

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

马玉珠^{1,2} 钟全林^{1,2} 靳冰洁^{1,2} 卢宏典^{1,2} 郭炳桥^{1,2} 郑媛^{1,2} 李曼^{1,2}
程栋梁^{1,2*}

¹福建师范大学地理研究所, 福州 350007; ²福建师范大学地理科学学院, 湿润亚热带山地生态国家重点实验室培育基地, 福州 350007

摘要 为了研究中国陆地植物细根碳(C)、氮(N)、磷(P)的空间变化模式, 揭示细根在“温度-植物生理假说”及“生长速率假说”等方面的规律, 该文收集已发表的有关中国陆地植物细根研究的文献, 从中提取细根C、N、P元素含量及其相关数据, 分析了细根C、N、P含量及其比例与经纬度之间的关系。结果表明: 细根N、P元素含量均随纬度增加而增加, P含量随经度增加而降低, N:P随经度增加而增加。细根N、P含量与年平均气温、年降水量均呈负相关关系, 与土壤养分呈正相关关系。在土壤养分、温度、降水量3个非生物因素中, 土壤养分对细根N、P含量的影响最大。该文中细根和粗根的C:P、N:P差异变化不完全支持“生长速率假说”。根系和叶片一样, N、P含量与纬度呈正相关关系, 支持“温度-植物生理假说”, 反映了植物对自然环境的适应策略。

关键词 纬度, 经度, 土壤养分, 温度, 降水

引用格式: 马玉珠, 钟全林, 靳冰洁, 卢宏典, 郭炳桥, 郑媛, 李曼, 程栋梁 (2015). 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, 39, 159–166. doi: 10.17521/cjpe.2015.0015

Spatial changes and influencing factors of fine root carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of plants in China

MA Yu-Zhu^{1,2}, ZHONG Quan-Lin^{1,2}, JIN Bing-Jie^{1,2}, LU Hong-Dian^{1,2}, GUO Bing-Qiao^{1,2}, ZHENG Yuan^{1,2}, LI Man^{1,2}, and CHENG Dong-Liang^{1,2*}

¹Geography Institute of Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China; and ²State Key Laboratory Breeding Base of Humid Subtropical Mountain Ecology, College of Geographical Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

Abstract

Aims Fine roots and leaves are important below- and above-ground functional organs. It is widely recognized that leaf nitrogen (N) and phosphorus (P) stoichiometry displays significant latitudinal variations, and two competing theories (i.e. Temperature-Plant Physiological Hypothesis and Growth Rate Hypothesis) have been proposed to explain this phenomenon. Although considerable efforts have been made to test these theories, comparatively few data have been reported for the plants in China to examine the latitudinal and longitudinal variations in fine root carbon (C), N and P stoichiometry. Accordingly, we compiled an extensive data set of root C, N and P stoichiometry, our objective was to address three main issues: (1) whether the C, N and P stoichiometric latitudinal patterns for roots conform to those reported for leaves, (2) how exactly does root C, N and P stoichiometry changes as a function of longitude, and (3) whether the Temperature-Plant Physiological Hypothesis or Growth Rate Hypothesis can account for the latitudinal patterns observed for fine root stoichiometry.

Methods We compiled data on fine root C, N and P contents, climate, and geographic location, and analyzed the correlations among these variables.

Important findings The N and P contents were higher in fine roots as opposed to coarse roots. The N and P contents in fine roots increased with increasing latitude. P content in fine roots declined with increasing longitude, whereas the N:P of fine roots increased with increasing longitude. The N and P contents in fine roots were negatively correlated with mean annual temperature and mean annual precipitation, but positively correlated with soil nutrient. Among the three abiotic factors (i.e. soil N and P contents, temperature and precipitation), soil N and P levels had the greatest effect on the N and P contents in fine roots. The variations observed in fine and coarse root

C:P and N:P were inconsistent with the Growth Rate Hypothesis, whereas the positive correlations between root N and P contents and latitude were the same as those observed for leaves, which support Temperature-Plant Physiological Hypothesis, reflecting an adaptive strategy to environmental conditions.

Key words latitude, longitude, soil nutrient, temperature, precipitation

Citation: Ma YZ, Zhong QL, Jin BJ, Lu HD, Guo BQ, Zheng Y, Li M, Cheng DL (2015). Spatial changes and influencing factors of fine root carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of plants in China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 159–166. doi: 10.17521/cjpe.2015.0015

通常情况下, 直径(d)小于2 mm的根被视作细根(Vogt *et al.*, 1986; Ruess *et al.*, 2003; Trumbore & Gaudinski, 2003; Geng *et al.*, 2014), $d > 2$ mm的根被视为粗根(Wilcox *et al.*, 2004; 晨乐木格等, 2009)。细根从土壤中吸收水分和养分, 决定植物的生长和存活(Bloom *et al.*, 1985), 是根系中最活跃、最敏感的部分(Burton *et al.*, 2000; Nadelhoffer, 2000)。

生态化学计量学是研究生态系统中能量平衡和多重化学元素平衡的一门科学(Elser *et al.*, 2000), 它使得从基因到生态系统不同层次的生物学研究有机地统一起来。碳(C)元素是组成生物体的基本元素, 氮(N)、磷(P)在植物功能上扮演着重要角色, 是陆地生态系统重要的限制性营养因子, 它们在生物地球化学循环和植物-土壤系统养分循环中起着重要的作用。

国外对细根的研究已有近30年的历史。国内对细根的研究始于20世纪90年代。综合来看, 国内外对细根的研究主要集中在细根分解(Guo *et al.*, 2006; Lin *et al.*, 2011; Sun *et al.*, 2013)、细根周转(Hendrick & Pregitzer, 1993; Hendricks *et al.*, 2000; Kitajima *et al.*, 2010; Kochsiek *et al.*, 2013)、细根寿命(Eissenstat & Yanai, 1997; Dipesh & Schuler, 2013; McCormack & Guo, 2014)、细根形态和结构(Makita *et al.*, 2009; Montagnoli *et al.*, 2012; Beyer *et al.*, 2013; Geng *et al.*, 2014)等方面。大尺度的细根研究不多(Gordon & Jackson, 2000; Yuan & Chen, 2012)。关于细根元素含量的空间变化研究更少。Yuan等(2011)汇编全球细根数据, 分析了细根N、P含量的纬度变化模式, 然而, 对于细根元素含量在经度变化上的研究鲜有报道。

经纬度地带性规律主要受温度和降水的影响, 经度地带性规律干湿度差异明显, 纬度地带性规律热量差异显著。“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具

有更高的N、P含量(Reich & Oleksyn, 2004)。另一方面, “生长速率假说”认为: 生物体在快速生长阶段需要投入更多富P的rRNA来支持蛋白质的合成, rRNA是植物的一个主要P库, rRNA含量的增加将导致细胞中P浓度的增加, 从而使植物表现出低的C:N、C:P和N:P(Sterner & Elser, 2002; Ågren, 2004)。Kerkhoff等(2005)的研究表明: 在寒冷的气候下, 由于生长季较短, 物种生长速率加快, 温带物种组织中P含量比热带物种丰富。结合“生长速率假说”和Odum和Pinkerton (1955)的理论工作可以推出: 代谢过程中养分利用效率随着生长速率的增加而增加(Sterner & Elser, 2002), 因此养分利用效率随着温度的降低、纬度的增加而增加。事实上, 实证研究也表明植物光合养分利用效率和N利用效率随着纬度增加而增加(Korner & Diemer, 1987; Kerkhoff *et al.*, 2005)。中国南北跨纬度近50度, 各地的热量条件差异很大。细根和叶片作为植物地下和地上重要的营养器官, 在功能上联系密切。我们认为细根N、P含量也随着纬度增加而增加。细根具有巨大的吸收表面积, 其生理活性强(张小全和吴可红, 2001), 生命周期短(Dipesh & Schuler, 2013)。因此, 根据“生长速率假说”, 细根N:P、C:N、C:P应小于粗根。中国幅员辽阔, 具有世界上独一无二的生物群区, 可以为检验以上假说提供很好的素材。

本文收集并整理了有关中国植物细根研究的数据, 探索中国植物细根C、N、P元素含量的经纬度变化模式及其影响因子, 同时借助细根C、N、P化学计量学和相关数据验证“温度-植物生理假说”和“生长速率假说”, 以此完善有关中国植物根系的生态化学计量研究。

1 材料和方法

1.1 数据来源

借助“维普网”和“中国知网”, 以“细根”、“养分”或“碳氮”或“氮磷”为关键词, 搜索已发表的有关中

国植物根系研究的文献。在剔除施肥试验、盆栽试验和大棚试验等控制试验研究数据后,整理得到根系的C、N、P含量数据。同时记录的相关数据还包括研究地的经纬度、海拔、年平均气温、年降水量、优势种及其生活型,对于研究地的土壤养分和叶片(绿叶)元素含量等相关数据也一并收集。原始文献中没有提及的研究地的经纬度、气温、降水等数据,我们从其他相关文献中查找或取研究地的中心位置及其气候资料作为参考。共收集细根C、N、P数据302个(其中森林250个,草地52个),粗根390个(其中森林373个,草地8个,湿地9个),叶片C、N、P数据425个(森林351个,草地68个,湿地6个),数据来自68个研究站点,研究区域覆盖了中国的大部分地区(81.28°–135.08° E, 18.20°–53.55° N),年平均气温在–6.7–23.2 °C间变动,年降水量在38.5–4 000 mm变动,涉及的生态系统主要为森林,其次为草原、潮滩湿地等。

有研究把 $d = 2\text{--}5\text{ mm}$ 的根定为中根, $d > 5\text{ mm}$ 的根定为粗根(王庆成, 2004),也有研究将根分为细根、小根、中根和粗根四部分(郝艳茹和彭少麟, 2009; 卢华正和沙丽清, 2009)。本文按照Wilcox等(2004)、晨乐木格等(2009)的方法,依据直径将根分成细根和粗根两部分,其中 $d \leq 2\text{ mm}$ 的根归为细根, $d > 2\text{ mm}$ 的根归为粗根。

1.2 数据分析

根系C、N、P含量及其元素比例数据进行以10为底的对数转换,使其符合或接近正态分布。分析

经纬度变化模式时,分别以经纬度为自变量,根系C、N、P含量及其比率为因变量,采用软件SPSS 17.0做线性回归分析。分析细根N、P含量影响因素时,以细根N、P含量为因变量,土壤养分、年平均气温、年降水量为自变量做多重线性回归分析,利用各自变量与因变量的偏相关系数的绝对值来判断温度、降水、土壤养分对细根养分含量的影响程度。

2 结果

2.1 不同级别根的C、N、P元素含量及其比率

中国植物细根的C、N、P含量的平均值分别为47.39%、0.92%和0.10%,粗根的C、N、P含量分别为45.65%、0.59%和0.06%。细根的N:P、C:N、C:P分别为14.27、59.15、522.10,粗根的N:P、C:N、C:P分别为11.67、121.98、957.27。细根的N、P、N:P均显著大于粗根($p < 0.001$, $p < 0.001$, $p = 0.015$),而细根的C:N、C:P显著小于粗根($p < 0.001$, $p = 0.008$) (表1)。

2.2 根系元素含量及其比例的空间变化模式

2.2.1 纬度变化模式

细根的N、P含量随纬度增加而增加,C:N随纬度增加而降低。粗根的C含量随纬度增加而降低,N:P随纬度增加而降低(表2)。对于所有根系(细根+粗根),C含量随纬度增加而降低,P含量随纬度增加而增加,N:P、C:N随纬度增加而降低。

2.2.2 经度变化模式

从表3可以看出,细根的N、N:P随经度增加而

表1 细根和粗根碳(C)、氮(N)、磷(P)含量及元素比例概况

Table 1 Summary of carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) contents and their ratios in fine roots and coarse roots

	因变量 Dependent variable	<i>n</i>	最小值 Min (%)	最大值 Max (%)	平均值 Mean (%)	标准差 Standard deviation
细根 Fine root	C	33	37.09	58.91	47.39	5.07
	N	146	0.24	2.97	0.92	0.43
	P	123	0.01	0.47	0.10	0.08
	N:P	123	1.63	63.87	14.27	9.88
	C:N	33	23.09	116.02	59.15	27.11
	C:P	17	166.08	1 118.00	522.10	289.86
粗根 Coarse root	C	59	34.80	54.49	45.65	4.42
	N	182	0.07	2.18	0.59	0.33
	P	149	0.01	0.54	0.06	0.05
	N:P	149	1.58	35.07	11.67	6.86
	C:N	55	24.27	560.00	121.98	95.50
	C:P	41	318.15	2 407.22	957.27	551.18

表2 根系碳(C)、氮(N)、磷(P)含量及其计量比的纬度变化模式
Table 2 Latitudinal patterns of carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) contents and their ratios in roots

	因变量 Dependent variable	截距 Intercept	斜率 Slope	R^2	p	n
细根 Fine root	C	1.74	-0.002	0.102	0.070	33
	N	-0.36	0.009	0.133	<0.001	146
	P	-1.54	0.013	0.097	<0.001	123
	N:P	1.21	-0.005	0.016	0.161	123
	C:N	2.20	-0.015	0.259	0.003	33
	C:P	2.95	-0.009	0.085	0.256	17
粗根 Coarse root	C	1.71	-0.002	0.099	0.015	59
	N	-0.21	-0.003	0.006	0.316	182
	P	-1.45	0.005	0.020	0.084	149
	N:P	1.37	-0.012	0.095	<0.001	149
	C:N	2.13	-0.004	0.015	0.373	55
	C:P	2.89	0.001	0.001	0.863	41
细根+粗根 Fine root + coarse root	C	1.71	-0.002	0.081	0.006	92
	N	-0.29	0.003	0.008	0.101	328
	P	-1.50	0.009	0.051	<0.001	272
	N:P	1.29	-0.008	0.047	<0.001	272
	C:N	2.26	-0.012	0.097	0.003	88
	C:P	3.04	-0.007	0.034	0.167	58

表3 根系碳(C)、氮(N)、磷(P)含量及其计量比的经度变化模式
Table 3 Longitudinal patterns of carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) contents and their ratios in roots

	因变量 Dependent variable	截距 Intercept	斜率 Slope	R^2	p	n
细根 Fine root	C	1.76	-0.000 7	0.024	0.386	33
	N	-0.60	0.004 5	0.028	0.042	146
	P	0.35	-0.013 0	0.059	0.007	123
	N:P	-0.46	0.013 4	0.078	0.002	123
	C:N	2.44	-0.006 3	0.098	0.075	33
	C:P	2.15	0.004 7	0.037	0.462	17
粗根 Coarse root	C	1.81	-0.001 3	0.097	0.016	59
	N	-1.24	0.008 4	0.125	<0.001	182
	P	-1.27	-0.000 2	<0.001	0.932	149
	N:P	0.13	0.007 6	0.083	<0.001	149
	C:N	2.76	-0.006 9	0.060	0.071	55
	C:P	2.19	0.006 8	0.056	0.138	41
细根+粗根 Fine root + coarse root	C	1.78	-0.001 1	0.057	0.021	92
	N	-1.13	0.008 2	0.090	<0.001	328
	P	-0.94	-0.002 5	0.005	0.232	272
	N:P	-0.01	0.009 0	0.077	<0.001	272
	C:N	2.80	-0.008 2	0.084	0.006	88
	C:P	2.24	0.005 6	0.033	0.172	58

增加, P含量随经度增加而降低。粗根C含量随经度增加而降低, N、N:P随经度增加而增加。细根和粗根放在一起分析, C、C:N随经度增加而降低, N、N:P随经度增加而增加。

2.3 细根养分含量的影响因素

以温度、降水、土壤养分及其组合为自变量, 细根N、P含量为因变量做线性回归分析, 发现随着自变量的增加, 线性拟合程度逐渐改善, 尤其是土壤因素加入后, 拟合程度明显增强(表4)。细根N、P含量与温度、降水、土壤养分均存在显著的线性关系, 从回归斜率可以看出, 细根N含量比P含量对温度的响应更敏感, 细根P含量比N含量对降水的响应更敏感。细根N、P含量与温度和降水均呈显著负相关关系, 与土壤养分呈显著正相关关系。

以细根N、P含量为因变量, 土壤、温度、降水为自变量做多重线性回归分析, 从各自变量对因变量的偏相关系数的绝对值可以看出, 对细根N含量的影响, 土壤>降水>温度, 即 $0.283 > |-0.106| > |-0.047|$; 对细根P含量的影响, 土壤>温度>降水, 即 $0.419 > |-0.336| > 0.228$ 。在不考虑土壤养分因子的情况下, 仅分析气温和降水两个气候因子对细根养分含量的影响, 结果发现温度对细根N含量的影响大于降水($|-0.226| > |-0.062|$), 降水对细根P含量的影响大于温度($|-0.147| > |-0.008|$) (表5)。

3 讨论

3.1 根系元素含量及其比例

本研究中细根的C、N、P含量平均值分别为47.39%、0.916%和0.0954%。Yuan等(2011)对全球细根进行研究发现, 细根的N含量在0.99%–1.12%之间, P含量在0.055%–0.085%之间。本研究细根N含量小于全球水平, P含量大于全球水平。经分析, 我们发现本文研究中缺少高N、低P的热带森林, 而多低N、高P的温带森林和草原, 致使本文结果N含量偏低, P含量偏高。

本研究中的细根N、P含量均显著大于粗根, 与Gordon和Jackson (2000)、Yuan等(2011)的研究结果相同, 然而与其他研究结果不同, 本研究中细根C含量与粗根差异不显著($p = 0.255$)。笔者认为, 造成以上结果可能有如下原因: 一是本研究中C元素样本数据量偏小(细根33, 粗根59), 二是搜索到的同一地区同一物种细根和粗根数据不全面, 有些物种

表4 细根氮(N)、磷(P)含量及其影响因子的线性回归关系
Table 4 Linear regression relationship between fine root nitrogen (N) and phosphorus (P) contents and the influencing factors

	N			P		
	斜率 Slope	R ²	n	斜率 Slope	R ²	n
年平均气温 MAT	-6.8E-3	0.105***	146	-8.3E-3	0.056**	123
年降水量 MAP	-8.4E-5	0.061**	146	-1.6E-4	0.077**	123
年平均气温+年降水量 MAT + MAP		0.109***	146		0.077**	123
土壤N Soil N	0.17	0.112**	80			
土壤P Soil P				0.36	0.154**	65
气候+土壤N Climate + soil N		0.154**	80			
气候+土壤P Climate + soil P					0.250**	65

MAT, mean annual temperature; MAP, mean annual precipitation. **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$.

表5 细根氮(N)、磷(P)含量各影响因子偏相关系数表
Table 5 Table of partial correlation coefficients of factors influencing fine root nitrogen (N) and phosphorus (P) contents

	年平均气温 MAT	年降水量 MAP	土壤N Soil N	土壤P Soil P	n	R ²	p
细根N Fine root N	-0.047	-0.106	0.283		80	0.154	0.005
细根P Fine root P	-0.336	0.228		0.419	65	0.250	0.001
细根N Fine root N	-0.226	0.062			146	0.109	<0.001
细根P Fine root P	-0.008	-0.147			123	0.077	0.008

MAT, mean annual temperature; MAP, mean annual precipitation.

只涉及细根,有些只涉及粗根,不同地区、不同物种间元素含量的差异掩盖了细根和粗根间C元素含量的差异。因此,根系C含量随根系直径的变化趋势还需要更大的数据集来验证。

本研究表明细根的C:N、C:P小于粗根, N:P大于粗根,该结果与“生长速率”假说的预测不完全相符。“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(Elser *et al.*, 1996; Sterner & Elser, 2002)。Makino和Cotner (2004)对多种细菌混合的实验研究发现,在高C:P供应的条件下, P含量的增加与细菌生长速率呈正比;以低C:P供应时, N:P和C:P也随着细菌生长速率的增加而增加。因此, Makino和Cotner (2004)认为在P限制的情况下,细菌群落的生态化学计量比符合“生长速率假说”,而在不受P限制的情况下,细菌群落生长情况不符合“生长速率假说”的预测结果。Koerselman和Meuleman (1996)通过对湿地植被施肥试验的研究表明, N:P < 14可以认为是受N限制, N:P > 16是受P限制。本研究中细根和粗根的N:P分别为14.27和11.67,均不受P限制,因此,可能与Makino和Cotner (2004)的研究相似,由于P不受限制这个原因,导致本研究细根生态化学计量比与“生长速率假说”不完

全相符。

细根和叶片都是植物重要的营养器官,在功能上联系密切(Jackson *et al.*, 1997)。我们在收集细根数据的同时,也收集了叶片的C、N、P数据,结果发现叶片C、N、P含量平均值分别为45.91%、1.8%和0.23%, N、P含量均显著大于细根($p < 0.001$, $p < 0.001$), C含量与细根相当($p = 0.076$)。本研究中叶片N、P含量绝对值大于细根N、P含量绝对值,与Yuan等(2011)的研究结果一致。Foulds (1993)对澳大利亚西南部696种植物的地上部分(叶和茎)研究发现:植物N、P含量分别为1%和0.08%,显著小于本研究结果($p < 0.001$, $p < 0.001$)。Gordon和Jackson (2000)发现Foulds (1993)的研究中地上部分N、P含量与其研究的细根N、P含量基本一致,因此他们认为鉴于细根采样的难度,可以把地上部分或叶片N、P含量作为细根N、P含量的一个替代指标。然而,从本研究结果看,细根N、P含量和叶片相差很大,用叶片N、P含量替代细根并不可行。Reich和Oleksyn (2004)、Yuan等(2011)对全球尺度叶片进行研究,其观测值均远远大于Foulds (1993)的观测值。因此,澳大利亚西南部植被的叶片N、P含量偏低可能只是一个区域性问题。

3.2 细根化学计量学的空间变化及其影响因素

细根的N、P含量随纬度增加而增加(表2),纬度

地带性主要受温度控制, 细根N、P含量与温度均呈显著的负相关关系(表4), 该结果支持“温度-植物生理假说”。高的N、P含量加强了植物的代谢活动和生长速率, 抵消了高纬度的低温对植物体中富N的酶和富P的RNA的生物化学反应速率降低的效应(Tjoelker *et al.*, 1999; Weih & Karlsson, 2001; Woods *et al.*, 2003), 这是植物对自然环境的一种适应。

Han等(2011)研究中国植物叶片11种元素的计量格局及其生态驱动机制发现, 叶片N、P含量均随经度增加而降低。而本研究表明细根N含量随经度增加而增加, P含量随经度增加而降低。中国的降水分布从东南沿海向西北内陆逐渐减少, 经度地带性主要受降水因素的影响。本文研究中细根N、P含量与降水均呈负相关关系, 从回归系数可以看出细根P元素对降水的响应比N元素更敏感(表4), 因此细根P含量在经度上表现出从西向东降低的趋势。而N元素在经度上呈现出由西向东增加的趋势可能有如下原因: (1)氮沉降。Liu等(2013)研究发现近30年(1980–2010)中国人口相对密集和农业集约化程度更高的中东部地区(尤其是华北平原)氮素沉降量高于西部地区, 甚至高于北美任何地区, 与西欧20世纪80年代氮沉降高峰时的数量相当。(2)温度和降水不同程度的影响。N元素对温度的响应比P元素敏感(表4), 温度对N元素的影响程度大于降水(表5)。通过散点图发现, N含量数据在117° E附近、22°–32° N和37°–47° N范围内尤其密集, 可能受37°–47° N高纬度的影响N含量数值偏高, 加之降水对N元素的影响不如温度强烈, 使得N元素在经度上呈现出东部偏高的趋势。

经纬度梯度通过温度和降水影响土壤的有效性。热带地区的土壤通常形成较早, 高温多雨的气候使土壤受到更多的风化和淋溶, 因而土壤N、P有效性较低。温带地区的土壤形成较晚, 风化淋溶不充分, 土壤的N、P有效性相对较高(Crews *et al.*, 1995; Chadwick *et al.*, 1999; Hedin *et al.*, 2003)。植物细根从土壤中吸收水分和养分, 在非农业环境中, 土壤资源比其他任何一个因素对植物生长的影响都要大(Dipesh & Schuler, 2013)。这与本研究中土壤养分对细根养分的影响程度最大的研究结果相符。He等(2008)对中国草原群落的叶片N:P的研究也发现, 研究地的土壤和物种本身, 而非直接的气候因素, 是草地植物叶片化学计量的主要决定因子。

本研究中温度和降水两个气候因子对细根N、P含量的影响模式不同: 在考虑土壤养分因子时, 温度对细根P含量的影响程度大于降水, 降水对细根N含量的影响程度大于温度。该结果和Han等(2011)对多种植物叶片营养元素的生态驱动机制的研究一致, 即降水比温度对叶片N元素的影响更大。然而不考虑土壤因素, 仅仅分析温度和降水两个因子对细根N、P含量的影响时, 得出与上述相反的结果(表5)。我们认为这是由分析时数据量的差异引起的, 在同时考虑土壤、温度、降水3个因子对细根N、P含量的影响时, 完整的数据量分别为80和65, 在仅考虑温度和降水两个因子对细根N、P含量的影响时, 完整的数据量分别为146和123。目前对细根N、P含量的研究不如叶片充分, 本文整理汇编的细根N、P含量数据量有限, 温度和降水两个气候因子对细根N、P的差异影响有待进一步深入研究。从本文来看, 温度对细根N含量的影响大于降水量, 降水量对细根P含量的影响大于温度这个结果能在一定程度上解释细根N含量随经度增加而增加的结果。

4 结论

综上所述, 在资源摄取方面, 对于与叶片有同等重要地位的细根来说, 其在“生长速率假说”和“温度-植物生理假说”方面的规律还不明确。本文通过对中国各地区植物细根C、N、P元素含量及其相关数据的收集和分析, 揭示了细根N、P元素含量随经纬度的变化规律及其影响因素, 这对了解中国植物细根营养元素的空间分布具有很大帮助。地球表面各地接受的太阳辐射量不同, 热量条件呈现沿纬线方向伸展、沿纬度变化方向更替的变化规律, 本研究表明细根N、P含量随纬度增加而增加, 且与年平均气温呈显著负相关关系, 这与叶片化学计量的纬度变化模式一致, 支持“温度-植物生理假说”。中国的经度地带性干湿差异明显, 植物细根N、P含量与年降水量均呈显著负相关关系, 细根P含量呈现随经度增加而降低的趋势。然而鉴于温度、降水对细根N、P含量的影响程度不同以及中国氮沉降的空间差异, N元素随经度变化的研究还有待深入。随着今后对细根和氮沉降研究的不断发展, 通过建立丰富的数据集, 深入、系统地开展中国植物细根生态化学计量的时空变化研究将成为可能。

基金项目 国家自然科学基金(31170374、31170596)

和31370589)、福建省教育厅新世纪优秀人才支持计划(JA12055)和福建省杰出青年基金(2013J06009)。

参考文献

- Ågren GI (2004). The C:N:P stoichiometry of autotrophs-theory and observations. *Ecology Letters*, 7, 185–191.
- Beyer F, Hertel D, Leuschner C (2013). Fine root morphological and functional traits in *Fagus sylvatica* and *Fraxinus excelsior* saplings as dependent on species, root order and competition. *Plant and Soil*, 373, 143–156.
- Bloom AJ, Chapin F III, Mooney HA (1985). Resource limitation in plants: An economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16, 363–392.
- Burton AJ, Pregitzer KS, Hendrick RL (2000). Relationships between fine root dynamics and nitrogen availability in Michigan northern hardwood forests. *Oecologia*, 125, 389–399.
- Chadwick OA, Derry LA, Vitousek PM, Huebert BJ, Hedin LO (1999). Changing sources of nutrients during four million years of ecosystem development. *Nature*, 397, 491–497.
- Crews TE, Kitayama K, Fownes JH, Riley RH, Herbert DA, Mueller-Dombois D, Vitousek PM (1995). Changes in soil phosphorus fractions and ecosystem dynamics across a long chronosequence in Hawaii. *Ecology*, 76, 1407–1424.
- Dipesh KC, Schuler JL (2013). Estimating fine-root production and mortality in the biomass plantations. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 44, 2514–2523.
- Eissenstat DM, Yanai RD (1997). The ecology of root lifespan. *Advances in Ecological Research*, 27, 1–60.
- Elser JJ, Dobberfuhl DR, MacKay NA, Schampel JH (1996). Organism size, life history, and N:P stoichiometry: Towards a unified view of cellular and ecosystem processes. *Bioscience*, 46, 674–684.
- Elser JJ, Sterner RW, Corokhova E, Fngan WF, Markow TA, Conter JB, Hanrison JF, Hobbie SE, Odell GM, Weider LW (2000). Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters*, 3, 540–550.
- Foulds W (1993). Nutrient concentrations of foliage and soil in South-western Australia. *New Phytologist*, 125, 529–546.
- Geng Y, Wang L, Jin DM, Liu HY, He JS (2014). Alpine climate alters the relationships between leaf and root morphological traits but not chemical traits. *Oecologia*, 175, 445–455.
- Gordon WS, Jackson RB (2000). Nutrient concentrations in fine roots. *Ecology*, 81, 275–280.
- Guo LB, Halliday MJ, Gifford RM (2006). Fine root decomposition under grass and pine seedlings in controlled environmental conditions. *Applied Soil Ecology*, 33, 22–29.
- Han WX, Fang JX, Reich PB, Ian Woodward F, Wang ZH (2011). Biogeography and variability of eleven mineral elements in plant leaves across gradients of climate, soil and plant functional type in China. *Ecology Letters*, 14, 788–796.
- Hao YR, Peng SL (2009). Roots of different dominant tree species in zonal vegetation in southern subtropical China. *Journal of Beijing Forestry University*, 31(2), 25–30. (in Chinese with English abstract) [郝艳茹, 彭少麟 (2009). 南亚热带地带性植被优势树种根系的研究, 北京林业大学学报, 31(2), 25–30.]
- He JS, Wang L, Flynn DFB, Wang XP, Ma WH, Fang JY (2008). Leaf nitrogen: Phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes. *Oecologia*, 155, 301–310.
- Hedin LO, Vitousek PM, Matson PA (2003). Nutrient losses over four million years of tropical forest development. *Ecology*, 84, 2231–2255.
- Hendrick RL, Pregitzer KS (1993). The dynamics of fine root length, biomass, and nitrogen content in two northern hardwood ecosystems. *Canadian Journal of Forest Research*, 23, 2507–2520.
- Hendricks JJ, Aber JD, Nadelhoffer KJ, Hallett RD (2000). Nitrogen controls on fine root substrate quality in temperate forest ecosystems. *Ecosystems*, 3, 57–69.
- Jackson RB, Mooney HA, Schulze ED (1997). 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*, 94, 7362–7366.
- Kerkhoff AJ, Enquist BJ, Elser JJ, Fagan WF (2005). Plant allometry, stoichiometry and the temperature-dependence of primary production. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 14, 585–598.
- Kitajima K, Anderson KE, Allen MF (2010). Effect of soil temperature and soil water content on fine root turnover rate in a California mixed conifer ecosystem. *Journal of Geophysical Research*, 115, G04032, doi: 10.1029/2009JG001210.
- Kochsiek A, Tan S, Russo SE (2013). Fine root dynamics in relation to nutrients in oligotrophic Bornean rain forest soils. *Plant Ecology*, 214, 869–882.
- Koerselman W, Meuleman AFM (1996). The vegetation N:P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 33, 1441–1450.
- Korner C, Diemer M (1987). *In situ* photosynthetic responses to light, temperature and carbon dioxide in herbaceous plants from low and high altitude. *Functional Ecology*, 1, 179–194.
- Lin CF, Yang YS, Guo JF, Chen GS, Xie JS (2011). Fine root decomposition of evergreen broadleaved and coniferous tree species in mid-subtropical China: Dynamics of dry mass, nutrient and organic fractions. *Plant and Soil*, 338, 311–327.
- Liu XJ, Zhang Y, Han WX, Tang AH, Shen JL, Cui ZL, Vitousek P, Erisman JW, Goulding K, Christie P, Fangmeier A, Zhang FS (2013). Enhanced nitrogen deposition over China. *Nature*, 494, 459–462.
- Lu HZ, Sha LQ (2009). A decomposition dynamics study of different-size roots between a tropical rainforest and a

- rubber plantation in Xishuangbanna, Yunnan, SW China. *Journal of Yunnan University (Natural Science Edition)*, 31, 528–533. (in Chinese with English abstract) [卢华正, 沙丽清 (2009). 西双版纳热带季节雨林与橡胶林不同径级根分解. 云南大学学报(自然科学版), 31, 528–533.]
- Makino W, Cotner JB (2004). Elemental stoichiometry of a heterotrophic bacterial community in a freshwater lake: Implications for growth- and resource-dependent variations. *Aquatic Microbial Ecology*, 34, 33–41.
- Makita N, Hirano Y, Dannoura M, Kominami Y, Mizoguchi T, Ishii H, Kanazawa Y (2009). Fine root morphological traits determine variation in root respiration of *Quercus serrata*. *Tree Physiology*, 29, 579–585.
- McCormack ML, Guo DL (2014). Impacts of environmental factors on fine root lifespan. *Frontiers in Plant Science*, 5, 205.
- Montagnoli A, Terzaghi M, Iorio AD, Stefania G, Scippa S, Chiatante D (2012). Fine-root morphological and growth traits in a Turkey-oak stand in relation to seasonal changes in soil moisture in the Southern Apennines, Italy. *Ecological Research*, 27, 1015–1025.
- Nadelhoffer KJ (2000). The potential effects of nitrogen deposition on fine-root production in forest ecosystems. *New Phytologist*, 147, 131–139.
- Odum HT, Pinkerton RC (1955). Time's speed regulator: The optimum efficiency for maximum power output in physical and biological systems. *The American Naturalist*, 43, 331–343.
- Reich PB, Oleksyn J (2004). 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*, 101, 11001–11006.
- Ruess RW, Hendrick RL, Burton AJ, Pregitzer KS, Sveinbjornsson B, Allen MF, Maurer GE (2003). Coupling fine root dynamics with ecosystem carbon cycling in black spruce forests of interior Alaska. *Ecological Monographs*, 73, 643–662.
- Sterner RW, Elser JJ (2002). *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton University Press, Princeton, USA. 145–177.
- Sun T, Mao ZJ, Han YY (2013). Slow decomposition of very fine roots and some factors controlling the process: A 4-year experiment in four temperate tree species. *Plant and Soil*, 372, 445–458.
- Tjoelker MG, Reich PB, Oleksyn J (1999). Changes in leaf nitrogen and carbohydrates underlie temperature and CO₂ acclimation of dark respiration in five boreal tree species. *Plant, Cell & Environment*, 22, 767–778.
- Trumbore SE, Gaudinski JB (2003). The secret lives of roots. *Science*, 302, 1344–1345.
- Uriankhai T, Liu MS, Huang Z, Chen B, Zhang MJ, Xu C (2009). Distribution pattern of root biomass and interspecific relationship in *Achnatherum splendens-sophora alopecuroides* community in Northwest China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33, 748–754. (in Chinese with English abstract) [晨乐木格, 刘茂松, 黄峥, 陈斌, 张明娟, 徐驰 (2009). 我国西北地区芨芨草-苦豆子群落根系分布与种间关系. 植物生态学报, 33, 748–754.]
- Vogt KA, Grier CC, Vogt DJ (1986). Production, turnover, and nutrient dynamics of above-and belowground detritus of world forests. *Advances in Ecological Research*, 15, 303–377.
- Wang QC (2004). Fine roots responses of manchurian ash and Korean larch to soil nutrients heterogeneity. PhD dissertation, College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin. (in Chinese) [王庆成 (2004). 水曲柳落叶松细根对土壤养分空间异质性的反应. 博士学位论文, 东北林业大学林学院, 哈尔滨.]
- Weih M, Karlsson PS (2001). Growth response of mountain birch to air and soil temperature: Is increasing leaf-nitrogen content an acclimation to lower air temperature? *New Phytologist*, 150, 147–155.
- Wilcox CS, Ferguson JW, Fernandez GCJ, Nowak RS (2004). Fine root growth dynamics of four Mojave Desert shrubs as related to soil moisture and microsite. *Journal of Arid Environments*, 56, 129–148.
- Woods HA, Makino W, Cotner JB, Hobbie SE, Harrison JF, Acharya K, Elser JJ (2003). Temperature and the chemical composition of poikilothermic organisms. *Functional Ecology*, 17, 237–245.
- Yuan ZY, Chen HYH (2012). A global analysis of fine root production as affected by soil nitrogen and phosphorus. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279, 3796–3802.
- Yuan ZY, Chen HYH, Reich PB (2011). Global-scale latitudinal patterns of plant fine-root nitrogen and phosphorus. *Nature Communications*, 2, 344.
- Zhang XQ, Wu KH (2001). Fine-root production and turnover for forest ecosystems. *Scientia Silvae Sinicae*, 37(3), 126–138. [张小全, 吴可红 (2001). 森林细根生产和周转研究. 林业科学, 37(3), 126–138.]

责任编辑: 阎恩荣 责任编辑: 王 蔚