

DOI: 10.20103/j.stxb.202211033134

淦江, 黄国勤, 杜虎, 宋同清, 曾馥平, 张立进, 彭晚霞, 谭卫宁, 黄静. 喀斯特常绿落叶阔叶混交林凋落叶养分含量时空分布特征. 生态学报, 2024, 44(2): 733-744.

Gan J, Huang G Q, Du H, Song T Q, Zeng F P, Zhang L J, Peng W X, Tan W N, Huang J. Spatiotemporal distribution characteristics of leaf-litter nutrients in a karst evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(2): 733-744.

喀斯特常绿落叶阔叶混交林凋落叶养分含量时空分布特征

淦江^{1,2,3,4}, 黄国勤², 杜虎^{1,3,4,*}, 宋同清^{1,3,4}, 曾馥平^{1,3,4}, 张立进^{1,2,3,4}, 彭晚霞^{1,3,4}, 谭卫宁⁵, 黄静⁵

1 中国科学院亚热带农业生态研究所亚热带农业生态过程重点实验室, 长沙 410125

2 江西农业大学生态科学研究中心, 南昌 330045

3 中国科学院环江喀斯特生态系统观测研究站广西喀斯特生态过程与服务重点实验室, 环江 547100

4 广西石漠化治理产业技术研究院, 南宁 530000

5 广西木论国家级自然保护区管理中心, 环江 547100

摘要: 森林生态系统中凋落物养分含量通常具有明显的时空异质性, 为探究喀斯特常绿落叶阔叶混交林凋落叶养分含量的时空分布特征及其影响因素, 以广西木论喀斯特常绿落叶阔叶混交林 25hm² 动态监测样地内 151 个凋落物收集器所收集的凋落叶为研究对象, 选取连续 12 个月的凋落叶进行元素含量分析。结果显示: 该森林群落凋落叶元素含量大小顺序为碳(C) > 钙(Ca) > 氮(N) > 镁(Mg) > 钾(K) > 硫(S) > 磷(P), 分别介于 471.85—496.33、20.27—28.29、17.34—23.10、2.79—5.49、1.80—4.38、1.82—2.22、0.96—1.21g/kg 之间, 呈现高 Ca、Mg, 低 P、K 的分布规律, 并且随时间出现明显波动, 其中 C、N、P、S 和 Ca 元素均在 4 月出现较大值, 而 K、Mg 则在 1 月出现峰值。生物因子在 5m 和 10m 邻域范围内对凋落叶含量的影响基本一致, 但 10m 尺度上地形因子和土壤因子对凋落叶元素含量的影响更为明显。10m 邻域范围内生物和非生物因子对凋落叶 P 元素的随机森林累积解释率最高, 达 80.27%, C 元素累积解释率最低, 仅 10.49%, 其中海拔和坡度对凋落叶 C、N、P、S、K、Ca 和 Mg 含量均有强烈影响, 岩石出露率和土壤铁(Fe) 含量也会在一定程度上对凋落叶元素含量产生较大影响。综上所述, 喀斯特常绿落叶阔叶混交林不同月际间凋落叶养分含量存在显著差异, 10m 尺度上海拔和坡度是凋落叶养分含量产生空间变异的主要原因。

关键词: 凋落物; 养分; 时空异质性; 喀斯特; 常绿落叶阔叶混交林

Spatiotemporal distribution characteristics of leaf-litter nutrients in a karst evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest

GAN Jiang^{1,2,3,4}, HUANG Guoqin², DU Hu^{1,3,4,*}, SONG Tongqing^{1,3,4}, ZENG Fuping^{1,3,4}, ZHANG Lijin^{1,2,3,4}, PENG Wanxia^{1,3,4}, TAN Weining⁵, HUANG Jing⁵

1 Key Laboratory of Agro-ecological Processes in Subtropical Region, Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academic of Sciences, Changsha 410125, China

2 Center for Ecological Science, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China

3 Guangxi Key Laboratory of Karst Ecological Processes and Services, Huanjiang Karst Ecosystem Observation and Research Station, Chinese Academy of Sciences, Huanjiang 547100, China

4 Guangxi Rock Desertification Control Industry Technology Research Institute, Nanning 530000, China

基金项目: 广西自然科学基金项目(2023GXNSFAA026109); 国家自然科学基金项目(42071073); 国家重点研发计划项目(2022YFF1300703); 中国科学院青年创新促进会项目(2021366)

收稿日期: 2022-11-03; **网络出版日期:** 2023-10-18

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hudu@isa.ac.cn

5 Management Center for Guangxi Mulun National Nature Reserve, Huanjiang 547100, China

Abstract: Litter nutrient content in forest ecosystems usually has significantly temporal and spatial heterogeneity. To explore the spatiotemporal distribution characteristics of leaf-litter nutrients and their influencing factors in karst evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest, this paper took the litter collected by 151 litter collectors in 25 hectares dynamic monitoring plot of karst evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest in Mulun, Guangxi. We selected the litter for 12 months to analyze their element content. The results showed that the order of element content in leaf litter was $C > Ca > N > Mg > K > S > P$, which were 471.85—496.33, 20.27—28.29, 17.34—23.10, 2.79—5.49, 1.80—4.38, 1.82—2.22, and 0.96—1.21 g/kg, respectively, showing a distribution pattern of high calcium and magnesium contents and low phosphorus and potassium contents. Among them, the contents of carbon, nitrogen, phosphorus, sulfur, and calcium all appeared large values in April, while potassium and magnesium appeared the maximum values in January. The effects of biological factors on leaf-litter content were basically same at the 5m and 10m neighborhood scales, but the effects of topographic and soil factors on the elemental content of leaf-litter were more pronounced at the 10m scale. Within a 10m neighborhood, the cumulative interpretation rate of phosphorus element was the highest, reaching 80.27%, while the cumulative interpretation rate of carbon element was the lowest with only 10.49%. Both altitude and slope had strong effects on the content of leaf-litter elements. The rock outcrop rate and iron content in the soil also greatly influenced the content of leaf-litter elements to a certain extent. In conclusion, there were significant differences in leaf-litter nutrient content between different months in karst evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest, and elevation and slope at the 10m scale were the main causes of spatial variation in nutrient content of leaf-litter.

Key Words: leaf-litter; nutrients; temporal and spatial heterogeneity; karst; evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest

森林凋落物是植物在生长发育过程中的新陈代谢产物^[1],不仅会对植物养分分配机制产生影响,还可以反映森林生态系统初级生产力水平^[2-3],在促进森林生态系统物质循环、养分平衡以及维持土壤肥力、水土保持等方面起着重要作用^[4-7]。研究表明,森林生态系统中凋落物养分含量具有明显的时空异质性^[8],通常会受物种构成、群落类型、气候条件、地形特征、土壤肥力以及人为干扰等诸多生物因素和非生物因素的影响^[9-10]。作为森林凋落物的主要组成,凋落叶中富含碳(C)、氮(N)、磷(P)、硫(S)、钾(K)、钙(Ca)、镁(Mg)等元素^[11],是森林凋落物养分的集中体现。

以贵州为中心的中国西南喀斯特地区是世界最大的喀斯特连续分布带,生境高度异质性,具有岩石出露率和钙镁含量高、土壤贫瘠且蓄水能力较弱、季节性岩溶干旱严重等自然和人为干扰的双重胁迫环境^[12-14]。西南喀斯特地区是我国植物区系相汇交错区和交接过渡的种间地段,植物种类繁多,但除少数险要地势和森林自然保护区外,大面积森林受双重干扰发生了不同程度退化,部分严重区域已经出现了石漠化现象。喀斯特地区生态环境极为脆弱^[12],一直是生态治理重点和难点,其生态系统恢复的实质是植被群落的构建,在喀斯特多石少土的恶劣生境下,植被恢复所需养分如何保障尚未完全了解,而凋落物作为生态系统中养分的重要载体^[15],在喀斯特森林生态系统养分的吸收、利用和循环过程中发挥了重要作用^[16]。

在西南喀斯特区域,卢晓强等^[17]分析了茂兰喀斯特原始林凋落物各组分养分含量,认为喀斯特地区森林凋落物养分含量以C、Ca和N为主;赵畅等^[18]在茂兰喀斯特原始林凋落物养分特征的研究中指出,坡向对凋落物养分含量影响显著;李雨菲等^[19]对桂西南喀斯特季节性雨林凋落叶研究发现,海拔导致的温湿度变化是导致凋落叶C、N含量差异的重要因素;曾昭霞等^[20]在桂西北喀斯特原生林凋落物的研究中提到,凋落物的养分归还量与凋落量的月际变化相似。然而,这些研究大多集中于凋落物养分含量的单一特征,未将凋落物养分含量的时间动态、空间分布以及影响因素进行综合研究,对于喀斯特森林植被特殊的适应机制和养分利

用策略的了解有待加强。因此,本研究以木论喀斯特常绿落叶阔叶混交林内建立的 25hm^2 动态监测样地为平台,样地内 151 个凋落物收集器连续 12 个月收集的凋落叶为对象,通过对凋落叶 C、N、P、S、K、Ca 和 Mg 等营养元素进行含量测定,分析凋落叶元素含量的时间动态与分布规律,揭示不同空间尺度下凋落叶元素含量的影响机制。本研究主要目的在于探究喀斯特常绿落叶阔叶林凋落叶养分含量的时空分布格局及其对生态因子的响应特征,为喀斯特退化生态系统的恢复重建及可持续经营提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 样地概况

木论国家级自然保护区位于广西环江毛南族自治县西北部($25^{\circ}7'—25^{\circ}12'N$, $107^{\circ}54'—108^{\circ}5'E$),总面积约 10829.7hm^2 ,地势西北高、东南低,海拔在 250—1028m 之间,典型景观单元为峰丛洼地,地形多变,生境复杂。保护区内保存着亚热带非地带性顶极群落喀斯特常绿落叶阔叶混交林,森林覆盖率达 94.8%,全年气候温和,雨量充沛,年均气温 18.7°C ,无霜期 310d,年均降水量 1529.2mm,主要集中在 4—9 月,年均日照时数 1451h,平均相对湿度 76%。保护区岩石出露率高达 80%,部分区域甚至达到 90% 以上,土层浅薄且分布不均,土壤类型主要以碳酸盐岩发育的深色或棕褐色石灰土为主,为非地带性土壤^[21]。

2014 年,依照全球森林生物多样性监测网络(CTFS)标准,在该保护区内建立了 25hm^2 ($500\text{m}\times 500\text{m}$) 森林动态监测样地。样地海拔在 442.6—651.4m 之间,整个样地生境异质性高,包括山顶、山坡、洼地等典型系列的“峰丛-洼地”生境类型。使用实时动态测量技术(RTK)和全站仪将样地划分为 625 个 $20\text{m}\times 20\text{m}$ 的样方,以 $20\text{m}\times 20\text{m}$ 样方为基本单元调查样方内所有胸径(DBH) $\geq 1\text{cm}$ 的木本植物并挂牌,记录其编号、种名、坐标、胸径和树高等信息^[22]。样地内主要优势种包括小果厚壳桂(*Cryptocarya microcarpa*)、香叶树(*Lindera communis*)和罗伞(*Brassaiopsis glomerulata*)等常绿树种,椴子皮(*Itoa orientalis*)、圆果化香(*Platycarya longipes*)和齿叶黄皮(*Clausena dunniana*)等落叶树种^[23],其中常绿树种换叶期大多出现在春季 3 月—5 月。

1.2 凋落叶采集与测定

根据样地地形、群落特征及道路便利性,在样地调查时形成的步道两侧 10m 范围内设置了 151 个凋落物收集器,为避免样地外植被影响凋落物收集的准确性,样地四周边缘的样带内未设置收集器,具体分布情况见图 1。凋落物收集器由白色聚氯乙烯管(PVC 管)和蓝绿色尼龙网制成,边框大小为 $75\text{cm}\times 75\text{cm}$,有效面积为 0.5m^2 。每月固定日收集凋落物,将收集到的凋落物按叶、枝、花果和杂物进行分类,置于 65°C 烘箱内烘干至恒重,称量并记录凋落物各组分干重、凋落时间与收集器编号等信息。将每个凋落物收集器所收集到的凋落叶混合均匀,置于球磨仪内粉碎后过 100 目筛,于封口袋内保存。

结合研究区气候条件和植被凋落节律,本文以 2020 年 12 月—2021 年 11 月的凋落叶为研究对象,测定 12 个月所有凋落叶样品元素含量。利用碳氮分析仪(vario MAX cube),通过高温燃烧测定样品 C、N 含量。通过 $\text{HNO}_3\text{-HClO}_4$ 在消解炉内进行高温消解后获取待测液,利用电感耦合等离子体发射光谱仪(ICP-OES)测定样品 P、S、K、Ca 和 Mg 含量。

1.3 影响因子获取

1.3.1 生物因子

基于样地每木调查数据计算群落生物因子,包括以凋落物收集器为中心, $5\text{m}\times 5\text{m}$ 和 $10\text{m}\times 10\text{m}$ 范围内所有胸径(DBH) $\geq 1\text{cm}$ 林木的物种丰富度、Shannon 多样性指数、Pielou 均匀度指数、落叶常绿物种重要值比和林分密度。

1.3.2 非生物因子

非生物因子主要为地形因子和土壤因子。其中,地形因子包括海拔、坡度、坡向、凹凸度、土层厚度、岩石出露率、地形湿润度指数和干旱度指数等,海拔为所测样方 4 个顶点海拔的平均值,坡度和坡向均通过所测样方中心点海拔矩阵计算得出,凹凸度为所测样方的平均海拔与周边 8 个样方的平均海拔之差,岩石出露率利

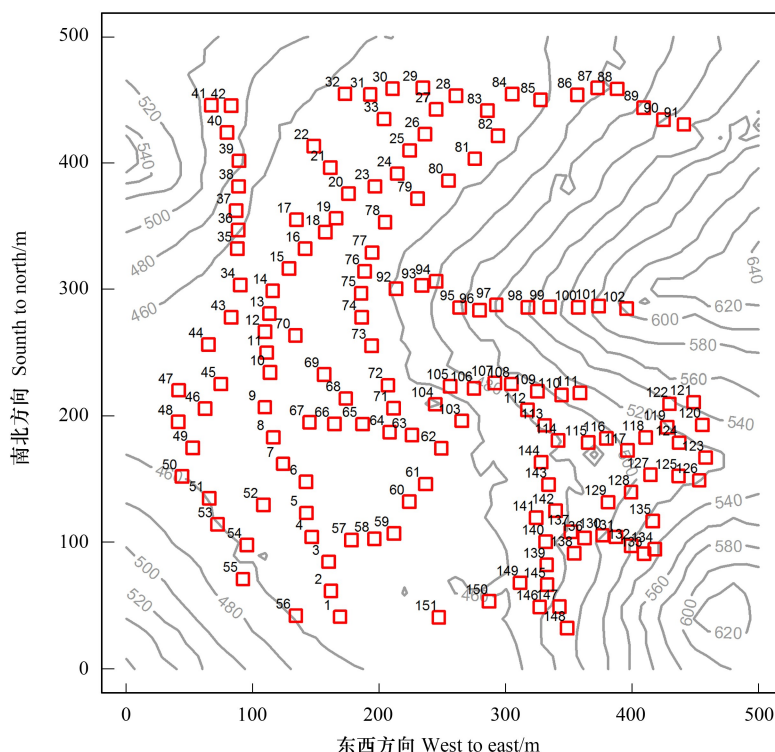


图1 样地凋落物收集器分布示意图

Fig.1 Distribution of litter collectors in the sample site

用踏查法在样方内估算所得,地形湿润度指数和干旱度指数通过 SAGA GIS 计算所得,详细计算方法参见 Kanagaraj 等^[24]。通过对首次调查所得的 20m×20m 样方地形数据进行克里金 (Kriging) 插值,计算各凋落物收集器所在 5m×5m 和 10m×10m 样方的地形数据,其中坡向进行余弦转换。由于地形因子间容易出现彼此相关的现象,故采用主成分分析 (PCA) 对海拔、坡度、坡向、凹凸度、地形湿润度指数和干旱度指数等 6 种地形因子进行降维处理,选取前两轴主成分进行后续分析,其累积贡献率在 5m 和 10m 尺度上分别为 64.86% 和 65.85%。其中,5m 尺度上地形因子主成分 1 (Top.PC1) 主要由地形湿润度指数、海拔和坡度决定,Top.PC2 主要由凹凸度决定;10m 尺度上 Top.PC1 主要由坡度和海拔决定,Top.PC2 主要由干旱度指数决定。

土壤因子包括土壤 pH (pH)、有机碳 (SOC)、全氮 (TN)、全磷 (TP)、全钾 (TK)、速效氮 (AN)、速效磷 (AP)、速效钾 (AK)、交换性钙 (Ca)、交换性镁 (Mg)、有效铁 (Fe)、有效锰 (Mn)、有效铜 (Cu)、有效锌 (Zn) 和有效硼 (B)。在样地每个 20m×20m 样方内,按照五点取样法钻取 0—10 cm 表层土壤混合成一个样品,带回实验室后风干、过筛,进行测定。其中 SOC、TN、TP、TK、AN、AP、AK 分别采用重铬酸钾氧化-油浴外加热法、半微量开氏法、NaOH 熔融-钼锑抗比色法、NaOH 熔融-火焰光度法、碱解扩散法、NaHCO₃ 浸提-钼锑抗比色法、NH₄OAc 浸提-火焰光度法;有效中微量养分 Ca、Mg 用乙酸铵法浸提法测定、Fe、Mn、Cu、Zn 用二乙基三胺五乙酸 (DTPA) 浸提法测定,B 采用氯化钙浸提法测定^[25]。对所获数据进行 Kriging 空间插值计算凋落物收集器所在 5m×5m 和 10m×10m 样方的土壤数据。采用主成分分析 (PCA) 对这 15 种土壤因子进行降维,以减少共线性所产生的影响,选取前两轴主成分进行后续分析,其累积贡献率在 5m 和 10m 尺度上分别为 64.12% 和 69.88%。其中,5m 尺度上,壤因子主成分 1 (Soil.PC1) 主要与高浓度 AK 和 Zn 有关,Soil.PC2 主要与 pH、高浓度 AP 和低浓度 Cu 有关。10m 尺度上,Soil.PC1 主要与高浓度 SOC、AK 和 Zn 有关,Soil.PC2 主要与高浓度 Fe 和 TP 有关。

1.4 数据分析

采用 Excel 2016 整理数据,R Studio 软件数据分析和绘图。对凋落叶元素含量进行方差齐性检验后,采

用单因素方差分析法和 Kruskal-Wallis 非参数检验法比较凋落叶元素含量随时间变化的差异显著性,显著性水平为 0.05。采用 Pearson 法进行相关性分析,显著性水平为 0.05。利用 SPSS 26.0 软件对凋落叶元素含量和影响因素进行 Z Score 标准化处理。

同时,以每个凋落物收集器凋落叶元素年均含量(12 个月的加权平均值)为因变量,以收集器所在样方不同空间尺度的生态因子为自变量,利用 R 语言软件包“randomForest”对凋落叶元素含量与生态因子进行关联,构建回归模型;依据不同生态因子对元素含量的重要性,确定影响元素含量的主导因子,并对凋落叶元素含量与主导因子进行回归分析。

2 结果与分析

2.1 凋落叶元素含量月际变化

由图 2 可知,研究区内凋落叶元素含量均存在明显月际变化,且不同元素间含量差异显著,元素年均含量大小顺序为 $C > Ca > N > Mg > K > S > P$,其变化范围分别为 471.85—496.33 g/kg、20.27—28.29 g/kg、17.34—23.10 g/kg、2.79—5.49 g/kg、1.80—4.38 g/kg、1.82—2.22 g/kg、0.96—1.21 g/kg。C 含量月际变化呈双峰型,两个峰值分别在 4 月和 10 月;Ca 含量在 5—7 月显著低于 12—4 月含量,7 月之后含量则明显上升;N 呈单峰变化趋势,4—6 月含量显著高于其他月份;P 和 S 具有相似的变化曲线,均在 4 月份出现峰值;K 和 Mg 变化趋势相似,1—6 月份呈下降趋势,随后有所上升,10 月份又有所下降。

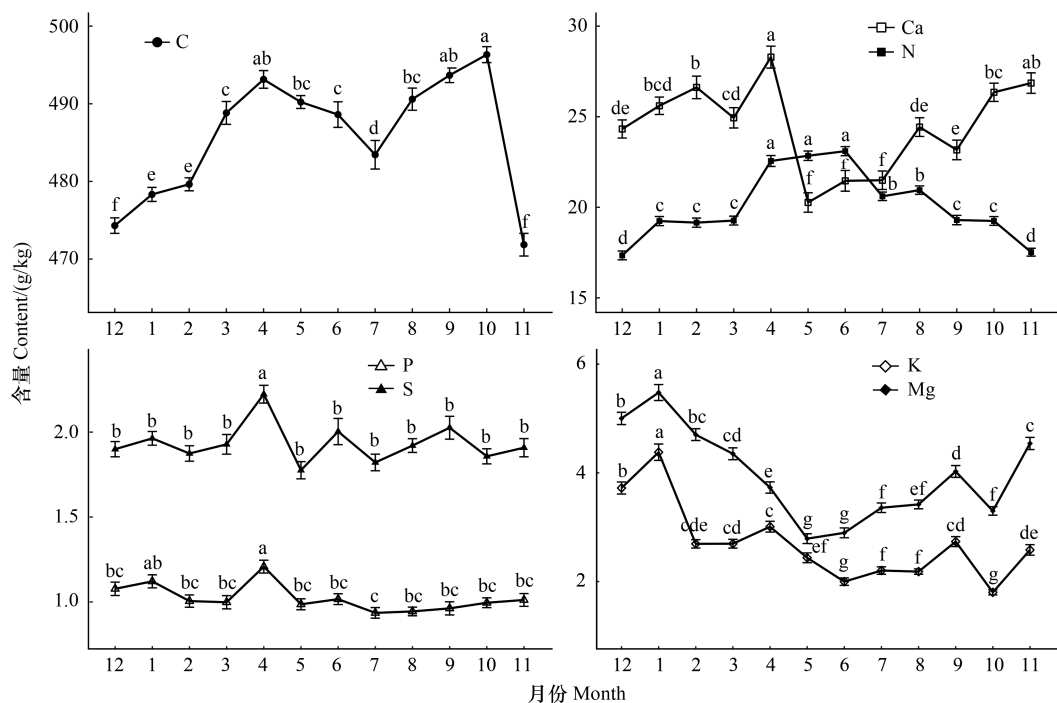


图 2 凋落叶不同元素含量的月际变化

Fig.2 Monthly variation of the content of different elements in leaf-litter
相同字母表示对应月份同一元素含量差异不显著($P < 0.05$)

2.2 凋落叶元素含量相关性

凋落叶不同元素间相关性分析结果显示大多数元素含量间相关性显著(图 3),7 种元素间共存在 17 组显著相关($P < 0.05$)的元素对,占总元素对的 80.95%。其中,共有 16 组元素对极显著相关($P < 0.001$),11 组为正相关关系,分别为 N 与 P、S、K、Ca, P 与 S、K、Ca, S 与 K、Ca, K 与 Ca、Ca 与 Mg;5 组为负相关,分别为 C 与 K、Ca、Mg, P 与 Mg、S 与 Mg;仅 N 与 Mg 间为显著负相关关系。

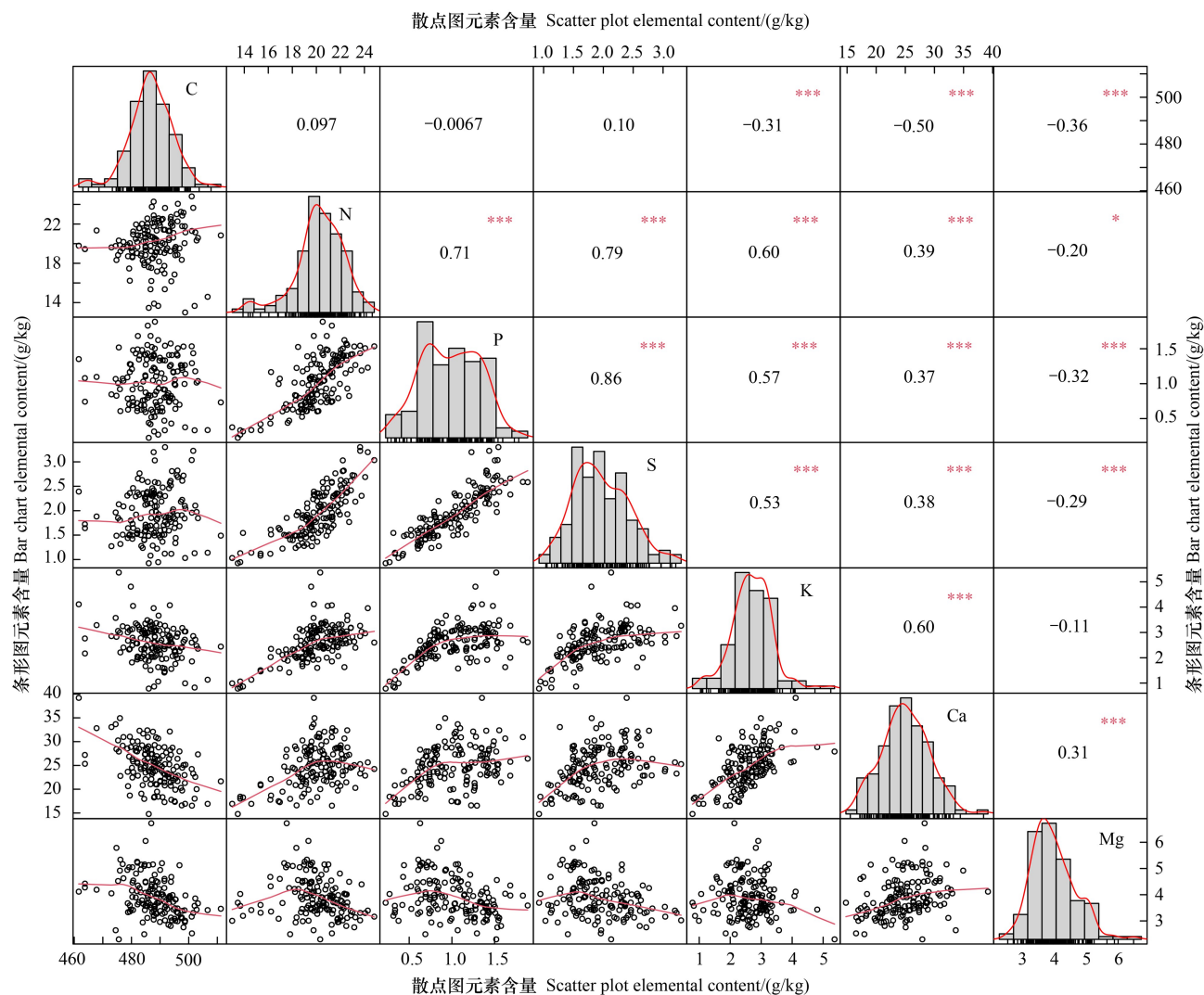


图 3 凋落叶不同元素含量间的相互关系

Fig.3 Interrelationships between the contents of different elements in leaf-litter

* 和 *** 分别代表相关性在 $P < 0.05$ 和 $P < 0.001$ 水平显著

不同空间尺度中影响因子与凋落叶元素含量的相互关系有所差异(图 4), 相比 5m 尺度, 凋落叶元素含量与生态因子在 10m 尺度上的相关性更为显著。其中, 在 5m 尺度上, 凋落叶 C 含量仅与林分密度呈极显著正相关; N、P、S 和 K 含量均与物种丰富度、Shannon 多样性指数、林分密度和 Top.PC1 呈极显著负相关, 且 N、P 和 S 含量与落叶常绿物种重要值比呈极显著负相关, 与 Soil.PC1 呈极显著正相关, P 和 S 含量还与 Pielou 均匀度指数呈极显著正相关; Ca 含量与物种丰富度和林分密度均呈极显著负相关; Mg 含量与 Shannon 指数和 Top.PC1 呈极显著正相关。而在 10m 尺度上, 凋落叶 C 含量与林分密度呈极显著正相关, 与岩石出露率呈极显著负相关; N、P、S 和 K 含量与物种丰富度、Shannon 多样性指数、落叶常绿物种重要值比、林分密度和 Top.PC1 呈极显著负相关, 且相关程度加强, 还与 Pielou 均匀度指数和 Soil.PC2 呈极显著正相关, N 和 K 含量还与 Top.PC2 呈极显著负相关, P 和 S 含量还与土层厚度呈极显著正相关, 与岩石出露率和 Soil.PC1 呈极显著负相关; Ca 含量与林分密度和 Top.PC2 呈极显著负相关, 与 Soil.PC2 呈极显著正相关; Mg 含量与物种丰富度、Shannon 多样性指数、落叶常绿物种重要值比、岩石出露率、Top.PC1 和 Soil.PC1 均呈极显著正相关, 与 Pielou 均匀度指数和土层厚度呈极显著负相关。

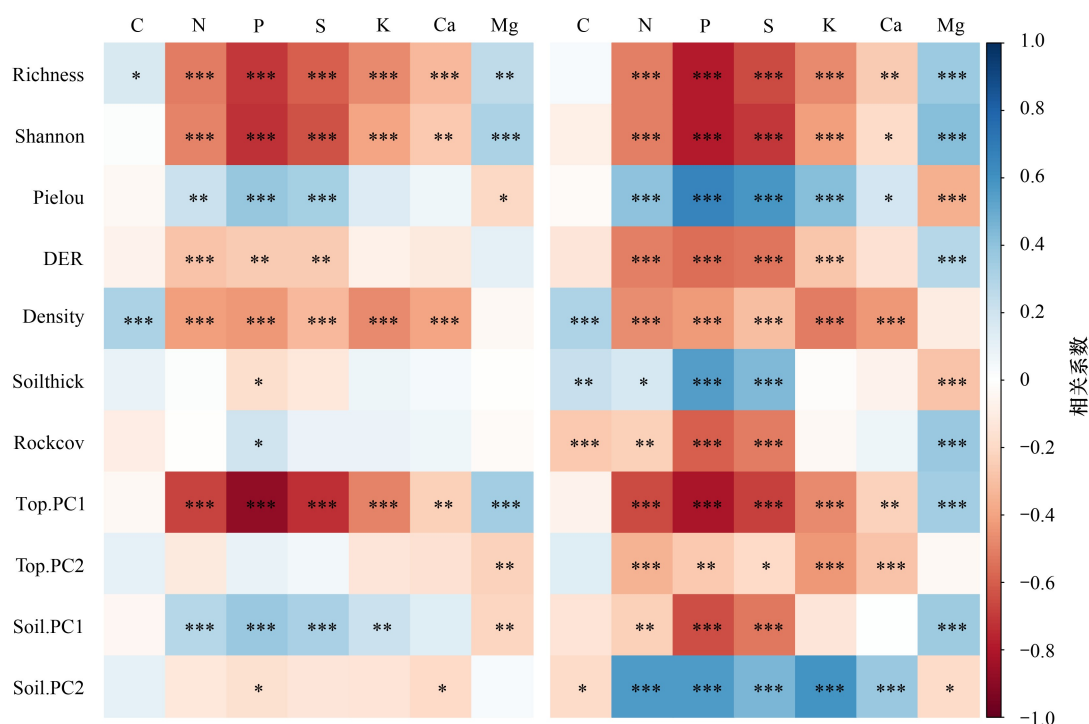


图4 不同空间尺度凋落叶元素含量与生态因子的相互关系

Fig.4 Interrelationship between elemental content of apoplastic leaves and ecological factors at different spatial scales

左列为5m尺度,右列为10m尺度;*和***分别代表相关性在 $P<0.05$ 和 $P<0.001$ 水平显著。Richness:物种丰富度;Shannon:Shannon多样性指数;Pielou:Pielou均匀度指数;DER:落叶常绿物种重要值比;Density:林分密度;Soilthick:土层厚度;Rockcov:岩石出露率;Top.PC1:地形因子主成分分析第一轴结果;Top.PC2:地形因子主成分分析第二轴结果;Soil.PC1:土壤因子主成分分析第一轴结果;Soil.PC2:土壤因子主成分分析第二轴结果

2.3 凋落叶元素含量的影响因素

随机森林模型模拟结果显示凋落叶元素累积解释量大小顺序为 P (IncMSE = 79.52%) > S (IncMSE = 54.99%) > N (IncMSE = 51.74%) > K (IncMSE = 44.43%) > Mg (IncMSE = 23.97%) > Ca (IncMSE = 20.97%) > C (IncMSE = 9.99%) (图5);同时,随机森林模型反映了生态因子的相对重要性情况,其中凋落叶 C 含量主要受岩石出露率的影响, N 含量主要受Top.PC1和Soil.PC2的影响, P 含量主要受Top.PC1、Shannon多样性指数和Soil.PC2的影响, S 含量主要受Shannon多样性指数和Top.PC1的影响, K 含量主要受Top.PC1和Soil.PC2的影响, Ca 含量主要受Top.PC1和Soil.PC2的影响, Mg 含量主要受Top.PC1、林分密度和Soil.PC2的影响。

此外,以随机森林模拟结果中对凋落叶元素含量解释率最高的影响因子为自变量,凋落叶元素年均含量为因变量进行回归分析的结果表明,凋落叶 C 含量与岩石出露率呈弱负相关($R^2 = 0.07, P = 0.004$) (图6); N 含量与Top.PC1呈显著负相关($R^2 = 0.48, P < 0.001$); P 含量与Top.PC1呈显著负相关($R^2 = 0.67, P < 0.001$); S 含量与Shannon多样性指数呈显著负相关($R^2 = 0.50, P < 0.001$); K 含量与Top.PC1呈显著负相关($R^2 = 0.35, P < 0.001$); Ca 含量与Top.PC1呈显著负相关($R^2 = 0.21, P < 0.001$); Mg 含量与Top.PC1呈显著正相关($R^2 = 0.22, P < 0.001$)。

3 讨论

3.1 凋落叶元素含量的时间动态

植物的生长发育需要多种营养元素在其体内保持足够的含量和稳定的比例^[26—27], C 、 N 、 P 作为植物体内多种物质的组成成分,调节着植物的生长和代谢^[28], S 是构成蛋白质和酶的重要成分^[29], K 在维持细胞稳态

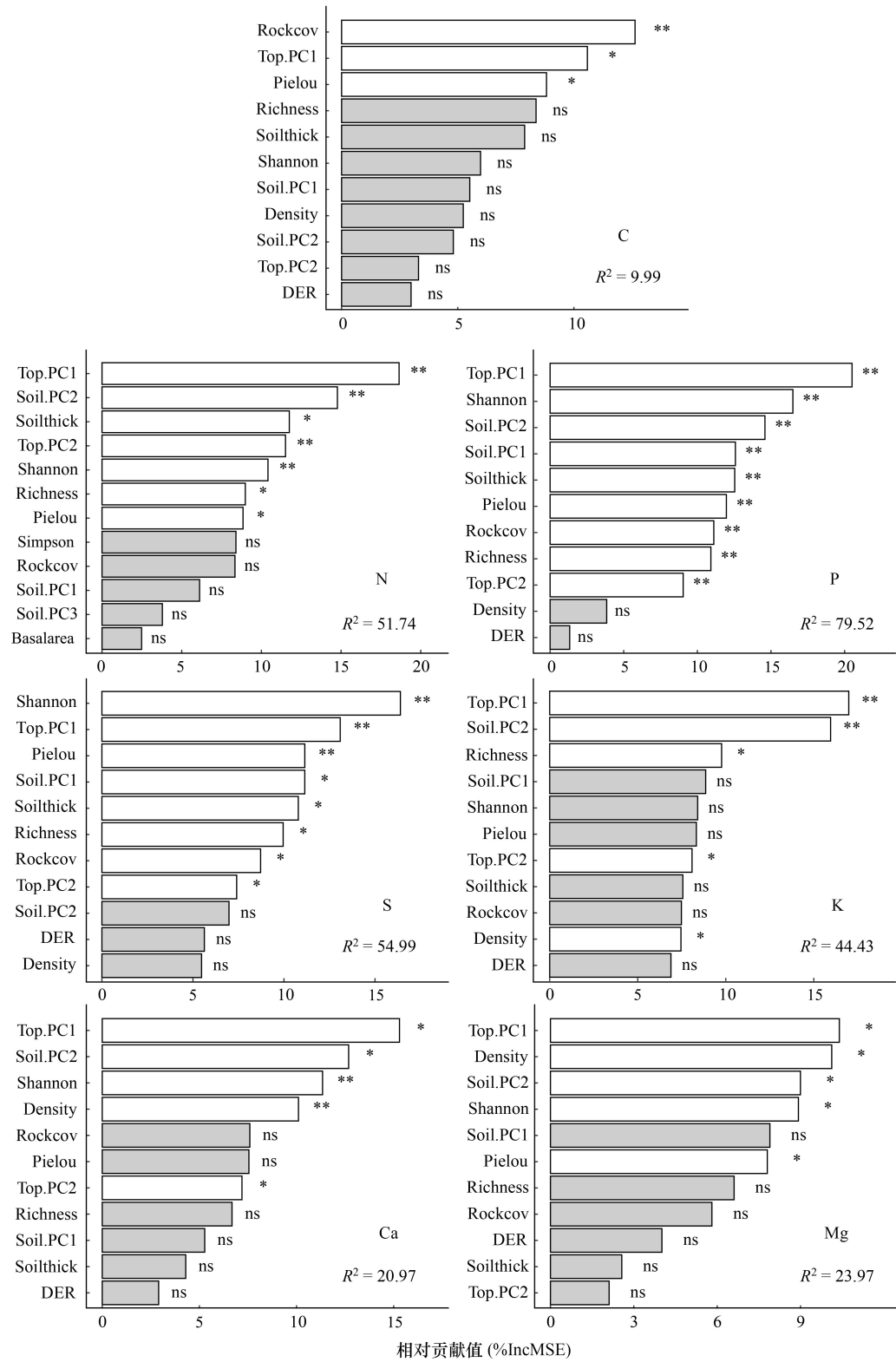


图5 10m 邻域范围内生态因子对凋落叶元素含量的相对重要性

Fig.5 Relative importance of ecological factors on elemental content of apoplastic leaves within a 10m neighborhood
*、** 和 ns 分别代表相关性在 $P<0.05$ 和 $P<0.01$ 水平显著和无显著相关性

平衡有着重要意义^[30],Ca 作为细胞内信号物质参与调节细胞内酶类的活动,Mg 参与植物叶绿素的合成^[31]。本研究中,木论喀斯特常绿落叶阔叶林凋落叶元素年均含量顺序为 $C>Ca>N>Mg>K>S>P$,与西双版纳喀斯特

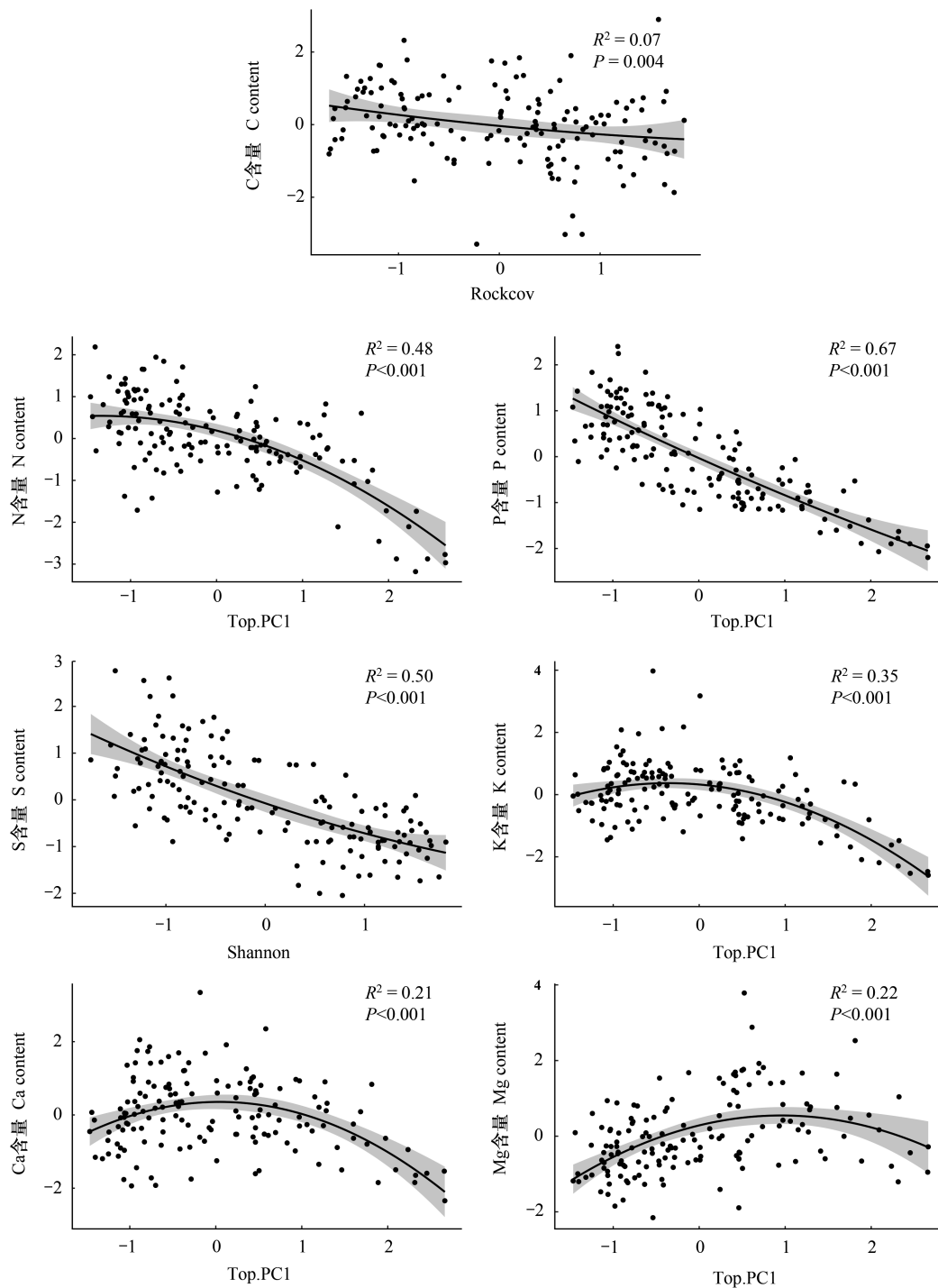


图 6 10m 邻域范围内凋落叶元素含量与主导影响因子的回归分析

Fig.6 Regression analysis of elemental content of apoplastic leaves and dominant factors within 10m neighborhood

图中数据均进行 Z Score 标准化处理;阴影部分代表回归模型拟合线的置信区间

季节性雨林^[32] ($C > Ca > N > K > Mg > S > P$) 和亚热带樟树-马尾松混交林^[11] ($C > N > Ca > Mg > K > S > P$) 等研究结果稍有不同,但与茂兰喀斯特原始林^[17] ($C > Ca > N > Mg > K > P$) 和神农架常绿落叶阔叶林^[29] ($C > Ca > N > Mg > K > P$) 等研究结果一致,呈现高 Ca、Mg,低 P、K 的分布规律,这是因为土壤养分含量会影响植物对养分的利用策略^[33],前人研究发现,喀斯特森林植被演替前期土壤缺 N、后期土壤缺 P 的特征^[34],而喀斯特特殊地质背景

导致其土壤具有 Ca、Mg 供应过量的现象。同时, Vergutz 等^[35]的研究表明植物叶片不同元素营养重吸收效率存在差异, 陆生植物叶片 P、K 元素的营养重吸收量均超过 65%, 而 Ca、Mg 元素的营养重吸收量则均不足 30%。这说明植物会在衰老叶片凋落前会将 P 和 K 元素大量转移至嫩叶或其它器官, 提高养分利用效率以增强其在贫瘠环境中的竞争力, 而叶片内大部分 Ca 和 Mg 元素会随其凋落, 在植物体内保持一定比例以提高在喀斯特恶劣环境下的适应性。另外, 研究区位于雨量充沛的亚热带地区, 土壤中 K 易受雨水淋溶和冲刷而流失^[15], P 则会形成不易被植物根系吸收的难溶性磷酸盐^[36], 也会导致凋落叶中 P、K 含量较低。

本研究结果表明凋落叶 C 含量的月际变化呈双峰型, 在春季 4 月和秋季 10 月出现两个高峰, 与样地内植被该自然年两个叶凋落量高峰出现的时间一致, 这与植被叶片养分含量随物候节律变化有关^[37-38], 也就是说样地内常绿物种凋落叶 C 含量在春季换叶期出现最大值, 而落叶物种凋落叶 C 含量则在秋季落叶时达到峰值。相关研究表明, 常绿物种多为资源保守型, 而落叶物种多为资源获取型, 因此常绿物种凋落叶养分含量通常会低于落叶物种^[8], 但本研究中凋落叶 N 含量在 4—6 月显著高于其他月份, P、S 和 Ca 含量也均在 4 月出现峰值, 显著高于其他月份, 而样地内 4 月凋落量高峰通常是由常绿物种换叶导致, 这说明样地内常绿物种凋落叶 N、P、S 和 Ca 含量高于落叶物种。同时, 相关性结果显示 C、N、P、S、K 和 Ca 含量均与落叶常绿物种重要值比呈负相关, 其中 N、P、S 和 K 含量相关性表现为极显著负相关, 即常绿物种比重越大, 凋落叶 C、N、P、S、K 和 Ca 含量就越高。这是因为样地内常绿物种多生长在立地条件较好的洼地和中下坡, 有利于其积累养分进而可能会改变养分利用策略, 倾向获取更多养分而非储存更多养分^[39], 故会出现常绿物种凋落叶养分含量显著高于落叶物种的现象, 这也说明凋落叶元素含量与植物生活型构成密切相关。凋落叶 K 含量在 5—8 月处于较低水平, 这是因为研究区夏季高温多雨, 凋落物淋溶作用强烈^[16], K 更容易淋失, 而 12—1 月处于干旱的冬季, 凋落物淋溶作用减弱, K 含量相对增加, 也就是说气温和降水也会导致凋落叶元素含量产生变化。

凋落叶元素含量间的相关性分析结果表明, 凋落叶中 C 含量与 K、Ca 和 Mg 含量间表现为显著负相关, 即凋落叶 C 含量越高, K、Ca 和 Mg 含量就越低, 这说明 C 含量高的物种在叶片凋落前可能会通过加强对 K、Ca 和 Mg 元素的再吸收来提高其在喀斯特恶劣环境下的持水和抗钙镁胁迫能力。同样, Mg 含量与除 K、Ca 外其他 4 种元素含量间存在明显拮抗作用, 即凋落叶中 Mg 含量较高会抑制植物对其他元素的吸收和利用, 而 N、P、S、K 和 Ca 这 5 种元素含量间则存在协同作用, 说明植物个体会通过选择性吸收土壤元素以调节叶片元素含量, 从而更好地适应不同生境条件^[36]。

3.2 凋落叶元素含量的空间分布

本研究中, 影响因子在 10m 邻域范围内与凋落叶元素含量的相关性更为显著。其中, 生物因子在两种空间尺度中与凋落叶元素含量的相互关系基本一致, 即物种丰富度、分布格局、生活型构成以及林分密度与大多数养分含量呈显著相关, 这是由于小尺度 (5m×5m—20m×20m) 样地内物种多样性有着相似的空间分布格局^[40], 因此, 在 10m 邻域范围内, 植物凋落叶元素含量对生物因子响应不明显。然而, 地形因子在两种空间尺度中对凋落叶元素含量的影响效果差异明显, 5m 尺度上土层厚度、岩石出露率和凹凸度对凋落叶元素含量几乎无影响, 但是 10m 尺度上元素含量大多与土层厚度显著正相关, 与岩石出露率和干旱度指数显著负相关, 这说明地形因子会在更大的邻域范围内对凋落叶元素含量产生强烈影响。同样, 不同尺度土壤因子对凋落叶元素含量的影响几乎相反, 在 5m 尺度上调落叶元素含量大多与 AK 和 Zn 呈正相关, 与 Fe 和 TP 相关性不显著, 而在 10m 尺度上却大多与 AK 和 Zn 呈负相关, 与 Fe 和 TP 呈显著正相关。本研究还发现, 凋落叶 N、P、S、K 和 Ca 含量与生态因子间相互关系大致相同, 而 Mg 含量作用效应则基本相反, 与前文中 Mg 与 N、P、S 间存在明显拮抗作用的结果一致。

本研究中, 10m×10m 尺度下岩石出露率对凋落叶 C 含量的重要性远高于其他影响因子, 也就是说土壤覆盖越厚的生境中凋落叶 C 含量越高, 这是由于研究区内岩石出露率较低的生境多出现在低海拔洼地和下坡地, 土层较厚、养分较充足但光照资源稀缺, 仅适合少数喜荫物种分布, 物种丰富度较低。小果厚壳桂和香叶树耐荫机制发达^[40]使其在洼地和下坡地中具有相对优势地位, 能够获取丰富的资源供其生长发育, 林分密度

较高,而且作为常绿树种其叶片相对落叶树种需要投资更多 C 元素以构建叶骨架^[41],因此洼地中凋落叶 C 含量高于其他生境。本研究结果显示,凋落叶绝大多数元素的含量均对海拔和坡度有着极其强烈的响应,即随着海拔和坡度升高,凋落叶 N、P、S、K 和 Ca 含量会减少,而 Mg 含量则会增加。海拔和坡度主要是通过改变光照资源和温湿条件来影响物种分布,从而对凋落叶元素含量产生影响^[42-43],海拔较高与坡度较陡的中海拔坡地通常阳光充足、环境干燥,适合植物生长,因此植物光合作用较强,叶片 Mg 含量较高,但坡地土壤养分会受雨水和重力的影响,易流失难积累,而较高的物种丰富度进一步加剧了种间竞争,导致植物仅能吸收较少养分维持生存。样地内的高海拔山顶岩石出露面积大,阳光直射时间长,水分、营养不足,植物难以获取养分而偏向采用资源保守策略,落叶前会加强营养重吸收作用,导致凋落叶元素含量较低。此外,10m 尺度上土壤 Fe 含量也是影响凋落叶元素含量的重要影响因子,随着土壤中 Fe 含量增加,凋落叶 N、P、S、K 和 Ca 含量也会增加。Fe 不仅会通过参与合成叶绿素来提高植物光合作用效率,还在呼吸作用和氧化还原反应等生理过程中发挥了关键作用^[44],然而喀斯特石灰性土壤中植物常存在严重缺 Fe 现象^[45],并且植物养分含量积累与其生长是同步进行的,因此 Fe 含量越高的生境中,植物生长状况就越好,其体内如 N、P、S、K 和 Ca 等营养元素含量也就越高。

4 结论

本研究分析了广西木论喀斯特常绿落叶阔叶林凋落叶养分含量的时空分布特征,结果发现:凋落叶养分含量具有显著的时空异质性,不同月份凋落叶元素含量会在一定范围内波动,主要与植物的营养重吸收、物候期以及生活型有关,气温与降水也是导致凋落叶月均养分含量出现差异的重要因素。相较于 5m 邻域范围,生态因子在更大邻域内(10m×10m)对凋落叶元素含量的影响更为强烈,在 10m 邻域范围内,海拔、坡度和土壤 Fe 含量等因子均会显著影响凋落叶元素含量的空间分布,这是因为喀斯特地区生境高度异质性会导致光、热、水和养分等生长资源在不同微生境中的分配,进而影响群落中物种分布格局。然而,关于气候因子、地形因子、土壤因子和生物因子之间具体的相互作用关系尚不明确,因此今后应深入开展喀斯特森林“植物-凋落物-土壤”系统养分空间变异特征研究,以期全面了解喀斯特森林生态系统养分循环机制及其影响因素。

参考文献(References):

- [1] 范春楠,郭忠玲,郑金萍,李兵,杨保国,岳龙,于洪波.磨盘山天然次生林凋落物数量及动态.生态学报,2014,34(3):633-641.
- [2] Paudel E, Dossa G O, Xu J C, Harrison R D. Litterfall and nutrient return along a disturbance gradient in a tropical montane forest. *Forest Ecology and Management*, 2015, 353: 97-106.
- [3] Cornwell W K, Cornelissen J H C, Amatangelo K, Dorrepaal E, Eviner V T, Godoy O, Hobbie S E, Hoorens B, Kurokawa H, Pérez-Harguindeguy N, Quested H M, Santiago L S, Wardle D A, Wright I J, Aerts R, Allison S D, Van Bodegom P, Brovkin V, Chatain A, Callaghan T V, Díaz S, Garnier E, Gurvich D E, Kazakou E, Klein J A, Read J, Reich P B, Soudzilovskaia N A, Vaieretti M V, Westoby M. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*, 2008, 11(10): 1065-1071.
- [4] Sayer E J, Rodassana C, Sheldrake M, Brechet L M, Ashford O S, Lopez-Sangil L, Kerdraon-Byrne D, Castro B, Turner B L, Wright S J, Tanner E V J. Revisiting nutrient cycling by litterfall-Insights from 15 years of litter manipulation in old-growth lowland tropical forest. *Advances in Ecological Research*. 2020, 62: 173-223.
- [5] Both S, Elias D M O, Kritzer U H, Ostle N J, Johnson D. Land use not litter quality is a stronger driver of decomposition in hyperdiverse tropical forest. *Ecology and Evolution*, 2017, 7(22): 9307-9318.
- [6] Liu F, Chen D A, Deng Y, Lin L X. Species composition and community classification of the 20-ha tropical seasonal rainforest dynamics monitoring plot in the Naban River, Yunnan. *Biodiversity Science*, 2021, 29(1): 10-20.
- [7] 申广荣,项巧巧,陈冬梅,吴裕,刘春江.中国森林凋落量时空分布特征.应用生态学报,2017,28(8):2452-2460.
- [8] 张首和,曾雅雯,何义,陈越,陆嘉辉,刘何铭,徐明杰,王希华.浙江天童国家森林公园常绿阔叶林凋落叶养分含量的时空分布特征.生态学报,2020,40(20):7335-7342.
- [9] Zhu X A, Liu W J, Chen H, Deng Y, Chen C F, Zeng H H. Effects of forest transition on litterfall, standing litter and related nutrient returns: implications for forest management in tropical China. *Geoderma*, 2019, 333: 123-134.
- [10] 秦倩倩,王海燕.森林凋落物养分空间变异及其影响因素.生态学杂志,2020,39(4):1318-1329.
- [11] 李忠文,闫文德,郑威,梁小翠,王光军,朱凡.亚热带樟树-马尾松混交林凋落物量及养分动态特征.生态学报,2013,33(24):7707-7714.
- [12] 宋同清,彭晚霞,杜虎,王克林,曾馥平.中国西南喀斯特石漠化时空演变特征、发生机制与调控对策.生态学报,2014,34(18):5328-5341.

- [13] 文丽, 宋同清, 杜虎, 王克林, 彭晚霞, 曾馥平, 曾昭霞, 何铁光. 中国西南喀斯特植物群落演替特征及驱动机制. 生态学报, 2015, 35(17): 5822-5833.
- [14] 陈洪松, 聂云鹏, 王克林. 岩溶山区水分时空异质性及植物适应机理研究进展. 生态学报, 2013, 33(2): 317-326.
- [15] 曾昭霞, 王克林, 刘孝利, 曾馥平, 宋同清, 彭晚霞, 张浩, 杜虎. 桂西北喀斯特区原生林与次生林鲜叶和凋落叶化学计量特征. 生态学报, 2016, 36(7): 1907-1914.
- [16] 曾昭霞, 王克林, 刘孝利, 曾馥平, 宋同清, 彭晚霞, 张浩, 杜虎. 桂西北喀斯特森林植物-凋落物-土壤生态化学计量特征. 植物生态学报, 2015, 39(7): 682-693.
- [17] 卢晓强, 杨万霞, 丁访军, 丁晖, 吴军, 曹铭昌, 崔鹏, 徐海根. 茂兰喀斯特地区原始林凋落物量动态与养分归还. 生态与农村环境学报, 2014, 30(5): 614-619.
- [18] 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.
- [19] 李雨菲, 郭屹立, 李先琨, 李冬兴, 王斌, 陈婷, 陆芳, 向悟生, 黄甫昭, 刘晟源, 李健星, 文淑均, 陆树华. 桂西南喀斯特季节性雨林凋落叶分解速率和养分含量特征分析. 地球学报, 2022, 43(4): 483-490.
- [20] 曾昭霞, 刘孝利, 王克林, 曾馥平, 宋同清, 宋希娟. 桂西北喀斯特区原生林与次生林凋落物及养分归还特征比较. 生态环境学报, 2010, 19(1): 146-151.
- [21] Su L, Du H, Zeng F P, Peng W X, Rizwan M, Núñez-Delgado A, Zhou Y Y, Song T Q, Wang H. Soil and fine roots ecological stoichiometry in different vegetation restoration stages in a Karst area, southwest China. Journal of Environmental Management, 2019, 252: 109694.
- [22] Du H, Hu F, Zeng F P, Wang K L, Peng W X, Zhang H, Zeng Z X, Zhang F, Song T Q. Spatial distribution of tree species in evergreen-deciduous broadleaf Karst forests in southwest China. Scientific Reports, 2017, 7: 15664.
- [23] Du H, Liu L, Su L, Zeng F P, Wang K L, Peng W X, Zhang H, Song T Q. Seasonal changes and vertical distribution of fine root biomass during vegetation restoration in a Karst area, southwest China. Frontiers in Plant Science, 2019, 9: 2001.
- [24] Kanagaraj R, Wiegand T, Comita L S, Huth A. Tropical tree species assemblages in topographical habitats change in time and with life stage. Journal of Ecology, 2011, 99(6): 1441-1452.
- [25] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [26] Liu C C, Liu Y G, Guo K, Wang S J, Yang Y. Concentrations and resorption patterns of 13 nutrients in different plant functional types in the Karst region of south-western China. Annals of Botany, 2014, 113(5): 873-885.
- [27] Marler T E. Leaf elemental concentrations, stoichiometry, and resorption in Guam's coastal Karst forests. Diversity, 2021, 13(11): 545.
- [28] Vitousek P M, Porder S, Houlton B Z, Chadwick O A. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. Ecological Applications, 2010, 20(1): 5-15.
- [29] 刘璐, 赵常明, 徐文婷, 申国珍, 谢宗强. 神农架常绿落叶阔叶混交林凋落物养分特征. 生态学报, 2019, 39(20): 7611-7620.
- [30] 罗绪强, 张桂玲, 杜雪莲, 王世杰, 杨鸿雁, 黄天志. 茂兰喀斯特森林常见钙生植物叶片元素含量及其化学计量学特征. 生态环境学报, 2014, 23(7): 1121-1129.
- [31] 马志良, 高顺, 杨万勤, 吴福忠. 不同季节亚热带常绿阔叶林 6 个树种凋落叶钙、镁、锰的释放特征. 应用生态学报, 2015, 26(10): 2913-2920.
- [32] Zhu X A, Zou X, Lu E F, Deng Y, Luo Y, Chen H, Liu W J. Litterfall biomass and nutrient cycling in Karst and nearby non-karst forests in tropical China: a 10-year comparison. Science of the Total Environment, 2021, 758: 143619.
- [33] 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.
- [34] 张伟, 王克林, 刘淑娟, 叶莹莹, 潘复静, 何寻阳. 喀斯特峰丛洼地植被演替过程中土壤养分的积累及影响因素. 应用生态学报, 2013, 24(7): 1801-1808.
- [35] Vergutz L, Manzoni S, Porporato A, Novais R F, Jackson R B. Global resorption efficiencies and concentrations of carbon and nutrients in leaves of terrestrial plants. Ecological Monographs, 2012, 82(2): 205-220.
- [36] 蒋裕良. 弄岗喀斯特森林树种元素含量特征及其与生境的联系. [D]. 桂林: 广西师范大学, 2016.
- [37] 袁吉, 黄美玉, 麦淑媛, 吴福忠, 杨万勤, 岳楷, 游成铭, 温娅檬, 蒋龙. 华西雨屏区麻栎人工混交林凋落物水溶性碳、氮、磷含量及化学计量比随物候节律的变化特征. 生态学杂志, 2019, 38(2): 376-383.
- [38] 胡仪, 吴福忠, 吴秋霞, 康自佳, 岳楷, 杨玉盛, 倪祥银. 三个亚热带森林优势种凋落物非结构性碳水化合物含量的季节动态. 生态学报, 2022, 42(5): 1901-1910.
- [39] Wu W T, Zhang Y B, Wang L F, Zhou Y, Chen Y M, He S Q, Zhang J A, Liu Y. Litterfall and element return in an *Abies faxoniana* forest in Tibet: a five-year study. Forests, 2021, 12(11): 1577.
- [40] 胡芳, 曾馥平, 杜虎, 彭晚霞, 张芳, 谭卫宁, 宋同清. 桂西北喀斯特常绿落叶阔叶混交林物种多样性分布格局的尺度效应. 生态学报, 2018, 38(17): 6074-6083.
- [41] Quichimbo P, Jiménez L, Veintimilla D, Potthast K, Tischer A, Günter S, Mosandl R, Hamer U. Nutrient dynamics in an Andean forest region: a case study of exotic and native species plantations in southern Ecuador. New Forests, 2020, 51(2): 313-334.
- [42] 鲁梦珍, 杜虎, 宋同清, 彭晚霞, 刘坤平, 苏樑, 曾馥平. 木论喀斯特常绿落叶阔叶林木本植物萌生特征. 生态学报, 2021, 41(15): 6182-6190.
- [43] Zhou L L, Li S B, Jia Y Y, He K V, He Z M, Wu P F, Ma X Q. Spatiotemporal distribution of canopy litter and nutrient resorption in a chronosequence of different development stages of *Cunninghamia lanceolata* in southeast China. Science of the Total Environment, 2021, 762: 143153.
- [44] 李俊成, 于慧, 杨素欣, 冯献忠. 植物对铁元素吸收的分子调控机制研究进展. 植物生理学报, 2016, 52(6): 835-842.
- [45] 汪明冲, 张新长, 李辉霞, 周红艺, 魏兴琥, 关共凑. 喀斯特石漠化生态恢复过程中土壤质量变化分析——以古周生态恢复重建区为例. 生态环境学报, 2016, 25(6): 947-955.