论文

中国天然林凋落物量的空间分布及其影响因子分析

贾丙瑞^{①*}, 周广胜^{①②*}, 刘永志^③, 蒋延玲^①^① 中国科学院植物研究所, 植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093;^② 中国气象科学研究院, 北京 100081;^③ 黑龙江呼中国家级自然保护区管理局, 呼中 165036

* 联系人, E-mail: jiabingrui@ibcas.ac.cn; gszhou@ibcas.ac.cn

收稿日期: 2016-03-09; 接受日期: 2016-05-20; 网络版发表日期: 2016-09-20

公益性行业(气象)科研专项经费项目(批准号: GYHY201406034)和全球变化研究国家重大科学研究计划(批准号: 2010CB951301)资助

摘要 森林凋落物是森林生态系统物质循环和能量流动中的重要结构和功能单元, 具有不可替代的生态学作用, 我国在森林凋落物方面已经开展了大量研究工作, 但全国大尺度范围内森林凋落物的综合性研究还很少见报道. 本研究收集整理了 1970~2014 年发表的 308 组中国天然林年凋落物量数据, 观测地点分布范围为北纬 18°15'~51°30', 东经 82°53'~129°06', 海拔 0~3828 m, 涵盖了我国主要森林类型. 研究表明, 从寒温带、温带、亚热带到热带, 中国天然林年凋落物量呈逐渐增加趋势, 平均值分别为 2.45, 3.56, 6.66 和 9.30 t hm⁻². 凋落物随着纬度升高呈明显下降趋势, 纬度每升高 1°, 森林年凋落物量下降 0.19~0.27 t hm⁻². 在全国尺度上天然林年凋落物量主要受热量因子调控, 等效纬度(综合考虑了纬度与海拔的影响)和年均温均可以解释年凋落物量约 60% 的变化情况, 随着凋落物量观测时间延长其相关性进一步得到提高, 如 2 或 3 年以上观测时长的解释率分别提高约 11% 和 15%. 本研究结果可为森林生态系统管理与林火预测提供森林凋落物的定量参考.

关键词 天然林, 年凋落物量, 纬度, 海拔, 等效纬度, 年均温, 年降水

凋落物指由植物地上部分产生并归还到地表的所有有机物质的总称^[1]. 作为“植物-凋落物-土壤”系统中的纽带, 凋落物是森林生态系统物质循环和能量流动的重要结构和功能单元, 具有不可替代的生态学作用. 特别是, 凋落物也是森林碳库的重要组成部分, 是研究森林生态系统与大气之间碳交换的基

本参数之一^[2]. 研究森林生态系统碳循环过程必须掌握各类森林生态系统凋落物量及其在不同地理空间的分布规律^[3]以及凋落物在土壤中的累积过程和机制^[4]. 因此, 深入研究各类森林凋落物的特征对正确认识全球森林碳循环具有重要意义. 贺金生^[5]指出, 森林生态系统碳循环今后研究的一个重要努力方向

引用格式: 贾丙瑞, 周广胜, 刘永志, 等. 中国天然林凋落物量的空间分布及其影响因子分析. 中国科学: 生命科学, 2016, 46: 1304–1311

Jia B R, Zhou G S, Liu Y Z, et al. Spatial pattern and environmental controls of annual litterfall production in natural forest ecosystems in China. Sci Sin Vitae, 2016, 46: 1304–1311, doi: 10.1360/N052015-00319

将是构建国家尺度甚至更大尺度的碳循环模式,并用于生态系统模型的校验.另外,森林凋落物(即地表可燃物)也是影响林火的三大主要因素之一,其显著增加或减少将改变林火的干扰频率^[6].因此,凋落物也是模拟和预测森林生态系统火险动态的关键参数.

尽管国际上已经开展了大量的森林凋落物研究^[7~12],但很少包括中国的森林凋落物. Liu 等人^[13]综合分析了欧亚大陆的森林凋落物(1940~1998 年),但在其所列的 475 条数据中仅引用 56 条中国森林凋落物资料.中国从北到南跨度大,分布着从寒温带针叶林到热带雨林多种林型^[14].自 1980 年以来,中国森林凋落物观测研究呈现出快速发展态势,在凋落物产量及其影响因子等方面已有大量文献报道^[1~2,15~19];另外,在东北地区^[20,21]、中东部地区 6 个典型气候带成熟林^[22]等部分区域进行了综合研究.然而,针对全国范围的森林凋落物综合分析研究还很少见报道.为此,本研究运用中国森林凋落物量数据库(1970~2014 年)^[23]中的天然林资料,以分析研究中国区域天然林年凋落物量的空间分布特征及其与地理因子的关系,建立中国区域天然林年凋落物的定量估算关系,为森林生态系统管理与林火预测提供森林凋落物的定量参考.

1 数据与方法

1.1 凋落物量数据选取原则

本研究凋落物指落叶、小枝(直径通常小于 2.5 cm)、落皮及繁殖器官等,采用凋落物收集器(litter trap)测定,通常 3 个以上,每个面积大于 0.2 m².凋落物量数据选取原则:(i)凋落物量通常以单位面积年周期测得值表示,测定期间至少 1 年,2 年或多年观测取其平均值,对于观测时间长度在不同文献报道不同的,选取观测时间最长的计算平均值;(ii)凋落物量为烘干重(气干重或鲜重数据未包括);(iii)天然林包括原始林和次生林,去除了林龄小于 20 年森林凋落物资料;(iv)去除测定期间存在明显干扰或人工控制试验的数据,如台风^[24,25]、冰雪灾害^[26~29]及养分添加试验等^[30~33].按照以上标准,在中国森林凋落物量数据库(1970~2014 年)中共整理出 308 组天然林凋落物数据以及相应研究站点的信息、地理位

置(即纬度、经度、海拔)、森林类型、年均温和年降水量、观测时长等.对文献未给出研究地点的纬度、经度和/或海拔,根据研究地点名称通过 Google Earth 获取补充.中国天然林凋落物观测地点几乎涵盖了主要森林类型(图 1),分布于北纬 18°15′~51°30′,东经 82°53′~129°06′,海拔高度 0~3828 m 之间.

1.2 计算方法

为了反映观测点纬度和海拔对年凋落物量影响的综合效应,采用 Lindgren^[34]提出的等效纬度概念,计算公式如下:

$$\text{等效纬度} = \text{纬度} + \frac{(\text{海拔} - 300)}{200 \text{ 或 } 140},$$

式中海拔高度大于 300 m 时分母用 140,海拔高度小于 300 m 时分母用 200.

2 结果与分析

2.1 年凋落物量空间分布特征

本研究共收集 1970~2014 年发表的 114 个观测地点 308 组数据记录.按气候带划分(表 1)^[35],包括寒温带森林凋落物 50 组,年凋落物量平均值为 2.45 t hm⁻²,变动于 0.32~4.77 t hm⁻²;温带森林凋落物 99 组,平均值为 3.56 t hm⁻²,变动于 0.67~6.98 t hm⁻²;亚热带森林凋落物 127 组,平均值为 6.66 t hm⁻²,变动于 1.42~13.39 t hm⁻²;热带森林凋落物 32 组,平均值为 9.30 t hm⁻²,变动于 3.75~13.88 t hm⁻².中国天然林年凋落物量最小值为 0.32 t hm⁻²,出现在西藏高海拔区的色季拉山暗针叶林^[36],明显低于中国最北端大兴安岭区的 0.81~3.30 t hm⁻²^[22,31,37~39],最大值出现在中国最南端的海南三亚河红树林 13.88 t hm⁻²^[40].

年森林凋落物量与观测点地理因子相关性分析表明(图 2),年凋落物量与纬度相关性最好($R^2=0.434$),呈明显的线性负相关关系;其次为海拔($R^2=0.161$),随着海拔增加年凋落物量也表现出了下降的趋势;而年凋落物量与经度的关系基本没有规律性, R^2 仅为 0.037(图未给出).按 1000 m 为间隔划分海拔梯度,除了 3000~3999 m 观测点主要集中在北纬 29°~33°相关性不明显外($R^2=0.003$),其他 3 个海拔梯度 0~999, 1000~1999 和 2000~2999 m 年凋落物量与纬度相关系数均有提高, R^2 分别为 0.590, 0.452 和

图 1 中国天然林凋落物观测地点分布

表 1 不同气候带中国天然林年凋落物量及其与欧亚森林的比较(单位: t hm^{-2})

气候带	中国天然林(本研究)			欧亚森林 ^[35]		
	平均值	变动范围	样本数	平均值	变动范围	样本数
寒温带	2.45	0.32~4.77	50	2.61	0.27~5.08	120
温带	3.56	0.67~6.98	99	3.81	0.92~11.80	100
亚热带	6.66	1.42~13.39	127	5.25	1.01~13.00	120
热带	9.30	3.75~13.88	32	8.40	3.00~15.10	125

0.535. 从图 2 线性关系式可以看出, 纬度每升高 1° 年凋落物量下降 $0.19\sim0.27 \text{ t hm}^{-2}$. 在全国范围内凋落物随着纬度和海拔升高呈明显下降趋势, 说明年凋落物量主要受热量因子控制.

2.2 年凋落物量与等效纬度的关系

纬度和海拔主要通过调控光照、温度等气候因子而间接影响森林凋落物产量, 为了综合反映两者的作用, 本文采用 Lindgren^[34]提出的等效纬度概念. 各研究地点等效纬度与年凋落物量相关性分析表明(图

3), 二者存在显著的负相关关系($R^2=0.615$, $P<0.001$), 随着等效纬度增加年凋落物量呈线性递减趋势. 相比纬度($R^2=0.434$)和海拔($R^2=0.161$)两个单独的地理因子变量, 等效纬度与年凋落物量间的关系得到明显改进.

本研究凋落物测定期间至少 1 年, 共 308 组数据, 其中 ≥ 2 年观测数据有 158 组, ≥ 3 年观测数据有 112 组, 最长观测期间为 19 年, 位于鼎湖山自然保护区^[15,17]和长白山自然保护区^[41], 另有 18 组数据原文未给出观测时长. 全部 308 组数据(≥ 1 年)分析表明

图 2 不同海拔区间年凋落物量与纬度关系
嵌入图为年凋落物量与海拔的关系

图 3 不同观测时长年凋落物量与等效纬度的关系

(图 3), 等效纬度可以解释年凋落物量约 62% 的变化; 而随着观测时间的延长, 解释率提高至 73% (≥ 2 年) 和 77% (≥ 3 年), 说明多年观测值能更加稳定地反映森林凋落特征, 与当地等效纬度关系更密切。因此, 未来研究应加强凋落物的长期定位观测研究, 以更加准确地模拟和预测森林动态变化。

2.3 年凋落物量与水热因子的关系

在区域尺度, 温度和降水是调控生态过程最重要的气候因子^[13]。本文所收集的各研究地点年均温变动于 $-5.4^{\circ}\text{C} \sim 25.4^{\circ}\text{C}$, 年均降水量在 370~2800 mm。森林年凋落物量与观测点年均温和年降水均呈明显的线性正相关关系(图 4), 即随着温度和降水增加年凋落物量呈增长趋势, 其中与年均温相关性 ($R^2=0.590$) 大于年降水 ($R^2=0.322$), 进一步说明在全国尺度上天然林年凋落物量主要受热量因子调控。对不同观测时长年凋落物量数据分析表明, 与等效纬度相近, 年均温可以解释全部 308 组数据约 59% 的变化, 而对于 ≥ 2 年和 ≥ 3 年观测数据的解释率分别提高至 70% 和 74%。

3 讨论

本研究中国天然林年凋落物量数据库共包括 308 组观测记录, 其中寒温带 50 组, 温带 99 组, 亚热带 127 组, 热带 32 组, 基本涵盖了我国主要的森林类型。从寒温带、温带、亚热带到热带, 中国天然林年凋落物量呈逐渐增加趋势, 与 Liu 等人^[35]关于欧亚大陆森林凋落物研究相比(表 1), 中国天然林年凋落物量平均值在寒温带 (2.45 t hm^{-2}) 与温带 (3.56 t hm^{-2}) 接近于欧亚大陆森林寒温带 (2.61 t hm^{-2}) 与温带 (3.81 t hm^{-2}), 中国天然林年凋落物量平均值在亚热带 (6.66 t hm^{-2}) 与热带 (9.30 t hm^{-2}) 略高于欧亚大陆森林亚热带 (5.25 t hm^{-2}) 与热带 (8.40 t hm^{-2}), 中国天然林各气候带变动范围基本处于欧亚大陆森林变动范围之内。另外, 从极值来看, 我国天然林年凋落物量最小值出现在西藏色季拉山暗针叶林, 0.32 t hm^{-2} ^[36]; 最大值为海南三亚河红树林 13.88 t hm^{-2} ^[40]。Liu 等人^[35]综述欧亚森林最小值和最大值分别为 0.27 t hm^{-2} (俄罗斯西北部灰桤木林) 和 15.10 t hm^{-2} (马来西亚红树林); Vogt 等人^[11]对世界范围森林研究表明, 最小值和最

图 4 不同观测时长年凋落物量与年均温的关系
嵌入图为年凋落物量与年降水的关系

大值分别为 0.13 t hm^{-2} (美国阿拉斯加黑云杉林) 和 15.30 t hm^{-2} (刚果热带雨林); 与以往全球及区域性研究相比, 我国天然林年凋落物量基本处于这个范围之内。

在大尺度空间范围内, 研究地点纬度与年凋落物量之间存在着很好的关系, 纬度作为单独因子可以解释 13% (样本数 $N=91$) 热带红树林凋落物变化情况^[42], 对于欧亚森林的解释率为 55% ($N=471$)^[13], 在世界范围内森林的解释率为 52% ($N=204$)^[11] 和 59% ($N=93$)^[1], 本研究纬度解释了约 43% ($N=308$) 中国天然林凋落物变化量。在不同研究区域乃至全球范围内, 森林年凋落物量均表现出随纬度升高而减少

的趋势。已有研究表明, 纬度每升高 1° 年凋落物量下降 $0.11\sim 0.20 \text{ t hm}^{-2}$ ^[1,13,42], 本研究纬度每升高 1° 年凋落物量下降约 $0.19\sim 0.27 \text{ t hm}^{-2}$, 接近于最大值。

相比纬度和海拔作为独立的地理因子变量, 等效纬度综合考虑了两者的效应, 对年凋落物量的解释率提升至 61.5%; 同样, 年均温也可以解释约 59% 的年凋落物量变化情况。受年际间气候波动等影响, 凋落物产量年际间也会产生一定的变化^[43], 而多年观测值能够更加稳定地反映当地森林凋落特征, 当选用 2 或 3 年以上观测时长的凋落物平均值时, 其与等效纬度和年均温的关系均得到了进一步改进且增加幅度接近, 解释率分别提高约 11% 和 15% (图 3 和 4)。

参考文献

- 1 王凤友. 森林凋落量研究综述. 生态学进展, 1989, 6: 82–89
- 2 刘颖, 韩士杰, 林鹿. 长白山四种森林类型凋落物动态特征. 生态学杂志, 2009, 28: 7–11
- 3 Matthews E. Global litter production, pools, and turnover times: estimates from measurement data and regression models. *J Geophys Res*, 1997, 102: 18771–18800
- 4 Matala J, Kellomaki S, Nuutinen T. Litterfall in relation to volume growth of trees: analysis based on literature. *Scand J Forest Res*, 2008, 23: 194–202
- 5 贺金生. 中国森林生态系统的碳循环: 从储量、动态到模式. 中国科学: 生命科学, 2012, 42: 252–254
- 6 Edmonds R L, Agee J K, Gara R I. *Forest Health and Protection*. Boston: McGraw-Hill Series in Forestry, 2000
- 7 Bray J R, Gorham E. Litter production in forests of the world. *Adv Eco Res*, 1964, 2: 101–157
- 8 Jordan C F. A world pattern in plant energetics. *Am Sci*, 1971, 59: 425–433
- 9 Jordan C F, Murphy P G. A latitudinal gradient of wood and litter production, and its implication regarding competition and species diversity in trees. *Am Midl Nat*, 1978, 99: 415–434
- 10 Spain A V. Litterfall and the standing crop of litter in three tropical Australian rainforests. *J Ecol*, 1984, 72: 947–961
- 11 Vogt K A, Grier C C, Vogt D J. Production, turnover, and nutrient dynamics of above- and belowground detritus of world forests. *Adv Ecol Res*, 1986, 15: 303–377
- 12 Davidson E A, Savage K, Bolstad P, et al. Belowground carbon allocation in forests estimated from litterfall and IRGA-based soil respiration measurements. *Agr Forest Meteorol*, 2002, 113: 39–51
- 13 Liu C, Westman C J, Berg B, et al. Variation in litterfall-climate relationships between coniferous and broadleaf forests in Eurasia. *Global Ecol Biogeogr*, 2004, 13: 105–114
- 14 Fang J Y, Guo Z D, Piao S L, et al. Terrestrial vegetation carbon sinks in China, 1981–2000. *Sci China Earth Sci*, 2007, 50: 1341–1350
- 15 官丽莉, 周国逸, 张德强, 等. 鼎湖山亚热带常绿阔叶林凋落物量 20 年动态研究. 植物生态学报, 2004, 28: 449–456
- 16 林波, 刘庆, 吴彦, 等. 亚高山针叶林人工恢复过程中凋落物动态分析. 应用生态学报, 2004, 15: 1491–1496
- 17 Zhou G Y, Guan L L, Wei X H, et al. Litterfall production along successional and altitudinal gradients of subtropical monsoon evergreen broadleaved forests in Guangdong, China. *Plant Ecol*, 2007, 188: 77–89
- 18 刘强, 彭少麟. 植物凋落物生态学. 北京: 科学出版社, 2010
- 19 朱剑霄, 胡雪洋, 姚辉, 等. 北京地区温带林是一个显著的碳汇: 基于 3 种林分 20 年的观测. 中国科学: 生命科学, 2015, 45: 1132–1139
- 20 李雪峰, 韩士杰, 李玉文, 等. 东北地区主要森林生态系统凋落量的比较. 应用生态学报, 2005, 16: 783–788
- 21 张新平, 王襄平, 朱彪, 等. 我国东北主要森林类型的凋落物产量及其影响因素. 植物生态学报, 2008, 32: 1031–1040
- 22 王健健, 王永吉, 来利明, 等. 我国中东部不同气候带成熟林凋落物生产和分解及其与环境因子的关系. 生态学报, 2013, 33: 4818–4825
- 23 Jia B R, Zhou G S, Xu Z Z. Forest litterfall and its composition: a new dataset of observational data from China. *Ecology*, 2016, doi:

- 10.1890/15-1604.1.
- 24 王敏英, 刘强, 高静. 海南岛中部丘陵地区受台风侵袭影响的 4 种植物群落凋落物动态. 海南师范大学学报(自然科学版), 2007, 20: 156–160
- 25 王樟华, 王希华, 沈国春. 台风干扰对天童常绿阔叶林凋落物量的影响. 华东师范大学学报(自然科学版), 2014, 1: 79–89
- 26 毛双燕. 冰雪灾害后九连山常绿阔叶林凋落物量及分解动态. 硕士学位论文. 北京: 北京林业大学, 2011. 14–26
- 27 徐雅雯, 朱丽蓉, 吴可可, 等. 雨雪冰冻灾害后粤北森林各林型凋落物动态. 生态环境学报, 2011, 20: 1443–1448
- 28 张磊, 王晓荷, 米湘成, 等. 古田山常绿阔叶林凋落量时间动态及冰雪灾害的影响. 生物多样性, 2011, 19: 206–214
- 29 刘会. 雪灾对古田山常绿阔叶林建群种凋落叶元素含量及归还量的影响. 硕士学位论文. 金华: 浙江师范大学, 2012. 20–25
- 30 陈金玲. 阔叶红松林凋落物对模拟大气 N 沉降的响应. 硕士学位论文. 哈尔滨: 东北林业大学, 2010. 6–14
- 31 乌云毕力. 兴安落叶松林凋落物动态对模拟氮沉降的响应分析. 硕士学位论文. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2012. 8–18
- 32 吕妍, 郑泽梅, 美丽班·马木提, 等. 增施氮磷肥对木荷林凋落物生产量及其养分的影响. 应用生态学报, 2013, 24: 3027–3034
- 33 周佳佳. 常绿阔叶林凋落物对模拟大气氮沉降的响应. 硕士学位论文. 合肥: 安徽农业大学, 2013. 9–23
- 34 Lindgren K. Genotype $\times$ environment interaction of provenances of *Pinus contorta* (Dougl.). Stud For Suec, 1984, 166: 41–44
- 35 Liu C, Ilvesniemi H, Berg B, et al. Aboveground litterfall in Eurasian forests. J Forestry Res, 2003, 14: 27–34
- 36 钟国辉, 辛学兵. 西藏色季拉山暗针叶林凋落物层化学性质研究. 应用生态学报, 2004, 15: 167–169
- 37 赵鹏武. 大兴安岭兴安落叶松林凋落物动态与养分释放规律研究. 硕士学位论文. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2009. 10–20
- 38 景宇鹏. 兴安落叶松林碳贮量及其分配特征的研究. 硕士学位论文. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2011. 8–30
- 39 王飞. 兴安落叶松天然林碳密度与碳平衡研究. 博士学位论文. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2013. 11–61
- 40 张乔民, 陈永福. 海南三亚河红树凋落物产量与季节变化研究. 生态学报, 2003, 23: 1977–1983
- 41 Li X F, Hu Y L, Han S J, et al. Litterfall and litter chemistry change over time in an old-growth temperate forest, northeastern China. Ann Forest Sci, 2010, 67: 206–213
- 42 Saenger P, Snedaker S C. Pantropical trends in mangrove above-ground biomass and annual litterfall. Oecologia, 1993, 96: 293–299
- 43 Yan J H, Wang Y P, Zhou G Y, et al. Estimates of soil respiration and net primary production of three forests at different succession stages in South China. Global Change Biol, 2006, 12: 810–821

Spatial pattern and environmental controls of annual litterfall production in natural forest ecosystems in China

JIA BingRui¹, ZHOU GuangSheng^{1,2}, LIU YongZhi³ & JIANG YanLing¹

1 State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China;

2 Chinese Academy of Meteorological Sciences, Beijing 100081, China;

3 Heilongjiang Huzhong National Nature Reserve, Huzhong 165036, China

Litterfall is an important structure and function unit of nutrient cycling and energy flowing in forest ecosystems. A large number of litterfall studies have been developed in Chinese forests, however, few synthesis studies at the national scale have been reported so far. In this paper we synthesized 308 litterfall datasets during the period of 1970–2014 in Chinese natural forests. The observation sites of those datasets distributed widely in various climate zones with latitudes 18°15′–51°30′N, longitudes 82°53′–129°06′E and altitudes 0–3828 m. The annual litterfall production increased from boreal, temperate, subtropical to tropical forests, the mean values were 2.45, 3.56, 6.66 and 9.30 t hm⁻², respectively. There was significantly negative correlation between annual litterfall production and latitude ($R^2=0.434$). The annual litterfall production decreased by 0.19–0.27 t hm⁻² with latitude increasing 1°. Annual litterfall production was mainly influenced by heat factors, for example, equivalent latitude (the interaction between latitude and altitude) and mean annual temperature, which could both explain approximately 60% of the variation in Chinese natural forests. We found that the relationships would be further improved by 11% or 15% when the observation periods were more than 2 or 3 years, respectively. The results would provide forest ecosystem management and forest fire prediction with quantitative reference of forest litterfall.

natural forests, annual litterfall production, latitude, altitude, equivalent latitude, mean annual temperature, mean annual precipitation

doi: 10.1360/N052015-00319