

DOI: 10.5846/stxb201503240562

吴庆贵, 谭波, 杨万勤, 吴福忠, 何伟, 倪祥银. 亚高山森林林窗大小对凋落叶木质素降解的影响. 生态学报, 2016, 36(18): - .

Wu Q G, Tan B, Yang W Q, Wu F Z, He W, Ni X Y. Effects of gap sizes on the lignin degradation of foliar litter in a subalpine forest. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(18): - .

亚高山森林林窗大小对凋落叶木质素降解的影响

吴庆贵^{1,2}, 谭波², 杨万勤^{2,*}, 吴福忠², 何伟², 倪祥银²

¹ 绵阳师范学院 生态安全与保护四川省重点实验室, 绵阳 621000

² 四川农业大学 生态林业研究所/林业生态工程省级重点实验室, 成都 611130

摘要: 木质素降解是认识高寒森林凋落物分解过程的关键环节, 可能受到林窗大小及其在不同季节水热环境的影响。本文采用分解袋法, 研究了川西亚高山森林不同面积大小林窗下红桦 (*Betula albo-sinensis*) 和岷江冷杉 (*Abies faxoniana*) 凋落叶在初冻期、深冻期、融化期、生长季节初期、生长季节中期和生长季节后期的木质素分解动态特征。研究结果表明, 采样时间和林窗面积大小对两种凋落叶的木质素降解均有显著影响。经历一年分解, 红桦凋落叶的木质素降解了 21.53%—27.65%, 而岷江冷杉凋落叶的木质素富集了 7.95%—19.40%。较大林窗促进了冬季岷江冷杉凋落叶和生长季节红桦凋落叶木质素的降解, 抑制了冬季红桦凋落叶木质素的降解; 而生长季节岷江冷杉凋落叶木质素富集速率则为林下 > 大林窗 > 中林窗 > 小林窗。逐步回归分析表明, 凋落叶木质素的降解过程在冬季主要受到负积温和土壤冻融循环次数的影响 (木质素结构的物理破碎), 而在生长季节则主要受到平均温度和正积温的影响 (木质素的生物降解)。可见, 川西亚高山森林木质素降解受林窗格局变化的显著影响, 且林窗大小对凋落叶木质素降解的影响与物种和分解时期有关。

关键词: 亚高山森林; 林窗; 凋落物分解; 木质素降解; 冬季; 生长季节

Effects of gap sizes on the lignin degradation of foliar litter in a subalpine forest

WU Qinggui^{1,2}, TAN Bo², YANG Wanqin^{2,*}, WU Fuzhong², HE Wei², NI Xiangyin²

¹ Ecological Security and Protection Key Laboratory of Sichuan Province, Mianyang 621000, China

² Long-term Research Station of Alpine Forest Ecosystem, Key Laboratory of Ecological Forestry Engineering, Institute of Ecology & Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

Abstract: Lignin, a major component of foliar litter, plays a crucial role in litter decomposition process in forest ecosystems. However, forest gap may affect lignin degradation of foliar litter in subalpine forests, since gaps with different sizes not only regulate snow cover and its associated freeze-thaw events in winter, but also affect temperature and moisture conditions during the following growing season; however, little information about the gap size-effect is currently available. To test the seasonal effects of forest gap sizes on litter lignin degradation, a field experiment using litterbags was conducted in a subalpine forest in western Sichuan, which is located along the upper reaches of the Yangtze River and in the eastern part of the Tibetan Plateau. Litterbags containing red birch (*Betula albo-sinensis*) and Minjiang fir (*Abies faxoniana*) foliar litter were placed on the forest floor under four gap sizes conditions: a closed canopy, a large gap, an intermediate gap and a small gap. The litterbags were sampled at the onset of the soil freezing, during soil deep freezing and soil thawing, and during the early, middle and late growing season. The experiment was conducted from November 2011 to October 2012. The lignin concentrations of the litter were measured, and the rates of lignin degradation were calculated. The results indicated

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 (2012T50782); 四川省教育厅青年基金 (2013SZB0553, 13ZB0121, 13TD0015); 绵阳师范学院校级项目 (QD2015A004, 2015A01); 生态安全与保护四川省重点实验室开放基金项目 (ESP201309, ESP1404)

收稿日期: 2015-03-24; 网络出版日期: 2015-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: scyangwq@163.com

that season and gap size had significant effects on lignin degradation of both red birch and Minjiang fir litter. Over the course of the one-year study period, lignin losses from the foliar litter were 21.53—27.65% for red birch and -7.95—19.40% for Minjiang fir, across the four size gaps. The large gap promoted the degradation of lignin in the Minjiang fir litter during winter, and that of lignin in the red birch litter during the growing season. Conversely, the large gap inhibited the degradation of lignin in the red birch litter during winter, while the lignin degradation rate of the Minjiang fir litter during the growing season was as follows: closed canopy > large gap > intermediate gap > small gap. In addition, a step-wise regression analysis result revealed that lignin degradation of foliar litter is significantly correlated with negative accumulated temperature and frequency of soil freeze-thaw cycle in winter, suggesting that the degradation of lignin that occurs during winter is mainly driven by physical damage to its molecular structure. Furthermore, close correlations were detected between litter lignin degradation rate and average temperature, and positive accumulated temperature, suggesting that biological processes may contribute to lignin degradation during the growing season. These results imply that differences in forest gap size significantly affect the lignin degradation process of foliar litter in subalpine forests; however, the effects may depend on plant species and season.

Key Words: subalpine forest; forest gap; litter decomposition; lignin degradation; winter; growing season

木质素降解是陆地生态系统碳循环过程的关键环节^[1-2],并受到土壤生物活性^[3]、冻融物理作用^[4-5]以及光照^[6]等因素的综合影响。寒冷林区林窗能通过对光、温和水的再分配改变地表水热动态,形成有异于邻近林下的局域微环境^[7-9],进而可能对不同微环境下凋落叶的木质素降解过程产生深刻影响,且不同的分解时期具有不同的影响机制。例如,冬季林窗中心较厚的雪被覆盖能够提供绝热保温作用维持一定的生物活性^[10-11],进而促进木质素的降解;而林下强烈的冻融循环能物理破碎凋落叶组织结构^[12],增强木质素的可降解性。生长季节林窗中心能接收较多的太阳辐射,促进凋落叶木质素的光降解过程;而郁闭林下良好的遮阴能较好的维持分解环境的稳定性^[13]。更为重要的是,林窗面积的大小决定着冬季林窗中心雪被覆盖的厚度和持续时间以及生长季节达到林窗地表的太阳辐射量。这些微环境的差异不仅影响凋落叶木质素的降解过程,而且可能通过改变凋落叶的质量调控后一阶段凋落叶木质素的降解过程。然而,迄今有关季节性雪被区不同大小林窗对凋落叶木质素降解过程的研究尚少,限制了对季节性雪被区地下生态系统物质循环过程的理解。

川西亚高山森林作为我国西南林区的主体,在调节区域气候、保持水土、涵养水源和保育生物多样性等方面具有不可替代的作用和地位^[14-15],且该区域地质灾害频发,加之其他不同程度外力的干扰致使该生态系统随处可见不同面积大小的林窗。前期研究表明,林窗是川西亚高山森林群落最主要的自然更新方式^[16],冬季存在的雪被覆盖以及相伴随的冻融作用对凋落物分解具有显著的影响^[5],但有关该区林窗对凋落叶木质素降解的研究未见报道。理论上,木质素的降解过程主要靠生物作用^[17]。因此,基于前期的研究结果,我们假设:(1)冬季凋落叶木质素的降解可能随着林窗面积增大导致的雪被厚度增加而增大;(2)生长季节凋落叶木质素的降解可能随着林窗面积减小相对稳定的微环境及较好的凋落叶可降解性而表现出较大的木质素降解。为验证上述假设,本文采用分解袋法进一步深入研究了林窗大小对亚高山岷江冷杉、红桦凋落叶冬季和生长季节木质素降解过程的影响,以期了解亚高山典型森林凋落叶冬季和生长季节的木质素降解对不同大小林窗微环境变化的响应与适应机制,为深入认识地质灾害频发情景下该区域的森林更新特征及森林可持续管理提供一定的理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区域位于四川省理县毕棚沟自然保护区(31°14'—31°19' N, 102°53'—102°57' E, 2458—4619 m a.s.

1.),地处青藏高原东缘与四川盆地的过渡带。年平均气温 2—4℃,最高气温 23℃ (7 月),最低温度为-18℃ (1 月),年降水量约 850 mm。该区域土壤季节性冻融期长达 5—6 月,冬季雪被覆盖和冻融时间约长达 120 天^[18]。区域内典型植被有岷江冷杉(*Abies faxoniana*)、红桦(*Betula albo-sinensis*)和川西云杉(*Picea balfouriana*)。土壤为发育于坡积物上的雏形土,基本理化性质可见杨玉莲等(2012)^[19]。

2 研究方法

2.1 试验设计与样品处理

在海拔 3598m 选取具代表性的原始岷江冷杉林(坡向 NE 38°,坡度 24°)设置 1 hm²样地。样地内乔木层由岷江冷杉占据绝对优势,树龄约 90a,其次是红桦,伴生少量野樱桃(*P. tatsienensis*),林分密度约 2250 株/hm²;灌木层主要有高山杜鹃(*Rhododendron delavayi*)、三颗针(*Serberis sargentiana*)和绢毛蔷薇(*Rosa sericea*)等;草本以铁线莲属(*Clematis*)、苔草属(*Carex*)和羊茅属(*Festuca*)等为主,林窗内草本盖度约 85%。于 2011 年秋季,在样地内搜集岷江冷杉和红桦新鲜凋落叶,并带回实验室室温下自然风干。待风干后,称取 10 g 风干凋落叶装入大小为 20 cm×20cm、网孔大小为贴地面孔径 0.50 mm,上表面孔径 1 mm 的凋落物袋中备用,每个物种凋落物袋各制备 720 袋。另外各称取 5 份红桦和岷江冷杉凋落叶 10g 于 65℃烘箱烘干至恒重,粉碎并过筛(0.3mm),以测定两种凋落叶的初始化学组分^[20](表 1)。

表 1 红桦和冷杉凋落叶初始质量(平均值±标准偏差, n=5)

Table 1 Initial quality in foliar litter of <i>Betula albo-sinensis</i> and <i>Abies faxoniana</i> (mean ± SD, n=5)					
物种 Species	碳 C/(g/kg)	氮 N/(g/kg)	磷 P/(g/kg)	碳氮比 C/N	碳磷比 C/P
红桦 <i>Betula albo-sinensis</i>	484.27±17.00b	10.41±0.79b	0.82±0.08b	46.52±1.76a	590.57±21.53a
岷江冷杉 <i>Abies faxoniana</i>	505.85±30.64a	11.43±1.11a	1.71±0.11a	44.26±2.01b	295.82±15.28b
物种 Species	氮磷比 N/P	木质素 Lignin/%	纤维素 Cellulose/%	木质素/纤维素 Lignin/Cellulose	木质素/氮 Lignin/N
红桦 <i>Betula albo-sinensis</i>	12.71±0.28a	26.87±1.11a	12.90±0.71a	2.08±0.32a	25.86±0.45a
岷江冷杉 <i>Abies faxoniana</i>	6.67±0.22b	22.58±1.15b	12.59±0.65a	1.79±0.24b	19.81±0.39b

不同的小写字母表示显著性差异(独立样本 t 检验, $P < 0.05$)

基于前期的调查结果^[16],为保证冬季具有不同厚度的雪被覆盖以及生长季节拥有不同水平的光照和水分输入,按照林窗面积大小,在样地内分别选取环境(坡度、坡向以及林窗形成木、边界木、形成方式等)相对一致的大林窗(Large gap, LG)、中林窗(Intermediate gap, IG)以及小林窗(Small gap, SG)各 3 个(表 2)。同时,在岷江冷杉郁闭林下(Closed canopy, CC)设置 3 个 10 m×10 m 的样方作为对照。各林窗和林下的基本性质见表 2。凋落物袋于 2011 年 11 月 21 日埋设于样地(分解试验为期 1 年,共埋设分解袋 1440 袋=取样 10 袋/次×4 林窗处理×3 个重复×2 物种×6 次采样),同时采用纽扣式温度记录器(iButton DS1923-F5, Maxim/Dallas Semiconductor, Sunnyvale, USA)记录空气和各林窗下凋落袋内温度,设定每 2 h 记录一次温度数据(图 1,表 3)。

表 2 样地内不同林窗的面积、形成木、边界木和形成方式

Table 2 The areas, species of gap maker and border and gap formation types of sampled site				
林窗类型 Types of gap	林窗面积 Area of gap/m ²	形成木 Species of gap maker	边界木 Species of gap border	形成方式 Gap formation types
大林窗 Large gap	255.16—290.41	岷江冷杉 <i>Abies faxoniana</i>	岷江冷杉 <i>Abies faxoniana</i> 、 红桦 <i>Betula albo-sinensis</i>	折干 Beakage at trunk
中林窗 Intermediate gap	153.36—176.43	岷江冷杉 <i>Abies faxoniana</i>	岷江冷杉 <i>Abies faxoniana</i> 、 红桦 <i>Betula albo-sinensis</i>	折干 Beakage at trunk
小林窗 Small gap	38.25—46.58	岷江冷杉 <i>Abies faxoniana</i>	岷江冷杉 <i>Abies faxoniana</i> a、 红桦 <i>Betula albo-sinensis</i>	折干 Beakage at trunk

为了解各林窗下调落叶木质素在冬季和生长季节的不同关键时期的降解特征,在前期的观测基础上,分别于一年的初冻期(12月27日, onset of soil freezing period, OF)、深冻期(3月7日, soil deep freezing period, DF)、融化期(4月27日, soil thawing period, TP);生长季节的初期(6月16日, early growth period, EP)、中期(8月25日 mid-growing period, MP)和后期(10月29日, later growth period, LP)进行采样。由于样地地处高山森林、冬季人迹罕至,无法适时监测,雪被厚度只能在取样当日用直尺多点测量的平均值(图2)。

2.2 化学分析

将采集到的凋落叶分解袋密封在干净的聚乙烯袋中带回实验室,待细心去除混入凋落叶分解袋中的泥土杂物以及新生根系后,于 65 °C 烘干至恒重、粉碎并过筛(0.3mm)备用。采用酸性洗涤木质素测定法^[21]测定采回凋落叶袋中凋落叶的木质素含量。

2.3 计算与统计分析

为表征不同冬季雪被形成、覆盖、融化以及生长季节不同时期温度的整体动态,计算了各阶段的平均温度(Average temperature, AT, 各阶段内逐日日平均温度的平均值)、正积温(Positive accumulated temperature, PAT, 各阶段内高于 0 °C 的逐日日平均温度的总和)、负积温(Negative accumulated temperature, NAT, 各阶段内低于 0 °C 的逐日日平均温度的总和),以及土壤冻融循环次数(Frequency of soil freeze-thaw cycle, FSFC, 各阶段内高于或低于 0 °C 3 h 以上直到低于或高于 0 °C 3 h 以上计为 1 次)^[18](附表 1)。

凋落叶木质素损失率 $L_t(\%) = 100 \times (M_{t-1} - M_t) / M_0$

式中: M_0 凋落袋埋置时的凋落叶木质素含量; $(M_{t-1} - M_t)$ 为相邻采样时间凋落袋中剩余凋落叶的木质素含量

采用独立样本 T 检验法(Independent samples t-test)检验两物种凋落叶各初始化学成分的差异。采用单因素方差分析(One-way ANOVA)和 Tukey 检验法比较各分解时期两种凋落叶林窗间的木质素损失率差异。基于配对样本 T 检验法(Paired samples t-test)检验各物种不同林窗下一年分解时期的木质素分解动态,将具有显著差异性的分解动态采用 LOESS(Locally weighted scatterplot smoothing)回归方法进行拟合(95%置信区间)。此外,利用重复测量方差分析(Repeated measures analysis)检验采样时期和林窗大小以及它们的交互作用对整个研究时期凋落叶木质素降解的作用;逐步回归分析检验各时期决定凋落叶木质素降解的主要环境因子。所有分析均采用 SPSS 21.0 (IBM SPSS Statistics Inc., Chicago, IL, USA)软件包完成。

3 结果与分析

3.1 林窗大小对凋落叶残留质量及木质素含量的影响

经过一年的分解,红桦凋落叶的残留质量随林窗面积的减小而减少,而岷江冷杉凋落叶的残留质量在大

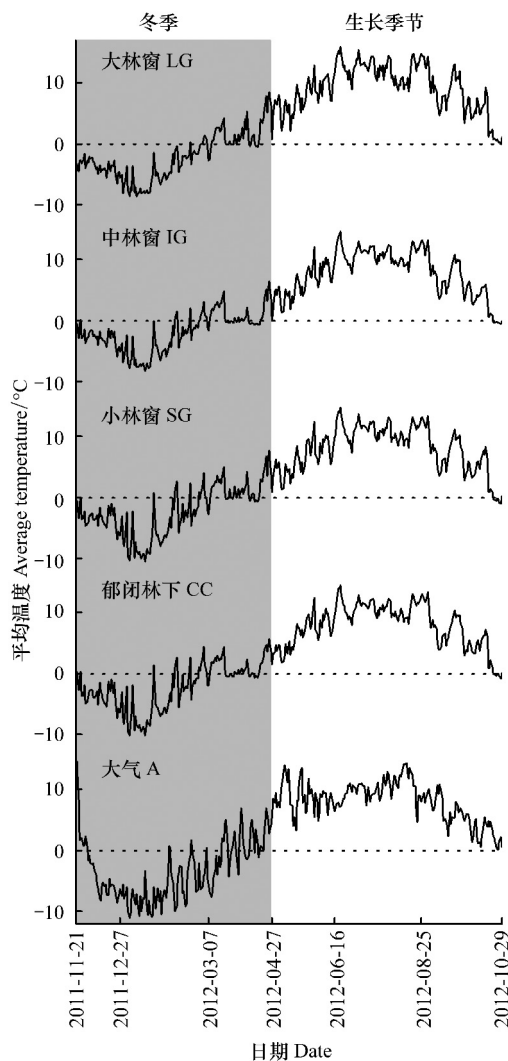


图1 不同面积大小林窗下土壤表层和大气的日平均温度动态
Fig.1 Dynamics of average temperature between surface soil in different sizes of forest gap and atmosphere

LG, large gap, 大林窗; IG, intermediate gap, 中林窗; SG, small gap, 小林窗; CC, the closed canopy, 郁闭林下; A, atmosphere, 大气

林窗最大,在中林窗最小(图 3A,B),且各林窗下红桦凋落叶的残留质量均较岷江冷杉的残留质量低。此外,两种凋落叶的木质素含量均较初始含量高(图 3C,D),红桦凋落叶的木质素含量在初冻期(2011-12-27)有一个降低过程,随后直至生长季节初期(2012-06-16)增至全年最大值,且大林窗下的木质素含量显著最高;岷江冷杉凋落叶的木质素含量则从初冻期开始逐渐升高。

3.2 林窗大小对凋落叶木质素损失的影响

经过一年分解,各林窗下红桦凋落叶的木质素均呈现降解过程(降解了 21.53%—27.65%),且其损失率主要集中在冬季;而各林窗下的岷江冷杉凋落叶其木质素的损失均为负(富集了 7.95%—19.40%),且主要发生在生长季节(图 4)。在整个冬季(winter),红桦凋落叶在大林窗下的木质素损失显著($P<0.05$)低于中林窗、

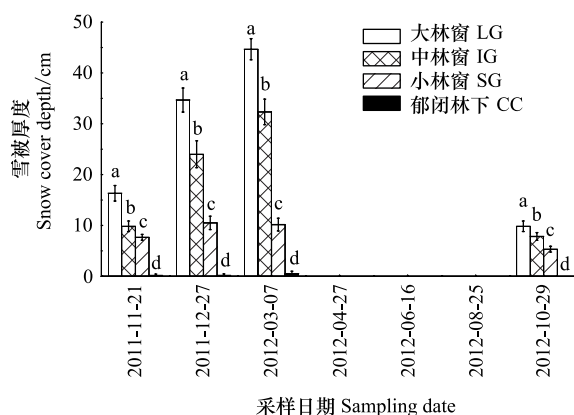


图 2 不同面积大小林窗下的雪被厚度(平均值±标准偏差, $n=5$)
Fig.2 Snow cover depth under different sizes of forest gaps (mean ± SD, $n=5$)

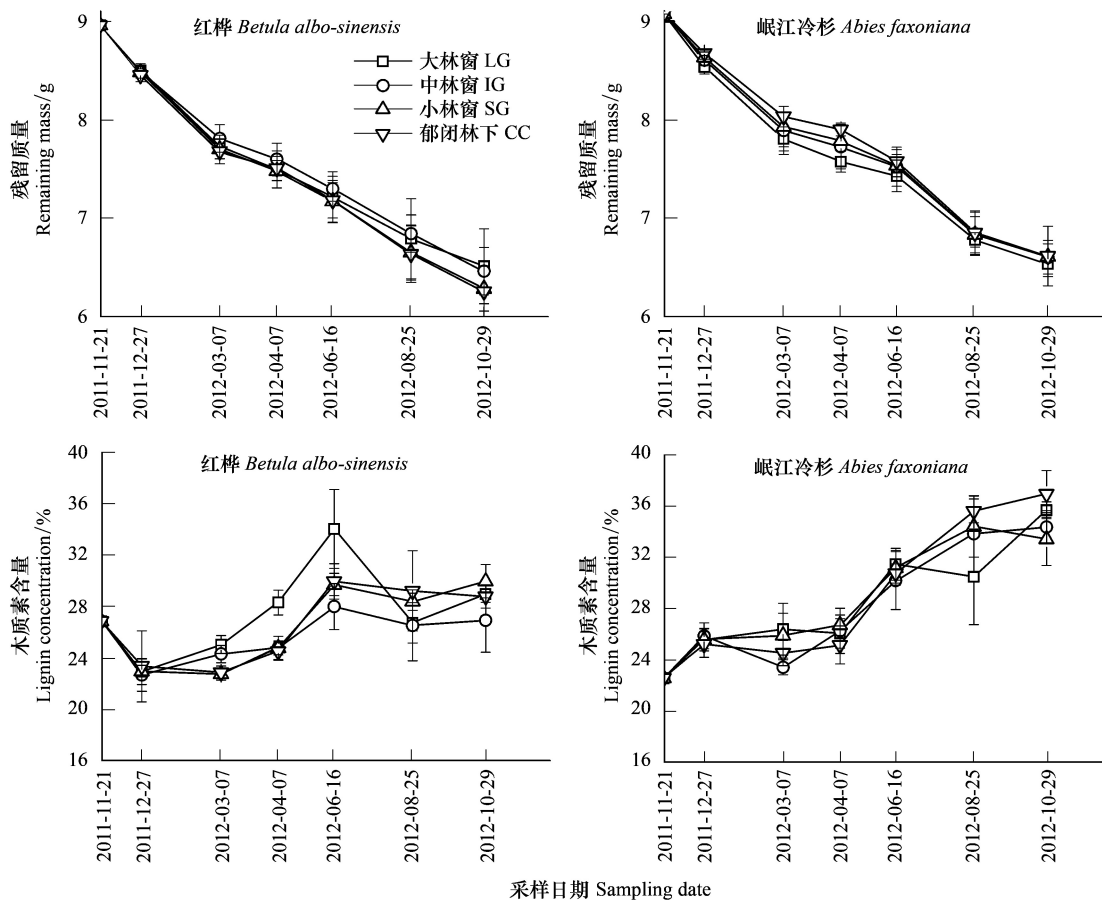


图 3 不同面积大小林窗下各时期红桦和岷江冷杉凋落叶的残留质量和木质素含量

Fig.3 Remaining mass and lignin concentration of *Betula albo-sinensis* and *Abies faxoniana* under different sizes of forest gaps at different critical periods

小林窗以及林下;而岷江冷杉凋落叶在大林窗下的木质素损失速率则高于中林窗、小林窗以及林下。在生长季节(growing season),大林窗和中林窗下红桦凋落叶木质素降解速率显著($P<0.05$)高于小林窗和林下;而岷江冷杉凋落叶木质素的富集速率则呈现林下>大林窗>中林窗>小林窗。在初冻期,不同林窗下的红桦凋落叶

均表现出木质素降解过程,而岷江冷杉凋落叶均表现出木质素富集过程。其中,红桦大、中、小林窗下的凋落叶木质素损失皆大于林下,而岷江冷杉中、小林窗下凋落叶的木质素富集高于林下。随着雪被厚度的加深,在深冻期,各林窗下两种凋落叶的木质素均表现为降解过程。其中大林窗下两种凋落叶的木质素损失率最低,而红桦林下的凋落叶和岷江冷杉中林窗的凋落叶表现出最高的木质素损失率。在融化期,红桦中林窗和大林窗分别表现出最高和最低的凋落叶木质素损失率,但岷江冷杉凋落叶表现出相反趋势。经历整个冬季过后,生长季节初期各林窗下两物种的木质素损失率均为负(富集),且大林窗下两种凋落叶的木质素富集最大。生长季节中期,红桦各林窗下的凋落叶木质素损失率均为正(降解),而岷江冷杉除大林窗下的凋落叶表现除木质素损失外,其余林窗下的损失率均为负(富集)。此外,该时期大林窗下的两种凋落叶木质素损失均显著最高。而在生长季节后期,大林窗下的两种凋落叶的木质素富集最大,而中、小林窗表现出一定的木质素损失。

利用 LOESS 回归对两种凋落叶不同林窗下全年各时期的木质素分解动态进行拟合可知,尽管两种凋落叶的木质素降解特征不同,但各自在不同面积大小林窗下的全年分解动态相似。红桦凋落叶各林窗下全年的木质素降解均表现出从初冻期到生长季节初期逐渐降低的趋势,而在生长季节中期有一个较大的木质素损失(图 4A);岷江冷杉凋落叶各林窗下的木质素降解均表现为从初冻期到深冻期显著增加,随后至生长季节初期各分解阶段的木质素降解率逐渐降低,而在生长季节中期开始其损失率又逐渐升高(图 4B)。

3.3 凋落叶木质素损失与环境因子的关系

逐步回归分析表明(表 3),全年初冻期和生长季节初期,雪被厚度、平均温度、正积温、负积温以及冻融循环次数对两种凋落叶的木质素降解无显著影响。深冻期的雪被厚度、平均温度、负积温以及正积温对红桦凋落叶的木质素降解有显著影响,而对岷江冷杉凋落叶的木质素降解无显著影响。融化期两种凋落叶的木质素降解主要受正积温的影响,而红桦凋落叶的木质素降解还受到土壤冻融循环次数以及平均温度的影响。生长季节中期,两种凋落叶的木质素降解主要受到平均温度以及正积温的影响。生长季节后期,两种凋落叶的木质素降解主要受到平均温度的影响,并且,岷江冷杉凋落叶的木质素损失还受到正积温以及土壤冻融循环次数的影响。

表 3 凋落叶不同分解时期环境因子与木质素损失率的逐步回归方差分析

Table 3 Stepwise regression multiple correlations of lignin degradation rate in foliar litter with environment factors at different critical periods (R^2 and step number in brackets; $n=24$)

环境因子 Environmental factors	初冻期 Onset of soil freezing period		深冻期 Soil freezing period		融化期 Soil thawing period	
	红桦 <i>Betulaalbo-sinensis</i>	岷江冷杉 <i>Abies faxoniana</i>	红桦 <i>Betulaalbo-sinensis</i>	岷江冷杉 <i>Abies faxoniana</i>	红桦 <i>Betulaalbo-sinensis</i>	岷江冷杉 <i>Abies faxoniana</i>
平均温度 AT			0.373(1)		0.917(3)	
正积温 PAT			0.785(3)		0.707(1)	0.510(1)
负积温 NAT			0.721(2)			
冻融循环次数 FSFC					0.875(2)	
雪被厚度 SCD			0.836(4)			
环境因子 Environmental factors	生长季节初期 Early growth period		生长季节中期 Mid-growing period		生长季节后期 Later growth period	
	红桦 <i>Betulaalbo-sinensis</i>	岷江冷杉 <i>Abies faxoniana</i>	红桦 <i>Betulaalbo-sinensis</i>	岷江冷杉 <i>Abies faxoniana</i>	红桦 <i>Betula albo-sinensis</i>	岷江冷杉 <i>Abies faxoniana</i>
平均温度 AT			0.253(1)	0.328(1)	0.321(1)	0.320(1)
正积温 PAT			0.792(2)	0.705(2)		0.454(2)
负积温 NAT						
冻融循环次数 FSFC						
雪被厚度 SCD						0.575(3).

AT:平均温度 Average temperature;PAT:正积温 Positive accumulated temperature;NAT:负积温 Negative accumulated temperature;FSFC:土壤冻融循环次数 Frequency of soil freeze-thaw cycle;SCD:雪被厚度 Snow cover depth

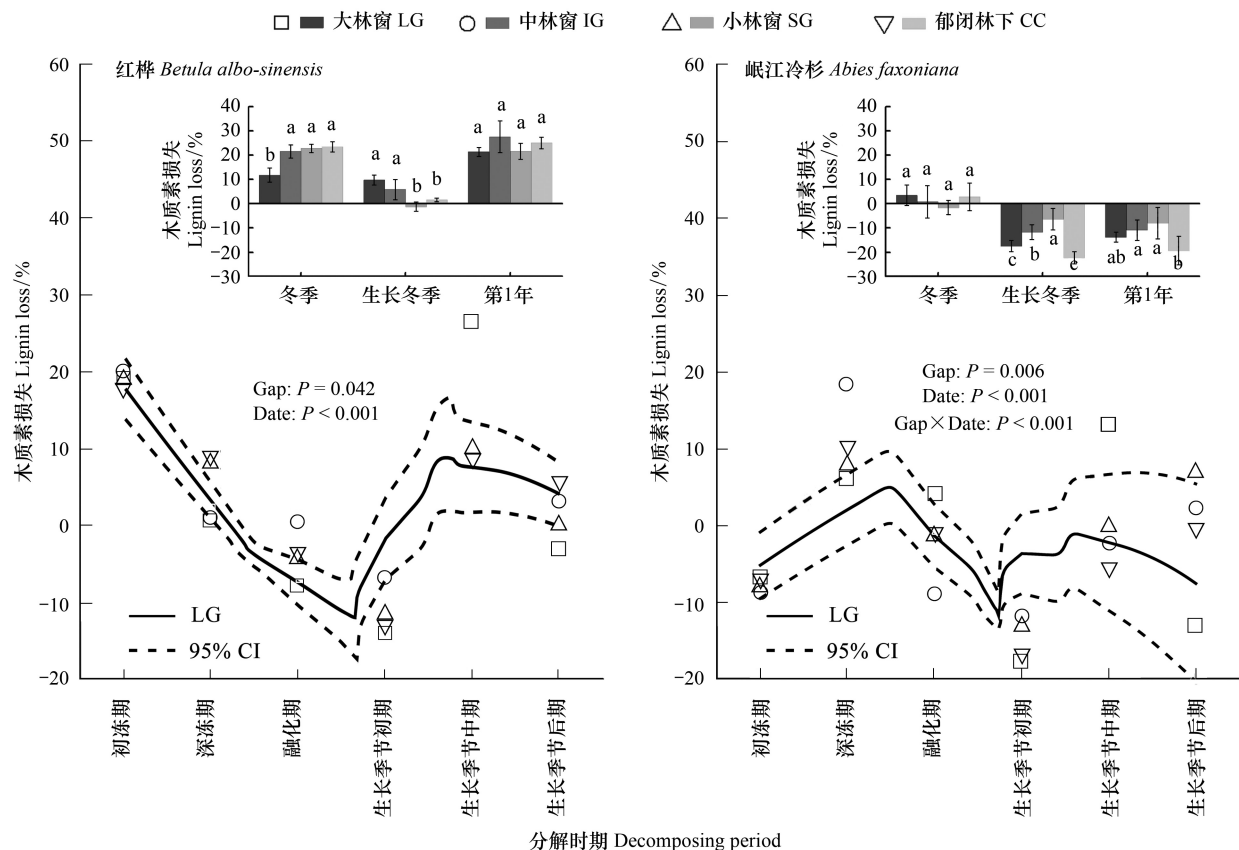


图4 不同面积大小林窗下各时期红桦和岷江冷杉凋落叶的木质素损失率

Fig.4 Lignin loss rates of *Betula albo-sinensis* and *Abies faxoniana* under different sizes of forest gaps at different critical periods

CI, 置信区间 confidence intervals. 不同小写字母表示同一分解时期内不同面积大小林窗下凋落叶木质素损失的差异显著 ($P < 0.05$); 图中数据为平均值 $\pm$ 标准偏差 ($n = 6$); 由于 LOESS 回归拟合的不同面积大小林窗下凋落叶木质素在各分解时期的损失动态类似, 为简便起见, 只选择其中 1 个列出, 如图所示为大林窗下红桦和岷江冷杉凋落叶第一年各时期的木质素降解动态 (平均值 $\pm 95\%$ 置信区间, $n = 6$); 图中斜体文本表示不同采样时期 (Date) 和不同面积大小林窗 (Gap) 以及它们的交互作用 (Gap $\times$ Date) 对凋落叶木质素降解的重复测量方差分析结果

4 讨论

以地震、滑坡等为主要特征的地质灾害正在改变川西高山森林林窗格局^[14], 影响着森林生态系统更新循环以及凋落物的分解过程。本研究表明, 林窗面积大小和分解时间对两种凋落叶的木质素降解均有显著影响。冬季初冻期和融化期两种凋落叶木质素的分解特征表现出降解或富集有随林窗面积减小而减少的趋势, 而与初始假设不完全一致的是, 冬季深冻期大林窗下的两种凋落叶的木质素降解均最低, 生长季节两种凋落叶的木质素降解均在大林窗下表现出最大的富集或降解过程。此外, 逐步回归分析表明, 大部分时期 (深冻期、融化期、生长季节中期和生长季节后期) 平均温度、正积温、负积温以及土壤循环次数对两物种凋落叶的木质素降解有主要影响, 而初冻期和生长季节初期这些环境因子并不是决定两个物种凋落叶木质素降解的主要因素。这表明, 川西高山森林林窗不仅能改变冬季和生长季节的环境因子从而影响凋落叶木质素的降解过程, 而且还能通过改变凋落叶的质量 (quality) 调控整个时期凋落叶木质素的降解过程。

4.1 林窗对冬季凋落叶木质素降解的影响

木质素被普遍认为是凋落物组成成分中相对难以分解的组分^[1, 2, 5], 其含量的多寡显著影响着凋落物的分解过程^[22]。本研究结果发现, 经历了初冻期, 各林窗下红桦凋落叶的木质素含量均减少, 而岷江冷杉凋落叶的木质素含量却明显增加。这与 McClaugherty & Berg 等^[22]的研究结果相似, 即初始木质素含量较高的凋

落叶在分解的初期阶段会表现出木质素的净损失,而含量相对较低的凋落叶其木质素净损失发生前会有一个木质素含量增加的过程。木质素含量增加的可能原因是:凋落叶分解过程中,其组分与微生物作用形成了类似于木质素的酸不溶组分,进而导致凋落叶的“木质素”增加^[23]。此外,在初冻期,雪被的隔热保温环境能维持相对强度的微生物活性^[10-11],因此,两种凋落叶的木质素降解或富集趋势在具备雪被覆盖的林窗下明显高于几乎无雪被的林下。

在深冻期,大林窗下凋落叶的木质素损失均低于其它林窗,这与以下两方面原因有关。一方面,大林窗的雪被不仅形成较早较厚,而且在覆盖期间还具有比中林窗和小林窗更高的雪被密度^[24]。可能由于大林窗的雪被在其形成过程中被逐渐“压实”减弱了环境微生物与外界大气的物质交换能力,不利于有助于凋落叶木质素降解的特有种的生存^[25]而降低了该时期生物因素对其下凋落叶木质素损失的贡献。另一方面,由于小面积林窗和林下凋落叶的木质素在初冻期的降解或富集程度相对较低,而频繁的冻融循环破坏了凋落叶木质素的物理结构,故而较小面积林窗的凋落叶在该时期表现出较大的木质素可降解性^[4]。而在一定程度上代表了冻结程度的负积温^[18]对该时期红桦凋落叶的木质素损失有主要影响,这表明,雪被创造的微环境可能对初始木质素含量较高的凋落叶(表1)在该时期的影响更为明显。

随着温度的回升,在融化期,较厚的雪被在融化过程中能显著增加地表的水分有效性促进土壤生物活性的增强^[26];与此同时,其融化伴随的土壤冻融循环频率的增强也有助于凋落叶木质素结构的进一步物理破坏^[4]。故此,在上述两方面作用的促进下,大、中林窗下两种凋落叶的木质素含量变化在该时期较小林窗和林下大。然而,频繁的冻融循环也能够破碎死亡微生物的细胞释放其细胞内的营养物质供存活下来的土壤生物利用从而影响土壤生物生物量和生物活性^[27]。由于融化期频繁的冻融条件下形成的土壤生物群落对红桦和岷江冷杉两种凋落叶的分解具有选择机制^[28],再加上凋落叶质量(quality)随分解发生变化^[29],故而导致了该时期大林窗和中林窗两种凋落叶木质素的相对降解程度截然相反的结果(图4)。

4.2 生长季节各林窗凋落叶的木质素降解

相比较而言,在生长季节初期,环境温度回暖,覆盖雪被逐渐消失,相对于林下来说,林窗地表能够接收相对较长时间的太阳辐射以及充沛的降水^[17]。该时期各林窗下两种凋落叶的木质素均表现出明显的富集特征可以表明,随着土壤温度的升高,土壤生物群落变得更为丰富^[30-31],促进了凋落叶的分解;同时,凋落叶物质组成发生复杂的变化,形成了大量的酸不溶组分。这不仅影响生长初期凋落叶的分解过程,还对其后续的分解进程也产生重要的影响^[5]。另外,生长季节初期,不同面积大小的林窗内其温度模式迥异(图1,表3),大林窗内具有更为充沛的水分和光照下,土壤生物群落最为丰富^[30-31],故而使两种凋落叶的“木质素”含量增加最多。

生长季节中期,两种凋落叶均在大林窗下表现出最大的木质素损失,且各林窗下与生长季节初期相比两种凋落叶木质素的净损失比例也显著增加。由于该时期两种凋落叶的木质素降解主要受平均温度和正积温影响来看(表3),导致大林窗下凋落叶木质素损失快的因素可能有以下两个方面。首先,生长季节中期强烈的太阳辐射能够促进凋落叶木质素的光降解过程^[6],随着林窗面积的减小太阳辐射强度的减弱可能使这种光降解过程的强度和持续时间依次减少,因此导致木质素的净损失量在该时期随林窗面积的减小而逐渐降低。其次,在该时期,大林窗强烈的太阳辐射可导致地表温度急剧上升(图1,表3)加速土壤表层水分蒸发。相对而言,小林窗和林下郁闭的林冠能够削弱太阳辐射强度,提供的遮阴能够降低其地表温度以及水分蒸发速度^[13]。因此,小型林窗和林下的微环境可能更利于土壤生物群落的稳定^[7]进而对凋落叶的木质素降解过程发挥着作用。另外,在生长季节初期,土壤生物群落丰富度随着林窗面积的减小而升高^[32],导致其“木质素”含量增加比例高于大林窗和中林窗。而与生长季节初期相比较,该时期两种凋落叶木质素的净损失比例较大,因而在上述两方面因素的综合作用下,可能光降解过程对该时期凋落叶木质素的降解过程作用更大^[6]。

生长季节后期,两种凋落叶的木质素降解皆主要受到平均温度的影响表明,太阳辐射强度的逐渐减弱显

著改变着林窗地表生物群落的组成。由于前期太阳辐射强烈(生长季节中期),因此,可能形成了林窗面积越小而越稳定的微环境^[32]。然而在该时期,随着后期季节性冻融时期的到来,雪被的出现又再次保护了较大面积林窗地表的生物群落^[33],而小林窗和林下稳定的生物群落又不得不面临逐渐恶劣的微环境^[34]。再加上该时期木质素的光降解过程可能被削弱^[6],故而微生物作用和光降解过程所占比例随凋落叶物质组成的协同变化,导致大林窗下的凋落叶木质素出现富集。

综上所述,川西亚高山森林不同大小林窗通过对光、温、降水/降雪/降雪的分配形成的温度动态及冻融格局显著影响了两种凋落叶木质素第一年的降解过程。相对于林下,冬季一定厚度的雪被覆盖能够提供相对稳定的微环境维持土壤生物对凋落叶木质素的作用,而生长季节较大面积的林窗能够接收较强的太阳辐射而维持凋落叶木质素的光降解过程。然而,由于凋落叶初始质量的差异,各林窗对两种凋落叶的木质素损失影响在各时期表现出不一致的规律,且经历一年的分解期后,各林窗下红桦凋落叶的木质素的含量有所减少,而各林窗下岷江冷杉凋落叶的木质素含量却有所增加。负积温因子以及土壤冻融循环能够显著影响冬季凋落叶的木质素降解,而生长季节平均温度(太阳辐射)主要影响凋落叶木质素的降解过程。可见,川西亚高山森林频发的地质灾害所带来的不同林窗格局将显著影响该生态系统的碳循环过程,但影响趋势随物种和林窗面积大小的差异而具有明显的差异,有待进一步研究。本研究为深入认识地址灾害频发情景下川西亚高山森林凋落叶分解及其碳循环过程提供了重要的科学依据。

致谢:感谢四川农业大学生态林业研究所徐振锋、刘洋、张丹桔等老师在野外采样及数据分析工作中给予的帮助。

参考文献 (References):

- [1] 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.
- [2] 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): 97-104.
- [3] Berg B. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils. *Forest Ecology and Management*, 2000, 133(1/2): 13-22.
- [4] Wu F Z, Yang W Q, Zhang J, Deng R J. Litter decomposition in two subalpine forests during the freeze-thaw season. *Acta Oecologica*, 2010, 36(1): 135-140.
- [5] 邓仁菊, 杨万勤, 张健, 吴福忠. 季节性冻融期间亚高山森林凋落物的质量变化. *生态学报*, 2010, 30(3): 830-835.
- [6] Austin A T, Ballaré C L. Dual role of lignin in plant litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(10): 4618-4622.
- [7] Zhang Q S, Zak J C. Potential physiological activities of fungi and bacteria in relation to plant litter decomposition along a gap size gradient in a natural subtropical forest. *Microbial Ecology*, 1998, 35(2): 172-179.
- [8] Muscolo A, Sidari M, Mercurio R. Influence of gap size on organic matter decomposition, microbial biomass and nutrient cycle in Calabrian pine (*Pinus laricio*, Poiret) stands. *Forest Ecology and Management*, 2007, 242(2-3): 412-418.
- [9] Denslow J S, Ellison A M, Sanford R E. Treefall gap size effects on above-and below-ground processes in a tropical wet forest. *Journal of Ecology*, 1998, 86(4): 597-609.
- [10] Campbell J L, Mitchell M J, Groffman P M, Christenson L M, Hardy J P. Winter in northeastern North America: a critical period for ecological processes. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2005, 3(6): 314-322.
- [11] Saccone P, Morin S, Baptist F, Bonneville J M, Colace M P, Domine F, Faure M, Geremia R, Lochet J, Poly F, Lavorel S, Clément J 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.
- [12] Henry H A L. Soil freeze-thaw cycle experiments: trends, methodological weaknesses and suggested improvements. *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, 39(5): 977-986.
- [13] Zhang Q S, Liang Y W. Effects of gap size on nutrient release from plant litter decomposition in a natural forest ecosystem. *Canadian Journal of Forest Research*, 1995, 25(10): 1627-1638.
- [14] Yang W Q, Wang K Y, Kellomaki S, Gong H D. Litter dynamics of three subalpine forests in Western Sichuan. *Pedosphere*, 2005, 15(5):

- 653-659.
- [15] 杨万勤, 冯瑞芳, 张健, 王开运. 中国西部 3 个亚高山森林土壤有机层和矿质层碳储量和生化特性. 生态学报, 2007, 27(10): 4157-4165.
- [16] 吴庆贵, 吴福忠, 杨万勤, 谭波, 杨玉莲, 倪祥银, 何洁. 川西高山森林林隙特征及干扰状况. 应用与环境生物学报, 2013, 19(6): 922-928.
- [17] Zhang Q S, Zak J C. Effects of gap size on litter decomposition and microbial activity in a subtropical forest. Ecology, 1995, 76(7): 2196-2204.
- [18] 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.
- [19] 杨玉莲, 吴福忠, 杨万勤, 谭波, 徐振锋, 刘洋, 康丽娜. 雪被去除对川西高山冷杉林冬季土壤水解酶活性的影响. 生态学报, 2012, 32(22): 7045-7052.
- [20] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.
- [21] Vanderbilt K L, White C S, Hopkins O, Craig J A. Aboveground decomposition in arid environments: results of a long-term study in central New Mexico. Journal of Arid Environments, 2008, 72(5): 696-709.
- [22] McLaugherty C, Berg B. Cellulose, lignin and nitrogen concentrations as rate regulating factors in late stages of forest litter decomposition. Pedobiologia, 1987, 30: 101-112.
- [23] Brandt L A, King J Y, Hobbie S E, Milchunas D G, Sinsabaugh R L. The role of photodegradation in surface litter decomposition across a grassland ecosystem precipitation gradient. Ecosystems, 2010, 13(5): 765-781.
- [24] 吴彦. 季节性雪被覆盖对植物群落的影响. 山地学报, 2005, 23(5): 550-556.
- [25] 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.
- [26] Hicks Pries C E, Schuur E A G, Vogel J G, Natali S M. Moisture drives surface decomposition in thawing tundra. Biogeosciences, 2013, 11(3): 1133-1143.
- [27] Schimel J P, Mikan C. Changing microbial substrate use in Arctic tundra soils through a freeze-thaw cycle. Soil Biology and Biochemistry, 2005, 37(8): 1411-1418.
- [28] Berg B, McLaugherty C. Plant Litter: Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration. 3rd ed. Berlin, Heidelberg: Springer, 2014.
- [29] 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.
- [30] 周晓庆, 吴福忠, 杨万勤, 朱剑霄. 高山森林凋落物分解过程中的微生物生物量动态. 生态学报, 2011, 31(14): 4144-4152.
- [31] 谭波. 长江上游不同海拔代表性森林土壤动物对凋落叶分解的影响 [D]. 成都: 四川农业大学, 2013.
- [32] 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.
- [33] Bokhorst S, Bjerke J W, Melillo J, Callaghan T V, Phoenix G K. Impacts of extreme winter warming events on litter decomposition in a sub-Arctic heathland. Soil Biology & Biochemistry, 2010, 42(4): 611-617.
- [34] Freppaz M, Celi L, Marchelli M, Zanini E. Snow removal and its influence on temperature and N dynamics in alpine soils (Vallée d'Aoste, northwest Italy). Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 2008, 171(5): 672-680.

附表 1 不同面积大小林窗各分解时期的土壤平均温度、正积温、负积温和土壤冻融循环次数特征

Additional table 1 Soil average temperature (AT), positive accumulated temperature (PAT), negative accumulated temperature (NAT) and frequency of soil freeze-thaw cycles (FSFC) in each decomposition period under different sizes of forest gaps

林窗类型 Types of gap	环境因子 Environmental factors	初冻期 Onset of soil freezing period	深冻期 Soil freezing period	融化期 Soil thawing period	生长季节初期 Early growth period	生长季节中期 Mid-growing period	生长季节后期 Later growth period
大林窗 Large gap	平均温度 AT	-0.56	-1.39	0.08	9.78	12.51	7.94
	正积温 PAT	93.31	21.52	5.48	439.22	805.77	367.95
	负积温 NAT	-4.63	-172.58	-1.55	-	-	-
	冻融循环次数 FSFC	32.00	29.00	30.00	0.00	0.00	10.00
中林窗 Intermediate gap	平均温度 AT	-1.60	-2.12	3.36	9.40	12.34	5.68
	正积温 PAT	56.34	21.52	172.42	470.16	863.49	284.45
	负积温 NAT	-31.04	-172.02	-0.81	-	-	-0.56
	冻融循环次数 FSFC	32.00	30.00	22.00	1.00	0.00	24.00
小林窗 Small gap	平均温度 AT	-1.98	-2.13	2.15	6.16	11.63	5.66
	正积温 PAT	42.72	36.18	116.70	308.16	814.33	369.38
	负积温 NAT	-63.37	-135.04	-6.86	-	-	-
	冻融循环次数 FSFC	16.00	66.00	24.00	4.00	0.00	9.00
郁闭林下 Closed canopy	平均温度 AT	-2.40	-3.14	0.39	6.04	10.13	4.37
	正积温 PAT	36.96	-	45.04	331.94	740.13	516.04
	负积温 NAT	-59.54	-364.67	-25.08	-	-	-
	冻融循环次数 FSFC	18.00	19.00	33.00	1.00	0.00	4.00

AT, 平均温度 Average temperature; PAT, 正积温 Positive accumulated temperature; NAT, 负积温 Negative accumulated temperature; FSFC, 土壤冻融循环次数 Frequency of soil freeze-thaw cycle