

三江平原不同群落小叶章氮素的累积与分配^{*}孙志高^{1,2} 刘景双² 于君宝^{1,*}⁽¹⁾中国科学院烟台海岸带可持续发展研究所, 山东烟台 264003; ⁽²⁾中国科学院东北地理与农业生态研究所, 长春 130012

摘要 2004年5—10月,对三江平原典型小叶章草甸和小叶章 苔草沼泽化草甸群落优势植物小叶章的氮素累积与分配特征进行了研究.结果表明:典型草甸和沼泽化草甸小叶章地上器官及枯落物的全氮含量在生长季均呈递减变化,符合指数衰减模型($T_N = A \exp(-t/B_1) + B_2$, $R^2 = 0.94$),二者根的全氮含量波动较大,且在生长高峰期前的15~30 d存在一个明显的养分蓄积时期.不同器官和枯落物的氮累积量和累积速率(V_N)季节变化明显,且典型草甸小叶章地上部分的氮累积量和 V_N 明显高于沼泽化草甸,而地下部分则相反.两个群落小叶章不同部位的氮分配比差异明显,其中根分配比高达(59.38 ± 12.86)%和(84.58 ± 3.38)%,地上部分的氮分配比以叶最高,为(24.28 ± 12.09)%和(8.18 ± 3.32)%,其他部分较低.二者地上与地下部分的氮分配比呈相反规律变化,反映了其在氮供给方面的密切联系.典型草甸和沼泽化草甸小叶章氮的年吸收量和最大现存量分别为23.02、36.30 g·m⁻²和28.18、51.43 g·m⁻²,前者的氮吸收系数(0.017)和利用系数(0.634)明显高于后者(0.015和0.548),说明典型草甸在氮的吸收与利用方面强于沼泽化草甸.

关键词 氮 累积 分配 小叶章 三江平原

文章编号 1001-9332(2009)02-0277-08 **中图分类号** Q145 **文献标识码** A

Nitrogen accumulation and allocation in *Calam agrostis angustifolia* in different plant communities of Sanjiang Plain. SUN Zhi-gao^{1,2}, LIU Jing-shuang², YU Jun-bao¹ (¹Yantai Institute of Coastal Zone Research for Sustainable Development, Chinese Academy of Sciences, Yantai 264003, Shandong, China; ²Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Changchun 130012, China). *Chin. J. Appl. Ecol.*, 2009, 20(2): 277-284.

Abstract: From May to October in 2004, the characteristics of nitrogen (N) accumulation and allocation in *Calam agrostis angustifolia*, the dominant species in the typical meadow and marsh meadow communities of Sanjiang Plain, were studied. The results showed that the total nitrogen (TN) content in the aboveground organs and litters of typical meadow *C. angustifolia* (TMC) and marsh meadow *C. angustifolia* (MMC) decreased during growth season, which could be described by exponential decay model ($T_N = A \exp(-t/B_1) + B_2$, $R^2 = 0.94$). The TN content in TMC and MMC roots fluctuated greatly, and a significant N accumulation period (15-30 d) was observed before the coming of growth midseason. The N accumulation amount and rate of different organs and litters had obvious seasonal changes, and their values of the aboveground organs were much higher for TMC than for MMC, while the values of the roots were in adverse. The N allocation ratio of different parts of TMC and MMC also had significant differences. Root was the important N storage, and the root N allocation ratio of TMC and MMC was (59.38 ± 12.86)% and (84.58 ± 3.38)%, respectively. Among the aboveground parts, leaf had the highest N allocation ratio, being (24.28 ± 12.09)% for TMC and (8.18 ± 3.32)% for MMC. The change patterns of the N allocation ratio of aboveground and underground parts were just in adverse, which reflected the oscultation contact in N supplement aspect. The annual N absorption amount and maximum standing crop of TMC and MMC were 23.02, 36.30 g·m⁻², and 28.18, 51.43 g·m⁻², respectively. The N absorption coefficient and utilization coefficient of TMC were much higher than those of MMC (0.017 and 0.634 relative to 0.015 and 0.548, respectively), illustrating that TMC had higher capability of N absorption and utilization than MMC.

Key words: nitrogen; accumulation; allocation; *Calam agrostis angustifolia*; Sanjiang Plain

*中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZCX2-YW-309)、中国科学院“百人计划”项目、山东省黄河三角洲生态环境重点实验室开放基金项目(2007KFJJ01)和中国科学院优秀博士学位论文、院长奖获得者科研启动资金资助项目(AJ0809BX-036)。

* **通讯作者. E-mail: jbyu@yic.ac.cn

2008-05-09收稿, 2008-11-28接受。

营养元素循环是湿地生态研究的热点^[1-2],氮(N)是湿地生态系统中非常重要的营养元素,对其进行累积与分配特征研究是循环研究的重要基础,对深入了解湿地生态系统的生态过程和生态功能极为重要^[3].目前,国外学者已在湿地植物N累积特征^[4-8]、器官分布^[6-7]、养分利用率^[7-8]以及其对N和磷(P)相互作用^[7]、P和氧气(O₂)可利用性^[8]等的响应方面开展了大量研究.国内也开展了相关研究工作,并在湿地植物N累积特征^[9-13]、器官分布^[10-11,13]、养分分配^[11]以及生物循环特征^[10]等方面取得了较多成果.但关于不同生境条件下同种植被N累积与分配特征的对比研究还比较缺乏.

三江平原是我国湿地面积较大、类型较齐全的地区之一.沼泽化草甸和沼泽是该区主要植被类型,而沼泽化草甸又以小叶章(*Calam agrostis angustifolia*)群系最为普遍.小叶章为多年生、寒温性、湿中生根茎禾草,常分布于高河漫滩、一级阶地和碟形洼地边缘,水分生态幅度较宽.三江平原地区的小叶章群系主要有典型小叶章草甸(地表常年无积水)和小叶章苔草沼泽化草甸(个别月份地表存在少量积水)两种类型^[14],占湿地面积的34.45%.两种小叶章群落通常处在同一样地的不同水分梯度带上,对水分变化极为敏感.目前,国内关于不同水分带上不同群落优势植物小叶章N累积与分配的对比研究还未见报道.为此,本研究以典型小叶章草甸和小叶章苔草沼泽化草甸群落优势植物小叶章为对象,探讨N累积与分配、吸收与利用状况及其对水分指示敏感程度的差异,旨在为两种小叶章湿地营养物质循环和能量流动等研究提供基础数据.

1 研究地区与研究方法

1.1 自然概况

试验于2004年5—10月在中国科学院三江平原沼泽湿地生态试验站以东12 km的野外试验场(47°35'17.8" N, 133°37'48.4" E)进行.研究样地位于三江平原腹地的典型沼泽湿地分布区,海拔55.4~57.9 m,属温带大陆性季风气候,冬季严寒漫长,夏季温暖湿润,1月平均气温在-18~-21,7月平均气温在21~22,年均气温为1.9,10月的年有效积温为2300左右.该区年降水量为600 mm左右,年内降水分配不均,其中60%以上降水集中在6—9月.地貌类型为三江平原沼泽发育最为普遍的碟形洼地,面积约20 hm².自洼地中心

到边缘依次分布的主要植被类型为漂筏苔草(*Carex pseudocurica*)、毛果苔草(*C. lasiocarpa*)、乌拉苔草(*C. meyeriana*)和小叶章(*C. angustifolia*).土壤类型主要为草甸沼泽土、腐殖质沼泽土和泥炭沼泽土.

1.2 研究方法

1.2.1 植物样品采集与测定 2004年5—10月,采用定位研究方法,按照“典型性、代表性、一致性”的原则,选择典型小叶章草甸和小叶章苔草沼泽化草甸两个小叶章群落为研究对象,分别设置30 m × 15 m的样地.每个样地内分别布设2个试验区——生物量测定区和枯落物测定区,同步采样和测定群落优势种小叶章的地上、地下生物量以及枯落物量.

1)地上生物量采样采用收获法:在生物量测定区内按植物生长特点每15 d左右采样一次.采样时,在样地内随机选取3~4个25 cm × 25 cm的样方,沿地面剪下植物地上部分带回实验室.区分植物种类,并将其分离为茎、叶和叶鞘.2)地下生物量采样采用挖掘法:随机选取2~3个地上生物量测定小区进行地下生物量测定.采样时,将样方内0~50 cm的根挖出,放在细纱网袋中将泥土冲洗干净至无,区分植物根系.3)枯落物采样:植物萌发初期(4月下旬),分别在两个典型群落内选取一个面积为300 cm × 300 cm的枯落物测定样地,清除地表枯落物,将细铁丝网铺设在样地内.采样时,随机选取样地内3个面积为25 cm × 25 cm的样方,割除植物地上部分,摘除立枯物(实验室进行).同时,收集样方内散落在地面上的当年凋落物.将采集的地上、地下植物及枯落物(立枯物+凋落物)样品置于80℃烘干箱中烘干至恒重.称量后,将重复样品充分混合均匀粉碎,过0.25 mm筛后备用.全氮(TN)含量测定采用半微量凯氏法.

1.2.2 土壤样品采集与测定 植物生长初期(5月),分别在试验场典型小叶章草甸和小叶章苔草沼泽化草甸两个群落内采集土壤样品.采样时,每个典型样区采集3个土壤剖面,剖面深度为80 cm,每10 cm一层,共8层,然后对3个剖面样品进行等层次混合,共采集样品16个.样品采集的同时,测定土壤容重.将采集的土样及时带回实验室自然风干后,捡去残根等杂物,用球磨机磨碎,过100目筛后装袋待测,土壤TN含量采用凯氏法测定.

1.2.3 环境因子测定 试验进行的同时,采用常规方法测定生长季内不同小叶章群落的环境因子(如气温、地表温度、土壤含水率等).

1.2.4 计算方法

1)植物 N 累积速率 (V_N , $\text{mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$) [15]:

$$V_N = \frac{dN}{dt}$$

$$V_N = \frac{N_{i+1} - N_i}{t_{i+1} - t_i}$$

式中: N_i, N_{i+1} 分别为 t_i, t_{i+1} 时刻的 N 累积量 ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-2}$).

2)植物 N 现存量 (N_i , $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$)及年吸收量 (F_r , $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$) [16]:

$$N_i = C_i B_i$$

$$F_r = F_a - F_{rt} + N_u$$

$$F_{rt} = F_a - F_{da}$$

$$F_a = C_a B_a$$

$$F_{da} = C_d B_a$$

式中: C_i 为第 i 时刻植物的 N 含量 ($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$); B_i 为第 i 时刻植物的现存量 ($\text{kg} \cdot \text{m}^{-2}$); F_a 为植物地上部分最大吸收 N 量 ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$); F_{rt} 为植物地上向地下转移的 N 量 ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$); N_u 为地下根系在生长季的 N 净增量 ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$); C_a 为地上生物量取得最大值时 N 含量 ($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$); B_a 为地上最大生物量 ($\text{kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$); F_{da} 为枯落物 N 储量 ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$); C_d 为地上枯死植物 N 含量 ($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$); B_a 为地上枯死植物量 ($\text{kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$).

3)植物 N 吸收系数和利用系数 [17]:吸收系数 = 单位时间、单位面积植物吸收 N 量 / 土壤 N 总量; 利用系数 = 单位时间、单位面积植物吸收 N 量 / 植物现存 N 量.

4)土壤 N 密度及储量:土壤剖面第 i 层土壤的 N 平均密度 (n_i , $\text{kg} \cdot \text{m}^{-3}$)为相应层次土壤容重 (dv_i , $\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$)与 N 含量 (N_i , %)的乘积,即

$$n_i = dv_i \times N_i \times 10$$

土壤剖面第 i 层土壤的 N 储量 (T_{ni} , $\text{kg} \cdot \text{m}^{-2}$)为相应层次 N 密度与土壤厚度 (h_i , cm)的乘积,即

$$T_{ni} = n_i \times h_i / 100$$

单位面积一定深度范围内 (j 到 n 层)土壤 N 总储量 (T_n , $\text{kg} \cdot \text{m}^{-2}$)为 j 到 n 层 N 储量之和,即

$$T_n = \sum_{i=j}^n T_{st} = \sum_{i=j}^n dv_i \times N_i \times h_i / 10$$

1.3 数据处理与统计

运用 Origin 7.5 软件对数据进行作图、计算和数学模拟,运用 SPSS 10.0 软件对数据进行单因素方差分析.

2 结果与分析

2.1 不同群落小叶章各器官 N 含量

典型草甸小叶章和沼泽化草甸小叶章各器官因生长阶段和自身组织结构的不同,其 TN 含量均具有明显的季节变化 (图 1). 二者地上器官的 TN 含量变化较为一致. 5月末,地上器官的 TN 含量最高,之后逐渐下降并于 10月中旬达到最低值. 后者地上器官的 TN 含量变化比较平滑,前者存在一定波动. 这主要是由于地上生物量迅速增加时 [18],二者不同器官 TN 含量表现出的“稀释效应”差异所致. 方差分析结果表明,二者地上器官的 TN 含量不存在显著差异 ($P > 0.05$). 在 N 分布上,地上器官的 TN 含量均以叶最高,叶鞘和茎次之,说明叶和叶鞘是 N 的主要累积器官. 茎中的 N 除在 6月中旬前变化明显外,之后变化不大. 另外,二者根的 TN 含量均表现为先增加后迅速减少而后又迅速增加,分别在 6月末和 7月末取得第 1 次峰值,而地上生物量取得最大值的时间分别在 7月末和 8月中旬 [18],根中

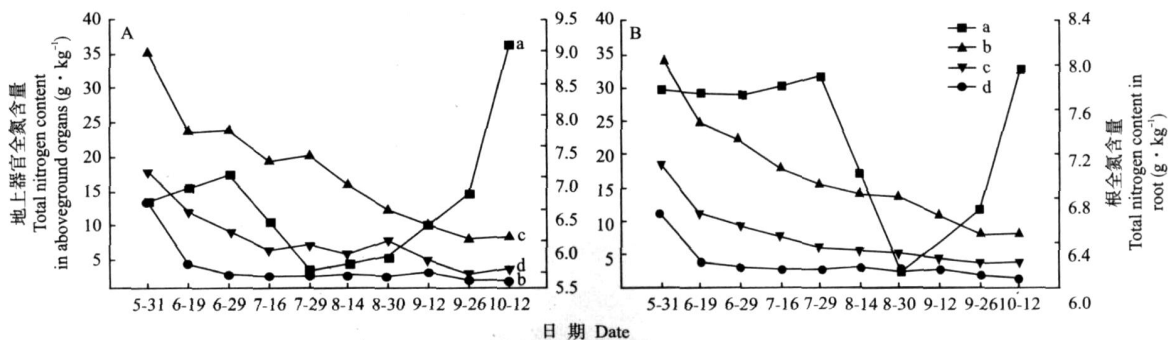


图 1 不同群落小叶章各器官全氮含量

Fig 1 Total nitrogen content in different organs of *C. angustifolia* in different communities
A:典型草甸小叶章 Typical meadow *Calamagrostis angustifolia*; B:沼泽化草甸小叶章 Marsh meadow *C. angustifolia*. a)根 Root; b)茎 Stem; c)叶 Leaf; d)叶鞘 Vagina 下同 The same below.

TN含量第1次峰值与地上生物量峰值分别相差30和15 d左右.原因在于6月末至7月末和7月末至8月中旬分别为两种小叶章的第2次生长高峰期^[18],此间地上器官对N的需求量很大,根作为N输出库,必须在生长高峰到来前蓄积足够N营养,由此导致其TN含量逐渐增加.生长高峰到来后,地上器官需从根部转移大量N营养,导致根的TN含量迅速下降,分别于7月末和8月末达到最低值.之后,地上器官渐趋衰老,其中的N也开始向地下转移,使根的TN含量再次迅速增加.总之,沼泽化草甸小叶章根的TN含量一般要高于典型草甸小叶章,二者在0.10水平上差异显著.两种小叶章根的TN含量波动较大,说明根是N的重要“集散库”.经模拟,二者地上器官TN含量随时间(t)均符合指数衰减模型($T_N = A \exp(-t/B_1) + B_2$, $R^2 = 0.94$),地下TN含量符合四次多项式($T_N = A + B_1 t + B_2 t^2 + B_3 t^3 + B_4 t^4$, $R^2 = 0.92$),A、B₁、B₂、B₃和B₄均为常数(表1).

2.2 不同群落小叶章枯落物N含量

典型草甸小叶章和沼泽化草甸小叶章枯落物的TN含量均在生长初期最高,而到生长季末,其变化虽有波动,但整体均逐渐降低(图2).生长季内,枯落物TN含量的变化主要取决于植物在死亡前的N滞留与转移和枯落物分解(主要为初期淋溶)两方面因素.二者枯落物的TN含量在生长初期和生长末期的变化及差异除与其自身分解程度有关外,生长初期枯落物中较高的TN含量与其新生体大量吸收土壤N并于死亡后在枯落物中大量滞留有关;而

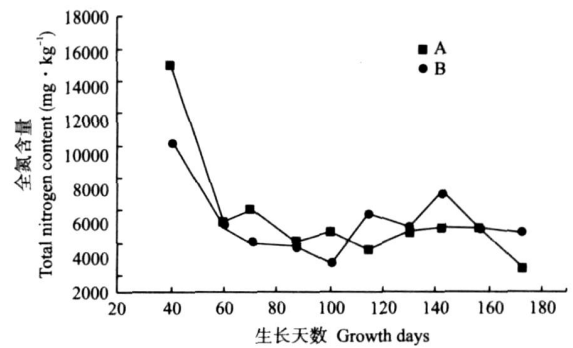


图2 生长季枯落物全氮含量的动态变化
Fig 2 Dynamic changes of total nitrogen content in litter in growth season

生长末期TN含量的整体降低又主要与植物体在未死亡前向地下大量转移N有关.100 d之前,典型草甸小叶章枯落物的TN含量一般要高于沼泽化草甸小叶章1.08~1.61倍,但随后呈相反规律变化,后者最大为前者的1.90倍.方差分析表明,二者枯落物的TN含量并不存在显著差异($P > 0.05$).经模拟,二者枯落物TN含量(T_N)随时间(t)的变化均符合指数衰减模型,典型草甸小叶章为: $T_N = 386989.91 \exp(-t/11.17) + 4271.70$ ($R^2 = 0.940$, $P < 0.01$);沼泽化草甸小叶章: $T_N = 1372893.46 \exp(-t/7.21) + 4767.65$ ($R^2 = 0.692$, $P < 0.01$).

2.3 不同群落小叶章N累积量及累积速率

2.3.1 N累积量 由表2可知,典型草甸小叶章和沼泽化草甸小叶章地上器官的N累积量分别为2.34~11.25和1.86~5.84 $g \cdot m^{-2}$,根分别为7.34~25.01和20.21~45.01 $g \cdot m^{-2}$.前者地上器官不同时期的N累积量为后者的1.26~2.32倍,但根则相反,为前者的1.80~3.24倍.二者地上器官N累积量自5月末开始均逐渐增加,并于生长旺盛期取得最大值.之后,随着各器官枯萎和N向地下转移,地上器官N累积量一直降低.两种小叶章根部N累积量的变化也均为先增加后减少而后又迅速增加.此间N累积量降低与生长旺期根部大量供给地上N营养有关.二者不同器官的N累积量在生长期均表现为根>叶>叶鞘>茎,成熟期表现为根>叶>茎>叶鞘,说明N主要储存在根.二者叶和叶鞘N累积量变化较大,茎的变化相对较小,原因在于叶和叶鞘是最容易死亡的器官,且死亡过程中N要不断转移,而茎在生长过程中很少死亡.另外,两种小叶章枯落物N累积量和植物N累积总量的变化趋势均在生长初期最低,之后整体逐渐增加,并于生长末期取得最大值(表2).典型草甸小叶章枯落物的N累

表1 不同群落小叶章各器官全氮含量动态模拟模型

Tab 1 Models simulating the dynamics of total nitrogen content in different organs of *C. angustifolia* in different communities

类型 Type	器官 Organ	模拟模型 Simulation model	R ²
A	根 Root	$T_N = 694.2873 + 274.0145t - 3.8556t^2 + 0.0185t^3 + 0.00002t^4$	0.963*
	茎 Stem	$T_N = 541195.0142 \exp(-t/10.2429) + 2712.0435$	0.988*
	叶 Leaf	$T_N = 52300.4636 \exp(-t/88.4010) + 372.0338$	0.960*
	叶鞘 Vagina	$T_N = 44302.0470 \exp(-t/33.8509) + 4245.7948$	0.935*
B	根 Root	$T_N = 11827.6641 - 243.7323t + 5.0390t^2 - 0.0420t^3 + 0.00012t^4$	0.918*
	茎 Stem	$T_N = 284070.7735 \exp(-t/11.3658) + 2688.0191$	0.963*
	叶 Leaf	$T_N = 56368.6344 \exp(-t/56.6462) + 5959.3264$	0.988*
	叶鞘 Vagina	$T_N = 52138.0371 \exp(-t/31.7726) + 3832.5288$	0.997*

A:典型草甸小叶章 Typical meadow *Calam agnostis angustifolia*; B:沼泽化草甸小叶章 Marsh meadow *C. angustifolia* 下同 The same below. * $P < 0.01$.

表 2 小叶章不同部分 N 累积量 () 和累积速率 () 变化

Tab 2 Changes of nitrogen accumulation amount (, $g \cdot m^{-2}$) and accumulation rate (, $mg \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$) in different parts of *C. angustifolia*

类型 Type	日期 Date	根 Root		茎 Stem		叶 Leaf		叶鞘 Vagina		枯落物 Litter		总计 Sum	
A	5.31	7.34	183.40	0.59	14.76	2.48	61.89	1.20	29.93	0.13	3.24	11.74	106.58
	6.19	8.01	33.61	0.97	18.88	4.64	108.00	1.58	19.17	0.07	-3.01	15.27	146.05
	6.29	8.71	69.98	0.81	-16.20	5.24	60.88	1.26	-32.37	0.38	30.87	16.40	12.31
	7.16	8.70	-0.23	1.23	25.05	7.29	120.35	1.42	9.70	0.25	-7.66	18.89	155.10
	7.29	8.48	-17.49	1.17	-4.47	8.40	85.72	1.68	19.49	0.74	37.76	20.47	100.74
	8.14	11.07	185.07	1.19	1.00	6.25	-153.81	1.29	-27.38	0.80	4.14	20.60	-180.19
	8.30	13.74	167.30	1.08	-6.67	4.36	-117.99	1.67	23.59	2.24	90.32	23.09	-101.07
	9.12	15.40	137.94	1.22	11.44	3.40	-80.15	0.96	-58.98	1.82	-35.45	22.80	-127.69
	9.26	17.13	123.48	0.77	-32.18	2.64	-54.65	0.57	-28.03	2.12	21.76	23.23	-114.86
	10.12	25.01	492.53	0.59	-11.36	1.26	-86.21	0.49	-4.73	2.57	28.08	29.92	-102.30
B	5.31	20.21	505.26	0.35	8.64	1.40	35.02	0.67	16.71	0.11	2.74	22.74	60.37
	6.19	23.42	160.61	0.72	18.50	3.13	86.41	1.20	26.50	0.13	0.97	28.60	131.41
	6.29	26.62	319.65	0.62	-9.34	3.09	-3.51	0.99	-20.43	0.16	3.04	31.48	-33.28
	7.16	27.05	25.38	0.68	3.32	2.72	-22.22	0.90	-5.47	0.20	2.29	31.55	-24.37
	7.29	27.49	33.43	0.86	13.90	4.13	109.05	0.85	-4.24	0.24	3.39	33.57	118.71
	8.14	25.61	-134.27	1.09	16.79	3.27	-61.70	0.85	0.13	0.83	42.17	31.65	-44.78
	8.30	23.43	-135.79	0.96	-8.69	3.09	-11.19	0.66	-12.01	0.70	-8.33	28.84	-31.89
	9.12	27.92	373.51	0.87	-7.42	2.29	-67.12	0.51	-11.85	2.22	126.68	33.81	-86.39
	9.26	32.69	341.01	0.62	-17.29	1.49	-56.84	0.38	-9.73	1.64	-41.67	36.82	-83.86
	10.12	45.01	770.29	0.47	-9.48	1.06	-27.15	0.33	-3.27	3.54	118.69	50.41	-39.90

* 地上部分 Aboveground part

量除 6、8、9、10月中旬低于沼泽化草甸小叶章外,其他时期均明显高于沼泽化草甸小叶章,为后者的 1.18~3.20倍。不同的是,沼泽化草甸小叶章的 N 累积总量在各时期均明显高于典型草甸小叶章(平均为 1.66 ± 0.21 倍)。

2.3.2 N 累积速率 从表 2 可知,典型草甸小叶章地上器官的 V_N 以叶的波动变化最为明显,7月末前均为正值,并呈“M 型变化。这是由于此间植物正处于生长期,对 N 需求量很大,而叶又是 N 的重要储库,导致 V_N 相对较高。8月之后,叶的 V_N 变化呈“V 型,并于生长末期略有降低。主要是植物进入成熟期,并随秋季来临和温度降低而不断枯萎,植物地上部分的 N 开始向地下转移,导致 V_N 为负值。其中,茎和叶鞘的 V_N 均表现出正负交替的相对平缓变化,而根的 V_N 变化除 7月中下旬为负值外,其他时期均为正值。地上部分 V_N 的变化与叶基本一致,而与根呈相反变化趋势,反映出地上与地下 N 养分间的密切联系。沼泽化草甸小叶章地上器官的 V_N 也以叶的波动变化最为明显。与前者不同的是,其 V_N 除在 6月中旬前和 7月末取得正值外,其他时期均为负值,可能与二者所处湿地水分条件以及植物生理特性差异有关。茎和叶鞘的 V_N 也表现出正负交替的平缓变化,而根的 V_N 变化除 8月中下旬为负值外,

其他时期均为正值。地上部分 V_N 的变化与叶基本一致,除 7—8月与根的变化较为一致外,其他时期均与根的变化趋势相反,亦反映了地上与地下 N 养分间的密切联系。总之,典型草甸小叶章地上部分的 V_N 要高于沼泽化草甸小叶章,为后者的 1.11~4.02 倍,但地下部分正好相反,为前者的 1.56~4.78 倍。另外,两种小叶章枯落物的 V_N 也均存在较大差异(表 2),其中前者 V_N 的正负交替波动变化较大,而后者的 V_N 在 7月末前均为正值且变化平缓,之后则迅速增加,并于 8月中旬取得较高正值。8月末之后,其 V_N 呈正负交替的“W 型波动变化。枯落物 V_N 的正负变化主要与其产生量、N 滞留程度和分解程度有关。由表 2 可知,二者枯落物的 V_N 均在成熟期至生长末期取得最大正值和最大负值,主要是此间枯落物的产生量较大,而 V_N 的正负变化除了取决于植物在未死亡前向地下转移 N 的强度,还在很大程度上与枯落物的分解程度有关。此外,生境的差异可能也是导致二者枯落物 V_N 差异的重要原因。

2.4 不同群落小叶章各部分的 N 分配

从表 3 可知,典型草甸小叶章和沼泽化草甸小叶章不同部分的 N 分配比在各时期均存在明显差异,前者在 8月中旬前表现为根 > 叶 > 叶鞘 > 茎 > 枯落物; 8月末为根 > 叶 > 枯落物 > 叶鞘 > 茎; 9月

表 3 不同群落小叶章各部分 N 分配

Tab 3 Nitrogen allocation in different parts of *C. angustifolia* in different communities (%)

类型 Type	日期 Date	地上部分 Aboveground part			合计 Total	地下部分 Underground part	枯落物 Litter	总计 Sum
		茎 Stem	叶 Leaf	叶鞘 Vagina				
A	5.31	5.03	21.11	10.21	36.35	62.55	1.11	100
	6.19	6.34	30.37	10.36	47.07	52.47	0.46	100
	6.29	4.92	31.99	7.67	44.58	53.12	2.31	100
	7.16	6.52	38.58	7.52	52.62	46.06	1.31	100
	7.29	5.73	41.06	8.18	54.97	41.41	3.61	100
	8.14	5.77	30.35	6.27	42.39	53.74	3.87	100
	8.30	4.68	18.89	7.23	30.80	59.50	9.71	100
	9.12	5.34	14.92	4.22	24.48	67.55	7.97	100
	9.26	3.31	11.36	2.45	17.12	73.76	9.13	100
	10.12	1.96	4.20	1.65	7.81	83.60	8.59	100
B	5.31	1.52	6.16	2.94	10.62	88.90	0.48	100
	6.19	2.50	10.94	4.19	17.63	81.91	0.45	100
	6.29	1.98	9.82	3.16	14.96	84.54	0.51	100
	7.16	2.15	8.61	2.86	13.62	85.75	0.63	100
	7.29	2.56	12.31	2.52	17.39	81.88	0.72	100
	8.14	3.46	10.33	2.68	16.47	80.90	2.63	100
	8.30	3.31	10.72	2.27	16.30	81.27	2.43	100
	9.12	2.56	6.76	1.52	10.84	82.59	6.57	100
	9.26	1.70	4.05	1.03	6.78	88.79	4.44	100
	10.12	0.94	2.09	0.65	3.68	89.31	7.01	100

为根 > 叶 > 枯落物 > 茎 > 叶鞘; 10月为根 > 枯落物 > 叶 > 茎 > 叶鞘. 后者在 7月中旬前表现为根 > 叶 > 叶鞘 > 茎 > 枯落物; 7月末至 8月中旬为根 > 叶 > 茎 > 叶鞘 > 枯落物; 8月末为根 > 叶 > 茎 > 枯落物 > 叶鞘; 9月中旬为根 > 叶 > 枯落物 > 茎 > 叶鞘; 9月末至 10月中旬均表现为根 > 枯落物 > 叶 > 茎 > 叶鞘. 表明根是小叶章不同时期的重要 N 储库, 其分配比分别高达 (59.38 ± 12.86)% 和 (84.58 ± 3.38)%. 典型草甸小叶章地下部分的 N 分配比在 5—10月整体呈先降低后增加趋势, 而地上部分的 N 分配比则呈相反规律变化, 反映了地上与地下在 N 供给方面的密切联系. 其中, 各时期地上器官的 N 分配比均以叶最高, 为 (24.28 ± 12.09)%, 茎和叶鞘较低, 说明叶是地上 N 累积的主要器官. 总之, 叶与地上部分 N 分配比的变化均为单峰型, 而茎的 N 分配比在 6月中旬取得最高值后, 整体呈递减变化. 另外, 叶鞘的 N 分配比在 9月中旬前波动明显 ((8.21 ± 1.53)%), 之后呈递减变化, 而枯落物的 N 分配比在 6月中旬取得最低值后则呈递增变化. 尽管枯落物的 N 分配比在 8月末之后有所降低, 但仍维持在较高水平. 沼泽化草甸小叶章地下与地上的 N 分配比在 5—10月均呈平缓波动变化, 且变化规律也正好相反. 其中, 各时期地上器官的 N 分配

表 4 不同群落小叶章对 N 的吸收与利用

Tab 4 Nitrogen absorption or utilization status of *C. angustifolia* in different communities

类型 Type	年吸收量 Annual absorption amount (g · m ⁻²)	最大现存量 Maximum standing crop (g · m ⁻²)	土壤 N 储量 Soil nitrogen storage (0~80 cm) (g · m ⁻²)	吸收系数 Absorption coefficient	利用系数 Utilization coefficient
A	23.02	36.30	1382.3	0.017	0.634
B	28.18	51.43	1942.2	0.015	0.548

比也以叶最高, 为 (8.18 ± 3.32)%, 茎和叶鞘相对较低. 叶与地上部分 N 分配比的变化也极为相似, 8月中旬前呈“M”型变化, 之后一直降低, 而茎的 N 分配比整体呈“M”型变化. 另外, 叶鞘的 N 分配比在 6月中旬前骤然增加, 之后呈递减趋势, 而枯落物的 N 分配比在 6月中旬取得最低值后则呈波动递增变化. 比较而言, 不同时期沼泽化草甸小叶章地下 N 分配比均明显高于典型草甸小叶章, 为后者的 1.07 ~ 1.98 倍, 但其地上及各器官以及枯落物的分配比正好相反. 其中, 后者地上、茎、叶、叶鞘和枯落物的 N 分配比分别为前者的 1.89 ~ 3.86 倍、1.41 ~ 3.31 倍、1.76 ~ 4.48 倍、2.34 ~ 3.47 倍和 1.01 ~ 5.00 倍.

2.5 不同群落小叶章对 N 的吸收与利用

从表 4 可知, 典型草甸小叶章对 N 的年吸收量和最大现存量 (23.02 和 36.30 g · m⁻²) 要低于沼泽化草甸小叶章 (28.18 和 51.43 g · m⁻²), 可能与二者的生态学特性以及所处生境差异有关. 二者对 N 的吸收系数均较低 (0.017 和 0.015), 而 N 利用系数均较高 (0.634 和 0.548), 说明植物每年吸收的 N 相对于土壤 N 库非常低, 而植物对有限 N 营养的利用效率却很高. 其中, 典型草甸小叶章的 N 吸收系数和利用系数均明显高于沼泽化草甸小叶章, 分别为后者的 1.13 倍和 1.16 倍, 说明前者在 N 的吸收与利用方面要强于后者.

3 讨 论

3.1 植物 N 含量、累积量、累积速率及分配比变化

本项研究表明, 典型草甸小叶章和沼泽化草甸小叶章不同器官的 N 含量、累积量、累积速率及分配比均有着明显的季节变化 (图 1, 表 2~3), 二者之间存在不同程度的差异. 其原因主要有两方面: 1) 与小叶章不同生长时期生态学特性的差异有关. 已有研究表明, 当湿地的水平衡或水文过程发生改变时, 就会直接影响到物种的生态学特性^[19]. 由于两种小叶章分别位于碟形洼地边缘的不同水分梯度带上, 对水分变化极为敏感. 洼地边缘的水分条件

表 5 两种小叶章湿地环境条件比较

Tab 5 Comparison of environmental conditions of the two types of *C. angustifolia* wetland

类型 Type	气温 Atmospheric temperature ()	地表温度 Surface temperature ()	土壤含 持水量		土壤有机质		土壤 pH	
			Soil water content/soil retention (%)		Soil organic matter (%)		Soil pH	
			0~20 cm	20~40 cm	0~20 cm	20~40 cm	0~20 cm	20~40 cm
A	22.85 ±6.42a	20.25 ±6.50a	49.93 ±8.75a	28.42 ±1.50a	5.73 ±0.62a	2.38 ±0.60a	5.58 ±0.14a	6.05 ±0.12a
B	22.52 ±6.07a	17.45 ±8.59b	158.33 ±49.27b	44.44 ±4.21b	14.51 ±2.53b	2.53 ±0.80a	5.53 ±0.10a	6.01 ±0.21a

同列数据后不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$) Different superscript letters in the same column mean significant difference at 0.05 level

发生变化时,其物种的生态学特性也会发生一定改变,使小叶章形成上述两种不同生态学特性的生态型。此外,湿地植物的生长节律及生态学特性明显影响着其对 N 的累积与分配。Garver 等^[4]研究发现,香蒲 (*Typha domingensis*) 的 N 累积随生长节律变化特征极为明显。吴春笃等^[13]对江苏北固山湿地优势种藨草 (*Phalaris arundinacea*) N 累积特征的研究发现,生长节律对藨草 N 累积的影响很大。Steven^[5]对美国佛罗里达湿地植物——莎草 (*Cladium jamaicense*) 和香蒲 N 养分的研究表明,不同植物生态学特性的差异明显影响着其对 N 的累积特征。莎草对 N 的累积量较低,可适应贫营养环境,而香蒲对 N 的累积量很大,更适合生长在富营养环境中。Margaret 等^[6]对澳大利亚昆士兰州 9 个人工湿地植物 N 累积能力的研究也表明,不同植物对 N 的累积能力因生态学特性的差异具有很大差别。沉水植物和浮水植物的 N 累积量最高,睡莲 (*Nymphaeodes indica*)、水生藤类植物和水生蕨类植物次之,而一些挺水植物的 N 累积量均较低。2) 与生长季内植物所处的环境条件有关。从表 5 可知,两种小叶章虽生长于同样地中,但其所处的热量条件、水分条件和有机质状况存在明显差异,对其生长及 N 累积特征产生重要影响。相关研究表明,湿地环境条件(如养分状况)对植物 N 的累积与分配具有重要影响。Adcock 等^[20]对人工湿地植物的研究发现,植物 N 含量在入水口处最高,随距入水口距离的增加而下降。José 等^[7]对不同 N、P 水平下芦苇 (*Phragmites australis*) N 累积的研究发现,植物组织中的 N 浓度均随 N 营养水平的提高而增加。Xie 等^[11]则发现,养分输入刺激了凤眼莲 (*Eichhornia crassipes*) 的生长,但当其生长环境的养分含量不断增加后,植物自身会适时调整生物量的分配比,以达到对可获得资源的最佳利用与分配。另外,其他环境因素如热量条件、水分条件等可直接影响湿地植物的生长节律和生态学特性,从而影响其对 N 的累积与分配。上述分析表明,两种小叶章不同器官在不同时期 N 含量、累积量、累积速率及分配比的变化在很大程度上取决于环境

因素的综合影响。

3.2 植物对 N 的吸收与利用状况

本项研究表明,典型草甸小叶章和沼泽化草甸小叶章的 N 吸收系数分别为 0.017 和 0.015, N 利用系数分别为 0.634 和 0.548 两种小叶章的 N 吸收系数要远低于该区毛果苔草的吸收系数 (0.415)^[10],却与向海付老文泡湿地和二百万子湿地芦苇的吸收系数相近 (0.017 和 0.018)^[21];二者的 N 利用系数也远低于何池全等^[10]对毛果苔草的研究结论 (0.926),但高于白军红^[21]对芦苇的研究结果 (0.373 和 0.402)。由于 N 是天然湿地生态系统中最主要的限制性养分,所以植物对 N 的吸收与利用水平可在一定程度上影响湿地系统的稳定与健康。两种小叶章对土壤 N 的吸收均处于非常低的水平,但对有限 N 的利用效率却均处于中等水平,这主要取决于不同植物的生态学特性以及所处生境的差异。Bent 等^[8]的研究发现,不同湿地植物(莎草和香蒲)因自身生态学特性的差异,其 N 利用率对 P 和 O₂ 可利用性的响应程度差异明显。José 等^[7]的研究则表明,芦苇对 N 的吸收与利用效率较高,可很好地适应富养分环境。同时,它也可通过增加对铵态氮的亲合力来适应贫养分环境。

4 结 论

典型草甸小叶章和沼泽化草甸小叶章地上器官及枯落物的 TN 含量均呈递减变化,符合指数衰减模型;二者根的 TN 含量波动较大,符合四次多项式,其在生长高峰期前的 15~30 d 存在一个明显养分蓄积时期。

典型草甸小叶章和沼泽化草甸小叶章不同器官和枯落物的 N 累积量和累积速率 (V_N) 季节变化明显,前者地上部分的 N 累积量和 V_N 一般明显高于后者,而根则相反。

典型草甸小叶章和沼泽化草甸小叶章不同部分的 N 分配比在各时期差异明显,根是二者的重要 N 储库,其分配比高达 (59.38 ±12.86)% 和 (84.58 ±3.38)%;二者地上部分的 N 分配比均以叶最高,其

他部分较低;二者地上与地下的 N 分配比呈相反变化规律,反映了其在 N 供给方面的密切联系。

典型草甸小叶章和沼泽化草甸小叶章的 N 年吸收量和最大现存量分别为 23.02、36.30 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ 和 28.18、51.43 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$;二者的 N 吸收系数均较低(0.017和 0.015),但利用系数(0.634和 0.548)较高,前者在 N 的吸收与利用方面要强于后者。

典型草甸小叶章和沼泽化草甸小叶章的 N 含量、累积量、累积速率、分配比及吸收系数、利用系数的差异主要与其生态学特性和所处生境有关。

参考文献

- [1] William JM, James GGI. Wetland New York: Van Nostrand Reinhold, 1993
- [2] Zhang J-E (章家恩), Xu Q (徐琪). Perspective of hot problems in contemporary ecology *Progress in Geography* (地理科学进展), 1997, **16** (3): 29-37 (in Chinese)
- [3] Woodmansee RG, Duncan DA. Nitrogen and phosphorus dynamics and budgets in annual grasslands *Ecology*, 1980, **6** (4): 893-904
- [4] Garver EG, Dubbe DR, Pratt DC. Seasonal patterns in accumulation and partitioning of biomass and macronutrients in *Typha* spp. *Aquatic Botany*, 1988, **32**: 115-127
- [5] Steven MD. Growth, decomposition, and nutrient retention of *Cladium jamaicense* Crantz and *Typha domingensis* Pers in the Florida Everglades *Aquatic Botany*, 1991, **40**: 203-224
- [6] Margaret G, Anne W. Constructed wetlands in Queensland: Performance efficiency and nutrient bioaccumulation *Ecological Engineering*, 1999, **12**: 39-55
- [7] Jos éAR, Hans B, Francisco AC. Interactive effects of N and P on growth, nutrient allocation and NH_4 uptake kinetics by *Phragmites australis* *Aquatic Botany*, 1999, **64**: 369-380
- [8] BentL, HansB, IrvingAM. Growth, biomass allocation and nutrient use efficiency in *Cladium jamaicense* and *Typha domingensis* as affected by phosphorus and oxygen availability *Aquatic Botany*, 2001, **70**: 117-133
- [9] Zhu Q-H (朱青海), Qu X-R (曲向荣), Li X-Z (李秀珍). Nutrient cycling in the reed field *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2000, **19** (1): 21-23 (in Chinese)
- [10] He C-Q (何池全), Zhao K-Y (赵魁义). The accumulation, allocation and biological cycle of the nutrient elements in *Carex lasiocarpa* wetland *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2001, **21** (12): 2074-2080 (in Chinese)
- [11] Xie YH, Wen MZ, Yu D. Growth and resource allocation of water hyacinth as affected by gradually increasing nutrient concentrations *Aquatic Botany*, 2004, **79**: 257-266
- [12] Jiang C-L (姜翠玲), Fan X-Q (范晓秋), Zhang Y-B (章亦兵). Accumulation of non-point source pollutants in ditch wetland and their uptake and purification by plants *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2005, **16** (7): 1351-1354 (in Chinese)
- [13] Wu C-D (吴春笃), Shen M-X (沈明霞), Chu J-Y (储金宇), et al. On the capacity of accumulation and transfer of nitrogen and phosphorus in *Phalaris amurensis* Linn in Mount Beigu wetland *Acta Scientiae Circumstantiae* (环境科学学报), 2006, **26** (4): 674-678 (in Chinese)
- [14] He L (何琏). The Sanjiang Plain of China Harbin: Heilongjiang Sciences and Technology Press, 2000 (in Chinese)
- [15] Qin S-J (秦胜金), Liu J-S (刘景双), Sun Z-G (孙志高). Dynamics of phosphorus and biomass accumulation of *Calam agrostis angustifolia* in Sanjiang Plain wetland *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2006, **25** (6): 646-651 (in Chinese)
- [16] Li YS, Redmann RE. Nitrogen budget of *Agropyron dasystachyum* in Canadian mixed prairie. *The American Midland Naturalist*, 1992, **128**: 61-71
- [17] Chen L-Z (陈灵芝), Lindley DK. Nutrient elements cycling of bracken grassland ecosystem on Hampse in England *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 1983, **25** (1): 67-74 (in Chinese)
- [18] Sun Z-G (孙志高), Liu J-S (刘景双), Yang J-S (杨继松), et al. Study on biomass structure dynamics and growth rate of *Calam agrostis angustifolia* wetland in Sanjiang Plain *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), 2006, **15** (2): 21-29 (in Chinese)
- [19] Neill C. Effects of nutrients and water levels on emergent macrophyte biomass in a prairie marsh *Canadian Journal of Botany*, 1990, **68**: 1007-1014
- [20] Adcock PW, Ryan GL, Osborne PL. Nutrient partitioning in a clay-based surface flow wetland *Water Science and Technology*, 1995, **32**: 203-209
- [21] Bai J-H (白军红). Study on the biogeochemical processes of nitrogen in Xianghai mire wetlands PhD Thesis Changchun: Northeast Institute of Geography and Agricultural Ecology, Chinese Academy of Sciences, 2003 (in Chinese)

作者简介 孙志高,男,1979年生,博士,副研究员。主要从事湿地生物地球化学研究,发表论文 40 余篇。E-mail: zhigaosun@yahoo.com.cn

责任编辑 李凤琴