

川西亚高山森林林窗对凋落枝早期分解的影响

郭彩虹 杨万勤 吴福忠 徐振锋 岳楷 倪祥银 袁吉 杨帆 谭波*

四川农业大学生态林业研究所, 长江上游林业生态工程四川省重点实验室, 高山森林生态系统定位研究站, 水土保持与荒漠化防治省级重点实验室, 成都 611130; 长江上游生态安全协同创新中心, 成都 611130

摘要 林窗调控的土壤水热环境和分解者群落结构可能深刻影响凋落物分解过程, 已有的研究结果具有不确定性。为了解高海拔森林林窗面积对凋落枝分解的影响, 采用凋落物分解袋法, 于2012–2016年冬季和生长季节, 研究了川西亚高山森林255–290 m² (FG1)、153–176 m² (FG2)、38–46 m² (FG3) 3种面积林窗和林下对岷江冷杉(*Abies faxoniana*)凋落枝质量损失的影响。结果显示: 林窗面积大小显著改变了林窗和林下的雪被厚度、温度和冻融循环频次; 雪被厚度和温度以FG1林窗最高, 林下最低; FG1、FG2、FG3林窗和林下枝条分解4年后的质量残留率分别为59.9%、59.5%、62.1%和55.3%, 分解系数 k 值分别为0.127、0.131、0.120和0.135, 95%分解时间分别为23.6、22.7、25.0和22.2 a; 与林下相比, 林窗显著增加了第一年和第二年生长季节的质量损失速率, 降低了第一年和第四年冬季的枝条质量损失速率; 林窗大小对质量损失速率的影响随分解时期变化差异明显, 质量损失速率在第一年和第三年冬季随林窗面积增大而增大, 在第三年生长季节随林窗面积增大而降低; 枝条质量损失的比率在第一年最高, 随林窗面积增加而增加, 且冬季高于生长季节。综上所述, 林窗环境变化深刻影响亚高山森林凋落枝分解, 但这种影响随林窗面积和分解时间有所差异。

关键词 林窗; 凋落枝; 质量损失; 亚高山森林

郭彩虹, 杨万勤, 吴福忠, 徐振锋, 岳楷, 倪祥银, 袁吉, 杨帆, 谭波 (2018). 川西亚高山森林林窗对凋落枝早期分解的影响. 植物生态学报, 42, 28–37. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0186

Effects of forest gap size on initial decomposition of twig litter in the subalpine forest of western Sichuan, China

GUO Cai-Hong, YANG Wan-Qin, WU Fu-Zhong, XU Zhen-Feng, YUE Kai, NI Xiang-Yin, YUAN Ji, YANG Fan, and TAN Bo*

Institute of Ecology & Forestry, Sichuan Agricultural University, Forestry Ecological Engineering in Upper Reaches of Yangtze River Key Laboratory of Sichuan Province, Alpine Forest Ecosystem Research Station, Soil and Water Conservation and Desertification Control Key Laboratory of Sichuan Province, Chengdu 611130, China; and Collaborative Innovation Center of Ecological Security in the Upper Reaches of Yangtze River, Chengdu 611130, China

Abstract

Aims Existence of forest gaps affects soil moisture, temperature, and decomposer community structure in forest ecosystem; however, it remains largely unknown how the size of gaps affect litter decomposition. The objective of this study was to determine the rate of mass loss of twigs associated with the closed canopy and forest gaps of different sizes in a subalpine forest of western Sichuan, China.

Methods Three forest gaps (FG1: 255–290 m², FG2: 153–176 m²; FG3: 38–46 m²) and three plots under a closed canopy in an alpine fir (*Abies faxoniana*) forest of western Sichuan, China were selected to conduct a litter decomposition experiment. The air-dried samples of *A. faxoniana* twigs were placed in nylon litterbags (size 20 cm × 20 cm, pore size 1.0 mm), and those litterbags were placed on the forest floor of experimental plots. The experiment was carried out for a period of four years from November 2012 to October 2016. Mass loss rates associated with different forest gaps and closed canopy were estimated every six months.

Important findings Our results showed that there were significant differences in the depth of snow cover, the temperature and the frequency of freezing and thawing cycles on the forest floor associated with the three gaps and a closed canopy. The snow depth and the temperature were highest in the FG1 and lowest under the closed canopy. After four years, the remaining mass percentages of twig were 59.9%, 59.5%, 62.1% and 55.3% for the FG1, FG2, FG3 and the closed canopy, respectively. Correspondingly, the decomposition constant (k) was 0.127,

收稿日期Received: 2017-07-12 接受日期Accepted: 2017-12-13

基金项目: 国家自然科学基金(31500509、31570445、31500358、31670526和31622018)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31500509, 31570445, 31500358, 31670526 and 31622018).

* 通信作者Corresponding author (bobotan1984@163.com)

0.131, 0.120 and 0.135, and the time for 95% decomposition was 23.6, 22.7, 25.0 and 22.2 a for the FG1, FG2, FG3 and the closed canopy, respectively. Compared with the closed canopy, the mass loss rates in the forest gaps increased in the growing season for the first year and the second year, but reduced in the winter for the first year and fourth year. The effects of gap sizes on the mass loss rates varied with the decomposing periods. The mass loss rates increased with the increase of the gap size in the winter during the first year and the third year decomposing, and reduced with the increase of gap size in the growing season in the third year. Also, the percentage of mass loss was the highest in the first year and increased with the gap size. The percentage of mass loss in the winter was higher than that in the growing season. In conclusion, the formation of forest gaps profoundly affects the litter decomposition in the subalpine forest of western Sichuan.

Key words forest gap; twig; mass loss; subalpine forest

Guo CH, Yang WQ, Wu FZ, Xu ZF, Yue K, Ni XY, Yuan J, Yang F, Tan B (2018). Effects of forest gap size on initial decomposition of twig litter in the subalpine forest of western Sichuan, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 28–37. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0186

植物凋落物分解是维持森林生态系统碳和养分循环的重要生态学过程, 受到生物与非生物因素的综合影响(Aerts, 1997; Berg & McClaugherty, 2014)。已有的研究表明, 凋落叶约占森林生态系统凋落物年归还总量的70%, 凋落枝约占26% (Berg & McClaugherty, 2014)。现有的研究大多关注凋落叶分解过程, 分解模型也大多基于凋落叶开展, 对凋落枝的认识较少(Parton *et al.*, 2007; Adair *et al.*, 2008)。Cha等(2017)通过40个月的分解实验发现, 6种温带落叶树种的凋落物枝条质量均损失了75%以上, 且夏季凋落叶和凋落枝具有最大的分解速率(Gosz *et al.*, 1973)。Shorohova和Kapitsa (2016)对欧洲北方针叶林粗木质残体的研究表明, 凋落枝比凋落叶具有更长的分解周期, 分解速率(k)与树种密切相关。因此, 在森林生态系统的凋落物养分释放方面, 凋落枝会比凋落叶缓慢。

林窗干扰是高山森林生态系统物质循环和群落更新的重要形式(McCarthy, 2001; 吴庆贵等, 2013), 可能通过两方面的机制影响高山森林凋落物的分解过程: (1)形成不同于林下的微环境条件及土壤生物群落结构(McCarthy, 2001; 管云云等, 2016); (2)直接增加了降水对地表凋落物的淋洗作用, 加速了凋落物的质量损失和养分释放(Zhang & Zak, 1995; Prescott *et al.*, 2003)。例如, Arunachalam和Arunachalam (2000)在亚热带湿润森林的研究指出, 上层林冠疏开增加了土壤温度和湿度, 林下微环境的改变进一步提高了土壤微生物生物量碳含量和雨季的真菌群落数量; He等(2015, 2016)在高山森林的研究发现, 林窗对冬季雪被环境的改变增加了凋落物木质素和纤维素的降解以及微生物生物量。同时, 林

窗面积大小驱动的水热变化会对高山森林凋落物分解施加强烈影响(Baptist *et al.*, 2010; Zhu *et al.*, 2015; He *et al.*, 2016)。相比于郁闭林下, 在冬季期间, 林窗内积雪的隔热保温作用能使土壤微生物维持相对较高的活性(Baptist *et al.*, 2010; Christenson *et al.*, 2010), 林窗可能促进冬季凋落物分解, 且不同大小的林窗对雪被厚度和冻融循环格局的改变也可能不同程度地作用于凋落物分解(Aerts, 2006; Wu *et al.*, 2014); 在生长季节, 林窗内相对更高的光照强度和光辐射效率可导致地表温度升高, 水分蒸发增加以及降雨淋洗增强(Denslow *et al.*, 1998; Varhola *et al.*, 2010; Devi *et al.*, 2012), 林窗可能抑制或促进生长季节凋落物的分解。然而, 迄今为止有关林窗及其面积变化对凋落物分解的研究结论仍不甚清晰。例如, Prescott等(2000)研究发现, 随着林窗面积增大, 淋溶和光降解作用增大, 促进了凋落物的分解; 相反, Zhang和Zak (1995)研究认为, 具有更高温湿度条件的林下(或小林窗)的凋落物损失率比大林窗更高; Denslow等(1998)研究表明, 林窗大小对凋落物分解无显著影响。值得注意的是, 这些研究结论大多基于凋落叶分解实验得出, 有关林窗大小对凋落枝分解的影响尚不清楚, 这限制了对高山森林物质循环过程的全面认识。

位于青藏高原东缘的川西亚高山森林在调节区域气候、涵养水源、保育生物多样性等方面具有十分重要的作用(刘庆和吴彦, 2002; 吴庆贵等, 2016)。该区森林冬季具有明显的季节性雪被和土壤冻融过程(Wu *et al.*, 2010), 森林群落的自然更新以林窗更新为主(刘庆和吴彦, 2002; 吴庆贵等, 2013), 是研究亚高山林窗对凋落物分解影响的天然实验平台。

前期研究表明,林窗位置和大小对川西亚高山森林冬季和生长季节凋落叶质量损失、元素释放以及腐殖化过程产生显著作用(Wu *et al.*, 2014; He *et al.*, 2015, 2016)。同时,亚高山森林每年有 $371.28\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 凋落物以枝条的形式归还到地表(Fu *et al.*, 2017)。凋落枝普遍具有比凋落叶更高的碳和难降解组分含量(如木质素),其分解特征及其对林窗面积变化的响应可能不同于凋落叶。然而,关于该区森林凋落枝分解特征及其对林窗变化响应的研究未见报道。因此,我们以川西亚高山/高山地区普遍分布的岷江冷杉(*Abies faxoniana*)凋落枝为对象,研究林窗大小对岷江冷杉凋落枝质量损失的影响。我们假设:(1)冬季是亚高山森林凋落枝分解的重要时期,冬季凋落枝质量损失随林窗面积增大而增加;(2)林窗中的亚高山森林凋落枝质量损失过程随林窗面积和分解持续时间具有变异性。研究结果可为全面地认识川西亚高山森林物质循环过程提供参考。

1 材料和方法

1.1 研究区域与样地概况

研究区域位于四川省阿坝藏族羌族自治州理县的四川农业大学高山森林生态系统定位研究站(102.88° – 102.95° E, 31.23° – 31.32° N, 海拔 $2\,458$ – $4\,619\text{ m}$)。研究站坐落于米亚罗自然保护区,地处青藏高原东缘与四川盆地的过渡带,区域内年平均气温 2 – $4\text{ }^{\circ}\text{C}$,最高气温 $23.7\text{ }^{\circ}\text{C}$,最低气温 $-18.1\text{ }^{\circ}\text{C}$,年降水量约 850 mm ,季节性冻融期长达 5 – 6 个月(吴庆贵等, 2013)。森林植被随海拔由低到高依次为针阔混交林、高寒针叶林、高山灌丛和草甸,乔木树种主要有岷江冷杉、红桦(*Betula*

albo-sinensis)、方枝柏(*Sabina saltuaria*)、粗枝云杉(*Picea asperata*)和四川红杉(*Larix mastersiana*)等,林下灌木以康定柳(*Salix paraplesia*)、箭竹(*Fargesia spathacea*)、三颗针(*Berberis julianae*)、红毛花楸(*Sorbus rufopilosa*)、沙棘(*Hippophae rhamnoides*)等为主,草本以蟹甲草(*Cacalia* spp.)、冷蕨(*Cystopteris montana*)、藁草属(*Carex*)和莎草属(*Cyperus*)等为主(吴庆贵等, 2016)。土壤为发育在灰岩、页岩、板岩的棕壤和暗棕壤,土壤有机层厚度约为 12.5 cm , pH值约为 6.5 。

1.2 实验设计和样品处理

在高山森林生态系统定位研究站建立的 1 hm^2 岷江冷杉原始林样地(坡向NE 38° , 坡度 24°)进行分解实验,海拔 $3\,598\text{ m}$ 。林窗设置均指扩展林窗,其边缘以边界木树干基部为准(Schliemann & Bockheim, 2011),计算四周边界木围成的近似椭圆的面积作为扩展林窗的面积。前期调查发现,该区域内最大的林窗面积约为 280 m^2 (吴庆贵等, 2013),基于调查结果,本实验选取的3种林窗面积大小分别为 255 – 290 m^2 (FG1)、 153 – 176 m^2 (FG2)和 38 – 46 m^2 (FG3)。同时,在岷江冷杉郁闭林下(CC)设置3个 $10\text{ m}\times 10\text{ m}$ 的样方作为对照。林窗调查于2012年生长季节进行,林窗的基本特征见表1。

2012年5–9月,采集岷江冷杉地表新鲜凋落枝(直径为 0.5 – 1.5 cm), $45\text{ }^{\circ}\text{C}$ 烘干,统一剪切为 5 cm 长度,混匀后分装于大小为 $20\text{ cm}\times 20\text{ cm}$ 、孔径为 1.0 mm 的尼龙网凋落物袋中,每袋 10 g 备用。凋落枝初始质量见表2。

2012年11月将制备的分解袋埋设于样地,分解实验为期4年,共埋设960个分解袋,每次取样 $(10)\times$

表1 川西亚高山森林林窗基本性质

Table 1 Basic characteristics of forest gaps in the subalpine forest of western Sichuan

林窗类型 Gap type	林窗面积(m^2) Area of gap	林窗形成木 Species of gap maker	林窗边界木 Species of gap border	林窗形成方式 Causes of gap
FG1	255–290	岷江冷杉, 高度以 20 – 30 m 为主, 胸径以 40 – 70 cm 居多	岷江冷杉、红桦, 高度以 20 – 30 m 为主, 胸径以 40 – 60 cm 居多	折断, 枯立
FG2	153–176	<i>Abies faxoniana</i> with height and diameter at breast height ranging between 20 and 30 m and between 40 and 70 cm , respectively	<i>Abies faxoniana</i> and <i>Betula albo-sinensis</i> with height and diameter at breast height ranging between 20 and 30 m and between 40 and 60 cm , respectively	Breakage at trunk, standing death
FG3	38–46			

引自吴庆贵等(2013, 2016).

Quoted from Wu *et al.*, 2013, 2016.

表2 岷江冷杉凋落枝初始质量特征(平均值 \pm 标准误差, $n=5$)

Table 2 Initial quality in twig litter of *Abies faxoniana* (mean \pm SE, $n=5$)

有机碳($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$) Organic carbon (C)	总氮($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$) Total nitrogen (N)	总磷($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$) Total phosphorus (P)	木质素(%) Lignin	纤维素(%) Cellulose	碳:氮 C:N	碳:磷 C:P	氮:磷 N:P	木质素:氮 Lignin:N
441.8 ± 10.7	8.11 ± 0.20	0.7 ± 0.1	32.4 ± 1.7	23.8 ± 1.2	54.4 ± 0.9	657.4 ± 21.4	12.1 ± 0.4	41.7 ± 0.8

林窗(4) × 重复(3) × 8次。于分解袋埋设后的6个月间隔周期回收分解袋, 每一间隔代表冬季或者生长季节分解变化特征, 具体时间为2013年4月24日(第1年冬季, 1W)、2013年11月13日(第1年生长季, 1GS)、2014年4月24日(第2年冬季, 2W)、2014年10月29日(第2年生长季, 2GS)、2015年4月23日(第3年冬季, 3W)、2015年11月2日(第3年生长季, 3GS)、2016年4月25日(第4年冬季, 4W)、2016年10月30日(第4年生长季, 4GS)。采样时, 随机从每个林窗内采集岷江冷杉枝条分解袋各10袋, 小心去除泥土杂物及新生根系, 置于有冰袋的保鲜盒中24 h内运回实验室, 放入4 °C冰箱保存备用。采用纽扣式温度记录器DS1923-F5# (Maxim/Dallas Semiconductor, Sunnyvale, USA)连续监测各林窗下凋落袋下方地表温度, 设定每2 h记录一次温度数据, 每3个月下载一次数据。每年冬季采用钢尺测量林窗及林下雪被厚度, 具体时间为: 2012年11和12月, 2013、2014和2015年3、4、11和12月, 2016年3、4和11月。

将采集的样品分为两部分。一部分(4袋)用于枝条持水能力测定, 具体方法为: 将烘干至恒质量的凋落物称量, 然后装入凋落袋中, 浸入清水中24 h, 水面高度以浸过凋落袋, 凋落袋不露出水面为度, 将内装凋落物的凋落袋从清水中取出并悬挂在空中静置约5 min, 当无水滴滴下时立刻称量, 最后将袋中的凋落物烘干(65 °C)称量, 计算最大持水率(陈百灵等, 2015)。将24 h的持水率作为其最大持水率; 剩余部分(6袋) 65 °C烘干至恒质量后, 用于计算质量损失和测定元素含量。

1.3 数据处理与统计方法

在温度监测的任何时段, 将凋落袋下方地表温度低于0 °C持续至少3 h, 随后回升到0 °C至少持续3 h (或高于0 °C持续至少3 h, 随后跌至0 °C以下持续至少3 h) 的温度动态过程记作一次冻融循环(Konestabo *et al.*, 2007)。

最大持水率 = $[(24 \text{ h湿质量} - \text{干质量}) / \text{干质量}] \times 100\%$

凋落物分解指数模型为: $y = ae^{-kt}$

式中 y 为凋落物的月残留率(%), a 为拟合参数, e 为自然对数底, t 为分解时间(月), k 为凋落物分解系数($\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$) (Olson, 1963)。

分解时间: 半分解时间($T_{50\%}$)、95%分解时间($T_{95\%}$)计算式:

50%分解时间 = $-\ln(1-0.50)/k$ (吴庆贵等, 2016)

95%分解时间 = $-\ln(1-0.95)/k$

质量损失率和质量损失速率(Baptist *et al.*, 2010; 吴庆贵等, 2016)按如下公式计算:

凋落物质量损失率: $L_t (\%) = (M_0 - M_t) / M_0 \times 100\%$

每30天质量损失速率: $V_t (\%) = L_t (\%) / DAt \times 30$

凋落物质量损失4年时间各阶段所占比例(何伟等, 2013): $P (\%) = (M_{t-1} - M_t) / (M_0 - M_T) \times 100\%$

式中: M_t 为 t 时刻凋落叶干质量(g), M_0 为初始干质量(g), $(M_{t-1} - M_t)$ 为相邻采样时间凋落叶残留量差($t = 1, 2, 3 \cdots 8$), DAt 为相邻采样时间间隔天数, M_T 为最后一次采样凋落物袋内凋落物残留量。

重复测量方差分析和最小显著差异法(LSD)比较检验不同面积林窗和林下环境特征(雪被、温度和冻融循环)、持水能力、质量损失速率的差异。比较不同面积林窗和林下质量残留率的差异, 采用指数回归分析拟合凋落枝质量损失与分解时间的关系。以上分析通过SPSS 22.0 (IBM SPSS Statistics, Chicago, USA)软件包完成, 指数拟合在Origin Pro9.0 (OriginLab, Northampton, USA)中进行。

2 结果

2.1 环境特征

从图1可见, 亚高山森林不同面积林窗和林下具有明显的雪被过程。整个研究期间, 雪被深度呈现随林窗面积减小逐渐降低的变化趋势, FG1、FG2、FG3和CC 4年雪被厚度分别为36.3–48.7、15.7–22.7、10.7–20.5和0–0.6 cm, 且林窗显著影响($F = 14.41, p < 0.001$)岷江冷杉枝条分解过程中的积雪深度。

整个研究期间, 岷江冷杉枝条分解过程的地表平均温度和冻融循环频次随林窗面积大小和季节变化表现出明显的动态变化特征(图2)。FG1在冬季和生长季节均具有更高的地表平均温度, 冬季和生长季节地表平均温度分别为-0.6–0.9 °C和8.8–9.8 °C, 且显著高于FG3和林下($F = 40.78, p < 0.001$), 而FG3与CC凋落枝的地表平均温度差异不显著($F = 4.232, p = 0.052$), 冬季和生长季节地表平均温度为-0.6–0.9 °C和7.0–7.8 °C (图2A)。冬季的冻融循环频次高于生长季节, 林窗并未显著影响($F = 2.36, p > 0.102$)枝条分解过程中的冻融循环频次, 各林窗

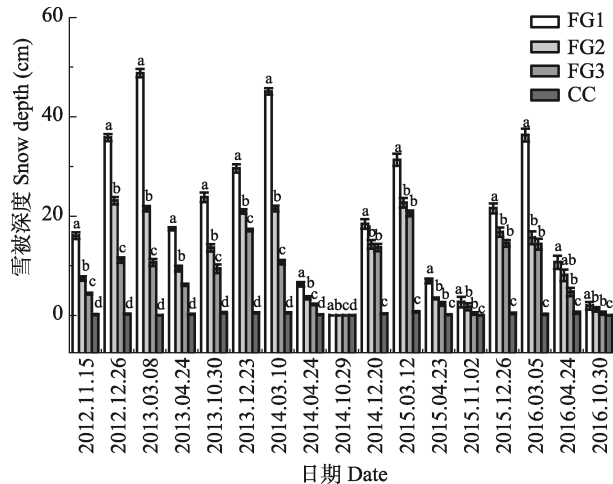


图1 川西亚高山森林不同面积林窗和郁闭林下的雪被厚度(平均值±标准误差)。不同小写字母代表林窗间差异显著。FG1, 255–290 m²; FG2, 153–176 m²; FG3, 38–46 m²; CC, 郁闭林下。

Fig. 1 Snow depths associated with the forest gaps and the closed canopy in the subalpine forest of Western Sichuan (mean ± SE). Different lowercase letters indicate significant differences among the three forest gaps and the closed canopy. FG1, 255–290 m²; FG2, 153–176 m²; FG3, 38–46 m²; CC, closed canopy.

第1和第3年冬季冻融循环频次变化规律表现为FG2 > FG3 > FG1, 第2和第4年冬季融循环频次变化规律表现为随着林窗面积的增加而减少(图2B)。

2.2 持水能力

由图3可见, 林窗和林下岷江冷杉枝条的持水能力在整个研究期间表现出先降低后升高, 且冬季和生长季节各林窗中枝条的持水能力变化显著($F = 3.805$, $p = 0.007$)。在第1年冬季, FG2枝条的持水能力最大(46.8%), CC最小(36.2%), 而FG1枝条的持水能力在第1年生长季节最高(42.6%), FG3最低(25.3%)。林窗和林下枝条的持水能力随分解的进行逐渐增高, 枝条的持水能力到分解的第4年均达到了100%以上, 且林下枝条的持水能力显著高于林窗。

2.3 质量残留率

经过4年的分解, FG1、FG2、FG3和CC的岷江冷杉枝条质量残留率分别为59.9%、59.5%、62.1%、55.3%(图4)。冬季总累积质量损失量(17.1%–28.2%)高于生长季节总累积质量损失量(16.6%–20.1%), 冬季总累积质量损失量以林下最高(28.2%)、FG3最低(17.1%), 生长季节总累积质量损失量以FG2最大(20.1%)、FG1最小(16.6%)。凋落物分解指数模型拟合显示, 分解系数 k 值表现为CC (0.135) > FG2 (0.131) > FG1 (0.127) > FG3 (0.120), FG1、FG2、FG3和CC岷江冷杉枝条半分解时间分别需要5.5、5.3、5.8和5.1 a, 95%分解时间分别为23.6、22.7、25.0和

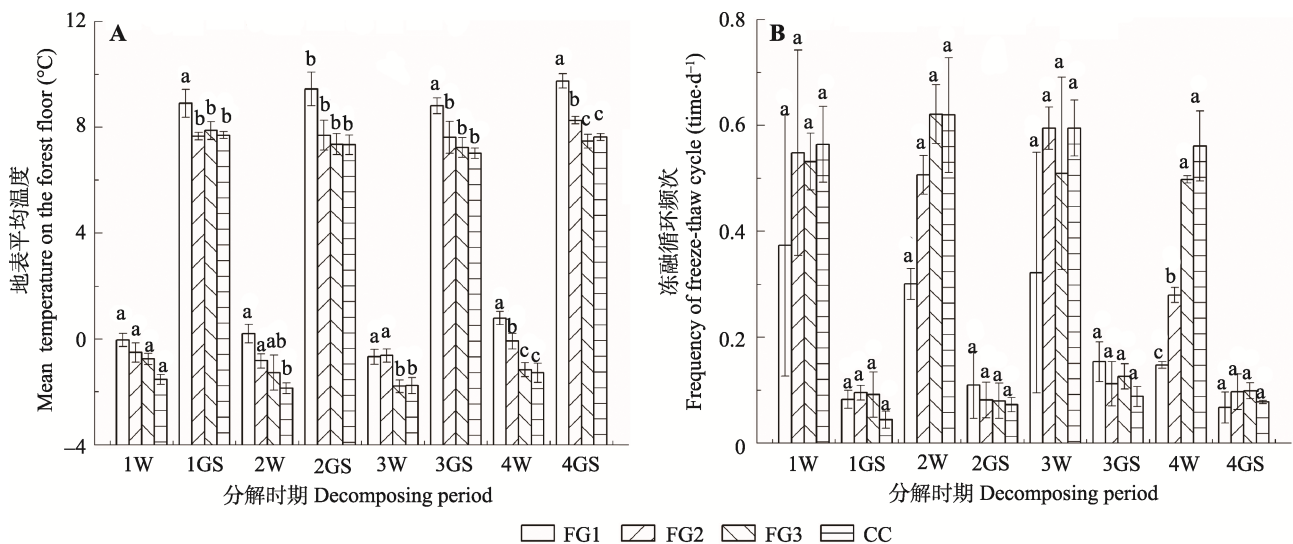


图2 川西亚高山森林不同面积林窗和郁闭林下地表平均温度和冻融循环频次(平均值±标准误差)。不同小写字母代表林窗间差异显著。FG1, 255–290 m²; FG2, 153–176 m²; FG3, 38–46 m²; CC, 郁闭林下。1W, 第1年冬季; 1GS, 第1年生长季节; 2W, 第2年冬季; 2GS, 第2年生长季节; 3W, 第3年冬季; 3GS, 第3年生长季节; 4W, 第4年冬季; 4GS, 第4年生长季节。

Fig. 2 Mean surface temperature and frequency of freeze-thaw cycles in the litterbag associated with the forest gaps and the closed canopy in the subalpine forest of Western Sichuan (mean ± SE). Different lowercase letters indicate significant differences among the three forest gaps and the closed canopy. FG1, 255–290 m²; FG2, 153–176 m²; FG3, 38–46 m²; CC, closed canopy. 1W, the first winter; 1GS, the first growing season; 2W, the second winter; 2GS, the second growing season; 3W, the third winter; 3GS, the third growing season; 4W, the fourth winter; 4GS, the fourth growing season.

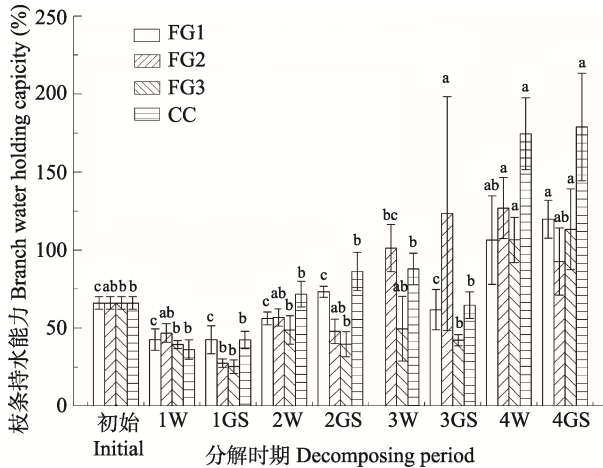


图3 川西亚高山森林不同面积林窗和郁闭林下调落枝持水能力(平均值±标准误差)。不同小写字母代表林窗间差异显著。FG1, 255–290 m²; FG2, 153–176 m²; FG3, 38–46 m²; CC, 郁闭林下。1W, 第1年冬季; 1GS, 第1年生长季节; 2W, 第2年冬季; 2GS, 第2年生长季节; 3W, 第3年冬季; 3GS, 第3年生长季节; 4W, 第4年冬季; 4GS, 第4年生长季节。

Fig. 3 Water holding capacity of twig litter associated with the forest gaps and the closed canopy in the subalpine forest of Western Sichuan (mean ± SE). Different lowercase letters indicate significant differences among the three forest gaps and the closed canopy. FG1, 255–290 m²; FG2, 153–176 m²; FG3, 38–46 m²; CC, closed canopy. 1W, the first winter; 1GS, the first growing season; 2W, the second winter; 2GS, the second growing season; 3W, the third winter; 3GS, the third growing season; 4W, the fourth winter; 4GS, the fourth growing season.

22.2 a (表3)。与林下相比, 林窗并未显著增加($F = 0.601$, $p = 0.615$)岷江冷杉枝条质量损失量, 而FG2在3种面积的林窗中具有更大的质量损失量。

2.4 质量损失速率

整个研究期间, 林窗和林下岷江冷杉枝条质量损失速率随分解过程总体呈现降低的趋势(图5), FG1质量损失速率以第1年冬季最高(2.5%), 第3年生长季节最低(-0.2%), FG2和FG3则以第1年生长季节最高(分别为2.4%和2.2%), 第4年生长季节最低(均为0.3%)。与林下相比, 林窗显著增加了第1年和

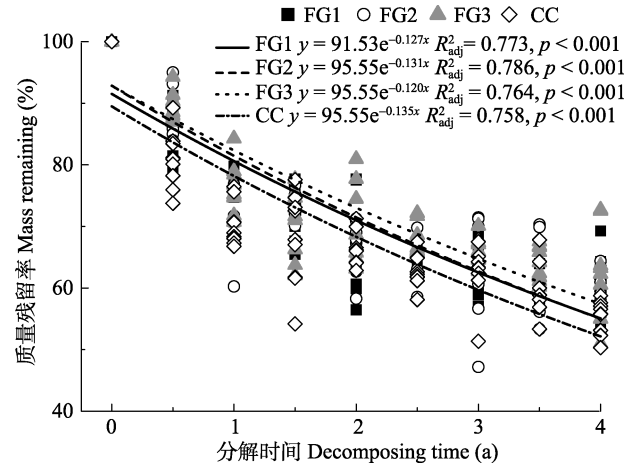


图4 川西亚高山森林不同面积林窗和郁闭林下调落枝质量残留率。不同小写字母代表林窗间差异显著。FG1, 255–290 m²; FG2, 153–176 m²; FG3, 38–46 m²; CC, 郁闭林下。 R^2_{adj} , 调整决定系数。

Fig. 4 Mass remaining of twig litter associated with the forest gaps and the closed canopy in the subalpine forest of Western Sichuan. Different lowercase letters indicate significant differences among the three forest gaps and the closed canopy. FG1, 255–290 m²; FG2, 153–176 m²; FG3, 38–46 m²; CC, closed canopy. R^2_{adj} , adjusted coefficient of determination.

第2年生长季节的质量损失速率, 降低了第1年和第4年冬季的枝条质量损失速率。林窗在不同的分解时期对质量损失速率的影响不同, 质量损失速率在第1年和第3年冬季随林窗面积增大而增大, 在第3年生长季节随林窗面积增大而降低, 其余时期无明显规律。

2.5 各时期质量损失比例

由图6可知, 整个研究期间, 林窗和林下岷江冷杉枝条质量损失主要发生在第1年, FG1、FG2、FG3和CC质量损失比例分别占整个分解时期的67.6%、64.3%、62.9%和59.7%。其中, FG1、FG2、FG3和CC第1年冬季质量损失所占比例分别为37.9%、35.5%、35.7%和30.2%, 第1年生长季节质量损失所

表3 不同面积林窗和郁闭林下调落枝分解特征分解系数、相关系数、半分解和95%分解时间

Table 3 Decomposition constant, adjusted correlation coefficient, and time of 50% and 95% decomposition of twig litter in different forest gaps and the closed canopy

林窗类型 Gap type	回归方程 Regression equation	分解系数k Decomposition constant k	调整决定系数 Adjusted coefficient of determination	半分解时间 Time of half decomposition (a)	95%分解时间 Time of 95% decomposition (a)	显著性 Significance
FG1	$y = 91.53e^{-0.127t}$	0.127	0.773	5.458	23.588	$p < 0.001$
FG2	$y = 95.55e^{-0.131t}$	0.131	0.786	5.291	22.868	$p < 0.001$
FG3	$y = 95.55e^{-0.120t}$	0.120	0.764	5.776	24.964	$p < 0.001$
CC	$y = 95.55e^{-0.135t}$	0.135	0.758	5.134	22.191	$p < 0.001$

CC, 郁闭林下; FG1, 255–290 m²; FG2, 153–176 m²; FG3, 38–46 m². t, 分解时间(月); y, 凋落枝月残留率(%)。

CC, closed canopy; FG1, 255–290 m²; FG2, 153–176 m²; FG3, 38–46 m². t, decomposition time (month); y, month mass remaining of twig litter (%).

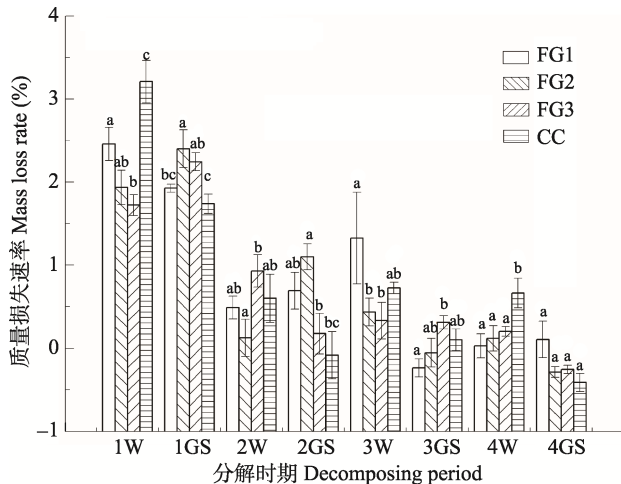


图5 川西亚高山森林不同面积林窗和郁闭林下调落枝每30天的质量损失速率(平均值±标准误差)。FG1, 255–290 m²; FG2, 153–176 m²; FG3, 38–46 m²; CC, 郁闭林下。1W, 第1年冬季; 1GS, 第1年生长季节; 2W, 第2年冬季; 2GS, 第2年生长季节; 3W, 第3年冬季; 3GS, 第3年生长季节; 4W, 第4年冬季; 4GS, 第4年生长季节。

Fig. 5 Mass loss rate per 30 days of twig litter associated with the forest gaps and the closed canopy in the subalpine forest of Western Sichuan (mean ± SE). FG1, 255–290 m²; FG2, 153–176 m²; FG3, 38–46 m²; CC, closed canopy. 1W, the first winter; 1GS, the first growing season; 2W, the second winter; 2GS, the second growing season; 3W, the third winter; 3GS, the third growing season; 4W, the fourth winter; 4GS, the fourth growing season.

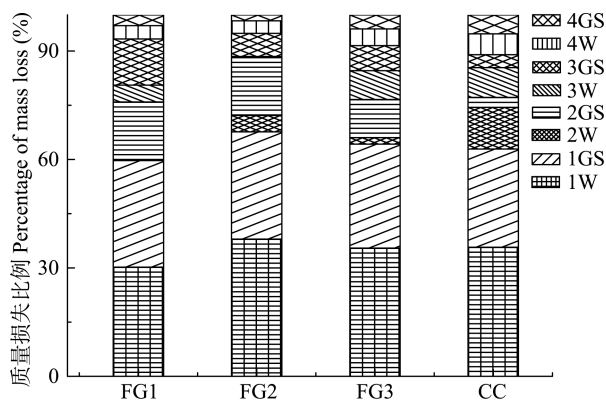


图6 川西亚高山森林不同面积林窗和郁闭林下各关键时期凋落枝质量损失比例。FG1, 255–290 m²; FG2, 153–176 m²; FG3, 38–46 m²; CC, 郁闭林下。1W, 第1年冬季; 1GS, 第1年生长季节; 2W, 第2年冬季; 2GS, 第2年生长季节; 3W, 第3年冬季; 3GS, 第3年生长季节; 4W, 第4年冬季; 4GS, 第4年生长季节。

Fig. 6 Percentage of mass loss at different sampling stages associated with different forest gaps and the closed canopy in the subalpine forest of Western Sichuan. FG1, 255–290 m²; FG2, 153–176 m²; FG3, 38–46 m²; CC, closed canopy. 1W, the first winter; 1GS, the first growing season; 2W, the second winter; 2GS, the second growing season; 3W, the third winter; 3GS, the third growing season; 4W, the fourth winter; 4GS, the fourth growing season.

占比例分别为29.7%、28.8%、27.2%和29.5%，且第1年冬季和生长季节质量损失所占比例随林窗面积增加而增加。

3 讨论

林窗不仅是森林生态系统长期维持和循环更新的重要驱动力(臧润国等, 1999), 而且能改变影响凋落物分解的微环境条件, 调控森林生态系统物质循环过程(Sariyildiz, 2008; 管云云等, 2016)。本研究中, 雪被深度总体呈现随林窗面积减小至林下逐渐降低的变化趋势, 冻融循环频次则随林窗面积增大而减少。然而与林下相比, 255–290 m²林窗(FG1)在整个分解期间都具有更高的分解温度和更少的冻融循环频次(图2)。这与随林窗面积增大、土壤平均温度降低的结果(Zhang & Zak, 1995; Sariyildiz, 2008)相反。FG1冬季深厚雪被的绝热保温作用促使凋落物分解温度维持在较高水平, 而由于研究样地海拔(3 598 m)较高, 长期面临低温环境, 林窗并未明显提升生长季节内凋落物的分解温度。由此可见, 林窗面积变化明显改变了冬季凋落枝的分解环境。

目前, 已有的林窗分解实验大多基于凋落叶、细根、粗母质残体(粗枝和倒木)开展, 较少涉及凋落枝(Shorohova & Kapitsa, 2016)。本研究中, 岷江冷杉凋落枝分解4年后的质量损失率为37.9%–44.7%, 其中, 第1年的质量损失率为23.8%–29.7%。枝条4年的质量损失量明显小于加拿大北方森林凋落叶(Prescott *et al.*, 2000)和温带落叶森林粗枝(Cha *et al.*, 2017), 但枝条第1年质量损失量与同区域岷江冷杉凋落叶的质量损失量相当(何伟等, 2013; 吴庆贵等, 2016), 且显著高于温带落叶森林(Cha *et al.*, 2017)和亚热带森林枝条(Zhang & Zak, 1995)。造成这种变化的原因是: (1)新近凋落物常常具有较高的可溶性有机物质含量(可溶性碳和氮等), 雪被融化的淋洗作用和冻融循环的物理破碎能显著地促进寒冷季节凋落枝条相关组分的快速降解(Baptist *et al.*, 2010; Wu *et al.*, 2010); (2)雪被的绝热保温作用维持耐寒生物种群活动和生物活性同样能提高冬季凋落叶和枝条降解率(Baptist *et al.*, 2010; Christenson *et al.*, 2010); (3)冬季冻融作用机械破碎促使凋落枝条在水热条件和生物活性更为适宜的生长季节更容易被淋洗和降解(Aerts, 2006); (4)较低的C:N和木质素:N更有利于凋落枝分解初期质量的快速损失

(Gavazov, 2010; Shorohova & Kapitsa, 2016; Cha *et al.*, 2017)。当然, 研究持续时间和林地环境的差异也可能造成质量损失速率的变异。此外, 随着分解持续进行, 林窗和林下的质量损失率在第1年后开始显著降低, 这是由于淋溶作用减弱以及木质素、半纤维素等难降解物质的相对含量上升(Aerts, 1997; He *et al.*, 2015, 2016)。由此可见, 亚高山森林冬季和生长季节明显的季节变化对亚高山森林物质循环有重要影响。

川西亚高山森林位于青藏高原东缘, 冬季具有明显的季节性雪被和土壤冻融过程(Wu *et al.*, 2010), 森林群落的自然更新以林窗更新为主(吴庆贵等, 2016)。一般情况下, 冬季冻结环境下凋落物分解过程处于“停滞”状态(Olson, 1963); 但越来越多的研究表明, 高寒地区凋落物分解主要发生在冬季(Hobbie, 1996; Aerts, 1997, 2006; Gavazov, 2010)。Hobbie和Chapin (1996)研究发现, 寒冷地区凋落物分解主要发生在第1年, 第2年以后以冬季分解为主。而川西亚高山和高山区域岷江冷杉新鲜凋落叶第1年质量损失的53%–64%出现在冬季(Wu *et al.*, 2010; 吴庆贵等, 2016)。与我们的假设一致, 4年的分解结果显示, 岷江冷杉枝条第1年质量的总损失量为59.7%–67.6% (图6), 且枝条冬季总质量损失比例明显高于生长季节。这主要是由于亚高山和高山森林季节性雪被和冻融循环特征及耐寒生物种群活动明显促进了寒冷季节的凋落物分解(Aerts, 2006; Wu *et al.*, 2010)。与此同时, 林窗对土壤冻融格局、雪被环境(Varhola *et al.*, 2010)以及耐寒微生物活性的改变也影响非生长季节枝条的分解。另一方面, Olson模型对凋落物分解系数(k)的拟合结果显示, 林窗和林下枝凋落物分解系数($k = 0.120\text{--}0.135$)显著低于同区域叶凋落物($k = 0.201\text{--}0.328$)和温带落叶森林枝凋落物(Cha *et al.*, 2017), 高于亚热带森林林窗枝条(Zhang & Zak, 1995)和欧洲北方森林粗枝(Shorohova & Kapitsa, 2016)。这是因为: 与凋落叶相比, 尽管亚高山森林冬季和生长季节截然不同的环境特征同样有利于凋落枝易分解组分的快速降解, 但由于其木质素含量以及C:N和木质素:N等初始质量特征明显高于凋落叶, 导致枝条的分解更加依赖于土壤微生物的酶促降解过程(Berg & McClaugherty, 2014)。可见, 冬季是亚高山森林凋落物分解的重要阶段, 凋落枝在亚高山森林系统

分解缓慢。

凋落物的分解是一个整体而连续的过程, 林窗对凋落物分解的影响常常随林窗面积大小和方位而发生变化, 这导致迄今为止的研究结果仍具有很大的不确定性(Zhu *et al.*, 2015)。Sariyildiz (2008)在土耳其北部高山森林的分解实验发现, 林下或小林窗下调落物的分解速率显著高于大林窗下调落物的分解速率; Denslow等(1998)在湿润热带森林的实验显示, 林窗面积大小与凋落物分解速率之间并没有显著的相关关系; 吴庆贵等(2016)在同区域1年的分解实验表明, 冷杉凋落叶在生长季节的质量损失速率随林窗面积增加而减小, 在非生长季节(冬季)的质量损失速率随林窗面积增加而增加。4年的分解实验显示, 林窗并未促进枝条凋落物的分解, 林下调落物的质量残留量显著低于林窗, 林下枝条具有更高的分解系数(图4), 分解速率至实验结束无显著差异(图5)。与我们的假设一致, 冷杉凋落枝质量损失速率同样在第1年分解的生长季节随林窗面积增加而减小, 在非生长季节(冬季)随林窗面积增加而增加。值得注意的是, 林窗和林下调落枝条残留量和分解速率并未表现出与Sariyildiz (2008)以及Zhang和Zak (1995)研究结果一致的变化规律(林下> FG3> FG2> FG1), 枝条残留量和分解速率随分解持续不断变化, 林下与小林窗在不同分解时期表现出明显差异。一方面, 林窗面积越大, 冬季形成雪被的厚度比生长季节的积雪雪被厚, 林窗内雪被覆盖的时间也越长, 季节性雪被具有保温的作用, 使得较大林窗下调落物的平均温度比其他林窗下要高, 这就为凋落物分解提供了绝热保温且相对稳定的分解环境, 加速了凋落枝的分解。另一方面, 在生长季节, 由于光线可更大程度地照射到地面使得凋落物平均温度升高, 促进了大林窗内凋落物水分的蒸发, 干湿交替过程可能不利于土壤无脊椎动物和微生物对凋落物的分解(Devi *et al.*, 2012), 进而抑制凋落叶分解过程。这进一步说明林窗调控的环境变化特征深刻影响亚高山森林冬季和生长季节凋落物分解过程。

综上所述, 冬季是高海拔森林物质循环的重要时期, 林窗面积大小能改变林窗和林下调落枝分解的雪被厚度、温度和冻融循环频次。川西亚高山森林林窗和林下调落枝初期(4年)的质量损失量以第1年最高, 且以冬季损失为主, 林窗面积大小对亚高山森林凋落枝质量损失的影响随分解时间而有所不同。

致谢 四川省教育厅青年项目(14ZB0001)和四川农业大学科研兴趣培养项目(ky2016204)资助, 特此致谢!

参考文献

- Adair EC, Parton WJ, Grosso SJD, Silver WL, Harmon ME, Hall SA, Burke IC, Hart SC (2008). Simple three-pool model accurately describes patterns of long-term litter decomposition in diverse climates. *Global Change Biology*, 14, 2636–2660.
- Aerts R (1997). Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystem: A triangular relationship. *Oikos*, 79, 439–449.
- Aerts R (2006). The freezer defrosting: Global warming and litter decomposition rates in cold biomes. *Journal of Ecology*, 94, 713–724.
- Arunachalam A, Arunachalam K (2000). Influence of gap size and soil properties on microbial biomass in a subtropical humid forest of north-east India. *Plant and Soil*, 223, 187–195.
- Baptist F, Yoccoz NG, Choler P (2010). Direct and indirect control by snow cover over decomposition in alpine tundra along a snowmelt gradient. *Plant and Soil*, 328, 397–410.
- Berg B, McLaugherty C (2014). *Plant Litter: Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration*. 3rd edn. Springer, New York.
- Cha S, Chae HM, Lee SH, Shim JK (2017). Branch wood decomposition of tree species in a deciduous temperate forest in Korea. *Forests*, 8, 176.
- Chen BL, Dong XB, Cui L, Tang GH (2015). Changes of litter hydrological capacity in low-quality forest in Daxing' an mountains after ecological reformation. *Journal of Northeast Forestry University*, 43, 72–77. [陈百灵, 董希斌, 崔莉, 唐国华 (2015). 大兴安岭低质林生态改造后枯落物水文效应变化. 东北林业大学学报, 43, 72–77.]
- Christenson LM, Mitchell MJ, Groffman PM, Lovett GM (2010). Winter climate implications for decomposition in northeastern forests, comparisons change of sugar maple litter with herbivore fecal. *Global Change Biology*, 16, 2589–2601.
- Denslow JS, Ellison AM, Sanford RE (1998). Tree fall gap size effects on above- and below-ground processes in a tropical wet forest. *Journal of Ecology*, 86, 597–609.
- Devi WM, Singh TB, Devi LJ (2012). Monthly changes of collembolan population under the gradients of moisture, organic carbon and nitrogen contents in a sub-tropical forest soil. *Journal of Experimental Sciences*, 2, 10–12.
- Fu CK, Yang WQ, Tan B, Xu ZF, Zhang Y, Yang JP, Ni XY, Wu FZ (2017). Seasonal dynamics of litter fall in a sub-alpine spruce-fir forest on the eastern Tibetan Plateau: Allometric scaling relationships based on one year of observations. *Forests*, 8, 314.
- Gavazov KS (2010). Dynamics of alpine plant litter decomposition in a changing climate. *Plant and Soil*, 337, 19–32.
- Gosz JR, Likens GE, Bormann FH (1973). Nutrient release from decomposing leaf and branch litter in the Hubbard Brook Forest, New Hampshire. *Ecological Monographs*, 43, 173–191.
- Guan YY, Fei F, Guan Q, Chen B (2016). Advances in studies of forest gap ecology. *Scientia Silvae Sinicae*, 52(4), 91–99. [管云云, 费菲, 关庆, 陈斌 (2016). 林窗生态学研究进展. 林业科学, 52(4), 91–99.]
- He W, Wu FZ, Yang WQ, Tan B, Zhao YY, Wu QQ, He M (2016). Lignin degradation in foliar litter of two shrub species from the gap center to the closed canopy in an alpine fir forest. *Ecosystems*, 19, 115–128.
- He W, Wu FZ, Yang WQ, Wu QQ, He M, Zhao YY (2013). Effect of snow patches on leaf litter mass loss of two shrubs in an alpine forest. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 306–316. [何伟, 吴福忠, 杨万勤, 武启骞, 何敏, 赵野逸 (2013). 雪被斑块对高山森林两种灌木凋落叶质量损失的影响. 植物生态学报, 37, 306–316.]
- He W, Wu FZ, Zhang DJ, Yang WQ, Tan B, Zhao YY, Wu QQ (2015). The effects of forest gaps on cellulose degradation in the foliar litter of two shrub species in an alpine fir forest. *Plant and Soil*, 393, 109–122.
- Hobbie SE (1996). Temperature and plant species control over litter decomposition in Alaskan tundra. *Ecological Monographs*, 66, 503–522.
- Hobbie SE, Chapin FS (1996). Winter regulation of tundra litter carbon and nitrogen dynamics. *Biogeochemistry*, 35, 327–338.
- Konestabo HS, Michelsen A, Holmstrup M (2007). Responses of springtail and mite populations to prolonged periods of soil freeze-thaw cycles in a sub-Arctic ecosystem. *Applied Soil Ecology*, 36, 136–146.
- Liu Q, Wu Y (2002). Effects of gap size on regeneration of subalpine coniferous forests in northwest Yunnan. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 8, 453–459. [刘庆, 吴彦 (2002). 滇西北亚高山针叶林林窗大小与更新的初步分析. 应用与环境生物学报, 8, 453–459.]
- McCarthy J (2001). Gap dynamics of forest trees: A review with particular attention to boreal forests. *Environmental Reviews*, 9, 1–59.
- Olson JS (1963). Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, 44, 322–331.
- Parton W, Silver WL, Burke IC, Grassens L, Harmon ME, Currie WS, King JY, Adair EC, Brandt LA, Hart SC, Fasth B (2007). Global-scale similarities in nitrogen release patterns during long-term decomposition. *Science*, 315, 361–364.

- Prescott CE, Blevins LL, Staley CL (2000). Effects of clear-cutting on decomposition rates of litter and forest floor in forests of British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research*, 30, 1751–1757.
- Prescott CE, Hope GD, Blevins LL (2003). Effect of gap size on litter decomposition and soil concentrations in a high-elevation spruce fir forest. *Canadian of Forest Research*, 33, 2210–2220.
- Sariyildiz T (2008). Effects of gap-size classes on long-term litter decomposition rates of beech, oak and chestnut species at high elevations in Northeast Turkey. *Ecosystems*, 11, 841–853.
- Schliemann SA, Bockheim JG (2011). Methods for studying treefall gaps: A review. *Forest Ecology and Management*, 261, 1143–1151.
- Shorohova E, Kapitsa E (2016). The decomposition rate of non-stem components of coarse woody debris (CWD) in European boreal forests mainly depends on site moisture and tree species. *European Journal of Forest Research*, 135, 1–14.
- Varhola A, Coopas NC, Weiler M, Moore RD (2010). Forest effects on snow accumulation and ablation: An integrative review of empirical results. *Journal of Hydrology*, 392, 219–233.
- Wu FZ, Yang WQ, Zhang J (2010). Litter decomposition in two subalpine forests during the freeze-thaw season. *Acta Oecologica*, 36, 135–140.
- Wu QG, Wu FZ, Yang WQ, Tan B, He W, Ni XY (2016). Effects of gap sizes on foliar litter decomposition in alpine forest. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 3537–3545. [吴庆贵, 吴福忠, 谭波, 杨万勤, 何伟, 倪祥银 (2016). 高山森林林窗对凋落叶分解的影响. *生态学报*, 36, 3537–3545.]
- Wu QG, Wu FZ, Yang WQ, Tan B, Yang YL, Ni XY, He J (2013). Characteristics of gaps and disturbance regimes of the alpine fir forest in western Sichuan. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 19, 922–928. [吴庆贵, 吴福忠, 杨万勤, 谭波, 杨玉莲, 倪祥银, 何洁 (2013). 川西高山森林林窗特征及干扰状况. *应用与环境生物学报*, 19, 922–928.]
- Wu QQ, Wu FZ, Yang WQ, Zhao YY, He W, Tan B (2014). Foliar litter nitrogen dynamics as affected by forest gap in the alpine forest of Eastern, Tibet Plateau. *PLOS ONE*, 9, e97112. DOI: 10.1371/journal.pone.0097112.
- Zang RG, Yu SX, Liu JL, Yang YC (1999). The gap phase regeneration in a tropical montane rain forest in Bawangling, Hainan Island. *Acta Ecologica Sinica*, 19, 151–158. [臧润国, 余世孝, 刘静艳, 杨彦承 (1999). 海南霸王岭热带山地雨林林窗更新规律的研究. *生态学报*, 19, 151–158.]
- Zhang QS, Zak JC (1995). Effects of gap size on litter decomposition and microbial activity in a subtropical forest. *Ecology*, 76, 2196–2204.
- Zhu JJ, Zhang GQ, Wang GG, Yan QL, Lu DL, Li XF (2015). On the size of forest gaps: Can their lower and upper limits be objectively defined? *Agriculture and Forest Meteorology*, 213, 64–76.

责任编辑: 朱教君 责任编辑: 王 薇



扫码加入读者圈
听语音, 看问答