

神农架常绿落叶阔叶混交林凋落物动态及影响因素

刘璐^{1,2} 赵常明¹ 徐文婷¹ 申国珍¹ 谢宗强^{1,2*}

¹中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; ²中国科学院大学, 北京 100049

摘要 凋落物是陆地生态系统的重要组成部分, 凋落物动态特征可以反映出生态系统的存在状况以及环境对植被的影响作用。为探究北亚热带常绿落叶阔叶混交林凋落物产量及现存量的动态及其影响因素, 该研究观测了神农架地区一处典型植被2009–2015年的凋落物产量及现存量, 据此分析其动态特征及其与气象因素的关系。研究结果表明: 该森林凋落物平均年产量及现存量分别为5.94 t·hm⁻²和10.46 t·hm⁻², 2009至2014年均无明显年际变化趋势, 但在2015年均显著降低, 且当年倒春寒天数显著高于其他年份; 季节动态变化呈现双峰型, 峰值分别出现在3–5月和10月; 凋落物月产量与当月的第1–4个月的月平均气温正相关, 与当月的第8–10个月的月平均气温负相关, 且与当月的第6–7及第10个月的月平均相对湿度负相关; 凋落物产量季节性指数平均值为0.032, 与年平均气温显著正相关。可见, 长时间倒春寒现象会显著影响凋落物年产量及现存量, 月平均气温和相对湿度对凋落物产量季节动态的影响有明显的滞后性, 且年平均气温对北亚热带主要森林类型的凋落物产量季节性指数有显著影响。

关键词 凋落物产量; 凋落物现存量; 滞后性; 季节性指数; 北亚热带

刘璐, 赵常明, 徐文婷, 申国珍, 谢宗强 (2018). 神农架常绿落叶阔叶混交林凋落物动态及影响因素. 植物生态学报, 42, 619–628. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0052

Litter dynamics of evergreen deciduous broad-leaved mixed forests and its influential factors in Shennongjia, China

LIU Lu^{1,2}, ZHAO Chang-Ming¹, XU Wen-Ting¹, SHEN Guo-Zhen¹, and XIE Zong-Qiang^{1,2*}

¹State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; and ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract

Aims Litter is an important component of terrestrial ecosystems. The dynamics of litter can reflect the stage of terrestrial ecosystems and the impact of environment on vegetation. Our objective was to explore the dynamics of litter production and standing crop in evergreen deciduous broad-leaved mixed forests and the underlying factors.

Methods During 2009–2015, we observed the litter production and the standing crop of a typical vegetation at Shennongjia, Hubei Province and analyzed their dynamics and relationships with meteorological factors.

Important findings 1) The results showed that the average annual litter production and standing crop were 5.94 t·hm⁻² and 10.46 t·hm⁻², respectively. Additionally, there was no remarkable inter-annual changing trend between 2009 and 2014, nevertheless a significant lower value appeared in 2015 with much more days of late spring coldness. 2) The seasonal dynamics presented double peaks, in March to May and October separately. 3) The monthly litter production was positively correlated with the monthly average air temperature of the previous 1–4 months, but negatively correlated with that in the 8th, 9th and 10th months before the month. In addition, it was negatively associated with the monthly average relative humidity of the 6th, 7th and 10th months before the month. 4) The average seasonality index of litter production was 0.032, which was strongly positively correlated with the annual average air temperature. We concluded that the phenomenon of long-term late spring coldness will affect annual litter production and standing crop significantly. The monthly average air temperature and relative humidity had significant lag effect on the seasonal dynamics of litter production, and the annual average air temperature had positive influence on the seasonality index of litter production in the major forest types in north sub-tropics.

收稿日期Received: 2018-03-01 接受日期Accepted: 2018-05-12

基金项目: 中国科学院前沿科学重点研究项目(QYZDY-SSW-SMC011)。Supported by the Frontier Science Key Research Project of Chinese Academy of Sciences (QYZDY-SSW-SMC011).

* 通信作者Corresponding author (xie@ibcas.ac.cn)

Key words litter production; litter standing crop; lag effect; seasonality index; north subtropics

Liu L, Zhao CM, Xu WT, Shen GZ, Xie ZQ (2018). Litter dynamics of evergreen deciduous broad-leaved mixed forests and its influential factors in Shennongjia, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 619–628. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0052

凋落物也称枯落物,是指植物地上部分产生并归还到地表的所有有机物质的总称,是连接陆地生态系统地下和地上生态过程的关键媒介(Facelli & Pickett, 1991)。凋落物在维持土壤肥力、促进生态系统正常的物质循环和养分平衡方面起重要作用。森林是全球陆地生态系统的重要组成部分。森林凋落物产量和凋落进程主要受到气候和森林状况的影响,因此森林凋落物时间动态可以反映出森林生态系统的重要过程以及环境对植被的影响作用(郑征等, 2005)。植物凋落时间及凋落物季节动态还会直接影响短时间内的土壤呼吸和碳收支(Janssens & Pilegaard, 2003; DeForest *et al.*, 2009)。

总的来说,凋落物产量的时间动态由多种外部因素以及物种生理特征所决定。长期定位观测发现群落特征是影响凋落物年际动态的主要因素(官丽莉等, 2004; Li *et al.*, 2010; Aguilos *et al.*, 2012)。降水量及温度是影响凋落物季节动态的主要因素(Sanches *et al.*, 2008; 张新平等, 2008; 武启睿等, 2017);但多数研究在模型构建中并没有将与气象相关的时间因素考虑进去,忽视了特定气象因素对凋落物季节动态的滞后影响。因此本研究在季节动态方面主要针对气象因素对森林凋落物动态的滞后影响开展相关研究。

常绿落叶阔叶混交林是我国北亚热带地区最具代表性的植被类型,是结构最复杂、生物多样性最丰富的地带性植被类型,对维护区域生态环境和全球碳平衡等都具有极重要的作用(黄永涛, 2016)。神农架地跨中亚热带和北亚热带,青藏高原的隆起使该区域保存有全球同纬度最为完好的地带性常绿落叶阔叶混交林带,且其优势树种不同于同纬度分布的其他同类型森林(马明哲等, 2017)。神农架常绿落叶阔叶混交林带以壳斗科树种为主,其中落叶树种主要为栎属(*Quercus*)和水青冈属(*Fagus*)等,常绿树种则以青冈属(*Cyclobalanopsis*)、锥栗属(*Castanopsis*)和柯属(*Lithocarpus*)等为主。因此,在神农架地区开展的凋落物动态研究对了解北亚热带典型植被的存在状况及发展趋势有重要意义。

本研究通过对神农架常绿落叶阔叶混交林7年间的凋落物产量及现存量的观测数据的分析,拟解

决以下科学问题:北亚热带地区典型植被常绿落叶阔叶混交林的凋落物动态特征是怎样的?其与气象因素、森林状况之间有怎样的关系?

1 研究方法

1.1 研究地点

研究地点位于湖北省西部神农架南坡,为神农架站常绿落叶阔叶混交林综合观测场土壤生物采样地1号永久性样地,地理位置为31.33° N, 110.49° E,海拔1700 m。该区属于秦巴山地常绿落叶阔叶天然林生态区,年平均气温10.6 °C,年降水量1306–1722 mm。土壤类型为山地黄棕壤, pH值5.77,土层厚度为100 cm,其中0–20 cm为沙壤,颜色褐色;20–50 cm为过渡层,颜色浅黄;50–80 cm为黄胶土,黄色;80 cm以下为白浆岩,灰白色。土壤母质主要为石灰岩和页岩。样地坡度40°,坡向NW 5°。植物群落高达25 m,群落结构由乔木层、灌木层、草本层以及层间植物组成,其中乔木层可分为3个亚层(I、II、III),群落盖度约90%。乔木层中的乔木I亚层主要由米心水青冈(*Fagus engleriana*)、多脉青冈(*Cyclobalanopsis multinervis*)、曼青冈(*Cyclobalanopsis oxyodon*)、湖北鹅耳枥(*Carpinus hupeana*)、枹栎(*Quercus serrata*)和灯台树(*Bothrocaryum controversum*)等乔木树种组成,高度15–25 m,盖度约40%;乔木II层以多种青冈(*Cyclobalanopsis* spp.)、粉白杜鹃(*Rhododendron hypoglaucum*)、巴东栎(*Quercus engleriana*)、四照花(*Cornus kousa* ssp. *Chinensis*)、三桠乌药(*Lindera obtusiloba*)、山白树(*Sinowilsonia henryi*)、多种枫树(*Acer* spp.)、石灰花楸(*Sorbus folgneri*)等组成,高度8–15 m,盖度约60%;乔木III层主要由川钓樟(*Lindera pulcherrima* var. *hemsleyana*)、猫儿刺(*Ilex pernyi*)、宜昌木姜子(*Litsea ichangensis*)、短柱柃(*Eurya brevistyla*)、香叶子(*Lindera fragrans*)以及多种青冈的小树等组成,高度4–6 m,盖度约35%;灌木层主要由箭竹(*Fargesia spathacea*)、箬竹(*Indocalamus tessellatus*)以及乔木的幼树组成,高度1–4 m,盖度约60%;草本层主要由莎草科的多种藎草(*Carex* spp.)、禾本科的野青茅(*Deyeuxia* spp.)和多种蕨类等植物组成,高度0.5 m

左右, 盖度约15%。层间植物包括五月瓜藤(*Holboellia angustifolia*)、多种猕猴桃(*Actinidia* spp.)、多种菝葜(*Smilax* spp.)、多种铁线莲(*Clematis* spp.)等藤本植物, 高度从林下的0.5 m到林冠的20 m不等。枯枝落叶层厚度为5–10 cm。该森林生态系统为成熟林, 正处于顶极演替阶段。样地位于自然保护区的中心地带, 人类活动很少, 影响程度较轻, 较好地保持了自然状态。

1.2 凋落物的收集与整理

主观测场的I级样方面积为100 m × 100 m。在I级样方内, 进一步划分成了100个II级样方(10 m × 10 m), 随机选择13个II级样方, 并在每个样方内选取一个1 m × 1 m的小样方, 在森林地面或离地面一定距离水平放置一个面积为1 m²的方框式收集器, 收集器底部采用尼龙网眼窗纱, 四周用木框固定。自2008年10月至2015年12月, 每月末收回林内收集器中的凋落物, 每框中的凋落物分别收集。将每次回收的凋落物按枝、叶、花果(繁殖器官)、树皮、苔藓地衣、杂物等分开, 在65 °C下烘干至恒质量并称量记录, 将此用于凋落物产量的年际动态及季节动态研究。为避免影响生态系统内物质循环平衡, 收集的样品烘干称质量后如无其他用途则放回样方原位置。自2009年至2015年, 每年7月下旬(植物生长旺期, 凋落物现存量最少)在凋落物收集框邻近地表选择一处1 m × 1 m的样方, 收集其中全部凋落物, 处理方法同上, 将此用于凋落物现存量的年际动态研究。

1.3 气象数据的获取

气象数据来自综合观测场附近的神农架森林生态系统国家野外科学观测研究站2008–2015年观测记录的各项气象指标数据, 包括日平均气温、月平均气温、月最高气温、月最低气温、月降水量、月平均风速、月平均相对湿度、月平均辐射以及月日照时间。

1.4 数据分析

统计分析法主要包括利用主成分分析(PCA)筛选气候变量, 并采用KMO (Kaiser-Meyer-Olkin)检验判断分析结果是否可用(Caritat *et al.*, 2006), KMO范围在0–1之间, KMO > 0.5代表变量之间相关性显著, 主成分分析结果可信。利用向量代数模型计算凋落物季节性指数(Parsons *et al.*, 2014)。计算公式如下:

$$m_x = \frac{1}{12} \sum L_{mon} \cos(30 \times i)$$

$$m_y = \frac{1}{12} \sum L_{mon} \sin(30 \times i)$$

$$m = (m_x, m_y)$$

$$SL = |m|/L$$

其中*i*代表月份-1, L_{mon} 代表当月的凋落物产量, L 代表全年的凋落物产量, SL 代表季节性指数。 SL 衡量的是凋落物产量在一年中不同月份的分配情况, 其范围在0–1之间, 越趋近于0代表凋落物产量在一年中不同月份之间越接近于平均分布, 越趋近于1代表其越接近集中分布于1个月内。凋落物动态变化以及凋落物季节性的影响因素分别采用互相关分析(CCF)以及相关性分析, 显著性水平设为0.05。所有统计分析采用R软件(<http://www.r-project.org>)实现。

2 研究结果

2.1 凋落物产量年际动态

7年监测结果表明, 凋落物总产量平均值为5.94 t·hm⁻²·a⁻¹, 2009–2014年无明显的年际变化趋势, 2015年显著降低(图1)。凋落物各组分含量(t·hm⁻²·a⁻¹)表现为叶(2.56–5.65) > 枝(0.49–1.89) > 繁殖器官(0.08–0.68) > 杂物(0.16–0.36) > 树皮(0.10–0.25) > 苔藓地衣(0.01–0.05), 分别占凋落物总量的71.5%、17.4%、5.1%、3.3%、2.5%和0.3%。叶是凋落物的主要成分, 其年际动态与凋落总量的年际动态一致;

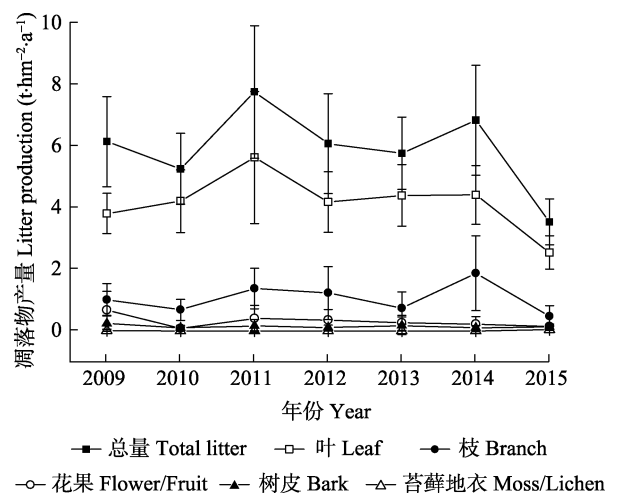


图1 2009–2015年凋落物产量年际动态变化(平均值±标准偏差)。每一个数据点是13个凋落物收集框的年平均。Fig. 1 The dynamics of annual litter production from 2009 to 2015 (mean ± SD). Every point is the average annual value of the mass in 13 litter traps.

枝的凋落量年际动态较为稳定, 仅在2014年产量较高; 繁殖器官、树皮及苔藓地衣无明显变化趋势。

Pearson相关分析结果显示, 凋落物年际总产量及各组分产量与气象因素之间并无明显的相关关系 ($n = 7, p > 0.05$)。凋落叶产量在2015年显著低于其他年份, 同年4月份(即树木生叶期间)发生了长达12天的倒春寒现象, 显著长于其他年份(图2)。

2.2 凋落物产量的季节动态

年内凋落总产量表现为具有一定时间规律的双峰曲线波动(图3), 10月份是明显的凋落高峰期, 仅一个月内的凋落物就占全年凋落物产量的34%; 3–5月为次高峰期, 共占全部凋落物产量的20%。凋落叶产量的年内动态与总量的年内动态基本一致, 表现为双峰曲线波动, 分别在4–5月及10月份出现凋落高峰, 对应的凋落量分别占凋落总量的14%及42%。枝及繁殖器官年内凋落产量无稳定的时间规律。

气象变量之间相关性显著($KMO = 0.71$)。主成分分析结果显示第一主成分与第二主成分共解释了

75.1%的方差(图4)。第一主成了解释了52.1%的方差, 其中温度相关变量与降水量、辐射量以及日照时间具有显著的相关关系, 如月平均气温与月平均辐射之间的相关系数 $r = 0.82 (n = 96, p < 0.001)$; 第二主

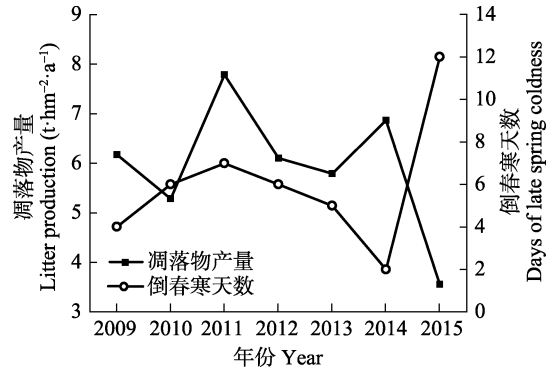


图2 2009–2015年凋落物产量与倒春寒天数的关系。凋落物产量数据点是13个凋落物收集框的年平均均值。
Fig. 2 The relationship of litter production and the number of late spring coldness days from 2009 to 2015. Every point of litter production is the average annual value of the mass in 13 litter traps.

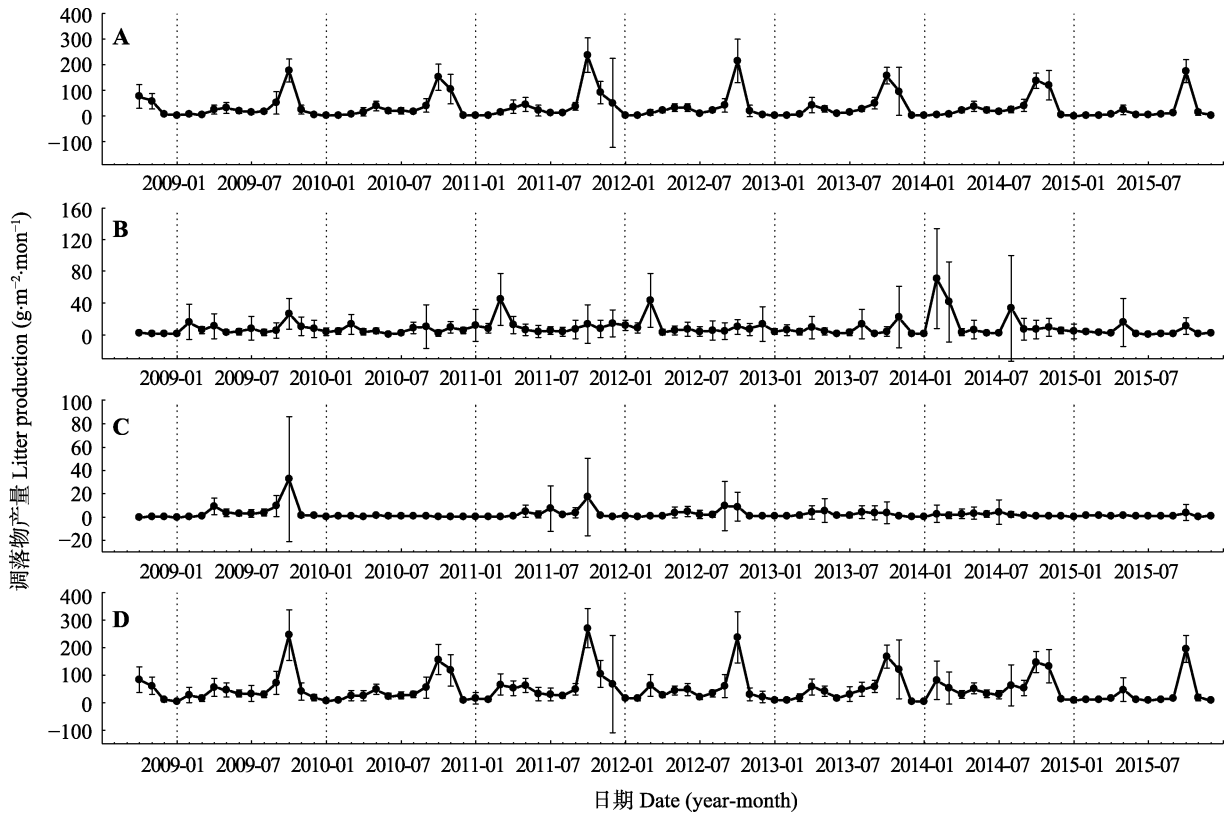


图3 2009–2015年不同组分的凋落物产量的年内动态变化(平均值±标准偏差)。每一个数据点是13个凋落物收集框的月平均值。A、B、C、D分别表示凋落叶、凋落枝、繁殖器官凋落物和总凋落物。
Fig. 3 The intra-annual dynamics of different composition of litter production from 2009 to 2015 (mean ± SD). Every point of litter production is the average monthly value of the mass in 13 litter traps. A, B, C, and D denote leaf litter, twig litter, reproductive organ litter and total litter, respectively.

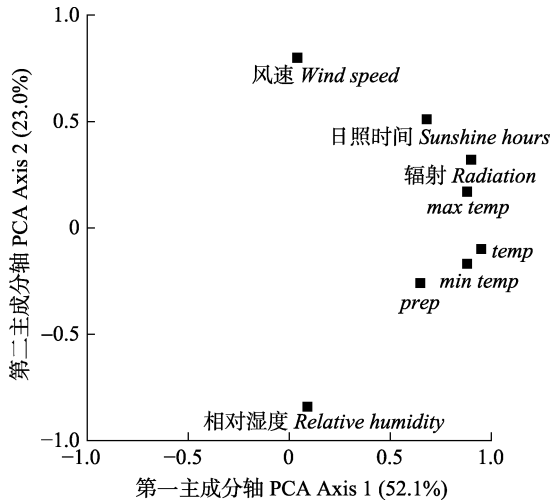


图4 2008–2015年8个气候变量月值的主成分分析结果。每个点的横纵坐标为该变量在主成分轴上的荷载值,百分数表示方差被该主成分轴所解释的部分。“*prep*”表示月降水量,“*temp*”“*max temp*”“*min temp*”分别表示月平均气温、月最高气温及月最低气温。

Fig. 4 Principal component analysis of the monthly values for eight meteorological variables from January 2008 to December 2015. The factor loadings of variables for the first two components are shown (the percentages are the variance explained by each axis). “*prep*” stands for monthly precipitation and “*temp*”, “*max temp*”, “*min temp*” stands for monthly average air temperature, monthly maximum air temperature and monthly minimum air temperature respectively.

成分主要描述了月平均风速与月平均相对湿度两个气象变量的特征,其相关系数 $r = -0.58$ ($n = 96$, $p < 0.001$)。在两个主成分中,主成分与气象变量的系数最大的分别为月平均温度和月平均相对湿度。

凋落物总产量及各组分产量与月平均气温、月平均相对湿度互相关分析显示,凋落物产量明显受到平均气温及平均相对湿度的滞后影响,且平均气温影响更为显著(图5)。凋落物总产量与当月的前第1–4个月的月平均气温正相关,与当月的前第8–10个月的月平均气温负相关;凋落叶产量受温度的滞后影响与凋落总量类似。凋落物总产量与当月的前第6–7及10个月的月平均相对湿度负相关;凋落叶产量受相对湿度的滞后影响与凋落总量相同。

7年的凋落物季节性指数平均值为0.032(图6)。Pearson相关分析表明,凋落物产量季节性指数与年平均温度相关性显著,相关系数 $r = 0.77$ ($n = 7$, $p < 0.05$),而与其他气象要素无显著相关关系($p > 0.05$)。

2.3 凋落物现存量年际动态

7年监测结果显示,凋落物现存量平均值为 $10.46 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$,2009–2014年均保持在 (11.41 ± 0.92)

$\text{t} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 的水平上,2015年显著下降(图7)。凋落物现存量各组分含量大小($\text{t} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)与年产量各组分含量大小存在部分差异,杂物含量显著高于繁殖器官、树皮及苔藓地衣,具体表现为叶(2.34–8.22) > 枝(1.65–3.33) > 杂物(0.62–1.72) > 树皮(0.08–0.79) > 繁殖器官(0.02–0.09) > 苔藓地衣(0.01–0.09)。叶的现存量动态与总量的现存量动态类似,枝及其他组分的凋落物现存量在7年间基本保持稳定。Pearson相关分析表明,凋落物产量与现存量相关性显著,相关系数 $r = 0.35$ ($n = 91$, $p < 0.001$)。

3 讨论

3.1 前期不同阶段的气温影响常绿及落叶树种的出叶落叶物候,进而影响凋落物产量

本研究发现,月平均气温对凋落物产量季节动态的滞后影响显著,这与相关学者的研究结果(Leuzinger *et al.*, 2005; Estiarte & Penuelas, 2015)一致。该森林生态系统由常绿树种和落叶树种混合组成。不同生活型树种表现出具有差异的叶片性状、凋落格局以及物候对策,这都是由生物对森林系统内资源的不同利用方式所致(Devi & Garkoti, 2013)。常绿树种终年保持常绿,没有明显的季相变化,老叶和新叶同存于树上,且老叶的脱落一年四季都在进行,但有两个较为明显的换叶高峰期,分别出现在春季3月下旬到5月上旬以及冬季11、12月份。而落叶树种的落叶期集中在9–11月,在11月底至翌年3月期间为无叶期,树木处于休眠状态。因此常绿和落叶树种叶片凋落对前期温度变化的响应也存在差异。

常绿树种凋落物总产量与当月的前第1–4个月的月平均气温正相关,主要因为生叶期间温度升高会促进叶片生长。常绿阔叶树种在全年中一般有季节性、间断性和持续性的抽枝出叶格局,因此在此森林类型中常绿树种在一年中不同月份基本都存在生叶现象。有研究发现,出叶过程对大部分物种的叶凋落进程有重要影响(李心诚, 2014)。一般认为常绿阔叶林所处生境的土壤较为贫瘠,当植物从土壤中获取的营养无法满足其营养需求时,则会从其他组织中转移储存的营养(Pasche *et al.*, 2002)。叶片是植物重要的营养库,植物会优先从老叶中转移养分促进新生枝叶的生长,养分转移加速了叶片的衰老以及部分老叶的凋亡过程。出叶期间温度较高有利

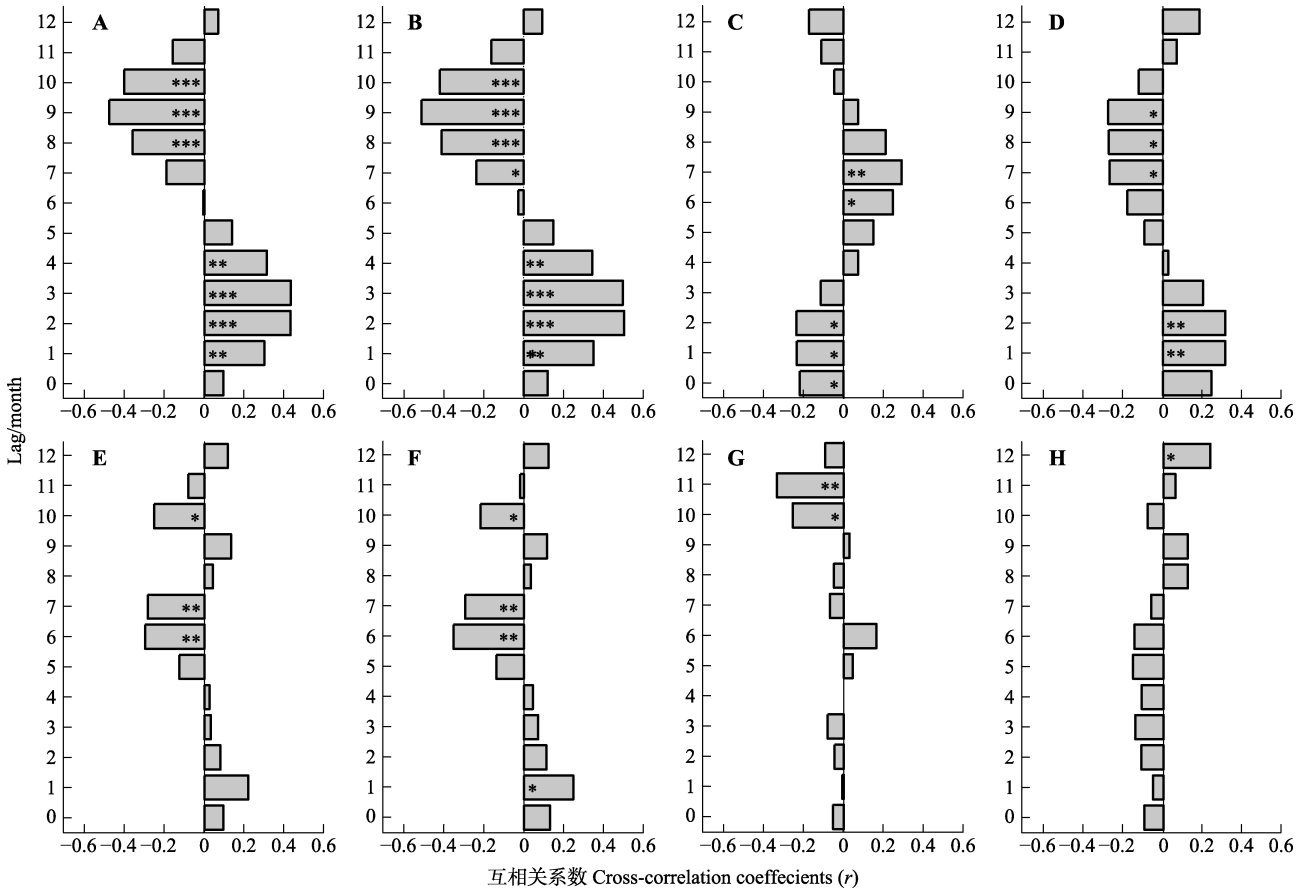


图5 月平均气温与凋落物总产量(A)、凋落物叶产量(B)、凋落物枝产量(C)及凋落物繁殖器官产量(D)的互相关系数和月平均相对湿度与凋落物总产量(E)、凋落物叶产量(F)、凋落物枝产量(G)及凋落物繁殖器官产量(H)的互相关系数。凋落物时间序列落后于月平均气温和月平均相对湿度。n = 87。*, p < 0.05; **, p < 0.01; ***, p < 0.001。

Fig. 5 Cross correlation coefficients for monthly total litter production (A), leaf litter production (B), branch litter production (C) and reproductive organ litter production (D) as a function of monthly average air temperature and cross correlation coefficients for monthly total litter production (E), leaf litter production (F), branch litter production (G) and reproductive organ litter production (H) as a function of monthly average relative humidity. For these analyses, the litter time series was lagged against monthly average air temperature and monthly average relative humidity. n = 87. *, p < 0.05; **, p < 0.01; ***, p < 0.001.

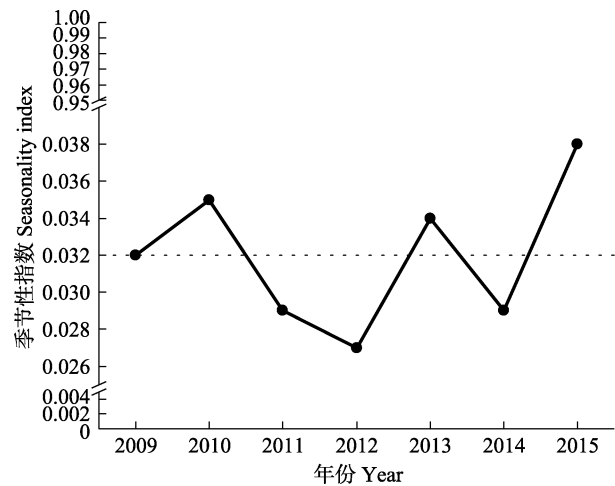


图6 2009–2015年的凋落物产量季节性指数。虚线表示7年凋落物季节性指数的平均值。

Fig. 6 The seasonality index of litter production from 2009 to 2015. The dotted line represents the average value of seasonality index among seven years.

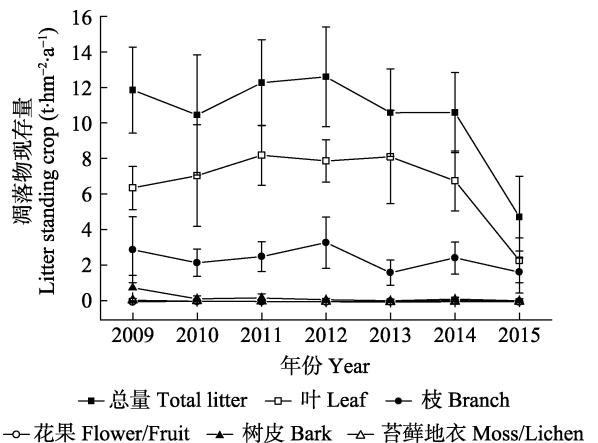


图7 2009–2015年的凋落物现存量年际动态变化(平均值±标准偏差)。每一个数据点是13个凋落物现存量收集框的年平均均值。

Fig. 7 The dynamics of annual litter standing crop from 2009 to 2015 (mean ± SD). Every point is the average annual value of the mass in 13 litter traps.

于新叶的萌发(Devi & Garkoti, 2013)。也有研究发现,多数树种展叶始期受展叶前气温影响显著,且在临近展叶始期的月份,气温影响更显著(许格希等, 2014)。新叶生长加速老叶的衰老及凋落,且植物落叶动态相对于营养生长有时间滞后性(Milla *et al.*, 2007),因此常绿树种生叶期间气温升高会造成后期凋落量增加。

落叶树种凋落物总产量与当月的前第1-4个月的月平均气温正相关,与当月的前第8-10个月的月平均气温负相关,主要因为其出叶与落叶期间对温度变化的响应不同。总体来说,温度升高会延迟叶片衰老(Estiarde & Penuelas, 2015),如Jeong等(2011)对北半球温带植被近30年的卫星观测发现,随着温度升高植物衰老延迟了6.6天。有研究发现,叶寿命与出叶时间和落叶时间显著关联(朱旭斌和孙书存, 2006),因此延长落叶时间可以获得更长的叶寿命,叶寿命的优化会使植物的碳获取最大化(Ackerly, 1999)。因此落叶树种落叶前气温较高可以在一定程度上延缓落叶时间,从而增加后期凋落物产量。而落叶树种集中落叶前第7-10个月正值生叶期间,温度升高使植物出叶期提前。在物种水平上不同个体之间,早出叶的个体落叶较晚(Seiwa, 1999a, 1999b);多个物种的比较研究发现,早出叶的物种,落叶迟于其他物种(Ne'eman, 1993)。因此出叶阶段温度较高会使得落叶时间延迟,从而减少原来落叶时间的凋落量。但目前群落水平上出叶物候与落叶物候的关系尚不清晰,如朱旭斌和孙书存(2006)在南京地区对两处落叶林比较发现出叶时间与落叶时间之间并没有显著关联。因此在群落水平上关于生叶期间温度变化是否会对落叶物候产生影响仍需要进一步探讨。

3.2 夏季的相对湿度影响秋季叶片凋落

树木落叶物候除了受气温的滞后影响外,干旱也对其有重要影响。本研究发现凋落物总产量与当月的前第6-7及10个月的月平均相对湿度负相关。水压是影响热带森林叶片凋落的重要原因(Zhang *et al.*, 2014),当空气湿度较低,叶片内部与外界存在较大的气压差时,植物为了避免过多的水分损失选择使部分叶片凋亡来减少对自身的损害,如Pedersen和Bille-Hansen (1999)发现常绿树种在夏季干旱的年份会产生更多的凋落物,或者发生叶片提前衰老凋落的现象。但在亚热带地区,秋季温度降

低导致叶片凋落,因此夏季干旱对落叶物候的影响可能会被延后,影响后期的凋落物产量(Estiarde & Penuelas, 2015)。也有研究发现,夏季降水量的大小会对秋季的叶片凋落比例(Montserrat-Martí *et al.*, 2009)及落叶时间(Gordo & Sanz, 2010)产生影响。因此在某种程度上,空气相对湿度对后期凋落量的大小存在滞后效应。但是长期的观测实验并没有发现前期月降水量或干旱持续时间与叶片衰老凋落的时间存在明显的相关关系(Estrella & Menzel, 2006)。因此关于相对湿度是否会对植物后期凋落量产生影响以及其内在机制仍需要进一步的研究探讨。

3.3 凋落物产量季节性指数受群落整体落叶性影响且与年平均气温显著相关

该森林的凋落物产量季节性指数较低,原因是此常绿落叶阔叶混交林中落叶树种相对于常绿树种较多。Parsons等(2014)对澳大利亚热带雨林的研究发现,相对于其他变量,森林落叶性对季节性指数的影响最大,如大部分分布在寒冷高地的常绿森林季节性指数较高。这主要是因为落叶或半落叶的树种之间存在不一致的叶片凋落节律,不同凋落节律的树种互相混杂造成了较为丰富的落叶格局(Hyland *et al.*, 2003),使得整体群落水平上叶片凋落节律分布较为一致。而在常绿森林中,叶片凋落节律在不同物种之间更趋于一致,使得其凋落物季节性指数较高。神农架地区典型植被常绿树种与落叶树种的比例大致为1:3(Ge *et al.*, 2015),因此其整体凋落物季节性指数较低。

本研究发现凋落物产量季节性指数与年平均气温显著正相关,而Parsons等(2014)研究发现其与年平均气温显著负相关,这可能是由不同气候带内不同物种的凋落物候对温度的响应不同所致。Chave等(2010)对南美洲81个热带森林研究发现降雨季节性是影响热带森林凋落物产量季节性的主要因素。本研究发现年平均气温对凋落物季节性指数影响显著,这对了解亚热带地区凋落物季节性格局有重要意义。

3.4 凋落物年产量、现存量及其年际动态

该森林生态系统在2009-2015年的凋落物平均年产量为5.94 t·hm⁻²,介于亚热带森林生态系统凋落物产量的范围(3.00-11.00 t·hm⁻²)内。与其他气候带森林类型相比较发现,该森林凋落物平均年产量高于温带主要森林类型的凋落物年产量,低于热带

表1 全球主要气候带森林凋落物产量及现存量

Table 1 The litter production and standing crop of forests in the main climate zones around the world

气候带 Climate zone	森林类型 Forest type	凋落物产量 Litter production ($\text{t}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)	凋落物现存量 Litter standing crop ($\text{t}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)	参考文献 Reference
热带 Tropics	亚马孙半落叶森林 Semideciduous forests in Amazon Basin	8–10.5	5–8	Sanches <i>et al.</i> , 2008
	澳大利亚北部热带雨林 Tropical rain forests in northern Australia	5.44–11.29	3.7–10.94	Parsons <i>et al.</i> , 2014
	中国台湾南部常绿阔叶林 The evergreen broadleaved forest in southern Taiwan, China	6.98–9.13		Liao <i>et al.</i> , 2006
亚热带 Subtropics	巴西巴拉那州半落叶森林 Semideciduous forests in Parana, Brazil	7.17–9.33		Gonçalves Toscan <i>et al.</i> , 2014
	中国鼎湖山常绿阔叶林 The evergreen broadleaved forest in Dinghu Mt., China	6.39–11.04		Guan <i>et al.</i> , 2004
	中国川西亚高山箭竹群落 Subalpine bamboo communities in western Sichuan, China		6.5–46.3	Qi <i>et al.</i> , 2004
	中国神农架常绿落叶阔叶混交林 The evergreen deciduous broadleaved mixed forest in Shennongjia, China	5.94	10.46	本研究 This research
温带 Temperate zone	中国长白山针阔混交林 Coniferous broadleaved mixed forests in Changbai Mountain, China	3.15–5.12		Li <i>et al.</i> , 2010
	中国东北主要森林类型 The main forest types in northeastern China	2.34–4.15		Zhang <i>et al.</i> , 2008
	巴西东南部大西洋沿岸次生林 The secondary Atlantic forest in southeastern Brazil	5.7		Ferreira <i>et al.</i> , 2014
	中国辽宁油松蒙古栎林 The forest of <i>Quercus mongolica</i> and <i>Pinus koraiensis</i> in Liaoning, China		11.13	Cui & Chan, 2008

森林群落整体凋落物年产量(表1)。这说明受纬度影响,不同气候带间水热条件发生变化,进而影响年凋落量(Adame *et al.*, 2013)。与相同气候带内不同森林类型比较也有区别,这说明不同森林类型凋落物产量也存在显著差异(张新平等, 2008)。

凋落物平均年现存量为 $10.46 \text{ t}\cdot\text{hm}^{-2}$,显著低于中国亚热带凋落物现存量平均水平 $28.44 \text{ t}\cdot\text{hm}^{-2}$ (郑路和卢立华, 2012)。凋落物现存量的多少受林龄、林分密度、气候和物候因子影响(逯军峰等, 2007)。在一定时间内,凋落物现存量和林龄基本呈现正相关关系,即随着林龄增大,凋落物现存量增加;当到达一定林龄后,林地内植物种类增多,尤其是阔叶树种类和数量的增多,加快了凋落物分解的速率,此时凋落物现存量开始下降。此样地为处于顶极演替阶段的成熟林,群落结构复杂,人为干扰少,因此可能造成该生态系统养分循环利用率较高,使得其凋落物现存量较低。此外,不同的林分密度和环境条件影响也可能造成该森林凋落物现存量与其他地区存在显著差异。

凋落物产量及现存量的年际动态在2009–2014年无明显变化,而2015年均呈现显著降低,这是因为该森林群落已进入顶极演替阶段,且凋落物产量变化还会受到特定物候期内的气候变化及气候灾害的影响。4月份正值常绿及落叶树种出叶期,甚至某些物种会选择早出叶来保证叶片以较高的光合效率进行碳获取(朱旭斌和孙书存, 2006),而2015年4月长达12天的倒春寒现象使得新生的嫩叶遭受到严重的冻害,从而大幅度减少当年的凋落物产量,进而影响凋落物现存量。

4 结论

本研究分析了神农架常绿落叶阔叶混交林凋落物7年间的动态特征,研究发现:该森林生态系统凋落物产量及现存量前期无明显年际变化趋势,主要与其所处演替阶段有关,而后期4月份发生的较长时间的倒春寒现象会使当年的凋落物产量及现存量显著降低;月平均气温和月平均相对湿度对凋落物产量季节动态的影响有滞后性,且平均气温的影

响更加显著, 这主要因为树木出叶与落叶物候均受前期温度变化的影响; 该森林凋落物产量季节性指数较低, 因为落叶树种相对常绿树种占优势, 且其动态变化主要受年平均气温的影响。

致谢 感谢湖北神农架森林生态系统国家野外科学观测研究站工作人员赵凯明、常超以及习新强在野外监测和室内分析中给予的帮助。

参考文献

- Ackerly D (1999). Self-shading, carbon gain and leaf dynamics: A test of alternative optimality models. *Oecologia*, 119, 300–310.
- Adame MF, Zaldivar-Jimenez A, Teutli C, Caamal JP, Andueza MT, López-Adame H, Cano R, Hernández-Arana HA, Torres-Lara R, Herrera-Silveira JA (2013). Drivers of mangrove litterfall within a karstic region affected by frequent hurricanes. *Biotropica*, 45, 147–154.
- Aguilos MM, Takagi K, Takahashi H, Hasegawa J, Ashiya D, Kotsuka C, Naniwa A, Sakai R, Ito K, Miyoshi C (2012). Enhanced annual litterfall production due to spring solar radiation in cool-temperate mixed forests of northern Hokkaido, Japan. *Journal of Agricultural Meteorology*, 68, 215–224.
- Caritat A, García-Berthou E, Lapeña R, Vilar L (2006). Litter production in a *Quercus suber* forest of Montseny (NE Spain) and its relationship to meteorological conditions. *Annals of Forest Science*, 63, 791–800.
- Chave J, Navarrete D, Almeida S, Álvarez E, Aragão L, Bonal D, Châtelet P, Silva-Espejo JE, Goret JY, von Hildebrand P, Jiménez E, Patiño S, Peñuela MC, Phillips OL, Stevenson P, Malhi Y (2010). Regional and seasonal patterns of litterfall in tropical south America. *Biogeosciences*, 7, 43–55.
- Cui JG, Chan J (2008). Studying litter standing crop of *Quercus mongolica* and *Pinus koraiensis* in west of Liaoning. *Research of Soil and Water Conservation*, 15, 154–155, 158. [崔建国, 饒娟 (2008). 辽西油松蒙古栎林下凋落物现存量及持水能力的研究. 水土保持研究, 15, 154–155, 158.]
- DeForest JL, Chen J, McNulty SG (2009). Leaf litter is an important mediator of soil respiration in an oak-dominated forest. *International Journal of Biometeorology*, 53, 127–134.
- Devi AF, Garkoti S (2013). Variation in evergreen and deciduous species leaf phenology in Assam, India. *Trees*, 27, 985–997.
- Estiarte M, Penuelas J (2015). Alteration of the phenology of leaf senescence and fall in winter deciduous species by climate change: Effects on nutrient proficiency. *Global Change Biology*, 21, 1005–1017.
- Estrella N, Menzel A (2006). Responses of leaf colouring in four deciduous tree species to climate and weather in Germany. *Climate Research*, 32, 253–267.
- Facelli JM, Pickett STA (1991). Plant litter: Its dynamics and effects on plant community structure. *Botanical Review*, 57, 1–32.
- Ferreira ML, Silva JL, Pereira EE, do Nascimento L, Lamas-Ferreira AP (2014). Litter fall production and decomposition in a fragment of secondary Atlantic forest of São Paulo, SP, southeastern Brazil. *Revista Árvore*, 38, 591–600.
- Ge JL, Xiong GM, Wang ZX, Zhang M, Zhao CM, Shen GZ, Xu WT, Xie ZQ (2015). Altered dynamics of broad-leaved tree species in a Chinese subtropical montane mixed forest: The role of an anomalous extreme 2008 ice storm episode. *Ecology and Evolution*, 5, 1484–1493.
- Gonçalves Toscan MA, Temponi LG, Bittencourt Guimarães AT, Cândido Junior JF (2014). Litter production and seed rain in semideciduous forest fragments at different successional stages in the western part of the state of Paraná, Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 28, 392–403.
- Gordo O, Sanz JJ (2010). Impact of climate change on plant phenology in Mediterranean ecosystems. *Global Change Biology*, 16, 1082–1106.
- Guang LL, Zhou GY, Zhang DQ, Liu JX, Zhang QM (2004). Twenty years of litter fall dynamics in subtropical evergreen broad-leaved forests at the Dinghushan forest ecosystem research station. *Acta Phytocologica Sinica*, 28, 449–456. [官丽莉, 周国逸, 张德强, 刘菊秀, 张倩媚 (2004). 鼎湖山亚热带常绿阔叶林凋落物量20年动态研究. 植物生态学报, 28, 449–456.]
- Huang YT (2016). *The Functional Community Structure and Its Dynamics of the Subtropical Evergreen-Deciduous Broad-leaved Mixed Forest in Southwest Hubei of Central China*. PhD dissertation, Chinese Academy of Forestry, Beijing. [黄永涛 (2016). 亚热带常绿阔叶混交林的功能性群落结构及其动态研究. 博士学位论文, 中国林业科学研究院, 北京.]
- Hyland B, Whiffin T, Christophel D, Gray B, Elick R (2003). *Australian Tropical Rain Forest Plants—Trees, Shrubs and Vines*. CSIRO, Melbourne.
- Janssens IA, Pilegaard K (2003). Large seasonal changes in Q_{10} of soil respiration in a beech forest. *Global Change Biology*, 9, 911–918.
- Jeong SJ, Ho CH, Gim HJ, Brown ME (2011). Phenology shifts at start vs. end of growing season in temperate vegetation over the Northern Hemisphere for the period 1982–2008. *Global Change Biology*, 17, 2385–2399.
- Leuzinger S, Zotz G, Asshoff R, Körner C (2005). Responses of deciduous forest trees to severe drought in central Europe. *Tree Physiology*, 25, 641–650.
- Li X, Hu Y, Han S, Liu Y, Zhang Y (2010). Litterfall and litter chemistry change over time in an old-growth temperate forest, northeastern China. *Annals of Forest Science*, 67, 206. DOI: 10.1051/forest/2009099.
- Li XC (2014). *Litterfall Phenology and Patterns of 22 Evergreen Woody Species in Subtropical Evergreen Forest in*

- Tiantong Zhejiang, China. Master degree dissertation, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang. [李心诚 (2014). 浙江天童常绿阔叶林22种常绿木本植物全年落叶物候及其格局. 硕士学位论文, 浙江师范大学, 浙江金华.]
- Liao JH, Wang HH, Tsai CC, Hseu ZY (2006). Litter production, decomposition and nutrient return of uplifted coral reef tropical forest. *Forest Ecology and Management*, 235, 174–185.
- Lu JF, Wang H, Cao J, Yuan HB (2007). Water holding capacity and nutrients of litter layers in a *Pinus tabulaeformis* plantation at different ages in Mount Xiaolong of Gansu. *Journal of Zhejiang Forestry College*, 24, 319–325. [逯军峰, 王辉, 曹靖, 袁宏波 (2007). 不同林龄油松人工林枯枝落叶层持水性及养分含量. 浙江林学院学报, 24, 319–325.]
- Ma MZ, Shen GZ, Xiong GM, Zhao CM, Xu WT, Zhou YB, Xie ZQ (2017). Characteristic and representativeness of the vertical vegetation zonation along the altitudinal gradient in Shennongjia Natural Heritage. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 1127–1139. [马明哲, 申国珍, 熊高明, 赵常明, 徐文婷, 周友兵, 谢宗强 (2017). 神农架自然遗产地植被垂直带谱的特点和代表性. 植物生态学报, 41, 1127–1139.]
- Milla R, Palacio S, Maestro-Martinez M, Montserrat-Marti G (2007). Leaf exchange in a mediterranean shrub: Water, nutrient, non-structural carbohydrate and osmolyte dynamics. *Tree Physiology*, 27, 951–960.
- Montserrat-Marti G, Camarero JJ, Palacio S, Pérez-Rontomé C, Milla R, Albuixech J, Maestro M (2009). Summer-drought constrains the phenology and growth of two coexisting mediterranean oaks with contrasting leaf habit: Implications for their persistence and reproduction. *Trees*, 23, 787–799.
- Ne'eman G (1993). Variation in leaf phenology and habitat in *Quercus thubuensis*, a Mediterranean deciduous tree. *Journal of Ecology*, 81, 627–634.
- Parsons SA, Valdez-Ramirez V, Congdon RA, Williams SE (2014). Contrasting patterns of litterfall seasonality and seasonal changes in litter decomposability in a tropical rainforest region. *Biogeosciences*, 11, 5047–5056.
- Pasche F, Pornon A, Lamaze T (2002). Do mature leaves provide a net source of nitrogen supporting shoot growth in *Rhododendron ferrugineum*? *New Phytologist*, 154, 99–105.
- Pedersen LB, Bille-Hansen J (1999). A comparison of litterfall and element fluxes in even aged Norway spruce, sitka spruce and beech stands in Denmark. *Forest Ecology and Management*, 114, 55–70.
- Qi ZM, Wang KY, Song GY, Yang WQ (2004). Bio-chemical properties of the forest floor in subalpine bamboo communities in western Sichuan. *Acta Ecologica Sinica*, 24, 1230–1236. [齐泽民, 王开运, 宋光煜, 杨万勤 (2004). 川西亚高山箭竹群落枯枝落叶层生物化学特性. 生态学报, 24, 1230–1236.]
- Sanches L, Abido Valentini CM, Pinto Júnior OB, Nogueira JS, Vourlitis GL, Biudes MS, da Silva CJ, Bambi P, Lobo FA (2008). Seasonal and interannual litter dynamics of a tropical semideciduous forest of the southern Amazon Basin, Brazil. *Journal of Geophysical Research-Biogeosciences*, 113, G04007. DOI: 10.1029/2007JG000593.
- Seiwa K (1999a). Changes in leaf phenology are dependent on tree height in *Acer mono*, a deciduous broad-leaved tree. *Annals of Botany*, 83, 355–361.
- Seiwa K (1999b). Ontogenetic changes in leaf phenology of *Ulmus davidiana* var. *Japonica*, a deciduous broad-leaved tree. *Tree Physiology*, 19, 793–797.
- Wu QQ, Wang CK, Zhang QZ (2017). Inter and intra-annual dynamics in litter production for six temperate forests. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 760–769. [武启睿, 王传宽, 张全智 (2017). 6种温带森林凋落量年际及年内动态. 生态学报, 37, 760–769.]
- Xu GX, Luo SX, Guo QS, Pei SX, Shi ZM, Zhu L, Zhu NN (2014). Responses of leaf unfolding and flowering to climate change in 12 tropical evergreen broadleaf tree species in Jianfengling, Hainan Island. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 585–598. [许格希, 罗水兴, 郭泉水, 裴顺祥, 史作民, 朱莉, 朱妮妮 (2014). 海南岛尖峰岭12种热带常绿阔叶乔木展叶期与开花期对气候变化的响应. 植物生态学报, 38, 585–598.]
- Zhang HC, Yuan WP, Dong WJ, Liu SG (2014). Seasonal patterns of litterfall in forest ecosystem worldwide. *Ecological Complexity*, 20, 240–247.
- Zhang XP, Wang XP, Zhu B, Zong ZJ, Peng CH, Fang JY (2008). Litter fall production in relation to environmental factors in northeast China's forests. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 1031–1040. [张新平, 王襄平, 朱彪, 宗占江, 彭长辉, 方精云 (2008). 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, 32, 1031–1040.]
- Zheng L, Lu LH (2012). Standing crop and nutrient characteristics of forest floor litter in China. *Journal of Northwest Forestry University*, 27(1), 63–69. [郑路, 卢立华 (2012). 我国森林地表凋落物现存量及养分特征. 西北林学院学报, 27(1), 63–69.]
- Zheng Z, Li YR, Liu HM, Feng ZL, Gan JM, Kong WJ (2005). Litterfall of tropical rain forests at different altitudes, Xishuangbanna, southwest China. *Acta Phytocologica Sinica*, 29, 18–27. [郑征, 李佑荣, 刘宏茂, 冯志立, 甘建民, 孔维静 (2005). 西双版纳不同海拔热带雨林凋落量变化研究. 植物生态学报, 29, 18–27.]
- Zhu XB, Sun SC (2006). Leaf phenology of woody species in deciduous broad-leaved oak forests in Nanjing area, east China. *Journal of Plant Ecology*, 30, 25–32. [朱旭斌, 孙书存 (2006). 南京地区落叶栎林木本植物叶物候研究. 植物生态学报, 30, 25–32.]

特邀编委: 陈 槐 责任编辑: 李 敏

扫码加入读者圈
听语音, 看问答