

四川红杉-岷江冷杉原始林凋落物 K 和 Na 的归还动态

曾欣¹ 付长坤² 杨佳萍¹ 朱亮¹ 吴福忠¹ 张丽^{1*}

(¹四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, 成都 611130;

²四川师范大学生命科学学院, 成都 610101)

摘要 以凋落物为载体的养分归还还是生态系统物质循环的主要过程,也是林木生长所需养分的重要来源。相对于其他元素,钾(K)和钠(Na)在调节渗透压方面有着极其重要的作用,且淋溶作用强烈,极易流失,但缺乏必要关注。因此,以海拔 3589 m 高山峡谷区典型的四川红杉(*Larix mastersiana*)-岷江冷杉(*Abies faxoniana*)原始林为研究对象,在 2015 年 9 月到 2016 年 8 月期间调查了不同类型凋落物中 K 和 Na 元素在不同时期的归还特征。结果表明:1)凋落物 K 和 Na 元素年归还量分别为 25.34 和 4.44 kg·hm⁻²,表现为:凋落叶>凋落枝>其他凋落物>凋落皮>附生植物>繁殖器官。其中,凋落叶和枝占总凋落物 K 和 Na 元素归还的 85%以上;2)总凋落物、凋落叶和枝的 K、Na 元素归还动态呈现“双峰型”,最大值出现在 5 月和 10 月;凋落皮和繁殖器官 K、Na 元素归还动态呈现“单峰型”,最大值出现在 5 月;3)乔木层树种凋落物的 K 和 Na 元素呈现“双峰型”的归还模式,最大值在 5 月和 10 月,灌木树种凋落物的 K 和 Na 元素呈现“单峰型”归还模式,最大值在 9—10 月。这些结果说明了高山峡谷区典型针叶林不同类型凋落物元素归还的季节性特征,为进一步认识区域森林物质循环及相关的生态学过程提供了基础数据。

关键词 凋落物; 元素归还; 物质循环; 季节动态

Dynamics of potassium (K) and sodium (Na) return in litterfall in a *Larix mastersiana*-*Abies faxoniana* primary forest. ZENG Xin¹, FU Chang-kun², YANG Jia-ping¹, ZHU Liang¹, WU Fu-zhong¹, ZHANG Li^{1*} (¹Provincial Key Laboratory of Ecological Forestry Engineering in the Upper Reaches of Yangtze River, Long-term Research Station of Alpine Forest Ecosystems, Institute of Ecology and Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China; ²College of Life Science, Sichuan Normal University, Chengdu 610101, China).

Abstract: Nutrient return with litters is the main process of ecosystem material cycling and an important source of nutrients for tree growth. Compared with other elements, potassium (K) and sodium (Na) play an extremely important role in regulating osmotic pressure. Both elements are easy to be lost, as their leaching is strong. However, there is a lack of necessary attentions. We investigated the return characteristics of K and Na in different types of litter from September 2015 to August 2016 in a primary dark coniferous forest (3589 m a.s.l.), which was dominated by *Larix mastersiana* and *Abies faxoniana*. The results showed that: (1) The amount of annual return of K and Na in litter was 25.34 and 4.44 kg·hm⁻², respectively, with the order of different organs: foliar litter>twig litter>miscellaneous>bark litter>epiphytic litter>reproductive organ litter. Among them, foliar litter and twig litter accounted for more than 85% of the total return of K and Na. (2) The return dynamics of K and Na in total litter, foliar litter and twig litter presented “bimodal” patterns, with the maximum values in May and October. The dynamics of K and Na returns in bark litter and reproductive organ litter showed a “unimodal” pattern, with a maximum

国家重点专项研发计划课题(2017YFC0505003)和国家自然科学基金项目(31800521,31700542)资助。

收稿日期: 2019-10-10 接受日期: 2020-02-11

* 通讯作者 E-mail: zhangli19830116@hotmail.com

in May. (3) The K and Na in tree litters showed a “bimodal” return pattern, with the maximum values in May and October. The K and Na returns in shrub litters showed a “unimodal” pattern, with peaks in September to October. These results illustrate the seasonal characteristics of element return in different types of litters in typical coniferous forests in alpine areas, providing basic reference for further understanding regional forest material cycling and related ecological processes.

Key words: litter; element return; material cycling; seasonal dynamics.

森林凋落物是森林植物在生长发育过程中的新陈代谢产物,是土壤肥力的主要来源,同时又是森林生态系统物质循环和能量流动的主要载体(Bray *et al.*, 1964; 马淑敏等, 2019)。有研究表明,大部分森林生态系统植物吸收的矿质元素中 60% 以上均来自凋落物归还给土壤的养分再循环过程(Chapin *et al.*, 2002)。钾(K)是植物生长发育所必需的营养元素, K^+ 可激活 60 多种酶活性,促进蛋白质合成和有机酸的代谢,提高 CO_2 的同化率,在调节细胞渗透、改善气孔运动和增强植物抗逆性方面也有着重要作用(王登芝等, 2007; 陆志峰等, 2016; 刘一霖等, 2018)。在大多数植物生长发育过程中,尽管钠(Na)为非必需元素,但 Na 也可调节渗透压,在植物光合作用过程中对叶肉鞘细胞内的磷酸烯醇式丙酮酸的再生发挥作用,且某些植物在供 K 不足时,Na 可在一定程度上替代 K 的功能(李孟收等, 1999)。与其他金属元素相比, K 和 Na 受淋溶作用影响更为强烈,极易流失,不易在土壤中积累(Laskowski *et al.*, 1995; Balasubramanian *et al.*, 2012),使得森林生态系统中植物生长对 K 和 Na 的需求更加依赖于凋落物归还等“自肥”过程。然而,自然生态系统中不同类型凋落物往往具有明显的节律性。受凋落物产量和不同类型凋落物元素含量的影响, K 和 Na 等元素的归还也可能具有明显的季节性规律。同时,森林生态系统中不同生活型的物种具有不同的凋落节律,其 K 和 Na 元素归还模式也会有所差异,但缺乏必要的认识。

位于青藏高原东缘的川西高山峡谷区,因其独特的地理位置,是长江流域上游重要的生态屏障,不仅在涵养水源、保持水土和减少滑坡和泥石流等自然灾害有着重要的防护作用,而且对于调节区域性气候和保护生物多样性也具有重要的生态意义(Liu *et al.*, 2014)。但该地区海拔高、气温低,土壤发育缓慢,土壤瘠薄,以凋落物为载体的养分归还还是土壤肥力的重要来源。然而,已有的研究更加注重凋落物凋落节律及凋落物分解过程(邓长春等, 2015; 杨佳萍等, 2017; 张远东等, 2019),忽略了不同生活类

型树种及不同凋落组分对凋落物养分(特别是 K 和 Na)归还的贡献。因此,以高山峡谷区典型的四川红杉(*Larix mastersiana*)-岷江冷杉(*Abies faxoniana*)原始暗针叶林为研究对象,分析不同凋落组分和不同生活类型树种凋落物中 K 和 Na 元素的归还动态,以期为进一步了解高山峡谷区暗针叶林物质循环的生态过程提供基础研究数据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区域位于四川省阿坝藏族羌族自治州理县毕棚沟自然保护区(102.88°E—102.95°E, 31.23°N—31.32°N, 海拔 2458~4619 m),该区域位于四姑娘山背面,地处中亚热带季风气候向大陆性高原气候过渡地区,由于高原地形,气候冬寒夏凉,常年干燥。雨量稀少,年降水量 850 mm,降水主要集中在雨季(5—8月),气温变化剧烈,年平均气温为 2~4℃,最高气温出现在 7 月(23℃),最低气温出现在 1 月(-18℃)。由于冬季气温较低,每年 11 月至次年 4 月为降雪期,12 月下旬至次年 3 月为完全雪被覆盖期,直至 4 月气温回暖,雪被开始融化。该区域以四川红杉、岷江冷杉、川西云杉(*Picea likiangensis*)为主要建群种,林下灌木主要有康定柳(*Salix paraplesia*)、高山杜鹃(*Rhododendron lapponicum*)、华西箭竹(*Fargesia nitida*)、沙棘(*Hippophae rhamnoides*)等(Fu *et al.*, 2017)。

1.2 样地设置

在研究区域内选取具有代表性的森林,四川红杉-岷江冷杉原始林(海拔 3589 m)作为研究样地开展本次试验。区域内常绿树种主要有岷江冷杉、方枝柏(*Sabina saltuaria*)、高山杜鹃,落叶树种主要有四川红杉、雕核樱桃(*Cerasus pleiocerasus*)、锥腺樱桃(*C. cinadenia*)等。该林地乔木、灌木和草本分层清晰,发育良好。

1.3 研究方法

凋落物收集采用漏斗式收集法(董鸣等, 1997)。在研究区域内选取 3 个 20 m×20 m 样地,

在样地内随机安置 3 个乔木收集器和 2 个灌木收集框。乔木收集器呈漏斗状,上方开口直径为 1 m,收集面积为 0.78 m²;下方开口直径为 0.15 m,在凋落物收集器下方开口处套有黑色布袋用于收集凋落物,布袋可以随时更换。凋落物收集器下方开口距离地面 80 cm。灌木收集框为 1 m×1 m 的正方形木框,底部由孔径为 1 mm 的尼龙网缝制。灌木收集框直接放置在地表。

2015 年 9 月—2016 年 8 月进行定期凋落物收集。每年 5 月常绿树种因生长习性出现一次性落叶,9—10 月随着气温降低,形成大量生理性落叶,故这 3 个月凋落量较大,半个月收集一次。由于样地地处高寒森林,每年 12 月到次年 3 月,样地内雪被完全覆盖且厚度较深,凋落物采集困难,因此次年 4 月收集整个冬季凋落物样品,除此之外,其他月份每月月底收集一次凋落物。收集的凋落物带回实验室,自然风干,按照叶、枝、皮、繁殖器官、附生植物(苔藓、地衣)和其他(主要为无法识别形态的植物残体)等 6 种植物器官类型进行分类。由于凋落枝、凋落皮无法分辨树种类型,因此仅凋落叶按照树种进行分类。在 65 ℃ 恒温条件下烘干至恒重,称量获得凋落物产量(杨佳萍等,2017),然后将样品粉

碎、碾磨待测,样品经硝酸-高氯酸消煮法处理后,K、Na 元素含量用原子吸收分光光度法测定。

1.4 数据计算

钾和钠归还量(kg·hm⁻²)=凋落物量×钾和钠含量

凋落物元素归还年贡献率(%)=某类别(凋落物组分、不同生活类型树种)凋落物元素年归还量/总凋落物元素年归还量

1.5 数据处理

采用 Microsoft Excel 2010 软件进行数据的整理,SPSS 20.0 软件进行统计分析,用重复测量方差分析检验凋落物 K、Na 含量及归还量月动态差异;用双因素方差分析检验 K 和 Na 含量在月份、组分类型上的差异性以及月份和组分类型对 K 和 Na 含量的交互作用。用 OriginPro 8.5 (OriginLab, Northampton, MA, USA) 作图。

2 结果与分析

2.1 各组分凋落的 K、Na 含量及动态变化

不同凋落组分中相同元素含量具有明显的季节动态特征(图 1,图 2),且含量在不同凋落时期存在着极显著性差异($P<0.001$)。凋落叶中 K 含量呈现

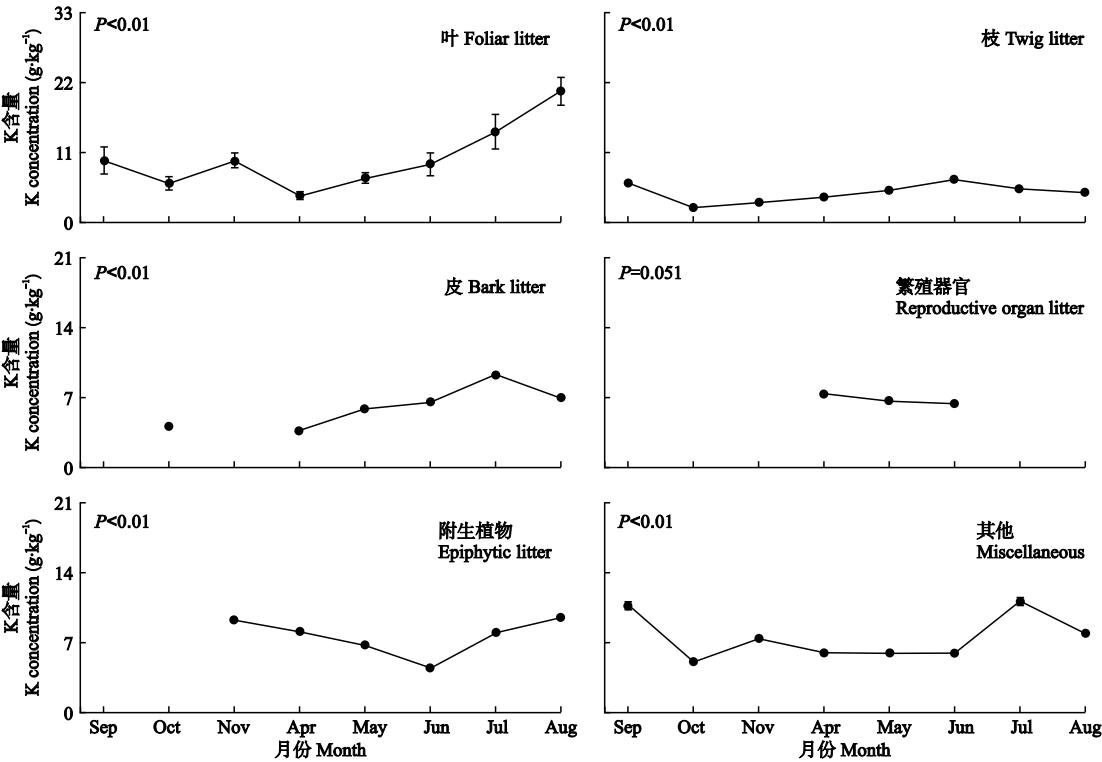


图 1 四川红杉-岷江冷杉原始林不同组分凋落物 K 元素含量的月动态
Fig.1 Monthly dynamics of K content in litters of each component

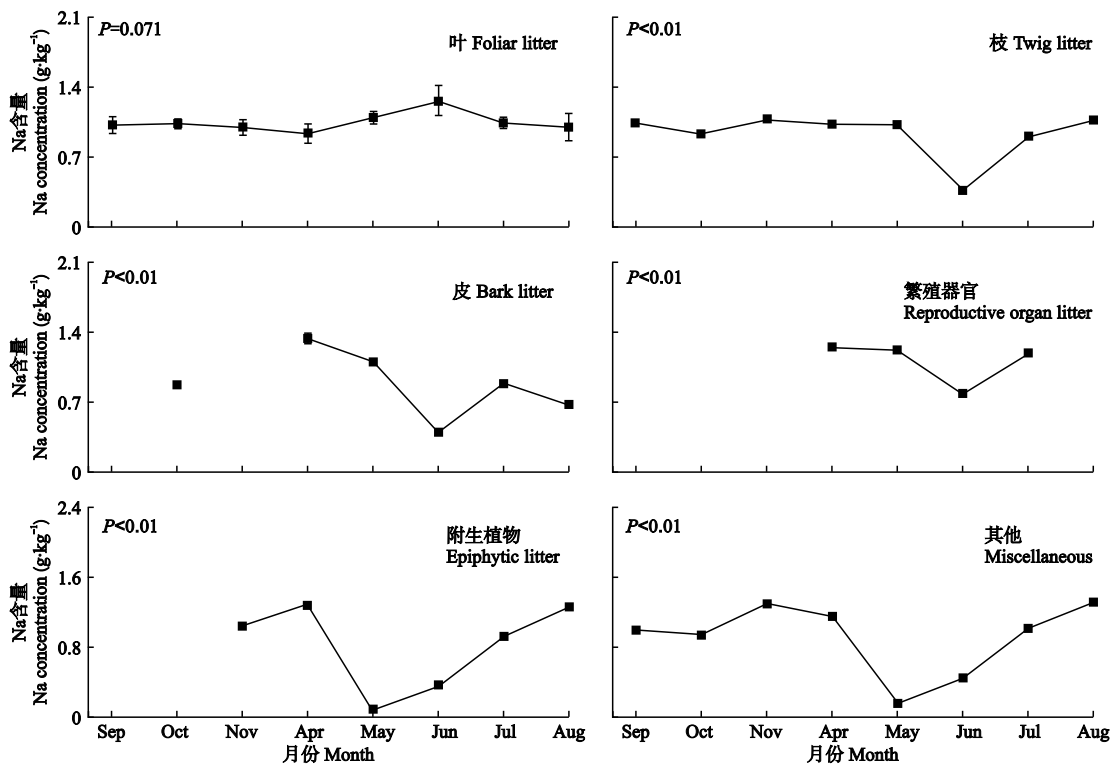


图2 四川红杉-岷江冷杉原始林不同组分凋落物 Na 元素含量的月动态
Fig.2 Monthly dynamics of Na content in litters of each component

出增加的趋势,在 8 月含量达到最大;凋落枝 K 含量月动态为“双峰型”,最大值出现在 6 月和 9 月;凋落皮 K 含量最大值出现在 7 月,最小值出现在 4 月;繁殖器官凋落物仅出现在繁殖季节,且 K 含量呈下降趋势(图 1)。凋落叶中 Na 的最大含量出现在 6 月,其他月份含量变化波动并不大;6 月份凋落枝的 Na 含量是全年最低值,其他月份波动范围较小;凋落皮 Na 含量最小值出现在 6 月;繁殖器官凋落物的 Na 含量在 6 月出现了最低点;附生植物凋落物在 5 月达到 Na 含量的最低点(图 2)。

2.2 凋落物 K、Na 的归还量及动态变化

2.2.1 总凋落物 K、Na 归还动态 四川红杉-岷江冷杉原始林总凋落物的 K 元素年归还量为 25.34 kg·hm⁻²,Na 元素年归还量为 4.44 kg·hm⁻²,且表现出明显的季节性变化(P<0.001),都呈现出“双峰型”的动态变化特征,最大值出现在 5 月和 10 月,占 K 和 Na 年归还量的 60%以上(图 3)。

2.2.2 各组分凋落物的 K、Na 元素归还动态 K 元素归还量在不同植物组分和不同凋落时期具有差异(P<0.001)。各凋落组分中 K 元素年归还量的范围为 0.23~12.83 kg·hm⁻²,各植物凋落物组分中 K 元素归还量的比例顺序为凋落叶>凋落枝>其他>凋

落皮>附生植物>繁殖器官。凋落叶和凋落枝 K 元素归还量有 2 个高峰,分别出现在 5 月和 10 月,表现为“双峰型”的元素归还模式(图 4)。其中,凋落叶和凋落枝是元素归还的主要来源,两者 K 元素归还量占总凋落物 K 元素年归还量的 85%(表 1)。凋落皮、繁殖器官 K 元素归还量最大值出现在 5 月,表现为“单峰型”的元素归还模式(图 4)。

Na 元素归还量在不同植物组分和不同凋落时期具有差异(P<0.001)。各植物凋落物组分中 K 元素归还量的比例顺序为凋落叶>凋落枝>其他>凋

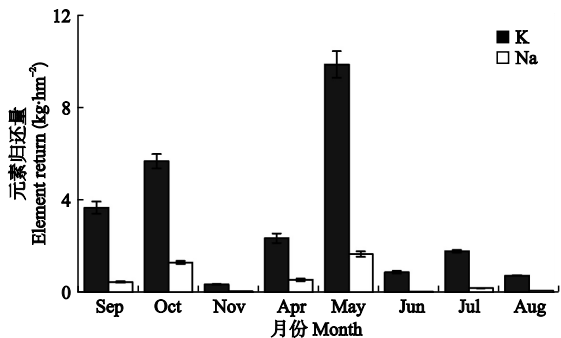


图3 四川红杉-岷江冷杉原始林总凋落物 K、Na 归还量及月动态
Fig.3 Return amount of K and Na and the monthly dynamics in total litter

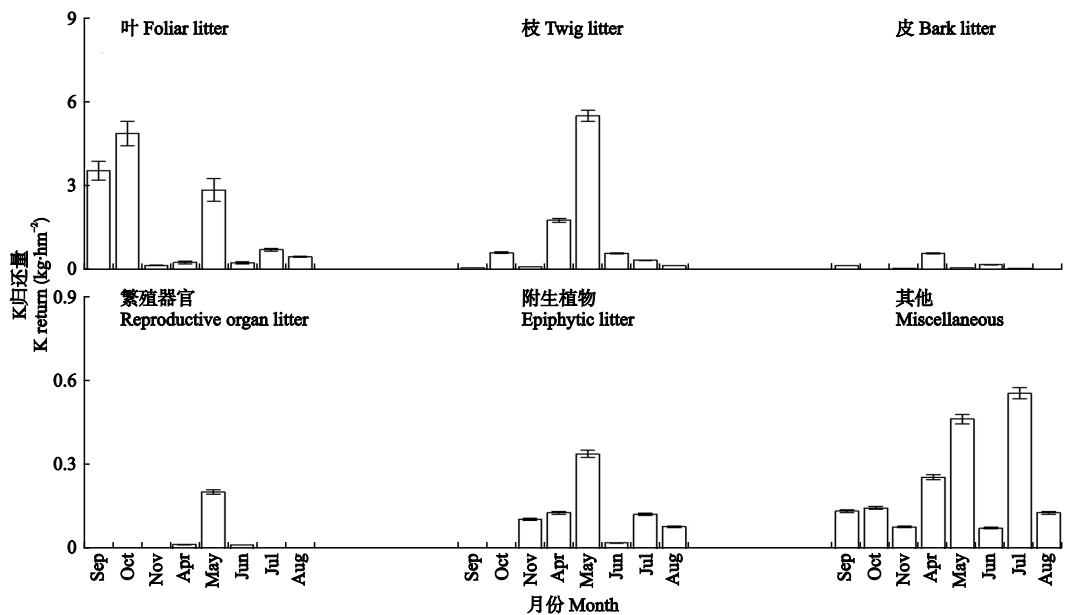


图 4 各组分凋落物 K 元素归还量的月动态
Fig.4 Monthly dynamics of K returns in each litter component

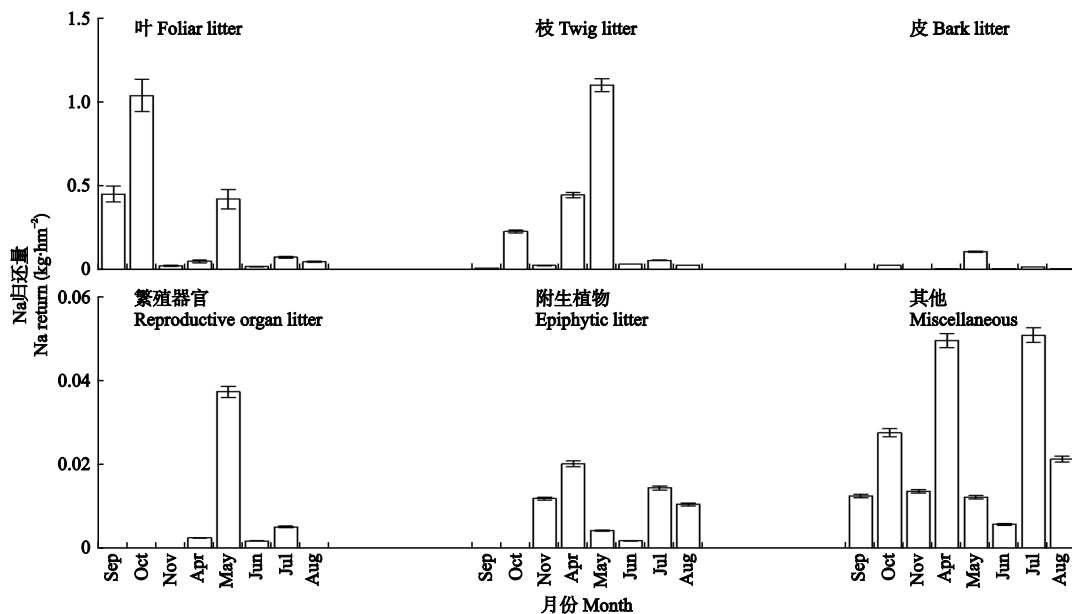


图 5 各组分凋落物 Na 元素归还量的月动态
Fig.5 Monthly dynamics of Na returns in each litter component

皮>附生植物>繁殖器官。凋落叶和凋落枝的 Na 元素归还动态呈“双峰型”，最大值出现在 5 月和 10 月(图 5)。凋落皮 Na 元素归还量在全年变化较为平缓,但在 5 月出现了一个高峰(图 5)。仅在繁殖季节才存在的繁殖器官凋落物元素归还量最小,贡献率仅为 1.04%(表 1)。

2.2.3 不同生活型树种的 K、Na 元素归还动态
四川红杉-岷江冷杉原始林中常绿树种凋落叶的 K

元素年归还量为 $7.35 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$,占凋落叶全年 K 元素归还量的 57.33%;Na 元素年归还量为 $1.15 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$,占凋落叶 Na 元素年归还量的 54.77%(表 2)。常绿树种凋落物 K 和 Na 元素归还量在 5 和 9 月达到最大值,显示出“双峰型”的凋落物元素归还模式(图 6)。以四川红杉为主要树种的落叶树种 K 和 Na 元素归还量在 10 月达到最大值,显示出“单峰型”的凋落物元素归还模式(图 6),10 月 K 和 Na 元

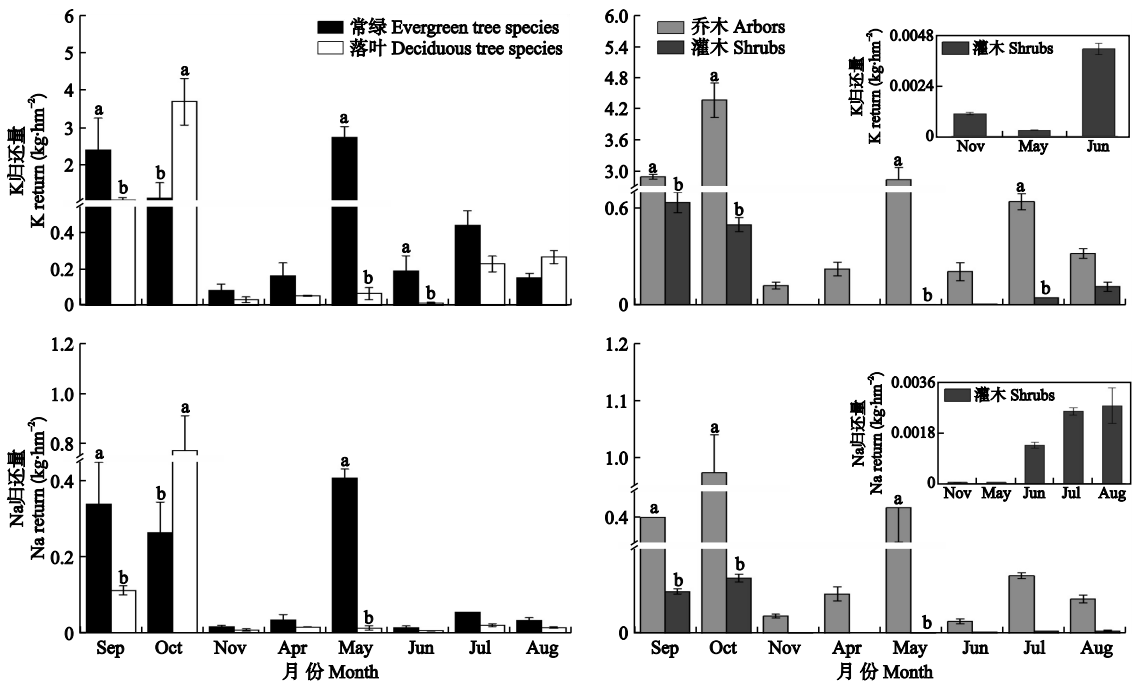


图 6 不同生活类型树种的 K、Na 元素归还量及月动态
Fig.6 Monthly dynamics of K and Na returns in different life types

注：柱状图上不同小写字母表示所有处理在 $P<0.05$ 水平差异显著。
Note: Different lowercase letters indicate significant difference at $P<0.05$.

素归还贡献率分别为 76.51%、81.59%，远远高于其他月份的元素归还量。

从元素归还量来看,乔木层和灌木层的 K 元素年归还量高于 Na 元素年归还量。从贡献率来看,乔木层的 K 和 Na 元素归还贡献率分别为 90.00% 和 94.23%(表 2),远高于灌木层的元素归还贡献率。相同树种类型在各个凋落时期的元素归还量具有明显差异($P<0.001$)。乔木层 K 和 Na 元素归还表现为“双峰型”,峰值出现在 5 月和 10 月。灌木层 K 和 Na 元素归还量最大出现在 9—10 月(图 6)。

表 1 凋落物各组分 K、Na 元素归还量与贡献率
Table 1 Amounts of K and Na return and contribution rate in each litter component

凋落组分 Litter component	K 归还量 K return ($\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$)	K 年贡献率 K annual contribution rate(%)	Na 归还量 Na return ($\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$)	Na 年贡献率 Na annual contribution rate(%)
叶 Foliar litter	12.83±0.65	50.61	2.10±0.13	47.25
枝 Twig litter	8.84±0.65	34.90	1.90±0.13	42.71
皮 Bark litter	0.84±0.08	3.31	0.15±0.02	3.28
繁殖器官 Reproductive organ litter	0.23±0.06	0.90	0.05±0.01	1.04
附生植物 Epiphytic litter	0.79±0.04	3.10	0.06±0.00	1.40
其他 Miscellaneous	1.82±0.06	7.19	0.19±0.01	4.33
合计 Total	25.34±2.16	100.00	4.44±0.40	100.00

表 2 不同生活型树种的钾和钠归还量及贡献率
Table 2 Amounts of K and Na return and contribution rate of different life types

树种类型 Classification	K 归还量 K return ($\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$)	K 年贡献率 K annual contribution rate(%)	Na 归还量 Na return ($\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$)	Na 年贡献率 Na annual contribution rate(%)
常绿树种 Evergreen species	7.35 ±0.38	57.33	1.15 ±0.06	54.77
落叶树种 Deciduous species	5.47 ±0.45	42.67	0.95 ±0.09	45.23
合计 Total	12.83 ±0.29	100.00	2.10 ±0.05	100.00
乔木层 Arbors	11.54 ±0.58	90.00	1.98 ±0.34	94.23
灌木层 Shrubs	1.28 ±0.10	10.00	0.12 ±0.03	5.77
合计 Total	12.83 ±0.70	100.00	2.10 ±0.12	100.00

3 讨论与结论

四川红杉-岷江冷杉原始林凋落物 Na 元素含量为 $1.16 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, K 元素含量为 $6.60 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。与相似气候的天山云杉林凋落物 K 元素含量($6.52 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)(刘萍等,2014)相近,高于较低海拔、降雨量更丰富的梵净山冷杉林凋落物 K 元素含量($2.59 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)(黄先飞等,2018)和神农架巴山冷杉天然林凋落物 K 元素含量($2.92 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$)(崔鸿侠等,2017)。其原因可能是,降雨量较大导致 K 元素被大量淋洗,从而导致 K 元素含量较低(Austin *et al.*,

2001;邱尔发等,2005)。同时,贾丙瑞等(2016)在对中国天然林凋落物量的空间分布及其影响因子分析中指出,我国天然林凋落物产量主要受热量因子调控,位于不同海拔和气候带的森林类型的凋落物产量相差较大。森林凋落物元素归还量由凋落物产量及元素含量共同决定(Paudel *et al.*, 2015),因此本研究中四川红杉-岷江冷杉原始林凋落物 K 归还量(25.34 kg · hm⁻²)明显高于其 3 种森林类型(表 3)。凋落叶和凋落枝是凋落物元素归还的主要来源,在本研究区域凋落叶与枝共同贡献率达到 85.50%,高于梵净山冷杉林(75.36%)和神农架巴山冷杉林(77.46%),略低于天山云杉林(86.10%)(表 3)。

凋落物营养元素含量主要受到营养元素的生理功能影响(Vasconcelos *et al.*, 2004; Samuelsonlisa *et al.*, 2014),K 元素是植物生长必须的大量元素,Na 元素是非必需金属元素。在本研究中,凋落物中 K 元素含量始终高于 Na 元素。K 元素以流动性很强的离子状态存在,再转运能力强,容易被淋溶(李忠文等,2013)。凋落物中 K 元素含量表现出明显的季节动态,在植物生长季节,因生长发育需求,K 元素作为植物所必需的营养元素在生长旺盛的营养器官(如叶、枝)中大量聚集(邢婷婷等,2015)。在生长末期,随着气温降低,降雨量减少,植物进行生理性落叶并进入休眠状态,此时为保存自身养分,营养物质从衰老的叶片中转移到其他器官中(Liu *et al.*, 2001;杜春燕等,2008),这也是植物长期适应环境的

结果。在不同植物凋落组分中元素含量也具有差异($P<0.01$),K 元素含量大小顺序:其他凋落物>附生植物>凋落叶>繁殖器官>凋落皮>凋落枝,与大多数研究中所得出的 K 元素含量呈现其他凋落物>凋落叶>凋落枝的结果一致(方江平等,2013;刘萍等,2014),其原因是参与植物生命过程的 K 元素在植物体内主要集中于生命活动旺盛的叶和繁殖器官中(肖洋等,2010),除此之外,K 元素可促进光合作用(陆志峰等,2016),且光合作用场所在植物叶片,这可能也是叶片 K 元素含量远高于枝条的原因。

Na 元素一般以离子状态存在于植物体中,极易被淋洗(Laskowski *et al.*, 1995)。本研究中,除凋落叶外的其他凋落物组分的 Na 元素含量在 5、6 月要明显低于其他月份,这可能是由于 5、6 月降雨较多,凋落物中的 Na 元素被大量淋洗造成的。但是在凋落叶中 Na 含量在 6 月达到了最大值,跟其他凋落组分出现差异的原因是在植物生长旺季,可移动养分通常被转运到分生能力活跃的组织中,而且 Na 元素对叶绿素的合成有重要作用(刘一霖等,2018),因此在光合作用强烈的生长季节含量较高。

在植物生物生理学特性、气候环境条件的共同作用下,四川红杉-岷江冷杉原始暗针叶林的 K、Na 归还量呈现出明显的季节变化。凋落叶、凋落枝和凋落皮归还量呈现出“上升-下降-上升”的变化趋势,最大值出现在 5 月和 10 月。森林凋落物的元素归还量是由凋落物产量和凋落物中元素含量共同决定的,造成春季归还高峰主要是因为气温回暖和降

表 3 各种森林类型的凋落物钾元素含量及归还量
Table 3 Potassium content and return in different forest litter types

林型 Forest type	海拔 Altitude(m)	降雨量 Precipitation (mm)	凋落量 Annual production (kg · hm ⁻²)	K 元素含量 K concentration (g · kg ⁻¹)	K 元素 年归还量 K annual return (kg · hm ⁻²)	凋落叶和枝 K 元素年归还量 K annual return in foliar litter and twig litter (kg · hm ⁻²)	凋落叶和枝 K 元素年归 还量贡献率 K annual return contribution rate in foliar litter and twig (%)	参考文献 Reference
梵净山冷杉林 <i>Abies fabric</i> forest in the Fanjingshan	2100~2300	1830	5625.8	2.59	14.59	10.67	75.36	黄先飞等, 2018
神农架巴山冷杉天然林 <i>Abies fargesii</i> naturel forest in Shennongjia	2440	800~2500	6217.44	2.92	18.15	14.06	77.46	崔鸿侠等, 2017
天山冷杉林 <i>Picea schrenkiana</i> forest	1300~2800	400~600	2622	6.52	17.09	14.70	86.01	刘 萍 等, 2014
四川红杉-岷江冷杉原 始林 <i>Larix mastersiana</i> - <i>Abies faxoniana</i> original forest	3589	801~850	3839.68	6.60	25.34	21.67	85.50	本研究 This research

雨量增加促进了植物的生长发育,衰老器官避免与新生器官争夺养分开始脱落,凋落产量达到高峰(刘璐等,2018;An *et al.*,2019)。与此同时,因植物生长,营养元素在营养器官中大量聚集。秋季归还高峰主要是因为气温降低和降雨减少,植物体不能维持正常的新陈代谢及生长,为保证植物存活,脱落器官加速脱落,增加了凋落产量(邓秀秀等,2017)。在生长季节,该区域处于雨季,降雨量较多,K 和 Na 元素因淋溶作用大量流失,在凋落物中含量减少,归还量也因此处于较低水平。

各凋落器官 K、Na 归还贡献率顺序是凋落叶>凋落枝>其他凋落物>凋落皮>附生植物>繁殖器官。凋落叶和凋落枝的元素归还还是凋落物元素总归还的主要来源。其原因是凋落叶和凋落枝的凋落产量远高于其他植物器官(杨佳萍等,2017)。该研究区域整个冬季为雪被覆盖期,为适应寒冷的天气,减少蒸腾,保存养分,大量枝条脱落,其次积雪压断枝条,增加了凋落枝产量(原作强等,2010);在植物生长的初期和末期,因植物自身生长特性及生理特性,凋落叶产量丰富,故冬季归还量主要由凋落枝提供,春秋季节归还量主要由凋落叶提供。繁殖器官产生及凋落具有时限性,仅在春季出现小高峰。

以岷江冷杉和方枝柏为主的常绿树种的 K、Na 归还量略高于由四川红杉为主要组成的落叶树种。受树种自身的生长和生物特性的影响,常绿树种在 5 月时进入换叶期,为了便于新叶的生长发育,在营养生长与生殖生长的权衡下,使得衰老叶子大量脱落,因此此时的归还量达到了最大值(Zhou *et al.*,2015)。在生长末期的秋冬季节,气温降低,为了适应季节变化降低营养和水分的消耗而一次性落叶,此时凋落量剧增,归还量也随之达到最大值(Wu *et al.*,2017)。落叶树种的归还量主要由四川红杉凋落叶的归还量组成,而同为落叶树种的陕甘花楸、雕核樱桃、锥腺樱桃等虽 K、Na 含量较高,但由于在该区域内数量较少,凋落量较小,归还量也很小。由于乔木树种凋落叶量在凋落叶总量中占绝对优势(杨佳萍等,2017),所以乔木树种的 K、Na 元素归还贡献率远高于灌木树种。作为该区域主要乔木树种的岷江冷杉、方枝柏和四川红杉的凋落叶在 5 月和 10 月达到凋落高峰,因此乔木树种 K、Na 元素归还高峰也出现在 5 月和 10 月。样地中的大多数灌木树种属于落叶树种,因此在 9—10 月达到了归还高峰。

综上所述,以四川红杉和岷江冷杉为建群种的

高山峡谷区暗针叶林凋落物 K、Na 归还量表现出明显的季节动态,总凋落物和凋落叶 K、Na 元素归还模式呈“双峰型”,最大值出现在 5 月和 10 月,凋落枝、皮和繁殖器官 K、Na 元素归还量最大值出现在 5 月,附生植物的 K、Na 元素归还量最大值分别出现在 5 月和 4 月,其他凋落物 K、Na 元素归还量在 7 月达到最大值。不同类型凋落物在不同凋落时期对 K、Na 归还的贡献有所不同,以凋落叶的贡献率最高,其次是凋落枝,贡献率最低的为繁殖器官。受不同树种之间生理特性影响,不同生活型树种凋落物 K、Na 归还特征也有所差异,其中以四川红杉、岷江冷杉和方枝柏这 3 种建群树种归还贡献率最高。这些研究结果为进一步深入研究凋落物对森林生态系统物质循环提供重要的科学依据。

参考文献

- 崔鸿侠,潘磊,黄志霖,等. 2017. 神农架巴山冷杉林凋落物量养分归还及分解特征. 南京林业大学学报, **1**(41): 194–199. [Cui HX, Pan L, Huang ZL, *et al.* 2017. Characteristics of litter production dynamics and decomposition process of *Abies fargesii* forest in Shennongjia, Hubei Province. *Journal of Nanjing Forestry University*, **1**(41): 194–199.]
- 邓长春,蒋先敏,刘洋,等. 2015. 高山林线交错带高山杜鹃的凋落物分解. 生态学报, **35**(6): 1769–1778. [Deng CC, Jiang XM, Liu Y, *et al.* 2015. Litter decomposition of *Rhododendron lapponicum* in alpine timberline ecotone. *Acta Ecologica Sinica*, **35**(6): 1769–1778.]
- 邓秀秀,王忠诚,李程,等. 2017. 浙江天童常绿阔叶林凋落物量季节动态及其与气象因子的关系. 中南林业科技大学学报, **37**(3): 73–79. [Deng XX, Wang ZC, Li C, *et al.* 2017. Seasonal dynamics of the litter fall production of evergreen broadleaf forest and its relationships with meteorological factors at Tiantong of Zhejiang province. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, **37**(3): 73–79.]
- 董鸣,王义凤,孔繁志,等. 1997. 陆地生物群落调查观测与分析. 北京: 中国标准出版社. [Dong M, Wang YF, Kong FZ, *et al.* 1999. Survey, Observation and Analysis of Terrestrial Biocommunities. Beijing: China Standards Press.]
- 杜春燕,曾光明,张龚,等. 2008. 韶山真阔叶混交林凋落物层的淋溶及缓冲作用. 生态学报, **28**(2): 508–516. [Du CY, Zeng GM, Zhang G, *et al.* 2008. The eluviations and acid buffering effect of litterfall in Shaoshan conifer and broad-leaved mixed forest. *Acta Ecologica Sinica*, **28**(2): 508–516.]
- 方江平,巴青翁姆. 2013. 西藏原始林芝云杉林凋落物养分归还规律. 自然资源学报, **7**(23): 1139–1146. [Fang JP, Ba QWM. 2013. Nutrient return of litterfall of *Picea*

- likiangensis* var. *linzhiensis* forests in Tibet. *Journal of Natural Resources*, **7**(23): 1139–1146.]
- 黄先飞, 张珍明, 刘盈盈, 等. 2018. 梵净山冷杉林凋落物动态及养分特征. *四川农业大学学报*, **2**(36): 161–167. [Huang XF, Zhang ZM, Liu YY, *et al.* 2018. Litterfall dynamic and nutrient characteristics of *Abies fabric* (Mast.) Craib in the Fanjingshan. *Journal of Sichuan Agricultural University*, **36**(2): 161–167.]
- 贾丙瑞, 周广胜, 刘永志, 等. 2016. 中国天然林凋落物量的空间分布及其影响因子分析. *中国科学: 生命科学*, **46**(11): 1304–1311. [Jia BR, Zhou GS, Liu YZ, *et al.* 2016. Spatial pattern and environmental controls of annual litterfall production in natural forest ecosystems in China. *Scientia Sinica Vitae*, **46**(11): 1304–1311.]
- 李孟收. 1999. 植物体内的钠及其营养功能. *植物杂志*, (2): 37–38. [Li MS. 1999. Sodium in plant and its nutritional function. *Plants*, (2): 37–38.]
- 李忠文, 闫文德, 郑威, 等. 2013. 亚热带樟树–马尾松混交林凋落物量及养分动态特征. *生态学报*, **33**(24): 7707–7714. [Liu ZW, Yan WD, Zheng W, *et al.* 2013. Litter fall production and nutrient dynamic of *Cinnamomum camphora* and *Pinus massoniana* mixed forests in subtropics China. *Acta Ecologica Sinica*, **33**(24): 7707–7714.]
- 刘璐, 赵常明, 徐文婷, 等. 2018. 神农架常绿阔叶混交林凋落物动态及影响因素. *植物生态学报*, **42**(6): 619–628. [Liu L, Zhao CM, Xu WT, *et al.* 2018. Litter dynamics of evergreen deciduous broad-leaved mixed forests and its influential factors in Shennongjia, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, **42**(6): 619–628.]
- 刘萍, 张震, 刘双成. 2014. 天山云杉林凋落物组成及营养成分研究. *华南农业大学学报*, **35**(3): 114–116. [Liu P, Zhang Z, Liu SC. 2014. Compositions and nutrients in the forest litter of *Picea schrenkiana*. *Journal of South China Agricultural University*, **35**(3): 114–116.]
- 刘一霖, 吴福忠, 蒋龙, 等. 2018. 华西雨屏区麻栎–喜树人工混交林林冠对降雨中钾和钠离子再分配的影响. *应用生态学报*, **29**(11): 3503–3512. [Liu YL, Wu FZ, Jiang L, *et al.* 2018. Effects of on the redistribution of potassium and sodium ions in rainfall in *Quercus acutissima* and *Camptotheca acuminata* mixed plantation of the rainy area of western China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, **29**(11): 3503–3512.]
- 陆志峰, 鲁剑巍, 潘勇辉, 等. 2016. 钾素调控植物光合作用的生理机制. *植物生理学报*, **52**(12): 1773–1784. [Lu ZF, Lu JW, Pan YH, *et al.* 2016. Physiological mechanisms of potassium regulating plant photosynthesis. *Plant Physiology Journal*, **52**(12): 1773–1784.]
- 马淑敏, 辛学兵, 裴顺祥, 等. 2019. 森林凋落物生产及分解研究进展. *陕西林业科技*, **47**(1): 104–108. [Ma SM, Xin XB, Pei SX, *et al.* 2019. Research progress on forest litter production and decomposition. *Shanxi Forest and Technology*, **47**(1): 104–109.]
- 邱尔发, 陈卓梅, 郑郁善, 等. 2005. 麻竹山地笋用林凋落物发生、分解及养分归还动态. *应用生态学报*, **16**(5): 811–816. [Qiu EF, Chen ZM, Zheng YS, *et al.* 2005. Dynamics of litterfall and its decomposition and nutrient return of shoot-used *Dendrocalamus latiflorus* in mountainous areas of Fujian Province. *Chinese Journal of Applied Ecology*, **16**(5): 811–816.]
- 王登芝, 向星政, 聂立水. 2007. 北京西山不同人工林枯落物层的水化学性质. *应用生态学报*, **18**(11): 2637–2641. [Wang DZ, Xiang XZ, Nie LS. 2007. Hydro-chemical properties of litter layer in two kinds of plantations in Beijing Xishan Mountain. *Chinese Journal of Applied Ecology*, **18**(11): 2637–2641.]
- 肖洋, 陈丽华, 余新晓. 2010. 北京密云油松人工林凋落物营养元素归还特征研究. *水土保持学报*, **2**(24): 112–116. [Xiao Y, Chen LH, Yu XX. 2010. Study on nutrient element return of litterfall of *Pinus tabulaeformis* Forest in Miyun of Beijing. *Journal of Soil and Water Conservation*, **2**(24): 112–116.]
- 荆婷婷, 张秋良, 王晓宏, 等. 2015. 不同林型兴安落叶松各器官氮磷钾含量对比研究. *内蒙古林业科技*, **41**(4): 13–17. [Xing TT, Zhang QL, Wang XH, *et al.* 2015. Comparative study on content of nitrogen, phosphorus, potassium in various organs of *Larix gmelinii* with different forest types. *Journal of Inner Mongolia Forestry Science & Technology*, **41**(4): 13–17.]
- 杨佳萍, 廖蓉, 杨万勤, 等. 2017. 高山峡谷区暗针叶林凋落物产量及动态. *应用与环境生物学报*, **23**(4): 153–160. [Yang JP, Liao R, Yang WQ, *et al.* 2017. Litter production and its dynamic pattern in a dark coniferous forest in the alpine gorge region. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, **23**(4): 153–160.]
- 原作强, 李步杭, 白雪娇, 等. 2010. 长白山阔叶红松林凋落物组成及其季节动态. *应用生态学报*, **21**(9): 2171–2178. [Yuan ZQ, Li BH, Bai XJ, *et al.* 2010. Composition and seasonal dynamics of litter falls in a broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest in Changbai Mountains, Northeast China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, **21**(9): 2171–2178.]
- 张远东, 刘彦春, 顾峰雪, 等. 2019. 川西亚高山五种主要森林类型凋落物组成及动态. *生态学报*, **39**(2): 502–508. [Zhang YD, Liu YC, Gu FX, *et al.* 2019. Litter composition and its dynamic in five main forest types in subalpine areas of west Sichuan, China. *Acta Ecologica Sinica*, **39**(2): 502–508.]
- An JY, Han SH, Youn WB, *et al.* 2019. Comparison of litterfall production in three forest types in Jeju Island, South Korea. *Journal of Forestry Research*. DOI: 10.1007/s11676-019-00929-6
- Austin AT, Vitousek PM. 2001. Precipitation, decomposition and litter decomposability of *Metrosideros polymorpha* in native forests on Hawaii. *Journal of Ecology*, **88**: 129–138.
- Balasubramanian D, Arunachalam K, Das AK, *et al.* 2012. Decomposition and nutrient release of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms. under different trophic conditions in wet-

- lands of eastern Himalayan foothills. *Ecological Engineering*, **44**: 111–122.
- Bray JR, Gorham E. 1964. Litter production in forests of the world. *Advances in Ecological Research*, **2**: 101–157.
- Chapin FS, Matson PA, Mooney HA. 2002. Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology. New York: Springer.
- Fu CK, Yang WQ, Tan B, *et al.* 2017. Seasonal dynamics of litterfall in a sub-alpine spruce-fir forest on the eastern Tibetan Plateau: Allometric scaling relationships based on one year of observations. *Forests*, **8**: 1–15.
- Laskowski R, Niklinska M, Maryanski M. 1995. The dynamics of chemical elements in forest litter. *Ecology*, **76**: 1393–1406.
- Liu CJ, Westman CJ, Ilvesniemi H. 2001. Matter and nutrient dynamics of pine (*Pinus tabulaeformis*) and oak (*Quercus variabilis*) litter in North China. *Silva Fennica*, **35**: 3–13.
- Liu X, Bao WK. 2014. Understory plant assemblages present distinct short-term responses to the clear-cutting of an old-growth spruce forest near an alpine timberline. *Canadian Journal of Forest Research*, **44**: 562–571.
- Paudel E, Dossa GGO, Xu J, *et al.* 2015. Litterfall and nutrient return along a disturbance gradient in a tropical montane forest. *Forest Ecology and Management*, **353**: 97–106.
- Samuelsonlisa J, Stokestom A, Butnorjohn R, *et al.* 2014. Ecosystem carbon stocks in *Pinus palustris* forests. *Canadian Journal of Forest Research*, **44**: 476–486.
- Vasconcelos HL, Luizao FJ. 2014. Litter production and litter nutrient concentrations in a fragmented Amazonian landscape. *Ecological Applications*, **14**: 884–892.
- 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.
- Zhou L, Shalom ADD, Wu P, *et al.* 2015. Litterfall production and nutrient return in different-aged Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantations in South China. *Journal of Forestry Research*, **26**: 79–89.
-
- 作者简介** 曾 欣,女,1998 年生,硕士研究生,研究方向为森林生态。E-mail: 1657845189@qq.com
- 责任编辑** 张 敏
-