



哀牢山亚热带森林附生维管植物 $\delta^{15}\text{N}$ 特征及分馏效应

周春艳, 苏天昊, 刘彦, 普晓妍, 鲁志云, 李苏

引用本文:

周春艳, 苏天昊, 刘彦, 等. 哀牢山亚热带森林附生维管植物 $\delta^{15}\text{N}$ 特征及分馏效应[J]. 热带亚热带植物学报, 2025, 33(5): 495–502.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4994>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

氮素形态对铁线莲光合特性及氮代谢的影响

Effect of Nitrogen Forms on Photosynthetic Characteristics and Nitrogen Metabolism of *Clematis*

热带亚热带植物学报. 2021, 29(3): 276–284 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4281>

氮磷添加对华南地区2种人工林土壤氮磷循环酶活性的影响

Effects of Long-term Nitrogen and Phosphorus Additions on Soil Enzyme Activities Related N and P Cycle in Two Plantations in South China

热带亚热带植物学报. 2021, 29(3): 244–250 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4293>

盐度、温度和光照强度对针叶蕨藻的生长及光合活性的影响

Effects of Salinity, Temperature and Light Intensity on Growth and Photosynthetic Activity of *Caulerpa sertularioides*

热带亚热带植物学报. 2021, 29(6): 626–633 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4378>

岩溶与非岩溶区典型植物最适光合模型和光合特征研究

Studies on Optimal Photosynthetic Biochemical Model and Photosynthetic Characteristics of Typical Plants in Karst and Non-karst Regions

热带亚热带植物学报. 2021, 29(2): 187–194 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4269>

5种相思树和尾巨桉人工林土壤养分和酶活性特征

Characteristics of Soil Nutrient and Enzyme Activities in Plantations of *Eucalyptus urophylla* × *E. grandis* and Five *Acacia* Species

热带亚热带植物学报. 2021, 29(5): 483–493 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4334>

向下翻页, 浏览PDF全文

哀牢山亚热带森林附生维管植物 $\delta^{15}\text{N}$ 特征及分馏效应

周春艳^{1,2}, 苏天昊¹, 刘彦^{1,2}, 普晓妍^{1,3}, 鲁志云^{1,4}, 李苏^{1,4*}

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园云南省森林生态系统稳定性与全球变化响应重点实验室, 云南 勐腊 666303; 2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 中共西双版纳傣族自治州委党校, 云南 景洪 666100; 4. 哀牢山森林生态系统云南省野外科学观测研究站, 云南 景东 676209)

摘要: 叶片氮(N)同位素组成($\delta^{15}\text{N}$)的自然变化被用于研究附生维管植物的 N 获取和利用策略, 但植物在 N 吸收、转运和同化过程中发生的 ^{15}N 分馏效应往往会影响到基于 ^{15}N 自然丰度法的研究结果的可靠性。而附生植物体内是否发生 ^{15}N 分馏效应并导致不同器官间 $\delta^{15}\text{N}$ 差异, 以及叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 是否能够作为全株 $\delta^{15}\text{N}$ 的可靠代用指标仍不明晰。该研究以哀牢山亚热带常绿阔叶林的附生植物为研究对象, 分析了附生植物全株和各器官的 $\delta^{15}\text{N}$ 变化特征, 以及器官间 $\delta^{15}\text{N}$ 差值与其他性状的关系。结果表明, 附生植物叶片(-3.48‰)、茎(-3.47‰)、根(-2.25‰)的 $\delta^{15}\text{N}$ 均为负值, 表明其主要依赖于大气沉降的 ^{15}N 贫化 N 源。除长叶粗筒苣苔(*Oreocharis longifolia*)外, 其余附生植物[距药姜(*Cautleya gracilis*)、棕鳞瓦韦(*Lepisorus scolopendrium*)、毛唇独蒜兰(*Pleione hookeriana*)]体内叶-根($\Delta^{15}\text{N}_{\text{leaf-root}}$: -1.23‰)、叶-茎($\Delta^{15}\text{N}_{\text{leaf-stem}}$: -0.62‰)、茎-根($\Delta^{15}\text{N}_{\text{stem-root}}$: -1.10‰)间均表现出显著的 N 同位素分馏效应, 但通常弱于陆生植物。此外, 附生植物叶-根 ^{15}N 分馏值与叶 $\delta^{13}\text{C}$ ($r=-0.57$; $P<0.01$)、根 $\delta^{13}\text{C}$ ($r=-0.57$, -0.50; $P<0.05$)均显著负相关, 可能暗示其对水分亏缺高度敏感。附生维管植物叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 与全株 $\delta^{15}\text{N}$ 显著相关($R^2_{\text{adj.}}=0.526$, $P<0.01$), 证实叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 可以作为全株 $\delta^{15}\text{N}$ 的代用指标。这为利用叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 探讨附生植物氮获取策略及其生态适应机制提供了重要依据。

关键词: 附生维管植物; 亚热带森林; 氮同位素自然丰度($\delta^{15}\text{N}$); ^{15}N 分馏; N 营养; 水分胁迫

doi: 10.11926/jtsb.4994

CSTR: 32235.14.jtsb.4994

$\delta^{15}\text{N}$ Characteristics and ^{15}N Fractionation Effects of Vascular Epiphytes in Subtropical Forests of Ailao Mountains

ZHOU Chunyan^{1,2}, SU Tianhao¹, LIU Yan^{1,2}, PU Xiaoyan^{1,3}, LU Zhiyun^{1,4}, LI Su^{1,4*}

(1. Yunnan Key Laboratory of Forest Ecosystem Stability and Global Change, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, Yunnan, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. Party School of the Xishuangbanna Dai Autonomous Prefecture Committee of C.P.C, Jinghong 666100, Yunnan, China; 4. Ailaoshan Subtropical Forest Ecosystem Observation and Research Station of Yunnan Province, Jingdong 676209, Yunnan, China)

Abstract: The natural variation of nitrogen (N) isotope composition ($\delta^{15}\text{N}$) in leaves has been used to study the N acquisition and utilization strategies of epiphytic vascular plants. However, the ^{15}N fractionation effect that occurs during N absorption, transport, and assimilation in plants often affects the reliability of research results based on the ^{15}N natural abundance method. Whether ^{15}N fractionation occurs in epiphytic plants and leads to $\delta^{15}\text{N}$ differences among different organs, as well as whether leaf $\delta^{15}\text{N}$ can be used as a reliable proxy for whole-plant $\delta^{15}\text{N}$, remains unclear. This study took epiphytic plants in the subtropical evergreen broad-leaved

收稿日期: 2024-12-06

接受日期: 2025-03-13

基金项目: 国家自然科学基金项目(32171554, 32471641); 云南省高层次人才培养支持计划青年拔尖人才专项(YNWR-QNBJ-2020-067)资助

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 32171554, 32471641), and the Yunnan Revitalization Talent Support Program (Grant No. YNWR-QNBJ-2020-067).

作者简介: 周春艳(1997年生), 女, 硕士研究生, 主要从事植物生态学研究。E-mail: zhouchunyan@xtbg.ac.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lis@xtbg.ac.cn

forest of Ailao Mountain as the research object, analyzed the $\delta^{15}\text{N}$ variation characteristics of the whole plant and each organ, and the relationship between the $\delta^{15}\text{N}$ difference among organs and other traits. The results showed that the $\delta^{15}\text{N}$ of leaves (-3.48‰), stems (-3.47‰), and roots (-2.25‰) of epiphytic plants were all negative, indicating that they mainly relied on ^{15}N -depleted N sources from atmospheric deposition. Except for *Oreocharis longifolia*, the other epiphytic plants (*Cautleya gracilis*, *Lepisorus scolopendrium*, and *Pleione hookeriana*) showed N isotope fractionation effects among leaves, stems, and roots (leaf-root: -1.23‰ , leaf-stem: -0.62‰ , stem-root: -1.10‰), but usually lower than those of terrestrial plants. In addition, the leaf-root ^{15}N fractionation value of epiphytic plants was significantly negatively correlated with leaf $\delta^{13}\text{C}$ ($r=-0.57$; $P<0.01$) and root $\delta^{13}\text{C}$ ($r=-0.57$, -0.50 ; $P<0.05$), which may imply their high sensitivity to water deficiency. The $\delta^{15}\text{N}$ of epiphytic vascular plant leaves was significantly correlated with whole-plant $\delta^{15}\text{N}$ ($R^2_{\text{adj}}=0.526$, $P<0.01$), confirming that leaf $\delta^{15}\text{N}$ can be used as a proxy for whole-plant $\delta^{15}\text{N}$. This provides an important basis for using leaf $\delta^{15}\text{N}$ to explore the N acquisition strategies and ecological adaptation mechanisms of epiphytic plants.

Key words: Vascular epiphytes; Subtropical forest; Natural abundance of nitrogen isotopes ($\delta^{15}\text{N}$); ^{15}N fractionation; N nutrient; Water stress

森林冠层是营养贫瘠的生境,然而却有超过 31 000 种附生维管植物(下文称为“附生植物”)定植于此,构成森林生态系统生物多样性的的重要组成部分^[1]。氮(N)是限制全球植物物种组成和个体分布的最关键性营养元素之一^[2],而附生植物由于失去与地面土壤的直接接触,被认为可能通过各种进化适应性从大气沉降、冠层腐殖质、生物固氮等来源中获得 N 营养^[3-5]。然而,由于林冠接近和采样极具挑战性、冠层环境中 N 通量的高度时空异质性^[4,6],以及植物在 N 素吸收、获取和利用方面的复杂性,目前对附生植物 N 经济学的研究和认识仍然十分有限。

由于生态系统、N 源和植物本身通常具有显著的 N 同位素组成差异^[6],N 稳定同位素自然丰度($\delta^{15}\text{N}$)的变化被视为研究植物 N 动力学的有力工具^[8-9]。在有关附生植物的研究中,由于森林冠层难以接近,附生植物根系样品在野外生境中通常难以采集,导致无法获取全株的器官样品,因此,叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 常被用作全株 $\delta^{15}\text{N}$ 的替代指标,用以探讨自身及所在生态系统 N 的来源和循环途径^[8-10]。然而,除 N 源作用外,叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 也可能受到体内 ^{15}N 分馏效应的影响,导致相应的解释变得复杂^[11-12]。尽管研究普遍认为附生植物长期处于 N 营养高度胁迫状态,其体内的 N 同位素分馏效应不存在或极为微弱^[10,13]。然而也有研究表明,热带湿润森林中附生凤梨科植物叶片与其主要外部 N 源之间存在约 5‰的 ^{15}N 分馏现象^[14]。Hietz 等^[12]的研究也表明,墨西哥湿润山地森林附生凤梨叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 显著低于潜在 N 源,指出这种差异不仅源于 N 源同位素组成的差异,更可

能反映了与 N 可利用性、N 限制和 N 胁迫相关的 ^{15}N 分馏效应程度的变化。而 Wania 等^[15]的研究则表明哥斯达黎加低地热带雨林附生植物叶片和根之间的 $\delta^{15}\text{N}$ ($\delta^{15}\text{N}_{\text{leaf}}-\delta^{15}\text{N}_{\text{root}}=-2.3\pm0.3\text{‰}$)存在显著差异。尽管这些研究提出了附生植物体内可能存在 ^{15}N 分馏效应的推测,但目前有限的的数据尚不足以证实。并且现有少量研究仅限于热带地区,对 N 限制更为严峻的亚热带森林中附生植物的 $\delta^{15}\text{N}$ 特征及分馏效应^[16-17]的相关了解和认识更为有限,无法有效判断利用叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 进行附生植物 N 源获取和利用研究的合理性。

位于西南地区的哀牢山国家级自然保护区现存我国结构最为完整的亚热带常绿阔叶林,附生植物类群极为丰富^[18-19]。因此,本研究选择云南省哀牢山亚热带常绿阔叶林的 4 种优势附生植物为研究对象,采集叶、茎(假鳞茎/根状茎)、根样品,通过测定各器官的 $\delta^{15}\text{N}$ 、 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 C、N 元素含量,分析植物全株和各器官 $\delta^{15}\text{N}$ 值的变化特征,验证亚热带森林附生植物体内是否发生 N 同位素分馏效应及其可能的分馏特征。本研究旨在为利用叶 ^{15}N 自然丰度法研究附生植物 N 动态和 N 利用策略提供基础数据和理论支持,以促进对亚热带常绿阔叶林中附生植物多样性格局深入理解,并揭示其潜在驱动机制。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于云南省景东哀牢山国家级自然保

护区徐家坝片区(24°32' N, 101°01' E)。哀牢山位于云南高原西南部、横断山脉南段, 属云岭向南延伸的分支余脉, 保存有我国面积最大、最完整的亚热带常绿阔叶林^[18]。其中, 徐家坝片区处于哀牢山西坡(100°44'~101°30' E, 23°36'~24°56' N), 海拔范围为 2 400~2 700 m。根据中国科学院哀牢山生态站长期气象观测资料显示, 该区年均降水量 1 833.8 mm, 干(11月—次年4月)、雨(5月—10月)两季分明, 雨季降水量约占全年降水量的 85%; 年均温为 11.3 °C, 气候终年温凉潮湿。无机氮总沉降通量为每年 6.15 kg/hm², 其中, NO₃⁻-N 为 2.82 kg/hm², NH₄⁺-N 为 3.33 kg/hm²^[20]。该区森林附生植物物种丰富, 包括地衣 217 种、苔藓 176 种、蕨类 117 种和种子植物 113 种; 其中优势附生维管植物包括毛唇独蒜兰(*Pleione hookeriana*)、距药姜(*Cautleya gracilis*)、长叶粗筒苣苔(*Oreocharis longifolia*)、棕鳞瓦韦(*Lepisorus scolopendrium*)等^[19]。

1.2 附生植物选择与采样

本研究选取哀牢山的 4 种优势附生植物为研究对象, 包括常绿物种(长叶粗筒苣苔)和落叶物种(距药姜、棕鳞瓦韦、毛唇独蒜兰)。其中, 长叶粗筒苣苔和距药姜为仅具根部和叶片的植物, 而棕鳞瓦韦和毛唇独蒜兰除根和叶片外, 前者具有根状茎, 后者具有假鳞茎。4 种附生植物在林冠分布具有明显垂直分层: 长叶粗筒苣苔和距药姜主要分布于树干区, 个体数量随树木高度降低而增加, 但距药姜会偶尔生长于林冠; 毛唇独蒜兰超过 96% 的个体分布于林冠层, 其个体数量随树木高度升高而增加; 棕鳞瓦韦则主要分布于树干上层和树冠粗枝^[21]。

在 2022 年 7 月, 利用徒手攀爬和高枝剪开展附生植物采样工作。仅采集生长于健康活树上、且与地面土壤无直接接触(离地 1 m 以上)的附生植物健康个体。由于所有物种的每份重复样品需满足化学分析, 因此, 根据植株大小, 每份样品由多个个体混合而成。每份重复样品的采样间距大于 100 m, 每个物种包含 5 个重复样品。

1.3 样品处理及测定

将野外采集的附生植物植株带回实验室, 分离叶、茎、根, 用自来水清洗掉泥沙、杂质等非目标物后, 用超纯水多次冲洗。在 65 °C 下烘干至恒重后称量, 研磨过 60 目筛, 装入样品袋。通过元素分析仪(Finnigan DELTA V Advantage, Isotope Ratio Mass Spectrometer, Thermo Fisher Scientific Inc., USA)和

同位素比率质谱仪(Flash IRMS, Elemental Analyzer, Thermo Fisher Scientific Inc., USA)联用测定每份样品的 C、N 含量和 C、N 同位素组成。 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值遵循国际通用标准, 采用 δ 表示法(‰), C 和 N 的对照标准分别为标样(PeeDee Belemnite, PDB)和大气氮(Atm)。计算公式如下: $\delta^{13}\text{C}$ 或 $\delta^{15}\text{N}$ (‰) = $(R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}} - 1) \times 1000$ ‰, 式中, R_{sample} 和 R_{standard} 分别为样品和标准物质的同位素比值(¹³C/¹²C 或 ¹⁵N/¹⁴N)。 $\delta^{13}\text{C}$ 的分析精度为 0.1‰, $\delta^{15}\text{N}$ 的分析精度为 0.15‰。

1.4 指标计算

全株 N 含量和 $\delta^{15}\text{N}$ 值根据各器官的生物量占比[(植物器官生物量/植物总生物量)×100%]和单位质量 N、 $\delta^{15}\text{N}$ 值, 通过加权平均法计算得到: 全株 N = 叶生物量占比×叶 N + 根生物量占比×根 N + 茎生物量占比×茎 N, 全株 $\delta^{15}\text{N}$ = 叶生物量占比×叶 $\delta^{15}\text{N}$ + 根生物量占比×根 $\delta^{15}\text{N}$ + 茎生物量占比×茎 $\delta^{15}\text{N}$ 。

1.5 数据处理与统计

在 Excel 软件对附生植物各器官 C、N、 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 进行数理统计。使用 R studio 4.2.0 对附生植物各物种内的全株、叶、茎、根的 N 含量和 $\delta^{15}\text{N}$ 值进行配对 t 检验分析。经检验数据方差齐性和正态性后, 采用单因素方差分析和 Tukey 事后多重检验比较物种间全株、叶、茎、根的 N 含量、 $\delta^{15}\text{N}$ 值以及器官 $\delta^{15}\text{N}$ 变异的差异。利用 95% 置信区间评估各物种器官间 $\delta^{15}\text{N}$ 变异与 0 值的偏离, 置信区间包括 0 说明 ¹⁵N 分馏效应不显著, 不包括则表明 ¹⁵N 显著分馏。最后对附生植物器官间 $\delta^{15}\text{N}$ 差异与其他性状的关系进行 Pearson 相关性分析; 并对叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 和全株 $\delta^{15}\text{N}$ 的关系进行线性回归分析, 检验其代替全株 $\delta^{15}\text{N}$ 的可靠性。

2 结果和分析

2.1 附生植物的 N 含量

附生植物的根、茎、叶 N 含量在物种间均呈现出显著差异($P < 0.05$, 图 1), 而全株 N 含量在物种之间差异不显著。物种内, 4 种附生植物的全株、根、茎、叶之间的 N 含量亦具有显著差异。附生植物的全株 N 含量平均为 1.40% (1.08%~1.98%), 叶、茎、根分别为 1.97% (1.03%~3.17%)、1.08% (0.65%~1.58%) 和 1.42% (0.79%~2.09%)。距药姜有最高的全株(1.61%)和叶片 N 含量(2.65%), 而长叶粗筒苣苔

全株(1.25%)和叶片(1.19%) N 含量最低。

2.2 $\delta^{15}\text{N}$ 的变化特征

在物种水平上, 仅长叶粗筒苣苔和毛唇独蒜兰间的叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 表现出显著差异($P<0.01$) (图 2); 在物种内, 仅毛唇独蒜兰的全株和叶、叶和根的 $\delta^{15}\text{N}$ 差异显著($P<0.05$)。附生植物全株 $\delta^{15}\text{N}$ 平均为 -2.93‰ ($-4.81\text{‰}\sim-0.73\text{‰}$), 叶、茎、根分别为 -3.48‰

($-5.62\text{‰}\sim-1.41\text{‰}$)、 -3.47‰ ($-5.63\text{‰}\sim-0.09\text{‰}$)和 -2.25‰ ($-5.16\text{‰}\sim-0.03\text{‰}$)。

2.3 $\delta^{15}\text{N}$ 分馏

除长叶粗筒苣苔外, 其他附生植物的叶-根 $\delta^{15}\text{N}$ 差值($\Delta^{15}\text{N}_{\text{leaf-root}}$)显著偏离 0, 表明 N 同位素分馏效应显著(图 3)。毛唇独蒜兰的叶-茎 $\delta^{15}\text{N}$ 差值($\Delta^{15}\text{N}_{\text{leaf-stem}}$)以及棕鳞瓦韦的茎-根 $\delta^{15}\text{N}$ 差值($\Delta^{15}\text{N}_{\text{stem-root}}$)亦显著

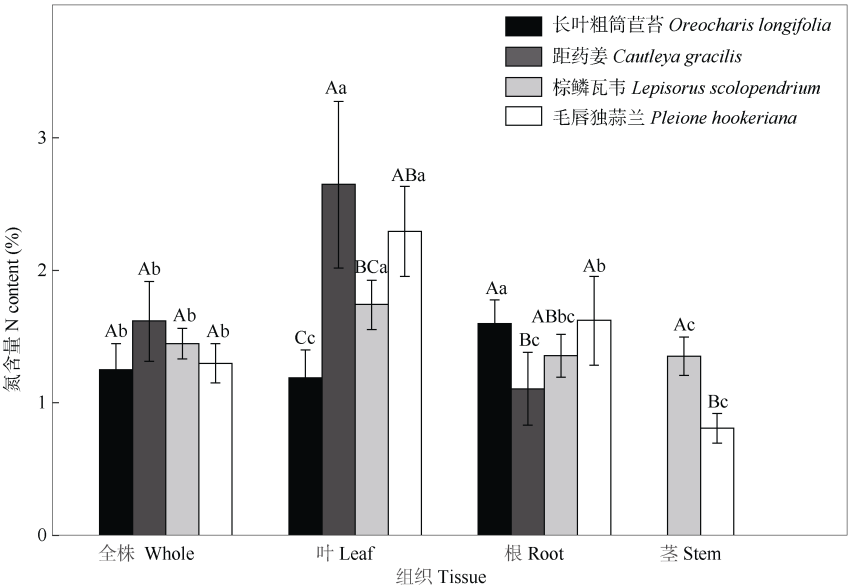


图 1 哀牢山亚热带常绿阔叶林附生植物的 N 含量。柱上不同大写和小写字母分别表示同一组织不同物种间和同一物种不同组织间差异显著($P<0.05$)。
Fig. 1 N content of epiphytes in subtropical evergreen broad-leaved forest of Ailao Mountains. Different capital and small letters upon column indicate significant differences at 0.05 level among the same tissues of different species and different tissues of the same species.

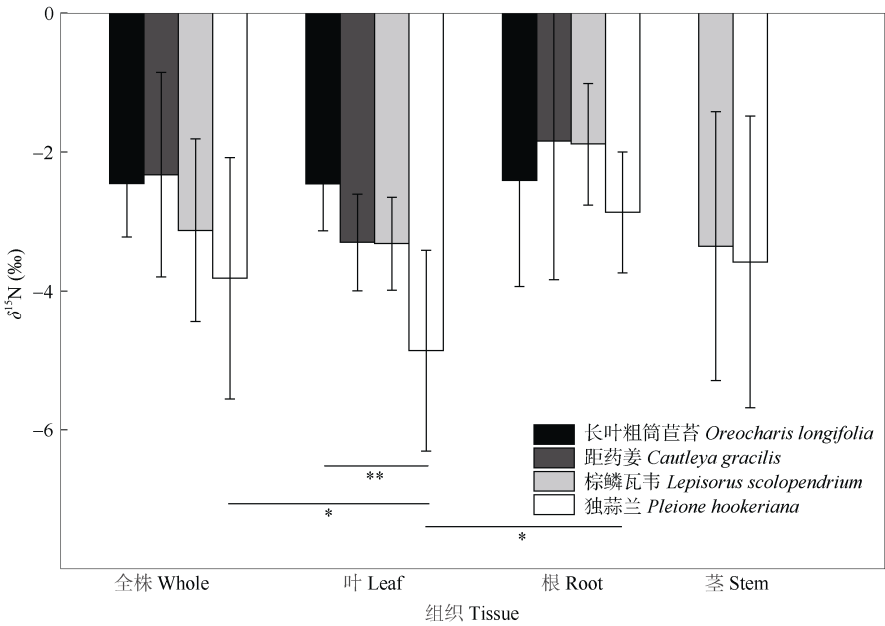


图 2 哀牢山亚热带常绿阔叶林附生植物的 $\delta^{15}\text{N}$ 。*: $P<0.05$; **: $P<0.01$ 。下同
Fig. 2 $\delta^{15}\text{N}$ of epiphytes in subtropical evergreen broad-leaved forest of Ailao Mountains. *: $P<0.05$; **: $P<0.01$. The same below

偏离 0。然而, $\Delta^{15}\text{N}_{\text{leaf-root}}$ 、 $\Delta^{15}\text{N}_{\text{leaf-stem}}$ 和 $\Delta^{15}\text{N}_{\text{stem-root}}$ 在不同物种间均无显著差异, 表明不同附生物种体内发生相近程度的 ^{15}N 分馏效应。附生植物的 $\Delta^{15}\text{N}_{\text{leaf-root}}$ 为 -3.32‰ ~ 1.51‰ ; $\Delta^{15}\text{N}_{\text{leaf-stem}}$ 为 -2.38‰ ~ 3.12‰ ; $\Delta^{15}\text{N}_{\text{stem-root}}$ 为 -3.10‰ ~ 1.59‰ 。器官间 $\delta^{15}\text{N}$ 平均差值呈现 $\Delta^{15}\text{N}_{\text{leaf-root}} (-1.23\text{‰}) > \Delta^{15}\text{N}_{\text{stem-root}} (-1.10\text{‰}) > \Delta^{15}\text{N}_{\text{leaf-stem}} (-0.62\text{‰})$ 的规律。

2.4 附生植物体内 $\delta^{15}\text{N}$ 分馏的影响因素

附生植物体内器官间分馏与其它性状相关性分析结果表明(图 4), $\Delta^{15}\text{N}_{\text{leaf-root}}$ 与叶 $\delta^{13}\text{C}$ ($L.\delta^{13}\text{C}$) ($r=-0.57, P<0.01$)、根 $\delta^{13}\text{C}$ ($R.\delta^{13}\text{C}$) ($r=-0.50, P<0.05$) 和根 $\delta^{15}\text{N}$ ($R.\delta^{15}\text{N}$) ($r=-0.57, P<0.01$) 呈显著负相关; $\Delta^{15}\text{N}_{\text{leaf-stem}}$ 与茎 $\delta^{15}\text{N}$ ($S.\delta^{15}\text{N}$) 呈显著负相关($r=-0.72, P<0.05$); $\Delta^{15}\text{N}_{\text{stem-root}}$ 与茎 C 含量($S.C$) ($r=0.64, P<0.05$)、全株 $\delta^{15}\text{N}$ ($W.\delta^{15}\text{N}$) ($r=-0.87, P<0.01$) 和茎 $\delta^{15}\text{N}$ ($S.\delta^{15}\text{N}$) ($r=-0.87, P<0.01$) 显著正相关。

回归分析也表明, 附生植物叶片 $\delta^{15}\text{N}$ ($L.\delta^{15}\text{N}$) 与全株 $\delta^{15}\text{N}$ ($W.\delta^{15}\text{N}$) 呈显著正相关, 方程为 $W.\delta^{15}\text{N} = -0.008 + 0.839 \times L.\delta^{15}\text{N}$ ($R^2_{\text{adj}} = 0.526, P<0.01$)。

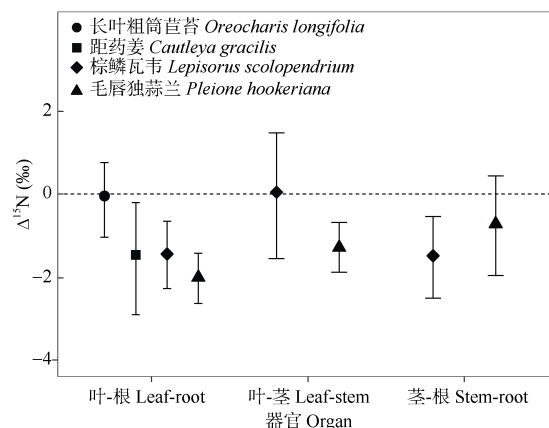


图3 附生植物器官间 $\delta^{15}\text{N}$ 差值

Fig. 3 Differences of $\delta^{15}\text{N}$ among organs of epiphytes

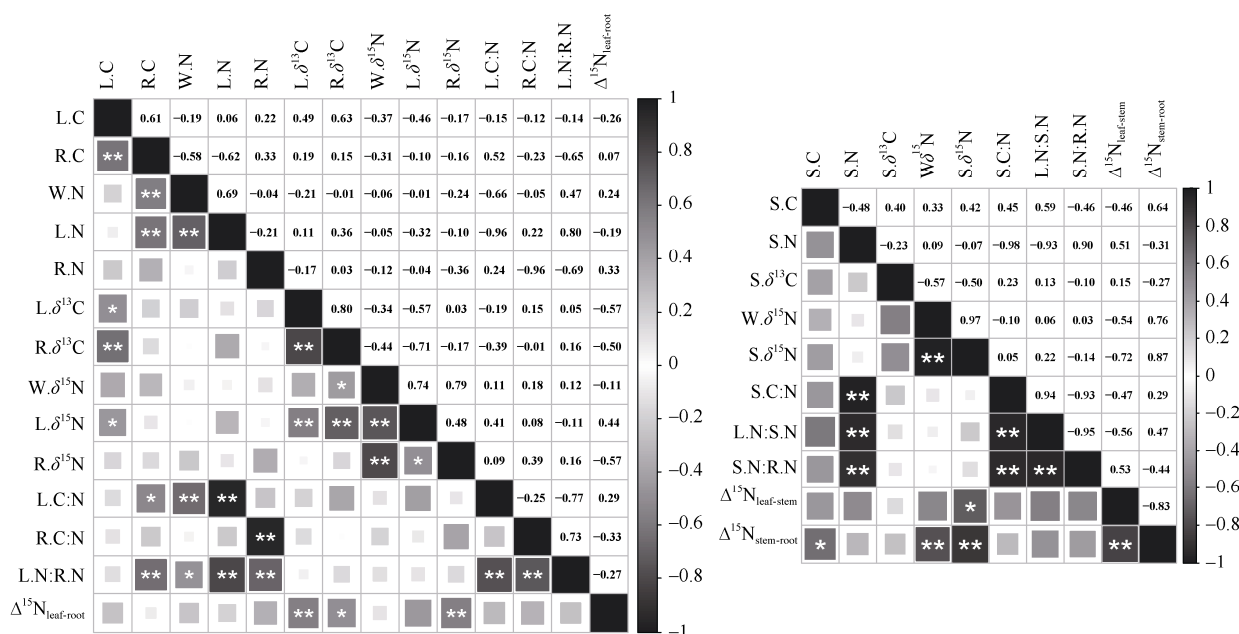


图4 附生植物的 $\Delta^{15}\text{N}_{\text{leaf-root}}$ 与叶、根(左)、 $\Delta^{15}\text{N}_{\text{leaf-stem}}$ 和 $\Delta^{15}\text{N}_{\text{stem-root}}$ 与茎(右)性状之间的相关性。方块面积越大相关系数的绝对值越大。W: 全株; L: 叶; S: 茎; R: 根。

Fig. 4 Relationships of $\Delta^{15}\text{N}_{\text{leaf-root}}$ of epiphytes with leaf and root traits (left), $\Delta^{15}\text{N}_{\text{leaf-stem}}$, $\Delta^{15}\text{N}_{\text{stem-root}}$ of epiphytes with stem traits (right). The larger the area of the square, the greater the absolute value of the correlation coefficient. W: Whole plant; L: Leaf; S: Stem; R: Root.

3 讨论和结论

3.1 附生植物体内 ^{15}N 分馏效应

附生植物无法直接从地面土壤中获取 N 养分, 其 N 素来源主要依赖于冠层截获的 N、大气沉降和固氮作用^[15]。不同 N 源的 $\delta^{15}\text{N}$ 特征值存在差异。

本研究中, 附生植物叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 为 -5.62‰ ~ -1.41‰ , 平均为 -3.48‰ , 与 Hietz 等^[22]报道的 2 882 种附生植物叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 平均值(-3.24‰)相近, 并且远低于陆生草本(0.46‰)和乔木(1.87‰)的 $\delta^{15}\text{N}$ 值, 表明附生植物主要依赖于大气沉降 ^{15}N 贫化的氮源^[10], 这得到 $\delta^{15}\text{N}$ 值与 N 含量呈负相关关系的进一步支持。具

体而言, 4 物种全株 $\delta^{15}\text{N}$ 值呈现长叶粗筒苣苔>距药姜>棕鳞瓦韦>毛唇独蒜兰的递减趋势, 表明 $\delta^{15}\text{N}$ 值随物种分布位置升高而降低^[21]。类似地, 在哥斯达黎加低地雨林的研究也表明, 附生植物叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 值呈现出从林冠下层到上层降低的趋势^[15]。此现象被认为与林冠中 N 源的垂直变异格局相关, 分布于林冠外层的物种(如毛唇独蒜兰)更多地依赖于大气沉降的 ^{15}N 贫化氮源, 而随着冠层位置的降低, 物种(如长叶粗筒苣苔和距药姜)则更多地接收冠层截获的 N 源, 这些 N 源相对于大气沉降可能具有较高的 $\delta^{15}\text{N}$ 值^[15,23]。

本研究结果表明, 除长叶粗筒苣苔外, 其余附生植物各器官之间的 $\delta^{15}\text{N}$ 变异显著, 表明 N 同位素组成在器官间分布不均, 发生了显著的 ^{15}N 分馏效应。与陆生植物研究中观察到的叶片和根 $\delta^{15}\text{N}$ 差异(约 2.0‰)相比^[8,24-26], 本研究观察到的叶-根 ^{15}N 分馏幅度较小(-1.04‰), 同时也弱于哥斯达黎加低地热带雨林附生植物叶片和根的 $\delta^{15}\text{N}$ 差值(-2.3‰)^[15]。与热带森林附生植物主要受磷(P)限制不同, 哀牢山附生植物群落主要受到 N 限制^[17]。因此, 哀牢山附生植物较小的体内分馏效应可能与其面临更严峻的 N 胁迫有关, 这是因为当 N 缺乏时, 与 N 化合物的合成、降解和运输相关的 N 同位素分馏效应会整体减弱, 从而导致器官间 $\delta^{15}\text{N}$ 差异较小^[27-28]。

本研究中附生植物叶-根 $\delta^{15}\text{N}$ 差值为负值, 表现为根比叶片富集 ^{15}N 。然而, 在陆生植物研究中, 通常叶片比根富集 ^{15}N , 即叶-根 $\delta^{15}\text{N}$ 差值为正值^[24-26]。这种截然不同的叶-根 $\delta^{15}\text{N}$ 分布格局可能反映了 N 同化位置的差异^[29]。植物 N 同化的酶(硝酸盐还原酶和谷氨酰胺合成酶)在根、茎和叶中均有分布^[30]。 NH_4^+ 的同化通常发生在根部, 以避免毒性积累, 因此根、茎、叶所利用的有机氮来自一次同化过程, 导致各器官的 $\delta^{15}\text{N}$ 变异较小^[11]。而 NO_3^- 同化在根、茎和叶中均可以发生, 硝酸还原过程发生的 ^{15}N 分馏会导致未被同化的 NO_3^- 池相对于器官中已同化的有机氮富集 ^{15}N ^[31-32]。如果根部优先同化 NO_3^- , 则剩余的 ^{15}N 富集 N 源会在叶片中被同化, 从而导致叶片的 $\delta^{15}\text{N}$ 高于根部, 这解释了陆生植物中正的叶-根 $\delta^{15}\text{N}$ 差值的形成原因^[11,29,33]。然而, NO_3^- 在器官间的同化分配受到物种、发育阶段、环境条件和 N 源可利用性的影响^[34]。如果植物吸收的 N 源在运输过程中直接被转运至叶片进行同化, 叶片会优先利用较轻的 ^{14}N , 从而导致叶-根 $\delta^{15}\text{N}$ 差值为负值^[35]。因此, 本研究观察到附生植物从根、茎到叶片 ^{15}N 逐

渐贫化的现象, 可能反映了附生植物 N 同化位置主要发生于叶片。

本研究中, 附生植物不同物种间亦呈现出不同的器官间 ^{15}N 分馏模式。长叶粗筒苣苔体内 $\delta^{15}\text{N}$ 变异接近零(-0.05‰), 反映其生长更受 N 限制^[27,36], 或其 N 同化过程主要在根部一次性完成^[11]。这一推测可从观察到该物种具有最低的全株和叶 N 含量, 并且根 N 含量高于叶 N 含量的现象得以验证。距药姜较负的叶-根 ^{15}N 分馏值与整体结果一致, 表明叶片优先同化较轻的 ^{14}N ^[35]。棕鳞瓦韦的 $\delta^{15}\text{N}$ 变异主要发生在根-茎之间, 而叶-茎之间的 $\delta^{15}\text{N}$ 差异较小, 这可能表明其根状茎具有较强的 N 同化能力, 使叶片能够直接利用其同化后的有机氮。毛唇独蒜兰在所有器官间均表现出 $\delta^{15}\text{N}$ 变异, 表明 N 同位素分馏效应应在各器官间均有所发生, 且主要集中在茎-叶之间。叶片是毛唇独蒜兰的主要 N 同化和利用器官, 从其叶片较高的 N 占比也可以印证这一点。此外, 毛唇独蒜兰的假鳞茎除了具有储藏 N 的功能外, 也具备一定的 N 同化能力^[37]。

相关性分析结果还表明, 附生植物叶-根 ^{15}N 分馏值与叶片和根部的 $\delta^{13}\text{C}$ 值呈显著负相关关系。 $\delta^{13}\text{C}$ 是指示植物水分利用情况的重要指标, 较高的 $\delta^{13}\text{C}$ 值通常表明植物具有更高的水分利用效率, 并可能面临较强的水分胁迫^[38-39]。这与 Wania 等^[15]的研究结果一致, 其认为附生植物叶-根 $\delta^{15}\text{N}$ 分馏效应对水分亏缺敏感。此外, 茎-根 ^{15}N 分馏值与茎 C 含量显著正相关, 表明根-茎间的 $\delta^{15}\text{N}$ 分馏效应可能与茎部(通常绿色, 含叶绿素)的光合效率、C 储存能力有关。而不同器官间的分馏常与器官 $\delta^{15}\text{N}$ 显著相关, 这表明器官间的 $\delta^{15}\text{N}$ 分馏主要受器官 ^{15}N 自然丰度的直接影响。

3.2 附生植物叶片和全株 $\delta^{15}\text{N}$ 的关系

在许多探讨附生植物 N 经济学的研究中, 叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 往往被用作全株 $\delta^{15}\text{N}$ 的代用指标, 这是因为附生植物在林冠中的垂直分布格局使得它们难以被完整地采集到整个植株的各个器官材料^[10,13,15], 或森林保护政策不允许对某些保护物种进行破坏性采样。本研究结果表明叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 和全株 $\delta^{15}\text{N}$ 有较强的线性关系, 并且在物种水平上, 物种叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 均值与全株 $\delta^{15}\text{N}$ 均值相近。从而证实利用叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 作为全株 $\delta^{15}\text{N}$ 的替代指标的合理性^[28], 并提供回归模型用于后者的计算。

综上, 哀牢山亚热带常绿阔叶林附生植物的

$\delta^{15}\text{N}$ 值呈现负值, 低于陆生植物, 表明其主要利用了大气沉降的 ^{15}N 贫化 N 源。附生植物体内存在显著的 ^{15}N 分馏效应, 其分馏幅度小于全球陆生植物及热带地区附生植物的平均水平, 这一差异可能归因于哀牢山亚热带森林附生植物面临更严峻的林冠 N 胁迫。附生植物体内 ^{15}N 分馏格局存在物种间差异, 反映了植物体内 N 同化主要发生器官的变化。本研究还证实, 叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 可以有效替代全株 $\delta^{15}\text{N}$ 进行相关研究, 这为利用叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 探讨附生植物及其生态系统 N 动力学特征提供了科学依据。本研究结果深化了对附生植物 N 利用策略的理解, 也为亚热带森林生态系统的 N 循环研究提供了新的科学依据。但由于附生植物类群长期不受学者关注和重视, 少量资料和数据积累尚不足以系统揭示其 N 获取、利用和循环及相关同位素信号变化过程, 其 N 经济学及机制机理仍需进一步深入和系列的研究。

致谢 感谢哀牢山生态站及李忠发先生为本研究提供的帮助和支持, 以及哀牢山国家级自然保护区景东管理局对本研究的许可和支持。

参考文献

- [1] ZOTZ G, WEIGELT P, KESSLER M, et al. EpiList 1.0: A global checklist of vascular epiphytes [J]. Ecology, 2021, 102(6): e03326. doi: 10.1002/ecy.3326.
- [2] KRAISER T, GRAS D E, GUTIÉRREZ A G, et al. A holistic view of nitrogen acquisition in plants [J]. J Exp Bot, 2011, 62(4): 1455–1466. doi: 10.1093/jxb/erq425.
- [3] LEROY C, CARRIAS J F, CÉRÉGHINO R, et al. The contribution of microorganisms and metazoans to mineral nutrition in bromeliads [J]. J Plant Ecol, 2016, 9(3): 241–255. doi: 10.1093/jpe/rtv052.
- [4] ZOTZ G. Plants on Plants: The Biology of Vascular Epiphytes [M]. Cham: Springer International Publishing, 2016.
- [5] HIETZ P, WANEK W, WANIA R, et al. Nitrogen-15 natural abundance in a montane cloud forest canopy as an indicator of nitrogen cycling and epiphyte nutrition [J]. Oecologia, 2002, 131(3): 350–355. doi: 10.1007/s00442-002-0896-6.
- [6] AUBREY D A, NADKARNI N M, BRODERICK C P. Patterns of moisture and temperature in canopy and terrestrial soils in a temperate rainforest, Washington [J]. Botany, 2013, 91(11): 739–744. doi: 10.1139/cjb-2013-0153.
- [7] YONEYAMA T. Characterization of natural ^{15}N abundance of soils [M]// BOUTTON T W, YAMASAKI S I. Mass Spectrometry of Soils. New York: Marcel Dekker, 1996: 205–223.
- [8] HÖGBERG P. Tansley Review No. 95 ^{15}N natural abundance in soil-plant systems [J]. New Phytol, 1997, 137(2): 179–203. doi: 10.1046/j.1469-8137.1997.00808.x.
- [9] ROBINSON D, HANDLEY L L, SCRIMGEOUR C M, et al. Using stable isotope natural abundances ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) to integrate the stress responses of wild barley (*Hordeum spontaneum* C. Koch.) genotypes [J]. J Exp Bot, 2000, 51(342): 41–50. doi: 10.1093/jexbot/51.342.41.
- [10] STEWART G R, SCHMIDT S, HANDLEY L L, et al. ^{15}N natural abundance of vascular rainforest epiphytes: Implications for nitrogen source and acquisition [J]. Plant Cell Environ, 1995, 18(1): 85–90. doi: 10.1111/j.1365-3040.1995.tb00547.x.
- [11] EVANS R D. Physiological mechanisms influencing plant nitrogen isotope composition [J]. Trends Plant Sci, 2001, 6(3): 121–126. doi: 10.1016/S1360-1385(01)01889-1.
- [12] HIETZ P, WANEK W. Size-dependent variation of carbon and nitrogen isotope abundances in epiphytic bromeliads [J]. Plant Biol, 2003, 5(2): 137–142. doi: 10.1055/s-2003-40730.
- [13] CARDELÚS C L, MACK M C. The nutrient status of epiphytes and their host trees along an elevational gradient in Costa Rica [J]. Plant Ecol, 2010, 207(1): 25–37. doi: 10.1007/s11258-009-9651-y.
- [14] WANEK W, ZOTZ G. Are vascular epiphytes nitrogen or phosphorus limited? A study of plant ^{15}N fractionation and foliar N:P stoichiometry with the tank bromeliad *Vriesea sanguinolenta* [J]. New Phytol, 2011, 192(2): 462–470. doi: 10.1111/j.1469-8137.2011.03812.x.
- [15] WANIA R, HIETZ P, WANEK W. Natural ^{15}N abundance of epiphytes depends on the position within the forest canopy: Source signals and isotope fractionation [J]. Plant Cell Environ, 2002, 25(4): 581–589. doi: 10.1046/j.1365-3040.2002.00836.x.
- [16] CHOI W J, PARK H J, BAEK N, et al. Patterns of $\delta^{15}\text{N}$ in forest soils and tree foliage and rings between climate zones in relation to atmospheric nitrogen deposition: A review [J]. Sci Total Environ, 2023, 900: 165866. doi: 10.1016/j.scitotenv.2023.165866.
- [17] LIU Y, SUN W, JIA T, et al. Leaf nutrient resorption of vascular epiphytes is regulated by stoichiometry and nutrient limitation control strategies [J]. Plant Cell Environ, 2025, 48(6): 4550–4563. doi: 10.1111/pce.15455.
- [18] System Research Office, Kunming Branch, Chinese Academy of Sciences. Research of Forest Ecosystems on Ailao Mountains, Yunnan [M]. Kunming: Yunnan Science and Technology Press, 1987: 74–117. [中国科学院昆明分院系统研究室. 云南哀牢山森林生态系统研究 [M]. 昆明: 云南科技出版社, 1987: 74–117.]
- [19] LI S, LIU W Y, LI D W. Epiphytic lichens in subtropical forest eco-

- systems in southwest China: Species diversity and implications for conservation [J]. *Biol Conserv*, 2013, 159: 88–95. doi: 10.1016/j.biocon.2012.12.027.
- [20] JIA Y L, WANG Q F, ZHU J X, et al. A spatial and temporal dataset of atmospheric inorganic nitrogen wet deposition in China (1996–2015) [J]. *China Sci Data*, 2019, 4(1): 1–10. [贾彦龙, 王秋凤, 朱剑兴, 等. 1996—2015 年中国大气无机氮湿沉降时空格局数据集 [J]. 中国科学数据(中英文网络版), 2019, 4(1): 1–10. doi: 10.11922/csd.2018.0031.zh.]
- [21] PU X Y. The ecophysiological basis of light in determining the vertical distribution of vascular epiphytes in subtropical forests of Ailao Mountains [D]. Beijing: The University of Chinese Academy of Sciences, 2020. [普晓妍. 哀牢山亚热带森林光照调控附生维管植物垂直分布的生理生态学机制 [D]. 北京: 中国科学院大学, 2020.]
- [22] HIETZ P, WAGNER K, NUNES R F, et al. Putting vascular epiphytes on the traits map [J]. *J Ecol*, 2022, 110(2): 340–358. doi: 10.1111/1365-2745.13802.
- [23] HIETZ P, WANEK W, POPP M. Stable isotopic composition of carbon and nitrogen and nitrogen content in vascular epiphytes along an altitudinal transect [J]. *Plant Cell Environ*, 1999, 22(11): 1435–1443. doi: 10.1046/j.1365-3040.1999.00502.x.
- [24] HU C C, LIU X Y, DRISCOLL A W, et al. Global distribution and drivers of relative contributions among soil nitrogen sources to terrestrial plants [J]. *Nat Commun*, 2024, 15(1): 6407. doi: 10.1038/s41467-024-50674-6.
- [25] DAWSON T E, MAMBELLI S, PLAMBOECK A H, et al. Stable isotopes in plant ecology [J]. *Annu Rev Ecol Syst*, 2002, 33: 507–559. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.33.020602.095451.
- [26] HOULTON B Z, SIGMAN D M, SCHUUR E A G, et al. A climate-driven switch in plant nitrogen acquisition within tropical forest communities [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104(21): 8902–8906. doi: 10.1073/pnas.0609935104.
- [27] KOHL D H, SHEARER G. Isotopic fractionation associated with symbiotic N₂ fixation and uptake of NO₃⁻ by plants [J]. *Plant Physiol*, 1980, 66(1): 51–56. doi: 10.1104/pp.66.1.51.
- [28] DIJKSTRA P, WILLIAMSON C, MENYAILO O, et al. Nitrogen stable isotope composition of leaves and roots of plants growing in a forest and a meadow [J]. *Isot Environ Health Stud*, 2003, 39(1): 29–39. doi: 10.1080/1025601031000102189.
- [29] KALCSITS L A, BUSCHHAUS H A, GUY R D. Nitrogen isotope discrimination as an integrated measure of nitrogen fluxes, assimilation and allocation in plants [J]. *Physiol Plant*, 2014, 151(3): 293–304. doi: 10.1111/ppl.12167.
- [30] KALCSITS L A, MIN X J, GUY R D. Interspecific variation in leaf-root differences in $\delta^{15}\text{N}$ among three tree species grown with either nitrate or ammonium [J]. *Trees*, 2015, 29(4): 1069–1078. doi: 10.1007/s00468-015-1186-3.
- [31] YONEYAMA T, KANEKO A. Variations in the natural abundance of ^{15}N in nitrogenous fractions of komatsuna plants supplied with nitrate [J]. *Plant Cell Physiol*, 1989, 30(7): 957–962. doi: 10.1093/oxfordjournals.pcp.a077840.
- [32] COMSTOCK J. Steady-state isotopic fractionation in branched pathways using plant uptake of NO₃⁻ as an example [J]. *Planta*, 2001, 214(2): 220–234. doi: 10.1007/s004250100602.
- [33] EVANS R D, BLOOM A J, SUKRAPANNA S S, et al. Nitrogen isotope composition of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill. cv. T-5) grown under ammonium or nitrate nutrition [J]. *Plant Cell Environ*, 1996, 19(11): 1317–1323. doi: 10.1111/j.1365-3040.1996.tb00010.x.
- [34] CUI J, LAMADE E, FOUREL F, et al. $\delta^{15}\text{N}$ values in plants are determined by both nitrate assimilation and circulation [J]. *New Phytol*, 2020, 226(6): 1696–1707. doi: 10.1111/nph.16480.
- [35] KOLB K J, EVANS R D. Implications of leaf nitrogen recycling on the nitrogen isotope composition of deciduous plant tissues [J]. *New Phytol*, 2002, 156(1): 57–64. doi: 10.1046/j.1469-8137.2002.00490.x.
- [36] ZHANG T T, LIU W Y, HU T. Stoichiometric characteristics of facultative epiphyte *Briggsia longifolia* in evergreen broad-leaved forest in Ailao Mountains [J]. *Acta Ecol Sin*, 2022, 42(15): 6265–6273. [张婷婷, 刘文耀, 胡涛. 哀牢山常绿阔叶林常见兼性附生植物的化学计量特征 [J]. 生态学报, 2022, 42(15): 6265–6273. doi: 10.5846/stxb202101040024.]
- [37] DÍAZ-ÁLVAREZ E A, REYES-GARCÍA C, DE LA BARRERA E. A $\delta^{15}\text{N}$ assessment of nitrogen deposition for the endangered epiphytic orchid *Laelia speciosa* from a city and an oak forest in Mexico [J]. *J Plant Res*, 2016, 129(5): 863–872. doi: 10.1007/s10265-016-0843-y.
- [38] ZHU J J. A review of the present situation and future prospect of science of protective forest [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2013, 37(9): 872–888. [朱教君. 防护林学研究现状与展望 [J]. 植物生态学报, 2013, 37(9): 872–888. doi: 10.3724/SP.J.1258.2013.00091.]
- [39] CUI X L, HE Y L, LI Z S. Spatial-temporal variation of vegetation water use efficiency and its relationship with climate factors over the Qinghai-Xizang Plateau, China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2022, 33(6): 1525–1532. [崔茜琳, 何云玲, 李宗善. 青藏高原植被水分利用效率时空变化及与气候因子的关系 [J]. 应用生态学报, 2022, 33(6): 1525–1532. doi: 10.13287/j.1001-9332.202206.024.]