

DOI: 10.5846/stxb201509091861

武启骞, 王传宽, 张全智. 6 种温带森林凋落量年际及年内动态. 生态学报, 2017, 37(3): 760-769.

Wu Q Q, Wang C K, Zhang Q Z. Inter- and intra-annual dynamics in litter production for six temperate forests. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(3): 760-769.

6 种温带森林凋落量年际及年内动态

武启骞, 王传宽*, 张全智

东北林业大学生态研究中心, 哈尔滨 150040

摘要: 森林凋落物量及其组分因生态系统结构特征和环境变化而表现出明显的时间动态, 从而影响森林生态系统物质循环和生态服务功能。连续 6 年观测帽儿山地区 6 种温带森林凋落物量及组份的时间动态、温度和降雨量等气象因子, 旨在深入了解该地区森林生态系统的物质循环过程及调控因子。结果表明: 6 种森林的年落凋落量差异显著, 平均值依次为: 蒙古栎林 (4.60 t/hm²) > 杂木林 (4.21 t/hm²) > 硬阔叶林 (4.03 t/hm²) > 红松林 (3.95 t/hm²) > 杨桦林 (3.89 t/hm²) > 落叶松林 (3.85 t/hm²)。各森林年凋落量的年际变化表现为“升高-降低”交替波动模式, 但总体上呈上升趋势。凋落物各组份的年际变化不同, 枝凋落量变化较为稳定; 叶凋落量与凋落总量一致, 升高-降低波动明显; 繁殖器官及其他凋落量随林龄增加而增加。各森林凋落物量的年内变化呈单峰曲线波动, 最大值出现时间因林型而异。枝凋落量在年内表现为双峰曲线模式波动; 叶凋落量年内呈单峰曲线模式波动, 并与凋落总量年内动态一致; 繁殖器官与其他凋落量年内动态波动平缓, 无明显凋落峰值。降雨量显著影响年凋落物量 ($P < 0.05$), 分别解释了凋落总量、叶凋落量 90%、87% 变化。平均温度、积温和总降雨量显著影响凋落量年内动态, 总降雨量的影响作用最为突出。因此, 除林分自身的生物学特性外, 降雨是影响该温带森林凋落量年内、年际动态的重要因素。

关键词: 帽儿山; 森林群落; 凋落量; 动态

Inter- and intra-annual dynamics in litter production for six temperate forests

WU Qiqian, WANG Chuankuan*, ZHANG Quanzhi

Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract: Litter production and its composition in temperate forests show seasonal dynamics due to changes in the ecosystem structure and environment, which directly affect the nutrient cycling and ecological services in the ecosystems. In this study, we investigated seasonal dynamics in the litter production and its composition for six forest types in Maoershan region for six continuous years in order to reveal the factors driving the inter- and intra-annual variability of the litter production. The results showed that annual litterfall (t/hm²) decreased in the order of: *Quercus mongolica* stand (4.60) > mixed deciduous stand (4.21) > hardwood stand (4.03) > *Pinus koraiensis* plantation (3.95) > *Populus-Betula* stand (3.89) > *Larix gmelinii* plantation (3.85). There was a significant difference in total litterfall among the six stands. The litter production fluctuated interannually and showed an overall increasing tendency. The interannual variation in the litter composition depended upon its components: the litter production of woody tissues was relatively stable; that of foliages was consistent with the total litter production; and that of reproductive tissues and others increased with stand age. The production of total litter showed a mono-peak seasonal pattern for all the stands, and the occurrence of the peak varied with forest type. The litter production of woody tissues displayed a bimodal seasonal course; that of foliages was a mono-peak curve; and that of reproductive tissues and others was relatively stable intra-annually. Total rainfall significantly influenced the inter-annual litter production ($P < 0.05$), and explained 90% and 87% of the variability in the total litter production

基金项目: 教育部长江学者和创新团队发展计划 (IRT15R09); 中央高校基本科研业务费专项资金项目 (2572014AA11)

收稿日期: 2015-09-09; 网络出版日期: 2016-06-13

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangck-cf@nefu.edu.cn

and the production of woody tissues, respectively. Mean temperature, cumulative temperature and total rainfall significantly affected intra-annual variability in litter production, among which the effect of total rainfall was dominant. In conclusion, rainfall, in addition to the biological characteristics of the forests, was a key factor driving the inter- and intra-annual dynamics in litter productions.

Key Words: Maoershan; forest community; litter production; dynamics

凋落物是连接森林生态系统物质和能量流通的桥梁^[1],调节着森林生态系统与外界环境之间的碳交换,影响森林生态系统养分(特别是碳和氮)循环^[2]。森林凋落量的时空动态决定了凋落物输入模式,更能反映出外界环境对森林生态系统结构和功能的影响^[3]。因此,国内外学者已经进行了大量的森林凋落量研究工作:1964年 Bray 等人^[4]率先分析了全球范围内森林凋落量,估算出全球各气候带主要森林类型的年凋落量,发现森林凋落量具有明显的季节动态;Descheemaeker 等^[5]则研究了凋落量季节动态的成因,发现树木生长环境中水分条件是季节动态的主导因素。我国也从 20 世纪 80 年代开始了相关研究工作:王凤友^[6]综合我国凋落量数据资料,将凋落量动态曲线分为单峰、双峰及不规则 3 种类型;张新平等^[7]以我国东北 4 地区森林凋落量数据为基础,分析了凋落量与环境因子的关系,指出凋落量年际动态主要受温度限制。综合以上研究成果可知,森林凋落量动态受气候、森林类型、群落结构等多种因素综合影响^[8-9]。

有关我国森林凋落量、凋落物组成和凋落动态的研究已有不少报道^[7,10],为森林生态系统物质循环的研究提供重要的理论依据,但针对我国不同气候带内森林凋落量动态的研究仍亟待深入^[11-12]。并且有关我国森林凋落量的现有研究仍存在以下不足之处:(1)国内相关研究往往仅针对少数几种森林类型进行,缺乏大尺度上多种森林类型凋落量的系统研究。忽视了多种群落间的不同时间尺度凋落量动态,即不同树种组成的森林群落,其凋落量在年际和年内是否存在不同的变化特征?(2)有关凋落量动态与养分归还联系的研究居多,关注凋落量变异性驱动因子的研究不足。气象因子是环境条件的直观表征,可以对树木的物候生理产生影响。在影响树木生理节律的同时,气象因子是否也是影响凋落量年际和年内动态的变异性驱动因子?

为解决以上问题,特选取碳储量占全国森林碳总储量 1/3 左右的东北温带森林^[13]为研究区域。在帽儿山地区的 6 种森林群落内(红松林、落叶松林、蒙古栎林、杨桦林、硬阔叶林和杂木林),以 6a 时间的凋落量、气象条件定位监测数据为基础,对该区内森林凋落总量和组分的年际、年内动态及相关影响因子展开研究。围绕“森林凋落量长期动态”和“多种森林群落间的差异”等主要研究内容,比较不同森林群落凋落量及其组分的差异,研究年内和年际变化特征,分析凋落量动态变化的驱动因子,为深入认识东北林区森林生态系统碳储量和养分循环的研究提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究地自然概况

研究地位于黑龙江帽儿山森林生态系统国家野外科学观测研究站(127°30′—34′E,45°20′—25′N),平均海拔 400 m,平均坡度 10—15°,土壤主要为暗棕色森林土。该地区属大陆性季风气候:春季多风干燥,夏季湿润多雨,冬季干燥寒冷。1989—2009 年平均降水量 629 mm,年均蒸发量 854 mm,年均气温 3.1 °C。1 月和 7 月平均气温分别为-18.5°C 和 22°C,5°C 以上年积温 2897 °C,无霜期 120—140 d(5—9 月),年平均日照时数 1850 h^[14]。

研究区内的植被是天然阔叶红松林经不同程度干扰(采伐、经营、火烧和开垦等)后形成的天然次生林和人工林,代表了东北东部山区典型的森林类型。乔木主要包括:蒙古栎(*Quercus mongolica* Fisch.)、白桦(*Betula platyphylla* Suk.)、山杨(*Populus davidiana* Dode)、五角槭(*Acer mono* Maxim.)、紫椴(*Tilia amurensis* Rupr.)、红松(*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.)、兴安落叶松(*Larix gmelinii* Rupr.)等;林下灌木主要包括:丁香

(*Syringa* spp.)、卫矛(*Euonymus* spp.)、绣线菊(*Spiraea* spp.)、溲疏(*Deutzia* spp.)等;草本植物主要包括:苔草(*Carex* spp.)、山茄子(*Brachybotrys paridiformis*)、白花碎米荠(*Cardamine leucantha*)、木贼(*Equisetum* spp.)等^[15]。

1.2 研究方法

于帽儿山地区6种森林群落(红松林、落叶松林、蒙古栎林、杨桦林、硬阔叶林和杂木林)中分别设置3块大小为30 m×20 m研究样地。林木检尺后记录林分密度、胸高断面积、平均胸径、平均树高、林龄等群落结构指标(表1)。

表1 6种森林群落立地情况

Table 1 Site characteristics of the six forest community types (mean ± SD, n = 10)

群落类型 Community types	坡位 Slope position	坡度/(°) Slope	坡向 Slope aspect	林龄/a Stand age	密度/ (株/hm ²) Stand density	胸高断 面积/ (m ² /hm ²) Basal area	平均胸 径/cm Mean DBH	平均树 高/m Average tree height	树种组成(10) Species composition
红松林 <i>Pinus koraiensis</i>	中坡	12	西北 NW	42	2528±215	39.3±0.8	12.91±0.5	12.05±0.35	7 红松 3 白桦
落叶松林 <i>Larix gmelinii</i>	沟谷	3	西南 SW	50	1417±741	32.8±2.0	14.25±1.9	12.27±0.36	9 落叶松 1 春榆
蒙古栎林 <i>Quercus mongolica</i>	上坡	23	南 S	59	2111±48	37.8±1.1	12.17±0.07	11.00±0.26	10 蒙古栎(紫椴、春榆少许)
杨桦林 <i>Populus-Betula</i>	中坡	16	西南 SW	58	2050±44	35.8±6.3	11.17±0.91	10.42±0.56	5 山杨 1 水曲柳 1 紫椴 1 五角槭 1 古栎 1 白桦(胡桃楸、黄菠萝少许)
硬阔叶林 Hardwood Leaves	沟谷	7	北 N	53	1889±910	31.1±6.2	14.4±4.53	11.27±2.43	6 水曲柳 2 胡桃楸 1 蒙古栎 1(春榆、五角槭少许)
杂木林 Mixed	中坡	14	西南 SW	58	2289±435	33.7±2.6	10.94±1.44	9.99±0.96	2 胡桃楸 2 山杨 1 黄菠萝 1 紫椴 1 五角槭 1 蒙古栎 1 春榆 1 白桦

森林凋落物收集于2008—2013年间进行。具体在每个研究样地中随机安放5个1m×1m的凋落物收集器,收集林冠层产生的非木质残体和少量细木质残体凋落物。研究共安放凋落物收集器90个(6种森林群落×3块样地×5个收集器)。收集器为钢框架结构,采用尼龙网缝制成圆锥形网兜,收集框口距地表50cm左右。为降低外力对凋落量估算的影响,本研究将凋落物收集周期定为1个月。又因该地区每年12月至次年4月大雪封山,不便于研究进行,故凋落物收集定于每年5—11月进行。每月初将收集器中凋落物取回后,将其分为枝、叶(包含阔叶和针叶)、繁殖器官及其他(包含树皮)等3类,于65℃烘干至恒重后称重,估算该森林群落当月凋落量。

研究所需温度、降水等气象资料,取自帽儿山生态站气象观测场中安装的Campbell Scientific CR23X数据采集器(Campbell Scientific, Inc., Utah, USA)(图1)。

1.3 数据分析

采用单因素方差分析(One-way ANOVA)和最小显著差异法(LSD)比较不同群落间凋落量年际动态差异;采用线性回归(Linear Regression)逐步筛选影响凋落量年际动态的指标,拟合出凋落量年际动态回归方程;采用单因素方差分析(One-way ANOVA)和最小显著差异法(LSD)分别分析月平均温度、月积温、月总降雨量对凋落量年内动态的影响。数据统计与分析采用Excel 2003(Microsoft Corporation, Redmond, WA)和SPSS 20.0(SPSS Inc., Chicago, IL, USA)完成。

2 结果与分析

2.1 凋落总量年际动态

如图2所示,6a监测结果表明:不同群落凋落总量平均值(t/hm²)依次为:蒙古栎林(4.60) > 杂木林(4.21) > 硬阔叶林(4.03) > 红松林(3.95) > 杨桦林(3.89) > 落叶松林(3.85),相同年份不同群落间凋落总量

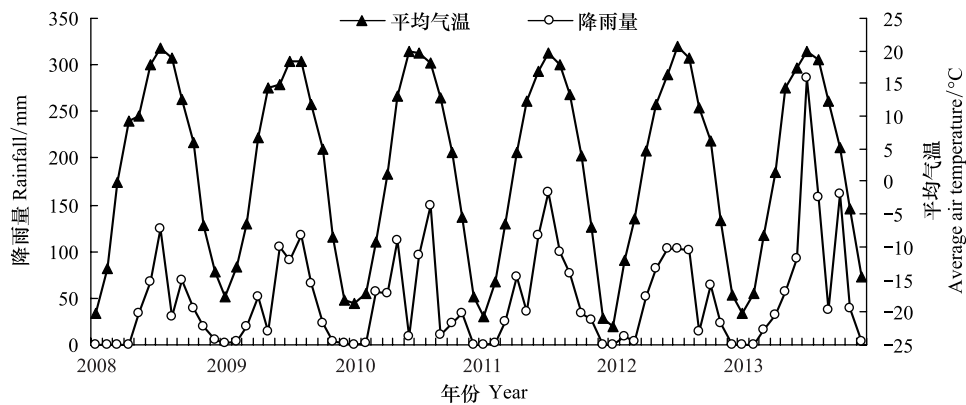


图1 2008—2013年帽儿山地区月平均气温和降雨量情况

Fig.1 Monthly average air temperature and rainfall of Maoershan region from 2008 to 2013

差异显著 ($P < 0.05$)。

研究期内凋落总量年际动态波动明显,凋落总量增加、减少现象交替出现。2008年、2010年、2012年和2013年凋落总量较高,2009年和2011年凋落总量较低。虽然凋落总量年际波动明显,但整体仍呈逐年上升趋势。

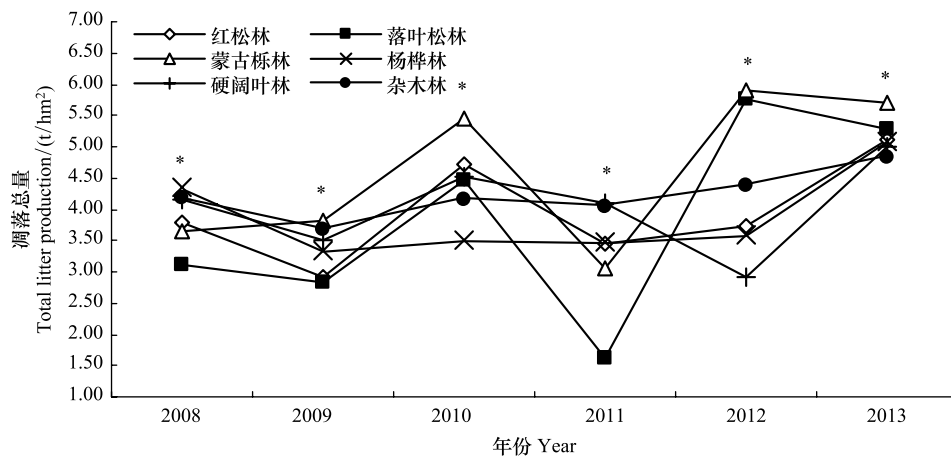


图2 不同群落凋落总量年际动态

Fig.2 Inter-annual dynamics in total litter productions for various community types ($n = 15$)

* 处理间差异显著 ($P < 0.05$)

2.2 凋落物组分年际动态

由图3可知,凋落物各组分含量 (t/hm^2) 表现为叶 ($2.24-2.78$) > 枝 ($0.77-1.10$) > 繁殖器官及其他 ($0.51-0.87$)。其中,叶占凋落总量的60%以上,是凋落物主要成分。枝的凋落量年际动态较为稳定:仅在2010年中有所下降,除蒙古栎林以外,其他5种群落的枝凋落量在2010年中最低;2011年后枝凋落量稳定上升,上升趋势一直持续到2013年研究结束;叶凋落量年际动态与凋落总量一致:凋落量升高-降低波动明显,2008年、2010年、2012年和2013年凋落量较大,2009年和2011年凋落量较小;繁殖器官及其他凋落量年际动态总体上随林龄增加而增加;最大值出现在2011年,虽然2012年出现递减现象,但2013年有所回升。统计分析结果表明,除2013年叶和2009年繁殖器官及其他之外,不同群落各组分凋落量差异显著 ($P < 0.05$)。

凋落物各组分比例的年际动态与凋落量的年际动态变化趋势不同(图4)。其中,枝所占比例从2008年开始逐渐升高,于2011年升至6a时间内的最大值(14%—35%)后,开始逐步降低;叶所占比例从2008年开始一直处于下降状态,在2011年出现最小值(38%—65%),但在2012年和2013年略有回升;繁殖器官及其

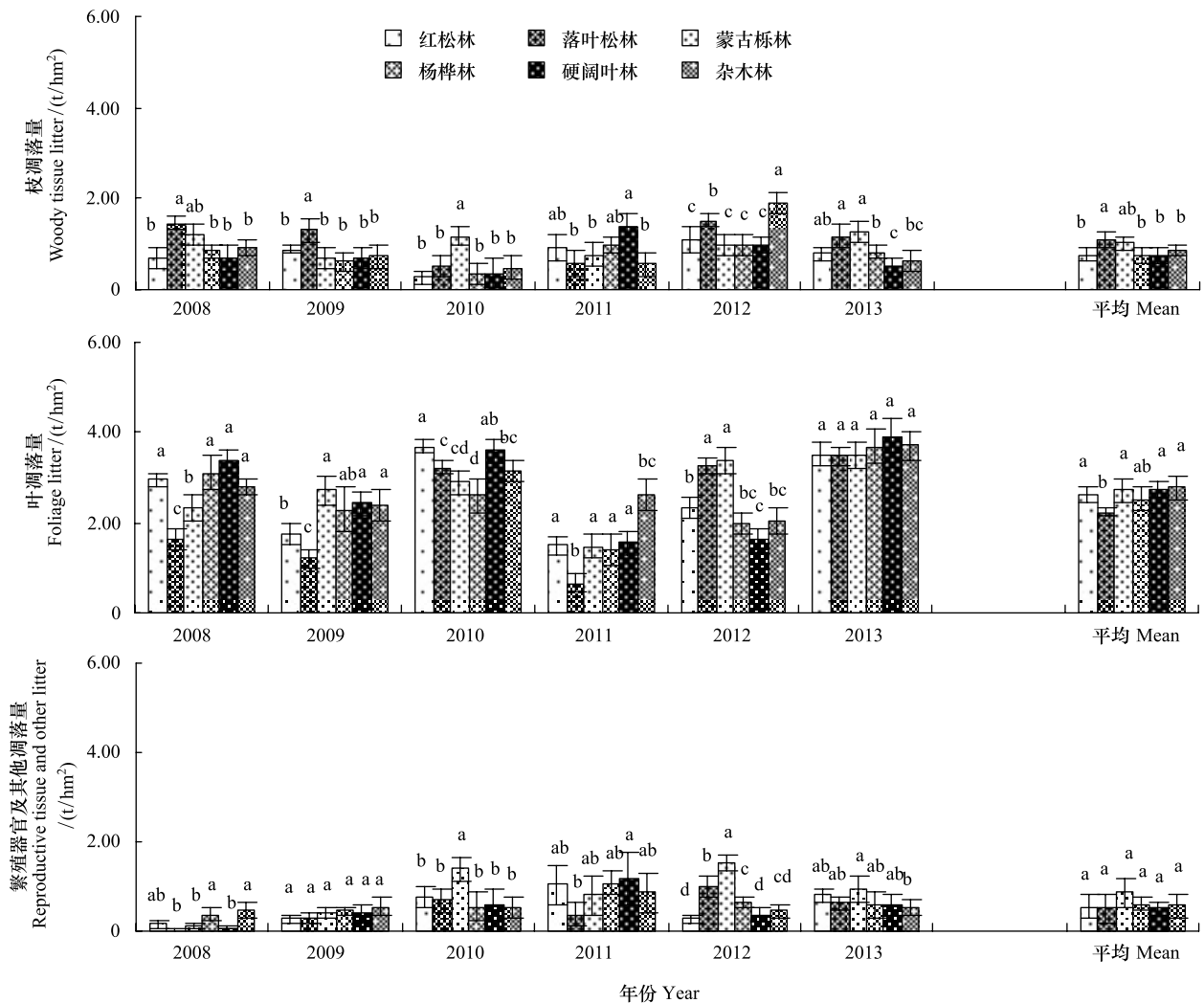


图3 不同群落各组分凋落量年际动态

Fig.3 Inter-annual dynamics in different components for various community types ($n=15$)

不同字母表示在 0.05 水平上差异显著

他所占比例除 2010 年短暂下降后,从 2008 年开始增加,在 2011 年达到最大值(21%—31%)后开始逐年下降,直至 2013 年。

2.3 凋落总量年内动态

由图 5 所示,年内不同群落凋落总量以具有一定时间规律的单峰曲线模式波动。9—10 月是明显的凋落高峰期,该阶段的凋落量占凋落总量的 47%—62%,但不同群落的凋落峰值出现时间差异较大,具体表现为:5—7 月份 6 种群落凋落总量变化平缓;自 8 月开始杨桦林、蒙古栎林、杂木林凋落总量急剧上升,于 9 月到达全年凋落峰值后凋落总量持续下降,直至 2013 年;硬阔叶林和落叶松林凋落总量则从 9 月开始进入上升状态,经历 10 月的凋落高峰期后,凋落总量开始下降;红松林凋落高峰同样从 9 月开始,并持续至 10 月,随后凋落总量持续下降。不同群落凋落总量在 5 月、9 月和 10 月中差异显著($P<0.05$)。

2.4 凋落物组分年内动态

如图 6 所示,枝凋落量在年内表现为双峰曲线波动,年内有 8 月和 10 月两次凋落高峰。具体表现为:5 月中枝凋落量较高;随后枝凋落量急剧降低,并以稳定波动的状态持续至 7 月。小幅度升高后在 8 月到达第 1 次凋落高峰,对应凋落量为 0.72—1.59 t/hm^2 ,占全年枝凋落总量的 15%—35%;随后枝凋落量再次下降,经过 9 月的重新升高后在 10 月达到全年第 2 次凋落高峰并稳定下降。第 2 次凋落高峰对应枝凋落量为 0.65—

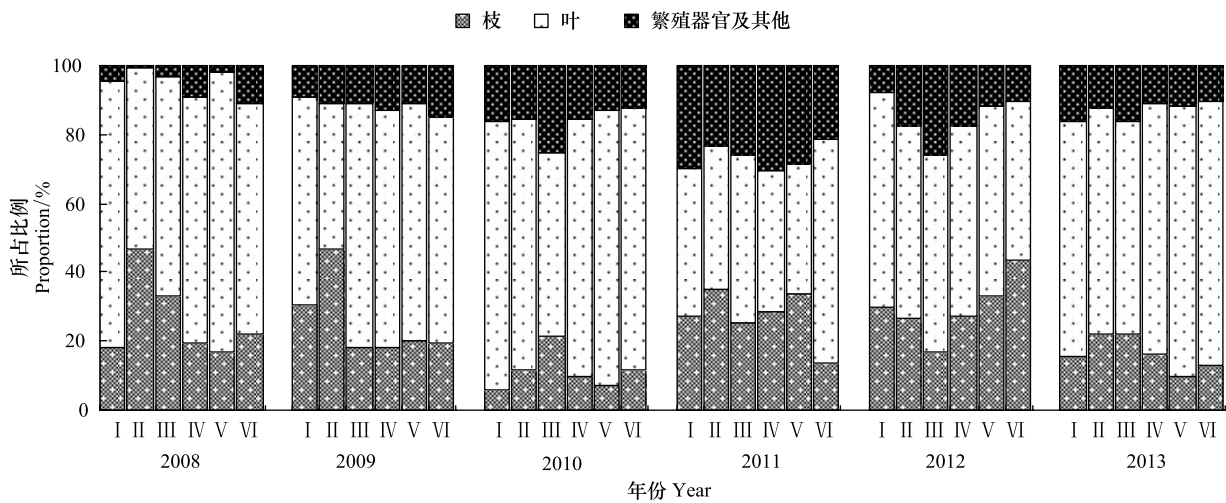


图 4 不同群落凋落物组分比例年际动态

Fig.4 Inter-annual proportion of different litter components for various community types

I 红松林, II 落叶松林, III 蒙古栎林, IV 杨桦林, V 硬阔叶林, VI 杂木林

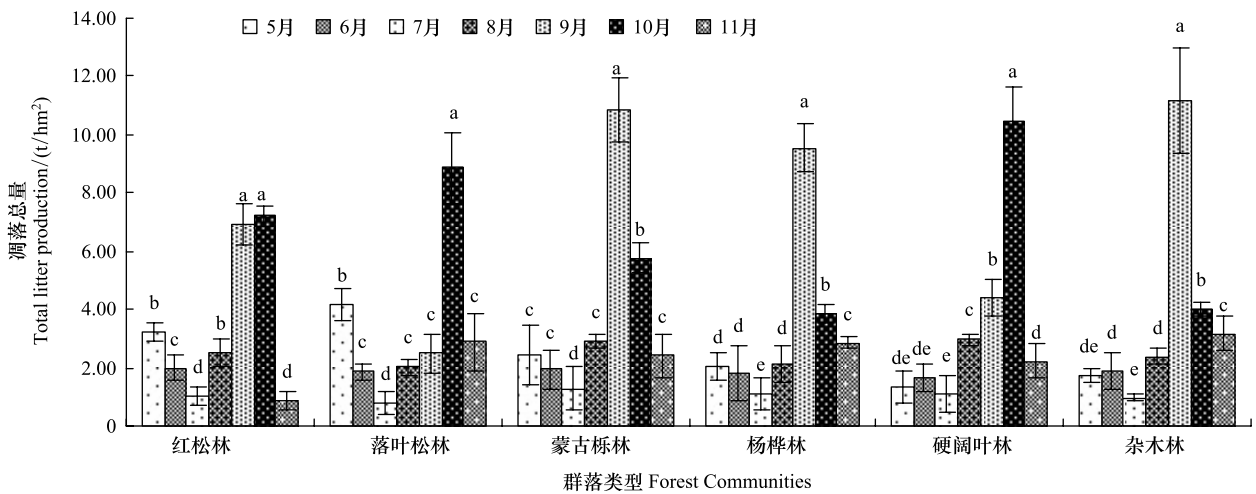


图 5 不同群落凋落总量年内动态

Fig.5 Intra-annual dynamics in total litter productions for various community types

1.66 t/hm², 占全年枝凋落总量的 13%—32%。不同群落枝凋落量在 5 月、8 月和 10 月中差异显著 ($P < 0.05$)。

与枝凋落量年内动态不同, 叶凋落量年内呈单峰曲线波动, 凋落峰值仅出现在 9—10 月, 与凋落总量年内动态一致。5—8 月中叶凋落量变化平缓, 8—9 月中开始急剧上升, 并在 9—10 月进入凋落高峰期。但不同群落叶凋落峰值出现时间有差异: 杨桦林、蒙古栎林、杂木林叶凋落峰值出现在 9 月; 落叶松林和硬阔叶林叶凋落峰值出现在 10 月; 红松林叶凋落峰值则从 9 月持续至 10 月。不同群落叶凋落量在 9 月和 10 月中差异显著 ($P < 0.05$)。

繁殖器官与其他凋落量年内动态与其他两种组分不同, 年内波动平缓, 无明显的凋落峰值。但 9 月和 10 月仍是凋落的主要时期, 该时期内繁殖器官及其他的凋落量占全年凋落总量的 19%—43%。不同群落繁殖器官及其他凋落量在 10 月中差异显著 ($P < 0.05$)。

2.5 凋落量动态变化的驱动因子

将凋落量年际动态与各年平均温度、积温和降雨量进行回归分析, 得到了影响凋落量年际动态的回归方程(表 2)。除降雨量之外, 年平均温度和积温两项指标在逐步回归分析过程中都由于未达到显著水平而被剔

除,对6个森林的年凋落量无显著影响。

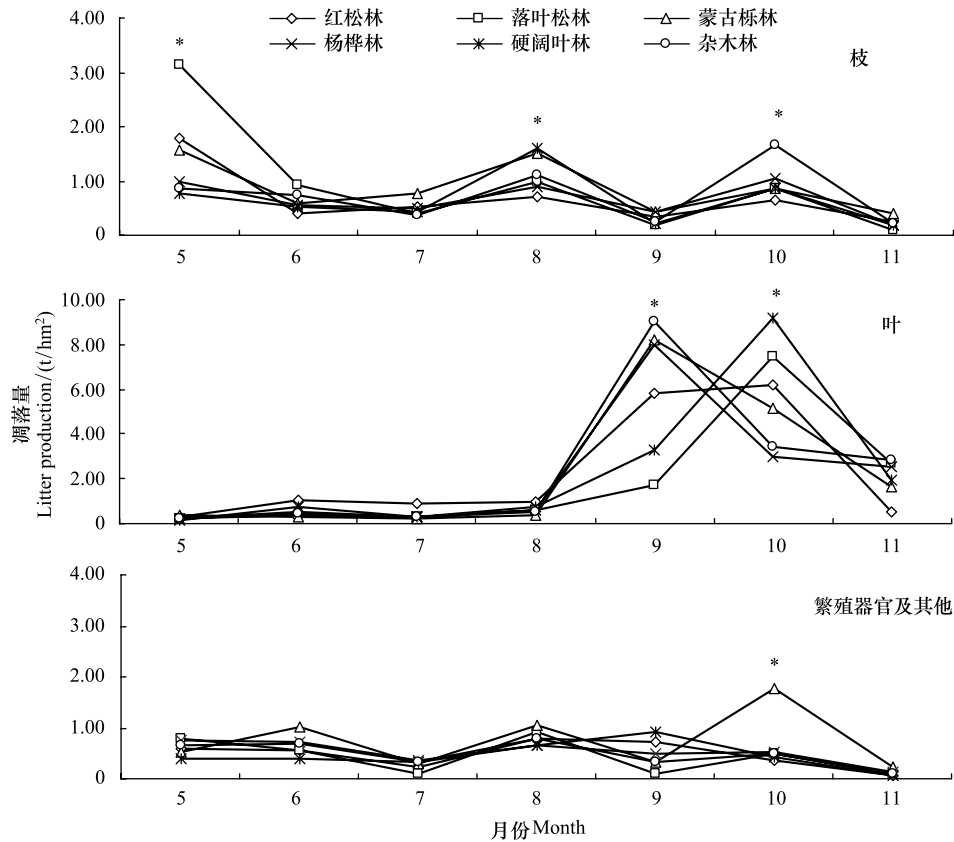


图6 不同群落凋落物组分年内凋落节律

Fig.6 Intra-annual production of different litter components for various community types

表2 年凋落量(Y)与年降雨量(X)之间的回归方程($n=36$)

Table 2 Regression equation between inter-annual litter production and related indexes

凋落量 Litter Production	方程 Equation	r	P
凋落总量 Total	$Y = -7.012 - 0.003X$	0.90	<0.01
叶 Foilage	$Y = 1.213 + 0.002X$	0.87	0.01
繁殖器官及其他 Organ of multiplication and other	$Y = 0.142 + 0.001X$	0.73	0.37

枝凋落量年际动态与年平均温度、积温和降雨量之间回归关系皆不显著,凋落总量、叶凋落量和繁殖器官及其他凋落量的年际动态方程拟合效果较好($P < 0.05$)。降雨量分别解释了凋落总量、叶凋落量年际间 90%、87%的变化,表明降雨量是决定凋落量年际动态的重要因子。

由表3可见,影响凋落量年内动态的方差分析结果,平均温度(F_{MT})、积温(F_{CT})和总降雨量(F_{TR})显著影响着凋落总量、叶凋落量和繁殖器官及其他凋落量年内动态($P < 0.01$);而枝凋落量年内动态则仅受总降雨量(F_{TR})显著影响着($P < 0.01$)。综合来看,总降雨量对凋落量年内动态的影响作用最为突出。

3 讨论

3.1 凋落量年际动态变化

本研究中,不同群落的凋落总量和各组分凋落量在相同时间内差异显著($P < 0.05$),这主要与群落的树种组成有关;Tang 等^[16]研究发现,在相同自然条件下,不同群落中的组成树种不同,群落间光合作用效率、生产力水平和生态位分化方面将产生差异,进而使群落凋落量动态产生变异。此外,不同树种对相同的气象条件

和地理因素所产生的反应也存在差异,也是不同群落凋落量差异显著的原因之一^[17]。本研究所涉及的 6 种森林群落在树种组成方面不尽相同,造就了群落间凋落总量和各组分凋落量之间的显著差异,因此森林群落树种组成情况也是凋落量年际动态分异的一项重要因素。

表 3 平均温度、积温和总降雨量对凋落量年内动态影响的方差分析

Table 3 ANOVA on effects of mean temperature, cumulative temperature and total rainfall on intra-annual production

凋落量 Litter Production	F_{MT}	F_{CT}	F_{TR}
凋落总量 Total	19.12 **	10.39 **	38.29 **
枝 Woody tissue	1.37	1.85	8.55 **
叶 Foliage	56.84 **	15.12 **	55.21 **
繁殖器官及其他 Reproductive tissue and other	12.66 **	15.62 **	5.35 **

** $P < 0.01$; * $P < 0.05$; $n = 42$; F_{MT} 平均温度作用; F_{CT} 积温作用; F_{TR} 总降雨量作用

有关不同群落凋落总量年际动态,本研究中 6 种森林群落的年凋落总量和年际波动趋势均与侯玲玲等^[12]研究结果相近,符合 Bray 等^[4]统计得出的温带森林凋落量为 3.1—4.9 t/hm²的结果。与其他气候带森林凋落总量相比,本研究的年凋落总量远小于海南山地雨林(8.7 t/hm²)和西双版纳热带季雨林(10.2—12.9 t/hm²),与长白山温带山地森林(3.8 t/hm²)相近^[18]。这主要是受纬度影响,不同气候带间水热环境发生变化,进而影响年凋落总量^[19]。与同一气候带不同地区相同群落凋落总量相比,本研究中的红松林凋落总量(3.95 t/hm²)、杨桦林凋落总量(3.89 t/hm²)和落叶松林凋落总量(3.85 t/hm²)均大于凉水、根河地区^[7],这主要与群落内立木密度有关: Aceñolaza 等^[20]研究结果表明立木密度与凋落总量呈显著正相关,本研究 6 种森林群落的立木密度大于 1417 株/hm²,高出张新平等^[7]涉及的研究样地(380 株/hm²),因此凋落总量较高。凋落总量年际动态的“升高-降低”交替波动,可以表明在森林生长过程中生物量并不是单纯的不断增大,还会出现阶段性减少的情况^[17],体现了森林生态系统维持生产力的自我调节行为^[21]。而凋落总量在“升高-降低”交替波动中上升,则与林龄有关^[21];本研究所涉及的森林群落林龄在 59 年以下,处于幼龄林向成熟林过渡阶段,生产力、生物量仍有较大的提升空间^[22]。作为生产力、生物量最直观的表现形式,凋落总量也将在波动中稳定上升,体现了森林生态系统较高的稳定性,表明该森林系统已进入稳定、持续、有序的发展阶段^[11]。

不同群落各组分凋落量年际动态方面,6 种群落主要凋落物为凋落叶,占凋落总量的 60%以上,繁殖器官及其他占凋落总量比例最小。这是因为叶片是树木生活史中必不可少的器官,它的存在贯穿于树木整个生活史中;繁殖器官仅在繁殖季节产生,存世时间较短生物量较小^[23]。研究期内 6 种群落繁殖器官及其他凋落物比例先升高后下降;枝凋落物比例升高后下降,最后再升高,与 Lawrence^[24]及 Thuille 等^[25]研究结果类似。这与植物的生存策略有关,在演替初期植物大多处于竞争策略,资源多消耗于竞争行为,繁殖器官新陈代谢加快,占凋落总量比例居高;用于自身生长的资源受限,枝凋落物的比例较低。竞争成功后进入耐受策略以稳固竞争成果,该阶段资源主要用于生长,因而提高了枝凋落物的比例,使繁殖器官及其他部分的比例降低^[26]。叶凋落物比例则始终处于下降状态,是由于林龄的增加群落内郁闭度随之增加,林内荫蔽度大、保水性良好,促使叶片向轻、薄方向发展,以提高其耐阴性,使叶的总生物量下降,叶凋落物比例也呈下降趋势^[21]。

除去上文所分析的物种因素,不同环境中热量、水分与养分情况也是影响凋落总量年际动态的主要因素。Meentemeyer 等^[27]将水分与温度作为决定因子,建立了全球尺度的凋落量模型估算全球森林凋落量情况;张新平等^[7]在我国东北地区发现温度与水分条件同时对凋落量产生影响。但本研究中除枝凋落物以外,总降雨量是显著影响年凋落量的关键因素。逐步回归分析过程中其他指标由于未达到显著水平均被剔除,表明除总降雨量之外,其他指标对 6 个森林的年凋落量无显著影响。影响凋落量年际动态的重要因素中,总降雨量分别解释了凋落总量、叶凋落量年际间 90%、87%的变化,该结果与相同地区内的其他研究不同^[7,10]。在以往的研究中,凋落量年际动态与温度之间具有高度相关性,这主要与北方森林地区的气候条件有关,受季风影响该区域内降水充沛。又由于该地区纬度偏高,与其他地区相比日照不足且年积温较低。因此,该地区凋落量

年际动态首先受温度影响,而与降水关系不大^[7]。但本研究进行的 2008—2013 年间,气温波动平缓、各年间热量情况一致,总降雨量则从 2008 年的 388.6 mm 开始持续升高至 2013 年的 885 mm(图 1),增幅达 128%。与相同纬度其他地区相比,研究所进行的 6a 时间内该地区处于相对干旱状态。虽然欧亚大陆地区与降水相比,温度对凋落量的影响更大,但在干旱区则是降水起主导作用^[2],因此本研究中凋落量年际动态首先受降雨影响,与温度的相关性不显著。

3.2 凋落量年内动态变化

凋落总量年内动态表现为双峰模式波动,与侯玲玲等^[12]研究结果一致。5 月为全年第 1 次凋落高峰,该时段的凋落总量实为上年 12 月至当年 5 月之间的凋落量。此阶段虽为该地区森林冬季休眠期,但上一年中死亡的树木组织产生后,由于枝条分离层尚未彻底形成,还会继续附着在母体中,经历冬天风、雪等气候因素的物理作用逐渐脱离树木母体,因而产生了一次凋落小高峰^[18];5 月后凋落总量缓慢下降,该时间内树木展叶逐渐完全,新陈代谢作用逐渐增强,相关的衰老迹象随生长作用一同增强,因而凋落总量稳定增长;9—10 月达到全年第 2 次凋落高峰后,研究区内树木进入越冬准备阶段,开始储存养料、减少养料消耗,此时树木生物量最大,为降低蒸腾作用大批量的叶子开始凋落,因此凋落总量在该时期再一次达到峰值^[28],可见树木自身物候节律、生物特性对凋落总量年内动态产生了影响^[29]。

方差分析结果表明积温、降雨量及平均温度对凋落总量年内动态具有显著影响($P < 0.05$),但仅降雨量对凋落总量年内动态一直存在显著影响。作为影响生态过程主要因子的降雨,可以通过改变年内土壤含水量和大气湿度控制植物生长影响森林生态系统生物量水平。森林生物量产生年内变化,凋落总量年内动态也相应改变。现有的研究结果证实了以上观点:纪金华等^[30]发现,在较干旱地区,土壤水分和空气湿度较低,降水是影响凋落量动态的主导因素;王铁浩等^[31]研究表明,土壤水分缺失改变了马尾松林凋落量动态。虽然降雨对凋落总量年内动态的影响作用较为突出,但积温和平均温度对凋落总量年内动态也具有相当的影响作用。Starr 等^[32]在研究芬兰 *Pinus sylvestris* L. 凋落量动态时发现,当年和上年的有效积温与松树凋落量呈显著正相关关系,表明积温也是影响凋落量年内动态的关键。积温是一项与植物物候节律紧密相关的指标,凋落总量年内动态与树木物候节律有关^[33]。这说明,凋落总量年内动态虽在一定程度上受到降雨量影响发生变化,但这种影响可能是多种因素共同作用产生的,并很大程度上取决于树木自身物候节律,凋落总量年内动态与积温之间的显著相关关系就是这种影响作用的直观表现。

凋落物各组分年内动态也与树木自身物候节律有关^[34]。研究区内冬季低温多雪多风,冬季林冠积雪很容易使枝条断裂,使枝凋落量增加^[35];而进入秋季后,树木为减少冬季中养分消耗会产生适当数量的生理性凋落物。正是由于以上两点原因,研究区内 6 种群落枝凋落总量年内呈双峰曲线模式波动。不同群落叶、繁殖器官及其他的凋落量仅在每年 10 月前后出现 1 次高峰,呈单峰曲线模式波动。这是由于春夏两季树木逐渐从冬季休眠中复苏,受生长节律所限,叶与繁殖器官的衰老作用尚不明显,因而 5 月至 8 月间凋落量较低。进入 9 月后多数树种果实成熟脱落,一个繁殖周期随之结束。大部分树种经过繁殖期后为度过冬季,将减少营养提供增加营养积累。同时 10 月开始气温迅速下降,植物生长速度减慢并逐渐进入休眠状态,必将消耗大量营养和能量,部分叶片完成生理使命后逐渐脱落^[36],大量的凋落叶组成了全年第 2 次凋落高峰。

本项研究表明,帽儿山地区森林群落年凋落量大、凋落量逐年上升。群落的树种组成情况和降雨量是影响该温带森林凋落量年内、年际动态的重要因素,此外凋落量年内动态还与树木物候节律相关。这一结论对估算生态系统生产力、构建生态模型具有积极意义。

致谢:感谢黑龙江帽儿山森林生态系统国家野外科学观测研究站提供野外调查平台。

参考文献 (References):

- [1] Berg B. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils. *Forest Ecology and Management*, 2000, 133(1/2): 13-22.
- [2] Liu C J, Westman C J, Berg B, Kutsch W, Wang G Z, Man R Z, Ilvesniemi H. Variation in litterfall-climate relationships between coniferous and

- broadleaf forests in Eurasia. *Global Ecology and Biogeography*, 2004, 13(2): 105-114.
- [3] 郑征, 李佑荣, 刘宏茂, 冯志立, 甘建民, 孔维静. 西双版纳不同海拔热带雨林凋落量变化研究. *植物生态学报*, 2005, 29(6): 884-893.
- [4] Bray J R, Gorham E. Litter production in forests of the world. *Advances in Ecological Research*, 1964, 2: 101-157.
- [5] Descheemaeker K, Muys B, Nyssen J, Poesend J, Raesa D, Hailec M, Deckers J. Litter production and organic matter accumulation in exclosures of the Tigray highlands, Ethiopia. *Forest Ecology and Management*, 2006, 233(1): 21-35.
- [6] 王凤友. 森林凋落量研究综述. *生态学进展*, 1989, 6(2): 82-89.
- [7] 张新平, 王襄平, 朱彪, 宗占江, 彭长辉, 方精云. 我国东北主要森林类型的凋落物产量及其影响因素. *植物生态学报*, 2008, 32(5): 1031-1040.
- [8] Polyakova O, Billor N. Impact of deciduous tree species on litterfall quality, decomposition rates and nutrient circulation in pine stands. *Forest Ecology and Management*, 2007, 253(1/3): 11-18.
- [9] Scherer-Lorenzen M, Bonilla J L, Potvin C. Tree species richness affects litter production and decomposition rates in a tropical biodiversity experiment. *Oikos*, 2007, 116(12): 2108-2124.
- [10] 李雪峰, 韩士杰, 李玉文, 侯炳柱, 李雪莲. 东北地区主要森林生态系统凋落量的比较. *应用生态学报*, 2005, 16(5): 783-788.
- [11] 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.
- [12] 侯玲玲, 毛子军, 孙涛, 宋元. 小兴安岭十种典型森林群落凋落物生物量及其动态变化. *生态学报*, 2013, 33(6): 1994-2002.
- [13] Wang C K. Biomass allometric equations for 10 co-occurring tree species in Chinese temperate forests. *Forest Ecology and Management*, 2006, 222(1/3): 9-16.
- [14] Wang C K, Han Y, Chen J Q, Wang X C, Zhang Q Z, Bond-Lamberty B. Seasonality of soil CO₂ efflux in a temperate forest: biophysical effects of snowpack and spring freeze-thaw cycles. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2013, 177: 83-92.
- [15] Zhang Q Z, Wang C K. Carbon density and distribution of six Chinese temperate forests. *Science China Life Sciences*, 2010, 53(7): 831-840.
- [16] Tang J W, Cao M, Zhang J H, Li M H. Litterfall production, decomposition and nutrient use efficiency varies with tropical forest types in Xishuangbanna, SW China: a 10-year study. *Plant and Soil*, 2010, 335(1/2): 271-288.
- [17] 张咏梅, 周国逸, 温达志, 张德强, 张倩媚. 南亚热带季风常绿阔叶林锥栗-荷木-黄果厚壳桂群落发展趋势探讨. *植物生态学报*, 2003, 27(2): 256-262.
- [18] 原作强, 李步杭, 白雪娇, 蔺菲, 师帅, 叶吉, 王绪高, 郝占庆. 长白山阔叶红松林凋落物组成及其季节动态. *应用生态学报*, 2010, 21(9): 2171-2178.
- [19] Adame M F, Zaldívar-Jimenez A, Teutli C, Caamal J P, Andueza M T, López-Adame H, Cano R, Hernández-Arana H A, Torres-Lara R, Herrera-Silveira J A. Drivers of mangrove litterfall within a karstic region affected by frequent hurricanes. *Biotropica*, 2013, 45(2): 147-154.
- [20] Aceñolaza P G, Zamboni L P, Rodríguez E E, Gallardo J F. Litterfall production in forests located at the Pre-delta area of the Paraná River (Argentina). *Annals of Forest Science*, 2010, 67(3): 311-311.
- [21] 宁晓波, 项文化, 王光军, 方晰, 闫文德, 邓湘雯. 湖南会同连作杉木林凋落物量 20 年动态特征. *生态学报*, 2009, 29(9): 5122-5129.
- [22] 何斌, 吴庆标, 黄秀英, 张丽琼, 崔娟梅, 李书玲, 梁志诚, 莫柳园. 杉木二代林生态系统碳素积累的动态特征. *东北林业大学学报*, 2009, 27(7): 36-38.
- [23] 覃盈盈, 蒋潇潇, 李峰, 韦锋, 梁士楚. 山口红树林区互花米草有性繁殖期的生物量动态. *生态学杂志*, 2008, 27(12): 2083-2086.
- [24] Lawrence D. Regional-scale variation in litter production and seasonality in tropical dry forests of Southern Mexico. *Biotropica*, 2005, 37(4): 561-570.
- [25] Thuille A, Schulze E D. Carbon dynamics in successional and afforested spruce stands in Thuringia and the Alps. *Global Change Biology*, 2006, 12(2): 325-342.
- [26] Grime J P. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, 1973, 242(5396): 344-347.
- [27] Meentemeyer V, Box E O, Thompson R. World patterns and amounts of terrestrial plant litter production. *BioScience*, 1982, 32(2): 125-128.
- [28] 王健健, 王永吉, 来利明, 赵学春, 王飞, 申国珍, 赖江山, 鲁洪斌, 赵春强, 郑元润. 我国中东部不同气候带成熟林凋落物生产和分解及其与环境因子的关系. *生态学报*, 2013, 33(15): 4818-4825.
- [29] Migeot J, Imbert D. Phenology and production of litter in a *Pterocarpus officinalis* (Jacq.) swamp forest of Guadeloupe (Lesser Antilles). *Aquatic Botany*, 2012, 101: 18-27.
- [30] 纪金华, 章永江, 张一平, 刘玉洪, 鲁志云, 武传胜, 温韩东. 西南干旱对哀牢山常绿阔叶林凋落物及叶面积指数的影响. *生态学报*, 2013, 33(9): 2877-2885.
- [31] 王轶浩, 王彦辉, 李振华, 于澎涛, 熊伟, 郝佳, 段健. 重庆酸雨区受害马尾松林土壤水分与针叶凋落的关系. *应用生态学报*, 2012, 23(10): 2632-2640.
- [32] Starr M, Saarsalmi A, Hokkanen T, Merilä P, Helmisaari H S. Models of litterfall production for Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Finland using stand, site and climate factors. *Forest Ecology and Management*, 2005, 205(1/3): 215-225.
- [33] Yang W Q, Wang K Y, Kellomäki S, Gong H D. Litter dynamics of three subalpine forests in Western Sichuan. *Pedosphere*, 2005, 15(5): 653-659.
- [34] Zhang H C, Yuan W P, Dong W J, Liu S G. Seasonal patterns of litterfall in forest ecosystem worldwide. *Ecological Complexity*, 2014, 20: 240-247.
- [35] Grier C C. Foliage loss due to snow, wind, and winter drying damage: its effects on leaf biomass of some western conifer forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 1988, 18(9): 1097-1102.
- [36] 胡灵芝, 陈德良, 朱慧玲, 张永华, 丁炳扬. 百山祖常绿阔叶林凋落物凋落节律及组成. *浙江大学学报: 农业与生命科学版*, 2011, 37(5): 533-539.