

# 森林凋落物对种子萌发与幼苗生长的影响<sup>\*</sup>

羊留冬<sup>1,2</sup> 杨 燕<sup>1\*\*</sup> 王根绪<sup>1</sup> 郭剑英<sup>1,3</sup>

(<sup>1</sup> 中国科学院水利部成都山地灾害与环境研究所山地环境演变与调控重点实验室, 成都 610041; <sup>2</sup> 中国科学院研究生院, 北京 100049; <sup>3</sup> 乐山师范学院旅游与经济管理学院, 四川乐山 614004)

**摘 要** 森林更新是森林生态系统维持自身稳定的重要环节, 其早期阶段(种子萌发与幼苗生长)对气候变化十分敏感, 同时显著地受到森林凋落物的影响。对这种影响机制的深入研究, 有助于进一步认识和了解森林更新动态和群落演替方向。本文简要概述了近年来国内外森林凋落物研究动态, 从森林凋落物影响种子萌发与幼苗生长的物理作用机制(凋落物对种子与幼苗产生的物理障碍与机械损伤, 微环境的温度、湿度以及光照条件的变化等)、生物化学作用机制(产生化感物质、降解释放营养物质)以及通过改变土壤理化性质间接对其产生影响等3个方面进行了系统综述, 并且就气候变化与森林凋落物的协同作用通过多种方式直接或间接地对树木种子萌发与幼苗生长产生影响的机理进行了初步探讨。在此基础上提出了这一领域未来研究趋势和需要加以重视的问题。

**关键词** 森林凋落物; 种子萌发; 幼苗生长; 作用机制; 气候变化

**中图分类号** Q945 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2010)9-1820-07

**Effects of forest litter on seed germination and seedling growth: A review.** YANG Liudong<sup>1,2</sup>, YANG Yan<sup>1</sup>, WANG Gen-xu<sup>1</sup>, GUO Jian-ying<sup>1,3</sup> (<sup>1</sup>The Key Laboratory of Mountain Environment Evolution and Regulation, Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610014, China; <sup>2</sup>Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; <sup>3</sup>School of Tourism and Economic Management, Leshan Normal University, Leshan 614004, Sichuan, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2010, 29(9): 1820–1826.

**Abstract:** Forest regeneration is the premise of maintaining forest ecosystem stability, and its early phase (seed germination and seedling growth) is very sensitive to climate change and markedly affected by forest litter. To deep understand the related affecting mechanisms can help us to further know the dynamics of forest regeneration and the direction of community succession. This paper summarized the research progress on forest litter, and discussed the physical mechanisms the forest litter affects seed germination and seedling growth (mechanical hinders of forest litter to seed and seedling emergence, changes in temperature, moisture, and light conditions of microenvironment, and so on), biochemical mechanisms (allelochemicals and nutrients release), indirect effects induced by the alternation of soil physical and chemical properties, and direct or indirect effects induced by the synergistic action of climate change and forest litter. The future directions in this research field were also discussed.

**Key words:** forest litter; seed germination; seedling growth; action mechanism; climate change.

森林更新是从具有活力的树木种子在适宜的环境中萌发、形成幼苗并完成定居的整个过程(彭闪江等, 2004); 关键种种子的成功萌发与幼苗的顺利

成活是森林更新成功的决定性环节, 并且这一环节对气候变化十分敏感, 并明显受森林凋落物的影响。森林凋落物是维持森林生态系统物质循环与能量流动的物质基础(Blagoveshchenskii *et al.*, 2006; 刘海岗等, 2008), 主要包括乔木和灌木的枯枝落叶、落皮、繁殖器官, 林下枯死的草本植物以及枯死植物的

<sup>\*</sup> 中国科学院知识创新重要方向项目(KZCX2-YW-331-2)和中国科学院“西部之光”人才培养计划“西部博士资助项目”。

<sup>\*\*</sup> 通讯作者 E-mail: yyang@imde.ac.cn

收稿日期: 2010-05-04 接受日期: 2010-06-12

根等(王凤友,1989)。凋落物在植被原生演替过程中具有改变群落生境的作用,强烈影响种群、群落的结构和动态,物种组成和多样性,其在地表的积累被认为是植被演替的一部分(Kostel-Hughes *et al.*, 1998; Weltzin *et al.*, 2005; Emery & Gross, 2006; Sayer, 2006)。种子萌发和幼苗定居对土壤环境变化十分敏感,尤其是种子在凋落物覆盖的森林表层土壤中等待萌发期间,对种子萌发产生强烈影响的土壤环境要素如土壤温度、水分以及营养与化学物质含量等将受到气候和凋落物的协同影响,认知这种影响及其作用机制,对预测未来气候变化下区域群落组成和演替方向具有十分重要的指导作用。

近代森林凋落物的研究始于1876年德国学者Ebermager的经典著作《森林凋落物及其化学组成》一书的出版(Dray & Corham, 1964)。迄今为止,国际上关于森林凋落物的研究已经从研究凋落物物理化学特征和分解动态等传统研究领域(Dray & Corham, 1964; 于明坚等, 1996; 杨玉盛等, 2003), 逐渐深入到凋落物的生态功能如保持水土(王凤友, 1989; Northup *et al.*, 1998; 朱金兆等, 2002)、维持陆地生态系统功能及其生产力(McMurtrie *et al.*, 2000)、影响森林更新与植物群落演替(陶大立等, 1985; Pierson & Mack, 1990; Facelli & Pickett, 1991; Myster, 1994; Fujii *et al.*, 2004)等层面上。

有关森林凋落物对森林更新的研究起步于20世纪中叶,半个多世纪以来这一领域取得了长足的发展。20世纪60年代初,陶大立等(1985)在小兴安岭丰林自然保护区进行了有关死、活地被物(凋落物)对红松(*Pinus koraiensis*)伴生树种天然更新影响的研究,初步探讨了森林凋落物对种子萌发和幼苗生长的影响,这大概是有关森林凋落物影响种子萌发与幼苗生长最早的报道;80年代Pierson和Mack(1990)在美国西部地区研究了凋落物厚度对种子萌发与幼苗生长的影响;90年代,有研究人员在关于森林凋落物在植物群落演替过程中的重要性的评述中,对森林凋落物影响种子萌发与幼苗生长的物理和化学作用机制进行过简要介绍(Facelli & Pickett, 1991; Facelli & Facelli, 1993);21世纪初期, Hastwell和Facelli(2000)在旱生群落演替的研究中,开展了森林凋落物对木本植物幼苗生长的影响研究;Fujii等(2004)研究了森林凋落物在降解过程中对树木种子和幼苗产生的化感效应;王贺新等(2008)就枯枝落叶层对森林天然更新产生障碍的

物理、生物和化学3种影响因子进行了综述;郭伟等(2009)和于恩娜等(2009)在揭示森林凋落物生态功能的评述中,简要阐述了森林凋落物对森林更新产生的影响。这些研究表明,森林凋落物对种子萌发与幼苗生长的影响研究已经成为国际上有关森林凋落物生态功能和森林植物群落演替研究的热点领域之一,近10年来成果显著。尽管如此,从发表的文献来看,绝大部分研究还是从森林凋落物影响种子萌发与幼苗生长的单一机制入手,很少有将物理、化学以及生物3种作用机制相结合进行深入研究,并且对于气候变化与森林凋落物协同影响森林更新的关注程度明显不足。因此,本文在对森林凋落物影响种子萌发和幼苗生长的3种作用机制进行较为系统、全面的评述的基础上,着重强调气候变化与森林凋落物协同作用对森林更新早期阶段影响的重要性,丰富我国森林更新领域研究,为揭示陆地生态系统对气候变暖的反馈机制提供理论依据。

## 1 物理作用机制

森林凋落物的现存量 and 分解动态随着森林类型(齐泽民等, 2004; 张东来等, 2008)和林分因子(Ma *et al.*, 2002)的不同存在显著差异,原因在于不同森林类型和林分因子下形成的凋落物在化学成分组成、所处的气候和土壤生物群落动态等方面明显不同(刘海岗等, 2008; 宋新章等, 2008),这就导致了不同森林生态系统中树木种子萌发与幼苗生长的动态不尽一致。根据郭伟等(2009)的报道,未分解的森林凋落物作为地表覆盖物可以提高种子发芽率和幼苗成活率、增加植物的总生物量,通过截留降水增加土壤含水量、降低种间竞争以及草本层密度与生物量;王俊等(2008b)研究也表明,在种子质量和掩埋位置均相同的条件下,有凋落物覆盖时藜蒻(*Castanopsis fissa*)幼苗的生物量约为对照(无凋落物覆盖)的2~3倍,凋落物的覆盖物作用明显提高幼苗的相对生长率。但也有研究表明,森林凋落物不仅可以阻断种子与土壤的接触,并且还能对新生幼苗产生机械损伤(Hitchmough, 1994; Gillman *et al.*, 2004)。蒋有绪(1981)对川西亚高山冷杉(*Abies delavayi*)林的研究表明,除去凋落物后冷杉幼苗成活率分别由1%、2%提高到55%、60%;Scariot(2000)研究表明,森林凋落物降低了幼苗成活率;Pierson和Mack(1990)在北美西部森林进行的研究表明,*Bromus tectorum*种子发芽率与幼苗生物量在

凋落物厚度大(6 cm)地区均低于凋落物厚度小(1.5 cm)的地区;刘尚华等(2008)在京西百花山区的研究也表明,凋落物层较厚的森林群落中,凋落物层幼苗的死亡率(11.9%~20.3%)高于土层幼苗(4.8%~8.3%);而凋落物层较薄的灌木和草本群落中,凋落物层幼苗的死亡率(2.6%~4.4%)低于土层幼苗死亡率(3.2%~5.1%),幼苗的死亡率与凋落物厚度成正相关。此外,朱教君等(2008)在辽东山区进行的研究表明,长白落叶松(*Larix olgensis*)种子萌发率与苗床处理有显著关系,保留枯枝落叶层处理的出苗率明显高于除去枯枝落叶层的处理。表明种子在凋落物覆盖下可以免受动物取食,尤其是啮齿类和鸟类动物,但这会增加种子被草食节肢动物取食的可能性(彭闪江等,2003)。

除此之外,有凋落物覆盖的土壤比裸地更趋于冬暖夏凉,有利于降低种子发芽期间的温湿度及光照的波动幅度,减少偶然灾害对种子或者幼苗的损伤乃至毁灭。因此,森林凋落物满足了种子萌发对温度的要求。适宜的光照也是种子萌发与幼苗生长所必需的,朱小龙等(2008)研究了不同光照(100%、50%、25%和10%全日照)对长苞铁杉(*Tsuga longibracteata*)种子萌发率、幼苗存活率以及生物量的影响表明,在50%全日照条件下,种子萌发率、幼苗存活率,以及幼苗根、茎、叶及总生物量均为最高;闫兴富等(2010)研究了在55.4%的自然全光照(natural sunlight, NS)、21.1% NS、3.5% NS和0.9% NS下暴马丁香(*Syzygia reticulate*)种子萌发和幼苗生长特点,结果表明,在55.4% NS条件下,种子发芽率、幼苗主根长度和幼苗总干重均为最高。由此可见,森林凋落物的荫蔽作用将对某些树木种子的萌发与幼苗的定居产生一定的负面效应。此外,据郑思俊等(2008)研究表明,有森林凋落物覆盖的土壤,0~10 cm土层的最大持水量、毛管持水量、最小持水量、质量含水量以及体积含水量等均显著高于裸地,而容重则显著低于裸地。朱金兆等(2002)研究表明,有森林凋落物覆盖的地表其粗糙率与没有凋落物覆盖的地表相比有显著提高,这可以阻缓径流,从而增加径流入渗时间和入渗量,提高了土壤含水量;另一方面,森林凋落物还能减缓土壤水分蒸发,有效截止土壤水分散失,提高了树木种子和幼苗对土壤水分的利用效率。

由此可见,凋落物可以通过改善微环境的水热条件和通过减少竞争方式促进树木种子与幼苗生

长;或者也可通过荫蔽、产生物理障碍与机械损伤等方式减少种子萌发可能性和幼苗定居机会(Facelli & Pickett, 1991)。

## 2 生物化学作用机制

化感作用(allelopathy)由Molish在1937年首次提出(宋君,1990),是指植物、真菌以及病毒通过产生的化感物质(allelochemicals)影响自然生态系统中其他生物生长与发育的一种普遍现象(Fujii *et al.*, 2004; Ens *et al.*, 2009)。Reigosa和González(2006)认为,森林优势树种在种子萌发期间虽不能改变周边环境,但在幼苗生长时期可以通过自身的各种生物化学的作用机制适应并逐渐改变生活环境,其中化感物质起着极其重要的作用。森林凋落物在降解过程中也可以释放分子量较小、结构简单的化感物质,这些化感物质通过影响细胞膜透性、细胞分裂生长与分化、呼吸作用、蛋白质合成与基因表达以及改变激素合成与平衡等途径促进或抑制种子萌发(Harbone, 1980; 孔垂华, 1998; 徐亮等, 2003; Fujii *et al.*, 2004; 杨期和等, 2005)。蒋有绪(1981)研究发现,新凋落杜鹃叶、栎叶和竹叶浸出液能延长冷杉种子发芽时间,降低冷杉种子发芽势和发芽率。罗侠等(2006)研究表明,天山云杉(*Picea schrekiana*)凋落物提取液对自身种子萌发和幼苗生长具有自毒作用,并且与森林凋落物提取液浓度表现出正相关;Ahmed等(2008)研究表明,赤桉(*Eucalyptus camaldulensis*)叶凋落物产生的化感物质对2种树种(*Albizia procera*和*Leucaena leucocephala*)的种子萌发与幼苗生长均有抑制作用。但是,霍日平等(2001)研究发现,华山松(*Prunus armandi*)和锐齿栎(*Quercus acutissima*)林凋落物浸提液对油松(*Pinus tabulaeformis*)种子萌发无显著作用,但对油松幼苗胚根和上胚轴的生长均有显著地促进作用。王玲等(2009)研究也发现,巨桉(*Eucalyptus grandis*)凋落物水浸液对莴笋(*Lactuca sativa*)根的生长有明显的促进作用。因此,森林组成树种不同,凋落物分解时释放的化感物质对种子的萌发与幼苗的生长产生的化感效应也不同。

森林凋落物还通过自身分解释放养分对树木种子萌发与幼苗生长产生影响。根据研究报道,森林生态系统中大多数植物在生长发育过程中所需的90%以上的N、P和60%以上的矿质元素均来源于植物归还给土壤的养分,即凋落物降解释放的养分



(Frouz *et al.*, 2003)。大量关于森林凋落物分解速率的研究表明,森林凋落物会以淋溶-释放、淋溶-富集-释放、富集-释放 3 种模式分解所积累的有机物质,在分解初期,分解速率呈直线下降,后期由于凋落物中 C : N 比率和木质素 : N 比率升高而使分解速率趋于平缓(Frouz *et al.*, 2003; 齐泽民等, 2004; 周东雄, 2005; 郭伟等, 2009)。不同森林类型和林分因子的凋落物有各自的分解模式,并且凋落物分解与凋落物质量和土壤中的生物尤其是微生物数量和物种丰富度密切相关。因此,提供给土壤的营养物质在时间和空间上有所差别,这将导致种子萌发后期与幼苗生长的关键期不能从土壤中吸收到足量的用于构建其生命框架的营养物质,不利于自身生长。

### 3 森林凋落物对土壤理化性质及森林更新早期阶段的影响

土壤作为植物生长的基质和环境,土壤的理化性质深刻影响植物群落动态(Pellegrino *et al.*, 2004; Fan & Su, 2009),因此,将凋落物改变土壤理化性质与森林凋落物影响森林更新早期阶段的物理和化学作用机制分离,独立评述。

适当的土壤水分、温度、通透性(孔隙度)、盐分和养分等是种子萌发和幼苗根生长的必要条件(鱼小军等, 2006)。森林生态系统中每年有大量营养物质通过凋落物降解释放养分归还土壤(于恩娜, 2009),这些营养物质可以直接提供给种子与幼苗,满足自身生长的需要,同时还可以增大土壤孔隙率,增强土壤入渗性能,提高土壤含水量(朱金兆等, 2002; 高志红等, 2004);而去除地表凋落物则造成土壤有机质减少,构成团聚体的能力下降,导致土壤毛管孔隙和非毛管孔隙减少,降低了土壤持水能力(傅静丹等, 2009)。土壤物理性质的改善有利于幼苗根和种子呼吸、养分在土壤中的运输等,因而对树木种子萌发与幼苗生长产生促进作用。

此外,森林凋落物能缓冲土壤 pH 值,改善种子与幼苗所处的土壤环境。大气酸沉降物增加导致土壤酸化将毒害种子和幼苗:如抑制与种子萌发有关的酶活性和幼苗根的生长(王明元和鲁玉洋, 2009);降低土壤酶活性土壤中的生物特别是微生物数量、物种丰富度(王涵等, 2008),减缓了凋落物养分释放速率,阻碍种子与幼苗对营养物质的需求;改变土壤物理结构进而影响到种子与幼苗根的呼吸(唐鸿寿, 1999)等。Merrix 等(2006)和 Kostel-

Hughes 等(1998)的研究均证实森林凋落物可以减缓土壤酸化速度。陈堆全等(2001)对木荷(*Schima superba*)凋落物对土壤作用规律的研究表明,木荷凋落物可通过增加土壤有机质、提高土壤和下渗液的盐基量、增加土壤 pH 值和降低土壤的水解性总酸度等途径缓解土壤酸化速度。但是,针叶树种与阔叶树种的凋落物对土壤 pH 值的缓冲效果有所不同。汪思龙和陈楚莹(1992)利用针叶树杉木(*Cunninghamia lanceolata*)和阔叶树木荷的凋落物研究了森林凋落物对土壤酸化缓冲作用,结果显示有凋落物覆盖的土壤下渗液的盐基含量均有所提高;覆盖木荷凋落物的土壤下渗液 pH 值高于裸露地表,但覆盖杉木凋落物的土壤下渗液 pH 值变化不明显。因此,森林凋落物对土壤酸化的缓冲作用能促进树木种子萌发与幼苗生长。当前,因全球变化带来的酸沉降在大的空间尺度上严重破坏了土壤酸碱平衡,因此,很有必要重视凋落物缓冲土壤酸化的研究。

### 4 气候变化与森林凋落物协同作用下的森林更新

#### 4.1 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高与森林凋落物协同对种子萌发与幼苗生长的影响

大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高将改变凋落物化学成分组成,这种改变比通过增加凋落物数量直接提高土壤有机质的含量更加复杂。大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高会降低凋落物养分(C、N 和 P 等)浓度、减少可溶性 C 组分(淀粉和蔗糖等)和酚类物质含量(Chen *et al.*, 2001; Hall *et al.*, 2005),提高凋落物难溶性 C 组分(木质素、纤维素和单宁等)和养分浓度比特别是 C : N 比率和木质素 : N 比率(Motomori, 2001; Weatherly *et al.*, 2003; Lenton, 2006),这些低质量凋落物的形成,降低了营养物质的矿化作用,阻缓了凋落物降解速率,阻抑植物对营养物质的吸收,并且还对营养元素的生物地球化学循环产生影响(Peng & Liu, 2002; 李志安等, 2004; 姜勇, 2009)。因此,大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高诱发的一系列严重后果,改变森林凋落物质量,将影响种子与幼苗对自身生长所需营养物质的吸收,进而影响森林更新与植物群落演替。

#### 4.2 增温与森林凋落物协同对种子萌发与幼苗生长的影响

增温将导致空气和土壤温度升高,直接影响植物生长发育、种子萌发和幼苗生长的生理过程,对陆地生态系统产生明显的生态效应。同时,增温会促

进森林凋落物降解,加快营养物质的释放速率,将影响种子和幼苗对养分的需求(Aerts,2006)。

有研究表明,土壤生物群落、气候以及凋落物的化学成分共同调控凋落物的分解过程(Aerts,1997; Sjögersten & Wookey,2004; Blagoveshchenskii *et al.*, 2006)。增温将通过影响全球碳、氮循环和改变土壤生物的相对数量和物种多样性(Chen *et al.*, 2001; Emmett *et al.*, 2004)加快凋落物分解:一方面,增温加速凋落物降解,降低了凋落物现存量,进而减弱凋落物对幼苗产生的物理阻碍与机械损伤,促进森林更新与植物群落演替,在高寒地带促进作用尤为明显(Aerts,2006);另一方面,增温促进森林凋落物加速分解,所释放的营养物质大量进入土壤作为幼苗生长的养分来源,同时能够改变土壤结构,增强土壤持水能力,在贫瘠土壤这种改变更加显著。但是,增温会加剧土壤水蒸发,部分抵消凋落物提高土壤涵养水分的效应,会降低种子萌发和幼苗生长实际利用所需的土壤水分含量。因此,全球性增温通过作用于森林凋落物,间接对树木种子萌发与幼苗生长产生影响是以上这些方面综合效应的结果。

在增温和CO<sub>2</sub>浓度升高与森林凋落物协同作用下,增温可以加快森林凋落物降解释放养分,促进种子萌发与幼苗生长;但是,CO<sub>2</sub>浓度升高改变了凋落物化学组成成分,降低了森林凋落物降解速率,阻碍了种子和幼苗对营养物质的需求。此外,森林凋落物作为地表覆盖物能减缓温度变化幅度,但不能阻止温度升高的趋势。根据IPCC(2007)的预测,到21世纪末全球平均温度最高将升高1.4℃~5.8℃,届时温度对树木种子萌发与幼苗生长产生的效应如何现在不是很清楚,还有待利用野外模拟增温试验的进一步研究。

## 5 结 论

综上所述,森林凋落物对林下种子萌发与幼苗生长的影响因子繁多,作用机制复杂。在森林更新早期阶段,森林凋落物通过多种途径直接或间接地影响树木种子萌发与幼苗生长:1)作为地表覆盖物改变微环境因子如光照、温度、水分以及对幼苗产生物理阻碍与机械损伤等物理作用;2)分解所释放的有机物质(作为种子萌发与幼苗生长所需的营养物质来源)和化感物质(正、负效应)直接作用林下种子与幼苗等生物化学作用;3)改变土壤理化性质;4)在全球的时空尺度上,气候变化可以通过各种方

式直接和间接地对凋落物分解产生复杂而深远的影响,对种子与幼苗产生间接作用;同时,大气中CO<sub>2</sub>浓度升高和全球性增温通过与森林凋落物的协同作用,通过改变凋落物质量和分解动态,间接地促进或抑制种子萌发与幼苗生长。森林凋落物影响树木种子萌发与幼苗生长的综合效应,是由这些作用机制在空间和时间上相互作用、耦合的结果。

## 6 问题与展望

目前,森林凋落物对树木种子萌发与幼苗生长的影响是一个有关物理、生物化学、土壤以及气候变化共同作用的综合且复杂的过程。结合国内外关于森林凋落物影响森林更新早期阶段的研究,展望以下几点未来此领域研究的重点:1)凋落物分解是生态系统物质循环过程的重要环节,它连接着生物有机体的合成(光合作用)和分解(养分释放),也是种子萌发与幼苗生长所需营养物质的主要来源。因此,影响凋落物积累、分解的因子都能间接影响森林植物更新。在未来的研究当中,有关凋落物分解及其影响因子的研究依然需要重视。2)国际上关于森林凋落物影响种子萌发与幼苗生长的研究大多是对某单一影响因子进行研究与探讨,而凋落物影响林下种子萌发与幼苗生长这一过程是如物理阻碍、化感效应、养分供给以及土壤微环境等诸多因子共同作用的结果。因此,将这些影响因子作为一个整体进行系统性的综合研究,揭示多因素耦合机制,并且由定性向定量化、纵向展开显得尤为必要。3)依据森林凋落物对树木种子萌发与幼苗生长的影响机制,在未来森林管理过程中采取适当的措施促进种子萌发与幼苗生长。具体办法可以适当去除凋落物以减少对种子与幼苗产生的物理障碍和机械损伤;通过改善林下土壤理化性质以保证种子萌发和幼苗定居过程对水分的需求,以及促进种子和幼苗根的呼吸等。4)全球气候对陆地生态系统的影响极其深远。气候变化导致的陆气间物质与能量交换过程的显著改变,将在大的时间和空间尺度上直接或间接地影响森林更新和植物群落演替。所以,在关于凋落物对森林更新早期阶段的影响研究中,传统的研究思路、方法、模式以及技术需要改进与提高,需要将气候变化各分量(包括物质的和能量的)的不同作用进行系统研究,而且这种探索性的研究需要以大量创新的观测试验为基础。气候变化与森林凋落物协同对树木种子萌发与幼苗生长的影响包括促



进和阻碍两个方面,其综合效应目前还不是十分清楚。因此在全球气候变化大背景下,气候变化与森林凋落物协同作用对森林更新早期阶段的影响研究,将是今后森林生态系统的研究方向之一。同时,围绕这个方向的长期定位、大尺度、跨站点联合观测试验研究显得十分必要。

**致谢** 本文得到中国科学院网络台站贡嘎山高山森林生态站李伟老师、曹洋老师和李同阳老师的大力支持,在此表示感谢。

## 参考文献

- 陈堆全. 2001. 木荷凋落物分解及对土壤作用规律的研究. 福建林业科技, **28**(2): 35–38.
- 傅静丹, 薛立, 郑卫国, 等. 2009. 加勒比松凋落物对土壤性状的影响. 林业科学研究, **22**(2): 303–307.
- 高志红, 张万里, 张庆费. 2004. 森林凋落物生态功能研究概况及展望. 东北林业大学学报, **32**(6): 79–83.
- 郭伟, 张健, 黄玉梅, 等. 2009. 森林凋落物生态功能研究进展. 安徽农业科学, **37**(5): 1984–1985, 1987.
- 霍日平, 刘辉, 李建军. 2001. 凋落物和土壤浸提液对油松种子萌发与幼苗生长的影响. 中南林学院学报, **21**(1): 82–84.
- 姜勇. 2009. 森林生态系统微量元素循环及其影响因素. 应用生态学报, **20**(1): 197–204.
- 蒋有绪. 1981. 川西亚高山冷杉林枯枝落叶层的群落学作用. 植物生态学与地植物学丛刊, **5**(2): 89–98.
- 孔垂华. 1998. 植物化感作用研究中应注意的问题. 应用生态学报, **9**(3): 332–336.
- 李志安, 邹碧, 丁永祯, 等. 2004. 森林凋落物分解重要影响因子及其研究进展. 生态学杂志, **23**(6): 77–83.
- 刘海岗, 刘一, 黄忠良, 等. 2008. 森林凋落物研究进展. 安徽农业科学, **36**(3): 1018–1020, 1023.
- 刘尚华, 石凤翎, 吕世海, 等. 2008. 京西百花山区植物群落凋落物对土壤种子库的影响. 水土保持通报, **28**(2): 41–47.
- 罗侠, 潘存德, 黄闽敏, 等. 2006. 天山云杉凋落物提取液对种子萌发和幼苗生长的自毒作用. 新疆农业科学, **43**(1): 1–5.
- 彭闪江, 黄忠良, 彭少麟, 等. 2004. 植物天然更新过程中种子和幼苗死亡的影响因素. 广西植物, **24**(2): 113–121.
- 齐泽民, 王开运, 宋光煜, 等. 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**(6): 1230–1236.
- 宋君. 1990. 植物间的他感作用. 生态学杂志, **9**(6): 43–47.
- 宋新章, 江洪, 张慧玲, 等. 2008. 全球环境变化对森林凋落物分解的影响. 生态学报, **28**(9): 4414–4423.
- 唐鸿寿. 1999. 赤黄壤酸化后对油松种子萌发的影响. 生态学报, **19**(2): 200–205.
- 陶大立, 徐振邦, 李昕. 1985. 死、活地被物对红松伴生树种天然更新影响的实验研究. 植物生态学与地被植物学丛刊, **9**(1): 47–58.
- 汪思龙, 陈楚莹. 1992. 森林凋落物对土壤酸化缓冲作用的初步研究. 环境科学, **13**(5): 25–30.
- 王涵, 王果, 黄颖颖, 等. 2008. pH变化对酸性土壤酶活性的影响. 生态环境, **17**(6): 2401–2406.
- 王俊, 王卓晗, 杨龙, 等. 2008a. 浇水频率和凋落物覆盖量对藜蒴种子萌发及幼苗存活的影响. 应用生态学报, **19**(10): 2097–2102.
- 王俊, 杨龙, 李丹艳, 等. 2008b. 凋落物覆盖及掩埋对不同质量的藜蒴种子萌发和幼苗生长的影响. 生态环境, **1**(5): 1980–1985.
- 王玲, 郑荣周, 李贤伟, 等. 2009. 巨桉叶、凋落物、根的水浸液对莴笋的化感效应. 四川林业科技, **30**(3): 55–60.
- 王凤友. 1989. 森林凋落量研究综述. 生态学进展, **6**(2): 82–98.
- 王贺新, 李根柱, 于冬梅, 等. 2008. 枯枝落叶层对森林天然更新的障碍. 生态学杂志, **27**(1): 83–88.
- 王明元, 鲁玉洋. 2009. 基质pH值对枳幼苗生长和抗氧化酶活性的影响. 中国南方果树, **38**(5): 32–33.
- 徐亮, 包维楷, 何永华. 2003. 种子贮藏物质变化及其贮藏生理. 种子, (5): 60–63.
- 闫兴富, 方苏, 杜茜, 等. 2010. 遮阴对暴马丁香种子萌发及幼苗生长的影响. 甘肃农业大学学报, **45**(1): 104–110.
- 杨期和, 叶万辉, 廖富林, 等. 2005. 植物化感物质对种子萌发的影响. 生态学杂志, **24**(12): 1459–1465.
- 杨玉盛, 林鹏, 郭剑芬, 等. 2003. 格氏栲天然林与人工林凋落物数量、养分归还及凋落叶分解. 生态学报, **23**(7): 1278–1289.
- 于恩娜, 王金贵, 初宝顺. 2009. 森林凋落物及其在森林生态中的作用. 现代农业科技, (2): 286, 288.
- 于明坚, 陈启常, 李铭红, 等. 1996. 浙江建德青冈常绿阔叶林凋落量研究. 植物生态学报, **20**(2): 144–150.
- 鱼小军, 师尚礼, 龙瑞军, 等. 2006. 生态条件对种子萌发影响研究进展. 草业科学, **23**(10): 44–49.
- 张东来, 毛子军, 朱胜英, 等. 2008. 黑龙江省帽儿山林区6种主要林分类型凋落物研究. 植物研究, **28**(1): 104–108.
- 郑思俊, 张庆费, 吴海萍, 等. 2008. 上海外环线绿地群落凋落物对土壤水分物理性质的影响. 生态学杂志, **27**(7): 1122–1126.
- 周东雄. 2005. 杉木乳源木莲混交林凋落物研究. 生态学杂志, **24**(6): 595–598.
- 朱教君, 刘足根, 王贺新. 2008. 辽东山区长白落叶松人工林天然更新障碍分析. 应用生态学报, **19**(4): 695–703.
- 朱金兆, 刘建军, 朱清科, 等. 2002. 森林凋落物层水文生态功能研究. 北京林业大学学报, **24**(5/6): 30–34.
- 朱小龙, 宋爱琴, 王建林. 2008. 光照条件对长苞铁杉种子萌发与幼苗生长的影响. 福建林学院学报, **28**(3): 262–266.
- Aerts R. 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: 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.
- Ahmed R, Hoque ATMR, Hossain MK. 2008. Allelopathic effects of leaf litters of *Eucalyptus camaldulensis* on some

- forest and agricultural crops. *Journal of Forestry Research*, **19**: 19–24.
- Blagoveshchenskii YN, Bogatyrev LG, Solomatova EA, *et al.* 2006. Spatial variation of the litter thickness in the forests of Karelia. *Eurasian Soil Science*, **39**: 925–930.
- Chen H, Harmon ME, Tian HQ. 2001. Effects of global change on litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Acta Ecologica Sinica*, **21**: 1549–1563.
- Dray JR, Gorham E. 1964. Litter production in forests of the world. *Advances in Ecological Research*, **2**: 101–157.
- Emery SM, Gross KL. 2006. Dominant species identity regulates invisibility of old-field plant communities. *Oikos*, **115**: 549–558.
- Emmett BA, Beier C, Estiarte M, *et al.* 2004. The response of soil processes to climate change: Results from manipulation studies of shrublands across an environmental gradient. *Ecosystems*, **7**: 625–637.
- Ens EJ, Bremner JB, French K, *et al.* 2009. Identification of volatile compounds released by roots of an invasive plant, bitou bush (*Chrysanthemoides monilifera* spp. *rotundata*), and their inhibition of native seedling growth. *Biological Invasions*, **11**: 275–287.
- Facelli JM, Facelli E. 1993. Interactions after death: Plant litter controls priority effects in a successional plant community. *Oecologia*, **95**: 277–282.
- Facelli JM, Pickett STA. 1991. Plant litter: Its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review*, **57**: 1–32.
- Fan CC, Su CF. 2009. Effect of soil moisture content on the deformation behaviour of root-reinforced soils subjected to shear. *Plant and Soil*, **324**: 57–69.
- Frouz J, Křišťek V, Li X, *et al.* 2003. Changes in amount of bacteria during gut passage of leaf litter and during coprophagy in three species of Bibionidae (Diptera) larvae. *Folia Microbiologica*, **48**: 535–542.
- Fujii Y, Shibuya T, Nakatani K, *et al.* 2004. Assessment method for allelopathic effect from leaf litter leachates. *Weed Biology and Management*, **4**: 19–23.
- Gillman LN, Ogden J, Wright SD, *et al.* 2004. The influence of macro-litterfall and forest structure on litterfall damage to seedlings. *Austral Ecology*, **29**: 305–312.
- Hall MC, Stiling P, Hungate BA. 2005. Effects of elevated CO<sub>2</sub> and herbivore damage on litter quality in a scrub oak ecosystem. *Journal of Chemical Ecology*, **31**: 2343–2356.
- Harborne JB. 1980. Secondary plant products. Sydney: Springer Verlag.
- Hastwell GT, Facelli JM. 2000. Effects of leaf litter on woody seedlings in xeric successional communities. *Plant Ecology*, **148**: 225–231.
- Hitchmough JD. 1994. Urban landscape management. Sydney: Inkata Press.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). 2007. Climate Change in 2007: The Physical Science Basis. Cambridge UK: Cambridge University Press.
- Kostel-Hughes F, Young TP, Carreiro MM. 1998. Forest leaf litter quantity and seedling occurrence along an urban-rural gradient. *Urban Ecosystem*, **2**: 263–278.
- Lenton TM. 2006. Climate change to the end of the millennium. *Climatic Change*, **76**: 7–29.
- Ma XQ, Liu CJ, Hannu I, *et al.* 2002. Biomass, litterfall and the nutrient fluxes in Chinese fir stands of different age in subtropical China. *Journal of Forestry Research*, **13**: 165–170.
- McMurtrei RE, Dewar RC, Medlyn BE, *et al.* 2000. Effects of elevated [CO<sub>2</sub>] on forest growth and carbon storage: A modelling analysis of the consequences of changes in litter quality/quantity and root exudation. *Plant and Soil*, **224**: 135–152.
- Merrix F, Lewis BR, Ormerod SJ. 2006. The effects of low pH and palliative liming on beech litter decomposition in acid-sensitive streams. *Hydrobiologia*, **571**: 373–381.
- Motomori K, Mitsuhashi H, Nakano S. 2001. Influence of leaf litter quality on the colonization and consumption of stream invertebrate shredders. *Ecological Research*, **16**: 173–182.
- Myster RW. 1994. Contrasting litter effects on old field tree germination and emergence. *Plant Ecology*, **114**: 169–174.
- Northup RR, Dahlgren RA, McColl JG. 1998. Polyphenols as regulators of plant-litter-soil interactions in northern California's Pygmy forest: Positive feedback. *Biogeochemistry*, **42**: 189–220.
- Pellegrino A, Lebon E, Voltz M, *et al.* 2004. Relationships between plant and soil water status in vine (*Vitis vinifera* L.). *Plant and Soil*, **266**: 129–142.
- Peng SL, Liu Q. 2002. The dynamics of forest litter and its responses to global warming. *Acta Ecologica Sinica*, **22**: 1534–1544.
- Pierson EA, Mack RN. 1990. The population biology of *Bromus tectorum* in forests: Effect of disturbance, grazing, and litter on seedling establishment and reproduction. *Oecologia*, **84**: 526–533.
- Reigosa MJ, González L. 2006. Forest Ecosystems and Allelopathy. Berlin: Springer.
- Sayer EJ. 2006. Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biological Reviews*, **81**: 1–31.
- Scariot A. 2000. Seedling mortality by litterfall in Amazonian forest fragments. *Biotropica*, **32**: 662–669.
- Sjögersten S, Wookey PA. 2004. Decomposition of mountain birch leaf litter at the forest-tundra ecotone in the Fennoscandian mountains in relation to climate and soil conditions. *Plant and Soil*, **262**: 215–227.
- Weatherly HE, Zitzer SF, Coleman JS, *et al.* 2003. In situ litter decomposition and litter quality in a Mojave Desert ecosystem: Effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> and interannual climate variability. *Global Change Biology*, **9**: 1223–1233.
- Weltzin JF, Keller JK, Bridgman SD, *et al.* 2005. Litter controls plant community composition in a northern fen. *Oikos*, **110**: 537–546.

作者简介 羊留冬,男,1987年10月生,硕士研究生。主要从事森林生态学、生态水文与水循环研究。E-mail: yld42@126.com

责任编辑 王 伟