

郭嘉恒, 武盼盼, 李雪琴, 陈姝冰, 陈小芳, 钟全林, 胡丹丹, 程栋梁, 邹志安. 武夷山不同海拔蕨类植物细根碳氮磷化学计量特征[J]. 应用与环境生物学报, 2024, 30 (1): 98-104

Guo JH, Wu PP, Li XQ, Chen SB, Chen XF, Zhong QL, Hu DD, Cheng DL, Zou ZA. Stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen, and phosphorus in fine roots of ferns along elevation gradients in the Wuyi Mountains [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2024, 30 (1): 98-104

武夷山不同海拔蕨类植物细根碳氮磷化学计量特征

郭嘉恒^{1, 2} 武盼盼^{1, 2} 李雪琴^{1, 2} 陈姝冰^{1, 2} 陈小芳^{1, 2} 钟全林^{1, 2} 胡丹丹^{1, 2, 3}✉
程栋梁^{1, 2, 3} 邹志安⁴

¹福建师范大学地理研究所 福州 350007

²福建省植物生理生态重点实验室 福州 350007

³福建师范大学湿润亚热带生态-地理过程教育部重点实验室 福州 350007

⁴江西武夷山国家级自然保护区管理局 上饶 334515

摘 要 植物细根的化学计量特征可以表征植物对外部环境的适应策略, 蕨类植物作为地球上最古老的植物类群之一, 对其细根化学计量研究有助于揭示植物对环境的适应策略. 以武夷山不同海拔蕨类植物细根为研究对象, 分析其细根的全碳、全氮和全磷化学计量特征沿海拔梯度的变化特征, 及其对土壤元素含量的响应模式, 结果显示: (1) 蕨类植物细根碳、氮、磷平均含量分别为 417.92 ± 21.61 mg/g、 8.73 ± 3.43 mg/g 和 1.25 ± 0.51 mg/g, 细根碳氮比、碳磷比和氮磷比分别为 65.43 ± 41.48 、 415.74 ± 256.71 和 8.23 ± 5.59 . (2) 蕨类植物细根磷含量随海拔升高而降低, 碳磷比随海拔升高而升高. (3) 蕨类植物细根碳磷比与土壤碳含量、土壤碳氮比及土壤碳磷比均显著正相关, 细根磷含量与土壤碳氮比呈显著的负相关关系. 研究表明蕨类植物细根化学计量特征在不同海拔上存在显著差异, 且与土壤元素含量存在显著相关关系, 并且蕨类植物具有较低的营养需求和相对简单的资源获取策略, 采取了简化组织结构、快速生长繁殖的环境适应策略. (图3 表4 参44)

关键词 蕨类植物; 细根; 化学计量特征; 海拔梯度; 环境适应

Stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen, and phosphorus in fine roots of ferns along elevation gradients in the Wuyi Mountains

GUO Jiaheng^{1, 2}, WU Panpan^{1, 2}, LI Xueqin^{1, 2}, CHEN Shubing^{1, 2}, CHEN Xiaofang^{1, 2}, ZHONG Quanlin^{1, 2}, HU Dandan^{1, 2, 3}✉, CHENG Dongliang^{1, 2, 3} & ZOU Zhi'an⁴

¹ Institute of Geography, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

² Fujian Provincial Key Laboratory of Plant Ecophysiology, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

³ Key Laboratory of Eco-Geographic Processes of Humid Subtropical Tropics, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

⁴ Administrative Bureau of Jiangxi Wuyishan National Nature Reserve, Shangrao 334515, China

Abstract The stoichiometry of fine roots reflects the adaptive strategies of plants to the environment. Examining the stoichiometry of fine roots in ferns, one of the oldest plant groups, provides valuable insights into the adaptive strategies of plants to their environment. We collected fine roots of ferns at various altitudes in the Wuyi Mountains of China and analyzed the stoichiometric changes in carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) and their responses to soil physicochemical properties. The fine roots of ferns exhibited average contents (all mg/g) of 417.92 ± 21.61 for C, 8.73 ± 3.43 for N, and 1.25 ± 0.51 for P. Furthermore, the C/N, C/P, and N/P ratios of the fine roots of ferns were 65.43 ± 41.48 , 415.74 ± 256.71 , and 8.23 ± 5.59 respectively. As the altitude gradient increased, the P content in the fine roots of ferns decreased, while the C/P ratio increased. This ratio was significantly positively correlated with the C content, C/N ratio, and C/P ratio of the soil. Conversely, the P content of fine roots was significantly negatively correlated with the soil C/N ratio. The stoichiometry of fern fine roots was significantly different across elevational gradients and was correlated with soil physicochemical properties. Ferns adopt an environmental adaptation strategy of simplifying their organizational structure and rapid growth and reproduction because of their low nutrient requirements and relatively simple resource acquisition strategies.

Keywords fern; fine root; stoichiometric characteristics; elevation; environmental adaptation

收稿日期 Received: 2023-03-12 接受日期 Accepted: 2023-07-20

国家自然科学基金项目 (32001294、32071555、31971643) 和福建省科技厅公益性重点项目 (2022R1002002) 资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (32001294, 32071555, 31971643) and Key Public Welfare Project of Fujian Provincial Department of Science and Technology (2022R1002002)

✉通信作者 Corresponding author (E-mail: hudanworld@126.com)

碳(C)、氮(N)和磷(P)是大部分植物物种最丰富的营养元素,植物中C、N和P元素的浓度与它们的个体表现密切相关,如植物的生长速率等^[1]。同时,植物中这些元素的比例,反映出植物体内营养元素吸收与损失的平衡情况^[2-3]。如C/N和C/P反映植物对养分的利用效率,N/P可用于表征生态系统的元素限制情况^[4-5],所以植物元素浓度和比例的变化与生态系统过程密切相关^[2, 5-7]。Elser等首次明确定义了生态化学计量学的概念,认为生态化学计量学是研究生态学系统中能量和化学元素间平衡的一门学科^[8],我们可以通过植物中元素含量及其比例的变化来探索植物对环境的适应策略。细根通常是指直径 ≤ 2 mm的植物根系^[9],是植物根系中最活跃的部分,其养分含量取决于土壤供应和植被需求间的动态平衡,因此细根的元素化学计量可以定义生态系统部分养分元素的循环模式^[10],研究其化学计量有着重要的理论和现实意义^[11-12]。海拔梯度会对植物细根化学计量产生影响。李爱琴等以不同海拔的成熟杉木细根为研究对象,发现随海拔梯度增加,杉木细根C、N含量表现出先增后减的趋势^[13]。陈晓萍等对武夷山不同海拔黄山松细根C、N、P化学计量特征研究发现,黄山松细根的P含量与海拔梯度呈极显著正相关,黄山松细根的N/P、C/P随海拔梯度的升高而降低^[14]。土壤作为细根生命活动的主要场所,且与细根直接接触,土壤养分含量的变化也会影响细根的化学计量。Hu等对中国南方热带土壤和细根化学计量的研究发现,土壤C/P和N/P与细根N/P显著相关,表明土壤和细根之间的养分化学计量特征是相互控制的^[15]。Cao等对中国西北森林生态系统研究发现,土壤C/N和C/P是细根C、N、P变化的最重要的解释变量^[16]。

蕨类植物作为最原始的陆生维管植物,在陆生植物演化中占据着重要地位,在改变森林群落环境、维持森林生态系统生产力等方面发挥着重要作用^[17]。近年来,研究人员通过对蕨类植物的研究揭示了许多重大的生物多样性演化机制,这些新发现对认识地球生命的演化具有重要意义^[18]。但是,蕨类植物细根化学计量的研究较少,大部分研究关注蕨类植物的地上部分。例如蕨类植物叶片C/N随海拔升高而降低,但在物种水平上没有明显变化趋势^[19],叶片P含量在海拔梯度上存在显著差异^[20],而地下部分的相关研究较少。蕨类植物作为气候变化^[21]、森林破碎化和边缘效应^[22]的指示植物,在植物多样性和保护中发挥着关键作用^[23]。因此,关注蕨类植物地下部分研究,明确蕨类植物细根化学计量特征沿海拔梯度的变化及对土壤元素变化的响应十分重要。

武夷山地区生境复杂多样,土壤肥沃,森林覆盖率高,生物资源丰富。其中江西武夷山国家级自然保护区共有蕨类植物28科71属247种,且有68种为中国特有分布,是现代蕨类分化中心之一^[24]。武夷山每个海拔都有丰富的蕨类资源分布,使该地区成为研究蕨类植物性状和环境相互作用关系的理想区域,为大尺度研究植物功能性状提供参考。武夷山南北坡两侧地形地貌、气候、植被等存在较大差异^[24],本研究以武夷山北坡不同海拔蕨类植物细根为研究对象,分析其细根的C、N、P化学计量特征沿海拔梯度的变化格局,及其对土壤养分含量的相关性,并与其他植物细根化学计量特征相比较,拟回答以下问题:(1)蕨类植物细根的化学计量特征在海拔梯度上具有怎样的变化?(2)蕨类植物细根的化学计量特征反映了其怎样的环境适应策略?

1 材料与方法

1.1 样地自然环境状况

本研究地点位于江西武夷山国家级自然保护区,地处

浙江、江西、福建三省交界处(27°32'36" N-27°55'15" N, 117°24'12" E-118°02'50" E)。自然保护区总面积56 527.3 hm²,主峰为黄岗山,海拔2 158 m,是中国大陆东南部的最高峰。保护区内年平均气温为8.5-18 ℃,年平均降雨量为1 486-2 150 mm,年平均相对湿度为78%-84%,年平均雾日达120 d,属于典型的亚热带季风气候。区内具有典型的垂直地带分异规律,从低海拔的常绿阔叶林到高海拔的山地草甸。区内动植物多样性丰富,森林覆盖率达到92%以上,蕨类植物种类丰富多样。

1.2 样品采集

于2021年8月,在武夷山北坡不同海拔采集蕨类植物地下

表1 样地蕨类植物一览表
Table 1 Ferns of the plots

海拔 Elevation	物种 Species	拉丁文名称 Latin name
2000 m	姬蕨	<i>Hypolepis punctata</i>
	芒萁	<i>Dicranopteris pedata</i>
	禾秆蹄盖蕨	<i>Athyrium yokoscense</i>
	里白	<i>Diplopterygium glaucum</i>
	光脚栗金星蕨	<i>Coryphopteris japonica</i>
1600 m	东方荚果蕨	<i>Pentarihizidium orientale</i>
	假黑鳞耳蕨	<i>Polystichum pseudomakinoi</i>
	细毛碗蕨	<i>Dennstaedtia hirsuta</i>
	光脚栗金星蕨	<i>Coryphopteris japonica</i>
	碗蕨	<i>Dennstaedtia scabra</i>
	里白	<i>Diplopterygium glaucum</i>
	铁芒萁	<i>Dicranopteris linearis</i>
	华中瘤足蕨	<i>Plagiogyria euphlebia</i>
1200 m	尖头蹄盖蕨	<i>Athyrium vidalii</i>
	紫萁	<i>Osmunda japonica</i>
	狗脊	<i>Woodwardia japonica</i>
	光脚栗金星蕨	<i>Coryphopteris japonica</i>
	里白	<i>Diplopterygium glaucum</i>
	芒萁	<i>Dicranopteris pedata</i>
	尖头蹄盖蕨	<i>Athyrium vidalii</i>
	乌蕨	<i>Odontosoria chinensis</i>
	延羽卵果蕨	<i>Phegopteris decursivepinnata</i>
	东方荚果蕨	<i>Pentarihizidium orientale</i>
	瘤足蕨	<i>Plagiogyria adnata</i>
	庐山石韦	<i>Pyrrosia shearerii</i>
	贯众	<i>Cyrtomium fortunei</i>
	石蕨	<i>Pyrrosia angustissima</i>
	井栏边草	<i>Pteris multifida</i>
900 m	黑足鳞毛蕨	<i>Dryopteris fuscipes</i>
	金星蕨	<i>Parathelypteris glanduligera</i>
	刺头复叶耳蕨	<i>Arachniodes exilis</i>
	狗脊	<i>Woodwardia japonica</i>
	石韦	<i>Pyrrosia lingua</i>
	粤瓦韦	<i>Lepisorus obscurevenulosus</i>
	延羽卵果蕨	<i>Phegopteris decursivepinnata</i>
	边缘鳞盖蕨	<i>Microlepia marginata</i>
	姬蕨	<i>Hypolepis punctata</i>
	芒萁	<i>Dicranopteris pedata</i>
	里白	<i>Diplopterygium glaucum</i>
	野雉尾金粉蕨	<i>Onychium japonicum</i>
	江南星蕨	<i>Lepisorus fortunei</i>
	普通假毛蕨	<i>Pseudocyclosorus subochthodes</i>
	淡绿短肠蕨	<i>Diplazium virescens</i>
600 m	贯众	<i>Cyrtomium fortunei</i>
	井栏边草	<i>Pteris multifida</i>
	光茎水龙骨	<i>Goniophlebium wattii</i>
	珠芽狗脊	<i>Woodwardia prolifera</i>
	南岳凤丫蕨	<i>Coniogramme centrochinensis</i>
	毛轴假蹄盖蕨	<i>Deparia petersenii</i>
	延羽卵果蕨	<i>Phegopteris decursivepinnata</i>
	狗脊	<i>Woodwardia japonica</i>
	乌蕨	<i>Odontosoria chinensis</i>
	芒萁	<i>Dicranopteris pedata</i>

部分以及生境土壤样品,共采集53种蕨类植物(表1),其中在2 000 m海拔的阔叶矮曲林下采集5种,在1 600 m海拔的针阔混交林下采集9种,在1 200 m海拔的常绿阔叶林下采集10种,在900 m海拔的毛竹林下采集16种,在600 m海拔的毛竹林下采集13种,每种5个重复。

采集植物样品时,以随机的方式进行取样,尽可能多地采集蕨类植物。根据前期的准备工作对蕨类植物的分类进行初步判断,选择无昆虫啃食的成熟株体,采集时确保植株的最大完整性,蕨类植物根系较浅(0-20 cm),基本完整采集蕨类植物全部根系。将采集到的整株植物分别放入密封的自封袋中,以防止植株失水。然后对植物的叶片和细根进行分离,挑选直径 ≤ 2 mm的细根放入密闭信封袋,带回实验室进行进一步处理。

在每个海拔蕨类植物生境内选取5个受干扰较少的土壤剖面,采集0-10 cm土壤样品并充分混匀,去除草根和枯枝落叶后装入自封袋,用于测定土壤养分含量。

1.3 样品处理

将收集到的植物样品放入温度为75 °C的烘箱中烘干48 h至恒重;土壤样品则放置荫凉通风处风干。待样品干燥后,植物的细根部分用粉碎机粉碎后过100目筛(0.15 mm),土壤样品去除根和石头等杂物后使用研钵研磨成粉末后过100目筛(0.15 mm),用于元素含量的测定。

1.4 细根及土壤样品指标的测定

细根和土壤C、N含量采用CHNOS元素分析仪(Elemental Analyzer Vario EL III)测定。

细根和土壤P含量采用H₂SO₄-HClO₄(体积比4:1)消解样品,称取270-300 mg风干过筛后的样品粉末放入消煮管,加入4 mL H₂SO₄摇匀后,加入1 mL HClO₄,静置12 h后在300 °C下消煮2 h直至溶液无色,冷却后将溶液转移至容量瓶中,用去离子水定容至100 mL,混合摇匀后用连续流动分析仪(San++, Skalar, Netherlands)进行测定。

1.5 数据分析

首先使用Microsoft Excel 2013软件对所有实验数据进行整理。之后对数据进行平方根转化,保证数据的正态性和方差齐性。利用Blomberg等人提出的K值法测量植物功能性状的系统发育信号强度^[25],它检测植物功能性状与物种进化历史之间的相关性,并允许在性状和系统发育树之间进行比较,首先使用R(4.0.3)中的“V.PhyloMaker2”软件包构建一个系统发育树^[26](图1),并使用“picante”软件包中的phylosignal函数在R中分析了本研究蕨类植物种间的K值,如果K值大于1,则功能性状表现出显著的系统发育信号,否则功能性状没有显著的系统发育信号。通过SPSS 25软件计算各元素含量的平均值,运用单因素方差分析法和LSD多重比较法,检验细根C、N、P含量及化学计量特征在不同海拔梯度之间的差异是否显著($P < 0.05$)。运用线性回归分析法,探讨海拔或土壤元素含量与蕨类植物细根C、N、P含量及化学计量特征之间的相关性($P < 0.05$)。全文图形使用Origin 2019软件绘制。

2 结果与分析

2.1 蕨类植物细根化学计量特征

K值分析结果表明,蕨类植物的细根碳含量(RCC)、细根氮含量(RNC)、细根磷含量(RPC)、细根碳氮比(RC/N)、细根碳磷比(RC/P)和细根氮磷比(RN/P)的K值均小于1(表2),说明不同蕨类植物系统发育对细根碳氮磷化学计量特征不会产生影响。

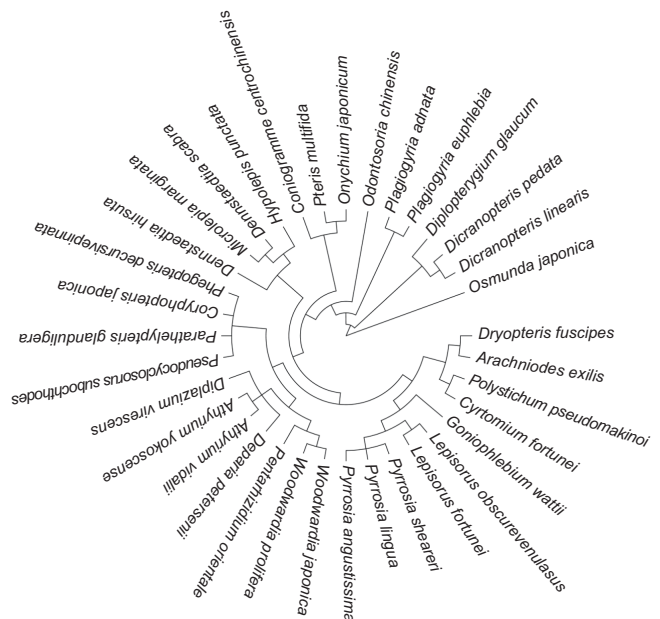


图1 本研究中蕨类植物系统发育树。

Fig. 1 The phylogenetic tree of ferns in this study.

对5个海拔53种蕨类植物细根化学计量特征进行统计分析,发现蕨类植物的细根C含量(RCC)平均值为 417.92 ± 21.61 mg/g,不同海拔之间存在显著差异(表3);细根N含量(RNC)平均值为 8.73 ± 3.43 mg/g,每个海拔没有显著性差异;细根P含量(RPC)为 1.25 ± 0.51 mg/g,且海拔对细根P含量有显著影响,随海拔升高,细根P含量呈下降趋势(图2c)。

细根碳氮比(RC/N)、细根碳磷比(RC/P)和细根氮磷比(RN/P)的均值分别为 65.43 ± 41.48 、 415.74 ± 256.71 和 8.23 ± 5.59 (表3)。蕨类植物细根C/N和细根N/P在不同海拔间没有显著差异,细根C/P则随海拔升高而升高(图2e)。

表2 蕨类植物细根化学计量指标的系统发育信号

Table 2 Phylogenetic signal of the traits in ferns

细根化学计量指标 Fine root stoichiometric index	K	P
RCC	0.156	0.835
RNC	0.147	0.981
RPC	0.214	0.409
RC/N	0.131	0.927
RC/P	0.210	0.604
RN/P	0.269	0.385

有关K统计的详细说明,请参阅文献[25]。RCC: 细根碳含量; RNC: 细根氮含量; RPC: 细根磷含量; RC/N: 细根碳氮比; RC/P: 细根碳磷比; RN/P: 细根氮磷比。

For a detailed description of K statistics see references [25]. RCC: Root carbon content; RNC: Root nitrogen content; RPC: Root phosphorus content; RC/N: Root C/N ratio; RC/P: Root C/P ratio; RN/P: Root N/P ratio.

2.2 土壤元素含量

土壤C含量(SCC)平均值为 53.25 ± 8.95 mg/g,多重比较发现1 600 m海拔的土壤C含量显著高于其他海拔的。土壤N含量(SNC)平均值为 3.91 ± 0.55 mg/g,但每个海拔上的土壤N含量没有显著差异。土壤P含量(SPC)平均值为 0.41 ± 0.04 mg/g,600 m海拔的土壤P含量明显高于900 m、1 200 m和1 600 m海拔的。

土壤碳氮比(SC/N)、碳磷比(SC/P)和氮磷比(SN/P)的平均值分别为 13.26 ± 0.82 、 141.37 ± 18.92 和 10.18 ± 1.05 ,并且不同海拔之间的化学计量比存在显著差异(表4)。

表3 不同海拔蕨类植物细根化学计量特征

Table 3 Fine root stoichiometry of ferns across elevational gradients

细根化学计量指标 Fine root stoichiometric index	海拔 Altitude					平均值 Average
	600 m	900 m	1200 m	1600 m	2000 m	
RCC/mg g ⁻¹	402.20 ± 23.61 b	422.57 ± 22.25 a	423.92 ± 13.41 a	425.40 ± 16.83 a	418.45 ± 12.82 ab	417.92 ± 21.61
RNC/mg g ⁻¹	9.41 ± 4.05 a	9.50 ± 3.05 a	7.92 ± 2.75 a	8.38 ± 3.06 a	6.79 ± 3.45 a	8.73 ± 3.43
RPC/mg g ⁻¹	1.33 ± 0.38 ab	1.52 ± 0.62 a	1.11 ± 0.33 b	0.96 ± 0.39 b	1.03 ± 0.42 b	1.25 ± 0.51
RC/N	64.48 ± 43.96 a	57.55 ± 34.77 a	64.32 ± 26.51 a	64.63 ± 34.52 a	96.74 ± 67.91 a	65.43 ± 41.48
RC/P	332.74 ± 111.84 b	342.95 ± 186.34 b	430.08 ± 170.30 ab	590.65 ± 409.01 a	520.96 ± 307.15 ab	415.74 ± 256.71
RN/P	7.76 ± 4.46 a	7.27 ± 4.21 a	7.82 ± 4.57 a	11.51 ± 9.36 a	7.48 ± 3.79 a	8.23 ± 5.59

平均值±标准差；同行不同字母表示海拔间差异显著 ($P < 0.05$)。
Mean ± SD; Data with the different letters are significantly different at the 0.05 level.

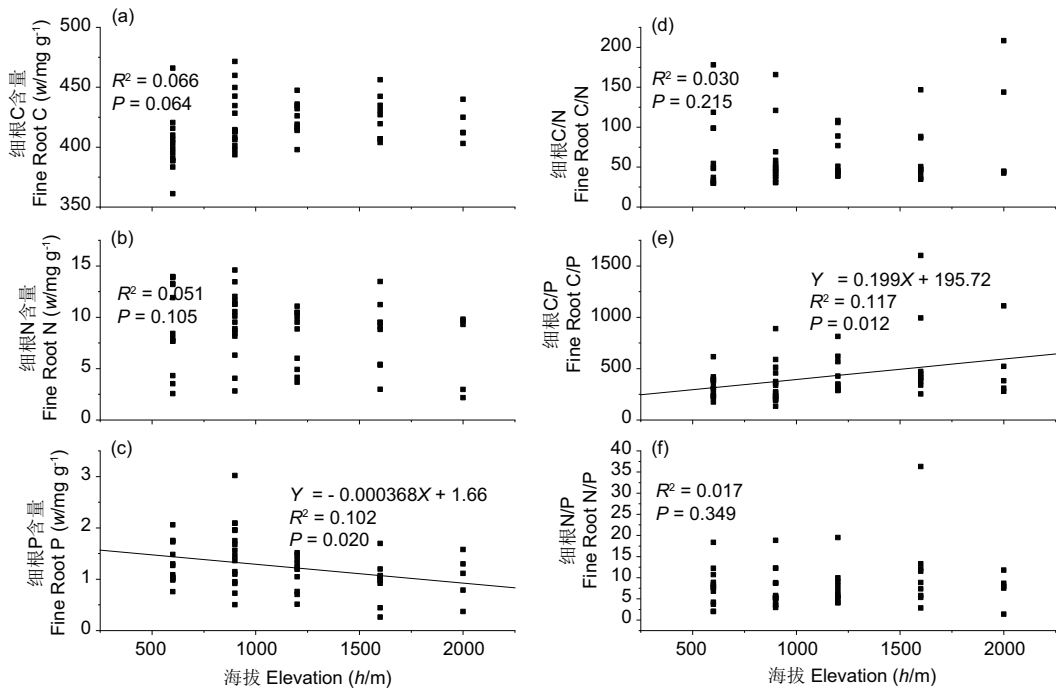


图2 不同海拔蕨类植物细根化学计量。(a) 蕨类植物细根C含量与海拔之间的相关性分析 ($P > 0.05$)；(b) 蕨类植物细根N含量与海拔之间的相关性分析 ($P > 0.05$)；(c) 蕨类植物细根P含量与海拔之间的相关性分析 ($P < 0.05$)；(d) 蕨类植物细根C/N与海拔之间的相关性分析 ($P > 0.05$)；(e) 蕨类植物细根C/P与海拔之间的相关性分析 ($P < 0.05$)；(f) 蕨类植物细根N/P与海拔之间的相关性分析 ($P > 0.05$)。

Fig. 2 Fine root stoichiometry of ferns across elevational gradient. (a) The correlation analysis of the root C content and altitude gradients ($P > 0.05$). (b) The correlation analysis of the root N content and altitude gradients ($P > 0.05$). (c) The correlation analysis of the root P content and altitude gradients ($P < 0.05$). (d) The correlation analysis of the root C/N and altitude gradients ($P > 0.05$). (e) The correlation analysis of the root C/P and altitude gradients ($P < 0.05$). (f) The correlation analysis of the root N/P and altitude gradients ($P > 0.05$).

表4 不同海拔生境土壤理化性质

Table 4 The physicochemical properties of soil across elevational gradients

土壤化学计量指标 Soil stoichiometric index	海拔 Altitude					平均值 Average
	600 m	900 m	1200 m	1600 m	2000 m	
SCC/mg g ⁻¹	31.82 ± 8.84 a	43.73 ± 10.74 a	41.76 ± 15.41 a	101.22 ± 19.41 b	29.86 ± 4.81 a	53.25 ± 8.95
SNC/mg g ⁻¹	3.15 ± 0.85 a	4.40 ± 1.14 a	3.49 ± 1.59 a	5.44 ± 0.99 a	2.32 ± 0.25 a	3.91 ± 0.55
SPC/mg g ⁻¹	0.57 ± 0.07 a	0.39 ± 0.10 b	0.25 ± 0.07 b	0.38 ± 0.05 b	0.45 ± 0.03 ab	0.41 ± 0.04
SC/N	10.02 ± 0.23 c	10.03 ± 0.19 c	13.40 ± 1.17 b	18.47 ± 0.58 a	12.82 ± 0.68 bc	13.26 ± 0.82
SC/P	54.38 ± 9.31 c	118.99 ± 29.32 bc	151.74 ± 12.06 b	259.32 ± 18.50 a	71.58 ± 11.61 c	141.37 ± 18.92
SN/P	5.40 ± 0.90 b	11.91 ± 3.06 a	11.92 ± 1.94 a	14.05 ± 0.94 a	5.55 ± 0.61 b	10.18 ± 1.05

平均值±标准差；同行不同字母表示海拔间差异显著 ($P < 0.05$)。SCC：土壤碳含量；SNC：土壤氮含量；SPC：土壤磷含量；SC/N：土壤碳氮比；SC/P：土壤碳磷比；SN/P：土壤氮磷比。
Mean ± SD; data with the different letters are significantly different at the 0.05 level. SCC: Soil carbon content; SNC: Soil nitrogen content; SPC: Soil phosphorus content; SC/N: Soil C/N ratio; SC/P: Soil C/P ratio; SN/P: Soil N/P ratio.

2.3 蕨类植物细根化学计量与土壤元素含量间的相关关系

对细根化学计量与土壤元素含量做回归分析 (图3)，发

现蕨类植物部分细根化学计量与土壤元素含量之间存在显著的相关关系，细根P含量与土壤C/N存在显著的负相关关系 ($P < 0.05$)。细根C/P与土壤C、土壤C/N和土壤C/P均存在

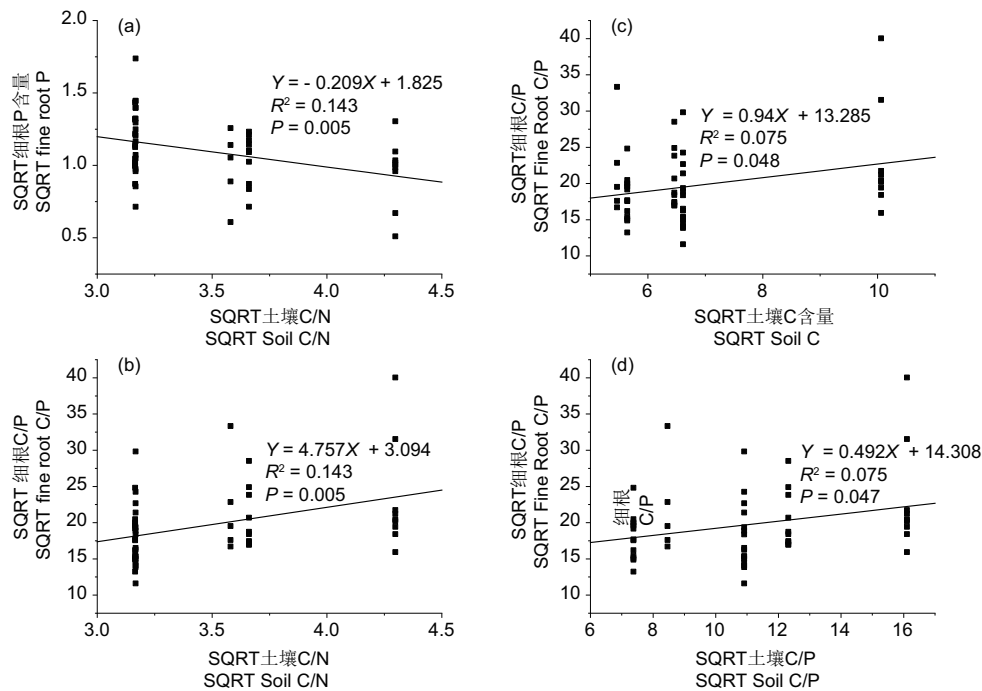


图3 不同海拔蕨类植物细根化学计量与土壤营养元素相关关系。(a) 蕨类植物细根P含量与土壤C/N之间的相关性分析 ($P < 0.05$)；(b) 蕨类植物细根C/P与土壤C/N之间的相关性分析 ($P < 0.05$)；(c) 蕨类植物细根C/P与土壤C含量之间的相关性分析 ($P < 0.05$)；(d) 蕨类植物细根C/P与土壤C/P之间的相关性分析 ($P < 0.05$)。为保证数据的正态性和方差齐性，对数据进行平方根转化，即SQRT。

Fig. 3 Relationships between fine root stoichiometry of ferns and soil nutrients. (a) The correlation analysis of the root P content and soil C/N ($P < 0.05$). (b) The correlation analysis of the root C/P and soil C/N ($P < 0.05$). (c) The correlation analysis of the root C/P and soil C content ($P < 0.05$). (d) The correlation analysis of the root C/P and soil C/P ($P < 0.05$). To ensure the normality and homogeneity of variance of the data, the square root transformation (SQRT) of the data is performed.

显著的正相关关系 ($P < 0.05$)。细根N含量与土壤N、土壤C/N和土壤N/P之间的相关关系不显著 ($P > 0.05$)，细根P含量与土壤P、土壤C/P、土壤N/P之间的相关关系均不显著 ($P > 0.05$)，细根C/N与土壤N、土壤P、土壤C/N和土壤N/P之间的相关关系均不显著 ($P > 0.05$)。

3 讨论

3.1 武夷山蕨类植物细根C、N、P含量及其化学计量比

本研究中，蕨类植物细根的C含量为 417.92 ± 21.61 mg/g，低于中国亚热带植物细根C含量的平均值 461.65 mg/g^[27]，可能是蕨类植物细根特殊的形态、化学结构，木质化程度低造成的^[28]。蕨类植物细根N含量为 8.73 ± 3.42 mg/g，高于中国亚热带植物的细根N含量的平均值 (8.16 mg/g)^[27]，蕨类植物细根P含量为 1.25 ± 0.51 mg/g，显著高于亚热带植物细根P含量的平均值 (0.66 mg/g)^[27]。蕨类植物为了适应森林林下的阴暗环境，所以采取了在短时间内完成生长和繁殖过程的生活史策略^[29]，快速生长物种往往具有较高N、P含量^[2]，从而造成蕨类植物细根高N、P含量。所以，蕨类植物为了适应环境，简化了根系结构，如无凯氏带、表皮退化等^[30]，采取快速生长、繁殖的环境适应策略。武夷山蕨类植物细根的C/N和C/P分别为 65.43 ± 41.48 和 415.74 ± 256.71 ，其中C/N高于亚热带植物细根C/N的平均值 (56.13)^[27]，而蕨类植物细根C/P低于亚热带植物细根C/P的平均值 (725.49)^[27]，表明蕨类植物细根相较于亚热带植物细根具有更高的N利用效率和较低的P利用效率。武夷山蕨类植物细根N/P为 8.23 ± 5.59 ，低于亚热

带植物细根N/P的平均值 (12.28)^[27]。蕨类植物细根低N/P、C/P和高P含量符合生长速率假说，该假说认为植物的生长速率与C、N、P化学计量特征密切相关：随着生长速率的增加，植物体内的N/P和C/P呈现降低的趋势，而P含量呈现增加的趋势^[4, 31]。此外，N/P可用于表征植物营养元素的限制情况^[32]，Koerselam 和 Meuleman (1996) 综合欧洲40项淡水湿地生态系统施肥研究数据，总结分析得出N/P阈值为14和16，当植物N/P < 14时，植物生长倾向于受N限制；当植物N/P > 16时，植物生长倾向于受到P限制^[3]。该阈值同样适用于细根^[33]。本研究结果中蕨类植物细根的N/P值 (8.23 ± 5.59) 低于上述阈值，且蕨类植物细根较高的C/N，表明本地区蕨类植物细根主要受N限制，与我国亚热带大多数植物普遍受P限制的现象不符^[34]。蕨类植物细根N限制可能是由于其生长在林下光照较弱的环境中，为了更好地适应阴暗环境，植物通过将更多的N元素分配到叶片，进而提高其高光合能力^[35]，使得蕨类植物细根的N含量相对较低。

3.2 不同海拔蕨类植物细根C、N、P含量及其化学计量比

总体上看，蕨类植物细根C和N含量在海拔梯度上没有显著的变化。孙俊等对武夷山竹子进行过相似研究，发现竹子细根C含量沿海拔没有显著的变化^[36]；此外陈晓萍等对武夷山黄山松的研究也得出相同的结论^[14]。本研究中，蕨类植物细根N含量在不同海拔之间没有显著差异，可能是由于植物细根N含量受多种因素影响^[37]，尤其是蕨类植物，在低海拔地区，生长受水缺乏限制，在高海拔地区，受低温限制^[38-40]，植物往往采取不同的生活史策略以应对外界环境的变化^[37]，由此造成了蕨类植物细根N含量在不同海拔之间没有显著差异，因此，

对蕨类植物的研究应该关注多个环境因素的综合性影响。

蕨类植物细根P含量随海拔升高呈现显著的下降趋势,Zhao等同样发现木本植物细根P含量随海拔升高而降低^[41]. 细根P含量的变化可能是由土壤元素含量变化引起的^[37], 细根P含量与土壤C/N呈显著的负相关关系, 因为低C/N的土壤有机质矿化作用较高, 使得土壤的有效N含量也较高, 进而提高细根对P的吸收^[10].

蕨类植物细根C/P随海拔升高而升高(图2e), 而且蕨类植物细根C/P与土壤C含量、土壤C/N、土壤C/P均存在显著的正相关关系, 表明土壤C含量以及土壤C/N、C/P, 会显著影响细根的P利用效率, 土壤的养分供应会影响植物的养分含量^[10]. 陈晓萍等对武夷山不同海拔黄山松的研究得出相反的结论^[14], 可能是由于蕨类植物其资源吸收和运输能力较弱^[42-43], 导致蕨类植物具有较低的营养需求和相对简单的资源获取策略^[44], 使得蕨类植物细根表现出与乔木植物细根完全不同的化学计量特征。

4 结论

本研究分析了武夷山蕨类植物细根化学计量特征沿海拔梯度的变化格局, 及其对土壤养分含量的相关性. 蕨类植物细根具有较高的P含量, 以满足快速完成生长和繁殖过程, 细根营养限制方面则表现出N限制, 且蕨类植物细根P含量随海拔的升高而下降, 细根C/P随海拔升高而升高. 土壤元素含量会显著影响蕨类植物细根C/P和P含量, 从而使蕨类植物细根C/P和P含量在海拔上表现出显著的差异性. 蕨类植物细根化学计量特征在不同海拔上存在显著差异, 且与土壤元素含量存在显著相关关系, 蕨类植物具有较低的营养需求和相对简单的资源获取策略, 采取了简化组织结构、快速生长繁殖的环境适应策略. 本研究只关注了区域尺度上亚热带地区, 不同海拔间土壤元素含量的变化对蕨类植物细根化学计量特征的影响, 不能全面反映不同地理分布的蕨类植物生态学化学计量的变化. 今后的研究需要更多关注大尺度下环境因子的综合作用对蕨类植物细根化学计量的影响。

参考文献 [References]

- 1 Elser JJ, Acharya K, Kyle M, Cotner J, Makino W, Markow T, Watts T, Hobbie S, Fagan W, Schade J, Hood J, Sterner RW. Growth rate–stoichiometry couplings in diverse biota [J]. *Ecol Lett*, 2003, **6** (10): 936-943
- 2 Sabine G. N: P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance [J]. *New Phytol*, 2004, **164** (2): 243-266
- 3 Koerselman W, Meuleman AFM. The vegetation N: P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation [J]. *J Appl Ecol*, 1996, **33** (6): 1441-1450
- 4 Sterner RW, Elser JJ. *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere* [M]. Princeton: Princeton University Press, 2017
- 5 Banks LK, Frost PC. Biomass loss and nutrient release from decomposing aquatic macrophytes: effects of detrital mixing [J]. *Aquat Sci*, 2017, **79** (4): 881-890
- 6 Enríquez S, Duarte CM, Sand-Jensen K. Patterns in decomposition rates among photosynthetic organisms: the importance of detritus C: N: P content [J]. *Oecologia*, 1993, **94** (4): 457-471
- 7 Tang ZY, Xu WT, Zhou GY, Bai YF, Li JX, Tang XL. Patterns of plant carbon, nitrogen, and phosphorus concentration in relation to productivity in China's terrestrial ecosystems [J]. *PNAS*, 2018, **115** (16): 4033-4038
- 8 Elser JJ, Sterner RW, Gorokhova E, Fagan WF, Markow TA, Cotner JB, Harrison JF, Hobbie SE, Odell GM, Weider LW. Biological stoichiometry from genes to ecosystems [J]. *Ecol Lett*, 2000, **3** (6): 540-550
- 9 McCormack ML, Dickie IA, Eissenstat DM, Fahey TJ, Fernandez CW, Guo DL, Helmisaari HS, Hobbie EA, Iversen CM, Jackson RB, Leppälammi-Kujansuu J, Norby RJ, Phillips RP, Pregitzer KS, Pritchard SG, Rewald B, Zadworny M. Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes [J]. *New Phytol*, 2015, **207** (3): 505-518
- 10 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 [Wang SQ, Yu GR. Ecological stoichiometry characteristics of ecosystem carbon, nitrogen and phosphorus elements [J]. *Acta Ecol Sin*, 2008, **28** (8): 3937-3947]
- 11 Gill RA, Jackson RB. Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems [J]. *New Phytol*, 2000, **147** (1): 13-31
- 12 Iversen CM, McCormack ML, Powell AS, Blackwood CB, Freschet GT, Kattge J, Roumet C, Stover DB, Soudzilovskaia NA, Valverde-Barrantes OJ, Van Bodegom PM, Violle C. A global fine-root ecology database to address below-ground challenges in plant ecology [J]. *New Phytol*, 2017, **215** (1): 15-26
- 13 李爱琴, 张莎莎, 王会荣, 张丹丹, 赵晓雅, 关梦冉, 徐小牛. 杉木成熟林细根形态与功能特征的海拔梯度变异特点[J]. 生态学报, 2020, **40** (2): 719-727 [Li AQ, Zhang SS, Wang HR, Zhang DD, Zhao XY, Guan MR, Xu XN. Fine root morphological characteristics and its functions in mature Chinese fir plantations along an elevation gradient in Dabie Mountains [J]. *Acta Ecol Sin*, 2020, **40** (2): 719-727]
- 14 陈晓萍, 郭炳桥, 钟全林, 王满堂, 李曼, 杨福春, 程栋梁. 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 [Chen XP, Guo BQ, Zhong QL, Wang MT, Li M, Yang FC, Cheng DL. Response of fine root carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry to soil nutrients in *Pinus taiwanensis* along an elevation gradient in the Wuyi mountains [J]. *Acta Ecol Sin*, 2018, **38** (1): 273-281]
- 15 Hu G, Zhang Z, Li L. Responses of carbon, nitrogen, and phosphorus contents and stoichiometry in soil and fine roots to natural vegetation restoration in a tropical mountainous area, Southern China [J]. *Front Plant Sci*, 2023, **14** (1): 168-175
- 16 Cao Y, Li YN, Zhang GQ, Zhang J, Chen M. Fine root C: N: P stoichiometry and its driving factors across forest ecosystems in northwestern China [J]. *Sci Total Environ*, 2020, **737** (1): 140299-140299
- 17 严岳鸿, 易绮斐, 黄忠良, 邢福武. 广东古兜山自然保护区蕨类植物多样性对植被不同演替阶段的生态响应[J]. 生物多样性, 2004, **12** (3): 339-347 [Yan YH, Yi QF, Huang ZL, Xing FW. The ecological response of fern diversity to vegetation succession in Gudoushan Nature Reserve, Guangdong [J]. *Biodivers Sci*, 2004, **12** (3): 339-347]
- 18 严岳鸿, 卫然, 舒江平, 张宪春. 通过现存蕨类植物多样性透视陆生植

- 物的演化[J]. 生物多样性, 2019, **27** (11): 1165-1171 [Yan YH, Wei R, Shu JP, Zhang XC. Insight into evolution of land plants from living ferns and lycopods [J]. *Biodivers Sci*, 2019, **27** (11): 1165-1171]
- 19 Wegner C, Wunderlich M, Kessler M, Schawe M. Foliar C: N ratio of ferns along an andean elevational gradient [J]. *Biotropica*, 2003, **35** (4): 486-490
 - 20 Cardelús CL, Mack MC. The nutrient status of epiphytes and their host trees along an elevational gradient in Costa Rica [J]. *Plant Ecol*, 2010, **207** (1): 25-37
 - 21 Pie MR, Batke SP, Reyes CJ, Dallimore T. Fern and lycophyte niche displacement under predicted climate change in Honduras [J]. *Plant Ecol*, 2022, **223** (6): 613-625
 - 22 Vinícius LS, Klaus M, Jairo LS. Ferns as potential ecological indicators of edge effects in two types of Mexican forests [J]. *Ecol Indic*, 2018, **93** (1): 669-676
 - 23 Anderson OR. Physiological ecology of ferns: Biodiversity and conservation perspectives [J]. *Biodivers Conserv*, 2021, **13** (2): 49-63
 - 24 林汝强, 徐明杰, 方福清, 杨佑生, 傅锐英, 蔡光贤, 徐自坤, 陈世品. 武夷山南北坡石松类和蕨类植物区系比较研究[J]. 天津农业科学, 2019, **25** (3): 56-62 [Lin RQ, Xu MJ, Fang FQ, Yang YS, Fu RY, Cai GX, Xu ZK, Chen SP. Comparative study on the stone pine and fern flora in the north and south slopes of Wuyi Mountain [J]. *Tianjin Agric Sci*, 2019, **25** (3): 56-62]
 - 25 Blomberg SP, Garland T, Ives AR. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile [J]. *Evolution*, 2003, **57** (4): 717-745
 - 26 Jin Y, Qian H. V. PhyloMaker2: An updated and enlarged R package that can generate very large phylogenies for vascular plants [J]. *Plant Divers*, 2022, **44** (4): 335-339
 - 27 Wang ZQ, Lü SQ, Song H, Wang MC, Zhao Q, Huang H, Karl JN. Plant type dominates fine-root C: N: P stoichiometry across China: A meta-analysis [J]. *J Biogeogr*, 2019, **47** (5): 1019-1029
 - 28 Dong X, Wang H, Gu J, Wang Y, Wang Z. Root morphology, histology and chemistry of nine fern species (*Pteridophyta*) in a temperate forest [J]. *Plant Soil*, 2015, **393** (1): 215-227
 - 29 何芸雨, 郭水良, 王喆. 植物功能性状权衡关系的研究进展[J]. 植物生态学报, 2019, **43** (12): 1021-1035 [He YY, Guo SL, Wang Z. Research progress of trade-off relationships of plant functional traits [J]. *J Plant Ecol*, 2019, **43** (12): 1021-1035]
 - 30 林晓艳. 中国产蕨类(广义)根、茎结构的溯祖形态研究[D]. 哈尔滨: 哈尔滨师范大学, 2022 [Lin XY. Study on ancestral morphology of root and stem structure of Chinese ferns (generalized) [D]. Harbin: Harbin Normal University, 2022]
 - 31 Niklas KJ, Cobb ED. N, P, and C stoichiometry of *Eranthis hyemalis* (*Ranunculaceae*) and the allometry of plant growth [J]. *Am J Bot*, 2015, **92** (8): 1256-1263
 - 32 田地, 严正兵, 方精云. 植物生态化学计量特征及其主要假说[J]. 植物生态学报, 2021, **45** (7): 682-713 [Tian D, Yan ZB, Fang JY. Review on characteristics and main hypotheses of plant ecological stoichiometry [J]. *J Plant Ecol*, 2021, **45** (7): 682-713]
 - 33 Wang ZQ, Yu KL, Lv SQ, Niklas KJ, Mipam TD, Crowther TW, Umaña MN, Zhao Q, Huang H, Reich PB. The scaling of fine root nitrogen versus phosphorus in terrestrial plants: A global synthesis [J]. *Funct Ecol*, 2019, **33** (11): 2081-2094
 - 34 Han W, Fang J, Guo D, Zhang Y. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China [J]. *New Phytol*, 2005, **168** (2): 377-385
 - 35 Wright IJ, Reich PB, Cornelissen JHC, Falster DS, Garnier E, Hikosaka K, Lamont BB, Lee W, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Villar R, Warton DI, Westoby M. Assessing the generality of global leaf trait relationships [J]. *New Phytol*, 2005, **166** (2): 485-496
 - 36 孙俊, 王满堂, 袁景西, 程林, 吕敏, 陈晓萍, 钟全林, 程栋梁. 武夷山五种竹子叶、枝、秆碳氮磷化学计量对生长阶段和海拔的响应[J]. 生态学报, 2022, **42** (5): 1854-1864 [Sun J, Wang MT, Yuan JX, Cheng L, Lv M, Chen XP, Zhong QL, Cheng DL. Responses of five bamboos leaf, branch and culm stoichiometric to growth stages and elevations in Wuyi Mountain [J]. *Acta Ecol Sin*, 2022, **42** (5): 1854-1864]
 - 37 Holdaway RJ, Richardson SJ, Dickie IA, Peltzer DA, Coomes DA. Species- and community-level patterns in fine root traits along a 120000-year soil chronosequence in temperate rain forest [J]. *J Ecol*, 2011, **99** (4): 954-963
 - 38 Kessler M, Kluge J, Hemp A, Ohlemüller R. A global comparative analysis of elevational species richness patterns of ferns: Global analysis of fern transects [J]. *Glob Ecol Biogeogr*, 2011, **20** (6): 868-880
 - 39 Khine PK, Kluge J, Kessler M, Miehe G, Karger DN. Latitude-independent, continent-wide consistency in climate–richness relationships in Asian ferns and lycophytes [J]. *J Biogeogr*, 2019, **46** (5): 981-991
 - 40 Salazar L, Homeier J, Kessler M, Abrahamczyk S, Lehnert M, Krömer T, Kluge J. Diversity patterns of ferns along elevational gradients in Andean tropical forests [J]. *Plant Ecol Divers*, 2015, **8** (1): 13-24
 - 41 Zhao N, Yu GR, He NP, Xia FC, Wang QF, Wang RL, Xu ZW, Jia YL. Invariant allometric scaling of nitrogen and phosphorus in leaves, stems, and fine roots of woody plants along an altitudinal gradient [J]. *J Plant Res*, 2016, **129** (4): 647-657
 - 42 Carlquist S, Schneider EL. Vessels in ferns: structural, ecological, and evolutionary significance [J]. *Am J Bot*, 2001, **88** (1): 1-13
 - 43 Weemstra M, Mommer L, Visser EJW, van Ruijven J, Kuyper TW, Mohren GMJ, Sterck FJ. Towards a multidimensional root trait framework: a tree root review [J]. *New Phytol*, 2016, **211** (4): 1159-1169
 - 44 Li JL, Chen XP, Wu PP, Niklas KJ, Lu YM, Zhong QL, Hu DD, Cheng L, Cheng DL. The fern economics spectrum is unaffected by the environment [J]. *Plant Cell Environ*, 2022, **45** (11): 3205-3218