

DOI: 10.5846/stxb201701040034

陈晓萍, 郭炳桥, 钟全林, 王满堂, 李曼, 杨福春, 程栋梁. 武夷山不同海拔黄山松细根碳、氮、磷化学计量特征对土壤养分的适应. 生态学报, 2018, 38(1): 273-281.

Chen X P, Guo B Q, Zhong Q L, Wang M T, Li M, Yang F C, Cheng D L. Response of fine root carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry to soil nutrients in *Pinus taiwanensis* along an elevation gradient in the Wuyi mountains. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(1): 273-281.

## 武夷山不同海拔黄山松细根碳、氮、磷化学计量特征对土壤养分的适应

陈晓萍<sup>1,2</sup>, 郭炳桥<sup>1,2</sup>, 钟全林<sup>1,2,3</sup>, 王满堂<sup>3,4</sup>, 李曼<sup>1,2</sup>, 杨福春<sup>1,2</sup>, 程栋梁<sup>1,2,3,\*</sup>

1 福建师范大学地理科学学院, 福州 350007

2 湿润亚热带山地生态国家重点实验室培育基地, 福州 350007

3 福建省植物生理生态重点实验室, 福州 350007

4 枣庄学院城市与建筑工程学院, 枣庄 277160

**摘要:** 细根的生态化学计量特征承载着植物生存环境的变化信息, 从而为探索全球变化对植物内在机制的影响提供理论依据。以江西武夷山国家级自然保护区内五个不同海拔梯度(1200、1400、1600、1800、2000 m)的黄山松为对象, 运用挖掘法采样后测定细根 C、N、P 含量及化学计量比特征, 研究不同的海拔下细根对土壤养分变化的适应规律。结果表明: (1) 黄山松细根 C 含量年平均值为(486.27±64.32) mg/g, 海拔对其没有显著的影响, 与土壤养分之间不存在显著的相关关系。(2) 细根 N 含量年平均值为(9.26±2.09) mg/g, 海拔对其没有显著的影响, 但与土壤 C 含量存在显著的正相关关系。(3) 细根 P 含量年平均值为(0.39±0.13) mg/g, 与海拔梯度及土壤 P 含量均存在极显著正相关关系, 而与土壤碳氮比呈显著负相关关系。(4) 细根氮磷比为 26.94±12.51, 与海拔梯度、土壤 P 含量及土壤碳氮比均显著负相关。因此, 黄山松细根吸收 N 是以消耗 C 为代价; 细根 P 主要受土壤 P 供应量的限制; 武夷山地区 N 沉降将进一步增加植物的氮磷比, 加剧黄山松生长的 P 限制。

**关键词:** 海拔梯度; 细根; 土壤养分; 生态化学计量学; 黄山松; 武夷山

## Response of fine root carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry to soil nutrients in *Pinus taiwanensis* along an elevation gradient in the Wuyi mountains

CHEN Xiaoping<sup>1,2</sup>, GUO Bingqiao<sup>1,2</sup>, ZHONG Quanlin<sup>1,2,3</sup>, WANG Mantang<sup>3,4</sup>, LI Man<sup>1,2</sup>, YANG Fuchun<sup>1,2</sup>, CHENG Dongliang<sup>1,2,3,\*</sup>

1 College of Geographical Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

2 State Key Laboratory Breeding Base of Humid Subtropical Mountain Ecology, Fuzhou 350007, China

3 Fujian Provincial Key Laboratory of Plant Physiology and Ecology, Fuzhou 350007, China

4 School of City and Architecture Engineering, Zaozhuang University, Zaozhuang 277160, China

**Abstract:** The ecological stoichiometric characteristics of fine roots reflect environmental changes. Thus, they provide a theoretical basis to explore the mechanisms of global changes affecting plants. The objective of the present study was to analyze the stoichiometry of *Pinus taiwanensis* fine roots inhabiting five different elevation gradients (i.e., 1,200, 1,400, 1,600, 1,800, and 2,000 m) in Wuyishan National Nature Reserve. The fine roots were collected and the carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) concentrations and stoichiometric characteristics were analyzed. The results showed that: (1) The annual average C concentration of fine roots was (486.27±64.32) mg/g, and was not significantly affected

**基金项目:** 国家自然科学基金项目(31722007, 31370589); 福建省自然科学基金项目(2015J01123); 福建省青年拔尖人才支持计划; 国家重点研发计划课题(2017YFC0505400) **收稿日期:** 2017-01-04; **修订日期:** 2017-09-27

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: chengdl02@aliyun.com

by elevation. There was no significant correlation between the C concentration of fine roots and soil nutrients; (2) The annual average N concentration of fine roots was  $(9.26 \pm 2.09)$  mg/g, and was not significantly affected by elevation. But, there was a close correlation between the N concentration of fine roots and C concentration of soils; (3) The annual average P concentration of fine roots was  $(0.39 \pm 0.13)$  mg/g, which was closely correlated with altitude gradients and soil P contents, but negatively correlated with the soil C:N ratio; (4) The annual average N:P ratio of fine roots was  $26.94 \pm 12.51$ , which was negatively correlated with altitude, soil P concentration, and the soil C:N ratio. Therefore, fine roots absorb N at the expense of C, fine root P is primarily limited by soil P supply, which would be further exacerbated by N deposition in the Wuyi Mountains.

**Key Words:** elevation; fine roots; soil nutrients; ecological stoichiometry; *Pinus taiwanensis*; Wuyi Mountains

细根通常是指植物根系中直径  $\leq 2$  mm 的部分<sup>[1]</sup>,是植物吸收、储存、运输水分和养分的主要器官,在森林生态系统的物质循环和能量流动中发挥着重要的作用。细根也是植物对外界生存环境变化响应最为敏感的地下器官,探究其性状指标对全球气候变动的响应有着重要的理论意义和应用价值<sup>[2-3]</sup>。

生态化学计量学(ecological stoichiometry)是通过分析生态系统中植物营养元素的特征,主要包括碳(C)、氮(N)、磷(P)等元素的含量及其之间的计量比值,来统一不同尺度、不同生物群系和不同研究领域的生态生物学特征<sup>[4]</sup>。植物细根的生态化学计量特征,主要受外界生存环境的影响,特别是土壤养分的供应。土壤是植物生长的载体和主要的养分来源,具有明显时空异质性<sup>[5-6]</sup>。Ladanai 等<sup>[7]</sup>研究发现,绿色植物通过光合作用固定大气中的碳,并生成有机物,以凋落物形式补偿到土壤中,同时植物利用根系从土壤中吸收所需的养分和水分,因此植物细根和土壤之间的 C、N、P 含量及化学计量特征具有紧密的关联性。Burton 等<sup>[8]</sup>认为随着土壤资源有效性的改变,碳的分配格局、细根的生理功能也会发生变化。植物不仅可以通过细根的外部形态特征,还可以通过调整细根内部的生理特征来获取外界的养分资源<sup>[9-10]</sup>。有研究表明植物细根性状与土壤养分供应量没有相关性<sup>[11]</sup>,但也有研究表明二者之间呈负相关关系<sup>[12-13]</sup>,且不同类型的土壤上生长的植物细根的性状不同。因此,在森林生态系统的非生物因素中,土壤养分与细根性状之间的关系成为研究的热点。开展土壤养分对森林植物细根 C、N、P 含量及化学计量特征影响的研究,对进一步了解土壤与植物间的化学计量特征关系具有重要意义。

海拔、温度和土壤等因子影响植物细根的化学计量学特征。顾大形等<sup>[14]</sup>研究发现植物叶片 N、P 与土壤 N、P 含量正相关。在寒冷的气候条件下,由于植物的生长季较短,生长速率加快,温带物种组织中的 P 含量比热带物种的高<sup>[15]</sup>。“温度-植物生理假说”认为:叶片 N、P 调整 C 吸收利用速率,N、P 动态过程对温度变化非常敏感,生理上的驯化作用使叶片在寒冷气候下有更高的 N、P 含量<sup>[16]</sup>。Feng 等<sup>[17]</sup>对生长于海拔 2600—3500 m 的川滇高山栎(*Q. aquifolioides*)分析,表明随海拔升高叶片 N 含量升高。但植物地下部分的化学计量特征随海拔的变化规律及其对土壤养分的响应规律还不明确。因此,本研究假定植物细根与植物叶片生长策略一致,提出假设:(1)细根 C、N、P 含量与海拔梯度正相关;(2)细根 C、N、P 含量与土壤养分存在相关关系。为验证以上假设,本研究选取江西武夷山自然保护区不同海拔的黄山松为研究对象,为中亚热带森林生态系统在全球变化下的物质能量循环流动调控研究提供基础资料。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

本研究地点位于江西武夷山国家级自然保护区( $27^{\circ}48'11''$ — $28^{\circ}00'35''$ N,  $117^{\circ}39'30''$ — $117^{\circ}55'47''$ E),武夷山脉北段西北坡,海拔 350—2160.8 m,主峰黄岗山海拔高度 2160.8 m,为大陆东南第一高峰,属中亚热带海洋性气候和大陆性气候的过渡地带,年平均气温为  $14.2^{\circ}\text{C}$ ,年均湿度 84%,年平均降水量 2583 mm,年平均无霜期 231 d<sup>[18]</sup>。武夷山境内生物多样性非常丰富,森林覆盖率达 95% 以上,以亚热带中山山地自然生态系统

及其生物多样性为主的森林生态系统<sup>[19]</sup>。高海拔使得山上的植物和土壤分布都呈现出明显的垂直带状,从低海拔至高海拔土壤依次为山地黄红壤(400—600 m)、山地黄壤(600—1300 m)、山地暗黄棕壤(1300—1900 m)、山地草甸土(1900 m 以上),且生长着成片的天然黄山松林。

## 1.2 样地设置

根据研究区内黄山松的实际生长和分布情况,于 2014 年 10 月,在海拔 1200—2000 m 间,每海拔 200 m 间隔设置 1 个典型样地,共计 5 个黄山松调查样地。每个样地下设 3 个 20 m×20 m 的样方。对样地内胸径大于 5 cm 林木进行每木调查,并逐一挂牌(表 1)。样地内木本植物主要有黄山松(*Pinus taiwanensis*)、木荷(*Schima superba*)、栎木(*Eurya japonica*)、格药栎(*Eurya muricata*)、江南山柳(*Clethra cavaleriei*)、马银花(*Rhododendron ovatum*)、毛棉杜鹃花(*Rhododendron moulmianense*)、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、南方铁杉(*Tsuga chinensis*)、云锦杜鹃(*Rhododendron fortunei*)、豆梨(*Pyrus calleryana*)等。

表 1 不同海拔梯度黄山松样地林分特征

Table 1 The basic characteristics of *Pinus taiwanensis* along elevation gradient

海拔梯度 Elevational gradient/m	郁闭度 Forest canopy closure/%	密度 Density/(株/hm <sup>2</sup> )	平均胸径 Average DBH/cm	平均高 Average height/m
1200	86.67±3.33a	717.25±65.08c	23.99±7.28a	16.19±4.24a
1400	86.33±3.18a	1991.12±256.73a	14.25±5.55bc	13.29±3.55b
1600	90.33±0.33a	1533.36±370.90b	14.53±5.41b	10.49±2.16c
1800	60.00±5.77b	417.29±130.98c	14.84±4.83b	6.22±1.4d
2000	49.67±0.33c	525.00±160.73c	13.17±5.2c	4.76±1.10e

年平均±标准误 Annual mean±SE;同列不同字母表示差异显著( $P < 0.05$ )

## 1.3 细根及土壤样品采集

在各海拔梯度的 3 个调查样方内,于 2014 年 12 月,2015 年 3 月,2015 年 6 月,2015 年 9 月分别选取 3 株具有典型性的黄山松标准木,按东南、西南、北 3 个不同的方位在树冠内,距离树干范围 0.5—1 m 之间,将凋落物清理干净后,利用挖掘法,采集 3 个 10 cm×10 cm×10 cm 的土样,分别装入不同的密封袋中,当天内将土样过筛淘洗,重复多次后根据根系的气味、颜色、弹性、根皮与中柱分离的难易程度等,除去草根和其他根系,分拣出直径<2 mm 的活的黄山松细根,装袋做好标记后带回实验室研磨,进行养分测定。

在每个样地内选取 3 个受干扰较少的土壤剖面,按 0—10、10—20 cm 土层选取土壤样品并充分混合,去除草根和枯枝落叶后装袋,带回实验室,经自然风干、磨碎、过筛后,测定土壤养分含量。

## 1.4 细根及土壤样品指标测定

细根 C、N 含量利用 CHNOS 元素分析仪(Vario EL III, Elemental Analysis, Germany)进行测定。细根 P、土壤 P 含量采用(H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>消煮后,利用连续流动分析仪(San ++, Skalar, Netherlands)进行测定。

土壤 C、N 含量利用碳氮元素分析仪(Vario MaxE, Elemental Analyzer, Germany)测定。

## 1.5 数据处理分析方法

首先使用 Excel 2007 进行简单的数据统计;其次运用 SPSS 19.0 中的单因素方差分析、Pearson 相关分析和线性回归分析方法,检验细根 C、N、P 含量及化学计量特征在不同海拔梯度之间的差异是否显著及其与土壤养分之间的相关性信息;最后使用 OriginPro 9.0 绘制图像。

## 2 结果与分析

### 2.1 海拔对黄山松细根 C、N、P 含量及化学计量特征的影响

黄山松细根 C 含量年平均值为(486.27±64.32) mg/g,随海拔变化无明显规律(表 2)。细根 N 含量年平均值为(9.26±2.09) mg/g,海拔对细根 N 含量年平均值没有显著影响( $F = 1.564, P = 0.258$ ),但是多重比较发现海拔 1600 m 处黄山松细根 N 含量显著高于海拔 1800 m 处的(表 2)。细根 P 含量年平均值为(0.39±0.

13) mg/g, 海拔对其有显著的影响 ( $F = 8.381, P = 0.003$ , 表 2), 随海拔的升高黄山松 P 含量显著增高 (图 1)。

黄山松细根 C:N 年平均值为  $54.12 \pm 11.32$ , 海拔对其没有显著影响 ( $F = 2.120, P = 0.153$ ), 但是多重比较发现海拔 1800 m 处黄山松细根 C:N 显著高于海拔 1600 m 和海拔 2000 m 处的 (表 2)。细根 N:P、C:P 年平均值分别为  $26.94 \pm 12.51$  和  $1286.94 \pm 63.78$ , 海拔对细根 N:P、C:P 均存在显著影响 ( $F = 22.318, P < 0.001$  和  $F = 7.826, P = 0.004$ , 表 2), 随海拔的升高黄山松细根 N:P、C:P 显著降低 (图 1)。

表 2 不同海拔梯度黄山松细根 C、N、P 及化学计量指标

Table 2 Fine root C, N, P concentrations and stoichiometric indexes along elevational gradient

海拔梯度 Elevational gradient/m	C/ (mg/g)	N/ (mg/g)	P/ (mg/g)	C:N	N:P	C:P
1200	$486.04 \pm 11.32ab$	$9.40 \pm 1.39ab$	$0.34 \pm 0.11bc$	$52.97 \pm 8.84ab$	$30.79 \pm 11.58ab$	$1432.72 \pm 47.10a$
1400	$495.17 \pm 52.64ab$	$9.28 \pm 1.8ab$	$0.32 \pm 0.11c$	$54.79 \pm 9.31ab$	$34.47 \pm 16.84a$	$1566.35 \pm 75.56ab$
1600	$476.93 \pm 17.74ab$	$10.09 \pm 2.17a$	$0.41 \pm 0.12b$	$49.71 \pm 12.15b$	$26.99 \pm 9.95b$	$1189.49 \pm 107.71bc$
1800	$501.88 \pm 111.40a$	$8.10 \pm 2.84b$	$0.39 \pm 0.09b$	$62.76 \pm 13.56a$	$21.53 \pm 8.19c$	$1286.26 \pm 78.00b$
2000	$471.34 \pm 69.88b$	$9.45 \pm 1.41ab$	$0.50 \pm 0.14a$	$50.38 \pm 6.78b$	$20.94 \pm 8.69c$	$959.87 \pm 94.09c$
平均值 Average	$486.27 \pm 64.32$	$9.26 \pm 2.09$	$0.39 \pm 0.13$	$54.12 \pm 11.32$	$26.94 \pm 12.51$	$1286.94 \pm 63.78$

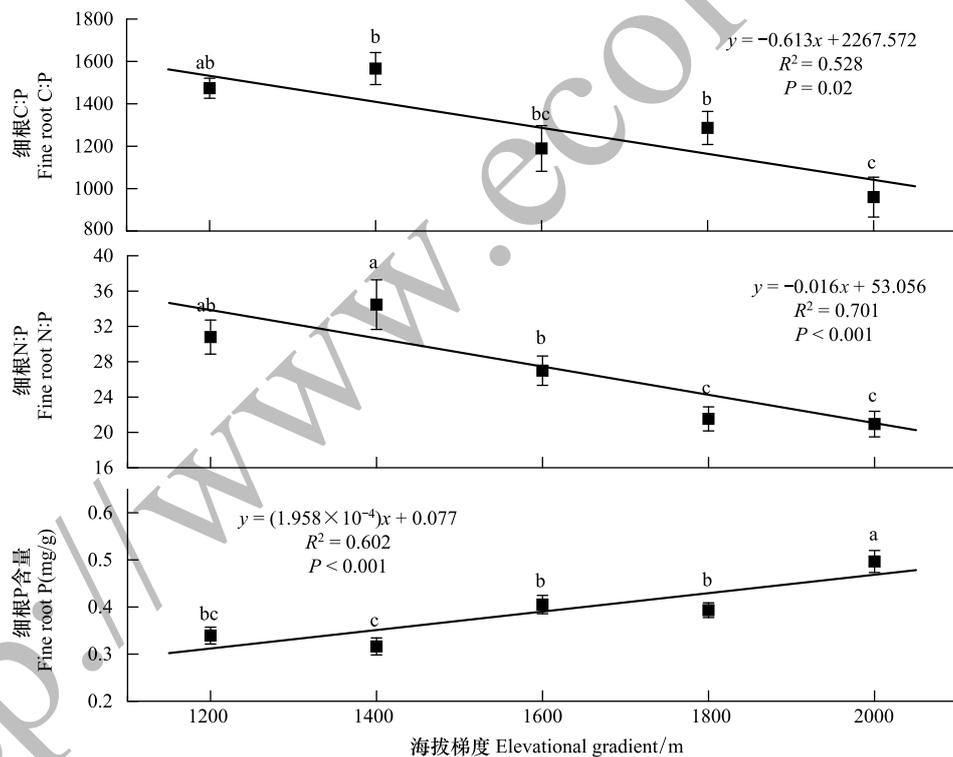


图 1 细根 P 含量、N:P、C:P 与海拔梯度之间的线性关系

Fig. 1 Linear relationship between fine root P, N:P and C:P with respect to elevational gradient

## 2.2 海拔对土壤 C、N、P 含量及化学计量特征的影响

土壤 C、N 含量平均值分别为  $(83.32 \pm 17.86)$  mg/g 和  $(5.31 \pm 0.90)$  mg/g, 海拔对其均无显著影响 ( $F = 2.884, P = 0.079$  和  $F = 2.733, P = 0.090$ ), 但多重比较发现土壤 C、N 含量均存在明显的海拔差异 (表 3)。土壤 P 含量平均值为  $(0.26 \pm 0.11)$  mg/g, 海拔对其具有显著影响 ( $F = 16.348, P < 0.001$ , 表 3), 随着海拔的升高, 土壤 P 含量显著增高 (图 2)。

土壤 C:N 平均值为  $15.72 \pm 2.27$ , 海拔对其具有显著影响 ( $F = 18.016, P < 0.001$ ), 高海拔地区 (海

拔 $\geq 1800\text{m}$ )土壤 C:N 显著低于中低海拔(海拔 $\leq 1600\text{m}$ )(表 3)。土壤 N:P、C:P 平均值分别为  $22.88\pm 7.36$  和  $371.28\pm 40.75$ ,海拔对其均具有显著影响( $F = 17.125, P < 0.001$  和  $F = 18.426, P < 0.001$ ,表 3),随着海拔的升高,土壤 N:P、C:P 显著降低(图 2)。

表 3 不同海拔梯度黄山松样地土壤理化性质

Table 3 The basic characteristics of soil along elevational gradient

海拔梯度 Elevational gradient/m	全碳 Total C/(mg/g)	全氮 Total N/(mg/g)	全磷 Total P/(mg/g)	C:N	N:P	C:P
1200	$98.75\pm 5.50\text{a}$	$5.84\pm 0.07\text{a}$	$0.19\pm 0.01\text{c}$	$16.91\pm 0.30\text{a}$	$31.45\pm 2.09\text{a}$	$529.74\pm 18.62\text{a}$
1400	$77.02\pm 18.27\text{ab}$	$4.20\pm 0.19\text{b}$	$0.15\pm 0.01\text{c}$	$18.20\pm 1.68\text{a}$	$28.98\pm 3.02\text{a}$	$523.29\pm 32.65\text{a}$
1600	$97.42\pm 23.46\text{a}$	$5.74\pm 0.38\text{a}$	$0.27\pm 0.03\text{bc}$	$16.97\pm 1.15\text{a}$	$22.21\pm 5.72\text{b}$	$383.57\pm 73.46\text{b}$
1800	$66.66\pm 4.22\text{b}$	$5.03\pm 0.09\text{ab}$	$0.27\pm 0.01\text{b}$	$13.25\pm 0.06\text{b}$	$18.29\pm 0.70\text{bc}$	$240.80\pm 5.99\text{bc}$
2000	$76.76\pm 10.22\text{ab}$	$5.76\pm 0.17\text{a}$	$0.43\pm 0.02\text{a}$	$13.29\pm 0.41\text{b}$	$13.47\pm 1.24\text{c}$	$179.01\pm 9.94\text{c}$
平均值 Average	$83.32\pm 17.86$	$5.31\pm 0.90$	$0.26\pm 0.11$	$15.72\pm 2.27$	$22.88\pm 7.36$	$371.28\pm 40.75$

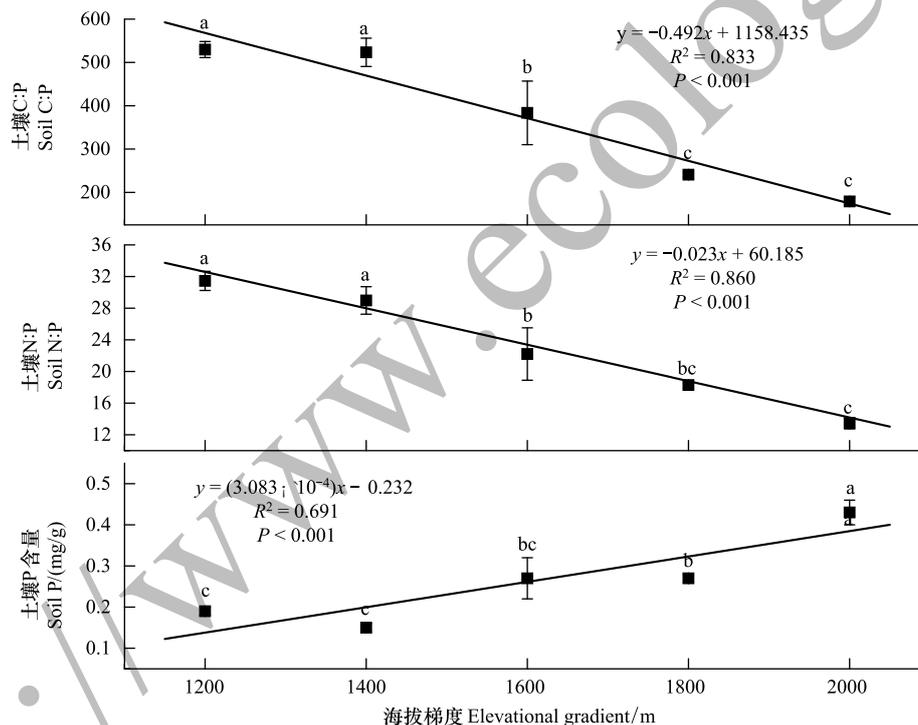


图 2 土壤 P 含量、N:P 和 C:P 与海拔梯度之间的线性关系

Fig.2 Linear relationship between soil P, N:P and C:P with respect to elevational gradient

### 2.3 细根 C、N、P 含量及化学计量特征对土壤养分的适应

黄山松细根 C 含量、C:N 与土壤养分之间不存在显著的相关关系。细根 N 含量与土壤 N 含量之间无显著相关,但随着土壤 C 含量的增加细根 N 含量显著升高。细根 P 含量与土壤 P 含量之间存在极显著的正相关关系,而与土壤 C:N 存在显著的负相关关系,与 C:P 之间存在极显著的负相关关系(表 4,图 3)。

细根 N:P、C:P 与土壤 N 含量之间无显著关系(表 4),但与土壤 P 含量呈极显著的负相关关系。细根 N:P 与土壤 C:N 之间存在极显著的正相关关系,细根 C:P 与土壤 C:N 之间显著正相关。细根 N:P、C:P 与土壤 N:P 之间极显著正相关。细根 N:P 与土壤 C:P 之间极显著正相关,细根 C:P 与土壤 C:P 之间显著正相关(图 4)。

表 4 细根 C、N、P 及化学计量特征与土壤养分相关系数

Table 4 Correlation coefficient among fine root C, N, P concentrations and stoichiometric indexes

细根养分 Fine root nutrient	土壤 C Soil C	土壤 N Soil N	土壤 P Soil P	土壤 C:N Soil C:N	土壤 N:P Soil N:P	土壤 C:P Soil C:P
细根 C Fine root C	-0.152	-0.259	-0.346	0.129	0.16	0.13
细根 N Fine root N	0.536*	0.485	0.251	0.213	-0.053	0.003
细根 P Fine root P	-0.177	0.352	0.922**	-0.696**	-0.858**	-0.840**
细根 C:N Fine root C:N	-0.469	-0.493	-0.349	-0.095	0.095	0.048
细根 N:P Fine root N:P	0.344	-0.257	-0.811**	0.842**	0.863**	0.893**
细根 C:P Fine root C:P	0.108	-0.409	-0.882**	0.684**	0.799**	0.790**

\* : 在 0.05 水平上显著相关  $P < 0.05$ ; \*\* : 在 0.01 水平上显著相关  $P < 0.01$

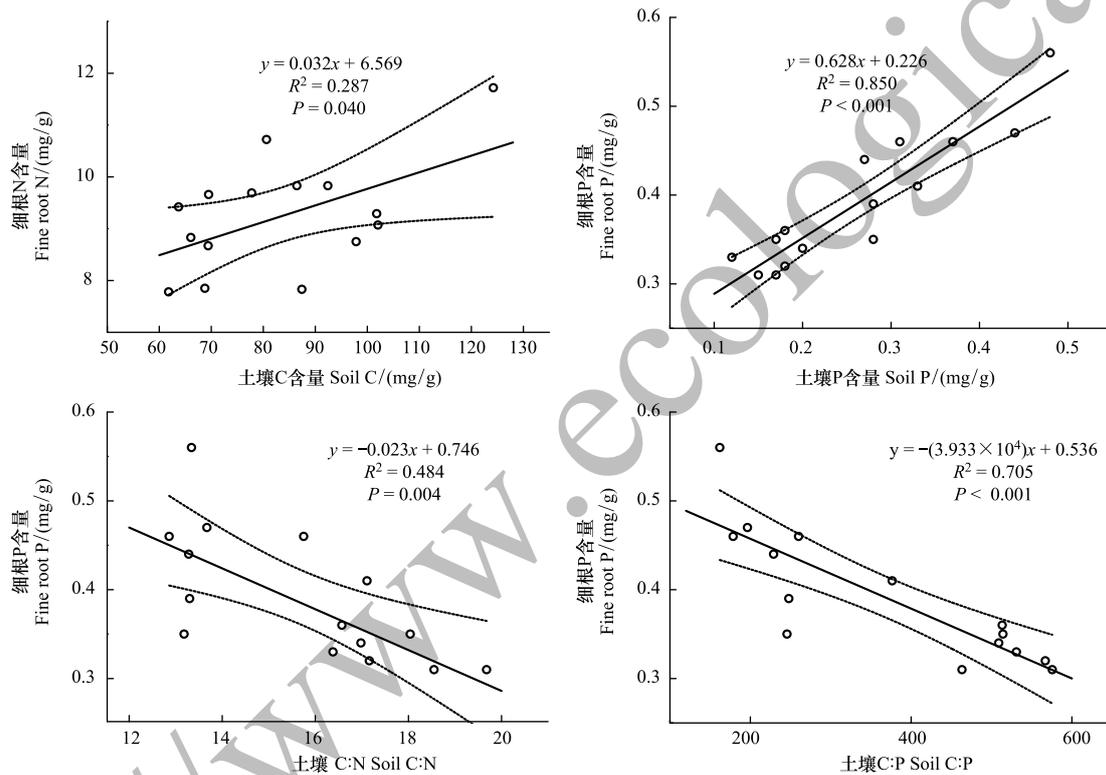


图 3 细根 N、P 含量与土壤养分之间的关系

Fig.3 Relationship between fine root N, P and soil nutrients

### 3 讨论

C 元素是组成细根的基本元素, N、P 元素是森林生态系统重要的限制性营养因子, 在影响细根生理生态特性的同时还对植物的生长发育、群落组成以及生态系统维持具有重要的意义, 在生物地球化学循环和植物-土壤系统养分循环中也起着重要的作用<sup>[20-22]</sup>。

#### 3.1 武夷山地区黄山松细根 C、N、P 含量及其化学计量比

江西武夷山黄山松细根 C、N 含量年平均值分别为:  $(486.27 \pm 64.32)$  mg/g 和  $(9.26 \pm 2.09)$  mg/g (表 2), 略高于中国植物细根 C、N 含量平均值 (分别为: 473.9 mg/g 及 9.16 mg/g)<sup>[23]</sup>, 但低于 Yuan 等<sup>[24]</sup> 研究结果中的全球植物细根 N 含量平均值 (9.90—11.2 mg/g), 这可能与东部亚热带地区长期的 N 沉降有关, 大气 N 沉降导致土壤氮素及植物体吸收的 N 含量增高, 从而影响细根 N 含量<sup>[25]</sup>。黄山松细根 P 含量年平均值为  $(0.39 \pm 0.13)$  mg/g (表 2), 远低于中国以及全球植物细根 P 含量平均值 (分别为: 0.954 mg/g 及 0.55—0.85 mg/g)<sup>[23]</sup>。本结果与

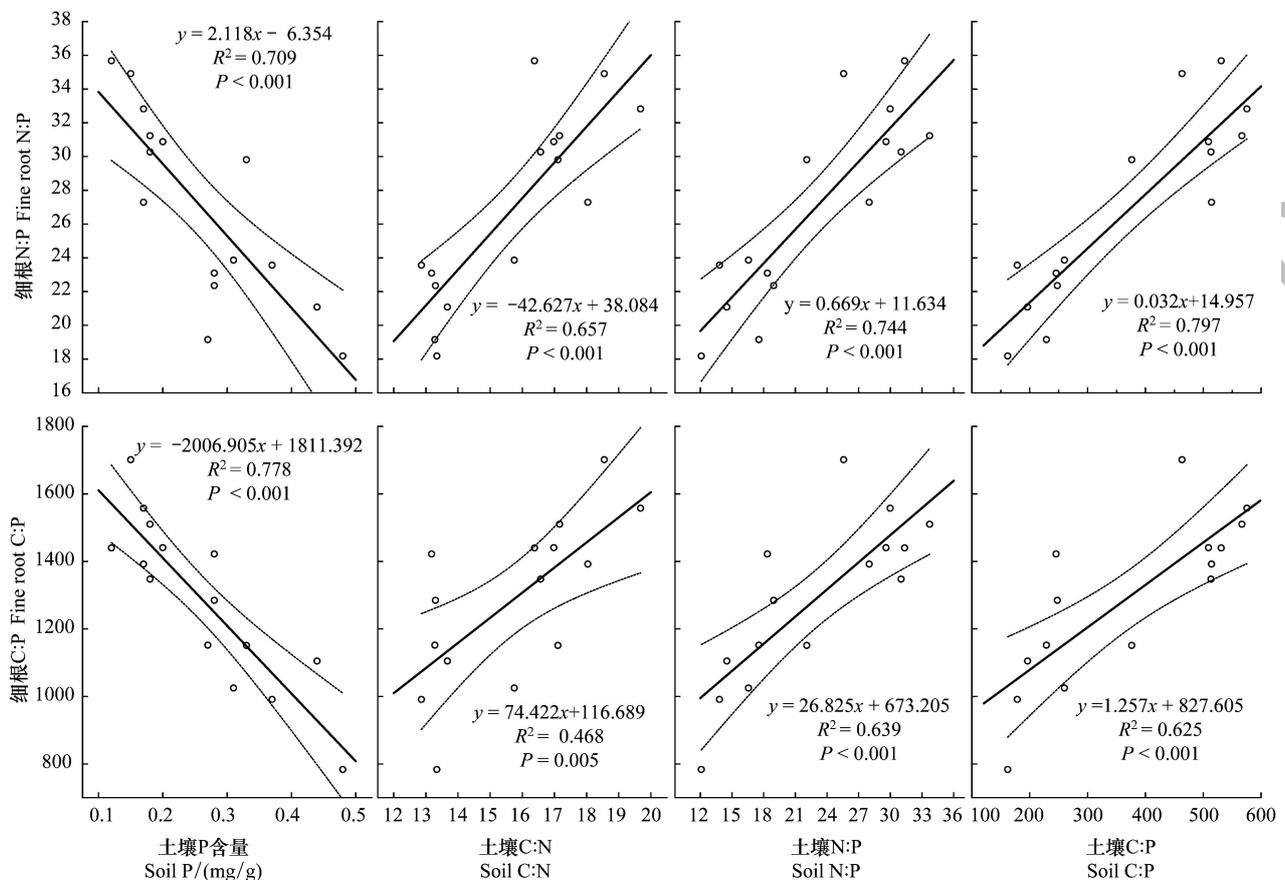


图4 细根 N:P、C:P 与土壤养分之间的线性关系

Fig.4 Linear relationship between fine root N:P, C:P and soil nutrients

Kerkhoff 等<sup>[15]</sup>研究发现的亚热带和热带地区植物多为高 N、低 P 植物一致。Han 等<sup>[26]</sup>研究认为,中国大部分地区土壤 P 的含量较低,这可能是导致的中国植物器官中 P 含量低于全球平均水平的主要原因。

黄山松细根 C:N 含量年平均值为  $54.12 \pm 11.32$  (表 2), 高于 Jackson 等<sup>[26]</sup>研究全球植被细根 C:N 的平均值 (41.41), 但略低于中国植物细根 C:N 含量平均值 (59.15)<sup>[23]</sup>; N:P 含量年平均值为  $26.94 \pm 12.51$  (表 2), 远高于全球和中国植物细根 N:P 含量平均值 (分别为: 10.82 及 14.27)<sup>[23,27]</sup>。C:P 含量年平均值为  $1286.94 \pm 63.78$  (表 2), 远高于中国植物细根 C:P 含量 (844.07)<sup>[23]</sup>。由于黄山松叶片需要更多的 N 元素来构建光合器官以增强光合作用, 而细根需要更多富 P 的 rRNA 来支持蛋白质的合成, 从而会展示出更低的 N:P<sup>[16,20,28]</sup>。因此目前国内外关于植物叶片生长受 N 和 P 限制的 N:P 阈值的相关研究, 如 Koerselam 和 Meuleman<sup>[29]</sup>对 40 个湿地生态系统施肥试验的综合研究表明 N:P 阈值 14 和 16; Chen 等<sup>[30]</sup>对中国内蒙古东部大青沟自然保护区的研究结果表明 N:P 阈值 12 和 14 均适用于细根。则本研究结果中细根 N:P 值高于 16, 表明本地区的植物生长主要是受到 P 的限制。

在植物个体水平上, 与叶片元素含量相比, 黄山松细根 C 含量高于中国植物叶片 C 含量平均值 (459.1 mg/g), 细根 N、P 含量远低于中国植物叶片 N、P 含量平均值 (分别为: 18 mg/g 及 2.3 mg/g)<sup>[23]</sup>, 同时也低于澳大利亚植物叶片 N、P 含量 (分别为: 10 mg/g 及 0.8 mg/g)<sup>[29]</sup>, 表明细根与叶片的元素含量差异较大。细根从土壤中吸收养分和水分, 转移更多的营养到地上, 以支持植物生长和代谢<sup>[20-21]</sup>, 从而增加叶的生产和地上净初级生产力。

### 3.2 黄山松细根 C、N、P 含量及其化学计量比的海拔效应

本研究结果表明, 高海拔的黄山松细根 P 含量与低海拔梯度相比更高一些, 细根 C 含量、N 含量在海拔

梯度之间虽然存在显著差异,但海拔对其均无显著影响,因此黄山松细根的 N:P、C:P 随海拔梯度的升高而降低(图 1)。这与 Kerkhoff 等<sup>[15]</sup>的研究结果基本一致。由于高海拔地区气温急速下降,低温限制了植物体养分和水分的供应,植物地上部分,如叶、茎等将转移更多比例的光合产物给植物地下部分<sup>[6]</sup>。同时,在高海拔寒冷的气候条件下,植物生长季与低海拔相比相对较短,组织中需要更多的 P 来满足核糖体合成蛋白质,从而维持较快的生长速率<sup>[15]</sup>。但 Garkoti<sup>[31]</sup>在对喜马拉雅山 3 个海拔梯度 3 种不同物种的研究中认为,植物根系的 N、P 含量均随海拔梯度的升高而下降且 N:P 随海拔梯度的升高而增加。导致差异的原因主要有两个:一方面是物种个体水平上的差异,不同的物种在生长时对 N、P 养分含量的需求不同<sup>[31]</sup>。Garkoti<sup>[31]</sup>选择的是 3 种不同的落叶树种,而本研究选择的是单一常绿物种黄山松。另一方面由于土壤的差异,植物体中化学元素主要来源于土壤,其含量的高低与土壤中含量密切相关。在本研究中,土壤养分含量与海拔梯度之间的关系和细根养分含量与海拔梯度之间的关系基本一致,因此,在不同海拔之间,植物细根的差异性不仅要归因于海拔梯度,更要关注生态系统间的异质性<sup>[20-21]</sup>。

### 3.3 黄山松细根 C、N、P 含量及化学计量比与土壤养分的关联性

在本研究中,土壤养分对黄山松细根 C 含量的影响并不显著(表 4),与 Agren<sup>[32]</sup>认为的 C 元素作为植物的结构性元素,具有相对稳定性一致。细根 N 含量与土壤 N 含量不存在显著的相关关系(表 4),与 Wurzbarger 等<sup>[11]</sup>研究中的施 N 对细根 N 含量并没有影响一致。但细根 N 含量随土壤 C 含量的升高而升高(图 3),可能与细根吸收 N 是以消耗 C 为代价<sup>[27]</sup>,土壤 C 含量丰富的地区细根 N 含量更高有关。黄山松细根 P 含量与土壤 P 含量、土壤 C:N、C:P 关系密切(图 3)。研究发现,如果植物体器官内部的某种元素与土壤中该元素的供应能力成正比,说明该种植物的生长受到此元素的限制<sup>[33]</sup>。本研究结果表明,黄山松细根 P 主要是从土壤中吸收,武夷山黄山松生长受土壤 P 元素的限制,这与 Reich 和 Oleksyn<sup>[16]</sup>, Wardle 等<sup>[34]</sup>和 Aerts 等<sup>[35]</sup>关于亚热带森林生态系统植被生长主要是受土壤 P 限制的结果基本一致。

黄山松细根 C:N 与土壤养分之间不存在显著的相关关系,这与 Li 等<sup>[36]</sup>研究发现的 N 沉降增加细根 N 含量,降低 C:N 并不相符,可能是由于武夷山 N 沉降导致土壤 N 供应充足,使得黄山松细根 C:N 稳定在一定范围内。而 Nielsen 等<sup>[37]</sup>和 McGroddy 等<sup>[38]</sup>在研究中发现的,当土壤 N 供应充足时,植物器官的 N:P 会稳定在一定的范围内。本研究中,细根 N:P、C:P 随土壤 P 含量的升高而降低,随土壤 C:N、N:P、C:P 的升高而升高(图 4),与 Güsewell<sup>[39]</sup>和高凯等<sup>[40]</sup>认为的外界环境中供应植物体直接摄取的 P 含量相较于 N 含量更少一些,植物 C 含量多通过 N、P 的可获得量调控,因此植物 N:P、C:P 主要与环境 P 含量相关一致,与胡小飞等<sup>[41]</sup>的土壤添加 N,能保持根部的稳定性基本一致,表明武夷山 N 沉降加剧了土壤 P 限制。黄山松细根 N:P、C:P 具有高可塑性,对土壤养分中 N、P 的营养平衡具有较强的适应能力,同时也具有较强的应对我国亚热带地区氮沉降能力。

## 4 结论

本研究分析了海拔梯度上黄山松细根对土壤养分的响应,结果表明植物细根 C 含量对海拔的变化不敏感;土壤 C 供应量充足时,细根 N 含量随之上升,即细根吸收土壤中的 N 是以消耗土壤中的 C 为代价;细根 P 主要受到土壤中 P 供应量的限制;武夷山地区 N 沉降将进一步加剧黄山松生长的 P 限制。

### 参考文献(References):

- [1] 张小全, 吴可红, Murach D. 树木细根生产与周转研究方法评述. 生态学报, 2000, 20(5): 875-883.
- [2] Gill R A, Jackson R B. Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems. New Phytologist, 2000, 147(1): 13-31.
- [3] Iversen C M, McCormack M L, Powell A S, Blackwood C B, Freschet G T, Kattge J, Roumet C, Stover D B, Soudzilovskaia N A, Valverde-Barrantes O J, van Bodegom P M, Violle C. A global fine-root ecology database to address below-ground challenges in plant ecology. New Phytologist, 2017, 215(1): 15-26.
- [4] Michaels A F. The ratios of life. Science, 2003, 300(5621): 906-907.
- [5] Gross K L, Pregitzer K S, Burton A J. Spatial variation in nitrogen availability in three successional plant communities. Journal of Ecology, 1995, 83(3): 357-367.
- [6] Farley R A, Fitter A H. Temporal and spatial variation in soil resources in a deciduous woodland. Journal of Ecology, 1999, 87(4): 688-696.

- [ 7 ] Ladanai S, Ågren G I, Olsson B A. Relationships between tree and soil properties in *Picea abies* and *Pinus sylvestris* forests in Sweden. *Ecosystems*, 2010, 13(2): 302-316.
- [ 8 ] Burton A J, Pregitzer K S, Hendrick R L. Relationships between fine root dynamics and nitrogen availability in Michigan northern hardwood forests. *Oecologia*, 2000, 125(3): 389-399.
- [ 9 ] Franssen B, De Kroon H. Long-term disadvantages of selective root placement: root proliferation and shoot biomass of two perennial grass species in a 2-year experiment. *Journal of Ecology*, 2001, 89(5): 711-722.
- [ 10 ] Jackson R B, Canadell J, Ehleringer J R, Mooney H A, Sala O E, Schulze E D. A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia*, 1996, 108(3): 389-411.
- [ 11 ] Wurzbarger N, Wright S J. Fine-root responses to fertilization reveal multiple nutrient limitation in a lowland tropical forest. *Ecology*, 2015, 96(8): 2137-2146.
- [ 12 ] Useche A, Shipley B. Plasticity in relative growth rate after a reduction in nitrogen availability is related to root morphological and physiological responses. *Annals of Botany*, 2010, 106(4): 617-625.
- [ 13 ] Wang G L, Fahey T J, Xue S, Liu F. Root morphology and architecture respond to N addition in *Pinus tabulaeformis*, west China. *Oecologia*, 2013, 171(2): 583-590.
- [ 14 ] 顾大形, 陈双林, 黄玉清. 土壤氮磷对四季竹叶片氮磷化学计量特征和叶绿素含量的影响. *植物生态学报*, 2011, 35(12): 1219-1225.
- [ 15 ] Kerkhoff A J, Enquist B J, Elser J J, Fagan W F. Plant allometry, stoichiometry and the temperature-dependence of primary productivity. *Global Ecology and Biogeography*, 2005, 14(6): 585-598.
- [ 16 ] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(30): 11001-11006.
- [ 17 ] Feng Q H, Mauro C, Cheng R M, Liu S R, Shi Z M. Leaf functional trait responses of *Quercus aquifolioides* to high elevations. *International Journal of Agriculture & Biology*, 2013, 15(1): 69-75.
- [ 18 ] 刘信中, 方福生. 江西武夷山自然保护区科学考察集. 北京: 中国林业出版社, 2001.
- [ 19 ] 郑成洋, 刘增力, 方精云. 福建黄山山东南坡和西北坡乔木物种多样性及群落特征的垂直变化. *生物多样性*, 2004, 12(1): 63-74.
- [ 20 ] Elser J J, Sterner R W, Gorokhova E, Fagan W F, Markov T A, Cotner J B, Harrison J F, Hobbie S E, Odell G M, Weider L W. Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters*, 2000, 3(6): 540-550.
- [ 21 ] Elser J J, Bracken M E S, Cleland E E, Gruner D S, Harpole W S, Hillebrand H, Ngai J T, Seabloom E W, Shurin J B, Smith J E. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 2007, 10(12): 1135-1142.
- [ 22 ] Vitousek P M, Porder S, Houlton B Z, Chadwick O A. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications*, 2010, 20(1): 5-15.
- [ 23 ] 马玉珠, 钟全林, 靳冰洁, 卢宏典, 郭炳桥, 郑媛, 李曼, 程栋梁. 中国植物细根碳、氮、磷化学计量学的空间变化及其影响因子. *植物生态学报*, 2015, 39(2): 159-166.
- [ 24 ] Yuan Z Y, Chen H Y H. Fine root biomass, production, turnover rates, and nutrient contents in boreal forest ecosystems in relation to species, climate, fertility, and stand age: literature review and meta-analysis. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2010, 29(4): 204-221.
- [ 25 ] Liu X J, Zhang Y, Han W X, Tang A H, Shen J L, Cui Z L, Vitousek P, Erisman J W, Goulding K, Christie P, Fangmeier A, Zhang F S. Enhanced nitrogen deposition over China. *Nature*, 2013, 494(7438): 459-462.
- [ 26 ] 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.
- [ 27 ] Jackson R B, Mooney H A, Schulze E D. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1997, 94(14): 7362-7366.
- [ 28 ] Sterner R W, Elser J J. *Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2002.
- [ 29 ] 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.
- [ 30 ] Chen F S, Niklas K J, Zeng D H. Important foliar traits depend on species-grouping: analysis of a remnant temperate forest at the Keerqin Sandy Lands, China. *Plant and Soil*, 2011, 340(1/2): 337-345.
- [ 31 ] Garkoti S C. Dynamics of fine root N, P and K in high elevation forests of central Himalaya. *Forestry Studies in China*, 2012, 14(2): 145-151.
- [ 32 ] Ågren G I. Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2008, 39: 153-170.
- [ 33 ] Garnier E. Interspecific variation in plasticity of grasses in response to nitrogen supply // Cheplick G P, ed. *Population Biology of Grasses*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1998: 155-182.
- [ 34 ] Wardle D A, Walker L R, Bardgett R D. Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences. *Science*, 2004, 305(5683): 509-513.
- [ 35 ] Aerts R, De Caluwe H, Beltman B. Is the relation between nutrient supply and biodiversity co-determined by the type of nutrient limitation? *Oikos*, 2003, 101(3): 489-498.
- [ 36 ] Li W B, Jin C J, Guan D X, Wang Q K, Wang A Z, Yuan F H, Wu J B. The effects of simulated nitrogen deposition on plant root traits: a meta-analysis. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 82: 112-118.
- [ 37 ] Nielsen S L, Enriquez S, Duarte C M, Jensen K S. Scaling maximum growth rates across photosynthetic organisms. *Functional Ecology*, 1996, 10(2): 167-175.
- [ 38 ] McGroddy M E, Daufresne T, Hedin L O. Scaling of C:N:P Stoichiometry in forests worldwide: implications of terrestrial redfield-type ratios. *Ecology*, 2004, 85(9): 2390-2401.
- [ 39 ] Güsewell S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 2004, 164(2): 243-266.
- [ 40 ] 高凯, 朱铁霞, 刘辉, 王琳. 去除顶端优势对菊芋器官 C、N、P 化学计量特征的影响. *生态学报*, 2017, 37(12): 4142-4148.
- [ 41 ] 胡小飞, 陈伏生, 胡岸峰, 甘露, 姚成义, 胡海军. 氮磷添加对麦冬根部养分浓度及其化学计量比的影响. *热带亚热带植物学报*, 2007, 15(5): 377-382.