

鼎湖山南亚热带季风常绿阔叶林凋落物的养分动态

李志安 * 王伯荪 翁 轩 屠梦照 姚文华

(中山大学生命科学学院, 广州 510275) (中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

摘要 本文探讨鼎湖山季风常绿阔叶林凋落物养分特征, 分析了其动态、季节间与种间变异、构成特征等。结果表明, 该群落各种群含氮量的季节变化较小, 各个种的变异系数多在 15% 以下, 但磷、钾和钠的变异较大。无论在群落还是在种的水平上, 各种营养成份间均没有显著的相关性。除磷外, 不同种间养分含量有显著差异, 季节间则除镁外无显著差异, 磷在红壤地区土壤中难于利用的主要原因可能是不同植物在磷的利用上趋同。全年通过凋落物回归土壤的养分量为氮 99.88 kg hm², 磷 15.03 kg hm², 钾 27.01 kg hm², 钙 37.11 kg hm², 镁 12.19 kg hm²。在该群落中, 椰子是对落叶养分贡献最大的种, 荷木其次。8月是当年凋落物养分量最高的月份, 主要是由于台风作用产生大量的枝叶折落, 12月则是最低月份, 两者在构成上的主要区别是 8 月份枝条所持养分量极大, 而 12 月份枝条极少。全年凋落物养分出现两次高峰, 4 月和 8 月, 而以较寒冷的 1、2、11、12 月份最低。

关键词 鼎湖山; 常绿阔叶林; 凋落物; 养分动态

中图分类号 Q946.91

NUTRIENT DYNAMICS OF LITTERFALL IN LOWER SUBTROPICAL MONSOON EVERGREEN BROAD-LEAVED FOREST OF DINGHUSHAN

Li Zhian Wang Bosun

(Department of Biology, Zhongshan University, Guangzhou 510275)

Weng Hong Tu Mengzhao Yao Wenhua

(South China Institute of Botany, Academia Sinica, Guangzhou 510650)

Abstract This paper deals with nutrient characteristics of litterfall in forest of Dinghushan situated at 23°08'N, 112°35'E. The dynamics, variation among seasons and species, and composition of litter nutrient were investigated during 1991. It was shown that litter nitrogen content slightly changed seasonally with variation coefficient below 15% for most species. Seasonal variation of P, K and Na contents in litterfall was greater than that of N. No significant correlation between elements was found in litterfall. The analysis of variance indicated that litter nutrient except for phosphorus differed significantly among species, and the litter nutrient except for magnesium did not differ significantly among

中国科学院重大项目 KZ951-B1-110, 中国科学院生态网络重大项目: 亚热带丘陵农林复合生态系统生产力形成机制, 及中国科学院生物科学研究特别支持费资助。

* 现工作单位: 中国科学院华南植物研究所, 邮编 510650

1997-06-05 收稿; 1997-09-05 修回

seasons. The annual nutrient return through litterfall amounted to 37.11 kg hm² N, 15.03 kg hm² P, 27.01 kg hm² K, 37.11 kg hm² Ca, and 12.19 kg hm² Mg. The amount of nutrients in litter of *Castanopsis chinensis* ranked first, following by *Schima superba*. The nutrient peak in litterfall occurred in August when typhoon brought down lots of branches and leaves. Another peak was detected in April. Lowest litter nutrient appeared in December.

Key words Dinghushan; Evergreen broad-leaved forest; Litter; Nutrient dynamics

常绿阔叶林是我国具有典型代表性的林型，覆盖面积很大，关于其凋落物的研究已有不少报道^[1-3]。森林凋落物在森林生态系统中占有极为重要的位置，成熟森林的生物量基本上不再增加，植被吸收的养分很少截留于体内，而主要通过凋落物回归土壤，形成一个生物小循环，因此，通过测定凋落物养分状况可以间接了解群落对养分的吸收^[4]。以前这一方面的报道主要集中在凋落量及其分解特征上，本课题针对鼎湖山南亚热带常绿阔叶林进行为期十年的凋落物的研究，获得了大量的材料。从研究结果来看，凋落物量尽管有变化，但基本稳定在 8—10 t hm²a⁻¹之间，相邻年份间的波动在 1 t hm²a⁻¹左右。本文报道 1991 年凋落物养分的动态。

1 材料与方法

鼎湖山位于北纬 23°08'，东经 112°35'，关于气候环境特征已有较详细的描述^[1,2]。

椎栗-黄果厚壳桂群落是鼎湖山自然保护区主要群落类型之一，处于演替顶极状态，群落结构复杂，林冠密闭，种类丰富，草本植物极少，具一些雨林特征。

在群落内建立 2 000 m² 的保护样地，内设置十个凋落物收集箱，收集箱面积 1×1 m²，底用孔径 1 mm 的尼龙纱网制成。每月最后一天收集箱内枯落物，在 60 ℃ 下烘至恒重，将落叶分选为不同的种，枝条以及难于区分的花果和碎屑则不分种类，统归为枝条和花杂二个组份。

每月都可收集到相当多种类的落叶，一般有 15—20 个种出现，选取 9 个种进行养分动态跟踪，即椎栗 (*Castanopsis chinensis*)，黄果厚壳桂 (*Cryptocarya concinna*)，荷木 (*Schima superba*)，云南银柴 (*Aporosa yunnanensis*)，肖蒲桃 (*Acmena acuminatissima*)，白颜树 (*Gironniera subaequalis*)，山竹子 (*Garcinia oblongifolia*)，黄杞 (*Engelhardtia roxburghiana*)，观光木 (*Tsoongiodendron odorum*)，这 9 个种通常每月都出现，且落叶量较大。其它常出现的还有橄榄 (*Canarium album*)，白背瓜馥木 (*Fissistigma glaucescens*)，红皮紫陵 (*Craibiodendron kwangtungense*)，鼎湖钓樟 (*Lindera chunii*)，华润楠 (*Machilus chinensis*)，嘉赐树 (*Casearia glomerata*)，山鸡血藤 (*Millettia dielsiana*)，九节 (*Psychotria rubra*) 等，这些种类的落叶在计算养分量时归并为花杂组份。

对选定的 9 个种，分别在 1、4、7、10 四个月份取样测定落叶养分含量来代表各个季度的养分状况，以每个月的落叶量乘以该月所在季度的养分含量即得该月落叶的养分量。对于其它未单独取样的种则混合取样，以混合样的养分含量乘以混合凋落物量即得混合凋落物养分量，枝条重乘以枝条养分含量得枝条养分量（本文中“含量”指养分的百分含量）。

样品经磨碎过筛，自动离子分析仪测定氮含量，钼蓝比色法测定磷含量，原子吸收光谱仪测定钾、钠、钙、镁含量。

2 结果与讨论

2.1 凋落物养分含量与树种和季节的关系

叶子养分含量通常反映叶子对养分的利用效率^[5,6], 而落叶内养分含量的高低同样反映植物对养分利用的效率, 对于一些关键性养分, 如氮、磷, 高利用效率的植物其落叶的养分含量一般较低, 大部分养分通过转移机制得到再利用。从表1可见, 白颜树含氮量最高, 而椎栗、肖蒲桃最低, 且不同季节变化很小, 变异系数在11%以下。钾含量以肖蒲桃最高, 白颜树最低。观光木含钙、镁均高于其它种类。几种元素相比, 钠的含量远低于其它元素, 钠一般被认为是必需元素, 同时, 由于钠自身的离子特性, 在植物体内极易被淋洗。凋落物养分含量在不同季节的变化因种类和营养成份的不同而异, 如从综合考虑, 群落含氮量的变化较小, 变异系数除观光木与荷木外均在15%以下。钙、镁的变化也较小; 磷、钾与钠的季节动态性较强。据报

表1 1991年鼎湖山主要树种落叶养分含量(%)及其动态

Table 1 Seasonal dynamics of nutrient content (%) in leaf litterfall of different species in 1991

	N	P	K	Na	Ca	Mg		N	P	K	Na	Ca	Mg		
椎栗	Jan.	0.878	0.113	0.397	0.006	0.221	0.121	白颜树	Jan.	2.613	0.263	0.005	0.002	0.262	0.063
<i>Castanopsis</i>	Apr.	0.984	0.133	0.367	0.005	0.262	0.159	<i>Gironniera</i>	Apr.	2.820	0.316	0.286	0.010	0.386	0.147
<i>chinensis</i>	Jul.	0.936	0.150	0.311	0.005	0.303	0.175	<i>subaequalis</i>	Jul.	2.621	0.218	0.099	0.006	0.219	0.109
	Oct.	0.870	0.093	0.427	0.004	0.281	0.148		Oct.	2.503	0.116	0.058	0.004	0.287	0.138
	SD	0.046	0.021	0.043	0.001	0.030	0.020		SD	0.114	0.073	0.106	0.003	0.061	0.033
	CV	5.1	17.3	11.5	14.2	11.3	13.0		CV	4.3	32.1	94.5	50.6	21.2	28.6
荷木	Jan.	1.010	0.285	0.403	0.010	0.437	0.140	山竹子	Jan.	1.297	0.335	0.316	0.008	0.690	0.190
<i>Schima</i>	Apr.	1.592	0.400	0.716	0.007	0.561	0.196	<i>Garcinia</i>	Apr.	1.195	0.146	0.565	0.008	0.612	0.204
<i>superba</i>	Jul.	1.122	0.149	0.457	0.009	0.548	0.216	<i>oblongifolia</i>	Jul.	1.679	0.363	0.359	0.008	0.785	0.234
	Oct.	1.184	0.100	0.374	0.007	0.598	0.234		Oct.	1.187	0.200	0.487	0.010	0.586	0.216
	SD	0.220	0.113	0.135	0.001	0.060	0.035		SD	0.201	0.091	0.099	0.001	0.077	0.016
	CV	17.9	50.4	27.8	14.1	11.2	17.8		CV	15.0	34.3	22.9	8.1	11.6	7.7
黄果厚壳桂	Jan.	1.718	0.298	0.582	0.034	0.390	0.124	黄杞	Jan.	1.943	0.281	0.646	0.010	0.321	0.160
<i>Cryptocarya concinna</i>	Apr.	1.771	0.189	0.469	0.015	0.384	0.150	<i>Engelhardtia</i>	Apr.	1.495	0.144	0.528	0.018	0.429	0.198
	Jul.	1.486	0.174	0.225	0.031	0.419	0.119	<i>roxburghiana</i>	Jul.	1.498	0.151	0.375	0.013	0.473	0.198
	Oct.	1.419	0.154	0.357	0.019	0.487	0.180		Oct.	1.300	0.178	0.623	0.010	0.401	0.231
	SD	0.149	0.056	0.132	0.008	0.041	0.024		SD	0.236	0.055	0.107	0.003	0.055	0.025
	CV	9.3	27.3	32.4	32.1	9.7	17.1		CV	15.1	29.1	19.6	23.9	13.6	12.7
云南银柴	Jan.	1.316	0.172	0.153	0.007	0.627	0.169	观光木	Jan.	1.008	0.142	0.332	0.016	0.846	0.254
<i>Aporosa yunnanensis</i>	Apr.	1.573	0.274	0.424	0.009	0.533	0.187	<i>Tsoongiodendron</i>	Apr.	2.188	0.321	0.564	0.007	0.489	0.230
	Jul.	1.279	0.372	0.249	0.008	0.597	0.155	<i>odorum</i>	Jul.	1.871	0.195	0.133	0.005	0.679	0.206
	Oct.	1.254	0.372	0.467	0.008	0.584	0.298		Oct.	1.746	0.310	0.360	0.006	0.522	0.272
	SD	0.127	0.083	0.128	0.001	0.034	0.056		SD	0.433	0.076	0.153	0.004	0.142	0.025
	CV	9.4	27.9	39.5	8.4	5.8	28.0		CV	25.4	31.3	44.0	51.4	22.4	10.3
肖蒲桃	Jan.	0.814	0.120	0.413	0.007	0.543	0.201								
<i>Acmena acuminatissima</i>	Apr.	1.094	0.377	0.731	0.013	0.490	0.241								
	Jul.	0.923	0.143	0.506	0.007	0.537	0.199								
	Oct.	0.90	0.241	0.673	0.008	0.523	0.243								
	SD	0.101	0.101	0.127	0.002	0.021	0.021								
	CV	10.9	46.0	21.9	27.2	4.0	9.5								

SD = 标准差 Standard deviation;

CV(%) = 变异系数 Coefficient of variation

道, 不论是自然群落还是人工群落, 磷和钾在落叶前均发生大量的转移^[5-8], 落叶内含量的强烈动态性表明, 它们的转移量在不同季节是不同的。钾与钠相似, 在体内易于淋失, 尽管如此, 钾、钠并不总是表现为雨季含量低(表1)。各种元素在不同季节的变化规律并不一致, 无论单种植物还是整个群落的统计分析都显示, 元素间没有显著的相关性, 这一点与活叶子不同, 活叶子中, 主要营养元素间通常具有显著的相关性。

表2是以群落为基础的统计结果, 主要反映元素含量的种间变异和季度间变异的显著程度。应该指出, 统计分析中的差异显著程度并不是指测定值间的差别大小, 它只是说明测定值间是否不同, 及说它们不同的把握程度。除磷元素外, 其它元素的种间差异都是极显著的, 而季节间差异极显著的则只有钾和镁, 这里差异显著与动态性的度量没有相关性, 而变异系数则是动态程度的一种度量。大多数养分的种间差异显著性表明, 同一群落内, 不同种群对养分的利用状况是不同的, 只有磷的种间差异不显著。磷在酸性土壤中被强烈固定, 难于被植物利用, 是植被生长最可能的限制因子, 也许正是由于磷的难于利用而带来不同种在吸收利用磷上的趋同。镁在季节间的差异极显著, 但动态程度较弱, 其差异显著说明, 各种植物的含镁量在不同季节间的变化趋势较为一致。表2未度量各种植物的季节间差异, 可能实际存在显著差异。

表2 鼎湖山森林凋落物养分含量方差分析
Table 2 Variance analysis of nutrient content of litterfall in Dinghushan

2.2 凋落物养分总量的分布

养分总量是凋落物量与养分含量的乘积, 种间养分含量的差异及凋落物量的差异对其均有影响, 由于种间凋落物量差别很大, 它往往反映了凋落物量的差异。从表3看出, 全年通过凋落物回归土壤的养分量为氮99.88 kg hm⁻², 磷15.03 kg hm⁻², 钾27.01 kg hm⁻², 钙37.11 kg hm⁻², 镁12.19 kg hm⁻²。这其中, 花杂组份的贡献最大, 它包括了难于辨认的花果、碎屑及一些其它种类的叶子, 生物量较大, 总养分量也高。而枝条的养分含量虽然很低, 且只集中出现于8月份的台风季节(图3), 但从全年的平均水平看, 它对总养分量的贡献也很大, 这主要是源于8月份出现的高凋落物量。在9个种中, 椎栗在该群落中优势度最大, 因而其落叶养分量大, 比其他种类高出数倍, 对系统养分循环的贡献也最大。荷木落叶养分量居第

	变异因素 Factors	平方和 SS	自由度 df	均方差 SD	F-值 F value	F-0.05	F-0.01
N	季度间 Season	0.388	3	0.129	2.87	2.96	4.6
	种间 Species	11.155	9	1.239	27.54**	2.25	3.14
	标准误差 SE	1.215	27	0.045			
	总数 Sum	12.758	39	0.327			
	季度间 Season	0.025	3	0.008	1.02	2.96	4.6
	种间 Species	0.120	9	0.013	1.66	2.25	3.14
P	标准误差 SE	0.216	27	0.008			
	总数 Sum	0.361	39	0.009			
	季度间 Season	0.220	3	0.073	6.86**	2.96	4.6
	种间 Species	3.007	9	0.112	10.47**	2.25	3.14
	标准误差 SE	0.289	27	0.011			
	总数 Sum	1.515	39	0.039			
K	季度间 Season	0.000	3	1.5E-06	0.07	2.96	4.6
	种间 Species	0.001	9	1.3E-04	5.99**	2.25	3.14
	标准误差 SE	0.001	27	2.2E-05			
	总数 Sum	0.002	39	4.6E-05			
	季度间 Season	0.052	3	0.017	0.91	2.96	4.6
	种间 Species	0.700	9	0.078	4.10**	2.25	3.14
Ca	标准误差 SE	0.512	27	0.019			
	总数 Sum	1.264	39	0.032			
	季度间 Season	0.015	3	0.005	7.58**	2.96	4.6
	种间 Species	0.131	9	0.015	21.53**	2.25	3.14
	标准误差 SE	0.018	27	0.001			
	总数 Sum	0.165	39	0.004			

SS=Sum of squares; df=Degree of freedom;

SD=Standard deviation; SE=Standard error

二, 其他种则随元素的不同而异。肖蒲桃氮量最低。白颜树的钾钙镁量最低, 但它的氮量较高(表1)。

8月份是当年凋落物养分量最高的月份, 相当多的枝叶因台风作用而机械折落, 这是亚热带地区森林生态系统中养分循环的一个不可忽视的过程, 该地区每年总有一至二次由台风带来枝叶的大量折落。从图1看, 枝条占凋落物的比例最大(75%), 花杂次之(16%), 叶子最小(9%), 但养分组成比例大小次序则不同, N与K为

表3 1991年鼎湖山森林不同种凋落物养分总量比较 (kg hm^{-2})
Table 3 Comparison of nutrient quantity (kg hm^{-2}) in litter of different species in Dinghushan in 1991

	N	P	K	Na	Ca	Mg
叶子 Leaf						
椎栗 <i>Castanopsis chinensis</i>	19.759	2.664	7.946	0.109	5.581	3.198
荷木 <i>Schima superba</i>	4.917	1.084	1.939	0.039	2.176	0.764
黄果厚壳桂 <i>Cryptocarya concinna</i>	2.647	0.302	0.600	0.037	0.678	0.232
云南银柴 <i>Aporosa yunnanensis</i>	3.736	0.896	0.891	0.023	1.613	0.531
肖蒲桃 <i>Acmena acuminatissima</i>	0.876	0.237	0.556	0.009	0.448	0.198
白颜树 <i>Gironniera subaequalis</i>	3.290	0.277	0.134	0.007	0.366	0.145
山竹子 <i>Garcinia oblongifolia</i>	2.488	0.446	0.905	0.016	1.261	0.400
黄杞 <i>Engelhardtia roxburghiana</i>	1.846	0.205	0.604	0.017	0.536	0.249
观光木 <i>Tsoongiodendron odorum</i>	2.353	0.345	0.541	0.009	0.664	0.285
花杂 Miscellaneous litter	47.301	6.753	10.867	0.261	15.270	4.917
枝条 Branch	10.670	1.814	2.025	0.638	8.518	1.266
合计 Total	99.883	15.023	27.008	1.165	37.111	12.185

花杂 > 枝条 > 叶子, 其它元素则仍为枝条 > 花杂 > 叶子。而且养分组成与凋落物组成不完全相关, 养分组成中花杂与叶子所占比例显著增加, 而枝条所占比例下降。椎栗对落叶营养成分的贡献最大, 其次是云南银柴和黄杞。

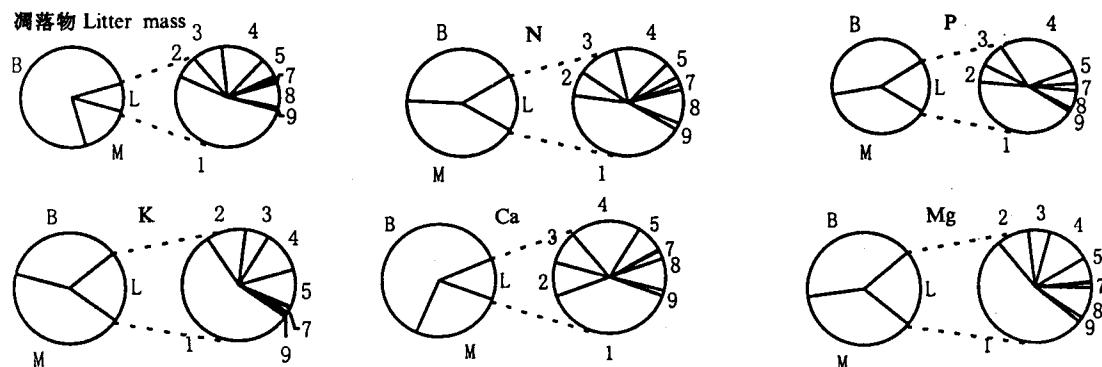


图1 1991年8月凋落物及其养分的构成比例

Fig. 1 Distribution of litter and nutrients contributed by different species in August 1991

L=叶子 Leaf; M=花杂 Miscellaneous litter; B=枝条 Branch; 1 椎栗 *Castanopsis chinensis*; 2 荷木 *Schima superba*; 3 黄果厚壳桂 *Cryptocarya concinna*; 4 云南银柴 *Aporosa yunnanensis*; 5 肖蒲桃 *Acmena acuminatissima*; 6 白颜树 *Gironniera subaequalis*; 7 山竹子 *Garcinia oblongifolia*; 8 黄杞 *Engelhardtia roxburghiana*; 9 观光木 *Tsoongiodendron odorum*

12月的凋落物养分量为全年最低, 它代表了枝叶自然脱落的月份。从图2看出, 组份构成上的一个突出特点是枝条所占比例极低, 叶子的份额显著增大, 花杂与叶子所占比例相似, 花杂的氮、磷和钙高于叶子, 叶子的钾镁含量高于花杂。在叶子的构成中, 椎栗仍是主要的养分载体, 其次则是观光木(钾元素除外), 这一点与8月份显著不同。黄杞的钾在12月份含量很高, 但在8月份则极小。

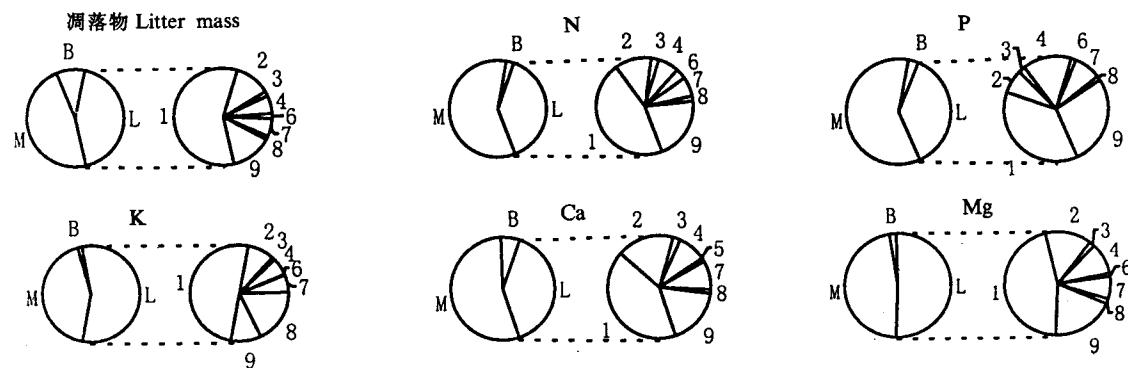


图 2 1991 年 12 月凋落物及其养分的构成比例

Fig. 2 Distribution of litter and nutrients contributed by different species in December 1991

For abbreviations see Figure 1.

2.3 凋落物养分含量的年变化

从表 4 看出, 养分总量在不同月份变化很大, 4 月是一个高峰, 8、9 月又是一个高峰, 而气候较冷的 1、2 月和 11、12 月为最低。图 3 显示, 4 月的高峰是由于叶子与花杂的贡献, 8 月的高峰则是由于枝条与花杂的大量凋落, 从全年看, 枝条对凋落物养分的贡献只有 8 月才占有重要地位, 在其它月份, 枝条的贡献很小。

图 4 表明, 落叶养分总量的动态主要受椎栗的支配, 荷木在 2 月份有较高的养分量, 特别是磷、钙的含量较高。云南银柴 9 月份的磷含量较高。除椎栗和荷木外, 其它三个种的养分量均较小而稳定, 这说明, 它

表 4 1991 年鼎湖山森林凋落物养分总量动态 (kg hm^{-2})Table 4 Monthly dynamics of nutrient quantity of litterfall (kg hm^{-2}) in Dinghushan in 1991

月份 Month	N	P	K	Na	Ca	Mg
1	3.023	0.450	0.745	0.019	0.906	0.310
2	4.191	0.849	1.515	0.035	1.510	0.540
3	8.586	1.278	2.819	0.056	2.686	1.052
4	16.712	2.402	4.763	0.130	5.409	2.065
5	8.616	1.297	2.365	0.075	2.891	0.994
6	8.985	1.280	2.471	0.067	2.898	1.062
7	5.060	0.774	1.198	0.047	1.830	0.612
8	18.097	2.855	4.025	0.509	9.484	2.145
9	11.700	1.807	2.832	0.120	4.336	1.457
10	7.176	0.984	2.154	0.049	2.473	0.968
11	4.956	0.658	1.328	0.040	1.722	0.618
12	2.786	0.390	0.793	0.018	0.965	0.363
合计 Total	99.888	15.025	27.009	1.165	37.111	12.185

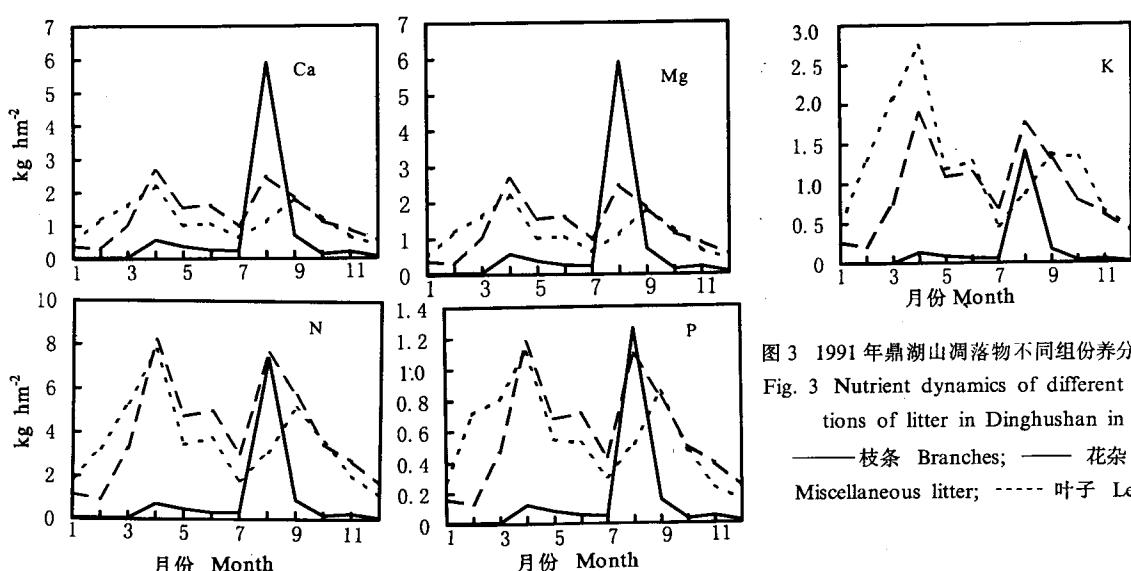


图 3 1991 年鼎湖山凋落物不同组份养分动态

Fig. 3 Nutrient dynamics of different fractions of litter in Dinghushan in 1991

——枝条 Branches; —— 花杂
Miscellaneous litter; - - - 叶子 Leaves

们受一些偶然的自然因素的影响较小, 如台风和虫害。图3、4的峰值出现时间不完全一致, 图4中的峰值出现于4月和9月, 而8月份的值并不高, 说明8月份大量落枝并未伴随相应程度的大量落叶。

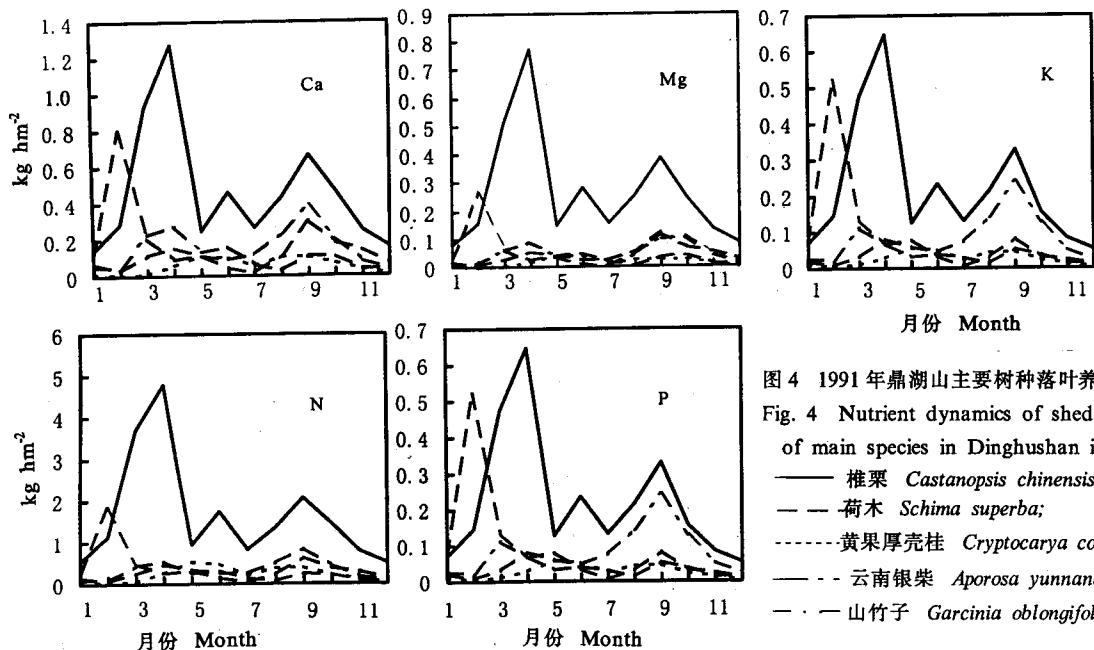


图4 1991年鼎湖山主要树种落叶养分动态
Fig. 4 Nutrient dynamics of shed leaves of main species in Dinghushan in 1991
 — 椿栗 *Castanopsis chinensis*;
 - - 荷木 *Schima superba*;
 - · - 黄果厚壳桂 *Cryptocarya concinna*;
 - - - 云南银柴 *Aporosa yunnanensis*;
 - · - · 山竹子 *Garcinia oblongifolia*

参考文献

- 翁轰, 李志安, 屠梦照等. 鼎湖山森林凋落物量及营养元素含量研究. 植物生态学与地植物学报, 1993, 17(4): 299—304
- 屠梦照, 姚文华, 翁轰等. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林凋落物的特征. 土壤学报, 1993, 30(1):34—41
- 屠梦照. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林凋落物量. 热带亚热带森林生态系统研究, 第二集, 广州: 科学普及出版社广州分社, 1984, 18—21
- Pastor J, Bockheim J G. Distribution and cycling of nutrient in an aspen-mixed-hardwood-spodosol ecosystem in Northern Wisconsin. Ecology, 1984, 65(2):339—353
- Boerner R E J. Foliar nutrient dynamics and nutrient use efficiency of four deciduous tree species in relation to site fertility. J Applied Ecology, 1984, 21:1029—1040
- Kost J A, Boerner R E J. Foliar nutrient dynamics and nutrient use efficiency in *Cornus florida*. Oecologia (Berlin), 1985, 66:602—606
- Chapin F S III, Moilanen L. Nutritional controls over nitrogen and phosphorus resorption from Alaskan birch leaves. Ecology, 1991, 72:709—715
- Nambiar E K S, Fife D N. Nutrient retranslocation in temperate conifers. Tree Physiology, 1991, 9:185—207