

青冈常绿阔叶林钙的积累和循环^{*}

李铭红

于明坚 陈启璋

(浙江师范大学生物系 金华 321004) (浙江大学生命科学院 杭州 310012)

提 要 研究了分布于浙江建德的青冈常绿阔叶林生态系统的 Ca 的积累和循环。群落各代表种类的 Ca 浓度为 $0.12\% \sim 1.25\%$, 变幅较大; 其中能在石灰岩上分布的青冈比其它树种含 Ca 量高, 酸性土指示植物映山红含 Ca 量很低。老的器官和个体中积累了较多的 Ca 。青冈体内 Ca 浓度的季节和径级变化不明显。枯叶和枯枝中的 Ca 浓度比鲜叶和鲜枝高。降水通过林冠时有部分 Ca 被淋溶出来。 Ca 在群落中现存量为 1057.22 kg/hm^2 , 死地被层中积累量为 93.43 kg/hm^2 , 土壤(A₀—B 层)中储存量为 6544 kg/hm^2 。群落中 Ca 的存留量为 $139.46 \text{ kg}/(\text{hm}^2 \cdot \text{a})$; 归还量为 $63.09 \text{ kg}/(\text{hm}^2 \cdot \text{a})$, 其中大部分通过凋落物归还(约占 70%); 吸收量为 $202.55 \text{ kg}/(\text{hm}^2 \cdot \text{a})$ 。降水输入了 $12.15 \text{ kg}/(\text{hm}^2 \cdot \text{a})$ 的 Ca 。青冈林具有较高的 Ca 吸收量/现存量比, 但吸收的 Ca 归还得较少; 因此其对 Ca 的利用效率较高, 这是对红壤中 Ca 有效性低的一种适应。

关键词 青冈, 常绿阔叶林, 生态系统, 钙, 积累和循环

ACCUMULATION AND CYCLING OF CALCIUM IN AN EVERGREEN BROAD-LEAVED FOREST DOMINATED BY *CYCLOBALANOPSIS GLAUCA* IN SE, CHINA

Li Minghong

Yu Mingjian Chen Qichang

(Department of Biology, Zhejiang Normal University Jinhua 321004)

(College of Life Sciences, Zhejiang University Hangzhou 310012)

Abstract Accumulation and cycling of Ca in a subtropical evergreen broad-leaved forest dominated by *Cyclobalanopsis glauca* growing on red soil in Zhejiang Province was elucidated in this paper. The concentration of Ca in representative species were $0.12\% \sim 1.25\%$. Old organs and individuals accumulated more Ca . Seasonal dynamics and diameter-change of the concentration of Ca was not evident. The concentration of Ca in fallen leaves and branches was higher than that in fresh ones. A proportion of Ca had leached from the canopy by incident precipitation. The standing crop of Ca in the community was 1057.22 kg/hm^2 , that in the litter layer was 93.43 kg/hm^2 , and in the soil(A₀-B) was 6544 kg/hm^2 . Retention of

收稿日: 1999-07-12, 修回日: 1999-09-30。第一作者: 男, 1963 年出生, 硕士, 从事植物生态学的科研与教学工作。

^{*} 本文为国家自然科学基金项目(No. 3957018)和浙江省自然科学基金项目(No. 396035)的一部分。

Ca was 139.46 kg/(hm²·a). Return of Ca was 63.09 kg/(hm²·a), in which via litterfall occupied about 70%. Uptake of Ca was 202.55 kg/(hm²·a). Annual input of Ca through incident precipitation was 12.15 kg/hm². Comparing with other forest types, use efficiency of Ca in the ecosystem was higher to adapt to the lower availability of Ca in the soil.

Key words *Cyclobalanopsis glauca*, Evergreen broad-leaved forest, Ecosystem, Potassium, Accumulation and cycling

Ca 是植物生长必需的大量元素之一, 母岩中 CaCO₃ 的丰富程度影响着土壤 pH 值; 反过来, 在强酸性条件下, Ca 的有效性低, 从而影响着 Ca 的循环和群落的生产力^[1,2]。因此, 国内外学者研究森林生态系统养分的生物循环时, Ca 显得十分重要^[3,4]。

青冈常绿阔叶林是指以青冈为建群种(或优势种), 以及由其它典型亚热带分布的常绿阔叶树种共同组成的森林群落类型。它是典型亚热带常绿阔叶林的代表类型之一, 主要分布在红、黄壤等酸性土(地带性土壤)上。1991 年至今, 我们对分布于浙江建德的青冈常绿阔叶林营养元素的生物循环进行了较为系统的研究, Ca 的循环是其中的重要部分。

1 研究方法

青冈常绿阔叶林 Ca 的生物循环研究地设置在浙江省建德市建德林场泅江分场, 约为北纬 29°24', 东经 119°31'。研究地的气候、地理条件、群落基本特征以及样地设置、样品的采集和数据处理方法主要见已发表的工作^[5,6]。样品取回后, 用日本岛津公司生产的 AA670 原子吸收分光光度计测定其中的 Ca 浓度。

2 结果与分析

2.1 代表植物体内的 Ca 浓度

2.1.1 各层次代表种类中的 Ca 浓度

由表 1 可见, 各代表种类体内的 Ca 浓度在 0.12% ~ 1.25% 这一较大的范围内。其中, 下木层的紫金牛、藤本植物香花崖豆藤和亚乔木层的木含有较多的 Ca。酸性土指示植物映山红 Ca 含量很低。在酸性岩和石灰岩上均能较好生长的青冈, 比不能在石灰岩上

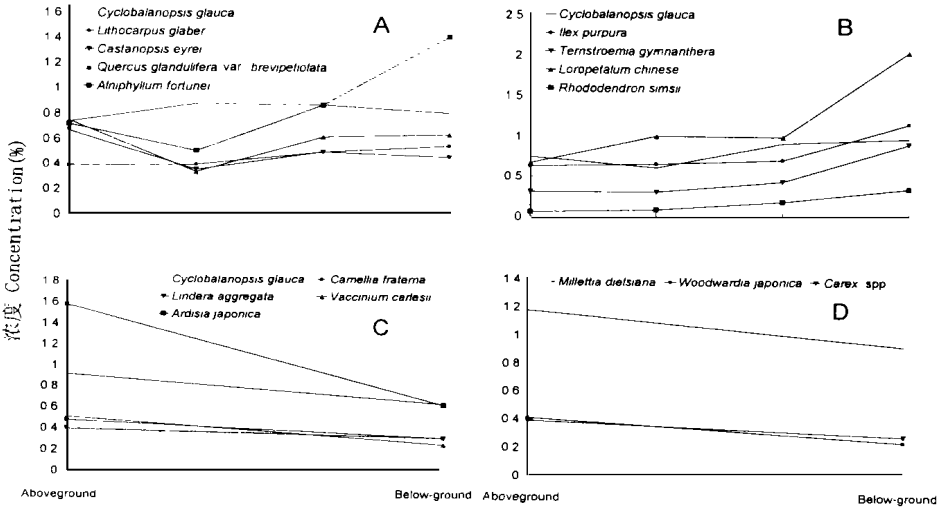
表 1 青冈常绿阔叶林各层次代表种类中 Ca 的浓度

Table 1 Concentration of calcium in representative species from various layers in an evergreen broad-leaved forest dominated by *Cyclobalanopsis glauca*

层次 Layer	种类 Species	浓度(%) Concentration	层次 Layer	种类 Species	浓度(%) Concentration
乔木层	Tree layer		亚乔木层	Subtree layer	
青冈	<i>Cyclobalanopsis glauca</i>	0.85	青冈	<i>C. glauca</i>	0.69
石栎	<i>Lithocarpus glaber</i>	0.42	冬青	<i>Ilex purpurea</i>	0.68
甜槠	<i>Castanopsis eyrei</i>	0.45	厚皮香	<i>Ternstroemia gymnanthera</i>	0.35
短柄	<i>Quercus glandulifera</i> var. <i>brevipetiolata</i>	0.48	木	<i>Loropetalum chinense</i>	0.99
拟赤杨	<i>Alniphyllum fortunei</i>	0.65	映山红	<i>Rhododendron simsii</i>	0.12
下木层	Understory		藤本植物和草本层	Liana and herb layer	
青冈	<i>C. glauca</i>	0.77	香花崖豆藤	<i>Millettia dielsiana</i>	1.01
连蕊茶	<i>Camellia fraterna</i>	0.34	狗脊蕨	<i>Woodwardia japonica</i>	0.30
乌药	<i>Lindera aggregata</i>	0.33	苔草	<i>Carex</i> spp.	0.36
短尾越桔	<i>Vaccinium carlesii</i>	0.30			
紫金牛	<i>Ardisia japonica</i>	1.25			

分布的石栎、甜槠等树种具有更高的 Ca 浓度。乔木层青冈中 Ca 浓度比其它两个层次的高(与 P 不同)^[6]。这与 Ca 的流动性差, 易在老器官中积累有关^[1,7]。

除了拟赤杨和木叶片、紫金牛地上部分外, 各代表种类不同器官(部位)间的 Ca 浓度差异较小(图 1)。这一方面反映了 Ca 的难流动性, 另一方面说明 Ca 与植物的旺盛生长关系并不密切。



A. 乔木层(Tree layer); B. 亚乔木层(Subtree layer); C. 下木层(Understory layer); D. 藤本植物和草本层(Liana and herb layer)

图 1 群落各层次代表种类不同器官(部位)中 Ca 的浓度

Fig. 1 Concentration of calcium in different parts of representative species in various layers in the community

2. 1. 2 青冈中 Ca 浓度的器官、季节和径级变化

重点取样的 2 株青冈不同器官中的 Ca 浓度高低, 依次为树干 > 老叶 > 老枝 > 细根 >

嫩枝、粗根 > 嫩叶 > 花序(图 2)。一般来说, 老的器官积累了较多的 Ca, 而生长旺盛的器官(除直接吸收 Ca 的细根外)对 Ca 的要求并不高, 与上面提到的现象一致。

青冈各器官中 Ca 浓度的季节变化比较小(图 3)。虽然酸性土中 Ca 的有效性低, 但植物对 Ca 的积累程度较高^[8], 而植物对 Ca 的需求往往比其积累的要低得多^[9], 说明 Ca 在植物体内是很充裕的, 故其季节变化不明显。

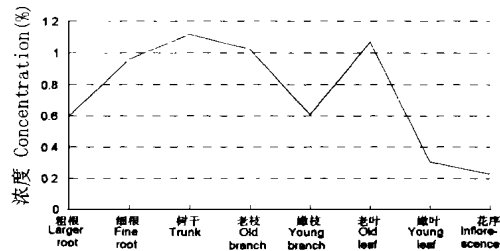


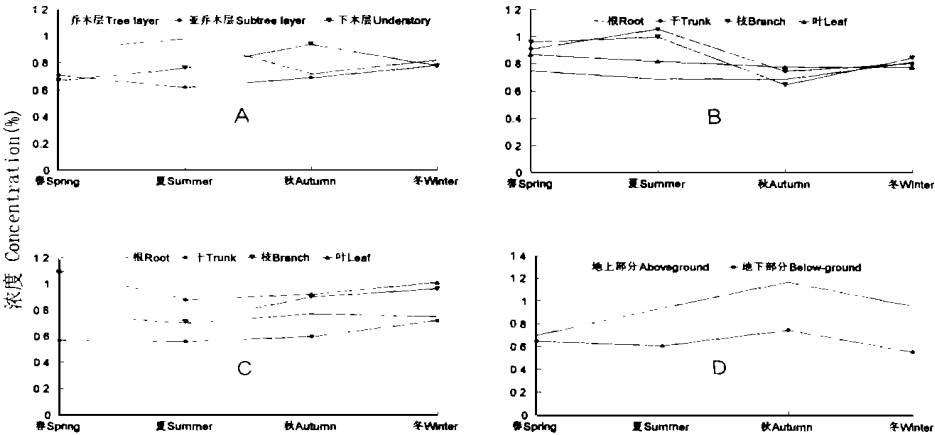
图 2 两株青冈乔木不同器官中 Ca 的浓度

Fig. 2 Concentration of calcium in different organs of two *C. glauca* trees

不同径级的青冈个体内 Ca 浓度的变化基本上呈单峰曲线型(图 4), 级(胸径 11 ~ 12 cm)的青冈体内积累了较多的 Ca, 而级(胸径 15 cm)的青冈反而含 Ca 量较少, 这是什么原因尚待进一步研究。 ~ 级青冈幼树树干中的 Ca 浓度很低。

2. 2 青冈常绿阔叶林其它组分中 Ca 的浓度

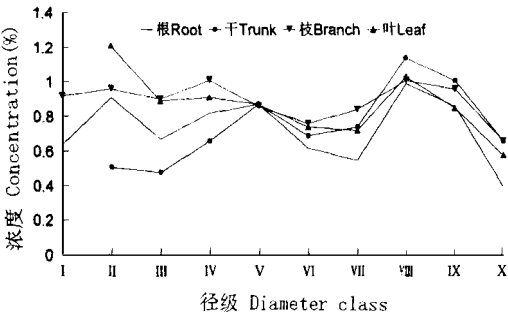
不同凋落物中 Ca 浓度的大小在 0.35% ~ 1.53% 的范围内(表 2)。一般而言, 木本植物



A. 3 个层次(Tree layer); B. 乔木层(Tree layer); C. 亚乔木层(Subtree layer); D. 下木层(Understory)
图 3 各层次青冈不同器官(部位)中 Ca 浓度的季节变化

Fig. 3 Seasonal dynamics of concentration of calcium in different parts of *C. glauca* in various layers

的枯叶和枯枝 Ca 浓度高于落果和其它凋落物(主要为花序和芽鳞);草本植物枯叶的 Ca 浓度低于木本植物枯叶,此规律与 P 相差较大^[6]。与鲜叶和鲜枝相比,枯叶中和枯枝中的 Ca 浓度反而增高了(图 1,表 2)。其原因显然是叶子枯落前一些有机物和流动性强的养分(如 N、P、K)的回输引起了叶子干重的下降,而 Ca 则因难流动而保存在枯叶内使之浓度上升^[9]。从图 5 也可看出,各种凋落物中除落果外,Ca 浓度从生长季节到秋末下降不明显,有的甚至有所上升。



不同径级青冈各器官(部位)中 Ca 的浓度
Fig. 4 Concentration of calcium in various organs of *C. glauca* in different diameter classes

表 2 青冈林其它组分中 Ca 的浓度

Table 2 Concentration of calcium of other components in the ecosystem

项目 Item	Ca 浓度(%) Ca concentration	项目 Item	Ca 浓度(%) Ca concentration
凋落物 Litterfall		穿透水 Throughfall	0.000263
青冈枯叶 <i>C. glauca</i> leaf	1.06	死地被层 Litter layer	
石栎枯叶 <i>L. glaber</i> leaf	0.80	L 亚层 Litter sublayer	0.88
栎属种类枯叶 <i>Quercus</i> spp. leaf	0.98	F 亚层 Duff sublayer	0.95
小枯枝 Fine branch	0.91	H 亚层 Humus sublayer	0.22
大枯枝 Larger branch	0.90	平均 Mean	0.66
落果 Fruit	0.35	土壤 Soil	
其它常绿种类枯叶 Leaf of other evergreen species	0.86	A ₀ 层 A ₀ layer	0.120
其它落叶种类枯叶 Leaf of other summer-green species	1.53	A 层 A layer	0.034
其它凋落物 Miscellaneous	0.77	B 层 B layer	0.025
草本植物枯叶 Leaf of herbs	0.58	平均 Mean	0.029
降水 Incident precipitation	0.000093		

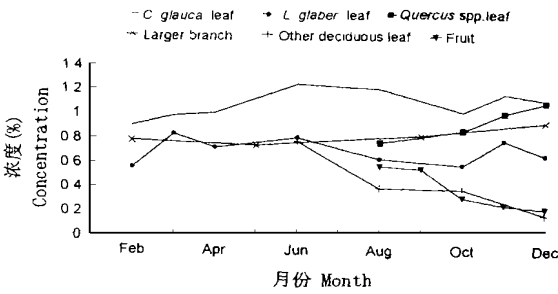


图 5 几种凋落物中 Ca 浓度的季节动态
Fig. 5 Seasonal dynamics of concentration of calcium in several litter types

2.3 青冈常绿阔叶林 Ca 的总量及其分配

青冈林(简称,下同)群落中 Ca 的现存量为 1 057.22 kg/hm²,主要集中在乔木层。死地被层中积累了 93.43 kg/hm² 的 Ca,其中 H 层的较少。而土壤中 Ca 的储存量为 6 544 kg/hm²,其在各层的分配为 B> A> A₀(表 3)。

表 3 青冈林 Ca 的总量及其分配

Table 3 Amount and distribution of calcium in the ecosystem (kg/hm ²)						
项目 Item	乔木层 Tree layer	亚乔木层 Subtree layer	下木层 Understory layer	草本层 Herb layer	藤本植物 Liana	合计 Total
植物群落中现存量 Standing crop in the community	947.96	88.30	15.55	0.52	4.89	1 057.22
占总量的百分数 % in total	89.67	8.35	1.47	0.05	0.46	
项目 Item	L 亚层 Litter sublayer	F 亚层 Duff sublayer	H 亚层 Humus sublayer	合计 Total		
死地被层中积累量 Accumulation in the litter layer	37.05	44.94	11.44	93.43		
占总量的百分数 % in total	39.66	48.10	12.24			
项目 Item	A ₀ 层 A ₀ layer	A 层 A layer	B 层 B layer	合计 Total		
土壤中储存量 Reserve in the soil	300	2 463	3 781	6 544		
占总量的百分数 % in total	4.58	37.64	57.78			

2.4 青冈常绿阔叶林 Ca 的生物循环

2.4.1 生物循环中的各分量

由表 4 可见,青冈林群落每年 Ca 的存留量为 139.46 kg/hm²,主要存留于乔木层中。Ca 的年归还量为 63.09 kg/hm²,其中通过凋落物和穿透水的比例为 7:3,说明了 Ca 主要以凋落物形式归还。降水每年向青冈林输入了 12.15 kg/hm² 的 Ca,为通过穿透水归还的 Ca 的 64%,表明降水作为 Ca 输入的作用没有促使其归还的作用大。

2.4.2 Ca 的循环速率和利用效率

养分循环速率的计测指标较多,本文用 CR1-CR3 测植被的养分循环速率,CR4、CR5 测地表的养分循环速率(表 5)⁶⁾。与世界上其它森林类型相比(国内很多学者的杰出工作因无法从论文中得出本文所需的数据,未列),青冈林的 CR1 和 CR3 较低,而 CR2 并不低。表明该群落吸收的 Ca 较多,但主要在群落中积累,而归还量较少。其 CR4 和 CR5 一

穿透水中的 Ca 浓度是降水中的近 3 倍,表明降水将林冠的部分 Ca 离子淋溶了出来。我们未测定茎流中的 Ca 浓度,因茎流中 Ca 的归还量比穿透水要小得多,可以忽略^[10]。Ca 在死地被层和土壤中的含量随着层次的降低而下降,其原因是:植物根系从深层吸收 Ca,并以残留物的形式积聚在表层,使表层对 Ca 具有富集作用^[11]。

表 4 青冈林 Ca 的生物循环中各分量							
Table 4 Components of biocycle of calcium in the ecosystem [kg/(hm ² ·a)]							
项目 Item	乔木层 Tree layer	亚乔木层 Subtree layer	下木层 Understory layer	草本层 Herb layer	藤本植物 Liana	合计 Total	
存留量 Retention	125.67	11.30	1.63	0.19	0.67	139.46	
占总量的百分数 % in total	90.11	8.10	1.17	0.14	0.48		
项目 Item	枝 叶 Branch Leaf	木本植物其它器官 Other organ in woods	草本 Herbs	通过凋落物 Via litterfall	通过穿透水 Via throughfall	合计 Total	
归还量 Return	9.75	31.46	2.39	0.44	44.04	9.05	63.09
占总量的百分数 % in total	15.45	49.87	3.79	0.70	69.81	30.19	
吸收量 Absorption							202.55
降水输入量 The input of incident precipitation							12.15

般低于纬度较低地区的森林,而高于纬度较高地区的森林。这反映了地表Ca 的循环速率与水热条件关系较密切。

表 5 中的 UE1 和 UE2 是两种计算养分利用效率的方法^[2]。青冈林 Ca 的利用效率是较高的,这显然是对酸性红壤中 Ca 有效性低的一种适应。

表 5 各种森林类型 Ca 的循环速率和利用效率*										
Table 5 Cycling rate (CR) and use efficiency(UE) of calcium in some forest types*										
地 点 Location	群落类型 Community type	林龄 Age	循环速率 CR					UE		文 献 Reference
			CR1	CR2	CR3	CR4	CR5	UE1	UE2	
新几内亚 New Guinea	山地热带雨林		0.09			1.20	0.54		67	[3]
加纳 Gana	低地热带雨林	40	0.09			5.20	0.84		51	[3]
澳大利亚 Australia	桉树常绿林	成熟	0.18	0.16	1.10	0.38	0.28		177	[4]
印度 India	橡树常绿林**	成熟	0.03	0.05	0.50	1.30	0.64	72	47	[5]
中国湖南 Hunan, China	杉木林	21	0.05	0.10	0.52	1.60	0.61	92	65	[6]
比利时 Belgium	橡树落叶林	30~75	0.10	0.16	0.63			72		[7]
美国 USA	落叶阔叶林	79	0.11	0.65	0.83	0.27	0.21	168	119	[8]
中国浙江 Zhejiang, China	青冈常绿林	40	0.06	0.19	0.31	0.64	0.40	142	108	***

* CR1= 归还量/ 现存量; CR2= 吸收量/ 现存量; CR3= 归还量/ 吸收量; CR4= 归还量/ 积累量; CR5= 归还量/ (归还量+ 积累量); UE1= NPP/ 吸收量; UE2= 凋落量/ 通过凋落物的养分归还量 (CR1= return/standing crop in community, CR2= uptake/standing crop in community, CR3= return/uptake, CR4= return/accumulation in forest floor, CR5= return/(return+ accumulation in forest floor); NUE1= NPP/uptake, NUE2= litterfall/return via litter fall)。

** 指归还量仅为通过凋落物的部分 (Return amount only including that via litter fall)。

*** 本文 (This paper)。

3 讨论

青冈常绿阔叶林的土壤为红壤,其 pH 在 4.5 ~ 5.2 之间,这样的 pH 条件下虽然 Ca 的有效性较低,但还不到 pH< 4 时 Ca 严重缺乏的状况^[1]。从我们的研究可看出,青冈林中的植物对 Ca 的富集(积累) 程度较高^[8],并具有较高的吸收量/ 现存量比 (CR2)。尽管因

Ca 的难流动性,凋落物掉落之前 Ca 的回输较少,但与其它森林相比,群落吸收的 Ca 归还仍较少(CR1 和 CR3 较低),因此其对 Ca 的利用效率较高,这应是对 Ca 有效性低的一种适应。

Ca 是酶的激活剂,在植物体内主要调节水合作用,它的流动性很差,易在年龄较大的植物体和器官中积聚^[0,2]。老的器官和个体中 Ca 浓度高以及各种类枯叶和枯枝中 Ca 浓度比鲜叶和鲜枝中高,是上述功能和特性的体现。青冈是亚热带常绿阔叶林的优势树种之一,适应性强,能在石灰岩上形成与落叶树种共优的常绿、落叶阔叶混交林^[9],可称为喜钙植物^[0],故其体内 Ca 浓度比不能在石灰岩上分布的石栎、甜槠等常绿树种要高得多。而酸性土指示植物映山红积累的 Ca 显然很少。

参 考 文 献

- 1 Larcher W 著. 植物生态生理学. 载志席, 郭玉海, 马永哲等译. 北京: 中国农业大学出版社, 1997.
- 2 Etherington J R 著. 环境和植物生态学. 第 2 版. 曲仲湘, 陈昌笃, 吴玉树等译. 北京: 科学出版社, 1989.
- 3 Jordan C F. Nutrient Cycling in Tropical Forest Ecosystems. Chichester: John & Sons Ltd, 1985.
- 4 陈灵芝, 黄建辉, 严昌荣. 中国森林生态系统养分循环. 北京: 气象出版社, 1997.
- 5 李铭红, 于明坚, 陈启瑞等. 青冈常绿阔叶林的碳素动态. 生态学报, 1996, **16**(6): 645 ~ 651
- 6 于明坚, 陈启瑞. 青冈常绿阔叶林磷的积累和循环. 东北林业大学学报, 1998, **26**(4): 17 ~ 23
- 7 Mengel K, Kirkby E A. Principles of Plant Nutrition. 3th ed. Worblaufen-Bern: International Potash Institute, 1982.
- 8 于明坚, 陈启瑞, 李铭红等. 青冈常绿阔叶林死地被层和土壤性质特征的研究. 林业科学, 1996, **32**(2): 103 ~ 110
- 9 Vitousek P M, Sanford R L Jr. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Ann Rev Ecol Syst*, 1986, **17**: 137 ~ 167
- 10 Parker G G. Troughfall and stemflow in the forest nutrient cycle. *Adv Ecol Res*, 1983, **13**: 58 ~ 135
- 11 袁可能. 植物营养元素的土壤化学. 北京: 科学出版社, 1983.
- 12 Vitousek P M. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *Amer Nat*, 1982, **119**: 553 ~ 572
- 13 Edwards P J. Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea V rates of cycling in throughfall and litterfall. *J Ecol*, 1982, **70**: 807 ~ 827
- 14 Westman W E. Inputs and cycling of mineral nutrients in a coastal subtropical eucalypt forest. *J Ecol*, 1978, **66**: 513 ~ 531
- 15 Rawat Y S, Singh J S. Structure and function of oak forest in central Himalaya II nutrient dynamics. *J Bot*, 1988, **62**: 413 ~ 427
- 16 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. 植物生态学报, 1985, **9**(4): 245 ~ 255
- 17 Duvigneaud P, Denaeyer-De Smet D 著. 温带落叶林矿质元素的生物循环. 见: 彭克明, 陈佐忠译. 植物生态学译丛, 第 1 集. 北京: 科学出版社, 1974. 72 ~ 95
- 18 Whittaker R H, G E Likens, F H Bormann *et al.* The Hubbard Brook ecosystem study: forest nutrient cycling and element behavior. *Ecology*, 1979, **60**: 203 ~ 220
- 19 陈启瑞. 青冈林生产力研究. 杭州: 杭州大学出版社, 1993.