

不同起源时间的植物叶凋落物在中亚热带的分解特性

马元丹^{1,2}, 江 洪^{1,2,*}, 余树全², 窦荣鹏², 郭培培², 王 彬²

(1. 南京大学国际地球系统科学研究所, 南京 210093; 2. 浙江林学院国际空间生态与生态系统生态研究中心, 杭州 311300)

摘要:选择 9 种起源时间不同的植物的凋落叶, 采用分解袋法, 在浙江千岛湖地区从 2006 年 6 月到 2008 年 6 月进行了分解试验, 试图探索植物进化过程中凋落物分解特性的演变趋势。所选的 9 种植物分属于 4 个类群, 按起源时间由早到晚依次为蕨类植物(芒萁和桫欏)、裸子植物(苏铁、水杉、杉木和马尾松)、双子叶植物(木荷和青冈)及单子叶植物(毛竹)。每隔一个月取样, 每种凋落物 3 次重复。结果表明: 不同植物类群凋落物基质的氮(N)、木质素(Lignin)含量及 Lignin/N 比值与分解速率具有良好的相关性。起源时间越晚的植物凋落物的基质 N 含量越高, 为单子叶植物 > 双子叶植物 > 裸子植物 > 蕨类植物。Lignin 含量和 Lignin/N 比值的趋势一致, 均为起源时间越晚而值越低, 即蕨类植物 > 裸子植物 > 双子叶植物 > 单子叶植物。凋落物分解系数 k 值的范围在 0.25 ~ 0.63 之间, 表现出毛竹 > 青冈 > 木荷 > 水杉 > 马尾松 > 杉木 > 苏铁 > 桫欏 > 芒萁的趋势。4 个植物类群的凋落物分解速率的均值为单子叶植物 > 双子叶植物 > 裸子植物 > 蕨类植物。试验结果初步表明: 植物凋落物分解的进化趋势是由分解缓慢逐渐演变为分解较快。

关键词:起源时间; 凋落物分解; 基质质量; 中亚热带

文章编号: 1000-0933(2009)10-5237-09 中图分类号: Q142, Q948, S718.5 文献标识码: A

Leaf litter decomposition of plants with different origin time in the mid-subtropical China

MA Yuan-Dan^{1,2}, JIANG Hong^{1,2,*}, YU Shu-Quan², DOU Rong-Peng², GUO Pei-Pei², WANG Bin²

1 International Institute for Earth System Science, Nanjing University, Nanjing 210093, China

2 International Research Center of Spatial Ecology and Ecosystem Ecology, Zhejiang Forestry University, Hangzhou 311300, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(10): 5237 ~ 5245.

Abstract: Leaf litter decomposition of 9 species with different origin time was studied from June 2006 to June 2008 in the Qiandaohu region of Zhejiang province using litterbag method, trying to explore the evolution trends of the leaf litter decomposition characteristics in the plant evolution process. The 9 species belong to 4 taxa, pteridophyta (*Dicranopteris dichotoma* and *Alsophila spinulosa*), gymnosperm (*Cycas panzhihuaensis*, *Metasequoia glyptostroboides*, *Cunninghamia lanceolata* and *Pinus massoniana*), dicotyledon (*Schima superba* and *Cyclobalanopsis glauca*), monocotyledon (*Phyllostachys pubescens*), which are ranked in the order of the origin time from earlier to later. The litterbags were collected every other month; there are three repeats for each species. The results indicated that the decomposition rate of litter of different taxa showed more correlation with the initial N contents, lignin contents and lignin/N ratio of litter. The initial N contents of litter are increased with the origin time from earlier to later, the pattern is monocotyledon > dicotyledon > gymnosperm > pteridophyte. The patterns of the Lignin contents and Lignin/N ratio are similar. The values are decreased with the origin time from earlier to later, the pattern is pteridophyte > gymnosperm > dicotyledon > monocotyledon. The range of the annual litter decomposition coefficient (k) is 0.25 to 0.63, the trend is *P. pubescens* >

基金项目:国家科技部 973 资助项目(2005CB422207); 国家自然科学基金资助项目(40671132); 国家科技部数据共享平台建设资助项目(2005DKA32306 和 2006DKA32308); 国家科技部国际合作资助项目(20073819); 国家科技部重大科技基础资助项目(2007FY110300); 浙江省重大科技专项项目(2008C13G2100010); 浙江林学院科学发展基金和浙江省森林培育重中之重学科开放基金资助项目(200608)

收稿日期: 2009-04-10; 修订日期: 2009-07-08

致谢: 感谢刘昊、黄志伟硕士野外采样、谈晔等协助室内分析实验。

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hongjiang.china@gmail.com

C. glauca > *S. superba* > *M. glyptostroboides* > *P. massoniana* > *C. lanceolata* > *C. panzhihuaensis* > *A. spinulosa* > *D. dichotoma*. The mean litter decomposition rate of the 4 taxa is monocotyledon > dicotyledon > gymnosperm > pteridophyte. The results preliminary showed the evolution trends of the leaf litter decomposition rate are from slow gradually evolved to fast.

Key Words: plant origin time; leaf litter decomposition, substrate quality, mid-subtropical China

陆地生态系统的碳平衡取决于初级生产的输入过程和通过有机质分解作用完成的碳释放回大气的过程的差异^[1]。凋落物的贮存和分解是陆地碳循环和养分循环的重要过程,在维持生态系统生产力、净碳储量、土壤有机质的形成以及群落演替等方面具有十分重要的作用^[2~5]。陆地生态系统碳循环的进化长时间来是生态系统功能进化的研究热点和难点^[6]。然而人们对于生态系统碳循环过程的进化特点了解十分有限,特别是没有充分的证据来描述凋落物分解过程在不同地史时期的特点,缺乏这方面古生态的证据和有关信息使得人们对之无从下手。尽管世界范围内对凋落物分解模式的观测已经有很多,如比较著名的美国长期的埋藏分解试验(long-term intersite decomposition experiment in the United States, LIDET),欧洲的分解研究试验(the decomposition study, DECO)以及加拿大的埋藏分解试验(the canadian intersite decomposition experiment, CIDET),但是对于不同起源时间植物凋落物在分解速率上的特点还没有开展研究。

对于陆地生态系统中凋落物分解过程的控制因素的研究主要着眼于气候、土壤环境(养分的可利用性,土壤生物群落的组成和丰富度等)和凋落物基质质量(物理和化学性质)间的相互作用对凋落物干重损失和养分释放的控制^[7~10]。凋落物的基质质量(substrate quality)是影响凋落物分解的内在因素,由于凋落物基质质量的差别,不同植物种类凋落物分解速率存在明显的差异。凋落物的表面性质、硬度和形态等的物理属性通过影响土壤动物的啃食、微生物的定殖与繁衍、淋溶作用等对凋落物分解产生影响。目前,凋落物基质质量对凋落物分解的影响已经积累了很多研究成果^[11~16]。凋落物基质质量的差异对于认识物种的生态系统功能具有重要作用。凋落物是植物生长发育某个阶段的产物,进而凋落物的基质质量是植物在长期进化过程中形成的产物,凋落物的物理化学性质是植物在进化过程中形成的自身性状之一^[17]。

本文试图通过比较不同起源时间的植物凋落物的基质质量和分解速率,研究不同起源时间的植物类群凋落物的分解模式。为揭示植物凋落物分解的进化趋势,以及为研究生态系统碳循环的进化趋势进行初步探索。

1 材料与方法

1.1 凋落物种类

植物起源时间由早到晚依次为蕨类植物、裸子植物、被子植物中的双子叶植物到单子叶植物^[17]。蕨类的化石记录可以追溯到早石炭纪(~359 Ma)^[17,18]。最早的裸子植物化石大约距今2.8亿年(早二叠纪),苏铁类的裸子植物较松柏类植物起源时间早。被子植物相对来说比较新,化石记录证明它最早出现于早白垩纪的1.4亿年前左右。本研究选择9种植物进行凋落物分解实验,按起源时间由早到晚依次为蕨类植物芒萁(*Dicranopteris dichotoma*,草本蕨类植物)和桫欏(*Alsophila spinulosa*,树形蕨类植物),裸子植物攀枝花苏铁(*Cycas panzhihuaensis*,以下简称为苏铁)、水杉(*Metasequoia glyptostroboides*)、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)和马尾松(*Pinus massoniana*),被子植物木荷(*Schima superba*)、青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)和毛竹(*Phyllostachys pubescens*)(表1)。桫欏是一种树形蕨类植物,被认为是一种活化石物种。第四纪冰川期之后,桫欏的分布局限于一些小气候环境适宜的地区。在中国(如福建、广西和海南等地)、新西兰和北美已经开展了对桫欏的形态学和解剖学的研究^[19~22],但是对桫欏凋落物分解的研究目前还鲜见报道。苏铁类植物是珍稀濒危物种。苏铁经历地质气候的多次重大变化顽强地繁衍至今,成为蕴涵丰富地史演变信息的活化石物种,在生物进化中占据十分重要的地位。水杉是我国特有的珍稀植物,它的发现是20世纪植物学和古植物学界的一件大事。

第四纪冰川使得原来广布于北半球的水杉的分布区急剧缩小,大量的水杉因为不能抵御冰川的作用而灭绝,一部分抗性较强的水杉被压迫迁移到湖北、湖南和重庆交界的地域得以最终保存下来。马尾松和杉木是我国南方分布面积最大的树种之一。木荷和青冈在我国南方广泛分布,是常绿阔叶林的主要组成树种。毛竹是中国南方重要的森林资源,生长速度快,经济用途非常广泛。依起源时间从早到晚,将这 7 个植物种类分为蕨类植物(P)、裸子植物(G)、双子叶植物(A-mo)、单子叶植物(A-di)4 个类群(表 1)。

表 1 植物类群及性质
Table 1 The origin time and properties of species

物种 Species	类群 Taxa	生活型及叶习性 Life form and leaf habit
芒萁 <i>D. dichotoma</i>	真蕨类,蕨类植物(P) Filicophytina, Pteridophyta	多年生草本 Perennial herbs
桫欏 <i>A. spinulosa</i>	真蕨类,蕨类植物(P) Filicophytina, Pteridophyta	常绿乔木 Evergreen tree
苏铁 <i>C. panzhihuaensis</i>	苏铁类,裸子植物(G) Cycads, Gymnosperm	常绿灌木 Evergreen shrub
水杉 <i>M. glyptostroboides</i>	松柏类,裸子植物(G) Conifer, Gymnosperm	落叶乔木 Deciduous tree
杉木 <i>C. lanceolata</i>	松柏类,裸子植物(G) Conifer, Gymnosperm	常绿乔木 Evergreen tree
马尾松 <i>P. massoniana</i>	松柏类,裸子植物(G) Conifer, Gymnosperm	常绿乔木 Evergreen tree
木荷 <i>S. superba</i>	双子叶植物,被子植物(A-di) Dicotyledon, Angiosperm	常绿乔木 Evergreen tree
青冈 <i>C. glauca</i>	双子叶植物,被子植物(A-di) Dicotyledon, Angiosperm	常绿乔木 Evergreen tree
毛竹 <i>P. pubescens</i>	单子叶植物,被子植物(A-mo) Monocotyledon, Angiosperm	常绿乔木 Evergreen tree

1.2 试验地概况

凋落物分解试验地位于浙江省西部的千岛湖姥山林场,地理坐标 29°33'N,119°03'E,海拔 672m。该区属于中亚热带季风气候区,气候温暖湿润,雨量充沛,年平均气温 17℃,年平均降水量 1 430 mm,年平均无霜期 263 d。土壤类型为黄红壤,土体中常含半风化的页岩碎片,下部风化层较深。

该地区植物资源较丰富,现有森林植被以天然次生马尾松(*Pinus massoniana*)为主,人工林主要有杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、马尾松、麻栎(*Quercus acutissima*)、木荷和毛竹。林下灌木层主要有白檀(*Symplocos paniculata*)、白栎(*Quercus fabri*)、白背叶(*Mallotus apelta*)、山胡椒(*Lindera benzoin*)等。草本层主要有蕨类和禾本科植物。

1.3 凋落物收集地概况

芒萁、水杉、杉木、马尾松、木荷、青冈和毛竹凋落物采自浙江省临安市天目山自然保护区内(30°18'~30°24'N,119°23'~119°28'E),海拔 600~800m。该区属亚热带气候,年均温度为 8.8~14.8℃,年均降水为 1 390~1 870mm,≥10℃积温为 2 500~5 100℃,相对湿度为 76%~81%。土壤为红壤、黄壤、黄红壤或棕黄壤,呈酸性,pH 值(水浸)为 4.7~6.0。

桫欏凋落物采自四川省南部乐山市五通桥区的新春桫欏沟自然保护区(29°20'~29°21'N,103°47'~103°48'E),海拔 360~450m。该区属中亚热带季风性湿润气候,年均温 17.8℃,1 月份均温 7.3℃,7 月份均温 28℃。年降水量 1 106 mm,年平均日照率约 10%~12%,年日照约 650 h。土层较厚,质地为砂壤至中壤,pH 值(水浸)在 4.5~5.5 之间,为酸性紫色土。

攀枝花苏铁凋落物采自四川省攀枝花市的国家攀枝花苏铁自然保护区内。样地中心位于 26°37.33'N,101°35.14'E,海拔 1 635 m。属中亚热带半湿润气候,气候干热特征不太明显,年均温 15~19℃,最冷月均温 6~10℃,干燥度 1.0~1.5,≥10℃,积温 5100~6000℃,年降雨量 800~1000mm。土壤发育层次不明显,pH 值为 7.3~8.1,为棕黄色石灰土。

1.4 凋落物收集及化学组分测定

2006 年 3 月~4 月收集 9 个物种的凋落叶。采用常规的分解袋方法,凋落物分解袋为 15 cm×15 cm,由尼龙网制成,孔径为 0.5mm×1 mm。分解袋内装有 10g 左右的风干凋落物。凋落物采集后风干,充分混匀并

取出子样品于 70℃ 下烘干至恒重,用于测定风干重与烘干重的转换系数。取混合样品测定其化学成分含量用于描述凋落物基质养分状况。

于 2006 年 6 月将 9 种凋落叶的分解袋布置在千岛湖试验样地内,每个试验地设 3 个区组。每种凋落物在每个区组放置 12 袋,分解袋置于地表,与下面的凋落物层接触,如果有草或者厚的苔藓层,凋落物被放置在紧贴植物层或者苔藓层表面。自放置日期起,每隔 1 个月在每一区组取回每种植物凋落物分解袋 1 个。至 2008 年 6 月末,共计 12 次取样数据。取样后将分解袋上的杂物剔除,于 70℃ 下烘干至恒重,称重。

凋落物基质化学成分的测定包括全碳(C)、全氮(N)、全磷(P)、全钾(K)、灰分和木质素(Lignin)含量的测定。C 用重铬酸钾氧化-外加热法(GB7857-87)^[23],N 用半微量凯氏定氮法(GB7848-87)^[23],P 用钼锑抗比色法(GB7852-87)^[23],K 用火焰分光光度计法(GB7874-87)^[23],灰分含量采用高温炉燃烧法(GB7885-87)^[23],Lignin 含量采用 72% 硫酸法(GB2677.8-94)^[24]测定。

1.5 数据分析

采用拟合效果较好的指数衰减模型估算了解速率:

$$X_t / X_0 = 100 e^{-kt} \quad (1)$$

式中, X_t 为凋落物在 t 时间的质量; X_0 为初始质量; k 是年分解速率(a^{-1}), t 是分解时间(a)。

不同种类凋落物干重剩余率的差异用 One-Way ANOVA 和 Turkey's HSD 分析方法来判定,两组数据平均值间的差异用 t 检验方法进行检验。显著性水平为 0.05。数据处理用 SPSS 软件(version 13, SPSS Inc., Chicago, IL, USA)完成。

2 结果与分析

2.1 凋落物的基质化学组成

凋落物的基质质量是影响凋落物分解的内在因素,对凋落物分解速率和养分释放均有一定影响。由表 2 可以看出,9 种凋落物 N 含量的变化范围为 0.81% ~ 2.06%,毛竹 > 木荷 > 水杉 > 青冈 > 杉木 > 苏铁 > 芒萁 > 桫欏 > 马尾松,其中毛竹的 N 含量约为桫欏 N 含量的 2.3 倍。P 含量的变化范围为 0.02% ~ 0.17%,水杉的 P 含量最高,而苏铁和马尾松的 P 含量最低。K 含量的变化范围在 0.09% ~ 0.62% 之间,K 含量最高的是青冈,含量最低的是芒萁和马尾松。9 种凋落物的 C 含量为马尾松 > 杉木 > 木荷 > 青冈 > 桫欏 > 苏铁 > 水杉 > 芒萁 > 毛竹,变化范围在 43.07% ~ 51.18% 之间。Lignin 含量为桫欏 > 苏铁 > 芒萁 > 水杉 > 木荷 > 马尾松 > 青冈 > 杉木 > 毛竹,变化范围在 13.84% ~ 43.98% 之间。毛竹的 C/N 和 Lignin/N 的比值均为最低(20.90 和 6.72),而马尾松的 C/N 和 Lignin/N 的比值均为最高(63.01 和 50.24),其 C/N 比值约为毛竹的 3 倍,Lignin/N 比值约为毛竹的 7.5 倍。9 种凋落物的 C/N 比值为马尾松 > 杉木 > 桫欏 > 芒萁 > 苏铁 > 青冈 > 水杉 > 木荷 > 毛竹,Lignin/N 比值在 6.72 ~ 50.24 之间,为马尾松 > 桫欏 > 芒萁 > 苏铁 > 水杉 > 木荷 > 青冈 > 杉木 > 毛竹。

表 2 叶凋落物基质化学组成,平均值(标准方差)

Table 2 Initial chemical qualities of leaf litters, mean (SD)

物种 Species	C (%)	N (%)	P (%)	K (%)	Lignin (%)	C/N	Lignin/N
芒萁 <i>D. dichotoma</i>	43.40(1.65)	0.97(0.01)	0.04(0.00)	0.10(0.00)	42.64(1.47)	44.74(1.05)	43.96(0.94)
桫欏 <i>A. spinulosa</i>	46.69(2.78)	0.89(0.13)	0.03(0.00)	0.42(0.00)	43.98(2.12)	52.18(3.11)	49.15(2.37)
苏铁 <i>C. panzhihuaensis</i>	45.12(1.25)	1.02(0.08)	0.02(0.00)	0.27(0.00)	43.05(1.64)	44.24(6.67)	42.21(1.51)
水杉 <i>M. glyptostroboides</i>	43.78(1.68)	1.12(0.12)	0.17(0.00)	0.14(0.01)	42.61(1.02)	39.09(0.79)	38.04(0.48)
杉木 <i>C. lanceolata</i>	48.26(2.52)	1.03(0.06)	0.04(0.001)	0.11(0.004)	30.48(2.84)	46.91(2.45)	29.62(2.03)
马尾松 <i>P. massoniana</i>	51.18(2.99)	0.81(0.03)	0.02(0.00)	0.09(0.01)	40.82(1.59)	63.01(3.68)	50.24(1.95)
木荷 <i>S. superba</i>	47.67(0.75)	1.27(0.47)	0.04(0.00)	0.26(0.00)	42.06(4.18)	37.54(0.59)	33.12(3.24)
青冈 <i>C. glauca</i>	46.70(3.81)	1.10(0.03)	0.05(0.00)	0.62(0.01)	33.47(6.99)	42.57(3.47)	30.51(6.25)
毛竹 <i>P. pubescens</i>	43.07(0.87)	2.06(0.05)	0.08(0.00)	0.32(0.02)	13.84(0.11)	20.90(0.42)	6.72(0.06)

在起源时间从早到晚的蕨类植物、裸子植物、双子叶植物和单子叶植物 4 个类群中,凋落物的基质 N 含量的均值为单子叶植物 > 双子叶植物 > 裸子植物 > 蕨类植物,单子叶植物类群的 N 含量约为蕨类植物类群的 2.2 倍(图 1)。C 含量的均值的变化范围为 43.07% ~ 47.19%,双子叶植物 > 蕨类植物 > 裸子植物 > 单子叶植物。Lignin 含量的均值的变化范围为 13.84% ~ 43.13%,蕨类植物 > 裸子植物 > 双子叶植物 > 单子叶植物,蕨类植物的 Lignin 含量约为单子叶植物的 3.1 倍。4 个植物类群的 C/N 和 Lignin/N 比值的趋势一致,均为蕨类植物 > 裸子植物 > 双子叶植物 > 单子叶植物。蕨类植物的 C/N 为 48.46,约为单子叶植物的 2.3 倍,而蕨类植物的 Lignin/N 比值为 46.55,约为单子叶植物的 6.9 倍。

2.2 凋落物分解速率

图 2 为不同起源时间的叶凋落物剩余干重率的变化。由图 2 可见,24 个月的分解期间,不同起源时间的植物叶凋落物干重剩余率均表现出快-慢交替的变化特征。分解第 2 月,蕨类植物桫欏和芒萁失重率的均值为 2.52%,裸子植物苏铁和水杉的均值为 4.64%,双子叶植物木荷和青冈的均值为 7.51%,而毛竹凋落物快速失重达 24.53%。分解的第 2 月至第 4 月,除了毛竹以外,其余凋落物的失重速率皆高于最初 2 个月,而毛竹凋落物在此期间的干重损失率仅为 4.05%。之后至第 12 月,也就是在分解第一年的冬春两个季节里,凋落物的失重率均较低。第 16 ~ 18 个

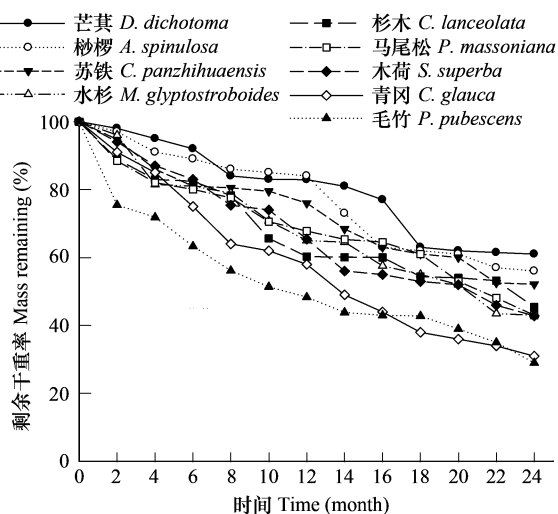


图 2 不同起源时间的叶凋落物分解动态

Fig. 2 Dynamics of leaf litter decomposition of plant with different origin time

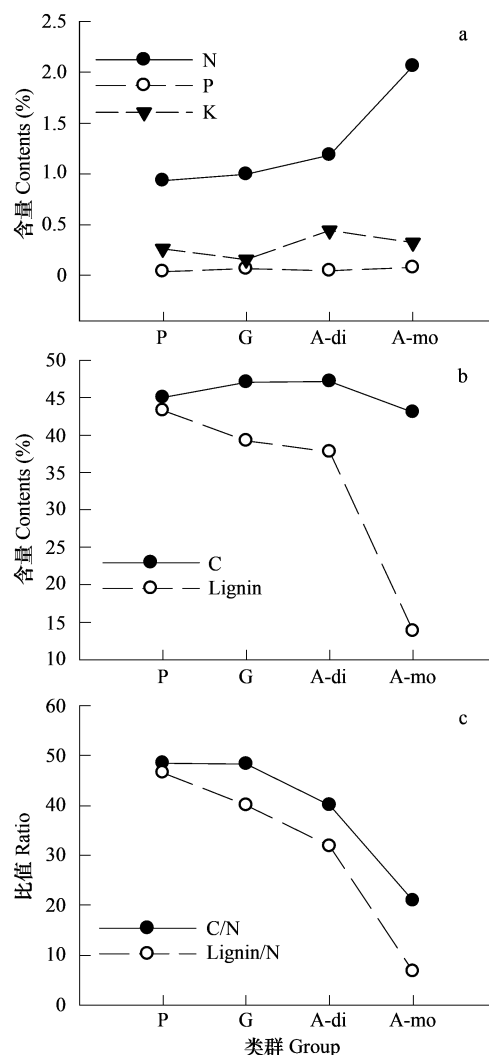


图 1 不同起源时间的植物类群叶凋落物平均基质化学组成

Fig. 1 Mean initial chemical qualities of leaf litters of plant taxa with different origin time

P: 蕨类植物, G: 裸子植物, A: 被子植物, di: 双子叶植物, mo: 单子叶植物, 下同 P: Pteridophyta, G: Gymnosperm, A: Angiosperm, di: Dicotyledon, mo: Monocotyledon, the same below

月,除毛竹和水杉外,其余 5 种凋落物出现了第二次失重率增加较快的时段。自第 18 月至第 24 月,凋落物失重率呈平缓变化。

凋落物在亚热带试验地分解 24 个月后,对 9 种起源时间不同的凋落物每隔 1 个月剩余干重率与时间进行指数衰减模型拟合(其中 k 值为指数衰减模型中自变量的系数,截距设为 100)。结果表明,凋落物分解系数 k 值的范围在 0.25 ~ 0.63 之间,毛竹 > 青冈 > 木荷 > 水杉 > 马尾松 > 杉木 > 苏铁 > 桫欏 > 芒萁,拟合系数 r^2 的范围在 0.83 ~ 0.98 之间(表 3)。凋落物分解 50% 所需的时间为 1.10 ~ 2.77 a, 95% 被分解所需的时间为

4.76 ~ 11.98 a。分解最慢的芒萁凋落物分解 95% 所需的时间比分解最快的毛竹所需时间长约 7.2 a, 约为毛竹所需时间的 2.5 倍。

相应地, 起源时间不同的 4 个植物类群的凋落物分解速率的均值为单子叶植物 > 双子叶植物 > 裸子植物 > 蕨类植物 (图 3)。其中, 单子叶植物、双子叶植物和裸子植物类群凋落物的平均年分解速率分别约为蕨类植物分解速率均值的 2.3, 1.9 倍和 1.4 倍。

表 3 叶凋落物经 24 个月分解后的年分解速率 k 和分解时间

Table 3 Annual decomposition rate (k) and decomposition time of the leaf litter after 24 months

物种 Species	k (a^{-1})	r^2	$t_{0.5}$ (a)	$t_{0.95}$ (a)
芒萁 <i>D. dichotoma</i>	0.25	0.83	2.77	11.98
桫欏 <i>A. spinulosa</i>	0.29	0.89	2.39	10.33
苏铁 <i>C. panzhihuaensis</i>	0.33	0.88	2.10	9.08
水杉 <i>M. glyptostroboides</i>	0.42	0.93	1.65	7.13
杉木 <i>C. lanceolata</i>	0.39	0.92	1.78	7.68
马尾松 <i>P. massoniana</i>	0.40	0.92	1.73	7.49
木荷 <i>S. superba</i>	0.43	0.94	1.61	6.97
青冈 <i>C. glauca</i>	0.61	0.90	1.14	4.91
毛竹 <i>P. pubescens</i>	0.63	0.98	1.10	4.76

$t_{0.5}$: 为凋落物分解 50% 所需的时间 (a), $t_{0.95}$: 凋落物分解 95% 所需的时间 (a) $t_{0.5}$: Time for 50% litter be decomposed, $t_{0.95}$: Time for 95% litter be decomposed

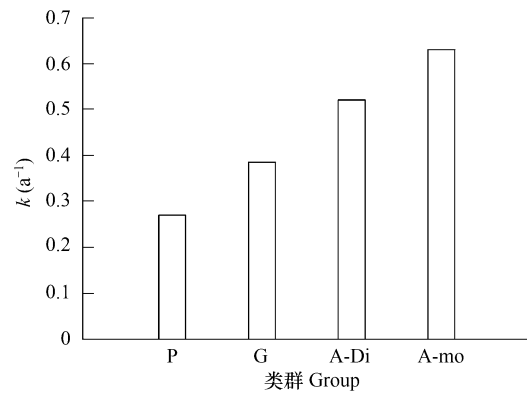


图 3 不同起源时间的植物类群叶凋落物经 24 个月分解后的年分解速率 k 均值

Fig. 3 Annual decomposition rate (k) of leaf litters of plant taxa with different origin time after 24 months

2.3 凋落物基质化学组成与分解速率的关系

利用最小二乘法, 对凋落物基质化学组成与分解 2、6、12 个月和 24 个月剩余干重率进行线性拟合和方差分析 (表 4)。结果表明: 凋落物在分解 2、6、12、和 24 个月剩余干重率与 Lignin 含量及 Lignin/N 比值均呈显著的正相关 ($P \leq 0.05$)。在分解的第 2、6 月和第 12 月剩余干重率与 N 含量呈显著的负相关 ($P \leq 0.05$), 而到第 24 个月时则无显著相关性。

表 4 叶凋落物基质化学组成 (自变量) 与分解 2、6、12 个月和 24 个月剩余干重率 (因变量) 间的线性拟合和方差分析

Table 4 Linear fitting and ANOVA analyses between initial chemical quality of leaf litter (independent variable) and mass remaining in the 2, 6, 12 and 24 months (dependent variable)

化学组分 Composition	斜率 Slope				截距 Intercept			
	2	6	12	24	2	6	12	24
C (%)	0.06	0.47	0.01	-0.20	88.87	58.99	67.05	54.29
N (%)	-14.72	-17.82	-22.46	-18.42	108.30	101.09	93.16	65.84
P (%)	-6.83	-45.16	-86.86	-69.77	91.88	83.21	72.26	48.62
K (%)	-3.61	-14.99	-11.88	-24.81	92.44	84.64	70.60	51.24
Lignin (%)	0.65	0.70	0.97	0.77	67.28	54.89	31.75	16.47
C/N	0.31	0.45	0.59	0.46	78.17	61.37	41.74	24.71
Lignin/N	0.42	0.50	0.74	0.59	76.51	62.64	40.74	23.71
化学组分 Composition	r^2				显著性 Sig.			
	2	6	12	24	2	6	12	24
C (%)	0.00	0.02	0.00	0.00	ns	ns	ns	ns
N (%)	0.62	0.64	0.50	0.41	*	*	*	ns
P (%)	0.00	0.07	0.12	0.10	ns	ns	ns	ns
K (%)	0.01	0.10	0.03	0.17	ns	ns	ns	ns
Lignin (%)	0.87	0.71	0.66	0.51	*	*	*	*
C/N	0.25	0.38	0.33	0.25	ns	ns	ns	ns
Lignin/N	0.64	0.67	0.71	0.55	*	*	*	*

* 表示显著相关 ($P < 0.05$), ns 表示非显著相关, 下同 Represents significant, ns represents non-significant, the same below

凋落物基质化学组成与凋落物分解速率 k 进行线性拟合和方差分析(表 5)。结果表明:凋落物其分解速率 k 与 N 含量呈显著正相关($P \leq 0.05$), Lignin 含量及 Lignin/N 比值均呈显著的负相关($P \leq 0.05$)。因而基质 N、Lignin 含量及 Lignin/N 比值与凋落物分解速率具有良好的相关性。分解速率 k 与凋落物的基质 C、P 和 K 含量以及 C/N 比值相关性不显著。

3 讨论

3.1 不同起源时间的植物凋落物分解速率

不同起源时间的 9 种凋落物在中亚热带的分解速率的测定结果表明,凋落物分解速率为单子叶植物 > 双子叶植物 > 裸子植物 > 蕨类植物(图 3)。树形蕨类植物是活化石物种,在植物进化的研究中占有重

要的地位^[17],但是缺乏探讨其凋落物基质质量和分解过程的研究。Funk 曾于 2005 年分析夏威夷岛上一一种草本植物对以树蕨(*Cibotium glaucum*)和本土植物群落入侵时对树蕨的凋落物分解进行了描述,其凋落物分解速率为 0.31^[13],与本研究中的桫欏凋落物的分解速率 0.29 比较接近。苏铁和水杉的凋落物分解状况鲜见报道。

虽然在以往的研究中,几乎没有从植物的起源时间角度来对凋落物分解速率进行探讨,但是在对资料进行整编后,发现了不同起源时间的植物类群的凋落物在分解速率上的差异(表 6)。由表 6 可见,在相同环境原位分解的前提下,起源时间较早的植物凋落物的分解速率普遍慢于起源时间较晚的植物,与本文的研究结果趋势相符。

3.2 不同起源时间的植物凋落物基质质量

植物凋落物的基质质量通过对分解过程和土壤养分归还速率的影响,使其在生态系统物质循环机制中扮演十分重要的角色^[13, 25~27]。影响凋落物分解的主要化学因素为构成凋落物组织的易分解成分(N、P 等)和难分解有机成分(木质素、纤维素和多酚类物质等)的含量,并且木质素含量高的凋落物分解速率较慢, N 含量高的凋落物分解速率较快^[15, 28~33]。

表 6 中, Quested 等在对亚北极地区不同植物类群的 72 种植物进行凋落物分析时发现,凋落物基质 N 含量与凋落物分解速率有较强的正相关性,起源时间较早的 3 种拟蕨类植物的 N 含量均值和分解速率均值皆低于起源时间较晚的 3 种禾本科植物^[34]。Bragazza 等在寒温带对泥炭地进行凋落物基质质量和分解速率的分析中发现,凋落物基质 C/N 和 C/P 比值对藓类和禾本科草类植物的分解速率有很好的预测性。起源时间较早的藓类植物凋落物基质 C/N 和 C/P 高于禾本科植物,而其分解速率低于起源时间较晚的禾本科植物^[28]。李雪峰等在长白山对 9 种叶凋落物进行的 34 个月的分解速率测定的结果显示分解速率与凋落物基质 N 含量呈显著正相关,与 C/N 比值呈显著负相关,裸子植物红松的 N 含量高于其余 8 种被子植物,而 C/N 比值低于被子植物^[35]。王希华等在中亚热带对裸子植物马尾松和其余 29 种被子植物叶凋落物分解实验的结果表明,凋落物分解速率与基质 N 含量有极显著相关性,而与 P 含量无显著相关^[37]。

本实验结果表明,不同起源时间的植物种类在凋落物基质化学成分上呈现不同的模式。在起源时间从早到晚的蕨类植物、裸子植物、双子叶植物和单子叶植物 4 个类群中,植物凋落物的 N 含量呈现单子叶植物 > 双子叶植物 > 裸子植物 > 蕨类植物的趋势,而 Lignin 含量以及 C/N 和 Lignin/N 比值则呈现相反的趋势。在对凋落物基质化学组成与凋落物分解速率进行线性拟合和方差分析的结果显示凋落物基质 Lignin 含量及 Lignin/N 比值对于分解速率具有良好的相关性。

综上所述,在各主要气候带上,起源时间较早的植物叶凋落物的分解速率小于起源时间较晚的植物,主要

表 5 叶凋落物基质化学组成(自变量)与年分解速率 k (因变量)间的线性拟合和方差分析

Table 5 Linear fitting and ANOVA analyses between initial chemical quality of leaf litter (independent variable) and annual decomposition rate (k , dependent variable)

化学组分 Composition	斜率 Slope	截距 Intercept	r^2	显著性 Sig.
C (%)	-0.004	0.58	0.01	ns
N (%)	0.246	0.14	0.49	*
P (%)	0.808	0.37	0.08	ns
K (%)	0.377	0.32	0.26	ns
Lignin (%)	-0.010	0.79	0.57	*
C/N	-0.007	0.71	0.34	ns
Lignin/N	-0.008	0.69	0.62	*

是受凋落物基质中几种化学组分的含量或者比值的控制。凋落物的基质 N 和 Lignin 含量, C/N、C/P 和 Lignin/N 比值等质量中的一种或几种组分是预测凋落物分解速率的良好指标。

表 6 不同起源时间的植物凋落物分解速率的比较

Table 6 Comparison of litter decomposition rate of plant taxa with different origin time

气候带 Climate zone	植物类群 1 Taxa1	植物类群 2 Taxa2	分解速率 Decomposition rate	文献 References
亚北极地区 Sub-arctic zone	F(<i>Lycopodium annotinum</i> etc. -3)	A-mo (<i>Calamagrostis lapponica</i> etc. -3)	F ^a < A-mo	[34]
寒温带 Cold temperate zone	M(<i>Sphagnum fuscum</i> etc. -4)	A-mo(<i>Trichophorum caespitosum</i> etc. -4)	M ^b < A-mo	[28]
中温带 Mid-temperate zone	G(红松 <i>Pinus Koraiensis</i>)	A(紫椴 <i>Tilia amurensis</i> etc. -8)	G < A	[35]
温带 Temperate zone	G(红松 <i>Pinus Koraiensis</i>)	A(白桦 <i>Betula platyphlla</i> etc. -2)	G < A	[30]
北亚热带 North subtropical zone	G(马尾松 <i>Pinus massoniana</i> etc. -2)	A-mo(毛竹 <i>Phyllostachys pubescens</i> etc. -2)	G < A-mo	[36]
中亚热带 Mid-subtropical zone	G(马尾松 <i>Pinus massoniana</i>)	A(木荷 <i>Schima superba</i> etc. -29)	G < A	[37]
南亚热带 South subtropical zone	G(马尾松 <i>Pinus massoniana</i>)	A(木荷 <i>Schima superba</i> etc. -3)	G < A	[11]

表中同一行的比较是基于相同环境原位分解的前提下; P: 蕨类植物, G: 裸子植物, A: 被子植物, mo: 单子叶植物, F: 拟蕨类植物, M: 藓类植物; a: 拟蕨类植物的起源时间早于单子叶植物, b: 藓类植物的起源时间早于单子叶植物; etc. -数字: 数字表示物种数目 The comparisons within the same line are based on the conditions that the decompositions are in situ and under the same environment; P: Pteridophyta, G: Gymnosperm, A: Angiosperm, mo: Monocotyledon, F: Fern ally, M: Moss; a: The origin time of fern ally is early than monocotyledon. b: The origin time of moss is early than monocotyledon; etc. -number: the number presents the number of species

3.3 研究展望

植物凋落物的基质理化特性会导致不同种类间分解速度的明显不同。其中的一些特性可能在某一特定的功能或分类学上划分的植物类群的凋落叶片中较为普遍。找到并且量化不同起源时间的植物类群的凋落物的属性与凋落物分解之间的关系将会对于人们理解生态系统功能进化有所帮助。

References:

- [1] Olson J S. Energy-storage and balance of producers and decomposers in ecological-systems. *Ecology*, 1963, 44(2): 322.
- [2] Austin A T, Vivanco L. Plant litter decomposition in a semi-arid ecosystem controlled by photodegradation. *Nature*, 2006, 442(7102): 555—558.
- [3] Jonasson S, Shaver G R. Within-stand nutrient cycling in arctic and boreal wetlands. *Ecology*, 1999, 80(7): 2139—2150.
- [4] Manzoni S, Jackson R B, Trofymow J A, *et al.* The global stoichiometry of litter nitrogen mineralization. *Science*, 2008, 321(5889): 684—686.
- [5] Schimel D S, House J I, Hibbard K A, *et al.* Recent patterns and mechanisms of carbon exchange by terrestrial ecosystems. *Nature*, 2001, 414(6860): 169—172.
- [6] Beerling D J. The influence of Carboniferous palaeoatmospheres on plant function: an experimental and modelling assessment. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 1998, 353(1365): 131.
- [7] Aerts R. The freezer defrosting: global warming and litter decomposition rates in cold biomes. *Journal of Ecology*, 2006, 94(4): 713—724.
- [8] Hobbie E A, Colpaert J V, White M W, *et al.* Nitrogen form, availability, and mycorrhizal colonization affect biomass and nitrogen isotope patterns in *Pinus sylvestris*. *Plant and Soil*, 2008, 310(1-2): 121—136.
- [9] Berg B, McLaugherty C, De Santo A V, *et al.* Humus buildup in boreal forests: effects of litter fall and its N concentration. *Can. J. For. Res.*, 2001, 31: 988—998.
- [10] Agren G I, Bosatta E, Magill A H. Combining theory and experiment to understand effects of inorganic nitrogen on litter decomposition. *Oecologia*, 2001, 128(1): 94—98.
- [11] Zhang D Q, Ye W H, Yu Q F, *et al.* The litter-fall of representative forests of successional series in Dinghushan. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20(6): 938—944.
- [12] Fornara D A, Du Toit J T. Browsing-induced effects on leaf litter quality and decomposition in a southern african savanna. *Ecosystems*, 2008, 11(2): 238—249.
- [13] Funk J L. *Hedychium gardnerianum* invasion into Hawaiian montane rainforest: interactions among litter quality, decomposition rate, and soil

- nitrogen availability. *Biogeochemistry*, 2005, 76(3): 441–451.
- [14] Polyakova O, Billor N. Impact of deciduous tree species on litterfall quality, decomposition rates and nutrient circulation in pine stands. *Forest Ecology and Management*, 2007, 253(1-3): 11–18.
- [15] Li G L, Liu Y, Li R S, *et al.* Responses of decomposition rate, nutrient return and composition of leaf litter to thinning intensities in *Pinus tabulaeformis* plantation. *Journal of Beijing Forestry University*, 2008, 30(5): 52–57.
- [16] Yang Y S, Guo J F, Chen Y X, *et al.* Comparatively study on litter decomposition and nutrient dynamics between plantations of *Fokienia hodginsii* and *Cunninghamia lanceolata*. *Scientia Silvae Sinicae*, 2004, 40(3): 19–25.
- [17] Willis K J, McElwain J C. The evolution of plants. New York: Oxford University Press, 2002.
- [18] Tryon R M. The classification of the Cyatheaceae. *Contr. Gray Herb*, 1970, 200: 1–53.
- [19] Gradstein F M, Ogg J G, Smith A G, *et al.* A geologic time scale 2004. Cambridge: Cambridge University Press, 2004.
- [20] Gastony G J. Spore morphology in the Cyatheaceae. III. The genus *Trichipteris*. *American Journal of Botany*, 1979, 66(10): 1238–1260.
- [21] Arens N C. Responses of leaf anatomy to light environment in the tree fern *Cyathea caracasana* (Cyatheaceae) and its application to some ancient seed ferns. *Palaos*, 1997, 12(1): 84–94.
- [22] Ma Y D, Jiang H, Yu S Q, *et al.* Biomass and productivity of tree fern ecosystems. *Journal of Plant Ecology*, 2008, 32(6): 1294–1300.
- [23] Zhang W R, Yang G J, Tu X, *et al.* The forestry industry standard of PRC — Forest soil analysis methods. Beijing: China Standards Press, 1999.
- [24] National Bureau of Standards of PRC. GB/T 2677. 8-1994, Fibrous raw material — Determination of acid-insoluble lignin. Beijing: China Standards Press, 1994.
- [25] Moorhead D, Currie W, Rastetter E, *et al.* Climate and Litter Quality Controls on Decomposition: An Analysis of Modeling Approaches. *Global Biogeochemical Cycles*, 1999, 13(2): 575–589.
- [26] Hyvönen R, Ågren G I. Decomposer invasion rate, decomposer growth rate, and substrate chemical quality: how they influence soil organic matter turnover. *Can. J. For. Res.*, 2001, 31: 1594–1601.
- [27] Trofymow J A, Moore T R, Titus B, *et al.* Rates of litter decomposition over 6 years in Canadian forests: influence of litter quality and climate. *Canadian Journal of Forest Research/Revue Canadienne de Recherche Forestière*, 2002, 32(5): 789–804.
- [28] Bragazza L, Siffi C, Iacumin P, *et al.* Mass loss and nutrient release during litter decay in peatland: The role of microbial adaptability to litter chemistry. *Soil Biology & Biochemistry*, 2007, 39(1): 257–267.
- [29] Kasurinen A, Riikonen J, Oksanen E, *et al.* Chemical composition and decomposition of silver birch leaf litter produced under elevated CO₂ and O₃. *Plant and Soil*, 2006, 282(1-2): 261–280.
- [30] Guo Z L, Zheng J P, Ma Y D, *et al.* Researches on litterfall decomposition rates and model simulating of main species in various forest vegetations of Changbai Mountains, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(4): 1037–1046.
- [31] Deng X W, Zhang Y, Han S J, *et al.* Effects of nitrogen addition on the early stage decomposition of Korean pine litter in the Changbaishan Mountains, northeastern China. *Journal of Beijing Forestry University*, 2007, 29(6): 16–22.
- [32] Song X Z, Jiang H, Zhang H L, *et al.* A review on the effects of global environment change on litter decomposition. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(9): 4414–4423.
- [33] Song X Z, Jiang H, Yu S Q, *et al.* Litter decomposition of dominant plant species in successional stages in mid-subtropical zone. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2009, 20(3): 537–542.
- [34] Quested H M, Cornelissen J H C, Press M C, *et al.* Decomposition of sub-arctic plants with differing nitrogen economies: A functional role for hemiparasites. *Ecology*, 2003, 84(12): 3209–3221.
- [35] Li X F, Han S J, Hu Y L, *et al.* Decomposition of litter organic matter and its relation s to C, N and P release in secondary conifer and broadleaf mixed forest in Changbai Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19(2): 245–251.
- [36] Li Z C, Xu D Y, Yang X S, *et al.* Carbon dynamics of litter decomposition in six forest stands of subtropical China. *Forest Research*, 2008, 21(5): 675–680.
- [37] Wang X H, Huang J J, Yan E R. Leaf litter decomposition of common trees in Tiantong. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28(4): 457–467.

参考文献:

- [11] 张德强, 叶万辉, 余清发, 等. 鼎湖山演替系列中代表性森林凋落物研究. *生态学报*, 2000, 20(6): 938–944.
- [15] 李国雷, 刘勇, 李瑞生, 等. 油松叶凋落物分解速率、养分归还及组分对间伐强度的响应. *北京林业大学学报*, 2008, 30(5): 52–57.
- [16] 杨玉盛, 郭剑芬, 陈银秀, 等. 福建柏和杉木人工林凋落物分解及养分动态的比较. *林业科学*, 2004, 40(3): 19–25.
- [22] 马元丹, 江洪, 余树全, 等. 桫欏生态系统生物量与生产力. *植物生态学报*, 2008, 32(6): 1294–1300.
- [23] 张万儒, 杨光谨, 屠星南, 等. 中华人民共和国林业行业标准——森林土壤分析方法. 北京: 中国标准出版社, 1999.
- [24] 中华人民共和国国家标准局. GB/T 2677. 8-1994——造纸原料酸不溶木素含量的测定. 北京: 中国标准出版社, 1994.
- [30] 郭忠玲, 郑金萍, 马元丹, 等. 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*, 2006, 26(4): 1037–1046.
- [31] 邓小文, 张岩, 韩士杰, 等. 外源氮输入对长白山红松凋落物早期分解的影响. *北京林业大学学报*, 2007, 29(6): 16–22.
- [32] 宋新章, 江洪, 张慧玲, 等. 全球环境变化对森林凋落物分解的影响. *生态学报*, 2008, 28(9): 4414–4423.
- [33] 宋新章, 江洪, 余树全, 等. 中亚热带森林群落不同演替阶段优势种凋落物分解试验. *应用生态学报*, 2009, 20(3): 537–542.
- [35] 李雪峰, 韩士杰, 胡艳玲, 等. 长白山次生针阔混交林叶凋落物中有机物分解与碳、氮和磷释放的关系. *应用生态学报*, 2008, 19(2): 245–251.
- [36] 李正才, 徐德应, 杨校生, 等. 北亚热带 6 种森林类型凋落物分解过程中有机碳动态变化. *林业科学研究*, 2008, 21(5): 675–680.
- [37] 王希华, 黄建军, 闫恩荣. 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*, 2004, 28(4): 457–467.