

# 川西亚高山林线交错带植被凋落物量及养分归还动态\*

齐泽民<sup>1,2</sup> 王开运<sup>1\*\*</sup>

(<sup>1</sup>内江师范学院化学与生命科学系,四川内江641112;<sup>2</sup>华东师范大学上海市城市化过程和生态恢复重点实验室,上海200062)

**摘要** 从2006—2008年,研究了川西亚高山林线交错带群落凋落物产量及N、P、K、Ca和Mg主要养分归还动态。结果表明:林线交错带植被凋落物年产量为 $389.83 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ ,5种主要养分年归还量总量为 $15.82 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ ,归还量排序为 $\text{Ca} > \text{N} > \text{K} > \text{Mg} > \text{P}$ 。其中,叶、枝和其他混合杂物分别占凋落物总量的72.2%、17.9%和9.9%,占养分归还总量的87.4%、7.0%和5.6%。凋落物各组分及养分归还月动态均呈单峰曲线型变化,叶高峰期在9月,而枝、杂物则在10月。凋落物养分含量季节动态因不同凋落物组分和养分元素而异。叶凋落物中N、P、K和Mg含量在生长高峰的6、7月较高,而Ca含量较低;枝凋落物各元素含量总体上月变化不显著,其他混合杂物各元素含量6与10月相对较高,其余各月则无显著差异。

**关键词** 川西;亚高山林线;交错带;凋落物;动态

中图分类号 Q151.93 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2010)3-0434-05

**Litter production and nutrient return of vegetations in subalpine timberline ecotone of west Sichuan, China.** QI Ze-min<sup>1,2</sup>, WANG Kai-yun<sup>1</sup>(<sup>1</sup>School of Chemistry and Life Science, Neijiang Normal University, Neijiang 641112, Shichuan, China; <sup>2</sup>Shanghai Key Laboratory of Urbanization Process and Ecological Restoration, East China Normal University, Shanghai 200062, China). *Chinese Journal of Ecology* 2010 29(3) 434-438.

**Abstract:** In 2006–2008, investigations were made on the litter production and nutrient return of the vegetations in subalpine timberline ecotone of west Sichuan. The annual litter production of the vegetations was  $389.83 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ , among which, leaf, branch, and miscellany occupied 72.2%, 17.9%, and 9.9%, respectively. The annual return of five main nutrients (N, P, K, Ca, and Mg) from the litters was  $15.82 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$  in total, with the sequence of  $\text{Ca} > \text{N} > \text{K} > \text{Mg} > \text{P}$ , and 87.4%, 7.0%, and 5.6% of the return came from leaf, branch, and miscellany, respectively. The monthly dynamics of different litter components and their nutrient return all showed one-peak, with the maximum in September for leaf and in October for branch and miscellany. The seasonal dynamics of the nutrient contents in litters differed with litter components and nutrient kinds. In leaf litter, the contents of test five nutrients except Ca were higher in June and July; in branch litter, no notable monthly variation was observed for the test nutrients contents; and in the miscellany, the contents of test nutrients were higher in June and October than in other months.

**Key words:** west Sichuan; subalpine timberline; ecotone; litter; dynamics.

林线(timberline)是划分高山区景观类型的重要生态过渡带,由于极端的环境条件,林线生物类群

均处于相对复杂的临界状态,是典型的生态系统的脆弱区(Li *et al.*, 2002)。关于林线群落特征、物种构成、极端环境(如低温、干旱、风和雪等)对物种生理生态的影响已有大量研究,并形成了有关林线的形成与动态的各种假说(李迈和和 Kröuch, 2005)。

\* 国家自然科学基金重大研究计划项目(90511008, 90202010)和四川省教育厅青年基金资助项目(08ZB045)。

\*\* 通讯作者 E-mail: kywang@re.ecnu.edu.cn

收稿日期:2009-08-17 接受日期:2009-12-11

但是,关于林线系统水、养分循环及能量流动等生态过程的研究报道较少,许多林线形成和动态假说难以验证。

经由凋落物归还的养分是植被向土壤输入养分的主要生物学途径,在调节森林生态系统的物质循环和能量流动、维持森林土壤肥力以及促进群落演替等方面具有重要作用(Palma *et al.* 2001)。在过去的半个世纪中,不同森林群落的凋落物产量、组成和动态及其养分归还量等相关研究工作已取得了丰硕成果(Zimmermann *et al.* 2002)。在川西地区,不同海拔高度典型森林类型生物生产力、凋落物产量动态及养分归还动态、土壤生态系统特性及物质循环过程等也有较多的研究(罗辑等 2003;王开运, 2004;Yang *et al.* 2006),但未见林线交错带这一典型脆弱生态系统能流、物流等生态系统过程的研究报道。因此,本文研究了川西亚高山林线生态系统凋落物产量及养分归还特征,以期为深入了解林线交错带生态系统过程提供基础数据。

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 研究区概况

野外调查工作在王朗自然保护区进行,该区位于四川省平武县内,地处青藏高原-四川盆地的过渡地带,属于丹巴-松潘半湿润气候。研究样地设于保护区大窝凼外侧坡亚高山林线交错带典型代表性“森林-灌丛-草甸”复合地段,设置 5 m × 10 m 固定样地 5 个。32°59'N, 104°01'E, 海拔 3300 m。年均温 1.0 °C, 1 月气温 -6.6 °C, 7 月气温 8.9 °C, 相对湿度 70.0%, 降水量 859 mm。在整个林线交错带,混生少量岷江冷杉(*Abies faxoniana*)和糙皮桦(*Betula utilis*)。灌木层主要分布有高山绣线菊(*Spiraea alpina*)、杜鹃(*Rhododendron* spp.)、高山柳(*Salix paraqpleisia*)、刚毛忍冬(*Lonicera hispida*)、花楸(*Sorbus* sp.)、蔷薇(*Rosa* sp.)。盖度达 70% 以上,草本层以莎草、苔草为主,盖度约 27%。

### 1.2 研究方法

**1.2.1 凋落物收集** 在所设置的 5 个标准样地上,随机放置 0.5 m × 0.5 m 凋落物收集筐共 15 个。于 2006 年 4 月—2008 年 4 月连续 2 年逐月收集凋落物,其中每年冬季 12 月—翌年 3 月集中收集 1 次。由于每个收集筐每次收集量少,凋落物成分不易区分,因此每次带回实验室只分鉴叶、枝、杂物(花、果等)部分,扔掉动物残体,每部分凋落物在 80 °C 的

鼓风干燥箱中烘干至恒量。根据测定的干质量,按尺度转换成每月单位面积的凋落物产量( $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ )。烘干的凋落物样品分别被研磨,过 1.0 mm 的不锈钢筛,混合均匀,贮存于广口瓶中用于养分分析。

**1.2.2 养分含量分析** 样品用  $\text{H}_2\text{SO}_4\text{-H}_2\text{O}_2$  消煮(微波消煮系统:Milestone, Italy)后测定 N、P、K、Ca 和 Mg 含量。N 含量用半微量开氏法, P 含量采用钒钼黄比色法测定,有机 C 用重铬酸钾容量法-外加热法(鲁如坤 2000);K、Ca、Mg 含量采用 ICP 元素分析仪(Atomscan Advance, America)分析测定。

### 1.3 统计分析

不同林分 and 不同凋落物成分的养分归还量和动态根据凋落物产量乘以对应的凋落物养分含量得到。SPSS 11.5 for Windows 统计软件 LSD 多重比较分析用于比较凋落物成分之间、生物元素之间以及不同月份之间的凋落物产量、养分浓度和养分归还量的差异。

## 2 结果与分析

### 2.1 凋落物量月动态

林线交错带凋落物主要由叶、枝、杂物组成。由图 1 可知,林线交错带植被凋落物年产量为  $(389.83 \pm 18.42) \text{kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ ,其中,枯落叶、枝和其他杂物分别为  $(276.36 \pm 15.86) \text{kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 、 $(74.72 \pm 9.93) \text{kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 、 $(38.73 \pm 6.27) \text{kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ ,分别占总量的 72.2%、17.9% 和 9.9%。在月凋落量中,叶、枝和其他杂物所占比例随月份变化而发生变化,叶在 9 月所占比例最高,达 87.3%,枝在 12 月—翌年 3 月最高,达 53.9%,杂物在 6 月最高,达 19.8%。林线交错带凋落物总量、

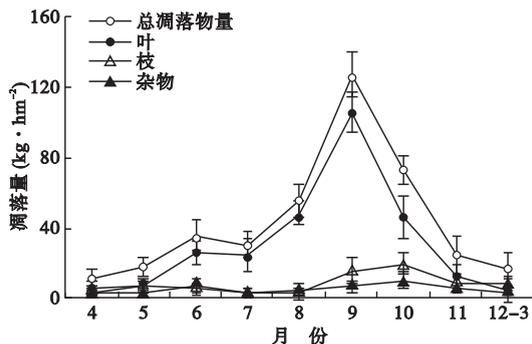


图 1 林线交错带凋落物量月动态

Fig. 1 Monthly variation of litterfall in timberline ecotone  
数据为平均值 ± 标准差 (n = 15), 12-3 表示 12 月—翌年 3 月。下同。

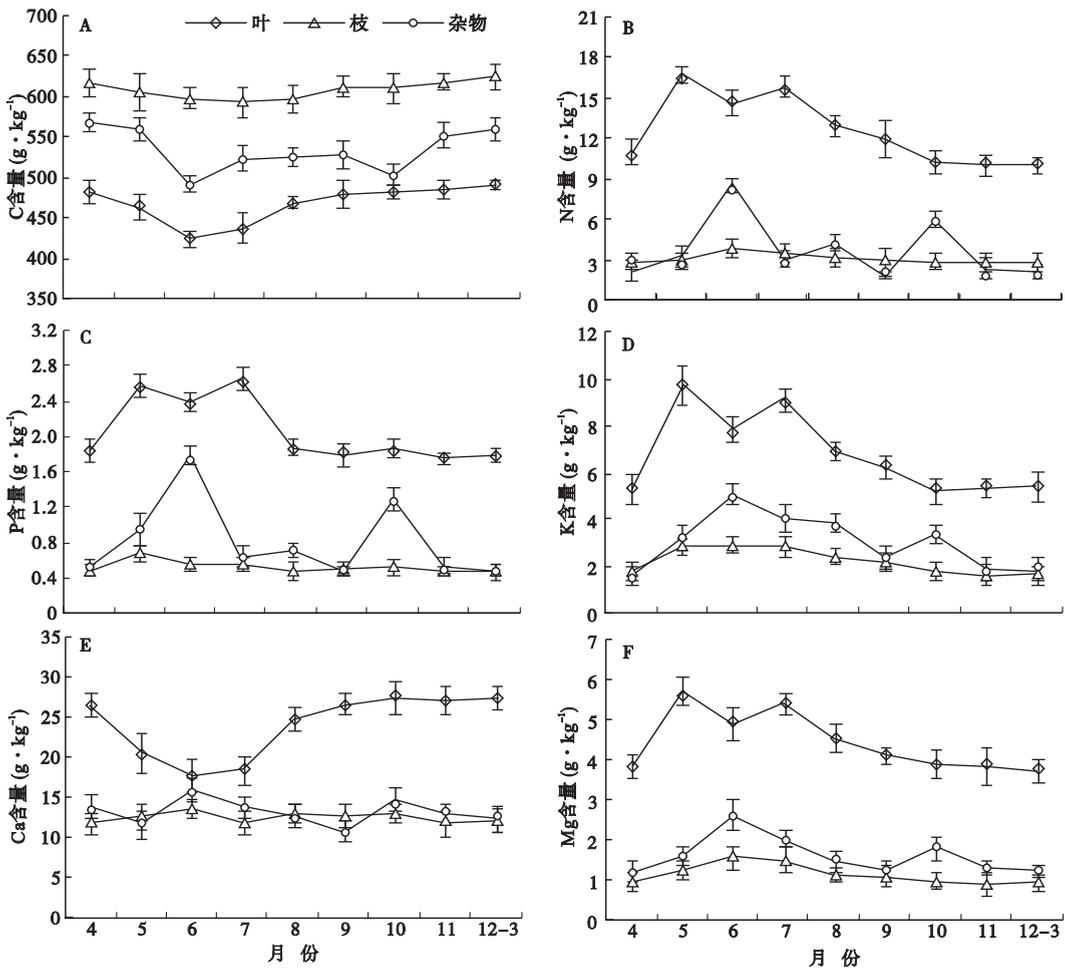


图2 林线交错带不同凋落物成分的(A)C、(B)N、(C)P、(D)K、(E)Ca和(F)Mg含量的月变化规律  
Fig.2 Monthly variations in the returns of(A)C、(B)N、(C)P、(D)K、(E)Ca and(F)Mg through litterfall in timberline ecotone

叶具有相似的月凋落动态规律,尽管6月具有小的凋落峰,但总体呈单峰曲线变化,9月为凋落高峰期。枝、杂物则10月为凋落高峰。其中9、10月是凋落物回归最主要的月份,占全年凋落总量的51.3%。

## 2.2 凋落物养分浓度及月动态

图2显示,凋落物各组分不同元素含量高低顺序均为: $C > Ca > N > K > Mg > P$ 。不同凋落物成分相比较,C含量枝>其他杂物>叶。各月叶凋落物N、P、K、Ca和Mg主要养分元素均显著高于枝和杂物( $P < 0.05$ ),杂物除6和8月N含量高于枝外,其余各月无显著差异( $P > 0.05$ ),而P、K和Mg含量杂物大部分月份显著高于枝,但Ca含量枝与杂物在整个生长季中无显著差异( $P > 0.05$ )。

林线交错带凋落物各组分C与养分元素含量季节变化因元素种类而异。总体而言,叶凋落物的

C与养分含量比其他凋落物成分的季节变化更显著。叶凋落物C、Ca含量5、6、7月含量较低,8月生长季末则迅速升高,至翌年4月则相对稳定。叶凋落物中N、P、K和Mg含量表现出相似的月变化规律,均表现为在5、6、7月生长季内具有较高的浓度,8月后—翌年4月生长停滞期则相对较低。枝凋落物C、N、P、K、Ca和Mg等元素含量总体上季节变化不显著。杂物各养分元素浓度亦表现相似的月变化规律,6与10月各养分元素含量相对较高,其余各月则无显著差异( $P > 0.05$ )。

## 2.3 养分归还量的月变化格局

由表1可知,林线交错带凋落物N、P、K、Ca和Mg 5种主要养分年归还量总量为 $(15.82 \pm 2.27) \text{kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ ,分别为 $(3.83 \pm 0.73) \text{kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 、 $(0.62 \pm 0.28) \text{kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 、 $(2.12 \pm 0.43) \text{kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 、 $(8.34 \pm 2.17) \text{kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 和

表1 林线交错带群落凋落物养分月、年归还量( $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ )

Tab.1 Monthly and annual nutrient returns of each components of litterfall of community in timberline ecotone

元素	组分	月份									年归还量
		4	5	6	7	8	9	10	11	12-3	
C	叶	1.491	3.271	10.835	10.727	22.622	50.776	22.113	5.728	2.102	129.667
	枝	3.761	4.381	2.952	1.377	1.806	9.616	11.859	5.171	4.837	45.760
	杂物	1.199	1.790	3.454	1.714	1.955	3.439	4.832	2.755	1.687	22.825
	月归还量	6.451	9.442	17.240	13.819	26.383	63.831	38.805	13.654	8.626	198.251
N	叶	0.034	0.117	0.372	0.388	0.620	1.265	0.466	0.117	0.043	3.421
	枝	0.017	0.021	0.019	0.008	0.009	0.046	0.057	0.024	0.022	0.223
	杂物	0.005	0.010	0.060	0.010	0.016	0.011	0.057	0.011	0.006	0.186
	月归还量	0.055	0.149	0.450	0.406	0.645	1.322	0.580	0.152	0.071	3.830
P	叶	0.006	0.018	0.061	0.065	0.091	0.190	0.085	0.021	0.008	0.544
	枝	0.003	0.005	0.003	0.001	0.001	0.008	0.010	0.004	0.004	0.039
	杂物	0.001	0.003	0.013	0.002	0.003	0.003	0.012	0.003	0.001	0.041
	月归还量	0.010	0.026	0.076	0.069	0.095	0.201	0.108	0.027	0.013	0.624
K	叶	0.016	0.069	0.201	0.224	0.336	0.660	0.236	0.063	0.023	1.828
	枝	0.011	0.020	0.014	0.007	0.007	0.035	0.035	0.014	0.013	0.156
	杂物	0.003	0.010	0.036	0.013	0.014	0.015	0.032	0.009	0.005	0.139
	月归还量	0.030	0.100	0.251	0.244	0.358	0.710	0.304	0.086	0.042	2.124
Ca	叶	0.082	0.145	0.452	0.453	1.196	2.803	1.256	0.320	0.117	6.824
	枝	0.071	0.091	0.067	0.027	0.039	0.197	0.250	0.098	0.093	0.935
	杂物	0.029	0.037	0.111	0.045	0.047	0.070	0.142	0.064	0.037	0.583
	月归还量	0.182	0.272	0.630	0.525	1.282	3.071	1.648	0.483	0.248	8.341
Mg	叶	0.012	0.040	0.125	0.132	0.219	0.436	0.178	0.045	0.016	1.203
	枝	0.006	0.009	0.008	0.003	0.003	0.017	0.018	0.007	0.007	0.079
	杂物	0.003	0.005	0.018	0.007	0.005	0.008	0.017	0.006	0.004	0.073
	月归还量	0.020	0.054	0.151	0.142	0.228	0.461	0.213	0.059	0.027	1.355

( $1.36 \pm 0.42$ ) $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ , 排序为  $\text{Ca} > \text{N} > \text{K} > \text{N} > \text{P}$ 。在5种主要养分年归还总量中,叶归还量为( $13.82 \pm 1.93$ ) $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ , 占总量的87.36%, 其次是枝, 占总量7.02%, 杂物仅占5.62%。

林线交错带养分归还量的格局与凋落物归还总量月动态相同。就各元素而言, 经由凋落物总量归还的养分表现出显著的月变化规律, 9月归还的养分量最大, 其次是10月, 分别占5种养分年归还总量的34.8%和24.1%。就凋落物不同组分及不同元素而言, 叶凋落物养分归还动态变化显著, 5种养分归还量均以9月最高, 4月最低, 枝凋落物N、K、Mg归还量9月最高, 4月最低, Ca归还量10月最高, 其次是9月, 其余各月无显著差异( $P > 0.05$ )。P归还量各月无显著差异( $P > 0.05$ )。杂物N、P、K、Ca和Mg等养分归还均为6月最高, 4月最低。

### 3 讨论

#### 3.1 凋落物产量和养分归还

凋落物产量反映了森林生态系统的生产力, 其受到生物与非生物因素的综合作用(Bray & Gorham, 1999)。本研究表明, 亚高山林线交错带凋落物年产量为( $389.83 \pm 18.42$ ) $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。林线交错带凋落物产量与同地区低海拔紫果云杉林

-箭竹林(2900 m)、岷江冷杉林针阔混交林(2600 m)以及白桦林(2540 m)相比较, 分别只有紫果云杉林-箭竹林( $1564 \pm 128$ ) $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 、岷江冷杉林针阔混交林( $4319 \pm 485$ ) $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 以及白桦林( $2223 \pm 437$ ) $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 的24.9%、9.0%和17.5%(王开运, 2004; Yang *et al.*, 2006)。林线交错带凋落物5种主要养分年归还总量为( $15.82 \pm 2.27$ ) $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ , 只有紫果云杉林-箭竹林的24.8%、21.9%、37.13%、19.5%和19.2%, 表明高海拔林线交错带植被凋落物产量及养分回归较低。这主要与高海拔低温及其导致短的生长季、低气压导致的叶内部低二氧化碳浓度、寒害与干旱等因素限制了林线植物光合效率以及低的生物产量有关(Hoch *et al.*, 2002; Körner, 2003)。在5种主要养分年归还总量中, 叶归还量占总量的87.36%, 其次是枝, 占总量7.02%, 杂物仅占5.62%。经由叶凋落物的养分归是林线交错带养分归还的主要贡献者。值得注意的是, 经由花、果等杂物的养分归还量占凋落物归还总量的比例均远低于同地区低海拔森林群落(王开运, 2004)。在一定程度上反映了林线植物受高海拔、低温和贫瘠土壤条件等极端生态因子的影响, 其生殖能力较为低下。

另外, 林线交错带凋落物总量及叶凋落物6月

具有小凋落峰,9月为凋落高峰期,枝、花果等杂物则在10月具凋落高峰。叶6月具凋落小峰可能与雨季强风有关。凋落叶及其控制的凋落物总量9月凋落高峰期早于同地区低海拔植被凋落高峰期(一般在10月)(Yang *et al.*, 2006)。这主要在于高海拔林线区秋季更早的低温导致生长季的结束,同时低温刺激植物合成脱落酸,在加上较大的风速,促进了叶片凋落。枝在10月具凋落高峰则主要与强风和积雪有关,花果等杂物在10月具有相对凋落高峰则与林线植被中高山杜鹃大量落花有关。因此,林线植被凋落物动态主要是由物种组成和该区特殊的物候现象控制,但风和雪等环境因子调节了凋落物组分。

### 3.2 凋落物养分浓度的月动态及生态学意义

本研究表明,林线交错带凋落物的元素含量具有显著的月动态格局,但其变化规律取决于元素和凋落物成分。不同凋落物成分之间的养分浓度高低顺序为:Ca > N > K > Mg > P。凋落物中归还的P元素较少,意味着与大多数森林生态系统一样(Palma *et al.*, 2000; Zimmermann *et al.*, 2002),P的缺乏是限制林线交错带植物生长的重要土壤因子。总体上,叶凋落物中养分含量变化比其他组分显著。生长季节内的叶凋落物具有较高的N、P、K和Mg含量,而在生长停止期间的叶凋落物具有较低的N、P、K和Mg浓度,而Ca正好相反。这些变化差异主要是由于N、P、K和Mg是可移动的生物元素,因此在叶片凋落前被转移到其他多年生器官中,而Ca是移动性相对较低的元素,因此累积在成熟的叶片较多,导致凋落叶中的浓度较高(Sollins *et al.*, 1980; Escudero *et al.*, 1992; Palma *et al.*, 2000)。由于养分元素在叶片凋落前的重新分配减少了养分通过凋落物的循环,将养分累积在多年生器官中,为下一个生长季节叶片的生长提供了大量的养分(Escudero *et al.*, 1992),从而使生态系统更加独立于土壤养分(Lim & Cousens, 1986; Yang *et al.*, 2006)。

林线交错带植被凋落物年产量为(389.83 ± 18.42) kg · hm<sup>-2</sup> · a<sup>-1</sup>,其中叶、枝及花果等杂物分别占总量的72.2%、17.9%和9.9%。N、P、K、Ca和Mg 5种主要养分年归还量总量为(15.82 ± 2.27) kg · hm<sup>-2</sup> · a<sup>-1</sup>,叶、枝与杂物分别占87.4%、7.0%和5.6%。凋落物产量及养分归还量较低在一定程度上反映了林线植物受高海拔、低温和贫瘠土壤条件等极端生态因子的影响,生物生产力较低。凋落物总量及各组分凋落月动态均呈单峰曲线变

化,其中叶凋落高峰期在9月,枝、杂物则在10月。林线植被凋落物动态由物种组成和该区特殊的物候现象控制,受风和雪等环境因子调节。在凋落物各组分中,叶养分含量高于其他组分,由于N、P、K和Mg在叶片凋落前在植物体内的转移和重新分配,因此比其他组分具有明显的月变化规律。养分含量和养分归还量的月变化格局对高山林线植被生态系统的养分循环和树木生长具有重要的生态学意义。

致谢 感谢王朗国家级自然保护区的大力协作、支持和帮助。

### 参考文献

- 樊后保,刘文飞,袁秀群,等. 2007. 杉木人工林凋落物量对氮沉降增加的初期响应. *生态学杂志*, **26**: 1335-1338.
- 李迈和, Kröuch N. 2005. 全球高山林线研究现状与发展方向. *四川林业科技*, **26**(4): 36-42.
- 鲁如坤. 2000. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科学出版社.
- 罗辑,程根伟,陈斌如,等. 2003. 贡嘎山垂直带林分凋落物及其理化特征. *山地学报*, **21**(3): 287-292.
- 王开运. 2004. 川西亚高山森林生态系统过程. 成都: 四川科学技术出版社.
- Bray JR, Gorham E. 1999. Litter production in forests of the world. *Advance in Ecological Research*, **2**: 101-157.
- Escudero A, del Arco JM, Garrido MV, *et al.* 1992. Effects of site characteristics on N retranslocation from senescing leaves. *Ecology*, **72**: 701-708.
- Hoch G, Popp M, Körner C. 2002. Altitudinal increase of mobile carbon pools in *Pinus cembra* suggests sink limitation of growth at the Swiss treeline. *Oikos*, **98**: 361-374.
- Körner C. 2003. Carbon limitation in trees. *Journal of Ecology*, **91**: 4-17.
- Li MH, Hoch G, Körner C. 2002. Source/sink removal affects mobile carbohydrates in *Pinus cembra* at the Swiss treeline. *Trees*, **16**: 331-337.
- Lim MT, Cousens JE. 1986. The internal transfer of nutrients in a Scots pine stand: The pattern of transfer and the effects of nitrogen availability. *Forestry*, **59**: 17-27.
- Meier CE, Grier CC, Cole DW. 1985. Below and aboveground N and P use by *Abies amabilis* stands. *Ecology*, **66**: 1928-1942.
- Palma RM, Defrieri RL, Tortarolo MF, *et al.* 2002. Seasonal changes of bioelements in litter and their potential return to green leaves in four species of the Argentine subtropical forest. *Annals of Botany*, **85**: 181-186.
- Sollins P, Grier CC, McCorison FM, *et al.* 1980. The internal element cycles of an old-growth Douglas-fir ecosystem in Western Oregon. *Ecology*, **50**: 261-285.
- Waring RH, Schlesinger WH. 1985. Forest Ecosystem: Concepts and Management. New York: Academic Press.
- Yang WQ, Wang KY, Kellomaki S, *et al.* 2006. Annual and monthly variations in litter macronutrients of three subalpine forests in the western China. *Pedosphere*, **16**: 788-798.
- Zimmermann S, Braun S, Conedera M, *et al.* 2002. Macronutrient inputs by litterfall as opposed to atmospheric deposition into two contrasting chestnut forest stands in southern Switzerland. *Forest Ecology and Management*, **161**: 289-302.

作者简介 齐泽民,男,1970年生,博士,副教授。主要从事植物生态、土壤生态及恢复生态学领域的研究。E-mail: zmin918@sina.com.cn  
责任编辑 王伟