

DOI: 10.13718/j.cnki.xdzk.2022.07.002

三峡库区消落带落羽杉细根碳氮磷化学计量特征及其与土壤养分的关系研究

谭雪¹, 李留彬², 向国伟², 刘明辉³,
殷凡¹, 耿倩雯¹, 李昌晓¹

1. 西南大学 生命科学学院/三峡库区生态环境教育部重点实验室/三峡库区植物生态与资源重点实验室, 重庆 400715;
2. 重庆市林业投资开发有限责任公司, 重庆 401120; 3. 宝鸡文理学院 化学化工学院, 陕西 宝鸡 721000

摘要: 为了进一步明确落羽杉在消落带的生态适应策略, 对三峡库区消落带适生木本植物落羽杉细根 C, N, P 生态化学计量特征及其与土壤养分间的关系进行了研究。实验样地为重庆市忠县石宝镇汝溪河流域的三峡库区消落带植被修复示范基地, 以消落带浅淹(SS, 即对照)、中度水淹(MS)、深度水淹(DS)3个处理组的落羽杉(*Taxodium distichum*)幼林为研究对象, 分别测定其植株生长指标、细根($d \leq 2$ mm)元素质量分数(C, N, P)以及对应 0~20 cm 土壤样品元素质量分数(C, N, P, AN, AP)。结果表明: 随着水淹时间的延长和水淹强度的增加, 落羽杉的株高、冠幅、基径和胸径差异均有统计学意义($p < 0.05$), 结果从大到小依次为: SS组、MS组、DS组; 不同的水淹处理对落羽杉细根 C, N, P 生态化学计量特征的影响不同, MS和DS组的 C, N, P 质量分数及其比值均与SS组差异有统计学意义($p < 0.05$); 相关性分析表明, 细根 C 质量分数、C:N、C:P 和 N:P 比值与落羽杉的生长指标呈显著或极显著正相关关系, 细根 N, P 质量分数与落羽杉的生长指标呈现显著或极显著负相关关系; 除土壤 P 质量分数与细根 P 质量分数显著正相关外, 土壤养分质量分数与落羽杉细根 C, N 元素质量分数的相关性无统计学意义或呈负相关关系。实验表明: 三峡库区消落带适生植物落羽杉对 P 元素的需求主要依赖于实生土壤中的 P 元素, C, N, P 元素质量分数和实生土壤养分处于不完全同步的模式。

关键词: 三峡库区; 消落带; 落羽杉; 细根; 土壤养分;

生态化学计量学

中图分类号: S154.1

文献标志码: A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



文章编号: 1673-9868(2022)07-0014-10

Ecological Stoichiometric Characteristics of Carbon, Nitrogen, and Phosphorus in the Fine Root of *Taxodium distichum* and Their Correlation with Soil Nutrients in the Riparian Zone of the Three Gorges Reservoir Region

收稿日期: 2022-05-05

基金项目: 国家自然科学基金项目(31960038); 重庆市科技兴林项目(2021-9); 西南大学生命科学学院科学基金项目(20212005406201)。

作者简介: 谭雪, 硕士研究生, 主要从事环境生态学研究。

通信作者: 李昌晓, 博士, 教授。

TAN Xue¹, LI Liubin², XIANG Guowei², LIU Minghui³,
YIN Fan¹, GENG Qianwen¹, LI Changxiao¹

1. School of Life Sciences, Southwest University/Key Laboratory of Eco-environment in the Three Gorges Reservoir Region (Ministry of Education)/Chongqing Key Laboratory of Plant Ecology and Resources Research in the Three Gorges Reservoir Region, Chongqing 400715, China;
2. Chongqing Forestry Investment Development Co. Ltd., Chongqing 401120, China;
3. School of Chemistry and Chemical Engineering, Baoji University of Arts and Sciences, Baoji Shaanxi 721000, China

Abstract: In order to clarify on the ecological adaptation strategies of suitable riparian restoration woody plants, stoichiometric characteristics of C, N and P in the fine roots as well as the relationships between C, N, P and soil nutrients of *Taxodium distichum* were studied in the riparian zone of the Three Gorges Reservoir (TGR). The research was carried out in a demonstration base for vegetation restoration in the Three Gorges Reservoir area in Ruxi River Basin, Shibao Town, Zhong County, Chongqing. In this study, young forests of *T. distichum* were divided into three groups according to the elevation as shallow waterlogging (SS, control), moderate waterlogging (MS), and deep waterlogging (DS). Plant growth indices, element content (C, N, P) in fine roots ($d \leq 2$ mm) and element content (C, N, P, AN, AP) of soil samples between 0–20 cm depths were determined. The results showed that the height, crown width, basal diameter and DBH of *T. distichum* were significantly different with the increase in the duration and intensity of flooding ($p < 0.05$). Different waterlogging treatments i. e., SS group, MS group and DS group had different effects on the C, N and P ecological stoichiometry of fine roots of *T. distichum*. The C, N and P contents and ratios of MS and DS groups were significantly different from those of the SS group ($p < 0.05$). Correlation analysis showed that C content, C : N, C : P and N : P ratios in the fine roots were significantly positively correlated with the growth indexes of *T. distichum*. The N : P contents in fine roots were significantly negatively correlated with the growth indexes of *T. distichum*. There was no significant negative correlation between soil nutrient content and C and N content in the fine roots of *T. distichum*, except that P content in soil was significantly positively correlated with the P content in fine roots. The results showed that the demand for P in the water-level-fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir area was mainly dependent on P in the growing soil. The contents of C, N and P elements were not completely synchronized with the nutrients in the soils.

Key words: Three Gorges Reservoir; riparian zone; *Taxodium distichum*; fine root; soil nutrient; ecological stoichiometry

三峡水库完工后形成的消落带使库区两岸植物遭受了长时间、高强度的反季节水淹胁迫^[1-2], 造成植物根部缺氧, 影响根系呼吸。植株长时间缺氧会导致根系对营养元素的运输与吸收受阻^[2], 继而导致与植物根系密切相关的土壤养分质量分数随之发生变化。适生植物与实生土壤生态系统养分通量的关键途径是通过根系死亡和分解等过程释放养分^[3]。植物细根是直径小于 2 mm、极具生理活性的根系, 其作为连接地上和地下部分的重要营养器官, 对土壤环境变化的敏感性较强^[4], 极大地影响着生态系统的循环过程和性质^[5]。相对于叶片来说, 细根 C, N, P 质量分数特征更直接地受到土壤养分的影响^[6-7], 因为实生土壤中养分的变化首先会影响到植物根系, 养分限制作用将首先体现在植物的细根上^[8]。在每年的 C 和实生土壤养分输入方面, 适生植物细根的贡献往往等于或超过分解的叶片^[9], 其生态化学计量特征则有助于建立植物组织、土壤等不同生态系统成分之间的联系^[10-11], 所以细根在三峡库区消落带生态系统的 C 和养分循环中起着重要的作用。

C, N, P 是组成库区消落带适生植物的主要元素, 其与植物体关键结构的合成以及相应功能的发挥密切相关^[12-13]。同时, 3 种元素之间的比值关系也能够反映适生植物的生长状态与相应代谢条件。目前已有

大量关于植物 C, N, P 化学计量特征的研究, 但大多集中在湿地、森林、草原等生态系统^[11, 14-15], 且主要是针对植物地上部分(茎和叶片)^[16-17]及土壤^[18-19]生态化学计量学进行研究. 较少有研究关注三峡库区消落带特定水文节律下植物—实生土壤生态系统的化学计量特征, 而且由于三峡库区植物根系分布复杂、根系难获取等条件限制^[20], 对库区消落带植物地下部分(尤其是细根)C, N, P 化学计量特征随水淹程度的变化规律及其与土壤养分关系的研究也较少. 关于细根 C, N, P 化学计量特征与土壤养分间的关系, 陈晓萍等^[21]研究武夷山不同海拔黄山松(*Pinus hwangshanensis*)细根化学计量特征对土壤养分的适应性, 发现细根的 P 质量分数主要受土壤 P 供应量的限制; Ladanai 等^[22]研究瑞典苏格兰松(*Pinus sylvestris*)和挪威云杉(*Pinus abies*)森林发现植物细根与土壤之间的 C, N, P 质量分数及化学计量比呈显著正相关; 但 Wurzbarger 等^[23]研究热带森林发现植物细根和土壤养分间无显著的相关性. 由于细根寿命较短、周转较快, 并且其死亡和分解后会释放大量的 C 和养分归还给土壤^[24], 故本实验选择三峡库区消落带的植物细根进行 C, N, P 生态化学计量特征及其与土壤养分间的关系研究, 这对于明确三峡库区消落带植物—土壤系统结构稳定的维持机制有重要意义.

落羽杉(*Taxodium distichum*)是杉科, 落羽杉属落叶乔木, 具有根系发达、耐水淹等特点, 是三峡库区消落带最适宜的先鋒树种, 广泛用于消落带地区的种植^[25]. 基于此, 本实验选择消落带落羽杉为研究对象, 分析其细根 C, N, P 生态化学计量特征及其与土壤养分间的关系, 探究消落带不同水淹处理下落羽杉细根 C, N, P 化学计量特征的差异以及土壤养分对落羽杉细根 C, N, P 化学计量特征的影响. 本研究可为揭示适生植物落羽杉对消落带特殊环境的适应机制及后续消落带植被修复工作提供理论依据.

1 材料与方法

1.1 实验地概况

本研究区域地处三峡水库中心地带, 课题组前期(2012年)在重庆市忠县石宝镇共和村汝溪河流域建立三峡库区消落带植被修复示范基地(107°32′—108°14′E, 30°03′—30°35′N), 面积约 13.3 hm². 样地所在汝溪河属于长江一级支流, 属亚热带东南季风气候, 四季分明, 降水充沛, 年积温为 5 787 °C, 年均气温 18.2 °C, 太阳总辐射能 3.5 × 10⁵ J/cm², 年平均降雨量 1 200 mm^[26]. 结合消落带水位变动状况及植物实际生长情况, 将落羽杉栽植于海拔 165~175 m, 栽植时为两年生幼苗, 栽植后及时浇水及拔草, 经过 6 年的反复水淹, 植物生长状况良好.

1.2 样品采集与处理

采样时间为 2018 年 9 月, 采样海拔为 165, 170, 175 m, 分别对应年约 170 d 水淹(即深度水淹: Deep Submergence, DS)、110 d 水淹(即中度水淹: Moderate Submergence, MS)、全年几乎无水淹(浅淹组, 即对照, Shallow Submergence, SS). 分别用测高杆、卷尺及游标卡尺测定木本株高、冠幅、胸径、基径等指标(表 1).

表 1 不同水淹处理下落羽杉的生长特征参数

处理	株高/m	冠幅/m ²	基径/mm	胸径/mm
DS	5.19 ± 0.01a	5.21 ± 0.22a	83.95 ± 1.74a	54.94 ± 0.22a
MS	5.35 ± 0.02b	6.55 ± 0.20b	92.01 ± 1.97b	63.12 ± 0.58b
SS	6.70 ± 0.08c	8.16 ± 0.27c	102.43 ± 1.05c	71.26 ± 2.01c

注: 数据为平均值 ± 标准误(n=5); 不同小写字母表示不同水淹处理之间的差异有统计学意义(p < 0.05). 下同.

取样时, 在每个海拔随机选取 5 株长势良好且规格相似的落羽杉植株, 分别进行细根和对应植株表层土壤的样品采集, 本实验中共采集到混合土壤及细根样本各 45 个. 细根是在以对应植株根部为中心圆点, 半径为 0.25 m 的土壤内等距离挖取, 表层土壤的采集是挖取相应范围内深度为 0~20 cm 的土壤. 采样完成后将土壤及细根样本放入装有冰袋的泡沫箱, 立即运回实验室. 植物细根样品首先用超纯水进行清洗, 然后置于烘箱, 先 105 °C 进行杀青, 持续时间为 5min, 后续烘干至恒质量后对细根进行研磨处理至粉碎状. 土壤样品用于测定土壤元素质量分数, 自然风干后研磨过筛(1 mm 和 0.25 mm). 土壤和细根 C, N 质

量分数采用元素分析仪(Elementar Vario EL, Germany)测定, 碱解氮质量分数采用碱解—扩散法测定, 细根 P 质量分数、土壤全 P 和速效 P 质量分数采用电感耦合等离子体发射光谱仪(ICP-OES, Thermo Fisher iCAP 6300, UK)测定^[27]。

1.3 数据处理

采用单因素方差分析(One-way ANOVA)比较不同水淹处理组落羽杉细根 C, N, P 元素质量分数及化学计量比的差异, 多重比较采用 Duncan 法; 对不同量纲的数据进行标准化处理后, 采用 Pearson 相关分析分析细根 C, N, P 元素化学计量特征与土壤养分之间的关系及植物生长指标与细根化学计量特征间的关系, 采用 SPSS 22.0 软件进行数据分析处理, Origin 9.0 软件制图。

2 结果与分析

2.1 植物生长状况

植株的各项生长特征指标在不同处理组之间差异有统计学意义($p < 0.05$, 表 1), 从大到小均依次为 SS 组、MS 组、DS 组。

2.2 不同海拔落羽杉细根 C, N, P 化学计量特征

水淹处理对植株细根 C, N, P 化学计量特征有着显著的影响(表 2), 其中水淹处理显著影响落羽杉细根 C, N 质量分数($p < 0.05$), 极显著影响 P 质量分数、C : N 比值、C : P 比值和 N : P 比值($p < 0.01$)。

表 2 水淹处理对落羽杉细根生态化学计量特征的影响

	碳质量分数	氮质量分数	磷质量分数	碳氮比 C : N	碳磷比 C : P	氮磷比 N : P
F 检验	6.239	5.176	32.822	8.898	53.708	36.211
p	0.014*	0.024*	0.000**	0.004**	0.000**	0.000**

注: ** $p < 0.01$; * $p < 0.05$, 下同。

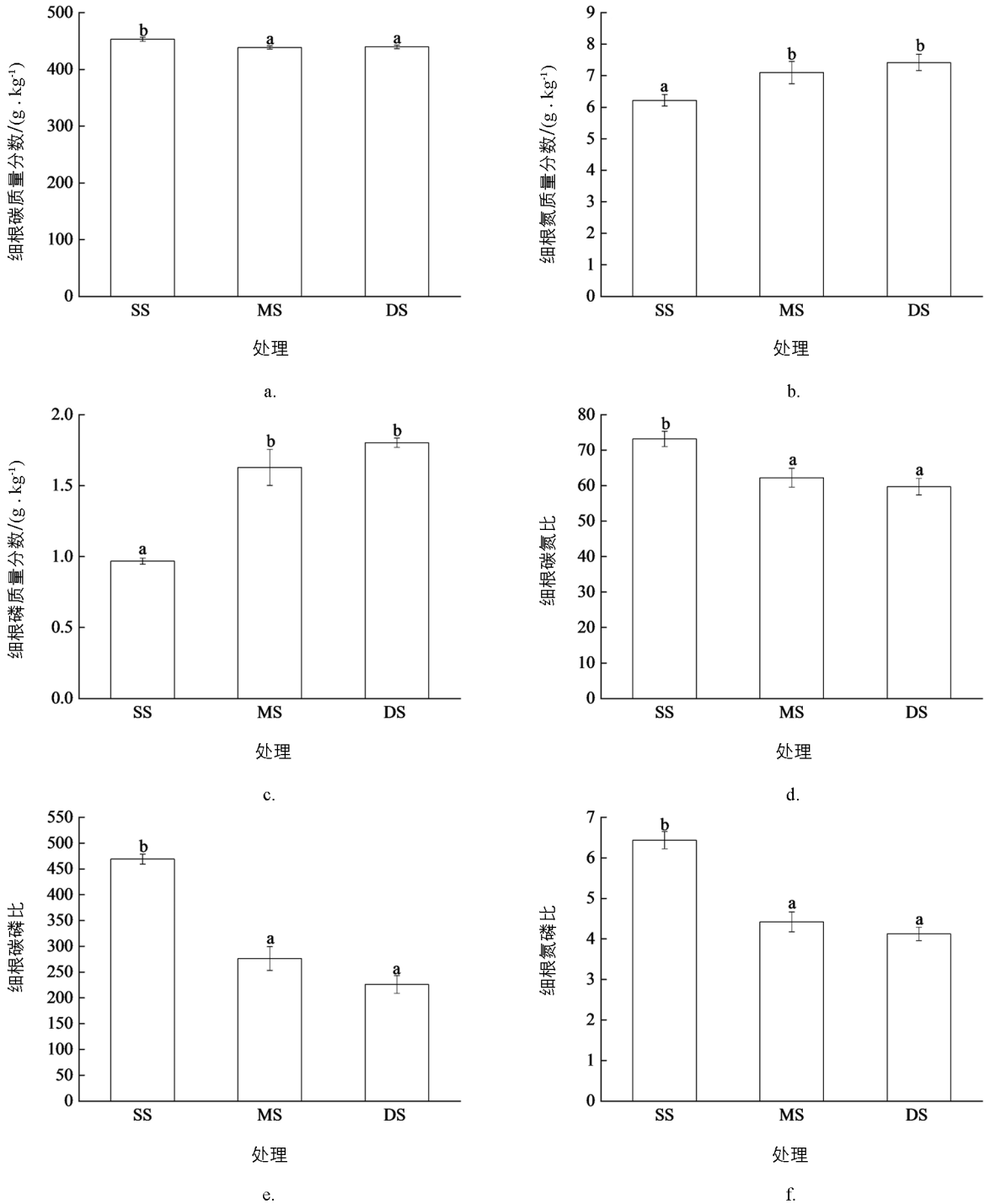
整体来看, 3 个水淹处理组落羽杉细根中元素质量分数均表现出 $C > N > P$ 的趋势(图 1)。在不同的水淹处理下, MS 和 DS 组的细根 C, N, P 质量分数及其比值均与 SS 组差异性有统计学意义($p < 0.05$, 图 1)。其中, 细根 C 质量分数从大到小依次为: SS 组、DS 组、MS 组, MS 和 DS 组的细根 C 质量分数分别比 SS 组显著降低 3.24% 和 2.95% ($p < 0.05$, 图 1a); 细根 N, P 质量分数从大到小依次为: SS 组、MS 组、DS 组, MS 和 DS 组的细根 N, P 质量分数分别比 SS 组显著提高 14.15% 和 19.29%, 68.32% 和 86.28% ($p < 0.05$, 图 1b、1c); 细根 C : N 比值、C : P 比值、N : P 比值从大到小依次为: SS 组、MS 组、DS 组, 其中 MS 和 DS 组的细根 C : N 比值比 SS 组分别显著降低 14.96% 和 18.44%, MS 和 DS 组的细根 C : P 比值比 SS 组分别显著降低 41.10% 和 51.82%, MS 和 DS 组的细根 C : P 比值比 SS 组分别显著降低 31.31% 和 35.94% ($p < 0.05$, 图 1d-f)。

2.3 细根 C, N, P 生态化学计量特征与植株生长间的关系

相关性分析结果显示(表 3), 细根 C 质量分数、C : N 比值、C : P 比值和 N : P 比值与落羽杉的各项生长指标呈现显著或极显著正相关关系, 细根 N, P 质量分数与落羽杉的各项生长指标呈现显著或极显著负相关关系。

表 3 细根 C, N, P 质量分数及其比值与植物生长相关性分析

参数	株高	冠幅	基径	胸径
C	0.721**	0.554*	0.597*	0.528*
N	-0.650**	-0.608*	-0.562*	-0.584*
P	-0.907**	-0.811**	-0.774**	-0.796**
C : N	0.746**	0.690**	0.639*	0.644**
C : P	0.935**	0.832**	0.784**	0.819**
N : P	0.926**	0.805**	0.764**	0.782**



数据为平均值±标准误差($n=5$);不同小写字母表示不同水淹处理之间的差异有统计学意义($p<0.05$),下同。

图 1 不同水淹处理对落羽杉细根 C,N,P 质量分数及化学计量比的影响

2.4 落羽杉细根碳氮磷生态化学计量特征与土壤养分间的关系

相关性分析结果显示(表 4),土壤 N 质量分数与细根 P 质量分数呈显著负相关关系,与细根 C:P 比值、N:P 比值呈显著的正相关关系;土壤 P 质量分数与细根 P 质量分数呈极显著的正相关关系,与细根 C:N、C:P 比值、N:P 比值呈显著或极显著的负相关关系;土壤碱解氮与细根 C 质量分数、C:N 比值、C:P 比值、N:P 比值呈显著或极显著的正相关关系,与细根 N,P 质量分数呈显著或极显著的负相关关系;土壤 C 和速效磷质量分数均与细根 C,N,P 质量分数及其比值无显著相关关系。

表 4 细根 C,N,P 化学计量特征与土壤养分间的相关性分析

参数	土壤 C	土壤 N	土壤 P	土壤碱解氮	土壤速效磷
C	0.454	0.502	-0.464	0.626*	-0.203
N	-0.050	-0.369	0.479	-0.571*	-0.082
P	-0.235	-0.592*	0.770**	-0.769**	-0.233
C:N	0.148	0.456	-0.543*	0.668**	0.054
C:P	0.279	0.615*	-0.797**	0.800**	0.177
N:P	0.314	0.632*	-0.833**	0.792**	0.281

3 讨论

土壤是植物细根生存的基础,在植物的生长过程中,细根作为营养元素的吸收和转运器官,从土壤中吸收水分和 N,P 等养分,并将其输送给植株地上部分,这一过程决定着植物的存活和生长.而植物细根的分解尤其是细根的周转等过程也会向土壤中释放养分,从而完成细根—实生土壤生态系统中营养物质的迁移和循环.因此,在库区消落带环境下研究适生植物细根 C,N,P 生态化学计量特征及其与土壤养分之间的关系尤为重要.

3.1 落羽杉细根 C,N,P 化学计量特征

植株细根元素质量分数表现为 $C > N > P$,这与细根的功能及组织结构的分化有关^[28].本研究结果中,水淹胁迫对落羽杉细根 C,N,P 化学计量特征影响显著.MS 和 DS 组细根 C 质量分数与 SS 组有显著性差异,其原因是水淹环境下土壤温度不高,细根生长活性较低,从而增加了 C 元素的消耗量,故水淹处理的细根 C 质量分数下降^[29].不同水淹处理组的细根 C 质量分数相差不大,这与 C 元素本身是构成植株的基本骨架,不直接参与植物的代谢活动,且有较强的内稳性有关^[30].相比于 SS 组,经历前期水淹的落羽杉在恢复期的 N,P 元素质量分数不但没有降低,反而均高于 SS 组,并表现出随着水淹深度和时间的增加而上升的变化趋势,说明水淹对其有促进作用,而非限制作用,贺燕燕等^[31]的研究结果也证实了这一点.出现这样的原因是正值 9 月落羽杉水淹前,MS 和 DS 组落羽杉细根需要吸收更多的水分和 N,P 等养分,为下一次的冬季淹水及来年的生长恢复储备营养物质,以支持植物地上部分的生长和代谢等活动^[32].此外,还与固 N 微生物和根瘤菌有关,除了具有固 N 的作用外,它们的存在还可以缓解落羽杉生长和生态系统生产力的 P 限制,提高落羽杉对 P 元素的吸收^[33-35].

C:N,C:P 的变化通常与 N,P 元素的变化有关,因为一般 C 元素不会对植物生长有限制性作用^[36].羊留冬等^[37]研究表明,植物 C:N 及 C:P 比值能够反映植物对这 3 种元素的协调能力及植物对 N,P 的养分吸收效率.细根 C:N,C:P 比值随水淹强度及水淹时间增加而降低,水淹处理对其整体均有显著性影响.“生长速率假说”认为植物组织(如细根)的生长速率与 C:P,N:P 呈负相关关系^[11],因为植物的生长所需的大量蛋白质的合成与 RNA 有关,而 P 主要存在于 rRNA 中^[38],这与本研究中落羽杉细根 P 元素质量分数整体随着水淹天数的增加呈现升高的趋势相符.

此外,N:P 的大小是预测植物生长养分限制的有效指标^[39].Güsewell^[40]的研究表明,在陆地生态系统中,N:P 小于 10 时表明植物的生长受 N 限制;胡伟芳等^[41]对中国主要湿地植物的 N,P 质量分数进行了研究,发现 N:P 小于 14 时 N 限制植物的生长,大于 16 时 P 限制植物的生长,而比值介于 14 和 16 之间为 N,P 共同限制植物的生长;Zhang 等^[42]对退化草原生态系统进行了研究,认为 N:P 小于 21 时,物种受 N 限制,而 N:P 大于 23 时物种受 P 限制.三峡库区消落带为水陆交错带^[43],其环境与湿地相似,故本研究选用胡伟芳等^[41]的阈值结果.本研究结果中细根的 N:P 小于 14,说明落羽杉的生长可能受 N 的限制,并且 DS 组的 N:P 最小,表示其更有可能受到 N 元素的限制.

3.2 落羽杉细根 C,N,P 生态化学计量特征与生长间的关系

本研究中,落羽杉植株长势良好,对库区消落带环境适应能力较强.植株各生长指标与细根 C 质量分

数呈显著或极显著正相关,这可能与生长恢复期落羽杉细根内的 C 元素主要以结构性碳水化合物形式存在、参与落羽杉的形态构建过程有关^[44]。并且细根处于不断更新的状态,需要更多的结构性碳水化合物进行器官构建,从而能够从土壤中吸收更多的营养物质,以满足落羽杉的快速生长^[32]。此外,C 积累可以使植物对不利环境的防御能力增强。同时,植株各生长指标与细根 N、P 质量分数呈显著或极显著负相关,而与 C:N 比值及 C:P 比值呈显著或极显著正相关,两者趋势相反,说明落羽杉 N、P 元素的变化决定了 C:N 比值和 C:P 比值的变化。原因是 9 月是植物的生长恢复期末期,植物即将面临水淹,在经历了夏季的快速生长之后,细根中累积了大量以 C 元素为主的结构性物质,促进了细根的构建,从而使得细根中的 N、P 质量分数被稀释^[45]。而 C:N 和 C:P 比值不仅可以反映物种的防御策略^[46],而且每个比值还可以表征植物在相同固 C 条件下 N 和 P 的养分利用效率。因此,在消落带水淹的情况下,植物保持合理的 C:N 和 C:P 比值不仅可以应对水淹胁迫,而且可以提高 N、P 元素的利用效率,从而能够健康生长。而各生长指标与 N:P 比值呈显著正相关关系则与落羽杉生长速率及营养获取模式有关^[11]。

3.3 落羽杉细根 C、N、P 生态化学计量特征与土壤养分的关系

在自然生态系统中,营养元素在土壤和植物之间循环^[47],植物及其环境通过化学元素的交换而紧密相连^[48]。植物细根对土壤养分的吸收利用是土壤速效养分输出的主要途径,土壤中的有机碳、碱解氮、速效磷等不断地为植物生长及生理活动提供必要的养分,使植物—土壤系统处于养分供需平衡的状态^[49-51]。尽管国内外对植物细根与土壤营养元素的研究较多,但相关研究在三峡库区消落带较少。

在本研究中,细根 C 质量分数与土壤 C 质量分数相关关系无统计学意义,这与陈晓萍等^[21]、Ågren^[47]和安申群等^[30]研究相似,表明 C 元素是植物的结构元素,不随土壤养分变化而产生大的变动,有较强的内稳性,这与前文海拔对落羽杉细根 C 元素质量分数无显著性影响一致。细根 N 质量分数与土壤碱解 N 质量分数相关关系有统计学意义,这与 Wurzbürger 等^[23]的研究结果不同。Garnier^[52]认为如果植物体内的某种元素与土壤中该元素呈现正相关关系,该元素即为植物生长的限制元素。本研究发现落羽杉细根 P 质量分数与土壤 P 质量分数呈极显著正相关,表明落羽杉细根 P 主要来源于土壤,其生长依赖于土壤中 P 元素的供应能力大小,这与陈晓萍等^[21]和 Aerts 等^[53]的研究结果类似。

本研究发现落羽杉细根 C 质量分数与土壤 N 质量分数无统计学意义,但与土壤碱解 N 质量分数呈现显著正相关关系,这与 Yuan 等^[3]、Chen 等^[54]研究刺槐森林的土壤 N 质量分数、碱解 N 质量分数与细根 C 质量分数显著正相关的结果有所不同,主要原因是土壤中总 N 量往往不能反映其来自矿化的有效 N 质量分数^[3,55]。土壤 P 质量分数与落羽杉细根 N 质量分数呈显著正相关,这可能与水体中 P 元素质量分数升高有关。因为水淹前落羽杉地下部分会为严寒和来年恢复生长提前储存营养物质,地上部分的养分会回流到地下根系部分,使根系部分的 N 元素质量分数有所增加,土壤中的 P 元素质量分数也随之升高,提高土壤向上覆水体释放 P 元素的潜力^[56-57]。另外,土壤 P 质量分数也与落羽杉细根 C:N 存在极显著负相关,这与前文细根 C 元素是构成植物的结构元素,以及 N 质量分数较充足的结果相一致。土壤 P 质量分数与落羽杉细根 C:P 呈显著负相关,表明落羽杉细根的 C 元素质量分数多通过调节 P 元素的质量分数而实现。落羽杉细根 N:P 与土壤 N、P、碱解 N 质量分数等养分间的相关关系均有统计学意义,这与 Li 等^[58]和 McGroddy 等^[59]研究相似,其原因可能与细根 N:P 有较高的可塑性,对土壤中 N、P 元素有良好的适应性有关。

除土壤 P 质量分数与细根 P 质量分数呈显著正相关关系外,土壤 C、N 质量分数与落羽杉细根 C、N 元素质量分数的关系呈负相关或者无相关关系,说明植物 C 同化、N 和 P 的固定与实生土壤养分并不处于完全同步的状态,虽然植物体内的营养元素大部分来自于土壤,但是不同元素在土壤中的质量分数受元素的生物地球化学循环和土壤理化性质的影响,这往往使得 C、N、P 元素质量分数在植物细根和土壤间的变化不一致^[60],类似的结果也发生在其他地区的研究中^[61-63]。

4 结论

本研究分析了三峡库区消落带适生植物落羽杉细根的 C、N、P 生态化学计量特征以及对土壤养分的响

应. 经历6 a 反复水淹之后, 落羽杉表现出较好的生长适应能力, 与其C,N,P生态化学计量特征密不可分. 不同水淹处理对落羽杉细根C,N,P化学计量特征造成了一定的影响; 植物在生长旺盛期所需要的P元素主要来自于土壤, 植物C同化、N和P的固定与实生土壤养分并不处于完全同步的状态. 本研究仅探究了落羽杉细根C,N,P化学计量特征与土壤之间的关系, 库区消落带现以草本植物为主, 后续研究应将落羽杉与相同立地条件下的草本植物结合起来, 以进一步揭示乔木与草本植物根系对土壤养分质量分数适应的差异化生态策略.

参考文献:

- [1] 樊大勇, 熊高明, 张爱英, 等. 三峡库区水位调度对消落带生态修复中物种筛选实践的影响 [J]. 植物生态学报, 2015, 39(4): 416-432.
- [2] 金茜, 王瑞, 周向睿, 等. 水淹胁迫对紫穗槐生长及营养元素积累的影响 [J]. 草业科学, 2013, 30(6): 904-909.
- [3] YUAN Z Y, CHEN H Y H. Fine Root Biomass, Production, Turnover Rates, and Nutrient Contents in Boreal Forest Ecosystems in Relation to Species, Climate, Fertility, and Stand Age: Literature Review and Meta-Analyses [J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2010, 29(4): 204-221.
- [4] LIU C, XIANG W H, LEI P F, et al. Standing Fine Root Mass and Production in Four Chinese Subtropical Forests along a Succession and Species Diversity Gradient [J]. Plant and Soil, 2014, 376(1-2): 445-459.
- [5] WARDLE D A, BARDGETT R D, KLIRONOMOS J N, et al. Ecological Linkages between Aboveground and Belowground Biota [J]. Science, 2004, 304(5677): 1629-1633.
- [6] GORDON W S, JACKSON R B. Nutrient Concentrations in Fine Roots [J]. Ecology, 2000, 81(1): 275-280.
- [7] 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.
- [8] 刘兴诏, 周国逸, 张德强, 等. 南亚热带森林不同演替阶段植物与土壤中N,P的化学计量特征 [J]. 植物生态学报, 2010, 34(1): 64-71.
- [9] NORBY R J, JACKSON R B. Root Dynamics and Global Change: Seeking an Ecosystem Perspective [J]. New Phytologist, 2000, 147(1): 3-12.
- [10] CROSS W F, BENSTEAD J P, FROST P C, et al. Ecological Stoichiometry in Freshwater Benthic Systems: Recent Progress and Perspectives [J]. Freshwater Biology, 2005, 50(11): 1895-1912.
- [11] ELSER J J, STERNER R W, GOROKHOVA E, et al. Biological Stoichiometry from Genes to Ecosystems [J]. Ecology Letters, 2000, 3(6): 540-550.
- [12] NIKLAS K J, COBB E D. N, P, and C Stoichiometry of *Eranthis Hyemalis* (Ranunculaceae) and the Allometry of Plant Growth [J]. American Journal of Botany, 2005, 92(8): 1256-1263.
- [13] VREDE T, DOBBERFUHL D R, KOOIJMAN S A L M, et al. Fundamental Connections among Organism C : N : P Stoichiometry, Macromolecular Composition, and Growth [J]. Ecology, 2004, 85(5): 1217-1229.
- [14] 邬畏, 何兴东, 周启星. 生态系统氮磷比化学计量特征研究进展 [J]. 中国沙漠, 2010, 30(2): 296-302.
- [15] FAN H B, WU J P, LIU W F, et al. Linkages of Plant and Soil C : N : P Stoichiometry and Their Relationships to Forest Growth in Subtropical Plantations [J]. Plant and Soil, 2015, 392(1-2): 127-138.
- [16] HAN W X, FANG J Y, GUO D L, et al. Leaf Nitrogen and Phosphorus Stoichiometry across 753 Terrestrial Plant Species in China [J]. New Phytologist, 2005, 168(2): 377-385.
- [17] 刘泽彬, 程瑞梅, 肖文发, 等. 三峡库区库首森林生态系统植物叶片碳氮磷化学计量特征研究 [J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2017, 41(2): 27-33.
- [18] 杨文航, 任庆水, 李昌晓, 等. 三峡库区消落带落羽杉与立柳林土壤微生物生物量碳氮磷动态变化 [J]. 生态学报, 2019, 39(5): 1496-1506.
- [19] CAO Y, ZHANG P, CHEN Y M. Soil C : N : P Stoichiometry in Plantations of N-Fixing Black Locust and Indigenous Pine, and Secondary Oak Forests in Northwest China [J]. Journal of Soils and Sediments, 2018, 18(4): 1478-1489.
- [20] 徐露燕, 田大伦, 王光军, 等. 湘潭锰矿栎树叶片和土壤N、P化学计量特征 [J]. 生态学报, 2014, 34(9): 2316-2322.

- [21] 陈晓萍, 郭炳桥, 钟全林, 等. 武夷山不同海拔黄山松细根碳、氮、磷化学计量特征对土壤养分的适应 [J]. 生态学报, 2018, 38(1): 273-281.
- [22] LADANAI S, ÅGREN G I, OLSSON B A. Relationships between Tree and Soil Properties in *Picea Abies* and *Pinus Sylvestris* Forests in Sweden [J]. *Ecosystems*, 2010, 13(2): 302-316.
- [23] WURZBURGER N, WRIGHT S J. Fine-Root Responses to Fertilization Reveal Multiple Nutrient Limitation in a Low-land Tropical Forest [J]. *Ecology*, 2015, 96(8): 2137-2146.
- [24] FAHEY T J, HUGHES J W. Fine Root Dynamics in a Northern Hardwood Forest Ecosystem, Hubbard Brook Experimental Forest, NH [J]. *The Journal of Ecology*, 1994, 82(3): 533.
- [25] 李昌晓, 钟章成. 三峡库区消落带土壤水分变化对落羽杉(*Taxodium distichum*)幼苗根部次生代谢物质含量及根生物量的影响 [J]. 生态学报, 2007, 27(11): 4394-4402.
- [26] 任庆水. 三峡库区消落带不同人工植被土壤微生物群落多样性 [D]. 重庆: 西南大学, 2018.
- [27] 鲍士旦. 土壤农化分析 [M]. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [28] MINDEN V, KLEYER M. Internal and External Regulation of Plant Organ Stoichiometry [J]. *Plant Biology*, 2014, 16(5): 897-907.
- [29] 王娜, 程瑞梅, 肖文发, 等. 三峡库区马尾松根和叶片的生态化学计量特征 [J]. 林业科学研究, 2016, 29(4): 536-544.
- [30] 安申群, 贡璐, 朱美玲, 等. 塔里木盆地北缘典型荒漠植物根系化学计量特征及其与土壤理化因子的关系 [J]. 生态学报, 2017, 37(16): 5444-5450.
- [31] 贺燕燕, 王朝英, 袁中勋, 等. 三峡库区消落带不同水淹强度下池杉与落羽杉的光合生理特性 [J]. 生态学报, 2018, 38(8): 2722-2731.
- [32] ELSER J J, BRACKEN M E S, CLELAND E E, et al. Global Analysis of Nitrogen and Phosphorus Limitation of Primary Producers in Freshwater, Marine and Terrestrial Ecosystems [J]. *Ecology Letters*, 2007, 10(12): 1135-1142.
- [33] CECH P G, KUSTER T, EDWARDS P J, et al. Effects of Herbivory, Fire and N_2 -Fixation on Nutrient Limitation in a Humid African Savanna [J]. *Ecosystems*, 2008, 11(6): 991-1004.
- [34] OLDE VENTERINK H. Legumes Have a Higher Root Phosphatase Activity than other Forbs, Particularly under Low Inorganic P and N Supply [J]. *Plant and Soil*, 2011, 347(1-2): 137-146.
- [35] NOVOTNY A M, SCHADE J D, HOBBI E S, et al. Stoichiometric Response of Nitrogen-Fixing and Non-Fixing Dicots to Manipulations of CO_2 , Nitrogen, and Diversity [J]. *Oecologia*, 2007, 151(4): 687-696.
- [36] ELSER J J, FAGAN W F, DENNO R F, et al. Nutritional Constraints in Terrestrial and Freshwater Food Webs [J]. *Nature*, 2000, 408(6812): 578-580.
- [37] 羊留冬, 杨燕, 王根绪, 等. 短期增温对贡嘎山峨眉冷杉幼苗生长及其 CNP 化学计量学特征的影响 [J]. 生态学报, 2011, 31(13): 3668-3676.
- [38] ÅGREN G I. The C : N : P Stoichiometry of Autotrophs-Theory and Observations [J]. *Ecology Letters*, 2004, 7(3): 185-191.
- [39] GÜSEWELL S, KOERSELMAN W, VERHOEVEN J T A. Biomass N : p Ratios as Indicators of Nutrient Limitation for Plant Populations in Wetlands [J]. *Ecological Applications*, 2003, 13(2): 372-384.
- [40] GÜSEWELL S. N : P Ratios in Terrestrial Plants: Variation and Functional Significance [J]. *New Phytologist*, 2004, 164(2): 243-266.
- [41] 胡伟芳, 章文龙, 张林海, 等. 中国主要湿地植被氮和磷生态化学计量学特征 [J]. 植物生态学报, 2014, 38(10): 1041-1052.
- [42] ZHANG L X, BAI Y F, HAN X G. Differential Responses of N : P Stoichiometry of *Leymus chinensis* and *Carex korshinskyi* to N Additions in a Steppe Ecosystem in Nei Mongol [J]. *Acta Botanica Sinica*(植物学报(英文版)), 2004(3): 259-270.
- [43] WANTZEN K M, ROTHHAUPT K O, MÖRTL M, et al. Ecological Effects of Water-Level Fluctuations in Lakes: an Urgent Issue [J]. *Hydrobiologia*, 2008, 613(1): 1-4.
- [44] 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.

- [45] KERKHOFF A J, FAGAN W F, ELSER J J, et al. Phylogenetic and Growth Form Variation in the Scaling of Nitrogen and Phosphorus in the Seed Plants [J]. *The American Naturalist*, 2006, 168(4): E103-E122.
- [46] RONG Q Q, LIU J T, CAI Y P, et al. Leaf Carbon, Nitrogen and Phosphorus Stoichiometry of *Tamarix Chinensis* Lour. in the Laizhou Bay Coastal Wetland, China [J]. *Ecological Engineering*, 2015, 76: 57-65.
- [47] ÅGREN G I. Stoichiometry and Nutrition of Plant Growth in Natural Communities [J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2008, 39: 153-170.
- [48] LADANAI S, ÅGREN G I, OLSSON B A. Relationships between Tree and Soil Properties in *Picea Abies* and *Pinus Sylvestris* Forests in Sweden [J]. *Ecosystems*, 2010, 13(2): 302-316.
- [49] 王绍强, 于贵瑞. 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征 [J]. *生态学报*, 2008, 28(8): 3937-3947.
- [50] 赵伟文, 梁文俊, 魏曦. 不同林分密度华北落叶松人工林土壤养分特征 [J]. *西南师范大学学报(自然科学版)*, 2019, 44(4): 84-92.
- [51] 翟龙波, 章熙锋, 陈靖, 等. 施肥对坡地土壤团聚体与磷素赋存形态的影响 [J]. *西南大学学报(自然科学版)*, 2019, 41(7): 105-115.
- [52] GARNIER E. Interspecific Variation in Plasticity of Grasses in Response to Nitrogen Supply [M] // *Population Biology of Grasses*. Cambridge: Cambridge University Press, 1998: 155-182.
- [53] AERTS R, DE CALUWE H, BELTMAN B. Is the Relation between Nutrient Supply and Biodiversity Co-Determined by the Type of Nutrient Limitation? [J]. *Oikos*, 2003, 101(3): 489-498.
- [54] CHEN L L, DENG Q, YUAN Z Y, et al. Age-Related C : N : P Stoichiometry in Two Plantation Forests in the Loess Plateau of China [J]. *Ecological Engineering*, 2018, 120: 14-22.
- [55] FORNARA D A, TILMAN D. Ecological Mechanisms Associated with the Positive Diversity-Productivity Relationship in an N-Limited Grassland [J]. *Ecology*, 2009, 90(2): 408-418.
- [56] 任庆水, 马朋, 李昌晓, 等. 三峡库区消落带落羽杉(*Taxodium distichum*)与柳树(*Salix matsudana*)人工植被对土壤营养元素含量的影响 [J]. *生态学报*, 2016, 36(20): 6431-6444.
- [57] 杨予静, 李昌晓, 张晔, 等. 水淹-干旱交替胁迫对湿地松幼苗盆栽土壤营养元素含量的影响 [J]. *林业科学*, 2013, 49(2): 55-65.
- [58] LI W B, JIN C J, GUAN D X, et al. The Effects of Simulated Nitrogen Deposition on Plant Root Traits: a Meta-Analysis [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 82: 112-118.
- [59] MCGRODDY M E, DAUFRESNE T, HEDIN L O. Scaling of C : N : P Stoichiometry in Forests Worldwide: Implications of Terrestrial redfield-Type Ratios [J]. *Ecology*, 2004, 85(9): 2390-2401.
- [60] 程建中, 李心清, 刘钟龄, 等. 中国北方草地植物群落碳、氮元素组成空间变化及其与土壤地球化学变化的关系 [J]. *地球化学*, 2008, 37(3): 265-274.
- [61] 李婷, 邓强, 袁志友, 等. 黄土高原纬度梯度上的植物与土壤碳、氮、磷化学计量学特征 [J]. *环境科学*, 2015, 36(8): 2988-2996.
- [62] 丁小慧, 罗淑政, 刘金巍, 等. 呼伦贝尔草地植物群落与土壤化学计量学特征沿经度梯度变化 [J]. *生态学报*, 2012, 32(11): 3467-3476.
- [63] 何清清, 何君. 基于 InVEST 模型的三峡库区(重庆段)生境质量时空演变分析 [J]. *三峡生态环境监测*, 2022, 7(1): 15-25.