

天童常绿阔叶林不同退化群落的凋落物特征及与土壤养分动态的关系

阎恩荣 王希华 周 武

(华东师范大学环境科学系, 上海 200062)

摘 要 该研究以浙江天童常绿阔叶林及退化群落的凋落物特征为内容,探讨了养分归还和土壤养分动态之间的联系。结果显示:1)常绿阔叶林退化显著降低了凋落物的年凋落量,从成熟常绿阔叶林的 $13.03 \text{ Mg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 下降到灌丛的 $6.38 \text{ Mg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。2)凋落物氮含量在成熟群落至灌丛阶段下降显著,而磷含量无明显递减规律;氮磷归还量均随常绿阔叶林退化显著下降。3)凋落物特征(年均值)与土壤养分的相关分析表明,土壤氮磷含量与凋落物凋落量间呈显著线性正相关;土壤氮含量与凋落物氮含量间无显著线性关系,而与氮归还量呈显著线性正相关($p < 0.05$);土壤总磷含量与凋落物磷含量和磷归还量间均呈显著线性正相关(磷含量: $p < 0.01$; 磷归还量: $p < 0.001$);土壤无机氮含量与凋落物各特征间无显著相关关系;土壤氮素硝化速率与凋落物凋落量和氮归还量间呈显著线性正相关(凋落物凋落量: $p < 0.01$; 氮归还量: $p < 0.005$),而与凋落物氮含量无显著线性关系,与之相比,土壤氮素矿化速率与凋落物特征间均不存在显著线性关系。可以认为,在常绿阔叶林退化过程中,由于不同植物在养分归还特征上的差异,导致了养分归还量的下降,从而使土壤养分库的物质来源减少,但是,群落结构简化而导致的非生物要素的改变,对控制土壤生物过程发挥着更大的作用。

关键词 凋落物特征 土壤养分 常绿阔叶林 天童

CHARACTERISTICS OF LITTERFALL IN RELATION TO SOIL NUTRIENTS IN MATURE AND DEGRADED EVERGREEN BROAD-LEAVED FORESTS OF Tiantong, EAST CHINA

YAN En-Rong, WANG Xi-Hua, and ZHOU Wu

Department of Environment Science, East China Normal University, Shanghai 200062, China

Abstract Aims Litterfall plays an important role in linking aboveground and belowground processes in forest ecosystems. Nutrients absorbed by plants can be released to the soil and re-utilized by plants via litter decomposition. Although litterfall composition and dynamics have been widely studied in the past two decades, the relationship among litterfall, nutrient cycling and vegetation types is poorly understood. Therefore, we studied litterfall in evergreen broad-leaved forests (EBLF) to enrich our knowledge of the relationship.

Methods The research was conducted in Tiantong National Forest Park ($29^{\circ}52' \text{N}$, $121^{\circ}39' \text{E}$, 200 m a. s. l.), Zhejiang, East China. We chose secondary and young EBLF (*Schima superba* community), coniferous and evergreen broad-leaved mixed forest (*Pinus massoniana* + *Schima superba* community), coniferous forest (*Pinus massoniana* community) and shrubland (*Lithocarpus glaber* + *Loropetalum chinense* community) to represent forests at different degradation stages and mature EBLF (*Castanopsis fargesii* community) to represent reference climax forest. Productivity, composition, nutrient concentration and total nutrient amount of the litterfall were measured each month from November 2003 to October 2004. Litterfall traits were correlated with soil total N, total P, total inorganic N, N mineralization and nitrification rates.

Important findings Degradation of EBLF significantly reduced litterfall productivity from $13.03 \text{ Mg} \cdot \text{hm}^{-2}$ in mature EBLF to $6.38 \text{ Mg} \cdot \text{hm}^{-2}$ in shrubland, and significantly reduced N concentration in litterfall. In contrast, P concentration showed no consistent pattern. Total N and total P amounts returned via litterfall decreased significantly with degradation. Soil total N was positively correlated with annual litterfall productivity but not litter N concentration. Soil total P was positively correlated with both annual litterfall productivity and

收稿日期: 2006-05-08 接受日期: 2006-10-24

基金项目: 国家自然科学基金重点项目 (30130060)

感谢李光耀、戴慧、赵亮、夏伟、王瑞、何东、姜良才、杨玲和高玉平同学在野外取样与室内分析工作中给予的帮助,感谢宋永昌教授、陈小勇教授与黄建军博士在论文写作上提出建议

E-mail: eryan@des.ecnu.edu.cn

litter P concentration. Soil inorganic N was not correlated with either productivity or litter nutrient concentration. Soil N nitrification rate was positively correlated with annual litterfall productivity and total amounts of nutrients returned, but was not correlated with litter N concentration. Soil N mineralization was not correlated with any litterfall traits. These results suggested that, during degradation of EBLF, shifting of plant functional types and simplifying of community structure reduced the quality and quantity of litterfall to a low level and consequently reduced soil nutrient pools.

Key words litterfall, soil nutrients, evergreen broad-leaved forest, Tiantong

凋落物在维持土壤肥力(张庆费等,1999b),促进森林生态系统养分循环方面起着重要作用(Htenschwiler *et al.*, 2005; Singh & Gupta, 1997; Zak *et al.*, 2003)。相反,土壤的养分状况又直接影响着凋落物的数量和质量(Chapin *et al.*, 2002; Wardle *et al.*, 2004)。

在森林退化过程中,伴随干扰作用和植物种类组成的改变,凋落物性质随之发生变化,从而对土壤养分动态产生不同影响。在未受干扰或干扰较小的森林,凋落物逐渐在林地积累,不但改善了林地的生态条件,也有利于提高土壤肥力。相反,在退化森林中,前期的干扰不但导致系统内养分的损失(莫江明和孔国辉, 1997;莫江明等, 2001),还诱发群落物种组成的改变,进而影响凋落物的质量和数量,并最终对土壤养分动态产生影响。

森林退化意味着一种植被类型向另一种植被类型的不断转化,在此过程中,植物的生活型比例会发生显著改变,并进而导致凋落物性质改变。针叶林与阔叶林之间,落叶林与常绿林之间,即使纬度和海拔等环境因子一致,其凋落量也有很大差异(郑征等, 2005)。由于生活型的差异,落叶植物比常绿植物具有更高的养分含量,同样,常绿阔叶植物比针叶植物更易分解和释放养分(王希华等, 2004a, 2004b, 2004c; Aerts & Chapin, 2000)。但是,以往的研究多停留在凋落物凋落量和组成成分的研究上(于明坚等, 1996; 官丽莉等, 2004; 翁轰等, 1993; 张德强等, 2000; 张庆费等, 1999a),而对凋落物养分归还与植被类型的关系以及凋落物特征与土壤养分动态关系的研究深入不够。

常绿阔叶林是亚热带地区的地带性植被类型,人类频繁长期的干扰导致这类森林日益减少,取而代之的是大面积处于不同退化程度的次生林、退化灌丛和灌草丛等,表现出一系列的退化特征,如群落结构趋于简单、涵养水源和储藏养分能力减弱及土壤退化等。然而,常绿阔叶林退化过程中植物群落的凋落物特征如何?与土壤养分动态间具有怎样的关系?以往的研究对此问题未给予足够的重视。基于

此,本文以浙江天童常绿阔叶林及退化群落的凋落物特征为研究内容,探讨养分归还和土壤养分动态之间的联系,旨在揭示常绿阔叶林退化过程中土壤养分库变化的影响因素,为保护和恢复常绿阔叶林的理论与实践提供参考。

1 材料和方法

1.1 自然概况和样地选择

研究地位于浙江省宁波市天童国家森林公园,其自然条件参见文献(宋永昌和王祥荣, 1995)。根据本地区常绿阔叶林及退化植被的现状,在样地选择时,以成熟常绿阔叶林顶级群落为参照,分别选取次生常绿阔叶幼年林、针阔混交林、针叶林和灌丛代表4种处于不同退化程度的植被类型。成熟常绿阔叶林选择了栲树(*Castanopsis fargesii*)群落,次生常绿阔叶幼年林选取了木荷(*Schima superba*)群落,针阔混交林选取了马尾松(*Pinus massoniana*) + 木荷群落,针叶林选取了马尾松群落,次生灌丛为石栎(*Lithocarpus glaber*) + 榿木(*Loropetalum chinense*)群落。各类型的详细特征见表1。

1.2 凋落物收集

2003年11月至2004年10月对代表不同退化类型的5个群落进行凋落物收集,在每个群落随机选取3个样地作为重复(面积10 m × 10 m),每个样地均匀设置3个收集筐。收集筐由铁丝和尼龙纱网围成,形状近似圆形,上口面积约为0.5 m²,网眼大小为0.2 mm。在设置时,将收集筐用钢丝固定在设置地点,保持纱网底部距地面10 cm以上。自设置之日起,每月月底收集筐中凋落物,叶子按植物种类区分,其它部分按花、果实、树枝、树皮和动物残留体等碎屑区分。

1.3 样品处理和分析

将区分完毕各样品置于70℃烘箱烘干至恒重后称重,然后按常规方法粉碎、过筛和装瓶。养分测定时,消解采用温控消解炉进行,方法采用标准凯氏法,即:称取0.2 g待分析样品(精确到0.0001 g)放入消解管,每管加入5ml浓硫酸,称取2.5g硫酸钠/

表 1 浙江天童常绿阔叶林退化类型及其样地特征
Table 1 Degraded type of evergreen broad-leaved forests and characteristics of selected plots in Tiantong National Forest Park, East China

植被类型 Vegetation types	群落类型 Community types	年龄 Age (a)	海拔 Altitude (m)	坡度 Slope	坡向 Aspect	群落高度 Height (m)	总盖度 Coverage (%)	主要优势种类 Dominant tree species	干扰历史 Disturbance history
成熟常绿阔叶林 Mature evergreen broad-leaved forest	栲树群落 <i>Castanopsis fargesii</i> community	150	196	26°	SE 45°	25	90	栲树 <i>Castanopsis fargesii</i> 木荷 <i>Schima superba</i> 枫香 <i>Liquidambar formosana</i>	受保护 Protected from disturbance
次生常绿阔叶幼年林 Secondary and young evergreen broad-leaved forest	木荷群落 <i>Schima superba</i> community	90	163	20°	SE 70°	20	95	木荷 <i>Schima superba</i> 石栎 <i>Lithocarpus glabra</i> 马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	废弃前有皆伐历史,废弃后自然更新 Clear-cut prior to abandonment, and then protected for natural regeneration
针阔混交林 Coniferous and evergreen broad-leaved mixed forest	马尾松 + 木荷群落 <i>Pinus massoniana</i> + <i>Schima superba</i> community	70	121	5°	SE 45°	15 - 20	95	马尾松 <i>Pinus massoniana</i> 木荷 <i>Schima superba</i> 栲树 <i>Castanopsis fargesii</i>	
针叶林 Coniferous forest	马尾松群落 <i>Pinus massoniana</i> community	60	135	15°	SE 10°	16	95	马尾松 <i>Pinus massoniana</i> 木荷 <i>Schima superba</i> 枫香 <i>Liquidambar formosana</i>	
灌丛 Shrub	石栎 + 榿木群落 <i>Lithocarpus glaber</i> + <i>Loropetalum chinense</i> community	17	164	25°	SE 20°	5	100	马尾松 <i>Pinus massoniana</i> 木荷 <i>Schima superba</i> 石栎 <i>Lithocarpus glabra</i>	

硫酸铜(按 10 : 1 混合)加入管中,摇匀,在 375 ℃ 下消解 3 h,冷却后转移到容量瓶中(反复冲洗消解管)定容,然后采用 Skalar 流动注射分析仪进行氮、磷测定。

1.4 数据处理及统计分析

各群落的凋落量、养分含量和养分归还量用 3 个样地的平均值表示。年凋落量为 12 个月内凋落物各组分之和,月凋落量为当月凋落物各组分之和。群落水平的凋落物养分含量是各组分养分含量的加权平均值(加权系数按各组分占总量的比例计算),年平均含量为 12 个月的平均值。养分归还量为凋落物养分含量与单位面积内凋落物凋落量的乘积(各组分的月归还量为当月养分含量与凋落物凋落量的乘积),群落总体的养分归还量是各组分 12 个月的归还量之和。

统计分析采用单因素方差分析法(ANOVA)分别判断常绿阔叶林退化对年凋落物量、养分含量和养分归还量的影响,分析前,首先判断各组数值是否满足正态分布以及方差是否具有齐性,如不满足,则进行对数转换以满足单因素方差分析的假定条件。方差分析结束后,采用 Tukey 检验进行各水平间均值的配对比较检验。方差分析过程中,将不同退化植被类型作为自变量,年凋落物量、养分含量和养分归还量作为因变量。另外,对凋落物各特征和土壤养分

动态的关系进行了 Pearson 线性相关分析,土壤养分来自其它资料(闫恩荣,2006)。最后,采用逐步回归法判别土壤养分含量和凋落物凋落量对养分归还量的贡献大小。上述分析通过 SPSS11.5 统计软件完成。

2 实验结果

2.1 常绿阔叶林不同退化类型凋落物的凋落量

ANOVA 分析表明,常绿阔叶林退化显著降低了凋落物的年凋落量($df = 4, F = 105.04, p < 0.001$),即从成熟常绿阔叶林的 $13.03 \text{ Mg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 下降到灌丛的 $6.38 \text{ Mg} \cdot \text{hm}^{-2}$ (表 2)。进一步两两比较检验显示,成熟常绿阔叶林和次生常绿阔叶幼年林的年凋落量存在显著差异($p < 0.001$),分别为 13.03 和 $11.7 \text{ Mg} \cdot \text{hm}^{-2}$;次生常绿阔叶幼年林和针阔混交林间($p < 0.001$)、针阔混交林与次生针叶林间($p < 0.001$)、次生针叶林和灌丛间($p < 0.05$)均存在极显著差异。

由于各群落种类组成的差异,因而其凋落物成分也具有不同的组成特征。在栲树群落,凋落叶比例最高,其余组分依次为:树枝、果实、碎屑和花。从组成凋落叶的物种来看,栲树凋落叶占总量的 68.84%,是该群落凋落叶的主要组成成分。就生活型而言,凋落叶主要由乔木种类组成,灌木凋落叶仅

表 2 天童地区常绿阔叶林及退化群落的凋落物组成、年际动态和年凋落量(t.hm⁻²)(平均值±标准方差(n=3))
Table 2 Composition, dynamics and annual amounts of litterfall in mature and degraded evergreen broad-leaved forests, Tiantong National Forest Park, East China (means±SD (n=3))

植被类型 Vegetation types	月份 Month	叶 Leaves	枝 Twigs	花 Flowers	果实 Fruits	碎屑 Miscellaneous	总计 Total
成熟常绿阔叶林 Mature evergreen broad-leaved forest	1	0.41±0.01	-	-	0.76±0.01	0.04±0.001	1.17±0.01
	2	0.08±0.01	0.06±0.001	-	0.15±0.01	0.01±0.001	0.29±0.02
	3	0.09±0.02	0.53±0.03	-	0.01±0.001	0.01±0.001	0.63±0.04
	4	0.11±0.01	0.08±0.01	-	-	0.03±0.001	0.19±0.01
	5	0.62±0.03	0.06±0.011	0.42±0.01	-	0.16±0.01	1.52±0.06
	6	1.15±0.05	0.05±0.001	0.04±0.001	0.01±0.001	0.14±0.01	1.29±0.05
	7	0.70±0.03	0.24±0.01	-	-	0.14±0.01	0.95±0.02
	8	0.48±0.04	2.83±0.06	-	-	0.15±0.001	3.31±0.07
	9	0.78±0.05	0.11±0.001	-	0.09±0.01	0.14±0.01	0.98±0.06
	10	0.22±0.02	0.11±0.001	-	0.05±0.001	0.05±0.001	0.37±0.03
	11	0.25±0.03	0.04±0.001	-	0.05±0.001	0.05±0.001	0.33±0.03
	12	0.47±0.07	0.21±0.01	-	0.79±0.03	0.04±0.001	1.48±0.1
	合计 Total	5.36±0.28	4.32±0.05	0.46±0.01	1.92±0.05	0.97±0.02	13.03±0.38
次生常绿阔叶幼年林 Secondary and young evergreen broad-leaved forest	1	0.31±0.02	0.04±0.001	-	0.05±0.01	0.01±0.001	0.4±0.03
	2	0.09±0.01	0.11±0.02	-	-	0.03±0.001	0.23±0.02
	3	0.11±0.01	0.08±0.04	-	-	0.02±0.001	0.22±0.02
	4	0.61±0.02	3.29±0.28	-	-	1.08±0.1	5.05±0.19
	5	0.48±0.01	0.29±0.07	-	-	0.12±0.01	0.89±0.08
	6	0.41±0.01	-	-	-	0.08±0.01	0.49±0.02
	7	0.35±0.01	0.08±0.001	0.04±0.01	-	0.06±0.001	0.5±0.04
	8	0.39±0.02	0.08±0.02	0.04±0.001	-	0.12±0.01	0.58±0.07
	9	0.46±0.02	0.72±0.14	0.03±0.01	-	0.08±0.01	1.29±0.17
	10	0.31±0.01	0.07±0.02	0.03±0.01	0.03±0.001	0.03±0.01	0.42±0.06
	11	0.7±0.03	0.05±0.02	-	0.04±0.01	0.02±0.001	0.82±0.02
	12	0.73±0.03	0.02±0.01	-	0.06±0.01	0.01±0.001	0.81±0.06
针阔混交林 Comiferous and broad-leaved mixed forest	合计 Total	4.95±0.12	4.75±0.03	0.13±0.05	0.21±0.07	1.66±0.12	11.70±0.28
	1	0.42±0.02	0.11±0.01	-	0.02±0.01	0.03±0.01	0.58±0.02
	2	0.11±0.02	0.05±0.01	-	-	0.04±0.01	0.2±0.01
	3	0.08±0.02	0.05±0.01	-	-	0.05±0.01	0.19±0.03
	4	0.2±0.02	0.17±0.04	-	-	0.05±0.01	0.42±0.05
	5	0.67±0.03	0.33±0.04	0.2±0.02	-	0.06±0.01	1.25±0.06
	6	0.63±0.04	0.03±0.001	0.19±0.04	0.03±0.01	0.09±0.01	0.98±0.06

表 2 (续) Table 2 (continued)

植被类型 Vegetation types	月份 Month		叶 Leaves		枝 Twigs		花 Flowers		果实 Fruits		碎屑 Miscellaneous		总计 Total	
针阔混交林 Coniferous and broad-leaved mixed forest	7		0.42±0.01		0.03±0.01		0.09±0.01		-		0.09±0.01		0.63±0.01	
	8		0.49±0.03		0.12±0.01		0.07±0.02		-		0.23±0.05		0.91±0.04	
	9		0.58±0.05		0.79±0.06		0.08±0.01		-		0.19±0.03		1.65±0.06	
	10		0.4±0.01		0.05±0.01		-		-		0.06±0.01		0.52±0.02	
	11		0.42±0.02		0.09±0.01		-		0.02±0.001		0.06±0.01		0.59±0.03	
	12		0.33±0.02		0.07±0.01		-		0.05±0.01		0.04±0.01		0.49±0.04	
	合计 Total		4.77±0.14		1.88±0.14		0.63±0.01		0.11±0.05		1.01±0.08		8.39±1.22	
针叶林 Coniferous forest	1		0.43±0.03		0.2±0.01		-		-		0.05±0.01		0.55±0.1	
	2		0.08±0.01		0.01±0.001		-		-		0.03±0.001		0.12±0.02	
	3		0.06±0.02		-		-		-		0.03±0.001		0.1±0.01	
	4		0.14±0.04		0.12±0.01		-		-		0.07±0.001		0.33±0.04	
	5		0.34±0.01		0.18±0.01		0.17±0.01		0.02±0.001		0.05±0.001		0.76±0.02	
	6		0.26±0.04		0.04±0.001		0.08±0.01		-		0.07±0.001		0.44±0.06	
	7		0.22±0.03		-		0.09±0.01		0.04±0.001		0.04±0.001		0.39±0.02	
	8		0.55±0.01		0.14±0.01		-		0.04±0.001		0.27±0.01		0.99±0.03	
	9		0.96±0.03		0.3±0.02		-		0.06±0.001		0.25±0.01		1.57±0.03	
	10		0.57±0.09		0.14±0.01		-		-		0.09±0.001		0.8±0.09	
	11		0.41±0.03		0.12±0.01		-		-		0.05±0.001		0.58±0.02	
	12		0.71±0.04		0.05±0.01		-		0.02±0.001		0.02±0.001		0.8±0.04	
灌丛 Shrub	合计 Total		4.74±0.18		1.17±0.13		0.33±0.02		0.16±0.03		1.03±0.04		7.43±0.36	
	1		0.37±0.02		0.11±0.02		-		-		0.03±0.00		0.47±0.08	
	2		0.07±0.01		-		-		-		0.04±0.001		0.11±0.03	
	3		0.06±0.01		0.04±0.001		-		-		-		0.08±0.04	
	4		0.38±0.05		-		-		-		0.01±0.001		0.38±0.1	
	5		0.28±0.02		0.07±0.001		0.1±0.01		-		0.06±0.01		0.51±0.04	
	6		0.24±0.01		-		-		-		0.04±0.01		0.27±0.02	
	7		0.15±0.03		-		-		-		0.07±0.01		0.22±0.05	
	8		0.48±0.01		0.19±0.03		-		-		0.21±0.01		0.89±0.03	
	9		0.49±0.04		0.09±0.001		-		0.14±0.02		0.06±0.01		0.72±0.07	
	10		0.36±0.02		0.05±0.001		-		-		-		0.41±0.03	
	11		0.54±0.05		0.11±0.01		-		-		-		0.65±0.08	
	12		1.54±0.07		0.11±0.01		-		-		0.02±0.001		1.66±0.07	
	合计 Total		4.96±0.81		0.71±0.02		0.1±0.01		0.14±0.02		0.52±0.02		6.38±0.87	

-: 无数据 No data

占总凋落叶的 10.8%。该群落的另一个显著特征是果实所占比例非常高(与栲树果实体积大和重量重等有关)。木荷群落中凋落叶也是最重要的组成部分。从凋落叶物种来看,木荷凋落叶为整个群落凋落叶的主要组成部分,占凋落叶总量的 69.23%,其次分别为马尾松(13.36%)和石栎(8.71%)等。

与前 2 个群落不同,其它 3 个群落中凋落叶总量不但最高,而且高于其它组分凋落量之和,尤其在石栎 + 榿木灌丛,凋落叶的比重显著增大。就凋落叶的物种组成而言,在马尾松 + 木荷群落,以栲树(36.35%)、木荷(24.37%)和马尾松(16.6%)为主要组分;在马尾松群落,马尾松占凋落叶总量的 49.16%,木荷占 39.45%;在石栎 + 榿木灌丛,马尾松和木荷所占比例最大,分别为 42.42%和 29.7%,其次为石栎(7.68%)和杨梅(*Myrica rubra*)(6.47%)。

另外,从表 2 可见,各群落的凋落物总体及各组分均具有显著的月际动态,如栲树群落有 3 个凋落高峰(分别为岁末年初的 12 月和翌年 1、5 和 6 月以及盛夏的 8 月),与之相比,其余群落大多具有 2 个或仅有 1 个凋落高峰。详细情况见表 2。

2.2 常绿阔叶林不同退化类型凋落物的养分归还特征

由图 1A 可见,常绿阔叶林退化导致了凋落物氮磷含量的极显著变化,在成熟群落至灌丛阶段,凋落物中的氮含量显著下降(ANOVA: $df = 4$, $F = 28.945$, $p < 0.001$),而磷含量也随着常绿阔叶林退化发生了显著的变化(ANOVA: $df = 4$, $F = 9.002$, $p < 0.01$),但没有表现出线性规律,呈波动性状态,各类型间的差异和增减趋势如图 1 所示。

从图 1B 可见,凋落物中氮归还量随常绿阔叶林退化呈现非常显著的下降趋势(ANOVA: $df = 4$, $F = 408.206$, $p < 0.001$),除成熟常绿阔叶林与次生常绿阔叶林幼年林间无显著差异外,其余各类型间均存在显著差异($p < 0.001$)。凋落物磷归还量也表现出显著的下降(ANOVA: $df = 4$, $F = 159.078$, $p < 0.001$),两两比较检验显示,各类型间均存在显著差异($p < 0.01$)。

从不同组分凋落物的氮磷含量来看(表 3),一般情况下,在各群落中,花、凋落叶和碎屑具有较高的氮磷含量,其次为果实和凋落枝,但也有个别例外(如木荷群落中果实氮含量高于其它组分)。另外,从表 3 可以发现,无论群落总体,以及凋落物各组分,凋落物氮磷含量均具有显著的月际动态,但无明显

的变化规律。对于凋落物氮磷归还量而言,由于凋落叶为各群落的主要凋落物组分,加之凋落叶的氮磷含量高于其它组分,因此,在各群落中,凋落叶的氮磷归还还是群落总归还量的主体(如栲树群落为 56.81%)。不同群落其余组分的月际动态特征详见表 3。

2.3 凋落物特征与土壤养分动态的关系

通过对土壤氮磷养分库含量和凋落物凋落量的线性相关分析发现,不仅土壤氮库含量与凋落物凋落量间存在显著线性正相关关系,土壤磷库含量也与凋落物凋落量间存在显著正相关关系(表 4)。在继续对土壤养分含量与凋落物养分含量和养分归还量进行线性相关分析后,结果显示,在常绿阔叶林退化过程中,土壤总氮含量与凋落物氮含量间无显著线性相关关系,而与氮归还量间呈显著线性正相关;土壤总磷含量与凋落物磷含量和磷归还量间均呈显著线性正相关(表 4),这种特征表明,土壤养分含量与凋落物养分归还量的关系更为密切。

通过土壤无机氮含量和凋落物特性的线性相关分析发现,土壤硝态氮和铵态氮含量与凋落物各特征间均无显著相关关系(表 4)。在对不同植物群落的土壤氮素矿化速率与凋落物特征进行线性相关分析后,结果表明,土壤氮素硝化速率与凋落物凋落量和养分归还量间均呈显著线性正相关,而与凋落物氮含量间无显著线性关系,与之相比,土壤氮素矿化速率与凋落物特征间均不存在显著线性关系(表 4)。

3 讨 论

3.1 常绿阔叶林退化过程中群落结构变化与凋落物凋落量的关系

从凋落物各组分来看,随着常绿阔叶林的退化进程,年凋落量总体上呈显著下降趋势(表 2)。在成熟群落,种类组成多样,水平结构和垂直层次相对复杂,优势种栲树占据空间资源的能力极高,拥有极大的凋落物物质来源,尤其是随着群落成熟度的提高,木质残体碎屑的凋落来源更为丰富,因此,凋落物的生产数量和成分也相对较多。在退化群落中,群落结构趋于简单化,群落高度降低,结构趋于稀疏,地上植被总的物质库显著降低,返还的凋落物数量也相应下降,尤其是退化群落大都为中幼龄林分,枯死的木质碎屑量较少,因此,该类群落凋落物组成一般表现为凋落叶占主要成分。

另外,随着退化过程中优势种的更迭,群落的种

表 3 天童地区常绿阔叶林及退化群落的凋落物氮磷养分含量(g.kg⁻¹)、归还量(kg.hm⁻².month⁻¹(或 a⁻¹))及季节动态(数据表示养分含量(养分归还量))

Table 3 Seasonal dynamics of nutrients content and return amount via litterfall in mature and degraded evergreen broad-leaved forests, Tiantong National Forest Park, East China (data are nutrients content (nutrient return amount))

植被类型 Vegetation types	月 Month	叶 Leaves				枝 Twigs				花 Flowers				果实 Fruits				碎屑 Miscellaneous				群落加权平均含量(总归还量) Average (total amounts) in community	
		N	P			N	P			N	P			N	P			N	P			N	P
成熟常绿阔叶林 Mature evergreen broad-leaved forest	1	10.36(4.25)	0.75(0.31)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.21(0.92)	0.29(0.22)	11.49(0.46)	1.23(0.05)	4.65(5.63)	0.48(0.58)			4.65(5.63)	0.48(0.58)
	2	13.34(1.07)	1.11(0.09)	3.20(0.19)	0.49(0.03)	-	-	-	-	-	-	-	-	6.88(1.03)	0.84(0.13)	11.50(0.12)	1.24(0.01)	8.02(2.41)	0.86(0.26)			8.02(2.41)	0.86(0.26)
	3	12.64(1.14)	0.89(0.08)	3.19(1.69)	0.48(0.27)	-	-	-	-	-	-	-	-	5.64(0.06)	0.79(0.01)	7.01(0.07)	1.16(0.01)	4.62(2.96)	0.57(0.37)			4.62(2.96)	0.57(0.37)
	4	6.98(0.77)	0.53(0.06)	7.23(0.58)	0.55(0.05)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6.99(0.21)	1.15(0.04)	7.07(1.56)	0.63(0.14)			7.07(1.56)	0.63(0.14)
	5	7.39(4.58)	0.59(0.37)	7.24(0.43)	0.56(0.03)	9.93(4.16)	1.21(0.50)	-	-	-	-	-	-	-	-	10.62(1.70)	0.94(0.15)	8.63(10.88)	0.83(1.05)			8.63(10.88)	0.83(1.05)
	6	10.53(12.11)	0.67(0.77)	7.24(0.36)	0.56(0.03)	9.90(0.40)	1.17(0.05)	-	-	-	-	-	-	6.54(0.07)	0.94(0.01)	10.63(1.49)	0.95(0.13)	10.38(14.42)	0.71(0.99)			10.38(14.42)	0.71(0.99)
	7	9.57(6.70)	0.59(0.42)	3.81(0.92)	0.28(0.07)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4.01(0.56)	1.33(0.19)	7.50(8.18)	0.62(0.67)			7.50(8.18)	0.62(0.67)
	8	7.83(3.76)	0.61(0.29)	3.82(10.81)	0.28(0.78)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3.99(0.60)	1.32(0.20)	4.38(15.17)	0.37(1.27)			4.38(15.17)	0.37(1.27)
	9	7.88(6.14)	0.59(0.46)	3.82(0.42)	0.28(0.03)	-	-	-	-	-	-	-	-	7.03(0.63)	1.05(0.10)	7.04(0.99)	0.43(0.06)	7.31(8.48)	0.58(0.64)			7.31(8.48)	0.58(0.64)
	10	8.32(1.83)	0.53(0.12)	1.30(0.14)	0.66(0.07)	-	-	-	-	-	-	-	-	7.02(0.35)	1.07(0.05)	7.05(0.35)	0.42(0.02)	6.37(2.68)	0.63(0.26)			6.37(2.68)	0.63(0.26)
	11	7.93(1.98)	0.61(0.15)	1.29(0.05)	0.65(0.03)	-	-	-	-	-	-	-	-	7.04(0.35)	1.06(0.05)	6.08(0.31)	0.44(0.02)	7.08(2.69)	0.67(0.25)			7.08(2.69)	0.67(0.25)
次生常绿阔叶幼年林 Secondary and young evergreen broad-leaved forest	12	7.83(3.68)	0.64(0.30)	1.29(0.27)	0.66(0.14)	-	-	-	-	-	-	-	-	7.03(5.56)	1.06(0.84)	6.03(0.24)	0.45(0.02)	6.42(9.75)	0.85(1.29)			6.42(9.75)	0.85(1.29)
	X	9.21(48.00)	0.68(3.42)	3.89(15.87)	0.50(1.51)	9.91(4.56)	1.19(0.55)	-	-	-	-	-	-	6.05(8.97)	0.89(1.40)	7.71(7.09)	0.92(0.90)	6.87(84.49)	0.65(7.77)			6.87(84.49)	0.65(7.77)
	1	10.82(3.35)	0.48(0.15)	5.85(0.23)	0.54(0.02)	-	-	-	-	-	-	-	-	6.45(0.92)	0.72(0.15)	11.18(0.11)	1.02(0.01)	9.25(3.70)	0.45(0.18)			9.25(3.70)	0.45(0.18)
	2	7.92(0.71)	0.58(0.05)	5.84(0.64)	0.53(0.06)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11.16(0.34)	1.04(0.03)	7.35(1.69)	0.62(0.14)			7.35(1.69)	0.62(0.14)
	3	10.13(1.11)	0.86(0.09)	5.86(0.47)	0.55(0.04)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11.17(0.22)	1.05(0.02)	9.01(1.98)	0.81(0.18)			9.01(1.98)	0.81(0.18)
	4	9.32(5.68)	0.72(0.44)	5.85(19.25)	0.54(1.77)	-	-	-	-	-	-	-	-	6.45(0.65)	0.73(0.07)	12.13(3.12)	0.73(0.79)	7.54(38.05)	0.59(2.99)			7.54(38.05)	0.59(2.99)
	5	7.35(3.53)	0.54(0.26)	4.27(1.24)	0.47(0.14)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12.14(1.46)	0.74(0.09)	6.99(6.22)	0.55(0.49)			6.99(6.22)	0.55(0.49)
	6	8.91(3.65)	0.60(0.25)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12.14(0.97)	0.74(0.06)	9.58(4.69)	0.64(0.31)			9.58(4.69)	0.64(0.31)
	7	10.18(3.56)	0.68(0.24)	4.59(0.37)	0.39(0.03)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11.35(0.68)	0.73(0.05)	9.23(4.61)	0.63(0.32)			9.23(4.61)	0.63(0.32)
	8	7.34(2.87)	0.50(0.20)	3.88(0.31)	0.45(0.04)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11.37(1.37)	0.77(0.09)	7.93(4.60)	0.56(0.33)			7.93(4.60)	0.56(0.33)
	9	7.97(3.66)	0.49(0.22)	5.85(4.21)	0.54(0.39)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11.38(0.91)	0.75(0.06)	7.23(9.33)	0.56(0.72)			7.23(9.33)	0.56(0.72)
	10	4.31(1.34)	0.45(0.14)	6.33(0.44)	0.54(0.04)	-	-	-	-	-	-	-	-	7.54(0.19)	0.71(0.02)	7.66(0.23)	0.97(0.03)	5.32(2.23)	0.54(0.23)			5.32(2.23)	0.54(0.23)
针阔混交林 Coniferous and broad-leaved mixed forest	11	6.68(4.67)	0.47(0.33)	6.37(0.32)	0.44(0.02)	-	-	-	-	-	-	-	-	4.94(0.30)	0.98(0.03)	7.62(0.15)	0.35(0.02)	6.52(5.34)	0.50(0.41)			6.52(5.34)	0.50(0.41)
	12	6.58(4.80)	0.48(0.35)	4.85(0.10)	0.55(0.01)	-	-	-	-	-	-	-	-	4.40(0.30)	0.72(0.06)	7.64(0.08)	0.99(0.01)	6.47(5.24)	0.51(0.41)			6.47(5.24)	0.51(0.41)
	X	5.13(40.22)	0.57(2.82)	5.28(25.08)	0.50(2.36)	9.46(1.23)	0.86(0.11)	-	-	-	-	-	-	5.96(0.30)	0.77(0.04)	10.58(17.57)	0.87(1.45)	7.7(87.70)	0.58(6.71)			7.7(87.70)	0.58(6.71)
	1	7.73(3.25)	0.67(0.28)	6.84(0.75)	0.44(0.05)	-	-	-	-	-	-	-	-	0.75(0.02)	0.46(0.01)	3.84(0.12)	0.50(0.02)	7.12(4.13)	0.61(0.35)			7.12(4.13)	0.61(0.35)
	2	10.86(1.20)	0.92(0.10)	6.83(0.34)	0.41(0.02)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5.47(0.22)	0.54(0.02)	8.78(1.76)	0.72(0.14)			8.78(1.76)	0.72(0.14)
	3	11.75(0.94)	0.87(0.07)	6.83(0.34)	0.42(0.02)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3.58(0.18)	0.36(0.02)	7.69(1.46)	0.57(0.11)			7.69(1.46)	0.57(0.11)
	4	5.42(1.08)	0.66(0.13)	6.75(1.15)	0.52(0.09)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3.45(0.17)	0.39(0.02)	5.72(2.40)	0.56(0.24)			5.72(2.40)	0.56(0.24)
	5	3.31(2.22)	0.58(0.39)	6.73(2.22)	0.49(0.17)	4.21(0.84)	1.14(0.23)	-	-	-	-	-	-	-	-	3.70(0.22)	0.61(0.04)	4.41(5.50)	0.65(0.82)			4.41(5.50)	0.65(0.82)
	6	5.89(3.71)	0.55(0.35)	6.74(0.20)	0.50(0.02)	7.77(1.48)	0.64(0.12)	-	-	-	-	-	-	5.78(0.17)	0.54(0.02)	10.0(0.90)	1.21(0.11)	6.6(6.46)	0.62(0.61)			6.6(6.46)	0.62(0.61)

表 3 (续) Table 3 (continued)

植被类型 Vegetation types	月 Month	叶 Leaves		枝 Twigs		花 Flowers		果实 Fruits		碎屑 Miscellaneous		群落加权平均含量(总归还量) (Average (total amounts) in community)	
		N	P	N	P	N	P	N	P	N	P	N	P
针阔混交林 Coniferous and broad-leaved mixed forest	7	11.43(4.80)	0.74(0.31)	6.16(0.19)	0.58(0.02)	1.77(0.16)	1.26(0.11)	-	-	10.69(0.96)	0.8(0.07)	9.69(6.11)	0.82(0.52)
	8	9.48(4.65)	0.59(0.29)	6.15(0.74)	0.65(0.07)	13.93(0.98)	1.49(0.10)	-	-	11.66(2.68)	1.46(0.34)	9.93(9.04)	0.89(0.81)
	9	10.38(6.02)	0.65(0.37)	6.16(4.87)	0.61(0.48)	4.21(0.34)	1.14(0.09)	-	-	3.84(0.73)	0.50(0.10)	7.25(11.95)	0.63(1.04)
	10	6.67(2.67)	0.53(0.21)	6.23(0.31)	0.52(0.03)	-	-	-	-	5.47(0.33)	0.54(0.03)	6.36(3.31)	0.52(0.27)
	11	5.69(2.39)	0.49(0.20)	6.23(0.56)	0.54(0.05)	-	-	9.54(0.19)	1.34(0.03)	3.58(0.22)	0.36(0.02)	5.69(3.35)	0.51(0.30)
	12	6.75(2.23)	0.56(0.19)	6.22(0.44)	0.53(0.04)	-	-	0.58(0.03)	1.62(0.05)	3.69(0.15)	0.62(0.03)	5.79(2.84)	0.61(0.29)
	X	7.95(35.14)	0.65(2.90)	6.49(12.10)	0.52(1.04)	6.38(3.79)	1.13(0.66)	4.16(0.41)	0.84(0.10)	5.75(6.87)	0.66(0.80)	7.08(58.31)	0.64(5.50)
	1	7.07(3.04)	0.58(0.25)	7.751.550	0.49(0.10)	-	-	-	-	3.15(0.16)	0.44(0.02)	8.64(4.75)	0.67(0.37)
	2	9.19(0.74)	0.64(0.05)	7.76(0.08)	0.50(0.01)	-	-	-	-	2.39(0.07)	0.44(0.01)	6.73(0.81)	0.54(0.07)
	3	8.28(0.50)	0.61(0.04)	-	-	-	-	-	-	1.82(0.06)	0.33(0.01)	6.16(0.62)	0.51(0.05)
	4	7.65(1.07)	0.63(0.09)	5.69(0.68)	0.65(0.08)	-	-	-	-	4.02(0.28)	0.45(0.03)	6.99(2.31)	0.71(0.23)
	5	7.60(2.58)	0.48(0.16)	6.77(1.22)	0.64(0.12)	2.87(0.49)	0.40(0.07)	7.16(0.14)	0.64(0.01)	10.89(0.55)	0.81(0.04)	6.50(4.94)	0.54(0.41)
针叶林 Coniferous forest	6	5.00(1.30)	0.46(0.12)	4.70(0.19)	0.49(0.02)	4.29(0.34)	6.67(0.05)	-	-	9.45(0.66)	3.26(0.23)	5.74(2.53)	0.96(0.42)
	7	6.95(1.53)	0.55(0.12)	-	-	4.51(0.41)	0.51(0.05)	2.30(0.09)	0.49(0.02)	10.26(0.41)	0.81(0.03)	6.00(2.34)	0.49(0.19)
	8	7.17(3.94)	0.58(0.32)	4.73(0.66)	0.53(0.07)	-	-	14.82(0.59)	1.34(0.05)	1.16(0.31)	0.25(0.07)	5.06(5.01)	0.48(0.47)
	9	5.90(5.67)	0.47(0.45)	4.71(1.41)	0.51(0.15)	-	-	2.38(0.14)	0.34(0.02)	10.89(2.72)	0.81(0.20)	6.24(9.80)	0.52(0.81)
	10	4.48(2.56)	0.39(0.23)	7.81(1.10)	0.59(0.09)	-	-	-	-	9.45(0.85)	3.26(0.29)	5.63(4.50)	0.76(0.61)
	11	5.97(2.45)	0.52(0.21)	7.72(0.94)	0.63(0.07)	-	-	-	-	10.25(0.51)	0.81(0.04)	6.78(3.93)	0.57(0.33)
	12	5.61(3.98)	0.44(0.31)	7.83(0.39)	0.61(0.03)	-	-	2.38(0.05)	0.34(0.01)	1.16(0.02)	0.25(0.01)	5.49(4.39)	0.44(0.35)
	X	6.74(29.35)	0.53(2.35)	6.56(8.21)	0.57(0.73)	3.89(1.23)	0.53(0.17)	5.81(1.02)	0.63(0.11)	6.24(6.61)	0.99(0.99)	6.33(45.92)	0.60(4.31)
	1	6.09(2.25)	0.52(0.19)	5.60(0.29)	0.40(0.04)	-	-	-	-	1.32(0.04)	0.43(0.01)	5.27(2.48)	0.57(0.27)
	2	10.17(0.71)	0.84(0.06)	-	-	-	-	-	-	1.33(0.05)	0.42(0.02)	7.77(0.86)	0.73(0.08)
	3	7.09(0.43)	0.64(0.04)	4.05(0.16)	0.15(0.01)	-	-	-	-	-	-	5.36(0.43)	0.49(0.04)
	4	9.55(3.63)	0.79(0.30)	-	-	0.38(0.04)	0.14(0.014)	-	-	1.33(0.01)	0.43(0.01)	10.34(3.93)	0.89(0.34)
灌丛 Shrub	5	5.05(1.42)	0.96(0.27)	4.86(0.34)	0.35(0.03)	-	-	-	-	2.98(0.18)	0.50(0.03)	3.21(1.64)	0.60(0.31)
	6	8.43(2.02)	0.66(0.16)	-	-	-	-	-	-	7.84(0.31)	0.83(0.03)	9.99(2.70)	0.85(0.23)
	7	4.24(0.63)	0.49(0.07)	-	-	-	-	-	-	1.11(0.08)	0.51(0.04)	4.19(0.92)	0.53(0.12)
	8	2.81(1.35)	0.33(0.16)	4.04(0.77)	0.14(0.03)	-	-	-	-	8.64(1.82)	0.59(0.12)	3.36(2.99)	0.33(0.29)
	9	8.11(3.97)	0.62(0.30)	4.05(0.36)	0.15(0.01)	-	-	-	-	5.79(0.35)	0.60(0.04)	6.01(4.33)	0.44(0.32)
	10	4.86(1.75)	0.38(0.13)	6.43(0.32)	0.59(0.03)	-	-	3.19(0.45)	0.44(0.06)	-	-	5.36(2.19)	0.43(0.18)
	11	1.91(1.03)	0.25(0.14)	4.87(0.54)	0.34(0.04)	-	-	-	-	-	-	1.98(1.28)	0.24(0.16)
	12	5.13(7.90)	0.50(0.77)	4.86(0.54)	0.35(0.04)	-	-	-	-	7.46(0.15)	0.56(0.01)	6.34(10.58)	0.58(0.97)
	X	6.12(27.09)	0.58(2.59)	4.47(3.31)	0.31(0.22)	0.38(0.04)	0.14(0.014)	3.19(0.45)	0.44(0.06)	4.20(2.99)	0.54(0.30)	5.77(34.33)	0.56(3.28)

-: 无数据 No data X: 表示月平均养分含量(年总归还量) Indicate nutrient content averaged by month (annual amount of nutrients return via litterfall)

表 4 常绿阔叶林不同退化群落凋落物特征与土壤养分动态的 Pearson 相关分析
Table 4 Pearson correlations between soil nutrients dynamics and litterfall in mature and degraded evergreen broad-leaved forests
(*r* and *p* values, sample sizes *n* = 15)

	凋落物量 Litterfall biomass	凋落物氮含量 N concentration in litterfall	凋落物氮归还量 N amounts via litterfall	凋落物磷含量 P concentration in litterfall	凋落物磷归还量 P amounts via litterfall
土壤氮含量 Soil N concentration	0.725, <0.01	0.071,0.801 (ns)	0.549, <0.05	-	-
土壤磷含量 Soil P concentration	0.796, <0.001	-	-	0.706, <0.01	0.87, <0.000 1
土壤氨态氮含量 Soil NH ₄ ⁺ -N concentration	- 0.249,0.369 (ns)	- 0.443,0.098 (ns)	- 0.332,0.227 (ns)	-	-
土壤硝态氮含量 Soil NO ₃ ⁻ -N concentration	- 0.147,0.601 (ns)	- 0.018,0.948 (ns)	- 0.146,0.603 (ns)	-	-
土壤有机氮硝化速率 Soil N nitrification rate	0.671, <0.01	0.488,0.065 (ns)	0.630, <0.05	-	-
土壤有机氮矿化速率 Soil N mineralization rate	0.489, 0.065 (ns)	- 0.171,0.542 (ns)	0.313, 0.256 (ns)	-	-

- : 未进行相关分析 Pearson correlation was not done ns: 不显著 Not significant

类组成减少,物种特性发生了极大改变,更多的针叶树种马尾松在群落中处于主导地位。由于此物种在适应养分贫瘠生境时采取了叶寿命长、养分重吸收率高和养分利用更多采用内循环形式等一系列养分利用策略(王希华等,2004a,2004b,2004c),因而在其生活史中,往往是通过延长叶片在树冠的停留时间来实现以上目的(Aerts & Chapin, 2000; Chapin *et al.*, 2002),因此,这种特性在一定程度上降低了返还土壤凋落物的数量和质量(Zak *et al.*, 2003)。而在退化灌丛中,优势种类虽然更替为落叶植物和草本植物,叶寿命变短,但由于其总生物量远远小于成熟森林群落,凋落物来源相对较小。

由表 2 可见,各群落凋落物组成的总体特征是:不管退化程度如何,叶均为凋落物的主要成分,其次为树枝、花、果实和碎屑在不同退化类型所占比例不同。另外,与其它组分相比,叶在轻度退化群落对凋落物总量的贡献没有严重退化群落明显,即在退化初期,其余组分总量所占比例与凋落叶相当,在退化后期群落中,凋落叶成为主要组分,而树枝等有机碎屑所占的比例显著下降。

有机碎屑量是群落内氮素停留水平的真实反映,是群落养分循环的关键枢纽,其分解过程极大地影响着森林群落的养分循环过程,是群落内氮素形态转化的载体和纽带,极大地影响着群落的动态、稳定性等(Chapin *et al.*, 2002; Hättenschwiler *et al.*, 2005)。在本研究中,成熟群落有机碎屑量远远大于退化后期群落,尤其是树枝等凋落物组分显著高于退化群落。退化群落有机碎屑量的减少不但导致了微生物食物来源的减少,也使得其栖息地丧失,因而土壤异氧呼吸作用显著减小,异氧氮库下降,提供给

植物可利用性氮素的能力也大大降低,并进而导致了凋落物量的减少(Singh & Gupta, 1997; Wardle *et al.*, 2004; Zak *et al.*, 2003)。

由此可见,常绿阔叶林退化过程伴随的是物种组成朝着单一化、群落结构朝着简单化的方向发展,其最终结果不但导致了生态系统结构的脆弱性,也导致了生态系统功能的衰退(Zak *et al.*, 2003),这一特点可从凋落物凋落量的减少程度上得到反映。

3.2 常绿阔叶林退化过程中凋落物特征与土壤养分动态的相互作用

凋落物的生态意义之一在于将养分归还土壤,为森林生长提供养分,这也是森林自肥作用的重要机制(张庆费等, 1999b)。在常绿阔叶林退化过程中,凋落物量、总氮与总磷归还量呈明显的递减趋势(图 1),预示着生物循环速率减缓,森林土壤的自肥能力减弱(Zak *et al.*, 2003)。

常绿阔叶林退化过程中凋落物养分归还量降低的原因主要可以归结为以下 3 个方面:第一,群落结构改变后凋落物总量下降;在常绿阔叶林退化过程中,群落结构趋于简单,层次减少,群落盖度下降,地上生物量大大降低,因此,返还地表的凋落物总量也下降。由于养分归还量由养分含量和凋落物总量两个组分决定,因此,凋落物总量的下降大大降低了凋落物的养分归还量。也就是说,不同退化阶段的植物群落具有不同的种类组成和物种数量,由于不同种类具有不同的凋落物性质,即使某一群落的植物具有较高的凋落物养分含量,但当此种类在群落中所占比例较小以及该群落本身地上生物量较低的情况下,整个群落的凋落物凋落量也就较低,从而导致了凋落物养分归还量的下降。因此,对某一群落来

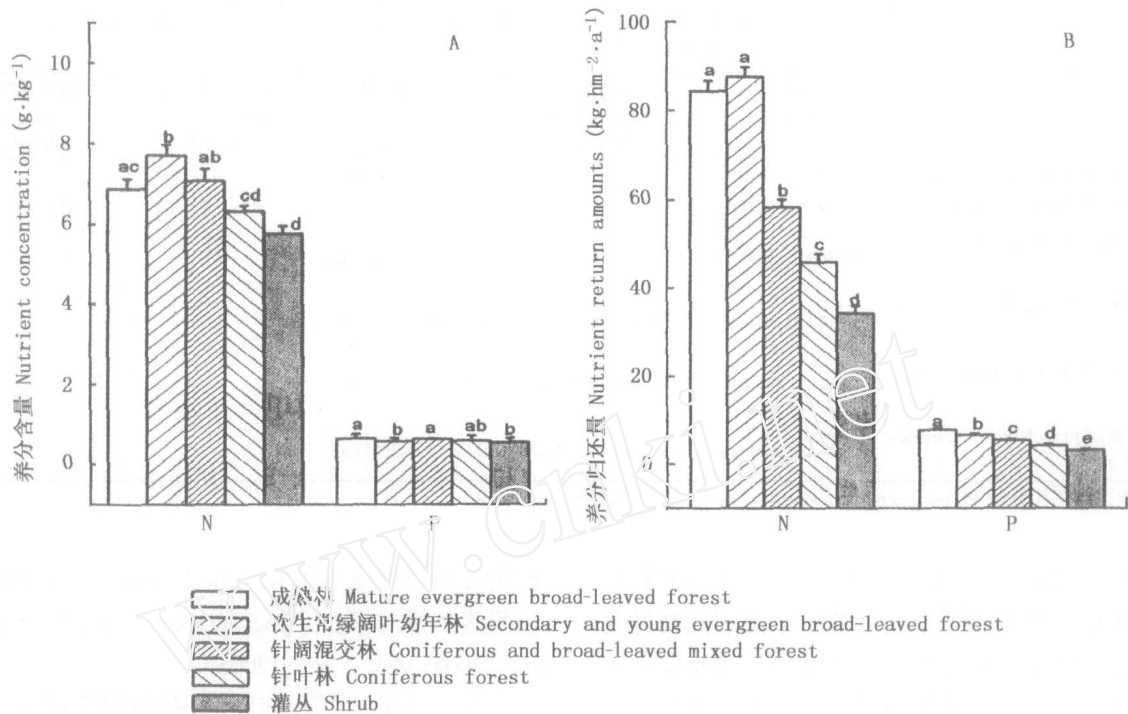


图 1 常绿阔叶林不同退化类型凋落物的养分归还特征
Fig. 1 Mean nutrient concentration and return amount via litterfall in mature and degraded evergreen broad-leaved forests
数据为平均值(标准偏差) Data are means (SD)

说,单单具有较高的凋落物养分含量不足以提高养分归还量,养分归还量的大小更依赖于与群落结构特征相关的凋落物归还量。第二,土壤养分含量的下降;在本研究中,土壤总氮和总磷含量均随退化进程发生了显著下降(N: $df = 4$, $F = 71.39$, $p < 0.001$; P: $df = 4$, $F = 6.99$, $p < 0.001$),土壤总氮含量在成熟的常绿阔叶林、次生常绿阔叶幼年林、针阔混交林、针叶林和灌丛间分别为 5.19、2.62、1.89、2.12 和 2.41 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$,土壤总磷含量分别为 0.48、0.39、0.38、0.38 和 0.25 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。另外,土壤氮含量、磷含量与凋落物凋落量和凋落物氮磷归还量间存在显著的线性正相关关系($p < 0.01$,表 4),这种现象表明,土壤养分含量对植物群落的凋落物凋落量和养分归还量具有重要影响,土壤养分含量越高,凋落物凋落量越大,反之,土壤养分含量越低,凋落物养分归还量越小。第三,植物种类组成改变后,不同功能类型植物具有不同的养分利用和收支策略,尤其是针叶植物相对常绿阔叶植物养分利用策略更趋保守;例如,在成熟常绿阔叶林群落,优势种栲树的特性是养分转移率低,凋落叶养分含量高;次生常绿阔叶幼年林的主要优势种为木荷,相对栲树来说,养分转移率提高,凋落叶的养分含量下降;针叶林的马尾松养分转移率高,因而凋落叶的养分含量非常低。

由此可见,常绿阔叶林退化过程中凋落物养分归还量的下降是多因素导致的结果,从本研究来看,凋落物总量下降是最主要的影响因素(对凋落物养分归还量下降的贡献达 74.6%),其次为土壤养分含量的下降(为 25.4%),由于缺乏物种组成变化后养分利用方面的资料,因此,在逐步回归分析过程中,未考虑此变量的影响,期望能在将来的研究中进行完善。在森林生态系统中,植物群落与土壤养分间相互作用,不仅土壤养分特征对植物群落的凋落物特征具有重要影响,相反,凋落物特征也对土壤养分含量具有重要的贡献,两者之间存在着非常显著的相互反馈作用(Singh & Gupta, 1997; Wardle *et al.*, 2004)。以往的研究显示,在影响土壤氮素矿化的诸多因素中,除温度和湿度等非生物因素外,植物群落的物种组成和群落动态是控制土壤氮素转化的重要生物性因素(苏波等,2002)。不同植物种通过对遮荫状况、生物固氮以及凋落物产量和质量等方式来影响土壤的养分循环过程(Chapin *et al.*, 2002; Hättenschwiler *et al.*, 2005; Zak *et al.*, 2003)。在常绿阔叶林退化过程中,植物群落结构趋于简单,凋落物数量显著下降,凋落物养分含量和养分归还量也显著降低,导致土壤氮素矿化的物质来源减少;但是,由于退化群落内光照增强,温度变化幅度增大,

加速了凋落物的分解,反过来又提高了氮素的矿化速率。因此,从本研究可以看出,在亚热带湿润地区,虽然凋落物质量和数量对土壤氮素的矿化特征具有重要影响,但起决定作用的仍然为非生物因素(水热条件)。就常绿阔叶林退化过程而言,群落结构改变而导致的非生物因素变化对土壤氮素周转的影响更大。

总之,从以上分析可以认为,在常绿阔叶林退化过程中,由于植物群落养分归还数量和质量的下降,以及不同植物种类在养分归还特征上的差异,导致了土壤养分库(如氮素)的物质来源减少,但是,群落结构简化而导致的非生物要素的改变,对控制土壤养分转化过程发挥着更大的作用(如温度升高而使氮素矿化速率提高)。在这些因素的协同作用下,土壤的养分周转和养分库大小不仅与凋落物特征有关,更受到非生物因素的间接控制,这种作用反过来又对植物群落的凋落物数量和质量产生影响。

参 考 文 献

- Aerts R, Chapin FS (2000). The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30, 1 - 67.
- Chapin FS, Matson PA, Mooney HA (2002). *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer-Verlag, New York, 298.
- Guan LL (官丽莉), Zhou GY (周国逸), Zhang DQ (张德强), Liu JX (刘菊秀), Zhang QM (张倩媚) (2004). Twenty years of litter fall dynamics in subtropical evergreen broadleaved forests at the Dinghushan Forest Ecosystem Research Station. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 28, 449 - 456. (in Chinese with English abstract)
- Httenschwiler S, Tiunov AV, Scheu S (2005). Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36, 191 - 218.
- Mo JM (莫江明), Kong GH (孔国辉) (1997). Effects of litter-fall and understory removal on soil N availability in a subtropical pine forest of China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 17, 109 - 112. (in Chinese with English abstract)
- Mo JM (莫江明), Kong GH (孔国辉), Sandra B, Zhang YC (张佑昌) (2001). Litterfall response to human impacts in a Dinghushan pine forest. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 25, 656 - 664. (in Chinese with English abstract)
- Singh JS, Gupta SR (1997). Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystem. *Botanical Review*, 43, 449 - 528.
- Song YC (宋永昌), Wang XR (王祥荣) (1995). *Vegetation and Flora of Tiantong National Forest Park Zhejiang Province* (浙江天童国家森林公园的植被和区系). Shanghai Scientific and Technical Document Publishing House, Shanghai. (in Chinese)
- Su B (苏波), Han XG (韩兴国), Qu CM (渠春梅), Li CG (李才贵) (2002). Factors affecting soil N availability in forest ecosystems: a literature review. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 21 (2), 40 - 46. (in Chinese with English abstract)
- Wang XH (王希华), Huang JJ (黄建军), Yan ER (阎恩荣) (2004a). Leaf litter decomposition of common trees in Tiantong. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 28, 457 - 467. (in Chinese with English abstract)
- Wang XH (王希华), Huang JJ (黄建军), Yan ER (阎恩荣) (2004b). Study on leaf nutrient use efficiency of some trees in Tiantong National Forest Park. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 23 (4), 13 - 16. (in Chinese with English abstract)
- Wang XH (王希华), Huang JJ (黄建军), Yan ER (阎恩荣) (2004c). A study on leaf nutrient resorption of some trees in Tiantong National Forest Park. *Guihaia* (广西植物), 24, 81 - 85. (in Chinese with English abstract)
- Wardle DA, Bardgett RD, Klironomos JN, Setälä H, van der Putten WH, Wall DH (2004). Ecological linkages between above-ground and belowground biota. *Science*, 304, 1629 - 1633.
- Weng H (翁轰), Li ZA (李志安), Tu MZ (屠梦照), Yao WH (姚文华) (1993). The production and nutrient contents of litter in forests of Ding Hu Shan Mountain. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学学报), 17, 299 - 304. (in Chinese with English abstract)
- Yan ER (阎恩荣) (2006). *Dynamics of Soil Nutrient Pools, Nutrient Use Strategies of Dominant Trees in Typical and Degraded Evergreen Broad-Leaved Forests* (常绿阔叶林退化过程中土壤的养分库动态及植物的养分利用策略). PhD dissertation, East China Normal University, Shanghai, 29 - 49. (in Chinese with English abstract)
- Yu MJ (于明坚), Chen QC (陈启瑞), Li MH (李铭红), Chang J (常杰), Pan XD (潘晓东), Chen ZH (陈增红), Shao JB (邵剑波) (1996). Litterfall in the evergreen broadleaved forests dominated by *Cyclobalanopsis glauca* in Zhejiang, SE China. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 20, 144 - 150. (in Chinese with English abstract)
- Zak DR, Holmes WE, White DC, Peacock AD, Tilman D (2003). Plant diversity, soil microbial communities, and ecosystem function: are there any links? *Ecology*, 84, 2042 - 2050.
- Zhang DQ (张德强), Ye WH (叶万辉), Yu QF (余清发), Kong GH (孔国辉), Zhang YC (张佑昌) (2000). The litter-fall of representative forests of successional series in Dinghushan. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 20, 938 - 944. (in Chinese)

nese with English abstract)

Zhang QF (张庆费), Song YC (宋永昌), Wu HQ (吴化前), You WH (由文辉) (1999a). Dynamics of litter amount and it's decomposition in different succession stages of evergreen broad leaved forest in Tiantong, Zhejiang Province. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 23, 250 - 255. (in Chinese with English abstract)

Zhang QF (张庆费), Song YC (宋永昌), You WH (由文辉) (1999b). Relationship between plant community and secondary succession and soil fertility in Tiantong, Zhejiang Province. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 19, 174 - 178. (in Chinese with English abstract)

Zheng Z (郑征), Li YR (李佑荣), Liu HM (刘宏茂), Feng ZL (冯志立), Gan JM (甘建民), Kong WJ (孔维静) (2005). Litterfall of tropical rainforests at different altitudes, Xishuangbanna, Southwest China. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 29, 884 - 893. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 黄建辉 责任编辑: 张丽赫