

DOI: 10.5846/stxb202009302526

陈佳, 段文标, 曲美学, 王亚飞, 杨习锋, 孟思静, 兰航宇. 云冷杉红松林掘根倒木及其微立地对凋落叶分解速率及养分释放的影响. 生态学报, 2021, 41(24): 9749-9759.

Chen J, Duan W B, Qu M X, Wang Y F, Yang X F, Meng S J, Lan H Y. Effects of uprooted treefalls and their microsites on decomposition rate and nutrient release of litters in *Picea koraiensis*-*Abies nephrolepis*-*Pinus koraiensis* forest. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(24): 9749-9759.

云冷杉红松林掘根倒木及其微立地对凋落叶分解速率及养分释放的影响

陈 佳, 段文标*, 曲美学, 王亚飞, 杨习锋, 孟思静, 兰航宇

东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040

摘要: 采用凋落物分解袋埋藏法, 将采集的红松 (*Pinus koraiensis*)、紫椴 (*Tilia amurensis*) 和色木槭 (*Acer mono*) 凋落叶按自然比例混合装入袋中, 于 2019 年 7 月将其埋入云冷杉红松林中不同腐烂等级 (Ⅱ、Ⅲ、Ⅳ级) 的掘根倒木 (UT) 及其形成的坑底 (PB) 与丘面 (MF) 以及对照 (包括林隙 (FG) 和林分 (IS)) 等 11 种微立地下。8—10 月每月从每种微立地取回 3 袋, 处理后测定凋落叶的质量、碳、氮、磷含量。采用相关分析和方差分析的统计分析方法, 探究不同微立地下凋落叶的质量、分解速率与养分元素之间的相关性和差异显著性。结果表明: (1) 微立地和分解时间对凋落叶质量具有极显著影响 ($P < 0.01$)。凋落叶分解 90 天后, 各微立地的凋落叶质量残留率排列为: PB (85.64%) > MF (83.09%) > FG (81.33%) > IS (80.93%) > UT (80.27%); (2) 各微立地的凋落叶分解速率排列为: $k_{IS} = k_{UT} > k_{FG} > k_{MF} > k_{PB}$; Olson 指数模型能够较好的模拟各微立地的凋落叶分解动态; 年分解速率 k 为 0.61—1.42, 分解 50% 和 95% 所需时间分别为 0.49—1.14 a 和 2.10—4.92 a。 (3) 各微立地的凋落叶 C 残留率总体呈下降趋势, 表现为释放模式; UT 和 MF 微立地的 N、P 残留率持续下降, 表现为释放; PB 微立地的 N、P 变化模式分别为释放-富集-释放、富集-释放模式, 释放均大于富集, 最终表现为释放模式。微立地对凋落叶 P 释放具有极显著影响 ($P < 0.01$), 对 N 释放具有显著影响 ($P < 0.05$); 微立地与掘根倒木腐烂等级的交互作用对 C、N 释放均具有极显著的影响 ($P < 0.01$)。 (4) 凋落叶质量残留率与 P 的残留率在所有微立地中均存在显著或极显著正相关关系, 与 N 的残留率仅在Ⅱ级 UT、PB 微立地、Ⅲ级 UT 微立地、Ⅳ级 UT、PB 和 MF 微立地以及 FG 对照中呈显著或极显著的正相关关系, 与 C 的残留率仅在Ⅱ级 UT、PB 微立地、Ⅳ级 PB、MF 微立地中存在极显著或显著正相关关系, 与 C/N 在Ⅱ级 UT 微立地、Ⅲ级 UT、MF 微立地和 FG 对照中呈显著或极显著负相关关系。可见, 与不同腐烂等级的掘根倒木相比, 掘根倒木形成的微立地环境对凋落叶分解和养分释放的影响较大。

关键词: 云冷杉红松林; 掘根倒木; 腐烂等级; 微立地; 凋落叶; 分解

Effects of uprooted treefalls and their microsites on decomposition rate and nutrient release of litters in *Picea koraiensis*-*Abies nephrolepis*-*Pinus koraiensis* forest

CHEN Jia, DUAN Wenbiao*, QU Meixue, WANG Yafei, YANG Xifeng, MENG Sijing, LAN Hangyu

College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract: Litter decomposition bag burial method is adopted in this study. The collected litters of *Pinus koraiensis*, *Tilia amurensis*, and *Acer mono* were mixed and packed into bags according to their natural proportion. These bags were buried under eleven different microsites, including uprooted trees (UT) with different decayed levels (Ⅱ, Ⅲ, Ⅳ) and their formed pit bottom (PB), mound face (MF) and the controls (forest gap (FG) and intact stand (IS)) in *Picea koraiensis*-*Abies nephrolepis*-*Pinus koraiensis* forest in July 2019. From August to October, three bags of each microsite were collected

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31670627, 31270666)

收稿日期: 2020-09-30; 网络出版日期: 2021-08-04

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: dwbiao88@126.com

from each month. After treatment, the mass, C, N and P contents of litters were measured in the labs. Correlation analysis and variance analysis were used to explore their correlations and significance difference between the mass, decomposition rate and nutrient elements of litters at different microsites. The results showed that: (1) microsites and decomposition time had significant effects on the quality of litters ($P < 0.01$). With continuous decomposition, the mass residual rates of litters in each microsite were arranged as follows: PB (85.64%) > MF (83.09%) > FG (81.33%) > IS (80.93%) > UT (80.27%). (2) Their decomposition rates were listed as follows $k_{IS} = k_{UT} > k_{FG} > k_{MF} > k_{PB}$; the Olson index model can simulate the decomposition dynamics of litters in each microsite. The annual decomposition rate k was 0.61—1.42, and the decomposition time required for 50% and 95% was 0.49—1.14 a and 2.10—4.92 a, respectively. (3) The retention rate of C in each microsite showed an overall downward trend, manifested as release mode. The residual rates of N and P in UT and MF microsites continued to decrease, N and P of litters were in the release mode. The change patterns of N and P elements in PB microsites were release-enrichment-release and enrichment-release, respectively. The release was greater than the enrichment, and the final expression was release mode. Microsites had a very significant effect on P release of litters ($P < 0.01$), microsites had a significant effect on N release ($P < 0.05$); the interaction between the microsite and the decay classes of uprooted treefalls had a significant effect on the release of C and N ($P < 0.01$). (4) Retention rate of litter quality and the residual rate of P had a significant or extremely significant positive correlation in all microsites; Retention rate of litter quality and the residual rate of N had a significant or extremely significant positive correlation at level II UT, PB microsites, level III UT microsites, level IV UT, PB and MF microsites and FG control; Retention rate of litter quality and the residual rate of C had a significant or extremely significant positive correlation at level II UT, PB microsites, IV PB, MF microsites; retention rate of litter quality and C/N had a significant or extremely significant negative correlation at level II UT microsites, III UT, MF microsites and FG control. It can be seen that the microsite environment formed by uprooted treefalls has a greater influence on the decomposition and nutrient release of litters than that different decay classes of uprooted treefalls.

Key Words: *Picea koraiensis*-*Abies nephrolepis*-*Pinus koraiensis* forest; uprooted treefalls; decay classes; microsite; litter; decomposition

凋落物分解是森林生态系统中物质循环和能量流动的主要途径,对维持地球生物化学循环具有重要意义^[1]。凋落物的分解受两大因素的制约:一是内在因素即凋落物的自身养分(N、P、木质素、纤维素和多酚类物质等);二是外在因素,包括生物类因素(异养微生物、土壤动物等)和非生物类因素(气候、土壤、大气成分等干扰),其深层的机理涉及生态系统物质循环的速率与环境因素的关系。Zhang等^[2]发现在不同的生态系统中,凋落物的分解速率具有明显的差异性;同时发现凋落物自身的养分变化,是决定分解速率的关键因子。此外,通过研究C、N、P养分元素的释放过程,还可以明晰凋落物在陆地生态系统养分循环的重要作用,以及植物养分归还的机制^[3]。研究发现,外在因素主要以风、林火、降雪、采伐等不同类型的干扰方式影响着凋落物的分解过程^[3-12]。其中在受风干扰的森林生态系统中,风倒是最重要的一种自然干扰现象。被连根拔起的树木(以下简称掘根倒木)提供了与枯死木完全不同的生境龛位^[13-15],它除了形成林隙以外,还会产生不均匀的微立地结构,包括倒木及丘-坑复合微立地。此外,掘根倒木的腐烂等级对植物养分的转化及循环同样发挥着重要作用^[3]。因此研究凋落物在掘根倒木微立地环境下分解的动态情况,可以更全面地了解森林生态系统的运行机制。

云冷杉红松林是北方森林中具有由掘根倒木形成的丘-坑复合微立地的一个典型林型。研究表明,微立地与微气候、植被更新、物种多样性和土壤性质等方面具有一定的关系^[16-20]。但是至今,微立地与凋落叶分解二者之间的关系尚无确切定论。为此,本文以红松、色木槭、紫椴的混合凋落叶为研究对象,以郁闭林分和林隙作为对照,在由掘根倒木形成的不同腐烂等级的倒木、坑底和丘面微立地环境下,分析凋落叶的分解过程及养分元素的释放动态,进一步探讨掘根倒木腐烂等级和微立地类型对凋落叶分解的影响,从而阐释微立地在森林能量与养分循环中的驱动机制。

1 研究区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区设在黑龙江凉水国家级自然保护区,位于小兴安岭山脉的东南段——达里带岭支脉的东坡,地理坐标为 47°6′49″—47°16′10″N,128°47′8″—128°57′19″E。属于温带大陆性季风气候,冬季气候严寒且干燥;降水多集中在 6—8 月,高温多雨。年平均气温只有 -0.3℃,年均降水量为 676 mm。地带性土壤为暗棕壤。主要的森林类型为以红松为主的针阔混交林,所选择地内主要组成树种为红松(*Pinus koraiensis*)、枫桦(*Betula costata*)、春榆(*Ulmus davidiana*)、色木槭(*Acer mono*)、红皮云杉(*Picea koraiensis*)和臭冷杉(*Abies nephrolepis*)。

1.2 试验设计

通过踏查,筛选出由掘根倒木形成的典型丘面-坑底微立地的代表性林型——云冷杉红松林(*Picea koraiensis*-*Abies nephrolepis*-*Pinus koraiensis* forest, PAP),在该林型内设置 1.2 hm²(100 m×120 m)的矩形样地。根据 Rouvinen^[21]提出的倒木腐烂五级划分法,选择具有完整丘面、坑底微立地的Ⅱ级、Ⅲ级和Ⅳ级共 3 个腐烂等级的掘根倒木 18 株,并将掘根倒木(Uprooted treefalls, UT)、坑底(Pit Bottom, PB)、丘面(Mound Face, MF)微立地设置为小样方,每一种微立地选取 3 个小样方,作为重复;同时将掘根倒木形成的林隙内未受掘根干扰的微立地称为林隙微立地(以下简称林隙, Forest Gap, FG),将倒木形成的林隙外未受掘根干扰的完整的临近的郁闭林分下的微立地称为郁闭林分微立地(以下简称林分, Intact Stand, IS),同时将林隙及其郁闭林分设置为对照。

1.3 凋落叶的收集及处理

2019 年 6 月,收集红松、紫椴和色木槭三种凋落叶,此时研究区的树木还没有进入落叶季节,地表基本不存在新鲜凋落叶,绝大多数以半分解状态存在。将样品带回实验室,用流动的水流冲洗上面的泥土,自然风干后装入分解袋,分解袋内 3 种叶片的比例依据 3 种优势树种在林分中所占的比例而定,每袋称取 10 g,其中红松 5 g,紫椴 2.5 g,色木槭 2.5 g,误差不超过 0.01 g。尼龙分解袋规格为 15 cm×10 cm,网眼大小为 1 mm;总计数量为 165 袋,其中每处试验地多放 2 袋凋落叶为备用,以免意外情况的发生;在放置时凋落叶袋之间不重叠,紧贴地表,用表层土壤压实,使其与土壤充分接触。未装入分解袋的凋落叶作为对照组,带回实验室,用于初始值测定。

2019 年 7 月初放置凋落叶分解袋,于 2019 年 8 月、9 月、10 月每隔 30 d 各取样一次,共取样 3 次,每次取 33 袋凋落叶(11 个取样点×3 次重复),带回实验室。将样品放在 0.149 mm 网筛上小心冲洗,洗去沉积物。清洗凋落叶上的泥沙和杂物后,分别封入纸袋,置于鼓风干燥箱,80℃下烘干至恒量后称取其干质量,后将凋落叶粉碎并过 0.25 mm 筛、保存备测。

1.4 凋落叶组分指标的测定

凋落叶组分测定指标包括全 C、全 N、全 P 元素。全 C 元素利用总有机碳氮分析仪(TOC)测定;全 N 元素采用浓硫酸-高氯酸消煮,凯氏定氮法测定;全 P 元素采用浓硫酸-高氯酸消煮,钼锑抗显色法测定。凋落叶初始养分元素浓度见表 1。

表 1 凋落叶初始养分元素浓度(平均值±标准差)/(g/kg)

Table 1 Initial nutrient content of litters(Mean±SD)

养分元素 Nutrient elements	C	N	P
初始值 Initial value	719.43±14.04	13.90±0.97	0.99±0.01

1.5 数据处理

凋落叶残留率:

$$RM = \frac{X_t}{X_0} \times 100\% \quad (1)$$

式中, X_0 为凋落叶初始质量 (g); X_t 为凋落叶分解 t 时间后剩余质量 (g)。

分解速率 k 用修正后 Olson 指数衰减模型^[22]:

$$y = ae^{-kt} \tag{2}$$

式中, y 为凋落叶质量残留率 (%)^[23-25]; a 为拟合参数; k 为分解系数 ($\text{g g}^{-1} \text{a}^{-1}$); t 为分解时间。

凋落叶分解 50% 所需时间 (半衰期):

$$t_{0.5} = -\ln(0.5)/k \tag{3}$$

凋落叶分解 95% 所需时间 (周转期)^[26]:

$$t_{0.95} = -\ln(0.05)/k \tag{4}$$

养分元素剩余率:

$$NR = (X_t \times W_t) / (X_0 \times W_0) \times 100\% \tag{5}$$

$NR < 100\%$, 表示凋落物分解过程中元素发生了净释放; $NR > 100\%$, 表示凋落物分解过程中元素发生了净富集。式中, NR 是凋落叶养分元素的残留率; X_0 、 X_t 分别是初始时刻和 t 时刻的凋落叶质量 (g); W_0 、 W_t 分别是在初始时刻和 t 时刻凋落叶的养分元素浓度 (g/kg)。

使用 Excel 2016 整理数据并计算各项指标的平均值和标准偏差, 使用 SPSS 22.0 软件对各指标进行相关分析, 对各处理组进行方差分析, 并使用 Origin 2018 作图。用重复测量方差分析 (repeated measures ANOVA) 检验在不同掘根倒木微环境下凋落叶质量变化及养分元素变化的差异性; 采用 Pearson 相关分析法探究不同掘根倒木微环境下凋落叶质量残留率与养分元素残留率之间的关系; 用最小差异显著法 (LSD) 检验同一微立地的凋落叶质量残留率、养分元素、分解速率、半衰期、周转期在不同掘根倒木腐烂等级、分解时间条件下的差异显著性。显著性水平设为 $P = 0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 掘根倒木腐烂等级和微立地类型以及分解时间对凋落叶质量残留率的影响

由图 1 可知, 随分解天数的增加, 各微立地凋落叶的质量残留率均明显地减小。经 90 天分解, 对照组 FG 和 IS 凋落叶的残留率分别为 80.93% 和 81.33%, UT、PB 和 MF 微立地凋落叶的残留率分别为 78.07%—82.97%、83.70%—89.23% 和 80.60%—85.10%。可以看出, 微立地和分解时间对凋落叶质量具有极显著的影响 (表 2), 除 II 级 PB 微立地外, 其它微立地的凋落叶分解 90 天后的干重剩余率与初始干重相比均存在显著性差异 ($P < 0.05$) (图 1)。

表 2 掘根倒木腐烂等级和微立地类型以及分解时间对凋落叶质量和养分元素残留率影响的三因素方差分析

Table 2 Three-factor analysis of variance of decomposition classes of uprooted treefalls and microsites type and decomposition time on the influence of litters mass and nutrient element residual rate

因素 Parameters	df	凋落叶质量 Litter mass /g		C/(g/kg)		N/(g/kg)		P/(g/kg)	
		F	P	F	P	F	P	F	P
DC	2	0.740	0.481	2.424	0.096	0.264	0.769	0.415	0.662
MS	2	12.980	0.000	2.105	0.130	3.833	0.027 *	9.184	0.000
DT	2	19.665	0.000	0.821	0.445	10.720	0.000	25.019	0.000
DC×MS	4	2.096	0.091	8.048	0.000	5.130	0.001	1.545	0.200
DC×DT	4	0.222	0.925	1.031	0.398	1.782	0.143	0.552	0.698
MS×DT	4	0.034	0.998	0.981	0.424	0.373	0.827	0.171	0.952
DC×MS×DT	8	0.332	0.951	0.382	0.926	0.489	0.859	0.246	0.980

DC: 掘根倒木腐烂等级 Decay classes of uprooted treefalls; MS: 微立地类型 Microsite type; DT: 分解时间 Decomposition time

2.2 不同腐烂等级掘根倒木下各微立地对凋落叶分解速率的影响

凋落叶的分解是一个复杂的动态过程, 为进一步验证不同掘根倒木腐烂等级及微立地类型下调落叶分解

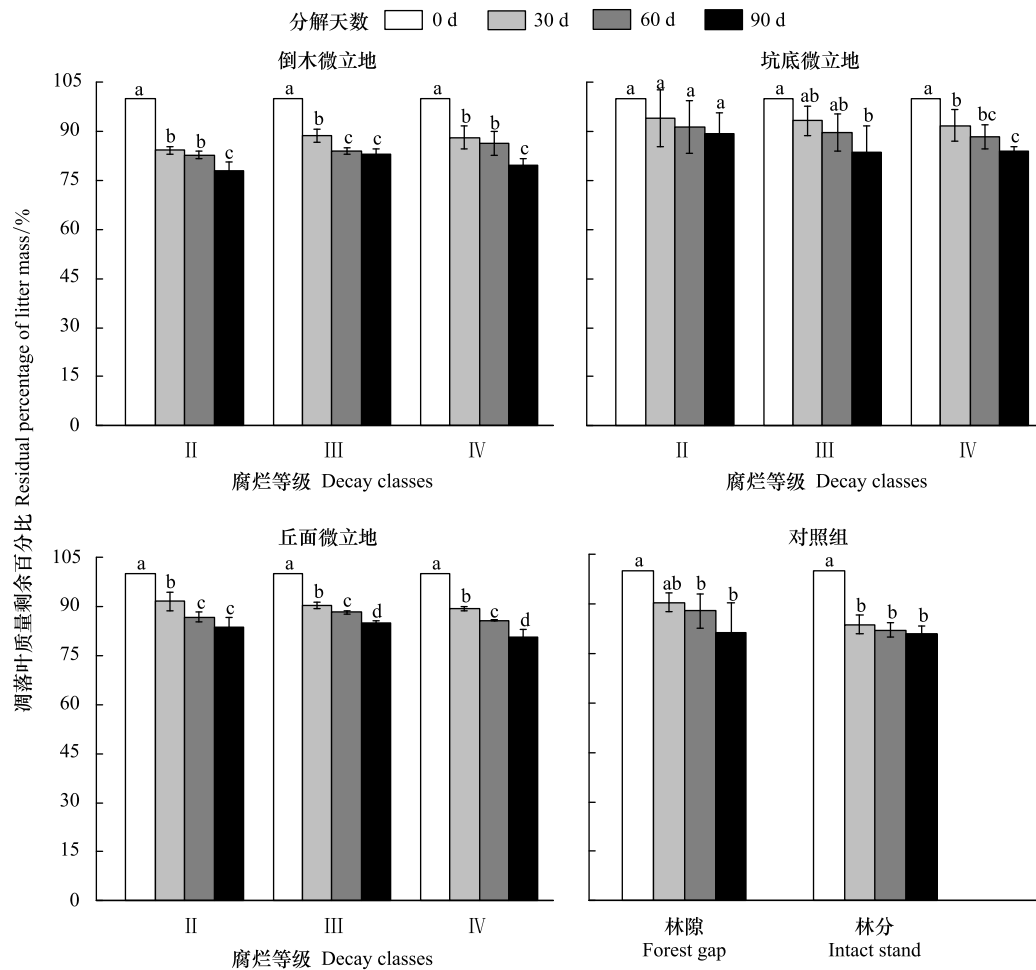


图 1 不同类型微立地和腐烂等级掘根倒木下凋落叶残留率 (%) 随分解天数的变化

Fig.1 The residual rate (%) of litters under different types of microsites and decaying classes of uprooted treefalls varied with the decomposition days

FG: 林隙 Forest gap; IS: 林分 Intact stand; 不同字母表示不同分解时间的凋落叶质量残留率存在显著性差异 ($P < 0.05$); 图中数据均为平均值 \pm 标准差 ($n = 3$)

的重量损失变化情况^[27],用 Olson 提出的指数衰减模型进行模拟(表 3)。各微立地的凋落叶分解模型的相关系数均较高,说明 Olson 指数模型能够较好的模拟各微立地的凋落叶分解动态($R^2 > 0.5$, $P < 0.05$; $R^2 > 0.75$, $P < 0.01$)。凋落叶年分解速率 k 为 0.61—1.42,分解 50% 和 95% 所需时间分别为 0.49—1.14 a 和 2.10—4.92 a。凋落叶分解 95% 所需时间约为分解 50% 时的 4.3 倍,表明凋落叶后期的分解速度比较慢^[23]。

在 UT 微立地上,凋落叶的分解速率依次为: $k_{\text{II级}}(1.42) > k_{\text{IV级}}(1.13) > k_{\text{III级}}(1.10)$;在 PB 微立地上,凋落叶的分解速率依次为 $k_{\text{IV级}}(0.84) > k_{\text{III级}}(0.75) > k_{\text{II级}}(0.61)$;在 MF 微立地上,凋落叶的分解速率依次为 $k_{\text{IV级}}(1.06) > k_{\text{III级}} = k_{\text{II级}}(0.89)$;由此可知,不同微立地之间的分解速率 k 均有所差异。在同一腐烂等级的掘根倒木下,各微立地上凋落叶分解速率的大小均为: $k_{\text{UT}} > k_{\text{MF}} > k_{\text{PB}}$;对照组: $k_{\text{IS}}(1.42) > k_{\text{FG}}(0.96)$,进一步证明 IS 对照与 UT 微立地更适合凋落叶的分解。

2.3 掘根倒木腐烂等级和微立地类型以及分解时间对凋落叶养分元素的影响

凋落叶中的 C 残留率与掘根倒木腐烂等级和微立地的交互作用存在极显著性差 ($P < 0.01$) (表 2)。在分解过程中,FG 和 IS 的 C 残留率呈下降-上升的趋势;UT 和 MF 微立地的 C 残留率下降幅度较缓慢,其中 II 级 UT 微立地的 C 残留率明显下降 ($P < 0.05$);PB 微立地的 C 残留率下降幅度较大,II 级、III 级 PB 微立地的 C

残留率持续下降,Ⅳ级则呈下降-上升-下降的趋势。凋落叶 C 残留率总体呈下降趋势,表现为释放模式(图 2)。

表 3 不同腐烂等级掘根倒木下各微立地上的凋落叶残留率的 Olson 衰减指数模型

Table 3 Olson decay index model of litters in different microsites under different decay classes of uprooted treefalls

掘根倒木腐烂等级 Decay classes of uprooted treefalls	微立地类型 Microsite type	拟合方程 Fitting equation	分解常数(k) Decomposition rate	R^2	$t_{0.5}/a$	$t_{0.95}/a$
Ⅱ级	UT	$y = 100e^{-1.4235t}$	$1.42 \pm 0.57ABa$	0.99**	$0.49 \pm 0.18Bc$	$2.10 \pm 0.78Ac$
	PB	$y = 100e^{-0.6083t}$	$0.61 \pm 0.15Bb$	0.46	$1.14 \pm 0.29Ba$	$4.92 \pm 1.20Aa$
	MF	$y = 100e^{-0.8882t}$	$0.89 \pm 0.16Bab$	0.93**	$0.78 \pm 0.15Bbc$	$3.37 \pm 0.64Abc$
Ⅲ级	UT	$y = 100e^{-1.0950t}$	$1.10 \pm 0.35Bab$	0.98**	$0.63 \pm 0.22Bbc$	$2.74 \pm 0.93Abc$
	PB	$y = 100e^{-0.7543t}$	$0.75 \pm 0.11Bab$	0.69*	$0.92 \pm 0.13Bab$	$3.97 \pm 0.57Abc$
	MF	$y = 100e^{-0.8882t}$	$0.89 \pm 0.31Bab$	0.99**	$0.78 \pm 0.25Babc$	$3.37 \pm 1.10Aabc$
Ⅳ级	UT	$y = 100e^{-1.1315t}$	$1.13 \pm 0.38Bab$	0.92**	$0.61 \pm 0.18Bbc$	$2.65 \pm 0.79Abc$
	PB	$y = 100e^{-0.8395t}$	$0.84 \pm 0.19Bab$	0.85**	$0.83 \pm 0.18Babc$	$3.57 \pm 0.77Aabc$
	MF	$y = 100e^{-1.0585t}$	$1.06 \pm 0.26Bab$	0.99**	$0.65 \pm 0.15Bbc$	$2.83 \pm 0.63Abc$
CK	FG	$y = 100e^{-0.9612t}$	$0.96 \pm 0.24Bab$	0.80**	$0.72 \pm 0.17Bbc$	$3.12 \pm 0.72Abc$
	IS	$y = 100e^{-1.4235t}$	$1.42 \pm 0.68ABa$	0.97**	$0.49 \pm 0.24Bbc$	$2.10 \pm 1.03Abc$

UT: 倒木微立地 Uprooted treefalls; PB: 坑底微立地 Pit bottom; MF: 丘面微立地 Mound face; FG: 林隙; IS: 林分; 不同小写字母表示同一列凋落叶质量残留率存在显著性差异($P < 0.05$); 不同大写字母表示同一行凋落叶质量残留率存在显著性差异($P < 0.05$); * 表示在 $P < 0.01$ 水平下差异显著; * 表示在 $P < 0.05$ 水平下差异显著

凋落叶中的 N 残留率与微立地及其和掘根倒木腐烂等级的交互作用存在一定的差异($P < 0.05$), 与分解时间存在极显著性关系($P < 0.01$)(表 2)。在分解过程中, FG 和 IS 的 N 残留率表现为下降-上升-下降的趋势, Ⅱ级 UT、PB、MF 微立地类型的 N 残留率变化趋势与之相同。其中Ⅱ级、Ⅲ级 UT 微立地的 N 残留率明显下降($P < 0.05$); Ⅲ级、Ⅳ级的 UT、PB、MF 微立地类型的 N 残留率持续下降, 表现为释放模式。Ⅱ级、Ⅳ级 PB 微立地的 N 残留率缓慢上升, 出现富集现象。但 N 残留率总体表现为释放模式(图 2)。

凋落叶中的 P 残留率与微立地、分解时间存在极显著性差异($P < 0.01$)(表 2)。FG 和 IS 的 P 残留率呈下降-上升-下降的趋势, FG 达到最高值而发生富集, IS 则表现为释放模式; UT 和 MF 微立地的 P 残留率持续下降, 表现为释放模式, 其中Ⅲ级 UT、MF 微立地及Ⅳ级 MF 微立地的 P 残留率显著降低($P < 0.05$); PB 微立地的 P 残留率呈上升-下降的态势, 表现为富集模式。P 残留率总体表现为释放模式(图 2)。

2.4 C、N、P 元素对凋落叶分解过程的响应

各微立地的凋落叶质量残留率与养分元素残留率以及 C/N 进行相关性分析, 发现凋落叶质量与 P 的残留率在所有微立地类型中均存在显著或极显著正相关关系, 与 N 的残留率仅在Ⅱ级 UT、PB 微立地、Ⅲ级 UT 微立地、Ⅳ级 UT、PB 和 MF 微立地以及 FG 对照中呈显著或极显著的正相关关系, 与 C 的残留率仅在Ⅱ级 UT、PB 微立地、Ⅳ级 PB、MF 微立地中存在极显著或显著正相关关系。凋落叶的质量残留率与 C/N 在Ⅱ级 UT 微立地、Ⅲ级 UT、MF 微立地和 FG 对照中呈显著或极显著负相关关系。说明了凋落叶的养分元素不同程度地影响着凋落叶质量的损失(表 4)。

3 讨论

3.1 掘根倒木腐烂等级和微立地类型以及分解时间对凋落叶质量分解的影响

凋落叶分解是陆地生态系统物质循环和能量转换的主要途径^[28-30]。凋落叶质量损失受自身养分含量和环境因素的共同影响^[31]。本研究中, 分解时间对凋落叶质量分解具有极显著影响($P < 0.01$)。凋落叶质量残留率随分解时间推进而逐渐降低, 为 78.07%—89.23%, 损失率达 20% 左右。可能是因为凋落叶正处在分解

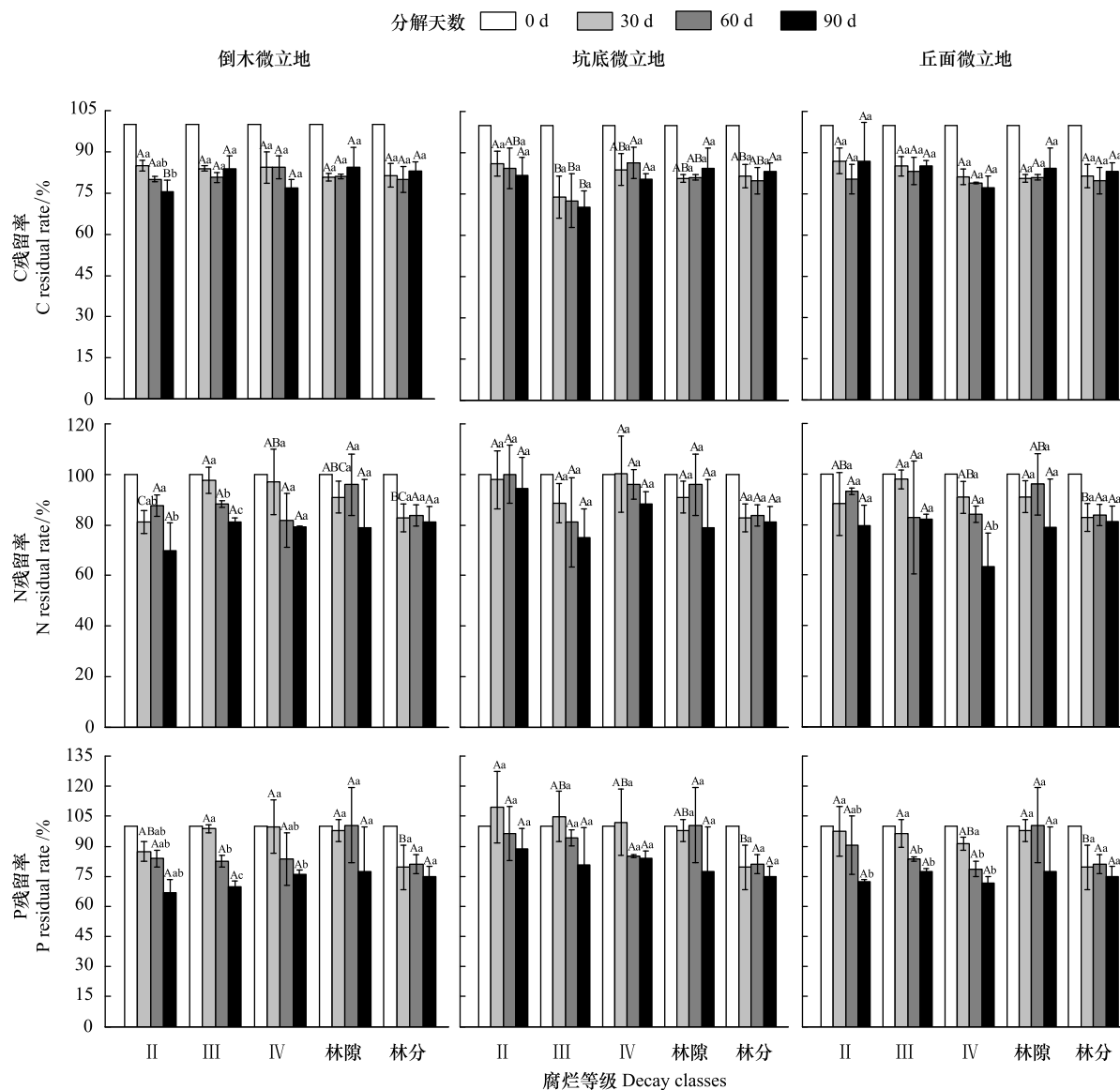


图2 不同微立地下各腐烂等级掘根倒木及其对照(林隙和林分)凋落叶的养分元素残留率(%)随分解天数的变化

Fig.2 Nutrient element residual rate (%) of litters of uprooted treefalls at different decaying classes under different microsites and control (forest gap and intact stand) varied with decomposition days

不同大写字母表示同一时间、不同掘根倒木腐烂等级的凋落叶养分元素残留率存在显著性差异 ($P < 0.05$); 不同小写字母表示同一掘根倒木腐烂等级、不同分解时间的凋落叶养分元素残留率存在显著性差异 ($P < 0.05$)

初期,物理和化学分解作用强,且小兴安岭地区生长季高温多雨,凋落物快速淋溶失重,高温潮湿有利于凋落物的分解^[32]。

另外,Olson 指数模型能够较好的模拟各微立地的凋落叶分解动态。本实验的凋落叶年分解速率 k 为 0.61—1.42,与国内其它森林类型相比(表5),本研究的分解常数介于帽儿山实验林场^[4]的凋落叶分解常数范围之内,高于暖温带落叶林^[33]、亚热带针叶林^[1,34]、长白山次生林^[35]、华北落叶松林^[36]的凋落叶分解常数,稍低于热带半落叶雨林和山地雨林^[10]的凋落叶分解常数。刘强等^[37]在热带及亚热带研究区域调查的两类混合凋落叶分解速率 k 分别为 1.21—1.64 和 0.88—1.94,明显高于本研究的分解速率,可能是由于气温的差异,气温越高,凋落叶分解越快^[38]。

表 4 不同腐烂等级掘根倒木下各微立地的凋落叶的质量残留率与养分元素残留率及 C/N 的相关性

Table 4 The correlation between the mass residual rate of litters and nutrient element residual rate and C/N of different microsites at uprooted treefalls of different decaying classes

掘根倒木腐烂等级 Decay classes of uprooted treefalls	微立地 Microsite	C/(g/kg)	N/(g/kg)	P/(g/kg)	C/N
Ⅱ级	UT	0.803 **	0.777 *	0.866 **	-0.793 *
	PB	0.885 **	0.902 **	0.927 **	-0.353
	MF	0.412	0.439	0.691 *	0.128
Ⅲ级	UT	0.260	0.900 **	0.818 **	-0.763 *
	PB	-0.103	0.593	0.911 **	-0.334
	MF	-0.057	0.391	0.930 **	-0.799 **
Ⅳ级	UT	0.618	0.759 *	0.834 **	-0.406
	PB	0.789 *	0.700 *	0.695 *	-0.164
	MF	0.723 *	0.718 *	0.890 **	-0.307
CK	FG	0.120	0.852 **	0.874 **	-0.887 **
	IS	0.572	0.449	0.677 *	-0.018

** 表示在 $P<0.01$ 水平下相关性显著, * 表示在 $P<0.05$ 水平下相关性显著(双尾)

表 5 不同森林类型凋落叶分解常数的比较

Table 5 Comparison of decomposition rates of litter in different forest types

森林类型 Forest type	分解常数(k) Decomposition rate	资料来源 Data source
中国暖温带落叶阔叶林 Deciduous broad-leaved forest in warm temperate zone of China	0.21—0.35	[33]
中国亚热带马尾松林 <i>Pinus massoniana</i> forest in subtropical China	0.21—0.70	[1]
樟子松人工针阔混交林 Artificial mixed conifer and broad <i>Pinus sylvestris</i> forest	0.24—2.07	[4]
中亚热带杉木观光木混交林 <i>Cunninghamia mialanceolata</i> and <i>Tsoongiodendron odorum</i> mixed forest	0.25—1.19	[34]
长白山次生针阔混交林 Secondary conifer and broad leaf mixed in Changbai Mountains	0.27—0.76	[35]
关帝山华北落叶松林 <i>Larix principis-rupprechtii</i> forest in Guandishan	0.33—0.42	[36]
小兴安岭云冷杉红松林 <i>Picea koraiensis</i> - <i>Abies nephrolepis</i> - <i>Pinus koraiensis</i> forest in Xiao Xing'an Mountains	0.61—1.42	本文
海南岛尖峰岭热带林 Tropical forest in Jianfengling, Hainan island	0.84—1.58	[10]
鼎湖山亚热带季风阔叶林 Subtropical monsoon broad-leaved forest in Dinghushan	0.88—1.94	[37]
尖峰岭热带常绿季雨林 Tropical evergreen monsoon rain forest in Jianfengling	1.21—1.64	[37]

本研究发现,掘根倒木腐烂等级对凋落叶的分解没有显著影响,但是在同一掘根倒木腐烂等级条件下,微立地之间的凋落叶分解速率表现出一致的变化趋势,均为: $k_{UT}>k_{MF}>k_{PB}$,在对照组中: $k_{IS}>k_{FG}$ 。在这 3 种微立地中,UT 微立地的土壤物理性质最好,PB 微立地最差^[19];在生长季时期,PB 微立地会出现持续高水分的情况,导致微生物的活动因厌氧而受到限制,从而减缓了 PB 微立地的凋落叶分解速率。IS 对照中林冠的遮阴和截流作用为凋落叶分解保持了温度、降水和蒸腾作用的良好平衡,加强了营养元素的有效吸收,从而促进凋落叶的分解。相对于 IS 对照来讲,FG 对照具有更加充沛的降水、更为强烈的光照,导致凋落叶经历快速的蒸腾作用而未充分吸收养分,从而降低了分解速率。这与彭少麟^[32]和张林海等^[39]的研究结果相吻合。说明不同类型的微立地环境对凋落叶的分解起到了一定的作用。

3.2 掘根倒木腐烂等级和微立地类型以及分解时间对凋落叶养分释放的影响

C、N、P 是植物的基本组成元素和生长的必需元素^[40-42],了解凋落叶分解与 C、N 和 P 元素释放的关系,有助于认识森林对生物地球化学循环的影响^[29,43-45]。N 作为决定植物生长和微生物矿化有机物质的限制因子,其释放模式受到 C/N 的影响^[43]。本实验凋落叶 C/N 为 49.49,高于中国森林生态系统凋落物的 C/N (44.30)^[46]。有研究发现^[47-50],在凋落物 C/N>30 时,N 对微生物的活动具有限制性。本实验中各微立地凋落叶的 C/N 为 43.16—65.35,C/N 显著大于 30,表明各微立地的凋落叶分解慢,不利于营养元素的释放和循

环^[51-52]。在 PB 微立地中, N 含量逐渐上升, C 含量明显下降, C/N 随 C 含量的下降而下降; 在 UT 和 MF 微立地中, N 含量逐渐降低, C 含量明显上升, C/N 随 C 含量的上升而上升。这可能是因为凋落叶需要较长的分解周期, 而本实验凋落叶的分解周期较短, 使得 C、N 元素的释放速度与凋落叶质量的损失速度不同步, 导致 C/N 在养分状况较好的 UT、MF 微立地中升高, 但 C/N 升高的深层原因还有待进一步研究。因此, C/N 并不能够完全反映凋落叶在整个分解时期的分解速率^[39]。

P 作为森林生态系统的限制因子之一^[43]。有研究表明^[53], 在 N/P 大于 25 时, 凋落物分解受 P 的限制性强。本实验凋落叶 C/P、N/P 分别为 700.71、14.20, 均低于中国森林生态系统凋落物的 C/P (1132.50)、N/P (25.00)^[46]。所以, 本实验的凋落叶分解不受 P 限制。方差分析结果显示, 掘根倒木腐烂等级不影响 P 元素的释放, 而微立地类型和分解时间对 P 释放具有极显著影响 ($P < 0.01$)。在凋落叶分解过程中, UT 和 MF 微立地的 N、P 残留率持续下降, 表现为释放; PB 微立地的 N、P 元素变化模式分别为释放-富集-释放、富集-释放模式, 释放均大于富集, 最终表现为释放模式。这是因为凋落物 P 的变化过程受微生物因素影响, 微立地含有的 P 元素越丰富, 分解力强的细菌越多, 越利于凋落叶的分解^[54-56]; 但是当凋落物分解受到 P 限制时, 凋落物的分解速率就会下降^[57]。

3.3 掘根倒木腐烂等级和微立地类型以及分解时间的交互作用

凋落叶质量损失与养分残留率的三因素方差分析表明, 掘根倒木腐烂等级和微立地类型二者的交互作用对凋落叶的质量残留率和 P 释放的影响不显著, 对 C、N 释放均存在极显著性影响 ($P < 0.01$); 其他的交互作用对凋落叶分解和养分释放均不具有明显的影响 ($P > 0.05$)。这是因为掘根倒木腐烂等级、微立地类型和分解时间的交互作用包含了许多生物生理反应, 又因为凋落叶的分解过程受多种因素的影响, 而这些因素同时作用于凋落叶分解。所以, 对凋落叶质量分解、养分释放的机理还有待进一步研究。

4 结论

(1) 微立地和分解时间对凋落叶质量具有极显著影响 ($P < 0.01$), 凋落叶分解 90 天后, 各微立地的凋落叶质量残留率排列为: PB > MF > FG > IS > UT。

(2) 各微立地的凋落叶分解速率排列为: $k_{IS} = k_{UT} > k_{FG} > k_{MF} > k_{PB}$; 年分解速率 k 为 0.61—1.42, 分解 50% 和 95% 所需时间分别为 0.49—1.14 a 和 2.10—4.92 a。

(3) 各微立地的凋落叶 C、N、P 含量表现为释放模式。微立地对凋落叶 P 释放具有极显著影响 ($P < 0.01$), 对 N 释放具有显著影响 ($P < 0.05$); 分解时间对 C、N 释放均具有极显著影响 ($P < 0.01$); 微立地与掘根倒木腐烂等级的交互作用对 C、N 释放具有极显著影响 ($P < 0.01$)。

(4) 凋落叶质量残留率与 P 的残留率在所有微立地类型中均存在显著或极显著正相关关系, 与 N 的残留率仅在 II 级 UT、PB 微立地、III 级 UT 微立地、IV 级 UT、PB 和 MF 微立地以及 FG 对照中呈显著或极显著的正相关关系, 与 C 的残留率仅在 II 级 UT、PB 微立地、IV 级 PB、MF 微立地中存在极显著或显著正相关关系, 与 C/N 在 II 级 UT 微立地、III 级 UT、MF 微立地和 FG 对照中呈显著或极显著负相关关系。

参考文献 (References):

- [1] 洪江华, 江洪, 马元丹, 余树全, 李巍, 窦荣鹏, 郭培培, 曾波. 模拟酸雨对亚热带典型树种叶凋落物分解的影响. 生态学报, 2009, 29 (10): 5246-5251.
- [2] Zhang D Q, Hui D F, Luo Y Q, Zhou G Y. Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors. Journal of Plant Ecology, 2008, 1(2): 85-93.
- [3] 肖文娅, 关庆伟. 干扰对森林凋落物分解影响的研究现状及展望. 生态环境学报, 2018, 27(5): 983-990.
- [4] 沈海龙, 丁宝永, 沈国舫, 陈爱民. 樟子松人工林下针阔叶凋落物分解动态. 林业科学, 1996, 32(5): 393-402.
- [5] 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.
- [6] 贾黎明, 方陆明, 胡延杰. 杨树刺槐混交林及纯林枯落叶分解. 应用生态学报, 1998, (5): 3-5.
- [7] 任泳红, 曹敏, 唐建维, 唐勇, 张建侯. 西双版纳季节雨林与橡胶多层林凋落物动态的比较研究. 植物生态学报, 1999, 23(5): 418-425.

- [8] 杨玉盛,郭剑芬,林鹏,何宗明,谢锦升,陈光水. 格氏栲天然林与人工林枯枝落叶层碳库及养分库. 生态学报,2004,24(2): 359-367.
- [9] 李雪峰,张岩,牛丽君,韩士杰. 长白山白桦(*Betula platyphlla*)纯林和白桦山杨(*Populus davidiana*)混交林凋落物的分解. 生态学报,2007,27(5): 1782-1790.
- [10] 卢俊培,刘其汉. 海南岛尖峰岭热带林凋落叶分解过程的研究. 林业科学研究,1989,2(1): 25-33.
- [11] 李雪峰,韩士杰,李玉文,侯炳柱,李雪莲. 东北地区主要森林生态系统凋落量的比较. 应用生态学报,2005,16(5): 783-788.
- [12] 邹碧,李志安,丁永祯,谭万能. 南亚热带4种人工林凋落物动态特征. 生态学报,2006,26(3): 715-721.
- [13] Spicer M E, Suess K F, Wenzel J W, Carson W P. Does salvage logging erase a key physical legacy of a tornado blowdown? A case study of tree tip-up mounds. Canadian Journal of Forest Research,2018,48(8): 976-982.
- [14] Plotkin A B, Schoonmaker P, Leon B, Foster D. Microtopography and ecology of pit-mound structures in second-growth versus old-growth forests. Forest Ecology and Management,2017,404: 14-23.
- [15] Sass E M, D'Amato A W, Foster D R, Plotkin A B, Fraver S, Schoonmaker P K, Orwig D A. Long-term influence of disturbance-generated microsites on forest structural and compositional development. Canadian Journal of Forest Research,2018,48(8): 958-965.
- [16] 王庆成,张彦东,王政权. 微立地土壤水分-物理性质差异及对水曲柳幼林生长的影响. 应用生态学报,2001,12(3): 335-338.
- [17] 王金铃,段文标,陈立新,王婷,景鑫,魏全帅,杜珊,赵莹. 云冷杉林风倒区林隙和掘根微立地微气候变化. 林业科学研究,2015,28(2): 173-182.
- [18] 杜珊,段文标,王丽霞,陈立新,魏全帅,李猛,王利冬. 红松阔叶混交林中坑和丘的微立地特征及其对植被更新的影响. 应用生态学报,2013,24(3): 633-638.
- [19] 段文标,曲美学,陈立新,张玉双,李少博,段文靖. 云冷杉林林隙内倒木腐烂等级及其形成的微立地类型对土壤理化性质的影响. 应用生态学报,2018,29(12): 3977-3985.
- [20] 兰航宇,段文标,陈立新,曲美学,王亚飞,杨习锋,孟思静,陈佳. 不同林型树倒林隙内微立地类型的土壤微团聚体组成及其分形特征. 应用生态学报,2020,31(4): 1097-1105.
- [21] Rouvinen S, Kuuluvainen T, Karjalainen L. Coarse woody debris in old *Pinus sylvestris* dominated forests along a geographic and human impact gradient in boreal Fennoscandia. Canadian Journal of Forest Research,2002,32(12): 2184-2200.
- [22] Olson J S. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. Ecology,1963,44(2): 322-331.
- [23] 陶楚,杨小波,万春红,李东海,符有利,周文嵩,冯丹丹,杨琦. 海南铜鼓岭保护区2个不同演替阶段森林凋落叶的分解特性. 热带生物学报,2015,6(1): 69-77.
- [24] 彭晓. 亚热带4种树种凋落叶降解和养分释放特征[D]. 长沙:中南林业科技大学,2016.
- [25] 刘华,张丹桔,张健,杨万勤,李勋,张艳,张明锦. 马尾松人工林林窗大小对四种凋落叶质量损失和养分释放的影响. 生态学报,2017,37(2): 513-522.
- [26] 涂利华,戴洪忠,胡庭兴,张健,雒守华,成姚. 模拟氮沉降对华西雨屏区撑绿杂交竹凋落物分解的影响. 生态学报,2011,31(5): 1277-1284.
- [27] 李淑兰,陈永亮. 不同落叶林林下凋落物的分解与养分归还. 南京林业大学学报:自然科学版,2004,28(5): 59-62.
- [28] 邓长春. 季节性雪被对高山林线交错带凋落叶分解的影响[D]. 雅安:四川农业大学,2015.
- [29] 宋新章,江洪,马元丹,余树全,周国模,彭少麟,窦荣鹏,郭培培. 中国东部气候带凋落物分解特征——气候和基质质量的综合影响. 生态学报,2009,29(10): 5219-5226.
- [30] 林宇. 沿海沙地厚荚相思和木麻黄凋落叶分解及养分释放. 西北林学院学报,2014,29(6): 12-19.
- [31] 薛立,薛达,罗山. 名古屋风景林凋落物和凋落叶养分含量季节动态的研究. 植物生态学报,2001,25(3): 359-365.
- [32] 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.
- [33] 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.
- [34] 杨玉盛,陈光水,郭剑芬,何宗明,陈银秀. 杉木观光木混交林凋落物分解及养分释放的研究(英文). 植物生态学报,2002,26(3): 275-282.
- [35] 李雪峰,韩士杰,胡艳玲,赵玉涛. 长白山次生针阔混交林叶凋落物中有机物分解与碳、氮和磷释放的关系. 应用生态学报,2008,19(2): 245-251.
- [36] 郭晋平,丁颖秀,张芸香. 关帝山华北落叶松林凋落物分解过程及其养分动态. 生态学报,2009,29(10): 5684-5695.
- [37] 刘强,彭少麟,毕华,张洪溢,李志安,马文辉,李妮亚. 热带亚热带森林凋落物交互分解的养分动态. 北京林业大学学报,2005,27(1): 24-32.
- [38] 赵凤霞. 阔叶红松林不同演替阶段的凋落物分解研究[D]. 哈尔滨:东北林业大学,2008.
- [39] 张林海,曾从盛,张文娟,王天鹅,全川. 闽江河口湿地枯落物分解及主要影响因子. 应用生态学报,2012,23(9): 2404-2410.
- [40] Hessen D O, Ågren G I, Anderson T R, Elser J J, De Ruiter P C. Carbon sequestration in ecosystems: the role of stoichiometry. Ecology,2004,85

- (5): 1179-1192.
- [41] 朱育锋,吴玲,彭晚霞,杜虎,刘永贤,兰秀,宋敏. 广西不同林龄桉树人工林叶—凋落物—土壤 C、N、P 生态化学计量特征. 中南林业科技大学学报,2019,39(6): 92-98,106-106.
- [42] Han W X, Fang J Y, Guo D L, Zhang Y. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. New Phytologist, 2005,168(2): 377-385.
- [43] 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.
- [44] 李巧玲,曾辉. 美国南卡罗来纳州森林湿地十种典型植物凋落叶的分解特征. 生态学报,2017,37(7): 2342-2351.
- [45] Sariyildiz T, Anderson J M. Interactions between litter quality, decomposition and soil fertility: a laboratory study. Soil Biology and Biochemistry, 2003,35(3): 391-399.
- [46] 曾冬萍,蒋利玲,曾从盛,王维奇,王纯. 生态化学计量学特征及其应用研究进展. 生态学报,2013,33(18): 5484-5492.
- [47] Ritter E. Litter decomposition and nitrogen mineralization in newly formed gaps in a Danish beech (*Fagus sylvatica*) forest. Soil Biology and Biochemistry, 2005,37(7): 1237-1247.
- [48] 王晶苑,张心昱,温学发,王绍强,王辉民. 氮沉降对森林土壤有机质和凋落物分解的影响及其微生物学机制. 生态学报,2013,33(5): 1337-1346.
- [49] Parton W, Silver W L, Burke I C, Grassens L, Harmon M E, Currie W S, King J Y, Adair E C, Brandt L A, Hart S C, Fasth B. Global-scale similarities in nitrogen release patterns during long-term decomposition. Science, 2007,315(5810): 361-364.
- [50] 秦胜金,刘景双,周旺明,程莉. 三江平原小叶章湿地枯落物初期分解动态. 应用生态学报,2008,19(6): 1217-1222.
- [51] 胡小燕,段爱国,张建国,杜海伦,张雄清,郭文福,孙建军. 广西大青山杉木人工林碳氮磷生态化学计量特征. 生态学报,2020,40(4): 1207-1218.
- [52] 赵谷风,蔡延骅,罗媛媛,李铭红,于明坚. 青冈常绿阔叶林凋落物分解过程中营养元素动态. 生态学报,2006,26(10): 3286-3295.
- [53] 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.
- [54] 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.
- [55] 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.
- [56] 陆晓辉,丁贵杰,陆德辉. 人工调控措施下马尾松凋落叶化学质量变化及与分解速率的关系. 生态学报,2017,37(7): 2325-2333.
- [57] 刘白贵,全川,罗榕婷. 闽江河口湿地 3 种主要植物冬春季枯落物分解特征. 福建师范大学学报(自然科学版),2008,24(2): 80-85.