

DOI: 10. 11913/PSJ. 2095-0837. 2022. 50637

王倩, 莫雨轩, 刘文耀. 半附生榕树斜叶榕不同生长阶段基质的生态化学计量特征与养分动态 [J]. 植物科学学报, 2022, 40(5) : 637-645
Wang Q, Mo YX, Liu WY. Ecological stoichiometry and nutrient dynamics of substrates in hemi-epiphytic figs (*Ficus tinctoria* subsp. *gibbosa* (Bl.) Corner) during different growth stages [J]. *Plant Science Journal*, 2022, 40(5) : 637-645

半附生榕树斜叶榕不同生长阶段基质的 生态化学计量特征与养分动态

王倩^{1,2}, 莫雨轩^{1,2}, 刘文耀^{1*}

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 云南勐腊, 666303; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 斜叶榕(*Ficus tinctoria* subsp. *gibbosa* (Bl.) Corner) 是热带雨林中“绞杀”现象最普遍的半附生植物。其生活史经历附生、半附生和独立乔木生长阶段, 生长基质由林冠腐殖质转变为土壤。本文以西双版纳斜叶榕为研究对象, 测定不同生长阶段不同基质(林冠腐殖质、林地土壤) 的总碳(TC)、全氮(TN)、全磷(TP)、全钾(TK)、全钙(Ca)、全镁(Mg) 含量以及 C、N、P 的化学计量比, 探究 C、N、P 化学计量特征与养分随植物生长的变化规律。结果显示: 附生阶段林冠腐殖质的 TC、TN、TP、TK 和 Mg 含量显著高于半附生与独立乔木阶段地表腐殖质, 而 Ca 含量则低于后者。TC、TN 含量在附生阶段与独立乔木阶段较高, 半附生阶段较低; 在半附生阶段土壤 TP 含量较低。半附生阶段土壤 C : N、N : P 较高, 而 C : P 较低。TC、TN 含量与 C : N、C : P、N : P 均呈极显著正相关, TP 含量与 C : P、N : P 显著负相关。西双版纳地区半附生斜叶榕土壤 C : N、C : P 和 N : P 比值均低于全国土壤的均值, 半附生阶段受 P 的限制较明显。

关键词: 半附生榕树; 斜叶榕; 化学计量; 基质; 生长阶段

中图分类号: Q948

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2022) 05-0637-09

Ecological stoichiometry and nutrient dynamics of substrates in hemi-epiphytic figs (*Ficus tinctoria* subsp. *gibbosa* (Bl.) Corner) during different growth stages

Wang Qian^{1,2}, Mo Yu-Xuan^{1,2}, Liu Wen-Yao^{1*}

(1. CAS Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: *Ficus tinctoria* subsp. *gibbosa* (Bl.) Corner is the most “strangling” hemi-epiphytic fig in tropical forests. Its life history changes from epiphytic seedling to transitional juvenile and free-standing adult stages, with growth substrate shifting from canopy humus to soil. Here, we measured the concentrations of total carbon (TC), total nitrogen (TN), total phosphorus (TP), total potassium (TK), total calcium (Ca) and total magnesium (Mg), as well as the stoichiometric ratio of C : N : P, in substrates of the hemi-epiphytic fig (*F. tinctoria*) during different growth stages in Xishuangbanna, Yunnan Province, China. Results showed that the TC, TN, TP, TK, and Mg concentrations were significantly higher in canopy humus than in

收稿日期: 2022-03-14, 修回日期: 2022-04-24。

基金项目: 国家自然科学基金(42071071, 31770496); 中国科学院生物资源保护保护策略项目(ZSSD-016); 中国科学院“135”项目(2017XTBG-T01, 2017XTBG-F01)。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (42071071, 31770496), Biodiversity Conservation Strategy Program of Chinese Academy of Sciences (ZSSD-016), and CAS “135” Program (2017XTBG-T01, 2017XTBG-F01)。

作者简介: 王倩(1998-), 女, 硕士研究生, 研究方向为植物生态学(E-mail: wangqian@xtbg.ac.cn)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: liuwuy@xtbg.ac.cn)。

forest floor humus, while Ca content was lower. Both TC and TN concentrations were higher in the epiphytic and free-standing adult stages than in the hemi-epiphytic stage. Soil TP concentration was lower in the hemi-epiphytic stage than other stages. The soil C : N and N : P ratios were the highest in the hemi-epiphytic stage, whereas the C : P ratio was lower. Both TC and TN were significantly positively correlated with the C : N, C : P and N : P ratios, while TP was significantly negatively correlated with C : P and N : P. The soil C : N, C : P and N : P ratios of the hemi-epiphytic fig in Xishuangbanna were lower than the national soil average in China. The hemi-epiphytic stage was obviously limited by soil P.

Key words: Hemi-epiphytic fig; *Ficus tinctoria*; Stoichiometry; Substrate; Growth stage

桑科榕属(*Ficus*)植物是全球热带雨林生态系统的重要组成物种^[1,2]。因其与许多动、植物物种之间的相互作用,使它们成为重要的生态种群,在热带森林生态系统生物多样性格局形成及其维持、物质循环等方面具有重要的生态功能^[1-3]。全世界有近 800 种榕树,其中约有 300 种为半附生榕树^[4,5]。半附生榕树独特的生活史是适应热带雨林复杂的环境条件、减少与其他物种激烈竞争而进化出的生存策略。就其栖息地的广度、物种数量和生物量而言,最为突出的半附生榕树是绞杀榕^[6,7],其中斜叶榕(*F. tinctoria* subsp. *gibbosa* (Bl.) Corner)是热带雨林中“绞杀”现象最普遍的半附生榕树种类之一^[2,7-9]。在热带复杂的环境条件下,许多半附生榕经历附生、半附生和独立乔木生长阶段^[5-7],生境从林冠转变为陆地,生长基质从林冠腐殖质转换为土壤^[8,9]。同种植物不同生长阶段基质类型及分布方式的差异可能反映了植物对环境变化的特殊适应策略,导致其生态化学计量特征与养分利用策略有所不同。研究生态过程中生物与环境间能量以及多种化学元素的交互作用是生态化学计量的主要内容^[10,11]。土壤是森林生态系统中物质和能量交换的重要参与者和载体,为植物生长提供所必需的矿质营养和水分,从而对植物群落结构和功能具有重要影响^[12,13]。C、N、P 是土壤主要的养分元素,其相对组成影响有机质分解、微生物种群动态、根系养分吸收等一系列生物化学进程,并进一步影响土壤 C、N、P 循环对全球变化的响应与反馈^[14]。土壤养分含量及元素间的化学计量关系在平衡植物生长、养分循环与生态系统功能等方面具有重要作用^[14,15]。土壤 C、N、P 计量比不仅反映了土壤肥力与植物营养状况^[16],还可以作为养分限制、碳氮磷饱和的诊断和有效预测指标^[17]。

基质类型与生长阶段是影响植物生长基质养分有效性的重要因素。研究表明,林冠腐殖质与林下地表腐殖质在理化特性、微生物量与酶活性方面存在较大差异,林冠腐殖质是一类具有较高生物活性的有机土类物质^[18]。在西双版纳石灰山热带季节性湿润林中,不同生境下兰科、蕨类等 9 种兼性附生植物的叶片表现出较强的化学计量可塑性,以此来应对生境转变^[19]。王振宇等^[20]研究发现,不同生长阶段杉木(*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.)人工林土壤的 C、N、P 化学计量特征与养分动态存在较大的差异,人工林发育到成熟期受到 P 的限制。在南亚热带森林的不同演替阶段中,土壤 N 含量与 N : P 随演替进程而增加, P 含量以演替中期混交林最为丰富, P 是该地区森林生态系统生物生长和重要生态过程的限制因子^[21]。前人对热带地区榕树生态学的研究较多,主要集中于榕树与榕小蜂的协同进化,半附生榕树的水分生理生态特性、水分利用等方面^[8,9,22]。但对热带半附生榕树不同生长阶段基质的化学计量特征与养分动态的报道较少。

西双版纳是世界上榕属植物集中分布的热点地区之一^[2,4,23]。西双版纳热带植物园是我国面积最大(1125 hm²)、收集物种最丰富、专类园区最多的植物园,其中榕树专类园包含 81 种榕树(16 种为半附生榕树)。在西双版纳热带植物园园区中,以半附生榕树斜叶榕为主的构成的“绞杀现象”随处可见^[2,8,9]。园区分布有大量处于不同生长阶段(附生、半附生、独立乔木)的半附生榕树及其宿主,为在同质园条件下开展半附生榕树不同生长阶段的基质化学计量特征与养分动态研究提供了得天独厚的场所。本研究采用空间代替时间的方法,选取西双版纳热带植物园内的半附生榕树斜叶榕,分

析附生、半附生和独立乔木3个不同生长阶段基质(林冠腐殖质、林地土壤)的元素含量及化学计量比的变化,试图回答以下科学问题:斜叶榕在不同生长阶段的基质化学计量特征与养分动态如何?养分元素随其生长阶段的变化趋势及养分限制情况怎样?研究结果旨在为深入探讨热带森林生态系统的养分循环以及生物多样性保护与管理提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究在中国科学院西双版纳热带植物园(21°52′~22°57′N, 101°14′~101°18′E)进行。研究区平均海拔约600 m,地处热带北缘,属于西南季风气候区滇南热带季风气候类型。年平均降水量为1557 mm,全年分为雾凉季(11月~翌年2月)、干季(3~4月)、雨季(5~10月)。全年平均气温为21.3℃,降水分配不均,具有明显干季和雨季的交替特征^[7]。园区属丘陵—低中山地貌,主要土壤类型为红壤,土质粘重,偏酸性,pH值为4~6^[8]。西双版纳热带植物园内,以半附生斜叶榕为主的“绞杀现象”随处可见,而油棕(*Elaeis guineensis* Jacq.)是斜叶榕附生的主要宿主,园区分布着大量处于不同生长阶段的斜叶榕和油棕。

1.2 样地调查与采样

本研究以半附生斜叶榕为实验材料。参照Liu等^[9]、王平元等^[10]的研究方法,将半附生榕树分为3个生长阶段:附生阶段、半附生阶段和独立乔木阶段。其中,附生幼苗阶段:榕树幼苗附生于宿主油棕树冠,生长基质为林冠腐殖质;半附生阶段:榕树植株生长旺盛,其气生根缠绕于宿主树干上,有部分气生根进入土壤;独立乔木阶段:榕树生长进入后期,其气生根系密集缠绕于宿主树干进入土壤,宿主被绞杀至死,形成独立的乔木。

西双版纳热带植物园面积较大,为尽可能减少微环境对半附生榕树的影响,在踏查全园区的基础上,我们选择生境条件相似的区域作为研究样地,并确保每一生长阶段的样树至少有5个重复。根据上述对半附生斜叶榕不同生长阶段的划分方法,分别选择附生、半附生、独立乔木3个阶段的植株各5株,于2021年干季3~4月期间,分别采集附生阶段的林冠腐殖质、半附生与独立乔木阶段的地表腐殖质以及不同深度土层(0~5、5~10、10~

20和20~30 cm)等基质的样品。林冠腐殖质的采集方法是:在安全绳和梯子的辅助下,进入斜叶榕宿主油棕树冠层,用铲子挖取树杈处已分解的林冠腐殖质,在简单去除附生植物及未分解的物质后,装入自封袋中保存。按照森林土壤的混合采样方法进行林下土壤样品的采集,以每棵样树为中心,按照120度分设3个取样点,在距离树干1 m位置采集土样,除去地表未分解的枯枝落叶后,收集分解的腐殖质,然后用土钻分别采集0~5、5~10、10~20和20~30 cm深度的土样,每一土层采样后混合,作为各层的土样;如土样量过多,可将样品充分混合后,采用四分法采集约300 g土样。采集土样的同时,记录样地生境条件、半附生榕树与宿主生长状况等信息。采集的土样在捡除杂质后装入自封袋中。所有样品带回实验室。将野外采集的不同基质样品分为两部分,一部分(约50 g)土样经自然风干,过20目筛后用于分析土壤pH值。另一部分样品置于烘箱内于105℃烘干48 h至恒重。烘干后的生长基质放入研钵研磨,过60目筛,装入自封袋;烘干的植物样品用植物粉碎机粉碎至粉末状态,装袋编号以待进一步分析。

1.3 样品化学成分分析

不同基质(腐殖质、土壤)样品的含水量采用烘干法测定;pH值采用电位法测定(土水比为1:2.5)。腐殖质和土壤样品经烘箱烘干,剔除杂物后,研磨过100目筛,再进行元素含量测定。不同基质中C、N含量用碳氮分析仪(Vario MAX CN, Elementar Analysensysteme GmbH, 德国)测定,P、K、Ca和Mg含量采用电感耦合等离子体原子发射光谱仪(iCAP6300, Thermo Fisher Scientific, 美国)测定^[24]。

1.4 数据分析

数据分析前均进行正态性和方差齐性检验。利用单因素方差(One-way ANOVA)分别分析生长阶段和土层深度对榕树生长基质理化性质和化学计量比的影响,之后采用Tukey多重比较分析不同生长阶段或不同土层深度之间的差异。采用Pearson Correlation分析化学计量比与基质含水量、pH值,以及总碳(TC)、全氮(TN)、全磷(TP)、全钾(TK)、全钙(Ca)、全镁(Mg)含量的相关性,所有统计分析均采用SPSS 24.0软件完成,运用Excel和Sigmaplot 14.0软件绘图。

2 结果与分析

2.1 不同生长阶段斜叶榕基质的养分含量

对半附生斜叶榕不同生长阶段基质养分含量的测定结果表明, 附生阶段林冠腐殖质中 C、N、P、K 和 Mg 的含量均高于半附生和独立乔木阶段地表的腐殖质和土壤, 而 Ca 含量则低于后者(图 1)。在半附生阶段, 不同深度土层间的 C 含量存在显著差异($P < 0.05$), 其中 0 ~ 5 cm 土层显著高于 10 ~ 30 cm; 半附生阶段同一土层深度的 C 含量均显著高于独立乔木阶段, 半附生和独立乔木阶段地表腐殖质中的 C 含量均显著高于其他土层, 不同生长阶段林冠与地表腐殖质中的 C 含量无显著差异。N 含量在半附生阶段不同土层之间差异显著($P < 0.05$), 其中 0 ~ 5 cm 土层 TN 显著高于 5 ~ 30 cm; 同一深度土层半附生阶段土壤 N 含量显著高于独立乔木阶段, 半附生及独立木成年阶段地表腐殖质中 N 含量均显著高于其他土层。林冠与地表腐殖质中的 P 含量显著高于土壤, 但不同生长阶段间及不同深度土层间 P 含量的差异均不显著。附生阶段林冠腐殖质的 K 含量高于土壤, 半附生

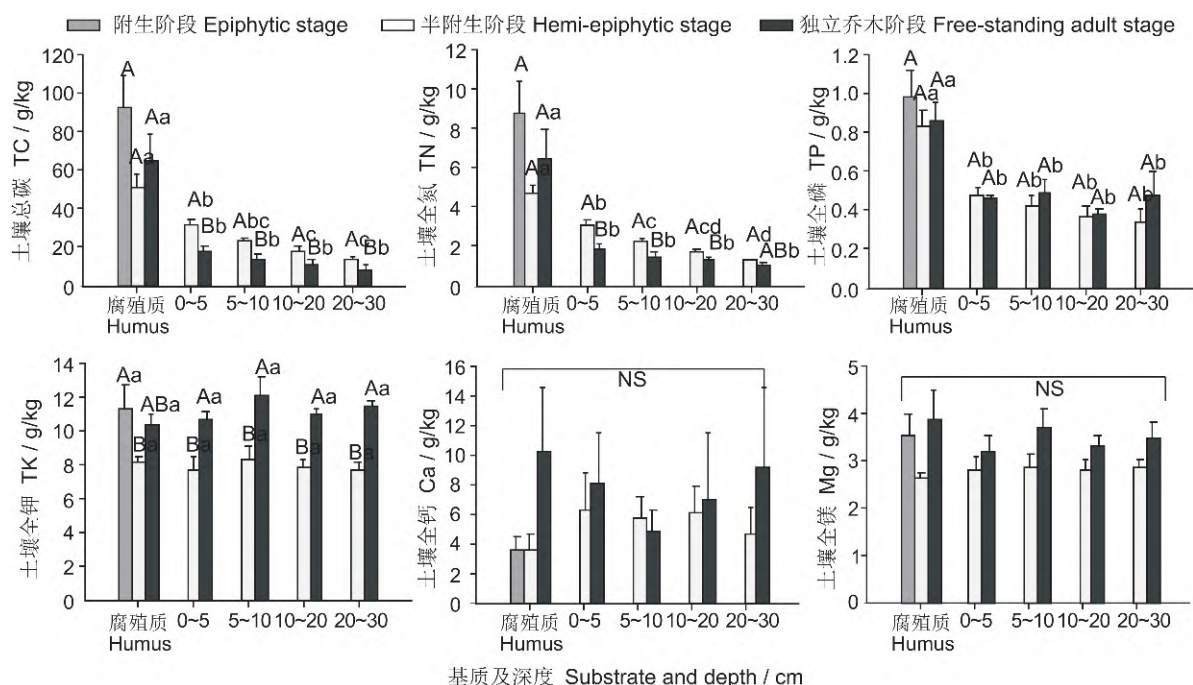
阶段各个土层中的 K 含量显著低于独立乔木阶段。Ca、Mg 含量在不同生长阶段间及不同土层间的差异均不显著。

2.2 不同生长阶段斜叶榕基质 C、N、P 化学计量比

由于林冠与林地腐殖质 C、N 含量在不同生长阶段间的差异不显著, 且变化趋势较为一致, 导致生长阶段对腐殖质 C:N 的影响不显著。由图 2 可看出, 不同土层的 C:N 在独立乔木阶段存在显著差异, 表现为 0 ~ 10 cm 土层显著高于其他土层; 不同生长阶段 0 ~ 30 cm 土层间 C:N 的差异显著, 附生阶段明显高于独立乔木阶段。附生阶段林冠腐殖质的 C:N、C:P 均显著高于不同土层土壤, 但不同生长阶段间的差异不显著; 同一土层的 C:P、N:P 均表现为半附生阶段显著高于独立乔木阶段。林冠与地表腐殖质的 N:P 均显著高于土壤, 半附生阶段不同土层的 N:P 间有明显差异, 其中 0 ~ 5 cm 土层显著高于其他土层。

2.3 斜叶榕基质 C、N、P 生态计量比与基质理化性质的相关性

在半附生斜叶榕生活史中, 生长基质有腐殖质



不同大写字母代表同一土层养分含量在不同生长阶段之间差异显著($P < 0.05$), 不同小写字母代表同一生长阶段养分含量在不同土层之间差异显著($P < 0.05$), NS 表示无显著差异, 下同。

Different capital letters indicate significant differences in substrate nutrient content in same soil layer at different growth stages in *Ficus tinctoria* ($P < 0.05$). Different lowercase letters indicate significant differences in substrate nutrient content in different soil layers at same growth stage in *F. tinctoria* ($P < 0.05$). NS represents no significant difference. Same below.

图 1 半附生斜叶榕不同生长阶段腐殖质与土壤的养分含量

Fig. 1 Nutrient content in humus and soil of hemi-epiphytic fig *Ficus tinctoria* during different growth stages

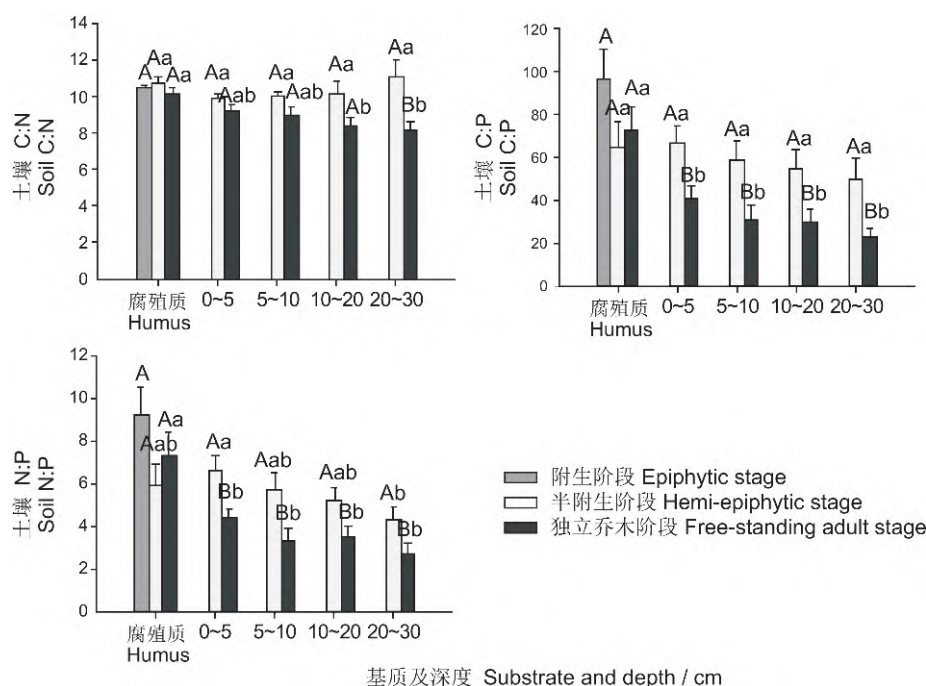


图2 半附生斜叶榕不同生长阶段腐殖质及土壤 C、N、P 化学计量特征

Fig. 2 C : N : P stoichiometry of humus and soil of hemi-epiphytic fig *Ficus tinctoria* during different growth stages

与土壤两类。通过对腐殖质 C、N、P 化学计量与基质含水量、pH 值的相关性分析,结果显示,在腐殖质中,含水量分别与 TC、TN、C : P 呈极显著正相关, pH 值与 Ca 呈显著正相关, TC 分别与 TN、C : P、N : P 呈极显著正相关, TN 分别与 C : P、N : P 呈极显著正相关, TP 与 C : N 呈显著负相关, TK 与 Mg 呈极显著正相关, Ca、Mg 均与 C : N 呈显著负相关, C : P 与 N : P 呈极显著正相关(表 1)。

对半附生斜叶榕土壤 C、N、P 化学计量与含

水量、pH 的相关性进行分析,结果表明,含水量与 TC、TN 呈显著正相关,与 TK、Mg 呈极显著正相关; pH 与 TK 呈显著负相关,而与 Ca、C : N 呈显著正相关; TC 与 TN、C : N、C : P、N : P 呈显著正相关,而与 TK 呈显著负相关; TN 与 TP、C : N、C : P、N : P 呈显著正相关,与 TK 呈显著负相关; TP 与 Ca、Mg 呈显著正相关,与 C : N、N : P 呈显著负相关; TK 与 Mg 呈显著正相关,而与 C : N、C : P、N : P 呈显著负相关(表 2)。但 Ca 与其他元素及化学计量比的相关性

表1 半附生榕树斜叶榕腐殖质理化性质和 C、N、P 计量比的相关系数

Table 2 Correlation coefficients between humus physicochemical properties and C : N : P stoichiometry of hemi-epiphytic fig *Ficus tinctoria*

指标 Index	WC	pH	TC	TN	TP	TK	Ca	Mg	C : N	C : P
pH	0.092									
TC	0.834 ***	-0.143								
TN	0.848 ***	-0.103	0.993 ***							
TP	0.336	0.065	0.436	0.476						
TK	0.042	-0.169	0.156	0.185	0.257					
Ca	0.174	0.536 *	0.303	0.363	0.320	-0.087				
Mg	0.183	0.315	0.234	0.287	0.321	0.770 ***	0.407			
C : N	-0.325	-0.151	-0.249	-0.355	-0.528 *	-0.363	-0.514 *	-0.552 *		
C : P	0.681 **	-0.273	0.837 ***	0.806 ***	-0.083	0.025	0.129	0.064	0.025	
N : P	0.732	-0.234	0.867 ***	0.854 ***	-0.009	0.078	0.212	0.148	-0.126	0.988 ***

注: WC、TC、TN、TP、TK、Ca、Mg 分别表示基质含水量、总碳、总氮、总磷、总钾、总钙和总镁; *、**、*** 分别表示 $P < 0.05$ 、 $P < 0.01$ 和 $P < 0.001$ 。下同。

Notes: WC, TC, TN, TP, TK, Ca, and Mg represent substrate water content, total C, total N, total P, total K, total Ca, and total Mg, respectively. *, **, and *** represent significant correlation at $P < 0.05$, 0.01, and 0.001 level, respectively. Same below.

表 2 半附生榕树斜叶榕土壤理化性质和 C、N、P 计量比的相关系数
Table 2 Correlation coefficients between soil physicochemical properties and C : N : P stoichiometry in hemi-epiphytic fig *Ficus tinctoria*

指标 Index	WC	pH	TC	TN	TP	TK	Ca	Mg	C : N	C : P
pH	-0.212									
TC	0.268*	0.026								
TN	0.325*	-0.056	0.969***							
TP	0.227	0.214	0.196	0.295*						
TK	0.349**	-0.525***	-0.417***	-0.293*	0.137					
Ca	0.012	0.398**	0.069	0.089	0.664***	-0.113				
Mg	0.423***	0.054	-0.182	-0.117	0.323*	0.593***	0.108			
C : N	-0.019	0.348**	0.633***	0.437***	-0.125	-0.608***	0.029	-0.272*		
C : P	0.051	-0.021	0.838***	0.718***	-0.294*	-0.556***	-0.188	-0.431***	0.796***	
N : P	0.098	-0.147	0.837***	0.771***	-0.314*	-0.469***	-0.248	-0.434***	0.619***	0.963***

不显著。

3 讨论

3.1 不同生长阶段斜叶榕土壤及腐殖质养分含量的变化

腐殖质和土壤均为植物重要的生长基质，它们为植物及其他生物的生长发育提供了支撑和丰富的营养物质，但腐殖质和土壤养分特征在时间和空间上具有巨大的差异性^[25, 26]。本研究结果表明，在半附生斜叶榕宿主油棕林冠的腐殖质中，其 C、N、P、K、Mg 元素的含量均大于林地腐殖质和土壤，而 Ca 含量则低于土壤，这与王高升等^[14]的报道一致，可能是林冠腐殖质在组成与来源上不同于林地腐殖质土壤，使得其养分含量及生物活性均较高。随着斜叶榕附生幼苗的生长发育，仅靠油棕林冠腐殖质的养分难以满足其生长所需，故生出气生根缠绕宿主树干，并逐渐进入土壤，其生长基质也由林冠腐殖质转变为土壤，并与宿主油棕争夺养分资源。从附生阶段到半附生阶段、独立乔木阶段，基质 TC、TN 的含量呈现出先减少后增加的趋势，表现为附生阶段与独立乔木阶段较高，而半附生阶段较低。这可能是半附生阶段生长旺盛期，对资源需求量大，造成土壤 TC 含量下降，到了独立乔木阶段后，生长速率趋缓，林地凋落物和植物根系不断积累、分解和养分释放，使得土壤有机碳含量有所回升。对不同林龄马尾松(*Pinus massoniana* Lamb.) 人工林的研究表明，土壤 TC、TN 含量随林龄增加逐渐降低，至成熟林有所回升，可能与中林龄至近成熟林阶段林分生产力高、生物量大、林地土壤养分消耗量大等密切相关^[27, 28]，

这与本文的结果基本相似。但也有不同的报道，如吴明等^[29]对杉木人工林和崔宁浩等^[30]对马尾松人工林的研究均表明，土壤 TC、TN 含量随林龄的增加而增加，而王振宇等^[31]则发现，随着林分的发育，杉木人工林土壤 TC、TN 含量无显著变化。因此，森林土壤 TC、TN 的含量可能随森林类型、林龄以及立地条件等的变化而存在较大差异。

本研究发现，林冠腐殖质的 TP、TK、Mg 含量大于林下土壤，而 Ca 含量在土壤中较高，这与王高升等^[14]的研究结果相似。TP、TK、Ca、Mg 元素含量在半附生斜叶榕不同生长阶段及不同土层间的差异均不显著。有研究表明，这些元素含量与土壤母质类型、风化程度等密切相关，它们在 0 ~ 60 cm 土层中的变化很小^[21, 31]。此外，本研究所在的西双版纳地区地处亚洲热带的北缘，具有雨热同季、高温高湿的生态环境。在热带生态系统中 P 是一个限制性养分元素^[32-34]，热带土壤中的 P，尤其是植物可利用 P 的含量偏低^[32, 35, 36]。斜叶榕在半附生阶段生长旺盛，对 P 等养分资源的需求量大，导致养分元素逐渐被植被木质器官所存留。有关研究表明，西双版纳地区植被生长受 P 的限制^[32]。在独立乔木阶段，斜叶榕生长速率减缓，对养分的需求量降低，随着凋落物积累和养分的分解释放，土壤中 TP、TK、Mg 的含量呈现出逐渐增加的趋势，有利于热带土壤养分恢复与生物多样性维持，这是半附生榕树长期适应热带环境条件的结果。

3.2 不同生长阶段斜叶榕土壤及腐殖质 C : N : P 化学计量比的变化

土壤 C : N : P 化学计量比可用于判定土壤 C、

N、P的矿化作用和固持作用^[14, 16, 36]。我国土壤C:N:P均值为60:5:1^[28],本研究半附生斜叶榕土壤C:N:P(为(23~57):(3~7):1)低于全国均值,也低于腐殖质的C:N:P(为(66~98):(6~9):1)。C:N是衡量土壤C、N营养平衡状况的一个指标^[28, 37],本研究半附生斜叶榕林冠与林地腐殖质的C:N为10.24~10.85,高于林地土壤(7.82~11.15),半附生阶段土壤C:N高于独立乔木阶段,但略低于我国土壤C:N平均值11.9^[28]。较低的C:N比说明土壤有机质具有更快的矿化速率^[37],当土壤C:N比值较低时,超过微生物生长所需要的N素就会被释放到土壤中^[14, 38]。此外,腐殖质与土壤以及不同生长阶段土壤C:N的差异,可能与不同基质的来源与组成不同,以及在半附生阶段土壤中C、N等结构性养分被大量消耗等因素有关系。

C:P能反映土壤微生物矿化有机物释放P的潜力^[38],较小的C:P值表明微生物在矿化土壤有机质中释放P的潜力较大,相反,较高的C:P值易出现微生物与植被竞争性吸收土壤有效P的现象^[14, 20]。本研究中,半附生斜叶榕土壤C:P为23.18~67.22,腐殖质的C:P(为65.74~97.51)较高,但它们均低于我国土壤C:P的平均值105^[28]。C:P比是衡量土壤P有效性潜力的指标^[14, 20]。当C:P<200时,会出现土壤微生物的C素短暂性增加,P素发生净矿化作用;而C:P>200时,微生物C素大幅度增加,竞争土壤中的速效P,P素发生净固持作用^[39, 40]。本研究中半附生斜叶榕不同生长阶段基质的C:P均小于200,表现为附生阶段林冠腐殖质最高,半附生阶段土壤最小,到了独立乔木阶段土壤有所提升。说明随着生长进程,土壤中可利用性P降低,并在半附生阶段出现最低值,随后有所恢复,但仍不足。N:P是植物生长养分限制的敏感性指数,可作为N、P限制的预测指标^[14, 17, 28]。本研究中半附生斜叶榕土壤N:P比为2.80~6.67,略低于我国土壤N:P的平均值^[27],但腐殖质的N:P(为5.99~9.24)较高。相关性分析结果表明,基质N:P与TN含量的相关性极显著,与TP含量也显著相关,说明N在不同生长阶段和不同土层间的变化是土壤N:P变化的主要原因。此外,热带地区酸性红壤中难以被植物吸收利用的闭蓄态P

较多,P的有效性偏低^[32, 35, 41]。另外,在热带地区高温高湿的气候环境下,沉降于土壤中的N会发生硝化和反硝化反应,土壤中的氮会以N₂O的形式被释放到空气中而损失掉^[42],导致土壤中N、P失衡而影响植物生长。

半附生榕树是热带地区一个重要而特殊的植物类群,可形成热带雨林中特有的“绞杀”现象,其生活史具有附生、半附生、独立乔木3个阶段,生境从林冠腐殖质转变为林地土壤,它们在热带森林生态系统生物多样性格局的形成与维系,以及生态系统生态过程中具有重要作用。本文对不同生长阶段半附生斜叶榕不同生长基质的生态化学计量特征与养分动态进行了探讨,但未涉及榕树不同器官的C、N、P等元素含量,今后需进一步开展半附生榕树土壤与植物C、N、P化学计量特征、养分利用策略与生态适应性等相关研究工作。

参考文献:

- [1] O'Brien TG, Kinnaird MF, Dierenfeld ES, Conklin-Brittain NL, Wrangham RW, Silver SC. What's so special about figs? [J]. *Nature*, 1998, 392(6677): 668.
- [2] 许再富. 榕树: 滇南热带雨林生态系统中的一类关键植物 [J]. *生物多样性*, 1994, 2(1): 21-23.
- [3] Harrison RD. Figs and the diversity of tropical rainforests [J]. *BioScience*, 2005, 55(12): 1053-1064.
- [4] Berg CC. Classification and distribution of *Ficus* [J]. *Experientia*, 1989, 45: 605-611.
- [5] Ndolo Ebika S, Morgan D, Sanz C, Harris DJ. Hemi-epiphytic *Ficus* (Moraceae) in a Congolese forest [J]. *Plant Ecol Evol*, 2015, 148(3): 377-386.
- [6] Chong KY, Ng WQ, Yee ATK, Yong DL. The community structure of bird assemblages on urban strangler figs [J]. *Biotropica*, 2020, 53(1): 255-265.
- [7] Hao GY, Goldstein G, Sack L, Holbrook M, Liu ZQ, et al. Ecology of hemiepiphytism in fig species is based on evolutionary correlation of hydraulics and carbon economy [J]. *Ecology*, 2011, 92(11): 2117-2130.
- [8] Liu WJ, Wang PY, Li JT, Liu WY, Li HM. Plasticity of source-water acquisition in epiphytic, transitional and terrestrial growth phases of *Ficus tinctoria* [J]. *Ecohydrology*, 2014, 7: 1524-1533.
- [9] 王平元, 刘文杰, 李金涛. 西双版纳绞杀植物斜叶榕的水分利用策略 [J]. *应用生态学报*, 2010, 21(4): 836-842. Wang PY, Liu WJ, Li JT. Water use strategy of *Ficus tinctoria* in tropical rainforest region of Xishuangbanna, South-western China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2010, 21(4): 836-842.

- [10] Sterner RW, Elser JJ. Ecological Stoichiometry: the Biology of Elements from Molecules to the Biosphere [M]. Princeton: Princeton University Press, 2003: 1–10.
- [11] 曾冬萍, 蒋利玲, 曾从盛, 王维奇, 王纯. 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 DP, Jiang LL, Zeng CS, Wang WQ, Wang C. Reviews on the ecological stoichiometry characteristics and its applications [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33 (18): 5484–5492.
- [12] Lugo AE. The apparent paradox of reestablishing species richness on degraded lands with tree monocultures [J]. *Forest Ecol Manag*, 1997, 99: 9–19.
- [13] Holmes PM. Shrubland restoration following woody alien invasion and mining: effects of top soil depth, seed source, and fertilizer addition [J]. *Restor Ecol*, 2001, 9 (1): 71–84.
- [14] 王绍强, 于贵瑞. 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征 [J]. 生态学报, 2008, 28 (8): 3937–3947.
Wang SQ, Yu GR. Ecological stoichiometry characteristics of ecosystem carbon, nitrogen and phosphorus elements [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28 (8): 3937–3947.
- [15] 金晓明, 于良斌, 张颖琪, 王秋红. 群落演替对呼伦贝尔草地两种优势植物繁殖分配及生态化学计量的影响 [J]. 应用生态学报, 2020, 31 (3): 787–793.
Jin XM, Yu LB, Zhang YQ, Wang QH. Effects of community succession on plant reproductive allocation and ecological stoichiometry for two dominant species in the Hulunbuir Grassland, China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, 31 (3): 787–793.
- [16] Bui E, Henderson B. C : N : P stoichiometry in Australian soils with respect to vegetation and environmental factors [J]. *Plant Soil*, 2013, 373: 553–568.
- [17] Tessier JT, Raynal DJ. Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation [J]. *J Appl Ecol*, 2003, 40: 523–534.
- [18] 王高升, 刘文耀, 付昀, 杨国平. 哀牢山湿性常绿阔叶林林冠腐殖质与林地腐殖质理化特性、微生物量与酶活性的比较研究 [J]. 生态学报, 2008, 28 (3): 1329–1336.
Wang GS, Liu WY, Fu Y, Yang GP. Comparison of physical and chemical properties and microbial biomass and enzyme activities of humus from canopy and forest floor in a montane moist evergreen broad-leaved forest in Ailao Mts., Yunnan [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28 (3): 1329–1336.
- [19] Wu Y, Liu WY, Lu HZ, Li S, Shen YX, *et al.* Stoichiometric and isotopic flexibility: facultative epiphytes exploit rock and bark interchangeably [J]. *Environ Exp Bot*, 2020, 179: 104208.
- [20] 王振宇, 王涛, 邹秉章, 王思荣, 黄志群, 等. 不同生长阶段杉木人工林土壤 C : N : P 化学计量特征与养分动态 [J]. 应用生态学报, 2020, 31 (11): 3597–3604.
Wang ZY, Wang T, Zou BZ, Wang SR, Huang ZQ, *et al.* Soil C : N : P stoichiometry and nutrient dynamics in *Cunninghamia lanceolata* plantations during different growth stages [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, 31 (11): 3597–3604.
- [21] 刘兴诏, 周国逸, 张德强, 刘世忠, 褚国伟, 等. 南亚热带森林不同演替阶段植物与土壤中 N、P 的化学计量特征 [J]. 植物生态学报, 2010, 34 (1): 64–71.
Liu XZ, Zhou GY, Zhang DQ, Liu SZ, Chu GW, *et al.* N and P stoichiometry of plant and soil in lower subtropical forest successional series in southern China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 34 (1): 64–71.
- [22] Holbrook NM, Putz FE. From epiphyte to tree: differences in leaf structure and leaf water relations associated with the transition in growth form in eight species of hemiepiphytes [J]. *Plant Cell Environ*, 1996, 19: 631–642.
- [23] Wu ZY, Raven PH, Ai D. Flora of China: Ulmaceae through Basellaceae, Vol. 5 [M]. Beijing: Science Press Beijing, 2003: 1–50.
- [24] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法 [M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2000: 1–600.
- [25] Shao P, Liang C, Rubert-Nason K, Li X, Xie H, *et al.* Secondary successional forests undergo tightly-coupled changes in soil microbial community structure and soil organic matter [J]. *Soil Biol Biochem*, 2019, 128: 56–65.
- [26] Yu Z, Wang M, Huang Z, Lin TC, Vadeboncoeur MA, *et al.* Temporal changes in soil C : N : P stoichiometry over the past 60 years across subtropical China [J]. *Global Change Biol*, 2018, 24 (3): 1308–1320.
- [27] 杨会侠, 汪思龙, 范冰, 张伟东, 韦翠娥. 马尾松人工林发育过程中的养分动态 [J]. 应用生态学报, 2010, 21 (8): 1907–1914.
Yang HX, Wang SL, Fan B, Zhang WD, Wei CE. Dynamics of nutrients in an age sequence of *Pinus massoniana* plantation [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2010, 21 (8): 1907–1914.
- [28] 雷丽群, 卢立华, 农友, 明安刚, 刘士玲, 等. 不同林龄马尾松人工林土壤碳氮磷生态化学计量特征 [J]. 林业科学研究, 2017, 30 (6): 954–960.
Lei LQ, Lu LH, Nong Y, Ming AG, Liu SL, *et al.* Stoichiometry characterization of soil C, N and P of *Pinus massoniana* plantations at different age stages [J]. *Forest Research*, 2017, 30 (6): 954–960.
- [29] 吴明, 邵学新, 周纯亮, 胡峰. 中亚热带典型人工林土壤质量演变及其环境意义 [J]. 生态学报, 2009, 28 (9): 1813–1817.
Wu M, Shao XX, Zhou CL, Hu F. Soil quality evolution

- and its environmental significance of typical plantations in mid-subtropics of China [J]. *Chines Journal of Ecology*, 2009, 28(9): 1813–1817.
- ③⑩ 崔宁洁, 刘小兵, 张丹桔, 张健, 刘洋, 等. 不同林龄马尾松 (*Pinus massoniana*) 人工林碳氮磷分配格局及化学计量特征 [J]. *生态环境学报*, 2014, 23(2): 188–195.
- Cui NJ, Liu XB, Zhang DJ, Zhang J, Liu Y, *et al.* The distribution pattern of carbon, nitrogen and phosphorus and the stoichiometry characteristics of *Pinus massoniana* plantation in different ages [J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2014, 23(2): 188–195.
- ③⑪ 胡耀升, 么旭阳, 刘艳红. 长白山森林不同演替阶段植物与土壤氮磷的化学计量特征 [J]. *应用生态学报*, 2014, 25(3): 632–638.
- Hu YS, Yao XY, Liu YH. N and P stoichiometric traits of plant and soil in different forest succession stages in Changbai Mountains [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2014, 25(3): 632–638.
- ③⑫ Zhu FF, Yoh M, Gilliam FS, Lu XK, Mo JM. Nutrient limitation in three lowland tropical forests in Southern China receiving high nitrogen deposition: Insights from fine root responses to nutrient additions [J]. *PLoS One*, 2013, 8: e82661.
- ③⑬ Wardle DA, Walker LR, Bardgett RD. Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences [J]. *Science*, 2004, 305: 509–513.
- ③⑭ Wright SJ. Plant responses to nutrient addition experiments conducted in tropical forests [J]. *Ecol Monogr*, 2019, 89(4): e01382.
- ③⑮ Baribault TW, Kobe RK, Finley AO. Tropical tree growth is correlated with soil phosphorus, potassium, and calcium, though not for legumes [J]. *Ecol Monogr*, 2012, 82(2): 189–203.
- ③⑯ Griffiths BS, Spillies A, Bonkowski M. C : N : P stoichiometry and nutrient limitation of the soil microbial biomass in a grazed grassland site under experimental P limitation or excess [J]. *Ecol Process*, 2012, 1: 66–76.
- ③⑰ Majda H, Ohrvik J. Interactive effects of soil warming and fertilization on root production, mortality in Norway spruce stand in Northern Sweden [J]. *Global Change Biol*, 2004, 10(2): 182–188.
- ③⑱ Bengtsson G, Bengtson P, Mansson KF. Gross nitrogen mineralization, immobilization and nitrification rates as a function of soil C/N ratio and microbial activity [J]. *Soil Biol Biochem*, 2003, 35(1): 143–154.
- ③⑲ 郭其强, 盘金文, 李慧娥, 高超, 孙学广, 等. 贵州高原山地马尾松人工林土壤碳、氮、磷生态化学计量特性 [J]. *水土保持学报*, 2019, 33(4): 293–298.
- Guo QQ, Pan JW, Li HE, Gao C, Sun XG, *et al.* Eco-stoichiometry characteristics of soil carbon, nitrogen and phosphorus of *Pinus massoniana* plantation in plateau mountainous areas, Guizhou Province [J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2019, 33(4): 293–298.
- ④① 贾宇, 徐炳成, 李凤民, 王晓凌. 半干旱黄土丘陵区苜蓿人工草地土壤磷素有效性及对生产力的响应 [J]. *生态学报*, 2007, 27(1): 42–47.
- Jia Y, Xu BC, Li FM, Wang XL. Availability and contributions of soil phosphorus to forage production of seeded alfalfa in semiarid Loess Plateau [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(1): 42–47.
- ④② Vitousek PM, Porder S, Houlton BZ, Chadwick OA. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions [J]. *Ecol Appl*, 2010, 20: 5–15.
- ④③ 方运霆, 莫江明, Gundersen P, 周国逸, 李德军. 森林土壤氮素转换及其对氮沉降的响应 [J]. *生态学报*, 2004, 24(7): 1523–1531.
- Fang YT, Mo JM, Gundersen P, Zhou GY, Li DJ. Nitrogen transformations in forest soils and its response to atmospheric nitrogen deposition review [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(7): 1523–1531.

(责任编辑: 李惠英)