

DOI:10.13275/j.cnki.lykxyj.2020.02.005

# 从 C、N、P 化学计量特征分析雷竹 氮素克隆整合分株年龄效应

章超<sup>1,2</sup>, 谷瑞<sup>1</sup>, 陈双林<sup>1\*</sup>, 时俊帅<sup>1</sup>, 郭子武<sup>1</sup>, 刘军<sup>3</sup>, 何奇江<sup>4</sup>

(1. 中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 浙江 杭州 311400; 2. 南京林业大学, 江苏 南京 210037;  
3. 杭州市余杭区竹业协会, 浙江 杭州 311100; 4. 杭州市林业科学研究院, 浙江 杭州 310016)

**摘要:** [目的] 研究雷竹不同年龄分株叶片 C、N、P 化学计量特征对氮素克隆整合的响应机制, 探讨雷竹林施肥的适宜立竹年龄, 为雷竹林精准化、减量化施肥提供参考。[方法] 以 1 年生和 2 年生雷竹分株组成的克隆整合单元为研究对象, 通过给不同年龄分株竹腔注射<sup>15</sup>NH<sub>4</sub><sup>15</sup>NO<sub>3</sub> 的方法, 设置 3 个氮素添加水平 (低浓度 N, 4.07 mol·L<sup>-1</sup>; 中浓度 N, 8.13 mol·L<sup>-1</sup>; 高浓度 N, 12.20 mol·L<sup>-1</sup>), 测定各处理 1 年生、2 年生立竹叶片在时间梯度上的 C、N、P 含量, 分析雷竹不同年龄分株间氮素整合方向及传输效率等差异。[结果] 雷竹克隆分株间存在强烈的氮素传导功能, 1 年生立竹会部分传输氮素至 2 年生立竹, 而 2 年生立竹会将氮素大量传输至 1 年生立竹, 即 2 年生立竹的氮素传导能力显著强于 1 年生立竹, 同时具有一定的时间效应和氮素浓度效应, 氮素浓度过低或过高均会减弱分株间氮素传输能力, 试验的中浓度 N 是整合功能显著变化的“拐点”。1 年生、2 年生立竹氮素处理均能提高相连分株叶片 N、P 养分利用效率, 且随氮素处理浓度增大及处理时间延长而减弱, 但都能维持相对稳定的 N/P, 并使立竹叶片 C、N、P 含量及其化学计量比关系产生适应性调节作用。[结论] 雷竹氮素克隆整合存在明显的分株年龄效应, 宜选择 2 年生立竹进行株穴法施肥, 可以大幅度提高肥料利用率, 显著减少肥料的使用量。

**关键词:** 雷竹; 克隆整合; 生态化学计量; 氮素浓度; 分株年龄

**中图分类号:** S795

**文献标志码:** A

**文章编号:** 1001-1498(2020)02-0035-08

克隆植物 (Clonal plant) 主要指在自然生境条件下, 通过营养繁殖的方式自发地产生多个与亲代在遗传基因上完全一致、在形态表现上相同、在生理结构上独立或者潜在独立的新个体的植物<sup>[1-3]</sup>。克隆整合是克隆植物为适应复杂生境而特有的补偿机制, 基于同一母株的不同分株通过匍匐茎、水平根、地上茎等横生结构连接在一起, 由维管系统沿源—汇梯度实现养分、水分、激素和光合产物等物质的传输, 实现资源与信息的共享和重新分配<sup>[4-6]</sup>。植物通过克隆整合作用有助于增强处于弱势斑块的分株对异质生境的抗胁迫能力, 从而提高整个克隆

整合系统的适合度<sup>[7-9]</sup>, 较非克隆植物在逆境中的生存与生长、提高种间竞争能力、扩张生境和资源利用等方面有着明显的优势<sup>[10]</sup>。

氮素是植物生长发育必需的营养元素, 在植物的生理代谢过程中起着重要作用, 同时对植物 C 的固定和 P 的吸收产生影响<sup>[11]</sup>。氮素在生境中存在异质性分布, 植物根系在空间上的延伸与拓展体现了其对异质氮素养分的获取对策, 克隆植物也存在着明显的氮素克隆整合效应<sup>[12]</sup>。由于克隆植物具有特殊构件性特征, 导致其对土壤中氮素的吸收位点呈现多样性, 当氮素一旦被某些分株吸收后, 养

收稿日期: 2019-08-13 修回日期: 2019-11-23

基金项目: 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目 (CAFYBB2018SY017); 浙江省重点研发计划项目 (2017C02016); 浙江省竹资源与高效利用协同创新中心开放项目 (2017ZZY1-01)

\* 通讯作者: 陈双林. E-mail: cslbamboo@126.com

分传输与资源分配的格局和过程呈现复杂化<sup>[13]</sup>。生态化学计量学是研究生态系统中能量、多种化学元素平衡的科学，主要强调活的有机体内主要元素特别是 C、N、P 等重要生命元素间的计量关系<sup>[14-16]</sup>。为了适应生境的变化，植物会主动地调整养分需求，改变体内各种元素的相对丰度<sup>[15]</sup>，维持自身的营养水平从而保证相对较好的生长发育。因此，开展植物体内主要养分化学计量特征对氮素克隆整合的响应机制研究，有助于进一步揭示不同氮素养分条件下克隆植物的生态适应机制。

竹类植物是典型的克隆植物，显著的克隆整合效应使其能够提高对异质性生境资源的传输效率，加强对外界干扰的抵抗能力，从而实现快速繁殖。目前，对竹类植物分株间克隆整合效应的研究已有一些报道。毛竹 (*Phyllostachys edulis* (Carrière) J. Houz.) 林施肥研究表明，当竹鞭穿越养分分布不均的环境时，竹笋有选择地生长于养分丰富的地段而避开养分贫乏的地段<sup>[17]</sup>。箬竹 (*Chimonobambusa tumidissinoda* J. R. Xue et T. P. Yi ex Ohrenb.) 无性系分株间通过地下茎的传输实现养分资源的共享<sup>[18]</sup>。美丽箬竹 (*Indocalamus decorus* Q. H. Dai) 克隆分株间氮素养分与水分在克隆整合上存在明显的交互作用<sup>[19]</sup>。雷竹 (*Phyllostachys violascens* (Carr.) A. et C. Riv. 'Prevernalis') 地下鞭根系统盘根错节，单位面积竹林上有若干个克隆整合单位组成，能够依靠克隆整合单位在资源、信息等方面进行共享，最大化地利用资源<sup>[20]</sup>等。已有的研究多涉及水分、养分克隆整合对竹类植物分株间表型可塑性、整合动态、资源分配与养分运输格局的影响，而不同年龄分株间的养分克隆整合特征差异尚不清楚。为此，本研究以 1 年生和 2 年生雷竹组成的克隆整合单元为研究对象，通过竹腔注射硝酸铵方法给不同年龄雷竹添加不同浓度水平的氮素处理，分析各处理的氮素注射与未注射分株叶片 C、N、P 含量和化学计量比间的差异，试图回答两个问题：(1) 氮素养分在雷竹分株间是否会发生传导？如有传导，对雷竹克隆分株间的养分含量及其化学计量比有无明显影响？(2) 雷竹分株间的氮素克隆整合是否存在分株年龄效应？如果存在，氮素浓度和处理后时间是否会影响这种年龄效应？旨在为雷竹林精准化、减量化施肥提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验地概况

试验地位于浙江省杭州市余杭区 (119°40' ~ 120°23' E, 30°09' ~ 30°34' N) 瓶窑镇牛头山，地处天目山系的末端，属北亚热带南缘季风气候，温暖湿润，四季分明，光照充足，雨量充沛，年平均降雨日 130 ~ 145 d，年平均降水量 1 150 ~ 1 550 mm，相对湿度 74% ~ 85%，年平均气温 15.3 ~ 16.2℃，年平均日照时数 1 970 h，年平均无霜期 244 d。试验雷竹林 2016 年 2 月新造，坡度 15 度以下，生长良好，尚未成林，可以明显区分出由同一母竹萌发而成的克隆整合单元。试验土壤为红壤，基本理化性质为：pH 值 4.46，有机质 16.97 g·kg<sup>-1</sup>，全氮 1.14 g·kg<sup>-1</sup>，全磷 0.74 g·kg<sup>-1</sup>，全钾 8.47 g·kg<sup>-1</sup>，水解氮 91.2 mg·kg<sup>-1</sup>，有效磷 91.7 mg·kg<sup>-1</sup>，速效钾 135.7 mg·kg<sup>-1</sup>。

### 1.2 试验方法

2018 年 9 月，在试验雷竹林中选取边界清晰、生长良好、由同一母竹萌发的含 2 株以上立竹的竹丛为试验克隆整合单元，采用选择性伐竹方式，控制整合单元立竹的年龄结构、胸径和分株距离，构建立竹胸径基本一致 (2.87±0.51) cm、分株距离大致相近 (0.73±0.07) m、1 年生和 2 年生立竹各 1 株的克隆整合单元共 18 个。

雷竹试验克隆整合单元构建后，在竹林生理和生长恢复 15 d 后开展氮素添加试验。氮素为 10.09% 丰度的双标记稳定性同位素 <sup>15</sup>NH<sub>4</sub><sup>15</sup>NO<sub>3</sub> (上海化工研究院生产)，分别称取 35、70、105 g <sup>15</sup>NH<sub>4</sub><sup>15</sup>NO<sub>3</sub> 溶解于去离子水中，各配制成容积为 210 mL 的硝酸铵溶液。用电钻在雷竹分株距地面 5 cm 的基部打孔，采用竹腔注射方法注射配制成的不同浓度硝酸铵溶液 30 mL·株<sup>-1</sup>，注射后用胶泥封闭注射孔。氮素添加浓度设置为 3 个水平，分别为低浓度 N (4.07 mol·L<sup>-1</sup>)、中浓度 N (8.13 mol·L<sup>-1</sup>)、高浓度 N (12.20 mol·L<sup>-1</sup>)，各重复 3 次，1 年生和 2 年生雷竹分株各处理 9 株。

试验处理后的第 3、6、9 天对注射和未注射雷竹分株叶片分别取样，在样竹冠层中按照上、中、下部混合取样方法，采集生长状况良好的叶片样品约 100 g 装于取样袋，放入冰盒带回实验室。将叶片样品清洗干净装进信封袋，105℃ 杀青 30 min，75℃ 烘至恒质量，用植物样品粉碎机粉碎，再用

球磨仪 (MM400Ball Mill, Retsch, Germany) 研磨成细粉状 (<0.5 mm), 装袋储于真空干燥器中备用。叶片 N 含量用元素分析仪 (Thermo Flash EA1112 Elemental Analyzer) 测定, C、P 含量分别采用重铬酸钾容量法、钼锑抗比色法测定<sup>[21]</sup>。

### 1.3 数据处理与统计分析

试验数据在 Microsoft Excel 2010 软件中进行整理和图表制作, 在 SPSS 23.0 统计软件中对不同施 N 处理和不同处理时间的雷竹叶片各指标进行单因素方差分析 (One-way ANOVA), 当统计数据方差齐性时选择 Duncan 法进行多重比较; 当统计数据方差不齐时选择 Dunnett's T3 法进行比较。采用独立样本 *t* 检验判断 1 年生和 2 年生立竹间叶片各指标的差异。相关性分析采用 Two-tailed 的 Pearson 相关系数进行分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 试验雷竹叶片 C、N、P 含量

从表 1 分析可知: 1 年生立竹不同氮素浓度处理后, 叶片 C、N 含量随着氮素处理浓度的增大总体呈升高趋势, 且低浓度 N、高浓度 N 处理间差异显著, 叶片 P 含量则无明显变化; 相连的 2 年生立竹叶片 C、P 含量总体上影响不显著, 但对叶片 N 含量有明显的影 响, 且有时间效应, 处理后 3 d 时差异不显著, 处理后 6、9 d 时均在高浓度 N 处

理下显著增加。随着处理时间的延长, 不同氮素浓度处理的 1 年生、2 年生立竹叶片 C、N、P 含量均无明显变化, 1 年生立竹叶片 N 含量在不同氮素浓度处理后 3、6、9 d 时均显著高于 2 年生立竹。由此可见, 1 年生立竹氮素处理, 对叶片 N 含量有明显影响, 且存在一定的时间效应和氮素浓度效应, 1 年生立竹会将部分氮素传输至 2 年生分株, 但主要是满足 1 年生分株自身需要。

从表 2 分析可知: 2 年生立竹不同氮素浓度处理后, 叶片 C、N 含量除处理后 3 d 时变化不明显外, 处理后 6、9 d 时均在高浓度 N 处理下显著升高, 叶片 P 含量随着氮素处理浓度的增大总体呈“V”形变化趋势; 相连的 1 年生立竹叶片 C、N、P 含量总体无显著变化。随着处理时间的延长, 不同氮素浓度处理的 1 年生、2 年生立竹叶片 C、N、P 含量总体上均无明显变化。2 年生立竹叶片 N 含量在低浓度 N、中浓度 N 处理下与 1 年生立竹无显著差异, 至高浓度 N 处理时显著高于 1 年生立竹。由此可见, 2 年生立竹氮素处理后, 将氮素大量传输至 1 年生立竹, 且也存在明显的时间效应和氮素浓度效应, 当氮素处理浓度过高或随着处理后时间的延长, 分株间氮素传输能力减弱, 试验的中浓度 N 是显著变化的“拐点”。

### 2.2 试验雷竹叶片 C/N、C/P 和 N/P

从表 3 分析可知: 1 年生立竹不同氮素浓度处

表 1 不同氮素浓度注射处理 1 年生雷竹立竹叶片 C、N、P 含量

Table 1 Contents of C, N and P in leaves of 1-year-old *Ph. violascens* with different nitrogen concentrations

g·kg<sup>-1</sup>

元素 Element	时间 Time/d	低浓度氮 Low concentration N		中浓度氮 Medium concentration N		高浓度氮 High concentration N	
		1年生	2年生	1年生	2年生	1年生	2年生
C	3	332.60±5.36 BaA	353.75±13.76 AaA	345.47±5.14 ABaA	332.90±11.25 AaA	349.16±10.07 AbA	344.05±7.42 AaA
	6	340.85±7.48 BaA	345.34±8.83 ABaA	352.05±10.71 ABaA	334.51±7.61 BaA	365.91±7.45 AaA	355.49±11.59 AaA
	9	341.71±11.16 BaA	331.36±14.48 AaA	347.48±15.45 ABaA	329.91±9.35 AaA	367.86±7.47 AaA	349.01±10.19 AaA
N	3	25.57±0.62 BaA	22.65±1.44 AaB	25.88±0.20 BaA	23.28±0.16 AaB	27.33±1.07 AaA	24.02±1.33 AaB
	6	25.67±1.15 BaA	23.09±0.40 BaB	26.08±0.46 ABaA	23.42±0.20 BaB	27.44±0.56 AaA	24.82±0.47 AaB
	9	24.73±0.29 BaA	22.24±1.33 BaB	25.53±0.21 ABaA	23.54±0.42 ABaB	26.56±0.93 AaA	24.25±1.09 AaB
P	3	0.96±0.08 AaA	0.84±0.01 AaB	0.92±0.08 AaA	0.94±0.04 AaA	1.00±0.06 AaA	0.97±0.13 AaA
	6	0.90±0.05 AaA	0.86±0.02 AaA	0.86±0.08 AaA	0.86±0.03 AaA	0.94±0.08 AaA	0.92±0.07 AaA
	9	0.90±0.10 AaA	0.83±0.25 BaA	0.91±0.07 AaA	0.95±0.08 AaA	0.98±0.05 AaA	0.93±0.03 AaA

注: 同行前一个不同大写字母表示不同处理相同时间、相同年龄立竹间差异显著, 后一个不同大写字母表示同一处理相同时间、不同年龄立竹间差异显著, 同列不同小写字母表示同一处理不同时间、相同年龄立竹间差异显著 ( $P<0.05$ )。下同。

Notes: The former different capital letters within a row indicate significant differences between different treatments with the same bamboo age at the same time, the later different capital letters indicate significant differences among different bamboo ages with the same treatment at the same time, and different lowercase letters in a column indicate significant differences among same bamboo ages with the same treatment at different time at  $P<0.05$  level. The same below.

表2 不同氮素浓度注射处理2年生雷竹立竹叶片C、N、P含量

Table 2 Contents of C, N and P in leaves of 2-year-old *Ph. violascens* with different nitrogen concentrationsg·kg<sup>-1</sup>

元素 Element	时间 Time/d	低浓度氮Low concentration N		中浓度氮Medium concentration N		高浓度氮High concentration N	
		1年生	2年生	1年生	2年生	1年生	2年生
C	3	363.62±6.95 AaA	359.45±8.03 AaA	350.41±11.90 AabA	351.48±2.69 AaA	357.91±8.50 AaA	358.80±10.01 AaA
	6	375.82±5.28 AaA	330.81±7.26 CbB	336.39±10.89 BbA	346.86±5.95 BaA	362.80±4.91 AaA	363.09±7.30 AaA
	9	365.13±6.46 AaA	353.63±1.02 BaB	358.57±7.99 AaA	329.94±5.57 CbB	367.24±7.90 AaA	369.39±7.61 AaA
N	3	24.39±0.98 AaA	25.61±0.61 AaA	24.20±1.08 AaA	25.49±0.54 AaA	24.75±0.86 AaB	26.25±0.30 AaA
	6	25.31±0.67 AaA	25.57±0.62 BaA	25.17±1.10 AaA	26.14±0.49 ABaA	25.18±0.77 AaB	26.88±0.53 AaA
	9	25.56±0.43 AaA	25.04±1.09 BaA	24.98±0.75 AaA	25.54±0.50 ABaA	24.48±0.57 AaB	26.96±0.65 AaA
P	3	0.99±0.80 AaA	0.99±0.09 AaA	0.98±0.04 AaA	0.84±0.02 BaB	1.00±0.05 AaA	0.91±0.08 ABaA
	6	0.96±0.08 AaA	0.97±0.06 AaA	0.94±0.04 AaA	0.84±0.07 BaA	0.97±0.04 AaA	0.94±0.03 ABaA
	9	0.95±0.07 AaA	0.92±0.09 AaA	0.98±0.09 AaA	0.90±0.04 AaA	0.96±0.05 AaA	0.94±0.08 AaA

表3 不同氮素浓度注射处理1年生雷竹立竹叶片C、N、P化学计量比

Table 3 C, N and P stoichiometric in leaves of 1-year-old *Ph. violascens* with different nitrogen concentrations

化学计量比 Stoichiometry	时间 Time/d	低浓度氮Low concentration N		中浓度氮Medium concentration N		高浓度氮High concentration N	
		1年生	2年生	1年生	2年生	1年生	2年生
C/N	3	13.01±0.41 AaB	15.63±0.40 AaA	13.35±0.11 AaB	14.29±0.46 BaA	12.78±0.27 AbB	14.35±0.63 BaA
	6	13.30±0.67 AaB	14.96±0.41 AaA	13.50±0.19 AaB	14.28±0.34 BaA	13.34±0.52 AabB	14.32±0.21 BaA
	9	13.82±0.60 AaB	14.91±0.32 AaA	13.61±0.52 AaA	14.01±0.15 BaA	13.86±0.62 AaA	14.40±0.53 ABaA
C/P	3	347.53±32.87 AaB	421.83±22.02 AaA	375.05±24.04 AaA	357.05±24.62 BaA	350.57±26.95 AaA	359.73±47.78 BaA
	6	379.78±30.85 AaA	401.75±16.32 AaA	409.85±47.85 AaA	389.24±13.27 AaA	389.07±24.77 AaA	388.71±17.74 AaA
	9	380.86±30.70 AaA	400.04±12.48 AaA	382.83±14.26 AaA	350.06±29.13 BaA	374.92±21.79 AaA	375.78±19.27 ABaA
N/P	3	26.71±2.32 AaA	27.01±2.07 AaA	28.11±2.02 AaA	24.96±1.13 AaA	27.42±1.74 AaA	25.01±2.18 AaA
	6	28.57±1.87 AaA	26.85±1.00 AaA	30.34±3.10 AaA	27.27±1.26 AaA	29.21±2.57 AaA	27.16±1.65 AaA
	9	27.65±3.30 AaA	26.84±0.98 AaA	28.19±2.02 AaA	24.98±2.06 AaA	27.03±0.43 AaA	26.09±1.05 AaA

理后, 叶片 C/N、C/P、N/P 在处理 3、6、9 d 时不同浓度处理间差异均不显著; 相连的 2 年生立竹叶片 C/N、C/P 总体上低浓度 N 处理显著高于中浓度 N、高浓度 N 处理, 叶片 N/P 随着氮素处理浓度的增大无显著变化。随着处理时间的延长, 不同氮素浓度处理的 1 年生、2 年生立竹叶片 C/N、C/P、N/P 总体上变化均不显著。随着氮素处理浓度的增大, 2 年生立竹叶片 C/N 在处理 3、6 d 时均显著高于 1 年生立竹; C/P 在低浓度 N 处理时总体高于 1 年生立竹, 至高浓度 N 处理时 1 年生、2 年生立竹间差异不显著; N/P 与 1 年生立竹无显著差异。由此可见, 1 年生立竹不同氮素浓度处理对 2 年生立竹叶片 C/N、C/P 的提高均有促进作用, 但会随着氮素处理浓度的增大及处理后时间的延长而减弱。

从表 4 分析可知: 2 年生立竹不同氮素浓度处理后, 1 年生、2 年生立竹叶片 C/N 总体上变化不显著, 中浓度 N、高浓度 N 处理的 2 年生立竹叶片 C/N 在处理 9 d 时显著低于 1 年生立竹; 不同氮素浓度处理后 3、6、9 d 时, 1 年生、2 年生立竹叶片 C/P 均差异不显著, 且这种变化不随处理时间的延长而明显变化, 中浓度 N 处理的 2 年生立竹总体显著高于 1 年生立竹, 其它氮素浓度处理的 1 年生、2 年生立竹间均无显著差异; 不同氮素处理浓度和不同处理时间后 1 年生立竹叶片 N/P 差异不显著, 2 年生立竹处理后 3、6 d 时中浓度 N 处理显著高于低浓度 N 处理, 而至处理 9 d 时不同氮素浓度处理间又无显著差异。随着氮素处理时间的延长, 1 年生、2 年生立竹叶片 N/P 变化均不明显。由此可见, 2 年生立竹氮素处理对 1 年生立

表4 不同氮素浓度注射处理2年生雷竹立竹叶片C、N、P化学计量比

Table 4 C, N and P stoichiometric in leaves of 2-year-old *Ph. violascens* with different nitrogen concentrations

化学计量比 Stoichiometry	时间 Time/d	低浓度氮Low concentration N		中浓度氮Medium concentration N		高浓度氮High concentration N	
		1年生	2年生	1年生	2年生	1年生	2年生
C/N	3	14.93±0.87 AaA	14.05±0.64 AaA	14.50±0.91 AaA	13.79±0.38 AaA	14.47±0.50 AaA	13.66±0.24 AaA
	6	14.86±0.22 AaA	12.94±0.52 AbB	13.39±0.81 BaA	13.28±0.46 AabA	14.42±0.41 ABaA	13.51±0.53 AaA
	9	14.29±0.44 AaA	14.14±0.63 AaA	14.36±0.23 AaA	12.92±0.43 BbB	15.01±0.47 AaA	13.71±0.60 ABaB
C/P	3	367.61±30.00 AaA	363.40±35.36 AaA	360.05±29.33 AaB	416.89±9.87 AaA	357.72±17.80 AaA	395.38±39.76 AaA
	6	393.57±31.31 AaA	343.14±25.97 BaA	359.20±8.80 AaB	415.25±30.64 AaA	373.11±15.07 AaA	387.75±22.08 ABaA
	9	384.15±19.95 AaA	387.19±36.66 AaA	368.50±39.87 AaA	365.77±15.57 AbA	382.16±25.98 AaA	394.38±39.67 AaA
N/P	3	24.69±2.63 AaA	25.90±2.60 BaA	24.82±1.18 AaB	30.22±0.25 AaA	24.71±0.40 AaB	28.93±2.66 ABaA
	6	26.51±2.43 AaA	26.49±1.03 BaA	26.92±2.27 AaA	31.32±2.84 AaA	25.87±0.37 AaB	28.69±0.73 ABaA
	9	26.93±2.21 AaA	27.35±1.46 AaA	25.70±3.11 AaA	28.33±1.65 AaA	25.46±1.40 AaA	28.71±1.72 AaA

竹 N、P 资源利用效率的提高有促进作用,但这种促进作用也随氮素浓度的增大及处理后时间的延长而减弱,同时保持1年生、2年生立竹叶片 N/P 的相对稳定。

### 2.3 试验雷竹叶片 C、N、P 含量及其化学计量比间关系

从表5可以看出:1年生雷竹氮素处理后,

1年生立竹叶片 C 含量与 N 含量呈极显著正相关 ( $P<0.01$ ),与相连的2年生立竹叶片 N 含量也呈极显著正相关 ( $P<0.01$ ),而与 P 含量、N/P 以及2年生立竹叶片 C、P 含量和 C/N、C/P、N/P 相关性不显著;1年生立竹叶片 N 含量与2年生立竹叶片 N 含量呈显著正相关 ( $P<0.05$ ),而与 P 含量、C/P 以及2年生立竹叶片 C、P 含量和 C/N、

表5 不同年龄雷竹氮素添加处理立竹叶片 C、N、P 含量及化学计量比的相关性

Table 5 Correlations of C, N, P contents and stoichiometric in leaves of *Ph. violascens* treated with nitrogen addition at different ages

竹龄 Age/a	项目 Item	1年生						2年生					
		C	N	P	C/N	C/P	N/P	C	N	P	C/N	C/P	N/P
1年生	C	1.000	0.047	0.024	—	—	-0.005	0.030	0.027	0.461*	0.003	-0.400*	-0.462*
	N	0.502**	1.000	-0.275	—	0.260	—	-0.262	-0.105	0.183	-0.160	-0.281	-0.244
	P	0.215	0.293	1.000	0.207	—	—	0.042	0.217	0.353	-0.118	-0.281	-0.234
	C/N	—	—	-0.071	1.000	0.208	-0.468*	—	—	0.219	0.135	-0.098	-0.180
	C/P	—	-0.045	—	0.295	1.000	0.765**	—	-0.190	—	0.092	0.018	-0.050
	N/P	0.034	—	—	-0.171	0.890**	1.000	-0.175	—	—	0.017	0.075	0.056
2年生	C	0.259	0.372	0.373	-0.122	-0.227	-0.175	1.000	0.300	0.012	0.713**	0.434*	0.098
	N	0.514**	0.401*	0.290	0.103	-0.048	-0.093	0.576**	1.000	0.226	-0.455*	-0.073	0.161
	P	0.207	0.140	-0.026	0.053	0.118	0.094	0.101	0.596**	1.000	-0.149	-0.892**	-0.919**
	C/N	-0.347	-0.111	0.013	-0.232	-0.154	-0.054	—	—	-0.585**	1.000	0.454*	-0.033
	C/P	-0.110	0.041	0.212	-0.142	-0.248	-0.186	—	-0.278	—	0.681**	1.000	0.875**
	N/P	0.096	0.127	0.263	-0.023	-0.211	-0.201	0.308	—	—	0.244	0.876**	1.000

注:左下角为1年生立竹氮素处理与相连的2年生立竹间计量参数的Pearson相关性,右上角为2年生立竹氮素处理与相连的1年生立竹间计量参数的Pearson相关性。\*表示相关性显著( $P<0.05$ ),\*\*表示相关性极显著( $P<0.01$ )。“—”表示存在自相关关系,不宜进行相关性分析。

Notes: The lower left corner is the Pearson correlation of measurement parameters between the 1-year-old bamboo treated with nitrogen and the connected 2-year-old bamboo. The upper right corner is the Pearson correlation of measurement parameters between the 2-year-old bamboo treated with nitrogen and the connected 1-year-old bamboo. \* indicates a significant correlation ( $P<0.05$ ), and \*\* indicates a extremely significant correlation ( $P<0.01$ ). “—” means that there is an autocorrelation relationship, so it is not suitable for correlation analysis.

C/P、N/P 相关性不显著；1年生立竹叶片 P 含量与 C/N 以及 2年生立竹叶片 C、N、P 含量和 C/N、C/P、N/P 相关性均不显著。2年生立竹叶片 C 含量与 N 含量呈极显著正相关 ( $P<0.01$ )，而与 P 含量、N/P 相关性不显著，N 含量与 P 含量呈极显著正相关 ( $P<0.01$ )，而与 C/P 相关性不显著，P 含量与 C/N 呈极显著负相关 ( $P<0.01$ )，C/N 与 C/P、C/P 与 N/P 均呈极显著正相关 ( $P<0.01$ )。

2年生雷竹氮素处理后，1年生立竹叶片 C 含量与 N、P 含量和 N/P 以及 2年生立竹叶片 C、N 含量和 C/N 相关性不显著，而与 2年生立竹叶片 P 含量呈显著正相关 ( $P<0.05$ )，与 2年生立竹叶片 C/P、N/P 呈显著负相关 ( $P<0.05$ )；1年生立竹叶片 N 含量与 P 含量、C/P 以及 2年生立竹叶片 C、N、P 含量和 C/N、C/P、N/P 相关性不显著；1年生立竹叶片 P 含量与 C/N 以及 2年生立竹叶片 C、N、P 含量和 C/N、C/P、N/P 相关性均不显著。2年生立竹叶片 C 含量与 N、P 含量和 N/P 相关性不显著，N 含量与 P 含量、C/P 相关性不显著，P 含量与 C/N 相关性不显著，C/N 与 C/P、C/P 与 N/P 分别呈显著和极显著正相关。由此可见，对于雷竹 1年生、2年生立竹氮素的克隆传输，克隆系统分株会发生一系列的叶片 C、N、P 含量及其化学计量比关系的适应性调节。

### 3 讨论

从多数克隆植物的克隆整合格局研究中发现，分株年龄是决定克隆分株间源—汇关系的重要因素<sup>[22-25]</sup>。在本研究中，雷竹 1年生立竹氮素浓度处理后，通过克隆整合单元的传输，相连的 2年生立竹叶片 N 含量随着氮素处理浓度的增大而升高，但 1年生立竹叶片 N 含量在 3个氮素处理浓度上均显著高于 2年生立竹，而 2年生立竹氮素浓度处理后，1年生、2年生立竹叶片 N 含量在低浓度 N、中浓度 N 处理时无显著差异，至高浓度 N 处理时 2年生立竹显著高于 1年生立竹。这说明雷竹克隆整合系统存在明显的分株年龄效应，2年生立竹会将更多的氮素养分传输给 1年生立竹，而 1年生立竹仅将小部分氮素养分传输给 2年生立竹。分析原因，一方面可能是 1年生立竹获取氮素养分后更多是满足自身体积和质量生长的需求，存在明显的“利己”行为，而 2年生立竹在满足自身养分需求

的同时，会将氮素大量传输至幼龄分株，从而提高雷竹克隆整合单元的适合度，存在着明显的“利他”行为；另一方面也可能与 1年生植株对氮的响应较敏感<sup>[26-27]</sup>等有关。

本研究中，雷竹 1年生立竹氮素浓度处理后，1年生立竹叶片 C 含量随氮素处理浓度的增大呈升高趋势，且在高浓度 N 处理下显著增加，相连的 2年生立竹叶片 C 含量总体呈先降低后升高的趋势，说明氮素添加在一定程度时会明显促进雷竹 1年生立竹 C 固定能力，这与吴福忠等对白刺花 (*Sophora davidii* (Franch.) Skeels) 施氮研究结果相一致<sup>[28]</sup>。2年生立竹氮素浓度处理后，2年生立竹叶片 C 含量仅在高浓度 N 处理下显著增加，相连的 1年生立竹叶片 C 含量在低浓度 N 处理下显著高于 2年生立竹，其原因可能是 2年生立竹在低浓度 N 处理下“利他”行为更为明显，优先将氮素养分传输至 1年生分株，从而强化 1年生立竹叶片 C 固定能力。本研究中，氮素添加对雷竹 1年生和 2年生立竹叶片 P 含量均无明显影响，和前人的研究结果基本一致<sup>[29-31]</sup>，说明氮施加量对雷竹 P 的吸收影响不大。植物叶片的 C/N、C/P 意味着植物吸收营养所能同化 C 的能力，在一定程度上反映植物的养分利用效率，因而，具有重要的生态学意义<sup>[15]</sup>。本研究发现，雷竹 1年生立竹氮素浓度处理后，相连的 2年生立竹叶片 C/N 均显著高于 1年生立竹，叶片 C/P 在低浓度 N 处理下总体高于 1年生立竹，叶片 N/P 在不同氮素浓度和不同处理时间均无明显变化，且随着 1年生立竹氮素浓度的增大以及处理时间的延长，2年生立竹叶片 C/N、C/P 呈减小的趋势；2年生立竹氮素浓度处理后，相连的 1年生立竹叶片 C/N 总体均高于 2年生立竹，叶片 C/P 在低浓度 N 处理总体高于 2年生立竹，叶片 N/P 在高浓度 N 处理下总体显著低于 2年生立竹，随着 2年生立竹氮素浓度的增大，1年生立竹叶片 C/N、C/P 总体也呈减小的趋势。说明 1年生、2年生立竹氮素处理均能提高相连分株叶片 N、P 的养分利用效率，且随氮素处理浓度的增大及处理时间的延长而减弱，同时维持相连立竹叶片 N/P 的相对稳定。但 2年生立竹氮素浓度处理后，随氮素处理浓度的升高，2年生立竹叶片 N/P 明显增大，受 P 限制作用可能会进一步增强<sup>[32]</sup>。对 1年生、2年生立竹氮素处理与相连不同

年龄立竹间计量参数的相关性分析表明,1年生立竹氮素浓度处理后,1年生立竹叶片C含量与N含量呈极显著正相关,与相连的2年生立竹叶片N含量也呈极显著正相关,说明氮素添加在一定程度上会明显促进雷竹1年生立竹C固定能力。另外,1年生立竹氮素添加处理后,1年生立竹叶片N含量与相连的2年生立竹叶片N含量呈显著正相关,而2年生氮素添加处理后,2年生立竹叶片N含量与相连的1年生立竹叶片N含量呈负相关,进一步说明2年生立竹会将更多的氮素养分传输给相连的1年生立竹,表现为“利他”行为,且在氮素养分充足的情况下,这种氮素传输能力也明显减弱。

## 4 结论

本研究发现,雷竹氮素克隆整合特性存在明显的分株年龄效应,1年生立竹会将部分氮素传输至2年生立竹,但主要是满足自身生长发育的需要,表现为“利己”行为,而2年生立竹将氮素大量传输至1年生立竹,表现为明显的“利他”行为。1年生、2年生立竹在传输氮素养分时,均存在一定的时间效应和氮素浓度效应,当氮素处理浓度过大或处理后时间过长时,这种传输能力减弱,试验的中浓度N是显著变化的“拐点”。1年生、2年生立竹氮素处理均会对相连的立竹N、P资源利用效率的提高有促进作用,但会随氮素浓度的增大呈减弱趋势,同时维持1年生、2年生立竹叶片N/P的相对稳定性,并使雷竹叶片C、N、P含量及其化学计量比关系产生适应性调节作用。在雷竹林经营中,宜选择2年生立竹采取株穴法施入氮肥,可以显著地提高肥料的利用率,并实现肥料使用的精准化和减量。

## 参考文献:

- [1] Cook R E. Growth and development in clonal plant population[M]// Jackson J B C, Buss L W, Cook R E. Population biology and evolution of clonal organisms. New Haven: Yale University Press, 1985: 259-296.
- [2] De Kroon H, Van Groenendael J. The ecology and evolution of clonal plants[M]. Leiden: Backhuys Publishers, 1997.
- [3] 董鸣,于飞海.克隆植物生态学术语和概念[J].植物生态学报, 2007, 31(4): 689-694.
- [4] Marshall C. Source-sink relations of interconnected ramets[M]// Van Groenendael J, De Kroon H. Clonal growth in plants: Regulations and functions. The Hague: SPB Academic Publishing, 1990: 23-41.
- [5] Saitoh T, Nishiwaki S A. Importance of physiological integration of dwarf bamboo to persistence in forest understorey: a field experiment[J]. Journal of Ecology, 2002, 90(1): 78-85.
- [6] 董鸣.克隆植物生态学[M].北京:科学出版社,2011.
- [7] Caraco T, Kelly C K. On the adaptive value of physiological integration in clonal plants[J]. Ecology, 1991, 72(1): 81-93.
- [8] 董鸣.资源异质性环境中的植物克隆生长:觅食行为[J].植物学报, 1996, 38(10): 828-835.
- [9] 董鸣.异质性生境中的植物克隆生长:风险分摊[J].植物生态学报, 1996, 20(6): 543-548.
- [10] 庄明浩,李迎春,陈双林.竹子生理整合作用的生态学意义及研究进展[J].竹子研究汇刊, 2011, 30(2): 5-9.
- [11] Han W X, Fang J Y, Guo D L, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China[J]. New Phytologist, 2005, 168(2): 377-385.
- [12] 何维明,董鸣.分蘖型克隆植物分株和基株对异质养分环境的等级反映[J].生态学报, 2002, 22(2): 169-175.
- [13] 李立科,李德志,赵鲁青,等.克隆植物结缕草主匍匐茎中氮素的传输特征[J].东北林业大学学报, 2011, 39(11): 40-45.
- [14] Elser J J, Sterner R W, Gorokhova E, et al. Biological stoichiometry from genes to ecosystems[J]. Ecology Letters, 2000, 3(6): 540-550.
- [15] 曾德慧,陈广胜.生态化学计量学:复杂生命系统奥秘的探索[J].植物生态学报, 2005, 29(6): 1007-1019.
- [16] 贺金生,韩兴国.生态化学计量学:探索从个体到生态系统的统一化理论[J].植物生态学报, 2010, 34(1): 2-6.
- [17] 李睿,钟章成,维尔格M J A.中国亚热带高大竹类植物毛竹竹笋克隆生长的密度调节[J].植物生态学报, 1997, 21(1): 13-18.
- [18] 董文渊.箬竹无性系生长及栽培机制的研究[D].南京:南京林业大学, 2000.
- [19] Guo Z W, Hu J J, Chen S L, et al. Nitrogen addition and clonal integration alleviate water stress of dependent ramets of *Indocalamus decorus* under heterogeneous soil water environment[J]. Scientific Reports, 2017, 7(1). doi: 10.1038/srep44524.
- [20] Guo Z W, Chen S L, Yang Q P, et al. Effects of mulching management on soil and foliar C, N and P stoichiometry in bamboo (*Phyllostachys violascens*) plantations[J]. Journal of Tropical Forest Science, 2014, 26(4): 572-580.
- [21] 鲁如坤.土壤农业化学分析方法[M].北京:中国农业科技出版社, 2000.
- [22] 盛丽娟,李德志,朱志玲,等.克隆植物的碳素生理整合及其生态学效应[J].应用与环境生物学报, 2007, 13(6): 888-894.
- [23] Hartnett D C, Bazzaz F A. Physiological integration among intraclonal ramets in *Solidago canadensis*[J]. Ecology, 1983, 64(4): 779-788.
- [24] Price E A C, Marshall C, Hutchings M J. Studies of growth in the clonal herb *Glechoma hederacea*. I. Patterns of physiological integration[J]. Journal of Ecology, 1992, 80(1): 25-38.

- [25] Cullen B R, Chapman D F, Quigley P E. Carbon resource sharing and rhizome expansion of *Phalaris aquatica* plants in grazed pastures[J]. *Functional Plant Biology*, 2005, 32(1): 79-85.
- [26] Throop H L. Nitrogen deposition and herbivory affect biomass production and allocation in an annual plant[J]. *Oikos*, 2005, 111(1): 91-100.
- [27] 张文瑾, 张宇清, 余维维, 等. 氮添加对油蒿群落植物叶片生态化学计量特征的影响[J]. *环境科学研究*, 2016, 29(1): 52-58.
- [28] 吴福忠, 包维楷, 吴 宁. 外源施N对旱河谷白刺花(*Sophora davidii*)幼苗生长, 生物量及C、N、P积累与分配的影响[J]. *生态学报*, 2008, 28(8): 3817-3824.
- [29] 宾振钧, 王静静, 张文鹏, 等. 氮肥添加对青藏高原高寒草甸6个群落优势种生态化学计量学特征的影响[J]. *植物生态学报*, 2014, 38(3): 231-237.
- [30] 安 卓, 牛得草, 文海燕, 等. 氮素添加对黄土高原典型草原长芒草氮磷重吸收率及C:N:P化学计量特征的影响[J]. *植物生态学报*, 2011, 35(8): 801-807.
- [31] 黄菊莹, 赖荣生, 余海龙, 等. N添加对宁夏荒漠草原植物和土壤C:N:P生态化学计量特征的影响[J]. *生态学杂志*, 2013, 32(11): 2850-2856.
- [32] 邢雪荣, 韩兴国, 陈灵芝. 植物养分利用效率研究综述[J]. *应用生态学报*, 2000, 11(5): 785-790.

## Effect of Ramet Age on Nitrogen Clonal Integration of *Phyllostachys violascens* Based on Stoichiometric Characteristics of C, N and P

ZHANG Chao<sup>1,2</sup>, GU Rui<sup>1</sup>, CHEN Shuang-lin<sup>1</sup>, SHI Jun-shuai<sup>1</sup>, GUO Zi-wu<sup>1</sup>, LIU Jun<sup>3</sup>, HE Qi-jiang<sup>4</sup>

(1. Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Hangzhou 311400, Zhejiang, China; 2. Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, Jiangsu, China; 3. Yuhang District Bamboo Industry Association, Hangzhou 311100, Zhejiang, China; 4. Hangzhou Academy of Forestry, Hangzhou 310016, Zhejiang, China)

**Abstract:** [Objective] To study the response mechanism of carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) stoichiometric characteristics of different age ramets of *Phyllostachys violascens* to nitrogen clonal integration, and to explore the suitable age of bamboo for fertilization, so as to provide references for precise and reduced fertilization in *Ph. violascens* forest. [Method] The clonal integration unit consisting of 1-year-old and 2-year-old ramets of *Ph. violascens* was studied. Three nitrogen addition levels ( $4.07 \text{ mol N} \cdot \text{L}^{-1}$ ;  $8.13 \text{ mol N} \cdot \text{L}^{-1}$ ;  $12.20 \text{ mol N} \cdot \text{L}^{-1}$ ) were set up by injecting  $^{15}\text{NH}_4^{15}\text{NO}_3$  into the bamboo cavity of different age ramets. The contents of C, N and P in leaves of 1-2-year-old bamboo were measured on time gradient, and the differences of N integration direction and transmission efficiency among ramets of different ages were discussed. [Result] Clonal ramets of *Ph. violascens* showed strong N conduction function. 1-year-old bamboo partly transmitted N to 2-year-old bamboo, while 2-year-old bamboo transferred N to 1-year-old bamboo as much as possible. Therefore, the N transmission capacity of 2-year-old bamboo was significantly stronger than that of 1-year-old bamboo. In addition, it showed time effect and N concentration effect to some extent. Low or high N concentration weakened the N transmission capacity. The middle N concentration in the experiment showed an "inflection point" of significant changes in the integration function. Nitrogen treatment of 1-year-old and 2-year-old bamboo could improve the nutrient utilization efficiency of N and P in the leaves of connected ramets, and weakened with the increase of N concentration and treatment time, but both of them could maintain relatively stable N/P and regulate the contents of C, N and P in leaves and their stoichiometric ratios adaptively. [Conclusion] Nitrogen clonal integration of *Ph. violascens* has obvious ramet age effect. It is advisable to select 2-year-old bamboo for plant-hole fertilization, which can greatly improve the fertilizer utilization rate and significantly reduce the amount of fertilizer used.

**Keywords:** *Phyllostachys violascens*; clonal integration; ecological stoichiometry; nitrogen concentration; ramet age