

卧龙竹类非结构性碳水化合物与 叶氮含量对海拔的响应

吴杰¹, 潘红丽^{3, 4}, 杜忠^{3, 4}, 王三根^{1, *}, 石培礼⁵, 刘兴良⁶, 肖文发⁷, 李迈和^{2, 3, *}

(1. 西南大学农学与生物科技学院, 重庆 400716; 2. 瑞士联邦森林、雪和景观研究院, 苏黎世 CH-8903;

3. 中国科学院成都山地灾害与环境研究所, 成都 610041; 4. 中国科学院研究生院, 北京 100049;

5. 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101; 6. 四川省林科院, 成都 610081;

7. 中国林科院森林生态环境与保护研究所, 北京 100091)

摘要: 山地由于海拔变化导致的环境因子显著差异, 成为研究植物环境适应性及其对全球气候变化响应的理想区域。以卧龙自然保护区内油竹子 (*Fargesia angustissima* Yi) 与华西箭竹 (*Fargesia nitida* (Mitford) Keng f. ex Yi) 为对象, 沿海拔梯度研究了两种竹子在各自海拔分布区内组织非结构性碳水化合物 (NSC) 含量、比叶面积 (SLA)、以及基于单位叶面积和单位叶质量的叶氮含量 (N_{area} , N_{mass})。除油竹子叶 NSC, N_{area} 和华西箭竹 N_{mass} 随海拔升高不发生变化外, 两种竹子其它调查因子对海拔的响应均是非线性的, 反映了环境因子随海拔的非线性变化。所有调查因子对海拔的响应均表现出明显的种间差别, 这一结果除了种间生理生态特性差别的原因外, 可能意味着两竹种对温度的敏感性不同。高海拔种 (华西箭竹) 比 (中) 低海拔种 (油竹子) 对全球气候暖化可能更加敏感。

关键词: 海拔梯度; 比叶面积; 叶氮含量; 全球气候变化; 油竹子; 华西箭竹; 卧龙自然保护区

Responses of tissue non-structural carbohydrates and leaf nitrogen contents to altitude in two dwarf bamboos in Wolong

WU Jie¹, PAN Hongli^{3, 4}, DU Zhong^{3, 4}, WANG Sangen^{1, *}, SHI Peili⁵, LIU Xingliang⁶, XIAO Wenfa⁷, LI Maihe^{2, 3, *}

1 College of Agronomy and Biotechnology, Southwest University, Chongqing 400716, China

2 Swiss Federal Research Institute WSL, Zuercherstrasse 111, CH-8903 Birmensdorf, Switzerland

3 Institute of Mountain Hazards and Environment, CAS, Chengdu 610041, China

4 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

5 Institute of Geographical Sciences and Natural Resources Research, Beijing 100101, China

6 Sichuan Academy of Forestry, Chengdu 610081, China

7 Key Laboratory of Forest Ecology and Environment, State Forestry Administration, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

Abstract: The strong altitudinal gradients leading to dramatic variations in environmental conditions in mountain regions provide unique and sometimes the best opportunities to study plant responses and adaptation to global climate change. We investigated tissue non-structural carbohydrates content (NSC), specific leaf area (SLA), mass-based (N_{mass}) and area-based (N_{area}) leaf nitrogen in two dwarf bamboos, *Fargesia angustissima* Yi and *Fargesia nitida* (Mitford) Keng f. ex Yi, growing along elevational gradients in Wolong Nature Reserve. Leaf NSC content and N_{area} in *F. angustissima*, and N_{mass} in *F. nitida* did not respond to altitude, whereas all other parameters studied changed non-linearly with increasing elevation for both bamboo species. This result may imply that the local-environmental conditions do not change linearly with altitude.

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (40771071; 40771074); 国家“十一五”科技支撑资助项目 (2006BAD03A10); 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金 (CAFIFEEPYBB2007001)

收稿日期: 2008-11-03; **修订日期:** 2009-01-13

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangsg@swu.edu.cn; maihe.li@wsl.ch

The altitudinal responses of the parameters studied are species-specific. This result may reflect both the species-specific ecophysiology and the species-specific sensitivity to temperature. The high-altitude species (*F. nitida*) may be more sensitive to global warming than the low-altitude species (*F. angustissima*).

Key Words: elevational gradients; *Fargesia angustissima*; *Fargesia nitida*; global climate change; leaf nitrogen; specific leaf area; Wolong Nature Reserve

非结构性贮藏碳水化合物(NSC)与氮在植物体内的代谢,在很大程度上影响着植株的生长发育^[1-2]。植物组织中 NSC 含量是植物碳吸收(光合同化)与碳消耗(生长与呼吸消耗)关系的一种量度^[1-2],反映了可供植物生长利用的物质水平。研究植物体内储存的碳水化合物含量及季节变化,可以了解植物碳水化合物的供应状况^[3-6]。植物的光合能力跟组织内氮含量有着紧密联系,植物体内 75% 的氮都集中于叶绿体中,且大部分都用于光合器官的构建,因此它是光合物质代谢和植物生长的关键性因子^[7-8]。比叶面积(SLA)与植物的生长和生存对策有紧密的联系,能反映植物对不同生境的适应特征^[9]。同时,SLA 可以反映植物获取资源的能力,低 SLA 的植物能更好地适应资源贫瘠和干旱的环境,高 SLA 的植物保持体内营养的能力较强^[10]。叶氮含量和比叶面积被认为是衡量植物在长期进化过程中对其生存环境适应性的综合指标^[11-12]。

丛生竹是卧龙亚高山地区常见的林下植物,是当地植物多样性的重要组成部分。其中油竹子(*Fargesia angustissima* Yi)和华西箭竹(*Fargesia nitida* (Mitford) Keng f. ex Yi)分布广泛,既是国宝大熊猫的主食植物,其群落也是包括大熊猫在内的各种珍稀动物的栖息场所,具有十分重要的经济价值和生态效应。近年来,关于竹类植物生态学研究,尤其是大熊猫生境恢复^[13-14]、大熊猫栖息地群落结构^[15-16]和动态特征^[17],以及卧龙自然保护区生物多样性^[18-20]的研究都比较深入而系统,主要涉及竹类植物的种子特性、自然更新、种群动态等。然而,对丛生竹生态的研究仅仅局限于层次结构等一般性的描述,对植物生理生态,例如对不同海拔竹类植物体内各元素含量的研究则鲜有探讨,国内外尚属空白。本文研究了生长在不同海拔高度的油竹子和华西箭竹的叶氮含量和组织 NSC 浓度,以回答下述问题:(1) 两竹叶氮含量和组织 NSC 浓度会随着海拔升高环境变劣线性降低吗?(2) 叶氮含量和叶 NSC 浓度是同步变化的,即叶氮含量和叶 NSC 浓度之间存在一种线性正相关关系吗?对这些问题的回答,可以帮助人们理解两种大熊猫主食竹的生理生态特性及种间差异,了解竹类生长物质储量情况及各海拔生境的适应策略,理解两竹在不同海拔的生长表现,及其对全球气候变化的生理生态响应,对亚高山区域植被的恢复与重建、生态系统保护及资源利用等均具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 自然概况

四川省卧龙自然保护区位于横断山脉东部,青藏高原东南缘的邛崃山东坡(102°52′—103°24′E,30°45′—31°25′N),为四川盆地向川西高原过渡地带,以高山峡谷为主要地貌特征,是四川省最大的自然保护区之一。该区属青藏高原气候区范围,冬寒夏凉、降水丰富、干湿季节明显、相对湿度大。据沙湾气象站(海拔 1920 m)1968—1984 年以及卧龙亚高山暗针叶林生态站(海拔 2730 m)1996—2004 年观测数据,按 0.5 °C 每 100 m 气温递减率,及沙湾气象站 1996 年发表的降水曲线,推算的样地气候数据如表 1。

本研究在保护区境内自大阴沟-耿达-正河沟,以及四川卧龙亚高山暗针叶林生态系统定位研究站(102°58′21″E,30°51′41″N,海拔 2750—2760 m)-巴郎山贝母坪海拔样带进行。研究地段土壤为发育于冷杉林下的山地暗色针叶林土,厚度约 25—70 cm。油竹子主要分布在海拔约 1200—1810 m 林下,华西箭竹主要分布在 2450—3200 m 林下^[21]。

1.2 研究方法

1.2.1 取样

2008 年 4 月中旬(竹子生长季前)取样。油竹子样地分设在大阴沟(海拔 1200 m,油竹子海拔分布下

限)、耿达下段(1420 m)、耿达上(1620 m)、正河沟(1810 m, 临近油竹子分布上限); 华西箭竹样地依次是汶县街(2480 m, 华西箭竹分布下限)、小邓生(2700 m)、大阴山(2940 m)、贝母坪(3170 m, 华西箭竹海拔分布上限)。样地详细特征见表 1。因为春天笋子的萌发和新竹的生长主要有赖于竹子储藏的有机物质, 了解在经过冬季消耗后的休眠期末(4 月份)竹子各器官 NSC 含量水平, 可以更好地理解竹子储藏物质状况, 以进一步理解分布于各高海拔区段的华西箭竹群落生长及发展趋势。

表 1 卧龙自然保护区样地概况
Table 1 Characteristics of plots sampled in Wolong Nature Reserve

竹类 Species	样地海拔 /m Elevation (m a. s. l.)	坡向 Aspect	坡度/(°) Slope degree	坡位 Slope	年降雨量/mm Precipitation	年均温/°C Temperature
油竹子	1200	南	25	下部	1150	16.2
<i>F. angustissima</i>	1420	南	20	下部	1180	15.2
	1620	南	20	下部	1220	14.1
华西箭竹	1810	东南	30	下部	1265	13.0
<i>F. nitida</i>	2480	东南	15	下部	700	7.2
	2700	东南	10	下部	862	8.4
	2940	东南	10	下部	1040	4.6
	3170	东南	15	下部	1210	3.3

按典型性和代表性的原则, 分别在油竹子(1200—1810 m)和华西箭竹(2480—3170 m)分布区域内人为干扰少的地段, 各设置 4 块样地(表 1)。同种各样地间海拔高度间距大致相等(约 200 m), 坡度、坡向基本一致。样地面积 10m × 20m。在每个样地内随机选取生长健康, 颜色统一的 6 竹丛, 每丛分叶、枝、干和竹根(非竹鞭)4 种组织取样。为减少样品量及分析工作量, 将 6 丛中的每两丛随机混合成一个重复(混合样), 则每一个海拔样地竹子的各个组织均有 3 个重复。所取样立即放入冷藏箱中, 并 7h 内用微波炉杀青 30s, 根部样品先用蒸馏水将所带泥土洗净, 然后在 65—70℃ 烘干至恒量, 备用。

1.2.2 测定方法

将烘干的叶、枝、干和竹根样品磨碎成粉末并过 1mm 网筛, 采用蒽酮比色法^[22-23]测定 NSC, 包括可溶性糖(葡萄糖、果糖、蔗糖及少量溶于酒精的多聚糖)和淀粉。

在每一海拔样地随机选取油竹子或华西箭竹各 3 丛, 在每丛随机采集叶 30 片(每样地 90 片), 用扫描仪扫描后采用 Image J 软件计算出叶面积^[24], 并将叶放置烘箱中烘至恒重(70℃, 24h)。SLA 通过公式计算得出: $SLA (cm^2/g) = \text{叶面积} / \text{干叶质量}$ 。采用凯氏自动定氮法^[25]测定叶片单位重量叶氮含量 $N_{mass} (mg/g)$ 。单位面积叶氮含量 $N_{area} (g/m^2)$ 则由 $N_{area} = N_{mass} / SLA$ 得出。

1.3 数据分析

采用 SPSS 统计分析软件包(SPSS 16.0 for Windows, Chicago, USA)和 Excel 2003 对数据进行相关分析, One-Way ANOVA 方差分析, 并用 SNK 法进行多重比较。分析了 N_{mass} 、 N_{area} 与 NSC 之间的回归关系。

2 结果

2.1 油竹子

2.1.1 SLA 和叶氮含量随海拔的变化

油竹子 SLA 随样地海拔升高表现为先降后升, SLA 最低值出现在中海拔(1620 m)区域(表 2)。 N_{mass} 随海拔的变化表现出与 SLA 同样的规律(表 2)。而 N_{area} 在各海拔样地间无明显差异($P > 0.05$)(表 2)。

2.1.2 NSC 随海拔的变化

各海拔油竹子叶和枝 NSC 含量均高于干和根(表 3)。叶 NSC 含量不随样地海拔高度变化而变化($P = 0.45$)(表 3)。油竹子各组织 NSC 含量总的变化趋势表现为, NSC 浓度在海拔 1200 m 和 1420 m 之间无显著差别, 而 1620 m 左右浓度则显著地高于其上(1810 m)和其下海拔的浓度(表 3)。因此, 油竹子组织 NSC 含

量随海拔高度的变化表现为一单峰曲线,即先随海拔升高浓度变大,在 1620 m 左右处达最大值,然后随海拔升高浓度降低(表 3)。基于单位叶面积计算的叶 NSC 含量在各海拔样地之间的变化与基于单位叶质量计算的含量变化趋势一致。

表 2 卧龙油竹子 SLA 和叶氮含量随海拔变化

Table 2 Altitudinal changes in SLA (mean values $\pm$ SD, $n = 3$ sites with 90 leaves per site), N_{mass} (mean values $\pm$ SD; $n = 3$), and N_{area} (mean values $\pm$ SD, $n = 3$) of *Fargesia angustissima* growing along an elevational gradient in Wolong Nature Reserve

	样地海拔 Elevation/m				<i>F</i>	<i>P</i>
	1200	1420	1620	1810		
比叶面积 SLA /(cm^2/g)	274.55 $\pm$ 23.36a	269.17 $\pm$ 30.39a	225.67 $\pm$ 8.96b	297.24 $\pm$ 23.42a	5.12	<0.05
单位重量叶氮含量 N_{mass} /(mg/g)	37.94 $\pm$ 1.25b	37.91 $\pm$ 0.56b	29.38 $\pm$ 2.85c	41.65 $\pm$ 0.38a	32.08	<0.001
单位面积叶氮含量 N_{area} /(g/m ²)	1.39 $\pm$ 0.093	1.42 $\pm$ 0.15	1.30 $\pm$ 0.13	1.41 $\pm$ 0.12	0.54	0.67

* 数值后不同字母表示在 0.05 水平上差异显著;下同

表 3 卧龙油竹子各组织内 NSC 含量随海拔的变化

Table 3 Altitudinal changes in tissue NSC contents (% dry matter; mean values $\pm$ SD; $n = 3$) of *Fargesia angustissima* growing at different elevations in Wolong Nature Reserve

	样地海拔 Elevation/m				<i>F</i>	<i>P</i>
	1200	1420	1620	1810		
叶 Leaves	13.34 $\pm$ 3.06	11.24 $\pm$ 3.91	13.06 $\pm$ 3.38	9.63 $\pm$ 0.96	0.97	0.45
枝 Shoots	13.06 $\pm$ 0.58a	11.04 $\pm$ 1.14a	13.57 $\pm$ 1.29a	9.07 $\pm$ 1.48b	9.27	<0.01
干 Stem	7.98 $\pm$ 0.57b	8.33 $\pm$ 0.05b	10.47 $\pm$ 0.71a	8.40 $\pm$ 1.48b	5.07	<0.05
根 Roots	9.72 $\pm$ 0.87b	9.57 $\pm$ 1.65b	14.06 $\pm$ 0.89a	8.84 $\pm$ 1.56b	10.06	<0.01

2.2 华西箭竹

2.2.1 SLA 和叶氮含量随海拔的变化

华西箭竹 SLA 在各海拔间差异显著($P < 0.001$),表现出随海拔升高先降后升(表 4)。不同于油竹子,华西箭竹 N_{mass} 在各海拔间差异不明显($P > 0.05$)(表 4)。由于 N_{mass} 变化较小,因此 SLA 的较大变化导致了 N_{area} 的同步变化,其结果与 SLA 相反,即 N_{area} 随海拔升高先升后降($P < 0.001$)(表 4)。

表 4 卧龙华西箭竹 SLA 和叶氮含量随海拔变化

Table 4 Altitudinal changes in SLA (mean values $\pm$ SD, $n = 3$ sites with 90 leaves per site), N_{mass} (mean values $\pm$ SD; $n = 3$), and N_{area} (mean values $\pm$ SD, $n = 3$) of *Fargesia nitida* growing along an elevational gradient in Wolong Nature Reserve

	样地海拔 Elevation/m				<i>F</i>	<i>P</i>
	2480	2700	2940	3170		
比叶面积 SLA /(cm^2/g)	329.63 $\pm$ 25.85a	203.20 $\pm$ 23.55d	245.50 $\pm$ 15.61c	290.06 $\pm$ 16.86b	20.53	<0.001
单位重量叶氮含量 N_{mass} /(mg/g)	35.24 $\pm$ 2.77	34.70 $\pm$ 4.55	37.17 $\pm$ 3.68	33.54 $\pm$ 2.54	0.57	0.65
单位面积叶氮含量 N_{area} /(g/m ²)	1.07 $\pm$ 0.026c	1.71 $\pm$ 0.058a	1.51 $\pm$ 0.067b	1.16 $\pm$ 0.081c	56.03	<0.001

2.2.2 NSC 随海拔的变化

与油竹子类似,各海拔华西箭竹叶和枝的 NSC 含量也均高于干和根(表 5)。叶 NSC 含量随海拔变化表现为一单峰曲线,即先随海拔升高叶 NSC 浓度加大,之后随海拔升高降低。然而干、枝和根 NSC 浓度随海拔的变化表现为一双峰曲线,即 NSC 含量随海拔上升出现先升高然后降低,最后再升高的趋势,峰值在 2700 m 和 3170 m,但后者浓度低于前者(表 5)。单位叶面积 NSC 含量也在 2700 m 和 3170 m 出现峰值,其变化趋势与华西箭竹组织总的 NSC 含量变化一致。

表 5 卧龙华西箭竹各组织内 NSC 含量随海拔的变化

Table 5 Altitudinal changes in tissue NSC contents (% dry matter; mean values $\pm$ SD; $n = 3$) of *Fargesia nitida* growing at different elevations in Wolong Nature Reserve

	样地海拔 Elevation (m a. s. l.)				<i>F</i>	<i>P</i>
	2480	2700	2940	3170		
叶 Leaves	9.6 $\pm$ 0.94c	15.81 $\pm$ 0.47a	13.20 $\pm$ 0.56b	11.97 $\pm$ 0.79b	39.51	<0.001
枝 Shoots	7.20 $\pm$ 2.96b	12.41 $\pm$ 0.72a	7.59 $\pm$ 0.84b	10.03 $\pm$ 1.55a	5.65	<0.05
干 Stem	6.88 $\pm$ 0.85b	10.74 $\pm$ 0.59a	8.53 $\pm$ 1.16b	10.5 $\pm$ 0.99a	11.68	<0.01
根 Roots	3.16 $\pm$ 1.10c	8.78 $\pm$ 1.17b	7.47 $\pm$ 1.65b	11.19 $\pm$ 0.88a	22.35	<0.001

2.3 叶氮含量与叶片 NSC 含量的关系

油竹子与华西箭竹 N_{mass} 与叶片 NSC 含量均无任何显著相关关系(图 1),而 N_{area} 与叶片 NSC 含量表现出明显的种间差别(图 2)。油竹子 N_{area} 与 NSC 之间无任何明显相关关系(图 2a),而华西箭竹 N_{area} 与叶片 NSC 含量之间则表现出了显著的($R^2 = 0.7937$, $P < 0.001$)线性正相关(图 2b)。

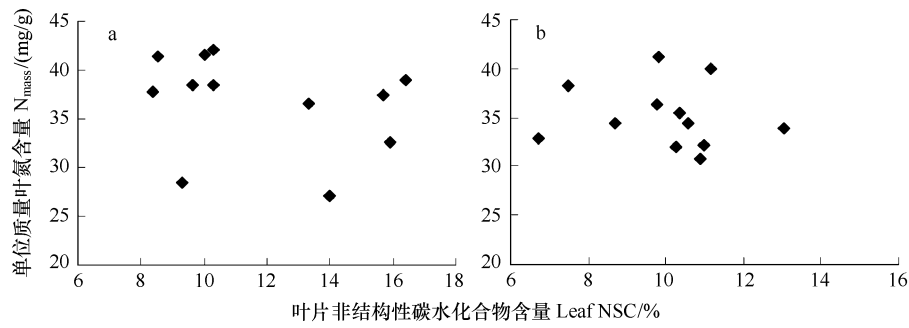


图 1 卧龙油竹子(a)、华西箭竹(b) N_{mass} 与叶片 NSC 含量的关系 ($n = 12$)

Fig. 1 N_{mass} in relation to leaf NSC in *Fargesia angustissima* (a) and *Fargesia nitida* (b) in Wolong Nature Reserve

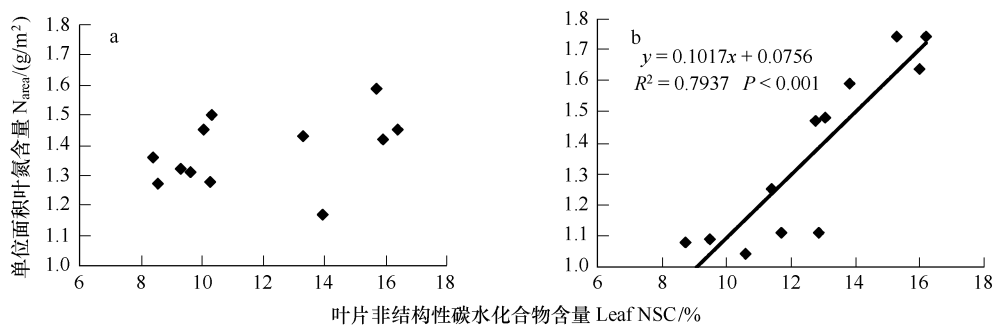


图 2 卧龙油竹子(a)、华西箭竹(b) N_{area} 与叶片 NSC 含量的关系 ($n = 12$)

Fig. 2 N_{area} in relation to leaf NSC in *Fargesia angustissima* (a) and *Fargesia nitida* (b) in Wolong Nature Reserve

3 讨论

3.1 SLA 和叶氮对海拔响应及种间差异

油竹子与华西箭竹 SLA 对海拔的响应相同,在各自的海拔分布区间均表现为随海拔先降后升(表 2,表 4)。但两竹的叶氮含量对海拔的响应明显不同:油竹子 N_{mass} 随海拔升高表现为一“高-低-高”的双峰变化过程(表 2),而华西箭竹 N_{mass} 随海拔升高未发生变化(表 4);与此相反,油竹子 N_{area} 随海拔升高未发生变化(表 2),而华西箭竹 N_{area} 随海拔升高表现为一“低-高-低”的单峰变化过程(表 4)。两竹种叶形态(SLA 或 LMA)对海拔的相同响应可能意味着,植物的形态特征对随海拔升高逐渐变化的环境因子具有相似的适应性。而两

竹种叶生理(N_{mass} 或 N_{area})对海拔不同响应的结果表明,植物的生理生态响应可能首先取决于其自身的生理生态特性,许多研究证明了植物生理生态对环境因子的响应存在明显的种间差异^[26-28]。其次,两竹种所分布的海拔区段不同,光照、温度、水分及土壤营养状况等在两海拔区段的差异(表 1),可能直接影响植物的生理生态表现^[28-29]。

研究表明,随海拔升高,光照强度增加^[30],而光照强度与 SLA 呈负相关^[12, 31-33]。Körner^[3, 34]对高山树木的研究亦证明,随海拔升高,温度降低,植物叶片会变得更加坚硬,SLA 逐渐减小。Wright 等^[35]基于全球尺度上对常绿植物研究表明,SLA 与温度及降水呈正相关。本研究涉及的两竹种均生长于林冠下,上层林木的遮光及对土壤水分养分的竞争,可能是导致本文 SLA 随海拔升高非线性变化的主要原因,因为上层林木的种类和密度在海拔梯度上是非线性变化的。

叶氮含量沿海拔梯度的变化形式极为复杂,既与温度有关,又与植物光合能力有关,还与生境中土壤含氮量相关,大量研究显示低温^[36]、高光合能力^[37]以及富含氮量的土壤^[38]能促使植株积累较高的 N_{mass} ,同时叶氮含量的增加能够增加叶片内部非光合器官或组织氮的投入,提高细胞内部的渗透压,加强对植物体内水分的保护^[39]。油竹子比华西箭竹更高的 N_{mass} (表 2,表 4),反映了(中)低海拔(油竹子)比高海拔(华西箭竹)更好的生境条件(表 1)。具有高 N_{mass} 含量的叶子,通常厚度都比较小,植株具有较大的 SLA(单位叶面积的碳投资较小),体现出较高的相对生长速率^[29, 40]。油竹子与华西箭竹 SLA 和叶氮含量对海拔的响应不同,意味着两竹种因其生理生态特性差异所致的环境因子变化的敏感性差异。作为高山植物种的华西箭竹,对全球气候暖化会表现出高度的敏感性,而作为(中)低海拔种的油竹子,可能会对因全球变化导致的降水模式变化更为敏感^[41-43]。

3.2 NSC 对海拔响应及种间差异

与 SLA 和叶氮相似,油竹子与华西箭竹组织 NSC 含量对海拔的响应亦明显不同。在其海拔分布区间,油竹子组织 NSC 随海拔升高表现为一“低-高-低”的单峰变化过程(表 3),但华西箭竹 NSC 随海拔升高的变化表现为一“低-高-低-高”的双峰曲线(表 5)。这种不同的响应,除了源于两竹种的生理生态特性差异,也来自各环境因子在不同海拔的差异的影响。NSC 是植物休眠后恢复生长的主要碳供应者,并能在植物光合作用不足时起到缓冲作用^[6]。生长于 1620 m 左右的油竹子,组织内 NSC 含量最高,碳水化合物供应充足(表 3)。而分布于其上及其下的油竹子,因面临不同程度的水分、温度、竞争等胁迫,导致 NSC 含量降低(表 3)。类似的研究显示,环境胁迫会导致植物组织 NSC 含量减少^[44-45]。对于华西箭竹来说,分别在 2700 m 左右和 3170 m 左右出现组织 NSC 含量峰值(表 5),前者可能意味着华西箭竹最适生长区间(碳水化合物供应充足),而后者可能意味着低温导致的生长抑制^[34],也就是说,低温导致植物不能利用碳同化产物于细胞分裂与生长,从而使组织 NSC 含量增加^[46]。基于此,可以预测,华西箭竹的海拔分布上限将会随着全球气候暖化逐步上移,而油竹子的海拔分布区间不会发生太大变化。

分布于较高海拔的华西箭竹组织 NSC 含量高于较低海拔的油竹子的结果(表 3,5),除了两竹种本身的生理生态特性外,可能与高海拔较低的温度有关。Körner^[34]及一些研究^[44-45, 47-49]认为,低温等胁迫有利于组织 NSC 含量增加。另外,高海拔比起低海拔在光合作用强度方面并没有明显劣势^[3],而高海拔较低的夜间和冬季温度反而减少了植物的呼吸损耗^[50],这也可能导致两竹种 NSC 含量对海拔响应的差异。

3.3 叶氮含量与叶 NSC 浓度关系

两竹种 N_{mass} 与叶片 NSC 含量均无明显相关关系,这说明经过了整个冬季到生长季前,不管是油竹子还是华西箭竹叶片积累的 NSC 对因光合作用产生的 N_{mass} 并无太大影响,基于此可以认为 N_{mass} 含量的变化是对海拔梯度上各环境因子的响应,对于 N_{area} 与叶片 NSC 含量,油竹子仍表现出无明显相关关系,而华西箭竹则表现出线性正相关,表明在华西箭竹分布的高海拔地带 N_{area} 更容易受到叶片 NSC 含量的影响。

生态系统演化趋向于获得最大碳收益方向,自然界中植物对资源的组织利用必将尽可能地提高限制资源的利用效率^[51-52]。本研究表明,除油竹子叶 NSC, N_{area} 和华西箭竹 N_{mass} 随海拔升高不发生变化外,两种竹子

其它调查因子对海拔的响应均是非线性的,反映了环境因子随海拔的非线性变化。所有调查因子对海拔的响应均表现出明显的种间差别,这一结果除了种间生理生态特性差别的原因外,可能意味着两竹种对温度的敏感性不同。高海拔种(华西箭竹)比(中)低海拔种(油竹子)对全球气候暖化可能更加敏感。因此可以预测,在地球急剧暖化的情况下,油竹子的海拔分布区基本稳定而华西箭竹将沿海拔上坡方向扩大其分布区。从大熊猫主食竹角度考虑,这对大熊猫的长久保护是有益的。本研究也对地震后保护区植被的恢复与重建提供了科学的参考价值。

References:

- [1] Li M H, Xiao W F, Shi P L, Wang S G, Zhong Y D, Liu X L, Wang X D, Cai X H, Shi Z M. Nitrogen and carbon source-sink relationships in trees at the Himalayan treelines compared with lower elevations. *Plant, Cell Environment*, 2008, 31(10): 1377-1387.
- [2] Li M H, Xiao W F, Wang S G, Cherubini P, Cai X H, Liu X L, Wang X D, Zhu W Z. Mobile carbohydrates in Himalayan treeline trees I. Evidence for carbon gain limitation but not for growth limitation. *Tree Physiology*, 2008, 28(8): 1287-1296.
- [3] Körner C H. *Alpine Plant Life-Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems* 2nd Edn Berlin Springer-Verlag, 2003: 201-214.
- [4] Li M H, Krauchi N. The State of Knowledge on Alpine treeline and Suggestions for Future Research. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*, 2005, 26(4): 36-42.
- [5] Li M H, Hoch G, Körner C H. Spatial variability of mobile carbohydrates within *Pinus cembra* trees at the alpine treeline. *Phyton*, 2001, 41(2): 203-213.
- [6] Li M H, Hoch G, Körner C H. Source/sink removal affects mobile carbohydrates in *Pinus cembra* at the Swiss treeline. *Trees*, 2002, 16(4/5): 331-337.
- [7] Evans J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C_3 plants. *Oecologia*, 1989, 78(1): 9-19.
- [8] Takashima T, Hikosake K, Hirose T. Photosynthesis or persistence: nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species. *Plant, Cell and Environment*, 2004, 27(8): 1047-1054.
- [9] Meziane D, Shipley B. Interacting determinants of specific leaf area in 22 herbaceous species: effects of irradiance and nutrient availability. *Plant, Cell and Environment*, 1999, 22(5): 447-459.
- [10] Wilson P, Thompson K, Hodgson J G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 1999, 143(1): 155-162.
- [11] Reich P B, Wright I J, Cavender-Bares J, Craine M, Oleksyn J, Westoby M, Walters M B. The evolution of plant functional variation: traits, spectra and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 2003, 164(3 Suppl.): 143-164.
- [12] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M-L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [13] Ou Yang Z Y, Li Z X, Liu J G, An L, Zhang H M, Tan Y C, Zhou S Q. The Recovery Processes of Giant Panda Habitat in Wolong Nature Reserve, Sichuan China. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(11): 1841-1849.
- [14] Liu X L, Mu C L, Xiang C H, Su Y M. Natural Features of Arid River Valleys in Western Sichuan and their Vegetation Restoring and Reestablishing Ways. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*, 2001, 22(2): 11-16.
- [15] Ou Yang Z Y, Liu J G, Zhang H M. Community structure analysis of giant panda habitat in Wolong. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20(3): 459-462.
- [16] Shen G Z, Li J Q, Jiang S W. Structure and dynamics of subalpine forests in giant panda habitat. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(6): 1295-1299.
- [17] Lawton R O, Putz F E. Natural disturbance and gap phase regeneration in a wind exposed tropical cloud forest. *Ecology*, 1998, 79(3): 764-777.
- [18] Huang J Y, Zhou S Q, Tan Y C, Zhou X P, Wang P Y, Zhang H M. Study on the Species Diversity of Plant Community in the Giant Panda Habitat of Wolong Natural Reserve: Species Richness, Species Diversity and Evenness. *Scientia Silvae Sinicae*, 2007, 43(3): 73-78.
- [19] Taylor A H, Qin Z S. Bamboo regeneration after flowering in the Wolong Giant Panda Reserve, China. *Biological Conservation*, 1993, 63(3): 231-234.
- [20] Wang Y J, Tao J P, Li Y, Yu X H, Xi Yi. Effects of *Fargesia nitida* on Species Diversity and Trees Regeneration in Different Forest Cycles of Subalpine Forest in Wolong Nature Reserve. *Scientia Silvae Sinicae*, 2007, 43(2): 2-7.

- [21] Wang W, Hu K, Tao J P, Li Z F. The Regeneration of Tree Species in Subalpine Dark Coniferous Forest in the Wolong Nature Reserve. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2006, 24(2): 130-134.
- [22] Seifter S, Dayton S, Novic B, *et al.* The estimation of glycogen with the anthrone reagent. *Arch. Biochem*, 1950, 25(1): 191-200.
- [23] Osaki M, Shinano T, Tadano T. Redistribution of carbon and nitrogen compounds from the shoot to the harvesting organs during maturation in field crops. *Soil Science and Plant Nutrition*, 1991, 37(1): 117-128.
- [24] Abramoff M D, Magalhães P J, Ram S J. Image processing with Image J. *Biophotonics International*, 2004, 11(7): 36-42.
- [25] Hegedüs J. Determination of microquantities of nitrogen in compounds containing fluorine by an automatic rapid nitrogen analyser. *Microchimica Acta*, 1977, 67(5/6): 441-446.
- [26] Qi J, Ma K M, Zhang Y X. The altitudinal variation of leaf traits of *Quercus liaotungensis* and associated environmental explanations. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(3): 930-935.
- [27] Sparks J P, Ehleringer J R. Leaf carbon isotope discrimination and nitrogen content for riparian trees along elevational transects. *Oecologia*, 1997, 109(3): 362-367.
- [28] Li X R, Liu Q J, Cai Z, Ma Z Q. Specific leaf area and leaf area index of conifer plantations in Qian yan zhou station of subtropical China. *Journal of Plant Ecology*, 2007, 31(1): 93-10.
- [29] Cornelissen J H C, Diez P C, Hunt R. Seedling growth, allocation and leaf attributes in a wide range of woody plant species and types. *Journal of Ecology*, 1996, 84(5): 755-765.
- [30] Friend A D, Woodward F I. Evolutionary and ecophysiological responses of mountain plants to the growing season environment. *Advances in Ecological Research*, 1990, 20: 59-124.
- [31] Aranda I, Castro L, Pardos M, Gil L, Pardos J A. Effects of the interaction between drought and shade on water relations, gas exchange and morphological traits in cork oak (*Quercus suber* L.) seedlings. *Forest Ecology and Management*, 2005, 210(1/3): 117-129.
- [32] Mao W G, Wu Z, Huang J, Guo S R. Effects of moisture and light intensity on ecophysiological characteristics of muskmelon seedlings. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, 18(11): 2475-2479.
- [33] Chen Y J, Cao K F, Cai Z Q. Above-and below-ground competition between seedlings of lianas and trees under two light irradiances. *Journal of Plant Ecology*, 2008, 32(3): 639-647.
- [34] Körner C H. Carbon limitation in trees. *Journal of Ecology*, 2003, 91(1): 4-17.
- [35] Wright I J, Reich P B, Cornelissen J H C, Falster D S, Groom P K, Hikosaka K, Lee W, Lusk C H, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Warton D I, Westoby M. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology and Biogeography*, 2005, 14(5): 411-421.
- [36] Berry J, Björkman O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant. Physiology*, 1980, 31: 491-543.
- [37] Reich P B, Ellsworth D S, Walters M B, Vose J M, Gresham C, Volin J C, Bowman W D. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomass. *Ecology*, 1999, 80: 1955-1969.
- [38] Meziane D, Shipley B. Direct and indirect relationships between specific leaf area, leaf nitrogen and leaf gas exchange. Effects of irradiance and nutrient supply. *Annals of Botany*, 2001, 88(5): 915-927.
- [39] Osmond C B, Austin M P, Berry J A, Billings W D, Boyer J S, Dacey J W H, Nobel P S, Smith S D, Winner W E. Stress physiology and the distribution of plants. *BioScience*, 1987, 37(1): 38-47.
- [40] Wright I J, Westoby M. Cross-species relationship between seedling relative growth rate, nitrogen productivity and root vs leaf function in 28 Australian woody species. *Functional Ecology*, 2000, 14(1): 97-107.
- [41] Peñuelas J, Filella I. Phenology-Responses to a warming world. *Science*, 2001, 294(5543): 793-795.
- [42] Kramer K, Leinonen I, Loustau D. The importance of phenology for the evaluation of impact of climate change on growth of boreal, temperate and Mediterranean for ecosystems: an overview. *International Journal of Biometeorology*, 2000, 44(2): 67-75.
- [43] Wang M, Li Y, Hang R Q, Li Y L. The effects of climate warming on the alpine vegetation of the Qinghai-Tibetan Plateau hinterland. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(6): 1276-1280.
- [44] Runion G B, Entry J A, Prior S A, Mitchell R J, Rogers H H. Tissue chemistry and carbon allocation in seedlings of *Pinus palustris* subjected to elevated atmospheric CO₂ and water stress. *Tree Physiology*, 1999, 19: 329-335.
- [45] Polle A, McKee I, Blaschke L. Altered physiological and growth responses to elevated [CO₂] in offspring from holm oak (*Quercus ilex* L.) mother trees with lifetime exposure to naturally elevated [CO₂]. *Plant, Cell and Environment*, 2001, 24(10): 1075-1083.
- [46] Shi P, Körner C H, Hoch G. A test of the growth-limitation theory for alpine tree line formation in evergreen and deciduous taxa of the eastern Himalayas. *Functional Ecology*, 2008, 22(2): 213-220.

- [47] Hoch G, Popp M, Körner C H. Altitudinal increase of mobile carbon pools in *Pinus cembra* suggests sink limitation of growth at the Swiss treeline. *Oikos*, 2002, 98(3): 361-374.
- [48] Hoch G, Körner C H. The carbon charging of pines at the climatic treeline: a global comparison. *Oecologia*, 2003, 135(1): 10-21.
- [49] Bacelar E A, Santos D L, Moutinho-Pereira J M, Goncalves B C, Ferreira H F, Correia C M. Immediate responses and adaptative strategies of three olive cultivars under contrasting water availability regimes: changes in structure and chemical composition of foliage and oxidative damage. *Plant Science*, 2006, 170(3): 596-605.
- [50] Wieser G. Carbon dioxide gas exchange of cembra pine (*Pinus cembra*) at the alpine timberline during winter. *Tree Physiology*, 1997, 17(7): 473-477.
- [51] Chapin F S III, Bloom A B, Field C B, Waring R H. Plant responses to multiple environmental factors. *BioScience*, 1987, 37(1): 49-57.
- [52] Chapin F S III. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1980, 11: 233-260.

参考文献:

- [4] 李迈和, Krauchi N. 全球高山林线研究现状与发展方向. *四川林业科技*, 2005, 26(4): 36-42.
- [13] 欧阳志云, 李振新, 刘建国, 安力, 张和民, 谭迎春, 周世强. 卧龙自然保护区大熊猫生境恢复过程研究. *生态学报*, 2002, 22(11): 1841-1849.
- [14] 刘兴良, 慕长龙, 向成华, 宿以明. 四川西部干旱河谷自然特征及植被恢复与重建途径. *四川林业科技*, 2001, 22(2): 11-16.
- [15] 欧阳志云, 刘建国, 张和民. 卧龙大熊猫生境的群落结构研究. *生态学报*, 2000, 20(3): 459-462.
- [16] 申国珍, 李俊清, 蒋仕伟. 大熊猫栖息地亚高山针叶林结构和动态特征. *生态学报*, 2004, 4(6): 1295-1299.
- [18] 黄金燕, 周世强, 谭迎春, 周小平, 王鹏彦, 张和民. 卧龙自然保护区大熊猫栖息地植物群落多样性研究: 丰富度、物种多样性指数和均匀度. *林业科学*, 43(3): 73-78.
- [20] 王永健, 陶建平, 李媛, 余小红, 席一. 华西箭竹对卧龙亚高山森林不同演替阶段物种多样性与乔木更新的影响. *林业科学*. 2007, 43(2): 2-7.
- [21] 王微, 胡凯, 陶建平, 李宗峰. 卧龙自然保护区亚高山暗针叶林树种更新研究. *武汉植物学研究*, 2006, 24(2): 130-134.
- [26] 祁建, 马克明, 张育新. 辽东栎(*Quercus liaotungensis*)叶特性沿海拔梯度的变化及其环境解释. *生态学报*, 2007, 27(3): 930-935.
- [28] 李轩然, 刘琪璟, 蔡哲, 马泽清. 千烟洲针叶林的比叶面积及叶面积指数. *植物生态学报*, 2007, 31(1): 93-10.
- [32] 毛炜光, 吴震, 黄俊, 郭世荣. 水分和光照对厚皮甜瓜苗期植株生理生态特性的影响. *应用生态学报*, 2007, 18(11): 2475-2479.
- [33] 陈亚军, 曹坤芳, 蔡志全. 两种光强下木质藤本与树木幼苗的竞争关系. *植物生态学报*, 2008, 32(3): 639-647.
- [43] 王谋, 李勇, 黄润秋, 李亚林. 气候变暖对青藏高原腹地高寒植被的影响. *生态学报*, 2005, 25(6): 1276-1280.