

华东师范大学
2002 届 硕 士
学 位 论 文

天童国家森林公园常见植物叶片的营养 生态学研究

STUDY ON THE NUTRITIONAL ECOLOGY OF THE LEAVES OF THE
FREQUENTLY-SEEN SPECIES IN Tiantong

系 别：环 境 科 学 系

专 业：生 态 学

方 向：植 被 生 态

导 师：王希华 副教授

研 究 生：黄 建 军

2002 年 5 月 上海

天童国家森林公园常见植物叶片的营养生态学研究

摘 要

本文调查研究了天童国家森林公园常见植物的叶片的营养、结构特征,营养转移,植物的营养利用效率,凋落叶的分解速率及营养释放动态,探讨了多样性的变化和生境的差异对凋落物分解的影响,并

观察了常见植物展叶落叶物候。研究结果表明:

1. 天童常绿植物叶片 N 含量的平均值是 1.595%, P 含量的平均值是 0.085%; 落叶植物 N 含量的平均值是 2.506%, P 含量的平均值是 0.131%。针叶树 N、P 含量分别为 1.020%, 0.058%。
2. 植物叶片的 N、P 含量显著相关,同时营养含量与植物的叶面积、比叶面积(specific leaf area, SLA)均相关。不同生活型植物的营养元素含量、叶面积、比叶面积差异显著,具体表现为:落叶树>常绿阔叶树>针叶树。而对于不同生活型的常绿阔叶植物来说,灌木的营养含量、叶面积要低于中、小乔木,但比叶面积无明显差异。
3. 植物在凋落前后发生了营养转移的现象,N、P 转移率无明显差异,同时 N 转移率与 P 转移率缺乏相关性也表明了不同植物对于不同营养元素的转移是有选择的。P 的转移率与植物成熟叶中的 P 含量及 N/P 存在正相关,这表明叶中 P 含量和 N/P 的比值可能会部分的影响 P 的转移率,而 N 的转移率与植物成熟叶片的 N 含量不相关。
4. 叶片营养含量低的植物并不一定有更高的营养转移率,因而较高的营养转移率可能并不是植物对于营养压力的一种重要的适应机制。针叶树叶片的氮营养转移率要显著高于常绿阔叶树和落叶树,常绿阔叶植物与落叶植物的 N 转移率无明显差异。P 转移率则表现为常绿阔叶植物<落叶植物,而常绿阔叶树

和针叶树之间无明显差异。

5. 常绿植物的氮利用效率与磷利用效率呈显著正相关，落叶植物的氮利用效率与磷利用效率相关性不显著。对于氮利用效率而言，表现为针叶植物>常绿阔叶植物>落叶植物，但这三种生活型植物的磷利用效率则无显著差异。
6. 常绿植物并不比落叶植物转移更多的营养，但常绿植物的营养利用效率却要高于落叶植物，这也就表明常绿植物在凋落时可将凋落叶中的营养降到落叶树难以达到的水平，所以可以认为常绿树对营养贫乏生境的适应更多的是靠将凋落叶中的营养降至最低和延长叶片的平均停留时间来减少营养损失，而不是通过在凋落前将更多的营养转移到新生组织。
7. 天童地区大多数常见树种凋落叶分解 95%需 1-4 年，平均是 2.54 年，分解最快的山鸡椒、天仙果，分解最慢的是云山青冈和小叶青冈和马尾松。凋落叶的年分解系数与凋落叶中的初始 N 含量、成熟叶的 SLA 成显著正相关，而与初始 P 含量、叶面积则无显著的相关性。且凋落物在分解的初始阶段和高温多雨的季节里分解的较快。
8. 在分解的初始阶段，凋落叶中的 N、P 营养含量发生固持现象，即残留叶中的营养元素的含量大于初始凋落叶中的营养含量。
9. 不同物种数目的混合对于分解的影响是很难预测的，而功能群数目的增加在凋落物分解前期对分解起促进作用，但这种作用随分解的进展逐渐减小。混合物种的特性往往是决定分解过程的最重要的因素。
10. 不同植物凋落叶的分解过程对干扰林隙的响应不同。
11. 大多数植物的凋落叶在栲树林中的年分解失重率要大于其在马尾松林中的年分解失重率。
12. 植物的展叶方式多数是“爆发式”，而凋落物候则比较复杂。叶寿命和叶片的营养含量有很好的相关性，而与营养转移、叶面积、SLA、凋落叶的分解速率无相关性。

关键词：叶 营养 营养转移 凋落叶 分解 营养利用效率 生活型 常绿阔叶林 天童

STUDY ON THE NUTRITIONAL ECOLOGY OF THE LEAVES OF THE FREQUENTLY-SEEN SPECIES IN Tiantong

ABSTRACT

Frequently-seen species of Tiantong National Forest Park were studied by investigating leaf nutrient and structural characteristics, nutrient resorption, nutrient use efficiency, litter decomposition and nutrient release dynamics in the paper. Meanwhile, the effects of biodiversity and habitats on leaf litter decomposition were discussed. The following conclusions are drawn:

1. In Tiantong, average leaf N content of evergreen broad-leaved species is 1.595% and average P content is 0.085%; average leaf N content of deciduous species is 2.506% and P content is 0.131%. leaf N content of coniferous species is 1.020% and P content is 0.058%
2. Leaf N has a strong positive correlation with leaf P and leaf nutrient content is positively correlated with leaf area and SLA. For nutrient content, leaf area and SLA, deciduous species>evergreen broad-leaved>coniferous species. For different life forms of evergreen broad-leaved species, the nutrient content and leaf area of shrub species are lower than those of median and small tree species, but the difference of SLA of these three life forms isn't significant.
3. Nutrient was resorbed before leaf abscission, but there isn't obvious difference between N resorption rate and P resorption rate. Also, N resorption rate isn't correlated with P resorption rate. So plants may have different ability to resorb different nutrient element. P resorption rate is positively correlated with P and N/P, so leaf P content and N/P are assumed to partially controlled P resorption. However, N resorption rate is not correlated with leaf N content.
4. Plants with low leaf content don't have high nutrient resorption rate, so high nutrient

resorption rate isn't an important adaptive strategy for plants to live in infertile habitats. Coniferous species N resorb rate is the highest among the three life forms. P resorption rate of evergreen broad-leaved species is lower than that of deciduous species but the difference of N resorption rate between them isn't significant.

5. Nitrogen use efficiency is positively correlated with Phosphorus use efficiency for evergreen broad-leaved species but not for deciduous species. For nitrogen use efficiency, coniferous species > evergreen broad-leaved species > deciduous species. The difference of Phosphorus use efficiency among them is not significant.
6. Evergreen species don't resorb more nutrition than deciduous species do, but nutrient use efficiency of Evergreen species is larger than that of deciduous species. So, the strategy that evergreen broad-leaved species adapt infertile habitats is that they can reduce leaf litter nutrient to very low level and increase the mean residence time of leaves, but not by resorbing more nutrient.
7. It takes about 1 to 4 years for the leaf litter of most plant species of Tiantong to decompose 95%, the average is 2.54a. *Litsea cubeba* and *Ficus erecta* var. *Beecheyana* decompose fast and *Cyclobalanopsis nubium*, *Cyclobalanopsis gracilis*, *Pinus massoniana* decompose slowly. The decomposition rate is positively correlated with the nitrogen of leaf litter, nitrogen use efficiency and SLA of mature leaf, but it isn't correlated with P content of leaf litter, phosphorus use efficiency and leaf area. Leaf litter decompose fast during initial stage and in warm season.
8. During the initial stage of decomposition, N and P are immobilized. That is, N content of residue is larger than that of initial leaf litter.
9. It is difficult to predict what's the effect of litter mixing on decomposition, but diversity of plant function groups can accelerate litter decomposition and the effect become less during the last stage of decomposition. The characteristics of the mixing litter is the most important factor to affect decomposition process.
10. Different leaf litter response differently to gap disturbance.
11. Leaf litter decomposes more rapidly in *Pinus massoniana* forest than in *Castanopsis fargesii* forest.
12. Leaf production and expansion usually take place in a short time but the phenology of leaf

abscission is complex. Leaf longevity is positively correlated with leaf nutrient but not correlated with nutrient resorption, SLA, leaf area and the annual decomposition rate of leaf litter.

Keywords: leaf, nutrient, nutrient resorption, leaf litter, decomposition, nutrient use efficiency, life form, evergreen broad-leaved forest, Tiantong

第一章 前言

1 研究目的和意义

亚热带常绿阔叶林(Subtropical Evergreen Broad-leaved Forest)是分布于亚热带季风条件下的一种地带性植被,是亚热带地区陆地生态系统的主要组成部分。由于亚热带常绿阔叶林分布广,群落类型复杂,同时蕴藏着丰富的生物资源,它不仅为人类提供了大量的经济产品,而且还间接地对人类生存环境等方面产生重要的影响。中亚热带常绿阔叶林则是亚热带地区最典型的地带性植被,经过几十年的研究,其区系组成、群落外貌、结构、主要类型和地理分布、以及种间关系、生产力、生态效应等都有了一定的认识,积累了不少资料(Song, 1988; 宋永昌、王祥荣, 1995)。对于该区域植物的营养、结构、生理生态学特性也都有过研究,但这些研究多是探讨不同林型的一些优势种的特性,因而从总体上来说,涉及的物种数目较少。但对于深入了解群落动态的发生、促使演替发生的机制来说,仅仅了解优势种的生态学特性还是远远不够的。这是因为群落动态的最明显的特征之一——物种组成的改变不仅限于优势种,还包括组成群落的常见种等。因而对于组成群落的常见树种的生态学特性的深入了解也必将有助于加深我们对于群落动态的认识。同时对于植物的营养获取、利用方式,营养的损失都将有利于我们了解植物的生产力和其他生态系统过程的控制因子。

位于浙江宁波鄞县的天童国家森林公园,保存着我国东部地区典型的亚热带常绿阔叶林,自华东师范大学环境科学在此建立生态实验站以来,开展了大量的研究,积累了大量的本底资料,但相对来说,有关植物营养方面的研究还比较少。本文试图以营养为主线,来探讨植物的生态学特征。同时由于植物叶的生物量大,周转快,因而被认为最能反映植物的营养策略,因而本文试图通过对植物叶片的

营养含量、凋落前营养转移、植物的营养利用效率的研究来认识组成群落的植物的生态学特性，为植物功能群的划分、生态恢复过程中的物种选取、森林管理中的合理施肥等提供依据，并为更深一步了解群落动态提供背景资料。同时，森林凋落物是森林生态系统养分循环的重要组成部分，其每年分解所释放的养分约为森林生长所需养分的 69-87%(Waring and Schlesinger 1985)，因而对于大多数的陆地生态系统的营养循环来说至关重要；凋落物分解而向大气中排放的 CO_2 对于全球碳平衡相当重要，此外凋落物分解和营养释放能改变土壤肥力、持水率等特性；凋落物的组成及分解还将影响植物种的竞争关系，从而直接或间接地影响植物种的更新、森林群落的演替。因而凋落叶的分解及营养释放也就成为本研究的一个重点。

2 研究历史概述

2.1 植物营养研究

综合来看，关于植物营养的研究主要集中在以下几个方面：(1)植物体内的养分配置格局。Abrahamson(1982)曾指出养分是比生物量更重要的资源，植物体内关键资源的分配是物种生态策略的反映，同时任何物种体内的养分都是不均匀分配的。(2)植物的养分使用效率。(3)植物养分的重吸收。(4)不同植物以及不同生境中同种植物的营养对策。(5)植物的各种养分协调(trade-off)机制，如植物在养分投入上存在用于生长和用于防御的协调，有用于在适宜条件下生长和不适环境的适应的协调。(6)将营养应用到植物-土壤界面研究领域，来了解植物对于土壤营养环境的改造。以下结合本文的研究内容，来探讨相关领域的研究情况

2.1.1 植物的养份含量

研究植物营养元素含量及各元素的相关性，不仅可以揭示植物与其环境之间的关系，同时可对造林营林进行指导，因而在理论和实践中均具有重要的意义。国外对该领域的研究工作开展的较早，如 Woodwell 等(1975)报道了美国 Brookhaven 森林植物的养分含量，Garten(1976)探讨了植物体内重要元素的相关性，1978 年又报导了美国东南部地区植物的营养含量格局。我国在 20 世纪 50 年代开展了该领域的研究工作(侯学煜,1959)，但直到 80 年代以后该领域才成为生态学研究中的一个热门。如栗德永(1983)调查了太白山植物元素的背景值，李

俊请(1991)研究了东北 9 个主要造林树种的营养元素含量及其季节动态,莫大伦(1988)分析海南岛 86 种植物的化学成分特点及不同元素的相关性,李志安(2001)研究了我国热带亚热带几种人工林植物体内的营养结构特征。同时还有不少研究是从营养循环这个角度来开展的,如焦树仁(1985)对樟子松人工林的营养元素分布进行了研究,陈灵芝(1988)对人工刺槐林化学元素的含量特征进行了报道,王思龙等(1997)报道杉木火力楠混交林养分归还。陈灵芝(1997)还详细讨论了我国植物营养元素的区域分异,并发现热带森林优势植物叶片中的各营养元素含量基本上和亚热带、温带植物营养元素含量相似。总体来说,目前纯粹讨论某些种群的营养的文章越来越少,而更多的是结合营养特征来探讨植物的营养对策、营养机理。

2.1.2 养分利用效率 (Nutrient Use Efficiency, NUE)

养分利用效率在森林生态系统养分研究中是极为有用的概念,它反映了系统中植物对养分的利用状况。从狭义上来讲是指植物吸收单位的营养所能制造的有机物的量。也有学者把养分利用效率定义为介质中单位有效养分所能产生的植物产量,但由于我们很难确定何种形态的养分是有效的,所以在应用上有诸多的不便。以往的研究中所出现的计算 NUE 的方法有很多,如:植物生物量/植物的养分储量、枯枝落叶干物质归还量/枯枝落叶养分归还量 (Vitousek, 1982)、每单位氮的植物干物质生产量*氮的平均停留时间 (Berendse 和 Aerts, 1987)、落叶前养分再吸收的比例等。因而可以说养分利用效率的定义简单,但衡量方法还没有一个统一的标准。

植物可以通过不同的方式来增加 NUE,如提高营养产量,增加停留时间等。以叶水平的 NUE 为例,相关的一些研究表明在营养贫乏的生境里生长的植物叶子的停留时间较长(意味着叶寿命长),但它们的营养产量却比较低,这也就表明营养贫瘠的生境里植物更多的是通过延长叶子的停留时间来增大 NUE,而不是通过更高营养产量。目前关于植物 NUE 的研究中的一个热点就是将植物的 NUE 同土壤肥力条件联系起来,Boerner (1984)比较了四个落叶树种营养效率与肥力的关系,Birk (1986)研究火炬松种群氮效率与土壤氮有效性的关系。在众多的研究中,Vitousek (1982)的研究受到大量的关注,该研究表明在生产力最低的地方,植物的 NUE 最高,这也就表明当营养供应缺乏时,这些植物能更

有效地利用所获得的或失去的营养来创造出更高的生物量。他认为这种模式可以由以下几个因素来解释：(1)当土壤肥力下降时，植物的营养含量也有下降的趋势。(2)这些受营养限制的植物产生新组织的速度很缓慢，同时这些组织的停留时间也更长，由于衰老组织通常具有较低的营养含量，这也就进一步增加了植物的 NUE。(3)在营养贫乏的生境主要是由这些组织寿命长但营养含量低的植物占优势，所以整个生态系统的 NUE 也就低。

此外，NUE 与资源的捕获率的协调可以解释不同营养可获得性条件下植物类型的多样性。营养贫乏的生境中植物组织的更换慢，植物 NUE 高，但高 NUE 和其他的相关的特征也就限制了植物对于 C 或营养的捕获能力。相反，在营养条件好的生境，植物有较高的营养捕获能力，快速的生长和组织的更新，但 NUE 较低。

总体来说，关于植物的营养利用效率，国外有大量的研究，但缺乏统一的衡量标准。而国内的报道很少，仅见管东生（1995）对香港草地、芒萁和灌丛群落的营养利用效率进行过研究。但最近几年，国内也出现了几篇相关方面的综述性的文章，如苏波等（2000）综述了国外植物的养分利用效率(NUE)及植物对养分胁迫环境的适应策略，邢雪荣（2000）总结了植物养分利用效率的研究状况。可以预期的是，在未来的几年的，国内相关方面的研究会不断深入下去。

2.1.3 营养转移（Nutrient resorption）

营养转移，又称为营养重吸收，它是指枝叶枯死脱落前，养分转移到其它生活器官内的过程，特别是叶片脱落前的养分转移。由于它是植物储存营养的一种重要机制，因而一直是生态学家关注的一个研究领域，同时不少学者也经常将它和植物的营养利用效率联系起来进行研究。就目前的研究来看，营养重吸收与土壤肥力、不同植物的营养特征的关系以及不同生活型植物的营养重吸收的差异是目前该领域的研究重点，如 Chapin（1991）比较 4 种肥力水平下桦树的营养转移的差异，一些研究发现常绿种的营养重吸收率更高（Aerts，1990），而另一些研究又发现落叶重吸收的营养更多（Del Arco 等，1991），还有一些研究发现两者没有差别（Pugnaire 等，1993），Aerts（1996）通过综和众多的研究资料比较了多年生植物叶片中营养重吸收的模式，认为常绿树的 N 营养的重吸收率（47%）要显著低于落叶树（54%），而 P 的重吸收率两者无显著差异（分别为 51%和 50%）。

Killingbeck (1996) 比较了常绿和落叶两种生活型植物叶片的营养转移, 认为常绿树种通过转移机制可以使落叶内 P 含量下降到远低于落叶树种所能达到的水平。据此, 他认为常绿树种更能适应低 P 条件。国内直到 90 年代初才开始有相关方面的报导, 如沈善敏 (1992) 对杨树主要营养元素内循环和外循环进行了研究, 陈欣 (1995) 比较了施肥对于杨树叶片凋落前后营养元素含量的变化的影响, 徐富余 (1997) 研究了北方 12 个落叶树种落叶前后单位叶面积上营养元素含量的变化, 孙树存 (2001) 讨论了东灵山地区辽东栎叶养分的回收效率, 李志安 (2000) 综述了国内外植物营养转移研究进展, 并指出了当前研究中存在的一些问题。综合国内的研究来看, 有关营养转移的研究主要还局限于落叶树种, 而对常绿树的研究明显不足, 所研究的植物种类的数量也很少, 因而也无法结合土壤肥力、不同生活型植物的特点来探讨植物营养重吸收机制。

2.2 叶寿命与营养关系的研究

Shaver (1983) 发现叶寿命与植物叶片中的营养含量成负相关, 他认为对于叶寿命与营养关系的研究很重要, 因为叶寿命也可以看作植物对于营养环境的一种适应, 同时控制生物地球化学循环、限制植物生长的因素也同样影响了叶寿命的长短。大多数的研究也表明生境条件好 (营养状况好), 则植物的叶寿命呈变小的趋势。老叶主要起营养储藏的功能, 它们对于全株 C 获取来说, 贡献值很小, 但作为营养储藏来说却有很大的贡献。而当营养供应充足的时候, 支持老叶的代价就要超过它们作为营养储库的利益, 所以营养充足的生境里生长的落叶树终究可以通过季节性的落叶来避免寒冷冬季所需的支持自身需要和构造 C 的成本。Reich 等 (1991) 的研究也表明, 叶寿命长有利于营养储存、C 的平衡、提高植物的营养利用效率, 而反之, 若叶寿命短, 则有利于植物的快速生长, 有利于避免干旱压力和寒冷、水分压力。Karlsson (1992) 认为常绿树比落叶树更能适应营养差的生境, 其中的一个原因就是常绿树通过延长叶子的平均停留时间而变得更适应。此外, 不少研究者还试图了解叶寿命与营养转移之间的关系, Arco J M del 等 (1991) 的研究结果表明叶片脱落持续时间 (或叶片寿命) 的长短对营养再吸收效率的影响却非常强烈, 叶寿命长的物种 (如常绿植物) 有较低的再吸收效率, 而脱落持续时间较短的物种有较高的再吸收效率, Chapin 等 (1991) 就发现延长叶片在树上的生长时间对 N、P 的再吸收效率没有影响。国内关于叶寿命的

研究很少，并且还只是处于描述阶段，如黎云祥（1997）对四川大头茶叶种群年龄结构的研究，王希华（2000）研究了天童森林公园主要树种叶寿命，还尚未见将植物的叶寿命与营养联系在一起的研究。

2.3 凋落物分解的研究

从广义上说，森林凋落物(forest litter)是森林群落内各生物种群在其生长发育过程中新陈代谢的产物，包括枯枝落叶、落皮、花果、草本植物的枯死体、野生动物的残骸及其代谢产物等在内的有机物质的总称，而对于大多数的研究工作来说，凋落物往往是指植物枯死脱落并归还到地表的叶、花、果，直径小于 2.5cm 的枝条(直径大于 2.5cm 的枝条通常被称为木植物残体)及动物的粪便，这部分也被称为细小凋落物。凋落物分解是森林生态系统生物地球化学循环最重要的过程之一，因而一直以来都是生态学研究中的一个热门领域，同时对于该领域研究最多的是凋落物分解的影响因素。

2.3.1 生物环境对凋落物分解的影响。

影响凋落物分解的生物环境主要有土壤动物和微生物。它们对凋落物分解的影响已经得到承认，但其作用的强度目前尚无定论。土壤动物的作用主要包括直接的取食同化，和对凋落物的机械粉碎作用。如 Crossley 和 Hoglund（1962）发现山茱萸叶子分解速度比松针和栎叶都快，这是由于其分解袋中往往有更多的微节肢动物，Thomas（1968）比较了加山茱萸叶和不加山茱萸叶的火炬松针叶的分解，发现混合分解袋所含动物的个体数是纯针叶分解袋的 2.3 倍，这也从一定程度上说明通过混合作用所导致的土壤动物类群、数量的变化对凋落物分解产生很大的影响。Setälä 等（1990）认为土壤动物的存在可以显著的增加凋落物上所进行的呼吸作用，但到了凋落物分解的后期阶段，土壤动物对分解的促进作用不大，有时甚至会减缓凋落物的分解。

土壤中的真菌、放线菌、细菌对凋落物的分解有不同的作用，据许光辉（1982）研究，在分解初期细菌的数量很大，而到了分解后期真菌和放线菌的数量明显增加。这可能是由于细菌利用的是可给性最大的无机和有机物质，而真菌和放线菌是一些难分解的有机物分解过程的主要参与者，放线菌甚至还可以利用新形成的腐质物质。

凋落物的分解是在土壤动物、微生物共同作用下完成的，仲伟彦（1999）通

通过对帽儿山森林落叶分解的研究,发现纯红松林和红松阔叶混交林落叶分解消耗中,作用强度为大型土壤动物>中小型土壤动物>土壤微生物;Vossbrinck(1979)应用不同孔径的样袋、加上杀菌处理的方法,区分微生物作用、动物作用和非生物作用的大小,结果发现无生物作用枯草的分解作用为7.2%,只有微生物的分解速率为15.2%,而有三者共同作用的分解速率为29.4%。总的说来,不同的土壤动物类群以及土壤动物的数量对凋落物的分解速度会有不同的影响, Heneghan等(1999)认为在气候的变异较小的热带森林中,土壤动物对凋落物分解的影响较大,而在温带区域土壤动物的作用就较小。对于同一区域,小气候的差异对土壤动物的影响较小;而不同的凋落物质量和不同凋落物的混合所造成的资源质量(resource quality)对土壤动物的影响大,从而会对凋落物的分解有较大的影响。

2.3.2 非生物环境对凋落物分解的影响

大多数的研究表明,在一个大的区域尺度上,对凋落物分解过程中干重的损失而言气候是最强的决定因素(Meentemeyer 1978; Vitousek et al 1994),而凋落物的质量扮演了一个重要的角色(Melillo et al.1982)。影响凋落物分解的气候因素主要有降水、温度和实际蒸发散(AET)。降水影响凋落物的初始质量,Austin & Vitousek (2000)在对夏威夷的单一树种 *Metrosideros polymorpha* 在降水不同而温度相仿的样点的分解研究中发现,将同一地点采集的凋落叶放在不同的降水地点(从500-5500mm)分解时,落叶在降水量大的地点的分解速度明显快于降水量小的地点。Vitousek(1994)等也注意到温度对分解的影响,将同一地点采集的 *M.polymorpha* 放于温度不同的地方分解(10-24℃),其速率差可达到7倍。这主要是因为随温度升高,土壤生物和酶的活性都加大。Hornsby等(1995)通过人工改变小气候箱内的温、湿度来比较温、湿度对凋落物分解的影响,结果发现随温度的升高分解速度显著加快,同时增加水分也可刺激凋落物快速分解。由于AET综合了温度和湿度的影响,所以常被用来表征该区域的气候(Meentemeyer, 1978),众多的研究表明凋落物生物量的损失与AET成正相关(Aerts, 1997),此外其它的一些环境因素如海拔,光照和干扰等都会通过改变凋落物的质量、土壤的理化结构和土壤生物的活性而间接影响凋落物的分解。

2.3.3 凋落物基质质量对分解的影响

基质质量(substrate quality)表征了凋落物的相对可分解性(Swift et al.1979;

Vitousek 1994), 它与凋落物所含易分解成分及耐分解成分的相对比例有关, 也与凋落物养分含量及结构有关。许多研究中都表明凋落物的 N 含量或 C:N 比对于凋落物的分解有重要的作用, N 含量高的凋落物分解速度较快(Witkamp 1966)。在其他的一些研究中, P 和 C:P 比(Staff and Berg 1982)或木质素的含量(Berg et al.1982)都影响凋落物的分解速率。Taylor et al.(1989)指出作为凋落物分解的预测指标, C:N 比好于木质素:N, 因为凋落物中木质素含量较低, 而且需要考虑的木质素的范围较广。

角质 (cutin) 和叶子的物理结构 (如叶的硬度、厚度, 是否蜡质等) 都影响凋落叶的分解。角质 (cutin) 是植物组织中的最难分解的部分 (Swift et al.1979), Maheswaran 和 Attiwill (1987) 将角质层类物质与木质素类物质分离发现在两年分解期的后 12 个月, 凋落物的残存量与初始角质类物质的量成显著的正相关, 由于角质对于真菌菌丝的入侵起阻滞作用, 因而一般角质含量高的物质分解速度慢。Gallardo 和 Merino (1992) 的研究发现叶片的硬度或硬度与营养的比例能较好的预测凋落叶量的丢失, 他们把物理硬度用穿透计进行测定, 证实硬度越大的叶子分解速度越慢。其它的一些有机物质如酚类, 粗脂肪, 可溶性碳水化合物以及单宁 (tannin) 对凋落物的分解叶都有一定的支配作用。如 Kalburtji 等 (1999) 发现单宁含量较高的 *Sericea lespedza* 的分解时, 初始含 N 量对分解影响不大, 而有机物, 特别是单宁的含量对分解又有较大的影响, 同时指出凋落物中单宁含量较高时, 分解速度慢, 但取能给土壤提供更高的有机质水平, 因而对有机质含量低的土壤特别重要。据 Berg(1982)的研究, 养分含量在分接初期即开始释放, 而木质素是在失重率达到 40%-50%时才开始分解的, 所以认为分解前期是受养分含量控制的, 而在分解后期木质素类物质的降解速率将决定整个凋落物的分解速率。

2.3.4 营养的可获得性对分解的影响

尽管营养的可获得性对分解有支配作用(Swift et al. 1979),但其调节作用的实质还不清楚, 大多数的数据也都是间接的。如大多数的凋落物在分解的初期, 对营养尤其是 N、P 有固持作用(immobilization), 这表明新鲜的凋落物所含的营养物质不能满足分解者的需要(Staaf and Berg 1981), 此外凋落物的分解速率常常与营养物质的绝对含量成正相关。但营养的可获得性是否对分解有限制作用, 只能

通过施加营养的试验来验证。一些间接的证据表明在一些生态系统中,营养确实限制了凋落物的分解。比如在夏威夷的一个森林中,在其它环境因素相似而土壤条件不同的地方,放置同一树种的凋落物,结果发现土壤 N, P 含量高的地方,分解速度快(Crews et al. 1995)。Hobbie 和 Vitousek(2000)通过施加 N, P 肥的试验表明,在缺 N 的幼林增加凋落物及土壤中的 N 的含量对分解的影响不大,但在 P 含量低的成熟林中,增加凋落物及土壤中的 N、P 的可获得性可使分解加快,因而缺 P 的生态系统与缺 N 的生态系统相比,它的营养的可获得性对凋落物的分解的影响更大。他对于这一现象提出了以下的几种解释: 营养含量低的林中,凋落物中所含的 C 量不高,从而使得分解者不能利用多余的 N 营养物; 凋落物在分解过程中所固持的营养物有以下几种来源:通过微生物作用从土壤中获得;降雨;大气中的 N 的固定。因为 P 从土壤中向微生物扩散的速度比 N 慢,从而使得通过迁移而获得的 P 的量比 N 的量小的多。所以在外界营养可获得性差的林中,与 N 相比 P 是更强的限制因子,而在这些林型中增加 P 的可获取的量往往能促进凋落物的分解。目前,凋落物分解领域的研究一方面继续探讨分解与凋落物质量、生境、气候之间的关系,另一方面又将分解与一些热点问题结合起来,如全球升温、N 沉降、UV-B 辐射、多样性丧失可能会对凋落物分解过程的影响。

国内主要从 80 年代初开始从事凋落物分解方面的研究,目前主要的研究内容包括分解时的营养动态、分解与凋落物质量、土壤微生物的关系,以及不同凋落物混合可能会对凋落物分解产生的影响。总之,目前凋落物分解的研究主要集中在以下两个方面(1)凋落物分解时的养分动态及其与森林营养循环的关系(2)凋落物质量的不同和环境异质性对分解的影响。

3 本文研究的主要内容

- (1)从营养角度来研究植物成熟叶的营养含量、植物的营养利用效率、凋落叶的营养含量、凋落前的营养转移、凋落叶分解过程中的营养释放动态(图 1)。
- (2)探讨叶的萌发、凋落、分解过程,其中研究的指标有展叶、落叶物候,凋落叶分解速率。
- (3)结合当前生态学的一些热点研究问题,来讨论多样性对凋落物分解的影响。

(4)探讨生境的差异对凋落物分解的影响，主要是比较凋落物在不同的林隙中分解的差异，以及凋落物在不同林型中的分解差异。

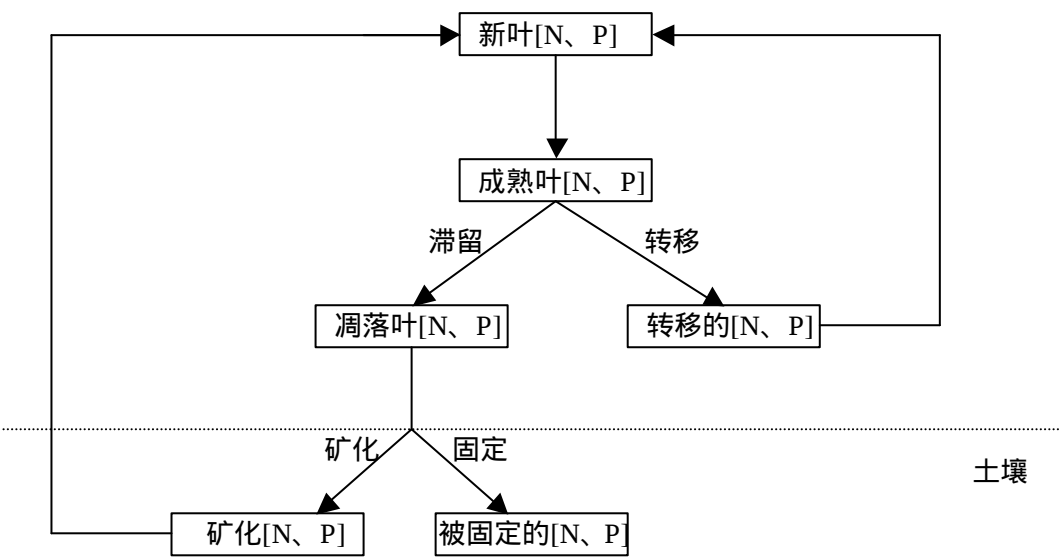


图 1.1 叶营养流动途径
Fig 1.1 Pathway of the leaf nutrient flow

4. 研究样地概况

天童国家森林公园位于浙江宁波市鄞县东部 地处北纬 29°48 ' ,东经 121°47 ' ,属亚热带季风气候区 ,全年温暖湿润 ,年平均温度 16.2 ,7 月平均气温 28.1 ,1 月平均气温 4.1 ,无霜期约 237.8 天。Kira 的温度指数是 135 ,寒冷指数为-0.8 。年平均降雨 1374.7mm ,多集中于夏季 (6-8 月) ,期间降雨量占全年的 35%-40% ; 冬季 (12 月-翌年 2 月) 冷而干燥 ,雨量仅占全年的 10%-15% ,春季雨量一半大于秋季。年蒸发量为 1320.1mm ,年相对湿度达 85%。这里的山峰海拔一般为 300 米左右 ,最高峰太白山顶为 653.3 米 ,整个山体成沙发型 ,由南向北逐渐升高 ,这种地形对北来的寒流和南来的季风起着天然的屏蔽作用 ,为植物的生存和繁衍提供了有利的条件。

公园内的林下成土母质主要是中生代的沉积岩及部分酸性火成岩堆积 ,其堆积风化物以石砂岩和部分花岗岩为主 ,土壤主要为山地黄红壤 ,土壤厚度一般在 1 米左右。土质偏酸 , pH 约在 4.75-4.85 之间。公园内有大面积的常绿阔叶林 ,

其中以木荷+栲树群丛 (*Schimeto-Castanopsietum fargesii* Association)占优势。

第二章 叶片的营养、结构特征

植物的营养含量通常能够反映植物的生态策略,植物体内的营养在一定程度上可以成为环境营养条件的一种表征,同时它又是生态系统营养循环的一个组成部分。与落叶树种相比,常绿树种通常被认为是对寡营养生境的一种适应,这是因为与落叶树种相比,常绿树有较低的营养需求,同时它们叶寿命较长,凋落量小,因而可以更有效的减少营养损失,这使得它们在营养成为限制因子的环境中具有更大的竞争力。而植物叶片直接影响植物冠层对光的截获量、光合和蒸腾作用效率,被认为是影响植物生产力最重要的因子,植物叶同时又具有更新快、营养含量高等特征,所以被认为最能反映植物的营养利用策略,因而叶的结构特征、营养含量(尤其是 N、P 含量)受到广泛的关注。而对植物叶子的营养、结构特征的分析,有利于了解不同树种对于营养需求的差异,从而可以为植被恢复中的物种选取,森林经营管理中物种的合理搭配,合理施肥提供依据。因而对于这些特征的研究具有一定的理论和实际意义。

1 研究方法

1.1 树种选择和生活型的划分

天童国家森林公园内有大面积的常绿阔叶林,其中以木荷-栲树群丛(*Schimeto-Castanopsietum fargesii* Association)占优势,该群丛可分为两个亚群丛:典型亚群丛和含苦槠的亚群丛。选择的树种为该群丛的优势种、伴生种和一些常见种。生活型的划分主要依据 Raunkiaer 的划分方法,将植物分为常绿阔叶、落叶、针叶植物,同时将常绿树分为中乔木、小乔木和灌木。

1.2 样品采集

常绿阔叶树种的树叶分别于 2000 年 5 月初、2001 年 5 月初采集。落叶树种的叶片于 2000 年 8 月初采集。采集的方法是随机选取生长良好的植株,在树冠的不同部位取成熟叶片的混合样 20 片以上,其中花榈木叶片指的是小叶。

1.3 叶子营养、结构特征的分析

叶片的面积经扫描、数字化获得,扫描的叶片数为 15-100 片。将叶片在 70 烘箱中烘干至恒重后称重,平均叶面积由扫描的叶片的总面积除以叶片数求

得，比叶面积 SLA 由叶面积除以叶片干重求得。马尾松的叶面积则是将 300 根松针整齐的粘在白纸上再通过扫描求得总面积，再除以扫描的针叶数得出单根针叶的投影面积。将叶子磨成粉末，用硫酸-高氯酸消化后，由比色法测定 P 含量，凯氏氮法测定 N 含量。

2 结果与分析

2.1 叶子的营养、结构特征

表 2-1 常绿阔叶树叶子的营养、结构特征

Tab 2-1 Nutrient and structural characteristics of the leaves of evergreen broad-leaved species.

植物名称 Species	氮 N%	磷 P%	叶面积 A (cm ²)	SLA (cm ² /g)
中乔木树种 Median trees species				
杨梅 Myrica rubra	1.698	0.058	23.86	115.75
杜英 Elaeocarpus decipiens	2.237	0.183	24.72	141.25
赤皮青冈 Cyclobalanopsis gilva	1.494	0.057	9.54	79.69
小叶青冈 Cyclobalanopsis gracilis	1.364	0.069	16.85	105.82
紫楠 Phoebe sheareri	2.127	0.146	16.12	85.15
红皮树 Styrax suberifolia	1.735	0.083	23.48	130.55
香樟 Cinnamomum comphora	1.561	0.090	25.07	125.34
长叶石栎 Lithocarpus harlandii	1.611	0.093	46.91	119.11
石砾 Lithocarpus glaber	1.714	0.073	20.51	116.20
栲树 Castanopsis fargesii	1.681	0.070	23.09	92.01
红楠 Machilus thunbergii	1.269	0.068	20.26	72.64
木荷 Schima superba	1.247	0.055	28.64	95.18
交让木 Daphniphyllum oldhamii	1.822	0.104	26.01	141.14
苦槠 Castanopsis sclerophylla	1.481	0.096	15.33	119.08
青冈 Cyclobalanopsis glauca	1.443	0.102	35.42	140.66
薄叶润楠 Machilus leptophylla	2.250	0.227	69.05	110.66
青栲 Cyclobalanopsis myrsinaefolia	1.860	0.090	21.15	131.67
米槠 Castanopsis carlesii	1.422	0.082	9.28	127.02
褐叶青冈 Cyclobalanopsis stewardiana	1.525	0.093	20.13	111.17
小乔木树种 Small trees species				
浙江新木姜子 Neolitsea aurata var. Chekiangensis	1.611	0.079	13.89	102.71
光叶山矾 Symplocos lancifolia	1.744	0.089	12.45	197.78
黑山山矾 Symplocos heishanensis	1.323	0.082	12.97	134.39
老鼠矢 Symplocos stellaris	1.235	0.051	28.15	88.66
黄牛奶树 Symplocos laurina	1.724	0.077	67.12	102.83
黄丹木姜子 Litsea elongata	1.893	0.085	22.00	91.45
花榈木 Ormosia henryi	2.744	0.117	81.06	125.43
山黄皮 Randia cochinchinensis	1.905	0.081	16.24	139.74
薄叶山矾 Symplocos anomala	1.103	0.048	5.83	136.81
灌木树种 Shrubs species				
光叶石楠 Photinia glabra	1.022	0.078	13.63	133.44
米饭 Vaccinium mandarinorum	1.177	0.032	4.64	103.56

接上表

窄基红褐桉 <i>Eurya rubiginosa</i> var. <i>attenuata</i>	1.251	0.047	8.58	116.25
连蕊茶 <i>Camellia fraterna</i>	1.282	0.060	4.92	137.06
马银花 <i>Rhododendron ovatum</i>	1.102	0.069	5.00	129.34
红叶树 <i>Helicia cochinchinensis</i>	1.600	0.058	21.33	130.57
平均 (所有树种)	1.596	0.085	23.330	118.533
标准偏差	0.374	0.038	18.005	23.846

从上表中可以看出在统计的 34 种常绿阔叶植物中, N 含量最高的是花榈木, 最低的是光叶石楠, N 含量的平均值是 1.596%, 变化幅度为 1.022%~2.744%; P 含量最高的是薄叶润楠, 最低的是米饭, 平均值是 0.085%, 变化幅度为 0.032%~0.227%; 叶面积最大的是花榈木, 最小的是米饭, 变化幅度为 4.64~81.06; SLA 最大的是光叶山矾, 最小的是红楠, 变化幅度为 72.64~197.78。

表 2-2 落叶树叶子的营养、结构特征

Tab 2-2 Nutrient and structural characteristics of the leaves of deciduous species.

植物名称 Species	N%	P%	A (cm ²)	SLA (cm ² /g)
天仙果 <i>Ficus erecta</i> var. <i>Beecheyana</i>	2.937	0.163	46.20	231.02
白栎 <i>Quercus fabri</i>	2.260	0.131	67.77	159.46
茅栗 <i>Castanea mollissima</i>	2.286	0.145	24.64	209.79
山胡椒 <i>Lindera glauca</i>	2.638	0.141	12.16	292.83
山鸡椒 <i>Litsea cubeba</i>	3.632	0.131	14.85	341.50
檫树 <i>Sassafras tzumu</i>	1.947	0.111	61.12	163.00
枫香 <i>Liquidambar formosana</i>	1.841	0.095	67.60	187.77
平均	2.506	0.131	42.05	226.48
标准偏差	0.624	0.022	24.60	68.25

表 2-3 针叶树叶子的营养、结构特征

Tab 2-3 Nutrient and structural characteristics of the leaves of coniferous species

植物名称 Species	N%	P%	A (cm ²)	SLA (cm ² /g)
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	1.020	0.058	0.819	34.14

从表 2-2 中可以看出在统计的 7 种落叶植物中, N 含量最高的是山鸡椒, 最低的是枫香, N 含量的平均值是 2.506%, 变化幅度为 1.841%~3.632%; P 含量最高的是天仙果, 最低的是枫香, 平均值是 0.131%, 变化幅度为 0.095%~0.163%; 叶面积最大的是白栎, 最小的是山胡椒, 变化幅度为 12.16~67.77; SLA 最大的是山鸡椒, 最小的是白栎, 变化幅度为 159.46~341.50。同时可以看出落叶树的养分含量和 SLA 都要大于常绿阔叶树。表 2-3 中马尾松的养分含量、叶面积、SLA 都较小。

2.2 叶营养含量、结构之间的关系

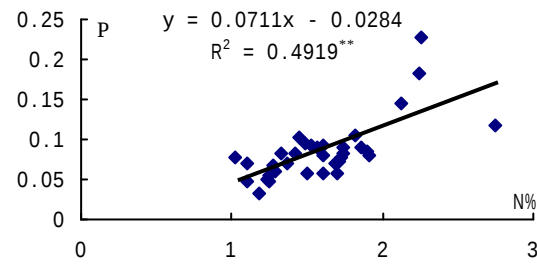


图2-1-a N%和P%的关系
Fig 2-1-a. Relationship between N% and P

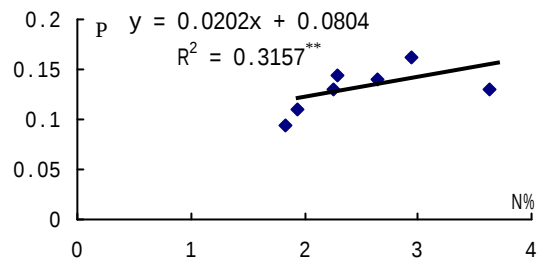


图2-1-b N%和P%的关系
Fig 2-1-b. Relationship between N% and P

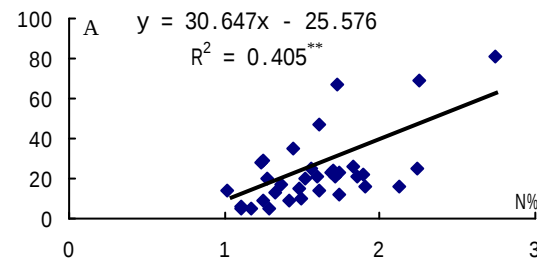


图2-2-a N%和A的关系
Fig 2-2-a. Relationship between N% and A

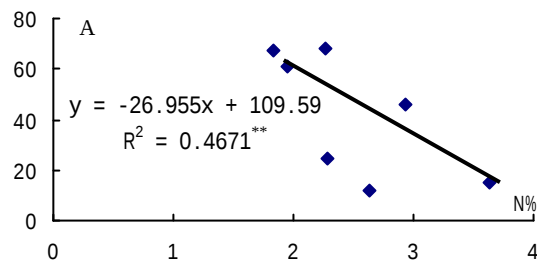


图2-2-b N%和A的关系
Fig 2-2-b. Relationship between N% and A

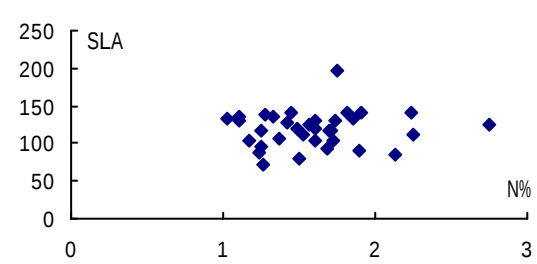


图2-3-a N%和SLA的关系
Fig 2-3-a. Relationship between N% and SLA

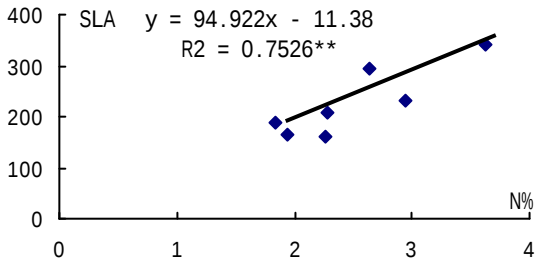


图2-3-b N%和SLA的关系
Fig 2-3-b. Relationship between N% and SLA

-a-:表示只统计常绿阔叶树
-a-:everygreen broad-leaved species considered

-b-:表示只统计落叶阔叶树
-b-:deciduous species considered

表 2-4 叶养分含量和结构的相关分析

Tab 2-4 Correlations of nutrient and structural characteristics of the leaves

		N	P	A	SLA
N	Pearson Correlation	1.000	.733**	.428**	.720**
	Sig. (2-tailed)	.	.000	.005	.000
P	Pearson Correlation	.733**	1.000	.485**	.466**
	Sig. (2-tailed)	.000	.	.001	.002
A	Pearson Correlation	.428**	.485**	1.000	.092
	Sig. (2-tailed)	.005	.001	.	.563
SLA	Pearson Correlation	.720**	.466**	.092	1.000
	Sig. (2-tailed)	.000	.002	.563	.

将 42 种植物叶片的养分含量和叶面积(A)、SLA 作相关分析，得表 2-4，从

中可以看出 N 含量、P 含量的相关系数为 0.733，显著性概率水平小于 0.001，同时营养含量与 SLA、叶面积均显著相关。但结合图 2-1、2-2、2-3，可知不同生活型的叶子 N、P 含量显著相关，但不同生活型植物叶子的养分含量与叶子的结构特征的关系比较复杂，如图 2-2-a 和 2-2-b，常绿阔叶植物叶子 N 含量与叶面积成显著正相关，而落叶树则成负相关。而在图 2-3-a 和 2-3-b 中，常绿阔叶植物和落叶植物的营养含量与 SLA 的关系分别表现为无关和显著正相关。所以可以认为表 2-4 中养分含量与叶面积、SLA 的相关性主要是来源于这两种不同生活型植物的叶片的特征差异，因为落叶树叶片的营养含量和 SLA 都较大。而表 2-4 中叶片的 SLA 与叶面积无相关性，这说明影响叶片 SLA 的主要因子可能是叶片的质地和叶片的厚薄程度，而不是叶片的大小。

2.3．不同生活型植物叶子的营养、结构特征差异

以往不少的研究表明不同生活型的植物在养分含量等特征上有明显的差异 (Jonasson 1989)，如落叶树的叶子的养分含量高于常绿树种，阔叶树的养分含量又要高于针叶树。据此，在此将 42 种植物分为常绿阔叶树、落叶树、针叶树三类，来讨论它们在营养、结构特征上的差异。

表 2-5 不同生活型植物叶片的营养、结构特征差异的差异分析

Tab 2-5 ANOVA of nutrient and structural characteristics of the leaf among 3 life forms

变异来源			方差总和	自由度	均方	F 值	
Source of variation			Sum of Squares	Degree of Freedom	Mean Square	F value	Sig.
N	组	间	5.330	2	2.665	14.958	.000
	组	内	6.948	39	.178		
	总	变 异	12.278	41			
P	组	间	0.01636	2	0.008182	6.332	.004
	组	内	0.05040	39	0.00122		
	总	变 异	0.06676	41			
A	组	间	2678.998	2	1339.499	3.646	.035
	组	内	14329.221	39	367.416		
	总	变 异	17008.219	41			
SLA	组	间	77964.719	2	38982.360	32.544	.000
	组	内	46715.157	39	1197.825		
	总	变 异	124679.876	41			

ANOVA 分析的结果表明不同生活型的植物叶片的养分含量、叶面积、SLA 有明显的差异 (表 2-5)，其中 N、P、叶面积和 SLA 的方差分析的 F 值分别是

14.958、6.332、3.646、32.544。因此常绿阔叶、落叶、针叶这三种不同生活型的植物叶片的营养、结构特征存在着明显的差异，即营养含量、叶面积、SLA 在不同生活型植物之间都表现为针叶<常绿阔叶<落叶。

2.4 . 不同生活型常绿阔叶植物叶子的营养、结构特征的差异

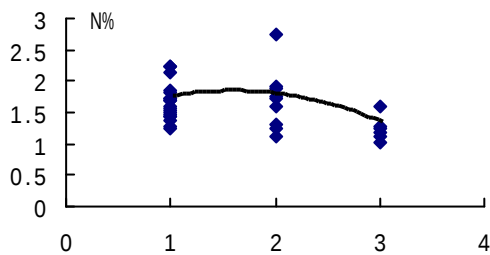


图2-4 不同生活型常绿树种N%的差异
Fig 2-4. Difference of N% among evergreen species of different life forms

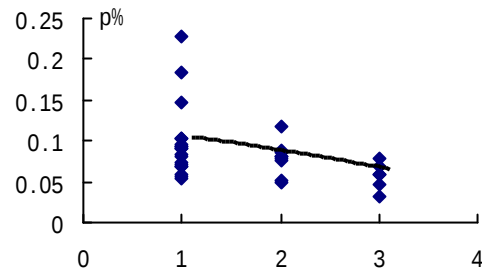


图2-5 不同生活型常绿树种P%的差异
Fig 2-5. Difference of P% among evergreen species of different life forms

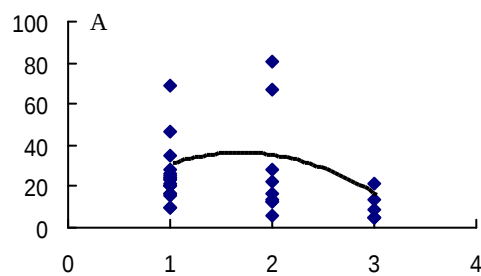


图2-6 不同生活型常绿树种A的差异
Fig 2-6. Difference of A among evergreen species of different life forms

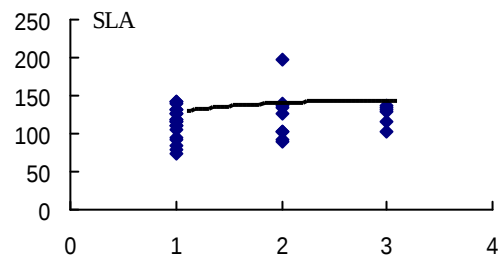


图2-7 不同生活型常绿树种SLA的差异
Fig 2-7. Difference of SLA among evergreen species of different life forms

注：图 2-4~2-7 中，横坐标 1，2，3 分别表示：

1:中乔木 median trees species; 2:小乔木 small trees species; 3:灌木 shrubs species

从图2-4中可以看出，中乔木与小乔木的N含量相差不大，均值分别为1.660%和1.698%，而灌木的N含量为1.239%，明显低于中、小乔木（经过T检验， $P<0.05$ ）；图2-5中，P含量为灌木（0.057%）<小乔木（0.079%）<中乔木（0.097%），其中灌木的P含量与中乔木差异显著（ $P<0.05$ ），而灌木与小乔木，小乔木与中乔木的差异不显著；图2-6中，叶面积A(cm²)为灌木(9.68)<中乔木(25.02)<小乔木(28.86)，灌木的叶面积要显著低于中、小乔木（P都小于0.05）；而这三种生活型的常绿阔叶树种的SLA的变化趋势表现为中乔木<小乔木<灌木，但差异不

明显 (经过 T 检验 , $P>0.05$) , 如图 2-7 , 中乔木为 113.68 , 小乔木为 124.42 , 灌木为 125.04。

2.5 植物叶特征的差异分析

表 2-6. 叶子营养、结构特征的因子分析

Tab 2-6. Factor analysis of the nutrient and structural characters of the leaf				
	N%	P%	A	SLA
因子 1	0.847	0.612	0.0465	0.941
因子 2	0.425	0.618	0.946	-0.0521

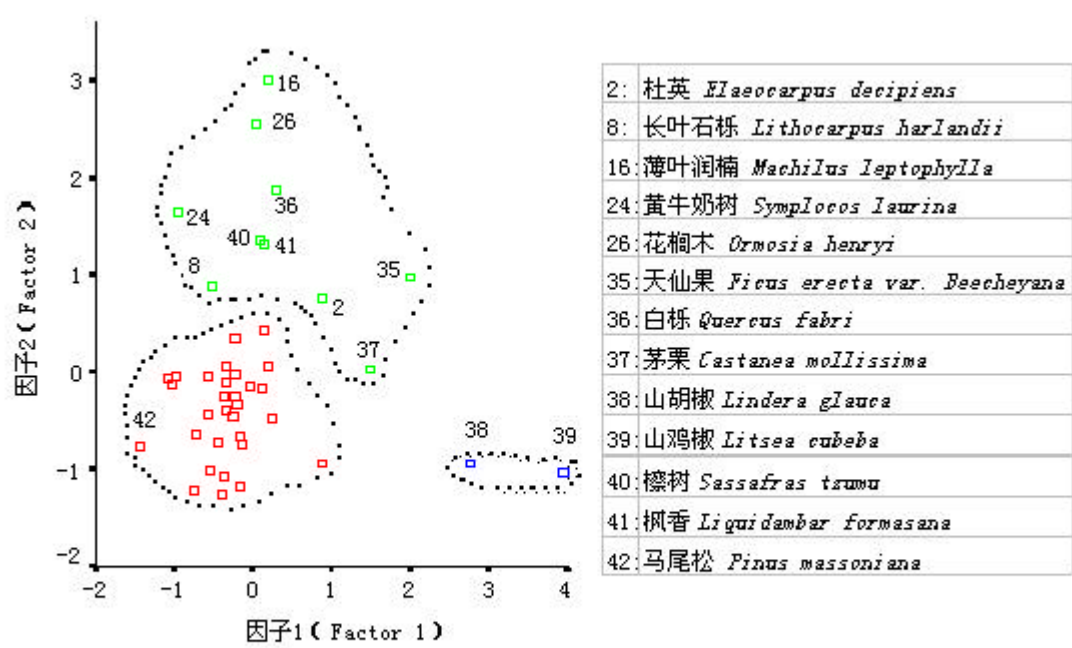


图2-8. 叶特征的因子分析
Fig 2-8. The factorial diagram of leaf characteristics

以叶片的养分含量、叶面积及 SLA 去衡量样本之间的相似性，可以评估不同植物叶子营养和结构特征的相似程度，测度的方法有很多，这里采用因子分析法。因子分析是将多个实测变量转化为少数几个不相关的变量的综合指标的方法，其重要意义在于对于原始变量进行分门别类的综合分析。若将 42 种植物叶子的 4 个特征指标进行因子分析，则经过 3 次迭代，四个指标可分为两个因子，累计贡献率已达 86.02%。就是说，用前两个主成分作为各树种叶子特征的综合指标，可以反映 4 种指标全部信息的 86.02%，4 个指标对因子 1, 2 的负载见表 2-6，其中因子 1 的成分主要由 SLA 和 N %组成，其负载分别为 0.941 和 0.847，

因子 2 的成分主要由叶面积 A 构成, 负载为 0.946, 而 P% 的负载仅为 0.618。用因子 1 和因子 2 为 X 轴和 Y 轴, 根据植物叶子的各指标对两个因子的贡献作图, 可得图 2-8。在上图中, 这些植物大致被分为 3 种类型, 山胡椒和山鸡椒为一类, 它们对于因子 1 的贡献最大; 杜英等常绿树和其他的落叶树为一类, 对因子 2 的贡献较大, 马尾松和多数的常绿树种为一类, 对这两个因子的贡献均较小, 尤其是马尾松对这两个因子的贡献都很小。同时聚类分析的结果也表明以后在以植物的叶特征为考察因子对于植物进行功能群的划分时, 不能简单的分为常绿和落叶树种, 因为有些常绿植物, 如本研究中的杜英、薄叶润楠、花榈木、青冈等在叶子的特性(以 N、P 含量、叶面积和 SLA 为标准)上与落叶树种更相近。

3. 讨论

植物的营养元素含量反映了植物在一定生境下从土壤中吸取和积累矿质养分的能力, 它一方面说明了植物的特性, 另一方面反映了植物的生境。在同一生境下生长的不同植物由于遗传特性的不同, 它们对营养元素具有一定的内在选择吸收能力。多数的研究表明 N、P 营养元素是植物体内最容易发生短缺的元素, 因而也常常是森林生态系统的一个限制因子。植物的叶片是生长比较旺盛的器官, 营养含量高, 因而也最能反映植物的营养特征。本次研究发现, 天童常见树种叶子具有不同的 N、P 含量, N 含量要高于 P 的含量, 这表明植物对于营养的选择吸收性。同时 N、P 含量成明显相关($P < 0.001$), 这与其他报道相一致(莫大伦, 1988), 因为 N 元素是构成蛋白质的主要成分, 而 P 元素的增高可提高植物体中蛋白氮的含量, 显然 N 与 P 之间有密切的关系, 因而在森林管理中最好施混合肥, 这样有利于植物对肥料的吸收。在统计的 42 种植物中, P 的百分含量的变化范围是 0.028~0.227, N 的百分含量的变化范围是 1.02~3.632, 这也就意味不同植物在对 P 的需求上的差异要大于其对 N 的需求差异。

本次研究发现杜英、薄叶润楠、紫楠等常见于沟谷地区的树种叶子的营养含量明显大于其他常绿树叶子营养含量的平均值, 这可能与沟谷地区水分充足, 营养条件好等因素有关。常绿阔叶树叶子的营养含量明显低于落叶树, 这一生态策略对于其在营养比较贫瘠的生境中生长具有明显的积极意义, 因为这意味着常绿树种有着比较低的营养需求, 同时它们吸收单位营养可以产生更多的叶生物量。

多数的研究还表明在营养差的生境中生长的物种，选择倾向于减少营养的损失，而在营养条件好的生境中选择倾向于更高的生产力（Aerts，1990），所以营养条件差的生境主要是慢生的常绿树种占优势，而营养状况好的环境则是速生的落叶植物占优势。Jonasson（1989）认为与地理分布、土壤条件差异相比，生活型的差异对叶中营养含量的影响更大，本次研究也表明植物的不同生活型的植物营养含量的差异显著，尤其当将该区的植物简单的划分为针叶树、常绿阔叶树、落叶树三种生活型（植物养分含量差异 $P < 0.001$ ）。就不同生活型的常绿阔叶树来说，灌木叶片的营养含量要低于乔木树种，这与南亚热带鼎湖山地区的研究结果相一致（莫江明，2000），同时在鼎湖山的研究还表明同种植物在不同层次上的营养含量也有差异，因而可以说植物营养含量的层间差异是植物种类成分和植物对其所处的层次生态条件适应性共同作用的结果。

从更大的尺度上看，不同气候带植物营养含量的特征有一定的差异，本地区为亚热带东部常绿阔叶林区，土壤以黄、红壤为主，呈酸性，其上生长的森林主要有常绿阔叶林、马尾松林、常绿-落叶阔叶混交林。根据陈灵芝等（1997）对亚热带 60 多种主要植物的养分含量的总结，我国亚热带植物 N% 为 1.56，P% 为 0.08，而对天童地区 42 种植物叶片的分析表明植物叶片的 N% 为 1.73，P% 为 0.09，要略高于陈灵芝等的总结，这可能与此次研究中包含有更多的落叶树有关。同时将其与南亚热带常绿阔叶树（莫江明，2000）相比，可以看出叶子营养含量的变化范围大致相当，鼎湖山地区 N 含量变化幅度为 0.946%~2.535%，P 含量的变化范围 0.030%~0.127%。而对于同一个树种木荷 *Schima superba*，N、P 含量均为南亚热带地区大于天童地区，N 含量为鹤山（李志安，2001）1.617%、鼓山（林承超，1999）2.02%，天童 1.247%，P 含量鹤山 0.0790%、鼓山 0.021%，天童 0.055%，这表明植物的营养含量不仅随植物基因型的不同而变化，而且随植物的地理分布，土壤状况、温度变化而有所差异，同时也可能与取样的时间有关，但这个问题还有待进一步研究。

从森林生长循环来看，山鸡椒、檫树等落叶树种往往是干扰林隙形成后的先锋树种，而栲树、长叶石栎、米槠等是顶极树种。演替初期这些先锋树种有叶片平均停留时间短，凋落物质量高，分解快等特点，因而森林的养分循环快，而随演替的进展，慢生树种逐渐取代先锋树种，这些树种的营养平均停留时间长，凋

落物分解较慢，因而森林养分循环减慢并达到平衡状态。Jonasson (1989) 认为落叶树种由于具有较高的生长速率、光合作用等特性使得它们在营养条件好的生境具有更大的竞争力，而随着演替的发生，当营养供应不能满足林冠层生长需要时，落叶树种就变得不适应，逐渐被叶寿命较短的常绿树种并最终被叶寿命更长常绿树种所取代。同时，山鸡椒、檫树等先锋树种能够快速利用被土壤吸附或固定的营养物质，并将其转化为植物体内的有机营养，以凋落物的形式归还于表层土壤，这也就为其他树种生长提供了养分储存库。

叶片是植物光合作用最重要的器官，其形态功能关系直接影响植物的物质生产，上层木的树冠对森林群落的种类构成的影响最大，如果林冠层是疏松的，较多的阳光就会照到下层，下层木植物就发育较好，如果林冠层是紧密的，下层植物就发育较差。而叶片大小和叶片多少是决定树冠紧密程度的两个重要因素。根据常杰(1998)从叶面积、SLA 和叶量三个因子出发对植物生长策略的划分方法，可将这长叶石栎、石栎、栲树、木荷、苦槠、青冈分为 3 种类型，青冈、长叶石栎不仅叶面积大，SLA 大，而且叶量也大，树冠紧密，紧密的树冠在截取了大部分阳光进行光合的同时，还能够荫蔽其它树种，减少其它树种的竞争力，从而保证了自己在群落中的优势地位。这种以叶面积比率高为手段，以垄断资源来排斥其它植物，从而达到竞争优势的生长策略，称为 F 策略(高叶面积策略)。而石栎、苦槠叶量较青冈少、每叶叶面积也较青冈小，树冠较疏松，而稀疏的树冠使大部分叶片获取了充分的光照，从而具较高的单位叶面积光合速率，弥补了其叶面积比率比青冈低的特点，单位叶面积光合速率高为特点的生长策略，称为 E 策略(高同化速率策略)。栲树、木荷的叶量较大，但叶面积和 SLA 较小，因而同青冈等相比，它们的自遮荫(self-shading)较小，因而可以更有效的利用资源，而同石栎、苦槠相比，它们获取了更多的光资源，因而可以将其归为另一种策略。

不同生活型的植物叶片的结构特征也有明显的差异，常绿树叶片的 SLA 和叶面积明显低于落叶树 ($P < 0.001$)，这可能意味着常绿树种更有利于减少由于淋溶所造成的营养损失，也有利于保持叶中的水分含量从而减少干燥的冬季所造成的水分需求的压力。阳性树种的 SLA 营养含量通常较高，而耐阴树种的 SLA 和营养含量通常较低。这也就反映了植物的一种策略，当光照、营养都充足的时候，选择倾向于 SLA 大(叶子薄)、营养含量高、光合作用速率高、生长快的植物，

而当资源（光、营养等）变得贫乏时，选择倾向于 SLA 小（叶子厚）、营养含量低、生长慢并将更多的能量投入到防御机制上的植物。同时，由因子分析可知，某些常绿树如杜英、薄叶润楠的叶片的特性更接近于落叶树。

最后，对于植物营养特征的了解也有利于植被恢复过程中进行物种的选取。在植被恢复的引种过程中，我们不仅要考虑目标树种的生长特性、对光的适应性，还要考虑植物的营养特征。如在天童地区，由于松材线虫的危害，导致了大量的马尾松的死亡，因而对该地区马尾松林的改造，将其恢复成地带性的常绿阔叶林十分迫切。为加速该地区的植被恢复，我们需要引种那些在综合考虑了潜在植被类型、群落演替特征和树种生态特性后确定的目标树种。在本区中，栲树、木荷等为目标树种，但马尾松占优势的区域，土壤瘠薄，土壤养分含量低，因而可能不适宜直接引种对于营养需求较高（栲树叶片的养分含量远远大于马尾松叶片的养分含量）、适应能力差的栲树，而应引种营养需求与马尾松相近的但对土壤改良效果更佳的木荷，或是营造它们的混交林。此外，在混交林的经营管理中，我们也应注重不同植物的营养需求差异，充分发挥资源补偿作用，如将 N 需求高而 P 需求较低的植物与对 P 需求高而对 N 需求低的植物混种。

第三章 叶的营养转移

叶的营养转移 (Nutrient resorption) 是一种将衰老组织的营养转移到其他组织的过程,通常用养分再吸收比例表示,相当于转移的营养与叶片衰老前养分含量的比值。叶子的营养转移是研究植物生态策略的一个重要的生态学指标,营养转移是植物新生组织生长所需营养的一个重要来源,是森林生态系统保持其养分免遭损失的最重要的机制之一。目前人们通常将它与植物的适应性,与环境中的营养压力、进化选择相联系。如 May 和 Killingbeck (1992) 的研究表明,对栎属植物 *Quercus ilicifolia* 一个种而言,养分再吸收与植物的适应性密切相关,Chapin (1991) 比较了 4 种不同肥力下,桦树个体的营养转移的差别,但目前该领域还存在着很多的争议。本章重点在于探讨不同植物营养转移量,试图了解不同生活型植物营养转移的差异,以及营养转移与植物叶子特征的关系。

1 研究方法

此实验同第二章叶子的营养特征的研究同步进行,取样工作分为常绿植物和落叶植物两种不同的生活型进行。常绿植物的采集参照 Pugnaire(1993)对营养转移所采用的研究方法,在 2000 年 5 月初,植物的生长活动比较旺盛的季节采取栲树、苦槠、木荷、石栎、马尾松的成熟叶片,并标记采样区域,于初夏(2000 年 7 月)在标记区域收集这些植物的新鲜凋落叶。2001 年 5 月初,采取其他常绿植物(薄叶润楠、薄叶山矾、红皮树、黄牛奶树、老鼠矢、山黄皮)的成熟叶片(叶片从一株或相邻两株上选取),并标记取样的植株,于 2001 年 7 月初收集标记植株的凋落叶。收集的方法有:(1)根据凋落叶的颜色从地面上选取新鲜凋落叶。(2)轻摇树枝,收集摇晃后脱落的叶色发生变化的叶片,这些叶片可以被认为是已经和植物体相脱离。2001 年 5 月标记的植物有 28 种,但由于一些植物的叶凋落量较小,或在其他的月份有较大的凋落量,而在 7 月凋落量小,因而在同年 7 月收集的凋落物只有 6 种,但在同年 5、6 月以此方法收集了 12 种植物的凋落叶。由于以往的研究表明植物在不同月份的凋落物的营养含量也有很大的差异,因而为达到本次实验的目的,使不同植物的营养转移率具有可比性,只统计了 10 种常绿植物的营养转移。对于落叶植物,参照沈善敏(1993)的研究方法,在 2000 年 8

月初,落叶植物生长旺盛的时候,采集成熟叶片,在2000年11月初收集凋落叶。由于植物的叶片和凋落叶基本上都是同株取样,因而在一定的程度上减少以往研究中存在的凋落叶与成熟叶营养上的差异是由不同植株的差异引起的这一问题。叶子的N、P养分含量的测定方法同第二章。

根据生长旺盛期叶和凋落叶的营养含量的差异计算营养转移率。计算公式如下：

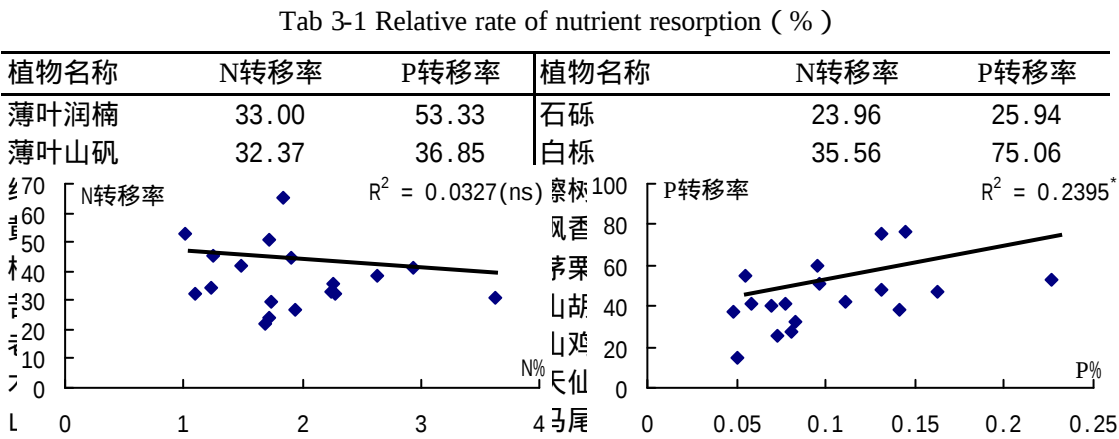
$$\text{养分转移率}(\%) = \frac{\text{生长旺盛期成熟叶养分含量} - \text{凋落叶养分含量}}{\text{生长旺盛期成熟叶养分含量}} \times 100$$

2 结果与分析

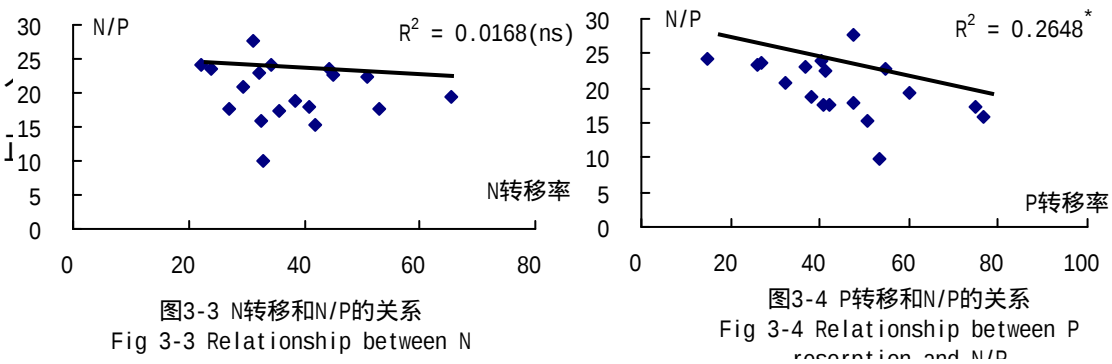
2.1 营养转移率

影响叶片衰老过程中养分元素转移的第一个因素是植物的遗传学特性的差异,如表3-1,不同的植物对于营养元素转移的比值不尽相同,N的转移率(%)幅度为22.25(栲树)至65.42(枫香),平均转移率为37.86,标准偏差10.67,P的转移率(%)幅度为14.89(老鼠矢)至76.63(茅栗),平均转移率为44.76,标准偏差15.40。经过方差分析,N、P转移率无明显差异(s=0.138)。

表 3-1 营养转移率 (%)



2



率。而 N 的转移率与植物成熟叶子的 N 含量不相关 (如图 3-1), 这也就表明植物叶中 N 转移率不受叶中初始 N 含量的影响。同时, N 转移率与叶中初始 N 含量无关以及 P 含量高的植物营养转移更高的现实表明叶片营养含量低的植物并不一定有更高的营养转移率, 所以在此, 我们认为较高的营养转移率可能并不是植物对于营养压力的一种重要的适应机制, 营养贫乏的生境里的植物可能更多的是通过较低的初始叶营养含量来适应的, 而不是通过在凋落前将更多的营养转移到新生组织来适应营养贫乏的生境。

2.3 不同养分转移率的关系

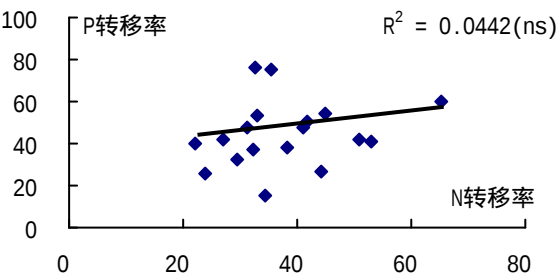


图3-5 N转移率和P转移率的关系
Fig 3-5 Relationship between
N resorption and P resorption

不同植物的 N 转移率与 P 转移率缺乏相关性, 这表明不同植物对于不同营养元素的转移是有选择的, 有些植物 N 转移率低, 而 P 转移率高, 如茅栗 (N 转移 32.55%, P 转移 76.63%)。有些植物则反之, 如老鼠矢 (N 转移 34.31%, P 转移 14.89%)。

2.4 不同生活型植物叶子营养转移的差异

根据表 3-1, 可以看出常绿植物叶子的 N 转移率变化幅度为 22.25%~50.86%, 平均值是 35.74% (标准差 9.46%), 落叶植物 N 转移率变化幅度为 27.03%~65.42%, 平均值是 38.72% (标准差 12.65%); 常绿植物叶子的 P 转移率变化幅度为 14.89%~54.63%, 平均值是 37.72% (标准差 13.00%), 落叶植物 P 转移率变化幅度为 38.33%~76.63%, 平均值是 55.37% (标准差 15.54)。同时

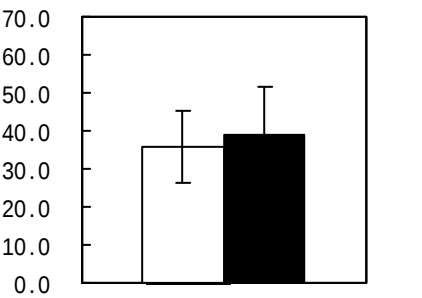


图3-6 常绿阔叶和落叶植物叶片N转移率的差异

Fig 3-6. Difference of N resorption from leaves between evergreen broad-leaved species and deciduous species

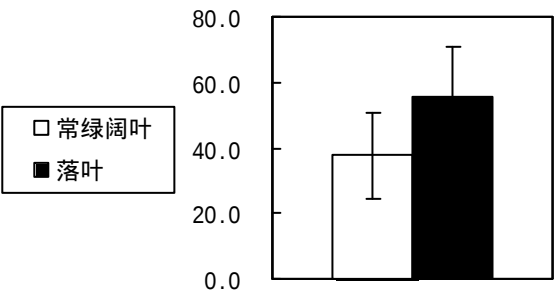


图3-7 常绿阔叶和落叶植物叶片P转移率的差异

Fig 3-7. Difference of P resorption from leaves between evergreen broad-leaved species and deciduous species

若对这三种生活型植物进行 ANOVA 分析则叶子营养转移率无显著差异,若仅对落叶和常绿阔叶植物进行 ANOVA 分析,则分析的结果表明这两种生活型 N 转移率无明显差异,而 P 转移率有差异 ($P < 0.05$),如图 3-6、3-7 所示。

3. 结论

营养转移是植物所有保持营养机制中最重要的策略之一,它又对竞争、营养吸收、生产力等过程产生影响,还有助于植物适应不利生境,因而营养转移成为当今森林生态研究上的一个热门领域。本次研究中的 18 种植物的叶子在凋落前均发生了营养转移,但不同的植物对各营养元素的转移率不同,这说明植物的营养转移同植物的遗传学特性相关。马尾松的 N 营养转移率为 53.08%,仅低于枫香,而高于其他的阔叶树,这种高转移率可能正是马尾松在贫瘠的土壤上(尤其是 N 营养贫乏的生境)成功定居的关键,而枫香虽然有较高的 N 转移率,但由于其初始叶片的营养含量高,对生境的营养条件有较高的要求,所以可能在营养十分贫乏的生境难以与马尾松竞争。不同的营养元素在叶片衰老过程中的变化不同,这也就表明营养元素在叶片中迁移性的差异,根据所测的营养元素在叶片中变化状况,可知 N、P 在凋落前后有较大的迁移,同时 P 转移率的平均值要大于 N 转移率的平均值。

相对于落叶树而言,常绿树种往往占据了较瘠薄的生境,因而被认为常绿树有更高的技巧利用营养,而较高的营养转移率是增大营养使用效率的一种方式。因而有不少学者认为常绿植物可能有比落叶树更高的营养转移率,同时也有不少的研究支持这一结论(Aerts, 1990)。Boerner (1984)认为较高的营养转移和较低的生长速率是营养元素贫瘠的生境中生长的植物的一个明显特征。但在这次研究中,将常绿阔叶植物与落叶植物的营养转移率相比,两者 N 转移率没有明显差异,而落叶植物的 P 转移率要高于常绿阔叶植物,同时营养含量低的植物营养转移率并不高于营养含量高的植物。由于叶片养分含量可以作为植物的营养供应水平的一种指标(Aerts, 1996),若在此简单的认为叶片营养含量低则意味着生境中的营养供应不足,则根据本研究可以推论出较高的营养转移率可能并不是植物对于养分胁迫的一种重要的适应机制。Killingbeck (1996)也认为在系统进化

上较亲近的植物具有相似营养转移率，因而营养转移可能仅仅是一种系统发育（Phylogeny）的功能，因而高的营养转移可能只是物种固有的特征，影响叶片衰老前后营养转移的第一个因素可能是植物的遗传学差异。

就成熟叶片营养元素与其转移率的关系而言,Chapin (1983) 认为 N 含量越高,其衰老过程中可被转移的 N 所占的比例就越高,所以 N 转移率就越高。但 P 则不存在这种关系,这可能是由于缺 P 植物有更大的能力将 P 转移到韧皮部,所以可以抵消 P 含量高的植物有更高的营养转移率的趋势。此外,可能是 N 含量低的植物叶中的 N 成为结构性 N 而很难被转移利用。DeI-Arco(1984)等经过统计发现,N 的转移率与衰老前成熟叶片的 N 含量显著正相关,P 极显著负相关。但在本次研究中,N 的转移率与成熟叶片的 N 含量无关,而 P 则显著正相关,因而可以认为短期的少量的研究很难得出有关叶片营养含量与营养转移关系的确切的结论。因为植物的营养转移年际变化可能较大,同时统计不同研究区域所得的结果也很难区分究竟是土壤肥力的影响还是植物的特性的差异,所以这一方面还有待进一步研究。从天童地区的植被演替动态来看,马尾松和其他的一些落叶植物以及木荷、苦槠等演替前期的常绿阔叶树的营养转移率都比较高,而该地区的属于演替后期的栲树的营养转移(尤其是 N 的营养转移)比较低。因而可以推测比较高的营养转移率可使营养快速转移到植物体中,从而满足快速生长的需要,这也有利于植物演替前期的植物保持较高的相对生长速率(Relative Growth Rate)。

第四章 叶水平上养分利用效率的研究

植物的养分利用效率(nutrient use efficiency, NUE.)是用于描述那些影响具有潜在限制作用的养分,特别是 N、P 在凋落和养分再吸收两个途径之间的分配等多种生理学过程及其与生长速率之间关系的一个术语(苏波等,2000)。养分利用效率可以简单的定义为植物吸收单位营养所能产生的生物量,它经常被用于研究多年生植物对于不同营养可获得性水平的一种适应对策(Vitousek 1982)。显然,在相同的土壤养分条件下,养分利用效率高的植物种更能充分利用比较有限的养分来与其它物种竞争。因此,通过提高养分利用效率来生产更多的生物量可能是植物适应贫瘠环境的一种重要的竞争性策略。本章试图研究不同植物的 NUE 的大小以及不同生活型植物 NUE 是否存在差异。

1 研究方法

常绿阔叶树种的凋落叶分别于 2000 年 5-9 月、2001 年 5-7 月采集,落叶树凋落叶分别在 2000 年 11、12 月和 2001 年 11、12 月收集。收集的凋落叶包括从地上拾取的新鲜凋落叶和轻轻摇晃树枝后散落的发黄的叶片(20 片-100 余片)。叶子的营养分析方法见第二章。叶水平上的营养利用效率(NUE)的表达方法有很多,本研究采用的是 Vitousek(1982),Aerts(1997)年提出的针对多年生植物的计算方法,计算公式如下:

$$NUE_N = \frac{1}{\text{凋落叶N含量}}; NUE_P = \frac{1}{\text{凋落叶P含量}}$$

2 结果与分析

2.1 植物的营养利用效率

表 4-1 常绿植物的养分利用效率

Tab 4-1 Nutrient use efficiency of evergreen broad-leaved species.

植物名称 Species	NUE _N	NUE _P
笔罗子 <i>Meliosma oldhamii</i>	86.99	867.04
薄叶润楠 <i>Machilus leptophylla</i>	66.34	943.91

续上表

薄叶山矾 <i>Symplocos anomala</i>	134.06	3299.13
豺皮樟 <i>Litsea coreana</i>	69.51	1043.06
长叶石栎 <i>Lithocarpus harlandii</i>	85.08	1870.18
赤皮栲 <i>Cyclobalanopsis gilva</i>	87.43	2208.81
大叶冬青 <i>Ilex latifolia</i>	122.81	2297.96
杜英 <i>Elaeocarpus decipiens</i>	93.85	1321.76
光叶石楠 <i>Photinia glabra</i>	127.95	1974.32
红皮树 <i>Styrax suberifolia</i>	81.76	1774.63
红叶树 <i>Helicia cochinchinensis</i>	98.53	2094.23
华东木犀 <i>Osmanthus cooperi</i>	133.34	1316.86
黄牛奶树 <i>Symplocos laurina</i>	118.05	2218.79
交让木 <i>Daphniphyllum oldhamii</i>	76.74	2044.18
栲树 <i>Castanopsis fargesii</i>	76.51	2394.64
苦槠 <i>Castanopsis sclerophylla</i>	115.96	2106.82
老鼠矢 <i>Symplocos stellaris</i>	123.27	2303.77
木荷 <i>Schima superba</i>	145.79	4007.06
青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	108.64	2041.10
青栲 <i>Cyclobalanopsis myrsinaefolia</i>	77.75	1690.59
山黄皮 <i>Randia cochinchinensis</i>	94.38	1692.87
薯豆 <i>Elaeocarpus japonicus</i>	138.40	4350.85
腺叶桂樱 <i>Prunus phaeosticta</i>	77.04	2520.35
香樟 <i>Cinnamomum comphora</i>	90.62	1180.91
小叶青冈 <i>Cyclobalanopsis gracilis</i>	93.07	2573.08
羊舌树 <i>Symplocos glauca</i>	104.63	1530.94
云山青冈 <i>Cyclobalanopsis nubium</i>	83.20	2089.56
窄基红褐桉 <i>Eurya rubiginosa var.attenuata</i>	124.10	4047.65
皱柄冬青 <i>Ilex kengii</i>	90.27	2782.34
紫楠 <i>Phoebe sheareri</i>	62.38	915.60
石栎 <i>Lithocarpus glaber</i>	76.72	1849.76
浙江新木姜子 <i>Neolitsea aurata var.Chekiangensis</i>	110.96	1737.01
平均	99.25	2096.56
标准偏差	23.17	870.05

表 4-2 落叶植物的养分利用效率

Tab 4-2 Nutrient use efficiency of deciduous species.

植物名称 Species	NUE _N	NUE _P
白栎 <i>Quercus fabri</i>	68.66	3061.29
豆腐柴 <i>Premna microphylla</i>	43.79	844.89
枫香 <i>Liquidambar formasana</i>	157.08	2647.49
茅栗 <i>Castanea mollissima</i>	64.85	2951.19
山胡椒 <i>Lindera glauca</i>	61.49	1150.08
山鸡椒 <i>Litsea cubeba</i>	40.00	1455.82
山柃 <i>Lindera reflexa</i>	69.65	1453.16

续上表

天仙果 <i>Ficus erecta</i> var. <i>Beecheyana</i>	57.67	1169.25
四照花 <i>Cornus kousa</i>	51.46	1009.39
雷公鹅耳枥 <i>Carpinus viminea</i>	66.30	1126.50
野漆树 <i>Toxicodendron succedaneum</i>	88.38	1367.90
榉树 <i>Zelkova schneideriana</i>	89.52	1582.14
樱花 <i>Prunus serrulata</i>	98.28	1568.55
檫树 <i>Sassafras tzumu</i>	70.38	1559.22
朴树 <i>Celtis tetrandra</i> ssp. <i>Sinensis</i>	88.22	1491.11
平均	74.38	1629.20
标准偏差	28.46	691.16

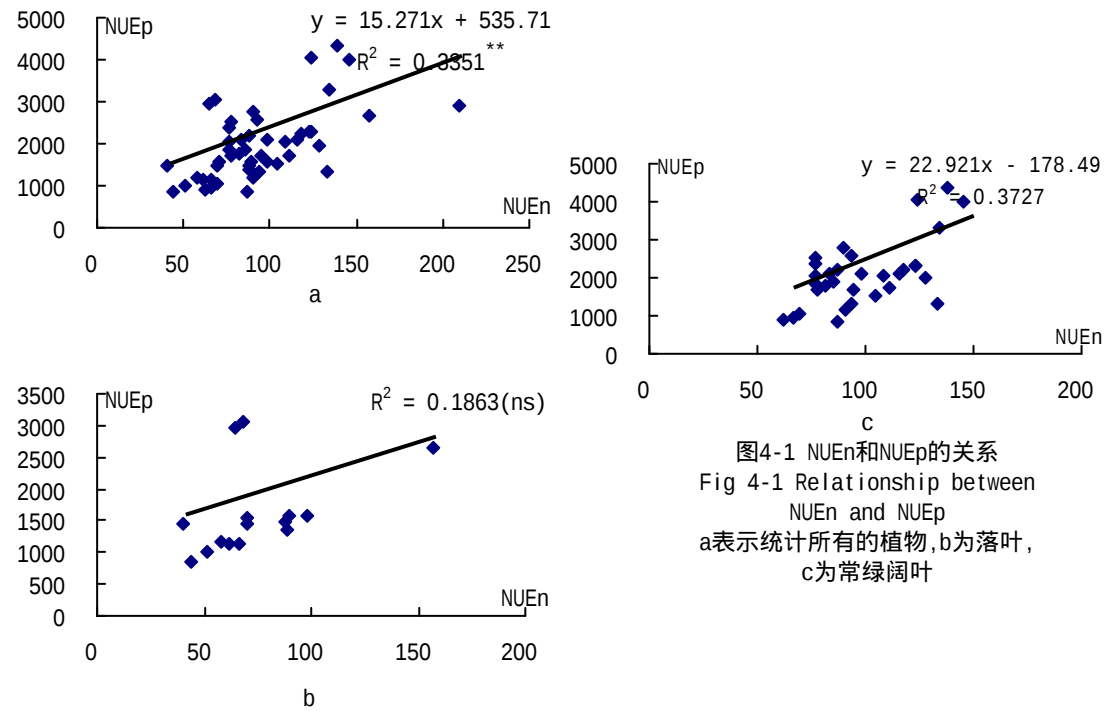
表 4-3 针叶植物的养分利用效率

Tab 4-3 Nutrient use efficiency of conifer

植物名称 Species	NUE _N	NUE _P
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	208.95	2916.55

从表4-1~4-3可以看出，N营养利用效率最高的是马尾松（208.95），最低的是山鸡椒（40），平均值是93.77。P营养利用效率最高的是薯豆（4350.85），最低的是豆腐柴（844.89），平均值是1967.59。

2.2 NUEn与NUEp的关系



从图4-1c中可以看出，常绿植物的 NUE_N 与 NUE_P 呈显著正相关，相关方程为 $NUE_P = 15.271\ NUE_N + 535.71$ ($p < 0.01$)，落叶植物的 NUE_N 与 NUE_P 相关性不显著。而若对所有植物进行统计，则可看出 NUE_N 与 NUE_P 也呈显著正相关(如图4-1a所示)，相关方程 $NUE_P = 22.921\ NUE_N - 178.49$ 。

2.3 不同生活型植物的营养利用效率的差异

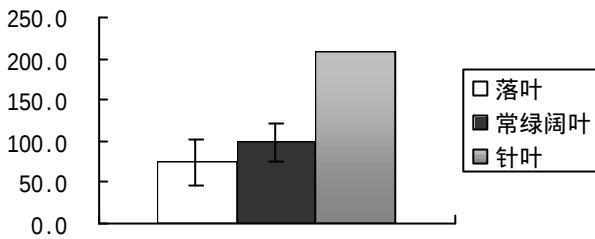


图4-2 不同生活型植物叶片的 NUE_N

Fig 4-2 NUE_N of the leaves of different life forms

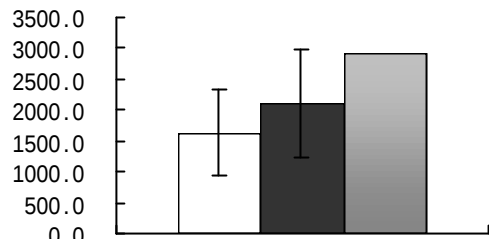


图4-3 不同生活型植物叶片的 NUE_P

Fig 4-3 NUE_P of the leaves of different life forms

从表4-1中可以看出，常绿阔叶植物的 NUE_N 的变化幅度为62.38（紫楠）到145.79（木荷），平均值为99.25， NUE_P 的变化幅度为867.04（笔罗子）到4350.85（薯豆），平均值为2096.56。落叶植物的 NUE_N 的变化幅度为40（山鸡椒）到157.08（枫香），平均值为74.39， NUE_P 的变化幅度为844.89（豆腐柴）到3061.29（白栎），平均值为1629.20（如图4-2、4-3）。经过独立样本的t检验，可知常绿阔叶植物的N营养利用效率要显著大于落叶植物（ $p = 0.003$ ），针叶植物的N营养利用效率显著大于常绿阔叶和落叶树，但这三种生活型植物的P营养利用效率则无显著差异（ $p > 0.05$ ）。

3 小结

植物对其生长的环境的适应的策略是多种多样的，提高营养利用效率是植物适应营养贫乏生境的重要机制之一。因而营养利用效率成为了生态系统养分研究中一个极为有用的概念。植物叶水平上的NUE并不能完全代表整个植株的NUE，但它在一定程度上反映了植物的营养利用效率。本次研究中马尾松的N营养利用效率最高，这表明马尾松可能比其他植物更容易适应N营养贫乏的生境，因为它们吸收单位N营养可以产生更大的生物量。而不同生活型植物的N营养利用效率有显著差异，具体表现为针叶树>常绿阔叶树>落叶树，这也就部分解释了营养

(尤其是N)缺乏的生境主要由针叶和常绿阔叶树占优势,结合植物营养转移一章,我们可以知道,常绿植物(营养含量低的植物)并不比落叶植物(营养含量高的植物)转移更多的营养,但常绿植物的NUE却要高于落叶植物,也就是说常绿植物在凋落时可将凋落叶中的营养降到落叶树难以达到的水平,所以可以认为常绿树对营养贫乏生境的适应更多的是靠将凋落叶中的营养降至最低和延长叶片的平均停留时间来减少营养损失,而并不是通过在凋落前将更多的营养转移到新生组织。最后,对于常绿阔叶植物来说,N营养利用效率与P营养利用效率呈正相关,而落叶树N营养利用效率与P营养利用效率的相关性不显著,这也表明对于常绿阔叶树来说,损失1个单位的N所产生的落叶的生物量与损失1个单位的P所产生的落叶的生物量具有相关性。

第五章凋落叶分解的研究

第一节 凋落叶分解及营养释放动态

凋落物的分解是森林生态系统生物地球化学循环的一个重要组成部分,据估计,在枯落物分解期间释放的营养占森林植物养分总需求量的 69%~87%,此外,凋落物的分解还显著的影响土壤的理化性质,因而在一定程度上,枯落物分解速率是影响陆地生态系统,特别是森林生态系统生产力或生物量的决定因素(Warner R H, Schlesinger W H, 1985)。同时,由于落叶凋落量大,凋落物质量高,因此研究凋落叶的质、量及其分解过程对认识整个森林生态系统的物质循环进而对其功能和动态做出判断是必不可少的。

我国东部亚热带地区荒山植被恢复过程中,以前人们常以马尾松等为先锋树种,但由于凋落松针营养含量低、分解速率慢,因而对土壤的改良作用并不很理想,所以选取适宜的树种改造代替马尾松林已成为植被恢复中的一个重要研究方面。在选种的过程中,需要重点考虑的有两个方面:(1)树种对于现有生境、土壤条件的适应能力。(2)树种对于现有生境、土壤条件的改造能力。由于马尾松占优势的区域,土壤瘠薄,土壤养分含量低,所以要结合实际使所选的物种在营养需求上能适应这一特征,又能对土壤的改良起明显的促进作用。本章就是研究众多植物凋落叶的分解,以期为天童地区植被恢复中的物种选取提供依据。

1 研究方法

由于不同植物叶片的凋落物候不同,凋落量差异也很大,因而给本研究带来困难。所以本文的凋落叶收集和放置分为以下几个步骤。2000年7月收集栲树、苦槠、木荷、石栎、马尾松的新鲜凋落叶,2000年11月收集白栎、樟树、枫香、茅栗、山胡椒、山鸡椒、天仙果、朴树的凋落物,2000年12月收集山矾、红楠、黄丹木姜子、米槠的老叶(由于它们的凋落量很小,难以收集,但它们都是一些常见种,有重要研究意义,因而取老叶代替凋落叶来研究它们的分解动态,类似的方法也出现在林开敏,2001年研究中)。收集了这些植物的新鲜凋落叶后,自然风干,储存在干燥、通风之处,并于2001年1月初放置于木荷林中。2001年4月底收集杜英、交让木、光叶石楠、香樟、紫楠、小叶青冈、长叶石栎、云山青冈、青冈、青栲新鲜凋落叶,并于5月初放于木荷林中,2001年5月底收集

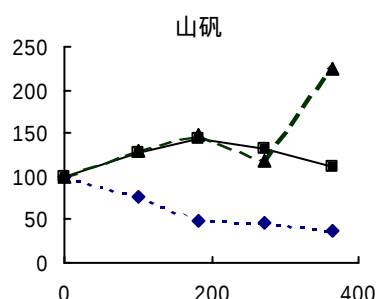
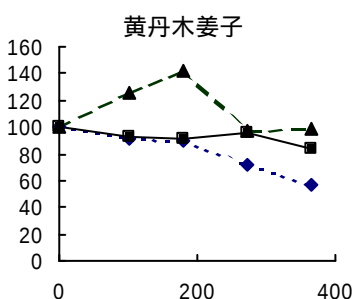
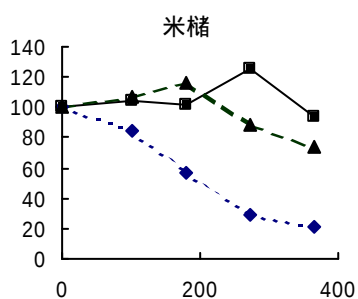
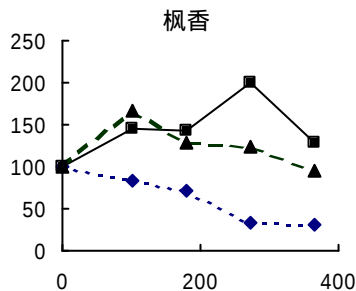
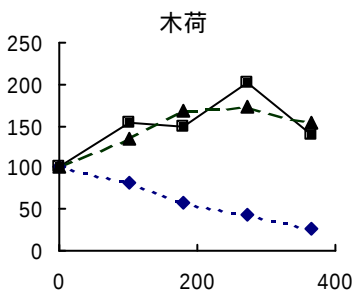
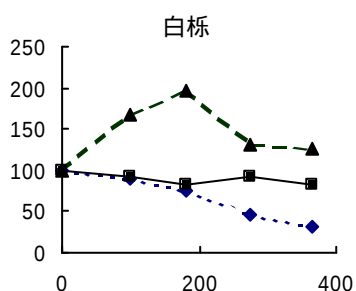
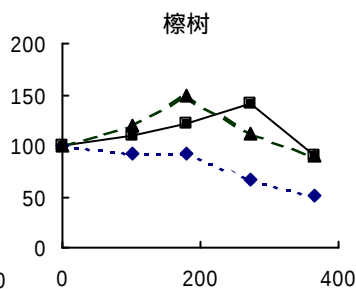
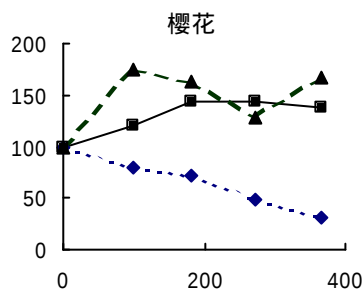
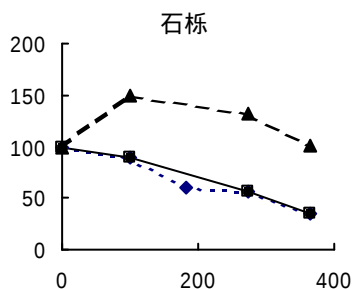
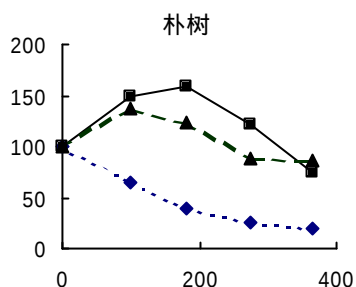
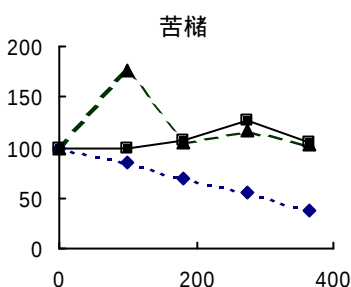
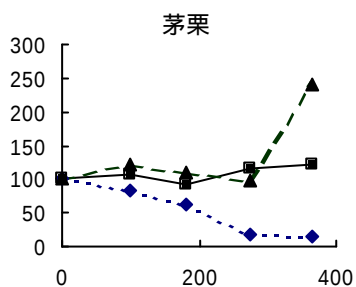
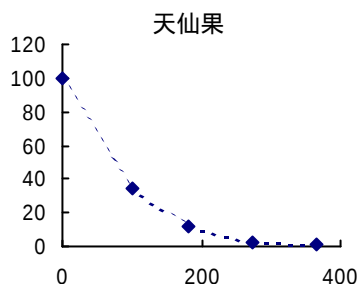
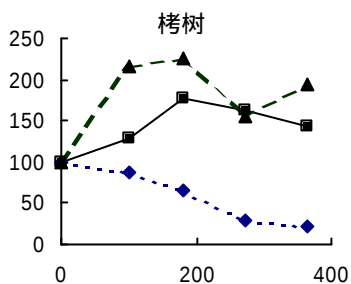
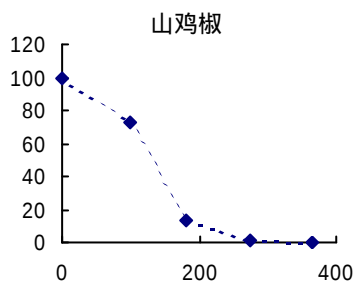
赤皮青冈、薯豆、红叶树的凋落叶，于6月初放于木荷林中。木荷林位于华东师范大学环境科学系生态实验站右侧约100米，林道上方7米处，林中地表凋落物层较厚，主要以木荷的凋落叶为主。凋落叶分解研究采用的是网袋法，将风干的样品4.5g装入14*15cm的尼龙网袋，将网袋内外编号。同时网眼的大小会对分解产生影响，如网眼太大，凋落物碎屑会丢失，而网眼太小，会影响土壤生物，尤其是大型土壤动物的活动。在本次研究中尼龙网袋的网眼为2mm*2mm。

2001年1月4日放置的样品分别在2001年4月14日、2001年7月4日、2001年10月4日、2002年1月4日取回；2001年5月4日放置的样品分别在同年7月4日、9月4日、11月4日和2002年1月4日、3月4日取回；2001年6月4日放置的样品分别在同年7月4日、9月4日、11月4日和2002年1月4日、3月4日取回。样品放置时，扫开枯枝落叶层，使分解袋与地面直接接触。每次取回的同种样品有2~3个重复样。取回的样品经清水快速漂洗后，在70℃下烘干至恒重。纪录最后重量，样品粉碎后作化学分析，同时初始样品的化学分析在取样后即进行。分析方法见第二章。

2. 结果与分析

2.1 不同凋落叶分解的季节动态

如图5-1（凋落叶于2001年1月放置），30种凋落叶在1年的分解过程中，随时间的加长失重率增大，但失重率并不与时间呈线性相关。在不同季节失重率的增加的快慢是有差异的。多数的凋落叶在4-10月的失重率较快，这是由于该段时间雨量充沛、相对湿度和温度都较高，土壤生物活动强烈。但对于一些营养含量高的落叶，如天仙果等，则表现为分解初期，凋落叶的失重率很高，这可能由于其所含有的易分解、淋溶的成分很多，因而即便在土壤生物活动并不强烈的季节，凋落叶仍然有较高的失重率。在这30种凋落叶中，山鸡椒的年失重率最大，为99.7%，天仙果次之，为99.3%。年失重率最小的是黄丹木姜子（老叶），只有43.81%，其次是檫树，为49.8%。图5-2中的11种凋落叶于2001年5月放置，在分解了300天后，交让木失重96.5%，杜英失重94.5%，而云



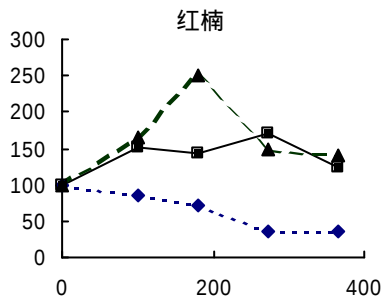


图5-1 凋落叶分解动态
Fig 5-1 Dynamics of leaf
litter Decomposition

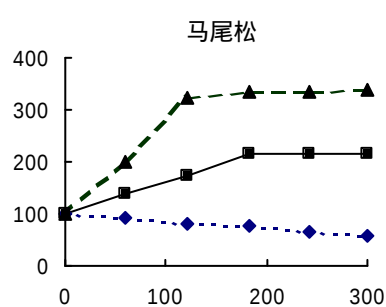
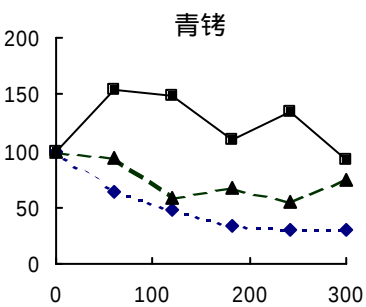
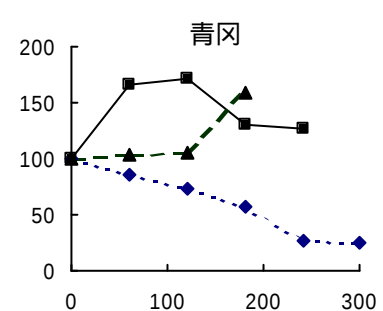
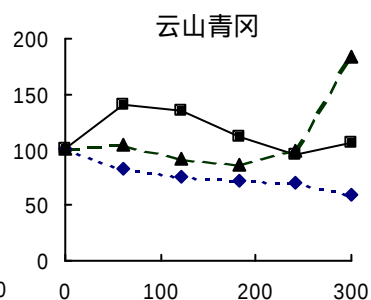
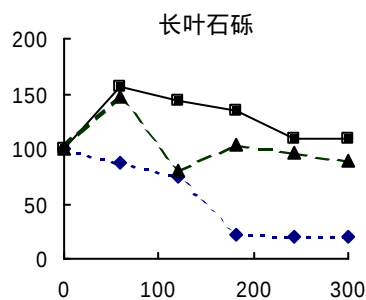
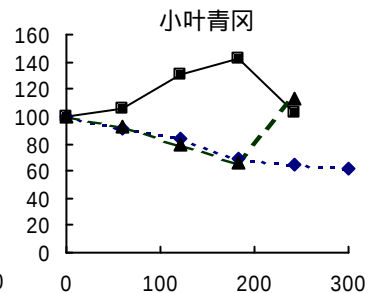
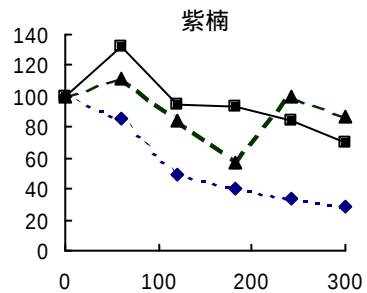
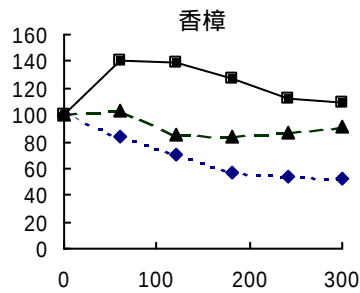
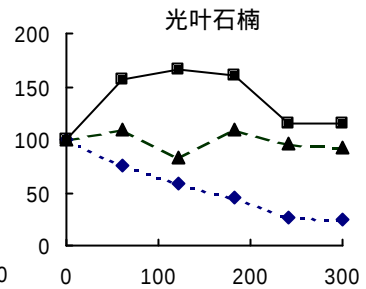
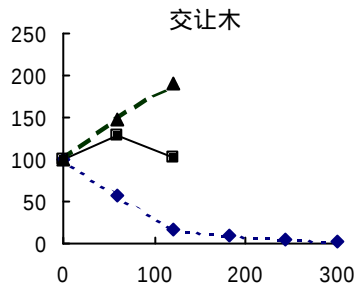
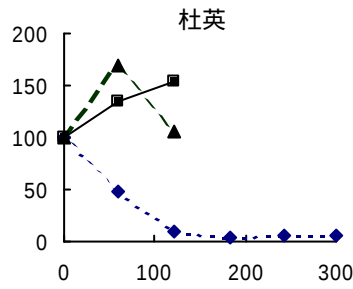
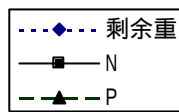
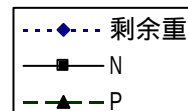
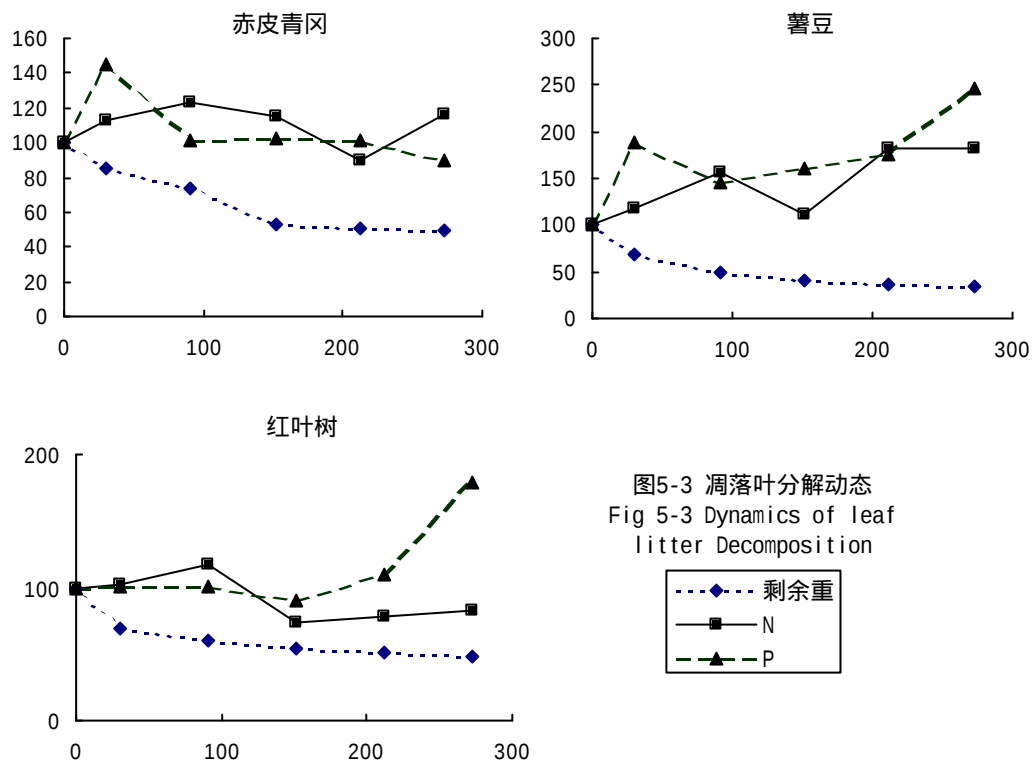


图5-2 凋落叶分解动态
Fig 5-2 Dynamics of leaf
litter Decomposition





(注：图 5-1、5-2、5-3 中横坐标为凋落袋放置的天数，纵坐标为各指标与初始指标的相对百分比 (%))

山青冈和马尾松的失重率分别为 41.2%和 42%。同时多数的凋落叶在分解初期（5-11 月）的失重率较大。图 5-3 中的 3 种凋落叶于 2001 年 6 月放置，在分解了 273 天后，失重率表现为薯豆（64.7%）>红叶树（51.8%）>赤皮青冈（50.2%）。

2.2 不同树种凋落叶分解过程中营养成分的变化

凋落叶在分解过程中不仅发生量的变化，同时也发生了质的变化。在淋溶和微生物代谢活动的共同作用下，落叶中的营养元素以不同的方式和途径与外部环境进行着交换和转移，因此落叶在分解过程中各种营养含量不断发生变化。凋落叶经过分解，其中所含的 N、P 均发生变化。以取样时营养元素含量占初始凋落叶营养含量的百分比来分析，若百分比大于 100 表示营养元素发生了积累，小于 100 则表示发生了释放，则从图 5-1~5-3 中可以看出（由于山鸡椒、天仙果等分解速率太快，所剩的凋落物的量不够分析，故无营养动态曲线），大多数的凋落叶在分解初期 N、P 均发生了积累，即 N 浓度和 P 浓度都是先升高后降低。但升高或降低无明显规律，一些研究认为若凋落叶初始营养浓度足够高，可满足微生物分解活动要求，则在分解过程中，营养元素可能就释放的较快，而不发生或只发生少量的富集。但在本研究中，营养元素的释放和富集与凋落叶初始营养状况并无明显的相关性。这也就表明影响元素释放的因素除元素的初始浓度以外还有很多，因此分解并不是简单的遵循初始浓度越小就越容易发生富集、富集量也越大的规律。从本研究中可以看出，营养元素（尤其是 N）在分解初期有较大的积累，甚至出现了 N 绝对含量的增加，这表明落叶在周围环境中吸收了部分营养元素。若以分解 1 年后凋落叶的营养含量与初始营养含量的比值作为衡量凋落叶富集（或释放）的程度，则栲树的 N 富集程度最大，为 144%，山矾的 P 富集程度最大，为 225%。朴树的 N、P 释放程度最大，分别为 75%和 87%。在图 5-2 中，经过 300 天的分解，马尾松的 N、P 富集率都是最高，分别为 215%，340%，紫楠 N 释放程度最大，为 70%，青栲的 P 释放程度最大，为 74%；在图 5-3 中，N、P 富集程度最大的是薯豆（分别为 182%、247%），N 释放程度最大的是红叶树（82%），P 释放最大的是赤皮青冈（90%）。

2.3 凋落叶的分解速率

在分解过程中，凋落叶的残留量随时间不断的减少，但分解是一个动态的过程，分解率也不断的发生变化。Olson（1963）提出了指数衰减模型，描述凋落

物的分解。Wieaer (1982) 通过两种方法 , 对凋落物分解资料进行分析认为指数衰减模型最佳。其衰减模型为： $X/X_0=e^{-kt}$ ，式中， t 为时间，通常以年表示， X_0 为初始凋落物的质量， X 为 t 时刻的残留重， k 为年分解速率（ $g \cdot g^{-1} \cdot a^{-1}$ ）。但在实际应用中，多用 $y=ae^{-kt}$ 来描述，式中 y 为重量残留率（%）， a 为拟和参数， k 即为年腐解系数，通常又称为分解系数（ $g \cdot g^{-1} \cdot a^{-1}$ ）。则可得表 5-1。

表 5-1 凋落物分解残留率(%)随时间的指数回归方程
Tab 5-1 Equation of litter decomposition remains

凋落物种类	回归方程	相关系数 R^2	分解系数	半分解时间 (年)	95%分解所需 时间(年)
Litter type	Equation	Correlation efficiency	Decomposition rate	Half decomposition rate	95% decomposition rate
山鸡椒	$y=196.40e^{-6.2799x}$	0.949	6.280	0.218	0.585
栲树	$y=119.15e^{-1.6353x}$	0.925	1.636	0.531	1.939
天仙果	$y=117.52e^{-4.9437x}$	0.995	4.944	0.173	0.639
茅栗	$y=128.27e^{-2.2565x}$	0.896	2.256	0.418	1.438
苦槠	$y=106.96e^{-0.9523x}$	0.968	0.952	0.799	3.216
朴树	$y=98.945e^{-1.7297x}$	0.989	1.730	0.395	1.726
石栎	$y=106.85e^{-1.0197x}$	0.937	1.020	0.745	3.003
樱花	$y=109.67e^{-1.1623x}$	0.944	1.162	0.676	2.657
檫树	$y=109.72e^{-0.6933x}$	0.874	0.695	1.134	4.455
白栎	$y=114.73e^{-1.1856x}$	0.934	1.186	0.701	2.643
木荷	$y=109.92e^{-1.3529x}$	0.972	1.353	0.582	2.284
枫香	$y=111.55e^{-1.3598x}$	0.907	1.359	0.590	2.283
杜英	$y=70.45e^{-3.5423x}$	0.853	3.542	0.097	0.747
交让木	$y=93.48e^{-4.3366x}$	0.969	4.337	0.144	0.675
光叶石楠	$y=102.65e^{-1.8013x}$	0.974	1.801	0.399	1.678
香樟	$y=95.07e^{-0.8346x}$	0.944	0.835	0.770	3.529
紫楠	$y=98.18e^{-1.621x}$	0.958	1.621	0.416	1.837
小叶青冈	$y=99.73e^{-0.6236x}$	0.977	0.624	1.107	4.800
长叶石砾	$y=113.06e^{-2.3894x}$	0.861	2.389	0.341	1.305
云山青冈	$y=95.07e^{-0.5576x}$	0.930	0.558	1.152	5.282
青冈	$y=114.08e^{-1.8002x}$	0.920	1.800	0.458	1.737
青栲	$y=85.33e^{-1.5033x}$	0.915	1.503	0.356	1.887
马尾松	$y=101.98e^{-0.669x}$	0.991	0.669	1.065	4.507
赤皮青冈	$y=92.86e^{-0.9769x}$	0.903	0.977	0.633	2.990
薯豆	$y=80.17e^{-1.3098x}$	0.857	1.310	0.360	2.118
红叶树	$y=82.36e^{-0.8242x}$	0.799	0.824	0.606	3.399
米槠*	$y=115.13e^{-1.6819x}$	0.961	1.6819	0.496	1.865

接上表

黄丹木姜子*	$y=106.06e^{-0.5575x}$	0.898	0.558	1.349	5.479
山矾*	$y=95.68e^{-1.0041x}$	0.933	1.004	0.646	2.939
红楠*	$y=109.02e^{-1.1888x}$	0.897	1.189	0.656	2.593

(注：*为老叶)

根据表 5-1，在 26 种凋落叶中，年分解率的变化从 0.558~6.280，分解最快的是山鸡椒，其分解一半所需的时间是 0.218 年，分解 95%需要 0.585 年，其次是天仙果，95%被分解需要 0.639 年；分解最慢的是云山青冈和小叶青冈，它们分解 95%各需 5.282 和 4.8 年，马尾松分解速度也很慢，95%被分解需要 4.507 年。由于所有的凋落叶都是放在木荷林中进行分解，因而可简单认为它们分解时所处的土壤、水分条件相似，因而引起分解速率差异的主要因素是凋落物的质量 (substrate quality)。山鸡椒、天仙果等分解较快，这可能与它们的凋落叶薄、营养含量高有关；云山青冈和小叶青冈分解慢可能是由于它们的凋落叶厚、革质化程度高引起的；马尾松针叶比多数阔叶树的凋落叶分解的慢，很多研究也得到相似的结论，一种可能的原因是马尾松针叶的油脂含量高，不利于微生物的活动，因而可分解性比较差。而在四种老叶中，分解最快的是米槠，分解 95%需要 1.866 年，分解最慢的是黄丹木姜子，分解 95%需要 5.479 年，由于以叶子的营养含量或厚度来衡量可分解性的话，黄丹木姜子不应成为分解最慢的植物，所以可能其叶子体内还含有其他的一些物质影响土壤生物活动，但这个问题还值得进一步探讨。综合来看，天童地区大多数常见树种凋落叶分解 95%需 1~4 年，平均是 2.54 年。

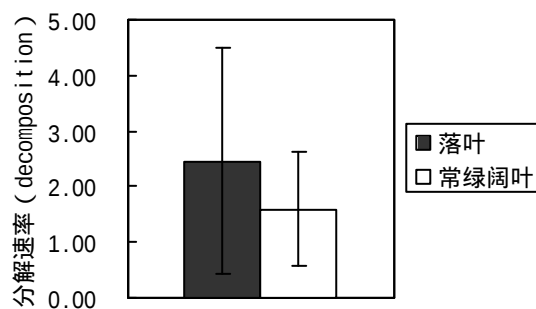


图5-4 常绿阔叶树和落叶树凋落叶分解速率的差异

Fig 5-4 Difference of leaf litter decomposition rate between evergreen broad-leaved species and deciduous species

2.4 不同生活型凋落叶分解系数的差异(以下开始仅讨论 26 种凋落叶的情况，不讨论 4 种老叶)

常绿阔叶树凋落叶的分解系数最高的是交让木，最低的是云山青冈，变化范围为 0.558~4.337，平均值是 1.593，标准偏差为 1.015；落叶树凋落叶的分解速率最高的是山鸡椒，最低的是檫树，变化范围为

0.695~6.280，平均值是 2.451，标准偏差为 2.034。经过独立样本 T 检验，可以知道常绿阔叶树种的凋落叶的年分解系数与落叶树无明显差异 ($p>0.05$)，见图 5-4。而马尾松的凋落针叶的分解系数为 0.669。所以综合来说，不同生活型凋落叶分解系数差异不显著，但存在这样的趋势，即分解最快的是落叶，而分解最慢的常绿阔叶树。

2.5 凋落叶分解与其初始营养含量的关系

总体而言，凋落叶的分解受到分解时所处的生物、非生物环境的影响，同时还受凋落叶质量的影响，如凋落叶的营养含量、理化结构等。国外有过大量的有关凋落物的质量与分解之间关系的报导，同时有很多研究也表明凋落物中的 N、P 含量与分解速率有明显的正相关。但国内相关方面的报道很少，仅见于周存宇等 (1995) 对南亚热带植物的研究，究其原因，可能是由于国内有关凋落物分解的研究所涉及的树种数目不多，而我们又很难通过比较不同地区凋落物分解的情况，得出凋落物质量与分解的较为确定的关系。本研究中将 26 种凋落物放置于同一木荷林下，可认为其分解时所处的环境相似，而影响分解速率的主要因素可能就是不同类型凋落叶性质的差异。多数的研究分析的是年失重与凋落物质量的关系，而本次研究中的凋落物放置的时间不同，可能会对凋落物年失重率产生较大影响，因而这里重点分析凋落叶年分解系数 (k) 与凋落物质量的关系 (类似的分析见于 Aerts, 1997)。

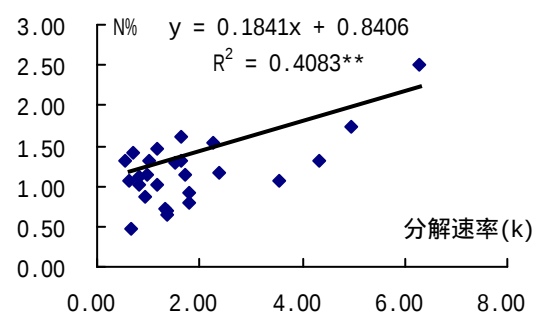


图5-5 分解系数与N%的关系
Fig 5-5. Relationship between decomposition rate and N content

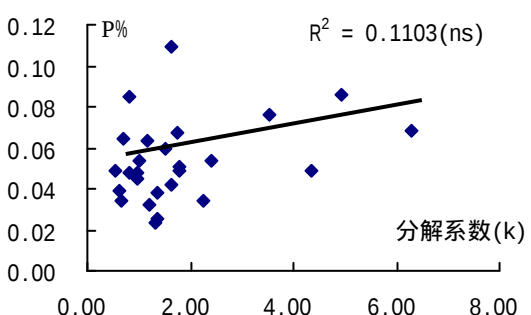


图5-6 分解系数与P%的关系
Fig 5-6. Relationship between decomposition rate and P content

(注：凋落叶的 N、P 含量参见第 4 章)

从图 5-5、5-6 中可以看出凋落叶的年分解系数与凋落叶中的初始 N 含量有

较高的相关性，相关方程为 $k=(N\%-0.8406)/0.1841$, $n=26$, $r=0.639$, $p<0.001$ 。而与初始 P 含量则无显著的相关性。这也就表明凋落叶的 N 含量高，则凋落叶在分解初期(1 年)会有较高的分解速率。这也与众多的研究结论相一致。究其原因，可能是因为凋落物中的营养物质(N)往往为分解者进行分解活动过程所需，因而凋落物中的营养含量就会通过影响分解者的活动而最终影响凋落物的分解，所以当初始营养(尤其是 N)高的时候，微生物的活动就比较强，分解速率就高。但同时也有一些不同的甚至相反的结论(王瑾，2001)，因而凋落物营养含量是否影响分解者的活动，若有影响，则影响的机制是什么这些问题还有待探讨。

2.6 凋落叶分解与成熟叶的 SLA、叶面积的关系

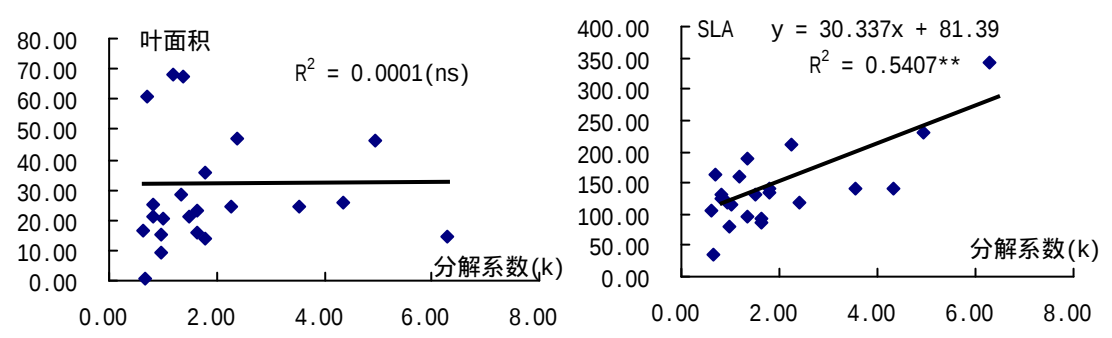


图5-7 分解系数与叶面积的关系
Fig 5-7. Relationship between decomposition rate and P content

图5-8 分解系数与SLA的关系
Fig 5-8. Relationship between decomposition rate and P content

(注：成熟叶的叶面积、SLA 参见第 2 章)

由于凋落叶的面积与成熟叶的面积差异不大，同时凋落叶的 SLA(比表面积)与成熟叶的 SLA 具有较强的相关性(Schlesinger 等 1989 测定的结果表明，落叶前后叶重量的变化并不大)，因而凋落叶的叶面积及 SLA 对凋落物分解的影响可以通过成熟叶叶面积及 SLA 对分解的影响来表现。从图 5-7 中，可以看出，凋落叶的分解速率与成熟叶的面积无相关性，而与其 SLA 又很强的相关性，相关方程为 $k=(SLA-81.39)/30.337$, $n=22$, $r=0.735$, $p<0.001$ 。因而可以推测若凋落叶的比表面积(SLA)越大，凋落叶的分解就越快。

2.7 凋落叶分解与 NUE 关系

较高的叶水平上的 NUE 将会导致比较低的凋落叶中的营养含量，因而存在

一种假设，即植物的 NUE 与它的分解能力之间存在着一种协调。从图 5-10 中可以看出，凋落叶的年分解系数与植物的 N 营养利用效率存在一定的相关性 ($p < 0.05$)，但分解系数与植物 NUE_p 则无显著相关性。同时在图 5-9 中可以看出， R^2 比较低的原因是因为有不少植物的 NUE 和分解素系数都比较低，这可能是由于不少 NUE 低的植物叶中的有较多的难分解的次生化合物，因而降低了凋落叶的可分解性。

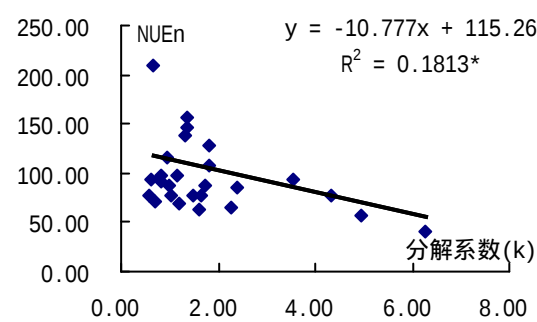


图5-9 分解系数与 NUE_n 的关系
Fig 5-9. Relationship between decomposition rate and NUE_n

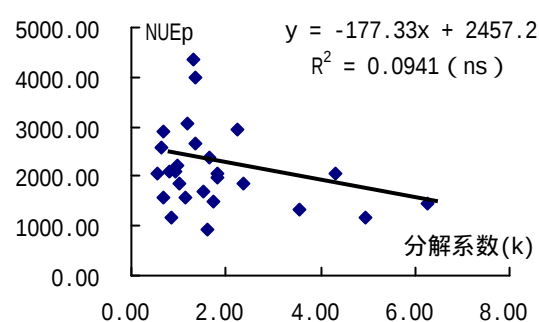


图5-10 分解系数与 NUE_p 的关系
Fig 5-10. Relationship between decomposition rate and NUE_p

3. 讨论

凋落物的分解是森林生态系统生物地球化学循环最重要的过程之一，它的分解过程是一系列理化、生物过程交互作用的结果。森林凋落物的分解速率受到多方面因素的影响，综合起来主要有以下几点：凋落物分解所处的生物环境及非生物环境，凋落物的质量等。从本研究中可以看出，凋落物在分解初期和高温多雨的季节里分解的较快，这可能是因为在分解初期，凋落叶中的可溶性的物质和易分解的物质占有的比例高，而随分解过程的进展，木质素等难分解的物质所占比重越来越大，因而分解速度呈现出变缓趋势。从图 1~图 3 也可看出 4 月-10 月这一期间，凋落叶的失重率大，而 11 月-3 月，则分解活动比较微弱。这主要是由于 4-10 月是本地带的雨季，雨量充沛，相对湿度高，气温也较高。高温可以加速土壤生物的呼吸，促进有机 C 向 CO_2 的转化，有利于凋落叶的分解。而降雨量大，则会有利于凋落叶表面的破损，同时也有利于增加土壤的相对湿度。一些相关的研究表明在土壤湿度较低或适中时，增加湿度会加速物质向微生物的扩散速度，有利于分解。（但需指出的是，当土壤湿度很大时，氧的扩散速度会很慢，分解者就会因缺氧而减缓分解）。同时，4-10 月又是本区林木生长的一个旺

季，因而凋落叶在这一阶段的快速分解也给林木的生长提供了必需的营养。

不同凋落叶分解也会因为凋落叶质量 (substrate quality) 的不同而表现出很大的差异，从本研究中可以看出凋落叶的 N 含量可以比较好的预测凋落叶在分解初期的年分解速率。一些研究指出，微生物分解时以植物残体作为营养，每同化 4-5 份碳，就需要 1 份氮 (郭继勋，1992)，当 C/N 大的有机物分解时，由于氮素养料的相对缺乏，使微生物发育受到限制，有机质分解缓慢，因而凋落叶的氮含量高可以促进分解。凋落叶分解还受 SLA 等因素的影响，SLA 大则意味单位重量的凋落叶和地表接触的面积就越大，因而也就有利于更多的土壤微生物在其上定居而加速凋落物的分解。同时，SLA 小往往意味着叶片较厚，角质类物质多，这不利于降雨淋溶、土壤动物的机械破坏，也不利于菌丝的入侵。

不同生活型植物的凋落叶的分解系数无显著差异，但总体上有这样的一个趋势，即分解很快的植物多是落叶植物，如山鸡椒、天仙果等，而分解很慢的多是常绿植物，如马尾松、云山青冈等，这也可能与落叶植物的凋落叶营养含量高，叶片较薄有关。其中值得注意的是，马尾松凋落叶的营养含量低，凋落物分解慢，从而可以避免或减缓竞争力更强的但受到 N 营养制约的物种的侵入，这可能也是马尾松的一种自我保护的竞争策略。

凋落物在分解过程中，并不总是意味着营养的释放，营养元素往往经历淋溶、积累和最后的释放三个阶段，众多的研究 (Aerts, 1997, Aber and Melillo 1980) 也表明凋落叶中的 N 含量在分解过程中尤其是分解的初始阶段是不断增加的，本研究也表明除石栎、白栎以外，其他植物的凋落叶在分解的初期都发生了 N 的富集，P 也有类似的积累现象发生。N 百分含量的增加可能是在叶子分解过程中，由于叶子 C/N 比较高时，叶子上的微生物从土壤中吸收了一定数量的 N，以满足生存和繁殖的需要，当残留叶片中的 C/N 比值降到一定的程度时才开始 N 的净矿化。对于某些植物来说，甚至发生了营养元素绝对含量的增加，周存宇等 (1995) 认为落叶在分解过程中从周围环境中吸收了部分元素，具体的途径包括：(1) 林冠降雨；(2) 通过土壤微生物的代谢活动从周围土壤中吸收；(3) 土壤动物的残体或排泄物的污染。

不同气候带的植物由于凋落物质量和分解时所处环境的差异，必然在分解速率上表现出一定的差异，根据陈灵芝 (1997) 的总结，热带森林凋落叶分解

99%需 2.8~5.5 年 ,南亚热带分解 95%需 2.7 年 ,中亚热带分解 95%需 2.4~3.1 年 ,本区的一些优势常绿植物(如栲树、木荷、 石栎、马尾松等)分解 95%约需 2~4.5 年。

退化生态系统的恢复的一个重要的方面就是土壤肥力恢复 ,而土壤肥力恢复在很大的程度上取决于植物凋落物的数量和质量。马尾松由于凋落量小、凋落叶营养含量低、分解速率慢 ,因而对土壤的改良作用并不很理想 ,故建议采用一些分解速率快的树种 ,如木荷、栲树。但在此需指出的是我们同时还是要考虑这些树种是否对于营养条件差的生境有很好的适应性。

第二节 凋落叶多样性对分解的影响

在过去的十年里,生物多样性与生态系统功能的研究成为了生态学研究中的一个最热门的话题。这是由于人类活动和一些环境因素的变化使得地球上的生物多样性正以惊人的速度丧失,而生物多样性的丧失将如何改变生态系统功能,并进而影响地球的生化循环也就自然引起了生态学家们的兴趣。近年来,随着 Naeem (1994), Tilman (1996), Hector (1999) 等的研究,使人们意识到生态系统对物种的数量、组成的变化很敏感。并且对于多样性和生态系统过程的关系的研究已经涉及到稳定性,生产力,营养循环等生态系统过程。由于在大多数的陆地生态系统中,净初级生产力都是以凋落物的形式进入分解系统,因而它们有很重要的“史后效应(after life effect)” (Findlay et al. 1996),它们在决定生态系统功能中扮演了一个重要的角色。所以很自然的我们会提出凋落物的多样性对于生态系统功能会有何影响。本文从营养循环这一生态系统过程出发,拟通过凋落物混合分解实验,来探讨多样性对凋落物分解过程的影响。

1 研究方法

凋落物多样性对于生态系统功能的影响可以简单的通过凋落物混合实验来调查,但由于不同的物种,尤其是不同功能群的物种对生态系统的影响不同,所以本研究选出 16 个物种并将其划分为 2 个功能群:功能群 A 和 B (划分依据:以凋落叶的 N 含量为主要指标,结合考虑 P 含量和叶片的质地,其中凋落叶的收集方法和营养含量的测定见第 4 章),其中功能群 A 中的物种为 $a_1 \sim a_8$,功能群 B 中的物种为 $b_1 \sim b_8$ 。然后在不同的功能群内和不同功能群间按随机取样的方法,分别配置 2、3、4、6、8 个物种的混合以探讨不同物种数组成和不同功能群的物种组成对凋落物分解的影响。

混合实验设计的原则:(1)如下表所示,将替换系列分为三大类型 I、II、III。I、II 类型中分别只含有 A、B 功能群物种;III 类型中 A、B 功能群物种各占一半(物种数为 3 时,两功能群分别出 1、2 种)。该设计是为了:a.考察不同的功能群(A、B)对多样性提高的响应;b.从对于凋落物分解过程的影响程度这一角度来考察,在功能群多样性(III)增加的基础上增加物种多样性对生态过程的影响是否与单纯增加物种多样性对生态过程的影响有所不同(组合如下),为避

免由于主观认识而在选种时带来的偏差 ,尽量保持同一功能群内的物种的随机组合 ,以及功能群间的物种的随机组合。但约束条件尽可能使所有的种出现的频度相近。具体的混合方法见表 5-2-1。

表 5-2-1 凋落物混合配置方案

Tab 5-2-1. Planning of leaf litter mixture

类别 种数			III
2	a ₂ a ₆ , a ₃ a ₄	b ₁ b ₇ , b ₂ b ₄	a ₂ b ₇ , a ₈ b ₁
3	a ₁ a ₃ a ₆ , a ₂ a ₄ a ₇	B ₂ b ₃ b ₇ , b ₅ b ₆ b ₈	a ₃ a ₄ b ₃ , a ₅ b ₂ b ₈
4	a ₂ a ₃ a ₅ a ₇	b ₁ b ₂ b ₆ b ₈	a ₅ a ₇ b ₂ b ₅
6	a ₁ a ₂ a ₃ a ₄ a ₆ a ₈	b ₁ b ₂ b ₄ b ₅ b ₇ b ₈	a ₂ a ₄ a ₆ b ₂ b ₆ b ₇
8	a ₁ a ₂ a ₃ a ₄ a ₅ a ₆ a ₇ a ₈	b ₁ b ₂ b ₃ b ₄ b ₅ b ₆ b ₇ b ₈	a ₁ a ₃ a ₅ a ₆ b ₁ b ₂ b ₃ b ₈

注：山鸡椒(a1)、栲树(a2)、黄丹木姜子(a3)、天仙果(a4)、茅栗(a5)、米槠(a6)、苦槠(a7)、朴树(a8)、石栎(b1)、山矾(b2)、樱花(b3)、檫树(b4)、白栎(b5)、红楠(b6)、木荷(b7)、枫香(b8)。

分解实验采用分解袋法, 分解袋网眼为 2mm , 大小为 14*15cm² , 内装凋落物约 4.5g(晾干重)。分解袋中各物种凋落物晾干重与混合凋落物的总重的比率近似相等(如物种数为 3,则各约为 1.5g)。样品分别在放置 100、181、273、365 天后取回。每种混合样都取 2~3 个重复样 , 另设该 16 个物种单独分解样 , 以求出混合后分解在不同时期剩余重的预期值 , 具体的放置方法见前一节 , 样品同样也是放在木荷林中。其中混合分解剩余重预期值的计算方法如下:

混合分解剩余重百分比预期值=A 单独分解时的剩余重百分比×(混合时 A 的质量/A 单独分解时的质量)+ B 单独分解时的剩余重百分比×(混合时 B 的质量/B 单独分解时的质量)+...

衡量混合对于分解的影响所用的公式为：

$$T=100*(O_i-E_i)/E_i$$

式中 O_i：配置 i 剩余重百分比观测值，E_i：配置 i 剩余重百分比期望值

2．结果与分析

2.1 多样性对凋落叶分解的影响

若不分功能群，将所有不同物种数混合，结果见图 5-2-1，从图中可以看出，

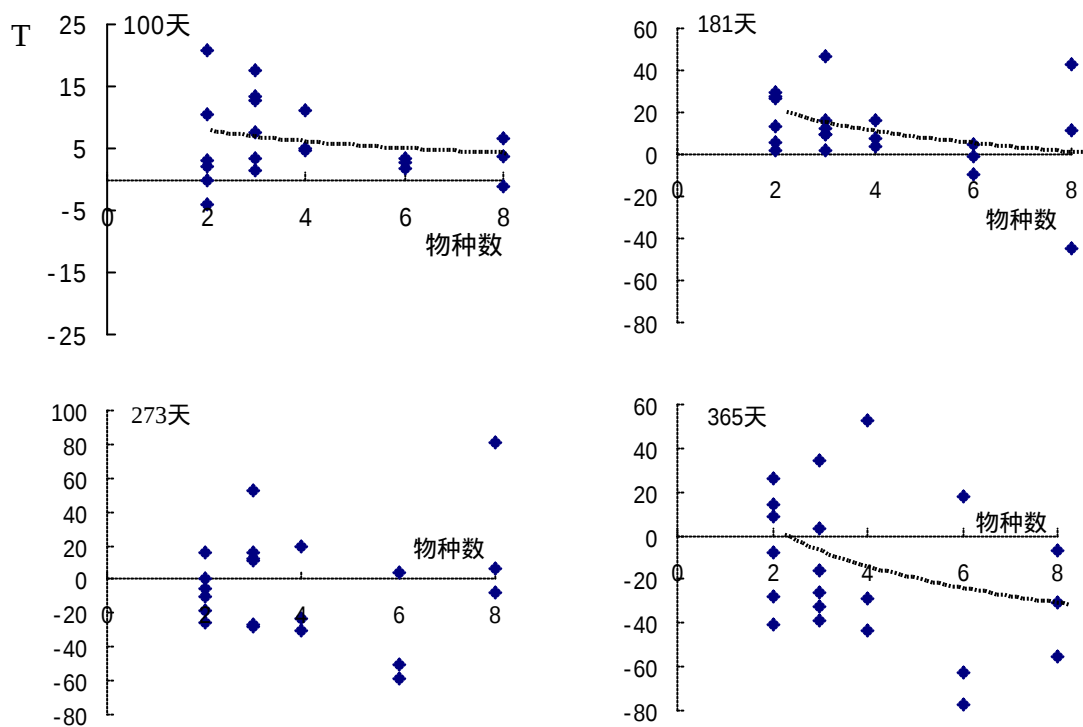


图 5-2-1 不同数目组合的凋落物分解
Fig 5-2-1. Litter decomposition at varied number

除分解后 273 天以外，在其余的几次取样时间中，物种多样性与 T 存在负相关，尤其在分解至 365 天时，这种负相关表现的尤为明显。这也就是说，当混合的物种数目增多时， $(\text{观测值}-\text{期望值})/\text{期望值}$ 的数值也就越小，即当混合的物种数在 2-8 之间时，随物种的多样性越高，就越有利于分解。并且随分解的进展，这种作用表现的越为明显，至分解后 365 天， T 与混合的物种数目的负相关趋势很强（如图 5-2-1 中 365 天所示）。这也在一定程度上证实了多样性与生态系统功能的一种正相互关系。同时还可以看出，在分解的初期，各种混合设置的 $T > 0$ ，这表明混合阻碍了分解，但至分解末期，混合对于分解则表现出了正效应，这表明混合的影响效应不仅随混合的物种数目不同而改变，也随着时间的变化而变化，这也从一个侧面表明分解过程自身的复杂性。

若考虑不同功能群的物种对于物种数目增加的响应，则发现随物种数目的改变， T 值变化的大小和方向缺乏明显的规律性，如图 5-2-2 所示。如在分解 100 天取回时，对于类型 I 来说，物种数从 2 增加到 6 时， T 值不断减小，但当物

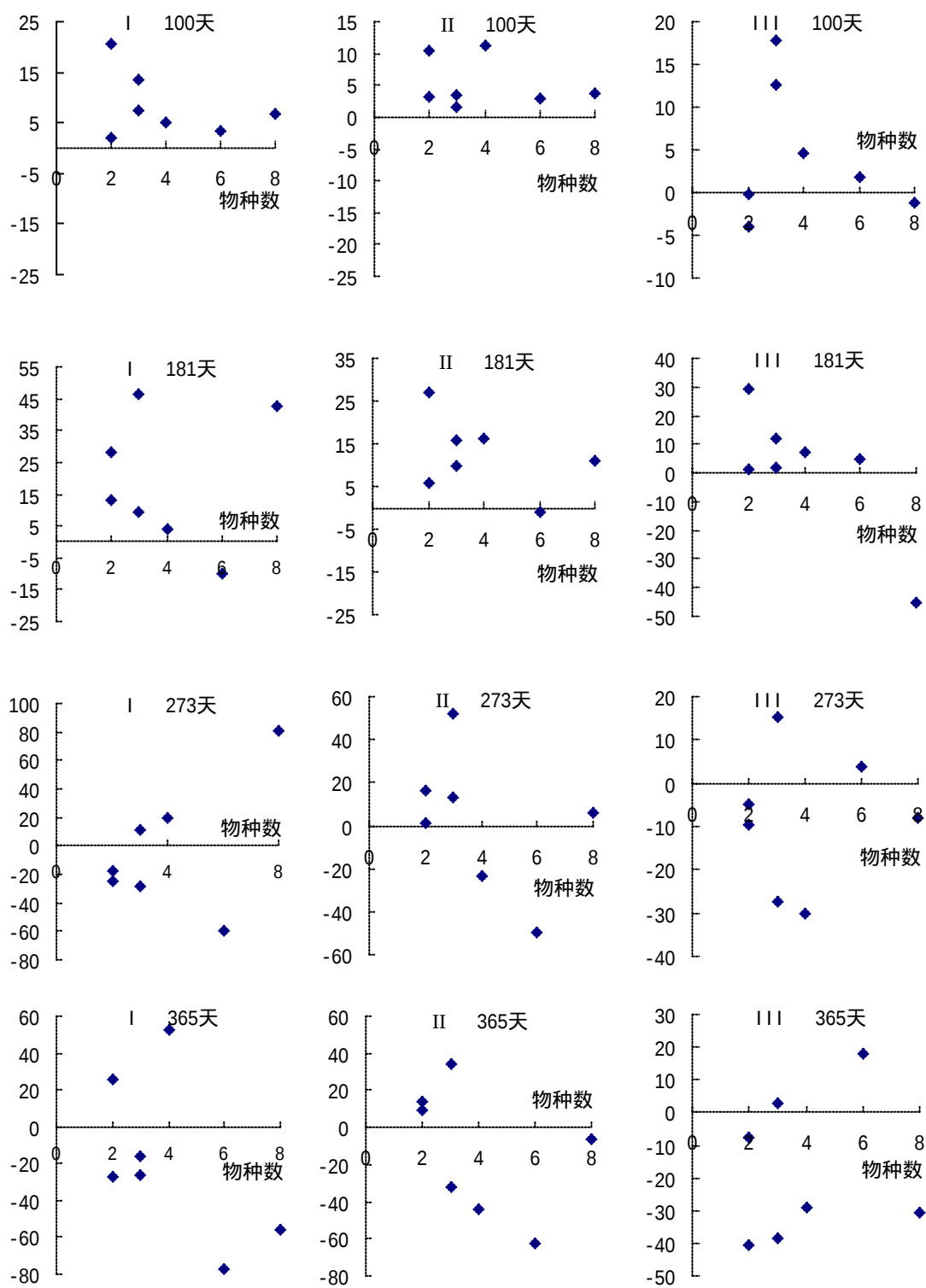


图 5-2-2 不同混合方案的凋落物分解

Fig 5-2-2 Litter decomposition under different mixing plans

种数为 8 时，T 值又大于物种数为 6 时的 T 值；对于类型 II 来说，随混合物种数的增加，T 值的变化不大；而对于类型 III 来说，当混合的物种数为 2 时，T 最小，混合的物种数为 3 时，T 最大，并且随混合种类的增多，T 逐渐减小。分解 181、373、365 天取回后的情况也类似，缺乏可预测性。因而由图 5-2-1 得出的多样性与分解过程呈正相关的结论此时就不具有普遍性了。

2.2 功能群多样性对分解的影响

Hector(1999)在比较功能群多样性与生态系统功能的关系时，采用的方法是当混合的物种数目相同时，比较来自不同功能群数的混合对生态系统功能的影响。如有 8 种植物混合时，这 8 种植物属于 1 个功能群的混合有几组，来自 2 个功能群的有几组，因而可以消除多样性的干扰而比较功能群多样性的影响。但在本研究中，样本数较少，因而只考虑混合的物种来自 1 个还是 2 个功能群，而不考虑多样性的变化对分解的影响。

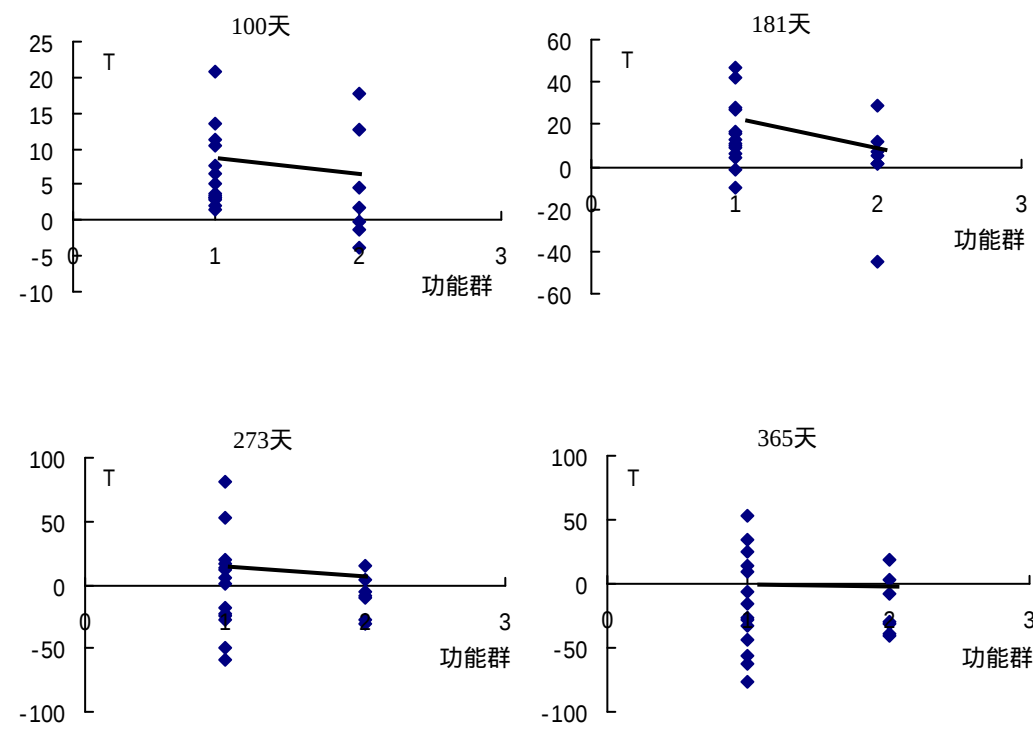


图 5-2-3 不同功能群数目的凋落物分解

Fig 5-2-3. Litter decomposition at varied function groups

从上图中可以看出，在分解的前期，当混合的功能群由 1 增加到 2，则 T 减

小，表明功能群多样性的增加将有利于凋落物的分解。在分解后期，功能群多样性对分解过程的促进作用逐渐减小，分解至 365 天时，两者的均值近似相等。

2.3 不同物种的混合对分解的影响

从图 5-2-1 中可以看出，即便当混合的物种数相同时，T 值的差异也很大，因而可以认为混合物种的特性在决定分解过程中起决定性的作用，如分解至 100 天时，有的 2 种植物混合的 T 大于 15%，而有的 2 种植物混合的 T 则近似于 0，并且随时间的变化，这种影响也随之改变，具体分析见下一节。

3 小结

凋落物的混合对分解过程有很大的影响，若不考虑功能群的差异，则可得出多样性的增加有利于分解过程的结论。但这一结论后的情况比较复杂，因为不同功能群植物对物种数增加的响应并不相同，且随时间的变化有很大的差异，因而综合来看，可以认为不同物种数目的混合对于分解的影响是很难预测的。功能群数目的增加在凋落物分解前期对分解起促进作用，但这种作用随分解的进展逐渐减小。混合物种的特性往往是决定分解过程的最重要的因素。

第三节混合凋落叶的组成对分解的影响

在自然状况下，森林凋落物是由不同种类、不同性质的凋落物混合在一起分解的。由于不同种类和不同质地凋落物混合在一起后，与人为的某一类凋落物单独分解的情况相比，分解环境发生了改变，因而我们可以提出一个问题：不同树种的凋落物混合分解时种间是否会发生相互作用，如果发生作用，则作用方式又如何？

1 研究方法

不同植物的混合配置的方法参照多样性对分解的影响一节。但这里主要考察的是不同的物种组合在一起时，分解过程中重量残留率的期望值与观察值的差异。混合分解时重量残留率预测值计算方法如上一节。

2 结果与分析

不同凋落叶混合在一起的重量损失的情况各不相同（如表 5-3 所示），但综合来看有以下的趋势，在分解的初期（分解后 100、181 天），混合分解时重量残留率的观察值要高于预测值，但到分解的后期（365 天），多数混合分解的重量残留率的观察值要低于预测值。因而从本试验来看，凋落物的混合分解可能存在这样的情况，即在分解的初期，混合对分解产生了阻碍作用，但从长远来看，混合将有利于凋落叶的分解。当然，不同的混合会出现的不同的试验结果，以下具体分析几种混合分解动态（其余凋落物混合分解动态参见表 5-3）。

（1）栲树和米槠混合。在分解 100 天时，残余重的观测值是 87.53%，期望值是 85.75%，两者相差不大。分解至 181 天时，观测值 70.07%要高于期望值 61.89%，当分解至 273 和 365 天时，观测值都要小于期望值，表明在这段时间，两者的混合促进了分解。

（2）石栎和木荷混合。在分解 100 天时，残余重的观测值和期望值分别为 88.52%和 80.15%，分解至 181 天时，两者的差距进一步拉大，分别为 74.85%和 58.89%，以后的分解过程中，这种差距逐渐减小，在 273 天时，分别为 57.88%和 49.88%，至 365 天时，分别为 35.06%和 30.67%。这种分解动态表明石栎和木荷混合分解是可能会出现一定的抑制作用。

(3) 栲树和木荷混合。从整个过程来看，两者的差异比较小。100 天时，观测值和期望值分别为 84.58%，84.73%，181 天时，分别为 63.48%，62.58%，273 天时，分别为 34.81%，36.57%，365 天时，分别为 22.26%，24.15%。这也说明栲树和木荷混合分解时，彼此间的促进或阻碍作用较小。

(4) 黄丹木姜子和天仙果混合。这两种植物容易出现在林缘和路边，当它们混合分解时，在分解 100、181、365 天观测值基本上都大于期望值。因而可能这两者也存在一定的抑制作用。

(5) 石栎、山矾、红楠、木荷混合。表现为分解初期，观测值大于期望值。100 天时，两者分别为 86.63%、77.94%，181 天，分别为 73.94%、63.60%，而在分解后期，观测值小于期望值，273 天时，分别为 31.19%、40.74%，365 天时，分别为 19.23%、34.24%。

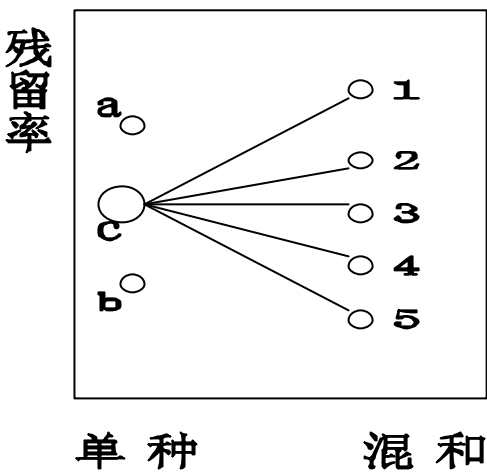


图 5-3-1 凋落叶混合分解
Fig 5-3-1 Decomposition of leaf litter mixture

3 讨论

凋落物混合分解实验多数也是应用替代实验的方法，即保持初始分解时凋落物的质量不变将两个或多个物种以一定的比例相混合（通常是 1:1），同时进行这些物种单独分解的试验，以求出期望值。如图，将 A、B 等量混合，其中 a、b 代表物种 A、B 的残留率，c 为期望残留率，则混合的结果可能出现 5 种情况，出现点 1 时，表明混合时的残留率比分解慢的物种残留率大，往往可以说明两物种由于“抑制作用”，阻碍了解析，

点 5 则意味着由于混合对分解起促进作用，点 3 表示无相互作用，或种间相互作用的大小等于种内作用，点 2、4 分别表示弱阻碍或弱促进作用。就本文的研究来看，在分解初期的，混合配置的情况多如点 2 所示，而分解后期的情况多如点 4 所示。很少出现点 1 或点 5 的情况。关于凋落物混合分解的报道很多，可以得出的结论是不同树种的凋落物混合分解时其相互作用方式表现不一：有的表现为一个树种的凋落物促进另一树种凋落物的分解，如 Taylor 等(1989)的研究结果

表明桤木凋落物(富氮)能够促进杨树凋落物(贫氮)的分解。有的表现为一个树种的凋落物抑制另一树种凋落物的分解,如桉树凋落物能微弱地减慢欧洲白桦凋落物的分解,而橡树凋落物能较低幅度地减慢桉树凋落物的分解速度(Briones和 Ineson, 1996)。关于不同凋落物混合对分解的影响机制可以认为,由于不同树种凋落物混合分解时种间关系表现为一个树种(尤其是分解快的树种)凋落物的分解过程及其养分释放过程改变了混合凋落物的理化性质,从而影响了另一树种凋落物的分解模式和养分释放规律。根据廖利平(2000)的总结,不同质地的凋落物混合在一起会促进分解的原因有以下几个:1) 养分含量高的凋落物为养分含量低的凋落物分解过程中的有机体提供所需的养分;2) 不同质地的凋落物混合在一起提供了对分解者更为有利的微环境;3) 相对单独分解中的微生物而言,混合凋落物的水分吸附特征得到改善,从而改善了混合凋落物湿度环境;4) 分解过程中,不同质地的凋落物之间会形成“菌丝桥”,养分可以通过该菌丝桥,从养分较好的凋落物一边迁移到质地较差的凋落物一边。如 Taylor 等(1989)认为杨树桤木凋落物混合分解加快的原因在于分解过程中桤木凋落物将养分物质(尤其是氮素)转移给了杨树,从而改变了杨树凋落物的碳氮比,加快了后者的分解速度。但对于不同混合的作用方式究竟是促进作用还是抑制作用,似乎并无明显的规律可言,同时混合后相互作用强度还有待进一步深入研究。因此要想准确了解森林生态系统中凋落物分解过程就有必要研究不同植物(尤其是年凋落量大的植物)混合在一起时的分解状况。同时,对凋落物混合分解研究的可以对林分改造,尤其是对纯林改造中的物种选取有一定的指导意义,如在木荷林中栽种石栎,可能会对分解产生阻碍作用。而种栲树则对分解无明显的阻碍作用。

表5-3-1 不同凋落物混合分解时重量残留率的观察值与预测值的比较

Tab 5-3. Comparison of percentage weight remaining from the decomposition of leaf litter mixture

放置的天数 样品	100		181		273		365	
	观察(%)	期望(%)	观察(%)	期望(%)	观察(%)	期望(%)	观察(%)	期望(%)
a2a6	87.53	85.75	70.07	61.89	22.01	29.40	15.84	21.83
a1a3a6	88.59	82.35	77.61	53.03	40.41	36.37	22.61	30.49
b1b7	88.52	80.15	74.85	58.89	57.88	49.88	35.06	30.67
b2b3b7	81.29	80.04	70.67	61.00	51.18	45.40	20.74	30.55
a2b7	84.58	84.73	63.48	62.58	34.81	36.57	22.26	24.15
a2a3a5a7	91.24	86.83	74.96	72.06	52.51	43.86	50.33	32.94
a3a4	75.00	62.15	63.38	49.52	34.99	36.85	30.24	27.84
b2b4	88.78	86.10	78.51	74.27	58.23	57.62	49.39	45.23
a8b1	72.67	75.63	63.75	49.33	36.46	40.33	16.19	27.24
b1b2b6b8	86.63	77.94	73.94	63.60	31.19	40.74	19.23	34.24
a5a7b2b5	88.90	85.03	69.50	64.83	21.31	41.03	28.73	30.05
a1a2a3a4a6a8	73.82	71.46	42.93	47.60	11.00	26.96	4.53	19.98
b1b2b4b5b7b8	84.70	82.38	67.05	67.85	26.47	52.96	13.03	35.04
a2a4a6b2b6b7	75.69	74.41	54.83	52.28	32.47	31.24	26.33	22.29
a1a2a3a4a5a6a7a8	75.82	71.12	70.78	49.71	52.39	28.93	9.20	20.77
b1b2b3b4b5b6b7b8	88.31	85.06	76.16	68.60	49.53	46.73	32.60	34.96
a1a3a5a6b1b2b3b8	81.46	82.50	34.20	62.12	25.14	38.27	19.24	27.80
a2a4a7	79.60	70.12	53.63	49.14	21.27	29.65	17.38	20.72
b5b6b8	89.04	86.03	79.63	72.63	57.77	37.99	43.54	32.47
a3a4b3	76.48	67.88	63.97	57.16	46.37	40.18	29.51	28.64
a5b2b8	79.08	67.17	62.89	61.89	22.00	30.23	15.96	25.94

(注：表中 a1、a2、...b1、b2...等字母所代表的植物名称见前一节)

第四节 凋落叶在不同生境中的分解

凋落叶分解不仅受自身的凋落物质量的影响，还受分解时所处环境的影响。植物群落是一个动态系统，植物群落间的演替是群落动态变化的重要表现形式，促使演替发生的机理至今还不是很清楚，但一个可能的原因是环境条件的改变，从而影响了各种生态过程，并进而改变了不同种的竞争状况，最终导致物种的更替。本节就是结合群落动态，来探讨环境的变化对凋落叶分解的影响，主要想了解：(1) 凋落叶在不同年龄的林隙及在不同大小的林隙中分解的差异；(2) 凋落叶在不同演替阶段林型中分解的差异。

1 研究方法

选取了不同发育阶段的 3 个林隙，早期阶段林隙 GapA，林隙形成时间小于 2

年，EG 面积 122m^2 ，CG 面积 51m^2 ，林隙中心的植物主要有山矾、红凉伞、连蕊茶。中期阶段林隙 GapB，林隙形成时间约 10 年，EG 面积为 134m^2 ，CG 面积 63m^2 ，林隙中心的植物主要有山矾、光叶山矾、窄基红褐桫、华桐木。GapC 是一处于郁闭状态下的非林隙对照林分，按 Runcle (1981, 1982) 对林隙阶段的划分，可视为林隙发展的最后阶段，即成熟阶段，林内植物分 3 层，乔木层盖度 90%，主要有马尾松、木荷，灌木层盖度 30%，主要有山矾、连蕊茶、木荷等，草本植物稀少。同时又选取新近形成的 2 个不同面积的林隙，GapD 的 EG 面积约 180 m^2 ，CG 面积 72 m^2 ，林隙中心的植物主要有红凉伞、连蕊茶。GapE 的 EG 面积 225 m^2 ，CG 面积 100 m^2 ，林隙中心的植物主要有浙江新木姜子、欏木。林隙内光照等条件参见刘丽正硕士论文 (2001)。2001 年 5 月初在这 5 个林隙的中央部分放置木荷、枫香凋落叶。

2001 年 7 月初在演替前期的马尾松林和演替后期的栲树林中各放置青冈、木荷、石栎、紫楠、长叶石栎、栲树、小叶青冈、茅栗、白栎、赤皮青冈、苦槠、交让木、等 12 种植物的凋落物，凋落物的收集及分解所采用的分解袋法如前。不同林隙和不同林型中的样品均是两个月取一次样，最后一次取样为 2002 年 3 月初。

4 结果与分析

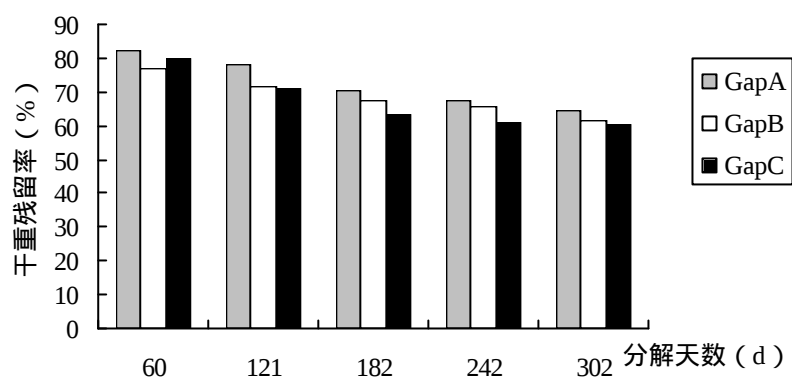


图5-4-1 木荷凋落叶在不同发展阶段林隙中的分解
Fig 5-4-1 Decomposition Leaf litter of *Schima superba* in different age phase gaps

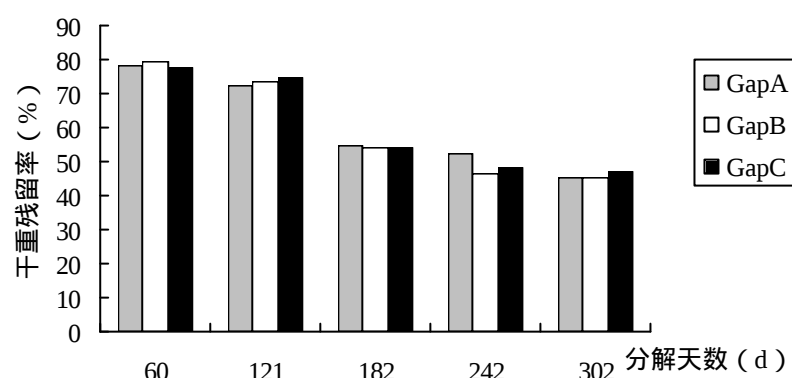


图5-4-2 枫香凋落叶在不同发展阶段林隙中的分解
Fig 5-4-2 Decomposition Leaf litter of *Liquidambar formosana* in different age phase gaps

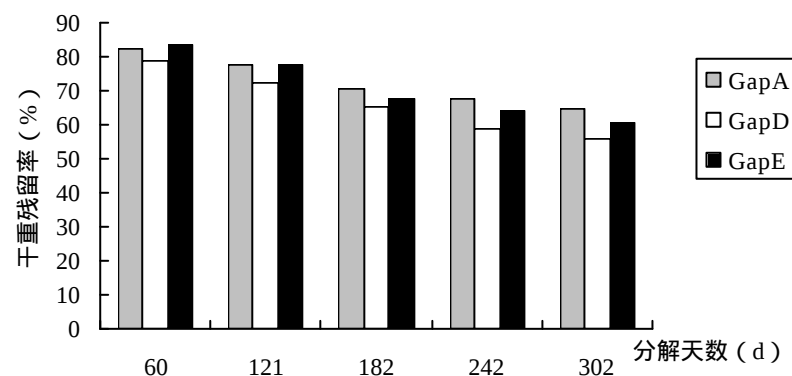


图5-4-3 木荷凋落叶在不同面积林隙中的分解
Fig 5-4-3 Decomposition Leaf litter of *Schima superba* in gaps with different areas

2.1 凋落叶在不同发展阶段的林隙中的分解情况

林冠空隙产生后，最直接的就是改变了林隙内部的光照条件，随之影响了土

壤的温湿度、土壤的营养状况以及土壤微生物的组成和数量。而这些条件的改变也进而会影响凋落物的分解。从图 5-4-1 中可以看出,自分解后 121 天至 302 天,凋落叶的残留率表现为 $\text{GapC} < \text{GapB} < \text{GapA}$, 这表明木荷凋落叶在成熟阶段的林隙中的分解速度较快,而在新近形成的林隙中的分解慢。枫香残留率在各林隙中的变化不大,也无明显的变化规律(如图 5-4-2)。因而可以推测,不同植物凋落叶的分解过程对干扰林隙的响应可能不同,估计是林隙所产生的环境变化对不同

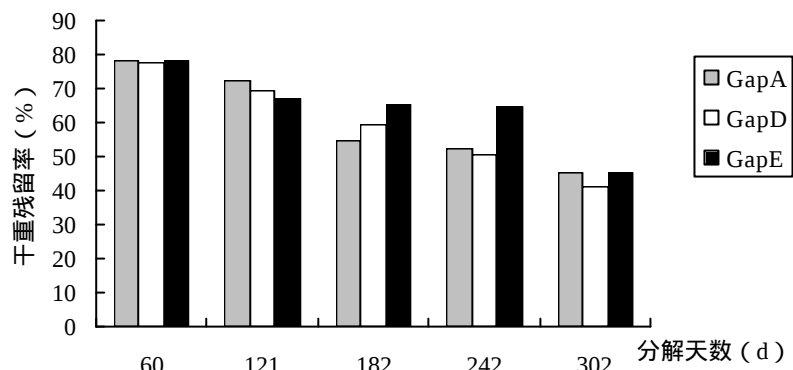
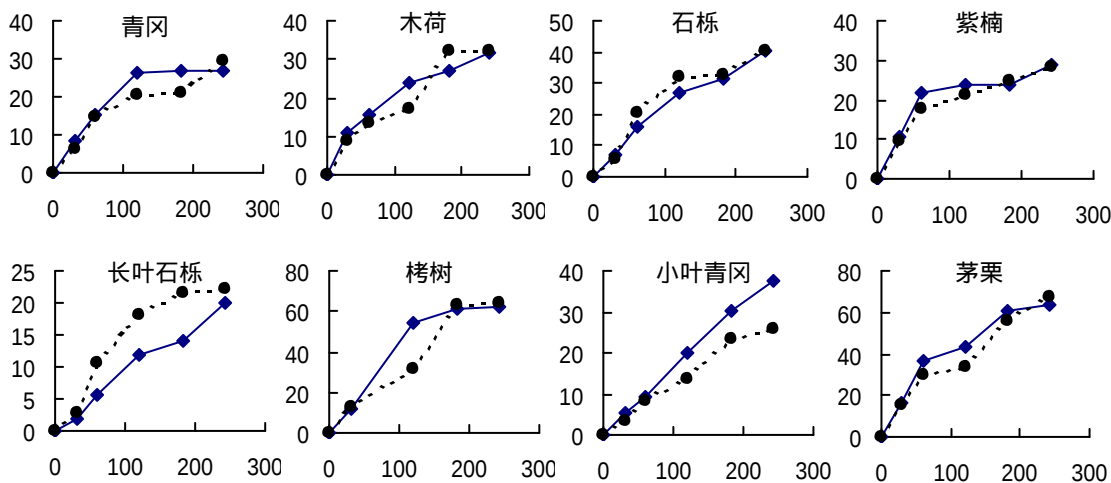


图5-4-4 枫香凋落叶在不同面积林隙中的分解
Fig 5-4-4 Decomposition Leaf litter of *Liquidambar formosana* in gaps with different areas

的微生物的影响各异,而对不同的凋落叶的分解起作用的微生物也不尽相同。凋落叶在不同面积大小的林隙中的分解情况也不相同,从图 5-4-3, 5-4-4 中可以看出木荷和枫香凋落叶在 GapD 中的残留率(尤其是分解后期的残留率)比较低,即这两种凋落叶在 EG 面积 180 m^2 , CG 面积 72 m^2 的林隙中的年失重率要大于面积较小的林隙 GapA 和面积更大的林隙 GapE。

2.2 凋落叶在不同林型中的分解



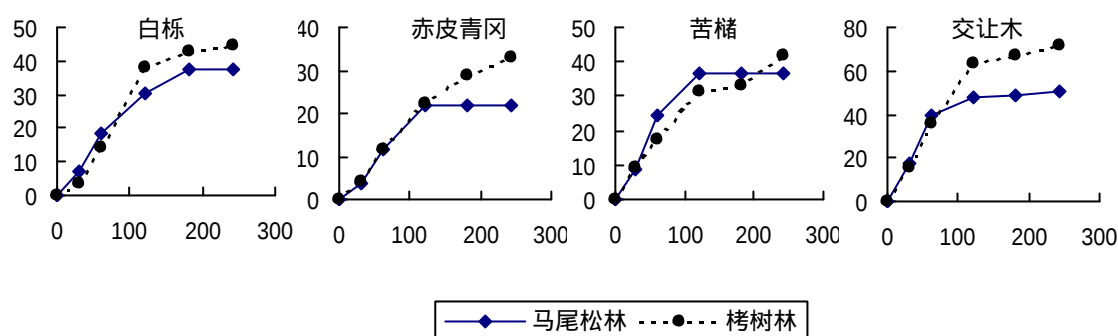


图 5-4-5 凋落叶在不同林型中的分解

Fig 5-4-5 Decomposition of leaf litter in different forests

从图 5-4-5 中可以看出，至 242 天时，大多数的凋落叶（小叶青冈除外）在栲树林中的失重率要大于其在马尾松林中的失重率。就其原因可能是因为马尾松林中，由于凋落物主要是以凋落的马尾松针叶为主，而马尾松分解时可能会产生酸性环境，从而使得整个马尾松林的土壤环境不适合细菌的活动。另根据张庆费（1996）研究，演替初期的马尾松及马尾松木荷林的土壤含水量、土壤酶活性要低于演替后期的栲树林，所以估计凋落物在不同林型中的分解速度的差异主要是由土壤理化性质的改变并最终影响了土壤生物的活动而引起的。同时从图中还可看出，这种差异在分解的初期（30-60 天）并不大，甚至在分解初期，有些植物的凋落叶在马尾松林中的失重率要大于其在栲树林中的失重率，估计是由于分解初期，雨水的冲刷、淋溶作用较强。马尾松林的林冠层比栲树林稀疏，所以降雨对凋落物表面的破损作用可能大于栲树林。综合来说，同种凋落叶在演替后期的栲树林中的分解速度要比在演替前期的木荷林中分解快。

第六章 总结和讨论

1 总结

1.1 不同生活型植物叶片特征的差异

不同生活型植物的氮含量的差异很显著，针叶树叶片的氮含量最低，落叶树叶片的氮含量最高(图 6-1A)。叶片中磷含量在不同生活型植物间的差异情况与氮含量相似(图 6-1B)。同时磷含量的变化幅度要大于氮含量的变化幅度。由于植物同化碳的能力与植物叶片中的营养含量有一定的线性关系，因而不同生活型植物的叶片营养含量的差异也在一定程度上反映了不同生活型植物同化碳能力的差异。

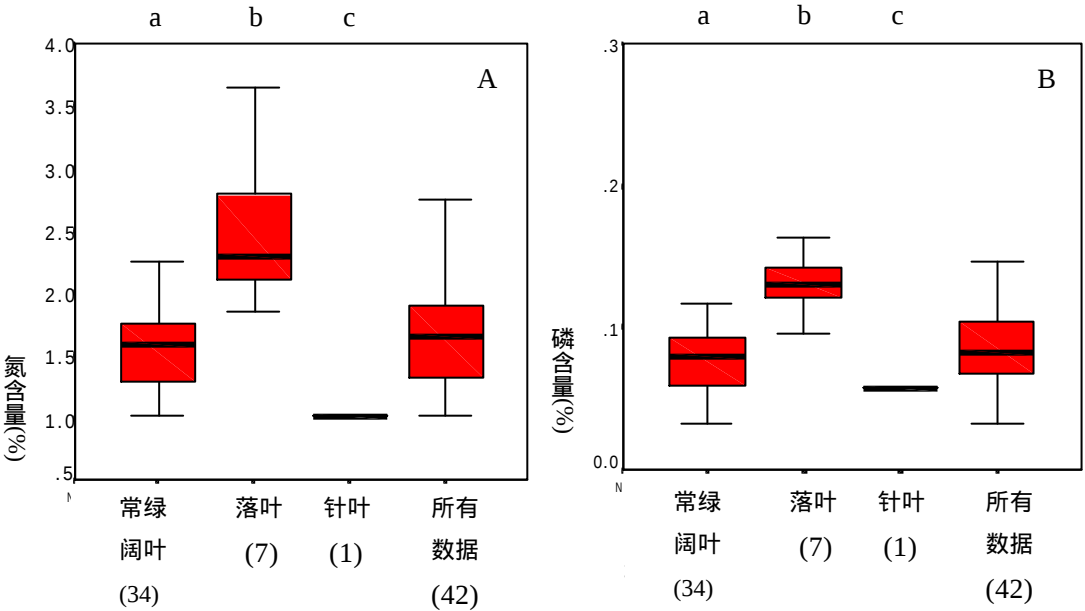


图 6-1 叶片营养含量分布的箱型图

Fig. 6-1 Box plot showing the distribution of leaf nutrient content

图中表明了叶片中(A)氮含量和(B)磷含量的分布。依次为常绿阔叶、落叶、针叶和所有的数据。箱型图的中间粗线为平均值，箱型图上、下边部分分别表示第 75 百分数和第 25 百分数。误差线分别为 95 百分数和第 5 百分数。括号中的数值表示统计的样本数。图上方的字母若不同，则表示生活型之间的差异显著 ($P < 0.05$)。

针叶树叶片的氮营养转移率要显著高于常绿阔叶树和落叶树，常绿阔叶和落叶树的氮转移率无明显差异(图 6-2A)。磷转移率则是落叶树大于常绿阔叶树和针叶树，而常绿阔叶树和针叶树之间无明显差异(图 6-2B)。

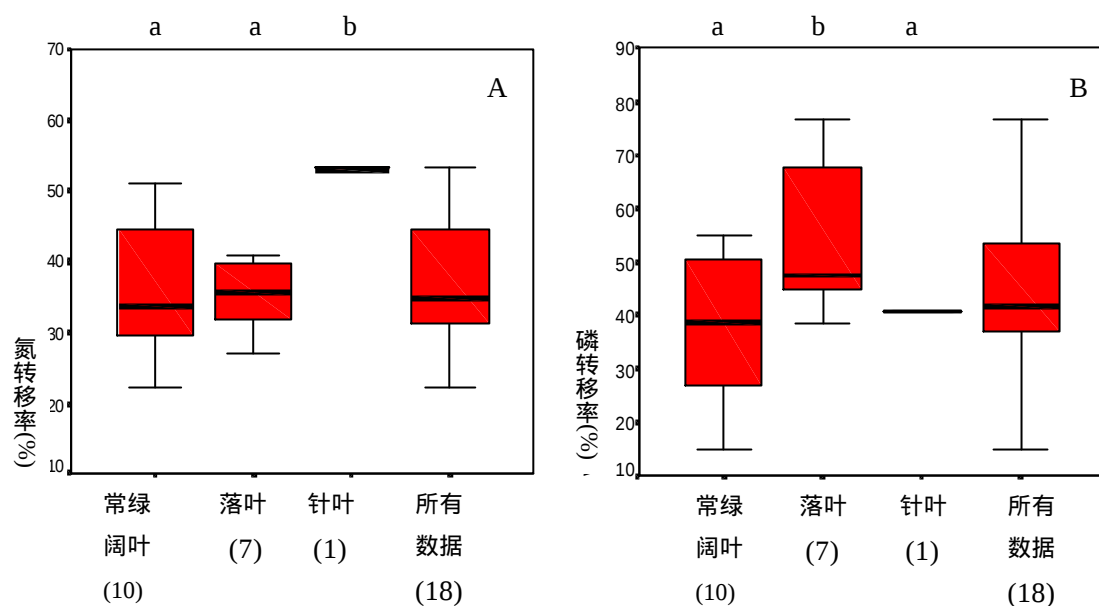


图 6-2 叶片营养转移率分布的箱型图

Fig. 6-2 Box plot showing the distribution of leaf nutrient resorption efficiency

图中表明了叶片中(A)氮营养转移效率和(B)磷营养转移效率。

氮利用效率主要表现为针叶树>落叶树>常绿阔叶树，而这三种生活型植物磷利用效率无明显差异。不同生活型植物凋落叶的分解系数则无明显差异。

1.2 凋落叶分解

凋落叶分解受到凋落叶的理化性质、分解时的水热条件、土壤理化条件的影响。通常凋落叶的营养含量越高、比表面积越大(叶片越薄)则分解越快；凋落叶在分解初期和高温多雨的季节里的分解较快；凋落叶在演替后期的栲树林中的分解速率要快于演替前期的马尾松林；在混合分解中，分解过程对于混合的物种数目的变化有响应，但变化的方向难以预测，同时混合物种的特性是决定分解过程的最重要的因子。在凋落叶分解的初始阶段，残留叶中的营养元素的百分含量往往大于初始凋落叶中的营养含量，即发生了营养元素的固持现象。

1.3 营养转移

植物叶片磷转移率与叶片磷含量和磷/氮比呈正相关；同时叶片营养含量低的植物并不一定有较高的营养转移率，所以可以推测较高的营养转移率可能并不是植物对于营养压力的一种重要的适应机制。

1.4 植物类群的划分

表 6-1 不同植物类群的特征

Tab. 6-1 The traits of different plant groups

类群	代表树种	出现阶段	叶片营养特征	生态学习性
演替前期资源节约型	马尾松	演替前期,尤其是严重干扰后的比较土壤条件差的生境	SLA 小、成熟叶和凋落叶营养含量低、叶寿命长、叶片凋落前营养转移率高、凋落叶分解速率慢	喜阳、种子散布能力强,适应能力强、叶面积小、相对生长率高
演替前期资源开发型	檫树、山鸡椒、枫香、茅栗	演替前期,尤其是干扰强度小、土壤状况较好的林隙中。	SLA 大、成熟叶和凋落叶营养含量高、叶寿命短、叶片凋落前营养转移率高、凋落叶分解速率快	喜阳、种子散布能力强,适应能力强、相对生长率高
演替中前期耐瘠薄型	苦槠	演替中、前期。	SLA 较小、成熟叶和凋落叶营养含量较低、叶寿命短、叶片凋落前营养转移率高、凋落叶分解速率较慢	喜阳、种子散布能力差,适应能力较强、相对生长率较低
演替中后期广适应型	木荷	演替中、后期。	SLA 较小、成熟叶和凋落叶营养含量低、叶寿命较长、叶片凋落前营养转移率高、凋落叶分解速率较慢	幼苗喜阴,种子散布能力强,适应能力较强、相对生长率较低
演替后期耐阴型	米槠、栲树	演替后期	SLA 较小、成熟叶和凋落叶营养含量适中、叶寿命较长、叶片凋落前营养转移率低、凋落叶分解速率较快	喜阴,种子散布能力差,适应能力差、相对生长率较低
沟谷喜湿型	杜英、薄叶润楠	沟谷	SLA 大、成熟叶和凋落叶营养含量高、叶寿命短、叶片凋落前营养转移率较高、凋落叶分解速率快	喜湿,表现出一定的落叶树种的特征

2 讨论—植物、土壤及群落演替动态

演替最明显的特征之一就是物种组成的改变, 尽管优势种的更替很早就被人们注意到, 但促使演替发生的机理至今还不是很清楚。其中有关演替机制的观点有接力植物区系说、初始植物区系组成说、竞争和资源比例说、生活史对策说等(宋永昌, 2001)。植物的演替受干扰后现存群落的特征、种源条件、光照条件、不同植物的萌生能力、土壤的营养状况、湿度、坡向、海拔高度等因素的影响。在此主要从光、营养及植物对这两种资源竞争的角度来探讨。

(1) 初始营养条件好的土壤上发生的演替

在这种情况下, 对于植物群落的结构、演替的方向起决定作用的主导因素是光因子(如图 6-1a 所示), 因而在演替初期, 那些能快速生长的、在光资源的竞争中占优势的植物将会迅速在整个植物群落中占据主导地位。这些植物叶片特征主要表现为成熟叶片和凋落叶的营

养含量高，叶片的比表面积（SLA）大，叶寿命短、凋落叶分解快、叶水平上的营养利用效率低。此时，整个生态系统的营养循环快，因而可以排挤掉慢生的物种。

但随着演替的进展，群落内光照条件的改变，植物对于光照条件的竞争也越发激烈，因而选择也逐渐倾向于那些耐阴树种。同时，从营养角度来说，生长快、年生产力大的物种会由于其营养吸收率大于分解速率和矿化速率，因而可能导致其根际周围的营养缺乏，降低了可获得性的营养，如果营养条件达不到使这些物种保持较大年生产力的要求，那么对营养需求相对较少的物种就会在竞争种逐渐处于优势。所以演替后期植物叶片特征主要表现为成熟叶片和凋落叶的营养含量低，叶片的比表面积（SLA）小，叶寿命长、凋落叶分解慢、叶水平上的营养利用效率高。

总体来说，在这一演替系列中，植物竞争的主要是光资源，营养可获得性状况只是在决定演替后期优势植物特征时起一定的调节作用。整个演替过程表现为资源不断减少，植物群落也由资源掠夺型转向节约型，整个生态系统的营养利用由低变高。

(2)初始营养条件差的土壤上发生的演替

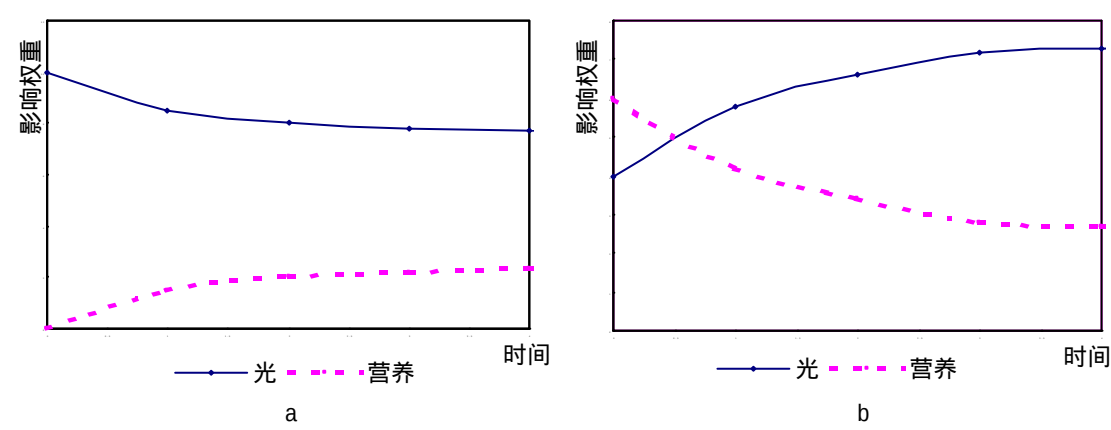


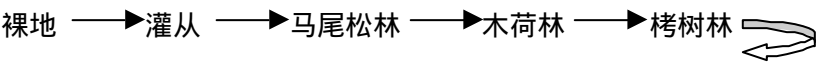
图 6-3 光、营养资源对群落动态的影响

Fig. 6-3 The effect of light and nutrient on community dynamics

其中，a、b 分别表示初始营养条件好（a）、差（b）的土壤上

这种演替系列的情况比第一种要复杂，因为在演替初期，光因子和营养条件在决定群落的演替方向均有一定的支配作用，我们很难判定哪一个因子的影响更大，但在演替后期对群落结构和动态起主导作用的因子是光（图 6-1b）。同时使得这一演替系列情况变得复杂的另一个因素是，由于初始营养条件的限制，所以植物在利用营养的方式上可能会出现较大的差异。一些植物利用的是无机营养物，一些植物可以通过固氮菌进行固氮，还有些植物可能会通过其他方式直接

利用有机营养物质。此外一些植物可能会通过根系形态的改变来主动获取更多的营养，如有相对更高的根生物量，更大的比根长度(specific root length, SRL)。由于营养利用方式上的多样化，植物的营养特征也就可能出现很大的差异。就天童地区的一般演替系列中优势种叶片的特征来说，可以看出在灌丛阶



段（以白栎为优势），成熟叶、凋落叶的营养含量高，这可能是因为虽然此时土壤的营养条件比较差，但由于此时的生产力较低，所以可能营养相对植物需要来说较为充足。但在乔木层形成的初始阶段，马尾松针叶的营养含量低，植物的叶寿命长，凋落叶分解速率慢，在这一阶段，植物对于营养利用的效率最高，但整个森林的营养循环慢，这也将阻碍那些对营养需求较高的植物的入侵，从而有利于现有群落在较长时间内保持稳定。但随着演替的进一步发生，土壤条件逐渐得到改善，那些竞争力强的但受到营养限制的植物逐渐在竞争取得优势地位，这些植物叶片的营养含量较高，分解速率加快，整个森林的营养循环变快。所以综合来说，对于这一演替系列，植物叶片的特征表现为：叶的营养含量由高变低到适中；凋落叶的分解速率由慢变快；营养利用效率由低变高到适中，营养转移则表现为由高到低；凋落叶分解速率由较慢到很慢到较快。

附 叶物候及叶寿命

植物的叶子在植物体的结构中数量大、生命周期短、更新快,对于维持群落结构、生态系统的物质循环和能量流动具有十分重要的意义。不同的植物具有不同的生长、凋落物候,如落叶植物具有季节性全部落叶和短期内全部长叶的特点,而常绿树种的叶子是不断更新的。同时,即便对于同一种常绿树种,它的生长凋落节律、叶片的停留时间(叶寿命)也会随着所处的生境和生长的年份不同而有所差异。叶寿命也可以看作植物对于营养环境的一种适应,同时叶子的寿命与叶片的光合作用能力、群落的生产力、养分循环又密切的联系,而控制生物地球化学循环、限制植物生长的因素也同样影响了叶寿命的长短。目前,随着人们对于叶寿命的认识的逐步加深,叶寿命的研究也越来越受到重视。本章在为该试验及以后的凋落物收集工作提供资料的基础上,还想探讨以下几个问题:(1)不同植物的展叶、落叶物候及模式(2)不同植物的最大展叶期和凋落期(3)叶寿命与叶片的营养特征、凋落叶的分解速率的关系

1 研究方法

于2001年5月初,选取31种常见的常绿植物,标注了生长良好的植株,由于条件的限制及标注和观察的方便,灌木选取其成熟的植株,而乔木树种则选取高度约在1.6~2.5m之间的植株。选取1~2个树枝,并在其上面的叶片背面进行编号,统计初始的叶片数。单个植株被标记的初始叶片数多在80片以上。每个月初对这些标记的植物的树叶的生长、凋落状况进行观察,标记新生长的树叶,并统计凋落的叶片数。最后一次观察是在4月底进行。每个月的展叶率和落叶率按下式计算:

$$\begin{aligned}\text{单月展叶率} &= 100 * P_t / N_0 & \text{年展叶率} &= 100 * \sum P_t / N_0 \\ \text{单月落叶率} &= 100 * A_t / N_0 & \text{年落叶率} &= 100 * \sum A_t / N_0\end{aligned}$$

其中, P_t 表示在 t 月新展的叶片数, A_t 表示在 t 月凋落的叶片数, N_0 表示在2001年5月初始标记时的枝条上的叶片总数。

2 结果和讨论

Atta.Tab-1. Leaf production dynamics of 31 Evergreen Broad-leaved species

[illegible]

附表-2 31 种常绿植物的落叶率 (%) 动态

Atta.Tab-2. Leaf abscission dynamics of 31 Evergreen Broad-leaved species

植物名称	5.0	6.0	7.0	8.0	9.0	10.0	11.0	12.0	1.0	2.0	3.0	4.0
米槠	1.0	15.0	3.0	17.0	3.0	0.0	4.0	2.0	4.0	0.0	1.0	8.0
窄基红褐柃	1.0	5.0	0.0	3.0	0.0	0.0	7.0	3.0	5.0	1.0	20.0	0.0
老鼠矢	5.0	1.0	1.0	1.0	0.0	6.0	0.0	2.0	0.0	1.0	6.0	1.0
花榈木	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0
山矾	1.0	3.0	3.0	1.0	0.0	0.0	0.0	1.0	1.0	0.0	4.0	2.0
栲树	5.0	4.0	4.0	1.0	3.0	1.0	4.0	2.0	0.0	0.0	1.0	4.0
交让木	5.0	3.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0	1.0	10.0
樟树	5.0	6.0	1.0	34.0	2.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0	2.0	5.0
披针叶山矾	1.0	0.0	0.0	1.0	1.0	1.0	2.0	4.0	1.0	7.0	1.0	3.0
红楠	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0	1.0	0.0	0.0	13.0	1.0
木荷	5.0	2.0	0.0	0.0	3.0	1.0	8.0	0.0	1.0	1.0	3.0	3.0
黄丹木姜子	3.0	3.0	1.0	3.0	2.0	0.0	0.0	1.0	2.0	0.0	1.0	2.0
苦槠	3.0	0.0	1.0	0.0	4.0	2.0	13.0	0.0	1.0	0.0	2.0	3.0
红皮树	11.0	3.0	4.0	6.0	2.0	0.0	0.0	0.0	2.0	4.0	5.0	18.0
薄叶山矾	4.0	0.0	0.0	1.0	5.0	17.0	5.0	0.0	0.0	0.0	3.0	8.0
褐叶青冈	1.0	0.0	1.0	0.0	1.0	0.0	6.0	0.0	0.0	0.0	2.0	1.0
浙江新木姜子	1.0	1.0	1.0	0.0	0.0	4.0	1.0	0.0	0.0	0.0	2.0	2.0
连蕊茶	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	1.0	0.0	10.0	2.0
光叶石楠	1.0	0.0	3.0	0.0	1.0	0.0	0.0	1.0	2.0	6.0	28.0	3.0
黄牛奶树	1.0	3.0	2.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	15.0	8.0	0.0
杜英	12.0	6.0	8.0	0.0	1.0	2.0	0.0	2.0	0.0	0.0	1.0	17.0
马银花	1.0	0.0	1.0	0.0	1.0	4.0	6.0	3.0	1.0	2.0	4.0	1.0
杨梅	2.0	3.0	7.0	22.0	1.0	3.0	2.0	2.0	0.0	1.0	1.0	3.0
米饭	1.0	17.0	1.0	12.0	14.0	7.0	14.0	7.0	8.0	2.0	5.0	11.0
黑山山矾	2.0	7.0	4.0	8.0	4.0	1.0	3.0	0.0	0.0	1.0	18.0	0.0
山黄皮	23.1	1.5	1.5	0.0	0.0	3.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.5
红叶树	9.0	6.0	1.0	0.0	0.0	1.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0
薄叶润楠	6.0	8.0	0.0	0.0	1.0	1.0	4.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0
长叶石栎	8.0	2.0	0.0	0.0	1.0	0.0	1.0	0.0	0.0	1.0	1.0	6.0
薯豆	2.0	6.0	35.0	20.0	36.0	27.0	7.0	1.0	3.0	0.0	3.0	1.0
石栎	9.0	14.0	8.0	18.0	6.0	6.0	52.0	2.0	1.0	0.0	0.0	6.0

2.1 展叶动态

通过观察发现，植物的展叶方式多数是“爆发式”，即新叶集中在1,2个月中萌发、生长。同时按它们的展叶时期，可以简单的将其划分为单生长季型、双生长季型、特殊生长型三种。单生长季型主要是指在一年中，展叶过程主要发生在3-5月的那些植物，双生长季型是指在一年中，展叶过程出现两次，且多发生在3、4月以及6-8月的那些植物，特殊生长型在此指在观察的一年中不发生展叶现象的植物。

属于单生长季型的植物有米槠(4,5月)、窄基红褐桉(3月)、山矾(3月)、栲树(4,5月)、交让木(3,4月)、披针叶山矾(4月)、红楠(3,4月)、木荷(3月)、黄丹木姜子(4月)、苦槠(3,4月)、薄叶山矾(3月)、褐叶青冈(3月)、浙江新木姜子(3月)、黄牛奶树(2,3月)、杜英(3-5月)、马银花(3月)、米饭(2,3月)、黑山山矾(3月)、山黄皮(4月)、红叶树(4月)、薄叶润楠(4月)、长叶石栎(4月)、薯豆(4月)。属于双生长季的植物有樟树(3,7月)、红皮树(4,8月)、连蕊茶(3,7月)、光叶石楠(3,8月)。属于特殊生长型的植物是花榈木，因为在观察的一年中，它没有生长新叶。杨梅和石栎的展叶期相对较长为4-7月。

2.2 落叶动态

植物的落叶动态比较复杂，一些植物有明显的凋落旺季，但一些植物则缺乏明显的凋落规律。在此根据最大凋落量发生的季节将它们分为以下几种类型：

(1) 生长季凋落型。这批植物的凋落旺季发生在3-5月，植物的生长活动比较旺盛的季节，主要有窄基红褐桉、交让木、红楠、红皮树、光叶石楠、黑山山矾、山黄皮、红叶树、薄叶润楠、长叶石栎等。

(2) 暖湿季凋落型。这批植物的凋落旺季发生在高温多雨的6-10月，主要有米槠、樟树、薄叶山矾、杨梅。

(3) 冬季凋落型。这批植物的凋落旺季发生在11-翌年的2月，这段时间比较寒冷、干旱，该批植物通过落叶来减少水分和寒冷的压力，主要的植物有披针叶山矾、苦槠、黄牛奶树、马银花、石栎等。

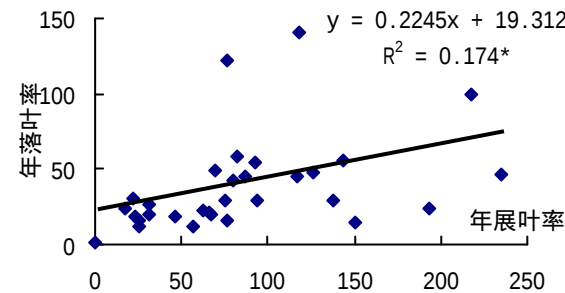
(4) 双峰凋落型。这批植物在生长季(3-5月)和暖湿季都有较大的凋落量，如老鼠矢、栲树、米饭、薯豆等。

(5) 均匀或无明显规律型。这些植物通常无明显的凋落旺季，如木荷、黄丹木

姜子等。

(6) 少凋落叶型。这些植物的凋落量很小，如花榈木、山矾、褐叶青冈、浙江新木姜子、连蕊茶等。

2.3 年展叶率与年落叶率的关系



附图-1 年展叶率与年落叶率的关系
Atta.Fig-1. Relationship between
annual leaf production rate and
annual leaf abscission rate

从图 6-3 中可以看出，年展叶率和年落叶率有一定的相关性($S=0.02$)。即年展叶率大的植物年落叶率也大，植物的叶片的更换速度就快，如樟树、米饭、薯豆、石栎、红皮树、杜英等，还有一些植物的年展叶率、年落叶率都比较小，叶片的更换速度慢，更换

周期长，如花榈木、山矾、褐叶青冈、马银花等。

2.4 叶寿命与叶片的营养、结构特征的关系

表 6-3 26 种植物的叶寿命期望值

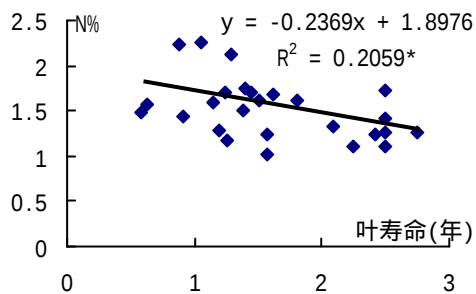
Tab 6-3. Life expectancy of 26 species

植物名称	叶寿命	植物名称	叶寿命	植物名称	叶寿命
石栎	1.438	米饭	1.25	黑山山矾	2.083
苦槠	0.583	紫楠	1.286	马银花	2.25
香樟	0.625	赤皮青冈	1.375	老鼠矢	2.417
杜英	0.875	光叶山矾	1.4	米槠	2.5
青冈	0.909	浙江新木姜子	1.5	黄牛奶树	2.5
薄叶润楠	1.05	木荷	1.563	薄叶山矾	2.5
红叶树	1.143	光叶石楠	1.563	窄基红褐桉	2.5
连蕊茶	1.2	栲树	1.613	红楠	2.75
杨梅	1.233	长叶石栎	1.8		

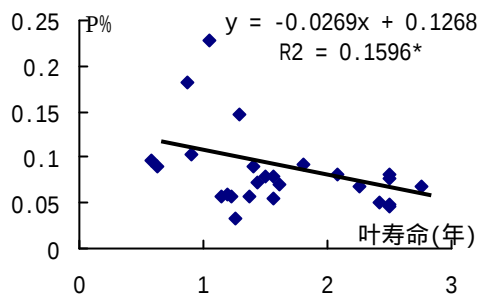
叶寿命数值来源于王希华(2000)采用生命表法计算的天童常绿植物的叶寿命的期望值，本章涉及的部分植物的叶寿命值见表 6-3.

从图 6-4 和 6-5 中可以看出，叶寿命和叶片的营养含量有很好的相关性，其中叶寿命和 N%的相关性 $S=0.02$ ，与 P%的相关性 $S=0.043$ 。而从图 6-6 和 6-7 中可以看出叶寿命与叶面积、SLA 无相关性。对薄叶润楠、薄叶山矾、黄牛奶树、栲树、苦槠、老鼠矢、木荷、石栎的营养转移和叶寿命的关系进行相关分析，可知叶寿命与 N、P 的营养转移无相关性(显著度 $S>0.05$)。叶寿命长的植物通常积

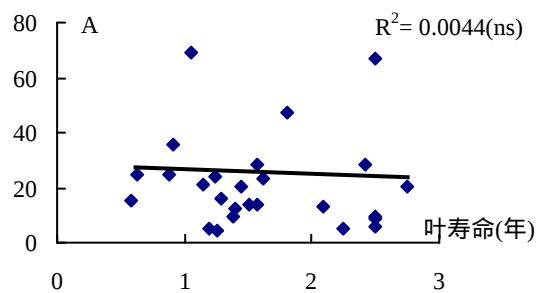
累了更多的难分解的化合物，因而从一定角度上来说，叶寿命长的植物的凋落叶的分解速度更慢，但本章经过对 12 种植物的分解系数和叶寿命的分析可知两者无相关性。



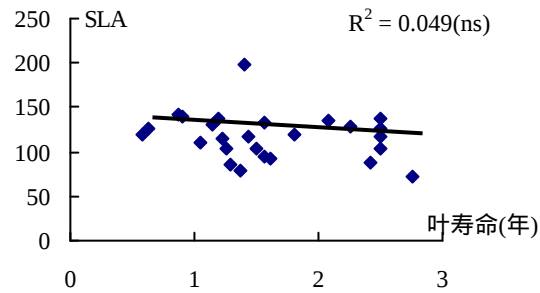
附图-2 叶寿命与N%的关系
Atta.Fig-2. Relationship between leaf longevity and N%



附图-3 叶寿命与P%的关系
Atta.Fig-3. Relationship between leaf longevity and P%



附图-4 叶寿命与叶面积的关系
Atta.Fig-4.. Relationship between leaf longevity and leaf area



附图-5 叶寿命与SLA的关系
Atta.Fig-5. Relationship between leaf longevity and SLA

参考文献

1. 常杰, 葛滢, 傅华琳等. 青冈常绿阔叶林主要树种叶片形态生态研究. 植物学通报, 1998, 15(6): 59~64.
2. 陈灵芝. 北京人工测柏林的化学元素含量特征. 植物学报, 1988, 30(5): 539~548.
3. 陈灵芝. 中国森林生态系统养分循环[M]. 北京: 气象出版社, 1997.
4. 陈欣, 宇万太, 张璐等. 不同施肥杨树主要营养元素内外循环比较研究 II. 施肥对落叶前后杨树叶片营养元素浓度及贮量的影响. 应用生态学报, 1995, 6(4): 346~348.
5. 耿晓源等. 长白山某些树种叶子的分解动态研究. 植物生态学与地植物学学报, 1993, 17(1): 90~96.
6. 管东生. 香港草地、芒萁和灌木群落的养分利用效率. 生态学杂志, 1995, 14(2): 23-26.
7. 郭继勋, 祝延成. 羊草草原枯枝落叶分解的研究—主要优势植物的分解速率和损失率. 生态学报, 1992, 12(4): 295~301.
8. 候学煜等. 中国 150 种植物的化学成分及其分析方法[M]. 高等教育出版社, 1959.
9. 候学煜. 中国植被地理及优势植物化学成分[M]. 北京: 科学出版社, 1982.
10. 胡肄慧等. 几种树木枯叶分解速率的试验研究. 植物生态学与地植物学学报, 1987, 11(2): 124~131.
11. 黄建辉, 陈灵芝, 韩兴国. 辽东栎枝条分解过程中几种主要营养元素的变化. 植物生态学报, 1998, 22(5): 398~402.
12. 焦树仁. 辽东章古台樟子松人工林的生物量与营养元素分布的初步研究. 植物生态与地植物学报, 1985, 9(4): 257~265.
13. 栗德永等. 太白山植物元素背景值的研究. 植物生态与地植物学丛刊, 1983, 7(3): 230~239.
14. 李俊清, 宫伟光. 东北主要造林树种的营养元素含量特征分析[J]. 植物生态与地植物学学报, 1991, 15(4): 380~385.
15. 黎云祥, 刘玉成, 钟章成. 缙云山四川大头茶叶种群的结构及其动态. 植物生态学报, 1997, 21(1): 67~76.
16. 李志安, 王伯荪, 林永标等. 植物营养转移研究进展. 武汉植物学研, 2000, 18(3): 229~236.
17. 李志安, 彭少麟. 我国热带亚热带几种人工林体内营养结构特征[J]. 生态学杂志, 2001, 20(4): 1~4.
18. 廖利平等. 2000. 杉木与主要阔叶造林树种叶凋落物的混合分解. 植物生态学报, 24(1): 27-33.
19. 林承超. 福州鼓山季风常绿阔叶林及其林缘几种植物叶热值和营养成分[J]. 生态学报, 1999, 19(6): 833~836.
20. 林开敏等. 杉木与伴生植物凋落物混合分解的相互作用研究. 应用生态学报, 2001, 12(3): 321~325.
21. 刘丽正. 天童常绿阔叶林林隙干扰与更新. 2001, 华东师范大学硕士论文.
22. 刘文耀, 刘伦辉, 荆桂芬等. 云南松林与常绿阔叶林中枯落叶分解研究. 云南植物研究, 2000, 22(3): 298~306.
23. 马祥庆, 刘爱琴, 何智英等. 杉木幼林生态系统凋落物及其分解作用研究. 植物生态学报, 1997, 21(6): 564~570.
24. 莫江明, 张德强, 黄忠良等. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林植物营养元素含量分配格局研

- 究[J]. 热带亚热带植物学报, 2000, 8(3): 198~206.
25. 孙树存, 陈灵芝. 东灵山地区辽东栎叶养分的季节动态与回收效率. 植物生态学报, 2001, 25(1): 76~82.
26. 宋永昌等. 浙江天童国家森林公园的植被和区系[M]. 上海: 上海科学技术文献出版社, 1995
27. 宋永昌. 植被生态学[M]. 上海: 华东师范大学, 2001
28. 苏波, 韩兴国, 黄建辉等. 植物的养分利用效率(NUE)及植物对养分胁迫环境的适应策略. 生态学报, 2000, 20(2): 335-343.
29. 王瑾, 黄建辉. 暖温带地区主要树种叶片凋落物分解过程中主要元素释放的比较. 植物生态学报, 2001, 25(3): 375~380.
30. 王思龙, 廖利平, 马越强. 杉木火力楠混交林养分归还与生产力. 应用生态学报, 1997, 8(4): 347~352.
31. 王希华, 张捷, 张正祥. 浙江天童森林公园主要常绿阔叶树种叶子寿命的研究. 植物生态学报, 2000, 24(5): 625~629.
32. 翁轰等. 鼎湖山森林凋落物量及营养元素含量研究. 植物生态学与地植物学学报, 1993, 17(4): 299~304.
33. 徐富余, 王力华, 李培芝. 若干北方落叶树种养分的内外迁移 I. 浓度和含量的变化. 应用生态学报, 1997, 8(1): 1-6.
34. 许光辉等. 森林枯枝落叶分解过程的微生物学特性. 生态学报, 1982, 2(1): 11~20.
35. 邢雪荣, 韩兴国, 陈灵芝. 植物养分利用效率综述. 应用生态学报, 2000, 11(5): 785-790.
36. 于明坚, 陈启瑞. 青冈常绿阔叶林磷的积累和循环[J]. 东北林业大学学报, 1998, 26(4): 17~23.
37. 张德强, 叶万辉, 余清发等. 鼎湖山演替系列中代表性森林凋落物研究. 生态学报, 2000, 20(6): 938~944.
38. 涨家武. 马尾松火力楠混交林凋落物动态及其对土壤养分的影响. 应用生态学报, 1993, 4(4): 359~363.
39. 张庆费. 浙江天童常绿阔叶林主要演替阶段凋落物与土壤肥力的研究. 1996, 华东师范大学博士论文.
40. 张庆费, 宋永昌, 吴化前等. 浙江天童常绿阔叶林演替过程凋落物数量及分解动态. 植物生态学报, 1999, 23(3): 250~255.
41. 中国科学院南京土壤研究所. 土壤理化分析[J]. 上海: 上海科学技术出版社, 1978.
42. 仲伟彦, 殷秀琴, 陈鹏. 帽儿山森林落叶分解消耗与土壤动物关系的研究. 应用生态学报, 1999, 10(4): 511~512.
43. 周存宇, 蚁伟民, 傅声雷等. 不同树种落叶分解及其营养释放的研究. 生态学报, 1995, 15, (Supp): 132~139.
44. Abrahamson, Warren G., Hal Casewell. On the comparative allocation of biomass, energy, and nutrient in plants. *Ecology*, 1982, 63(4): 982~991.
45. Aerts, R. Nutrient-use efficiency in evergreen and deciduous species from heathlands. *Oecologia*, 1990, 84: 391-397.
46. Aerts, R. The advantages of being evergreen. *Trends in Ecology and Evolution*, 1995, 10: 402~407.
47. Aerts, R. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns?. *J. Ecology*, 1996, 84: 597~608.
48. Aerts, R. Nitrogen partitioning between resorption and decomposition pathways: a trade-off

- between nitrogen use efficiency and litter decomposition? *Oikos*, 1997, 80(3): 603-605.
49. Aerts, R. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos*, 1997, 79: 439~449.
 50. Aerts, R. And D.C.Hannie. Nutritional and plant-mediated controls on leaf litter decomposition of *Carex* species. *Ecology*, 1997, 78(1): 244~260.
 51. Aerts, R. And F.S.Chapin III. The Mineral Nutrition of Wild Plants Revisited: A Re-evaluation of Processes and Patterns. *Advances in Ecological Research*, 2000, 30: 1~67.
 52. Arco J.M.del, A.Escudero and M.V.Garrido. Effects of site characteristics on nitrogen retranslocation from senescing leaves. *Ecology*, 1991, 72: 701-708.
 53. Berendse, F. and Aerts, R. Nitrogen-use-efficiency: a biologically meaningful definition? *Func.Ecol.*, 1987(1):293-196.
 54. Berg B. et al. Changes in organic chemical components of needle litter during decomposition. Long-term decomposition in Scots pine forest I. *Can. J. Bot.*, 1982, 60: 1310~1319.
 55. Birk, E.M. Peter M. Vitousek. Nutrient availability and nitrogen use efficiency in loblolly pine stands. *Ecology*, 1986, 67(1): 69~79.
 56. Blair, J.M., R.W. Parmalee & M, H, Beare. Decay rates, Nitrogen fluxes and decomposer communities of single- and mixed-species foliar litter. *Ecology*, 1990, 71(5): 1976-1985
 57. Boerner, R.E.J. Foliar nutrient dynamics and nutrient use efficiency of four deciduous tree species in relation to site fertility. *Journal of Applied Ecology*, 1984, 21: 1029~1040.
 58. Chapin, F.S. and R.A. Kedrowski. Seasonal changes in nitrogen and phosphorous fractions and autumn retranslocation in evergreen and deciduous Taiga tree. *Ecology*, 1983, 64: 376~391.
 59. Chapin, F.S. and L.Moilanen. Nutrient controls over nitrogen and phosphorus resorption from Alaskan birch leaves. *Ecology*, 1991, 72(2): 709~715.
 60. Crossley, D.A., Jr., and M.P. Hoglund. A litter-bag method for the study of microarthropods inhabiting leaf litter. *Ecology*, 1962, 43: 571~573
 61. Del-Arco, J.M., Escudero A., Garrido M.V. Effects of site characteristics on nitrogen reranslocation from senescing leaves. *Ecology*, 1984, 65(2): 339-353.
 62. Findlay, P.W. et al. Effects of damage to living plants on leaf litter quality. *Ecol. Applic.* 1996, 6: 269~275.
 63. Gallardo, A. and J.Merino. Nitrogen immobilization in leaf litter at two Mediterranean ecosystems of SW Spain. *Biogeochemistry*, 1992, 15: 213~228.
 64. Garten, C.T., Jr., J.B.Gentry, and R.R.Sharitz. An analysis of elemental concentrations in vegetation bordering a southeastern United States coastal plain stream. *Ecology*, 1977, 58: 979~992.
 65. Hector, A. The effect of diversity on productivity: detecting the role of species complementarity. *Oikos*, 1998, 82:597-599
 66. Hector, A. et al. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, 1999, 286: 1123-1127
 67. Hegarty, E.E. Leaf life-span and leafing phenology of lians and associated trees during a rainforest succession. *Journal of Ecology*, 1990, 78: 300-312.
 68. Hemminga, M.A., N.Marba, J.Stapel. Leaf nutrient resorption, leaf lifespan and the retention of nutrients in seagrass system. *Aquatic Botany*, 1999, 65: 141~158.

69. Hobbie, S.E. and P.M.Vitousek. Nutrient limitation of decomposition in Hawaiian forests. *Ecology*, 2000, 81(7): 1867~1877.
70. Hornsby, D.C., B.G.Lockaby, A.H.Chappelka. Influence of microclimate on the decomposition in loblolly pine stands: a field micocosm approach. *Can. J. For. Res.*, 1995, 25: 1570~1577.
71. Johannes M.H, K.D.Wedin, D.Tilman. Biodiversity and decomposition in experimental grassland ecosystems. *Oecologia*, 2001, 126:429~433.
72. Jonasson, S. Implication of leaf longevity, leaf nutrient re-absorption and translocation for the resource economy of five evergreen plant species. *Oikos*, 1989, 56:121~131.
73. Kalburtji, K.L., J.A. Mosjidis and A.P.Mamolos. Litter dynamics of low and high tannin serica lepedeza plants under field conditions. *Plant and soil*, 1999,208: 271~281.
74. Karlsson, P.S. Leaf longevity in evergreen shrubs: variation within and among European species. *Oecologia*, 1992, 91: 346~349.
75. Killingbeck K.T. Nutrient in senesced leaves:keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology*, 1996, 77:1716~1727.
76. Maheswaran, J., P.M.Attiwill. Loss of organic matter, elements, and organic fractions in decomposing Eucalyptus microcarpa leaf litter. *Canadian Journal of Botany*, 1987, 65: 2601~2606.
77. May J.D. and Killingbeck K T.Effects of preventing nutrient resorption on plant fitness and foliar nutrient dynamics.*Ecology*,1992,73 : 1868~1878.
78. Mclendon, T. and Redente, E. F. Effects of nitrogen on species replacement dynamics during early secondary succession on a semiarid sagebrush site. *Oecologia*, 1992, 91: 312-317.
79. Meentemeyer, V. Microclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology*, 1978, 59:465~472.
80. Melillo, J.M., J.D.Aber and J.F.Meratore. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology*, 1982, 63: 621~626.
81. Naeem S.et al. Decling biodiversity can alter the performance of ecosystem. *Nature*, 1994 68:734-736.
82. Olson, J.S. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological system. *Ecology*, 1963, 44(2): 1~15.
83. Pugnaire, Francisco I and F. Stuart Chapin, III. Contrals over nutrient resorption from leaves of evergreen mediterranean species. *Ecology*, 1993, 74(1): 124~129.
84. Reich, P.B. et al. Leaf lifespan as determinant of leaf structure and function among 23 amazonian tree species. *Oecologia*, 1991, 86: 16~24.
85. Reich, P.B., M.B.Walters and D.S.Ellsworth. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystem. *Ecological monographs*, 1992, 62(3): 365~392.
86. Runcle J.R. Gap regeneration in some old growth forests of the eastern United States. *Ecology*, 1981, 62(4): 1041~1051.
87. Runcle J.R. Pattern of disturbance in climax mesic forest of eastern north America. *Ecology*, 1982, 63: 1533~1546.
88. **Schlesinger W.H, E.H.Delucia, Billings W.D. Nutrient-use efficiency of woody plants on contrasting soils in the western Great Basin, Nevada. *Ecology*, 1989, 70 (1):105~113.**

89. Setälä H, Huhta H. Evaluation of the soil faunal impact on decomposition in a simulated coniferous forest soil. *Biol. Fertil. Soils*, 1990, 10: 163~169.
90. Shaver, G.R. Mineral nutrition and leaf longevity in *ledum palustre*: the role of individual nutrients and timing of leaf mortality. *Oecologia*, 1983, 56: 160-165.
91. Staaf H., B.Berg. Accumulation and release of plant nutrients in decomposing Scots pine needle litter. Long-term decomposition in a Scots pine forest II. *Can. J. Bot.*, 1982, 60: 1561~1568.
92. Swift, M.J., O.W.Heal and J.M.Andreson. Decomposition in terrestrial ecosystem. 1979, University of California Press, Berkeley, California.
93. Talor B.R., D. Parkinson, W.F.J. Parsons. Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay rates: a microcosm test. *Ecology*, 1989, 70: 97~104.
94. Thomas, W.A. Decomposition of loblolly pine needles with and without addition of dogwood leaves. *Ecology*, 1968, 49(3): 568~571.
95. Tilman, D., D.Wedin. and J.Knops. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystem. *Nature*, 1996, 379: 718-720
96. Vitousek, P.M. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forest. *Ecology*, 1984, 65: 2985-298.
97. Vitousek, P. M. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *Am. Nat.*, 1982, 119: 552-572.
98. Vitousek, P.M, D.R. Turner, W.J.Parton et al. Litter decomposition on the Mauna Loa environmental matrix, Hawaii: pattern, mechanisms, and models. *Ecology*, 1994, 75: 418~429.
99. Vitousek, P.M. and S. Hobbie. Heterotrophic nitrogen fixation in decomposing litter: patterns and regulation. *Ecology*, 2000, 81(9): 2366~2376.
100. Vossbrinck, C.R., D.C.Coleman, T.A.Wolley. Abiotic and biotic factors in litter decomposition in semiarid grassland. *Ecology*, 1979, 60(2): 265~ 271.
101. Wardle. D.A., Bonner, K. I. & Nicholson, K. S. Biodiversity and plant litter: experimental evidence what does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function. *Oikos*, 1997, 79: 247-258
102. Warning R.H., W.H.Schlesinger. *Forest Ecosystems: Concepts and Management*. [M] New York: Academic Press, 1985, 181~210.
103. Williams, K. et al. Relationship among leaf construction cost, leaf longevity, and light environment in rain-forest plants of the genus *piper*. *The American Naturalist*, 1989, 133(2): 198-211.
104. Witkamp, M. Decomposition of leaf litter in relation to environment, microflora, and microbial respiration. *Ecology*, 1966, 47: 194~201.
105. Woodwell, G.M., R.H.Wittaker, R.A.Houghton. Nutrient concentrations in plants in the Brookhaven oak-pine forest. *Ecology*, 1975, 56(2): 318~332.