北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

滇南不同类型森林优势种幼树枝生态化学计量特征

屠晶 张金艳 栗忠飞

Ecological stoichiometric characteristics of sapling branches of dominant species in different forest types in southern Yunnan Province of southwestern China

Tu Jing, Zhang Jinyan, Li Zhongfei

引用本文:
屠晶, 张金艳, 栗忠飞. 滇南不同类型森林优势种幼树枝生态化学计量特征[J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(5):46–54. doi: 10.12171/j.1000–1522.20220295
Tu Jing, Zhang Jinyan, Li Zhongfei. Ecological stoichiometric characteristics of sapling branches of dominant species in different forest types in southern Yunnan Province of southwestern China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(5):46–54. doi: 10.12171/j.1000–1522.20220295

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220295

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

喀斯特森林植被自然恢复过程中土壤化学计量特征

Characteristics of soil stoichiometric in natural restoration process of Maolan karst forest vegetation, southwestern China

北京林业大学学报, 2019, 41(3): 80–92. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20180136

长白山自然保护区蒙古栎幼树生理生长特性随海拔梯度的变化

Physiological and growth variations of *Quercus mongolica* saplings along an elevational gradient in Changbai Mountain Nature Reserve, northeastern China

北京林业大学学报, 2019, 41(11): 1–10. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20190095

黄土高原高寒区不同人工林土壤养分及生态化学计量特征

Soil nutrients and ecostoichiometric characteristics of different plantations in the alpine region of the Loess Plateau

北京林业大学学报, 2021, 43(1): 88–95. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200149

兴安落叶松火烧迹地林褥层碳氮化学计量特征

Stoichiometric characteristics of C and N of post–fire forest floor of *Larix gmelinii*

北京林业大学学报, 2021, 43(12): 55–64. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200281

江西九连山不同海拔梯度土壤有机碳的变异规律

Variations in soil organic carbon along an altitudinal gradient of Jiulian Mountain in Jiangxi Province of eastern China

北京林业大学学报, 2019, 41(2): 19–28. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20180383

太行山南段油松林火烧迹地优势草本生态位及种间关系

Niche and interspecific association of dominant species in herb layer of burned *Pinus tabuliformis* forest in the southern Taihang Mountain of northern China

北京林业大学学报, 2021, 43(4): 35–46. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210044

DOI:10.12171/j.1000−1522.20220295

滇南不同类型森林优势种幼树枝生态化学计量特征

屠 晶[1] 张金艳[2] 栗忠飞[1]
（1. 西南林业大学生态与环境学院，云南 昆明 650224；2. 内蒙古乌兰察布市察右前旗林业和草原局，内蒙古 乌兰察布 012000）

摘要：【目的】探究不同森林类型植物碳（C）、氮（N）、磷（P）生态化学计量特征，对于深入了解物种养分元素的分布格局、受限制状况及吸收利用资源效率具有重要作用。**【方法】**以滇南地区热带季节雨林、热带山地雨林和中山湿性常绿阔叶林 3 种森林主要优势种为研究对象，分析不同类型森林上、下层优势种幼树枝 C、N、P 化学计量特征。**【结果】**滇南森林优势种幼树枝 C 含量为 441.67 ~ 494.33 mg/g，N 含量为 6.26 ~ 12.47 mg/g，P 含量为 0.34 ~ 1.06 mg/g；滇南 3 种森林优势种幼树枝 C、N、P 含量平均值总体上随海拔梯度的增加而增加；C∶N 的平均值在热带季节雨林最高、热带山地雨林最低；C∶P 和 N∶P 平均值在热带山地雨林最高、中山湿性常绿阔叶最低；3 种森林的 N∶P 平均值均介于 10 ~ 20 之间；上层优势种幼树枝 C、N 含量平均值低于下层优势种，P 含量平均值上层高于下层，上层 N∶P 低于 10，下层优势种接近于 20；热带季节雨林中，C∶N 与 N∶P 间呈显著负相关关系（$P < 0.05$）；热带山地雨林中，C∶N 与 C∶P 之间呈显著正相关关系（$P < 0.05$）；中山湿性常绿阔叶林中，C∶N 与 C∶P、N∶P 之间均呈显著负相关关系（$P < 0.05$）；3 种森林上、下层优势种幼树枝 C、N、P 含量之间均无显著相关性。**【结论】**滇南 3 种森林优势种幼树枝 C、N、P 元素含量相对较高，C∶N 和 C∶P 相对较低的分配格局特征。一方面反映出滇南森林植被 C 元素分解释放相对较快，植被生长受 N、P 元素共同限制的特征；另一方面，滇南森林上层树种对养分元素的吸收利用效率略高于下层树种。滇南森林物种所处的群落层次对其枝化学计量特征的影响程度大于海拔因素。

关键词：森林类型；生态化学计量；海拔梯度；群落层次；枝条
中图分类号：S718.54 **文献标志码：**A **文章编号：**1000−1522(2024)05−0046−09
引文格式：屠晶，张金艳，栗忠飞. 滇南不同类型森林优势种幼树枝生态化学计量特征［J］. 北京林业大学学报，2024，46(5)：46−54. Tu Jing, Zhang Jinyan, Li Zhongfei. Ecological stoichiometric characteristics of sapling branches of dominant species in different forest types in southern Yunnan Province of southwestern China［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(5): 46−54.

Ecological stoichiometric characteristics of sapling branches of dominant species in different forest types in southern Yunnan Province of southwestern China

Tu Jing[1] Zhang Jinyan[2] Li Zhongfei[1]
(1. School of Ecology and Environment, Southwest Forestry University, Kunming 650224, Yunnan, China;
2. Forestry and Grassland Bureau of Chayouqianqi, Wulanchabu 012000, Inner Mongolia, China)

Abstract: ［**Objective**］Exploring ecological stoichiometric characteristics of carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) of different forest types is of great importance to better understanding nutrient element distribution patterns, limitation status, and nutrient absorption and utilization efficiency. ［**Method**］The dominant species of three forests in tropical seasonal rainforests, tropical montane rainforests and mid-montane moist evergreen broadleaved forests were studied in southern Yunnan Province of southwestern China. The samples of sapling branches from different forest types and canopy layers were collected in the field to analyze the C, N, P contents and their stoichiometric characteristics. ［**Result**］The C content in

收稿日期：2022−07−18 **修回日期：**2022−07−29
基金项目：云南省一流学科建设项目（云教发 [2022]73 号），云南省科技计划项目（2009ZC084M），云南省教育厅科技计划项目（08C0093）。
第一作者：屠晶。主要研究方向：全球气候变化与生态环境保护。Email：1573356632@qq.com 地址：650224 云南省昆明市盘龙区青云街道白龙寺 300 号。
责任作者：栗忠飞，博士，教授。主要研究方向：环境生态学研究。Email：lizhongfei2016@163.com 地址：同上。
本刊网址：http://j.bjfu.edu.cn；http://journal.bjfu.edu.cn

sapling branches of dominant species in southern Yunnan Province ranged from 441.67 to 494.33 mg/g, N content ranged from 6.26 to 12.47 mg/g, and P content ranged from 0.34 to 1.06 mg/g, respectively. The C and N contents of sapling branches among three forests generally increased with the elevation gradient, and the P content was the highest in the mid-montane moist evergreen broadleaved forests.The average values of C and N contents of sapling branches among three forests generally increased with the elevation gradient, and the average P content was the highest in the mid-montane moist evergreen broadleaved forests. The average values of C∶N ratio was highest in tropical seasonal rainforests and lowest in tropical mountain rainforests; The average values of C∶P and N∶P ratios were highest in tropical mountain rainforests and lowest in mid-montane moist evergreen broadleaved forests. The average values of N∶P ratio in three forests was between 10 and 20. The average values of C and N contents of sapling branches in upper canopy were smaller than lower canopy, while the average P content in upper canopy was greater than lower canopy. The average N∶P ratio was close to 10 in upper canopy, while it was close to 20 in lower canopy. In the tropical seasonal rainforest, there was a significant negative correlation between C∶N and N∶P ratios ($P < 0.05$). In the tropical montane rainforests, there was a significant positive correlation between C∶N and C∶P ratios ($P < 0.05$). In the mid-montane moist evergreen broadleaved forests, there was a significant positive correlation between C∶N and C∶P ratios, as well as C∶N and N∶P ratios ($P < 0.05$). There was no significant correlation between C, N, P contents in the upper and lower canopy in southern Yunnan Province. [**Conclusion**] C, N, P contents in sapling branches of dominant species in southern Yunnan Province were relatively high, and element distribution pattern was characterized by low C∶N and low C∶P. On the one hand, it reflects the relatively fast decomposition and release of carbon in forest vegetation in southern Yunnan, and the growth of plants may be colimited by N and P. On the other hand, the nutrient absorption and utilization efficiency of the upper canopy was slightly higher than that of lower canopy. The canopy layer has a great effect on nutrient contents and their stoichiometric characteristics, which was greater than that of elevation gradient of sapling branches in southern Yunnan Province.

Key words: forest type; ecostoichiometry; elevation gradient; canopy layer; branch

生态化学计量学是将生态学、生物学、化学等各学科有机地统一起来，分析多种化学元素之间的平衡关系与生态系统相互作用影响的一门学科[1−3]，为研究植物生长的元素限制状况及吸收利用能力提供新的方法途径[4−5]。

近年来，国内外关于生态化学计量学的研究广泛集中在草地[6]、森林[7]、湿地[8]、荒漠[9]等生态系统，所研究的对象包括植物叶片、凋落物、根系及土壤等生态系统不同组分[3,5−6,10]。其中，在面向植物的生态化学计量特征研究中，大量的研究针对植物叶片开展[11−12]，在针对乔木树种的研究中同样存在这一特征[13]，而针对树木枝条生态化学计量特征的研究，当前还非常缺乏。已有研究表明，植物各器官中 C、N、P 含量及其化学计量比与其自身光合作用、支持和储存功能等特性密切关联[14−16]，尤其植物枝条作为距离叶片最近的储存和运输各种营养物质的重要器官，在与地下部分进行物质交流以及养分循环流动等方面具有重大贡献作用[7,13]。因此，研究植物枝条养分的分布状况、受限制特征及吸收利用资源效率，对进一步揭示植物转运器官的元素分配格局具有理论指导意义。

全球气候变化背景下，森林生态系统的结构与功能势必将产生一系列的变化[2,4,17]，这些变化也将进一步导致森林植被生态化学计量格局的改变，并反作用于生态系统的功能特征上[11]。因此，植物体内的生态化学计量特征对气候、环境的变化具有密切的响应机制。陆地生态系统中，纬度和海拔是重要的综合性影响因素[18−19]，其包含了多种外界环境因子的协同变化。纬度和海拔叠加形成的气候变化，会导致植物生态化学计量格局产生空间分异[3]，由此成为揭示植物对气候环境变化响应与适应机制的重要依据，这也同时为气候变化背景下的陆地生态系统生态学功能机制的响应研究提供了天然的实验条件[10]。

除气候、环境等因素外，植物群落的结构与其生态过程有着密切的联系[20−21]，处于不同层次结构中的植物个体，在维持群落生态功能的作用不同，因此在元素循环与平衡水平上，其体内的生态化学计量格局差异会揭示出不同的生态规律特征[4]。研究表明，上层树种可获取较充足的光照、水分、空间和营养物质，具有较高的资源利用能力，同时可扩大下层树种对周围环境资源的利用范围，提高植物的同化

功能效率和强度[21]。目前，尽管有大量学者集中于植物个体的碳氮比、碳磷比以及氮磷比模式在时间或较小空间尺度上的相关性研究[7,11,15]，但在面向森林群落的不同层次功能群优势物种开展的生态化学计量特征分析仍较为缺乏。

分布于滇南西双版纳和景东哀牢山的植被，包括热带季节雨林、热带山地雨林和中山湿性常绿阔叶，地处中国植被区划中的 2 个区域：热带季雨林、雨林区域与亚热带常绿阔叶林区域[22]，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，并具有鲜明的过渡特征，对气候变化的响应尤为敏感[23–25]。目前，针对上述这 3 种典型森林类型的生态化学计量特征研究仅见少量报道[26–27]。因此，本文针对上述 3 个海拔梯度上的 3 种典型森林类型，选取其不同层次中对气候环境变化响应最为敏感的优势种幼树[19,27]，从枝条的角度入手，研究其生态化学计量格局特征及其对气候变化的响应特征，以期为深入揭示区域典型森林植被的元素分配模式与格局，及其在气候变化背景下的潜在趋势提供科学依据。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

热带季节雨林试验样地位于西双版纳勐仑镇（21°55′～22°36′N，101°16′～101°50′E），海拔约 600 m，属于热带季风气候。该区域年平均温度在 22.4 ℃ 左右，年平均降水量约 1 500 mm，年内干湿季交替分明[23]。区域内土壤类型主要为砖红壤，地带性植被类型为热带季节雨林，群落中常见上层优势种为云南玉蕊（*Barringtonia pendula*）、绒毛番龙眼（*Pometia tomentosa*）、千果榄仁（*Terminalia myriocarpa*），常见下层优势种为木奶果（*Baccaurea ramiflora*）、小叶红光树（*Knema globularia*）、银钩花（*Mitrephora thorelii*）、云南肉豆蔻（*Myristica yunnanensis*）等[26]。

热带山地雨林试验样地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），海拔约 1 600 m，属于热带山地季风气候。该区域年平均温度在 16.7 ℃ 左右，年降水量约为 1 738.9 mm，年内干湿季分明[24]；土壤类型主要为红壤、赤红壤，地带性植被类型为热带山地雨林，群落中常见上层优势种为滇南红厚壳（*Calophyllum polyanthum*）、山桂花（*Paramichelia baillonii*）、红木荷（*Schima wallichii*），常见下层优势种为红果樫木（*Dysoxylum binectariferum*）、李榄（*Linociera insignis*）、蓝果树（*Nyssa sinensis*）、云南黄叶树（*Xanthophyllum yunnanense*）等[26]。

中山湿性常绿阔叶林试验样地位于云南省景东市哀牢山无量山国家级自然保护区（24°00′～24°44′N，101°29′～101°54′E），海拔约 2 500 m，属于典型的西南季风气候。该区域年平均温度为 11.3 ℃，最热月均温为 15.8 ℃，最冷月均温为 4.5 ℃，年降水量约为 1 931.9 mm，年内干湿季分明[19,27]；土壤类型主要为黄棕壤，地带性植被类型为中山湿性常绿阔叶林，群落中常见上层优势种为变色锥（*Castanopsis rufescens*）、木果柯（*Lithocarpus xylocarpus*）、南洋木荷（*Schima noronhae*），常见下层优势种为折柄茶（*Hartia sinensis*）、景东石栎（*Lithocarpus chintungensis*）、黄心树（*Machilus bombycina*）、红色木莲（*Manglietia insignis*）等[26]。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置与样品采集

本试验于 2019 年 7—8 月（生长季）期间，在 3 种森林类型中，按照《生物多样性观测技术指导—陆生维管植物》（HJ710.1—2014）中的标准[28]，随机选择林龄、植被覆盖率、土壤等条件相对一致的地段，各自建立 3 块 100 m × 100 m 的研究样地，重复 3 次，各样地间距大于 100 m。样地概况详见表 1。

在各样地中，分别选取群落乔木层上、下两层 7 种不同优势种的健康幼树植株（表 2）。植株胸径平均约 1.5 ～ 5.0 cm，采集其上端不同方向的当年新生

表 1 滇南地区各森林类型研究样地概况

Tab. 1 Geophysical characteristics of the investigating sample plots in each forest type in southern Yunnan Province

植被类型 Vegetation type	样地编号 Sample plot No.	海拔 Elevation/m	林龄/a Stand age/year	郁闭度 Canopy density	土壤类型 Soil type
热带季节雨林 Tropical seasonal rainforest	1	644	4 ~ 12	0.82	砖红壤 Latosol
	2	621	4 ~ 10	0.85	砖红壤 Latosol
	3	589	5 ~ 10	0.75	砖红壤 Latosol
热带山地雨林 Tropical montane rainforest	1	1 782	4 ~ 10	0.72	黄色赤红壤 Yellow latosolic soil
	2	1 715	5 ~ 12	0.65	黄色赤红壤 Yellow latosolic soil
	3	1 657	5 ~ 10	0.77	赤红壤 Red soil
中山湿性常绿阔叶林 Mid-montane moist evergreen broadleaved forest	1	2 593	4 ~ 12	0.80	黄棕壤 Yellow brown soil
	2	2 548	5 ~ 10	0.78	黄棕壤 Yellow brown soil
	3	2 522	4 ~ 10	0.73	黄棕壤 Yellow brown soil

表 2　滇南森林 21 个主要优势种样木采集信息

Tab. 2　Collection information on the samples of 21 dominant species in forests of southern Yunnan Province

植被类型 Vegetation type	群落层次 Canopy layer	树种 Tree species	科 Family	株数 Plant number	平均胸径 Average DBH/cm
热带季节雨林 Tropical seasonal rainforest	上层 Upper canopy	云南玉蕊 *Barringtonia pendula*	玉蕊科 Lecythidaceae	5	4.0
		绒毛番龙眼 *Pometia tomentosa*	无患子科 Sapindaceae	3	5.0
		千果榄仁 *Terminalia myriocarpa*	使君子科 Combretaceae	3	4.0
	下层 Lower canopy	木奶果 *Baccaurea ramiflora*	大戟科 Euphorbiaceae	3	1.5
		小叶红光树 *Knema globularia*	肉豆蔻科 Myristicaceae	4	1.5
		银钩花 *Mitrephora thorelii*	番荔枝科 Annonaceae	5	1.5
		云南肉豆蔻 *Myristica yunnanensis*	肉豆蔻科 Myristicaceae	5	2.0
热带山地雨林 Tropical montane rainforest	上层 Upper canopy	滇南红厚壳 *Calophyllum polyanthum*	藤黄科 Guttiferae	5	5.0
		山桂花 *Paramichelia baillonii*	木犀科 Sympetalae	3	5.0
		红木荷 *Schima wallichii*	山茶科 Theaceae	3	5.0
	下层 Lower canopy	红果樫木 *Dysoxylum binectariferum*	楝科 Meliaceae	5	2.0
		李榄 *Linociera insignis*	木犀科 Sympetalae	3	1.5
		蓝果树 *Nyssa sinensis*	蓝果树科 Nyssaceae	3	2.0
		云南黄叶树 *Xanthophyllum yunnanense*	远志科 Polygalaceae	5	1.5
中山湿性常绿阔叶林 Mid-montane moist evergreen broadleaved forest	上层 Upper canopy	变色锥 *Castanopsis rufescens*	壳斗科 Fagaceae	5	4.0
		木果柯 *Lithocarpus xylocarpus*	壳斗科 Fagaceae	5	4.0
		南洋木荷 *Schima reinw*	山茶科 Theaceae	5	5.0
	下层 Lower canopy	折柄茶 *Hartia sinensis*	山茶科 Theaceae	5	1.5
		景东石栎 *Lithocarpus jingdongensis*	壳斗科 Fagaceae	5	1.5
		黄心树 *Machilus bombycina*	樟科 Lauraceae	5	1.5
		红色木莲 *Manglietia insignis*	木兰科 Magnoliaceae	3	1.5

健康枝条作为供试样品，每一物种采集 3 ~ 5 株，每株上采集 3 个重复样品。枝条样品除去叶片后保鲜带回实验室，105 ℃ 杀青 30 min 后，75 ℃ 烘干至恒质量，用粉碎机磨碎过 60 目筛供试。

1.2.2　样品元素含量测定

对上述准备好的样品进行 C、N、P 含量测定。C 含量采用 vario MACRO cube 有机元素分析仪测定[3]，N 含量采用半微量凯氏定氮法（LY/T1269—1999）测定[8]，P 含量经 H_2SO_4-H_2O_2 消煮后，采用 ICP-AES 方法进行测定[7]。

1.2.3　数据处理

采用 Excel 2013 软件整理原始数据、计算平均值以及作图。对枝条 C、N、P 含量及其化学计量比数据进行对数转换，使其符合或接近正态分布。运用 SPSS 22.0 软件进行数据方差分析（$P < 0.05$），用 OriginPro 9.0 软件分析不同森林类型和层次间 C、N、P 含量及化学计量比的相关关系，利用冗余分析（redundancy analysis，RDA），分析元素化学计量特征与海拔和层次间的相互作用关系。

2　结果与分析

2.1　不同海拔森林优势种幼树枝生态化学计量特征

在滇南森林中，优势种幼树枝 C 含量范围为 441.67 ~ 494.33 mg/g，随海拔升高而增加，且不同海拔之间差异显著（$P<0.05$）；N 含量为 6.26 ~ 12.47 mg/g，在海拔 1 600 m 处最高，海拔 600 m 处最低；P 含量范围为 0.34 ~ 1.06 mg/g，在海拔 1 600 m 处最低，在海拔 2 500 m 处最高。从化学计量比值来看，C∶N 在海拔 600 m 最高，而在海拔 1 600 m 最低。C∶P 和 N∶P 则在海拔 1 600 m 最高，海拔 2 500 m 最低（图 1）。

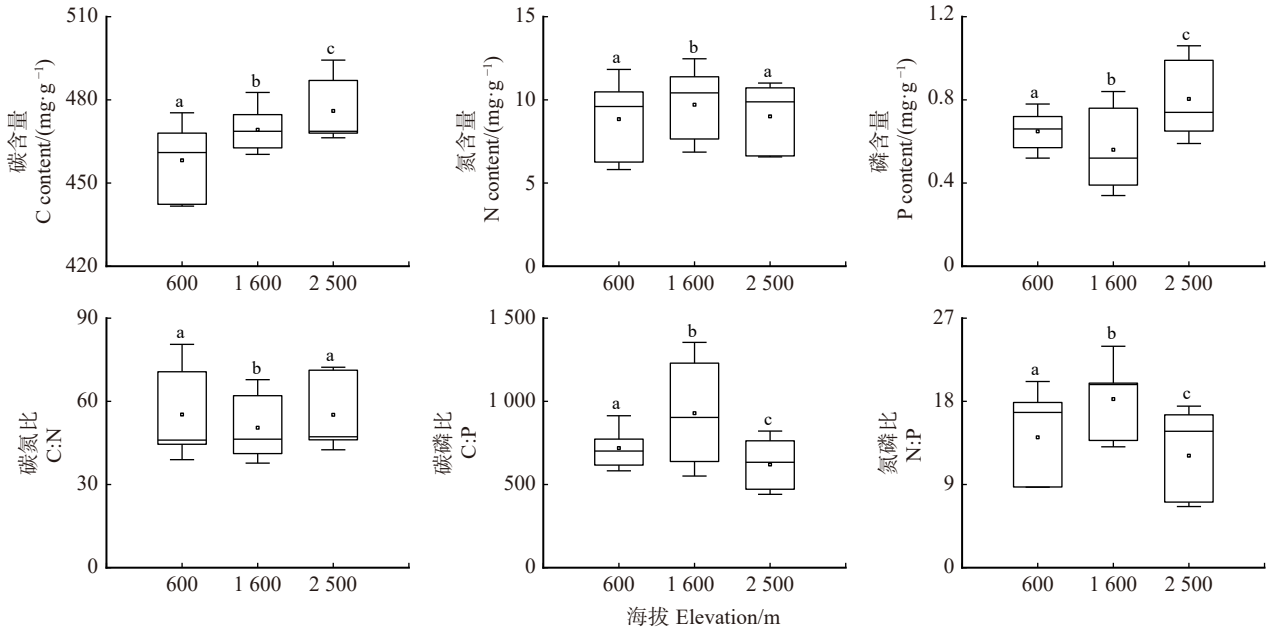
2.2　不同层次优势种幼树枝生态化学计量特征

优势种幼树枝 C、N 含量为下层树种高，而 P 含量为上层树种高，均呈显著差异（$P<0.05$）。从化学计量比值来看，上层优势种幼树枝 C∶N 高于下层，C∶P、N∶P 低于下层，并呈现显著差异（$P<0.05$）（图 2）。

2.3　滇南森林优势种幼树枝化学计量特征相关性分析

海拔 600 m 处，优势种幼树枝 C∶N 与 N∶P 之间呈显著负相关关系，而 C∶P 与 N∶P 之间呈显著正相关关系（$P < 0.05$）；在海拔 1 600 m 处，幼树枝的 C∶N 与 C∶P 之间呈显著正相关关系（$P < 0.05$）；海拔 2 500 m 处，幼树枝 N 含量与 P 含量、C∶N 与 C∶P、C∶N 与 N∶P 之间均呈显著负相关关系，而 C∶P 与 N∶P 之间呈显著正相关关系（$P < 0.05$）（图 3）。

上、下层优势种幼树枝 C、N、P 含量之间均无显著相关性，而 C∶P 与 N∶P 之间均呈显著正相关关



图中“箱子”的上下两端分别表示上四分位数和下四分位数，“箱子”中的点表示平均数，“箱子”中的横线表示中位数。不同小写字母表示差异显著（$P < 0.05$）。下同。The upper and lower ends of the “box” represent the upper quartile and the lower quartile, respectively, the dot in the “box” represents the mean, and the horizontal line in the “box” represents the median value, different lowercase letters indicate there are significant differences at $P < 0.05$ level. The same below.

图 1 滇南 3 种森林优势种幼树枝生态化学计量特征差异分析

Fig. 1 Differences in ecological stoichiometric characteristics of young branches of three dominant forest species in southern Yunnan Province

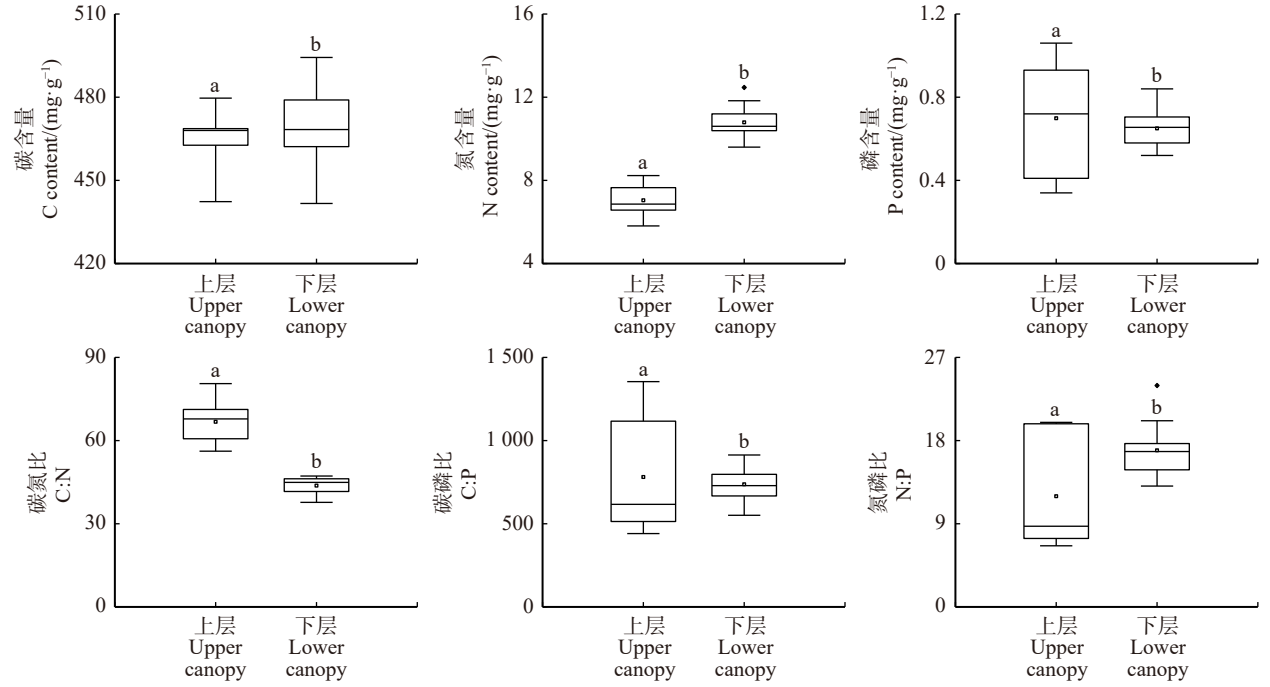


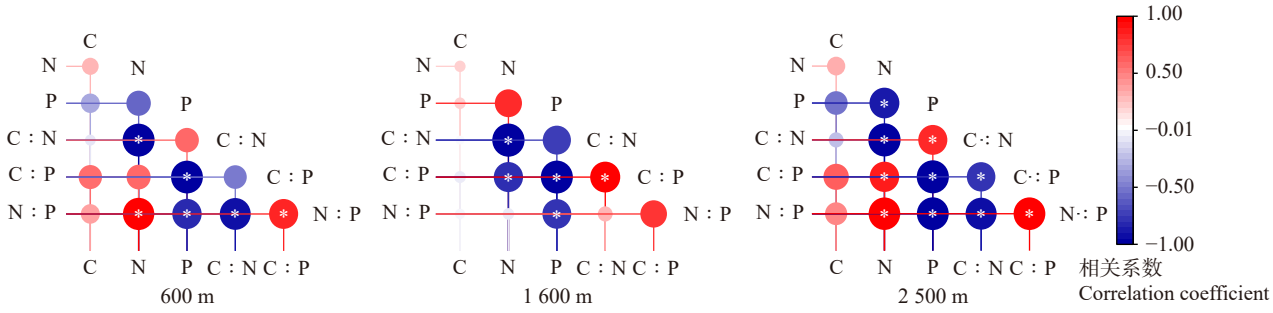
图 2 滇南森林上、下层优势种幼树枝生态化学计量特征比较

Fig. 2 Comparision in stoichiometric characteristics of C, N, and P in sapling branches of dominant species at different canopy layers

系（$P < 0.05$）（图 4）。

2.4 滇南森林优势种幼树枝化学计量特征与环境因子的冗余分析

图 5 显示，海拔与幼树枝 C、P 含量之间夹角小于 90°，表明海拔与 C、P 含量呈正相关关系；海拔与 N 含量、C∶N 之间的夹角近似于 90°，表明海拔与 N 含量、C∶N 并无显著相关关系；海拔与 C∶P、N∶P 之间的夹角大于 90°，表明海拔与 C∶P、N∶P 呈负相关关系。层次与幼树枝 C 含量、N 含量、N∶P 之间夹角小于 90°，表明层次与 C 含量、N 含量、N∶P 呈正相关关系；层次与 P 含量、C∶P 之间的夹角近似于 90°，表明层次与 P 含量、C∶P 并无显著相关关系；层次与 C∶N 之间的夹角大于 90°，表明层次与 C∶N 呈显著负相关关系。



表示显著相关($P < 0.05$)。下同。 represents extremely significant correlation. The same below.

图 3　滇南 3 种森林优势种幼树枝化学计量特征相关性分析

Fig. 3　Correlations between each element in sapling branches of dominant species in three forests

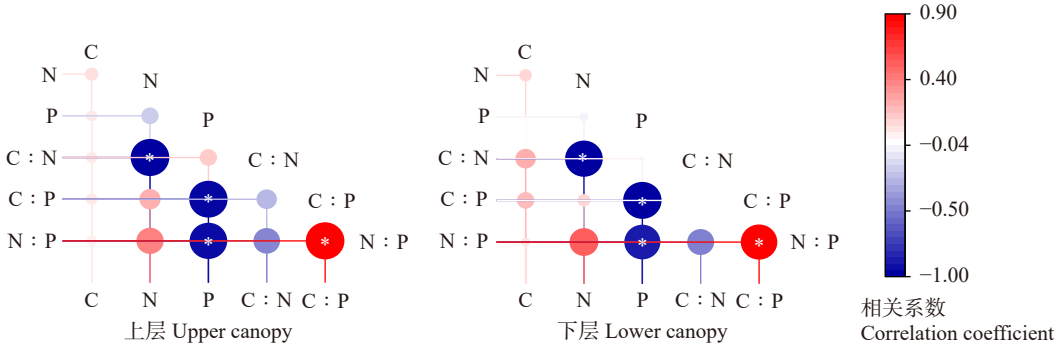


图 4　滇南森林上、下层优势种幼树枝化学计量特征相关性分析

Fig. 4　Correlations of stoichiometric characteristics of young branches of three dominant forest species in southern Yunnan Province

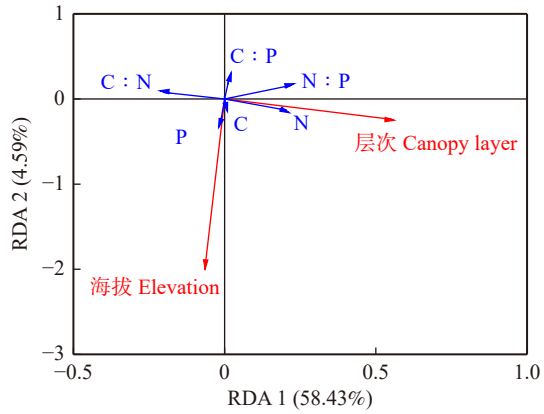


图 5　优势种幼树枝化学计量特征与海拔和层次的冗余分析

Fig. 5　RDA of stoichiometric characteristics of sapling branches, elevation and canopy layers

海拔和层次对 C、N、P 及其比值的解释量分别为 3.79% 和 33.06%，一定程度表明树种所处的群落层次对其化学计量特征的影响高于海拔的影响。

3　讨　　论

3.1　滇南森林优势种幼树枝 C、N、P 含量及其内在关联特征

植物体养分元素中，C 元素是最重要的必需元素之一，同时植物的生长受到 N、P 元素的限制性作用及影响，三者之间的动态平衡是影响植物生产力、养分分布状况、资源吸收利用效率[15,26]。本研究中，滇南森林中，高海拔地区优势种幼树枝 C 元素含量相对较高，表明中山湿性常绿阔叶林碳积累能力相对较强；且该区域降水较多，土壤中的有效态氮可能受到较强的淋溶作用，限制了植物体对 N 元素的吸收利用效率[7,18]。另外，高海拔区域物种可能为了提高自身对不良环境的耐受性从而呈现出高 C 高 P 的元素分布格局[26]，不过对此还有待深入研究。

研究结果显示，滇南森林优势种幼树枝 C、N、P 含量（分别为 467.44、8.93、0.66 mg/g）总体上均显著高于贵州喀斯特常绿落叶阔叶林（分别为 446.40、4.75、0.21 mg/g）[29]，但与神农架常绿落叶阔叶林（分别为 468.74、6.91、0.63 mg/g）[30]和滇中亚高山森林（分别为 472.50、6.42、0.69 mg/g）[7]相比，C、P 含量相近，N 含量显著较高。这很可能是由于本研究对象为幼树，其器官发育状况与成熟树木间存在一定差异；且滇南地区属于热带、亚热带气候的过渡地带，光照充足，降雨量大，昼夜温差幅度较大，从而具有较高的吸收利用资源效率[24,26]。

从植物器官上看，滇南森林优势种幼树枝 C 含量与中国植物叶片平均水平相比较高，N、P 含量相比较低（中国植物叶片 C、N、P 含量平均水平分别为 459.1、18.0、2.3 mg/g[13]），可能是因为在植物各器官中，树枝是连接叶片和树干、根系之间的重要枢纽，需要不断地储存 C 元素以支持其他器官生长发

育；且枝条中含有大量的死细胞，从而其单位养分水平上 N、P 积累显著较低[7,14]。

滇南森林优势种幼树枝 C、N、P 含量之间的相关关系各异，且在不同层次间均无显著相关性。Sun 等[12]认为，这是高等陆生植物响应气候变化的普遍表现方式，说明不同森林类型中，植物枝条生态化学计量特征在群落结构、海拔梯度等环境因素的影响下，会呈现出不同的规律特征。同时，植物体通过调节体内养分元素的分布格局、吸收与利用方式及自身生长机制来长期适应周围生存环境的变化，充分体现了周围环境对植物养分供应的共变性特征[15,26,31]。

3.2 滇南森林优势种幼树枝的元素限制性特征

Sterner 和 Elser[32]提出，植物具有多途径吸收、高效率利用碳的能力，体内 N、P 元素的可获得量可控制其 C 含量，且养分元素的生态化学计量特征与其生长速率关系密切。植物体的快速生长需要大量的核糖体 RNA 合成蛋白质，由于核糖体 RNA 中含有大量的磷，从而使得生长速率高的植物具有较低的 C∶P、N∶P[2,33]。本研究中，热带季节雨林和热带山地雨林优势种幼树枝 C∶P、N∶P 均显著高于中山湿性常绿阔叶林，这可能与土壤养分有关，滇南地区热带森林的土壤类型主要为红壤，铁铝氧化物高，导致 P 与这些铁铝氧化物结合，从而土壤中可供植物利用的有效 P 比较低，植物对 P 的吸收和利用效率较低[7,23−24]。同时，在滇南较低海拔地区，随着生长速率的增加，植物体内 P 含量可能会呈现降低的趋势。然而，Matzek 和 Vitousek 等[34]研究指出，由于受多种因素调控的影响，生长速率假说在高等植物中并不完全适用，因此，有关植物 C∶P、N∶P 等与生长速率之间的关系仍需进一步研究。

从整体上看，滇南森林优势种幼树枝平均 C∶N、C∶P（分别为 52.35、708.24）显著低于神农架常绿落叶阔叶林（分别为 67.83、744.03）[30]和滇中亚高山森林（分别为 74.77、919.79）[7]，表明滇南森林生长的 N、P 限制性较弱，同时也在一定程度上促进了 C 的积累及群落物种更新速率。

已有研究表明，森林群落中，植物叶片 N∶P < 14 时，表示为植物生长氮素受限位点，N∶P > 16 时，表示为磷素受限位点，而 14 < N∶P < 16 时，则受到氮、磷的共同限制作用[1,7,13]。由于本文研究对象为植物枝条，其功能性状与叶片仍存有差异，在综合比较 Koerselman 等[35]和 Güsewell[36]研究结果得出，当 N∶P < 10 时，植物生长主要受到 N 元素的限制作用，当 N∶P > 20 时，主要受限于 P 元素，当 10 < N∶P < 20 时，则受到二者共同作用。本研究结果显示，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枝 N∶P（分别为 13.57、19.09、11.45）均介于 10 ~ 20 间，与张雨鉴等[7]研究滇中森林植物枝条的氮磷比阈值一致，且与栗忠飞等[27]和门世争等[37]对西双版纳地区植物叶片的研究结果高度近似（分别为 11.23、18.52、13.29 和 12.5、20.8、16.9），说明植物枝条的元素受限制性特征很大程度上与叶片相同，也可作为判断周围环境与植物养分供应状况的重要指标。总体而言，滇南地区热带、亚热带森林植物的生长发育可能更多的受到 N、P 元素的共同限制作用。

3.3 滇南森林优势种幼树枝生态化学计量特征对群落结构和海拔梯度变化的响应

滇南森林中，上层优势种幼树枝 C、N 含量低于下层，P 含量则高于下层，从而上层 C∶N 高于下层，C∶P 近似于下层，N∶P 则低于下层，说明上层优势种幼树枝的养分利用速率较高，而下层优势种的养分积累速率较高；同时也表明植物枝条养分元素动态平衡与群落结构紧密相关，且 C、N、P 的供需不足可能会限制植物的正常生长，因而上、下层优势种生态位出现明显差异[4,21,26]。同时，森林上层优势种幼树枝 N∶P（11.73）接近于 10，下层优势种（17.68）接近于 20，说明上层树种生长发育可能更多地受到 N 元素的限制作用，而下层树种则可能受到 P 元素的限制作用。

滇南森林随海拔梯度的上升，优势种幼树枝 C、N、P 含量呈增加特征，这与王晶苑等[38]研究结果不同。究其原因，可能与研究对象为对外界环境变化敏感的幼树有关[27]。此外，随海拔梯度的变化，土壤元素含量的变化及供给特征的改变，也可能是导致本研究中这一现象的关键因素[18−19,24]，且值得继续深入探索。

陈晓萍等[3]和黄雍容等[11]认为气候、地理等环境因子与植物体内元素含量呈密切正相关关系，而本文冗余分析显示（图 5），物种所处群落层次对其枝条生态化学计量特征的影响程度大于海拔梯度。这一结果并不符合研究者们在生态化学计量科学领域提出的“温度–生物地球化学假说”和“温度–植物生理假说”，但从另一角度支持了该领域的“物种组成假说”[39−41]。

4 结 论

（1）滇南 3 种森林优势种幼树枝生态化学计量呈现 C、N、P 元素含量相对较高、C∶N 和 C∶P 相对较低的分配格局特征。这反映出滇南森林植被 C 素分解释放相对较快，植被生长受 N、P 元素共同限制。同时，滇南森林上层树种对养分元素的吸收利用效率高于下层树种。

(2)滇南森林物种所处的群落层次对其枝化学计量特征的影响程度大于海拔因素,该结论支持了生态化学计量领域的“物种组成假说”。

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: 540−550.

[2] 曾冬萍, 蒋利玲, 曾从盛, 等. 生态化学计量学特征及其应用研究进展 [J]. 生态学报, 2013, 33(18): 5484−5492.
Zeng D P, Jiang L L, Zeng C S, et al. Reviews on the ecological stoichiometry characteristics and its applications[J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(18): 5484−5492.

[3] 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.
Chen X P, Guo B Q, Zhong Q L, et al. Response of fine root carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry to soil nutrients in *Pinus taiwanensis* along an elevation gradient in the Wuyi Mountains[J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(1): 273−281.

[4] 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.

[5] 姜沛沛, 曹杨, 陈云明, 等. 不同林龄油松 (*Pinus tabulaeformis*) 人工林植物、凋落物与土壤 C、N、P 化学计量特征 [J]. 生态学报, 2016, 36(19): 6188−6197.
Jiang P P, Cao Y, Chen Y M, et al. Variation of C, N, and P stoichiometry in plant tissue, litter, and soil during stand development in *Pinus tabulaeformis* plantation[J]. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(19): 6188−6197.

[6] Xiao L, Liu G B, Li P, et al. Ecological stoichiometry of plant-soil-enzyme interactions drives secondary plant succession in the abandoned grasslands of Loess Plateau, China[J]. Catena, 2021, 202: 105302.

[7] 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.
Zhang Y J, Song Y L, Wang K Q. Ecological stoichiometry of various organs in the tree layer of subalpine forests in central Yunnan, China[J]. Chinese Journal of Ecology, 2019, 38(6): 1669−1678.

[8] 刘玥, 杨继松, 于洋, 等. 辽河口不同类型湿地土壤碳氮磷生态化学计量学特征 [J]. 生态学杂志, 2020, 39(9): 193−202.
Liu Y, Yang J S, Yu Y, et al. Stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus of soil in the Liaohe Estuary Wetlands[J]. Chinese Journal of Ecology, 2020, 39(9): 193−202.

[9] 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.

[10] 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.

[11] 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.
Huang Y R, Gao W, Huang S D, et al. Ecostoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus in Fujian evergreen broad-leaved forest[J]. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(5): 1991−2000.

[12] 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.

[13] 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.

[14] 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.

[15] 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[J]. PLoS One, 2020, 15(8): e0230089.

[16] 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.
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.

[17] 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.

[18] 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.

[19] 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.
Li J Q, Song X Y, Cao M. Response of tree seedlings to altitudinal gradient and its seasonal variation in Ailao Mountain and Yulong Mountain, Yunnan Province, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2016, 27(11): 3403−3412.

[20] 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.

[21] 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.

[22] Wu Z Y. The vegetation of China (in Chinese)[M]. China Agricultural University Press, 1980: 889−916.

[23] 王煊妮, 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]. 云南大学学报(自然科学版), 2017, 39(4): 701−711.
Wang X N, Zhang L. Species diversity and distribution of mistletoes and hosts in four different habitats in Xishuangbanna, Southwest China[J]. Journal of Yunnan University (Natural

Sciences Edition), 2017, 39(4): 701−711.

[24] 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.
Lu T P, Wang Y F, Wang L M, et al. Effect of the humidity/aridity gradient on the ecological stoichiometry of soil and leaves in Xishuangbanna tropical rainforest[J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(7): 2333−2343.

[25] 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.
Li X, Tan N D, Wu T, et al. Plant growth and C∶N∶P stoichiometry characteristics in response to experimental warming in four co-occurring subtropical forest tree seedling[J]. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(15): 6146−6158.

[26] 屠晶, 栗忠飞, 孙靖, 等. 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 [J]. 林业科学研究, 2022, 35, (5): 146−155.
Tu J, Li Z F, Sun J, et al. Sapling stem stoichiometry of dominant species in three types of tropical forests in southern Yunnan[J]. Forest Research, 2022, 35, (5): 146−155.

[27] 栗忠飞, 郭盘江, 刘文胜, 等. 哀牢山常绿阔叶林幼树 C、N、P 生态化学计量特征 [J]. 东北林业大学学报, 2013, 41(4): 22−26.
Li Z F, Guo P J, Liu W S, et al. C, N and P soichiometry of young trees in montane moist evergreen broad-leaved forest of Ailao Mountains[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2013, 41(4): 22−26.

[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)[M]. 北京: 中国环境科学出版社, 2015.
Ministry of Environmental Protection. Technical guidelines for biodiversity monitoring-terrestrial vascular plants (HJ710.1−2014)[M]. Beijing: China Environmental Science Press, 2015.

[29] 刘立斌, 钟巧连, 倪健. 贵州高原型喀斯特次生林 C、N、P 生态化学计量特征与储量 [J]. 生态学报, 2019, 39(22): 8606−8614.
Liu L B, Zhong Q L, Ni J. Ecosystem C∶N∶P stoichiometry and storages of a secondary plateau-surface karst forest in Guizhou Province, southwestern China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(22): 8606−8614.

[30] 刘璐, 葛结林, 舒化伟, 等. 神农架常绿落叶阔叶混交林碳氮磷化学计量比 [J]. 植物生态学报, 2019, 43(6): 482−489.
Liu L, Ge J L, Shu H W, et al. C, N and P stoichiometric ratios in mixed evergreen and deciduous broadleaved forests in Shennongjia, China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2019, 43(6): 482−489.

[31] Kang H Z, Zhuang H L, Wu L L, et al. Variation in leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry in *Picea abies* across Europe: an analysis based on local observations[J]. Forest Ecology and Management, 2011, 261(2): 195−202.

[32] Sterner R W, Elser J J. Ecological Stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere[M]. Princeton: Princeton University Press, 2002.

[33] 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.

[34] Matzek V, Vitousek P M. N∶P stoichiometry and protein: RNA ratios in vascular plants: an evaluation of the growth-rate hypothesis[J]. Ecology Letters, 2009, 12(8): 765−771.

[35] Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation N: P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation[J]. Journal of Applied Ecology, 1996, 33(6): 1441−1450.

[36] Güsewell S. N∶P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance[J]. New Phytologist, 2004, 164(2): 243−266.

[37] 门世争, 刘文耀, 莫雨轩, 等. 云南西双版纳常见寄生植物生态化学计量特征及其与寄主的关系 [J]. 亚热带植物科学, 2020, 49(4): 270−278.
Men S Z, Liu W Y, Mo Y X, et al. Ecological soichiometry of common parasitic plants and the relationship with their hosts in Xishuangbanna, Yunnan[J]. Subtropical Plant Science, 2020, 49(4): 270−278.

[38] 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.
Wang J Y, Wang S Q, Li R L, et al. C∶N∶P stoichiometric characteristics of four forest types' dominant tree species in China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2011, 35(6): 587−595.

[39] 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.

[40] Minden V, Kleyer M. Internal and external regulation of plant organ stoichiometry[J]. Plant Biology, 2014, 16(5): 897−907.

[41] 马玉珠, 钟全林, 靳冰洁, 等. 中国植物细根碳、氮、磷化学计量学的空间变化及其影响因子 [J]. 植物生态学报, 2015, 39(2): 159−166.
Ma Y Z, Zhong Q L, Jin B J, et al. Spatial changes and influencing factors of fine root carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of plants in China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2015, 39(2): 159−166.

（责任编辑 范 娟
责任编委 臧润国）