

雪被斑块对高山森林两种灌木凋落叶质量损失的影响

何 伟 吴福忠 杨万勤* 武启骞 何 敏 赵野逸

四川农业大学生态林业研究所, 四川省林业生态工程省级重点实验室, 成都 611130

摘 要 高山/亚高山森林灌木层植物凋落物的分解对于系统物质循环等过程具有重要意义, 并可能受到冬季不同厚度雪被斑块下冻融格局的影响。该文采用凋落物分解袋法, 研究了高山森林典型灌层植物华西箭竹(*Fargesia nitida*)和康定柳(*Salix paraplesia*)凋落物在沿林窗-林下形成的冬季雪被厚度梯度(厚型雪被斑块、较厚型雪被斑块、中型雪被斑块、薄型雪被斑块、无雪被斑块)上在第一年不同关键时期(冻结初期、冻结期、融化期、生长季节初期和生长季节后期)的质量损失特征。在整个冻融季节, 华西箭竹和康定柳凋落叶的平均质量损失分别占全年的(48.78 ± 2.35)%和(46.60 ± 5.02)%。冻融季节雪被覆盖斑块下凋落叶的失重率表现出厚型雪被斑块大于薄型雪被斑块的趋势, 而生长季节无雪被斑块的失重率明显较高。尽管如此, 华西箭竹凋落物第一年分解表现出随冬季雪被厚度增加而增加的趋势, 但康定柳凋落物第一年失重率以薄型雪被斑块最高, 而无雪被斑块最低。同时, 相关分析表明冻融季节凋落叶的失重率与平均温度和负积温呈极显著正相关, 生长季节凋落叶的失重率与所调查的温度因子并无显著相关关系, 但全年凋落物失重率与平均温度和正/负积温均显著相关。这些结果清晰地表明, 未来冬季变暖情境下高山森林冬季雪被格局的改变将显著影响灌层植物凋落物分解, 影响趋势随着物种的差异具有明显差异。

关键词 高山森林, 灌层凋落叶分解, 雪被斑块, 暖冬

Effect of snow patches on leaf litter mass loss of two shrubs in an alpine forest

HE Wei, WU Fu-Zhong, YANG Wan-Qin*, WU Qi-Qian, HE Min, and ZHAO Ye-Yi

Key Laboratory of Ecological Forestry Engineering of Sichuan Province, Institute of Ecological Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

Abstract

Aims Litter decomposition of understory species is one of the essential components in material cycling and other important processes in alpine/subalpine forest ecosystems. Natural snow patches with different snow depths in winter could play an important role in litter decomposition due to significantly different freeze-thaw characters, but little information has been available. Therefore, our objective was to understand the effects of snow patches on litter decomposition of dwarf bamboo (*Fargesia nitida*) and salix (*Salix paraplesia*), two representative understory shrubs in alpine forest.

Methods A field experiment using litterbags was conducted in an alpine forest in western Sichuan, China. Samples of air-dried leaf litter were placed in nylon litterbags, and the litterbags were placed on the forest floor along a snow depth gradient from forest gap to canopy cover. Five snow patches with different snow depths were selected: thickest snow cover patch (SP1), thicker snow cover patch (SP2), middle thick snow cover patch (SP3), thinner snow cover patch (SP4) and no snow cover patch (SP5). Mass loss was measured at five critical periods as decomposition proceeded (onset of soil freezing period, soil freezing period, soil thawing period, early growth period and later growth period) of the first year of decomposition.

Important findings Mass loss of dwarf bamboo and salix litters in the freeze-thaw season accounted for (48.78 ± 2.35)% and (46.60 ± 5.02)% of the first year of litter decomposition, respectively. Both litters displayed higher mass loss rate under the patches with snow cover compared with no snow patch in the freeze-thaw season, but showed higher mass loss rate under SP5 in the growth season. Over the first year of decomposition, although mass loss rate of bamboo litter increased with the increase of winter-snow depth, salix litter showed the highest value under SP4 and lowest value under SP5. In addition, correlation analysis indicated that mass loss rate in the freeze-thaw season was positively related to daily mean temperature and negative cumulative temperature, whereas mass loss rate in the growth season was not related to any investigated temperature factors. However,

1-year mass loss rate was significantly related to daily mean temperature and negative/positive cumulative temperature. These results indicated that change of snow pattern would have significant effects on understory litter decomposition in the alpine forest in the scenario of warmer winters, but the effects could be various in different kinds of litter.

Key words alpine forest, shrub leaf litter decomposition, snow patches, warm winter

灌木层植物凋落物分解是森林生态系统物质循环的重要组成部分(Berg & McClaugherty, 2008), 气候、土壤生物以及凋落物质量被认为是影响凋落物分解过程的主要因子(Campebl et al., 2005; Prescott, 2010)。近年来, 冬季凋落物分解过程逐渐受到关注(Hobbie & Chapin, 1996; Rief et al., 2012; Zhu et al., 2012), 季节性雪被覆盖区域明显的雪被为凋落物分解提供了绝热保温且相对稳定的分解环境, 在其形成、覆盖和融化过程中, 不同的环境特征可深刻影响凋落物分解过程(Baptist et al., 2010; 杨玉莲等, 2012)。例如, 雪被形成中, 随着温度降低, 土壤逐渐冻结过程中显著的冻融循环和强烈的冻结作用(杨玉莲等, 2012); 雪被覆盖阶段相对稳定的环境中相对活跃的土壤动物和微生物活性(刘利等, 2010; 夏磊等, 2011; Saccone et al., 2012); 以及随着温度的升高雪被融化过程中, 强烈的淋溶和冻融循环(Taylor et al., 1989; Wu et al., 2010)。更为重要的是, 自然环境条件下特别是森林环境中, 由于风的作用、树冠的遮挡与集流、地形地貌的异质性等因素往往导致冬季林下具有明显不同厚度的雪被斑块。这些雪被斑块不仅对于雪被覆盖期间凋落物分解具有重要影响, 而且可能通过改变凋落物质量(quality)调控后一阶段凋落物分解以及整个分解过程(Baptist et al., 2010; Christenson et al., 2010), 但迄今的研究尚没有关注到林下雪被斑块的异质性, 更没有注意到雪被斑块对灌层凋落物分解的影响, 这限制了对高寒森林生态系统冬季生态学过程的理解。

川西高山/亚高山森林作为我国第二大林区的主体, 在区域气候调节、水土保持、水源涵养和生物多样性保育等方面具有不可替代的作用和地位(Yang et al., 2005, 2006; 杨万勤等, 2007)。前期的调查研究发现, 川西高山/亚高山森林林下灌层植被丰富, 冬季林下具有明显不同厚度的雪被斑块, 且冬季冻融作用对凋落物分解具有显著影响(邓仁菊等, 2009; Zhu et al., 2012)。因此, 在已有研究结论

的基础上深入研究乔木凋落物分解的同时, 在天然形成的冬季不同厚度雪被斑块梯度上, 进一步研究具有重要生态功能的灌木凋落物分解对雪被斑块的响应, 以期深入了解高山森林冬季生态学过程, 以及冬季变暖情景下雪被变化对生态系统物质循环的影响提供一定的科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究区域与样地概况

研究区域位于四川省理县毕棚沟(102°53′–102°57′ E, 31°14′–31°19′ N, 海拔2 458–4 619 m), 地处青藏高原东缘与四川盆地的过渡带。年降水量约850 mm, 年平均气温为2–4 °C, 最高气温23 °C, 最低气温为–18 °C。土壤季节性冻融期长达5–6个月, 冻融明显。研究区域主要由岷江冷杉(*Abies faxoniana*)和方枝柏(*Sabina saltuaria*)组成乔木层。林下灌木主要有康定柳(*Salix paraplesia*)、华西箭竹(*Fargesia nitida*)、高山杜鹃(*Rhododendron lapponicum*)、三颗针(*Serberis sargentiana*)、红毛花楸(*Sorbus rufopilosa*)、扁刺蔷薇(*Rosa sweginzowii*)等。草本植物主要有蟹甲草(*Cacalia* spp.)、高山冷蕨(*Cystopteris montana*)、薹草属(*Carex*)和莎草属(*Cyperus*)植物等。

1.2 试验设计与样品处理

选取具代表性的岷江冷杉原始林(海拔3 582 m, 坡向NE 45°, 坡度42°)作为实验样地, 样地土层浅薄, 土壤为酸性湿润锥形土, 土壤有机层厚度10–15 cm, pH 6.2 (Wu et al., 2010)。2010年9月底, 在样地周围收集优势灌木种华西箭竹和康定柳当年新鲜凋落叶, 带回自然风干。分别称取5份华西箭竹和康定柳凋落叶10 g于65 °C烘箱烘干至恒重, 由其推算凋落叶样品的初始干重。称取相当于烘干重10 g的样品装入大小为20 cm × 20 cm、网孔大小为底部(贴地面层)0.055 mm、表面层1 mm的凋落物袋中(Keane, 2008; 夏磊等, 2011), 每物种各375袋备用。凋落叶初始质量特征如表1所示。

表1 华西箭竹和康定柳凋落叶初始质量(平均值±标准偏差, $n = 5$)Table 1 Initial quality in leaf litters of *Fargesia nitida* and *Salix paraplesia* (mean ± SD, $n = 5$)

物种 Species	C (g·kg ⁻¹)	N (g·kg ⁻¹)	P (g·kg ⁻¹)	C/N	C/P	N/P	木质素 Lignin (%)	纤维素 Cellulose (%)	木质素/纤维素 Lignin/Cellulose	木质素/氮 Lignin/N
华西箭竹 <i>Fargesia nitida</i>	317.71 ± 16.60 ^a	9.02 ± 0.12 ^b	0.94 ± 0.07 ^b	35.23 ± 1.38 ^a	339.80 ± 9.11 ^a	9.66 ± 0.64 ^b	14.79 ± 0.62 ^b	12.97 ± 0.48 ^a	1.14 ± 0.00 ^b	16.40 ± 0.47 ^a
康定柳 <i>Salix paraplesia</i>	371.89 ± 31.55 ^a	14.33 ± 0.26 ^a	1.28 ± 0.06 ^a	25.93 ± 1.74 ^b	290.72 ± 10.31 ^b	11.23 ± 0.36 ^a	21.79 ± 1.02 ^a	10.60 ± 1.04 ^b	2.06 ± 1.11 ^a	15.20 ± 0.44 ^b

不同的小写字母表示差异显著(独立样本 t 检验, $p < 0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant difference (independent samples t -text, $p < 0.05$).

基于前期的调查结果,于2010年10月26日,在样地内选取3个大于25 m × 25 m的林窗,沿顺风方向自林窗中心到林下完全覆盖区域设置5个2 m × 2 m的样方,每个样方间距为3–4 m。以保障冬季不同厚度的雪被斑块梯度(分别记为厚型SP1、较厚型SP2、中型SP3、薄型SP4和无雪被SP5)。然后将备好的两种分解袋平铺于样方中(每个样方两种凋落叶分解袋各25袋,放置于地表),每个凋落叶分解袋间保持至少2 cm间距,以免相互影响。同时,在每个斑块内的凋落叶分解袋内放置一个纽扣式温度记录器(iButton DS1923-F5, Maxim/Dallas Semiconductor, Sunnyvale, USA)自动记录(每2 h记录一次数据)近凋落叶分解袋土壤表层的温度变化。

为了解雪被形成、覆盖、融化以及生长季节凋落叶物分解特征,在前期的观测基础上,将冻融季节(freeze-thaw season, FS)和生长季节(growth season, GS)划分为冻结初期(onset of soil freezing period, OSFP)、冻结期(soil freezing period, SFP)、融化期(soil thawing period, STP)、生长季节初期(early growth period, EGP)和生长季节后期(later growth period, LGP)五个关键时期,分别于2010年12月23日,2011年3月3日、4月19日、8月19日和11月8日随机从每个样点内采集华西箭竹和康定柳凋落叶分解袋各5袋,去除杂物,烘干至恒重后,称量,计算凋落叶失重率。由于样地地处高山森林,冬季人迹罕至,无法适时监测,雪被厚度只能在取样当日用直尺多点测量平均值(图1)。为表征不同关键时期温度整体动态,计算了各阶段的平均温度(AT,各阶段内逐日日平均温度的平均值)、正积温(PAT,各阶段内高于0 °C的逐日日平均温度的总和)、负积温(NAT,各阶段内低于0 °C的逐日日平均温度的总和),以及土壤冻融循环次数(frequency of soil freeze-

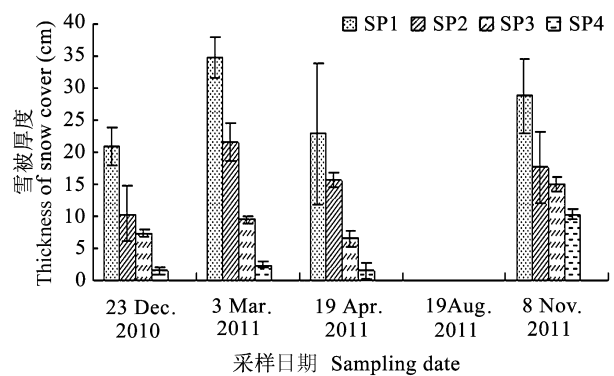


图1 川西高山森林不同雪被斑块的雪被覆盖厚度(平均值±标准偏差, $n = 5$)。SP1, 厚型雪被斑块; SP2, 较厚型雪被斑块; SP3, 中型雪被斑块; SP4, 薄型雪被斑块。

Fig. 1 Thickness of snow cover under different snow patches in alpine forest of western Sichuan (mean ± SD, $n = 5$). SP1, thickest snow cover patch; SP2, thicker snow cover patch; SP3, middle thick snow cover patch; SP4, thinner snow cover patch.

thaw cycle, FSFC, 各阶段内高于或低于0 °C 3 h以上直到低于或高于0 °C 3 h以上计为1次)(Zhu *et al.*, 2012) (表2)。

1.3 计算与统计分析

凋落叶失重率和失重速率的计算公式(Baptist *et al.*, 2010; Zhu *et al.*, 2012)如下:

$$\text{凋落叶失重率 } L_t (\%) = (M_{t-1} - M_t) / M_0 \times 100\%$$

$$\text{每30天凋落叶失重速率 } V_t (\%) = L_t (\%) / D_{\Delta t} \times 30$$

凋落叶质量损失全年各阶段所占比重(贡献率):

$$P_t (\%) = (M_{t-1} - M_t) / (M_0 - M_5) \times 100\%$$

式中: $(M_{t-1} - M_t)$ 为相邻采样时间凋落叶分解袋残留量差($t = 1, 2, 3, 4, 5$); M_0 为凋落叶埋置前的烘干凋落叶质量; $D_{\Delta t}$ 为相邻采样时间间隔天数; M_5 为最后一次采样凋落叶分解袋内凋落叶残留量。

表2 不同雪被斑块各分解时期的土壤平均温度、正积温、负积温和土壤冻融循环次数特征

Table 2 Soil average temperature (AT), positive accumulated temperature (PAT), negative accumulated temperature (NAT) and frequency of soil freeze-thaw cycle (FSFC) in each decomposition stage under different snow patches

		土壤冻结 初期 Onset of soil freezing period	土壤冻 结期 Soil freezing period	土壤融化期 Soil thawing period	生长季节初期 Early growth period	生长季节 后期 Later growth period	冻融季节 Freeze- thaw season	生长季节 Growth season	全年 Whole year
厚型雪被斑块 Thickest snow cover patch	平均温度 AT	0.38	-2.00	-0.14	12.33	6.10	-0.75	8.77	3.60
	正积温 PAT	35.35	—	1.08	1501.94	489.21	36.43	1 991.15	2 027.58
	负积温 NAT	-19.14	-139.23	-7.79	—	—	-166.16	—	-166.16
	冻融循环次数 FSFC	48.00	—	2.00	15.00	—	50.00	15.00	65.00
较厚型雪被斑块 Thicker snow cover patch	平均温度 AT	-0.49	-2.40	1.00	10.80	6.74	-0.86	8.48	3.39
	正积温 PAT	19.19	6.70	49.97	1311.93	543.60	75.86	1 855.52	1 931.38
	负积温 NAT	-45.31	-173.65	-2.82	—	—	-221.79	—	-221.79
	冻融循环次数 FSFC	49.00	54.00	23.00	13.00	—	126.00	13.00	139.00
中型雪被斑块 Middle thick snow cover patch	平均温度 AT	-0.66	-2.86	0.37	7.86	6.08	-1.28	6.84	2.43
	正积温 PAT	10.87	—	29.64	960.82	487.88	40.50	1 448.70	1 489.20
	负积温 NAT	-45.47	-199.81	-12.03	—	—	-257.31	—	-257.31
	冻融循环次数 FSFC	41.00	5.00	18.00	13.00	—	64.00	13.00	77.00
薄型雪被斑块 Thinner snow cover patch	平均温度 AT	-0.61	-3.53	0.32	6.90	5.43	-1.56	6.06	1.92
	正积温 PAT	22.73	0.61	38.22	844.17	434.61	61.56	1 278.78	1 340.35
	负积温 NAT	-55.36	-246.35	-22.73	—	—	-324.44	—	-324.44
	冻融循环次数 FSFC	38.00	22.00	34.00	1.00	—	94.00	1.00	95.00
无雪被斑块 No snow cover patch	平均温度 AT	-1.02	-3.47	0.50	7.67	5.19	-1.61	6.68	1.50
	正积温 PAT	10.60	—	41.56	938.53	421.46	52.16	1 359.99	1 412.15
	负积温 NAT	-64.84	-241.50	-17.49	—	-6.76	-323.82	-6.76	-330.58
	冻融循环次数 FSFC	39.00	15.00	38.00	—	27.00	92.00	27.00	119.00

数据统计与分析采用SPSS 11.5和Excel完成,单因素方差分析(one-way ANOVA)和最小显著差异法(LSD)比较同时期两种凋落叶斑块间的失重率和两种凋落叶各斑块不同时期的失重速率。采用 t 检验法(independent samples t -test)检验两种凋落叶各时期同斑块两物种凋落叶失重率的差异。

2 结果和分析

2.1 不同厚度雪被斑块下土壤表层温度的动态变化

由图2可见,冻融季节(2010年10月26日至2011年4月19日),斑块间随着雪被厚度的降低,土壤表层温度波动幅度逐渐增大,斑块内白天的温度较气温波动迟缓,夜间温度明显高于外界气温。在生长季节(2011年4月19日至2011年11月8日),由于地形地貌与树冠遮挡等异质性因素致使阳光直射程度不同,各斑块土壤表层温度都表现出了较大的温度波动,且波动幅

度随林窗到林下递减,具有较为明显的昼夜温差。

2.2 不同厚度雪被斑块对华西箭竹和康定柳凋落叶失重率的影响

由图3可见,在冻结初期,华西箭竹SP4的凋落叶失重率最高,但康定柳SP4的凋落叶失重率最低。随着分解的进行和雪被覆盖条件的变化,在冻结期,SP1和SP5的两种凋落叶失重率均分别表现为最高和最低。融化期,SP2和SP5的两种凋落叶失重率均分别表现为最高和最低。经历1个冻融季节后,生长季节初期SP5的两种凋落叶失重率均表现为最高,但华西箭竹SP2的凋落叶失重率表现为最低,康定柳SP3的凋落叶失重率表现为最低。在生长季节后期,华西箭竹SP3和SP5的凋落叶失重率分别表现为最高和最低;康定柳SP2和SP4的凋落叶失重率分别表现为最高和最低。不同分解阶段中,华西箭竹各斑块的凋落叶皆在生长季节初期的分解较快;康

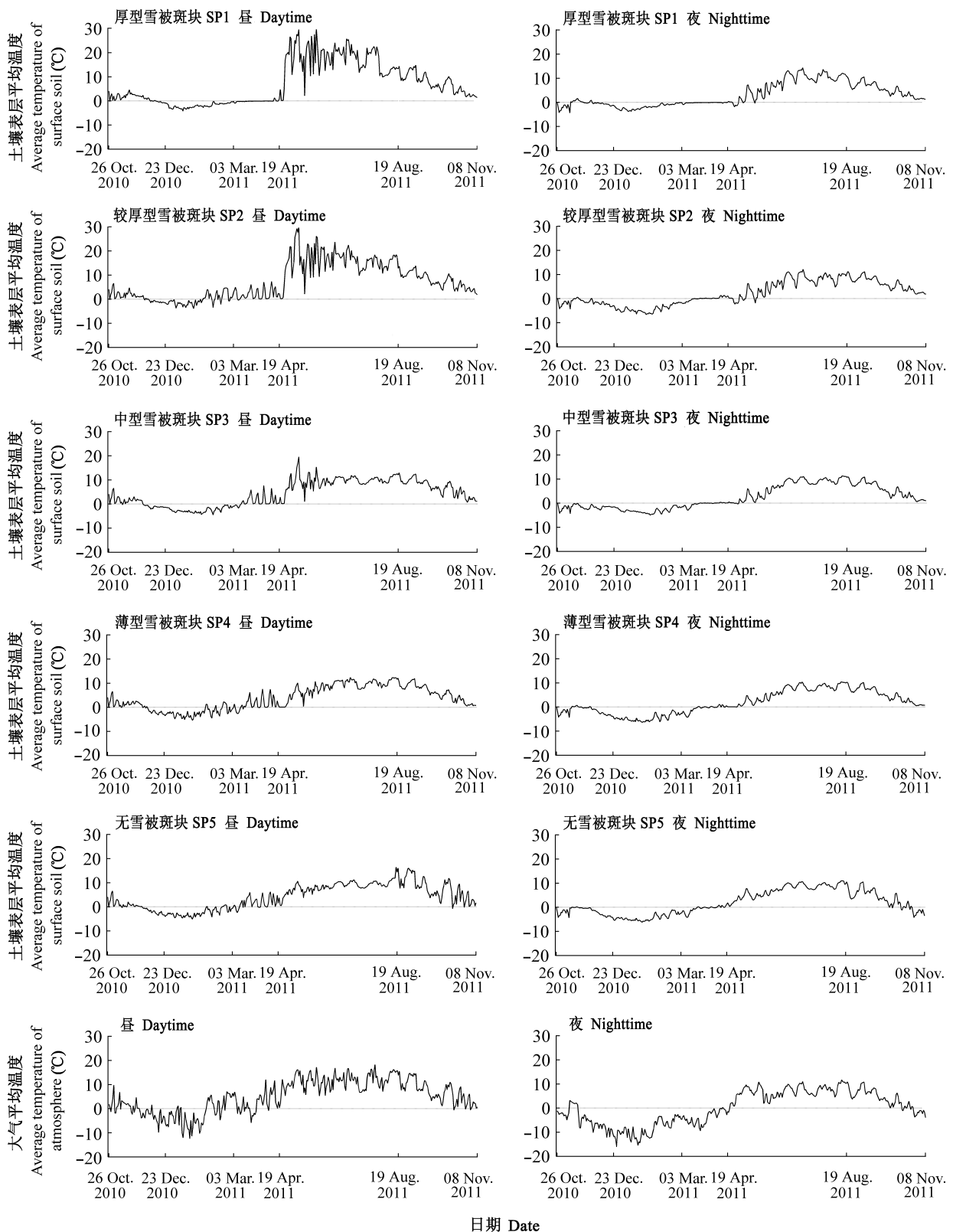


图2 川西高山森林不同雪被斑块下土壤表层和大气的昼平均温度(7:00–19:00)与夜平均温度(19:00–7:00)动态(2010年10月26日至2011年11月8日)。SP1, 厚型雪被斑块; SP2, 较厚型雪被斑块; SP3, 中型雪被斑块; SP4, 薄型雪被斑块; SP5, 无雪被斑块。
Fig. 2 Dynamics of average temperature at daytime (7:00–19:00) and nighttime (19:00–7:00) between surface soil and atmosphere under different snow patches in alpine forest of western Sichuan from 26 October 2010 to 8 November 2011. SP1, thickest snow cover patch; SP2, thicker snow cover patch; SP3, middle thick snow cover patch; SP4, thinner snow cover patch; SP5, no snow cover patch.

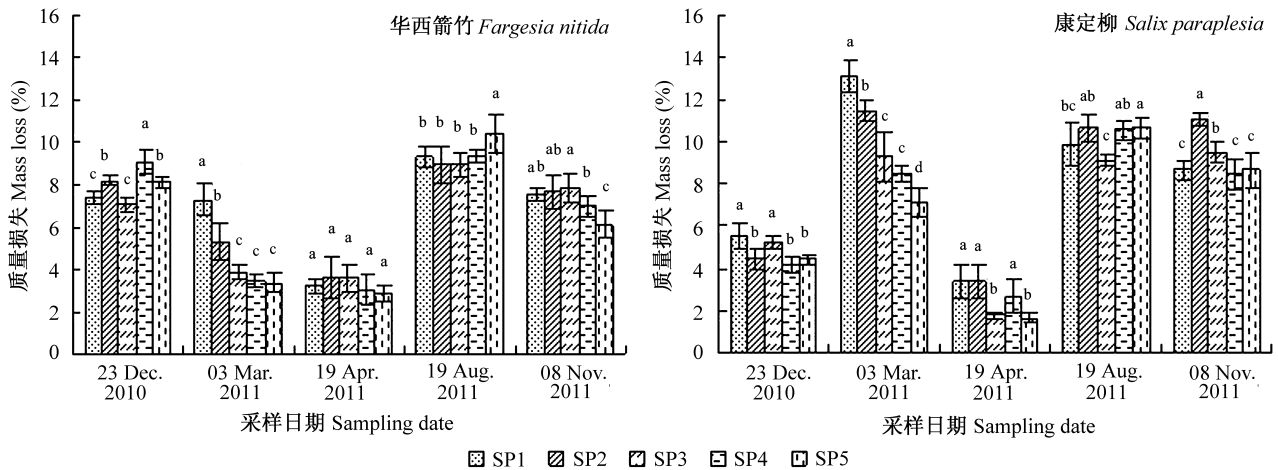


图3 川西高山森林不同雪被斑块下华西箭竹和康定柳凋落叶的失重率(2010年10月26日至2011年11月8日)(平均值±标准偏差, $n = 3$)。不同小写字母表示相同分解期不同斑块间差异显著($p < 0.05$)。SP1, 厚型雪被斑块; SP2, 较厚型雪被斑块; SP3, 中型雪被斑块; SP4, 薄型雪被斑块; SP5, 无雪被斑块。

Fig. 3 Mass loss rates of *Fargesia nitida* and *Salix paraplesia* leaf litter under different snow patches in alpine forest of western Sichuan from 26 October 2010 to 8 November 2011 (mean \pm SD, $n = 3$). Different lowercase letters indicate significant difference ($p < 0.05$) among different snow patches within the same decomposition stage. SP1, thickest snow cover patch; SP2, thicker snow cover patch; SP3, middle thick snow cover patch; SP4, thinner snow cover patch; SP5, no snow cover patch.

定柳SP1和SP2的凋落叶在冻结期的分解较快, 其SP3的凋落叶在生长季节后期分解较快, 而其SP4和SP5的凋落叶在生长季节初期分解较快。全年华西箭竹SP1的凋落叶总失重率最高, 康定柳SP2的凋落叶总失重率最高, 两个物种SP5的凋落叶总失重率均最低。

2.3 不同厚度雪被斑块对华西箭竹和康定柳凋落叶失重速率的影响

由表1可见, 两种凋落叶在不同厚度雪被斑块影响下, 失重速率斑块间差异与失重率基本一致。不同分解阶段中, 华西箭竹凋落叶在生长季节初期的失重速率最大, 在融化期的失重速率最小; 康定柳SP1和SP2的凋落叶在冻结期的失重速率最大, 其SP3的凋落叶在生长季节后期的失重速率最大, 而其SP4和SP5的凋落叶在生长季节初期的失重速率最大, 其各斑块的凋落叶均在融化期的失重速率最小。

2.4 不同厚度雪被斑块下华西箭竹和康定柳凋落叶全年各阶段质量损失的贡献率

由图4可见, 华西箭竹和康定柳凋落叶在全年的自然分解过程中, 冻融季节(共175天)的平均质量损失分别占全年的(48.78 \pm 2.35)%和(46.60 \pm 5.02)%, 其中, 华西箭竹凋落叶各斑块在冻融季节的平均质量损失表现为SP1 (51.39%) > SP2 (50.82%) > SP4

(46.34%) > SP5 (48.83%) > SP3 (46.50%), 康定柳凋落叶各斑块表现为SP1 (54.26%) > SP2 (47.05%) > SP3 (46.63%) > SP4 (44.63%) > SP5 (40.43%)。与生长季节(共203天)相比, SP1下两种凋落叶和SP2下华西箭竹凋落叶在冻融季节的质量损失贡献率超过50%。不同分解阶段中, 华西箭竹各斑块凋落叶均在生长季节初期的贡献率最大, 在融化期的贡献率最小; 康定柳SP1和SP2的凋落叶在冻结期的贡献率最大, 其SP3的凋落叶在生长季节后期的贡献率最大, 而其SP4和SP5的凋落叶在生长季节初期的贡献率最大, 其各斑块凋落叶均在融化期的贡献率最小。

2.5 各时期凋落叶失重率与温度的相关关系

相关性结果表明(表3), 全年凋落叶的失重率与平均温度、正积温和负积温呈极显著正相关关系($p < 0.01$); 冻融季节凋落叶的失重率与平均温度和负积温呈极显著正相关关系($p < 0.01$)。相对于其他冬季关键时期, 冻结期凋落叶的失重率与平均温度和负积温呈极显著正相关关系($p < 0.01$), 而融化期凋落叶的失重率与负积温呈显著正相关关系($p < 0.05$)。此外, 生长季节初期凋落叶的失重率与冻融循环次数呈显著负相关关系($p < 0.05$), 生长季节后期凋落叶的失重率与平均温度和正积温呈极显著正相关关系($p < 0.01$)。

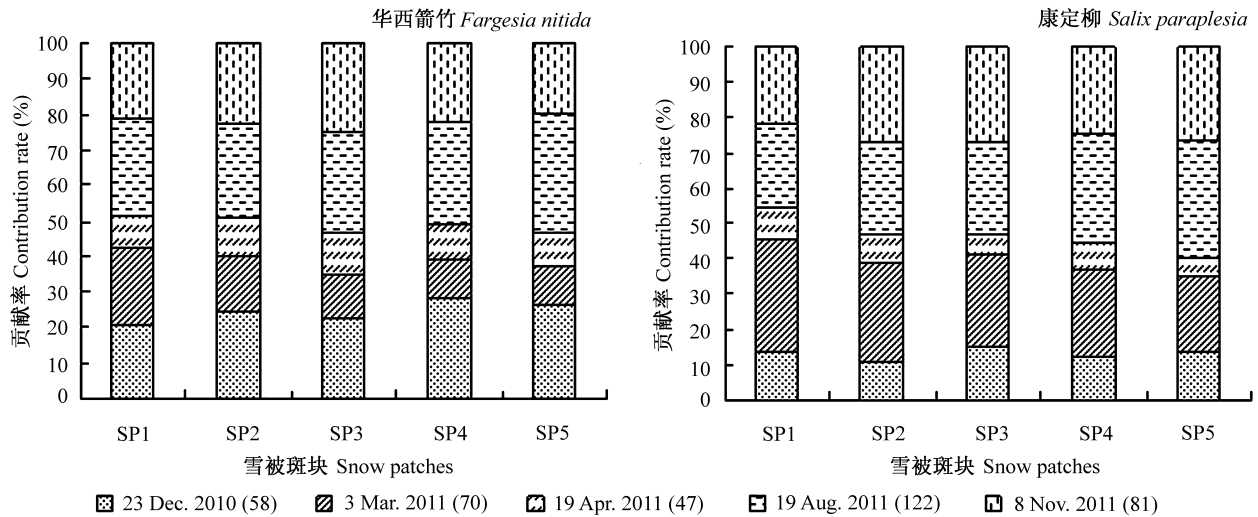


图4 川西高山森林不同斑块下华西箭竹和康定柳凋落叶各分解阶段对全年质量损失的贡献率。SP1, 厚型雪被斑块; SP2, 较厚型雪被斑块; SP3, 中型雪被斑块; SP4, 薄型雪被斑块; SP5, 无雪被斑块。括号内数字表示距前次采样间隔天数。

Fig. 4 Contribution rates (%) of *Fargesia nitida* and *Salix paraplesia* leaf litter at each decomposition stage to one-year mass loss under different snow patches in alpine forest of western Sichuan. SP1, thickest snow cover patch; SP2, thicker snow cover patch; SP3, middle thick snow cover patch; SP4, thinner snow cover patch; SP5, no snow cover patch. Numbers in brackets indicate the days between corresponding and former sampling date.

表3 川西高山森林不同雪被斑块下华西箭竹凋落叶和康定柳凋落叶每30天的失重速率(2010年10月26日至2011年11月8日)(平均值±标准误差, n = 3)

Table 3 Mass loss rate per 30 days of *Fargesia nitida* and *Salix paraplesia* leaf litter under different snow patches in alpine forest of western Sichuan from 26 October 2010 to 8 November 2011 (mean ± SE, n = 3)

物种 Species	雪被斑块 Snow patches	23 Dec. 2010 (58)	3 Mar. 2011 (70)	19 Apr. 2011 (47)	19 Aug. 2011 (122)	8 Nov. 2011 (81)
华西箭竹 <i>Fargesia nitida</i>	SP1	3.80 ± 0.16 ^b	3.77 ± 0.37 ^b	1.67 ± 0.18 ^c	4.83 ± 0.25 ^a	3.91 ± 0.18 ^b
	SP2	4.24 ± 0.11a ^b	2.74 ± 0.47 ^c	1.88 ± 0.52 ^d	4.60 ± 0.46 ^a	3.97 ± 0.41 ^b
	SP3	3.63 ± 0.17 ^d	2.00 ± 0.18 ^c	1.86 ± 0.34 ^c	4.62 ± 0.30 ^a	4.06 ± 0.37 ^b
	SP4	4.69 ± 0.28 ^a	1.78 ± 0.16 ^c	1.59 ± 0.36 ^c	4.83 ± 0.13 ^a	3.62 ± 0.26 ^b
	SP5	4.20 ± 0.12 ^b	1.74 ± 0.23 ^d	1.47 ± 0.20 ^d	5.38 ± 0.44 ^a	3.15 ± 0.33 ^c
康定柳 <i>Salix paraplesia</i>	SP1	2.86 ± 0.28 ^d	6.77 ± 0.37 ^a	1.74 ± 0.40 ^e	5.11 ± 0.51 ^b	4.47 ± 0.22 ^c
	SP2	2.28 ± 0.26 ^c	5.93 ± 0.24 ^a	1.75 ± 0.41 ^d	5.50 ± 0.33 ^b	5.71 ± 0.15 ^{ab}
	SP3	2.71 ± 0.14 ^b	4.78 ± 0.61 ^a	0.90 ± 0.08 ^e	4.72 ± 0.12 ^a	4.89 ± 0.25 ^a
	SP4	2.15 ± 0.22 ^c	4.40 ± 0.20 ^b	1.37 ± 0.40 ^d	5.45 ± 0.26 ^a	4.37 ± 0.38 ^b
	SP5	2.28 ± 0.16 ^d	3.67 ± 0.36 ^c	0.84 ± 0.13 ^e	5.53 ± 0.25 ^a	4.47 ± 0.42 ^b

括号内数字表示距前次采样间隔天数。不同小写字母表示相同斑块不同分解阶段间差异显著($p < 0.05$)。SP1, 厚型雪被斑块; SP2, 较厚型雪被斑块; SP3, 中型雪被斑块; SP4, 薄型雪被斑块; SP5, 无雪被斑块。

Numbers in brackets indicate the days between corresponding and former sampling date. Different lowercase letters indicate significant difference ($p < 0.05$) among different decomposition stage for the same snow patch. SP1, thickest snow cover patch; SP2, thicker snow cover patch; SP3, middle thick snow cover patch; SP4, thinner snow cover patch; SP5, no snow cover patch.

3 讨论

以冬季变暖和极端事件为主要特征的全球气候变化正在改变高山森林冬季雪被格局(Edwards *et al.*, 2007; 徐振锋等, 2009), 影响森林凋落叶分解过程。有限的相关研究(邓仁菊等, 2009; Baptist *et al.*,

2010; 夏磊等, 2011)主要关注均一的环境条件下冬季凋落物的分解过程, 没有注意到异质性的雪被斑块对冬季森林凋落叶分解的影响, 更没有关注到雪被斑块在不同时期对凋落叶分解的作用。本项研究表明, 冻融季节雪被覆盖斑块下调落叶的失重率表现出SP1大于SP4的趋势, 而生长季节却相反, SP5

表4 失重率与土壤平均温度、正积温、负积温和土壤冻融循环次数的相关分析

Table 4 Correlation analyses among mass lose rate (%), soil average temperature, positive accumulated temperature, negative accumulated temperature, and frequency of soil freeze-thaw cycle

不同分解阶段失重率 Mass lose rates at different decomposition stages	土壤平均温度 Soil average temperature	正积温 Positive accumulated temperature	负积温 Negative accumulated temperature	冻融循环次数 Frequency of soil freeze-thaw cycle
土壤冻结初期 Onset of soil freezing period	0.031	0.060	0.010	-0.009
土壤冻结期 Soil freezing period	0.533**	0.157	0.534**	-0.008
土壤融化期 Soil thawing period	0.061	-0.100	0.378*	-0.319
生长季节初期 Early growth period	-0.117	-0.117	—	-0.431*
生长季节后期 Later growth period	0.486**	0.487**	0.313	-0.313
冻融季节 Freeze-thaw season	0.751**	-0.051	0.733**	-0.148
生长季节 Growth season	0.151	0.133	0.027	0.029
全年 Whole year	0.589**	0.582**	0.547**	-0.023

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$, $n = 30$.

的失重率明显较高。同时相关分析表明冻融季节凋落叶的失重率与平均温度和负积温呈极显著正相关关系, 生长季节凋落叶的失重率与所调查的温度因子并无显著相关关系, 但全年凋落物失重率与平均温度和正/负积温均显著相关。这不仅表明冬季雪被斑块导致的温度动态及其冻融格局可以显著影响灌木凋落物的冬季分解过程, 而且可以通过改变凋落物质量调控整个凋落物分解过程。

气候条件、凋落物质量和分解者群落是调控凋落物分解速率的3个关键因素(Couteaux *et al.*, 1995; 徐振锋等, 2009)。本项研究结果发现, 在冻结初期, 随着土温逐渐降低, 华西箭竹和康定柳两物种在各斑块表现出不同的失重率, 这表明, 不同厚度雪被的覆盖使斑块下土壤生物群落发生不同程度的转变并开始影响凋落叶的分解。而在该阶段, 华西箭竹SP4的凋落叶失重率最高, 康定柳SP4的凋落叶失重率最低, 这充分表明在凋落叶分解的初始阶段, 凋落叶的质量(quality)决定着凋落叶的分解, 这与Prescott (2010)和Aerts等(2012)的研究结论相似。此外, t 检验结果显示冻结前期两个物种凋落叶分解具有显著差异也充分证明了这一点(表1)。在冻结期, 一定厚度的雪被具有保温作用, 给凋落物的分解提供了相对稳定的绝热保温环境。一方面, 沿林窗到林下的雪被覆盖斑块具有较大的雪被厚度和强度梯度, 其下的土壤动物群落出现较大差异(夏磊等, 2011); 另一方面, 斑块间土壤水分和土壤温度不同, 导致土壤中对凋落物分解起关键作用的微生物种群在数量和群落结构上出现较大差异(Clein & Schimel, 1995; Uchida *et al.*, 2005)。在该雪

被厚度梯度下, 雪被厚度越厚, 土壤分解者群落越丰富(Colbeck, 1983), 耐寒生物种群活动或活性更强(Clein & Schimel, 1995; 胡霞等, 2012; Saccone *et al.*, 2012)。故而两种凋落叶的失重率都表现出随着雪被覆盖厚度的减小而降低的趋势。因此, 凋落叶失重率与平均温度和负积温呈极显著正相关关系(表4)。由于负积温为零下低温的累积指标, 一定程度上代表了冻结程度, 因而融化期凋落叶失重率与负积温呈显著正相关关系, 表明冻结导致的物理破坏作用显著影响了该阶段凋落叶的分解。然而, SP1相对形成较早且消融较晚, 冻融循环引起的机械破坏、淋溶作用和土壤干湿交替等因素(Groffman *et al.*, 2001)使SP2下两种凋落叶的失重率最高。而SP5虽然具有更强烈的冻融循环(Lemma *et al.*, 2007), 但在没有雪被覆盖的条件下, 经历了相对较少的淋溶和土壤干湿交替, 故失重率最低。华西箭竹凋落叶的失重率在斑块间没有显著差异。可能这种冻融循环引起的淋溶作用对康定柳的影响更大。而随后的生长季节初期, 虽然无雪被作用, 但失重率与较早期发生的冻融循环次数呈显著负相关关系, 表明凋落物分解是一个有机的连续过程, 雪被覆盖期凋落物的质量变化必然影响下一阶段的分解。而两种凋落叶的失重率在SP5显著大于雪被期有雪被覆盖斑块, 可能是前期雪被的作用, 使得相应雪被覆盖斑块的微生物群落趋于稳定, 在失去雪被保护的生境下, 面临太阳光直射、昼夜温差变大等恶劣环境因素时, 已有的适应雪被覆盖和冻融循环的地表生物群落被打破(Bokhorst *et al.*, 2010), 而一直受外界环境影响的无雪被斑块其土壤生物群落更能快速

地响应温度的回暖(Freppaz *et al.*, 2008), 故在该阶段, 一直无雪被覆盖的斑块(SP5)失重率最高。在生长季节后期, 凋落叶失重率与平均温度和正积温呈极显著正相关关系, 表明温度的升高显著影响分解者群落的组成。但随着季节性冻融时期的到来, 雪被的出现, 无雪被斑块的分解者群落再次受到环境冻融的干扰, 雪被覆盖斑块分解者群落再次受到保护, 所以SP4和SP5的失重率又趋于较低(Freppaz *et al.*, 2008; Bokhorst *et al.*, 2010)。

实验结果还表明, 华西箭竹各斑块凋落叶和康定柳SP3、SP4和SP5的凋落叶在生长季节都表现出了最大的失重率和失重速率, 这和大多数研究结果(Gavazov, 2010; Prescott, 2010; Wu *et al.*, 2010)相一致。因为在生长季节, 土壤温度升高, 土壤生物群落丰富, 对凋落物的分解做出了重要贡献(Saccone *et al.*, 2012)。但结果发现, 康定柳SP1和SP2的凋落叶在冻融期表现出最大的失重率和失重速率, 具备一定厚度的雪被覆盖条件, 其冻融循环和淋溶作用可显著影响凋落叶质量损失。虽然生长季节土壤生物群落丰富, 凋落叶的分解速率较大, 但对于高山/亚高山漫长的冬季雪被覆盖期来说, 一方面厚型雪被下冻融循环和淋溶作用对凋落物影响的分解量不可忽视, 另一方面, 雪被的保护作用使雪被下对凋落叶分解起关键作用的生物群落更稳定, 活性更强(Taylor & Parkinson, 1988)。如图4所示, 冻融季节(共175天)两种凋落叶的平均质量损失分别占全年的 $(48.78 \pm 2.35)\%$ 和 $(46.60 \pm 5.02)\%$, SP1下其质量损失贡献率更大。这不仅说明冬季雪被对凋落物分解具有重要影响, 而且也与“冬季是凋落物分解的重要阶段”等已有研究结果(邓仁菊等, 2009; Tan *et al.*, 2010; 谭波等, 2011)基本一致。

值得注意的是, 无论在冬季还是生长季节, 凋落物分解过程主要受控于凋落物的自身特性, 与物种生活特性密切相关(Baptist *et al.*, 2010)。通过独立样本 t 检验法检验两种凋落叶失重率的差异发现, 除融化期SP1、SP2和SP4与生长季节初期SP1、SP3和SP5两种凋落叶的失重率不显著($p > 0.05$)外, 其余各斑块各时期两种凋落叶的失重率均存在显著差异($p < 0.05$), 表明它们的分解均受到凋落叶质量的显著影响。由于雪被覆盖期间, 冻结作用可以直接破坏凋落物的物理结构, 降解纤维、导管和木质素等难分解组分(Groffman *et al.*, 2001), 提高下一

阶段微生物的底物有效性; 雪被消融过程中融化作用可直接通过淋洗过程导致养分元素流失(Lemma *et al.*, 2007), 降低凋落物质量来限制下一阶段凋落物分解, 故两厚型雪被斑块SP1和SP2在融化期受淋溶作用更为明显, 而SP4经历了更加激烈的冻融循环(Freppaz *et al.*, 2008; Bokhorst *et al.*, 2010)。同时, 前期不同程度的冻融循环和淋溶作用的影响, 使得不同斑块下的凋落物结构特征出现差异, 这为下一阶段分解者活动提供了不同的环境, 进而影响了凋落叶的分解, 但两种凋落叶的质量以及微生物量在不同雪被覆盖状态下全年的具体变化还有待进一步研究。

综上所述, 高山森林冬季雪被斑块差异导致的温度动态及冻融格局显著影响了两种灌木凋落叶的分解过程。相对无雪被覆盖斑块, 冻融季节一定厚度的雪被覆盖可以促进凋落叶的分解, 而在生长季节, 始终无雪被覆盖的斑块失重率更高。然而, 由于凋落物质量差异, 不同雪被斑块对两个物种凋落物失重率的影响表现出不一致的规律, 尽管华西箭竹凋落物第一年分解表现出随冬季雪被厚度增加而增加的趋势, 但康定柳凋落物第一年失重率以SP4最高, 而SP3最低。相对于其他温度指标, 一定程度上代表冻结特征的负积温因子与冬季完全冻结期和融化期凋落物分解显著相关, 并进而显著影响整个冬季和全年凋落物分解特征。可以预测, 未来冬季变暖情境下冬季雪被厚度的减小、冻结程度的增加将显著影响高山森林灌层植物凋落物的分解, 但影响趋势随着物种的差异具有明显差异, 亟待持续深入的研究。本研究为深入认识气候变化情境下川西高山/亚高山森林以及相似高寒地区凋落叶的分解过程提供了重要的科学依据。

基金项目 国家自然科学基金(31170423、31000-213和31270498)、国家“十二五”科技支撑计划(2011BAC09B05)、四川省青年基金(2012JQ0008和2012JQ0059)和中国博士后科学基金特别资助项目(2012T50782)。

致谢 感谢四川农业大学生态林业研究所的谭波博士在野外采样和室内分析工作中给予的帮助。

参考文献

Aerts R, Callaghan TV, Dorrepaal E, van Logtestijn RSP, Cornelissen JHC (2012). Seasonal climate manipulations have only minor effects on litter decomposition rates and N

- dynamics but strong effects on litter P dynamics of sub-arctic bog species. *Oecologia*, 170, 809–819.
- Baptist F, Yoccoz NG, Choler P (2010). Direct and indirect control by snow cover over decomposition in alpine tundra along a snowmelt gradient. *Plant and Soil*, 328, 397–410.
- Berg B, McClaugherty C (2008). *Plant Litter: Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration*. 2nd edn. Springer, New York.
- Bokhorst S, Bjerke JW, Melillo J, Callaghan TV, Phoenix GK (2010). Impacts of extreme winter warming events on litter decomposition in a sub-Arctic heathland. *Soil Biology & Biochemistry*, 42, 611–617.
- Campebl JL, Mitchell MJ, Groffman PM, Christenson LM, Hardy JP (2005). Winter in northeastern North America: a critical period for ecological processes. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3, 314–322.
- Christenson LM, Mitchell MJ, Groffman PM, Loveit GM (2010). Winter climate change implications for decomposition in northeastern forests: comparisons of sugar maple litter with herbivore fecal inputs. *Global Change Biology*, 16, 2589–2601.
- Clein JS, Schimel JP (1995). Microbial activity of tundra and taiga soils at sub-zero temperatures. *Soil Biology & Biochemistry*, 27, 1231–1234.
- Colbeck SC (1983). Theory of metamorphism of dry snow. *Journal of Geophysical Research*, 88, 5475–5482.
- Couteaux MM, Bottner P, Berg B (1995). Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in Ecology & Evolution*, 10, 63–66.
- Deng RJ, Yang WQ, Feng RF, Hu JL, Qin JL, Xiong XJ (2009). Mass loss and element release of litter in the subalpine forest over one freeze-thaw season. *Acta Ecologica Sinica*, 29, 5730–5735. (in Chinese with English abstract) [邓仁菊, 杨万勤, 冯瑞芳, 胡建利, 秦嘉励, 熊雪晶 (2009). 季节性冻融期间亚高山森林凋落物的质量损失及元素释放. *生态学报*, 29, 5730–5735.]
- Edwards AC, Scalenghe R, Freppaz M (2007). Changes in the seasonal snow cover of alpine regions and its effect on soil processes: a review. *Quaternary International*, 162–163, 172–181.
- Freppaz M, Celi L, Marchelli M, Zanini E (2008). Snow removal and its influence on temperature and N dynamics in alpine soils (Vallée d'Aoste, northwest Italy). *Journal of Plant Nutrients and Soil Science*, 171, 672–680.
- Gavazov KS (2010). Dynamics of alpine plant litter decomposition in a changing climate. *Plant and Soil*, 337, 19–32.
- Groffman PM, Driscoll CT, Fahey TJ, Hardy JP, Fitzhugh RD, Tierney GL (2001). Effects of mild winter freezing on soil nitrogen and carbon dynamics in northern hardwood forest. *Biogeochemistry*, 56, 191–213.
- Hobbie SE, Chapin FS (1996). Winter regulation of tundra litter carbon and nitrogen dynamics. *Biogeochemistry*, 35, 327–338.
- Hu X, Wu N, Wu Y, Zuo WQ, Guo HX, Wang JN (2012). 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*, 23, 1226–1232. (in Chinese with English abstract) [胡霞, 吴宁, 吴彦, 左万庆, 郭海霞, 王金牛 (2012). 川西高原季节性雪被覆盖对窄叶鲜卑花凋落物分解和养分动态的影响. *应用生态学报*, 23, 1226–1232.]
- Keane RE (2008). Biophysical controls on surface fuel litterfall and decomposition in the northern Rocky Mountains, USA. *Canadian Journal of Forest Research*, 38, 1431–1445.
- Lemma B, Nilsson I, Kleja DB, Olsson M, Knicker H (2007). Decomposition and substrate quality of leaf litters and fine roots from three exotic plantations and a native forest in the southwestern highlands of Ethiopia. *Soil Biology & Biochemistry*, 39, 2317–2328.
- Liu L, Wu FZ, Yang WQ, Wang A, Tan B, Yu S (2010). Soil bacterial diversity in the subalpine/alpine forests of western Sichuan at the early stage of freeze-thaw season. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 5687–5694. (in Chinese with English abstract) [刘利, 吴福忠, 杨万勤, 王奥, 谭波, 余胜 (2010). 季节性冻结初期川西亚高山/高山森林土壤细菌多样性. *生态学报*, 30, 5687–5694.]
- Prescott CE (2010). Litter decomposition: what controls it and how can we alter it to sequester more carbon in forest soils? *Biogeochemistry*, 101, 133–149.
- Rief A, Knapp BA, Seeber J (2012). Palatability of selected alpine plant litters for the decomposer *Lumbricus rubellus* (Lumbricidae). *PLoS ONE*, 7, e45345.
- Saccone P, Morin S, Baptist F, Bonneville JM, Colace MP, Domine F, Faure M, Geremia R, Lochet J, Poly F, Lavorel S, Clement JC (2012). The effects of snowpack properties and plant strategies on litter decomposition during winter in subalpine meadows. *Plant and Soil*, 363, 1–2.
- Tan B, Wu FZ, Yang WQ, Liu L, Yu S (2010). Characteristics of soil animal community in the subalpine/alpine forests of western Sichuan during onset of freezing. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 93–99.
- Tan B, Wu FZ, Yang WQ, Yu S, Yang YL, Wang A (2011). Soil hydrolase characteristics in late soil-thawing period in subalpine/alpine forests of west Sichuan. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 22, 1162–1168. (in Chinese with English abstract) [谭波, 吴福忠, 杨万勤, 余胜, 杨玉莲, 王奥 (2011). 冻融末期川西亚高山/高山森林土壤水解酶活性特征. *应用生态学报*, 22, 1162–1168.]
- Taylor BR, Parkinson D (1988). Does repeated freezing and thawing accelerate decay of leaf litter? *Soil Biology & Biochemistry*, 20, 657–665.
- Taylor BR, Parkinson D, Parsons WFJ (1989). Nitrogen and

- lignin content as predictors of litter decay rates: a microcosm test. *Ecology*, 70, 97–104.
- Uchida M, Mo WD, Nakatsubo T, Tsuchiya Y, Horikoshi T, Koizumi H (2005). Microbial activity and litter decomposition under snow cover in a cool-temperate broad-leaved deciduous forest. *Agricultural Forest Meteorology*, 134, 102–109.
- Wu FZ, Yang WQ, Zhang J, Deng RJ (2010). Litter decomposition in two subalpine forests during the freeze-thaw season. *Acta Oecologica*, 36, 135–140.
- Xia L, Wu FZ, Yang WQ (2011). Contribution of soil fauna to mass loss of *Abies faxoniana* leaf litter during the freeze-thaw season. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 1127–1135. (in Chinese with English abstract) [夏磊, 吴福忠, 杨万勤 (2011). 季节性冻融期间土壤动物对岷江冷杉凋落叶质量损失的贡献. 植物生态学报, 35, 1127–1135.]
- Xu ZF, Yin HJ, Zhao CZ, Cao G, Wan ML, Liu Q (2009). A review of responses of litter decomposition in terrestrial ecosystems to global warming. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33, 1208–1219. (in Chinese with English abstract) [徐振锋, 尹华军, 赵春章, 曹刚, 万名利, 刘庆 (2009). 陆地生态系统凋落物分解对全球气候变暖的响应. 植物生态学报, 33, 1208–1219.]
- Yang WQ, Wang KY, Kellomäki S, Gong HD (2005). Litter dynamics of three subalpine forests in Western Sichuan. *Pedosphere*, 15, 653–659.
- Yang WQ, Wang KY, Kellomäki S, Zhang J (2006). Annual and monthly variations in litter macronutrients of three subalpine forests in western China. *Pedosphere*, 16, 788–798.
- Yang WQ, Feng RF, Zhang J, Wang KY (2007). Carbon stock and biochemical properties in the organic layer and mineral soil under three subalpine forests in Western China. *Acta Ecologica Sinica*, 27, 4157–4165. (in Chinese with English abstract) [杨万勤, 冯瑞芳, 张健, 王开运 (2007). 中国西部3个亚高山森林土壤有机层和矿质层碳储量和生化特性. 生态学报, 27, 4157–4165.]
- Yang YL, Wu FZ, He ZH, Xu ZF, Liu Y, Yang WQ, Tan B (2012). Effect of snow pack removal on soil microbial biomass carbon and nitrogen and the number of soil culturable microorganisms during wintertime in alpine *Abies faxoniana* forest of western Sichuan, Southwest China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 23, 1809–1816. (in Chinese with English abstract) [杨玉莲, 吴福忠, 何振华, 徐振锋, 刘洋, 杨万勤, 谭波 (2012). 雪被去除对川西高山冷杉林冬季土壤微生物生物量碳氮和可培养微生物数量的影响. 应用生态学报, 23, 1809–1816.]
- Zhu JX, He XH, Wu FZ, Yang WQ, Tan B (2012). Decomposition of *Abies faxoniana* litter varies with freeze-thaw stages and altitudes in subalpine/alpine forests of southwest China. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 27, 586–596.

责任编辑: 黄建辉 责任编辑: 王 葳