

## 小兴安岭不同演替阶段森林地上凋落物碳密度 及碳氮磷计量特征

段文标 王郅臻 高嘉怡 陈立新 付琰芮\*

(东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040)

**摘要** 凋落物为森林生态系统活跃碳(C)库,其C储量变化直接影响森林生态系统C汇能力。为明确阔叶红松(*Pinus koraiensis*)林凋落物C储量及其化学计量特征,并说明凋落物生态化学计量特征对其C储量的影响,揭示凋落物在生态系统C汇能力及养分循环中的作用,以阔叶红松林中生演替过程中不同演替阶段的4种森林类型(天然枫桦(*Betula costata*)次生林、次生阔叶林、次生针阔混交林、原始阔叶红松林)为研究对象,分析2021年7月和10月及2022年5月和8月各层(未分解层、半分解层、完全分解层)凋落物的现存量、C储量及C、氮(N)、磷(P)化学计量特征,利用冗余分析评估凋落物化学计量特征及上层植被群落特征(乔木生物量、乔木多样性、针阔比例)对凋落物C储量的相对贡献,利用线性回归分析量化凋落物化学计量特征对C储量的影响。结果表明:森林群落沿正向演替,凋落物总C储量表现出“先减小后增大”的变化趋势,且在原始阔叶红松林(顶极群落)达到最大值。顶极群落中凋落物表现出高C低P的特点,并且C:N(质量比)与C:P(质量比)最高。冗余分析表明,在衡量上层植被变化指标中,针阔比例是解释凋落物C储量变化的主要因子,且与凋落物C储量呈正相关。线性回归分析表明,凋落物C储量与C:N、C:P呈显著正相关,与N:P(质量比)呈显著负相关,C:N、N:P对C储量的解释率最高, $R^2$ 均为0.17。该研究表明,顶极群落凋落物C储量高于其余3种群落,这与顶极群落凋落物高C低P特征及乔木层具有较高的针阔树种比例密切相关。

**关键词** 碳储量;化学计量特征;阔叶红松林;凋落物;演替

中图分类号:S718.5 文献标志码:A doi:10.7525/j.issn.1673-5102.2025.05.011

## Carbon Density and C, N, P Stoichiometric Characteristics of Forest Litter in Different Succession Stages in the Xiaoxing'an Mountains

DUAN Wenbiao WANG Zhizhen GAO Jiayi CHEN Lixin FU Yanrui\*

(College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040)

**Abstract** Litter is an active carbon pool in forest ecosystems, and the change of litter carbon storage directly affects the carbon sink capacity of forest ecosystems. The purpose of this study was to analyze the dynamic characteristics of litter carbon storage and stoichiometric characteristics of four forest types (natural *Betula costata* secondary forest, secondary broad-leaved forests, secondary coniferous-broadleaved mixed forest and original broad-leaved Korean pine forest) in different succession stages of mesophytic secondary succession of broad-leaved Korean pine forest. The aim of this study was to illustrate the effect of ecological stoichiometric characteristics of litter on its carbon storage, revealing the role of litter in ecosystem carbon sink capacity and nutrient cycling. Four forest plant communities with different succession stages in broad-leaved Korean pine forest were selected as the research objects. The standing mass, carbon storage and stoichiometric characteristics of each layer (fresh litter layer, fermentative layer, humus layer) in July and October, 2021, and May and August, 2022 were analyzed. Redundancy analysis was used to rank the effects of litter stoichiometric characteristics and upper vegetation community characteristics on litter carbon storage. Linear

基金项目:大学生创新创业训练项目(202210225206);阔叶红松林不同大小林隙树种更新和生态恢复技术推广项目(2023133124)。

第一作者简介:段文标(1964—),男,教授,主要从事森林气象学及森林土壤研究。

\* 通信作者:E-mail:fuyanrui@nefu.edu.cn。

收稿日期:2024年11月22日。

regression analysis was used to quantify the direct effects of litter stoichiometric characteristics on carbon storage. The main results were as follows: The total carbon storage of litter showed a trend of “decrease-increase” with the positive succession, predominantly reaching its maximum in the original broad-leaved Korean pine forest (climax community). The litter of the climax community showed the characteristics of high C content and low P content, and the C:N and C:P were the highest. Redundancy analysis revealed that the conifer-to-broadleaf tree species ratio was the key factor explaining litter carbon storage variation in upper vegetation indicators, showing a positive correlation with litter carbon storage. Linear regression analysis showed that litter carbon storage was positively correlated with C:N and C:P, and negatively correlated with N:P. C:N and N:P had the highest explanatory power for carbon storage, with  $R^2$  of 0.17. This study indicated that the litter carbon storage of the climax community was higher than that of the other three communities, which was closely related to the characteristics of high C content and low P content in the litter and the high conifer-to-broadleaf tree species ratio in the climax community.

**Key words** carbon storage; stoichiometric characteristics; broad leaved Korean pine forest; litter; succession

森林生态系统作为陆地生态系统中最大的碳(C)库,其C储量约占陆地生态系统的60%<sup>[1]</sup>。除土壤外,地表凋落物也是C储存的关键场所<sup>[2]</sup>。凋落物C储量虽然只有森林生态系统的5%,但作为植物C归还于土壤C的重要途径,具有显著的时空变异性,因此成为森林生态系统中的活跃C库<sup>[3-4]</sup>。凋落物化学计量特征是影响其分解的重要因素,在决定凋落物成为C源还是C库方面扮演关键角色。凋落物C:N(质量比,下同)能调控微生物对凋落物的利用速率,因此也影响凋落物在地表的留存时间<sup>[5]</sup>。有研究<sup>[6]</sup>指出,C:N变化是影响凋落物C汇最重要的机制。在氮(N)、磷(P)沉降背景下,研究者<sup>[7]</sup>发现凋落物中P添加也显著加速凋落物分解。除此之外,不同分解程度的凋落物,因化学元素含量差异,在C汇能力方面发挥不同的作用。例如,完全分解层的凋落物主要成分为难分解的木质素、单宁等物质,这些物质后续会与土壤粉粒结合成更稳定的团聚体,转化为土壤中稳定的C库<sup>[8-9]</sup>;而未分解层的凋落物含有大量易利用C,为微生物供能,成为地表C源<sup>[10]</sup>。因而,按照分解程度对凋落物进行研究,可以更充分地阐明凋落物在森林生态系统中的功能。综上,解析不同分解阶段凋落物化学计量特征对其C汇能力的调控机制,是把控凋落物C汇的重要途径。

阔叶红松(*Pinus koraiensis*)林按照水分利用情况可划分为湿生、中生、旱生3种演替序列<sup>[11]</sup>。本研究以小兴安岭中生演替序列中4种典型森林植物群落为研究对象,选取4个采样时间点(2021年7月和10月,2022年5月和8月),计算不同时期不同分解程度的凋落物现存量、C储量、化学计量特征,结合上层植被特征,拟解决以下问题:(1)森

林中生演替不同阶段的凋落物各层C储量及化学计量比;(2)凋落物的化学计量特征对其C储量有何影响及影响程度。基于以上研究,以期揭示小兴安岭地区阔叶红松林凋落物C储量随正向演替的变化规律,并探寻其与凋落物化学计量特征、上层植被变化间的耦合关系,为综合评价阔叶红松林次生演替过程中凋落物协同发育提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

本研究样地位于黑龙江省伊春市带岭区凉水国家级自然保护区(47°6′~47°16′N, 128°47′~128°57′E),面积12 133 hm<sup>2</sup>,处于小兴安岭山脉东南部,具有典型的温带大陆性季风气候特征,春、秋季气候多变,夏季高温多雨,冬季寒冷干燥。该区域森林生态系统结构复杂,森林资源丰富,曾是国内木材采伐基地,近些年成为“天保工程”实施的重点区域,通过长期的封山育林和自然恢复,生态环境得到显著的改善,以红松为主的针阔混交林成为该区域的主要森林生态系统<sup>[12-13]</sup>。

### 1.2 研究方法

#### 1.2.1 样地选择及设置

在查阅凉水国家级自然保护区森林资源档案和森林资源分布图等资料基础上,通过全面踏查,选择中生演替序列中处于不同演替阶段阔叶红松林4种群落(先锋群落、中期群落、稳定群落和顶极群落)作为研究对象。在每种群落下坡、中坡和上坡依次设置1块20 m×30 m样地,样地间隔大于30 m,共设置12块样地,记录样地基本信息。测定样地内胸径≥2 cm的所有树木胸径、树高等指标,计算蓄积量,采用十分法确定林分的树种组成。

对树木进行径级划分,在每个径级内随机选取3~5株树,使用生长锥钻取木芯,读取树龄,计算每个径级树木的算术平均年龄,使用加权平均法计算样地林龄。调查结果见表1。

表1 不同演替阶段森林群落样地基本信息

Table 1 Basic information of forest community plots in different succession stages

森林群落 Forest community	林分类型 Forest type	坡位 Slope position	坡向 Slope direction	坡度 Slope degree/(°)	海拔 Elevation /m	郁闭度 Crown density	树种组成 Tree species composition	林龄 Stand age/a	平均树高 Mean canopy height/m	平均胸径 Mean diameter at breast height /cm
先锋群落 Pioneer community(PC)	天然枫桦 次生林	上	西	20	520	0.95	3枫2杨2山1红1黄+色+白+稠+落+钻-核-花-糠	39	7.63	9.24
		中	西	13	498	0.95			8.46	9.32
		下	西	15	484	0.95			7.34	9.81
中期群落 Middle community(MC)	次生 阔叶林	上	北	16	535	0.85	6枫1红1白+青+色+紫-冷-核-云-花	69	10.19	14.14
		中	西北	15	493	0.80			10.03	14.99
		下	西北	16	454	0.85			12.97	15.24
稳定群落 Stable community(SC)	次生针阔 混交林	上	西北	13	373	0.85	4红2枫1紫1榆1色+水+冷-白-青	125	8.08	16.88
		中	西	12	361	0.80			8.78	17.69
		下	西	13	356	0.90			10.39	21.05
顶极群落 Climax community(CC)	原始阔叶 红松林	上	西北	24	476	0.85	7红1冷1枫+色+紫-花-青	230	10.07	25.04
		中	北	23	473	0.85			10.65	28.43
		下	北	24	471	0.80			14.60	29.82

注:红.红松;冷.臭冷杉;枫.枫桦;色.色木槭;紫.紫椴;花.花楷槭;榆.榆树;水.水曲柳;白.白桦;青.青楷槭;核.胡桃楸;云.红皮云杉;黄.黄檗;稠.稠李;落.兴安落叶松;钻.钻天柳;黑.黑桦;糠.糠椴;杨.青杨;山.山杨。

Note:“红” is *Pinus koraiensis*, “冷” is *Abies nephrolepis*, “枫” is *Betula costata*, “色” is *Acer pictum*, “紫” is *Tilia amurensis*, “花” is *Acer ukurunduense*, “椴” is *Tilia tuan*, “榆” is *Ulmus pumila*, “水” is *Fraxinus mandshurica*, “白” is *Betula platyphylla*, “青” is *Acer tegmentosum*, “核” is *Juglans mandshurica*, “云” is *Picea koraiensis*, “黄” is *Phellodendron amurense*, “稠” is *Prunus padus*, “落” is *Larix gmelinii*, “钻” is *Salix arbutifolia*, “糠” is *Tilia mandshurica*, “杨” is *Populus cathayana*, “山” is *Populus davidiana*.

### 1.2.2 样品采集、处理及指标测定

于2021年7月、2021年10月、2022年5月、2022年8月,在每块样地内,以“品”字形随机设置3块0.4 m×0.4 m小样方,共计36个小样方。地表放置0.4 m×0.4 m方框,去除框内枯落大枝、大块砂石和其他杂物,将框内凋落物(叶、枝、花、果等)分层收集于袋中。形状完整的为未分解层(fresh litter layer, L);表面有微生物分解痕迹、颜色加深、湿度变大的为半分解层(fermentative layer, F);颜色为棕褐色至黑褐色,无法辨认原形态的为完全分解层(humus layer, H)<sup>[14-15]</sup>。随即将其编号并带回实验室,在烘箱内60℃烘干至恒质量称量质量,估算凋落物现存量(公式1)。

对烘干的凋落物进行粉碎,过孔径250 μm筛,放入带拉链的塑封袋中,用于测定C、N、P含量。分别使用碳氮分析仪(Vario TOC select, 德

国)、纳氏试剂比色法和钼锑抗比色法测定C、N、P含量。计算凋落物C储量(公式2)<sup>[16]</sup>。

$$\text{凋落物现存量} = \text{样方凋落物干质量} / \text{样方面积} \quad (1)$$

$$\text{凋落物碳储量} = \frac{(\text{凋落物现存量} \times \text{凋落物有机碳含量})}{1000} \quad (2)$$

使用Margalef指数评估乔木生物多样性(公式3)<sup>[17]</sup>。使用胸径和树高结合二元材积表计算每个树种的蓄积量,计算样地内针阔比例(公式4)<sup>[18]</sup>。根据调查结果和二元材积表计算各树种的材积,使用IPCC法估算乔木生物量(公式5)<sup>[19]</sup>。

$$D = (S - 1) / \ln N \quad (3)$$

$$R = V_1 / V_2 \quad (4)$$

$$B = a + b/V \quad (5)$$

式中:D为生物多样性;S为样地内的乔木物种总

数;  $N$ 为样地内观察到的所有乔木的个体总数;  $V_1$ 为样地内针叶树蓄积量;  $V_2$ 为样地内阔叶树蓄积量;  $B$ 为林分单位面积内乔木生物量;  $V$ 为样地内的材积;  $a$ 、 $b$ 为常数。

### 1.2.3 数据分析

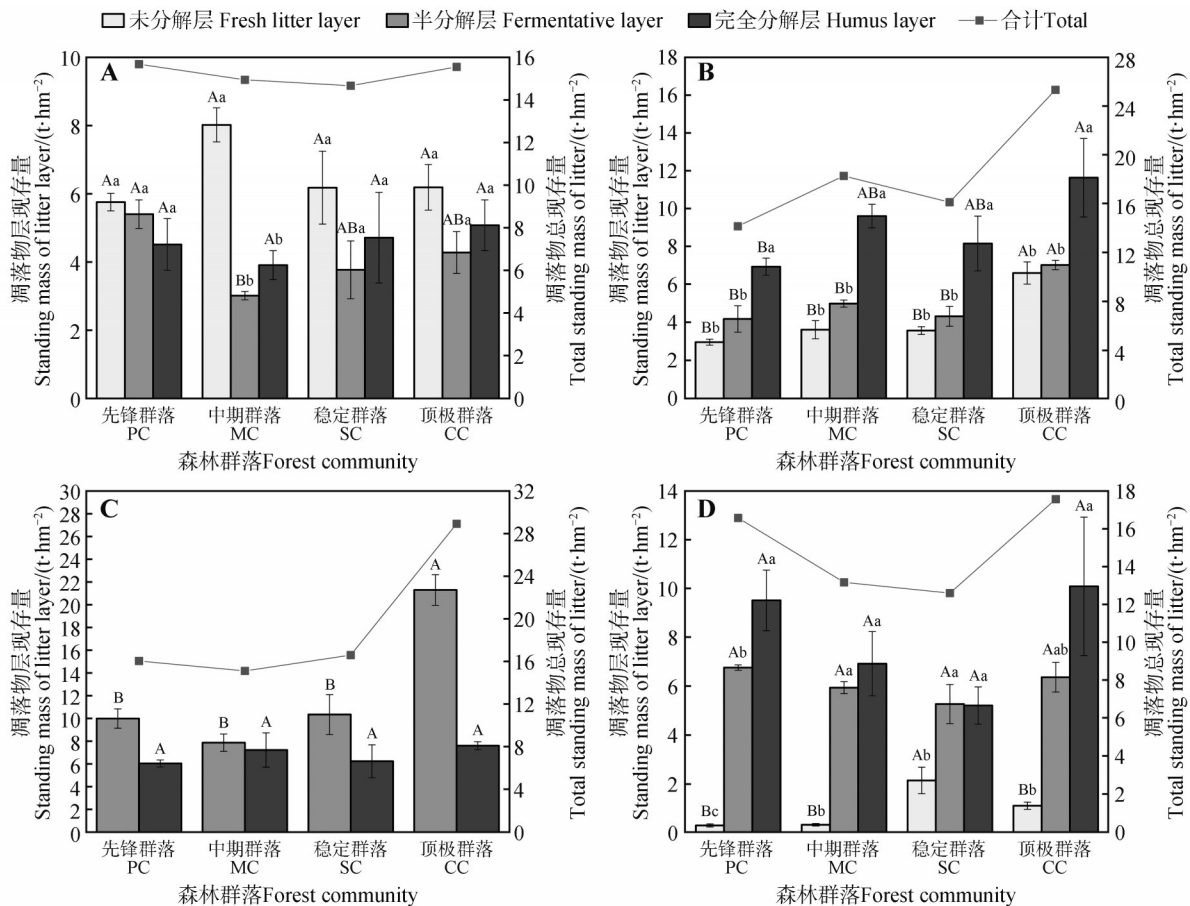
采用双因素方差分析分别检验4个取样时间下,凋落物分解程度和演替对凋落物现存量、C储量及C、N、P含量的影响。通过冗余分析(RDA)解析凋落物化学计量特征、乔木生物多样性、针阔比例及林分单位面积乔木生物量对凋落物C储量的影响,并对各因素的影响程度进行排序,探寻影响凋落物C储量变化的主导因素。使用线性回归模型分析凋落物C、N、P含量及化学计量比与其C储

量之间的线性关系。上述数据分析均采用SPSS 20.0软件,显著性水平为0.05。使用Origin和Adobe illustrator软件绘图。

## 2 结果与分析

### 2.1 凋落物现存量特征

在不同季节,凋落物现存量沿着群落正向演替方向呈现不同的变化趋势(图1)。2021年7月和2022年8月,L层凋落物现存量先增大后减小,F层和H层凋落物现存量和凋落物总量均先减小后增大。7月,中期群落F层凋落物现存量显著低于先锋群落(低44%)。8月,稳定群落L层凋落物现存量显著高于其他3种林型(分别高618%、560%、94%)。在2021年10月和2022年5月,凋落



A. 2021年7月; B. 2021年10月; C. 2022年5月; D. 2022年8月。因2022年5月L层凋落物缺失,故未做同一森林群落不同分解程度间的凋落物差异分析。不同大写字母表示不同森林群落中同一分解程度凋落物的差异显著( $P < 0.05$ );不同小写字母表示同一森林群落不同分解程度凋落物的差异显著( $P < 0.05$ )。

A. July 2021; B. October 2021; C. May 2022; D. August 2022. Because of the lack of litter in the L layer in May 2022, the difference analysis between different decomposition degrees of the same forest community was not conducted. Different capital letters indicated significant differences ( $P < 0.05$ ) in the same degree of decomposition of litter among different forest communities; different lowercase letters indicated significant differences ( $P < 0.05$ ) in different decomposition degrees of litter under the same forest community.

图1 不同森林群落和分解阶段凋落物现存量

Fig.1 Litter standing mass in different forest communities and decomposition stages

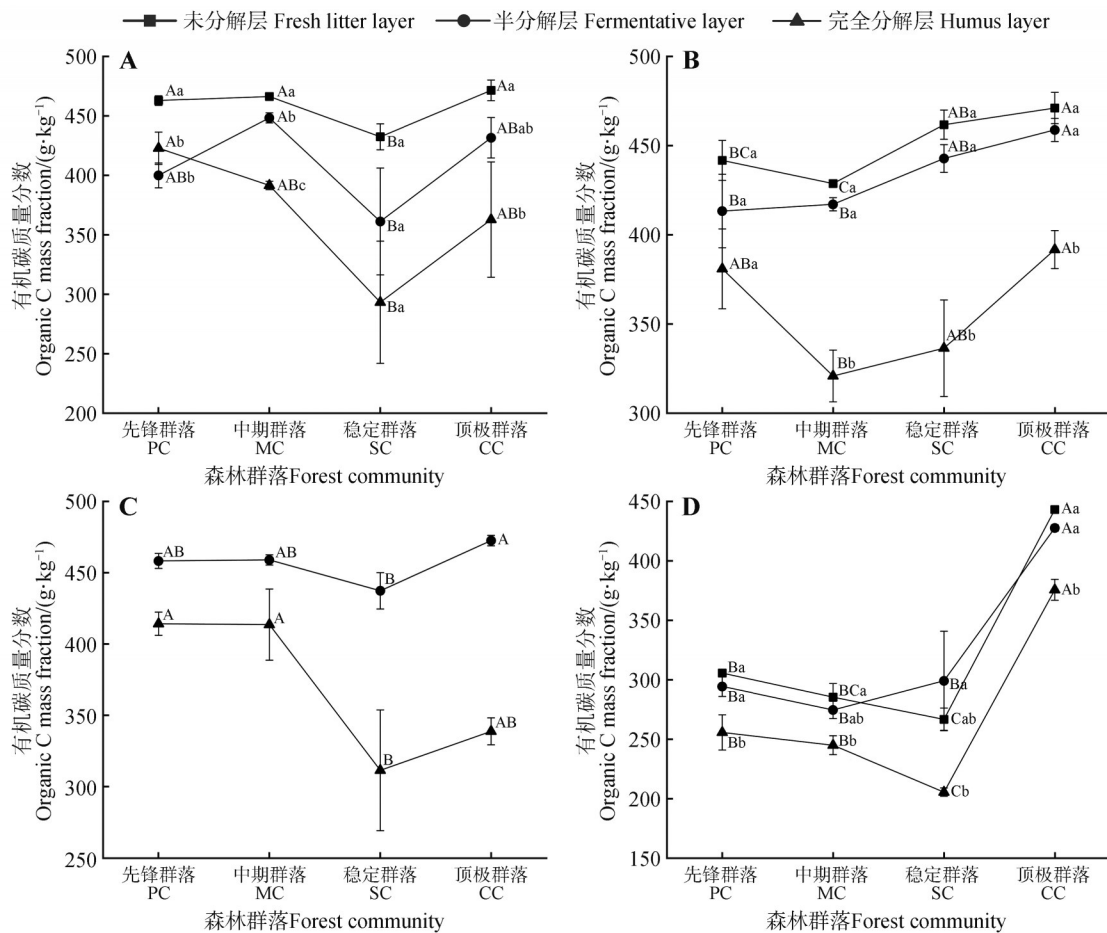
物现存量沿着群落正向演替方向的变化趋势大致相同,在各层凋落物水平上顶极群落的凋落物现存量均大于其他3种林型。2021年10月,各层凋落物现存量沿着群落正向演替均先增大后减小再增大,顶极群落凋落物现存量在L层和F层均显著高于其他3种林型(在L层,分别比先锋群落高112%、比中期群落高82%、比稳定群落高85%;在F层,比先锋群落高68%、比中期群落高41%、比稳定群落高62%),在H层显著高于先锋群落(高67%)。2022年5月,由于冰雪覆盖,只采集到F层和H层凋落物,F层凋落物现存量沿着群落正向演替先减小后增大,在顶极群落达到峰值,与其他林型表现出显著性差异,并且达到了试验观测到的

最大值( $21 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ ),然而,H层凋落物在林型间的差异不明显。

随着凋落物分解程度的变化,凋落物现存量也呈现不同的变化趋势。2021年7月,各林型H层凋落物现存量均低于L层,且在中期群落中表现出显著性差异。2021年10月和2022年8月,凋落物现存量趋势为H层>F层>L层。2022年5月,凋落物现存量趋势为F层>H层。

## 2.2 凋落物化学计量特征

在L层和F层凋落物C含量大致表现为随着群落正向演替而升高,H层C含量先降低后升高(图2)。总体来看,几乎所有层的凋落物C质量分数均在顶极群落最高。



A.2021年7月;B.2021年10月;C.2022年5月;D.2022年8月。因2022年5月L层凋落物缺失,故未做同一森林群落不同分解程度间的凋落物差异性分析。不同大写字母表示同一分解程度不同森林群落间的凋落物差异显著( $P < 0.05$ );不同小写字母表示同一森林群落不同分解程度间的凋落物差异显著( $P < 0.05$ )。

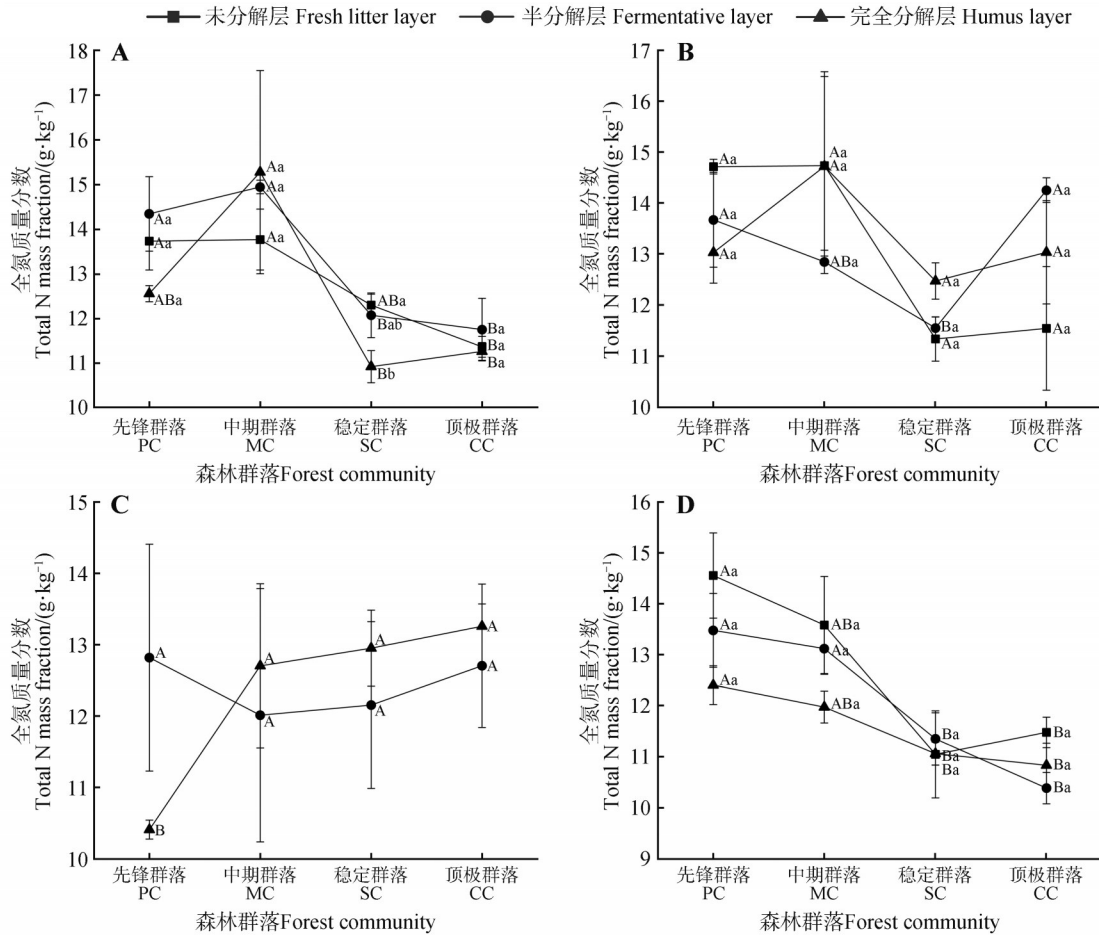
A. July, 2021; B. October, 2021; C. May, 2022; D. August, 2022. Because of the lack of litter in the L layer in May 2022, the difference analysis between different decomposition degrees of the same forest community was not conducted. Different capital letters indicated the significant differences between forest communities of the same decomposition degree of litter ( $P < 0.05$ ); different lowercase letters indicated the significant differences between decomposition degrees of litter within the same forest community ( $P < 0.05$ ).

图2 不同森林群落和分解层凋落物有机碳质量分数

Fig.2 Organic carbon mass fraction of litter in different forest communities and different decomposition layers

在7月和8月,各层凋落物N含量随着群落正向演替呈现大体降低的趋势,N质量分数在顶极群落最低( $11.5 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ )(图3)。在5月,凋落物N含量随着群落正向演替表现出大致升高的趋势,N

质量分数在顶极群落最高( $13.3 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ )。在10月,各层凋落物N含量随群落正向演替呈现波动,各层凋落物N质量分数均在稳定群落处于最低值( $11.3$ 、 $11.6$ 、 $12.4 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ )。



A. 2021年7月; B. 2021年10月; C. 2022年5月; D. 2022年8月。因2022年5月L层凋落物缺失,故未做同一森林群落不同分解程度间的凋落物差异分析。不同大写字母表示不同森林群落中同一分解程度凋落物的差异显著( $P < 0.05$ );不同小写字母表示同一森林群落不同分解程度凋落物的差异显著( $P < 0.05$ )。

A. July 2021; B. October 2021; C. May 2022; D. August 2022. Because of the lack of litter in the L layer in May 2022, the difference analysis between different decomposition degrees of the same forest community was not conducted. Different capital letters indicated significant differences ( $P < 0.05$ ) in the same degree of decomposition of litter among different forest communities; different lowercase letters indicated significant differences ( $P < 0.05$ ) in different decomposition degrees of litter under the same forest community.

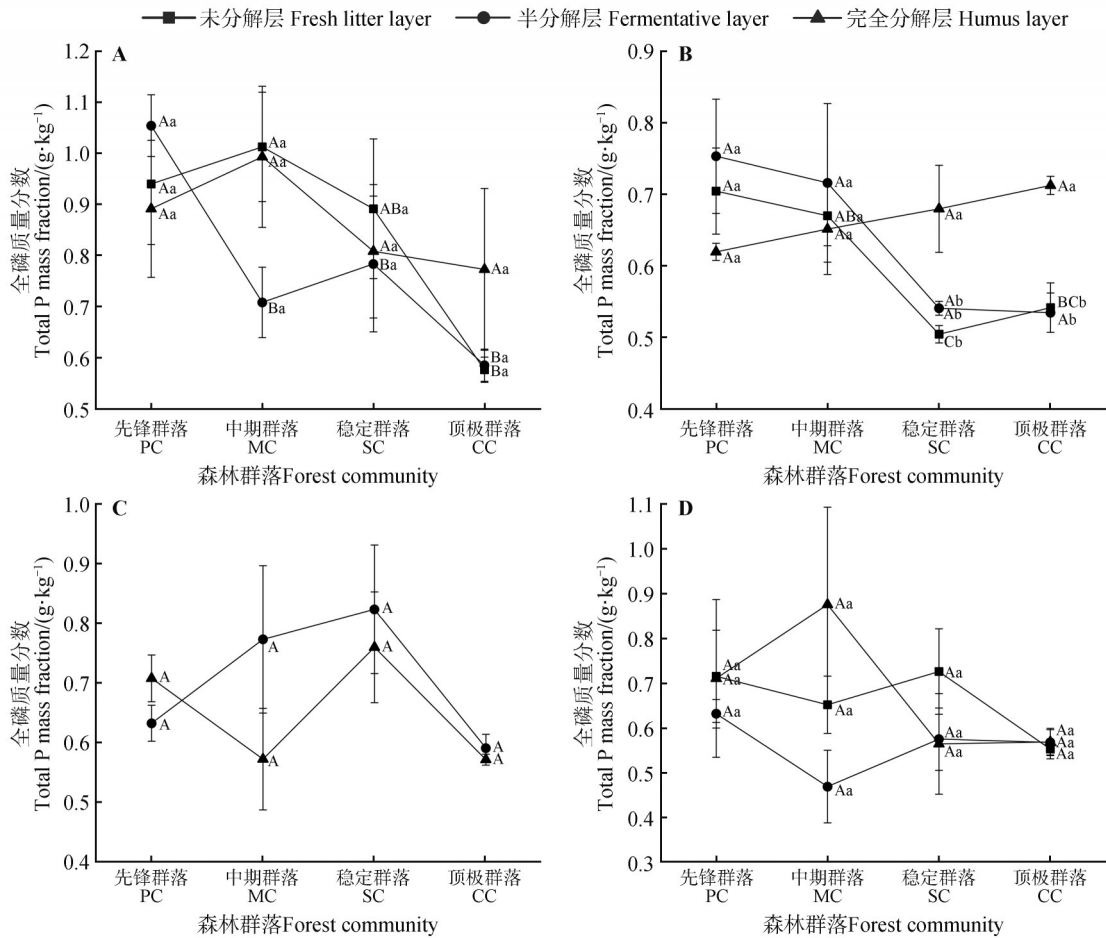
图3 不同森林群落和分解层凋落物全氮质量分数

Fig.3 Total nitrogen mass fraction of litter in different forest communities and different decomposition layers

在7月、8月和10月,各层凋落物P含量随着群落正向演替大致表现出降低的趋势(图4),在5月P含量的变化不规律,但在F层和H层,顶极群落的P质量分数均处于最低值(均为 $0.6 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ )。总体来看,P含量随着群落正向演替而下降。

在L层和F层,凋落物C:N和C:P随着演替进程而逐渐增大(图5),均在顶极群落达到峰值(C:N为40.7、37.0,C:P为834.5、791.8),且该值在

所有凋落物层中均处于最高值。随群落正向演替,H层凋落物C:N和C:P先减小后增大,在稳定群落达到最低(C:N为24.2,C:P为418.8)。在L层,凋落物N:P平均值随着群落正向演替先减小后增大;在F层和H层,该比值随着群落正向演替呈现先增大后减小再增大的波动型变化,但这种变化是有限度的,N:P在林型间和凋落物层间无显著性差异。



A. 2021年7月; B. 2021年10月; C. 2022年5月; D. 2022年8月。因2022年5月L层凋落物缺失,故未做同一森林群落不同分解程度间的凋落物差异分析。不同大写字母表示不同森林群落中同一分解程度凋落物的差异显著( $P < 0.05$ );不同小写字母表示同一森林群落不同分解程度凋落物的差异显著( $P < 0.05$ )。

A. July 2021; B. October 2021; C. May 2022; D. August 2022. Because of the lack of litter in the L layer in May 2022, the difference analysis between different decomposition degrees of the same forest community was not conducted. Different capital letters indicated significant differences ( $P < 0.05$ ) in the same degree of decomposition of litter among different forest communities; different lowercase letters indicated significant differences ( $P < 0.05$ ) in different decomposition degrees of litter under the same forest community.

图4 不同森林群落和分解层凋落物全磷质量分数

Fig.4 Total phosphorus mass fraction of litter in different forest communities and different decomposition layers

总体而言,顶极群落凋落物C:N、C:P平均值往往处于最高水平,且数值更为集中,表明顶极群落的化学计量特征更为稳定。

### 2.3 不同演替阶段凋落物碳储量特征

凋落物C储量与现存量的变化趋势基本一致(图1和图6)。2021年7月,各层C储量随着演替进程没有显著差异,同一林型内凋落物C储量间普遍呈现出L层>F层≈H层的趋势。2021年10月,顶极群落各层凋落物C储量均显著高于其他3种林型,同一林型内凋落物C储量表现出一致的趋势:H层>F层>L层。2022年5月,由于积雪未消融,只收集到F层和H层凋落物,F层凋落物C储

量在顶极群落达到峰值( $10.1 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ ),显著高于其余3种林型,且为所有观测时间点及所有凋落物层中的最大值,同一林型内凋落物C储量均表现为F层>H层。2022年8月,L层凋落物C储量在先锋群落和中期群落最低(均为 $0.1 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ ),为所有观测时间点及所有凋落物层中的最小值,F层和H层随着正向演替先减小后增大,在顶极群落最大,各林型均呈现H层>F层>L层的规律。

综上,随着群落正向演替的推进,凋落物总C储量呈现“先减小后增大”的变化趋势,在顶极群落达到峰值。同时,各层凋落物C储量在从先锋群落-稳定群落过程中,不同时期下呈现不同的波

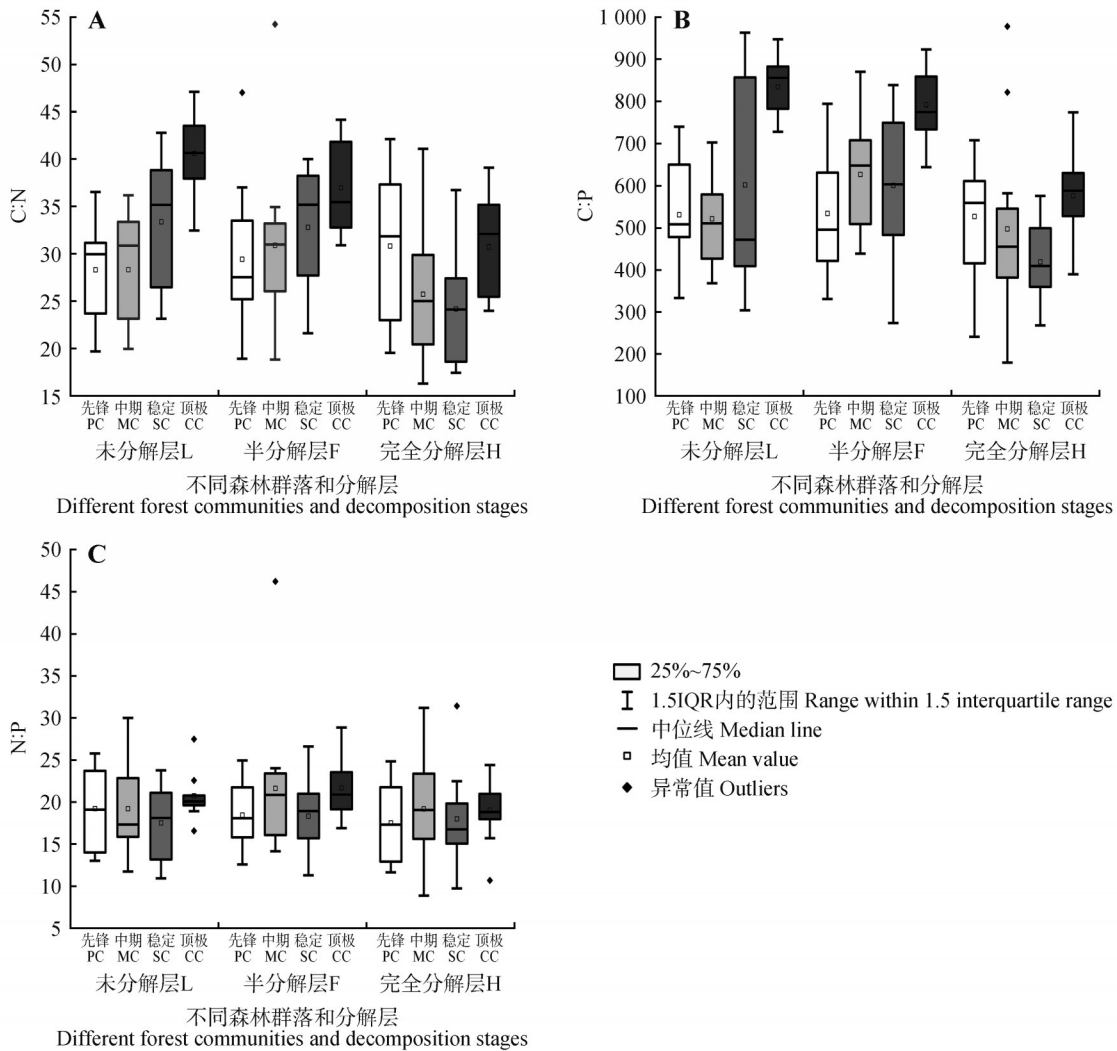


图5 不同森林群落和分解阶段凋落物碳、氮、磷化学计量特征

Fig.5 Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry characteristics of litters in different forest communities and decomposition stages

动型变化,且变化幅度较小,但在稳定群落-顶极群落中,各层凋落物C储量往往表现出增大的趋势。

#### 2.4 凋落物现存量、养分含量及上层植被特征对凋落物碳储量的影响

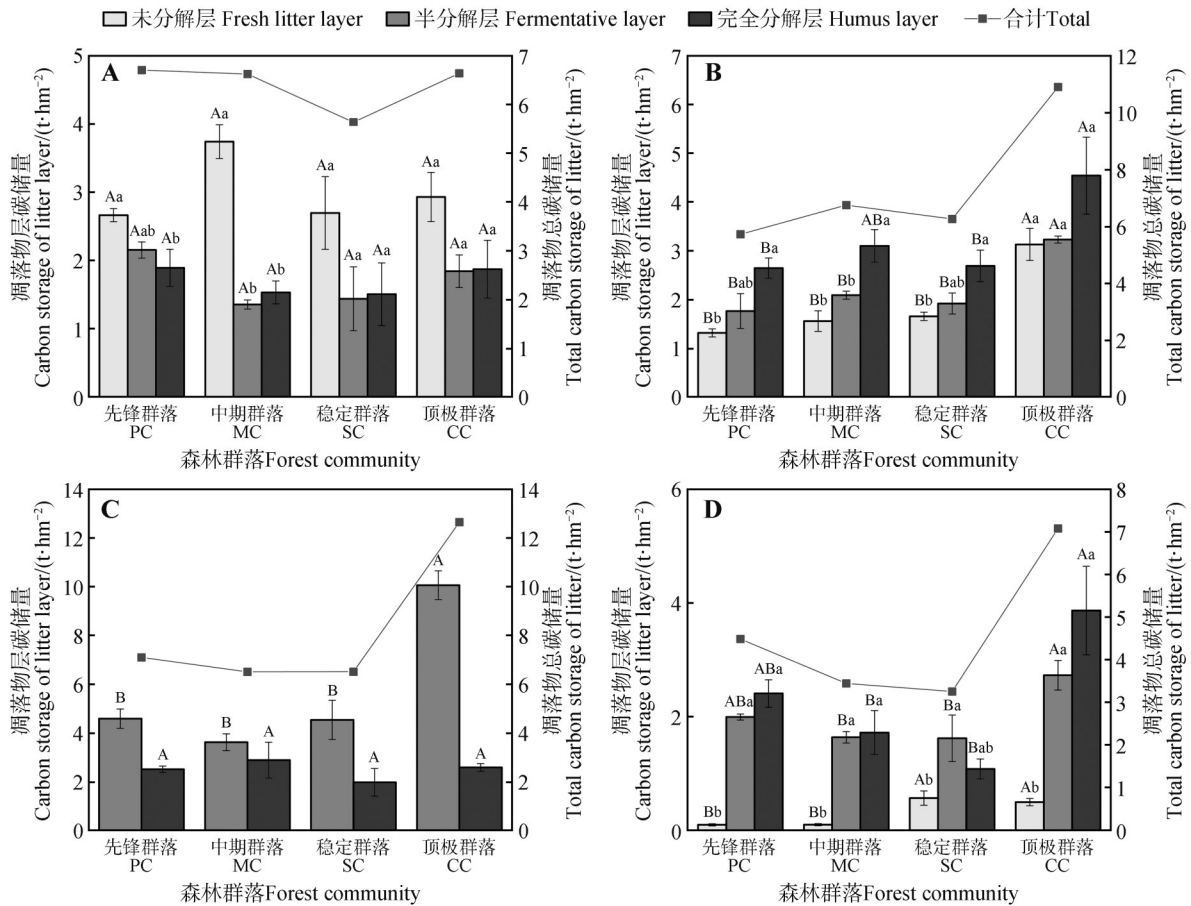
对凋落物C储量、凋落物现存量、化学计量特征、乔木生物量、乔木生物多样性、针阔比例(附表1;见本刊官网补充材料)进行RDA分析,第1轴的解释率为47.86%,第2轴的解释率为3.38%(图7)。其中,凋落物现存量和针阔比例分别可以显著解释凋落物C的46.90%和7.60%( $P < 0.05$ )。除乔木多样性外,其余指标均与凋落物C含量正相关,除乔木多样性、N含量、P含量外,其余指标与凋落物C储量正相关。在表征上层乔木变化的指标中,针阔比例是解释凋落物C发生变化的主要因子。

使用线性回归检验C储量与凋落物化学计量特征的二元关系,结果发现,N含量和P含量对C储量有负影响,N含量( $R^2=0.01, P > 0.05$ ;图8A)对C储量的解释度高于P含量( $R^2=0.001, P > 0.05$ ;图8B)。C:N和C:P对C储量都有显著正影响,C:N( $R^2=0.17, P < 0.05$ ;图8C)对C储量的解释度高于C:P( $R^2=0.10, P < 0.05$ ;图8D),N:P( $P < 0.05$ ;图8E)对C储量有显著负影响,N:P与C:N对C储量的解释度( $R^2$ )相同。

### 3 讨论

#### 3.1 凋落物分解程度对碳储量、现存量及化学计量特征的影响

作为植物和土壤的媒介,凋落物扮演物质动态循环中转库的角色,凋落物的现存量表现为凋



A. 2021年7月; B. 2021年10月; C. 2022年5月; D. 2022年8月。因2022年5月L层凋落物缺失,故未做同一森林群落不同分解程度间的凋落物差异分析。不同大写字母表示不同森林群落中同一分解程度凋落物的差异显著( $P < 0.05$ );不同小写字母表示同一森林群落不同分解程度凋落物的差异显著( $P < 0.05$ )。

A. July 2021; B. October 2021; C. May 2022; D. August 2022. Because of the lack of litter in the L layer in May 2022, the difference analysis between different decomposition degrees of the same forest community was not conducted. Different capital letters indicated significant differences ( $P < 0.05$ ) in the same degree of decomposition of litter among different forest types; different lowercase letters indicated significant differences ( $P < 0.05$ ) in different decomposition degrees of litter under the same forest type.

图6 不同林型和分解阶段凋落物碳储量

Fig.6 Carbon storage of litter in different forest types and decomposition stages

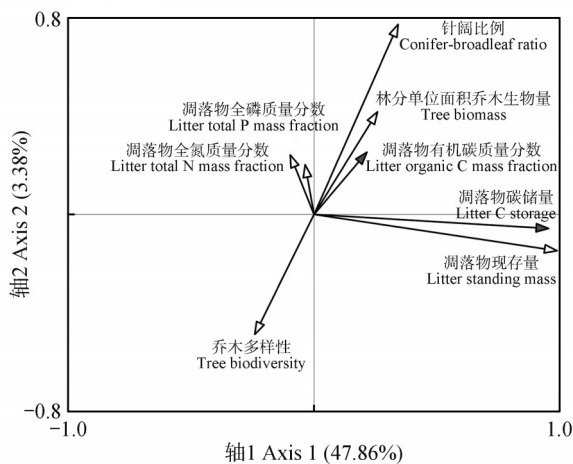
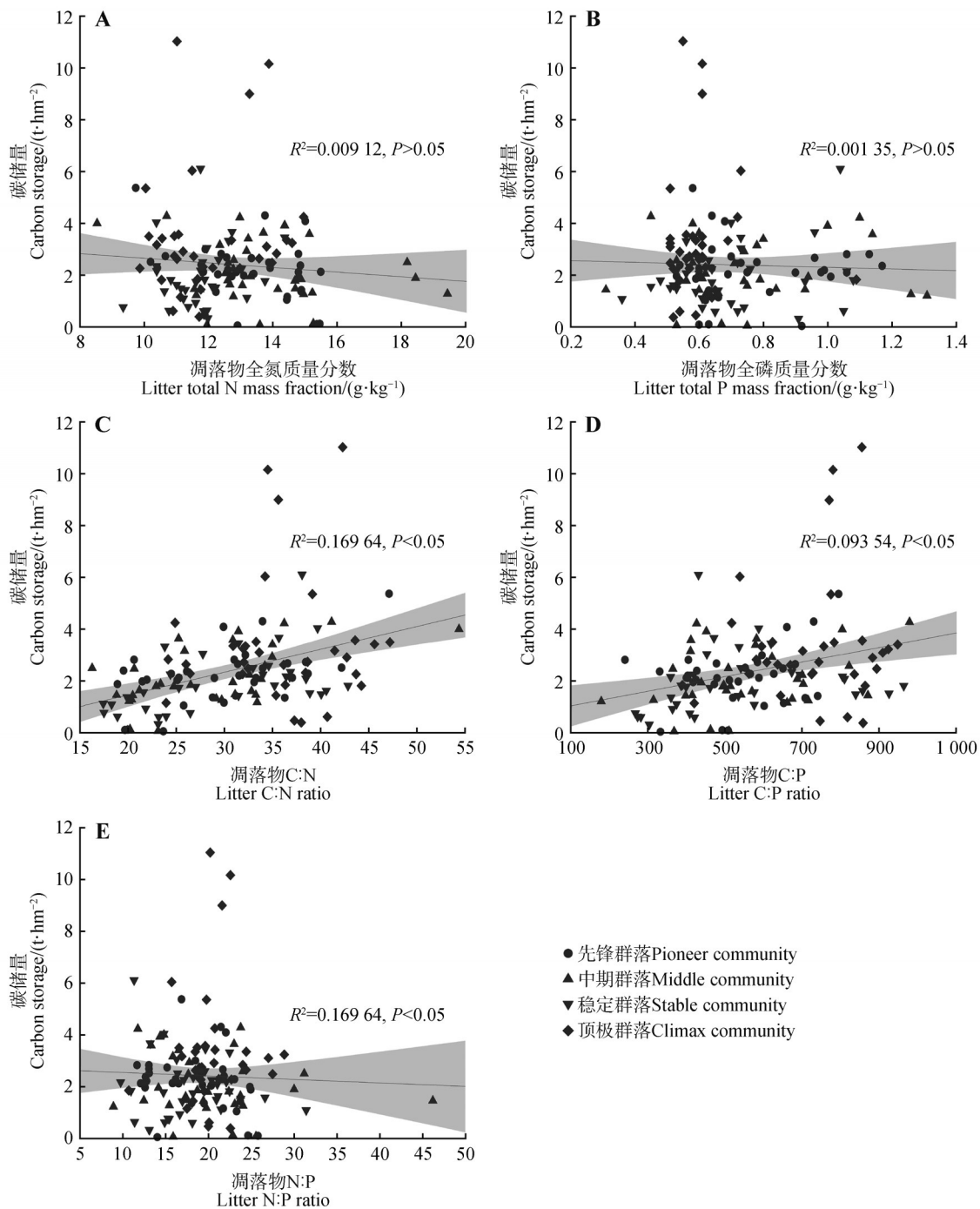


图7 凋落物特征和森林结构特征的冗余分析

Fig.7 Redundancy analysis of litter characteristics and forest structural characteristics

落物归还与分解动态平衡的结果<sup>[20-21]</sup>。凋落物虽然只占森林生态系统C储量中很少的一部分,但对C循环的连续性起着至关重要的作用。

在对凋落物分解过程的研究中, 水热条件不同会造成结果的差异。已有研究<sup>[22]</sup>表明, 冬季土壤因被雪覆盖, 土壤微生物仍能维持一定活性, 凋落物H层仍保持一定的分解速率, 而L层由于土壤冻结、土壤动物对凋落物的粉碎作用较弱<sup>[23]</sup>, L层分解速率较低, 这与本研究结果一致(图1、图6)。相较于冬季, 在2021年10月和2022年8月, 微生物活性较强, 凋落物在前期迅速分解, 在分解后期, 纤维素、木质素等难溶性物质积累使凋落物分解速率放缓, 因此, 随着凋落物分解程度的加深, C储量与现存量呈上升趋势(图1、图6)。



A. 全氮质量分数; B. 全磷质量分数; C. 碳氮比; D. 碳磷比; E. 氮磷比。实线和灰色区间是线性回归模型拟合的最优直线以及 95% 的置信区间,  $R^2$  拟合系数,  $P$  模型的显著度。

A. TN mass fraction; B. TP mass fraction; C. C:N ratio; D. C:P ratio; E. N:P ratio. The solid line and grey interval were the best fitting line and its 95% confidence interval obtained by linear regression model.  $R^2$  represented the adjusted fitting coefficient, and  $P$  value represented the significance of the whole model.

图 8 凋落物化学计量特征与碳储量关系

Fig.8 Relationships between the stoichiometric characteristics of litter and litter carbon storage

凋落物 C 含量随分解程度加剧呈逐渐下降的趋势, H 层 C 含量最低(图 2), 表现出明显的表聚性, 与多个地区的研究结果<sup>[24-25]</sup>一致。这是由于凋

落物含多种易分解的有机化合物, 在分解过程中 C 元素的释放速率快于凋落物质量的损失。N、P 是组成生物大分子的关键元素, 微生物的生长发育

离不开 N 和 P, 研究<sup>[26]</sup>表明, 随着凋落物分解, 凋落物 N 含量有 2 种变化模式: 当初始凋落物中缺乏足够的 N 供分解者利用时, 凋落物 N 元素先富集, 至 C:N 持续降低至低于阈值时, N 元素才会被释放; 当凋落物 N 含量高于微生物生长所需水平, 凋落物 N 含量随着分解程度加剧而下降。本研究中, 凋落物 N 含量随正向演替先富集后释放(图 3)。由于受植被生长季节、微生物分解与利用、降水淋溶等影响, 凋落物 P 含量随着凋落物分解而表现出不同模式。本研究中, 在多数情况下, 凋落物 P 含量随分解程度加剧而下降, 与陈金磊等<sup>[15]</sup>研究结果一致, 表现出 P 元素易被淋溶和转移的特性。

### 3.2 群落演替对凋落物现存量及碳储量的影响

在先锋群落-稳定群落、稳定群落-顶极群落 2 个阶段, 凋落物的输入和分解分别扮演了不同权重的角色<sup>[27]</sup>。有研究<sup>[14]</sup>表明, 针叶林易于积累养分, 而阔叶林趋于释放。本研究中, 沿正向演替方向, 凋落物现存量和总 C 储量都表现出“先减小后增大”的变化趋势, 在稳定群落达到最低(图 1、图 6)。这可能是因为从先锋群落向稳定群落演替过程中, 优势树种由杨树转变为枫桦和红松, 凋落物量较高的阔叶树占比降低<sup>[28]</sup>, 凋落物输入量减小, 同时, 红松逐渐成为遍布第一林冠层的树种, 有研究<sup>[29-30]</sup>表明, 针叶能改善纯阔叶林下土壤微环境, 使阔叶分解速率升高, 凋落物现存量和 C 储量因而呈现降低的趋势。从稳定群落向顶极群落演替过程中, 红松在树种组成中的比例继续增大, 林内郁闭度提高, 地表针叶凋落物增多, 由于针叶角质层发达, 木质素、单宁、油脂含量高, 这些特性使得其分解速度变慢, 最终呈现出凋落物现存量和 C 储量增大的趋势, 这与 RDA 分析结果(图 7)吻合, 也和秦立厚等<sup>[31]</sup>在长白山的研究结果一致。目前, 国内关于凋落物 C 储量的相关研究较多, 结果存在一定的差异<sup>[15]</sup>。在黄土高原退化农田的研究<sup>[32]</sup>中, 发现凋落物 C 储量随自然恢复年限先增大后减小, 本研究结果与之相反, 这可能是由于农田的土壤环境与森林有很大差异, 微生物活性的增强滞后于凋落物现存量的增多。

### 3.3 群落演替对凋落物化学计量特征的影响及其与碳储量的关联

凋落物养分含量与树种生物学特性具有极强的相关性<sup>[10, 31]</sup>。已有研究<sup>[16, 33]</sup>报道, 针叶树的养分获取方式与阔叶树有所差异, 针叶树 C 含量普遍

高于阔叶树, N、P 含量低于阔叶树, 红松呈现高 C 低 P 的元素格局。在本研究中, 随着群落正向演替, 红松与臭冷杉在林分中的占比逐渐增大, 林分由阔叶林转变为针阔混交林, 这与凋落物 C 含量随群落正向演替增大、P 含量随群落正向演替减小的结果相吻合(图 2、图 4)。比起单一的养分含量, 化学计量比更能反映凋落物养分的贮存和归还能力<sup>[34]</sup>。C:N、C:P 是反映凋落物的分解速率和养分重吸收效率的重要指标<sup>[10, 35]</sup>。本研究中, 顶极群落凋落物在各分解水平上的 C:N、C:P 往往高于其他群落, 并且数据更加集中(图 5), 与梁星云<sup>[36]</sup>的研究结果一致。在生态系统层面, 这也意味着顶极群落具有更高的 C 利用效率, 并且顶极群落较高的物种多样性、高效的营养循环使其能在长期内维持稳定的化学计量比。有人认为 C:N>25 时<sup>[37]</sup>, 会发生 N 固持, 否则发生 N 矿化, 并且 N 的释放加快。本研究中, 凋落物平均 C:N(30.9)较高, 表明该地受 N 限制。N:P 可作为判断养分限制的有效指标, 现有研究<sup>[38-39]</sup>发现, N:P>25 或 P 质量分数<0.2 g·kg<sup>-1</sup> 时, 林地植物生长受 P 限制, 本研究结果与之相反(N:P<25, P 质量分数>0.2 g·kg<sup>-1</sup>), 这意味着该林地植物生长可能受 N 限制, 然而, 将本研究中的凋落物平均 N 质量分数(10.4~14.3 g·kg<sup>-1</sup>)、P 质量分数(0.5~0.8 g·kg<sup>-1</sup>)与全球木本植物凋落物平均 N 质量分数(10.9 g·kg<sup>-1</sup>)、P 质量分数(0.9 g·kg<sup>-1</sup>)相比<sup>[40]</sup>, 又表现出 P 含量的较低水平, 表明研究区植物生长可能受 N 和 P 的共同限制。N 含量与 P 含量的变化趋势始终一致(图 3、图 4), N:P 在不同群落类型中都保持较为稳定的数值(图 5), 这表明在养分的循环利用中, N 与 P 具有协同作用, 也反映了阔叶红松林演替进程中的内稳性。线性回归分析结果(图 8)证明, 凋落物 C:N、C:P、N:P 对 C 储量的影响比单独的 N、P 元素含量更显著。多项研究<sup>[25, 41-42]</sup>表明, 高 C:N、C:P 的凋落物分解速率通常较小, 因为在分解初期 N、P 元素往往成为限制因素, 减弱了 C 归还能力, 本研究 C:N、C:P 与 C 储量正相关的结果与之吻合。

凋落物与土壤-植物系统的养分互作和循环是一个复杂的过程, 本研究仅从不同演替阶段凋落物现存量、化学计量特征入手, 分析其与 C 储量的关系, 未来应结合不同季节针叶与阔叶的分解特性, 以及凋落物向土壤有机质的转化与稳定机制、叶际微生物与土壤微生物的分解作用, 进一步

揭示该过程的内在机理。

#### 4 结论

本研究通过对小兴安岭阔叶红松林中生演替中4种典型群落凋落物的现存量、C储量、生态化学计量特征进行相关分析发现,随森林群落正向演替,凋落物总C储量呈现“先减小后增大”的变化趋势,且往往在顶极群落达到最大值;由于顶极群落优势树种高C低P的特点,C:N、C:P均在顶极群落达到峰值,而N:P相对稳定,表明生态系统具有较高的内稳性。RDA分析表明,针阔比例与凋落物C储量正相关,结合线性回归分析进一步发现,凋落物有机C储量受化学计量比而非单独的化学元素含量的影响,在顶极群落,物种高C:N、C:P的特点使其更难分解,进而导致凋落物C储量增大。

#### 参 考 文 献

- [1] SONG Z H, SHI P, LI P, *et al.* Effects of forest type on carbon storage in the hilly region of Loess Plateau, China[J]. *Frontiers in Forests and Global Change*, 2024, 7: 1349047.
- [2] PAN Y D, BIRDSEY R A, FANG J Y, *et al.* A large and persistent carbon sink in the world's forests[J]. *Science*, 2011, 333(6045):988-993.
- [3] DOMKE G M, PERRY C H, WALTERS B F, *et al.* Estimating litter carbon stocks on forest land in the United States[J]. *Science of the Total Environment*, 2016, 557: 469-478.
- [4] MIAO R H, MA J, LIU Y Z, *et al.* Variability of above-ground litter inputs alters soil carbon and nitrogen in a coniferous-broadleaf mixed forest of central China[J]. *Forests*, 2019, 10(2):188.
- [5] SPOHN M. Microbial respiration per unit microbial biomass depends on litter layer carbon-to-nitrogen ratio[J]. *Biogeosciences*, 2015, 12(3):817-823.
- [6] ZOU J L, LI Q Y, OSBORNE B, *et al.* Dominant role of nitrogen stoichiometric flexibility in ecosystem carbon storage under elevated CO<sub>2</sub>[J]. *Science of the Total Environment*, 2020, 747: 141308.
- [7] YANG J, WU F Z, NI X Y, *et al.* Responses of soil nitrogen pools to litter input under nitrogen addition: a meta-analysis[J]. *Journal of Geophysical Research-Biogeosciences*, 2024, 129(1):e2023JG007699.
- [8] SONG T J, AN Y, TONG S Z, *et al.* Soil water conditions together with plant nitrogen acquisition strategies control vegetation dynamics in semi-arid wetlands undergoing land management changes[J]. *Catena*, 2023, 227: 107115.
- [9] WANG B, XU G C, MA T T, *et al.* Effects of vegetation restoration on soil aggregates, organic carbon, and nitrogen in the Loess Plateau of China[J]. *Catena*, 2023, 231: 107340.
- [10] HU Q J, SHENG M Y, BAI Y X, *et al.* Response of C, N, and P stoichiometry characteristics of *Broussonetia papyrifera* to altitude gradients and soil nutrients in the karst rocky ecosystem, SW China[J]. *Plant and Soil*, 2022, 475(1/2):123-136.
- [11] 周以良. 中国小兴安岭植被[M]. 北京: 科学出版社, 1994.
- ZHOU Y L. Vegetation of Xiaoxing'an Mountains in China[M]. Beijing: Science Press, 1994.
- [12] 王亚飞, 蒋乙东, 段文标, 等. 小兴安岭南部2种红松天然林优势树种的空间结构和生态位特征[J]. 中南林业科技大学学报, 2023, 43(10):117-128.
- WANG Y F, JIANG Y D, DUAN W B, *et al.* Spatial structure and niche characteristics of dominant species in natural *Pinus koraiensis* forest in southern Xiaoxing'an Mountains[J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2023, 43(10): 117-128.
- [13] 王美娟, 段文标, 陈立新, 等. 模拟氮磷沉降和凋落物处理对红松林土壤全氮和有机氮的影响[J]. 中国水土保持科学(中英文), 2022, 20(5):56-65.
- WANG M J, DUAN W B, CHEN L X, *et al.* Effects of simulated nitrogen and phosphorus deposition and litter treatment on the soil total nitrogen and organic nitrogen in *Pinus koraiensis* forest[J]. *Science of Soil and Water Conservation*, 2022, 20(5):56-65.
- [14] 郑路, 卢立华. 我国森林地凋落物现存量及养分特征[J]. 西北林学院学报, 2012, 27(1):63-69.
- ZHENG L, LU L H. Standing crop and nutrient characteristics of forest floor litter in China[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2012, 27(1):63-69.
- [15] 陈金磊, 张仕吉, 李雷达, 等. 亚热带不同植被恢复阶段林地凋落物层现存量和养分特征[J]. 生态学报, 2020, 40(12):4073-4086.
- CHEN J L, ZHANG S J, LI L D, *et al.* Stock and nutrient characteristics of litter layer at different vegetation restoration stages in subtropical region, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(12):4073-4086.
- [16] 李明军, 喻理飞, 杜明凤, 等. 不同林龄杉木人工林植物-凋落叶-土壤C、N、P化学计量特征及互作关系[J]. 生态学报, 2018, 38(21):7772-7781.
- LI M J, YU L F, DU M F, *et al.* C, N, and P stoichiometry and their interaction with plants, litter, and soil in a *Cun-*

- ninghamia lanceolata* plantation with different ages[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(21):7772-7781.
- [17] GENG Q W, MUHAMMAD A, YUAN Z X, *et al.* Plant species composition and diversity along successional gradients in arid and semi-arid regions of China[J]. *Forest Ecology and Management*, 2022, 524: 120542.
- [18] WANG Y F, CHEN L X, QU M X, *et al.* Response of soil aggregate composition and stability to secondary succession and plantation of a broad-leaved Korean pine forest after clear-cutting and its causes [J]. *Forests*, 2023, 14(10):2010.
- [19] FANG J Y, WANG G G, LIU G H, *et al.* Forest biomass of China: an estimate based on the biomass-volume relationship[J]. *Ecological Applications*, 1998, 8(4): 1084-1091.
- [20] XIONG Y M, ZENG H, XIA H P, *et al.* Interactions between leaf litter and soil organic matter on carbon and nitrogen mineralization in six forest litter-soil systems[J]. *Plant and Soil*, 2014, 379(1/2):217-229.
- [21] ZHANG J W, QIN T L, XIAO S B, *et al.* Research advances on carbon-water relationship of forest litter-soil interface [J]. *Polish Journal of Environmental Studies*, 2022, 31(4):3919-3928.
- [22] 尹宝丝, 史常青, 贺康宁, 等. 高寒区华北落叶松林生长季内地表凋落物层碳氮磷化学计量特征[J]. *应用与环境生物学报*, 2019, 25(2):268-274.
- YIN B S, SHI C Q, HE K N, *et al.* Litter carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry of *Larix principis-rupprechtii* in alpine region during growing season [J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2019, 25(2):268-274.
- [23] ZAN P, MAO Z J, SUN T. Effects of soil fauna on litter decomposition in Chinese forests: a meta-analysis [J]. *PeerJ*, 2022, 10:e12747.
- [24] 武仁杰, 邢玮, 葛之葳, 等. 4种林分凋落叶不同分解阶段化学计量特征[J]. *浙江农林大学学报*, 2023, 40(1):155-163.
- WU R J, XING W, GE Z W, *et al.* Stoichiometric characteristics of leaf litter at different decomposition stages in 4 forest types [J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2023, 40(1):155-163.
- [25] 赵畅, 龙健, 李娟, 等. 茂兰喀斯特原生林不同坡向及分解层的凋落物现存量及养分特征[J]. *生态学杂志*, 2018, 37(2):295-303.
- ZHAO C, LONG J, LI J, *et al.* Litter stock and nutrient characteristics of decomposing litter layers in Maolan karst primary forest in different slope directions [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2018, 37(2):295-303.
- [26] AYRES E, STELTZER H, BERG S, *et al.* Soil biota accelerate decomposition in high-elevation forests by specializing in the breakdown of litter produced by the plant species above them [J]. *Journal of Ecology*, 2009, 97(5): 901-912.
- [27] WU P, ZHOU H, CUI Y C, *et al.* Stoichiometric characteristics of leaf, litter and soil during vegetation succession in Maolan National Nature Reserve, Guizhou, China [J]. *Sustainability*, 2022, 14(24):16517.
- [28] YOU C M, WU F Z, YANG W Q, *et al.* The National Key Forestry Ecology Project has changed the zonal pattern of forest litter production in China [J]. *Forest Ecology and Management*, 2017, 399:37-46.
- [29] 李雪峰, 韩士杰, 郭忠玲, 等. 红松阔叶林内凋落物表层与底层红松枝叶的分解动态[J]. *北京林业大学学报*, 2006, 28(3):8-13.
- LI X F, HAN S J, GUO Z L, *et al.* Decomposition of pine needles and twigs on and under the litter layer in the natural Korean pine broadleaved forests [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2006, 28(3):8-13.
- [30] MAO R C, SONG J X, TANG B, *et al.* Vegetation variation regulates soil moisture sensitivity to climate change on the Loess Plateau [J]. *Journal of Hydrology*, 2023, 617:128763.
- [31] 秦立厚, 刘琪璟, 孙震, 等. 长白山阔叶红松林主要树种凋落叶分解速率及其与叶性状的关系[J]. *生态学报*, 2022, 42(14):5894-5905.
- QIN L H, LIU Q J, SUN Z, *et al.* Leaf litter decomposition rate of main tree species in broad-leaved Korean pine forest and its relationship with leaf traits [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 42(14):5894-5905.
- [32] 董凌勃, 海旭莹, 汪晓珍, 等. 黄土高原退耕还草地植物群落动态对生态系统碳储量的影响[J]. *生态学报*, 2020, 40(23):8559-8569.
- DONG L B, HAI X Y, WANG X Z, *et al.* Effects of plant community dynamics on ecosystem carbon stocks since returning farmlands to grasslands on the Loess Plateau [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(23):8559-8569.
- [33] 李勋, 张艳, 宋思梦, 等. 马尾松与乡土阔叶树种凋落叶混合分解过程中全碳释放的动态变化[J]. *植物研究*, 2022, 42(2):309-320.
- LI X, ZHANG Y, SONG S M, *et al.* Dynamic changes of total carbon release during mixed decomposition of leaf litter of *Pinus massoniana* and native broad-leaved tree species [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2022, 42(2): 309-320.
- [34] 湛贤, 刘洋, 邓静, 等. 川西亚高山森林凋落物不同分

- 解阶段碳氮磷化学计量特征及种间差异[J]. 植物研究, 2017, 37(2): 216-226.
- CHEN X, LIU Y, DENG J, *et al.* C, N and P stoichiometry at different stages of litter decomposition in subalpine forest of western Sichuan Province and interspecies comparison[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2017, 37(2): 216-226.
- [35] XIE J Y, FANG H F, ZHANG Q, *et al.* Understory plant functional types alter stoichiometry correlations between litter and soil in Chinese fir plantations with N and P addition[J]. *Forests*, 2019, 10(9): 742.
- [36] 梁星云. 长白山阔叶红松林演替系列主要树种叶片功能性状与化学计量学研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2017.
- LIANG X Y. Leaf functional traits and ecological stoichiometry of the dominant tree species along forest succession of Korean pine and broad-leaved mixed forest in Changbai Mountain, northeastern China [D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2017.
- [37] SWIFT M J, HEAL O W, ANDERSON J M. Decomposition in terrestrial ecosystem[M]. Oxford: Blackwell Scientific Publication, 1979: 56-57.
- [38] GÜSEWELL S, VERHOEVEN J T A. Litter N:P ratios indicate whether N or P limits the decomposability of graminoid leaf litter[J]. *Plant and Soil*, 2006, 287(1/2): 131-143.
- [39] 王珂, 尹昀洲, 张明辉, 等. 林龄对红松人工林叶片-凋落物-土壤C、N、P生态化学计量特征的影响[J]. 西部林业科学, 2023, 52(2): 55-61.
- WANG K, YIN Y Z, ZHANG M H, *et al.* Effects of stand age on ecological stoichiometric characteristics of C, N and P in leaves, litter and soil of *Pinus koraiensis* plantation[J]. *Journal of West China Forestry Science*, 2023, 52(2): 55-61.
- [40] KANG H Z, XIN Z J, BERG B, *et al.* Global pattern of leaf litter nitrogen and phosphorus in woody plants[J]. *Annals of Forest Science*, 2010, 67(8): 811.
- [41] 刘平, 杨章旗, 颜培栋, 等. 马尾松林下植被和凋落物的碳氮磷化学计量特征[J]. 森林与环境学报, 2023, 43(5): 473-480.
- LIU P, YANG Z Q, YAN P D, *et al.* C, N, P stoichiometric characteristics of vegetation and litter in the *Pinus massoniana* understory [J]. *Journal of Forest and Environment*, 2023, 43(5): 473-480.
- [42] CHEN B, CHEN Y Y, JIANG L, *et al.* C:N:P stoichiometry of plant, litter and soil along an elevational gradient in subtropical forests of China[J]. *Forests*, 2022, 13(3): 372.