

# 青冈常绿阔叶林氮的生物循环

于明坚<sup>1</sup>, 徐学红<sup>1</sup>, 李铭红<sup>2</sup>, 付海龙<sup>1</sup>

(1. 浙江大学生命科学学院, 浙江 杭州 310029; 2. 浙江师范大学化学与生命科学学院, 浙江 金华 321004)

**摘要:**对分布于浙江建德的青冈常绿阔叶林 N 的生物循环进行了研究。群落各代表种类的 N 浓度在 0.49%~1.64% 之间, 其中下木层、草本层和藤本植物中 N 的浓度远大于乔木层和亚乔木层的种类; 乔木层和亚乔木层 4 种器官中 N 的浓度基本为叶>枝>根>干, 其他层次的种类则为地上部分>地下部分。乔木层青冈不同器官中 N 浓度的高低顺序为: 花序>嫩叶>老叶>嫩枝>老枝>细根>树干、粗根。各器官中 N 浓度的季节变化不是很大, 其根、枝和叶中的 N 浓度均在秋季(10 月份)最高; 下木层青冈各部位 N 浓度在 1 月份最高。不同径级青冈中 N 浓度变化无明显规律。N 元素在不同类型凋落物中的浓度范围为 0.74%~2.30%, 降水和穿透水中的 N 浓度分别为 0.000038% 和 0.00009%, N 在死地被层中的浓度为 1.94%, 土壤中 N 的浓度为 0.59%。N 在植物群落中现存量为 1025.28 kg/hm<sup>2</sup>, 死地被层中积累量为 224.88 kg/hm<sup>2</sup>, 土壤(A<sub>0</sub>~B 层)中储存量为 55151 kg/hm<sup>2</sup>。群落中 N 的存留量为 119.47 kg/(hm<sup>2</sup>·a); 归还量为 84.13 kg/(hm<sup>2</sup>·a), 其中通过凋落物的为 78.49 kg/(hm<sup>2</sup>·a), 通过穿透水的为 5.64 kg/(hm<sup>2</sup>·a); 吸收量为 203.60 kg/(hm<sup>2</sup>·a)。降水输入了 4.88 kg/(hm<sup>2</sup>·a) 的 N。

**关键词:**青冈; 常绿阔叶林; 氮循环; 循环速率; 利用效率

## Biocycle of nitrogen in a *Cyclobalanopsis glauca* dominated evergreen broad-leaved forest in East China

YU Ming-Jian<sup>1</sup>, XU Xue-Hong<sup>1</sup>, LI Ming-Hong<sup>2</sup>, FU Hai-Long<sup>1</sup> (1. College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310012, China; 2. College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(4): 740~748.

**Abstract:** The nitrogen cycling was elucidated in a about 40-year-old subtropical evergreen broad-leaved forest dominated by *Cyclobalanopsis glauca* growing on red soil in Zhejiang Province. The samples of the organs in representative species in various layers, litterfall, precipitation, throughfall, litter layer, and soil layer were collected. The concentration of nitrogen in plant materials were analyzed by 2400CHN made by Perkin-Elmer Ltd., and that in water and soil samples was measured using a half dram procedure followed by colorimetric analysis. The results showed that;

The concentrations of N in the representative species ranged from 0.49% to 1.64%. The order of which in various layers were liana and herb layers > understory layer > tree and subtree layers, and that in various organs were leaf > branch > root > trunk; overground parts > underground parts. The sequences of the concentrations of N in *C. glauca* were understory > tree > subtree layer, young and highly growing > old organs, reproductive > vegetative organs. Seasonal dynamics of the concentrations of N in *C. glauca* in the tree and subtree layers showed comparatively stable, it was less high in autumn (October) in root, branch, and leaf in the tree layer, and was less high in January in the understory. There hadn't evident changing regularity of the concentrations in of N in varying diameter classes. The concentrations of N in the litterfall, precipitation, throughfall, litter layer, and soil were 0.74%~2.30%, 0.000038%, 0.00009%, 1.94%, and 0.59% respectively.

**基金项目:**国家自然科学基金资助项目(30200034); 浙江省自然科学基金资助项目(301026)

**收稿日期:**2004-06-25; **修订日期:**2004-12-08

**作者简介:**于明坚(1968~), 男, 浙江浦江人, 博士, 副教授, 主要从事植物生态学与保护生物学研究。

**Foundation item:** National Natural Science Foundation of China (No. 30200034), the Natural Science Foundation of Zhejiang Province (No. 301026)

**Received date:** 2004-06-25; **Accepted date:** 2004-12-08

**Biography:** YU Ming-Jian, Ph. D., Associate professor, mainly engaged in plant ecology and conservation biology. E-mail: ymj918@mail. hz. zj. cn.

The standing crop of N in the plant community was 1025.28 kg/hm<sup>2</sup>, accumulation amount in the litter layer was 224.88 kg/hm<sup>2</sup>, reserve in the soil was 55151 kg/hm<sup>2</sup>. Retention of N was 119.47 kg/(hm<sup>2</sup> · a), return of it was about 84.13 kg/(hm<sup>2</sup> · a), in which via litterfall was 78.49 kg/(hm<sup>2</sup> · a), via throughfall was 5.64 kg/(hm<sup>2</sup> · a). Absorption of N was 203.60 kg/(hm<sup>2</sup> · a). Annual input of N through incident precipitation was 4.88 kg/hm<sup>2</sup>.

Three indexes of nitrogen cycling rate were used in this study, which were the representative of vegetation. Comparing with other forest types, cycling rate of nitrogen in the community was lower than deciduous broad-leaved forests, rain forests and mangroves; and was moderate among evergreen broad-leaved forests. Two indexes of nitrogen use efficiency were used in this study too, practical definition of them were NPP divided by nitrogen uptake; and is the ratio of litterfall; return via litter fall. Nitrogen use efficiencies mentioned above of this forest were 142 and 61, which were moderate among the forest types cited in this paper. In according to the characters of the biocycle of phosphorous, it was concluded that the nitrogen availability in the soil of this forest was not lower, and phosphorous not nitrogen was the limiting factor of the growth of plants in this community.

**Key words:** *Cyclobalanopsis glauca*; evergreen broad-leaved forest; nitrogen cycling; cycling rate; use efficiency

文章编号:1000-0933(2005)04-0740-09 中图分类号:Q948.1 文献标识码:A

森林生态系统的养分循环是群落有机物产生的首要过程<sup>[1]</sup>。养分的利用、循环和流动是有机物和土壤系统内部及其相互之间枢纽<sup>[2]</sup>。20 世纪 50~60 年代,国外学者关于森林生态系统中养分的作用及系统内循环各过程的研究已较系统,特别是 IBP 和 MAB 实施以后有大量的成果产生<sup>[1~6]</sup>。我国关于森林生态系统营养元素循环方面的工作主要从 20 世纪 80 年代以后开始,也取得了不少成果<sup>[7,8]</sup>。

N 作为生命元素,其生物循环在维持生态系统格局及过程中具有极其重要作用<sup>[9]</sup>。近十年来国内外对森林生态系统 N 的生物循环研究很多,提出了一些新的方法、理论和机制,但以往研究大部分集中于温带和热带森林<sup>[10~20]</sup>,而对亚热带常绿阔叶林(尤其对分布于我国中亚热带东部的典型常绿阔叶林)仅有零星报道<sup>[11]</sup>。

浙江省建德林场的青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)常绿阔叶林具典型常绿阔叶林的基本性质,是中亚热带东部常绿阔叶林的代表类型之一<sup>[21,22]</sup>。因此,研究青冈林中 N 的生物循环,对进一步研究该生态系统其它结构和功能,以及了解典型常绿阔叶林氮素循环特征,为揭示常绿阔叶林生态系统生产力的维持机理和实现可持续经营提供理论依据。

## 1 研究方法

### 1.1 样地设置

研究地设置在浙江省建德林场泅江分场,其气候、地理条件、青冈常绿阔叶林的基本特征以及样地设置、样品采集和数据处理方法见已发表的文章和以前的工作<sup>[15,16]</sup>。

样地大小为 0.2 hm<sup>2</sup>(50×40 m<sup>2</sup>),样地划成 I~IV 4 个对称小区,其中 I 与 IV 小区各设 10 个小样地作为小型凋落物回收器和分解袋放置地点, I 与 IV 小区的中央各放置一个雨量器收集穿透雨; II 与 III 小区内设置了 10×10 m<sup>2</sup> 的大型凋落物(大枯枝)回收样地 4 个;在每个回收样地里挖掘 1 个土壤剖面,作为土壤取样处。草本植物枯叶在样地内随机取样。活植物体和死地被物的取样在周围同型群落内进行。

### 1.2 样品采集

**1.2.1 植物代表种类的取样** 青冈是群落的建群种,把它作为乔木层、亚乔木层和下木层的主要研究对象,乔木层的青冈分 5 个胸径径级取样(≥15 cm;13~14 cm;11~12 cm;9~10 cm;7~8 cm 和 5~6 cm);亚乔木层青冈分 3 个基径径级(≥5 cm;3~4 cm 和 1~2 cm);下木层的青冈则归入基径<1 cm。此外,还选择乔木层、亚乔木层和下木层各 4 种,草本层 2 种及 1 种藤本作为代表种类进行取样,它们均在各自的层次中占据了重要地位(表 1)。乔木层和亚乔木层代表种类取枝、叶、干、根各器官的样品,下木层、草本层和藤本植物均取地上部分和地下部分两个混合样品<sup>[15,16]</sup>。取样周期为 1 年 4 个季节。

**1.2.2 凋落物及草本枯死体的取样** 凋落物采集包括大枯枝和小型凋落物的采集。大枯枝(最小直径≥1.0 cm)每月底收集 1 次;同时每个月(凋落高峰期半月)收集 1 次回收器内的小型凋落物,区分出小枯枝(最小直径<1.0 cm)、果实、枯叶及其它凋落物(包括花、芽、芽鳞和树皮等),再将枯叶分为青冈、石栎、栎属种类、其它常绿种和其它落叶种 5 个组分。偶数月底对草本植物的优势种狗脊蕨(*Woodwardia japonica*)和苔草(*Carex* spp.)枯叶进行混合取样。取样和收集周期为 2a。

**1.2.3 降水和冠流的取样** 在群落外的空旷地上放置 1 个雨量器(MS-1 型),在林内放置 2 个,每次降水之后收集空旷地降水与穿透雨,测试每月水样中的 N 浓度,周期 1a。

**1.2.4 土壤与死地被层的取样** 在样地内挖掘 4 个土壤剖面,在偶数月末分 A<sub>0</sub>、A、B 3 个土层取土壤样品。周期 2 年。在样地

外设 2 条样带,每隔 5m 设 20 个 0.5×0.5m<sup>2</sup> 的小样方,对死地被层分 L、F、H 3 个亚层取样,取样时间为 5 月份和 10 月份。

1.3 室内测试及数据处理

植物样品 N 的测定:先将植物样品燃烧,然后采用美国 Perkin-Elmer 公司生产的 2400CHN 元素分析仪;水样和土样中 N 元素含量的测定均采用半微量凯氏定氮法。

N 浓度的平均值计算用加权平均法(即根据各种类、器官或层次中的生物量和 N 浓度加权)<sup>[15,16,21]</sup>。

植物群落中养分循环速率(cycling rate)用植被中养分的周转率测算<sup>[16]</sup>,计算方法有 3 种:(1)养分的归还量和现存量之比(CR1);(2)养分吸收量和现存量之比(CR2);(3)养分年归还量和吸收量之比(CR3)。

植物群落养分利用效率(nutrient use efficiency)引用普遍采用的 Vitousek 的方法<sup>[23]</sup>,即:(1)净第一生产力(NPP)和养分的年吸收量之比(UE1);(2)小型凋落物量与通过凋落物的养分归还量(UE2)。

2 结果与分析

2.1 植物群落中的 N 浓度

2.1.1 各层次代表种类中的 N 浓度 各层次代表种类个体中的 N 浓度在 0.49%~1.64%之间(表 1),其中香花崖豆藤、苔草中的 N 浓度较高,而石栎、冬青和欒木中 N 浓度较低。各层次中,以藤本植物的 N 浓度最高,下木层和草本层的 N 浓度次之,且上述三者的 N 浓度都远高于乔木层和亚乔木层的种类,表明下木层、草本层植物对养分元素有较强的积累能力。这是下木层、草本层处于群落最底层、光合补偿点相对较低的一种适应<sup>[24]</sup>。青冈的 N 浓度呈现下木层(幼苗)>乔木层(大树)>亚乔木层(幼树)的现象,呈一种随年龄增大,浓度先下降再上升的趋势。表明青冈在幼苗期有较高的元素需求和利用效率,到一定发育阶段,由于高生长占主导,而 N 是非结构性营养元素而含量下降,青冈一旦到达林冠层后,随光照强度增大,N 的积累又有所增加。总体而言,乔木层和亚乔木层各种类 N 的浓度差异不大,与其他主要的伴生种类相比,青冈 N 的浓度仅略高,但没有表现出明显优势(表 1,图 1)。

表 1 群落各层次代表种类中的 N 浓度(%)  
Table 1 Concentration of nitrogen(%) in representative species of various layers in the community

| 层次/种类<br>Layer/species                                 | 浓度<br>(%) | 层次/种类<br>Layer/species              | 浓度<br>(%) |
|--------------------------------------------------------|-----------|-------------------------------------|-----------|
| 乔木层 Tree layer                                         |           | 亚乔木层 Subtree layer                  |           |
| 青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>                       | 0.68      | 青冈 <i>C. glauca</i>                 | 0.62      |
| 石栎 <i>Lithocarpus glaber</i>                           | 0.53      | 冬青 <i>Ilex purpurea</i>             | 0.49      |
| 甜槠 <i>Castanopsis eyrei</i>                            | 0.59      | 厚皮香 <i>Ternstroemia gymnanthera</i> | 0.58      |
| 短柄枹 <i>Quercus. serrata</i> var. <i>brevipetiolata</i> | 0.62      | 欒木 <i>Loropetalum chinese</i>       | 0.53      |
| 拟赤杨 <i>Alniphyllum fortunei</i>                        | 0.65      | 映山红 <i>Rhododendron simsii</i>      | 0.56      |
| 下木层 Understory                                         |           | 藤本植物和草本层 Liana and herb layer       |           |
| 青冈 <i>C. glauca</i>                                    | 0.96      | 香花崖豆藤 <i>Millettia dielsiana</i>    | 1.64      |
| 毛花连蕊茶 <i>Camellia fraterna</i>                         | 0.77      | 狗脊蕨 <i>Woodwardia japonica</i>      | 0.97      |
| 乌药 <i>Lindera aggregata</i>                            | 0.83      | 苔草 <i>Carex</i> spp.                | 1.63      |
| 短尾越桔 <i>Vaccinium carlesii</i>                         | 0.76      |                                     |           |
| 紫金牛 <i>Ardisia japonica</i>                            | 0.90      |                                     |           |

各层次代表种类不同器官中 N 的浓度存在一定差异,乔木层和亚乔木层各种类器官浓度大小排序基本为叶>枝>根>干,其他层次则为地上部分>地下部分(图 1)。此因 N 主要处于原生质中,植物幼嫩部位和生命活动旺盛的叶、枝中的原生质丰富,N 的浓度就高,而相对老化的器官如根、干中 N 的浓度则较低。地下部分的根系 N 含量不高,是因为根中木质部所占比例大的缘故<sup>[21]</sup>。

2.1.2 青冈体内 N 浓度的器官、季节和径级变化 青冈个体不同器官中 N 浓度其大小顺序为:花序>嫩叶>老叶>嫩枝>老枝>细根>树干、粗根,最高者(花序)为最低者(树干、粗根)的 10 倍多(图 2)。

不同季节乔木层和亚乔木层青冈个体的 N 浓度变化较为平稳,且折线的走势类似(图 3),源于乔木层和亚乔木层中主要贮藏器官树干占的比重都较大<sup>[21]</sup>。

乔木层的青冈各器官中 N 浓度的季节变化不显著,叶中的浓度以夏季(7 月份)为最低,可能与夏季因光合和呼吸作用均较强而引起的 N 的供应不足有关(在关于光合作用的研究中有此结果,但由于夏季呼吸作用最强,故净光合速率并不大<sup>[25]</sup>)。青冈乔木的根、枝和叶中的 N 浓度均在秋季(10 月份)最高,表明 10 月份是青冈乔木的生长旺盛期。亚乔木层青冈中 N 浓度的季节变化与乔木层类似,但由于其处于林冠亚层,夏季光线不如达到主林层的强,故没有出现叶中 N 浓度的低谷;此外,根中 N 的浓度在 7 月份最高,说明此时根中吸收了较多的 N,并与叶中 N 浓度相关。下木层的青冈中,N 浓度无论在地上还是地下,均呈 1

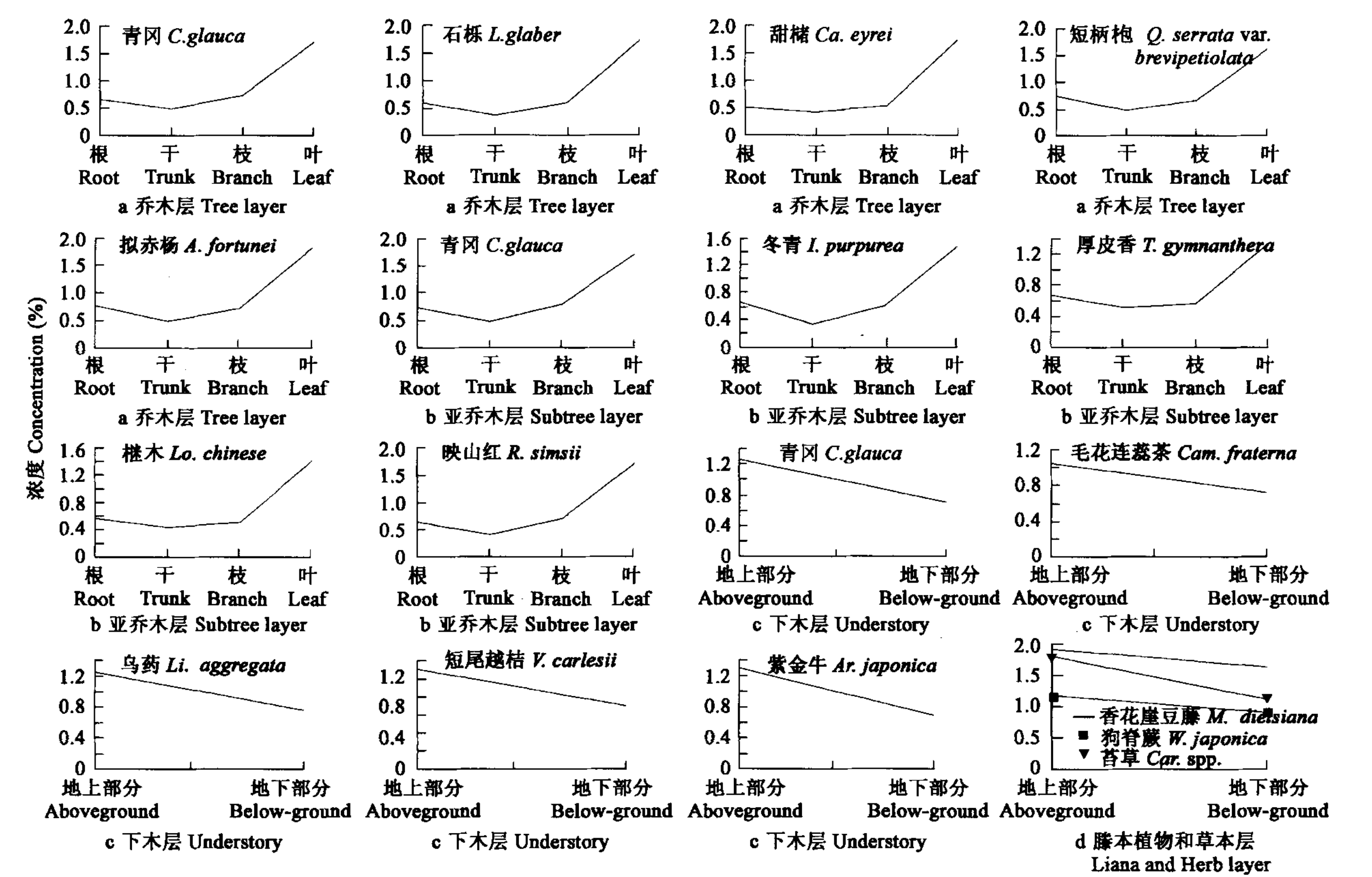


图 1 群落几个层次代表种类不同器官(部位)中的 N 浓度

Fig. 1 Concentration of nitrogen in different organs or parts of representative species in various layers

月份最高、4 月份最低之势,说明在冬季有一定积累的现象,为下一个快速生长周期做好充分准备。

图 4 中 I 级为青冈幼苗(基径<1 cm),X 级为胸径≥15 cm 的大树。叶片中的 N 浓度以胸径≥15 cm 时最低,其它阶段较为稳定;根中的 N 浓度以胸径在 11~12 cm 时最高,13~14cm 时最低,其它阶段也较稳定。总体而言,不同径级(不同生长阶段)青冈对 N 的积累变化不大、规律不明显。因此,在自然森林群落中,以植物个体所处的不同层次分析不同生长阶段的养分浓度状况,是更为合理的方法。

2.2 生态系统其他组分中 N 的浓度

不同类型凋落物(本文中草本植物枯叶也被视为凋落物,与木本植物的凋落物放在一起分析)中的 N 的浓度范围为 0.74%~2.30%,各类型凋落物中 N 元素浓度的大小排序基本为:其他凋落物>栎属种类枯叶>石栎枯叶>青冈枯叶>其他落叶种类枯叶>草本枯叶>其他常绿种类枯叶>小枯枝>落果>大枯枝;其变幅及排序与活植物体各代表种类器官中的规律相似(图 2,表 2)。

图 5 显示了凋落物中 N 浓度的季节动态。落叶种类枯叶和落果从夏季到 12 月底,N 浓度呈下降趋势,表明 N 在其中的回收比较明显。青冈和石栎的大量换叶期分别在 4 月份和 6 月份但其 N 浓度仅略有下降。大、小枯枝的季节变化均不明显。

穿透水中的 N 离子浓度是降水中的 2.4 倍,表明降水在经过林冠层的时候有一部分 N 已经被淋溶出来。死地被层 L 亚层与新鲜凋落物 N 元素的比值为 1.2,反映 L 亚层 N 淋溶性较低,且还有一定程度的富集。N 在 H 层的浓度明显低于其上的 L、F 两个亚层,这是因为微生物分解凋落物时需大量的蛋白质合成,从而造成了 N 向凋落物中输入的固持现象,以及同时发生固氮微生物对空气中 N 的固定和降水中 N 的输入<sup>[26]</sup>。同时,由于 N 的固定和反硝化作用是在土壤表面进行,土壤中 N 浓度从 A<sub>0</sub> 层

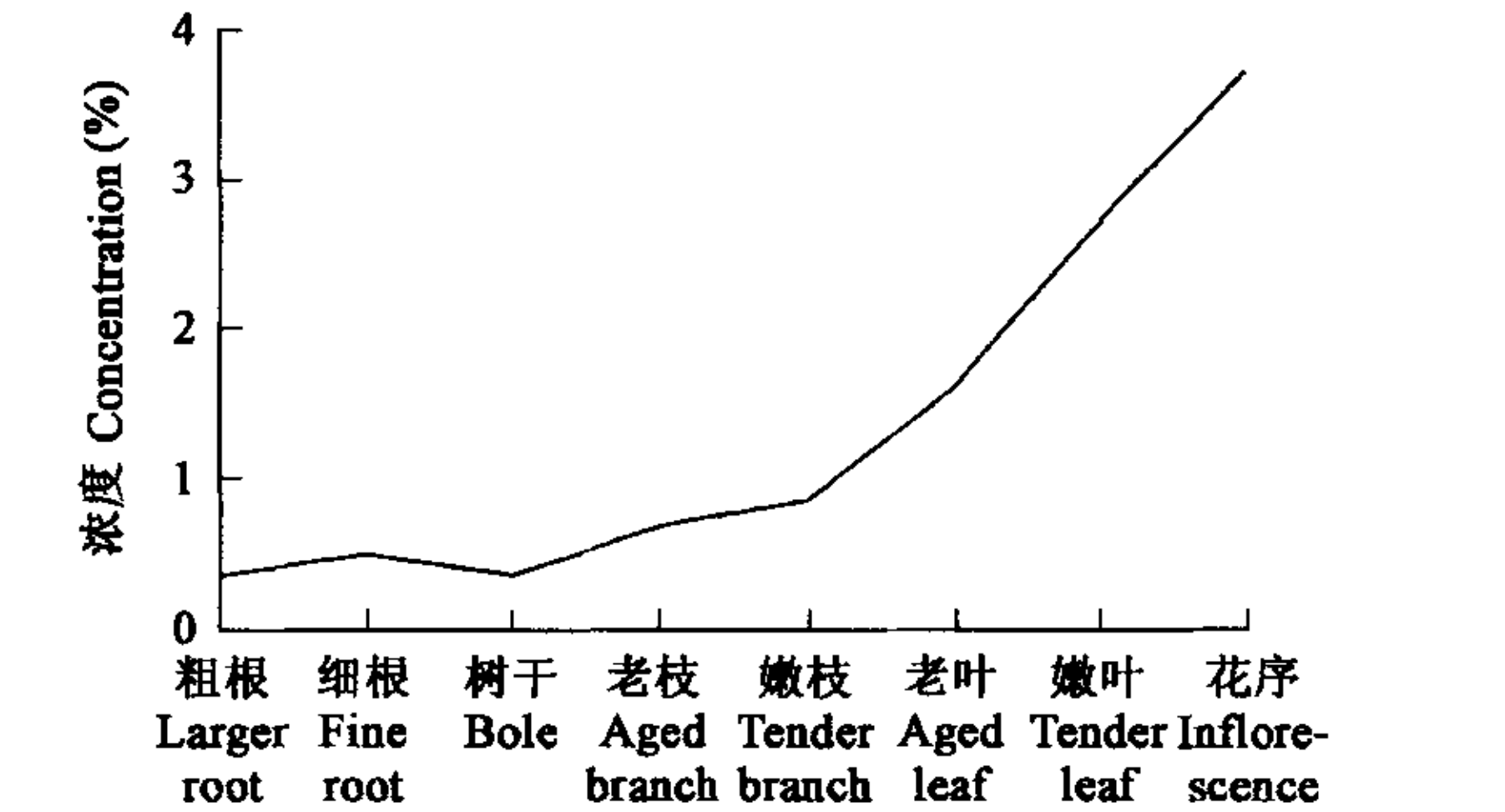


图 2 两株青冈乔木不同器官中的 N 浓度

Fig. 2 Concentration of nitrogen in different organs of two *C. glauca* trees

往下到 A、B 层明显减少(表 2)。

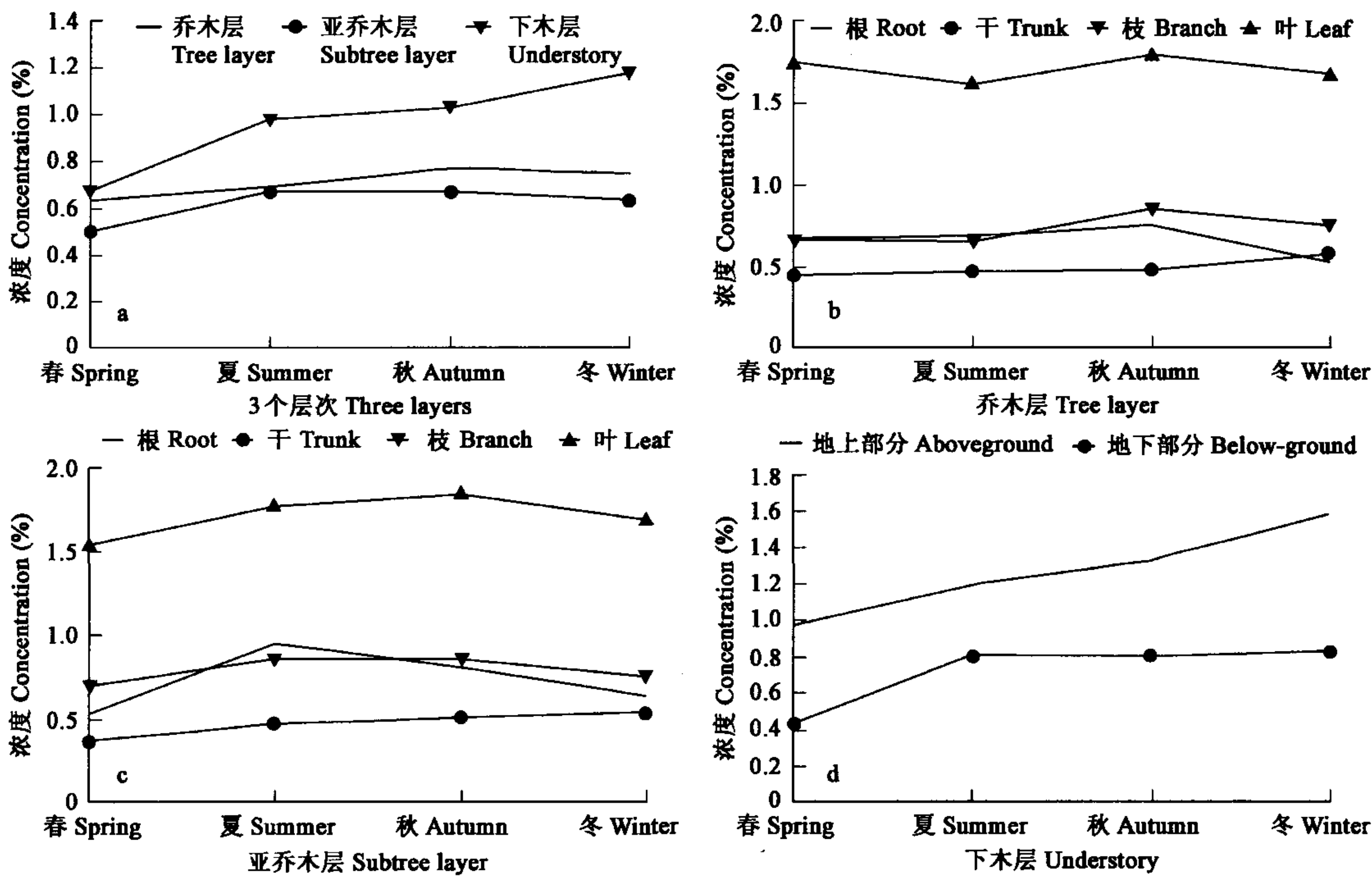


图 3 各层次青冈不同器官(部位)中 N 浓度的季节变化

Fig. 3 Seasonal dynamics of the concentration of nitrogen in different parts of *C. glauca* in various layers

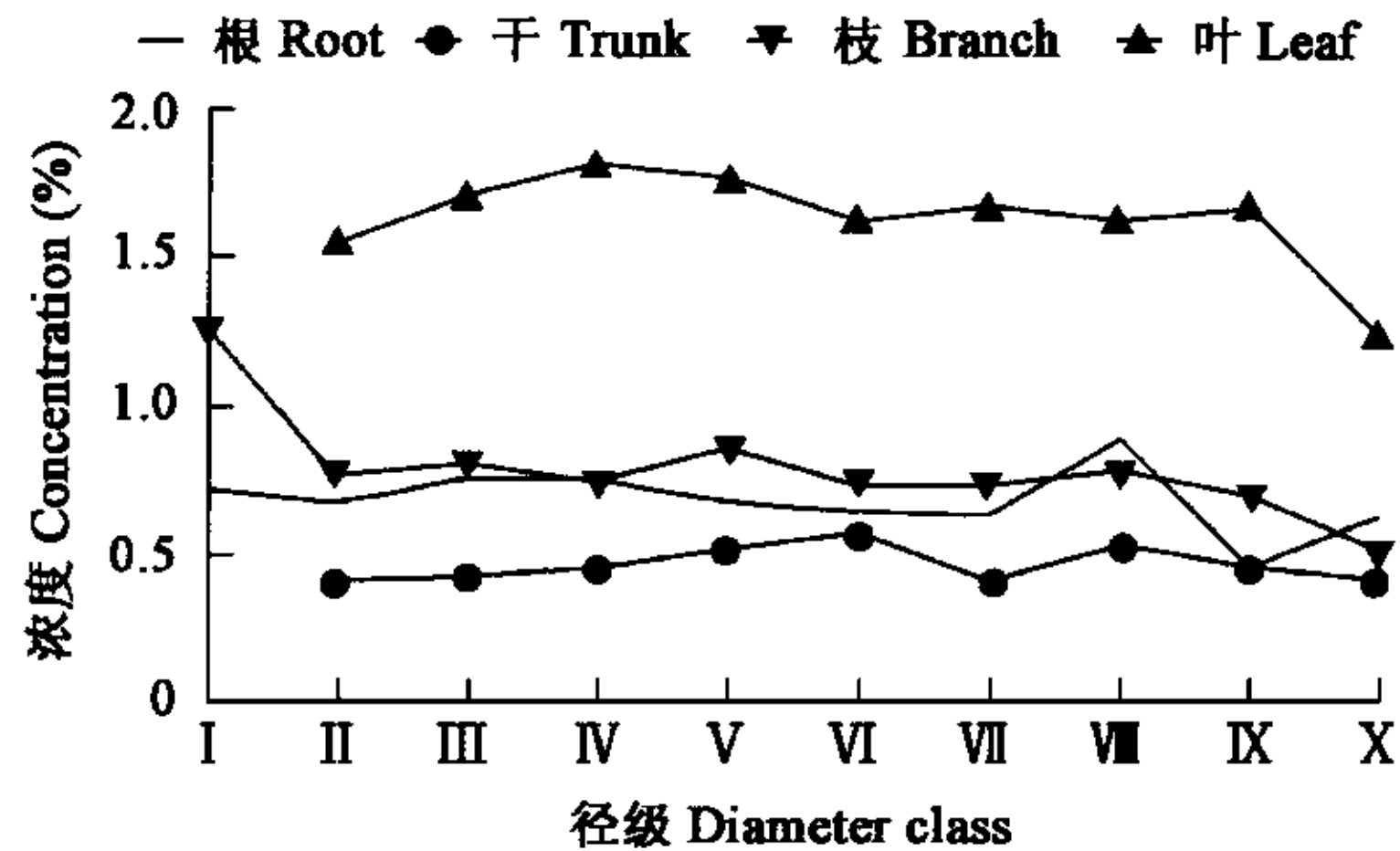


图 4 不同径级青冈各器官(部位)中 N 的浓度

Fig. 4 Concentration of nitrogen in various organs of *C. glauca* in different diameter classes

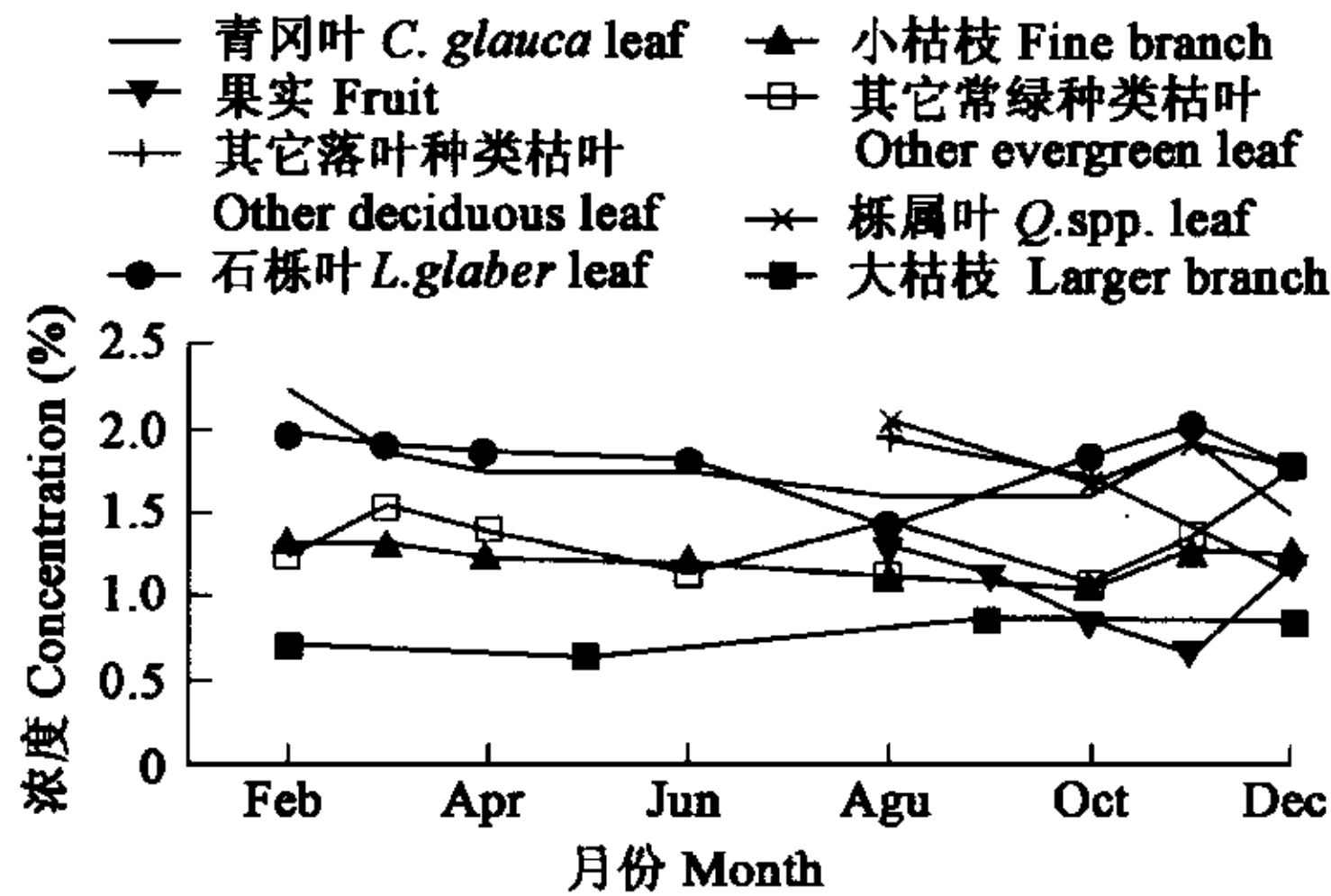


图 5 几种凋落中 N 浓度的季节动态

Fig. 5 Seasonal dynamics of the concentration of nitrogen in several litter types

表 2 生态系统其它组分中的 N 浓度

Table 2 Concentration of nitrogen of other components in the ecosystem(%)

| 凋落物 Litterfall                              | N 浓度 N concentration(%) | 降水 Incident precipitation             | N 浓度 N concentration(%) |
|---------------------------------------------|-------------------------|---------------------------------------|-------------------------|
| 青冈枯叶 <i>C. glauca</i> leaf                  | 1.81                    | 穿透水 Throughfall                       | 0.000038                |
| 石栎枯叶 <i>L. glaber</i> leaf                  | 1.84                    | 死地被层 Litter layer                     | 0.000090                |
| 其它常绿种类枯叶 Leaf of other evergreen species    | 1.48                    | L 亚层 Litter sublayer                  | 1.94                    |
| 栎属种类枯叶 <i>Quercus. spp.</i> leaf            | 2.06                    | F 亚层 Duff sublayer                    | 2.06                    |
| 其它落叶种类枯叶 Leaf of other summer-green species | 1.73                    | H 亚层 Humus sublayer                   | 0.88                    |
| 小枯枝 Fine branch                             | 1.27                    | 平均 Mean                               | 1.59                    |
| 大枯枝 Larger branch                           | 0.74                    | 土壤 Soil                               |                         |
| 落果 Fruit                                    | 1.07                    | A <sub>0</sub> 层 A <sub>0</sub> layer | 0.59                    |
| 其它凋落物 Miscellaneous                         | 2.30                    | A 层 A layer                           | 0.29                    |
| 草本枯叶 Leaf of herbs                          | 1.61                    | B 层 B layer                           | 0.22                    |
|                                             |                         | 平均 Mean                               | 0.24                    |

2.3 青冈林生态系统中 N 的总量及其分布

植物群落中 N 的总现存量为 1025.28 kg/hm<sup>2</sup>,其分配特征与生物量相似<sup>[21]</sup>,89%左右的 N 分配在乔木层中。死地被层 N 的积累量在 L 亚层、F 亚层中的分配量几乎是 H 亚层的两倍。死地被层中 N 积累量虽少(仅占整个生态系统的 0.40%),但其在植物-死地被层-土壤-植物之间 N 的生物循环中起着关键作用,因作为与光合作用同样重要的生态系统调节器——分解作用就在此进行。土壤中 N 的储存量最大,占整个生态系统的 97.78%,其中 B 层储量最高,A<sub>0</sub> 层最低,其储存量的层次分配与各层厚度有关(表 3),充分说明土壤是生态系统 N 循环的一个重要环节。

表 3 生态系统 N 的总量及其分配  
Table 3 Amount and distribution of nitrogen in the ecosystem (kg/(hm<sup>2</sup>))

| 组分 Components                                |                |                |                 |                   |             |               | 合计<br>Total |
|----------------------------------------------|----------------|----------------|-----------------|-------------------|-------------|---------------|-------------|
|                                              | 层次<br>Layer    | 乔木层<br>Tree    | 亚乔木层<br>Subtree | 下木层<br>Understory | 草本层<br>Herb | 藤本植物<br>Liana |             |
| 植物群落中现存量 Standing crop in the community(%)   |                | 913.17         | 75.68           | 26.38             | 1.85        | 8.20          | 1025.28     |
|                                              |                | 89.07          | 7.38            | 2.57              | 0.18        | 0.80          | 1.82%       |
|                                              |                | L              |                 | F                 | H           |               |             |
| 死地被层中积累量 Accumulation in the litter layer(%) | 亚层<br>Sublayer | 81.67          |                 | 97.44             | 45.77       |               | 224.88      |
|                                              |                | 36.32          |                 | 43.30             | 20.35       |               | 0.40%       |
|                                              |                | A <sub>0</sub> |                 | A                 | B           |               |             |
| 土壤中储存量 Reserve in the soil(%)                | 层次 Layer       | 1477           |                 | 20609             | 33065       |               | 55151       |
|                                              |                | 26.78          |                 | 37.37             | 59.95       |               | 97.78%      |

2.4 青冈生态系统 N 的生物循环

2.4.1 N 循环中的各分量 群落中 N 的存留量与现存量类似,存留量中 88.26%的 N 由乔木层积累(表 4)。

凋落物中被动物采食部分的量很小,可不予考虑<sup>[15]</sup>;降水被林冠截留后通过穿透水和茎流两种形式到达地表的过程中对群落的养分进行淋溶,组成养分归还量的一部分<sup>[27]</sup>。由于茎流很小(小于穿透水的 3%)<sup>[28,29]</sup>,故本文 N 归还量仅以凋落物和穿透水来测算。N 主要以凋落物的形式归还至地表,其中乔木层植物的叶占了大部分,为 68.40%;通过穿透水归还的 N 量为 5.64 kg/(hm<sup>2</sup>·a),比每年通过降水输入青冈林的 N 量略多。

表 4 生态系统 N 的生物循环中各分量  
Table 4 Components of biocycle of nitrogen in the ecosystem (kg/(hm<sup>2</sup>·a))

| 组分 Components                        |             |             |                                 |                   |                         |                          | 合计 Total |
|--------------------------------------|-------------|-------------|---------------------------------|-------------------|-------------------------|--------------------------|----------|
|                                      | 层次<br>Layer | 乔木层<br>Tree | 亚乔木层<br>Subtree                 | 下木层<br>Understory | 草本层<br>Herb             | 藤本植物<br>Liana            |          |
| 存留量 Retention(%)                     |             | 105.45      | 9.68                            | 2.56              | 0.66                    | 1.12                     | 119.47   |
|                                      |             | 88.26       | 8.10                            | 2.14              | 0.56                    | 0.94                     |          |
|                                      | 枝<br>Branch | 叶<br>Leaf   | 木本植物其它<br>Other organs in woods | 草本<br>Herb        | 通过凋落物<br>Via litterfall | 通过穿透水 Via<br>throughfall |          |
| 归还量 Return(%)                        | 12.17       | 57.55       | 7.20                            | 1.57              | 78.49                   | 5.64                     | 84.13    |
|                                      | 14.47       | 68.40       | 8.56                            | 1.87              | 93.30                   | 6.70                     |          |
| 吸收量 Absorption                       |             |             |                                 |                   |                         |                          | 203.60   |
| 降水输入 Input of incident precipitation |             |             |                                 |                   |                         |                          | 4.88     |

吸收量为存留量和归还量之和<sup>[7]</sup>,青冈林每年从土壤(极少部分通过叶片等地上器官)吸收的 N 为 203.60 kg/(hm<sup>2</sup>·a),其中存留量约占 59%,归还量占 41%左右,其富集比(富集比=现存量/吸收量)<sup>[30]</sup>为 5,可见 40 龄左右的青冈群落对 N 的积累程度比 P 低<sup>[16]</sup>。

2.4.2 N 的循环速率及利用效率 表 5 中列出了世界上部分森林类型的 N 的循环速率和利用效率。循环速率指标 CR1~CR3 代表植被,CR3 还代表年吸收量与周转率的关系。青冈林的 CR1 为 0.08,CR2 为 0.20,CR3 为 0.41。

本文引用普遍采用的 Vitousek 养分利用效率的计算方法<sup>[23]</sup>。青冈林中 N 的养分利用效率 NUE1 为 142, NUE2 为 61。

3 讨论

青冈林中各代表种类的 N 浓度在 0.49%~1.64%之间,乔木层和亚乔木层各种类 4 种器官中 N 的浓度基本为叶>枝>根>干,其他层次的种类则为地上部分>地下部分。不同径级(不同生长阶段)青冈的 N 浓度变化规律不明显,因此以植物个体所

处的不同层次对不同生长阶段的养分浓度状况进行分析较理想。

建群种青冈在群落的不同层次,即不同的光、温条件及植物生长发育阶段等条件下,与同一层次其它代表种类相比,其 N 浓度没有明显优势,反映了对相似生境的一种趋同适应。而青冈在不同层次中的浓度依次为:幼苗>大树>幼树。表明幼苗时期由于体内干物质的量较少,有积累高元素浓度的趋势<sup>[1]</sup>;到一定发育阶段,由于高生长占主导,而 N 是非结构性营养元素而含量下降;一旦到达林冠层后,随光照强度增大,N 的积累又有所增加。同时,Morris 的研究认为养分浓度降低是因为乔木年龄增长缘故,N 等营养元素可在木质部中流动,养分浓度的降低与乔木的年龄增长存在一个曲线关系,而氮浓度快速下降的过程出现于乔木早期的生长<sup>[36]</sup>。

表 5 各种森林类型 N 的循环速率和利用效率

Table 5 Cycling rate (CR) and use efficiency (UE) of nitrogen in some forest types \*

| 地点<br>Location                 | 森林类型<br>Forest types                          | 林龄(a)<br>Age | 循环速率 Cycling rate |      |      | 利用效率 Use efficiency |     | 文献<br>Ref. |
|--------------------------------|-----------------------------------------------|--------------|-------------------|------|------|---------------------|-----|------------|
|                                |                                               |              | CR1               | CR2  | CR3  | UE1                 | UE2 |            |
| 新几内亚 New Guinea                | 山地雨林 Montane rain                             |              | 0.18              |      |      |                     | 70  | 28         |
| 加纳 Gana                        | 低地热带雨林<br>Lowland rain                        | 40           | 0.11              |      |      |                     | 53  | 28         |
| 中国西双版纳<br>Xishuangbanna, China | 热带季雨林<br>Tropical seasonal rain               |              | 0.08              | 0.15 | 0.54 |                     |     | 8          |
| 中国武夷山<br>Wuyishan, China       | 甜槠常绿林 <i>Castanopsis<br/>eyrei</i> evergreen  | 51           | 0.03              | 0.06 | 0.52 |                     |     | 9          |
| 中国福建<br>Fujian, China          | 秋茄红树林<br>Mangrove                             | 20           | 0.14              | 0.23 | 0.61 |                     |     | 15         |
| 澳大利亚<br>Australia              | 桉树常绿林 Eucalypt<br>evergreen                   | Mature       | 0.20              | 0.20 | 1.00 |                     | 162 | 29         |
| 印度<br>India                    | 橡树常绿林<br>Oak evergreen                        | Mature       | 0.04              | 0.05 | 0.80 | 81                  | 48  | 30         |
| 中国湖南<br>Hunan, China           | 杉木林<br>China fir                              | 21           | 0.06              | 0.10 | 0.61 | 180                 | 130 | 16         |
| 比利时<br>Belgium                 | 橡树落叶林<br>Oak deciduous                        | 30~75        | 0.20              | 0.25 | 0.80 | 157                 |     | 17         |
| 美国<br>USA                      | 落叶阔叶林 Deciduous<br>broad-leaved               | 79           | 0.16              | 0.24 | 0.67 | 128                 | 89  | 27         |
| 韩国<br>Korea                    | 蒙古栎落叶林 <i>Quercus<br/>mongolica</i> deciduous | 30~50        | 0.10              | 0.29 | 0.33 | 73                  | 75  | 31         |
| 中国浙江<br>Zhejiang, China        | 青冈常绿林<br><i>C. glauca</i> evergreen           | 40           | 0.08              | 0.20 | 0.41 | 142                 | 61  | This paper |

\* CR1 归还量/现存量,CR2=吸收量/现存量,CR3=归还量/吸收量;UE1=NPP/吸收量,UE2=凋落量/通过凋落物的养分归还量  
Return/standing cropping in community, CR2=uptake/standing crop in community, CR3=return/uptake,; NUE1=NPP/uptake, NUE2=  
litterfall/return via litter fall

N 不属于矿质元素,其生物循环的特性(N 的固定和反硝化作用是在土壤表面进行)及 N 的固持现象,故 L、F 两亚层的浓度明显高于 H 层,并随剖面的下降(有机质含量的逐渐减少)而减少。而土壤中 N 的储存量则是在 B 层储量最高,A<sub>0</sub> 层最低,这是 A<sub>0</sub>、A、B 三层厚度相差较大的缘故。穿透水中的 N 含量超过了大气降水输入的 N 含量,这部分 N 对于森林内部的 N 循环也是十分重要的<sup>[10]</sup>。

植物群落中的 N 主要贮存在乔木层中,其为死地被层中 N 含量的 4.6 倍左右,而土壤中 N 含量几乎是植物群落的 54 倍,这对于保持生态系统的相对稳定起了很重要的作用。每年仅 1.82%左右的 N 存留在植物群落中,0.40%左右的 N 归还到死地被层,绝大部分的 N(97.78%)储存于土壤中。死地被层 N 含量小,与亚热带水热条件较优越、凋落物分解速率较快有关,其量虽小,但为 N 循环中的关键环节。

40 年左右林龄的青冈林群落 N 的循环速率 CR1 为 0.08,CR2 为 0.20,CR3 为 0.41。总体显示 N 的循环速率比起落叶阔叶林偏低,也低于热带雨林和红树林,在常绿阔叶林中属于中等。因 N 通过茎流归还量比例很小(小于穿透水的 3%)<sup>[28,29]</sup>,故本文 N 的归还量基本可反映实际情况。

青冈林中 N 的养分利用效率 NUE1 为 142,与表 5 中所列其他森林类型相比,低于比利时橡树落叶林,中国湖南的杉木林;NUE2 为 61,高于印度的成熟橡树常绿林以及低地热带雨林,但低于威斯康星州某阔叶林(NUE2=122)<sup>[35]</sup>及表中所列其他所有类型。总体上处于属于中等水平。

土壤养分有效性较低的生态系统,其养分利用效率则较高,从而减少植物生长和群落生产受限制的程度<sup>[3,5,7,37]</sup>。虽然本研究地为土壤 pH 值仅为 4.5~5.2,但与其他热带至温带地区的森林土壤相比,N 的有效性并不低,故其不需高利用效率来维持群落的发育,这与对 P 的研究结果相反<sup>[16]</sup>。Vitousek 等认为,P 一般是热带亚热带生态系统的限制因子,而 N 则是温带生态系统的限制因子,对青冈林 P 和 N 生物循环的研究结果与上述结论基本一致<sup>[16,33]</sup>。

#### References:

- [1] Neelu Lodhiyal, Lodhiyal L S. Aspects of nutrient cycling and nutrient use pattern of Bhabar Shisham forests in central Himalaya, India. *Forest Ecology and Management*, 2003, **176**: 237~252.
- [2] Lodhiyal L S, Neelu Lodhiyal. Nutrient cycling and nutrient use efficiency in short rotation, high density central Himalayan Tarai poplar plantations. *Annals of Botany*, 1997, **79**: 517~527.
- [3] Jordan C F. *Nutrient Cycling in tropical Forest Ecosystems*. Chichester: John Wiley & Sons Ltd, 1985.
- [4] Joanna F Dames, Mary C Scholes, Straker C J. Nutrient cycling in a *Pinus patula* plantation in the Mpumalanga Province, South Africa. *Applied Soil Ecology*, 2002, **20**: 211~226.
- [5] Hüttel R F, Schaaf W. Nutrient supply of forest soils in relation to management and site history. *Plant Soil*, 1995, **169**: 31~41.
- [6] Treseder K K, Vitousek P M. Effects of soil nutrient availability on investment in acquisition of N and P in Hawaiian rain forests. *Ecology*, 2001, **82**(4): 946~954.
- [7] Chen L Z, Huang J H, Yan C R. *Nutrient cycling of Chinese forest ecosystem*. Beijing: Weather Press, 1997.
- [8] Xiang W H, Tian D L. Nutrient cycling in *Pinus massoniana* stands of different age classes. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2002, **26**(1): 89~95.
- [9] Albert Tietema, Claus Beier. A correlative evaluation of nitrogen cycling in the forest ecosystems of the EC projects NITREX and EXMAN. *Forest ecology and management*, 1995, **71**: 143~151.
- [10] Sha L Q, Zheng Z, Feng Z L, et al. Biogeochemical cycling of nitrogen at a tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna, SW China. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2002, **26**(6): 689~694.
- [11] Lin Y M, Li Z J, Yang Z W, et al. Accumulation and biological cycle of N and P elements in *Castanopsis eyrei* in Wuyi Mountains. *Journal of Xiamen University (Natural Science)*, 1997, **36**(3): 460~465.
- [12] Mo J M, Ding M M, Zhang Z P, et al. Nitrogen accumulation and cycling in a monsoon evergreen broad-leaved forest—the *Cryptocarya Concinna*, *Lindera Churnii* community of Dinghushan. *Acta Phytoecologica Sinica*, 1994, **18**(2): 140~146.
- [13] Krug E C, Winstanley D. The need for comprehensive and consistent treatment of the nitrogen cycle in nitrogen cycling and mass balance studies I. Terrestrial nitrogen cycle. *Science of the Total Environment*, 2002, **293**(1-3): 1~29.
- [14] Zheng X H, Fu C B, Xu X K, et al. The Asian nitrogen cycle case study. *Ambio.*, 2002, **31**(2): 79~87.
- [15] Li M H, Yu M J, Chen Q C, et al. Dynamics of carbon in the evergreen broad-leaved forest dominated by *Cyclobalanopsis glauca* in South-east China. *Acta Ecologica Sinica*, 1996, **16**(6): 643~651.
- [16] Yu M J, Chen Q C. Biocycle of Phosphorus in an evergreen broad-leaved forest dominated by *Cyclobalanopsis glauca*. *Journal of northeast forestry university*, 1998, **26**(4): 17~23.
- [17] Lin P, Lin G H. Studies on the mangrove ecosystem of the Jiulong Jiang river estuary in China IV. The accumulation and biological cycle of nitrogen and phosphorus elements in the *Kandelia candel* community. *Acta Phytoecologica et Geobotanica Sinica*, 1985, **9**(1): 21~31.
- [18] Feng Z W, Chen C Y, Wang K P, et al. Studies on the accumulation, distribution and cycle of nutrient elements in the ecosystem of the stand of subtropical *Cunninghamia lanceolata* forests. *Acta Phytoecologica et Geobotanica Sinica*, 1985, **9**(4): 245~255.
- [19] Duvigneaud P, Denaeyer-De Smet D. Biocycle of mineral nutrient of temperate defoliate forest. In: Peng K M, Chen Z Z interpreters. *Translating references of Plant Ecology*, 1st volume. Beijing: Science Press, 1974. 72~95.
- [20] Xu Y. Storage and distribution of nitrogen in the *Lithocarpus xylocarpus* forest in north side of Ailao mountain. *Chinese Journal of Ecology*, 1988, **7**(1): 24~27.
- [21] Chen Q C. *Primary productivity of an evergreen broad-leaved forest ecosystem*. Hangzhou: Hangzhou University Press, 1993. 164~167.
- [22] Chen Q C, Yao G X, Yu M J. The basal characters of *Cyclobalanopsis glauca* community in Jiande, Zhejiang in East China. *Journal of Hangzhou University (Natural Science)*, supplement, 1994. 107~111.
- [23] Vitousek P M. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *Am. Nat.*, 1982, **119**(4): 553~572.
- [24] Loach K. Shade tolerance in tree seedlings I. Growth analysis of plants raised under artificial shade. *New Phytol.*, 1970, **69**: 273~286.

- [25] Chang J, Ge Y, Chen Z H, *et al.* Characteristics of the leaf net photosynthesis of the evergreen broad-leaved forest dominated by *Quercus glauca* and their significance in coenology. *Acta Phytoecologica Sinica*, 1999, **23**(5): 393~400.
- [26] Anderson J M, Proctor J, Vallack H W. Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu . National Park, Sarawak. *Journal of Ecology*, 1983, **71**: 503~527.
- [27] Parker G G. Throughfall and stemflow in the forest nutrient cycle. *Advances in Ecological Research*, 1983, **13**: 58~135.
- [28] Masukata H, Ando M, Ogawa H. Throughfall, stemflow and interception of rainwater in an evergreen broadleaved forest. *Ecological Research*, 1990, **5**: 303~316.
- [29] Ander Gonzalez-Arias, Ibone Amezaga, Arsenio Echeandia, *et al.* Buffering capacity through cation leaching of *Pinus radiata* D. Don canopy. *Plant Ecology*, 2000, **149**: 23~42.
- [30] Whittaker R H, Likens G E, Barman F H, *et al.* The hubbard brook ecosystem study: forest nutrient cycling and element behavior. *Ecology*, 1979, **60**(1): 203~220.
- [31] Edwards P J. Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea V rates of cycling in throughfall and litterfall. *Journal of Ecology*, 1982, **70**: 807~827.
- [32] Westman W E. Inputs and cycling of mineral nutrients in a coastal subtropical eucalypt forest. *Journal of Ecology*, 1978, **66**: 513~531.
- [33] Rawat Y S, Singh J S. Structure and Function of Oak Forests in Central Himalayan I. Nutrient Dynamics. *Annals of Botany*, 1988a, **62**: 413~427.
- [34] Kwak Y S, Kim J H. Nutrient cyclings in a Mongolian Oak (*Quercus mongolica*) forest. *Korean. Journal of Ecology*, 1992, **15**: 35~46.
- [35] Karins Fassnacht, Stith Gower. Comparison of the litterfall and forest floor organic matter and nitrogen dynamics of upland forest ecosystems in north central Wisconsin. *Biogeochemistry*, 1999, **45**: 265~284.
- [36] Morris A R. Soil fertility and long-term productivity of *Pinus patula* plantations in Swaziland. Ph. D. thesis, University of Reading, 1986. 398.
- [37] Silver W L. Is nutrient availability related to plant nutrient use in humid tropic? *Oecologia*, 1994, **98**: 336~343.

#### 参考文献:

- [7] 陈灵芝, 黄建辉, 严昌荣. 中国森林生态系统养分循环. 北京: 气象出版社, 1997.
- [8] 项文化, 田大伦. 不同年龄阶段马尾松人工林养分循环的研究. 植物生态学报, 2002, **26**(1): 89~95.
- [10] 沙丽清, 郑征, 冯志立, 等. 西双版纳热带季节雨林生态系统氮的生物地球化学循环研究. 植物生态学报, 2002, **26**(6): 689~694.
- [11] 林益明, 李振基, 杨志伟, 等. 武夷山甜槠群落氮、磷的累积和循环. 厦门大学学报(自然科学版), 1997, **3**(36): 460~465.
- [12] 莫江明, 丁明懋, 张祝平, 等. 鼎湖山黄果厚壳桂、鼎湖钓樟群落氮素的积累和循环. 植物生态学报, 1994, **18**(2): 140~146.
- [15] 李铭红, 于明坚, 陈启瑞, 等. 青冈常绿阔叶林的碳素动态. 生态学报, 1996, **12**, **16**(6): 645~651.
- [16] 于明坚, 陈启瑞. 青冈常绿阔叶林磷的积累和循环. 东北林业大学学报, 1998, **7**, **26**(4): 17~23.
- [17] 林鹏, 林光辉. 九龙江口红树林研究 IV. 秋茄群落的氮、磷的积累和循环. 植物生态学与地植物学丛刊, 1985, **9**(1): 21~31.
- [18] 冯宗炜, 陈楚莹, 王开平, 等. 亚热带杉木林生态系统中营养元素的积累、分配和循环的研究. 植物生态学与地植物学丛刊, 1985, **9**(4): 245~255.
- [19] Duvigneaud P. Denaeyer-De Smet D. 彭克明, 陈佐忠译. 温带落叶林矿质元素的生物循环. 见: 植物生态学译丛. 第1集, 北京: 科学出版社, 1974. 72~95.
- [20] 徐跃. 哀牢山北部木果石栎林的氮素贮量及其分布. 生态学杂志, 1988, **7**(1): 24~27.
- [21] 陈启瑞. 青冈林生产力研究. 杭州: 杭州大学出版社, 1993. 164~167.
- [22] 陈启瑞, 姚国兴, 于明坚. 浙江建德青冈林群落的基本特征. 杭州大学学报(自然版), 1994, (增刊): 107~111.
- [25] 常杰, 葛滢, 陈增鸿, 等. 青冈常绿阔叶林主要植物种叶片的光合特性及其群落学意义. 植物生态学报, 1999, **23**(3): 393~400.