DOI: 10.5846/stxb201311292844
李晗, 吴福忠, 杨万勤, 徐李亚, 倪祥银, 何洁, 常晨晖.不同厚度雪被对高山森林 6 种凋落物分解过程中酸溶性和酸不溶性组分的影响.生态学报,2015,35(14):4687-4698.
Li H, Wu F Z, Yang W Q, Xu L Y, Ni X Y, He J, Chang C H.Effects of snow cover on acid-soluble extractive and acid-insoluble residue during foliar litter decomposition in the alpine forest.Acta Ecologica Sinica,2015,35(14):4687-4698.

不同厚度雪被对高山森林 6 种凋落物分解过程中酸溶性和酸不溶性组分的影响

李 晗, 吴福忠, 杨万勤*, 徐李亚, 倪祥银, 何 洁, 常晨晖
四川农业大学生态林业研究所林业生态工程重点实验室, 温江 611130

摘要:高山森林冬季不同厚度雪被格局可能通过影响凋落物的分解过程中酸溶性和酸不溶性组分特征,改变凋落物分解过程,但缺乏必要关注。采用凋落物分解袋法,研究了高山森林林窗中央至林下形成的天然雪被厚度梯度(厚型雪被、中型雪被、薄型雪被和无雪被)覆盖下,6 种典型物种岷江冷杉(*Abies faxoniana*)、红桦(*Betula albo-sinensis*)、四川红杉(*Larix mastersiana*)、方枝柏(*Sabina saltuaria*)、康定柳(*Salix paraplesia*)和高山杜鹃(*Rhododendron lapponicum*)凋落物在不同关键时期(雪被形成期、雪被覆盖期和雪被融化期)的酸溶性组分和酸不溶性组分变化特征。经历一个冬季的分解后,6 种凋落物酸溶性组分绝对含量呈降低趋势,除红桦外 5 种凋落物酸不溶性组分绝对含量呈增加趋势。不同厚度雪被显著影响雪被覆盖期和融化期凋落物酸不溶性和酸溶性组分绝对变化量;其中方枝柏、红桦和康定柳凋落物酸不溶性组分增加量在厚型雪被下显著高于其它雪被覆盖;而相对于阔叶凋落物酸溶性组分变化量在薄型雪被和无雪被梯度达到最大值,针叶凋落物酸溶性组分在厚型雪被下具有最大的变化量。一个冬季分解结束后,表征 6 种凋落物酸溶性和酸不溶性组分含量相对比例的 LCI 指数(Lignocellulose index)总体升高,雪被对 LCI 指数的影响主要表现在雪被覆盖期和融化期,且方枝柏、岷江冷杉和康定柳凋落物 LCI 在冬季分解后均在厚型雪被达到最高值。同时统计分析结果表明,物种极显著影响冬季不同阶段凋落物酸溶性和酸不溶性组分的变化。这些结果意味着气候变暖情景下,高山森林冬季雪被和冻融格局的改变将显著影响凋落物分解过程中酸溶性、酸不溶性组分以及 LCI 指数代表的抵抗性组分结构的变化,且影响趋势受到凋落物质量的调控。

关键词:雪被; 高山森林; 凋落物分解; 酸溶性组分; 酸不溶性组分

Effects of snow cover on acid-soluble extractive and acid-insoluble residue during foliar litter decomposition in the alpine forest

LI Han, WU Fuzhong, YANG Wanqin*, XU Liya, NI Xiangyin, HE Jie, CHANG Chenhui
Key Laboratory of Ecological Forestry Engineering, Institute of Forest & Ecology, Sichuan Agricultural University, Wenjiang 611130, *China*

Abstract: Acid-soluble extractive (ASE) and acid-insoluble residue (AIR) are two essential components in foliar litter, and play an important role in the litter decomposition. Changes in ASE and AIR concentrations are not only one of crucial processes in litter decomposition, but also run the process of mineralization and humification of organic materials in litter to a large extent. Theoretically, ASE and AIR concentrations in litter vary with tree species, precipitation, soil temperature and moisture, and other biotic and abiotic factors. In the alpine forest ecosystem, the interception of canopy on snow accumulation and the effects of canopy shading on snow ablation in winter often create a snowpack gradient on the forest floor between the center of a gap and under the forest canopy in snowy season, and in turn might give strong effects on the

基金项目:国家自然科学基金项目(31170423, 31270498); 国家"十二五"科技支撑计划(2011BAC09B05); 四川省杰出青年学术与技术带头人培育项目(2012JQ0008, 2012JQ0059); 中国博士后科学基金特别资助(2012T50782)
收稿日期:2013-11-29; **网络出版日期**:2014-09-09
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: scyangwq@163.com

dynamics of ASE and AIR in litter inside and outside of the canopy gap. As yet, little information has been available on the effects of snow cover on ASE and AIR concentrations in litter at different critical periods. Therefore, litterbags with foliar litter of birch (*Betula albo-sinensis*), cypress (*Sabina saltuaria*), larch (*Larix mastersiana*), fir (*Abies faxoniana*), willow (*Salix paraplesia*), and azalea (*Rhododendron lapponicum*) were placed on the forest floor along snow over gradients (deep snow, medium snow, thin snow and none snow) created by forest gap, canopy edge, expanded edge and closed canopy in three alpine forests of eastern Tibet Plateau. The litterbags were sampled at the stages of snow formation, snow cover and snow ablation from October 2012 to April 2013, and the concentrations of ASE and AIR in sampled litter were measured in time. Meanwhile, the LCI (Lignocellulose index) was also calculated. Over the first winter of litter decomposition, the absolute ASE concentration in foliar litter continued to decline as litter decomposition proceeded regardless of plant species, while AIR concentration in foliar litter increased except for birch leaf litter. Snow cover gave significant ($P<0.05$) effects on ASE and AIR concentrations in foliar litter at snow cover and ablation stages regardless of plant species. Absolute AIR concentration in cypress, birch and willow litter beneath deep snowpack increased more significantly in comparison with those beneath shallow and no snowpacks. The response of ASE concentration in foliar litter to snow cover depended on plant leaf forms. The maximum changes of absolute ASE concentrations in broadleaf litter were found beneath the thin and no snowpacks, whereas those in needle litters showed the opposite trend. After a snowy season, LCI, an index of indicating the relative changes of ASE and AIR concentrations in foliar litter increased significantly ($P<0.05$) regardless of plant species. The effects of snowpacks on LCI in foliar litter were observed mainly at the stages of snow cover and ablation, and the foliar litter of cypress, fir and willow had the highest LCI beneath the deep snowpack. In addition, the statistical analysis revealed that the wintertime dynamics of ASE and AIR concentrations and LCI in foliar litter were influenced significantly ($P<0.01$) by litter quality determined by plant species. The results here imply that the changes of winter snow cover pattern as affected by winter warming and forest gap regeneration will give a strong effect on the dynamics of ASE and AIR concentrations and the relative ratios of ASE to AIR in foliar litter, and in turn alter the process of mineralizaition and humification of organic materials in the alpine forest ecosystems. However, the effects of snow cover on the dynamics of ASE and AIR concentrations also depend on litter quality related with plant species.

Key Words: snow cover; alpine forest; litter decomposition; acid-soluble extractive; acid-insoluble residue

酸溶性组分(Acid-soluble extractive, ASE)和酸不溶性组分(Acid-insoluble residue, AIR)特征的变化是凋落物分解的关键过程之一[1-2]。过去的研究认为凋落物分解初期快速的质量损失主要伴随着可溶性组分的减少,较难流失的酸溶性和酸不溶性组分主要支配后期的分解过程[1]。越来越多的研究表明,酸溶性和酸不溶性组分的降解发生在凋落物分解的整个过程,且受到冻融循环、干湿交替、淋溶等环境因子的影响[3-4]。由于林冠截流、遮挡以及风等因素,高山森林林窗中央至林下在冬季往往表现出不同厚度和不同持续时间的天然的雪被覆盖梯度[5-6],这些不同厚度的雪被及其在雪被形成期、覆盖期和融化期不同的水热环境、冻融作用和淋溶作用可能显著影响凋落物酸溶性和酸不溶性组分。在雪被覆盖期和融化期,厚型雪被覆盖可能存在相对稳定的水热环境和剧烈的淋溶作用而加速凋落物酸溶性组分的降解和流失;但薄雪被或无雪被覆盖可能存在剧烈的冻结作用和冻融循环对酸不溶性组分产生更强烈的物理破坏作用,促进其降解。目前,仅有的部分研究主要针对凋落物酸溶性组分和酸不溶性组分在不同气候带的差异[7];不同物种凋落物酸溶性组分和酸不溶性组分的变化趋势等[4, 8]。迄今并无高山森林天然形成的雪被厚度梯度对凋落物酸溶性和酸不溶性组分的影响研究,这极大地限制了对高山森林生态系统冬季物质循环过程的理解。更为重要的是,近年来全球气候变化日益加剧[9-10],必然进一步改变高寒区域雪被格局,进而影响高山森林生态系统的物质循环,但具体机制仍未清楚,亟待深入研究。

川西高山森林是我国西南林区的主体,地处长江上游和青藏高原东缘,作为典型高寒地区,该区 11 月—

次年 4 月具有明显的雪被覆盖和季节性冻融循环过程,并在林窗-林下表现出天然的雪被厚度梯度[11]。已有的研究表明,冬季不同时期雪被斑块对凋落物分解过程中质量损失、养分释放等具有显著影响[12-15],但并未关注对凋落物分解过程中酸溶性和酸不溶性组分的影响,使得凋落物分解过程仍不清晰。为此,以川西高山森林 4 种典型乔木物种岷江冷杉(*Abies faxoniana*)、红桦(*Betula albo-sinensis*)、四川红杉(*Larix mastersiana*)、方枝柏(*Sabina saltuaria*)和 2 种灌木康定柳(*Salix paraplesia*)和高山杜鹃(*Rhododendron lapponicum*)的凋落物为研究对象,在已有研究结果的基础上,进一步认识凋落物分解过程中的酸溶性和酸不溶性组分对雪被及其动态过程的响应,进而揭示气候变化情景下雪被格局变化对高山森林凋落物分解过程的影响,以期为了解气候变化对高山森林生态系统的物质循环和能量流动的影响提供理论依据。

1　材料和方法

1.1　研究区与样地概况

研究区位于四川省阿坝州理县毕棚沟自然保护区(东经 102°53′—102°57′,北纬 31°14′—31°19′),海拔 2458—4619 m,地处青藏高原东缘到四川盆地的过渡地带,四姑娘山北麓。区域气候属丹巴-松潘半湿润气候,随着海拔上升,气候呈现出暖温带、温带、寒温带、亚寒带和冰冻带的垂直分布规律。依据在该区 3 个地点连续两年的气象记录,区域内的年平均温度为 2—4 ℃,最高气温 23.7 ℃,最低温度为-18.1 ℃。1 月和 7 月平均温度分别为 14.7 ℃和-2.1 ℃。年降雨量随着海拔高度的变化而变化,大约为 801—850 mm,绝大多数降雨集中在 5—8 月,雪被覆盖时期为 11—4 月。冬季较低的气温导致土壤的季节性冻融,土壤季节性冻结期长达 4—6 月,为每年 11 月初至次年 4 月中旬,且初冻和融化期间有着较明显的冻融循环。主要森林植被有岷江冷杉(*Abies faxoniana*),红桦(*Betula albo-sinensis*)、四川红杉(*Larix mastersiana*)、方枝柏(*Sabina saltuaria*)等,林下灌木主要有康定柳(*Salix paraplesia*)、高山杜鹃(*Rhododendron lapponicum*)、三颗针(*Berberis sargentiana*)、花楸(*Sorbus rufopilosa*)、沙棘(*Hippophae rhamnoides*)等,草本主要有蟹甲草(*Cacalia* spp.)、冷蕨(*Cystopteris montana*)、苔草科和莎草科多属等。

1.2　实验设计与样品处理

2012 年 10 月初,分别采集四种乔木岷江冷杉、红桦、四川红杉、方枝柏以及两种灌木康定柳、高山杜鹃地表新鲜凋落叶,风干后分装于尼龙网制备的凋落物袋(大小为 20 cm×25 cm,底面的孔径为 0.5 mm,上面的孔径为 1.0 mm)中,每袋 10 g 备用。6 种凋落物初始酸溶性组分、酸不溶性组分含量以及 LCI 指数[16-17]如表 1 所示。

表 1　6 种凋落物物种名称及其初始质量(平均值±标准偏差, $n=3$)

Table 1　The species names and initial quality in 6 types of leaf litter (mean ± SD, $n=3$)

物种 Species	酸溶性组分 ASE Acid-soluble extractive/%	酸不溶性组分 AIR Acid-insoluble residue/%	LCI 指数 Lignocellulose index
方枝柏 *Cypress*	32.43±1.29 a	20.60±3.41 a	0.39±0.04 a
岷江冷杉 *Fir*	27.36±1.33 bc	23.92±2.54 ab	0.47±0.03 cd
四川红杉 *Larch*	29.24±0.87 b	21.46±0.94 ab	0.42±0.01 ac
红桦 *Birch*	27.74±0.94 bc	50.96±0.96 c	0.65±0.01 b
康定柳 *Willow*	28.56±1.88 bc	26.15±3.29 b	0.48±0.03 d
高山杜鹃 *Azalea*	27.00±0.83 c	21.84±4.83 ab	0.45±0.03 cd

不同的小写字母表示差异显著($P < 0.05$)

基于前期的调查结果,研究样地设在坡向、坡度相似的原始岷江冷杉林群落内(31°14′ N, 102°53′ E, 3579—3582 m),并在其中选取 3 个具有代表性的大小约 25 m×25 m 的林窗,每个林窗间隔大于 500 m。沿同一坡向自林窗中央至林下依次按林窗中心(G)、林冠林缘(E)、扩展林缘(C)、林下(U)分别模拟厚型雪被(DS)、中型雪被(MS)、薄型雪被(TS)、无雪被(NS)梯度,每隔 3—4 m 设置 6 个 2 m×2 m 的小样方以放置不

同物种凋落物袋,共 72 个样方(6 物种×4 雪被梯度×3 样地),将备好的凋落物袋平铺于土壤表面,袋间距至少保持为 2 cm,以免相互影响。同时,在各梯度处理下埋设纽扣式温度记录器(iButton DS1923-F5, Maxim/Dallas Semiconductor, Sunnyvale, CA, USA),放置于相应的凋落物袋内,设定每 2 h 自动记录各雪被覆盖下和大气的温度变化特征(图 1)。

为了解凋落物在冬季雪被形成、覆盖和融化的不同时期的分解特征,分别于雪被形成期(SFS)、雪被覆盖期(SCS)、雪被融化期(SMS)内(即 2012 年 12 月 26 日、2013 年 3 月 8 日、2013 年 4 月 24 日)进行采样。每次采样随机从每个样点内分别采集每样地每雪被梯度的 6 种凋落物袋各 3 袋,3 次采样共 648 袋,小心去除泥土杂物和新生根系,分装于密封袋中带回实验室。每次采样,利用钢尺对各样地不同雪被梯度的厚度进行实测。雪被覆盖厚度变化如图 2 所示。

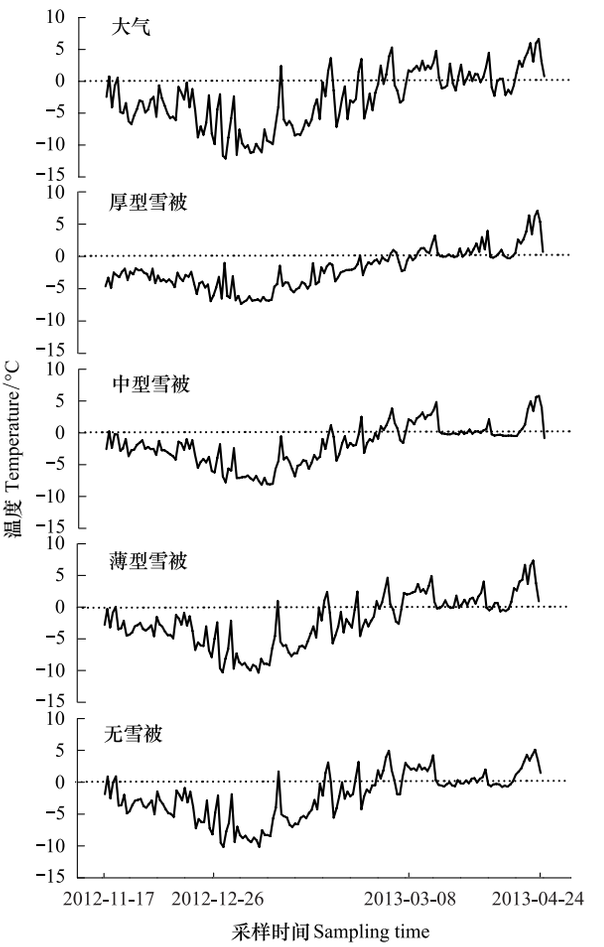

图 1 不同雪被梯度凋落物层温度和大气温度动态(2012 年 11 月 17 日至 2013 年 4 月 24 日)

Fig.1 Dynamics of leaf litter and air temperature under different snow cover conditions from 17 November 2012 to 24 April 2013

1.3 样品分析方法

将采集样品在 65 ℃ 条件下烘干至恒重,称量凋落物剩余质量。把同一样地同一雪被梯度取回的同一物种样品混合均匀,粉碎,过 60 目筛后存放入密封袋内于干燥环境中待测。凋落物酸溶性和酸不溶性组分的测定:利用三氯甲烷进行索氏提取去除非极性组分,再利用蒸馏水通过水浴加热去除水溶性组分,最后利用 72% 硫酸提取酸溶性组分,剩余残渣为酸不溶性组分,通过计算质量差值对酸溶性和酸不溶性组分进行定量分析。具体操作为:取于 65 ℃烘干并磨碎的样品约 1.0000 g,放入干燥折叠滤纸套中,用 150 mL 三氯甲烷于 80 ℃提取约 3 h,至提取溶剂为无色即可。继续用 100 mL 蒸馏水于 80 ℃水浴提取 1 h,于 105 ℃烘干至恒重,称重。加入 40 mL 72% 硫酸继续提取 3 h,将残渣用蒸馏水洗涤多次,于 105 ℃烘干至恒重,称重[7, 16]。凋落物样品所测指标进行 3 次平行测定,结果取其平均值。

1.4 数据处理与统计方法

$$酸(不)溶性组分相对含量,即\ ASE(AIR)\% = m_t / m_0 \times 100\%$$

$$酸(不)溶性组分绝对变化量(g) = [m_{(t+1)} \times M_{(t+1)} / m_0] - [m_t \times M_t / m_0]$$

$$LCI\ 指数(Lignocellulose\ index) = AIR\% / (ASE\% + AIR\%)$$

式中,m_t为某关键时期待测样品中酸(不)溶性组分质量(g);m_0为某关键时期待测样品总质量(g);M_t为某关键时期凋落物袋中剩余干重(g)。

数据统计与分析采用 SPSS 17.0 和 Excel 完成。采用单因素方差分析(one-way ANOVA)和最小显著差异法(LSD)检验不同雪被梯度、不同时期 6 种凋落物在分解过程中酸溶性和酸不溶性组分含量的差异(显著性水平 0.05);采用多变量双因素方差分析(GLM Multivariate)和最小显著差异法(LSD)多重比较冬季不同厚度雪被和物种以及二者交互作用对凋落物酸溶性和酸不溶性组分绝对变化量的影响。

2　结果与分析

2.1　不同雪被覆盖对高山森林 6 种凋落物酸溶性、酸不溶性组分相对含量的影响

不同雪被梯度下高山森林 6 种凋落物 ASE 的相对含量在整个冬季总体上呈现在雪被覆盖期减小,但在雪被融化期增加的变化趋势(图 3)。在雪被形成期,除康定柳外所有凋落物 ASE 相对含量总体均表现为随雪被厚度的减小而降低。在雪被覆盖期,方枝柏和岷江冷杉凋落物 ASE 相对含量呈现随雪被厚度的减小而增加的趋势;四川红杉在 TS 雪被达到最高值;相对于 DS 和 MS 雪被梯度,红桦、康定柳和高山杜鹃凋落物 ASE 在 TS 和 NS 雪被梯度具有较低的相对含量,且均在 NS 雪被达到最低值。在雪被融化期,方枝柏和岷江冷杉凋落物 ASE 相对含量仍一致表现为随雪被厚度的减小而增加;四川红杉、红桦和高山杜鹃凋落物 ASE 相对含量在不同雪被梯度之间虽无显著差异,但均呈现随雪被厚度的减小而降低的趋势;康定柳凋落物在 MS 雪被梯度达到最低值,在 NS 达到最高值。

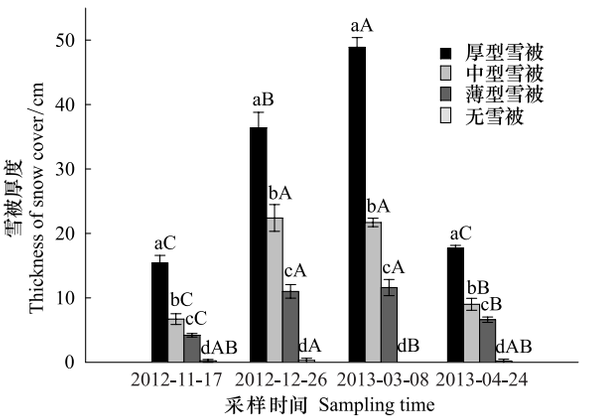

图 2　不同关键时期内雪被覆盖厚度变化(雪被形成前期、雪被形成期、雪被覆盖期、雪被融化期)(平均值±标准偏差, n = 5)

Fig.2　Thickness changes of snow cover in different critical stages (early snow formation stage, snow formation stage, snow cover stage, snow melt stage.) (mean ± SD, n=5)

不同小写字母表示相同分解期不同雪被梯度间差异显著(P < 0.05),不同大写字母便是相同雪被梯度不同分解时期差异显著(P <0.05)

表 2　不同雪被关键时期,雪被和物种对高山森林凋落物酸溶性、酸不溶性组分绝对变化量及 LCI 指数的影响

Table 2　The effects of snow cover and species on the absolute variation of ASE and AIR, LCI in a alpine forest at different critical stages

变异来源 Variation source	变量 Variation	雪被形成期 Snow formation stage	雪被覆盖期 Snow cover stage	雪被融化期 Snow melt stage	整个冬季 Whole winter
Ps	酸溶性绝对变化量	0.000 **	0.000 **	0.000 **	0.000 **
	酸不溶性绝对变化量	0.000 **	0.000 **	0.000 **	0.000 **
	LCI 指数	0.000 **	0.000 **	0.000 **	—
Pc	酸溶性绝对变化量	0.471	0.098	0.000 **	0.015 *
	酸不溶性绝对变化量	0.970	0.018 *	0.121	0.460
	LCI 指数	0.589	0.001 **	0.041 *	—
Ps×Pc	酸溶性绝对变化量	0.621	0.000 **	0.000 **	0.000 **
	酸不溶性绝对变化量	0.009 **	0.000 **	0.000 **	0.012 *
	LCI 指数	0.008 **	0.000 **	0.000 **	—

Pc: 雪被因素的影响 The effects of snow cover; Ps: 物种因素的影响 The effects of species; Ps×Pc: 物种与雪被因素的交互影响 The effects of snow cover and species; *, P < 0.05; **, P < 0.01, n=72

不同雪被梯度下高山森林 6 种凋落物 AIR 含量在整个冬季总体上呈现增加的变化趋势(图 4)。在雪被形成和覆盖期,方枝柏、岷江冷杉和四川红杉凋落物 AIR 表现出随雪被厚度的减小而降低的特征;而红桦、康定柳和高山杜鹃表现为随雪被厚度的减小而增加;但红桦和康定柳凋落物 AIR 均在 DS 雪被达到最高值,在 MS 达到最低值。在雪被融化期,方枝柏和岷江冷杉凋落物 AIR 相对含量分别在 DS 雪被梯度达到最高值,在 NS 雪被梯度达到最低值;四川红杉、红桦、康定柳和高山杜鹃凋落物 AIR 在不同雪被梯度间无显著差异。

2.2　不同雪被覆盖对高山森林 6 种凋落物酸溶性组分绝对变化量的影响

不同雪被梯度下高山森林 6 种凋落物 ASE 绝对含量总体呈现在雪被形成和覆盖期减小,在雪被融化期增加的变化趋势(图 5)。在雪被形成期,除方枝柏外所有物种凋落物 ASE 绝对变化量在不同雪被梯度间均无显著差异;在雪被覆盖期,红桦、康定柳和高山杜鹃凋落物 ASE 表现出较高的绝对减小量;相对于 TS 和 NS

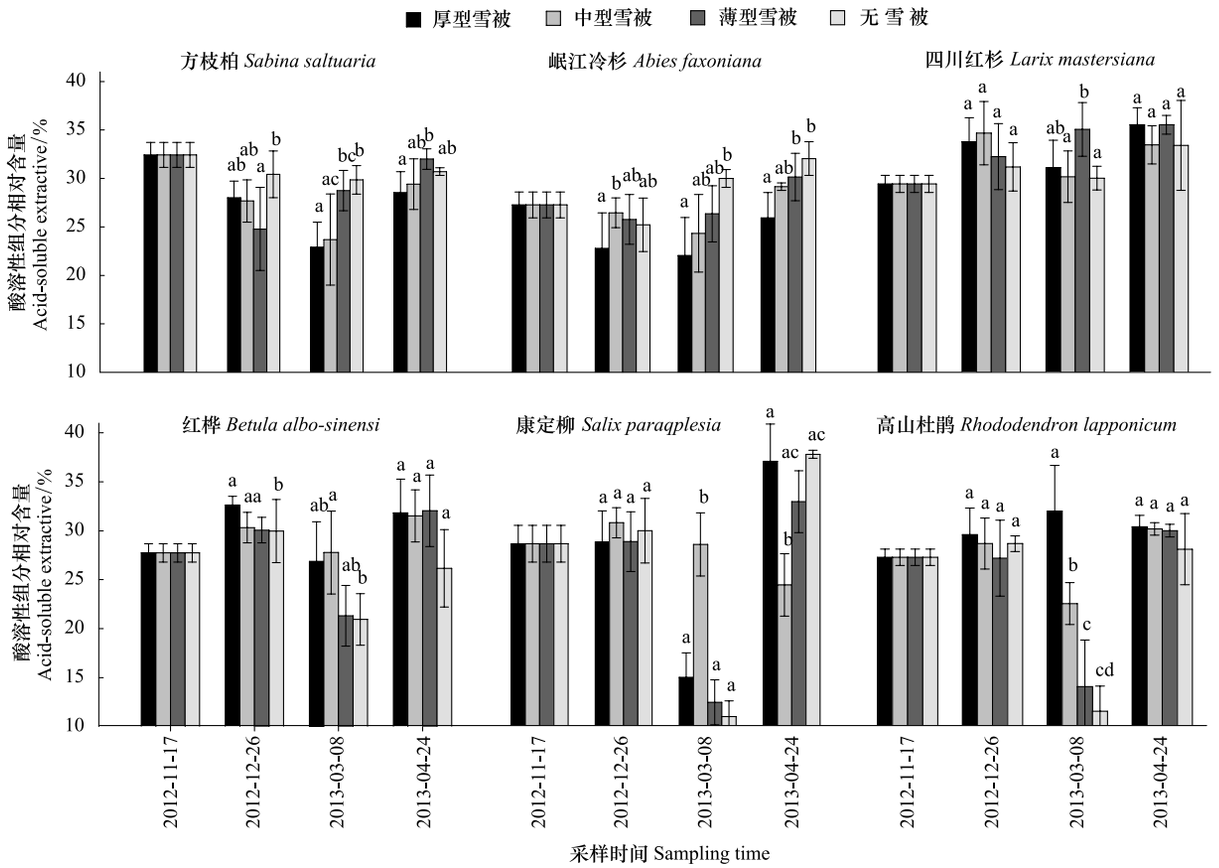

图 3 川西高山森林冬季不同采样时期不同雪被梯度下 6 种典型凋落物酸溶性组分相对含量(2012 年 11 月 17 日至 2013 年 4 月 24 日)(平均值±标准偏差, $n=3$)

Fig.3 The percentage of Acid soluble extractive in 6 types of typical leaf litter under different thickness of snow cover in a alpine forest of western Sichuan from 17 November 2012 to 24 April 2013 (mean ± SD, $n=3$)

不同小写字母表示相同分解期不同雪被梯度间差异显著($P < 0.05$)

雪被梯度,方枝柏、岷江冷杉和四川红杉凋落物 ASE 在 DS 和 MS 雪被梯度的绝对减小量较高,而红桦、康定柳和高山杜鹃在 DS 和 MS 的减小量较低。在雪被融化期,方枝柏、岷江冷杉、四川红杉和红桦凋落物 ASE 绝对含量在各雪被梯度均有增加的趋势,不同雪被梯度间不存在显著差异但随雪被厚度的减小而表现具有越小增加量的特征;康定柳和高山杜鹃凋落物 ASE 在 TS 和 NS 表现出较高的增加量,且在 NS 雪被梯度达到最大增加量。经历了一个冬季的分解后,6 种凋落物 ASE 绝对含量总体均呈现降低的趋势,其方枝柏减少量最大;方枝柏、岷江冷杉和四川红杉凋落物 ASE 均在 DS 雪被梯度表现出最大的绝对变化量;而红桦和高山杜鹃凋落物 ASE 绝对减少量虽然在各雪被梯度无显著差异,但均在 NS 雪被梯度达到最大值。

2.3 不同雪被覆盖对高山森林 6 种凋落物酸不溶性组分绝对变化量的影响

不同雪被梯度下高山森林 6 种凋落物 AIR 绝对含量总体呈现增加的变化趋势(图 6)。在雪被形成期,除红桦外 5 种凋落物 AIR 绝对含量均表现为升高;其中方枝柏、岷江冷杉、四川红杉和红桦凋落物 AIR 绝对变化量随雪被厚度减小呈现减少的变化特征;康定柳和高山杜鹃凋落物 AIR 绝对增加量在不同雪被虽无显著差异,但表现出随雪被厚度减小而变大的趋势。在雪被覆盖期,方枝柏、红桦和康定柳凋落物 AIR 在 DS 雪被梯度下具有最大的绝对增加量,而高山杜鹃和四川红杉分别在 NS、TS 雪被梯度表现出最大的绝对增加量;岷江冷杉凋落物 AIR 绝对含量表现出降低的趋势,但各雪被间无显著差异。在雪被融化期,红桦和康定柳凋落物 AIR 在 DS 雪被梯度达到最大的减小量;四川红杉和高山杜鹃凋落物 AIR 在 NS 雪被梯度达到最大的绝对变化量;相对于 DS 和 NS 雪被梯度,方枝柏和岷江冷杉在 MS 和 TS 具有较大的绝对变化量。经过一个冬季的

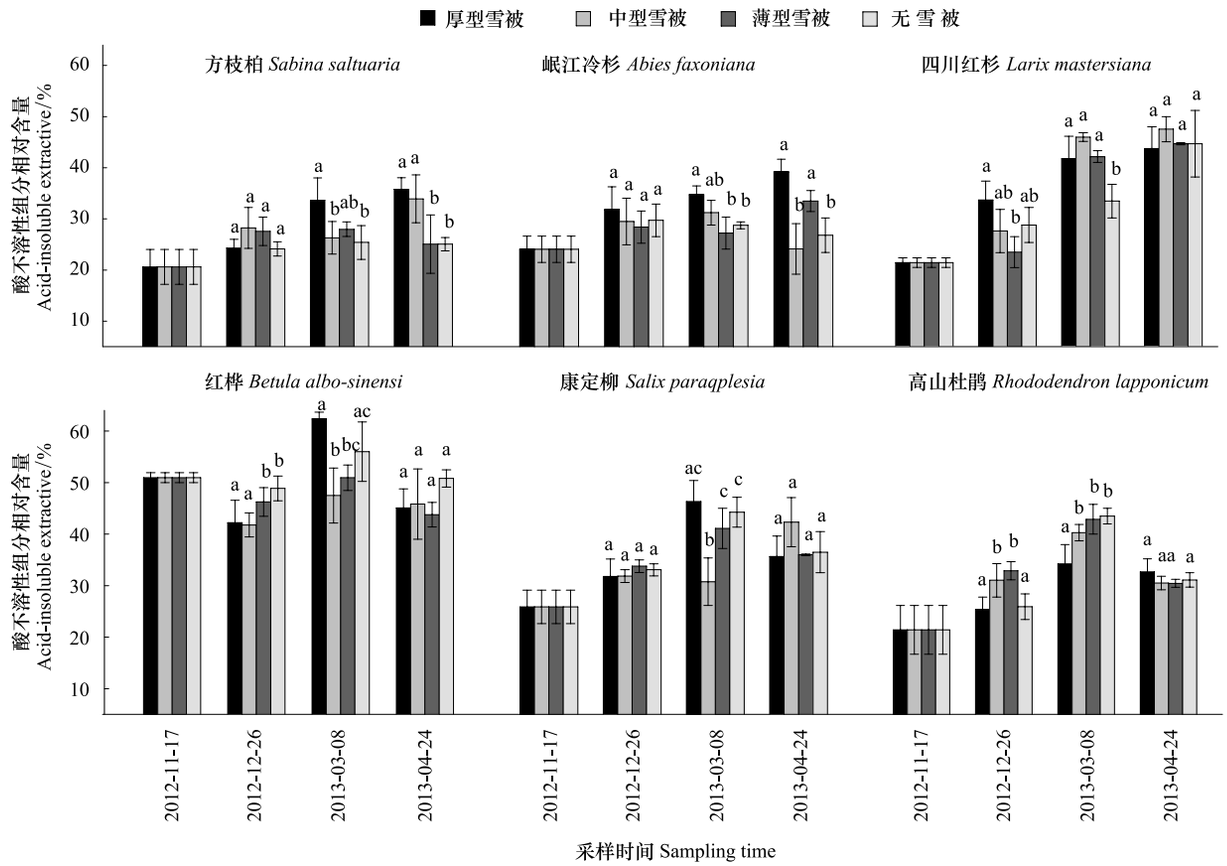

图 4　川西高山森林冬季不同采样时期不同雪被梯度下 6 种典型凋落物酸不溶性组分相对含量(2012 年 11 月 17 日至 2013 年 4 月 24 日)(平均值±标准偏差, $n=3$)

Fig.4　The percentage of Acid-insoluble residue in 6 types of typical leaf litter under different thickness of snow cover in a alpine forest of western Sichuan from 17 November 2012 to 24 April 2013 (mean ± SD, $n=3$)

不同小写字母表示相同分解期不同雪被梯度间差异显著($P < 0.05$)

分解后,除岷江冷杉外 5 种凋落物 AIR 绝对变化量在不同雪被梯度间均无显著差异。

2.4　不同雪被覆盖对高山森林 6 种凋落物 LCI 指数的影响

不同雪被梯度下高山森林 6 种凋落物 LCI 指数总体呈现在雪被形成和覆盖期升高在雪被融化期下降的变化趋势(图 7)。在雪被形成期,初始 LCI 较高的红桦凋落物呈现下降的趋势,而其它 5 种凋落物 LCI 指数均表现为升高;相对于 DS 和 MS 雪被梯度,方枝柏、岷江冷杉、四川红杉、康定柳和高山杜鹃凋落物 LCI 在 TS 和 NS 达到最低值;而红桦凋落物 LCI 表现为随雪被厚度的减小而越高。在雪被覆盖期,6 种凋落物 LCI 均有显著的升高,其中方枝柏、岷江冷杉和四川红杉凋落物 LCI 均表现为随雪被厚度的减小而降低,且 DS 与 NS 雪被梯度间存在显著差异;而红桦、康定柳和高山杜鹃凋落物 LCI 呈现出随雪被厚度的减小而升高的变化特征,且分别在 MS、MS 和 DS 雪被梯度达到最低值。在雪被融化期即经历了整个冬季的分解后,6 种凋落物 LCI 均表现为下降的趋势,其中方枝柏和岷江冷杉凋落物 LCI 分别在 DS 雪被梯度达到最高值,而四川红杉、红桦、康定柳和高山杜鹃均在 DS 达到最低值。

3　讨论

全球气候变化所引起的冬季变暖和极端气候事件等现象正在改变高山森林冬季雪被格局[18-19],可能导致对森林凋落物分解等生态学过程的影响[20]。经历了一个冬季的分解后,除 AIR 初始含量最高(50.96%)的红桦呈现下降趋势外(表 1),5 种凋落物 AIR 绝对含量均表现为增加。6 种凋落物 ASE 绝对含量总体呈现下

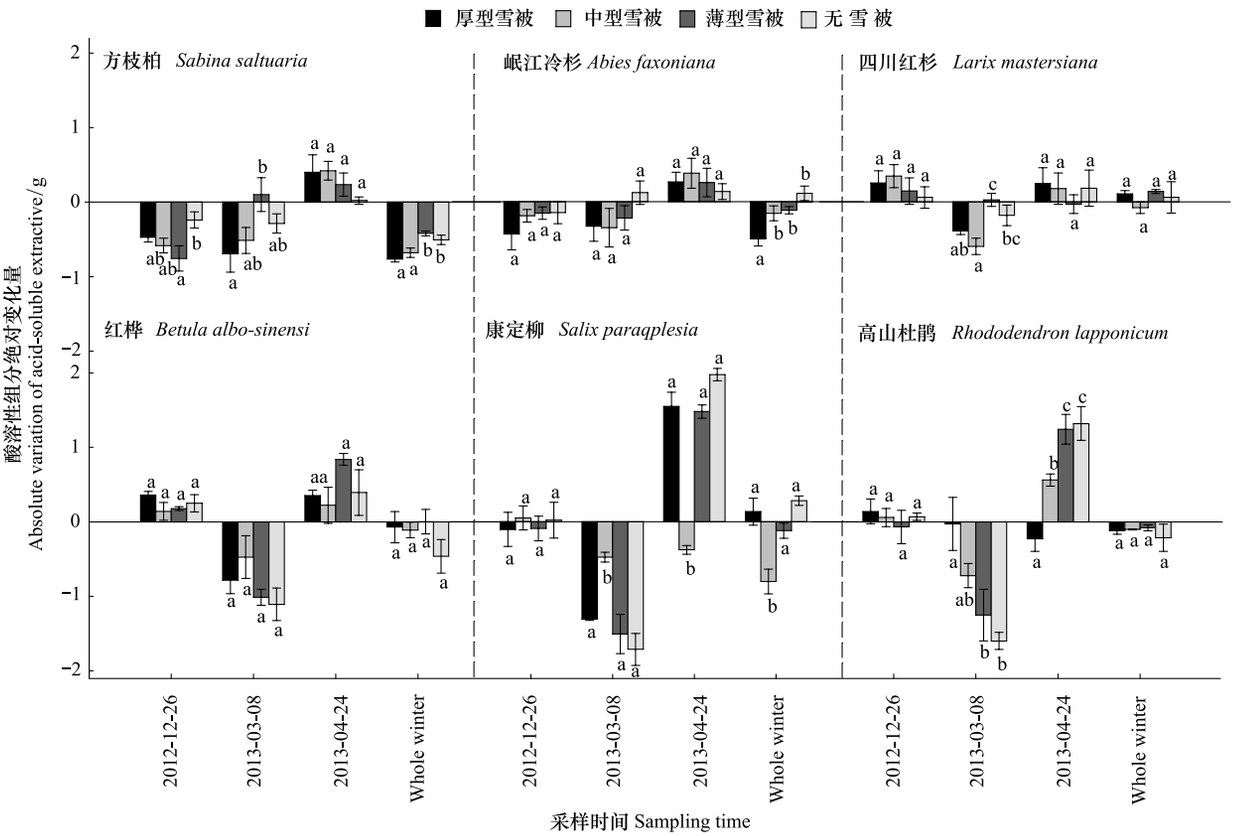

图 5 川西高山森林冬季不同采样时期不同雪被梯度下 6 种典型凋落物酸溶性组分绝对变化量(2012 年 11 月 17 日至 2013 年 4 月 24 日)(平均值±标准偏差, $n=3$)

Fig.5 The absolute variation of Acid-soluble extractive in 6 types of typical leaf litter under different thickness of snow cover in a alpine forest of western Sichuan from 17 November 2012 to 24 April 2013 (mean ± SE, $n=3$)

不同小写字母表示相同分解期不同雪被梯度间差异显著($P < 0.05$)

降的趋势,其中方枝柏和岷江冷杉的减小量最多,且均在厚型雪被梯度达到最大减少量和最高 LCI 值。这不仅表明物种差异所代表的凋落物质量因素对冬季凋落物分解过程中 ASE 和 AIR 的变化具有显著的影响,也表明不同厚度的雪被覆盖在冬季不同时期所形成的环境因子差异可能改变凋落物质量。

凋落物分解是有关化学、物理以及生物变化,并包含多种有机组分自身不断变化的复杂过程[1]。在雪被形成过程中,凋落物以养分为主的基质作为分解底物参与分解过程,即可溶性的和低分子量的化合物支配凋落物分解的初始阶段[21-22],而 ASE 作为抵抗性组分并未成为主要的分解对象,因此在凋落物分解的初始阶段,凋落物的质量(养分的可利用性)决定了凋落物的分解,且本研究中的 6 种凋落物具有相似的初始 ASE 含量(表 1),因此 ASE 的分解在不同雪被间并未产生显著差异,这与 Taylor 和 Aerts 的研究结论一致[23-24]。已有研究表明,AIR 是凋落物在分解过程中通过结合极少量的可溶性和多数不能水解的有机结构体而形成的,即以不同比例的木质素、角质、蜡质和缩合单宁杂合的动态组分[25-26]。因此,伴随着凋落物中酸不溶性高分子结构降解形成低分子和以低分子为基底合成复杂的酸不溶性聚合物的过程在整个分解中的同时并持续发生,决定了 AIR 在不同分解阶段呈现不同的动态变化,Caroline 等人[4, 27]通过 NMR 清楚的表明分解中凋落物抵抗性的增加可能是源于难溶的和不规则的高分子量结构的富集(包括缩合单宁、角质、木质素或变性的木质素),这与本研究的结果相似,但初始 AIR 含量高于其它凋落物的红桦表现出了明显不同的变化特征(表 1),其 AIR 绝对含量在雪被形成和融化期呈现显著的下降趋势,并在经过一个冬季的分解后,绝对含量下降了 1.05 g,说明凋落物质量的差异显著影响了 AIR 的分解过程(表 2)。在雪被形成期,除红桦外 5 种凋落物 AIR 绝对含量均呈现增加趋势,这是由于凋落物中养分、ASE 和未木质化的糖类等物质逐渐分解所产生的小

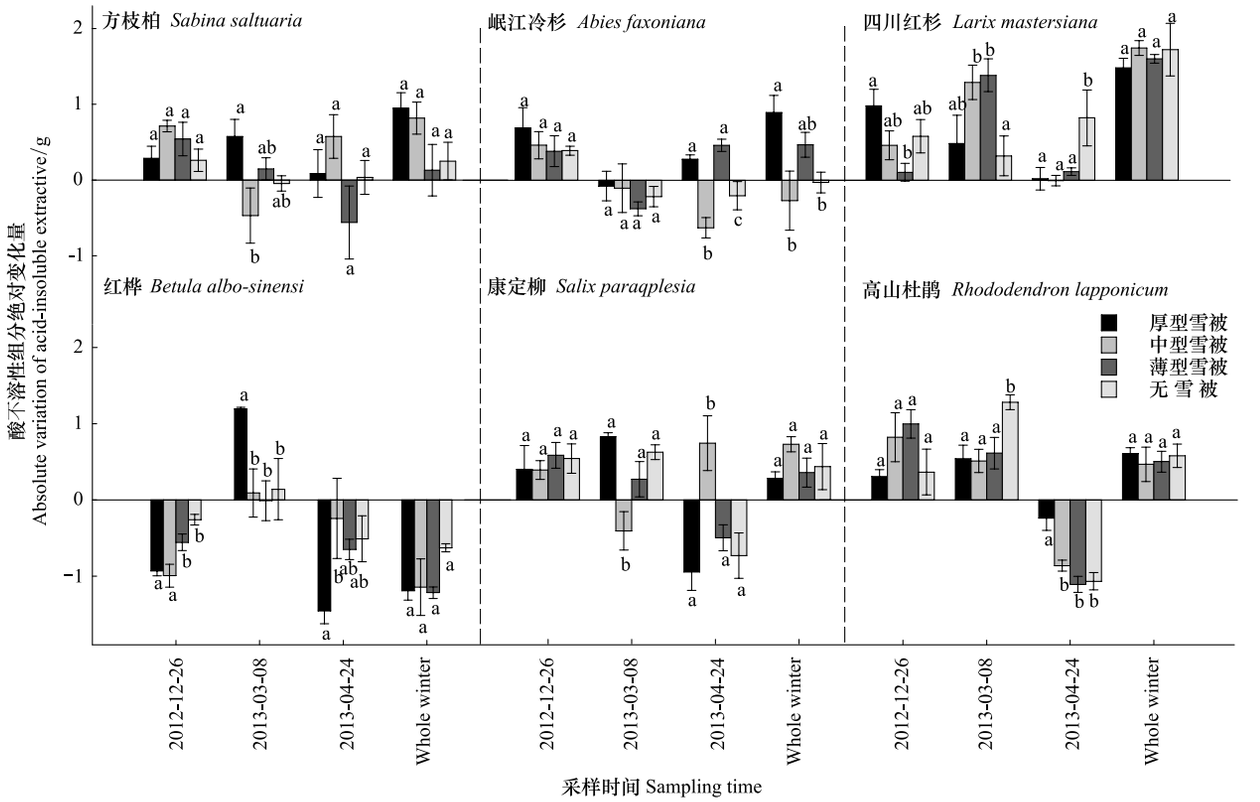

图 6　川西高山森林冬季不同采样时期不同雪被梯度下 6 种典型凋落物酸不溶性组分绝对变化量(2012 年 11 月 17 日至 2013 年 4 月 24 日)(平均值±标准偏差, $n=3$)

Fig.6　The absolute variation of Acid-insoluble residue in 6 types of typical leaf litter under different thickness of snow cover in a alpine forest of western Sichuan from 17 November 2012 to 24 April 2013 (mean ± SE, $n=3$)

不同小写字母表示相同分解期不同雪被梯度间差异显著($P < 0.05$)

分子结构通过聚合形成 AIR[28],而红桦凋落物中高比例的初始 AIR 含量可能为分解提供了更充足的分解基质以弥补低比例的易分解基质的快速消耗,因此较早的呈现下降趋势。但伴随着温度降低和区域内较薄雪被形成,区域内各雪被梯度下的微环境并未形成明显的环境差异,因此各雪梯度间凋落物 AIR 含量无显著差异。

在雪被覆盖期,6 种凋落物 ASE 含量均呈现较为显著的下降趋势,而不同厚度雪被覆盖对凋落物 AIR 绝对变化量的影响具有显著性差异(表 2)。这是由于随着降雪的累积形成的雪被覆盖,为凋落物的分解提供保温环境和相对稳定的水分条件,一方面为凋落物本身的物理、化学和生物变化提供了较适宜的条件;另一方面为雪被下土壤动物和微生物的生存并维持相对活跃的活性提供有利环境[26]。伴随着凋落物中易利用养分的减少,主要依赖于分解者降解的 ASE 中的主要成分半纤维素(Hemicellulose)和纤维素(Cellulose)开始先后主导凋落物的分解,而其中半纤维素更易水解且抵抗性弱,例如阿拉伯聚糖类半纤维素表现出很快的消失速率[1]。因此,凋落物 ASE 组成的不同可能导致 3 种阔叶(红桦、康定柳和高山杜鹃)凋落物 ASE 绝对减小量表现为显著高于 3 种针叶(方枝柏、岷江冷杉和四川红杉)凋落物。随着雪被逐渐累积并稳定覆盖,林窗-林下不同位置所形成的不同厚度雪被覆盖对凋落物分解具有关键作用的微生物种群在数量和结构上有较大差异[29],较厚雪被所形成的稳定水热条件为微生物的活动提供适宜条件,促进了分解过程中缩合单宁等产物的形成,从而导致 AIR 含量的快速增加,这与方枝柏、红桦和康定柳凋落物 AIR 绝对增加量以及方枝柏、岷江冷杉和四川红杉 3 种针叶凋落物 ASE 绝对减少量均在在 DS 雪被表现出显著高于其它雪被的结果一致,说明了较厚雪被的覆盖所提供的稳定水热环境为 ASE 和 AIR 的变化提供了有利因素,而相对较薄和无雪被覆盖区域更强烈的冻融循环不利于其参与分解过程。相反,红桦、康定柳和高山杜鹃 3 种阔叶凋落物 ASE 均在 NS

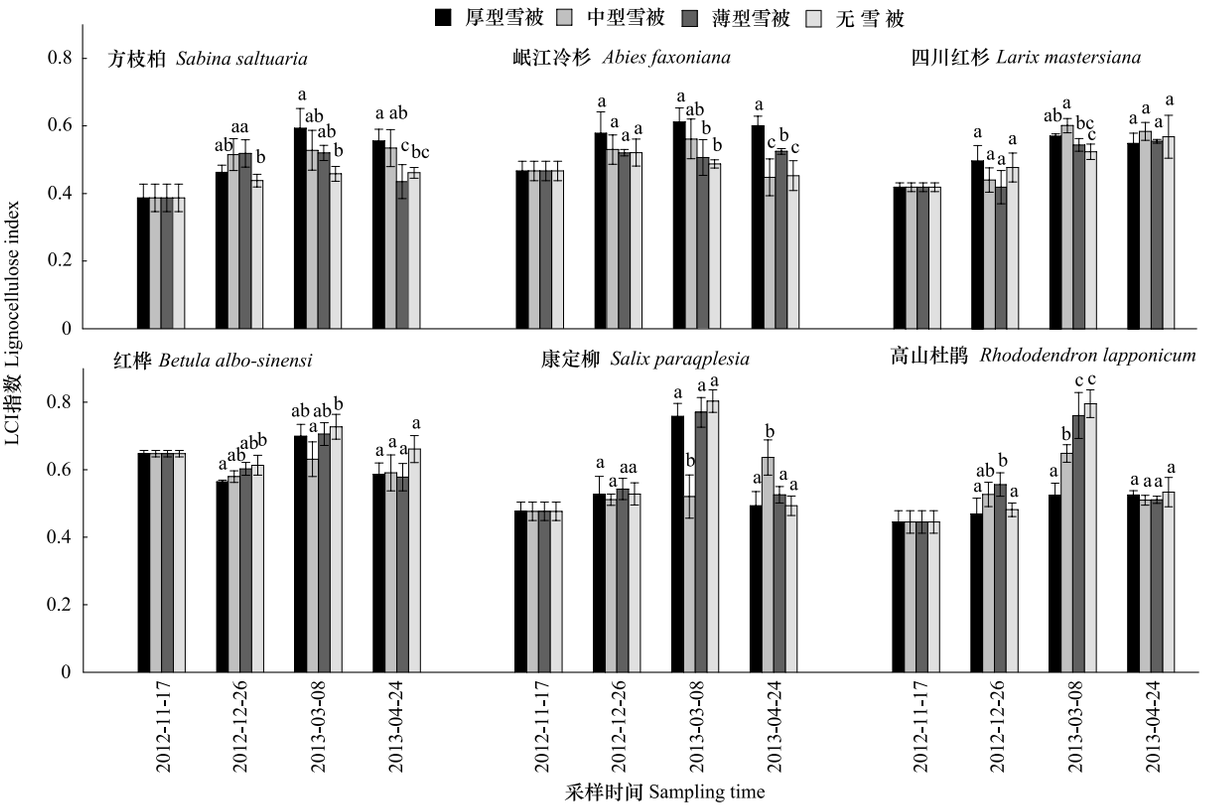

图 7 川西高山森林冬季不同采样时期不同雪被梯度下 6 种典型凋落物历次 LCI 指数（2012 年 11 月 17 日至 2013 年 4 月 24 日）（平均值±标准偏差，$n=3$）

Fig.7 The lignocellulose index（LCI）in 6 types of typical leaf litter under different thickness of snow cover in a alpine forest of western Sichuan from 17 November 2012 to 24 April 2013（mean ± SD，$n=3$）

不同小写字母表示相同分解期不同雪被梯度间差异显著（$P < 0.05$）

雪被梯度达到最大的绝对减少量，说明冻融循环的物理破坏作用是影响 3 种阔叶凋落物 ASE 分解的关键因素。

在雪被融化期，随着温度的升高（图 1），凋落物中大量可溶组分通过频繁的冻融循环引起的机械破碎、干湿交替以及剧烈的淋溶作用流失[30]，因此 6 种凋落物 ASE 的相对含量升高。同时，凋落物中普遍存在的复杂的高分子结构在融化期冻融物理作用的破坏下可能形成小分子酸溶性物质的累积，从而导致凋落物中 ASE 绝对含量的累积，这与 Caroline 发现凋落物 ASE 含量在整个分解过程中缓慢降低但呈现微量的波动的结果一致[24]。由于不同厚度雪被经历了不同持续时间以及不同强度的融化过程，导致不同的冻融循环物理破坏和淋溶流失作用于凋落物 ASE，因此不同厚度雪被覆盖极显著的影响了雪被融化期凋落物 ASE 的变化（表 2）。3 种针叶（方枝柏、岷江冷杉和四川红杉）凋落物 ASE 在较厚的 DS 雪被下表现出最大的绝对增加量，而 3 种阔叶（红桦、康定柳和高山杜鹃）凋落物 ASE 绝对增加量在 NS 或 TS 雪被达到最大值。这充分说明在雪被融化期，厚雪被所具有的更强烈的冻融循环和淋溶作用等因素导致针叶物种凋落物 ASE 绝对含量呈现更显著的变化。但在大多数凋落物的养分状况下，以木质素为主要底物负责分解酸溶性组分的微生物的建立比其它分解聚合糖类的微生物更加缓慢，因此凋落物 AIR 分解开始的更晚也相对缓慢。3 种针叶（方枝柏、岷江冷杉和四川红杉）凋落物 AIR 绝对含量在不同雪被下表现为不同的变化趋势，而 3 种阔叶（红桦、康定柳和高山杜鹃）凋落物 AIR 呈现明显的下降趋势，但各雪被梯度间无显著差异。在雪被融化产生的淋溶作用下，凋落物中可溶性组分减少而 ASE 组分增加，使分解相对快速的阔叶物种开始以具有更复杂化学结构的有机组分主导分解过程[27]，这就解释了红桦、康定柳和高山杜鹃凋落物 AIR 含量的下降。有研究表明，木质素对凋落物

分解速率的影响很强,以至于环境因素不仅不能抑制其影响,而且在木质素含量足够高时环境因素的影响会完全消失[31-32],以木质素为主的 AIR 含量在整个冬季不同雪被覆盖下无显著差异也证实了这一观点(表 2)。

以往研究表明凋落物中结构性组分(ASE+AIR)在分解后期达到相似分解速率前选择性的先分解 ASE[16-17]。这种分解模式可能与纤维组分的结构有关,微生物会先选择利用外部有更多可利用结构的组分,当凋落物中没有或少有易利用的碳氢化合物时,微生物群落需建立更适合分解利用 AIR 的模式。结构中 ASE 选择性的消失造成了正在分解的凋落物 C 质量的改变,这种改变能够通过使用表征凋落物中 ASE 和 AIR 的相对含量比例的 LCI 指数[AIR/(ASE+AIR)]来表示[16-17]。本研究中,6 种凋落物 LCI 指数均表现出在雪被覆盖期升高并在雪被融化期降低的变化趋势,且雪被梯度分别极显著和显著的影响了凋落物的 LCI 指数(图 1, 表 2)。经过一个冬季的分解后,方枝柏、岷江冷杉和康定柳凋落物在厚型雪被覆盖下具有最高的 LCI 值,即凋落物抵抗性较高;而红桦,四川红杉和高山杜鹃凋落物 LCI 指数在各雪被梯度间无显著差异,说明凋落物的抵抗性在经历了不同厚度雪被覆盖的分解后并未产生显著差异。这不仅表明冬季不同厚度雪被覆盖导致的水热条件变化及其冻融格局可以影响凋落物 ASE 和 AIR 的冬季分解过程,而且可能通过改变凋落物质量调控整个凋落物分解过程。

综上所述,由于受到物种差异所代表的凋落物质量等因素的显著影响,不同厚度雪被覆盖对 6 种凋落物酸溶性和酸不溶性组分含量的影响未表现出一致规律。凋落物酸溶性组分绝对含量在冬季分解中呈现降低趋势,酸不溶性组分绝对含量和表征凋落物抵抗性的 LCI 指数总体呈现增加趋势。相对于酸不溶性组分,雪被对凋落物冬季分解过程中酸溶性组分的影响更为显著。整个冬季不同雪被梯度对凋落物 LCI 指数的差异性影响表现在雪被覆盖和融化期,且方枝柏、岷江冷杉和康定柳凋落物 LCI 指数在冬季分解结束后均在厚型雪被达到最高值,即具有最强的抵抗性。这些结果表明高山森林不同物种凋落物在全球气候变暖导致的冬季雪被覆盖时间和厚度减少情景下,对凋落物分解过程中酸溶性、酸不溶性组分的含量以及凋落物自身质量的影响存在显著性差异,具体机制有待进一步研究。

参考文献(References):

[1] Berg B, McClaugherty C. Plant Litter: Decomposition, Humus formation, Carbon Sequestration. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 2008.

[2] Melillo J M, Aber J D, Muratore J F. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. Ecology, 1982, 63(3): 621-626.

[3] 刘利, 吴福忠, 杨万勤, 王奥, 谭波, 余胜. 季节性冻结初期川西亚高山-高山森林土壤细菌多样性. 生态学报, 2010, 30(20): 5687-5694.

[4] Preston C M, Nault J R, Trofymow J A. Chemical changes during 6 years of decomposition of 11 litters in some Canadian forest sites. Part 2. ^{13}C abundance, solid-State ^{13}C NMR spectroscopy and the meaning of "Lignin". Ecosystems, 2009, 12(7): 1078-1102.

[5] Patrick S, Samuel M, Florence B, Jean-Marc B, Marie-Pascale C, Florent D, Mathieu F, Roberto G, Jonathan L, Franck P, Sandra L, Jean-Christophe C. The effects of snowpack properties and plant strategies on litter decomposition during winter in subalpine meadows. Plant and Soil, 2013, 363(1-2): 215-229.

[6] Varhola A, Coops N C, Bater C W, Teti P, Boon S, Weiler M. The influence of ground-and lidar-derived forest structure metrics on snow accumulation and ablation in disturbed forests. Canadian Journal of Forest Research, 2010, 40(4): 812-821.

[7] Sari H, Sari S, John D. Carbon quality and stocks in organic horizons in boreal forest soils. Ecosystems, 2008, 11(2): 270-282.

[8] Muneto H, John S, Balram B K, Takeda H. Leaf-litter decomposition of 15 tree species in a lowland tropical rain forest in Sarawak: dynamics of carbon, nutrients, and organic constituents. Journal of Forest Research, 2004, 9(4): 347-354.

[9] Aerts R. The freezer defrosting: global warming and litter decomposition rates in cold biomes. Journal of Ecology, 2006, 94(4): 713-724.

[10] 宋新章, 江洪, 张慧玲, 余树全, 周国模, 马元丹, Chang S X. 全球环境变化对森林凋落物分解的影响. 生态学报, 2008, 28(9): 4414-4423.

[11] 邓仁菊, 杨万勤, 吴福忠. 季节性冻融对岷江冷杉和白桦凋落物酶活性的影响. 应用生态学报, 2009, 20(5): 1026-1031.

[12] 何伟, 吴福忠, 杨万勤, 武启骞, 何敏, 赵野逸. 雪被斑块对高山森林两种灌木凋落叶质量损失的影响. 植物生态学报, 2013, 37(4): 306-316.

[13] 武启骞, 吴福忠, 杨万勤, 徐振锋, 何伟, 何敏, 赵野逸, 朱剑霄. 季节性雪被对高山森林凋落物分解的影响. 植物生态学报, 2013, 37(4): 296-305.

[14] Wu Q Q, Wu F Z, Yang W Q, Zhao Y Y, He W, Tan B. Foliar Litter Nitrogen Dynamics as Affected by Forest Gap in the Alpine Forest of Eastern Tibet Plateau. PLoS ONE, 2014, 9(5): e97112.

[15] Zhu J X, Yang W Q, He X. Temporal Dynamics of Abiotic and Biotic Factors on Leaf Litter of Three Plant Species in Relation to Decomposition Rate along a Subalpine Elevation Gradient. PloS one, 2013, 8(4): e62073.

[16] Berg B, Ekbohm G, McClaugherty C. Lignin and holocellulose relations during long-term decomposition of some forest litters: long-term decomposition in a Scots pine forest. IV. Canadian Journal of Botany, 1984, 62(12): 2540-2550.

[17] 徐振锋, 尹华军, 赵春章, 曹刚, 万名利, 刘庆. 陆地生态系统凋落物分解对全球气候变暖的响应. 植物生态学报, 2009, 33(6): 1208-1219.

[18] Edwards A C, Scalenghe R, Freppaz M. Changes in the seasonal snow cover of alpine regions and its effect on soil processes: a review. Quaternary International, 2007, 162-163: 172-181.

[19] Xu Z F, Yin H J, Zhao C Z, Cao G, Wan M L, Liu Q. A Review of responses of litter decomposition in terrestrial ecosystems to global warming. Chinese Journal of Plant Ecology, 2009, 33(6): 1208-1219.

[20] Stieglitz M, Déry S J, Romanovsky V E, Osterkamp T E. The role of snow cover in the warming of arctic permafrost. Geophysical Research Letters, 2003, 30(13): 1-4.

[21] Berg B. Nutrient release from litter and humus in coniferous forest soils: a mini review. Scandinavian Journal of Forest Research, 1986, 1(1/4): 359-369.

[22] Berg B. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils. Forest Ecology and Management, 2000, 133(1-2): 13-22.

[23] Taylor B R, Parkinson D, Parsons W F J. Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay rates: a microcosm test. Ecology, 1989, 70 (1): 37-167.

[24] Aerts R. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. Oikos, 1997, 79(3): 439-449.

[25] Johansson M B, Kogel I, Zech W. Changes in the lignin fraction of spruce and pine needle litter during decomposition as studied by some chemical methods. Soil Biology and Biochemistry, 1986, 18(6): 611-619.

[26] Almendros G, Dorado J, González-Vila F J, Blanco M J, Lankes U. ^{13}C NMR assessment of decomposition patterns during composting of forest and shrub biomass. Soil Biology and Biochemistry, 2000, 32(6): 793-804.

[27] Preston C M, Nault J R, Trofymow J A, Smyth C, CIDET Working Group. Chemical changes during 6 years of decomposition of 11 litters in some canadian forest sites. Part 1. Elemental composition, tannins, phenolics, and proximate fractions. Ecosystems, 2009, 12(7): 1053-1077.

[28] Uchida M, Mo W, Nakatsubo T, Tsuchiya Y, Horikoshi T, Koizumi H. Microbial activity and litter decomposition under snow cover in a cool-temperate broad-leaved deciduous forest. Agricultural and Forest Meteorology, 2005, 134(1/4): 102-109.

[29] Clein J S, Schimel J P. Microbial activity of tundra and taiga soils at sub-zero temperatures. Soil Biology and Biochemistry, 1995, 27(9): 1231-1234.

[30] 林波, 刘庆, 吴彦, 何海. 森林凋落物研究进展. 生态学杂志, 2004, 23(1): 60-64.

[31] Meentemeyer V. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. Ecology, 1978, 59(3): 465-472.

[32] Berg B, McClaugherty C, Johansson M B. Litter mass-loss rates in late stages of decomposition at some climatically and nutritionally different pine sites. Long-term decomposition in a Scots pine forest VIII. Canadian Journal of Botany, 1993, 71(5): 680-692.