

文章编号: 1008-2786-(2020)5-668-11

DOI:10.16089/j.cnki.1008-2786.000544

干热河谷优势灌木细根、粗根与叶片养分(C、N、P)含量及化学计量比

刘颖^{1,2}, 贺静雯^{1,2}, 余杭^{1,2}, 林勇明^{1,2*}, 王道杰³

(1. 福建农林大学 林学院, 福州 350002; 2. 中国科学院山地灾害与地表过程重点实验室, 成都 610041;

3. 中国科学院、水利部成都山地灾害与环境研究所, 成都 610041)

摘 要: 分析生态脆弱区植物根系与叶片的养分含量特征, 可认识植物生长发育的养分限制状况以及根系与叶片间的协同作用, 并确定植物在恶劣环境条件下的适应性及生存策略。本文以典型生态脆弱区——干热河谷常见灌木植物马桑、坡柳和苦刺为研究对象, 对其根系和叶片养分含量、化学计量比特征以及相互之间的关系进行研究。结果表明, 马桑、坡柳粗根 C 含量显著高于细根 ($P < 0.05$), 马桑细根 P 含量显著高于粗根 ($P < 0.05$)。细根、粗根养分含量的不同表明细根与粗根的生理生态功能具有较大差异。马桑和坡柳粗根的 C:N、C:P 均显著高于细根 ($P < 0.05$), 坡柳细根和粗根的 C:N 均显著高于马桑、苦刺 ($P < 0.05$)。根据 N:P 判断, 马桑细根 (10.61)、粗根 (11.42) 生长均受到 N 的限制; 坡柳细根 (7.87)、粗根 (6.00) 生长受 N 的限制更为严重; 苦刺细根 (18.43)、粗根 (16.34) 生长均受 P 的限制。细根、粗根养分受限一致, 表明细根和粗根的养分分配具出一定的协同性。除苦刺 C 外, 灌木 C、N、P 含量均表现为叶片显著高于细根、粗根 ($P < 0.05$), 表明叶片具有更高的养分含量。叶片 N、P 含量表现为苦刺显著高于马桑、坡柳 ($P < 0.05$), 说明苦刺养分吸收能力更强。三种灌木 N:P 均表现为叶片 > 根系 ($P < 0.05$), 马桑、坡柳、苦刺叶片 N:P 分别为 40.05、35.34、45.26, 三种灌木叶片的生长均受到 P 的限制。细根、粗根 C 含量与叶片无显著相关性, 说明根系与叶片的 C 来源不同。根系 N、P 含量与叶片均呈显著正相关, 说明叶片 N、P 主要来源于根系吸收的土壤养分, 叶片与细根 N、P 相关性更强。上述结果表明植物体在生长代谢过程中具有整体性, 植物的地上与地下营养器官在养分的分配过程中具有协同作用, 细根与地上部分的协同作用比粗根强。

关键词: 干热河谷; 灌木; 根系; 叶片; C、N、P 含量; 化学计量比; 蒋家沟流域

中图分类号: Q948

文献标志码: A

植物根系具有固定植株和吸收、运输植物生长发育所需水分和养分的作用^[1-3]; 叶片作为植物合成干物质和水气交换的主要器官, 则具有储存养分、固碳释氧的功能^[4]。根系连接植物与土壤, 其养分含量在一定程度上能够反映植物生长过程中的养分

需求状况, 揭示土壤的养分供养特征^[4]; 叶片作为植物生命活动的重要场所及养分储藏库, 其养分含量能够直接反映植物体对养分的分配利用情况。植物体在根系吸收养分、水分与叶片物质合成、养分储存间形成循环过程才能完成正常的生理生化活

收稿日期 (Received date): 2019-05-13; **改回日期** (Accepted date): 2020-07-04

基金项目 (Foundation item): 国家自然科学基金 (41790434); 福建农林大学杰出青年科研人才计划项目 (xjq2017016); 中国科学院山地灾害与地表过程重点实验室开放基金 (2019)。[National Natural Science Foundation of China (41790434); Outstanding Young Scientific Research Project of Fujian Agriculture and Forestry University (xjq2017016); Research Fund of Key Laboratory of Mountain Hazards and Surface Process, Chinese Academy of Sciences (2019)]

作者简介 (Biography): 刘颖 (1995-), 女, 山东泰安人, 硕士生, 主要研究方向: 自然资源管理。[LIU Ying (1995-), female, born in Tai'an, Shandong province, M. Sc. candidate, research on natural resource management] E-mail: liuying052820@163.com

* **通讯作者** (Corresponding author): 林勇明 (1982-), 男, 福建福安人, 博士, 教授, 主要研究方向: 恢复生态学。[LIN Yongming (1982-), male, born in Fu'an, Fujian province, ph. D., professor, research on restoration ecology] E-mail: monkey1422@163.com

动^[5-7],因此,根系和叶片虽然在功能上存在一定差异,但在养分含量方面具有相似的分布特征,反映植物体在环境条件影响下的营养分配应对机制^[4,8]。

碳(C)、氮(N)、磷(P)元素直接影响植物的组成结构与代谢过程^[8]。其中,C元素是维系植物体结构的基本元素;N元素则是参与生长发育和代谢过程各种化合物的主要成分;P元素作为叶绿素DNA的主要构成成分,参与光合作用的物质转化^[9]。N、P含量与比例组成是判定植物光合作用和C合成能力的重要依据^[8],因此,植物体内C、N、P化学计量比特征能够揭示植物生长过程中不同元素相互影响的规律,是判断植物生长发育状况的重要指标,并在一定程度上能体现生态系统内物种间关系、养分限制状况以及植物对周围环境的适应机制^[4]。特别是N:P能直接反映土壤养分对植物生长的限制作用,为研究各种生态系统营养结构变化、生物多样性、生物地球化学循环的基本依据^[4,10]。

本研究区所属干热河谷位于云南蒋家沟流域,该地生态环境脆弱,生态退化严重^[11],植被类型类似于萨王纳稀树灌草丛^[12],形成了主要以马桑(*Coriaria sinica*)等为优势物种的灌草丛^[13]。以该区域优势灌木植物为对象,分析其根系与叶片的养分含量特征,可加深认识生态脆弱区植物生长发育的养分限制状况以及根系与叶片间的协同作用^[4],确定优势灌木在干热河谷恶劣环境条件下的适应生存策略。然而,目前国内对于干热河谷优势灌木主要器官养分组成特征的报道少见,难以明了该区域环境因子对灌木化学计量比变化的驱动机制,限制了我们对灌木群落生态系统养分循环过程的认知。因此,本文以蒋家沟流域为研究区,分析该区三种优势灌木根系和叶片养分含量、化学计量比特征以及相互之间的关系,探究三种灌木对养分的吸收、利用效率,判断干热河谷灌木生长发育的养分限制状况,揭示不同灌木在适应环境过程中主要器官元素含量的关系,从而加深对于干热河谷生态脆弱区元素生物化学循环过程的认识。

1 研究区与研究方法

1.1 研究区概况

蒋家沟流域地处云南省昆明市东川区,经纬度分布范围为103°06′~103°13′E、26°13′~26°17′

N^[14-15]。该流域海拔分布在1042~3269 m,属于金沙江一级支流小江流域,流域内多为侵蚀中山地貌,其中低于1600 m的区域为典型的干热河谷地带^[16-17]。研究区基岩以下元古界昆阳群浅变质岩为主,主要为灰黑色砂岩和板岩,岩性软弱易风化;土壤为山地燥红土,土层厚度变化于数十厘米至数十米^[17]。由于该流域海拔高差达2227 m,具有明显的植被垂直分布带谱,1300~1700 m分布着稀树草丛带、1700~2800 m分布着针阔混交林带、>2800 m分布着高山灌丛草甸带^[17-21]。本研究涉及的灌草丛主要分布于1300~1700 m,属于干热河谷区,区内年均温约20℃,多年平均降水量为693 mm,平均蒸发量为3638 mm^[18]。其中5月—10月为湿季,降水量占全年降水量的88%,其他月份为干季;土壤受滑坡、泥石流等灾害破坏,在沟道两岸坡面上形成大面积的初育土^[19-21]。目前,灌草丛的主要灌木有马桑(*Coriaria sinica*)、坡柳(*Dodonaea viscosa*)、苦刺(*Sophora davidii*)等^[13]。本文在前期调查的基础上,以马桑、坡柳、苦刺为研究对象,进行根系和叶片样品采集与分析。

1.2 样地设置与样品采集

在中国科学院东川泥石流观测研究站附近的大凹子沟分布着以马桑、坡柳、苦刺(均为8~14年生)占优势的灌草丛。其中,马桑主要分布于海拔1547 m(东北向)的坡面上,面积约2800 m²,相对盖度50%~60%;坡柳主要分布于海拔1483 m(北向)的坡面上,面积约2500 m²,相对盖度35%~45%;苦刺则分布于海拔1426 m(东北向)的坡面上,面积最小,约2200 m²,相对盖度30%~40%。具体样地基本情况详见文献[13],土壤基本养分特征见表1。在每个样地内分别选取长势及冠幅较为接近的成熟灌木,设置6个10 m×10 m的样方,3个坡面共设置18个样方。参考Guo等的完整土块取样法^[22-23],在距离选定样株基部0.3~0.8 m的范围内,挖取长、宽、高均为20 cm的土块,原地分离出土块内根系,小心剥离附着于根表面的土壤,随后装入自封袋进行标号,并冷藏。选取每株灌木一根向阳面3级枝条,采集完整无病虫害且当年生的成熟叶片20片,装入自封袋。在每块样方内以梅花型取5个点,去除腐殖质层后取0~10 cm土壤,将5个点混合均匀后装入自封袋,带回实验室自然风干。3块样地共取18个根系样品、叶片样品、土壤样品。

1.3 样品分析

用蒸馏水将灌木根系表面小心冲洗干净,使用游标卡尺精确测量根系直径。经调查,三种灌木根系直径分布在 0~30 mm 之间,根系按 0~1 mm、1~2 mm、2~5 mm、5~7 mm、7~10 mm 及 >10 mm 的径级划分时,出现多组根系重量未达到测试的最低要求。故本研究参考前人文献^[24-28],按照 0~2 mm、>2 mm 直径范围将灌木根系分成细根和粗根两类;将叶片放置 90 ℃烘箱杀青 30 min 后,放入根系和叶片样品设置 65 ℃处理 48 h 烘至恒重,分别放入植物粉碎机进行磨碎。将根系、叶片和土壤样品分别过 0.149 mm 孔径筛后,参照文献^[14]所述方法测定各养分含量:采用重铬酸钾氧化-外加热法测根系、叶片碳含量和土壤有机碳;采用半微量凯式法测定根系、叶片氮含量及土壤全氮含量;采用碱熔-钼锑抗比色法测定根系、叶片磷含量和土壤全磷;采用碱解-扩散法测土壤速效氮;采用盐酸-硫酸浸提法测土壤有效磷;采用乙酸铵浸提-火焰光度法测土壤速效钾。采用电位法测土壤 pH^[29]。

1.4 数据分析处理

运用 Excel 2016 和 SPSS 17.0 多元统计分析软

件对实验数据进行分析,采用单因子方差分析(ANOVA)和 LSD 多重比较对不同灌木类型间各变量的差异显著性进行检验,运用 Origin 9.0 软件进行制图。

2 结果与分析

2.1 三种灌木细根、粗根和叶片的 C、N、P 含量

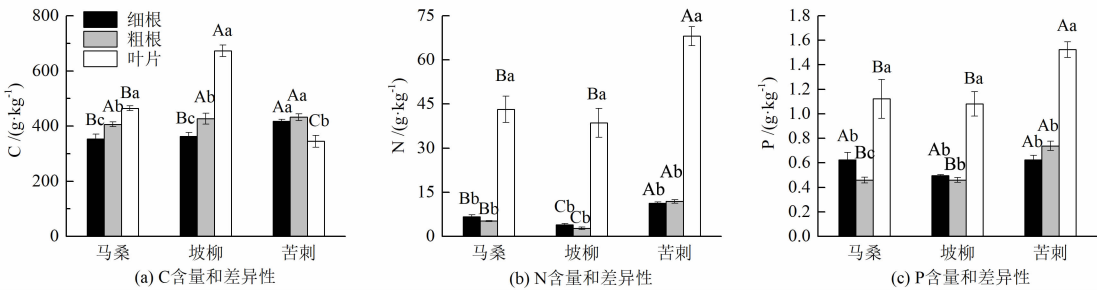
三种灌木细根、粗根和叶片养分含量和差异性如图 1 所示。由图 1a 可知,马桑和坡柳的 C 含量均表现为叶片>粗根>细根,差异显著;苦刺叶片的 C 含量显著小于细根和粗根。苦刺细根的 C 含量显著高于马桑和坡柳,叶片的 C 含量表现为坡柳>马桑>苦刺,相互之间差异显著。由图 1b 可知,三种灌木叶片的 N 含量均显著高于细根和粗根,但同一灌木细根与粗根之间差异均不显著。三种灌木细根、粗根的 N 含量均表现为苦刺>马桑>坡柳,显著差异,而叶片表现为苦刺显著高于马桑和坡柳。由图 1c 可知,马桑的 P 含量表现为叶片>细根>粗根,三者之间显著差异;坡柳、苦刺细根和粗根的 P 含量均显著低于叶片。马桑、坡柳粗根和叶片的 P

表 1 灌木样地土壤养分含量

Tab. 1 Soil nutrient content in shrub plot

植被 类型	有机碳 SOC/(g·kg ⁻¹)	全氮 TN/(g·kg ⁻¹)	全磷 TP/(g·kg ⁻¹)	速效氮 AN/(mg·kg ⁻¹)	有效磷 AP/(mg·kg ⁻¹)	速效钾 AK/(mg·kg ⁻¹)	pH
马桑	21.14±7.65A	2.50±0.52A	1.04±0.02A	113.87±40.01A	4.83±0.83A	55.72±3.22A	8.46±0.03A
坡柳	37.57±10.04A	1.72±0.58A	1.09±0.05A	224.93±24.68A	4.91±0.15A	59.35±3.11A	8.50±0.02A
苦刺	31.92±4.05A	1.70±0.29A	1.11±0.13A	201.00±42.58A	5.20±0.07A	59.63±3.07A	8.49±0.02A

注:同列大写字母相同表示三种灌木样地的各养分差异均不显著(P>0.05)。



注:同颜色柱上的大写字母不同表示不同灌木相同器官的差异显著(P<0.05),同物种柱上的小写字母不同表示同种灌木不同器官的差异显著(P<0.05)。

图 1 三种灌木细根、粗根和叶片 C、N、P 含量和差异性

Fig. 1 C, N, P content and difference of fine root, coarse root and leaf between the three shrubs

含量显著低于苦刺,三种灌木细根P含量之间差异并不显著。

综合而言,除苦刺叶片的C含量显著低于细根和粗根外,马桑、坡柳叶片的C、N、P含量及苦刺叶片的N、P含量均显著高于细根和粗根的含量,说明灌木叶片具有更高的养分。除苦刺叶片的C含量显著低于马桑和坡柳外,苦刺叶片的N、P含量均显著高于马桑和坡柳;除苦刺粗根C、细根P外,苦刺细根和粗根的C、N、P含量均显著高于马桑和坡柳的含量,说明苦刺的细根、粗根和叶片具有更高的养分。

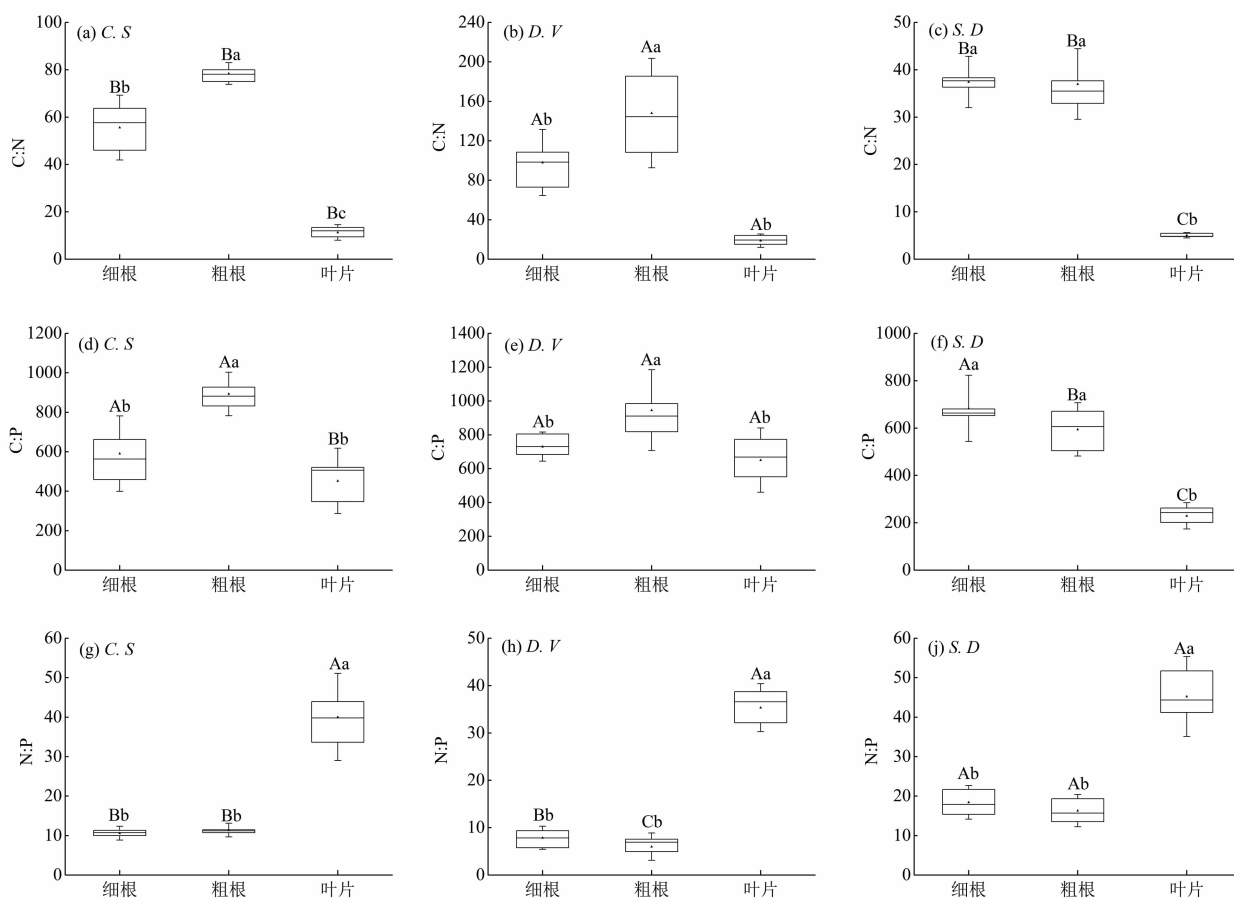
2.2 三种灌木细根、粗根和叶片元素含量的化学计量比

三种灌木细根、粗根和叶片元素含量的C:N、C:P、N:P如图2所示。马桑的C:N表现为粗根>细根>叶片,差异显著;坡柳粗根的C:N显著高于细

根和叶片;苦刺叶片的C:N显著低于细根和粗根。三种灌木叶片C:N表现为坡柳>马桑>苦刺,相互之间差异显著,坡柳的细根和粗根的C:N显著高于马桑和苦刺。马桑和坡柳粗根的C:P显著高于细根和叶片;苦刺叶片的C:P显著低于细根和粗根。苦刺粗根的C:P显著低于马桑和坡柳;叶片C:P表现为坡柳>马桑>苦刺,相互之间差异显著。三种灌木叶片的N:P均显著高于根系。三种灌木粗根的N:P表现为苦刺>马桑>坡柳,差异显著;苦刺细根的N:P显著高于马桑和坡柳;灌木叶片的N:P并无显著差异。

2.3 灌木细根、粗根与叶片C、N、P及化学计量比相关性分析

由于同一种灌木数据量较少,不足以做线性回归分析预测的依据,因此不区分灌木种类,仅对细根、粗根与叶片的C、N、P含量和化学计量比进行相



注:其中 *C. S* 代表马桑, *D. V* 代表坡柳, *S. D* 代表苦刺。不同大写字母表示不同灌木相同器官的差异显著 ($P < 0.05$), 不同小写字母表示同一灌木不同器官的差异显著 ($P < 0.05$)。

图2 三种灌木细根、粗根和叶片的化学计量比及差异性

Fig. 2 Stoichiometric ratio and difference of fine root, coarse root and leaf between the three shrubs

关性分析,分析结果如图3、图4所示。

其中,细根、粗根的 N 和 P 含量与叶片存在显著或极显著的正相关关系,细根 N、P 含量与叶片的相关程度较粗根更高。这表明,叶片 N、P 含量随根系 N、P 含量增高而增高,且与细根养分含量联系更为密切。灌木根系的化学计量比均与叶片存在正相关关系,其中,灌木细根和粗根 C:N 均与叶片存在显著或极显著的正相关,粗根 C:P、细根 N:P 与叶片相对应的指标呈显著正相关。

3 讨论

3.1 三种灌木细根、粗根养分特征及差异性

细根通常指直径小于 2 mm 的根^[24-27],是木本植物吸收水分和养分的主要器官^[28],也是根系系统中最活跃的部分,在整个植被生态系统的物质循环和能量流动中起重要作用^[8]。粗根(直径 > 2 mm)主要负责水分和养分的运输,支撑和锚固整棵植株^[28, 30],是灌木根系重要组成部分。马桑和坡柳粗

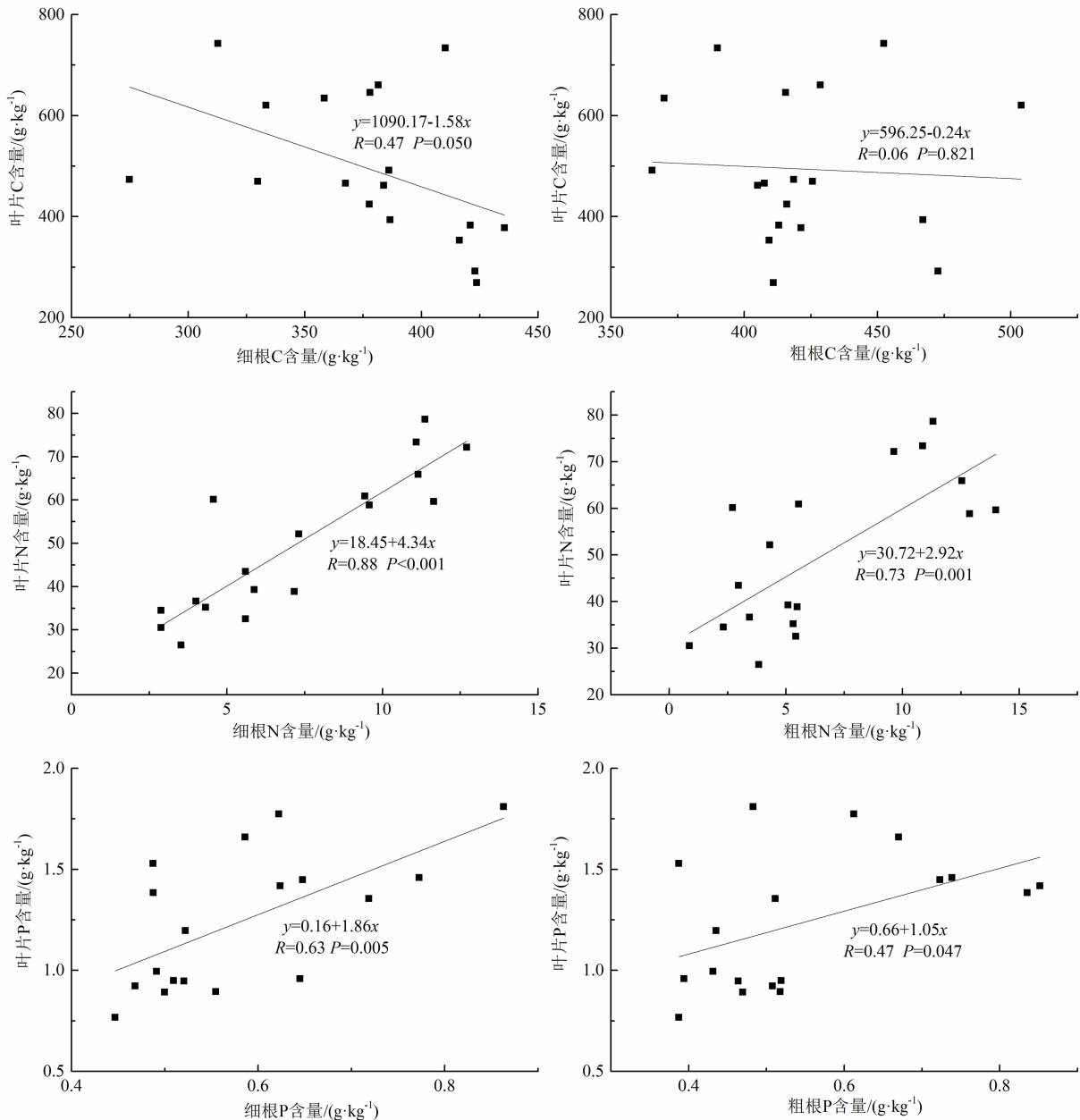


图3 细根、粗根和叶片 C、N、P 回归分析

Fig. 3 Regression analysis of fine root, coarse root and leaf C, N, P

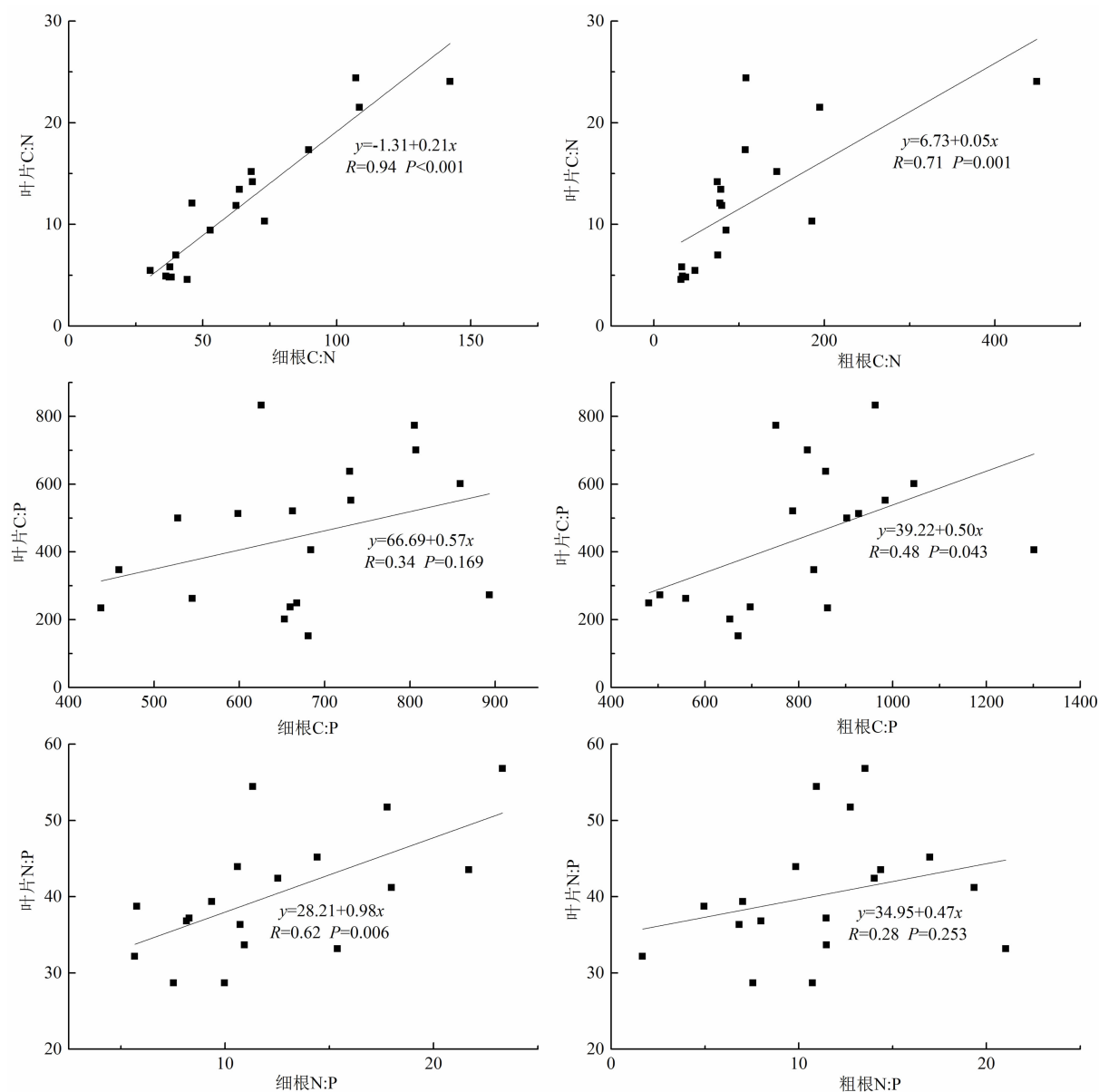


图4 细根、粗根和叶片化学计量比回归分析

Fig. 4 Regression analysis of fine root, coarse root and leaf stoichiometric ratio

根的C含量均显著高于细根,这是由于粗根在根系系统中主要起运输、储藏水分和养分的作用,木质化程度高,构建过程需要较高的C浓度^[1]。马桑细根的P含量显著高于粗根,细根吸收水分和养分的功能使得细根具有更高的呼吸速率,N、P作为根系生长发育所必需的最重要矿质元素^[31],两者消耗了大量能量^[1]以维持细根养分和水分的吸收效率,因此细根含有较高的N、P浓度^[1]。除粗根C、细根P外,苦刺细根和粗根的C、N、P含量均显著高于马桑和坡柳的含量。3块样地土壤的基本养分状况并无显著差异(表1),因此,苦刺根系较高的养分含量应

与灌木自身具有较高的养分吸收能力有关。

马桑、坡柳的粗根表现为高C低N、P的特点,细根表现为低C高N、P的特点,马桑、坡柳根系C:N和C:P均表现出粗根显著高于细根的特点。根组织N含量是影响植物根系寿命的重要因素^[22],C:N越高,根系寿命相对越长^[32]。三种灌木中,由于坡柳细根、粗根的C:N显著高于马桑和苦刺,表明其根系生产和周转速率较慢,生命期相对较长,相较于其他两种灌木提高根系生产和周转速率的主动型适应方式,坡柳则采取减少根系代谢的忍耐型适应方式,从而达到适应蒋家沟干热河谷恶劣生态环

境的目的。前人研究表明, $N:P$ 可快速判断 N 或 P 是否为限制植物根系生长的主要元素^[22, 33], 当其 $N:P < 14$ 时, N 为主因子; 当 $N:P > 16$ 时, P 为主因子; 当 $14 < N:P < 16$, 则受 N 和 P 的同时限制或都不限制。马桑细根 $N:P$ 为 10.61, 粗根为 11.42, 说明马桑细根、粗根的生长均受到 N 的限制。坡柳细根 $N:P$ 为 7.87, 粗根为 6.00, 均低于全球水平的平均值 (11)^[34], 即坡柳根系对 N 的吸收利用能力严重不足。苦刺细根 $N:P$ 为 18.43, 粗根为 16.34, 说明苦刺细根、粗根的生长均受 P 的限制。因此, 在干热河谷的环境背景下, 受土壤养分含量低、水分供应波动等作用下, 三种优势灌木生长均受养分供应缺乏的限制, 灌木细根、粗根养分受限一致, 表明细根、粗根虽然在功能分工上有所不同, 但二者作为组成根系系统整体的一部分, 细根和粗根的养分特征表现出一定的协同性。

3.2 三种灌木根系、叶片养分特征及差异性

植物的生长发育与生理代谢要求植物将自身有限的养分合理分配到不同的器官或部位^[31], 以达到植物的最优生存状态, 因此, 不同器官或部位功能的不同导致养分含量存在差异。除苦刺 C 外, 三种灌木叶片的 C 、 N 、 P 含量均显著高于细根和粗根, 这说明灌木叶片具有更高的养分含量。植物叶片是呼吸作用、蒸腾作用、光合作用等一系列植物生命过程的场所, 同时也是植物养分的储存库, 根系吸收的养分多数储存在叶片之中供植物生长发育所用^[4], 因此灌木叶片的养分含量显著高于根系。其中, 灌木叶片 N 、 P 含量表现为苦刺显著高于马桑和坡柳, 同时, 苦刺根系也具有较高的 C 、 N 、 P 养分含量, 说明苦刺相比于其他两种灌木具有更强的养分吸收能力。其中, 仅苦刺叶片的 C 含量显著低于其他两种灌木, 且显著低于根系 C 含量, 表明苦刺的固氮能力改变其 C 的分配转移机制^[13]。前人研究证实, 根系吸收 N 时会刺激植物做出响应, 植物优先将 C 分配到最强有力获取资源的器官或组织^[35]。因此, 苦刺的固氮能力引起 C 从地上部分向根系下沉, 满足其获取氮元素的需求^[31, 36-37]。相比于马桑和坡柳, 苦刺 C 多集中于根系, 根系的 C 含量显著高于叶片。三种灌木叶片整体的 C 、 P 含量与全球叶片水平差异不大, 但 N 含量比全球叶片 N 含量高 2.87 倍^[38], 这是由于当受极端环境胁迫时, 灌木叶片可能需要更多的氮进行核酸复制与转录, 从而产生保

护性的含氮蛋白酶^[39], 因此导致三种灌木具有较高的叶片 N 含量。

坡柳粗根、马桑和苦刺的细根及粗根的 $C:N$ 均显著高于叶片, 马桑、坡柳的粗根和苦刺的细根及粗根的 $C:P$ 均显著高于叶片。 $C:N$ 和 $C:P$ 可反映植物吸收营养元素时所能同化碳的能力和植物固碳效率的高低^[40], 虽然灌木叶片的 C 含量显著高于根系, 但植物根系吸收养分时促进叶片向根系输送碳的能力, 导致叶片的 $C:N$ 、 $C:P$ 显著低于根系。叶片的 $N:P$ 均显著高于根系, 且马桑、坡柳和苦刺叶片的 $N:P$ 分别是 40.05、35.34、45.26, 高于 16, 说明三种灌木叶片的生长均受到 P 的限制^[22], 这与中国东部南北样带 654 种植物的化学计量特征表现出一致规律, 即中国区域植被生长更易受到 P 的限制^[41]。其中, 苦刺叶片 N 含量高于东部植物叶片的 N 的变化范围, 且苦刺根系与叶片养分均受 P 的限制。苦刺作为固氮植物, 其体内无论是根系还是叶片的 N 含量均显著高于其他灌木, 因此植物体的生长发育不受 N 的限制, 而对 P 比较敏感。

3.3 灌木根系与叶片养分指标的相关性分析

灌木细根、粗根 C 含量与叶片之间均无显著相关性, 其原因可能是由于植物根系与叶片 C 的来源不同^[4]。植物根从土壤吸收 C , 一部分储存在根系自身, 一部分运输到地上部分供植物进行生命活动; 而叶片储存的 C 主要通过光合作用转化空气中 CO_2 合成^[4, 42], 两者来源不同, 因此根系与叶片的 C 含量相关性并不显著。由图 1 可知, 细根、粗根的 N 含量在三种灌木间均存在显著差异, 苦刺叶片的 N 含量显著高于马桑、坡柳; 粗根与叶片的 P 含量均表现为苦刺显著高于马桑和坡柳, 灌木叶片 N 、 P 含量变化与根系表现基本一致, 说明灌木叶片与根系的 N 、 P 养分关系密切, 这说明叶片 N 、 P 主要来源于根系吸收土壤养分, 这与前人研究结果一致^[31]。其中, 由于细根是汲取土壤营养的直接器官, 灌木地上部分进行代谢所需要的水分和矿质营养几乎全部由细根吸收^[8, 42-43], 因此叶片养分与细根关系更密切, 相比于粗根, 叶片与细根 N 、 P 养分相关性更高。

灌木叶片 $C:N$ 表现为坡柳 > 马桑 > 苦刺, 差异显著, 细根、粗根表现为坡柳显著高于马桑和苦刺, 二者表现基本一致, 因此细根、粗根 $C:N$ 与叶片均呈显著正相关; 灌木细根 $C:P$ 无显著差异, 粗根表现为苦刺显著低于坡柳、马桑; 叶片表现为坡柳 > 马

桑>苦刺,相互之间差异显著,因此叶片C:P与粗根呈显著相关,与细根相关性不显著。根系与叶片的化学计量比表现基本一致,多数呈显著正相关。叶片与根系养分含量及化学计量比的显著相关性,表明了植物体在其生长代谢过程中具有整体性,植物的地上与地下营养器官在养分的分配过程中具有协同作用^[7-8],且细根与地上营养器官的协同作用比粗根强。

4 结论

本文通过研究马桑、坡柳和苦刺等灌木根系和叶片养分含量、化学计量比特征以及相互之间的关系,得出以下结论:

(1)三种灌木细根与粗根养分含量的不同表明细根与粗根的生理生态功能具有较大差异;马桑、坡柳的根系主要受N的影响,苦刺根系则主要受P的影响,植物细根与粗根的养分受限特征表现出一定的协同性。

(2)三种灌木叶片相比根系具有更高的养分含量;苦刺叶片、根系具有更强的养分吸收能力,且根系的C含量显著高于叶片。三种灌木叶片的生长均受到P的限制。

(3)细根、粗根C与叶片无显著相关性,说明根系与叶片的C来源不同。根系N、P与叶片均呈显著正相关,说明叶片N、P主要来源于根系吸收的土壤养分;叶片与细根N、P相关性更强。三种灌木的地上与地下营养器官在养分的分配过程中具有协同作用,且细根与地上营养器官的协同作用比粗根强。

干热河谷三块样地土壤养分并无显著差异,而马桑、坡柳和苦刺的养分含量与化学计量特征则表现出明显差异,说明三种植物对于同一气候环境的适应能力不同,所表现的养分利用策略差异较大。马桑和坡柳的细根与粗根均受到N的限制,因此在对云南东川干热河谷进行植被生态恢复时,对以马桑、坡柳等植物为优势物种的植被群落应适当与固氮植物混种从而增加N的养分含量,以促进植物根系的发育而吸收更多土壤养分,但马桑和坡柳的叶片受到P的限制,说明土壤中还应适当增加P含量;苦刺作为固氮植物,根系和叶片均受到P的限制,在改良以苦刺等豆科植物为优势物种的植物群落时应着重提高P的含量,有针对性地对当地植被

进行恢复,以促进干热河谷地区的生态环境改善。

致谢:在室内实验、数据处理及论文撰写过程中,福建农林大学2015级自然地理与资源环境专业浦仕力、白沛冰、张燕林、鲁智帅等同学提供很多支持与帮助,特此致谢!

参考文献(References)

- [1] 许旸. 中国热带27个阔叶树种不同根序细根的形态特征、解剖结构和碳氮研究[D]. 哈尔滨:东北林业大学,2011:1-55. [XU Yang. Fine root morphology, anatomy and tissue nitrogen and carbon of the first five order roots in twenty-seven Chinese tropical hardwood tree species [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2011: 1-55]
- [2] GILL R A, JACKSON R B. Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems [J]. New Phytologist, 2000, **147**(1): 13-31.
- [3] 吴盼婷,王江民,沈佳逾,等. 不同菊花品种根系,地上部和叶片相关指标分析及抗逆性评价[J]. 植物资源与环境学报,2017, **26**(2):46-54. [WU Panting, WANG Jiangmin, SHEN Jiayu, et al. Analyses on related indexes of root, above-ground part and leaf of different cultivars of *Chrysanthemum morifolium* and stress resistance evaluation [J]. Journal of Plant Resources and Environment, 2017, **26**(2): 46-54]
- [4] 胡士达. 不同林龄闽楠人工林生态化学计量特征研究[D]. 长沙:中南林业科技大学,2017:1-51. [HU Shida. Studies on ecological stoichiometry of *Phoebe* plantation in different ages [D]. Changsha: Central South University of Forestry and Technology, 2017: 1-51]
- [5] 施宇,温仲明,龚时慧. 黄土丘陵区植物叶片与细根功能性状关系及其变化[J]. 生态学报,2011, **31**(22):6805-6814. [SHI Yu, WEN Zhongming, GONG Shihui. Comparisons of relationships between leaf and fine root traits in hilly area of the Loess Plateau, Yanhe River basin, Shaanxi Province, China [J]. Acta Ecologica Sinica, 2011, **31**(22): 6805-6814]
- [6] 印婧婧,郭大立,何思源,等. 内蒙古半干旱区树木非结构性碳、氮、磷的分配格局[J]. 北京大学学报(自然科学版),2009, **45**(3):519-527. [YIN Jingjing, GUO Dali, HE Siyuan, et al. Non-Structural carbohydrate, N, and P allocation patterns of two temperate tree species in a Semi-Arid region of Inner Mongolia [J]. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis, 2009, **45**(3): 519-527]
- [7] 徐冰,程雨曦,甘慧洁,等. 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[J]. 植物生态学报,2010, **34**(1):29-38. [XU Bing, CHENG Yuxi, GAN Huijie, et al. Correlations between leaf and fine root traits among and within species of typical temperate grassland in Xilin River Basin, Inner Mongolia, China [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2010, **34**(1): 29-38]

- [8] 樊晓勇. 祁连山老虎沟优势植物的养分空间变化与生态化学计量学研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2012: 1-46. [FAN Xiaoyong. Spatial variation in nutrient of dominant plant and ecological stoichiometry from Laohu Gou of Qilian Mountain [D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2012: 1-46]
- [9] 王春雪, 何光熊, 宋子波, 等. 元江元谋干热河谷土壤氮磷水平对酸角叶片氮磷含量及光合的影响[J]. 生态学杂志, 2019, **38**(3): 710-718. [WANG Chunxue, HE Guangxiong, SONG Zibo, et al. Effects of soil nitrogen and phosphorus levels on leaf nitrogen and phosphorus contents and photosynthesis of *Tamarindus indica* L. in Yuanjiang and Yuanmou dry-hot valley [J]. Chinese Journal of Ecology, 2019, **38**(3): 710-718]
- [10] ELSER J J, DOBBERFUHL D R, MACKAY N A, et al. Organism size, Life history, and N P stoichiometry [J]. Bioscience, 1996, **46**(9): 674-684.
- [11] 林勇明, 崔鹏, 葛永刚, 等. 蒋家沟流域景观空间格局变化及其干扰效应的模拟分析[J]. 中国水土保持科学, 2010, **8**(6): 32-40. [LIN Yongming, CUI Peng, GE Yonggang, et al. Simulation analysis of the effects of disturbances on landscape pattern dynamics in Jiangjiagou Watershed [J]. Science of Soil and Water Conservation, 2010, **8**(6): 32-40]
- [12] 葛雯, 黄冬, 马焕成, 等. 干热河谷两种植物的旱生结构特征与其分布规律的关系[J]. 西部林业科学, 2016, **45**(4): 107-113. [GE Luan, HUANG Dong, MA Huancheng, et al. The relationship between xeromorphic structures and distributions of 2 plants in dry-hot valley [J]. Journal of West China Forestry Science, 2016, **45**(4): 107-113]
- [13] 刘颖, 贺静雯, 李松阳, 等. 干热河谷优势灌木种类的根系结构及碳氮磷元素含量特征[J]. 应用与环境生物学报, 2020, **26**(1): 31-39. [LIU Ying, HE Jingwen, LI Songyang, et al. Root structure and element (C, N, P) content characteristics of dominant shrub species in a dry-hot valley [J]. Chinese Journal of Applied & Environmental Biology, 2020, **26**(1): 31-39]
- [14] 陈爱民, 邓浩俊, 严思维, 等. 蒋家沟 5 种植被土壤分形特征与养分关系[J]. 山地学报, 2016, **34**(3): 290-296. [CHEN Aimin, DENG Haojun, YAN Siwei, et al. Fractal features of soil and their relation with soil fertility under five vegetation in Jiangjiagou Gully [J]. Mountain Research, 2016, **34**(3): 290-296]
- [15] 罗清虎, 孙凡, 崔羽, 等. 泥石流频发流域失稳性坡面主要植物种间关联性[J]. 应用与环境生物学报, 2018, **24**(4): 689-696. [LUO Qinghu, SUN Fan, CUI Yu, et al. Interspecific association among main plant species in the unstable slope with high-frequency debris flow [J]. Chinese Journal of Applied & Environmental Biology, 2018, **24**(4): 689-696]
- [16] 陈爱民, 严思维, 林勇明, 等. 泥石流频发区不同林龄新银合欢土壤抗蚀性评价[J]. 北京林业大学学报, 2016, **38**(9): 62-70. [CHEN Aimin, YAN Siwei, LIN Yongming, et al. Evaluation of soil anti-erodibility at different ages of *Leucaena leucocephala* forests in the area with high-frequency debris flow [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2016, **38**(9): 62-70]
- [17] 吴积善. 云南蒋家沟泥石流观测研究[M]. 北京: 科学出版社, 1990: 238-239. [WU Jishan. Study on debris flow in Jiangjia Gully, Yunnan Province [M]. Beijing: Science Press, 1990: 238-239]
- [18] 崔鹏, 王道杰, 韦方强. 干热河谷生态修复模式及其效应——以中国科学院东川泥石流观测研究站为例[J]. 中国水土保持科学, 2005, **3**(3): 60-64. [CUI Peng, WANG Daojie, WEI Fangqiang. Model and effect of ecological restoration of dry-hot valley: A case study of the CAS Dongchuan Debris Flow Observation Station [J]. Science of Soil and Water Conservation, 2005, **3**(3): 60-64]
- [19] 陈爱民, 邓浩俊, 严思维, 等. 泥石流频发流域物源区坡面不同植被类型土壤质量综合评价[J]. 应用与环境生物学报, 2016, **22**(2): 249-256. [CHEN Aimin, DENG Haojun, YAN Siwei, et al. Comprehensive assessment of soil quality under different vegetation types in the provenance slope of the area of high-frequency debris flow [J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2016, **22**(2): 249-256]
- [20] 郭灵辉, 王道杰, 张云红, 等. 泥石流源区新银合欢林地土壤微团聚体分形特征[J]. 水土保持学报, 2010, **24**(5): 243-247. [GUO Linghui, WANG Daojie, ZHANG Yunhong, et al. Fractal features of soil micro-aggregates under *Leucaena leucocephala* forest in debris flow source area [J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2010, **24**(5): 243-247]
- [21] 谢贤健, 韦方强. 泥石流频发区不同盖度草地土壤颗粒的分形特征[J]. 水土保持学报, 2011, **25**(4): 202-206. [XIE Xianjian, WEI Fangqiang. Characteristics of soil particle fractal dimension under different coverage grassland of the area with high-frequency debris flow [J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2011, **25**(4): 202-206]
- [22] 巢林, 林晗, 吴承祯, 等. 千年桐(*Aleurites montana*)人工林细根特征及其与细根 N、C 含量的关系[J]. 山地学报, 2015, **33**(1): 33-41. [CHAO Lin, LIN Han, WU Chengzhen, et al. Fine root characteristics and relationship among morphology, biomass and tissue N and C contents of *Aleurites Montana* plantation [J]. Mountain Research, 2015, **33**(1): 33-41]
- [23] 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 [J]. Oecologia, 2004, **140**(3): 450-457.
- [24] AKBURAK S, ORAL H V, OZDEMIR E, et al. Temporal variations of biomass, carbon and nitrogen of roots under different tree species [J]. Scandinavian Journal of Forest Research, 2013, **28**(1): 8-16.
- [25] KALLIOKOSKI T, NYGREN P, SIEVANEN R. Coarse root architecture of three boreal tree species growing in mixed stands [J]. Silva Fennica, 2008, **42**(2): 189-210.
- [26] MAKKONEN K, HELMISAARI H S. Assessing fine-root biomass

- and production in a Scots pine stand-comparison of soil core and root ingrowth core methods [J]. *Plant and Soil*, 1999, **210**(1): 43–50.
- [27] YANG Yusheng, CHEN Guangshui, LIN Peng, et al. Fine root distribution, seasonal pattern and production in four plantations compared with a natural forest in subtropical China [J]. *Annals of Forest Science*, 2004, **61**(7): 617–627.
- [28] 郭大力. 植物根系: 结构、功能及在生态系统物质循环中的地位 [G]//国家自然科学基金委员会. 第三届现代生态学讲座暨国际学术研讨会论文集. 北京: 高等教育出版社, 2005: 92–109. [GUO Dali. Plant roots: structure, function, and the role in C and nutrient cycling [G]// National Natural Science Foundation of China. Proceedings of the Third Lecture on Modern Ecology and International Academic Symposium. Beijing: Higher Education Press, 2005: 92–109]
- [29] 白永超, 侯智霞, 王冲, 等. 大兴安岭笃斯越橘叶片、根系及根系层土壤养分特性研究 [J]. 西北农林科技大学学报 (自然科学版), 2017, **45**(7): 115–124. [BAI Yongchao, HOU Zhixia, WANG Chong, et al. Nutritional characteristics in leaf, root and root soil of *Vaccinium uliginosum* in the Greater Xing'an Mountains [J]. *Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition)*, 2017, **45**(7): 115–124]
- [30] 王政权, 郭大立. 根系生态学 [J]. 植物生态学报, 2008, **32**(6): 1213–1216. [WANG Zhengquan, GUO Dali. Root ecology [J]. *Journal of Plant Ecology*, **32**(6): 1213–1216]
- [31] 白尚斌. 西南桦、思茅松和北美红杉幼苗对 N、P 养分的适应机制 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2002: 1–126. [BAI Shangbin. Adaptive response of *Betula alnoides*, *Pinus kesiya* and *Sequoia sempervirens* seedlings to N and P nutrients [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2002: 1–126]
- [32] WITHINGTON J M, REICH P B, OLEKSYN J, et al. Comparisons of structure and life span in roots and leaves among temperate trees [J]. *Ecological Monographs*, 2006, **76**(3): 381–397.
- [33] 刘方春, 马海林, 杜振宇, 等. 杨树切口处细根碳氮磷化学计量特征对根剪的响应 [J]. 中国农学通报, 2019, **35**(35): 45–51. [LIU Fangchun, MA Hailin, DU Zhenyu, et al. Response of C, N and P stoichiometric characteristics of root orders in Poplar Incision to root pruning [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2019, **35**(35): 45–51]
- [34] JACKSON R B, MOONEY H A, SCHULZE E D. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1997, **94**(14): 7362–7366.
- [35] CHAPIN F S, BLOOM A J, FIELD C B, et al. Plant responses to multiple environmental factors: physiological ecology provides tools for studying how interacting environmental resources control plant growth [J]. *Bioscience*, 1987, **37**(1): 49–57.
- [36] 赵平, 孙占畴, 彭少麟. 植物氮素营养的生理生态学研究 [J]. 生态科学, 1998, **17**(2): 37–42. [ZHAO Ping, SUN Guchou, PENG Shaolin. Ecophysiological research on nitrogen nutrition of plant [J]. *Ecologic Science*, 1998, **17**(2): 37–42]
- [37] COOMES D A, GRUBB P J. Responses of juvenile trees to above and belowground competition in nutrient-starved Amazonian rain forest [J]. *Ecology*, 1998, **79**(3): 768–782.
- [38] 胡启武, 聂兰琴, 郑艳明, 等. 沙化程度和林龄对湿地松叶片及林下土壤 C、N、P 化学计量特征影响 [J]. 生态学报, 2014, **34**(9): 2246–2255. [HU Qiwu, NIE Lanqin, ZHENG Yanming, et al. Effects of desertification intensity and stand age on leaf and soil carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry in *Pinus elliotii* plantation [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, **34**(9): 2246–2255]
- [39] 罗艳, 贡璐, 朱美玲, 等. 塔里木河上游荒漠区 4 种灌木植物叶片与土壤生态化学计量特征 [J]. 生态学报, 2017, **37**(24): 8326–8335. [LUO Yan, GONG Lu, ZHU Meiling, et al. Stoichiometry characteristics of leaves and soil of four shrubs in the upper reaches of the Tarim River desert [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, **37**(24): 8326–8335]
- [40] LI Yulin, CHEN Jing, WEI Mao, et al. N and P resorption in a pioneer shrub (*Artemisia halodendron*) inhabiting severely desertified lands of Northern China [J]. *Journal of Arid Land*, 2014, **6**(2): 174–185.
- [41] 任书杰, 于贵瑞, 陶波, 等. 中国东部南北样带 654 种植物叶片氮和磷的化学计量学特征研究 [J]. 环境科学, 2007, **28**(12): 2665–2673. [REN Shujie, YU Guirui, TAO Bo, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 654 terrestrial plant species in NSTEC [J]. *Chinese Journal of Environmental Science*, 2007, **28**(12): 2665–2673]
- [42] 徐露燕. 湘潭锰矿区不同年龄栎树林土壤、根系和叶片 C、N、P 化学计量特征 [D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2014: 1–49. [XU Luyan. The C:N:P stoichiometry of root, foliar and soil of different aged koelreuteria paniculate forests in Xiangtan Manganese Mine wasteland [D]. Changsha: Central South University of Forestry and Technology, 2014: 1–49]
- [43] YUAN Z Y, CHEN H Y H, REICH P B. Global-scale latitudinal patterns of plant fine-root nitrogen and phosphorus [J]. *Nature Communications*, 2011, **2**(344): 1–6.

Nutrients (C, N, P) Contents and Stoichiometric Ratios of Fine Root, Coarse Root and Leaf in Dominant Shrubs in Dry-hot Valley

LIU Ying^{1, 2}, HE Jingwen^{1, 2}, YU Hang^{1, 2}, LIN Yongming^{1, 2*}, WANG Daojie³

(1. College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China;

2. Key Laboratory of Mountain Hazards and Surface Process, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China;

3. Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China)

Abstract: Analyzing the nutrient content characteristics of plant roots and leaves in ecologically fragile area is helpful to understand the nutrient limitation of plant growth and the synergy between root and leaf, and to determine the plant's adaptability and survival strategies under harsh environmental conditions. In this paper, three dominant shrub species, including *Coriaria sinica*, *Dodonaea viscosa* and *Sophora davidii* in a typical ecologically fragile area-dry and hot valley, were selected to study nutrient contents, stoichiometric ratios and their relationships of root and leaf. The C content of coarse root of *C. sinica* and *D. viscosa* were significantly higher than that of fine root. The P contents of fine root of *C. sinica* was significantly higher than that of coarse root. The difference in nutrient content between fine root and coarse root indicated that the physiological and ecological functions between fine root and coarse root were quite different. C:N and C:P of the coarse root of *C. sinica* and *D. viscosa* were significantly higher than those of fine root. The C:N of fine root and coarse root of *D. viscosa* were significantly higher than those of *C. sinica* and *S. davidii*. The growth of fine root and coarse root in *C. sinica* and *D. viscosa* were limited by N, while that in *S. davidii* was limited by P. Fine root and coarse root nutrients indicated a coordination in nutrient restriction. Except for *S. davidii* C, the contents of C, N and P in leaf of three shrubs were significantly higher than those in fine root and coarse root, indicating that leaf had higher nutrient content. The N and P in leaf of *S. davidii* were significantly higher than those in *C. sinica* and *D. viscosa*, indicating that the nutrient absorption capacity of *S. davidii* was stronger. The ratio of N:P in leaf (with the value of 40.05 in *C. sinica*, 35.34 in *D. viscosa* and 45.26 in *S. davidii*) was significantly higher than that in root, indicating that the growth of the three species' leaves were limited by P. There was no significant correlation between C content of fine root, coarse root and that of leaf, indicating that the source of C of root and leaf were different. There were significant positive correlations between N, P of root and those of leaf, indicating that the main source of N, P in leaf was derived from the root system to absorb soil nutrients, the correlation about N, P between leaf and fine root were stronger. The research results indicated that the plants were integrated in the process of growth and metabolism. The aboveground and underground organs of plants had a synergistic effect in the process of nutrient distribution, the synergy between fine root and aboveground part was stronger than that between coarse root and aboveground part.

Key words: dry-hot valley; shrub; root; leaf; C, N and P content; stoichiometric ratio; Jiangjia Gully