

DOI: 10.5846/stxb201811012357

崔浩, 张前前, 陈明月, 吴琴, 冯哲, 汪琴, 胡启武. 鄱阳湖南矶湿地 22 种植物根系碳氮及其化学计量研究. 生态学报, 2020, 40(3): 864-873.

Cui H, Zhang Q Q, Chen M Y, Wu Q, Feng Z, Wang Q, Hu Q W. Root C, N and C:N stoichiometry of 22 plant species in Nanji wetlands of Poyang Lake. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(3): 864-873.

# 鄱阳湖南矶湿地 22 种植物根系碳氮及其化学计量研究

崔浩<sup>1</sup>, 张前前<sup>1</sup>, 陈明月<sup>1</sup>, 吴琴<sup>1,\*</sup>, 冯哲<sup>1</sup>, 汪琴<sup>1</sup>, 胡启武<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> 江西师范大学地理与环境学院, 南昌 330022

<sup>2</sup> 鄱阳湖湿地与流域研究教育部重点实验室, 南昌 330022

**摘要:** 探讨湿地植物根系碳(C)、氮(N)浓度及其化学计量关系对于进一步阐明湿地生态系统细根周转及养分循环具有重要意义。基于 Pregitzer 的根序分级法分析了鄱阳湖南矶湿地 22 种植物根系全 C 和全 N 浓度。结果表明: 根系全 C、全 N 浓度及 C/N 值变化范围分别为: 267.15—423.22 mg/g, 2.22—31.05 mg/g 和 2.27—71.78。1—2 级根全 C、全 N 及 C/N 之间具有显著相关性, 但与 3 级根不相关。根系全 C 和 C/N 随根序的升高而增加, 全 N 则随根序升高而降低, 根系分级在湿地植物 C、N 化学计量关系研究中十分必要。根序、物种及其交互作用均显著影响研究区植物根系的全 C、全 N 浓度及 C/N 计量关系。根系 C/N 化学计量关系在不同生境间未发生显著变化, 表明群落尺度下的 C/N 稳定性高于个体水平。

**关键词:** 鄱阳湖; 根序; 全碳; 全氮; 化学计量学

## Root C, N and C:N stoichiometry of 22 plant species in Nanji wetlands of Poyang Lake

CUI Hao<sup>1</sup>, ZHANG Qianqian<sup>1</sup>, CHEN Mingyue<sup>1</sup>, WU Qin<sup>1,\*</sup>, FENG Zhe<sup>1</sup>, WANG Qin<sup>1</sup>, HU Qiwu<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> School of Geography and Environment, Jiangxi Normal University, Nanchang 330022, China

<sup>2</sup> Key Laboratory of Poyang Lake Wetland and Watershed Research, Ministry of Education, Jiangxi Normal University, Nanchang 330022, China

**Abstract:** Carbon (C) and nitrogen (N) stoichiometry are critical indicators of biogeochemical coupling in terrestrial ecosystems. Besides, the stoichiometric homeostasis plays an important role in regulating structure, functioning and stability of ecosystems. So far, researches of C:N stoichiometry in plants were concentrated on aboveground leaves. Knowledge on belowground roots remains unclear. In this study, roots of 22 plant species were sampled in Nanji wetlands of Poyang Lake. Subsequently, C and N concentration were measured based on root orders. The results showed that the variation range was from 267.15 to 423.22 mg/g for root C, 2.22 to 31.05 mg/g for root N and 2.27 to 71.78 for root C:N ratio, respectively. C, N, and C:N ratio of the first-order roots were significantly correlated with the second-root orders, but not with the third-order roots. C concentration and C:N ratio increased with root orders, whereas N concentration decreased with root orders. Hence, it is necessary to separate root orders for plants C and N stoichiometry researches in wetlands. Moreover, root orders, species and their interaction all significantly affected root C, N, and C:N ratio. Root C:N ratios were not significantly different between high floodplain meadow and low floodplain marsh, suggesting that root C:N stoichiometry was more constrained at community level than individual level in Nanji wetlands of Poyang Lake.

**Key Words:** Poyang Lake; root order; total carbon; total nitrogen; stoichiometry

基金项目: 国家自然科学基金项目(31600371, 31460129); 鄱阳湖湿地与流域研究教育部重点实验室开放基金项目(PK2016005)

收稿日期: 2018-11-01; 网络出版日期: 2019-11-20

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wuqin78@163.com

生态化学计量学反映元素之间的平衡与耦合关系,为探讨生态系统结构、功能与稳定的维持机制提供了新思路<sup>[1]</sup>。近十年来,国内外学者从不同时空尺度、不同生态系统类型开展了大量的相关研究<sup>[2-6]</sup>,但多集中于生态系统地上部分,地下根系的研究则相对不足<sup>[7-8]</sup>。根系作为植物的重要功能器官,不但为植物吸收养分和水分,而且通过呼吸和周转消耗光合产物并向土壤输入有机质。植物生物量的 20%—70% 被分配至地下根系<sup>[9]</sup>,如果忽略根系的生产、死亡和分解,土壤有机质和养分元素的周转将被低估 20%—80%<sup>[10]</sup>。因此,加强根系碳氮及其化学计量关系研究,不仅有利于阐明元素化学计量关系的垂直分异,而且对于进一步揭示地下生态过程与机理,以及地下与地上部分的相互作用机制具有重要意义<sup>[7,11]</sup>。

以往涉及根系的研究中多以直径 < 2 mm 作为粗细根的划分标准。然而根系在发育过程中形成明显的分枝结构,具有高度的形态异质性<sup>[11-12]</sup>,这种异质性综合反映了根系之间生理、化学组成以及寿命上的差异<sup>[13-14]</sup>。由于不同植物根系中相同根序的根具有相似的功能,基于根序进行相关研究已显得十分必要<sup>[15-16]</sup>。鄱阳湖是中国最大的淡水湖,年内、年际水位波动剧烈,干湿交替频繁,形成了典型的湖泊湿地生态系统。本研究沿水位梯度自湖滨高滩地草甸植被带至低滩地湿沼生植被带采集了 22 种常见湿地植物,基于根序分析了根系 C、N 浓度及其化学计量关系,以探讨不同根序、不同物种以及不同生境对于根系化学组成及其计量关系的影响,为进一步阐明鄱阳湖湿地 C、N 养分循环及其机理提供基础数据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区域概况

研究区设置在鄱阳湖湿地分布最为典型的区域—赣江三角洲前缘地带的南矶湿地国家级自然保护区(图 1)。保护区地理坐标(28°52'05"—29°06'50" N, 116°10'33"—116°25'05" E),区内除南山岛和矾山岛 2 个居民点占据 4 km<sup>2</sup> 面积之外,其余为洲滩和水域,总面积约 330 km<sup>2</sup>。湖滨洲滩淹没于水下的时间视高程及当年具体水文情势一般在 2—5 个月不等,其余时间则出露于水面。多年平均气温 17.6 °C,平均降水量为 1450—1550 mm。洲滩植被按高程划分主要为高滩地草甸植被带和低滩地湿沼生植被带,优势植物群落包括蒹蒿(*Artemisia igniaria*)、芦苇(*Phragmites australis*)、南荻(*Triarrhena lutarioriparia*)、灰化苔(*Carex cinerascens*)、菰(*Zizania latifolia*)等,土壤类型分别为草甸土和草甸沼泽土。

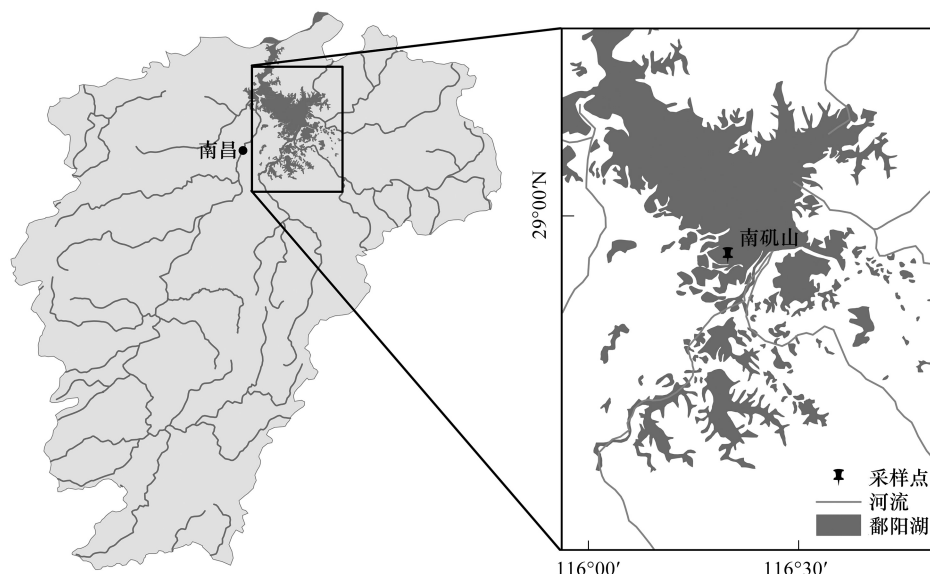


图 1 研究区位置图

Fig.1 The sampling location of study area

## 1.2 样品采集与处理

于 2017 年 4 月在研究区沿水位梯度设置长度约 3000 m 宽度约 500 m 的样带,对湿地常见植物群落进行样方调查,并进一步将样带划分成 4 个采样小区,随机在其中的 3 个小区中进行常见植物的重复采样(即每个物种 3 个重复),共计采集了 22 种植物(表 1)。在每个小区采用 S 型多点混合采样方法采集某一物种的混合样品作为一个重复。具体如下:对于某一物种,在 S 型线路上挖取 3—5 个保持地上植株与地下根系相连接的 30 cm 长×30 cm 宽×40 cm 深大小的土块,整体装入贴有标签的保鲜袋,并将保鲜袋装入冷藏箱带回实验室,再用去离子水小心清洗掉每个土块中根系表面的土壤和杂质,最终在每个重复样中获取 10—20 株完整根系,以密封袋进行冷冻( $<-10\text{ }^{\circ}\text{C}$ )保存,取样及清理过程中尽量避免末端根系的损失,保证根系构型的完整性。根据 Pregitzer 等<sup>[12]</sup>的根序分级方法,每个完整的植物根系分成 3 级,最远端的根尖(根系末梢)定为一级根,两个一级根交汇处为二级根,依次类推到三级根,每一份重复样本中的一级根不少于 100 个;二、三级根不少于 50 个。22 种植物中除菰、水田碎米荠和附地菜分至二级根外,其余 19 种植物分至三级根,将收集好的每一级根分别装入小号牛皮纸样品袋并做好标签,放置于 65  $^{\circ}\text{C}$  烘箱中烘干 48 h 至恒重,利用球磨仪将烘干的根系样品粉碎,利用意大利欧维特元素分析仪(EA3000)测定全 C、全 N 浓度。

## 1.3 数据处理

运用 SPSS 19.0 以及 Excel 2016 对数据进行分析处理。利用多因素方差分析不同生境下物种及根序对根系碳氮及化学计量关系的影响;利用 T 检验比较两类生境之间根系的差异。利用 Pearson 相关系数分析不同根序间碳氮之间的关系,文中显著性水平设置为  $\alpha=0.05$ 。

表 1 南矶湿地 22 种植物的基本信息

Table 1 The information of 22 species in Nanji wetlands

物种 Species	科 Family	属 Genus	生境植被型 Habitat
菰 <i>Zizania latifolia</i> (Griseb.) Turcz. ex Stapf	禾本科 Gramineae	菰属 <i>Zizania</i> L.	低滩地湿沼生植被
灰化苔草 <i>Carex cinerascens</i>	莎草科 Cyperaceae	苔草属 <i>Carex</i> L.	低滩地湿沼生植被
芒尖苔草 <i>Carex japonica</i>	莎草科 Cyperaceae	苔草属 <i>Carex</i> L.	低滩地湿沼生植被
水田碎米荠 <i>Cardamine lyrata</i> Bunge	十字花科 Cruciferae	碎米荠属 <i>Sect. Cardamine</i>	低滩地湿沼生植被
藨草 <i>Phalaris arundinacea</i> Linn.	禾本科 Gramineae	藨草属 <i>Phalaris</i> Linn.	低滩地湿沼生植被
水蓼 <i>Polygonum hydropiper</i> L.	蓼科 Polygonaceae	蓼属 <i>Sect. Polygonum</i>	低滩地湿沼生植被
鼠麴草 <i>Gnaphalium affine</i> D. Don	菊科 Compositae	鼠麴草属 <i>Gnaphalium</i> Linn	低滩地湿沼生植被
芦苇 <i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud	禾本科 Gramineae	芦苇属 <i>Phragmites</i> Adans	低滩地湿沼生植被
萎蒿 <i>Artemisia igniaria</i> Maxim	菊科 Compositae	蒿属 <i>Artemisia</i> Linn	低滩地湿沼生植被
南荻 <i>Triarrhena lutarioriparia</i> L. Liu	禾本科 Gramineae	荻属 <i>Triarrhena</i> Nakai	低滩地湿沼生植被
风花菜 <i>Rorippa globosa</i> (Turcz. ex Fisch. & C. A. Mey.) Hayek	十字花科 Cruciferae	蔊菜属 <i>Rorippa</i> Scop.	高滩地草甸植被
野胡萝卜 <i>Daucus carota</i> L.	伞形科 Umbelliferae	胡萝卜属 <i>Daucus</i> L.	高滩地草甸植被
荔枝草 <i>Salvia plebeia</i> R. Br.	唇形科 Labiatae	鼠尾草属 <i>Salvia</i> L.	高滩地草甸植被
泥胡菜 <i>Hemisteptia lyrata</i> Bunge	菊科 Compositae	泥胡菜属 <i>Hemisteptia</i> Bunge	高滩地草甸植被
野古草 <i>Arundinella anomala</i> Steud.	禾本科 Gramineae	野古草属 <i>Arundinella</i> Raddi	高滩地草甸植被
小蓬草 <i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronq.	菊科 Compositae	白酒草属 <i>Conyza</i> Less.	高滩地草甸植被
酸模 <i>Rumex acetosa</i> L.	蓼科 Polygonaceae	酸模属 <i>Rumex</i> L.	高滩地草甸植被
附地菜 <i>rigonotis peduncularis</i> (Trevis.) Benth. ex Baker & S. Moore	紫草科 Boraginaceae	附地菜属 <i>Trigonotis</i> Stev.	高滩地草甸植被
艾蒿 <i>Artemisia dubia</i> Wall. ex Bess.	菊科 Compositae	蒿属 <i>Artemisia</i> Linn	高滩地草甸植被
茵草 <i>Beckmannia syzigachne</i> (Steud.) Fernald	禾本科 Gramineae	茵草属 <i>Beckmannia</i> Host	高滩地草甸植被
牛鞭草 <i>Hemarthria altissima</i> (Poir.) Stapf & C.E. Hubb.	禾本科 Gramineae	牛鞭草属 <i>Hemarthria</i> R. Br.	高滩地草甸植被
蚊母草 <i>Veronica peregrina</i> L.	玄参科 Scrophulariaceae	婆婆纳属 <i>Veronica</i> L.	高滩地草甸植被

## 2 结果与分析

### 2.1 根系全 C 浓度

22 种植物一级根 C 浓度变化范围为 304.56—412.16 mg/g, 平均值为 (363.57±26.00) mg/g, 变异系数为 7.15%。一级根平均 C 浓度最大值为芦苇 (388.27 mg/g), 最小值为艾蒿 (315.07 mg/g)。二级根 C 浓度变化范围为 322.7—417.02 mg/g, 平均值为 (373.77±24.70) mg/g, 变异系数 6.61%; 二级根平均 C 浓度最高与最低的物种与一级根一致。三级根 C 浓度变化范围为 267.15—423.22 mg/g, 平均值为 (378.68±27.48) mg/g, 变异系数为 7.62%, 三级根平均 C 浓度最大值为鼠曲草 (413.76 mg/g), 最小值为野古草 (328.89 mg/g)。22 种湿地常见物种根系平均 C 浓度总体随根序等级升高而增加 (图 2), 不同根序间 ( $F=6.578$ ,  $P<0.01$ )、物种间 ( $F=10.910$ ,  $P<0.01$ ) 全 C 浓度均表现出显著的差异性。不同根序间 C 浓度的相关分析表明, 一级根与二级根间存在极显著相关性 ( $r=0.789$ ,  $P<0.01$ ), 但三级根 C 浓度与一级根、二级根相关性均不显著 (表 3)。

以生境类型来划分, 高滩地草甸植被带 1—3 级根平均 C 浓度分别为 (348.56±25.64)、(359.23±20.35)、(367.86±29.21) mg/g; 低滩地湿沼生植被带 1—3 级根平均 C 浓度分别为 (376.23±19.34)、(385.61±20.86)、(390.17±20.03) mg/g。1—3 级根碳浓度均表现为低滩地湿沼生植被显著高于高滩地草甸植被 ( $t=8.160$ ,  $P<0.01$ )。此外, 两种生境下的多因素方差分析结果均表明根序、物种及二者间的交互作用显著影响根系 C 浓度 (表 2)。

表 2 两种生境条件下物种(S)与根序(R)对根系 C、N 浓度及其化学计量比影响的 GLM 分析

Table 2 GLM analysis of effects of order (R) and species (S) on C, N and C:N stoichiometry in two habitats

生境类型 Habitat	因变量 Dependent variable	自变量 Variable	平方和 Sum of Squares	df	均方 Mean square	统计量 F	P
低滩地湿沼生植被 Low floodplain marsh	C	R	4237.246	2	2118.623	5.245	<0.01
		S	14601.303	9	1622.367	4.820	<0.001
		R×S	8481.103	16	530.069	1.912	<0.05
	N	R	1509.908	2	754.954	32.296	<0.001
		S	1674.299	9	186.033	7.960	<0.001
		R×S	681.410	16	42.588	4.917	<0.001
	C/N	R	7106.079	2	3553.039	28.900	<0.001
		S	5819.846	9	646.650	4.550	<0.001
		R×S	3812.089	16	238.256	3.518	<0.001
高滩地草甸植被 High floodplain meadow	C	R	6187.158	2	3093.579	4.971	<0.01
		S	32320.875	11	2938.261	7.274	<0.001
		R×S	17586.679	21	837.461	4.403	<0.001
	N	R	732.389	2	366.195	17.493	<0.001
		S	893.934	11	81.267	3.830	<0.001
		R×S	1107.562	21	53.741	14.703	<0.001
	C/N	R	6691.897	2	3345.948	11.056	<0.001
		S	12151.653	11	1104.696	4.039	<0.001
		R×S	16430.525	21	781.930	14.805	<0.001

### 2.2 根系全 N 浓度

根系全 N 浓度表现出随根序升高而降低的规律 (图 3), 22 种植物一级根全 N 浓度变化范围为 8.45—31.05 mg/g, 平均值为 (18.21±5.29) mg/g, 变异系数 28.53%, 平均 N 浓度最大和最小分别为水蓼 (26.22 mg/g) 和灰化苔草 (9.16 mg/g); 二级根全 N 浓度变化范围为 3.98—27.04 mg/g, 平均值为 (13.76±5.00) mg/g, 变异系数为 36.35%, 平均全 N 浓度最大为水田碎米荠 (25.24 mg/g), 最小为茵草 (4.28 mg/g); 三级根 N 浓度变化范围为 2.22—17.52 mg/g, 平均值为 (10.61±3.65) mg/g, 变异系数为 34.39%, 平均 N 浓度最大为荔枝草

(17.24 mg/g), 最小值为野古草(3.58 mg/g)。与全 C 类似, 根序( $F=49.197, P<0.01$ )和物种( $F=5.596, P<0.01$ )显著影响着全 N 浓度, 并且一级根与二级根全 N 浓度存在极显著相关关系( $r=0.615, P<0.01$ ), 但与三级根之间不相关(表 3)。

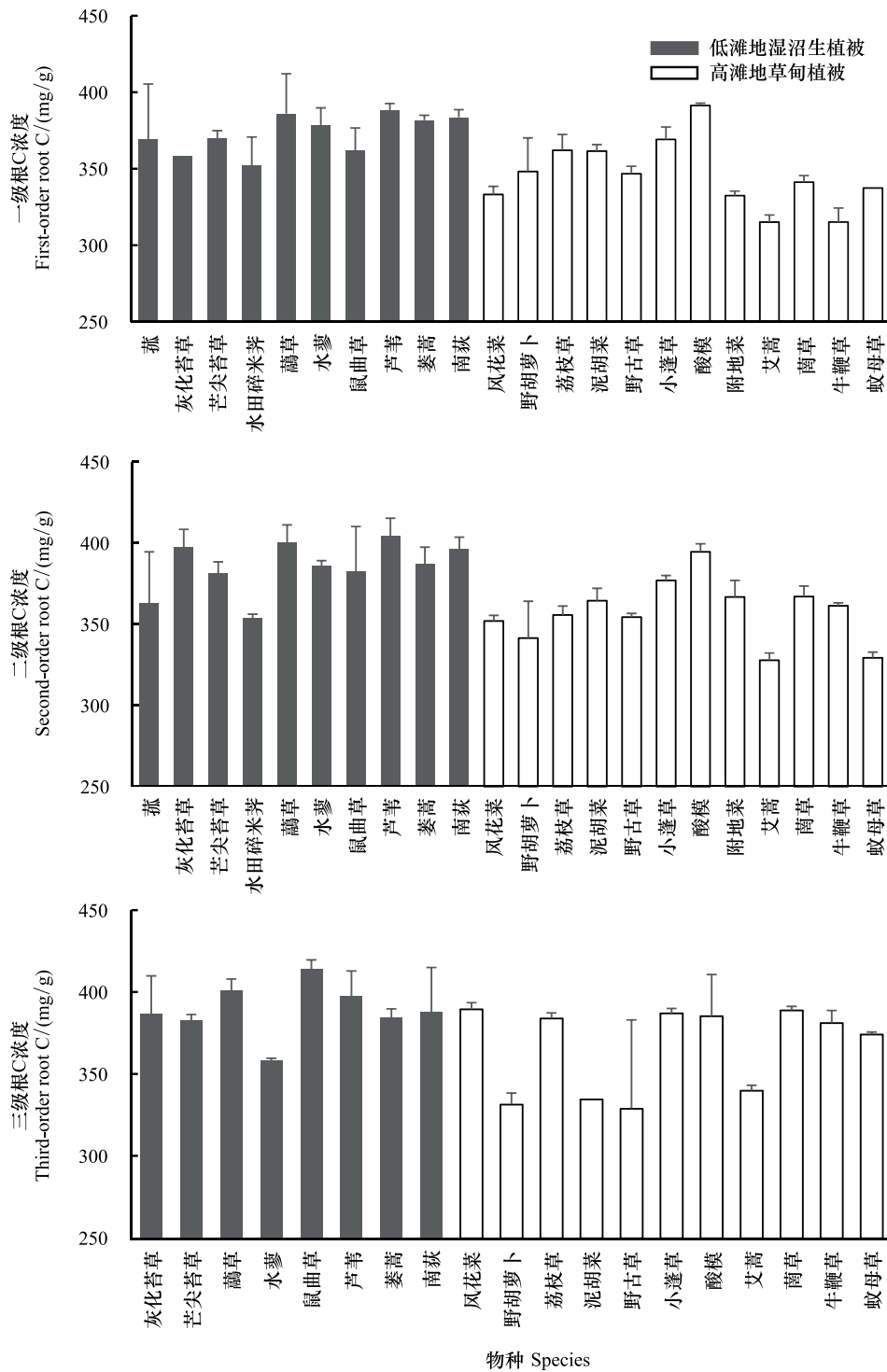


图2 不同物种各根序全 C 浓度

Fig.2 Carbon concentration of different root orders of 22 species in Nanji wetlands

表 3 根序间 C、N 浓度及 C/N 之间的相关系数

Table 3 Correlations among root C, N and C/N ratios of different root orders

根序 Root order	变量 Variable	一级根 First-order root			二级根 Second-order root			三级根 Third-order root	
		C	N	C/N	C	N	C/N	C	N
一级根 First-order root	N	0.331							
	C/N	-0.165	-0.943**						
二级根 Second-order root	C	0.789**	—	—					
	N	—	0.615**	—	0.190				
	C/N	—	—	0.449*	-0.173	-0.942**			
三级根 Third-order root	C	-0.017	—	—	0.129	—	—		
	N	—	0.081	—	—	0.449	—	0.520*	
	C/N	—	—	-0.06	—	—	0.158	0.308	-0.189

\* 表示  $P < 0.05$ , \*\* 表示  $P < 0.01$ 

根系全 N 浓度在低滩地湿沼生植被带 ( $15.00 \pm 5.96$ ) mg/g 和高滩地草甸植被带 ( $13.94 \pm 5.25$ ) mg/g 两种生境水平上未表现出显著差异 ( $t = 1.408$ ,  $P = 0.160$ ), 其中低滩地湿沼生植被 1—3 级根平均 N 浓度分别为 ( $19.15 \pm 5.80$ )、( $14.31 \pm 4.88$ )、( $10.28 \pm 2.99$ ) mg/g, 高滩地草甸植被 1—3 级分别为 ( $17.51 \pm 4.20$ )、( $13.04 \pm 5.10$ )、( $11.08 \pm 4.26$ ) mg/g。但在两种生境类型内部, 根序、物种及其交互作用仍然显著影响着根系全 N 浓度 (表 2)。

### 2.3 根系 C/N 化学计量比

根系 C/N 总体随根序升高而升高 (图 4), 一级根 C/N 值变化范围为 10.96—41.99, 灰化苔草最大 (39.12), 水田碎米荠最小 ( $13.43 \pm 0.46$ ); 二级根变化范围为 13.18—94.08, 蔺草最大 ( $86.25 \pm 8.05$ ), 水田碎米荠最小 ( $14.05 \pm 0.82$ ); 三级根变化范围 22.10—120.34, 最大、最小分别为野古草 ( $96.57 \pm 21.55$ ) 和荔枝草 ( $22.27 \pm 0.17$ )。方差分析结果表明不同根序 ( $F = 33.417$ ,  $P < 0.01$ )、不同物种 ( $F = 4.261$ ,  $P < 0.01$ ) 间 C/N 差异显著。相关性分析表明, 一级根与二级根 C/N 值显著相关 ( $r = 0.449$ ,  $P < 0.05$ ), 其他各根序间相关性均不显著 (表 3)。

两种生境间 C/N 差异不显著 ( $t = 0.641$ ,  $P = 0.522$ ), 低滩地湿沼生植被 1—3 级根平均 C/N 分别为 ( $21.82 \pm 10.34$ )、( $30.56 \pm 12.74$ ) 和 ( $41.23 \pm 12.34$ ); 高滩地草甸植被分别为 ( $21.13 \pm 5.50$ )、( $33.79 \pm 18.74$ ) 和 ( $40.86 \pm 23.43$ )。不同生境下根序和物种及其交互作用均对 C/N 具有极显著影响 (表 2)。

## 3 讨论

### 3.1 鄱阳湖湿地植物根系 C、N 浓度及其 C/N 与其他地区比较

与大尺度研究结果相比, 鄱阳湖湿地植物根系 C 浓度明显低于全球 ( $436.9$  mg/g)<sup>[17]</sup> 和中国 ( $473.9$  mg/g)<sup>[18]</sup> 植物的平均值。造成这种差异的原因可能是多方面的, 如大尺度研究中的样本通常来自于不同生态系统类型, 包括了不同的植物生活型。例如, 木本植物的全 C 浓度通常要高于草本植物。此外, 根系区分方法也是引起差异的原因之一。不同于全 C 浓度, 鄱阳湖湿地植物根系全 N 浓度 ( $14.46$  mg/g) 高于全球和中国的平均值, 这一方面可能与湿地植物较高的生长速率对氮的需求有关; 另外一方面, 湿地土壤的 N 素水平往往高于陆地生态系统, 从而增加了植物根系的氮素供应 (表 4)。由于本研究中的 22 种植物均为草本植物, 通过与一些草本植物相关研究结果比较发现: 鄱阳湖湿地植物根系 C 浓度 ( $371.63$  mg/g) 低于内蒙古温带草原 ( $437.20$  mg/g)、黄土高原荒漠草地 (红砂  $524.3$  mg/g, 白刺  $548.43$  mg/g) 和美国密歇根州两种草本植物 (水叶苔草  $417.35$  mg/g, 毛茛菜  $426.35$  mg/g) 的细根 C 浓度 (表 4)。全 C 浓度与根系形态关系密切, 粗根系需要更多的 C 构建<sup>[19]</sup>, 相比于湿地生态系统, 草地生态系统植物可能具有更发达的粗根系; 全 N 平均浓度 ( $14.46$  mg/g) 低于美国密歇根州的测量结果, 高于其他两个区域 (表 4)。此外, 若不考虑根系区分方法, 与其他地区

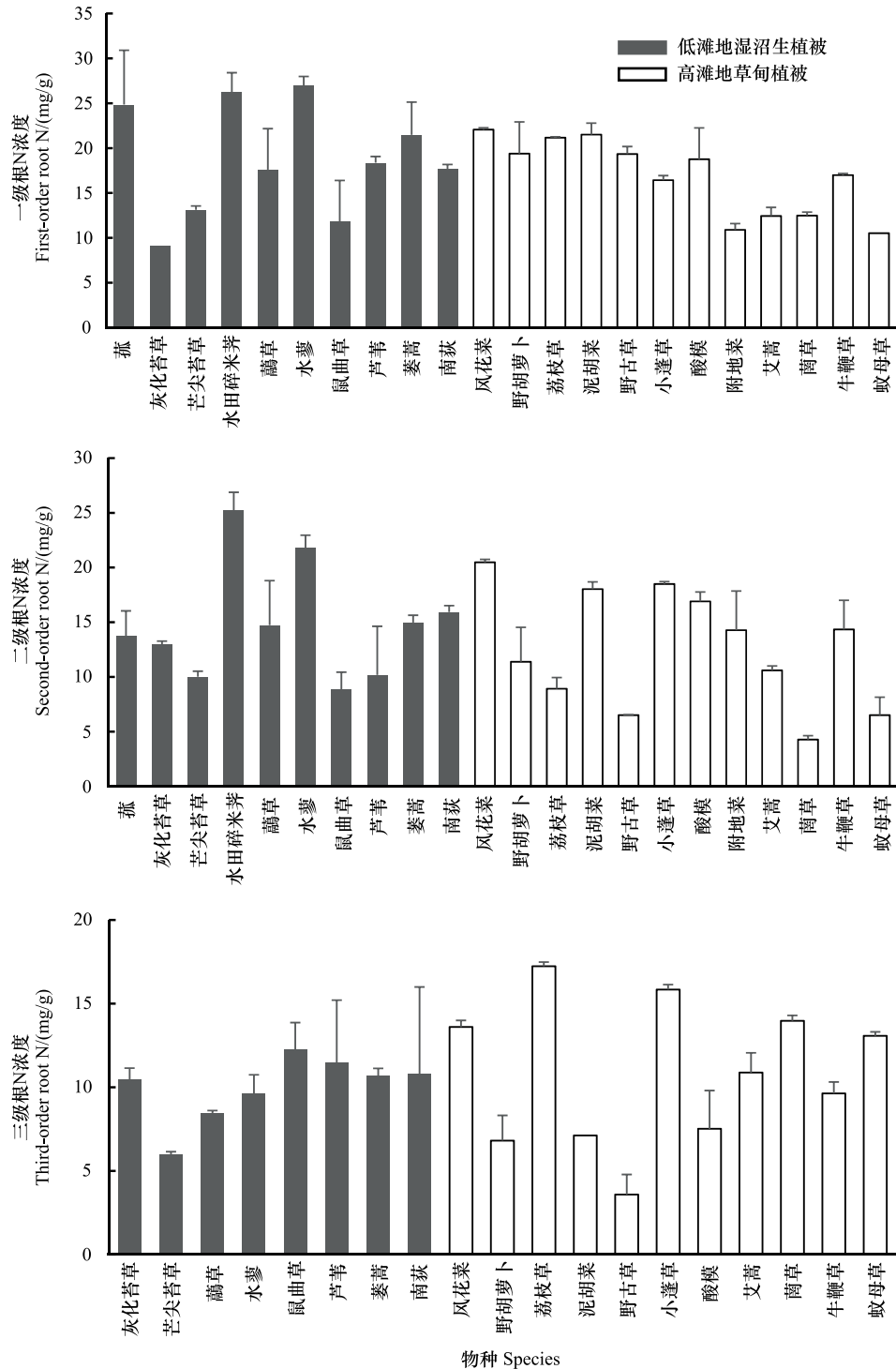


图3 不同物种各根序全 N 浓度特征

Fig.3 Nitrogen concentration of different root orders of 22 species in Nanji wetlands

湿地生态系统相比较,闽江湿地芦苇和短叶荻群落 ( $378.33 \text{ mg/g}$ )<sup>[20]</sup>、双台河口湿地翅碱蓬群落 ( $379.20 \text{ mg/g}$ )<sup>[21]</sup>与鄱阳湖南矶湿地植物根系全 C 浓度差异不大,而南矶湿地植物根系全 N 浓度则高于上述两区域 ( $9.00, 6.8 \text{ mg/g}$ )。本研究中根系 C/N ( $31.01$ ) 值明显低于上述全球与中国植物的平均值,但与各区域的草本植物差异较小,这可能与草本植物具有相似的养分分配策略有关。

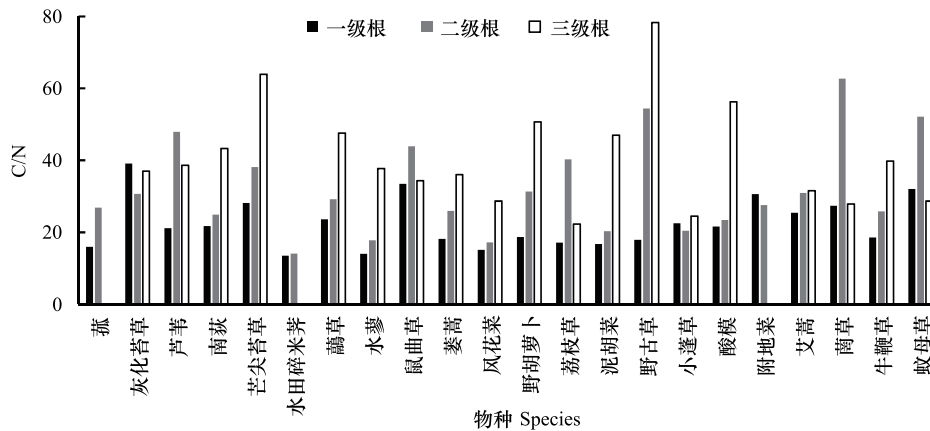


图 4 不同物种各根序 C/N

Fig.4 Variation of C/N ratios of different root orders of 22 species in Nanji wetlands

表 4 不同研究区植物根系碳、氮及其化学计量比

Table 4 Carbon and nitrogen concentrations and C/N ratio in different studies

研究区域 Study area	根系区分方法 Method	C/ (mg/g)	N/ (mg/g)	C:N	数据来源 Date source
全球植物根系 Global plant roots	<2mm	436.90	10.50	55.65	[17]
中国植物根系 Chinese plant roots	<2mm	473.90	9.20	59.15	[18]
内蒙古草原 Plant roots in Inner Mongolia grassland	Order	437.20	12.08	36.19	[22]
水叶苔草 <i>Hydrophyllum canadense</i>	Order	417.35	27.98	15.3	[13]
毛茛菜 <i>Viola pubescens</i>	Order	426.35	29.85	14.27	[13]
红砂 <i>Reaumuria soongorica</i>	Order	524.3	4.37	13.73	[23]
白刺 <i>Nitraria tangutorum</i>	Order	548.43	3.86	16.85	[23]
鄱阳湖南矶湿地根系 Plant roots of Nanji Wetlands in Poyang Lake	Order	371.63	14.46	31.01	本研究
鄱阳湖南矶湿地土壤 Soil of Nanji Wetlands in Poyang Lake	—	25.1	1.9	14	[24-25]

Order:表示采用根序分级方法

### 3.2 根系碳氮及其化学计量关系的影响因子

多因素方差分析表明根系的 C 浓度同时受到根序、物种及生境条件的显著影响,而 N 浓度与 C/N 则主要受根序与物种差异的显著影响。根系 C、N 浓度与 C/N 随根序的变化与生长速率假说<sup>[26]</sup>相符,且与现有研究结论一致<sup>[12,17,27]</sup>,即低级根序为满足其快速生长需要更多的 N,因此表现出较低的 C/N,也表明了不同根序的异质性特征。这种变化规律可从多个方面解释,首先,从光合碳分配、根系解剖结构及其生理功能上分析。植物光合产物分配受同化物传输、呼吸作用和同化物的存储等一系列生理过程的共同影响<sup>[28]</sup>。此外,功能平衡假说认为,植物光合产物向不同器官的分配由各自功能之间的相互平衡达到。一级根主要由初生组织构成,皮层组织发达,大量的皮层细胞主要吸收养分和水分<sup>[29]</sup>,导致该级根系 N 浓度高,也使得一级根具有较高的生物量。随着根序升高,皮层组织退化,维管束逐渐发达,木质化程度升高,养分吸收速率降低,因此,三级根主要以运输和储藏功能为主,C 浓度较高。相关性分析表明一级根与二级根在养分浓度和养分利用方面显著相关,但二者与三级根不存在显著相关关系,也表明了三级根与一、二级根之间存在异质性。其次,从代谢角度分析,低级根序是整个根系中最活跃的部分,根尖细胞分裂旺盛,呼吸速率较快<sup>[13]</sup>,因而对 N 需求量大。同时,一级根在生长和养分吸收、运输也要消耗大量的 C,同样也导致了 N 浓度的升高<sup>[19,29]</sup>。

C/N 反映植物吸收营养元素时所能同化碳的能力和対营养元素的利用效率,较低的 C/N 也证明了低级



根序具有较高的养分利用效率。Pregitzer 等<sup>[12]</sup>在对北美植物细根研究中提出,植物细根 C/N 的变化可能与根 N 浓度直接相关,这在本研究中也得到证实。一、二级根 C/N 与相应各级根的 N 浓度极显著相关,说明鄱阳湖湿地植物根系 C/N 主要受根系全 N 的影响,这与细根功能和代谢过程密切相关。而高级根序作为主要运输和存储器官,并不是养分吸收和代谢过程的主体,因而与其根 N 浓度之间没有显著相关性(表 3)。细根周转是养分循环的主要过程之一<sup>[30]</sup>,每年有高达 30% 的 NPP 用于细根的生长和周转<sup>[31]</sup>,Pregitzer 通过对木本植物根系研究表明,根系死亡顺序与发育顺序相反,低级根序较高级根序拥有更短的生命周期<sup>[12]</sup>。本研究中低级根序 C 浓度较低、N 浓度较高,随着根序升高,C 浓度增加、N 浓度下降,C/N 不断增加,不同根序间存在显著差异。因此,进一步的湿地根系周转研究中引入根系分级显得十分必要。

化学计量内稳性(stoichiometric homeostasis)是生态化学计量学存在的基础。Elser 等<sup>[32]</sup>认为尽管 C、N、P 化学计量关系具有较大的时空变异,但生物有机体仍保持极高的化学计量内稳性。化学计量内稳性通过调节生物对环境因子的响应,成为生态系统结构、功能和稳定性维持的重要机制<sup>[1]</sup>。本研究中的 22 种植物分属于湖滨高滩地草甸植被带和低滩地湿沼生植被带(表 1),两种生境下的土壤水分、养分均存在显著差异<sup>[26]</sup>。个体水平的比较结果表明,不同物种间根系 C/N 存在显著差异。但是从两种生境(代表 2 种植被型)来看,未发现两种植被型之间存在 C/N 化学计量关系的显著差异。这一方面表明生态系统的化学计量内稳性程度很可能随着尺度的上升而增加,与相关文献报道一致<sup>[2]</sup>。另一方面也表明,随着水分的变化,湿地植被由中生性草甸植被演替至湿、沼生植被,尽管物种及其化学元素组成发生变化,但整体化学计量关系并不发生显著变化。此外,灰化苔草、南荻、芦苇、菰、水蓼、藨草、菱蒿等是南矶湿地最优势的物种,其他物种多为群落伴生物种。进一步地分析发现这 7 个优势物种的平均 C、N 浓度与伴生种的 C、N 浓度差异显著( $P < 0.01$ ),但 C/N 差异不显著。表明尽管受种间竞争影响,优势物种需要更多的 C、N 促进根系发育以保证在群落中的优势地位,但二者在 C/N 化学计量关系上保持相对一致。这很可能是鄱阳湖湿地植物群落高动态水情变化下维持结构、功能与稳定性的重要机制之一。

#### 4 结论

对鄱阳湖湖滨高滩地草甸植被带和低滩地湿沼生植被带的 22 种植物进行根系 C、N 的分级研究表明:根序、物种及其交互作用均显著影响根系全 C、全 N 及其化学计量关系。全 C、C/N 随着根序的升高而增加,全 N 随根序升高而降低,在湿地植物根系周转及养分化学计量关系研究中引入根系分级十分必要。此外,研究区植物根系 C/N 化学计量关系的稳定性群体水平高于个体水平。

**致谢:**感谢中国科学院地理科学与资源研究所李亮博士和马泽清博士对植物根系分级给予的帮助。

#### 参考文献(References):

- [ 1 ] Yu Q, Chen Q S, Elser J J, He N P, Wu H H, Zhang G M, Wu J G, Bai Y F, Han X G. Linking stoichiometric homeostasis with ecosystem structure, functioning and stability. *Ecology Letters*, 2010, 13(11): 1390-1399.
- [ 2 ] 贺金生, 韩兴国. 生态化学计量学: 探索从个体到生态系统的统一化理论. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 2-6.
- [ 3 ] 雒明伟, 毛亮, 李倩倩, 赵旭, 肖玉, 贾婷婷, 郭正刚. 青藏高原筑路取土迹地恢复植物群落与土壤的碳氮磷化学计量特征. *生态学报*, 2015, 35(23): 7832-7841.
- [ 4 ] Du C J, Wang X D, Zhang M Y, Jing J, Gao Y H. Effects of elevated CO<sub>2</sub> on plant C-N-P stoichiometry in terrestrial ecosystems: a meta-analysis. *Science of the Total Environment*, 2019, 650: 697-708.
- [ 5 ] Li F, Hu J Y, Xie Y H, Yang G S, Hu C, Chen X S, Deng Z M. Foliar stoichiometry of carbon, nitrogen, and phosphorus in wetland sedge *Carex brevicuspis* along a small-scale elevation gradient. *Ecological Indicators*, 2018, 92: 322-329.
- [ 6 ] Zhang J H, Zhao N, Liu C C, Yang H, Li M L, Yu G R, Wilcox K, Yu Q, He N P. C:N:P stoichiometry in China's forests: from organs to ecosystems. *Functional Ecology*, 2018, 32(1): 50-60.
- [ 7 ] Bardgett R D, van der Putten W H. Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, 2014, 515(7528): 505-511.

- [ 8 ] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展. 中国科学: 生命科学, 2015, 45(4): 325-339.
- [ 9 ] Poorter H, Niklas K J, Reich P B, Oleksyn J, Poot P, Mommer L. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, 2012, 193(1): 30-50.
- [ 10 ] Vogt K A, Vogt D J, Asbjornsen H, Dahlgren R A. Roots, nutrients and their relationship to spatial patterns. *Plant and Soil*, 1995, 168-169(1): 113-123.
- [ 11 ] 王政权, 郭大立. 根系生态学. 植物生态学报, 2008, 32(6): 1213-1216.
- [ 12 ] Pregitzer K S, DeForest J L, Burton A J, Allen M F, Ruess R W, Hendrick R L. Fine root architecture of nine North American trees. *Ecological Monographs*, 2002, 72(2): 293-309.
- [ 13 ] Pregitzer K S, Kubiske M E, Yu C K, Hendrick R L. Relationships among root branch order, carbon, and nitrogen in four temperate species. *Oecologia*, 1997, 111(3): 302-308.
- [ 14 ] Guo D L, Mitchell R J, Withington J M, Fan P P, Hendricks J J. Endogenous and exogenous controls of root life span, mortality and nitrogen flux in a longleaf pine forest: root branch order predominates. *Journal of Ecology*, 2008, 96(4): 737-745.
- [ 15 ] McCormack M L, Dickie I A, Eissenstat D M, Fahey T J, Fernandez C W, Guo D L, Helmisaari H S, Hobbie E A, Iversen C M, Jackson R B, Leppälampi-Kujansuu J, Norby R J, Phillips R P, Pregitzer K S, Pritchard S G, Rewald B, Zadworny M. Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytologist*, 2015, 207(3): 505-518.
- [ 16 ] Ma Z Q, Guo D L, Xu X L, Lu M Z, Bardgett R D, Eissenstat D M, McCormack M L, Hedin L O. Evolutionary history resolves global organization of root functional traits. *Nature*, 2018, 555(7694): 94-97.
- [ 17 ] Yuan Z Y, Chen H Y H, Reich P B. Global-scale latitudinal patterns of plant fine-root nitrogen and phosphorus. *Nature Communications*, 2011, 2: 344.
- [ 18 ] 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.
- [ 19 ] 常文静, 郭大立. 中国温带、亚热带和热带森林 45 个常见树种细根直径变异. 植物生态学报, 2008, 32(6): 1248-1257.
- [ 20 ] 王维奇, 徐玲琳, 曾从盛, 仝川, 张林海. 河口湿地植物活体-枯落物-土壤的碳氮磷生态化学计量特征. 生态学报, 2011, 31(23): 7119-7124.
- [ 21 ] 刘长发, 苑静涵, 刘远, 方蕾, 王艺婷, 陶韦, 李晋. 双河口口翅碱蓬生长与根、茎、叶碳、氮的分配. 生态学报, 2017, 37(16): 5492-5503.
- [ 22 ] 徐冰, 程雨曦, 甘慧洁, 周文嘉, 贺金生. 内蒙古锡林河流域典型草原植物叶片与细根性状在种间及种内水平上的关联. 植物生态学报, 2010, 34(1): 29-38.
- [ 23 ] 单立山, 李毅, 张正中, 种培芳, 王洋, 苏铭, 王珊. 2 种典型荒漠植物细根序级结构及功能特征分析. 草地学报, 2017, 25(5): 1014-1019.
- [ 24 ] 聂兰琴, 吴琴, 尧波, 付姗, 胡启武. 鄱阳湖湿地优势植物叶片-凋落物-土壤碳氮磷化学计量特征. 生态学报, 2016, 36(7): 1898-1906.
- [ 25 ] 钟欣孜, 吴琴, 崔浩, 冯哲, 胡启武. 土壤养分变化对鄱阳湖湿地植物叶片氮磷及其化学计量关系的影响. 生态学杂志, 2018, 37(10): 2913-2919.
- [ 26 ] 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.
- [ 27 ] Guo D L, Mitchell R J, Hendricks J J. Fine root branch orders respond differentially to carbon source-sink manipulations in a longleaf pine forest. *Oecologia*, 2004, 140(3): 450-457.
- [ 28 ] 平晓燕, 周广胜, 孙敬松. 植物光合产物分配及其影响因子研究进展. 植物生态学报, 2010, 34(1): 100-111.
- [ 29 ] Guo D L, Xia M X, Wei X, Chang W J, Liu Y, Wang Z Q. Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root branch order in twenty-three Chinese temperate tree species. *New Phytologist*, 2008, 180(3): 673-683.
- [ 30 ] Norby R J, Jackson R B. Root dynamics and global change: seeking an ecosystem perspective. *New Phytologist*, 2000, 147(1): 3-12.
- [ 31 ] 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.
- [ 32 ] Martínez del Río C. Ecological stoichiometry's proclamation. *Ecology*, 2003, 84(8): 2226-2227.