

# 中国森林生态系统凋落叶分解速率的分布特征及其控制因子

唐仕姗<sup>1</sup> 杨万勤<sup>1</sup> 殷睿<sup>1</sup> 熊莉<sup>1</sup> 王海鹏<sup>2</sup> 王滨<sup>1</sup> 张艳<sup>1</sup> 彭艳君<sup>1</sup>  
陈青松<sup>3</sup> 徐振锋<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>四川农业大学生态林业研究所, 四川林业生态工程重点实验室, 成都 611130; <sup>2</sup>四川农业大学水稻研究所, 成都 611130, <sup>3</sup>四川农业大学土壤环境重点实验室, 成都 611130

**摘要** 凋落物分解是森林生态系统碳循环的重要组成部分。建立中国森林凋落叶分解速率数据库, 分析凋落叶分解速率与其主要影响因素之间的关系, 对精确地预测中国森林生态系统碳收支具有重要意义。该研究通过收集已报道的中国森林凋落叶分解常数( $k$ )及其相关变量, 分析探讨地理因素(纬度、经度和海拔)、气候因素(年平均气温和年降水量)、凋落叶质量(氮、磷、钾、木质素、木质素:氮和碳氮比)和叶特性(常绿与落叶、阔叶与针叶)对中国森林凋落叶分解速率的影响。结果表明, 在国家尺度上,  $k$ 随年平均气温、年降水量、氮、磷和钾的增加而增加, 随纬度、经度、海拔、碳氮比、木质素和木质素:氮的增大而减小, 叶特性对 $k$ 的影响不显著。气候与地理因素(年平均气温、年降水量和纬度)能解释 $k$ 值变异的34.1%, 凋落叶质量(氮、磷、钾、木质素和木质素:氮)能解释 $k$ 值变异的21.7%, 它们能共同解释 $k$ 值变异的74.4%。了解森林凋落叶分解速率在国家尺度上的格局和主控因素可为中国森林生态系统碳循环相关模型提供基础参数。

**关键词** 气候因素, 分解速率, 叶凋落物, 凋落叶质量, 地理因素

## Spatial characteristics in decomposition rate of foliar litter and controlling factors in Chinese forest ecosystems

TANG Shi-Shan<sup>1</sup>, YANG Wan-Qin<sup>1</sup>, YIN Rui<sup>1</sup>, XIONG Li<sup>1</sup>, WANG Hai-Peng<sup>2</sup>, Wang Bin<sup>1</sup>, ZHANG Yan<sup>1</sup>, PENG Yan-Jun<sup>1</sup>, CHEN Qing-Song<sup>3</sup>, and XU Zhen-Feng<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>Key Laboratory of Ecological Forestry Engineering in Sichuan, Institute of Ecology & Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China; <sup>2</sup>Rice Institute, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China; and <sup>3</sup>Key Laboratory of Soil Environment Protection, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

### Abstract

**Aims** We aim to construct a national database for decomposition rate of forest foliar litter and to investigate the effects of controlling factors concerning geography (i.e. latitude, longitude, and altitude), climate (i.e. mean annual temperature and mean annual precipitation), and litter quality (i.e. the concentrations of N, P, K, and lignin, C:N ratio, and lignin:N ratio) on litter decomposition.

**Methods** We compiled a large dataset on decomposition constant (i.e.  $k$  value, which indicates the rate of litter decomposition) for foliar litter in Chinese forest ecosystems covering 74 study sites, and conducted simple and multiple regression analyses to explore the relationships of the  $k$  value with the controlling factors at the national scale.

**Important findings** The  $k$  value showed a tendency to decrease with latitude, longitude, altitude, lignin content, C:N, and lignin:N of litter, and to increase with mean annual temperature, mean annual precipitation, and litter nutrient concentrations (N, P and K) at the national scale. Single factors such as climate, litter quality, and geographic variable only explained 0.1%–30.3% of the variation in the rate of litter decomposition. However, a combination of climatic factors (mean annual temperature and mean annual precipitation) and latitude accounted for 34.1% of the variation in the rate of litter decomposition. Similarly, a combination of N, K, lignin, and lignin:N accounted for 21.7% of the variation in the rate of litter decomposition. Altitude, mean annual temperature, mean annual precipitation, N, K, and lignin:N collectively accounted for 74.4% of the variation in the rate of litter decomposition. Our results suggest that climate is the most important regulator of litter decomposition at the

national scale and that the effects of litter quality is relatively small compared to climate.

**Key words** climatic factor, decomposition rate, foliar litter, foliar litter quality, geographic factor

凋落物又称枯落物或有机碎屑,是指在生态系统内由地上植物组分产生并归还到地表面,作为分解者的物质和能量来源,借以维持生态系统功能的所有有机质的总称(王凤友, 1989; 郭伟等, 2009)。一般而言,凋落叶占凋落物总量的49.6%–100% (吴承祯等, 2000)。凋落物分解是陆地生态系统物质循环和能量流动的重要环节,也是维持生态系统功能的主要过程之一(Swift *et al.*, 1979; Berg & McLaugherty, 1989; Sun *et al.*, 2004; 张浩和庄雪影, 2008)。森林生态系统是陆地生态系统的主体,森林凋落物分解是全球碳收支的一个重要组成部分(李荣华等, 2011)。因此,森林凋落物分解速率的高低显著影响生态系统碳循环乃至全球碳平衡(李荣华等, 2011)。凋落物的分解过程包括物理分解和生物化学分解过程(Wang *et al.*, 2003),一般在淋溶、粉碎和代谢作用的综合作用下共同完成(郭忠玲等, 2006)。因而,凡是影响凋落物分解者活性及物理化学过程的因素均可能影响凋落物分解速率。

一般情况下,有关凋落物分解的研究主要是以凋落叶为对象进行研究。凋落叶分解常数( $k$ )能直观地表达凋落叶分解速率, $k$ 值的大小与很多因素密切相关。影响凋落叶分解速率的主要因素包括气候因素、地理因素、质量因素、生物因素和土壤因素等,这些因素通过直接或间接的方式影响凋落叶分解速率(Berg *et al.*, 2006)。一些研究表明,大尺度凋落物分解速率随纬度、木质素含量的增加而降低,随温度、降水量和养分浓度的增加而增高(Aerts, 1997; Gholz *et al.*, 2000; Zhang *et al.*, 2008),且气候因素是主要影响因素,而质量因素仅仅适合于特定的气候区域(Aerts, 1997)。这主要是因为影响凋落物分解的主控因子在时空上的异质性和复杂性,以及微气候、凋落物质量和植被群落结构和物种组成的综合作用,使得影响凋落物分解的因素变得更加复杂(徐振锋等, 2009)。

我国拥有众多森林类型,横跨多个气候带,森林凋落物分解是全球凋落物分解研究的重要一环(宋新章等, 2009)。20世纪80年代至今,国内科研工作者已对我国主要森林生态系统凋落物分解进行了大量的研究,但已有的研究主要集中在生态系统水

平上,而小尺度凋落物分解试验很难外推到大尺度凋落物分解状况。虽然已有一些研究者对大尺度范围凋落物分解进行了实验(Zhou *et al.*, 2008; 宋新章等, 2009),但是,目前国内仍缺乏国家尺度上森林凋落物分解速率与其主要影响因子之间关系的综合分析。

鉴于此,本研究通过收集已报道的我国森林凋落叶分解常数 $k$ 及其相关变量,综合分析了我国国家尺度下各主要因素对我国森林凋落叶分解速率的影响,旨在加深我们对凋落物分解与其影响因素之间关系的理解,为补充完善我国国家尺度上凋落物分解及其相关研究提供一定的理论基础。

## 1 材料和方法

### 1.1 数据收集

本文收集了1993–2013年国内外已发表的我国森林单一物种凋落叶的 $k$ 及其相关变量。共收集相关文献83篇。研究地点74个,集中在我国东北、华中、华东、华南和西南,囊括了我国主要森林类型和气候带。在收集数据过程中,为确保不同研究数据的可比性,所选数据需同时满足3个条件:第一,数据必须来自野外原位分解试验(排除实验室培养试验);第二,分解试验培养时间在一年以上;第三,分解试验采用凋落袋分解法(凋落袋上面网孔直径0.5–3.0 mm,凋落袋下面网孔直径0.003–2.000 mm)。个别文献中并未直接报道 $k$ 值,仅给出凋落物分解50%或95%所用的时间、分解失重率或分解残留率等数据,我们根据这些相关数据,采用指数衰减模型计算 $k$ 值。指数衰减模型:  $x_t/x_0 = e^{-kt}$ ,  $x_0$ 代表凋落物的初始质量,  $x_t$ 代表某段时间凋落物的质量,  $t$ 是凋落物的分解时间,  $k$ 是凋落物分解常数(Olson, 1963)。

为分析凋落物分解速率与其影响因素间的关系,本研究还同时收集了各研究野外试验样地的相关参数:地理因素,如纬度(latitude,  $LAT$ )、经度(longitude,  $LONG$ )和海拔(altitude,  $ALT$ ),气候因素,如年平均气温(mean annual temperature,  $MAT$ )和年降水量(mean annual precipitation,  $MAP$ ),凋落叶质量,如初始氮(N)、磷(P)、钾(K)、木质素(lignin)等,叶特性,如叶习性(落叶或常绿)和叶形态(针叶和

阔叶)。

## 1.2 数据分析

为了检验我国森林凋落叶分解速率与相关变量之间的关系,本研究采用一元线性回归和多元线性回归分析,一元回归主要用来分析 $k$ 与单变量之间的关系,多元线性回归分析多个变量对 $k$ 的综合影响。所有数据处理均采用SPSS 17.0软件完成。

## 2 结果和分析

### 2.1 凋落物分解常数( $k$ )与决定系数( $R^2$ )的分布频率

本研究涉及331个 $k$ 值。我国森林凋落物分解常数 $k$ 值的变化范围是0.13–1.80  $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$ ,平均值为0.574  $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$ ,大多数(94.0%)集中在0.2–1.2  $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$ (图1A);在0.2–0.4  $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$ 范围内, $k$ 值相对频率最大,大于0.4  $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$ 以后,依次递减。本研究所收集的大多数报道中,凋落物分解过程能很好地用一级指数衰减模型拟合 $k$ 值。指数衰减方程的 $R^2$ 在0.709–0.994变动,平均值为0.926,而89.3%的 $R^2$ 聚集在0.850–0.994之间(图1B)。

### 2.2 环境因子对 $k$ 的影响

#### 2.2.1 地理因子对 $k$ 的影响

凋落物分解速率随纬度、经度、海拔的增加而下降(图2A, 2C, 2D)。 $k$ 与 $LAT$ 的拟合方程为 $k = -0.019LAT + 1.187$  ( $p < 0.001$ , 图2A),且 $LAT$ 能单独解释 $k$ 值变异的25.8% (表1)。 $k$ 值在纬度上的分布范围是 $18.67^\circ$ – $52.35^\circ$  N,包括了我国主要森林生态系统。 $k$ 值与 $LONG$ 呈极显著负相关关系( $p < 0.01$ , 图2C),在经度上的分布范围是 $101.02^\circ$ – $129.08^\circ$  E, $LONG$ 只能解释 $k$ 值变异的2.8% (表1)。 $k$ 值与 $ALT$ 亦呈极显著负相关关系( $p < 0.001$ , 图2D),且 $ALT$ 单独能解释 $k$ 值变异的6.5% (表1)。已有的研究试验样地海拔在12.5–3 582.0 m,而绝大多数试验地的海拔小于1 000 m。按气候带来划分, $k$ 值的大小依次为热带>亚热带>温带(图2B),其平均值分别为1.01、0.63和0.38。热带与亚热带差异不显著,而热带和亚热带 $k$ 平均值分别比温带高62.4%和38.0%。

#### 2.2.2 气候因素对 $k$ 的影响

凋落物分解速率随 $MAT$ 和 $MAP$ 的升高而升高(图3A, 3B)。 $k$ 与 $MAT$ 的拟合方程为 $k = 0.023 MAT + 0.288$ ,  $R^2 = 0.303$  ( $p < 0.001$ , 图3A),且 $MAT$ 能解释 $k$ 值变异的30.3% (表1)。 $MAT$ 的最低值与最高值分别

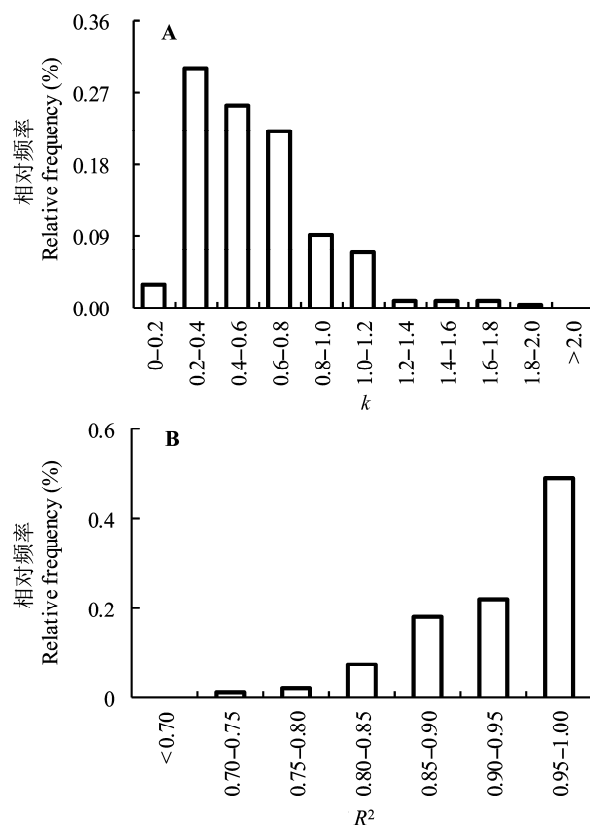
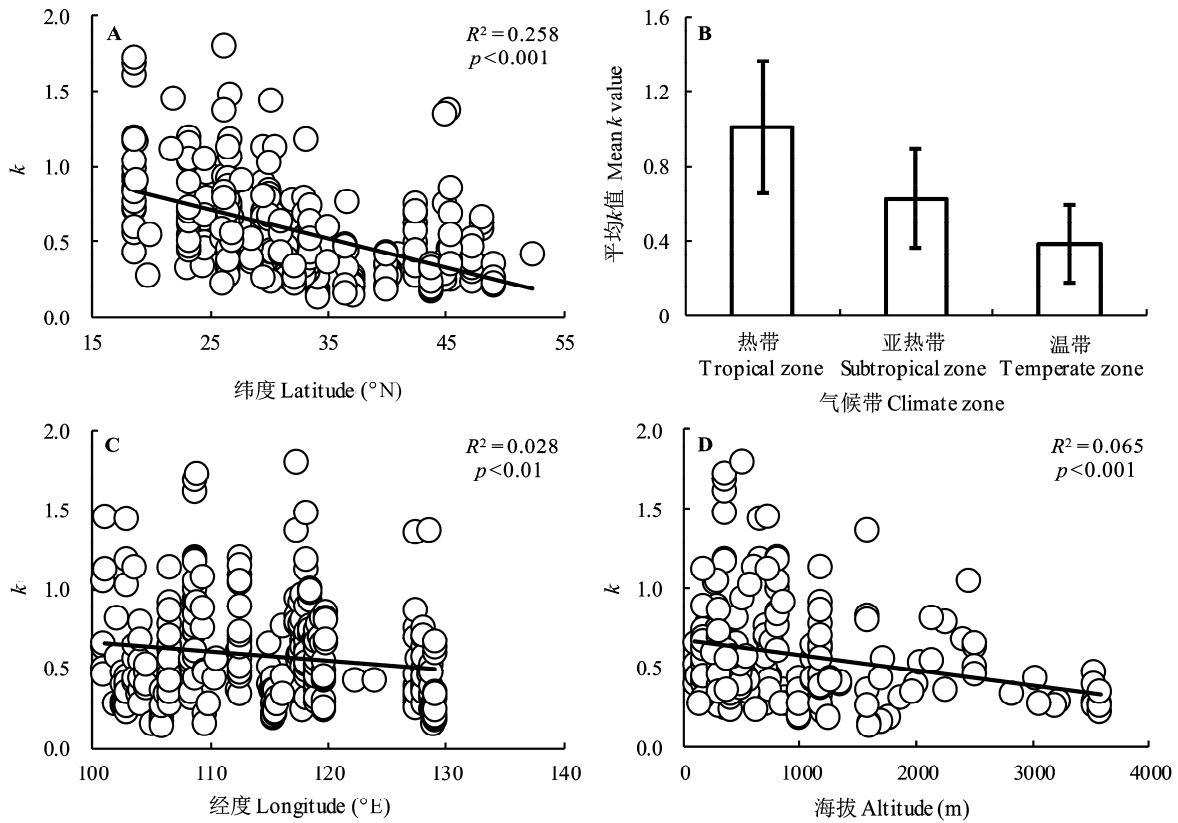


图1 凋落物分解常数( $k$ )与决定系数( $R^2$ )的相对频率分布。  
Fig. 1 Relative frequency distribution of litter decomposition constant ( $k$ ) and coefficient of determination ( $R^2$ ).

是 $-5.4^\circ\text{C}$ 和 $23.8^\circ\text{C}$ ,本研究收集的 $k$ 值主要集中在 $MAT$   $15$ – $20^\circ\text{C}$ ,占整个气温范围 $k$ 值的51.1%,而低于 $0^\circ\text{C}$ 的试验样点仅占7.1%。 $k$ 值与 $MAP$ 呈极显著正相关关系( $p < 0.001$ , 图3B), $MAP$ 的最小值和最大值分别是475.0 mm和2 883.7 mm, $MAP$ 主要集中在500–2 000 mm,而大于2 000 mm的试验样点占整个降水量 $k$ 值范围的7.4%。 $MAP$ 能解释 $k$ 值变异的26%, $MAT$ 和 $MAP$ 同时能解释 $k$ 值变异的34.1% (表1)。

### 2.3 凋落物质量对 $k$ 的影响

凋落物分解速率随凋落物初始养分N、P和K浓度的增加而增加(图4A–4C),而随初始木质素浓度、C:N和木质素:N的增大而减小(图4D–4F)。 $k$ 值与N浓度呈显著正相关关系( $p < 0.05$ ; 图4A)。初始N浓度为 $3.9$ – $22.3 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ,而大多数植物种凋落叶的N浓度主要集中在 $7$ – $12 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。 $k$ 值与初始P浓度关系不显著( $p > 0.05$ ; 图4B),初始P浓度为 $0.1$ – $2.7 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ,而P浓度主要分布在小于 $1 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 的范围内。 $k$ 值与初始K浓度呈极显著正相关关系( $p < 0.01$ ; 图4C),K浓度范围为 $0.5$ – $8.7 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。木质素和木质素:N与 $k$ 值呈极



**图2** 凋落物分解常数( $k$ )与地理因素之间的关系。**A**, 纬度。**B**, 气候带(热带, 亚热带, 温带)。**C**, 经度。**D**, 海拔。  
**Fig. 2** Relationships between litter decomposition constant ( $k$ ) and geographical factors. **A**, Latitude. **B**, Climate zone (tropical zone, subtropical zone, and temperate zone). **C**, Longitude. **D**, Altitude.

**表1** 凋落物分解速率与地理、气候因素及凋落物质量之间的回归分析

**Table 1** Regressions of litter decomposition with geographic factors, climatic factors, and litter quality

变量 Variable	回归分析 Regression analysis	$n$	$R^2$
气候或地理因素	$k = 0.288 + 0.023MAT$	311	0.303**
Climatic or geographic factor	$k = 0.501 + 0.018MAT - 0.005LAT$	311	0.306**
	$k = 0.204 + 0.016MAT + 0.0001MAP$	311	0.341**
	$k = 0.240 - 0.0008LAT + 0.015MAT + 0.0001MAP$	311	0.341**
质量因素 Quality factor	$k = 0.387 + 0.013N$	159	0.038*
	$k = 0.405 + 0.034K$	119	0.090**
	$k = 0.109 + 0.021N + 0.028K + 0.002LIGN/N$	76	0.192**
	$k = -0.090 + 0.037N + 0.031K + 0.012 LIGN/N - 0.0009LIGN$	76	0.217**
综合因素 Comprehensive factor	$k = 0.446 + 0.023MAT - 0.007LIGN/N$	76	0.560**
	$k = 1.283 - 0.002MAT - 0.018LAT - 0.007LIGN/N$	76	0.627**
	$k = 0.056 + 0.001MAT + 0.0002MAP - 0.003LAT + 0.010N + 0.032K$	76	0.733**
	$k = 0.300 + 0.001MAT + 0.0002MAP - 0.003LAT + 0.001N + 0.027K - 0.004LIGN/N$	76	0.744**

$k$ , 凋落物分解常数;  $n$ , 每一个回归分析中的样本数量;  $R^2$ , 回归线的决定系数;  $MAT$ , 年平均气温;  $MAP$ , 年降水量;  $LAT$ , 纬度;  $N$ , 氮;  $K$ , 钾;  $LIGN$ , 木质素;  $LIGN/N$ , 木质素比氮(lignin:N)。\*\*,  $\alpha = 0.01$ 水平显著; \*,  $\alpha = 0.05$ 水平显著。

$k$ , litter decomposition constant;  $n$ , number of data points included in each of the regression analyses.  $R^2$ , coefficient of determination for the regression line.  $MAT$ , mean annual temperature.  $MAP$ , mean annual precipitation.  $LAT$ , Latitude;  $N$ , nitrogen.  $K$ , potassium.  $LIGN$ , Lignin.  $LIGN/N$ , Lignin to nitrogen ratio (lignin:N). \*\*, significant at  $\alpha = 0.01$  level, \*, significant at  $\alpha = 0.05$  level.

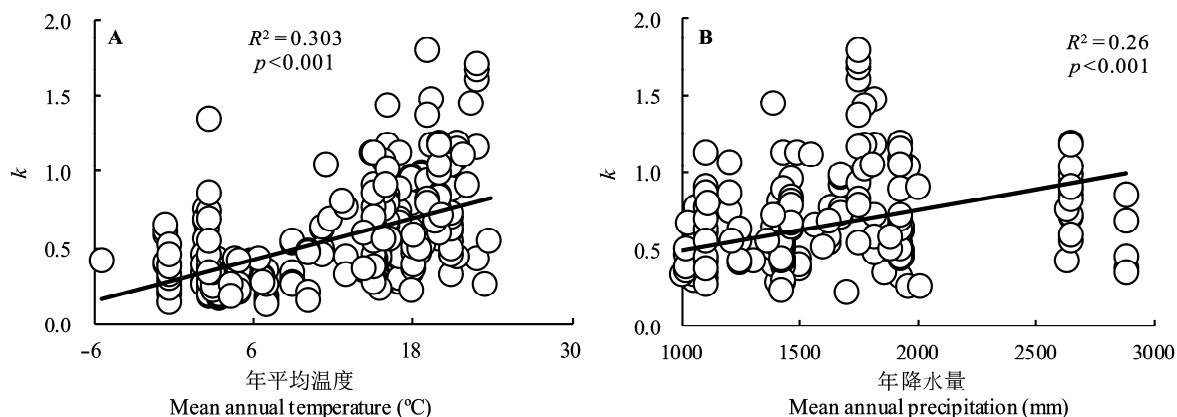


图3 凋落物分解常数( $k$ )与气候因素之间的关系。A, 年平均气温。B, 年降水量。  
Fig. 3 Relationships between litter decomposition constant ( $k$ ) and climatic factors. A, Mean annual temperature. B, Mean annual precipitation.

显著负相关关系( $p < 0.001$ ; 图4D, 4F), 而与C:N的相关关系不显著( $p > 0.05$ ; 图4E)。木质素的初始浓度范围为43.3–447.2  $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ , 木质素:N范围为4.3–51.2  $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ , 凋落物初始N浓度能解释 $k$ 值变异的3.8%, 初始K浓度能解释 $k$ 值变异的9%, 木质素:N能解释 $k$ 值变异的16.4%, N、K和木质素:N共同解释 $k$ 值变异的19.2% (表1)。

#### 2.4 叶性状对 $k$ 的影响

叶性状对 $k$ 值有一定的影响(图5A, 5B)。按树种组成来划分, 阔叶树种凋落叶的 $k$ 值大于针叶树种(图5A), 阔叶树种和针叶树种 $k$ 值的平均值分别为0.63和0.48, 且阔叶树种是针叶树种的1.32倍。按叶习性来划分, 常绿树种与落叶树种 $k$ 值的平均值差异不明显( $p > 0.05$ , 图5C), 其值分别为0.62和0.45。本研究收集的阔叶树种的数量大于针叶树种的数量, 它们分别占总数量的62.5%和37.5%; 常绿树种的数量大于落叶树种的数量, 常绿树种和落叶树种的数量分别占总数量的68.2%和31.8% (数据未给出)。

### 3 讨论

#### 3.1 我国森林 $k$ 与 $R^2$ 的分布情况

本研究收集的凋落物的分解速率数据(用凋落物分解常数 $k$ 值代表凋落物的分解速率)均采用指数衰减模型求得。 $R^2$ 决定凋落物分解率和时间的拟合度。由图1A可以看出, 我国的 $k$ 值变化范围是0.13–1.80  $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$ 。国内相关研究统计数据均与此范围相差不大, 如宋新章等(2009)研究我国亚热带8

个代表性树种凋落叶沿我国东部气候带(从南到北横跨5个气候带)分解特征发现, 8个亚热带树种 $k$ 集中在0.18–1.19  $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$ 。郭忠玲等(2006)对我国主要气候带森林类型分解常数进行统计分析, 结果 $k$ 值的变化范围为0.10–2.17  $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$ , 这与Zhang等(2008)的全球陆地生态系统的分解常数统计数据有较大的差异, 全球陆地生态系统 $k$ 值为0.006–4.993  $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$ , 这主要是因为我国森林生态系统仅仅是全球陆地生态系统的一部分, 另外, Zhang等(2008)的分析包括了地下(植物根系)凋落物分解速率。由于我们国家地域广阔, 地理地貌特征丰富和自然气候条件复杂, 环境因子空间异质性和复杂性高; 加之, 我国森林资源丰富, 森林类型多样(针叶林、针阔混交林、落叶阔叶林、常绿阔叶林、季雨林和雨林), 森林凋落物分解速率在空间上变异性大。但是, 我国森林凋落物分解速率随气候带的不同而呈规律性的变化, 即分解速率从大到小依次为热带>亚热带>温带(图2B), 这与Guo等(2006)和宋新章等(2009)的研究结果一致; 另外, 根据我国森林生态系统在全球气候带的分布情况来看, 亚热带地区分布的森林类型最多, 研究地点也相对集中。由图2B可知,  $R^2$ 的变化范围是0.709–0.994, 平均值为0.926。通过指数衰减模型得出的 $R^2$ 越接近1, 说明应用该模型对凋落物质量损失过程拟合越好, 个别 $R^2$ 偏小, 如刘强等(2005)在跨气候带的大尺度下进行森林凋落物交互分解实验中, 青皮(*Vatica mangachapoi*)在尖峰岭分解得出的 $R^2$ 仅为0.709, 其原因可能是不同凋落物质量存在较大的差异, 各影响因子对其质量

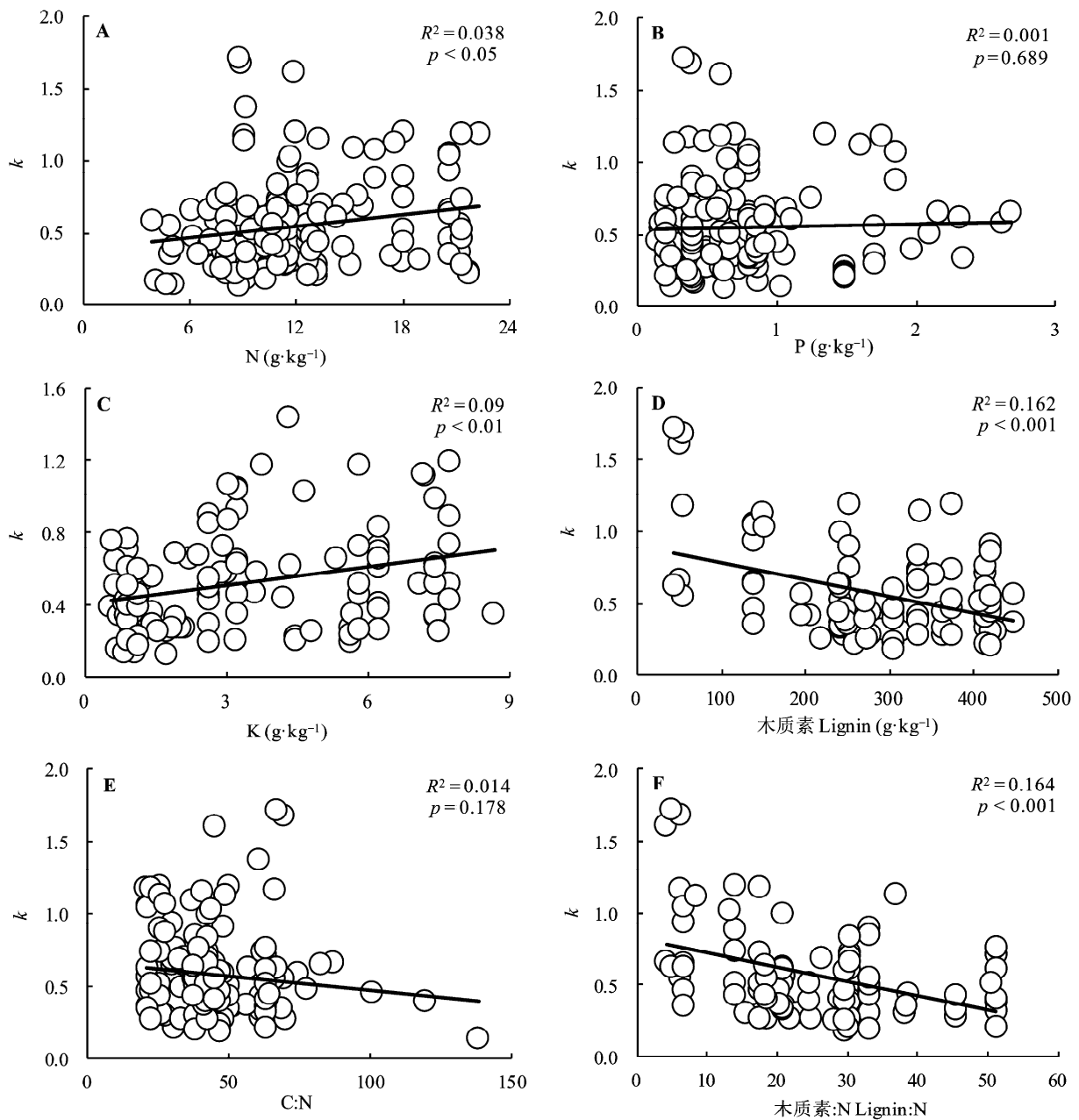


图4 凋落物分解常数( $k$ )与初始质量之间的关系。A, 初始氮含量。B, 初始磷含量。C, 初始钾含量。D, 初始木质素含量。E, 初始C:N。F, 初始木质素:N。

Fig. 4 Relationships between litter decomposition constant ( $k$ ) and initial litter quality. A, Initial N content. B, Initial P content. C, Initial K content. D, Initial lignin content. E, Initial C:N. F, Initial lignin:N.

损失的作用强度不同, 进而影响了分解速率。

### 3.2 环境因素对我国森林凋落叶分解速率的影响

大量研究表明, 在大尺度上, 主要有气候、凋落物质量和分解者影响凋落物分解速率, 它们的作用大小依次为: 气候>凋落物质量>土壤生物群落 (Aerts, 1997)。因此, 在国家尺度上地理因素和气候因素显得尤为重要。在大尺度上温度和水分因子是

控制凋落物分解速率的两个最重要的环境因子(彭少麟和刘强, 2002)。本研究中, 凋落物分解速率与  $MAT$ 和 $MAP$ 呈极显著正相关关系,  $MAT$ 能解释我国森林 $k$ 值变异的30.3%,  $MAP$ 能解释26% ( $p < 0.001$ , 图2A, 2B)。已有的研究也表明, 在其他因子不变的情况下, 凋落物分解速率往往随气温的升高而增加 (Aerts, 2006; 徐振锋等, 2009)。黄锦学等(2010)采

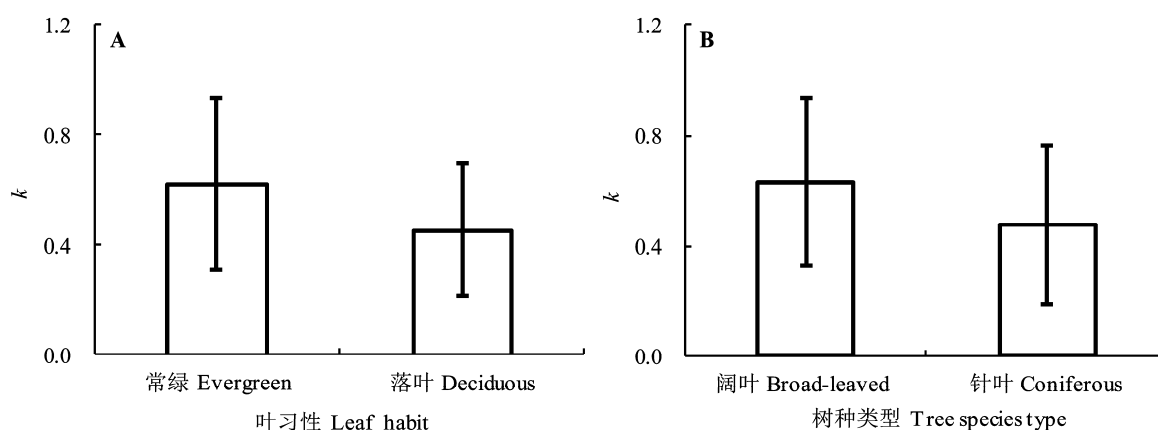


图5 凋落物分解常数( $k$ )与叶性质之间的关系(平均值 $\pm$ 标准偏差)。A, 叶习性(常绿, 落叶)。B, 树种类型(阔叶, 针叶)。  
**Fig. 5** Relationships between litter decomposition constant ( $k$ ) and leaf characters (mean  $\pm$  SD). A, Leaf habit (evergreen and deciduous). B, Tree species type (broad-leaved and coniferous).

用模型估算, 假如气温升高10 °C, 则我国凋落物分解速率增加1.768倍。Singh等(1999)也证明了温度对凋落物分解有明显作用。温度升高对凋落物分解的影响可分为直接影响和间接影响(Aerts, 2006; 徐振锋等, 2009)。水分同样也是凋落物分解的主导因素, 尤其是在干旱和半干旱地区, 水是凋落物分解的限制因子(Couteaux *et al.*, 1995), 即使是在水分充足的地区, 季节性缺水也会影响凋落物的分解(Zhang *et al.*, 2008)。中国长期分解实验(LTIDE-China) 3年的研究结果也表明气候是控制凋落物分解的主要因子,  $MAT$ 是主导因子( $R^2 = 0.57$ ), 而 $MAP$ 次之( $R^2 = 0.26$ ) (Zhou *et al.*, 2008; Cusack *et al.*, 2009)。Berg等(1993)利用纬度自然梯度, 在39个站点研究了欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)凋落叶的分解动态, 线性回归分析结果表明,  $MAT$ 只能解释凋落物分解质量损失差异的18%, 而 $MAP$ 能解释30%。 $MAT$ 和 $MAP$ 对凋落物分解的影响存在一定的差异, 这主要是因为小气候因子、温度和降水的季节变化、土壤生物群落结构和物种组成可能造成很大变异; 另外, 不同研究区域的气候差异以及收集数据的标准不同都可能影响分析结果差异。但总体上仍能看出, 无论在哪个气候区域,  $MAT$ 和 $MAP$ 都是调控凋落物分解速率 $k$ 的主要因子。

除气候因素外, 地理因素可以通过改变环境因子分布多寡而间接地影响凋落物分解速率。本研究统计的地理因素主要有 $LAT$ 、 $LONG$ 和 $ALT$ 。 $LAT$ 、 $LONG$ 和 $ALT$ 与凋落物分解速率呈极显著负相关关

系,  $LAT$ 能解释 $k$ 值变异的25.8%,  $ALT$ 能解释 $k$ 值变异的6.5% ( $p < 0.001$ , 图2A, 2C),  $LONG$ 能解释 $k$ 值变异的2.8% ( $p < 0.01$ , 图2B)。由于我国森林生态系统分布在几个连续的气候带内, 随着 $LAT$ 的升高, 温度逐渐降低, 从而对凋落物的分解产生重要的影响。 $LAT$ 对凋落物的影响主要是通过温度、降水量、凋落物质量等的变化间接地影响凋落物的分解, 而温度起主要作用。 $ALT$ 与 $LAT$ 具有相似的影响效应, 即随着 $ALT$ 的降低, 气温升高, 凋落物的分解速率呈指数增加(Vitousek, 1994)。我国不同林区凋落物量的研究也得出类似的结论, 即我国森林凋落物量与海拔呈极显著负相关关系(凌华等, 2009)。 $ALT$ 对凋落物分解的影响主要是与水热条件差异和土壤肥力等因素有关(王意锟等, 2012)。在本研究中,  $LONG$ 与凋落物分解呈极显著负相关关系, 这与黄锦学等(2010)的分析结论不一致, 这可能是因为数据收集范围、地理、基质质量和气候等多因素综合作用造成的。例如, 在经度较大的地区研究针叶凋落物相对多; 在经度较小的华西雨屏区研究阔叶物种比较多, 且该地区雨量大(1 500–2 000 m), 凋落物分解速率显著高于其他地区。另外, 从我国森林生态系统的分布情况来看, 从华南到东北生态系统呈现有规律的更替, 依次为热带雨林、亚热带常绿阔叶林和温带针阔混交林。我国对凋落物分解的研究也主要集中于森林植被丰富的地区, 而西部地区因常年干旱, 森林植被稀少, 相关研究也不足, 导致经度对 $k$ 值解释很小(2.8%)。

### 3.3 凋落叶质量对我国森林凋落叶分解速率的影响

除环境变量外,凋落物质量即自身的分解特性也是影响其分解速率的一个重要因素(Köchy & Wilson, 1997)。已有研究表明,在大尺度范围上,气候是影响凋落物分解的主要因素,凋落物质量只是在小的尺度上影响凋落物分解(Aerts, 1997);而Gholz等(2000)认为气候因子与凋落物质量共同作用于凋落物的分解;Zhang等(2008)对110个凋落物分解实验结果进行归纳总结后发现,主要质量因素能解释 $k$ 值变异的70.2%,而主要气候因素和质量因素联合分析能解释 $k$ 值变异的87.54%,而本研究中,主要质量因素能解释 $k$ 值变异的21.7%,气候、地理和质量因素联合能解释 $k$ 值变异的74.4%。因此,凋落物质量在区域尺度上仍是调控凋落物分解的重要因子。

通过以上结果得出,凋落物分解速率与初始N浓度呈显著正相关关系,初始N浓度能解释我国森林 $k$ 值变异的3.8% ( $p < 0.05$ , 图4A);而初始P浓度与分解速率的关系不显著,仅仅能解释 $k$ 值变异的0.1%,但随P浓度的增加而呈增加的趋势,这与众多研究结论相似。一般情况下,在凋落物分解初期,高浓度N和P有利于凋落物分解,这是因为N和P是微生物生长繁殖必不可少的营养元素,N和P浓度越高,微生物的代谢活性越强,繁殖越快,凋落物的分解速率也随之加快(Polyakova & Billor, 2007; 王意锟等, 2012)。而有些研究者认为,凋落物中的N浓度能显著地影响凋落物分解速率(Fog, 1988; Taylor *et al.*, 1989; Kemp *et al.*, 1994), P浓度在P限制的地区也会影响凋落物的分解(Moretto *et al.*, 2001; Liu *et al.*, 2006)。本研究中,由于大多数研究集中在亚热带地区,因此P浓度可能不是影响凋落物分解的限制因子;但随着全球气候的变化,N沉降增加,很多生态系统中N已不再是制约因素,而P可能会成为重要的限制因素(Vitousek, 2004)。

凋落物分解速率与木质素浓度、木质素:N呈极显著负相关关系( $p < 0.001$ ),而与C:N关系不显著( $p > 0.05$ ),木质素能解释 $k$ 值变异的16.2%,木质素:N能解释 $k$ 值变异的16.4%,而C:N仅能解释 $k$ 值变异的1.4%。木质素是凋落物中难分解物质的主要成分,其结构的复杂性控制了凋落物分解的速率(van Cleve, 1974)。早期的研究者认为,N和木质素结合能预测长期的凋落物分解过程,在分解前期主要是由

N制约凋落物分解速率,后期则由木质素含量或木质素:N制约分解速率(Tripathi & Singh, 1992; Berg & Matzner, 1997; Cusack *et al.*, 2009)。木质素:N通常被认为是影响凋落物分解的常用指标(Taylor *et al.*, 1989; Prescott, 2005)。研究表明,分解速率快的凋落物往往具有低木质素:N,而分解慢的凋落物则相反(Cusack *et al.*, 2009)。本研究中,C:N对凋落物分解速率影响不显著,这与Zhang等(2008)和黄锦学等(2010)的研究结果相似,其原因可能是在大尺度范围内单个质量因素对凋落物分解不明显,或者是存在其他因素更显著地影响凋落物分解。

凋落物分解速率与K浓度呈极显著的正相关关系,且能解释 $k$ 值变异的9% ( $p < 0.01$ , 表1)。K与凋落物质量的其他因素共同作用于凋落物的分解。除此之外,本研究还对初始Ca和Mg浓度进行了收集,因数据有限,不能代表全国范围内影响凋落物分解的因素。然而,相关文献中提到,初始Ca和Mg元素浓度越高凋落物分解速率越快(张浩和庄雪影, 2008); de Angelis等(2000)也认为K和Mg等浓度与分解速率成正相关关系,但随分解阶段的不同而变化。以上说明凋落物的养分含量可能对凋落物分解有一定的影响,但目前我国研究者对K、Ca和Mg浓度与凋落物分解之间的关系研究较少,仅仅停留在对养分的释放研究方面,今后应加强这方面的研究。

### 3.4 叶特性对我国森林凋落叶分解速率的影响

在全国尺度上,叶习性对凋落物分解速率没有显著影响( $p > 0.05$ , 图5B),但常绿树种的凋落叶分解速率稍大于落叶树种。这与有些结论不一致,如黄锦学等(2010)认为,在温带地区落叶树种凋落叶分解速率比阔叶树种要高,这主要是因为常绿树种叶片需要越冬,叶片中的木质素、丹宁等难分解物质含量会增加,导致其分解速率慢于落叶树种;而在亚热带地区,冬季没有明显的低温,不需要增加越冬策略,因而常绿树种和落叶树种的叶分解速率没有明显差异。本研究中收集的数据大多数来自亚热带地区,常绿树种的凋落叶营养成分可能比落叶树种高,因此分解较快,但差异不显著。树种组成对凋落叶分解速率有一定的影响,且阔叶树种的平均 $k$ 值是针叶树种平均 $k$ 值的1.67倍(图5A)。一般而言,针叶林的C:N、木质素:N以及萜类物质和酚类物质含量较高,不利于土壤生物群落的生长和繁衍,因



而其分解速率较阔叶林慢(Dai *et al.*, 2001)。游巍斌等(2010)也得出相似的结论, 如马尾松(*Pinus massoniana*)、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)和水杉(*Metasequoia glyptostroboides*)等针叶树种的叶片多为厚革质, 角质层发达, 含有较多木质素、纤维素、单宁等物质, 阻碍了微生物对物质的分解, 也不利于淋溶作用和土壤动物的机械破坏, 而阔叶树种凋落物的木质素、纤维素含量相对较低, 且阔叶树凋落物的比表面积更大, 有利于微生物定居其上分解, 因此针叶树种分解速率低于阔叶树种(王希华等, 2004; 郭培培等, 2009; 刘颖等, 2009)。

#### 4 小结

本研究通过收集国内外83篇已发表文献中的研究我国森林单一物种凋落叶分解常数数据, 加深了我们对全国尺度范围内森林凋落叶分解的认识。首先, 大多数文献中用Osion衰减模型拟合出的 $k$ 值能代表凋落物分解速率, 且拟合效果较好( $R^2$ 平均值为0.926); 其次, 凋落物分解速率与 $MAT$ 、 $MAP$ 、 $N$ 、 $P$ 和 $K$ 浓度呈正相关关系, 而与 $LAT$ 、 $LONG$ 、 $ALT$ 、 $C:N$ 比和木质素: $N$ 呈负相关关系, 与叶特性关系不显著。在全国尺度上, 影响凋落物分解的因素主要是环境因素, 但由于地区间的差异性, 气候因素与质量因素共同作用于凋落物分解。再者, 纬度和海拔对凋落物的分解主要是通过改变温度、水分、物种类型、叶基质质量和土壤环境等因素而间接地影响森林凋落叶的分解, 温度和降水量则通过直接(物理过程)和间接作用(微生物过程)影响凋落物分解。

影响凋落物分解的因素还可能有土壤类型、凋落袋孔径、混合叶与否、坡度和蒸发量等, 这些因素同样可能在区域尺度上影响凋落物分解, 但至今缺乏相关研究。本研究虽然已经收集了80多篇森林凋落叶分解试验的分解常数及相关变量, 囊括了我国几乎所有森林类型, 但至今有关西部地区高寒森林的研究仍十分不足, 特别是存在明显季节性雪被的森林生态系统, 它们的凋落叶分解速率可能有所不同。另外, 试验方法和分解起始时间的差异也都在一定程度上影响综合分析结果。再者, 很多研究只给出了 $k$ 值和地理参数, 而没有给出凋落叶质量等相关信息, 这可能在一定程度上低估了凋落物质量的贡献。因此, 提出一套适合我国陆地生态系统

凋落物分解的标准方法, 规范未来相关研究, 对准确地了解我国国家尺度凋落物分解速率格局和控制因子将有所裨益。

**基金项目** 国家自然科学基金(31170423、31270498和31200474)、国家“十二五”科技支撑计划(2011BAC09B05)、四川省杰出青年学术与技术带头人培育项目(2012JQ0008和012JQ0059)以及中国博士后科学基金(2013M540714和2012T50782)。

#### 参考文献

- Aerts R (1997). Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos*, 79, 439–449.
- Aerts R (2006). The freezer defrosting: global warming and litter decomposition rates in cold biomes. *Journal of Ecology*, 94, 713–724.
- Berg B, Berg MP, Bottenr P, Box E, Breymeyer A, Ca de Anta R, Couteaux M, Escudero A, Gallardo A, Kratz W, Madeira M, Mälköne E, McLaugherty C, Meentemeyer V, Muñoz F, Piussi P, Remacle J, Vi de Santo A (1993). Litter mass loss rates in pine forests of Europe and Eastern United States: some relationships with climate and litter quality. *Biogeochemistry*, 20, 127–159.
- Berg B, Laskowski R, Luo YQ (2006). *Litter Decomposition: a Guide to Carbon and Nutrient Turnover*. Academic Press, London.
- Berg B, Matzner E (1997). Effect of N deposition on decomposition of plant litter and soil organic matter in forest systems. *Environmental Reviews*, 5, 1–25.
- Berg B, McLaugherty C (1989). Nitrogen and phosphorus release from decomposing litter in relation to the disappearance of lignin. *Canadian Journal of Botany*, 67, 1148–1156.
- Couteaux MM, Bottner B, Berg B (1995). Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in Ecology and Evolution*, 10, 63–66.
- Cusack DF, Chou WW, Yang WH, Harmon ME, Silver WL, Lidet T (2009). Controls on long-term root and leaf litter decomposition in neotropical forests. *Global Change Biology*, 15, 1339–1355.
- Dai LM, Xu ZB, Zhang YJ, Chen H (2001). Study on decomposition rate and fall of *Pinus koraiensis* needle. *Acta Ecologica Sinica*, 21, 1296–1300.
- de Angelis P, Kesari SC, Giuseppe ESM (2000). Litter quality and decomposition in a  $CO_2$ -enriched Mediterranean forest ecosystem. *Plant and Soil*, 224, 31–41.
- Fog K (1988). The effect of added nitrogen on the rate of decomposition of organic matter. *Biological Reviews*, 63, 433–462.
- Gholz HL, Wedin DA, Smitherman SM, Harmon ME, Parton WJ (2000). Long-term dynamics of pine and hardwood

- litter in contrasting environments: toward a global model of decomposition. *Global Change Biology*, 6, 751–765.
- Guo JF, Yang YS, Chen GS, Lin P, Xie JS (2006). A review on litter decomposition in forest ecosystem. *Scientia Silvae Sinicae*, 42, 93–100.
- Guo PP, Jiang H, Yu SQ, Ma YD, Dou RP, Song XZ (2009). Comparison of litter decomposition of six species of coniferous and broad-leaved trees in subtropical China. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 15, 655–659. (in Chinese with English abstract) [郭培培, 江洪, 余树全, 马元丹, 窦荣鹏, 宋新章 (2009). 亚热带6种针叶和阔叶树种凋落叶分解比较. 应用与环境生物学报, 15, 655–659.]
- Guo W, Zhang J, Huang YM, Liu X, Wang W, Xue L (2009). Research progress on the influencing factors of forest litter. *Journal of Anhui Agricultural Science*, 37, 1544–1546. (in Chinese with English abstract) [郭伟, 张健, 黄玉梅, 刘旭, 王伟, 薛林 (2009). 森林凋落物影响因子研究进展. 安徽农业科学, 37, 1544–1546.]
- Guo ZL, Zheng JP, Ma YD, Li QK, Yu GD, Han SJ, Fan CN, Liu WD (2006). Researches on litter fall decomposition rates and model simulating of main species in various forest vegetations of Changbai Mountains, China. *Acta Ecologica Sinica*, 26, 1037–1046. (in Chinese with English abstract) [郭忠玲, 郑金萍, 马元丹, 李庆康, 于贵瑞, 韩士杰, 范春楠, 刘万德 (2006). 长白山各植被带主要树种凋落物分解速率及模型模拟的试验研究. 生态学报, 26, 1037–1046.]
- Huang JX, Huang LM, Lin ZC, Chen GS (2010). Controlling factors of litter decomposition rate in China's forests. *Journal of Subtropical Resources and Environment*, 5(3), 56–62. (in Chinese with English abstract) [黄锦学, 黄李梅, 林智超, 陈光水 (2010). 中国森林凋落物分解速率影响因素分析. 亚热带资源与环境学报, 5(3), 56–62.]
- Kemp PR, Waldecker DG, Owensby CE, Reynolds JF, Virginia RA (1994). Effects of elevated CO<sub>2</sub> and nitrogen fertilization pretreatments on decomposition on tallgrass prairie leaf litter. *Plant and Soil*, 165, 115–127.
- Köchy M, Wilson SD (1997). Litter decomposition and nitrogen dynamics in aspen forest and mixed-grass prairie. *Ecology*, 78, 732–739.
- Li RH, Deng Q, Zhou GY, Zhang DQ (2011). Effect of incubation starting time on litter decomposition rate in a subtropical forest in China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 699–706. (in Chinese with English abstract) [李荣华, 邓琦, 周国逸, 张德强 (2011). 起始时间对亚热带森林凋落物分解速率的影响. 植物生态学报, 35, 699–706.]
- Ling H, Chen GS, Chen ZQ (2009). Controlling factors of litter fall in China's forests. *Journal of Subtropical Resources and Environment*, 4(4), 66–71. (in Chinese with English abstract) [凌华, 陈光水, 陈志勤 (2009). 中国森林凋落物的影响因素. 亚热带资源与环境学报, 4(4), 66–71.]
- Liu P, Huang JH, Han XG, Sun OJ, Zhou ZY (2006). Differential responses of litter decomposition to increased soil nutrients and water between two contrasting grassland plant species of Inner Mongolia, China. *Applied Soil Ecology*, 34, 266–275.
- Liu Q, Peng SL, Bi H, Zhang HY, Li ZA, Ma WH, Li NY (2005). Nutrient dynamics of foliar litter in reciprocal decomposition in tropical and subtropical forests. *Journal of Beijing Forestry University*, 27(1), 24–32. (in Chinese with English abstract) [刘强, 彭少麟, 毕华, 张洪溢, 李志安, 马文辉, 李妮亚 (2005). 热带亚热带森林凋落物交互分解的养分动态. 北京林业大学学报, 27(1), 24–32.]
- Liu Y, Wu YX, Han SJ, Lin L (2009). Litterfall decomposition in four forest types in Changbai Mountains of China. *Chinese Journal of Ecology*, 28, 400–404. (in Chinese with English abstract) [刘颖, 武耀祥, 韩士杰, 林鹿 (2009). 长白山四种森林类型凋落物分解动态. 生态学杂志, 28, 400–404.]
- Moretto AS, Distel RA, Didone NG (2001). Decomposition and nutrient dynamic of leaf litter and roots from palatable and unpalatable grasses in a semi-arid grassland. *Applied Soil Ecology*, 18, 31–37.
- Olson JS (1963). Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, 44, 322–331.
- Peng SL, Liu Q (2002). The dynamics of forest litter and its responses to global warming. *Acta Ecologica Sinica*, 22, 1534–1544. (in Chinese with English abstract) [彭少麟, 刘强 (2002). 森林凋落物动态及其对全球变暖的响应. 生态学报, 22, 1534–1544.]
- Polyakova O, Billor N (2007). Impact of deciduous tree species on litterfall quality, decomposition rates and nutrient circulation in pine stands. *Forest Ecology and Management*, 253, 11–18.
- Prescott CE (2005). Do rates of litter decomposition tell us anything we really need to know? *Forest Ecology and Management*, 220, 66–74.
- Singh KP, Singh PK, Tripathi SK (1999). Litterfall, litter decomposition and nutrient release patterns in four native tree species raised on coal mine spoil at Singrauli, India. *Biology and Fertility of Soils*, 29, 371–378.
- Song XZ, Jiang H, Ma YD, Yu SQ, Zhou GM, Peng SL, Dou RP, Guo PP (2009). Litter decomposition across climate zone in Eastern China: the integrated influence of climate and litter quality. *Acta Ecologica Sinica*, 29, 5219–5225. (in Chinese with English abstract) [宋新章, 江洪, 马元丹, 余树全, 周国模, 彭少麟, 窦荣鹏, 郭培培 (2009). 中国东部气候带凋落物分解特征——气候和基质质量的综合影响. 生态学报, 29, 5219–5225.]

- Sun OJ, Campbell J, Law BE, Wolf V (2004). Dynamics of carbon stocks in soils and detritus across chronosequences of different forest types in the Pacific Northwest USA. *Global Change Biology*, 10, 1470–1481.
- Swift MJ, Heal OW, Anderson JM (1979). *Decomposition in Terrestrial Ecosystems*. Blackwell, Oxford, UK.
- Taylor BR, Parkinson D, Parsons WFJ (1989). Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay rates: a microcosm test. *Ecology*, 70, 97–104.
- Tripathi SK, Singh KP (1992). Abiotic and litter quality control during the decomposition of different plant parts in dry tropical bamboo savanna in India. *Pedobiologia*, 36, 241–256.
- van Cleve K (1974). Organic matter quality in relation to decomposition. In: Holding AJ ed. *Soil Organisms and Decomposition in Tundra*. Tundra Biome Steering Committee, Stockholm, Sweden. 311–324.
- Vitousek PM (1994). Beyond global warming: ecology and global change. *Ecology*, 75, 1861–1876.
- Vitousek PM (2004). *Nutrient Cycling and Limitation: Hawaii as a Model System*. Princeton University Press, Princeton.
- Wang FY (1989). Forest litter quantity research review. *Advances in Ecology*, 2, 82–89. (in Chinese with English abstract) [王凤友 (1989). 森林凋落量研究综述. 生态学进展, 2, 82–89.]
- Wang LX, Wang J, Huang JH (2003). Comparison of major nutrient release patterns of *Quercus liaotungensis*: leaf litter decomposition in different climatic zones. *Acta Botanica Sinica*, 45, 399–407.
- Wang XH, Huang JJ, Yan ER (2004). Leaf litter decomposition of common trees in Tiantong. *Acta Phytocologica Sinica*, 28, 457–467. (in Chinese with English abstract) [王希华, 黄建军, 闫恩荣 (2004). 天童国家森林公园常见植物凋落叶分解的研究. 植物生态学报, 28, 457–467.]
- Wang YK, Fang SZ, Qu HH, Tang LZ, Song H (2012). The influence factors of forest litter decomposition. *China Forestry Science and Technology*, 26(1), 5–9. (in Chinese with English abstract) [王意轍, 方升佐, 曲宏辉, 唐罗忠, 宋浩 (2012). 森林凋落物分解的影响因素. 林业科技开发, 26(1), 5–9.]
- Wu CZ, Hong W, Jiang ZL, Zheng FH (2000). The research progress of forest litter in our country. *Journal of Jiangxi Agricultural University*, 22, 405–410. (in Chinese with English abstract) [吴承祯, 洪伟, 姜志林, 郑发辉 (2000). 我国森林凋落物研究进展. 江西农业大学学报, 22, 405–410.]
- 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.]
- You WB, Liu YS, He DJ, Wu CZ, Hong W, Zheng KJ, Wang QB, Li XJ, Luo SM (2010). Characteristics of decomposition of litter from different natural forests in Wuyishan scenery district. *Journal of Sichuan Agricultural University*, 28, 141–147. (in Chinese with English abstract) [游巍斌, 刘勇生, 何东进, 吴承祯, 洪伟, 郑开基, 王其炳, 李晓景, 罗素梅 (2010). 武夷山风景名胜不同天然林凋落物分解特征. 四川农业大学学报, 28, 141–147.]
- Zhang DQ, Hui DF, Luo YQ, Zhou GY (2008). Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors. *Journal of Plant Ecology*, 1, 85–93.
- Zhang H, Zhuang XY (2008). The leaf litter decomposition of four native broad-leaved tree species in South China. *Acta Ecologica Sinica*, 28, 2395–2403. (in Chinese with English abstract) [张浩, 庄雪影 (2008). 华南4种乡土阔叶树种枯落叶分解能力. 生态学报, 28, 2395–2403.]
- Zhou GY, Guan LL, Wei XH, Tang XL, Liu SG, Liu JX, Zhang DQ, Yan JH (2008). Factors influencing leaf litter decomposition: an intersite decomposition experiment across China. *Plant and Soil*, 311, 61–72.

责任编辑: 周国逸 责任编辑: 王 葳