

2006 届研究生博士学位论文

学校代码: 10269

学 号: YB03165003

華東師範大學

常绿阔叶林退化过程中土壤的养分 库动态及植物的养分利用策略

院 系: 资环学院环境科学系

专 业: 生 态 学

研 究 方 向: 恢 复 生 态 学

指 导 教 师: 陈小勇教授, 王希华副教授

博士研究生: 闫 恩 荣

2006 年 5 月 上海

University Code: 10269

Student ID: YB03165003

**Dynamics of soil nutrient pools, nutrient use strategies of
dominant trees in the typical and degraded evergreen
broad-leaved forests**

A Dissertation in Ecology

To Be Submitted for The Degree of Ph.D.

By

Yan Enrong

Supervised by

Professor Chen Xiaoyong

Associate Professor Wang Xihua

East China Normal University

Shanghai, China

May, 2006, Shanghai

学位论文独创性声明

本人所呈交的学位论文是我在导师的指导下进行的研究工作及取得的研究成果。据我所知，除文中已经注明引用的内容外，本论文不包含其他个人已经发表或撰写过的研究成果。对本文的研究做出重要贡献的个人和集体，均已在文中作了明确说明并表示谢意。

作者签名：_____ 日期：_____

学位论文授权使用声明

本人完全了解华东师范大学有关保留、使用学位论文的规定，学校有权保留学位论文并向国家主管部门或其指定机构送交论文的电子版和纸质版。有权将学位论文用于非赢利目的的少量复制并允许论文进入学校图书馆被查阅。有权将学位论文的内容编入有关数据库进行检索。有权将学位论文的标题和摘要汇编出版。保密的学位论文在解密后适用本规定。

日期：_____ 日期：_____

学位论文作者签名：_____ 导师签名：_____

闫恩荣博士学位论文答辩委员会成员名单

姓名	职称	单位	备注
宋永昌	教授	华东师范大学	主席
林鹏	教授	厦门大学	
李博	教授	复旦大学	
由文辉	教授	华东师范大学	
张庆费	教授级高工	上海市园林科学研究所	

本论文受到国家自然科学基金重点项目——受损常绿
阔叶林生态系统退化机制研究（30130060）资助

目 录

摘要.....	1
Abstract.....	6
第一章 前言	13
1.研究目的和意义.....	13
2.研究历史概述	15
3.本文的主要研究内容.....	22
4.研究地概况与退化植被类型确定.....	22
5.研究路线	23
6.样地描述	23
7.实验方法	27
第二章 常绿阔叶林退化过程中土壤养分库和碳库的特征	28
1. 材料与方法	28
1.1 样地选择和资料来源.....	28
1.2 样品采集和室内分析.....	28
1.3 数据处理和统计分析.....	29
2.结果.....	29
2.1 常绿阔叶林不同退化类型的土壤养分库和碳库	29
2.2 常绿阔叶林退化过程中土壤养分库和碳库的响应率	30
2.3 不同类型人工林的土壤养分库和碳库.....	31
2.4 砍伐干扰对土壤养分库和碳库的影响.....	34
3.讨论.....	35
3.1 常绿阔叶林退化过程中土壤的养分库和碳库特征	35
3.2 影响退化常绿阔叶林土壤养分库和碳库特征的主要因素	38
第三章 常绿阔叶林退化过程中土壤有机氮素的矿化特征	40
1. 材料与方法	41
1.1 实验设计.....	41
1.2 野外培养.....	41
1.3 无机氮提取和化学分析	42
1.4 数据处理.....	42
2.结果.....	43
2.1 土壤无机氮库的季节动态.....	43
2.2 不同群落类型土壤氮素的矿化/硝化速率及季节动态	46
2.3 常绿阔叶林不同退化类型土壤氮素的矿化/硝化速率	48
2.4 人工林和次生林土壤氮素矿化/硝化速率的比较	50
2.5 砍伐干扰对土壤氮素矿化/硝化速率的影响.....	51
3.讨论.....	52
3.1 常绿阔叶林退化对土壤可利用性氮素的影响	52
3.2 常绿阔叶林退化对土壤氮素矿化/硝化特征的影响.....	54
3.3 常绿阔叶林退化对土壤氮素矿化/硝化机制的影响.....	58
第四章 凋落物特征与土壤养分动态的关系	62

1. 材料与方法	63
1.1 凋落物收集和处理	63
1.2 凋落物层采集和处理	63
1.3 养分成分分析	64
1.4 数据处理	64
2. 结果	64
2.1 凋落物凋落特征	64
2.2 地表凋落物层特征	69
2.3 凋落物特征与土壤养分动态的关系	71
3. 讨论	81
3.1 常绿阔叶林不同退化类型的凋落物特征	81
3.2 常绿阔叶林退化对凋落物养分归还的影响	83
3.3 常绿阔叶林退化对凋落物层特征的影响	84
第五章 常绿阔叶林退化过程中土壤养分限制特征的诊断	87
1. 材料与方法	88
1.1 植物群落的N:P化学计量特征	88
1.2 植物群落的养分利用效率和资源响应效率	89
1.3 统计分析	90
2. 结果	90
2.1 植物群落的N:P化学计量特征	90
2.2 植物群落的养分利用效率和资源响应效率	93
3. 讨论	96
3.1 常绿阔叶林退化过程中植物群落的养分限制特征	96
3.2 常绿阔叶林退化对群落养分利用效率和资源响应效率的影响	101
第六章 常绿阔叶林及退化群落主要优势种的养分利用策略	105
1. 材料与方法	106
1.1 实验设计	106
1.2 样品分析	107
1.3 数据处理和统计分析	107
2. 结果与分析	108
2.1 种群水平叶片的养分特征	108
2.2 不同退化阶段叶片养分含量和养分重吸收的变化特征	109
2.3 根茎比特征	112
3. 讨论	112
3.1 优势种的养分利用策略	112
3.2 各养分利用策略间的协调机制	116
第七章 结论	118
参考文献:	121
附录 1: 本论文涉及的植物名录	133
附录 2 论文成果和参加的科研课题	136
后记	138

摘要

常绿阔叶林是亚热带地区的地带性植被，但长期的人类干扰导致这类森林日益减少，取而代之的是大面积处于不同退化程度的次生林、灌丛、灌草丛和人工林等。本论文针对常绿阔叶林退化的历史根源和现实特点，以土壤氮磷养分库变化，以及土壤氮素的矿化/硝化特征为着眼点，重点分析了常绿阔叶林退化过程中地上植被养分归还特征与土壤养分动态的关系，探索土壤养分库变化的成因，诊断土壤养分库变化对植物生长的限制作用，在此基础上，揭示常绿阔叶林及其退化群落主要优势种类的养分利用策略，旨在发现常绿阔叶林退化对植物-土壤系统养分动态的相互影响机制，既为全球变化（尤其是土地利用变化）背景下，常绿阔叶林的生物地球化学循环响应机制研究提供参考，也为保护和恢复常绿阔叶林提供理论基础。

在人类活动频繁的浙东丘陵，既分布有处于不同退化程度的次生林、灌丛、灌草丛和人工林等，还在寺庙周围保存着较完好的地带性常绿阔叶林。本文借助空间代替时间法，通过对该地区常绿阔叶林退化过程中土壤养分库动态和植物养分利用策略的调查与分析，初步获得以下主要结果和结论：

1. 常绿阔叶林退化导致了土壤碳库和养分库的衰减

通过对常绿阔叶林各退化类型土壤碳库和养分库的比较表明：土壤有机碳库和氮磷养分库含量从大到小依次为，成熟常绿阔叶林、次生林、灌丛、灌草丛和人工林，而土壤无机氮库则没有遵从以上顺序。统计显示，常绿阔叶林退化不仅导致土壤有机碳库含量的显著下降，也使得土壤氮磷养分库含量显著下降。对有机碳库（-37.71%）、氮库（-48.39%）和磷库（-35.17%）削减效应最大的退化类型为成熟常绿阔叶林退化为次生林，其余退化类型也都不同程度的导致了土壤有机碳库和氮磷养分库含量的下降，唯一特别的是，在次生林退化为灌丛时土壤氮库含量有所增加（+1.31%），以及灌丛退化为灌草丛时土壤磷库含量有所增加（+4.56%）。

从以上结果可以看出，常绿阔叶林退化为次生林、灌丛、灌草丛和人工林的过程中，土壤养分库和碳库含量逐步递减，相对而言，常绿阔叶林退化为次生林后，对土壤养分库和碳库的影响效应持久，而退化为其它类型后，也都显著降低了土壤养分库和碳库含量，因此，可以认为常绿阔叶林顶级群落土壤是亚热带丘陵地区最大的土壤碳库，是区域生态系统最大的碳汇之一，对维持区域碳平衡和养分贮蓄功不可没。常绿阔叶林退化过程中土壤养分库下降和碳汇消失是一个复杂的过程，不同性质的人类干扰方式、土地利用历史及其植物种类组

成的变化等共同产生影响，概括起来主要包括以下 4 方面：（1）砍伐导致的大量生物量输出和森林管理措施的影响；（2）植物种类组成的改变；（3）土壤物理性质的改变；（4）养分和有机碳的主要生物化学转化环节发生改变。常绿阔叶林退化强烈的改变了区域生态系统氮磷的生物地球化学循环路径，由此而导致的森林土壤养分库的收支非平衡是限制地带性森林恢复的重要限制因子之一。

2. 退化植被类型间接控制着土壤氮素的矿化/硝化速率，加速了氮素外流

在不同退化类型中，氮素年氨化速率从高到低依次为：灌丛、成熟常绿阔叶林、灌草丛、次生常绿阔叶林、人工林和次生针叶林。土壤年硝化速率在不同退化类型中从高到低依次为：成熟常绿阔叶林、人工林、次生常绿阔叶林、次生针叶林、灌草丛和灌丛。土壤氮素年矿化速率在各类型间的大小顺序和氨化速率的分布格局完全一致。将人工林群落与其比邻的自然群落进行对照比较后发现，栽植人工林导致了土壤氮素氨化速率和矿化速率的显著降低，造成了土壤氮素硝化速率的显著升高（ $P < 0.001$ ）。砍伐干扰对土壤氮素氨化速率、硝化速率和矿化速率的影响各异，即：对氨化速率和矿化速率没有显著性影响（ $P > 0.05$ ），但导致了硝化速率的显著升高（ $P < 0.05$ ）。

从以上结果可以发现，在常绿阔叶林退化过程中，对土壤氮素氨化速率与矿化速率差异具有重要影响的是植被类型和群落结构特征的差异，即：常绿阔叶、落叶和针叶树种等不同植物生活型在群落中所占的比例大小对土壤氮素的氨化速率和矿化速率具有重要影响，不同群落内不同植物种类在养分归还和利用特征等方面的差异是决定土壤氮素矿化/硝化特征的主要因素之一。土壤年硝化速率大小在各植被类型间的分布格局与植物群落的成熟度具有一定关系，即：硝化速率最大值往往出现在最成熟的群落和退化最严重的群落，处于幼龄的群落类型具有最小的硝化速率。地带性森林被改造为人工林(特别是针叶林)后，导致了土壤氮素氨化速率和矿化速率的显著降低，也造成了土壤氮素硝化速率的显著升高。在常绿阔叶林不同退化阶段，土壤氮素矿化/硝化速率的差异是多因素影响的结果，但主导因素则有区别，对极度退化的类型来说，非生物因素的影响更为强烈，而在成熟森林中，生物因素的影响更为强烈，其共同点是：这些因素均是通过控制凋落物的分解过程来间接影响土壤氮素矿化速率，另外，这些因素的改变均起因于群落结构特征的变化。

3. 凋落物质量下降是导致土壤养分库衰减的主要原因之一

常绿阔叶林退化过程显著降低了凋落物的年凋落量，从成熟常绿阔叶林的 $13.24\text{t}\cdot\text{hm}^{-2}$ 下降到人工林群落的 $4.15\text{t}\cdot\text{hm}^{-2}$ 。凋落物氮含量在成熟群落至灌丛阶段显著下降，相反，人工林凋落物的氮含量发生了显著的升高；凋落物磷含量随着常绿阔叶林退化呈现波动性状态。

凋落物氮归还量虽然在人工林也有所上升,但总体上随着常绿阔叶林退化呈现出非常显著的下降趋势,凋落物磷归还量下降显著。

凋落物层氮含量总体上随着退化进程显著下降,次生常绿阔叶林地表凋落物氮含量较之成熟常绿阔叶林下降显著,与灌丛和人工林持平,且无显著差异,而次生针叶林地表凋落物的氮含量则与成熟常绿阔叶林间无显著差异,灌草丛最低。氮贮量总体上也随退化进程显著下降,在次生针叶林阶段地表凋落物氮贮量最高,其次为成熟常绿阔叶林和灌丛,次生常绿阔叶林居中,人工林和灌草丛氮贮量最小。凋落物层磷含量主要可以分为两个等级,即:在成熟常绿阔叶林和人工林间最高,其次分别为剩余类型。磷贮量在灌丛最高,其次分别为成熟常绿阔叶林、次生针叶林、人工林和次生常绿阔叶林,灌草丛最低。

由以上结果可知,伴随物种组成朝着单一化,群落结构朝着简单化,生境朝着旱生化的方向发展,常绿阔叶林退化不但导致了凋落物的凋落量显著降低,也导致了养分归还量的显著下降,预示着森林土壤的自肥能力减弱。在常绿阔叶林退化过程中,土壤氮磷养分库含量和凋落物凋落量存在显著的线性正相关关系,土壤氮素的矿化/硝化速率与凋落物凋落量、氮含量和养分归还量间均存在显著线性正相关关系,表明地上植物群落的凋落物凋落特征对土壤氮素的矿化/硝化特征具有显著影响,即:随着植物群落结构趋于简单化,凋落物数量、养分含量和养分归还量的显著降低导致了土壤氮磷养分库和氮素矿化物质的减少。在常绿阔叶林退化过程中,由于不同植物种类在养分归还特征上的巨大差异,从而导致了植物群落对土壤养分归还数量和质量的不同,进而导致了土壤氮素的矿化/硝化过程的差别,从而进一步导致了土壤养分库的衰减。

另外,回归分析显示,地表凋落物现存量大小对土壤氮素的硝化速率和硝态氮含量具有重要影响,这是导致退化群落氮素流失的主要原因之一;氮素在凋落物层贮存越多,土壤硝态氮素的含量愈少,当凋落物层氮素贮量较少的情况下,土壤氮素更多是以硝态氮的形式存在,从而增加了系统氮素损失的风险和潜力。

4. 不同退化类型受到氮磷养分不同限制作用

在不同人类干扰方式影响下,随着植物种类组成的极大改变,植物群落的N:P特征发生了显著变化。次生针叶林和针阔混交林的N:P介于 14 和 16 之间,意味着该类型植被的生产力同时受到氮素和磷素的共同限制作用,但以氮素的限制作用更为强烈;成熟常绿阔叶林、次生常绿阔叶林和灌丛三种类型的N:P都大于 16,表明受到磷素的限制作用;在人工林中,杉木群落和毛竹群落均显著低于 14,一定程度上表明主要受到氮素的限制作用,而杨梅群落大于 16,意味着受到磷素的限制作用。常绿阔叶林退化群落受氮磷养分限制的原因主要是由

于在人类的不断干扰下,植物群落在大量生物量输出的同时,土壤养分库含量急剧下降,由于氮磷的不同化学特性,以及获得和损失途径的不同,导致了土壤氮磷养分比例的失衡,在这种影响下,不同氮磷养分限制的立地条件选择了对氮磷具有不同适应优势的植物种类,不同特性的植物种类因为养分利用和消费策略的不同,更进一步加剧了土壤氮磷养分限制的失衡,从而在植被N:P上得到体现。

植物群落的养分利用效率反映了植物对养分的利用状况,资源响应效率反映了土壤资源维持植物群落生产的潜力。在成熟常绿阔叶林至灌丛类型的退化进程中,植物群落的氮素利用效率和磷素利用效率显著增大,表明植物群落通过提高养分利用效率来适应土壤养分库的衰减。对土壤总氮响应效率最高的退化类型为次生针叶林,与之相比,灌丛对土壤总氮供应水平的响应程度较小,说明灌丛的土壤氮素有效性较差,而针叶林虽然总氮库含量与氮素矿化速率低于灌丛,但氮素有效性高于灌丛。对土壤总磷响应效率最高的为灌丛和成熟常绿阔叶林,表明此类群落受到磷素的限制作用。

从不同施肥措施处理下人工林群落与其比邻自然群落养分利用效率的差异来看,未施肥杉木群落的氮素利用效率与比邻自然群落相比无显著变化,而在施用氮肥措施下,毛竹群落和杨梅群落的氮素利用效率显著低于各自比邻的自然群落 ($P < 0.01$),这说明随着土壤氮含量的提高,植物群落对氮素的利用水平下降,这种特征也可从人工林的磷素养分利用效率上得到反映。从资源响应效率来看,杉木群落和毛竹群落的土壤总氮响应效率呈现显著增加的趋势 ($P < 0.01$),而杨梅群落则呈现显著下降的趋势 ($P < 0.01$),表明杉木群落和毛竹群落受到氮素的限制作用。

5. 不同土壤养分限制条件下不同优势种类的养分利用策略差异显著

本文研究表明:在栲树群落到马尾松群落的退化系列上,优势植物种类的叶寿命随土壤养分含量的下降而增大,叶片氮含量下降显著 ($P < 0.01$),氮转移率显著线性增加 ($P < 0.01$),而叶片磷含量、磷转移率和磷利用效率则与土壤养分间没有显著线性关系;凋落叶分解速度显著下降;马尾松的重量根茎比显著高于木荷和栲树,直径根茎比和与长度根茎比都是栲树最高,其次为木荷,马尾松最低。通过进一步分析发现:在土壤养分资源稀缺状况下,马尾松更多地借助降低叶片氮含量、在叶片凋落前提高养分转移率和提高养分利用效率等手段,以一种“节俭保守”型的方式消费氮素,而栲树在土壤养分资源充裕的情况下,采取的是“奢侈”型消费方式。结合根茎比特征分析可以认为,马尾松不但是一个典型资源节约型物种,更是一个典型资源开拓型物种,因此能在养分贫瘠的生境占据优势;而在养分充裕条件下,由于栲树具备一系列快速生产和消费资源的优势特征,因而能够阻止耐瘠薄种类(如马尾松)

的入侵和竞争；相对而言，木荷兼有以上两种养分利用特征，可塑性较大，所以在两种极端和中生环境都能够求得生存。总之，由以上结果可以发现，由于常绿阔叶林退化过程中土壤氮磷限制作用的相互转化，以及常绿阔叶林顶级群落优势种与退化群落优势种养分利用策略的不同，决定了不同退化植物群落物种组成的差异。

关键词：常绿阔叶林，退化，土壤养分库，氮素矿化/硝化，凋落物，N:P，养分利用效率，资源响应效率，养分利用策略

Abstract

Evergreen broad-leaved forest (EBLF), covering a lot of area in China, is the zonal vegetation type in subtropical area. However, under long-term human disturbances, this forest is shifting to include much more degraded area dominated by secondary forests, shrub, grassland and plantation. Unfortunately, plant-soil interaction and forest nutrient dynamics remain poorly qualified, despite the growing view that these processes might be extremely important in helping us understand changes of biogeochemical cycle at regional scale in the context of the global change (particular in the change of land use), and shedding light on the conservation and restoration of EBLF.

To understand the impacts of the degradation of EBLF on soil carbon and nutrient pools, and nutrient use strategies of dominant tree species, we first quantified soil nutrient pools and net nitrogen mineralization and nitrification in these forests. Then we related soil nutrient dynamics with the characteristics of litterfalls. Third, we described nutrient limitation with emphasizing N:P, nutrient use efficiency, and resources response efficiency in different types of degraded EBLF. Finally, we discussed different nutrient use strategies of dominant tree species under the pressure of limited nutrient availability in the typical and degraded EBLF.

This study was done in Tiantong National Forest Park (29°52'N, 121°39'E, 200 m a.s.l), Zhejiang province, eastern China. Although all vegetation is secondary in character, the mature forests can be thought as the climax monsoon EBLF partly because forest area around a Buddhist temple in the centre of the park is believed to have been protected from complete clearance. The EBLF outside of this area represents a range of all degraded forest types. In this study, we chose mature EBLF as the reference climax forest, and secondary forest, shrub, grassland and plantation to represent different degradation types. After examining the plant-soil interactions and nutrient dynamics, we obtained the following results and conclusions.

1. Degradation of EBLF decreased soil carbon and nutrient pools

(1) for soil organic carbon, organic N and P concentration, mature evergreen broad forest>secondary forest>shrub>grassland>plantation; (2) soil inorganic N didn't follow the same pattern; (3) soil organic carbon, N, P pool were consistently lower in further degraded forest types. The comparison between secondary forest and mature evergreen broad-leaved forest showed the largest difference (soil organic carbon -37.71%, N-48.39%, P-35.17%). While degradation usually lead to decreasing of soil organic carbon and nitrogen, soil N pool increased 1.31%, 4.56% respectively when the forest degraded from secondary forest to shrub and from shrub degraded to grassland.

These results suggested that soil carbon and nutrient pools decreased gradually during degradation of EBLF, and mostly negative effect was presented in the stage when forest degraded from mature forest to secondary forest. Therefore, mature EBLF can be considered as both a major carbon sink and a huge nutrient pool in subtropical region.

Processes leading to reduced capability of reserving soil carbon and nutrient in degraded EBLF are complicated. Based on different types of human disturbances, land use history, and shifting of species composition, however, it may be contributed to the following reasons: (1) logging and forest managements such as harvest of understory and forest floor have removed huge amount of forest biomass; (2) changing in forest structure; (3) degradation of soil physical quality; (4) altering of the biogeochemical pathway to nutrient elements and carbon.

2. Changes of vegetation structure control the rate of nitrogen mineralization / nitrification, and accelerate loss of nitrogen

Soil nitrogen ammonification rate followed the sequence: shrub>mature EBLF>grassland>secondary EBLF>plantation>secondary coniferous forest. Nitrogen mineralization, displayed a similar pattern. In contrast, soil nitrogen nitrification showed: mature EBLF>plantation>secondary EBLF>secondary coniferous forest>grassland>shrub. In addition, plantation had the highest nitrogen mineralization and ammonification but the lowest nitrification rate when its' neighbour natural forests was compared in our study. Through the comparison between logging forest and its' control treatment, the rate

of nitrification exhibited a significant increase, but the statistical differences of the ammonification rate and the mineralization rate were not founded.

It suggested that, during the degradation of EBLF, different ammonification and mineralization rate were mainly due to the differences of vegetation type and community structure (i.e. the proportion of evergreen broad-leaved species, deciduous species and coniferous species). Forest composition and different nutrient use strategies and functions of these species affected nitrogen ammonification and mineralization. As for nitrifications, its' pattern in various degraded vegetations related well with characteristics of community such as structure and species composition. The highest value often presents in typical mature forests and typical degraded forests, and the youngest forests usually have the lowest value of nitrification rate.

Overall, the results have shown that, different nitrogen mineralization and nitrification rates at different degradation stages of EBLF were caused by many factors. Among them, abiotic factors had more influence than biotic factors in typical degraded forest while biotic factors had more influence in mature forest. Despite their difference, both biotic and abiotic factors affect nitrogen mineralization by controlling litter decomposition. Meanwhile, the changes of these two factors in different communities derive from the shifting of the species composition and the plant community structure.

3. Decreased litter quality led to reduced nutrient pools

Degradation of EBLF led to significant decline of litterfall biomass, nutrient concentration and therefore total nutrient amounts via litterfall return. Litterfall biomass decreased from $13.24\text{t}\cdot\text{hm}^{-2}$ in mature EBLF to $4.15\text{t}\cdot\text{hm}^{-2}$ in plantations. Nitrogen concentration in litterfall was consistently lower in further degraded forest types except plantations, which was significantly higher than shrub and secondary coniferous forest. In contraries, phosphorus concentration in litterfall exhibited no consistent pattern among degraded forest types. As for nutrient return amounts, nitrogen amount via litterfall decreased significantly during the degradation process from mature EBLF to shrub even though it displayed a slight increase in plantations. In contrast, phosphorus amount via litterfall showed a significant decrease during degradation.

Litter layer, located on above-ground as an interface between vegetation and soil, plays a significant role in controlling nutrient turnover and soil nutrient dynamics. In our study, nitrogen concentration and total nitrogen pool in litter layer showed variation among degraded forests. Nitrogen content in the litter layer of mature EBLF and secondary coniferous forest were significant higher than the secondary broad-leaved forest, shrub and plantations, which were significantly higher than grassland. Nitrogen amount in the litter layer followed the pattern: secondary coniferous forest>mature EBLF> shrub>secondary EBLF >plantation > grassland. P concentration in litter layer of mature EBLF and plantations was higher than other degraded forests, and the total P amount in litter layer showed: shrub> mature EBLF>secondary coniferous forest>plantation >secondary evergreen broad-leaved forest> grassland.

These results indicated that, the degradation of EBLF, which characterized by the simplification of species composition, the homogeneous of community structure, and the aridity of habitat, not only decreased litterfall biomass but also reduced nutrient return via litterfall. Correlation analysis demonstrated that both soil nutrient pools and soil nitrogen mineralization (nitrification) were positively related with litterfall production, litter nutrient concentration and the total nutrient amounts in litterfall. The positive relationship suggests that the characteristics of litterfall have a major impact on soil nutrient pool, soil nitrogen mineralization (nitrification) rate. With the decreasing of the litterfall biomass, and litter N, P concentration, soil nutrients pools became poor. Different forest types exhibited large variation in litter quantity and quality, mainly due to species composition shift during the degradation of EBLF. Consequently, decreased litter quantity and quality reduced nitrogen mineralization (nitrification), which further reduced soil nutrient pool.

In addition, correlation analysis also demonstrated that there is no significant linear relationship between biomass in litter layer and soil nitrogen mineralization, but the linear relationships between characteristics of litter layer and soil nitrification was statistically negative. It is indicated that there are more stocks of nitrogen in litter layer, less nitrate are founded in soil. This relationship suggested that the risk of potential loss for nitrate from forest is large, and the characteristics of litter layer play an

essential in sustaining soil nitrogen availability.

4. Effects of nutrient limitation on different degradation vegetation type

Many studies have documented that plant ecological characteristics, vegetation type and species diversity might change as an acclimation to different nutrient limitation. Plant N:P ratio, is an useful indicator to investigate N, P limitation.

In our study region, increased human disturbance has altered species composition and ecosystem function in EBLF. Increased nutrient loss, including decreased soil nutrient pools, accelerated N cycling and reduced N retention. N:P ratio in plant biomass have changed from one vegetation type to another. The average N:P ratio of coniferous forest and coniferous-broad-leaved mixed forest in our study was 14-16, suggesting productivity of these forests was co-limited by N and P. In mature EBLF, secondary EBLF, and shrubs, the average N:P is higher than 16, suggesting productivity of these forests was limited mainly by P. Among plantations, the average N:P ratio in *Cunninghamia lanceolata* community and *Phyllostachys pubescens* community lower than 14, implying N is limiting forest production. In contrast, the plantation of *Myrica rubra* community displayed a high N:P ratio (>16), which, indicated P limitation.

Human disturbance not only leads to the decline of soil nutrient pool from forest ecosystem, but also alters species composition. Consequently, N:P ratios in plant biomass might change due to different nutrient use strategy of plant species and the different biogeochemical properties of N and P.

Besides N:P ratio, nutrient use efficiency (NUE) and the resource response efficiency (RRE) of the plant community are often used to reflect soil nutrient availability and plant species' nutrient economy. During the degradation of EBLF from mature community to shrubs, N use efficiency (here after NUE_N) and nutrient P use efficiency (here after NUE_P) generally increased. It suggests, with the decline of soil nutrient pools, enhancement of NUE is a strategy to adapt to poor nutrient environment. Considering RRE, our results showed that secondary coniferous forest exhibited the highest RRE of N (here after RRE_N), and shrub had the lowest RRE_N . Taking into account NUE and RRE in these two communities together, it is implied that

soil N availability in shrubs is lower than the secondary coniferous forest. Although soil N pool and N mineralization in coniferous forest is lower than shrub, but availability of N in coniferous forest is significantly higher than shrubs. By contrary, RRE_P in shrubs and mature EBLF are higher than coniferous forest, implying the production of these vegetations is P limited.

Comparing NUE between plantations and their neighbor natural forests, our results showed that adding nitrogen in plantations have led to the significant decrease of NUE_N (e.g. *Phyllostachys pubescens* community and *Myrica rubra* community), and NUE_N in *Cunninghamia lanceolata* community was not altered by no treatment of adding N. We speculate that reduced NUE_N coupled with increased soil N pool is a common phenomenon that widely exists in various vegetation types. RRE_N in *Phyllostachys pubescens* community and *Cunninghamia lanceolata* community is significant higher than the control forests, but RRE_N in the *Myrica rubra* community is statistical lower than its' control ones. The results demonstrated that N limitation exists in the plantations of *P. pubescens* and the *C. lanceolata*.

5. Dominant tree species have different nutrient use strategies

We studied nutrient use characteristics of *Castanopsis fargesii*, *Schima superba*, and *Pinus massoniana*, the dominant species in the typical and degraded evergreen broad-leaved forests. Our goal was to yield insight into the mechanisms of the degradation of evergreen broad-leaved forests by exploring the different nutrient use strategies of these dominant plant species under the pressure of limited nutrient availability. The results showed that: (1) with the decreasing of soil nutrient supply, leaf life span, N resorption rate, N use efficiency increased while leaf N concentration and leaf litter decomposition rate decreased. However, leaf P concentration, P resorption rate and P use efficiency showed no correlation with soil nutrient availability; (2) among these three species, *C. fargesii* had the highest taproot diameter to shoot base diameter ratio while *P. massoniana* had the lowest. *P. massoniana* had the highest root-shoot biomass ratio and taproot length to shoot height ratio. Further analysis demonstrated that *P. massoniana* used 'conservative consumption' nutrient use strategy under the infertile soil conditions while *C. fargesii* took up nutrients in the way

of 'luxurious consumption' when nutrient supply was not limited. Based on the nutrient characteristics and root-shoot ratio, we consider that *P. massoniana* is not only the nutrient economist but also the resource exploiter, therefore, *P. massoniana* can dominate infertile environment. On the other hand, *C. fargesii* from nutrient-rich habitats has set of traits that lead to quick capture of both above- and below-ground resource, therefore, it can prevent nutrient-conserving species (e.g. *P. massoniana*) from invading these habitats. The attributes of *S. superba* is intermediate between the other two species, which may contribute to its coexistence with other species in a wide range of soil conditions.

Keywords: Degradation; Evergreen broad-leaved forest; Litterfall; Nitrogen mineralization and nitrification; N:P ratios; Nutrient use efficiency; Nutrient use strategy; Resource response efficiency; Soil nutrient pools

第一章 前言

1. 研究目的和意义

人类干扰对森林的分布格局、土壤状况乃至养分动态等具有深远影响(Brian *et al.*, 2002; Foster, 1992; Wilson *et al.*, 1997; 黄清麟 & 李元红, 1999), 是驱动种群、群落和生态系统退化的最大动力之一(Noble & Rodolfo, 1997; 包维楷 & 王春明, 2000), 退化植被的形成大都和人类的干扰史相关(Lamb *et al.*, 2005)。人类干扰不仅使森林生态系统的物种组成和空间结构发生改变(Brown & Gurevitch, 2004; Bunker *et al.*, 2005), 也导致森林生态系统功能的衰退, 这种影响加剧了森林生态系统的退化进程(Pimentel & Kounang, 1998; Wardle *et al.*, 2004b; 赵平等, 1998; 陈小勇 & 宋永昌, 2004)。

土壤-植物系统是森林生态系统的两个重要组成部分, 具有非常密切的相互关系(Porazinska *et al.*, 2003; Willis *et al.*, 1997)。一方面, 土壤的物理、化学和生物学特性决定着地上植物群落的种类组成、种间关系、群落动态、营养物质的分配格局以及植物的养分利用策略等(Aerts & Chapin, 2000; Chapin, 1980; Fitter, 2005); 另一方面, 植物的养分利用效率(nutrient use efficiency)、养分重吸收(nutrient resorption)、养分平均停留时间(mean residence time), 叶寿命(leaf lifespan)以及凋落物的化学组成、分解速率等都会对土壤性质产生重要影响(Chapin *et al.*, 2002; Chapman *et al.*, 2006; Knops *et al.*, 2002; Templer *et al.*, 2005)。因此, 土壤与植物系统的相互作用对群落结构及群落演替方向会产生很大影响(Fisk *et al.*, 2002; Van der Putten *et al.*, 2001; Wardle *et al.*, 2004a)。同一气候类型下, 在土壤母质、地形条件等相同时, 土壤成为决定植物群落分布的主导因子, 同时, 植物群落也成为影响土壤性质的决定因素(Bonanomi *et al.*, 2005; Finzi *et al.*, 1998)。但是, 人类干扰及与其相联系的土地利用变化改变了地表植物群落的分布格局和结构(Foster *et al.*, 1997; Fuller *et al.*, 1998), 植物群落种类组成的改变反过来又影响到土壤的形成和发育进程(Dupouey *et al.*, 2002; Herbert *et al.*, 1999; Wadsworth *et al.*, 1988), 也从根本上改变了土壤和植物群落之间的相互关系。

森林退化有多方面的表现, 从植物与土壤之间的养分动态来说, 随着植物群落朝着简单化、旱生化方向发展, 土壤的养分含量也随之显著下降(Adams & Attiwill, 1991; 赵其国, 2002)。在不同退化阶段, 由于种类组成的差异, 植物返还土壤的养分数量和质量发生改变, 并进而影响土壤养分含量的分配格局(Grunzweig *et al.*, 2003)。在此过程中, 植物群落及其优势种类为了适应土壤养分含量的改变, 采取了迥然不同的养分利用策略来适应养分含量的变化(Herbert *et al.*,

1999; Thierry *et al.*, 2003)。因此, 在森林退化过程中, 植物与土壤之间存在着不断相互影响、相互适应的特征(Porazinska *et al.*, 2003; Van der Putten *et al.*, 2001; Wardle *et al.*, 2004a)。

当地带性森林遭受长期砍伐而被改变为次生林、灌丛直至草丛后, 顶极群落的优势种类大大减少甚至消失, 新形成的生境被那些耐砍伐胁迫、高生长以及耐瘠薄的植物种类所占据, 群落种类组成发生了根本性的改变(Dupouey *et al.*, 2002; Grunzweig *et al.*, 2003; Grunzweig *et al.*, 2004)。这些完全不同于顶级种特性的种类, 则对生态系统功能产生了完全不同的影响(Herbert *et al.*, 1999; Koerner *et al.*, 1997), 例如草本的增多使得整个群落的光合途径比例发生改变, 从而改变了碳库的积累过程(Fynn *et al.*, 2005; Knops & Tilman, 2000); 再如, 豆科植物的增多改变了氮素的生物地球化学循环途径(Dechert *et al.*, 2004; Jaramillo *et al.*, 2003), 针叶种类的增加使群落的养分循环途径更多采用了内循环的形式(王希华等, 2004a, 2004c), 大大减少了对土壤的养分归还量。人工林对生物地球化学循环的影响更为强烈, 长期的清理使得群落中大量的生物量被输出, 以及大量养分元素的外流(McGrath *et al.*, 2001; Powers, 2004)。由此可见, 人类干扰导致的森林退化对土壤-植物系统的养分动态具有重要影响。

常绿阔叶林是分布在亚热带地区的一种植被类型, 它在中国的分布最广, 面积最大, 类型最为复杂多样。常绿阔叶林分布区是中国人口最为密集, 经济最为发达的区域, 尤其在其东部, 农业耕作历史悠久, 频繁长期的人类干扰导致这类森林日益减少, 原生的常绿阔叶林所剩无几, 替而代之的是大面积处于不同退化程度的次生林、退化灌丛、灌草丛和人工林等(王希华等, 2005; 宋永昌等, 2005)。总体来看, 在长期的人类干扰下, 中国常绿阔叶林面临着分布面积日益缩小, 群落类型和物种数量逐步减少的不利局面, 表现出一系列的退化特征, 如: 群落结构趋于简单, 涵养水源和储藏养分能力减弱, 土壤退化等。在此过程中, 植物种类组成的改变扰乱了区域的生物地球化学循环途径, 也改变了地带性植被特有的, 通过长期自然选择而形成的土壤与植物之间的协调关系。同时, 与常绿阔叶林退化相伴随的土壤退化也影响着植物群落的种类组成和动态特征。

然而, 常绿阔叶林退化对土壤养分库大小和养分周转动态产生了如何的影响, 在土壤养分动态发生改变后, 常见植物种类, 尤其是优势种类采用了怎样的养分利用策略来适应养分胁迫或消费养分资源, 在以往的研究中对这些问题没有给予足够的重视, 一直以来缺乏详细而系统的研究。因此, 本论文针对常绿阔叶林退化的历史根源和现实特点, 以土壤氮、磷养分库变化, 以及土壤氮素的矿化/硝化特征为着眼点, 重点分析常绿阔叶林退化过程中地上植被养分归还特征与土壤养分动态的关系, 探索土壤养分库变化的成因, 诊断土壤养分库变化对植物生长的限制作用, 在此基础上, 揭示植物群落为适应土壤养分变化而采用的养分利

用效率，以及常见种类的营养利用策略，旨在发现常绿阔叶林退化对植物-土壤系统养分动态的影响机制，既为全球变化（尤其是土地利用变化）背景下，常绿阔叶林的生物地球化学循环响应机制研究提供参考依据，也为保护和恢复常绿阔叶林的实践提供理论基础。

2. 研究历史概述

通常认为，由于氮和磷在植物物质合成方面的重要作用，因此，温带森林和热带森林的植物生长大都受氮和磷素的限制，氮和磷的限制作用对植被的生产力，以及植物群落的物种组成具有重要的决定性作用(Aerts & Chapin, 2000; Chapin, 1980; Chapin *et al.*, 2002; Vitousek, 1982)，尤其是在退化植被中，氮和磷的限制作用更为明显。对亚热带植被来说，植物生长也主要受氮和磷养分元素的限制，因此，本研究以森林退化为线索，从以下三个方面对氮和磷在土壤-植物系统的变化规律，以及植物的利用策略进行综述和分析：（1）森林退化对土壤养分动态的影响；（2）森林退化对植物群落养分归还的影响；（3）土壤养分限制与植物的养分利用策略。

2.1 森林退化对土壤养分动态的影响

研究显示，由人类干扰而导致的森林退化不仅导致区域植被的类型和分布格局发生根本性的改变(Brian *et al.*, 2002; Foster, 1992; Foster *et al.*, 1997)，也使得碳、氮的生物地球化学循环途径受到直接影响(Dupouey *et al.*, 2002; Fraterrigo *et al.*, 2005; Guo & Gifford, 2002)，土壤碳素更多地被释放到大气层(Lugo & Brown, 1993; Luo *et al.*, 2004)，土壤氮磷等养分则大量的迁入到大气和水域(Feanside, 1996; Powers, 2004; Verheyen *et al.*, 1999; Wilson *et al.*, 1997)。在中国亚热带地区，遭受人类干扰而退化的土壤在强降雨的进一步侵蚀下，表现出地面植被稀疏、土层变薄、发生层毁损、养分含量降低、保水保肥和供水供肥能力下降，抗蚀性减弱等特征(赵其国, 2002)。

森林土壤退化的原因是多方面的，其中人类干扰（如过度采伐、不适当的利用等）是主要的外在驱动因素之一，各类退化森林土壤的形成大都和人类的干扰史有关(Brian *et al.*, 2002; Compton *et al.*, 1998; Erickson *et al.*, 2002; Fuller *et al.*, 1998; Latty *et al.*, 2004; Osher *et al.*, 2003)。对温带和热带森林的研究显示，森林砍伐后平均减少土壤碳含量40–50%(Davidson & Ackerman, 1993; Guo & Gifford, 2002; Johnson, 1992)，平均减少土壤氮含量8%(Compton *et al.*, 1998; Guo & Gifford, 2002)，氮矿化速率和硝化速率通常在初期都会增加(Holscher *et al.*, 1997)，伴随着矿质化氮含量的增大，这些增加的氮如果不能被植物吸收，则非常容易通过渗漏方式流失(Montagnini & Buschbacher, 1989; Neill *et al.*, 1997)。在起初的氮矿化率增加后，

当新的植物群落形成时，氮矿化速率通常都会下降(Neill *et al.*, 1999; Verchot *et al.*, 1999)，导致土壤中矿质化氮含量的减少。由于氮素非常容易挥发，因此，在刀耕火种式的人类干扰下，地上植被中贮存的氮含量会损失50-90%(Hughes *et al.*, 2002; Kauffman *et al.*, 1998)。众多的研究表明，随着天然森林转变为人工林、经济林或其它用途后，群落的氮循环会发生显著变化(Knoepp & Swank, 1997)，进而影响了可供植物吸收的氮含量(Neill *et al.*, 1999; Osher *et al.*, 2003)。再如：由弃耕地上发展而来的人工林，在经过75年后，表层土壤仍然具有很高的pH值、可交换性离子和较低的有机质含量，土壤结构（如紧实度）改变后的影响在150年后仍然存在(Koerner *et al.*, 1997; Latty *et al.*, 2004)。在森林向牧场转变的过程中，低的净氮矿化和硝化速率导致了土壤无机氮库由硝态氮库向铵态氮库的转变(Gallardo *et al.*, 2005)，但是，在牧场废弃后，这种可供性氮降低到何种程度会限制次生植被的更新，目前仍然没有明确的结论(Verchot *et al.*, 1999)。

磷素的缺乏也是导致土壤贫瘠的一个重要因素，在森林退化初期，土壤中可溶性磷会增加(Garcia-Montiel *et al.*, 2000; Juo & Manu, 1996)，但随着时间推移，土壤磷含量会显著降低，例如，在亚马逊的施肥试验证明，对土壤施用磷肥后，植物生物量会显著增加(Gehring *et al.*, 1999)，即随着土壤中磷的减少，地上植被的生物量会下降，同时也加速了那些适应缺磷环境生长的杂草的入侵。在热带亚热带森林中，当森林被改变用途后，通常伴随土壤磷的下降，这主要由两个因素所决定，一是砍伐和火烧使得磷从系统流失，另外，随着地上植被的改变，磷的可供植物利用形式发生了改变。

土壤养分元素影响植被的性质是通过有效养分的大小而起作用，虽然养分库大小可以反映土壤的资源水平，但对植被生产力、物种组成等群落性质起关键作用的则是可利用性养分，而不是可提供性养分（supply nutrient）(Birk & Vitousek, 1986; Killham, 1994; Tanner *et al.*, 1998)。可利用性养分是指土壤中易被植物吸收同化的养分元素或化合物的数量，可以理解植物利用土壤中易吸收和同化的氮元素或化合物的程度或能力。研究表明，植物可利用性氮是限制北温带地区森林土壤中林木生产的最重要因素(苏波等, 2002)。在地带性森林被改造为人工林(特别是针叶林)后，林下枯枝落叶层累积，经久不烂，而林下土壤养分却非常贫瘠，原因在于凋落物的C/N太高，不适于微生物分解。砍伐阔叶林并种植针叶林后，会降低植物林冠层与土壤之间的氮素循环，表现为NO₃向地表水大量流失，这是因为硝化作用在初期超出了植物吸收的能力(Nasholm *et al.*, 1998; 苏波等, 2002)。

长期以来，生态学家们一直使用净氮矿化潜力来研究土壤对植物的养分供应能力。研究发现，土壤的矿化、硝化作用主要受气候条件(主要是温度和湿度)控制(Klingensmith & Van

Cleve, 1993)。除此之外,不同植物种,不同植被类型以及不同植物功能型植物对土壤有机氮矿化作用的影响也不同(Binkley & Valentine, 1991; Knoepp, 1998; 苏波等, 2002)。在森林退化过程中,人类通常采取的收获林木技术改变了土壤温度、湿度以及凋落物质量,从而导致氮素的矿化作用发生变化(Frazer *et al.*, 1990; Rhoades & Coleman, 1999)。收获林木后,土壤温度由于太阳辐射增强而升高,土壤湿度也由于蒸发损失减少而提高,而且砍伐林木有利于增加土壤中不稳定的有机质,这些都有利于微生物活性、氨化和硝化作用的提高(Frazer *et al.*, 1990; Puri & Ashman, 1998)。研究表明,皆伐及其它立地处理(如翻耕、火烧、耙地等)都有利于增加氮素矿化和硝化作用(Binkley, 1984; Neill *et al.*, 1997; Uria *et al.*, 2003)。当植被类型发生改变后,不同植物种对氮素可利用性的影响不同,即:通过对遮荫状况、生物固氮、凋落物产量和质量(主要指C/N, 木质素/N),土壤理化性质(如pH值、土壤温度和湿度等),土壤动物、微生物的种类数量和活性等因素的不同影响,对土壤养分动态进一步产生间接影响(Burns & Murdoch, 2005; Grunzweig *et al.*, 2003; Van der Krift & Berendse, 2001)。

在人类干扰停止后的森林次生演替过程中,通常认为土壤碳、氮和磷随着时间的推移会增加(Paschke *et al.*, 2000; Pérez *et al.*, 2004; Richter *et al.*, 1999),在热带地区,当土地被废弃后,次生林中土壤有机质和养分的恢复速度通常很快(Knops & Tilman, 2000),只需要20年左右的时间,这个阶段养分的增加速度和周转速率是最高的(Brown & Lugo, 1990),次生林中的土壤碳含量在不到20年的时间内恢复到了森林被砍伐干扰时的水平(Rhoades *et al.*, 2000)。其它的研究表明,森林土壤在农业活动影响后,要恢复到以前的水平需要较长的时间,在人工林废弃后发生的次生演替过程中,森林表层土壤中的碳含量在起初10年下降非常剧烈,要恢复到原始林的水平大概需要50年(Wadsworth *et al.*, 1988)。

2.2 森林退化对植物群落养分归还的影响

植物的养分归还途径主要包括地上凋落叶与植物体死亡后形成的木质残体(Woody Debris)、地下细根,以及雨水对树冠等器官的冲刷而导致的树干径流归还三种形式。虽然细根归还和树干径流归还还在群落养分循环中是不可忽视的环节,但由于凋落物在维持土壤肥力,促进森林生态系统正常的物质生物循环和养分平衡方面起着重要的决定作用,因此,地上凋落物的养分归还还是植物群落养分循环的最重要途径(Bloomfield *et al.*, 1993; Vogt *et al.*, 1986)。据估计,地上凋落物归还土壤的氮和磷占土壤可利用性含量的79-87%(Chapin *et al.*, 2002; Harmon *et al.*, 1986);另外,地表凋落物是联系森林生态系统养分循环、碳库贮存、群落更新以及为其它生物提供生境等主要功能的载体和纽带(Aber *et al.*, 1998; Currie, 1999),因此,凋落物在群落养分归还途径中具有显著而独特的地位。

在森林退化过程中,伴随着植物种类组成的改变,植物返还土壤的养分数量和质量也随之发生改变,因此,森林退化对凋落物归还的每个步骤都具有重要影响。在森林退化过程中,人类干扰森林的方式、程度、持续时间和森林的抗干扰能力等都对凋落物的数量和质量具有重要影响,如:收获凋落物虽然对森林不至于造成毁灭性的破坏,但过度收获必会产生不良影响(Covington, 1981)。前期研究结果表明,收获凋落物使得森林生态系统流失了44–73%的凋落物养分归还量,而且还会从林地中带走更多的氮素(莫江明 & 孔国辉, 1997; 莫江明等, 2001)。相反,在未受干扰或干扰较小的森林内,其林下凋落物逐渐在林地中积累,从而一方面改善了林地的生态条件,另一方面,在微生物的作用下,林地凋落物分解释放的养分量增加,有利于提高土壤肥力(Aber *et al.*, 1998)。由于土壤养分有效性显著的影响着植物的凋落量,因此,由森林退化导致的土壤养分含量下降反过来又降低了植物的凋落物养分归还量(Aber *et al.*, 1998; Currie & Jadelhoffer, 2002; Harmon *et al.*, 1990)。土壤是影响森林凋落量的重要环境因子,土壤质地能通过土壤的透气性、水分状况、养分状况及微生物活动等,间接地影响森林凋落量,大量研究表明,土壤透气性、养分状况良好,森林凋落量较高(Harmon *et al.*, 1986)。

但是,以往的研究大都忽视了影响森林凋落量的生物学特性。因为,针叶林与阔叶林之间,落叶林与常绿林之间,即使纬度、海拔等环境因子一致,其凋落量也有很大差异。伴随着森林的退化,植被性质的改变对凋落物养分归还过程具有决定性的影响。显然,由于生活型的差异,落叶植物比常绿植物具有更高的养分含量,同样,常绿阔叶植物比针叶植物更易分解和释放养分。因此,对一个地区而言,森林退化往往意味着一种植被类型向另一种植被类型的不断转化过程(包括自然和人为),在此过程中,植物的生活型比例会发生显著改变,并进而导致凋落物性质改变。但是,以往无论在植被退化研究中,还是植被演替研究中,往往都停留在凋落量和组成成分的描述上(于明坚等, 1996; 官丽莉等, 2004; 翁轰等, 1993; 张德强等, 2000; 张庆费等, 1999),而对植被类型改变后凋落物养分归还内在机制的研究没有引起足够的重视。

2.3 土壤养分限制与植物的养分利用策略

在多数生态系统中,可利用氮和磷是限制植物生长的重要决定性因子(Aerts & Chapin, 2000; Reich & Oleksyn, 2004; Vitousek, 1982),土壤氮磷养分对植物生长的限制性大小,可通过植被的N:P大小来反映(Güsewell, 2004; Güsewell *et al.*, 2003; Koerselman & Meuleman, 1996; Tessier & Raynal, 2003; Verhoeven *et al.*, 1996)。研究显示,当植被的N:P含量小于14时,则表明植物生长更大程度受到氮素的限制作用,而大于16时,则反映植被生产力受磷素的限制更为强烈,介于两者中间表明受到氮磷元素的共同限制作用(Drenovsky & Richards,

2004; Güsewell *et al.*, 2003; Koerselman & Meuleman, 1996; Verhoeven *et al.*, 1996), 因此, 植被的N:P含量被广泛用来诊断植物个体、群落和生态系统的氮磷养分限制格局(Güsewell, 2004; Zhang *et al.*, 2003, 2004)。

但是, 在应用该指标时, 必须基于以下事实, 即: 在自然界中, 氮磷元素限制作用转化的临界值(critical value)通常难以界定, 没有泾渭分明的界限, N:P作为一个数字变量, 仅确切反映氮磷元素对植物生长限制的转化梯度和趋势(Güsewell, 2004)。根据已有的研究共识, 植物群落的N:P和土壤氮磷养分含量间, 以及同一植物在不同地点的N:P与对应的土壤养分含量间存在显著线性相关性, 这也证明, 植物群落的N:P能够反映氮磷元素对植物生长限制的转化趋势。N:P的指示意义在于明确植物群落或植物的生产力主要受到哪种养分元素的限制作用, 即: 在磷素相对稀缺, 氮素相对丰富的生境中, 植物对氮的吸收相对磷素多, 因而, 植物体内的N:P相对较高; 相反, 氮素稀缺, 磷素丰富的生境更倾向于选择适应氮素胁迫的植物种类, 从而消费更多的磷素养分, 植物体内的磷素含量会显著升高, 从而降低了植被的N:P (Güsewell, 2004; Herbert *et al.*, 1999; Shaver, 1983)。

植被的N:P大小能够反映植物群落受氮磷元素限制的格局是基于这样的推理, 即: 植物体内的氮磷含量比率是对植物生长环境土壤氮磷养分可供性的一种相对指示, 也能够表征植物对氮磷养分的吸收状况, 当两者都能够得到满足时, 按照生理需要和物质合成需要大小, 植物对氮素和磷素的吸收则按一定比例进行, 而当某种元素处于稀缺状态, 另一种元素相对丰富时, 植物体内的N:P比例就会发生变化, 按照最小限制因子定律, 该元素就成为了限制植物生长的主要限制因素(Güsewell, 2005a; Verhoeven *et al.*, 1996)。植被N:P指标的理论基础来源于德国农业化学家利比希的最小限制因子定律, 由于在自然陆生生态系统中, 氮和磷是限制植物生长的主要养分元素, 因此, 有关氮磷合适比例, 以及对植物生长限制作用的研究得到了重视和推广。

N:P被作为反映植物生长受氮磷元素限制格局的指标, 基本上得到了广泛的认可, 尤其是在水域生态系统和农业生态系统得到验证和推广后, 被广泛地用来诊断陆生植物的氮磷养分限制状况(Güsewell, 2005a; Güsewell *et al.*, 2003; Koerselman & Meuleman, 1996; Tessier & Raynal, 2003; Verhoeven *et al.*, 1996)。在N:P大小中, 对于反映氮磷限制格局临界值(critical value)的确定, 在不同的研究中不够一致, Verhoeven (1996)、Zhang (2003)和Koerselman (1996)采用的是14-16的区间, 而Güsewell (2003,2004,2005)的一系列研究采用了10-20的区间, 显然, 后者虽然具有更大弹性, 但其缺点是不能精确反映群落间, 或群落内部不同物种间的差异, 而前者能够比较确切的对氮磷限制的格局进行区分和判断, 因此, N:P的14-16区间被得到大

量的引用，在不同的生态系统中，都能够较好地反映氮磷限制状况的互相转化。

由此可见，具体地点氮磷元素的不同限制作用，不仅对该立地上植物种类的生态学特征具有重要影响，也对植物群落的种类组成特征具有极强的选择作用，是影响植被动态，以及生态系统生产力的主要因素之一。因此，无论对生态理论研究来说，还是对生态系统管理实践而言，了解生态系统内部氮磷养分的不同限制作用具有重要的理论价值和实践意义。显然，相对施肥模拟试验来说，通过测定植被的N:P来反映植被生产的养分限制状况，是一个省时省力的快速简便方法，特别是对那些受人类干扰较小的自然生态系统，以及受人类干扰严重的生态系统，通过测定植被的N:P，可以增加我们对这些生态系统的管理能力。

在自然生态系统中，当土壤的氮磷元素含量发生改变后，植物会采取一定的养分利用策略来适应这种改变(Fynn *et al.*, 2005; Mclendon & Redente, 1992; Paschke *et al.*, 2000)，例如：在土壤养分稀缺时，植物群落会提高养分利用效率来适应养分贫瘠的环境，相反，低的养分利用效率预示着该生境中植物群落不受此类养分的限制作用(Aerts & Chapin, 2000; Aerts *et al.*, 2003; Birk & Vitousek, 1986)。土壤养分限制和物种组成更替具有非常密切的关系，在养分梯度上的任何一点，养分限制数量的大小，不仅依赖于为满足物种最大的潜在生长率所需养分的丰富程度，还依赖于组成群落物种的养分利用特征(Cordell *et al.*, 2001; Daufresne & Hedin, 2005; Grime, 1977; Miller *et al.*, 2005; Tanner *et al.*, 1998; Tilman, 1985; Vitousek, 1999)。在不同土壤养分条件下，物种对养分胁迫的反应差别极大，一般认为，贫瘠生境中往往是那些高生长、凋落叶养分浓度低、养分利用效率高、养分转移率高、叶寿命长、耐瘠薄的植物种类所占据；而生长于肥沃生境（如演替后期）的种类一般具有凋落物分解迅速、养分利用效率低、养分转移率低、叶寿命短等特征(Aerts & Chapin, 2000; Grime, 1977, 2001; Reich *et al.*, 1992, 1995; Wright *et al.*, 2001, 2002; Wright & Westoby, 2003)。

植物群落的养分利用效率是指群落内所有物种吸收单位养分后的干物质生产量，是反映植被和土壤之间相互作用过程的一个最基本、最重要指标(Berendse & Aerts, 1987)，反映了系统中植物对养分的利用状况(Bridgham *et al.*, 1995; Knops *et al.*, 1997; Pastor & Bridgham, 1999)。高养分利用效率表示其生长环境的养分限制性较大，同时预示着其凋落物中低的养分含量和凋落物的难分解性（进一步加剧了土壤养分含量的限制性），与此相反，低的养分利用效率表示该生境植物生长受养分胁迫的压力较小，而植物返还土壤的养分含量较多(Aerts, 1990; Aerts & Chapin, 2000; Harrington *et al.*, 2001; 苏波 *et al.*, 2000)。资源响应效率，是指群落内土壤养分库养分总量供应水平下，群落的生产力大小，即干物质生产量(Herbert & Fownes, 1999; Hiremath & Ewel, 2001)。它反映了土壤资源维持植物群落生产的潜力。通过

群落养分利用效率和资源响应效率的比较,可以估计群落内植物吸收资源的能力大小,也可以反映土壤养分的有效性水平,例如,土壤养分元素含量高,而群落的养分利用效率仍然较高,则证明土壤的养分有效性差,植物难以有效吸收养分。

一般认为,叶片特征不仅可以反映植物生长环境的养分状况,同时可以表征植物对环境的适应性(Birk & Vitousek, 1986; Luo *et al.*, 2005),因而叶片性状一定程度上指示了植物的行为和功能(Aerts & Chapin, 2000; Wright *et al.*, 2004),是反映植物养分利用策略的良好指标(Valladares *et al.*, 2000; Vendramini *et al.*, 2002),如:叶寿命被认为是植物在长期适应过程中为获得最大光合生产及维持高效养分利用所形成的适应策略(张林 & 罗天祥, 2004);叶片养分转移是植物新生组织生长所需养分的一个重要来源,是保持养分免遭损失的最重要机制之一(Aerts, 1996; Killingbeck, 1996)。在对养分资源的竞争和适应过程中,植物各养分利用策略间具有一定的协调机制,虽然养分转移率和养分利用效率间具有一定的相关性,但通过提高叶寿命和降低叶片养分含量来增加养分利用效率是普遍存在的现象(Aerts & Chapin, 2000; Knops *et al.*, 2002),正如 Berends(1987)认为的那样,在定义植物的氮素利用效率时,应充分考虑氮在植物体内的平均停留时间,其长短直接反映了环境中养分可利用性的高低,并与叶寿命显著正相关。

在叶片衰老过程中,部分养分会被转移(重吸收)到其它组织,而另一部分通过凋落叶归还土壤(Reich *et al.*, 1999; Wright & Westoby, 2003)。养分重吸收的益处不言而喻,那就是能够被其它组织重新利用或者贮存在其它组织供来年生长需要,从而使得具有高重吸收率的物种大大减少了对土壤养分吸收的依赖程度(Aerts & Chapin, 2000)。相反,没有被重吸收的那些养分必须通过凋落物的归还、分解,以及与土壤动物和微生物的竞争过程才能够被植物利用,同时,这一过程还伴随着被土壤固持为稳定的、而不能为植物所利用形式的风险,因此,养分在凋落物归还途径上需要经历周转时间长、损失风险大等不利因素的困扰(Aerts, 1997a)。显而易见,在长期的自然选择和适应过程中,养分稀缺环境往往选择了具有高比例重吸收路径的植物,这些种类对养分稀缺环境具有较好的适应性,而养分充裕环境的优势种类更倾向于选择凋落物归还途径(Aerts, 1997a)。由此可见,不同退化程度的植物群落在面临不同程度养分胁迫的情况下,不同程度的养分胁迫压力选择了具有不同养分利用策略的植物物种,因此,不同物种的养分利用策略成为了决定群落物种组成的必要条件(Fynn *et al.*, 2005; Sollins, 1998)。

另外,也有研究显示,生长于贫瘠生境的植物一般都比肥沃生境中的植物具有相对大的根茎比(Aerts *et al.*, 1991; Chapin, 1980; Grime, 1977, 2001; Tilman, 1985)。一般认为,当光线的限制作用超过养分时,植物会将更多的物质投资到地上部分的生长,从而更有效地占据地

上空间资源；相反，当养分的限制作用超过光线时，植物一般都会将更多的物质投资于地下根系的生长，用来拓展地下空间(Comas *et al.*, 2002; Eissenstat & Yanai, 1997; Hendrick & Pretitzer, 1993)，更大程度的开发和吸收土壤中的稀缺养分资源(Aerts & Chapin, 2000; James & Cahill, 2002; Tani *et al.*, 2003)。不同植物所采取的理想根茎比模式不仅取决于光线资源的限制性水平，也取决于土壤资源的限制性大小(Agren & Franklin, 2003; Casper & Jackson, 1997; McConnaughay & Coleman, 1999; Sami & Anna, 2002)。因此，植物的根茎比大小也被认为是反映植物利用养分资源的一个策略(Comas & Eissenstat, 2004; Gedroc *et al.*, 1996; Reynolds & D'Antonio, 1996)。

3. 本文的主要研究内容

在人类活动频繁的浙东丘陵，既分布有各种不同退化程度的次生常绿阔叶林、灌丛、灌草丛和人工林等，还在寺庙周围保存着较完好的地带性常绿阔叶林（王希华等，2005）。这些植被类型的存在，为研究常绿阔叶林退化对土壤碳库和养分库的影响提供了便利。本论文借助空间代替时间法，分别从常绿阔叶林退化过程中土壤养分库和碳库的变化特征，土壤氮素的矿化/硝化特征，地上植被的养分归还特征，植物群落的养分利用效率，以及常见种类的养分利用策略五个方面进行调查和分析，旨在揭示常绿阔叶林退化过程中土壤-植物系统的养分动态特征，既为阐明受损常绿阔叶林的退化机理提供依据，也为常绿阔叶林的恢复实践提供参考。

在此基础上，本研究分别回答以下五个问题：1）常绿阔叶林退化为次生林、灌丛、灌草丛，甚至人工林后，土壤碳库和养分库的衰减程度如何，常绿阔叶林顶极群落土壤是否在该区域发挥最大的碳汇功能和养分库功能？2）在常绿阔叶林退化过程中，土壤氮素的矿化/硝化特征如何，在不同退化类型中具有怎样的周转格局？3）在常绿阔叶林退化过程中，地上植被的养分归还数量和质量怎样变化，其对常绿阔叶林土壤养分动态具有怎样的影响？4）在常绿阔叶林退化过程中，当土壤养分库变化后，植物群落利用养分资源的特征是什么？5）在常绿阔叶林退化过程中，优势种类的养分利用策略有何特征？

4. 研究地概况与退化植被类型确定

研究地位于浙江省宁波市东钱湖镇（东经121° 47'，北纬29° 48'）到天童（东经121° 39'，北纬29° 52'）区域，涉及鄞州区的东吴乡、五乡镇和东钱湖镇3个行政乡。该区域处于浙东低山丘陵东北部，是天台山余脉和四明山余脉在滨海平原的延伸部分，境内均为丘陵地貌，自天童至东钱湖镇，地势由东南向西北逐渐降低，海拔一般在200m左右，最高峰太白山（天童）

海拔653.3m。该地区山地土壤为黄红壤，成土母质为中生代的沉积岩和部分酸性火成岩以及石英砂岩和花岗岩的残积风化物。土层厚薄不一，一般在1m以下。境内气候属中亚热带湿润季风气候，雨量充沛，年平均气温16.2℃，年平均降水量1389.7mm，年无霜期230天至240天。地带性植被是以栲树、米槠和木荷为优势的常绿阔叶林(宋永昌 & 王祥荣, 1995)。

通过详细踏查，翻阅地方林业部门的档案资料和对当地群众的访问后，结合具体的人类干扰方式和大小等因素，可以将该地区的常绿阔叶林退化类型归并为以下几种：(1) 建设用材的大规模伐木，然后废弃任其自然更新，从而形成次生的常绿针阔混交林以及常绿针叶林，这些类型中基本保留了这一地区的地带性种类；(2) 薪炭需要而对次生林长期砍伐形成的灌丛，也就是目前广泛分布的各种马尾松灌丛；(3) 用材需要而将次生灌丛彻底清理，种植大面积的人工林，如广泛分布的马尾松林、杉木林和竹林等；(4) 连年砍伐次生灌丛变为裸地，一般在砍伐当年，蕨类植物铁芒萁、蕨，以及五节芒、白茅等草本会迅速侵入并定居成功。另外，最严重的人类干扰方式是将低山丘陵林地改造为农田，以及采石场等，由于本研究的侧重点为自然植被和人工森林，因此这些极端的类型不包括在其中。

5. 研究路线

为了揭示常绿阔叶林退化过程中植物和土壤界面养分动态特征的变化规律及其植物的养分利用策略，本研究的研究路线为：首先，以成熟常绿阔叶林顶极群落为对照，比较各退化类型的差异；其次，根据不同退化类型形成的具体特征和人类干扰方式的差异，选择砍伐干扰和人工林两组代表性的森林转化方式作为补充；最后，利用这三个研究层次来互相印证，从而揭示常绿阔叶林退化过程中土壤养分动态和植物群落养分归还的变化规律。土壤养分动态的主要研究内容包括氮磷养分库，氮素的矿化/硝化特征两方面；植物群落养分归还主要包括凋落物的凋落和地面储存特征。在此基础上，诊断土壤养分库变化对植物生长的限制作用，探索和分析常绿阔叶林退化过程中，植物群落的养分利用效率及其常见种类的养分利用策略。具体研究路线如图1所示，各环节的详细研究方法见具体章节。

6. 样地描述

由于本研究设计了三条研究路线，因此，在选择样地时，遵循了能够重复交叉利用的原则。为能够较全面了解整个区域退化植被类型的土壤碳库和养分库，在研究常绿阔叶林退化过程中土壤养分库和碳库变化情况时，尽量扩大了取样区域和类型，在掌握基本情况后，后续研究范围基本缩小到天童地区。各研究路线的样地选择情况和样地特征分别叙述如下：

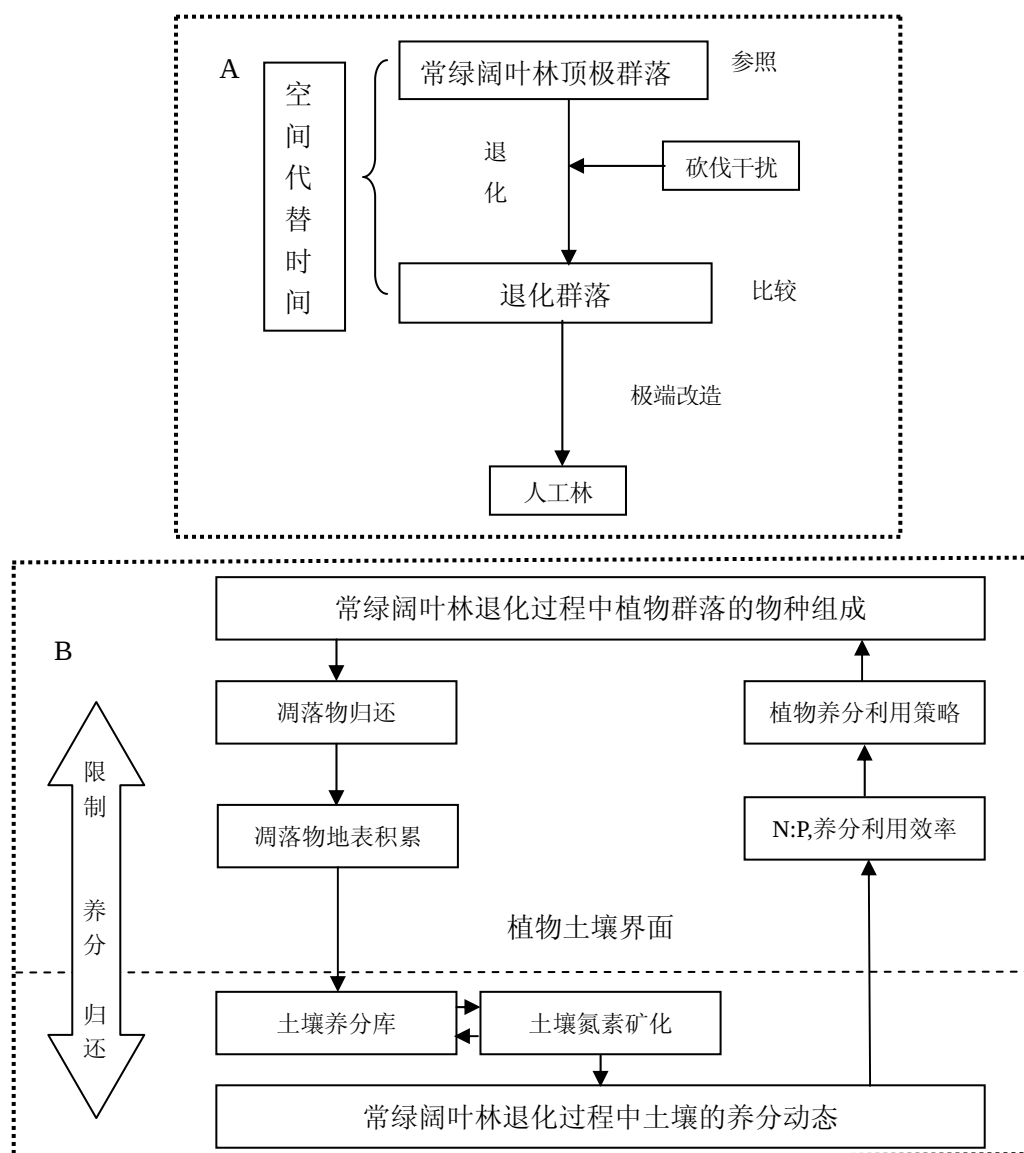


图 1 常绿阔叶林退化过程中土壤养分动态及优势种类的养分利用策略研究路线 A: 研究方法; B: 实验设计
Figure 1 Research process of nutrient cycling in the typical and degraded evergreen broad-leaved forests; A: method; B: experiment design

6.1 常绿阔叶林退化类型（植被类型层次）

为具有区域代表性，所选样地和引用资料来源于包括天童林区、育王林区、东钱湖地区、南山林区和双峰林区在内的五个地点，基本能够反映常绿阔叶林自顶极群落向灌草丛退化的整体状况，本研究所选样地主要来自前三个地点，引用资料涵盖以上五个地点。

成熟常绿阔叶林选择天童林场的栲树群落；次生林在天童林场分别选取了木荷群落、马尾松群落，米槠-木荷群落 3 种类型。人工林在天童林区选取了杉木群落、毛竹群落和杨梅群落 3 个类型，在育王林区选择了不同人工抚育程度的马尾松群落 3 个类型。灌丛在东钱湖选取了不同种类组成的 7 个类型，在天童林区选取了櫟木-石栎灌丛 1 个类型。灌草丛在天

童林区选取了 2 个，在东钱湖地区选择 3 个以铁芒萁为优势种的群落类型。整个区域共选择了 23 种代表 5 类不同退化程度的常绿阔叶林群落类型，每个类型各设置样地 4 个作为重复（面积 $10 \times 10 \text{m}^2$ ），重复样地间距离 5 米以上，共有样地 92 个。样地选择时，为了避免环境因素造成的影响，所选样地环境条件大体相似，即基本位于同一坡向，同一海拔范围，土壤母质、土壤类型基本相同。

表 1-1 中亚热带东部丘陵常绿阔叶林退化类型及其样地特征

Table 1- 1 Degraded types of evergreen broad-leaved forests and characteristics of selected plots in hills of mid-subtropical of Eastern China

植被类型 Types	群落类型 Community types	海拔 Altitude	(ab) [*]	年龄 Age	干扰历史 Disturbance history
成熟林 Old forest	栲树群落 <i>Castanopsis fargesii</i> Comm.	200	4, 5	150	受保护，无人干扰 Protected from human disturbance
次生林 Second forest	木荷群落 <i>Schima superba</i> Comm.	163	4, 3	100	废弃前有皆伐历史，废弃后自然更新
	马尾松群落 <i>Pinus massoniana</i> Comm.	115	4, 0	60	Clear-cutting prior to abandonment, and then
	木荷-米槠群落 <i>Schima superba</i> - <i>Castanopsis carlesii</i> Comm.	160	4, 6	20	protected for natural regeneration
	槲木-石栎群落 <i>Loropetalum chinense</i> - <i>Lithocarpus glaber</i> Comm.	157	4, 0	17	薪炭林，废弃后自然更新
灌丛 Shrub	槲木-黄檀群落 <i>Loropetalum chinense</i> - <i>Dalbergia hupeana</i> Comm.	110-140	28, 0	17	Fuel forest, regenerated by natural means
灌草丛 Grassland	铁芒萁-五节芒群落 <i>Dicranopteris pedata</i> - <i>Miscanthus floridulus</i> Comm.	120-150	20, 0	2	每隔两年清理一次 Clear-cutting every two years
人工林 Plantation	马尾松人工群落 <i>Pinus massoniana</i> Comm.	176	12, 6	30	
	杉木群落 <i>Cunninghamia lanceolata</i> Comm.	145	4, 7	25	
	金钱松群落 <i>Pseudolarix kaempferi</i> Comm.	230	0, 3	25	清理植被和根系后种植 Afforested after clear-cut
	毛竹群落 <i>Phyllostachys pubescens</i> Comm.	118	4, 4	15	
	杨梅群落 <i>Myrica rubra</i> Comm.	125	4, 0	11	

*a, b 表示样地个数，a 是本研究所选样地数，b 为引用样地数 Number of plots, a is in this study and b is cited from literature and documents in local forestry administration

另外，还对本地区已有的研究结果（宋永昌等，1995）和林业部门的土壤普查资料进行了选择引用，为避免环境因素造成的影响，引用标准是海拔在 250m 以下，100m 以上，地形地貌（坡度、坡向、坡位等）与本研究所选样地尽量类似，且土壤取样厚度包含 0-20cm 土层。前者包括：天童林区的 5 个栲树群落，3 个次生木荷群落，5 个次生米槠-木荷群落，3 个杉木群落的土壤分析结果。后者主要有：天童林区 3 个金钱松群落、2 个杉木群落，3 个毛竹群落，1 个米槠-木荷次生群落的土壤分析结果；南山林区的 1 个马尾松人工林群落，

育王林区的 2 个马尾松林人工林群落, 1 个毛竹群落样地, 双峰林区的 2 个杉木群落, 3 个马尾松人工林群落的土壤分析结果。引用样地资料共 34 个, 共有样地 126 个。各退化类型及相应的群落类型见表 1-1。

6.2 森林砍伐系列

由于本地区常绿阔叶林退化的主要原因为人类的砍伐干扰, 因此, 在对林业管理资料进行调查和对林业管理人员进行咨询的基础上, 从本研究以上所选的 92 个样地中筛选出 24 个样地, 分别代表了 6 类退化类型, 按照两两对照归为 3 组不同形式的砍伐实验。每组的群落类型和样地特征如下:

第一组: 木荷群落与木荷-米槠群落

木荷群落位于天童生态试验站右方 300m 左右、林道上方 100m 处, 海拔 163 m, 坡度 20°。群落可分为三层: 乔木层, 主要以木荷为主, 另有少量马尾松、石栎和苦槠, 层高度为 12-20m, 盖度为 80%; 灌木层主要以马银花、山矾和窄基红褐柃为主, 伴有老鼠矢、黑山山矾和连蕊茶等常绿灌木, 层高度为 1.5-5m, 盖度 60%; 草本层主要为栲树、连蕊茶、狗脊、里白和蕨类等。

木荷-米槠群落是 20 年前林场砍伐后, 萌生而来。砍伐之前的群落结构特征类似木荷群落, 皆伐之后废弃任其自然更新, 近年来林场开始进行抚育, 主要手段为去除林下多茎秆萌枝的数量, 只保留主萌枝。从群落结构特征来看, 主要优势种为木荷、米槠、栲树、石栎、枫香和樟木等, 常绿树种主要以残留根桩的萌生为主, 落叶树来源于种子更新。乔木层高度 12 米左右, 以木荷和米槠为主; 林下灌木主要以常绿种类的萌枝苗为主, 其中混杂连蕊茶、柃木等常绿灌木种类; 草本层多见红凉伞、狗脊、蕨等。

第二组: 马尾松群落与铁芒萁-五节芒群落

马尾松群落位于防火道右则, 海拔 135m, 坡度 15°。群落可分为三层: 乔木层, 主要以针叶树种马尾松和常绿阔叶树木荷组成, 高度为 10-16m, 盖度 80%。灌木高度为 1.5-5m, 盖度 50%, 主要由柃木、马银花和山矾组成, 第三层为草本层, 主要种类为苔草等。地表枯枝落叶积累较厚, 主要为马尾松针叶, 土壤贫瘠。

铁芒萁-五节芒群落的前身同马尾松群落, 由于松材线虫病的危害而在本研究调查之前 2 年被皆伐, 皆伐之后废弃任其自然更新。从群落结构特征来看, 主要优势种为铁芒萁和五节芒, 里面混杂淡竹叶、高粱泡、乌敛莓等灌草, 高度 1m 左右, 盖度极高, 几乎覆盖整个地面, 常绿阔叶乔木的种子很难到达地表。

第三组: 石栎-柃木群落与铁芒萁-山鸡椒群落

柃木-石栎群落位于防火道左侧, 铁芒萁-山鸡椒群落上方, 海拔 164 m, 坡度 22°。群

落分为三层：第一层主要以幼龄阶段的木荷、马尾松和石栎组成，高度 5-7m，层盖度约 60%，第二层主要由櫟木、苦槠、石栎和山矾等常绿阔叶树种组成，高度 2-4m，层盖度 100%，第三层为草本层，主要种类为苦竹、铁芒萁、蕨等。地表枯枝落叶较厚，分解较快，土壤比较肥沃。

铁芒萁-山鸡椒群落的前身为石栎-櫟木群落，由于比邻墓地，为了防火需要每 2 年清理一次。该样地中木本植物很难定居，能够定居的种类主要有：具有极强萌枝能力的山鸡椒，蕨类植物铁芒萁、蕨等，以及五节芒等草本植物。群落高度一般在 0.3m 以下，盖度 15%。

6.3 人工林系列

人工林栽植是该地区比较典型的人类干扰方式，本研究在天童林区所选择的人工林类型主要为：杉木群落、毛竹群落和杨梅群落。

杉木群落来源于人工改造，该群落的前身为木荷-米槠群落，在 1964 年被天童寺改造为油茶林，当时的林地整理方式为炼山、刨根等全垦方式。1976 年天童林场接管后，改造为杉木林，采取的种植方式也为全垦，种植后前三年内每年割草两次，第四年至第二十年每年割草割灌一次，1996 年后开始保留林下常绿阔叶树种幼苗。同时，在种植后的第十年和第十八年各间伐一次杉木，每亩间伐数量在 90 株左右，二十年后只清理枯死木，不再进行间伐。目前群落高度在 15m 左右，乔木层种类为单一杉木，林下灌木有主要有：红楠、栲树、苦槠、赤皮青冈、枫香和白栎等种类，盖度较低；草本中大青盖度较高，其它主要种类为栲树、红楠、天仙果、紫萁、狗脊、鳞毛蕨等。

毛竹群落的前身也为木荷-米槠群落，1960 年后由周边的人工毛竹自然侵入，在 1978 年左右全部侵入，常绿树种全部消失。在此之后，由林场作为经济林管理经营，每年割草一次，施肥一次（碳酸氢铵- NH_4HCO_3 ，每亩 20kg），每年挖竹笋，每四年每亩间伐 25 株，每次台风后清理风倒竹。目前群落高度在 15m 左右，优势种类为单一毛竹，林下无灌木层存在，草本层以络石、淡竹叶为主，间杂有高粱泡、细叶苔草、木防己等。

杨梅群落的前身为薪炭林，类似于目前的石栎-櫟木群落，1972 年被周围村民改造为杨梅林，当时采取的种植方式为砍伐、刨根开垦、炼山等方式。种植后，每年割草二次，施肥一次（碳酸氢铵- NH_4HCO_3 ，每亩 20kg），采摘杨梅一次，林地内人工管理强度极高，土层较硬，板结。目前群落高度 7m 左右，优势种类为单一杨梅，林下开阔，无灌木层，草本以淡竹叶为主。

7. 实验方法

实验步骤和方法详见各章节。

第二章 常绿阔叶林退化过程中土壤养分库和碳库的特征

森林是陆地生态系统最重要的碳库和养分库，森林退化造成森林生态系统碳库和养分库的极大损失。人类干扰（如过度采伐、不适当的利用等）是导致森林土壤退化的主要外在因素之一，在此过程中，土壤碳素更多地被释放到大气层，土壤氮磷等养分元素也被大量的迁入到大气和水域，导致了土壤碳库和养分库含量的衰减，从而进一步加剧了森林的退化程度。森林土壤退化不仅与人类干扰的方式、强度等因素相关，也与植被类型发生变化后物种组成特性的改变有关。本章先从区域尺度上对常绿阔叶林退化过程中土壤碳库和养分库含量的变化特征进行比较研究，发现问题，找出规律；然后，以本区域最普遍的人类干扰方式（森林砍伐与人工造林）对土壤碳库和养分库的影响为补充，探索常绿阔叶林退化过程中土壤养分库和碳库的变化特征。

通过对浙东丘陵常绿阔叶林退化过程中土壤碳库和养分库的调查，以及对砍伐干扰和栽植人工林后土壤碳库和养分库变化特征的分析，本章研究试图回答以下两个问题：1）常绿阔叶林退化为次生林、灌丛、灌草丛，甚至人工林后，土壤碳库和养分库的变化特征如何？2）影响土壤碳库和养分库变化的主要因素是哪些？

1. 材料与方法

1.1 样地选择和资料来源

见第1章（研究方法）。

1.2 样品采集和室内分析

按照五点法，分别于2004年7月和10月在选定的92个样地内取样，共获得样品460个。采样时，先除去地面凋落物，然后将内径7.5cm，长20cm的PVC管砸入土壤，获取0-20cm的土壤样品，在现场编号后装入塑料保鲜袋带回天童生态站，于24h内对每个样品称取5g进行土壤无机氮的提取，剩余样品在室内风干，然后按照常规方法研磨粉碎、过筛，然后装入保鲜袋待测定有机碳、总氮和总磷。在采样时，每个样地同时随机多采3个样品，每种类型共12个样品，进行土壤容重分析（105℃，24h）。

土壤无机氮提取液在天童生态站提取后，马上在冰箱进行冷藏，一星期内用冷藏器皿带回华东师范大学进行氨态氮和硝态氮分析。土壤总氮的测定采用标准凯氏法，土壤总磷采用

高氯酸-浓硫酸法分别进行硝解，硝解采用德国产（VELP）温控硝解炉进行，样品硝解定容后进行仪器分析，以上分析都采用 Skalar 养分流动注射分析仪完成。土壤有机碳测定采用传统的外加热法。

1.3 数据处理和统计分析

由于引用资料中一般都没有土壤容重记录，但都记录了土壤有机质含量，因此采用以下计算公式间接获得引用资料的土壤容重(Guo & Gifford, 2002)。

$$BD = \frac{100}{\frac{\%OM}{0.244} + \frac{100 - \%OM}{1.64}}$$

其中：BD 为土壤容重，%OM 土壤有机质含量。

另外，采用响应率 R 判断常绿阔叶林退化对土壤碳库和养分库产生的效应，通过以下公式获得：

$$R(\%) = \frac{x_e - x_c}{x_c} \times 100$$

其中：Xc 和 Xe 分别表示常绿阔叶林退化前后各类型土壤的碳（或养分）库含量平均值，R 为响应率，正值表示增加，负值表示减少，值越大表明变化越剧烈（积累或衰减）。

统计分析采用单因素方差分析法（ANOVA）分别判断常绿阔叶林退化和不同人工林类型对土壤碳库、养分库的影响，方差分析前，首先采用X²检验判断各组数值是否满足正态分布以及方差是否具有齐性，如果不满足，则对相应数值进行Log转换以满足单因素方差分析的假定条件。方差分析结束后，采用Tukey检验进行各水平间均值的配对比较检验。方差分析过程中，将不同退化类型和不同人工林类型分别作为自变量，土壤有机碳、氨态氮、硝态氮、总氮、总磷含量和土壤容重分别作为因变量。对于砍伐前后的对照比较，以及人工林和邻近自然群落的对照比较，采用t检验进行不同群落类型间碳库和各养分库的差异检验。上述分析通过SPSS11.5 统计软件完成，同时，也利用SAS软件对该统计检验过程进行验证。

2. 结果

2.1 常绿阔叶林不同退化类型的土壤养分库和碳库

在不同退化类型中，土壤有机碳含量从高到低依次为：成熟常绿阔叶林，次生林、灌丛、灌草丛和人工林（表2-1）。ANOVA显示，常绿阔叶林退化不仅导致了土壤碳库含量的显著下降（df=4, F=14.77, P < 0.001），也导致了单位重量土壤碳含量的显著下降（df=4, F=22.21, P < 0.001）。进一步配对检验后发现，成熟林与其余各类型间，次生林与成熟林、灌草丛和

人工林间，灌丛和成熟林、人工林间，灌草丛与成熟林和次生林间，人工林与成熟林、次生林和灌丛间的土壤碳库含量都存在显著差异 ($P < 0.05$)，其余配对间差异不显著 ($P > 0.05$)。

表2-1 常绿阔叶林不同退化类型土壤有机碳库和养分库含量

Table 2-1 Contents of soil carbon and nutrient pools in various degraded types of evergreen broad-leaved forests

退化类型 Degraded types	N*	有机碳 Organic C (t.ha ⁻¹)	总氮 Total N (t.ha ⁻¹)	氨氮 NH ₄ ⁺ -N (kg.ha ⁻¹)	硝氮 NO ₃ ⁻ -N (kg.ha ⁻¹)	总磷 Total P (t.ha ⁻¹)	容重 Bulk density (g.cm ⁻³)
成熟林 Old forest	9	131.07±7.79 ^a	12.13±1.33 ^a	86.09±11.14 ^a	3.47±0.43 ^a	1.45±0.43 ^a	1.14±0.04 ^a
次生林 Second forest	21	81.64±5.83 ^b	6.26±0.96 ^b	58.73±3.95 ^b	4.13±0.78 ^a	0.94±0.15 ^b	1.33±0.01 ^b
灌丛 Shrub	28	68.30±2.41 ^{bc}	6.24±0.59 ^b	74.69±3.5 ^{ab}	1.78±0.14 ^a	0.79±0.19 ^c	1.31±0.01 ^b
灌草丛 Grassland	20	60.63±3.06 ^{cd}	5.50±1.05 ^b	83.57±9.29 ^{ac}	15.46±2.96 ^b	0.82±0.2 ^{cb}	1.35±0.01 ^{bc}
人工林 Plantation	44	55.11±2.19 ^d	4.46±1.08 ^c	64.0±0.85 ^{ab}	4.22±0.78 ^a	0.69±0.12 ^c	1.38±0.01 ^c

* 样地数量 Number of replications, 数据为平均值±标准误差 Data are means±SE

+同一列中标有不同字母的数值表示存在显著性差异, $P < 0.05$. Different letters on the same column indicate significant differences at $P < 0.05$ (Tukey)

不同退化类型间土壤总氮含量的大小也是成熟常绿阔叶林最高，其次分别为次生林、灌丛、灌草丛和人工林。常绿阔叶林退化不仅导致了土壤氮库含量的显著下降 (ANOVA: $df=4$, $F=117.12$, $P < 0.001$)，也使得单位重量土壤氮含量显著下降 (ANOVA: $df=4$, $F=189.63$, $P < 0.001$)，进一步配对检验结果见表 2-1。

土壤总磷含量大小在各退化类型间的分布类似于总氮，森林退化也导致了土壤磷库含量 (ANOVA: $df=4$, $F=33.06$, $P < 0.001$) 和单位重量土壤磷含量 (ANOVA: $df=4$, $F=51.69$, $P < 0.001$) 的显著下降。配对检验结果见表2-1。

铵态氮在成熟林土壤的库容量最大，其次分别为灌草丛、灌丛、人工林和次生林；硝态氮则在灌草丛的库容量最大，其次分别为人工林、次生林、成熟林和灌丛，都表现出了与有机碳、总氮和总磷完全不同的分布格局。ANOVA显示，常绿阔叶林退化导致了土壤无机氮库含量的显著变化 (NH₄⁺-N: $df=4$, $F=4.61$, $P < 0.01$; NO₃⁻-N: $df=4$, $F=11.94$, $P < 0.001$)。配对检验结果见表2-1。另外，常绿阔叶林退化也导致了土壤容重的显著增加 (ANOVA: $df=4$, $F=30.35$, $P < 0.001$)，即使得土壤紧实度增加。

2.2 常绿阔叶林退化过程中土壤养分库和碳库的响应率

成熟常绿阔叶林退化为次生林对土壤碳库的削减效应最大 (-37.71%)，其次为将灌丛改造为人工林 (-19.31%) 和次生林退化为灌丛 (-16.34%)，以及灌丛退化为灌草丛 (-11.22%)，在裸地上种植人工林也略微降低了土壤的碳库 (-9.11%)。

如表2-2所示，土壤氮库含量在成熟林退化为次生林时下降程度最大 (-48.39%)，其余

依次为：灌丛改造为人工林（-28.59%），灌草丛改造为人工林（-18.98%），和灌丛退化为灌草丛（-11.83），比较特殊的现象是：次生林退化为灌丛土壤氮库反而有所增加（+1.31%）。

表2-2 常绿阔叶林退化过程中土壤碳库和养分库的响应率R（%）

Table 2-2 Response rate of soil carbon and nutrient pools during degradation of evergreen broad-leaved forest

退化阶段 Stages of degradation	有机碳 Organic C	总氮 Total N	氨氮 NH ₄ ⁺ -N	硝氮 NO ₃ ⁻ -N	总磷 Total P
成熟林-次生林 Old forest- Second forest	-37.71	-48.39	-31.78	19.00	-35.17
次生林-灌丛 Second forest - Shrub	-16.34	1.31	27.17	-57.02	-16.19
灌丛-灌草丛 Shrub- Grassland	-11.22	-11.83	11.89	768.82	4.56
灌丛-人工林 Shrub-Grassland	-19.31	-28.59	-14.31	137.27±	-13.12
灌草丛-人工林 Grassland -Plantation	-9.11	-18.98	-23.42	-72.68	-16.3

土壤铵态氮含量在成熟常绿阔叶林退化为次生林，灌草丛改造为人工林，灌丛改造为人工林时都发生了衰减；相反，次生林退化为灌丛，灌丛退化为灌草丛使得土壤铵态氮含量发生了积累。硝态氮含量下降程度最大的退化过程为在灌草丛上种植人工林，其次为次生林被连续干扰而退化为灌丛；但是，当灌丛退化为灌草丛（+768.82%），以及将灌丛改造为人工林（+137.27%）均使得硝态氮含量发生了显著积累，同时，成熟林退化为次生林也导致了硝态氮的积累和释放（表2-2）。

土壤磷库含量在成熟林退化为次生林（-35.17%），次生林退化为灌丛（-16.19%），裸地改变为人工林（-16.3%），灌丛改造为人工林（-13.12%）的过程中都产生了削减效应，只有当灌丛退化为灌草丛时反而有所增加。

2.3 不同类型人工林的土壤养分库和碳库

本地区的人工林相对常绿阔叶林而言，无论是群落外貌，还是种类组成，以及管理方式上都存在较大差异，这种改变进一步加剧了土壤碳库和养分库的衰竭。通过对各类型人工林进行方差分析发现（表2-3），不同的植物种类和经营管理措施既导致了土壤碳库的显著差异（F=2.692，P=0.045），也导致了土壤总氮（F=7.148，P<0.001）、铵态氮（F=242.16，P<0.001）、硝态氮（F=37.14，P<0.001）和磷库（F=11.518，P<0.001）的显著差异。就有机碳库来说，毛竹林和金钱松群落最高，杉木群落和杨梅群落居中，最低的为马尾松群落，但两两比较检验显示，只有毛竹林和其它类型间存在显著差异（P<0.05），其它类型间无显著

差异 ($P > 0.05$)。在同样都受到人工干预的情况下, 毛竹林较高的碳库含量主要与毛竹的生物学特性有关, 相比而言, 毛竹根系通常在地下盘根错节, 非常发达, 周转率高, 有利于土壤碳库的周转和积累。

对土壤养分库而言, 杨梅群落氮库含量显著高于其它类型 ($P < 0.05$), 其余类型间差异不大 ($P > 0.05$), 这与杨梅群落的施肥措施有关。土壤磷库含量变化幅度不大 (表2-3), 没有明显的变化规律。铵态氮含量在毛竹林最高, 其次分别为杉木群落、杨梅群落和马尾松群落; 硝态氮含量最高为杨梅群落, 其次分别为杉木群落、毛竹林和马尾松群落, 总的无机氮含量在马尾松群落最低。各类型间无机氮含量的显著性差异见表2-3。

表2-3 不同类型人工林的土壤碳库及养分库
Table 2-3 Soil carbon, total N and P pools in different plantations

类型 Types	有机碳 Organic C (t.ha ⁻¹)	总氮 Total N (t.ha ⁻¹)	氨氮 NH ₄ ⁺ -N (kg.ha ⁻¹)	硝氮 NO ₃ ⁻ -N (kg.ha ⁻¹)	总磷 Total P (t.ha ⁻¹)
毛竹群落 <i>Phyllostachys pubescens</i> Comm.	63.61±4.31 ^{b*}	3.57±0.27 ^a	24.51±0.31 ^a	1.58±0.31 ^a	0.76±0.02 ^b
杨梅群落 <i>Myrica rubra</i> Comm.	56.14±1.94 ^a	6.36±0.27 ^b	22.37±0.18 ^b	3.98±0.25 ^b	0.66±0.01 ^{ab}
杉木群落 <i>Cunninghamia lanceolata</i> Comm.	57.58±3.64 ^a	4.42±0.35 ^a	22.69±0.16 ^b	2.55±0.21 ^b	0.78±0.03 ^b
马尾松群落 <i>Pinus massoniana</i> Comm.	47.68±3.33 ^a	4.4±0.15 ^a	13.64±0.52 ^c	0.46±0.14 ^c	0.6±0.06 ^a
金钱松群落 <i>Pseudolarix kaempferi</i> Comm.	61.97±9.22 ^a	4.62±0.76 ^{ab}	-	-	0.64±0.02 ^{ab}

* 同一列中标有不同字母的数值表示存在显著性差异, $P < 0.05$. Different letters on the same column indicate significant differences at $P < 0.05$ (Tukey), 数据为平均值±标准误差 Data are means±SE

在进一步将人工林群落与其比邻的自然群落进行对照比较后 (起点相同, 但管理方式和种类组成不同), 可以发现 (图 2-1), 土壤养分库和碳库在这两者之间具有较大差异。人工林土壤总氮库显著低于比邻的自然群落, 其中杉木群落和比邻的木荷群落相比氮库含量下降非常显著 ($P < 0.001$), 毛竹群落和木荷群落相比也有显著下降 ($P < 0.01$), 只有杨梅群落和邻近的自然灌丛相比下降不显著 ($P > 0.05$), 这既与杨梅林有施肥措施有关, 也与灌丛群落植物生长旺盛, 因而消耗养分快有关。值得注意的是, 毛竹群落也有施肥措施, 但其氮库容量却远远低于木荷群落, 这与木荷群落处于自然演替的后期阶段, 土壤氮素积累多有关。

土壤铵态氮含量在三组人工林和自然群落的比较中下降均非常显著, 可见, 栽植人工林大大降低了土壤氮素的可供性, 使得氮素一直处于紧缺状态。同样, 硝态氮含量在前两种人工林中也产生了显著下降, 唯独杨梅林的土壤硝态氮含量显著高于比邻的灌丛群落, 这与

杨梅林地表植被稀疏（或几乎没有植被），植物吸收减少有关，也与该群落人类干扰频繁，因而导致了土壤容重大（图 2-1），地面裸露，有利于硝态氮迁移有关。人工林的土壤磷库含量与邻近自然群落相比，也具有类似于氮库的显著下降格局。从图 2-1 可以看出，三种人工林与邻近自然群落相比碳库含量下降都非常显著，可见，栽植人工林不利于土壤碳库的积累和恢复，而森林的自然恢复对土壤碳库的积累具有积极影响，人工林土壤碳库下降的原因主要可以归结为长期的生物量输出，以及人类频繁的干扰等因素。

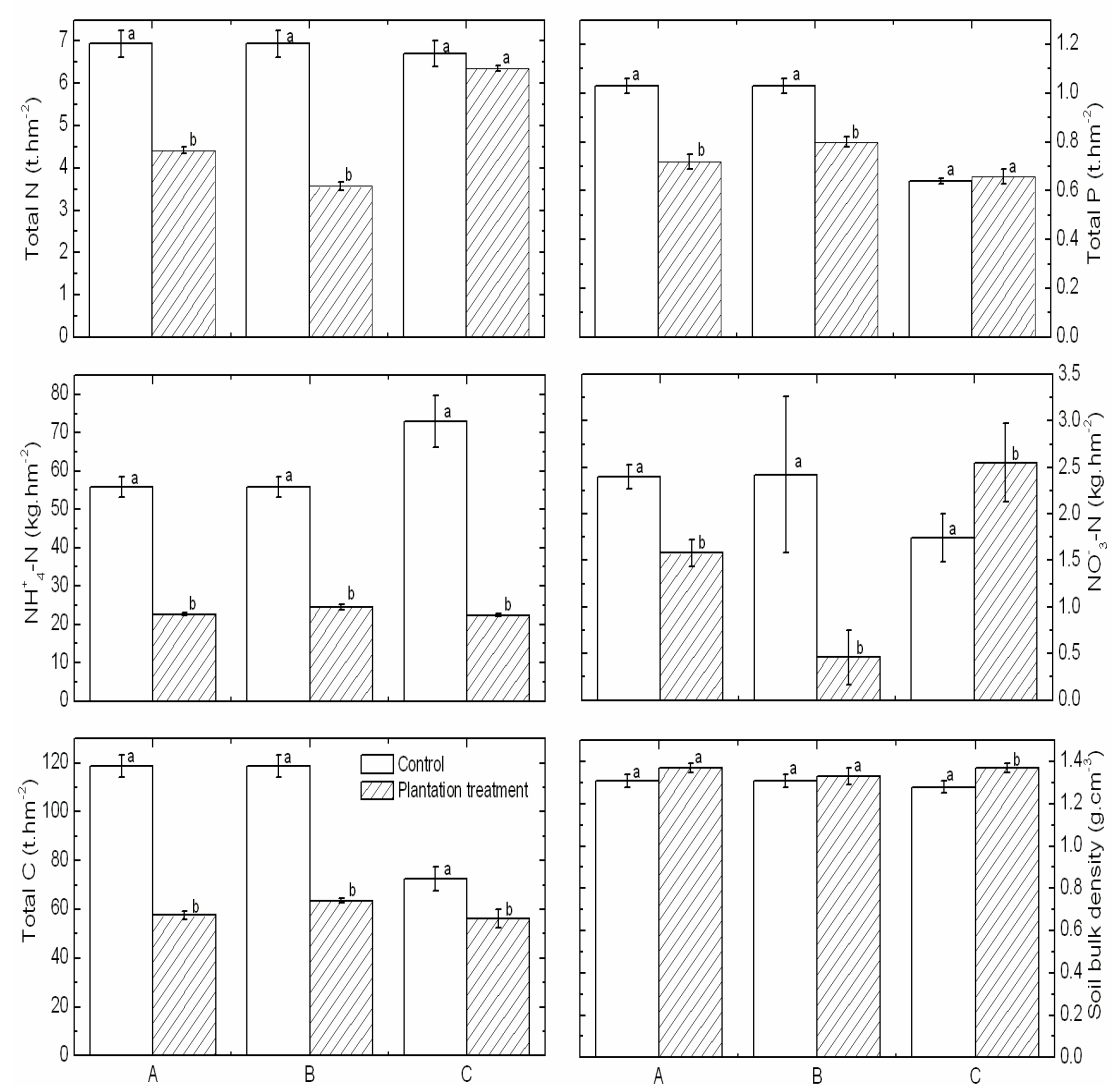


图 2-1 人工林与相邻自然群落土壤养分库、碳库和土壤容重的差异

A: 木荷群落(*Schima superba* Comm.)与杉木群落(*Cunninghamia lanceolata* Comm.); B: 木荷群落(*Schima superba* Comm.)与毛竹群落(*Phyllostachys pubescens* Comm.); C: 石栎-櫟木群落 (*Loropetalum chinense* - *Lithocarpus glaber* Comm.) 与杨梅群落 (*Myrica rubra* Comm.) * 同一组中标有不同字母表示存在显著性差异, $P<0.05$ (t test).

Figure 2-1 Differences of nutrients pool, carbon pool and soil bulk density between plantation and its' natural neighbour forest; Different letters on the same column group indicate significant differences at $P<0.05$ (t test)

2.4 砍伐干扰对土壤养分库和碳库的影响

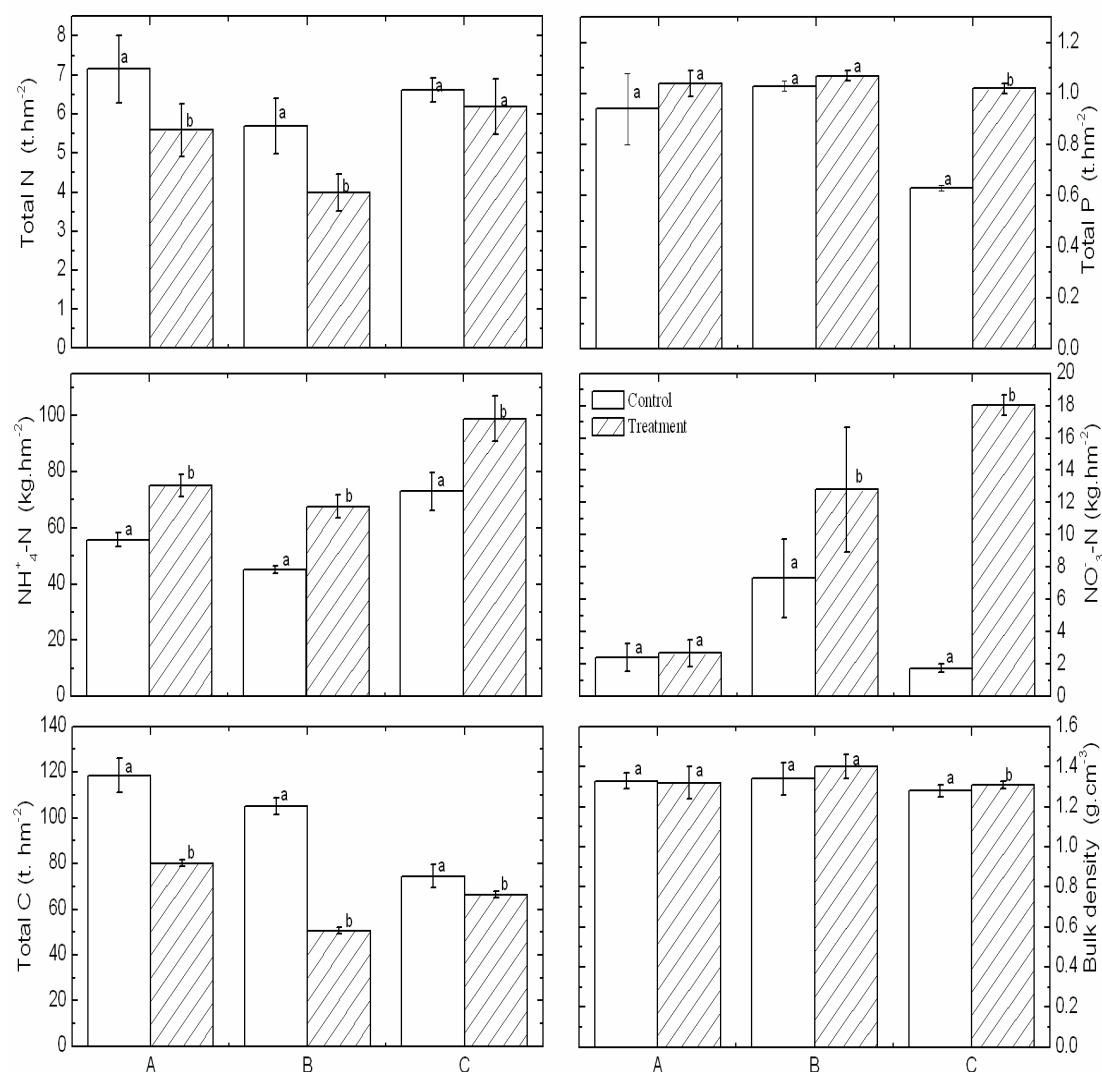


图 2-2 砍伐处理后三组常绿阔叶林退化群落的养分库、碳库和土壤容重差异

A: 木荷群落(*Schima superba* Comm.)与木荷-米槠群落(*Schima superba*-*Castanopsis carlesii* Comm.); B: 马尾松群落(*Pinus massoniana* Comm.)与铁芒萁-五节芒群落(*Dicranopteris pedata*-*Miscanthus floridulus* Comm.); C: 石栎-櫟木群落(*Loropetalum chinense*-*Lithocarpus glaber* Comm.)与铁芒萁-山鸡椒群落(*Dicranopteris pedata*-*Litsea cubeba* Comm.) * 同一组中标有不同字母表示存在显著性差异, $P < 0.05$ (t test).

Figure 2-2 Differences of nutrients pool, carbon pool and soil bulk density among three logging treatments in degraded evergreen broad-leaved forests; Different letters on the same column group indicate significant differences at $P < 0.05$ (t test)

从三组对照看, 砍伐对土壤养分库、碳库和土壤容重的影响各异(图2-2)。土壤总氮养分库在砍伐后虽然总体表现出下降的趋势, 但在石栎-櫟木群落与铁芒萁-山鸡椒群落(此后称为C组)间降低不显著($t=0.884, df=3, P=0.442$), 而在木荷群落与木荷-米槠群落(此后称为A组)间, 马尾松群落与铁芒萁-五节芒群落(此后称为B组)间下降非常显著(A:

$t=5.23, df=6, P=0.002$; B: $t=5.88, df=6, P=0.01$)。相反, 砍伐后土壤磷库含量总体上都有升高,

虽然A组和B组间都不显著 (A: $t=-2.15, df=6, P=0.076$; B: $t=-2.07, df=3, P=0.131$), 但C组升高极其显著 ($t=-80.15, df=3, P<0.001$), 这与磷素在稳定状态下的难释放特性有关, 而在砍伐干扰后, 地表的凋落物和土壤中的死有机体增多, 加之光照和温度等环境因素的改变, 加速了磷素的释放, 因而在砍伐处理后土壤磷库含量都发生升高的现象。

与土壤总磷的变化趋势类似, 土壤无机氮库也在砍伐后表现出升高的趋势。NH₄⁺-N在三组砍伐对照中都发生了非常显著的升高 (A: $t=-11.32, df=3, P=0.001$; B: $t=-12.71, df=3, P=0.001$; C: $t=-3.79, df=3, P=0.032$); NO₃⁻-N虽在A组的升高不显著 ($t=-0.32, df=3, P=0.772$), 但在其它两组具有显著性的升高 (B: $t=-2.89, df=3, P=0.023$; C: $t=-47.47, df=3, P<0.001$)。可见, 随着森林被砍伐, 加速了土壤无机氮库的释放, 尤其是NO₃⁻-N含量升高极大的提高了群落氮损失的风险。

土壤有机碳库含量与总氮含量的变化趋势类似, 在砍伐后发生了显著下降, 三组对照之间都具有显著性差异 (A: $t=25.06, df=3, P<0.001$; B: $t=3.6, df=3, P=0.037$; C: $t=3.29, df=3, P=0.046$)。砍伐森林过程中地上生物量的大量输出, 导致了土壤有机碳库含量的极大下降。从土壤容重来看, 砍伐后总体上都表现出升高的趋势, 但变化不显著, 仅在C组发生了显著提高 ($t=5.42, df=3, P=0.012$), 而在其它两组 (A: $t=0.77, df=6, P=0.472$; B: $t=-1.56, df=3, P=0.216$) 没有显著性的提高。从这三组砍伐对照的不同处理方式来看, C组经历的砍伐频率高 (每年一次), 而其它两组的砍伐频率远远小于C组, 可见, 频繁的砍伐和人类干扰是导致土壤容重增加的原因, 从而导致了土壤紧实度增加, 进而对土壤养分库和植物生长严重影响。

3. 讨论

3.1 常绿阔叶林退化过程中土壤的养分库和碳库特征

在常绿阔叶林退化为次生林、灌丛、灌草丛和人工林的过程中, 土壤氮磷养分库和有机碳库的含量逐步递减, 相对而言, 常绿阔叶林顶级群落土壤具有最大的养分库容量和有机碳库容量 (表2-1)。因此, 可以认为, 在亚热带丘陵地区的众多植被类型中, 常绿阔叶林顶级群落具有最大的土壤养分库和碳库容量, 是区域生态系统最大的养分库和碳汇之一, 对维持区域的生物地球化学循环功不可没。

常绿阔叶林退化是一个复杂的过程, 不同退化阶段土壤碳库和养分库的变化受不同的因素所影响, 需要具体情况具体分析。

3.1.1 成熟常绿阔叶林退化为次生林

次生林大都是某一历史阶段大规模伐木废弃后, 任其自然更新形成。此类干扰方式不仅

造成地上生物量的大量输出，也导致了土壤碳库含量 ($P=0.001$) 的显著下降 (-37.71%)。造成土壤碳库下降的原因主要为：首先，砍伐强度大，林地清理强度高(如收获地面凋落物)，因而导致了大量的土壤碳输出(Guo & Gifford, 2002; Osher *et al.*, 2003)；其次，当地林业部门采取的抚育管理措施是导致土壤碳库不能有效恢复的重要因素，如逐年清理林地内的枯死木，清理林下灌木，并焚烧残余凋落物等；另外，常绿阔叶林在砍伐后，首先侵入林地的为马尾松等针叶树种，在演替的中前期，马尾松几乎一直是优势种，马尾松不但凋落叶分解缓慢(王希华等, 2004a)，细根比例也较少(施家月, 2005)，这些特性都不利于土壤碳库恢复。

成熟林退化为次生林不仅导致了土壤氮库含量的显著下降 (-48.39% , $P < 0.001$)，也导致土壤磷库含量的显著下降 (-35.17% , $P=0.019$)。这是因为当森林被砍伐后，光照增强，温度升高，加速了土壤氮素的矿化速率(Hughes *et al.*, 2002)，大量的养分元素转化为无机形态，硝态氮库含量增加了19.0%，在既缺乏植物吸收，又在地表径流增强的情况下，硝态氮不但通过地表冲刷流失，也通过反硝化、挥发和渗漏等方式损失(Montagnini & Buschbacher, 1989)，因此大大减小了土壤氮素的养分库含量。其次，砍伐干扰造成的生物量大量输出也加速了氮、磷养分元素的损失，由于N素非常容易挥发，因此，砍伐森林后地上植被中贮存的N含量会损失50–90%(Hughes *et al.*, 2002; Kauffman *et al.*, 1998)；同时，由于粗死木质残体为非共生固氮过程和与其相关的固氮菌提供生境、营养和碳库储存(Currie & Jadelhoffer, 2002; Fisk *et al.*, 2002; Harmon *et al.*, 1990; Harmon *et al.*, 1986)，因此，当地林业管理部门采取的逐年清理措施，极大的破坏了次生林氮素的补充来源。另外，群落种类组成的改变也是导致次生林土壤养分库下降的重要原因(Herbert *et al.*, 1999; Powers, 2004)，即：演替中前期的优势种类马尾松采取的是保守的养分利用策略(王希华等, 2004b)，不但养分转移率高，返还土壤的氮素量少(王希华等, 2004c)，而且凋落物难以分解，养分释放缓慢(王希华等, 2004a)，这些特征都不利于土壤养分库含量的增加。

3.1.2 次生林退化为灌丛与灌草丛

当次生林退化为灌丛后，土壤碳含量下降了16.34%，但差异不显著 ($P > 0.05$)，而灌丛继续退化为灌草丛也未导致土壤碳库的显著差异 (-11.22% , $P > 0.05$)。据访问当地林业管理人员，该地区以前对薪炭林的收获每隔五到六年进行一次，频繁的干扰使得土壤紧实度显著增加，进而导致了碳密度的增大(Dechert *et al.*, 2004)，即单位重量土壤碳含量增多，因此碳库含量虽有下降，但不显著。其次，砍伐频率高使得马尾松等针叶树种基本难以持久占据竞争优势，反而为铁芒萁、五节芒等草本植物和强阳性的落叶灌木提供定居和迅速生长的机会，这些草本植物生命周期短，返还土壤的碳源多，有利于土壤碳库的输入(Conant *et al.*,

2001; Dechert *et al.*, 2004)。另外, 一些非常耐砍伐的植物种类, 即使在两年一次的砍伐周期下, 残留根系上产生的萌枝仍然能够迅速生长, 具有较强的碳库维持能力。因此, 总体来说, 在中亚热带地区, 由于良好的水热资源, 在人类适当频率的砍伐干预下, 灌丛和灌草丛甚至比马尾松次生林具有更强的碳库缓冲能力, 这种优势主要表现在土壤碳库的输入方面。

次生林退化为灌丛未造成土壤氮库含量的显著下降 ($P > 0.05$), 反而略有增加 (+1.31), 一方面是由于在高强度的砍伐干扰下, 生境条件发生显著改变, 种类组成也相应改变, 此类型生境中往往能使豆科种类成功定居和生长, 如黄檀、胡枝子等, 这些种类都具有固氮能力, 无疑可以补充土壤氮库含量(Herbert *et al.*, 1999; Knops *et al.*, 2002; Knops & Tilman, 2000), 从而可以弥补砍伐造成的氮输出(Jaramillo *et al.*, 2003)。另一方面, 砍伐造成的枯落物积累在地表, 加之灌丛内光照增强, 加速了凋落物的分解速率(Juo & Manu, 1996; McGrath *et al.*, 2001), 使得铵态氮含量急剧增加 (+27.17%)。由此可见, 灌丛比次生林的土壤氮输入途径更多, 氮循环机制更趋复杂, 可能是生态系统为了抵御干扰胁迫而采取的一种调节机制。另外, 砍伐导致地表植被稀疏, 土壤与空气的接触面积大, 相对森林来说, 大气氮沉降的输入量更多, 因此也在一定程度上平衡了土壤氮库的输入输出逆差。

而当灌丛被砍伐形成灌草丛后, 单位重量土壤氮含量虽然降低显著 ($P=0.016$), 但氮库含量未发生显著降低 (-11.83, $P=0.082$)。当裸地形成后, 由于光照充足、一定程度上提高了土壤氮素的矿化速率, 铵态氮和硝态氮分别增加了11.89%和768.82%。但是硝态氮含量的增多意味着氮损失的风险也增大(Hughes *et al.*, 2002), 即: 在缺乏植物吸收, 地表径流增强的情况下, 硝态氮非常容易通过地表径流、渗漏和反硝化而损失(Montagnini & Buschbacher, 1989), 最终势必导致土壤氮含量的减少, 但由于裸地形成过程中伴随着土壤容重的增大, 因此使得土壤氮库含量的下降程度相对而言不显著。

土壤磷含量在次生林改变为灌丛后下降显著 (-16.19, $P < 0.05$), 无疑, 长期的地上生物量输出是造成土壤磷含量大量下降的主要原因。而当灌丛退化为灌草丛后, 土壤总磷含量未发生显著下降 ($P > 0.05$), 反而略有增加 (+4.56), 这与灌草丛光线充足, 凋落物分解快, 有利于磷素释放有关(Garcia-Montiel *et al.*, 2000; McGrath *et al.*, 2001), 也与裸地类型中容易受到水蚀、风蚀等因素有关, 即: 增加了土壤和岩石磷素的释放速率。

3.1.3 灌丛、灌草丛改造为人工林

长期以来, 亚热带地区为了缓解用材需要, 而将大量的次生林和灌丛清理, 然后改造为人工林。从本研究区域来看, 灌丛被改造为人工林导致土壤碳库含量下降19.31%, 差异非常显著 ($P=0.001$), 而在灌草丛上种植人工林虽然也导致土壤碳库含量下降 (-9.11%), 但影

响不显著 ($P=0.802$)。在此过程中, 土壤氮库含量也发生了显著下降 (-28.59% , $P < 0.001$; -18.98% , $P=0.001$), 铵态氮含量分别下降了 14.31% 和 23.42% , 硝态氮含量只在灌草丛改造为人工林时下降 (-72.68%), 而在灌丛改造为人工林时则反而增加了 137.27% 。单位重量土壤磷含量虽然下降显著 ($P=0.012$; $P=0.033$), 但总的土壤磷库含量下降不显著 (-13.12% , $P=0.128$; -16.3% , $P=0.07$)。

人工林土壤碳库与养分库含量的下降既与植物种类组成的改变有关 (多为针叶树), 更重要的原因是人工抚育措施的干预(Osher *et al.*, 2003), 如割草、清理下木层、收获地表凋落物等, 这些人工干预措施加剧了土壤碳源和养分来源的限制(Knoepp & Swank, 1997)。另外, 由于人类活动剧烈, 因此导致土壤紧实度越来越高, 土壤表层结构硬化(Alegre *et al.*, 1986; Hughes *et al.*, 2002; Kauffman *et al.*, 1998), 土壤持水能力减弱和气体交换功能衰退, 进而使得土壤碳、氮通过地表径流、渗漏等方式而流失(Montagnini & Buschbacher, 1989)。

对土壤养分库而言, 杨梅群落氮库含量显著高于其它类型 ($P < 0.05$), 其余类型间差异不大 ($P > 0.05$), 这可能与杨梅群落的施肥措施有关。土壤磷库含量变化幅度不大 (表2-3), 没有明显的变化规律。总体来看, 人工林类型对土壤碳库、养分库具有显著影响, 但由于管理措施之间的差异, 变化相当复杂, 其规律难以掌握。但通过与天然次生马尾松群落比较, 各类型人工林的碳库、养分库都显著下降 ($P < 0.05$), 即使本研究所涉及的毛竹群落和杨梅群落都有过施肥措施, 但其养分库含量仍远远低于常绿阔叶林成熟群落以及其它处于不同退化阶段的次生常绿阔叶林群落, 因此, 可以认为人工管理措施是调节人工林土壤碳库和养分库收支平衡的重要杠杆(Dechert *et al.*, 2004; Knoepp & Swank, 1997)。

3.2 影响退化常绿阔叶林土壤养分库和碳库特征的主要因素

常绿阔叶林退化过程中土壤养分库下降和碳汇消失是一个复杂的过程, 不同性质的人类干扰方式、土地利用历史及其植物种类组成的变化等共同产生影响, 概括起来主要包括以下4方面: (1) 砍伐导致的大量生物量输出和森林管理措施的影响; (2) 植物种类组成的改变; (3) 土壤物理性质的改变; (4) 养分和有机碳的主要生物化学转化环节发生改变。

砍伐最显著的影响是降低森林的生物量, 当自然森林被退化植被所代替, 地上生物量通常都会不同程度的降低(Brown & Lugo, 1990; Lugo & Brown, 1993; McGrath *et al.*, 2001)。据研究, 不定期砍伐的森林生物量比自然森林低 $30\sim 80\%$, 温带地区生产性森林的生物量比同区的自然森林低 $40\sim 50\%$, 平均而言, 在经过数个“生长-收获”周期后, 管理森林的碳贮量仅是未受干扰森林的 30% (Cooper, 1983)。森林收获后的20年间土壤碳含量一直呈降低状态, 20

年之后才开始逐渐增加(Black & Harden, 1995; Covington, 1981)。本研究也表明(图2-2), 砍伐森林过程中地上生物量的大量输出, 导致了土壤碳库和氮素养分库含量的显著下降。随着砍伐频率的增高, 虽然土壤无机氮库含量会显著上升, 但同时意味着系统的氮损失风险显著加大, 因此, 从长远而言, 由砍伐而导致的土壤无机氮库增加只是瞬间现象, 在缺少植物吸收的情况下, 其最终结果是从系统内输出, 从而导致了被砍伐森林的总氮库含量显著下降。

亚热带东部丘陵地区的地带性植被为常绿阔叶林, 但在长期的人类干扰下, 当森林遭受长期砍伐而被改变为次生林、灌丛直至灌草丛后, 顶极群落的优势种类大大减少甚至消失, 新形成的生境被那些耐砍伐胁迫、高生长以及耐瘠薄的植物种类所占据, 群落种类组成发生了根本性的改变(Dupouey *et al.*, 2002)。这些完全不同于顶级种特性的种类, 则对生态系统功能产生了完全不同的影响(Herbert *et al.*, 1999), 例如草本的增多使得整个群落的光合途径比例发生改变, 从而改变了碳库的积累过程(Fynn *et al.*, 2005; Knops *et al.*, 2002; Knops & Tilman, 2000); 豆科植物的增多改变了氮素的生物地球化学循环途径(Dechert *et al.*, 2004; Jaramillo *et al.*, 2003); 针叶植物的增多使得群落的养分循环途径更多采用了内循环的形式(王希华等, 2004ac), 大大减少了对土壤的养分归还量。

在常绿阔叶林退化过程中, 由于人类干扰强度的增大, 使得土壤紧实度增加, 导致植物根系的伸展能力下降, 土壤持水能力减弱和气体交换能力衰退, 从而进一步导致了土壤物理性质的退化(Eden *et al.*, 1990), 这种改变加速了土壤有机质和养分元素的流失 (Alegre *et al.*, 1986; Kauffman *et al.*, 1998)。另外, 土壤温度、水分条件以及其它非生物因子的改变, 间接的引发了土壤微生物、土壤动物种类组成和结构的变化, 在这些因素的综合影响下, 土壤有机碳和氮磷养分元素的主要生物化学周转环节也受到了极大的影响, 比如随着土壤温度升高, 土壤氮素矿化速率增加, 土壤呼吸消耗增大, 土壤死有机体的养分释放加快等(Jaramillo *et al.*, 2003), 这些过程进一步加剧了养分元素和碳素的外流。

总之, 从以上分析可以看出, 砍伐干扰改变了地表植物群落的分布格局和结构(Foster, 1992; Foster & Zebryk, 1993; Fuller *et al.*, 1998), 植物群落种类组成的改变反过来又影响到土壤的形成和发育进程(Dupouey *et al.*, 2002; Herbert *et al.*, 1999; Wadsworth *et al.*, 1988), 也从根本上改变了土壤的养分库和碳库大小。在此过程中, 森林砍伐强度的增大意味着生态系统生物量的输出越大, 同时意味着采取不同生活史策略的植物种类侵入受干扰群落的机会越大(Latty *et al.*, 2004), 也意味着生态系统结构和功能发生改变的风险越大, 这些变化对土壤养分库和碳库的影响是显著的, 彻底改变了土壤和植物之间原有的相互作用关系(Herbert *et al.*, 1999; Juo & Manu, 1996; Powers, 2004)。

第三章 常绿阔叶林退化过程中土壤有机氮素矿化特征

土壤养分影响植被性质是通过有效养分大小而起作用,虽然养分库大小可以反映土壤的资源供应水平,但对植被生产力、物种组成和多样性等群落性质起关键作用的则是可利用性养分(available nutrient)。众多的研究表明,大多数生态系统缺氮(本研究中第2章也认为本研究地区退化森林群落缺乏氮素),可利用性氮素(available N)通常被认为是限制植物生长和控制森林生产力的基本决定性因子,并非因为森林土壤中缺氮,而是因为氮的可利用性不高(苏波等, 2001)。植物的可利用氮素主要来源于土壤氮素的矿化与硝化作用,由于有机氮在矿化与硝化成 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 后,可能被土壤微生物和土壤动物吸收利用,并同化为自身组织而使部分N被固持(immobilization),因此,植物所能利用的氮是总矿化氮减去微生物和土壤动物固持的氮后所剩余的净矿化氮量。

土壤氮素的矿化/硝化速率在不同森林类型间变化极大,即使在具有相同土壤母质的相邻植物群落之间也具有较大差异(Klingensmith & Van Cleve, 1993)。在影响氮素矿化/硝化的诸多因素中,除温度和湿度等非生物因素外,植物群落的物种组成和群落动态是控制土壤氮素转化的重要生物性因素(苏波等, 2002)。不同植物会通过对遮荫状况、生物固氮、凋落物产量和质量(主要指C/N, 木质素/N),以及对土壤动物、微生物种类和活性的不同影响,来进一步影响土壤养分循环(Bengtsson *et al.*, 2003; Berendse, 1990; Braisa *et al.*, 2002; Chapman *et al.*, 2006; Hawkes *et al.*, 2005; Knoepp, 1998)。另外,不同的森林管理措施也能显著改变土壤氮循环,森林砍伐后,氮的矿化速率和硝化速率通常在起初都会增加(Holscher *et al.*, 1997),伴随着矿质化氮含量的增大,这些增加的氮如果不能被植物吸收,则非常容易通过渗漏方式流失(Montagnini & Buschbacher, 1989)。在起初的N矿化率增加后,当新的植物群落形成后,氮矿化通常都会下降(Neill *et al.*, 1997; Neill *et al.*, 1999; Verchot *et al.*, 1999),导致土壤中矿质化氮含量的减少。

对常绿阔叶林来说,第2章的研究表明,其退化过程不但导致植物种类发生了显著的改变,也使得土壤氮库产生了极大的消长波动,例如次生针叶林中土壤氮库的衰减和灌丛中土壤氮库的增加。如前所述,造成这种波动的原因主要有:(1)人类砍伐干扰造成的生物量输出;(2)植物种类改变(如针叶树种和豆科植物具有不同的作用)后,凋落物(包括叶和细根)质量的不同;(3)环境改变后群落抵抗氮素流失的能力,和接受外界氮素输入的能力等。

在这些因素的共同作用下,不同退化群落土壤氮素的转换过程,尤其是提供可利用性氮素的能力是限制植物生长和维持土壤氮库大小的重要环节,但是,一直以来,对此重要环节没有进行过详细的研究。本章以常绿阔叶林退化过程中土壤氮素的矿化/硝化特征为主要研究内容,探索在人类干扰影响下,植物种类组成改变等原因对土壤氮素关键转换环节的影响机理,为进一步了解常绿阔叶林退化过程中土壤氮库的消长成因提供依据,也为下一步探索常见植物种类的养分利用策略和植物群落的养分利用效率提供参考。本章研究试图分别回答以下2个问题:1)常绿阔叶林退化过程中,土壤氮素的矿化/硝化特征及其主要影响因素是什么?2)常绿阔叶林退化对土壤氮素矿化/硝化机理有何影响?

1. 材料与方法

1.1 实验设计

本章也从以下三方面分别对土壤氮素的矿化/硝化特征进行研究,即:在植被类型层次上常绿阔叶林的退化,人工林栽植以及森林砍伐。在对浙东丘陵较大区域的土壤养分库进行基本了解的基础上(第2章),根据常绿阔叶林的退化状况和对土壤养分库的影响,以及便于实验操作等因素,本章的研究地点主要集中在天童地区。在该地区,选择了11种分别代表不同退化程度的群落类型(包含在上一章研究的23种群落类型中),代表6种植被类型,分别是:成熟常绿阔叶林的栲树群落,次生常绿阔叶林的木荷群落和木荷-米槠群落,次生针叶林(包括针阔混交林)的马尾松群落和木荷-马尾松群落,次生灌丛的檫木-石栎群落,次生灌草丛(包括2个铁芒萁-五节芒群落),人工林(包括杉木群落、毛竹群落和杨梅群落)。这11种群落类型的不同组合方式构成了本章以及此后各章节所涉及的3个研究层次,在进行研究时,每个群落类型各设置4个样地作为重复(面积 $10\times 10\text{m}^2$)。

1.2 野外培养

自2004年6月至2005年6月间,采用野外PVC管顶盖埋管培育法(PVC tube closed-top incubation method)进行土壤氮素矿化培育,此方法具有简单易行,不破坏土壤结构等优点(Robertson *et al.*, 1999)。为了跟踪氮素矿化量随气温的变化情况,按照研究地区的气温变化特征,在一年内共划分了5个培育周期,具体时段见表3-1。

每个培育起始时期,在各样地中按照对角线法选取5个采样点,每点设置1个PVC管(内径7.5cm,高20cm,每种群落类型共20个重复样点)。在每点先用PVC管取0-20cm层土样1个,用作初始 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 浓度测定,然后再取出1个土样,尽可能不破坏其原有结构,用塑料薄膜包住上口,用橡皮筋扎住,下口用棉线纱布包好,同样用橡皮筋扎住,再插入原

孔, 培育一段时间后取出土样。在每个培育周期, 再重复上述工作, 本实验在一年中共连续培育了5个时期(表3-1)。在进行土壤取样时, 先用手将地面的凋落物清除, 直到露出表层土壤为止。为保证培育时间一致, 每次的取样工作都在一天或两天内完成。此外, 每样地每次多取1个土样, 全年每种退化类型各取20个土样供测量土壤容重(105℃, 24h)。

表3-1 土壤氮素矿化/硝化实验野外培育周期

Table 3-1 The field incubation periods in the experiment of net N mineralization/nitrification

培育时段 Incubation period	1	2	3	4	5
日期 Date	2004. 6. 7- 2004. 7. 26	2004. 7. 26- 2004. 10. 4	2004. 10. 4- 2004. 12. 4	2004. 12. 4- 2005. 3. 4	2005. 3. 4- 2005. 6. 7

1.3 无机氮提取和化学分析

取出的土样(包括初始样和培育样)在现场编号后装入塑料保鲜袋, 放入冷藏器皿中, 在3小时内带回天童生态站保存在4℃的冰箱中, 由于工作量巨大(每次共440个样品), 因此只能在三天内完成所有土壤样品的 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 提取。

在提取前, 先手工拣出土壤中的细根和石头等, 然后将剩余土壤过18目筛, 之后, 每个样品称取新鲜土20g用于土壤干湿重测量(105℃, 24h), 剩余样品称取5克用于 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的提取。提取时, 将称量好的土样置入离心管, 然后加20ml的KCL(2M)提取液, 将离心管封闭严密后放入摇床上振荡1小时。以上步骤结束后, 将样品静置半小时, 再用滤纸过滤上清液, 然后立刻将滤液装入塑料瓶, 放在冰箱中进行冷藏, 待所有提取工作完成后, 一星期内将样品用冷藏器皿(4℃)带回华东师范大学进行 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的测定。在此过程中, 每批次提取液同时完成5%的重复样和空白样。 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的测定由养分流动注射分析仪(Skalar, Neathland)完成, $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 测定用靛酚蓝比色法, $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 测定用镀铜镉还原-重氮化耦合比色法。

1.4 数据处理

氮素净矿化(或氨化和硝化)速率等于管中土壤从时间 T_0 培育到时间 T_1 后 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 浓度之和的变化值。设 C_0 和 C_1 分别为培育前后土壤中 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 浓度($\text{mg}\cdot\text{N}\cdot\text{kg}^{-1}\text{土}$)之和, 则氮素净矿化速率 $R_{\min}(\text{mgN}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{d}^{-1})$ 即为:

$$R_{\min}=(C_1-C_0)/(T_1-T_0)$$

同理氨化速率 R_{ammon} 与硝化速率 R_{nitr} 可由以下公式计算:

$$R_{\text{ammo}}=(C_{1\text{ammon}}-C_{0\text{ammon}})/(T_1-T_0)$$

$$R_{\text{nitr}}=(C_{1\text{nitr}}-C_{0\text{nitr}})/(T_1-T_0)$$

其中, C_{1ammon} 和 C_{0ammon} 分别为培育前后土壤中 NH_4^+-N 浓度($mgN \cdot kg^{-1}$); C_{1nitr} 和 C_{0nitr} 分别为培育前后土壤中 NO_3^--N 浓度($mgN \cdot kg^{-1}$)。各退化类型的年矿化(或氨化和硝化)速率和特定周期的矿化速率是各重复样地的平均值。

统计分析: 采用单因子方差分析法(ANOVA)判断常绿阔叶林退化对土壤氮素矿化/硝化特征的影响, 也利用单因子方差分析法分别判断各类型季节间的氮素矿化/硝化速率。方差分析前, 首先采用 X^2 检验判断各组数值是否满足正态分布以及方差是否具有齐性, 如果不满足, 则对相应数值进行Log转换以满足单因素方差分析的假定条件。方差分析结束后, 采用Tukey检验进行各水平间均值的配对比较检验。方差分析过程中, 将不同退化类型和季节动态作为自变量, 土壤氨化速率、硝化速率和矿化速率作为因变量。另外, 对砍伐前后不同群落间土壤氮素矿化/硝化速率的比较, 以及人工林和邻近自然群落间土壤氮素矿化/硝化速率的比较, 均采用t检验。上述分析通过SPSS11.5统计软件完成。

2. 结果

2.1 土壤无机氮库的季节动态

通过ANOVA分析可知, 各群落的 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 含量都具有显著的季节动态 ($P < 0.05$), 在夏季水热充足条件下, 绝大部分群落类型的 NH_4^+-N 与 NO_3^--N 含量均达到了全年最高值, 而在相对寒冷的冬季, 各群落的无机氮含量达到全年的最低水平。在全年中, 大多数群落的无机氮最高和最低含量之间相差有 10 倍左右, 变化非常剧烈。

从变化格局来看(图 3-1), 栲树群落的 NH_4^+-N 与 NO_3^--N 含量虽具有非常显著的季节动态特征 ($P < 0.001$), 但全年变化较平稳, 无大起大落现象, 且全年最高值没有出现在 7 月温度最高的时候, 而是相对滞后的出现在 10 月, 表现出了与其它群落不同的季节格局。木荷群落的 NH_4^+-N 与 NO_3^--N 含量具有显著的季节动态 ($P < 0.001$), 最高值出现在夏季气温最高的条件下, 远远高于其它季节, 最低值出现在冬季, 两者之间相差 15 倍左右, 是一种典型的单峰型季节动态格局。在木荷-马尾松群落与马尾松群落中, NH_4^+-N 与 NO_3^--N 含量也具有显著的季节动态, 虽然最高值、最低值出现的时间与木荷林相同, 但在秋季末期出现了第二个高峰, 呈现出双峰型的季节格局。櫟木-石栎群落与灌草丛 NH_4^+-N 与 NO_3^--N 含量的季节动态也非常显著, 季节动态格局类似于马尾松-木荷群落的单峰型。

如上所述, 在春末夏初(2004.6.7), 所有退化阶段的无机氮库都处于比较小的时期, 其中灌草丛的 NH_4^+-N 与 NO_3^--N 含量均高于其它阶段, 这与该退化类型植被稀疏, 地表光照充足, 土壤温度升高迅速有关。这一时期, 各退化类型 NH_4^+-N 含量的大小排序是: 灌草丛、

木荷群落、马尾松群落、栲树群落、櫟木-石栎群落和木荷-马尾松群落，与群落退化程度没有相关性， NO_3^- -N含量的大小排序也是如此。

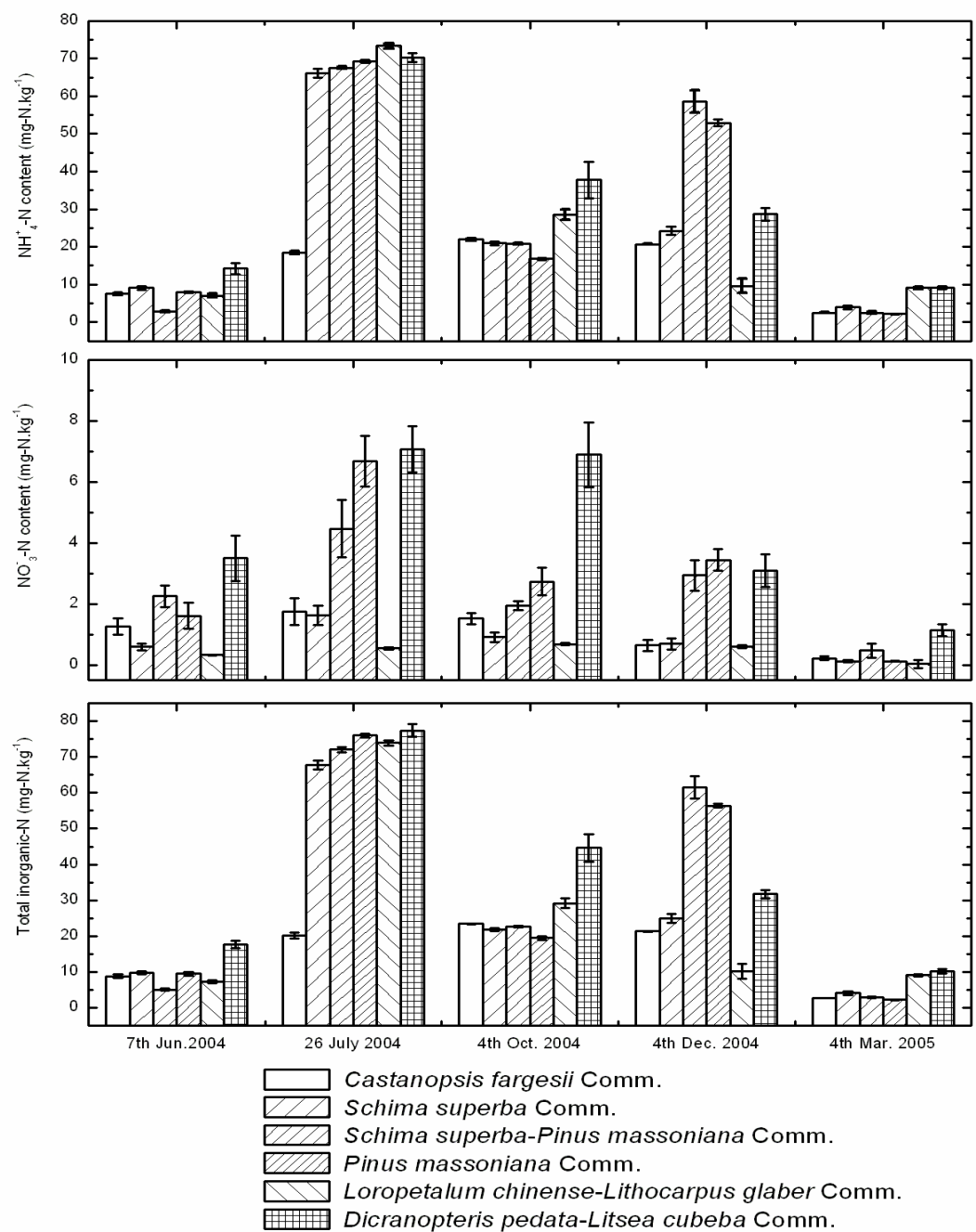


图 3-1 常绿阔叶林及其退化群落土壤无机氮素的季节动态;数据为平均值(标准偏差)
Figure 3-1 Seasonal dynamics of soil inorganic nitrogen in typical and degraded evergreen broad-leaved forests (mg-N/kg, dry weight); Data are means (SD)

盛夏季节（7.26），各退化阶段的无机氮库含量都处于最高时期，随着退化程度增强， NH_4^+ -N含量的总体趋势是逐步增大，但在灌草丛略有降低。进一步配对检验显示，栲树群落与木荷群落间 NH_4^+ -N含量差异显著（ $P < 0.001$ ），在木荷群落退化为木荷-马尾松群落，

以及木荷-马尾松群落退化为马尾松群落过程中含量增加不显著 ($P > 0.05$), 而马尾松群落退化为櫟木-石栎群落阶段 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 含量增加显著 ($P < 0.05$), 櫟木-石栎群落最后退化为灌草丛时 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 含量略有下降, 但不显著 ($P > 0.05$)。这一时期的 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 含量则没有表现出上述规律, 其含量在灌草丛最高, 其次为退化中期的针阔混交林阶段; 总无机氮库含量表现出了与 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 含量类似的分布格局。

夏末秋初 (10.4), 无机氮含量与群落退化程度的顺序也没有表现出一致性, 缺乏明显的规律。在秋末冬初 (12.4), 虽然 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 与 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 含量也没有表现出与群落退化一致性的规律, 但表现出了另一个显著的特征, 那就是退化中期的木荷-马尾松群落和马尾松群落的无机氮含量远远高于其它群落。在冬末春初 (3.4), 虽然也缺乏明显的递进或递减规律, 但退化后期群落的含量则显著高于退化前期群落。

从年均值来看, $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 含量则随着群落退化程度的增强有逐渐增大的趋势, 但在马尾松群落和櫟木-石栎群落阶段略有降低, 在灌草丛又逐步增大。 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 含量缺乏明显的规律, 总无机氮含量则随退化程度增强而显著增大, 仅在櫟木-石栎群落略有降低。

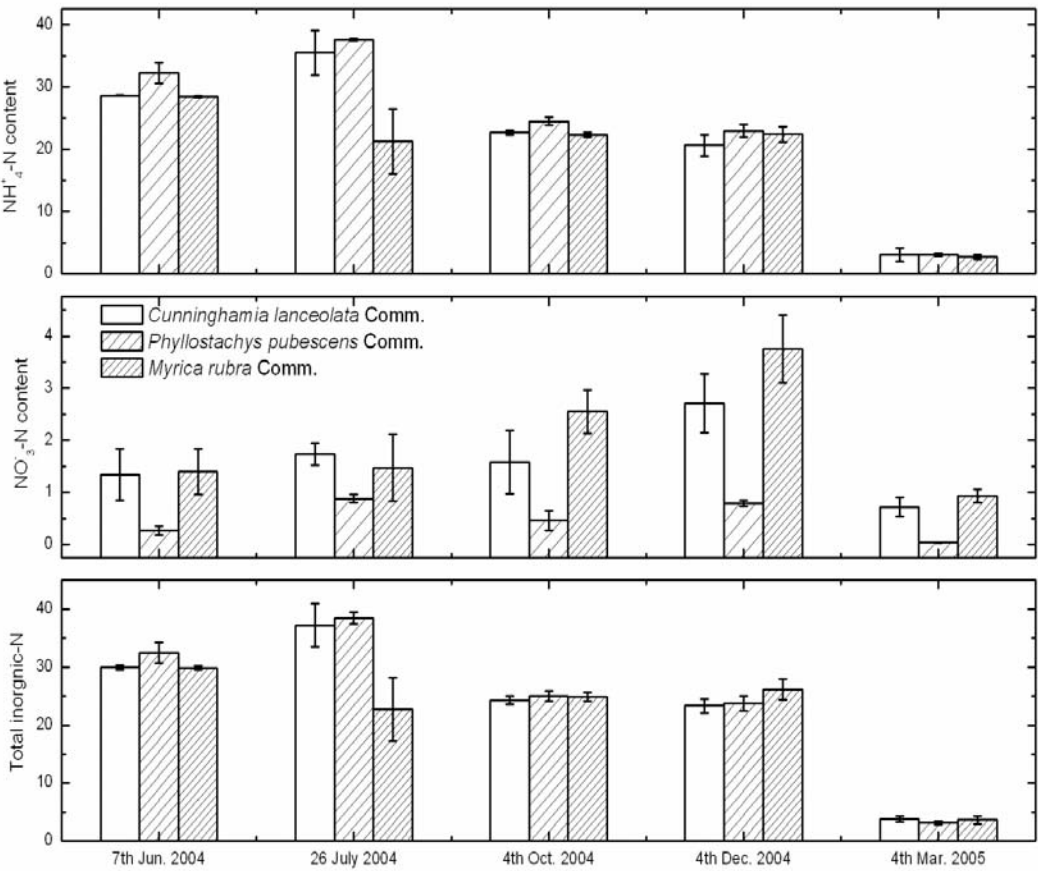


图 3-2 各类型人工林土壤无机氮素的季节动态;数据为平均值(标准偏差)
Figure 3-2 Seasonal dynamics of soil inorganic nitrogen in different plantations (mg-N /kg, dry weight); Data are means (SD)

对三种类型的人工林来说（图 3-2），土壤无机氮含量也具有显著的季节动态， $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 含量的最高值出现在盛夏季节，而 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 含量的最高值出现在冬季，但总体来看，均呈现出单峰型状态。

2.2 不同群落类型土壤氮素的矿化/硝化速率及季节动态

从图 3-3 可以看出，在盛夏开始（6.7-7.26），氮素的氨化速率远远高于硝化速率。从各群落间的差异来看，氨化速率基本随着退化程度的增加而增加，但在马尾松群落略有降低；硝化速率随着退化程度的增加而降低，在櫟木-石栎群落阶段下降尤其明显；矿化速率则随着退化程度的增加而增加，但在木荷-马尾松群落间略有波动。到盛夏末期（7.26-10.4），除栲树群落外，其余群落都是硝化速率远远高于氨化速率。从各群落间的差异来看，氨化速率在栲树群落最高，其余退化阶段均为负值，也就是说，在这一时期只有栲树群落的净氨化氮盈余，其它退化群落的铵态氮都被土壤动物和微生物吸收利用而发生固持。各退化阶段间的硝化速率没有明显的规律可循，总体而言，只有马尾松群落的确态氮被土壤动物和微生物所固持，其余阶段间都有盈余，栲树群落仍然最高。矿化速率与该时期的氨化速率类似，即：栲树群落最高，有机氮转化为无机氮的量高于被微生物所固持的量，其余退化阶段均为负值，大量的无机氮被土壤动物和微生物所吸收，尤其以马尾松群落最为显著。

在秋季（10.4-12.4），只有木荷-马尾松群落与櫟木-石栎群落的氨化速率小于硝化速率，其余群落都是氨化速率高于硝化速率。该时期只有櫟木-石栎群落的氨化速率为负值，其余群落都发生了积累，尤其以马尾松群落最为显著；硝化速率只有灌草丛为负值，其余群落均发生积累，木荷-马尾松群落最为显著；矿化速率与氨化速率也表现出了一致性。

到了冬季（12.4-3.4），除櫟木-石栎群落外，其余各群落的氨化速率都小于硝化速率，与前两季节表现出了完全相反的特征。在各退化时期，氨化速率只在櫟木-石栎群落为正值，其余群落均为负值，且在森林阶段随着退化程度的增加而显著下降，到达灌丛和草地阶段反而下降不太明显；硝化速率在各退化时期没有表现出明显的规律，但总体上随着退化加剧而减小；矿化速率与氨化速率同样也具有 consistency。

当进入春季后（3.4-6.7），随气温的不断升高，氨化速率和硝化速率都显著增大，且氨化速率显著高于硝化速率。从各群落来看，氨化速率虽然在櫟木-石栎群落阶段略有波动，但总体上随着退化程度的增大而下降；硝化速率也没有表现出明显的规律，但在櫟木-石栎群落阶段下降非常明显；同样，矿化速率也表现出了氨化速率类似的规律。

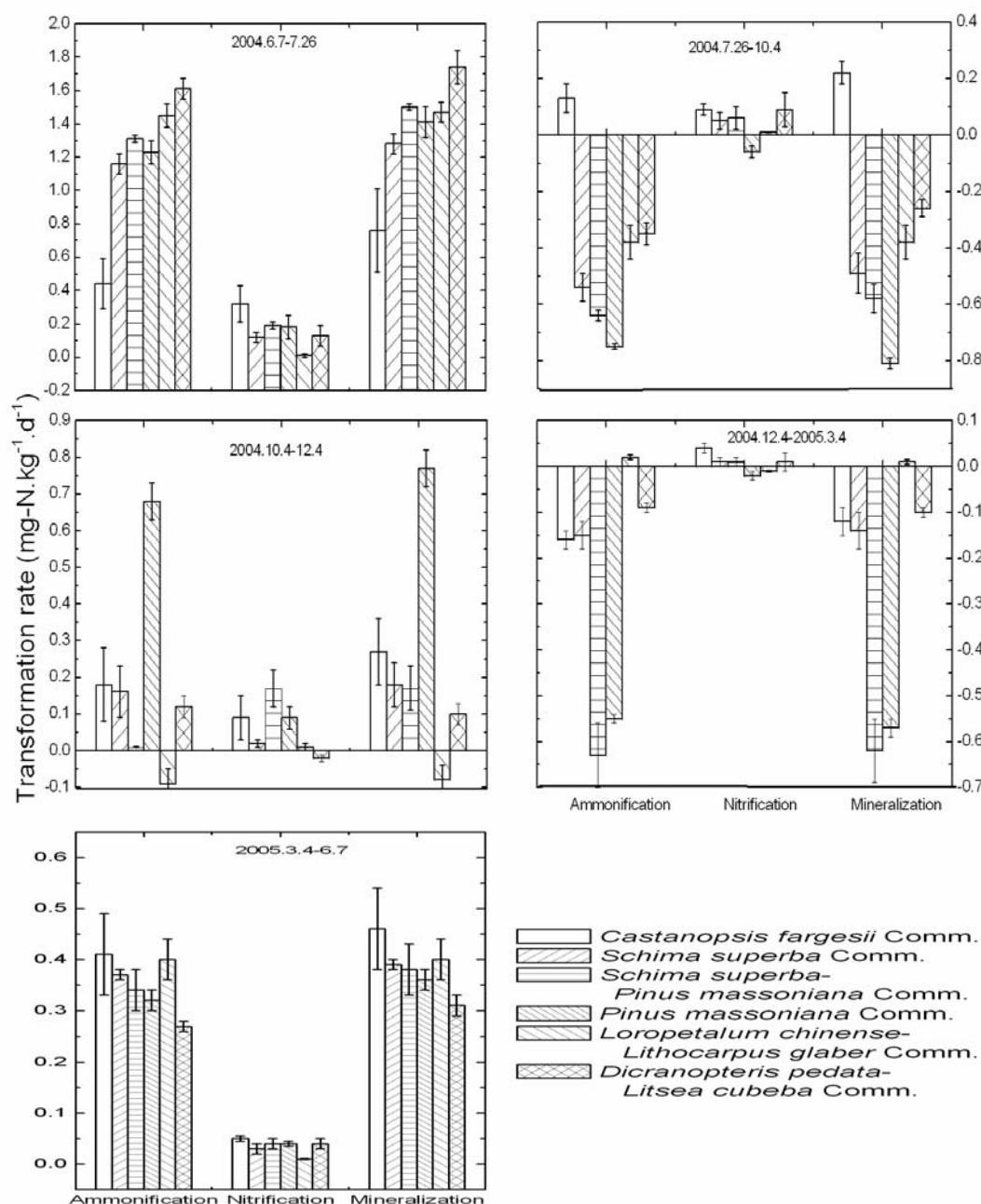


图 3-3 常绿阔叶林及其退化群落土壤氮素的氨化、硝化与矿化速率及其季节动态特征;数据为平均值(标准偏差)

Figure 3-3 Seasonal dynamics of soil nitrogen ammonification, nitrification and mineralization rates in typical and degraded evergreen broad-leaved forest; Data are means (SD); ($\text{mg-N} / \text{kg}$, dry weight)

对于人工林来说(图 3-4),各群落类型在不同季节的氨化速率、硝化速率和矿化速率变化很大,没有规律可循。但与自然群落相比,此植被类型并没有在夏季水热充足条件下具有最高的氮素转化速率,而被提前到春季。另外一个比较显著的现象为,人工林在大多数季节里都是硝化速率大于氨化速率,这也意味着该类森林类型容易发生氮素损失和消

耗。人工林这种无规律的变化可能与人类干扰强度大，施肥等人工干预措施有关。

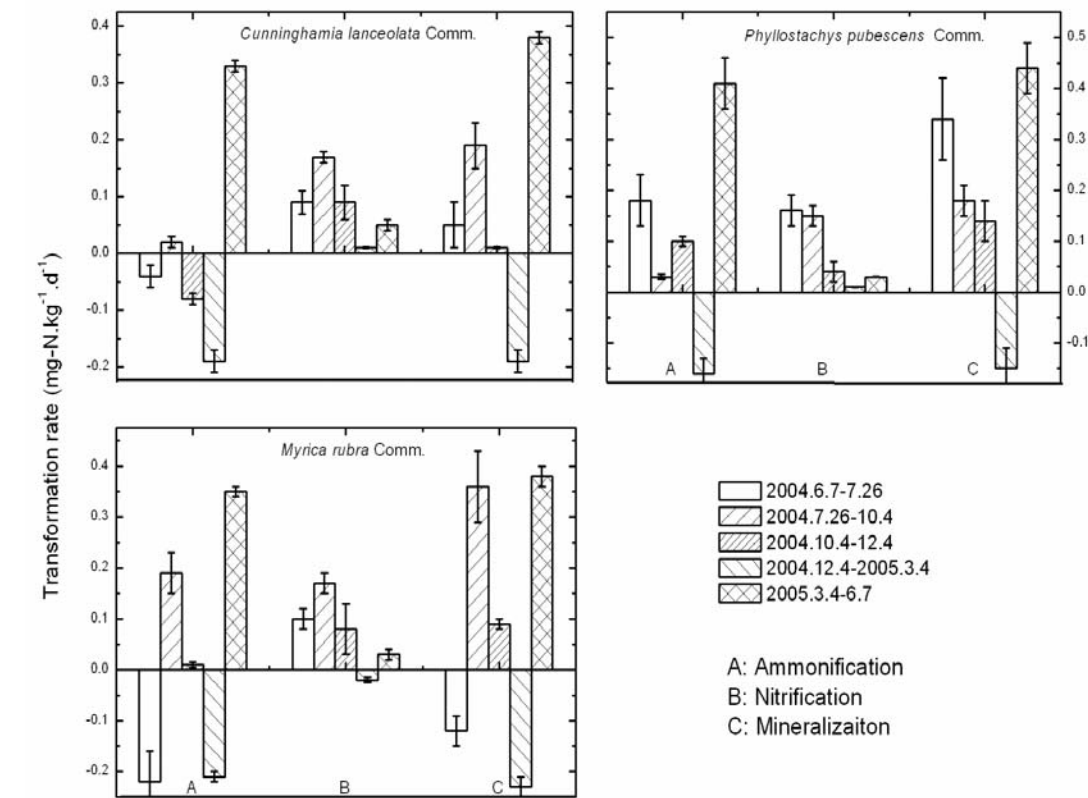


图 3-4 各类型人工林土壤氮素的氨化、硝化与矿化速率及其季节动态特征;数据为平均值(标准偏差)Figure 3-4 Seasonal dynamics of soil nitrogen ammonification, nitrification and mineralization rates in different plantations (mg-N /kg, dry weight); Data are means (SD)

2.3 常绿阔叶林不同退化类型土壤氮素的矿化/硝化速率

如第2章所述，当在植被类型层次上分析常绿阔叶林退化对土壤养分状况的影响时，往往能够较好地反映土壤状况的差异。就土壤氮素的矿化/硝化特征而言，在不同退化类型中，氮素年氨化速率从高到低依次为：灌丛、成熟常绿阔叶林、灌草丛、次生常绿阔叶林、人工林和次生针叶林（图3-5）。ANOVA显示，常绿阔叶林退化对土壤氮素年氨化速率大小具有显著影响（df=5, F=11.24, P < 0.001），进一步配对比较检验后发现，灌丛、成熟常绿阔叶林、灌草丛和次生常绿阔叶四类型间无显著差异（P > 0.05），但与次生针叶林和人工林间差异显著（P < 0.05）。

土壤年硝化速率在不同退化类型中从高到低依次为：成熟常绿阔叶林、人工林、次生常绿阔叶林、次生针叶林、灌草丛和灌丛（图3-5）。ANOVA显示，常绿阔叶林退化对土壤氮素年硝化速率大小具有显著影响（df=5, F=10.39, P < 0.001），进一步配对比较检验后发现，

成熟常绿阔叶林土壤年硝化速率仅与人工林间没有显著差异 ($P > 0.05$), 而与其他类型间均有显著差异 ($P < 0.05$); 次生常绿阔叶林、次生针叶林、灌草丛和人工林间无显著差异, 它们均与灌丛有显著差异。通过分析可以发现, 土壤年硝化速率在各植被类型间的分布格局与植物群落的成熟度具有一定关系, 即: 土壤氮素硝化速率的最大值往往出现在最成熟的群落和退化最严重的群落, 处于幼龄生长最旺盛阶段的群落类型具有最小的土壤年硝化速率。

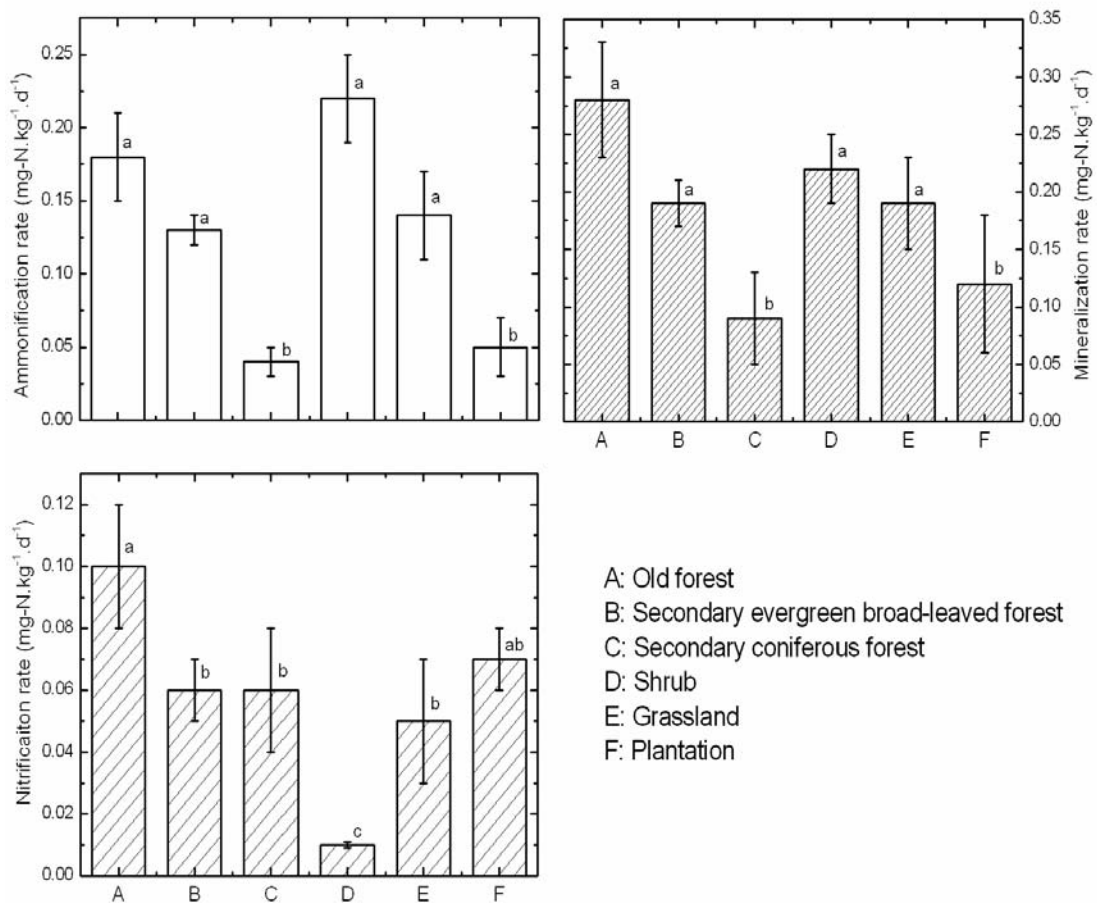


图 3-5 常绿阔叶林不同退化类型土壤氮素的氨化、硝化和矿化速率; 数据为平均值(标准偏差); 不同字母表示存在显著性差异, $P < 0.05$ (Tukey test); ($\text{mg-N}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$, dry weight)

Figure 3-5 Nitrogen ammonification, nitrification and mineralization in typical and degraded evergreen broad-leaved forests ($\text{mg-N}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$, dry weight); Data are means (SD); Different letters on the column indicate significant differences at $P < 0.05$ (Tukey test)

土壤氮素年矿化速率在各类型间的大小顺序和氨化速率的分布格局完全一致, 常绿阔叶林退化对土壤氮素的矿化速率具有显著影响 (ANOVA: $\text{df}=5$, $F=10.89$, $P < 0.001$), 配对检验的结果与氨化速率的检验结果一致。从中可以发现, 对土壤氮素氨化速率与矿化速率差异具有重要影响的不是植被的退化程度, 而更可能是植被类型的差异, 即: 阔叶树种和针叶树种等植物生活型对土壤氮素的氨化速率和矿化速率具有更重要的影响。

2.4 人工林和次生林土壤氮素矿化/硝化速率的比较

将人工林群落与其比邻的自然群落进行对照比较后（起点相同，但管理方式和种类组成不同），可以发现（图 3-6），栽植人工林导致了土壤氮素氨化速率和矿化速率的显著降低，造成了土壤氮素硝化速率的显著升高（ $P < 0.001$ ）。其中，杉木群落和比邻的木荷群落相比，土壤氮素的氨化速率下降将近 80%，矿化速率下降将近 50%，硝化速率上升了 50%；毛竹群落与木荷群落相比土壤氮素的氨化速率下降将近 50%，矿化速率下降 20%，硝化速率上升了 40%；杨梅群落和石栎-櫟木群落相比，土壤氮素的氨化速率下降将近 80%，矿化速率下降 60%，硝化速率上升了 60%。

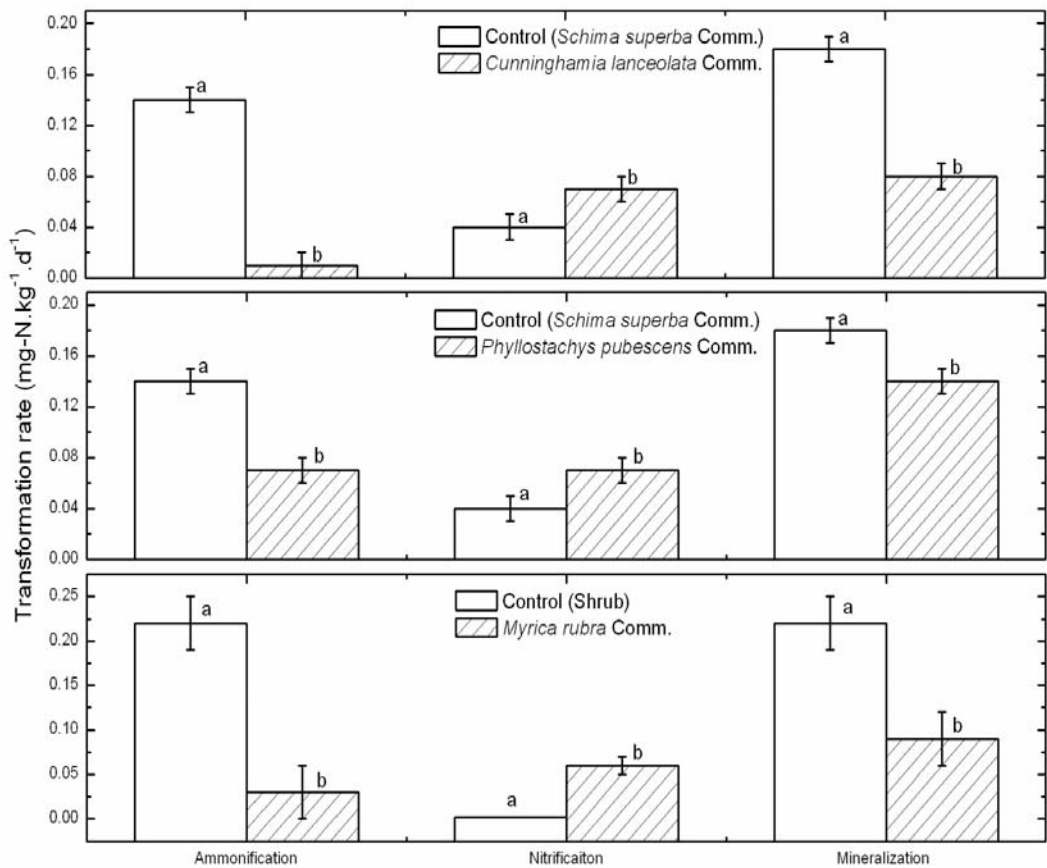


图 3-6 人工林与相邻自然群落土壤氮素的氨化、硝化和矿化速率; (mg-N.kg⁻¹.d⁻¹, dry weight); 同一组中标有不同字母表示存在显著性差异, $P < 0.05$ (t test).

Figure 3-6 Differences of soil nitrogen ammonification, nitrification and mineralization between plantation and its' natural neighbour forest; Different letters on the same column group indicate significant differences at $P < 0.05$ (t test)

值得注意的是，毛竹群落和杨梅群落即使每年都有施肥处理（碳铵，每亩 20kg），但土壤氮素的氨化速率与矿化速率仍然显著低于自然群落，可见，此类型人工林大大降低了土壤氮素的可供性，使得氮素处于紧缺状态。另外一个显著特点是：人工林土壤氮素的硝化速

率均显著高于比邻的自然群落，其后果可以导致此类型森林土壤硝态氮含量的增加，由于硝态氮的不稳定性，因此，在人工林中，土壤氮素非常容易通过地表渗漏、反硝化和挥发等方式而损失，从而加剧了土壤氮素可供性的不足。可见，栽植人工林不利于土壤氮素的转化和积累，土壤氮库的输出远远多于输入和积累。

2.5 砍伐干扰对土壤氮素矿化/硝化速率的影响

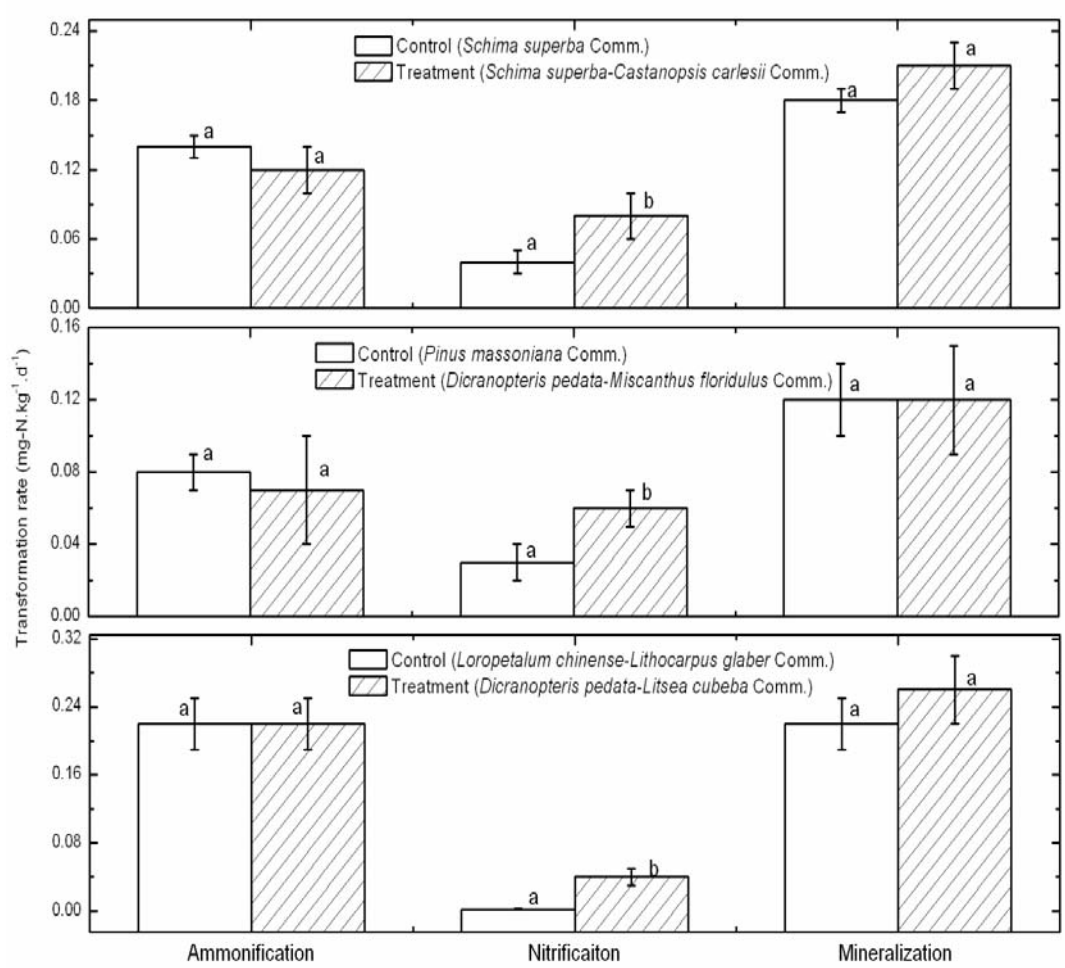


图 3-7 砍伐处理后土壤氮素氨化速率、硝化速率和矿化速率的差异；同一组中标有不同字母表示存在显著性差异, $P < 0.05$ (t test).

Figure 3-7 Differences of soil nitrogen ammonification, nitrification and mineralization among three logging treatments in degraded evergreen broad-leaved forests; Different letters on the same column group indicate significant differences at $P < 0.05$ (t test)

从三组对照来看，砍伐对土壤氮素氨化速率、硝化速率和矿化速率的影响各异（图3-7），即：对氨化速率和矿化速率没有显著性影响（ $P > 0.05$ ），仅导致了硝化速率的显著升高（ $P < 0.05$ ）。在木荷群落与木荷-米槠群落间，土壤氮素的氨化速率略有降低，但不显著（ $t=1.56, df=3, P=0.217$ ），硝化速率升高显著（ $t=-4.524, df=3, P=0.02$ ），矿化速率略有升高，也不显著（ $t=-2.784, df=3, P=0.069$ ）。在马尾松群落与铁芒萁-五节芒群落间，氨化速率也是略

有降低, 但不显著 ($t=1.172, df=3, P=0.326$), 硝化速率也升高显著 ($t=-3.758, df=3, P=0.033$), 矿化速率既没有升高, 也没有降低 ($t=-0.574, df=3, P=0.606$)。在石栎-櫟木群落与铁芒萁-山鸡椒群落间, 氨化速率没有变化 ($t=-0.064, df=3, P=0.953$), 硝化速率也显著升高 ($t=-5.556, df=3, P=0.012$), 矿化速率虽略有升高, 但未观察到显著性差异 ($t=-1.66, df=3, P=0.196$)。

由此可见, 森林砍伐对土壤氮素氨化速率和矿化速率的影响较小, 而对硝化速率具有显著影响, 同理, 由于硝态氮的不稳定性, 森林砍伐对土壤氮动态的影响主要体现在硝态氮的输出损失方面。

3. 讨论

3.1 常绿阔叶林退化对土壤可利用性氮素的影响

土壤可利用性氮 (available N) 主要是指能直接被植物可利用的无机氮形式, 包括硝态氮和铵态氮, 可利用性氮素通常被认为是限制植物生长和控制森林生产力的基本决定性因子, 并非因为森林土壤中缺氮, 而是因为氮素的可利用性不高 (苏波等, 2001)。尽管氮素是植物生长的重要限制因素之一, 然而, 对于森林土壤硝态氮和铵态氮动态的研究仅在近期才为人们所重视 (莫江明等, 1997)。硝态氮和铵态氮除了供应植物生长外, 它们还有可能从林地中流失。两者比较, 硝态氮较铵态氮更易于从林地中流失, 这是由于硝态氮带负电, 易从土壤尤其是阴离子交换能力差的土壤淋溶流失, 同时, 硝态氮也可以通过反硝化作用变为易挥发的气体而损失; 相反, 铵态氮为可交换态阳离子, 更易被带负电荷的土壤粘粒和胶体所吸附, 因此, 硝态氮较铵态氮更易于淋溶而损失, 所以本研究中各退化阶段在不同季节土壤硝态氮均远低于铵态氮含量。

本研究表明, 常绿阔叶林不同退化阶段的可利用性氮含量具有显著的季节动态 ($P < 0.05$), 在夏季水热充足条件下, 绝大多数群落的硝态氮与铵态氮含量均达到了全年的最高值, 而在冬季达到全年的最低水平。在全年中, 大多数群落的无机氮最高和最低含量之间相差有 10 倍左右, 变化非常剧烈, 这与其它的分析相一致 (Binkley & Hart, 1989), 他们认为无机氮库的季节最大值通常为最小值的 5 倍或更高。硝态氮和铵态氮的季节性变化是多方面环境因素综合作用的结果, 由于氮素矿化是土壤动物和微生物参与的过程, 而土壤动物和微生物的种群大小和活性与土壤的温度、湿度等环境因素密切相关, 这就形成了土壤无机氮库、矿化 / 硝化速率的明显季节性差异 (Nasholm *et al.*, 1998)。

栲树群落的可利用性氮含量虽然具有非常显著的季节动态 ($P < 0.001$), 但变化比较平

稳，且全年最高值没有出现在 7 月温度最高的时候，而是相对滞后的出现在 10 月，这与栲树群落的结构特征有关，该类型是常绿阔叶林的顶级群落，郁闭度高，群落内温湿度的变化平稳，间接调控土壤动物和微生物的种群大小和活性，因此使得土壤可利用性氮含量的变化也比较平稳。

木荷群落、櫟木-石栎群落与灌草丛的可利用性氮含量具有显著的季节动态 ($P < 0.001$)，最高值出现在夏季气温最高的条件下，最低值出现在冬季，与此类群落透光性强，林冠稀疏或没有植被覆盖有关，因此，可利用性氮含量的季节动态与当地的气温变化和降雨量变化节律保持一致。

木荷-马尾松群落与马尾松群落的可利用性氮含量呈现出双峰型的季节格局，主要可以归因于铵态氮含量呈现出的双峰型季节格局，这是由于该类群落优势种类马尾松的针叶特性造成的结果。马尾松常出现在土壤较贫瘠的地方，是森林演替中的先锋树种，对养分需求量较低。针叶林的试验结果表明，养分需求量低的针叶树通常喜好铵态氮，因此，为了满足对铵态氮的需求，马尾松等针叶树种有可能形成某种机制来抑制其林下土壤铵态氮转化为其它形式的氮(Gobert & Plassard, 2002; 莫江明等, 1997)。另外一个原因可能与马尾松针叶分解较慢有关，即：夏季没有完全矿化的有机氮推迟到秋季释放，在这两者的共同作用下，该类群落土壤的可利用性氮含量在一年内出现了两个峰值。

常绿阔叶林退化对群落结构和物种组成、植被盖度等产生了巨大影响，这种影响决定了该群落下土壤有机质的输入及其质量，改变了土壤动物和微生物群落的结构，因此，最终也改变了土壤有机氮转化为无机氮的过程。虽然无机氮库含量具有显著的季节动态，但从年均值来看，总无机氮含量随常绿阔叶林退化程度增强而显著增大，仅在櫟木-石栎群落略有降低；铵态氮含量也随群落退化程度的增强有逐渐增大的趋势，但也在马尾松群落和櫟木-石栎群落阶段略有降低，在灌草丛又逐步增大。这是由于在不同退化阶段常常形成不同的植被类型，各自具有不同的结构和物种组成，这就造成以下结果：其一，凋落物的质量和数量存在较大差异(Gallardo *et al.*, 2005)；其二，土壤动物和微生物组成和结构也随之改变(易兰, 2005; 路葵, 2006; 张庆费, 1996)；其三，植被覆盖的变化极大地影响了局部的微气候，尤其是水热条件，从而对土壤氮素转化过程发生调控作用(Bremer & Kuikman, 1997; Puri & Ashman, 1998)。植被退化首先导致有机质改变，其次是土温升高、土壤湿度下降，结果一般是增大氮矿化速率(李明锐 & 沙丽清, 2005; 李贵才等, 2001; 苏波等, 2001)，同时随着退化进程，植物吸收减少，从而在短期内使无机氮积累增加。但植被覆盖的减少也增加了土壤无机氮流失的潜力，最终还将导致土壤无机氮库的逐渐变小。

3.2 常绿阔叶林退化对土壤氮素矿化/硝化特征的影响

在森林生态系统中, 土壤有效氮的供应能力主要决定于氮素的矿化、固定和移动3个过程。矿化是在土壤动物和微生物的作用下将有机态氮转化为非有机态氮的过程, 固定则正好相反, 是将非有机态氮转化为诸如微生物或植物组织中的有机态氮(Van der Krift & Berendse, 2001)。在自然界中, 这两个过程一般同时进行。森林土壤中有效氮水平指的是除去生物固定后的矿化氮(非有机态氮) 总量, 它受许多因素诸如土壤温度、湿度、植被和自然或人为干扰活动等影响(Pérez *et al.*, 2004; Puri & Ashman, 1998; Sierra, 2002; Van Cleve, 1993)。因此, 在常绿阔叶林退化过程中, 土壤氮素的矿化/硝化特征是一个相当复杂的综合过程, 需要具体情况具体分析。

3.2.1 植物种类组成改变对土壤氮素矿化/硝化特征的影响

在影响土壤氮素矿化/硝化的诸多因素中, 除温度和湿度等非生物因素外, 植物群落的物种组成和群落动态是控制土壤氮素转化的重要生物性因素(Van der Krift & Berendse, 2001)。不同植物会通过遮荫状况、生物固氮、凋落物产量和质量(主要指C/N, 木质素/N), 以及对土壤动物、微生物种类和活性的不同影响, 来进一步影响土壤养分循环(Bengtsson *et al.*, 2003; Berendse, 1990; Braisa *et al.*, 2002; Chapman *et al.*, 2006; Hawkes *et al.*, 2005)。

在长期的人类干扰下, 当森林遭受长期砍伐而被改变为次生林、灌丛直至灌草丛后, 顶级群落的优势种类大大减少甚至消失, 群落种类组成发生了根本性的改变。就常绿阔叶林来说, 在退化群落中, 植物生活型表现为: 草本植物和针叶树种明显增多; 植物的叶质特征表现为草质叶比例增加, 即落叶种类增多。这些完全不同于顶级种特性的种类, 则对生态系统功能产生了完全不同的影响, 当然也对土壤氮素的矿化/硝化特征具有截然不同的作用, 例如豆科植物的增多增加了土壤氮素的可获得性; 再如, 针叶种类的增加大大减少了植物对土壤的养分归还量。

本研究初步发现, 土壤氮素矿化速率在各退化植被类型间的大小顺序和氨化速率的分布格局完全一致, 对土壤氮素氨化速率与矿化速率差异具有重要影响的是植被类型的差异, 即: 阔叶树种、落叶树种和针叶树种等植物生活型对土壤氮素的氨化速率和矿化速率具有重要影响。氨化速率和矿化速率较高的植被类型分别为成熟常绿阔叶林、次生常绿阔叶林、灌丛和灌草丛, 前两种的特点是以常绿阔叶植物占据优势, 后两种的特点是以落叶木本植物和草本植物为主, 其共同特点都是植物叶片具有较高的养分含量和较低的养分转移率(相对针叶植物)。相反, 年氨化速率与年矿化速率较低的植被类型均以针叶植物占据优势, 例如马尾松

群落、木荷-马尾松群落和人工林中的杉木群落，这些植被类型的特点与前两种植被类型完全不同，即：叶片养分含量低，养分转移率高。

由此可见，植物叶片的养分特征对土壤氮素的矿化特征和氨化特征具有重要影响，在常绿阔叶林退化过程中，由于植物种类组成的改变，不同植物种类在养分归还和利用特征等方面的差异是决定土壤氮素矿化/硝化特征的主要因素之一。在常绿阔叶林退化初期，也就是群落物种组成仍然以常绿阔叶植物为主的次生林中，其主要优势种类为木荷、米槠、石栎和苦槠等，这些种类相对针叶植物均具有较高的叶片养分含量和较低的养分转移率（[黄建军,2003](#); [王希华等, 2004c](#)），通过凋落叶返还土壤的养分相对较多，因此有利于促进土壤氮素的矿化过程。在成熟常绿阔叶林中，主要优势种类栲树相对前几种常绿阔叶树种具有更高的叶片养分含量和更低的养分转移率，因而也就更有利于土壤氮素的矿化效率。

在退化严重的灌草丛和灌丛群落中，草本植物和一些阳生性蕨类植物的比例显著增多，且是灌草丛的主要组成种类，常见的有：五节芒、一年蓬、空心泡、淡竹叶、铁芒萁、蕨等；群落上层主要以落叶植物占据优势，且豆科植物明显增多，常见种类有：黄檀、盐肤木、胡枝子、白栎、山鸡椒、赛山莓、化香、山合欢、大青、野柿子、野桐、枫香、香港黄檀等。这些种类的共同特点是相对常绿植物具有更高的叶片养分含量和更低的养分转移率，返还土壤的养分更多，因而更能促进土壤氮素的矿化速率。相反，在退化针叶林中，主要优势种为马尾松，该种类的特性已在前面多次提及，其特性非常不利于分解，养分释放缓慢，有机质来源少，从而最终导致了土壤氮素矿化和氨化速率的下降。

总之，常绿阔叶林退化导致了植物群落种类组成发生深刻的变化，正是由于不同植物种类在养分归还和养分利用特征上的巨大差异，从而导致了植物群落对土壤养分归还数量和质量极大改变，进而导致了土壤氮素周转，尤其是矿化和氨化过程的不同。土壤氮素矿化特征和植物种类养分特征之间的具体内在联系，将在后面的章节逐步展开讨论。另外，需要指出的是，在本研究中，没有发现土壤氮素的年硝化速率与植被类型的差异之间具有哪些明显的联系和规律，这可能与氮素硝化过程的复杂性有关，具体原因在 3.2.2 讨论。

3.2.2 砍伐干扰对土壤氮素矿化/硝化特征的影响

在森林退化过程中，人类通常采取的收获林木技术改变了土壤温度、湿度以及凋落物基质质量，从而导致氮素的矿化作用发生变化。收获林木后，土壤温度由于太阳辐射增强而升高，土壤湿度也由于蒸发损失减少而提高，而且砍伐林木有利于增加土壤中不稳定的有机质，这些都有利于微生物活性、氨化和硝化作用的提高([Frazer et al., 1990](#); [Holscher et al., 1997](#); [Rhoades & Coleman, 1999](#))。研究表明，皆伐及其它立地处理(如翻耕、火烧、耙地等)都有

利于增加氮素矿化和硝化作用(Binkley, 1984)。伴随着矿质化氮含量的增大, 这些增加的氮如果不能被植物吸收, 则非常容易通过渗漏方式流失(Montagnini & Buschbacher, 1989)。在起初的氮矿化率增加后, 当新的植物群落形成后, 氮矿化通常都会下降, 导致土壤中矿质化氮含量的减少(Neill *et al.*, 1997; Neill *et al.*, 1999; Verchot *et al.*, 1999)。

从本研究的砍伐实验结果来看, 砍伐对土壤的氨化速率和矿化速率没有显著性影响 ($P > 0.05$), 但导致了硝化速率的显著升高 ($P < 0.05$)。造成这种现象的原因主要可以归结为以下几个方面: 1) 频繁的砍伐干扰导致土壤持水能力减弱, 土壤水分下降, 直接导致氮素氨化速率下降(Burger & Jackson, 2004; Burns & Murdoch, 2005); 2) 砍伐后, 植物吸收减少, 使得大量有机质被土壤动物和微生物所固持, 从而提高了土壤微生物的 C:N, 进而导致氮素氨化速率的下降(Burger & Jackson, 2004); 3) 土壤动物和微生物数量的减少 (易兰, 2005; 路葵, 2006), 使得可溶性有机氮 (dissolved organic nitrogen) 减少, 导致土壤氮素的氨化速率没有显著提高, 由于氨化作用占土壤矿化作用无机氮的比例高达 90%以上, 因此, 也间接导致了矿化速率没有显著增高。

如果将土壤硝化速率大小放在植被类型层次上比较可以发现, 其在各植被类型间的分布格局与植物群落的成熟度具有一定关系, 即: 土壤氮素硝化速率的最大值往往出现在最成熟的群落和退化最严重的群落, 处于幼龄的群落类型具有最小的土壤年硝化速率。成熟群落具有较高的氮素硝化速率主要由以下几个因素共同决定, 即: 成熟群落的系统结构趋于复杂, 土壤氮素养分库显著增大, 土壤湿度显著增大; 同时, 随着地下食物网结构的复杂化, 土壤的异氧过程增强, 氮素趋于饱和状态, 因而, 硝化作用、氨化作用和矿化作用都显著增大。相反, 在退化严重的群落中, 较高的氮素硝化速率既与环境条件改变后, 高的土壤温度有利于氮素的转换有关, 也与该类型生境的特点有关, 那就是极度退化生境一般地表裸露, 土壤紧密, 地表径流大, 植物吸收少, 因而非常容易引起氮素流失, 加之氮素的多态性, 以及硝态氮的易迁移性和不稳定性, 这些因素都能够加快土壤氮素的硝化速率(Hughes *et al.*, 2002)。在次生针叶林和次生常绿阔叶林, 以及人工林中, 土壤氮素硝化速率居于中等水平, 即: 介于最高的成熟常绿阔叶林和最低的灌丛类型之间, 但由于硝态氮的多变性, 很难确定到底是哪些因素起到决定作用, 需要进一步的研究去验证。

本研究中氮素硝化速率的另一个显著特征是, 其最小值出现在生长最旺盛的灌丛中, 这与该类型植被净生产力较高, 植物对土壤养分的需求大有关。在该类型植被中, 更多的有机氮在被矿化为铵态氮后就直接被植物吸收, 用来继续被硝化为硝态氮的氮源有限, 因而, 土壤动物、微生物与植物之间对氮素的竞争应当相当剧烈。因此, 在矿化培养过程中, 当去除

了植物竞争后,更多的铵态氮直接被土壤动物和微生物所固持,因而最终降低了氮素的硝化速率(Bengtsson *et al.*, 2003)。其它的研究也发现此类情况,即:森林受砍伐干扰后,在起初的氮矿化率增加后,当新的植物群落形成时,氮矿化通常都会下降(Neill *et al.*, 1999; Verchot *et al.*, 1999)。同时,该类型土壤紧密,土壤容重大,透气性差,氧气浓度低,因此,导致了反硝化速率的增加,并进而导致土壤氮素硝化速率的下降。另外,紧密的土壤使得更多的 NH_4^+ 被固定吸附在土壤胶体中,难以成为供植物和土壤微生物有效吸收的无机氮形态,因而一定程度上降低了土壤氮素硝化速率。

3.2.3 人工林对土壤氮素矿化/硝化特征的影响

地带性森林被改造为人工林(特别是针叶林)后,林下枯枝落叶层累积很厚,经久不烂,而林下土壤养分却非常贫瘠,原因在于凋落物的C/N太高,不适于微生物分解。砍伐阔叶林并种植针叶林后,会降低植物林冠层与土壤之间的氮素循环,表现为硝态氮向地表水大量流失,这是因为硝化作用在初期超出了植物吸收的能力(苏波等, 2002)。

本研究显示(图 3-6),栽植人工林导致了土壤氮素氨化速率和矿化速率的显著降低,造成了土壤氮素硝化速率的显著升高($P < 0.001$)。氨化速率和矿化速率的下降主要与人工林的栽植方式有关,本地区在栽植人工林之前,一般都进行刀耕火种式的炼山、刨根挖掘等活动,此类干扰方式对土壤结构具有致命性的破坏力,极大的破坏了土壤微生物、土壤动物和植物之间经过长期适应形成的相互作用关系,导致大量细菌、真菌和土壤动物死亡,损毁了生态系统结构的完整性。在栽植人工林后,植物群落的结构和功能恢复非常缓慢,加之人工林大多为针叶树种,由于其分解缓慢的特性降低了土壤氮素的转换速率,因此,导致此类型植被氨化速率和矿化速率下降。其次,人工林一般生长迅速,氮素稀缺,植物与土壤微生物对无机氮的竞争相当剧烈,在排除植物竞争的情况下,大量的氮素被土壤微生物进行了固定,从而一定程度上降低了土壤氮素的氨化速率(Vervaeke *et al.*, 2004)。由于氨化量在总矿化量中占有相当大的比例,所以也从总体上导致了矿化速率的下降。另外,人工林氮素硝化速率的升高导致了铵态氮含量的下降,铵态氮在培养期内被迅速转化为硝态氮,因而,一定程度上也低估了人工林的氨化速率,为了精确掌握人工林的氨化速率,可能需要缩短培养周期,这种现象有待在以后的实验中去验证。

研究证实(Adams & Attiwill, 1991; 莫江明 & 孔国辉, 1997),人工林较自然群落具有较高的氮素硝化速率,究其原因,主要与该类森林受人类干扰频繁、强度大等因素有关,即:高强度的人工管理方式促进了土壤氮素的硝化速率。人工抚育措施的干预,如割草、清理下木层、收获地表凋落物以及施肥等,不但改变了林下的光照、水热条件,也改变了土壤结构

及化学特征（如pH升高），这些因素的改变有利于硝化细菌种群的增长，从而加快了铵态氮向硝态氮的转化速率(Killham, 1994; Uria *et al.*, 2003)。另外，剧烈的人类活动导致土壤紧实度越来越高，土壤表层结构硬化，更多的 NH_4^+ 被固定吸附在土壤胶体中，难以成为供植物、土壤动物以及微生物有效吸收的无机氮形态，在这种生境下，生物更倾向于选择吸收具有较强迁移扩散功能的 NO_3^- 离子，从而形成一种增强氮素硝化速率的反馈机制。

值得注意的是，毛竹群落和杨梅群落即使每年都有施肥处理，但其土壤氮素的氨化速率与矿化速率仍然显著低于自然群落，可见，此类型人工林大大降低了土壤氮素的可供性，使得氮素一直处于紧缺状态，这与第2章关于该类森林土壤养分库较低的研究结果一致。人工林土壤氮库低的原因主要有：第一，人类长期干扰造成的氮输出和对系统结构的破坏；第二，高的氮素硝化速率导致土壤氮素非常容易通过地表渗漏、反硝化和挥发等方式而损失，从而加剧了土壤氮素可供性的不足，从而使得土壤氮库的输出远远多于输入和积累。

3.3 常绿阔叶林退化对土壤氮素矿化/硝化机制的影响

3.3.1 对土壤氮素氨化（矿化）机制的影响

土壤氮素的氨化（矿化）是一个极其复杂的过程，其直接控制因素主要包括：可溶性有机氮和无机氮的可供性，土壤微生物活性及对氮和碳的相对需求大小等。由于土壤有机质是氮素氨化（矿化）的重要物质来源，而凋落物又是土壤有机质的重要来源，因此，凋落物数量和质量也间接控制着土壤氮素的氨化（矿化）效率。另外，在自然界中，由于生物因素（例如植物功能型）、气候和土壤性质等是决定凋落物质量和数量的主要影响因素，因而这些因子也通过其相互影响间接控制着氮素的氨化（矿化）过程（图3-8）(Pérez *et al.*, 2004; Puri & Ashman, 1998; Sierra, 2002)。

在常绿阔叶林退化过程中，人类干扰等因素改变了土壤氮素氨化（矿化）过程的直接和间接控制因素，因而使得土壤氮素的矿化过程发生了改变。常绿阔叶林退化最显著的特征为环境因子的改变，植被覆盖的减少使得土壤温度提高，从而使微生物活性大大增高，并进而导致土壤氨化速率的上升，例如，本研究中的铁芒萁-山鸡椒群落比未受干扰的栲树群落，以及其它次生群落均具有更高的氨化速率（图3-3，夏季）。

如3.2所述，常绿阔叶林退化对土壤氮素氨化（矿化）过程的影响主要来自于植物种类组成的改变，而植物种类组成改变影响土壤氮素氨化过程则主要通过凋落物质量而产生作用，由于成熟常绿阔叶林主要优势植物返还土壤的凋落物质量较高（相对针叶林），因此，该类植被的土壤氮素氨化速率高于针叶林类型。优质凋落物导致氮素氨化（矿化）速率升高

的原因可以归结为以下三个方面：第一，成熟常绿阔叶林土壤本身的氮含量较高，且凋落物的氮归还量也高，从而导致C:N比下降，使得碳成为了微生物生长的主要限制因子，这种限制作用促进了微生物更多的利用可溶性有机氮来满足自身的碳需求(Chapin, et al. ,2002)，在此过程中，伴随着副产品氨态氮的产生，潜在的提高了氮素的氨化速率；第二，成熟常绿阔叶林林内适宜的温湿条件促进了土壤微生物的呼吸，加大了土壤微生物的碳需求；第三，土壤微生物生产力的提高促进了土壤动物的捕食强度，间接的导致土壤微生物周转率的提高，从而不可避免的导致氨态氮释放速率的升高。

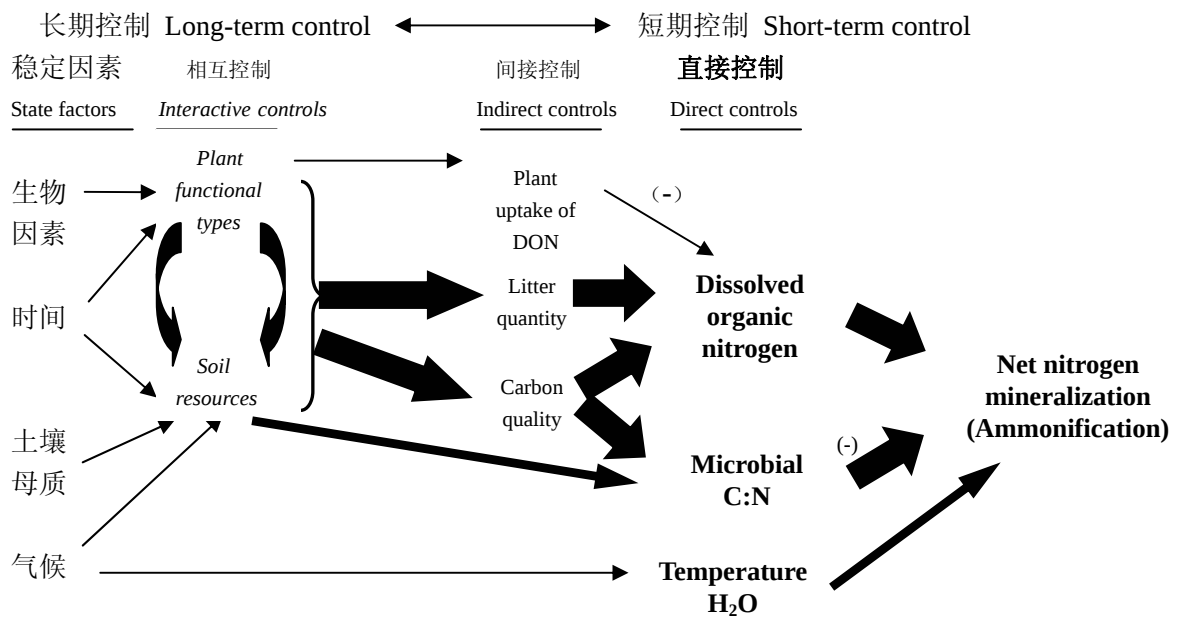


图 3-8 土壤氨化速率的控制因素分析；箭头粗细程度表示影响大小，方向表示正向影响，(-)表示负面影响；引自 Chapin 等（2002）Figure 3-8 The major factors controlling ammonification (net nitrogen mineralization) in soils. These controls range from the proximate control over nitrogen mineralization (the concentration of DON, physical environment, and microbial carbon to nitrogen ratio) to the state factors and interactive controls that ultimately determine the differences among ecosystems in mineralization rates. Thickness of the arrows indicates the strength of effects. The influence of one factor on another is positive unless otherwise indicated (-). Redraw from Chapin et al. (2002)

过去的研究发现(Chapin, et al. ,2002)，土壤有机质质量控制氮素矿化率主要通过以下两方面而进行，即：不仅通过凋落物分解而影响有机质的 C 质量，也通过控制限制微生物生长的碳氮平衡来影响氮素矿化率。理论上来说，微生物体内的 C:N 比通常为 10:1，在微生物取食土壤有机质时，大约有 40%的碳素被微生物所固定，而剩余的 60%则通过呼吸作用释放入大气，按照 40%的碳素利用率计算，微生物维持正常生长所需的有机质基质的 C:N 大约为 25:1。当基质的 C:N 大于该值时，基质内的氮素一般会微生物所固持，而小于此临

界值时，氮素的供应量超过了微生物需求，多余的氮素会被释放进入土壤(Van der Krift & Berendse, 2001)。因此，25:1 通常被作为 C:N 的临界值用来反映土壤氮素的矿化率，即：当大于该临界值时，通常不存在氮素的净矿化率为正值的情况，而小于该临界值，则往往氮素的净矿化率会显著增加。从本研究来看，针叶林中马尾松凋落物的碳含量远远高于其它常绿阔叶种类和落叶种类（李光耀，未发表数据），而氮含量则远远小于其它种类（本研究第 4 章），在两者此消彼长的综合影响下，马尾松凋落物的 C:N 显著高于常绿阔叶种类。如前所述，由于凋落物基质对土壤氮素矿化的控制和影响，因此，马尾松针叶林的氮素氨化（矿化）率显著低于成熟常绿阔叶林和灌丛。

3.3.2 对土壤氮素硝化机制的影响

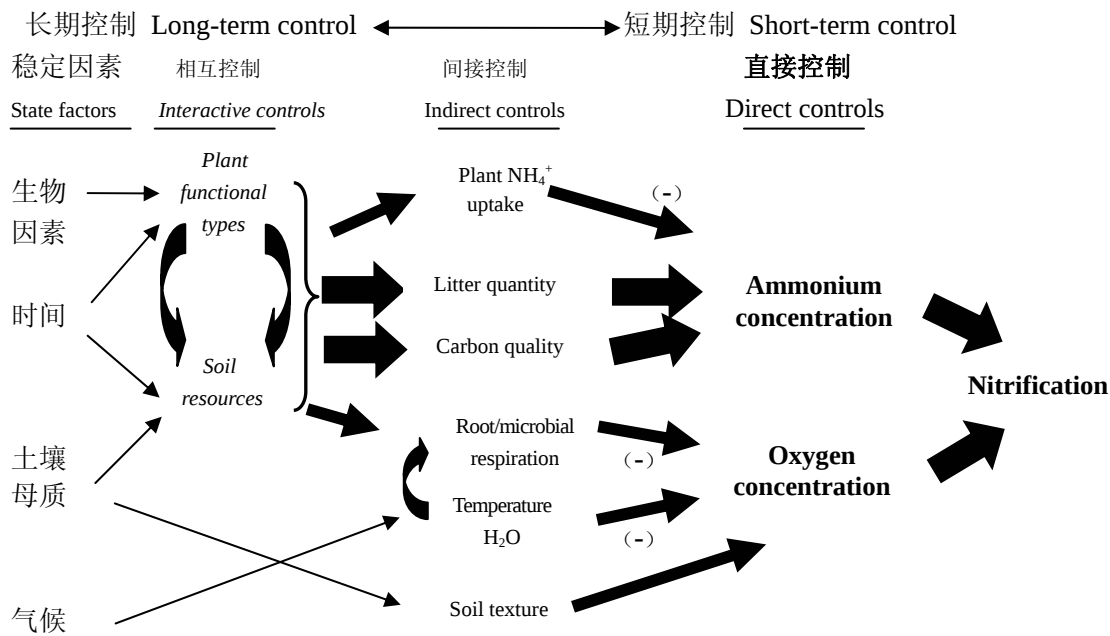


图 3-9 土壤硝化速率的控制因素分析；箭头粗细程度表示影响大小，方向表示正向影响，(-)表示负面影响；引自 Chapin 等（2002）；Figure 3-9 The major factors controlling nitrification in soils. These controls range from concentrations of reactants that directly control nitrification to the interactive controls, such as climate and disturbance regimes, that are the ultimate determinants of nitrification rate. Thickness of the arrows indicates the strength of effects. The influence of one factor on another is positive unless otherwise indicated (-). Redraw from Chapin et al. (2002)

如图 3-9 所示，控制土壤氮素硝化速率的直接因素主要包括铵态氮的可供给性和土壤中的氧含量，而植物对氨氮的吸收、凋落物数量、凋落物的碳含量、植物根系和微生物的呼吸，以及土壤温湿度和土壤质地等间接的通过控制以上两因素来影响土壤氮素的硝化速率；与影

响土壤氮素氨化（矿化）率类似，植物和土壤的特性，以及两者间的相互作用共同对以上间接因素进行着调控，并最终对土壤硝化速率发生间接的影响(Bengtsson *et al.*, 2003; Berendse, 1990; Braisa *et al.*, 2002; Chapman *et al.*, 2006; Hawkes *et al.*, 2005; Knoepp, 1998)。

在常绿阔叶林退化过程中，伴随着土壤容重增大，土壤质地紧密，土壤空隙度减小，土壤中的氧含量急剧减少 (Neill *et al.*, 1999; Verchot *et al.*, 1999)，这种影响导致了土壤硝化细菌呼吸作用的显著下降 (陆葵, 2006)，并进而使得土壤氮素的硝化速率大大减少，例如本研究中的灌丛类型。但是，从图 3-9 可以看出，在影响土壤氮素硝化速率的两个直接因素中，铵态氮可供性的作用大于土壤氧含量的作用，因此，对该类植被来说，其硝化速率远远低于其它类型，可能更是由于土壤中的铵态氮的可供性不足引起，如 3.2 所述，该类植被净生产力极高，因而植物与硝化细菌间对铵态氮的竞争相当强烈，从而一定程度上导致了铵态氮可供性的下降。

对砍伐干扰后的植被来说，其土壤氮素硝化速率高于对照植被类型，也应是以上两方面因素综合影响的结果。这是因为：第一，砍伐干扰后，植物对氮素的吸收减少，因而增加了土壤中的铵态氮含量；第二，干扰加速了凋落物分解，使得土壤铵态氮含量增加；第三，土壤中的微生物数量减少和根系死亡，土壤呼吸强度下降，因而氧含量消耗减少；第四，土壤水分下降，间接导致氧含量增加(Frazer *et al.*, 1990; Holscher *et al.*, 1997; Rhoades & Coleman, 1999)。同样，这种影响在栽植人工林后仍然发生作用(Adams & Attiwill, 1991; 莫江明 & 孔国辉, 1997)，例如本研究中的人工林硝化速率均高于比邻的自然群落。

成熟常绿阔叶林具有最高的土壤氮素硝化速率，除该类型植被土壤容重下降，氧含量增高的影响外，凋落物质量的影响似乎更为重要，从图 3-9 可以发现，在影响土壤氮素硝化速率的一系列间接因素中，凋落物质量对土壤铵态氮含量的影响强度最大，由于栲树凋落叶氮含量较高，碳含量较低，使得土壤氮素的氨化（矿化）率提高，从而增加了土壤中铵态氮的可供性，为硝化细菌提供了充足的原料，最终导致了土壤硝化速率显著高于其它植被类型。

综上所述，从众多的影响因素分析中可以看出，在常绿阔叶林不同退化阶段，由于植被类型的差异，以及非生物因素的影响强度不同，不同退化类型对土壤氮素氨化（矿化）和硝化速率的影响程度也不同，不同退化阶段氮素矿化/硝化的差异是多因素影响的结果。但是，在各退化植被类型间，影响土壤氮素矿化/硝化速率的主导因素则有区别，对极度退化的类型来说，非生物因素的影响更为强烈，而在成熟森林中，生物因素的影响更为强烈，其共同点是，这些因素均是通过控制凋落物的分解过程来间接影响土壤氮素矿化/硝化速率。

第四章 凋落物特征与土壤养分动态的关系

前两章的研究表明,导致常绿阔叶林退化过程中土壤养分库和土壤氮素矿化速率改变的主要原因是人类干扰的驱动,以及与之相伴随的植物种类组成的改变,其中,在不同退化程度植物群落中,由于不同植物种类养分利用特性的差异,以及不同群落类型返还土壤养分大小的不同,共同造成了土壤养分库和氮素周转速率的改变。以往的研究发现,在植物对土壤养分动态产生影响的众多环节中,凋落物(litterfall)数量和质量是决定土壤养分动态的主要养分物质来源(Vitousek, 1984; Vitousek, 1998),据估计,地上凋落物归还土壤的氮和磷占土壤可利用性含量的 79-87% (Chapin *et al.*, 2002; Harmon *et al.*, 1986)。

森林凋落物是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。凋落物是联系植物群落地上部分和地下部分的纽带,植物从土壤中吸收的大部分养分,最终主要通过凋落物的形式回归土壤,是土壤养分库的重要来源。森林凋落物在维持土壤肥力,促进森林生态系统养分循环方面起着重要作用,它是土壤动物和微生物生存的基本物质基础,是地上植被返还土壤养分库的主要途径之一,因此,森林凋落物的特性一定程度上决定着森林生态系统的生产力和结构特征(Wardle *et al.*, 2004)。同时,土壤养分库的差异反过来又强烈影响地上植被的种群、群落结构和动态,因此,凋落物从一个侧面展现了植物与土壤之间在时间和空间尺度上的相互作用(Fisk *et al.*, 2002; Zak *et al.*, 2003)。

地表凋落物层(litterfall horizon)作为森林生态系统的一个重要组成部分,也有着十分重要的作用,主要表现在涵养水源和养分循环两个方面。地表凋落物层作为森林生态系统物质循环的一个重要物质库,贮存了大量的营养物质,是森林土壤自然肥力的重要来源之一,凋落物层是土壤与植物间物质交换的中心环节,直接影响土壤的理化性质。森林地表凋落物是土壤表层由尚未分解、半分解和已分解的死有机物质组成,它是森林生态系统腐屑食物链的起点,是有机碳和养分元素的储库,同时,地表凋落物是联系地上植被和土壤的载体和界面,是植被土壤相互作用的核心区域。凋落物层不但为土壤动物和微生物提供栖息地,是土壤动物和微生物的物质能量来源,同时,凋落物层的养分输入与输出决定着森林生态系统的养分库是否增加、减少或处于平衡状态(张万儒等, 1990; 赵其国等, 1991; 钟国辉 & 辛学兵, 2004),关系到森林生态系统中物质循环和能量的转换,并进而影响到森林的结构和动态特征。

对一个地区而言,森林退化往往意味着一种植被类型向另一种植被类型的不断转化过程(包括自然和人为),在此过程中,植物的生活型比例会发生显著改变,并进而导致凋落物性质改变,以及凋落物在地面积累和分解动态的显著差异。在常绿阔叶林退化过程中,植物群落凋落物的养分归还特征、地表凋落物特征与土壤养分动态差异之间存在怎样的关系?凋落物特性对土壤养分库变化的影响如何?这是揭示常绿阔叶林退化过程中土壤养分库变化,以及土壤氮素周转特征变化的关键问题之一。基于此,本章以植物群落凋落物特征为主要研究内容,分别从凋落物归还和地表凋落物层分布两个方面分别比较常绿阔叶林不同退化群落间的差异,同时以第2章和第3章的研究内容为基础,探讨常绿阔叶林退化过程中,不同植物群落的凋落物特征与土壤养分库、土壤养分动态之间的关系。

1. 材料与方法

1.1 凋落物收集和处理

由于灌草丛凋落物难以收集,因此,与前2章相比,本章舍弃了森林砍伐部分的内容,主要从另外2个层次研究常绿阔叶林退化对凋落物养分归还的影响。研究时,分别选择了9种代表不同退化程度的群落类型,代表5种植被类型,分别是:成熟常绿阔叶林的栲树群落,次生常绿阔叶林的木荷群落和木荷-米槠群落,次生针叶林(包括针阔混交林)的马尾松群落和木荷-马尾松群落,次生灌丛的櫟木-石栎群落,人工林(包括杉木群落、毛竹群落和杨梅群落)。2003年11月至2004年10月对代表不同退化类型的9个群落进行凋落物收集,在每个群落随机选取三个样地作为重复,每个样地均匀设置3个收集筐。收集筐由铁丝和尼龙纱网围成,形状近似圆形,上口面积约为 0.5m^2 ,网眼大小 0.2mm 。在设置时,将收集筐用钢丝固定在设置地点,保持纱网最下部距地面 10cm 以上。自设置之日起,每月月底收集框中凋落物,叶子按植物种类区分,其它部分按花、果实、树枝、树皮和动物残留体等碎屑区分。将区分完毕各样品置于 70°C 烘箱烘干至恒重后称重,折合成生物量,然后按常规方法将各样品粉碎、过筛和装瓶,待分析。

1.2 凋落物层采集和处理

在2004年5月5日、8月5日、11月5日和2005年3月5日四个季度,分别在以上每个群落类型内收获地表凋落物层(在以上样地基础上,增加了1个铁芒萁-山鸡椒灌草丛类型),收获时,在每个群落类型内随机设置20个取样点。凋落物层收集采用厚 0.5mm ,宽 10cm 的薄铁皮长条弯制成面积为 $20*20\text{cm}^2$ 的四方形采样框。在每个取样点收集凋落物时,先将采集框固定在地面,并利用切割刀等工具将延伸在框外的凋落物彻底割裂并清除,确保

采集框一定体积内凋落物的数量。采集完毕后，将各样品分别装入信封袋，并标记编号，带回实验室立刻测定每个样品的湿重，然后放入烘箱，在 70° C 烘干至恒重，测其干重，折算平均生物量。

在进行养分成分分析前，为减小工作量，将以上烘干样品进行了合并处理，方法如下：首先，在每个群落类型内，将四个季度 80 个样点合并为 20 个样点；其次，在 20 个样点内再随机选取 2 个点，然后两两合并，合并后每个群落类型的样点数为 10 个。合并后，按常规方法粉碎、过筛和装瓶。

1.3 养分成分分析

养分测定时，样品硝解采用德国产（VELP）温控硝解炉进行，硝解方法采用标准凯氏法(Amin & Flowers, 2004)，即：称取 0.2g 待分析样品(精确到 0.0001 g)放入硝解管中，每只管中加入 5ml 浓硫酸，称取 2.5g 硫酸钠/硫酸铜(按 10: 1 混合)加入管中，摇匀，在 375°C 下消解 3 小时，冷却后转移到容量瓶中（要反复冲洗消解管）定容，然后采用 Skalar 流动注射分析仪进行氮、磷分析。

1.4 数据处理

采用单因素方差分析法（ANOVA）分别判断常绿阔叶林退化对年凋落物量、养分归还量、凋落物层凋落物储量、养分含量和储量的影响，方差分析前，首先采用 X^2 检验判断各组数值是否满足正态分布以及方差是否具有齐性，如果不满足，则对相应数值进行Log转换以满足单因素方差分析的假定条件。方差分析结束后，采用Tukey检验进行各水平间均值的配对比较检验。方差分析过程中，将不同退化类型和季节动态作为自变量，年凋落物量和养分归还量、凋落物层储量、养分含量和储量作为因变量。对人工林和邻近自然群落的对照比较，采用t检验。最后，采用一元线性回归方法判断凋落物各特征和土壤养分动态的关系，上述分析通过SPSS11.5 和Origin6.0 软件完成。

2. 结果

2.1 凋落物凋落特征

2.1.1 不同群落的凋落物组成及年凋落量

由表 4-1 可见，各群落凋落物组成的总体特征是：不管退化程度如何，叶均为凋落物的主要成分，其次分别为树枝，但花、果实和碎屑在不同退化类型所占比例不同；另外，与其它组分相比，叶在退化初期群落对凋落物总量的贡献没有退化后期群落明显，即：在退化初

期，其余组分总量所占比例与凋落叶相当，而在退化后期群落中，凋落叶成为优势成分。

由于各群落种类组成的差异，因而其凋落物成份也具有不同的组成特征。栲树群落凋落叶的总量（41.15%）虽小于树枝、花、果实和碎屑的凋落量之和，但仍然为凋落物组分中的最重要组成部分，其余组分的数量大小依次分别为树枝（33.1%）、果实（14.79%）、碎屑（7.43%）和花（3.53%）。从组成凋落叶的物种来看，栲树种群凋落叶占总量的 68.27%，可见，栲树凋落叶是该群落凋落叶的主要组成成分。就生活型而言，凋落叶主要由乔木种类组成，灌木凋落叶仅占总凋落叶的 10.8%。栲树群落的另一个显著特征是：果实所占比例非常高（14.79%），这与栲树果实体积大和重量重等特性有关。

木荷群落凋落叶的总量（42.22%）也小于树枝（40.6%）、碎屑（14.19%）、果实（1.8%）和花（1.11%）的凋落量之和，但仍然也为凋落物组分中的最重要组成部分。从凋落叶物种组成来看，木荷种群为整个群落凋落叶的主要组成部分，占凋落叶总量的 69.23%，其次分别为马尾松（13.36%）和石栎（8.71%）等。

与前两个群落不同，其它七个群落则都是凋落叶总量高于其它组分凋落量之和。木荷-米槠群落凋落叶总量（55.21%）高于树枝（23.74%）、碎屑（10.18%）、花（8.72%）和果实（2.11%）的凋落量之和，在凋落叶物种组成中，木荷（48.73%）、栲树（20.39%）、石栎（9.75%）和米槠（8.48%）为主要组成成分。木荷-马尾松群落凋落叶的总量（56.74%）高于树枝（22.41%）、碎屑（12.04%）、花（7.51%）和果实（1.3%）的凋落量之和，从凋落叶的物种组成来看，栲树（36.35%）、木荷（24.37%）和马尾松（16.6%）为主要组分。

马尾松群落凋落叶（63.8%）显著高于树枝（15.75%）、碎屑（13.86%）、花（4.44%）和果实（2.15%）的凋落量之和，从凋落叶物种组成比例来看，马尾松占凋落叶总量的 49.16%，木荷占 39.45%。在櫟木-石栎灌丛，凋落叶（77.59%）显著高于树枝（11.13%）、碎屑（8.15%）、花（1.57%）和果实（2.19%）的凋落量之和，占群落凋落物凋落量的比重显著增大。在凋落叶总量中，马尾松和木荷所占比例最大，分别为：42.42%和 29.7%，其次为石栎（7.68%）和杨梅（6.47%）。

在人工林群落中，凋落物组成更是以凋落叶为优势组分，杉木群落的凋落叶（76.51%）显著高于枝（11.74%）、果实（6.05%）和碎屑（5.7%），凋落叶主要由杉木（86.91%）组成。毛竹群落由于是单优势种群落，因此，凋落叶（100%）更是组成凋落物的唯一成分。杨梅群落凋落叶（95.65%）也是凋落物的绝对优势组分，主要种类也为杨梅。

从以上分析可以看出，在常绿阔叶林成熟群落和处于退化初期的群落中，凋落叶虽为凋落物的主要组分，但由其它成份组成的碎屑残体所占的比例超过凋落叶的数量，而在退化后

期的各群落类型中，凋落叶成为了绝对组分，而其它组分的数量大大降低。

表 4-1 常绿阔叶林退化过程中群落凋落物的组成和年凋落量(t.hm⁻²)

Table 4-1 Composition and annual amounts of litterfall in typical and degraded evergreen broad-leaved forest							
类型 Types	群落类型 Community types	叶 Leaves	花 Flowers	果实 Fruits	枝 Twigs	碎屑 Miscell- aneous	总计 Total
成熟林 Old forest	栲树群落	5.36	0.46	1.93	4.32	0.97	13.24
	<i>Castanopsis fargesii</i> Comm.	±0.27	±0.01	±0.05	±0.16	±0.02	±1.19
次生阔叶林 Second broad-leaved forest	木荷群落	4.95	0.13	0.21	4.75	1.66	11.70
	<i>Schima superba</i> Comm.	±0.12	±0.05	±0.07	±0.03	±0.12	±1.28
	木荷-米槠群落	4.72	0.75	0.18	2.03	0.87	8.55
	<i>Schima superba</i> - <i>Castanopsis carlesii</i> Comm.	±0.04	±0.02	±0.02	±0.02	±0.03	±1.05
次生针叶林 Second coniferous forest	木荷-马尾松群落	4.77	0.63	0.11	1.88	1.01	8.39
	<i>Schima superba</i> - <i>Pinus massoniana</i> Comm.	±0.14	±0.01	±0.05	±0.14	±0.08	±1.22
	马尾松群落	4.74	0.33	0.03	0.13	0.04	7.43
	<i>Pinus massoniana</i> Comm.	±0.18	±0.02	±0.01	±0.03	±0.01	±0.86
灌丛 Shrub	柃木-石栎群落	4.96	0.1	0.14	0.71	0.52	6.38
	<i>Loropetalum chinense</i> - <i>Lithocarpus glaber</i> Comm.	±0.81	±0.01	±0.02	±0.02	±0.02	±0.87
人工林 Plantation	杉木群落	4.43	-	0.35	0.68	0.33	5.79
	<i>Cunninghamia lanceolata</i> Comm.	±0.12	-	±0.01	±0.07	±0.01	±0.11
	毛竹群落	5.28	-	-	-	-	5.28
	<i>Phyllostachys pubescens</i> Comm.	±0.16	-	-	-	-	±0.16
	杨梅群落	1.32	0.04±	0.02	0.03	-	1.38
	<i>Myrica rubra</i> Comm.	±0.03	0.001				±0.05

注：数据为平均值(标准方差, n=3) Data are means±SD (n=3);

2. 1. 2 常绿阔叶林退化过程中凋落物凋落量的变化特征

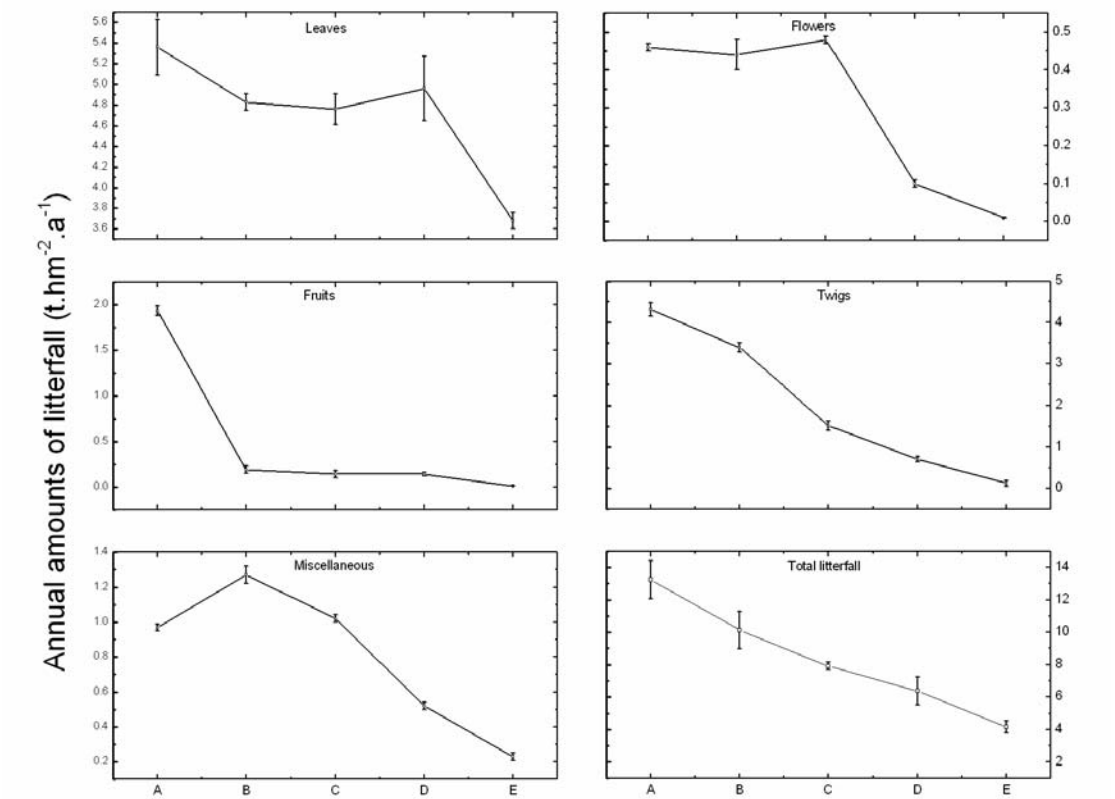


图 4-1 常绿阔叶林不同退化类型凋落物各组分的年凋落量；数据为平均值(标准偏差)
Figure 4-1 Annual amounts of litterfall in typical and degraded evergreen broad-leaved forest; Data are means (SD); A: 成熟常绿阔叶林 Old forest; B: 次生常绿阔叶林 Secondary evergreen broad-leaved forest; C: 次生针叶林 Secondary coniferous forest; D: 灌丛 Shrub; E: 人工林 Plantation

ANOVA统计显示,常绿阔叶林退化过程显著降低了凋落物的年凋落量 ($df=4$, $F=209.32$, $P < 0.001$), 即: 从成熟常绿阔叶林的 $13.24\text{t}\cdot\text{hm}^{-2}$ 下降到人工林群落的 $4.15\text{t}\cdot\text{hm}^{-2}$ (图4-1)。进一步两两比较检验显示, 成熟常绿阔叶林和次生常绿阔叶林的年凋落量存在显著差异 ($P < 0.001$), 分别为 13.24 和 $10.13\text{t}\cdot\text{hm}^{-2}$; 次生常绿阔叶林和次生针叶林间也存在极显著差异 ($P < 0.001$); 分别为 10.13 和 $7.91\text{t}\cdot\text{hm}^{-2}$; 次生针叶林和灌丛间也有显著差异 ($P < 0.05$), 分别为 7.91 和 $6.38\text{t}\cdot\text{hm}^{-2}$; 灌丛与人工林间的差异也非常显著 ($P < 0.001$), 分别为 6.38 和 $4.15\text{t}\cdot\text{hm}^{-2}$ 。

从凋落物各组分来看, 随着常绿阔叶林的退化进程, 年凋落量也都总体上呈显著下降趋势, 具体情况如图4-1所示。需要注意的一个特征是: 凋落叶在不同退化阶段所占比例不同, 越到退化后期凋落叶所占比例越大, 而由其它组分组成的残体凋落物所占比例逐渐减少。

2. 1. 3 常绿阔叶林不同退化类型凋落物的养分归还特征

从图 4-2 可以看出, 常绿阔叶林退化导致了凋落物氮含量的极显著变化, 在成熟群落至灌丛阶段, 凋落物中的氮含量显著下降, 相反, 人工林凋落物的氮含量发生了显著的升高 (ANOVA: $df=4$, $F=21.273$, $P < 0.001$), 各类型间的显著性差异情况见图 4-2。凋落物磷含量随着常绿阔叶林退化也发生了显著的变化过程 (ANOVA: $df=4$, $F=3.468$, $P < 0.05$), 但没有表现出线性变化规律, 而呈现波动性状态, 各类型间的差异和增减趋势如图 4-2 所示。

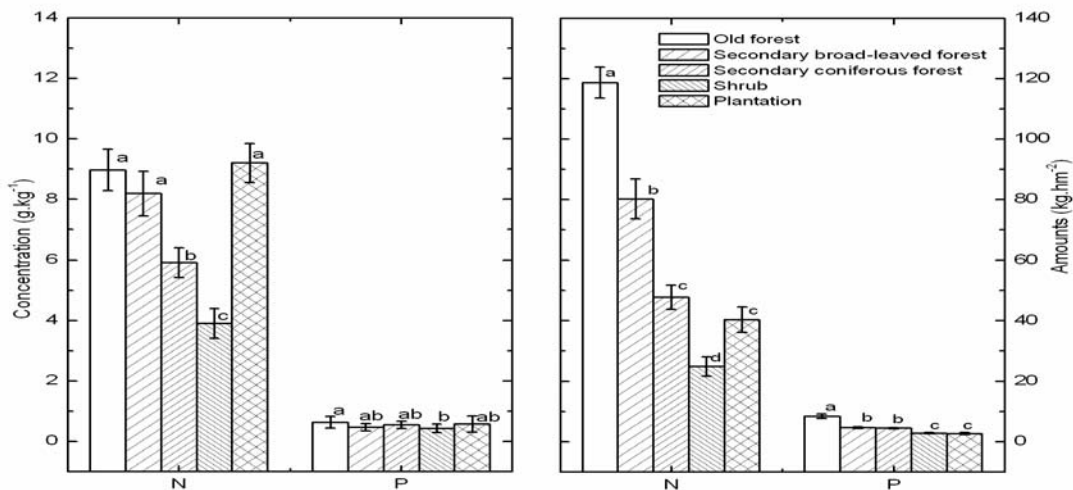


图 4-2 常绿阔叶林不同退化类型凋落物的养分归还特征; 数据为平均值(标准偏差)
Figure 4-2 Mean nutrient concentrations and amounts returned via forest litterfall in different types of degraded evergreen broad-leaved forest; Data are means (SD)

凋落物氮的总归还量虽然在人工林也有所上升, 但总体上随着常绿阔叶林退化呈现出非常显著的下降趋势 (ANOVA: $df=4$, $F=35.815$, $P < 0.001$), 各类型间均存在显著差异, 显著检验结果见图4-2。常绿阔叶林退化也导致了凋落物磷总归还量的显著下降, 两两比较检验

显示，成熟常绿阔叶林和次生常绿阔叶林间差异显著 ($P < 0.001$)，次生常绿阔叶林和次生针叶林间磷归还量不显著 ($P > 0.05$)，次生针叶林和灌丛间差异显著 ($P < 0.05$)，而灌丛和人工林又不显著 ($P > 0.05$)。

2. 1. 4 人工林与次生林凋落物养分归还特征的比较

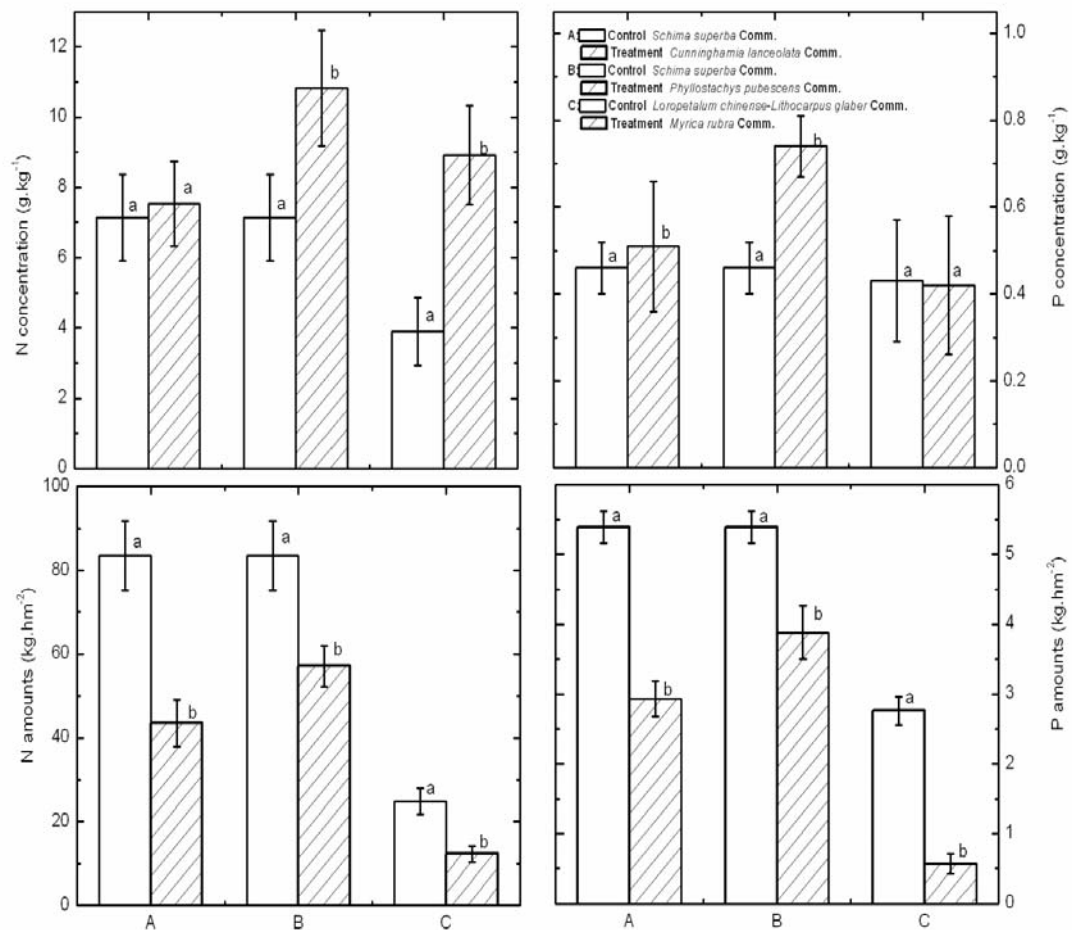


图 4-3 人工林与相邻自然群落凋落物养分归还的差异；* 同一组中标有不同字母表示存在显著性差异, $P < 0.05$ (t test).

Figure 4-3 Differences of mean nutrient concentrations and amounts in litterfall between plantation and its' natural neighbour forest; Different letters on the same column group indicate significant differences at $P < 0.05$ (t)

将人工林群落与其比邻的自然群落进行对照比较后（起点相同，但管理方式不同），可以发现（图 4-3），人工林凋落物的氮含量和磷含量均高于比邻的自然群落，其中木荷群落和杉木群落间氮含量差异不显著 ($P > 0.05$)，磷含量显著增加 ($P < 0.05$)；毛竹群落与木荷群落相比，氮磷均显著增加 ($P < 0.05$)；杨梅群落和灌丛群落相比，氮含量显著增加 ($P < 0.05$)，而磷含量变化不显著 ($P > 0.05$)。人工林凋落物中养分含量的增加主要与该类森林经历施肥措施有关，主要表现在毛竹群落和杨梅群落。

与养分含量增加相反，从总的养分归还量来看，人工林均显著低于相邻的自然群落 ($P < 0.05$)，各组之间的显著性差异检验结果如图 4-3 所示。养分含量高，而总归还量低的原因主要为：人工林的凋落物归还量显著低于相邻的自然群落（表 4-1）。

2.2 地表凋落物层特征

2.2.1 常绿阔叶林不同退化类型凋落物层的生物量和养分特征

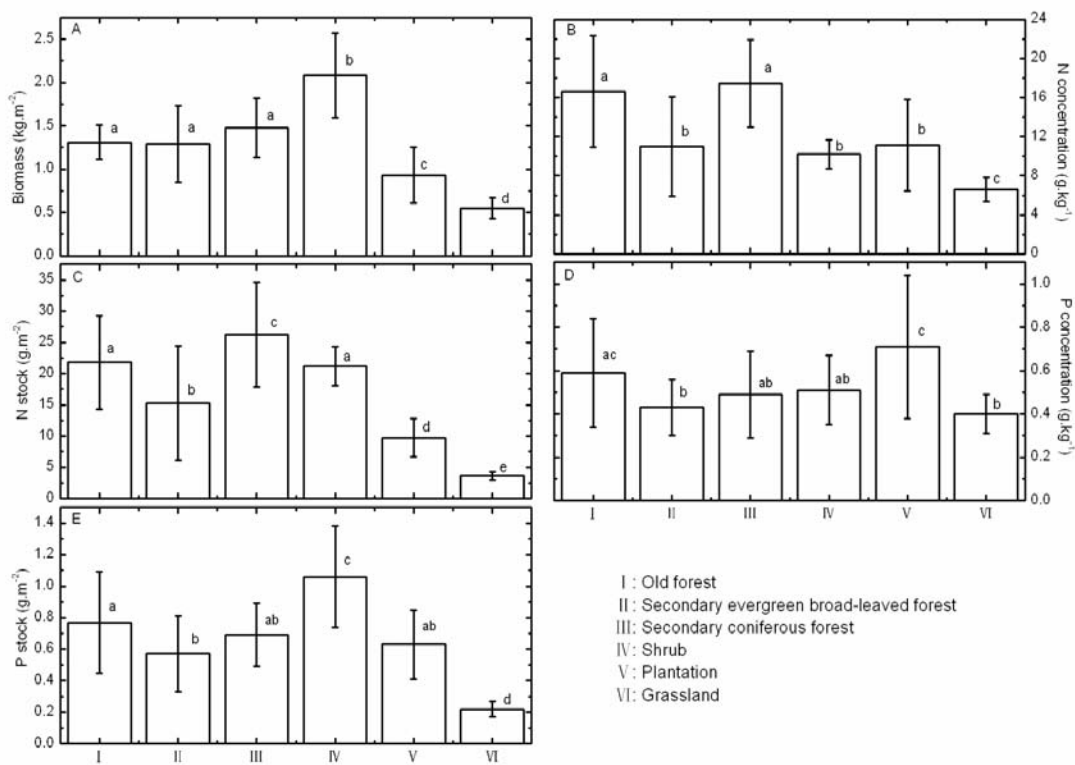


图 4-4 常绿阔叶林不同退化类型凋落物层的生物量和养分库特征；数据为平均值(标准偏差)；同一组中标有不同字母表示存在显著性差异, $P < 0.05$ (Tukey test).

Figure 4-4 Biomass, nutrient traits of litterfall horizon in typical and degraded evergreen broad-leaved forests; Data are means (SD); Different letters on the same column group indicate significant differences at $P < 0.05$ (Tukey test)

由图 4-4A 可见，常绿阔叶林退化对地表凋落物层生物量具有显著影响 (ANOVA: $df=5$, $F=52.39$, $P < 0.001$)，地表凋落物生物量在退化初期的成熟常绿阔叶林、次生常绿阔叶林和次生针叶林间无显著差异，在灌丛类型达到最高值，随着进一步的退化，在灌草丛和人工林阶段显著下降，各类型间的显著性检验结果见图 4-4A。

凋落物层氮含量和氮贮量也随常绿阔叶林退化进程发生了显著的变化 (图 4-4B, 4-4 C)，氮含量总体上随着退化进程显著下降，次生常绿阔叶林地表凋落物氮含量较之成熟常绿阔叶林下降显著，与灌丛和人工林持平，且无显著差异，而次生针叶林地表凋落物的氮含量则与

成熟常绿阔叶林间无显著差异，灌草丛最低（ANOVA: $df=5$, $F=35.85$, $P < 0.001$ ）。氮贮量总体上也随退化进程显著下降，在次生针叶林阶段地表凋落物氮贮量最高，其次为成熟常绿阔叶林和灌丛，次生常绿阔叶林居中，人工林和灌草丛氮贮量最小，各类型间的显著性检验结果如图 4-4C 所示。

就磷而言，常绿阔叶林退化对其在凋落物层的含量和贮量也具有显著影响(图 4-4D,4-4E)， 磷含量主要可以分为两个等级，即：在成熟常绿阔叶林和人工林间最高，其次分别为剩余类型，各类型间的差异如图 4-4D 所示（ANOVA: $df=5$, $F=16.12$, $P < 0.001$ ）。磷贮量在灌丛最高，其次分别为成熟常绿阔叶林、次生针叶林、人工林和次生常绿阔叶林，灌草丛最低（ANOVA: $df=5$, $F=41.91$, $P < 0.001$ ）。

2.2.2 人工林与次生林凋落物层生物量和养分特征的比较

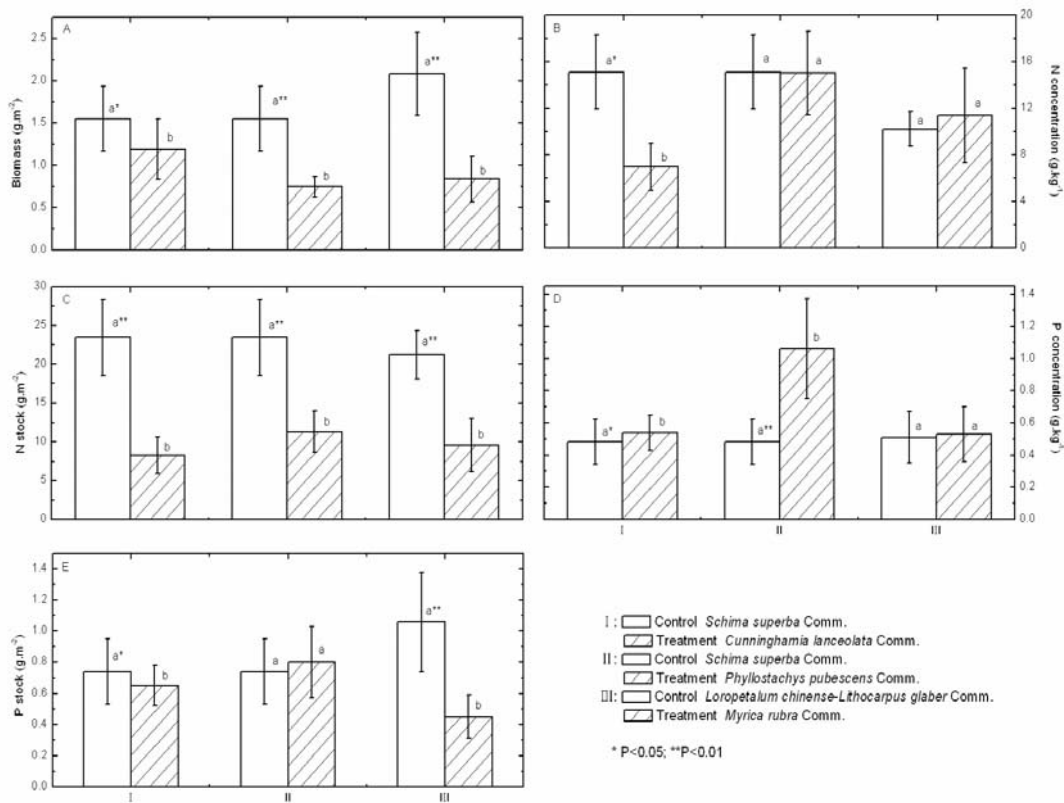


图 4-5 人工林与相邻自然群落凋落物层生物量和养分特征的差异；* 同一组中标有不同字母表示存在显著性差异

Figure 4-5 Differences of biomass, nutrient traits in litterfall horizon between plantation and its' natural neighbour forest; Different letters on the same column group indicate significant differences

将人工林群落与其比邻的自然群落进行对照比较后（起点相同，但管理方式不同），可以发现（图 4-5），三组人工林地表凋落物层生物量显著低于各自相对应的比邻自然群落（ $P < 0.05$ ）。地表凋落物层氮含量只有在杉木人工林发生了显著下降（ $P < 0.01$ ），而在毛竹群落

和杨梅群落间无显著变化 ($P>0.05$)；但是，三组人工林地表凋落物层的氮贮量与其对应的比邻自然群落相比，下降极其显著 ($P<0.001$)。

磷含量只有在杨梅群落未发生显著变化 ($P>0.05$)，其余两群落都有显著增加 ($P<0.05$)，与磷含量相反，地表凋落物层磷贮量在杉木和杨梅人工林群落发生了显著降低 ($P<0.05$)，而在毛竹群落变化不显著 ($P>0.05$)。

2.3 凋落物特征与土壤养分动态的关系

2.3.1 凋落物凋落特征与土壤养分动态的关系

凋落物是联系植物群落地上部分和地下部分的纽带，植物从土壤中吸收的大部分养分，最终主要通过凋落物的形式回归到土壤，是土壤养分库的重要来源之一，强烈影响着土壤养分库的大小和养分元素的周转。在常绿阔叶林退化过程中，植物群落种类组成的改变导致了凋落物数量和质量的改变，这些变化进而导致了土壤养分库含量和养分周转动态的变化。

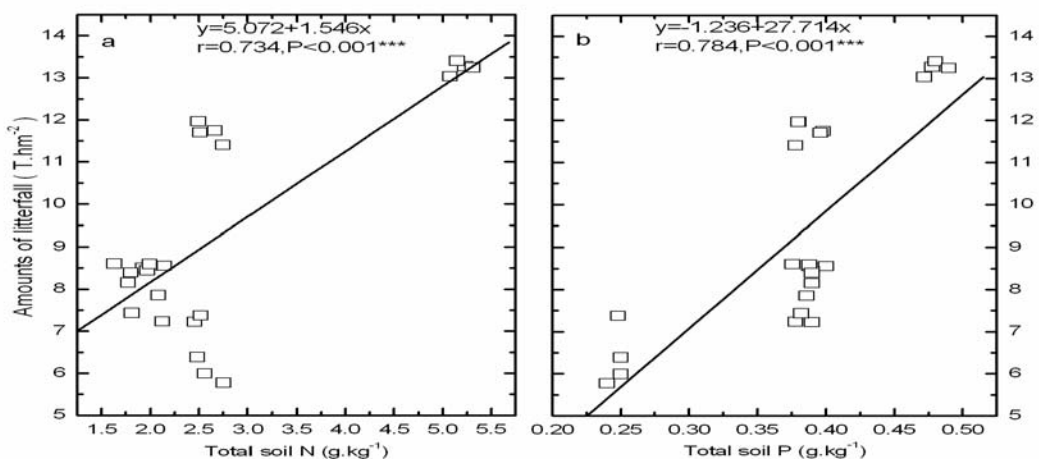


图 4-6 常绿阔叶林及其退化群落凋落物凋落量与土壤氮磷含量的线性相关分析
Figure 4-6 Linear relationships between amounts of litterfall and soil nutrient concentration in typical and degraded evergreen broad-leaved forests

通过对土壤氮磷养分库含量和凋落物凋落量的线性回归分析发现，不仅土壤氮库含量与凋落物凋落量间存在着显著的线性正相关关系（图 4-6 a），土壤磷库含量也与凋落物凋落量间存在着极显著的正相关关系（图 4-6 b）。这意味着，随着常绿阔叶林退化过程中凋落物凋落量的减少，土壤氮磷养分库的含量也随之下降，两者之间存在着非常显著的线性正相关关系。

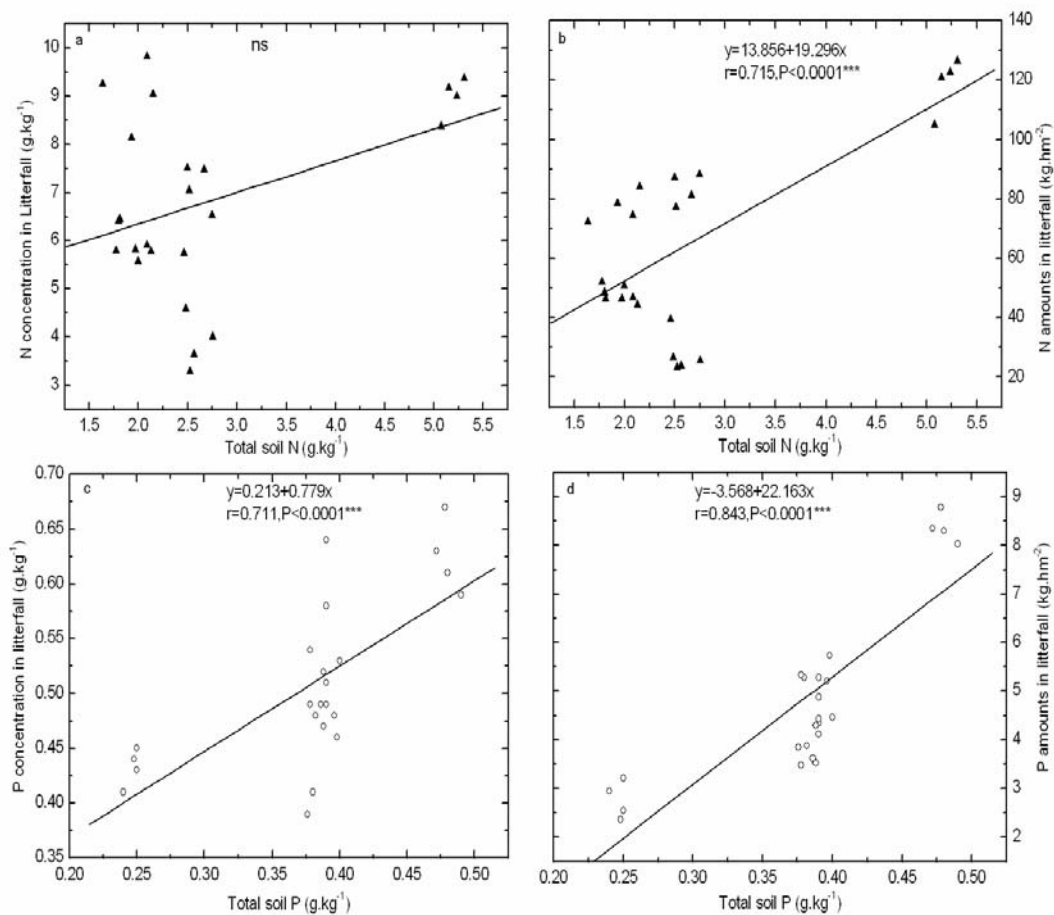


图 4-7 常绿阔叶林及其退化群落土壤氮磷含量与凋落物养分含量和归还量的线性相关分析
Figure 4-7 Linear relationships between soil nutrients concentration and nutrient traits in litterfall in typical and degraded evergreen broad-leaved forests

在继续对土壤养分含量与凋落物养分含量和养分归还量进行线性回归分析后，结果显示：在常绿阔叶林退化过程中，凋落物氮含量与土壤总氮含量间无显著线性相关关系（图 4-7 a），而凋落物氮归还量与土壤总氮含量间存在极显著的线性正相关（图 4-7 b）；凋落物磷含量和磷归还量均与土壤总磷含量间存在极显著的线性正相关关系（图 4-7 c;图 4-7 d）。这意味着凋落物对土壤养分含量的影响不仅表现在凋落物的养分含量大小上，更重要的表现在凋落物的养分总归还量上。也就是说，不同退化阶段的植物群落具有不同的种类组成和物种数量，由于不同种类具有不同的凋落物性质和养分含量，即使某一群落的植物具有较高的凋落物养分含量，但当此种类在群落中所占比例较小，以及该群落本身地上生物量较低的情况下，整个群落的凋落物凋落量也就较低，也就导致了凋落物养分归还量的下降。因此，对某一群落来说，单单具有较高的凋落物养分含量不足以造成土壤养分含量的显著提高，土壤养分含量的大小更依赖于与群落结构特征相关的凋落物总归还量。

土壤无机氮含量反映了土壤可利用性养分的可获得性大小。通过凋落物特性和土壤无机氮含量的线性回归分析发现，土壤硝态氮含量与凋落物各特征间均无显著相关关系（图 4-8 d-f），这主要与硝态氮的易挥发，易流失，易渗漏，以及易反硝化等因素有关。相反，土壤铵态氮含量与凋落物量、凋落物氮含量和凋落物氮素归还量间存在显著的线性负相关关系（图 4-8 a-c），表明凋落物凋落量越大，氮素含量越高，以及氮素归还量越大，土壤的无机氮含量，尤其是氨态氮含量反而越小。

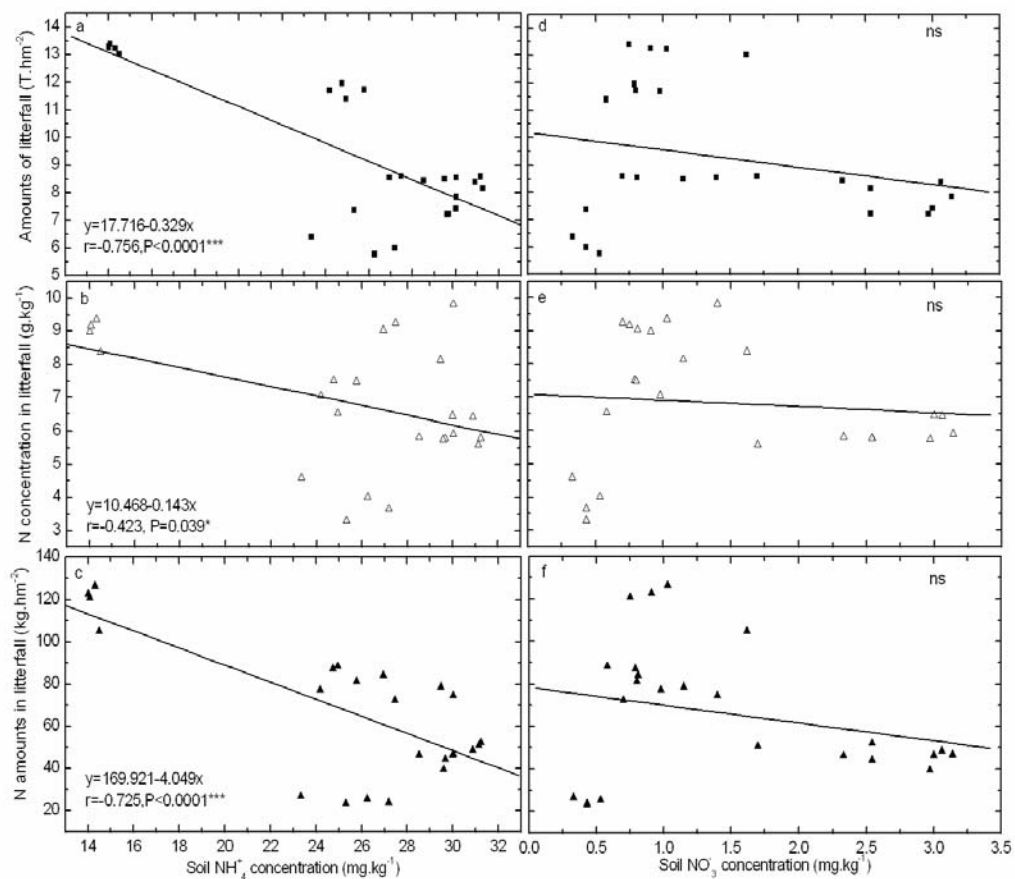


图 4-8 常绿阔叶林及其退化群落土壤无机氮含量与凋落物特征的线性相关分析
Figure 4-8 Linear relationships between soil inorganic N concentration and litterfall traits in typical and degraded evergreen broad-leaved forests

从表面看，以上结论虽与通常对此问题的定性理解不够一致，但在深入分析群落结构等变化过程后可以发现，该现象的存在是合理的。在本论文研究对象中，凋落量大、氮素含量和归还量高的群落主要为常绿阔叶林栲树群落（群落结构相对复杂），该群落恰好相对其它退化群落具有较低的土壤氨氮含量（见第 3 章，2.1）。土壤铵态氮含量较低一方面是由于群落结构郁闭，林内光照和温度相对其它群落较低，从而使得氮素氨化速率下降；其次，该群落土壤氮素硝化速率极高，远远高于其它群落（第 3 章），硝化速率的提高意味着消耗更多的氨氮资源，因此导致了土壤氨氮含量的下降。

第3章的研究表明,在常绿阔叶林退化过程中,对土壤氮素矿化速率差异具有重要影响的是植被类型和群落结构特征差异,即:阔叶、落叶和针叶树种等不同植物生活型在群落中所占的比例大小对土壤氮素的矿化速率和矿化速率具有重要影响,不同植物群落的养分归还特征是决定土壤氮素矿化/硝化特征的主要因素之一。

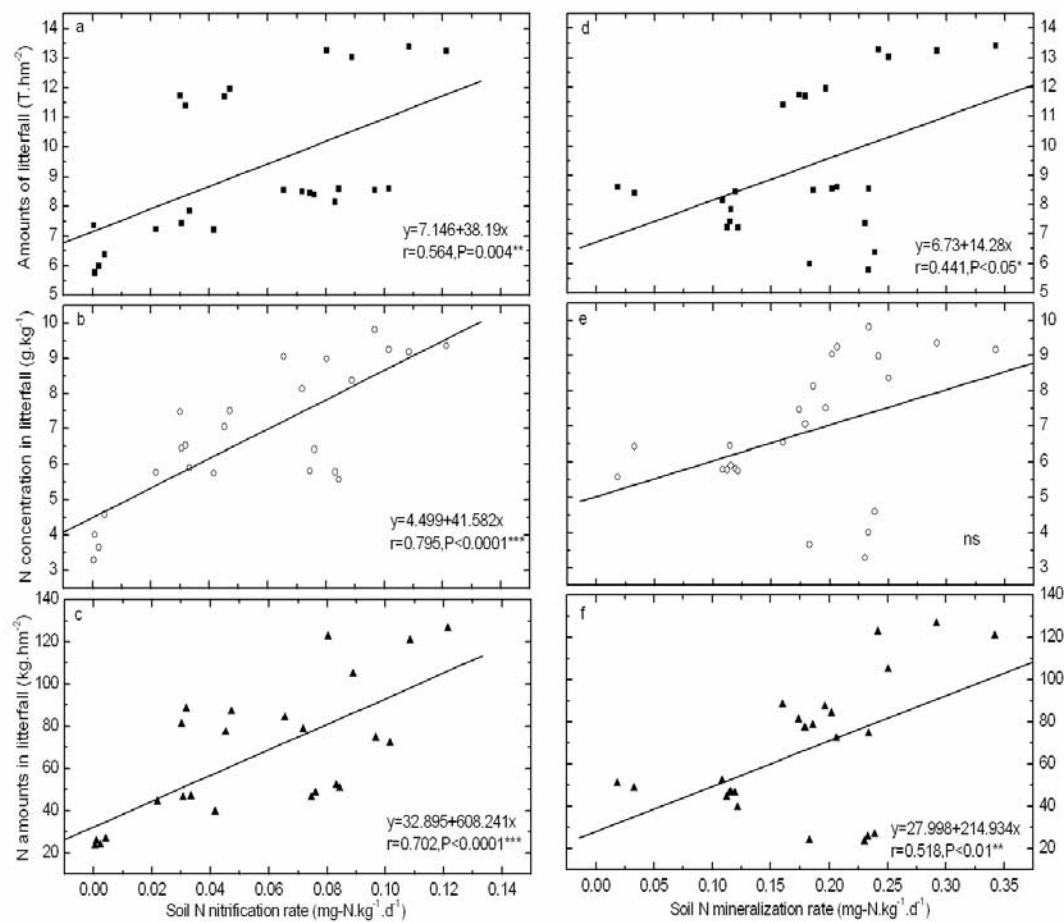


图 4-9 常绿阔叶林及其退化群落土壤氮素矿化/硝化速率与凋落物特征的线性相关分析
Figure 4-9 Linear relationships between soil nitrogen mineralization/nitrification rate and litterfall traits in typical and degraded evergreen broad-leaved forests

在对不同退化阶段植物群落的凋落物特征与土壤氮素的矿化/硝化特征进行线性相关分析后发现,土壤氮素的矿化/硝化速率与植物群落凋落物凋落量、养分含量和养分归还量间均在显著的线性正相关关系(图 4-9a,b,c,d,f)或接近线性正相关(图 4-9e)。这表明地上植物群落的凋落物特征对土壤氮素的矿化/硝化特征具有显著影响,以往的研究显示,在影响氮素矿化/硝化的诸多因素中,除温度和湿度等非生物因素外,植物群落的物种组成和群落动态是控制土壤氮素转化的重要生物性因素(苏波等, 2002),不同植物种通过对遮荫状况、生物固氮以及凋落物产量和质量等方式来影响土壤的养分循环过程(Braisa et al., 2002)。

凋落物是土壤氮素矿化的主要物质来源之一,因此,凋落物特性对土壤氮素的矿化/硝

化特征具有显著影响。在常绿阔叶林退化过程中,植物群落结构趋于简单化,凋落物数量显著下降,凋落物养分含量和养分归还量也随着显著降低,因而显著降低了土壤氮素矿化的物质来源。虽然退化群落具有较高的光照和土壤温度,一定程度上能够提高氮素的矿化/硝化速率,但从本研究来看,对土壤氮素矿化特征起决定作用的仍然为凋落物质量和数量,植物群落归还的优质凋落物数量和质量对土壤氮素的矿化/硝化速率的影响程度大于非生物因素的影响,这与第3章的研究结论一致。由此可见,在常绿阔叶林退化过程中,正是由于不同植物种类在养分归还特征上的巨大差异,从而导致了植物群落对土壤养分归还数量和质量的巨大差异,进而导致了土壤氮素周转,尤其是氮素的矿化/硝化过程的不同,并进而影响土壤的养分库大小。

2.3.2 地表凋落物层特征与土壤养分动态的关系

通过对常绿阔叶林典型群落和退化群落凋落物层生物量与土壤氮磷养分含量、土壤氮素的氨化、硝化和矿化速率,以及凋落物凋落量的线性回归分析发现,地表凋落物层生物量仅与土壤硝态氮含量(图4-10d)、土壤氮素硝化速率(图4-10f)间具有显著线性负相关关系,与植物群落凋落物凋落量间具有显著线性正相关关系(图4-10h),而与土壤总氮含量、总磷含量、土壤铵态氮含量、土壤氮素氨化速率和氮素矿化速率间均无显著线性关系。这表明,森林地表凋落物现存量大小对土壤氮素的硝化速率和硝态氮含量具有重要影响,凋落物层现存量越小,土壤硝化速率越高,土壤硝态氮含量越高,如第3章所述,此状况易导致土壤氮素的流失和渗漏,从而加剧土壤氮素的亏损和土壤的退化进程,反之亦然。由此可见,森林地表凋落物层现存量大小对于土壤氮素的硝化速率和硝态氮含量具有重要影响,是维持林地土壤的氮素贮存的重要手段之一。

在将凋落物层氮素含量和土壤氮素含量,氮素氨化、硝化和矿化速率以及植物群落凋落物氮素含量和数量进行线性回归分析后发现,凋落物层氮素含量与土壤氮素氨化速率(图4-11d)和矿化速率(图4-11f)间存在显著线性负相关关系,而与土壤总氮含量(图4-11a)、无机氮含量(图4-11b,c)和氮素硝化速率(图4-11e)间无显著线性相关关系。这表明,凋落物层氮素含量越高,反而不利于土壤氮素的氨化进程,在本研究地区,由于土壤氮素矿化的主要贡献来源于氨化过程(第3章),因此,凋落物层氮素含量与土壤氮素矿化速率间也存在着显著的线性负相关关系,即:如果凋落物层的氮素含量越高,越不利于土壤氮素的矿化,例如,木荷-马尾松群落和马尾松群落土壤氮素矿化速率显著低于栲树群落和木荷群落,但凋落物层氮素含量却显著高于后者。

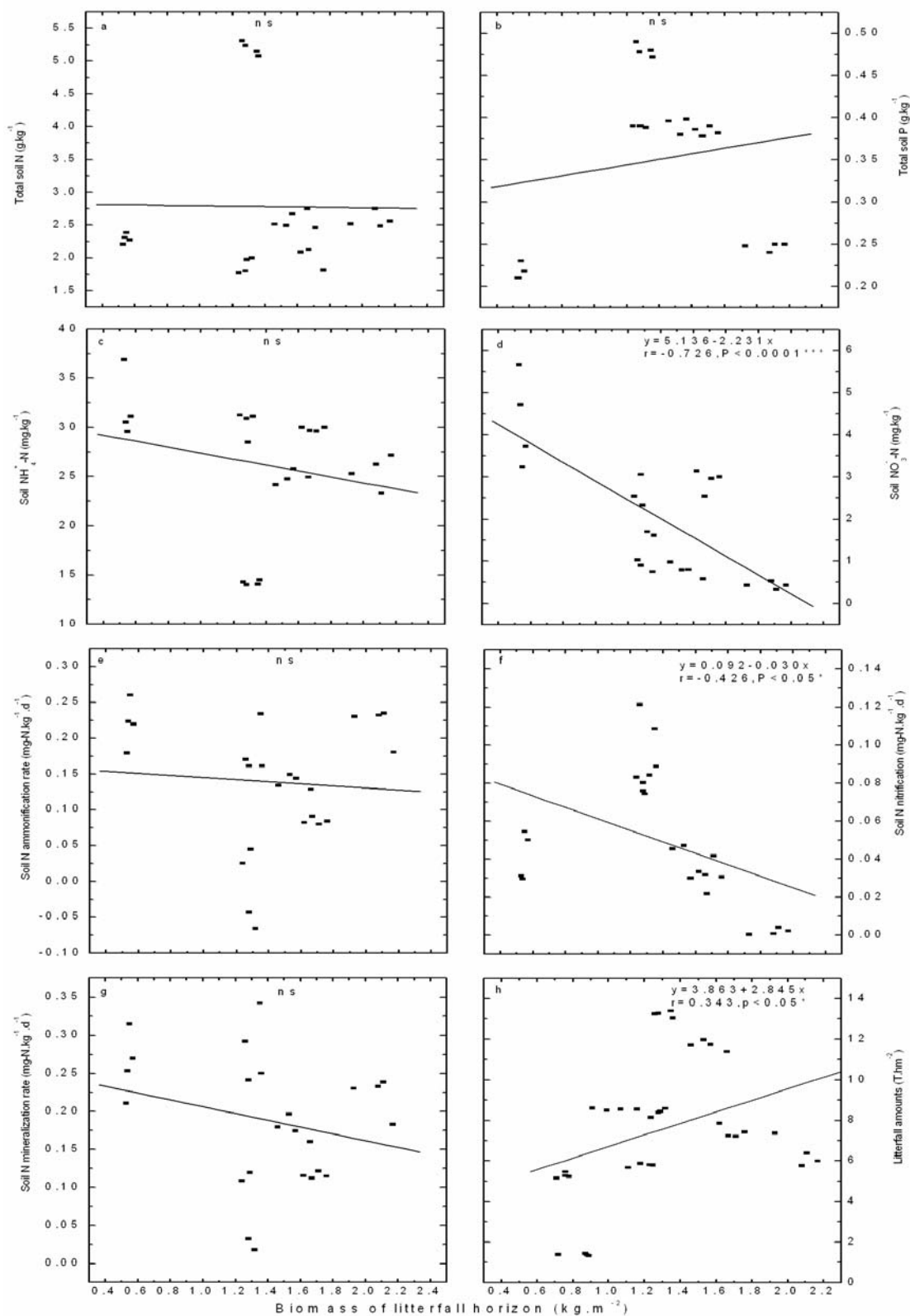


图 4-10 常绿阔叶林凋落物层生物量与土壤养分含量、氮素矿化/硝化速率和凋落物凋落量的线性相关分析
Figure 4-10 Linear relationships between biomass of forest floor and soil nutrient concentration, nitrogen mineralization/nitrification and litterfall amounts in evergreen broad-leaved forests

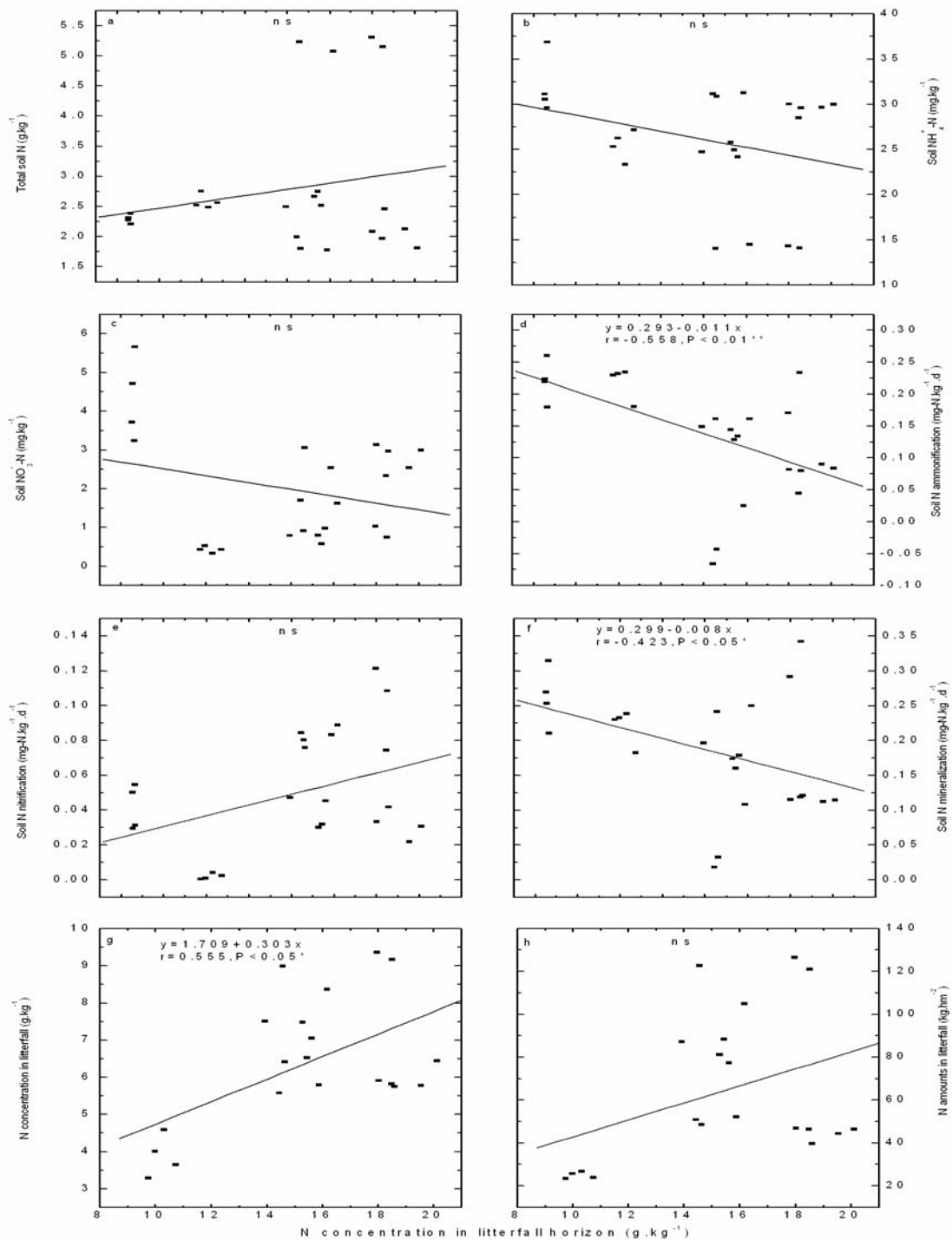


图 4-11 常绿阔叶林凋落物层氮素含量与土壤氮素特征和凋落物氮素特征的线性相关分析

Figure 4-11 Linear relationships between nitrogen concentration of forest floor and soil nitrogen traits and nitrogen traits of litterfall in evergreen broad-leaved forests

造成此现象的原因主要与凋落物层分解过程中凋落物的性质和所处的环境等因素有关，凋落物自凋落开始起就处于分解状态，其分解程度不仅与凋落物自身的质量有关（如 C:N，木质素:N 等），也与所处群落的土壤性质（如土壤动物、微生物和有机质）有关。本研究中，

马尾松针叶氮素含量低, C:N 高, 因此, 分解缓慢, 积累在地表的凋落物数量也多, 在其分解过程中, 在土壤动物和微生物等的参与下, 无论凋落物的粉碎, 还是木质素和碳素的降解都需要首先从土壤中固持大量的氮素, 土壤氮素被大量固持在土壤动物和微生物等有机体中和凋落物中, 因此, 大大抑制了土壤氮素的可供性水平, 显然也大大降低了土壤氮素的氮化和矿化速率, 从而增加了凋落物层的氮素含量。与之相反, 栲树群落和木荷群落的凋落物相对马尾松具有高的养分含量和低的 C:N, 因此, 其分解过程中土壤动物和微生物对土壤氮素的依赖程度较小, 从土壤中固持的氮素也相对较少, 从长期来看, 有利于土壤氮素的积累和氮素的矿化速率, 加速了土壤氮库向无机氮的转化, 从而有利于增加土壤无机氮库和可供植物吸收的有效氮库。因此, 与马尾松凋落物层相比, 栲树群落和木荷群落凋落物层从土壤固持的氮素含量较少, 从而最终表现出凋落物层氮含量低于马尾松群落的特征。

另外, 本研究显示, 凋落物层氮素含量与植物群落凋落物氮素含量存在显著线性正相关 (图 4-11g), 与植物群落凋落物氮素凋落量间无显著线性关系 (图 4-11h), 这与前面有关凋落物层现存量 and 植物群落凋落物凋落量具有显著线性正相关关系的结论一致。也就是说, 植物群落凋落物凋落量越大、氮素含量越高, 地表凋落物层凋落物的积累也越多, 凋落物层的氮素含量也越高, 由此可见, 凋落物层氮素含量主要与植物群落凋落物的氮含量有关, 而与氮凋落量无关。所以, 从上面的论述可知, 凋落物层氮含量主要与其凋落物质量决定, 这种性质不仅依赖于凋落物自身的 C:N, 更依赖于分解过程中与土壤氮素的相互迁移动态。

在进一步将地表凋落物层氮贮量与以上土壤氮素特征和植物群落凋落物氮素特征进行线性回归后, 结果显示: 凋落物层氮贮量也与土壤氮素氮化速率 (图 4-12d) 和矿化速率间 (图 4-12f) 存在显著线性负相关关系, 表现出了和凋落物层氮含量线性回归结果类似的特征, 其原因和机制在这里不再详述。另外, 回归分析结果表明, 凋落物层氮贮量与土壤硝态氮含量间存在显著线性负相关关系 (图 4-12c), 而与其它氮素含量间无显著线性相关关系, 意味着氮素在凋落物层贮存越多, 土壤硝态氮素的含量愈少, 而当凋落物层氮素贮量较少的情况下, 土壤氮素更多是以硝态氮的形式存在, 从而增加了系统氮素损失的风险和潜力。

如图 4-13 所示, 无论对于凋落物层磷素含量, 还是对于凋落物层磷贮量而言, 其与土壤磷素含量、植物群落凋落物磷含量和磷归还量间均无显著线性相关关系, 这表明凋落物层磷素特征、植物群落凋落物磷素特征和土壤磷素特征三者间不具有简单的线性关系, 这主要与磷素的特征有关, 即: 磷素的来源比较单一, 主要依赖于岩石淋溶和风化等的结果, 另外, 也跟磷素迁移的复杂特征有关。

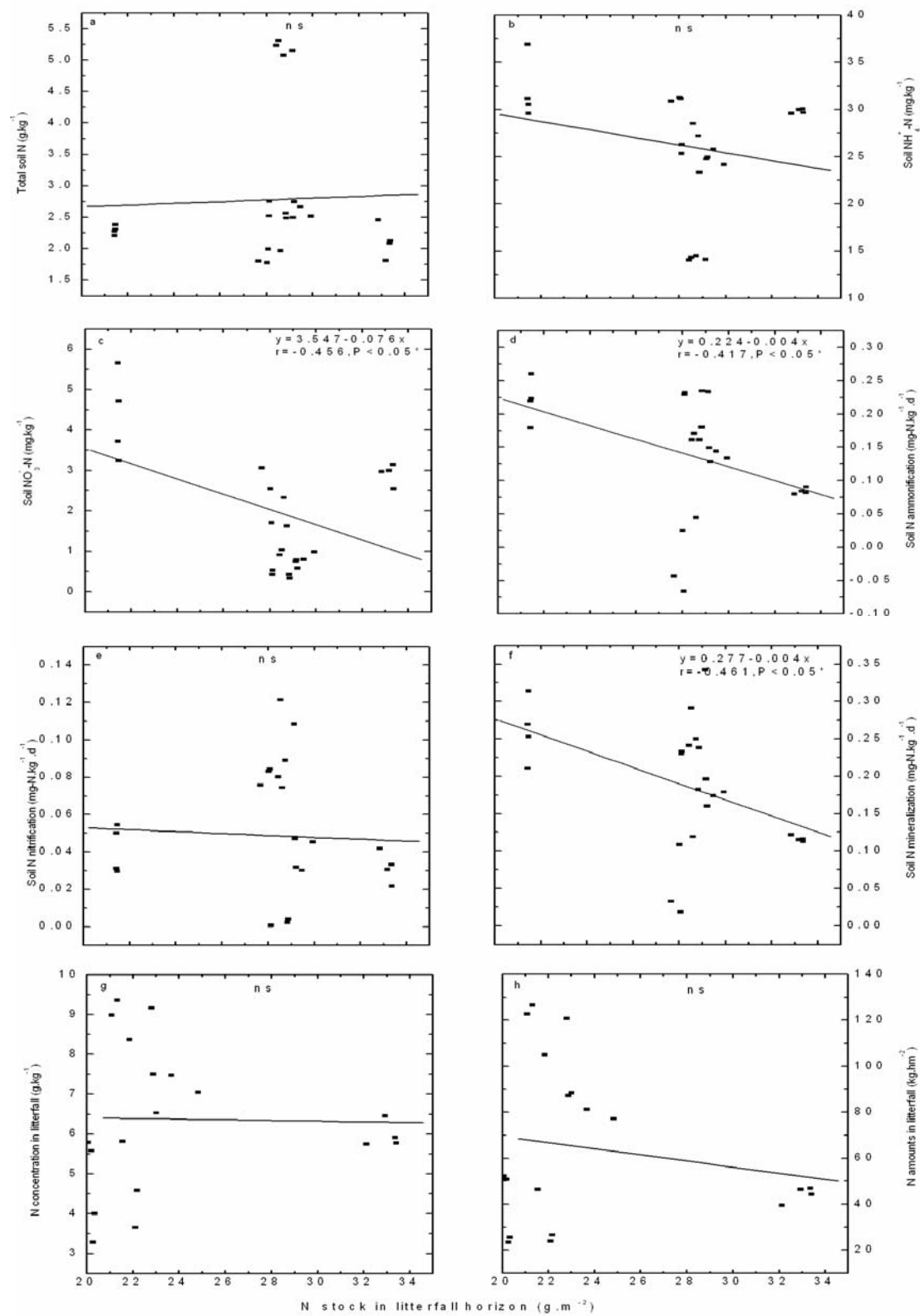


图 4-12 常绿阔叶林凋落物层氮素贮量与土壤氮素特征和凋落物氮素特征的线性相关分析
Figure 4-12 Linear relationships between nitrogen stock of forest floor and soil nitrogen traits and nitrogen traits of litterfall in evergreen broad-leaved forests

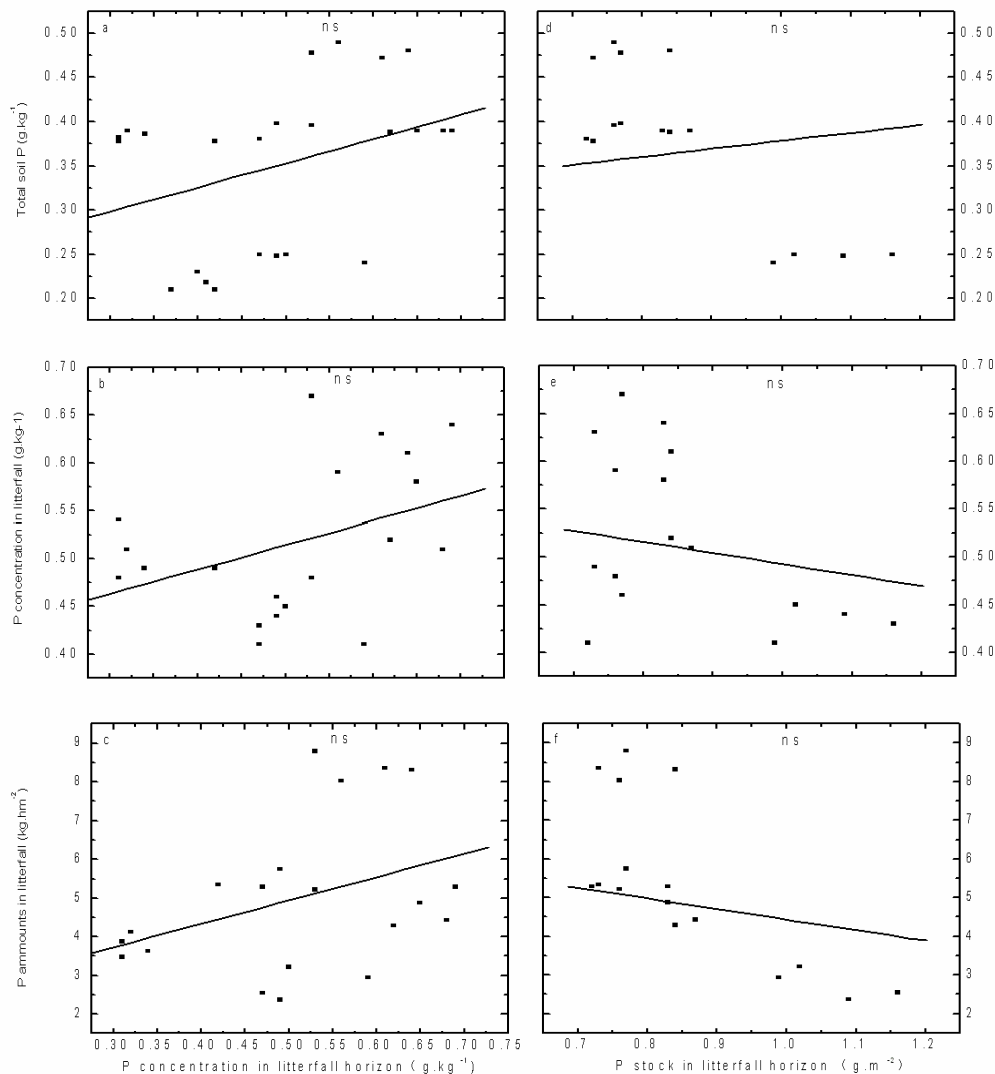


图 4-13 常绿阔叶林凋落物层磷素特征与土壤磷素特征和凋落物磷素特征的线性相关分析
Figure 4-13 Linear relationships between phosphorus traits of forest floor and soil phosphorus traits in evergreen broad-leaved forests

从本章研究可以看出，地表凋落物是土壤氮素矿化的主要物质来源之一，因此，凋落物特性对土壤氮素的矿化/硝化特征具有显著影响。在常绿阔叶林退化过程中，植物群落结构趋于简单化，凋落物数量显著下降，凋落物养分含量和养分归还量也随着显著降低，因而显著降低了土壤氮素矿化的物质来源。虽然退化群落具有较高的光照和土壤温度，一定程度上能够提高氮素的矿化/硝化速率，但从本研究来看，对土壤氮素矿化特征起决定作用的仍然为凋落物质量和数量，植物群落归还的优质凋落物数量和质量对土壤氮素的矿化/硝化速率的影响程度大于非生物因素的影响。由此可见，在常绿阔叶林退化过程中，正是由于不同植物种类在养分归还特征上的巨大差异，从而导致了植物群落对土壤养分归还数量和质量的巨

大差异，进而导致了土壤氮素周转，尤其是氮素的矿化/硝化过程的不同，并进而影响土壤的养分库大小。

3. 讨论

3.1 常绿阔叶林不同退化类型的凋落物特征

随着常绿阔叶林退化程度的增加，凋落物的凋落量显著降低，这一方面与群落物种组成改变有关，更重要的原因是群落结构发生改变后，进而诱发生态系统功能衰退导致的结果。常绿阔叶林退化过程伴随的是物种组成朝着单一化，群落结构朝着简单化，生境朝着旱生化的方向发展，其最终结果不但导致了生态系统结构的脆弱性，也导致了生态系统功能的衰退，这一特点可从凋落物凋落量的减少程度上得到充分反映。

从凋落物各组分来看，随着常绿阔叶林的退化进程，年凋落量总体上呈显著下降趋势（图4-1）。其中的一个显著特征是：凋落叶在不同退化阶段所占比例不同，越到退化后期凋落叶所占比例越大，而由其它组分组成的木质残体凋落物所占比例逐渐减少，凋落叶在退化初期群落对凋落物总量的贡献没有退化后期群落明显。在常绿阔叶林成熟群落和处于退化初期的群落中，凋落叶虽为凋落物的主要组分，但由其它成份组成的碎屑残体所占的比例超过凋落叶的数量，而在退化后期的各群落类型中，凋落叶成为绝对组分，而其它组分的数量大大降低。

在成熟群落阶段，群落种类组成多样，水平结构和垂直层次相对复杂，优势种栲树占据空间资源的能力极高，拥有极大的凋落物物质来源，尤其是随着群落群落成熟度的提高，木质残体碎屑的凋落来源更为丰富，因此，凋落物的生产数量和成分也相对较多。在退化群落中，群落结构趋于简单化，群落高度降低，结构趋于稀疏，地上植被总的物质库显著降低，返还的凋落物数量也相应下降，尤其是退化群落大都为中幼龄林分，处于生长旺盛阶段，枯死的木质碎屑量较少，因此，该类型群落凋落物组成一般表现为凋落叶占主要成分。

另外，随着退化进程和优势种的更迭，群落的种类组成和数量减少，物种特性也发生了极大的改变，更多的针叶树种马尾松在群落中处于主导地位。由于此物种在适应养分贫瘠生境时采取了叶寿命长，养分重吸收率高，养分利用更多采用内循环形式等一系列养分利用策略，因而在其生活史中，往往是通过延长叶片在树冠的停留时间来实现以上目的，因此，这种特性在一定程度上降低了返还土壤凋落物的数量和质量。而在极度退化的灌丛和灌草丛中，优势种类虽然更替为落叶植物和草本植物，叶寿命短，理论上讲应当返还更多的凋落物，但由于其总生物量远远小于成熟森林群落，凋落物来源相对较小。

通常认为，群落内的有机碎屑等非生命生物量的增大是群落稳定的标志和象征，有机碎

屑是土壤微生物和土壤动物的主要物质来源，有机碎屑也为微生物提供生存环境，因此，有机碎屑的增加或减少是与群落内微生物的异氧呼吸紧密相联系的过程。群落中有机碎屑质量的大小是群落氮素停留水平的真实反映，有机碎屑的异氧氮库是群落养分循环的关键枢纽。同时，有机碎屑的分解过程极大的影响着森林群落的养分循环过程，是群落内氮素形态转化的载体和纽带，极大的影响着群落的动态、稳定性等。在本研究中，成熟群落有机碎屑量远远大于退化后期群落，尤其是树枝等凋落物组分显著高于退化群落。退化群落有机碎屑量的减少不但导致了微生物食物来源的减少，也使得其栖息地丧失，因而土壤异氧呼吸作用显著减小，土壤的异氧氮库下降，因此提供给植物可利用性氮素的能力也大大降低，进而导致了生态系统功能的衰退。

表4-2 中国亚热带常绿阔叶林及退化群落凋落物的年凋落量
Table 4-2 Annual amounts of litterfall in evergreen broad-leaved forest and it's degraded community in subtropical China(t.hm⁻²)

森林类型 Forest types	群落类型 Community	年凋落量 Annual amounts	资料来源 Source of references
常绿阔叶林 Evergreen	栲树群落 <i>Castanopsis fagesii</i> Comm.	9.27(13.24, 5.31) [*]	本研究, 张庆费1999
Broad-leaved forest	格氏栲天然群落 <i>Castanopsis kawakamii</i> Comm.	11.01	(杨玉盛 <i>et al.</i> , 2003)
	格氏栲人工群落 <i>Castanopsis kawakamii</i> Plantation Comm.	9.54	(杨玉盛 <i>et al.</i> , 2003)
	黄果厚壳桂群落 <i>Cryptocarya concinna</i> Comm.	12.16	(蚁伟民 <i>et al.</i> , 1994)
	锥栗-木荷群落 <i>Castanopsis chinensis-Schima superba</i> Comm.	9.06	(翁轰 <i>et al.</i> , 1993)
	黄果厚壳桂群落 <i>Cryptocarya concinna</i> Comm.	8.28	(张德强 <i>et al.</i> , 2000)
	锥栗-木荷群落 <i>Castanopsis chinensis-Schima superba</i> Comm.	8.45	(官丽莉 <i>et al.</i> , 2004)
	青冈群落 <i>Cyclobalanopsis glauca</i> Comm.	5.5	(于明坚 <i>et al.</i> , 1996)
	木荷群落 <i>Schima superba</i> Comm.	7.94 (11.7, 4.18)	本研究, 张庆费1999
混交林 Mixed forest	木荷-马尾松群落 <i>Schima superba-Pinus massoniana</i> Comm.	5.9 (8.39, 3.41)	本研究, 张庆费1999
	马尾松-火力楠群落 <i>Pinus massoniana-Michelia macclurei</i> Comm.	6.28	(张家武, 1993)
针叶林 Coniferous forest	马尾松群落 <i>Pinus massoniana</i> Comm.	5.26 (7.43, 3.09)	本研究, 张庆费1999
	马尾松群落 <i>Pinus massoniana</i> Comm.	2.7	(翁轰 <i>et al.</i> , 1993)
	马尾松群落 <i>Pinus massoniana</i> Comm.	5.65	(张家武, 1993)
	马尾松群落 <i>Pinus massoniana</i> Comm.	5.48	(梁宏温 <i>et al.</i> , 1993)
	马尾松群落 <i>Pinus massoniana</i> Comm.	6.36	(杨细明, 2002)
	马尾松群落 <i>Pinus massoniana</i> Comm.	5.83	(黄承才 <i>et al.</i> , 2000)
	石栎-榿木群落 <i>Lithocarpus glaber-Loropetalum chinense</i> Comm.	4.47 (6.38, 2.55)	本研究, 张庆费1999

* a (b, c) :a为平均值; b为本研究值; c为1999年研究值; a is average value; b is the value in this study; c is the value in 1999

就同一地区的不同群落而言，同一年份内凋落量的差异除群落自身结构特征的影响外，还与群落所处的海拔、土壤养分状况等因素密切相关，而年际间的变化和区域间的变化则更多的受气候因素的控制，如台风的影响次数，干旱的胁迫等。本研究地位于浙东沿海，受东

南季风气候的强烈影响，在研究开展期间，台风曾三次从附近海域登陆，因此造成了各群落的凋落量普遍高于前期在同一地点研究时凋落量的水平(张庆费 *et al.*, 1999)，这既与该年份的气候特征有关，也与前期研究的方法有关（每三个月取样一次，分解造成损失，导致结果偏低）。同样，本研究的结果也稍高于国内其它同类型森林的凋落量（表4-2），但如果将本研究与前期研究的结果进行年际间的平均后，各群落的凋落量基本处于同类森林凋落量的变化范围内。比较后可以发现，即使同类型森林，在不同的地点，不同的年份变异程度都相当大，因此研究凋落物的凋落物量需要积累多年的数据才能说明问题。

3.2 常绿阔叶林退化对凋落物养分归还的影响

凋落物的主要生态意义在于将死有机体的养分元素归还给土壤，完成生态系统养分元素的生物循环，为森林生长提供所需的养分，这也是森林自肥作用的重要机制。在常绿阔叶林的退化过程中，凋落物数量、总氮与总磷归还量呈明显的递减趋势（图4-2），预示着生物循环速率减缓，森林土壤的自肥能力减弱。

常绿阔叶林退化过程中凋落物养分含量降低的原因主要可以归结为以下几个方面：第一，植物种类组成的改变，不同退化类型中不同生活型所占比例不同，常绿阔叶林成熟群落主要以常绿阔叶树栲树为主要优势种，该物种的特性是养分转移率低，凋落叶养分含量高；次生常绿阔叶林的主要优势种类为木荷，相对栲树该物种养分转移率有所提高，因而凋落叶的养分含量有所下降；次生针叶林的优势种类为马尾松，由于该物种具有相当高的养分转移率，因而造成了凋落叶的养分含量非常低；退化灌丛中的种类组成虽然也以常绿阔叶树种木荷、石栎和针叶树种马尾松等为主要优势种类，但群落凋落物的养分含量较低，可能与此类型生长旺盛，生产力较高，并且经常长期的砍伐干扰有关。第二，土壤养分含量的下降，植物体内的养分含量不仅可以反映植物对环境的适应性，同时可以表征植物生长环境的养分状况。本章的研究结论与第二章的结论一致，即：随着常绿阔叶林的退化，土壤养分库含量显著下降，凋落物的养分含量也显著下降，具体的相互关系将在后面讨论。

常绿阔叶林退化过程中凋落物养分归还量降低的原因除以上两因素外，更重要的原因是群落结构改变后凋落物总量下降所导致的结果。养分归还量是养分含量和凋落物总量共同作用的结果，因此，在常绿阔叶林退化过程中，凋落物养分归还量的下降是多种因素共同作用的结果。

在此变化过程中，比较特别的现象是：人工林凋落物的氮含量显著高于其它退化类型，甚至与成熟常绿阔叶林凋落物的氮含量水平相当（图 4-2），在进一步与相邻自然群落比较

后发现,人工林凋落物氮含量显著高于比邻自然群落,尤其是有过施肥措施的毛竹群落和杨梅群落(图 4-3)。由此可见,人工林植物对施肥措施的响应程度相当高,人工施肥极大的促进了植物对氮素的吸收,这与第二章的研究结果是一致的,即:人工林群落土壤的养分含量反而比较低,主要是由于人工林植物种类对养分的需求程度较高而导致的。

从人工林凋落物的养分归还量来看,其总量与次生针叶林的归还水平相当(图 4-2),在进一步与相邻自然群落比较发现,人工林凋落物养分归还量均显著低于相邻自然群落(图 4-3)。如前所述,人工林凋落物养分含量高于自然群落,但是,凋落物归还总量反而低于自然群落,这主要与人工林凋落物凋落量较低有关。造成人工林凋落量下降的主要原因与该类森林的林分大小和属性有关,人工林一般都为用材或经济林,植物生长旺盛,枯死物较少;另外,人工林管理强度都比较高,人类干扰严重,这些因素均导致了群落凋落量的下降,此特征类似于前面所论述灌丛类型的凋落特征。

3.3 常绿阔叶林退化对凋落物层特征的影响

在常绿阔叶林退化过程中,随着植物群落种类组成的改变,凋落物的数量和养分特征发生了极大的改变,同时,随着诸如土壤性质、光线和温度等生境因素的差异,导致了凋落物在地面积累动态的显著差异。

通过本研究发现,随着常绿阔叶林的退化进程,地表凋落物层生物量的分布特征为:退化初期的成熟常绿阔叶林、次生常绿阔叶林和次生针叶林间无显著差异,现存量大小居于中等地位,在灌丛类型达到最高值,在人工林和灌草丛阶段最低(图 4-4A)。灌丛类型地表凋落物层生物量最高的原因主要为:该类型经常受人类砍伐干扰影响,大量的凋落物,尤其是小枯枝等滞留在地面,导致凋落物的积累量增加,而其它类型地面凋落物层凋落物的主要组成成为凋落叶,因此,灌丛类型地表凋落物现存量最高。次生常绿阔叶林和次生针叶林凋落物层生物量大小与成熟常绿阔叶林相当,主要是由于此两类型的主要优势种类为马尾松和木荷,其凋落叶相对栲树养分含量低,分解慢,因而大量滞留在地面,周转较慢,使得该类型凋落物层现存量增加;相反,成熟常绿阔叶林优势种类栲树凋落叶养分含量高,分解迅速,地面凋落物层周转也较快,在这两方面因素的共同作用下,从而使得成熟常绿阔叶林和此两类型间凋落物层现存量无显著差异。人工林和灌草丛地表凋落物层生物量显著下降的原因显而易见,首先,此类型本身凋落物凋落量较小,尤其是灌草丛;另外,长期的人工管理措施,如地面清理等使得地表凋落物很难长期保留。

地表凋落物层氮含量总体上随着退化进程显著下降,次生常绿阔叶林较之成熟常绿阔叶

林下降显著，与灌丛和人工林持平，且无显著差异，而次生针叶林则与成熟常绿阔叶林间无显著差异，灌丛最低（图 4-4B）。氮贮量也随退化进程显著下降，在次生针叶林阶段最高，其次为成熟常绿阔叶林和灌丛，次生常绿阔叶林居中，人工林和灌丛最小（图 4-4C）。次生针叶林凋落物层氮含量和氮贮量居高主要与马尾松的针叶特性有关，如前所述，马尾松针叶本身氮含量低，相对阔叶树种分解慢，因而在地面大量滞留，在其分解过程中，需要从土壤首先固持大量的氮素，因而使其凋落物层氮含量显著增加，这也可从第 2 章和第 3 章有关土壤氮库和氮素矿化的研究中得到证实；另外，由于该类型凋落物层本身现存量较大，从而使得氮贮量显著增加，基本达到甚至超过成熟常绿阔叶林凋落物层的氮含量和氮贮量水平。同理，灌丛类型虽然氮含量居于中等，但氮贮量较高，这也与该类型凋落物层现存量较高有关，即较大的生物量必然增加氮素的贮存量。次生常绿阔叶林凋落物层氮含量低于次生针叶林，主要与次生针叶林凋落物层的特性有关。

就地表凋落物层磷含量而言，主要可以分为两个等级，即：在成熟常绿阔叶林和人工林间最高，其次分别为剩余类型（图 4-4D）。磷贮量在灌丛最高，其次分别为成熟常绿阔叶林、次生针叶林、人工林和次生常绿阔叶林，灌丛最低（图 4-4E）。如第 2 章所述，由于在本地区的退化群落中，磷素并非限制植物生长的主要养分元素，因此，植物群落凋落物层的磷素含量大都不具有显著差异，例如：一些退化严重的群落类型反而具有较高的凋落物层磷含量。至于凋落物层磷素贮量的分布格局，基本与凋落物层生物量的分布格局一致，可见，凋落物层磷贮量主要是由凋落物层现存量所决定，如灌丛类型不但具有最大的凋落物现存量，也具有最大的磷贮量。

凋落物层磷含量的另一个显著特征是：人工林含量最高，究其原因，主要为毛竹林凋落物层的磷含量最高，比杨梅和杉木群落高 2 倍以上，但是，通过调查访问发现，毛竹林未有过施用磷肥的措施，这也可从土壤磷素分析研究中得到证实（第 2 章），由此可见，毛竹林凋落物层磷含量高可能与毛竹的自身的生物学特性有关。通过对毛竹群落凋落叶的分析（本章 2.1.4），以及本地区一个以箬竹为优势灌木的群落凋落物的分析发现，竹类植物凋落叶普遍磷含量较高，其土壤的质地和颜色与其它群落类型完全不同，磷含量也较高。因此，可以初步认为，本研究中人工林凋落物层的磷含量较高主要为毛竹群落特殊性所造成，对人工林而言不具有普遍性，而对于毛竹群落凋落叶磷含量的独特特性有待于另外开展深入研究。

在本研究中，将人工林群落与其比邻的自然群落进行对照比较后发现（图 4-5），三组人工林地表凋落物层生物量显著低于各自相对应的比邻自然群落（ $P < 0.05$ ）。地表凋落物层氮含量只有在杉木人工林发生了显著下降（ $P < 0.01$ ），而在毛竹群落和杨梅群落间无显著变

化 ($P>0.05$)；但是，三组人工林地表凋落物层的氮贮量与其对应的比邻自然群落相比，下降极其显著 ($P<0.001$)。人工林地表凋落物层生物量显著降低既与人工林自身凋落量较小有关，也与人工林的人工管理措施有关。由于杉木林无施肥措施，毛竹林和杨梅林均有施用氮肥的管理措施，因此，毛竹群落和杨梅群落地表凋落物层的氮含量水平基本接近比邻自然群落的水平，而杉木林则显著小于比邻的自然群落。对于氮贮量来说，由于人工林凋落物层现存量显著低于对应的自然群落，因此，三组人工林地表凋落物层的氮贮量也显著低于自然群落的水平。人工林地表凋落物层磷含量只有在杨梅群落未发生显著变化 ($P>0.05$)，其余两群落都有显著增加 ($P<0.05$)，与磷含量相反，地表凋落物层磷贮量在杉木和杨梅人工林群落发生了显著降低 ($P<0.05$)，而在毛竹群落变化不显著 ($P>0.05$)，对于该类型的具体变化原因前面已有论述，这里不再展开讨论。

第五章 常绿阔叶林退化过程中土壤养分限制特征的诊断

土壤养分限制和物种组成更替的关系非常密切,在养分梯度上任何一点的养分限制大小,不仅依赖于物种的生物学特征,还依赖于为满足植物最大的潜在生长率所需要养分的丰富程度(Cordell *et al.*, 2001; Daufresne & Hedin, 2005; Grime, 1977; Miller *et al.*, 2005; Tanner *et al.*, 1998; Tilman, 1985; Vitousek, 1999)。因此,具体地点不同养分元素的限制作用,不仅对该立地上植物种类的生态学特征具有重要影响,也对植物群落的种类组成特征具有极强的选择作用(Andersen *et al.*, 2004; Elser *et al.*, 2000),另外,它还是植被动态,以及生态系统生产力等功能特征表现水平的强大驱动力(Andersen *et al.*, 2004; Venterink *et al.*, 2003)。

可利用氮和磷通常是限制植物生长的重要决定性因子(Niklas *et al.*, 2005; Reich & Oleksyn, 2004; Tanner *et al.*, 1998; Vitousek, 1999),一般认为,温带森林和北方森林的生产力都受到氮素的限制,而热带雨林和亚热带常绿林的生产力普遍受到磷的限制作用(Aerts & Chapin, 2000; Aerts *et al.*, 2003; Birk & Vitousek, 1986)。土壤氮磷养分对植物生长的限制性大小,通常可以通过植被的N:P大小来反映(Güsewell, 2004; Güsewell *et al.*, 2003; Koerselman & Meuleman, 1996; Tessier & Raynal, 2003; Verhoeven *et al.*, 1996)。研究显示,当植被的N:P含量小于14时,则表明群落受到了氮素的限制,而大于16时,则反映群落受到了磷素的限制作用,介于两者中间表明群落受到氮磷元素的共同限制作用(Drenovsky & Richards, 2004; Güsewell *et al.*, 2003; Koerselman & Meuleman, 1996; Verhoeven *et al.*, 1996),因此,植被的N:P含量被广泛用来诊断植物个体、群落和生态系统的氮磷养分限制格局(Güsewell, 2004; Zhang *et al.*, 2003, 2004)。

另外,由于土壤养分限制对植物群落的结构组成和植被动态等具有选择压力,因此,植物在适应不同的养分限制特征时,也形成了不同的养分利用策略,不同养分限制下的植物群落必然具有不同的养分利用效率(nutrient use efficiency, NUE)和资源响应效率。养分利用效率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(Bridgham *et al.*, 1995; Knops *et al.*, 1997; Pastor & Bridgham, 1999)。养分利用效率可以简单的定义为植物吸收单位养分所能产生的生物量,它经常被用于研究多年生植物对于不同养分可获得性水平的一种适应对策(Aerts, 1990; Aerts & Chapin, 2000; Harrington *et al.*, 2001; 苏波等, 2000)。显然,在相

同的土壤养分条件下, 养分利用效率高的植物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是植物适应养分贫瘠环境的一种重要竞争策略(Bridgham *et al.*, 1995; Knops *et al.*, 1997; Pastor & Bridgham, 1999), 例如: 植物群落的高养分利用效率间接反映了其生长环境的养分限制性较大, 相反, 低养分利用效率间接表示该生境植物生长受养分胁迫的压力较小 (Aerts & Chapin, 2000; Birk & Vitousek, 1986; Bridgham *et al.*, 1995; Chapin, 1980; Pastor & Bridgham, 1999)。

植物群落的资源响应效率, 是指群落内土壤养分库养分总量供应水平下, 群落的生产力大小, 即干物质生产量。它反映了土壤资源维持植物群落生产的潜力。通过群落养分利用效率和资源响应效率的比较, 可以估计群落内植物吸收 (uptake) 资源能力的大小, 也可以反映土壤养分的有效性水平, 例如, 土壤养分元素含量高, 而群落的养分利用效率仍然较高, 则证明土壤的养分有效性差, 植物难以有效吸收养分(Herbert & Fownes, 1999; Hiremath & Ewel, 2001)。

对常绿阔叶林而言, 如前几章的研究结果所论述的那样, 在不同人类干扰方式的影响下, 随着土壤养分库衰竭程度的增大, 以及土壤氮素矿化速率的下降, 植物群落的种类组成也发生了极大的改变, 同时, 植物返还土壤的养分数量和质量也发生了显著的降低, 进一步加剧了土壤养分的限制作用。而在这一系列变化过程中, 土壤氮磷的限制特征如何? 对物种组成、群落结构和群落动态具有怎样的影响, 植物群落的养分利用效率有怎样的差异, 以及常见植物种类采用了怎样的养分利用策略来适应不同养分的限制作用? 对这些问题我们仍然缺乏足够的了解。基于此, 本章分别以常绿阔叶林退化过程中不同植物群落的 N:P 特征, 以及植物群落的养分利用效率和资源响应效率为主要研究内容, 从植被对土壤养分限制的响应视角, 进一步诊断和揭示土壤养分库对植物群落生长的限制特征, 旨在为常绿阔叶林退化机理研究提供依据和解释。研究内容包括以下两个方面: 1) 常绿阔叶林退化过程中植物群落的 N:P 化学计量特征; 2) 退化常绿阔叶林植物群落的养分利用效率和资源响应效率。

1. 材料与方法

1.1 植物群落的N:P化学计量特征

1.1.1 植物群落N:P测定样本的确定

由于常绿阔叶林群落结构的复杂性, 本研究中植物群落的 N:P 借用群落内优势种的 N:P 特征来表示, 优势种类的确定根据群落内物种的优势度为依据, 优势种类的 N:P 主要依据群

落内高大乔木冠层在生长旺季的叶片 N:P 特征。根据这个原则, 栲树群落选择的优势种类为栲树, 木荷群落为木荷、栲树、马尾松、苦槠和石栎, 木荷-马尾松群落为马尾松、木荷和苦槠, 马尾松群落为马尾松、木荷、苦槠和石栎, 灌丛为马尾松、木荷、苦槠、石栎和白栎, 木荷-米槠群落为木荷、米槠和栲树, 杉木群落为杉木, 毛竹群落为毛竹, 杨梅群落为杨梅。

为了更好的描述常绿阔叶林退化过程中植物群落 N:P 在物种水平的体现特征, 本研究也选择了常绿阔叶林退化各阶段均有分布的部分植物, 对其 N:P 特征进行了测量。这些种类一般为各退化阶段的优势种或伴生种, 乔木树种分别是栲树、木荷、马尾松、苦槠和石栎, 灌木种类为莲蕊茶、山矾和柃木。

1.1.2 样本采集和室内处理

对于高大乔木, 于 2004 年 7-8 月植物生长旺季, 在各典型群落随机选择生长良好的备选高大乔木 5 株, 利用攀登方法在树冠东、西、南、北和中部 5 个部位采集叶片生长旺盛的典型枝条, 连同叶片一起带回地面, 为了减小工作量, 在现场将每一种类同一个体 5 个枝条上所收集的新鲜叶片放在随身携带的托盘中进行合并, 待混匀后, 利用四分法选取一定数量的叶片, 装入纸袋, 并带回实验室备用。灌木叶片的采集在地面借助高枝剪完成, 叶片收集方法同上。

以上样品带回实验室后, 立刻放入烘箱进行杀青处理, 完毕后在 70℃ 恒温下烘干至恒重, 然后粉碎, 装瓶待分析, 氮磷养分的化学分析与第 4 章有关凋落物的处理类似。

1.2 植物群落的养分利用效率和资源响应效率

1.2.1 养分利用效率和资源响应效率的计算

养分利用效率(nutrient use efficiency, NUE), 是指群落内所有植物吸收单位养分所能制造的有机物的量, 本研究采用 Vitousek(1982, 1984)、Killingbeck(1996)和 Bridgham(1995)所定义的方法, 如下:

$$NUE_N = 1 / N_{litterfall}$$

$$NUE_P = 1 / P_{litterfall}$$

其中: NUE_N 和 NUE_P 分别表示一年中群落内所有植物对氮和磷的利用效率, $N_{litterfall}$ 和 $P_{litterfall}$ 分别表示一年内所有植物凋落物中氮和磷的含量。由于凋落物中的树枝等木质物不全是群落当年吸收单位养分后所生产的生物量, 因此这里的凋落物只包括凋落叶, 以及花果等碎屑。本研究在计算植物群落的年养分利用效率时, 所采用的凋落物养分含量是指群落内所有物种凋落物的平均值, 群落的养分利用效率则为所有物种的平均值。

资源响应效率(resource response efficiency, RRE), 是指在土壤养分库供应水平下, 群落

生产力的大小，即干物质生产量 (Bridgham *et al.*, 1995; Herbert & Fownes, 1999)。它反映了土壤养分资源维持植物群落生产的潜力。以氮为例，资源响应效率的计算方法如下：

$$RRE = B_{litterfall} / N_{pool}$$

式中：RRE表示在某种土壤养分资源供应水平下，一年内植物群落对该资源的响应效率； $B_{litterfall}$ 是指一年内植物群落在该资源供应水平下调落物的生物量； N_{pool} 是指土壤氮库大小，适用于不同养分元素或同一元素的不同形态，例如总氮、氨态氮和硝态氮等，在计算植物群落对不同形态养分元素的响应效率时，采用不同养分元素的养分库水平。在本研究中，所采用凋落物的生物量与计算养分利用效率时相同，即：不包括树枝等木质凋落物。其中年资源养分响应效率为一年内各重复样地间的平均值。

1.2.1 凋落物收集、室内分析及土壤养分库测定

凋落物收集和处理方法见第4章的有关实验方法。土壤养分库测定见第2章，土壤氮素矿化量测定见第3章的有关实验方法。

1.3 统计分析

统计分析采用单因素方差分析法（ANOVA）判断常绿阔叶林退化分别对群落N:P特征，以及群落养分利用效率和养分响应效率的影响，方差分析前，首先采用 X^2 检验判断各组数值是否满足正态分布以及方差是否具有齐性，如果不满足，则对相应数值进行Log转换以满足单因素方差分析的假定条件。方差分析结束后，采用Tukey检验进行各水平间均值的配对比较检验。方差分析过程中，将不同退化类型作为自变量，群落N:P特征、养分利用效率和资源响应效率作为因变量。另外，对于人工林和邻近自然群落间的N:P特征、养分利用效率和资源响应效率的对照比较采用t检验。最后，采用一元线性回归法判断养分利用效率和资源响应效率与土壤养分动态的关系，上述分析通过SPSS11.5 和Origin6.0 软件完成。

2. 结果

2.1 植物群落的N:P化学计量特征

2.1.1 常见植物种类的 N:P 化学计量特征

由图 5-1 可以看出，虽然各植物在同一退化阶段（同一群落内）的 N:P 大小不一，但从其在退化阶段总体的分布特征来看，都表现出了高度的一致性。在成熟常绿阔叶林，绝大多数种类的 N:P 都大于 16，而在次生针叶林（演替中期，或退化中期阶段），其 N:P 一般都在 14 与 16 之间，在灌丛类型有发生了上升，达到 16 以上。对 5 种乔木来说，无论各阶段的

主要优势种类，例如栲树、木荷与马尾松，还是各阶段均有分布的主要伴生种类，如苦槠和石栎，其在各退化阶段的 N:P 分布特征表现出了一致的变化趋势(图 5-1A,B)。而对生活型完全不同的三种灌木植物来说，其 N:P 分布特征也与高大乔木一样，表现出显著的一致性(图 5-1C)。由此可见，本研究中所涉及的优势乔木种类、伴生种类和灌木种类，都能很好地反映常绿阔叶林退化（或次生演替）过程中，植物群落的 N:P 分布特征和变化趋势。如前所述，这种现象意味着，这些常见种类的 N:P 分布特征都能很好地反映植物群落受氮磷养分元素的限制状况。

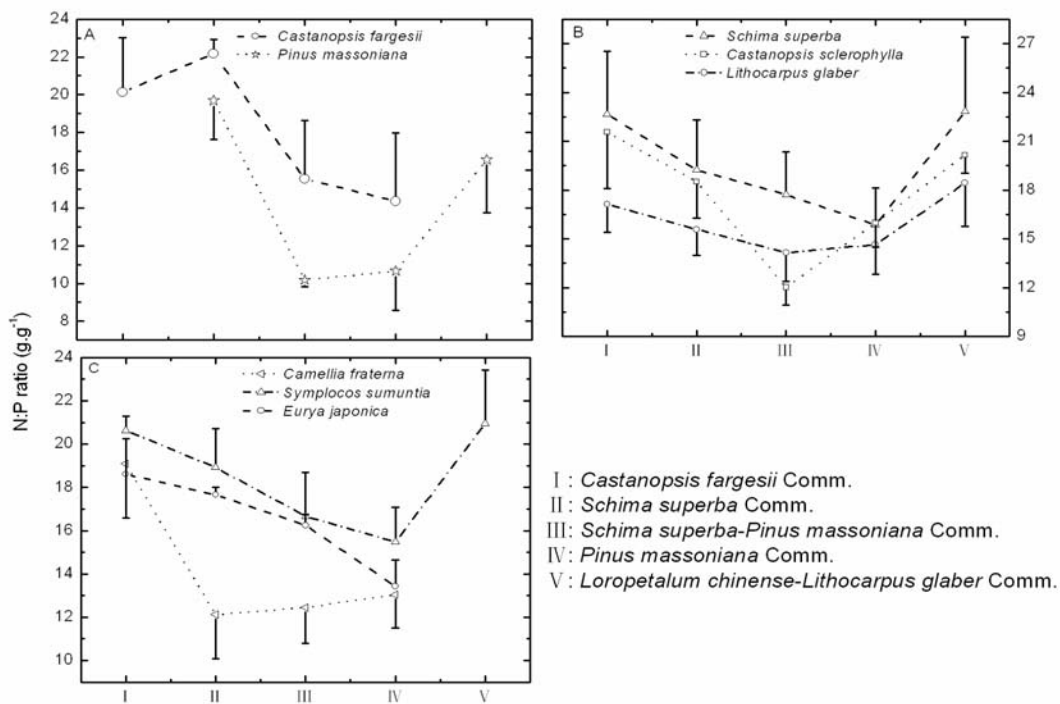


图 5-1 常绿阔叶林退化各阶段一些常见植物的 N:P 化学计量特征；数据为平均值(标准差)

Figure 5-1 N:P stoichiometry of common plant species in different stages along a degradation gradient in evergreen broad-leaved forests; Data are means (SD)

2. 1. 2 不同退化类型植物群落的 N:P 化学计量特征

从图 5-2 可以看出，常绿阔叶林的退化显著改变了植物群落的 N:P 特征，成熟常绿阔叶林(20.13)、次生常绿阔叶林(17.72)和灌丛(19.96)类型 N:P 均大于 17，只有次生针叶林(14.24)介于 14 和 16 之间，成对比校检验显示，成熟常绿阔叶林与、次生常绿阔叶林和灌丛类型间无显著差异($P > 0.05$)，但均与次生针叶林间具有极显著的差异($P < 0.001$)。

根据已有关于 N:P 的结论，本研究中次生针叶林的 N:P 介于 14 和 16 之间，且更接近于 14，意味着该类型植被的生产力同时受到氮素和磷素的共同限制作用，但以氮素的限制作用更为强烈，而其余三种类型的 N:P 都大于 16，一定程度上表明受到磷素的限制作用。

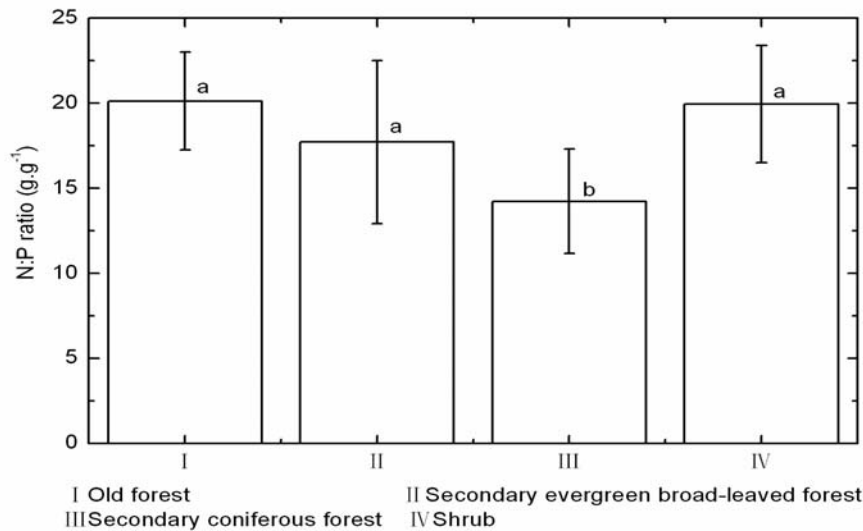


图 5-2 常绿阔叶林不同退化类型植物群落的 N:P 化学计量特征；数据为平均值(标准偏差)；同一组中标有不同字母表示存在显著性差异, $P < 0.05$ (Tukey test). Figure 5-2 N:P stoichiometry in typical and degraded evergreen broad-leaved forests; Data are means (SD); Different letters on the same column group indicate significant differences at $P < 0.05$ (Tukey test)

2.1.3 人工林与次生林 N:P 化学计量特征的比较

在对人工林群落与其比邻的次生群落的 N:P 特征进行对照比较后发现（图 5-3），除杨梅群落(22.24)外，其余两个人工林群落的 N:P 均显著低于其比邻的自然次生演替群落($P < 0.001$)，其中，杉木群落(9.72)和毛竹群落(8.71)均显著低于 14 ($P < 0.001$)，而杨梅群落显著高于 16 ($P < 0.001$)。这种现象表明，杉木和毛竹人工林群落的生产力受到氮素的极大限制，对于毛竹群落来说，即使在有施肥措施的情况下，氮素对植物群落的限制作用仍然非常强烈，甚至超过未施肥的杉木群落，这可能与毛竹生长迅速，消耗氮素过快的特性有关。与其相比，杨梅群落在施肥措施影响下，植物体中的 N:P 非常高，甚至达到了栲树群落(20.13)的水平，在与第 4 章有关杨梅群落凋落物的氮含量结合分析后发现，杨梅群落凋落物的氮含量远远低于毛竹群落，这表明，杨梅群落具有较高的氮素转移率，氮素利用非常充分，这种结果必然要求消耗同样比例大小的磷素，从而导致该类群落受到磷素的限制作用。

对杉木群落来说，由于该种类对土壤养分的消耗非常强烈，同时由于其凋落物氮素含量较低，凋落物难以分解，因此，不仅其土壤氮库含量显著低于比邻的自然群落，植物群落的 N:P 也显著低于自然群落，且远远小于 14，表明该类人工林受氮素的限制作用非常强烈。这也从杉木群落的生长状况方面得到反映，也能从对亚热带地区杉木人工林所开展的众多研究得到证实，即：杉木人工林对地力的消耗非常大，这种消耗可能更多地体现在对土壤氮素的消耗上。

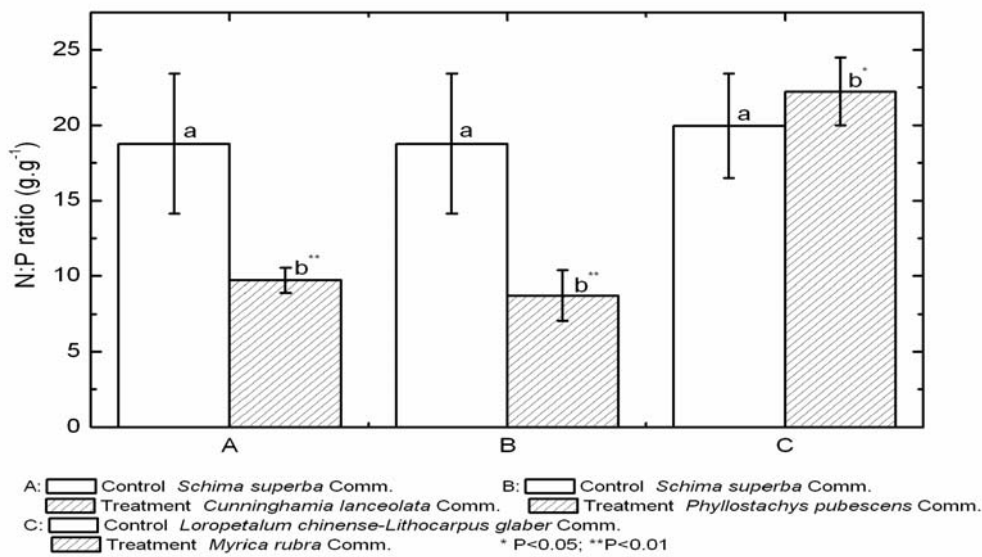


图 5-3 人工林与相邻自然群落 N: P 化学计量特征的差异; * 同一组中标有不同字母表示存在显著性差异
Figure 5-3 Differences of N:P stoichiometry between plantation and its' natural neighbour forest; Different letters on the same column group indicate significant differences

从以上对各类型人工林 N:P 特征与人工林管理措施,以及人工林植物特性的分析可以看出,人工林较之自然演替群落来说,由于生产需要导致的生物量输出过大,植物群落对养分的消耗超过了土壤的承载能力,即使在施肥措施的干预下,由于改变了土壤氮磷的平衡比例关系,因此,人工林普遍受到不同养分元素的限制作用。

2.2 植物群落的养分利用效率和资源响应效率

2.2.1 不同退化类型植物群落的养分利用效率与资源响应效率

从图 5-4 可以看出,常绿阔叶林的退化显著增加了植物群落的氮素利用效率和磷素利用效率,在成熟常绿阔叶林至灌丛类型的退化进程中,氮素利用效率显著增大(ANOVA: NUE_N , $df=3$, $F=670.03$, $P < 0.001$),成对比较检验显示,成熟常绿阔叶林与次生常绿阔叶林、次生针叶林和灌丛间均存在显著差异 ($P < 0.01$)。同时,在此退化过程中,各植物群落的磷素利用效率也呈现出了显著增大的趋势 (ANOVA: NUE_P , $df=3$, $F=811.84$, $P < 0.001$),进一步成对比较检验发现,成熟常绿阔叶林与次生常绿阔叶林的磷素利用效率间无显著差异 ($P < 0.01$),而其余各类型间均具有显著差异 ($P > 0.05$)。在与前几章的研究结果对比分析后可以发现,在常绿阔叶林退化过程中,植物群落养分利用效率的增大与土壤养分库含量下降密切相关,即:伴随土壤养分含量的下降,植物群落通过提高养分利用效率来适应养分库含量的减少。

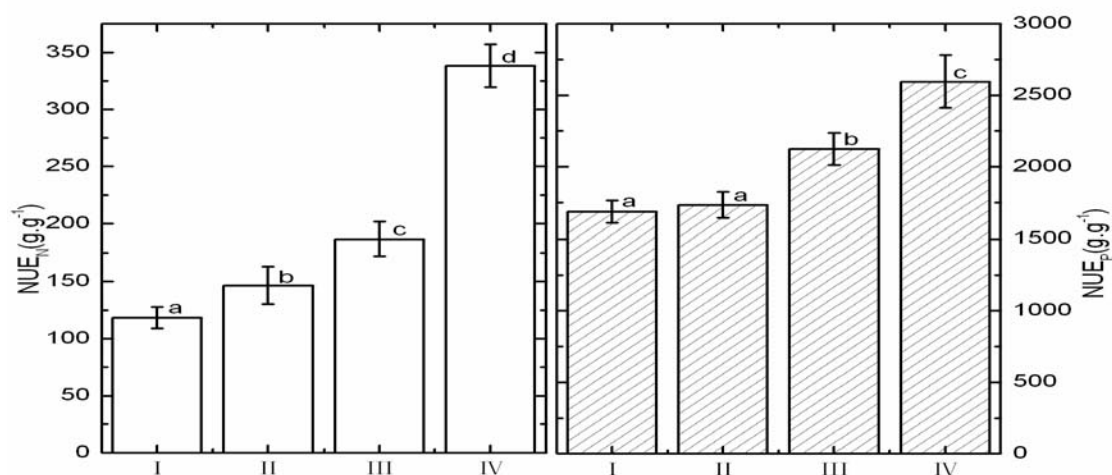


图 5-4 常绿阔叶林不同退化类型植物群落的养分利用效率；数据为平均值(标准偏差)；同一组中标有不同字母表示存在显著性差异, $P < 0.05$ (Tukey test). I: 成熟林 Old forest; II: 次生常绿阔叶林 Secondary evergreen broad-leaved forest; III: 次生针叶林 Secondary coniferous forest; IV: 灌丛 Shrub; Figure 5-4 Nutrients use efficiency in typical and degraded evergreen broad-leaved forests; Data are means (SD); Different letters on the same column group indicate significant differences at $P < 0.05$ (Tukey test)

在一定土壤总氮和总磷养分库供应水平下,常绿阔叶林退化植物群落对各养分的响应程度差异显著,同时,对同一养分来说,植物群落的响应程度也不同(图 5-5)。ANOVA 分析显示:常绿阔叶林退化过程中,各退化类型植物群落对土壤总氮的响应效率($df=3, F=17.71, P < 0.001$),对土壤总磷($df=3, F=31.93, P < 0.001$)的响应效率均发生了显著变化。

对土壤总氮响应效率最高的退化类型为次生针叶林(图 5-5A),其次为次生常绿阔叶林,但两者之间无显著性差异($P > 0.05$);另外,从图中可以看出,成熟常绿阔叶林和灌丛对土壤总氮的响应效率间也无显著差异($P > 0.05$),显著低于前两者($P < 0.01$)。从各退化类型对土壤总氮的响应效率可以看出,次生针叶林生产力主要受到总氮的限制作用,植物群落一定土壤总氮供应水平下,可以产生较高的生物量,相反,灌丛和成熟常绿阔叶林对土壤总氮供应水平的响应程度较小,即:该类群落受氮素的限制作用较小。

与对土壤总氮的响应效率恰好相反,各退化类型对土壤总磷的响应效率最高的则正好为灌丛和成熟常绿阔叶林(图 5-5B),且两者间无差异($P > 0.05$),显著高于次生针叶林和次生常绿阔叶林($P < 0.01$)。由此可见,常绿阔叶林各退化群落对土壤总氮和总磷的依赖水平完全相反,当某一植物群落对土壤总氮依赖程度较高时,就对土壤总磷的依赖程度降低,反之亦然。这种相关性与植被和土壤系统对氮素和磷素的选择性吸收与选择性限制作用有关,即:本章 2.2 所述植物群落的 N:P 化学计量特征有关,土壤氮素和磷素对植被生产力的限制会发生转化,典型常绿阔叶林和灌丛受到磷素的限制,因此磷素响应效率较高,而针叶林

和针阔混交林受到氮素的限制，所以氮素响应效率较高。通过氮磷响应效率的结果来看，也验证了本章有关植物群落 N:P 化学计量特征的结果。

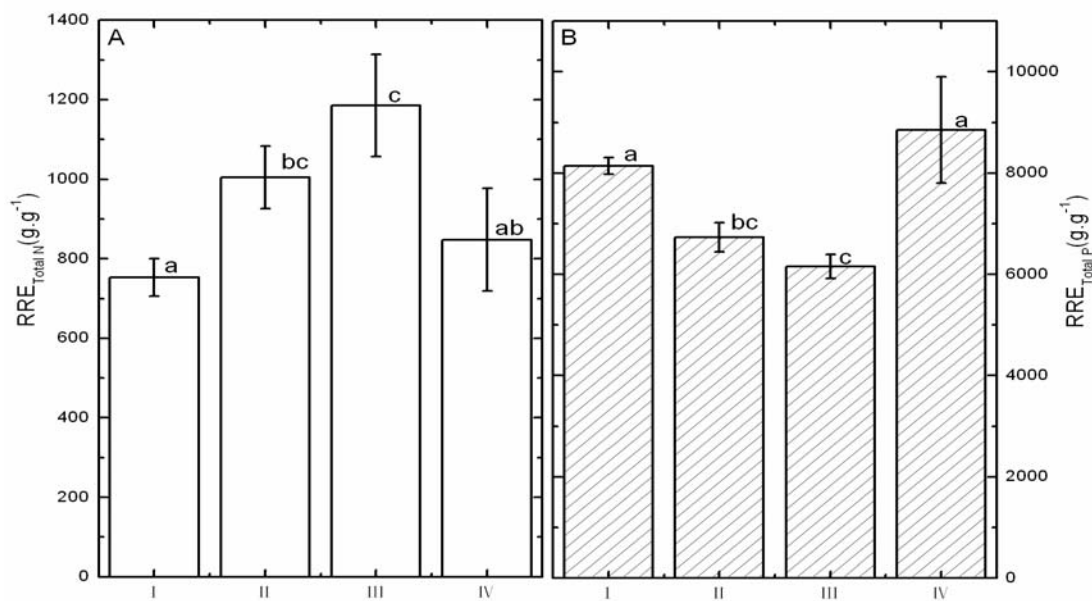


图 5-5 常绿阔叶林不同退化类型植物群落的养分资源响应效率；数据为平均值(标准偏差)；同一组中标有不同字母表示存在显著性差异， $P<0.05$ (Tukey test). I :成熟林 Old forest; II: 次生常绿阔叶林 Secondary evergreen broad-leaved forest; III: 次生针叶林 Secondary coniferous forest; IV: 灌丛 Shrub;Figure 5-5 Resources responsive efficiency in typical and degraded evergreen broad-leaved forests; Data are means (SD); Different letters on the same column group indicate significant differences at $P<0.05$ (Tukey test)

2.2.2 人工林与次生林养分利用效率和资源响应效率的比较

将人工林与其比邻的次生群落进行对照比较后（起点相同，但管理方式和种类组成不同），可以发现（图 5-6），人工林的氮素利用效率与其比邻的自然群落相比均呈现下降趋势，其中，除未施肥的杉木群落下降不显著外（ $P>0.05$ ），有过施肥措施的毛竹群落和杨梅群落下降非常显著（ $P<0.01$ ）。人工林的磷素利用效率除毛竹群落显著下降外（ $P<0.01$ ），杉木群落和杨梅群落均显著增加（ $P<0.01$ ），没有表现出一致性，其中，毛竹群落表现出的独特性可能与毛竹的生物学特性有关，即：毛竹凋落物中磷含量显著高于其它种类（详细内容见第四章）。总体来看，如果刨除毛竹群落的特殊性外，人工林群落与其比邻的自然群落相比，氮素利用效率呈现出显著减小，磷素利用效率呈现出显著增加的特征，表现刚好相反，这主要与氮磷限制作用的相互转化有关。

就资源响应效率而言，不同类型人工林对同一土壤养分类型的响应模式差异巨大，以土壤总氮为例（图 5-7A），杉木群落和毛竹群落的响应效率呈现显著增加的趋势（ $P<0.01$ ），而杨梅群落则呈现显著下降的趋势（ $P<0.01$ ）。此结果表明，杉木群落和毛竹群落主要受到

氮素的限制作用，而杨梅群落不受氮素限制。对土壤总磷而言（图 5-7B），杉木群落磷素响应效率无显著变化（ $P>0.05$ ），而其余两者都显著低于对应的自然群落（ $P<0.01$ ）。

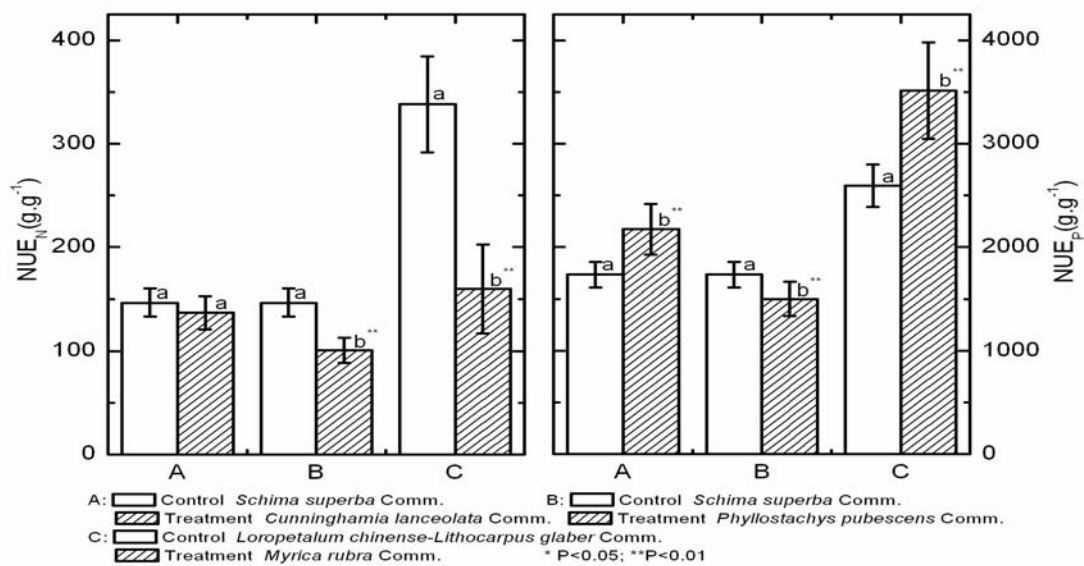


图 5-6 人工林与相邻自然群落养分利用效率的差异；* 同一组中标有不同字母表示存在显著性差异 Figure 5-6 Differences of nutrients use efficiency between plantation and its' natural neighbour forest; Different letters on the same column group indicate significant differences

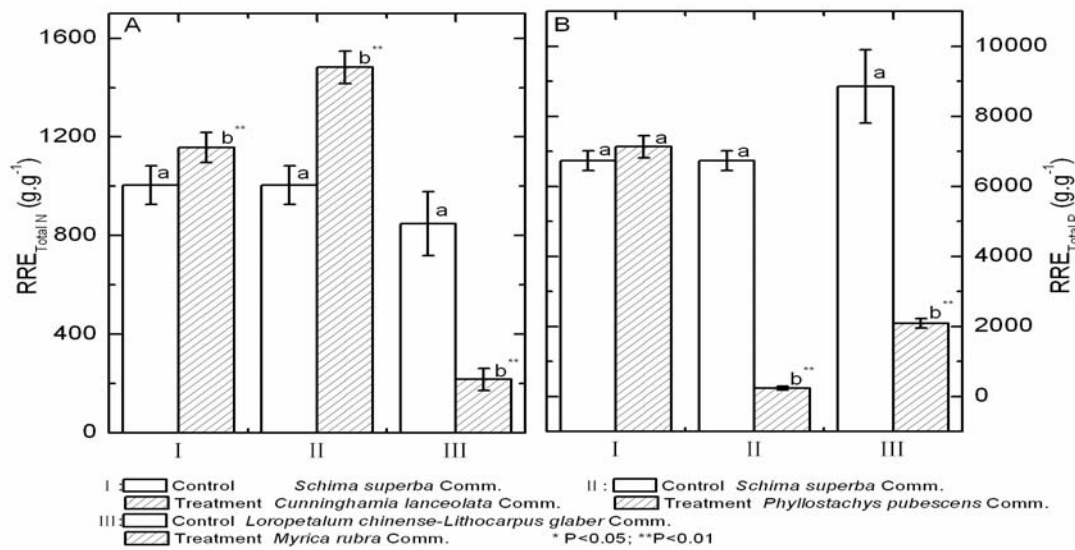


图 5-7 人工林与相邻自然群落资源响应效率的差异；* 同一组标有不同字母表示存在显著性差异 Figure 5-7 Differences of resources responsive efficiency between plantation and its' natural neighbour forest; Different letters on the same column group indicate significant differences

3. 讨论

3.1 常绿阔叶林退化过程中植物群落的养分限制特征

本研究显示，在不同人类干扰方式影响下，随着土壤养分库衰竭程度的增大，以及常绿

阔叶林植物群落种类组成的极大改变, 植物群落的 N:P 特征发生了显著变化, 也就是说, 植物群落的 N:P 特征可以反映土壤养分的限制特征, 地上植被的 N:P 特征可以作为量度群落氮磷养分限制的一个指标。

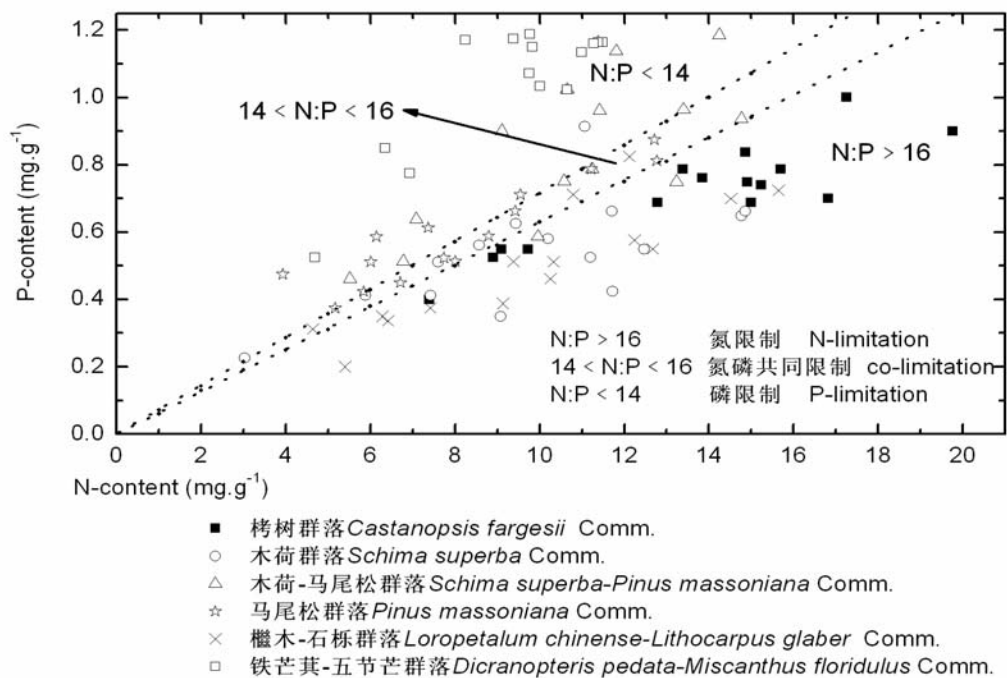


图 5-8 常绿阔叶林及其退化群落植被氮含量与磷含量的关系, 植物群落的 N: P 比及其养分限制特征; 破折线对应 N: P 等于 14 和 16; Figure 5-8 Relationship between vegetation N and P content, and the nature of nutrient limitation in typical and degraded evergreen broad-leaved forests; Dashed lines depict N: P ratio of 14 and 16, by mass.

从图5-8可以看出, 成熟常绿阔叶林、次生常绿阔叶林的N:P均大于16(直线右侧部分), 一定程度上表明受到磷素的限制作用。次生针叶林马尾松群落的N:P介于14和16直线之间, 且绝大多数样本更接近于14, 意味着该类型植被的生产力同时受到氮素和磷素的共同限制作用, 但以氮素的限制作用更为强烈; 针阔混交林木荷-马尾松群落的N:P绝大部分样本小于14(直线左侧), 个别介于14和16之间, 表明该类型群落受到氮素和磷素的共同限制作用。在灌丛阶段, 植物群落的N:P显著高于16, 表明受到磷素的主要限制。对于灌丛的这种异常表现, 一方面主要是由于该类植被生产力较高, 植物生长旺盛, 对养分的需求高, 加之磷素周转慢, 与氮素相比不易获得, 可供植物吸收的有效磷不足, 因而造成了植被N:P的升高; 另一方面, 随着地表植物盖度的增大和群落垂直结构层次的形成, 地表径流显著下降, 氮素损失的风险显著降低, 因此, 有利于土壤氮素量的增高, 但不利于土壤母质中磷素的释放, 从而造成土壤氮磷比率的增大, 使得磷素限制植物生长的作用超过了氮素。退化最严重的灌草

从N:P极小(7.38), 远远低于14, 证明此阶段植物生长受到氮素的极大限制作用。由此可见, 有关N:P关键指标14和16的界定, 在本研究地区也适用, 能够较好反映植物群落的氮磷养分限制状况, 即: 植物群落植物体中的N:P大于16, 表征受到磷素限制, 小于14表征受到氮素限制, 介于中间则受到两者共同的限制作用。

以往的研究表明, 可利用氮和磷通常是限制植物生长的重要决定性因子(Niklas *et al.*, 2005; Reich & Oleksyn, 2004; Tanner *et al.*, 1998; Vitousek, 1999), 一般认为, 温带森林和北方森林的生产力都受到氮素的限制, 而热带雨林和亚热带常绿林的生产力普遍受到磷的限制作用(Aerts & Chapin, 2000; Aerts *et al.*, 2003; Birk & Vitousek, 1986)。在本研究中, 除针叶林和针阔混交林受到氮素和磷素的共同限制外, 灌丛类型和常绿阔叶林都受到磷素的限制作用, 这与以上的研究结论基本一致, 即: 热带亚热带雨量充沛, 地表冲刷强烈, 从而导致磷素流失和缺乏; 另外, 由于磷素主要通过岩石的风化产生, 可获得性差, 因而加剧了热带亚热带地区土壤磷素的限制作用。在本研究中的典型常绿阔叶林群落, 虽然土壤磷素含量显著高于退化群落, 但氮素的积累也异常丰富, 其积累速率超过了磷素的积累速率, 所以使得N:P偏高, 没有达到植物生长所需的合适比例水平。而在灌丛中, 虽然土壤氮库和磷库均比较低, 但由于此类植被经历过严重的砍伐干扰, 土壤磷素的丧失比例也非常高, 同时磷素的可获得性低于氮素, 从而使N:P增大。在针叶林和针阔混交林中, 由于土壤氮库低于灌丛和常绿阔叶林成熟群落, 因此相对来说, 该类群落表现出了受氮磷共同限制的特征。

但是, 必须认识到, 以上结论是一个相对的概念, 因为, 在自然界中, 氮磷元素限制作用转化的临界值(critical value)通常难以界定, 没有泾渭分明的界限, N:P作为一个数字变量, 仅确切反映氮磷元素对植物生长限制的转化梯度和趋势(Güsewell, 2004), 即: 植物群落的N:P仅反映了氮磷元素对植物生长限制的转化趋势, 其价值在于指示意义, 在于明确植物群落或植物的生产力主要受到哪种养分元素的限制作用更为强烈, 如: 在磷素相对稀缺, 氮素相对丰富的生境中, 植物对氮的吸收相对磷素多, 因而, 植物体内的N:P相对较高; 相反, 氮素稀缺, 磷素丰富的生境更倾向于选择适应氮素胁迫的植物种类, 从而消费更多的磷素养分, 植物体内的磷素含量会显著升高, 从而降低了植被的N:P (Güsewell, 2004; Herbert *et al.*, 1999; Shaver, 1983)。

对于常绿阔叶林退化过程中不同植物群落受氮磷养分的不同限制作用, 主要可以归结为以下几个方面的原因。第一, 干扰强度间接对土壤氮磷养分库产生调节作用。退化最严重的植物群落一般距离干扰事件的影响时间较近, 土壤氮磷养分库损耗大, 且在地上植被遭受砍伐后, 土壤养分库的输入来源减少。相反, 退化初期的植物群落结构仍然比较完整, 一方

面，植物返还土壤的凋落物数量（张庆费，1999）和细根归还量多（施家月，2005），从而使得土壤氮磷含量逐渐增加；另一方面，在干扰较小的情况下，土壤养分库损失小。因此，在这些因素的综合影响下，使得处于不同退化阶段的植物群落具有不同的土壤养分库含量。

第二，氮磷元素的获得途径不同。土壤磷素的获得途径单一，并且缓慢，即：虽然植物凋落物是土壤磷库的来源之一，但土壤磷素的获得主要来源于岩石的风化和淋溶，是一个缓慢的生物地球化学循环过程，而土壤氮素的获得途径多样，且以植物凋落物为主要归还形式，可见，两者在获得途径和获得效率上差异巨大。在常绿阔叶林不同退化阶段，随着环境因素和群落结构的改变，其对土壤氮磷元素的获得途径也产生了重要影响，从而导致了土壤氮磷养分比例的失衡。在退化末期，由于地表裸露面积较大，雨水淋溶作用强烈，因此易导致土壤母质和岩石中磷素的释放，而在退化初期，地表径流和淋溶作用弱，诱发磷素释放的外力作用低，从而使得磷素的获得性大大下降。对于土壤氮素来说，由于其获得主要依靠植物凋落物，而退化初期的凋落物数量多，因此，此阶段氮素获得途径相对磷素而言则简便和容易。

第三，氮磷元素的损失途径不同。在退化末期的灌草丛阶段，地表径流强度大，虽有利于磷素从岩石和土壤母质得到释放，但也易导致磷素的流失，更易造成氮素的损失，加之在该类立地上，氮素的可获得性较差，以及此类生境易造成土壤氮素的反硝化过程 and 无机氮素的渗漏等，在以上正反两方面的共同作用下，使得该阶段的土壤氮素停留水平远远低于磷素，因此，氮素成为了该类立地上限制植物生长的主要养分因子，这种特征进一步反映在植物的 N:P 化学计量特征方面（7.38）。在灌丛阶段，随着地表植物盖度的增大和群落垂直结构层次的形成，地表径流显著下降，氮素损失的风险显著降低，因此，有利于土壤氮素量的增高，但不利于土壤母质中磷素的释放，从而造成土壤氮磷比率的增大，使得磷素限制植物生长的作用超过了氮素。退化中期针叶林和针阔混交林 N:P 的下降，及其对植物生长的共同限制作用在下面讨论。

第四，植物的不同特性对土壤氮磷养分库产生不同影响。一般而言，不同的退化阶段具有不同的植物种类组成，而不同特性的植物由于养分利用和消费策略的不同，从而导致了返还土壤的养分数量和质量不同，并最终导致了土壤氮磷养分的比例失衡（Andersen *et al.*, 2004; Elser *et al.*, 2000; Forrester *et al.*, 2006; Güsewell *et al.*, 2003）。在本研究中，灌丛主要由一些耐砍伐、高生长、耐瘠薄的豆科植物所组成，如黄檀、胡枝子、山合欢等，这些种类具有固氮能力，无疑可以补充土壤氮库含量，从而使得该类植被的土壤氮获得性显著增强，使得磷素成为主要限制性养分。在针叶林阶段和针阔混交林阶段（马尾松群落与木荷-马尾松群落），马尾松成为了该类群落的主要优势种，该种类通常采取的是保守养分利用策略，不

但养分转移率高，返还土壤的氮素少（王希华，2004bc），且凋落物难以分解，养分释放缓慢（王希华，2004a），这些特征都不利于土壤养分库含量的增加。

另外，不同退化阶段的植物群落结构特征与间接影响着土壤氮磷养分库的比例。针阔混交林阶段植物群落结构复杂，种间竞争剧烈（丁圣彦，1999），对土壤养分的消耗最为强烈，尤其是对氮素的需求最为旺盛，从而造成了土壤养分含量的下降，尤以氮素的下降程度最为显著，最终导致了土壤氮磷共同成为限制植物生长的主要养分元素。在退化初期的常绿阔叶林群落内，优势种类栲树和木荷为优势种类，该类植物具有较高的凋落物氮含量（黄建军，2003），凋落物凋落量（张庆费，1999）和养分归还量，以及细根养分归还量（施家月，2005）均高于退化末期的植物种类，因此，返还土壤的养分数量显著增加，最终提高了土壤的养分库含量。在该类群落中，虽然土壤氮素和磷素均得到了显著提高，但由于磷素的可获得性远远低于氮素，使得土壤氮素与磷素的相对比率显著增大，然而，植物在合成物质过程中，对养分元素的吸收一般按一定比例进行，从生理需求角度而言，氮素的可供性远远高于磷素，因此，磷素对植物生长的限制作用超过了氮素，并最终在植被的 N:P 化学计量特征方面得到了体现。

由植物种类组成改变而导致的 N:P 失衡现象，能够在人工林与自然演替群落的对照中得到较好的验证，在本研究中，杨梅群落的 N:P(22.24)显著高于对照群落(19.96)，其余两个人工林群落的 N:P 均显著低于其比邻的自然次生演替群落，其中，杉木群落(9.72)和毛竹群落(8.71)均显著低于 14($P < 0.001$)。这种现象表明，氮素不是限制杨梅群落生产力的主要养分元素，而是磷素，这主要是两方面因素的影响，即：施肥措施和杨梅自身的特性。与之相比，杉木群落和毛竹群落的 N:P 均显著低于 14，表明杉木和毛竹人工林群落的生产力受到氮素的极大限制，对于毛竹群落来说，即使在有施肥措施的情况下，氮素对植物群落的限制作用仍然非常强烈，甚至超过未施肥的杉木群落，这可能与毛竹生长迅速，消耗氮素过快的特性有关，另外，如第 4 章所述，毛竹相对其它植物叶片中磷素含量非常高，即：也与其自身的生物学特性有关。

由此可见，植物种类组成的改变在对土壤氮磷养分库含量产生重要影响的同时，也显著改变了氮磷养分的限制格局，反过来说，植被的 N:P 也是植物适应土壤氮磷不同限制作用的结果(Güsewell, 2004; Güsewell *et al.*, 2003; Koerselman & Meuleman, 1996; Verhoeven *et al.*, 1996)。从人工林 N:P 的变化特征可以看出，养分限制格局的形成不仅与植物种类组成变化关系密切，其中的人为管理措施也是导致这一系列改变的主要驱动因素，较之自然演替群落来说，人工林由于生产需要导致的生物量输出过大，植物群落对养分的消耗超过了土壤的承

载能力,即使在施肥措施的干预下,由于改变了土壤氮磷的平衡比例关系,因此,导致不同类型人工林受到不同养分元素的限制作用。

从常绿阔叶林退化各阶段均有分布的一些植物种类可以看出(图 5-1),所有植物的 N:P 分布特征呈现两头高,中间低的格局,即:在成熟常绿阔叶林各植物的 N:P 均较高,随着植被退化,在次生常绿阔叶林和次生针叶林阶段逐步降低,并达到最低值,而在灌丛阶段又上升。这种分布格局与植物群落总体的 N:P 分布特征基本一致,也就是说,无论是群落总体,还是群落内的主要优势乔木,以及常见灌木,其 N:P 分布特征在退化各阶段的表现具有一致性,也从一定程度上表明群落内大部分植物的 N:P 特征能够反映土壤氮磷的有效供给性。

由此可见,虽然各植物在同一退化阶段(同一群落内)的 N:P 大小不一,但在退化阶段总体的分布特征表现出了高度的一致性。5 种乔木植物(栲树、木荷、马尾松、苦槠和石栎),以及生活型完全不同的三种灌木(连蕊茶、柃木与山矾)的 N:P 分布特征表现出显著的一致性。本研究中所涉及的优势乔木种类、伴生种类和灌木种类,都能很好地反映常绿阔叶林退化(或次生演替)过程中,植物群落的 N:P 分布特征和变化趋势。就是说,这些常见种类的 N:P 分布特征都能反映植物群落受氮磷养分元素限制的转化状况和趋势。总之,从常绿阔叶林退化角度来看,澄清其变化过程中氮磷养分对不同群落的不同限制作用,有助于了解此过程中植物种类更替与土壤养分动态的关系,既能为开展常绿阔叶林退化机理和保护等理论研究提供依据,也可退化生态系统恢复实践提供理论支撑。

3.2 常绿阔叶林退化对群落养分利用效率和资源响应效率的影响

植物群落的养分利用效率反映了植物对养分的利用状况(Vitousek, 1982),通过提高养分利用效率来生产更多的生物量是植物适应养分贫瘠环境的一种重要策略(Bridgham *et al.*, 1995; Knops *et al.*, 1997; Pastor & Bridgham, 1999)。植物群落的资源响应效率反映了土壤资源维持植物群落生产的潜力。通过群落养分利用效率和资源响应效率的比较,可以估计群落内植物吸收资源能力的大小,也可以反映土壤养分的有效性水平,例如,土壤养分元素含量高,而群落的养分利用效率仍然较高,则证明土壤的养分有效性差,植物难以有效吸收养分(Herbert & Fownes, 1999; Hiremath & Ewel, 2001)。

对于常绿阔叶林而言,在长期的人类干扰下,地上植物群落的物种组成和群落结构发生了极大的改变,在成熟常绿阔叶林至灌丛类型的退化进程中,氮素利用效率和磷素利用效率显著增大(图 5-4)。在与第 2 章土壤养分库的研究结果进行线性回归分析后发现,植物群落氮素利用效率的增大与土壤氮库(包括总氮库和无机氮库)的减小没有显著相关性($P >$

0.05), 而磷素利用效率的增大与土壤磷库含量的下降显著负相关 ($R=-0.908, P < 0.001$), 在进一步将氮素利用效率与第 3 章土壤氮素矿化和硝化速率进行线性回归分析后发现, 氮素利用效率仅与土壤氮素的硝化速率呈显著线性负相关 ($R=-0.7796, P < 0.001$), 而与氮素矿化速率间无显著线性关系 ($P > 0.05$)。这意味着在常绿阔叶林退化过程中, 植物群落氮素利用效率的提高主要与此变化过程中土壤硝态氮的可供给性有关, 即: 在土壤氮素硝化速率减小, 土壤硝态氮含量降低的情况下, 植物群落通过提高氮素利用效率来适应。可见, 在退化植物群落中, 可利用性氮素, 尤其是硝态氮为植物能够有效吸收的主要氮素形式。

氮素利用效率与土壤总氮、无机氮和氮素矿化速率间无显著相关性, 究其原因, 主要有以下几个方面: 1) 与不同退化阶段植物群落的种类组成特征有关, 在针叶林和针阔混交林阶段, 马尾松占据一定优势, 使得土壤氮含量大量被固持在凋落物层, 土壤氮库较之灌丛和常绿阔叶林显著下降, 呈现两头高, 中间低的分布格局, 而氮素利用效率则呈现几乎线性的分布特征; 2) 本研究中所选择的灌丛类型更具有常绿阔叶林后期木荷群落的物种组成特征, 另外, 该类型在研究期间经常遭受人类砍伐干扰, 加大了地表凋落物的养分释放过程; 3) 虽然灌丛类型的土壤养分库含量较之针叶林升高, 但氮素利用效率却随之显著提高, 这与已有的研究共识有所差别, 即: 随土壤氮库升高, 植物群落的养分利用效率一般会下降, 而本研究中的灌丛类型却呈现相反的格局, 这可能与两种植被类型不同的养分利用策略有关, 即: 养分转移特征有关, 因此, 使得氮素利用效率和土壤氮库之间的线性相关性减弱。通过进一步分析发现, 灌丛类型的氮素重吸收率显著高于针叶林 (灌丛: 60.46%; 马尾松林: 27.19%; 木荷马尾松林: 42.34%), 因此, 灌丛凋落物氮素含量显著低于针叶林, 从而养分利用高于针叶林。对于灌丛来说, 土壤氮库含量高, 按照通常的理解, 应该是氮素重吸收率低, 但在本研究没有表现出这种特征, 这可能主要与灌丛长期遭受砍伐干扰有关, 已有的研究显示, 砍伐干扰通常能够导致氮素重吸收率的提高, 提高养分重吸收率是植物采用的一种养分流失防御策略(Aerts & Chapin, 2000; Reich & Oleksyn, 2004; Vitousek, 1982, 1984)。

如前所述, 通过群落养分利用效率和资源响应效率的比较, 可以估计群落内植物吸收资源能力的大小, 也可以反映土壤养分的有效性水平。从本研究可以看出, 对土壤总氮响应效率最高的退化类型为次生针叶林 (图 5-5A), 次生针叶林对土壤总氮供应水平依赖性最强, 植物群落在一定土壤氮素供应水平下, 可以产生较高的生物量。与之相比, 灌丛对土壤总氮供应水平的响应程度较小, 这既可从灌丛具有最高的氮素利用效率上得到反映, 也可从其总氮响应效率方面得到反映。从第 2 章的研究结果可知, 灌丛较针叶林具有较高的土壤总氮含量, 而群落的养分利用效率高与针叶林, 总氮响应效率小于针叶林, 这种现象可以说明本研

究中灌丛类型的土壤氮素有效性较差,即:虽然总氮含量较高,但可供植物利用的无机氮可供性较差,而针叶林虽然总氮库含量低于灌丛,但氮素有效性高于灌丛,无机氮库含量显著高于灌丛(第3章),植物对氮素的有效吸收性也高于灌丛。

本研究中的人工林可分为两类,即:未施肥的杉木群落和施肥的毛竹与杨梅群落,从不同施肥措施处理下人工林与其比邻自然群落养分利用效率的差异来看,施肥措施对人工林植物群落的养分利用效率影响较大。未施肥杉木群落的氮素利用效率与比邻自然群落相比无显著变化,而在施用氮肥措施下,毛竹群落和杨梅群落的氮素利用效率显著低于各自比邻的自然群落($P < 0.01$),这说明随着土壤氮含量的提高,当超过植物正常所需时,植物群落对氮素的利用水平下降,因而氮素利用效率也相应降低。

可见,土壤氮素含量的大小对植物群落的氮素利用效率具有显著影响,反过来也说明植物群落通过调节养分利用效率的大小来适应土壤养分含量大小的变化。这种特征也可从人工林的磷素养分利用效率上得到反映,除毛竹群落显著下降外,杉木群落和杨梅群落的磷素利用效率都显著高于各自比邻的自然群落,这意味着后两种群落类型主要受到磷素的限制作用,而毛竹群落的土壤磷素含量能够满足植物生长所需,处于盈余状态。如前所述,毛竹群落土壤磷含量高的原因主要与该类植物凋落叶的特性有关,即:凋落物中极高的磷含量;杉木群落和杨梅群落土壤磷含量稀缺,一是该类植物凋落物磷素含量低,磷返还量少的结果,另外一个主要原因与磷素的可获得性差有关,在植物返还减少的情况下,土壤磷素的获得过程相当缓慢,因此,植物群落只有通过提高磷素利用效率来适应土壤磷素的稀缺状态。

从资源响应效率方面来看,杉木群落和毛竹群落的土壤总氮响应效率呈现显著增加的趋势($P < 0.01$),而杨梅群落则呈现显著下降的趋势($P < 0.01$)。这表明杉木群落和毛竹群落受到氮素的限制作用,土壤总氮稀缺,但是,如前所述,毛竹群落的氮素利用效率是下降的,这一定程度上说明,毛竹采取的是“奢侈”型养分消费策略,即使在氮素限制条件下,施肥措施反而导致了其氮素利用效率的下降。毛竹群落的这种特征,一方面是由于该类植被生长迅速,氮素周转快有关;另一方面,毛竹群落往往结构简单,种类组成单一,几乎没有完整的群落层次结构,且由于林地空旷,地表径流强烈,因此,很容易造成氮素的流失,而造成养分供给性大,氮素利用效率低的恶性循环;另外一个重要原因是前面已多次所提及的毛竹的生物学特性,即:叶片具有较高的磷素含量,造成该类植物具有低的N:P,从养分计量特征而言,当磷素长期处于过量状态时,会造成氮素的限制作用,毛竹群落的这种特征也能够从其土壤总氮响应效率和总磷响应效率上得到体现。对于杨梅群落,总氮响应效率降低表明土壤氮素不是限制其生长的主要养分,如前所述,该类群落主要受磷素限制,这与上

节关于杨梅群落的 N:P 特征和养分限制格局的结论完全一致。

总体而言，无论人工林养分利用效率和资源响应效率的提高或者降低，均间接说明，人工林即使在施肥条件下，与自然群落相比一定程度上存在着一种或多种土壤养分元素的亏缺状态。其中的原因已在第 2 章有所讨论，即：高强度的人工管理和大量的地上生物量刈除，久而久之造成养分元素的消耗量过大，从而导致了生态系统整体生产力的降低和地力衰退现象。另外，长期单一化学肥料的使用，也一定程度上改变了土壤养分元素的合理比例搭配，如 N:P 等，从而造成当土壤中某一养分元素的比例显著提高时，另一养分元素的比例显著下降。因此，在人工林施肥中，应经常检测土壤养分元素的比例大小，做到按比例合理施肥，只有这样，才能够提高林地的生产力。

第六章 常绿阔叶林及退化群落主要优势种的养分利用策略

对常绿阔叶林而言,在不同人类干扰方式影响下,随着土壤养分库衰竭程度的增大,植物群落的种类组成发生了极大的改变,同时,植物返还土壤的养分数量和质量也发生了显著的降低,进一步加剧了土壤养分的限制作用。在此过程中,常见植物种类的养分利用策略如何?对这些问题我们缺乏足够的了解。

以往的研究显示,在不同土壤养分条件下,物种对养分胁迫的反应差别极大(Fynn *et al.*, 2005; Mclendon & Redente, 1992; Paschke *et al.*, 2000),一般认为,贫瘠生境中分布的往往是那些凋落叶养分浓度低、养分利用效率高、养分转移率高、叶寿命长、耐瘠薄的植物种类 (Aerts & Chapin, 2000; Reich *et al.*, 1995; Reich *et al.*, 1992; Wright *et al.*, 2001; Wright *et al.*, 2002)。此类特征一般都被归结为“保守消费”型(conservative consumption)养分利用策略,相反,生长于肥沃生境的植物种类一般都采取“奢侈消费”型(luxurious consumption)养分利用策略,例如,表现出高的叶片养分含量、低的养分转移率和长叶寿命等特征(Aerts & Chapin, 2000; Grime, 1977, 2001; Wright *et al.*, 2001; Wright & Westoby, 2003; Wright *et al.*, 2002)。由此可见,土壤养分限制和植物种类的养分利用特征间存在着密切的相互关系,这种关系普遍存在于各种植被类型,同时,在特定的生境条件下,由于植物种类间养分利用特征间的差别,从而保证了植物群落的物种共存(Cordell *et al.*, 2001; Daufresne & Hedin, 2005; Grime, 1977; Miller *et al.*, 2005; Tanner *et al.*, 1998; Tilman, 1985; Vitousek, 1999)。

另外,还有研究显示,贫瘠生境中生长的植物通常比肥沃生境中的种类具有较大的根茎比(root-shoot ratio) (Aerts *et al.*, 1991; Chapin, 1980; Grime, 1977, 2001; Tilman, 1985),一般认为,当光线成为主要限制因素时,植物通常都会把生物量更多的分配到地上部分,以获取光线资源;而在养分限制超过光线的限制作用时,植物的物质投资策略是把大量的生物量积累在地下部分(Comas *et al.*, 2002; Eissenstat & Yanai, 1997; Hendrick & Pregitzer, 1993),以最大限度的获取养分资源(Aerts & Chapin, 2000; James & Cahill, 2002; Tani *et al.*, 2003),因此,植物的理想根茎比大小依赖于土壤养分资源和光线资源的可供性和比率(Agren & Franklin, 2003; Casper & Jackson, 1997; McConnaughay & Coleman, 1999; Sami & Anna, 2002)。在用根茎比大小来反映植物捕获养分和光线资源能力大小时,虽然不同生活型植物之间略有差别 (Aerts & Chapin, 2000),但根茎比指标仍然被广泛用来体现植物的资源竞争策略。因此,对

不同植物根茎比大小和叶片养分利用特征的了解,有助于我们理解在不同养分限制条件下植物的养分利用策略,以及植被动态过程中物种之间的更替机制(Comas & Eissenstat, 2004; Gedroc *et al.*, 1996; Reynolds & D'Antonio, 1996; Tilman, 1985)。

在常绿阔叶林退化群落中,随着土壤养分库衰竭程度的增大,顶级群落的优势种类(栲树、木荷)逐渐减少,甚至消失,取而代之的是那些耐瘠薄和强阳性的种类,如马尾松等。长期以来,对这些种类的生理学特征(丁圣彦, 2001; 丁圣彦 & 宋永昌, 1998, 1999)、繁殖特征(王希华等, 2004; 陈波等, 2003)与种群特征(达良俊等, 2004)等已经开展了较多的研究工作,在养分利用特征方面,虽然对各单项指标进行过初步研究(王希华等, 2004a, 2004b, 2004c; 黄建军, 2001; 黄建军 & 王希华, 2003),但缺乏系统的整合分析,更缺乏这些物种之间相互替代与土壤养分梯度,以及物种养分利用策略关系方面的分析和探索。基于此,在第 5 章有关植物群落养分利用效率和资源响应效率研究结果的基础上,本章研究选取常绿阔叶林及退化类型中的主要优势种类栲树、木荷和马尾松为对象,主要对其叶片养分特征和根茎比特征进行比较分析和研究,旨在探索常绿阔叶林退化过程中,随着土壤养分含量的下降,主要优势种类为适应养分胁迫而采取的不同养分利用策略,最后就植物养分利用策略间的协调机制作初步探讨,为进一步探索常绿阔叶林的退化机制提供参考。

1. 材料与方法

1.1 实验设计

1.1.1 叶片养分含量

2004 年 7 月植物生长旺盛期,在代表常绿阔叶林退化各阶段的櫟木-石栎灌丛、马尾松群落、木荷-马尾松群落、木荷群落与栲树群落中,分别随即选取生长良好的栲树、木荷和马尾松各 5 株,并标记。利用爬树和高枝剪结合的办法在树冠不同部位采集典型枝条,每个种类每植株取成熟叶片的混合样 20 片以上,每个群落每种类获得 5 个样品。由于在栲树群落中没有马尾松分布,在灌丛群落中没有栲树分布,因此,这两个群落中只对剩余两个物种进行了标记和采样。

采集后的叶片带回实验室,立即进行杀青处理后,放在 70℃烘箱中烘干至恒重。然后将所有植物样品磨成粉末,过筛处理后装瓶。氮磷化学分析同第 4 章有关凋落物的处理方法。

1.1.2 养分转移

2004 年 10-11 月,在以上标记好的每个植株周围分别收集新鲜凋落叶,收集时,利用高枝剪等工具轻轻击打树枝,收集摇晃后脱落的叶色发生变化的叶片。叶片收集后的处理方法

同新鲜凋落叶。最后利用植物生长旺盛期叶片和凋落叶养分含量的差异计算养分转移率，计算方法见数据处理部分。

1.1.3 凋落叶分解

2004 年 7-11 月，在栲树群落、木荷群落和马尾松群落，分别收集栲树、木荷和马尾松的新鲜凋落叶，自然风干，储存在干燥、通风处备用。凋落叶分解采用网袋法，2005 年 1 月初将风干样品 4.5g 装入 14×15cm 的尼龙网袋，将网袋内外编号，网眼大小为 2mm×2mm。然后将样品放置于木荷林（N29°48′，E121°47′），样品放置时，扫开枯枝落叶层，使分解袋与地面直接接触。分别在 2005 年 4 月 14 日、7 月 4 日、10 月 4 日、2006 年 1 月 4 日取回，每次取同种样品 5 个。取回的样品经清水快速漂洗后，在 70℃下烘干至恒重，记录最后重量。

1.1.4 叶寿命测定

2005 年 7 月，对以上标记好的植株，也利用爬树和高枝剪结合的办法在树冠不同部位采集典型枝条，进行叶片计数，为了精确推算常绿树种的叶寿命，根据枝条上芽鳞痕形成的节环确定枝条年龄，然后点数不同年龄枝段上的叶片数。以 1 年为一个年龄级，规定当年展成的叶为 1 龄叶，去年形成的为 2 龄叶，顺次类推，然后编制叶的生命表计算期望寿命。叶子平均期望寿命的计算参见文献(王希华等, 2000)。在计算叶寿命时，由于各种类在不同于化阶段间差异不大，因此，最后的结果是不同退化阶段间的平均值(Luo *et al.*, 2005; Wright & Cannon, 2001)。

1.1.5 根茎比特征

2004 年 5 月，在栲树群落、木荷群落和马尾松群落，随机选择各自的优势种类栲树、木荷与马尾松幼树 15 株左右，一般高度在 0.5-3m 左右，连根掘出，在现场将每个植株按枝、叶、茎和根分开，然后分别测量每个植株的基径、树干高度、主根直径、主根长度以及各侧根的长度。测量后用清水漂洗，风干后放入 70℃下烘干至恒重，并称量各部分干重。

1.2 样品分析

同第 4 章凋落物养分测定。

1.3 数据处理和统计分析

养分转移率根据叶在生长旺盛期和凋落叶的养分含量差异计算。计算公式如下：

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

采用 $y=ae^{-kt}$ 模型来拟合凋落叶和细根分解过程中残留率和时间关系(Olson, 1963), 式中 y 为重量残留率(%), a 为拟和参数, k 即为年分解系数($g \cdot g^{-1} \cdot a^{-1}$)。

统计分析时, 在方差分析后, 采用 Tukey 检验进行不同群落类型间各养分指标, 以及不同种类各养分特征的两两比较检验。最后利用曲线回归拟合凋落叶分解过程残留率与时间的关系, 上述分析通过 SPSS11.5 统计软件完成。

2 结果与分析

2.1 种群水平叶片的养分特征

在本论文中, 三个优势种类的种群分别是指在常绿阔叶林典型群落和退化群落分布的所有个体的总称, 如: 栲树种群包括栲树群落、木荷群落、木荷-马尾松群落和马尾松群落中所有栲树个体的总和, 木荷与马尾松依次类推。

表6-1 常绿阔叶林退化过程中主要优势种的叶寿命、叶片养分含量、养分转移率和凋落物分解系数

Table 6-1 Leaf life span, leaf nutrient concentrations, nutrient resorption and leaf litter decay rate of dominant tree species in typical and degraded evergreen broad-leaved forests, Eastern China

种类 Species	叶寿命 Leaf life span(a)	分解系数 Decay rate	成熟叶养分含量 Nutrient concentration (mg.g ⁻¹)		转移率 Resorption efficiency (%)	
			N	P	N	P
栲树 <i>Castanopsis fargesii</i>	1.21±0.49 ^{a*}	1.636 ^a	12.21±3.13 ^a	0.68±0.12 ^a	25.59±2.16 ^a	29.41±3.07 ^a
木荷 <i>Schima superba</i>	1.35±0.63 ^a	1.353 ^b	9.05±2.23 ^b	0.47±0.11 ^b	38.81±2.27 ^b	44.29±2.33 ^b
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	2.35±0.14 ^b	0.669 ^c	8.72±2.52 ^b	0.71±0.27 ^a	45.07±2.60 ^c	35.99±2.35 ^{ab}

* 叶寿命样本数(枝条数): 栲树 64, 木荷 162, 马尾松 29; Number of sampling for leaf lifespan (number of branch): *Castanopsis fargesii* 64, *Schima superba* 162, *Pinus massoniana* 29

数据为平均值(标准误差) Data are means±SE; * 同一列中标有不同字母的数值表示存在显著性差异, $P<0.05$. Different letters on the same column indicate significant differences at $P<0.05$ (Tukey test)

由表6-1可见, 就叶寿命而言, 退化群落中的优势种类马尾松最长, 远远高于常绿阔叶林优势种类栲树和木荷, 木荷的叶寿命虽然比栲树稍长, 但两者之间没有显著性差异 ($P>0.05$)。叶片氮含量与叶寿命呈现相反的分布格局, 即: 栲树最高, 其次为木荷和马尾松, 且后两者之间无显著差异 ($P>0.05$); 磷含量则是马尾松与栲树最高, 两者间无显著差异 ($P>0.05$), 并显著高于木荷 ($P<0.05$)。叶片氮转移率马尾松最高, 显著高于木荷和栲树 ($P<0.05$), 其变化趋势和显著性差异与叶片氮含量的格局相反; 叶片磷转移率最高为木荷, 其次分别为马尾松和栲树, 马尾松居于中间地位, 且与栲树和木荷间均无显著性差异。三个

种群凋落叶分解最快的是栲树，分解一半需0.531年，分解95%需1.939年，其次是木荷，分解最慢的马尾松，它们分解95%各需2.284和4.507年。从分解系数来看，三者间存在极其显著

的差异。

由此可见，随着常绿阔叶林的退化进程，在植物种类发生更替的同时，不同退化阶段的优势种类植物的叶片养分利用特性存在着显著差异，这种差异一方面反映了不同类型植物适应不同土壤养分条件的适应策略，另一方面也反映了植物种类通过养分利用策略的改变来进一步对土壤养分条件产生影响。

2.2 不同退化阶段叶片养分含量和养分重吸收的变化特征

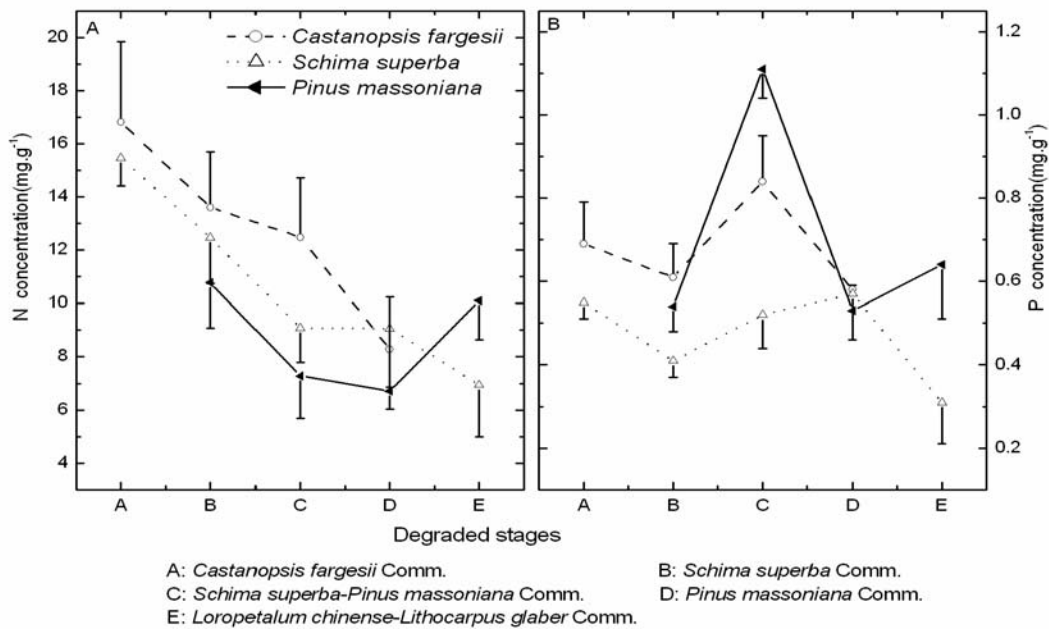


图 6-1 常绿阔叶林退化各阶段三个优势种的氮磷养分变化特征；数据为平均值(标准误)

Figure 6-1 Dynamics of N and P in mature leaves for three dominant tree species along a degraded gradient in the evergreen broad-leaved forests; Data are means (SE)

由图 6-1A 可见，三个优势种类叶片的氮含量总体上均能反映常绿阔叶林退化过程中，土壤氮库含量的变化趋势，即：从栲树群落向灌丛的递减特征，尤其是马尾松叶片的氮含量变化趋势与土壤总氮的变化趋势完全一致。另外，还可以发现，在同一退化阶段植物群落中，三个优势种类叶片氮含量一般都按以下大小次序排列：栲树、木荷和马尾松，仅在马尾松群落阶段木荷的氮含量高于栲树，在灌丛阶段马尾松氮含量高于木荷。对叶片磷含量而言(图 6-1B)，三个优势类的变化趋势与土壤磷库含量的变化不够一致，在针阔混交林和针叶林退化阶段，三个优势种类的叶片磷含量都有所提高，发生了波动，尤以马尾松最为显著。从磷

含量在三个种类间的分配大小来看，在不同群落中分布格局不同，详细情况如图 6-1B 所示。

从以上变化特征可以看出，随着常绿阔叶林退化过程中土壤氮磷含量的衰减，三个优势种类叶片的氮磷含量也随之发生了相应的改变，对氮素来说，无论在哪个退化阶段，三者间的大小次序总体上未发生改变，这也反映了这三个优势种类对氮素的吸收能力大小，而在退化灌丛中马尾松的氮含量超过木荷，表明在此退化群落中，马尾松对氮素的吸收能力强于木荷，自马尾松群落之后其它群落，木荷的氮含量超过了马尾松，一定程度上也表明，在常绿阔叶林次生演替的中后期，木荷对氮素的利用能力超过了马尾松，栲树更是如此。同理，对磷素而言，在灌丛阶段和木荷-马尾松群落阶段，马尾松无疑对磷素的吸收能力远远高于其它两者，而在木荷群落有所下降；在栲树和木荷之间，前者对磷素的吸收能力一直高于后者。

植物叶片的氮磷含量一定程度上反映了生长立地的土壤养分状况，同一立地上不同植物间养分含量的大小，也一定程度上体现了植物吸收氮磷养分的能力，即使如此，仅凭叶片的氮磷含量还不足以反映植物对养分的利用状况。植物叶片在凋落前的养分转移（或养分重吸收）是适应养分胁迫的一个有效养分利用策略，即：可以防止养分流失，避免通过养分外循环而消耗更多的能量，大部分植物在叶片凋落前，会将叶片中未利用完全的养分转移到其它组织，以供来年继续使用。因此，对不同植物叶片养分重吸收特征的比较，能更好地反映植物对氮磷养分的利用状况，以及立地的养分限制状况；同时，通过不同种类在不同立地上养分重吸收变化特征的比较，可以综合反映不同植物种类的养分利用策略。

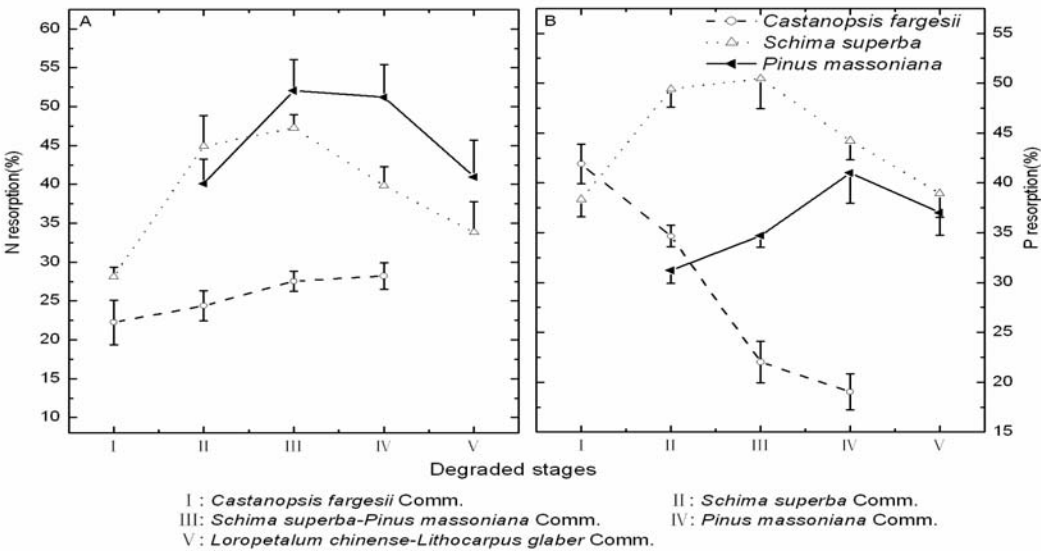


图 6-2 常绿阔叶林退化各阶段三个优势种叶片的氮磷养分重吸收; 数据为平均值(标准误)

Figure 6-2 Leaf N and P resorption for three dominant tree species along a degraded gradient in the evergreen broad-leaved forests; Data are means (SE)

在本研究中，如图 6-2A 所示，栲树的氮重吸收率在退化各阶段自始至终均低于木荷与

马尾松，尤其在退化后期的针叶林和针阔混交林阶段非常显著；木荷居于中间地位，马尾松高于前两者（仅木荷群落除外）。另外一个显著特征是：栲树的氮重吸收率随土壤氮素含量的变化有微波波动，但没有显著的变化（ $P > 0.05$ ），即：土壤氮含量对栲树的氮重吸收率影响不太显著，相反，木荷与马尾松则随土壤氮量的降低而升高（针叶林和针阔混交林土壤氮含量最低）。一定程度上表明，马尾松与木荷对氮素的利用效率高于栲树，例如：在土壤氮库含量较小的针叶林和针阔混交林，马尾松与木荷通过显著提高养分重吸收途径而表现出了典型的养分“节流”特征，这也是马尾松与木荷能够适应土壤氮素贫瘠生境的一个有效养分利用策略。从栲树氮素重吸收率在各退化阶段的变化特征来看，无论在土壤氮素含量高的生境，还是氮含量较低的生境中，其氮素重吸收率与马尾松和木荷相比始终维持在较低水平，这对栲树而言，意味着其在氮素利用和消费方式上，对氮素重吸收手段依赖性不大。

由此可见，当土壤氮素稀缺时，马尾松与木荷由于对氮素的高效利用和节约特征，确保其在氮素严酷生境的最大适应度和生存力，相反，当土壤氮素不是植物生长的主要限制因子时，这种“紧缩银根”式的氮素利用策略没有选择优势。因此，在常绿阔叶林典型群落中，当土壤氮素比较充裕时，马尾松与木荷的高氮素重吸收率优势得到了削弱，而栲树由于在氮素的使用上采取的是“奢侈”型消费策略，因此，土壤氮素的提高对其影响不大。另外，第5章的研究表明，常绿阔叶林典型群落中，在土壤氮素不是限制植物生长的主要限制因子时，由于氮素的净积累速率显著高于磷素净积累，土壤的 N:P 比例显著降低，从而使得磷素成为了限制植物生长的主要限制性养分。在此情况下，三个优势种类的磷素重吸收率就成为了决定此类群落物种组成的一个重要因素。

通过图 6-2B 可以发现，虽然在各退化群落中，木荷与马尾松的磷重吸收率远远大于栲树，但在常绿阔叶林顶极群落和近顶极群落，栲树的磷重吸收率随土壤磷限制性的增大而增大，相反，木荷与马尾松都显著下降。另外，从图 6-2B 还可看出，如果从次生演替角度来看，栲树的磷素重吸收率随着次生演替进程，表现出了显著增加的趋势；木荷在演替中前期也表现出增加趋势，但在顶极群落阶段突然发生了降低；而马尾松在演替到针叶林阶段，其磷素重吸收率就开始随土壤磷素限制性的增强而降低。如果将三个物种的磷素重吸收特征与氮素重吸收特征综合考虑，可以发现，它们在氮素和磷素重吸收特征上的差异，正好与其在次生演替过程中的物种替代关系有紧密联系。

如前所述，在针阔混交林和针叶林阶段，当土壤氮素稀缺时，由于马尾松和木荷在氮素重吸收特征的优势，因此，这两个物种能够很好的适应此类养分限制条件，而在演替后期的常绿阔叶林顶极群落阶段，磷素成为了主要的限制性养分，而栲树则在磷素重吸收特征上有

选择优势。可见，正是常绿阔叶林次生演替（或退化）过程中由于土壤氮磷限制作用的相互转化，以及此类物种在氮磷养分重吸收特征的差异和适应性，使得在不同的养分限制条件下，选择了不同的植物种类。

2.3 根茎比特征

表 6-2 常绿阔叶林退化过程中主要优势种的根茎比特征

Table 6-2 Shoot to root ratios among dominant tree species in typical and degraded evergreen broad-leaved forests

种类 Species	生物量根茎比 Root-shoot biomass ratio	长度根茎比 Root-shoot length ratio	基径根茎比 Root-shoot diameter ratio
栲树 <i>Castanopsis fargesii</i>	0.9±0.28 ^a	0.79±0.24 ^a	1.4±0.32 ^a
木荷 <i>Schima superba</i>	1.04±0.28 ^a	0.98±0.41 ^a	1.2±0.38 ^{ab}
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	1.55±0.52 ^b	2.12±0.44 ^b	1.06±0.26 ^b

数据为平均值(标准方差) Data are means ± SD; * 同一列中标有不同字母的数值表示存在显著性差异, P<0.05. Different letters on the same column indicate significant differences at P<0.05(Tukey test)

在常绿阔叶林退化过程中，三个优势种类的根茎比特征如表 6-2 所示，从根系和主干的生物量之比来看，马尾松远远高于木荷和栲树，表现出增大的趋势。由此可见，在幼树阶段，马尾松的地下生物量投资大于地上部分，这种特征在养分资源稀缺的环境中具有竞争优势，木荷也具有类似特征，但栲树因为小的根茎比投资策略，因此在幼树阶段无法取得养分资源的竞争优势，因而在养分稀缺的针叶林等生境当中往往是马尾松和木荷占据优势。

但是，就主根直径和主干基径的比率而言，则完全呈现出相反的大小次序，栲树最高，马尾松最低，木荷位居中间。这是由于栲树的竞争策略是稳健型（steady），虽然投入地下根系的生物量不多，但它将有限的物质用来维持主根系的发展，采取了“稳扎稳打”的投资策略。而马尾松在竞争开始就以拓展地下空间，“搜刮”土壤养分资源为主，虽然投入地下根系的生物量很大，但主要用来延伸根系的长度和拓展网络，这种特性在养分贫瘠的环境中自然成为其竞争成功的优势。木荷兼有两种特性，采取的是折衷方案，因此，无论在养分贫瘠的生境，还是养分充足的条件下都能见到木荷的身影。马尾松将地下生物量主要用来拓展纵深空间这一现象也可从主根长度和主干高度之比得到反映（表 6-2），马尾松远远高于栲树和木荷，由此可见，它不但是一个资源节约型物种，更是一个典型地资源开拓型物种。

3. 讨论

3.1 优势种的养分利用策略

常绿阔叶林的退化过程导致了土壤养分含量的极大衰竭，伴随着土壤养分含量的显著下降，那些能够适应养分稀缺条件的物种（如马尾松）逐步取代了常绿阔叶林顶级群落的种类，

特别是优势种类（如栲树），从而使得植物群落的结构特征发生了根本性的改变。从本章研究可以看出，由于常绿阔叶林退化过程中土壤氮磷限制作用的相互转化，以及常绿阔叶林顶级植物种类与退化群落优势种类养分利用策略的不同，决定了不同退化等级植物群落物种组成的差异，因此可以说，物种对不同养分胁迫的适应策略成为了决定退化群落物种组成的必要条件(Aerts, 1999; Knops *et al.*, 2002)。一般认为，物种在土壤养分稀缺条件下采取的适应策略包括降低凋落叶的养分浓度、落叶前转移更多的养分到其它器官，采取高的利用效率而充分利用资源、延长叶片的停留时间以增加叶寿命、更多地借助养分内循环机制使得凋落叶分解慢等(Aerts & Chapin, 2000; Reich *et al.*, 1995; Reich *et al.*, 1992; Wright *et al.*, 2001; Wright *et al.*, 2002)。

本研究中，随着常绿阔叶林的退化，土壤总氮和总磷含量的降低，以及植物群落优势种类的更替，退化群落中优势种类马尾松（2.186a）的叶寿命高于常绿阔叶林顶级群落种类栲树（1.207a），和近顶极群落优势种类木荷（1.354a）。可见，延长叶寿命是马尾松适应养分稀缺条件的一种竞争策略，即：通过延长叶片在树冠的停留时间不但可以充分利用现有资源(Shaver, 1983)，减少养分损失(Eckstein *et al.*, 1999; Wright & Cannon, 2001)，也可通过单位养分产生更多的叶生物量(Aerts, 1999; Killingbeck, 1996)，是一种典型地追求效率地资源节约型物种，这种特征充分也体现在叶片氮含量和氮重吸收率特征方面。

由研究结果可知，在常绿阔叶林退化过程中，随着土壤养分含量的下降，优势种类叶片的氮含量表现出显著线性下降趋势（ $P < 0.01$ ），马尾松和木荷的氮转移率表现出显著线性递增趋势（ $P < 0.01$ ）。从三个物种的磷素重吸收特征在常绿阔叶林典型群落与退化群落的表现形式来看，在常绿阔叶林典型群落中，磷素是限制植物生产的主要限制性养分，这也一定程度证明了第 5 章关于 N:P 和养分限制关系的相关结论。

在退化针叶林中，当土壤氮素资源稀缺的情况下，马尾松和木荷对氮素的利用达到了“精打细算”地程度，它们更多地借助降低叶片氮含量、在叶片凋落前提高养分转移率和提高养分利用效率等手段，以一种“节约保守”型的方式消费氮素(Cordell *et al.*, 2001; Jonasson, 1989; Mclendon & Redente, 1992)，而栲树在土壤氮素充裕的情况下，采取提高叶片氮含量、降低养分转移率的手段，表现出“铺张浪费”、“奢侈”型的消费方式(Aerts & Chapin, 2000; Reich *et al.*, 1995; Reich *et al.*, 1991; Reich *et al.*, 1992)。从磷素来看，虽然退化群落土壤总磷含量小于常绿阔叶林典型群落，但氮素也表现出这种分布格局，同时，退化群落的磷素来源比常绿阔叶林更为丰富，而常绿阔叶林顶级群落处于演替后期，土壤磷素的来源显著减小，因此，N:P 减小，磷素成为了主要限制因素。在此情况下，栲树由于对磷素的重吸收比例显著高于

木荷与马尾松，因此，在磷素的利用特征上，栲树也表现出了“节约”型的特征。综合上述几方面的因素来说，正是由于常绿阔叶林退化过程中氮磷养分的不同限制性作用，以及栲树、木荷和马尾松对氮素和磷素所采取的不同消费方式，因此，在氮素资源充裕、磷素相对稀缺的情况下，栲树能够占据优势，而在氮素相对稀缺的环境中，对氮素的消费方式表现“节流”特征的马尾松和木荷具有竞争优势。

由于三个不同种类氮素和磷素消费方式的差异，因而导致了凋落物分解速率的差异。从种群水平上调落叶分解系数来看，随着土壤养分含量的下降，分解系数从栲树的 1.636 下降到马尾松的 0.669，分解速度显著下降，这是由于马尾松对氮素和磷素所采取的“节流”保策略导致的结果，即：更多地借助养分内循环消费氮素使得凋落物的养分含量显著降低，从而导致了凋落物 C/N 的升高，进而减缓了凋落物的分解速率(Aerts, 1997a, 1997b; Aerts, 1999; Aerts & Hannie, 1997c; Hobbie & Vitousek, 2000)。

对三个主要优势种的根茎比而言，马尾松不但是一个典型的资源节约型物种，更是一个典型的资源开拓型物种，即：不但能“节流”，也能“开源”。在根系和主干的生物量之比方面，马尾松显著高于木荷和栲树，也就是说，马尾松把大量的生物量投资到地下部分，但是，就主根直径和主干基径的比率而言，马尾松却最低，这是由于马尾松在竞争开始就以拓展地下空间，“搜刮”土壤养分资源为主要竞争策略，虽然投入地下根系的生物量很大，但主要用来延伸根系的长度和比表面积，拓展地下资源开采和运输网络(Comas *et al.*, 2002; Eissenstat & Yanai, 1997; Hendrick & Pretitzer, 1993)，这种特性在养分贫瘠的环境中具有竞争优势(Aerts *et al.*, 1991; Chapin, 1980; Grime, 1977, 2001; Tilman, 1985)。这一特性也可从主根长度和主干高度之比得到反映(Andrews *et al.*, 1999; Gedroc *et al.*, 1996)（表 6-2）。

栲树虽然投入地下根系的生物量不多，但它将有限的物质用来维持主根系的发展，这可从主根直径和主干基径的比率大小得到反映，即：栲树虽然采取的是“奢侈”型养分消费方式，但其物质投资策略却是“稳扎稳打”，“步步为营”，这种投资策略为其打下了良好的物质基础，因而，在养分充裕条件下，它有能力消化和吸收更多的养分资源，从而合成更多的有机物质 (Gedroc *et al.*, 1996; Reynolds & D'Antonio, 1996)。另外，处于演替后期的植物群落，随着群落郁闭度的增强，光线成为了限制植物生长的主要地上限制因子，因此，此类群落的优势种类往往都会把生物量更多的分配到地上部分，以最大限度的获取光线资源，作为物质合成的能量来源(Agren & Franklin, 2003; Casper & Jackson, 1997; McConnaughay & Coleman, 1999; Sami & Anna, 2002)，从这点来看，栲树采取的根茎比策略显然是为了应付对光线的强烈竞争而做出的理想选择。

对常绿阔叶林顶级种类栲树在演替后期能够竞争成功,而马尾松消退的原因,丁圣彦等(1998)将其归结为两者间存在着不同的光补偿点,即:栲树的光补偿点低于马尾松,因此,在顶极群落光照强度降低的情况下,栲树比马尾松更耐荫,从而导致了马尾松的物质合成能力降低,并最终造成马尾松的消退。从本研究中两者之间的养分利用策略与竞争策略来看,以下几个方面也是导致马尾松消退,栲树竞争成功的主要因素。首先,栲树相比马尾松具有更大的直径根茎比,即:虽然投入地下的生物量有限,但主要用来增加主根直径,这种策略可以确保其地下部分获得较大的土壤支撑空间,为支持地上高大树体建立牢固的支架。

其次,栲树相比马尾松具有较小的生物量根茎比和长度根茎比,这反过来说明,栲树对地上生物量的投入比马尾松大,并主要用来发展地上高度,拓展地上垂直空间资源,如前所述,这种拓展地上垂直空间的优势,非常有利于在常绿阔叶林顶极群落最大限度的获取光线资源,从而确保栲树物质合成的能量来源。这个结果也符合以下两个假说,即:将更多的生物量投入地上部分,有利于植物在氮素养分丰富生境条件下获得竞争成功(Poorter & Remkes, 1990; Tilman, 1985);在光照的限制作用超过养分限制时,自然选择有利于那些在地上生物量的投入上超过地下部分的种类(Aerts & Chapin, 2000; Chapin, 1980; Grime, 1977, 2001)。

第三、在常绿阔叶林顶级群落,氮素充裕,栲树采取的是“奢侈”型氮素消费策略,在磷素受限制时,对应的手段是提高磷素重吸收率,从而提高磷素的利用效率,在这两者的共同作用下,栲树在氮磷的养分使用上达到了合理优化,能够有效利用所获得的养分作为物质合成材料。相反,由于马尾松的氮素利用策略过于保守,不能快速利用养分资源合成有机物质,氮素代谢速率太慢,因此,当充裕的氮素超过其使用临界点时,反而成为限制其生长的胁迫因素。因而,在常绿阔叶林顶级群落中,栲树往往能够竞争成功。对木荷来说,无论养分消费方式,还是物质投资策略,相对而言兼有马尾松和栲树的两种特征,采取的是折衷方案,可塑性较大,因此,木荷在两种极端环境中都能够求得生存,但无法占据优势,倒是介于两个极端的中间环境最适合木荷的生存。

通过以上对三种优势种类的养分利用特征,以及根茎比等养分和光线竞争特征的综合分析,可以认为,氮素养分贫瘠生境生长的马尾松与木荷通常比肥沃生境中的栲树具有较大的生物量根茎比和长度根茎比,这是由于在养分限制超过光线的限制作用时,植物的物质投资策略是把大量的生物量积累在地下部分,以最大限度的获取养分资源(Aerts & Chapin, 2000; Chapin, 1980; Grime, 1977, 2001)。同时,这些种类在对相应的限制性养分的使用上,会表现出“节约”与“保守”型的特征(Aerts & Chapin, 2000)。而在顶极群落,一般氮素都能通过植物的积累达到相对丰富,而磷素处于稀缺状态(通过岩石淋溶的速率减小,以及植物吸收

的增强)(Aerts, 1999), 更重要的是, 光线成为物质合成能量来源的主要限制因素, 因此, 植物通常都会把生物量更多的分配到地上部分(Tilman, 1985), 所以根茎比减小。由此可见, 植物的理想根茎比大小不仅依赖于土壤养分资源的供给性大小, 也依赖于光线资源的可供性(Agren & Franklin, 2003; Casper & Jackson, 1997; McConnaughay & Coleman, 1999), 其中存在着一个理想的比率(Sami & Anna, 2002)。

3.2 各养分利用策略间的协调机制

3.2.1 叶寿命、养分含量、养分转移的协调

一般认为, 叶片特征不仅可以反映植物生长环境的养分状况, 同时可以表征植物对环境的适应性(Birk & Vitousek, 1986; Luo *et al.*, 2005; Wright *et al.*, 2001; Wright *et al.*, 2004), 因而叶片性状一定程度上决定了植物的基本行为和功能, 是反映植物养分利用策略的良好指标(Valladares *et al.*, 2000; Vendramini *et al.*, 2002), 如: 叶寿命被认为是植物在长期适应过程中为获得最大光合生产及维持高效养分利用所形成的适应策略(张林 & 罗天祥, 2004); 叶片养分转移是植物新生组织生长所需养分的一个重要来源, 是保持养分免遭损失的最重要机制之一; 养分利用效率反映了植物对养分的利用状况, 提高养分利用效率是植物适应养分贫乏生境的重要竞争策略。

从本研究来看, 氮素转移率与叶寿命显著正相关($r=0.75$, $P=0.019$, $n=15$), 与叶片氮含量显著负相关($r=-0.87$, $P=0.003$, $n=15$), 这与其它的研究结论基本一致(Pugnaire & Chapin, 1993), 即: 在养分稀缺生境生长的植物叶寿命长, 但养分含量却比较低, 表明贫瘠生境里植物更多的是通过延长叶子的停留时间来增大养分利用效率(Eckstein *et al.*, 1998, 1999; Wright & Cannon, 2001), 而不是通过更高的养分含量(Aerts, 1999; Killingbeck, 1996); 低养分含量植物在竞争中会占有更大的优势, 即以较少的养分可以制造出同样多的有机物, 从而在争夺空间和资源上会占据比较有利的地位(Aerts & Chapin, 2000)。显然, 在土壤养分稀缺条件下, 养分利用效率高的植物凭借提高叶寿命、增加养分转移率和降低叶片氮含量等手段, 更能充分利用有限的养分来生产更多的生物量, 因此, 提高养分利用效率是植物适应养分贫瘠环境的一种重要竞争策略(苏波等, 2000)。

由此可见, 在对养分资源的竞争和适应过程中, 植物各养分利用策略间存在着一定的协调机制, 通过提高叶寿命和降低叶片养分含量来增加养分利用效率是普遍存在的现象(Aerts & Chapin, 2000; Knops *et al.*, 2002), 正如 Berends(1987)认为的那样, 在定义植物的氮素利用效率时, 应充分考虑氮在植物体内的平均停留时间, 其长短直接反映了环境中养分可利用性

的高低，并于叶寿命显著正相关。

3.2.2 养分在重吸收和凋落物归还途径上的分配

在叶片的衰老过程中，部分养分会被转移（重吸收）到其它组织，而另一部分通过凋落叶归还土壤(Aerts & Chapin, 2000; Reich et al., 1999; Wright & Westoby, 2003)。养分重吸收的益处不言而喻，那就是能够被其它组织重新利用或者贮存在其它组织供来年生长需要，从而使得具有高重吸收率的物种大大减少了对土壤养分吸收的依赖程度。相反，没有被重吸收的那些养分必须通过凋落物的归还、分解，以及与土壤动物和微生物的竞争过程才能够被植物利用，同时，这一过程还伴随着被土壤固持为稳定的、而不能为植物所利用的风险，因此，养分在凋落物归还途径上需要经历周转时间长、损失风险大等不利因素的困扰(Aerts,1997a)。

显而易见，在长期的进化适应过程中，植物物种为了适应不同环境的养分大小水平，在两条养分归还途径上存在着偏好的一面，通常认为，在养分稀缺环境中具有竞争优势的植物往往选择高比例的重吸收路径，而养分充裕环境中的优势种类更倾向于选择凋落物归还途径(Aerts,1997a)。本研究显示，分布于不同土壤资源水平的三个优势种类在养分归还途径上存在着迥然不同的选择倾向，统计分析发现，优势种类凋落叶分解系数与氮素转移率之间存在着显著的负相关线性关系($r=-0.79$, $P=0.012$, $n=15$)，也就是说，贫瘠生境的优势种类马尾松更多的选择重吸收途径消费和支配氮素，从而降低对土壤养分稀缺的依赖，这与其节约型养分消费的特征相一致；而肥沃生境里的栲树则更倾向于通过凋落物归还途径支配氮素，相比其它特征而言，木荷在养分归还路径的选择上更接近于栲树，即更多地采用凋落物归还途径进行氮素的收支调控。

第七章 结论

本论文在对常绿阔叶林退化过程中土壤氮、磷养分库的变化特征，以及土壤氮素的矿化/硝化特征进行调查分析的基础上，重点探索了地上植被养分归还特征与土壤养分动态的关系，诊断并揭示了土壤氮磷养分库变化对植物生长的不同限制作用，以及主要优势种类为适应以上变化而采取的一系列养分利用策略。经过对以上研究内容的汇总分析，在回答本研究开始时（第1章）所提出五个问题的同时，也归纳出本论文的以下5个主要结论。

1. 常绿阔叶林退化导致了土壤碳库和养分库的衰减

常绿阔叶林退化为次生林、灌丛、裸地和人工林的过程中，土壤养分库和碳库含量逐步递减，相对而言，常绿阔叶林退化为次生林后，对土壤养分库和碳库的影响效应持久，而退化为其它类型后，也都显著降低了土壤养分库和碳库含量，因此，可以认为常绿阔叶林顶级群落土壤是亚热带丘陵地区最大的土壤碳库，是区域生态系统最大的碳汇之一，对维持区域碳平衡和养分贮蓄功不可没。常绿阔叶林退化过程中土壤养分库下降和碳汇消失是一个复杂的过程，不同性质的人类干扰方式、土地利用历史及其植物种类组成的变化等共同产生影响，概括起来主要包括以下4方面：（1）砍伐导致的大量生物量输出和森林管理措施的影响；（2）植物种类组成的改变；（3）土壤物理性质的改变；（4）养分和有机碳的主要生物化学转化环节发生改变。常绿阔叶林退化强烈的改变了区域生态系统氮磷的生物地球化学循环路径，由此而导致的森林土壤养分库的收支非平衡是限制地带性森林恢复的重要限制因子之一。

2. 退化植被结构的改变间接控制着土壤氮素的矿化/硝化速率，加速了氮素外流

在常绿阔叶林退化过程中，对土壤氮素氨化速率与矿化速率差异具有重要影响的是植被类型和群落结构特征的差异，即：常绿阔叶、落叶和针叶树种等不同植物生活型在群落中所占的比例大小对土壤氮素的氨化速率和矿化速率具有重要影响，不同群落内不同植物种类在养分归还和利用特征等方面的差异是决定土壤氮素矿化/硝化特征的主要因素之一。砍伐干扰对土壤氮素的氨化速率和矿化速率没有显著性影响，但导致了硝化速率的显著升高。土壤年硝化速率大小在各植被类型间的分布格局与植物群落的成熟度具有一定关系，即：硝化速率最大值往往出现在最成熟的群落和退化最严重的群落，处于幼龄的群落类型具有最小的硝化速率。地带性森林被改造为人工林（特别是针叶林）后，导致了土壤氮素氨化速率和矿化速率的显著降低，也造成了土壤氮素硝化速率的显著升高。在常绿阔叶林不同退化阶段，土壤氮素矿化/硝化速率的差异是多因素影响的结果，但主导因素则有区别，对极度退化的类型

来说，非生物因素的影响更为强烈，而在成熟森林中，生物因素的影响更为强烈，其共同点是：这些因素均是通过控制凋落物的分解过程来间接影响土壤氮素矿化速率，另外，这些因素的改变都共同起因于群落结构特征的变化。

3. 凋落物质量的下降是导致土壤养分库衰减的主要原因

常绿阔叶林退化过程伴随的是物种组成朝着单一化，群落结构朝着简单化，生境朝着旱生化的方向发展，常绿阔叶林退化不但导致了凋落物的凋落量显著降低，也导致了养分归还量的显著下降，预示着森林土壤的自肥能力减弱。在常绿阔叶林退化过程中，土壤氮磷养分库含量和凋落物凋落量存在显著的线性正相关关系，土壤氮素的矿化/硝化速率与凋落物凋落量、养分含量和养分归还量间均在显著的线性正相关关系，表明地上植物群落的凋落物凋落特征对土壤氮素的矿化/硝化特征具有显著影响，即：随着植物群落结构趋于简单化，凋落物数量、养分含量和养分归还量的显著降低导致了土壤氮磷养分库和氮素矿化物质的减少。在常绿阔叶林退化过程中，正是由于不同植物种类在养分归还特征上的巨大差异，从而导致了植物群落对土壤养分归还数量和质量的差异，进而导致了土壤氮素的矿化/硝化过程的差别，从而进一步导致了土壤养分库的衰减。

另外，相关分析结果显示，地表凋落物现存量大小对土壤氮素的硝化速率和硝态氮含量具有重要影响，这是导致退化群落氮素流失的主要原因之一；氮素在凋落物层贮存越多，土壤硝态氮素的含量愈少，当凋落物层氮素贮量较少的情况下，土壤氮素更多是以硝态氮的形式存在，从而增加了系统氮素损失的风险和潜力。

4. 不同退化类型受到氮磷养分的不同限制作用

在不同人类干扰方式影响下，随着植物种类组成的极大改变，植物群落的 N:P 特征发生了显著变化。次生针叶林和针阔混交林的 N:P 介于 14 和 16 之间，意味着该类型植被的生产力同时受到氮素和磷素的共同限制作用，但以氮素的限制作用更为强烈；成熟常绿阔叶林、次生常绿阔叶林和灌丛三种类型的 N:P 都大于 16，表明受到磷素的限制作用；在人工林中，杉木群落和毛竹群落均显著低于 14，一定程度上表明主要受到氮素的限制作用，而杨梅群落大于 16，意味着受到磷素的限制作用。

植物群落的养分利用效率反映了植物对养分的利用状况，资源响应效率反映了土壤资源维持植物群落生产的潜力。在成熟常绿阔叶林至灌丛类型的退化进程中，植物群落的氮素利用效率和磷素利用效率显著增大，表明植物群落通过提高养分利用效率来适应土壤养分库的衰减。对土壤总氮响应效率最高的退化类型为次生针叶林，与之相比，灌丛对土壤总氮供应水平的响应程度较小，说明灌丛的土壤氮素有效性较差，而针叶林虽然总氮库含量与氮素矿

化速率低于灌丛，但氮素有效性高于灌丛。对土壤总磷响应效率最高的为灌丛和成熟常绿阔叶林，表明此类群落受到磷素的限制作用。

从不同施肥措施处理下人工林群落与其比邻自然群落养分利用效率的差异来看，未施肥杉木群落的氮素利用效率与比邻自然群落相比无显著变化，而在施用氮肥措施下，毛竹群落和杨梅群落的氮素利用效率显著低于各自比邻的自然群落，说明随着土壤氮含量的提高，植物群落对氮素的利用水平下降，这种特征也可从人工林的磷素养分利用效率上得到反映。从资源响应效率来看，杉木群落和毛竹群落的土壤总氮响应效率呈现显著增加的趋势，而杨梅群落则呈现显著下降的趋势，表明杉木群落和毛竹群落受到氮素的限制作用。总体而言，无论人工林养分利用效率和资源响应效率的提高或者降低，均间接说明，人工林即使在施肥条件下，与自然群落相比一定程度上存在着一种或多种土壤养分元素的亏缺状态。

5. 不同土壤养分限制条件下不同优势种类的养分利用策略差异显著

由于常绿阔叶林退化过程中土壤氮磷限制作用的相互转化，以及常绿阔叶林顶级群落优势种与退化群落优势种养分利用策略的不同，决定了不同退化植物群落物种组成的差异。退化群落中的马尾松在土壤养分稀缺条件下，采取的适应策略包括降低凋落叶的养分浓度、落叶前转移更多的养分到其它器官，采取高的养分利用效率而充分利用资源，以及延长叶片的停留时间以增加叶寿命等手段，以一种“节约保守”型的方式消费氮素，是一种典型地追求效率地资源节约型物种；从根茎比来看，马尾松更是一个典型的资源开拓型物种。栲树在氮素充裕情况下，采取提高叶片氮含量、降低养分转移率的手段，表现出“铺张浪费”、“奢侈”型的消费方式；在磷素的利用特征上，表现出了“节约”型的特征。其根茎比策略是采取稳健型竞争方式，投入地下根系的生物量主要用来维持主根的发展，这种投资策略为其打下了良好的物质基础，因而，在养分充裕条件下，有能力消化和吸收更多的养分资源，从而合成更多的有机物质发展自身，这种策略能够很好应付对光线的强烈竞争。对木荷来说，无论养分消费方式，还是物质投资策略，相对而言兼有马尾松和栲树的两种特征，采取的是折衷方案，可塑性较大，因此，木荷在两种极端环境中都能够求得生存。

参考文献:

- Aber, J., McDowell, W., Nadelhoffer, K., Magill, A., Berntson, G., Kamakea, M., McNulty, S., Currie, W., Rustad, L. & Fernandez, I. (1998) Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems-hypotheses revised. *BioScience*, **48**, 921~934.
- Adams, M.A. & Attiwill, P.M. (1991) Nutrient balance in forests of northern Tasmania. Alteration of nutrient availability and soil water chemistry as a result of logging, slash burning and fertilizer application. *Forest Ecology and Management*, **44**, 115~131.
- Aerts, R. (1990) Nutrient use efficiency in evergreen and deciduous species from heath lands. *Oecologia*, **84**, 391~397.
- Aerts, R., Boot, R.G.A., & Van der, A.P.J.M. (1991) The relationship between above- and belowground biomass allocation patterns and competitive ability. *Oecologia*, **87**, 551~559.
- Aerts, R. (1996) Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *Journal of Ecology*, **84**, 597~608.
- Aerts, R. (1997a) Nitrogen partitioning between resorption and decomposition pathways: a trade-off between nitrogen use efficiency and litter decomposition? *Oikos*, **80**, 603~605.
- Aerts, R. (1997b) Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos*, **79**, 439~449.
- Aerts, R. & Hanne, D.C. (1997c) Nutritional and plant-mediated controls on leaf litter decomposition of carex species. *Ecology*, **78**, 244~260.
- Aerts, R. (1999) Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. *Journal of Experimental Botany*, **50**, 29~37.
- Aerts, R. & Chapin III, F.S. (2000) The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, **30**, 1~67.
- Aerts, R., de Caluwe, H. & Beltman, B. (2003) Is the relation between nutrient supply and biodiversity co-limited by the type of nutrient limitation? *Oikos*, **101**, 489~498.
- Agren, G.I. & Franklin, O. (2003) Root : shoot ratios, optimization and nitrogen productivity. *Annals of Botany*, **92**, 795~800.
- Alegre, J.C., Cassel, D.K. & Bundy, D.E. (1986) Effects of land clearing and subsequent management on soil physical properties. *Soil Science Society of America Journal*, **50**, 1378~84.
- Amin, M. & Flowers, T.H. (2004) Evaluation of Kjeldahl digestion method. *Journal of research*, **15**, 159~177.
- Andersen, T., Elser, J.J. & Hessen, D.O. (2004) Stoichiometry and population dynamics. *Ecology Letters*, **7**, 884~900.
- Andrews, M., Sprent, J.I., Raven, J.A. & Eady, P.E. (1999) Relationships between shoot to root ratio, growth and leaf soluble protein concentration of *Pisum sativum*, *Phaseolus vulgaris* and *Triticum aestivum* under different nutrients deficiencies. *Plant, Cell and Environment*, **22**, 949~958.
- Bengtsson, G., Bengtson, P. & Ma°nsson, K.F. (2003) Gross nitrogen mineralization-, immobilization-, and nitrification rates as a function of soil C/N ratio and microbial activity. *Soil Biology & Biochemistry*, **35**, 143~154.
- Berendse, F. & Aerts, R. (1987) Nitrogen-use-efficiency: a biologically meaningful definition? *Functional Ecology*, **1**, 293~196.
- Berendse, F. (1990) Organic matter accumulation and nitrogen mineralization during secondary

- succession in heathland ecosystems. *Journal of Ecology*, **78**, 413~427.
- Binkley, D. (1984) Ion exchange resin bags: factors affecting estimates of nitrogen availability. *Soil Science Society of America Journal*, **48**, 1181~1184.
- Binkley, D. & Hart, L.S.C. (1989) The component of nitrogen availability assessment in forest soil. *Advances in Soil Science*, **19**, 57~112.
- Binkley, D. & Valentine, D. (1991) Fifty-year biogeochemical effects of green ash white pine, and norway spruce in a replicated experiment. *Forest Ecology and Management*, **40**, 13~25.
- Birk, E.M. & Vitousek, P.M. (1986) Nutrient availability and nitrogen use efficiency in loblolly pine stands. *Ecology*, **67**, 69~79.
- Black, T.A. & Harden, J.W. (1995) Effect of timber harvest on soil carbon storage at blodgett experimental forest, California. *Canadian Journal of Forest Research*, **25**, 1385~1396.
- Bloomfield, J., Vogt, K.A. & Vogt, D.J. (1993) Decay rate and substrate quality of fine root and foliage of two tropical tree species in the Luquillo experiment forest. *Plant and Soil*, **150**, 233~245.
- Bonanomi, G., Giannino, F. & Mazzoleni, S. (2005) Negative plant-soil feedback and species coexistence. *Oikos*, **111**, 311~321.
- Braisa, S., Paré, D., Camiré, C., Rochon, P. & Vasseur, C. (2002) Nitrogen net mineralization and dynamics following whole tree harvesting and winter windrowing on clayey sites of northwestern Quebec. *Forest Ecology and Management*, **157**, 119~130.
- Bremer, E. & Kuikman, P. (1997) Influence of competition for nitrogen in soil on net mineralization of nitrogen. *Plant and Soil*, **190**, 119~126.
- Brian, H., Glenn, M. & Foster, D.R. (2002) Three hundred years of forest and land-use change in Massachusetts, USA. *Journal of Biogeography*, **29**, 1319~1335.
- Bridgham, S.D., Pastor, J., McClaugherty, C.A. & Richardson, C.J. (1995) Nutrient-use efficiency: a litterfall index, a model, and a test along a nutrient-availability in Northern Carolina peatlands. *American Naturalist*, **145**, 1~21.
- Brown, K.A. & Gurevitch, J. (2004) Long-term impacts of logging on forest diversity in Madagascar. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **101**, 6045~6049.
- Brown, S. & Lugo, A.E. (1990) Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology*, **6**, 1~32.
- Bunker, D.E., DeClerck, F., Bradford, J.C., Colwell, R.K., Perfecto, I., Phillips, O.L., Sankaran, M. & S., N. (2005) Species loss and aboveground carbon storage in a tropical forest. *Science*, **310**, 1029~1031.
- Burger, M. & Jackson, L.E. (2004) Plant and microbial nitrogen use and turnover: Rapid conversion of nitrate to ammonium in soil with roots. *Plant and Soil*, **266**, 289~301.
- Burns, D.A. & Murdoch, P.S. (2005) Effects of a clearcut on the net rates of nitrification and N mineralization in a northern hardwood forest, Catskill Mountains, New York, USA. *Biogeochemistry*, **72**, 123~146.
- Casper, B.B. & Jackson, R.B. (1997) Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **28**, 545~570.
- Chapin III, F.S. (1980) The mineral nutrition of wild plant. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **11**, 233~260.
- Chapin III, F.S., Matson, P.A. & Mooney, H.A. (2002) Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology. *Springer-Verlag New York, Inc*, New York, 298.
- Chapman, S.K., Langley, J.A., Hart, S.C. & Koch, G.W. (2006) Plants actively control nitrogen cycling: uncorking the microbial bottleneck. *New Phytologist*, **169**, 27~34.

- Comas, L.H., Bouma, T.J. & Eissenstat, D.M. (2002) Linking root traits to potential growth rate in six temperate tree species. *Oecologia*, **132**, 34~43.
- Comas, L.H. & Eissenstat, D.M. (2004) Linking fine root traits to maximum potential growth rate among 11 mature temperate tree species. *Functional Ecology*, **18**.
- Compton, J.E., Boone, R.D., Motzkin, G. & Foster, D.R. (1998) Soil carbon and nitrogen in a pine-oak sand plain in central Massachusetts: Role of vegetation and land-use history. *Oecologia*, **116**, 536~542.
- Conant, R.T., Paustian, K. & Elliott, E.T. (2001) Grassland management and conversion into grassland: Effects on soil carbon. *Ecological Applications*, **11**, 343~355.
- Cooper, C.F. (1983) Carbon storage in managed forests. *Canadian Journal of Forest Research*, **13**, 155~166.
- Cordell, S., Goldstein, G., Meinzer, F.C., & Vitousek, P.M. (2001) Regulation of leaf life-span and nutrient-use efficiency of *Metrosideros polymorpha* trees at two extremes of a long chronosequence in Hawaii. *Oecologia*, **127**, 198~206.
- Covington, W.W. (1981) Changes in forest floor organic matter and nutrient content following clear cutting in northern hardwood. *Ecology*, **43**, 173~182.
- Currie, W.S. (1999) The response C and N biogeochemistry of the temperate forest floor. *Tree*, **14**, 316~320.
- Currie, W.S. & Jadelhoffer, K.N. (2002) The imprint of land use history: patterns of carbon and nitrogen in downed woody debris at the Harvard forest. *Ecosystems*, **5**, 446~460.
- Daufresne, T. & Hedin, L.O. (2005) Plant coexistence depends on ecosystem nutrient cycles: Extension of the resource-ratio theory. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **102**, 9212~9217.
- Davidson, E. & Ackerman, I. (1993) Changes in soil carbon inventories following cultivation of previously untilled soils. *Biogeochemistry*, **20**, 161~193.
- Dechert, G., Veldkamp, E. & Anas, I. (2004) Is soil degradation unrelated to deforestation? Examining soil parameters of land use systems in upland central Sulawesi, Indonesia. *Plant and Soil*, **265**, 197~209.
- Drenovsky, R.E. & Richards, J.H. (2004) Critical N:P values: predicting nutrient deficiencies in desert shrublands. *Plant and Soil*, **259**, 59~69.
- Dupouey, J.L., Dambrine, E., Laffite, J.D. & Moares, C. (2002) Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology*, **83**, 2978~2984.
- Eckstein, R.L., Karlsson, P.S. & Weih, M. (1998) The significance of sorption of leaf resources for shoot growth in evergreen and deciduous woody plants from a subarctic environment. *Oikos*, **81**, 567~575.
- Eckstein, R.L., Karlsson, P.S. & Weih, M. (1999) Leaf life span and nutrient resorption as determinants of plant nutrient conservation in temperate-arctic regions. *New Phytologist*, **143**, 177~189.
- Eden, M.J., McGregor, D.F.M. & Vieira, N.A. (1990) Pasture development on cleared forest land in northern Amazônia. *Geographical Journal*, **156**, 283~96.
- Eissenstat, D.M. & Yanai, R.D. (1997) The ecology of root lifespan. *Advances in Ecological Research*, **27**, 1~60.
- Elser, J.J., Sterner, R.W., Gorokhova, E., Fagan, W.F., Markow, T.A., Cotner, J.B., Harrison, J.F., Hobbie, S.E., Odell, G.M. & Weider, L.J. (2000) Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters*, **3**, 540~550.

- Erickson, H., Davidson, E.A. & Keller, M. (2002) Former land-use and tree species affect nitrogen oxide emissions from a tropical dry forest. *Oecologia*, **130**, 297~308.
- Feanside, P.M. (1996) Amazonian deforestation and global warming: carbon stocks in vegetation replacing brazil's amazon forest. *Forest Ecology and Management*, **80**, 21~34.
- Finzi, A., van Breemen, N. & Canham, C.D. (1998) Canopy tree-soil interactions within temperate forest: species effects on soil carbon and nitrogen. *Ecological Application*, **8**, 440~446.
- Fisk, M.C., Zak, D.R. & Crow, T.R. (2002) Nitrogen storage and cycling in old~ and second~growth Northern hardwood forests. *Ecology*, **83**, 73~87.
- Fitter, A.H. (2005) Darkness visible: reflections on underground ecology. *Journal of Ecology*, **93**, 231~243.
- Forrester, D.I., Cowie, A.L., Bauhus, J., Wood, J.T. & Forrester, R.I. (2006) Effects of changing the supply of nitrogen and phosphorus on growth and interactions between *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii* in a pot trial. *Plant and Soil*, **280**, 267~277.
- Foster, D.R. (1992) Land~use history(1730~1990) and vegetation dynamics in central New England, USA. *Journal of Ecology*, **80**, 753~771.
- Foster, D.R., Fluet, M. & Boose, E.R. (1997) Human or natural disturbance: landscape~scale dynamics of the tropical forests of Puerto Rico. *Ecological Applications*, **9**, 555~572.
- Foster, D.R. & Zebryk, T.M. (1993) Long~term vegetation dynamics and disturbance history of a *Tsuga*~dominated forest in New England. *Ecology*, **74**, 982~998.
- Fraterrigo, J.M., Turner, M.G., Pearson, S.M. & Dixon, P. (2005) Effects of past land use on spatial heterogeneity of soil nutrients in Southern Appalachian forest. *Ecological monographs*, **75**, 215~230.
- Frazer, D.W., McColl, J.G. & Powers, R.F. (1990) Soil nitrogen mineralization in a clearcutting chronosequence in a Northern California Conifer forest. *Soil Science Society of America Journal*, **54**, 1145~1152.
- Fuller, J.L., Foster, D.R., McLachlan, J.S. & Drake, N. (1998) Impact of human activity on regional forest composition and dynamics in central New England. *Ecosystems*, **1**, 76~95.
- Fynn, R.W.S., Morris, C.D. & Kirkman, K.P. (2005) Plant strategies and trait trade~offs influence trends in competitive ability along gradients of soil fertility and disturbance. *Journal of Ecology*, **93**, 384~394.
- Gallardo, A., Paramá, R. & Covelo, F. (2005) Soil ammonium vs. nitrate spatial pattern in six plant communities: simulated effect on plant populations. *Plant and Soil*, **277**, 207~219.
- Garcia-Montiel, D.C., Neill, C., Melillo, J., Thomas, S., Steudler, P.A. & Cerri, C.C. (2000) Soil phosphorus transformations following forest clearing for pasture in the Brazilian Amazon. *Soil Science Society of America Journal*, **64**, 1792~1804.
- Gedroc, J.J., McMconnaghay, K.D.M. & Coleman, J.S. (1996) Plasticity in root/shoot partitioning: optimal, ontogenetic, or both? . *Functional Ecology*, **10**, 44~50.
- Gehring, C., Denich, M., Kanashiro, M. & Vliek, P.L.G. (1999) Response of secondary vegetation in eastern Amazonia to relaxed nutrient availability constraints. *Biogeochemistry*, **45**, 223~241.
- Gobert, A. & Plassard, C. (2002) Differential NO₃⁻ dependent patterns of NO₃⁻ uptake in *Pinus pinaster*, *Rhizopogon roseolus* and their ectomycorrhizal association. *New Phytologist*, **154**, 509~516.
- Grime, J.P. (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist*, **111**, 1169~1194.
- Grime, J.P. (2001) Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties(Second edition).

- John Wiley and Sons Ltd, Baffins Lane, Chichester, 13~48.
- Grunzweig, J.M., Sparrow, S.D. & Chapin III, F.S. (2003) Impact of forest conversion to agriculture on carbon and nitrogen mineralization in subarctic Alaska. *Biogeochemistry*, **64**, 271~296.
- Grunzweig, J.M., Sparrow, S.D., Yakir, D. & Chapin, F.S.I. (2004) Impact of agricultural land-use change on carbon storage in boreal Alaska. *Global Change Biology*, **10**, 452~472.
- Guo, L.B. & Gifford, R.M. (2002) Soil carbon stocks and land use change: a meta analysis. *Global Change Biology*, **8**, 345~360.
- Güsewell, S. (2005a) High nitrogen : phosphorus ratios reduce nutrient retention and second-year growth of wetland sedges. *New Phytologist*, **166**, 537~550.
- Güsewell, S., Bailey, K.M., Roem, W.J. & Bedford, B.L. (2005b) Nutrient limitation and botanical diversity in wetlands: can fertilisation raise species richness? *Oikos*, **109**, 71~80.
- Güsewell, S. (2004) N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, **164**, 243-266.
- Güsewell, S., Koerselman, W. & Verhoeven, J.T.A. (2003) Biomass N:P ratios as indicators of nutrient limitation for plant populations in wetlands. *Ecological monographs*, **13**, 372~384.
- Hall, S.R., Smith, V.H., Lytle, D.A., & Leibold, M.A. (2005) Constraints on primary producer N:P stoichiometry along N:P supply ratio gradients. *Ecology*, **86**, 1894~1904.
- Harmon, M.E., Ferrell, W.K. & Franklin, J.F. (1990) Effects on carbon storage of conversion of old-growth forests to young forests in terrestrial ecosystem. *Science*, **247**, 699~702.
- Harmon, M.E., Franklin, J.F., Swanson, F.J., Sollins, P., Gregory, S.V., Lattin, J.D., Anderson, N.H., Cline, S.P., Aumen, N.G., Sedell, J.R., Lienkaemper, G.W., Cromack Jr., K. & Cummins, K.W. (1986) Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research*, **15**, 133~302.
- Harrington, R.A., Fownes, J.H. & Vitousek, P.M. (2001) Production and resource use efficiencies in N- and P-limited tropical forests: a comparison of responses to long-term fertilization. *Ecosystems*, **4**, 646~657.
- Hawkes, C.V., Wren, I.F., Herman, D.J. & Firestone, M.K. (2005) Plant invasion alters nitrogen cycling by modifying the soil nitrifying community. *Ecology Letters*, **8**, 976~985.
- Hendrick, R.L. & Pretitzer, K.S. (1993) The dynamics of fine root, length, biomass, and nitrogen content in two northern hardwood forests. *Ecoscience*, **4**, 99~105.
- Herbert, D.A. & Fownes, J.H. (1999) Forest productivity and efficiency of resource use across a chronosequence of tropical Montane soils. *Ecosystems*, **2**, 242~254.
- Herbert, D.A., Rastetter, E.B., Shaver, G.R. & Ågren, G. (1999) Effects of plant growth characteristics on biogeochemistry and community composition in a changing climate. *Ecosystems*, **2**, 367~382.
- Hiremath, A.J. & Ewel, J.J. (2001) Ecosystem nutrient use efficiency, productivity, and nutrient accrual in model tropical communities. *Ecosystems*, **4**, 669~682.
- Hobbie, S.E. & Vitousek, P.M. (2000) Nutrient limitation of decomposition in Hawaiian forests. *Ecology*, **81**, 1867~1877.
- Holscher, D., Ludwig, B., Moller, R.F. & Folster, H. (1997) Dynamics of soil chemical parameters in shifting cultivation agriculture in the eastern Amazon. *Agriculture Ecosystem Environment*, **66**, 153~63.
- Hughes, R.F., Kauffman, J.B. & Cummings, D.L. (2002) Dynamics of aboveground and soil carbon and nitrogen stocks and cycling of available nitrogen along a land~use gradient in Rondônia,

- Brazil. *Ecosystems*, **5**, 244~259.
- James, F. & Cahill, J. (2002) Interaction between root and shoot competition vary among species. *Oikos*, **99**, 101~112.
- Jaramillo, V.J., Kauffman, J.B., Rentería-Rodríguez, L., Cummings, D.L. & Ellingson, L.J. (2003) Biomass, carbon, and nitrogen pools in Mexican tropical dry forest landscapes. *Ecosystems*, **6**, 609~629.
- Johnson, D.W. (1992) Effects of forest management on soil carbon storage. *Water, Air and Soil Pollution*, **64**, 83~120.
- Jonasson, S. (1989) Implication of leaf longevity, leaf nutrient re-absorption and translocation for the resource economy of five evergreen plant species. *Oikos*, **56**, 121~131.
- Juo, A.S.R. & Manu, A. (1996) Chemical dynamics in slash and burn agriculture. *Agriculture Ecosystem Environment*, **58**, 49~60.
- Kauffman, J.B., Cummings, D.L. & Ward, D.E. (1998) Fire in the Brazilian Amazon: biomass, nutrient pools, and losses in cattle pastures. *Oecologia*, **113**, 415~427.
- Killham, K. (1994) Soil Ecology. *Cambridge University Press*, Cambridge, 114~124.
- Killingbeck, K.T. (1996) Nutrient in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology*, **77**, 1716~1727.
- Klingensmith, K.M. & Van Cleve, K. (1993) Patterns of nitrogen mineralization and nitrification in floodplain successional soils along the Tarmna River, Interior Alaska. *Canadian Journal of Forest Research*, **23**, 964~969.
- Knoepp, J.D. (1998) Rates of nitrogen mineralization across an elevation and vegetation gradient in the southern Appalachians. *Plant and Soil*, **204**, 235~241.
- Knoepp, J.D. & Swank, W.T. (1997) Forest management effects on surface soil carbon and nitrogen. *Soil Science Society of America Journal*, **61**, 928~935.
- Knops, J.M.H., Bradley, K. & Wedin, D.A. (2002) Mechanism of plant species impacts on ecosystem nitrogen cycling. *Ecology Letters*, **5**, 454~466.
- Knops, J.M.H., Koenig, W.D. & Nash III, T.H. (1997) On the relationship between nutrient use efficiency and fertility in forest ecosystems. *Oecologia*, **110**, 550~556.
- Knops, J.M.H. & Tilman, D. (2000) Dynamics of soil nitrogen and carbon accumulation for 61 years after agriculture abandonment. *Ecology*, **81**, 88~98.
- Koerner, W., Dupouey, J.L., Dambrine, E. & Benoît, M. (1997) Influence of past land use on the vegetation and soils of present day forests in the Vosges mountains, France. *Journal of Ecology*, **85**, 351~358.
- Koerselman, W. & Meuleman, A.F.M. (1996) The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, **33**, 1441~1450.
- Lamb, D., Erskine, P.D. & Parrotta, J.A. (2005) Restoration of degraded tropical forest landscapes. *Science*, **310**, 1628~1632.
- Latty, E.F., Canham, C.D. & Marks, P.L. (2004) The effects of land-use history on soil properties and nutrient dynamics in northern hardwood forest of the Adirondack mountains. *Ecosystems*, **7**, 193~207.
- Lugo, A.E. & Brown, S. (1993) Management of tropical soils as sinks or source of atmospheric carbon. *Plant and Soil*, **149**, 27~41.
- Luo, T.X., Luo, J. & Pan, Y.D. (2005) Leaf traits and associated ecosystem characteristics across subtropical and timberline forests in the Gongga Mountains, Eastern Tibetan Plateau.

- Oecologia*, **142**, 261~273.
- Luo, Y.Q., Su, B., Currie, W.S., Dukes, J.S., Finzi, A., Hartwig, U., Hungate, B., Mcmurtrie, R.E., Oren, R., Parton, W.J., Pataki, D.E., Shaw, M.R., ZAK, D.R. & Field, C.B. (2004) Progressive nitrogen limitation of ecosystem responses to rising atmospheric carbon dioxide. *BioScience*, **54**, 731~739.
- McConnaughay, K.D.M. & Coleman, J.S. (1999) Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality? A test along three resource gradients. *Ecology*, **80**, 2581~2593.
- McGrath, D.A., Smith, K.C., Gholz, H.L. & Oliveira, F.A. (2001) Effects of land~use change on soil nutrient dynamics in Amazônia. *Ecosystems*, **4**, 625~645.
- McLendon, T. & Redente, E.F. (1992) Effects of nitrogen on species replacement dynamics during early secondary succession on a semiarid sagebrush site. *Oecologia*, **91**, 312~317.
- Miller, T.E., Burns, J.H., Munguia, P., Walters, E.L., Kneitel, J.M., Richards, P.M., Mouquet, N. & Buckley, H.L. (2005) A critical review of twenty years: use of the resource-ratio theory. *The American Naturalist*, **165**, 439~448.
- Montagnini, F. & Buschbacher, R. (1989) Nitrification rates in two undisturbed tropical rain forests and three slash~and burn sites of the Venezuelan Amazon. *Biotropica*, **21**, 9~14.
- Nasholm, T., Ekblad, A., Nordin, A., Giesler, R., Hogberg, M. & Hogberg, P. (1998) Boreal forest plants take up organic nitrogen. *Nature*, **392**, 914~916.
- Neill, C., Piccolo, M.C., Cerri, C.C., Steudler, P.A., Melillo, J.M. & Brito, M. (1997) Net nitrogen mineralization and net nitrification rates in soils following deforestation for pasture across the southwestern Brazilian Amazon Basin landscape. *Oecologia*, **110**, 243~252.
- Neill, C., Piccolo, M.C., Melillo, J.M., Steudler, P.A. & Cerri, C.C. (1999) Nitrogen dynamics in soils of forests and active pastures in the western Brazilian Amazon basin. *Soil Biology and Biochemistry*, **27**, 1167~1175.
- Niklas, K.J., Owens, T., Reich, P.B. & Cobb, E.D. (2005) Nitrogen/phosphorus leaf stoichiometry and the scaling of plant growth. *Ecology Letters*, **8**, 636~642.
- Noble, I.R. & Rodolfo, D. (1997) Forests as human-dominated ecosystems. *Science*, **277**, 522~525.
- Olson, J.S. (1963) Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological system. *Ecology*, **44**, 322~331.
- Osher, L.J., Matson, P.A. & Amundson, R. (2003) Effects of land use change on soil carbon in Hawaii. *Biogeochemistry*, **65**, 213~232.
- Paschke, M.W., McLendon, T. & Redente, E.F. (2000) Nitrogen availability and old-field succession in a shortgrass steppe. *Ecosystems*, **3**, 144~158.
- Pastor, J. & Bridgham, S.D. (1999) Nutrient efficiency along nutrient availability gradients. *Oecologia*, **118**, 50~58.
- Pérez, C.A., Carmona, M.R., Aravena, J.C. & Armesto, J.J. (2004) Successional changes in soil nitrogen availability, non-symbiotic nitrogen fixation and carbon/nitrogen ratios in southern Chilean forest ecosystems. *Oecologia*, **140**, 617~625.
- Pimentel, D. & Kounang, N. (1998) Ecology of soil erosion in ecosystems. *Ecosystems*, **1**, 416~426.
- Poorter, H. & Remkes, C. (1990) Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia*, **83**, 553~559.
- Porazinska, D.L., Bardgett, R.D., Blaauw, M.B., Hunt, H.W., Parsons, A.N., Seastedt, T.R. & Wall, D.H. (2003) Relationships at the aboveground-belowground interface: plants, soil biota, and soil processes. *Ecology*, **73**, 377~395.

- Powers, G.S. (2004) Changes in soil carbon and nitrogen after contrasting land-use transitions in northeastern Costa Rica. *Ecosystems*, **7**, 134~146.
- Pugnaire, F.I. & Chapin, F.S.I. (1993) Controls over nutrient resorption from leaves of evergreen mediterranean species. *Ecology*, **74**, 124~129.
- Puri, G. & Ashman, M.R. (1998) Relationship between soil microbial biomass and gross N mineralization. *Soil Biology and Biochemistry*, **30**, 251~256.
- Reich, P.B., Uhl, C. & Walters, M.B. (1991) Leaf lifespan as determinant of leaf structure and function among 23 amazonian tree species. *Oecologia*, **86**, 16~24.
- Reich, P.B., Walters, M.B. & Ellsworth, D.S. (1992) Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystem. *Ecological monographs*, **62**, 365~392.
- Reich, P.B., Ellsworth, D.S. & Uhl, C. (1995) Leaf carbon and nutrient assimilation and conservation in species of differing successional status in an oligotrophic Amazonian forest. *Functional Ecology*, **9**, 65~76.
- Reich, P.B., Ellsworth, D.S., Walters, M.B., Vose, J.M., Gresham, C., Volin, J.C. & Bowman, W.D. (1999) Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology*, **80**, 1955~1969.
- Reich, P.B. & Oleksyn, J. (2004) Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **101**, 11001~11006.
- Reynolds, H.L. & D'Antonio, C. (1996) The ecological significance of plasticity in root weight ratio in response nitrogen: opinion. *Plant and Soil*, **185**, 75~97.
- Rhoades, C.C. & Coleman, D.C. (1999) Nitrogen mineralization and nitrification following land conversion in montane Ecuador *Soil Biology and Biochemistry*, **31**, 1347~1354.
- Rhoades, C.C., Eckert, G.E. & C., C.D. (2000) Soil carbon differences among forest, agriculture, and secondary vegetation in lower montane Ecuador. *Ecological Applications*, **10**, 497~505.
- Richter, D.D., Markewitz, D., Trumbore, S.E. & Wells, C.G. (1999) Rapid accumulation and turnover of soil carbon in a re-establishing forest. *Nature*, **400**, 56~58.
- Robertson, G.P., Coleman, D.C. & Bledsoe, C.S. (1999) Standard soil methods for long term ecological research. *Oxford University Press*, New York.
- Sami, A. & Anna, M.M. (2002) Optimality and phenotypic plasticity of shoot-to-root ratio under variable light and nutrient availabilities. *Evolutionary Ecology*, **16**, 67~76.
- Shaver, G.R. (1983) Mineral nutrition and leaf longevity in *ledum palustre*: the role of individual nutrients and timing of leaf mortality. *Oecologia*, **56**, 160~165.
- Sierra, J. (2002) Nitrogen mineralization and nitrification in a tropical soil: effects of fluctuating temperature conditions. *Soil Biology & Biochemistry*, **34**, 1219~1226.
- Singh, J.S. & Gupta, S.R. (1997) Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystem. *Botany Review*, **43**, 449~528.
- Sollins, P. (1998) Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: does soil matter? *Ecology*, **79**, 23~30.
- Tani, T., Kudoh, H. & Kachi, N. (2003) Responses of root length/leaf area ratio and specific root length of an understory herb, *Pteridophyllum racemosum*, to increases in irradiance. *Plant and Soil*, **255**, 227~237.
- Tanner, E.V.J., Vitousek, P.M. & Cuevas, E. (1998) Experimental investigation on nutrient limitation on forest growth on wet tropical mountains. *Ecology*, **79**, 10~22.
- Templer, P.H., Lovett, G.M., Weathers, K.C., Findlay, S.E. & Dawson, T.E. (2005) Influence of tree species on forest nitrogen retention in the Catskill mountains, New York, USA. *Ecosystems*, **8**,

1~16.

- Tessier, J.T. & Raynal, D.J. (2003) Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation. *Journal of Applied Ecology*, **40**, 523~534.
- Thierry, D., Elise, B., Philip, R. & Didier, A. (2003) Land use history and botanical changes in the calcareous hillsides of Upper~Normandy (north~western France): new implications for their conservation management. *Biological Conservation*, **115**, 1~19.
- Tilman, D. (1985) The resource-ratio hypothesis of plant succession. *The American Naturalist*, **125**, 827~852.
- Uria, V., Lo~hmsb, K. & Tullus, H. (2003) Annual net nitrogen mineralization in a grey alder (*Alnus incana* (L.) moench) plantation on abandoned agricultural land. *Forest Ecology and Management*, **184**, 167~176.
- Valladares, F., Martinez-Ferri, E., Balaguer, L., Perez-Corona, E. & Manrique, E. (2000) Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy? *New Phytologist*, **148**, 79~91.
- Van Cleve, K. (1993) Nitrogen mineralization and nitrification in successional ecosystems on the Tarmna River, Interior Alaska. *Canadian Journal of Forest Research*, **23**, 970~978.
- Van der Krift, T.A.J. & Berendse, F. (2001) The effect of plant species on soil nitrogen mineralization. *Journal of Ecology*, **89**, 555~561.
- Van der Putten, W.H., Vet, L.E.M., Harvey, J.A. & Wäckers, F.L. (2001) Linking above- and belowground multitrophic interactions of plants, herbivores, pathogens, and their antagonists. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 547~554.
- Vendramini, F., Díaz, S., Gurvich, D.E., Wilson, P.J., Thompson, K. & Hodgson, J.G. (2002) Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytologist*, **154**, 147~157.
- Venterink, H.O., Wassen, M.J., Verkroost, A.W.M. & Ruiter, P.C. (2003) Species richness-productivity patterns differ between N-, P-, and K-limited wetlands. *Ecology*, **84**, 2191~2199.
- Verchot, L.V., Davidson, E.A., Cattânio, J.H., Ackerman, I.L., Erickson, H.E. & Keller, M. (1999) Land use change and biogeochemical controls of nitrogen oxide emissions from soils in eastern Amazonia. *Global Biogeochem Cycles*, **13**, 31~46.
- Verheyen, K., Bossuyt, B., Hermy, M. & Tack, G. (1999) The land use history(1278~1990)of a mixed hardwood forest in western Belgium and its relationship with chemical soil characteristics. *Journal of Biogeography*, **26**, 1115~1128.
- Verhoeven, J.T.A., Koerselman, W. & Meuleman, A.F.M. (1996) Nitrogen- or phosphorus-limited growth in herbaceous, wet vegetation: relations with atmospheric inputs and management regimes. *Trends in Ecology & Evolution*, **11**, 494~497.
- Vervaet, H., Boeckx, P., Boko, A.M.C., Van Cleemput, O. & Hofman, G. (2004) The role of gross and net N transformation processes and NH_4^+ and NO_3^- immobilization in controlling the mineral N pool of a temperate mixed deciduous forest soil. *Plant and Soil*, **264**, 349~357.
- Vitousek, P.M. (1982) Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *The American Naturalist*, **119**, 552~572.
- Vitousek, P.M. (1984) Litterfall , nutrient cycling , and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology*, **65**, 285~298.
- Vitousek, P.M. (1998) Foliar and Litter Nutrients, Nutrient Resorption, and Decomposition in Hawaiian *Metrosideros polymorpha*. *Ecosystems*, **1**, 401~407.

- Vitousek, P.M. (1999) Nutrient limitation to nitrogen fixation in young volcanic sites. *Ecosystems*, **2**, 505~510.
- Vogt, K.A., Grier, C.C. & Vogt, D.J. (1986) Production, turnover and nutrient dynamics of above- and belowground detritus of world forest. *Advance ecology research*, **15**, 303~377.
- Wadsworth, G., Southard, R.J. & Singer, M.J. (1988) Effects of fallow length on organic carbon and soil fabric of some tropical Uduits. *Soil Science Society of America Journal*, **52**, 1424~1430.
- Wardle, D.A., Bardgett, R.D., Klironomos, J.N., Setälä, H., van der Putten, W.H. & Wall, D.H. (2004a) Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, **304**, 1629~1633.
- Wardle, D.A., Walker, L.R. & Bardgett, R.D. (2004b) Ecosystem Properties and Forest Decline in Contrasting Long-Term Chronosequences. *Science*, **305**, 509~513.
- Willis, K.J., Braun, M., Sumegi, P. & Toth, A. (1997) Does soil change cause vegetation change or vice versa? a temporal perspective from Hungary. *Ecology*, **78**, 740~750.
- Wilson, B.R., Moffat, A.J. & Nortcliff, S. (1997) The nature of three ancient woodland soils in southern England. *Journal of Biogeography*, **24**, 633~636.
- Wright, I.J., Reich, P.B. & Westoby, M. (2001) Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Functional Ecology*, **15**, 426~434.
- Wright, I.J. & Cannon, K. (2001) Relationships between leaf lifespan and structural defences in a low-nutrient, sclerophyll flora. *Functional Ecology*, **15**, 351~359.
- Wright, I.J., Westoby, M. & Reich, P.B. (2002) Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. *Journal of Ecology*, **90**, 534~543.
- Wright, I.J. & Westoby, M. (2003) Nutrient concentration, resorption and lifespan: leaf traits of Australian sclerophyll species. *Functional Ecology*, **17**, 10~19.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M., Niinemets, U., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J. & Villar, R. (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, **428**, 821~827.
- Zak, D.R., Holmes, W.E., White, D.C., Peacock, A.D. & Tilman, D. (2003) Plant diversity, soil microbial communities, and ecosystem function: are there any links? *Ecology*, **84**, 2042~2050.
- Zhang, L.X., Bai, Y.F. & Han, X.G. (2003) Application of N:P stoichiometry to ecology studies. *Acta Botanica Sinica*, **45**, 1009~1018.
- Zhang, L.X., Bai, Y.F. & Han, X.G. (2004) Differential Responses of N:P Stoichiometry of *Leymus chinensis* and *Carex korshinskyi* to N Additions in a Steppe Ecosystem in Nei Mongol. *Acta Botanica Sinica*, **46**, 259~270.
- 包维楷 & 王春明 (2000) 岷江上游山地生态系统的退化机制. 山地学报, **18**, 57~62.
- 陈小勇 & 宋永昌 (2004) 受损生态系统类型及影响其退化的关键因素. 长江流域资源与环境, **13**, 78~83.
- 陈波, 达良俊 & 宋永昌 (2003) 常绿阔叶树种栲树开花物候动态及花的空间配置. 植物生态学报, **27**, 248~255.
- 崔晓阳 & 宋金凤 (2005) 原始森林土壤 $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$ 生境特征与某些针叶树种的适应性. 生态学报, **25**, 3083~3092.

- 达良俊, 杨永川 & 宋永昌 (2004) 浙江天童国家森林公园常绿阔叶林主要组成种的种群结构及更新类型. 植物生态学报, **28**, 376~384.
- 丁圣彦 & 宋永昌 (1998) 常绿阔叶林演替过程中马尾松消退的原因. 植物学报, **40**, 755~760.
- 丁圣彦 & 宋永昌 (1999) 浙江天童常绿阔叶林演替系列优势种光合生理生态的比较. 生态学报, **19**, 318~323.
- 丁圣彦 (2001) 常绿阔叶林演替系列中木荷和栲树呼吸作用特性的比较. 生态学报, **21**, 61~67.
- 官丽莉, 周国逸, 张德强, 刘菊秀 & 张倩媚 (2004) 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林凋落物量 20 年动态研究. 植物生态学报, **28**, 449~456.
- 黄承才, 张信娣, 沈军全 & 陈剑波 (2000) 浙江省马尾松林凋落物量及土壤碳库的初步研究. 绍兴文理学院学报(自然科学版), **20**, 61~64.
- 黄建军 (2001) 天童国家森林公园常见植物叶片的营养生态学研究. 华东师范大学硕士论文.
- 黄建军 & 王希华 (2003) 32 种常绿阔叶树叶子的营养、结构特征. 华东师范大学学报(自然科学版), **1**, 76~79.
- 黄清麟 & 李元红 (1999) 中亚热带天然阔叶林研究综述. 福建林学院学报, **19**, 189~192.
- 李明锐 & 沙丽清 (2005) 西双版纳不同土地利用方式下土壤氮矿化作用研究. 应用生态学报, **16**, 54~58.
- 李贵才, 韩兴国 & 黄建辉 (2001) 哀牢山木果柯林及其退化植被下土壤无机氮库的干季动态特征. 植物生态学报, **25**, 210~217.
- 梁宏温, 黄承标 & 胡承彪 (1993) 广西宜山县不同林型人工林凋落物与土壤肥力的研究. 生态学报, **13**, 233~242.
- 路葵 (2006) 常绿阔叶林退化过程中土壤微生物及酶活性动态. 受损常绿阔叶林退化机制研究课题报告.
- 莫江明 & 孔国辉 (1997) 凋落物和林下层收割对鼎湖山马尾松林土壤有效氮动态的影响. 生态学报, **17**, 109~112.
- 莫江明, 郁梦德 & 孔国辉 (1997) 鼎湖山马尾松人工林土壤硝态氮和铵态氮动态研究. 植物生态学报, **21**, 335~341.
- 莫江明, 孔国辉, Sandra, B., 方运霆 & 张佑昌 (2001) 鼎湖山马尾松林凋落物及其对人类干扰的响应研究. 植物生态学报, **25**, 656~664.
- 宋永昌 & 王祥荣 (1995) 浙江天童国家森林公园的植被和区系. 上海科学技术文献出版社, 上海, 11~12.
- 宋永昌, 陈小勇 & 王希华 (2005) 中国常绿阔叶林研究的回顾与展望. 华东师范大学学报(自然科学版), **1**, 1~8.
- 苏波, 韩兴国, 渠春梅 & 黄建辉 (2001) 东灵山油松纯林和油松-辽东栎针阔混交林土壤氮素矿化 / 硝化作用研究. 植物生态学报, **25**, 195~203.
- 苏波, 韩兴国, 渠春梅 & 黄建辉 (2002) 森林土壤氮素可利用性的影响因素研究综述. 生态学杂志, **21**, 40~46.
- 苏波, 韩兴国 & 黄建辉 (2000) 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, **20**, 335~343.
- 易兰, 由文辉 & 宋永昌 (2005) 天童常绿阔叶林五个演替阶段凋落物中的土壤动物群落. 生态学报, **23**, 466~473.
- 施家月 (2005) 天童常绿阔叶林次生演替过程中细根的周转和养分动态. 华东师范大学硕士论文.
- 翁轰, 李志安, 屠梦照 & 姚文华 (1993) 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, **17**, 299~303.
- 王希华, 张婕 & 张正祥 (2000) 天童国家森林公园常绿阔叶树中的叶寿命. 植物生态学报, **24**, 625~629.
- 王希华, 黄建军 & 闫恩荣 (2004a) 天童国家森林公园常见植物凋落叶分解的研究. 植物生态学报, **28**, 457~467.
- 王希华, 黄建军 & 闫恩荣 (2004b) 天童国家森林公园若干树种的养分利用效率研究. 生态学杂志, **23**, 13~16.
- 王希华, 黄建军 & 闫恩荣 (2004c) 天童国家森林公园若干树种的营养转移研究. 广西植物, **24**, 81~85.
- 王希华, 严晓, 闫恩荣 & 丁毅 (2004) 天童几种常绿阔叶优势树种砍伐后萌枝更新的初步研究. 武汉植物学研究, **22**, 52~57.
- 王希华, 闫恩荣, 严晓 & 王良衍 (2005) 中国东部常绿阔叶林退化群落分析及恢复重建研究的一些问题. 生态学报, **25**, 1796~1803.
- 杨玉盛, 林鹏, 郭剑芬, 林瑞余, 陈光水, 何宗明 & 谢锦升 (2003) 格氏栲天然林与人工林凋落物数量、养分归还及凋落叶分解. 生态学报, **23**, 1279~1289.
- 杨细明 (2002) 马尾松人工林凋落物分解及养分释放规律. 福建林学院学报, **22**, 1~3.
- 易兰 (2005) 常绿阔叶林次生演替过程中土壤动物群落的结构特征. 华东师范大学博士论文
- 蚁伟民, 丁明懋, 张祝平, 廖玉兰 & 黄忠良 (1994) 鼎湖山黄果厚壳桂群落的凋落物及其氮素动态. 植物生态学报, **18**, 228~235.
- 于明坚, 陈启常 & 李铭红 (1996) 浙江建德青冈常绿阔叶林凋落量的研究. 植物生态学报, **20**, 144~150.
- 张德强, 叶万辉, 余清发, 孔国辉 & 张佑倡 (2000) 鼎湖山演替系列中代表性森林凋落物研究. 生态学报, **20**, 938~944.
- 张家武 (1993) 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, **4**, 359~363.
- 张林 & 罗天祥 (2004) 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展. 植物生态学报, **28**, 844~852.
- 张庆费, 宋永昌, 吴化前 & 由文辉 (1999) 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, **23**, 250~255.
- 张庆费 (1996) 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. 华东师范大学博士论文
- 张万儒, 杨承栋, 李彬 & 屠星南 (1990) 山地森林土壤枯枝落叶层结构和功能的研究. 土壤学报, **27**, 121~131.
- 赵其国, 王明珠 & 何园球 (1991) 我国热带亚热带森林凋落物及其对土壤的影响. 土壤学报, **23**, 8~15.
- 赵其国 (2002) 中国东部红壤地区土壤退化的时空变化、机理及调控. 科学出版社, 北京, 136.
- 赵平, 彭少麟 & 张经纬 (1998) 生态系统的脆弱性与退化生态系统. 热带亚热带植物学报, **6**, 179~186.
- 钟国辉 & 辛学兵 (2004) 西藏色季拉山暗针叶林凋落物层化学性质研究. 应用生态学报, **15**, 167~169.

附录1： 本论文涉及的植物名录

蕨类

PTERIDOPHYTA

里白科	Gleicheniaceae
芒萁	<i>Dicranoperis petdata</i> (Houtt.) Nakaike.
里白	<i>Diplazium glaucum</i> (Thunb.) Nakai.
蕨科	Pteridiaceae
蕨	<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn, var. <i>latiusculum</i>
乌毛蕨科	Blechnaceae
狗脊	<i>Wookwardia japonica</i> (L.f) Sm.

种子植物

裸子植物门

GYMNOSPERMAE

松科	Pinaceae
马尾松	<i>Pinus massoniana</i> Lamb.
金钱松	<i>Pseudolarix kaempferi</i> (Lindl.) Gord.
杉科	Taxodiaceae
杉木	<i>Cunninghamia lanceolata</i> (Lamb.) Hook.

被子植物门

ANGIOSPERMAE

双子叶植物纲

DICOTYLEDONEAE

槭树科	Aceraceae
橄榄槭	<i>Acer olivaceum</i> Fang et P.L. Chiu
漆树科	Anacardiaceae
南酸枣	<i>Choerospondias axillaris</i> (Roxb.) Burt et Hill
盐肤木	<i>Rhus chinensis</i> Mill.
夹竹桃科	Apocynaceae
络石	<i>Trachelospermum jasminoides</i> (Lindl.) Lem.
菊科	Compositae
一年蓬	<i>Erigeron annuus</i> (L.) Pers.
柿树科	Ebenaceae
君迁子	<i>Diospyros lotus</i> L.
杜鹃花科	Ericaceae
满山红	<i>Rhododendron mariesii</i> Hemsl. et Wils.
马银花	<i>Rhododendron ovatum</i> Planch.
米饭花	<i>Vaccinium mandarinorum</i> Diels
大戟科	Euphorbiaceae
算盘子	<i>Glochidion puberum</i> (L.) Hutch.
野桐	<i>Mallotus tenuifolius</i>
山毛榉科	Fagaceae
栲树	<i>Castanopsis fargesii</i> Franch.

米楮	<i>C. carlesii</i> (Hemsl.) Hayata
苦楮	<i>C. sclerophylla</i> (Lindl.) Schott
石栎	<i>Lithocarpus glaber</i> (Thunb.) Nakai
白栎	<i>Quercus fabri</i> Hance
金缕梅科	Hamamelidaceae
檵木	<i>Loropetalum chinense</i> (R.Br.) Oliv.
枫香	<i>Liquidambar formosana</i> Hance
胡桃科	Juglandaceae
化香	<i>Platycarya strobilacea</i> Sieb. et Zucc.
樟科	Lauraceae
山鸡椒	<i>Litsea cubeba</i> (Lour.) Pers.
檫木	<i>Sassafras tzumu</i> (Hemsl.) Hemsl.
红楠	<i>Machilus thunbergii</i> Sieb. et Zucc.
黄丹木姜子	<i>Litsea elongata</i> (Wall. ex Nees) Benth. et Hook.f.
天竺桂	<i>Cinnamomum japonicum</i> Sieb.
豆科	Leguminosae
合欢	<i>Albizia julibrissin</i> Durazz.
山合欢	<i>A. kalkora</i> (Roxb.) Prain
黄檀	<i>Dalbergia hupeana</i> Hance
胡枝子	<i>Lespedeza bicolor</i> Turcz
杨梅科	Myricaceae
杨梅	<i>Myrica rubra</i> (Lour.) Sieb. et Zucc.
防己科	Menispermaceae
木防己	<i>Cocculus trilobus</i> (Thunb.) DC. = <i>C. orbiculatus</i> (L.) DC.
桑科	Moraceae
天仙果	<i>Ficus erecta</i> Thunb. var. <i>beecheana</i> (Hook. et Arn.) King
紫金牛科	Myrsinaceae
红凉伞	<i>Ardisia crenata</i> Sims f. <i>hortensis</i> (Migo) W.Z.Fang et K.Yao
蔷薇科	Rosaceae
山莓	<i>Rubus corchorifolius</i> L. f.
高粱泡	<i>R. lambertianus</i> Ser.
茅莓	<i>R. parvifolius</i> L.
野茉莉科	Styracaceae
赛山梅	<i>Styrax confusus</i> Hemsl.
野茉莉	<i>S. japonicus</i> Sieb. et Zucc.
山矾科	Symplocaceae
山矾	<i>Symplocos sumuntia</i> Buch. -Ham.
黑山山矾	<i>S. heishanensis</i>
老鼠矢	<i>S. stellaris</i> Brand
白檀	<i>Symplocos paniculata</i> (Thunb.) Miq.
山茶科	Theaceae
连蕊茶	<i>Camellia fraterna</i> Hance
油茶	<i>C. oleifera</i> Abel
柃木	<i>Eurya japonica</i> Thunb.

木荷	<i>Schima superba</i> Gardn. et Champ.
马鞭草科	Verbenaceae
大青	<i>Clerodendrum cyrtophyllum</i> Turcz.
	单子叶植物纲
	MONOCOTYLEDONEAE
禾本科	Gramineae
白茅	<i>Imperata cylindrica</i> (L.) Beauv. var. <i>major</i> (Nees) C. E. Hubb.
淡竹叶	<i>Lophatherum gracile</i> Brongn.
五节芒	<i>Miscanthus floridulus</i> (Labill.) Warb.
芒	<i>M. sinensis</i> Anderss
毛竹	<i>Phyllostachys pubescens</i> Mazel ex H. de Lehaie
箬竹	<i>Indocalamus tessellatus</i> (Munro) Keng f.
苦竹	<i>Pleioblastus amarus</i> (Keng) Keng f.

附录2 论文成果和参加的科研课题

已发表论文:

发表第一作者论文 3 篇, 第二作者 3 篇, 第三作者 8 篇, 详细情况如下:

1. 闫恩荣, 王希华, 黄建军. 森林粗死木质残体的概念及其分类. *生态学报*, 2005, 25(1): 158-167.
2. 闫恩荣, 王希华, 施家月. 木本植物萌枝生态学研究进展. *应用生态学报*, 2005, 16(12): 2459-2464.
3. Yan Enrong, Wang Xihua, Huang Jianjun. Concept and classification of coarse wood debris in forest ecosystems. *Frontiers of Biology in China*, 2006, 1: 76-84.
4. 王希华, 闫恩荣, 严晓. 中国东部常绿阔叶林退化群落分析及其恢复重建研究的一些问题. *生态学报*, 2005, 25(7): 1796-1803.
5. 王希华, 闫恩荣, 王良衍. 生态学理论在风景名胜区植被优化过程中的应用——以东钱湖风景名胜区为例. *中国园林*, 2003, 9: 60-63.
6. 王希华, 闫恩荣. 东钱湖生态风景林的群落学解析. *浙江林业科技*, 2003, 26(6): 1-4.
7. 王希华, 黄建军, 闫恩荣. 天童国家森林公园常见植物凋落叶分解的研究. *植物生态学报*, 2004, 28(4): 457-467.
8. 王希华, 黄建军, 闫恩荣. 天童国家森林公园若干树种叶水平上养分利用效率的研究. *生态学杂志*, 2004, 23(4): 13-16.
9. 王希华, 黄建军, 闫恩荣. 天童常绿阔叶林若干树种的叶片营养转移研究. *广西植物*, 2004, 24(1): 81-85.
10. 王希华, 严晓, 闫恩荣. 天童几种常绿阔叶林优势种在砍伐后萌枝更新的初步研究. *武汉植物学研究*, 2004, 22(1): 52-57.
11. 王希华, 王良衍, 闫恩荣. 生态风景林构建技术的研究. *浙江林业科技*, 2003, 23(5): 61-64.
12. 施家月, 王希华, 闫恩荣. 天童国家森林公园常见植物幼苗器官的 N、P 养分特征. *华东师范大学学报(自然科学版)*, 2006, 已接受.
13. 王希波, 王希华, 闫恩荣. 天童地区常绿阔叶林萌生群落的次生演替特征. *生态学报*, 2006, 已接受.
14. 陈卫娟, 王希华, 闫恩荣. 浙江天童及周边地区常绿阔叶林退化群落的植物区系地理分析. *华东师范大学学报(自然科学版)*, 2006, 已接受.

15. 张仁良, 徐国光, 刘慈军, 施勇斌, 陆惠良, 闫恩荣. 宁波公路绿色通道建设现状的分析与评价. **浙江林业科技**, 2005, 25(4): 57-60. (通讯作者)
16. 李荣锦, 张正明, 王希华, 闫恩荣. 城市森林建设中自然和人文景观要素的综合应用——以常熟虞山为例. **中国城市林业**, 2005, 3(2): 17-21.

论著:

闫恩荣(著第4章与第14章). 受损常绿阔叶林生态系统退化机制研究. (宋永昌 主编). 2006, 北京: 科学出版社.

已投稿论文:

1. 闫恩荣, 王希华, 陈小勇. 常绿阔叶林退化对土壤养分库的影响. **生态学报**.
2. 闫恩荣, 王希华. 天童常绿阔叶林演替系列植物群落的 N:P 化学计量特征. **植物生态学报**.
3. Enrong Yan, Xihua Wang, Jianjun Huang. Leaf traits, root-shoot ratio of dominant tree species in the typical and degraded evergreen broad-leaved forests, Eastern China. **Plant and Soil**.

参加科研项目

主要完成了1项国家自然科学基金重点项目子课题, 还参加了5项地方合作项目, 详细情况如下:

1. 常绿阔叶林退化过程中植物-土壤系统的养分循环特征. 国家自然科学基金重点项目(30130060)子课题, 2002-2005, 主要完成, 已结题.
2. 宁波市东钱湖风景区山体植被优化方案. 地方委托, 2002, 参加, 野外调查和报告撰写, 已完成.
3. 上海市东平国家森林公园林相改造. 上海市农林局委托, 2002, 参加, 报告撰写, 已完成.
4. 常熟市虞山生态风景林建设. 江苏省林科院委托, 2003, 参加, 报告撰写, 已完成.
5. 宁波市公路绿色通道生态化研究. 宁波市交通局委托, 2004-2005, 参加, 野外调查和报告撰写, 已完成.
6. <<宁波植被>>编著, 宁波市科委基金, 2004, 参加, 研究中.

后记

我不知道自己为什么一定要与生态结缘，这大概属于我的“命运”，有人说，愿意的人，命运领着走，不愿意的人，命运拖着走，我大抵属于被领着走的人。因此，当与生态学近距离接触的机会再一次来临时，我决然的放弃了从前，在而立之年，能有这样的际遇，且是兴趣所在，也许真是命运使然！

来到环科系的这五年，久违的探索激情重新让我燃烧，课堂上各位老师的讲授，将我逐渐引入生态学的博大田野，导师王希华提供的广阔探索空间，终将我放飞在土壤生态学的天空，让我自由飞翔。天童四年的论文研究，极大的满足了我对大自然的好奇和兴趣。我相信，每一个来到这个世界上的人，都或多或少怀着一颗探索的心，而能有机会实现自己探索兴趣的人，终究是幸运者。因此，我感谢我的母校，感谢我的导师！

与喜爱的专业结缘，与敬慕的老师相遇，可谓人生一大收获。与王希华老师的相遇，是我读书生涯中最重要的收获。这种相遇可谓有知，既有情，老师在言说中思考，不落旧套，同时又有着理性坚实的底蕴；在生活中，学生时刻感受到兄长般的温暖和帮助，栽培和帮助之情难以言表！与陈小勇老师的相遇，是我研究生学习阶段的另一重要收获，陈老师对生态的痴迷，对科研的激情，对学术的严谨，对学生的关怀之情，无一不感染我，鞭策我；舍身求道，可谓学术研究的最高境界，陈老师是我最好的学习榜样！五年的求学路虽然短暂，但很庆幸，庆幸在这条路上与众多老师们的相遇，与你们的相遇，让温馨始终与我相伴。非常感激宋永昌老师，您提供的众多学习机会，学业上的指导，使我的求学之路充实而目标明确。我还要感谢由文辉、达良俊和顾永洁老师，与你们相遇，是我冥冥之中的造化，感谢你们一路提供的帮助和扶持。另外，感谢李俊祥和李德志老师，感谢你们的鼓励。

回顾这五年，我的一帮师兄师弟师妹们让我感动，没有你们的帮助和支持，难以想象我怎样完成这篇论文，毫无疑问，你们生命的呼吸，生命的能量已转化为我生命的一部分。感谢黄建军博士五年来主动与我分享成功的喜悦和失败的痛苦，虽然我们相隔千山万水，但我们的心始终在一起。感谢我那可爱而能干的师弟施家月，这篇论文的主体始终都与你的身影和汗水相关，那些在林子里的挥汗如雨，在实验室里的通宵达旦，将成为我最珍贵的记忆和财富。我还要感谢李光耀和戴慧师弟，在施家月毕业后，你们及时顶了上来，犹如雪中送炭，在实验室完美地展现了你们的天赋和能量，我除了感激还是感激！

这篇论文的完成，可谓集体力量的结晶，在我和三位硕士师弟的身后，还有一个富有战

斗力的本科生队伍，主要成员有：狄秋明、施展、赵亮、何东、王瑞、夏伟、薛怀志、印书蔚、张文彬和林易，他们一直伴随我转战于天童山和师大之间，在这里，我向你们表示深深的感谢，尤其对两位女英雄所表现的巾帼不让须眉气概表示敬意！另外，感谢师弟姜良才、王希波、方晓峰、龚琬和曾凡荣，师妹杨玲、高玉平、陈卫娟和聂力在野外采样和室内实验过程中给予的帮助和支持。五年的研究生生活，我收获的不仅是与各位恩师的相遇和相知，与各位师兄一起并肩战斗的酣畅淋漓，还享受着珍贵的“同学”情谊，我们彼此为对方而存在，尤其是与严晓师兄一起踏遍天童山水的经历让我终生难忘。

说起天童，我要把最崇高的敬意献给王阿昌和王良衍两位场长，他们既是长者，又是朋友。王阿昌场长很尊重和照顾我的饮食习惯，每次单独为我开小灶，在寒暑假协助我进行野外采样和定期观察，这些将让我终生感恩。王良衍场长把我的论文当他的论文来对待，为我开了不少后门，让我把天童山就当成了自家的“自留地”；另外，老王的求知欲让我敬佩，与他一起长期的争论和探讨，时常让我茅塞顿开，填补了我在林业知识上的空白。在天童的四年，我有幸与易兰博士、杨永川博士一起开展工作，来自他们的表率作用和鼓励，一直是我克服困难的动力之一，与他们一起的交流，使我免去不少孤独，感谢你们！

最后，感谢我的家人，尤其是我的妻子和儿子，我的任性让你们经受了巨大的生活压力，失去了正常家庭生活，在此我唯有表示深深的歉意！另外，我感谢年迈的老父老母，在八十以上高龄还让你们为儿子的生计操心，唯有愧疚和悚然！求学之路马上就要结束，这本论文是我这五年的工作总结，权当献给你们的礼物！

闫恩荣

2006年5月 上海