DOI: 10.5846/stxb201901210165

陈金磊,张仕吉,李雷达,辜翔,刘兆丹,王留芳,方晰.亚热带不同植被恢复阶段林地凋落物层现存量和养分特征.生态学报,2020,40(12):4073-4086. Chen J L,Zhang S J,Li L D,Gu X,Liu Z D,Wang L F,Fang X.Stock and nutrient characteristics of litter layer at different vegetation restoration stages in subtropical region, China.Acta Ecologica Sinica,2020,40(12):4073-4086.

亚热带不同植被恢复阶段林地凋落物层现存量和养分 特征

陈金磊1,张仕吉1,李雷达1,辜 翔1,刘兆丹1,王留芳1,方 晰1,2,3,*

1 中南林业科技大学生命科学与技术学院,长沙 410004

2南方林业生态应用技术国家工程实验室,长沙 410004

3 湖南会同杉木林生态系统国家野外科学观测研究站,会同 438107

摘要:为揭示亚热带森林植被自然恢复过程中,凋落物层现存量及其养分元素储存能力的演变,采用空间代替时间的方法,在位 于亚热带丘陵区的长沙县选取地域相邻、生境条件基本一致的檵木+南烛+杜鹃灌草丛(Loropetalum chinense + Vaccinium bracteatum + Rhododendron simsii scrub-grass-land, LVR)、檵木+杉木+白栎灌木林(L. chinense + Cunninghamia lanceolata + Quercus fabri shrubbery, LCQ)、马尾松+柯+檵木针阔混交林(Pinus massoniana + Lithocarpus glaber + L. chinense coniferous-broad leaved mixed forest, PLL)、柯+红淡比+青冈常绿阔叶林(L. glaber + Cleyera japonica + Cyclobalanopsis glauca evergreen broad-leaved forest, LAG)作为一个恢复序列,设置固定样地,采集未分解层(U层)、半分解层(S层)、已分解层(D层)调落物样品,测定调落物层 现存量和主要养分元素含量、储量及其释放率,分析植物多样性指数与凋落物层现存量、养分元素含量的相关性。结果表明: 1) 凋落物层及各分解层凋落物现存量随着植被恢复而增加: 同一恢复阶段 D 层凋落物现存量最高, 占凋落物层现存量的 41.59%—51.02%,不同分解层调落物现存量的差异随着植被恢复而增大;各恢复阶段凋落物分解率为 0.44—0.61,周转期为 1.65-2.28 a。2) 凋落物层及各分解层凋落物主要养分元素含量均表现为: N>Ca>Mg>K>P,随着植被恢复呈现出不同的变化特 征,其中N、P含量总体上呈增加趋势,K含量LAG(除U层外)最高,PLL最低,Ca含量LCQ最高,PLL最低,Mg含量LAG(除U 层外)最高,LVR 最低;同一恢复阶段 N、P(除 PLL、LAG 外)、K、Ca、Mg 含量随着凋落物的分解而下降。3)不同恢复阶段凋落物 层主要养分元素的储量依次为:N>Ca>Mg>K>P;调落物层及各分解层凋落物主要养分元素总储量及各种养分元素的储量总体 上随着植被恢复而增加;同一恢复阶段随着凋落物的分解、N、P 储量增加,而K、Ca、Mg 储量变化不大;随着植被恢复,凋落物层 养分元素储存能力和转化归还能力提高,特别是 N,养分元素总释放率下降,有利于养分的固持。4)乔木层、灌木层、草本层的 植物多样性指数对凋落物层现存量和主要养分元素含量的影响不同,其中乔木层的影响最明显。 关键词:湘中丘陵区;植被恢复;凋落物层;养分元素;释放率

Stock and nutrient characteristics of litter layer at different vegetation restoration stages in subtropical region, China

CHEN Jinlei¹, ZHANG Shiji¹, LI Leida¹, GU Xiang¹, LIU Zhaodan¹, WANG Liufang¹, FANG Xi^{1,2,3,*}

1 School of Life Science and Technology, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China

2 National Engineering Laboratory of South China Forestry Ecology Applicable Technologies, Changsha 410004, China

3 Huitong National Field Station for Scientific Observation and Research of Chinese Fir Plantation Ecosystem in Hunan Province, Huitong 438107, China

Abstract: This paper aims to investigate the evolution of litter stocks and its nutrient storage capacity along the natural

基金项目:国家林业公益性行业科研专项(201504411);国家自然科学基金项目(30771720,31170426);湖南省研究生科研创新项目 (CX20190597)

收稿日期:2019-01-21; 网络出版日期:2020-04-09

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: fangxizhang@ sina.com

http://www.ecologica.cn

restoration of subtropical forest vegetation. We used the space-for-time substitution method by selecting four adjacent vegetation communities with almost same habitat conditions in Changsha County, Hunan Province, China. The four communities are comprised of Loropetalum chinense + Vaccinium bracteatum + Rhododendron simsii scrub-grass-land (LVR), L. chinense + Cunninghamia lanceolata + Quercus fabri shrubbery (LCQ), Pinus massoniana + Lithocarpus glaber + L. chinense coniferous-broad leaved mixed forest (PLL), and L. glaber + Clevera japonica + Cyclobalanopsis glauca evergreen broad-leaved forest (LAG) to represent the secondary forest successional sequence in this region. Permanent plots were established in each vegetation community. Litter samples were collected up into un-decomposed layer litter (U), semidecomposed layer litter (S) and decomposed layers (D). The standing crop of litter, the main nutrient elements content, reserves and release rates were measured. The correlation between plant diversity and litters stock, contents of main nutrients was analyzed. The results showed that: 1) the stocks of litter layers and its different decomposed layers increased with the vegetation restoration. The stocks in the D layer were the highest, accounted for 41.59%-51.02% of stocks of litter layer at the same restoration stage. The difference between different decomposition layers increased with the vegetation restoration. The decomposition rates of litters were from 0.44 to 0.61 at different restoration stages, and the cycle time were 1.65 to 2.28 a. 2) The contents of main nutrients in litters layer and its different decomposed layers were in the order of N > Ca > Mg > K > P, and presented different variations with vegetation restoration. With vegetation restoration, content of N and P increased on the whole, but K content was the highest in LAG (except U layer) and the lowest in PLL. Ca content was the highest in LCQ and the lowest in PLL, as well as Mg content was the highest in LAG (except U layer) and the lowest in LAG. Contents of N, P (except PLL and LAG), K, Ca and Mg decreased with the decomposition of litters at the same restoration stage. 3) The storage of nutrient elements in litter layer followed the order of N > Ca > Mg > K > P at different restoration stages. The total amount of nutrient elements and various nutrient elements in litter layer and its different decomposed layers all increased with the restoration vegetation. At the same restoration stage, both N and P storage increased with the decomposition of litters, however neither K, Ca nor Mg storage changed. With the restoration vegetation, both the nutrient element storage capacity and the transformed-returned capacity of litters were improved, especially N. The release rate of nutrient elements decreased with restoration vegetation, indicating that it was beneficial to the fixation of nutrients. 4) Effects of plant diversity index in arbor layer, shrub layer and herb layer on the stocks and nutrient element contents of litter were different, among which the effect of arbor layer was the most.

Key Words: central hilly area of Hunan Province; vegetation restoration; litter layer; nutrient element; release rate

凋落物(或枯落物)的分解是陆地生态系统物质循环的关键过程^[1-2],是连结地上与地下生态过程的重要 "纽带",也是土壤肥力的自然来源之一^[3-4],对维持生态系统物质循环和养分均衡起着重要作用^[5-6]。此外, 凋落物在地表形成的凋落物层具有良好的保水性和透水性,在水土保持和水源涵养方面起着极其重要的作 用,直接或间接地影响地上植物生长、地下生态过程。因此,凋落物及其凋落物层是生态学、土壤学、生物地球 化学的重要研究内容。凋落物层通常由未分解、半分解及已分解的凋落物组成,是生态系统的重要组成部分, 其构成和数量及其动态因植物群落类型、组成结构、环境条件和人为干扰活动等不同而存在较大的差异^[7-9], 凋落物层组成及其储量的消长反映着植物群落间的差别及其动态特征。然而,目前的研究主要集中在凋落物 产量及其分解两个方面^[10-12],对地表凋落物层现存量^[13-14]、养分动态及其与各生态因子^[15-16]相关性的研究仍 少见报道,特别是随着植被恢复演替,凋落物层现存量和养分动态的研究报道更为少见^[17-19]。

中国亚热带地区水热条件优越,森林资源丰富,但由于频繁且高强度的人为干扰,导致该地区常绿阔叶林破坏严重。1998年以来,为了保护该地区生物多样性和提升森林生态系统功能,全面开展天然林保护、退耕还林(草)等林业生态工程,森林生态功能退化趋势得到有效控制。由于干扰强度不同,形成了处于不同恢复阶段的多种次生植物群落。亚热带森林皆伐后,植被恢复演替的通常模式为:次生裸地一杂草丛一灌草丛一

灌木丛—马尾松针叶林—马尾松针阔混交林—常绿阔叶林^[20-24]。沿着亚热带森林植被恢复演替梯度,一方面,群落树种增加,阔叶树比例增大,凋落物数量和质量改变;另一方面,群落垂直结构趋于复杂,立地微生境显著改善,凋落物分解速率不同,从而形成不同的凋落物层^[18]。凋落物层的研究对保护该地区生物多样性和提升森林生态系统功能,促进森林植被恢复至关重要。但由于有关亚热带不同植被恢复阶段林地凋落物层现存量及其养分动态的研究较少,因而随着植被恢复,地表凋落物层现存量、构成比例及其养分含量、储量如何演变,它们的变化格局是否一致,生态系统物质循环过程是否逐渐优化等问题仍不十分明确。为此,本研究在湖南省中东部丘陵区选取地域相邻,生境条件基本一致的檵木+南烛+杜鹃灌草丛(Loropetalum chinense + Vaccinium bracteatum + Rhododendron simsii scrub-grass-land, LVR)、檵木+杉木+白栎灌木林(L. chinense + Cunninghamia lanceolata + Quercus fabri shrubbery, LCQ)、马尾松+柯+檵木针阔混交林(Pinus massoniana + Lithocarpus glaber + L. chinense coniferous-broad leaved mixed forest, PLL)、柯+红淡比+青冈常绿阔叶林(L. glaber + Cleyera japonica + Cyclobalanopsis glauca evergreen broad-leaved forest, LAG)为作为一个恢复序列^[25],研究凋落物层现存量、主要养分元素动态特征及其与群落植物多样性的关系,揭示亚热带森林植被自然恢复过程中,凋落物层现存量及其养分元素储存能力的演变,可以为深入研究亚热带森林生态系统物质循环、能量转换规律提供理论依据,对科学地认识亚热带森林植被恢复的驱动机制和管理林地土壤肥力具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 研究地概况

研究地位于湖南省中东部的长沙县(113.28°—113.45°E,28.23°—28.40°N),为典型低山丘陵区,海拔为 55—550 m,坡度多在 20—30°;属于亚热带大陆性季风气候,年平均气温 17.0℃,无霜期 216—269 d,年降水量

为1412—1559 mm,主要分布在4—7月,年平均日照时间1440h;成土母岩主要为板岩和页岩等,土壤以酸性红壤为主,地带性植被为常绿阔叶林。由于人类活动频繁,干扰强度各异,地带性植被破坏严重^[25]。20世纪90年代初,全面实施封山育林,形成了灌草丛(无林地,面积约为35 km²)、灌木林(不含灌木经济林,面积约为80 km²)、马尾松针阔混交林(含人工林,面积约为260 km²)、常绿阔叶林(含人工林,面积约为103 km²)等植物群落,为开展亚热带森林植被恢复演替研究提供了良好的场所。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置和群落调查

采用空间代替时间的方法,选取檵木+南烛+杜鹃 灌草丛(LVR),檵木+杉木+白栎灌木林(LCQ),马尾松 +柯+檵木针阔混交林(PLL)和柯+红淡比+青冈常绿阔 叶林(LAG)4种植物群落作为一个恢复序列。在LVR 设置4个20m×20m样地,LCQ设置3个20m×20m 样地,PLL、LAG分别设置3个30m×30m样地^[25],如 图1所示。

2016年10—11月落叶树种落叶前,采用样方调查法进行群落调查,具体调查方法详见参考文献^[25]。调查统计4种林地的基本特征及其主要树种组成,如表1所示。





LVR: 檵木+南烛+杜鹃灌草丛 Loropetalum chinense + Vaccinium bracteatum + Rhododendron mariesii scrub-grass-land; LCQ: 檵木+杉 木+白栎灌木林 Loropetalum chinense + Cunninghamia lanceolata + Quercus fabri shrubbery; PLL: 马尾松+柯+檵木针阔混交林 Pinus massoniana + Lithocarpus glaber + Loropetalum chinense coniferousbroad leaved mixed forest; LAG: 柯+红淡比+青冈常绿阔叶林 Lithocarpus glaber + Cleyera japonic + Cyclobalanopsis glauca evergreen broad-leaved forest

	Tabl	le 1 Stand charact	eristics of different v	vegetation restor	ration stages				
恢复阶段 Restoration stage	优势植物 Dominant plants	组成比例 Composition proportion/%	木本植物密度 Density of woody plants/ (棵/hm ²)	重要值 Important value/%	平均胸径 Average DBH/cm	平均树高 Average tree height/m	海拔 Elevation/m	坡向 Slope aspect	坡度 Slope
檵木+南烛+杜鹃灌草丛 LVR	檵木 Loropetalum chinense 南烛 Vaccinium bracteatum 杜鹃 Rhododendron simsii 白栎 Quercus fabri 板栗 Castanea mollissima 其他(8种)	34.48 21.55 12.07 7.76 5.17 18.97	18125	27.46 18.96 14.00 10.66 2.72 26.20	I	0.85 (0.3—1.8)	120—131	东南一西北	15—18°
檵木+杉木+白栎灌木林 LCQ	檵木 Loropetalum chinense 杉木 Cunninghamia lanceolata 白栎 Quercus fabri 南烛 Vaccinium bracteatum. 木姜子 Litsea spp. 其他(16种)	17.47 14.85 12.66 12.66 11.35 31.01	7633	22.02 13.16 11.10 9.26 34.43	2.74 (1.0—9.8)	3.37 (1.5–6.5)	120—135	东南一南	18—22°
马尾松+柯+檵木针阔混交林 PLL	马尾松 Pinus massoniana 柯 Lithocarpus glaber 檵木 Loropetalum chinense 红淡比 Cleyera japonica 连蕊茶 Camellia cuspidata 其他(22种)	39.69 25.52 11.06 3.59 3.11 17.03	17629	45.34 13.87 7.43 4.11 4.02 25.23	5.70 (1.0—28.0)	6.54 (1.5—20.0)	135—160	东坡一 西北一南	18—20°
柯+红淡比+青冈常绿阔叶林 LAG	柯 Lithocarpus glaber 红淡比 Cleyera japonica 青冈 Cyclobalanopsis glauca 杉木 Cunninghamia lanceolata 格药柃 Eurya muricata Dunn 其他(31 种)	38.78 18.70 5.82 5.36 5.06 26.28	19970	25.75 11.05 8.90 6.14 5.73 42.44	5.63 (1.0-40.0)	5.75 (1.5—20.0)	200—260	东南一南	20—22°
LVR: 檵木+南烛+杜鹃獾草 <u>》</u> fabri shrubbery; PLL: 马尾松+柯+* japonic + Cyclobalanopsis glauca eve	Loropetalum chinense + Vaccinium bra 蠡木针阔混交林 Pinus massoniana + L srgreen broad-leaved lorest;括号内的梦	cteatum + Rhododena ithocarpus glaber + Ld 发据为每种林地木本	fron mariesii scrub-gra ropetalum chinense co :植物胸径或树高的3	uss-land;LCQ:檵 miferous-broad le 变化范围	术+杉木+白栎嶺 aved mixed forest	董木林 Loropetal ;LAG:柯+红淡	um chinense + [比+青冈常绿	Cunninghamia la 阔叶林 Lithocarp	nceolata + Quercus us glaber + Cleyera

生 态 学 报

4076

表1 不同植被恢复阶段林地的基本特征

1.2.2 凋落物层现存量的测定及分析样品采集、处理

为了避免偶然性,分别在 2015 年 12 月和 2016 年 4、6、10 月测定凋落物层现存量和采集分析样品,取 4 次采样测定的平均值作为最终测定结果。在每一块固定样地内沿着坡面对角线均匀布置 3 个 1 m×1 m 小样 方,根据凋落物层分层标准^[26],按未分解层、半分解层、已分解层(分别记作 U 层、S 层、D 层,下同)收集小样 方内凋落物,带回实验室称量湿重,分别采集各分解层凋落物的分析样品(约 1.0 kg)。将同一样地内 3 个小 样方同一分解层凋落物等量混合为一个样品,置于 80℃下烘干至恒重,测定分析样品的含水率。根据分析样 品的含水率,计算各样方不同分解层凋落物的干重,估算不同恢复阶段各分解层凋落物及凋落物层现存量。 将烘干称重后的凋落物分析样品经植物粉碎机磨碎,过 60 目筛孔保存,用于测定全氮(N)、全磷(P)、全钾 (K)、全钙(Ca)、全镁(Mg)的含量。

1.2.3 养分元素含量的测定

凋落物样品中的 N 用 K9840 自动凯氏定氮仪测定, P 用碱熔钼锑抗比色法测定, K、Ca、Mg 用 Hp3510 原 子吸收分光光度计测定^[25]。

1.2.4 年凋落物量的收集与测定

在每1块固定样地,沿着上坡、中坡、下坡分别安装3个1m²圆形收集器。从2017年8月—2018年7月, 每月收集凋落物1次,收集12个月。每次收回的凋落物按叶、枝、果、碎屑分类,在80℃恒温下烘至恒重后称 重,计算每1块固定样地各组分单位面积的干重,取同种林地不同固定样地同一组分的平均值作为该林地各 组分的月凋落物量,再计算不同林地各组分的年凋落量,测定结果如图2所示。





Fig.2 The amount and composition of annual litter size at different vegetation restoration stages

不同大写字母表示同一恢复阶段不同组分之间差异显著(P<0.05),不同小写字母表示同一组分不同恢复阶段之间差异显著(P<0.05)

1.2.5 数据处理

(1)样地乔木层、灌木层、草本层植物多样性的统计采用 Margalef 指数(E), Shannon-Wiener 指数(H'), Simpson 指数(D)和 Pielou 指数(J)4 个指标表征。各指数计算公式详见参考文献^[27]。

不同植被恢复阶段乔木层、灌木层、草本层的植物多样性指数,结果如表2所示。

(2) 凋落物层积累量是凋落物层现存量与年凋落物量的差值, 公式如下:

$$M = SL - L \tag{1}$$

式中,M为凋落物层积累量(t/hm^2),SL为凋落物层现存量(t/hm^2);L为年凋落物量(t/hm^2)。

14010 2 114110 41101510	j maen of arbor hajer, smab hajer an	a nei saecoas iajei	at anter the regen	inon restoration sta	5.0
层次 Layer	物种多样性指 数 Plant diversity index	LVR	LCQ	PLL	LAG
乔木层	Shannon-Wiener 指数 (H')	_	—	1.91	2.29
Arbor layer	Simpson 指数 (D)	—	—	0.76	0.80
	Margalef 指数 (E)	—	—	3.50	4.89
	Pielou 指数 (J)	—	—	0.58	0.64
灌木层	Shannon-Wiener 指数 (H')	2.00	2.45	2.47	2.15
Shrub layer	Simpson 指数 (D)	0.56	0.51	0.51	0.60
	Margalef 指数 (E)	1.91	3.68	3.43	2.42
	Pielou 指数 (J)	0.78	0.80	0.81	0.78
草本层	Shannon-Wiener 指数 (H')	0.49	1.06	1.03	0.73
Herbaceous layer	Simpson 指数 (D)	0.92	0.75	0.76	0.86
	Margalef 指数 (E)	0.30	0.84	0.58	0.83
	Pielou 指数 (J)	0.45	0.54	0.64	0.53

表 2 不同恢复阶段林地乔木层、灌木层和草本层植物多样性指数

Table 2 Plant diversity index of arbor layer, shrub layer and herbaceous layer at different vegetation restoration stages

(3) 凋落物周转期和分解率(或周转率) 计算公式详见参考文献^[28]。

(4) 凋落物层及各分解层凋落物养分元素储量用公式(2) 计算:

$$D_{ij} = \frac{W_i \times C_{ij}}{1000} \tag{2}$$

式中, D_{ij} 为*i*分解层凋落物*j*养分元素的储量(kg/hm²), W_i 为*i*分解层凋落物现存量(kg/hm²), C_{ij} 为*i*分解层 凋落物*j*养分元素的含量(g/kg)。

(5)养分元素释放率是该分解层凋落物养分元素储量的变化与上一层凋落物养分元素储量的比值^[29],D 层凋落物分解后转化为土壤有机物质,因此本研究不计算D层养分元素释放率。U(或S)层凋落物养分元素 的释放率,用公式(3)计算:

$$\alpha_i = \frac{A_i}{B_i} \tag{3}$$

式中, α_i 为U(或S)层凋落物*i*种养分元素的释放率, A_i 为U(或S)层与S(或D)层凋落物*i*种养分元素储量之 差(kg/hm²), B_i 为U(或S)层*i*种养分元素的储量(kg/hm²)。

用 SPSS 22.0 统计软件中的单因素方差(one-way ANOVA)的最小显著差数法(LSD, P<0.05)分析不同恢 复阶段林地凋落物层现存量、养分元素含量及其储量的差异显著性检验,用 Pearson 分析法分析相关性。用 Excel 2010 软件统计各项指标的平均值、标准偏差,并制图。

2 结果与分析

2.1 凋落物层现存量及其分布特征

如图 3 所示,凋落物层现存量随着植被恢复而增加,最高(LAG)是最低(LVR)的 4.97 倍,且 LVR 与 LCQ、PLL、LAG 差异显著(P<0.05)。不同恢复阶段凋落物层分层明显,均具有 U 层、S 层和 D 层,同一分解层 凋落物现存量总体上也随着植被恢复而增加。其中 U 层,PLL 最高,LVR 最低,且 LVR 与 LCQ、PLL、LAG 之 间,LCQ 与 PLL 之间差异显著(P<0.05);S 层、D 层,LAG 最高,LVR 最低,且 LVR 与 LCQ、PLL、LAG 差异显著 (P<0.05)。同一恢复阶段不同分解层凋落物现存量均表现为:D 层 > S 层 > U 层,不同分解层之间的差异总 体上随着植被恢复而增大。其中,LVR 不同分解层之间差异不显著(P>0.05),LCQ 的 U 层、S 层与 D 层差异 显著(P<0.05),PLL 的 U 层与 D 层差异显著(P<0.05),LAG 不同分解层两两之间差异显著(P<0.05)。U 层 凋落物现存量占凋落物层现存量的百分比最低,为20.19%—27.30%,其次为S层(27.67%—31.11%),而D 层最高(41.59%—51.02%)。表明近70%凋落物已被分解为半分解和已分解,有40%以上已被分解为腐 殖质。

如图 3 所示,不同恢复阶段凋落物分解率为 0.44—0.61,周转期为 1.65—2.28 a。其中,LVR 凋落物分解 率最高(0.61),周转期最短(1.65 a),其次是 PLL 和 LAG,而 LCQ 凋落物分解率最低,周转期最长。LCQ 凋落 物的积累量最高(1.38 t/hm²),其次是 LAG(1.09 t/hm²),LVR 最低(-0.86 t/hm²)。



图 3 不同恢复阶段林地凋落物层现存量及其积累量、分解率和周转期

2.2 凋落物层养分元素的含量

从图 4 可以看出, 凋落物层及同一分解层凋落物不同养分元素含量均表现为: N>Ca>Mg>K>P, 且各养分元素的含量随着植被恢复呈现出不同的变化特征。N 含量随着植被恢复而增加, 且 LVR、LCQ、PLL(除 D 层外)与 LAG 差异显著(P<0.05); P 含量总体上也随着植被恢复而增加, 且 LVR 与 LAG 差异显著(P<0.05), 与 LCQ(除 U 层外)、PLL(除 D 层外)差异不显著(P>0.05); K 含量不同恢复阶段之间凋落物层及同一分解层凋

Fig.3 Standing crops, accumulation, decomposition rate and turnover period of litter layer at different vegetation restoration stages 不同大写字母表示同一恢复阶段不同分解层之间的差异(*P*<0.05),不同小写字母表示不同恢复阶段之间差异显著(*P*<0.05)

落物的差异不显著(P>0.05);LCQ 凋落物层及其各分解层凋落物 Ca 含量最高,PLL 最低,但仅 LCQ 凋落物层 与 PLL 差异显著(P<0.05);LAG 凋落物层及其各分解层(除 U 层外)凋落物 Mg 含量最高,其次是 LCQ,LVR 最低,其中 LVR、PLL 凋落物层、U 层和 S 层与 LCQ、LAG 差异显著(P<0.05)。随着植被恢复,N、Ca、Mg 含量 变化较大,而 P、K 含量变化较小。同一恢复阶段 N、P(除 PLL、LAG 外)、K、Ca、Mg 含量均随着凋落物分解而 下降,PLL 各分解层凋落物 P 含量以 S 层最高,U 层最低,LAG 则依次为:S 层 > U 层 > D 层,但各养分元素含 量不同分解层之间的差异显著性因养分元素不同而异。



不同大写字母表示同一恢复阶段不同分解层之间差异显著(P<0.05),不同小写字母表示不同恢复阶段之间差异显著(P<0.05)

2.3 凋落物层主要养分元素的储量及其释放率

如表 3 所示, 凋落物层养分元素总储量总体上随着植被恢复而增加, 从 LVR 到 LAG, 增加了 151.13 kg/hm², 且 LCQ、PLL、LAG 均明显高于 LVR;随着植被恢复, S 层、D 层养分元素总储量占凋落物层养分元素总储量的百分比呈递增趋势, 分别为 32.85%—34.07% 和 30.68%—37.43%, U 层呈递减趋势, 为 28.50%—36.48% (图 5)。凋落物层及同一分解层凋落物各养分元素的储量总体上也随着植被恢复而增加,其中 N、P、K、Mg 的储量以 LAG 最高, 分别为 104.38、2.81、3.92、6.77 kg/hm², Ca 以 LCQ 最高, 为 62.55 kg/hm²; 从 LVR 到 LAG,

N 储量变化最大,增加了 89.80 kg/hm²,其次是 Ca,而 P 的变化最小,仅增加了 2.42 kg/hm²。同一恢复阶段, 凋落物层及各分解层凋落物不同养分元素的储量依次为:N>Ca>Mg>K>P,凋落物层及各分解层凋落物养分 元素总储量主要是由 N、Ca 贡献,分别占总储量的 46.96%—60.33% 和 32.57%—42.60%,而 P、K、Mg 储量分 别仅占 1.42%—1.78%、1.85%—2.55%和 3.02%—3.79%。同一恢复阶段随着凋落物的分解,N、P 储量呈增加 趋势,而 K、Ca、Mg 储量在 LVR、LCQ、PLL 呈下降趋势,在 LAG 呈增加趋势(表 3)。表明随着植被恢复,凋落 物层的养分元素储存能力和转化归还能力提高,特别是 N。

	1 81	ole 5 Nutrient res	serve and release ra	ttes in inter layers	at uniferent vegeta	tion restoration stage	3
恢复阶段 Restoration stage	分解层 Decomposition layer	Ν	Р	K	Ca	Mg	合计 Total
LVR	未分解层	4.94(2.34) Aa	0.12(-8.33)Aa	0.32(34.38) Aa	4.33(17.55)Aa	0.31(6.45)Aa	10.02(9.98)Aa
	半分解层	4.82(0.13)Aa	0.13(-7.69)Aa	0.21(19.05) Aa	3.57(14.01)Aa	0.29(20.69) Aa	9.02(6.54)Aa
	已分解层	4.82Aa	0.14Aa	0.17Aa	3.07Aa	0.23Aa	8.43Aa
	合计	14.58a	0.39a	0.70a	10.97a	0.83a	27.47a
LCQ	未分解层	$19.05(-5.64){\rm Ab}$	$0.59(-10.17)\mathrm{Ab}$	0.95(25.26)Aa	22.79(-0.75)Ab	1.75(12.57) Ab	$45.13(-1.86)\mathrm{Ab}$
	半分解层	$20.12(-21.31)\mathrm{Ab}$	0.65(-6.15)Aab	0.71(-18.31)Aab	22.96(26.83)Ab	$1.53(-1.96){\rm Ab}$	45.97(3.62)Ab
	已分解层	24.41Aab	0.69Aab	0.84Aab	16.80Ab	1.56Aab	44.30Ab
	合计	63.58b	1.93b	2.50ab	62.55b	4.84b	135.40b
PLL	未分解层	$22.74(-8.27)\mathrm{Ab}$	$0.52(-48.15)\mathrm{Ab}$	1.05(40.95)Aa	$14.97(-5.74)\mathrm{Ab}$	1.60(3.75)Ab	40.88(-6.09) Ab
	半分解层	24.62(-26.29)Ab	0.76(-36.84)ABb	0.62(-19.35)Aab	15.83(27.04)Aab	1.54(11.69)Ab	43.37(-5.56)Ab
	已分解层	31.09Ab	1.04Bb	0.74Aa	11.55Aab	1.36Aab	45.78Ab
	合计	78.45b	2.32b	2.41ab	42.35ab	4.50b	130.03b
LAG	未分解层	$26.02(-26.94)\mathrm{Ab}$	$0.60(-61.67)\mathrm{Ab}$	1.03(-2.91)Aa	$21.27(-10.72)\mathrm{Ab}$	$1.97(-13.71)\mathrm{Ab}$	$50.89(-19.59)\mathrm{Ab}$
	半分解层	33.04(-37.18)Ab	$0.97(-27.84)\mathrm{Ab}$	$1.06(-72.64)\mathrm{Ab}$	23.55(32.48)Ab	$2.24(-14.29)\mathrm{Ab}$	$60.86(-9.84)\mathrm{Ab}$
	已分解层	45.32Ab	1.24Ab	1.83Ab	15.90Ab	2.56Ab	66.85Ab
	合计	104.38b	2.81b	3.92b	60.72a	6.77b	178.60b

表 3	不同恢复阶段样地凋落物层养分元素的储量及其释放率/(kg/hm²)

括号内数据表示元素释放率(%);不同大写字母表示同一恢复阶段不同分解层之间差异显著(P<0.05),不同小写字母表示不同恢复阶段之间差异显著(P<0.05)

LVR、LCQ、PLL、LAG 从 U 层到 S 层养分元素总释 放率分别为 9.98%、-1.86%、-6.09%、-19.59%, 从 S 层 到 D 层分别为 6.54%、3.62%、-5.56%、-9.84%, 除 LVR 外, LCQ、PLL、LAG 的 S 层养分元素总释放率比 U 层明 显增强。同一恢复阶段不同养分元素从 U 层到 S 层的 释放率为-61.67%—40.95%, 其中 K 最高, 其次是 Ca、 Mg, 而 P 最低; 从 S 层到 D 层为-72.64%—32.48%, LVR 以 Mg 最高, 其次是 K, 而 P 最低, LCQ、PLL、LAG 以 Ca 最高, 其次为 Mg, 而 P 最低(表 3)。表明随着植 被恢复,养分元素总释放率下降, 但随着凋落物的分解 而加快, 有利于养分的保持。

2.4 物种多样性指数与凋落物层现存量、养分元素含量的相关性分析

对每种林地样地调查数据进行统一合并后,计算不 同植被恢复阶段乔木层、灌木层和草本层物种多样性与



图 5 不同恢复阶段养分元素总储量在不同分解层凋落物的分布 Fig. 5 The nutrient element reserve and its distribution in different decomposition layers at different vegetation restoration stages

凋落物层现存量、养分元素含量的相关性,如表4所示,乔木层物种多样性指数与凋落物层现存量、N、P(除 Simpson 指数外)含量呈显著(P<0.05)或极显著(P<0.01)正相关,与Mg、K、Ca含量不存在相关(P>0.05)。 除 Shannon-Wiener、Simpson 指数与K含量呈显著负相关(P<0.05)外,灌木层物种多样性指数与各项指标不 存在显著相关性(P>0.05)。除 Simpson 指数与凋落物层现存量、N、P含量呈显著(P<0.05)或极显著(P< 0.01)负相关外,草本层物种多样性指数与其他指标不存在显著相关性(P>0.05)。表明乔木层、灌木层、草本 层物种多样性指数对凋落物现存量、养分元素含量的影响不同,其中乔木层物种多样性的影响最明显。

层次 Layer	物种多样性指数 Species diversity index	凋落物现存量 Existing litter	N	Р	K	Ca	Mg
乔木层	Shannon-Wiener 指数 (H')	0.720 **	0.829 **	0.704 **	-0.062	-0.161	0.286
Arbor layer	Simpson 指数 (D)	0.624 *	0.650 *	0.436	-0.237	-0.287	0.270
	Margalef 指数(E)	0.679 *	0.881 **	0.717 **	0.035	-0.067	0.375
	Pielou 指数(J)	0.731 **	0.798 **	0.674 *	-0.125	-0.218	0.255
灌木层	Shannon-Wiener 指数 (H')	0.456	0.150	0.052	-0.687 **	0.190	0.240
Shrub layer	Simpson 指数 (D)	-0.398	-0.124	-0.239	0.588 *	-0.285	-0.124
	Margalef 指数(E)	0.362	0.412	0.121	-0.331	0.275	0.493
	Pielou 指数(J)	0.202	0.283	0.191	-0.107	0.294	0.123
草本层	Shannon-Wiener 指数(H')	-0.140	-0.159	0.080	0.164	0.285	-0.042
Herbaceous layer	Simpson 指数 (D)	-0.562 *	-0.697 **	-0.556 *	0.019	0.205	-0.116
	Margalef 指数 (E)	0.007	0.100	0.080	0.182	0.385	0.232
	Pielou 指数 (J)	-0.245	-0.258	0.010	0.219	0.149	-0.212

表4 不	同恢复阶段凋落物层现存量。	、养分元素含量与物种组	多样性指数的相关系数
------	---------------	-------------	------------

Table 4 Correlation coefficient between existing litter, nutrient elements and species diversity index at different vegetation restoration stages

不同恢复阶段林地同一层次的物种多样性指数放在一起进行线性回归(n=13), * P < 0.05, * * P < 0.01

3 讨论

3.1 植被恢复对凋落物层现存量的影响

研究表明,凋落物层现存量主要取决于凋落物量及其分解速率,与凋落物量呈正相关,与分解速率呈负相 关^[30]。因而凋落物层现存量受到生物因素、非生物因素以及植物自身特性等的共同影响^[31]。同一气候条件 下,不同林地物种组成、凋落物量及其分解速率不同,因而不同林地凋落物层及其各分解层凋落物现存量也存 在差异^[8,32-33]。当前关于凋落物层现存量随着植被恢复的变化趋势,不同的研究有不同的结果。如马文济 等^[18]、黄宗胜等^[30]的研究表明,由于人类砍伐影响,大量凋落物,特别是细小枯枝滞留在地表面,不易分解, 演替初期地表凋落物层现存量最高,随着常绿阔叶林次生演替的进行,地表凋落物层现存量显著降低。而张 庆费和徐绒娣^[34]、齐泽民等^[35]、吕晓涛等^[36]、周序力等^[37]的研究发现,凋落物层现存量随着植被恢复而逐渐 增加。此外,逯军峰等^[38]研究表明,凋落物层现存量随林龄增大而增加,凋落物层现存量与林龄基本呈正相 关关系。本研究中,凋落物层现存量随着植被恢复而增加。究其原因可能是:一方面,随植被恢复,植物种类 增加,木本植物多样性提高,大型树木比例增大(表1),群落层次结构逐渐完备和稳定以及物种新陈代谢加 快,使得凋落物量增加(图 2),有利于地表凋落物积累,这也被凋落物层现存量与乔木层植物多样性指数呈显 著或极显著正相关的分析结果(表 4)所证实。另一方面,随植被恢复,群落内微环境(光照、温度、湿度等)改 变,凋落物的分解率下降(图 3),有利于地表凋落物积累。

本研究中,同一分解层凋落物现存量总体上随着植被恢复而增加,与张庆费和徐绒娣等^[34]、郑路和卢立 华^[26]的研究结果基本一致。研究表明,U层凋落物现存量除了受群落凋落物量影响外,还受外界环境条件和 凋落物特性的影响^[34]。由于 PLL 以马尾松为优势树种(表1),凋落物以马尾松针叶为主,分解速率较低,U 层凋落物积累多;而 LAG 凋落物以阔叶树叶为主(表1),分解速率较高,U 层凋落物被分解为 S 层和 D 层凋

4083

落物而积累较少,导致 PLL 的 U 层凋落物现存量高于 LAG,而 S 层和 D 层低于 LAG,甚至 D 层低于 LCQ,表 明随着植被恢复,LAG 凋落物能迅速分解转移为腐殖质,更有利于土壤养分保持与积累。

研究表明,不同林地凋落物分解强度不同,且不同分解层凋落物现存量随着凋落物的分解而增加,占凋落 物层现存量的百分比增大,可能与各分解阶段凋落物的分解速率有较大关系^[39]。本研究中,不同恢复阶段同 一分解层现存量占凋落物层现存量的百分比不同.S层、D层的百分比高于 U层,且随着植被恢复,百分比增 加,表明随着植被恢复,U层凋落物向S层和D层迁移能力增强,凋落物分解速率提高^{18]},土壤微生物活动增 强,被分解的凋落物越来越多,U层凋落物现存量越来越少。究其原因可能是:凋落物分解是一个复杂而又漫 长的过程,包括物理、化学和微生物3种分解方式^[40]。分解初期,水溶性物质和碳水化合物快速淋失与降解, 凋落物分解速率较高;随着凋落物分解,纤维素、木质素等难以降解的物质不断积累,使得分解中期或后期凋 落物分解速率下降^[41],导致S层或D层凋落物的积累。

3.2 植被恢复对凋落物层养分元素含量的影响

研究表明,调落物养分元素含量取决于植被对土壤养分的吸收,而植被对养分的吸收与植物自身特性、土 壤养分元素含量有关[16]。中国森林[26]、亚热带樟树—马尾松林[42]、贵州龙里马尾松人工林[43] 凋落物层养分 元素含量从高到低的排序为:N、Ca、K、Mg和P;而茂兰喀斯特地区原始林^[44]则为:Ca、N、Mg、K和P。本研究 中,LVR、PLL、LAG 凋落物层以 N 含量最高,其次是 Ca,随后是 Mg、K 和 P;LCQ 以 Ca 含量最高,其次是 N,随 后是 Mg、K 和 P。可能是由于本研究区林地土壤 N 相对丰富, 而 P 相对缺乏。此外, 树叶凋落前, N、P、K 发 生内转移,其中 K 的内转移量最大,而 Ca 则相对富集^[45],导致凋落物层 N、Ca 含量较高,K 含量较低,而 P 含 量最低^[46]。本研究中, 凋落物层 N、P 含量总体上随着植被恢复而增加, 与潘复静等^[47]、马文济等^[18]的研究 结果基本一致。随着植被恢复,K平均含量的变化不显著,而 Ca、Mg 含量呈现增加--下降--增加的波动趋 势,可能与不同植被恢复阶段树种组成(表4)以及该养分元素的迁移、再吸收利用和转化性质有关,有待于进 一步研究。本研究中,PLL 凋落物层养分元素含量均低于 LAG,与陈法霖等^[48]研究结果一致。本研究中,除 LVR 外, 凋落物层平均 N 含量(11.07—14.12 g/kg) 高于全球木本植物凋落叶 N(10.9 g/kg) 含量, 而 P 平均含 量(0.26—0.37 g/kg)低于全球木本植物凋落叶 P(0.85 g/kg)含量^[49],表明研究区凋落物层 N 含量均处于较 高水平,而P含量处于较低水平。

研究表明,随着凋落物分解,各养分元素含量的变化与其释放模式相关^[50]。其中,N含量随着凋落物分 解的变化有两种模式:一种先富集后释放^[51],另一种随着凋落物分解而下降^[18]:K^[16]、Ca、Mg^[50,52]含量随着 凋落物分解而下降;而P含量由于受植被生长季节、微生物分解与利用、降水淋溶等影响,随着凋落物分解而 表现出不同模式^[53]。本研究中,N 含量均随着凋落物分解而降低,可能是由于研究区雨水丰沛,气候湿润温 暖,淋溶作用强烈^[54];另一方面,在天然恢复模式下,凋落物能与土壤充分接触,有利于土壤动物觅食、微生物 活动和植物生长吸收利用,分解速率加快,导致 N 含量下降^[55]。K 含量随分解而降低,与 K 自身在植物体内 呈离子状态及其在分解过程中极易移动有关^[56]。同样,Ca、Mg含量随凋落物分解而降低,一方面可能易受淋 洗影响,另一方面可能受微生物控制^[57-58]。P含量随着凋落物分解而表现出不一致规律,可能与凋落物层 N/ P 比有关^[59]。本研究中,凋落物层(特别是 U 层)N/P 比均大于 30,且随着植被恢复而增加,表明研究区不同 植物恢复阶段, 凋落物分解不受 N 限制, 受 P 限制^[47,60], 且随着植被恢复 P 的限制性增大, 因而 LVR、 LCQ 凋 落物分解受 P 限制相对较弱,没有富集过程,而 PLL、LAG 受 P 限制相对较强,先富集后释放,这可能也是 N 含量随着凋落物分解而下降的原因之一。

3.3 植被恢复对凋落物层养分元素储量的影响

凋落物层养分储量与凋落物层现存量和各养分含量有关。本研究中,随着植被恢复,凋落物现存量增加 量(图 3)明显高于各养分含量的增加量(图 4)。因此,凋落物养分元素总储量均随着植被恢复而增加,与郑 路^[26]的研究结果一致,主要受凋落物现存量直接影响^[18]。也由于凋落物层 N、Ca 的含量明显高于 P、K、Mg, 因而凋落物层养分总储量主要是由 N、Ca 来贡献,与刘蕾等^[61]和卢晓强等^[44]的研究结果一致。本研究中,凋 落物层 N、P、Ca、Mg 储量随着植被恢复的变化趋势与其含量变化一致,而 K 储量与其含量不一致。表明 N、P、Ca、Mg 储量是由其含量和凋落物层现存量共同影响,而 K 储量主要受凋落物层现存量影响。

研究表明,凋落物分解过程中产生的化合物对养分元素有螯合作用,使养分难以释放,因而贫瘠土壤的植物群落凋落物层养分元素储量会大量聚集在已分解层^[8,62]。本研究中,随着植被恢复,U层凋落物养分元素总储量减少,S、D层逐渐增加。究其原因可能有:1)LVR 凋落物分解率较高(图 3),养分释放率较大(表 3),随着植被恢复,LCQ、PLL和LAG分解率、养分释放率下降(表 3),因而LVR养分积累主要在U层,而随着植被恢复,养分积累主要向S层、D层转移。2)随着凋落物分解,尽管养分含量下降,但凋落物现存量逐渐增加(图 3),因而养分元素主要储存在S层、D层,与刘文耀等^[52]、施昀希等^[50]的研究结果一致。表明随着植被恢复,凋落物层养分逐渐向腐殖质层转移,有利养分的归还和固持。

研究表明,凋落物分解过程即是养分释放过程,也是养分积累过程,包括淋溶、积累和转化3个过程^[29]。 本研究中,同一恢复阶段,各养分元素释放率随凋落物分解的变化各异(表3)。随着凋落物分解,凋落物层 N 和 P 储量总体上增加,K、Mg 和 Ca 则呈现不稳定的变化,与郭平等^[63]的研究结果一致。随着凋落物分解,凋 落物层 N 储量增加,分解速率下降,导致养分释放率减小,以及与微生物对养分的固持有关^[64]。随着凋落物 分解,P 储量逐渐增加,是因为 P 储量的增长量大于其相对释放量。K、Mg 和 Ca 具有不稳定规律,原因可能 是不同植被恢复阶段树种组成结构的差异,导致凋落物组成和质量及其分解速率的不同,进而影响其养分元 素的释放特性^[46]。

4 结论

随着植被恢复,调落物层及各分解层调落物现存量逐渐增加,LAG 是 LVR 的 4.97 倍;凋落物分解率下降,未分解层凋落物向半分解层和已分解层的迁移能力增强,41.59%—51.02%凋落物已被分解为腐殖质。凋落物层及各分解层凋落物主要养分元素含量随着植被恢复呈现不同的变化特征,其中 N、P 含量总体上增加, K 含量变化不大,Ca、Mg 含量呈一定波动性。随着植被恢复,凋落物层养分元素总储量增加,从 LVR 到 LAG, 增加了 151.13 kg/hm²,主要是由 N、Ca 贡献,分别占总储量的 46.96%—60.33%和 32.57%—42.60%,且养分储 量向腐殖质层转移增强,养分元素释放率下降,有利于养分的积累和储存。乔木层、灌木层、草本层植物 α 多 样性指数对凋落物层现存量、养分元素含量的影响不同,其中乔木层的影响最为明显。表明植被恢复提高了 凋落物层养分储存能力,有利于土壤养分的保持与积累,促进生态系统养分循环过程和自我维持机制,生态系 统物质循环随着植被恢复逐渐优化。因此,促进植被恢复,提高群落树种多样性,形成完备和稳定的层次结 构,增加凋落物层现存量及养分的储存,是恢复和维持林地土壤肥力的重要途径。

参考文献(References):

- [1] 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.
- [2] 常雅军,曹靖,李建建,潘春林,陈琦,马力德.秦岭西部山地针叶林凋落物层的化学性质.生态学杂志,2009,28(7):1308-1315.
- [3] Parsons S A, Congdon R A, Lawler I R. Determinants of the pathways of litter chemical decomposition in a tropical region. New Phytologist, 2014, 203(3): 873-882.
- [4] Domke G M, Perry C H, Walters B F, Woodall C W, Russell M B, Smith J E. Estimating litter carbon stocks on forest land in the United States. Science of the Total Environment, 2016, 557-558: 469-478.
- [5] Janzen H H. Carbon cycling in earth systems-a soil science perspective. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2004, 104(3): 399-417.
- [6] Quideau S A, Chadwick O A, Benesi A, Graham R C, Anderson M A. A direct link between forest vegetation type and soil organic matter composition. Geoderma, 2001, 104(1/2): 41-60.
- [7] Berg B, Matzner E. Effect of N deposition on decomposition of plant litter and soil organic matter in forest systems. Environmental Reviews, 1997, 5 (1): 1-25.
- [8] Kavvadias V A, Alifragis D, Tsiontsis A, Brofas G, Stamatelos G. Litterfall, litter accumulation and litter decomposition rates in four forest

ecosystems in northern Greece. Forest Ecology and Management, 2001, 144(1/3): 113-127.

- [9] 葛结林,熊高明,李家湘,徐文婷,赵常明,卢志军,李跃林,谢宗强.中国南方灌丛凋落物现存量.植物生态学报,2017,41(1):5-13.
- [10] 唐仕姗,杨万勤,殷睿,熊莉,王海鹏,王滨,张艳,彭艳君,陈青松,徐振锋.中国森林生态系统凋落叶分解速率的分布特征及其控制因子.植物生态学报,2014,38(6):529-539.
- [11] Portillo-Estrada M, Pihlatie M, Korhonen J F J, Levula J, Frumau A K F, Ibrom A, Lembrechts J J, Morillas L, Horváth L, Jones S K, Niinemets Ü. Climatic controls on leaf litter decomposition across European forests and grasslands revealed by reciprocal litter transplantation experiments. Biogeosciences, 2016, 13(5): 1621-1633.
- [12] García-Palacios P, McKie B G, Handa I T, Frainer A, Hättenschwiler S. The importance of litter traits and decomposers for litter decomposition: A comparison of aquatic and terrestrial ecosystems within and across biomes. Functional Ecology, 2016, 30(5): 819-829.
- [13] 李兵, 孙同高, 范春楠, 郭忠玲, 张莹, 王洪峰. 长白山森林群落凋落物现存量及其组成. 林业与环境科学, 2017, 33(2): 48-52.
- [14] 邓秀秀,王忠诚,李程,郭灏,金珂丞.浙江天童常绿阔叶林凋落物量季节动态及其与气象因子的关系.中南林业科技大学学报,2017, 37(3):73-78.
- [15] Zhang X Y, Wang W. Control of climate and litter quality on leaf litter decomposition in different climatic zones. Journal of Plant Research, 2015, 128(5): 791-802.
- [16] 赵畅,龙健,李娟,廖洪凯,刘灵飞,张明江,华健.茂兰喀斯特原生林不同坡向及分解层的凋落物现存量和养分特征.生态学杂志, 2018,37(2):295-303.
- [17] Sardans J, Rivas-Ubach A, Peñuelas J. The C: N: P stoichiometry of organisms and ecosystems in a changing world: a review and perspectives. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 2012, 14(1): 33-47.
- [18] 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.
- [19] 喻林华,方晰,项文化,石俊,刘兆丹,李雷达.亚热带4种林分类型枯落物层和土壤层的碳氮磷化学计量特征.林业科学,2016,52 (10):10-21.
- [20] Li X, Wilson S D, Song Y. Secondary succession in two subtropical forests. Plant Ecology, 1999, 143(1): 13-21.
- [21] 丁圣彦, 宋永昌. 演替研究在常绿阔叶林抚育和恢复上的应用. 应用生态学报, 2003, 14(3): 423-426.
- [22] 薛建辉.森林生态学.北京:中国林业出版社,2006:163.
- [23] 袁金凤, 胡仁勇, 慎佳泓, 张磊, 张晓宇, 于明坚. 4 种不同演替阶段森林群落物种组成和多样性的比较研究. 植物研究, 2011, 31(1): 61-66.
- [24] Xiang W H, Zhou J, Ouyang S, Zhang S L, Lei P F, Li J X, Deng X W, Fang X, Forrester D I. Species-specific and general allometric equations for estimating tree biomass components of subtropical forests in southern China. European Journal of Forest Research, 2016, 135(5): 963-979.
- [25] 辜翔,张仕吉,刘兆丹,李雷达,陈金磊,王留芳,方晰.中亚热带植被恢复对土壤有机碳含量、碳密度的影响.植物生态学报,2018,42 (5):595-608.
- [26] 郑路, 卢立华. 我国森林地表凋落物现存量及养分特征. 西北林学院学报, 2012, 27(1): 63-69.
- [27] 陈金磊, 方晰, 辜翔, 李雷达, 刘兆丹, 王留芳, 张仕吉. 中亚热带 2 种森林群落组成、结构及区系特征. 林业科学, 2019, 55(2): 159-172.
- [28] 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.
- [29] 钟国辉,辛学兵.西藏色季拉山暗针叶林凋落物层化学性质研究.应用生态学报,2004,15(1):167-169.
- [30] 黄宗胜, 符裕红, 喻理飞. 喀斯特森林植被自然恢复中凋落物现存量及其碳库特征演化. 林业科学研究, 2013, 26(1): 8-14.
- [31] 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.
- [32] Vitousek P M. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. Ecology, 1984, 65(1): 285-298.
- [33] Facelli J M, Pickett S T A. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. Botanical Review, 1991, 57(1): 1-32.
- [34] 张庆费,徐绒娣.浙江天童常绿阔叶林演替过程的凋落物现存量.生态学杂志,1999,18(2):17-21.
- [35] 齐泽民, 王开运, 宋光煜, 杨万勤. 川西亚高山箭竹群落枯枝落叶层生物化学特性. 生态学报, 2004, 24(6): 1230-1236.
- [36] 吕晓涛, 唐建维, 何有才, 段文贵, 宋军平, 许海龙, 朱胜忠. 西双版纳热带季节雨林的生物量及其分配特征. 植物生态学报, 2007, 31 (1): 11-22.
- [37] 周序力,蔡琼,熊心雨,方文静,朱剑霄,朱江玲,方精云,吉成均.贵州月亮山不同演替阶段亮叶水青冈林碳储量及其分配格局.植物 生态学报,2018,42(7):703-712.
- [38] 逯军峰, 王辉, 曹靖, 袁宏波. 不同林龄油松人工林枯枝落叶层持水性及养分含量. 浙江林学院学报, 2007, 24(3): 319-325.
- [39] 谌贤,刘洋,邓静,师嘉淇.川西亚高山森林凋落物不同分解阶段碳氮磷化学计量特征及种间差异.植物研究, 2017, 37(2): 216-226.

[40]	苏静,马姜明,覃扬浍,张雅君,莫燕华,秦佳双,杨	栋林. 桂林岩溶石山檵木群落不同恢复阶段凋落物层酶对凋落物分解的影响. 广西
	植物,2019,39(2):170-177.	

- [41] 郭剑芬,杨玉盛,陈光水,林鹏,谢锦升.森林凋落物分解研究进展.林业科学,2006,42(4):93-100.
- [42] 李忠文, 闫文德, 郑威, 梁小翠, 王光军, 朱凡. 亚热带樟树-马尾松混交林凋落物量及养分动态特征. 生态学报, 2013, 33(24): 7707-7714.
- [43] 姚瑞玲,丁贵杰,王胤.不同密度马尾松人工林凋落物及养分归还量的年变化特征.南京林业大学学报:自然科学版,2006,30(5): 83-86.
- [44] 卢晓强,杨万霞,丁访军,丁晖,吴军,曹铭昌,崔鹏,徐海根.茂兰喀斯特地区原始林凋落物量动态与养分归还.生态与农村环境学报, 2014,30(5):614-619.
- [45] 杨玉盛,陈银秀,何宗明,郭剑芬,刘春华. 福建柏和杉木人工林凋落物性质的比较. 林业科学, 2004, 40(1): 2-10.
- [46] 阎恩荣, 王希华, 周武. 天童常绿阔叶林不同退化群落的凋落物特征及与土壤养分动态的关系. 植物生态学报, 2008, 32(1): 1-12.
- [47] 潘复静,张伟,王克林,何寻阳,梁士楚,韦国富.典型喀斯特峰丛洼地植被群落凋落物 C:N:P 生态化学计量特征.生态学报,2011, 31(2):335-343.
- [48] 陈法霖, 江波, 张凯, 郑华, 肖燚, 欧阳志云, 屠乃美. 退化红壤丘陵区森林凋落物初始化学组成与分解速率的关系. 应用生态学报, 2011, 22(3): 565-570.
- [49] Kang H Z, Xin Z J, Berg B, Burgess P J, Liu Q L, Liu Z C, Li Z H, Liu C J. Global pattern of leaf litter nitrogen and phosphorus in woody plants. Annals of Forest Science, 2010, 67(8): 811-811.
- [50] 施昀希,黎建强,陈奇伯,王瑞璋,杨丽云. 滇中高原 5 种森林类型凋落物及营养元素储量研究. 生态环境学报, 2018, 27(4): 617-624.
- [51] 葛晓敏,唐罗忠,王瑞华,李勇,朱玲,贾志远,丁晖.杨树人工林生态系统凋落物生物量及其分解特征.生态环境学报,2017,26(9): 1457-1464.
- [52] 刘文耀, 荆桂芬, 和爱军. 滇中常绿阔叶林及云南松林凋落物和死地被物中的养分动态. 植物学报, 1990, 32(8): 637-646.
- [53] Hobbie S E, Eddy W C, Buyarski C R, Adair E C, Ogdahl M L, Weisenhorn P. Response of decomposing litter and its microbial community to multiple forms of nitrogen enrichment. Ecological Monographs, 2012, 82(3): 389-405.
- [54] 方晰,陈金磊,王留芳,李胜蓝,项文化,雷丕锋.亚热带森林土壤磷有效性及其影响因素的研究进展.中南林业科技大学学报,2018, 38(12):1-12.
- [55] 尹宝丝,史常青,贺康宁,田赟,左巍. 高寒区华北落叶松林生长季内地表凋落物层碳氮磷化学计量特征. 应用与环境生物学报, 2019, 25(2): 268-274.
- [56] 陈金玲, 金光泽, 赵凤霞. 小兴安岭典型阔叶红松林不同演替阶段凋落物分解及养分变化. 应用生态学报, 2010, 21(9): 2209-2216.
- [57] Ribeiro C, Madeira M, Araujo M C. Decomposition and nutrient release from leaf litter of *Eucalyptus globulus* grown under different water and nutrient regimes. Forest Ecology and Management, 2002, 171(1/2): 31-41.
- [58] 刘洋,张健,冯茂松. 巨桉人工林凋落物数量、养分归还量及分解动态. 林业科学, 2006, 42(7): 1-10.
- [59] 王瑾,黄建辉.暖温带地区主要树种叶片凋落物分解过程中主要元素释放的比较.植物生态学报,2001,25(3):375-380.
- [60] Güsewell S, Verhoeven J T A. Litter N: P ratios indicate whether N or P limits the decomposability of graminoid leaf litter. Plant and Soil, 2006, 287(1/2): 131-143.
- [61] 刘蕾,申国珍,陈芳清,罗璐,谢宗强,喻杰.神农架海拔梯度上4种典型森林凋落物现存量及其养分循环动态.生态学报,2012,32
 (7): 2142-2149.
- [62] 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.
- [63] 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.
- [64] Aber J D, Melillo J M. Litter decomposition: measuring relative contributions of organic matter and nitrogen to forest soils. Canadian Journal of Botany, 1980, 58(4): 416-421.