ACTA ECOLOGICA SINICA

# 森林凋落物动态及其对全球变暖的响应

#### 彭少麟1,刘 强1,2\*

(1. 中国科学院华南植物研究所,广州 510650; 2. 海南师范学院生物系,海口

素有内在因素即凋落物自身的化学物理性质和外在因素即凋落物分解过程发生的外部环境条件,如参与分解的异养微 生物和土壤动物群落的种类、数量、活性(生物类因素)和气候、土壤、大气成分等(非生物类因素)。 讨论了全球变暖可能 引起的凋落物量和凋落物分解的变化。气温上升可能引发植被分布、物候特征和制约凋落物分解因素的改变,影响森林 凋落物动态,最终影响森林生态系统物质循环的功能。

摘要:综述了森林凋落物研究的进展,森林凋落物动态的研究随研究方法的改进而不断深化。制约凋落物分解速率的因

关键词:森林凋落物动态;凋落物分解速率;全球变暖;响应

## Dynamics of Forest Litter and Its Responses to Global

## Warming

PENG Shao-Lin<sup>1</sup>, LIU Qiang<sup>1,2\*</sup> (1. South China Institute of Botany, Chinese Academy of Science, Guangzhou 510650, China; 2. Department of Biology, Hainan Normal University, Haikou 571158, China). Acta

Ecologica Sinica, 2002, 22(9):1534~1544. Abstract: In this article we reviewed the latest development in the studies on the forest the litter dynamics.

Study on the litter dynamics advances with the improvement of research methods. Litter decomposition

rate is controlled by both the intrinsic factors such as the chemical and physical properties of litter and by the extrinsic factors i.e. environmental conditions including biotic factors such as the species, abundance and activity of the heterotrophic microbiomes and soil fauna, and abiotic factors such as climate, soil and atmospheric compositions.

As the control factors of litter decomposition, the chemical properties of litter (also called litter

substrate quality) include concentrations of nitrogen, phosphorus, lignin and cellulose; and the ratios of C/N, lignin/N, C/P etc. Among them C/N and lignin/N are the best predication indexes of litter decomposition rates, because they reflect the ratio of carbohydrate and lignin to protein in litter, which is the essential property of litter. However on the different stages of litter decomposition the predication indexes should be altered with the change of litter substrate quality.

With respect to the abiotic factors, rising temperature increases the litter decomposition rate. Rainfall affects the leaching of chemical substances in litter. Nutrient status of soils affects the litter quality, hence influences the litter decomposition rate. Temperature, rainfall and other abiotic factors also indirectly influence litter decomposition through their effects on the biotic factors.

With regard to the biotic factors, the activities of microbiomes and soil fauna are more important on the later stage to decompose recalcitrant component in litter. We also discussed the likely changes of forest litter dynamics due to global warming. Global warming

might lead to the moving of forest zone and the changes of the factors that control litter decomposition,

基金项目:国家自然科学基金重大资助项目(39899370);广东省自然科学基金重大资助项目(980952)。

\* 通讯作者 Author for correspondence 收稿日期:2002-04-10

作者简介:彭少麟(1956~),男,广东省潮阳市人,博士,研究员。主要从事生态学研究。

the late one, it becomes the sink.

thus it affect the dynamics of forest litter and the function of nutrient cycling in forest ecosystems.

Global warming may increase the biomass of forest ecosystems and increase the litter production. The incretion of the litter production in the tropical and subtropical forests is lower than that in temperate and boreal forests because of the different contents of climate warming in those forests. The litter standing depends on the rates of litter production and litter decomposition. If the incretion of the litter production rate is more than that of litter decomposition rate, litter becomes the source of atmosphere CO<sub>2</sub>. While in

The effects of global warming on litter decomposition rate can be divided into direct effects and indirect ones. With respect to the direct effects, it is not clear whether the litter substrate quality will

change with the climate warming. The effects of abiotic factors on litter decomposition are not consistent under climate warming. On one hand rising temperature reinforces soil N mineralization and promotes the availability of soil nutrients, thus is in favor of litter decomposition. On the other hand, it causes evaporation strengthening on soil surface and the decrease of soil humidity, which is unfavorable of litter decomposition. The effects of the biotic factors change are more prominent than the other two. Rising temperature enhances the activities of microbiomes and promotes litter decomposition rate. In dry areas the function of bacterial will intensify on litter decomposition.

Indirect effects of global warming affect the control factors of litter decomposition rate through the

migration of climate and forest zones and phenological change. Global warming might induce changes of forest distribution. The areas of tropical forests and subfrigid forests might increase and that of temperate forests and boreal coniferous forests might decrease, which might change the structure and species of the original forest communities and the kinds of litter. More decomposable litter from tropical forests and subfrigid forests falling down the forest floor will increase the litter decomposition rates. Global warming lengthens the growth season of plants and results in the early leaves unfolding and late falling. There is presently no report on the effects of these changes on litter decomposition.

In order to obtain enough information to understand the responses of litter dynamics to global

warming, thorough and comprehensive studies on forest litter dynamics are needed through cross-site decomposition experiments, application of reciprocal transplant technique across different climate zones, simulating climate warming experiments in situ, and long term ground network monitoring and observation, etc.

Key words: forest litter dynamics; litter decomposition rate; global warming; responses 文章编号:1000-0933(2002)09-1534-11 中图分类号:Q948,S718.5 文献标识码:A

凋落物分解是森林生态系统营养循环过程的重要环节[1]。它联结生物有机体的合成(光合作用)和分解(有机物分解、营养元素释放)。凋落物通过影响植物的萌发、生长、物种的丰度和地上生物量来影响植物群落的构建和种群间对繁殖地的竞争[2]。随着全球气候变化日益受到人们的重视,由于凋落物的性质在碳素和营养循环中起重要作用[1:3],凋落物分解和土壤微生物活动释放出 $CO_2$  对温室效应的贡献,全球变暖对凋落物动态的影响亦日渐为人们所关注。有关凋落物动态的研究主要从凋落物量和凋落物分解速率两个方向展开。本文将讨论凋落物动态对全球变暖的响应。

## 1 凋落物研究动态

早在19世纪,Ebermayer<sup>[4]</sup>在其经典著作《森林凋落物产量及其化学组成》中便阐述了森林凋落物在 养分循环中的重要性,引起了许多国家的重视,随后进行了大量的研究。中国有关凋落物的研究起步较晚,

20 世纪 80 **牙 为 独 读** 有多篇报道 [5~12],近几年有了较为深入的工作 [13~22],总体而言研究还较为分散。 **1.1** 凋落物量的研究

凋落物量是森林生态系统生物量的组成部分,生物量反映森林生态系统的初级生产力水平,是森林生态系功能的体现。凋落物量的研究包括对凋落物产量(简称为凋落物量)和凋落物积累量(或称凋落物现存量)的研究,以年为时间单位的研究较多,也有部分关于凋落物量季节变化的研究。凋落物量在全球有一定的分布格局,随着纬度的增高,凋落物产量下降,而凋落物积累量上升[23](表 1)。

表 1 凋落物量的全球分布格局

Table 1 The patterns of litterian and litter standing in the world	Table 1	The patterns of litterfall and litter standing in the world	
--------------------------------------------------------------------	---------	-------------------------------------------------------------	--

综合方式 Synthesis	类型 Type	<b>凋落物量</b> Litterfall	周落物现存量 Litter standing	文献 References
Synthesis	Туре	$(t \cdot hm^{-2} \cdot ^{-1})$	$(t \cdot hm^{-2})$	References
按气候条件划分 By climate zone	赤道两侧(热带、亚热带) Tropical and subtropical zones	7.9		
	暖温带 Warm temperate zone	4.9		[24]
	凉温带 Cold temperate zone	3.1		
	极冷高山带 Boreal alpine zone	0.9		
按温湿度划分		5.6~13.3	3.9~11.7	
By the conditions of	热带低地湿润雨林	凋落叶	凋落叶	
temperature and	Tropical lowland moist forests	(leaf litter:	(leaf litter:	
humidity		5. $4 \sim 8.1$ )	$1.7 \sim 5.1$	
	** ** ** ** **	6.8~10.1	6.1~16.5	
	热带山地雨林	(leaf litter:	(leaf litter:	[25]
	Tropical montane rain forests	4.8~5.5)	5.1~11.7)	
	\n ## ## nl +4			
	温带落叶林 Temperate deciduous forests	3.1~10.7	3.6~12.6	
按森林类型划分	热带雨林	12		
By forest type	Tropical rain forest	12		
	*****	11.2		
	热带季雨林	干矿物质	8.2	
	Tropical seasonal rain forest (1	mineralized dry mat	ter)	
	亚热带常绿阔叶林			
	Subtropical evergreen broad-	10	0.7	
	leaved forest			
	温带落叶阔叶林		122	
	Temperate deciduous broad-leaved	6.2	土壤中死亡有机体总量	[26]
	forest	0. 2	(total amount of dead	[20]
			organisms in soil)	
			1000	
	寒温带针叶林		老龄林	
	Boreal forest		(in old forests)	
中国主要	X			
森林类型	海南岛热带山地雨林			F107
The main forest	Tropical montane rain forest in	7.7 $\sim$ 9.7		[10]
types in China	Haina Island			
	西双版纳季节雨林			
	Seasonal rain forest in	8.42		[12]
	Xishuangbanna			
	鼎湖山南亚热带季风常绿阔叶林			
	Southern subtropical seasonal	0. 1		[8]
	evergreen broad-leaved forest in	9.1		[O]
	Dinghushan Mt.			
	燕山东段暖温带森林			
	Warm temperate forest in eastern		4.25 $\sim$ 28.67	[27]
	warm temperate forest in eastern			
	Yanshan Mt.			
	Yanshan Mt.			
万方数	-	1.7~2.4		[9]

#### 1.2 凋落物分解的制约因素

凋落物分解过程将生物大分子降解为无机小分子,最后大部分转化为 $CO_2$  和水,只剩少量的腐殖质进入土壤。凋落物分解失重可分为 2 个主要阶段。前期的快速失重阶段主要是非生物作用过程,为可溶成分的进资。后期的烈怒险员主要是作物作用过程,为作物公留者的活动。  $M_1 = 200$  强力的再用公留措现

的淋溶;后期的裂解阶段主要是生物作用过程,为生物分解者的活动。Melillo 等[ $^{281}$ 建立的两相分解模型中,凋落物分解失重到 80%之前为第 1 期,之后为第 2 期。前期的快速失重与分解环境的水分状况有关,湿度越大失重越快。河岸林的高湿度条件下,开始 2 周的凋落物失重可达  $10\% \sim 40\%^{[29]}$ 。

人们不懈地探索凋落物分解过程的规律性,试图了解决定和控制凋落物分解速率的因素和起主导作用的因子,期望以此对凋落物分解速率进行预测。经长期的研究积累,人们认识到凋落物的分解受到凋落物的内在因素和外在因素的制约。内在因素即指凋落物自身的物理和化学性质。外在因素即指凋落物分解过程发生的外部环境条件,包括生物和非生物两类。生物因素是指参与分解的异养微生物和土壤动物群落的种类、数量、活性等。非生物因素是指气候、土壤、大气成分等环境条件。

1. 2. 1 凋落物的物理和化学性质是制约凋落物分解的内在因素 Swift 等[30] 将凋落物的化学属性称之为 "基质质量(substrate quality)",定义为凋落物的相对可分解性,依赖于构成组织的易分解成分(N,P 等)和 难分解有机成分(木质素、纤维素、半纤维素、多酚类物质等)的组合情况、组织的养分含量和组织的结构。 Vitousek [31] 在把用于土壤有机物的 CENTURY 模型修改为凋落物分解模型时,把植物残体分为代谢物质和结构物质。代谢物质易于快速分解,而结构物质的分解速率可表达为木质素/纤维素比的函数,比值越高,分解速率越低。

用作凋落物(基质)质量的常见指标有:氮浓度、磷浓度、木质素与纤维素浓度、C/N 比、木质素/N 比、C/P 比等。其中 C/N 比和木质素/N 比最能反映凋落物分解的速率 $[32\sim35]$ 。Heal 等[36]在其综述中称 C/N 比是凋落物质量的一般化指数。在木质素含量低的凋落物中 C/N 比反映凋落物碳水化合物与蛋白质的比率,在木质化程度高的组织中 C/N 比反映凋落物(碳水化合物+木质素)/蛋白质 的比率[37]。可见 C/N 比是凋落物较为本质的属性。

在有些情况下,凋落物的木质素浓度是预测凋落物分解和失重的良好的指标[1.38~40]。木质素构成了凋落物中难分解的主要成分,其结构较为复杂。Van Cleve[41]认为木质素之所以对凋落物分解速率有主导性的影响,是由于木质素能作为凋落物的物理和化学性质的代表物,控制凋落物分解速率。凋落物质量还与其组分的结构复杂性有关,如分子的大小和化学键的多样化[42]。Berendse 等[43]建立的凋落物分解模型还区分了束缚于木质素中的碳水化合物和游离于氮和木质素的碳水化合物的重要性。

由限制因子原理可知,多个因子制约过程的速率由最慢的"瓶颈"因子决定。木质素是凋落物中最难分解的成分,其分解速率最慢,因此木质素浓度是凋落物分解的重要质量指标。

其它的凋落物质量指标,在部分实验中亦可用于做分解预测指标。如氮浓度指标方面,含氮量高的凋落物分解快于含氮量低的  $^{[44]}$ 。  $^{[35]}$ 的研究发现,在分解的前期,由  $^{N}$  制约凋落物分解速率,后期由木质素浓度或木质素/ $^{N}$  比制约分解速率。  $^{M}$  化制度  $^{[1]}$  的研究发现,在分解前期木质素/ $^{N}$  比是分解速率的良好预测指标,在较长的分解期木质素含量是更好的预测指标。

其他一些化学成分与凋落物分解的相关性也有报道。 $Van\ Cleve^{[41]}$ 在研究环极地的冻原和泰加林凋落物分解的综述中报道:P+Ca,木质素+丹宁,碳水化合物包括纤维素都与凋落物分解速率有关。Gallardo等[49]提出角质在分解后期的支配作用。 $Berg^{[50]}$ 发现 Mn 浓度是制约挪威槭凋落物分解速率的关键因素,它与分解速率**万线性缺**概。

物理性质方面,有报道韧性与凋落物的分解有良好的相关性[49]。Vitousek 等[31]将来源于不同海拔高

养的释放或固定。

度的同种植物的凋落物放在一个样地中分解,其分解速率的不同被部分地归因为叶的形态特征不同。来自高海拔的叶凋落物厚度更大、结构更粗糙,因而分解更慢。

综上所述,C/N 比和木质素浓度是制约凋落物分解速率最重要的凋落物质量因素,同时也是预测凋落物分解速率最重要的质量指标。其它的凋落物质量指标对凋落物分解速率的预测不如前者更具代表性。至于分解过程的前后期,不同的凋落物质量因素制约分解速率,是由于初始的凋落物所包含的多种化学成分的流失速率不同,它们的量随着凋落物的分解进程而变化各异,基质质量也随之改变。因此后来的连续性模型[42]用凋落物在分解的各个阶段或时间段上的基质质量指标来表征凋落物在该阶段或时间段上的分解速率。

凋落物分解的过程一般也是营养释放的过程。但不同养分的释放速率是不同的。K 的释放较快,在早期很快被淋洗掉。而 N、P 的释放有积累、固定、释放几个阶段。凋落物分解的全球模式是,纬度越低凋落物的分解和营养的释放越快[ $\S1$ ]。

1. 2. 2 非生物环境对凋落物分解的影响 气候是影响凋落物分解速率的非生物因素。对凋落物分解影响 较大的气候因素包含气温和湿度(降雨量)。早在 20 世纪 60 年代 Van der Drift<sup>[52]</sup>就试图通过监测荷兰 Zutphen 附近森林凋落物分解速率的年变化来建立它与气候的关系。有研究认为气候是凋落物失重速率最强的决定因素<sup>[31,40,51]</sup>。

凋落物的分解速率随气温的升高而增加 $^{[53\sim55]}$ 。有实验通过纬度形成的气温梯度研究温度对森林凋落物分解速率的影响 $^{[53\cdot54]}$ ,也有通过海拔高度形成的气温梯度进行研究的 $^{[55\cdot31]}$ 。 $^{\circ}$  Vitousek $^{[31]}$ 在太平洋热带岛屿 Mauna Loa 的研究表明:随海拔升高,气温降低,凋落物的分解速率呈指数降低,凋落物的表观  $Q_{10}$  (apparent  $Q_{10}$ :温度每升高 10 C时分解速率成比例增加的倍数 )为  $4\cdot0$  和  $6\cdot2$ 。 Heaney and Proctor  $^{[55]}$ 在哥斯达黎加 2500 m 的垂直高度带上,发现随海拔升高分解速率下降  $2\cdot7$  倍,换算成  $Q_{10}$ 为  $1\cdot78$ 。

降雨可制约凋落物化学成分淋溶的物理过程。降雨量越大,表层凋落物的解体越快[ $^{30}$ ]。水分还可通过影响分解者的活性来影响凋落物失重速率和营养释放速率[ $^{55}$ ]。在热带生态系统中,降雨量对凋落物分解有直接的正效应[ $^{57}$ ]。在一些温带生态系统中,高降雨量的嫌气条件反而使凋落物分解减慢[ $^{25,31}$ ]。Meentemeyer[ $^{51}$ ]在大陆尺度和全球尺度上的研究发现,单一的气象学变量——实际蒸散(AET actual evapotranspiration)可较好地预测植被覆盖的系统中凋落物的分解速率。AET 与年平均分解率呈正相关的 $^{r}$ 为 0.98,这是因为 AET 综合了温度和湿度的效应。

环境中的营养条件对凋落物的分解速率也有影响。一般认为,生长在营养贫瘠土壤上的植物,其凋落物分解慢。这是因为土壤中的养分含量越低,凋落物的 C/N 比越高,耐分解化合物的含量越多,凋落物分解越慢 $^{[47]}$ 。有研究报道,增加 N 的供给可提高凋落物 N 含量,凋落物 N 含量越高,分解越快 $^{[46]}$ 。同时在大气 N 沉降强烈的地区进行的研究表明,大气 N 沉降的增加会加快凋落物分解和营养的释放 $^{[58-60]}$ 。但也有相反的报道,Pastor 等 $^{[61]}$ 观察到增加 N 的供给,并未增加凋落物的 N 含量。N 沉降对凋落物分解甚至起减缓作用 $^{[62]}$ 。全球变化的大气  $CO_2$  浓度的上升对森林生态系统产生的肥效作用,则会使凋落物 C/N 比增加,分解速率下降。

气候和其他非生物环境条件的作用是多重的,一方面直接作用于凋落物分解过程,如降雨对淋溶的影响;另一方面通过影响凋落物质量、微生物和土壤动物的活动而间接作用于分解过程。总之气候条件对凋落物分解有着极其重要的影响。

1. 2. 3 微生物和土壤动物对凋落物分解的影响 凋落物中难分解成分不易通过物理和化学的作用降解。微生物和土壤动物对这些成分进行生物降解。Crossley and Hoglund [63] 发现,微节肢动物多的山茱萸叶分解较松针和栎叶为快。Vossbrinck [64] 用不同孔径的凋落物分解袋和杀菌处理来区分微生物、土壤动物和非生物因素对凋落物分解的贡献。发现无生物作用的枯草分解速率为 7. 2%,只有微生物的分解速率为 15. 2%,三者共同作用的分解速率为 29. 4%。Zlotin [65] 的 3 个对应值为 21%,24%,28%。Vossbrinck [64] 认为低估了生物分解统作用。有大量证据表明微节肢动物在森林凋落物的分解中起重要作用,其活性能刺激营

森林凋落物的分解中凋落物质量是本质因素,生物过程是主导过程,物理和化学过程也有重要地位。 C/N 和木质素是最重要的凋落物质量指标。在凋落物分解的前期,物理和化学的分解作用强,对应于凋落物的快速淋溶失重,高温潮湿有利于该过程。分解后期主要为生物作用,其过程有赖于生物分解者的活动,即微生物和土壤动物的种类、数量、活性。但两个过程并非截然分开,微生物和土壤动物的活动能促进淋

溶[66],物理和化学作用形成的碎裂也有利于微生物和土壤动物的分解活动。

#### 1.3 凋落物研究存在的问题和发展的方向

目前凋落物研究中因方法不统一,存在研究结果可比性差的问题。跨气候带的相关比较研究尚很少见。今后的凋落物研究应注重:全球范围的生态系统定位站网络,应采用相对统一的研究方法,获得可比性强的数据进行综合,以形成一个全球凋落物分解的总体数量格局;深化对凋落物分解机理的研究,建立包含多个分解因子的数量模型,优化现在主要以单一因素建立的分解速率方程;与近红外光谱技术(NIRS)[67]、遥感技术、GIS等相结合,逐步实现对全球凋落物动态的实时监测;与全球变化的研究相结合,研究全球变化对凋落物量和凋落物分解的可能影响及后者对前者的响应。

### 2 全球变暖与凋落物动态

化,土地利用变化和生物多样性变化4个方面。全球变化中对凋落物的动态变化有较直接影响的是气候变化和大气组成变化。全球气候变暖是较明显的气候变化。大气组成的变化包括:二氧化碳浓度上升、氮的沉降和酸雨等。 最近有直接证据表明温室效应在增强。造成全球变暖的温室效应由温室气体如二氧化碳和甲烷等的

人口的剧增和高速率的资源消费导致了全球环境的变化。全球变化主要包括:气候变化,大气组成变

排放导致。地球表面温度的增加与温室气体已建立了极强的联系 $[^{68}]$ 。有预测认为二氧化碳浓度倍增后,地球表面的温度将上升  $1.5\sim4.5\,\mathrm{C}^{[^{69\cdot70}]}$ 。

#### 2.1 凋落物量对全球变暖的响应

产力水平又受制约于光合作用的各种条件(如温度、水分、二氧化碳浓度和植物的营养状况等因素)。全球变暖将会增加生物量,也增加凋落物的产量<sup>[71]</sup>。热带亚热带增温辐度较小,该区域的森林生物量增加较少;而温带寒带增温辐度较大,该区域的森林生物量增加较多。森林生物量对全球变暖的响应程度不同,凋落物产量的变化也不同。

凋落物量是森林生态系统生物量的组成部分。生物量反映了森林生态系统的初级生产力水平,初级生

凋落物积累量反映的是凋落物产量和凋落物消失量的动态平衡。凋落物消失量受凋落物分解速率制约,分解速率随全球变暖而加快。分解速率的增长率如果超过凋落物产量的增长率,将出现凋落物积累量减少,凋落物将向大气释放更多的 $CO_2$ ,反之凋落物积累量则会增加,能固定更多大气中的 $CO_2$ 。目前这方面的研究还未见报道。林下凋落物积累量的变化将改变地表凋落物层的厚度等因素,进而对森林生态系统的结构产生重要影响。

#### 2.2 凋落物分解对全球变暖的响应

如前所述凋落物分解受诸如凋落物质量和气候、土壤等非生物因素及土壤微生物和土壤动物等生物 因素的制约。全球变暖对这些因素的影响也会影响凋落物分解速率。全球变暖直接和间接引起各种影响凋 落物分解因素的改变,都会影响凋落物分解速率。直接作用是气温上升影响森林生态系统小气候作用于凋 落物分解过程。间接作用通过影响全球植被的分布、森林群落结构和物候的变化作用于凋落物分解过程。

2. 2. 1 全球变暖对凋落物分解的直接影响 全球变暖对凋落物质量的影响方面,单独的气温上升,会增加凋落物的产量[71],但对凋落物的质量是否会有明显的影响还未见报道。如果考虑导致温室效应的大气 CO。浓度的上升,则会有凋落物 C/N 比增加的效应。C/N 比的增加使分解速率下降。

全球变暖对凋落物分解的非生物环境影响方面,全球变暖将改变森林生态系统的水热条件,而气温上升会导致地面蒸散作用增加,土壤含水量减少,引起植物的生理缺水,抑制植物生长。干燥的条件不利于凋落物的淋溶**用降射效据**气温上升使土壤 N 的矿化加强<sup>[72]</sup>,土壤营养的有效性会增加<sup>[73]</sup>,有利于凋落物分

解。温度上升本身可加速各种物理、化学过程的进行,对凋落物分解是有利的。

升而下降,但微生物对提升温度的反应是非线性的。

费和分解过程,物质循环和能量流动产生影响。

全球变暖对凋落物分解的生物环境影响方面,温度上升影响森林的地面微生物环境因子,如增加土壤微生物的活性,加快有机质及凋落物的分解和其它物质循环,增强N的矿化作用。 $Vitousek^{[31]}$ 在夏威夷群岛上的实验,试图通过垂直海拔高度形成的热量梯度来研究凋落物分解对气温变化的响应。结果表明,随着海拔高度降低,气温升高,凋落物的分解速率呈指数增加。Chapin等 $^{[74]}$ 对冻原丛生草植被白天空气加温3.5℃的实验发现,有机物腐解加速。McHale等 $^{[75]}$ 增加土壤温度的实验显示,凋落物的保持量随温度的上

温度上升加上林下湿度的改变(主要为变干燥)可能还会使土壤动物和微生物的种群发生变化,干燥条件有利于细菌类的活动,湿润条件有利于真菌类的活动。因此在干旱区域气温上升会使细菌类对凋落物分解的作用加强。

从目前的分析来看全球变暖对凋落物分解的直接影响,还不能确定凋落物质量是否会改变;全球变暖 对凋落物分解的非生物作用有正效应,也有负效应;全球变暖的主要影响在于生物作用的加强,即提升土 壤微生物活性,加速凋落物的分解。

2. 2. 2 全球变暖对凋落物分解的间接影响 全球变暖影响全球植被分布,大气中不断增加的热量改变了风、雨、地面气温、洋流与海平面等,气候的改变又将影响陆海动植物的分布[76]。全球变暖将带来气候带的移动,包括温度带的移动和降水带的移动。在北纬  $20\sim80^\circ\mathrm{N}$ ,每 10 个纬度的温度差为  $7\mathrm{C}$ ,按全球增温  $3.5\mathrm{C}$ 计,北半球温度带平均北移 5 个纬度。温度带的位移使降水也发生变化,低纬度地区,现有雨带的降水将增加;高纬度地区,冬季降雪量将增加;中纬度地区,夏季降水将减少[77]。基于模型预测,一般认为全球变暖会加快热带雨林的更新,热带雨林将向亚热带和温带地区入侵。寒温带和热带森林的面积将趋于增加。温带森林面积将减少,北方森林面积将大大减少[78]。由于不同植物对温度变化的敏感性不同,全球变暖改变了植被的种类组成[69.79],及种间竞争、入侵、演替等过程。由此对森林生态系统的结构和功能,生产、消

具体到凋落物的分解上,由于全球变暖而将改变的森林群落的结构和种类组成与原有的森林生态系统不同。地面凋落物层由于混入新树种的凋落物,使整体的凋落物质量发生改变,凋落物的分解速率必然也会相应变化。如被子植物的凋落物分解快于裸子植物<sup>[80]</sup>,落叶树种的凋落物分解快于常绿树种<sup>[81]</sup>。寒温带的针叶落叶阔叶林移入北方针叶林,凋落物的分解速率会趋于加快。凋落物分解的非生物环境也会改变,热带地区降水的增加,热带林的凋落物分解快于其它气候带的分解。因全球变暖而扩大寒温带和热带林面积的趋势预期在总体上将会加大全球凋落物的分解速率,但温带内陆地区的干旱化不利于该地区的凋落物分解。凋落物分解的生物环境,如土壤动物和微生物的种类、数量和活性也将改变。原有的种类能否适应于分解新树种的凋落物,土壤动物和微生物的新迁入种怎样与原有的种类竞争,种群怎样的此消彼长等都会对凋落物的生物分解作用产生影响。但目前尚无有关方面的研究报道。

在物候学方面,全球变暖直接影响植物生长,延长植物的生长季节。50a 来,地中海地区的生态系统中,大多数落叶树种平均提早展叶 16d、延迟落叶 13d; 30a 来从斯堪的那维亚到马其顿,提早展叶 6d、延迟落叶 5d。生物学意义上的春天(biological spring)在欧洲提早了 8d(从  $1968\sim1998$  年);北美提早 6d(从  $1959\sim1993$  年);在过去 20a 欧亚大陆生长季节加长了近 18d,北美加长了近  $12d^{[82]}$ ,增加了森林的净生产力和对 C 的吸纳量,也增加了森林凋落物产量。

目前还不清楚生长期延长的叶片凋落后的凋落物质量是否有变化,落叶林中有叶期的延长对林下光、温、湿环境的影响,再进一步影响土壤动物、微生物,及其这些因素对凋落物分解的综合作用等。这些问题都有待于进一步研究。

都有待于进一步研究。 综上所述,全球变暖对凋落物分解的效应是多重而复杂的,要预测凋落物分解对全球变暖的响应,目前的实验证据还远远不够,需要做更多细致深入的研究。

## 2.3 研究凋落物动态对全球变暖响应的方法

在方法**万方数全** 变暖可能导致的气候带的移动、植被位移等变化,有几种预测研究途径。在时间尺度上可以用历史的方法从地球古气候的变化(变冷或变热)对植被的影响来推测现代的全球变暖对植被的

影响。这种方法是以史为鉴,但受人类大范围深度干预的现代自然环境与地球的古代环境大不相同,因此

作类推时要慎重考虑。

在空间尺度上用时空互代法,利用生态系统驱动力——热量在空间上梯度变化的样带,来研究植被对 全球变暖的响应。国际上启动的"地圈与生物圈计划(IGBP)"中的核心计划"全球变化与陆地生态系统

(GTCE)"在全球设立了 15 条国际标准样带。彭少麟等主持的"中国东部陆地农业生态系统与全球变化相

互作用机理研究"被 GTCE 计划列为核心项目。该项目选定的中国东部南北样带 NSTEC(第 15 条国际标 准样带)是最典型的受热量驱动的纬度地带系列,包括了夏季东南季风气候控制下的地带性生态系统类

型。第3,为研究凋落物分解对全球变暖的响应提供了很好的实验场所。作者认为在不同气候带的森林生态系 统间进行凋落物的交互分解实验,如将亚热带林的凋落物置于热带林下,热带林凋落物置于亚热带林下进

行分解实验等等,能提供许多有价值的信息,用于解释凋落物分解对全球变暖的响应。这种方法虽然给出

的不是真正的时间序列的图景,但却可以提供极有价值的直接信息,是十分有效的预测研究。 原地增温实验研究只能在小范围短时间内进行,外推到大空间和大时间尺度上的有效性还须谨慎。

长期的定位研究最能反映全球变暖过程的真实图景,但历时很长。不过积累的数据既可为后人的研究 提供宝贵而可靠的资源,又可检验今人的预测。

### 3 问题与展望

尽管有较多的二氧化碳浓度增加与陆地生态系统相互作用的研究,附带有少量气候变暖与陆地生态 系统相互作用的报道。多数报道主要还是理论预测和模型推演,总体上还缺乏足量实验证据的支撑。全球 变暖对凋落物动态影响的研究就更为少见,亟待加强研究。尽管全球变化对陆地生态系统的影响是综合

的,但目前仍需要对单因子,如气温上升,进行作用机理的研究。

背景下的凋落物对植被的影响,凋落物动态对大气二氧化碳浓度变化的影响等。

未来的研究应进行多途径的探索,如进行长期的定位观测,积累时间序列的数据:在纬向热量梯度带 内进行时空互代的研究:在不同气候带之间进行凋落物交互分解实验的研究:原地增温实验等等。还应将 各种途径所获的信息进行交互比较、综合。从广度和深度上全面加强全球变暖对凋落物动态影响的研究。 此外还应关注可能的林带迁移引起植物群落结构改变,进而改变生态系统及其中的凋落物动态,全球变暖

## 参考文献

- [1] Melillo J M, Aber J D, Steudler P A. et al. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. Ecology, 1982, 63: 621~626.
- [2] Xiong S and Nilsson C. The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. Journal of Ecology, 1999, 87:  $984 \sim 994.$
- [3] Berg B and Tamm CO. Decomposition and nutrient dynamics of litter in long-term optimum nutrient experiments. Scandinavian Journal of Forest Research, 1991, 6: 305~321.
- Ebermayer E. Die gesamte Lehre der Waldstreu mit Ruecksicht auf die chemische Statik des Waldbaues, Berlin,
- Julius Springer, 1876, 116 Chen L Z (陈灵芝) and Lindley D K. The study on the litter decomposition in a bracken grassland ecosystem on
- Hampsfell in England, Acta Phytoecologica et Geobotanica Sinica (in Chinese) (植物生态学与地植物学丛刊), 1982,  $6(4):302\sim313$ .
- Hu Y H (胡肄慧), Chen L Z (陈灵芝), Kong F Z(孔繁志), et al. The study on the litter decomposition of [ 6 ] Chinese pine and oriental oak. Acta Botanica Sinica (in Chinese)(植物学报), 1986, 28(1):102~110. [7] Tu M Z(屠梦照), Litter production in Ding Hu Shan Nature Reserve, Tropical and Subtropical Forest Ecosystem
- (in Chinese) (热带亚热带森林生态系统研究), 1984, 2:18~23. [8] Weng H(翁轰), Li Z A(李志安), Tu M Z(屠梦照), et al. The production and nutrient contents of litter in forests
- of Ding Hu Shan Mountain. Acta Phytoecologica et Geobotanica Sinica (in Chinese) (植物生态学与地植物学学报), 1993,17(4):299~304. Cheng B R(程伯容). The litterfall and intensity of biological cycle in the coniferous forest and Pinus koraiensis
- broad day a **xxx** forest in the north slope of Changbai Mountain, Research of forest ecosystem (in Chinese) (森 林生态系统研究),1992,6:200~203.

- 「107 Lu J P(卢俊培), Liu Q H(刘其汉). Litter-fall in tropical forest at Jian-fengling Mountains, Hainan Island. Acta Phytoecologica et Geobotanica Sinica (in Chinese)(植物生态学与地植物学学报), 1988, 12:104~112.

1542

[32]

[33]

- [11] seasonal rainforest in Xishuangbanna, China. Acta Botanica Sinica(in Chinese)(植物学报), 1990, 32(7):551~
- Zheng Z(郑征), Liu L H(刘伦辉), He A J(和爱军), et al. Litterfall and leaf consumption by animals in humid
- [12] Ren Y H(任泳红), Cao M(曹敏), Tang J W(唐建维), et al. A comparative study on litter fall dynamics in a seasonal rain forest and a rubber plantation. Acta Phytoecologica Sinica (in Chinese) (植物生态学报), 1999, 23
  - $(5):418\sim425.$
- Liao L P(廖利平), Gao H(高洪), Wang S L(汪思恩), et al. The effect of nitrogen addition on soil nutrient [13] leaching and the decomposition of Chinese fir leaf litter. Acta Phytoecologica Sinica (in Chinese) (植物生态学报), 2000,24(1):34~39.
- Wang W(王娓), Guo J X(郭继勋). Seasonal dynamics of environmental factors and decomposition rate of litter in [14] Puccinellia tenuiflora community of Songnen grassland of China. Chinese Journal of Applied Ecology (in Chinese)
- (应用生态学报), 2001,12(6):841~844. [15] Zhong W Y(仲伟彦), Yin X Q(殷秀琴), Chen P(陈鹏). Relationship of litter decomposition and consumption with soil animals in Maoer Mountain forest. Chinese Journal of Applied Ecology (in Chinese)(应用生态学报),
- 1999,**10**(4):511~512. W J(王瑾), Huang J H(黄建辉), Comparison of major nutrient release patterns in leaf litter decomposition in [16] warm temperate zone of China. Acta Phytoecologica Sinica(in Chinese) (植物生态学报),2001,25(3):375~380. He X Y(何兴元), Zhao S Q(赵淑清), Yang S H(扬思河), et al. Role of nitrogen-fixing trees in mixed forest III. [17]
- Chinese)(应用生态学报),1999,10(4):404~406. Lin K M(林开敏), Hong W(洪伟), Yu X T(俞新妥), et al. Decomposition interaction of mixed litter between [18] Chinese fir and various accompanying plant species. Journal of Applied Ecology (in Chinese) (应用生态学报), 2001,12(3):321~325.

Leaf litter decomposition and its N release of nitrogen fixing tree species. Journal of Applied Ecology (in

- Mo J M(莫江明), Kong G H(孔国辉), Sandra B, et al. Litterfall response to human impacts in a Dinghushan [19] pine forest. Acta Phytoecologica Sinica (in Chinese)(植物生态学报),2001,25(6):656~664. [20] Zhang D Q (张德强), Ye W H (叶万辉), Yu Q F (余清发), et al. The litter-fall of representative forests of
- successional series in Dinghushan. Acta Ecologica Sinica (in Chinese)(生态学报),2000,20(6):938~944. [21] Li Z A(李志安), Lin Y B(林永标), Peng S L(彭少麟). Nutrient content in litterfall and its translocation in plantation forests in south China. Journal of Applied Ecology(in Chinese)(应用生态学报),2000,11(3):321~
  - 326. Luo T S(骆土寿), Chen B F(陈步峰), Li Y D(李意德), et al. Litter and soil respiration in tropical mountain rain forest in Jianfengling, Hainan Island. Acta Ecologica Sinica(in Chinese) (生态学报),2001,21(12):2013~2017.
  - detritus of world forests. Advan. Ecol. Res., 1986, 15: 303~377.
- Vogt K A, Grier C C, Vogt D J. Production, turnover, and nutrient dynamics of above-and below-ground [23] Bray J R and Gorham E. Litter production in forests of the world, Advan. Ecol. Res., 1964, 2: 101~157. [24] [25] Anderson J M and Swift M J. Decomposition in tropical forests. In: Sutton S L, Whitmore T C, Chadwick A C,
- ed. Tropical Rain Forest: Ecology and Management. Blackwell Scientific, Oxford, UK. 1983, 287~309. Wang B S(王伯荪), Peng S L(彭少麟). Vegetation Ecosystem (in Chinese). Beijing: China Environment Press [26] 1997. Zheng J B(郑均宝), Wang D Y(王德艺), Guo Q S(郭泉水), et al. Studies on the litters in the forest and shrub
- [27] communities in the Eastern Yan Shan Mountains. Forest Research (in Chinese) (林业研究),1993, 6(5):473~ 479. [28] Melillo J M, Aber J D, Linkins A E, et al. Carbon and nitrogen dynamics along the decay continuum: plant litter
- to soil organic matter. in: Clarhom M, Bergstrom L, ed. Ecology of arable land. Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands, 1989.  $53 \sim 62$ . [29]
  - Blackburn W M and Petr. T. Forest litter decomposition and benthos in a mountain stream in Victoria Australia. Arch. Hydrobiol., 1979, 86: 453~498.
- Swift M J, Heal O W, Anderson J M. Decomposition in terrestrial ecosystems. University of California Press, Berkley, California, USA, 1979.
- Vitousek P M, Turner D R, Parton W J, et al. Litter decomposition on the Mauna Loa environmental matrix,

Hill H/ $\Pi$ ./ $\Pi$ e $\mathfrak{A}$ d $\mathbf{h}$ isition of organic matter in soils. Journal of Agricultural Research, 1926, 33: 77 $\sim$ 79.

Jensen H L. On the influence of the carbon nitrogen ratios of organic materials on the mineralization of nitrogen.

- [30]
- [31] Hawai'I: patterns, mechanisms, and models. Ecology, 1994, 75(2): 418~429.

[36]

[37]

[38]

[39]

[40]

[41]

[42]

[43]

[44]

[46]

[47]

[48]

[49]

[50]

[51]

[52]

[53]

「54

□

[55]

[56]

[57]

[58]

1997.  $3\sim30$ .

1974. 311~324.

Sweden, 1974. 227~248.

Ecology, 1997, 78: 244~260.

1960, **11**: 161~166.

Biochemistry, 1983, 15: 447~453.

1973.

9期

- [34] Witkamp M. Decomposition of leaf litter in relation to environment microflora and microbial respiration. Ecology,
  - 1966, **47**: 194~201.
- [35]

- - microcosm test. *Ecology*, 1989, **70** (1): 97~104.

  - Taylor B R, Parkinson D, Parsons W F J. Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay rates; a

Scandinavian Journal of Forest Research, 1990,  $5:311\sim323$ .

International, Wallingford, UK, 1997. 313~335.

on blanket bog. Journal of Ecology, 1978, 66: 631~650.

substrate quality. *Ecology*, 1993, **74**(1): 152~161.

Company, Amsterdam, Holland, 1963. 124~132.

tropical regions. Soil Science, 1949, 68: 419~432.

conditions **万段**地插nd Soil, 1989, **116**: 115~118.

- Journal of Agricultural Science, 1929, 19: 71~82.

Heal O W, Anderson J M, Swift M J. Plant litter quality and decomposition: an historical overview. in Cadisch G, Giller K E ed. Driven by nature: plant litter quality and decomposition. CAB International, Wallingford, UK,

Gloaguen J C and Touffet J. Evolution du rapport C/N dans les feuilles et au cours de la decomposition des litieres sous climat atlantique. Le hetre et quelques coniferes. Annales Sciences Forestieres, 1982, 39: 219~230.

Cromack K, Jr. Litter production and decomposition in a mixed hardwood watershed and in a white pine watershed at Coweeta Hydrologic Station, North Carolina. Doctoral thesis. University of Georgia, Athens, Georgia, USA,

Meentemeyer V and Berg B. Regional variation in rate of mass loss of Pinus sylvestris needle litter in Swedish pine forests as influenced by climate and litter quality. Scandinavian Journal of Forest Research, 1986, 1: 167~180.

Dyer M L, Meentemeyer V, Berg B. Apparent controls of mass loss rate of leaf litter on a regional scale.

Van Cleve K. Organic matter quality in relation to decomposition. in: Holding A J, Heal O W, Maclean S F Jr.,

et al. ed. Soil organisms and decomposition in tundra. Tundra Biome Steering Committee, Stockholm, Sweden,

Paustian K, Agren G I, Bosatta E. Modeling litter quality effects on decomposition and soil organic matter dynamics. in: Cadisch G, Giller K E, ed. Driven by nature: plant litter quality and decomposition. CAB

Berendse F, Berg B, Bosatta E. The effect of lignin and nitrogen on the decomposition of litter in nutrient-poor

Flanagan P W and Van Cleve K. Nutrient cycling in relation to decomposition and organic matter quality in taiga

Heal O W and French. D D. Decomposition of organic matter in tundra. In: Holding A J, Heal O W, Maclean S F Jr., et al. ed. Soil organisms and decomposition in tundra. IBP Tundra Biome Steering Committee, Stockholm,

Coulson J C and Butterfield J. An investigation of the biotic factors determining the rates of plant decomposition

Schlesinger W H and Hasey M M. Decomposition of chaparral shrub foliage: losses of organic nd inorganic

Aerts R and Caluwe H De. Nutritional and plant mediated controls on leaf litter decomposition of Carex species.

Gallardo A, Merino J. Leaf decomposition in two Mediterranean ecosystems of Southwest Spain; influence of

Berg B, Johnsson M B, Meentemeyer V. Litter decomposition in a transect of Normay spruce orests: substrate

Van der Drift, J. The disappearance of litter in mull and mor in connection with weather conditiona and the activity of the macrofauna. In: Doeksen J, Van der Drift, J. ed. Sol organisms. North-Holland Publishing

Jenney HS, Gessel P, Bingham FT. Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and

Mikola P. Comparative experiment on decomposition rates of forest littr in southern and northern Finland. Oikos,

Heaney A and Proctor J. Chemical elements in litter on Volcan Barva, Costa Rica. In: Proctor J. Ed. Mineral nutrients in tropical forest and savanna ecosystems. Blackwell Scientific, Oxford. England, 1989. 225~271.

Orchard V A and Cook F J. Relationship between soil respiration and soil moisture. Soil Biology and

Smith J L., Norton J M., Paul E A., et al. Decomposition of <sup>14</sup>C-and <sup>15</sup>N-labeled organisms in soil under anaerobic

Chapin F S. Effects of multiple environmental stresses on nutrient availability and use, in: Mooney H A, Winner

Meentemeyer V. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. Ecology, 1978, 59: 465~472.

ecosystems: a theoretical approach. Canadian Journal of Botany, 1987, 65:1116~1120.

ecosystems. Canadian Journal of Forest Research, 1983, 13: 795~817.

constituents from deciduous and evergreen leaves. Ecology, 1981, 62: 762~774.

quality and climate control. Canadian Journal of Forest Research, 2000, 30: 1136~1147.

- 彭少麟等:森林凋落物动态及其对全球变暖的响应

[69]

[76]

- W E, Pell E J, ed. Response of plant to multiple stresses. Academic Press, San Diego, California, USA, 1991, 68  $\sim 88.$
- [59] Field C B, Chapin F, Matson S, et al. Responses of terrestrial ecosystems to the changing atmosphere: a resource-based approach. Annual Review of Ecology and Systematics, 1992, 23: 201~235.
  - Aerts R and Caluwe H De. Effects of nitrogen supply on canopy structure and leaf nitrogen distribution in Carex species. Ecology, 1994, 75: 1482~1490.
- [61] Pastor J, Stillwell M A, Tilman D. Nitrogen mineralization and nitrification in four Minnesota old fields. Oecologia, 1987, 71: 481~485.
- [62] Berg B and Matzner E. Effect of N deposition on decomposition of plant litter and soil organic matter in forest systems. Environ Rev., 2000, 5:  $1\sim25$ .
- Crossley D A, and Jr, Hoglund M P. A litter-bag method for the study of microarthropods inhabiting leaf litter. [63]
- Ecology, 1962, 43: 571~573. [64] Vossbrinck C R, Coleman D C, Woolley T A. Abiotic and biotic factors in litter decomposition in a semiarid
- grassland. Ecology, 1979, 60: 265~271. Zlotin R I. Invertebrate animals as a factor of the biological turnover. in: IV Colloquium Pedobilogiae, Dijon, 14/ [65] 19-IX-1970, Institut Nation de la Recherche Agronomique, Paris, France, 1971. 455~462.
- [66] Day F P. Effects of flooding on litter decomposition in microcosms. Oecologia, 1983, 56: 180~184.
- Shenk J S and Westerhaus M O. Calibration the ISI way. In: Davies A M C, Williams P, ed. Near infrared [67] spectroscopy: the future waves. NIR, Chichester, UK, 1996. 198~202.
- [68] Mitchell J, Johns T, Gregory J. Climate response to increasing levels of greenhouse gases and sulphate aerosols. Nature, 1995, 376: 501~505.
- 1999, **283**: 229~231. [70] Easterling D R, Horton B, Jones P D, et al. Maximum and minimum temperature trends for the globe. Science,

Alward R D, Detling J K, Milchunas D G. Grassland vegetation changes and nocturnal global warming. Science,

- 1997, **277**: 364~367. [71] DeLucia E H, Hamilton J G, Naidu S L, et al. Net primary production of a forest ecosystem with experimental CO<sub>2</sub> enrichment. Science, 1999, 284:1177~1179.
- [72] Peterjohn W T, Melillo J M, Steudler P A, et al. Responses of trace gas fluxes and N availability to experimental
- elevated soil temperatures. Ecological Applications, 1994, 4: 617~625. Van Cleve K, Oechel W C, Hom J L. Response of black spruce (Picea mariana) eco-system to soil temperature modification in interior Alaska. Canadian Journal of Forest Research, 1990, 20: 1530~1535.
- 747 Chapin F S III, Shaver G R. Physiological and growth responses of arcticplants to a field experimental simulating climatic change. Ecology, 1996, 77: 822~840.
- McHale P J, Mitchell M J, Bowles F P. Soil warming in northern hardwood forest; trace gas fluxes and leaf litter [75] decomposition. Canadian Journal of Forest Research, 1998, 28:1365~1372.

Peng S L(彭少麟). Global change and sustainable development. Chinese Journal of Ecology(in Chinese)(生态学

- 杂志),1998,17(2):32~37. [77] He Q(何强), et al. Introduction of Environmental Science (in Chinese). Qinghua University Press, 1994. 211~
- 238.
- [78] Li X(李霞), Zhang X S(张新时), Yang D A(杨奠安). Application of Horldridge vegetation-climate classification
  - system in research of the responses of Chinese vegetation to the global changes. In: Life Science Department, the Committee of National Science Foundation of China and Shanghai Literature Information Center, Chinese Academy of Sciences Ed. Global Changes and Ecosystems (in Chinese). Shanghai Science and Technology Press, 1994. 1~16.
- [79] Melillo J M. Warm, warm on the range. Science, 1999, 283: 183~184.
- [80] Monk C D and Gabrielson F C. Effects of shade, litter and root competition on old-field vegetation in South Carolina. Bull. Torrey Bot. Club., 1985, 112: 383~392. [81] Cornelissen J H C. An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant
- species and types. Journal of Ecology, 1996, 84: 573~582. [82] Penuelas J and Filella I. Responses to a warming world. Science, 2001, 294: 793~795.
- [83] Peng S(彭少麟). Progress in interaction mechanism between terrestrial Agricultural ecosystems in Eastern China

and global changes. China Basic Science (in Chinese) (中国基础科学), 2001, 7:18~20.