

DOI: 10.5846/stxb201506271308

王微, 伍小刚, 胡凯, 陶建平. 凋落物输入对中亚热带不同森林细根生物量及分布的影响. 生态学报, 2016, 36(11): - .

Wang W, Wu X G, Hu K, Tao J P. Increased litterfall regulates fine root biomass and distribution in three typical forests in subtropical China. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(11): - .

凋落物输入对中亚热带不同森林细根生物量及分布的影响

王微^{1,2}, 伍小刚¹, 胡凯², 陶建平^{1,*}

1 三峡库区生态环境教育部重点实验室 重庆市三峡库区植物生态与资源重点实验室 西南大学生命科学学院, 重庆 400715

2 重庆文理学院林学与生命科学学院, 重庆 402168

摘要: 在全球变化背景下, 植物凋落物输入的改变对森林生态系统地下生态过程具有重要的影响。中亚热带森林中, 细根进入凋落物层生长是一种常见现象, 然而凋落物量的改变对细根生长影响的研究较少。通过对中国中亚热带针叶林、针阔混交林及常绿阔叶林这 3 种典型森林进行地上凋落物添加和去除实验, 研究不同凋落物处理水平下细根生物量、垂直分布及形态特征的变化。结果表明: 与对照 (CK) 相比, 地上凋落物去除 (LR) 分别导致针叶林和针阔混交林细根总生物量显著降低 40.3% 和 37.5%, 而凋落物添加 (LA) 使常绿阔叶林中的细根总生物量明显提高了 19.4%。不同层次的细根生物量对凋落物处理的响应不同, 从针叶林到常绿阔叶林, 凋落物量的改变对细根的垂直分布的影响加剧。LA 处理明显提高常绿阔叶林凋落物层的细根生物量百分比 (相比对照提高了 10.6%) 以及降低 7.5—15 cm 土层的细根生物量百分比 (相比对照降低了 10.4%)。凋落物层中生长的细根生物量和凋落物层厚度呈高度线性相关 ($R^2 = 0.742, P < 0.01$), 并且和凋落物层生物量也呈显著线性相关 ($R^2 = 0.521, P < 0.01$)。3 种森林类型细根的根长密度 (RLD) 和比根长 (SRL) 变化趋势与细根所处的层次紧密相关, 而不同凋落物处理对它们的影响均不明显, 说明细根对养分的获取策略表现为在养分丰富的凋落物层和表土层投资更多的生物量和更活跃的代谢, 而不是改变细根形态的表型可塑性。

关键词: 凋落物处理; 细根生物量; 细根形态; 凋落物层; 亚热带森林

Increased litterfall regulates fine root biomass and distribution in three typical forests in subtropical China

WANG Wei^{1,2}, WU Xiaogang¹, HU Kai², TAO Jianping^{1,*}

1 Key Laboratory of Eco-environments of Three Gorges Reservoir Region (Ministry of Education), Chongqing Key Laboratory of Plant Ecology and Resources of Three Gorges Reservoir Region, School of Life Science, Southwest University, Chongqing 400715, China

2 College of Forestry and Life Science, Chongqing University of Arts and Sciences, Chongqing 402168, China

Abstract: Global change is potentially expected to change the quality and quantity of aboveground litter input, which could affect belowground processes of terrestrial ecosystems. Root proliferation into the litter layer in subtropical forests substantially contributes to net primary production; however, little is known concerning how increased leaf litter input affects the growth of fine roots. A litter manipulation experiment was conducted between August 2013 and August 2014 in nine stands of three different forest types in subtropical China: coniferous forest (CF), coniferous and broad-leaved mixed forest (MF), and evergreen broad-leaved forest (BF). Three treatments, including litter removal (LR), litter addition (LA), and a control (CK) were conducted within 5 m × 5 m plots in a randomized block design in each stand. The

基金项目: 重庆市自然科学基金项目 (cstc2013jcyjA20019); 重庆市教委科学技术研究项目 (KJ131201)

收稿日期: 2015-06-27; **修订日期:** 2015-11-05

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

biomass of fine roots (≤ 2 mm in diameter) in the litter layer and the 0—15 cm soil layer were measured using soil cores; root morphology was also monitored. The results showed that litter removal significantly decreased fine root biomass in CF and MF plots by 40.3% and 37.5%, respectively. Litter addition caused a slight decline in fine root biomass in CF and MF plots, but fine root biomass markedly increased (19.4%) in BF plots. The vertical distribution of fine roots differed according to litter treatments. Because CF to BF correspond to a successional gradient and increasing tree species diversity in subtropical forests, forest floor litter mass and thickness in the litter horizon increased, as did the effects of litter quantity on the vertical distribution of fine roots. Compared to the controls, litter addition plots in the relatively fertile soil of BF, resulted in a significantly higher percentage of fine roots in the litter layer, but a significantly lower percentage at 7.5—15 cm depth in the mineral soil (increase of 10.6% and decrease of 10.4%, respectively). This suggested that the results were a response to a more readily available nutrient source rather than an adaptation to nutrient shortage. Root biomass in the litter layer in the CK and LA plots was strongly related to litter layer depth ($R^2 = 0.742$, $P < 0.01$, linear regression) and total litter biomass ($R^2 = 0.521$, $P < 0.01$, linear regression). Moreover, root length density and specific length of fine roots differed between substrate layers: specific root length was greater in the litter layer than in the mineral soil layer, and root length density was the greatest in the 0—7.5 cm soil layer. However, fine root morphology did not change significantly with addition or removal of litter. Therefore, we suggest that fine roots have a nutrient acquisition strategy that allows uptake of more nutrients from the litter layer or near the surface in shallow soils because of a larger belowground allocation of biomass and a more active metabolism, not because of phenotypic plasticity in fine root morphology.

Key Words: litter manipulation; fine root biomass; root morphology; litter layer; subtropical forest

细根是植物吸收养分和水分的主要器官^[1],在长期进化过程中形成了匹配立地条件的空间分异特征^[2-3],直接影响植物的生长发育和群落的生产力^[4]。在不同的森林生态系统中,细根进入凋落物层生长是一种常见现象^[5-8]。由于凋落物层质量、厚度及养分释放特征不同,生长进入凋落物层的细根生物量常显示出差异^[9-11],合理估算凋落物层中细根的产量是正确理解生态系统细根生产和周转及其在全球碳循环中作用的必需环节,同时为进一步探索根系生长进入凋落物层的过程和机制提供依据。

随着全球气候变化引起的温度上升及世界各地降水分布格局的改变,森林凋落物的数量和质量也随之发生显著变化^[12-13],这将直接影响地下生态系统的养分循环和全球碳循环过程^[14]。凋落物添加和去除试验(DIRT, Detritus input and removal treatments)是一种控制土壤碳输入来源和速率的长期野外试验。凋落物的去除或添加,首先改变了凋落物层的数量、分解速率和有机物含量以及向土壤中的淋溶输入^[15],进而可能影响地下细根的分布、生产及周转。我国的亚热带森林无论在生态系统结构、功能及动态过程等方面都有别于其他气候带森林,对全球变化极其敏感^[16],开展 DIRT 试验将具有十分重要的特色。本文通过对中国西南地区中亚热带 3 种典型森林进行地上凋落物添加和去除实验,探讨细根的生长与地上凋落物输入之间的关系,拟回答如下问题:(1)增加地上凋落物的输入能否促进细根在凋落物层中的生长?较厚的凋落物层能否增加不同层次细根的总量?(2)不同凋落物输入量对细根的垂直分布如何影响?(3)不同凋落物输入量会引起细根形态的改变吗?

1 研究方法

1.1 研究地概况

研究区位于中国重庆市北碚区缙云山自然保护区(29°48′25″—29°51′53″N, 106°20′18″—106°24′42″E),该保护区面积约 14 km²,海拔 180.0—951.5 m。土壤类型为酸性黄壤^[17],气候属典型的亚热带季风湿润性气候,年均气温 13.6 °C,年平均降雨量 1611.8 mm,降雨主要发生在 4—9 月,占全年的 77.2%^[18]。缙云山的顶级地带性植被为常绿阔叶林,针阔混交林作为亚热带常绿阔叶林次生演替序列之一,在缙云山占有相当大的

比例。另外,由于历史人为干扰,以杉木人工林为代表的针叶林在中高海拔(>500 m)以上优势明显,面积占研究区域的30%^[19]。

在2013年4—6月对缙云山进行充分踏查的基础上,于2013年7月在缙云山西北方向地形较平坦(坡度<25°)的林地中随机选取立地条件及群落组成基本一致的3种典型的森林类型:针叶林、针阔混交林和常绿阔叶林(依次表示为CF, MF和BF),分别在每种森林中建立30 m×30 m样地各3处。为了更好的比较凋落物输入对不同群落中细根分布的影响,参考其他研究对针阔混交林的界定^[20-21],研究选择的针阔混交林中,针叶树种的贡献比例为40%—60%。本研究中所选择的针叶林为人工种植35年的杉木林,而针阔混交林及常绿阔叶林皆为天然林。针叶林上层树种主要为杉木(*Cunninghamia lanceolata*),林下覆盖大量的蕨类如里白(*Diplazium glaucum*)、芒萁(*Dicranopteris dichotoma*)、狗脊(*Woodwardia japonica*)和红盖鳞毛蕨(*Dryopteris erythrosora*),另有少量杉木幼苗。针阔混交林中主要上层物种为马尾松(*Pinus massoniana*)和一些常绿阔叶树种,如四川山矾(*Symplocos setchuensis*)、丝栗栲(*Castanopsis rargens*)、四川大头茶(*Gordonia axillaris*)和香樟(*Cinnamomum camphora*)等,中下层物种为这些阔叶树种的幼树、幼苗及一些草本植物如草珊瑚(*Sarcandra glabra*)、淡竹叶(*Lophatherum gracile*)和蕨类植物。常绿阔叶林主要上层物种为四川山矾、光叶山矾(*Symplocos lancifolia*)、薯豆(*Elacocarpus japonicus*)、丝栗栲、润楠(*Machilus pingii*)、黄牛奶树(*Symplocos laurina*)等,林下物种丰富,常见种为作孚茶(*Camellia rosthorniana*)、草珊瑚、杜茎山(*Maesa japonica*)、红果树(*Stranvaesia tomentosa*)、广东珊瑚椒(*Lindera kwangtungensis*)、菱叶冠毛榕(*Ficus gasparriniana* var. *laceratifolia*)、菝葜(*Smilax china*)、淡竹叶及一些蕨类植物。这里“上层物种”指的是乔木树种,而林下层植物指的是一些灌木和草本植物(一般高度不超过2 m)^[22]。样地的基本特征见表1,三种森林类型凋落物层及矿物质土层特性见表2。

1.2 实验设计

在每个样地中分别选择林内地上凋落物、树种组成、长势及大小等相对一致的地方设置5 m×5 m的样方各3个。在样方四周垂直挖壕深0.6 m,切断根系但不移走,并将裸露的根系剪断后插入双层高压聚乙烯膜(LDPE膜,厚度0.12 mm),以减少经由根-菌根网络对样方中养分和水分的供应,同时阻止外围根系向小样方内生长。铺好膜后,壕沟及时回填。2013年8月中旬开始对每样地3个小样方分别进行如下3种处理:(1)地上凋落物去除(Litter removal),将小样方内地上凋落物移除,每月定期去除样方内新近积累的地上凋落物;(2)凋落物添加(Litter addition),首先将处理1中移除的凋落物均匀洒在小样方内,以后每个月将处理1中收集的凋落物等面积均匀洒在加倍处理范围内;(3)对照(Control),即对样方内凋落物不做任何处理。为了量化凋落物层中细根的增殖,在这27个25 m²的样方中随机设置5个0.5 m²方形小区,清除凋落物层后,在小区中部表土层上方放置250 mm×250 mm,孔径为1.5 mm的纱网,对纱网四角及中间固定,然后均匀地在纱网上方填充对应处理的凋落物数量,并做好标记。纱网保证在实验期间无干扰。

1.3 细根收集与特征参数测定

2014年8月,在凋落物处理实验进行一年后,对每个样方采集细根样品。采样时,采用厚0.5 mm,宽10 cm的薄铁皮制成的面积为250 mm×250 mm的正采集框插入到所对应样点的纱网与地表的接触面,测量纱网上方凋落物层的厚度。用锋利的刀片对附着在纱网下方的根系进行小心剥离,将纱网上方的凋落物、细根以及纱网一起收集放入保鲜袋,标号后迅速带回实验室。纱网移除后,另用根钻(内径:10 cm;高:7.5 cm)对样点中部下方0—7.5 cm,7.5—15 cm土层进行连续取样。实验共取凋落物层样品135个,土芯样品270个。在实验室对样品中的细根(≤2 mm)用镊子进行仔细挑选、冲洗。冲洗后的细根根据外形、颜色和弹性区分死根和活根^[9, 11],保留活根(以及新近死亡,但和活根不易区分的根系)。并用根系扫描分析系统Win-RHIZO 2004C(Regent Instruments Inc., Quebec, Canada)对活根的长度进行测定。测定结束后,将所有细根样品置于烘箱内,在60℃下烘干48 h至恒重,分别计算凋落物层和土芯中细根的干重、根长密度(RLD)和比根长(SRL)。从凋落物层样品袋中完全取出根系和纱网后,对各处理凋落物于70℃下烘干48 h至恒重,称量其生物量。

表 1 样地基本特征

Table 1 Site descriptions and plant community properties in each sampled forests

森林类型 Forest type	编号 NO.	地点 Location		方位 Exposure		林分特征 Stand characteristics									
		纬度 Latitude /(°) N	经度 Longitude /(°) E	海拔 Altitude/m	坡向 Aspect	坡度 Slope/(°)	林分密度 Stand density/ (stem/hm ²)	平均胸径 Average DBH /cm	平均树高 Average tree height /m	上层木 Overstorey			林下层 Understorey		
										SR	H'	J'	SR	H'	J'
CF	1	29°49'37"	106°22'34"	901	NW	22°	1832	15.9 (5.7—18.2)	16.0 (4.0—22.0)	3	0.542	0.494	8	1.754	0.843
	2	29°49'47"	106°22'21"	798	NW	23°	2306	12.3 (3.2—18.8)	12.9 (3.2—21.0)	5	0.985	0.612	24	1.252	0.394
	3	29°50'35"	106°22'41"	701	NW	27°	2198	11.5 (3.2—20.1)	12.0 (2.0—22.0)	4	0.948	0.684	14	1.193	0.452
MF	1	29°50'10"	106°22'37"	714	NW	9°	2450	13.8 (4.5—48.9)	11.8 (4.0—27.0)	8	1.529	0.735	18	2.013	0.697
	2	29°50'25"	106°22'35"	722	N	13°	2847	14.5 (3.6—36.9)	9.4 (2.0—29.0)	10	1.919	0.834	21	2.246	0.738
	3	29°50'41"	106°22'56"	643	NW	5°	2086	16.3 (3.8—30.3)	12.9 (5.0—23.0)	12	1.476	0.594	16	1.676	0.605
BF	1	29°49'32"	106°22'16"	836	NW	0°	2778	12.3 (3.2—39.8)	6.1 (2.0—23.0)	14	2.152	0.815	47	2.512	0.652
	2	29°49'53"	106°22'43"	831	N	13°	2959	9.2 (3.8—31.4)	7.9 (2.0—19.0)	16	2.227	0.803	37	2.761	0.765
	3	29°50'31"	106°22'37"	679	NW	24°	2090	13.7 (3.5—29.4)	9.8 (2.0—30.0)	7	1.537	0.79	16	2.303	0.543

NW 和 N 代表坡向为西北 northwest 和北 north; SR: 物种丰富度 species richness; H': 香农-威纳指数 Shannon index; J': 均匀度指数 evenness; CF: 针叶林 coniferous forest; MF: 针阔混交林 coniferous and broad-leaved mixed forest; BF: 常绿阔叶林 evergreen broad-leaved forest; 括号内的数据为每个林分中树木胸径或树高的变化范围

表 2 三种森林类型凋落物层及矿质土层基本特性

Table 2 Characteristics of litter and mineral soil layers in the three forest types (mean±SE, $n = 15$)

森林类型 Forest type	层次 Layer	含水量 Moisture content/%	容重 Bulk density/ (g/cm ³)	总碳 Total C/ (mg/g)	总氮 Total N/ (mg/g)	碳氮比 C/N ratio
CF	L	47.15±4.03	0.30±0.06	145.44±19.58	7.55±1.45	19.86±1.51
	M1	19.36±1.73	1.16±0.08	24.26±5.59	1.67±0.43	14.80±0.54
	M2	17.67±1.11	1.20±0.04	15.10±4.03	1.15±0.35	13.70±1.07
MF	L	30.18±1.58	0.34±0.03	163.76±50.17	8.62±2.48	18.84±0.93
	M1	17.28±0.69	1.19±0.05	35.90±8.97	2.17±0.43	16.11±1.33
	M2	19.03±2.12	1.29±0.04	17.49±1.33	1.13±0.12	15.58±0.47
BF	L	36.21±4.56	0.20±0.01	230.79±34.35	12.89±1.33	17.85±1.86
	M1	18.36±3.28	0.96±0.06	49.96±8.35	3.43±0.34	14.35±1.19
	M2	19.03±2.12	1.14±0.07	22.69±4.59	1.75±0.24	12.69±1.12

CF: 针叶林 coniferous forest; MF: 针阔混交林 coniferous and broad-leaved mixed forest; BF: 常绿阔叶林 evergreen broad-leaved forest; L: 凋落物层 litter layer; M1: 0—7.5 cm 矿质土层 mineral soil layer; M2: 7.5—15 cm 矿质土层 mineral soil layer

1.4 数据处理

不同森林类型、凋落物处理对不同层次中细根生物量的影响采用重复测量方差分析 (repeated measure ANOVA), 其中取样层次为组内因子。同一森林, 相同取样层次, 不同凋落物处理对细根生物量、生物量百分比以及细根形态参数的影响采用单因素方差分析 (One-way ANOVA), 并进行均值间最小差异显著性 (LSD) 检验。数据分析之前, 不同层次的每组数据经 Shapiro-Wilk Test 检验均服从或近似正态分布。为满足方差齐性要求, 部分数据通过 Ln 转换后再进行分析。对凋落物层的厚度、凋落物现存量与生长进入该层的细根生物量之间的关系采用 Pearson 相关分析, 进行线性回归拟合, 采用双尾显著性检验 ($\alpha = 0.05$)。由于凋落物去除处理中, 凋落物层的厚度及现存量都非常小, 在分析时不考虑。所有的统计分析均使用 SPSS 22.0 软件 (IBM, Chicago, USA)。绘图在 Origin9.1 中完成。

2 结果与分析

2.1 不同凋落物处理水平下的细根生物量

森林类型、凋落物处理、取样层次及其交互作用均对细根生物量有显著影响 ($P < 0.05$, 表 3)。与对照相比, 凋落物去除 (LR) 显著降低了针叶林 (CF) 和针阔混交林 (MF) 中的细根总生物量 (分别降低 40.3% 和 37.5%), 凋落物添加 (LA) 也使针叶林和针阔混交林中的细根总生物量略有下降, 但导致常绿阔叶林 (BF) 中的细根总生物量明显提高了 19.4% (图 1)。

不同层次的细根生物量对地上凋落物处理的响应不同。三种森林中, 凋落物层的细根生物量均在 LA 样方中最大, 其中常绿阔叶林凋落物层细根生物量为 36.27 g/m^2 , 显著高于 CK 样方; 而 LR 处理条件下的该层中定殖的细根生物量最低 ($0.69\text{—}5.78 \text{ g/m}^2$), 显著低于 CK 和 LA 样方 ($P < 0.05$, 图 2)。相比 CK 样方, 凋落物添加和去除处理对针叶林和针阔混交林的 0—15 cm 矿质土层中细根生物量无显著影响, 但对常绿阔叶林影响显著, 凋落物去除处理显著降低了阔叶林中 M1 层 (0—7.5 cm) 细根生物量, 而凋落物添加处理显著降低了 M2 层 (7.5—15 cm) 的细根生物量 (图 2c)。

2.2 不同凋落物处理水平下的细根的垂直分布

凋落物添加和去除在一定程度上改变了群落中不同层次细根生物量的分配。针叶林中各层细根生物量占总生物量 (从凋落物层到 0—15 cm 矿质土层) 的百分比在不同凋落物处理水平下有一定波动, 但和 CK 相比无显著差异。而 LR 处理明显增加针阔混交林 M1 层和降低 M2 层的细根生物量百分比 (分别提高 13.25% 和降低 11.74%)。对于常绿阔叶林, LA 处理则明显提高 L 层的细根生物量百分比以及降低 M2 层的细根生物量百分比 (分别提高 10.58% 和降低 10.43%) (图 3)。

表3 森林类型、凋落物处理和取样层次对细根生物量的重复测量方差分析

Table 3 Results of repeated measures ANOVA on effects of forest type, litter treatments and substrate layer on fine root biomass

变异来源 Variation source	df	F	P	变异来源 Variation source	df	F	P
SL	2	287.991	0.000 ***	SL×LT	4	7.631	0.000 ***
FT	2	58.594	0.000 ***	FT×LT	4	2.749	0.031
LT	2	13.736	0.000 ***	SL×FT×LT	8	4.245	0.000 ***
SL×FT	4	9.233	0.000 ***				

SL:基质层次 Substrate layer; FT:森林类型 Forest type; LT:凋落物处理 Litter treatment; *, **, $P < 0.01$, $n = 15$

2.3 不同凋落物处理水平下的细根形态

不同凋落物处理对3种森林中细根形态的影响不明显。在凋落物去除条件下,3种森林类型中L层的细根 *RLD* 值均达最大,但未显著高于 CK 和 LA 样方,在 M2 层中, *RLD* 值均为最小,但也未显著低于 CK 和 LA 样方(针叶林除外)(图4)。凋落物去除能显著增加针阔混交林中 M1 层细根的 *SRL* 值,但总体上 *SRL* 对凋落物处理也不敏感(图4)。细根形态指标参数 *RLD* 和 *SRL* 更明显的变化趋势与其所处的层次有关。三种森林类型中,L层均具有最大的 *SRL* 值(11.71—27.10 m/g),M1层均具有最大的细根 *RLD* 值(3779.61—7379.03 m/m³),但凋落物处理在一定程度上改变了细根形态在垂直层次上的变化。

2.4 细根生物量与凋落物量的关系

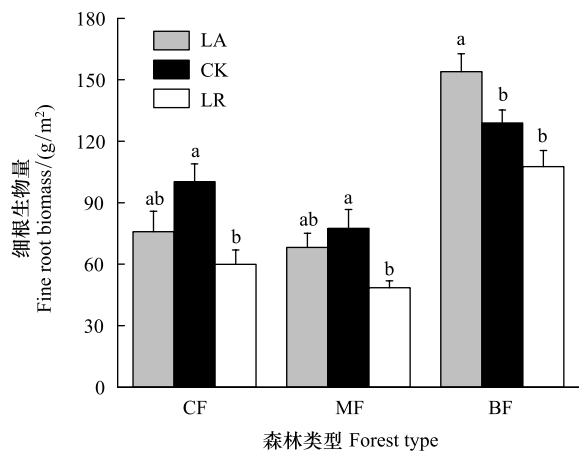
从针叶林到常绿阔叶林,凋落物层的厚度和凋落物生物量均呈递增趋势,在 CK 样方中,凋落物层的平均厚度分别为 2.4 cm, 3.5 cm 和 7.6 cm; 平均凋落物生物量分别为 2403.24 g/m², 2751.33 g/m² 和 3613.37 g/m²。3种森林中,LA 样方的平均凋落物层厚度(6.5 cm)和凋落物层生物量(3535.7 g/m²)均显著高于 CK 样方(平均凋落物层厚度为 4.5 cm, $P < 0.001$; 平均凋落物层

生物量为 2922.6 g/m²; $P < 0.01$)。在 CK 和 LA 样方中,凋落物层中生长的细根生物量和凋落物层厚度呈高度线性相关($R^2 = 0.742$, $P < 0.01$),并且和凋落物层生物量也呈显著线性相关($R^2 = 0.521$, $P < 0.01$)(图5)。另外,在凋落物添加处理下,细根在凋落物层的生物量和在 0—7.5 cm 矿质土层中的生物量呈极显著正相关($r = 0.517$, $P < 0.001$),但和 7.5—15 cm 土层中的生物量无相关性;在凋落物去除处理下,细根在凋落物层的生物量和在 0—7.5 cm 及 7.5—15 cm 矿质土层中的生物量均呈一定正相关(分别为 $r = 0.648$, $P < 0.001$; $r = 0.376$, $P < 0.05$)。

3 讨论与结论

3.1 凋落物处理对不同森林类型中细根生物量的影响

凋落物输入可刺激土壤中现存有机质的分解,进而改变土壤养分的可利用性和对植物的养分供应^[23]。本研究中不同凋落物处理引起森林地下系统细根生物量的差异,显示地上凋落物的数量变化对细根的觅养行为产生影响。不同森林类型,凋落物处理对细根生物量的影响不同。同一气候条件下,森林类型是影响凋落

图1 三种森林类型中不同凋落物处理水平下的细根总生物量(平均值±标准误, $n = 15$)Fig. 1 The total fine root biomass in all layers in litter manipulation plots of three forest types (mean ± SE, $n = 15$)

CF:针叶林 coniferous forest; MF:针阔混交林 coniferous and broad-leaved mixed forest; BF:常绿阔叶林 evergreen broad-leaved forest; LA:凋落物添加 litter addition; CK:对照 control; LR:凋落物去除 litter removal; L:凋落物层 litter layer; M1:0—7.5 cm 矿质土层 mineral soil layer; M2:7.5—15 cm 矿质土层 mineral soil layer; 小写字母代表着同一森林类型不同凋落物处理间的差异($P < 0.05$)

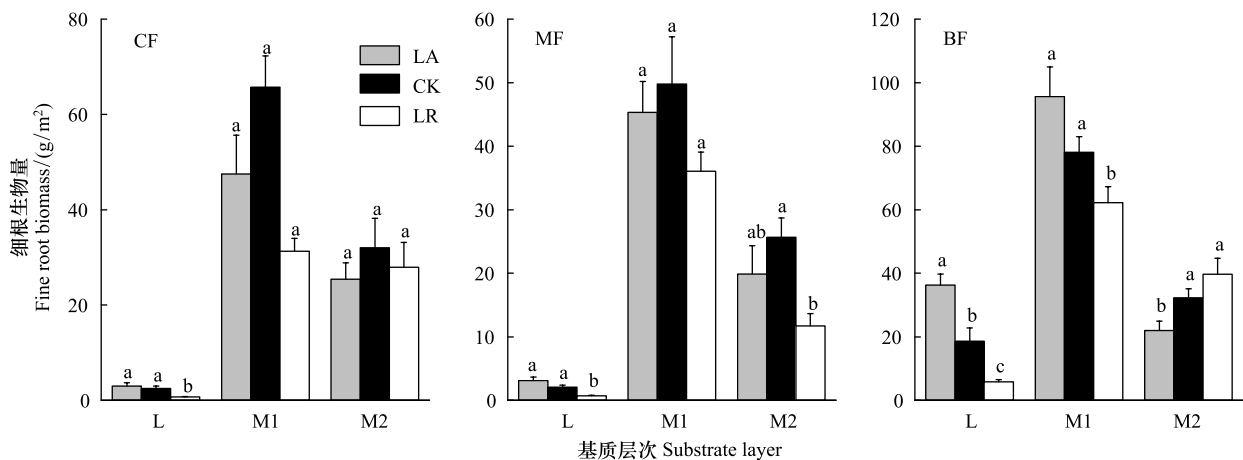


图2 三种森林类型中不同凋落物处理水平下不同层次中的细根生物量(平均值±标准误差, $n=15$)

Fig.2 The fine root biomass in different substrate layers in litter manipulation plots of three forest types (mean±SE, $n=15$)

物量的主要因素,凋落物量随树种组成、密度的不同而变化^[24]。本研究所调查的三种森林类型,从针叶林到常绿阔叶林,凋落物层的厚度和凋落物生物量均呈递增趋势,与前人在本地开展的研究结果一致^[25-26]。针阔混交林及常绿阔叶林树种组成多样且林分密度大,且阔叶树种的叶面积和质量均远大于针叶树,因此凋落物量显著高于针叶林。随着群落物种多样性的不断丰富,一方面极大地提高了凋落物的物质来源和质量,另一方面群落垂直层次趋向复杂也使得立地微气候显著改善,进而间接对凋落物分解产生影响^[27]。已有研究表明森林植物吸收的养分中,90%以上的氮和磷、60%以上的矿质元素都来自于凋落物归还土壤的养分再循环^[28]。杉木、马尾松等针叶树种的叶片厚革质,角质层发达,含有较多的难分解成分(纤维素、木质素和单宁等),C/N比较高^[29-30],不利于淋溶作用、微生物分解和土壤动物的机械破碎等作用的发生,而阔叶树种凋落物的难分解成分相对较低,一般认为其分解速率高于针叶树种^[31-32]。另外,郭平等对缙云山的研究也发现常绿阔叶林的分解也快于针阔混交林(年分解常数分别为0.31和0.24)^[26]。常绿阔叶林凋落物量大且易分解,归还土壤的养分含量多,因此土壤N含量最高,本研究显示同一土壤层次,常绿阔叶林土壤总N含量依次高于针阔混交林和针叶林(见表2)。

细根生物量的多少是植物对土壤资源有效性的反应以及地上光合产物在地下分配的最终体现^[33]。在美国 Harvard 森林和 Andrews 森林,添加凋落物显著地增加了凋落物层淋溶的可溶性有机物浓度^[34]。在热带森林中,存在明显的高分解有机质层(O_a 层),在其上常形成大量的根垫。另外,细根除在 O_a 层和 O_e 层(半分解有机质层)聚集外,我们还发现在常绿阔叶林内新近增加的新鲜凋落叶中,细根也能快速响应,这可能和取样时间有关。森林中凋落物的产生和细根的生长均有很强的季节性。中国亚热带地区常绿阔叶林凋落物的凋落高峰常发生在雨季初期(4、5月)和雨季末期(8、9月)^[35-36],针叶林和针阔混交林年凋落量的最大值常出现在11月份^[37],而活根生物量在各演替阶段皆于7月达到最大值^[38]。取样的阶段在雨季末期,细根进入快速生长阶段,且此时缙云山温度较高(7、8月日平均最高气温 35°C 以上),常绿阔叶林中细根的生物量动态和雨

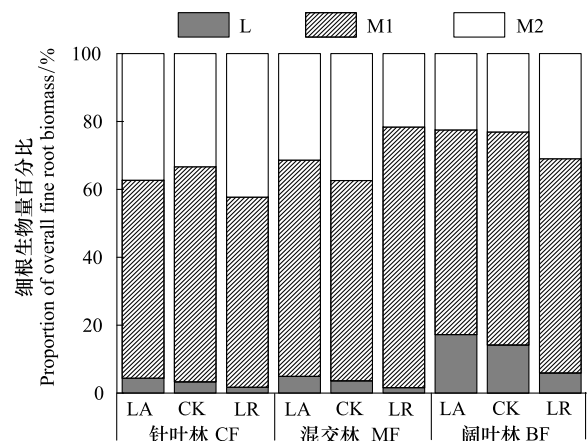


图3 三种森林类型中不同凋落物处理水平下的细根生物量垂直分配比例

Fig.3 The vertical distribution of fine roots as a percentage of the overall root biomass in litter manipulation plots in three forest types

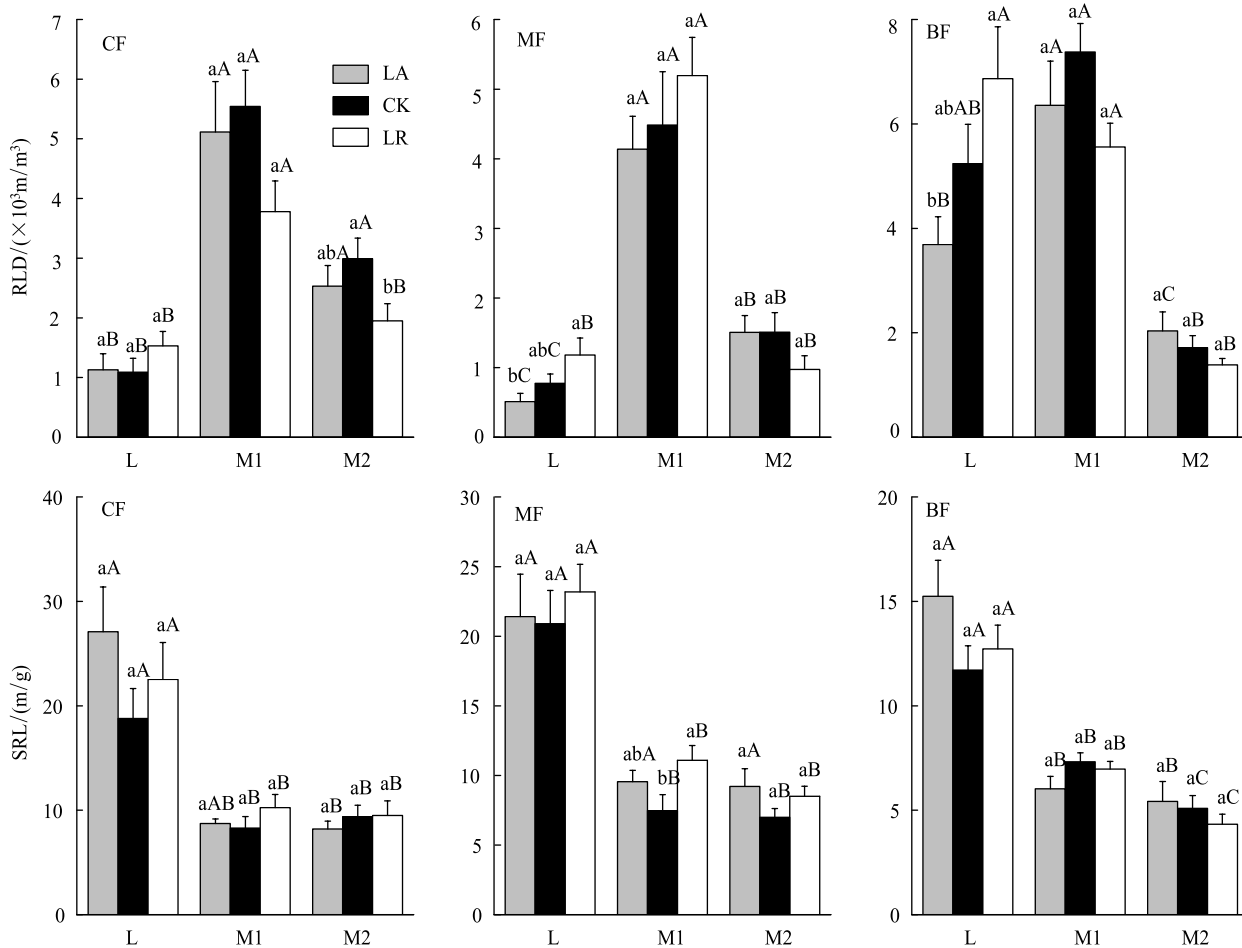


图4 三种森林类型中不同凋落物处理水平下不同层次中的细根形态特征(平均值 $\pm$ 标准误, $n=15$)

Fig.4 Root length density (a,b,c) and specific root length (d,e,f) in different substrate layers in litter manipulation plots of three forest types (mean $\pm$ SE, $n=15$)

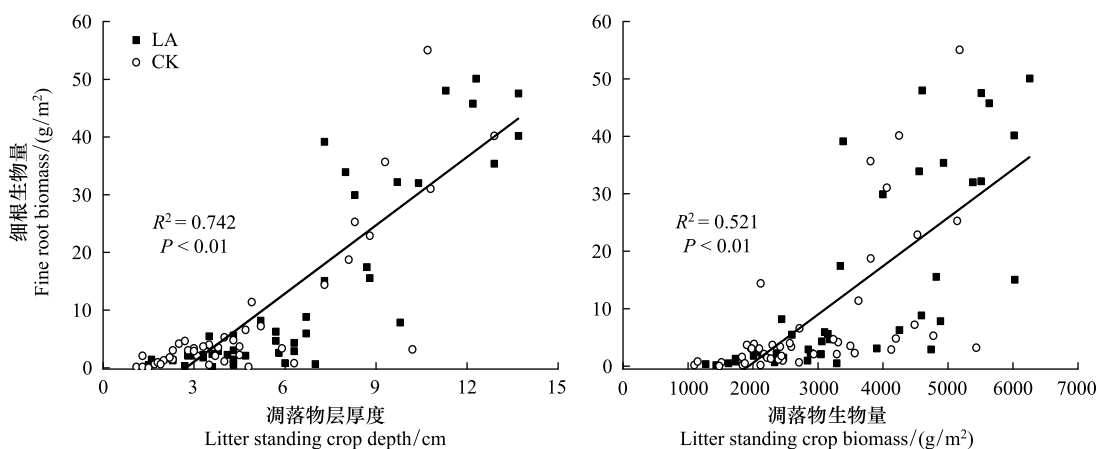


图5 凋落物层细根生物量与凋落物层厚度及生物量间的关系 ($n=90$)

Fig.5 Relationship between the fine root biomass in litter layer and the mean depth (a) and biomass (b) of the litter standing crop in litter addition plots and control plots in three forest types ($n=90$)

季凋落物分解格局紧密相连,表明该群落类型凋落物层在分解过程中的养分释放对细根生长起到促进作用。

3.2 凋落物处理对不同林型中细根垂直分布的影响

生物量表征着根系的广布性^[39],也反映了植物对土壤资源的竞争能力^[40]。在中亚热带森林中,细根生物量主要集中在土壤中上层(0—20 cm),约占总生物量的 80%^[38]。所取样的层次为凋落物层及 0—15 cm 矿质土层,能够反映细根的垂直分布格局。获取的细根主要为林下层植物根系,如一些灌木树种、草本植物以及占很大一部分的乔木树种幼苗的根系。乔木树种幼苗生长旺盛,能产生大量的细根进行生长代谢,这些细根均聚集在分解中的凋落物层及浅土层。凋落物添加和去除在一定程度上改变了森林中不同层次细根生物量的分配,并且随着森林演替的进程及群落物种组成的复杂程度,从针叶林到阔叶林,凋落物量的改变对细根的垂直分布的影响也加剧,说明针阔混交林和常绿阔叶林中植物能调整其细根的垂直分布格局,将更多的细根分配到营养丰富的表层土壤。与前人对中亚热带森林土壤及凋落物层养分含量的研究相比^[41-45],研究的 3 种森林的初始土壤 N 含量和凋落物层 N 含量均在平均值范围内,特别是常绿阔叶林土壤 N 含量(1.75—3.43 mg/g),高于该地同类森林的研究(0.66—3.01 mg/g)^[41,45],但远低于凋落物层 N 含量(12.89 mg/g),可认为细根生长进入凋落物层是对该层具有更易获得的水分和持续供应养分的响应,而不是作为一种对低的土壤养分的适应。进一步分析显示凋落物层中生长的细根生物量以及凋落物层生物量呈显著线性相关,这与对热带山地湿润森林中凋落物层厚度与该层细根生物量的相关性研究结果一致^[6,10],表明增加地上凋落物的输入能够促进亚热带森林细根在凋落物层中的生长。

细根增加在凋落物层的生物量分配对养分源作出响应,通常通过减少在深层土壤中的生物量来补偿^[6]。在我们的研究中,这种现象不明显,无论凋落物的添加与否,细根在凋落物层的生物量均和 0—7.5 cm 矿质土层中的生物量呈显著正相关,与 7.5—15 cm 矿质土层中的生物量相关性不明显。在凋落物层中,细根直接获取分解的有机质的养分,生长在和凋落物层紧密相连的表土层中的细根进一步拦截了凋落物淋溶过程可能导致的潜在养分损失,而亚土层中生长的细根对养分的变化响应不迅速。

3.3 凋落物处理对细根形态的影响

可塑性是细根对土壤有效资源响应的主要机制之一。许多研究表明,当土壤资源有效性增加时,分配到地下的碳增加,细根会通过增加根长密度或改变根系形态特征来提高对土壤养分和水分的吸收能力^[46]。根长密度(RLD)是指单位土体中根系的长度,可以表示植物对从凋落物层到矿质土层空间与养分资源的分享比例,并反映植物竞争能力的大小^[47]。比根长(SRL)影响细根对土壤养分的获取能力,是衡量根吸收和消耗比值的指标^[48]。土壤资源养分有效性,将直接影响细根比根长,如土壤 N 有效性的增加会导致细根比根长下降^[49]。本研究中,三种森林细根的 RLD 和 SRL 变化趋势与细根所处的层次紧密相关,而不同凋落物处理对它们的影响均不明显,但在一定程度上能改变细根形态在垂直层次上的变化。因此,我们认为,细根对养分的获取策略表现为在养分丰富的凋落物层和表土层投资更多的生物量和更活跃的代谢,但不是改变细根形态的表型可塑性。

致谢: Cornelissen J H C 博士润色英文摘要,刘宏伟、柴捷为野外实验提供帮助,特此致谢。

参考文献(References):

- [1] Pregitzer K S, Hendrick R L. Fine root architecture of nine North American trees. *Journal of Ecology*, 2002, 72(2): 293-309.
- [2] Ugawa S, Miura S, Iwamoto K, Kaneko S, Fukuda K. Vertical patterns of fine root biomass, morphology and nitrogen concentration in a subalpine fir-wave forest. *Plant and Soil*, 2010, 335(1/2): 469-478.
- [3] Wang R L, Cheng R M, Xiao W F, Feng X H, Liu Z B, Wang X R, Wang Z B. Spatial heterogeneity of fine root biomass of *Pinus massoniana* forests in the Three Gorges Reservoir Area, China. *Forest Science and Practice*, 2013, 15(1): 13-23.
- [4] Hendrick R L, Pregitzer K S. Patterns of fine root mortality in two sugar maple forests. *Nature*, 1993, 361(6407): 59-61.
- [5] Subke J, Hahn V, Battipaglia G, Linder S, Buchmann N, Cotrufo M F. Feedback interactions between needle litter decomposition and rhizosphere

- activity. *Oecologia*, 2004, 139(4): 551-559.
- [6] Sayer E J, Tanner E V J, Cheesman A W. Increased litterfall changes fine root distribution in a moist tropical forest. *Plant and Soil*, 2006, 281(1/2): 5-13.
- [7] Achat D L, Bakker M R, Trichet P. Rooting patterns and fine root biomass of *Pinus pinaster* assessed by trench wall and core methods. *Journal of Forest Research*, 2008, 13(3): 165-175.
- [8] Hodge A, Helgason T, Fitter A H. Nutritional ecology of arbuscular mycorrhizal fungi. *Fungal Ecology*, 2010, 3(4): 267-273.
- [9] Hertel D, Leuschner C, Höltscher D. Size and structure of fine root systems in old-growth and secondary tropical montane forests (Costa Rica). *Biotropica*, 2003, 35(2): 143-153.
- [10] Höltscher D, Dunker B, Harbusch M, Corre M. Fine root distribution in a lower montane rain forest of panama. *Biotropica*, 2009, 41(3): 312-318.
- [11] Persson H Å, Stadenberg I. Fine root dynamics in a Norway spruce forest (*Picea abies* (L.) Karst) in eastern Sweden. *Plant and Soil*, 2010, 330(1/2): 329-344.
- [12] Raich J W, Russell A E, Kitayama K, Parton W J, Vitousek P M. Temperature influences carbon accumulation in moist tropical forests. *Ecology*, 2006, 87(1): 76-87.
- [13] Xu S, Liu L, Sayer E J. Variability of aboveground litter inputs alters soil physicochemical and biological processes: a meta-analysis of litterfall-manipulation experiments. *Biogeosciences Discussions*, 2013, 10(3): 5245-5272.
- [14] 陈玉平, 吴佳斌, 张曼, 杨智杰, 陈光水. 枯落物处理对森林土壤碳氮转化过程影响研究综述. *亚热带资源与环境学报*, 2012, 7(2): 84-94.
- [15] Sayer E J. Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biological Reviews*, 2006, 81(1): 1-31.
- [16] 黄锦学, 凌华, 杨智杰, 卢正立, 熊德成, 陈光水, 杨玉盛, 谢锦升. 中亚热带细柄阿丁枫和米楮群落细根的生产和死亡动态. *生态学报*, 2012, 32(14): 4472-4480.
- [17] 钟章成. 常绿阔叶林生态学研究. 重庆: 西南师范大学出版社, 1988: 1-49.
- [18] 覃芳华, 王彬, 王云琦, 孙素琪, 刘李紫渊, 于雷. 重庆缙云山三种典型林分穿透水和树干茎流中氮素特征研究. *土壤通报*, 2014, 45(4): 884-891.
- [19] 徐少君, 曾波, 苏晓磊, 类淑桐, 刘建辉. 基于 RS/GIS 的重庆缙云山自然保护区植被及碳储量密度空间分布研究. *生态学报*, 2012, 32(7): 2174-2184.
- [20] Brassard B W, Chen H Y H, Cavard X, Laganière J, Reich P B, Bergeron Y, Paré D, Yuan Z Y. Tree species diversity increases fine root productivity through increased soil volume filling. *Journal of Ecology*, 2013, 101(1): 210-219.
- [21] MacPherson D M, Lieffers V J, Blenis P V. Productivity of aspen stands with and without a spruce understory in Alberta's boreal mixedwood forests. *The Forestry Chronicle*, 2001, 77(2): 351-356.
- [22] Burrascano S, Sabatini F M, Blasi C. Testing indicators of sustainable forest management on understorey composition and diversity in southern Italy through variation partitioning. *Plant Ecology*, 2011, 212(5): 829-841.
- [23] 马川, 董少锋, 莫江明. 鼎湖山马尾松林凋落物分解对凋落物输入变化的响应. *生态环境学报*, 2012, 21(4): 647-653.
- [24] Facelli J M, Pickett S T A. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review*, 1991, 57(1): 1-32.
- [25] 刘玉成, 钟章成. 缙云山自然保护区植被概况 // 钟章成. 常绿阔叶林生态学研究. 重庆: 西南师范大学出版社, 1988: 315-326.
- [26] 郭平, 王云琦, 王玉杰, 张会兰, 王冉, 刘春霞. 酸雨背景下缙云山典型林分凋落物量和营养元素含量及其释放特征. *生态学杂志*, 2013, 32(9): 2339-2346.
- [27] Hättenschwiler S, Tiunov AV, Scheu S. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2005, 36: 191-218.
- [28] Chapin III F S, Matson P A, Mooney H A. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. New York: Springer-Verlag, 2002: 238-238.
- [29] 郭培培, 江洪, 余树全, 马元丹, 窦荣鹏, 宋新章. 亚热带 6 种针叶和阔叶树种凋落物分解比较. *应用与环境生物学报*, 2009, 15(5): 655-659.
- [30] 胡亚林, 汪思龙, 黄宇, 于小军. 凋落物化学组成对土壤微生物学性状及土壤酶活性的影响. *生态学报*, 2015, 25(10): 2662-2668.
- [31] Ge X G, Zeng L X, Xiao W F, Huang Z L, Geng X S, Tan B W. Effect of litter substrate quality and soil nutrients on forest litter decomposition: a review. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(2): 102-108.
- [32] 宋影, 辜夕容, 严海元, 毛文韬, 吴雪莲, 万宇轩. 中亚热带马尾松林凋落物分解过程中的微生物与酶活性动态. *环境科学*, 2014, 35(3): 1151-1158.
- [33] Eissenstat D M, Yanai R D. The ecology of root lifespan. *Advances in Ecological Research*, 1997, 27: 1-60.

- [34] Lajtha K, Crow S E, Yano Y, Kaushal S S, Sulzman E, Sollins P, Spears J D H. Detrital controls on soil solution N and dissolved organic matter in soils: a field experiment. *Biogeochemistry*, 2005, 76(2): 261-281.
- [35] 官丽莉, 周国逸, 张德强, 刘菊秀, 张倩媚. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林凋落物量 20 年动态研究. *植物生态学报*, 2004, 28(4): 449-456.
- [36] 郭婧, 喻林华, 方晰, 项文化, 邓湘雯, 路翔. 中亚热带 4 种森林凋落物量、组成、动态及其周转期. *生态学报*, 2015, 35(14): 4668-4677.
- [37] 徐旺明, 闫文德, 李洁冰, 赵晶, 王光军. 亚热带 4 种森林凋落物量及其动态特征. *生态学报*, 2013, 33(23): 7570-7575.
- [38] 曾凡荣, 施家月, 阎恩荣, 张仁良, 王希华. 天童常绿阔叶林次生演替过程中细根的生物量动态. *华东师范大学学报: 自然科学版*, 2008, (6): 56-62.
- [39] Wijesinghe D K, John E A, Beurskens S, Hutchings M J. Root system size and precision in nutrient foraging: responses to spatial pattern of nutrient supply in six herbaceous species. *Journal of Ecology*, 2001, 89(6): 972-983.
- [40] 王庆成, 程云环. 土壤养分空间异质性与植物根系的觅食反应. *应用生态学报*, 2004, 15(6): 1063-1068.
- [41] 刘鸿雁, 黄建国. 缙云山森林群落次生演替中土壤理化性质的动态变化. *应用生态学报*, 2005, 16(11): 2041-2046.
- [42] 路翔, 项文化, 刘聪. 中亚热带 4 种森林类型土壤有机碳氮贮量及分布特征. *水土保持学报*, 2012, 26(3): 169-173.
- [43] 路翔, 项文化, 任辉, 彭长辉. 中亚热带四种森林凋落物及碳氮贮量比较. *生态学杂志*, 2012, 31(9): 2234-2240.
- [44] 马文济, 赵延涛, 张晴晴, Arshad A, 史青茹, 阎恩荣. 浙江天童常绿阔叶林不同演替阶段地表凋落物的 C:N:P 化学计量特征. *植物生态学报*, 2014, 38(8): 833-842.
- [45] 陈光升, 钟章成. 重庆缙云山常绿阔叶林群落物种多样性与土壤因子的关系. *应用与环境生物学报*, 2004, 10(1): 12-17.
- [46] Meinen C, Hertel D, Leuschner C. Biomass and morphology of fine roots in temperate broad-leaved forests differing in tree species diversity: Is there evidence of below-ground overyielding? *Oecologia*, 2009, 161(1): 99-111.
- [47] Livesley S J, Gregory P J, Buresh R J. Competition in tree row agroforestry systems. 1. Distribution and dynamics of fine root length and biomass. *Plant and Soil*, 2000, 227(1/2): 149-161.
- [48] Ostonen I, Püttsepp Ü, Biel C, Alberton O, Bakker M R, Lohmus K, Majdi H, Metcalfe D, Olsthoorn A F M, Pronk A, Vanguelova E, Weih M, Brunner I. Specific root length as an indicator of environmental change. *Plant Biosystems*, 2007, 141(3): 426-442.
- [49] 刘金梁, 梅莉, 谷加存, 全先奎, 王政权. 内生长法研究施氮肥对水曲柳和落叶松细根生物量和形态的影响. *生态学杂志*, 2009, 28(1): 1-6.