

密度对缺苞箭竹凋落物生物元素动态及其潜在转移能力的影响

吴福忠^{1,3} 王开运^{1,2*} 杨万勤¹ 鲁叶江^{1,3} 乔匀周¹

(1 中国科学院成都生物研究所, 成都 610041) (2 华东师范大学, 上海市城市化过程和生态恢复重点实验室, 上海 200062)

(3 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要 研究了一个生长季节内, 缺苞箭竹(*Fargesia denudata*)-紫果云杉(*Picea purpurea*)原始林下不同密度缺苞箭竹凋落物及其生物元素含量的动态, 比较了凋落物与新鲜叶中生物元素含量的差异, 探讨了生物元素在缺苞箭竹体内的潜在内转移能力。研究表明: 在生长季节内, 缺苞箭竹凋落物量随着缺苞箭竹密度增加而增大。凋落物中 C、N、P、K 含量随着缺苞箭竹密度增加而减小, 但 Ca、Mg 含量随着缺苞箭竹密度增加而增大。凋落物和新鲜叶中的 C 含量无显著差异, 且二者均无明显的季节变化规律; 凋落物的 N、P、K 含量表现为在 5、6、7 月依次升高, 7 月以后逐渐下降的格局, 且凋落物中的含量明显低于新鲜叶; 凋落叶的 Ca 含量明显高于新鲜叶, 但无明显的季节变化规律; 凋落叶的 Mg 含量在缺苞箭竹指数生长期最低, 而新鲜叶中 Mg 含量在缺苞箭竹指数生长期最高。缺苞箭竹密度对生物元素的动态变化规律无显著影响。内转移率表现为 $K > N > P$, 且 P 的内转移率随着缺苞箭竹密度的增加而升高, 但缺苞箭竹密度对 K、N 的内转移能力影响较小; C 在缺苞箭竹植株体内的内转移现象不明显; Ca 在凋落物中的积累率随缺苞箭竹密度增加而增大; Mg 元素的积累率随着缺苞箭竹密度增加越来越高, 而内转移率越来越低。

关键词 缺苞箭竹 凋落物 生物元素 潜在内转移能力 密度

EFFECTS OF *FARGESIA DENUDATA* DENSITY ON SEASONAL CHANGES IN LITTER NUTRIENT CONCENTRATIONS AND THEIR POTENTIAL RETRANSLOCATION

WU Fu-Zhong^{1,3} WANG Kai-Yun^{1,2*} YANG Wan-Qin¹ LU Ye-Jiang^{1,3} and QIAO Yun-Zhou¹

(1 Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China)

(2 Shanghai Key Laboratory of Urbanization Process and Ecological Restoration, East China Normal University, Shanghai 200062, China)

(3 Graduated School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract Dwarf bamboo (*Fargesia denudata*), a staple food of the giant panda, is the dominant synusia of the forest ecosystem in Wanglang National Nature Reserve, which plays an important role in the maintenance of forest ecosystem structure and function. The seasonal changes of nutrients in bamboo litter and nutrient retranslocation is one of the most profound ecological processes in the forest system. The seasonal change of nutrients in bamboo litter and nutrient retranslocation is regulated by the density of the bamboo stand as well as by biotic and abiotic factors. Although there have been a number of studies on nutrient cycling in bamboo forests, the effects of the bamboo density has not been investigated. The influence of bamboo density on the dynamics on litterfall, nutrient concentrations in bamboo litter, the differences in nutrient concentrations between litter and fresh leaves, and potential nutrient retranslocation were studied in three bamboo communities with different densities (D_1 with (220 ± 11) stems $\cdot m^{-2}$, D_2 with (140 ± 7) stems $\cdot m^{-2}$, and D_3 with (80 ± 4) stems $\cdot m^{-2}$) beneath a bamboo-fir (*Picea purpurea*) forest. Plots were chosen that had similar slope, aspect, soil parent material and texture, tree canopy, etc. Bamboo litter was collected in each stand and fresh leaves collected over a growing period from May to October, 2003, and nutrient concentrations (C, N, P, K, Ca and Mg) analyzed. The results indicated that litterfall production of bamboo increased with stem density during the growing period. The concentrations of C, N, P and K in litter decreased with stem density, but Ca and Mg showed the opposite pattern. It was found that N, P and K concentrations were lower in litter than in fresh

收稿日期: 2004-06-29 接受日期: 2005-03-29

基金项目: 国家自然科学基金“重大研究计划”项目(90202010)、中芬国际合作项目(30211130504)、中国科学院“百人计划”项目(01200108B)和国家自然科学基金项目(30471378)

* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: wangky@cib.ac.cn

leaves, increased from May to July, and decreased after July. Carbon concentrations in both litter and fresh leaves did not vary with the stem densities and month. Calcium concentrations were higher in litter than in fresh leaves over the growing season, but there was no significant monthly variation. Litter had the lowest Mg concentrations in July (during the exponential growth period) whereas fresh leaves showed the opposite pattern. No significant monthly differences in nutrients were found among the three communities. The potential retranslocation capacity of P was strongly regulated by stem density, but N and K retranslocation was not influenced by stem density. The potential retranslocation capacity of N, P and K showed the ranked order as $K > N > P$. The retranslocation of C in bamboo was not significantly different among the three bamboo communities. The accumulation of Ca in litter increased with stem density. The accumulation of Mg in litter increased with stem density, but the retranslocation capacity decreased with stem density. Density, therefore, greatly influenced the seasonal changes of nutrient concentrations in litter and their potential retranslocation capacity.

Key words *Fargesia denudata*, Litter, Bioelements, Potential retranslocation capacity, Density

生物元素在植物体内的转移和重新分配是森林生态系统的普遍现象(Ryan & Bormann, 1982),也是植物适应环境变化的一种重要的养分循环机制(Martin *et al.*, 1996)。衰老的叶片在凋落前将 N、P、K 等生物元素转移到多年生器官中,减少了养分元素通过凋落物分解的循环,为来年新叶生长提供了所必需的养分(Del Arco *et al.*, 1991),从而大大地降低了植物群落对土壤养分库的依赖性(Sollins *et al.*, 1980; Lim & Cousens, 1986)。在高寒地区,由于受到低温的作用,春季蹬土壤养分有效性普遍较低,植物在土壤尚未完全解冻时开始生长,所需要的养分元素可能主要依靠生物元素在植物体内的转移和重新分配过程。但迄今为止,关于川西高寒地区植物体内的养分转移机制尚无研究报道,这很难揭示高寒地带的植物对环境的适应机制。

缺苞箭竹(*Fargesia denudata*)是王朗亚高山针叶林群落的优势层片(Taylor & Qin, 1987),同时也是“国宝”大熊猫在该区的主要食物(胡锦涛, 2001)。由于群落密度与群落中各生长资源的利用密切相关,因而可能是影响生物元素动态及其内转移能力的重要因素。然而,这一方面的研究还未见报道。因此,本文以王朗自然保护区内缺苞箭竹-紫果云杉(*Picea purpurea*)原始林下不同密度缺苞箭竹为研究对象,研究了一个生长季节内,密度对缺苞箭竹凋落物及其生物元素含量的动态以及生物元素的潜在转移能力的影响,以期对缺苞箭竹群落的生态学过程的深入研究和大熊猫及其栖息地的保护提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究区域和样地概况

王朗自然保护区(103°55′ ~ 104°10′ E, 32°49′ ~ 33°02′ N, 海拔 2 300 ~ 4 980 m)位于四川省平武县

内,地处青藏高原和四川盆地的过渡地带,属于丹巴-松潘半湿润气候。受季风影响,该地区形成干湿季差异,干季(11 月 ~ 翌年 4 月)表现为日照强烈,降雨少,气候寒冷,空气干燥的特点;湿季(5 ~ 10 月)的气候特征为降雨集中,多云雾,日照少,气候暖湿。年平均气温 2.5 ~ 2.9 °C(最高气温 26.2 °C,最低气温 -17.8 °C),7 月平均气温 12.7 °C,1 月平均气温 -6.1 °C,年降雨量 805.2 mm。森林类型主要包括原始云冷杉(*Picea* spp., *Abies* spp.)林、针阔混交林、桦木(*Betula* spp.)林以及人工针叶林等。森林土壤主要为山地暗棕壤(王开运等, 2004)。

研究样地设置在紫果云杉-缺苞箭竹过熟原始针叶林群落内(竹根岔沟(104°05′ E, 32°59′ N, 海拔 2 920 m)),坡度 28°,坡向 NE30°。年降水量约 825 mm,年平均气温 1.2 °C。郁闭度为 0.7,林龄约为 350 年。乔木层主要由紫果云杉和方枝柏(*Sabina saltuaria*)组成。灌木层主要由缺苞箭竹组成,盖度大于 95%,株高 100 ~ 250 cm,基径和节数分别为 4.00 ~ 9.50 mm 和 10 ~ 27 节。此外,零星分布有西南卫矛(*Euonymus hamiltonianus*)、华西忍冬(*Lonicera webbiana*)、冰川茶藨子(*Ribes glaciale*)、秀丽莓(*Rubus amabilis*)以及紫果云杉幼苗等植物种类,其总体盖度不超过 5%。

1.2 实验设计

基于对研究区域内缺苞箭竹分布和生长状况的样方调查,选取具有代表性且环境条件(土壤质地、坡向、坡度、群落组成等)基本一致、但密度不同的固定样地(10 m × 10 m)3 个(密度 1(D_1), (220 ± 11)株 • m⁻²; 密度 2(D_2), (140 ± 7)株 • m⁻²; 密度 3(D_3), (80 ± 4)株 • m⁻²)。其中 D_1 与 D_2 相隔约 10 m, D_2 与 D_3 相隔约 15 m。

在每一密度缺苞箭竹群落下,随机设置 7 个 30 cm × 30 cm 塑料凋落物收集网,孔径为 2 mm。在

2003 年生长季节(5~10 月)内,每月 25 日左右收集缺苞箭竹凋落物,同时随机摘取新鲜缺苞箭竹叶。所有凋落物与新鲜叶在 70 ℃下烘至恒重。

凋落物和新鲜叶全 C 采用 $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$ 氧化- FeSO_4 滴定法测定(鲁如坤,2000)。植物样品用 $\text{H}_2\text{SO}_4\text{-H}_2\text{O}_2$ 消煮(微波消煮系统: Milestone, Italy)。全 N 含量采用靛酚蓝比色法测定;全 P 含量采用钒钼黄比色法测定(鲁如坤,2000);全 K、Ca、Mg 含量采用 ICP 元素分析仪(Atomscan Advance, America)分析测定。以上所有分析均做 3 个重复。

1.3 计算与统计分析

各生物元素转移指数由凋落物与新鲜叶浓度差异比新鲜叶浓度得出(Ryan & Bormann, 1982; Helmisaari, 1992)。单因素多样本的方差检验(One-way ANOVA)比较不同密度间缺苞箭竹群落凋落物量、凋落物与新鲜叶中生物元素含量差异以及各生物元素的潜在内转移能力。

2 结果与讨论

2.1 密度对缺苞箭竹群落凋落物量的影响

凋落物不仅是群落中能量流动与物质循环的一个重要方面(Martin, 1963; 罗辑等,2003),而且是控制植被结构和生态系统功能的重要因素之一(莫江明等,2001)。图 1 表明,缺苞箭竹凋落物主要由凋落叶组成,其产量随着缺苞箭竹密度增加而增大,表现为: $D_1(1\,208.37 \pm 84.72\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}) > D_2(972.48 \pm 89.25\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}) > D_3(719.80 \pm 56.37\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2})$ 。这主要是因为缺苞箭竹密度较大的群落,缺苞箭竹株数较多,从而凋落叶也较多。3 个密度的凋落物产量都略大于李承彪(1997)测定的缺苞箭竹-岷江冷杉(*Abies faxoniana*)林的缺苞箭竹凋落物产量,这可能与其所研究的缺苞箭竹密度较小有关。在生长季节内,凋落物产量以 10 月最高,5 月最低。这与马志贵和王金锡(1993)对该地区缺苞箭竹凋落物的研究结果以及对该地区针叶林凋落物的研究结果一致¹⁾。可见,缺苞箭竹密度是控制凋落物产量和动态的重要因素之一。

2.2 密度对凋落叶与新鲜叶中生物元素含量的影响

叶是生命活动最活跃的器官之一,比较凋落叶

与新鲜叶中生物元素浓度差异,有助于了解生物元素在植物体内的转移和分配。本项研究中,凋落物和新鲜叶的 C 含量均随着缺苞箭竹密度的增加而降低。在指数生长期(7 月),不同密度缺苞箭竹群落中凋落物中 C 含量均明显降低(图 2A),这可能是由于快速生长过程中元素的稀释作用造成的²⁾(Chapin III, 1980),凋落物与新鲜叶的 C 含量无显著差异,这可能是由于 C 的转移能力较弱引起的。在生长季节内,凋落物的 N、P、K 含量明显低于新鲜叶,且随着缺苞箭竹密度的增加而降低(图 2B、C、D),这一方面说明了 3 种元素的移动性较强;另一方面也说明密度较大的缺苞箭竹群落更能充分的利用自身所贮存的可移动养分,具有较强的内循环机制。此外,N、P、K 含量表现为 5、6、7 月逐渐升高,7 月以后逐渐下降的格局。凋落物的 Ca 含量明显大于新鲜叶,并且随着缺苞箭竹密度的增加而增大,但凋落叶和新鲜叶中的 Ca 含量在整个生长季节内均无显著的差异(图 2E)。这与 Ca 元素的难移动性有关。凋落物中的 Mg 含量以指数生长期最低,但新鲜叶中 Mg 含量以指数生长期最高,并且凋落物中 Mg 元素的含量随缺苞箭竹密度的增加而增大,这与 Ca 元素在凋落物中的变化规律一致,表明了这两种元素难流动性的特质,同时也从另一侧面说明了较大密度缺苞箭竹群落能够较强的利用可移动元素的能力。新鲜叶片中的 Mg 元素含量随缺苞箭竹密度增加而减小,与 N、P、K 含量相似,反映了缺苞箭竹在较大密度时对环境的一种适应机制。

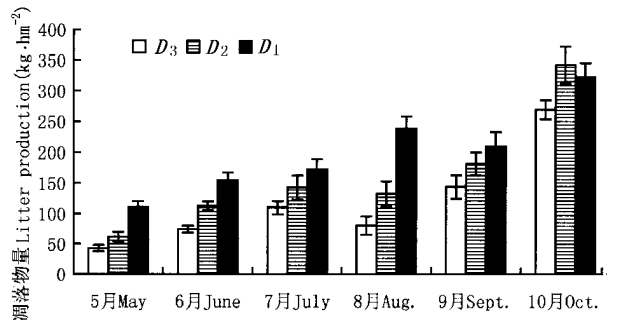


图 1 3 个不同密度 (D_3 、 D_2 、 D_1) 的缺苞箭竹群落凋落物量的动态变化
Fig. 1 Seasonal variation of the litter production of three *Fargesia denudata* communities
图中的横条代表标准偏差 Bars indicate SD
 D_1 : $(220 \pm 11)\text{ 株}\cdot\text{m}^{-2}$ D_2 : $(140 \pm 7)\text{ 株}\cdot\text{m}^{-2}$ D_3 : $(80 \pm 4)\text{ 株}\cdot\text{m}^{-2}$

1) Yang WQ, Wang KY, Seppo K (2005). Litterfall dynamics of three subalpine forests in the western Sichuan. *Pedosphere* (土壤圈), 15 (in press)
2) Yang WQ, Wang KY, Seppo K (2005). Monthly variations on macronutrients in litters of three subalpine forests in the western Sichuan. *Pedosphere* (土壤圈), 15 (in press)

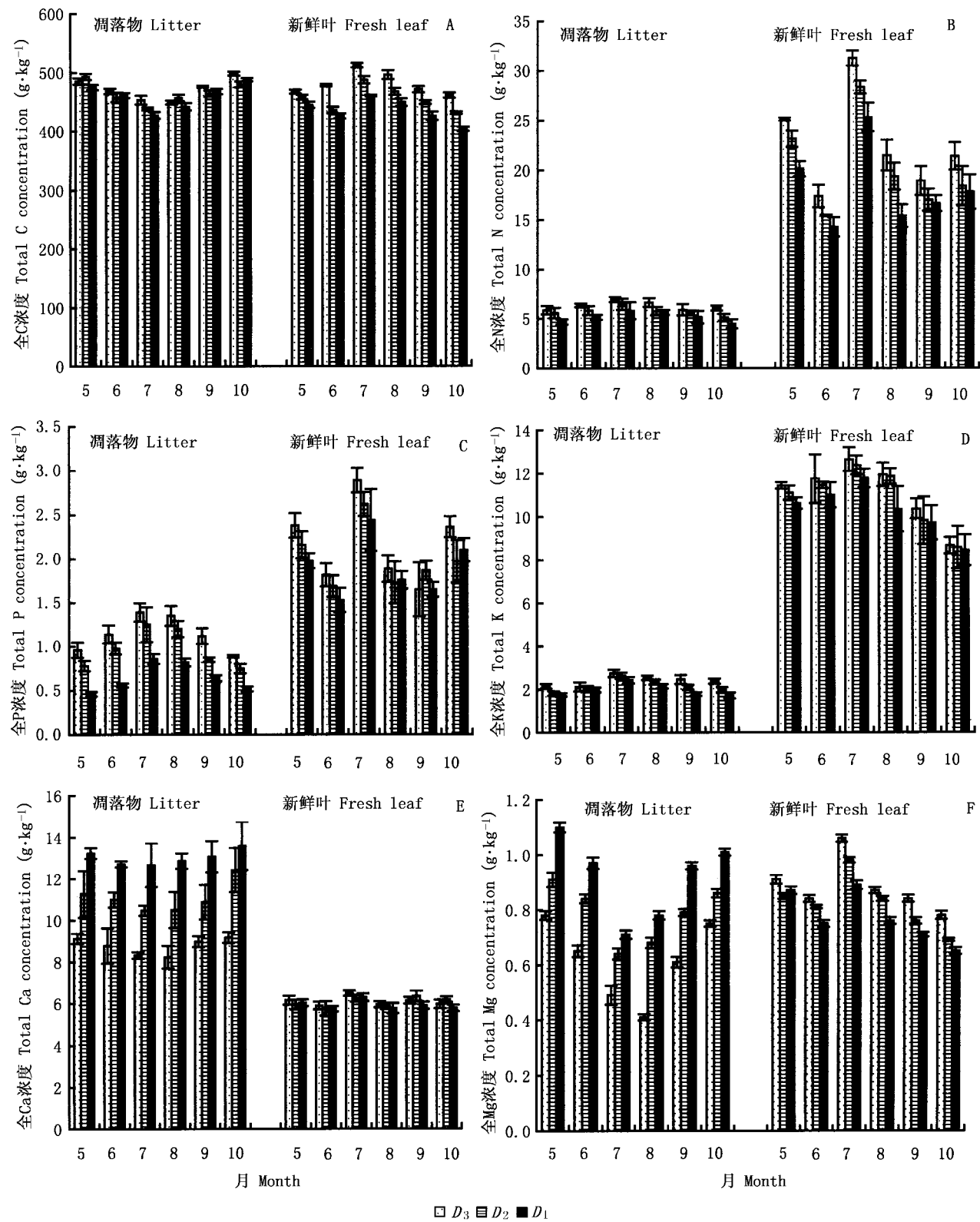


图2 3个不同密度(D_1 , D_2 and D_3)缺苞箭竹群落凋落物与新鲜叶生物元素含量动态

Fig.2 Seasonal dynamics on bioelement content in litter and fresh leaf in three *Fargesia denudata* communities with different densities (D_1 , D_2 and D_3)
图中的横条代表标准偏差 Bars indicate SD D_1 , D_2 , D_3 : 同图1 See Fig.1

2.3 密度对生物元素的潜在转移能力的影响

生物元素在植株体内的转移和重新分配是植物对环境的一种重要生态适应机制。本项研究表明，N、P、K 在缺苞箭竹生长过程中在植株体内被大量转移(表 1)。其中，K 的重吸收率最高(80%左右)，N 其次(70%左右)，且这两种元素的内转移能力受缺苞箭竹密度影响较小，P 的内转移率相对较低但随着缺苞箭竹密度的增加而增大，说明在密度较大的缺苞箭竹群落 P 具有较高的潜在内转移能力，这可能与高寒地区 P 缺乏有关，从而也说明较大的缺苞箭竹群落能够较为高效的利用环境缺乏资源，在资源竞争中取得优势地位。N、P、K 的内转移和再分配是来年植株抽发新叶所必需养分的主要来源(Del Arco *et al.*, 1991)，这个结果与 Palma 等(2000)对亚热带森林乔木树种的研究以及薛立等(2003)对日本阔叶树种的研究结论一致。但本项研究中 K、N 的内转移率高于过去对乔木树种的研究(Aerts, 1996)，这可能与灌层受雨水淋洗较小有关。C 元素的内转移率小于 10%。Ca 元素由于移动性较差，在凋落物中不断的积累，积累率随着缺苞箭竹密度的增加而增大(表 1)。Ca 不被重吸收的原因可能来自两个方面：一方面是因为 Ca 并非限制高寒地区植物生长的养分因子；另一方面可能是因为 Ca 是保守型阳离子(Martin *et al.*, 1996)。Mg 元素积累率随缺苞箭竹密度的增加而升高，内转移率随缺苞箭竹密度的增加而降低，这可能与不同密度下调落物重量的损失大小(Helmisaari, 1992)或者不同密度下成熟叶所占比例有关。可见，缺苞箭竹密度对 N、P、K、Ca 和 Mg 的内转移率有显著影响，说明密度较大的缺苞箭竹群落能够更好的适应环境。并且本项研究中 N、P、K 的内转移率明显大于亚热带森林乔木树种(Palma *et al.*, 2000)和温带阔叶树种(薛立等, 2003)中各生物元素的内转移率，这个结论一方面说明了高寒地带物种具有较高的内循环机制，另一方面也充分证明了灌层植物在森林生态系统的养分循

环中具有非常重要的作用。

3 结 论

- 1)在生长季节内，缺苞箭竹凋落物量随着缺苞箭竹密度的增加而增加，表现为： $D_1(1\ 208.37 \pm 84.72\ \text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}) > D_2(972.48 \pm 89.25\ \text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}) > D_3(719.80 \pm 56.37\ \text{kg}\cdot\text{hm}^{-2})$ 。
- 2)凋落物中 N、P、K 含量明显低于新鲜叶，并且在生长季节内表现为 5、6、7 月逐渐升高，7 月以后逐渐下降的变化格局；凋落物和新鲜叶中的 C 含量无显著差异，且无明显季节变化规律；凋落物中 Ca 含量大于新鲜叶中含量，但无明显季节变化规律；凋落物中的 Mg 含量以指数生长期最低，而新鲜叶中以指数生长期最高。随着缺苞箭竹密度的增加，凋落物中 C、N、P、K 的含量减小，但 Ca、Mg 含量增大。不同缺苞箭竹密度下各生物元素的动态变化规律并无显著差异。
- 3)不同缺苞箭竹密度下，内转移率表现为 $K > N > P$ ，密度对 K、N 的内转移率影响较小，P 的内转移率随着缺苞箭竹密度的增加而升高；C 元素的内转移现象不明显；Ca 在凋落物中积累率随缺苞箭竹密度的增加而增大；Mg 的内转移率随着缺苞箭竹密度的增加而降低，积累率随缺苞箭竹密度增加而升高。可见，较大密度的缺苞箭竹群落具有较为高效的内循环机制，密度对生物元素的内转移能力有着重要的影响。

参 考 文 献

Aerts R (1996). Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *Journal of Ecology*, 84, 597 – 608.

Chapin III FS (1980). The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11, 233 – 260.

Del Arco JM, Escudero A, Garrido MV (1991). Effects of site characteristics on nitrogen retranslocation from senescing leaves. *Ecology*, 72, 701 – 708.

Helmisaari HS (1992). Nutrient retraslocation within the foliage of *Pinus sylvstris*. *Tree Physiology*, 10, 45 – 48.

Hu JC (胡锦矗) (2001). *The Giant Panda Study* (大熊猫的研究). Shanghai Scientific and Technological Education Press, Shanghai, 3 – 18. (in Chinese)

Li CB (李承彪) (1997). *A Study of Staple Food Bamboo for the Giant Panda* (大熊猫主食竹研究). Guizhou Science and Technology Press, Guiyang, 192 – 217. (in Chinese)

Lim MT, Cousens JE (1986). The internal transfer of nutrients in a Scots pine stand 2: the pattern of transfer and the effects of nitrogen availability. *Forestry*, 59, 17 – 27.

Lu RK (鲁如坤) (2000). *Soil and Agro-chemical Analytical Methods* (土壤农业化学分析方法). China Agricultural Science

表 1 不同密度(D₁、D₂、D₃)下各生物元素的潜在转移率(%)

Table 1 The retranslocation of bioelements in leaves of different densities (D₁, D₂ and D₃) (%)

	C	N	P	K	Ca	Mg
D ₁	- 6.12 ^a	70.84 ^a	65.79 ^a	80.89 ^a	- 120.76 ^a	- 21.46 ^a
D ₂	- 2.47 ^a	70.83 ^a	50.88 ^b	80.04 ^a	- 83.33 ^b	2.39 ^b
D ₃	1.69 ^a	71.24 ^a	45.31 ^c	78.17 ^a	- 44.12 ^c	29.12 ^c

表中不同字母代表密度之间的显著差异($p < 0.05$, $n = 30$) Different superscripts within a column indicate the significant differences among the bamboo communities ($p < 0.05$, $n = 30$)

D₁, D₂, D₃: 同图 1 See Fig.1

- and Technology Press, Beijing, 318 – 379. (in Chinese)
- Luo J (罗辑), Cheng GW (程根伟), Song MQ (宋孟强), Li W (李伟) (2003). The characteristic of litterfall of *Abies fabri* forests on the Gongga Mountain. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 27, 59 – 65. (in Chinese with English abstract)
- Ma ZG (马志贵), Wang JX (王金锡) (1993). A study on the dynamics of forest litter in the habitat of giant panda. *Acta Phytoecologica et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学学报), 17, 155 – 163. (in Chinese with English abstract)
- Martin A, Gallardo JF, Santa RI (1996). Above ground litter production and bioelement potential return in a evergreen oak (*Quercus rotundifolia*) woodland near Salamanca. *Annales des Sciences Forestières*, 53, 811 – 818.
- Martin W (1963). Microbial populations of leaf litter in relation to environmental conditions and decomposition. *Ecology*, 44, 370 – 377.
- Mo JM (莫江明), Kong GH (孔国辉), Brown S, Fang YT (方运霆), Zhang YC (张佑昌) (2001). Litterfall response to human pacts in a Dinghushan pine forest. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 25, 656 – 664. (in Chinese with English abstract)
- Palma RM, Defrieri RL, Tortarolo MF, Prause J, Gallardo JF (2000). Seasonal changes of bioelements in the litter and their potential return to green leaves in four species of Argentine subtropical forest. *Annals of Botany*, 85, 181 – 186.
- Ryan DF, Bormann FH (1982). Nutrient resorption in Northern Hardwood Forests. *BioScience*, 32, 29 – 32.
- Sollins P, Grier CC, McCorison FM, Cromack K, Fogel R (1980). The internal element cycles of old-growth Douglas-fir ecosystem in Western Oregon. *Ecology*, 50, 261 – 285.
- Taylor AH, Qin ZS (1987). Culm dynamics and dry matter production of bamboo in the Wolong and Tangjiahe giant panda reserves, Sichuan, China. *Journal of Applied Ecology*, 24, 419 – 433.
- Wang KY (王开运), Yang WQ (杨万勤), Song GY (宋光煜), Hu TX (胡庭兴) (2004). *Processes of Subalpine Forest Ecosystem in Western Sichuan* (川西亚高山森林群落生态系统过程). Sichuan Science and Technology Press, Chengdu, 4 – 12. (in Chinese)
- Xue L (薛立), Luo S (罗山), Tan TY (谭天泳) (2003). Seasonal changes of nitrogen and phosphorus and their translocation from leaves of ten tree species in central Japan. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 14, 875 – 878. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 黄建辉 责任编辑: 张丽赫