应 用 生 态 学 报 2015 年 12 月 第 26 卷 第 12 期
Chinese Journal of Applied Ecology, Dec. 2015, **26**(12): 3602-3610

川西高山林线交错带凋落叶分解速率与初始质量的关系*

杨 林 邓长春 陈亚梅 和润莲 张 健 刘 洋**
(四川农业大学生态林业研究所/四川省生态林业工程重点实验室/高山森林生态系统定位研究站/长江上游生态安全协同创新中心, 成都 611130)

摘 要 对我国川西高山林线交错带 14 种代表性植物凋落叶分解速率与初始质量的关系进行研究.结果表明: 高山林线交错带植物凋落叶分解速率(k)为 0.16~1.70,乔木和苔藓凋落叶分解较慢,灌木凋落叶次之,草本凋落叶分解最快.凋落叶分解速率与 N、木质素、酚类物质、C/N、C/P、木质素/N 均具有显著的线性回归关系.通径分析得出,木质素/N 和半纤维素含量可以解释 k 变异的 78.4%,其中木质素/N 可以解释 k 变异的 69.5%,木质素/N 对 k 的直接通径系数为-0.913.主成分分析表明,第 1 排序轴 k、分解时间(t)的贡献率达 99.2%,木质素/N、木质素含量、C/N、C/P 与第 1 排序轴呈显著正相关,其中木质素/N 与第 1 排序轴的相关关系最强(r=0.923).木质素/N 是影响川西高山林线交错带植物凋落叶分解速率的关键质量指标,且凋落叶初始木质素/N 越高,分解速率越低.

关键词 高山林线交错带; 分解速率; 凋落叶; 初始质量; 木质素/N
文章编号 1001-9332(2015)12-3602-09 **中图分类号** Q149 **文献标识码** A

Relationships between decomposition rate of leaf litter and initial quality across the alpine timberline ecotone in Western Sichuan, China. YANG Lin, DENG Chang-chun, CHEN Ya-mei, HE Run-lian, ZHANG Jian, LIU Yang (*Institute of Ecology & Forestry, Sichuan Agricultural University/Sichuan Province Key Laboratory of Ecological Forestry Engineering/Long-term Research Station of Alpine Forest Ecosystems/Collaborative Innovation Center of Ecological Security in the Upper Reaches of Yangtze River, Chengdu* 611130, *China*). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2015, **26**(12): 3602-3610.

Abstract: The relationships between litter decomposition rate and their initial quality of 14 representative plants in the alpine forest ecotone of western Sichuan were investigated in this paper. The decomposition rate k of the litter ranged from 0.16 to 1.70. Woody leaf litter and moss litter decomposed much slower, and shrubby litter decomposed a little faster. Then, herbaceous litters decomposed fastest among all plant forms. There were significant linear regression relationships between the litter decomposition rate and the N content, lignin content, phenolics content, C/N, C/P and lignin/N. Lignin/N and hemicellulose content could explain 78.4% variation of the litter decomposition rate (k) by path analysis. The lignin/N could explain 69.5% variation of k alone, and the direct path coefficient of lignin/N on k was -0.913. Principal component analysis (PCA) showed that the contribution rate of the first sort axis to k and the decomposition time (t) reached 99.2%. Significant positive correlations existed between lignin/N, lignin content, C/N, C/P and the first sort axis, and the closest relationship existed between lignin/N and the first sort axis (r=0.923). Lignin/N was the key quality factor affecting plant litter decomposition rate across the alpine timberline ecotone, with the higher the initial lignin/N, the lower the decomposition rate of leaf litter.

Key words: alpine timberline ecotone; decomposition rate; litter; initial quality; lignin/N.

* 国家自然科学基金项目(31200345,31570605)、教育部高等学校博士学科点科研基金项目(20115103120003)和国家"十二五"科技支撑计划项目(2011BAC09B05)资助.
** 通讯作者. E-mail: sicauliuyang@163.com
2015-03-16 收稿,2015-10-04 接受.

凋落叶分解是陆地生态系统碳循环的一个重要环节[1].凋落叶分解速率(k)是衡量凋落叶分解快慢和养分循环效率的关键指标[2-3].通常,凋落叶分解速率受到地理位置、气候条件、底物质量、分解者群落和植被类型等因素直接或间接的影响[4-6].凋落叶质量可以表征凋落叶的相对可分解性[7],并依赖于其易分解成分(N、P、水溶性糖和氨基酸等)和难分解或较难分解的有机成分(木质素、纤维素、半纤维素和多酚类物质等)的含量及相对比例.在区域气候尺度上,凋落叶质量是控制凋落叶分解的关键因子[8],探讨凋落叶初始质量与分解速率的关系,对于了解不同生态系统的物质循环速率具有重要的理论意义.

采用初始质量指标预测分解速率是凋落叶分解研究的重要内容.郭忠玲等[9]在长白山自然保护区6个优势乔木凋落物(枝和叶)分解的研究中发现,不同树种间的枝或叶分解速率的差别与初始化学组分含量无显著的相关性.但是,Zhang 等[5]整合全球陆地生态系统70项凋落叶分解研究数据,经通径分析发现,凋落叶质量是调控分解速率最重要的因子;唐仕珊等[6]综合分析了我国国家尺度上各主要因素(地理因素、气候因素、凋落叶质量和叶特性)对我国森林凋落叶分解速率的影响,发现凋落叶初始质量与凋落叶分解速率关系密切.可见,不同研究得到的凋落叶分解速率与凋落叶质量的关系不尽一致.

目前,围绕凋落叶初始质量与分解速率的关系已开展了大量研究.例如,C 含量及 C/N 是影响分解速率的关键因子,两者均与分解速率呈负相关[10-12];但 Dyer 等[13]和陈法霖等[14]发现,木质素含量才是预测凋落叶分解速率的关键指标,且与分解速率呈负相关.也有研究发现,分解速率与初始 C 含量、C/N 的关系不大,而木质素/N 是影响分解速率的主要因子,对分解起着限制作用[2,15-17].此外,初始 P、半纤维素、酚类、钙、钾、锰和硅等含量对分解速率的影响也在许多研究中被证实[18-22].可以看出,不同研究区域得到的初始质量指标与分解速率的关系差别较大,研究还存在很多不确定性.

由于林线地处高山极端环境,温度、植被、土壤的异质性使之具有敏感而脆弱的生态特性.同时,它也是响应全球气候变化的敏感区域[23].低温、季节性雪被和冻融循环是高山主要的环境特征,凋落叶初始质量与分解速率的关系研究还不深入.哪些初始质量指标对高山凋落叶分解速率起决定作用,与其他研究区域是否相同?目前,围绕高山林线交错带凋落叶的分解速率、养分释放[24-27]及分解酶活性[28-29]等已开展了部分研究.但是,关于高山林线交错带凋落叶初始质量与分解速率之间的关系,以及初始质量指标对分解速率相对贡献的研究尚未见报道.为此,本研究以川西地区高山林线交错带 14 种代表性植物为研究对象,在分析凋落叶分解速率与初始质量关系的基础上,进一步阐明凋落叶各初始质量指标与分解速率的关系,以期为高山生态系统物质循环的深入研究提供科学依据.

1　研究地区与研究方法

1.1　研究区概况

四川省理县米亚罗林区(31°43′—31°51′ N,102°40′—103°02′ E)位于青藏高原东缘褶皱带最外缘及岷江支流杂谷脑河的上游,海拔 2200~5500 m,年均温 6~12 ℃,1 月均温-8 ℃,7 月均温 12.6 ℃,年积温 1200~1400 ℃,年降水量 600~1100 mm,年蒸发量 1000~1900 mm,具有降水次数多、强度小的特点.地形以石质山地为主,土壤具有粗骨(石砾含量高)和薄层.从低海拔到高海拔,土壤类型依次为山地暗棕壤、棕色针叶林土、高山草甸土.选择米亚罗鹧鸪山(31°51′43″ N,102°41′23″ E)高山林线交错带为研究对象.鹧鸪山位于杂谷脑河北侧,海拔 3200~4800 m,是大渡河与岷江的分水岭.山地垂直地带性明显,从河谷至山顶依次分布着针阔混交林、暗针叶林、高山灌丛、高山草甸等植被带.在山地林线交错带上,植被类型从低海拔到高海拔由暗针叶林经林线灌丛过渡到高山草甸,地被物厚度逐渐降低,土壤类型由棕色针叶林土过渡到高山草甸土.该区域包括了自然条件下形成的典型高山林线,能较好地反映川西高山林线交错带植被、土壤及地被物的生态特征[30].

川西高山林线交错带暗针叶林优势树种为岷江冷杉(*Abies faxoniana*),常见种为红桦(*Betula albosinensis*)、冷地早熟禾(*Poa crymophila*)、锦丝藓(*Actinothuidium hookeri*)、高山冷蕨(*Cystopteris moupinensis*)等.林线优势种为高山杜鹃(*Rhododendron lapponicum*)、红毛花楸(*Sorbus rufopilosa*)、高山柳(*Salix paraplesia*),常见种为柳兰(*Epilobium angustifolium*)、糙野青茅(*Deyeuxia scabrescens*)、皱皮杜鹃(*R. wiltonii*)、大理杜鹃(*R. taliense*)、鹧鸪杜鹃(*R. zheguense*)、冰川茶藨(*Ribes glaciale*)、华西小檗(*Berberis silvataroucana*)、红毛花楸(*Sorbus rufopilosa*)、细枝绣线菊(*Spiraea myrtilloides*)、窄叶鲜卑花

表 1 研究区林分概况

Table 1 Stand characteristics in the study site

类型 Type	平均高度 Average height (m)		郁闭度 Crown density (%)	草本植物盖度 Herb coverage (%)	苔藓厚度 Thickness of moss (cm)	枯落物厚度 Thickness of litter (cm)
	木本植物 Wood	草本植物 Herbage				
暗针叶林 Coniferous forest	22	0.10	80	20	10.0	9.0
林线 Timberline	14	0.20	75	30	4.5	8.0
高山草甸 Alpine meadow	-	0.10	-	85	0.6	1.2

(*Sibiraea angustata*)、柳叶忍冬(*Lonicera lanceolata*)、刚毛忍冬(*L. hispida*)、越橘叶忍冬(*L. myrtillus*)、叉柱柳(*Salix divergentistyla*)、金露梅(*Potentilla fruticosa*),高山草甸优势种为藏羊茅(*Festuca wallichanica*)、草血竭(*Polygonum paleaceum*)、圆叶筋骨草(*Ajuga ovalifolia*)、草甸马先蒿(*Pedicularis roylei*)、野黄韭(*Allium rude*)、圆穗蓼(*Polygonum macrophyllum*),常见种为东方草莓(*Fragaria orientalis*)、肾叶龙胆(*Gentiana crassuloides*)、箭叶橐吾(*Ligularia sagitta*)等.高山林线交错带 3 个植被类型基本特征见表 1.

1.2 样地设计

采用 GPS 定位,沿垂直于等高线方向,在高山林线交错带区域(31.5°39′03″ N、102°41′32.11″ E,海拔 3900~4200 m)设置 3 条宽度为 50 m 的样带,从低海拔到高海拔经过的针叶林(3900 m)、林线(4000 m)和草甸(4200 m)3 种生境,样带与样带之间间距 50 m 左右.每条样带在森林、林线、草甸 3 个生境设立固定样方 3 个,共计 9 个样方(图 1).

1.3 试验设计

2012 年 10 月初高山植物凋落高峰期,于高山林线交错带海拔梯度 300 m 的范围内收集 14 种代表性植物[30]新鲜凋落叶.其中,岷江冷杉、红桦、冷地早熟禾、锦丝薹、高山冷蕨5种凋落叶于森林中收集;高山柳、红毛花楸、高山杜鹃、柳兰、糙野青茅 5 种凋落叶于高山林线收集;圆叶筋骨草、草甸马先蒿、藏羊茅、草血竭 4 种凋落叶于高山草甸收集.样品自然风干后,测定含水量,称取 10 g 于 65 ℃烘箱烘干至恒量.

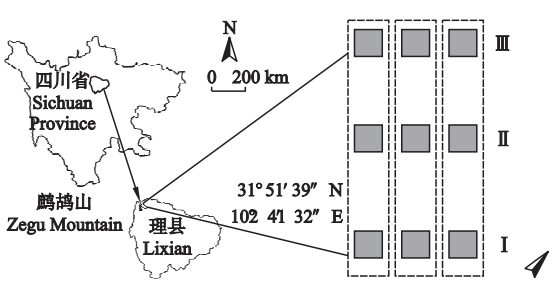


图 1 川西高山林线交错带地理位置及样地设计

Fig.1 Geographical position and site of the alpine timberline ecotone in western Sichuan.

Ⅰ: 高山草甸 Meadow; Ⅱ: 高山林线 Timberline; Ⅲ: 暗针叶林 Coniferous forest.

采用尼龙网制成大小 20 cm×20 cm,网孔大小为底部(贴地面)0.5 mm、表面层 1 mm 的凋落袋.称取自然风干凋落叶,每个物种每袋称取 10 g,每个物种制备 18 袋(3 袋×3 样方×2 次采样),其中,森林凋落叶 90 袋,林线凋落叶 90 袋,草甸凋落叶 72 袋,共计 252 袋.2012 年 10 月底,将岷江冷杉、红桦、冷地早熟禾、锦丝薹、高山冷蕨凋落叶袋放回暗针叶林;将高山柳、红毛花楸、高山杜鹃、柳兰、糙野青茅凋落叶袋放回高山林线;将圆叶筋骨草、草甸马先蒿、藏羊茅、草血竭凋落叶袋放回高山草甸.每个生境设置 3 个固定重复样方.凋落袋平铺于样地地表,各凋落袋间隔>5 cm.根据前期研究对高山林线生长季和雪被期的划分[31-32],于 2013 年 4 月 30 日和 10 月 30 日采回凋落叶分解袋,每次每个物种每个样方采集 3 袋,采集时立即用封口袋封装带回实验室,去除杂质、土壤,烘干至恒量,测定残留率.

1.4 测定项目与方法

65 ℃ 24 h 烘干称凋落叶残留量;全碳(C)含量采用重铬酸钾-外加热法测定[33];全氮(N)含量采用半微量凯氏定氮法测定[33];全磷(P)含量采用钼锑钪比色法测定[33];木质素(lignin, L)和纤维素(cellulose, CE)采用范氏酸性洗涤纤维法测定[34];半纤维素(hemicellulose, HCE)采用范氏中性洗涤纤维法与酸性洗涤纤维法结合测定[34];酚类物质(phenols, PH)采用福林酚比色法测定[35].以 10 个初始质量指标作为自变量,以分解速率(k)、半分解时间($t_{0.5}$)和 95% 分解时间($t_{0.95}$)为因变量进行 PCA 排序,经 Monte Carlo Test 检验.

1.5 数据处理

残留率公式为:

$$y = W_t / W_0$$

式中: y 为凋落叶经时间 t 后的残留率(%); W_0 为凋落叶初始干质量(g); W_t 为凋落叶经时间 t 后的残留干质量(g).

采用修正的 Olson 指数衰减模型[36]模拟凋落叶分解过程,计算凋落叶分解速率(k)和半分解期($t_{0.5}$)及分解 95%所需时间($t_{0.95}$):

$$y = ae^{-kt}$$

式中: a 为修正系数; t 为分解时间.

数据统计与分析采用 SPSS 20.0 和 Excel 2007 软件,采用 Excel 2007 软件作图.初始质量与分解速率 k 的一元直线回归分析及作图利用 Originlab 8.1 软件完成.通过通径分析和主成分分析(PCA)分析质量 k 的关系,判断各个初始质量指标与 k 的具体关系.通径图借助 AutoCAD 2014 完成,PCA 排序图的生成利用 Canoco for Windows 4.5 完成.图表中数据为平均值±标准差.

2　结果与分析

2.1　凋落叶初始质量

由表 2 可以看出,高山林线交错带 14 种代表性物种之间凋落叶质量差异较大,碳、氮、磷含量分别为 409.4~568.2 g·kg^{-1}、8.31~21.51 g·kg^{-1}、0.73~3.77 g·kg^{-1},木质素含量为 43.45~527.7 g·kg^{-1},纤维素含量为 53.03~188.4 g·kg^{-1},半纤维素含量为 49.26~366.4 g·kg^{-1},酚类物质含量为 3.08~23.50 g·kg^{-1};碳/氮为 24.85~58.71,木质素/氮为 2.41~27.49,碳/磷为 129.7~731.4.综合所有凋落物质量指标来看,乔木与灌木植物凋落叶初始质量低于草本植物,而苔藓植物残体初始质量与乔木和灌木相近.

2.2　凋落叶分解速率

由表 3 可以看出,高山林线交错带 14 种植物凋落叶分解速率(k)、半分解时间($t_{0.5}$)和 95%分解时间($t_{0.95}$)差异明显.14 种植物凋落叶 k 值为 0.16~1.70,其中最低的是锦丝藓(0.16)和高山杜鹃(0.16),其次是岷江冷杉(0.17)和红桦(0.20),k 值最高的是柳兰(1.70),其余物种 k 值均为 0.78~1.20.14 种植物凋落叶 $t_{0.5}$ 为 0.82~4.46 a, $t_{0.95}$ 为 2.18~18.85 a.在高山林线交错带,锦丝藓、高山杜鹃、岷江冷杉和红桦的分解速率低、分解时间长、分解最为缓慢;其余物种 2~5 a 均可分解完全.总体看来,草本植物凋落叶分解最快、分解时间最短,灌木凋落叶次之,乔木植物凋落叶分解更慢,而苔藓植物凋落叶的分解速率略低于乔木植物凋落叶,为高山林线交错带地区最低.

2.3　凋落叶初始质量与分解速率的关系

2.3.1 凋落叶初始质量与分解速率的回归分析　由图 2 可以看出,凋落叶年分解速率(k)与凋落叶初

表 2　高山林线交错带凋落叶初始质量
Table 2　Initial quality of litter in alpine timberline ectone

植被类型 Vegetation type	物种 Species	碳 C (g·kg^{-1})	氮 N (g·kg^{-1})	磷 P (g·kg^{-1})	纤维素 CE (g·kg^{-1})	木质素 Lignin (g·kg^{-1})	半纤维素 HCE (g·kg^{-1})	酚类物质 PH (g·kg^{-1})	碳/氮 C/N	木质素/氮 L/N	碳/磷 C/P
乔木	岷江冷杉 *A. faxoniana*	568.2±26.2	17.26±0.65	1.09±0.06	219.5±9.2	149.5±4.3	65.34±8.03	22.67±0.78	32.92±2.15	12.72±7.68	522.2±21.3
Arbor	红桦 *B. albosinensis*	534.7±40.3	21.51±0.12	0.73±0.07	527.7±36.7	109.4±21.2	54.72±3.15	21.34±0.91	24.85±1.08	24.53±4.53	731.4±38.3
	平均值 Mean	551.45	19.39	0.91	373.6	129.45	60.03	22.01	28.89	18.63	626.8
灌木	高山柳 *S. paraplesia*	488.6±13.8	19.19±0.07	3.77±0.05	75.07±28.53	171.2±50.4	170.4±17.9	23.50±0.13	25.46±2.37	3.91±6.02	129.7±4.0
Shrub	红毛花楸 *S. rufopilosa*	496.8±11.6	17.01±0.12	2.17±0.04	75.85±6.01	116.9±9.1	366.4±49.8	21.80±0.10	29.21±0.95	4.46±1.09	229.2±8.9
	高山杜鹃 *R. lapponicum*	489.7±4.0	8.34±0.04	1.03±0.03	192.8±49.5	181.8±20.6	49.26±7.07	23.50±0.80	58.71±3.10	23.12±24.31	475.8±17.0
	平均值 Mean	491.70	14.85	2.32	114.57	156.30	195.35	22.93	37.79	10.50	278.23
草本植物	柳兰 *E. angustifolium*	468.3±10.8	18.02±0.11	2.24±0.02	43.45±14.31	94.57±13.62	84.67±1.50	23.92±0.63	25.99±2.93	2.41±3.17	208.6±3.3
Herb	糙野青茅 *D. scabrescens*	451.1±16.2	12.37±0.15	1.55±0.01	285.2±10.34	63.10±6.20	222.8±13.7	12.88±0.53	36.47±1.70	23.06±1.14	290.6±12.7
	圆叶筋骨草 *A. ovalifolia*	409.4±2.9	10.72±0.05	1.14±0.04	186.3±11.5	73.41±0.95	107.0±12.9	22.51±0.89	38.19±3.05	17.38±3.36	360.8±14.7
	藏羊茅 *F. wallichanica*	429.4±10.4	16.00±0.06	1.82±0.05	198.5±2.2	67.95±0.74	186.6±15.8	18.14±0.76	26.84±2.91	12.41±1.05	235.4±3.0
	冷地早熟禾 *P. crymophila*	452.2±22.1	14.60±0.06	1.48±0.05	200.3±1.7	53.03±5.15	274.7±11.6	10.05±0.10	30.97±5.09	13.72±1.28	305.7±25.9
	草甸马先蒿 *P. roylei*	441.2±12.7	13.02±0.15	1.66±0.10	123.6±17.2	84.63±10.90	57.38±10.81	22.49±0.68	33.89±8.21	9.49±6.58	266.0±19.9
	草血竭 *P. paleaceum*	467.2±9.0	9.26±0.12	1.40±0.06	252.6±3.1	114.68±4.48	53.24±9.12	23.46±0.39	50.48±14.28	27.28±4.61	334.4±19.4
	平均值 Mean	445.54	13.43	1.61	184.28	78.77	140.91	19.06	34.69	15.11	285.93
蕨类和苔藓	高山冷蕨 *C. moupinensis*	449.9±9.6	17.00±0.26	1.60±0.08	173.6±8.7	102.6±13.3	192.8±5.5	23.31±0.28	26.46±4.30	10.21±4.39	280.8±9.9
Ferns and	锦丝藓 *A. hookeri*	430.5±17.6	8.31±0.05	1.19±0.02	228.4±16.7	188.4±15.3	253.5±6.9	3.08±0.22	51.82±12.57	27.49±10.37	362.0±20.3
moss	平均值 Mean	440.20	12.66	1.40	201.0	145.50	223.15	13.20	39.14	18.82	321.40

CE: Cellulose; HCE: Hemicellulose; PH: Phenols.

表 3 高山林线交错带不同物种凋落叶分解的指数模型及参数

Table 3 Exponential model and parameters of leaf litter decomposition in alpine timberline ectone

植被类型 Vegetation type	物种 Species	回归方程 Regression equation	分解速率 k	半分解时间 $t_{0.5}$ (a)	95%分解时间 $t_{0.95}$ (a)	R^2
乔木	岷江冷杉 *A. faxoniana*	$y=1.01e^{-0.17t}$	0.17	4.20	17.99	0.80
Arbor	红桦 *B. albosinensis*	$y=1.02e^{-0.20t}$	0.20	3.54	14.98	0.67
	平均值 Mean		0.18	3.87	16.49	
灌木	高山柳 *S. paraplesia*	$y=1.27e^{-0.78t}$	0.78	1.20	4.17	0.90
Shrub	红毛花楸 *S. rufopilosa*	$y=1.35e^{-0.89t}$	0.89	1.11	3.68	0.95
	高山杜鹃 *R. lapponicum*	$y=1.02e^{-0.16t}$	0.16	4.46	18.85	0.56
	平均值 Mean		0.61	2.26	8.90	
草本植物	柳兰 *E. angustifolium*	$y=2.03e^{-1.70t}$	1.70	0.82	2.18	0.83
Herb	糙野青茅 *D. scabrescens*	$y=1.43e^{-0.93t}$	0.93	1.13	3.59	0.93
	圆叶筋骨草 *A. ovalifolia*	$y=1.59e^{-1.27t}$	1.27	0.91	2.72	0.94
	藏羊茅 *F. wallichanica*	$y=1.49e^{-1.20t}$	1.20	0.92	2.84	0.87
	冷地早熟禾 *P. crymophila*	$y=1.50e^{-1.11t}$	1.11	0.99	3.07	0.92
	草甸马先蒿 *P. roylei*	$y=1.38e^{-1.09t}$	1.09	0.93	3.03	0.92
	草血竭 *P. paleaceum*	$y=1.50e^{-1.07t}$	1.07	1.03	3.18	0.97
	平均值 Mean		1.20	0.96	2.94	
蕨类和苔藓	锦丝藓 *A. hookeri*	$y=0.91e^{-0.16t}$	0.16	3.78	18.35	0.16
Ferns and moss	高山冷蕨 *C. moupinensis*	$y=1.46e^{-0.99t}$	0.99	1.09	3.42	0.91
	均值 Mean		0.58	2.44	10.89	

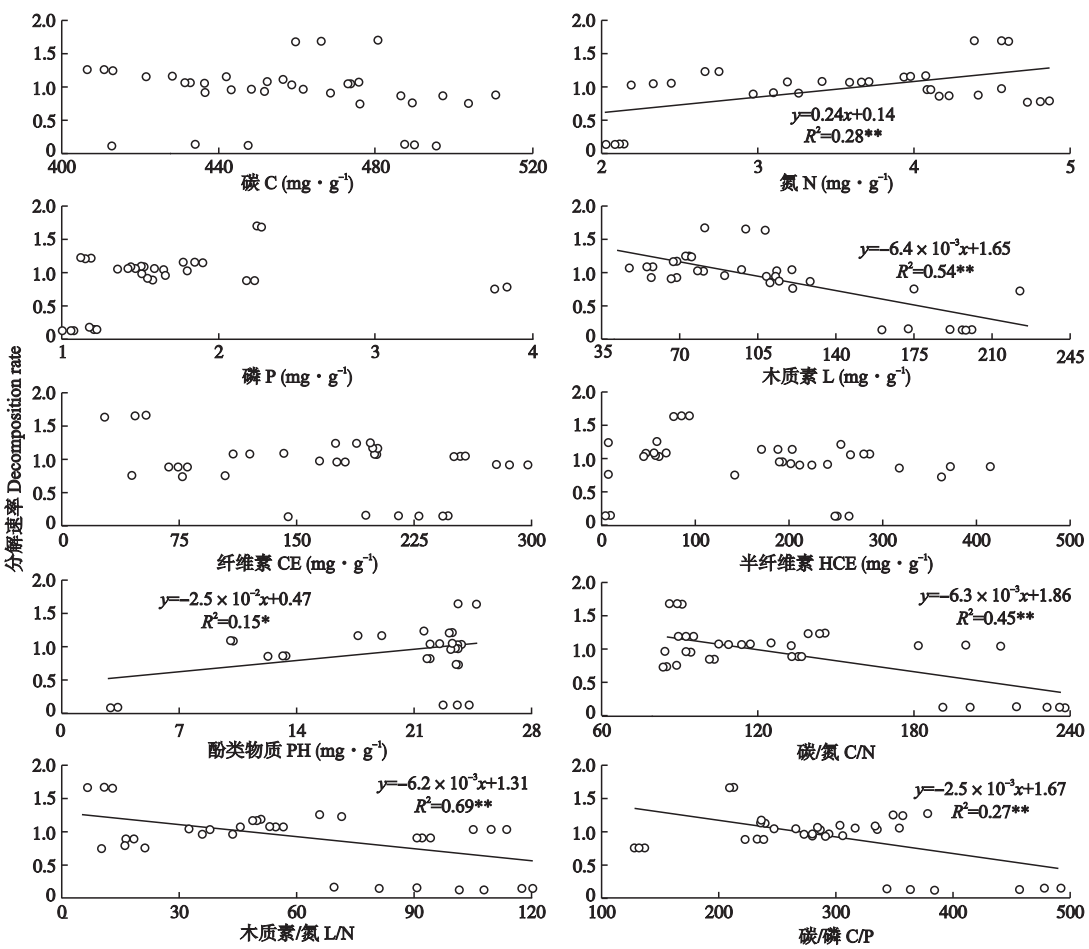


图 2 分解速率与凋落叶初始质量的线性回归分析

Fig.2 Linear regression analysis of decomposition rate (k) and initial quality of leaf litter.

L: Lignin; CE: Cellulose; HCE: Hemicellulose; PH: Phenols. 下同 The same below. * $P<0.05$; * * $P<0.01$.

始 N 含量、木质素含量、酚类物质含量、C/N、木质素/N、C/P 呈显著线性回归关系,表明高山林线交错带凋落叶初始质量在一定程度上决定着凋落叶分解速率.凋落叶初始 N 含量越高,分解速率越高,可以解释凋落叶 k 值 28.2%的变异;凋落叶初始木质素含量越高,分解速率越低,可以解释凋落叶 k 值 54.4%的变异;凋落叶初始酚类物质含量越高,分解速率越高,可以解释凋落叶 k 值 15.0%的变异;凋落叶初始 C/N 越高,分解速率越低,可以解释凋落叶 k 值 45.2%的变异;凋落叶初始木质素/N 越高,凋落叶分解速率越低,可以解释凋落叶 k 值 69.5%的变异;凋落叶初始 C/P 越高,凋落叶分解速率越低,可以解释凋落叶 k 值 26.5%的变异.

2.3.2 凋落叶初始质量与分解速率的通径分析　经逐步回归得到最优回归方程 $y = 1.880 - 222.2L/N - 8.326\times10^{-8}HCE$,且凋落叶初始木质素/N(L/N)和半纤维素(HCE)与凋落叶分解速率呈显著回归关系,两者一起可以解释凋落叶 k 值 78.4%的变异.从图 3 可以看出,木质素/N 的直接通径系数为 -0.913,半纤维素的直接通径系数为 -0.3109,木质素/N 和半纤维素对 k 均表现为负的直接作用,木质素/N 的负作用大于半纤维素,即木质素/N 和半纤维素对分解过程起主要限制作用,而木质素/N 是最主要的限制作用.木质素/N 通过半纤维素对 k 的间接通径系数为 0.080,这在一定程度上抵消了木质素/N 的限制作用,使木质素/N 与 k 的相关系数(负)有所增大.半纤维素通过木质素/N对k的间接

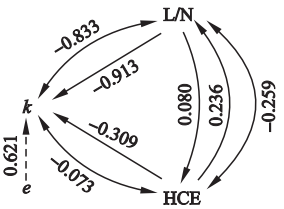


图 3　凋落叶木质素/N(L/N)和半纤维素含量(HCE)与分解速率(k)的通径图

Fig. 3　Path diagrams of lignin/N (L/N), hemicellulose (HCE) content and decomposition rate (k) of litter.

双向弧线箭头及数字表示变量间的相关关系及 Person 相关系数;单向直线箭头及数字表示自变量对 k 的直接作用及直接通径系数;单向弧线箭头及数字表示一个自变量通过另外一个自变量对 k 的间接作用及间接通径系数;虚线箭头及数字表示剩余因子 e 对 k 的作用 Curved two-way arrows and digitals meant the correlation between the variables on both ends of the arrows and the Pearson correlation coefficients between the variables, straight one-way arrows and digitals meant the direct effects of independent variables (L/N, HCE) on k and the direct path coefficients, curved one-way arrows and digitals meant the indirect effects of one independent variable on k by the other one and the indirect path coefficients, and the straight dotted lines arrow and digital meant the effects of surplus factors (e) on k.

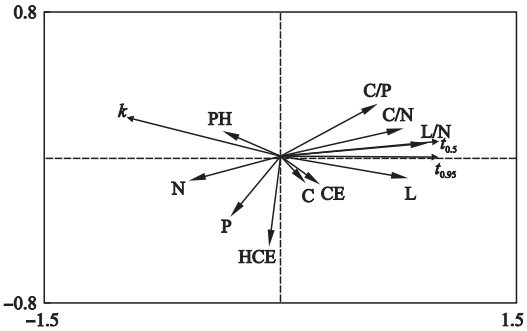


图 4　分解速率-初始质量指标的主成分分析(PCA)双序图

Fig.4　Decomposition rate-initial quality biplot diagram from the PCA.

k: 凋落叶分解速率 Litter decomposition rate; $t_{0.5}$: 半分解时间 Half of decomposition time; $t_{0.95}$: 95%分解时间 95% of decomposition time.

系数为 0.236,这在很大程度上抵消了半纤维素的直接限制作用,导致半纤维素与 k 呈显著的较弱负相关.木质素/N 对 k 的直接通径系数为 -0.913,其绝对值为所有质量指标之最,木质素/N 与 k 呈显著负相关($r = -0.833$, $P < 0.01$),且一元直线回归分析表明,木质素/N 可以单独解释 k 值 69.5%的变异,所以,木质素/N 的影响是高山林线交错带植物凋落叶分解速率的最关键因子.

2.3.3 各质量组分对分解速率和分解时间的相对贡献(PCA)　木质素/N(L/N)、木质素含量和 C/N、C/P 越高,分解速率越低,分解时间越长;N、酚类物质和 P 含量越高,分解速率越高,分解时间越短.由图 4 可以看出,第 1 排序轴与 k 呈负相关,与 $t_{0.5}$ 和 $t_{0.95}$ 呈正相关;第 2 排序轴与 k 呈一定程度的正相关,与 $t_{0.5}$ 和 $t_{0.95}$ 无显著相关关系.第 1 排序轴对分解速率、分解时间的贡献率(累计值占特征值总和的比例)达 99.2%,第 1、2 排序轴对分解速率、分解时间的累积贡献率达 99.9%,可见,第 1、2 排序轴成分(初始质量指标)对凋落叶分解速率、分解时间起主要控制作用,其中第 1 排序轴成分最为关键.木质素/N 与第 1 排序轴相关系数绝对值最高(表 3),木质素/氮对第 1 排序轴贡献最大,其次为木质素含量、C/N,半纤维素含量对第 2 排序轴贡献最大(图 4).所以,木质素/N、木质素含量、C/N 和半纤维素含量是影响高山林线交错带凋落叶分解速率的重要指标,其中木质素/N 的重要性最为突出.

3　讨　论

3.1　川西高山林线交错带凋落叶的分解速率

Olson 模型[36]拟合凋落叶失重过程得到的分解速率(k)是一个恒值,可以反映凋落叶分解过程的

基本特征.本研究得出川西高山林线交错带地区 14 种代表性植物凋落叶的分解速率,其中岷江冷杉、高山杜鹃和锦丝藓凋落叶 k 值较低,仅高于北极冻原苔藓[9,37-39].红桦 k 值与川西亚高山方枝柏、四川红杉和岷江冷杉相当[40].柳兰 k 值仅次于该地区窄叶鲜卑花凋落叶[28].高山柳和红毛花楸作为该地区 2 种落叶灌木,其凋落叶 k 值比另外一种常绿灌木高山杜鹃高得多,与荷兰和英国的落叶林相当[41].8 种草本凋落叶 k 均值为 1.17,与内蒙古草原凋落叶非常接近[12].总体看来,川西高山林线交错带凋落叶分解较慢,海拔较高,全年温度偏低,分解者活性不高可能是其重要原因[19].川西高山林线交错带乔木与锦丝藓凋落叶分解较慢,一个完整的分解周期 >15 a;灌木凋落叶分解相对更快,一个完整的分解周期约为 9 a;草本凋落叶分解最快,一个完整的分解周期约为 3 a.

3.2 凋落叶初始质量与分解速率的关系

高山林线交错带凋落叶初始质量在一定程度上决定了凋落叶分解速率,凋落叶分解速率随初始 N、酚类物质含量增高而增大,随凋落叶初始木质素含量、初始 C/N、木质素/ N、C/P 增高而减小,其余指标对凋落叶分解速率无显著作用.凋落叶分解速率随 N 含量增高而增大,这与唐仕珊等[6] 和 Zhang 等[5] 对国内外森林凋落叶研究的整合分析结果一致.N 的有效量常被作为确定分解速率的控制因子,因为 N 决定微生物生物量的增长和微生物矿化的有机碳周转.通常高山林线交错带凋落叶 N 短缺[42],所以 N 含量的高低能直接反映分解速率的大小.本研究中,凋落叶分解速率随初始木质素含量增高而减小,符合凋落叶分解的一般理论[13].一般认为,木质素结构复杂,是凋落叶中难分解的主要成分.木质素在维管植物细胞壁形成,为植物提供直立所需要的硬度,保护组织中结构性糖不受外来入侵.另外,木质素在水中的不溶性限制了它的生物可利用性,因而木质素降解是一个缓慢的过程[43].多数研究认为,酚类物质在凋落叶质量中为一个难分解物质,多酚类物质能参与在蛋白质与其他有机和无机底物的反应中,使蛋白质失活,减少凋落叶内生物作用,增加凋落叶抗分解性,从而减小凋落叶的分解速率[44].凋落叶初始酚类物质含量越高,分解速率越高,这与一些研究结果不一致.如 Berg 等[21] 发现,5 个半月分解时间内凋落叶质量损失与多酚物质含量呈负相关,而本研究中酚类物含量与分解速率的正相关关系可能与叶组织中多酚氧化酶对多酚类物质的降解作用相关,但具体原因还有待深入研究.P 含量和 C/P 是分解速率良好的指标,P 含量越高,C/P 越低,分解速率越高.本研究中,P 含量与分解速率无显著关系,这与王希华等[45] 的研究结果一致,但凋落叶 C/P 值越高,凋落叶分解速率越低,可能是 P 的相对缺乏造成的.凋落叶 C/N 和木质素/N 值越高,分解速率越低,这与唐仕珊等[6] 和 Zhang 等[5] 对国内外森林凋落叶研究的整合分析结果一致.

目前普遍认为 C/N 和木质素/N 最能反映凋落叶分解速率[2],也有研究发现初始碳含量及 C/N 是影响分解速率的关键因子[10-12].还有研究发现,C/N 与分解速率关系不大,木质素/N 才是影响凋落叶分解速率的主要因子[15-17].可见,不同研究区域或不同树种凋落叶各初始质量指标与分解速率的关系是不一样的.本研究中,PCA 分析和通径分析表明,木质素/N、木质素含量、C/N 和半纤维素含量是影响高山林线交错带凋落叶分解速率的重要指标,而木质素/N 是控制川西高山林线交错带植物凋落叶分解速率的最关键因子,且凋落叶初始木质素/N 越高,分解速率越低.这与 Constantinides 等[15]、Scott 等[16] 和李雪峰等[17] 的研究结果一致.唐仕珊等[6] 整合分析国内森林凋落叶分解速率的影响因素得出,木质素/N、木质素含量、K 含量、N 含量、C/N 和 P 浓度能分别解释 k 值变异的 16.4%、16.2%、9%、3.8%、1.4% 和 0.1%,在所有质量指标中木质素/N 作用最大,这与本研究结果相同.Taylor 等[2] 也发现,在初始木质素含量较高(>20%)的凋落叶中,木质素/N 是衡量凋落叶分解快慢的主要指标.Moore 等[46] 发现,在加拿大 18 个森林立地中,11 种凋落叶初始碳、硫、磷、钙、镁、钾含量对分解速率的贡献不大,分解速率主要受木质素/N 的影响.本研究结果表明,川西高山林线交错带凋落叶初始木质素/N 是反映凋落叶分解速率的关键指标.

综上所述,高山林线交错带植物凋落叶分解速率为 0.16~1.70,在此高山区域,乔木和苔藓凋落叶分解较慢,灌木凋落叶次之,草本凋落叶分解最快.通径分析和 PCA 结果均得出,在初始质量指标中,木质素/N 是控制川西高山林线交错带植物凋落叶分解速率的关键因子,且凋落叶初始木质素/N 越高,分解速率越低.

参考文献

[1] Aerts R. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter de-

composition in terrestrial ecosystems: A triangular relationship. *Oikos*, 1997, **79**: 439-449
[2] Taylor BR, Parkinson D, Parsons WF. Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay rates: A microcosm test. *Ecology*, 1989, **70**: 97-104
[3] Meentemeyer V. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology*, 1978, **59**: 465-472
[4] Aerts R. The freezer defrosting: Global warming and litter decomposition rates in cold biomes. *Journal of Ecology*, 2006, **94**: 713-724
[5] Zhang D, Hui D, Luo Y, *et al*. Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: Global patterns and controlling factors. *Journal of Plant Ecology*, 2008, **1**: 85-93
[6] Tang S-S (唐仕姗), Yang W-Q (杨万勤), Yin R (殷　睿), *et al*. Spatial characteristics in decomposition rate of foliar litter and controlling factors in Chinese forest ecosystems. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2014, **38**(6): 529-539 (in Chinese)
[7] Swift MJ, Heal OW, Anderson JM. Decomposition in Terrestrial Ecosystems (Vol. 5). Berkeley, CA: University of California Press, 1979
[8] Cornwell WK, Cornelissen JH, Amatangelo K, *et al*. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*, 2008, **11**: 1065-1071
[9] Guo Z-L (郭忠玲), Zheng J-P (郑金萍), Ma Y-D (马元丹), *et al*. Researches on litterfall decomposition rates and model simulating of main species in various forest vegetations of Changbai Mountains, China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2006, **26**(4): 1037-1046 (in Chinese)
[10] Berg B, Ekbohm G. Litter mass-loss rates and decomposition patterns in some needle and leaf litter types. Ⅶ. Long-term decomposition in a Scots pine forest. *Canadian Journal of Botany*, 1991, **69**: 1449-1456
[11] Tian G, Kang BT, Brussaard L. Biological effects of plant residues with contrasting chemical compositions under humid tropical conditions-decomposition and nutrient release. *Soil Biology and Biochemistry*, 1992, **24**: 1051-1060
[12] Wang Q-B (王其兵), Li L-H (李凌浩), Bai Y-F (白永飞), *et al*. Effects of simulated climate change on the decomposition of mixed litter in three steppe communities. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 2000, **24**(6): 674-679 (in Chinese)
[13] Dyer ML, Meentemeyer V, Berg B. Apparent controls of mass loss rate of leaf litter on a regional scale: Litter quality vs. climate. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 1990, **5**: 311-323
[14] Chen F-L (陈法霖), Jiang B (江　波), Zhang K (张凯), *et al*. Relationships between initial chemical composition of forest leaf litters and their decomposition rates in degraded red soil hilly region of Southern China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2011, **22**(3): 565-570 (in Chinese)
[15] Constantinides M, Fownes JH. Nitrogen mineralization from leaves and litter of tropical plants: Relationship to nitrogen, lignin and soluble polyphenol concentrations. *Soil Biology and Biochemistry*, 1994, **26**: 49-55
[16] Scott NA, Binkley D. Foliage litter quality and annual net N mineralization: Comparison across North American forest sites. *Oecologia*, 1997, **111**: 151-159
[17] Li X-F (李雪峰), Han S-J (韩士杰), Zhang Y (张岩). Indirect effects of precipitation on litter decomposition of *Quercus mongolica*. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2007, **18**(2): 261-266 (in Chinese)
[18] Vitousek PM, Turner DR, Parton WJ, *et al*. Litter decomposition on the Mauna Loa environmental matrix, Hawai'i: Patterns, mechanisms, and models. *Ecology*, 1994, **75**: 418-429
[19] Sjöberg G, Nilsson SI, Persson T, *et al*. Degradation of hemicellulose, cellulose and lignin in decomposing spruce needle litter in relation to N. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, **36**: 1761-1768
[20] Loranger G, Ponge JF, Imbert D, *et al*. Leaf decomposition in two semi-evergreen tropical forests: Influence of litter quality. *Biology and Fertility of Soils*, 2002, **35**: 247-252
[21] Berg B, Steffen KT, McClaugherty C. Litter decomposition rate is dependent on litter Mn concentrations. *Biogeochemistry*, 2007, **82**: 29-39
[22] Cornelissen JHC, Thompson K. Functional leaf attributes predict litter decomposition rate in herbaceous plants. *New Phytologist*, 1997, **135**: 109-114
[23] Liu Y (刘　洋), Zhang J (张　健), Yang W-Q (杨万勤). Responses of alpine biodiversity to climate change. *Biodiversity Science* (生物多样性), 2009, **17**(1): 88-96 (in Chinese)
[24] Sjögersten S, Wookey PA. 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*, 2004, **262**: 215-227
[25] Withington CL, Sanford RL. Decomposition rates of buried substrates increase with altitude in the forest-alpine tundra ecotone. *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, **39**: 68-75
[26] Deng C-C (邓长春), Zhang J (张　健), Liu Y (刘洋), *et al*. Litter decomposition of *Rhododendron lapponicum* in alpine timberline ecotone. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2015, **35**(6): 1769-1778 (in Chinese)
[27] Hu X (胡　霞), Wu Y (吴　宁), Zuo W-Q (左万庆), *et al*. Effects of snow cover on the decomposition and nutrient dynamics of *Sibiraea angustata* leaf litter in western Sichuan plateau, Southwest China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2012, **23**(5): 1226-1232 (in Chinese)
[28] Chen Y-M (陈亚梅), He R-L (和润莲), Deng C-C (邓长春), *et al*. Litter cellulolytic enzyme activities in alpine timberline ecotone of western Sichuan. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2014, **38**(4): 334-342 (in Chinese)

[29] Gavazov KS. Dynamics of alpine plant litter decomposition in a changing climate. *Plant and Soil*, 2010, **337**: 19-32
[30] Liu Y (刘 洋). Patterns of Above- and Belowground Biodiversity of Alpine Timberline Ecotone and Forest-meadow Ecotone in Western Sichuan. PhD Thesis. Ya'an: Sichuan Agricultural University, 2010 (in Chinese)
[31] Liu Y (刘 洋), Zhang J (张 健), Yan B-G (闫帮国), *et al*. Seasonal dynamics in soil microbial biomass carbon and nitrogen and microbial quantity in a forest-alpine tundra ecotone, Eastern Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2012, **36**(5): 382-392 (in Chinese)
[32] Lu R-K (鲁如坤). Soil and Agro-chemical Analysis methods. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 1999: 146-195 (in Chinese)
[33] Deng C-C (邓长春), Zhang J (张 健), He R-L (和润莲), *et al*. Leaching of dissolved organic carbon from decomposing litter during the snow cover period at an alpine timberline ectone in Western Sichuan, China. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2014, **33** (11): 2921-2929 (in Chinese)
[34] Rowland AP, Roberts JD. Lignin and cellulose fractionation in decomposition studies using acid-detergent fiber methods. *Communications in Soil Science & Plant Analysis*, 1994, **25**: 269-277
[35] Cheng C-L (程春龙), Li J-Q (李俊清). Research advances in ecological significance and quantification of plant polyphenols. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2006, **17**(12): 2457-2460 (in Chinese)
[36] Olson JS. Energy stores and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, 1963, **44**: 322-331
[37] Shen H-L (沈海龙), Shen G-F (沈国舫). Decomposing dynamics of several coniferous and broadleaved litters in Mongolian scots pine plantation. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 1996, **32**(5): 393-402 (in Chinese)
[38] Guo J-P (郭晋平), Ding Y-X (丁颖秀), Zhang Y-X (张芸香). Decomposition process and nutrient dynamic of litterfall in a *Larix principis-rupprechtii* stand in Guandishan Mountains. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2009, **29**(10): 5684-5695 (in Chinese)
[39] Wu Q-Q (武启骞), Wu F-Z (吴福忠), Yang W-Q (杨万勤), *et al*. Effect of seasonal snow cover on litter decomposition in alpine forest. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2013, **37**(4): 296-305 (in Chinese)
[40] Gholz HL, Wedin DA, Smitherman SM, *et al*. Long-term dynamics of pine and hardwood litter in contrasting environments: Toward a global model of decomposition. *Global Change Biology*, 2000, **6**: 751-765
[41] Anderson JM, Proctor J, Vallack HW. Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak. Ⅲ. Decomposition processes and nutrient losses from leaf litter. *Journal of Ecology*, 1983, **71**: 503-527
[42] Thébault A, Clément JC, Ibanez S, *et al*. Nitrogen limitation and microbial diversity at the treeline. *Oikos*, 2014, **123**: 729-740
[43] Hammel KE. Fungal degradation of lignin// Cadisch G, Giller KE, eds. Driven by Nature: Plant Litter Quality and Decomposition. Wallingford, UK: CAB International, 1997: 33-45
[44] Harborne JB. Role of phenolic secondary metabolites in plants and their degradation in nature// Cadisch G, Giller KE, eds. Driven by Nature: Plant Litter Quality and Decomposition. Wallingford, UK: CAB International, 1997: 67-74
[45] Wang X-H (王希华), Huang J-J (黄建军), Yan E-R (闫恩荣). Leaf litter decomposition of common trees in Tiantong. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 2004, **28**(4): 457-467 (in Chinese)
[46] Moore TR, Trofymow JA, Taylor B, *et al*. Litter decomposition rates in Canadian forests. *Global Change Biology*, 1999, **5**: 75-82

作者简介 杨 林,男,1990 年生,硕士研究生. 主要从事高山森林凋落物分解过程研究. E-mail: 635700907@qq.com

责任编辑 孙 菊