

DOI: 10.20103/j.stxb.202208032214

马转转, 张全智, 王传宽. 六种温带森林类型凋落物量长期动态及其环境驱动. 生态学报, 2023, 43(17): 7307-7316.

Ma Z Z, Zhang Q Z, Wang C K. Long-term dynamics in litter production and their environmental drivers in six temperate forest types. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(17): 7307-7316.

六种温带森林类型凋落物量长期动态及其环境驱动

马转转^{1,2}, 张全智^{1,2,*}, 王传宽^{1,2}

1 东北林业大学生态研究中心, 哈尔滨 150040

2 森林生态系统可持续经营教育部重点实验室, 哈尔滨 150040

摘要: 阐明凋落物动态及其环境控制机制, 可以为森林生态系统生产力及碳汇功能的维持提供重要的数据支持和理论依据。以长白山系余脉张广才岭西坡林龄相近但立地条件不同的 4 种天然次生林 (即硬阔叶林、杨桦林、杂木林和蒙古栎林) 和 2 种人工林 (落叶松人工林和红松人工林) 为研究对象, 对其地上凋落物产量及其组分以及相关环境因子进行了 14 年 (2008—2021 年) 的连续测定, 旨在揭示森林凋落物量及其组分的时空变化 (林型间和年际变异) 及其环境驱动机制。结果表明: 6 种森林类型的凋落总量 (TL) 无显著差异, 波动范围为 $500.5\text{--}556.1\text{ g m}^{-2}\text{ a}^{-1}$; 但其叶凋落量 (LL)、繁殖组织凋落量 (RT) 和其他组织凋落量 (OT) 均存在显著差异, 波动范围依次分别为 $333.9\text{--}391.8\text{ g m}^{-2}\text{ a}^{-1}$ 、 $8.43\text{--}69.93\text{ g m}^{-2}\text{ a}^{-1}$ 和 $93.4\text{--}185.9\text{ g m}^{-2}\text{ a}^{-1}$ 。6 种森林类型的 TL 均存在显著的年际变化; 其中 LL 和 OT 年际变化的显著性因森林类型而不同, 而 RT 的年际变化不显著。除落叶松人工林外, 其余 5 种森林类型的 LL 与生长季平均气温、日最低气温均值、土壤 10 cm 深度处的平均温度、最低温度 ($T_{s_{\min}}$) 和土壤 5 cm 含水量 (M_s) 均呈显著正相关。杂木林、硬阔叶林和红松人工林的 RT 与 M_s 呈显著负相关; 杂木林、杨桦林和硬阔叶林的 OT 与 $T_{s_{\min}}$ 呈显著负相关。样地水平的 LL 与土壤 10 cm 处含水量存在显著的正相关关系, 而 RT 和 OT 则与其呈现显著负相关关系。这些结果表明林龄相似的温带森林地上凋落物总量有趋同趋势, 但其通过改变组分分配格局来适应立地条件的变化; 土壤湿度和温度变化会引起凋落物量的年际变化, 但不同森林类型的凋落物量对环境波动的敏感性不同。

关键词: 凋落物产量; 凋落物组成; 年际动态; 非生物因子; 温带森林

Long-term dynamics in litter production and their environmental drivers in six temperate forest types

MA Zhuanzhuan^{1,2}, ZHANG Quanzhi^{1,2,*}, WANG Chuankuan^{1,2}

1 Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

2 Key Laboratory of Sustainable Forestry Ecosystem Management-Ministry of Education, Harbin 150040, China

Abstract: Exploring dynamics in litter production and their environmental driving mechanisms are important for maintaining the productivity and carbon sequestration of forest ecosystem. In this study, we selected four natural secondary forest stands (i.e., hardwood stand, aspen-birch stand, mixed deciduous stand, and Mongolian oak stand) and two plantations stands (Dahurian larch plantation and Korean pine plantation) in the Zhangguangcai Range of Changbai Mountain, which had similar stand age but various site conditions and stand compositions; and we continuously measured the litterfall and its components and related environmental factors for 14 years (from 2008 to 2021) with an aim of understanding the spatio-temporal variations in above-ground litter production and their environmental drivers. The results showed that there was no significant difference in the total litterfall (TL) among the six forest types, varying from 500.5 to $556.1\text{ g m}^{-2}\text{ a}^{-1}$. However, there were significant differences in the litter production of leaves (LL), reproductive tissues (RT), and other tissues

基金项目: 国家自然科学基金项目 (32071748); 国家重点研发计划项目 (2021YFD2200401)

收稿日期: 2022-08-03; **网络出版日期:** 2023-04-28

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: qzhang@nefu.edu.cn

(OT) among the forest types, varying from 333.9 to 391.8 g m⁻² a⁻¹, 8.43 to 69.93 g m⁻² a⁻¹, and 93.4 to 185.9 g m⁻² a⁻¹, respectively. There were significant inter-annual variations in TL of the six forest types, of which the significance degree for LL and OT varied with forest types; but there was no significant inter-annual difference in RT of all the forest types. LL was positively correlated with mean daily temperature, mean daily minimum temperature, mean daily soil temperature at the 10 cm depth, mean daily minimum soil temperature at 10 cm depth ($T_{s_{min}}$) and soil moisture content at the 5 cm depth (Ms) during the growing season in all the forest types except for Dahurian larch plantation. RT was negatively correlated with Ms in the mixed deciduous stand, hardwood stand and Korean pine plantation, while OT was negatively correlated with $T_{s_{min}}$ in the mixed deciduous stand, aspen-birch stand and hardwood stand. The plot-level LL was positively correlated with soil moisture content at 10 cm depth, whereas the plot-level RT and OT were negatively correlated. These findings indicated that the temperate forests with similar forest age tended to converge their above-ground litter production, and adapted to various site conditions by changing the distribution pattern of litter components. The fluctuation of soil moisture and temperature resulted in inter-annual variations in litter production, and their sensitivity to environmental changes depended on forest types.

Key Words: litterfall; litter component; interannual dynamics; abiotic factor; temperate forest

凋落物对森林生态系统的物质循环与能量流动有重要的意义^[1]。森林生态系统中,通常可以将凋落物分为叶凋落物(叶片)、繁殖组织(花、果实、种子等)和其他组织凋落物(小枝、树皮等)^[2-3]。研究表明凋落物对维持土壤有机质的稳定有重要的作用^[4-5],且凋落物中非结构性有机物的分解还可以促进土壤有机质的形成^[6];此外凋落物可以通过分解作用将养分释放到土壤中^[7],或是通过改变微生物种类与活性影响土壤养分条件^[8-10]。综上,在森林生态系统中,凋落物扮演着十分重要的角色。

在森林生态系统中,凋落物产量及组成受到多种因素影响,根据影响的来源主要可以分为以下几个方面。(1)林分因素,对热带森林研究发现藤本植物会增加林分叶凋落量,但使其他组织凋落物产量降低^[11],也有研究表明树种组成和灌木层的有无对林分凋落物产量、组成以及变化动态有显著的影响^[12-13],此外,林分密度、叶面积指数以及林分胸径等与凋落物产量均存在不同程度的相关关系^[14]。(2)气候因素,有研究表明凋落物产量与气温存在显著相关关系^[15-16],夏季降水导致欧洲赤松(*Pinus sylvestris* L.)林叶凋落量的增加^[17],同时风速也是影响凋落物产量的主要因素,且这种影响因生境和时间而不同^[18]。(3)自然灾害因素:冰暴能够显著提高凋落物产量,且对凋落物的生产节律有显著的影响^[19],台风会通过对冠层的干扰进而影响凋落物的产量与组成^[20]。此外还有研究表明,群落特性和降水、温度等联合控制了年际间凋落物产量的变化^[21-23]。综上所述,各组分凋落物的产生是受到多种因素综合影响的复杂过程,且各因素对各组分凋落物的影响也并不相同。因而,探究气候因子对不同森林类型凋落物产量的影响是十分必要的。以往研究多集中在不同纬度带森林生态系统凋落物量的差异性和生物与非生物因素的影响,而对于局域尺度,降水、温度等环境因子的年际间波动对林龄相近的森林类型各组分凋落量的影响程度及其机制有待于进一步探明。

本研究以东北东部山区林龄相近、但立地条件不同的6种森林类型为研究对象,通过长期连续监测森林类型地上凋落物量及相关环境因子,为验证如下假设:(H1)气候条件相同和林龄相似的森林类型,其总凋落物量趋同,但由于优势树种组成不同,各组分的凋落物量在各群落间趋异。(H2)非生物环境(如降水、温度、土壤水分)存在年际的波动,从而导致各森林类型凋落物量存在显著的年际波动,但是由于群落优势种的生理特性存在差异,各森林类型凋落物量对环境因子响应的敏感性存在差异。本研究旨在探究东北东部山区地上凋落物在森林类型间差异和年际差异,揭示立地条件和群落特征对凋落物生产量(地上快速周转组织生产量)的影响以及凋落物量年际波动的控制因素,为中高纬度温带森林的碳、氮循环机理和模型模拟研究提供理论指导和基础数据。

1 材料和方法

1.1 研究地概况及样地设置

本研究地设在黑龙江帽儿山森林生态系统国家野外科学观测研究站(127°30′—34°E, 45°20′—25°N), 属长白山系张广才岭西北的余脉, 平均海拔 400 m, 以低山、丘陵占优势, 总体地势为四周高中心低, 最高峰为帽儿山。该地区气候属大陆性季风气候, 冬季漫长而寒冷, 夏季短促而温热, 全年降雨量少且分布不均, 主要集中在夏季(7、8 月), 平均年降水量 629 mm; 气温年较差和日较差大, 年平均气温 3.1℃, 无霜期约为 120—140 天, 年平均相对湿度 70%; 地带性土壤为暗棕壤, 土地较为肥沃, 生产潜力较大^[24]。

植被属长白植物区系, 是东北东部山区较典型的天然次生林区, 原地带性顶极群落为阔叶红松林, 经开垦、采伐、火烧形成了现有的天然林和人工林。优势乔木树种包括: 蒙古栎(*Quercus mongolica* Fisch.)、白桦(*Betula platyphylla* Suk.)、山杨(*Populus davidiana* Dode)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica* Rupr.)、五角槭(*Acer mono* Maxim.)、胡桃楸(*Juglans mandshurica* Maxim.)、紫椴(*Tilia amurensis* Rupr.)、黄檗(*Phellodendron amurense* Rupr.)、红松(*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.)、兴安落叶松(*Larix gmelinii* Rupr.)等; 主要灌木包括: 丁香(*Syringa* spp.)、卫矛(*Euonymus* spp.)、绣线菊(*Spiraea* spp.)、溲疏(*Deutzia* spp.)、刺五加(*Acanthopanax* spp.); 主要草本植物有: 苔草(*Carex* spp.)、山茄子(*Brachybotrys paridiformis*)、白花碎米荠(*Cardamine leucantha*)、木贼(*Equisetum* spp.)、野山芹(*Ostericum* spp.)、荨麻(*Urtica* spp.)等^[25—26]。

本研究选取帽儿山地区具有代表性的 6 种森林类型, 包括阔叶红松原始林经皆伐后在不同的立地条件下次生演替形成的 4 种天然次生林(硬阔叶林、杂木林、杨桦林和蒙古栎林)和人工更新形成的(红松人工林和落叶松人工林)^[25], 各森林类型分布在 2 km 范围内, 于 2004 年在每个森林类型内随机设置 3 块 20 m × 30 m 的长期固定监测样地, 因各群落分布立地条件的林分面积的限制, 杂木林、杨桦林和硬阔叶林三种森林类型的监测样地间的距离在 100—300 m 不等, 而蒙古栎林、红松人工林和落叶松人工林内的样地间距离在 30—50 m 不等。同步对样地内的乔木、灌木、草本等定期进行复查。最近一次复查于 2021 年进行, 研究样地的林分特征及树种组成等详见表 1。

表 1 6 种温带森林类型立地条件和林分特征概况(基于 2021 年调查统计结果, 平均数±标准差, $n=3$)

Table 1 Summary of site conditions and stand characteristics of the six temperate forest types (Based on the survey results in 2021, Mean±SD, $n=3$)

森林类型 Forest types	代码 Code	坡位 Location	坡度/(°) Slope degree	林龄/a Stand age	林分密度 Stand density/ (株/hm ²)	胸高断面面积 Basal area/ (m ² /hm ²)	平均胸径 Mean DBH/cm	树种组成(10) Species composition
蒙古栎林 Mongolian oak stand	MO	上坡位	23	73	1678±82	37.1±1.4	16.8	10 蒙古栎+紫椴+春榆
杂木林 Mixed deciduous stand	MD	中坡位	14	72	1722±302	35.2±2.3	16.1	2 胡桃楸 2 山杨 1 黄檗 1 紫椴 1 五角槭 1 蒙古栎 1 春榆 1 白桦
杨桦林 Aspen-birch stand	AB	中坡位	16	72	1478±42	32.2±5.4	16.3	5 山杨 1 水曲柳 1 紫椴 1 五角槭 1 蒙古栎 1 白桦+胡桃楸+黄檗
硬阔叶林 Hardwood stand	HW	下坡位	7	67	1300±562	33.1±2.1	18.0	6 水曲柳 2 胡桃楸 1 蒙古栎 1 春榆 +五角槭-黄檗
红松人工林 Korean pine plantation	KP	中坡位	12	56	1989±123	46.4±1.3	17.3	7 红松 3 白桦
落叶松人工林 Dahurian larch plantation	DL	下坡位	3	64	739±224	32.9±5.8	23.8	9 落叶松 1 春榆

DBH: 胸径 Diameter at breast height; 树种组成由各树种胸高断面面积占总胸高断面面积的成数计算得出; +, - 分别表示组成比例<5%和<2%

1.2 研究方法

1.2.1 凋落物收集

自 2008 年至 2021 年, 在每个样地里随机放置 5 个正方形凋落物收集器, 收集器使用尼龙网和钢筋拼接

而成,大小为 $1\text{ m} \times 1\text{ m}$,孔径为 50 目,深度约为 0.4 m,底部距地面 0.2 m,每年 9—11 月(凋落季节)每隔 14 天收集一次凋落物,在其他月份每隔 30 天收集一次。将收集的凋落物样品带回实验室,按照叶、繁殖组织以及其他组织(小枝、树皮以及无法辨别其类型的组织)组分分类,并在 65°C 下烘至恒重,称重得到该组分的生产量。

1.2.2 气象数据获取

在距离各森林类型监测样地小于 1 km 林外空地设立的标准气象观测场和林内(蒙古栎林、硬阔叶林、红松人工林)布设自动气象监测系统,基于自动采集系统 CR3000 或 CR1000(Campbell, 美国)以及气象传感器对林内和林外各气象因子进行监测。其中,标准气象场中气象传感器分别布设有:空气温湿度传感器(HMP45C)、土壤温度传感器(CS107L)和土壤湿度传感器(CS616)获得多点、多层次的环境监测数据,每 15 分钟采集一次数据,并采集日最低值、日最大值、日平均值等数据,基于此统计生长季(4 月—10 月)的日最低温均值($6.2\text{—}8.7^\circ\text{C}$)、土壤 5 cm 含水量($19.9\text{—}29.5\%$)和土壤 10 cm 日最低温度均值($12.6\text{—}15.6^\circ\text{C}$)(图 1);同时,在生长季节的每月的 1 日和 15 日左右,在各监测样地内凋落物收集器的周围设置 5 个测定点,利用 TDR300 土壤水分速测仪测定土壤 5 cm、10 cm、20 cm 处的体积含水量,用于探索各采样样地的土壤水分对凋落物量的影响。

1.2.3 数据分析

本研究以样地作为分析单元,即每个样地 5 个凋落物收集器的各组分收集量的平均值代表该样地单位面积的凋落物量。运用多年测量的均值代表该样地各组分凋落量,采用单因素方差分析来检验同一组分在不同森林类型间的差异性;基于每个样地每年的凋落量,采用单因素方差分析检验同一森林类型各组分凋落量在不同年份间的差异性;采用重复测量方差分析探讨森林类型、年份及其交互作用对各组分凋落物产量的影响;利用 Pearson 相关性分析和线性回归分析各森林类型不同组分凋落物量与生长季气温、土壤温度和土壤含水量之间的关系以及各组分凋落物量与土壤含水量之间的相关关系。

数据分析及作图采用 R 语言(Version 3.5)^[27]进行。利用 Hmisc 软件包^[28]分析凋落物量与各个因子之间的相关系数。

2 结果

2.1 地上凋落物量的林型间差异和年际动态

地上凋落物总量在各森林类型间无差异性,但各组分的凋落量存在显著的差异性。地上凋落物总量多年连续测定均值在 6 种森林群落的波动范围为 $500.5\text{—}556.1\text{ g m}^{-2}\text{ a}^{-1}$,在群落间无显著差异($P > 0.05$),而各组分的凋落物量均存在显著差异性($P < 0.05$),叶凋落量、繁殖组织凋落物产量和其他组织凋落量在 6 种森林类型的波动范围依次分别为 $333.9\text{—}391.8\text{ g m}^{-2}\text{ a}^{-1}$ 、 $8.4\text{—}69.9\text{ g m}^{-2}\text{ a}^{-1}$ 和 $93.4\text{—}185.9\text{ g m}^{-2}\text{ a}^{-1}$ (图 2)。

6 种森林类型的凋落物总量均存在显著的年际变化($P < 0.05$),杨桦林、硬阔叶林、杂木林、蒙古栎林、落叶松人工林和红松人工林的凋落物总量波动范围依次分别为 $292.4\text{—}605.8$ 、 $349.8\text{—}618.1$ 、 $355.2\text{—}627.8$ 、 $380.9\text{—}738.7$ 、 $373.3\text{—}685\text{ g m}^{-2}\text{ a}^{-1}$ 和 $290.8\text{—}587.1\text{ g m}^{-2}\text{ a}^{-1}$ (图 3)。除落叶松人工林叶凋落量无显著年际变化外,其余森林类型叶凋落量均存在显著的年际变化($P < 0.05$),杨桦林、硬阔叶林、杂木林、蒙古栎林和红松

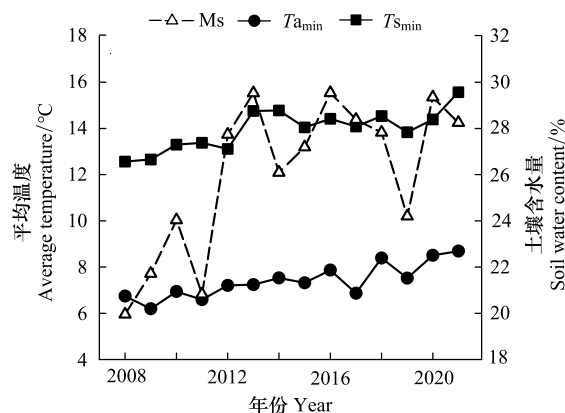


图 1 2008—2021 年样地平均温度和土壤含水量的年际变化

Fig. 1 Inter-annual variations in mean temperature and soil moisture content at the site from 2008 to 2021

Ms、 $T_{a_{\min}}$ 、 $T_{s_{\min}}$ 分别表示生长季(4—10 月)土壤 5 cm 含水量、日最低温均值和土壤 10 cm 处日最低温度均值

人工林的叶凋落量年际间波动范围依次分别为 229.8—415.8、242.0—446.9、239.7—447.2、239.8—385.9 $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ 和 175.1—411.7 $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ 。红松人工林(54.2—178.0 $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$)和落叶松人工林(52.8—310.7 $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$)的其他组织凋落物产量存在显著的年际变化,而其余 4 种森林类型中其他组织和所有森林类型的繁殖组织产量均无显著的年际变化(图 3)。通过重复测量方差分析探究年份、森林类型及二者交互作用对各组分凋落物产量的影响,结果表明:年份、森林类型对于各组分凋落物产量均存在显著影响($P<0.01$),而年份与森林类型的交互作用仅对叶凋落量存在显著影响($P<0.01$,表 2)。

2.2 凋落物产量的环境驱动因素

6 种森林类型中不同组分凋落物产量受环境因子的影响趋势有所不同。除落叶松人工林外,其余 5 种森林类型叶凋落量与生长季日气温均值(T_a)呈显著正相关(5 种森林类型的相关系数 r 的范围为 0.23—0.33, $P<0.05$);杂木林、杨桦林、硬阔叶林和红松林的叶凋落量与土壤 10 cm 深度处温度(T_s)均值呈显著正相关(r 的范围为 0.32—0.44, $P<0.05$);除叶凋落量外,6 种森林类型的其他各组分凋落量均与 T_a 和 T_s 无相关性。除落叶松人工林外,其余 5 种森林类型凋落物总量均与土壤 5 cm 深处的含水量(M_s)呈显著正相关(r 的范围 0.40—0.63, $P<0.05$);杨桦林($r=0.39$, $P<0.05$)、硬阔叶林($r=0.52$, $P<0.05$)和红松人工林($r=0.53$, $P<0.05$)的凋落物总量与生长季日最低气温均值($T_{a_{\min}}$)呈显著正相关;硬阔叶林($r=0.48$, $P<0.05$)和红松人工林($r=0.54$, $P<0.01$)的凋落物总产量与土壤 10 cm 深度处的最低温度($T_{s_{\min}}$)显著正相关;其余各森林类型的凋落物总量与 $T_{a_{\min}}$ 和 $T_{s_{\min}}$ 无相关性。除落叶松人工林外,其余 5 种森林类型的叶凋落量均与 $T_{a_{\min}}$ (r 的范围 0.64—0.80, $P<0.01$)、 $T_{s_{\min}}$ (r 的范围 0.57—0.75, $P<0.01$)和 M_s (r 的范围 0.66—0.87, $P<0.01$)呈现显著正相关关系(表 3)。

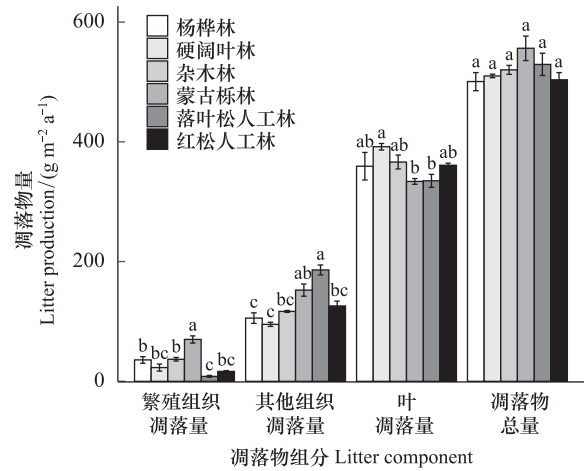


图 2 六种森林类型年凋落物量比较

Fig. 2 Comparisons of annual litter production among the six forest types

误差线为标准误差($n=3$);误差线上方的小写字母代表森林类型间的显著差异组($\alpha = 0.05$)

表 2 森林类型和年份对凋落物产量影响的方差分析

Table 2 ANOVA of forest types and years on litter production

凋落物组分 Litter components	变异来源 Source of variation	自由度 <i>df</i>	<i>F</i>	显著性 Significance
凋落物总量 Total litter production	年份	13	82.25	0.00 **
	森林类型	5	2.47	0.03 *
	年份×森林类型	65	0.43	0.83
叶凋落量 Leaf litter production	年份	13	122.01	0.00 **
	森林类型	5	9.23	0.00 **
	年份×森林类型	65	4.75	0.00 **
繁殖组织凋落量 Litter production of reproductive tissues	年份	13	6.70	0.01 **
	森林类型	5	28.45	0.00 **
	年份×森林类型	65	2.18	0.06
其他组织凋落量 Litter production of other tissues	年份	13	14.79	0.00 **
	森林类型	5	18.04	0.00 **
	年份×森林类型	65	1.37	0.24

* 表示显著相关($P<0.05$); ** 表示极显著相关($P<0.01$)

在不考虑年际波动的影响下,将样地水平的年际凋落量进行平均,结果发现凋落物总量与土壤 10 cm 处

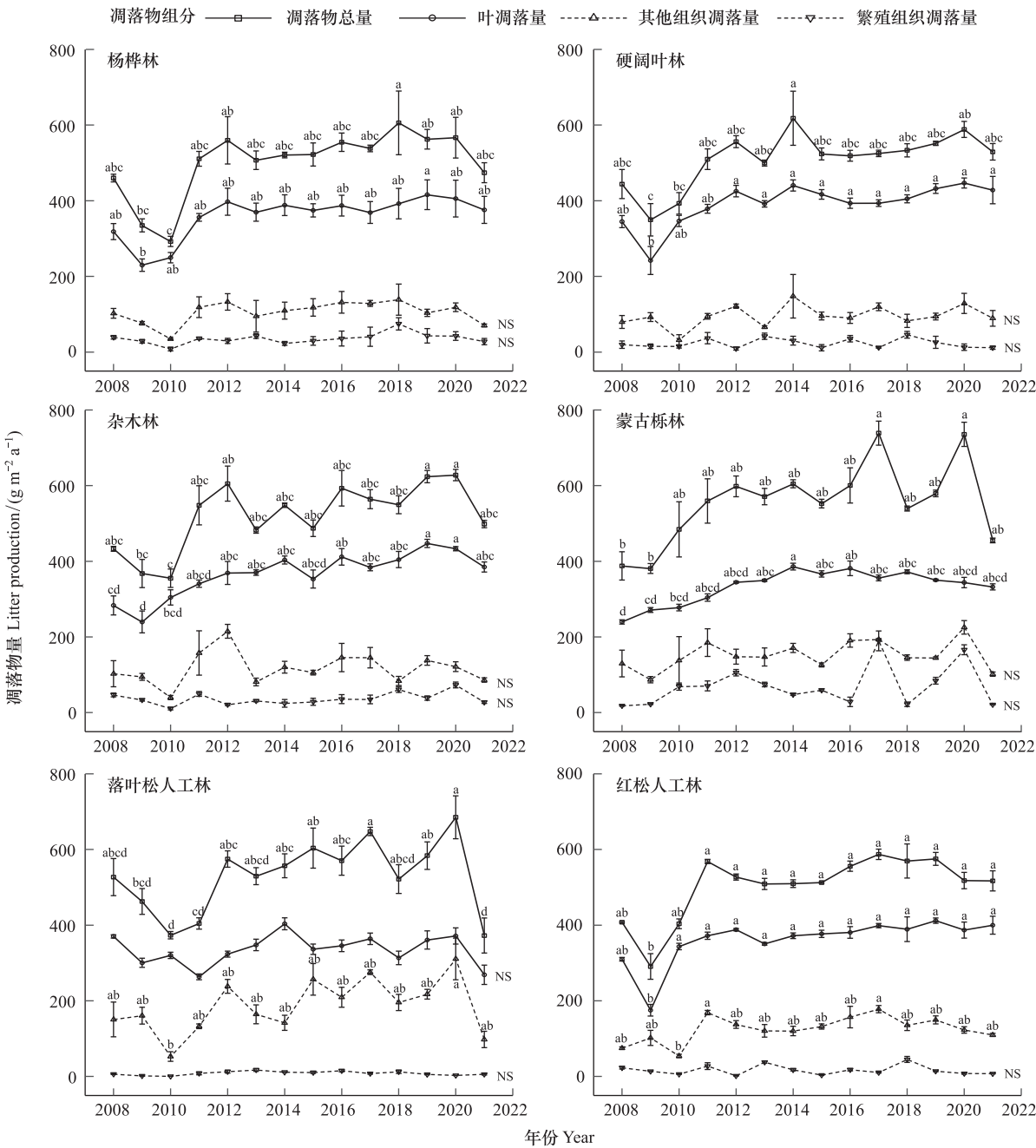


图3 6种森林类型凋落物产量的年际动态

Fig.3 Inter-annual dynamics in the litter production in six forest types

NS表示该凋落物产量在14年间均无显著差异

含水量无显著的相关性,叶凋落量与土壤10 cm处含水量存在显著的正相关关系($R^2 = 0.65, P < 0.01$),而繁殖组织凋落量($R^2 = 0.25, P = 0.03$)和其他组织凋落物量($R^2 = 0.27, P < 0.01$)与土壤10 cm处含水量存在显著负相关关系(图4)。

3 讨论

3.1 森林类型间凋落物量差异性

凋落物总量在森林类型间的差异不显著,但是叶、繁殖组织和其他组织的凋落量在森林类型间存在显著

表 3 凋落物产量与相关环境因子的相关系数 ($n=14$)Table 3 Correlations between litter production and related environmental factors ($n=14$)

森林类型 Forest types	凋落物组分 Litter components	气温 Air temperature	最低气温 Minimum air temperature	土壤温度 Soil temperature	土壤最低温度 Minimum soil temperature	土壤含水量 Soil moisture content
蒙古栎林 Mongolian oak stand	凋落物总量	0.01	0.14	0.10	0.11	0.52 **
	叶凋落量	0.33 *	0.65 **	0.28	0.75 **	0.87 **
	繁殖组织凋落量	0.07	-0.14	0.01	-0.22	0.24
	其他组织凋落量	0.01	-0.11	0.03	-0.18	0.14
杂木林 Mixed deciduous stand	凋落物总量	0.12	0.32	0.16	0.20	0.44 *
	叶凋落量	0.30 *	0.80 **	0.44 **	0.75 **	0.80 **
	繁殖组织凋落量	0.02	-0.05	0.08	-0.33	-0.44 *
	其他组织凋落量	0.01	-0.36	0.04	-0.42 *	-0.06
杨桦林 Aspen-birch stand	凋落物总量	0.27	0.39 *	0.21	0.28	0.40 *
	叶凋落量	0.33 *	0.64 **	0.35 *	0.57 **	0.66 **
	繁殖组织凋落量	0.13	0.06	0.12	-0.07	-0.30
	其他组织凋落量	0.08	-0.28	0.01	-0.38 *	-0.11
硬阔叶林 Hardwood stand	凋落物总量	0.23	0.52 **	0.28	0.48 *	0.63 **
	叶凋落量	0.33 *	0.75 **	0.41 *	0.71 **	0.78 **
	繁殖组织凋落量	0	-0.01	0.02	0.12	-0.31
	其他组织凋落量	0.01	-0.29	0	-0.39 *	0.01
红松人工林 Korean pine plantation	凋落物总量	0.13	0.53 **	0.24	0.54 **	0.58 **
	叶凋落量	0.23 *	0.72 **	0.32 *	0.71 **	0.74 **
	繁殖组织凋落量	0	-0.11	0.03	-0.04	-0.45 *
	其他组织凋落量	0	-0.17	0.02	-0.15	0.10
落叶松人工林 Dahurian larch plantation	凋落物总量	0.06	-0.20	0.01	-0.34	0.17
	叶凋落量	0.03	-0.22	0	-0.26	0.08
	繁殖组织凋落量	0.11	0.09	0.04	0.29	0.22
	其他组织凋落量	0.05	-0.16	0.01	-0.34	0.17

气温:生长季日气温均值(T_a),土壤温度:土壤 10 cm 深度处的温度均值(T_s),最低气温:生长季日最低气温均值($T_{a\min}$),土壤最低温度:土壤 10 cm 深度处的最低温度($T_{s\min}$),土壤含水量:土壤 5 cm 深处的平均含水量(Ms); * 表示显著相关($P<0.05$); ** 表示极显著相关($P<0.01$)

差异(图 2)。本研究的 6 种森林类型的凋落物总量波动范围为 $500.5\text{—}556.1\text{ g m}^{-2}\text{ a}^{-1}$ 。此结果在已发表的温带森林凋落物量平均范围之内^[29–30]。尽管凋落物总量在森林类型间差异不显著,但森林类型之间各组分凋落物均存在显著的差异。此结果验证了假设 H1,即在相同的气候条件下林龄相似的森林类型,其总凋落物量趋同,而各组分凋落量趋异。凋落物总量在各森林类型间无显著差异,这与在中亚热带 4 种森林类型^[31]和温带沂蒙山区不同森林类型^[32]的凋落物产量差异性研究结果相似,同时这也印证了基于不同气候区的降水和温度是驱动凋落量变异的主要控制因子^[33]。本研究的各个森林类型的监测样地相距不超过 1 km,气候条件基本一致,但是立地条件存在较大差异^[34]。但是,各森林类型优势种的生态策略不同,其水力性状^[35]、光合作用效率^[24,36]等生理性状均存在差异,从而导致叶凋落物、繁殖组织凋落物和其他组织凋落物产量在 6 种森林类型间存在显著差异。土壤水分条件也是引起不同森林类型凋落物差异的重要因素,其中,叶凋落量与土壤水分呈显著正相关关系(图 4),硬阔叶林叶凋落量最高,蒙古栎林叶凋落量最低,这是由于硬阔叶林分布在土壤肥沃,水分充足的下坡位,水养条件足以支持其发育出更多叶片进行蒸腾和光合作用,因而叶凋落量最高,相反,蒙古栎林处于干旱贫瘠、坡度较大的上坡位,因而叶片产量最低;而繁殖组织与土壤水分呈显著负相关关系(图 4),蒙古栎林生长在干燥贫瘠的立地条件下,其繁殖投资的成本就相对较高,种子的数量较多且种子的质量也较大^[37],平均单颗种子质量大于 2.8 g ^[29],而相对于其他森林类型,其优势种如白桦(小坚果)、山杨(蒴果)、水曲柳(翅果)、兴安落叶松(球果),其繁殖体均小且质轻^[37]。其他组织也是重要凋落物总量的贡献者。其他组织包括小枝、树皮、极少量虫粪和无法辨认的组织,其中主要是枯死的小枝和树皮凋落。其不同森林类型间的差异主要是由于其组成树种的特性导致的,本研究中落叶松人工林物种自然整枝较为明显,且树皮易脱落,从而导致落叶松人工林的其他组织凋落量为最高,而硬阔叶林分布在水分和养分较好的立地

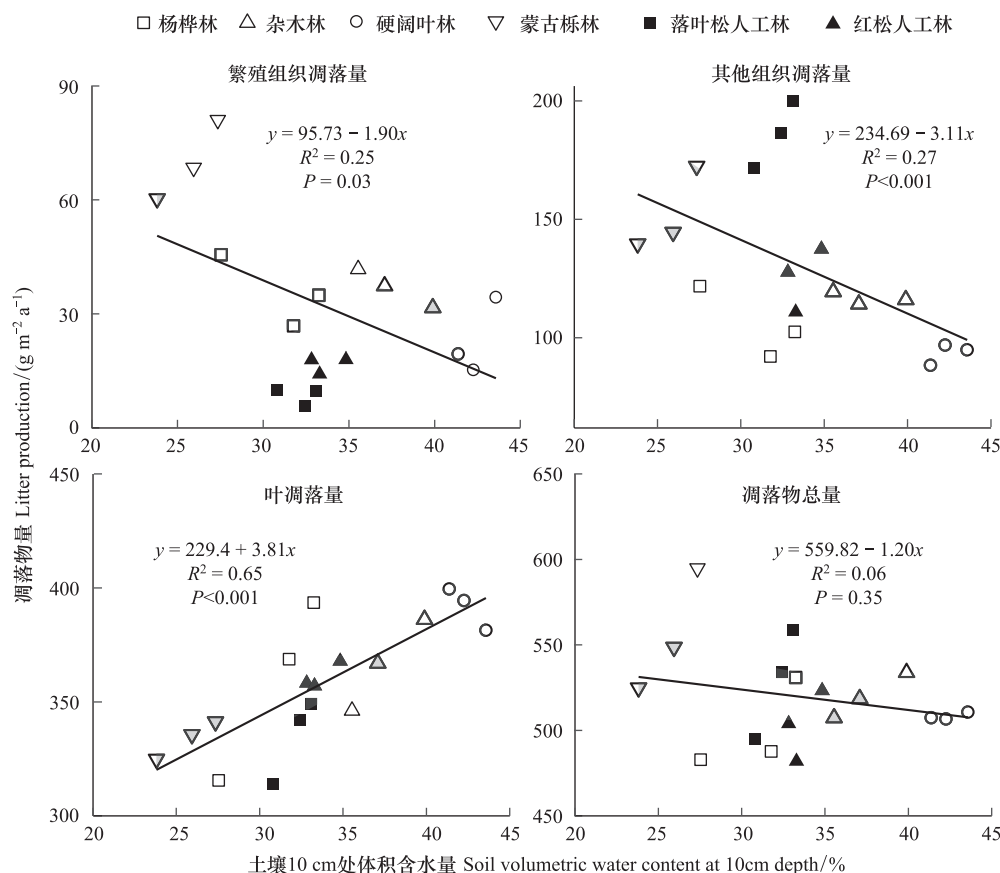


图4 6种森林类型凋落物产量与土壤10cm处体积含水量的相关关系

Fig.4 Correlations between litter production and soil volumetric water content at the 10 cm depth in the six forest types

条件下,且其优势种水曲柳和胡桃楸的树枝和树皮不易脱落^[37]。总之,由于各森林类型优势种特性及所处立地条件的不同,导致各森林类型间叶凋落量、繁殖组织凋落量和其他组织凋落量差异显著。

3.2 森林凋落物量的年际动态及环境驱动

6种森林群落凋落物总产量存在显著的年际波动,总体呈波动式地增加趋势(图3),此结果与东北地区次生林动态趋势一致^[21],这也验证了假设H2。研究表明,森林凋落物量受到森林群落类型、林龄、纬度、海拔等的影响^[38]。林龄和立地条件是年凋落量的重要影响因子,且树种凋落物随林龄的不同表现出相异的动态格局^[39],本研究的6种森林群落位于相同的气候条件下,但在不同立地条件和更新方式下形成4种次生林和2种人工林,除红松人工林中占七成的红松为常绿针叶树种外,其余5种森林群落的组成树种均为落叶树种(表1),以落叶的方式来应对北方严寒的冬季^[40]。凋落物总量的动态差异及其驱动因素取决于各森林群落的叶、繁殖组织以及其他组织的动态特征。不同树种的叶凋落量在年际间的波动趋势存在差异^[21]。如上文所述,不同树种由于其生理特征不同,在相同外界条件下的光合效率、资源分配上差异显著^[24]。本研究中,不同森林类型由于优势种不同,从而导致各森林群落各组分凋落物产量对土壤水分条件、降水、温度的响应存在差异(表3)。本研究中,土壤水分条件也是影响不同森林类型凋落物年际动态的主要因子。土壤水分是降水量、温度、植物利用共同作用的一个结果,土壤水分含量的高低更影响了植物所获取的有效水分的量、土壤氮、磷等元素的有效性^[41-42]。叶作为凋落物总量的主要贡献者,将叶凋落量与土壤水分进行相关性分析发现,除较为特殊的落叶松人工林外,其余5种森林群落的叶凋落量与土壤5cm处含水量呈显著正相关关系(表3)。此结果与以往研究结果相符,即在土壤水分条件较好时,减少对根系生物量的分配,且在一定阈值范围内叶生物量和叶面积随着土壤水分增加而增加^[43-45]。土壤含水量是决定森林植物可利用水分的重要指标,其与大

气温度相比较,更能决定森林的生产力^[46-47]。与该结果相似,本研究的各森林中,相较于气温,土壤含水量对各组分凋落物影响更强。此外,本研究中,森林类型和年份的交互作用对叶凋落物产量有显著的影响(表2),产生这种现象是由于气候条件的变化会导致植株对资源的分配产生变化^[35],且不同物种对气候变化的适应能力不同^[36]。综上,年际间环境因子的差异性以及森林类型间优势种组成不同,导致各森林类型凋落物量及动态变化存在差异。

4 结论

凋落物总量在6种温带森林类型间无显著差异,而叶、繁殖组织和其他组织均存在显著差异。土壤水分是影响各组分凋落物量空间变异的重要环境因子,其中,叶凋落量与土壤水分呈显著的正相关,而繁殖组织凋落量与土壤水分呈显著负相关关系,这表明,局域尺度下凋落物总量趋同而各组分的凋落物量趋异,其主要是各森林类型主要组成树种特性及立地条件共同作用的结果。各组分凋落量的年际动态显著性表现不一。除落叶松人工林的叶凋落量、各森林类型繁殖组织凋落量和4种次生林的其他组织凋落量无显著的年际波动外,其余凋落量均存在显著的年际间波动。土壤水分条件是引起凋落量年际波动差异显著性的主要环境因子。除落叶松林外,其余各森林类型的凋落物总量均与土壤水分显著正相关,叶凋落物量与水分、温度因子显著正相关;但土壤水分对部分森林类型繁殖组织产量具有负的影响效应。

致谢:感谢黑龙江帽儿山森林生态系统国家野外科学观测研究站提供野外试验基础和数据支持。

参考文献 (References):

- [1] Xiong Y M, Zeng H, Xia H P, Guo D L. Interactions between leaf litter and soil organic matter on carbon and nitrogen mineralization in six forest litter-soil systems. *Plant and Soil*, 2014, 379(1/2): 217-229.
- [2] Fukamachi A S, Watanabe N, Hoshino Y, Yoshikawa M, Yoshida T. Structure and dynamics of a mountain riparian forest at an upstream valley in central Japan. *Ecological Research*, 2020, 35(6): 1035-1044.
- [3] Wu F J, You C M, Du J, Pei X J, Lei N F, Tan B, Song H X. Degree of humification in fresh litter from a subtropical mixed plantation forest in southwest China. *Phyton*, 2021, 90(2): 635-650.
- [4] Castellano M J, Mueller K E, Olk D C, Sawyer J E, Six J. Integrating plant litter quality, soil organic matter stabilization, and the carbon saturation concept. *Global Change Biology*, 2015, 21(9): 3200-3209.
- [5] 王志康, 祝乐, 许晨阳, 李艳, 耿增超, 王强, 刘莉丽, 秦一郎, 杜旭光. 秦岭天然林凋落物去除对土壤团聚体稳定性及细根分布的影响. *生态学报*, 2022, 42(13): 5493-5503.
- [6] Cotrufo M F, Soong J L, Horton A J, Campbell E E, Haddix M L, Wall D H, Parton W J. Formation of soil organic matter via biochemical and physical pathways of litter mass loss. *Nature Geoscience*, 2015, 8(10): 776-779.
- [7] Wang Q K, Zhong M C, He T X. Home-field advantage of litter decomposition and nitrogen release in forest ecosystems. *Biology and Fertility of Soils*, 2013, 49(4): 427-434.
- [8] Austin A T, Vivanco L, González-Arzac A, Pérez L I. There's no place like home? An exploration of the mechanisms behind plant litter-decomposer affinity in terrestrial ecosystems. *New Phytologist*, 2014, 204(2): 307-314.
- [9] Creamer C, Menezes A D, Krull E, Sanderman J, Newton-Walters R, Farrell M. Microbial community structure mediates response of soil C decomposition to litter addition and warming. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 80: 175-188.
- [10] 刘秉儒, 张文文, 李学斌. 贺兰山不同林分凋落物微生物群落特征与影响因素. *生态学报*, 2021, 41(20): 8145-8158.
- [11] Tang Y, Kitching R L, Cao M. Lianas as structural parasites: a re-evaluation. *Chinese Science Bulletin*, 2012, 57(4): 307-312.
- [12] 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.
- [13] 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.
- [14] Bahru T, Ding Y L. Effect of stand density, canopy leaf area index and growth variables on *Dendrocalamus brandisii* (Munro) Kurz litter production at Simao District of Yunnan Province, southwestern China. *Global Ecology and Conservation*, 2020, 23: e01051.
- [15] Kamruzzaman M, Sharma S, Kamara M, Hagihara A. Phenological traits of the mangrove *Rhizophora stylosa* Griff. at the northern limit of its biogeographical distribution. *Wetlands Ecology and Management*, 2013, 21(4): 277-288.
- [16] Dick G, Schumacher M V. Litterfall in the Semideciduous Seasonal Forest in Southern Brazil. *Floresta e Ambiente*, 2020, 27(2): e20180298.
- [17] Lehtonen A, Lindholm M, Hokkanen T, Salminen H, Jalkanen R. Testing dependence between growth and needle litterfall in Scots pine—a case study in northern Finland. *Tree Physiology*, 2008, 28(11): 1741-1749.
- [18] Luo Y Q, Zhao X Y, Li Y Q, Liu X P, Wang L L, Wang X Y, Du Z. Wind disturbance on litter production affects soil carbon accumulation in

- degraded sandy grasslands in semi-arid sandy grassland. *Ecological Engineering*, 2021, 171: 106373.
- [19] Ge X G, Zhou B Z, Tang Y L. Litter production and nutrient dynamic on a moso bamboo plantation following an extreme disturbance of 2008 ice storm. *Advances in Meteorology*, 2014, 2014: 1-10.
- [20] Silver W L, Hall S J, González G. Differential effects of canopy trimming and litter deposition on litterfall and nutrient dynamics in a wet subtropical forest. *Forest Ecology and Management*, 2014, 332: 47-55.
- [21] Sun X F, Liu F, Zhang Q Z, Li Y C, Zhang L F, Wang J, Zhang H Y, Wang C K, Wang X C. Biotic and climatic controls on the interannual variation in canopy litterfall of a deciduous broad-leaved forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2021, 307: 108483.
- [22] 武启骞, 王传宽, 张全智. 6 种温带森林凋落量年际及年内动态. *生态学报*, 2017, 37(3): 760-769.
- [23] Wang C G, Zheng X B, Wang A Z, Dai G H, Zhu B K, Zhao Y M, Dong S J, Zu W Z, Wang W, Zheng Y G, Li J G, Li M H. Temperature and precipitation diversely control seasonal and annual dynamics of litterfall in a temperate mixed mature forest, revealed by long-term data analysis. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2021, 126(7): 1-13.
- [24] Sang Y R, Wang C K, Huo H. Inter-specific and seasonal variations in photosynthetic capacity and water use efficiency of five temperate tree species in Northeastern China. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2011, 26(1): 21-29.
- [25] Zhang Q Z, Wang C K. Carbon density and distribution of six Chinese temperate forests. *Science China-Life Sciences*, 2010, 53(7): 831-840.
- [26] Wang C K. Biomass allometric equations for 10 co-occurring tree species in Chinese temperate forests. *Forest Ecology and Management*, 2006, 222(1/3): 9-16.
- [27] Team R C. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. 2018. URL <https://www.R-project.org>.
- [28] Harrell Jr F E, Harrell Jr M F E. Package 'Hmisc'. CRAN2018, 2019: 235-236.
- [29] Shen G R, Chen D M, Wu Y, Liu L, Liu C J. Spatial patterns and estimates of global forest litterfall. *Ecosphere*, 2019, 10(2): e02587.
- [30] Jia B R, Zhou G S, Xu Z Z. Forest litterfall and its composition: a new data set of observational data from China. *Ecology*, 2016, 97(5): 1365.
- [31] 郭婧. 中亚热带 4 种森林类型凋落物量及周转[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2015.
- [32] 管梦娣, 李君, 张广娜, 梅鹤平, 高远, 王欣丽, 闵现东, 赵淑娇, 王芸. 沂蒙山区不同森林类型凋落物量及其动态特征. *生态学报*, 2018, 38(18): 6694-6700.
- [33] Liu C J, Westman C, Berg B, Kutsch W, Wang G, Man R, Ilvesniemi H. Variation in litterfall-climate relationships between coniferous and broadleaf forests in Eurasia. *Global Ecology and Biogeography*, 2004, 13(2): 105-114.
- [34] Zhang Q Z, Wang C K, Zhou Z H. Does the net primary production converge across six temperate forest types under the same climate. *Forest Ecology and Management*, 2019, 448: 535-542.
- [35] Jin Y, Wang C K, Zhou Z H, Li Z M. Co-ordinated performance of leaf hydraulics and economics in 10 Chinese temperate tree species. *Functional Plant Biology*, 2016, 43(11): 1082.
- [36] Quan X K, Wang C K. Acclimation and adaptation of leaf photosynthesis, respiration and phenology to climate change: A 30-year *Larix gmelinii* common-garden experiment. *Forest Ecology and Management*, 2018, 411: 166-175.
- [37] 周以良, 董世林, 聂绍荃. 黑龙江树木志. 哈尔滨: 黑龙江科学技术出版社, 1986.
- [38] 张新平, 王襄平, 朱彪, 宗占江, 彭长辉, 方精云. 我国东北主要森林类型的凋落物产量及其影响因素. *植物生态学报*, 2008, 32(5): 1031-1040.
- [39] Uri V, Kukumägi M, Aosaar J, Varik M, Becker H, Aun K, Nikopensius M, Uri M, Buht M, Sepaste A, Padari A, Asi E, Sims A, Karoles K. Litterfall dynamics in Scots pine (*Pinus sylvestris*), Norway spruce (*Picea abies*) and birch (*Betula*) stands in Estonia. *Forest Ecology and Management*, 2022, 520: 120417.
- [40] Dixon K R. Analysis of seasonal leaf fall in north temperate deciduous forests. *Oikos*, 1976, 27(2): 300.
- [41] Doerr S H, Thomas A D. The role of soil moisture in controlling water repellency: new evidence from forest soils in Portugal. *Journal of Hydrology*, 2000, 231/232: 134-147.
- [42] Pastor J, Post W M. Influence of climate, soil moisture, and succession on forest carbon and nitrogen cycles. *Biogeochemistry*, 1986, 2(1): 3-27.
- [43] Fraser L H, Greenall A, Carlyle C, Turkington R, Friedman C R. Adaptive phenotypic plasticity of *Pseudotsuga spicata*: response of stomatal density, leaf area and biomass to changes in water supply and increased temperature. *Annals of Botany*, 2009, 103(5): 769-775.
- [44] Meier I C, Leuschner C. Variation of soil and biomass carbon pools in beech forests across a precipitation gradient. *Global Change Biology*, 2010, 16(3): 1035-1045.
- [45] Martin-Vertedor A I, Dodd I C. Root-to-shoot signalling when soil moisture is heterogeneous: increasing the proportion of root biomass in drying soil inhibits leaf growth and increases leaf abscisic acid concentration. *Plant, Cell and Environment*, 2011, 34(7): 1164-1175.
- [46] Wei L, Zhou H, Link T E, Kavanagh K L, Hubbart J A, Du E H, Hudak A T, Marshall J D. Forest productivity varies with soil moisture more than temperature in a small montane watershed. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2018, 259: 211-221.
- [47] Liu L B, Gudmundsson L, Hauser M, Qin D H, Li S C, Seneviratne S I. Soil moisture dominates dryness stress on ecosystem production globally. *Nature Communications*, 2020, 11(1): 4892.