

DOI: 10.5846/stxb202005031089

喻阳华, 钟欣平, 郑维, 陈志霞, 王俊贤. 喀斯特森林不同演替阶段植物群落物种多样性、功能性状、化学计量及其关联. 生态学报, 2021, 41(6): 2408-2417.

Yu Y H, Zhong X P, Zheng W, Chen Z X, Wang J X. Species diversity, functional traits, stoichiometry and correlation of plant community in different succession stages of karst forest. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(6): 2408-2417.

喀斯特森林不同演替阶段植物群落物种多样性、功能性状、化学计量及其关联

喻阳华^{1,*}, 钟欣平², 郑维², 陈志霞², 王俊贤²

1 贵州师范大学喀斯特研究院/国家喀斯特石漠化防治工程技术研究中心, 贵阳 550001

2 贵州师范大学地理与环境科学学院, 贵阳 550025

摘要:探讨森林植物群落物种多样性、功能性状与化学计量特征及其内在关联,有助于构建结构-性状-功能的研究脉络,深入理解生态系统的过程与功能,为群落结构优化配置和调控提供科学依据。以贵州喀斯特高原峡谷区森林草灌、灌木、灌乔和乔木 4 个演替阶段的植物群落为对象,通过群落学调查和植物功能性状、生态化学计量测定,研究其物种多样性、功能性状和化学计量特征及其互作关系。结果表明:(1)乔木阶段的 Shannon-Wiener 指数与 Pielou 均匀度指数均为最高,依次达 8.62、2.41,表明伴随着群落演替,物种分布的均匀程度增加。(2)植物群落物种多样性指数之间仅 Margalef 丰富度指数与 Simpson 优势度指数未呈显著相关(-0.644),其余均为显著或极显著相关关系,表明物种多样性指数之间存在较强的促进或抑制作用。(3)叶片厚度与其余指标,以及群落物种多样性指数与功能性状、化学计量之间均未呈显著相关,比叶面积(SLA)仅与土壤 N:P 呈显著正相关(0.742),表明群落物种多样性、功能性状和生态化学计量特征之间的相关性较弱。(4)SLA 为灌木阶段的 272.13 cm²/g 为最大, $\delta^{13}\text{C}$ 值在演替后期略高,草灌、灌木阶段倾向于受 N、P 共同限制,说明随演替进展,植物的适应策略和资源利用对策等均发生了一定的调整,表明植物和环境之间存在较强的协变关系。(5)该区森林培育时,应构建完整的乔木、灌木和草本层片,提高生态系统对养分矿化、转化和循环等的自调控能力。

关键词:物种多样性;植物功能性状;生态化学计量;关联;森林演替

Species diversity, functional traits, stoichiometry and correlation of plant community in different succession stages of karst forest

YU Yanghua^{1,*}, ZHONG Xinping², ZHENG Wei², CHEN Zhixia², WANG Junxian²

1 School of Karst Science/State Engineering Technology Institute for Karst Decertification Control, Guizhou Normal University, Guiyang 550001, China

2 School of Geography and Environmental Science, Guizhou Normal University, Guiyang 550025, China

Abstract: To discuss species diversity, functional traits, stoichiometric characteristics and correlation of plant community in the forest will help construct the structure-trait-function research context, further understand the process and functions of the ecological system, and provide a scientific basis for the optimal allocation and regulation of the community structure. This paper takes the plant community in four stages (herbage-shrub, shrub, tree-shrub, tree) of succession of karst plateau canyon as the object, to study the species diversity, functional traits, stoichiometric characteristics and their interactions, through community survey, functional traits and ecological stoichiometric measurement. The results show that: (1) Shannon-Wiener index and Pielou evenness index in the tree stage are the highest, reaching 8.62 and 2.41, respectively,

基金项目:国家重点研发计划课题(2016YFC0502603)

收稿日期:2020-05-03; 网络出版日期:2021-01-14

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yuyanghua2003@163.com

suggesting that with the succession of community, the uniformity of species distribution increases. (2) Among the species diversity indexes of plant community, Margalef richness index and Simpson dominance index are not significantly correlated (-0.644), and the rest are in a significant or highly significant correlation, suggesting that there is a strong promoting or inhibitory effect among indexes of species diversity. (3) Leaf thickness and rest indexes, as well as species diversity index, functional traits and ecological stoichiometry are not significantly correlated, while specific leaf area (SLA) is only in a significant correlation with soil N:P (0.742), indicating that there is a weak correlation among species diversity, functional traits and ecological stoichiometry of community. (4) The SLA in shrub stage is the highest ($272.13 \text{ cm}^2/\text{g}$), $\delta^{13}\text{C}$ is a little higher in later stage of succession, and it is co-limited by N and P in herbage-shrub and shrub stage, suggesting that with the progress of succession, certain adjustments are made in the adaptation and resource utilization strategy of plants, meaning that there is a strong covariant relationship between plants and environment. (5) During the forest cultivation, tree, shrub and herb layer shall be constructed to improve the self-regulation ability of the ecological system, covering the mineralization, transformation and circulation of nutrients.

Key Words: species diversity; plant functional traits; ecological stoichiometry; correlation; forest succession

Shannon-Wiener 等森林植物群落物种多样性指数,能够表征森林群落的组成,与自身的养分存储、物质循环、能量流动和植物适应等关系紧密^[1]。植物功能性状能够精细刻画植物与环境的关系,指示植物对特定环境的适应策略与调控机制^[2],同植物获取与利用资源的能力有关。生物体 C、N、P 等元素化学计量特征与自身的稳定性、群落物种组成和生物地球化学循环过程密切联系^[3],是探讨养分限制与周转的有力工具。森林植物群落物种多样性、功能性状和生态化学计量特征均受环境因子影响,亦制约着生态系统过程和功能,因而研究三者的基本特征及内在关系,能够为森林生态系统可持续经营奠定理论基础。

关于植物群落物种多样性、功能性状和生态化学计量之间的关系,学者们进行了诸多研究,取得了丰硕成果。譬如,杨祥祥^[4]等研究表明土壤 C:N:P 能够影响沙地植物群落的物种多样性,说明土壤元素组成及其化学计量关系能够制约群落中的物种组成,并调控叶片功能性状和生态化学计量特征^[5];同时,土壤水分增减也会导致植物功能性状发生变化,进而改变资源配置方式^[6]。徐朝斌等^[7]研究表明,不同地理种源的刨花楠(*Machilus pauhoi*)苗木比叶面积与叶片养分含量和化学计量之间存在显著相关性,说明土壤等地理要素驱动了物种多样性、功能性状和化学计量等的变化。生态系统的化学计量关系能够指示养分循环速率^[8],为探索 C、N、P 等元素的生态学过程和生物地球化学循环提供新方法^[9],因此对植物群落物种组成和功能性状具有反馈效应。但是,未见多个植物功能性状与叶片-凋落物-土壤连续体化学计量特征之间关系的报道,这限制了对生态系统关联性的理解。植物群落物种多样性、功能性状和生态化学计量变化都受到环境因子的驱动,且均能指示植被生产力水平,研究亦表明植物群落地上和地下功能性状决定了关键的生态系统过程与功能^[10-11],因此探讨森林群落物种多样性-植物功能性状-生态化学计量之间的内在关联,能够阐明生态系统结构与功能关系,有利于制定生态恢复措施。

C、N、P 是关键的生源要素,其中 N 和 P 是自然陆地生态系统主要的限制性元素^[12],其含量可影响植物群落物种组成状况与生产力水平,它们的生物地球化学过程调控着系统养分循环^[13]。因此,C、N、P 作为联系群落物种多样性、植物功能性状和生态化学计量的纽带,在生态系统过程与功能中发挥着关键作用^[14]。以此为载体研究生态系统过程及其反馈效应的内在关联,能够深入理解生态系统养分循环规律和系统稳定机制。

基于此,以贵州喀斯特高原峡谷区森林不同演替阶段的植物群落为对象,通过群落学调查与物种多样性测度,以及植物功能性状和生态化学计量指标的测定或计算,试图揭示以下 2 个科学问题:(1)探究喀斯特森林不同演替阶段植物群落物种多样性、功能性状和生态化学计量特征及其三者之间的内在关系;(2)阐明植物适应环境的机制和利用资源的策略是否随演替进程而变化。旨在为森林生态系统经营过程中层片确定,以及结构调控和功能优化提供理论和现实依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

位于黔西南州贞丰县北盘江镇(105°38'53"E, 25°39'37"N), 生境较为独特。主要表现为: (1) 干热气候, 亚热带湿润季风气候为主, 年均降雨量约 1100 mm, 年内分配不均, 冬春旱及伏旱严重, 年均温为 18.4℃, 年均极端最高、最低温分别为 32.4、6.6℃, 年总积温达 6542.9℃, 冬春温暖干旱、夏秋湿热, 热量资源丰富。(2) 河谷地形, 河谷深切、地下水深埋, 海拔 370—1473 m, 高差约 1100 m, 具有典型的低热河谷气候。(3) 石漠化发育, 属珠江水系北盘江流域, 森林覆盖率较低, 基岩裸露率介于 50%—80%, 碳酸盐岩类岩石占 78.45%, 多为中度以上石漠化, 土壤以石灰岩为成土母质的石灰土为主, 地表破碎。

由于水分、热量条件较为丰富, 加之小生境类型多样、环境异质性高, 该区植被处于快速演替过程。草灌阶段以叶下珠(*Phyllanthus urinaria*)、多花木蓝(*Indigofera amblyantha*) 等为优势种, 石沟、土面等小生境占比较大, 草灌植被的面积总体较小; 灌木阶段以川钓樟(*Lindera pulcherima*) 为优势种, 滇鼠刺(*Itea yunnanensis*)、黄荆(*Vitex negundo*)、清香木(*Pistacia weinmanniifolia*) 等重要值亦较高, 土面、石面、石沟、石缝等小生境均有分布; 乔灌阶段以毛八角枫(*Alangium kurzii*)、山麻杆(*Alchornea davidii*)、朴树(*Celtis sinensis*) 居多, 逐渐取代演替早期树种, 分布有石面、石缝、石沟等小生境类型; 乔木阶段以翅荚香槐(*Cladrastis platycarpa*) 为优势种, 南酸枣(*Choerospondias axillaris*)、构树(*Broussonetia papyrifera*)、圆叶乌桕(*Triadica rotundifolia*) 等多有分布, 石槽、石沟等小生境较多。该区生境脆弱, 环境承载力低, 且在 20 世纪受到强烈的人为干扰, 近 20 余年来采取了封山育林、植树造林、林分抚育等森林生态系统恢复和保护措施, 形成了林相特征较为明显的森林不同演替阶段植物群落。

1.2 植物群落调查与物种多样性测度

2019 年 7—8 月, 结合影像图片和调查访谈成果, 在对研究区植被进行大范围踏查的基础上, 将植物群落划分为草灌、灌木、乔灌和乔木 4 个演替阶段(表 1)。避开放牧、伐薪、开荒等严重干扰区域, 选择未受人为干扰或极轻微干扰的地段, 每个阶段设置 3 个 20 m×20 m 的典型植物群落样地, 进行植物群落学调查。由于研究区河谷深切、地势陡峭、到达难度高; 加之植被处于快速演替过程, 导致群落类型多样、交错分布, 因而样地间距确定为>10 m。采用相邻格子法进行观测, 灌木和草本调查样方大小分别为 10 m×10 m、1 m×1 m, 在每个样地内设置 4 个灌木样方和 4 个草本样方。记录乔木名称、株高、胸径、冠幅和枝下高, 灌木名称、株高、地径, 草本名称、株数、平均高度和盖度, 调查的环境因子包括海拔、经度、纬度、坡度、坡向等。树高<2 m 的木本植物, 记为灌木。按照文献^[15]提供的方法, 计算每个植物群落的 Shannon-Wiener 指数(H')、Margalef 丰富度指数(R_1)、Pielou 均匀度指数(E) 和 Simpson 多样性指数(λ), 通过多样性指数来揭示群落的结构特征。为了便于比较和统计, 本文采用群落总体多样性指数来表征其整体状况。

表 1 样地基本概况

Table 1 Basic situation of plots

演替阶段 Succession stage	林分类型 Forest type	盖度 Coverage/%	高度 Height/m	平均胸径 Diameter/cm	平均地径 Ground diameter/cm
草灌 Herbage-shrub	叶下珠群落、多花木蓝群落	95	1.8	—	1
灌木 Shrub	川钓樟群落	90	2.6	—	3.4
乔灌 Tree-shrub	毛八角枫群落	90	7.0	6.2	3.8
乔木 Tree	翅荚香槐群落	92	9.0	11.5	1.9

—表示没有数据

1.3 样品采集方法

在每个样地内, 随机选取 3—5 株优势树种作为重复, 用高枝剪在东、南、西、北 4 个方位各取样枝 1 条, 采

集健康、成熟的植物叶片样品组成混合样,采样过程中剔除嫩叶、老叶和遭受病虫害的叶片。由于该区域优势种分布总体较为集中,因此本研究只采集重要值最大的植物叶片。在每个样地内,按照 S 型设置 5—7 个样点,采集并混合制得凋落物样品;在相同的点位采集 0—20 cm 土壤,组成混合样。土壤深度不及 20 cm 时,以实际深度为准。4 个演替阶段共采集到植物叶片、凋落物和土壤样品各 12 份(4 个演替阶段×3 个标准样地作为重复)。每个样品采用四分法,保留鲜质量约 500 g,叶片和凋落物装入尼龙网袋、土壤装入自封袋,样品充分混合均匀后带回实验室。

叶片、凋落物样品置于恒温干燥箱中(60 ± 2)℃烘干至恒重,用植物样品粉碎机研磨并充分混匀;土壤剔除可见石粒、砾石、根系及动植物残体,自然状态下,避免阳光直射,风干后研磨至 95% 样品通过 2 mm 筛。制得的待测样品置于黑色玻璃瓶中密封保存,用于化学元素和稳定同位素 C、N 丰度分析。

1.4 样品分析方法

叶片厚度用数显游标卡尺(SF2000, Guilin, China)在叶片边缘与主脉间非叶脉处测量;叶面积采用叶面积仪(LI-COR 3100C Area Meter, LI-COR, USA)测定,并称取其干质量为叶干重;样品采集后尽快测定叶片厚度和叶面积;比叶面积(SLA, specific leaf area)为叶面积与叶干重之比;叶片、土壤、凋落物 C、N、 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 采用元素分析仪-稳定同位素质谱仪(Vario ISOPOTE Cube-Isoprime, Elemental 公司)测定,在自然资源部第三海洋研究所稳定同位素实验室完成;叶 P 用高氯酸-硫酸消煮-钼锑抗比色-紫外分光光度法测定。

1.5 数据分析

使用 Excel 2010 对数据进行初步整理,采用 SPSS 22.0 统计软件进行数据分析,采用单因素方差分析(One-way ANOVA)和最小显著性差异法(LSD, Least significant difference)比较不同演替阶段植物群落物种多样性指数、叶片功能性状和养分元素化学计量之间的差异,采用 Pearson 相关分析法揭示这些指标之间的互作关系。数据表达形式为平均值±标准差,显著、极显著水平分别设定为 $P=0.05$ 、 0.01 。利用 OriginPro 8.5.1 软件制图。

2 结果与分析

2.1 不同演替阶段森林植物群落物种多样性指数

Margalef 丰富度指数以乔木阶段最高(5.59),但与灌木、乔灌阶段差异不显著($P>0.05$,下同);草灌阶段最低(2.65),且与灌木、乔灌阶段未呈显著差异。Shannon-Wiener 指数为乔木阶段最高,与灌木阶段差异不显著,草灌、灌木、乔灌之间差异不显著,表明随着演替进展,物种总体上更趋于均匀分布、数量增多。Simpson 优势度指数随演替进展逐渐降低,但灌木、乔灌和乔木阶段差异不显著;数值整体偏低,表明树种之间竞争激烈。Pielou 均匀度指数以草灌阶段的 1.40 为最低、乔木的 2.41 为最高,亦表明物种分布的均匀程度随演替而增强(表 2)。

表 2 不同演替阶段森林群落的物种多样性指数

Table 2 Species diversity of forest community in different succession stages

演替阶段 Succession stage	R_1	H	λ	E
草灌 Herbage-shrub	$2.65\pm 0.15\text{b}$	$3.93\pm 0.63\text{b}$	$0.76\pm 0.09\text{a}$	$1.40\pm 0.21\text{b}$
灌木 Shrub	$4.27\pm 0.76\text{ab}$	$6.36\pm 0.73\text{ab}$	$0.48\pm 0.03\text{b}$	$2.03\pm 0.24\text{ab}$
乔灌 Tree-shrub	$3.14\pm 0.53\text{ab}$	$4.86\pm 0.73\text{b}$	$0.42\pm 0.04\text{b}$	$1.65\pm 0.12\text{b}$
乔木 Tree	$5.59\pm 1.57\text{a}$	$8.62\pm 1.67\text{a}$	$0.36\pm 0.02\text{b}$	$2.41\pm 0.29\text{a}$

同列不同小写字母表示差异显著($P<0.05$); R_1 为 Margalef 丰富度指数, H 为 Shannon-Wiener 指数, λ 为 Simpson 优势度指数, E 为 Pielou 均匀度指数

2.2 不同演替阶段森林群落优势树种叶片功能性状

如图 1 所示,叶片厚度为 0.18—0.24 mm,在 4 个演替阶段之间差异不显著。SLA 以灌木阶段的 $272.13\text{ cm}^2/\text{g}$ 为最大,显著高于草灌、乔灌、乔木 3 个演替阶段($P<0.05$,下同),且这 3 个阶段之间差异不显著。叶片

$\delta^{13}\text{C}$ 值为 -31.31‰ — -28.23‰ , 4 个演替阶段之间无显著差异, 表明水分利用效率未随演替发生显著变化。叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 值为 -3.41‰ — 1.54‰ , 灌木、乔木阶段最高, 草灌阶段其次, 乔灌阶段最低。叶 C 含量为 402.56 — 481.13 g/kg , 草灌、乔灌、乔木阶段之间, 草灌、灌木、乔木阶段之间均无显著差异。叶 N 含量为 11.97 — 29.35 g/kg , 随演替进行, 未见明显变化规律。叶 P 含量为 1.64 — 2.61 g/kg , 随演替进行逐渐增加, 但 4 个演替阶段之间均未达到显著水平。表明随着演替进行, 植物的适应策略和生存机制发生部分调整。

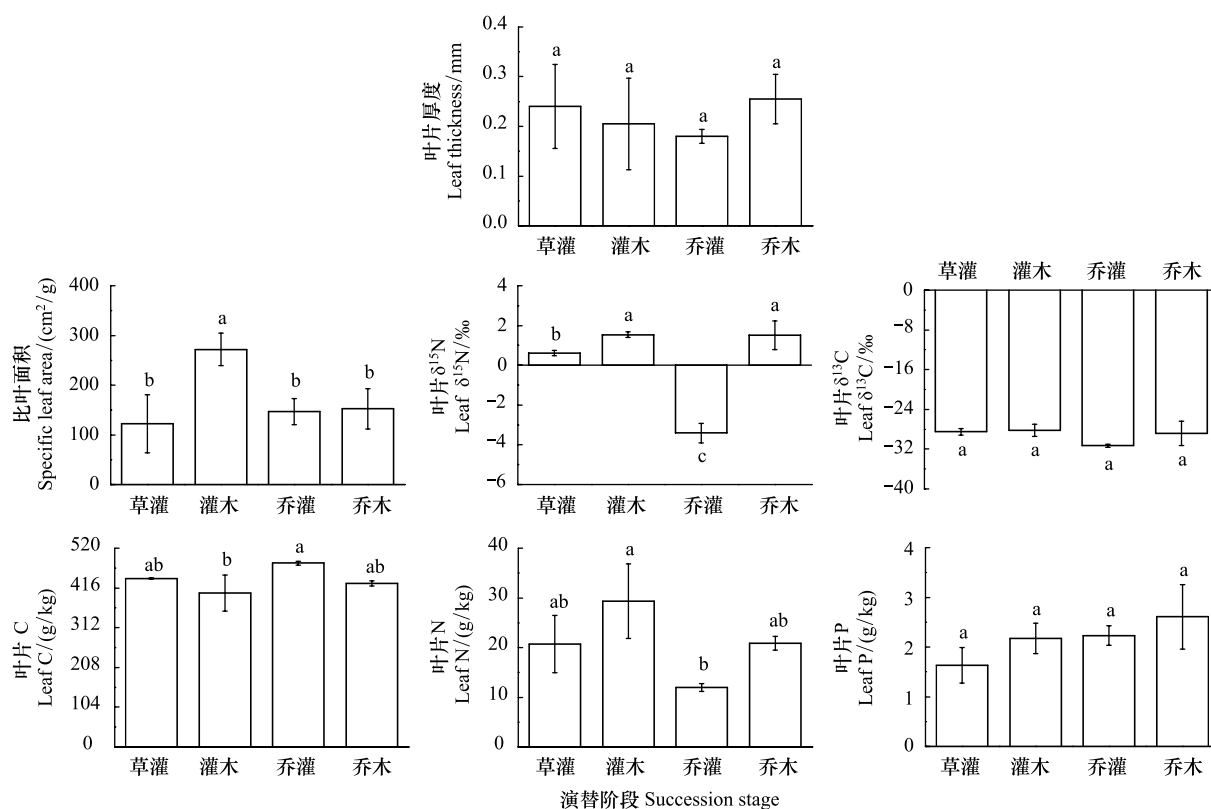


图 1 不同演替阶段优势植物叶片功能性状

Fig.1 Leaf functional traits of dominant species in different succession stages

不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)

2.3 不同演替阶段森林生态化学计量特征

叶片 C:N 与凋落物 C:N、C:P 均为乔灌阶段显著大于草灌、灌木、乔木 3 个演替阶段, 且草灌、灌木、乔木之间均无显著差异; 土壤 N:P 为灌木阶段大于其他 3 个演替阶段; 叶片 C:P、N:P, 凋落物 N:P 和土壤 C:N、C:P 在 4 个演替阶段之间均无显著差异 (图 2)。结果表明不同演替阶段植物的资源利用策略发生了一定调整, 植物依据自身属性和环境协变特征, 采取不同方式与途径利用资源。

2.4 植物群落物种多样性指数-功能性状-化学计量之间的内在关联

如表 3 所示, 植物群落物种多样性指数之间存在着较强的相关性, 表明群落结构参数之间存在相互制约关系, 具有显著的促进或抑制效应。叶片厚度与其他指标均无显著相关性, SLA 仅与土壤 N:P 呈显著正相关 (0.742), 说明叶片形态和群落结构、化学计量的互作关系较弱, 表明叶片在生态学过程中主要作为响应 (反馈) 指标而非影响指标。总体上, 群落结构与植物叶片功能性状、生态化学计量均无较强的相关性, 显示三者之间的耦合效应偏弱, 体现了不同表征方式的主控因子存在差异。

3 讨论

3.1 植物群落物种多样性、功能性状和生态化学计量之间的关联性

群落物种多样性可以指示群落的稳定性与生长发育状况^[16], 与环境因子之间存在相互影响和互馈效应。

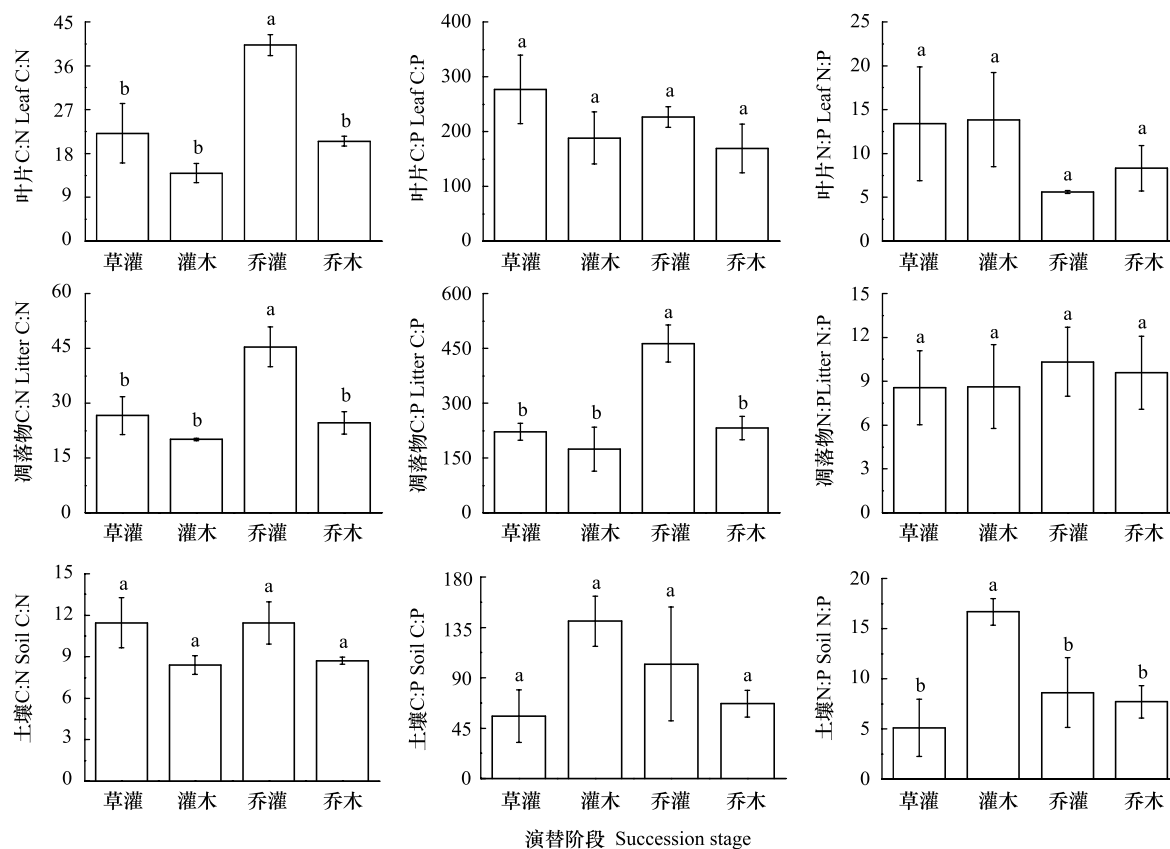


图2 不同演替阶段森林叶片-凋落物-土壤连续体生态化学计量特征

Fig.2 C, N and P stoichiometric in plant-litter-soil of forest community in different succession stages

植物功能性状是评估其适应环境的直接指标,能够揭示植物适应对策和资源配置策略^[17]。生态化学计量特征广泛应用于植物群落稳定性和生长限制性元素诊断^[18-19],可预测、判断生态系统结构和动力学^[20]。因此,探讨植物群落物种多样性、功能性状和生态化学计量及其三者之间的关联程度,能够更好地建立性状-功能的定量关系,科学评价系统稳定性,探究系统动态变化的环境驱动机理、群落结构维持机制和群落生产力等^[21],为群落结构优化和立地调控提供科学依据,指导森林植被建群。

目前,学者们关注了土壤质量对林分内植物功能性状的影响^[22],结果表明土壤肥力影响植物功能性状,反映了植物群落构建过程中土壤元素化学计量比对功能性状的筛选效应,说明地下生境和地上部分具有密切关联。地上和地下之间的相互调控,决定了生态系统发展的方向,为植被生产力提升奠定了基础。本研究中,土壤 N:P 与 SLA 呈现显著正相关,原因可能是 N、P 为构成植物有机体的主要元素,N 含量等也制约光合作用效率^[23],因此对植物生长、生理状态产生影响。结果表明植物生存、生长状态随着限制性元素的化学计量平衡关系而发生改变,并通过功能性状的权衡与协同来适应不同生境。未来将深入探讨地下空间的养分元素含量、微生物数量与生物量及其计量关系和地上植物功能性状的关联性,以支撑生态系统功能调控。

植物群落物种多样性指数之间存在较强的相关性,原因是植物群落是生物与环境相互作用和适应的结果^[24],不同树种之间以及植株与环境之间存在较强的耦合作用关系,这些作用力对物种筛选、林相变化、结构调控等均产生显著影响,制约了群落演替方向与速率。金锁等^[25]和吴安驰等^[26]研究表明:物种多样性之间及其与环境因子均存在显著的互作关系,本文结果与之一致,表明退化生态系统修复应注重地力调控。

研究结果显示,喀斯特高原峡谷区森林不同演替阶段植物群落物种多样性、植物功能性状和生态化学计量之间的相关性较弱,多为不显著相关(表3),表明三者之间缺乏显著的增强或抑制效应。分析原因

为:环境胁迫和生长发育,使植物群落发生快速演替,物种之间处于激烈竞争状态,导致群落稳定性降低、群落交错的边界较为模糊,因而物种多样性指数主要受种间关系制约;由于该区石漠化发生率和生境异质性均较高,加之侵蚀基面下降、河流深切、地貌向深性发育,使岩溶地质环境复杂,因此植物功能性状可能更倾向于受到地下水深度、裂隙发育、坡度、坡位等地质与地理要素的影响,但岩性等地质条件对植物功能性状的影响尚需深入探究;影响植物叶片-凋落物-土壤连续体生态化学计量特征的因素包括物种、演替和生境等^[27],物种自身的遗传属性决定其对养分的选择性吸收与利用,演替能够对凋落物储量、立地质量等产生调控效应^[28],生境直接决定了养分供应潜力与承载力,因此这些因素之间具有较强的耦联关系。未来需深刻阐明环境因子对三者的影响机制,探究不同生态学过程之间的权衡策略,并通过适度干扰提高生态系统的自调控与自平衡能力。

3.2 植物适应环境及利用资源策略与群落演替的关系

伴随植物群落演替,叶片厚度无显著变化。通常较薄的叶片属于开拓型策略,主要用于投资生长速率和获取资源能力;较厚的叶片则属于保守型策略,主要用于投资养分存储^[29]。与喀斯特高原峡谷区其他主要优势树种叶片厚度相比^[30],本文不同演替阶段的植物叶片总体较薄,表明其主要投资于生长,获取资源的能力较强、速率较快,原因是群落快速演替,林分内物种通过提高生长来适应脆弱生境与竞争状态。SLA 是植物 C 获取策略的关键叶片性状^[31],其值低有利于阻止叶片水分散失、提高光合效率,指示植物受到的环境胁迫更大,本研究区灌木阶段的 SLA 显著高于其他 3 个阶段,说明该阶段群落受到的环境胁迫程度更小。叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值能够反映植物水分利用效率^[32],本研究中演替前期的 $\delta^{13}\text{C}$ 值略高于后期,表明随着演替进行,水分利用效率降低,原因为演替过程中林分郁闭度、凋落物、小型动物等对土壤养分和水分具有改善效应,土壤酶活性随演替进行逐渐提高^[33],可获得资源愈加丰富,但未达到显著差异水平。总体而言,植物适应策略随演替进程发生了调整,但单一与综合指标评估的结果存在差异,应探讨不同性状之间的权衡关系。

仅草灌阶段植物叶片 C:P 值高于全球 232 的平均水平^[34],表明其更易受到 P 限制,原因可能是草本和木本植物根系分布范围、径级、分泌物类型与数量等不同,制约了 P 素提取能力。叶片 N:P 可诊断植物生长过程中的限制性元素,<14 易受 N 限制,>16 易受 P 限制,介于 14—16 之间则易受 N、P 共同限制^[35]。该区域植物叶片 N:P 均<14,表明易受 N 限制。同时,草灌、灌木阶段的 N:P $\approx$ 14(13.39、13.85),倾向于受 N 和 P 共同限制,这与叶片 C:P 值表征的结果一致。表明随演替进展,P 限制有所解除、N 限制程度增加,指示该区森林培育时,要促进凋落物层转化为有机质,提高森林生态系统自肥能力。

植物功能性状与凋落叶基质质量和分解速率紧密关联^[36],凋落物 C:N 越高,说明 N 含量越低,越不利于微生物对有机质的降解^[37],本文结果显示草灌、乔灌阶段有机质分解更快,表明应使林分乔木、灌木和草本层次结构完整,促进微生物对底物的利用,提高养分周转和循环速率。凋落物 N:P 越低,表明更容易分解;其值>25 则分解较为缓慢,有利于养分存储^[38],本文中凋落物 N:P 为 8.57—10.33,表明总体利于分解,原因是该区域凋落物以草本和阔叶木本为主,加之高温、高湿条件为其分解创造了适宜的环境^[33]。综合结果可知,随演替进行,凋落物虽然总体以利于分解为主,但在不同演替阶段存在差异。

土壤 C:N 值高,指示其分解速率低,有机质矿化速率慢^[14],结果亦表明草灌、乔灌阶段的有机质矿化较灌木、乔木阶段快,这与凋落物化学计量指标表征的结果完全一致,充分表明应当在该区域构建层片完整的林分。土壤 C:P 能够反映微生物矿化土壤有机质释放 P 或从环境中固持 P 的能力,与全国 136^[39]和全球 186^[40]的平均值相比,该区域土壤 C:P 整体较低(仅灌木阶段为 140.48,略高于全国水平),表明该区土壤矿化释放 P 的水平有限,可供吸收的磷酸盐含量不足,这与该区植物有 N、P 共同限制的倾向一致,说明植物承受了较大的生境压力。综上,该区森林模式构建时,要使层片完整,提高凋落物分解和土壤养分矿化能力,促进 C、N、P 等养分积累并能自调节其计量关系^[41],增强抵御脆弱生境的能力。

4 结论

(1)喀斯特高原峡谷区森林不同演替阶段植物群落物种多样性指数之间多存在显著或极显著的相关关

系,但是物种多样性、植物功能性状和生态化学计量之间的互作效应较弱。

(2)随着演替进行,植物适应策略、生存机制和资源利用对策等均发生了调整,植物功能性状和生态化学计量对生态学过程的暗示高度一致;未来尚需深入探究群落演替、生境协变的内在关系及其调控措施。

(3)该区森林建植和修复时,要使乔木、灌木、草本层片完整,以提高生态系统对养分分解和循环等的自调控能力。

参考文献 (References):

- [1] Cai H Y, Li F R, Jin G Z. Soil nutrients, forest structure and species traits drive aboveground carbon dynamics in an old-growth temperate forest. *Science of the Total Environment*, 2020, 705: 135874, doi: 10.1016/j.scitotenv.2019.135874.
- [2] Pezner A K, Pivovarov A L, Sun W, Sharifi M R, Rundel P W, Seibt U. Plant functional traits predict the drought response of native California plant species. *International Journal of Plant Sciences*, 2020, 181(2): 256-265.
- [3] Elser J J, Andersen T, Baron J S, Bergström A K, Jansson M, Kyle M, Nydick K R, Steger L, Hessen D O. Shifts in lake N:P stoichiometry and nutrient limitation driven by atmospheric nitrogen deposition. *Science*, 2009, 326(5954): 835-837.
- [4] 杨祥祥, 李梦琦, 何兴东, 尤万学, 余殿, 张彩华, 陈娜. 沙地土壤 C:N:P 比对早期植物群落物种多样性的影响. *土壤学报*, 2019, 56(1): 242-249.
- [5] 黄小, 姚兰, 王进, 朱强, 吴漫玲, 刘易. 土壤养分对不同生活型植物叶功能性状的影响. *西北植物学报*, 2018, 38(12): 2293-2302.
- [6] 徐婷, 赵成章, 韩玲, 冯威, 段贝贝, 郑慧玲. 张掖湿地旱柳叶脉密度与水分利用效率的关系. *植物生态学报*, 2017, 41(7): 761-769.
- [7] 徐朝斌, 钟全林, 程栋梁, 胡竹松, 胡波, 伍伯妍, 孙晓娟, 张佩生. 基于地理种源的刨花楠苗木比叶面积与叶片化学计量学关系. *生态学报*, 2015, 35(19): 6507-6515.
- [8] Elser J J, Fagan W F, Denno R F, Dobberfuhl D R, Folarin A, Huberty A, Interlandi S, Kilham S S, McCauley E, Schulz K L, Siemann E H, Sterner R W. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, 2000, 408(6812): 578-580.
- [9] 杨幸, 王平, 高大威, 高宁宁, 李璐杉, 杨晓柳, 钟乾娟. 云南药山自然保护区黄背栎林和巧家五针松林生态化学计量特征. *生态学报*, 2019, 39(11): 4021-4028.
- [10] Vannoppen W, Vanmaercke M, De Baets S, Poesen J. A review of the mechanical effects of plant roots on concentrated flow erosion rates. *Earth-Science Reviews*, 2015, 150: 666-678.
- [11] Ali A, Yan E R, Chang S X, Cheng J Y, Liu X Y. Community-weighted mean of leaf traits and divergence of wood traits predict aboveground biomass in secondary subtropical forests. *Science of the Total Environment*, 2017, 574: 654-662.
- [12] Han W X, Fang J Y, Guo D L, Zhang Y. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 2005, 168(2): 377-385.
- [13] 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. *生态学报*, 2008, 28(8): 3937-3947.
- [14] 曾昭霞, 王克林, 刘孝利, 曾履平, 宋同清, 彭晚霞, 张浩, 杜虎. 桂西北喀斯特森林植物-凋落物-土壤生态化学计量特征. *植物生态学报*, 2015, 39(7): 682-693.
- [15] 赵中华, 白登忠, 惠刚盈, 袁士云. 小陇山不同经营措施下次生锐齿栎天然林物种多样性研究. *林业科学研究*, 2013, 26(3): 326-331.
- [16] 郝建峰, 王德艺, 唐永彬, 李艳, 朱云航, 姚小兰, 齐锦秋. 人为干扰对江油地区马尾松人工林群落结构和物种多样性的影响. *生态环境学报*, 2014, 23(5): 729-735.
- [17] Guittar J, Goldberg D, Klanderud K, Telford R J, Vandvik V. Can trait patterns along gradients predict plant community responses to climate change? *Ecology*, 2016, 97(10): 2791-2801.
- [18] Tessier J T, Raynal D J. Vernal nitrogen and phosphorus retention by forest understory vegetation and soil microbes. *Plant and Soil*, 2003, 256(2): 443-453.
- [19] Tjoelker M G, Craine J M, Wedin D, Reich P B, Tilman D. Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species. *New Phytologist*, 2005, 167(2): 493-508.
- [20] Michaels A F. Biogeochemistry. The ratios of life. *Science*, 2003, 300(5621): 906-907.
- [21] 何念鹏, 刘聪聪, 张佳慧, 徐丽, 于贵瑞. 植物性状研究的机遇与挑战: 从器官到群落. *生态学报*, 2018, 38(19): 6787-6796.
- [22] 盘远方, 陈兴彬, 姜勇, 李月娟, 黄宇欣, 倪鸣源, 陆志任, 覃彩丽, 钟章浪. 桂林岩溶石山植物群落植物功能性状对不同坡向环境因子的响应. *广西植物*, 2019, 39(2): 189-198.
- [23] 寸竹, 张金燕, 陈军文. 氮添加对二年生三七生长、光合特性及皂苷含量的影响. *生态学杂志*, 2020, 39(4): 1101-1111.
- [24] 龙婷, 王健铭, 李景文, 冯益民, 吴波, 卢琦. 青藏高原北部戈壁区植物多样性及其环境解释. *北京林业大学学报*, 2017, 39(12): 17-24.

- [25] 金锁, 毕浩杰, 刘佳, 刘宇航, 王宇, 齐锦秋, 郝建锋. 林分密度对云顶山柏木人工林群落结构和物种多样性的影响. 北京林业大学学报, 2020, 42(1): 10-17.
- [26] 吴安驰, 邓湘雯, 任小丽, 项文化, 张黎, 葛蓉, 牛忠恩, 何洪林, 何立杰. 中国典型森林生态系统乔木层群落物种多样性的空间分布格局及其影响因素. 生态学报, 2018, 38(21): 7727-7738.
- [27] Chen L L, Deng Q, Yuan Z Y, Mu X M, Kallenbach R L. Age-related C:N:P stoichiometry in two plantation forests in the Loess Plateau of China. Ecological Engineering, 2018, 120: 14-22.
- [28] 俞国松, 王世杰, 容丽, 冉景丞. 茂兰喀斯特森林主要演替群落的凋落物动态. 植物生态学报, 2011, 35(10): 1019-1028.
- [29] 许沼山, 黄海侠, 史青茹, 杨晓东, 周刘丽, 赵延涛, 张晴晴, 阎恩荣. 浙东常绿阔叶林植物功能性状对土壤含水量变化的响应. 植物生态学报, 2015, 39(9): 857-866.
- [30] 程雯, 喻阳华, 熊康宁, 张俞, 许敏, 谭代军. 喀斯特高原峡谷优势种叶片功能性状分析. 广西植物, 2019, 39(8): 1039-1049.
- [31] 李芳兰, 包维楷. 植物叶片形态解剖结构对环境变化的响应与适应. 植物学通报, 2005, 22(S1): 118-127.
- [32] Ripullone F, Lauteri M, Grassi G, Amato M, Borghetti M. Variation in nitrogen supply changes water-use efficiency of *Pseudotsuga menziesii* and *Populus X euroamericana*; a comparison of three approaches to determine water-use efficiency. Tree Physiology, 2004, 24(6): 671-679.
- [33] 邹军, 喻理飞, 李媛媛. 退化喀斯特植被恢复过程中土壤酶活性特征研究. 生态环境学报, 2010, 19(4): 894-898.
- [34] Elser J J, Acharya K, Kyle M, Cotner J, Makino W, Markow T, Watts T, Hobbie S, Fagan W, Schade J, Hood J, Sterner R W. Growth rate-stoichiometry couplings in diverse biota. Ecology Letters, 2003, 6(10): 936-943.
- [35] Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation N:P ratio; a new tool to detect the nature of nutrient limitation. Journal of Applied Ecology, 1996, 33(6): 1441-1450.
- [36] Cortez J, Garnier E, Pérez-harguindeguy N, Debussche M, Gillon D. Plant traits, litter quality and decomposition in a mediterranean old-field succession. Plant and Soil, 2007, 296(1/2): 19-34.
- [37] 马文济, 赵延涛, 张晴晴, Arshad A, 史青茹, 阎恩荣. 浙江天童常绿阔叶林不同演替阶段地表凋落物的 C:N:P 化学计量特征. 植物生态学报, 2014, 38(8): 833-842.
- [38] 潘复静, 张伟, 王克林, 何寻阳, 梁士楚, 韦国富. 典型喀斯特峰丛洼地植被群落凋落物 C:N:P 生态化学计量特征. 生态学报, 2011, 31(2): 335-343.
- [39] Tian H Q, Chen G S, Zhang C, Melillo J M, Hall C A S. Pattern and variation of C:N:P ratios in China's soils: a synthesis of observational data. Biogeochemistry, 2010, 98(1/3): 139-151.
- [40] Zhao F Z, Sun J, Ren C J, Kang D, Deng J, Han X H, Yang G H, Feng Y Z, Ren G X. Land use change influences soil C, N and P Stoichiometry under 'Grain-to-Green Program' in China. Scientific Reports, 2015, 5: 10195.
- [41] Elser J J, Fagan W F, Kerkhoff A J, Swenson N G, Enquist B J. Biological stoichiometry of plant production: metabolism, scaling and ecological response to global change. New Phytologist, 2010, 186(3): 593-608.