

DOI: 10.5846/stxb201907031401

周永姣,王满堂,王钊颖,朱国洁,孙俊,钟全林,程栋梁.亚热带 59 个常绿与落叶树种不同根序细根养分及化学计量特征.生态学报,2020,40(14):4975-4984.

Zhou Y J, Wang M T, Wang Z Y, Zhu G J, Sun J, Zhong Q L, Cheng D L. Nutrient and ecological stoichiometry of different root order fine roots of 59 evergreen and deciduous tree species in subtropical zone. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(14): 4975-4984.

## 亚热带 59 个常绿与落叶树种不同根序细根养分及化学计量特征

周永姣<sup>1</sup>, 王满堂<sup>2</sup>, 王钊颖<sup>1</sup>, 朱国洁<sup>1</sup>, 孙俊<sup>1</sup>, 钟全林<sup>1,3</sup>, 程栋梁<sup>1,3,\*</sup>

1 福建师范大学福建省植物生理生态重点实验室,福州 350007

2 枣庄学院城市与建筑工程学院,枣庄 277160

3 福建师范大学地理研究所,福州 350007

**摘要:**不同根序的植物细根具有形态、结构和生理上的差异,基于根序的细根生理生态研究是当前生态学领域研究的重要组成部分。对不同生活型树种不同根序细根的研究可以为森林生态系统的地下细根养分策略提供理论依据。研究发现:(1)除了落叶树种 P 含量和 N:P 之外,两个生活型树种细根 C、N 和 P 含量与化学计量比在不同根序间均具有显著差异( $P < 0.05$ );两者细根 C 含量、C:N 和 C:P 随根序增加而升高,而 N 和 P 含量随根序增加而降低。(2)常绿与落叶树种 C、N、P 养分含量中 C 的变异系数最低,且两个生活型树种细根 N、P 含量的变异系数基本都随根序增加而变大。(3)常绿树种细根的 N、P 含量均显著低于落叶树种,但 C:N 和 C:P 都显著高于落叶树种,C 含量和 N:P 无显著差异。(4)常绿与落叶树种细根养分(碳、氮和磷)异速关系在各个根序之间都存在共同斜率;常绿树种细根 N 和 P 含量存在等速生长关系,但落叶树种细根存在 P 含量增速大于 N 含量的异速生长关系(指数: $\alpha > 1$ )。结论:随根序增加,常绿与落叶树种的细根具有相似的养分变化策略,N、P 养分含量在低阶细根中的变异性更小。落叶树种细根生长受到缺 P 的影响大于常绿树种。落叶树种细根比常绿树种更高的 N、P 含量和更低 C:N 和 C:P 以及常绿与落叶树种细根 N、P 养分的异速生长关系差异说明落叶树种细根更倾向于采取快速的资源获取策略。

**关键词:**常绿;落叶;细根;根序;变异系数;异速生长关系

## Nutrient and ecological stoichiometry of different root order fine roots of 59 evergreen and deciduous tree species in subtropical zone

ZHOU Yongjiao<sup>1</sup>, WANG Mantang<sup>2</sup>, WANG Zhaoying<sup>1</sup>, ZHU Guojie<sup>1</sup>, SUN Jun<sup>1</sup>, ZHONG Quanlin<sup>1,3</sup>, CHENG Dongliang<sup>1,3,\*</sup>

1 Fujian Provincial Key Laboratory of Plant Eco-physiology, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

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

3 Institute of Geography, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

**Abstract:** The fine roots of different orders have morphological, structural and physiological differences. The study of fine root physiological ecology based on root order is an important part of current ecological research. Research on different root-order fine roots of different life-type trees can provide a theoretical basis for the underground fine root nutrient strategy of forest ecosystem. The results of this study showed that: (1) Except for the P content and N:P of deciduous trees, the

**基金项目:**国家重点研发计划(2017YFC0505400);国家自然科学基金(31722007);福建省杰青滚动资助(2018J07003);山东省自然科学基金(ZR2017QD012)

收稿日期:2019-07-03; 网络出版日期:2020-04-28

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

content of C, N and P as well as their stoichiometric ratios in the fine roots of evergreen and deciduous species were significantly different in different root orders ( $P < 0.05$ ). The content of C, C:N, and C:P in fine roots increased with the increase of root order, while the content of N and P decreased with the increase of root order. (2) The content of C had the lowest coefficient of variation in the C, N, and P nutrient contents of evergreen and deciduous trees, and the coefficient of variation of N and P content in fine roots of two life-type trees increased with the increase of root order. (3) The N and P contents of fine roots of evergreen tree species were significantly lower than those of deciduous trees, but C:N and C:P were significantly higher than those of deciduous trees. The content of C and N:P were not significantly different between the evergreen and deciduous trees. (4) The allometric relationship of the fine root nutrient (C, N and P) of evergreen and deciduous trees had a common slope between different orders. The relationship of N and P in the fine roots of evergreen tree species was isometric, but the fine roots of deciduous tree species had an allometric growth relationship with the growth rate of P content greater than that of N (exponent:  $\alpha > 1$ ). In conclusions, with the increase of root order, the fine roots of evergreen and deciduous trees had similar change strategies of nutrient. The N and P nutrient contents had less variability in low-order fine roots. The fine root growth of deciduous trees was more affected by P deficiency than that of evergreen species. The higher N, P content and lower C:N and C:P of deciduous tree species than that of the evergreen tree species as well as the allometric growth of N and P nutrients of the fine roots of evergreen and deciduous trees indicated that the fine roots of deciduous trees were more likely to adopt rapid resource acquisition strategies.

**Key Words:** evergreen; deciduous; fine root; root order; coefficient of variation; allometric growth relationship

细根通常是指直径小于 2 mm 的根<sup>[1]</sup>,由不同形态和功能的多个分支结构的远端根组成<sup>[2]</sup>。细根是植物从土壤中获取限制营养物和水的主要地下器官<sup>[1,3]</sup>,并且是碳转移到土壤的主要途径之一<sup>[4-5]</sup>。因此,细根性状对陆地生态系统功能有重要影响。

C:N:P 化学计量侧重于生态过程中化学元素的相互作用和平衡<sup>[6-7]</sup>,经常被用于研究生态系统的地上和地下部分之间的反馈和关系<sup>[1,8]</sup>,其中 C 作为植物的结构基础,构成相对稳定的 50% 干植物生物量<sup>[9-10]</sup>;N 是蛋白质的重要组成成分,在植物生产、光合作用和凋落物分解中起着至关重要的作用<sup>[11-12]</sup>;P 通常被认为是限制元素,并且负责 DNA 和 RNA 的细胞结构和组成<sup>[13]</sup>。此外,越来越多的研究把植物各器官的 C、N、P 含量之间的异速生长关系作为了解植物对元素的吸收、运输和利用过程的重要手段<sup>[14-16]</sup>,然而对基于不同根序的 C、N、P 异速生长关系在不同生活型树种之间的区别还少有研究。

不同根序的植物细根具有形态、结构和生理上的差异,用单一直径定义细根的方法忽视了细根系统内部结构和功能上的异质性<sup>[2]</sup>。例如:植物最远端的低级细根具有相对更短的生命<sup>[17]</sup>,更高的 N、P 浓度<sup>[18-19]</sup>,更大的比根长<sup>[20]</sup>和比根面积<sup>[21]</sup>,更低的根组织密度<sup>[22]</sup>,更快的分解速率<sup>[23]</sup>以及更高的侵染率<sup>[24]</sup>等。因此,通过分枝顺序进行基于根序的细根生理生态研究可以更好地理解根系的功能和营养动态<sup>[25-27]</sup>,已成为当前根系生态学研究的重要组成部分。

由于不同生活型物种的生活史策略具有快慢投资差别,这可能会造成养分重要获取器官细根性状差异。而且前人研究指出,相比于落叶物种,常绿物种通常具有长的叶寿命、低的比叶面积、低的光合速率和高的养分含量<sup>[28-29]</sup>,表明了常绿和落叶物种在地上部分采取了不同的生态策略。虽然常绿与落叶树种地下部分的研究也有一些结论,如:Alvarez 等认为无论物种的海拔高度偏好如何,常绿针叶树的比根长(SRL)显著低于落叶树种<sup>[30]</sup>,许玉庆等对 6 个亚热带树种的研究表明落叶树种的细根分解速率要大于针叶树种<sup>[31]</sup>,Gu 等对 5 个温带树种的研究发现,常绿针叶树和落叶阔叶树之间的细根寿命没有一致的差异<sup>[32]</sup>。但是对于不同生活型树种在基于根序的细根养分特征是否具有一致性还知之甚少。因此针对常绿和落叶树种不同根序细根的差异比较研究可以进一步了解不同生活型树种的地下细根资源策略。

常绿阔叶林是典型的亚热带植被,占中国森林面积的 4%<sup>[33]</sup>( $8.3 \times 10^6 \text{ hm}^2$ )。本研究在江西阳际峰国家级

自然保护区常绿落叶阔叶林选取了 59 个树种(35 个常绿树种和 24 个落叶树种)的细根,并以此探究以下三个问题:(一)、常绿与落叶树种细根养分和化学计量特征是否有显著差异以及随根序增加的变化趋势如何?(二)、常绿与落叶树种细根的养分异速生长关系有何区别?(三)、常绿与落叶树种的地下细根养分策略是否一致?

## 1 材料与方法

### 1.1 样地概况

研究区位于江西阳际峰国家级自然保护区(117°11'30"—117°28'40"E,27°51'10"—28°02'20"N),地处江西省东北部、鹰潭贵溪市最南端,位于北武夷山和南武夷山交界处。该保护区具有典型的湿润中亚热带季风气候,年平均降水量为 1870 至 2191 mm,年平均气温 11.4℃至 18.5℃,土壤是亚热带山地土壤<sup>[34]</sup>。本研究样地为常绿阔叶林(次生林),样地平均海拔 332 m,样地林分特征如下:物种数量为 119,林分密度(trees/hm<sup>2</sup>)为 703.52,平均胸径(cm)为 11.77±0.10,平均树高(m)为 8.54±0.06,平均枝下高(m)为 2.85±0.02,平均冠幅(m)为 3.18±0.02。主要优势木本植物有:米楮(*Castanopsis carlesii*)、樟树(*Cinnamomum camphora*)、甜楮(*Castanopsis eyrei*)、木荷(*Schima superba*)、山杜英(*Elaeocarpus sylvestris*)、山苍子(*Litsea cubeba*)、栲树(*Castanopsis fargesii*)等。样地土壤养分特征如下:C:(72.41±3.90) mg/g,N:(5.70±0.13) mg/g,P:(0.58±0.07) mg/g。

表 1 59 个常绿和落叶树种

Table 1 59 evergreen and deciduous tree species

树种 Species	学名 Latin name	树种 Species	学名 Latin name	树种 Species	学名 Latin name
	常绿树种		常绿树种		落叶树种
赤楠	<i>Syzygium buxifolium</i>	木荷	<i>Schima superba</i>	化香	<i>Platycarya strobilacea</i>
大叶冬青	<i>Ilex latifolia</i>	枇杷	<i>Eriobotrya japonica</i>	黄檀	<i>Dalbergia hupeana</i>
冬青	<i>Ilex chinensis</i>	青冈	<i>Cyclobalanopsis glauca</i>	加杨	<i>Populus × canadensis</i>
杜鹃	<i>Rhododendron simsii</i>	日本杜英	<i>Elaeocarpus japonicus</i>	江浙钓樟	<i>Lindera chienii</i>
格药柃	<i>Eurya muricata</i>	乳源木莲	<i>Manglietia yuyuanensis</i>	苦楝	<i>Melia azedarach</i>
钩栲	<i>Castanopsis tibetana</i>	山杜英	<i>Elaeocarpus sylvestris</i>	蓝果树	<i>Nyssa sinensis</i>
猴欢喜	<i>Sloanea sinensis</i>	杉木	<i>Cunninghamia lanceolata</i>	罗浮柿	<i>Diospyros morrisiana</i>
厚皮香	<i>Ternstroemia gymnanthera</i>	少叶黄杞	<i>Engelhardtia fenzelii</i>	毛桃	<i>Amygdalus persica</i>
华东润楠	<i>Machilus leptophylla</i>	树参	<i>Dendropanax dentiger</i>	梅子树	<i>Photinia davidsoniae</i>
黄瑞木	<i>Adinandra millettii</i>	甜楮	<i>Castanopsis eyrei</i>	南酸枣	<i>Choerospondias axillaris</i>
欆木	<i>Loropetalum chinense</i>	细齿蕈树	<i>Altingia gracilipes</i>	拟赤杨	<i>Alniphyllum fortunei</i>
交让木	<i>Daphniphyllum macropodrum</i>	野含笑	<i>Michelia skinneriana</i>	朴树	<i>Celtis sinensis</i>
矩形叶鼠刺	<i>Itea omeiensis</i>	野黄桂	<i>Cinnamomum jensenianum</i>	山苍子	<i>Litsea cubeba</i>
栲树	<i>Castanopsis fargesii</i>	樟树	<i>Cinnamomum camphora</i>	山乌柏	<i>Sapium discolor</i>
苦楮	<i>Castanopsis sclerophylla</i>	中华杜英	<i>Elaeocarpus chinensis</i>	盐肤木	<i>Rhus chinensis</i>
山蜡梅	<i>Chimonanthus nitens</i>		落叶树种	野漆树	<i>Toxicodendron succedaneum</i>
马尾松	<i>Pinus massoniana</i>	白玉兰	<i>Magnolia denudata</i>	野柿	<i>Diospyros kaki</i>
马银花	<i>Rhododendron ovatum</i>	臭椿	<i>Ailanthus altissima</i>	意杨	<i>Populus × canadensis cv. '1-214'</i>
米楮	<i>Castanopsis carlesii</i>	枫香	<i>Liquidambar formosana</i>	迎春樱	<i>Cerasus discoidea</i>
闽楠	<i>Phoebe bournei</i>	光皮桦	<i>Betula luminifera</i>	油桐	<i>Vernicia fordii</i>

### 1.2 样地设置

依据阳际峰实际森林群落类型,设置 500 m×500 m 大样地。将样地划分为 625 个 20 m×20 m 的小样方。样方布设方法具体为:以样地的一角为起点,钉下 PVC 管一只做标记,顺时针方向用罗盘仪测角,皮尺测量距

离(不得用视距,并保持所测的角度),在拉皮尺的同时将标记样方的标记带一并布设,在样方划定完毕后,并用警示绳连接 PVC 管(对样地的四个边界点均使用 GPS 进行定位),同时在西南角立下界碑。对样地内所有乔木逐一鉴别其种类并挂牌后,进行每木检尺,测定胸径及树高。

### 1.3 细根样品采集

在每木检尺后,在 2018 年 7 月,共选取了 59 个优势乔木树种(包括 35 个常绿树种,24 个落叶树种),每个物种选取 3 株标准木,在每株标准木采用顺树干主根,确定侧根,切取整个侧根根系,采集足够数量的细根,最远端根为一级根,以 Pregitzer 的“根序法”(根系最先端的根尖定义为 1 级根,2 级根生长在 1 级根上,3 级根生长在 2 级根上,以此类推)分拣出足量的前四级活根,装袋做好标记,在 75℃ 烘箱中烘干 48 h 以上,在实验室研磨后进行养分测定。

### 1.4 细根指标测定

细根 C、N 含量利用 CHNOS 元素分析仪(Vario ELI, Elemental Analysis, Germany)进行测定。细根 P 含量采用  $H_2SO_4$  和  $HClO_4$  消煮后,利用连续流动分析仪(San++, Skalar, Netherlands)进行测定。

### 1.5 数据分析处理方法

首先使用 Excel2007 进行简单的数据统计。其次运用 SPSS19.0 对各级根序的细根均值、标准差、标准误和变异系数进行计算,同时使用 LSD 多重检验分析和 T 检验分析细根 C、N、P 含量及化学计量特征在不同根序间和常绿与落叶树种间的差异是否显著。利用 OriginPro9.0 软件作图。

细根性状关系的研究则采用异速生长方程  $y = \beta x^\alpha$  进行拟合,将该等式两边同时取对数使其转化为  $\lg y = \lg \beta + \alpha \lg x$ 。其中  $y$  和  $x$  分别为因变量和自变量, $\beta$  为异速常数,即线性关系的截距, $\alpha$  为异速指数,即线性关系的斜率,当  $\alpha = 1$  时,代表因变量和自变量呈等速生长关系, $\alpha > 1$  或  $\alpha < 1$  时,两者表现为异速生长关系,同时,当  $\alpha > 1$  时, $y$  的增加速度是大于  $x$  的, $\alpha < 1$  时则相反。异速指数和异速常数的估算,采用标准化主轴估计(standardized major axis estimation, SMA)的方法<sup>[35]</sup>,由 R 软件中的 smatr 包完成<sup>[36]</sup>。通过 Warton 和 Weber 的方法对斜率进行异质性检验,且在斜率同质时计算共同斜率<sup>[37]</sup>。

本研究中,共同斜率和截距即共同异速生长指数和常数,具有共同斜率则表明不同组织或器官间的养分分配比是一致的,然后在具有共同斜率的基础上检验养分性状间是否具有截距上的差异。以一级和二级细根 C-N 关系为例,在一二级细根具有共同斜率的前提下,若两者具有共同截距则说明一、二级细根在单位 C 含量下分配一致的 N 含量。若截距不同,说明在单位 C 含量下一级和二级根分配的 N 含量是不一致的;类似于:Sun 等人<sup>[38]</sup>对中国长白山 59 种落叶木本植物的研究发现植物小枝茎生物量和叶片生物量间为等速生长关系;随海拔的增加,异速生长常数(即截距)下降,表明单位茎生物量在高海拔只能支持较少的叶生物量。

## 2 结果

### 2.1 不同根序细根间的化学计量特征及其变异系数

由表 2 可知,常绿树种细根 C、N 和 P 含量与化学计量比在不同根序中有显著差异( $P < 0.05$ );落叶树种细根 C 和 N 含量与 C:N 和 C:P 在不同根序中有显著差异( $P < 0.05$ ),但 P 含量在 2、3、4 级根间无显著差异,N:P 在不同根序中无显著差异。此外,由表 2 和图 1 可以看出,常绿和落叶树种细根 C 含量随根序增加而升高,而 N 和 P 含量随根序增加而降低;常绿和落叶树种细根的 C:N 和 C:P 随根序增加而升高,但 N:P 则无明显变化趋势。

由表 2 可知,变异系数基于根序的变化特点为:常绿:C 含量与 N:P 无明显变化特点,N、P 含量的变异系数从一级根到三级根逐渐增大,到第四级根降低,C:N 变异系数先增大后减小,C:P 的变异系数则随根序逐渐变小。落叶:除了 C 含量的变异系数无明显变化特点之外,N 和 P 含量、C:N、C:P 以及 N:P 都随根序增加变异系数逐渐变大。此外,常绿和落叶树种细根养分中 C 含量变异系数最小,P 含量的变异系数最大。

### 2.2 常绿和落叶树种细根化学计量特征比较

由上图可知,各级根序细根 C 含量在常绿与落叶树种间均无显著差异( $P > 0.05$ ),落叶树种各级根序细根

的 N、P 含量都显著高于常绿树种 ( $P < 0.05$ ); 化学计量比的差异为: 常绿树种各级根序细根的 C:N 和 C:P 都显著高于落叶树种 ( $P < 0.05$ ), 但各级根序细根的 N:P 含量在常绿与落叶树种中均无显著差异 ( $P > 0.05$ )。

表 2 不同根序细根间的碳、氮、磷含量和化学计量比及其变异系数

Table 2 Carbon, nitrogen and phosphorus contents and stoichiometry and their coefficient of variation between fine roots of different root orders

生活型 life type	根序 root order	碳含量(mg/g) C content	氮含量(mg/g) N content	磷含量(mg/g) P content	碳氮比 C:N	碳磷比 C:P	氮磷比 N:P
常绿	1	439.53±15.90c 3.62%	13.97±5.08a 36.34%	0.82±0.35a 42.14%	35.75±13.51c 37.80%	617.95±241.41b 39.07%	17.50 ±3.58a 20.48%
	2	448.31±13.12b 2.93%	12.01±5.08ab 42.32%	0.73±0.33ab 45.68%	43.75±17.64c 40.33%	717.77±267.67b 37.29%	16.80±3.11ab 18.53%
	3	456.91±15.42a 3.37%	10.21±4.55bc 44.55%	0.63±0.31bc 48.87%	52.38±19.46b 37.16%	855.33±308.85a 36.11%	16.70±3.37ab 20.16%
	4	456.72±13.96a 3.06%	8.45±3.49c 41.37%	0.55±0.23c 42.56%	61.51±20.27a 32.96%	953.41±330.75a 34.69%	15.75±2.97b 18.89%
落叶	1	436.47±21.31b 4.88%	17.14±3.90a 22.78%	1.12±0.51a 45.26%	26.91±6.83b 25.38%	482.85±258.25b 53.48%	17.99±7.64a 42.48%
	2	445.52±21.89ab 4.91%	15.12±4.30ab 28.41%	1.01±0.47a 46.54%	32.03±9.82b 30.66%	562.58±316.65ab 56.28%	17.98±8.56a 47.59%
	3	451.14±21.73a 4.82%	12.85±4.21bc 32.75%	0.91±0.46a 50.98%	38.94±12.66a 32.50%	645.82±370.97ab 57.44%	16.86±8.03a 47.60%
	4	452.69±22.07a 4.88%	11.52±4.31c 37.42%	0.85±0.49a 57.56%	44.40±14.81a 33.35%	773.68±586.72a 75.83%	18.08±13.30a 73.57%

不同字母代表不同根序之间养分含量及化学计量比是否具有显著差异, 显著水平为 0.05; 表 2 中数值为均值±标准差, 数值下的百分比为对应的变异系数

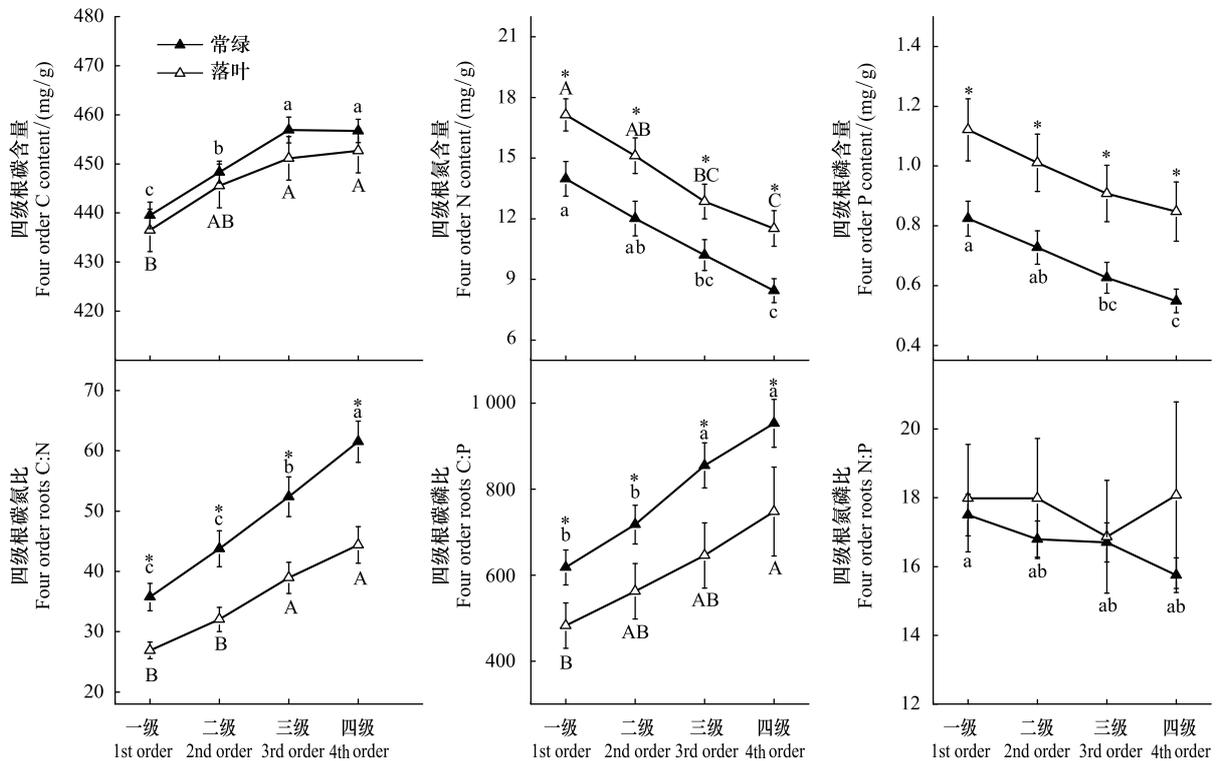


图 1 常绿与落叶树种不同根序细根养分含量及化学计量比

Fig.1 Nutrient content and stoichiometry of different order roots of evergreen and deciduous tree species

折线旁的小写和大写字母分别表示常绿树种与落叶树种细根在不同根序间是否具有显著差异, \* 号则表示常绿与落叶树种之间是否具有显著差异, 图中误差棒为标准误差

### 2.3 常绿与落叶树种不同根序细根养分异速生长关系

由表 3 可知,常绿树种不同根序细根间 C、N 养分的共同斜率和共同截距分别为-11.757 和 32.057,落叶树种不同根序细根间 C、N 养分的共同斜率为-5.949,无共同截距;常绿树种不同根序细根间 C、N 养分的共同斜率和共同截距分别为-11.917 和 30.510,落叶树种不同根序细根间 C、N 养分的共同斜率和共同截距分别为-10.727 和 28.013;常绿树种不同根序细根间 C、N 养分的共同斜率和共同截距分别为 1.012 和-1.187,落叶树种不同根序细根间 C、N 养分的共同斜率和共同截距分别为 1.812 和-1.893。

表 3 C、N、P 养分含量在不同根序细根间的异速生长关系

Table 3 Allometric growth relationship between nutrient contents of C, N and P in different root order fine roots

生活型 Life types	养分对比 Nutrient comparison	样本量 <i>n</i>	共同斜率 Common slope	共同截距 Common intercept
常绿 Evergreen	N vs C	140	-11.757 ( $P=0.622$ )	32.057 ( $P=0.428$ )
落叶 Deciduous		96	-5.949 ( $P=0.408$ )	无
常绿 Evergreen	P vs C	140	-11.917 ( $P=0.800$ )	30.510 ( $P=0.458$ )
落叶 Deciduous		96	-10.727 ( $P=0.836$ )	28.013 ( $P=0.912$ )
常绿 Evergreen	P vs N	140	1.012 ( $P=0.893$ )	-1.187 ( $P=0.210$ )
落叶 Deciduous		96	1.812 ( $P=0.871$ )	-1.893 ( $P=0.054$ )

其中  $P$  值越接近于 1,说明 C、N、P 养分含量不同根序之间具有共同斜率和共同截距的可能性越大

除了落叶树种细根 C、N 含量在各级根序间不存在共同截距之外,常绿与落叶树细根 C 与 N、C 与 P 以及 N 与 P 在不同根序之间的异速生长关系均存在共同斜率和共同截距。

常绿与落叶树细根 C、N 含量的异速生长关系中,常绿树种斜率值为-11.67,落叶树种斜率值为-6.67;对于 C、P 含量的异速生长关系,常绿与落叶树种之间存在共同斜率(共同斜率为-11.07,  $P=0.55$ );此外,N 含量和 P 含量在常绿树种细根中为等速关系,斜率值为 0.98,但在落叶树种中则为异速生长关系,斜率值为 1.58;除了常绿树种细根 N 和 P 含量的等速关系之外,其他的养分含量之间均为异速生长关系。

## 3 讨论

### 3.1 不同根序细根中化学计量特征变化特点

有研究认为一二级根主要负责养分和水分的吸收,三级及以上的根负责运输和储存<sup>[39-40]</sup>,四阶和五阶根中有大量次生组织,这些组织通常具有较低的生理活性,不需要高 N 投资<sup>[39]</sup>,因此会投入更多的 C 用于组织构建,这说明不同根序细根养分分配策略不同。本研究中常绿与落叶树种细根 C 含量随根序增加而增多,N、P 含量随根序增加而减少(表 2,图 1),符合前人的观点,且常绿和落叶树种细根养分随根序增加的变化趋势一致说明:随根序增加,两个生活型树种的细根具有相似的养分变化策略。

Zhang 等发现灌木植物各器官之间的 N:P 比率没有显著差异,尽管这些植物组织确实发挥不同的功能,N:P 比的相对一致性可能反映灌木组织中基本生化过程具有协调性<sup>[41]</sup>。虽然不同根序细根承担的主体功能不同,但是本研究的结果中常绿树种细根 N:P 只在一级细根和四级细根间有显著差异( $P < 0.05$ ),而落叶树种细根 P 含量和 N:P 在不同根序间无显著差异,这说明不同根序细根之间的生物化学过程也具有一定的协调性。

元素比值和变异系数等说明植物体内各必需元素含量是否相对稳定,元素间是否具有一定的比例组成和协调关系<sup>[42]</sup>。陈婵等指出植物(如杉木)C 含量随季节等环境因子变化的变异较小,故植物体内的 C 含量易保持在稳定水平<sup>[14]</sup>,本研究中两个生活型树种的细根 C 含量的变异系数最低(表 2),也说明 C 属于比较稳定的养分含量。熊德成指出低级根中的 N、P 大部分投入到根系的生理代谢过程,生理代谢过程需要大量酶和蛋白质,以及投入到 rRNA 中以生产所需的酶和蛋白质,N 和 P 分别是酶和 rRNA 的主要合成元素,因此低级根中 N、P 之间呈现出较稳定的化学计量学关系<sup>[43]</sup>,这与本研究中的低阶细根具有更低 N、P 变异系数的结果

基本一致。此外,本研究中落叶树种的 N、P 养分含量和 N:P 的变异系数随根序增加而变大,而常绿树种则没有明显变化趋势(表 2),同时,本研究中落叶树种细根 N、P 含量也显著高于常绿树种(图 1),这可能是由于落叶树种快速的养分循环策略所导致落叶树种 N、P 养分较高的变异系数。Dong 等对温带 9 中蕨类植物的研究结果发现,根组织 N 和 C:N 的变异系数均高于根组织 C 的变异系数<sup>[44]</sup>,与本研究结果相一致,这表明蕨类植物与乔木在 C、N 养分含量稳定性上可能具有一致性。

### 3.2 常绿与落叶树种细根 C、N、P 含量及化学计量比差异

Augusto 等人的研究认为落叶树种具有较高的养分含量(包括 N、P、K、Ca、Mg 等),pH,淀粉含量和比常绿树种更高的 N:P<sup>[45]</sup>。赵文霞对亚热带常绿阔叶林 16 个常见树种的研究结果表明常绿树种的比叶面积和叶氮含量明显低于落叶树种,叶氮含量只与细根氮含量正相关<sup>[46]</sup>,Reich 等人也认为常绿树种的光合能力较弱,采取了慢生长的策略,而落叶树种则相反<sup>[47]</sup>。本研究中落叶树种不同根序细根高的 N、P 含量(图 1)表明其细根吸收能力是强于常绿树种的,说明落叶树种细根采取了相对常绿树种更快速的生长策略。此外,本研究中的常绿树种细根 C 含量与落叶树种并无显著差异,与 Ågren 等人认为的 C 元素作为植物的结构性元素,具有相对稳定性结论相一致<sup>[48]</sup>。

有研究指出,与世界其他生态系统相比,我国陆地生态系统缺磷明显,全球森林生态系统植物 N:P 为 12.6<sup>[49]</sup>。本研究中常绿与落叶树种不同根序细根的 N:P 均高于全球森林水平(表 2),且落叶树种细根 N:P 大于常绿(图 1),说明本研究中常绿和落叶树种的细根也存在缺磷现象,这也符合 Han 等人的研究结论:中国南方的植物普遍受 P 限制<sup>[50]</sup>。本研究在此基础上发现在常绿和落叶共存的生态系统中,落叶树种细根相对常绿树种来说对 P 的需求可能更高,这也意味着落叶树种在亚热带地区更易受到缺 P 的影响。

此外,本研究中常绿树种细根 C:N 和 C:P 都显著高于落叶树种(图 1),由于常绿与落叶树种细根 C 含量并无显著差异,和说明单位 C 成本条件下落叶树种细根需要比常绿树种细根更多的 N、P 含量,以此满足植物快速生长的 N、P 需求<sup>[51]</sup>,符合“生长速率假说”认为快速增长的组织(比如细根)会展示更低的 C:P、N:P,因为它们需要投入更多富 P 的 rRNA 来支持蛋白质的合成<sup>[52-53]</sup>。

### 3.3 常绿与落叶树种不同根序养分异速生长关系

有研究指出,植物体不同器官养分浓度异速生长关系中的斜率相同而截距不同是由于受到环境因素的直接影响所导致的<sup>[54-55]</sup>。而本研究中,落叶树种不同根序细根的 C 和 N 之间具有共同斜率而不存在共同截距,说明不同根序细根基于单位 C 含量所分配的 N 含量是不一致的。这可能是由于落叶树种更容易受到环境因素的影响。除此之外,不同根序细根养分之间都存在共同斜率和共同截距(表 3),这也说明两个生活型树种细根在不同根序之间具有相似的养分分配策略。

由图 2 可知,常绿与落叶树种细根 C 含量和 N 含量、N 含量和 P 含量之间均无共同斜率,两者在 C、N 异速生长关系以及 N、P 异速生长关系中的变化速率都不一致,表明常绿与落叶树种细根 C、N 和 N、P 养分策略是不同的,与前人指出常绿和落叶灌木的营养成分和器官间营养分配策略不同的结论基本一致<sup>[41]</sup>;但两者的 C 和 P 之间具有共同斜率(图 2),说明两者在 C、P 养分关系中的变化速率具有一致性,表明常绿与落叶树种细根基于 C 含量的 P 含量增加速度是一致的。

常绿树种的细根 N 和 P 含量存在等速关系(图 2),说明常绿树种细根中 N 含量与 P 含量变化速率是相同的;但落叶树种细根 N 和 P 含量存在异速生长关系( $\alpha=1.58$ )(图 2),说明在落叶树种细根中的 P 含量的增加速度是要大于 N 含量的,这可能跟落叶树种快速的资源获取则略相关。“生长速率假说”的内容指出具有高代谢和生长速率的植物相对于 N 来说会不成比例的更多地增加 P,因为 rRNA 中更多地增加 P 的分配可以满足快速代谢和生长过程中蛋白质合成需求<sup>[56-57]</sup>。本研究中,相对于常绿树种来说,落叶树种显著较高的 P 含量以及较高的 N、P 异速指数也支持前人的结论。

## 4 结论

随根序增加,常绿与落叶树种的细根具有相似的养分变化策略,N、P 养分含量在低阶细根中的变异性更

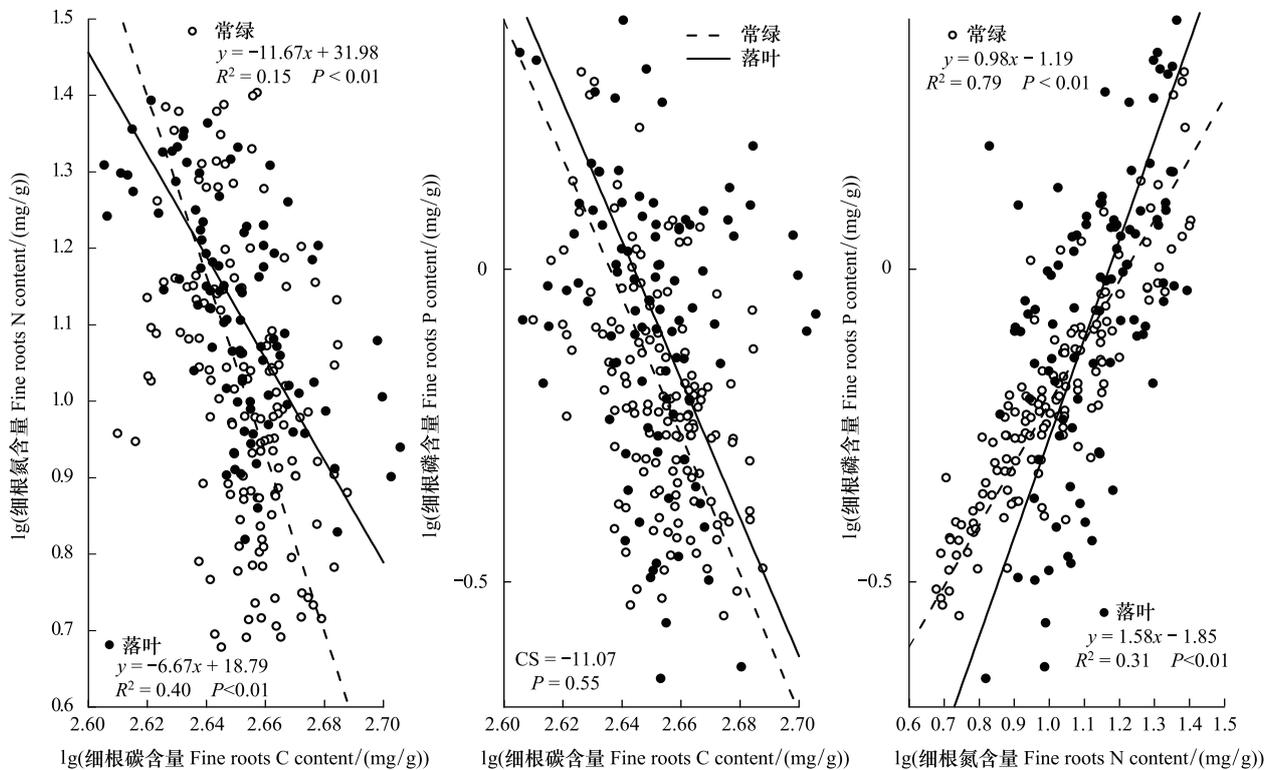


图2 常绿与落叶 C、N、P 养分异速生长关系

Fig.2 Allometric growth relationship between C, N and P nutrients in evergreen and deciduous

CS 为共同斜率

小。落叶树种细根生长受到缺 P 的影响大于常绿树种。落叶树种细根比常绿树种更高的 N、P 含量和更低 C:N 和 C:P 以及常绿与落叶树种细根 N、P 养分的异速生长关系差异说明落叶树种细根更倾向于采取快速的资源获取策略。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] 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.
- [ 2 ] Pregitzer K S, DeForest L J, 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.
- [ 3 ] 王维奇, 全川, 贾瑞霞, 曾从盛. 不同淹水频率下湿地土壤碳氮磷生态化学计量学特征. *水土保持学报*, 2010, 24(3): 238-242.
- [ 4 ] Rasse D P, Peresta G, Drake B G. Seventeen years of elevated  $\text{CO}_2$  exposure in a Chesapeake Bay Wetland: sustained but contrasting responses of plant growth and  $\text{CO}_2$  uptake. *Global Change Biology*, 2005, 11(3): 369-377.
- [ 5 ] Clemmensen K E, Bahr A, Ovaskainen O, Dahlberg A, Ekblad A, Wallander H, Stenlid J, Finlay R D, Wardle D A, Lindahl B D. Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. *Science*, 2013, 339(6127): 1615-1618.
- [ 6 ] Mooshammer M, Wanek W, Zechmeister-Boltenstern S, Richter A. Stoichiometric imbalances between terrestrial decomposer communities and their resources: mechanisms and implications of microbial adaptations to their resources. *Frontiers in Microbiology*, 2014, 5: 22.
- [ 7 ] Ren C J, Zhao F Z, Kang D, Yang G H, Han X H, Tong X G, Feng Y Z, Ren G X. Linkages of C:N:P stoichiometry and bacterial community in soil following afforestation of former farmland. *Forest Ecology and Management*, 2016, 376: 59-66.
- [ 8 ] Zhang W, Liu W C, Xu M P, Deng J, Han X H, Yang G H, Feng Y Z, Ren G X. Response of forest growth to C:N:P stoichiometry in plants and soils during *Robinia pseudoacacia* afforestation on the Loess Plateau, China. *Geoderma*, 2019, 337: 280-289.
- [ 9 ] Schade J D, Kyle M, Hobbie S E, Fagan W F, Elser J J. Stoichiometric tracking of soil nutrients by a desert insect herbivore. *Ecology Letters*, 2003, 6(2): 96-101.

- [10] Liu R T, Zhao H L, Zhao X Y, Drake S. Facilitative effects of shrubs in shifting sand on soil macro-faunal community in Horqin Sand Land of Inner Mongolia, Northern China. *European Journal of Soil Biology*, 2011, 47(5): 316-321.
- [11] Klausmeier C A, Litchman E, Daufresne T, Levin S A. Optimal nitrogen-to-phosphorus stoichiometry of phytoplankton. *Nature*, 2004, 429(6988): 171-174.
- [12] Chen Y L, Chen L Y, Peng Y F, Ding J Z, Li F, Yang G B, Kou D, Liu L, Fang K, Zhang B B, Wang J, Yang Y H. Linking microbial C:N:P stoichiometry to microbial community and abiotic factors along a 3500-km grassland transect on the Tibetan Plateau. *Global Ecology and Biogeography*, 2016, 25(12): 1416-1427.
- [13] Bai Y F, Wu J G, Clark C M, Pan Q M, Zhang L X, Chen S P, Wang Q B, Han X G. Grazing alters ecosystem functioning and C:N:P stoichiometry of grasslands along a regional precipitation gradient. *Journal of Applied Ecology*, 2012, 49(6): 1204-1215.
- [14] 陈婵, 王光军, 赵月, 周国新, 李栋, 高吉权. 会同杉木器官间 C、N、P 化学计量比的季节动态与异速生长关系. *生态学报*, 2016, 36(23): 7614-7623.
- [15] 刘建国, 林喆, 刘卫国, 霍举颂. 短命植物叶片生源要素的化学计量特征及异速关系. *西北植物学报*, 2016, 36(11): 2291-2299.
- [16] Reich P B, Oleksyn J, Wright I J, Niklas K J, Hedin L, Elser J J. Evidence of a general 2/3-power law of scaling leaf nitrogen to phosphorus among major plant groups and biomes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2010, 277(1683): 877-883.
- [17] Jia S X, Wang Z Q, Li X P, Zhang X P, McLaughlin N B. Effect of nitrogen fertilizer, root branch order and temperature on respiration and tissue N concentration of fine roots in *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica*. *Tree Physiology*, 2011, 31(7): 718-726.
- [18] Li A, Guo D L, Wang Z Q, Liu H Y. Nitrogen and phosphorus allocation in leaves, twigs, and fine roots across 49 temperate, subtropical and tropical tree species: a hierarchical pattern. *Functional Ecology*, 2010, 24(1): 224-232.
- [19] Bo H J, Wen C Y, Song L J, Yue Y T, Nie L S. Fine-root responses of *Populus tomentosa* forests to stand density. *Forests*, 2018, 9(9): 562.
- [20] 许畅, 谷加存, 董雪云, 刘颖, 王政权. 海南岛 4 个热带阔叶树种前 5 级细根的形态、解剖结构和组织碳氮含量. *植物生态学报*, 2011, 35(9): 955-964.
- [21] 刘佳, 项文化, 徐晓, 陈瑞, 田大伦, 彭长辉, 方晰. 湖南会同 5 个亚热带树种的细根构型及功能特征分析. *植物生态学报*, 2010, 34(8): 938-945.
- [22] 熊德成, 黄锦学, 杨智杰, 卢正立, 陈光水, 杨玉盛. 亚热带 6 种树种细根序级结构和形态特征. *生态学报*, 2012, 32(6): 1888-1897.
- [23] Goebel M, Hobbie S E, Bulaj B, Zadworny M, Archibald D D, Oleksyn J, Reich P B, Eissenstat D M. Decomposition of the finest root branching orders: linking belowground dynamics to fine-root function and structure. *Ecological Monographs*, 2011, 81(1): 89-102.
- [24] 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.
- [25] Guo D L, Li H B, Mitchell R J, Han W X, Hendricks J J, Fahey T J, Hendrick R L. Fine root heterogeneity by branch order: exploring the discrepancy in root turnover estimates between minirhizotron and carbon isotopic methods. *New Phytologist*, 2008, 177(2): 443-456.
- [26] Fan P P, Jiang Y X. Nitrogen dynamics differed among the first six root branch orders of *Fraxinus mandshurica* and *Larix gmelinii* during short-term decomposition. *Journal of Plant Research*, 2010, 123(4): 433-438.
- [27] Mei L, Gu J C, Zhang Z W, Wang Z Q. Responses of fine root mass, length, production and turnover to soil nitrogen fertilization in *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica* forests in Northeastern China. *Journal of Forest Research*, 2010, 15(3): 194-201.
- [28] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Nünemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [29] Li G Y, Yang D M, Sun S C. Allometric relationships between lamina area, lamina mass and petiole mass of 93 temperate woody species vary with leaf habit, leaf form and altitude. *Functional Ecology*, 2008, 22(4): 557-564.
- [30] Alvarez-Uria P, Köerner C. Fine root traits in adult trees of evergreen and deciduous taxa from low and high elevation in the Alps. *Alpine Botany*, 2011, 121(2): 107-112.
- [31] 许玉庆. 亚热带 6 个树种细根底物质量与分解特征研究[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2015.
- [32] Gu J C, Wang Y, Fahey T J, Wang Z Q. Effects of root diameter, branch order, soil depth and season of birth on fine root life span in five temperate tree species. *European Journal of Forest Research*, 2017, 136(4): 727-738.
- [33] 国家林业局. 中国森林资源报告(2009-2013). 北京: 中国林业出版社, 2014.
- [34] 陈健飞. 武夷山土壤形成特点与系统分类. *土壤通报*, 2000, 31(3): 97-101.
- [35] Warton D I, Wright I J, Falster D S, Westoby M. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, 2006, 81(2): 259-291.
- [36] Venables W N, Smith D M, the R Core Team. An Introduction to R. Notes on R: A Programming Environment for Data Analysis and Graphics.

- Version 3.5.1 Patched (2019-10-12). (2018-11-10) [2019-07-02]. <http://ydl.oregonstate.edu/pub/cran/doc/manuals/r-patched/R-intro.pdf>.
- [37] Warton D I, Weber N C. Common slope tests for bivariate errors-in-variables models. *Biometrical Journal*, 2002, 44(2): 161-174.
- [38] Sun S C, Jin D M, Shi P L. The leaf size-twig size spectrum of temperate woody species along an altitudinal gradient: an invariant allometric scaling relationship. *Annals of Botany*, 2006, 97(1): 97-107.
- [39] Hishi T. Heterogeneity of individual roots within the fine root architecture: Causal links between physiological and ecosystem functions. *Journal of Forest Research*, 2007, 12(2): 126-133.
- [40] Zadworny M, Eissenstat D M. Contrasting the morphology, anatomy and fungal colonization of new pioneer and fibrous roots. *New Phytologist*, 2011, 190(1): 213-221.
- [41] Zhang Q, Xiong G M, Li J X, Lu Z J, Li Y L, Xu W T, Wang Y, Zhao C M, Tang Z Y, Xie Z Q. Nitrogen and phosphorus concentrations and allocation strategies among shrub organs: the effects of plant growth forms and nitrogen-fixation types. *Plant and Soil*, 2018, 427(1/2): 305-319.
- [42] 罗绪强, 张桂玲, 杜雪莲, 王世杰, 杨鸿雁, 黄天志. 茂兰喀斯特森林常见钙生植物叶片元素含量及其化学计量学特征. *生态环境学报*, 2014, 23(7): 1121-1129.
- [43] 熊德成. 亚热带6种常绿阔叶林树种细根结构和功能异质性研究[D]. 福州: 福建师范大学, 2012.
- [44] Dong X Y, Wang H F, Gu J C, Wang Y, Wang Z Q. Root morphology, histology and chemistry of nine fern species (pteridophyta) in a temperate forest. *Plant and Soil*, 2015, 393(1/2): 215-227.
- [45] Augusto L, De Schrijver A, Vesterdal L, Smolander A, Prescott C, Ranger J. Influences of evergreen gymnosperm and deciduous angiosperm tree species on the functioning of temperate and boreal forests. *Biological Reviews*, 2015, 90(2): 444-466.
- [46] 赵文霞. 亚热带常绿阔叶林常见树种根茎叶功能性状研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2016.
- [47] Reich P B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 2014, 102(2): 275-301.
- [48] Ågren G I. Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2008, 39: 153-170.
- [49] 曾冬萍, 蒋利玲, 曾从盛, 王维奇, 王纯. 生态化学计量学特征及其应用研究进展. *生态学报*, 2013, 33(18): 5884-5492.
- [50] 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.
- [51] Ågren G I. The C:N:P stoichiometry of autotrophs-theory and observations. *Ecology Letters*, 2004, 7(3): 185-191.
- [52] Elser J J, Dobberfuhl D R, MacKay N A, Schampel J H. Organism size, life history, and N:P stoichiometry: toward a unified view of cellular and ecosystem processes. *Bioscience*, 1996, 46(9): 674-684.
- [53] Sterner R W, Elser J J. *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2002: 145-177.
- [54] Leishman M R, Haslehurst T, Ares A, Baruch Z. Leaf trait relationships of native and invasive plants: community-and global-scale comparisons. *New Phytologist*, 2007, 176(3): 635-643.
- [55] Liu F D, Yang W J, Zhang M, Liu Y H, Zheng J W, Wang W J, Zhang S T, Wang Z S, An S Q. Does strategy of resource acquisition in tropical woody species vary with life form, leaf texture, and canopy gradient? *European Journal of Forest Research*, 2010, 129(6): 1093-1108.
- [56] Elser J J, Sterner R W, Gorokhova E, Fagan W F, Markow T A, Cotner J B, Harrison J F, Hobbie S E, Odell G M, Weider L J. Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters*, 2000, 3(6): 540-550.
- [57] Elser J J, Acharya K, Kyle M, Cotner J, Makino W, Markow T, Watts T, Hobbie S, Fagan F, Schade J, Hood J, Sterner R W. Growth rate—stoichiometry couplings in diverse biota. *Ecology Letters*, 2003, 6(10): 936-943.