

DOI: 10.5846/stxb201403100412

俞月凤,何铁光,彭晚霞,宋同清,曾馥平,杜虎,韩畅,李莎莎.喀斯特峰丛洼地不同类型森林养分循环特征.生态学报,2015,35(22): - .
Yu Y F, He T G, Peng W X, Song T Q, Zeng F P, Du H, Han C, Li S S. Dynamics of nutrient elements in different types of forests in depressions between karst hills. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(22): - .

喀斯特峰丛洼地不同类型森林养分循环特征

俞月凤^{1,2,3,4}, 何铁光⁴, 彭晚霞^{1,2}, 宋同清^{1,2,*}, 曾馥平^{1,2}, 杜 虎^{1,2}, 韩 畅^{1,2,5},
李莎莎^{1,2,3}

1 中国科学院亚热带农业生态研究所亚热带农业生态过程重点实验室, 长沙 410125

2 中国科学院环江喀斯特生态系统观测研究站, 环江 547100

3 中国科学院大学, 北京 100049

4 广西壮族自治区农业科学院农业资源与环境研究所, 南宁 530007

5 湖南农业大学, 长沙 410128

摘要:以中国西南喀斯特峰丛洼地为研究区域,用标准木法和收获法对人工林、次生林、原生林 3 个不同类型森林的 6 个代表性群落的生物量、营养元素生物循环量及循环特征进行了研究。结果表明:(1)不同类型森林群落乔木各器官的养分含量大小顺序为:叶>枝>根>干,林下植被层和凋落物层的养分含量比较高,其含量普遍高于乔木层各组分,仅次于乔木叶片;各组分中营养元素以 K、Ca 最高,P、Mg 最低;(2)3 种类型森林间乔木层的养分积累量总规律表现为原生林(4540.30 kg/hm²)>次生林(2107.09 kg/hm²)>人工林(719.51 kg/hm²),分别占林分养分积累量的 88.30%、79.57%和 62.60%;(3)3 种类型森林生态系统养分总贮量相差不大,均主要集中在土壤层,在各层分配格局有所差异;营养元素的年吸收量和年归还量均为次生林>原生林>人工林,年吸收量分别为:418.80、271.17 和 148.79 kg/hm²·a;年归还量分别为:182.98、111.43 和 43.37 kg/hm²·a;(4)不同类型森林养分利用系数总规律为人工林(0.35)>次生林(0.20)>原生林(0.10);循环系数则相反,为原生林(0.48)>次生林(0.46)>人工林(0.30);而周转时间为原生林(37.32)>人工林(18.63)>次生林(13.93)。喀斯特峰丛洼地土层薄,养分贮存能力差,森林养分循环能力相对较弱,沿着强、中、弱干扰递减梯度,3 种类型森林养分利用效率和循环能力呈增长趋势。

关键词:营养元素;生物循环;喀斯特峰丛洼地;森林类型

Dynamics of nutrient elements in different types of forests in depressions between karst hills

YU Yuefeng^{1,2,3,4}, HE Tiegua⁴, PENG Wanxia^{1,2}, SONG Tongqing^{1,2,*}, ZENG Fuping^{1,2}, DU Hu^{1,2}, HAN Chang^{1,2,5}, LI Shasha^{1,2,3}

1 Key Laboratory of Agro-ecological Processes in Subtropical Region, Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academy of Sciences, Changsha 410125, China

2 Huanjiang Observation and Research Station of Karst Ecosystem, Chinese Academy of Sciences, Huanjiang, Guangxi Zhuang Autonomous Region, 547100, China

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

4 Agricultural Resources and Environment Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanning 530007, China

5 Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China

Abstract: Nutrient availability is a key factor affecting forest plantation growth and forest sustainability. The biological processes of nutrient cycling (including plant uptake, internal cycling of nutrients, litter fall, litter decomposition, and

基金项目:中国科学院战略性先导科技专项(XDA05070404, XDA05050205);中国科学院西部行动计划项目(KZCX2-XB3-10);国家科技支撑计划(2011BAC09B02);国家自然科学基金项目(31370485, 31370623, 31400412 和 31460135);广西科技项目(桂科攻 1355007-10, 桂科合 1346011-17)项目

收稿日期:2014-03-10; 网络出版日期:2015-04-20

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: songtongq@163.com

microbial transformations of C, N, and P) help to retain added nutrients and minimize losses due to leaching and erosion. A sound understanding of nutrient cycling in different types of forest types is helpful for forest management, vegetation restoration, and reconstruction and understanding of forest succession. In the present study, three forest types (plantation forest, secondary forest, and primary forest) in depressions between karst hills in southwest China were selected. Along the gradient from plantation forest to secondary forest to primary forest, human disturbance tended to decrease. The biomass and contents of nutrient elements in different forest compartments were investigated to study the nutrient element cycling in these forests. Forest biomass was investigated using the standard-timber and harvesting methods. Nitrogen (N), phosphorus (P), potassium (K), calcium (Ca), and magnesium (Mg) in the tree layer, grass layer, shrub layer, and lichen were measured. For the tree layer, the nutrient elements in leaves, boles, branches, and roots were separately measured. Nutrient contents for various organs in the three forest types were in the order leaves > branches > roots > bole. Nutrient contents in the understory layer and litter layer were higher than those in the arbor layer, except for tree leaves. The contents of K and Ca were highest among the five elements, followed by N, while Mg and P were the lowest in various components. The total nutrient contents were 4540.30, 2107.09, and 719.51 kg/hm² in, respectively, primary forest, secondary forest, and plantation forest, which accounted for 88.30%, 79.57%, and 62.60% of total amounts, respectively. The arbor layer's nutrient contents accounted for most of the total. Among the five elements, the K content and annual accumulation rate in the arbor layer of the plantation forest were greatest, while the Ca content and annual accumulation rate in the arbor layer of the secondary forest and primary forest were greatest. Both annual absorption and annual returns of the five nutrient elements in the three forests changed in the order secondary forest > primary forest > plantation forest. The annual absorption rates were 418.80, 271.17, and 148.79 kg hm⁻² a⁻¹ for, respectively, secondary forest, primary forest, and plantation forest. The annual return rates were 182.98, 111.43, and 43.37 kg hm⁻² a⁻¹ for, respectively, secondary forest, primary forest, and plantation forest. The nutrient utilization coefficients in the three forests changed in the order plantation forest > secondary forest > primary forest, while the order was the reverse for the cycling coefficients. The recycling periods changed in the order primary forest > plantation forest > secondary forest. The present study revealed that nutrient cycling was relatively slow in forests of the karst areas. Since the three types of forests covered a gradient of disturbance, our study showed that nutrient contents sharply decreased with disturbance. Therefore, it is crucial to reduce disturbance in order to sustain nutrient elements and facilitate karst vegetation restoration.

Key Words: nutrient elements; biologic cycle; depressions between karst hills; forest types

在森林中,养分循环的生物过程(包括植物营养元素的摄取和内部循环,枯枝落叶及其分解和微生物的C、N、P的转换)能够持续补充营养物质并尽量减少由于淋溶和侵蚀引起的养分损失^[1]。森林在维护生态平衡方面起到了巨大的支柱作用,养分的循环利用是森林生态系统中各生物得以生存和发展的基础,元素的循环与平衡直接影响着生产力的高低和生态系统的稳定与持续,是生态系统的主要功能之一^[2-5]。N、P、K、Ca和Mg是生态系统五种主要的大量矿质元素,研究各元素的循环特征具有重要的现实意义。国内外的许多学者对森林生态系统养分研究已进行了大量的研究,Tumer等^[6]对不同林龄的桉树人工林养分分布和循环进行了研究,Blanco等^[7]研究了某一养分元素在研究区域生态系统的循环;Paul等^[8]和Dossa等^[9]探讨了研究区森林生态系统某一层(如凋落物层、灌木层、乔木层等)对地养分循环的作用;罗辑^[10]较早分析了三大硬阔林营养元素的生物循环特征,许多国内学者也对杉木林养分循环进行了研究^[2,11,12],刘爱琴等^[13]和田大伦等^[14]进一步对不同栽植代数杉木林养分循环进行了比较;此外,有关松树、桉树、相思和栎类等森林生态系统的养分循环特征也有较多的报道^[15-18];这些研究都具有重要的理论和实践意义。

喀斯特地区是中国四大生态环境脆弱区之一。峰丛洼地是一种典型的喀斯特地貌,土壤瘠薄,水土流失严重,人地矛盾尖锐,大面积森林受到不同程度的破坏,不同演替阶段植物群落共存^[19],自20世纪80年代中

期对这一区域采取一系列环境保护措施后,人为干扰显著减少,植被得到缓慢恢复,沿强、中、弱干扰递减梯度形成了综合治理人工林、自然恢复次生林和自然保护原生林 3 类典型森林生态系统^[20]。该区域一直以来是喀斯特地区生态恢复与重建的重点和难点。养分循环和动态平衡过程直接影响生产力水平,并直接关系到生态系统的连续与稳定。阐明不同生态类型区主要森林植被类型的生物量、生产力和营养元素的循环特征是植物生态学和恢复生态学的主要研究内容之一^[21]。然而,在喀斯特峰丛洼地脆弱的生境下,其森林生态系统的养分循环有何特征,不同类型森林的养分循环能力如何?关于这些方面尚未有系统研究。因此,本文选择了喀斯特峰丛洼地 3 种典型森林类型(人工林、次生林和原生林)为研究对象,通过生物量和各器官主要营养元素含量的测定,研究不同类型森林的养分循环特征,从而为喀斯特地区植被恢复提供依据和参考资料。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区设在广西环江毛南族自治县(24°44′—25°33′ N, 107°51′—108°43′ E),最高海拔为 1028 m,属亚热带季风气候。根据广西环江县气象局 1986—2005 年 20 年间气象观测数据,研究区年均温 15.7 °C,1 月均温 10.1 °C,7 月均温 28 °C,最低气温为 - 5.2 °C,无霜期 290 d,年均日照时数 1451 h,年降雨量 1389.1 mm,4—9 月降雨量占全年的 70%,相对湿度 70%。喀斯特峰丛洼地集中分布在该县西南部,土壤以碳酸盐岩发育的深色或棕色石灰土为主,土层浅薄,坡度大,水土流失严重,岩石裸露情况严重,石漠化趋势严峻。本研究在该研究区选择了古周石漠化综合治理区、环江喀斯特生态观测研究和木论喀斯特国家自然保护区三个点,进行样地的设置调查及采样,如图 1 所示。

研究区 3 种典型森林类型为人工林、次生林和原生林。其中,在古周石漠化综合治理区选择香椿和桉树人工林群落,在环江喀斯特生态观测研究站选择八角枫和伊桐次生林群落,在木论喀斯特国家自然保护区选择菜豆树和侧柏原生林群落为研究对象,6 种植物群落概况见表 1。

1.2 研究方法

1.2.1 乔木层生物量测定

2010 年 10—11 月,基于全面踏查,根据代表性和典型性原则,在 3 个不同森林类型 6 种代表性群落中,选择坡向、坡度、海拔等条件基本相同或相似的坡中下位,分别建立 3 个 20 m×20 m 样地,共计 18 个。通过对样地进行每木检尺,确定标准木 18 株,测定胸径,伐倒,测树高,测各器官枝、叶、干(含皮)、根鲜重,各生物构件分别取样,测定干生物量。

1.2.2 林下地被物生物量测定

在每块样地内四个角和中间各设置一个样方,采取收获法测定林下灌木层、草本层生物量,同时测定小样方内的地面凋落物量。采集灌木的叶、枝和茎、根,草本层的地上部分、地下根,分别取样烘干,换算成单位面积的生物量。在样方的 4 个角和中央设置 5 个 1 m×1 m 的方格收集凋落物并进行测定。

1.2.3 营养元素测定

本研究采用 N、P、K、Ca、Mg 等 5 种主要营养元素指标来研究各群落养分循环特征。采集回来的植物样品在 105 °C 恒温箱中杀青 2 小时后调至 80 °C 烘干至恒重,测定各生物构件的含水率,然后进行粉碎再过筛装袋密封,编号备用。各种植物组织样品用 H₂SO₄—H₂O₂ 消化法消化,然后 N 含量用半微量凯氏法,P 含量用

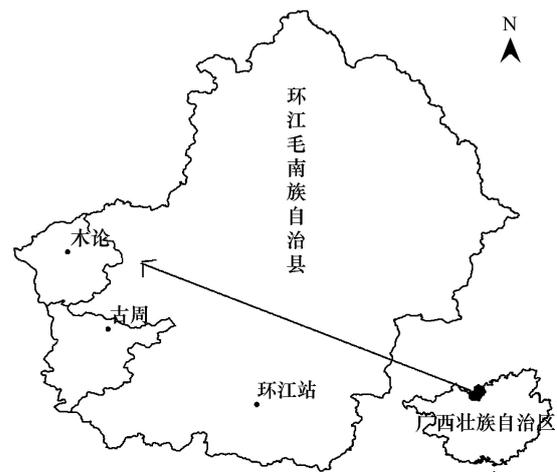


图 1 研究区地理位置示意图

Fig. 1 Location of the study area

磷钼兰比色法, K、Ca、Mg 含量用原子吸收分光光度计测定^[22]。

表 1 6 种典型植被群落基本情况

Table 1 Basal situation of the six vegetation communities

森林类型 Forest types	群落类型 Community types	坡度 Slope angle (°)	坡向 Aspect	坡位 Slope position	海拔 Altitude (m)	优势种 Dominant species	植被盖度 Vegetation coverage (%)	土壤类型 Soil types	土壤深度 Soil depth (cm)	树高 Height (m)	密度 Density (No./hm ²)
人工林 Plantation forest	香椿 <i>Toona sinensis</i>	0	S	坡中下	393	香椿、竹叶草 (<i>Oplismenus compositus</i> (Linn.) Beauv.)	65	棕色石灰土	41.3±3.8	10.0±1.8	1100
	桉树 <i>Eucalyptus spp</i>	5	S	坡中下	382	桉树、竹叶草 (<i>Oplismenus compositus</i> (Linn.) Beauv.)	75	棕色石灰土	40.7±2.8	6.0±1.2	1250
次生林 Secondary forest	八角枫 <i>Alangium chinense</i>	5	W	坡中下	303	八角枫、素(<i>Jasminum grandiflorum</i>)、纤毛鸭嘴草 (<i>Ischaemum indicum</i> (Houtt.) Merr)	100	棕色石灰土	27.6±2.4	6.1±1.8	2100
	伊桐 <i>Itoa orientalis</i>	5	W	坡中下	355	伊桐、聚果羊蹄甲 (<i>Bauhinia brachycarpa var. cavleriei</i>) 蕨 (<i>Pteridium aquilinum var. latiusculum</i>)	90	棕色石灰土	22.6±6.9	7.0±2.0	1000
原生林 Primary forest	菜豆 <i>Radermachera sinica</i>	5	S	坡中下	420	菜豆树、杜茎山 (<i>Maesa japonica</i>)、白茅 (<i>Imperata cylindrica</i>)	95	棕色石灰土	22.6±6.6	8.5±2.7	600
	侧柏 <i>Platycladus orientalis</i>	5	W	坡中下	609	侧柏、榔榆 (<i>Ulmus parvifolia</i> Jacq)、沿阶草 (<i>Ophiopogon bodinieri</i>)	95	棕色石灰土	18.5±4.3	8.6±3.0	2200

1.3 数据处理

采用营养元素积累量、年存留量、年吸收量和年归还量等生物循环量, 养分利用系数、循环系数和周转时间等生物循环参数来分析养分循环的特征。森林的养分循环量和参数为该类型下两群落的均值, 群落水平为 3 个重复样地的均值。有关循环参数计算^[23]如下:

养分存留量: 通过林木年增长的生物量与其养分含量的乘积计算。

养分归还量: 通过测定的年凋落物量及其养分含量进行计算。

养分吸收量: 林木或植物从环境中吸收的养分总量, 为存留量与归还量之和。

循环系数 = 年归还量 / 年吸收量。

利用系数 = 年存留量 / 年吸收量。

养分周转时间 = 林分总贮存量 / 年归还量。

2 结果与分析

2.1 喀斯特峰丛洼地不同类型森林生态系统营养元素含量

2.1.1 乔木各器官主要营养元素含量

由于植物不同器官的生理机能不同, 不同营养元素在植物体内的功能不同, 营养元素在植物不同器官及不同营养元素在同一器官中的分布也有差异^[15]。由表 2 可见, 不同类型森林群落乔木各器官的养分含量, 以叶中含量最高, 树干中的最低, 其排序为: 叶 > 枝 > 根 > 干。不同类型森林乔木各组分中营养元素以 K、Ca 最高, P、Mg 最低。不同类型森林内各养分含量, 因群落的不同而有所差异。在香椿林中, 各组分养分含量的总规

律为:K>Ca>N>P>Mg;桉树林和菜豆树林各组分养分含量的规律相同,均为:K>Ca>N>Mg>P;而八角枫林、伊桐林和侧柏林各组分养分含量的规律则均为:Ca>K>N>Mg>P。

表 2 不同类型森林乔木各器官营养元素含量

Table 2 Nutrient element contents in different organs of arbor layer under different forest types

森林类型 Forest types	群落类型 Community types	器官 Organs	营养元素含量 Nutrient element contents (g/kg)					合计 Total		
			N	K	P	Ca	Mg			
人工林 Plantation forest	香椿 <i>Toona sinensis</i>	叶	22.33	23.69	3.71	15.84	1.65	67.22		
		干	2.02	12.98	0.64	8.94	0.48	25.07		
		枝	5.73	18.54	2.82	17.72	1.63	46.43		
		根	3.86	15.58	1.21	12.54	0.92	34.11		
		均值	8.48	17.70	2.10	13.76	1.17	43.21		
	桉树 <i>Eucalyptus spp</i>	叶	9.54	19.45	0.01	15.76	1.29	46.06		
		干	1.29	12.58	0.27	8.53	0.70	23.36		
		枝	1.57	12.74	0.20	15.84	0.49	30.84		
		根	1.43	13.84	0.15	11.68	0.77	27.87		
		均值	3.46	14.65	0.16	12.95	0.81	32.03		
		次生林 Secondary forest	八角枫 <i>Alangium chinense</i>	叶	20.87	18.47	1.42	21.35	6.26	68.38
				干	3.11	9.95	0.30	8.45	1.19	23.00
				枝	7.29	13.24	0.59	15.20	3.13	39.44
				根	7.67	11.16	0.48	20.61	3.73	43.64
均值	9.73		13.21	0.70	16.40	3.58	43.62			
原生林 Primary forest	伊桐 <i>Itoa orientalis</i>	叶	16.99	20.40	1.41	29.67	6.60	75.06		
		干	6.57	11.14	0.33	8.58	0.77	27.40		
		枝	9.79	18.21	1.46	12.69	2.65	44.81		
		根	6.42	13.81	0.68	18.70	2.50	42.11		
		均值	9.94	15.89	0.97	17.41	3.13	47.35		
	菜豆树 <i>Radermachera sinica</i>	菜豆树 <i>Radermachera sinica</i>	叶	21.10	20.94	5.07	30.67	5.83	83.61	
			干	2.75	11.44	0.73	4.03	0.56	19.50	
			枝	5.39	14.94	1.69	6.00	1.79	29.81	
			根	3.83	13.46	0.79	6.04	1.17	25.28	
均值			8.27	15.19	2.07	11.68	2.34	39.55		
侧柏 <i>Platyclusus orientalis</i>		叶	10.66	15.63	0.82	34.52	3.34	64.97		
		干	1.75	9.15	0.14	10.78	0.29	22.10		
		枝	4.50	11.95	0.30	22.87	0.73	40.36		
		根	2.58	9.99	0.18	12.70	1.89	27.33		
均值	4.87	11.68	0.36	20.22	1.56	38.69				

2.1.2 林下植被层和凋落物层营养元素含量

由表 3 可以看出,不同群落林下植被层和凋落物层的养分含量比较高,其含量普遍高于乔木层各组分,仅次于乔木叶片。可见林下植被层对于森林生态系统的养分循环是非常重要的。林下层植被能降低地表径流、减少养分的流失,有利于林地养分循环和土壤肥力的维护与提高,对喀斯特地区的生态恢复具有重要作用^[24]。

2.2 喀斯特峰丛洼地不同类型森林生态系统营养元素积累与分布

2.2.1 乔木层营养元素积累量

喀斯特峰丛洼地不同类型森林生态系统养分元素积累量为生物产量与各器官中养分元素之积,养分元素总积累是由森林群落与环境相互作用的结果^[18]。不同类型森林群落乔木各器官的生物量不同,同时各器官的养分含量差别较大,因此不同类型森林群落乔木各器官的养分积累量及其分配存在一定的差异。由表 4 可以看出,各群落乔木层的养分总积累量分布不同,在 286.92—8071.82 kg/hm²之间,表现为侧柏>八角枫>伊桐>香椿>菜豆树>桉树;而各器官养分积累的分布规律也不同,分布在 32.02—3144.02 kg/hm²,其中香椿林主要

集中在树干,各器官依次为:干>根>枝>叶;桉树林各器官的养分积累规律为:干>叶>根>枝;八角枫林养分积累主要集中在树枝和树干,且不同的器官间差别不大;伊桐林干和根的养分积累量最高,树叶最低;菜豆树林各器官的养分积累排序为:枝>根>叶>干;侧柏林养分积累量最高,也主要积累于干,其各器官变化规律为:干>叶>根>枝。不同类型森林间乔木层的养分积累量有较大的差异,以原生林的最高,为 4540.30 kg/hm²,其次是次生林:2107.09 kg/hm²,人工林的最低,仅为 719.51 kg/hm²。各元素的积累量分布规律则与其含量一致,以 Ca、K 积累量最高,N 次之,P、Mg 积累量最低。

表 3 不同类型森林林下植被层营养元素含量

Table 3 Nutrient element contents of understory vegetation layers under different forest types

森林类型 Forest types	群落类型 Community types	层次 layers	营养元素含量 Nutrient element contents (g/kg)					
			N	K	P	Ca	Mg	合计
人工林 Plantation forest	香椿 <i>Toona sinensis</i>	草本层 Shrub layer	10.66	34.51	2.30	10.90	3.60	61.95
		苔藓 <i>Bryophyta</i>	9.62	24.65	2.05	9.29	4.00	49.61
		凋落物层 Litterfalls layer	8.47	19.30	1.61	26.11	1.79	57.28
	桉树 <i>Eucalyptus spp</i>	灌木层 Herb layer	7.69	18.00	0.28	12.40	1.59	39.96
		草本层 Shrub layer	6.42	16.99	0.25	5.92	1.10	30.68
		凋落物层 Litterfalls layer	7.32	10.33	0.16	12.92	1.02	31.75
次生林 Secondary forest	八角枫 <i>Alangium chinense</i>	灌木层 Herb layer	13.56	19.45	1.00	18.47	5.18	57.66
		草本层 Shrub layer	14.72	27.94	1.15	21.15	12.38	77.33
		凋落物层 Litterfalls layer	12.48	11.25	0.69	21.63	4.04	50.09
	伊桐 <i>Itoa orientalis</i>	灌木层 Herb layer	14.87	18.71	1.41	23.25	4.99	63.24
		草本层 Shrub layer	15.18	27.51	1.39	15.62	7.05	66.76
		凋落物层 Litterfalls layer	17.67	12.00	1.09	41.42	4.46	76.63
原生林 Primary forest	菜豆树 <i>Radermachera sinica</i>	灌木层 Herb layer	11.88	24.36	2.49	17.55	3.43	59.71
		草本层 Shrub layer	12.73	29.27	2.78	11.19	4.41	60.37
		凋落物层 Litterfalls layer	16.58	14.25	2.59	30.48	3.25	67.16
	侧柏 <i>Platycladus orientalis</i>	灌木层 Herb layer	6.92	15.03	0.44	23.54	2.90	48.83
		草本层 Shrub layer	11.18	17.48	0.57	15.29	4.92	49.44
		凋落物层 Litterfalls layer	10.25	10.41	0.39	30.40	2.04	53.50
		苔藓 <i>Bryophyta</i>	16.93	11.21	0.65	36.15	6.08	71.03

表 4 不同类型森林乔木层营养元素积累量

Table 4 Nutrient element accumulation of arbor layer under different forest types

森林类型 Forest types	群落类型 Community types	器官 Organs	生物量 Biomass (t/hm ²)	营养元素积累量 Nutrient element accumulation (kg/hm ²)					
				N	K	P	Ca	Mg	合计 Total
人工林 Plantation forest	香椿 <i>Toona sinensis</i>	叶	0.96	21.41	22.72	3.56	15.19	1.58	64.46
		干	25.59	51.62	332.21	16.50	228.82	12.32	641.48
		枝	3.31	18.93	61.26	9.31	58.57	5.38	153.45
		根	8.58	33.13	133.68	10.42	107.57	7.90	292.71
		均值	38.44	125.09	549.88	39.79	410.15	27.19	1152.10
	桉树 <i>Eucalyptus spp</i>	叶	1.65	15.72	32.05	0.02	25.98	2.13	75.90
		干	5.02	6.48	63.18	1.35	42.85	3.51	117.38
		枝	1.04	1.63	13.22	0.21	16.45	0.51	32.02
		根	2.21	3.16	30.61	0.32	25.83	1.71	61.62
		均值	9.92	26.99	139.06	1.90	111.11	7.86	286.92
次生林 Secondary forest	八角枫 <i>Alangium chinense</i>	叶	10.23	213.46	188.95	14.49	218.41	64.07	699.38
		干	25.99	80.80	258.58	7.73	219.66	31.01	597.78

续表

森林类型 Forest types	群落类型 Community types	器官 Organs	生物量 Biomass (t/hm ²)	营养元素积累量 Nutrient element accumulation (kg/hm ²)					合计 Total	
				N	K	P	Ca	Mg		
原生林 Primary forest	伊桐	枝	17.89	130.32	236.83	10.48	271.83	55.96	705.43	
		根	11.46	87.86	127.90	5.53	236.25	42.70	500.23	
		均值	65.57	512.44	812.26	38.23	946.15	193.74	2502.81	
		叶	2.16	36.77	44.15	3.05	64.21	14.27	162.44	
		干	22.89	150.46	255.00	7.60	196.35	17.53	626.95	
		均值	8.01	78.39	145.89	11.70	101.68	21.27	358.93	
	<i>Itoa orientalis</i>	根	13.37	85.82	184.65	9.04	250.05	33.48	563.05	
		均值	46.43	351.45	629.70	31.39	612.29	86.55	1711.37	
		菜豆树 <i>Radermachera sinica</i>	叶	1.28	27.07	26.86	6.50	39.35	7.48	107.27
			干	5.05	13.87	57.74	3.70	20.32	2.80	98.44
			枝	19.67	105.99	293.85	33.34	117.99	35.14	586.30
			根	8.57	32.80	115.37	6.74	51.80	10.06	216.77
	均值	34.57	179.73	493.82	50.28	229.46	55.49	1008.78		
	侧柏 <i>Platycladus orientalis</i>	叶	32.41	345.47	506.64	26.56	1118.58	108.16	2105.40	
		干	142.26	248.48	1301.29	19.25	1533.24	41.76	3144.02	
		枝	32.56	146.50	389.18	9.85	744.76	23.91	1314.21	
		根	55.19	142.19	551.25	9.72	700.73	104.31	1508.20	
	均值	262.41	882.64	2748.37	65.38	4097.31	278.13	8071.82		

2.2.2 林下层营养元素积累量

喀斯特峰丛洼地不同类型森林群落林下层包括林下和凋落物层,而植被层包括灌木层、草本层和苔藓层。不同类型群落由于林分特征和群落环境的不同,各群落林下层的养分积累规律与分布也各不相同。由表 5 可以看出,不同类型森林群落林下层养分积累量分布在 12.19—483.62 kg/hm²之间,其中侧柏原生林的草本层最低,而菜豆树的灌木层最高。香椿人工林没有灌木层,而存在苔藓层,且养分积累量比草本层稍高,也明显比凋落物层高;桉树人工林中,草本层的养分积累量最高,排序为草本层>灌木层>凋落物层;八角枫和伊桐次生林,以及菜豆树和侧柏原生林的林下层养分积累分布规律相同,均为灌木层>凋落物层>草本层,而侧柏林比其他群落多了苔藓层,而该层的养分积累量高于草本层,说明苔藓对林分的养分循环也起了比较重要的作用。虽然不同类型森林群落的林下层养分含量普遍高于乔木层各组分,由于林下层生物量较低,其养分积累量仅占了林分养分积累量的较小部分,但是其对养分循环的作用却是不可忽略的。喀斯特峰丛洼地不同类型森林群落的林下植被层营养元素积累量以原生林最高,为 506.26 kg/hm²,次生林和人工林相差很小,分别为 357.98 和 354.99 kg/hm²。不同类型森林群落凋落物层营养元素积累量与林下植被层有所差异,表现为次生林(182.79 kg/hm²)>原生林(111.43 kg/hm²)>人工林(43.37 kg/hm²)。

2.3 喀斯特峰丛洼地不同类型森林土壤养分特征

如图 2 所示,不同的养分元素含量在各个群落土壤的各个层次表现得各不相同。N 含量在各个群落土壤均表现为随土壤深度的增加而减少;P 含量在伊桐群落土壤中表现为随土壤深度的增加而增加的趋势,而在其他群落土壤则表现为随土壤深度的增加含量先减后增的趋势;与 N 含量相反,K 含量在各个群落土壤也表现为随土壤深度增加而增加;Ca 含量在侧柏群落土壤中明显高于其他群落,在香椿群落土壤中表现为不随土壤深度的变化而发生明显的改变,在其他群落土壤中均表现为随土壤深度的增加而减少的趋势;Mg 含量在各个群落土壤中随土壤深度变化不明显。5 种营养元素在不同群落中的含量也有所差异,各群落均以 P 含量最低,八角枫、伊桐和菜豆树以 Mg 含量最高,而侧柏均以 Ca 含量最高,而其他群落则以 K 含量最高。在香椿和任豆群落中,5 种养分元素含量的排序为:K>Mg>Ca>N>P;在八角枫和伊桐群落中,表现为:Mg>Ca>K>N>P;在菜豆树群落中,表现为:Mg>K>Ca>N>P;而侧柏群落中则为:Ca>Mg>N>K>P。

表 5 不同类型森林林下层营养元素积累量

Table 5 Nutrient element accumulation of understory vegetation layers under different forest types

森林类型 Forest types	群落类型 Community types	层次 Layers	生物量 Biomass (t/hm^2)	营养元素积累量 Nutrient element accumulation (kg/hm^2)					
				N	K	P	Ca	Mg	合计 Total
人工林 Plantation forest	香椿 <i>Toona sinensis</i>	草本层 Shrub layer	0.84	10.4	31.18	2.07	10.65	3.02	57.31
		苔藓 <i>Bryophyta</i>	1.18	11.35	29.08	2.42	10.96	4.71	58.52
	桉树 <i>Eucalyptus spp</i>	凋落物层 Litterfalls layer	0.57	4.98	11.71	1.19	14.75	1.06	33.68
		灌木层 Herb layer	7.69	35.4	125.91	1.61	78.48	8.74	250.14
次生林 Secondary forest	八角枫 <i>Alangium chinense</i>	草本层 Shrub layer	10.7	70.75	186.92	2.43	71.2	12.7	344.00
		凋落物层 Litterfalls layer	1.67	12.22	17.26	0.27	21.59	1.71	53.05
	伊桐 <i>Itoa orientalis</i>	灌木层 Herb layer	5.47	61.98	92.2	4.87	101.78	25.16	285.98
		草本层 Shrub layer	1.05	15.53	35.06	1.22	15.28	8.29	75.37
原生林 Primary forest	菜豆树 <i>Radermachera sinica</i>	凋落物层 Litterfalls layer	2.65	35.62	31.04	1.9	61.21	11.41	141.18
		灌木层 Herb layer	4.36	66.32	81.02	5.91	102.94	21.69	277.87
	侧柏 <i>Platycladus orientalis</i>	草本层 Shrub layer	1.13	17.3	32.46	1.6	17.17	8.22	76.75
		凋落物层 Litterfalls layer	2.93	51.83	35.19	3.18	121.48	13.09	224.77
	菜豆树 <i>Radermachera sinica</i>	灌木层 Herb layer	8.73	94.14	206.77	20.84	135.31	26.57	483.62
		草本层 Shrub layer	1.53	22.23	50.23	4.71	17.6	6.33	101.09
原生林 Primary forest	侧柏 <i>Platycladus orientalis</i>	凋落物层 Litterfalls layer	1.22	20.18	17.34	3.15	37.10	3.96	81.73
		灌木层 Herb layer	7.52	42.51	104.1	2.86	179.54	17.74	346.75
	苔藓 <i>Bryophyta</i>	草本层 Shrub layer	0.26	2.87	4.75	0.15	3.37	1.05	12.19
		凋落物层 Litterfalls layer	1.74	29.49	19.52	1.14	62.98	10.59	87.63
苔藓 <i>Bryophyta</i>	草本层 Shrub layer	2.64	27.03	27.47	1.04	80.20	5.39	141.13	

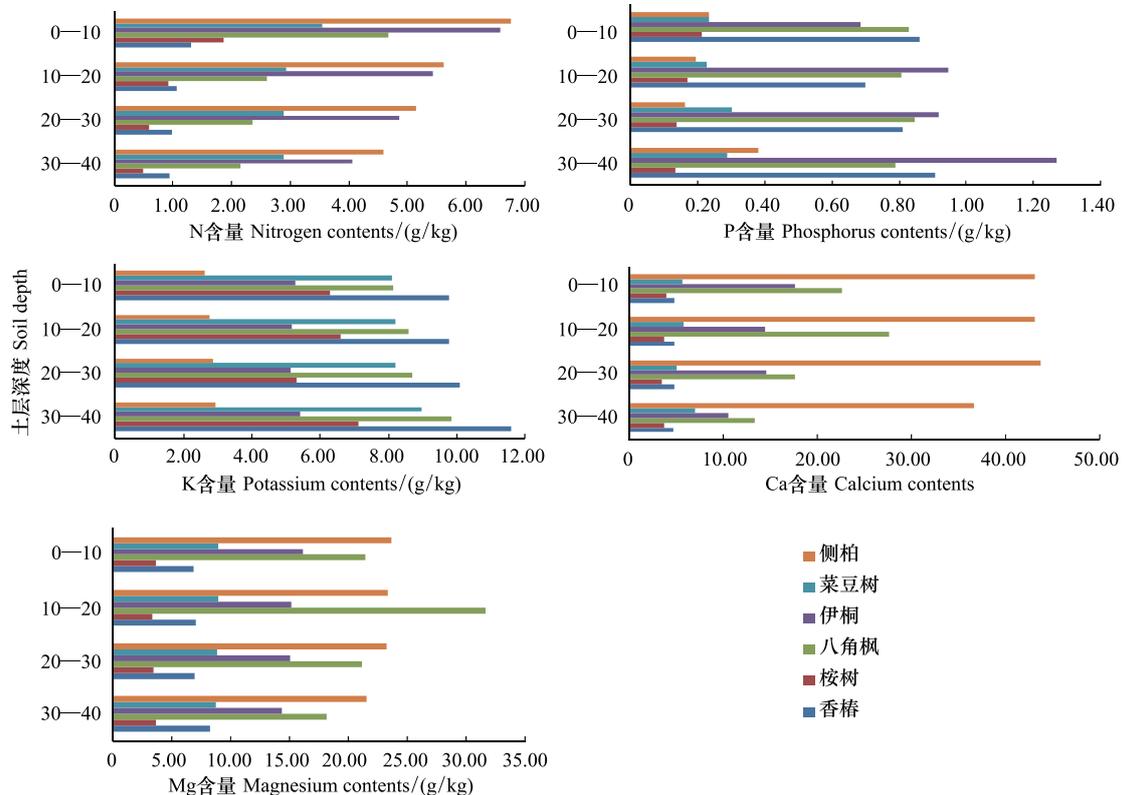


图 2 不同类型森林土壤养分含量

Fig. 2 Soil nutrient contents of different forests

2.4 喀斯特峰丛洼地不同类型森林生态系统各层次养分积累和分配

喀斯特峰丛洼地人工林、次生林和原生林生态系统的主要营养元素平均总贮量分别为:16.98 t/hm²、16.75 t/hm²、16.884 t/hm²,其中土壤层主要营养元素总贮量为 15.83 t/hm²、14.10 t/hm²、11.70 t/hm²。原生林和次生林的植被层均以 Ca 贮量最高,各营养元素排序为:Ca>K>N>Mg>P;而人工林则以 K 贮量最高,各营养元素排序为:K>Ca>N>P>Mg,但均以 N 贮量居中。而不同类型森林土壤层各营养元素与植被层表现不一致,其中原生林以 Ca 贮量最高,各元素排序为:Ca>Mg>N>K>P;次生林则以 Mg 贮量最高,Ca 含量次之,两者相差不大,其排序为:Mg>Ca>K>N>P;而人工林以 K 贮量最高,其排序为:K>Mg>Ca>N>P。与植被层相比,人工林凋落物层各营养元素贮量分布一致;而原生林和次生林凋落物层与其相应的植被层相比,Ca、Mg、P 顺序不变,K 顺序和 N 交换。

表 6 喀斯特峰丛洼地不同森林生态系统养分积累与分配

Table 6 Nutrient accumulation and distribution in different forests of in depressions between karst hills

森林类型 Forest types	层次 Layers	生物量 Biomass (t/hm ²)	营养元素 Nutrient element(kg/hm ²)					合计 Total
			N	K	P	Ca	Mg	
人工林 Plantation forest	植被层	34.59	141.56	502.27	38.86	369.63	35.52	1087.84
	凋落物层	0.83	9.56	16.95	1.71	28.53	2.89	59.65
	土壤层		646.63	481.07	6602.57	2940.92	5161.79	15832.97
	总计	35.43	797.75	1000.29	6643.13	3339.09	5200.20	16980.46
次生林 Secondary forest	植被层	62.00	512.50	841.34	41.61	897.80	171.82	2465.07
	凋落物层	2.79	43.73	33.11	2.54	91.34	12.25	182.98
	土壤层		1104.81	248.01	2076.71	5058.32	5615.21	14103.06
	总计	64.79	1661.04	1122.47	2120.86	6047.46	5799.28	16751.11
原生林 Primary forest	植被层	158.38	626.80	1813.78	72.67	2362.78	197.95	5073.99
	凋落物层	1.93	23.61	22.41	2.09	58.65	4.67	111.43
	土壤层		1041.93	64.48	1534.02	5310.26	3745.15	11695.84
	总计	160.31	1692.34	1900.67	1608.79	7731.69	3947.77	16881.26

2.5 喀斯特峰丛洼地不同类型森林群落营养元素生物循环

营养元素生物循环是指包括植物根系从土壤中吸收各种营养元素,将一部分用于构成植物体而存留下来,同时将另一部分元素通过凋落物、分泌物及雨水淋洗归还给土壤,即吸收、存留和归还 3 个环节,循环平衡公式为:吸收=存留+归还^[15,17]。由于受实验条件的限制,本研究仅计算凋落物的归还,其结果比实际偏低。同一森林类型群落之间存在一定差异,由表 7 可以看出,各群落营养元素年吸收量分布在 132.16—498.75 kg/hm²·a,表现为:八角枫>侧柏>伊桐>香椿、桉树>菜豆树;年归还量则分布在 33.68—224.77 kg/hm²·a,表现为伊桐>侧柏、八角枫、菜豆树>桉树>香椿。不同类型森林营养元素的年吸收量和年归还量均为次生林>原生林>人工林,年吸收量分别为:418.80、271.17 和 148.79 kg/hm²·a;年归还量分别为:182.98、111.43 和 43.37 kg/hm²·a。

森林生态系统营养元素生物循环的特征可以通过利用系数、循环系数、周转时间来反映。喀斯特峰丛洼地森林群落养分利用系数分布在 0.05—0.56,表现为桉树>伊桐、八角枫>菜豆树>香椿>侧柏,循环系数分布在 0.25—0.64,表现为伊桐>菜豆树>侧柏、桉树>八角枫>香椿,周转时间分布在 5.43—59.69,表现为侧柏>香椿>八角枫>菜豆树>伊桐>桉树。不同类型森林养分利用系数总规律为人工林(0.35)>次生林(0.20)>原生林(0.10);循环系数则相反,为原生林(0.48)>次生林(0.46)>人工林(0.30);周转时间为原生林(37.32)>人工林(18.63)>次生林(13.93)。喀斯特峰丛洼地森林生态系统不同营养元素的利用系数、循环系数的总规律为 N(0.26、0.51)>Ca(0.23、0.47)>Mg(0.21、0.42)>P(0.19、0.37)>K(0.17、0.29),周转时间则恰好相反,为 K(37.93)>P(24.92)>Mg(19.93)>Ca(18.46)>N(15.01)。

表 7 不同类型森林营养元素的生物循环
Table 7 Biologic cycling of nutrients of different forest types

森林类型 Forest types	群落类型 Community types	项目 Item						合计 Total
			N	K	P	Ca	Mg	
人工林 Plantation forest	香椿 <i>Toona sinensis</i>	存留量 (kg/hm ² · a)	12.51	54.99	3.98	41.02	2.72	115.22
		归还量 (kg/hm ² · a)	4.98	11.71	1.19	14.75	1.06	33.68
		吸收量 (kg/hm ² · a)	17.49	66.70	5.17	55.76	3.77	148.90
		利用系数	0.14	0.12	0.13	0.14	0.14	0.13
		循环系数	0.28	0.18	0.23	0.26	0.28	0.25
		周转时间	25.11	46.97	33.46	27.82	25.75	31.82
	桉树 <i>Eucalyptus spp</i>	存留量 (kg/hm ² · a)	9.00	46.35	0.63	37.04	2.62	95.64
		归还量 (kg/hm ² · a)	12.22	17.26	0.27	21.59	1.71	53.05
		吸收量 (kg/hm ² · a)	21.22	63.62	0.90	58.62	4.33	148.69
		利用系数	0.79	0.46	0.47	0.53	0.55	0.56
		循环系数	0.58	0.24	0.27	0.36	0.32	0.35
		周转时间	2.21	8.05	7.15	5.15	4.59	5.43
次生林 Secondary forest	八角枫 <i>Alangium chinense</i>	存留量 (kg/hm ² · a)	73.21	116.04	5.46	135.17	27.68	357.56
		归还量 (kg/hm ² · a)	35.62	31.04	1.90	61.21	11.41	141.18
		吸收量 (kg/hm ² · a)	108.83	147.09	7.36	196.38	39.09	498.75
		利用系数	0.21	0.18	0.19	0.21	0.20	0.20
		循环系数	0.33	0.21	0.26	0.31	0.29	0.28
	伊桐 <i>Itoa orientalis</i>	周转时间	14.39	26.17	20.09	15.46	16.98	18.62
		存留量 (kg/hm ² · a)	23.43	41.98	2.09	40.82	5.77	114.09
		归还量 (kg/hm ² · a)	51.83	35.19	3.18	121.48	13.09	224.77
		吸收量 (kg/hm ² · a)	75.26	77.17	5.28	162.30	18.86	338.86
		利用系数	0.21	0.12	0.17	0.27	0.22	0.20
		循环系数	0.69	0.46	0.60	0.75	0.69	0.64
		周转时间	6.78	17.90	9.86	5.04	6.61	9.24
原生林 Primary forest	菜豆树 <i>Radermachera sinica</i>	存留量 (kg/hm ² · a)	8.98	24.69	2.51	11.47	2.77	50.43
		归还量 (kg/hm ² · a)	20.18	17.34	3.15	37.10	3.96	81.73
		吸收量 (kg/hm ² · a)	29.16	42.03	5.66	48.56	6.73	132.16
		利用系数	0.16	0.09	0.11	0.21	0.12	0.14
		循环系数	0.69	0.41	0.56	0.76	0.59	0.60
	侧柏 <i>Platycladus orientalis</i>	周转时间	8.91	28.47	15.96	6.19	14.01	14.71
		存留量 (kg/hm ² · a)	29.42	91.61	2.18	136.58	9.27	269.06
		归还量 (kg/hm ² · a)	27.03	27.47	1.04	80.20	5.39	141.13
		吸收量 (kg/hm ² · a)	56.46	119.08	3.22	216.78	14.66	410.19
		利用系数	0.06	0.04	0.05	0.05	0.05	0.05
		循环系数	0.48	0.23	0.32	0.37	0.37	0.35
		周转时间	32.65	100.05	63.01	51.09	51.65	59.69

3 结论与讨论

森林群落不同植被层次的营养元素含量由于植被自身特性的影响而产生差异^[25]。喀斯特峰丛洼地不同类型森林群落乔木各器官的营养元素含量,因元素不同、器官不同和群落不同而有所差异。树叶作为同化器官,其生长周期短,是合成有机物质的场所,也是代谢最活跃的器官,其营养元素含量总是最高,而干材以木质为主,其生理功能最弱,大多数养分已被消耗或转移,因而元素含量也最低。本研究也得到了相似的结果,按

营养元素含量大小排序为叶>枝>根>干。不同类型森林乔木各组中营养元素含量以 K、Ca 最高, N 含量居中, P、Mg 最低。喀斯特峰丛洼地不同类型森林群落林下植被层和凋落物层营养元素含量均较高, 但由于其多样性和结构较复杂, 没有呈现一定的规律性, 但其对森林生态系统养分循环起着非常重要的作用。

营养元素的积累, 取决于生物量的积累以及各器官中营养元素的含量, 林木各器官担负不同功能, 所吸收的营养元素按比例分配到同化器官或生理活性强及较年幼的部位, 这就造成了养分分配与生物量的分配有较大的不同^[26]。在本研究中, 喀斯特峰丛洼地 3 种类型森林群落乔木层养分总积累量在 719.19—4540.30 kg/hm² 之间, 总规律表现为原生林>次生林>人工林, 分别占林分养分积累量的 88.30%、79.57% 和 62.60%, 表明乔木层作为森林生态系统有机物的主要生产者, 所积累的营养元素占整个林分的大部分; 同时林下植物是林分的重要组成部分, 虽然在森林总生物量中所占比例很小, 但其养分循环的周转率却比乔木快得多, 也就是说, 它在森林总生产力和物质养分循环中起的作用要比其在生物量方面的贡献大得多, 在结构过于简单的人工林系统中更显得尤为重要^[27]。从乔木层各营养元素的积累量和积累速率来看, 除人工林以 K 最高外, 原生林和次生林均以 Ca 最高, 分别占 5 种营养元素总积累量和积累速率的 36.98% 和 46.34%, 进一步说明了喀斯特峰丛洼地属于可溶性岩石地区, 碳酸盐岩溶蚀性强, 生境脆弱, 其适生植物具有嗜钙性、耐旱性和石生性等限制特点^[28]。

喀斯特峰丛洼地人工林、次生林和原生林生态系统的主要营养元素平均总贮量分别为: 16.98 t/hm²、16.75 t/hm²、16.884 t/hm², 其中土壤(0—40 cm)中各养分贮量远高于植被层和凋落物层, 分别占生态系统总贮量的 93.24%、84.19%、69.28%, 植被层分别占 6.41%、14.74%、30.06%, 凋落物层分别占 0.35%、1.09%、0.66%。其生态系统养分总贮量远低于黄土丘陵区主要林分^[29] 辽东栎林、油松林及刺槐人林(包括 0—60 cm 土层) 营养元素总量: 32.953 t/hm²、296.479 t/hm² 和 340.624 t/hm², 且土层中养分贮量所占比例也低于其黄土丘陵区土层营养元素贮量占该系统总量的 96.10%—99.38%, 表明喀斯特峰丛洼地土壤贫瘠, 土壤养分贮量不高。植被层占生态系统总贮量的比表现为: 原生林>次生林>人工林。表明喀斯特峰丛洼地不同类型森林生态系统养分总贮量相差不大, 但是养分贮量在生态系统的不同组分之间的分配差异较大, 随着强中弱干扰强度递减的顺序, 生态系统植被层养分贮量逐渐增加。原生林和次生林的植被层均以 Ca 贮量最高, K 次之, P 最低; 而人工林则以 K 贮量最高, Ca 次之, Mg 最低, 但均以 N 贮量居中。

利用系数、循环系数和周转时间都是养分循环过程中重要的参数。由于不同树种对养分吸收量与归还量的差异, 使得养分循环参数也有很大差异^[30]。不同类型森林营养元素的年吸收量和年归还量均为次生林>原生林>人工林。利用系数为吸收量与现存量之比, 反映生态系统元素存贮速率的大小, 该系数越大, 则表明植物对该养分元素的贮存能力越大, 而利用效率越低。在本研究中, 喀斯特峰丛洼地人工林的营养元素利用系数最高为 0.35, 但低于 4 年生马占相思人工林(0.51)^[31]; 原生林(0.10) 最低, 与黄土丘陵区天然油松林(0.095)^[15] 相近和略低于宝天曼自然保护区锐齿栎林(0.185)^[18], 说明人工林具有较强的贮存能力, 天然林较之具有相对较高的养分利用效率。循环系数是植物归还量与吸收量之比, 反映了元素在循环过程中的残留量大小, 该系数越大, 表明元素循环的速率越快, 流动性越大。在本研究中, 原生林和次生林的循环系数相似(0.48 和 0.46), 与贵州典型喀斯特地区马尾松-阔叶树混交林循环系数(0.47)^[25] 接近相等, 明显低于鼎湖山马尾松林(0.68)^[32] 和黄土丘陵区油松林(0.71—0.85)^[15]; 人工林最低(0.30), 略低于巨尾桉人工林循环系数(0.31—0.35)^[16]; 表明喀斯特峰丛洼地天然林比人工林有较强的养分循环能力。周转时间是植物总养分贮量与归还量之比, 表明养分元素经历一个循环周期所需的时间。周转时间越长, 表明养分在树木体内停留时间越长, 因此植物所需要的养分也越多。在本研究中, 各养分周转期顺序为 K>P>Mg>Ca>N, 表明 Ca、N 是喀斯特峰丛洼地森林生态系统最活跃的元素, K 是最不活跃的元素之一。

喀斯特峰丛洼地原生林和次生林属于该地区天然林, 其中原生林作为喀斯特峰丛洼地非地带性顶极群落, 受到的人为干扰较少, 自然保护条件下植被、土壤和气候达到了较高水平的平衡状态, 因此具有较高的营养元素总积累量和积累速率, 养分循环能力较高; 而次生林在受到一定的干扰后得到了保护, 因此处于自然恢

复阶段,具有较高的营养元素年吸收量和年归还量,说明该林分处于生长旺盛期,同时循环系数与原生林相似,具有较高的循环能力,对喀斯特峰丛洼地植被恢复有重要的作用。喀斯特峰丛洼地人工林是在受到严重干扰破坏后,人们实行的退耕还林综合治理措施,其生境更为脆弱,相对天然林来说营养元素积累能力和积累速率较低,养分利用效率和循环能力也较弱,但人工林替代原有耕地,对植被恢复具有更为重要的作用。此外,不同类型森林间林龄的不同也是引起养分循环特征之间差异的重要因素之一^[17,27,31]。喀斯特峰丛洼地土壤贫瘠,土层薄,养分贮存能力相对差,森林养分循环能力相对较弱,因此,减少对喀斯特峰丛洼地森林生态系统的人为干扰可以维持森林的养分循环能力和生态环境的平衡,对喀斯特峰丛洼地植被恢复与生态环境重建具有重要的意义。

参考文献 (References):

- [1] Grierson P F, Adams M A. Nutrient cycling and growth in forest ecosystems of south western Australia; Relevance to agricultural landscapes. *Agroforestry Systems*, 1999, 45(1-3): 215-244.
- [2] 冯宗炜, 陈楚莹, 王开平, 张家武, 曾士余, 赵吉录, 邓仕坚. 亚热带杉木纯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): 245-256.
- [3] 黄建辉, 陈灵芝. 北京百花山附近杂灌丛的化学元素含量特征. *植物生态学与地植物学学报*, 1991, 15(3): 224-233.
- [4] 田大伦, 项文化, 康文星. 马尾松人工林微量元素生物循环的研究. *林业科学*, 2003, 39(4): 1-8.
- [5] 曹建华, 李小波, 赵春梅, 蒋菊生, 谢贵水. 森林生态系统养分循环研究进展. *热带农业科学*, 2007, 27(6): 68-79.
- [6] Tumer J, Lambert M J. Nutrient cycling in age sequences of two Eucalyptus plantation species. *Forest Ecology and Management*, 2008, 255(5-6): 1701-1712.
- [7] Blanco J A, Imbert J B, Castillo F J. Nutrient return via litterfall in two contrasting *Pinus sylvestris* forests in the Pyrenees under different thinning intensities. *Forest Ecology and Management*, 2008, 256(11): 1840-1852.
- [8] Laclau J P, Toutain F, M' Bou A T, Arnaud M, Joffre R, Ranger J. The function of the superficial root mat in the biogeochemical cycles of nutrients in Congolese eucalyptus plantations. *Annals of Botany*, 2004, 93(3): 249-261.
- [9] Dossa E L, Khouma M, Diedhiou I, Sene M, Kizito F, Badiane A N, Samba S A N, Dick R P. Carbon, nitrogen and phosphorus mineralization potential of semiarid Sahelian soils amended with native shrub residues. *Geoderma*, 2009, 148 (3-4): 251-260.
- [10] 罗辑. 三大硬阔林营养元素的生物循环. *山地研究*, 1995, 13(2): 103-108.
- [11] 潘维涛, 田大伦, 李利村, 高正衡. 杉木人工林养分循环的研究(一)不同生育阶段杉木林的产量结构和养分动态. *中南林学院学报*, 1981, 11(1): 1-21.
- [12] 傅和金, 潘维涛. 杉木人工林微量营养元素的含量、积累和生物循环. *林业科学研究*, 1990, 3(3): 280-285.
- [13] 刘爱琴, 范少辉, 林开敏, 马祥庆, 盛炜彤. 不同栽植代数杉木林养分循环的比较研究. *植物营养与肥料学报* 2005, 11(2): 273-278.
- [14] 田大伦, 沈燕, 康文星, 项文化, 闫文德, 邓湘雯. 连栽第1和第2代杉木人工林养分循环的比较. *生态学报*, 2011, 31(17): 5025-5032.
- [15] 张希彪, 上官周平. 黄土丘陵区油松人工林与天然林养分分布和生物循环比较. *生态学报*, 2006, 26(2): 373-382.
- [16] 李跃林, 李志辉, 谢耀坚. 巨尾桉人工林养分循环研究. *生态学报*, 2001, 21(10): 1734-1740.
- [17] 秦武明, 何斌, 覃世赢, 黄世方, 莫雅芳, 覃永华. 厚荚相思人工林营养元素生物循环的研究. *水土保持学报*. 2007, 21(4): 103-107.
- [18] 刘玉萃, 吴明作, 郭宗民, 蒋有绪, 刘世荣. 宝天曼自然保护区锐齿栎林生态系统营养元素循环. *生态学报*. 2003, 23(8): 1488-1497.
- [19] 曾馥平, 彭晚霞, 宋同清, 王克林, 吴海勇, 宋希娟, 曾昭霞. 桂西北喀斯特人为干扰区植被自然恢复 22 年后群落特征. *生态学报*, 2007, 27(12): 5110-5119.
- [20] 宋同清, 彭晚霞, 曾馥平, 王克林, 曹洪麟, 李先琨, 覃文更, 谭卫宁, 刘璐. 喀斯特峰丛洼地不同类型森林群落的组成与生物多样性特征. *生物多样性*, 2010, 18(4): 355-364.
- [21] 张希彪, 郭小强, 周天林, 上官周平. 子午岭种子植物区系分析. *西北植物学报*, 2004, 24(2): 267-274.
- [22] 鲍士旦. 土壤农化分析. 中国农业出版社, 2007.
- [23] 刘增文. 森林生态系统的物质积累与循环. 北京: 中国林业出版社, 2008: 24-58.
- [24] 龙成昌. 贵州喀斯特石漠化地区人工群落生态系统及其养分循环研究—以花江峡谷地区顶坛花椒群落为例[D]. 贵阳: 贵州师范大学, 2005.
- [25] 李茜, 杨胜天, 盛浩然, 盛岩, 李巍, 李顺江. 典型喀斯特地区马尾松纯林及马尾松-阔叶树混交林营养元素生物循环研究—以贵州龙里为例. *中国岩溶*, 2008, 27(4): 321-328.
- [26] McDonald M A, Healey J R. Nutrient cycling in secondary forests in the Blue Mountains of Jamaica. *Forest Ecology and Management*, 2000, 139

(1-3): 257-278.

- [27] 王宏星. 不同发育阶段日本落叶松人工林养分特征的研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2012.
- [28] 彭晚霞, 王克林, 宋同清, 曾馥平, 王久荣. 喀斯特脆弱生态系统复合退化控制与重建模式. 生态学报, 2008, 28(2): 811-820.
- [29] 张希彪, 上官周平. 黄土丘陵区主要林分生物量及营养元素生物循环特征. 生态学报, 2002, 25(3): 527-537.
- [30] 聂道平. 森林生态系统营养元素的生物循环. 林业科学研究, 1991, 4(4): 435-439.
- [31] 何斌, 秦武明, 余浩光, 刘运华, 覃林, 覃永华. 不同年龄阶段马占相思 (*Acacia mangium*) 人工林营养元素的生物循环. 生态学报, 2007, 27(12): 5158-5167.
- [32] 莫江明, Brown S, 孔国辉, 张佑昌, Lenart M. 鼎湖山马尾松林营养元素的分布和生物循环特征. 生态学报, 1999, 19(5): 635-640.