

DOI: 10.5846/stxb201807271608

沈芳芳, 刘文飞, 吴建平, 袁颖红, 樊后保, 赵楠. 杉木人工林凋落物分解对氮沉降的响应. 生态学报, 2019, 39(21): - .

Shen F F, Liu W F, Wu J P, Yuan Y H, Fan H B, Zhao N. Litter decomposition in a Chinese fir plantation in response to nitrogen deposition. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(21): - .

杉木人工林凋落物分解对氮沉降的响应

沈芳芳¹, 刘文飞¹, 吴建平², 袁颖红¹, 樊后保^{1,*}, 赵楠¹

1 南昌工程学院生态与环境科学研究所/江西省退化生态系统修复与流域生态水文重点实验室, 南昌 330099

2 云南大学生态学与进化生物学实验室, 昆明 650091

摘要:凋落物分解是陆地生态系统养分循环的关键过程,是全球碳(C)收支的一个重要主要组成部分,正受到全球大气氮(N)沉降的深刻影响。探讨大气氮沉降条件下森林凋落物的分解,有利于揭示森林生态系统C平衡和养分循环对全球变化的响应。选择福建沙县官庄林场 1992 年栽种的杉木(*Cunninghamia lanceolata*)人工林为研究对象,自 2004 年开始野外模拟氮沉降试验,至今 12 年。氮沉降处理分 4 个水平,N0、N1、N2 和 N3 分别为 0、60、120、240 kg N hm⁻² a⁻¹。2015 年 12 月开展分解袋试验,对经过氮沉降处理 12 年的凋落物(叶、枝、果)进行模拟原位分解,每 3 个月收回一次分解袋样品,为期 2 年,同时测定凋落物干物质残留量及其 C、N 和磷(P)含量。结果表明,经 2 年分解后,氮沉降条件下凋落物叶、枝和果的干物质残留率平均值分别为 27.68%、47.02%和 43.18%,说明分解速率大小依次为叶>果>枝。凋落物叶、枝和果的分解系数平均为 0.588、0.389 和 0.455,周转期(分解 95%年限)分别为 4—5 年、6—8 年和 5—7 年。低-中氮处理(N1 和 N2)均促进凋落物叶、枝和果的分解,以 N1 的效果更明显,而 N3 起到抑制作用。N1 处理的凋落物叶、枝和果的周转期分别为:4.50 年、6.09 年和 5.85 年,N2 处理的分别为 4.95 年、8.16 年和 6.19 年。模拟氮沉降在一定程度上增加了凋落物叶、枝和果分解过程中的 N 和 P 含量,但降低了 C 含量。凋落物叶、枝和果分解过程中 C 元素呈现释放-富集-释放模式,N 和 P 元素呈现释放与富集交替,除枝的 N 元素外,其他均表现为释放量大于富集量。

关键词:氮沉降;杉木人工林;凋落物分解;干物质残留率;养分动态

Litter decomposition in a Chinese fir plantation in response to nitrogen deposition

SHEN Fangfang¹, LIU Wenfei¹, WU Jianping², YUAN Yinghong¹, FAN Houbao^{1,*}, ZHAO Nan¹

1 Jiangxi Key Laboratory for Restoration of Degraded Ecosystems and Watershed Ecohydrology, Nanchang Institute of Technology, Nanchang 330099, China

2 Laboratory of Ecology and Evolutionary Biology, Yunnan University, Kunming 650091, China

Abstract: Litter decomposition is a key process of nutrient cycling in terrestrial ecosystems and a major component of the global carbon budget, which is presently being affected by the global atmospheric nitrogen deposition. Studying the litter decomposition and nutrient release patterns might be of great importance for better understanding the carbon balance and nutrient cycling of forest ecosystems in response to global change. Many studies on the litter composition have focused on fallen leaves. However, very little is known about the composition of fallen branches and fruits. To investigate the response of nutrient (C, N, and P) dynamics in fallen leaves, branches, and fruits decomposition to elevated N deposition, a field experiment was conducted in a Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantation, located at the Guanzhuang National Forestry Farm, in the subtropical region of China. Simulated N deposition treatments were designed as N0 (0 kg hm⁻² a⁻¹, control), N1 (60 kg hm⁻² a⁻¹, low-N), N2 (120 kg hm⁻² a⁻¹, medium-N), and N3 (240 kg hm⁻² a⁻¹, high-N), with three replicates in each treatment. Starting from January 2004, each treatment was sprayed with CO(NH₂)₂ on the forest

基金项目:江西省教育厅科技项目(GJJ161118);国家自然科学基金项目(31360175, 31570444);江西省主要学科学术和技术带头人项目(20162BCB22021)

收稿日期:2018-07-27; **网络出版日期:**2019-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hbfan@nit.edu.cn

floor at the beginning of each month, and this spraying is being continued till date. After 12 years of N- application, the decomposition of fallen leaves, branches, and fruits were studied by using the litterbag method. The fresh litter samples were collected in December 2015 and sorted into three litter fractions; leaves, branches, and fruits from each plot. Decomposing litter in the litterbags was collected at 3-month intervals for 2 years from each plot, and then the mass loss and C, N, and P contents were determined. The results showed that the percentage of dry matter remaining of fallen leaves, branches, and fruits was on an average 27.68%, 47.02%, and 43.18%, respectively, for all the treatments, after 2 years of decomposition. The decomposition rate of litterfall fraction decreased in the order leaf > fruit > branch. The decomposition coefficients (K values) of fallen leaves, branches, and fruits were 0.588, 0.389, and 0.455 on average. The turnover period (time to 95% decomposition) of litter leaves, branches, and fruits was 4—5 years, 6—8 years, and 5—7 years, respectively. Low- and medium-N treatments (N1 and N2) had a significant, positive effect on the litter decomposition rate, with N1 showing a greater impact. The turnover period (time to 95% decomposition) was 4.50, 6.09, and 5.85 years for fallen leaf, branch, and fruit, respectively, under N1 treatment, and 4.95, 8.16, and 6.19 years, respectively, under N2. Simulated N deposition increased the N and P contents in the litterfall fractions, but decreased the C content. During the decomposition process, litter C showed release-enrichment-release pattern, and N and P showed alternately release and enrichment patterns, except for the N content in the branches. The released amounts of litter C, N, and P content were greater than the enrichment. In summary, low- and medium-N deposition promote litter decomposition, with stronger effects for the low-N treatment. The litter C, N, and P exhibited the pattern of nutrient release under long-term N deposition.

Key Words: nitrogen deposition; *Cunninghamia lanceolata*; litterfall decomposition; dry matter remaining; nutrient dynamics

大气氮(N)沉降在全球范围内普遍发生,全球总活性N释放量从35Tg N a⁻¹(1850年)增加到104 Tg N a⁻¹(1997—2013年),在未来一段时期可能继续增加^[1],预计2100年达到114 Tg N a⁻¹^[2]。我国正在经历严重的大气N沉降,1980—2010年期间,每年以0.41 kg N hm⁻²的速度增长,20世纪80年代(13.2 kg N hm⁻²)到21世纪初(21.1 kg N hm⁻²)总量增加了60%^[3]。N沉降影响森林生态系统的结构和组成,尤其是森林凋落物的分解系统^[4-5]。大气N沉降水平、N添加率以及凋落物质量是凋落物分解响应氮沉降增加的重要因子^[6]。

凋落物分解是陆地生态系统碳(C)和养分(N、磷(P)等)循环的关键过程,是森林生态系统养分循环的重要组成部分^[7]。森林凋落物分解速度的快慢决定着森林土壤养分的供应能力和森林生态系统养分循环的规模^[8]。凋落物分解速率受全球范围内气候条件(如,湿度、温度)的驱动^[9-10]、土壤微生物群落和动物群的影响^[11]。N沉降不仅通过影响植物N的吸收量来影响凋落物的初始N含量,还可以通过影响地表植被的组成而改变凋落物的化学物质的组成比例^[12]。森林生态系统对N沉降的响应研究中,植物的生长(C固定)是正向响应,但凋落物的分解(C释放)对其的响应差异很大^[5],分解速率显著降低^[13]或没有变化^[8]或刺激分解^[14]。

落叶占凋落物量的绝大部分,约为55%—3%^[15],目前关于森林凋落物分解的研究也主要集中在叶的分解,如,相比单树种凋落物叶分解,两种或多种树种叶混合分解能够显著增强土壤微生物活性^[11,16-17],加快凋落物叶的分解速率^[18]。落枝和落果占凋落物总量分别可达13%—20%和2%—10%^[15],而关于枝和果的分解研究较少。亚热带森林生态系统在全球C循环及C汇功能中发挥着不可忽视的作用。本研究选择亚热带杉木(*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook)人工林为研究对象,2004年开始人工模拟N沉降,至今12年。研究12年N沉降处理后的杉木凋落物叶、枝和果,经过2年分解的C、N、P养分动态,为亚热带生态系统生物地球化学循环提供科学数据,以期为我国森林生态系统对全球变化的响应提供基础支撑。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验地设在福建省三明市沙县官庄国有林场,位于 117°43'29"E, 26°30'47"N, 属中亚热带季风气候, 四季气温温暖适中, 日照充足, 年平均气温 18.8—9.6℃, 年平均降水量 1606—1650 mm, 无霜期 271 d。试验林设置在该林场的白溪工区 21 林班 8 小班南坡上, 平均海拔 200 m 左右, 土壤为山地红壤。试验林为 1992 年营造的杉木人工林, 面积 6 hm²。其林下植被稀疏, 以五节芒 (*Miscanthus floridulus*)、芒萁 (*Dicranopteris olichotoma*)、蕨 (*Pteridium aquilinum* var. *latiusculum*) 等为主, 盖度在 3%—5% 之间。选择立地和林分条件相似的杉木人工林地建立 12 块固定试验样地, 样地面积均为 20 m×20 m, 内设 15 m×15 m 中心区域, 以便破坏性试验在中心区外围的处理区进行。2003 年 12 月进行了模拟 N 沉降前各处理样地林分和土壤本底值调查^[19]。

1.2 模拟氮沉降方法

模拟 N 沉降实验即以人工喷氮的方式对未来的氮沉降趋势进行模拟。本研究参照国外同类研究, 如 NITRE^[20]、EXMAN^[21] 项目和北美 Harvard Forest^[22-23] 等类似研究设计, 氮沉降量的确定参照了当地 N 的沉降量 (11.4—53 kg N hm⁻² a⁻¹)^[24] 以及杉木对 N 的年需求量 (5—8 kg N hm⁻² a⁻¹)^[25]。按 N 施用量的高低, 分设 4 种处理, 分别为 N0 (0 kg N hm⁻² a⁻¹, 对照)、N1 (60 kg N hm⁻² a⁻¹)、N2 (120 kg N hm⁻² a⁻¹) 和 N3 (240 kg N hm⁻² a⁻¹), 每种处理重复 3 次。2003 年 12 月建立样地后, 于 2004 年 1 月开始人工模拟 N 沉降处理, 一直延续至今。每月月初按照处理水平的要求 (N0、N1、N2 和 N3 分别为 0、0.5、1 和 2 kg 尿素), 将尿素溶解在 20 L 水中, 以背式喷雾器在林地人工来回均匀喷洒样地地面。对照样地 (N0) 喷施同样量的水, 以减少因外加的水而造成对林木生物地球化学循环的影响。

1.3 凋落物样品采集与分析

2015 年 12 月收集每个样地的新鲜凋落的杉木枝条和果, 将叶从小枝上扯下, 整枝使用。将所收集的凋落物清除杂物之后, 落叶和落枝置于 65℃ 烘箱内烘干 48 h 至恒重, 落果置于 65℃ 烘箱内烘干 72 h 至恒重。将每个样地的凋落物样品分别充分混匀后, 分叶、枝和果一次性分装在尼龙网缝制的分解袋 (孔径大小为 1 mm×1 mm) 中, 每个叶分解袋装 10 g, 枝分解袋装 8 g, 果分解袋记录初始重量 (确保大于 5g)。装袋时另取部分叶、枝和果样品测定含水量和初始 C、N 和 P 含量。叶分解袋规格为 20 cm×20 cm, 枝和果分解袋规格为 10 cm×5 cm。布置分解袋时, 每个样地中放入叶、枝和果分解袋分别 24 个。放置凋落物分解袋时, 先清除地表凋落物层, 然后将分解袋紧贴地面水平放置, 表面再简单覆盖一层凋落物。每 3 个月收回一次, 每个样地每次收回叶、枝和果分解袋各 3 袋, 为期 2 年, 总共 8 次采样。采集时间分别为 2016 年 3 月 28 日 (3 个月)、6 月 22 日 (6 个月)、9 月 24 日 (9 个月)、12 月 28 日 (12 个月)、2017 年 4 月 6 日 (15 个月)、7 月 21 日 (18 个月)、10 月 18 日 (21 个月)、12 月 11 日 (24 个月)。收回的分解袋带回实验室, 小心清除凋落物表面的杂物和泥土, 甚或在流水中冲洗, 自然晾干之后, 将叶、枝和果转装入纸质信封内放入鼓风干燥器中烘 72 h 至恒重, 称干重并计算残留率, 然后粉碎过 100 目筛制成供试样品, 测定 C、N 和 P 含量。C 采用重铬酸钾-油浴外加热法。N 和 P 经 H₂SO₄-H₂O₂ 消煮后, N 采用半微量凯氏定氮法, P 采用酸溶-钼锑抗比色法。

2015 年 12 月 (与新鲜凋落物采集时间相同) 采用土壤采样器进行多点混合式采集各样地的土壤样品, 分析凋落物试验开始时的土壤理化性质 (表 1)。

1.4 计算公式

(1) 凋落物干物质残留率 (%)

$$\text{干物质残留率} = M_t / M_0 \times 100\% \quad (1)$$

式中, M_0 为凋落物叶、枝和果的初始干重 (g), M_t 为 t 时刻凋落物叶、枝和果分解袋中剩余样品的干重 (g)。

表 1 凋落物试验开始时土壤理化性质

Table 1 Soil physicochemical properties in different nitrogen treatment before litterfall decomposition experiment

处理 Treatment	pH	有机碳 Organic carbon/ (g/kg)	全氮 Total N/ (g/kg)	全磷 Total P/ (g/kg)	碱解氮 Alkali- hydrolyzed N/ (mg/kg)	速效磷 Available P/ (mg/kg)	速效钾 Available K/ (mg/kg)
N0	4.37	23.65	3.31	0.73	108.41	0.99	81.53
N1	4.36	20.94	3.42	0.69	101.68	0.72	73.89
N2	3.86	22.46	3.75	0.81	111.48	1.12	76.25
N3	3.82	23.81	3.25	0.90	107.80	0.72	65.83

N0、N1、N2、N3 分别代表 4 种处理,为 N0 (0 kg N hm⁻²a⁻¹,对照)、N1 (60 kg N hm⁻²a⁻¹)、N2 (120 kg N hm⁻²a⁻¹) 和 N3 (240 kg N hm⁻²a⁻¹)。

(2) 凋落物分解速率

采用 Olson (1963)^[26] 指数衰减模型模拟凋落物分解过程,计算凋落物分解系数(K):

$$M_t/M_0 = a \cdot e^{-Kt} \quad (2)$$

式中, K 为凋落物分解常数, t 为分解时间(a)。凋落物分解 50% ($T_{50\%}$) 和 95% ($T_{95\%}$) 所需时间计算方法参照向元彬等 (2017)^[27] 和崔鸿侠等 (2017)^[28]:

$$T_{50\%} = -\ln(0.50)/K; T_{95\%} = -\ln(0.05)/K \quad (3)$$

(3) 凋落物养分残留率(R , %)

$$R = (C_t \times M_t) / (C_0 \times M_0) \times 100\% \quad (4)$$

式中, C_t 为 t 时刻凋落物叶、枝和果的 C、N 和 P 元素含量(g/kg), C_0 为初始凋落物叶、枝和果的 C、N 和 P 元素含量(g/kg), M_t 为 t 时刻凋落物叶、枝和果的干重(g), M_0 为初始凋落物叶、枝和果的干重(g)。

1.5 数据分析

采用 Excel 2013 预处理凋落物叶、枝和果的 C、N、P 含量数据, SigmaPlot 13.0 (Sysat software, USA) 软件进行制图。凋落物叶、枝和果的 C、N、P、C/N 基本特征和分解袋中凋落物组分的 C、N、P 含量均采用 SPSS 19.0 (SPSS Inc., Chicago, USA) 统计软件进行最小差异显著法 (LSD) 检验及回归分析。

2 结果与分析

2.1 凋落物初始 C、N、P 含量

凋落物初始 C、N 和 P 含量特征值为 N 沉降处理 12 年时 (2004—2015 年) 的凋落物养分含量。凋落物叶、枝和果的初始 C、N、P 含量有明显的差异 (表 2)。N 沉降显著影响凋落物叶的 P 含量, 凋落物枝的 N、P 含量和 C/N 值, 凋落物果的 C、P 含量和 C/N 值。其中 N3 处理的凋落物叶和枝的 P 含量最高。凋落物组分的 C/N 值大小为枝>果>叶。

2.2 分解过程凋落物叶、枝、果干重变化和分解速度

连续 2 年凋落物的分解试验表明, 随着分解时间的延长, 凋落物叶、枝和果的干物质残留率均呈逐渐下降的趋势 (图 1), 表现为前期下降快, 后期缓慢下降。经过 2 年的野外原位分解, 凋落物叶、枝和果的干物质残留率的平均值分别为 27.68%、47.02% 和 43.18%, 这表明凋落物叶分解最快, 其次是凋落物果, 最后是凋落物枝。N 沉降在凋落物分解前期影响不显著, 在分解末期 21—24 个月影响显著 ($P < 0.05$), 其中 N1 处理均达到显著性差异。以第 15 个月为界, N1 处理的凋落物叶、枝和果干物质残留率显著低于 N0 处理 ($P < 0.05$), 这表明分解后期 N1 处理的凋落物的分解速率最快, N0 处理的最慢。整个分解过程中 N2 处理的枝和果达到显著差异 ($P < 0.05$)。综合分解过程中 N 沉降对凋落物叶、枝和果分解的影响, N1 处理显著促进凋落物叶、枝和果的分解, N3 处理抑制了凋落物的分解。

表 2 凋落物基本特征

Table 2 Initial characteristics in leaf, branch and fruit of litterfall (mean±SE)

元素 Elements	处理 Treatment	叶 Leaf	枝 Branch	果 Fruit
C/(g/kg)	N0	490.01±60.48	516.86±54.16	434.10±63.76b
	N1	557.52±36.46	575.27±35.58	654.14±24.72a
	N2	569.95±39.01	531.59±31.88	481.57±18.66b
	N3	562.64±31.53	582.57±33.38	540.83±19.97a
N/(g/kg)	N0	11.20±0.67	9.20±0.25a	9.58±0.72
	N1	11.32±0.41	6.69±0.79b	9.27±1.09
	N2	12.09±0.96	6.88±0.59b	9.48±0.85
	N3	12.82±0.52	6.28±0.38b	8.41±0.27
P/(g/kg)	N0	0.57±0.07b	0.37±0.04b	0.65±0.06a
	N1	0.60±0.06b	0.43±0.04ab	0.45±0.09b
	N2	0.55±0.07b	0.40±0.05b	0.74±0.04a
	N3	0.80±0.05a	0.55±0.06a	0.59±0.06ab
C/N	N0	43.94±5.26	56.17±5.53b	47.38±8.32b
	N1	49.50±3.57	91.70±10.69a	76.86±11.47a
	N2	47.86±3.16	80.12±8.33a	53.23±6.05ab
	N3	44.27±3.02	93.89±6.71a	64.46±2.61ab

C:全碳, total organic carbon; N: 全氮, total nitrogen; P: 全磷, total phosphorus; 不同字母表示显著性差异 $P<0.05$

表 3 中 Olson 指数衰减模型的相关系数 (R^2) 均达到极显著相关 ($P<0.001$), 说明凋落物叶、枝和果的干物质残留率与时间之间拟合效果良好。结合分解系数 (K)、半衰期 (分解 50% 年限) 和周转期 (分解 95% 年限) 3 个指标可以看出, 凋落物分解速率为: 叶>果>枝。受长期 N 沉降的影响, 凋落物各组分的分解速率差异明显, 其中 N1 和 N2 处理均促进了凋落物的分解, N3 处理呈现了一定的抑制作用。凋落物叶周转期为 4—5 年, 凋落物枝周转期为 6—8 年, 凋落物果周转期为 5—7 年。

表 3 凋落物叶、枝、果分解的 Olson 指数模型

Table 3 The Olson exponential models for the average decomposition rate of litterfall leaf, branch and fruit

组分 Components	处理 Treatment	分解方程 Olson equation	分解系数 K Decomposition rate K/(t/a)	分解 50% 年限 50% decomposition time/a	分解 95% 年限 95% decomposition time/a	相关系数 (R^2) Correlation coefficient	P 值 P value
叶 Leaf	N0	$y = 107.76e^{-0.536t}$	0.536	1.29	5.59	0.9406	$P<0.001$
	N1	$y = 119.27e^{-0.666t}$	0.666	1.04	4.50	0.8878	$P<0.001$
	N2	$y = 111.70e^{-0.605t}$	0.605	1.15	4.95	0.9176	$P<0.001$
	N3	$y = 108.39e^{-0.544t}$	0.544	1.27	5.51	0.9531	$P<0.001$
枝 Branch	N0	$y = 101.21e^{-0.345t}$	0.345	2.01	8.68	0.9825	$P<0.001$
	N1	$y = 105.86e^{-0.492t}$	0.492	1.41	6.09	0.9682	$P<0.001$
	N2	$y = 102.71e^{-0.367t}$	0.367	1.89	8.16	0.9708	$P<0.001$
	N3	$y = 104.45e^{-0.353t}$	0.353	1.96	8.49	0.9519	$P<0.001$
果 Fruit	N0	$y = 104.47e^{-0.421t}$	0.421	1.65	7.12	0.9508	$P<0.001$
	N1	$y = 104.45e^{-0.512t}$	0.512	1.35	5.85	0.9673	$P<0.001$
	N2	$y = 103.24e^{-0.484t}$	0.484	1.43	6.19	0.9722	$P<0.001$
	N3	$y = 99.885e^{-0.402t}$	0.402	1.72	7.45	0.9620	$P<0.001$

y 为凋落物组分的干物质残留率, t 为时间

2.3 凋落物分解过程中 C、N 和 P 含量

凋落物分解过程中, 叶、枝和果的 C 含量均呈现降低-增加-降低的趋势 (图 2)。N 沉降处理的叶 C 含量在第 18 个月、枝在第 3、6 和 18 个月和果 C 含量在第 9、12 和 18 个月达到显著性差异水平 ($P<0.05$)。分解

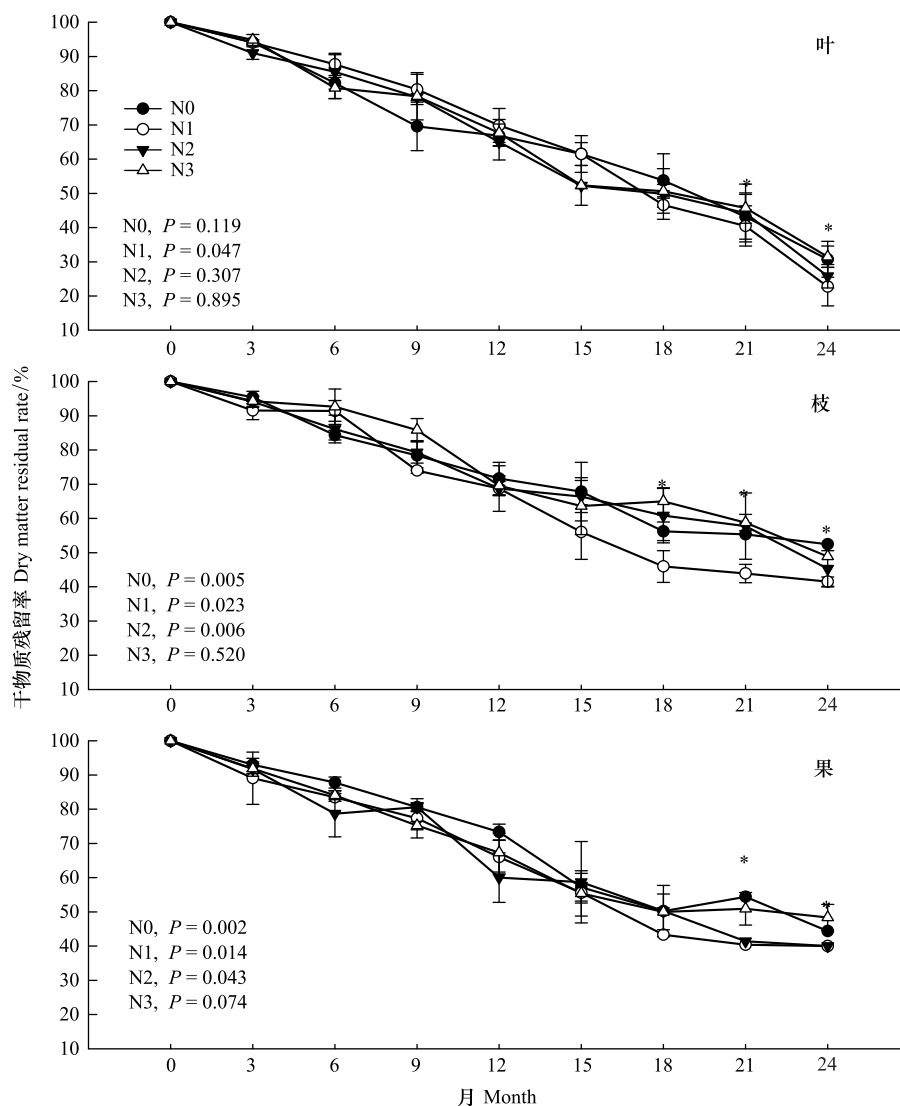


图1 氮沉降条件下凋落物叶、枝和果分解过程中干物质残留率的变化

Fig.1 Changes of litterfall leaf, branch and fruit dry matter residual rate in the decomposition process under nitrogen deposition

* 表示不同处理之间差异显著 ($P < 0.05$)。N0、N1、N2、N3 分别代表 4 种处理, 为 N0 ($0 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$, 对照)、N1 ($60 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$)、N2 ($120 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$) 和 N3 ($240 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$)。Four levels of nitrogen treatment were set at 0 (control, N0), 60 (N1), 120 (N2) and 240 (N3) $\text{kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ respectively

24 个月后, 叶、枝和果的平均 C 含量分别为 286.90 、 348.97 g/kg 和 332.83 g/kg , 与初始 C 含量相比, 分别下降了 47.36% 、 36.73% 和 36.92% , 且各处理之间不存在差异。

分解期间 N 含量呈现增加-降低-增加的趋势 (图 3)。叶 N 含量在第 9 个月达到最高, 第 18 个月达到最低; 枝和果 N 含量在第 15 个月达到最高, 第 21 个月达到最低。氮沉降处理的叶 N 含量在第 12、18、21 和 24 个月、枝和果在第 3、9、12 和 18 个月均有显著性差异 ($P < 0.05$)。分解 24 个月后, 叶、枝和果的 N 含量分别为 19.78 、 18.35 g/kg 和 18.65 g/kg 。相比分解前, 叶、枝和果 N 含量分别增加了 66.91% 、 152.75% 和 102.93% , 其中 N 沉降 (N1、N2 和 N3) 显著增加了叶的 N 含量 ($P < 0.05$), 对枝和果没有影响。

分解期间 P 含量呈现“W”型变化趋势 (图 4), 0—3 个月降低, 3—9 个月增加, 9—12 个月急剧降低, 而后增加。各处理的叶 P 含量在第 9、21 和 24 个月、枝在第 6、15 和 24 个月和果 P 含量在第 12 和 18 个月有显著性差异 ($P < 0.05$)。分解 24 个月后, 叶、枝、果的 P 含量分别为 0.91 、 0.85 、 0.94 g/kg , 相比分解前, 分别增加了

44.44%、93.18%、56.66%。相比 N0 处理, N1 显著降低凋落物枝 P 含量 ($P < 0.05$)。

综合图 2、图 3 和图 4 的总体变化趋势可以看出, 经过 2 年的分解, N 沉降处理在一定程度上降低了凋落物叶、枝和果分解过程中的 C 含量, 但增加了 N 和 P 含量。

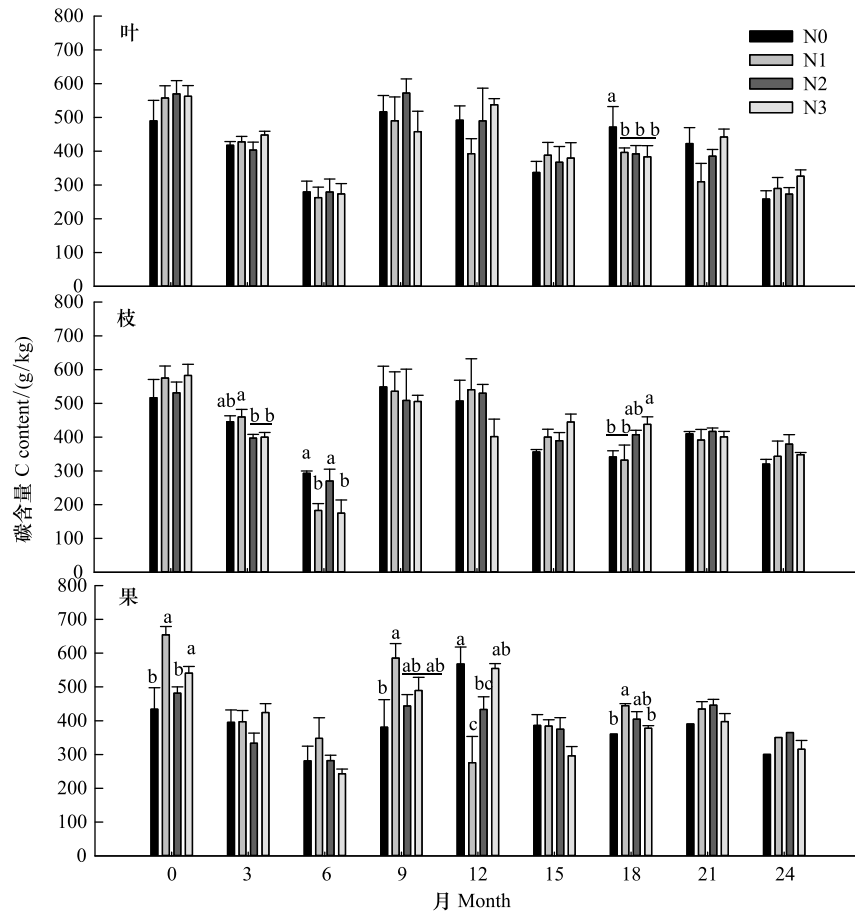


图 2 氮沉降对凋落物叶、枝和果分解过程中 C 含量的影响

Fig.2 Carbon content in decomposing litterfall leaf, branch and fruit response to nitrogen deposition

不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$), 图中数据为平均值 $\pm$ 标准差 ($n = 3$)

2.4 凋落物分解过程中 C、N 和 P 元素的释放规律

凋落物叶、枝和果 C 元素的释放规律基本一致, 表现为释放-富集-释放 (图 5)。前 6 个月快速释放, 残留率平均下降了 57.63%、62.88% 和 53.72%; 6—9 个月, C 元素出现了富集; 9—15 个月, C 元素为释放状态, 15—21 个月部分出现富集, 而后平稳释放。总体来看, 凋落物分解过程中 C 元素的释放量大于富集量。

由图 6 可知, 凋落物叶、枝和果的 N 元素前 3 个月均为富集, 3—6 个月为释放, 分解末期 (21—24 个月) 为轻微富集。其中, 叶 N 元素在 6—9 个月为富集, 其余为释放, 释放量大于富集量; 枝 N 元素在 12—15 个月为富集, 其余为释放, 且释放量小于富集量; N2 处理的果 N 元素在 6—15 个月为富集而后释放, N1 处理的果呈现释放与富集交替出现, 但释放量大于富集量。

凋落物叶、枝和果 P 元素残留率变化比较复杂 (图 7), 释放与富集交替出现, 前 3 个月均表现为释放, 3—9 个月为富集, 9—12 个月为释放, 12—18 个月为富集, 而后逐渐释放, 总体表现为释放量大于富集量。

3 讨论

3.1 氮沉降对凋落物分解的影响

本研究中, N 沉降 12 年时的凋落物叶、枝和果分解过程均表现为前期快速分解, 后期缓慢分解, 这与前期

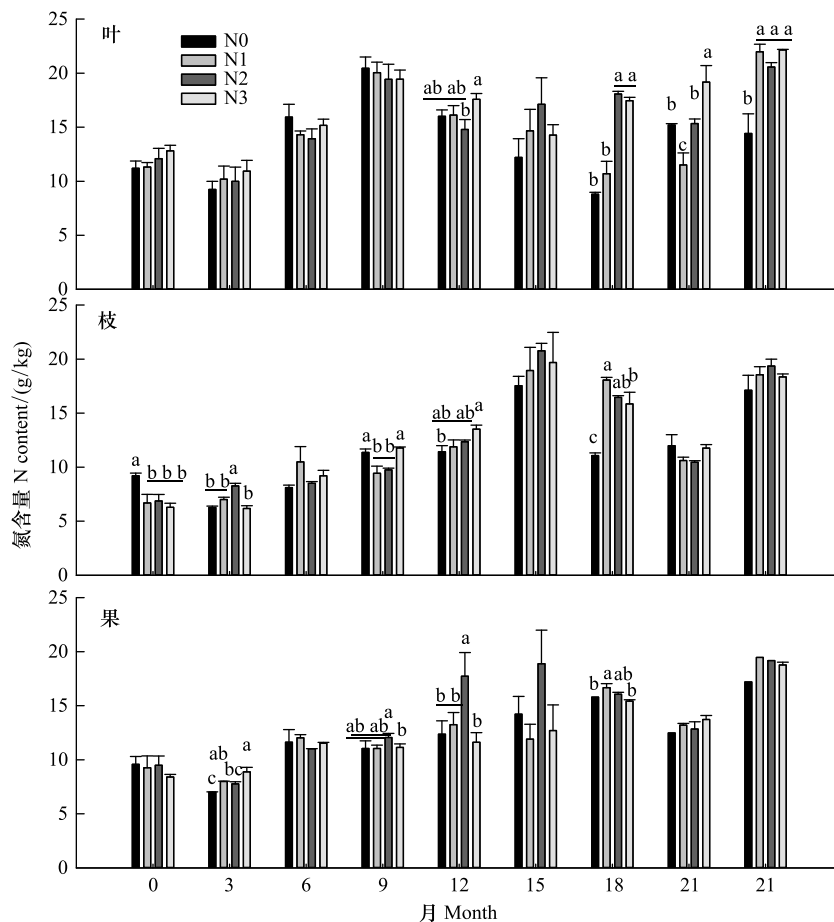


图3 氮沉降对凋落物叶、枝和果分解过程中N含量的影响

Fig.3 Nitrogen content in decomposing litterfall leaf, branch and fruit response to nitrogen deposition

(N 沉降 2 年时)凋落物分解试验^[14]的结果和桉树人工林凋落物分解过程干重变化^[29]类似。这是因为凋落物分解前期是细菌利用易溶、易分解的物质(如,可溶性糖类等)完成快速碳循环途径,这个过程受初始营养和环境因子(如,温度、湿度、蒸散量、气候区等)的控制^[10];随分解时间的延长,分解后期是真菌(如,黄腐真菌、白腐真菌)利用难分解物质(如酚类、单宁、木质素等)完成慢速碳循环途径,这个过程受凋落物自身的理化性质(如,木质部/N 比)和微生物的影响^[28-29],同时氮沉降加剧了微生物降解中 C 的限制^[5],导致后期的分解速度变慢^[30]。Guendehou 等^[9]研究热带森林 5 种优势树种落叶化学成分的变化与分解得出凋落物化学质量是分解过程的主要因素,包括酸解化学物、木质素和初始浓度。N 添加会促进高质量(低木质素)凋落物的分解,但阻碍高木质素凋落物的分解^[6],是 N 沉降 12 年时与 N 沉降 2 年时的凋落物分解阶段出现类似结果的主要原因。

本研究结果表明,N 沉降处理 12 年时,经过 2 年的凋落物原位分解,叶、枝和果的干物质残留率分别为 27.68%、47.02% 和 43.18%。而 N 沉降处理 2 年时,经过 2 年分解的凋落物叶干物质残留率为 15.46%—25.17%^[14],说明 N 沉降处理时间的增加在一定程度上降低了凋落物叶的分解。凋落物分解 95% 所需时间大小依次为枝(6—8 年)>果(5—7 年)>叶(4—5 年),介于亚热带地区森林地上凋落物周转时间为 2—8 年之间^[8],相比 N 沉降处理 2 年时凋落物叶的周转时间(3—4 年)^[14]增加了。凋落物的年平均分解系数大小依次为叶>果>枝(表 3),这与梁宏温(1993)^[31]研究结果类似。N 沉降处理 2 年时,凋落物分解系数与凋落物 N 含量和 C/N 之间存在显著的线性相关(除 N3 外),表明 C/N 越低,N 含量越高,凋落物分解越快^[14]。通过 Olson 指数衰减模型对凋落物干物质残留率进行拟合推算得出杉木林凋落物叶、枝和果的分解系数平均为 0.588、0.389 和 0.455。研究表明,亚热带地区不同林龄的杉木林凋落物叶、枝、果的分解系数不同^[31-34]。本研

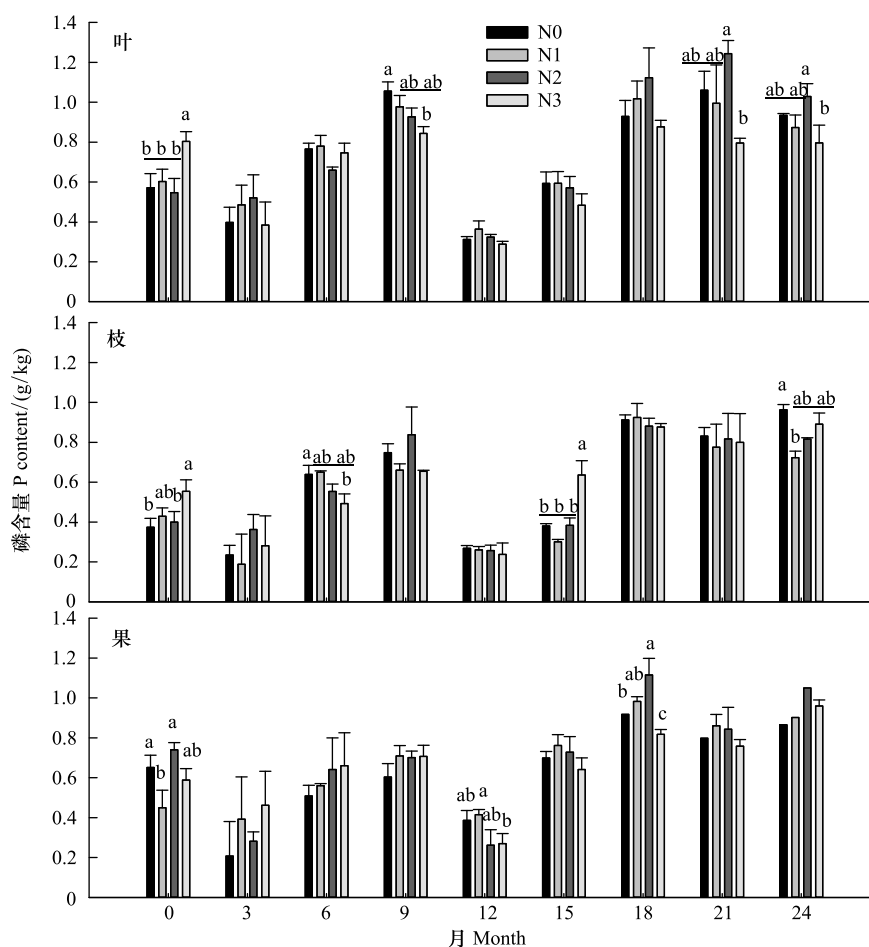


图4 氮沉降对凋落物叶、枝和果分解过程中P含量的影响

Fig.4 Phosphorus content in decomposing litterfall leaf, branch and fruit response to nitrogen deposition

究中杉木于1992年栽种,至2016年已有24林龄,分解系数与广西龙胜里骆地区24—28年生杉木林^[33]相当。

本研究中,N1和N2处理促进了凋落物叶、枝和果的分解,N3处理呈现了一定的抑制作用,这与N沉降处理2年时凋落物叶分解的结果一致^[14]。N添加通过提高土壤N的有效性、改变凋落物的输入量和质量等直接影响凋落物的分解,也可以通过影响微生物群落组成的变化和土壤酶的活性间接影响凋落物的分解^[35]。研究表明,N沉降促使分解者微生物群落组成向低效率转变,从而使微生物分解中C的限制加剧^[5]。凋落物的分解速率与土壤N有效性之间显著正相关^[36],表明土壤N有效性越高,凋落物分解越快。氮沉降增加了土壤有效N含量^[37],但只有N1和N2处理的凋落物分解速率增加了,N3呈现了一定的抑制作用。究其原因,N沉降增加了土壤可利用性N,少量的可利用性N提高了凋落物的分解速率,而过量的N抑制了解^[18]。高N沉降处理(N3)通过阻碍木质素分解(特别是在凋落物分解后期),反过来减缓了干物质的损失,从而抑制了凋落物的分解^[13]。N沉降增加了土壤表层(0—20 cm)纤维素酶和多酚氧化酶(主要降解纤维素和木质素的酶)的活性^[38]。土壤酶活性对N沉降的响应与凋落物的化学性质和微生物群落结构有关^[12]。此外,凋落物开始分解到完全转变成土壤腐殖质的过程中,约有85%的凋落物是被微生物分解的^[39]。在凋落物分解后期,真菌群落也受高木质素和高N含量的限制,导致森林土壤表层的腐殖质更多的积累^[13,30]。

3.2 氮沉降条件下凋落物分解过程中C、N、P元素的动态

经12年N沉降处理的凋落物分解2年后,各组分的C含量有所下降;而N含量增加了,增幅分别为66.91%(N1)、152.75%(N2)和102.93%(N3)。经过2年N沉降处理的凋落物叶分解过程中N含量的增幅分别为8.33%(N1)、15.74%(N2)和20.37%(N3)^[14]。说明随N沉降处理时间的增加,凋落物分解过程中的N

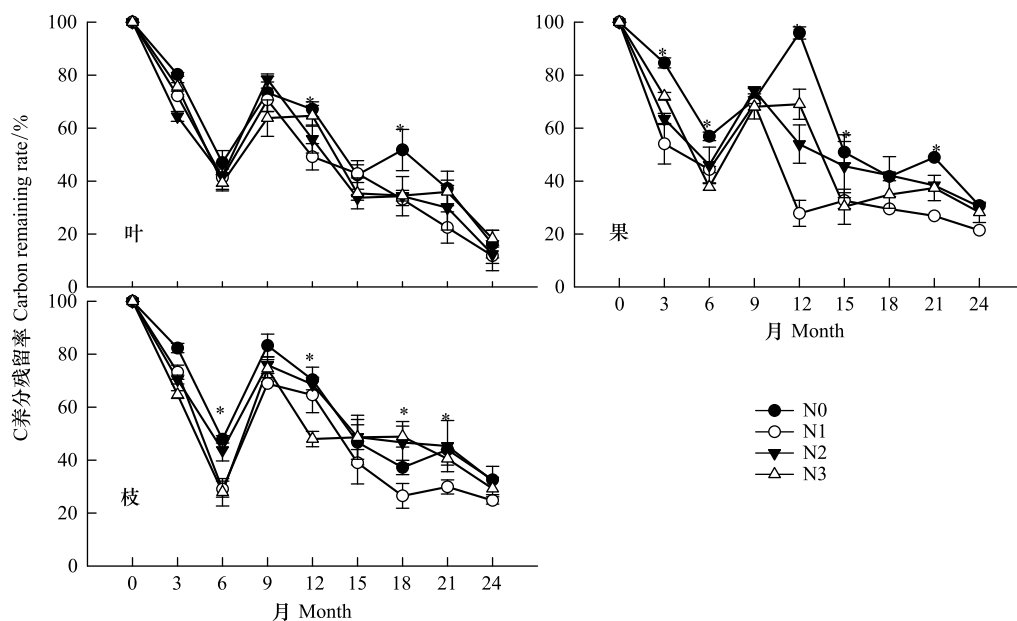


图5 氮沉降对凋落物叶、枝和果分解过程中C养分残留率的影响

Fig.5 Carbon remaining rate in decomposing litterfall leaf, branch and fruit response to nitrogen deposition

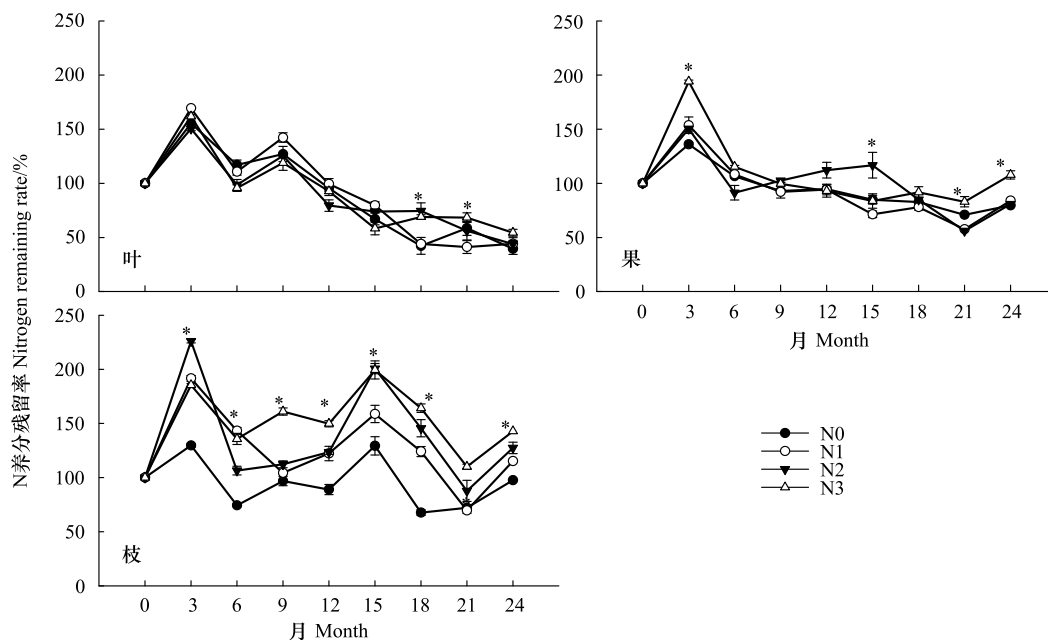


图6 氮沉降对凋落物叶、枝和果分解过程中N养分残留率的影响

Fig.6 Nitrogen remaining rate in decomposing litterfall leaf, branch and fruit response to nitrogen deposition

含量增幅更大。Meta 分析表明,氮添加使凋落物 N 库增加 24%,地下 N 库增加 53%^[40]。凋落物分解过程中碳水化合物的分解是一个长期的过程,后期分解难分解的碳水化合物,这需要微生物固定更多的 N,导致分解过程中表现出对 N 的积累^[41]。本研究中,N 沉降增加了凋落物分解过程中的 P 含量,P 的归还伴随着凋落物的分解发生^[42]。凋落物产量及养分归还可以影响到土壤中的 P 对 N 沉降的响应,N 沉降初期(2—4 年)抑制了凋落物中 P 的归还^[43]。关于 N 沉降对凋落物 P 归还影响的大多数研究表现为:低 N 促进 P 的归还,高 N 抑制 P 的归还,使凋落物中 P 的固持量增加。长期 N 输入促使土壤中可溶性 P(HPO_4^{2-} 和 H_2PO_4^-) 向非活性

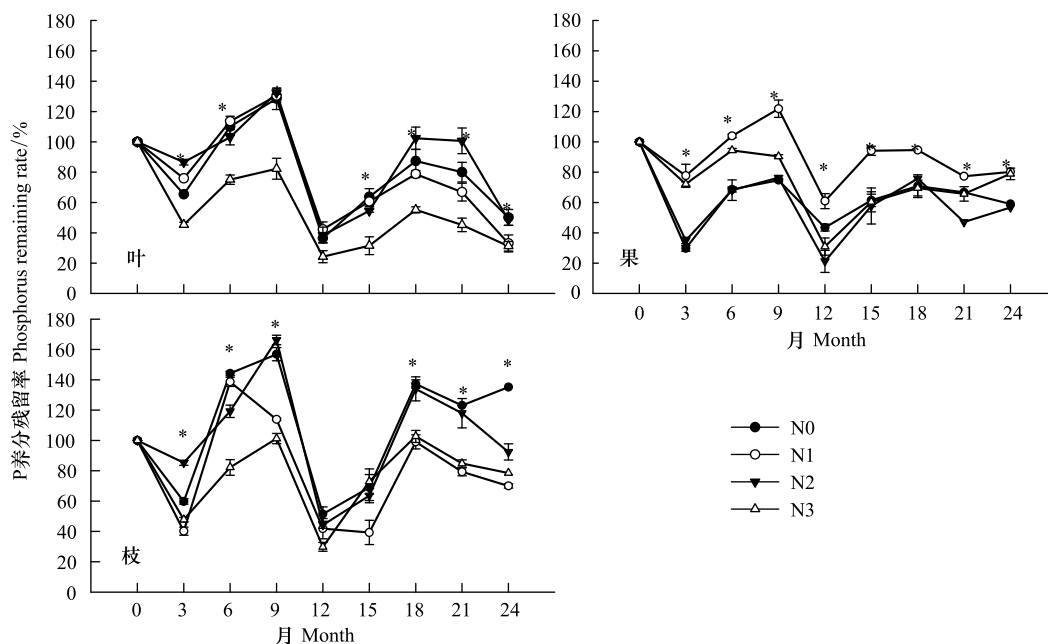


图7 氮沉降对凋落物叶、枝和果分解过程中P养分残留率的影响

Fig.7 Phosphorus remaining rate in decomposing litterfall leaf, branch and fruit response to nitrogen deposition

磷酸盐库迁移而难以被植物吸收利用^[42]。

本研究中凋落物分解过程中C元素释放规律表现为释放量大于富集量,这与樊后保等^[14]研究结果一致。C是构成凋落物的主要元素,在分解过程中,C可以被氧化成CO₂和溶解性有机碳(DOC)而损失(碳释放过程),也可以通过变成有机质而损失,从而造成了凋落物量的减少^[43]。樊后保等^[14]发现C、N元素的释放与干物质的分解密不可分。说明C释放规律与凋落物分解速率的变化规律一致^[44]。研究表明,N添加是刺激凋落物腐殖化的可行方法,将凋落物转化为腐殖质,在土壤中整合更多的C,并在矿质土壤中进行化学或物理保护,减少了微生物活性的C的有效性^[5,10]。N沉降对凋落物分解过程中C含量的影响是非常复杂的,既决定于生态系统微生物的种类和活性,也受气候、植物种类及环境条件等多种因素的影响^[41]。

凋落物叶、枝和果分解过程中的N和P元素(除枝N元素外)均呈现释放量大于富集量。宋新章等^[12]指出低质量的凋落物在分解前期从环境中富集养分,而高质量的凋落物则释放养分,尤其是N和P养分。分解过程中N和P的富集说明N和P元素限制了微生物和森林的生长^[45]。究其原因,长期N沉降增加了凋落物的N含量,高N含量的凋落物满足了微生物分解者对N的需求,导致释放量更大。N沉降处理12年时,凋落物分解过程中N呈现释放与富集交替,而N沉降处理2年时,落叶分解过程中N呈现淋溶-富集-释放模式^[14]。研究表明,高浓度的N添加对有机质的影响会随着时间的推移而发生变化,凋落物量的损失和微生物呼吸在短期内会增加,但长期内会减少^[45]。凋落物的净N释放与C/N密切相关,表明C/N有一个临界值,当C/N小于临界值时,才会出现净N释放。Parton等^[46]研究7个生物群落的21个试验点,对凋落物叶分解10年的研究结果指出这个临界值是40,但Moore等^[47]在凋落物分解6年的研究基础上提出C/N临界值为55。N添加促使热带森林土壤微生物和根系释放出磷酸酶,促进了土壤P的矿化过程,加速热带森林有机质分解过程中P的释放,因此,极少P被固定^[48]。研究表明,P的固定只发生在低N沉降量的凋落物中;在中-高N沉降量下,凋落物P含量降低,出现净P矿化,尤其是高N沉降^[49]。

4 结论

低-中水平N沉降(60 kg N hm⁻² a⁻¹和120 kg N hm⁻² a⁻¹)能促进凋落物叶、枝和果的分解,其中低水平氮

沉降更有利于凋落物的分解;而高 N 沉降($240 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$)抑制了凋落物的分解。N 沉降增加了凋落物分解过程中 N 和 P 含量,但降低了 C 含量。除凋落物枝 N 元素呈现释放量小于富集量外,凋落物其他组分中的 C、N、P 元素均属于释放量大于富集量。凋落物 C:N:P 化学计量综合森林生态系统功能的变异性,加强 C、N、P 元素的耦合研究,有助于理解生态过程对全球变化的响应。凋落物分解是一个漫长的过程,通常需要几年甚至几十年才能完成,2 年的分解实验时间较短,还需要更多长期时间的分解实验来精确预测生态系统碳平衡和环境变化响应的能力。

参考文献 (References):

- [1] Galloway J N, Townsend A R, Erisman J W, Bekunda M, Cai Z C, Freney J R, Martinelli L A, Seitzinger S P, Sutton M A. Transformation of the nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions. *Science*, 2008, 320(5878): 889-892.
- [2] Wang R, Goll D, Balkanski Y, Hauglustaine D, Boucher O, Ciais P, Janssens I, Penuelas J, Guenet B, Sardans J, Bopp L, Vuichard N, Zhou F, Li B G, Piao S L, Peng S S, Huang Y, Tao S. Global forest carbon uptake due to nitrogen and phosphorus deposition from 1850 to 2100. *Global Change Biology*, 2017, 23(11): 4854-4872.
- [3] Liu X J, Zhang Y, Han W X, Tang A H, Shen L J, Cui Z L, Vitousek P, Erisman J W, Goulding K, Christie P, Fangmeier A, Zhang F S. Enhanced nitrogen deposition over China. *Nature*, 2013, 494(7438): 459-462.
- [4] Wu J P, Duan H L, Liu W F, Wei X H, Liao Y C, Fan H B. Individual size but not additional nitrogen regulates tree carbon sequestration in a subtropical forest. *Scientific Reports*, 2017, 7: 46293.
- [5] 方华, 莫江明. 氮沉降对森林凋落物分解的影响. *生态学报*, 2006, 26(9): 3127-3136.
- [6] Knorr M, Frey S D, Curtis P S. Nitrogen additions and litter decomposition: a meta-analysis. *Ecology*, 2005, 86(12): 3252-3257.
- [7] Melillo J M, Aber J D, Muratore J F. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology*, 1982, 63(3): 621-626.
- [8] 莫江明, 薛璟花, 方运霆. 鼎湖山主要森林植物凋落物分解及其对 N 沉降的响应. *生态学报*, 2004, 24(7): 1413-1420.
- [9] Guendehou G H S, Liski J, Tuomi M, Moudachirou M, Sinsin B, Mäkipää R. Decomposition and changes in chemical composition of leaf litter of five dominant tree species in a West African tropical forest. *Tropical Ecology*, 2014, 55(2): 207-220.
- [10] Prescott C E. Litter decomposition: what controls it and how can we alter it to sequester more carbon in forest soils? *Biogeochemistry*, 2010, 101(1/3): 133-149.
- [11] Krashevska V, Sandmann D, Marian F, Maraun M, Scheu S. Leaf litter chemistry drives the structure and composition of soil testate amoeba communities in a tropical montane rainforest of the Ecuadorian Andes. *Microbial Ecology*, 2017, 74(3): 681-690.
- [12] 宋新章, 江洪, 张慧玲, 余树全, 周国模, 马元丹, Chang S X. 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.
- [13] Tu L H, Hu H L, Chen G, Peng Y, Xiao Y L, Hu T X, Zhang J, Li X W, Liu L, Tang Y. Nitrogen addition significantly affects forest litter decomposition under high levels of ambient nitrogen deposition. *PLoS One*, 2014, 9(2): e88752.
- [14] 樊后保, 刘文飞, 杨跃霖, 张子文, 曹汉洋, 徐雷. 杉木人工林凋落物分解对氮沉降增加的响应. *北京林业大学学报*, 2008, 30(2): 8-13.
- [15] 刘文飞, 樊后保, 袁颖红, 沈芳芳, 黄荣珍, 李燕燕, 廖迎春. 杉木人工林凋落物量动态对氮沉降增加的响应. *中山大学学报: 自然科学版*, 2011, 50(4): 106-112, 120-120.
- [16] 立天宇, 康峰峰, 韩海荣, 高晶, 宋小帅, 于舒, 赵金龙, 于晓文. 冀北辽河源自然保护区土壤微生物碳代谢对阔叶林叶凋落物组成的响应. *应用生态学报*, 2015, 26(3): 715-722.
- [17] 林开敏, 章志琴, 邹双全, 曹光球. 杉木与阔叶树叶凋落物混合分解对土壤性质的影响. *土壤通报*, 2006, 37(2): 258-262.
- [18] 李宜浓, 周晓梅, 张乃莉, 马克平. 陆地生态系统混合凋落物分解研究进展. *生态学报*, 2016, 36(16): 4977-4987.
- [19] 樊后保, 刘文飞, 徐雷, 许鲁平, 孟庆银. 杉木人工林土壤酶活性对氮沉降的响应. *林业科学*, 2012, 48(7): 8-13.
- [20] Fenn M E, Poth M A, Aber J D, Baron J S, Bormann B T, Johnson D W, Lemly A D, McNulty S G, Ryan D F, Stottleyer R. Nitrogen excess in North American ecosystems: predisposing factors, ecosystem responses, and management strategies. *Ecological Applications*, 1998, 8(3): 706-733.
- [21] Wright R F, Rasmussen L. Introduction to the NITREX and EXMAN projects. *Forest Ecology and Management*, 1998, 101(1/3): 1-7.
- [22] Gundersen P, Emmett B A, Kjφnaas O J, Koopmans C J, Tietema A. Impact of nitrogen deposition on nitrogen cycling in forests: a synthesis of NITREX data. *Forest Ecology and Management*, 1998, 101(1/3): 37-55.
- [23] Aber J, McDowell W, Nadelhoffer K, Magill A, Berntson G, Kamakea M, McNulty S, Currie W, Rustad L, Fernandez I. Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems: hypotheses revisited. *Bioscience*, 1998, 48(11): 921-934.

- [24] 樊后保, 苏兵强, 林德喜, 陈世品. 杉木人工林生态系统的生物地球化学循环 II: 氮素沉降动态. 应用与环境生物学报, 2000, 6(2): 133-137.
- [25] 向仁军, 柴立元, 张龚, 张西林, 曾梅. 湖南蔡家塘森林小流域氮和硫的输入输出特征. 环境科学学报, 2006, 26(8): 1372-1378.
- [26] Olson J S. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. Ecology, 1963, 44(2): 322-331.
- [27] 向元彬, 周世兴, 肖永翔, 胡庭兴, 涂利华, 黄从德, 高保丹. 模拟氮沉降和降雨对华西雨屏区常绿阔叶林凋落物分解的影响. 生态学报, 2017, 37(2): 455-463.
- [28] 崔鸿侠, 潘磊, 黄志霖, 曾立雄, 王晓荣, 庞宏东. 神农架巴山冷杉林凋落物量养分归还及分解特征. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2017, 41(1): 194-198.
- [29] 刘文飞, 樊后保, 沈芳芳, 黄荣珍, 袁颖红, 李燕燕, 廖迎春. 连续年龄序列桉树人工林凋落物分解的研究. 水土保持学报, 2010, 24(6): 132-136.
- [30] Rinnan R, Bååth E. Differential utilization of carbon substrates by bacteria and fungi in tundra soil. Applied and Environmental Microbiology, 2009, 75(11): 3611-3620.
- [31] 梁宏温. 田林老山中山杉木人工林凋落物及其分解作用的研究. 林业科学, 1993, 29(4): 355-359.
- [32] 马祥庆, 刘爱琴, 何智英, 俞立恒. 杉木幼林生态系统凋落物及其分解作用研究. 植物生态学报, 1997, 21(6): 564-570.
- [33] 温肇穆. 杉木林乔木层凋落物及其在分解过程中化学成分的变化. 基因组学与应用生物学, 1990, 9(2): 1-10.
- [34] 何宗明, 陈光水, 刘剑斌, 谢锦升, 陈银秀, 杨玉盛. 杉木林凋落物产量、分解率与储量的关系. 应用与环境生物学报, 2003, 9(4): 352-356.
- [35] Manning P, Saunders M, Bardgett R D, Bonkowski M, Bradford M A, Ellis R J, Kandeler E, Marhan S, Tscherko D. Direct and indirect effects of nitrogen deposition on litter decomposition. Soil Biology and Biochemistry, 2008, 40(3): 688-698.
- [36] 林成芳, 彭建勤, 洪慧滨, 杨智杰, 杨玉盛. 氮、磷养分有效性对森林凋落物分解的影响研究进展. 生态学报, 2017, 37(1): 54-62.
- [37] 沈芳芳, 吴建平, 樊后保, 郭晓敏, 雷学明, 沃奇东. 杉木人工林凋落物生态化学计量与土壤有效养分对长期模拟氮沉降的响应. 生态学报, 2018, 38(20): 7477-7487.
- [38] 沈芳芳, 袁颖红, 樊后保, 刘文飞, 刘苑秋. 氮沉降对杉木人工林土壤有机碳矿化和土壤酶活性的影响. 生态学报, 2012, 32(2): 517-527.
- [39] 程东升. 森林微生物生态学. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 1993.
- [40] Lu M, Yang Y H, Luo Y Q, Fang C M, Zhou X H, Chen J K, Yang X, Li B. Responses of ecosystem nitrogen cycle to nitrogen addition: a meta-analysis. New Phytologist, 2011, 189(4): 1040-1050.
- [41] 文海燕, 傅华, 郭丁. 黄土高原典型草原优势植物凋落物分解及养分释放对氮添加的响应. 生态学报, 2017, 37(6): 2014-2022.
- [42] 陈美领, 陈浩, 毛庆功, 朱晓敏, 莫江明. 氮沉降对森林土壤磷循环的影响. 生态学报, 2016, 36(16): 4965-4976.
- [43] 刘文飞, 樊后保, 袁颖红, 黄荣珍, 廖迎春, 李燕燕, 沈芳芳. 氮沉降对杉木人工林凋落物大量元素归还量的影响. 水土保持学报, 2011, 25(1): 137-141.
- [44] Munasinghe P S, Herath H M L K. Effects of nitrogen deposition on foliar litter decomposition and C, N, Ca, and P dynamics in a regenerating forest. Journal of Environmental Professionals Sri Lanka, 2014, 3(1): 30-47.
- [45] 李海涛, 于贵瑞, 李家永, 陈永瑞, 梁涛. 亚热带红壤丘陵区四种人工林凋落物分解动态及养分释放. 生态学报, 2007, 27(3): 898-908.
- [46] Parton W, Silver W L, Burke I C, Grassens L, Harmon M E, Currie W S, King J Y, Adair E C, Brandt L A, Hart S C, Fasth B. Global-scale similarities in nitrogen release patterns during long-term decomposition. Science, 2007, 315(5810): 361-364.
- [47] Moore T R, Trofymow J A, Prescott C E, Fyles J, Titus B D. Patterns of carbon, nitrogen and phosphorus dynamics in decomposing foliar litter in Canadian forests. Ecosystems, 2006, 9(1): 46-62.
- [48] Cleveland C C, Townsend A R. Nutrient additions to a tropical rain forest drive substantial soil carbon dioxide losses to the atmosphere. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2006, 103(27): 10316-10321.
- [49] Kuperman R G. Litter decomposition and nutrient dynamics in oak-hickory forests along a historic gradient of nitrogen and sulfur deposition. Soil Biology and Biochemistry, 1999, 31(2): 237-244.