

三江平原小叶章钾、钙、镁含量与累积的季节变化^{*}

孙志高^{1,2} 刘景双² 于君宝^{1**} 陈小兵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K、Ca、Mg含量与累积的季节变化进行了研究.结果表明:典型草甸和沼泽化草甸小叶章不同器官K、Ca、Mg含量差异较大,其中,其地上器官的K含量整体均呈下降趋势,符合线性模型($y = A + Bt$);茎中Ca含量变幅不大,符合抛物线模型($y = A + B_1t + B_2t^2$),叶和叶鞘中整体呈递增变化,符合指数增长模型($y = A \exp(t/B_1) + B_2$);茎中Mg含量变幅最大,而叶和叶鞘相对平缓.不同时期小叶章各器官K、Ca、Mg含量差异较大,典型草甸小叶章地上器官的K含量大多高于沼泽化草甸小叶章,而沼泽化草甸小叶章根、叶鞘的Ca、Mg含量则高于典型草甸小叶章;典型草甸和沼泽化草甸小叶章不同器官K、Ca、Mg储量及累积速率差异明显,其中根的储量最大,分别占总储量的(63.82 ± 23.19)%、(78.68 ± 15.44)%、(76.48 ± 19.06)%和(85.23 ± 9.20)%、(93.51 ± 3.46)%、(92.39 ± 3.22)%.典型草甸小叶章地上器官K、Ca、Mg储量均明显高于沼泽化草甸小叶章,根则相反.这种差异主要与小叶章生态学特性及所处生境有关.

关键词 钾 钙 镁 小叶章 三江平原

文章编号 1001-9332(2009)05-1051-09 **中图分类号** Q145 **文献标识码** A

Seasonal changes of potassium, calcium and magnesium contents and accumulation in *Calamagrostis angustifolia* in Sanjiang Plain. SUN Zhi-gao^{1,2}, LIU Jing-shuang², YU Jun-bao¹, CHEN Xiao-bing¹ (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(5): 1051-1059.

Abstract: From May to October 2004, the seasonal changes of K, Ca, and Mg contents and accumulation in *Calamagrostis angustifolia*, the dominant species in the typical meadow and marsh meadow communities of Sanjiang Plain, were studied. There was a greater difference in the seasonal changes of K, Ca, and Mg contents in different parts of typical meadow *C. angustifolia* (TMC) and marsh meadow *C. angustifolia* (MMC). The K content in aboveground parts of the two communities had an overall decreasing trend, according with linear model $K = A + Bt$, the Ca content had a smaller change in stem but an overall increasing trend in leaf and vagina, being accorded with parabola model $Ca = A + B_1t + B_2t^2$ and exponential growth model $Ca = A \exp(t/B_1) + B_2$, respectively, while the Mg content had the greatest change in stem but changed relatively smoothly in leaf and vagina. The differences of K, Ca, and Mg contents in different parts of TMC and MMC were obvious. The K content in aboveground parts of TMC was generally higher than that of MMC, while the Ca and Mg contents in the root and vagina of MMC were higher than those of TMC. The K, Ca, and Mg storage and accumulation in different parts of TMC and MMC also differed. Root had the greatest K, Ca, and Mg storage, occupying 63.82 ± 23.19%, 78.68 ± 15.44%, and 76.48 ± 19.06% of the total storage in TMC and 85.23 ± 9.20%, 93.51 ± 3.46%, and 92.39 ± 3.22% in MMC, respectively. The aboveground parts of TMC had a higher storage of K, Ca and Mg than those of MMC, while the root was in adverse. Such a difference was mainly due to ecological characteristics of *C. angustifolia* and its habitat conditions.

Key words: potassium; calcium; magnesium; *Calamagrostis angustifolia*; Sanjiang Plain

* 国家自然科学基金项目(40803023)、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(2007 KFJ01)、中国科学院“优秀博士学位论文、院长奖获得者”科研启动专项(AJ0809BX-036)资助。

** 通讯作者. E-mail: jbyu@yic.ac.cn
2008-08-24收稿, 2009-03-02接受。

营养元素循环是湿地生态学研究热点之一^[1-2]. 钾(K)、钙(Ca)和镁(Mg)是湿地生态系统中非常重要的营养元素,对其进行深入研究对了解湿地生态系统的生态过程和生态功能具有重要意义^[3]. 目前,国外学者已在湿地植物 K、Ca、Mg的含量变化^[4-5]、累积特征^[6-8]、养分利用^[7,9]及其对环境条件的响应^[9]等方面进行了大量研究. 国内也在湿地植物 K、Ca、Mg累积特征^[10-12]、器官分布^[10-11]及生物循环特征^[12]等方面开展了相关工作. 但是,国内关于植被对 K、Ca、Mg等元素吸收、累积与分配的研究多集中在草地^[13-17]、森林^[18-21]和农田生态系统^[22-25]等领域,而对湿地生态系统尤其是不同生境条件下同种湿地植被 K、Ca、Mg含量变化与累积特征的研究还未见报道.

三江平原是我国湿地面积较大、类型较齐全的地区之一. 沼泽化草甸是该区主要植被类型,而沼泽化草甸又以小叶章(*Calamagrostis 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^[26],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,国内有关不同水分带上不同群落优势植物小叶章 K、Ca、Mg含量与累积特征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,探讨其对 K、Ca、Mg的累积与分配状况,及其对水分指示敏感程度的差异,以期对小叶章湿地营养物质循环和能量流动研究提供基础数据.

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,年均气温为 1.9℃,1月平均气温 -18℃~-21℃,7月平均气温 21℃~22℃,10年有效积温在 2300℃左右. 该区年均降水量为 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 pseudocumica*)、毛果苔草(*Carex lasiocarpa*)、乌拉苔草(*Carex 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

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 1块. 每个样地内分别布设 2个样区,测定群落优势种小叶章的地上和地下生物量. 1)地上生物量采样采用收获法,在样区内按植物生长特点每 15 d 采样 1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茎、叶和叶鞘分离; 2)地下生物量采样采用挖掘法,取样通常与地上生物量测定同步. 随机选取 2~3个测定小区,将样方内 0~50 cm 土壤内的小叶章根系挖出,放在细纱网袋中将泥土冲洗干净. 将采集的地上、地下植物样品置于 80℃ 烘干箱中烘干至恒量. 称量后,将重复样品充分混合均匀粉碎,过 0.25 mm 筛后备用. 植物样品用 HNO₃-HClO₄ 消解后,在 ICPS-7500 上测定 K、Ca、Mg 含量. 另外,定期测定生长季内不同小叶章群落的环境因子(如气温、地温、土壤含水率、土壤有机质及 pH,每次 3个重复),其中气温、地温、土壤含水率及土壤 pH 采用常规方法测定,有机质采用重铬酸钾容量法测定.

1.3 植物 K、Ca、Mg 累积速率(V , mg · m⁻² · d⁻¹) 计算^[27]:

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

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

式中: N_i 、 N_{i+1} 分别为 t_i 、 t_{i+1} 时刻 K、Ca、Mg 的累积量(mg · m⁻²).

1.4 数据处理

运用 Origin 7.5 软件对数据进行作图和数学模拟,运用 SPSS 10.0 软件对数据进行单因素方差分析和相关分析.

2 结果与分析

2.1 不同群落小叶章中 K、Ca、Mg 含量的季节变化

2.1.1 K 含量 由图 1 可知,典型草甸和沼泽化草

甸小叶章各器官 K 含量均有明显的季节变化,且地上器官 K 含量变化趋势一致.生长初期的 5—6 月,二者茎、叶和叶鞘的 K 含量较高,之后逐渐下降,10 月中旬达到较低值.其中,叶的 K 含量波动较大,茎和叶鞘相对较缓.二者根的 K 含量变化差异较大.其中,典型草甸小叶章在 7 月末前迅速降低,之后有所增加,8 月末后缓慢降低;沼泽化草甸小叶章整体上呈不规则“M 型变化,并分别于 7 月末和 9 月末达到最低值和最高值.两种小叶章各器官 K 含量生长初期表现为叶鞘 > 叶 > 茎 > 根,生长阶段为叶 > 叶鞘 >

茎 > 根,生长末期为根 > 茎 > 叶 > 叶鞘.其中,典型草甸小叶章茎、叶和叶鞘的 K 含量分别为沼泽化草甸小叶章的 1.06~1.89、1.01~1.49 和 1.15~2.43 倍,而沼泽化草甸小叶章根的 K 含量则为典型草甸小叶章的 1.09~2.65 倍.经方差分析,两种小叶章各器官 K 含量在生长季均未达到显著水平 ($P > 0.05$).模拟结果表明,两种小叶章地上器官 K 含量 (y) 随生长天数 (t) 均符合线性回归模型 $y = A + Bt$ (A, B 均为常数),且 $|R|$ 均在 0.80 以上 (表 1).

2.1.2 Ca 含量 由图 1 可知,典型草甸和沼泽化草

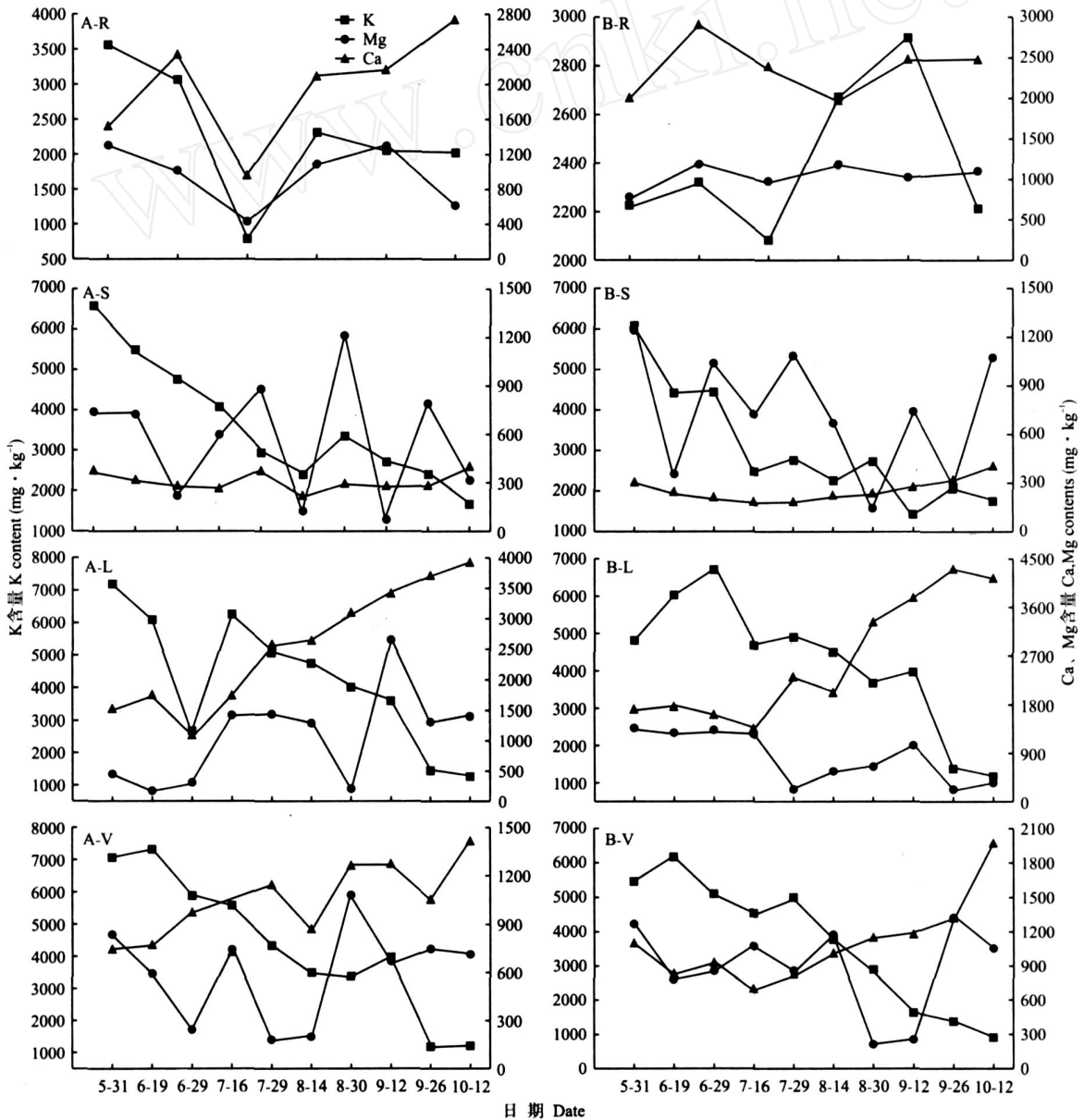


图 1 小叶章不同器官中 K、Ca、Mg 含量的季节变化

Fig 1 Seasonal changes of K, Ca, and Mg content in different parts of *C. angustifolia*.

A: 典型草甸小叶章 Typical meadow *C. angustifolia*; B: 沼泽化草甸小叶章 Marsh meadow *C. angustifolia*; R: 根 Root; S: 茎 Stem; L: 叶 Leaf; V: 叶鞘 Vagina 下同 The same below.

表 1 小叶章地上器官 K、Ca 含量动态模拟模型

Tab 1 Models simulating the dynamics of K and Ca contents in aboveground parts of *C. angustifolia*

元素 Element	类型 Types	器官 Organs	模拟模型 Simulation model	R	P
K	A	茎 Stem	$y = 7215.64 - 33.39t$	-0.93	<0.01
		叶 Leaf	$y = 8201.25 - 37.02t$	-0.80	<0.01
		叶鞘 Vagina	$y = 9430.75 - 47.46t$	-0.96	<0.01
	B	茎 Stem	$y = 6252.57 - 29.98t$	-0.89	<0.01
		叶 Leaf	$y = 7895.05 - 34.64t$	-0.85	<0.01
		叶鞘 Vagina	$y = 8090.82 - 41.10t$	-0.95	<0.01
Ca	A	茎 Stem	$y = 531.16 - 4.98t + 0.02t^2$	0.43	>0.05
		叶 Leaf	$y = 2335.11 \exp(t/191.03) - 1652.92$	0.91	<0.01
		叶鞘 Vagina	$y = 630.80 \exp(t/223.71) - 16.33$	0.66	<0.05
	B	茎 Stem	$y = 512.35 - 6.83t + 0.04t^2$	0.98	<0.01
		叶 Leaf	$y = 518.29 \exp(t/83.64) + 518.64$	0.87	<0.01
		叶鞘 Vagina	$y = 0.312 \exp(t/21.14) + 884.51$	0.89	<0.01

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

甸小叶章各器官 Ca 含量的季节变化比较一致. 在生长季内,二者茎中 Ca 含量先降低后增加,但变幅不大;叶和叶鞘中 Ca 含量在生长初期为小幅度递减,之后虽有一定波动,但整体上呈递增变化;根的 Ca 含量则表现出先增加后递减,而后再迅速增加的变化规律. 两种小叶章各器官 Ca 含量在生长初期一般表现为根 > 叶 > 叶鞘 > 茎,其他时期为叶 > 根 > 叶鞘 > 茎. 其中,沼泽化草甸小叶章根、叶和叶鞘的 Ca 含量分别为典型草甸小叶章的 1.15 ~ 2.52、1.01 ~ 1.49 和 1.08 ~ 1.48 倍,而典型草甸小叶章茎的 Ca 含量一般为沼泽化草甸小叶章的 1.01 ~ 2.06 倍. 经方差分析,两种小叶章各器官 Ca 含量在生长季均未达到差异显著水平 ($P > 0.05$). 模拟结果表明,两种小叶章茎的 Ca 含量 (y) 随生长天数 (t) 符合抛物线模型 $y = A + B_1 t + B_2 t^2$ (典型草甸小叶章模拟效果较差),叶和叶鞘符合指数增长模型 $y = A \exp(t/B_1) + B_2$ (A, B_1, B_2 均为常数),且 R^2 大多在 0.87 以上 (表 1).

2.1.3 Mg 含量 由图 1 可知,典型草甸和沼泽化草甸小叶章各器官 Mg 含量的季节变化差异较大. 二者地上器官的 Mg 含量以茎的波动最为明显,叶和叶鞘相对平缓. 根的 Mg 含量变化与地上器官相似,8 月末前,二者根的 Mg 含量与各自 K 含量变化相似 (2.1.1),之后,典型草甸小叶章呈倒“V”型变化,沼泽化草甸小叶章则呈“V”型变化. 沼泽化草甸小叶章根、茎和叶鞘的 Mg 含量分别为典型草甸小叶章的 1.09 ~ 2.28、1.21 ~ 10.22 和 1.31 ~ 5.92 倍,而典型草甸小叶章叶中 Mg 含量为沼泽化草甸小叶章的 1.14 ~ 6.39 倍. 经方差分析,两种小叶章各器官的 Mg 含量在生长季均未达到差异显著水平 ($P >$

0.05).

2.2 不同群落小叶章中 K、Ca、Mg 的相关关系

由表 2 可以看出,典型草甸和沼泽化草甸小叶章各器官中 K、Ca、Mg 间的相关性差异较大. 其中,典型草甸小叶章根、茎中 K 与 Ca、K 与 Mg 和 Ca 与 Mg 均呈一定正相关;而叶、叶鞘中 Ca 与 Mg 呈一定正相关, K 与 Ca 和 K 与 Mg 均呈一定负相关,且 K 与 Ca 的相关性达到显著水平 ($P < 0.05$). 沼泽化草甸小叶章根、茎中的 K 与 Ca 均呈一定负相关,而 K 与 Mg 和 Ca 与 Mg 呈一定正相关;叶和叶鞘中的 K 与 Ca 呈负相关,且相关性极显著 ($P < 0.01$). 其中,叶中 K 与 Mg、Ca 与 Mg 分别呈显著正相关和显著负相关 ($P < 0.05$),而叶鞘的 K 与 Mg、Ca 与 Mg 均呈一定正相关.

表 2 小叶章不同器官中 K、Ca、Mg 含量的相关关系

Tab 2 Correlations of K, Ca and Mg contents in different organs of *C. angustifolia*

器官 Organs		K	Ca	Mg
根 Root (n=6)	K	1	0.329 ^{a)}	0.748 ^{a)}
	Ca	-0.104 ^{b)}	1	0.194 ^{a)}
	Mg	0.300 ^{b)}	0.445 ^{b)}	1
茎 Stem (n=10)	K	1	0.136 ^{a)}	0.239 ^{a)}
	Ca	-0.138 ^{b)}	1	0.295 ^{a)}
叶 Leaf (n=10)	Mg	0.315 ^{b)}	0.107 ^{b)}	1
	K	1	-0.659 ^{a)} *	-0.260 ^{a)}
	Ca	-0.863 ^{b)} **	1	0.554 ^{a)}
叶鞘 Vagina (n=10)	Mg	0.700 ^{b)} *	-0.655 ^{b)} *	1
	K	1	-0.728 ^{a)} *	-0.124 ^{a)}
	Ca	-0.784 ^{b)} **	1	0.157 ^{a)}
	Mg	0.134 ^{b)}	0.079 ^{b)}	1

a)典型草甸小叶章 *Typical meadow C. angustifolia*; b)沼泽化草甸小叶章 *Marsh meadow C. angustifolia*. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

2.3 不同群落小叶章中 K、Ca、Mg 储量的季节变化

典型草甸和沼泽化草甸小叶章因各器官生物量及 K、Ca、Mg 含量差异,导致其在不同时期的储量差异较大(图 2)。二者地上器官的 K 储量自 5 月末开始逐渐增加,并在生长旺期取得最大值;随各器官衰老及 K 不断转移,地上器官 K 储量呈递减趋势。典型草甸小叶章茎的 K 储量呈双峰变化,沼泽化草甸小叶章则呈波状变化,且其变化比前者更为明显。两种小叶章叶和叶鞘的 K 储量虽均呈双峰变化,但峰型差异较大。就茎的 Ca 储量而言,典型草甸小叶章呈较缓单峰变化,沼泽化草甸小叶章则呈缓慢增加趋势。二者叶的 Ca 储量变化较相似,而叶鞘的差异

较大,其中典型草甸小叶章呈双峰变化,沼泽化草甸小叶章在 9 月中旬前虽也呈双峰变化,但之后呈增加趋势。另外,两种小叶章各器官 Mg 储量的变化模式也差异明显。其中,茎的 Mg 储量均呈多峰变化,而叶和叶鞘的双峰变化相对平缓。两种小叶章根的 K、Ca、Mg 储量一般与其含量变化规律相似(图 1~图 2),此间 6—7 月 K、Ca、Mg 储量的降低主要与生长旺期根部大量供给地上营养有关。两种小叶章各器官 K 储量在生长期表现为根 > 叶 > 茎 > 叶鞘, Ca 储量为根 > 叶 > 叶鞘 > 茎, Mg 储量为根 > 叶 > 茎 > 叶鞘(典型草甸小叶章)和根 > 茎 > 叶 > 叶鞘(沼泽化草甸小叶章),说明 K、Ca、Mg 主要储存在根中。比

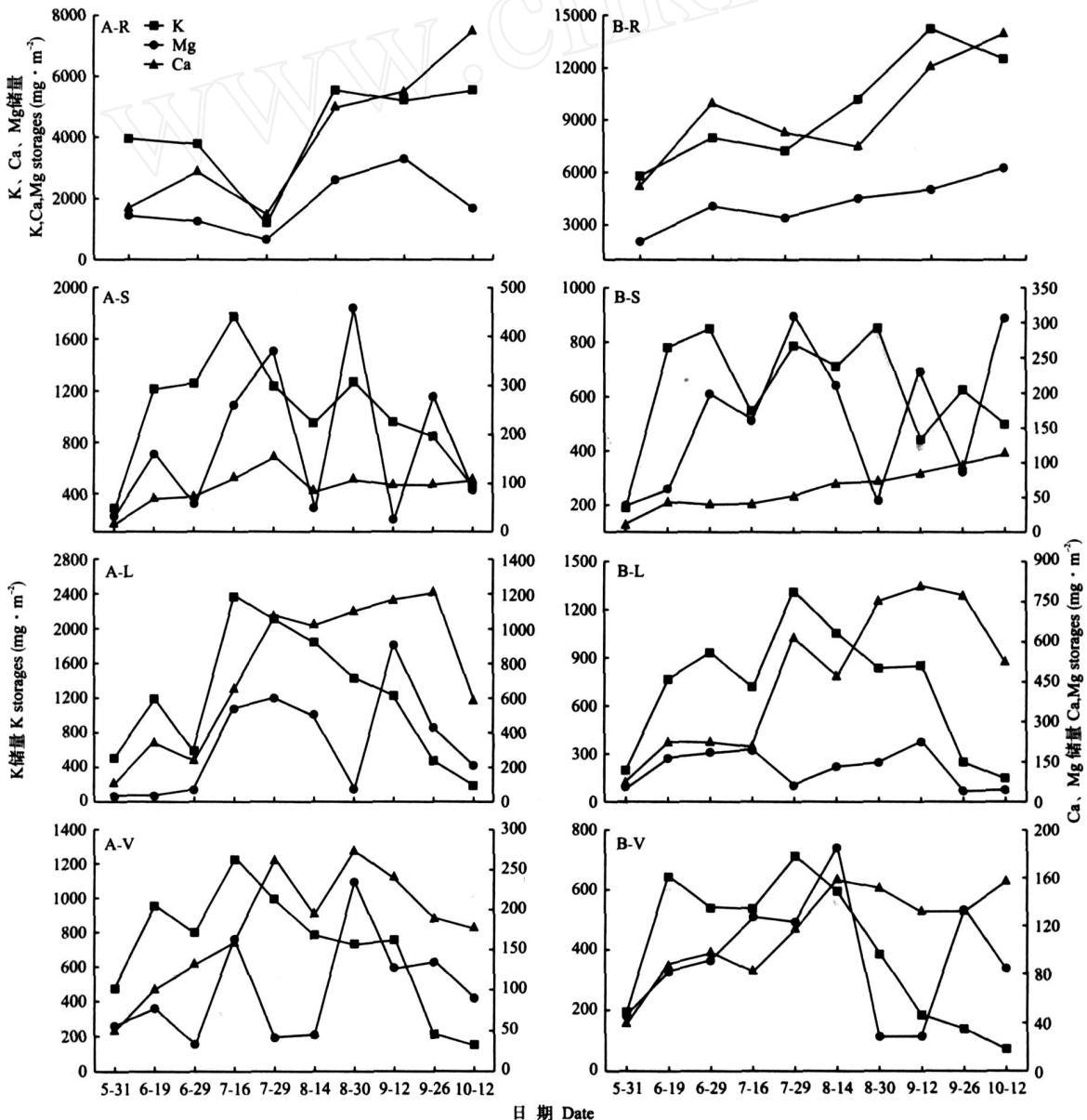


图 2 小叶章不同器官中 K、Ca、Mg 储量变化

Fig 2 Changes of K, Ca and Mg storage in different parts of *C. angustifolia*.

较而言,典型草甸小叶章茎、叶和叶鞘的 K、Ca、Mg 储量比例均明显高于沼泽化草甸小叶章,但根则相反(表 3)。

2.4 不同群落小叶章中 K、Ca、Mg 的累积速率

典型草甸和沼泽化草甸小叶章各器官 K、Ca、

Mg 累积速率 (V_K 、 V_{Ca} 、 V_{Mg}) 的变化如图 3 所示。从中可知,二者地上器官的 V_K 在生长初期均为正值,之后呈波动变化。生长初期,地上器官对 K 的需求量较大, V_K 为正值;生长末期,随着温度的降低,植物不断枯萎,地上部分的 K 开始向地下转移,导致

表 3 小叶章各器官 K、Ca、Mg 储量的比例

Tab 3 Proportions of K, Ca and Mg storages of different parts of *C. angustifolia* (mean \pm SD, %)

器官 Organs	K		Ca		Mg	
	A	B	A	B	A	B
茎 Stem	13.51 \pm 6.61	5.65 \pm 2.29	2.11 \pm 1.60	0.58 \pm 0.26	8.79 \pm 7.69	3.55 \pm 2.63
叶 Leaf	13.82 \pm 12.64	5.79 \pm 4.70	15.11 \pm 11.69	4.77 \pm 2.92	10.92 \pm 12.82	2.12 \pm 1.36
叶鞘 Vagina	8.86 \pm 5.84	3.33 \pm 2.51	6.14 \pm 5.93	1.23 \pm 0.44	3.82 \pm 1.70	1.94 \pm 0.91
根 Root	63.82 \pm 23.19	85.23 \pm 9.20	78.68 \pm 15.44	93.51 \pm 3.46	76.48 \pm 19.06	92.39 \pm 3.22

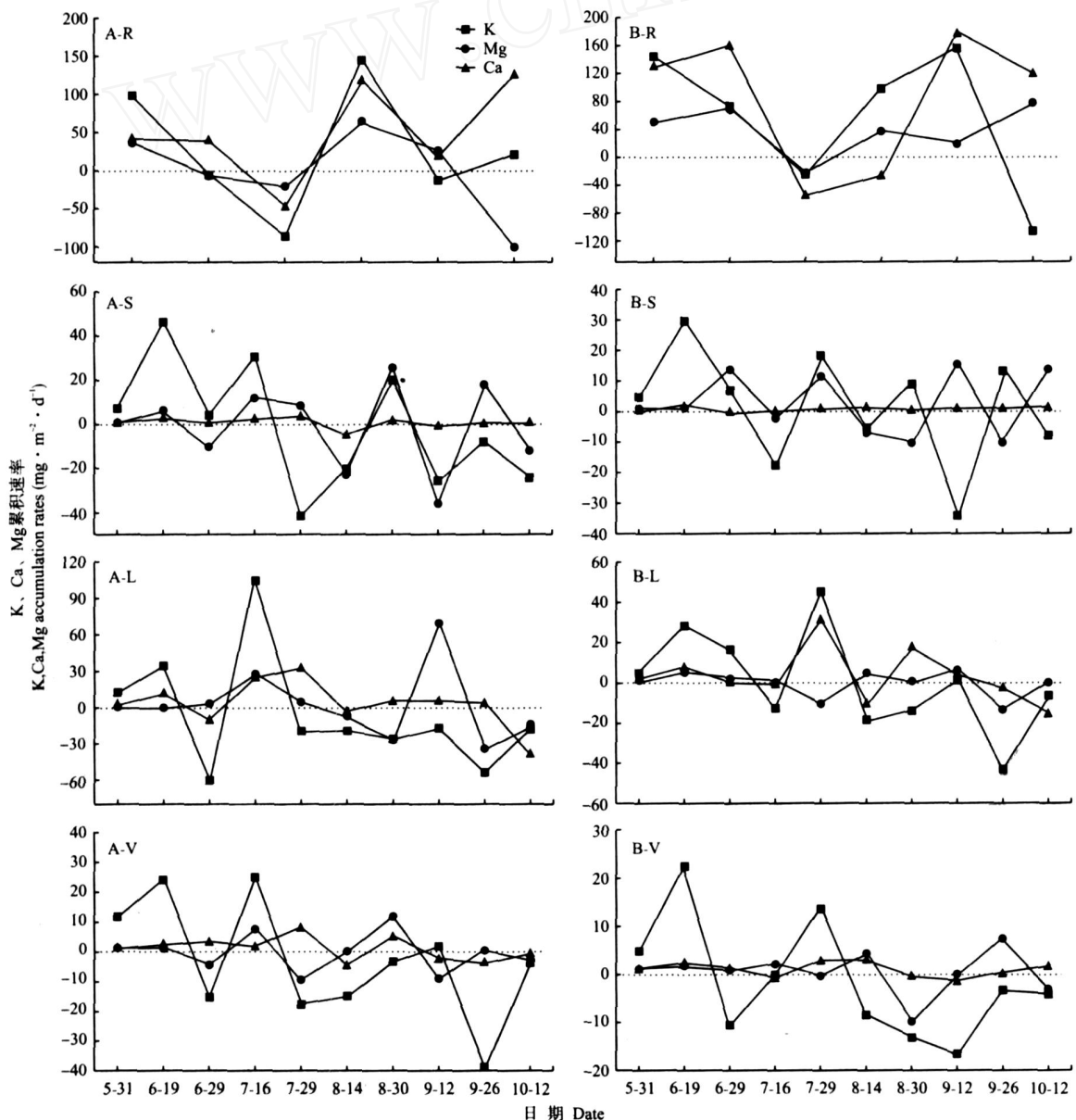


图 3 小叶章不同器官中 K、Ca、Mg 累积速率变化

Fig 3 Changes of K, Ca, and Mg accumulation rates in different parts of *C. angustifolia*

表 4 两种小叶章湿地环境条件对比

Tab 4 Contrast of environmental conditions of the two types of *C. angustifolia* wetland

群落 Community	气温 Atmospheric temperature		地表温度 Surface temperature		土壤含水量 Soil water content/soil retention (%)		土壤有机质 Soil organic matter (%)		土壤 pH 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

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

V_K 多为负值。二者茎的 V_{Mg} 除生长初期为正值外,其他时期多为正负交替波动,而叶和叶鞘的 V_{Mg} 除生长旺期和成熟期的一些时段为负值外,其他时期均为正值。二者地上器官 V_{Ca} 的变化以叶最为明显,茎和叶鞘相对平缓,除生长旺期和末期的一些时段为负值外,其他时期均为正值。另外,两种小叶章在 9 月下旬前根的 V_K 、 V_{Ca} 、 V_{Mg} 变化均比较相似,之后则差异较大。其中 7 月末,根中 V_K 、 V_{Ca} 、 V_{Mg} 出现最低值,主要与生长旺期大量供给地上营养有关,而 8 月末出现最高值,较高值主要与地上对养分需求量降低,以及地上养分向地下转移有关。

3 讨论

3.1 小叶章中 K、Ca、Mg 含量的变化特征

本项研究表明,典型草甸和沼泽化草甸小叶章各器官的 K、Ca、Mg 含量均有明显的季节变化,且不同时期差异明显(图 1~3),原因可能主要有两方面:

1) 不同时期小叶章的生态学特性差异。已有研究表明,当湿地水平衡或水文过程改变时,会直接影响到物种的生态学特性^[28]。由于两种小叶章分别位于碟形洼地边缘的不同水分带上,对水分变化极为敏感,当不同时期洼地边缘的水分条件发生变化时,其物种的生态学特性也会发生一定的变化,使小叶章形成两种不同生态学特性的生态型。相关研究也表明,湿地植物生长节律及生态学特性明显影响 K、Ca、Mg 的含量变化。Handoo 等^[4] 研究发现,湿地植被不同器官的 K、Ca、Mg 含量随生长节律表现出明显的季节变化特征。Peverly 等^[7] 研究发现,生长节律对人工湿地植被芦苇 (*Phragmites australis*) K、Ca、Mg 等元素吸收与累积的影响极为明显。Bragato 等^[8] 对意大利东北部 Ca di Mezzo 不同人工湿地植被养分的研究还发现,不同植被生态学特性的差异明显影响着其对 N、P、K 等的累积状况。

2) 不同时期 K、Ca、Mg 的植物营养功能。两种小叶章地上器官的 K 含量均呈波动变化,且叶最为明显,可能与地上生物量迅速增加时^[29],不同时期各

器官 K 含量表现出的“稀释效应”差异有关;也可能与 K 在植物的体内较强的流动性有关。与 N、P 养分相比, K 在植物体内呈离子状态存在,而且十分活跃,有随植物生长中心而转移的特点。随着植物的生长, K 不断向代谢作用最旺盛的部位转移^[30]。叶是植物地上部分代谢作用最为活跃的器官,而 K 对促进叶绿素和蛋白质合成、改善叶绿体结构、促进叶片对 CO_2 同化及光合产物运输等方面均有极为重要的营养功能^[30]。这可能是导致不同时期叶中 K 含量因代谢强弱而波动变化最为明显的重要原因。与之相比,根中 K 含量的波动变化主要与 K 的较强流动性以及地上与地下的养分供给关系有关。7 月末正是小叶章的第 2 次生长高峰期^[29],地上器官对 K 的需求量很大,根中 K 含量在 6—7 月迅速降低,说明作为 K 的重要输出库,根必须在生长高峰期将大量 K 营养转移到地上。之后,地上器官对 K 的需求量相对降低,且 K 也开始向地下转移,由此导致根中 K 含量又迅速增加。生长末期,两种小叶章根中 K 含量差异较大,主要与 9 月末至 10 月中旬,二者地下生物量分别增加 202.7 和 776.5 $g \cdot m^{-2}$ ^[29] 引起的“稀释效应”有关。

两种小叶章茎的 Ca 含量均呈较小幅度平缓变化,而叶和叶鞘整体呈递增变化。由于植物中绝大部分 Ca 以构成细胞壁果胶质的结构成分存在于细胞壁中,所以茎中 Ca 含量的小幅度变化可能与茎细胞壁中的果胶酸钙较稳定有关^[30]。Ca 同时也是细胞分裂必须的成分,对促进细胞伸长的作用明显^[30]。由于叶和叶鞘是植物生长非常旺盛的部位,植物需从外界吸收大量的 Ca 以满足两个部位细胞分裂和细胞伸长的需要,由此导致其 Ca 含量较高。同时,叶和叶鞘也是植物最容易衰老的器官,当叶和叶鞘开始衰老时,存在于两个器官细胞壁上的 Ca 由于跨质膜运输受到限制而累积下来^[30]。因此,随着植物生长及叶、叶鞘的不断衰老,叶和叶鞘中的 Ca 含量整体呈增加趋势。不同的是,两种小叶章根中 Ca 含量均表现出先增加后递减,而后又增加的变化规律。生长初期和生长末期其根中 Ca 含量的

增加可能与根从外界吸收大量 Ca 以促进根系生长有关,而 6—7 月根中 Ca 含量的降低又主要与其生长旺期向地上的养分转移机制有关。

与 K、Ca 含量变化相比,两种小叶章各器官 Mg 含量的变化差异较大,其中茎的波动最为明显,叶和叶鞘相对平缓。主要是 Mg 在植物韧皮部中的移动性很强,储存在营养体或其他器官中的 Mg 也可以被重新分配或利用^[30]。由于叶和叶鞘是地上代谢作用较为活跃的器官,而 Mg 对于促进叶绿素和蛋白质合成、激活酶活性以及参与 CO₂ 同化反应等方面均有极为重要的营养功能^[30],所以不同时期两器官因代谢强弱而对 Mg 的不同分配与利用程度可能是导致其含量波动变化的重要原因。两种小叶章根中 Mg 含量的波动变化可能也主要与 Mg 的较强流动性以及地上与地下的养分供给与转移机制有关。

3.2 环境条件对小叶章 K、Ca、Mg 含量、储量及累积速率的影响

本研究表明,典型草甸和沼泽化草甸小叶章各器官的 K、Ca、Mg 含量、储量及累积速率均存在不同程度的差异,其原因除了与前述植物生态学特性及不同时期 K、Ca、Mg 植物营养功能的差异有关外,二者所处的环境差异也可能是重要的原因。由表 4 可知,尽管 2 种小叶章生长于同一样地中,但其生长所处的水热条件和有机质状况均存在明显差异。相关研究表明,湿地环境条件(如水分状况)对植物 K、Ca、Mg 含量与累积特征具有重要影响。Chen 等^[9]研究表明,美国西部湿地入侵物种——独行菜 (*Lepidium latifolium*) 对养分的吸收与累积受湿地淹水条件的影响极为明显。50 d 后,淹水植被叶片中 N、P、K、Zn 含量明显低于未淹水植被,而根中的 N、P、K、Zn 含量则略高于未淹水植被。Braekke^[6]则认为,排干对苏格兰松 (*Pinus sylvestris*) 和欧洲云杉 (*Picea abies*) 林湿地植物地上 N、K、Ca、Mg 和 P 等元素的累积可产生明显影响,但不同元素在地上器官中的累积量均可用曲线回归模型来模拟。另外,其他环境因素如热量条件、酸碱及有机质状况等大多直接影响湿地植物的生长节律和生态学特性,进而对 K、Ca、Mg 累积与分配产生重要影响。

3.3 不同群落小叶章中 K、Ca、Mg 的相关关系

研究表明,典型草甸和沼泽化草甸小叶章各器官中 K、Ca、Mg 的相关性差异较大(表 2)。K、Ca、Mg 在促进植物生长发育和发挥植物生理功能等方面均有一定相似性(如均能激活酶活性)^[30],其在植物体内呈一定的正相关性。但沼泽化草甸小叶章不同器

官中的 K 与 Ca、叶中的 Ca 与 Mg 以及典型草甸小叶章叶和叶鞘中的 K 与 Ca、Mg 均呈不同程度的负相关,原因在于 Ca 常与细胞膜表面磷脂和蛋白质的负电荷相结合,提高了细胞膜的稳定性和疏水性,进而增强了细胞膜对 K⁺、Na⁺、Mg²⁺ 等的吸收和选择^[30]。正是由于细胞膜这种对上述离子选择机制的存在,才使不同器官的 K 与 Ca、Ca 与 Mg 呈一定负相关。另外, K 是两种小叶章植物体内的大量营养元素且其在植物体内呈离子状态存在,当不同时期 K⁺ 浓度很高时,会对 Mg²⁺ 的吸收产生较强的拮抗作用^[30],从而导致 K 与 Mg 在一些器官中呈一定的负相关。

参考文献

- [1] William JM, James GGI. Wetland New York: Van Nostrand Reinhold, 1993: 3-24
- [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: 893-904
- [4] Handoo JK, Kaul V. Standing crop and nutrient dynamics in *Sparganium ranosum* Huds in Kashmir. *Aquatic Botany*, 1982, 12: 375-387
- [5] Verhoeven JTA. Nutrient dynamics in minerotrophic peat mires. *Aquatic Botany*, 1986, 25: 117-137
- [6] Braekke FH. Nutrient accumulation and role of atmospheric deposition in coniferous stands. *Forest Ecology and Management*, 1990, 30: 351-359
- [7] Peverly JH, Surface JM, Wang TG. Growth and trace metal absorption by *Phragmites australis* in wetlands constructed for landfill leachate treatment. *Ecological Engineering*, 1995, 5(1): 21-35
- [8] Bragato C, Brix H, Malagoli M. Accumulation of nutrients and heavy metals in *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex Steudel and *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla in a constructed wetland of the Venice lagoon watershed. *Environmental Pollution*, 2006, 144: 967-975
- [9] Chen HJ, Qualls RG, Blank RR. Effect of soil flooding on photosynthesis, carbohydrate partitioning and nutrient uptake in the invasive exotic *Lepidium atifolium*. *Aquatic Botany*, 2005, 82: 250-268
- [10] Bai Y (白燕), Lang H-Q (郎惠卿). On the distributive and accumulative laws of nutrient elements in plants of forestry marsh in the less Xing an Mountains. *Journal of Northeast Normal University* (Natural Science) (东北师范大学学报·自然科学版), 1995, 24(4): 93-97 (in Chinese)
- [11] He C-Q (何池全), Zhao K-Y (赵魁义). The accumulation, allocation and biological cycles of the nutrient elements in *Carex lasiocarpa* wetland. *Acta Ecologica*

- Sinica (生态学报), 21(12): 2074-2080 (in Chinese)
- [12] Yang Y-X (杨永兴), Wang S-Y (王世岩). Distribution characteristics and seasonal dynamics of phosphorus and potassium in wetland ecosystem in the Sanjiang Plain *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2001, 12(4): 522-526 (in Chinese)
- [13] Chen Z-Z (陈佐忠), Wang S-P (汪诗平). Typical Grassland Ecosystem in China Beijing: Science Press, 2000: 173-203 (in Chinese)
- [14] Zhang X-C (张小川), Cai W-Q (蔡蔚祺), Xu Q (徐琪), et al Cycling of nitrogen, phosphorus, potassium, calcium and magnesium in grassland soil-vegetation systems *Acta Pedologica Sinica (土壤学报)*, 1990, 26: 140-150 (in Chinese)
- [15] Zhong H-P (钟华平), Du Z-C (杜占池), The contents and dynamics of N, P, K, Ca, Mg in red clover *Acta Agrestia Sinica (草地学报)*, 1995, 3(2): 87-94 (in Chinese)
- [16] Alimusi (阿里穆斯), Liu Y-R (刘颖茹), Yang C (杨持). The study on dynamic regularity of reproduction allocation (on land) of 6 nutrient elements of the plant populations in Neimongol steppe *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Neimongol (内蒙古大学学报·自然科学版)*, 2001, 32(6): 649-652 (in Chinese)
- [17] Du Z-C (杜占池), Fan J-W (樊江文), Zhong H-P (钟华平), et al The accumulating amounts of nutrient element in *Trifolium pratense* population in different utilization periods *Chinese Journal of EcoAgriculture (中国生态农业学报)*, 2006, 14(1): 63-65 (in Chinese)
- [18] Liu W-Y (刘文耀), Xie S-C (谢寿昌), Xie K-J (谢克金), et al Study on the accumulation and biological cycles of chemical elements in *Lithocarpus xylocarpus* forest in north side of Ailao Mountain *Acta Botanica Yunnanica (云南植物研究)*, 1995, 17(2): 175-181 (in Chinese)
- [19] Lin Y-M (林益明), Lin P (林鹏), Li Z-J (李振基), et al Accumulation and biological cycle of K and Na elements in *Castanopsis eyrei* community in Wuyi Mountains *Journal of Xiamen University (Natural Science) (厦门大学学报·自然科学版)*, 1998, 37(2): 283-288 (in Chinese)
- [20] Chen S-L (陈少良), Li J-K (李金克), Yin W-L (尹伟伦), et al Tissue and cellular K^+ , Ca^{2+} and Mg^{2+} of poplar under saline salt stress conditions *Journal of Beijing Forestry University (北京林业大学学报)*, 2002, 24(5/6): 84-88 (in Chinese)
- [21] Liu JS, Yu JB. Element cycling in the dominant plant community in the Alpine tundra zone of Changbai Mountains, China *Journal of Environmental Sciences*, 2005, 17(3): 521-525
- [22] Yang Q (杨庆), Jin H-B (金华斌). The effect of aluminum stress on N, P and Ca absorption of peanut varieties *Chinese Journal of Oil Crop Sciences (中国油料作物学报)*, 2000, 22(2): 68-73 (in Chinese)
- [23] Yang L-H (杨利华), Guo L-M (郭丽敏), Fu W-X (傅万鑫). Effect of magnesium on fertilizer-utilized coefficient of nitrogen, phosphorus and potassium as well as grain yield in maize *Chinese Journal of EcoAgriculture (中国生态农业学报)*, 2003, 11(1): 78-80 (in Chinese)
- [24] Guo X-S (郭熙盛), Zhu H-B (朱宏斌), Ye S-Y (叶舒娅), et al Effects of different sources and rates of K on the nutrient uptake and partition of cucumber *Journal of Anhui Agricultural University (安徽农业大学学报)*, 2004, 31(4): 398-401 (in Chinese)
- [25] Liang T-B (梁太波), Wang Z-L (王振林), Liu L-L (刘兰兰), et al Effects of potassium humate on growth, potassium uptake and utilization efficiency of ginger *Journal of Soil and Water Conservation (水土保持学报)*, 2008, 22(1): 87-90 (in Chinese)
- [26] He L (何琏). The Sanjiang Plain of China Harbin: Heilongjiang Sciences and Technology Press, 2000 (in Chinese)
- [27] 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 *Calamagrostis angustifolia* in Sanjiang Plain wetland *Chinese Journal of Ecology (生态学杂志)*, 2006, 25(6): 646-651 (in Chinese)
- [28] Neill C. Effects of nutrients and water levels on emergent macrophyte biomass in a prairie marsh *Canadian Journal of Botany*, 1990, 68: 1007-1014
- [29] 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 *Calamagrostis angustifolia* wetland in Sanjiang Plain *Acta Prataculturae Sinica (草业学报)*, 2006, 15(2): 21-29 (in Chinese)
- [30] Lu J-L (陆景陵). Plant Nutrition Beijing: China Agricultural University Press, 2003: 48-72 (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: zgsun@yic.ac.cn

责任编辑 李凤琴