

DOI: 10.5846/stxb202003100472

戴雯笑,楼晨阳,许大明,张亚芬,黄国栋,骆争荣.浙西南常绿阔叶林凋落物空间分布及其对土壤养分的影响.生态学报,2021,41(2):513-521.
Dai W X, Lou C Y, XU D M, Zhang Y F, Huang G D, Luo Z R. Spatial distribution of litter yield in an evergreen broadleaf forest and its effects on the heterogeneity of soil nutrients. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(2): 513-521.

浙西南常绿阔叶林凋落物空间分布及其对土壤养分的影响

戴雯笑¹,楼晨阳¹,许大明²,张亚芬^{1,*},黄国栋¹,骆争荣¹

¹ 丽水学院生态学院, 丽水 323000

² 浙江凤阳山-百山祖国家级自然保护区百山祖管理处, 庆元 323800

摘要:凋落物作为养分的有效载体对于森林养分循环具有重要作用。近年来学者们对凋落物开展了大量研究,但森林内部凋落物的空间分布及其对土壤养分空间异质性的作用一直没有得到充分重视。利用位于浙江西南部的百山祖亚热带中山常绿阔叶林 5 hm² 森林动态监测样地中 50 个凋落物收集器 2009—2017 年收集到的凋落物产量数据和相关的地形和土壤养分数据,运用同步自相关回归分析地形和群落结构因素对凋落物及其组分产量的影响,利用多元线性混合效应模型研究了地形和年均凋落物输入量与土壤养分含量的关系。结果表明(1)地形因子中仅凸度与总凋落物以及叶凋落物产量呈显著正相关;(2)邻域内的大树和中树(胸径 ≥ 5 cm)的平均胸径显著提高总凋落物、叶凋落物和小枝及树皮凋落物产量,而邻域物种数显著提高总凋落物、叶凋落物和繁殖器官凋落物产量;(3)地形凸度与表层(深 0—10 cm)土壤有机质含量显著正相关,但与近表层(深 10—20 cm)土壤总氮、有效磷和速效钾含量显著负相关;(4)凋落物输入量显著提高表层(深 0—10 cm)土壤的碱解氮和有机质含量。总体来看,百山祖常绿阔叶林凋落物产量的空间变异受到地形和森林群落结构因素的制约,并影响林内土壤养分的空间异质性。

关键词:地形;群落结构;常绿阔叶林;物种多样性;百山祖

Spatial distribution of litter yield in an evergreen broadleaf forest and its effects on the heterogeneity of soil nutrients

DAI Wenxiao¹, LOU Chenyang¹, XU Daming², ZHANG Yafen^{1,*}, HUANG Guodong¹, LUO Zhengrong¹

¹ College of Ecology, Lishui University, Lishui 323000, China

² Management Office of Baishanzu, Fengyangshan-Baishanzu National Nature Reserve, Qingyuan 323800, China

Abstract: Litter, as an effective carrier of nutrients, plays an important role in forest nutrient cycles. In recent years, several studies have been carried out on litter; however, the spatial distribution of litter yield in a forest and its effects on the spatial heterogeneity of soil nutrients have not been thoroughly investigated. In August 2008, 50 litter traps with horizontal areas of 0.71 m × 0.71 m along a path in the 5hm² forest dynamics plot in the Baishanzu midmountain subtropical evergreen broadleaf forest were set and all the litter falling into the traps was collected twice a month during a period from 2009 to 2017. The litter was dried in an oven at 80°C at a constant weight and was weighed. In July 2014, soil samples were collected using an earth drill from three 1m × 1m quadrats with an adjacent distance of 2 m for each of the 50 litter traps (50 × 3 samples). Each soil sample was divided into surface and near-surface layers (i.e., 0—10 cm and 10—20 cm, respectively). Total nitrogen, alkaline nitrogen, available phosphorus, available potassium, and organic matter contents of

基金项目:浙江省自然科学基金(LY20C030002);浙江省大学生科技创新活动计划暨新苗人才计划项目(2017R431003)

收稿日期:2020-03-10; 网络出版日期:2020-11-27

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhangyafen@lsu.edu.cn

these soil samples were determined by common soil chemistry approaches. The elevation, convexity, and slope of each 10m × 10m quadrat were assigned to the trap located in the quadrat. Simultaneous auto-regression was used to analyze effects of topography and community structure on the litter and its component yields. The community structure was described according to the total basal area, mean diameter at breast height (DBH), and species richness of trees with DBH ≥ 5 cm in the 5 or 10 m radius neighborhood of the traps. Further, the impact of the topography and annual litter input on the soil nutrient concentration was studied using a linear mixed effect model. The results showed that (1) only convexity was positively correlated with the total and leaf litter yields; (2) the mean DBH of the trees in the neighborhood significantly increased the total, leaf, twig and bark litter yields, while the number of species in the neighborhood significantly increased the total, leaf, and reproductive organ litter yields; (3) the terrain convexity significantly increased the soil organic matter content in the surface layer (0—10 cm deep) but significantly reduced the total nitrogen, available phosphorus, and available potassium contents in the near-surface layer (10—20 cm deep); and (4) the total litter input significantly increased the alkaline nitrogen and organic matter contents in the surface soil. Our results suggest that the spatial variation in the litter yield in the Baishanzu evergreen broadleaf forest is determined by the topography and forest structure and affects the spatial heterogeneity of soil nutrients in the forest.

Key Words: topography; community structure; evergreen broadleaf forest; species diversity; Baishanzu

森林凋落物是指植物地上部分产生并归还到地表的所有有机物质的总称, 主要包括枯枝落叶、脱落树皮、植物的繁殖器官、野生动物残骸及代谢产物等^[1]。它是连接森林生态系统地下和地上生态过程的关键纽带。森林凋落物产量具有很高的时间和空间异质性, 并且受多种因素的制约^[2-4]。近 20 年来, 我国学者对各种森林类型的凋落物时间动态进行了大量的观测研究^[3, 5-7], 但是森林内部凋落物产量的空间变异一直没有得到充分重视。在较小的尺度上, 林分年龄、密度、群落里的树种组成和微生境的差异都会造成森林凋落物产量的变化^[1, 7]。凋落物作为森林第一生产力的直接反映, 其与物种多样性的正相关关系已经在天然林中得到了证实^[8]。然而, 在亚热带的人工营林试验却表明随着树种多样性的增加, 森林凋落物量呈现明显的下降趋势^[9]。此外, 局部林分密度、胸高断面面积以及树木平均胸径等群落结构因素和小尺度上的坡向、凸度等地形变化都已被证实与森林凋落物产量有关^[2-3, 10-11]。然而, 这些因子在不同森林中对于凋落物产量空间变异的作用及其重要性却存在很大差异。造成这些差异的原因除了研究对象本身所处的气候带、立地条件和群落结构较大的差别外, 凋落物收集的年限太短而导致研究结果的重复性较差也是重要原因^[2-3]。例如, 在北热带喀斯特季雨林, 不同生态因子对凋落物年产量分布格局的影响存在明显的年际差异^[3]。延长观测和实验的年限将有助于准确理解凋落物产量的空间异质性及其影响因素^[5]。

作为森林养分循环的关键环节, 凋落物对土壤养分在小尺度上的空间异质性的形成具有重要作用。国内外的很多研究都表明凋落物组成及其养分含量^[12]、凋落物的输入量^[13-16]对于天然林和人工林土壤的主要养分含量具有重要影响。然而, 由于凋落物分解以及土壤形成的物理、化学和生物过程十分复杂, 目前生态学家就凋落物输入量与土壤养分空间异质性的关系问题远未达成共识^[15, 17]。因此, 有必要在更广泛的气候区域和森林类型(如亚热带常绿阔叶林)中开展小尺度上的凋落物输入量和土壤养分关系的研究。

本研究以位于浙江西南部的百山祖亚热带中山常绿阔叶林 5 hm²森林动态监测样地为平台, 利用样地内 50 个凋落物收集器较长时期(9 年)定时定点监测的凋落物产量数据, 结合与收集器配套的 150 个小样方的土壤养分检测数据, 在小尺度上研究凋落物及各组成产量的空间异质性及其驱动因素, 并进一步分析凋落物年均输入量的空间异质性对土壤养分含量空间变异的影响, 以求进一步揭示亚热带天然常绿阔叶林中凋落物产量空间分布及其对森林土壤养分空间异质性形成的作用规律。

1 研究区域概况

本研究在浙江凤阳山-百山祖国家级自然保护区内的百山祖主峰北坡(27°40'54" N, 119°03'53" E)中山

地带(海拔约 1400—1600 m)开展。该地段坡度大多在 20°—35°,基岩为侏罗纪火成岩,土壤类型为黄壤,pH 值 4.5—6.5。由于人为干扰相对较少,该地段至今保留着一些成熟的我国东部亚热带中山地带典型的常绿阔叶林。

研究地所在区域的气候属于中亚热带季风气候,受夏季风影响较大,雨热同期。由于海拔较高,该地区具有山地立体气候特征,年均温相对较低,降水充沛,雾日多,相对湿度大。据百山祖镇车根气象观测站(海拔 1,090 m)2006—2015 年自动监测资料显示,该地区年平均温度 13.3℃,极端最高温 34.0℃,极端最低温 -11.8℃,年均降水量 2294.2 mm,年均无霜期 293.2 d,日均温高于 10℃的年均生长期积温 4134.9℃。

2 调查和研究方法

2.1 样地设置与调查

百山祖 5 hm²(250 m × 200 m)固定样地始建于 2002 年。整个样地参照美国 Smithsonian 热带森林研究中心的规范建立^[18-19]。以水平距离 20 m 为单位在样地内划分方形网格,测量相邻网格点之间的高差。样地内所有 DBH(离地面 1.3 m 处的直径)≥ 1 cm 的木本植物个体全部被挂牌、定位和鉴定,其 DBH 值被测定。2008 年 8 月和 2013 年 8 月对样地内所有已被挂牌的个体进行了两次复查,同时新增的 DBH ≥ 1 cm 的木本植物被挂牌、定位、鉴定和测量。

2.2 样品收集和分检

沿着样地内的小道,设置 50 个水平面积为 0.71 m × 0.71 m 的凋落物收集器(图 1)。参照国内其他大样地凋落物收集器设置的方法,百山祖样地收集器设置原则为(1)在小道两侧 3—10 m 范围内交替设置;(2)两个收集器之间的间隔大于 10 m;(3)兼顾山脊、沟谷、林窗等特殊地形和生境(但并不是完全按比例设置)。收集器由聚氯乙烯管作支架,上面覆盖网孔为 1 mm 的玻璃纤维网做成,网深约 0.3 m,离地面高度约 0.8—1.1 m。

自 2008 年 8 月开始,每半个月将落入收集器的凋落物全部收集起来装入大信封。带回实验室后,放入烘箱在 80℃ 下烘至恒重。烘干后将样品分为繁殖器官(包括花、果、种子、花蕾)、营养器官(包括叶、树皮、树枝)以及杂物(碎片、动物粪便及尸体)三部分,并对各部分的凋落物进行称量。参照国内普遍采用的对凋落物的认定标准^[1],本文所指的树枝是指直径小于 2.5 cm 的落枝。本研究使用 2009—2017 年收集的凋落物产量数据。

在每个收集器的 3 个方向 2 m 处各设置 1 个 1 m × 1 m 的幼苗监测样方(图 1),在每个幼苗监测样方的 4 个角分别用聚氯乙烯管标记。1 个收集器及其周围的 3 个幼苗监测样方共同构成一个样站。2014 年 7 月上旬在这 150 个幼苗样方中采集土壤样品。在每个幼苗样方的 4 个顶点和中心位置用土钻取样,采样深度为 0—20 cm。将这 20 cm 深度的土壤划分为两层,0—10 cm 为表层,10—20 cm 为近表层。将采自同一幼苗样方同一层次的土壤混合构成一个土样。

2.3 土壤理化性质分析

将从野外采集的土壤样品剔除石块和较大的植物残体后,放在阴凉处进行自然风干。研磨过筛后进行理化性质分析。用凯氏蒸馏法测定全氮含量,碱解扩散法测定水解氮含量,Bray 法测有效磷含量,乙酸铵浸提-火焰光度法测有效钾含量,重铬酸钾氧化法测定有机质含量。这些土壤理化性质的具体分析步骤按照《土壤分析技术规范》进行。土壤采集和处理的更多细节详见杨辉的硕士论文^[20]。

2.4 数据统计和分析

为了研究地形和群落结构因子对凋落物及其组分产量空间分布的影响,我们以各凋落物收集器中每年收集的总凋落物量、叶凋落量、树皮及小枝凋落量和繁殖器官凋落量为应变变量,以收集年份、收集器所处的 10 m × 10 m 样方的海拔、坡度和凸度等地形因子和收集器周围 5 m 半径范围内大树和中树(DBH ≥ 5 cm)的总胸高断面面积、平均 DBH 和物种数等群落结构因子作为自变量建立线性模型。参照王伟等人的研究^[27],

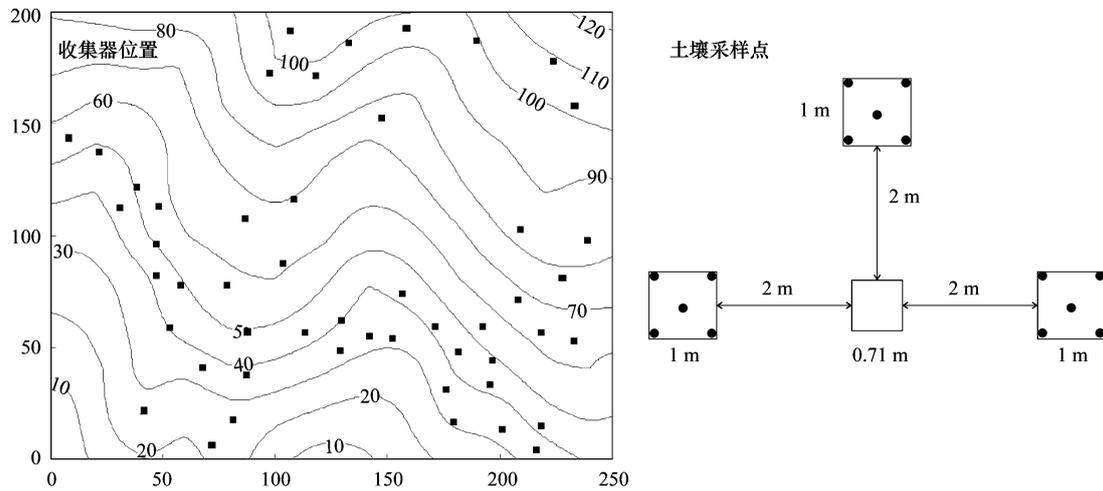


图1 百山祖监测样地凋落物收集器位置以及监测样站和土壤取样点设置

Fig.1 Locations of the 50 litter traps in the Baishanzu forest dynamics plot and setting of the seedling plots and soil sampling points near each litter trap

图中灰色方框表示凋落物收集器;图中边长为0.71 m的方框表示凋落物收集器,距离其2 m处的3个边长1 m的方框为幼苗监测样方,样方中的5个灰色小圆点为土壤取样的位置

本文所指的样方海拔是样方4个顶点海拔值的平均值;样方凸度是样方的海拔减去与该样方相邻的8个样方的海拔平均值;样方坡度(Slope)的计算是先从样方4个顶点任取3个组成一个平面(4个顶点可以组合成4个不同的平面),计算这4个平面与水平面夹角,然后取其平均值即样方的坡度。凋落物(尤其是叶凋落物)的传播存在明显的距离效应。在亚热带成熟常绿阔叶林中,依树种不同,收集器一般能反映其周围4—12 m范围内乔、灌木的落叶情况^[10]。为了比较不同范围内树木对凋落物量空间分布的影响,我们还分析了收集器周围10 m半径范围内的大树和中树对总凋落物及其组分产量的影响。为提高计算效率和便于比较,应变量和各自变量(除年份和物种丰富度外)先进行中心化和标准化处理。因为物种丰富度和个体数间并非线性关系,不适合对其进行中心化和标准化处理^[21]。由于乔木落叶的扩散距离常在10 m左右,相距较近的收集器之间的凋落物产量可能存在空间自相关。为了避免空间自相关效应对模型分析的影响,我们在上述线性模型的基础上加入空间自相关项,构建同步自相关回归模型(SAR)。在这一模型中,我们考虑了相距20 m以内的不同收集器间的空间自相关,而相距超过20 m的收集器被认为是相互独立的。为了去除边缘效应,此处将离样地边缘不足10 m的5个收集器的数据剔除。利用R语言的软件包“spdep”进行同步自相关回归分析^[22]。

先前的研究表明,地形和凋落物输入对土壤养分的空间分布都具有重要的影响^[1,9-10,12,28]。为了进一步了解地形和凋落物在森林养分归还和土壤养分空间变异形成中作用,本研究分析了各样站的年均凋落物收集量和海拔、坡度和凸度等地形因子对各幼苗监测样方内土壤养分含量之间的多元线性关系。由于凋落物落到地面后进行二次分配的量 and 从收集器逃逸的凋落物都很少,本研究将收集器收集的凋落物量近似看作该处的凋落物输入量。应变量和各自变量同样先进行中心化和标准化处理。由于同一样站内3个幼苗样方中的土壤养分存在空间自相关,本研究利用线性混合效应模型分析地形及凋落物输入量对土壤养分含量的影响。本研究将样站号作为线性混合效应模型的随机效应。利用R语言软件包“lme4”进行线性混合效应模型分析^[23]。

3 结果

3.1 凋落物的空间变异及其影响因素

百山祖常绿阔叶林凋落物年均总凋落量为 $4.05 \text{ Mg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 。总凋落物产量及其组分存在较大的时间和空间差异。2009 年至 2017 年样地总凋落强度为 $3.65\text{—}4.68 \text{ Mg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ，其中 2009 年和 2013 年的总凋落物产量显著高于其他年份(表 1)。繁殖器官和树皮及小枝的凋落物产量时空变化明显大于叶凋落物产量的时空变化。各样站各年的总凋落物产量变异系数为 21.15%。去除年际变化后，各样站的年均总凋落物产量的变异系数仍达 15.39%。

表 1 2009—2017 年间各样站主要凋落物组分及总量比较

Table 1 Comparison of main components of litterfall collected by the 50 traps during the period from 2009 to 2017

| 年份 Year | 总量 Total | | 树叶 Leaf | | 树皮和小枝 Bark and twig | | 繁殖器官 Reproductive organs | |
|------------|---|-------------|---|-------------|---|-------------|---|-------------|
| | 均值 Mean / ($\text{Mg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$) | 标准差 s.d. | 均值 Mean / ($\text{Mg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$) | 标准差 s.d. | 均值 Mean / ($\text{Mg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$) | 标准差 s.d. | 均值 Mean / ($\text{Mg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$) | 标准差 s.d. |
| 2009 | 4.37 | 0.78 | 3.45 | 0.71 | 0.19 | 0.10 | 0.40 | 0.36 |
| 2010 | 4.23 | 0.78 | 3.49 | 0.72 | 0.14 | 0.06 | 0.31 | 0.21 |
| 2011 | 4.08 | 0.73 | 3.15 | 0.66 | 0.19 | 0.11 | 0.45 | 0.31 |
| 2012 | 3.74 | 0.84 | 2.94 | 0.69 | 0.27 | 0.31 | 0.34 | 0.30 |
| 2013 | 4.68 | 1.09 | 3.37 | 0.63 | 0.28 | 0.13 | 0.66 | 0.87 |
| 2014 | 3.92 | 0.77 | 3.09 | 0.53 | 0.15 | 0.09 | 0.40 | 0.35 |
| 2015 | 4.13 | 0.81 | 3.10 | 0.57 | 0.21 | 0.08 | 0.47 | 0.46 |
| 2016 | 3.68 | 0.79 | 2.76 | 0.54 | 0.27 | 0.08 | 0.37 | 0.34 |
| 2017 | 3.65 | 0.86 | 2.73 | 0.64 | 0.22 | 0.14 | 0.34 | 0.24 |

本研究的结果表明地形因子中仅凸度对总凋落物和叶凋落物产量具有显著影响，凸度越大处收集器收集到的总凋落物和叶凋落物越多，而所有地形因子对树皮及小枝凋落物以及繁殖器官凋落物产量均无显著影响(图 2)。群落结构因子对凋落物产量的作用受邻域范围的影响。总凋落物、叶凋落物和小枝及树皮凋落物产量主要受周围 5 m 范围内树木的影响。邻域内的树木平均胸径和物种数显著提高总凋落物产量(图 2)，而 5 m 邻域内树木的总胸高断面面积却显著降低总凋落物产量(图 2)。另外，在 5 m 邻域范围内树木物种数和平均胸径分别与叶凋落物和小枝及树皮凋落物产量呈显著正相关(图 2)，而在 10 m 邻域范围内树木物种数与繁殖器官凋落物产量呈显著正相关(图 2)。树木平均胸径对树皮及小枝凋落物产量的作用强于其对叶凋落物和总凋落物产量的作用(图 2)，而树木物种数对于繁殖器官凋落物产量的作用强于其对叶凋落物和总凋落物产量的作用(图 2)。

3.2 凋落物输入量及地形对土壤养分的影响

多元线性混合效应模型分析的结果表明，海拔与近表层(深 10—20 cm)土壤的有效磷含量存在边际显著的正相关。凸度与表层(深 0—10 cm)土壤有机质含量呈显著正相关，但与近表层土壤的全氮、有效磷和速效钾含量呈显著(或边际显著)负相关(表 2)。除去地形的影响后，仅表层土壤的碱解氮含量、有机质含量和近表层土壤的有效磷含量与年均总凋落物输入量有关。凋落物输入量高的地方表层土壤碱解氮和有机质含量较高，但近表层土壤的有效磷含量却较低(表 2)。

4 讨论

4.1 地形和群落结构对凋落物产量的影响

在森林凋落物研究领域，凋落物产量的空间变异及其影响因素研究一直没有得到足够的重视。本研究利用百山祖 5 hm^2 森林动态监测样地为期 9 年的凋落物监测数据分析了我国东部典型的亚热带中山常绿阔叶

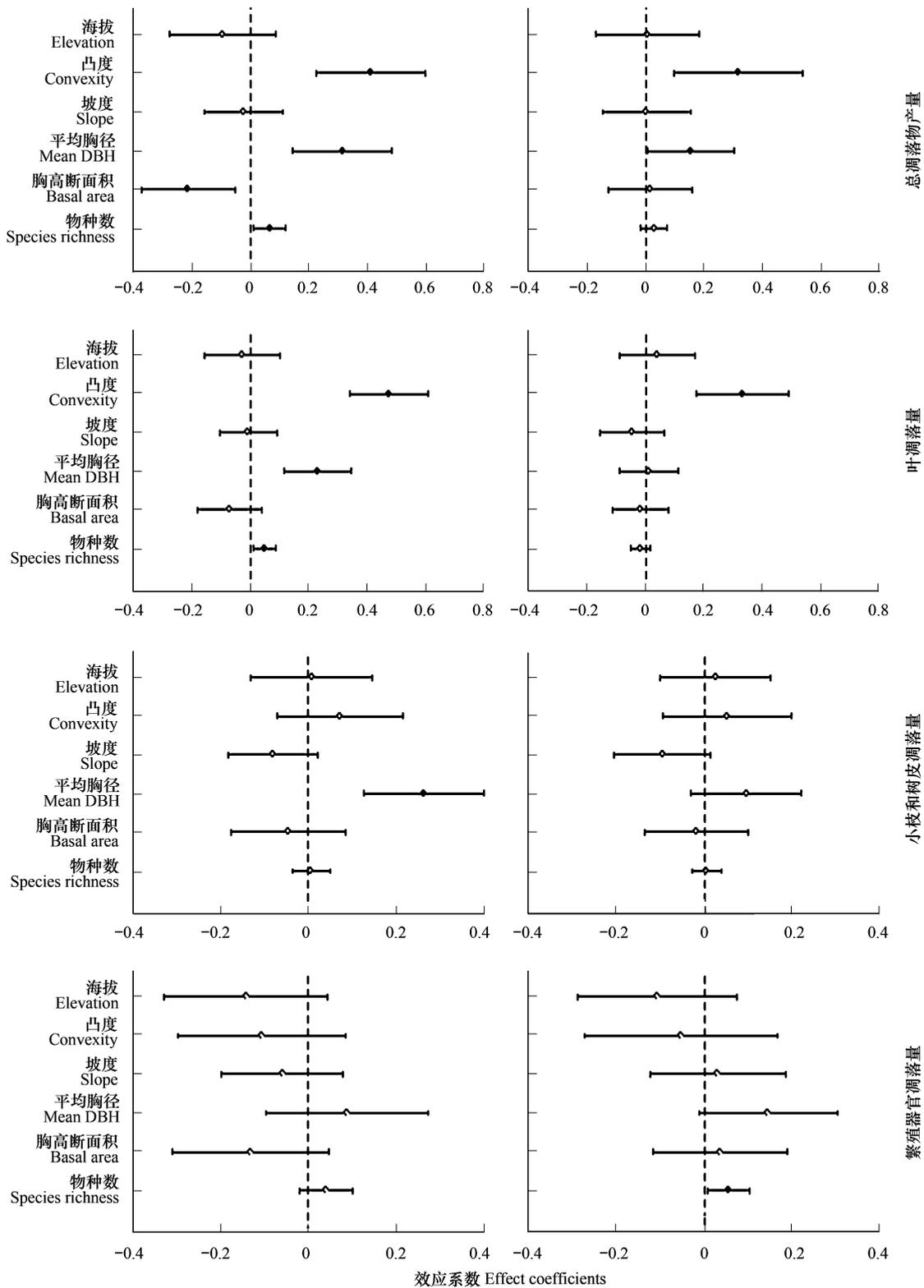


图 2 地形(海拔、凸度和坡度)和生物因子(邻域内胸径大于 5 cm 树木的平均胸径、总胸高断面积和物种数)对总凋落物产量、叶凋落量、小枝和树皮凋落量和繁殖器官凋落量的影响。

Fig.2 Effects of the topographic (elevation, convexity, and slope) and community structure (mean DBH, total basal area, and species richness of trees and shrubs with DBH \geq 5 cm in the neighborhood) factors on the annual production of all litterfall, leaf litter, bark and twig litter, and reproductive organ litter

左列图中生物因子的计算邻域为收集器周围 5 m 内,右列图中生物因子的计算邻域为收集器周围 10 m 内;地形因子为收集器所在的 10 m \times 10 m 样方的地形参数;实线段表示各系数的 95%置信区间;虚线为 0 线;实线段上的实心黑点表示该因子对相应凋落物组分或总产量具有显著影响,而空心圆圈表示该因子对相应凋落物组分或总产量无显著影响

表 2 地形和凋落物产量对土壤养分含量的影响

Table 2 Influences of topography and annual litterfall input on the soil nutrient concentration

| 土壤深度/cm Soil depth | | 海拔 Elevation | 凸度 Convexity | 坡度 Slope | 年均凋落物输入量 Annual litter input |
|-----------------------|-----|-----------------|-----------------|-------------|---------------------------------|
| 0—10 | 总氮 | 0.102 | -0.106 | 0.049 | 0.028 |
| | 碱解氮 | -0.067 | -0.046 | 0.017 | 0.270 ** |
| | 有效磷 | 0.111 | -0.094 | -0.045 | -0.170 |
| | 速效钾 | 0.100 | -0.109 | -0.002 | 0.066 |
| | 有机质 | 0.016 | 0.191 ** | 0.000 | 0.149 * |
| 10—20 | 总氮 | 0.117 | -0.366 *** | -0.005 | 0.020 |
| | 碱解氮 | -0.171 | -0.021 | 0.081 | -0.024 |
| | 有效磷 | 0.076 * | -0.075 * | -0.013 | -0.076 ** |
| | 速效钾 | 0.076 | -0.209 ** | -0.028 | 0.023 |
| | 有机质 | 0.033 | -0.027 | 0.042 | 0.038 |

*** $P < 0.01$, ** $P < 0.05$, * $P < 0.1$

林凋落物产量的空间异质性的影响因素以及与土壤养分空间分布的关系。同步自回归分析结果表明,凸度与总凋落物和叶凋落物产量呈显著正相关。这说明在百山祖常绿阔叶林中的地势凸起的山脊处具有较高的叶凋落物和总凋落物产量。前人在古田山常绿阔叶林的研究也显示叶和枝条的年凋落量均是在山脊地段高于山坡和山谷^[10]。地形常通过影响太阳辐射、水热条件、土壤养分等资源的空间再分配对植物的生长和分布产生影响^[3]。一方面,山脊处水分含量相对较低,而较低的水分含量会促进叶凋落量的形成^[10]。另一方面,由于样地位于百山祖主峰的北坡,山脊处光照条件相对较好且土层深厚,很多树种的成熟个体与山脊生境具有显著正相关^[24]。较好的光照条件和深厚的土壤可以提高光合作用速率和第一生产力,从而增加叶凋落物产量。

本研究还发现 5 m 邻域内大树和中树较大的平均胸径能显著提高叶凋落物和小枝及树皮凋落物产量,进而提高总凋落物的产量。平均胸径是一个综合指标,能较好地反映收集器周围树木群落的结构^[3]。在喀斯特季节性雨林中的研究也显示,除地形的影响之外,收集器附近树木较大的平均胸径显著提高森林凋落物年产量^[3]。这些结果说明在成熟的天然林中,随着树木平均胸径的增大,对光资源的竞争更趋激烈,树木地上部分的自然打枝会进一步增多,从而形成较多的枝叶凋落量。同时,我们也注意到这种平均胸径对枝和叶凋落量形成的促进效应在 10 m 尺度上就不显著了。这可能与两个方面因素有关。首先小枝和树皮的重量一般较大,在凋落过程中的扩散距离十分有限;其次这也反映了百山祖常绿阔叶林内树木的竞争作用的距离较短^[25]。

本研究结果显示邻域内树种多样性可以显著提高繁殖器官凋落物、叶凋落物和总凋落物产量。这和前人在古田山不同演替阶段次生林的研究结果一致,即在小尺度上树木的物种多样性显著提高古田山次生林总凋落物产量^[8]。在亚热带森林的实验研究表明,物种多样性可以显著提高林分的第一生产力^[26]。凋落物作为森林第一生产力的直接反映(凋落物流量约占净生产量的 1/3)^[26],其总产量特别是繁殖器官凋落物产量与物种丰富度的正相关关系预示物种多样性可以提高百山祖常绿阔叶林的第一生产力。一般来说,有性繁殖依赖于植物体内光合产物的积累。植物繁殖器官凋落物产量的增加说明物种多样性高的区域中植物的光合作用产出的有机物较多。已有实验研究表明,在亚热带森林中较高的物种丰富度可以提高树木的叶面积^[27]。因此,Huang 等人认为总凋落物产量随物种多样性提高可能与树木个体的叶生物量提高有关^[26]。本研究的结果表明,在考虑树木平均胸径和总胸高断面面积作用的情况下,物种丰富度仍显著提高叶凋落物的产量。这一结果有力地支持了 Huang 等人的上述观点。

前人在川西亚高山的研究表明林分密度与胸高断面面积能显著提高该地五种主要森林类型的凋落物产量^[11]。本研究的结果却显示 5m 邻域内树木的总胸高断面面积显著降低收集器收集到的总凋落物量。这与前

人的研究结果明显不一致。其原因可能在于收集器上方较高的树木密度对树木凋落物落入收集器存在一定的阻碍,不利于凋落物进入收集器。

4.2 凋落物输入量对土壤养分含量的影响

凋落物输入和养分归还对土壤养分含量的影响一直受到森林生态学家的关注^[9, 12-13]。在西双版纳热带雨林的研究表明凋落物的量显著提高土壤表层(深 0—10 cm)全氮、速效钾和有效磷的含量^[13]。而本研究的结果表明土壤凋落物年输入量与表层土壤的碱解氮显著正相关,但与土壤全氮无关。这一现象可能与百山祖样地处于阴坡且湿度较大有关。已有的研究表明在亚热带常绿阔叶林中凋落叶的分解速率与降雨量显著正相关^[28];在阴坡林下调落物分解较快,营养元素循环周期较短^[29]。由于百山祖常绿阔叶林样地位于百山祖主峰北坡且湿度较大,其凋落物落到地面后降解较快,有机态氮释放也更快。这就造成在该群落提高凋落物输入量在不改变土壤全氮含量的情况下,却显著提高表层土壤碱解氮含量。凋落物的主要成分就是有机质,然而本研究的结果显示凋落物量与土壤有机质仅存在边际显著的正相关关系。其原因可能也与凋落物快速分解有关。前人的研究大多显示凋落物输入量升高能显著提高土壤有效磷含量^[13, 30],但本研究的结果表明凋落物输入量与近表层(深 10—20 cm)土壤的有效磷含量呈显著负相关。凋落物的分解和养分释放是一个非常复杂的过程。有研究表明在亚热带次生林中凋落物输入倍增会促进有机碳分解,从而降低土壤微生物量,进而降低土壤酸性磷酸酶活性^[17]。这一过程最终将导致土壤有效磷下降。百山祖常绿阔叶林的凋落物降解过程很可能也存在同样的生态过程。另一方面,土壤有效磷降低还与植物吸收消耗较多有关。凋落物产量高的区域植物生产力较高,而植物生长越快消耗的土壤养分也越多。这一生态过程也反映在凸度与土壤养分的关系上。本研究的结果显示除了表层土壤的有机质含量,土壤其他养分含量都与凸度呈负相关趋势,其中近表层土壤的总氮、有效磷和速效钾含量随凸度增加显著(或边际显著)下降。王伟等人的分析表明,在百山祖样地中较多物种的成熟个体与山脊显著正相关^[24]。由于山脊处光照条件较好,滑坡等干扰事件较少,这里的植物生长较快,从而消耗更多的土壤养分,最终导致山脊处土壤养分含量下降。

4.3 森林内凋落物收集器设置的启示

凋落物产量的地形相关性提示我们在样地中设置收集框监测森林凋落物产量动态的时候,必须要将地形因素考虑进来,合理分配各种地形环境中的收集器数量。否则,在估计该群落的凋落物年产量时可能存在较大误差。目前,在森林动态大样地进行的凋落物产量监测的收集框设置主要有均匀布点^[5]和沿林间小道的随机布点^[22](如本研究)两种方式。地形对凋落产量有显著影响可能是一种普遍现象,因此收集器均匀布点更加合理,更能反映群落中凋落物的真实产量。

5 结论

总体来说,在百山祖亚热带中山常绿阔叶林,地形凸度和邻域内平均胸径、总胸高断面积及物种数等群落结构因素共同影响着凋落物其组分产量的空间变异。但群落结构因素大多在 5 m 的邻域尺度上对凋落物及其组成的产量产生影响。土壤养分分布除了受地形影响外,较高的凋落物年输入量能显著提高土壤碱解氮和有机质含量。凋落物的产生、迁移、分解的过程涉及的因素十分复杂。未来还需要进一步从凋落物再分配,其分解过程中物理、化学和生物过程进行深入研究,以加深对该型群落养分循环和生态系统功能的认识。

致谢:感谢温州大学丁炳扬教授、百山祖管理处吴天明站长以及 2008 年以来参与凋落物分拣的温州大学和丽水学院的同学们对本研究提供的帮助,庆元县气象局提供气象统计数据。

参考文献(References):

- [1] 郭婧. 中亚热带 4 种森林类型凋落物量及周转. 长沙: 中南林业科技大学, 2015.
- [2] 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.
- [3] 郭屹立, 李冬兴, 王斌, 何运林, 向悟生, 蒋裕良, 李先琨. 北喀斯特季节性雨林组分构成及时空动态. 生物多样性, 2017, 25(3): 265-274.
- [4] 袁方, 黄力, 魏玉洁, 钱深华, 赵亮, 杨永川. 中国天然林凋落物量特征及其与气候因子的关系. 生态学杂志, 2018, 37(10): 3038-3046.
- [5] 官丽莉, 周国逸, 张德强, 刘菊秀, 张倩媚. 鼎湖山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.
- [6] 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.
- [7] 林捷, 叶功富, 黄石德, 高伟, 谭芳林, 金昌善, 徐自坤, 游慧明, 欧阳亚群. 武夷山中亚热带常绿阔叶林凋落物量动态研究. 防护林科技, 2019, 10(193): 1-5.
- [8] Huang Y, Ma Y, Zhao K, Niklaus P A, Schmid B, He J. Positive effects of tree species diversity on litterfall quantity and quality along a secondary successional chronosequence in a subtropical forest. *Journal of Plant Ecology*, 2017, 10(1): 28-35.
- [9] 惠欣荣. 树种多样性对凋落物量及养分归还的影响. 长沙: 中南林业科技大学, 2019.
- [10] 张磊. 古田山常绿阔叶林凋落量动态及冰雪灾害的影响. 杭州: 浙江大学, 2010.
- [11] 张远东, 刘彦春, 顾峰雪, 郭明明, 缪宁, 刘世荣. 川西亚高山五种主要森林类型凋落物组成及动态. 生态学报, 2019, 39(2): 502-508.
- [12] Uriarte M, Turner B L, Thompson J, Zimmerman J K. Linking spatial patterns of leaf litterfall and soil nutrients in a tropical forest a neighborhood approach. *Ecological Application*, 2016, 25(7): 2022-2034.
- [13] Xia S W, Chen J, Schaefer D, Detto M. Scale-dependent soil macronutrient heterogeneity reveals effects of litterfall in a tropical rainforest. *Plant Soil*, 2015, 391(1-2): 51-61.
- [14] Xia S W, Chen J, Schaefer D, Goodale U M. Effect of topography and litterfall input on fine-scale patch consistency of soil chemical properties in a tropical rainforest [J]. *Plant Soil*, 2016, 404 (1-2): 385-398.
- [15] 冯焯, 张焕朝, 杨瑞珍, 胡立煌. 杨栎混交林及其凋落物对土壤氮矿化的影响. 南京林业大学学报(自然科学版), 2020, 44(2): 191-196.
- [16] 杨易楠, 李一伦, 李会平, 史贝贝, 吴明作. 改变凋落物输入对森林土壤有效氮的影响. 河南农业大学学报, 2019, 53(1): 49-55.
- [17] 魏翠翠, 刘小飞, 林成芳, 李先锋, 李艳, 郑裕雄. 凋落物输入改变对亚热带两种米槠次生林土壤酶活性的影响. 植物生态学报, 2018, 42(6): 692-702.
- [18] Condit R. *Tropical Forest Census Plots; Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and a Comparison with Other Plots*. Berlin: Springer-Verlag, 1998.
- [19] 徐敏, 骆争荣, 于明坚, 丁炳扬, 吴友贵. 百山祖北坡中山常绿阔叶林的物种组成和群落结构. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2007, 33(4): 450-457.
- [20] 杨辉. 百山祖森林幼苗物种多样性及其动态研究. 杭州: 浙江农林大学, 2015.
- [21] Hubbell SP, Ahumada JA, Condit R, Forter RB. Local neighborhood effects on long-term survival of individual trees in a neotropical forest. *Ecological Research*, 2001, 16(5): 859-875.
- [22] Bivand R, Piras G. Comparing implementations of estimation methods for spatial econometrics. *Journal of Statistical Software*, 2015, 63(18), 1-36.
- [23] Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 2015, 67(1), 1-48.
- [24] 王伟, 骆争荣, 周荣飞, 许大明, 袁建国, 丁炳扬. 百山祖常绿阔叶林木本植物的生境相关性分析. 生物多样性, 2011, 19(2): 134-142.
- [25] Luo Z, Mi X, Chen X, Ye Z, Ding B. Density dependence is not very prevalent in a heterogeneous subtropical forest. 2012, 121(8): 1239-1250.
- [26] Huang Y, Chen Y, Castro-Izaguirre N, Baruffol M, Brezzi M, Lang A, Li Y, Hardtle W, von Oheimb G, Yang X, Liu X, Pei K, Both S, Yang B, Eichenberg D, Assmann T, Bauhus J, Behrens T, Buscot F, Chen C, Chesters D, Ding B, Durka W, Erfmeier A, Fang J, Fischer M, Guo L, Guo D, Gutknecht J L M, He J, He C, Hector A, Hönig L, Hu R, Klein A M, Kuhn P, Liang Y, Li S, Michalski S, Scherer-Lorenzen M, Schmidt K, Scholten T, Schuldt A, Shi X, Tan M, Tang Z, Trogisch S, Wang Z, Welk E, Wirth C, Wubet T, Xiang W, Yu M, Yu X, Zhang J, Zhang S, Zhang N, Zhou H, Zhu C, Zhu L, Bruelheide H, Ma K, Niklaus P A, Schmid B. Impacts of species richness on productivity in a large-scale subtropical forest experiment. *Science*, 2018, 362(6410): 80-83.
- [27] Peng SY, Schmid B, Nikolaus PA. Leaf area increases with species richness in young experimental stands of subtropical trees. *Journal of Plant Ecology*, 2017, 10(1): 128-135.
- [28] 马志良, 高顺, 杨万勤, 吴福忠, 谭波, 张玺涛. 亚热带常绿阔叶林 6 个常见树种凋落叶在不同降雨期的分解特征. 生态学报, 2015, 35(22): 7553-7561.
- [29] 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 and 养分特征. 生态学杂志, 2018, 37(2): 295-303.
- [30] 陈婵, 张仕吉, 李雷达, 刘兆丹, 陈金鑫, 辜翔, 王留芳, 方晰. 中亚热带植被恢复阶段植物叶片、凋落物、土壤碳氮磷化学计量特征. 植物生态学报, 2019, 43(8): 658-671.