrub, and herb species in a subtropical evergreen broad-leaved forest[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2019, 25(6): 1277-1285.
- [33] Garkoti S C. Dynamics of fine root N, P and K in high elevation forests of central Himalaya[J]. Forestry Studies in China, 2012, 14(2): 145-151.
- [34] 黄雍容, 高伟, 黄石德, 等. 福建三种常绿阔叶林碳氮磷生态化学计量特征[J]. 生态学报, 2021, 41(5): 1991-2000.
- [35] 陈晓萍, 郭炳桥, 钟全林, 等. 武夷山不同海拔黄山松根碳、氮、磷化学计量特征对土壤养分的适应[J]. 生态学报, 2018, 38(1): 273-281.
- [36] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2004, 101: 11001-11006.
- [37] Suriyagoda L D B, Rajapaksha R, Pushpakumara G, *et al.* Nutrient resorption from senescing leaves of epiphytes, hemiparasites and their hosts in tropical forests of Sri Lanka[J]. Journal of Plant Ecology, 2018, 11(6): 815-826.
- [38] Zhang J, Wang Y, Cai C. Multielemental stoichiometry in plant organs: a case study with the alpine herb *Gentiana rigescens* across Southwest China[J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 11: 441.
- [39] Zhang K Y, Yang D, Zhang Y B, *et al.* Differentiation in stem and leaf traits among sympatric lianas, scandent shrubs and trees in a subalpine cold temperate forest[J]. Tree Physiology, 2021, 41(11): 1992-2003.

Sapling Stem Stoichiometry of Dominant Species in Three Types of Tropical Forests in Southern Yunnan

TU Jing, LI Zhong-fei, SUN Jing, ZHAO Xiao-peng

(School of Ecology and Environment, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China)

Abstract: [Objective] The aim this study was to explore the distribution patterns and limitation of nutrient elements in subtropical forest species in southern Yunnan, for revealing the adaptive mechanism of tree species under a changing environment. [Method] The dominant species in three types of tropical forests, i.e., tropical seasonal rain forests, tropical montane rain forests and montane moist evergreen broad-leaved forests, were sampled in southern Yunnan to analyze C, N, P and their stoichiometric ratios in sapling stems. [Result] 1) The total C of sapling stems of dominant species in the three types of tropical forests generally increased, but total N and P decreased with increasing elevation. 2) The ratios of stem C:N and C:P in montane moist evergreen broad-leaved forests were relatively high compared to other two types of forests. The ratio of stem N:P both in tropical seasonal rain forests and tropical montane rain forests were less than 14, while this value in montane moist evergreen broad-leaved forests was higher than 16. 3) The stem C and N of dominant species in upper canopy were smaller than lower canopy. However, total P contents in upper canopy was higher than those in lower canopy. The value of N:P in upper canopy was less than 14, whereas it was higher than 16 in lower canopy. These results suggested that the growth of dominant species in upper canopy was mainly limited by N. 4) The results of Redundancy analysis revealed that elevation and community had a great effect on C, N and P contents and their stoichiometric ratios in sapling stems of dominant species. [Conclusion] Montane moist evergreen broad-leaved forest has a relatively high nutrient efficiency, and the forest ecosystems in southern Yunnan are mainly limited by N and P contents. The difference of ecological stoichiometric characteristics in trees under different environments can reveal the coping mechanisms of species adaptating to changing environments.

Keywords: tropical forest; stoichiometry; elevation gradient; tree community; tree stems