

杉木林物质生产中养分利用特征分析

陈日升¹, 康文星^{1,2,3*}, 吕中诚¹, 黄志宏^{1,2,3}, 赵仲辉^{1,2,3}, 邓湘雯^{1,2,3}

(1 中南林业科技大学, 湖南长沙 410004; 2 湖南会同杉木林国家重点野外科学观测研究站, 湖南会同 418307;
3 南方林业生态应用技术国家工程实验室, 湖南长沙 410004)

摘要:【目的】探讨杉木 [*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook] 林物质生产中养分利用特征, 为其人工林经营管理提供科学依据。【方法】本研究在湖南会同杉木林生态系统研究站(国家野外科学观测研究站)进行。供试林分 7 年生时, 在林内设立了 4 块固定观测样地, 并在林分 7、11、16、20、25 年生 5 个林龄时, 测定林分生物量, 测定树木中 K、Ca、Mg、N 和 P 含量。根据枝叶枯死后养分浓度差异和枝叶枯死量, 估算枝叶枯死前的养分转移量。用某林龄段首尾两次测定的养分浓度差值, 估算某林龄段以前生长且在该林龄段仍存活的生物物质中新补充或转移出的养分量。将这些养分与从土壤吸收的养分结合在一起, 综合分析林分物质生产中的养分利用特征。【结果】林分物质生产利用的总养分中, 土壤养分比例占 79.3%~96.5%, 随林龄增加持续下降; 枝叶枯死前转移的养分占 3.52%~17.6%, 随林龄增加持续上升; 林分 12 年生后, 积累在某林龄段开始前林分生产的, 在某林龄段结束时仍存活的器官物质中迁移出的养分再利用占 3.11%~3.40%, 随林龄增加呈下降趋势, 但变化幅度不大。树干高生长阶段以前, 养分利用效率随林龄增加而下降, 进入树干高生长阶段以后, 养分利用效率随林龄增加而上升。【结论】林分用于物质生产的养分来自土壤、枝叶枯死前转移和植物活组织转移 3 个方面的养分。只要有枝叶枯死发生, 枝叶枯死前就有养分迁移出来用于物质再生产。只有杉木林郁闭后, 才发生某林龄段以前林分生产的, 且在该林龄段仍存活的生物物质中有部分养分被迁移出来再利用。林分养分利用的年变化受不同生长阶段对养分需求量的制约, 同时杉木体内养分再分配及贮备机制、杉木生长规律和不同生育阶段对养分的利用效率等共同调控着养分利用过程。

关键词: 杉木; 物质生产; 土壤养分; 养分内循环; 养分再利用; 利用效率; 人工林

Nutrient utilization characteristics in biomass production in plantation of *Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook

CHEN Ri-sheng¹, KANG Wen-xing^{1,2,3*}, LÜ Zhong-cheng¹, HUANG Zhi-hong^{1,2,3},
ZHAO Zhong-hui^{1,2,3}, DENG Xiang-wen^{1,2,3}

(1 Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China; 2 Huitong National Field Station for Scientific Observation and Research of Chinese Fir Plantation Ecosystem in Hunan Province, Huitong, Hunan 418307, China;
3 National Engineering Laboratory for Applied Technology of Forestry & Ecology in South China, Changsha 410004, China)

Abstract: 【Objectives】 This study was to investigate the nutrient utilization characteristics in the material production of Chinese fir [*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook] plantations and to provide a scientific basis for the management of Chinese fir plantation. 【Methods】 The study was conducted at the Ecosystem Research Station for Chinese Fir Plantation (National Outdoor Scientific Research Observation Station) in Huitong County, Hunan Province, China. Four localized observation sampling plots were established in a seven-year-old plantation. In the 7th, 11th, 16th, 20th and 25th year, the stand biomasses were measured, the total Ca, Mg, K, N and P contents in different plant parts were analyzed. The transferred nutrient amounts from the dead branch and leaves

收稿日期: 2018-09-05 接受日期: 2019-05-12

基金项目: 国家林业公益性行业科研专项(201404361); 科技部公益性研究项目(2007-4-15); 国家野外科学观测研究站项目(20080615)。

联系方式: 陈日升 E-mail: chenrisheng85@126.com; * 通信作者 康文星 E-mail: kwx1218@126.com

were calculated via multiplying their biomass by the nutrient concentration difference values before and after their death. According to the periodical nutrient concentration differences, the supplemented or removed quantities of nutrients from various organs born before this forest age stage were estimated. These nutrients were combined with nutrients absorbed from soil. **【 Results 】** With the increasing of forest age, the percentage of nutrient provided by soil, which was in range of 79.3%–96.5%, became decreasing; that by transfer out of branches and leaves before death, which was accounted for 3.52%–17.55%, became rising. Only since the 12th year of stand, there occurred reuse of nutrients transferred out of the biomass born before and still alive in a certain forest age stage. These shifts accounted for 3.11%–3.40% and showed a small amplitude downward trend with the increase of forest age. Before the fast trunk growth stage, nutrient use efficiency declined with the increasing forest age. Since the fast trunk growth stage, nutrient use efficiency rose with the increasing forest age. **【 Conclusions 】** The nutrients used for material production in stand come from three aspects: soil, pre-death transfer of branches and leaves and plant tissue transfer. As long as there are branches and leaves dying, nutrients will be transferred out for material reproduction before the dying of branches and leaves. Only after the closure of fir stand, the biomass produced by the previous stand in a certain forest age section, and some nutrients in the biomass still alive in the forest age section will be removed for reuse. The annual change of nutrient use in stands is restricted by the demand for nutrients in different growth stages, and the nutrient utilization processes are jointly controlled by the rules of nutrient redistribution and storage in *Cunninghamia lanceolata*, during the growth and development stages, along with the nutrient use efficiency in different growth stages.

Key words: *Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook; biomass production; soil nutrient; internal nutrient cycling; nutrient reuse; use efficiency; plantation

植物对养分的利用主要用于植物的物质生产, 植物养分利用效率是植物吸收单位有效养分后所能产生的干物质^[1-5]。养分利用效率把植物生产量与利用多少养分联系在一起, 成为研究森林生态系统生产力和养分循环的重要环节, 以及当前林业生产中的热点问题^[6-9]。

20 世纪 80 年代, 我国潘维涛等^[10]、冯宗炜等^[11]学者将林分养分动态与生物量相结合开启了杉木 [*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook] 人工林养分利用的研究。随后我国进入森林尤其是人工林养分利用研究的快速发展阶段, 在杨树 (*Populus*)^[12]、湿地松 (*Pinus elliottii*)^[13]、马占相思 (*Acacia mangium*)^[14]、尾叶桉 (*Eucalyptus urophylla*)^[15]、马尾松 (*Pinus massoniana* Lamb.)^[16]、橡胶树 (*Hevea brasiliensis*)^[17-18] 等人工林的养分利用研究方面取得了一批研究成果。以上的研究中植物所吸收的养分量都是用“吸收 = 存留 + 归还”的模式求得的。这种研究求得的实际是土壤养分利用, 忽略了植物枝叶枯死前向活体组织转移的养分, 以及树木活组织内的运转或位移动的养分再利用。实际上植物生产的物质所需的养分并不完全来自土壤, 植物组织内转移的养分也可再用于物质生产^[19-22]。然而, 我国在植物体内养分内循环中转移养分再利用研究方面还是相当薄弱。此外, 对林分养分利用的研究大部分只进行短时段内

的探讨, 虽然有学者分析了不同林龄林分的养分利用^[18, 22], 但都采用“时空转换”法, 由于立地条件的异质性, 研究结果可能偏离实际。因而, 无法体现林分从幼林到成熟林不同林龄的物质生产过程中的养分利用。本研究利用湖南会同杉木林国家重点野外科学观测研究站的 25 年定位连续测定的生物量和林木养分含量数据, 定量分析杉木枝叶枯死前向活体组织转移的养分量, 以及估算从“仍存活物质”(指那些在某林龄段开始前林分生产的, 且有些在这林龄段结束时仍存活着的物质) 中转移的养分量。将这些养分与从土壤吸收的养分结合在一起, 从林分尺度上, 综合分析杉木林物质生产中的养分利用特征。其研究成果能真实地反映不同林龄林分的养分利用动态, 揭示不同林龄林分对养分吸收 (或再吸收) 和利用策略, 为人工林的经营管理提供科学依据。

此外, 本文中出现的“某林龄段”或“某林龄时”用以下表述: 凡是涉及或分析某林龄时实测数据 (生物现存量或树木组织养分浓度), 文中用“林分某林龄时某某量”描述; 凡是用两个相近林龄时实测的数据估算出的两个林龄之间林龄段的林分生产的生物量, 枝叶枯死量, 土壤养分吸收量, 枝叶枯死前向活体组织转移的养分量, 活组织向外转移的养分量等相关数据, 并对其进行分析时, 文中用“林分某林龄段某某量”描述。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究在湖南会同杉木林生态系统研究站(国家野外科学观测研究站)第3试验小集水区进行。地理位置 26°50'N, 109°45'E, 面积 1.984 hm², 海拔 270~350 m, 坡向西北, 坡度 15°~25°。研究区属于中亚热带季风湿润气候区, 年平均气温 16.9℃, 年降雨量 1100~1400 mm, 年均相对湿度 80% 以上。土壤母岩为震旦纪板溪系灰绿色板页岩, 风化程度较深, 土层厚度 80 cm 以上, 土壤为山地黄壤。

研究林分是 1988 年在第 3 小集水区内采用炼山、全垦挖穴营造的第 2 代杉木林。造林密度约每公顷 2200 棵, 杉木栽上后前 3 年的春秋季节各抚育 1 次, 以后任其自然生长。不同林龄时林分结构和产量结构特征见表 1。

1.2 研究方法

1.2.1 现存生物量测定和枝叶枯死量估算

研究的林分 7 年生时, 在林内设立了 4 块固定观测样地(每块面积为 667 m²) 进行各项观测试验。并在林分 7、11、16、20、25 年生时, 在 4 块固定观测样地内, 根据《森林生态系统定位研究方法》^[23]提供的方法测定林分生物量。

由于杉木枯死枝叶的宿存性, 枝叶枯死后不会立即从树上掉落, 有些还残存在树上。因此, 在林地每年测定的枝叶凋落量并不是每年的枝叶枯死量。为了解决这个问题, 本研究利用不同林龄时测定的枝叶现存量 and 枝叶生长周期推算出枝叶枯死量。根据在会同对杉木生长物候观测的结果, 本研究将杉木树叶生长周期定为 5 年, 杉木树枝生长周期定为 10 年。枝叶枯死量估算的具体方法是, 假若

林分第 1 年生产的枝和叶量分别为 W_1 和 W_2 (本文根据林分 7 年生测定的枝叶生物量推算出的年平均值), 那么林分第 6 年生内枯死的叶量为 W_1 , 第 11 年生内枯死的枝量为 W_2 。依此推算逐一估算出林分不同林龄时的枝叶枯死量。这样推算出的枝叶枯死量而不必考虑枯死的枝叶是残存在树上还是掉落了。而且以此来估算不同林龄时的枝叶枯死前的养分转移量, 其结果更接近实际(从林地收集的枝叶凋落量只作为参考数据)。

1.2.2 不同林龄段林分生产的生物量估算

本研究利用干、皮和根生长过程中凋落甚少, 随林龄增长其生物量不断积累, 某林龄段林分生产的这些器官生物量, 可以用某林龄段前后测定的这些器官现存量之差求得(根系存在更新代谢过程, 但准确测定根系的周转周期, 在技术上还存在很大难度, 本研究将根与干材和树皮同等对待, 估算出的生产量要低于实际生产量)。杉木是常绿树种, 枝、叶都有一定的生长周期, 根据陈日升等^[24]的研究方法, 估算出某林龄段的以前生长的枝叶且在某林龄段内还活着的量。用下式估算某林龄段林分生产的生物量(W)。

$$W = (W_{2k} - W_{1k}) + W_{3k} + (W_{2i} - W_{1i}) \quad (1)$$

式中, W_{2k} 表示某林龄段结束时测定的枝叶现存量; W_{1k} 表示某林龄段之前生长的枝叶在某林龄段仍存活的数量; W_{3k} 表示某林龄段生长的枝叶就在某林龄段的枯死量; W_{2i} 、 W_{1i} 分别表示某林龄开始时和结束时的干、皮和根现存量; $k = 1, 2$ (枝、叶); $i = 1, 2, 3$ (干、皮、根)。

1.2.3 样品采集

每次测定生物量的同时采集分析样品。为了保证样品具有代表性, 在伐倒木上分成树干基部、中下、中、中上和上部 5 个区段, 按每一区段树干的权重分区段采集树干样品, 再把采集

表 1 不同林龄杉木林的林分特征

Table 1 Stand characteristics of Chinese fir forest at different stand ages

林龄 Stand age (a)	密度 Density (tree/hm ²)	†平均胸径 DBH (cm)	†平均高 Average height (m)	现存生物量 Existing biomass (t/hm ² , n = 24)					合计 Total (t/hm ²)
				枝 Twig	叶 Needle	干 Stem	皮 Bark	根 Root	
7	2130	8.2 ± 0.51	6.51 ± 0.38	4.90 ± 0.26	7.78 ± 0.45	18.41 ± 0.97	3.79 ± 0.24	5.18 ± 0.33	40.06
11	2080	11.7 ± 0.70	9.83 ± 0.70	12.60 ± 0.79	11.99 ± 0.59	32.09 ± 1.96	7.70 ± 0.44	11.27 ± 0.68	75.65
16	2046	13.4 ± 0.91	12.74 ± 0.81	18.99 ± 1.04	15.76 ± 1.03	51.19 ± 3.19	12.48 ± 0.77	18.25 ± 1.06	116.67
20	2016	16.3 ± 1.08	14.62 ± 1.04	20.05 ± 1.33	16.60 ± 0.95	82.39 ± 5.53	19.60 ± 1.29	24.45 ± 1.52	163.09
25	2005	17.5 ± 1.14	16.33 ± 1.09	19.99 ± 1.34	12.75 ± 0.64	111.48 ± 6.95	28.88 ± 1.72	32.64 ± 2.19	205.74

注 (Note): 平均值 ± 标准误 Mean ± SD; †—n = 588; DBH—The diameter at the breast height.

的树干样品混在一起组合成树干样本。树皮取样采用树干取样的方法。树枝和叶分别按当年生、一年生、二年生、多年生取样; 用挖掘法把根挖出, 然后把根接根头、大根(根径 ≥ 1 cm)、粗根(0.2 cm \leq 根径 < 1 cm)、细根(根径 < 0.2 cm)分别取样。同时收集还残存在树上的枯死枝叶样品。

1.2.4 养分测定 树木中的 K、Ca、Mg 均用原子吸收分光光度计测定; 氮用半微量凯氏法; 磷用分光光度计测定。每个样品重复测定 3 次, 用 3 次重复测定的平均值作为计量标准。

1.2.5 不同林龄段枝、叶枯死前养分转移量估算

采用某林龄段枝叶枯死量和枝叶枯死前后的养分浓度差值, 计算该林龄段内枝叶枯死前的养分转移量 (M_3)。若某林龄段内测定的活枝叶和枯死枝叶的养分浓度分别为 L_{km} 和 L_{kn} , 某林龄段的枝叶枯死量为 W_{3m} , 这林龄段枝叶在枯死前养分转移量用下式计算。

$$M_3 = W_{3m} \times (L_{km} - L_{kn}) \quad (2)$$

1.2.6 “仍存活的物质”内的养分转移量估算 如果某林龄段开始时测定的杉木器官养分浓度为 L_{1i} , 结束时测定的浓度为 L_{2i} 。若 $L_{1i} < L_{2i}$ 时, 则这些“仍存活的物质”体内的养分浓度从 L_{1i} 上升为 L_{2i} , 这就是说必须有新的养分补充到这些“仍存活的物质”中。那么该林龄段内转运到这些“仍存活的物质”体内的养分量 (M_4) 计算方法如下:

$$M_4 = W_{5i} \times (L_{1i} - L_{2i}) \quad (3)$$

式中, W_{5i} 表示这些“仍存活的物质”的量; $i = 1, 2, 3, 4, 5$ (干、皮、根、枝、叶)。

当 $L_{1i} > L_{2i}$ 时, 则这些“仍存活的物质”体内的养分浓度从 L_{1i} 下降到 L_{2i} , 这意味着这些“仍存活的物质”体内的养分有些被转移出来。转移的养分量 (M_4) 用下式计算:

$$M_4 = W_{5i} \times (L_{2i} - L_{1i}) \quad (4)$$

1.2.7 不同林龄段林分吸收土壤养分量的估算 本研究中不同林龄段林分吸收的土壤养分量根据周玉泉等^[25]提供的方法估算。该方法考虑了枝叶枯死前转移的养分, 这些“仍存活的物质”中转移出的养分再利用。在估算出某林龄段林分生产的生物量[公式 (1)]和某林龄段的枝、叶枯死前养分转移量[公式 (2)], 以及这些“仍存活的物质”在此林龄段中转移出(或又吸收)养分量[公式 (3)和公式 (4)]后, 某林龄段林分从土壤吸收的养分量用下面的公式求得。如果某林龄段结束时杉木器官养分浓度低于某林龄段开始时的, 则这些“仍存活的物质”中有部分养分被转移出来, 将在林分物质生产过程中再利用,

从而减少了从土壤吸收的养分量。那么某林龄段林分吸收的土壤养分 (M_5) 为:

$$M_5 = L_{km} (W_{2k} - W_{1k}) + W_{3m} \times L_{kn} + L_p (W_{2i} - W_{1i}) - M_3 - M_4 \quad (5)$$

式中, W_{2k} 、 W_{1k} 、 W_{2i} 、 W_{1i} 见公式 (1); W_{3m} 、 M_3 、 L_{km} 、 L_{kn} 见公式 (2); M_4 见公式 (3) 或 (4); L_p 为树干、皮和根的养分浓度; $p = 1, 2, 3$ (干、皮、根)。

当某林龄段结束时杉木各器官养分浓度高于某林龄段开始时的, 则这些“仍存活的物质”内的养分增加了。因此, 本林龄段林分从土壤吸收的养分不仅用于本林龄段林分的物质生产外, 还有一些要输送到这些“仍存活的物质”内, 这就增加了林分对土壤养分的吸收量。其吸收的土壤养分量计算公式是:

$$M_5 = L_{km} (W_{2k} - W_{1k}) + W_{3m} \times L_{kn} + L_p (W_{2i} - W_{1i}) - M_3 + M_4 \quad (6)$$

1.2.8 不同林龄段林分养分利用效率估算 本研究把植物养分利用效率定义为生产的单位生物量需要多少单位养分, 这些养分可能来自土壤, 也可能来自这些“仍存活的物质”内转移出的养分, 以及枝、叶枯死前转移养分再利用。根据这种观念, 不同林龄段林分养分利用效率利用下式估算。

$$N = (M_5 + M_3 + M_4) / W \quad (7)$$

式中, N 表示养分的利用效率; W 见公式 (1); M_3 、 M_4 、 M_5 分别见公式 (2)、(4)、(5)。

1.2.9 数据分析处理 所有数据经 Excel 软件处理, 用 SPSS 20.0 软件进行统计分析。采用最小显著差异法 (LSD) 对同林龄时和不同林龄时的各器官的养分浓度进行显著性检验, 显著水平为 $P = 0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 不同林龄段林分生产的生物量

根据公式 (1) 计算不同林龄段内杉木林年平均生产的生物量 (表 2)。从表 2 看出, 不同林龄段年均生产的生物量在 6.17~16.51 t/(hm²·a) 范围内。不同林龄段年均生产各器官生物量多少顺序是: 1~7 年生, 干 > 叶 > 根 > 枝 > 皮; 8~11 年和 12~16 年生, 干 > 叶 > 枝 > 根 > 皮; 17~20 年和 21~25 年生, 干 > 叶 > 枝 > 皮 > 根。经过计算, 不同林龄段林分生物量在各器官的分配率是: 干 32.17%~47.62%, 叶 18.41%~25.28%, 枝 11.35%~19.76%, 根 9.39%~14.30%, 皮 8.75%~12.80%。在 1~20 年生内, 林分生产的生物

表 2 不同林龄段杉木林年均生产的生物量[t/(hm²·a), n = 24]
Table 2 Annual biomass of Chinese fir plantations in different stand ages

林龄 Stand age (a)	枝 Twig	叶 Needle	干 Stem	皮 Stem bark	根 Root	合计 Total
1~7	0.70 ± 0.051 dE	1.56 ± 0.120 bD	2.63 ± 0.139 aE	0.54 ± 0.035 eE	0.74 ± 0.046 cE	6.17 E
8~11	2.10 ± 0.145 cA	2.61 ± 0.215 bC	3.42 ± 0.210 aD	0.98 ± 0.060 eC	1.52 ± 0.105 dC	10.63 D
12~16	1.98 ± 0.149 cD	3.15 ± 0.240 bB	3.82 ± 0.236 aC	0.96 ± 0.062 eD	1.40 ± 0.095 dD	11.31 C
17~20	2.02 ± 0.153 cB	3.36 ± 0.231 bA	7.80 ± 0.466 aA	1.78 ± 0.103 dB	1.55 ± 0.111 eB	16.51 A
21~25	1.99 ± 0.135 cC	3.15 ± 0.234 bB	5.82 ± 0.281 aB	1.85 ± 0.110 dA	1.64 ± 0.098 eA	14.45 B

注 (Note): 平均值 ± 标准误 Mean ± SD, 同行数值后不同小写字母表示同一林龄段不同部位间生物量差异显著, 同列不同大写字母表示同一部位不同林龄段间生物量差异显著。Different lowercase letters in a row mean significant difference among the different organs in the same stand ages ($P < 0.05$) and different capital letters in a column mean significant difference among the different stand ages in the same organs ($P < 0.05$).

量随林龄增加而增大, 20 年生后开始下降, 林分年均生产生物量随林龄的变化呈抛物线型。年均生产各器官的生物量随林龄的变化是, 干、叶的变化呈抛物线, 枝的变化出现上升、下降、上升、下降波动的“M”形, 皮和根随林龄变化出现先增加后下降再上升的“N”形。

以上分析看出, 同一林龄杉木各器官生物量分配结构特征存在差异, 树干生物量占林分生物量比例较大。杉木是用材(干材利用)树种, 杉木树种这种特性决定了树干生物量是构成林分生物量的主要部分。从不同林龄段的杉木各器官生物量的对比分析看出, 年均生产各器官生物量随林龄变化速率不同, 这是杉木自身的生长规律引起的。如杉木幼林(1~7 年生, 下同)进入快速生长阶段(8~11 年生, 下同), 各器官生长速率都增大, 因而生物量在各器官的分配较其它林龄时均衡些; 又如干材积累阶段(17~20 年生, 下同), 这林龄段杉木树干长粗, 干材积累增大, 因此, 这林龄段杉木树干、树皮生长速率大于其它器官, 导致生物量在树干、树皮分配较其它林龄段大, 其它器官的分配较其它林龄段

的少。

2.2 不同林龄段枝叶枯死量

1~7 年生内年均枝叶枯死量为 0.444 t/(hm²·a)(全部为叶枯死量), 到 21~25 年生内上升到 5.324 t/(hm²·a), 枝叶枯死量随林龄增加而增加(表 3)。经分析, 叶枯死量占枝叶枯死量的 62.56%~100%, 枝枯死量占 0~37.64%。前面已分析, 林分 20 年生以前叶生产力呈不断上升趋势, 导致其枯死物量随林龄增加而增加。除 1~7 年生内叶枯死量是这林龄段内生长的叶中枯死的外, 其余林龄段的枝叶枯死物不是该林龄段内生长的枝叶中枯死的, 而是这些林龄段的以前林分生长的枝叶, 有些到这些林龄段内才枯死。这是因为本研究中的林龄段的年份数少于枝叶的生长周期, 所以这些林龄段内生长出的枝叶不会在该林龄段内枯死。

2.3 不同林龄段杉木这些“仍存活的物质”内转移的养分量

7 年生时测定的林分生物量, 实际是从林分造林那年到第 7 年生时生产的现存生物量。这个林龄阶

表 3 不同林龄段杉木林年均枝叶枯死量[t/(hm²·a), n = 24]
Table 3 Average annual dead branches and leaves of Chinese fir plantations at different ages

林龄 Stand age (a)	枝 Twig	叶 Needle	合计 Total
1~7	0	0.444 ± 0.028 E	0.444 E
8~11	0.175 ± 0.011 bD	1.555 ± 0.112 aD	1.730 D
12~16	0.700 ± 0.051 bC	2.398 ± 0.162 aC	3.098 C
17~20	1.750 ± 0.112 bB	3.153 ± 0.187 aB	4.903 B
21~25	2.004 ± 0.136 bA	3.320 ± 0.205 aA	5.324 A

注 (Note): 平均值 ± 标准误 Mean ± SD, 同行数值后不同小写字母表示同一林龄段不同部位间差异显著, 同列不同大写字母表示同一部位不同林龄段间差异显著。Different lowercase letters in a row mean significant difference between the different organs in the same stand ages ($P < 0.05$) and different capital letters in a column mean significant difference among the different stand ages in the same organs ($P < 0.05$).

段以前生产的且在这林龄段仍存活植物生物量实际是不存在的。所以表 4 和表 5 中只有 8 年生后的各林龄段以前生产的且在各林龄段仍存活的树木组织的养分转移数据。

林分 8~11 年, 年均转移到这些“仍存活的物质”内新的 N、P、K、Ca、Mg 量分别为 3.11、0.37、1.36、1.96 和 1.03 kg/(hm²·a)。11 年生后从这些“仍存活的物质”内年均转移出的 N、P、K、Ca、Mg 量分别为 1.30~1.66、0.40~0.53、1.06~1.40、1.77~3.26、0.65~0.90 kg/(hm²·a)。林分 11 年生后从这些“仍存活的物质”内转移出的元素量随林龄变化为单波峰曲线。这是因为, 林分 11~20 年生时, 杉木处于树高生长阶段(11~16 年生, 下同)到近熟林阶段(17~20 年生, 下同), 林木生命力旺盛, 使得这些“仍存活的物质”内运转出的养分量也逐年增加; 20~25 年生, 杉木进入成熟期后, 各器官功能减弱, 导致从这些“仍存活的物质”内运转出的养分量减少。

年平均转移到原来生产的, 且在这林龄段还存活的树干、皮、枝、叶和根的养分量, 分别为 1.01、1.21、2.10、2.92 和 0.59 kg/(hm²·a)(表 5)。可见, 在幼树阶段到树木快速生长阶段, 生理功能越大的器官补充的养分越多。11 年生后各林龄阶段, 从原来生产的在某林龄段还存活的树干、皮、枝、叶和根中, 年均转移出的养分量依次是 1.09~1.79、0.64~0.87、1.08~1.63、0.86~1.57、0.88~1.28 kg/(hm²·a)。各器官输送出来的养分随林龄的变化规律为: 除从叶中转移出来的养分量随林龄增加而减少外, 树干、皮、枝和根中转移出来的养分量随林龄增加的变化呈现先上升后下降的现象。而且当杉木进入近熟期(17 年生)后, 制造有机物质和运送养分的器官(树叶和皮)转移出来的养分较少, 那些生理功能不大的器官如从树干、树枝中转移出来的养分相对较多, 各器官输送出来的养分量也与器官的功能有关。

表 4 不同林龄杉木林活组织内的年均养分转移量[kg/(hm²·a)]

Table 4 Annual average nutrient transfer in the living tissues of Chinese fir forests of different stand ages

林龄 Stand age (a)	N	P	K	Ca	Mg	合计 Total
8~11	+3.11 aA	+0.37 eD	+1.36 cB	+1.96 bB	+1.03 dA	+7.83 A
12~16	-1.41 bC	-0.43 eB	-1.27 cC	-1.90 aC	-0.82 dC	-5.83 C
17~20	-1.66 bB	-0.53 eA	-1.40 cA	-2.26 aA	-0.90 dB	-6.75 B
21~25	-1.30 bD	-0.40 eC	-1.06 cD	-1.77 aD	-0.65 dD	-5.18 D

注 (Note): “-” 为前阶段生长的植物体内养分中输送到本阶段新生植物体中, “+” 为本阶段新吸收的养分流向前生育阶段现存植物体内。同行数值后不同小写字母表示同一林龄段不同养分间差异显著, 同列不同大写字母表示同一养分不同林龄段间差异显著。“-” represents the nutrients flow in from the organs developed in previous stages, and “+” represents the flow out ones from the newly grown parts to the existing part of the organs grown in previous stages. Different lowercase letters in a row mean significant difference among different nutrients in the same stand ages ($P < 0.05$) and different capital letters in a column mean significant difference among the different stand ages for the same nutrient ($P < 0.05$).

表 5 不同林龄杉木活组织内的年均养分转移量[kg/(hm²·a)]

Table 5 Average annual nutrient transfer within tissues of Chinese fir in different ages

林龄 Stand age (a)	枝 Twig	叶 Needle	干 Stem wood	皮 Stem bark	根 Root	合计 Total
8~11	+2.10 bA	+2.92 aA	+1.01 dD	+1.21 cA	+0.59 eD	+7.83 A
12~16	-1.46 bC	-1.57 aB	-1.09 cC	-0.64 eD	-1.07 dB	-5.83 C
17~20	-1.63 bB	-1.18 dC	-1.79 aA	-0.87 eB	-1.28 cA	-6.75 B
21~25	-1.08 bD	-0.86 dD	-1.63 aB	-0.71 eC	-0.88 cC	-5.18 D

注 (Note): “-” 为前阶段生长的植物体内养分中输送到本阶段新生植物体中, “+” 为本阶段新吸收的养分流向前生育阶段现存植物体内。同行数值后不同小写字母表示同一林龄段不同部位间差异显著, 同列不同大写字母表示同一部位不同林龄段间差异显著。“-” represents the nutrients flow in from the organs developed in previous stages, and “+” represents the flow out ones from the newly grown parts to the existing part of the organs grown in previous stages. Values followed by different lowercase letters in a row mean significant difference among the different organs in the same stand ages ($P < 0.05$) and different capital letters in a column mean significant difference among the different stand ages in the same organs ($P < 0.05$).

2.4 不同林龄段杉木枝、叶枯死前转移的养分量

1~25 年不同林龄段的枝叶枯死前转移养分年均量为 3.04~31.89 kg/(hm²·a)(表 6)。经统计, 枝的转移量占总量的 0~28.68%, 叶的占总量 71.32%~100% (1~7 年生中只有叶枯死前转移的养分量)。由此表明, 杉木林枝叶枯死前转移的养分主要是叶枯死前转移的养分。枝的养分转移量随林龄增加而增加; 叶的转移量在林分 20 年生以前随林龄增加而增加, 20 年生以后随林龄增加而减少。

不同林龄阶段, 枝叶枯死前的 N、P、K、Ca、Mg 转移量依次是 1.25~14.85、0.18~1.91、1.30~11.98、0.19~2.59、0.12~0.59 kg/(hm²·a), 分别占总养分元素转移量的 40.37%~47.38%、5.29%~5.97%、36.37%~43.79%、6.09%~8.85%、1.43%~3.97%。从中还看出, 枝叶枯死前转移的养分元素中主要是 N 和 K, 占总量 83.75%~84.25%, P、Ca、Mg 转移量只占总量 15.75%~16.25%(表 6)。

2.5 林分吸收的土壤养分量

利用公式 (5) 或 (6) 计算的不同林龄段内吸收的土壤养分量列于表 7 中。从表 7 看出, 杉木林 1~25

年生的不同林龄段内吸收的土壤营养元素中, N 29.18~56.79 kg/(hm²·a), P 2.74~5.31 kg/(hm²·a), K 20.14~32.77 kg/(hm²·a), Ca 28.47~53.42 kg/(hm²·a), Mg 7.42~15.09 kg/(hm²·a)。任一林龄段的杉木林吸收的土壤营养元素中 N>Ca>K>Mg>P。

林分 1~7 年生年均吸收土壤养分元素量 87.75 kg/(hm²·a)。8~11 年生上升到 159.43 kg/(hm²·a), 增加 81.69%; 12~16 年生比上林龄段的减少 13.22 kg/(hm²·a), 减少 8.29%; 17~20 年生比上林龄段的多 14.51 kg/(hm²·a), 增加 9.92%; 21~25 年生比上林龄段的下降 27.99 kg/(hm²·a), 下降 17.42%(表 7)。可见, 杉木林在 1~25 年生内吸收土壤养分元素量随林龄的变化呈现上升、下降、上升、下降的“M”形。这与林分生产力的年变化稍有不同(表 2)。虽然, 土壤养分吸收量随林龄变化与不同林龄林分生产力大小有关, 但是不同林龄林分生产的各器官生物量的比例不同(由表 2 的数据分析), 生产单位不同器官所需养分量不一样, 因而吸收土壤养分量也不一样, 此外, 树木体内养分内循环转移养分的再利用也影响林分对土壤养分的吸收。

表 6 不同林龄段杉木林枝叶枯死前的养分转移量[kg/(hm²·a)]

Table 6 Amount of nutrient transfer before the death of branches and leaves of Chinese fir forests with different ages

林龄 Stand age (a)	器官 Organ	P	K	N	Ca	Mg	合计 Total
1~7	枝 Twig	0	0	0	0	0	0
	叶 Needle	0.18 dR	1.30 aT	1.25 bS	0.19 cN	0.12 eM	3.04 T
	合计 Total	0.18 dR	1.30 aT	1.25 bS	0.19 cN	0.12 eM	3.04 T
8~11	枝 Twig	0.04 cT	0.42 aW	0.24 bW	0.03 dS	0.03 dR	0.77 W
	叶 Needle	0.62 dW	4.62 bM	5.24 aM	0.86 cF	0.38 eD	11.72 M
	合计 Total	0.66 dG	5.04 bG	5.48 aG	0.89 cF	0.41 eC	12.48 G
12~16	枝 Twig	0.15 dS	1.49 aS	1.04 bT	0.16 cR	0.09 eN	2.93 S
	叶 Needle	1.03 dF	6.76 bF	8.47 aF	1.44 cE	0.43 eC	18.13 F
	合计 Total	1.18 dE	8.25 bD	9.51 aE	1.60 cD	0.52 eB	21.06 D
17~20	枝 Twig	0.39 dN	3.47 aR	2.87 bR	0.45 cM	0.18 eF	7.36 R
	叶 Needle	1.52 dD	8.51 bC	11.98 aC	2.11 cC	0.41 eC	24.53 C
	合计 Total	1.91 dA	11.98 bA	14.85 aA	2.56 cB	0.59 eA	31.89 A
21~25	枝 Twig	0.41 dN	3.71 aN	3.57 bN	0.57 cG	0.14 eG	8.40 N
	叶 Needle	1.34 dC	6.94 bE	10.30 aD	2.02 cC	0.28 eE	20.88 E
	合计 Total	1.75 dB	10.65 bB	13.87 aB	2.59 cA	0.42 eC	29.28 B

注 (Note): 同行数值后不同小写字母表示同一林龄段同一部位不同养分间差异显著, 同列不同大写字母表示同一养分不同林龄段间差异显著 Values followed by different lowercase letters in a row mean significant difference among the different nutrients in the same organ at the same stand ages ($P < 0.05$) and different capital letters in a column mean significant difference among the different stand ages for the same nutrient ($P < 0.05$).

表 7 杉木林在不同林龄阶段年均吸收的土壤养分
Table 7 Annual absorbed soil nutrients by Chinese fir plantation in different stand ages

林龄 (a) Stand age	生产力[t/(hm ² ·a)] Productivity	养分来源 Source of nutrient	养分量 Nutrient [kg/(hm ² ·a)]					合计 Total
			P	N	K	Ca	Mg	
1~7	6.17	存留养分 Nutrients remained	2.70	29.23	17.87	24.42	6.57	80.59
		本林龄段生长枝叶枯死回流养分 B	0.18	1.25	1.30	0.19	0.12	3.04
		本林龄段生长枝叶枯死归还养分 C	0.22	1.20	3.57	4.24	0.97	10.20
		土壤养分 Soil nutrients	2.74	29.18	20.14	28.47	7.42	87.75
8~11	10.63	存留养分 Nutrients remained	5.60	57.30	36.45	50.26	14.47	164.08
		前林龄段生长枝叶枯死回流养分 A	0.66	5.48	5.04	0.89	0.41	12.48
		本林龄段生长枝叶枯死归还养分 C	0	0	0	0	0	0
		“仍存活物质”中的养分 D	0.37	3.11	1.36	1.96	1.03	7.83
12~16	11.31	存留养分 Nutrients remained	5.31	54.93	32.77	51.33	15.09	159.43
		前林龄段生长枝叶枯死回流养分 A	5.79	61.09	37.79	53.10	15.35	173.12
		本林龄段生长枝叶枯死归还养分 C	1.18	9.51	8.25	1.60	0.54	21.08
		活组织转移出的养分 E	0	0	0	0	0	0
17~20	16.51	存留养分 Nutrients remained	0.43	1.41	1.27	1.90	0.82	5.83
		前林龄段生长枝叶枯死回流养分 A	4.18	50.17	28.27	49.60	13.99	146.21
		本林龄段生长枝叶枯死归还养分 C	6.72	73.30	44.69	58.24	16.41	199.36
		活组织转移出的养分 E	1.91	14.85	11.98	2.56	0.59	31.89
21~25	14.45	存留养分 Nutrients remained	0.53	1.66	1.40	2.26	0.90	6.75
		前林龄段生长枝叶枯死回流养分 A	4.28	56.79	31.31	53.42	14.92	160.72
		本林龄段生长枝叶枯死归还养分 C	5.61	60.77	38.46	48.66	13.70	167.20
		活组织转移出的养分 E	1.76	13.87	10.65	2.59	0.42	29.28
		土壤养分 Soil nutrients	0.40	1.30	1.06	1.77	0.65	5.18
		存留养分 Nutrients remained	3.45	45.60	26.75	44.30	12.63	132.73
		前林龄段生长枝叶枯死回流养分 A	1.76	13.87	10.65	2.59	0.42	29.28
		本林龄段生长枝叶枯死归还养分 C	0	0	0	0	0	0

注 (Note): A—Nutrients back flow from branches and leaves born in previous stand ages before died; B—Nutrients back flow from twigs and leaves born in this stand age before died; C—Nutrients returned to soil by the dead twigs and leaves growing in this stand age; D—Nutrients transported into previously born and still survived tissues in this stand age; E—Nutrients transferred out of living tissues.

2.6 物质生产中的养分利用

林分 1~7 年生内, 每生产 1 吨整树干物质所需养分 14.77 kg。利用本林龄段内枝叶枯死前转移的 0.52 kg 养分。利用土壤养分 14.25 kg, 分别占总利用养分的 96.5% 和 3.52%。每生产 1 吨整树干物质中, 利用土壤养分生产了 965 kg, 利用枝叶枯死前转移的养分生产了 35.2 kg(表 8)。

8~11 年生内, 本林龄段林分生产 1 吨整树干物质所需的养分中, 利用土壤养分 (包括补充到这些“仍存活的物质”中的养分) 15.00 kg, 利用本林龄

段内枝叶枯死前转移的养分 1.17 kg, 分别占利用养分总量的 16.17 kg 的 92.76% 和 7.24%。此林龄段林分每生产 1 吨整树干物质中, 有 927.6 kg 干物质是利用土壤养分生产的, 有 72.4 kg 干物质是利用枝叶枯死前转移的养分生产的。

12~16 年生内, 林分生产 1 吨整树干物质需要养分量 15.31 kg。利用的养分来自三个方面, 一是利用以土壤吸收的养分 12.93 kg, 占利用的养分总量 84.45%; 二是从这些“仍存活的物质”中转移出的养分 0.52 kg, 占利用的养分总量 3.40%; 三是本林

表 8 单位重量杉木干物质生产所需养分及来源

Table 8 Nutrient requirements and sources for producing one of whole trunk material in Chinese fir

林龄 (a) Stand age	养分来源 Source of nutrient	养分量 Nutrient (kg/t, DW)					合计 Total
		P	N	K	Ca	Mg	
1~7	从土壤中吸收 Absorbed from soil	0.44	4.73	3.26	4.62	1.20	14.25
	从衰老枝叶回流 Backflow from senescent twig & leaf	0.03	0.21	0.23	0.03	0.02	0.52
	从现存器官转入 Inflow from existing tissues	0	0	0	0	0	0
	合计 Total	0.47	4.94	3.49	4.65	1.22	14.77
8~11	ASNAPGM	0.50	5.17	3.08	4.83	1.42	15.00
	从衰老枝叶回流 Backflow from senescent twig & leaf	0.06	0.52	0.47	0.08	0.04	1.17
	从现存器官转入 Inflow from existing tissues	0	0	0	0	0	0
	合计 Total	0.56	5.69	3.55	4.91	1.46	16.17
12~16	从土壤中吸收 Absorbed from soil	0.37	4.44	2.50	4.39	1.23	12.93
	从衰老枝叶回流 Backflow from senescent twig & leaf	0.10	0.84	0.73	0.14	0.05	1.86
	从现存器官转入 Inflow from existing tissues	0.05	0.10	0.13	0.14	0.10	0.52
	合计 Total	0.52	5.38	3.36	4.67	1.38	15.31
17~20	从土壤中吸收 Absorbed from soil	0.26	3.44	1.90	3.23	0.90	9.73
	从衰老枝叶回流 Backflow from senescent twig & leaf	0.12	0.89	0.72	0.16	0.04	1.93
	从现存器官转入 Inflow from existing tissues	0.05	0.11	0.10	0.07	0.08	0.41
	合计 Total	0.43	4.44	2.72	3.46	1.02	12.07
21~25	从土壤中吸收 Absorbed from soil	0.24	3.16	1.85	3.06	0.87	9.18
	从衰老枝叶回流 Backflow from senescent twig & leaf	0.12	0.96	0.74	0.18	0.03	2.03
	从现存器官转入 Inflow from existing tissues	0.03	0.09	0.07	0.12	0.05	0.36
	合计 Total	0.39	4.21	2.66	3.36	0.95	11.57

注 (Note): ASNAPGM—从土壤中吸收的养分 (包括补充到 8 年以前生长的且在此林龄段内仍存活的物质中的部分) Nutrients absorbed from soil including the portion supplemented into the materials born before 8 years and still alive in this stand age.

龄段内枝叶枯死前转移的养分 1.86 kg, 占利用养分总量 12.15%。该林龄段林分每生产 1 吨整树干物质中, 这些“仍存活的物质”中转移出的养分再利用生产了 34 kg, 枝叶枯死前转移的养分再利用生产了 121.5 kg, 利用土壤养分生产 844.5 kg。

17~20 年生内, 生产 1 吨整树干物质所利用的养分也分别来自土壤养分, 这些“仍存活的物质”中转移出的养分, 及本林龄段内枝叶枯死前转移的养分。依次是 9.73、0.41 和 1.93 kg, 分别占利用的养分总量 80.6%、3.40% 和 16.0%。每生产 1 吨整树干物质中, 有 34.0 kg 是利用这些“仍存活的物质”中转移出的养分再利用生产的, 有 159.9 kg 是利用枝叶枯死前转移的养分再利用生产的, 有 806.1 kg 是利用土壤养分生产的。

21~25 年生内, 生产 1 吨整树干物质所利用的养分 11.57 kg, 其中, 从土壤获得的养分 9.18

kg, 利用这些“仍存活的物质”中转移出的养分 0.36 kg, 利用本林龄段内枝叶枯死前转移的养分 2.03 kg, 分别占利用的总养分量的 79.3%、3.11% 和 17.6%。本林龄段林分生产 1 吨整树干物质中, 利用土壤养分, 以及这些“仍存活的物质”中转移出的养分和枝叶枯死前转移的养分分别生产了 793.4、31.1 和 17.55 kg。

从以上分析看出, 林分从幼林到树木快速生长阶段养分利用效率下降, 快速生长阶段后到成熟期养分利用效率逐渐上升。在养分利用中, 利用土壤养分占总利用养分的比例从 1~7 年生的 96.48% 持续下降到 21~25 年生的 79.34%。利用的枝叶枯死前转移的养分占总利用养分的比例从 1~7 年生的 3.52% 持续上升到 21~25 年生的 17.55%。从这些“仍存活的物质”中转移出的利用养分 (只有在林分树木快速生长阶段过后才发生) 占总利用养分的比例

3.11%~3.40%, 随林龄增加虽有下降, 但变化幅度不大。

3 讨论与结论

3.1 与同类研究相比较

本研究 1~20 年生的不同林龄林分养分利用效率均低于福建尤溪第 1、第 2 和第 3 代杉木林第 6、9、15、19 年生时的 (用时空转换法)^[26]和湖南会同第 1 代杉木林第 7、10、16 和 18 年生时的^[27]。究其原因, 福建尤溪的和湖南会同第 1 代的林分养分利用效率是用“吸收 = 存留 + 归还”求得的土壤养分计算的。而本研究中将树木组织衰老时转移的养分和这些“仍存活的物质”中转移出的养分, 与吸收土壤的养分结合一起进行综合分析, 因而其利用效率较低。

本研究林分从幼林到树木快速生长阶段养分利用效率随林龄增加逐渐下降, 快速生长阶段后到成熟期随林龄增加逐渐上升。这与福建尤溪的养分利用效率随林龄增加而增加有所不同^[27]。因为本研究中林分 8~11 年生时吸收的土壤养分不仅要满足本林龄段林分物质生产的需要外, 而且每年还要从吸收的土壤养分中拿出 7.83 kg/(hm²·a) 养分输送到 8 年生之前林分生产且在 8~11 年生仍存活的生物质中 (表 7), 这就降低了该林龄段内林分生产的养分利用效率。福建尤溪 6~9 年生林分用于物质生产的养分, 只估算了林分现存生物量中积累的养分和凋落物归还的养分, 并没有估算出还需要多少土壤养分输送到 6 年生以前生产的且在 6~9 年生还活着的生物质中, 因而低估了该林龄段内用于物质生产实际需要的养分量。

3.2 影响树木体内循环中的养分再利用的年变化因子

枝叶枯死前转移的再利用养分量占总利用养分量比例随林龄增加而增大。这是由不同林龄林分的枝叶枯死量决定的。杉木是常绿树种, 枝叶都有一定的生长周期, 当年生长的树枝叶要到它们到达生长周期后才会枯死, 所以杉木幼林时枝叶枯死量少。而且从表 1 看出, 杉木从幼树到干材积累阶段 (1~20 年生), 叶的生产量逐年增加。这些叶在林分后来的年分中逐渐死亡, 所以随林龄增加叶枯死量逐渐增多, 叶枯死前转移的养分也逐渐增多, 再用于物质生产的养分也增多。可见, 树木生长发育特征和枝叶的生理特性控制着枝叶枯死前转移的养分再利用的年变化规律。

会同杉木林分 12 年生以后, 才发生这些“仍存

活的物质”中转移出的养分用于物质生产。这与不同发育阶段树木对养分的需求, 以及树木体内的养分调节机制采取的策略有关。杉木从幼树到快速生长阶段为了壮大自己的个体, 生产的物质需要养分不断进行补充, 为未来树木生长打好基础。所以, 这个生育阶段的这些“仍存活的物质”中不仅没有养分转移出来再利用, 而且还需要新的养分补充。林分郁闭后, 多年生乔木林生产单位物质所需养分量减少, 这是多年生乔木在养分贫瘠的环境中, 对养分吸收和利用所采取的策略^[21]。因此, 林分郁闭后, 树木体内养分再分配机制控制着积累在这些“仍存活的物质”内的部分养分转移出来重新用于物质生产^[21, 28]。从本研究结果看, 当林分郁闭 (11 年生后), 杉木体内养分调节机制使得这些“仍存活的物质”内转移出养分重新再利用。

3.3 树木养分内循环中的养分再利用

林分用于物质生产的养分并不都来自土壤, 枝叶枯死前转移的养分和这些“仍存活的物质”内转移出的养分也参与了物质生产过程。国外早在 1930 年代就开始对植物养分再利用研究, 当时主要探讨从衰老叶中流转养分再吸收过程^[29]。后来的研究着重于不同生活型植物^[30]、不同林龄植物叶养分重吸收率^[31-32]以及外界环境对植物叶养分重吸收率的影响^[33-35]; 却几乎没有涉及这些重吸收养分在物质生产中的利用效率。同样, 20 世纪 50 年代, 一些学者先后都在不同程度上认为树木活组织内的养分可以运转或位移, Mille 根据这种思想, 在他的著作中对养分元素在树体内的运转和位移作了总结^[21]。Lim^[36]等学者建立了树体内的养分内循环模型。植物活体内转移的养分能否再利用, Mille 认为这部分积累的养分可活化为用以补充 (至少部分地补充) 物质生产中所需的养分^[21]。然而, 到目前为止还未见有树木活组织内转移养分再利用的报道。从本研究结果看出, 枝叶枯死前转移的养分生产的生物量占总生物量 3.52%~17.55%, “这些仍存活的物质”内转移的养分生产的生物量占总生物量的 3.11%~3.40%。可见, 在分析物质生产所需养分时, 只考虑土壤吸收的养分, 而忽略“这些仍存活的物质”内转移出的养分, 以及枝叶枯死前转移的养分再利用, 是不能真实地反映林分物质生产中利用养分的实际过程。

3.4 树木养分内循环中的养分再利用的意义

养分从衰老时的叶片转移, 储存到活的组织内, 使可能通过凋落物分解流失到土壤中的养分保护起来, 在植物体内的存留时间延长, 从而减少养分损失^[28]; 活立木体内的养分转移在维持植物体内化

学元素计量平衡中也起着重要作用^[37]；这些养分重新在林木新的物质生产中再利用，提高了养分的利用效率，加强了森林养分的循环^[34]；这些养分可以直接用于植物生长，减少了植物对土壤养分的吸收，这对林地地力的维护有重要意义^[4, 36]。林木体内转移的养分的再利用是植物养分利用策略的重要驱动力，降低对环境的依赖性。所以，林木体内转移的养分的再利用的变化对生态系统养分循环、植物种群和群落稳定性都具有重要的生态学意义。

3.5 树木养分内循环中的养分再利用的机理探讨

枝叶枯死前转移养分，以及积累在这些“仍存活的物质”内转移出的养分的再利用，可能是由于土壤养分供需矛盾引起的^[38]，但有研究指出贫瘠土壤并不一定是植物体内养分转移的驱动力^[39-41]；也可能是高大乔木在自然界长期的生存竞争，已确立了它们在养分相对贫瘠的山地其独特的体内养分贮备及再分配机制引起的^[42-44]；还有可能树木器官在某些生理条件下是养分的“汇”，在另一些生理条件下可能是“源”，这种汇源作用调控树木体内养分的转移和再利用^[27, 45]。树木体内的养分转移和再利用是一个非常复杂的生理生化过程，对它们的形成机制的研究仍是一个非常薄弱的环节，揭示体内的养分转移和再利用的内在调控机制仍然是生理生态学亟待解决的重要问题。

参 考 文 献:

- [1] Vitousek P M. Litter fall nutrient cycling and nutrient limitation in tropical forest[J]. *Ecology*, 1984, 65(1): 295–298.
- [2] Kost J A, Boemer R E J. Foliar nutrient dynamics and nutrient use efficiency in *Cornus florida*[J]. *Oecologia*, 1985, (66): 602–606.
- [3] Pastor J, Birdgham S D. Nutrient efficiency along nutrient availability gradients[J]. *Oecologia*, 1999, (118): 50–58.
- [4] Shaver G R, Melillo J M. Nutrient budgets of marsh plants: efficiency concepts and relation to availability[J]. *Ecology*, 1984, 65: 1491–1510.
- [5] Chapin III F S, Moilanen L. Nutritional controls over nitrogen and phosphorus resorption from Alaskan birch leaves[J]. *Ecology*, 1991, 72: 709–715.
- [6] Vitousek P. Nutrient cycling and nutrient use efficiency[J]. *The American Naturalist*, 1982, 119(4): 553–572.
- [7] 邢雪荣, 韩兴国, 陈灵芝. 植物养分利用效率研究综述[J]. *应用生态学报*, 2000, 11(5): 785–790.
Xing X R, Han X G, Chen L Z. A review on research of plant nutrient use efficiency[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2000, 11(5): 785–790.
- [8] Bridgham S D, Pastor J, McLaugherty C A, et al. Nutrient-use efficiency: a litter fall index, a model, and a test along a nutrient availability gradient in North Carolina peatlands[J]. *American Naturalist*, 1995, 145: 1–21.
- [9] Alongi D M, Clough B F, Robertson A I. Nutrient-use efficiency in arid-zone forests of the mangroves *Rhizophora stylosa* and *Avicennia marina*[J]. *Aquatic Botany*, 2005, 82(2): 121–131.
- [10] 潘维涛, 田大伦, 李利村, 等. 杉木人工林养分循环的研究—(一)不同生育阶段杉木林产量结构和养分动态[J]. *中南林学院学报*, 1981, (1): 1–21.
Pan W C, Tia D L, Li L C, et al. Studies on the nutrient cycling in the Chinese fir plantations (I) Yield structure and nutrient dynamics of Chinese fir plantations at different growth stages[J]. *Journal of Central South Forestry University*, 1981, (1): 1–21.
- [11] 冯宗炜, 陈楚莹, 王开平, 等. 亚热带杉木纯林生态系统中营养元素的积累、分配和循环的研究[J]. *植物生态学报*, 1985, 9(4): 245–263.
Feng Z W, Chen C Y, Wang K P, et al. Accumulation, distribution and cycling of nutrient elements in a subtropical Chinese fir stand[J]. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica*, 1985, 9(4): 245–263.
- [12] 沈善敏, 宇万太, 张璐, 等. 杨树主要营养元素内循环及外循环研究. II. 落叶前后养分在植株体内外的迁移和循环[J]. *应用生态学报*, 1993, 4(1): 27–31.
Shen S M, Yu W T, Zhang L, et al. Internal and external nutrient cycling of poplar tree. II. Transferring and cycling of nutrients in and out of the tree before and after leaf fallen[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1993, 4(1): 27–31.
- [13] 肖兴翠, 李志辉, 唐作钧, 等. 林分密度对湿地松人工林养分循环速率和利用效率的影响[J]. *生态学杂志*, 2013, 32(11): 2871–2880.
Xiao X C, Li Z H, Tang Z J, et al. Effects of stand density on nutrient cycling rate and use efficiency of *Pinus elliottii* plantation[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2013, 32(11): 2871–2880.
- [14] 何斌, 秦武明, 余浩光, 等. 不同年龄阶段马占相思(*Acacia mangium*)人工林营养元素的生物循环[J]. *生态学报*, 2007, 27(12): 5158–5167.
He B, Qin W M, Wu H G, et al. Biological cycling of nutrients in different ages classes of *Acacia mangium* plantation[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(12): 5158–5167.
- [15] 林德喜, 刘开汉, 罗水发. 尾叶桉营养元素动态和循环分析[J]. *应用与环境生物学报*, 2002, 8(2): 148–153.
Lin D X, Liu K H, Luo S F. Dynamics and cycling analysis of nutrient elements in *Eucalyptus urophylla*[J]. *Journal of Applied and Environmental Biology*, 2002, 8(2): 148–153.
- [16] 项文化, 田大伦. 不同年龄阶段马尾松人工林养分循环的研究[J]. *植物生态学报*, 2002, 26(1): 89–95.
Xiang W H, Tian D L. Nutrient cycling *Pinus massoniana* stands of different age classes[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, 26(1): 89–95.
- [17] 赵春梅, 曹建华, 蒋菊生, 等. 橡胶人工林生态系统养分积累、分配与生物循环[J]. *中国农学通报*, 2008, 24(10): 467–470.
Zhan C M, Cao J H, Jiang J S, et al. Nutrient accumulation, distribution and biological cycling in rubber plantation ecosystem[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2008, 24(10): 467–470.
- [18] 曹建华, 陶忠良, 蒋菊生, 等. 不同年龄橡胶树PR107养分利用效率研究[J]. *热带作物学报*, 2010, 31(12): 2091–2097.
Cao J H, Tao Z L, Jiang J S, et al. Nutrient Use Efficiency of Clone PR107 at various age[J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2010, 31(12): 2091–2097.
- [19] Aerts R. Nutrient use efficiency in evergreen and deciduous species

- from heath lands[J]. *Oecologia*, 1990, 84: 391–397.
- [20] Killingbeck K T. The terminological jungle revisited: making a case for use of the term resorption[J]. *Oikos*, 1986, 46: 263–264.
- [21] Miller H G. Dynamics of nutrient cycling in plantation ecosystems [M]. London: Nutrition of Plantation Forests Academic Press, 1984.
- [22] 周丽丽. 不同发育阶段杉木人工林养分内循环与周转利用效率的研究[D]. 福州: 福建农林大学博士学位论文, 2014.
Zhou L L. Study on nutrient retranslocation and nutrient use efficiency in different developmental-staged Chinese fir Plantations [D]. Fuzhou: PhD Dissertation of Fujian Agriculture and Forestry University, 2014
- [23] 林业部科技司. 森林生态系统研究方法[M]. 北京: 中国科学技术出版社, 1994.
Department of Science and Technology, Ministry of Forestry. Forest ecosystem research method [M]. Beijing: Chinese Science and Technology Press, 1994.
- [24] 陈日升, 康文星, 周玉泉, 等. 杉木人工林养分循环随林龄变化的特征[J]. 植物生态学报, 2018, 42(2): 173–184.
Chen R S, Kang W X, Zhou Y Q, *et al.* Changes in nutrient cycling with age in a *Cunninghamia lanceolata* plantation forest[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2018, 42(2): 173–184.
- [25] 周玉泉, 康文星, 陈日升, 等. 不同栽植代数杉木林养分吸收、积累和利用效率的比较[J]. 生态学报, 2018, 38(11): 3868–3878.
Zhou Y Q, Kang W X, Chen R S, *et al.* Nutrient uptake, accumulation and utilization efficiency comparisons in plantations containing different generations of Chinese fir[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(11): 3868–3878.
- [26] 马祥庆, 刘爱琴, 马壮, 等. 不同代数杉木林养分积累和分布的比较研究[J]. *应用生态学报*, 2000, 11(4): 501–506.
Ma X Q, Liu A Q, Ma Z, *et al.* A comparative study on nutrient accumulation and distribution of different generations of Chinese fir plantations[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2000, 11(4): 501–506.
- [27] 田大伦, 沈燕, 康文星, 等. 连栽第1和第2代杉木人工林养分循环的比较[J]. 生态学报, 2011, 31(17): 5025–5032.
Tian D L, Shen Y, Kang W X, *et al.* Characteristics of nutrient cycling in first and second rotations of Chinese fir plantations[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(17): 5025–5032.
- [28] Chen Han Y H, Brassard Brian W. Intrinsic and extrinsic controls of fine root life span[J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2013, 32(3): 151–161.
- [29] Sardans J, Penuelas J. Tree growth changes with climate and forest type are associated with relative allocation of nutrients, especially phosphorus, to leaves and wood[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2012, 22(4): 494–507.
- [30] Stephenson N L, Das A J, Condit R, *et al.* Rate of tree carbon accumulation increases continuously with tree size[J]. *Nature*, 2014, 507(7490): 90–93.
- [31] Costa T L, Sampaioev S B, Sales M F, *et al.* Root and shoot biomasses in the tropical dry forest of semiarid Northeast Brazil[J]. *Plant Soil*, 2014, 378(1): 113–123.
- [32] Yuan Z Y, Chen H Y H. Fine root dynamics stand development in the boreal forest[J]. *Functional Ecology*, 2012, 26(4): 991–998.
- [33] Yuan Z Y, Chen H Y H. Decoupling nitrogen and phosphorus in terrestrial plants associated with global changes[J]. *Nature Climate Change*, 2015, 5(5): 465–469.
- [34] Li Y, Chen J, Cui J, *et al.* Nutrient resorption in *Caragana microphylla* along a chronosequence of plantations: implications for desertified land restoration in North China[J]. *Ecological Engineering*, 2013, 53: 299–305.
- [35] Mayor J R, Wright S J, Turner B L. Species-specific responses of foliar nutrients to long-term nitrogen and phosphorus additions in a lowland tropical forest[J]. *Journal Ecology*, 2013, 102(1): 36–44.
- [36] Lim M T, Cousens J F. The internal transfer of nutrients in Scot pine stand 2. The patterns of transfer and the effects of nitrogen availability[J]. *Forestry*, 1986, 59(1): 17–21.
- [37] 邱岭军, 胡欢甜, 林宝平, 等. 不同林龄杉木养分重吸收率及其 C : N : P 化学计量特征[J]. *西北林学院学报*, 2017, 32(4): 22–27.
Qiu L J, Hu H T, Lin B P, *et al.* Nutrient resorption efficiency and C : N : P stoichiometry of *Cunninghamia lanceolata* plantations with different ages[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2017, 32(4): 22–27.
- [38] Moghaddas E E Y, Stephens S L. Thinning, burning, and thin-burn fuel treatment effects on soil properties in a Sierra Nevada mixed-conifer forests[J]. *Forest Ecology and Management*, 2007, 250: 156–166.
- [39] Aerts R, Chapin F S. The mineral nutrition of wild plants revisited: a reevaluation of processes and patterns[J]. *Advances in Ecological Research*, 1999, 37: 1–67.
- [40] Del Arco J M, Esucdero A, Garrido M V. Effects of site characteristics on nitrogen retranslocation from senescing leaves[J]. *Ecology*, 1991, 58: 701–708.
- [41] Eckstein R L, Karlsson P S. Above-ground growth and nitrogen use by plant in a subarctic environment: effects of habitat life-form and species[J]. *Oikos*, 1997: 311–324.
- [42] Hosseini S M, Rouhi-Moghaddam E, Ebrahimi E. Comparison of growth, nutrition and soil properties of pure stands of *Quercus castaneifolia* and mixed with *Zelkova carpinifolia* in the Hyrcanian forests of Iran[J]. *Forest Ecology and Management*, 2008, 240: 126–148.
- [43] Kobe R K, Lepczyk C A, Iyer M. Resorption efficiency decreases with increasing green leaf nutrients in a global data set[J]. *Ecology*, 2005, 86: 2780–2792.
- [44] Huang J J, Wang X H. Leaf nutrient concentration, nutrient resorption and litter decomposition in an evergreen broad-leaved forest in eastern China[J]. *Forest Ecology and Management*, 2007, 239: 150–158.
- [45] Marschner H, Kirkby E A, Engels C. Importance of cycling and recycling of mineral nutrients within plants for growth and development[J]. *Botanica Acta*, 1997, 110: 265–273.