

川西亚高山箭竹群落枯枝落叶层生物化学特性

齐泽民^{1,2}, 王开运^{*2}, 宋光煜¹, 杨万勤²

(1. 西南农业大学资源环境学院, 重庆 400716; 2. 中国科学院成都生物研究所, 成都 610041)

摘要:对川西亚高山 3 个不同箭竹群落枯枝落叶层现存量及生物化学特性作了初步研究, 结果表明: (1) 枯枝落叶层贮量: 箭竹-冷云杉林($46.3 \times 10^3 \text{ kg/hm}^2$) > 箭竹-桦木-冷云杉林($25.8 \times 10^3 \text{ kg/hm}^2$) > 箭竹-桦木林($6.5 \times 10^3 \text{ kg/hm}^2$)。 (2) 各林型枯枝落叶层营养元素贮量(kg/hm^2): 箭竹-冷云杉林为 N 553.14, P 54.63, K 164.75, Ca 606.12, Mg 125.78, 箭竹-桦木-冷云杉林为 N 269.45, P 23.61, K 96.31, Ca 367.04, Mg 79.08, 箭竹-桦木林为 N 68.69, P 7.73, K 27.64, Ca 21.66, Mg 11.45; 各元素贮量分布规律箭竹-冷云杉林和箭竹-桦木-冷云杉林为 $\text{Ca} > \text{N} > \text{K} > \text{Mg} > \text{P}$, 箭竹-桦木林则是 $\text{N} > \text{K} > \text{Ca} > \text{Mg} > \text{P}$ 。 (3) 箭竹-冷云杉林和箭竹-桦木-冷云杉林枯枝落叶层有机质(如有机碳、粗蛋白、粗脂肪、粗纤维、无氮浸出物等)含量分布格局均为未分解凋落物层(L) > 半分解层(F) > 腐殖质层(H), 有机质贮量分布格局为 H 层 > F 层 > L 层, 箭竹-桦木林各亚层有机质含量及贮量均为 L-F 层 > H 层; 箭竹-桦木林、箭竹-桦木-冷云杉林和箭竹-冷云杉林枯枝落叶层有机质平均分解率分别为 38.15%、23.54%、19.14%。 (4) 各林型枯枝落叶层微生物(细菌、真菌、放线菌)数量、酶(酸性磷酸酶、蛋白酶、蔗糖酶、过氧化氢酶和多酚氧化酶)活性箭竹-冷云杉林与箭竹-桦木-冷云杉林均为 F 层 > L 层 > H 层, 箭竹-桦木林为 H 层 > L-F 层。结果表明: 随着箭竹-桦木林向箭竹-桦木-冷云杉林及箭竹-冷云杉林恢复演替, 林下枯枝落叶层微生物数量、酶活性逐渐降低, 凋落物平均分解率降低, 凋落物、有机质及营养元素逐渐积累, 养分循环速率逐渐降低。

关键词: 亚高山; 箭竹群落; 枯枝落叶层; 生物与化学性质

Bio-chemical properties of the forest floor in subalpine bamboo communities in western Sichuan

QI Ze-Min^{1,2}, WANG Kai-Yun^{*2}, SONG Guang-Yu¹, YANG Wan-Qin² (1. Southwest Agriculture University, Chongqing 400716; 2. Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(6): 1230~1236.

Abstract: The standing pool, biological and chemical properties of the forest floor in three subalpine bamboo communities in western Sichuan were studied in this paper. Results showed that the standing pool was in order of the bamboo-fir-spruce forest ($46.3 \times 10^3 \text{ kg/hm}^2$) > bamboo-fir-spruce-birch forest ($25.8 \times 10^3 \text{ kg/hm}^2$) > bamboo-birch forest ($6.5 \times 10^3 \text{ kg/hm}^2$) at first. At the same time, the pool (kg/hm^2) of elements was 553.14 (N), 54.63 (P), 164.75 (K), 606.12 (Ca), 125.78 (Mg) for the bamboo-fir-spruce-birch forest, 269.45 (N), 23.61 (P), 96.31 (K), 367.04 (Ca), 79.08 (Mg) for the bamboo-fir-spruce-birch forest, and 68.69 (N), 7.73 (P), 27.64 (K), 21.66 (Ca), 11.45 (Mg) for the bamboo-birch forest. The order of elements was in sequence of $\text{Ca} > \text{N} > \text{K} > \text{Mg} > \text{P}$ in the bamboo-fir-spruce forest and the bamboo-fir-spruce-birch forest, but $\text{N} > \text{K} > \text{Ca} > \text{Mg} > \text{P}$ in the bamboo-birch forest. Secondly, the content of the organic matter (such as

基金项目: 国家自然科学基金“重大研究计划”资助项目(90202010); 中芬国际合作资助项目(30211130504); 中国科学院“百人计划”资助项目(01200108B)共同资助

收稿日期: 2003-09-28; **修订日期:** 2003-12-10

作者简介: 齐泽民(1971~), 男, 土家族, 重庆市人, 博士, 主要从事植物生态、生理生态以及土壤生态方面的研究。E-mail: qizemin1971@yahoo.com.cn

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: kaiyun@joensuu.fi

Foundation item: the Key Project of National Natural Science Foundation of China (No. 90202010), Sino-Finland International Cooperative Project (No. 30211130504) and the Program of 100 Distinguished Young Scientists of Chinese Academy of Sciences (No. 01200108B)

Received date: 2003-09-28; **Accepted date:** 2003-12-10

Biography: QI Ze-Min (1971~), Ph. D., mainly engaged in plant ecology, physiological ecology and soil ecology. E-mail: qizemin1971@yahoo.com.cn

organic carbon, crude protein, crude fat, crude cellulose, free-nitrogen extracts and so on) in the different layers in the forest floor had the order of the litter layer (L) > fermentation layer (F) > humus layer (H) in the bamboo-fir-spruce forest and the bamboo-fir-spruce-birch forest, but the pool of the organic matter had H > F > L in both of the forests. The content and pool of the organic matter in the different layers of the forest floor were in order of L-F layer > H layer in bamboo-birch forest. Furthermore, the average decomposed rates of the organic matter in the forest floor of the bamboo-birch forest, the bamboo-fir-spruce-birch forest and the bamboo-fir-spruce forest were 38.15%, 23.54%, 19.14% respectively. Thirdly, the quantities of microbes (Bacteria, Actinomyces, Fungi) and the activities of enzymes (such as acidphosphatases, proteinase, invertase, catalase, polyphenol oxidase and so on) in the forest floor were in order of F>L>H in the bamboo-fir-spruce forest and the bamboo-fir-spruce-birch forest, but H > L-F in the bamboo-birch forest. In a word, the results suggests that with the succession from the bamboo-birch forest to bamboo-fir-spruce-birch forest, finally to the bamboo-fir-spruce forest, the microbial quantity, the enzymatic activity and the average decomposed rate of the forest floor will decrease but the pool of the organic matter and the nutrient elements in the forest floor accumulate gradually, implying that the nutrient cycling rate decrease gradually over the succession processes.

Key words: subalpine; bamboo communities; forest floor; biological and chemical properties

文章编号:1000-0933(2004)06-1230-07 中图分类号:Q948.1,S718.55,S795.2 文献标识码:A

森林枯枝落叶层是森林生态系统的主要养分库,其分解矿化与森林生态系统中主要养分元素(C、N、P、S等)循环密切相关,是森林生态系统中最为关键的生态过程之一^[1]。箭竹-冷云杉暗针叶林是川西亚高山的代表性植被类型之一,也是世界珍稀动物大熊猫的栖息环境,由于天然和人为等因素的干扰,亚高山箭竹-冷云杉林复合生态系统及其生态功能退化,严重威胁着大熊猫的生存和繁衍^[2]。迄今为止,尽管对川西亚高山原始箭竹-冷杉林生态系统凋落物质、量及分解速率已有相关报道^[3],但有关川西亚高山不同恢复阶段箭竹群落自然状态下枯枝落叶层生物与化学性质研究还未见报道。因此,本文拟初步研究川西亚高山不同恢复阶段箭竹群落林下枯枝落叶层各亚层中的化学、微生物及酶活性特性,进而为川西亚高山森林生态系统恢复演替、物质循环和能量流动等生态过程规律及大熊猫主食竹的更新复壮等营林措施的深入研究提供科学依据。

1 研究区域概况

研究区设在王朗国家级自然保护区(东经 103°55'~104°10',北纬 32°49'~33°02')苗圃沟,位于东经 104°与北纬 33°附近,海拔约 2950 m。年降水量约 900 mm,林内年平均温度为 2.5℃,≥10℃的年积温为 1056.5℃,7月份平均温度为 11.7℃,1月份平均温度为-6.1℃,平均最低气温-12℃^[4]。区域内主要为箭竹-冷云杉天然林。其中,箭竹-桦木林→箭竹-桦木-冷云杉林→箭竹-冷云杉林是亚高山针叶林砍伐后恢复起来的一个自然演替序列^[4],在该区域内的分布范围较广、面积较大。

表 1 研究样地概况

Table 1 General situation of research site

林型 Forest type	海拔(m) Elevation	坡向(°) Aspect	坡度(°) Slope	土壤类型 Soil type	林龄(a) Age	密度 (trees/hm ²) Density	胸径(cm) Chest Diameter	树高(m) Height	郁闭度(%) Canopy density	主要优势种 Main dominated species
箭竹-冷云杉林	2950	NS140	30	山地暗棕壤	160	468	33	25	75	乔木层:岷江冷杉、紫果云杉;灌木层:缺苞箭竹
箭竹-桦木-冷云杉林	2930	NS145	35	山地暗棕壤	90	225	20	18	50	乔木层:红桦、糙皮桦、岷江冷杉、紫果云杉;灌木层:缺苞箭竹
箭竹-桦木林	2935	NS145	35	山地暗棕壤	60	52	12	13	10	乔木层:红桦、糙皮桦;灌木层:缺苞箭竹

* 箭竹-冷云杉林 Bamboo-*Abies* and *Picea* forest;箭竹-桦木-冷云杉林 Bamboo-*Abies* and *Picea-Betula* forest;箭竹-桦木林 Bamboo-*Betula* forest;岷江冷杉 *Abies Faxoniana*;紫果云杉 *Picea purpurea*;红桦 *Betula albosinensis*;糙皮桦 *Betula utilis*;缺苞箭竹 *Fargesia denudata*

2 研究方法

2.1 样品采集

于 2003 年 10 月 20 日,用厚 1 mm 宽 10 cm 的薄铁皮长条弯制成面积为 0.1 m² 的四方形采样筐,分别在箭竹-桦木林、箭竹-冷杉-桦木林、箭竹-冷杉林不同恢复演替阶段林型下典型代表性地段上,选取坡度比较均一的 10 个点,分别测定未分解凋落物(L)层、半分解(F)层和腐殖质(H)层各层的厚度及湿物质质量,并采样于铝盒中带回实验室。取部分样品 80℃ 烘干测定水分系数,换算各层干物质质量的公顷贮量;其余样品供微生物、酶活性及元素测定。

2.2 分析方法

枯枝落叶层各亚层干物质质量用烘干法;有机碳含量用 $K_2Cr_2O_7$ 浓硫酸氧化法;N 及粗蛋白质含量用半微量凯氏法;粗纤维用酸-洗涤剂法;粗脂肪用残余法;粗灰分用灼烧法;P 用钼蓝比色法;K 用湿灰化-火焰光度法;Ca、Mg 用原子吸收分光光度法测定^[5]。

酶活性测定 蔗糖酶、蛋白酶、酸性磷酸酶、过氧化氢酶、多酚氧化酶等酶活性测定采用关松荫(1986)方法^[6],微生物测定:微生物量用氯仿熏蒸法,细菌、真菌、放线菌测定采用倾注平板法^[7]。

3 结果

3.1 箭竹群落地表枯枝落叶层结构、贮量

森林枯枝落叶层,根据其分解程度,可划分为未分解凋落物(L)层;能辨别原有形状,但已变黑,手触之易碎的半分解(F)层;已完全分解的腐殖质(H)层^[3]。测定结果表明(表1):3种林型下枯枝落叶层各亚层贮量分布空间格局为H层>F层>L层。上层林冠郁闭度最大(0.75)的箭竹-冷云杉林林下枯枝落叶层贮量最丰,为 $46.3 \times 10^3 \text{ kg/hm}^2$ (略高于川西米亚罗地区的箭竹-冷云杉林枯枝落叶层贮量^[8]);上层林冠郁闭度最小(0.10),透光良好的箭竹-桦木林内枯枝落叶层没有明显的半分解(F)层过度层,贮量最小,仅为 $6.50 \times 10^3 \text{ kg/hm}^2$,表明其有机物分解较快;其次是箭竹-桦木-冷云杉林(郁闭度为 0.50),枯枝落叶层贮量为 $25.8 \times 10^3 \text{ kg/hm}^2$ (远低于同地区郁闭度为 0.9 的针阔混交林^[3])。以上结果表明,随着亚高山箭竹群落向箭竹-冷云杉林顶级群落恢复演替,林下枯枝落叶层贮量逐渐增大。

表2 箭竹群落枯枝落叶层构型、贮量

Table 2 The type and total amount of the forest floor in bamboo communities (dw kg/hm²)

林型 Forest type	构型 structural type	有机物层(Organic layers)					郁闭度 (%) Canopy density
		层次厚度(cm) Horizon and depth		贮量(dw kg/hm ²) Amount of dry material			
		分层厚度 Layer	总厚度 Total	分层量 Layers	占总量百分数 % Percentage in total	总量 Total	
箭竹-云杉、冷杉林 Bamboo- <i>Abies</i> and <i>Picea</i> forest	L-F-H	L 0~5 F 5~10 H 10~19	0~19	L 8.85×10^3 F 16.63×10^3 H 20.86×10^3	19.10 35.88 45.02	46.34×10^3	75
箭竹-桦木-冷杉林 Bamboo- <i>Abies</i> and <i>Picea</i> - <i>Betula</i> forest	L-F-H	L 0~3 F 3~7 H 7~14	0~14	L 6.08×10^3 F 7.74×10^3 H 11.95×10^3	23.54 30.03 46.38	25.77×10^3	50
箭竹-桦木林 Bamboo- <i>Betula</i> forest	L-F, H	L-F 0~2 H 2~5	0~5	L-F 2.48×10^3 H 4.02×10^3	38.15 61.85	6.50×10^3	10

3.2 箭竹群落枯枝落叶层营养元素含量与贮量

从营养元素含量在枯枝落叶层各亚层分布规律看(表3),王朗自然保护区箭竹-冷云杉林和箭竹-桦木-冷云杉林与同地区的卧龙自然保护区的暗针叶林和针阔混交林^[9]、华北针叶林^[10]及亚热带鼎湖山针阔混交林^[11]枯枝落叶层各亚层营养元素分布规律相似,即各营养元素在F层和H层逐渐积累。箭竹-桦木林除K元素在H层有较明显的积累外,大部分营养元素均随有机物的分解而减少,即随有机物的分解,雨水的淋溶进入土壤,为林木生长所用。

表3 箭竹群落枯枝落叶层营养元素含量(g/kg)及贮量(kg/hm²)

Table 3 The content(g/kg) and total amount of the forest floor(kg/hm²)in bamboo community

林型 Forest type	层次 Layer	N		P		K		Ca		Mg	
		含量 Content	贮量 Amount	含量 Content	贮量 Amount	含量 Content	贮量 Amount	含量 Content	贮量 Amount	含量 Content	贮量 Amount
箭竹-云杉、冷杉林 Bamboo- <i>Abies</i> and <i>Picea</i> forest	L	11.24	99.47	0.91	8.05	1.65	14.60	6.18	54.69	1.34	11.86
	F	14.21	236.31	1.12	18.63	3.71	61.70	13.44	223.51	2.51	41.74
	H	10.42	217.36	1.34	27.95	4.23	88.45	15.72	327.92	3.46	72.18
	L+F+H		553.14		54.63		164.75		606.12		125.78
箭竹-桦木-冷杉林 Bamboo- <i>Abies</i> and <i>Picea</i> - <i>Betula</i> forest	L	10.30	62.62	0.70	4.26	1.94	11.80	13.91	84.57	2.11	12.83
	F	12.04	93.19	0.91	7.04	3.57	27.63	14.54	112.54	2.63	20.36
	H	9.51	113.64	1.03	12.31	4.76	56.88	14.22	169.93	3.84	45.89
	L+F+H		269.45		23.61		96.31		367.04		79.08
箭竹-桦木林 Bamboo- <i>Betula</i> forest	L-F	14.52	36.01	1.82	4.51	3.72	9.23	4.65	11.53	2.12	5.26
	H	8.13	32.68	0.80	3.22	4.58	18.41	2.52	10.13	1.54	6.19
	L-F+H		68.69		7.73		27.64		21.66		11.45

从不同恢复阶段箭竹群落枯枝落叶层营养元素贮量(表 3)看,处于顶极群落阶段的箭竹-冷云杉林各营养元素贮量最丰,其中每公顷枯枝落叶层干物质重有营养元素(单位:kg/hm²)N 553.14,P 54.63,K 164.75,Ca 606.12,Mg 125.78;其次是箭竹-桦木-冷云杉林,各营养元素贮量 N 269.45,P 23.61,K 96.31,Ca 367.04,Mg 79.08;最低是箭竹-桦木林,各营养元素贮量 N 68.69,P 7.73,K 27.64,Ca 21.66,Mg 11.45。从各元素贮量分布规律(表 3)看,箭竹-冷云杉林与箭竹-桦木-冷云杉林 Ca > N > K > Mg > P,而箭竹-桦木林则是 N > K > Ca > Mg > P。水热条件是影响森林枯枝落叶层分解的重要原因。箭竹-冷云杉林与箭竹-桦木-冷云杉林郁闭度较高(分别为 0.75 和 0.50),枯枝落叶层水热条件相对较差,营养元素贮量在各亚层分布格局(表 3)均为 L 层 < F 层 < H 层,因此这两种林型枯枝落叶层分解缓慢,营养元素是一个逐渐积累的过程。而箭竹-桦木林由于上层乔木郁闭度低(0.10),近似箭竹纯林,枯枝落叶层光照及降雨相对充足,分解相对较快,营养元素贮量在各亚层分布格局为 L-F 层 > H 层,因此枯枝落叶层营养元素是一个养分逐渐释放过程。总体而言,随着箭竹-桦木林→箭竹-桦木-冷云杉林→箭竹-冷云杉林恢复演替,枯枝落叶层分解逐渐趋于缓慢,各营养元素逐渐积累。

3.3 箭竹群落枯枝落叶层有机质含量与贮量

森林枯枝落叶层是森林自身养分循环的主要中转站和养分库。从川西亚高山不同恢复演替阶段箭竹群落枯枝落叶层有机质含量看(表 4),有机碳、粗蛋白、粗脂肪、粗纤维和无氮浸出物含量在各亚层的分布格局均为 L 层 > F 层 > H 层(箭竹-桦木林为 L-F 层 > H 层),即随有机质的分解而减少。从各林型有机质分解降低率看(箭竹-桦木林有机碳、粗蛋白、粗脂肪、粗纤维和无氮浸出物分别下降 56.5%、47.1%、61.4%、43.7%、51.4%,箭竹-桦木-冷云杉林分别下降 42.5%、25.6%、47.3%、36.4%、39.6%,而箭竹-冷云杉林分别下降 30.2%、19.1%、40.4%、32.6%、34.8%),有机质分解过程中脂肪最易分解,有机质分解强度箭竹-桦木林 > 箭竹-桦木-冷云杉林 > 箭竹-冷云杉林,说明随箭竹群落向箭竹-冷云杉林顶级群落恢复演替,林下枯枝落叶层的分解活动逐渐降低。

从川西亚高山各恢复阶段箭竹群落枯枝落叶层有机质贮量(表 5)来看,箭竹-桦木-冷云杉林和箭竹-冷云杉林有机质贮量较大(后者大于前者),平均分解率(19.14%~23.54%)较低,低于华北地区针叶林枯枝落叶层的平均分解率(21.9%)

表 4 箭竹群落枯枝落叶层有机质含量(g/kg)

Table 4 Content of organic matter in forest floor in bamboo communities

林型 Forest type	层次 Layer	有机碳 Organic carbon	粗蛋白 Crude protein	粗脂肪 Crude fat	粗纤维 Crude cellulose	无氮浸出物 Free-N extract	全氮 Total nitrogen	全碳 Total carbon	C/N
箭竹-冷云杉林*	L	582.31	68.32	22.80	566.53	263.70	11.23	643.41	57.30
	F	506.73	64.14	20.43	471.30	221.65	14.21	608.54	42.82
	H	407.50	54.81	13.51	384.24	173.12	10.44	385.60	36.93
箭竹-桦木-冷云杉林*	L	521.92	71.53	25.74	507.20	241.23	10.30	556.72	54.05
	F	463.74	68.25	22.45	453.92	183.81	12.05	462.64	38.39
箭竹-桦木林*	H	301.11	53.51	13.42	322.145	146.50	9.52	310.91	32.65
	L-F	465.42	77.82	27.60	453.31	211.62	13.21	566.52	42.89
	H	201.23	41.24	10.55	256.52	103.44	8.72	235.40	27.01

* 箭竹-冷云杉林 Bamboo-*Abies* and *Picea* forest;箭竹-桦木-冷云杉林 Bamboo-*Abies* and *Picea-Betula* forest;箭竹-桦木林 Bamboo-*Betula* forest

表 5 箭竹群落枯枝落叶层有机质贮量(kg / hm²)

Table 5 Pool of organic matter in forest floor in bamboo communities

林型 Forest type	层次 layer	粗蛋白 Crude protein	粗脂肪 Crude fat	粗纤维 Crude cellulose	无氮浸出物 Free-N extract	残留物量 Pool of residue	平均分解率 Aver. decomp. rate(%) L/(L+F+H)
箭竹-冷云杉林*	L	6.0×10 ²	2.0×10 ²	50.1×10 ²	23.3×10 ²	8.9×10 ³	19.14
	F	10.7×10 ²	3.4×10 ²	78.4×10 ²	36.9×10 ²	16.6×10 ³	
	H	12.5×10 ²	2.8×10 ²	73.9×10 ²	36.1×10 ²	20.9×10 ³	
箭竹-桦木-冷云杉林*	L	4.3×10 ²	1.6×10 ²	32.1×10 ²	14.7×10 ²	6.1×10 ³	23.54
	F	5.3×10 ²	1.8×10 ²	35.1×10 ²	14.2×10 ²	7.7×10 ³	
	H	7.3×10 ²	1.3×10 ²	38.4×10 ²	17.5×10 ²	11.9×10 ³	
箭竹-桦木林*	L-F	1.92×10 ²	0.7×10 ²	12.0×10 ²	5.2×10 ²	2.48×10 ³	38.15
	H	1.65×10 ²	0.4×10 ²	10.3×10 ²	4.1×10 ²	4.02×10 ³	

* 箭竹-冷云杉林 Bamboo-*Abies* and *Picea* forest;箭竹-桦木-冷云杉林 Bamboo-*Abies* and *Picea-Betula* forest;箭竹-桦木林 Bamboo-*Betula* forest

~29.1%)^[10], 2 种林型有机质贮量在各亚层分布格局为 H 层 > F 层 > L 层, 表明这 2 个林型枯枝落叶层分解过程中有机质逐渐积累, 养分周转较慢; 而箭竹-桦木林枯枝落叶层有机质贮量较少, 平均分解率却较高, 为 38.15%, 各亚层有机质贮量 L-F 层 > H 层, 其地表有机物分解是一个养分不断释放过程, 养分周转较快。森林枯枝落叶层的分解受其本身的质量(化学组成)影响, C/N 值及纤维素含量高的有机物分解相对较缓慢^[12]。各林型枯枝落叶层的 C/N 值及纤维素含量(表 4)箭竹-桦木林 < 箭竹-桦木-冷云杉林 < 箭竹-冷云杉林, 因此箭竹-桦木林枯枝落叶层较箭竹-桦木-冷云杉林和箭竹-冷云杉林易于分解, 平均分解率(表 5)高于后两者。总体上看, 枯枝落叶层平均分解率箭竹-桦木林 > 箭竹-桦木-冷云杉林 > 箭竹-冷云杉林(表 5), 同样也表明了随着箭竹群落的恢复演替, 林下枯枝落叶层分解活动逐渐降低。

3.4 箭竹群落枯枝落叶层分解过程中微生物数量变化

对各恢复阶段箭竹群落枯枝落叶层细菌、真菌、放线菌测数研究表明(表 6), 亚高山箭竹群落枯枝落叶层三大微生物区系中细菌类群占优势, 其次是真菌类群, 最少是放线菌(箭竹-冷云杉林枯枝落叶层细菌、真菌和放线菌分别占微生物总数的 78.0%、11.2%、10.1%, 箭竹-桦木-冷云杉林分别为 66.4%、22.7%、10.5%, 箭竹-桦木林分别为 73.3%、12.8%、7.4%); 分析各亚层微生物数量与生物量表明(表 6), 箭竹-桦木-冷云杉林和箭竹-冷云杉林枯枝落叶层微生物数量与生物量均有 F 层 > L 层 > H 层的趋势, 而箭竹-桦木林则是 H 层 > L-F 层。各箭竹群落枯枝落叶层微生物总量排序为箭竹-桦木林 > 箭竹-冷云杉林-桦木林 > 箭竹-冷云杉林(表 6), 表明随着亚高山箭竹群落向箭竹-冷云杉林的恢复演替, 林下枯枝落叶层微生物数量逐渐降低。

表 6 箭竹群落枯枝落叶层微生物数量分布 [$\times 10^4$ 个/g 干土]

Table 6 Quantitative distributions of microorganism of the forest floor in bamboo communities

林型 Forest type	层次 Layer	细菌 Bacteria		放线菌 Actinomycetes		真菌 Fungi		微生物量 (mg/kg dry soil) Microbe biomass	土壤含水量(%) Soil water content
		数量 Numb	百分率 (%) Percent	数量 Numb	百分率 (%) Percent	数量 Numb	百分率 (%) Percent		
箭竹-冷云杉林 Bamboo- <i>Abies</i> and <i>Picea</i> forest	L	71.4	83.1	6.2	7.2	8.3	9.7	3.356	73.2
	F	102.1	75.7	15.7	11.6	17.1	13.7	4.835	77.9
	H	43.6	75.2	8.5	14.6	5.9	10.2	2.292	61.3
箭竹-桦木-冷云杉林 Bamboo- <i>Abies</i> and <i>Picea-Betula</i> forest	L	81.7	83.1	9.3	9.5	7.3	7.4	4.362	58.5
	F	125.4	65.6	17.2	10.5	45.6	23.9	5.978	73.4
	H	57.5	50.5	13.1	11.5	43.2	37.0	3.435	54.7
箭竹-桦木林 Bamboo- <i>Betula</i> forest	L-F	133.2	67.1	17.2	8.6	48.4	24.3	6.137	64.2
	H	165.6	63.5	28.4	10.1	69.7	26.4	7.988	76.9

3.5 箭竹群落枯枝落叶层酶活性

在森林枯枝落叶层分解过程中, 可用水解酶类(转化酶)活性强度来解释地表有机物层的分解强度, 利用氧化还原酶(接触酶)活性强度来解释腐殖质再合成强度^[13]。对箭竹-桦木林、箭竹-桦木-冷云杉林、箭竹-冷云杉林不同恢复阶段林型枯枝落叶层各亚层酸性磷酸酶、蛋白酶、蔗糖酶等转化酶类以及过氧化氢酶、多酚氧化酶等氧化还原酶类的研究表明(表 7), 在箭竹-冷云

表 7 箭竹群落枯枝落叶层酶活性

Table 7 Enzymatic activity of the forest floor in bamboo communities

林型 Forest type	层次 Layer	酸性磷酸酶	蛋白酶	蔗糖酶	过氧化氢酶	多酚氧化酶
		Acidphosphatases (Hydroxybenzene) mg 酚/g (Dry soil, 37 C, 24h)	Proteinase mgNH ₃ -N/g (Dry soil, 37 C, 24h)	Invertase mg 葡萄糖 dextrose/g (Dry soil, 37 C, 24h)	Catalase (Dry soil, 37 C, 24h)	Polyphenol oxidase (Dry soil, 30 C, 2min)
箭竹- 冷云杉林*	L	0.53	0.111	11.122	15.325	12.727
	F	0.55	0.302	12.456	19.782	13.050
	H	0.31	0.097	12.413	12.163	11.235
箭竹-桦木- 冷云杉林*	L	0.58	0.194	13.489	20.138	13.650
	F	0.65	0.188	14.484	21.054	15.425
	H	0.47	0.179	13.662	17.326	10.200
箭竹- 桦木林*	L-F	0.64	0.246	14.346	19.619	14.501
	H	1.07	0.292	15.810	13.793	20.175

* 箭竹-冷云杉林 Bamboo-*Abies* and *Picea* forest; 箭竹-桦木-冷云杉林 Bamboo-*Abies* and *Picea-Betula* forest; 箭竹-桦木林 Bamboo-*Betula* forest

杉林和箭竹-冷云杉林各亚层中各酶活性均有 F 层>L 层>H 层的趋势,而在箭竹-桦木林则是 H 层>L-F 层。枯枝落叶层各酶活性(表 7)总体上箭竹-桦木林>箭竹-桦木-冷云杉林>箭竹-冷云杉林,表明随箭竹群落的恢复演替,枯枝落叶层酶活性逐渐降低。

4 讨论

亚高山不同恢复阶段箭竹群落枯枝落叶层结构贮量、营养元素含量和贮量、有机质组分和贮量分析结果表明,随着箭竹-桦木林向箭竹-桦木-冷云杉林及箭竹-冷云杉林恢复演替,枯枝落叶层分解过程中营养元素贮量、有机质贮量逐渐积累,分解强度及平均分解率逐渐降低,养分循环速度迟缓,而箭竹-桦木林枯枝落叶层分解相对迅速,养分循环速度较快。这也体现了以往一些研究得出的亚高山针叶林林下有机物分解缓慢,残留量大,养分循环速率较慢的特点^[4]。究其原因主要有以下方面:

(1)有机物分解过程中的淋洗作用随箭竹-桦木林向箭竹-桦木-冷云杉林及箭竹-冷云杉林恢复演替逐渐降低。淋洗作用是森林枯枝落叶层分解的一个重要过程。在箭竹群落的恢复演替中,由于 3 种林型同在天然苗圃沟,林冠上层降雨量比较一致,随上层乔木郁闭度逐渐增大(三者分别为 0.10,0.50,0.75),上层林冠降雨截流量增大,进入枯枝落叶层雨量逐渐降低,降雨对枯枝落叶层分解过程中的营养元素淋洗作用逐渐降低,营养元素逐渐积累,因此箭竹-冷云杉林与箭竹-桦木-冷云杉林有机质及营养元素贮量显著高于箭竹-桦木林(LSD 法多重比较显著性水平均为 $p<0.05$)。

(2)有机物本身的质量(化学组成)影响。C/N 值、纤维素及木质素含量高的有机物分解较难^[14]。箭竹-冷云杉林与箭竹-桦木-冷云杉林土壤有机层 C/N 值及纤维素含量(表 4)显著高于箭竹-桦木林(LSD 法多重比较显著性水平均为 $p<0.05$),因此随箭竹-桦木林向箭竹-桦木-冷云杉林及箭竹-冷云杉林恢复演替,有机物分解趋于缓慢,有机质及营养元素逐渐积累。

(3)非生物及生物因素的限制。森林枯枝落叶层温度越低,参与分解活动的土壤动物、微生物数量及活性越低^[15]。因此随箭竹-桦木林向箭竹-桦木-冷云杉林及箭竹-冷云杉林恢复演替,上层乔木郁闭度增大,进入林下枯枝落叶层的光照和热量逐渐减少,微生物量也逐渐降低(表 6),而枯枝落叶层分解酶与微生物量呈显著正相关^[16,17],所以随箭竹群落的恢复演替,林下枯枝落叶层微生物数量、分解酶活性逐渐降低(LSD 法多重比较表明箭竹-冷云杉林与箭竹-桦木-冷云杉林枯枝落叶层微生物数量、酶活性显著低于箭竹-桦木林,显著性水平均为 $p<0.05$),枯枝落叶层贮量及营养元素贮量逐渐增高。

搞好大熊猫主食竹——箭竹的基地建设是大熊猫保护生物学的重要研究领域。研究表明,林冠郁闭度是影响箭竹生长的最主要因子,箭竹最适生长的林冠郁闭度在 0.4~0.5 之间,高于或低于此郁闭度则箭竹生长较差。因此在箭竹-桦木林→箭竹-桦木-冷云杉林→箭竹-冷云杉林演替系列中,应对郁闭度(0.75)较高的箭竹-冷云杉林采取适当的疏枝,增加林下光照,加快林下有机物的分解,加快养分循环,供箭竹生长营养所需。砍伐后恢复起来的近似箭竹纯林的箭竹-桦木林(郁闭度为 0.1),由于水热条件较好,土壤有机层微生物量及酶活性较高,营养元素是一个不断释放的过程,同时研究表明其箭竹对养分的吸收远大于归还,土壤养分将逐渐减少,随箭竹的生长,有因土壤养分缺乏箭竹提早开花死亡的趋势,因此移栽适生的阔叶速生树种,适当增加上层乔木郁闭度不失为这类大熊猫食物基地的保护方法。

References:

- [1] Pastor J, Bockheim J G. Distribution and cycling of nutrient in an aspen-mixed-hardwood-spodosol ecosystem in Northern Wisconsin. *Ecology*, 1984, **85**: 339~353.
- [2] Taylor J P, Wilson B, Mills R G. Comparison of microbial numbers and enzymatic activities in surface and subsoils using various techniques. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, **34**: 387~401.
- [3] Ma Z G, Wang J X. The dynamic of forest litter-fall in Giant Panda's habitation. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica*, 1993, **17** (2): 155~163.
- [4] Wang J X, Ma Z G. *Ecological studies on Giant Panda's main feed bamboos*. Chengdu: Sichuan Scientific & Technological Press, 1993. 23~29.
- [5] Lao J C. *The analytical handbook of soil agricultural chemistry*. Beijing: The Agricultural Press, 1988. 257~270.
- [6] Guan S Y. *Soil enzymes and research techniques*. Beijing: The Agricultural Press, 1986. 274~339.
- [7] Zhang Y L, Ye W Q, Zhang W Q, et al. *The experimentation of soil microbe*. Beijing: The Science Press, 1983. 186~223.
- [8] Jiang Y X. Phytocenological tole of forest floor in subalpine fir forests in weastern Sichuan province. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica*, 1981, **5**(2): 89~98.
- [9] Zhang W R, Xu B T, Yang C D, et al. Studies on structure and function of forest floors in mountain forest soils. *Acta Pedologica Sinica*, 1990, **27**(2): 121~131.
- [10] Jin X L. Chemical properties of forest floor litter in North China pine forest. *Chinese Journal of Ecology*, 1991, **10**(1): 24~29.
- [11] Weng H, Li Z A, Tu M Z. Floor litter and nutrient content of forests in Dinghushan. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica*, 1993,

- 17(4): 299~303.
- [12] Pastor J, Gardner R H, Dale V H, *et al.* Successional changes in nitrogen availability as a potential factor contributing to spruce declines in boreal North America. *Canadian Journal of Forest Research*, 1987, **17**: 1394~1400.
- [13] Hu C B, Zhu H G, Wei Y L. A study on microorganism and biochemical activity of Chinese-fir plantation on different ecological area in Guangxi. *Acta Phytoecologica et Geobotanica Sinica*, 1991, **15**(4): 303~311.
- [14] Berg B. Nutrient release from litter and humus in coniferous forest soils; a mini review. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 1986, **1**: 359~369.
- [15] Van Veen J A, Ladd J N, Fressel M J. Modelling C and N turnover through the microbial biomass in soil. *Plant and Soil*, 1984, **76**: 257~274.
- [16] Dilly O, Munch J C. Microbial biomass content, basal respiration and enzyme activities during the course of decomposition of leaf litter in a black alder [*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn] forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 1996, **28**: 1073~1081.
- [17] Bandick A K, Dick R P. Field magement effects on soil enzyme activities. *Soil Biology and Biochemistry*, 1999, **31**: 1471~1479.

参考文献:

- [3] 马志贵, 王金锡. 大熊猫栖息环境森林凋落物动态研究. *植物生态与地植物学学报*, 1993, **5**(2): 45~49.
- [4] 王金锡, 马志贵. 大熊猫主食竹研究. 成都: 四川科学技术出版社, 1993. 23~29.
- [5] 劳家桢. 土壤农化分析手册. 北京: 农业出版社, 1988. 257~270.
- [6] 关松荫. 土壤酶及其研究法. 北京: 中国农业出版社, 1986. 274~339.
- [7] 张玉龙, 叶维青, 张维谦, 等. 土壤微生物实验. 北京: 科学出版社, 1983. 186~223.
- [8] 蒋有绪. 川西亚高山冷杉林枯枝落叶层的群落学作用. *植物生态学与地植物学报*, 1981, **5**(2): 89~98.
- [9] 张万儒, 许本彤, 杨承栋, 等. 山地森林土壤枯枝落叶层结构和功能的研究. *土壤学报*, 1990, **27**(2): 121~131.
- [10] 金小麟. 华北地区针叶林下凋落物层化学性质的研究. *生态学杂志*, 1991, **10**(1): 24~29.
- [11] 翁衰. 鼎湖山森林凋落物及营养元素含量研究. *植物生态学与地植物学报*, 1993, **17**(4): 299~303.
- [13] 胡承彪, 朱宏光, 韦源连. 不同生态地理区域杉木人工林土壤微生物及生化活性的研究. *植物生态学与地植物学报*, 1991, **15**(4): 303~311.