

DOI: 10.5846/stxb202007131831

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.生态学报,2022,42(5):1854-1864.

Sun J, Wang M T, Yuan J X, Cheng L, Lü M, Chen X P, Zhong Q L, Cheng D L. Responses of five bamboos leaf, branch and culm stoichiometric to growth stages and elevations in Wuyi Mountain. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(5): 1854-1864.

## 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

孙俊<sup>1</sup>, 王满堂<sup>2</sup>, 袁景西<sup>3</sup>, 程林<sup>3</sup>, 吕敏<sup>1</sup>, 陈晓萍<sup>1</sup>, 钟全林<sup>1,4</sup>, 程栋梁<sup>1,4,\*</sup>

1 福建师范大学福建省植物生理生态重点实验室, 福州 350007

2 枣庄学院城市与建筑工程学院, 枣庄 277160

3 江西武夷山国家级自然保护区管理局, 上饶 334500

4 福建师范大学地理研究所, 福州 350007

**摘要:**探究竹子化学计量特征对生长阶段和海拔的响应对于了解其生理生态特征及生长适应策略至关重要。对武夷山沿海拔分布的五种典型竹子叶、枝、秆的碳(C)、氮(N)、磷(P)含量及化学计量内稳态指数(H)进行两个生长阶段的测定。结果显示不论生长阶段的变化,各器官N、P含量的变异系数均显著大于C含量,且秆的N、P含量变异系数要显著大于叶片和竹枝,但不同生长阶段并未改变秆的N:P(12:1)。毛竹4月份枝和8月份叶的N、P含量均随海拔增加而降低,而箬竹叶的N、P含量均随海拔增加而增加。海拔和生长阶段的交互作用显著提高了竹秆N含量对生长阶段变化的响应。竹叶N和秆的N、P含量在不同生长阶段具有明显的内稳性调控机制,但竹枝N、P的内稳性特征表现不明显。总而言之,这些结果一方面反映了武夷山五种竹子偏向于选择维持叶N含量的内稳态机制,另一方面调节秆N、P含量的协变来应对海拔和生长阶段变化中养分的利用策略。

**关键词:**竹子;海拔梯度;交互作用;养分含量;化学计量内稳性

## Responses of five bamboos leaf, branch and culm stoichiometric to growth stages and elevations in Wuyi Mountain

SUN Jun<sup>1</sup>, WANG Mantang<sup>2</sup>, YUAN Jingxi<sup>3</sup>, CHENG Lin<sup>3</sup>, LÜ Min<sup>1</sup>, CHEN Xiaoping<sup>1</sup>, ZHONG Quanlin<sup>1,4</sup>, CHENG Dongliang<sup>1,4,\*</sup>

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

2 School of City and Civil Engineering, Zaozhuang University, Zaozhuang 277160, China

3 Administrative Bureau of Jiangxi Wuyishan National Nature Reserve, Shangrao 334500, China

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

**Abstract:** It is essential to understand the physiological and ecological responses and life-history strategies adjustment by investigating the stoichiometric characteristics of bamboos in different elevation and growth stages. The contents of carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) of five bamboos leaf, branch, and culm, as well as the homeostatic index (H) were measured in two growth stages in Wuyi Mountain, respectively. The results show that although the N:P of bamboos branch does not change with different growth stages, the coefficient of variation of N and P content of each organ is

**基金项目:**国家自然科学基金项目(32071555, 31971643, 32001094);福建省科技厅产学研合作项目(2019N5009)

**收稿日期:**2020-07-13; **网络出版日期:**2021-11-18

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: chengdl02@aliyun.com

significantly larger than that of C. The coefficient of variation of N and P content for culm is significantly larger than leaf and branch. The contents of branch N and P in April and leaf N and P in August of *Phyllostachys edulis* decrease with the increase of elevation. For *Indocalamus tessellatus*, the contents of leaves N and P show significantly increased with the elevation. The response of culm N content in bamboos increases considerably due to the interactions between elevation and growth stages. The homeostatic regulation mechanisms of N in leaf, N, and P in culm have been showing at different growth stages, but not for the bamboo branch. In a word, on the one hand, the results indicate that the five bamboos are preferring to maintain the stoichiometric homeostasis mechanism of leaf N. On the other hand, the bamboo adjusting by the content of N and P in culm to cope with the variations on nutrient utilization strategies during the elevation and growth stage changes.

**Key Words:** bamboos; elevation gradient; interaction; nutrient content; stoichiometric homeostasis

相比于双子叶木本植物器官的碳(C)、氮(N)和磷(P)元素含量研究的广泛和深入,单子叶植物竹子的研究则显得较为薄弱。早期研究关注到优良竹种选择及竹林的经营管理中。例如,施 N、P 和 K 等肥料会显著提高毛竹的竹材和竹笋产量<sup>[1]</sup>,也会相应地提高竹子叶、枝、秆、根等器官的养分含量<sup>[2]</sup>。近几年,对于竹子的化学计量学研究呈现多元化发展态势。主要包括:微量元素肥料添加在竹林培育中的应用<sup>[3]</sup>;胁迫生境下竹类不同器官养分配比特征<sup>[4]</sup>;竹子入侵亚热带森林的养分机制<sup>[5]</sup>;响应竹林生产力的变化特征<sup>[6]</sup>;以及面对全球气候变化等方面的研究<sup>[7-9]</sup>。

我国拥有大约 39 属 500 余种竹子,竹林面积分布超过 600 万  $\text{hm}^2$ 。并且随着竹林不断地扩张入侵<sup>[10-11]</sup>,在垂直海拔梯度上可能会威胁到常绿林等不同的植被生态系统多样性<sup>[12-15]</sup>。事实上,海拔作为区域尺度上综合性的气候因子,由地势抬升变化导致的不同植物器官 C、N 和 P 养分间的差异已经受到众多研究者的关注<sup>[16-19]</sup>。然而,与大尺度上的植物化学计量特征研究相比,局域尺度往往会导致其具有较大变异<sup>[20-22]</sup>,这主要是因为垂直海拔上急剧的温度和降水等环境因子的变化引发植物适应性的生理适应调整。例如:虽然有研究表明在不同纬度梯度上植物叶片 N 含量随温度增加而降低,但在海拔上,大部分研究却表明叶 N 含量随温度下降而显著下降<sup>[23-24]</sup>。我国毛竹林群落生态系统的 C、N 和 P 含量的研究中也发现毛竹叶片 N 含量以及 N:P 值随年均温增加而降低,而 C:N 值则相反<sup>[25]</sup>。另一方面除了温度和降水,海拔上土壤养分含量也将显著影响 C、N 和 P 含量在各器官间的分配<sup>[26]</sup>。因此,在海拔上进行竹种间不同器官的化学计量特征研究有助于揭示其养分含量随海拔变化的响应规律,还能为研究竹子的扩张和觅食行为提供参考<sup>[27]</sup>。

植物器官组织内的养分元素与其生长过程,功能变化,权衡策略息息相关<sup>[28]</sup>,而 C、N 和 P 作为关键元素,全程参与植物在不同生长阶段内生理生态功能调节的过程。有研究发现叶片 N 含量以及 N:P 值主要受生长阶段调控,而物种与生长阶段的交互作用可能会直接影响 P 含量<sup>[29]</sup>。另有一些研究发现叶片 N、P 含量在生长阶段内呈现波动状态。例如,某些湿地草本植物在生长初期时叶片 N、P 含量达到峰值,而在生长旺盛阶段含量最低,之后随生长阶段推进缓慢回升,直到叶片衰老时开始再次下降<sup>[30]</sup>。即使生活在相似环境下,由于物种间的差异,N、P 养分含量随生长阶段的变化也并不相同<sup>[31]</sup>。因此,在不同生长阶段下对典型物种的 C、N、P 含量进行分析不仅可以监测植物体内养分含量的动态过程,还可以为明确植物的生活史策略调整提供途径<sup>[32-34]</sup>。

尽管海拔上综合的环境因子以及生长阶段的变化可能会改变植物体内的养分含量组成比例,但由于化学计量内稳性特征的普遍存在<sup>[35-37]</sup>,使植物应对自身养分的调节在时空尺度上的适应策略仍然具有不确定性<sup>[38]</sup>。特别是对我国南方典型竹林生态系统来说,由于竹子特殊的克隆繁殖周期,其生长策略响应体内养分含量变化的规律还有待进一步明晰。本研究选择沿武夷山不同海拔分布的五种竹子,对其地上器官的 C、N 和 P 含量进行不同生长阶段(4 月份和 8 月份)的研究,借此探究不同竹种叶枝秆的化学计量特征如何响应海拔和生长阶段变化的影响。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

本研究样地位于江西武夷山国家级自然保护区内(27°48′11″N—28°00′35″N 117°39′30″E—117°55′47″E),属于典型中亚热带季风气候,夏季高温多雨,冬季温和少雨。由于海拔落差大,保护区内年均气温约为 13.2—14.8℃,年均降水量为 1813—3544mm。保护区总面积约为 16007hm<sup>2</sup>,主峰黄岗山海拔 2160.8m,是中国大陆东南部的第一高峰。保护区内保存有完整的中亚热带中山森林生态系统。随海拔变化植被垂直带谱发育较为完整,从低到高依次为毛竹林,常绿林,常绿落叶混交林,针阔混交林,针叶林,矮曲林及中山草甸。土壤是亚热带典型中山土壤类型<sup>[39]</sup>。

### 1.2 样方设置与样品采集方法

#### 1.2.1 样方设置

在未受人为干扰的保护区范围内依海拔梯度设置不同竹林样地,分别设置不同海拔的毛竹(*Phyllostachys edulis*),肿节少穗竹(*Oligostachyum oedogonatum*),箬竹(*Indocalamus tessellatus*)样地。同时还设置了玉山竹属的两个不同海拔的竹种样地,分别是 1740m 处的毛竿玉山竹(*Yushania hirticaulis*)和 2100m 的武夷山玉山竹(*Yushania wuyishanensis*)。由于五种竹子株高、胸径、密度等特征差异较大,参考前人研究中的方法将本研究中的样方设置成两种类型<sup>[40]</sup>。本文将毛竹和肿节少穗竹每样地设置成 3 个 10 m×10 m 的小样方;将箬竹、毛竿玉山竹和武夷山玉山竹每样地设置成 3 个 5 m×5 m 的小样方<sup>[41]</sup>,样地概况见表 1。

表 1 武夷山不同海拔五种竹子样地概况

Table 1 The characteristics of five bamboos sample sites along elevation gradients in Wuyi Mountain

物种 Species	海拔 Altitude/ m	密度 Density/ (个/m <sup>2</sup> )	株高 Height/ m	胸径 DBH/cm	土壤氮含量 Soil nitrogen content/ (mg/g)	土壤磷含量 Soil phosphorus content/ (mg/g)	土壤 pH
毛竹 <i>P. edulis</i>	840	0.39 ± 0.05	16.26 ± 0.40	10.13 ± 0.37	5.74 ± 0.40	0.42 ± 0.03	4.88 ± 0.10
	1040	0.61 ± 0.06	17.13 ± 0.61	10.83 ± 0.36	5.88 ± 0.93	0.45 ± 0.03	4.52 ± 0.12
	1240	0.43 ± 0.05	14.77 ± 0.39	9.17 ± 0.24	5.76 ± 0.11	0.49 ± 0.02	4.82 ± 0.06
肿节少穗竹 <i>O. oedogonatum</i> *	1100	5.48 ± 0.57	4.83 ± 0.12	1.25 ± 0.05	5.79 ± 0.25	0.46 ± 0.03	4.59 ± 0.05
	1200	4.76 ± 0.14	5.74 ± 0.32	1.49 ± 0.11	3.02 ± 0.27	0.46 ± 0.02	4.49 ± 0.13
	1400	4.48 ± 0.33	3.90 ± 0.25	1.08 ± 0.09	3.70 ± 0.09	0.56 ± 0.02	4.51 ± 0.01
箬竹 <i>I. tessellatus</i> *	1040	9.21 ± 0.59	1.69 ± 0.13	—	3.56 ± 0.72	0.48 ± 0.02	4.48 ± 0.02
	1440	8.48 ± 0.83	1.56 ± 0.10	—	3.47 ± 0.49	0.51 ± 0.03	4.47 ± 0.01
	1840	7.63 ± 0.16	1.57 ± 0.10	—	3.70 ± 0.45	0.60 ± 0.03	4.31 ± 0.03
毛竿玉山竹 <i>Y. hirticaulis</i> *	1740	8.00 ± 1.15	1.49 ± 0.04	—	6.46 ± 0.48	0.60 ± 0.04	5.46 ± 0.07
武夷山玉山竹 <i>Y. wuyishanensis</i>	2100	21.00 ± 2.52	0.92 ± 0.02	—	5.43 ± 0.80	0.68 ± 0.05	5.18 ± 0.16

标★号的为林下分布的竹种, DBH 胸径, Diameter at breast height, 数据为平均值±标准误

#### 1.2.2 样品采集及测定

于 2016 年 8 月和 2017 年 4 月 在每小样方内选取 3 株(每海拔样地 9 株)近似林分平均株高、胸径的 3 年生竹株进行取样,并在每株竹子的竹冠上、中、下部位别取 3 个二级小枝(从枝条末端起),在每个枝上采集所有的叶片、枝。在竹秆的基部,中间及顶部位置(以 1/3 株高梯级计算位置)分别取 10cm 的秆,混合均匀。最后将叶、枝、秆样品置于 75℃ 的烘箱中烘干至恒重,机械粉碎后过 100 目尼龙网筛,密封袋封存备用。沿对角线在每个小样方内用直径 5cm 的土钻取 0—10cm 的土壤 3 份混合成 1 份,挑出石子和细根,凋落物,风干后每样地共测定 3 份土壤。使用碳氮元素分析仪(Elemental Analyzer Vario EL III,德国)测定叶片、枝、秆和土壤的总碳和总氮含量。各器官和土壤的总磷含量采用浓硫酸-高氯酸消煮法,于连续流动分析仪上(San ++,SKALAR,Netherlands)测定。

### 1.3 数据处理与分析方法

用 SPSS19.0 软件统计分析各竹种叶、枝、秆器官的 C、N 和 P 含量及变异系数,其中采用单因素方差分析 C、N 和 P 含量及变异系数在物种间,器官和不同指标间的差异,采用多因素方差分析物种、海拔和生长阶段对竹子不同器官的 C、N 和 P 含量的交互影响。采用内稳态模型方程进行养分间内稳性关系的拟合:  $y = cx^{\frac{1}{H}}$ , 将等式两边同时取对数使其转化为:  $\log y = \log c + \frac{1}{H} \log x$ 。其中,  $y$  代表植物体器官的养分元素含量,  $x$  代表土壤环境中对应的养分元素含量;  $c$  为常数;  $H$  为内稳态指数。在采用内稳态模型研究之前,数据经过 Pearson 相关分析检验,当检验结果显示显著后 ( $P < 0.05$ ) 再对其进行土壤养分与竹子对应养分间内稳态关系的拟合,从而得出竹子各器官养分的内稳态指数,用 Origin 9.0 软件作图。

## 2 结果分析

### 2.1 叶枝秆 C、N 和 P 含量及变异系数

4 月份竹叶枝秆的平均 C 含量分别为 491.61 mg/g, 489.05 mg/g, 508.76 mg/g; N 含量分别为 24.63 mg/g, 6.02 mg/g, 2.97 mg/g; P 含量为 1.28 mg/g, 0.42 mg/g, 0.25 mg/g; 8 月份叶枝秆的 C 含量分别为 502.80 mg/g, 497.79 mg/g, 498.83 mg/g; N 含量分别为 23.52 mg/g, 7.75 mg/g, 2.91 mg/g; P 含量为 1.37 mg/g, 0.44 mg/g, 0.24 mg/g (表 2)。五种竹子的 4 月份叶枝秆的平均 C:N:P 值分别是 384:19:1、1164:14:1、2035:12:1; 8 月份分别是 367:17:1、1131:18:1、2078:12:1, 不同生长阶段未改变秆的 N:P 值。各器官的 N 和 P 含量的变异范围 13.85%—34.02% 及 19.67%—44.22% 均高于 C 含量的 2.93%—4.94% (表 2)。除了物种以及 4 月份的不同器官间, C、N 和 P 含量的变异系数在器官及碳氮磷养分间均具有显著差异 (表 3)。

表 2 武夷山五种竹种叶枝秆 C、N 和 P 平均含量及变异系数

Table 2 The mean values and coefficient of variation for carbon content (C), nitrogen content (N) and phosphorus content (P) among the leaf, branch and culm of five bamboo species in Wuyi mountain

竹种 Species	器官 Organs	4 月份 April			8 月份 August		
		碳含量 C/ (mg/g)	氮含量 N/ (mg/g)	磷含量 P/ (mg/g)	碳含量 C/ (mg/g)	氮含量 N/ (mg/g)	磷含量 P/ (mg/g)
毛竹 <i>P. edulis</i>	叶	505.39 (4.31%) <sup>A</sup>	27.99 (8.24%) <sup>A</sup>	1.67 (23.71%) <sup>A</sup>	519.19 (2.33%) <sup>A</sup>	26.78 (10.59%) <sup>A</sup>	1.59 (14.81%) <sup>A</sup>
	枝	487.59 (2.57%) <sup>B</sup>	5.66 (13.53%) <sup>C</sup>	0.49 (22.41%) <sup>A</sup>	504.41 (2.32%) <sup>A</sup>	7.35 (14.29%) <sup>AB</sup>	0.47 (16.72%) <sup>B</sup>
	秆	516.28 (0.85%) <sup>A</sup>	3.36 (10.77%) <sup>BC</sup>	0.25 (30.20%) <sup>B</sup>	505.18 (2.12%) <sup>A</sup>	3.09 (22.12%) <sup>B</sup>	0.21 (29.18%) <sup>C</sup>
肿节少穗竹 <i>O. oedogonatum</i>	叶	495.77 (3.58%) <sup>AB</sup>	23.49 (11.41%) <sup>C</sup>	1.07 (15.91%) <sup>B</sup>	503.47 (3.22%) <sup>B</sup>	22.88 (12.82) <sup>C</sup>	1.11 (8.20%) <sup>C</sup>
	枝	500.50 (1.49%) <sup>A</sup>	5.12 (11.00%) <sup>D</sup>	0.37 (12.02%) <sup>B</sup>	505.12 (1.65%) <sup>AB</sup>	7.62 (22.15%) <sup>A</sup>	0.42 (27.01%) <sup>C</sup>
	秆	512.47 (1.20%) <sup>B</sup>	1.82 (39.28%) <sup>C</sup>	0.14 (32.10%) <sup>C</sup>	496.29 (3.91) <sup>B</sup>	1.92 (21.21%) <sup>C</sup>	0.15 (40.61%) <sup>D</sup>
箬竹 <i>I. tessellatus</i>	叶	481.51 (3.96%) <sup>CD</sup>	22.13 (14.07%) <sup>C</sup>	1.07 (28.76%) <sup>B</sup>	495.39 (2.38%) <sup>BC</sup>	20.83 (13.49%) <sup>D</sup>	1.40 (15.36%) <sup>B</sup>
	枝	481.26 (3.14%) <sup>BC</sup>	6.61 (10.34%) <sup>B</sup>	0.39 (15.39%) <sup>B</sup>	485.31 (2.83%) <sup>BC</sup>	8.24 (8.89%) <sup>A</sup>	0.42 (21.21%) <sup>C</sup>
	秆	507.84 (1.07%) <sup>C</sup>	3.13 (30.06%) <sup>C</sup>	0.32 (30.49%) <sup>A</sup>	501.48 (2.72%) <sup>AB</sup>	3.23 (32.15%) <sup>B</sup>	0.31 (40.35%) <sup>B</sup>
毛笋玉山竹 <i>Y. hirticaulis</i>	叶	468.48 (2.63%) <sup>D</sup>	26.02 (6.12%) <sup>B</sup>	1.24 (7.34%) <sup>AB</sup>	470.28 (2.75%) <sup>D</sup>	22.48 (6.12%) <sup>C</sup>	1.18 (6.36%) <sup>C</sup>
	枝	475.33 (2.80%) <sup>C</sup>	6.04 (6.66%) <sup>C</sup>	0.34 (1.32%) <sup>B</sup>	483.67 (2.14%) <sup>C</sup>	7.02 (7.33%) <sup>B</sup>	0.37 (14.43%) <sup>CD</sup>
	秆	500.51 (2.43%) <sup>D</sup>	3.92 (16.79%) <sup>A</sup>	0.26 (24.76%) <sup>B</sup>	493.87 (2.47%) <sup>BC</sup>	3.15 (27.99%) <sup>B</sup>	0.24 (24.67%) <sup>C</sup>
武夷山玉山竹 <i>Y. wuyishanensis</i>	叶	491.24 (1.26%) <sup>BC</sup>	24.07 (5.50%) <sup>BC</sup>	1.45 (14.45%) <sup>A</sup>	506.39 (6.03%) <sup>B</sup>	24.77 (13.33%) <sup>B</sup>	1.53 (8.16%) <sup>A</sup>
	枝	496.12 (1.40%) <sup>AB</sup>	8.01 (5.99%) <sup>A</sup>	0.52 (16.74%) <sup>A</sup>	507.55 (1.11%) <sup>AB</sup>	8.67 (6.53%) <sup>A</sup>	0.57 (17.85%) <sup>A</sup>
	秆	486.07 (1.21%) <sup>E</sup>	3.78 (9.87%) <sup>AB</sup>	0.33 (17.05%) <sup>A</sup>	484.39 (1.78%) <sup>C</sup>	4.10 (11.67%) <sup>A</sup>	0.37 (21.40%) <sup>A</sup>
整体 All	叶	491.61 (4.34%) <sup>b</sup>	24.63 (13.85%) <sup>a</sup>	1.28 (29.80%) <sup>a</sup>	502.80 (4.09%) <sup>a</sup>	23.52 (15.23%) <sup>a</sup>	1.37 (19.27%) <sup>a</sup>
	枝	489.05 (2.97%) <sup>b</sup>	6.02 (17.50%) <sup>b</sup>	0.42 (23.09%) <sup>b</sup>	497.79 (2.93%) <sup>b</sup>	7.75 (15.68%) <sup>b</sup>	0.44 (23.35%) <sup>b</sup>
	秆	508.76 (2.07%) <sup>a</sup>	2.97 (33.85%) <sup>c</sup>	0.25 (41.18%) <sup>c</sup>	498.83 (3.07%) <sup>ab</sup>	2.91 (34.02%) <sup>c</sup>	0.24 (46.22%) <sup>c</sup>

大写字母表示同一器官不同竹种间的差异 ( $P < 0.05$ ), 小写字母表示整体上竹子器官间的差异 ( $P < 0.05$ ), 括号内为变异系数

2.2 碳氮磷含量在物种,海拔和生长阶段间的变化及其交互特征

不同竹种内,毛竹叶片的 C、N 和 P 含量在五个竹子间均显示较高特征,而肿节少穗竹,箬竹以及毛笋玉山竹叶片的 N、P 含量总体低于毛竹和武夷山玉山竹(表 2)。随着海拔的增加,不论生长阶段的变化,毛竹叶枝秆的 C 含量与海拔并无显著线性相关关系(图 1),但是 4 月份毛竹秆的 N、P(图 1)及 8 月份叶片的 N、P 含量均随海拔增加呈显著降低趋势(图 1);肿节少穗竹叶枝 C 含量在 4 月和 8 月,4 月叶枝的 N、P 及 8 月份秆的 N、P 含量均随海拔增加而降低;相反,箬竹叶片的 N、P 含量在 4 月和 8 月均随海拔增加而增加(附图 1,附图 2)。

表 3 不同生长阶段五种竹种 C、N 和 P 含量变异系数的单因素方差分析

Table 3 The One-way ANOVA analysis for the coefficient of variation to C, N and P contents of five bamboo species in different growth stages

类型 Type	生长阶段 Growth stages	自由度 df	均方 Mean squares	F	P
物种 Species	4 月份	4	107.36	1.009	0.414
	8 月份	4	67.371	0.572	0.684
不同器官 Organs	4 月份	2	274.495	2.787	0.073
	8 月份	2	451.441	4.652	0.015
碳氮磷 CNP	4 月份	2	1145.23	20.083	<0.001
	8 月份	2	1258.068	21.459	<0.001

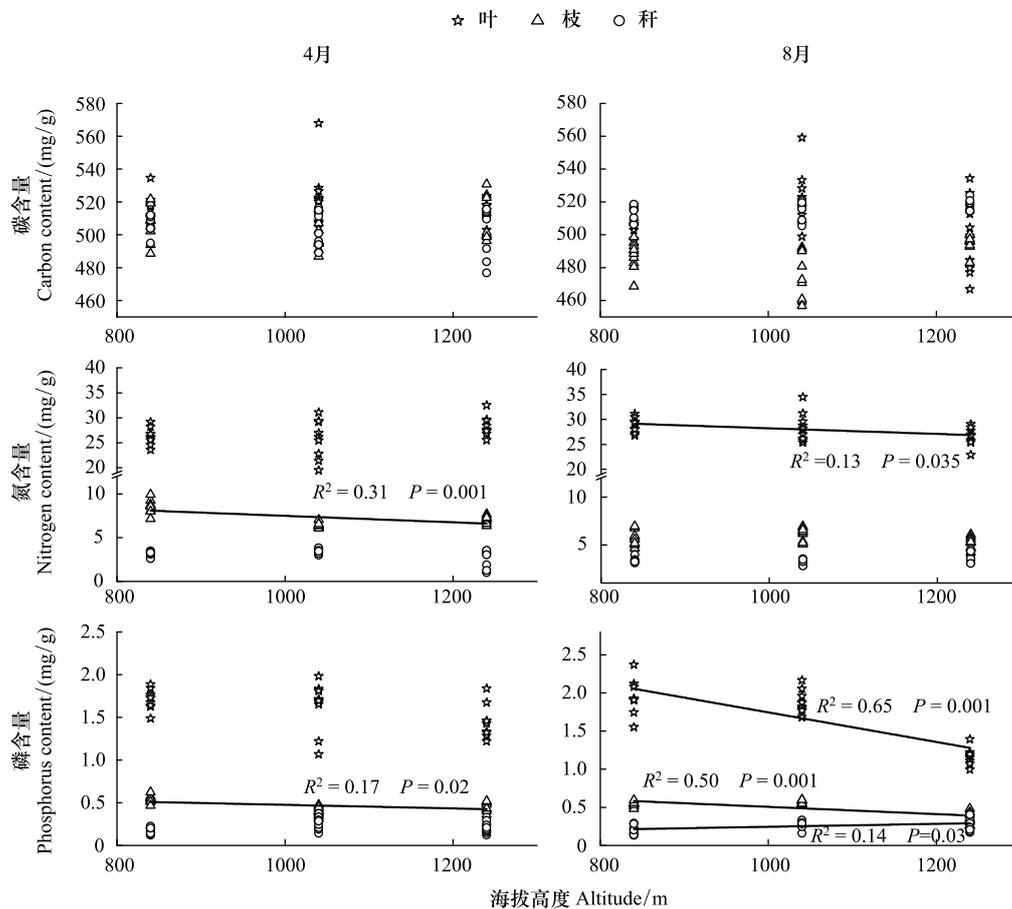


图 1 毛竹不同生长阶段叶枝秆的 C、N 和 P 含量沿海拔分布的变化特征

Fig.1 The characteristics of C, N and P content for *P.edulis* leaf, branch and culm in different growth stages along the elevation gradients

物种、海拔和生长阶段对竹子叶枝秆 C、N 和 P 含量的影响具有差异性。具体的:除竹枝、秆的 C 含量外,物种对其他器官的 C、N 和 P 含量均有显著影响;生长阶段对叶和枝的 C、N 和 P 含量,秆的 C 含量产生显著影响(表 4,  $P < 0.01$ ),但未改变秆的 N、P 含量(表 4,  $P = 0.27$  和  $P = 0.43$ );竹秆 C 含量在海拔上无显著差异(表 4,  $P = 0.56$ )。而物种和生长阶段的交互作用对叶片 C、P 含量以及枝 C、N 和 P 含量产生显著影响。生长阶段和海拔间的交互作用显著的影响了叶和枝的 N、P 含量及秆的 N 含量(表 4)。物种和海拔间以及三者之间对叶枝秆的 C、N 和 P 含量均无产生显著交互作用。

表 4 物种,生长阶段和海拔对竹子叶枝秆的 C、N 和 P 含量的交互影响

Table 4 The mutual effect analysis among the species, growth stages and altitudes on C, N and P contents for bamboo's leaf branch and culm

项目 Project	参数 Parameter	叶片 Leaf			枝 Branch			秆 Culm		
		C	N	P	C	N	P	C	N	P
物种 Species	<i>F</i>	58.46	117.41	181.67	0.05	21.74	12.23	1.03	8.30	66.29
	<i>P</i>	<0.001	<0.001	<0.001	0.83	<0.001	0.001	0.31	0.004	<0.001
生长阶段 Gs	<i>F</i>	20.29	13.059	11.484	43.38	353.44	9.90	34.08	1.21	0.62
	<i>P</i>	<0.001	<0.001	0.001	<0.001	<0.001	0.002	<0.001	0.27	0.43
海拔 Altitude	<i>F</i>	5.56	17.94	38.31	18.63	19.10	9.13	0.81	8.86	22.28
	<i>P</i>	<0.001	<0.001	0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.56	<0.001	<0.001
物种×生长阶段 Species×Gs	<i>F</i>	4.34	2.24	44.33	8.22	24.92	32.55	2.46	0.04	1.72
	<i>P</i>	0.04	0.14	<0.001	0.005	<0.001	<0.001	0.12	0.85	0.19
生长阶段×海拔 Gs×Altitude	<i>F</i>	1.57	4.12	7.80	0.57	26.20	10.34	1.07	3.03	1.70
	<i>P</i>	0.16	0.001	<0.001	0.76	<0.001	<0.001	0.38	0.008	0.12

Gs 生长阶段, Growth stages

### 2.3 不同生长阶段器官与土壤化学计量间关系及其内稳性特征

在 4 月份时,土壤 C、N 含量分别与叶片的 N、P 和秆的 N 含量呈显著正相关关系(表 5)。土壤 P 与枝的 N 含量呈显著正相关关系,而与叶、秆的 C 含量呈显著负相关关系。4 月份土壤 P 对竹子各器官内的 P 元素含量影响均并不显著,而在 8 月份时,土壤的 N 与叶 N,土壤 P 含量与秆的 P 含量均呈显著正相关(表 5)。经对应养分分析,五种竹子不同生长阶段中,叶、枝、秆的养分内稳态特征表现不同。4 月份时,叶 N、秆 N 的内稳性指数  $H_N$  分别为 4.35 和 1.89;8 月份时,叶 N、秆 P 的内稳性指数  $H_N$  和  $H_P$  分别为 3.85 和 1.08(图 2),但并未发现竹枝具有显著的内稳性特征。

表 5 不同生长阶段竹子各器官碳氮磷含量与土壤碳氮磷含量间的相关系数

Table 5 The correlation coefficients among the bamboos organ C、N、P and soil C、N、P at different growth stages

器官 Organs	指标 Index	4 月份 April			8 月份 August		
		土壤 C 含量 Soil C	土壤 N 含量 Soil N	土壤 P 含量 Soil P	土壤 C 含量 Soil C	土壤 N 含量 Soil N	土壤 P 含量 Soil P
叶片 Leaf	C	0.14	0.05	-0.40*	0.22	0.11	-0.44**
	N	0.48**	0.53**	-0.12	0.60**	0.54**	-0.12
	P	0.36*	0.38*	-0.12	0.41*	0.16	-0.05
枝 Branch	C	-0.08	0.10	-0.16	-0.01	0.22	-0.27
	N	0.21	-0.01	0.65**	0.33	0.18	0.03
	P	0.13	0.09	-0.05	0.35*	0.32	0.06
秆 Culm	C	-0.15	-0.12	-0.75**	0.18	0.08	-0.27
	N	0.54**	0.46**	0.26	0.28	0.17	0.28
	P	0.29	0.05	0.21	0.25	0.05	0.37*

\*\* 表示在 0.01 水平上显著相关, \* 表示在 0.05 水平上显著相关

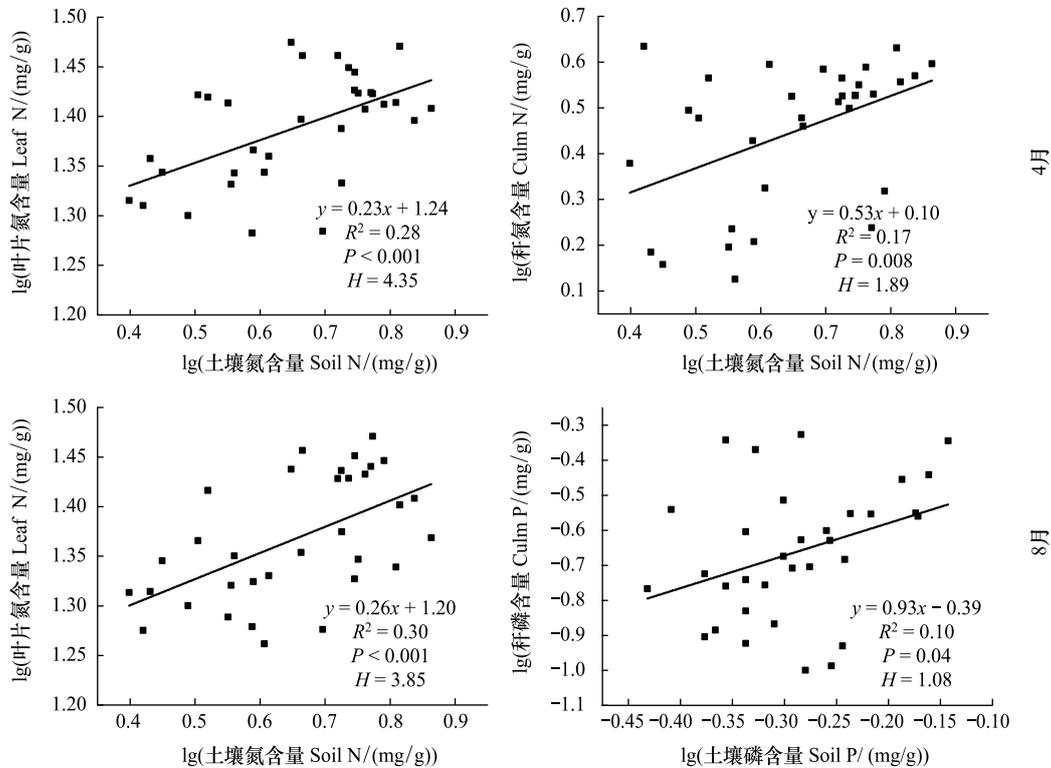


图2 竹子不同器官化学计量的内稳态特征

Fig.2 The homeostasis characteristics of the stoichiometry of different bamboo organs

### 3 讨论

植物的生长除了需要温度、水分和二氧化碳,还需要大量的氮和矿质元素来维持生命系统的运行,其中,C、N和P作为主要的组成元素,其在植物体内的分配构成和环境之间的关系一直以来得到广泛研究<sup>[20-21,42-43]</sup>。因植物体一方面寻求繁殖的最大化,又会调节自身生长的养分限制,所以,竹子在不同生长阶段和环境下可能倾向于采取多重养分平衡策略来维持生存<sup>[27]</sup>。

#### 3.1 竹子叶枝秆的碳氮磷含量对生长阶段变化的响应

武夷山五种竹子叶片在4月份比值是384:19:1,在8月份时是367:17:1。而综合多种竹子研究结果发现我国竹叶平均C:N:P值是380:16:1<sup>[27]</sup>,这说明在竹子不同的生长阶段叶片养分含量可能会发生显著改变。例如,在生长的不同阶段,常绿阔叶林植物叶片的N、P含量也会发生2—4倍的变化<sup>[29]</sup>,叶片C含量波动的幅度在458.48—516.87 mg/g与本文的468.48—505.39 mg/g相似。本文竹叶平均C含量研究结果略高于我国南北样带木本植物的平均值480.1 mg/g<sup>[22]</sup>。这可能是由于竹叶一方面兼具高光合速率和低碳投资成本<sup>[44]</sup>,拥有较高的比叶面积SLA特性<sup>[45]</sup>。另一方面由于竹秆作为非同化器官可能存在C<sub>4</sub>途径的固碳组织结构<sup>[46]</sup>综合提高了其存储碳的能力。这一结果与川南毛竹林的年均光合固碳能力强于一些亚热带常见树种,如楠木,樟树及欧美杨类似<sup>[47]</sup>。同时,这也与竹叶N在不同生长阶段均具有调节内稳性特征的结果相一致(图2),因为植物叶片N通常与光合能力紧密相关。另外,我国毛竹叶片C、N和P含量变异系数分别为7%,25%,65%<sup>[25]</sup>,这与本研究的结果相一致。本研究五种竹子各器官的C、N和P含量变异系数均以P含量变异较高为主,且三种元素间变异系数存在显著差异(表2和表3)。虽然竹秆N、P含量的变异系数总体显著大于叶片和竹枝,但是秆的N:P值从4月份到8月份的变化却保持恒定(12:1)(表2)。这也说明竹秆是竹子养分含量调节和维持不同生长阶段竹子体内化学计量特征平衡的重要器官。

由于植物体内养分的迁移转化速率受环境限制性的养分供给决定,如:生长在亚热带的竹子和大多数的亚热带木本植物来说可能对 P 元素的限制性调节更为直接。本文研究中叶片 N:P 值从 4 月份的 19:1 升高为 8 月份的 17:1,而叶片 N 下降约 5%(表 2),这表明随着生长阶段的推移,竹叶 N 元素的消耗可能快于 P。即使本研究结果与 Koerselam 和 Meuleman<sup>[48]</sup>在湿地生态系统中发现 N:P 限制阈值是 14 和 16 的结果不一致,但是竹子的 N:P 值的升高趋势以及土壤 P 与叶片 C 含量间呈显著的负相关关系(表 5)可以表明随着生长阶段变化,P 仍是本地区竹林生长主要的限制性养分。内稳态机制表明植物在变化的环境中具有维持自身化学计量特征稳定的能力。基于内稳态分析结果,4 月份叶片  $H_N$  和秆  $H_N$  分别为 4.35 和 1.89,8 月份叶片  $H_N$  和秆  $H_P$  分别为 3.85 和 1.08。本研究并未发现竹枝具有显著的养分内稳态特性。这说明相对于竹枝来说,竹子对叶 N,秆 N、P 含量的内稳态机制调控更加强烈。另外,海拔与生长阶段交互使原来不受生长阶段变化影响的秆 N、P 含量( $P=0.27$  和  $0.43$ )也相应提高了响应能力,其中显著地影响了秆 N 含量的变化( $P=0.008$ ) (表 4)。这些结果一方面表明在竹子的不同生长阶段,竹秆作为重要养分储存器官能提供可利用的 N 元素,另一方面说明了竹秆的 N、P 含量在竹子调节自身化学计量内稳态平衡中会随着环境的变化发生改变。这可能是竹子为了适应生长阶段变化和环境的对策之一<sup>[27,49]</sup>。

### 3.2 竹子叶枝秆的碳氮磷含量对海拔变化的响应

随着海拔的增加,毛竹叶枝秆的 C 含量与海拔均无显著线性相关关系(图 1)。而毛竹 4 月份枝及 8 月份叶的 N、P 含量却随海拔增加而显著降低,这一结果与肿节少穗竹 N、P 含量变化相似(附图 1)。同时,由于物种自身生物学特性影响,N、P 含量并不总是与海拔呈负相关,如:箬竹叶片的 N、P 含量在 4 月和 8 月均随海拔增加而增加(附图 2)。这些原因可能是由于竹种间在不同海拔环境下的光照条件引起的。在本研究中,位于低海拔的毛竹分布于 840—1240m 的海拔之间,而毛竹林中少有大树遮阴,光照资源充裕;相对于其他两个林下竹种来说,其光照条件较好。因此,毛竹叶片的 C 含量可能受海拔因素的影响较小(图 1)。理论上,物种为了适应环境温度变化,体内的化学计量特征会遵循与温度相关模型的预测。有些研究认为随海拔增高,植物为了适应低温及光合有效辐射的增强,采取保守型策略,如降低叶片的 N、P 含量<sup>[50]</sup>。这与本研究发现毛竹及肿节少穗竹部分器官内 N、P 含量随海拔增加呈显著降低结果相似。但也有研究认为随温度的降低,叶片氮磷含量反而会随之增加<sup>[42]</sup>,这与本研究发现箬竹叶片的氮及磷含量随海拔显著增加结果相一致(附图 1,附图 2)。这可能是受箬竹自身分布特性的影响(如海拔分布范围更宽,1040—1840m),为了获取更多光合产物维持生存而采取的适应性策略。如牛得草<sup>[51]</sup>也发现高海拔地区(在 2100m 以上)随着海拔升高,植物叶片 N、P 含量整体上呈增加趋势。因此,海拔上不同的光照条件,温度会综合影响竹子器官 C、N 和 P 含量的变化,并且与生长阶段产生交互,从而影响其化学计量特征间的平衡。

## 4 结论

武夷山五种竹子的叶片 C 含量总体上略高于全球木本植物的平均值,毛竹,肿节少穗竹与箬竹叶的 N、P 含量随海拔变化具有差异性,这可能与自身特性及环境因素有关。五种竹子的秆 N、P 含量变异系数总体显著大于叶片和竹枝,但不同生长阶段秆的 N:P 值并未发生改变。海拔与竹子生长阶段的交互影响显著提高了竹秆 N 含量的响应,不同于竹枝,竹叶和秆均具有显著的化学计量内稳性保持特征。总体来看,武夷山不同海拔的五种竹子一方面通过维持叶 N 和秆的 N、P 含量内稳态机制,另一方面调节秆 N 含量和 P 含量的协变来调整生长阶段和环境变化中养分的利用策略。

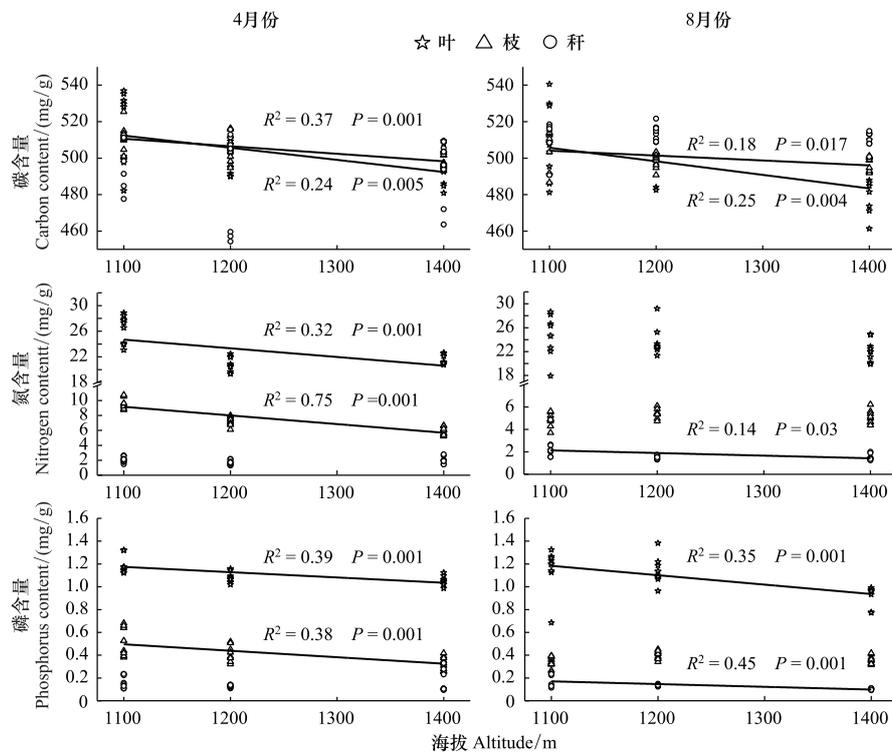
### 参考文献(References):

- [1] 洪顺山,胡炳堂,江业根.毛竹林施肥效应研究.林业科学研究,1992,5(4):371-378.
- [2] 孟赐福,沈菁,姜培坤,徐秋芳.不同施肥处理对雷竹林土壤养分平衡和竹笋产量的影响.竹子研究汇刊,2009,28(4):11-17.
- [3] 戎洁庆.硅肥对雷竹抗寒性的影响研究[D].杭州:浙江农林大学,2013.
- [4] 李迎春,陈双林,岳永德,刘玉芳,郭子武,杨清平.持续淹水对河竹器官养分元素分配格局的影响.生态学报,2017,37(10):

3482-3493.

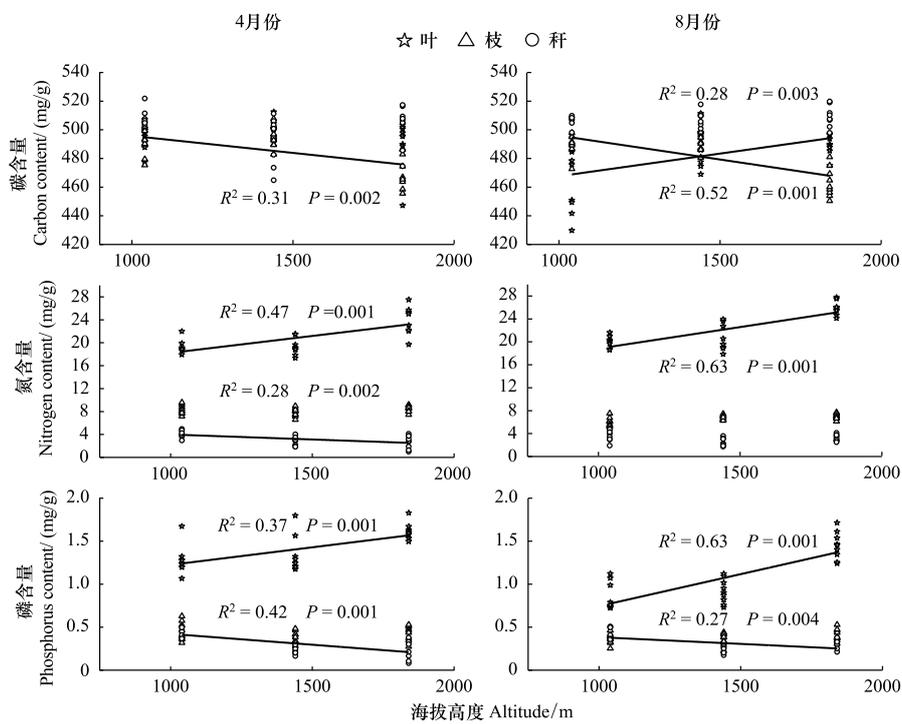
- [ 5 ] Yan J H, Li K, Peng X J, Huang Z L, Liu S Z, Zhang Q M. The mechanism for exclusion of *Pinus massoniana* during the succession in subtropical forest ecosystems: Light competition or stoichiometric homeostasis? *Scientific Reports*, 2015, 5: 10994.
- [ 6 ] 郭宝华, 刘广路, 范少辉, 杜满义, 苏文会. 不同生产力水平毛竹林碳氮磷的分布格局和计量特征. *林业科学*, 2014, 50(6): 1-9.
- [ 7 ] 庄明浩, 李迎春, 郭子武, 杨清平, 陈双林. CO<sub>2</sub>浓度升高对毛竹和四季竹叶片主要养分化学计量特征的影响. *植物营养与肥料学报*, 2013, 19(1): 239-245.
- [ 8 ] 翁俊, 顾鸿昊, 王志坤, 赵明水, 宋新章. 氮沉降对毛竹叶片生态化学计量特征的影响. *生态科学*, 2015, 34(2): 63-70.
- [ 9 ] 姚钧能, 吕建华, 俞卫良, 张君波, 雷赵枫, 李全, 宋新章. 氮沉降和经营强度对毛竹林凋落叶生态化学计量特征的影响. *应用生态学报*, 2018, 29(2): 467-473.
- [ 10 ] Wang Y X, Bai S B, Binkley D, Zhou G M, Fang F Y. The independence of clonal shoot's growth from light availability supports Moso bamboo invasion of closed-canopy forest. *Forest Ecology and Management*, 2016, 368: 105-110.
- [ 11 ] Takahashi K, Uemura S, Suzuki J I, Hara T. Effects of understory dwarf bamboo on soil water and the growth of overstory trees in a dense secondary *Betula ermanii* forest, northern Japan. *Ecological Research*, 2003, 18(6): 767-774.
- [ 12 ] Kudo G, Amagai Y, Hoshino B, Kaneko M. Invasion of dwarf bamboo into alpine snow-meadows in northern Japan: Pattern of expansion and impact on species diversity. *Ecology and Evolution*, 2011, 1(1): 85-96.
- [ 13 ] 杨清培, 王兵, 郭起荣, 赵广东, 方楷, 刘苑秋. 大岗山毛竹扩张对常绿阔叶林生态系统碳储特征的影响. *江西农业大学学报*, 2011, 33(3): 529-536.
- [ 14 ] 刘骏, 杨清培, 宋庆妮, 余定坤, 杨光耀, 祁红艳, 施建敏. 毛竹种群向常绿阔叶林扩张的细根策略. *植物生态学报*, 2013, 37(3): 230-238.
- [ 15 ] Montti L, Villagra M, Campanello P I, Gatti M G, Goldstein G. Functional traits enhance invasiveness of bamboos over co-occurring tree saplings in the semideciduous Atlantic Forest. *Acta Oecologica*, 2014, 54(1): 36-44.
- [ 16 ] Van De Weg M J, Meir P, Grace J, Atkin O K. Altitudinal variation in leaf mass per unit area, leaf tissue density and foliar nitrogen and phosphorus content along an Amazon-Andes gradient in Peru. *Plant Ecology & Diversity*, 2009, 2(3): 243-254.
- [ 17 ] Fisher J B, Malhi Y, Torres I C, Metcalfe D B, Van De Weg M J, Meir P, Silva-Espejo J E, Huasco W H. Nutrient limitation in rainforests and cloud forests along a 3,000-m elevation gradient in the Peruvian Andes. *Oecologia*, 2013, 172(3): 889-902.
- [ 18 ] 杨蕾, 孙晗, 樊艳文, 韩威, 曾令兵, 刘超, 王襄平. 长白山木本植物叶片氮磷含量的海拔梯度格局及影响因子. *植物生态学报*, 2017, 41(12): 1228-1238.
- [ 19 ] 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. *生态学报*, 2018, 38(1): 273-281.
- [ 20 ] Han W X, Fang J Y, Guo D L, Zhang Y. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 2005, 168(2): 377-385.
- [ 21 ] He J S, Fang J Y, Wang Z H, Guo D, Geng F Z. Stoichiometry and large-scale patterns of leaf carbon and nitrogen in the grassland biomes of China. *Oecologia*, 2006, 149(1): 115-122.
- [ 22 ] 任书杰, 于贵瑞, 陶波, 王绍强. 中国东部南北样带 654 种植物叶片氮和磷的化学计量学特征研究. *环境科学*, 2007, 28(12): 2665-2673.
- [ 23 ] 任运涛, 徐翀, 张晨曦, 张宝林, 傅华, 牛得草. 贺兰山青海云杉针叶 C、N、P 含量及其计量比随环境因子的变化特征. *干旱区资源与环境*, 2017, 31(6): 185-191.
- [ 24 ] 于海玲, 樊江文, 钟华平, 李愈哲. 青藏高原区域不同功能群植物氮磷生态化学计量学特征. *生态学报*, 2017, 37(11): 3755-3764.
- [ 25 ] 杜满义, 范少辉, 刘广路, 封焕英, 郭宝华, 唐晓鹿. 中国毛竹林碳氮磷生态化学计量特征. *植物生态学报*, 2016, 40(8): 760-774.
- [ 26 ] 潘红丽, 李迈和, 蔡小虎, 吴杰, 杜忠, 刘兴良. 海拔梯度上的植物生长与生理生态特性. *生态环境学报*, 2009, 18(2): 722-730.
- [ 27 ] 杨清培, 欧阳明, 杨光耀, 宋庆妮, 郭春兰, 方向民, 陈昕, 黄兰, 陈伏生. 竹子生态化学计量学研究: 从生物学基础到竹林培育学应用. *植物生态学报*, 2016, 40(3): 264-278.
- [ 28 ] Westoby M, Falster D S, Moles A T, Vesk P A, Wright I J. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33: 125-159.
- [ 29 ] 刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 郎学东, 张志钧, 黄小波. 云南普洱季常绿阔叶林优势物种不同生长阶段叶片碳、氮、磷化学计量特征. *植物生态学报*, 2015, 39(1): 52-62.
- [ 30 ] 吴统贵, 吴明, 刘丽, 萧江华. 杭州湾滨海湿地 3 种草本植物叶片 N、P 化学计量学的季节变化. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 23-28.
- [ 31 ] 肖遥, 陶冶, 张元明. 古尔班通古特沙漠 4 种荒漠草本植物不同生长期的生物量分配与叶片化学计量特征. *植物生态学报*, 2014, 38(9): 929-940.

- [32] 孙雪娇, 常顺利, 张毓涛, 李吉玫. 天山森林植物功能性状与碳库沿海拔梯度的变化. 生态学报, 2018, 38(14): 4994-5005.
- [33] Kerkhoff A J, Fagan W F, Elser J J, Enquist B J. Phylogenetic and growth form variation in the scaling of nitrogen and phosphorus in the seed plants. *The American Naturalist*, 2006, 168(4): E103-E122.
- [34] Minden V, Kleyer M. Internal and external regulation of plant organ stoichiometry. *Plant Biology*, 2014, 16(5): 897-907.
- [35] Sterner R W, Elser J J. *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton: Princeton University Press, 2002.
- [36] Elser J J, Fagan W F, Kerkhoff A J, Swenson N G, Enquist B J. Biological stoichiometry of plant production: metabolism, scaling and ecological response to global change. *New Phytologist*, 2010, 186(3): 593-608.
- [37] Yu Q, Chen Q S, Elser J J, He N P, Wu H H, Zhang G M, Wu J G, Bai Y F, Han X C. Linking stoichiometric homeostasis with ecosystem structure, functioning, and stability. *Ecology Letters*, 2010, 13(11): 1390-1399.
- [38] Yu Q, Elser J J, He N P, Wu H H, Chen Q S, Zhang G M, Han X G. Stoichiometric homeostasis of vascular plants in the Inner Mongolia grassland. *Oecologia*, 2011, 166(1): 1-10.
- [39] Li M, Zheng Y, Fan R R, Zhong Q L, Cheng D L. Scaling relationships of twig biomass allocation in *Pinus huangshanensis* along an altitudinal gradient. *PLoS One*, 2017, 12(5): e0178344.
- [40] Liu G H, Shi P J, Xu Q, Dong X B, Wang F S, Wang G G, Hui C. Does the size-density relationship developed for bamboo species conform to the self-thinning rule? *Forest Ecology and Management*, 2016, 361: 339-345.
- [41] Sun J, Fan R R, Niklas K J, Zhong Q L, Yang F C, Li M, Chen X P, Sun M K, Cheng D L. "Diminishing returns" in the scaling of leaf area vs. dry mass in Wuyi mountain bamboos, southeast China. *American Journal of Botany*, 2017, 104(7): 993-998.
- [42] Reich P B, Oleksyn J. 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*, 2004, 101(30): 11001-11006.
- [43] Ågren G I. Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2008, 39: 153-170.
- [44] Lima R A F, Rother D C, Muler A E, Lepsch I F, Rodrigues R R. Bamboo overabundance alters forest structure and dynamics in the Atlantic Forest hotspot. *Biological Conservation*, 2012, 147(1): 32-39.
- [45] 刘广路, 范少辉, 唐晓鹿, 刘希珍. 毛竹向杉木林扩展过程中叶功能性状的适应策略. *林业科学*, 2017, 53(8): 17-25.
- [46] 王星星, 刘琳, 张洁, 王玉魁, 温国胜, 高荣孚, 高岩, 张汝民. 毛竹出笋后快速生长期内茎秆中光合色素和光合酶活性的变化. *植物生态学报*, 2012, 36(5): 456-462.
- [47] 张蕊, 申贵仓, 张旭东, 张雷, 高升华. 四川长宁毛竹林碳储量与碳汇能力估测. *生态学报*, 2014, 34(13): 3592-3601.
- [48] Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 1996, 33(6): 1441-1450.
- [49] 杨清培, 杨光耀, 宋庆妮, 施建敏, 欧阳明, 祁红艳, 方向民. 竹子扩张生态学研究: 过程、后效与机制. *植物生态学报*, 2015, 39(1): 110-124.
- [50] 张奇平. 天目山主要树种叶性状在海拔梯度和微地形上的分异格局[D]. 上海: 华东师范大学, 2011.
- [51] 牛得草. 贺兰山西坡植物叶片碳氮磷化学计量学特征[D]. 兰州: 兰州大学, 2011.



附图 1 不同生长阶段肿节少穗竹叶枝秆的碳氮磷含量随海拔变化特征

Appendix fig.1 The characteristics of C, N and P content for *O.oedogonatum* leaf, branch and culm in different growth stages along the elevation gradients



附图 2 不同生长阶段箬竹叶枝秆的碳氮磷含量随海拔变化特征

Appendix fig.2 The characteristics of C, N and P content for *I. tessellatus* leaf, branch and culm in different growth stages along the elevation gradients