

DOI: 10.5846/stxb202003230659

王壮, 杨万勤, 谭波, 常晨晖, 汪沁, 蒋雨芮, 曹瑞. 高山森林林窗位置和附生植物去除对倒木总酚和缩合单宁含量的影响. 生态学报, 2021, 41(4): 1451-1460.

Wang Z, Yang W Q, Tan B, Chang C H, Wang Q, Jiang Y R, Cao R. Effects of forest gap positions and epiphytes removal on total phenols and condensed tannins of fallen log in an alpine forest. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(4): 1451-1460.

高山森林林窗位置和附生植物去除对倒木总酚和缩合单宁含量的影响

王 壮^{1,2}, 杨万勤^{2,*}, 谭 波¹, 常晨晖^{1,2}, 汪 沁^{1,2}, 蒋雨芮^{1,2}, 曹 瑞^{1,2}

1 四川农业大学生态林业研究所, 长江上游林业生态工程省级重点实验室, 成都 611130

2 台州学院生命科学学院, 台州 318000

摘要: 倒木分解是森林生态系统中重要的养分循环过程, 倒木中的难分解物质对土壤有机质积累具有积极作用。但关于森林林窗和附生植物对倒木难分解物质含量的影响还不清晰。为了理解林窗更新及附生植物生长对倒木总酚和缩合单宁含量的影响, 2013 年 8 月在川西高山原始森林进行样地布置, 在进行 3 年附生植物去除处理后, 2016 年 8 月在不同林窗位置(林窗、林缘和林下)下两种处理(附生植物去除和保留)不同腐解等级(I—V)进行岷江冷杉(*Abies faxoniana*)倒木不同结构(心材、边材和树皮)样品采集, 分析其总酚和缩合单宁含量。结果表明: 树皮总酚和缩合单宁含量显著高于心材和边材, 树皮总酚和缩合单宁含量随腐解等级变化差异不显著; 森林林窗对 III—V 腐解等级心材和边材总酚含量具有显著影响, 但对心材和边材缩合单宁影响差异不显著, 林窗对倒木树皮总酚和缩合单宁含量影响差异极显著且两者含量特征均表现为林窗>林缘>林下; 附生植物去除处理降低了心材缩合单宁和边材总酚含量, 增加了倒木边材缩合单宁含量。附生植物去除处理对树皮影响和林窗位置存在交互作用, 林缘和林下的倒木附生植物去除显著降低了树皮总酚和缩合单宁含量。此外, 不同林窗位置的温度差异是导致树皮总酚和缩合单宁含量变化的主要原因, 附生植物去除对倒木 pH 的影响也可能是影响倒木总酚和缩合单宁含量的原因之一。由此可见, 高山森林林窗更新及附生植物生长会显著影响倒木难分解物质含量变化特征, 为进一步了解倒木分解过程在养分循环及对环境的影响提供了新的角度。

关键词: 倒木; 森林林窗; 附生植物; 总酚; 缩合单宁

Effects of forest gap positions and epiphytes removal on total phenols and condensed tannins of fallen log in an alpine forest

WANG Zhuang^{1,2}, YANG Wanqin^{2,*}, TAN Bo¹, CHANG Chenhui^{1,2}, WANG Qin^{1,2}, JIANG Yurui^{1,2}, CAO Rui^{1,2}

1 Institute of Ecology & Forestry, Sichuan Agricultural University, Key Laboratory of Ecological Forestry Engineering, Chengdu 611130, China

2 College of Life Sciences, Taizhou University, Taizhou 318000, China

Abstract: Fallen log decomposition is an important process of carbon and nutrient cycling in most of forest ecosystems. The previous studies have found that the recalcitrant components in fallen log positively promoted the soil organic matter accumulation. However, the effects of forest gap positions and epiphytes removal on the concentrations of resistant material in fallen log remain unclear. Thus, we conducted a field experiment to explore how the gap regeneration and epiphytes removal influence the total phenols and condensed tannins during the dead wood degradation in an alpine Minjiang fir (*Abies*

基金项目: 国家自然科学基金项目(31570445, 31870602); 国家重点研发计划项目(2017YFC0503906); 四川省重点科技专项(2018ZDZX0030)

收稿日期: 2020-03-23; **网络出版日期:** 2020-12-25

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

faxoniana) forest in western Sichuan from August 2013 to August 2016. We sampled from two treatments (removal and retention of epiphytes) with different fallen log structures (heartwood, sapwood and bark) of five decay classes (I—V) in three gap positions (gap center, gap edge and closed canopy). The total phenols and condensed tannins concentrations were measured. The results showed that the concentrations of total phenols and condensed tannins in bark were significantly higher than those of heartwood and sapwood. The concentrations of total phenols and condensed tannins in decaying bark varied slightly with different decay classes. Gap positions gave strong effects on the concentrations of total phenols in III—V decay classes of heartwood and sapwood, that is to say, the concentrations of total phenols in III—V decay classes of heartwood and sapwood varied greatly with gap position. However, no significant difference of condensed tannins in heartwood and sapwood was observed among gap positions. The gap positions exerted extremely significant effects on the concentrations of total phenols and condensed tannins in decaying bark, and the values in the order of concentrations were, gap center > gap edge > closed canopy. The epiphytes removal lowered the concentration of condensed tannins in decaying heartwood and the concentration of total phenols in decaying sapwood, but increased the concentration of condensed tannins in decaying sapwood. The interaction of epiphytes and gap positions significantly affected the concentrations of total phenols and condensed tannins in decaying bark. In gap edge and closed canopy, epiphyte removal significantly lowered the concentrations of total phenols and condensed tannins in decaying bark. Additionally, the changes in temperature resulted from gap position was a major driver of the concentrations of total phenol and condensed tannins in decaying bark. Moreover, the change of log pH resulted from epiphytes removal might also be one of the reasons of the differences of concentrations of total phenols and condensed tannins in fallen log. Together, gap regeneration and epiphytes can regulate the concentrations of recalcitrant components in decaying fallen log in the alpine forest. The results provided with new insights for us to understand the roles of forest gap and epiphyte in carbon and nutrient cycling in fallen log decomposition.

Key Words: fallen log; forest gap; epiphytes; total phenols; condensed tannins

粗木质残体是森林生态系统中的重要组成部分,在养分循环、涵养水源、维持森林生物多样性和土壤养分等方面具有十分重要的作用^[1-2]。倒木是粗木质残体主要的组成部分并在森林生态系统中储量巨大^[3-5]。倒木中含有较高含量的碳、木质素、缩合单宁和总酚等物质^[6-8]。其中,缩合单宁及酚类物质在不同树种的倒木中广泛存在并影响微生物对倒木的分解作用^[9]。前期研究表明,倒木心材和边材中存在的缩合单宁及酚类物质限制了微生物在倒木分解初期对倒木的分解作用^[10-12]。同时,倒木树皮中的缩合单宁及酚类物质会抑制外来分解者进入从而影响倒木的分解作用^[13]。因此,研究倒木不同结构总酚和缩合单宁含量有利于我们了解倒木的分解过程。

森林林窗和附生植物是影响植物残体难分解物质分解过程的两个重要因素^[14-15]。森林林窗可以改变森林环境,并对森林内的水热环境和附生植物生长具有显著影响^[16-17]。林窗位置和林窗大小可以直接影响温度进而影响凋落物难分解物质的降解速率,中小型林窗中凋落物总酚和缩合单宁的含量显著低于大型林窗^[18]。温暖湿润的环境有利于凋落物中总酚和缩合单宁的降解^[19]。同时,林窗导致森林林冠郁闭度差异从而影响森林内部的降水格局,而降水的淋洗作用会显著倒木酚类物质含量^[20]。前期研究结果表明,森林典型林窗(林窗中心、林窗边缘和郁闭林下)是导致凋落物酚类物质分解过程存在差异的主要森林干扰^[21]。因此,研究森林不同林窗位置倒木总酚和缩合单宁含量特征有利于充分了解不同森林环境下倒木分解过程。附生植物具有较强持水能力,改变环境 pH 及产生分泌物等特征可能对倒木分解有一定影响作用^[22-23]。附生植物对倒木分解者群落也有显著影响^[24-25]。同时,附生植物可能为其他腐生生物提供栖居环境从而影响倒木分解过程^[26]。附生植物去除处理可以改变倒木的分解环境和微生物群落特征^[24]。因此,附生植物去除处理可能会影响倒木总酚和缩合单宁含量。

川西高山森林生态系统地处青藏高原东缘和长江上游地区,在区域气候调节、涵养水源、维持生物多样性

和土壤养分等方面具有重要作用,是我国典型的生态脆弱带和全球气候变化的敏感区域^[27-28]。前期研究已表明,受气候和地理环境影响,川西高山暗针叶林中广泛存在森林林窗和粗木质残体^[5,29]。川西高山森林阴暗潮湿的环境和大量粗木质残体分布有利于附生植物大量生长。高山森林受海拔和气候影响土壤浅薄,腐殖质层较少积累。倒木中的难分解物质在土壤浅薄地区对土壤有机质积累具有重要作用。但目前关于森林林窗和附生植物对倒木难分解物质的影响缺乏必要研究。因此,结合前期对倒木分解过程中养分动态的研究,以川西高山岷江冷杉(*Abies faxoniana*)原始林为研究对象,研究高山森林林窗和附生植物对倒木总酚和缩合单宁的影响,这对了解倒木在增加土壤有机质及促进养分循环等方面具有重要意义。

1 研究地区和研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于四川省阿坝州理县毕棚沟四川农业大学高山森林生态系统定位研究站(31°14'—31°19' N, 102°53'—102°57' E, 海拔 2458—4619 m),地处青藏高原东缘到四川盆地过渡地带,四姑娘山北麓,区域总面积 180 km²。区域气候属丹巴—松潘半湿润气候,随着海拔上升,植被类型呈现出常绿阔叶林、针阔叶混交林、暗针叶林、高山草甸的垂直分布规律。年均温度 2—4℃,最高气温 23.7℃,最低温度 -18.1℃。年均降水量 850 mm,降雨主要分布在生长季节,受季风影响。区域内干湿季节差异显著:干季日照强,降水少,气候寒冷,空气干燥;湿季日照少,降雨多,气候温暖,多云雾。主要森林植被有岷江冷杉、红桦(*Betula albo-sinensis*)、四川红杉(*Larix mastersiana*)、方枝柏(*Sabina saltuaria*)等,林下灌木主要有康定柳(*Salix paraplesia*)、高山杜鹃(*Rhododendron lapponicum*)、三颗针(*Berberis sargentiana*)、花楸(*Sorbus rufopilosa*)、沙棘(*Hippophae rhamnoides*)、扁刺蔷薇(*Rosa weginzowii*)等,草本主要有蟹甲草(*Cacalia* spp.)、冷蕨(*Cystopteris ontana*)、苔草科和莎草科等。苔藓植物以曲尾藓(*Dicranum*)和平藓(*Neckera*)为主。

1.2 样品采集和测量

基于 2013 年的野外样地研究调查和样品布设,在海拔 3579 m 的岷江冷杉原始林设置了 1 个 100 m×100 m 的典型样地。在样地中设置 3 个 25 m×25 m 的小样地,分别为林窗、林缘和林下。并使用纽扣式温度计记录 3 个不同林窗位置的空气温度(图 1)。根据已有的森林生态系统粗木质残体的分级系统对倒木进行腐解等级划分^[24],Ⅰ级:新鲜,树木死亡不足 1 年;Ⅱ级:开始腐解,小刀仅可刺进几毫米;Ⅲ级:小刀可刺进 2 cm;Ⅳ级:小刀可刺进 2—5 cm;Ⅴ级:小刀可任意刺穿木质体。在每个林窗位置小样地中分别放置从Ⅰ—Ⅴ腐解等级岷江冷杉倒木样品,每个腐解等级倒木分别放置 6 段做样品重复,统一直径为(30±5) cm,避免径级差异造成影响。其中,3 段倒木自 2013 年开始进行附生植物去除处理为对照组(ERT, Epiphyties Removal Treatment),3 段倒木附生植物自然生长不进行处理为控制组(CT: Control Treatment)^[24]。每个林窗位置放置倒木 30 段,总计放置倒木 90 段(5 个腐解等级×2 种附生植物处理×3 个重复×3 个林窗位置)。在经过 3 年附

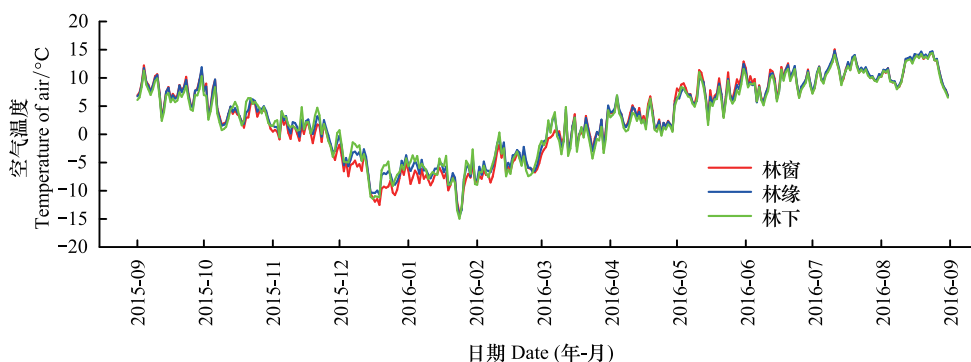


图 1 不同林窗位置空气温度动态

Fig. 1 Temporal variations of temperature in different gap positions

生植物去除处理后,在 2016 年 8 月进行倒木样品采集。

在野外采集样品时,对于 I—III 腐解等级的倒木,截取 2 cm 厚的圆盘,并用工具按心材、边材和树皮分类劈成小块^[30],分别装入密封袋。对于高度腐解的倒木,去除泥土、石块、根系等物质,做好标记后,按心材和边材分类小心装于密封袋内保存,带回实验室进行分析。将倒木样品在 65℃ 条件下烘干至恒重,粉碎过 60 目筛,存放于干燥环境中待测。总酚分析用福林酚比色法,缩合单宁分析用香草醛-盐酸法,木质素和纤维素分析用范氏 (Van Soest) 洗涤纤维法,凋落叶和土壤全碳含量用重铬酸钾加热法测定,全氮含量用凯氏定氮法测定,磷含量用钼锑抗比色法测定。倒木养分及难分解物质含量概况见表 1。

表 1 倒木养分和难分解物质含量概况/(g/kg)

Table 1 The conditions of concentrations of nutrients and recalcitrant components in fallen log

组成 Components	心材 Heartwood			边材 Sapwood			树皮 Bark		
	最小值 Min	平均值 Mean	最大值 Max	最小值 Min	平均值 Mean	最大值 Max	最小值 Min	平均值 Mean	最大值 Max
碳 C	430.43	521.60	603.96	317.31	443.37	528.00	303.72	351.77	394.77
氮 N	1.05	2.19	3.89	2.56	2.44	2.51	5.65	7.93	9.86
磷 P	0.02	0.13	0.38	0.02	0.16	0.42	0.17	0.28	0.40
总酚 Total phenols	8.38	13.97	32.74	7.60	11.09	20.35	13.23	20.35	28.60
缩合单宁 Condensed tannins	4.44	9.60	14.39	5.97	11.53	23.15	30.17	135.24	347.60
纤维素 Cellulose	34.15	113.40	330.35	39.13	122.38	371.11	58.34	102.30	153.83
木质素 Lignin	27.72	425.52	507.67	23.05	430.01	529.00	40.24	462.54	525.90

1.3 数据处理

附生植物去除对倒木总酚和缩合单宁影响的相对差异 ($\Delta\%$ indexed to Control) 计算公式如下:

$$\Delta\% \text{ indexed to Control} = \frac{C_{\text{ERT}} - C_{\text{CK}}}{C_{\text{CK}}} \times 100\%$$

式中, C_{ERT} 为附生植物去除处理倒木总酚和缩合单宁含量 (g/kg); C_{CK} 为附生植物自然生长不进行处理倒木总酚和缩合单宁含量 (g/kg)。

采用 SPSS 20.0 进行数据分析,利用 Sigmaplot 12.5 软件进行作图。采用单因素方差分析 (one-way ANOVA) 分析倒木腐解等级对倒木不同结构总酚和缩合单宁含量的影响,并分析林窗位置对倒木不同结构总酚和缩合单宁的影响。采用双因素方差分析 (two-way ANOVA) 分析倒木腐解等级和倒木结构及交互作用对倒木总酚和缩合单宁含量的影响,并分析林窗位置和附生植物处理对倒木总酚和缩合单宁含量的影响。采用独立 T 检验 (T -test) 分析附生植物处理中对照组和控制组之间的差异。采用 Pearson 相关系数环境因子及其他倒木组分与倒木总酚和缩合单宁含量的相关关系。

2 结果与分析

2.1 倒木不同结构和腐解等级缩合单宁和总酚含量特征

倒木不同结构缩合单宁和总酚含量的差异显著 ($P < 0.05$) (表 2)。随着腐解等级的增加,倒木心材总酚含量呈先减后增的特征,心材缩合单宁含量呈逐渐增加的特征,两者均在第 V 腐解等级达到最高且与其他腐解等级差异显著。倒木边材总酚含量随腐解等级增加为增加趋势且整体差异不显著,边材缩合单宁含量为先增后减的趋势且差异不显著。不同腐解等级倒木树皮总酚和缩合单宁含量差异不显著,两个指标含量均在第 II 腐解等级最高 (图 2)。

2.2 林窗位置对倒木总酚和缩合单宁含量的影响

林窗位置对倒木总酚和缩合单宁含量的影响随倒木结构和腐解等级的变化存在差异 (图 3)。随着腐解

等级增加,林窗对心材和边材总酚含量的影响逐渐增加。在 V 腐解等级,林缘心材总酚含量显著大于其他林窗位置且差异显著,林窗和林缘边材总酚含量显著大于林下。倒木树皮总酚含量在 I—II 腐解等级均表现为林窗>林缘>林下。随着腐解等级增加,不同林窗位置倒木心材缩合单宁含量为增加趋势,但是林窗位置对倒木心材单宁含量影响不显著。而林窗位置对倒木边材缩合单宁含量的影响随腐解等级的增加表现各异,在第 IV—V 腐解等级无显著差异。不同腐解等级倒木树皮缩合单宁含量均表现为林窗>林缘>林下。

表 2 不同腐解等级和倒木结构对倒木总酚和缩合单宁含量影响的双因素方差分析

Table 2 Two-way ANOVA results for the effects of decay classes and fallen log structures on the concentrations of total phenols and condensed tannins of fallen log

因子 Factors	总酚 Total phenols			单宁 Condensed tannins	
	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
倒木结构 Structures	2	60.13	<0.001	51.373	<0.001
腐解等级 Decay classes	4	28.72	<0.001	0.5321	0.713
倒木组成×腐解等级 Structures×Decay class	6	3.69	<0.01	0.687	0.661

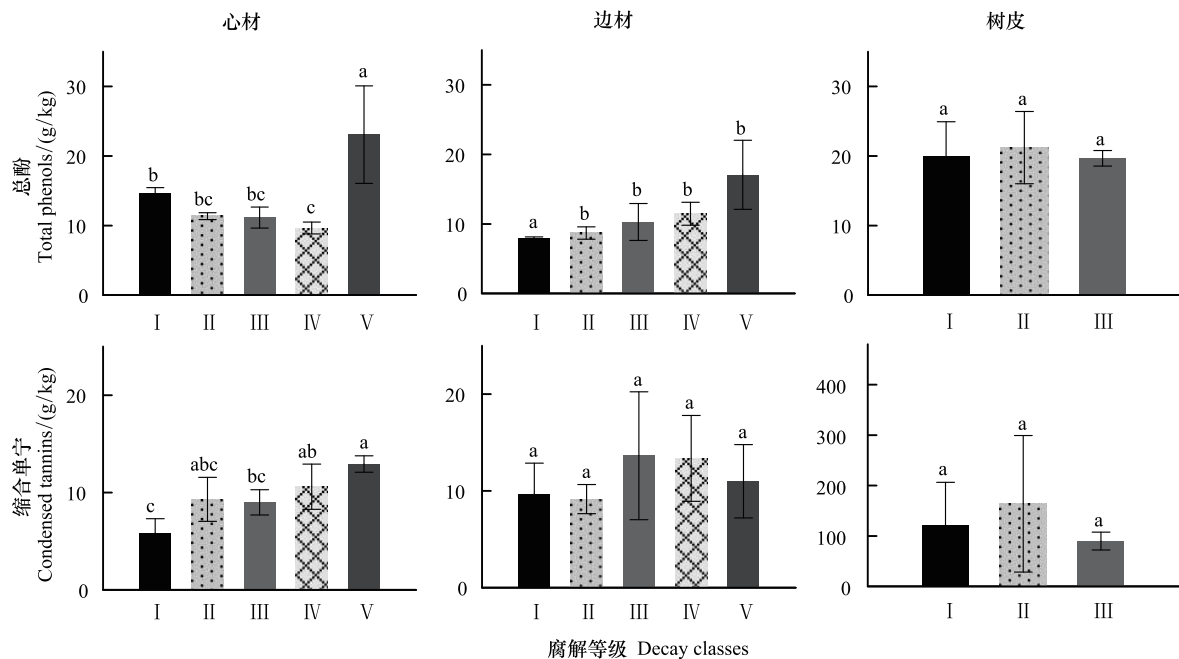


图 2 不同腐解等级倒木总酚和缩合单宁含量

Fig. 2 The concentration of total phenols and condensed tannins of fallen log with decay classes

不同小写字母表示差异显著性 ($P < 0.05$); 罗马数字 I—V 表示腐解等级; I 级:新鲜,树木死亡不足 1 年; II 级:开始腐解,小刀仅可刺进几毫米; III 级:小刀可刺进 2 cm; IV 级:小刀可刺进 2—5 cm; V 级:小刀可任意刺穿木质体

2.3 附生植物去除对倒木总酚和缩合单宁含量的影响

林窗位置和附生植物处理及交互作用对倒木不同结构总酚和缩合单宁含量的影响存在差异(表 3)。附生植物对边材总酚含量影响具有显著影响,而林窗位置和附生植物处理的交互作用对倒木总酚含量影响差异不显著。附生植物处理对倒木心材缩合单宁含量有显著影响,林窗位置及和附生植物处理的交互作用对树皮缩合单宁有显著影响,而林窗位置及附生植物处理对边材缩合单宁含量无显著影响($P < 0.05$)。整体来看,附生植物去除处理降低了倒木总酚含量,并对倒木边材总酚含量影响显著。附生植物去除处理降低了倒木心材缩合单宁含量,增加了倒木边材缩合单宁含量,对树皮缩合单宁含量的影响随腐解的等级变化存在差异(图 4)。

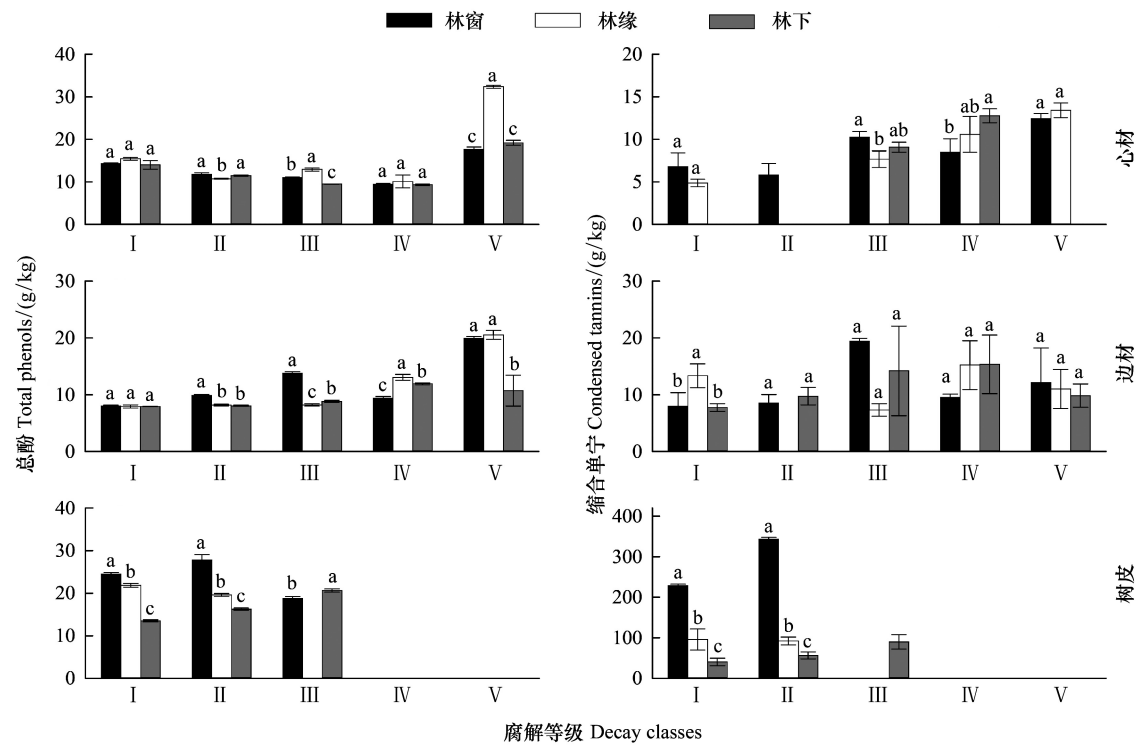


图3 不同林窗位置倒木总酚和缩合单宁含量

Fig.3 The concentrate of total phenols and condensed tannins of fallen log with gap positions
不同字母表示差异显著性 ($P<0.05$)

表3 附生处理和林窗位置对倒木总酚和缩合单宁含量的双因素方差分析

Table 3 Results of two-ANOVA for the effects of epiphyties treatment and gap positions on concentration of total phenols and condensed tannins of fallen log

组成 Components	因子 Factors	心材 Heartwood	边材 Sapwood	树皮 Bark
总酚 Total phenols	附生植物处理	3.452	8.019 **	2.468
	林窗位置	5.151 **	3.935 *	15.600 **
	附生植物处理×林窗位置	1.571	0.266	2.750
缩合单宁 Condensed tannin	附生植物处理	5.843 *	2.101	0.009
	林窗位置	0.043	0.274	43.113 **
	附生植物处理×林窗位置	0.283	0.431	30.482 **

* $P<0.05$; ** $P<0.01$; $n=90$

2.4 倒木总酚和缩合单宁含量与环境因子及相关组分的相关性

倒木心材和边材总酚和缩合单宁含量与环境因子无显著相关。倒木心材总酚和缩合单宁与 pH、C 和木质素/氮表现出显著负相关,倒木心材缩合单宁含量和纤维素含量呈显著正相关($P<0.05$)。倒木边材总酚含量与 pH 和 C 呈显著负相关,倒木边材缩合单宁含量与 C、N、P 及纤维素含量呈显著负相关。倒木树皮总酚和缩合单宁含量与积温表现出极显著相关($P<0.01$),并与正积温呈显著正相关,与负积温呈显著负相关。倒木树皮总酚和缩合单宁含量与 pH 均呈负相关。倒木总酚和缩合单宁含量均呈显著正相关(表4)。

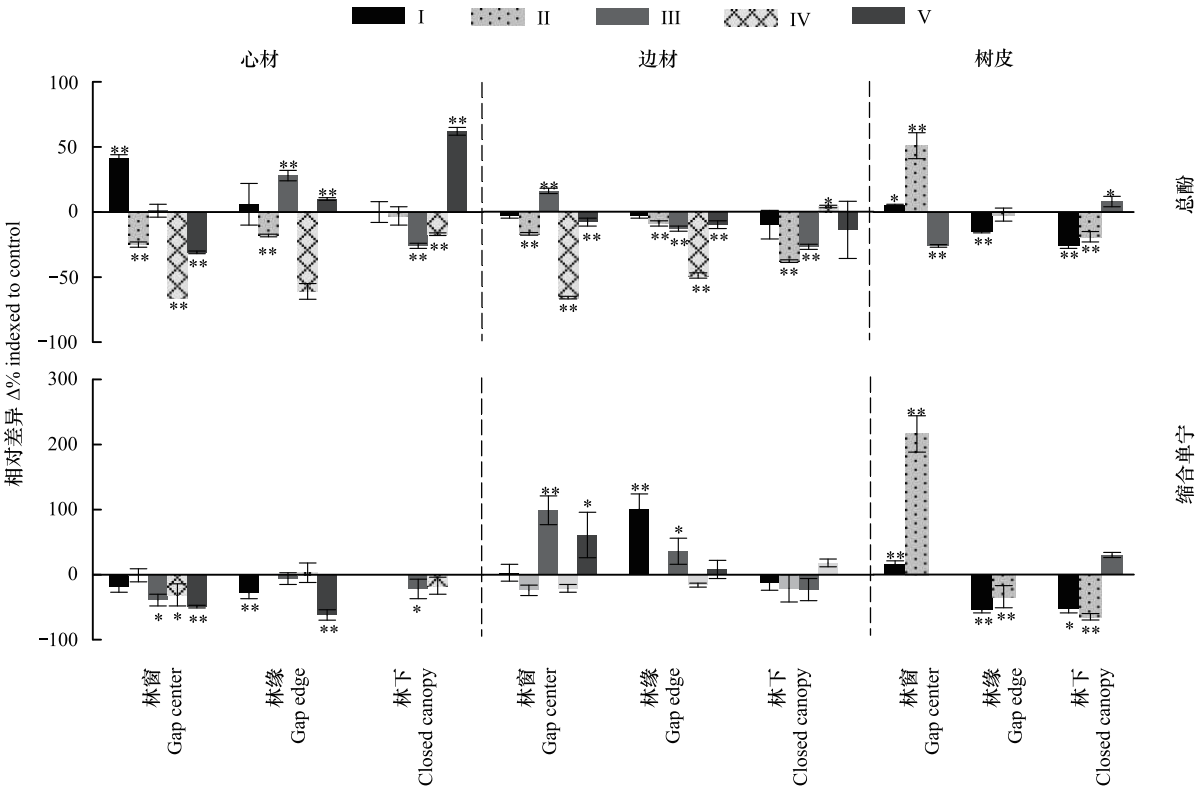


图4 附生植物去除处理和未处理倒木的相对差异

Fig.4 Relative difference value between epiphyties removal treatment and untreated fallen log
星号表示附生植物去除处理和未处理倒木之间独立 T 检验差异性, * $P<0.05$; ** $P<0.01$

表4 倒木总酚和缩合单宁含量与环境因子、相关组分之间相关性分析

Table 4 Correlation coefficients of the concentrations of total phenols and condensed tannins of fallen log with the environmental factors and related chemistry components

相关因子 Correlative factors	总酚 Total phenols			单宁 Condensed tannins		
	心材 Heartwood	边材 Sapwood	树皮 Bark	心材 Heartwood	边材 Sapwood	树皮 Bark
日平均温度 Daily average temperature	0.287	0.046	-0.068	-0.107	0.025	-0.389
正积温 Positive accumulated temperature	0.168	0.273	0.635 **	-0.207	0.026	0.580 **
负积温 Negative accumulated temperature	0.164	-0.168	-0.568 **	0.035	0.004	-0.909 **
含水量 Water content	-0.102	0.226	-0.209	0.315	-0.045	0.027
酸碱度 pH	-0.361 *	-0.717 **	-0.615 **	-0.728 **	-0.244	-0.563 **
碳 C	-0.483 **	-0.244 **	-0.075	-0.494 **	-0.793 **	-0.143
氮 N	-0.072	0.018	0.131	-0.076	-0.240 *	-0.047
磷 P	-0.008	-0.085	0.015	-0.148	-0.353 **	-0.039
碳/氮 C/N	-0.025	-0.085	0.082	-0.008	-0.077	-0.01
纤维素 Cellulose	0.202	-0.176	0.441 **	0.463 **	-0.265 **	0.482 **
木质素 Lignin	0.221	0.169	-0.133	-0.202	0.138	-0.275 *
木质素/氮 Lignin/N	-0.359 **	0.016	0.094	-0.254 *	0.295 **	-0.047

* $P<0.05$; ** $P<0.01$; $n=45$

3 讨论

总酚和缩合单宁作为难分解物质在植物残体中广泛存在^[31-32]。一般而言,随着分解时间增加凋落物中

的总酚和缩合单宁含量整体为下降趋势^[33]。我们研究发现,随腐解等级变化倒木不同结构总酚和缩合单宁含量整体保持稳定,但倒木不同结构之间总酚和单宁含量差异显著,这可能由树木不同结构的生长过程的差异所导致的^[34]。随着倒木腐解等级的增加,倒木 C 和木质素含量为增加特征,N、P 及纤维素为下降趋势^[35]。Preston 通过研究凋落物分解过程中木质素和酚类物质的关系认为木质素和分解的关系反映了酚类物质和分解的关系^[34]。而我们研究发现,只有倒木树皮木质素含量与缩合单宁具有显著负相关。除倒木边材缩合单宁含量和倒木养分含量(N 和 P)呈显著负相关,其他倒木结构的总酚和缩合单宁含量与养分无显著相关性。此外,倒木纤维素含量和缩合单宁含量具有较强的相关性,在倒木边材中呈负相关,而在倒木心材和树皮中呈正相关。这表明倒木总酚和缩合单宁的产生和分解受结构差异的显著影响,但倒木养分和基质对总酚和缩合单宁的影响较为复杂受多种因素的影响。

光照、温度和降水则是影响植物残体中总酚分解的主要环境因素^[20]。林窗可以改变森林中的光照、温度和降水格局形成小气候^[16]。在腐解早期,倒木完整的结构和树皮的覆盖避免心材和边材受外界环境的影响^[36]。因此,林窗环境的变化对倒木心材和边材总酚含量的影响主要表现在腐解后期。林窗环境对倒木心材缩合单宁的影响随着腐解等级变化表现各异,这表明心材分解可能主要受微生物群落变化和基质变化的影响^[10]。心材微生物群落受边材和树皮保护,较少受到外界环境干扰^[37]。环境因子与倒木边材缩合单宁无相关性可以解释林窗对倒木边材缩合单宁无显著影响。我们研究发现,林窗位置对倒木树皮总酚和缩合单宁含量具有显著影响,两种指标随林窗位置变化表现出相同特征。这主要是由于树皮直接暴露在外界环境中,树皮分解受光照、降水和温度的显著影响^[38]。一方面倒木树皮总酚和缩合单宁与正积温呈显著正相关,与负积温呈显著负相关,林窗中心到郁闭林下的温度变化梯度降低了倒木树皮总酚和缩合单宁含量。另一方面,较强的光照会导致树皮中的总酚和缩合单宁含量增加^[31]。淋洗作用是也影响凋落物中酚类物质含量的重要因素^[32]。前期研究表明淋洗作用会降低植物残体中总酚和缩合单宁含量^[20],但通过比较不同林窗位置倒木总酚和缩合单宁含量,我们发现高山森林倒木分解过程中总酚和缩合单宁含量及损失不会受淋洗作用显著影响。光照和温度可能是影响倒木总酚和缩合单宁含量的重要环境因素。

研究结果表明,附生植物去除处理对不同林窗位置 and 不同倒木结构总酚和缩合单宁含量的影响作用存在差异。附生植物对倒木心材总酚含量的影响随林窗和腐解等级变化存在差异,这表明倒木心材在腐解过程中总酚含量受养分特征、微生物群落及环境因子等多种因素干扰^[30,39]。而附生植物对倒木心材总酚含量的影响并不显著。总体来看,附生植物去除降低了倒木树皮和边材的总酚含量,这是由于附生苔藓植物在生长过程中可能会产生酚类物质,附生苔藓植物也能够产生具有抗菌性的渗滤液抑制总酚分解^[40-41]。因此,受倒木边材和树皮影响可能导致倒木心材在 V 腐解等级总酚含量较高。附生植物缺失提高了树皮微生物生物量,增加了细菌和真菌在心材的比例可能是导致倒木心材和树皮缩合单宁含量较低的主要原因^[24]。但附生植物去除导致树皮和边材暴露在较强光照下,可能会抑制倒木边材和树皮缩合单宁分解从而相对增加倒木边材和树皮缩合单宁含量^[31]。因此,我们研究发现附生植物去除显著增加了倒木边材缩合单宁含量以及林窗树皮缩合单宁含量。此外,附生植物会显著改变倒木 pH^[24],我们研究发现倒木总酚和缩合单宁含量与倒木 pH 具有显著相关,这可能是导致附生植物对倒木总酚和缩合单宁含量影响的重要原因之一。

目前,关于倒木分解及养分动态已有诸多研究,但关于倒木难分解物质在腐解过程中的含量特征还不清晰。倒木难分解物质受环境、微生物群落和附生植物生长多种因素的影响。本研究表明,倒木腐解过程中的养分动态对倒木总酚及缩合单宁含量具有较小影响,而森林林窗调节温度和光照是影响倒木总酚及缩合含量的重要因素。附生植物则主要通过影响微生物群落和 pH 进而影响倒木总酚和缩合含量。这反映出高山森林倒木腐解过程更为复杂,森林林窗和附生植物在倒木腐解过程中发挥这重要的作用。

参考文献 (References):

- [1] Harmon M E, Franklin J F, Swanson F J, Sollins P, Gregory S V, Lattin J D, Anderson N H, Cline S P, Aumen N G, Sedell J R, Lienkaemper G W, Cromack K Jr, Cummins K W. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 1986, 15:

- 133-302.
- [2] Schmid A V, Vogel C S, Lieberman E, Curtis P S, Gough C M. Coarse woody debris and the carbon balance of a moderately disturbed forest. *Forest Ecology and Management*, 2016, 361: 38-45.
- [3] Allard J, Park A. Woody debris volumes and carbon accumulation differ across a chronosequence of boreal red pine and jack pine stands. *Canadian Journal of Forest Research*, 2013, 43(8): 768-775.
- [4] 杨礼攀, 刘文耀, 杨国平, 马文章, 李达文. 哀牢山湿性常绿阔叶林和次生林木物质残体的组成与碳贮量. *应用生态学报*, 2007, 18(10): 2153-2159.
- [5] 肖洒, 吴福忠, 杨万勤, 常晨晖, 李俊, 王滨, 曹艺. 高山峡谷区暗针叶林木质残体储量及其分布特征. *生态学报*, 2016, 36(5): 1352-1359.
- [6] Russell M B, Fraver S, Aakala T, Gove J H, Woodall C W, D'Amato A W, Ducey M J. Quantifying carbon stores and decomposition in dead wood: a review. *Forest Ecology and Management*, 2015, 350: 107-128.
- [7] Ganjgunte G K, Condon L M, Clinton P W, Davis M R, Mahieu N. Decomposition and nutrient release from radiata pine (*Pinus radiata*) coarse woody debris. *Forest Ecology and Management*, 2004, 187(2/3): 197-211.
- [8] Smolander A, Levula T, Kitunen V. Response of litter decomposition and soil C and N transformations in a Norway spruce thinning stand to removal of logging residue. *Forest Ecology and Management*, 2008, 256(5): 1080-1086.
- [9] 刘欣, 吕世翔, 王秋玉. 白桦木材中总酚含量与抗木材腐朽菌的关系. *林业科学*, 2009, 45(12): 146-148.
- [10] Scheffer T C. Natural resistance of wood to microbial deterioration. *Annual Review of Phytopathology*, 1966, 4: 147-168.
- [11] Prewitt L, Kang Y, Kakumanu M L, Williams M. Fungal and bacterial community succession differs for three wood types during decay in a forest soil. *Microbial Ecology*, 2014, 68(2): 212-221.
- [12] Gelbrich J, Mai C, Militz H. Chemical changes in wood degraded by bacteria. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 2008, 61(1): 24-32.
- [13] Feng S H, Cheng S N, Yuan Z S, Leitch M, Xu C B. Valorization of bark for chemicals and materials: a review. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 2013, 26: 560-578.
- [14] Muscolo A, Sidari M, Bagnato S, Mallamaci C, Mercurio R. Gap size effects on above- and below-ground processes in a silver fir stand. *European Journal of Forest Research*, 2010, 129(3): 355-365.
- [15] Botting R S, DeLong C. Macrolichen and bryophyte responses to coarse woody debris characteristics in sub-boreal spruce forest. *Forest Ecology and Management*, 2009, 258: S85-S94.
- [16] Zhu J J, Tan H, Li F Q, Chen M, Zhang J X. Microclimate regimes following gap formation in a montane secondary forest of eastern Liaoning Province, China. *Journal of Forestry Research*, 2007, 18(3): 167-173.
- [17] Kelemen K, Mihók B, Gálhidy L, Standovár T. Dynamic response of herbaceous vegetation to gap opening in a central European beech stand. *Silva Fennica*, 2012, 46(1): 53-65.
- [18] 张艳, 张丹桔, 张健, 杨万勤, 邓长春, 李建平, 李勋, 唐仕姗, 张明锦. 马尾松人工林林窗大小对两种凋落叶难降解物质含量的影响. *植物生态学报*, 2015, 39(8): 785-796.
- [19] 张艳, 张丹桔, 李勋, 刘华, 张明锦, 杨万勤, 张健. 马尾松人工林林窗边缘效应对樟和红椿凋落叶难降解物质分解的影响. *应用生态学报*, 2016, 27(4): 1116-1124.
- [20] Schofield J A, Hagerman A E, Harold A. Loss of tannins and other phenolics from willow leaf litter. *Journal of Chemical Ecology*, 1998, 24(8): 1409-1421.
- [21] Li H, Xu L Y, Wu F Z, Yang W Q, Ni X Y, He J, Tan B, Hu Y. Forest gaps alter the total Phenol dynamics in decomposing litter in an alpine fir forest. *PLoS One*, 2016, 11(2): e0148426.
- [22] Wang B, Wu F Z, Xiao S, Yang W Q, Justine M F, He J Y, Tan B. Effect of succession gaps on the understory water-holding capacity in an over-mature alpine forest at the upper reaches of the Yangtze River. *Hydrological Processes*, 2016, 30(5): 692-703.
- [23] Haughian S R, Frego K A. Log moisture capacity does not predict epixylic bryophyte growth under thinned and unthinned forest canopies. *Functional Ecology*, 2017, 31(8): 1540-1549.
- [24] Chang C H, Wu F Z, Wang Z, Tan B, Cao R, Yang W Q, Cornelissen J H C. Effects of epixylic vegetation removal on the dynamics of the microbial community composition in decaying logs in an alpine forest. *Ecosystems*, 2019, 22(7): 1478-1496.
- [25] Müller J, Boch S, Blaser S, Fischer M, Prati D. Effects of forest management on bryophyte communities on deadwood. *Nova Hedwigia*, 2015, 100(3/4): 423-438.
- [26] Rajandu E, Kikas K, Paal J. Bryophytes and decaying wood in *Hepatica* site-type boreo-nemoral *Pinus sylvestris* forests in Southern Estonia. *Forest Ecology and Management*, 2009, 257(3): 994-1003.

- [27] 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.
- [28] 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.
- [29] 吴庆贵, 吴福忠, 杨万勤, 谭波, 杨玉莲, 倪祥银, 何洁. 川西高山森林林隙特征及干扰状况. *应用与环境生物学报*, 2013, 19(6): 922-928.
- [30] de Aza C H, Turrión M B, Pando V, Bravo F. Carbon in heartwood, sapwood and bark along the stem profile in three Mediterranean *Pinus* species. *Annals of Forest Science*, 2011, 68(6): 1067-1076.
- [31] Kraus T E C, Dahlgren R A, Zasoski R J. Tannins in nutrient dynamics of forest ecosystems-a review. *Plant and Soil*, 2003, 256(1): 41-66.
- [32] Stutz K P, Dann D, Wambsganss J, Scherer-Lorenzen M, Lang F. Phenolic matter from deadwood can impact forest soil properties. *Geoderma*, 2017, 288: 204-212.
- [33] 覃宇, 张丹桔, 李勋, 张艳, 袁亚玲, 王利峰, 庞智慧, 张健. 马尾松与阔叶树种混合凋落叶分解过程中总酚和缩合单宁的变化. *应用生态学报*, 2018, 29(7): 2224-2232.
- [34] Preston C M, Trofymow J A, Niu J N, Sayer B G. ^{13}C nuclear magnetic resonance spectroscopy with cross-polarization and magic-angle spinning investigation of the proximate-analysis fractions used to assess litter quality in decomposition studies. *Canadian Journal of Botany*, 1997, 75(9): 1601-1613.
- [35] 常晨晖, 吴福忠, 杨万勤, 谭波, 肖洒, 李俊, 苟小林. 高寒森林倒木在不同分解阶段的质量变化. *植物生态学报*, 2015, 39(1): 14-22.
- [36] Dossa G G O, Schaefer D, Zhang J L, Tao J P, Cao K F, Corlett R T, Cunningham A B, Xu J C, Cornelissen J H C, Harrison R D. The cover uncovered: Bark control over wood decomposition. *Journal of Ecology*, 2018, 106(6): 2147-2160.
- [37] Clausen C A. Bacterial associations with decaying wood: a review. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 1996, 37(1/2): 101-107.
- [38] Goncalves B, Till D, Fasina O, Tamang B, Gallagher T. Influence of bark on the physical and thermal decomposition properties of short-rotation *Eucalyptus*. *BioEnergy Research*, 2015, 8(3): 1414-1423.
- [39] Greaves H. The bacterial factor in wood decay. *Wood Science and Technology*, 1971, 5(1): 6-16.
- [40] 李安迪, 孙守琴, 郭璐璐. 苔藓植物在亚高山生态系统碳循环过程中的生态功能分析——以贡嘎山为例. *山地学报*, 2018, 36(5): 693-698.
- [41] Gornall J L, Jónsdóttir I S, Woodin S J, Van der Wal R. Arctic mosses govern below-ground environment and ecosystem processes. *Oecologia*, 2007, 153(4): 931-941.