

森林生态系统营养元素的生物循环

聂道平

(中国林业科学研究院林业研究所)

摘要 本文从养分吸收、归还和累积等方面综述了森林生态系统营养元素生物循环的某些研究成果;同时综合分析和讨论了调节养分循环的一般过程。系统的营养元素生物循环速率因树种和地理环境而异,一般表现为阔叶树高于针叶树,低纬地区高于高纬地区。在森林生产力上所表现出的类似规律性正是养分循环速率变化的反映。树体内养分的重新分配是一种普遍存在的现象,这些现象表示了树木对环境中营养元素供应不足的适应性反应。相比较而言,针叶林及高纬地区森林具有较高的养分利用效率。

关键词 森林生态系统; 营养元素; 生物循环

森林生态系统营养元素的生物循环是非常复杂的生物过程,不仅受环境因素和树种生物学特性影响,并且随各元素在林木体内的作用和状态不同,各元素的循环特点也有明显差异^[1]。人们进行养分方面的科学研究可以追溯到1840年 Liebig 的农业化学研究。而在森林生态系统中进行大规模的养分循环研究还是20世纪中叶国际生物学计划 (IBP) 开展以后的事。IBP 使得研究重点集中在养分循环上。许多国家如美国^[2]、西德、英国、苏联、丹麦等都设立了定位站进行系统的长期的研究。中国养分循环研究起步较晚,50年代做过一些工作^[3],较多的研究是在近十年中完成的^[4~6]。近期的一些研究已达到或接近国际水平。

1 养分吸收

林木吸收养分的过程受林木的生物学特性和环境因素影响。生长对吸收的调节作用表现在生长季中林木的分生组织不仅产生着指导林木其它器官(尤其根)行为的激素系统,而且林木光合部分对元素的竞争性同化易于在体内产生一个元素浓度梯度^[4,7,8]。此外,不同树种有不同的生长速率,这就导致了吸收同化元素量的差异。

影响林木吸收过程的环境因子包括气象因子(光、温、降水等)、土壤理化性质(结构、元素有效性)。在一定条件下,土壤中养分状态和水平约束着林木的生长并对林木的吸收速率和吸收量起决定性作用。根系吸收造成的根表面土壤中养分浓度的降低,将由土壤中养分各种形式的运动来补充^[9]。流过根表的养分量(F)表达为: $F = \alpha(C_r/C_{ii})C_{ii}$ (α 为根吸收参数, C_r 为根、土接触面溶液中养分浓度, C_{ii} 为土壤溶液的平均养分浓度。Nye^[10]曾给出过图示的 C_r/C_{ii} 值,可计算根吸收系统和土壤中养分的扩散系数、缓冲能力。

土壤中养分移向根表面有两种方式:离子扩散和质体流动。离子扩散速率受土壤含水量影响;质体流动是伴随林木吸水和蒸腾所形成的土壤水流而发生的,通常以蒸腾水量和土壤

溶液中养分浓度的乘积计算。据报道^[11], Na、Mg、Al、Mn、Cl、S 等元素几乎完全以质体流动形式进入根系, N、P、K 约有40%是以扩散方式供给根系, Ca的供给有17%来自离子扩散。但有的报道数据与此出入很大, 这是研究立地养分和水分状况的差异造成的。在养分水分含量低的土壤中, 扩散及质体流动供给给根系的养分很少, 若要维持正常生长, 根系必须不断延伸占据更大的空间, 同时吸收根和菌根增加, 扩大根系表面积。这是林木对不良环境的适应反应。因此, 在干旱和低肥力土壤中常可见到林木有发达的根系, 而在潮湿肥沃的土地上, 林木常形成浅根系。此外, 在腐殖质层中常可见到丰富的吸收根和菌根^[12], 说明林木可从枯落物层中直接吸收养分。这有利于防止养分流失。

林木的养分吸收量随树种而异, 受树种生物学特性特别是叶片保留时间长短的影响。针叶树与阔叶树在养分吸收上差异较大, 一般来说, 除P以外, N、P、K、Ca、Mg五种主要元素阔叶树的吸收约是针叶树的两倍^[2]。

关于林龄的影响, 结论不尽相同。Ремозов^[13]认为松林吸收量在30年生以前是逐渐增加, 尔后逐渐减小。Kazimiroo^[10]发现68年生云杉林的吸收量最大, 为138年生时的两倍。Duvigneand^[14]却认为除接近演替顶极的植被, 林分年龄对养分吸收的影响是不重要的。ММНА的研究结果也是如此。

从理论上分析, 养分吸收量应随林龄呈一定规律的变化。以同龄林为例, 幼龄期吸收量逐年增加, 在生理成熟期达到最大并长时间保持大致稳定, 直至衰老期。异龄林的生理成熟和衰老时间不统一, 故林分吸收量不一定随年龄变化。此外, 同龄林的吸收有时也并不必然反映出随年龄的变化, 因为林木对环境有一定的缓冲能力, 当环境不能提供足够养分维持正常生长时, 可以加速成熟器官的老化和死亡, 转移出其中的大部分养分^[15,16]。因此, 林分对养分的需求量随林龄增加表现出的是一条规范曲线, 而吸收量则不尽然, 它和需要量曲线的吻合程度取决于环境中养分的可供应水平。

温度、水和土壤微生物也调节着养分循环。林木一年四季生长发育的节律变化就是林木对环境因子规律变化的反映。在低温少水的冬季, 微生物生理活性很低, 土壤有效养分水平较低, 根系难以从土壤中吸取养分, 植物长期适应的结果就是在冬季休眠, 生长、养分的吸收和积累则在其它季节进行。

2 养分归还

养分归还还有两个途径: 枯枝落叶和雨水淋溶。枯枝落叶经微生物分解完成养分归还过程。有关枯落物分解的研究^[15,17,18]已从单纯测定干重损失发展到测定元素的分解动态特性并与元素在生物体中的作用等生物化学因素结合起来。但有关枯落物分解过程中微生物的侵入和分解机理的具体研究, 目前尚无报道。森林生产力及养分循环速率的地带性差异, 在很大程度上是由枯落物的分解速率决定的。在热带雨林中枯落物分解迅速, 森林生产力较高^[19]。在寒冷的北方, 枯落物分解缓慢, 林下枯落物中大量的养分不能被林木吸收利用, 生产力低得多^[20]。显然, 归还枯落物与归还养分不是完全等同的。雨水淋溶归还的养分多为可溶性的。不同元素在两种归还途径中所占比例差别较大。根据IBP的总结数据^[2], N、P、K、Ca、Mg以枯落物形式归还的量分别占各元素总归还量的83%、85%、41%、71%、60%。由此可知K主要经雨水淋溶归还林地。国内许多研究结果与此相同^[6,8,16]。这与K在林木中的

状态有关。

林木通过枯落物归还养分要依赖生态系统的其它过程,如叶子寿命、枝叶养分含量、土壤肥力状况等,而与树木的养分需求或第一性生产率关系较小。针、阔叶林在养分归还上有明显差异,根据温带地区的统计数字^[2,21],除P以外阔叶林归还的养分约为针叶林的两倍。针叶寿命较长是原因之一。此外,养分归还量与枯落物归还量并不完全一致,当阔叶林枯落物归还量与针叶林相等时,阔叶林归还的养分量约为针叶林的两倍。这是因为阔叶树的归还部分中养分含量较高,而针叶树归还的枯落物中枝、果等高碳低养分的组织所占比例较大^[22]。两大类群的这个差异是影响它们循环的重要因素之一。

3 养分的存留和积累

存留、吸收、归还三者密切相关。在生理成熟龄以后林木的吸收量保持相对稳定,存留量也保持相对稳定。Ремозов^[13]对苏联北方几种林分的研究表明,中龄林存留率较高(30%~50%),而老龄林则低得多(2%~15%)。

林分中各个元素的积累是不平衡的,这依赖于它们在林木中的作用和状态。N、Ca的积累与有机物的积累近乎平行,而由于K的释放不依赖代谢作用其积累量要低得多^[2]。Warren^[23]等对存留的养分在植物各器官中的分配与生物量的分配进行了比较,发现各元素的分配与新生生物量的分配有显著差异。国内许多同类研究结论相同^[4,7]。此外,养分的累积强度依地带性和林型而变化,其次序为:北方针叶林>温带针叶林>北方阔叶林>温带阔叶林>热带森林^[19~21]。

当年吸收的养分主要用于林木新生组织,只有超出需要的吸收量才会在老组织中积累下来^[24]。以此可判断出立地中某元素是否亏缺。如果根系的吸收不能满足当年新生部分的要求,从空气或降雨中的直接吸收是弥补亏缺的一个途径,再就是体内养分从老组织转移到新生组织的竞争分配现象。大量研究表明,植物体内养分的重新分配过程是普遍存在的,即使是在比较肥沃的立地上。Gregory^[25]报道谷物干重积累只有最终值的25%时,所吸收的N、P量已达最终值的90%以上。在许多林木养分动态研究中,可由叶子养分含量的动态变化证实养分再分配的存在^[26]。Tiver^[26]等认为再分配的原则主要由竞争性分生组织的要求所引起的动态平衡所决定,这种要求使得新生组织和先形成的器官、组织形成一种养分的浓度梯度。在有关油松、华山松等的研究中可以见到这种梯度^[7,27]。而不同季节归还的枯落物中养分含量的差异不仅说明了林木个体内部竞争性再分配现象的存在,同时也反映了林木个体内部保存和竞争性利用养分的动态特点^[15,17,28]。

养分的再分配在不同森林类型、立地条件及元素间是有差别的,这取决于吸收量与生长需求量的距离。据报道^[2],针叶林每年吸收量基本能满足需求;而阔叶林每年所需N的1/3从老组织中获得。针、阔叶林均无明显的钾转移;Ca、Mg的年吸收量均超过了年需求量。林木体内养分的再分配以及林木器官(叶)枯落前的回流可能是对环境养分供应不足的适应性反应,换言之,养分转移是林木器官枯死的原因,而不是结果。例如A. J. Morton^[18]发现叶子脱落前75%的N、P回流,而Ca、Mg、K则无回流现象。在寒、温带针叶林中^[20],当冬季生长停止时,当年生的新叶养分含量有所降低,而枝、干却相应提高。森林愈是处于恶劣生境就愈能有效地保存所吸收的养分。

4 生物循环

目前普遍采用吸收、归还、存留等数值衡量森林生态系统的生物循环速率,这能清楚地表示系统养分量上的特征及在各部分间的流动速率。但它们不能很好地反映系统养分循环的快慢。用系统养分循环速率参数: $R=L/F$ (L :林地贮存枯落物总量, F :当年归还的枯落物量)便于森林生态系统生物循环速率的比较。因为枯落物是林木土壤间的联接环节。对于任何一个树种,当年归还的枯落物量反映了林木的吸收和存留状况;林地枯落物总量则反映了外部环境的总和,比值 R 正是生态系统地上与地下、林木与环境相互关系的反映。运用这个循环速率参数,Rodin等计算并比较了各种林型的循环强度(表1)。运用系统分析,Jordan等^[29]得出相同结果。

表1 不同森林生态系统营养元素的循环强度

森林生态系统	L (t/ha)	L/F	循环强度
泥炭藓森林	80	50	停滞
泰加森林	30~45	10~17	很迟缓
落叶林	不定	3~4	迟缓
草原生态系统	4~6	1~1.5	强烈
亚热带森林	10	0.7	强烈
萨王纳森林	1~2	0.2	很强烈
赤道森林	—	0.1	很强烈

值得注意的是,以上提到的许多研究成果是以生物量测定和林木器官的化学分析为基础计算的,通常以某次林木样品的元素含量乘上当年的生物量增量作为当年的林木养分存留量,而以此加上归还量来代表吸收量。这个数据实际上仅能代表一种静态,一种循环的结果。在生物循环研究中,不仅要考虑林木吸收同化的养分量,还应考虑为了同化这部分养分林木实际利用过的养分。这个数值可能相当大,如美国鹅掌楸 [*Liriodendron tulipifera* L.] 林分中小根的年周转率达 9 t/ha; 火炬松 [*Pinus taeda* L.] 人工林小根的年周转率达 8.6 t/ha。此外还有雨水淋洗的养分。这些养分难以用化学分析法检出。但它们确实参加了生物循环过程,起了辅助保证作用,即保证所吸收的那些元素量被同化。因此在进行养分循环研究尤其是在计算养分元素的利用效率时应考虑辅助量的作用。只有以土壤化学分析为基础,准确掌握土壤速效养分的动态并与生物量和林木化学成分的分析结合起来,才可能测定出辅助量。

5 养分循环与森林生产力的关系

毋庸置疑,养分循环与森林生产力有密切关系。国内外的研究成果比较一致地认为,养分的吸收和循环调节着森林生态系统的生产力,从热带到极地森林生产力的逐步降低是养分的吸收及循环速率的规律变化的反映。

世界大多数森林都缺N,因而森林生产力主要依赖于林木对N的吸收和利用效率。Cole^[30]认为N素的吸收主要来自地表有机质层;由于C/N比大,多年生叶的保存及从年老组织的转移,林木氮利用率较高。而针叶树又高于阔叶树。根据他的计算,森林平均每吸收N 1 kg/ha·a,可生产阔叶树地上部分生物量为143±36 kg/ha·a,针叶树地上部分生物量为194±48 kg/ha·a。这种差异显著性可靠程度达到99%。从地带性上看,寒带森林的养分循环虽然很迟缓,但对于一定的N吸收量北方树种在生产生物量上比南方树种效率高,可以高达300 kg/ha·a。这是因为寒带地区氮的亏缺较大,使得它们在生产力和N的吸收利用之间转化率较高。根据Cole提供的数值,热带森林每吸收一公斤N仅产生120 kg/ha·a的有机物。

与其它植被类型相比, 任何森林林分的氮利用效率都是很高的。因为森林是多年生植物, 能有效地进行N的转移和再循环(再分配); 另外森林生物量具有高的C/N。森林不但有高的N利用效率, 对其它养分元素的利用效率也很高。

森林生态系统中林木吸收利用、积累的营养元素量仅占系统所有量的一小部分, 大部分以林木不能吸收利用状态存在于土壤^[10]和林地枯落物层中, 后者在北方森林生态系统中占重要地位^[20]。通过调节林分结构及整地、抚育等措施改善系统水热条件, 促进枯落物分解及土壤中养分的转化是提高森林生产力的关键途径。

营养元素生物循环毕竟只是养分循环的一部分, 只有与森林水文循环、养分的输入输出测定结合起来研究, 才能更深刻更广泛地了解养分循环的本质和一般规律。根据发表的文献, 近几年养分循环研究进展可归纳为如下几个方面: 一是从常量元素扩大到微量元素^[31], 并广泛使用同位素技术研究元素的运动特点及循环相关性; 二是加强了生物固氮的研究^[32]; 三是加强了指导经营生产的研究^[33~36]; 四是通过一系列的连续测定, 运用系统分析方法和动态模拟手段整体地把握养分循环^[15, 36]。此外, 关于林下植被(尤其是人工林)作用的研究也日益重视起来。

参 考 文 献

- [1] 袁可能, 1983, 植物营养元素的土壤化学, 科学出版社。
- [2] Reichle, D.E., 1980, *Dynamic Properties of Forest Ecosystem*, Cambridge Univ. Press. 341~409.
- [3] 侯学煜等, 1959, 中国150种植物的化学成分及其分析方法, 高教出版社。
- [4] 潘为传等, 1983, 杉木人工林养分循环的研究, 中南林学院学报(1): 1~17。
- [5] 聂道平等, 1986, 油松人工林养分循环的研究 III. 养分元素生物循环和林分养分的平衡, 北京林业大学学报, (2): 8~19。
- [6] 马雪华等, 1989, 在杉木林和马尾松林中雨水的养分淋溶作用, 生态学报, 9(1): 15~20。
- [7] 沈国舫等, 1985, 油松人工林养分循环的研究 I. 营养元素的含量及分布, 北京林学院学报, (4): 1~14。
- [8] Mitchell, H. B., 1936, Trends in the nitrogen, phosphorus, potassium, and calcium content of the leaves of some forest tree during the growing season, *Black Rock Forest Papers*, (1), 30~44.
- [9] Clarkson, D. T., 1976, Nutrient interception and transport by root systems, *Mineral Cycling in A Tropical Moist Forest Ecosystem*, 307~330.
- [10] Trudgill, S. T., 1977, *Soil and Vegetation Systems*, Oxford University Press.
- [11] 罗汝英, 1982, 森林土壤学, 科学出版社。
- [12] Moclean, D. A. et al, 1978, Weight loss and nutrient changes in decomposition litter and forest stands, *Can. J. Bot.*, 56, 2730~2749.
- [13] Ремезов, Н. П. Идр., 1955, Биологический круговорот азота и зол-ых элементов в лесных насаждениях. Труды Инст. Леса АН СССР, Том, (24): 270~280.
- [14] DuVigneaud, P. 等, 1974, 温带落叶林矿质元素的生物循环, 植物生态学译丛, (1): 72~95。
- [15] 董世仁等, 1986, 油松人工林养分循环的研究 II. 营养元素的动态, 北京林业大学学报, (1): 11~22。
- [16] Morton, A. J., 1977, Mineral nutrient pathways in a Molinietum in autumn and winter, *J. Ecol.*, 65(4): 993~999.
- [17] 傅懋毅等, 1989, 竹林养分循环 I. 毛竹纯林的叶凋落物及其分解, 林业科学研究, 2(3): 207~213。
- [18] Lockaby, B. C., 1986, Nutrient dynamics in the litterfall and forest floor of an 18-year-old Loblolly Pine plantation, *Can. J. For. Res.*, 16(5): 1109~1112.
- [19] Wild, A. et al., 1976, Nutrient uptake in relation to growth, *Mineral Cycling in a Tropical Moist Forest Ecosystem*, 331~343.

- [20] Krause, H. H. et al., 1978, Nutrient cycling in boreal northern American forest ecosystems, *Forest Soil and Land Use*, C. T. Younglerg(ed.), Colorado State Univ. Press, 287~319.
- [21] Ralston, C. W., 1978, Mineral cycling in temperate forest ecosystems, *Forest Soil and Land Use*, C. T. Younglerg(ed.), Colorado State Univ. Press, 320~340.
- [22] Swift, M. J. et al., 1976, The decomposition of branchwood in the canopy and floor of a mixed deciduous woodland, *Oecologia (Berl.)*, 26, 139~149.
- [23] Abrahamson, W. G. et al., 1982, On the comparative allocation of biomass energy and nutrient in plant, *Ecol.*, 63(4), 982~991.
- [24] Turner, T. et al., 1976, Nutrient distribution and cycling in a sub-alpine coniferous forest ecosystem. *J. Appl. Ecol.*, 13(2), 295~301.
- [25] Williams, R. F. 1955, Redistribution of mineral elements during development, *Plant and Soil*, (1), 25~41.
- [26] White, D. P., 1954, Variations in the nitrogen, phosphorus, and potassium contents of pine needles with season, crown position, and sample treatment, *Proc. Soil Soc. Amer.*, 18(3): 326~330.
- [27] 张硕新, 1984, 华山松针叶营养元素含量研究初报, 陕西林业科技, (2): 8~14.
- [28] Rustad, L. E., 1989, Cycling of aluminum and nutrients in litterfall of a red spruce (*Picea rubens* Serg.) stand in Maine, *Can. J. For. Res.*, 19(1), 18~23.
- [29] Jordan, C. F. et al., 1972, Relative of mineral cycles in forest ecosystems, *Am. Nat.*, 106(2), 253~273.
- [30] Cole, D. W., 1981, Nitrogen uptake and move in forest ecosystems, *Terrestrial Nitrogen Cycles (Ecol. Bulletins)* 33, 219~232.
- [31] 丁宝永等, 1989, 水曲柳天然林生物生产力及营养元素的积累与分布的研究, 东北林业大学学报, 17(4): 1~9.
- [32] Cote, B., 1984, Growth, nitrogen accumulation, and symbiotic dinitrogen fixation in pure and mixed plantings of hybrid poplar and black alder, *Plant and Soil*, 78(1-2): 209~220.
- [33] 谭云峰等, 1989, 油茶林生态系统中营养元素循环的研究, 生态学报, 9(3): 213~219.
- [34] 田大伦, 1988, 马尾松林杆材阶段养分循环及密度关系的研究, 林业科学, 25(2): 106~112.
- [35] 冯宗炜等, 1988, 一种高生产力和生态协调的亚热带针阔混交林——杉木火力楠混交林的研究, 植物生态学与地植物学学报, 12(3): 165~180.
- [36] 谌小勇等, 1989, 杉木人工林生态系统中氮素的动态特征, 生态学报, 9(3): 201~206.

Biological Cycling of the Nutrient Elements in Forest Ecosystems

Nie Daoping

(The Research Institute of Forestry CAF)

Abstract Research results on the biological cycling of the nutrient elements in forest ecosystems were summarized, in which uptaking, returning and accumulating of nutrient elements were included. The general procedure of regulating nutrient cycling were also analysed and discussed in the paper. The rate of nutrient cycling changes with the forest types and geographical distribution. Generally, hardwood forests have higher cycling rate than coniferous forests, and those in low latitude zones have higher cycling rate than those in high latitude zones. The changes of forest productivity corresponds to the changes of nutrient cycling rates. Re-allocation of nutrient elements within trees is a common phenomenon, and it is an adaptive reaction of the tree to malehabitat. Moreover, coniferous forests and those in high latitude zones have higher efficiency in nutrient use.

Key words forest ecosystems; nutrient elements; biological cycling