

北亚热带常绿阔叶林凋落物生产量及其与林分因子的关系

余鑫, 许崇华, 朱永一, 徐小牛

(安徽农业大学 林学与园林学院, 安徽 合肥 230036)

摘要: 凋落物是森林生产力的重要组成部分。为了探讨凋落物生产特点及其与林分结构的关系, 为亚热带常绿阔叶林可持续经营提供依据, 在安徽省祁门县查湾自然保护区亚热带常绿阔叶林 2 种不同林分分别设立 3 个固定样地, 共 6 个, 进行林分结构调查并对凋落物生产量进行为期 1 a(2014 年 6 月至 2015 年 5 月)的监测。结果表明: 该地区凋落物生产量为 $5.95\sim 9.70\text{ t}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$, 除落果外, 不同林分质量差异不显著($P>0.05$)。林分因子与凋落物量的相关性分析结果显示: 凋落物总量、落叶与林分胸高断面面积呈显著正相关($P<0.05$)。落果量与优势树种的平均胸径及其胸高断面面积呈显著正相关($P<0.05$), 与多样性指数、均匀度指数、林分密度呈现极显著负相关($P<0.01$)。木质凋落物与林分结构参数均无显著相关性($P>0.05$)。节律上, 样地 P_1 和样地 P_2 凋落物总量与落叶表现为双峰型; 样地 P_3 凋落物总量与落叶表现不规则型; 样地 P_4 , 样地 P_5 和样地 P_6 凋落物总量与落叶表现单峰型。不同林分落叶养分比较发现: 氮、钙差异显著($P<0.05$), 磷差异极显著($P<0.01$)。养分年归还量分别为碳 $2.7\sim 4.7\text{ t}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$, 氮 $75.75\sim 105.58\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$, 磷 $2.07\sim 3.67\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$, 钾 $16.54\sim 41.80\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$, 钙 $74.61\sim 109.91\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$, 镁 $17.95\sim 29.48\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 。落叶、落果、碎屑物占各元素归还量的 71.17%~95.75%。图 2 表 6 参 31

关键词: 森林生态学; 亚热带北部; 常绿阔叶林; 凋落物生产; 养分归还; 林分因子

中图分类号: S718.5

文献标志码: A

文章编号: 2095-0756(2016)06-0991-09

Litterfall production and its relation to stand structural factors in a subtropical evergreen broadleaf forest

YU Xin, XU Chonghua, ZHU Yongyi, XU Xiaoniu

(School of Forestry & Landscape Architecture, Anhui Agricultural University, Hefei 230036, Anhui, China)

Abstract: Litterfall is an important component of forest productivity. To achieve sustainable management of a subtropical evergreen broadleaf forest, litterfall production and related nutrient returns in relation to forest structure were determined. Six $30\text{ m}\times 40\text{ m}$ fixed plots (three in each of two different forests) were established in subtropical evergreen broadleaf forests at Zhawan Natural Reserve in Qimen, Anhui Province. Stand structure and litterfall production were measured followed a complete random block design (CRD) with 3 replications from June 2014 to May 2015 and analyzed using a t -test and Pearson's correlation analysis. Results showed that the annual rate of litterfall ranged from 5.95 to $9.70\text{ t}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$. Except for fruit litter there were no significant differences between the two stands ($P>0.05$). The correlation analysis showed that total litterfall and foliar litter were significantly positively correlated with total basal area ($P<0.05$). Fruit litter was significantly positively correlated with mean diameter at breast height (DBH) and basal area of dominant-species ($P<0.05$), whereas, it was significantly negatively correlated with diversity index, evenness index, and stand density (all $P<0.01$). However, there was no significant correlation between woody litter and structural parameters. The annual variations of both foliar litter and total litterfall were bimodal in the P_1 and P_2 plots, but

收稿日期: 2015-11-05; 修回日期: 2016-04-20

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31370626, 31070588); 国家重点基础研究发展计划("973"计划)项目(2012CB416905)

作者简介: 余鑫, 从事森林生态学研究。E-mail: yuxin769@outlook.com。通信作者: 徐小牛, 教授, 博士, 博士生导师, 从事生物地球化学循环和森林可持续经营等研究。E-mail: xnxu2007@ahau.edu.cn

they were irregularly shaped in the P_3 plot and unimodal in the P_4 , P_5 , and P_6 plots. Between the two stands, in the foliar litter, N and Ca were significantly different ($P < 0.05$) with P being highly significant ($P < 0.01$). Overall, nutrient returns from foliage, fruit, and miscellaneous materials accounted for 71.2%–95.8% of the different elements. Thus, the stand structure may be an important factor affecting net primary productivity (NPP) and nutrient return of forests, and it should be pay more attention in the production management of plantation. [Ch, 2 fig. 6 tab. 31 ref.]

Key words: forest ecology; northern subtropics; evergreen broadleaf forest; litterfall production; nutrient return; stand structural factors

凋落物是森林新陈代谢的产物, 包括地上与地下 2 个部分, 一般指的是在生态系统内, 由地上植物组分产生并归还到地面的所有有机质的总称^[1], 是森林净初级生产力(NPP)的重要组成部分。凋落物的量化研究在全球范围内展开, 包括热带、亚热带、温带和寒带。全球尺度上的凋落物量随着纬度和海拔的增加而递减的规律已经被证实^[1-2], 这种差异主要是通过影响热量平衡、水分平衡、植物生长形式^[3]和地形位置^[4]等而影响凋落物量。另外, 区域尺度上凋落物受树种组成、密度、土壤肥力等强烈影响^[5]。AUGUSTO 等^[6]的研究却认为凋落物受树种影响微弱。近年来, 对区域范围内凋落物量的研究转移到林分结构指标与凋落物相结合上, 并取得一些成果。XU 等^[7]的研究证实, 凋落物总量与相对高成正相关, 与优势树种的胸高断面面积成显著负相关。原作强等^[8]研究表明凋落物量与总胸高断面面积呈正比。郭婧等^[9]认为, 林分凋落物量、落叶与林分密度呈显著正相关。可见, 林分结构在一定程度上影响着凋落物生产。凋落物研究的另一重要部分为养分研究。森林生态系统通过森林初级生产力和养分再循环达到自我维持, 森林初级生产力通过凋落物归还至地表, 养分则通过微生物分解为主的矿化作用供给植物吸收^[10]。养分平衡理论认为: 当一片森林处于稳态, 养分淋失少, 通过地上凋落物归还与穿透雨的养分能满足地上部分生长。供给植物生长的关键元素氮(N)和磷(P)被认为主要通过凋落物循环, 而不是土壤养分库^[11]。因此, 凋落物和枯枝落叶层养分浓度通常被用来衡量立地肥力或养分使用效率^[12]。已有的研究表明: 凋落物量影响养分归还^[13], 不同树种叶片养分含量的差异, 亦会造成归还量的显著差异^[14], 而 UKON-MAANAHO 等^[15]认为不同物种的生长分配策略不同, 产生的高养分低质量的凋落组分(例如花果和碎屑)也会波动养分归还。研究养分循环帮助评估植物和土壤养分状态, 将协助造林和提供合理的养分应用。在全球碳平衡的背景下, 凋落物将地上植物吸收的碳归还至土壤碳库, 是碳循环最主要的通量。凋落物的拦蓄作用可以存储养分, 在减少淋失和土壤侵蚀方面发挥着作用^[16]。凋落物通常是最常用的衡量生态系统等级的手段, 因为他们是系统中最主要的通量^[12]。目前, 国内对于常绿阔叶林凋落物的研究较为丰富, 然而多集中在南亚热带和中亚热带, 作为处于交错地带的北亚热带常绿阔叶林却鲜有涉足。本研究通过定位研究旨在探究 2 个方面的问题: ①北亚热带常绿阔叶林不同林分凋落物量、节律及养分归还量; ②凋落物生产量与林分因子的关系。这将有助于完善中国常绿阔叶林凋落物的研究区域, 弄清影响常绿阔叶林凋落物的本质因素, 为森林可持续经营提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验地设在安徽省黄山市祁门县查湾自然保护区, 位于安徽南端黄山西麓。属季风气候显著的亚热带湿润气候区, 年平均气温为 16.6 °C, 年平均降水量 1 790.3 mm。试验年份气候状况如图 1。地带性植被多以壳斗科 Fagaceae, 樟科 Lauraceae, 山茶科 Theaceae, 木兰科 Magnoliaceae 等常绿树种为主, 主要植被类型为甜槠 *Castanopsis eyrei*-毛柄连蕊茶 *Camellia fraterna*-狗脊蕨 *Woodwardia japonica* 群落。土壤基岩主要为千枚岩、花岗岩等, 土壤类型有红黄壤、山地黄壤等, 土层厚度多在 40~80 cm, 呈酸性。

1.2 样品采集与试验方法

在试验区选取组成结构不同的林分类型 2 个, 分别位于中坡和坡顶, 各个林分类型设置 3 个重复样地, 共设置 6 个样地。样地面积为 30 m × 40 m。测定并记录样地中胸径 ≥ 3 cm 的树木种类、树高及其胸径, 依此计算林分结构指标(表 1)。

凋落物收集采用机械布点法。在各个样地内放置 5 个边长为 1 m 的方形凋落物收集器，收集器为 4 个长度为 1 m 的聚氯乙烯管连接，四角用高度为 1.5 m 的聚氯乙烯管支撑并固定在土壤中，缝上孔径 1 mm 的尼龙网，网底距地面约为 0.5 m。每月中旬收集 1 次凋落物，观测期为 2014 年 6 月至 2015 年 5 月。将收集的凋落物在实验室风干，按阔叶、针叶、落枝、落花落果、落皮和杂质等组分分类装袋，置于干燥箱中 65 ℃烘干至恒量。用精度为千分之一的天平称量并记录。经粉碎机粉碎后，过 100 目筛，装入具有内塞的瓶内保存。

1.3 化学分析

分析不同样地凋落物各月不同组分的碳、氮、磷、钾、钙和镁等主要营养元素的质量分数，其中碳、氮用 EA 3000 元素分析仪测定；采用湿式消化法消化后，全磷用 FIA Star 5000 流动注射仪测定；钾、钙、镁用 TAS-990 AFG 型原子吸收分光光度计测定。所有测定指标均 3 次重复。

1.4 数据处理与分析

根据样地调查数据，各林分的优势树种依树种的重要值确定，其重要值的计算公式为^[17]： $V(\%) = (A_R + D_R)/2$ 。其中： V 为某树种的重要值； D_R 为相对密度，即该树种的株数占样地总株数的百分比； A_R 为相对优势度，即该树种的胸高断面积占林分总胸高断面积的百分比。树种多样性采用 Shannon-Wiener 指数和均匀度指数表示，其计算公式^[18]如下： $H' = -\sum (P_i \log_2 P_i)$ ； $J' = H' / \log_2 S$ 。其中： H' 为树种多样性指数； P_i 为每个树种的重要值； J' 为均匀度指数； S 为样地树种总数。样地中不同组分养分归还量为该样地该组分每月凋落物量乘以当月元素质量，样地养分总归还量为各组分相加。

数据分析采用 SPSS 19.0 软件，不同林分类型的凋落物总量，各组分量及凋落物组分养分差异显著性采用独立样本 t 检验，显著性差异水平为 0.05。林分因子与凋落物生产量间相关性分析采用 Pearson 分析法。

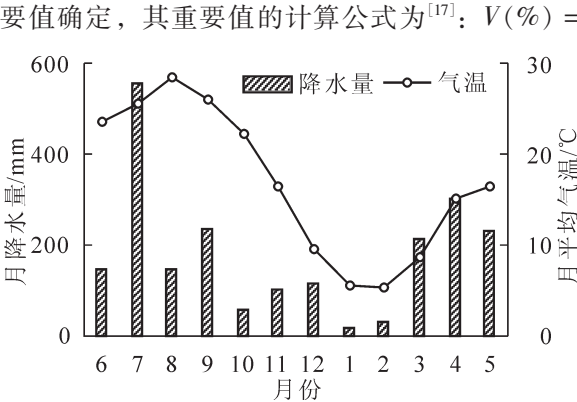


图 1 研究地 2014–2015 年月平均降水量和月平均气温
Figure 1 Monthly precipitation and air temperature in 2014–2015

表 1 研究样地概况

Table 1 Stand characteristics of sampling forests										
样地	坡位	坡度/(°)	海拔/m	平均胸径/cm	平均树高/m	林分密度/ (株·hm ⁻²)	胸高断面积/ (m ² ·hm ⁻²)	丰富度指数	多样性指数	均匀度指数
P ₁	中坡	30	265	18.2	17.5	1 000	37.80	16	1.97	0.48
P ₂	中坡	30	285	17.7	17.1	1 017	40.51	13	1.48	0.40
P ₃	中坡	30	300	18.3	16.6	1 292	52.75	15	2.29	0.59
P ₄	坡顶	0~5	480	15.9	15.3	1 267	31.89	16	2.60	0.69
P ₅	坡顶	0~5	480	12.4	14.5	1 367	28.33	15	3.00	0.75
P ₆	坡顶	0~5	483	14.6	14.1	1 325	40.98	19	3.23	0.77

2 结果与分析

2.1 林分优势度

调查区常绿阔叶林优势科为壳斗科、山茶科、金缕梅科 Hamamelidaceae，以壳斗科占绝对优势，除样地 P₆ 外优势度均在 60% 以上。中坡林分乔木优势种为壳斗科常绿阔叶树种甜槠，且均在 58% 以上，样地 P₂ 甜槠优势度高达 78.22%。坡顶林分乔木优势种为壳斗科青冈 *Cyclobalanopsis glauca* 和茅栗 *Castanea sequinii*；样地 P₆ 中有少数胸径超过 50 cm 的马尾松 *Pinus massoniana*。坡顶林分的灌木优势种为檫木 *Loropetalum chinense*，其优势度高达 16.39% (样地 P₅)，而中坡林分中，其灌木优势种为莲蕊茶 (表 2)。

2.2 凋落物生产量

调查林分凋落物量为 5.95~9.70 t·hm⁻²·a⁻¹，总凋落物量从大到小排序依次为样地 P₃>P₆>P₂>P₄>P₁>P₅(表 3)。总凋落物量、落叶和落枝量中坡林分大于坡顶林分，未达到显著水平($P>0.05$)，而中坡林分的落果量显著大于($P<0.05$)坡顶林分。皮、花和碎屑表现为坡顶林分大于中坡林分，未达到显著水平($P>0.05$)。凋落物组分上，中坡林分表现为落叶(60.88%)>落果(20.02%)>碎屑(9.95%)>枝(7.47%)>皮(1.24%)>花(0.34%)，而坡顶林分落叶(63.01%)>碎屑(12.16%)>枝(8.37%)>落果

表 2 研究样地主要树种优势度指数

Table 2 Dominance index of tree species in sampling forests

科	树种	优势度指数					
		中坡			坡顶		
		P ₁	P ₂	P ₃	P ₄	P ₅	P ₆
壳斗科	甜槠 <i>Castanopsis eyrei</i>	68.52	78.22	58.74			3.58
	苦槠 <i>Castanopsis sclerophylla</i>				6.95	6.26	0.47
	茅栗 <i>Castanea sequinii</i>	2.06	1.79	2.62	28.82	28.36	12.88
	短柄枹栎 <i>Quercus glandulifera</i>	1.40		4.66	0.73	10.20	4.13
	青冈 <i>Cyclobalnopsis glauca</i>			2.55	36.15	17.77	15.22
	合计	71.98	80.01	68.57	72.65	62.59	36.28
山茶科	毛柄连蕊茶	7.55	2.15	3.56			0.37
金缕梅科	榿木 <i>Lorepetalum chinense</i>	7.1	1.52	2.63	3.78	16.39	8.80
	枫香 <i>Liquidamba formosana</i>	1.32	0.58		11.98	9.17	7.32
	合计	8.42	2.10	2.63	15.96	25.56	16.12
樟科	新木姜子 <i>Neolitsea aurata</i>	0.94	2.54	1.55			
	红楠 <i>Machilus thunbergii</i>	0.99	4.82		0.73	0.84	0.37
松科	马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	2.47		13.94			30.53

表 3 不同林分凋落物量及各组分百分比

Table 3 Litterfall production and component percentages in different forests

林分	样地	凋落物量/(t·hm ⁻² ·a ⁻¹)及各组分百分比/%							
		阔叶	针叶	枝	皮	花	果	碎屑	总量
中坡	P ₁	4.35 (56.42)	0.13 (1.69)	0.54 (7.00)	0.11 (1.43)	0.01 (0.13)	1.95 (25.29)	0.63 (8.17)	7.71 (100.00)
	P ₂	5.23 (57.47)	0.00 (0.00)	0.73 (8.02)	0.08 (0.88)	0.04 (0.44)	2.09 (22.97)	0.93 (10.22)	9.10 (100.00)
	P ₃	5.89 (60.72)	0.52 (5.36)	0.72 (7.42)	0.15 (1.55)	0.04 (0.41)	1.28 (13.20)	1.09 (11.24)	9.70 (100.00)
	平均值	5.16 (58.37)	0.22 (2.49)	0.66 (7.47)	0.11 (1.24)	0.03 (0.34)	1.77 (20.02)	0.88 (9.95)	8.84 (100.00)
	P ₄	5.12 (64.97)	0.00 (0.00)	0.51 (6.47)	0.06 (0.76)	0.27 (3.43)	1.17 (14.85)	0.75 (9.52)	7.88 (100.00)
	P ₅	4.36 (73.28)	0.00 (0.00)	0.46 (7.73)	0.18 (3.03)	0.07 (1.18)	0.08 (1.34)	0.79 (13.28)	5.95 (100.00)
坡顶	P ₆	3.49 (38.31)	1.50 (16.47)	0.95 (10.43)	1.06 (11.64)	0.24 (2.63)	0.62 (6.81)	1.26 (13.83)	9.11 (100.00)
	平均值	4.32 (56.47)	0.50 (6.54)	0.64 (8.37)	0.43 (5.62)	0.19 (2.48)	0.62 (8.10)	0.93 (12.16)	7.65 (100.00)
均值比较		*							

说明：①t 检验为 * $P < 0.05$ 。②括号中数据为各组分百分比(%)。

(8.10%)>皮(5.62%)>花(2.48%)。

2.3 凋落物生产量与林分因子的关系

相关性分析结果(表 4)显示：林分凋落物总量、落叶量与林分胸高断面积呈显著正相关，落果量与优势树种的平均胸径及胸高断面积呈现正相关，而与多样性指数、均匀度指数、林分密度呈现极显著负相关。木质凋落物与林分结构参数并无相关性。

表 4 林分结构与凋落物量相关性分析

	总量	叶	枝	果	皮	花	碎屑	枝皮	花果
总胸高断面积	0.879*	0.846*	0.634	0.382	0.152	-0.280	0.606	0.323	0.359
平均胸径	0.633	0.518	0.135	0.891*	-0.386	-0.492	-0.089	-0.231	0.861*
优势树种平均胸径	0.213	0.200	-0.257	0.843*	-0.675	-0.775	-0.459	-0.570	0.767
优势树种平均胸高断面积	0.350	0.242	-0.019	0.835*	-0.489	-0.826*	-0.240	-0.356	0.752
优势树种总胸高断面积	0.557	0.466	0.166	0.822*	-0.402	-0.748	-0.020	-0.231	0.749
多样性指数	-0.326	-0.221	0.121	-0.921**	0.645	0.626	0.353	0.501	-0.874*
均匀度指数	-0.343	-0.168	0.045	-0.932**	0.549	0.672	0.313	0.407	-0.877*
优势树种密度	0.417	0.553	-0.229	0.788	-0.740	-0.332	-0.326	-0.607	0.778
林分密度	-0.195	0.147	0.076	-0.918**	0.408	0.506	0.437	0.318	-0.888*

说明：** 表示在 0.01 水平(双侧)上显著相关；* 表示在 0.05 水平(双侧)上显著相关。

2.4 凋落物节律

各样地凋落物呈现明显的月动态变化(图 2)。样地 P₁ 和样地 P₂ 凋落物总量与落叶表现为双峰型，

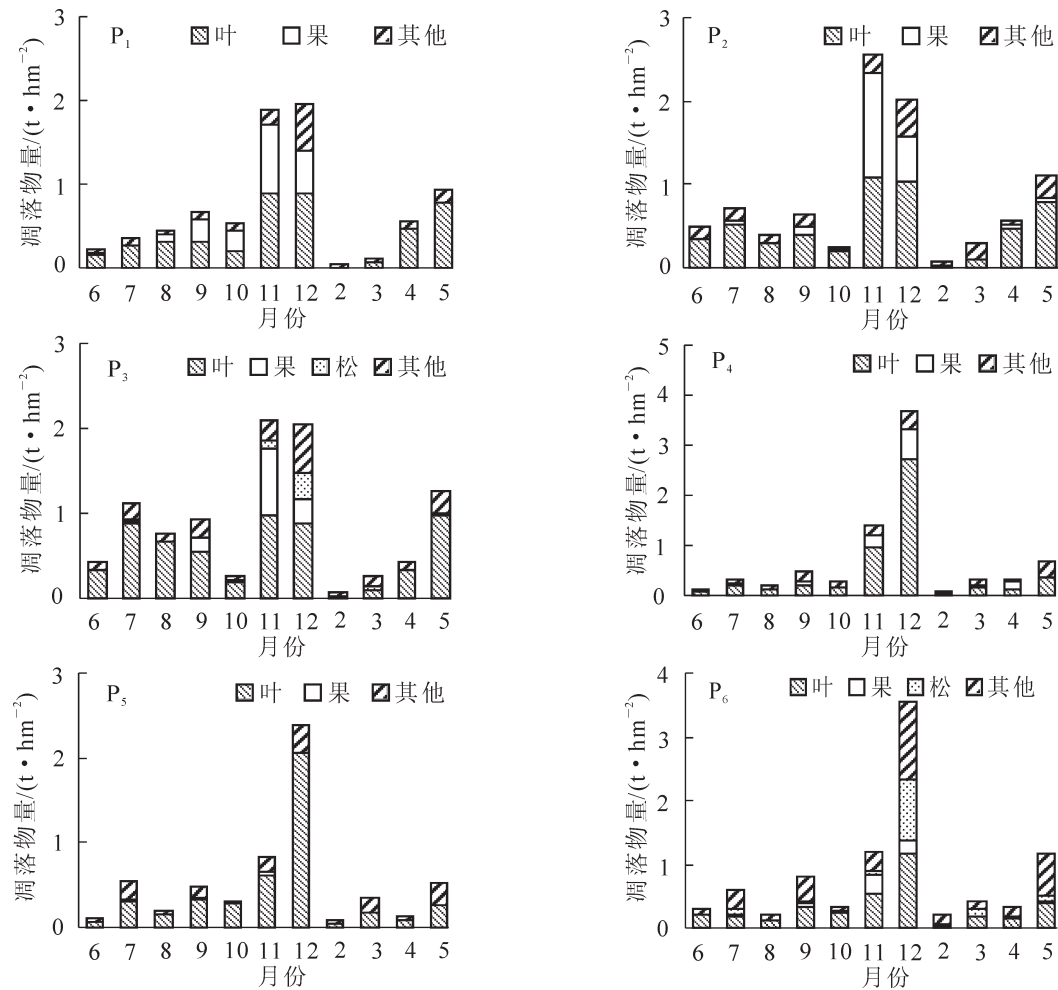


图 2 各样地凋落物总量及主要组分月动态

Figure 2 Monthly dynamics of total litterfall and its dominant components in the sampling stands

由于秋冬季节果实的成熟凋落,使得 11 月凋落物总量成为 1 a 中的极值,而落叶在 11, 12 月及 5 月出现峰值。样地 P₃凋落总量与落叶节律呈现不规则型,年周期中出现多个峰值。样地 P₄,样地 P₅和样地 P₆凋落物总量与叶节律呈现明显的单峰型,峰值均出现在 12 月。

2.5 凋落物养分及其养分归还

坡顶林分落叶磷质量分数极显著($P<0.01$)大于中坡林分,氮和钙质量分数显著大于($P<0.05$)中坡林分。中坡林分花的氮质量分数,碎屑的钾质量分数均显著大于($P<0.05$)坡顶林分。枝和果不同林分均无显著差异。综合来看,调查区元素质量分数高低表现为碳>氮>钙>钾>镁>磷(表 5)。各组分元素质量分数表现为枝的碳质量分数最高,碎屑最低。碎屑和花的氮、磷、镁质量分数大于其他组分。花、果的钾质量分数大于叶、碎屑和枝。钙质量分数与钾相反,叶、枝和碎屑大于花、果。

表 5 不同林分凋落物组分养分质量分数

Table 5 Nutrient concentrations of the litter components in different forests

组分	林分	养分质量分数/(g·kg ⁻¹)					
		碳	氮	磷	钾	钙	镁
叶	中坡	474.75 ± 1.39	10.94 ± 0.29	0.23 ± 0.01	4.31 ± 0.47	10.67 ± 0.70	2.69 ± 0.19
	坡顶	467.86 ± 7.29	12.98 ± 0.76	0.37 ± 0.03	3.58 ± 0.26	12.13 ± 0.22	2.68 ± 0.20
	比较结果	没有显著差异	*	**	没有显著差异	*	没有显著差异
枝	中坡	488.97 ± 3.83	9.57 ± 0.33	0.25 ± 0.02	2.85 ± 0.44	11.1 ± 1.17	1.54 ± 0.21
	坡顶	484.09 ± 9.02	10.63 ± 0.55	0.28 ± 0.04	2.16 ± 0.33	12.07 ± 2.42	1.63 ± 0.55
	比较结果	没有显著差异	没有显著差异	没有显著差异	没有显著差异	没有显著差异	没有显著差异
花	中坡	480.42 ± 5.58	20.26 ± 1.23	1.01 ± 0.09	5.22 ± 0.31	8.26 ± 1.16	2.75 ± 0.23
	坡顶	461.72 ± 27.25	16.42 ± 0.53	0.89 ± 0.13	5.55 ± 1.18	9.65 ± 0.86	3.84 ± 1.90
	比较结果	没有显著差异	*	没有显著差异	没有显著差异	没有显著差异	没有显著差异
果	中坡	481.32 ± 5.37	8.25 ± 0.50	0.37 ± 0.04	5.39 ± 1.68	8.54 ± 0.37	1.84 ± 0.16
	坡顶	462.87 ± 11.31	8.54 ± 0.20	0.45 ± 0.06	5.89 ± 0.59	8.03 ± 0.64	1.80 ± 0.19
	比较结果	没有显著差异	没有显著差异	没有显著差异	没有显著差异	没有显著差异	没有显著差异
碎屑	中坡	466.14 ± 8.45	16.42 ± 0.80	0.86 ± 0.06	4.51 ± 0.51	10.13 ± 0.92	3.25 ± 0.25
	坡顶	448.69 ± 18.73	17.16 ± 2.70	0.95 ± 0.22	2.67 ± 0.4	13.56 ± 2.72	3.22 ± 0.69
	比较结果	没有显著差异	没有显著差异	没有显著差异	*	没有显著差异	没有显著差异

说明:表中数值为平均值±标准差;t检验为* $P<0.05$,** $P<0.01$ 。

养分归还量(表 6)大小为碳(2.7~4.7 t·hm⁻²·a⁻¹)>氮(75.75~105.58 kg·hm⁻²·a⁻¹)≈钙(74.61~109.91 kg·hm⁻²·a⁻¹)>钾(16.54~41.80 kg·hm⁻²·a⁻¹)>镁(17.95~29.48 kg·hm⁻²·a⁻¹)>磷(2.07~3.67 kg·hm⁻²·a⁻¹)。叶、果、碎屑三大组分占到各元素归还量的 71.17%~95.75%。除磷和钾以外,落叶养分归还量均占 55.47%~75.62%。碎屑的磷归还量占总归还量的 23.81%~33.31%。样地 P₁中落果磷归还量占 32.31%,钾归还量占 41.17%。样地 P₆落皮的钙归还量占 17.86%。

3 讨论与结论

安徽祁门地处北亚热带,其基带分布以壳斗科为优势树种的常绿阔叶林^[19]。海拔的变化导致生境条件的异质性,包括温度、养分、水分的变化^[20-21],从而影响到植物群落的空间分布格局。与本研究结果相同,宋坤^[19]对安徽常绿阔叶林研究表明:随着海拔升高而常绿阔叶树种减少,落叶阔叶树种增多,多样性指数升高。

3.1 凋落物生产量与林分因子

调查地区林分凋落物量 5.95~9.70 t·hm⁻²·a⁻¹,与安徽肖坑亚热带常绿阔叶林的凋落物量 6.91~9.85 t·hm⁻²·a⁻¹^[22],广东鼎湖山亚热带常绿阔叶林 9.06 t·hm⁻²·a⁻¹^[23]相仿。AUGUSTO 等^[6]在调查温带森林时发现,成熟林凋落物受树种影响小,主要差异是由温度和经营措施造成。也有研究认为凋落量的差异与地形位置^[4]、海拔^[24]息息相关。凋落物的生产量受多种因素控制,不仅与立地条件有关,而且林分因子也是凋落物量重要的影响因素^[25]。原作强等^[8]研究指出落叶量与林分的胸高断面积呈显著的正相关关系。

表 6 样地养分归还量

Table 6 Amounts of nutrients returns in the sampling stands

元素	样地	样地养分归还量/(kg·hm ⁻² · a ⁻¹)							合计
		阔叶	针叶	枝	皮	花	果	碎屑	
碳	P ₁	2 076.83	67.08	270.79	50.34	6.56	933.94	299.62	3 705.17
	P ₂	2 549.86	0.00	361.53	36.58	19.36	998.44	423.06	4 388.82
	P ₃	2 811.46	271.25	354.70	72.16	20.41	627.61	504.01	4 661.60
	P ₄	2 422.82	0.00	251.94	28.03	134.34	548.96	348.50	3 734.59
	P ₅	1 964.24	0.00	233.52	87.26	29.29	39.78	332.68	2 686.78
	P ₆	1 645.26	743.62	446.38	499.58	111.30	278.74	574.41	4 299.28
氮	P ₁	44.61	1.00	4.45	0.77	0.27	14.78	9.86	75.75
	P ₂	58.59	0.00	6.85	0.56	0.87	18.35	16.23	101.46
	P ₃	63.75	4.85	6.87	1.11	0.81	10.79	17.40	105.58
	P ₄	56.04	0.00	5.01	0.43	4.63	9.83	15.10	91.05
	P ₅	53.44	0.00	4.80	1.34	1.13	0.71	24.36	85.79
	P ₆	43.38	14.68	9.48	7.67	3.76	5.50	17.16	101.63
磷	P ₁	0.76	0.02	0.11	0.01	0.01	0.67	0.49	2.07
	P ₂	1.12	0.00	0.16	0.01	0.04	0.91	0.87	3.10
	P ₃	1.13	0.10	0.16	0.02	0.05	0.43	0.94	2.83
	P ₄	1.71	0.00	0.18	0.01	0.24	0.61	0.92	3.67
	P ₅	1.47	0.00	0.12	0.02	0.07	0.03	0.74	2.46
	P ₆	1.03	0.34	0.21	0.14	0.18	0.25	0.88	3.03
钾	P ₁	16.86	0.16	1.41	0.05	0.07	14.76	2.55	35.85
	P ₂	20.43	0.00	1.71	0.03	0.23	7.92	4.84	34.52
	P ₃	26.79	0.93	2.60	0.07	0.21	6.59	4.61	41.80
	P ₄	17.65	0.00	1.14	0.03	1.76	6.23	2.39	29.20
	P ₅	12.62	0.00	0.92	0.08	0.43	0.48	2.02	16.54
	P ₆	12.19	2.95	1.43	0.45	0.93	4.18	2.80	24.93
钙	P ₁	43.03	0.81	5.78	1.98	0.13	15.97	6.90	74.61
	P ₂	55.41	0.00	9.30	1.44	0.33	18.96	9.76	95.20
	P ₃	58.60	4.05	7.29	2.84	0.29	10.77	9.62	93.46
	P ₄	73.67	0.00	7.76	1.10	2.89	10.12	10.21	105.76
	P ₅	58.57	0.00	7.15	3.43	0.59	0.70	13.24	83.67
	P ₆	46.43	14.54	9.70	19.63	2.35	4.46	12.80	109.91
镁	P ₁	12.65	0.30	0.89	0.15	0.04	3.15	2.03	19.21
	P ₂	14.23	0.00	1.46	0.11	0.12	4.14	3.30	23.36
	P ₃	12.61	0.99	1.10	0.21	0.11	2.48	3.21	20.71
	P ₄	21.94	0.00	1.39	0.08	0.79	2.36	2.92	29.48
	P ₅	13.57	0.00	0.78	0.26	0.45	0.15	2.74	17.95
	P ₆	9.98	3.04	0.92	1.48	0.51	0.97	2.85	19.74

LU 等^[26]的研究表明林冠间有更多的空间，即较低的叶面积指数(LAI)，树木将会得到更多的光照参与光合作用，促进花生长，从而产生更多的生殖器官凋落物。这可能是果实与林分密度成反比的解释。温远光等^[27]认为，森林优势种的生物学特性不仅影响林分凋落物量，还会改变凋落方式和凋落器官的比例。我们的研究结果显示：落果量与优势树种呈正比，可能是因为优势树种均为壳斗科落果量大的树种有关。而枝、皮的凋落物与优势种无显著相关性，这与郭婧等^[9]的研究结果相同。

目前所报道的森林凋落物研究均有强烈的季节性，这种节律受温度和降雨模式控制^[28]。由于叶片在凋落物量中占有很高比例，其衰老强烈影响着凋落节律。凋落物在春季的落叶是新老叶更替的结果，而

常绿树种的秋冬季落叶与低温胁迫,或较低的土壤水分有关^[5]。

3.2 凋落物养分及归还

调查区林分凋落叶养分差异显著,可能是因为树种生活型不同,生境环境的异质性^[29],及不同的养分重吸收^[30]所导致。凋落物不同组分养分含量不同。与本研究相同,LU等^[26]对中国台湾亚热带常绿阔叶林的研究中发现,枝皮中磷和钾含量最低,钙最高,镁含量在叶片和碎屑中较枝高。SHIN等^[10]认为枝皮中除钙外其他养分均是组分中最低。CUEVAS等^[31]认为生殖器官凋落物和碎屑质量上虽低,却含有大量养分,有利于植物养分吸收和分解者的群落生长。植物中存在重吸收特性^[30],即衰老器官脱落前会将养分转移给其他组织。常绿植物再吸收磷的水平显著高于落叶树种,这可能是样地 P_4 磷归还量高的原因,样地 P_3 碳、氮、钾归还量均最高,可能与其凋落物质量最高有关。

林分结构可能是影响凋落物的一个重要因子,相同气候条件下,不同林分的凋落物质量有差异但不显著,凋落叶节律、养分含量及养分归还均有差异。在涉及凋落物量的研究中,林分结构应作为重要参数被考虑。同时需要指出的是林分结构包括空间和非空间结构,本研究仅讨论了林分的非空间结构。

4 参考文献

- [1] BRAY J R, GORHAM E. Litter production in forests of the world [J]. *Adv Ecol Res*, 1964, **2**(8): 101 – 157.
- [2] 王凤友. 森林凋落物量研究综述[J]. 生态学进展, 1989, **6**(2): 82 – 89.
WANG Fengyou. Review on the study of forest litterfall [J]. *Adv Ecol*, 1989, **6**(2): 82 – 89.
- [3] REINERS W A, LANG G E. Changes in litterfall along a gradient in altitude [J]. *J Ecol*, 1987, **75**(3): 629 – 638.
- [4] ACEÑOLAZA P G, ZAMBONI L P, RODRIGUEZ E E, et al. Litterfall production in forests located at the Pre-delta area of the Paraná River (Argentina) [J]. *Ann For Sci*, 2010, **67**(3): 311 – 320.
- [5] WANG Qingkui, WANG Silong, XU Guangbiao, et al. Conversion of secondary broadleaved forest into Chinese fir plantation alters litter production and potential nutrient returns [J]. *Plant Ecol*, 2010, **209**(2): 269 – 278.
- [6] AUGUSTO L, RANGER J, BINKLEY D, et al. Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility [J]. *Ann For Sci*, 2002, **59**(3): 233 – 253.
- [7] XU Xiaoniu, TOKASHIKI Y, HIRATA E, et al. Ecological studies on subtropical evergreen broad-leaved forest in Okinawa, Japan: Litter production and nutrient input [J]. *J For Res*, 2000, **5**(3): 151 – 156.
- [8] 原作强, 李步杭, 白雪娇, 等. 长白山阔叶红松林凋落物组成及其季节动态[J]. 应用生态学报, 2010, **21**(9): 2171 – 2178.
YUAN Zuoqiang, LI Buhang, BAI Xuejiao, et al. Composition and seasonal dynamics of litter falls in a broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest in Changbai Mountains, Northeast China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2010, **21**(9): 2171 – 2178.
- [9] 郭婧, 喻林华, 方晰, 等. 中亚热带4种森林凋落物量、组成、动态及其周转期[J]. 生态学报, 2015, **35**(14): 4668 – 4677.
GUO Jing, YU Linghua, FANG Xi, et al. Litter production and turnover in four types of subtropical forests in China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2015, **35**(14): 4668 – 4677.
- [10] SHIN C H, WON H Y, MUN H T. Litter production and nutrient input via litterfall in *Quercus mongolica* forest at Mt. Worak National Park [J]. *J Ecol Field Biol*, 2011, **34**(1): 107 – 113.
- [11] VITOUSEK P. Nutrient cycling and nutrient use efficiency [J]. *Am Nat*, 1982, **119**(4): 553 – 572.
- [12] SAYER E J, TANNER E V J. Experimental investigation of the importance of litterfall in lowland semi-evergreen tropical forest nutrient cycling [J]. *J Ecol*, 2010, **98**(5): 1052 – 1062.
- [13] 李洁冰, 闫文德, 马秀红. 亚热带樟树林凋落物量及其养分动态特征[J]. 中南林业科技大学学报, 2011, **31**(5): 223 – 228.
LI Jiebing, YAN Wende, MA Xiuhong. Litter fall production and nutrient dynamics of *Cinnamomum camphora* in subtropical region [J]. *J Cent South Univ For Technol*, 2011, **31**(5): 223 – 228.
- [14] HOBBIIE S E. Effects of plant species on nutrient cycling [J]. *Trends Ecol Evol*, 1992, **7**(10): 336 – 339.
- [15] UKONMAANAHO L, MERILÄ P, NÖJD P, et al. Litterfall production and nutrient return to the forest floor in Scots pine and Norway spruce stands in Finland [J]. *Boreal Environ Res*, 2008, **13**(4): 67 – 91.

- [16] UMA M, SARAVANAN T S, RAJENDRAN K. Growth, litterfall and litter decomposition of *Casuarina equisetifolia* in a semiarid zone [J]. *J Trop For Sci*, 2014, **26**(1): 125 – 133.
- [17] BASNET K. Effect of topography on the pattern of trees in Tabonuco (*Dacodes excelsa*) dominated rain forest of Puerto Rico [J]. *Biotropica*, 1992, **24**(1): 31 – 42.
- [18] PIELOU E C. *Ecological Diversity* [M]. New York: John Wiley & Sons, 1975: 165.
- [19] 宋坤. 安徽常绿阔叶林-落叶阔叶林交错带的森林植被特征及其成因[D]. 上海: 华东师范大学, 2012.
SONG Kun. *Vegetation Characteristic of Evergreen-Deciduous Broadleaved Forest Ecotone and its Formation Mechanism, a Study in Anhui* [D]. Shanghai: East China Normal University, 2012.
- [20] 黄金燕, 周世强, 谭迎春, 等. 卧龙自然保护区大熊猫栖息地植物群落多样性研究: 丰富度、物种多样性指数和均匀度[J]. 林业科学, 2007, **43**(3): 73 – 78.
HUANG Jinyan, ZHOU Shiqiang, TAN Yingchun, *et al.* Study on the species diversity of plant community in the Giant Panda Habitat of Wolong Natural Reserve: species richness, species diversity and evenness [J]. *Sci Silv Sin*, 2007, **43**(3): 73 – 78.
- [21] 章皖秋, 李先华, 罗庆州, 等. 基于 RS, GIS 的天目山自然保护区植被空间分布规律研究[J]. 生态学杂志, 2003, **22**(6): 21 – 27.
ZHANG Wanqiu, LI Xianhua, LUO Qingzhou, *et al.* Spatial distribution of vegetation in Tianmu Mountain Nature Reserve based on RS and GIS data [J]. *Chin J Ecol*, 2003, **22**(6): 21 – 27.
- [22] 王陆军, 张赞齐, 丁正亮, 等. 安徽肖坑亚热带常绿阔叶林 4 优势树种叶养分动态及其利用效率[J]. 东北林业大学学报, 2010, **38**(7): 10 – 12.
WANG Lujun, ZHANG Yunqi, DING Zhengliang, *et al.* Foliar nutrient dynamics and nutrient use efficiency of four dominant tree species in a subtropical evergreen broad-leaved forest in Xiaokeng, Southern Anhui [J]. *J Northeast For Univ*, 2010, **38**(7): 10 – 12.
- [23] 官丽莉, 周国逸, 张德强, 等. 鼎湖山亚热带常绿阔叶林凋落物量 20 年动态研究[J]. 植物生态学报, 2004, **28**(4): 449 – 456.
GUAN Lili, ZHOU Guoyi, ZHANG Deqiang, *et al.* Twenty years of litterfall dynamics in subtropical evergreen broad-leaved forest at the Dinghushan forests ecosystem research station [J]. *Acta Phytoecol Sin*, 2004, **28**(4): 449 – 456.
- [24] RÖDERSTEIN M, HERTEL D, LEUSCHNER C. Above-and below-ground litter production in three tropical montane forests in southern Ecuador [J]. *J Trop Ecol*, 2005, **21**(5): 483 – 492.
- [25] MALCHAIR S, CARNOL M. Microbial biomass and C and N transformations in forest floors under European beech, sessile oak, Norway spruce and Douglas-fir at four temperate forest sites [J]. *Soil Biol Biochem*, 2009, **41**(4): 831 – 839.
- [26] LU Shuwei, LIU C P. Patterns of litterfall and nutrient return at different altitudes in evergreen hardwood forests of Central Taiwan [J]. *Ann For Sci*, 2012, **69**(8): 877 – 886.
- [27] 温远光, 韦炳二, 黎洁娟. 亚热带森林凋落物产量及动态的研究[J]. 林业科学, 1989, **25**(6): 542 – 548.
WEN Yuanguang, WEI Bing'er, LI Jiejuan. A study on the litter production and dynamics of subtropical forest [J]. *Sci Silv Sin*, 1989, **25**(6): 542 – 548.
- [28] TRIPATHI S K, SUMIDA A, SHIBATA H, *et al.* Leaf litterfall and decomposition of different above and belowground parts of birch (*Betula ermanii*) trees and dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*) shrubs in a young secondary forest in Northern Japan [J]. *Biol Fert Soil*, 2006, **43**(2): 237 – 246.
- [29] AERTS R. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? [J]. *J Ecol*, 1996, **84**(4): 597 – 608.
- [30] KILLINGBECK K T. Nutrients in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency [J]. *Ecology*, 1996, **77**(6): 1716 – 1727.
- [31] CUEVAS E, LUGO A E. Dynamics of organic matter and nutrient return from litterfall in stands of ten tropical tree plantation species [J]. *For Ecol Manage*, 1998, **112**(3): 263 – 279.