



## 亚热带常绿阔叶林林下不同生活型植物叶片生态化学计量特征

许雪晴, 李文君, 周雪雯, 吕仕洪, 白坤栋

引用本文:

许雪晴,李文君,周雪雯,吕仕洪,白坤栋. 亚热带常绿阔叶林林下不同生活型植物叶片生态化学计量特征[J]. 热带亚热带植物学报, 2024, 32(6): 725–736.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4842>

### 您可能感兴趣的其他文章

#### Articles you may be interested in

#### [亚热带常绿阔叶林89种木本植物一级根碳氮浓度变异规律](#)

Variation Patterns in C and N Concentrations in the First-order Roots of 89 Woody Species in Subtropical Evergreen Broad-leaved Forest

热带亚热带植物学报. 2021, 29(5): 474–482 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4372>

#### [海南不同生活型植物叶片和根系C、N、P化学计量特征](#)

C, N, and P Concentrations and Their Stoichiometry of Leaves and Roots with Different Life Forms in Hainan Province

热带亚热带植物学报. 2020, 28(2): 131–135 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4115>

#### [横县野生种子植物区系及与附近地区的比较研究](#)

Flora Characteristics of Wild Seed Plants in Hengxian County and Its Comparison with Neighboring Areas

热带亚热带植物学报. 2020, 28(6): 615–623 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4163>

#### [广西中部7种典型灌丛群落的物种多样性特征](#)

Species Biodiversity of Seven Typical Shrub Communities in the Middle of Guangxi Zhuang Autonomous Region

热带亚热带植物学报. 2018, 26(2): 157–163 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3841>

#### [沿海拔梯度武夷山3种典型森林凋落物及养分归还动态](#)

Dynamics of Litterfall and Nutrient Return in Three Typical Forests of Wuyi Mountain along Altitudinal Gradient

热带亚热带植物学报. 2020, 28(4): 394–402 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4146>

[向下翻页，浏览PDF全文](#)

# 亚热带常绿阔叶林林下不同生活型植物叶片生态化学计量特征

许雪晴<sup>1</sup>, 李文君<sup>1</sup>, 周雪雯<sup>1</sup>, 吕仕洪<sup>2</sup>, 白坤栋<sup>1\*</sup>

(1. 广西师范大学, 珍稀濒危动植物生态与环境保护教育部重点实验室, 广西漓江流域景观资源保育与可持续利用重点实验室, 广西 桂林 541006;  
2. 广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所, 广西 桂林 541006)

**摘要:** 为了探究林下植物多样性的形成和维持机制, 该研究采用常规和系统发育比较方法对广西猫儿山亚热带常绿阔叶林林下乔木幼树、灌木、草本和藤本等不同生活型植物叶片生态化学计量特征及其与系统发育的关系进行研究。结果表明, 叶片化学计量特征的系统发育信号(Blomberg's  $K$ )值为 0.020~0.183。叶片 N、P 含量以及 C/P、P/Ca、K/Ca 的系统发育信号显著, 表明物种多样化过程中存在系统发育保守性。叶片 C、N、K 和 Mg 含量以及大多数计量比受到生活型的显著影响, 藤本植物有最高的叶片 N、K 和 Mg 含量, 而草本植物叶片 C、Mg 含量、C/N 和 C/P 最低。这表明不同生活型植物在总体上对叶片营养元素含量的需求和比例存在差异。进化模型拟合分析表明, 对不同生活型最优叶片生态化学计量特征值的稳定选择是最优的进化模型, 这表明不同生活型植物在进化过程中选择了适应自身的最优叶片化学计量特征组合。此外, 在进化过程中叶片化学计量特征之间存在密切的相关性。因此, 物种多样化过程中存在的叶片生态化学计量特征系统发育保守性和最优化稳定选择共同推动了亚热带常绿阔叶林林下植物多样性的形成和维持。

**关键词:** 叶片生态化学计量特征; 林下植物; 生活型; 系统发育; 亚热带常绿阔叶林

doi: 10.11926/jtsb.4842

CSTR:33235.14.jtsb.4842

## Leaf Ecological Stoichiometry in Understory Plants with Different Life Forms in a Subtropical Evergreen Broad-leaved Forest

XU Xueqing<sup>1</sup>, LI Wenjun<sup>1</sup>, ZHOU Xuewen<sup>1</sup>, LÜ Shihong<sup>2</sup>, BAI Kundong<sup>1\*</sup>

(1. Key Laboratory of Ecology of Rare and Endangered Species and Environmental Protection, Ministry of Education, and Guangxi Key Laboratory of Landscape Resources Conservation and Sustainable Utilization in Lijiang River Basin, Guangxi Normal University, Guilin 541006, Guangxi, China; 2. Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences, Guilin 541006, Guangxi, China)

**Abstract:** To explore the formation and maintenance mechanisms of the understory plant diversity, the ecological stoichiometric characteristics of leaves of understory trees, shrubs, herbs and vines and their relationship with phylogeny were studied by conventional and phylogenetic comparison methods in Maoershan subtropical evergreen broad-leaved forest, Guangxi. The results showed that the phylogenetic signals (Blomberg's  $K$ ) of leaf stoichiometric characteristics ranged from 0.020 to 0.183. The contents of N and P and the phylogenetic signals of C/P, P/Ca and K/Ca in leaves were significant, indicating that phylogenetic conservation existed in the process of species diversification. The contents of C, N, K and Mg in leaves and most of stoichiometric ratios were significantly affected by life form. The contents of N, K and Mg in leaves of vines were the highest, while the contents of C, Mg, C/N and C/P in leaves of herb were the lowest, which indicated that there were differences in

收稿日期: 2023-09-08 接受日期: 2023-11-15

基金项目: 国家自然科学基金项目(31960241)资助

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31960241).

作者简介: 许雪晴(1996年生), 女, 硕士研究生, 研究方向为森林生态恢复与管理。E-mail: xuxueqing1111@163.com

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: bkd008@126.com

the requirement and proportion of nutrient elements in leaves of different life forms. The stable selection of the optimal ecological stoichiometric characteristic values of leaves of different life forms was the optimal evolutionary model, which indicated that plants of different life forms chose the optimal combination of leaf stoichiometric characteristics to adapt to themselves in the evolutionary process. In addition, there was a close correlation between the stoichiometric characteristics of leaves during evolution. Therefore, phylogenetic conservation of leaf ecological stoichiometric characteristics and optimal stable selection in the process of species diversification jointly promoted the formation and maintenance of understory plant diversity in subtropical evergreen broad-leaved forests.

**Key words:** Leaf ecological stoichiometry; Understory plants; Life form; Phylogeny; Subtropical evergreen broad-leaved forest

植物生态化学计量学是一门主要研究植物组织和器官营养元素含量及动态变化规律的学科<sup>[1]</sup>,其中叶片生态化学计量特征是该领域的主要研究内容之一。林下植物是森林生态系统中的重要组成部分,扮演着关键角色,对维持森林结构和功能具有重要意义,如调节森林土壤养分和水分循环、减少 C 固存和 N 动态过程中温室气体排放等<sup>[2]</sup>。一般来说,林下植物包括乔木幼树、灌木、草本和藤本等多种生活型<sup>[3]</sup>。由于系统进化过程、生理生态特征和生长环境的差异,林下不同生活型植物对 C、N、P、K、Ca 和 Mg 元素的需求差异会较大<sup>[4]</sup>。根据生物地球化学生态位假说,不同植物物种会具有独特的营养元素需求,从而形成不同植物物种的化学计量特征生态位<sup>[5-6]</sup>,这可能是植物多样性形成和维持的重要原因之一。因此,研究林下植物叶片元素化学计量特征对于探究森林林下植物多样性的形成和维持有重要的意义。

研究表明,植物叶片生态化学计量特征与系统发育密切相关,这意味着植物叶片生态化学计量特征受系统发育的影响<sup>[7]</sup>。过去有研究在不同地区的植物中发现了叶片生态化学计量特征有显著的系统发育信号<sup>[8-9]</sup>,这意味着植物叶片化学计量特征在进化过程中存在系统发育保守性,即亲缘关系较近的植物物种具有更相似的叶片生态化学计量特征<sup>[8]</sup>。然而,一些研究表明不同叶片生态化学计量特征之间的系统发育信号存在不同的显著性水平,Sardans 等<sup>[10]</sup>对欧洲森林树种叶片生态化学计量特征的研究表明,N、K、Ca、Mg 等元素含量和 P/Ca、K/Ca、P/Mg、K/Mg 等比值具有显著的系统发育信号,但 P 含量和 N/P、N/K、P/K、Ca/Mg 等比值则没有明显的系统发育信号。这些不同特征间系统发育信号的差异通常与进化过程有关<sup>[11]</sup>。进化过程的常见描述模型包

括布朗运动模型、生态位提升和填充模型、稳定选择模型等<sup>[12]</sup>。然而,最近的研究表明,叶片化学计量特征的最优进化过程往往向一个或多个最优值的稳定选择演化<sup>[13-15]</sup>,Bai 等<sup>[15]</sup>的研究表明,在亚热带常绿阔叶林,草本植物在进化过程中具有较高的叶片 N、P、K 含量最优值,相比之下,木本植物的叶片 N、P、K 含量最优值较低。在稳定选择过程中,亲缘关系较远的物种叶片生态化学计量特征会围绕最优值波动,导致亲缘关系远的物种也具有相似的叶片化学计量特征,从而削弱了系统发育信号。此外,在叶片化学计量特征进化过程中,某些元素含量之间存在协同进化关系。叶片 N 和 P 含量常常在系统发育上呈显著正相关,表明这 2 种元素在植物物种多样化过程中存在显著的协同演化关系<sup>[15-16]</sup>。因此,研究叶片化学计量特征与系统发育的关系需要综合考虑叶片化学计量特征的系统发育信号、进化过程和特征之间的协同进化等因素。

亚热带常绿阔叶林是一种重要的森林生态系统类型,被认为是全球生物多样性的重要聚集地<sup>[17]</sup>。该类型森林的一个显著特征是林下植物多样性的主导地位,因为冠层乔木在亚热带森林植物组成中所占比例往往不到 20%<sup>[17]</sup>。然而,过去的研究往往对林下植物多样性关注不够,甚至忽视了其重要性<sup>[2]</sup>。因此,本研究旨在调查亚热带常绿阔叶林林下乔木幼树、草本、灌木和藤本等各种生活型植物的叶片化学计量特征,分析这些特征在物种多样化过程中的系统发育信号、进化过程以及特征之间的协同进化关系。本研究提出 3 个科学问题:(1) 林下植物叶片化学计量特征是否受到生活型的显著影响?(2) 林下植物叶片化学计量特征是否有显著的系统发育信号和稳定选择过程?(3) 林下植物叶片化学计量特征是否存在显著的元素协同进化?通

过解决这些问题, 可以深入了解林下植物物种多样化过程中叶片化学计量特征的演化机制, 有助于更好地理解亚热带常绿阔叶林林下植物多样性形成和维持的机制, 为保护亚热带森林植物多样性提供理论和实践基础。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区概况

本研究选取了广西漓江源森林生态系统国家定位观测研究站常绿阔叶林 1 号样地进行野外调查和采样。该样地位于广西东北部的猫儿山国家级自然保护区, 地理位置为 25°50' N, 110°49' E, 海拔为 950~1 200 m<sup>[18]</sup>。猫儿山保护区是我国南方典型的亚热带山地地区, 属于亚热带季风湿润气候, 年均降水量为 3 342.0 mm, 年均温 14.0 °C<sup>[15]</sup>。该保护区中常绿阔叶林是分布面积最大的植被类型, 也是该区森林植被自然演替系列中的顶级群落类型。常绿阔叶林在维护该地区生态平衡和保护生物多样性等方面起着至关重要的作用。根据本研究对土样的分析结果, 调查和取样点土壤 pH 值为 4.55~4.69, 可交换阳离子容量 20.06~29.05 me/100 g。土壤中有

机质、全 N、全 P、全 K、全 Ca 和全 Mg 含量分别为 6.61%、0.27%、0.06%、2.34%、0.34% 和 0.65%。这些数据提供了该样地土壤性质的重要信息, 有助于了解林下植物生长的土壤背景。

### 1.2 叶片样品采集和分析

在研究样地的资料和实地踏查的基础上, 制定了林下植物叶片样品的采集原则和方法。(1) 乔木幼树选择树高小于 2.0 m 或胸径小于 2 cm 的个体;(2) 同种植物采集不少于 3 株(丛)的样本;(3) 采集叶片不会对植株的生长产生影响或者只造成轻微影响;(4) 每种植物随机选择植株, 并从其上、中、下不同部位采集正常、成熟且无病虫害的叶片, 每种植物采集的叶片总鲜重约为 50 g。

共采集了 50 种植物的叶片样品, 其中, 乔木幼树 15 种, 灌木 10 种, 草本 15 种, 藤本 10 种(表 1)。叶片样品在烘箱中(恒温 65 °C)烘干至恒重, 然后经过粉碎和磨粉后再测定其 C、N、P、K、Ca 和 Mg 等营养元素的含量。使用 Vario MAX CN 元素分析仪测定 C 和 N 含量, 使用电感耦合等离子体发射光谱技术(iCAP Qc, Thermo Fisher Scientific)测定 P、K、Ca 和 Mg 含量<sup>[14]</sup>。对于每种植物、每个指标重复测定至少 3 次, 取平均值。

表 1 采集植物

Table 1 List of collected species

植物 Species	属 Genus	科 Family	目 Order	生活型 Life form
米槠 <i>Castanopsis carlesii</i>	锥属 <i>Castanopsis</i>	壳斗科 Fagaceae	壳斗目 Fagales	乔木幼树 Sapling
甜槠 <i>C. eyrei</i>	锥属 <i>Castanopsis</i>	壳斗科 Fagaceae	壳斗目 Fagales	乔木幼树 Sapling
栲 <i>C. fargesii</i>	锥属 <i>Castanopsis</i>	壳斗科 Fagaceae	壳斗目 Fagales	乔木幼树 Sapling
罗浮锥 <i>C. faberi</i>	锥属 <i>Castanopsis</i>	壳斗科 Fagaceae	壳斗目 Fagales	乔木幼树 Sapling
灯台树 <i>Cornus controversa</i>	山茱萸属 <i>Cornus</i>	山茱萸科 Cornaceae	山茱萸目 Cornales	乔木幼树 Sapling
交让木 <i>Daphniphyllum macropodum</i>	虎皮楠属 <i>Daphniphyllum</i>	虎皮楠科 Daphniphyllaceae	虎耳草目 Saxifragales	乔木幼树 Sapling
杜英 <i>Elaeocarpus decipiens</i>	杜英属 <i>Elaeocarpus</i>	杜英科 Elaeocarpaceae	酢浆草目 Oxalidales	乔木幼树 Sapling
日本杜英 <i>Elaeocarpus japonicus</i>	杜英属 <i>Elaeocarpus</i>	杜英科 Elaeocarpaceae	酢浆草目 Oxalidales	乔木幼树 Sapling
香果树 <i>Emmenopterys henryi</i>	香果树属 <i>Emmenopterys</i>	茜草科 Rubiaceae	龙胆目 Gentianales	乔木幼树 Sapling
冬青 <i>Ilex chinensis</i>	冬青属 <i>Ilex</i>	冬青科 Aquifoliaceae	冬青目 Aquifoliales	乔木幼树 Sapling
黄丹木姜子 <i>Litsea elongata</i>	木姜子属 <i>Litsea</i>	樟科 Lauraceae	樟目 Laurales	乔木幼树 Sapling
硬壳柯 <i>Lithocarpus hancei</i>	柯属 <i>Lithocarpus</i>	壳斗科 Fagaceae	壳斗目 Fagales	乔木幼树 Sapling
灰柯 <i>L. henryi</i>	柯属 <i>Lithocarpus</i>	壳斗科 Fagaceae	壳斗目 Fagales	乔木幼树 Sapling
青冈 <i>Quercus glauca</i>	栎属 <i>Quercus</i>	壳斗科 Fagaceae	壳斗目 Fagales	乔木幼树 Sapling
猴欢喜 <i>Sloanea sinensis</i>	猴欢喜属 <i>Sloanea</i>	杜英科 Elaeocarpaceae	酢浆草目 Oxalidales	乔木幼树 Sapling
朱砂根 <i>Ardisia crenata</i>	紫金牛属 <i>Ardisia</i>	报春花科 Primulaceae	杜鹃花目 Ericales	灌木 Shrub
百两金 <i>A. crispa</i>	紫金牛属 <i>Ardisia</i>	报春花科 Primulaceae	杜鹃花目 Ericales	灌木 Shrub
柏拉木 <i>Blastus cochinchinensis</i>	柏拉木属 <i>Blastus</i>	野牡丹科 Melastomataceae	桃金娘目 Myrtales	灌木 Shrub
短柄紫珠 <i>Callicarpa brevipes</i>	紫珠属 <i>Callicarpa</i>	唇形科 Lamiaceae	唇形目 Lamiales	灌木 Shrub
尖连蕊茶 <i>Camellia cuspidata</i>	山茶属 <i>Camellia</i>	山茶科 Theaceae	杜鹃花目 Ericales	灌木 Shrub
红淡比 <i>Cleyera japonica</i>	红淡比属 <i>Cleyera</i>	五列木科 Pentaphragmataceae	杜鹃花目 Ericales	灌木 Shrub

续表(Continued)

植物 Species	属 Genus	科 Family	目 Order	生活型 Life form
细齿叶桉 <i>Eurya nitida</i>	桉属 <i>Eurya</i>	五列木科 Pentaphylacaceae	杜鹃花目 Ericales	灌木 Shrub
细枝桉 <i>E. loquaiana</i>	桉属 <i>Eurya</i>	五列木科 Pentaphylacaceae	杜鹃花目 Ericales	灌木 Shrub
弯蒴杜鹃 <i>Rhododendron henryi</i>	杜鹃花属 <i>Rhododendron</i>	杜鹃花科 Ericaceae	杜鹃花目 Ericales	灌木 Shrub
赤楠 <i>Syzygium buxifolium</i>	蒲桃属 <i>Syzygium</i>	桃金娘科 Myrtaceae	桃金娘目 Myrtales	灌木 Shrub
刺头复叶耳蕨 <i>Arachniodes aristata</i>	复叶耳蕨属 <i>Arachniodes</i>	鳞毛蕨科 Dryopteridaceae	水龙骨科 Polypodiales	草本 Herb
裂叶秋海棠 <i>Begonia palmata</i>	秋海棠属 <i>Begonia</i>	秋海棠科 Begoniaceae	葫芦目 Cucurbitales	草本 Herb
十字藁草 <i>Carex cruciata</i>	藁草属 <i>Carex</i>	莎草科 Cyperaceae	禾本目 Poales	草本 Herb
金毛狗 <i>Cibotium barometz</i>	金毛狗属 <i>Cibotium</i>	金毛狗科 Cibotiaceae	水龙骨科 Polypodiales	草本 Herb
渐尖毛蕨 <i>Cyclosorus acuminatus</i>	毛蕨属 <i>Cyclosorus</i>	金星蕨科 Thelypteridaceae	水龙骨科 Polypodiales	草本 Herb
迷人鳞毛蕨 <i>Dryopteris decipiens</i>	鳞毛蕨属 <i>Dryopteris</i>	鳞毛蕨科 Dryopteridaceae	水龙骨科 Polypodiales	草本 Herb
香薷 <i>Elsholtzia ciliata</i>	香薷属 <i>Elsholtzia</i>	唇形科 Lamiaceae	唇形目 Lamiales	草本 Herb
姬蕨 <i>Hypolepis punctata</i>	姬蕨属 <i>Hypolepis</i>	碗蕨科 Dennstaedtiaceae	水龙骨科 Polypodiales	草本 Herb
蝴蝶花 <i>Iris japonica</i>	鸢尾属 <i>Iris</i>	鸢尾科 Iridaceae	天门冬目 Asparagales	草本 Herb
淡竹叶 <i>Lophatherum gracile</i>	淡竹叶属 <i>Lophatherum</i>	禾本科 Poaceae	禾本目 Poales	草本 Herb
五节芒 <i>Miscanthus floridulus</i>	芒属 <i>Miscanthus</i>	禾本科 Poaceae	禾本目 Poales	草本 Herb
竹叶草 <i>Oplismenus compositus</i>	求米草属 <i>Oplismenus</i>	禾本科 Poaceae	禾本目 Poales	草本 Herb
沿阶草 <i>Ophiopogon bodinieri</i>	沿阶草属 <i>Ophiopogon</i>	天门冬科 Asparagaceae	天门冬目 Asparagales	草本 Herb
翠云草 <i>Selaginella uncinata</i>	卷柏属 <i>Selaginella</i>	卷柏科 Selaginellaceae	卷柏目 Selaginellales	草本 Herb
囊荷 <i>Zingiber mioga</i>	姜属 <i>Zingiber</i>	姜科 Zingiberaceae	姜目 Zingiberales	草本 Herb
亮叶鸡血藤 <i>Callerya nitida</i>	鸡血藤属 <i>Callerya</i>	豆科 Fabaceae	豆目 Fabales	藤本 Climber
尼泊尔常春藤 <i>Hedera nepalensis</i>	常春藤属 <i>Hedera</i>	五加科 Araliaceae	伞形目 Apiales	藤本 Climber
绞股蓝 <i>Gynostemma pentaphyllum</i>	绞股蓝属 <i>Gynostemma</i>	葫芦科 Cucurbitaceae	葫芦目 Cucurbitales	藤本 Climber
海金沙 <i>Lygodium japonicum</i>	海金沙属 <i>Lygodium</i>	海金沙科 Lygodiaceae	水龙骨科 Polypodiales	藤本 Climber
印度羊角藤 <i>Morinda umbellata</i>	巴戟天属 <i>Morinda</i>	茜草科 Rubiaceae	龙胆目 Gentianales	藤本 Climber
小花清风藤 <i>Sabia parviflora</i>	清风藤属 <i>Sabia</i>	清风藤科 Sabiaceae	山龙眼目 Proteales	藤本 Climber
菝葜 <i>Smilax china</i>	菝葜属 <i>Smilax</i>	菝葜科 Smilacaceae	百合目 Liliales	藤本 Climber
密花豆 <i>Spatholobus suberectus</i>	密花豆属 <i>Spatholobus</i>	豆科 Fabaceae	豆目 Fabales	藤本 Climber
双蝴蝶 <i>Tripterospermum chinense</i>	双蝴蝶属 <i>Tripterospermum</i>	龙胆科 Gentianaceae	龙胆目 Gentianales	藤本 Climber
网络夏藤 <i>Wisteriopsis reticulata</i>	夏藤属 <i>Wisteriopsis</i>	豆科 Fabaceae	豆目 Fabales	藤本 Climber

### 1.3 数据分析

使用 SPSS 22.0 软件进行数据的统计分析。首先, 检验叶片化学计量特征数据是否符合正态分布, 如果数据不符合正态分布, 则采用对数转换的方法来使其符合正态分布。参考 Sardans 等<sup>[10]</sup>的方法对叶片化学计量特征数据进行主成分分析(PCA), 主成分分析得到的前 2 个主成分(PC1 和 PC2)解释了大部分的特征变异。采用单因素方差分析和多重比较检验叶片化学计量特征以及 PC1 和 PC2 得分是否受到生活型的显著影响。方差分析结果中如果方差齐性, 采用最小显著差异法进行不同生活型的多重比较。如果方差不齐性, 则用 Tamhane's T2 法进行多重比较。

使用 R4.2.3 软件进行系统发育比较分析。利用 V. PhyloMaker 包中的 Scenario 3 构建了 50 种植物的系统发育树<sup>[19]</sup>(图 1)。对叶片化学计量特征进行一系列的系统发育比较分析。首先, 利用 Blomberg's *K*

方法<sup>[20]</sup>检测性状系统发育信号的显著性。使用 PHYLOSIGNAL 包中的 phyloSignal 功能检验系统发育信号<sup>[21]</sup>, 通过对系统发育树随机置换 999 次得到的零模型比较来评估信号。其次, 比较叶片化学计量特征的进化模型, 包括布朗运动(BM)模型、Pagel's  $\delta$  模型和 Ornstein-Uhlenbeck (OU)模型。BM 是一种随机进化模型, 描述物种性状通过随机漫步以恒定速率(即  $\sigma$ )演化。Pagel's  $\delta$  是一种适应性进化模型, 描述物种性状进化速率随时间加速或减速,  $\delta$  值小于 1 表示性状进化在较早时期爆发(即生态位填充模型),  $\delta$  值大于 1 表示性状进化在较晚时期爆发(即生态位提升模型)。使用 GEIGER 软件包中的 fitContinuous 函数对 BM 和 Pagel's  $\delta$  模型进行拟合<sup>[22]</sup>; 使用 Caper 软件包中的 pgl 函数检验  $\delta$  是否与 1 有显著差异<sup>[23]</sup>。OU 模型也是一种适应性进化模型, 描述物种性状在稳定选择作用力(即  $a$ )下围绕 1 个或多个最优值进化。使用 mvMORPH 软件包中的 mvOU 函数对

所有物种拟合单一最优值(OU1)和 4 个最优值(OUM), 以检验乔木幼树(Opts<sub>a</sub>)、灌木(Opts<sub>b</sub>)、草本(Opts<sub>c</sub>)和藤本(Opts<sub>d</sub>)等生活型之间的最优值是否有所不同。对于 BM、Pagel's  $\delta$ 、OU1 和 OUM 模型的比较是基于经过样本大小校正的赤池信息准则(AICc)<sup>[13-14]</sup>, 具有最低

AICc 值的模型被认为是最适合的。最后, 为了检验元素之间的协同进化, 利用系统发育广义最小二乘法 和系统发育协方差矩阵分析叶片化学计量特征之间的相关性<sup>[24]</sup>。使用 Caper 软件包中的 pglS 函数来检验特征之间相关性的强弱<sup>[23]</sup>。

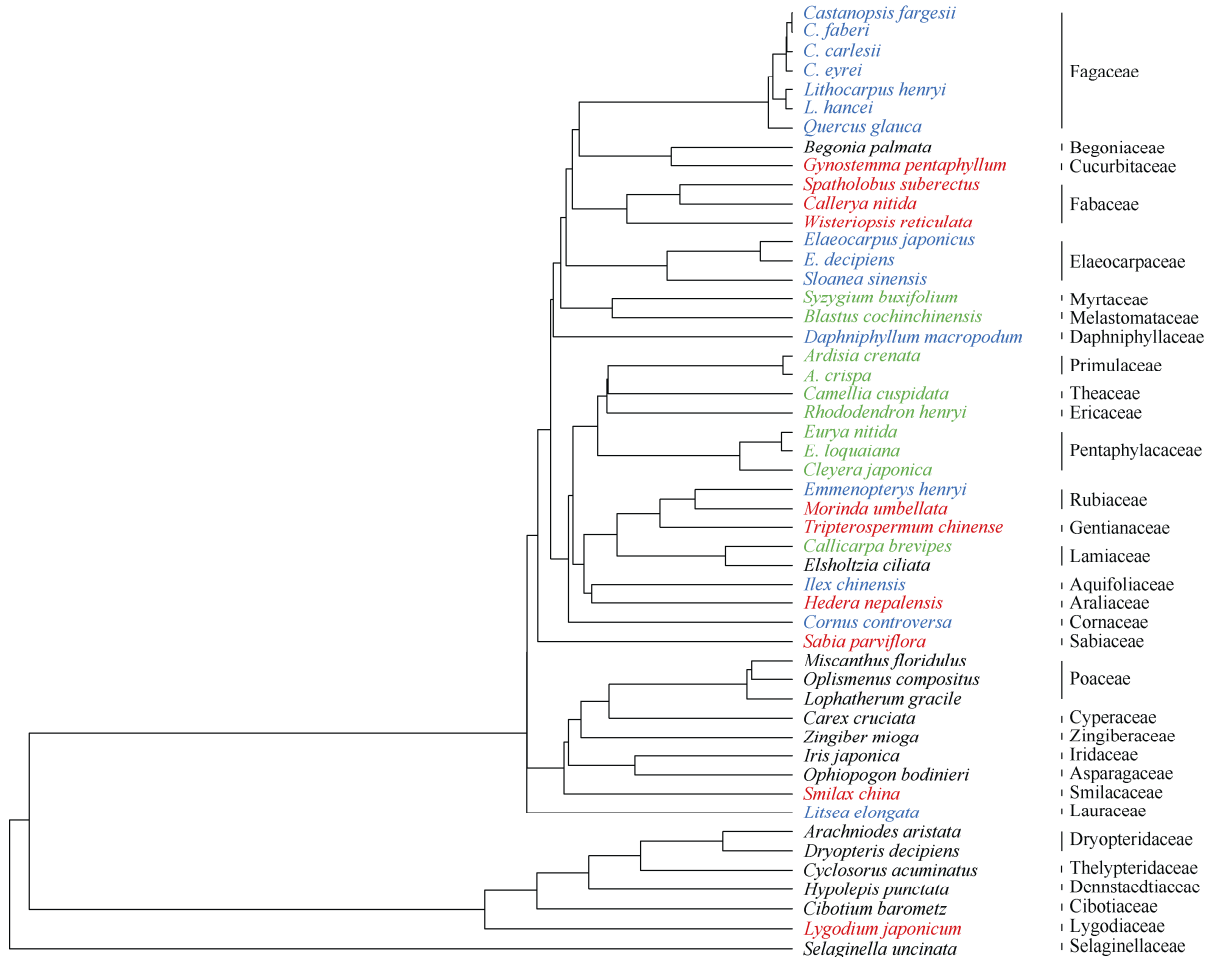


图 1 亚热带常绿阔叶林林下植物的系统发育关系<sup>[19]</sup>。蓝: 乔木幼树; 绿: 灌木; 黑: 草本; 红色: 藤本。

Fig. 1 Phylogenetic relationships of understory species in a subtropical evergreen broad-leaved forest<sup>[19]</sup>. Blue: Tree sapling; Green: Shrub; Black: Herb; Red: Climber.

## 2 结果和分析

### 2.1 叶片的元素含量及其化学计量比

从表 2 可见, 50 种林下植物叶片的 C、N、P、K、Ca 和 Mg 平均含量分别为 417.43、22.86、1.39、11.55、9.83 和 2.89 g/kg, 以 C 含量最高, P 含量最低。叶片的 C/N、C/P、C/K、C/Ca、C/Mg、N/P、N/K、N/Ca、N/Mg、P/K、P/Ca、P/Mg、K/Ca、K/Mg 和 Ca/Mg 分别为 19.28、342.55、43.90、70.82、203.75、17.78、2.27、3.93、11.50、0.14、0.24、0.68、1.98、

5.38 和 4.03, C/P 最大, P/K 最小。

大部分叶片化学计量特征受到生活型的显著影响。多重比较结果表明, 草本的 C 含量显著低于乔木幼树和灌木, N、K 含量显著高于乔木幼树和灌木, Mg 含量显著低于乔木幼树和藤本。藤本的 K 含量显著高于乔木幼树和灌木。化学计量比也在不同生活型间存在显著差异, 藤本的 C/N、C/K 显著低于乔木幼树和灌木, P/K 显著低于乔木幼树和草本。草本的 C/N、C/K 显著低于乔木幼树和灌木, C/P 显著低于灌木, 但 C/Mg、N/Mg、P/Mg、K/Mg

显著高于其他 3 种生活型植物。

主成分分析结果表明, PC1 和 PC2 分别解释了总方差的 33.9% 和 24.0%, 两者合计达 57.9% (图 2)。其中, C、Ca 和 Mg 含量以及 C/N、C/P、C/K、N/P、N/K 和 Ca/Mg 等与 PC1 呈负相关; 而 N、P、K、Ca 和 Mg 含量以及 K/Mg、K/Ca 与 PC2 呈负相关。在不同生活型植物中, 草本植物的 PC1 得分与其他 3 种生活型植物的得分存在差异显著, 而藤本植物的 PC2 得分与乔木幼树、灌木也存在差异显著(表 2)。这进一步表明了不同生活型植物叶片化学计量特征存在明显差异。

## 2.2 叶片生态化学计量特征的系统发育信号、进化过程和协同进化

Blomberg's *K* 检验结果表明, 林下 50 种植物的叶片元素含量及化学计量比的 *K* 值均小于 1 (表 3)。其中, N、P 含量以及 C/P、P/Ca、K/Ca 呈现显著的系统发育信号( $P < 0.05$ ), 而 C、K、Ca 和 Mg 含量和其他 12 个化学计量比则无显著的系统发育

信号。

进化模型拟合结果表明, 50 种植物叶片元素含量在 BM 模型、OU1 模型、OUM 模型和 Pagel's  $\delta$  模

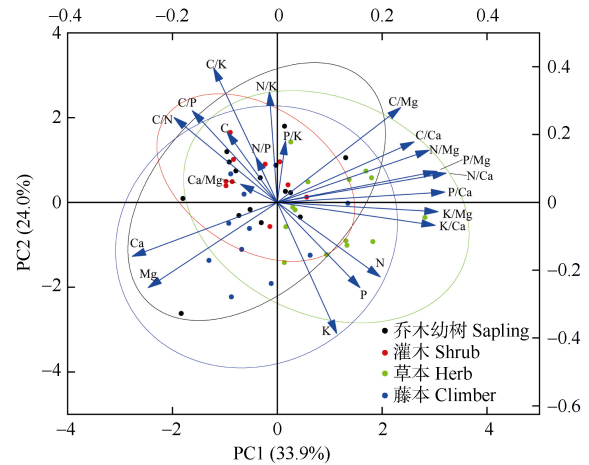


图 2 林下植物叶片元素含量及其化学计量比值的主成分分析

Fig. 2 Principal component analysis of leaf element concentrations and their stoichiometric ratios in leaves of understory species

表 2 林下植物叶片元素含量(g/kg)及其化学计量比值、PC1 和 PC2 得分

Table 2 Leaf element concentrations (g/kg) and their stoichiometric ratios and the PC1 and PC2 scores in understory plants with different life forms

元素 Element	乔木幼树 Sapling	灌木 Shrub	草本 Herb	藤本 Climber	所有物种 All species	<i>P</i>
C	430.25±7.38a	428.64±8.96a	396.37±7.55b	418.58±10.06ab	417.43±4.52	0.013
N	20.60±0.70b	18.35±1.00b	25.90±1.15a	26.23±2.34ab	22.86±0.78	0.000
P	1.42±0.13ab	1.12±0.12b	1.61±0.11a	1.31±0.13ab	1.39±0.07	0.067
K	9.11±0.94b	8.46±0.83b	13.27±1.36a	15.75±1.55a	11.55±0.72	0.000
Ca	11.41±3.36ab	7.36±0.86ab	6.90±0.97b	14.33±2.59a	9.83±1.22	0.122
Mg	3.39±0.51a	2.70±0.35ab	1.62±0.18b	4.25±0.64a	2.89±0.25	0.001
C/N	21.22±0.79a	23.93±1.30a	15.83±0.88b	16.90±1.29b	19.28±0.67	0.000
C/P	356.58±46.15ab	427.51±49.31a	265.42±20.85b	352.23±35.99ab	342.55±20.60	0.045
C/K	53.47±4.82a	54.55±4.64a	36.90±5.53b	29.43±3.44b	43.90±2.83	0.002
C/Ca	65.70±10.45a	72.09±15.29a	86.47±17.54a	53.76±21.38a	70.82±8.00	0.548
C/Mg	176.89±31.13b	185.97±25.56b	291.26±36.05a	130.55±26.68b	203.75±17.86	0.006
N/P	16.54±1.74a	17.62±1.44a	16.88±1.11a	21.14±2.12a	17.78±0.82	0.219
N/K	2.50±0.19a	2.31±0.19ab	2.34±0.33ab	1.77±0.16b	2.27±0.13	0.235
N/Ca	3.04±0.45a	2.98±0.52a	5.78±1.28a	3.45±1.34a	3.93±0.51	0.273
N/Mg	8.29±1.39b	8.24±1.51b	19.39±2.74a	7.71±1.36b	11.50±1.23	0.008
P/K	0.17±0.02a	0.14±0.02ab	0.14±0.01a	0.09±0.01b	0.14±0.01	0.002
P/Ca	0.20±0.03ab	0.18±0.03b	0.35±0.07a	0.17±0.07b	0.24±0.03	0.089
P/Mg	0.53±0.09b	0.48±0.10b	1.18±0.16a	0.37±0.06b	0.68±0.08	0.000
K/Ca	1.29±0.24b	1.48±0.37ab	3.03±0.78a	1.96±0.67ab	1.98±0.30	0.117
K/Mg	3.46±0.59b	3.65±0.61b	9.26±1.38a	4.16±0.39b	5.38±0.59	0.008
Ca/Mg	3.22±0.41a	3.41±0.79a	4.69±0.85a	4.88±1.90a	4.03±0.49	0.537
PC1	-0.40±0.21b	-0.41±0.18b	0.93±0.24a	-0.40±0.26b	0.00±0.14	0.000
PC2	0.26±0.27a	0.59±0.19a	-0.10±0.24ab	-0.81±0.29b	-0.00±0.14	0.007

同行数据后不同字母表示差异显著( $P < 0.05$ )。

Data followed different letters at the same line indicate significant differences at 0.05 level.

型中的 AICc 平均值分别为 23.17、-50.18、-56.97 和 -44.03 (表 4)。OUM 模型的 AICc 值最小, 而 BM 模型的 AICc 值最大, 表明 OUM 模型是最佳拟合模型, 而 BM 模型则是最差的拟合模型。

BM 模型的 sigsq 值为 0.000 20~0.005 85, OU1 模型的  $\alpha$  值为 14.5~13 846.5, Pagel' $\delta$  模型的  $\delta$  值为 29.4~118.4, 表明叶片元素含量在不同进化模型中

的进化速率差异很大。在 OUM 模型下, 叶片 C 含量的 Opt<sub>sa</sub> 较高, N、P 含量的 Opt<sub>H</sub> 较高, K、Ca、Mg 含量的 Opt<sub>C</sub> 较高。这意味着乔木幼树有较高的叶片 C 含量最优值, 草本植物有较高的叶片 N、P 含量最优值, 而藤本植物有较高的叶片 K、Ca、Mg 含量最优值, 反映了不同生活型植物在进化上围绕不同的叶片元素含量最优值波动。

表 3 林下植物叶片元素含量及其化学计量比的系统发育信号

Table 3 Phylogenetic signal of leaf element concentrations and their stoichiometric ratios of understory species

变量 Variable	K	P	变量 Variable	K	P
C	0.036	0.551	N/P	0.105	0.093
N	0.183**	0.007	N/K	0.020	0.744
P	0.160*	0.014	N/Ca	0.125	0.068
K	0.023	0.644	N/Mg	0.064	0.247
Ca	0.082	0.214	P/K	0.020	0.727
Mg	0.060	0.283	P/Ca	0.125*	0.035
C/N	0.087	0.150	P/Mg	0.102	0.103
C/P	0.128*	0.036	K/Ca	0.180**	0.005
C/K	0.021	0.651	K/Mg	0.022	0.685
C/Ca	0.059	0.340	Ca/Mg	0.034	0.541
C/Mg	0.065	0.238			

\*\* :  $P < 0.01$ ; \* :  $P < 0.05$

表 4 林下植物叶片元素含量的进化模型拟合结果

Table 4 Fitting results of evolutionary models for leaf element concentrations of understory species

变量 Variable	BM		OU1			OUM					Pagel' $\delta$	
	AICc	sigsq	AICc	$\alpha$	Opt	AICc	Opt <sub>sa</sub>	Opt <sub>sh</sub>	Opt <sub>H</sub>	Opt <sub>C</sub>	AICc	$\delta$
C	-64.24	0.000 20	-190.25	12 411.5	416.19	-194.25	429.37	427.77	395.31	417.43	-173.98	118.4
N	-61.78	0.000 21	-90.24	14.5	22.70	-104.35	20.39	18.14	25.51	25.45	-90.10	29.7
P	-13.12	0.000 55	-45.05	14.7	1.30	-45.06	1.24	1.03	1.57	1.24	-44.95	29.4
K	104.70	0.005 85	-18.56	13 846.5	10.53	-29.15	8.58	8.14	12.10	15.01	-2.42	118.4
Ca	86.32	0.004 05	29.92	272.8	7.67	30.55	8.47	6.77	5.77	11.59	31.24	118.4
Mg	87.14	0.004 12	13.10	320.7	2.42	0.43	2.91	2.49	1.49	3.75	16.03	118.4

由表 5 可见, 叶片元素含量间的相关性强度存在差异。C 含量与 P 含量呈显著强相关; N 含量与

P、K 含量呈强相关; P 含量与 K、Mg 含量呈强相关; K 含量与 Mg 含量呈强相关; Ca 和 Mg 含量呈强相关。但 C 含量与 N、K、Ca、Mg 含量之间呈弱相关; N 含量与 Ca、Mg 含量之间呈弱相关; P 含量与 Ca 含量之间呈弱相关; K 含量与 Ca 含量之间呈弱相关。

表 5 叶片元素含量间相关性的系统发育广义最小二乘回归分析

Table 5 Phylogenetic generalized least squares regression analyses for the correlations among leaf element concentrations

	C	N	P	K	Ca	Mg
C						
N	-0.08					
P	-0.09**	0.21**				
K	-0.05	0.16***	0.28*			
Ca	-0.03	0.01	0.10	0.05		
Mg	-0.01	0.01	0.18*	0.24**	0.39**	

\*\*\*:  $P < 0.001$ ; \*\*:  $P < 0.01$ ; \*:  $P < 0.05$

### 3 讨论和结论

#### 3.1 林下不同生活型植物叶片生态化学计量特征的差异

本研究表明, 林下不同生活型植物的叶片 C、



N、K、Mg 含量及 C/N、C/P、C/K、C/Mg、N/Mg、P/K、P/Mg、K/Mg 存在显著差异,说明不同生活型植物的生长和进化对不同元素含量的需求存在明显差异,这与前人的研究结果一致,Bai 等<sup>[15]</sup>对亚热带山地常绿阔叶林的研究表明,草本植物和木本植物的元素含量存在显著差异<sup>[15]</sup>,这可能反映了不同生活型的林下植物在元素利用策略和生态适应性上存在差异。

草本植物与其他 3 种生活型的植物在叶片元素含量方面存在较大的差异。草本植物的 N、K 含量显著高于乔木幼树和灌木植物,C 和 Mg 含量显著低于乔木幼树。同时,C、Mg 含量也分别显著低于灌木植物和藤本植物。生命周期较短、生长速率较快的植物叶片元素含量往往高于生命周期较长、生长速率较慢的植物,此外,生长速度快的部位通常 P 含量相对较高而 N/P、C/P 相对较低,即生长速率假说<sup>[1,25]</sup>。草本植物中较高的 N、K 含量可能是由于其生命周期较短,生长速率较快,同时,草本植物相对较高的 P 含量和相对较低的 N/P、C/P 值也支持了生长速率假说。根据 Saura-Mas 等<sup>[26]</sup>的研究,当植物受到破坏(例如被啃食或践踏)后,新产生的体细胞壁会较薄从而导致植物的 C 含量降低,而草本植物植株矮小,地上结构较不持久等特征使得其更加容易受到影响<sup>[27]</sup>,所以食草动物啃食可能也是草本植物 C 含量较低的原因之一<sup>[26]</sup>。此外,草本植物中较低的 Ca 和 Mg 含量可能是由于所采集的草本植物多数为禾本目(Poales)和水龙骨科(Polypodiales),已有研究证明这 2 个目的植物 Ca、Mg 含量偏低<sup>[28-29]</sup>。

适宜植物生长的 N、P、K、Ca、Mg 元素含量分别为 15~40、2~5、5~40、0.5~10、1.5~3.5 mg/g<sup>[30]</sup>。本研究表明,所有植物的 N 和 K 含量、乔木幼树、灌木、草本的 Mg 含量及灌木和草本植物的 Ca 含量均在上述范围之内,因此可以满足其生长需求。乔木幼树和藤本植物的 Ca 含量以及藤本植物的 Mg 含量略高,但并未达到具有毒性的临界含量(Ca>100 mg/g, Mg>15 mg/g)。这表明略高的 Ca、Mg 含量可能会对它们的生长产生一定的限制,但并未严重到影响植物的存活<sup>[31]</sup>。然而,所有植物的 P 含量都低于它们的适宜生长 P 含量要求,这表明 P 会对林下不同生活型植物的生长产生限制作用<sup>[15]</sup>。

在一定程度上,叶片元素化学计量特征能够反映植物的资源获取策略<sup>[32]</sup>,并且可以揭示植物的营

养利用效率。比如,C/N 和 C/P 值表示植物叶片吸收单位营养后能够将其转化为 C 的能力<sup>[33]</sup>。C/N 和 C/P 值越大,表明植物对 N、P 元素的利用效率越高<sup>[34]</sup>。在本研究中,灌木的 C/N 值高于全球平均水平,而乔木幼树、草本和藤本植物的 C/N 值均低于全球平均水平;4 种生活型植物的 C/P 值均高于全球平均水平<sup>[35]</sup>。这表明相比全球植物,本研究中的灌木 N 利用效率较高,而乔木幼树、草本和藤本植物 N 利用效率较低,但不同生活型植物的 P 利用效率都较高<sup>[34]</sup>。这种较高 P 利用效率可能表明 P 元素在植物生长中起到限制作用<sup>[36]</sup>。N/P 值可以用来确定植物叶片生长受到营养元素限制的程度。当 N/P 小于 14 时,植物生长主要受到 N 限制;当 N/P 大于 16 时,植物生长主要受到 P 限制<sup>[37]</sup>。本研究表明 4 种生活型植物的 N/P 值均大于 16,主要受到 P 限制。根据其他相关研究,具有较低 C/P、N/P 的植物可能具有更高的生长速率<sup>[1]</sup>。本研究草本植物的 C/P 值最低,乔木幼树 N/P 值最低,表明亚热带常绿阔叶林林下环境中,草本植物和乔木幼树具有较高的生长速率。

许多研究表明,在亚热带森林环境中,植物的生长通常受到 P 限制。本研究的多角度叶片化学计量特征分析得出了与前人一致的结果<sup>[38]</sup>。这可能是由于在酸性土壤中(样地土壤 pH 值 4.55~4.69),P 元素容易与 Fe、Al 元素结合,导致植物对 P 元素的吸收率降低<sup>[38]</sup>。

### 3.2 林下植物生态化学计量特征的进化

本研究结果表明,4 种生活型的林下植物叶片元素含量及其比值的 K 值均为 0~1,可采用随机模拟来比较系统发育信号与实际观察之间的差异<sup>[39]</sup>。结果表明 N 含量和 P 含量的系统发育信号的显著性小于 0.05,系统发育信号显著,表明在林下植物的进化过程中,这 2 种营养元素的相似性与系统发育相关性之间存在一定的正向关系<sup>[15]</sup>。然而,其他元素如 C、K、Ca 和 Mg 含量的系统发育信号却都不显著。另外,林下植物的化学计量比除 C/P、P/Ca、K/Ca 呈现显著的系统发育信号外,均无显著的系统发育信号,这表明不同叶片化学计量特征的系统发育信号保守性存在差别。

植物叶片化学计量特征在进化过程中具有系统发育保守性,意味着亲缘关系越近的物种应该比亲缘关系疏远的物种叶片生态化学计量特征相似性更高<sup>[8]</sup>。在本研究中,N、P 含量和 C/P、P/Ca、

K/Ca 具有系统发育保守性, 因此亲缘关系越近的林下植物叶片 N、P 含量和 C/P、P/Ca、K/Ca 会越接近。

然而, 前人的研究表明, 不同的气候环境和土壤条件以及物种间的竞争相互作用可能会综合影响叶片元素含量的系统发育信号显著性<sup>[7]</sup>。C、K、Ca 和 Mg 含量以及其他 12 个化学计量较弱的系统发育信号, 可能表明它们在某些非生物因素影响下, 产生了一定的趋同效应, 使得亲缘关系较远的物种表现出了相似的植物性状, 从而呈现出较弱的系统发育信号<sup>[7,40]</sup>。

在几种进化模型中, BM 模型的 AICc 值平均最高, 因此无法有效解释植物系统发育过程中的变化。这也表明, 林下植物的叶片元素含量不会以单一速率在进化过程中无限制变化, 即植物元素含量不会趋向于极端值(比如 0 或接近无穷大)<sup>[7,41]</sup>。因此, 植物元素含量可能会在进化出最适宜生长的组成和比例后逐渐趋于稳定。在所有进化模型中, OUM 模型的平均 AICc 值最低, 因此是最佳的进化模型。在 OUM 模型下, C 含量的  $Opt_{sa}$  较高, N、P 含量的  $Opt_H$  较高, K、Ca、Mg 含量的  $Opt_C$  较高, 这表明乔木幼树在进化上选择了较高的叶片 C 元素含量最优值, 这可能和乔木幼树的干物质积累有关<sup>[42]</sup>。草本植物选择了较高的叶片 N、P 含量最优值, 这可能是因为草本植物生长速度快, 生命周期短, 故需要 N 元素帮助加快生长速度和 P 元素帮助繁衍后代, 这 and 前人<sup>[43]</sup>的研究结果类似。藤本植物选择了较高的叶片 K、Ca、Mg 含量最优值, 这可能是藤本植物为了通过 K 元素扩大气孔开放进而促进光合作用<sup>[44]</sup>, 同时 Ca、Mg 元素可以帮助维持叶片细胞壁化学的稳定性<sup>[45]</sup>。不同生活型的植物选择不同元素含量的最优值以进化出不同的生理特性, 从而达到增加自身竞争优势的目的。物种的进化过程能够决定物种竞争能力的相似性, 如果物种能够进化出不同的生理特性, 那么他们的竞争能力相似性会相对更高, 这使得物种间发生竞争排斥的几率会更低, 从而在补偿作用下, 实现不同生活型的植物物种多样化<sup>[46]</sup>。对于同一生活型植物多样化的原因, 我们推测可能是在亚热带季风性气候的影响下, 林下环境除光照外的环境资源(水分、温度等)会出现比较明显的季节性变化<sup>[47]</sup>。由于不同植物物种对不同环境资源有着不同的需求程度, 它们的开花物候、结实物候等可能在时间生态位上产生了一定程度的分化<sup>[47]</sup>。肉果型植物和干果型植物由于对环境

水分需求的不同, 在结果物候上会产生差异<sup>[47]</sup>。而由于物候分化, 植物物种间对资源的竞争会在时间维度上有所减弱。这可能是同一生活型植物能够实现物种多样化的原因之一<sup>[47]</sup>。

在 OU1 模型下, 系统发育惯性( $\alpha$  值)可以使叶片元素含量维持在最佳组合的范围内, 可以作为一个进化过滤器来排除叶片元素组成不适宜生长的植物<sup>[15]</sup>。本研究中,  $\alpha$  值为 14.5~13 846.5, 与布朗过程相比,  $\alpha$  值越大, 沿着系统发育树分支的性状进化速率越快<sup>[7]</sup>, 同时维持元素含量的稳定选择强度也越大。这种稳定选择强度大的趋势对植物很重要, 因为它有助于叶片元素含量维持在较好的状态, 从而帮助植物适应特定环境并生存下去<sup>[15]</sup>。本研究结果表明, N 含量的  $\alpha$  值最小, K 含量的最大, C 含量也较大, 这说明该亚热带常绿阔叶林中, 林下植物物种维持 N 含量的稳定选择强度较低, 这使得 N 含量在植物生长过程中相对不够稳定。而维持 C、K 含量的稳定选择强度更高, 这使得 C、K 含量能够在植物生长过程中以较快的速度适应环境条件并得到更好的维持<sup>[15,48]</sup>。在 Pagel' $\delta$  模型下, 当  $\delta$  值小于 1.0 时, 说明物种性状在进化早期变化更快, 而后期逐渐趋于稳定(即生态位填充模型)。当  $\delta$  值大于 1.0 时, 意味着在物种进化过程中, 晚期进化对物种性状的贡献更大(即生态位提升模型)<sup>[49]</sup>。在本研究中, 6 种营养元素含量的  $\delta$  值均大于 1.0, 这表明物种晚期进化在物种进化过程中的影响较早期更为显著。

另外, 叶片元素含量之间的相关性强度不同, 比如 C 含量与 P 含量呈显著强相关; 但与 N、K、Ca、Mg 含量之间呈弱相关; N 含量与 P、K 含量呈强相关, 但与 Ca、Mg 含量之间呈弱相关; P 含量与 K、Mg 含量呈强相关, 但与 Ca 含量之间呈弱相关; K 含量与 Mg 含量呈强相关, 但与 Ca 含量之间呈弱相关等。元素含量之间的强相关性表明在植物生长进化过程中, 营养元素之间的协调进化可能存在系统发育效应<sup>[14,50]</sup>。

本研究通过对不同生活型林下植物的叶片元素含量及化学计量比的分析发现, 亚热带常绿阔叶林林下植物在生长过程中受到 P 限制。同时还发现叶片化学计量特征在不同生活型的植物间存在显著差异, 这从一定程度上解释了生活型多样化的这一现象。通过进一步对叶片化学计量特征系统发育和进化过程的探索, 发现了不少叶片元素含量及比

值有显著的系统发育信号,表明亲缘关系近的物种具有某些相似的叶片化学计量特征。本研究发现 OUM 模型是最佳进化模型,这表明不同生活型植物在进化过程中会稳定选择叶片元素含量最优值,使得植物表现出了不同的化学计量特征和生理特性,从而在竞争中得以存活。本研究证实了亚热带林下植物物种多样化过程中存在叶片生态化学计量特征系统发育保守性和不同生活型植物围绕最优叶片元素含量值的稳定选择,这 2 种驱动力推动了亚热带常绿阔叶林林下植物多样性的形成和维持。

### 参考文献

- [1] STERNER R W, ELSER J J. Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere [M]. Princeton: Princeton University Press, 2002.
- [2] DENG J J, FANG S, FANG X M, et al. Forest understory vegetation study: Current status and future trends [J]. *For Res*, 2023, 3(1): 6. doi: 10.48130/fr-2023-0006.
- [3] BARTELS S F, CHEN H Y H. Interactions between overstorey and understory vegetation along an overstorey compositional gradient [J]. *J Veg Sci*, 2013, 24(3): 543–552. doi: 10.1111/j.1654-1103.2012.01479.x.
- [4] DE LA RIVA E G, VILLAR R, PÉREZ-RAMOS I M, et al. Relationships between leaf mass per area and nutrient concentrations in 98 Mediterranean woody species are determined by phylogeny, habitat and leaf habit [J]. *Trees*, 2018, 32(2): 497–510. doi: 10.1007/s00468-017-1646-z.
- [5] PEÑUELAS J, SARDANS J, OGAYA R, et al. Nutrient stoichiometric relations and biogeochemical niche in coexisting plant species: Effect of simulated climate change [J]. *Pol J Ecol*, 2008, 56(4): 613–622.
- [6] PEÑUELAS J, FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ M, CIAIS P, et al. The bioelements, the elementome, and the “biogeochemical niche” [J]. *Ecology*, 2019, 100(5): e02652. doi: 10.1002/ecy.2652.
- [7] BAI K D, LV S H, NING S J, et al. Leaf nutrient concentrations associated with phylogeny, leaf habit and soil chemistry in tropical karst seasonal rainforest tree species [J]. *Plant Soil*, 2019, 434(1/2): 305–326. doi: 10.1007/s11104-018-3858-4.
- [8] PEÑUELAS J, SARDANS J, LLUSIÀ J, et al. Faster returns on ‘leaf economics’ and different biogeochemical niche in invasive compared with native plant species [J]. *Glob Chang Biol*, 2010, 16(8): 2171–2185. doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.02054.x.
- [9] SARDANS J, ALONSO R, CARNICER J, et al. Factors influencing the foliar elemental composition and stoichiometry in forest trees in Spain [J]. *Perspect Plant Ecol Evol Syst*, 2016, 18: 52–69. doi: 10.1016/j.ppees.2016.01.001.
- [10] SARDANS J, JANSSENS I A, ALONSO R, et al. Foliar elemental composition of European forest tree species associated with evolutionary traits and present environmental and competitive conditions [J]. *Glob Ecol Biogeogr*, 2015, 24(2): 240–255. doi: 10.1111/geb.12253.
- [11] REVELL L J, HARMON L J, COLLAR D C. Phylogenetic signal, evolutionary process, and rate [J]. *Syst Biol*, 2008, 57(4): 591–601. doi: 10.1080/10635150802302427.
- [12] COOPER N, JETZ W, FRECKLETON R P. Phylogenetic comparative approaches for studying niche conservatism [J]. *J Evol Biol*, 2010, 23(12): 2529–2539. doi: 10.1111/j.1420-9101.2010.02144.x.
- [13] FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ M, LLUSIÀ J, FILELLA I, et al. Nutrient-rich plants emit a less intense blend of volatile isoprenoids [J]. *New Phytol*, 2018, 220(3): 773–784. doi: 10.1111/nph.14889.
- [14] BAI K D, WEI Y G, ZHANG D N, et al. Contrasting effects of light, soil chemistry and phylogeny on leaf nutrient concentrations in cave-dwelling plants [J]. *Plant Soil*, 2020, 448(1): 105–120. doi: 10.1007/s11104-020-04422-6.
- [15] BAI K D, ZHOU X W, LÜ S H, et al. Biogeochemical niche conservatism relates to plant species diversification and life form evolution in a subtropical montane evergreen broad-leaved forest [J]. *Ecol Evol*, 2022, 12(12): e9587. doi: 10.1002/ece3.9587.
- [16] WIGLEY B J, SLINGSBY J A, DÍAZ S, et al. Leaf traits of African woody savanna species across climate and soil fertility gradients: Evidence for conservative versus acquisitive resource-use strategies [J]. *J Ecol*, 2016, 104(5): 1357–1369. doi: 10.1111/1365-2745.12598.
- [17] TAYLOR A, WEIGELT P, DENELLE P, et al. The contribution of plant life and growth forms to global gradients of vascular plant diversity [J]. *New Phytol*, 2023, 240(4): 1548–1560. doi: 10.1111/nph.19011.
- [18] BAI K D, HE C X, WAN X C, et al. Leaf economics of evergreen and deciduous tree species along an elevational gradient in a subtropical mountain [J]. *AoB Plants*, 2015, 7: plv064. doi: 10.1093/aobpla/plv064.
- [19] JIN Y, QIAN H. V. PhyloMaker: An R package that can generate very large phylogenies for vascular plants [J]. *Ecography*, 2019, 42(8): 1353–1359. doi: 10.1111/ecog.04434.
- [20] BLOMBERG S P, GARLAND T JR, IVES A R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile [J]. *Evolution*, 2003, 57(4): 717–745. doi: 10.1111/j.0014-3820.2003.tb00285.x.
- [21] KECK F, RIMET F, BOUCHEZ A, et al. Phylosignal: An R package to measure, test, and explore the phylogenetic signal [J]. *Ecol Evol*,

- 2016, 6(9): 2774–2780. doi: 10.1002/ece3.2051.
- [22] HARMON L J, WEIR J T, BROCK C D, et al. GEIGER: Investigating evolutionary radiations [J]. *Bioinformatics*, 2008, 24(1): 129–131. doi: 10.1093/bioinformatics/btm538.
- [23] ORME D, FRECKLETON R P, THOMAS G H, et al. Caper: Comparative analyses of phylogenetics and evolution in R [J]. *Methods Ecol Evol*, 2012, 3: 145–151.
- [24] MCCORMACK M L, KAPROTH M A, CAVENDER-BARES J, et al. Climate and phylogenetic history structure morphological and architectural trait variation among fine-root orders [J]. *New Phytol*, 2020, 228(6): 1824–1834. doi: 10.1111/nph.16804.
- [25] YAN K, FU D G, HE F, et al. Leaf nutrient stoichiometry of plants in the phosphorus-enriched soils of the Lake Dianchi watershed, southwestern China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2011, 35(4): 353–361. [阎凯, 付登高, 何峰, 等. 滇池流域富磷区不同土壤磷水平下植物叶片的养分化学计量特征 [J]. *植物生态学报*, 2011, 35(4): 353–361. doi: 10.3724/SP.J.1258.2011.00353.]
- [26] SAURA-MAS S, LLORET F. Leaf and shoot water content and leaf dry matter content of Mediterranean woody species with different post-fire regenerative strategies [J]. *Ann Bot*, 2007, 99(3): 545–554. doi: 10.1093/aob/mcl284.
- [27] SPICER M E, RADHAMONI H V N, DUGUID M C, et al. Herbaceous plant diversity in forest ecosystems: Patterns, mechanisms, and threats [J]. *Plant Ecol*, 2022, 223(2): 117–129. doi: 10.1007/s11258-021-01202-9.
- [28] FUNK J L, AMATANGELO K L. Physiological mechanisms drive differing foliar calcium content in ferns and angiosperms [J]. *Oecologia*, 2013, 173(1): 23–32. doi: 10.1007/s00442-013-2591-1.
- [29] NEUGEBAUER K, BROADLEY M R, EL-SEREHY H A, et al. Variation in the angiosperm ionome [J]. *Physiol Plant*, 2018, 163(3): 306–322. doi: 10.1111/ppl.12700.
- [30] KIRKBY E A. Introduction, definition, and classification of nutrients [M]// *Marschner's Mineral Nutrition of Plants*. Netherlands: Academic Press, 2023: 3–9. doi: 10.1016/b978-0-12-819773-8.00016-2.
- [31] WHITE P J, BROWN P H. Plant nutrition for sustainable development and global health [J]. *Ann Bot*, 2010, 105(7): 1073–1080. doi: 10.1093/aob/mcq085.
- [32] ZENG D H, CHEN G S. Ecological stoichiometry: A science to explore the complexity of living systems [J]. *Acta Phytoecol Sin*, 2005, 29(6): 1007–1019. [曾德慧, 陈广生. 生态化学计量学: 复杂生命系统奥秘的探索 [J]. *植物生态学报*, 2005, 29(6): 1007–1019. doi: 10.17521/cjpe.2005.0120.]
- [33] HUANG J J, WANG X H. Leaf nutrient and structural characteristics of 32 evergreen broad-leaved species [J]. *J E China Norm Univ (Nat Sci)*, 2003(1): 92–97. [黄建军, 王希华. 浙江天童 32 种常绿阔叶树叶片的营养及结构特征 [J]. *华东师范大学学报(自然科学版)*, 2003(1): 92–97. doi: 10.3969/j.issn.1000-5641.2003.01.016.]
- [34] WANG H B, XU X, YANG W Q, et al. The ecological stoichiometry of carbon, nitrogen and phosphorus in urban garden plants with different life forms and its response to typhoon Hagupit [J]. *Acta Ecol Sin*, 2021, 41(22): 8931–8938. [王怀宾, 胥晓, 杨万勤, 等. 城市园林不同生活型植物叶片碳、氮、磷生态化学计量特征及其对台风的响应 [J]. *生态学报*, 2021, 41(22): 8931–8938. doi: 10.5846/stxb202105271396.]
- [35] ELSER J J, FAGAN W F, DENNO R F, et al. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs [J]. *Nature*, 2000, 408(6812): 578–580. doi: 10.1038/35046058.
- [36] AERTS R, CHAPIN F S III. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns [M]// *Advances in Ecological Research*. New York: Academic Press, 1999, 30: 1–67. doi: 10.1016/s0065-2504(08)60016-1.
- [37] KOERSELMAN W, MEULEMAN A F M. The vegetation N:P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation [J]. *J Appl Ecol*, 1996, 33(6): 1441–1450. doi: 10.2307/2404783.
- [38] CUI P X, SHEN Z H, FU P L, et al. Comparison of foliar element contents of plants from natural forests with different substrates in southern China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2020, 40(24): 9148–9163. [崔培鑫, 申智骅, 付培立, 等. 中国南方生长于不同基质的天然林植物叶片元素含量特征比较 [J]. *生态学报*, 2020, 40(24): 9148–9163. doi: 10.5846/stxb202001160138.]
- [39] SHOU J J, XUE Q H, WANG X Y, et al. Studies on affecting factors of leaf senescence phenology in a subtropical evergreen broad-leaved forest in Gutianshan, Zhejiang Province [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2023, 31(2): 181–191. [寿佳君, 薛乾怀, 王鑫洋, 等. 浙江古田山亚热带常绿阔叶林叶衰老物候影响因子研究 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2023, 31(2): 181–191. doi: 10.11926/jtsb.4582.]
- [40] LI A G, CAI S F, LUO S Z, et al. C, N, and P stoichiometry for leaf litter of 62 woody species in a subtropical evergreen broadleaved forest [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2023, 34(5): 1153–1160. [李澳归, 蔡世锋, 罗素珍, 等. 亚热带常绿阔叶林 62 种木本植物凋落叶碳氮磷化学计量特征 [J]. *应用生态学报*, 2023, 34(5): 1153–1160. doi: 10.13287/j.1001-9332.202305.005.]
- [41] PAN X, CORNELISSEN J H C, ZHAO W W, et al. Experimental evidence that the Ornstein-Uhlenbeck model best describes the evolution of leaf litter decomposability [J]. *Ecol Evol*, 2014, 4(17): 3339–3349. doi: 10.1002/ece3.1115.

- [42] XIANG W H, HUANG Z H, YAN W D, et al. Review on coupling of interactive functions between carbon and nitrogen cycles in forest ecosystems [J]. *Acta Ecol Sin*, 2006, 26(7): 2365–2372. [项文化, 黄志宏, 闫文德, 等. 森林生态系统碳氮循环功能耦合研究综述 [J]. *生态学报*, 2006, 26(7): 2365–2372. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2006.07.040.]
- [43] LIU X J, SHAN Q, LI Y Y. Leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry in 72 understory plants species in Kanas taiga [J]. *Ecol Environ Sci*, 2020, 29(7): 1302–1309. [刘小菊, 单奇, 李园园. 喀纳斯泰加林林下 72 种植物叶片的碳、氮、磷化学计量特征 [J]. *生态环境学报*, 2020, 29(7): 1302–1309. doi: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2020.07.003.]
- [44] RAWAT J, PANDEY N, SAXENA J. Role of potassium in plant photosynthesis, transport, growth and yield [M]// IQBAL N, UMAR S. *Role of Potassium in Abiotic Stress*. Singapore: Springer, 2022: 1–14. doi: 10.1007/978-981-16-4461-0\_1.
- [45] WHITE P J, BROADLEY M R, EL-SEREHY H A, et al. Linear relationships between shoot magnesium and calcium concentrations among angiosperm species are associated with cell wall chemistry [J]. *Ann Bot*, 2018, 122(2): 221–226. doi: 10.1093/aob/mcy062.
- [46] BENGTTSSON J, FAGERSTRÖM T, RYDIN H. Competition and coexistence in plant communities [J]. *Trends Ecol Evol*, 1994, 9(7): 246–250. doi: 10.1016/0169-5347(94)90289-5.
- [47] PAN Y Q, DU Y J, CHEN W D, et al. Can plant phenology explain species coexistence: A case study in the subtropical evergreen broad-leaved forest of Gutianshan, Zhejiang, China [J]. *Sci Sin Vitae*, 2020, 50(4): 362–372. [潘元琪, 杜彦君, 陈文德, 等. 植物物候是否能解释物种共存: 以浙江古田山亚热带常绿阔叶林为例 [J]. *中国科学: 生命科学*, 2020, 50(4): 362–372. doi: 10.1360/SSV-2019-0064.]
- [48] HANSEN T F. Stabilizing selection and the comparative analysis of adaptation [J]. *Evolution*, 1997, 51(5): 1341–1351. doi: 10.2307/2411186.
- [49] PAGEL M. Inferring the historical patterns of biological evolution [J]. *Nature*, 1999, 401(6756): 877–884. doi: 10.1038/44766.
- [50] DONOVAN L A, MAHERALI H, CARUSO C M, et al. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum [J]. *Trends Ecol Evol*, 2011, 26(2): 88–95. doi: 10.1016/j.tree.2010.11.011.