

DOI: 10.5846/stxb201906011157

高嘉, 卫芯宇, 谌亚, 董玉梁, 杨玉莲, 张丹桔. 模拟冻融环境下亚高山森林凋落物分解速率及有机碳动态. 生态学报, 2021, 41(9): 3734-3743.

Gao J, Wei X Y, Chen Y, Dong Y L, Yang Y L, Zhang D J. Litter decomposition rates and organic carbon dynamics in subalpine forest during freeze-thaw cycles. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(9): 3734-3743.

模拟冻融环境下亚高山森林凋落物分解速率及有机碳动态

高 嘉, 卫芯宇, 谌 亚, 董玉梁, 杨玉莲, 张丹桔*

四川农业大学生态林业研究所, 林业生态工程重点实验室, 成都 611130

摘要: 森林凋落物分解是森林生态系统物质循环的重要环节, 季节性冻融交替是影响凋落物分解的重要环境因素之一, 但不同林型的凋落物对冻融响应的差异性很少被量化。为了解冻融环境对森林凋落物分解进程的影响, 以川西亚高山森林地区阔叶林、针叶林和针阔混交林 3 种典型林型的凋落物为实验材料, 从凋落物基质质量、冻融环境等影响凋落分解的因素着手, 采用模拟冻融循环过程(-5—5 °C), 研究了冻融循环中 3 种林型凋落物分解速率和有机碳含量的动态变化。结果发现, 3 种典型林型凋落物经过不同冻融处理后, 其质量损失、质量损失速率均存在显著差异 ($P < 0.05$)。混交林凋落物和针叶林凋落物的分解速率呈慢-快-慢的趋势, 而阔叶林凋落物的分解速率逐渐减小。在冻融循环处理下, 3 种林型的凋落物碳绝对含量呈波动下降的趋势, 说明微生物固定外源碳和凋落物释放碳间存在动态平衡。相同林型的凋落物在不同冻融处理下, 有机碳释放有显著差异 ($P < 0.05$)。其中, 冻融环境显著 ($P < 0.05$) 促进了混交林凋落物和针叶林凋落物有机碳的释放, 但是对阔叶林凋落物有机碳的释放没有起到促进作用。这表明全球气候变暖情景下, 亚高山森林土壤冻融事件频发将加快凋落物的分解, 但变化程度受到凋落物质量控制。

关键词: 冻融; 凋落物; 分解速率; 凋落物有机碳

Litter decomposition rates and organic carbon dynamics in subalpine forest during freeze-thaw cycles

GAO Jia, WEI Xinyu, CHEN Ya, DONG Yuliang, YANG Yulian, ZHANG Danju*

Provincial Key Laboratory of Ecological Forestry Engineering, Institute of Ecology and Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

Abstract: In this study, we address the effects of freeze-thaw cycles on the process of litter decomposition in subalpine forests. In a microcosm experiment, we measured the dynamics of litter mass loss rates and organic carbon by controlling the freeze-thaw environment (-5—5 °C) in three typical forests in the sub-alpine region in western Sichuan. The three forest types including coniferous, coniferous-broadleaf, and broadleaf forest were selected for our experiment design based on the criteria of their abundance in the study area. Our results showed that clear and significant differences ($P < 0.05$) in all measured litter types were all observed due to the freeze-thaw treatments. Specially, the mass loss rate of litter in both coniferous-broadleaf and coniferous forests showed a slow-fast-slow trend. In contrast, in the broadleaf forests, the mass loss rates exhibited a gradual decrease trend. This fluctuation phenomenon implies that there is a balance between microbial-fixed exogenous carbon and substrate-released carbon. In conclusion, the increase of globally average temperature would accelerate the freeze-thaw cycles and thus significantly change the process of mass loss and nutrient cycles in the subalpine forests, but both the magnitude and direction of the freeze-thaw effects varied with initial litter quality.

基金项目: 国家自然科学基金项目(31770671)

收稿日期: 2019-06-01; 网络出版日期: 2021-03-08

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zdj_8080573@sohu.com

Key Words: freeze-thaw; leaf litter; decomposition rate; organic carbon

森林凋落物是森林生态系统的重要组成部分,是森林生态系统物质循环的重要环节^[1],并在维持能量流动方面起着重要作用^[2]。高寒地区生态系统中普遍存在土壤的季节性冻融现象^[3],季节性冻融交替可通过增加凋落物的物理破碎和驱动生物分解者活动^[4]等影响凋落物分解,且冻融作用与分解者活动间存在平衡点^[5]。在冻融循环的条件下,虽然新鲜凋落物易分解组分含量较高^[6],但由于频繁的冻融条件导致气温低,分解者的活性较低,由此减缓凋落物分解的速率^[7]。随着冻融循环次数的增加,凋落物的物理破损程度增加,在一定程度上促进了凋落物分解^[4]。但在野外季节性冻融的分解环境中,往往伴随着淋溶作用、干湿交替、雪被覆盖等多种因素,且野外环境条件不确定性大,其冻融频率和强度的波动较大,难以了解冻融条件对凋落物分解过程的影响。可见,季节性冻融交替环境下凋落物分解过程并不清晰。国内外已进行了大量的有关冻融循环对森林生态系统影响的相关研究,这些研究主要集中于冻融循环对土壤的理化性质、微生物量、微生物活性的影响^[8-11],但缺乏对凋落物分解及有机质的输入的必要关注。因此,本研究采用控制冻融环境的方法,研究了冻融循环中川西亚高山森林地区 3 种典型林型凋落物,从凋落物基质质量、冻融环境等影响凋落物分解的因素着手,了解凋落叶在亚高山森林中的分解过程及机制,研究不同林型凋落叶在冻融环境中分解过程中的失重特征、分解速率及有机碳释放动态。深入解析 3 种林型的凋落物分解如何响应冻融过程,不同冻融环境下的有机碳释放动态变化是否存在差异。旨在为了解冻融作用下亚高山森林地区物质循环过程提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域和研究概况

研究区域位于四川省西部,绵阳市平武县王朗国家级自然保护区(32°49′—33°02′N,103°55′—104°10′E),海拔 2300—4980m,地处青藏高原-四川盆地的过渡地带,气候属于丹巴—松潘半湿润气候。受季风的影响,该地区干湿季节差异明显,年降水量 801—825mm,主要集中在 5—8 月。年平均温度为 1.5—2.9℃,7 月平均为 12.7℃,1 月平均为 -6.1℃,由于冬季气温较低,导致土壤季节性冻融,土壤季节性冻融期长达 5—6 个月。研究区域内优势乔木为岷江冷杉(*Abies faxoniana*)、川西云杉(*Picea balfouriana*)、白桦(*Betula platyphylla*)、红桦(*Betula albo-sinensis*)等,优势灌木为康定柳(*Salix paraplesia*)、高山杜鹃(*Rhododendron lapponicum*)等,土壤为棕壤和暗棕壤。

1.2 实验设计和样品处理

1.2.1 凋落物的收集

根据前期对该区域的调查研究,2017 年 5 月 10 日在王朗国家级自然保护区的针叶林、针阔混交林以及阔叶林内,分别选取 3 个坡向、坡度相似的样地。针叶林海拔为 2600m,坡度为 25°,优势乔木为紫果云杉,主要林下植被有忍冬(*Lonicera japonica*)、茜草(*Rubia cordifolia*)、铁线蕨(*Adiantum capillus-veneris*);混交林海拔为 2580m,坡度为 30°,优势乔木为紫果云杉(*Picea purpurea*)、岷江冷杉(*Abies faxoniana*)和红桦(*Betula albo-sinensis*),主要林下植被有高山杜鹃(*Rhododendron lapponicum*)、缺苞箭竹(*Fargesia denudata*);阔叶林海拔为 2540m,坡度为 22°,优势乔木为椴树、稠李、康定柳,主要林下植被有缺苞箭竹(*Fargesia denudata*)、忍冬(*Lonicera japonica*)、茜草(*Rubia cordifolia*)。每个样地内随机布设 1 个 5m×5m 的样方,并在样方内按按对角线法布设方式选取 5 个样点。收集的方法为从相应林型的树下挑捡近期自然凋落、位于最表层的新鲜叶片。将不同物种的凋落叶混合均匀,将样品带回实验室,剔除杂质,并取一部分样品用于初始组分含量的测定(表 1)。同时在对每个样地内多点采集去除凋落叶、苔藓等地被物的 0—10cm 土样并混合均匀,将样品带回实验室。

表 1 三种类型凋落叶初始组分含量(平均值±标准偏差, $n=3$)Table 1 Initial concentrations of organic carbon (OC), total nitrogen (TN), total phosphorus (TP), bulk density, C/N and C/P of three litter types (Mean±SD, $n=3$)

凋落叶类型 Litter type	有机碳 Organic carbon/ (g/kg)	全氮 Total nitrogen/ (g/kg)	全磷 Total phosphorus/ (g/kg)	C/N	C/P
针叶林凋落叶 Needle litter	348.00±6.10a	2.23±0.03c	0.76±0.02c	155.79±5.03a	456.76±14.37a
混交林凋落叶 Mixed leaf litter	342.86±14.35a	3.19±0.14b	1.13±0.11b	107.83±7.49b	306.53±23.36b
阔叶林凋落叶 Broad-leaf litter	452.25±19.01a	4.37±0.04a	1.47±0.02a	103.49±5.12c	307.57±10.41b

同列不同小写字母表示各林型之间差异显著 ($P<0.05$)

1.2.2 室内培养

取 250g 过筛新鲜土样,置于 350mL 培养罐中。基于前期的观测数据和温度动态特征^[12],设置冻融循环、完全不冻结以及完全冻结 3 个冻融处理。冻融循环处理为 -5 °C 培养 12h, 5 °C 培养 12h; 完全不冻结和完全冻结处理分别为 5 °C 和 -5 °C 恒温培养。为了不受水分条件的限制,土壤的含水量统一调节为 60% 田间持水量。添加的凋落物量以前期各森林类型凋落物年凋落量^[13-14]以及培养罐的横截面积来确,添加的凋落叶量即为野外实际凋落量。针阔混交林添加 1.24g, 针叶林添加 1.63g, 阔叶林添加 0.86g。将凋落物放入到土壤表面进行培养。每个处理设置 3 个重复。为防止其他杂质的输入,用保鲜膜封住培养罐口,并用针在保鲜膜上扎多个小孔,保持培养罐内外空气流通。分别在培养的第 0、5、10、20、40、80 天测定相关指标。为了避免培养罐内环境被破坏,每次取出培养罐后不再放回继续培养^[15]。共设置 162 个培养罐(3 种冻融处理×3 种林型×3 次重复×6 次取样)。

1.2.3 样品测定

将凋落物从培养罐中完全取出,对每次取回的凋落物样品清除其表面泥土颗粒杂质,烘干至恒重并称重后,计算凋落物的质量损失和质量损失速率,将每组的样品磨碎,过 0.25mm 筛,用于样品中有机碳含量的测定,凋落物有机碳含量用重铬酸钾法^[16]。

1.3 数据计算

凋落物质量残留率:

$$H_w(\%) = M_t / M_0 \times 100\%$$

各阶段凋落物质量损失:

$$P_w(\%) = (M_{t-1} - M_t) / M_0 \times 100\%$$

各阶段凋落物质量损失速率(以天计):

$$R_T = (M_{t-1} - M_t) / \Delta T$$

式中, M_0 为凋落物初始质量; M_t 为各采样时间凋落物内凋落物的残留量; $M_{t-1} - M_t$ 为相邻两次采集凋落物分解袋的残留量差(注: M_{t-1} 为上一时期测量的 M_t); ΔT 为相邻两次采样时间的间隔天数;

凋落物分解指数模型为:

$$y = ae^{-kt}$$

式中, y 为凋落物的月残留率; a 为拟合参数; e 为自然对数底; t 为分解时间 (d); k 为凋落物的分解系数。

凋落物残留物中碳绝对含量为测定的浓度与相应凋落物残留质量的乘积。

1.4 数据统计及分析

采用 Excel 2010 和 SPSS 24.0 软件进行数据整理和统计分析;非线性回归分析拟合凋落物分解曲线;重复测量方差分析检验冻融与林型对凋落物失重率、失重速率之间的影响。采用 Pearson 相关分析方法分析凋落物失重速率与初始基质质量之间的关系;多重比较采用 LSD 法。

2 结果与分析

2.1 不同冻融处理条件下 3 种林型森林凋落物的分解动态

由表 2 可知,冻融处理与林型因素对凋落物的各阶段失重速率有显著影响 ($P < 0.05$)。经过 80d 的分解,混交林凋落物分解达 17.02%—19.44%,针叶林凋落物达 9.63%—11.62%,阔叶林凋落物达 22.32%—27.33%。三种冻融条件下,总是阔叶林凋落物失重最多,混交林凋落物失重次之,针叶林凋落物失重最少。

表 2 冻融循环、林型、分解时期对凋落物的各阶段凋落物质量损失率、各阶段凋落物质量损失速率(以天计)的重复测量方差分析

Table 2 Effects of different types, environment condition, decomposition period on litter mass loss rates and litter mass loss rates during different sampling period

因子 Factor	df	各阶段失重率 Mass loss/%		各阶段凋落物失重速率(以天计) Mass loss rates/(g/d)	
		F	P	F	P
林型 Forest type	2	57.327	0.000 **	15.525	0.000 **
冻融处理 Environment conditions	2	0.686	0.516	12.019	0.000 **
时期 Period	4	33.093	0.000 **	25.249	0.000 **
林型×冻融处理 Forest type×environment conditions	4	1.336	0.295	2.431	0.085 **
林型×时期 Forest type×period	8	9.525	0.000 **	8.754	0.000 **
冻融处理×时期 Environment conditions×	8	6.855	0.000 **	2.627	0.014 *
林型×冻融处理×时期 Forest type×environment conditions×period	16	0.665	0.818	0.820	0.659

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$

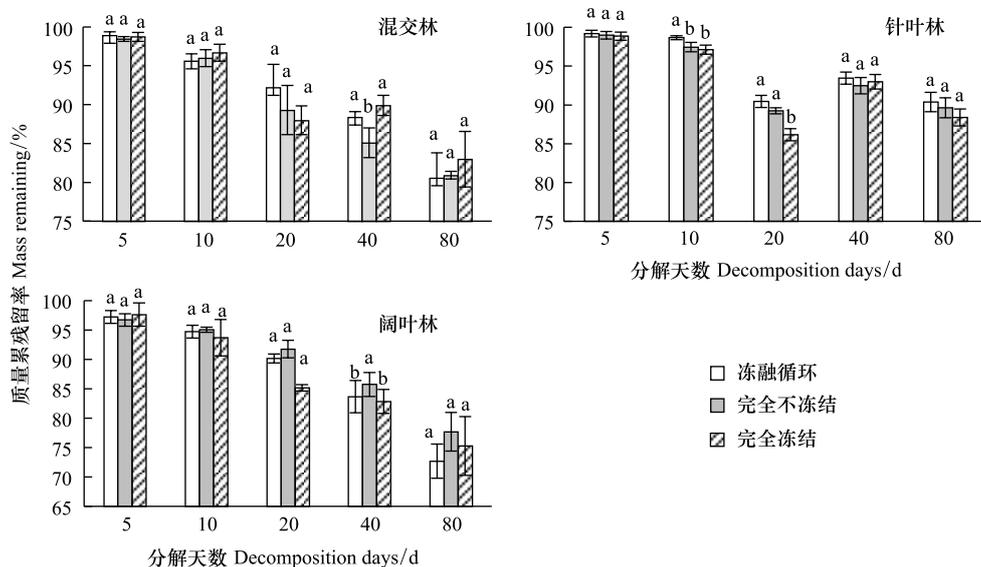


图 1 不同冻融处理下 3 种林型凋落物累积残留率

Fig.1 Litter mass remaining of three litter types under different environment conditions

不同小写字母表示不同处理之间差异显著 ($P < 0.05$); 图中数据为平均值±标准偏差 ($n = 3$)

3 种林型凋落叶在不同冻融处理培养下,不同分解阶段质量损失速率差异显著(图 2, $P < 0.05$)。总体来看,凋落叶在分解中期的质量损失速率显著 ($P < 0.05$) 均高于分解初期及后期。在完全冻结和完全不冻结环境培养下的混交林凋落物,在分解的前 20d 中,各阶段的分解速率呈上升趋势,第 20 天时分解速率达到顶峰,随后下降,而在冻融循环中则提前到第 10 天达到最大值。针叶林凋落物在三种冻融条件培养下,均在第 20 天分解速率达到最大值,随后下降。但是,阔叶林凋落物在冻融循环和完全不冻结中,呈现出分解速率随培养

时间的增加依次递减,在完全冻结中呈快-慢-快的趋势。在同一分解时期,不同冻融处理下的凋落物以及不同林型的凋落物,其各阶段凋落物失重速率(以天计)存在显著差异(表 2, $P < 0.05$)。

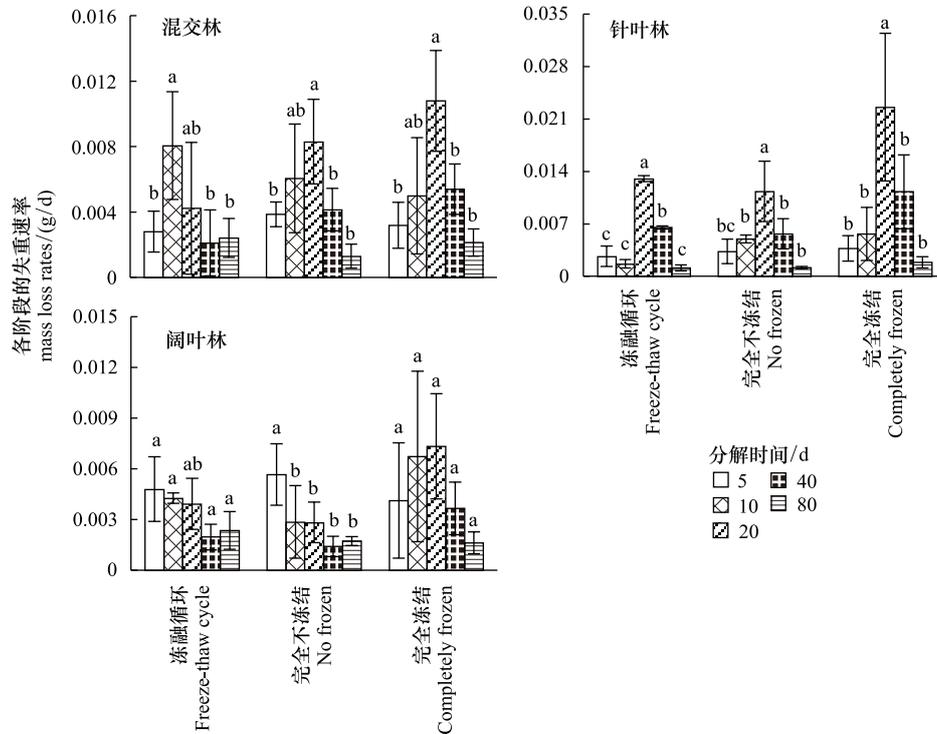


图 2 不同冻融处理下 3 种林型凋落物的各阶段失重速率

Fig.2 Leaf litter mass loss rates of three litter types during different sampling period
不同小写字母表示各时期之间差异显著 ($P < 0.05$); 图中数据为平均值 \pm 标准偏差 ($n = 3$)

三种冻融条件下各林型的 k 值均以阔叶林凋落物最大,混交林次之,针叶林凋落物最小。混交林的 k 值在不同冻融条件下表现为:冻融循环(0.0026) > 完全不冻结(0.0025) > 完全冻结(0.0023)。阔叶林的 k 值在不同冻融条件下表现为:冻融循环(0.0038) > 完全冻结(0.0032) > 完全不冻结(0.0029)。针叶林的 k 值在不同冻融条件下表现为:冻融循环与完全不冻结均为 0.0012,两者略小于完全冻结 0.0013。

表 3 3 种类型凋落物在不同冻融处理下的分解系数、相关系数、半分解和 95% 分解时间

Table 3 Leaf litter decomposition constant, correlation coefficient, and time of 50% and 95% decomposition of three litter types under different conditions

冻融处理 Freeze-thaw	林型 Forest type	方程 Regression model	k	R^2	P	$t_{0.5}/a$	$t_{0.95}/a$	分解时间 Decomposition days/d
冻融循环 Freeze-thaw cycle	混交林	$y = 0.9845e^{-0.0026x}$	0.0026	0.9106	<0.01	0.73	3.16	80
冻融循环 Freeze-thaw cycle	针叶林	$y = 0.9877e^{-0.0012x}$	0.0012	0.7441	<0.01	1.58	6.84	80
	阔叶林	$y = 0.9820e^{-0.0038x}$	0.0038	0.9605	<0.01	0.50	2.16	80
完全不冻结 No frozen	混交林	$y = 0.9694e^{-0.0025x}$	0.0025	0.8336	<0.01	0.76	3.28	80
完全不冻结 No frozen	针叶林	$y = 0.9793e^{-0.0012x}$	0.0012	0.6920	<0.01	1.58	6.84	80
	阔叶林	$y = 0.9756e^{-0.0029x}$	0.0029	0.9387	<0.01	0.65	2.83	80
完全冻结 Completely frozen	混交林	$y = 0.9688e^{-0.0023x}$	0.0023	0.7120	<0.01	0.83	3.57	80
完全冻结 Completely frozen	针叶林	$y = 0.9775e^{-0.0013x}$	0.0013	0.6652	<0.01	1.46	6.31	80
	阔叶林	$y = 0.9553e^{-0.0032x}$	0.0032	0.8094	<0.01	0.59	2.56	80

2.2 凋落物初始质量与分解系数的相关性

通过分析 3 种林型凋落物分解系数与冻融处理开始前初始化学成分之间的关系(表 4),发现分解系数与初始 C/N、C/P 比呈极显著负相关,与 C、N、P 含量呈正相关。可见,在同一冻融处理下,不同林型凋落物叶分解速率受其初始质量的影响。

表 4 凋落物叶初始质量参数与分解系数的相关性

Table 4 Correlation coefficients between the parameters of initial litter quality and decomposition rate constants

初始质量参数 Initial litter quality	有机碳 Organic carbon/ (g/kg)	全氮 Total nitrogen/ (g/kg)	全磷 Total phosphorus/ (g/kg)	C/N	C/P
相关性系数 Correlation coefficient	0.753 *	0.951 **	0.962 **	-0.911 **	-0.882 **

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$

2.3 不同冻融处理条件下 3 种凋落物有机碳动态变化

由图 3 可知,80d 的分解结束后,混交林与针叶林的有机碳浓度呈现出完全冻结>完全不冻结>冻融循环的情况,而阔叶林的分解情况与两者相反,呈完全冻结<完全不冻结<冻融循环。冻融处理对各林型凋落物的有机碳浓度有显著影响($P < 0.05$)。凋落物叶分解过程中有机碳浓度表现出一定的变化趋势:混交林凋落物有机碳浓度在分解初期(第 0—20 天)呈增长趋势,且上升幅度在不同冻融处理间存在差异。其中,上升幅度以完全冻结最高,冻融循环最低。分解的第 20—80 天,3 种冻融处理下的凋落物有机碳浓度均表现出下降的过程,除完全冻结在第 40—80 天时有上升。培养结束时,3 种冻融处理下的混交林凋落物有机碳浓度都高于初始值。针叶林凋落物的有机碳浓度变化与混交林较相似,在整体上升趋势中却存在不同程度的下降。在完全不冻结和完全冻结中整体呈波动上升,完全不冻结处理在第 20—40 天时有下降,完全冻结时在第 10—40 天时有下降。冻融循环中呈波动下降,第 5 天时为最大值。阔叶林凋落物的有机碳浓度在三种冻融处理下呈波动下降,在 0—5d 时快速下降,随后有机碳浓度有所上升。10d 后,在完全冻结中继续下降,在

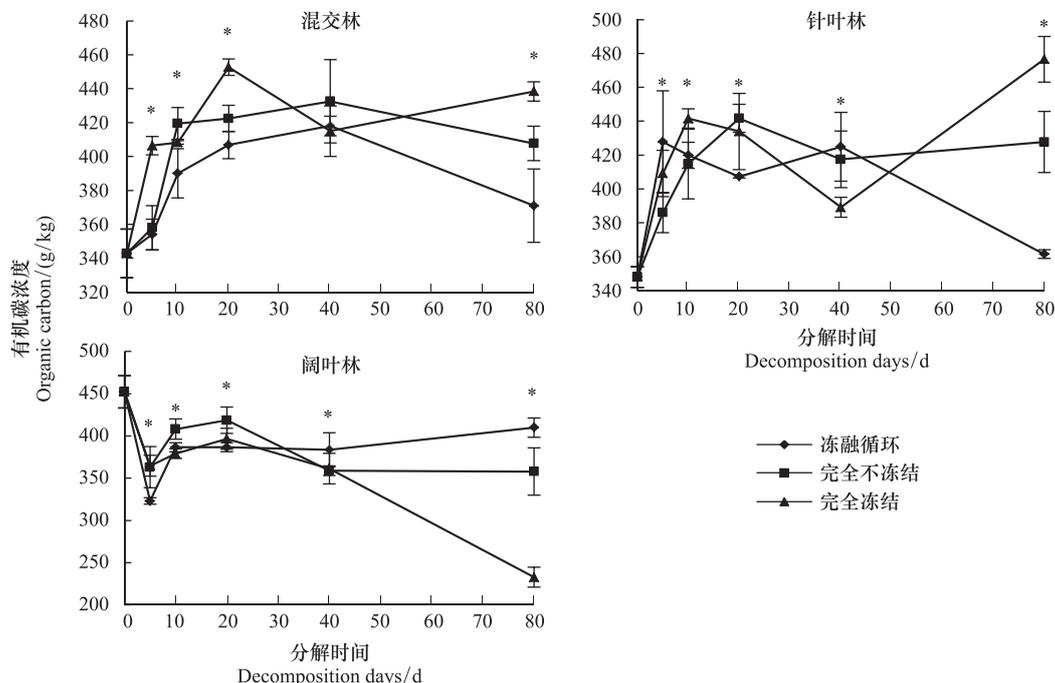


图 3 不同冻融处理下 3 种林型的有机碳浓度

Fig.3 Litter organic carbon of three litter types under different environment conditions

* 表示不同冻融处理之间差异显著 ($P < 0.05$); 图中数据为平均值 \pm 标准偏差 ($n = 3$)

冻融循环和完全不冻结中变化较为平稳。80d后,阔叶林凋落物在三种处理下有机碳浓度均小于初始浓度。

图4是在80d的分解中,混交林、阔叶林、针叶林三种林型的凋落物中有机碳绝对含量的变化,混交林和针叶林凋落物在分解前期第0—20天或第0—10天有机碳含量上升,即发生了有机碳的富集,而阔叶林凋落物则表现为有机碳含量快速减少,发生了有机碳的净释放。80d后,混交林凋落物在三种冻融处理下有机碳含量均减少,其中在冻融处理下净释放的有机碳数量最多,释放了0.055g,在完全不冻结情况下释放了0.025g,而在完全冻结中没有发生净释放。针叶林凋落物有机碳绝对含量在冻融循环下则呈波动下降,最终净释放0.035g,而在完全冻结和完全不冻结中表现为有机碳的富集。阔叶林凋落物在三种处理下均发生了有机碳的净释放,其中在完全冻结的环境下释放最多,释放了0.23g,在冻融循环和完全不冻结中分别释放了0.13g和0.15g。

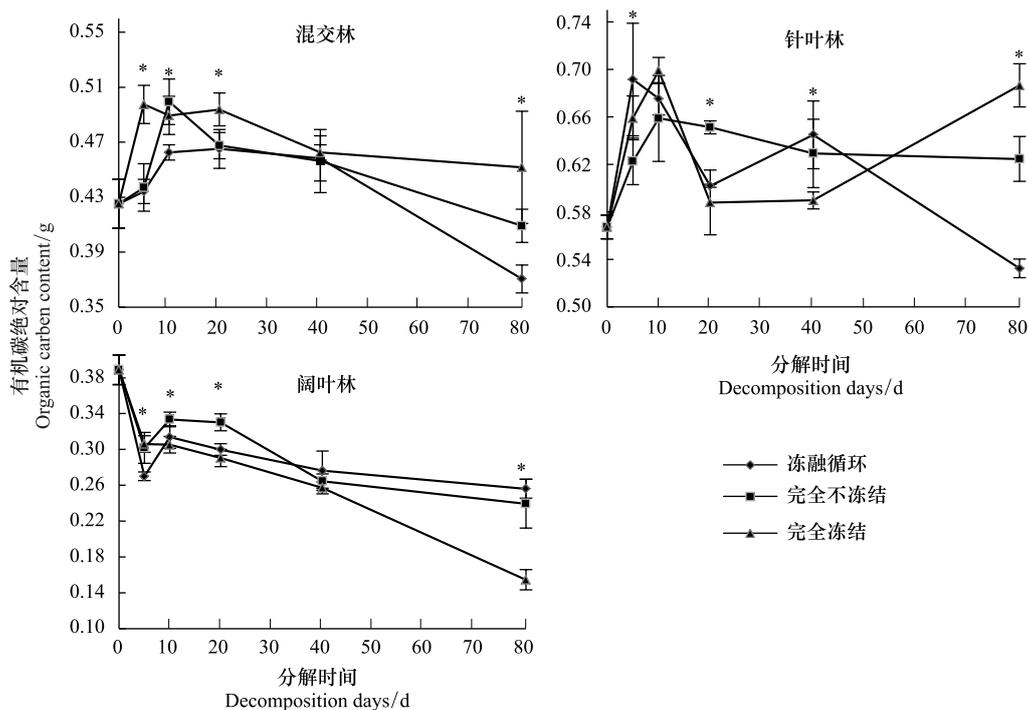


图4 不同冻融处理下3种林型的有机碳绝对含量

Fig.4 Content of organic Carbon of three litter types under different environment conditions

*表示不同冻融处理之间差异显著($P < 0.05$);图中数据为平均值 \pm 标准偏差($n = 3$)

3 讨论与结论

3.1 冻融处理对凋落物分解速率的影响

以上结果表明,林型和冻融环境对凋落物的分解速率有显著影响。森林凋落物分解速率的大小在很大程度上决定了凋落物的地表积累量、地表积累速度及碳、氮等营养成分归还土壤的能力^[17]。亚高山森林生态系统中普遍存在土壤的季节性冻融现象^[3],冻融交替不仅使土温发生变化,而且对土壤的理化性质和生物过程都会产生直接的作用^[18]。本实验结果显示,在3种不同冻融处理下,3种不同林型凋落物均发生了不同程度的质量损失,且阔叶林凋落叶的质量损失明显高于针叶林和针阔混交凋落叶。这与邓仁菊等^[19]野外控制实验的结果一致,说明即使在频繁的冻融循环下,凋落物的分解一直处于动态的变化中。

Olson凋落物分解系数 k 是衡量表征凋落物分解速率的常用指标^[20]。从整体分解速率来看,混交林的 k 值在不同冻融条件下介于0.0023—0.0026。阔叶林的 k 值在不同冻融条件下为0.0029—0.0038。针叶林的 k 值在不同冻融条件为0.0012—0.0013。混交林和阔叶凋落物在冻融循环处理下的 k 值明显大于完全冻结和

完全不冻结,而针叶林凋落物在三种冻融处理下的 k 值差别不大。我国森林凋落物分解常数 k 值的变化范围是 $0.13\text{—}1.80\text{ g g}^{-1}\text{ a}^{-1}$ (以年为单位),大多数 (94.0%) 集中在 $0.2\text{—}1.2\text{ g g}^{-1}\text{ a}^{-1}$,亚热带落叶树种凋落物的 k 值平均值为 $1.337\text{ g g}^{-1}\text{ a}^{-1}$,温带落叶树种凋落物的 k 值平均值 $0.583\text{ g g}^{-1}\text{ a}^{-1}$ [7]。通过换算比较,本研究中高寒地区的凋落物分解速率也处于这一范围中,但是分解速率处于相对较低的水平,说明低温下的冻融环境一定程度上限制了凋落物的分解。但是高于邓仁菊等 [19] 报道的高寒地区凋落物野外分解实验的 k 值,这可能与野外实验中林分内微气候环境、积雪与融雪过程及土壤肥力不同有关。野外试验中,季节性冻融循环过程中往往伴随着雪被覆盖、融雪淋溶作用等。雪被覆盖的淋洗作用使可溶性有机物和易分解的碳水化合物快速释放,显著增加了凋落物的质量损失率 [21]。但是也有研究认为,冻融交替作用并不是通过冻融期间淋洗作用作用于凋落物分解,冻融作用是通过长期作用于凋落物部分成分微形态 [22],从而改变凋落物质量,提高了凋落物的可分解性,加快凋落物的分解。另外,在野外控制实验中,往往使用网袋法研究凋落物分解速率,有研究表明,网袋孔径、材质会影响凋落物分解速率的测算 [23],而本实验中没有网袋的隔离作用,这也可能是 k 值大于野外控制实验的原因之一。冬季亚高山森林中土壤解冻、雪被融雪时,水分分配、养分及元素的积累释放与转移过程,可能因土层冻结时间与深度、土壤理化生性质、植物群落差异而存在显著差异 [24]。例如,高寒地区的多年冻土带中的深层次土壤容易被水淹没,但是土层能够快速恢复干燥,从而限制了凋落物分解 [25]。这种差异也可能是亚高山森林生态系统维持的重要机制,有待更进一步的研究。另外,处于完全冻结情况下的凋落物失重率仍然有很高的水平,说明抗冷行较强的微生物依然对凋落物的分解有所贡献。

从各阶段的分解速率来看,在频繁的冻融环境下混交林和针叶林凋落物随分解时间均呈现慢-快-慢的分解过程,分解高峰出现在第 10—20 天,但是阔叶林凋落物的分解速率在初期最快,随后下降。说明不同林型凋落物对冻融循环的响应机制不同。在冻融初期,由于微生物不适应冰晶的冻胀作用而大量的裂解死亡,释放出小分子糖、氨基酸 [26],由此可能导致较慢的分解速率,但是死亡的微生物为土壤基质输入新的有机质。土壤经历了强烈的冻结作用和频繁的冻融循环后,促进了凋落物的物理破损,加快凋落物的分解,同时为土壤微生物提供新的基质,进一步提高凋落物的分解速率 [27]。而冻融作用对凋落物分解的物理破碎需要一定的时间,各种类型的凋落物对其响应的的时间不同,而这种时间差异可只有 5—10d 的差别。与此相对应,各冻融条件的凋落物阶段分解率也在第 20 天、第 40 天时呈现出显著或极显著差异。原因可能是在第 20 天、第 40 天时,经过一段时间的频繁冻融作用,易分解物质已分解完成,凋落物分解速率达到最大值,随后剩下纤维素等难分解成分,其分解速率由此降低,而凋落物分解对土壤基质的输送量也由此降低,各冻融条件下的土壤有机质成分差异减小,微生物活性趋于平稳。因此在分解后期直到分解结束,各冻融处理下的阶段失重率呈现出无显著差异。

3.2 凋落物初始质量与分解速率的关系

凋落物分解速率受凋落叶初始营养元素浓度的调控 [28]。在整个分解过程中,林型因素显著影响凋落物各阶段的分解速率及分解率,不同林型凋落叶自身质量差异是导致其分解快慢最为重要的因素之一 [29]。含氮量高的凋落物分解速率快于含氮量低的凋落物 [30],阔叶树种凋落叶中的 N 含量最高,C/N 最低,针叶林以及针阔混交林的凋落叶中 C/N 含量较高,全 N 含量较低(表 2),所以阔叶林凋落物的分解速率最快,由此可见在频繁的冻融环境下初始基质质量 N 和 C/N 依然能够作为凋落物分解速率的预测指标 [31]。由表 3 可知,凋落物初始 N、P 含量均显著或极显著影响分解常数 k , C/P、C/N 表现为极显著负相关性,与陈法霖等研究结果一致 [32]。在本研究中,凋落物的初始 C 浓度表现为正相关性,与以往研究结果不同 [27,29],可能与冻融环境改变了凋落物碳组分有关,提高了凋落物的可分解性。

3.3 冻融处理对凋落物有机碳释放的影响

微生物固定可影响凋落物有机碳的动态,微生物固定有机碳的结果使凋落物有机碳的浓度升高,甚至绝对含量增加 [33]。但是微生物主导的分解过程较为复杂,微生物为维持自身浓度平衡,有时甚至会向分解动态下凋落物输送某些元素,从而产生元素的净固持现象,表现在凋落物减少变缓或质量有所增加 [34]。阔叶林凋

落物碳含量呈先下降后增加的趋势,而混交林与针叶林呈先上升后下降的趋势。针叶林和阔叶林在前期有机碳浓度和有机碳绝对含量上升,发生碳元素的富集,可能就是外源微生物向凋落物输送碳元素结果。而在阔叶林中,叶面积较大,凋落物质量较高,对于冻融循环响应敏感,前期分解速率较快,凋落物释放碳的速率快于微生物固碳速率,因此在前期发生碳的净释放。在冻融循环处理下,随着冻融进程推进,易分解物质分解完成,凋落物释放的有机碳大于微生物固碳,凋落物中出现了有机碳的净释放。经过 80d 的冻融循环作用后,混交林和针叶林凋落物中的有机碳释放显著高于完全冻结和完全不冻结的条件下。但是冻融循环作用对阔叶林凋落物的有机碳释放没有促进作用。说明混交林和针叶林凋落物中的有机碳释放对于冻融作用的响应更为敏感。针叶林和阔叶林在完全冻结的情况下,有机碳绝对含量增加,原因可能是在完全冻结的条件下,虽然凋落物分解仍在进行,但是其分解进程有一定的延缓。这与徐李亚等报道的冻融循环次数显著影响可溶性碳和可溶性有机碳含量的研究结果一致^[35]。

综上所述,不同冻融循环条件显著影响了高山森林凋落物分解,但不同类型的凋落物对不同冻融循环条件表现出不一致的规律。凋落物分解受气候>初始质量>土壤微生物的综合影响,特别是在高寒地区中,全球变暖将通过直接的温度效应和间接改变凋落物质量和土壤微生物对凋落物分解产生影响^[36-37]。在全球气候变暖加剧的背景下,高寒地区的亚高山森林的冻融格局将有显著的改变。更重要的是,这将间接影响生态系统的初级生产力。在频繁的冻融环境中,凋落物的分解速率加快,有机碳含量降低,不同凋落物自身的质量也是影响凋落物分解及有机碳动态的主导因子。这将有利于进一步认清区域凋落物分解及其相关碳循环过程。

参考文献 (References):

- [1] 吴承祯, 洪伟, 姜志林, 郑发辉. 我国森林凋落物研究进展. 江西农业大学学报, 2000, 22(3): 405-410.
- [2] Liao J H, Wang H H, Tsai C C, Hseu Z Y. Litter production, decomposition and nutrient return of uplifted coral reef tropical forest. *Forest Ecology and Management*, 2006, 235(1/3): 174-185.
- [3] 孙辉, 秦纪洪, 吴杨. 土壤冻融交替生态效应研究进展. 土壤, 2008, 40(4): 505-509.
- [4] 杨万勤, 邓仁菊, 张健. 森林凋落物分解及其对全球气候变化的响应. 应用生态学报, 2007, 18(12): 2889-2895.
- [5] 武启骞, 吴福忠, 杨万勤, 徐振锋, 何伟, 何敏, 赵野逸, 朱剑霄. 季节性雪被对高山森林凋落物分解的影响. 植物生态学报, 2013, 37(4): 296-305.
- [6] Fröberg M, Kleja D B, Hagedorn F. The contribution of fresh litter to dissolved organic carbon leached from a coniferous forest floor. *European Journal of Soil Science*, 2007, 58(1): 108-114.
- [7] 黄锦学, 黄李梅, 林智超, 陈光水. 中国森林凋落物分解速率影响因素分析. 亚热带资源与环境学报, 2010, 5(3): 56-63.
- [8] 高珊, 尹航, 傅民杰, 吴明根, 董闯, 李龙. 冻融循环对温带 3 种林型下土壤微生物量碳、氮和氮矿化的影响. 生态学报, 2018, 38(21): 7859-7869.
- [9] 孙宝洋, 李占斌, 肖俊波, 张乐涛, 马波, 李建明, 程冬兵. 冻融作用对土壤理化性质及风水蚀影响研究进展. 应用生态学报, 2019, 30(1): 337-347.
- [10] 杨思忠, 金会军. 冻融作用对冻土区微生物生理和生态的影响. 生态学报, 2008, 28(10): 5065-5074.
- [11] Kurganova I N, de Gerenyu V O L. Contribution of abiotic factors to CO₂ emission from soils in the freeze-thaw cycles. *Eurasian Soil Science*, 2015, 48(9): 1009-1015.
- [12] 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.
- [13] Yang W Q, Wang K Y, Kellomäki S, Zhang J. Annual and monthly variations in litter macronutrients of three subalpine forests in western China. *Pedosphere*, 2006, 16(6): 788-798.
- [14] Fu C K, Yang W Q, Tan B, Xu Z F, Zhang Y, Yang J P, Ni X Y, Wu F Z. Seasonal dynamics of litterfall in a sub-alpine spruce-fir forest on the eastern Tibetan Plateau: allometric scaling relationships based on one year of observations. *Forests*, 2017, 8(9): 314.
- [15] 卫芯宇, 杨万勤, 张丽, 谭波, 谌亚, 董玉梁, 吴福忠. 冻融环境下凋落叶添加对亚高山森林土壤腐殖化程度的影响. 生态学报, 2018, 38(18): 6521-6529.
- [16] 鲍士旦. 土壤农化分析(第三版). 北京: 中国农业出版社, 2000.

- [17] 彭少麟, 刘强. 森林凋落物动态及其对全球变暖的响应. 生态学报, 2002, 22(9): 1534-1544.
- [18] 郭冬楠, 臧淑英, 赵光影. 冻融交替对不同年代排水造林湿地土壤微生物活性及有机碳密度的影响. 冰川冻土, 2017, 39(1): 175-184.
- [19] 邓仁菊, 杨万勤, 冯瑞芳, 胡建利, 秦嘉励, 熊雪晶. 季节性冻融期间亚高山森林凋落物的质量损失及元素释放. 生态学报, 2009, 29(10): 5730-5735.
- [20] Olson J S. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. Ecology, 1963, 44(2): 322-331.
- [21] 胡霞, 吴宁, 吴彦, 左万庆, 郭海霞, 王金牛. 川西高原季节性雪被覆盖对窄叶鲜卑花凋落物分解和养分动态的影响. 应用生态学报, 2012, 23(5): 1226-1232.
- [22] 朱剑霄. 高山/亚高山森林凋落物分解对季节性冻融的响应[D]. 雅安: 四川农业大学, 2011.
- [23] 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.
- [24] 刘彬, 杨万勤, 吴福忠. 亚高山森林生态系统过程研究进展. 生态学报, 2010, 30(16): 4476-4483.
- [25] Hicks Pries C E, Schuur E A G, Vogel J G, Natali S M. Moisture drives surface decomposition in thawing tundra. Journal of Geophysical Research: Biogeosciences, 2013, 118(3): 1133-1143.
- [26] 宋阳, 于晓菲, 邹元春, 王国平, 张琳琳. 冻融作用对土壤碳、氮、磷循环的影响. 土壤与作物, 2016, 5(2): 78-90.
- [27] 王进. 土壤基质与凋落物分解互作效应的研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2014.
- [28] Hättenschwiler S, Jørgensen H B. Carbon quality rather than stoichiometry controls litter decomposition in a tropical rain forest. Journal of Ecology, 2010, 98(4): 754-763.
- [29] Berg B, Meentemeyer V. Litter fall in some European coniferous forests as dependent on climate: a synthesis. Canadian Journal of Forest Research, 2001, 31(2): 292-301.
- [30] Flanagan P W, van Cleve K. Nutrient cycling in relation to decomposition and organic-matter quality in taiga ecosystems. Canadian Journal of Forest Research, 1983, 13(5): 795-817.
- [31] Aerts R, de Caluwe H. Nutritional and plant-mediated controls on leaf litter decomposition of *Carex* species. Ecology, 1997, 78(1): 244-260.
- [32] 陈法霖, 江波, 张凯, 郑华, 肖焱, 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.
- [33] Gessner M O. Mass loss, fungal colonisation and nutrient dynamics of *Phragmites australis* leaves during senescence and early aerial decay. Aquatic Botany, 2001, 69(2/4): 325-339.
- [34] 李海涛, 于贵瑞, 李家永, 梁涛, 陈永瑞. 井冈山森林凋落物分解动态及磷、钾释放速率. 应用生态学报, 2007, 18(2): 233-240.
- [35] 徐李亚, 杨万勤, 李晗, 倪祥银, 何洁, 吴福忠. 长江上游高山森林林窗对凋落物分解过程中可溶性碳的影响. 长江流域资源与环境, 2015, 24(5): 882-891.
- [36] Henry H A L. Soil freeze-thaw cycle experiments: trends, methodological weaknesses and suggested improvements. Soil Biology and Biochemistry, 2007, 39(5): 977-986.
- [37] Aerts R. The freezer defrosting: global warming and litter decomposition rates in cold biomes. Journal of Ecology, 2006, 94(4): 713-724.