

锐齿栎林个体光合器官生长与营养季节动态

刘广全^{1,2}, 赵士洞³, 王浩¹, 土小宁⁴, 龚立群²

(1. 中国水利水电科学研究院, 北京 100044; 2. 西北农林科技大学, 杨凌 712100; 3. 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101; 4. 水利部沙棘开发管理中心, 北京 100038)

摘要:锐齿栎林单叶面积和干重的季节生长呈不同的 S 型曲线, 叶面积叶干重比的季节变化呈不完全 S 型。叶从萌发到落叶持续约 160d, 展叶第 1 周, 叶重量绝对增长快于叶面积的增加, 之后相反。叶季节变化表现为叶面积增长迅速且持续时间较短, 叶重量增加相对缓慢且持续时间较长。刚展叶时 N、P、K 含量很高, 展叶期明显下降, 落叶前最低, Ca 含量季节变化则相反; Mg 含量展叶期较高, 之后逐渐下降且趋于稳定。叶 N、P、K、Mg 间呈显著的正相关, 前者与 Ca 间呈显著的负相关。叶在生长期内具有较高的 N/P、N/K, 且其季节变化比单个元素含量更稳定; 展叶初期 K/Ca 很高, 之后变化逐渐稳定; 叶 K/Mg 的季节变化趋于降低。展叶第 1 周叶 N、P、K 和 Mg 积累量迅速增加, 继而缓慢增加, 第 45~50 天达峰值, 之后逐渐降低; Ca 积累随叶龄的增加一直处于上升的趋势。叶内 N、P、K、Mg 和 Ca 积累量与叶的生长发育期有密切的关系。

关键词:锐齿栎; 个体; 光合器官; 生长和营养元素; 动态

Seasonal variation of growth and nutrient contents for photosynthetic organ of the sharptooth oak stands

LIU Guang-Quan^{1,2}, ZHAO Shi-Dong³, WANG Hao¹, TU Xiao-Ning⁴, GONG Li-Qun²

(1. China Institute of Water Resources and Hydropower Research, Beijing, 100044, China; 2. Northwest Sci & Tech University of Agriculture & Forestry, Yangling, 712100, China; 3. Institute of Geographical Sciences and Natural Resources, CAS, Beijing, 100101, China; 4. China National Administration Center for Seabuckthorn Development, Beijing 100038, China)

Abstract: The individual growth and nutrient contents for photosynthetic organ of the sharptooth oak stands in Mt. Qinling with seasonal variation have been studied in this paper. The individual leaf area and dry matter content of the sharptooth oak stands with seasonal variation followed different S-curves, the ratio between leaf area and dry matter followed imperfect S-curve. The period from budding to fallen leaves of sharptooth oak stands lasted about 160 days, the absolute increment of foliage dry matter in the first week of budding was higher than that of leaf area, and then the other way round. The absolute increment of leaf area went faster up and rapider down and sustained shorter period than one of foliage dry matter. The percentage contents of N, P, K and Mg in the leaves gradually decreased with foliage age, whereas contents of Ca increased till fallen leaves. There are marked positive relations among N, P, K and Mg in leaves, but negative relations between Ca and N, P, K, Mg in the leaves. The N/P and N/K went steadily up with foliage age, whereas K/Mg played gradually down, K/Ca was higher at beginning of spreading-leaves, and then decreased gradually. The nutrient accumulation contents to photosynthetic organ of sharptooth oak stands with seasonal variation followed a partial Normal Function, the accumulation contents of N, P, K and Mg in a leaf went up with foliage age and reached summit at 11.59, 0.56, 5.80

基金项目:国家重点基础研究发展规划(G1999043602)和中国科学院 95 重大研究(KZ951-A1-301)资助项目

本项目研究得到西北农林科技大学张仰渠教授和杨茂生教授的指导, 特此缅怀和致谢。

收稿日期: 1999-08-26; 修订日期: 2001-01-07

作者简介: 刘广全(1964~), 男, 陕西商南人, 博士, 高工。主要从事陆地生态系统与水资源关系研究。

and 0.78mg, then went steadily down, whereas accumulation contents of Ca in a leaf increased gradually and arrived at 6.89mg before fallen leaves. The nutrient accumulation contents were influenced by foliage development among the different seasons.

Key words: *Quercus aliena* var. *acureserrata* stands; photosynthetic organ; growth and nutrient contents; seasonal variation

文章编号:1000-0933(2001)06-0883-07 中图分类号:Q945.3,S718.554.1 文献标识码:A

锐齿栎(*Quercus aliena* var. *acureserrata*)分布于我国暖温带以及北亚热带山区^[1],秦岭是锐齿栎集中分布区^[2]。其木材坚硬耐磨,可供建筑、装潢、家具制造等用,也是培养天麻、木耳、香菇等多种珍贵药材和食用菌的优质原料;它的种子、树皮、壳斗可提供栲胶,同时锐齿栎林具有很好的水源涵养功能^[3~9]和改良土壤作用^[10~13]。秦岭林区现有锐齿栎林 86.36×10⁴hm²,蓄积量达到 6281×10⁴m³,分别占该区有林地面积的 39.36%,蓄积量的 36.70%,是秦岭林区的主要森林类型和木材资源之一^[2]。对锐齿栎林的水分循环和水源涵养功能、生产力和生物量、营养元素生物循环等都有较全面的报道,但是未见全面论述锐齿栎林叶生长发育及其营养元素含量季节变化规律性的报道,开展此项研究对于林分的合理经营、营养诊断、发挥该林分的生产潜力都具有重要的现实意义^[11,14~16]。

1 研究地区自然概况

研究区位于 33°18'~34°26'N,106°04'~110°40'E,海拔 800~2300m 秦岭山地;分布区年均气温 6.1~8.5℃,最高气温 30.0~40.0℃,最低气温 -12.0~-25.0℃,≥10℃积温 2100~2900℃,年降雨量 800~1000mm,年蒸发量 700~950mm,相对湿度 65.0%~78.0%,无霜期 160~196d,为温湿气候区。林下土壤多为山地弱灰化棕色森林土和山地棕色森林土,其成土母质多为花岗岩、片麻岩,土层较厚,通常在 40cm 以上,pH 值为 6.5 左右,质地为沙壤和壤土,结构良好,肥力较高。

秦岭锐齿栎林层次分化明显,乔木、灌木、草本和活地被层发育完整,层间植物丰富。乔木层被分为两个亚层,第一亚层的高度达 12~18m,主要树种有锐齿栎、栓皮栎(*Q. variabilis*)、华山松(*Pinus armandi*)、油松(*P. tabulaeformis*)、山杨(*Populus davidiana*)、水冬瓜(*P. purdomii*)、青杨(*P. cathayensis*)、漆树(*Toxicodendron vernicifluum*)、槲栎(*Q. detata*)、桦木(*Betula* sp.)、椴(*Tilia* sp.)、化香(*Platycarya strobilacea*)、枫杨(*Pterocarya stenoptera*)等大乔木组成;第二亚层树高为 5~11m,主要种有鹅耳枥(*Carpinus* sp.)、木姜子(*Litsea* sp.)、三桠乌药(*Lindera obtusiloba*)、槭(*Acer* sp.)、千金榆(*Carpinus cordata*)、花楸(*Sorbus* sp.)和稠李(*Prunus* sp.)等小乔木构成,乔木树种共 20 余种。灌木层主要有:箭竹(*Sinarundinaria nitida*)、毛樱桃(*Prunus tomentosa*)、山楂(*Crataegus* sp.)、榛子(*Corylus heterophylla*)、华北绣线菊(*Spiraea fritschiana*)、美丽胡枝子(*Leaspedeza formosa*)、中华绣线梅(*Neillia sinensis*)、栓翅卫茅(*Euonymus phellomana*)、青荚叶(*Helwingia japonica*)及蔷薇属(*Rosa*)等 30 多种构成。草本层发育较弱,高度一般在 50cm 以下,覆盖度不大于 25%,主要种有针苔草(*Carex* sp.)、崖棕(*C. siderosticta*)、唐松草(*Thalictrum* sp.)、三脉紫菀(*Aster ageratoides*)、鹿蹄草(*Pyrola rotundifolia*)、糙苏(*Phlomis umbrosa*)、菝葜(*Smilax tiparia*)、铃兰(*Convallaria keiskei*)、玉竹(*Polygonatum odoratum*)、黄精(*Polygonatum sibiricum*)、茜草(*Rubia cordifolia*)等。锐齿栎林内层间植物十分丰富,多达 60 余种,主要有猕猴桃科、蔷薇科、百合科、毛茛科、葡萄科等,常见种有南蛇藤(*Celastrus* sp.)、猕猴桃(*Actinidia* sp.)、五味子(*Schisandra chinensis*)、华北五味子(*S. sphenanthera*)、三叶木通(*Akebia trifoliata*)、藤山柳(*Clematoclethra lasioclada*)、串果藤(*Sinofranchetia chinensis*)、大叶葡萄(*Ampelopsis megalophylla*)、毛葡萄(*Vitis quinquangularis*)、葛藤(*Pueraria lobata*)和盘叶忍冬(*Lonicera tragophylla*)等。

2 研究方法

2.1 标准地的选择及样品采集

测定锐齿栎林乔木层个体叶生长季节变化动态时,在秦岭南坡中西段辛家山林区,选择代表不同立地条件的锐齿栎林,设立 4 块固定标准地,选取林分平均标准木,准确固定胸径位置,在整个生长季节内定期

连续测定其胸径、叶面积、叶重量等指标。叶取样为破坏性的,展叶初期时间间隔为 5d,中期为 10~15d,后期为 7d,每次从每株标准木不同层次和方位采样不少于 50 片,现场密封后带回室内,分别测量叶的长度、宽度、面积和鲜重,然后置于 85℃ 下烘干,称量其干重,以获得其变化动态。然后用获得的样品通过室内化学分析,测定叶内营养元素含量及积累量。

2.2 营养元素的测定方法

将外业采集叶样在 85℃ 下烘干,然后粉碎、装瓶、贴签待用;测定营养元素含量时,在 85℃ 温度下烘至恒重,准确称取 0.2000g 左右,用 $H_2SO_4-H_2O_2$ (以 $Li_2SO_4:CuSO_4:Se = 100:10:1$ 作为催化剂) 凯氏消煮法熔样,备用测定。化学分析方法为: N 为碱解扩散吸收法; P 为钼蓝比色 721 型分光光度计法; K 为火焰光度计法; Ca、Mg 为 WFD-Y2 型原子吸收光谱法。

3 结果与分析

叶是植物的营养器官,通过光合作用将无机物质转化为有机物质,直接或间接为生物提供食物和营养。叶生长动态可以显示其光合作用大小,而叶营养元素含量,在某种程度上也指示林地的营养状况。

3.1 光合器官生长的季节动态

植物光合器官的生长发育,是其干物质积累的基础,直接决定林分的现实生产力和生物量。

3.1.1 叶面积和叶干重的生长的季节动态 对秦岭林区锐齿栎林主要建群树种个体的单叶面积 (S_L) 和单叶干重 (W_L) 季节生长动态测定结果显示,其生长发展过程呈不同的 S 型曲线 (图 1), 即叶从萌发到落叶持续 160d 左右,光合器官展叶第一周,叶重量绝对增长量快于叶面积增加,之后相反,叶面积增加快于叶重量。全部变化过程表现为叶面积增长迅速,较早达到稳定,大约 50~60d; 叶重量增加相对缓慢,持续时间较长,90d 左右才能趋于稳定; 两者的相对增长百分率达 50% 时,叶面积增长时间仅需 16.5d,叶重量则需要 25d。可见单叶面积增加和单叶干重积累是两个相互联系、各具特色的过程,此结果与前人研究的类同^[17~20]。

图 2 可见个体单叶的绝对增长速率,在展叶后 16.5d 叶面积的绝对增长速率达到峰值,其值为 $219.0mm^2/d$,此时单叶的叶面积恰好为稳定期叶面积的一半,即 $2306mm^2$; 单叶干重的绝对增长速率在展叶后第 25 天达到峰值,其值为 $9.6mg^2/d$,此时叶干重也为稳定时的一半,即 $184.0mg$ 。可见无论是叶面积还是叶重量,当其增长达到稳定值的一半时,绝对增长速率都达到最大值。由于叶面积比叶重量提前 8.5d 达到稳定值的一半,所以叶面积绝对增长速率的变化特点与叶重绝对增长速率的相比,不仅上升较快,而且下降也较迅速,生长持续时间相对较短。

3.1.2 单叶面积和重量增长的相互关系 锐齿栎林乔木层个体单叶面积的生长和叶干重的增加,是既相互独立又互相关联的两个过程,虽然二者变化都呈 S 型曲线,但由于变化不完全同步,造成叶面积叶干重比 (W_L/S_L 为单位面积所生产净干物质的量) 的变化曲线呈不完全 S 型 (图 3)。展叶前 20 天内,随叶面积迅速增加, W_L/S_L 急剧下降,大约到第 20 天时, W_L/S_L 降至最低值,仅为 $0.025mg/mm^2$,此时叶面积和叶重的相对增长速率也趋于相等。随后, W_L/S_L 随时间而增加。展叶 90d 后,叶干重的生长趋于稳定, W_L/S_L 为 $0.082mg/mm^2$,此值为展叶 20d 的 3.28 倍; 展叶 55d 后,叶面积生长达到稳定,此时 W_L/S_L 为 $0.076mg/mm^2$,占叶面积生长稳定时 W_L/S_L 的 93.0%。

叶面积叶干重比变化还有另一个特点,即在展叶的 90d 后,叶干重增加趋于停止,此时的 W_L/S_L 较展叶

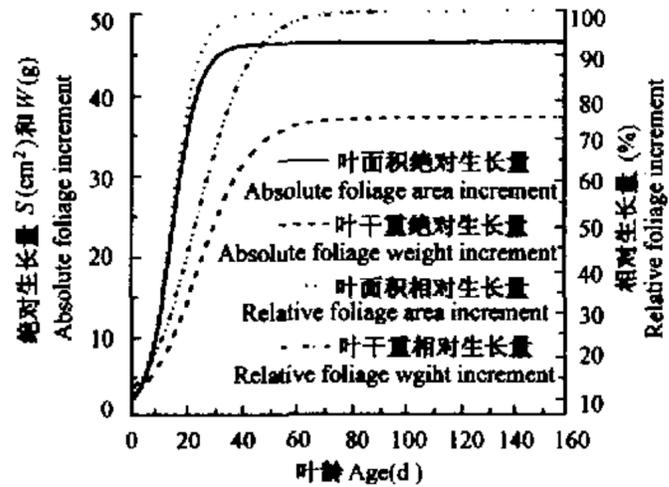


图 1 锐齿栎林木单叶面积和干重的季节生长动态
Fig. 1 Area and weight increment for single leaf of the individual in the sharptooth oak stands

最初一周时低。在展叶第7天时,不仅叶面积和叶重的相对增长百分率与生长停止时的相等,而且这两个时期的叶面积叶干重比也相等。

叶面积叶干重比随时间而呈阶段性的变化表明,在展叶后的前20d和展叶20d以后叶生长所需要的营养物质来源不同。展叶后的前20天,主要依赖树木先年贮存的营养物质满足其叶组织分化、叶面积和叶重量的增加;展叶20d以后,叶面积已达生长停止时叶面积的65.0%,叶面积干重比也降至最低,主要由于此时树木生长依靠自身的光合产物,此时的叶面积可以看作维持当年树木生存所必须的最小叶面积,称为生存营养叶面积;把叶生长停止时树木上现存的叶面积与生存营养叶面积之差称为生长营养叶面积。所以展叶20d后,树木的生长则依赖于生长营养叶面积的光合物质。

叶面积干重比与生长营养叶面积的关系也可用图3说明,在展叶初期的7d,叶芽中贮存的营养物质主要用于叶组织的分化,叶面积生长非常缓慢,其值还小于生存营养面积,叶面积干重比呈急促下降之势。展叶7d后,叶面积生长加快,其值与生存营养面积的差距逐步缩小,光合产物增加,进一步促进叶组织分化和叶面积扩张,由于利用当年的光合产物,使对先年贮存物质的消耗速率下降,叶面积干重比的下降趋势也逐步减弱^[21]。展叶20d时,叶已具有维持自身所需要光合物质的生存营养面积,约3028.1mm²/单叶,由于不需要树木内先年贮存的营养物质,叶面积干重比达到最小值。展叶20d后,随叶面积生长,叶面积不断增加,此时光合产物除维持自身的呼吸消耗之外,还有剩余和积累,使叶面积干重比不断增加,直到叶重稳定不再增长时,叶面积干重比也趋于稳定,其值与展叶第7天的叶面积干重比相等。可见在展叶最初一周内,叶面积干重比之所以一直大于其后整个生长季节的叶面积干重比,是由于这一时期叶面积生长缓慢,体内先年贮存的营养物质又大量向叶输送的结果^[17~20]。

3.2 光合器官养分含量的季节动态

许多研究结果表明,植物叶内营养元素含量的季节变化较大,但具有一定的规律性^[14~16]。分析锐齿栎林叶内营养元素含量的季节动态,确定其相对稳定期,对于开展类似研究和林地营养诊断具有一定的指导意义^[11,12]。

3.2.1 叶内营养元素含量的季节动态 分析结果表明,不同季节锐齿栎林乔木层叶营养元素含量的季节变化呈现明显的规律性。刚展叶,叶内N、P、K含量很高,展叶期明显下降,之后随季节的推移逐渐下降,落叶前期显著下降;Ca含量的季节变化与N、P和K含量季节变化趋势相反,刚刚展叶含量很低,随着季节的变化一直处于上升趋势;叶内Mg含量展叶期较高,随季节变化始而明显下降,继而趋于稳定且降低(图4)。

锐齿栎林个体叶内N、P、K、Ca和Mg含量的季节变化规律符合模型 $y = a + blnd$ (式中 y 为叶内营养元素含量, d 为叶龄,即展叶的天数)(表1)。

乔木层个体叶展叶期,从萌发到完全展叶需要大约一个多月的时间,随叶生长速度的加快,叶内需要

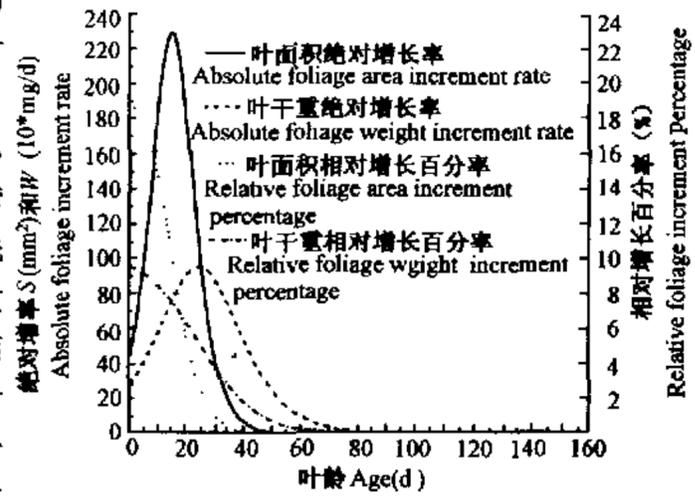


图2 锐齿栎林个体单叶面积和干重绝对及相对增加动态
Fig. 2 Area and weight increment rate for single leaf of individuals in the sharptooth oak stands

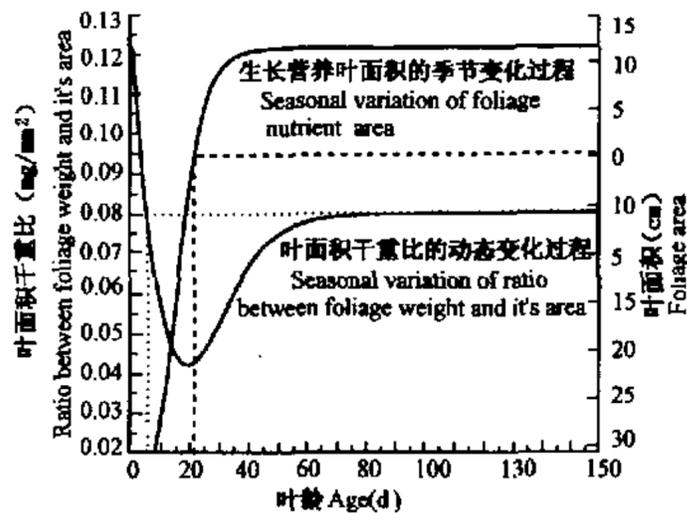


图3 锐齿栎林个体单叶面积干重比与生长营养变化过程
Fig. 1 Relationship between the growth nutritional area and ratio between foliage weight and it's area for single leaf of individuals in the sharptooth oak stands

大量营养物质用于形态建成,即叶面积和厚度的增长,另外林木根系从土壤中所吸收的养分有限,叶中以前积累的 N、P、K 等元素不能满足叶干物质快速增加的需要,使得叶内养分含量明显下降。完全展叶后,叶通过光合作用合成物质且运输到皮、枝、干、根等器官,维持其整体生长,使得叶内 N、P、K 等随合成物部分转移,此外开花结实也消耗相当一部分物质,此时土壤中营养元素处于最佳有效利用状态,有利于林木的吸收,所以叶内 N、P、K 含量变化较小。N、P、K 是较容易流动的元素,在落叶前期迅速转移到其它器官中贮藏起来,用于维持树木休眠期物质的消耗和来年萌发所需要的营养^[21]。因此叶在生长初期 N、P、K 含量变化梯度较大,生长期较相对稳定^[16]。

Ca 属于非移动性营养元素,所以在叶整个生长过程中一直处于积累状态,百分含量随着叶龄的增加逐渐上升。Mg 是可移动性营养元素,在叶发育过程中,百分含量变化规律与 N、P、K 的相似。

不同叶龄,锐齿栎林个体叶营养元素含量大小顺序不尽相同,即在展叶初期为 $N > K > Ca > Mg > P$,而生长末期为 $N > Ca > K > P > Mg$ 。

3.2.2 叶内营养元素含量的相互关系 衡量植物叶内营养状况,不仅要看单个营养元素含量的大小变化,而且还要分析各营养元素之间比例。许多研究结果显示,生长季节里,某种意义上植物叶内营养元素含量之间的比例比单一元素的变化更稳定^[14~16]。

锐齿栎林个体叶内 N/P、N/K、K/Ca、K/Mg 季节变化如图 5 所示,在叶整个生长期都具有较高的 N/P、N/K,且随季节变化比单个 N、P、K 含量变化更稳定。K/Ca 在展叶初期很高,随叶生长的稳定,其变化也逐渐稳定。整个生长季节里叶内 K/Mg 变化趋势是逐渐降低。

相关分析得出锐齿栎林乔木层个体叶内营养元素含量之间存在一定的关系, N、P、K、Mg 之间都存在显著的正相关,而 Ca 与 N、P、K、Mg 之间均呈显著的负相关。

表 1 锐齿栎林叶内营养元素含量(y)与叶龄(d)的关系

Table 1 Relationship between percentage contents of foliage nutrient and leaf ages of the sharptooth oak stands

元素 Elements	模型 Models	相关系数(r) Relative coefficient	样本数 (n) Sampling
N	$y = 8.3963 - 1.2798 \ln d$	-0.9602	18
P	$y = 0.4117 - 0.0632 \ln d$	-0.9819	18
K	$y = 4.4103 - 0.7408 \ln d$	-0.9499	18
Ca	$y = -0.7178 + 0.5103 \ln d$	0.9760	18
Mg	$y = 0.5765 - 0.0893 \ln d$	-0.9837	18

注:在 0.001 水平上均显著相关

存在一定的差异,N、P、K、Mg 和 Ca 的分别为 50、50、47、160 和 49d。

N、P、K,尤其 N 和 P,在植物生长发育和形态构成中起着非常重要的作用,三者都是可移动性营养元素,其含量变化几乎与叶生长同步,叶生长快时,其含量逐渐增加,叶干重生长达到稳定时,其含量达到高值,继而叶面积和叶干重增长处于相对稳定期之中,N、P、K 含量逐渐降低,落叶时相对较低。其变化规律主要由于光合产物的重新分配和植物的自我保护机理决定^[21]。

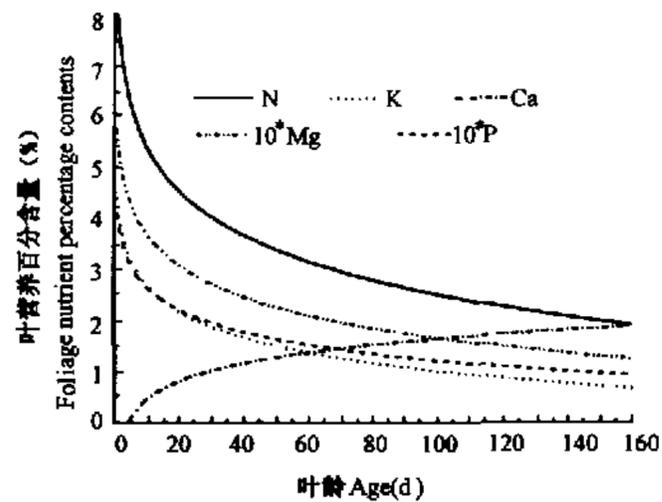


图 4 锐齿栎林叶内营养元素百分含量季节动态

Fig. 4 Seasonal variation of the foliage nutrient percentage contents in the sharptooth oak stands

3.3 光合器官养分含量与其生长的关系

3.3.1 叶内营养元素积累量的动态变化 锐齿栎林个体光合器官季节变化的同时,即叶面积和干重的生长,叶内营养元素积累量也发生显著的变化(图 6)。展叶第 1 周,叶内营养元素含量随叶面积和叶干重的迅速增加而增大,之后增加速率变慢,叶生长发育到 45~50d 时,叶内 N、P、K 和 Mg 含量达到峰值,分别为 11.59、0.56、5.80 和 0.78mg/单叶;之后逐渐降低,落叶时 N、P、K 和 Mg 含量分别为 6.99、0.33、2.40 和 0.45mg/单叶;在光合器官的发育过程中,Ca 随叶龄增加一直处于上升的趋势,落叶时积累量达 6.89mg/单叶;但不同营养元素在叶生长发育中达到峰值的时间

Ca 在植物体内主要以两种形式存在, 一是以果胶酸钙的形式永久地被固定于细胞壁中, 另一种是以草酸钙结晶的形式存在于细胞内, 前者根本无法移动, 后者可以移动, 树体中以前者为主, 故称 Ca 为不易移动性营养元素。锐齿栎林个体叶整个生长季节里, 展叶初期叶幼嫩, 细胞壁较薄, 含 Ca 量较低, 随着叶的发育, 即叶龄的增加, 组织的老化, 细胞壁加厚, 使叶内积累较多的 Ca, 由于 Ca 的不可流动性, 使叶在整个生长过程中不断积累, 因此叶内 Ca 含量随季节进展一直处于上升趋势。

Mg 与呼吸作用、磷酸和蛋白质的代谢都有密切的关系, Mg 和 N、P、K 一样, 为可移动营养元素, 锐齿栎林乔木层个体叶生长初期 Mg 含量较高, 随着叶迅速生长而显著下降, 主要由于供不应求, 即林木根系从土壤中吸收的 Mg 不能满足叶形态增长的需要。

3.3.2 影响叶内营养元素含量的因素 锐齿栎林乔木层个体营养元素的吸收、运输、分配、积累受多种因子的影响, 为了定量地说明叶内营养元素积累量与叶面积、含水率、叶干重、叶龄的关系, 选择叶内营养元素积累量($y_N, y_P, y_K, y_{Ca}, y_{Mg}$)为因变量, 叶面积(x_1)、叶含水率(x_2)、叶干重(x_3)、叶龄(x_4)为自变量, 做多元线性回归, 结果如下:

$$y_N = 0.0098x_1 + 0.0052x_2 + 3.0403x_3 - 0.0062x_4 - 0.2504$$

$$R = 0.9741 \quad S = 6.0241 \times 10^{-2} \quad FF = 966.5421$$

$$y_P = 0.0005x_1 + 0.0002x_2 + 0.1625x_3 - 0.0004x_4 - 0.0004$$

$$R = 0.9748 \quad S = 3.1440 \times 10^{-3} \quad FF = 814.6492$$

$$y_K = 0.0050x_1 + 0.1106x_2 + 1.5326x_3 - 0.0025x_4 - 0.7362$$

$$R = 0.9615 \quad S = 2.7380 \times 10^{-2} \quad FF = 789.1071$$

$$y_{Ca} = 0.0022x_1 - 0.0012x_2 + 0.9690x_3 + 0.0035x_4 + 0.0341$$

$$R = 0.9902 \quad S = 3.5798 \times 10^{-2} \quad FF = 728.6512$$

$$y_{Mg} = 0.0003x_1 + 0.0013x_2 + 0.3069x_3 - 0.0004x_4 - 0.0839$$

$$R = 0.9927 \quad S = 2.0090 \times 10^{-3} \quad FF = 333.6304$$

式中 R 为复相关系数, S 为最终剩余标准差, FF 为最终 F 的计算值。线性回归各因子的回归系数并不能直接说明各因子的贡献大小, 因为各个因子所用的单位和量纲不同, 回归因子的系数没有可比性, 所以采用标准回归系数进行比较, 各个回归因子对营养元素积累贡献大小的顺序为: N, 叶干重 > 叶面积 > 叶含

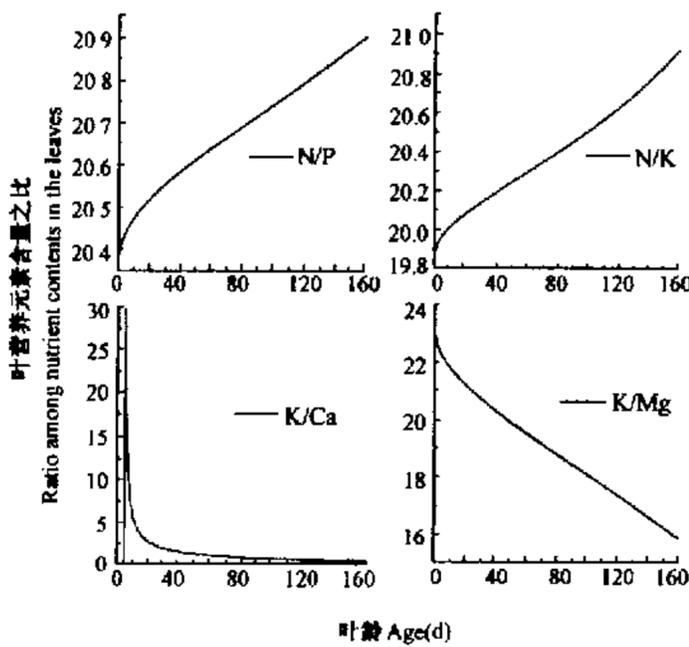


图 5 锐齿栎林叶内 N/P, N/K, K/Ca, K/Mg 季节变化
Fig. 5 Seasonal variation of foliage N/P, N/K, K/Ca and K/Mg in the sharptooth oak stands

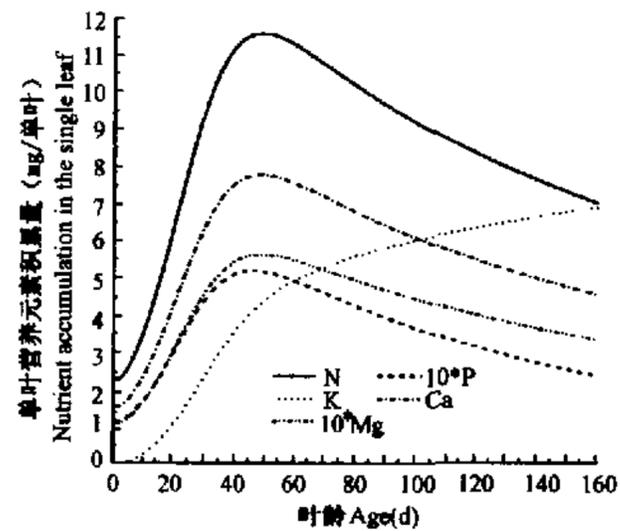


图 6 锐齿栎林个体单叶营养元素含量动态
Fig. 6 Seasonal variation of nutrient accumulation contents in single leaf of the individual in the sharptooth oak stands

水率>叶龄;P,叶干重>叶面积>叶含水率>叶龄;K,叶干重>叶含水率>叶面积>叶龄;Ca,叶龄>叶干重>叶面积>叶含水率;Mg,叶干重>叶含水率>叶面积>叶龄。

可见,叶内营养元素积累量随叶龄的增加,Ca 积累量逐渐增加,N、P、K、Mg 积累量逐渐降低;随叶干重、叶面积的增加,叶内 N、P、K、Ca、Mg 积累逐渐增加;随叶含水率的增加,叶内 N、P、K、Mg 积累量逐渐降低,而 Ca 的积累量逐渐增加。

4 结论

(1) 锐齿栎个体单叶面积和干重的季节生长动态呈不同的 S 型曲线,个体叶面积叶干重比的季节变化呈不完全 S 型曲线。叶从萌发到落叶持续 160d 左右,展叶第 1 周,叶重量绝对增长量快于叶面积的增加,之后相反。全部变化过程表现为叶面积增长迅速,较早达到稳定,叶重量增加相对缓慢,持续时间较长。

(2) 叶内营养元素含量的季节变化呈明显规律性。叶内 N、P、K 含量,刚展叶很高,展叶期明显下降,之后逐渐下降,落叶期显著下降,Ca 的相反;叶内 Mg 含量展叶期较高,随季节变化始而明显下降,继而趋于稳定且降低。不同叶龄叶内营养元素含量顺序不同,展叶初期 $N > K > Ca > Mg > P$,生长末期 $N > Ca > K > P > Mg$ 。

(3) 整个生长期,叶内具有较高的 N/P、N/K,且随季节变化比单个 N、P、K 含量变化更稳定;K/Ca 在展叶初期很高,随着叶生长的稳定,其变化也逐渐稳定;但叶内 K/Mg 的变化趋于逐渐降低。个体叶内 N、P、K、Mg 之间存在显著正相关,而 Ca 与 N、P、K、Mg 之间均呈显著的负相关。

(4) 光合器官营养元素积累量季节变化也呈现一定的规律性,展叶第 1 周,元素积累量随叶面积和叶干重的迅速增加而增大,之后增率变慢;第 45~50 天时,叶内 N、P、K 和 Mg 含量达峰值,之后逐渐降低;但叶内 Ca 积累量随叶龄一直处于上升趋势。叶内营养元素积累量与叶生长发育有着密切的关系。

参考文献

- [1] 中国植被编委会. 中国植被. 北京:科学出版社,1983.
- [2] 杨茂生,李广潮,陈东升,等. 秦岭森林分类与主伐更新. 西安:陕西科学技术出版社,1994. 46~73.
- [3] 朱志诚. 秦岭尖齿栎林的初步研究. 西北植物研究,1983,3(2):122~132.
- [4] 雷瑞德,王建让,谢应忠. 秦岭南坡林地涵养水分功能的初步研究. 陕西林业科技,1985,(5):20~32.
- [5] 杨茂生,唐 琳. 秦岭辛家山林区锐齿栎林水源涵养功能的若干特点. 西北林学院学报,1991,(1):1~7.
- [6] 唐 琳. 锐齿栎林林冠截留与大气降水量的关系. 西北林学院学报,1992,(4):8~13.
- [7] 雷瑞德,党坤良,尚康兵. 秦岭林区森林水文效应的研究. 中国森林生态系统定位研究. 哈尔滨:东北林业大学出版社,1994. 223~234.
- [8] 雷瑞德,唐 琳. 人为活动对锐齿栎水文功能的影响. 中国森林生态系统定位研究. 哈尔滨:东北林业大学出版社,1994. 235~244.
- [9] 党坤良. 秦岭火地塘林区不同林地土壤径流特征的研究. 中国森林生态系统定位研究. 哈尔滨:东北林业大学出版社,1994. 252~260.
- [10] 王建让. 秦岭火地塘林区不同林分的枯枝落叶层的测定及其在水源涵养中的意义. 西北林学院学报,1984,(1):35~42.
- [11] 党坤良,雷瑞德,张硕新. 关于秦岭火地塘林区锐齿栎林林地土壤酸化特征的研究. 西北林学院学报,1997,12(1):1~7.
- [12] Bormann F H, et al. Patterns in a Forested Ecosystem, (Ecological Studies), SpringerVerlag- New York, 1979: 1~253.
- [13] Davis G W and Richardson D M. Mediterranean-Type Ecosystems, The Function of Biodiversity (Ecological Studies 109), Springer-Verlag Berlin Heideberg, 1995: 1~366.
- [14] 高甲荣. 陕西省几个林区油松人工林生物循环及营养元素含量动态的研究(硕士论文). 西北林学院,1986:14~41.
- [15] 张硕新,刘光哲. 华山松针叶营养元素含量的季节变化. 西北林学院学报,1990,5(1):8~14.
- [16] Tamm C O. Studies on forests nutrient I; seasonal variation in the nutrient of Conifer needles. Medd. skgs-forskm. Inst. Stockn 45:1~34.
- [17] 陈存根,龚立群,彭 鸿. 秦岭林区锐齿栎林木个体生长分析. 西北林学院学报,1994,9(1):1~7.
- [18] 陈存根,龚立群,彭 鸿,等. 秦岭锐齿栎林的生物量和生产力. 西北林学院学报,1996, 11(Suppl):103~114.
- [19] 李秋元,陈海兵. 锐齿栎叶面积叶干重研究初报. 西北林学院学报,1993, 8(4):24~29.
- [20] 李秋元,杨茂生. 锐齿栎林分叶长宽比和叶干重面积比的变化. 西北林学院学报,1994, 9(1):8~11.
- [21] Hunt R. 植物生长分析. 北京:科技出版社,1980. 19~34.
- [22] 东北林学院主编. 森林生态学. 北京:中国林业出版社,1984. 59~60.