

DOI: 10.20103/j.stxb.202307291630

巢林, 欧梦菲, 陈健, 卢卫福, 马琳, 李忠国, 黄柏华, 明安刚, 张建兵, 胡宝清, 刘艳艳. 喀斯特 11 种典型生态恢复树种凋落叶分解及其对土壤碳排放的激发效应. 生态学报, 2024, 44(8): 3397-3407.

Chao L, Ou M F, Chen J, Lu W F, Ma L, Li Z G, Huang B H, Ming A G, Zhang J B, Hu B Q, Liu Y Y. Leaf litter decomposition and its priming effect of eleven typical ecological restoration tree species in the karst area of China. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(8): 3397-3407.

喀斯特 11 种典型生态恢复树种凋落叶分解及其对土壤碳排放的激发效应

巢林^{1, 2, 3}, 欧梦菲¹, 陈健¹, 卢卫福¹, 马琳¹, 李忠国⁴, 黄柏华⁴, 明安刚⁴, 张建兵¹, 胡宝清¹, 刘艳艳^{1, *}

1 南宁师范大学地理科学与规划学院, 北部湾环境演变与资源利用教育部重点实验室, 广西地表过程与智能模拟重点实验室, 南宁 530001

2 中国科学院华南植物园, 中国科学院退化生态系统植被恢复与管理重点实验室, 广州 510650

3 湖南会同森林生态系统国家野外科学观测研究站, 会同 418307

4 中国林业科学研究院热带林业实验中心, 广西友谊关森林生态系统国家定位观测研究站, 凭祥 532600

摘要:旨在探究喀斯特地区退化生态系统植被恢复树种凋落叶分解过程及其对土壤碳排放的激发效应, 为选择合适的树种进行植被恢复提供数据支持。以中国林科院热带林业实验中心大青山石山树木园 11 种适应性强、耐干旱贫瘠的优良石山树种为研究对象, 利用¹³C 自然丰度法区分凋落叶和土壤来源 CO₂ 并量化土壤激发效应, 比较不同生态恢复树种凋落叶分解及其激发效应的差异, 探讨凋落物分解及其激发效应与凋落物性状之间的关联。结果表明: (1) 11 个生态恢复树种凋落叶在碳相关化学性质(水溶性碳、半纤维素和单宁含量等)、养分含量(磷和镁含量等)及化学计量特征(碳磷比和氮磷比)等方面均表现出较高程度变异。(2) 不同生态恢复树种凋落叶分解及其诱导的土壤激发效应具有极显著差异($P < 0.001$); 在整个培养实验期间, 11 个生态恢复树种凋落叶平均分解了 35.3%, 其中海南椴分解最快, 达到 50%, 而青冈栎分解最慢, 仅分解 16.5%。(3) 总体上看, 凋落叶处理的土壤呼吸速率($5.1 \text{ mg C kg}^{-1} \text{ 土壤 d}^{-1}$)是对照土壤呼吸速率($2.3 \text{ mg C kg}^{-1} \text{ 土壤 d}^{-1}$)的 2.2 倍, 凋落叶添加显著促进土壤有机碳分解, 平均达到 37.6%; 其中海南椴、割舌树和任豆凋落叶输入则抑制土壤有机碳分解(抑制程度分别为 -13.2%、-6.9% 和 -22.5%), 产生负激发效应。(4) 凋落叶分解与非结构性碳($r = 0.63, P = 0.04$)和水溶性碳($r = 0.91, P < 0.001$)呈显著正相关, 与叶干物质含量($r = 0.64, P = 0.03$)、纤维素($r = 0.62, P = 0.04$)和锰含量($r = -0.63, P = 0.04$)呈显著负相关。多元回归分析结果表明, 水溶性碳、钾和钙含量相结合可以解释生态恢复树种凋落叶分解变异的 98%; 然而, 凋落叶性状与土壤激发效应强度之间并没有显著相关性。从土壤养分归还角度考虑, 喀斯特退化生态系统恢复树种可以选择光皮桫木、海南椴、顶果木和降香黄檀等凋落叶分解较快的树种, 以促进土壤养分循环和植被恢复; 另一方面, 从土壤碳固持角度来看, 海南椴、任豆和割舌树等凋落叶输入会抑制土壤有机碳分解, 从而有利于提高退化生态系统土壤碳封存能力。

关键词: ¹³C 自然丰度; C₄ 土壤; 凋落物性状; 土壤有机碳; 土壤碳排放激发效应

Leaf litter decomposition and its priming effect of eleven typical ecological restoration tree species in the karst area of China

CHAO Lin^{1, 2, 3}, OU Mengfei¹, CHEN Jian¹, LU Weifu¹, MA Lin¹, LI Zhongguo⁴, HUANG Bohua⁴, MING Angang⁴, ZHANG Jianbing¹, HU Baoqing¹, LIU Yanyan^{1, *}

1 Key Laboratory of Environment Change and Resources Use in Beibu Gulf, Ministry of Education, Guangxi Key Laboratory of Earth Surface Processes and

基金项目: 中央引导地方科技发展基金项目(桂科 AD20238078, 桂科 AD19245133); 中国博士后科学基金(2022M713194); 国家自然科学基金青年科学基金项目(32201540)

收稿日期: 2023-07-29; **网络出版日期:** 2024-01-29

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liuyanyan5000@163.com

Intelligent Simulation, School of Geography and Planning, Nanning Normal University, Nanning 530001, China

2 Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystems, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China

3 Huitong National Research Station of Forest Ecosystem, Huitong 418307, China

4 Experimental Center of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Guangxi Youyiguan Forest Ecosystem Research Station, Pingxiang 532600, China

Abstract: The objective of this study is to provide data support for selecting ecological restoration tree species in degraded karst ecosystem. We studied the decomposition of leaf litter and its priming effect on soil organic carbon mineralization across eleven typical tree species in the karst area of China. Eleven typical ecological restoration tree species with strong adaptability and drought tolerance from Experimental Center of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry were selected for the study. We used the natural abundance difference in $\delta^{13}\text{C}$ values of C_3 plant leaf litters and C_4 soil to separate leaf-derived CO_2 from soil-derived CO_2 and quantified soil priming effect intensity, the difference of leaf litter decomposition and its priming effect among different ecological restoration tree species were compared to explore the relationship between leaf litter traits and its decomposition and soil priming effect intensity. (1) The 11 ecological restoration tree species used in the study exhibited a fair degree variation in carbon-related properties (water soluble carbon, hemicellulose and tannin), nutrient contents (phosphorus and magnesium), and stoichiometric characteristics (carbon to phosphorus ratio and nitrogen to phosphorus ratio). (2) Leaf litter decomposition and priming effect intensity were significantly different among different ecological restoration tree species ($P < 0.001$). The fraction of added leaf litter decomposed over the entire incubation period was 35.3% averaged across all 11 species with the highest for *Hainania trichosperma* litter (50%) and the lowest for *Cyclobalanopsis glauca* (16.5%). (3) Over the 200-d incubation period, mean daily CO_2 production from the control soil was $2.3 \text{ mg C kg}^{-1} \text{ soil d}^{-1}$, but $5.1 \text{ mg C kg}^{-1} \text{ soil d}^{-1}$ from the soil with leaf litter. It ranged from 4.2 (*Cyclobalanopsis glauca*) to $6.2 \text{ mg C kg}^{-1} \text{ soil d}^{-1}$ (*Dalbergia odorifera*). Overall, the added leaf litters significantly stimulated the decomposition of soil organic carbon by 37.6% on average. The input of leaf litter from *Hainania trichosperma*, *Walsura robusta* and *Zenia insignis* inhibited the decomposition of soil organic carbon, i.e., it induced the negative priming effect (the intensity of priming effect was -13.2%, -6.9%, and -22.5%, respectively). (4) The decomposition of ecological tree species leaf litter related well to leaf litter traits, litter water soluble carbon and non-structure carbohydrates content were positively correlated with the decomposition of leaf litter, whereas leaf dry mass content, cellulose and manganese concentrations were negatively associated with leaf litter decomposition. Considering all litter traits together, the combination of water soluble carbon, potassium, and calcium concentrations presented most relevant to explain the decomposition of leaf litter ($R^2 = 0.98$, $P < 0.0001$). However, we found no relationship between leaf litter traits and the intensity of soil priming effect. From the perspective of soil nutrient return, tree species with relatively fast leaf litter decomposition, such as *Cornus wilsoniana wanger*, *Hainania trichosperma*, *Acrocarpus fraxinifolius*, and *Dalbergia odorifera* could be selected for ecological restoration in degraded karst ecosystems, which contributed to soil nutrient cycling and vegetation recovery and development. From the perspective of soil carbon sequestration, the input of leaf litters such as *Hainania trichosperma*, *Zenia insignis* and *Walsura robusta* can slow down the decomposition of soil organic carbon, which is beneficial to enhancing the potential of soil carbon stocks in degraded karst ecosystems.

Key Words: ^{13}C Natural abundance; C_4 soil; litter traits; soil organic carbon; soil carbon priming effects

喀斯特生态系统(约占世界陆地面积的 15%)是陆地生态系统的重要组成部分,在全球碳(C)循环和气候调节方面发挥着至关重要的作用^[1-2]。中国西南喀斯特地区是全球三大岩溶集中分布区中面积最大、岩溶作用最为强烈的地区,同时也是石漠化最严重和生态环境最脆弱的地区之一^[3-4]。尽管喀斯特土壤富含 C,是一个巨大的碳库^[5],但是由于土层浅薄且不连续,平均土壤厚度仅为 2—9 cm,土壤中的 C 集中于微生物活

跃的表层,使其对气候变暖和 CO₂ 浓度升高等全球变化更为敏感^[6]。因此,即使喀斯特土壤碳库发生小幅变化,也可能对区域甚至全球气候产生重大影响。

喀斯特生态系统石漠化治理和植被恢复关键在于增加植被覆盖度、保土蓄水、提高土壤肥力,而植物凋落物在保持水土、提高土壤肥力和促进生态系统养分循环等方面扮演着重要角色^[7-9],其分解过程对喀斯特生态系统物质循环、能量转换以及生态系统服务功能的发挥与维持具有重要意义^[9]。凋落物分解主要受气候条件、凋落物质量和分解者的调控^[10],其中凋落物质量是决定其分解快慢的第一要素^[11]。植物凋落物不仅是土壤有机碳(SOC)的主要来源,还可以通过激发效应改变 SOC 输出。土壤激发效应是指凋落物等外源碳输入导致原有 SOC 分解加速或减慢的现象^[12]。研究表明正激发效应可促进 SOC 分解增加 12 倍,而负激发效应能降低 90% 的 SOC 分解^[13]。此外,引入土壤激发效应可以提高地球系统模型对土壤碳储量的预测能力^[14]。目前,对于西南喀斯特区凋落物分解的研究主要集中在凋落物量、组成特征和动态变化^[7, 15-16]、养分归还特征^[17]、凋落物化学计量特征^[18]、落叶树种与常绿树种凋落叶分解差异^[19]等方面,而关于喀斯特地区凋落物分解诱导的土壤激发效应研究报道较少。

植树造林是治理喀斯特退化生态系统的重要手段之一,而选择适宜的造林树种对植被恢复至关重要^[20]。尽管前人研究已筛选出一大批适于喀斯特石漠化治理的优良树种^[3, 21],但是对于生态恢复树种在土壤肥力提升、固碳效应等方面的研究较为缺乏,不足以科学地支撑喀斯特退化生态系统造林树种的选择。本研究选择了 11 种适应性强、耐干旱贫瘠的生态恢复优良树种,在喀斯特石山树木园进行了研究。分析了这些物种的凋落叶性状特征,探究了不同树种凋落叶分解及其土壤激发效应的差异,以期明确典型生态恢复树种凋落叶性状与凋落叶分解及其激发效应强度之间的关系,为喀斯特退化生态系统恢复树种的科学选择提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究地位于广西凭祥市中国林业科学研究院热带林业实验中心大青山石山树木园(106°39'50"—106°59'30"E, 21°57'47"—22°19'27"N),该园由我国著名林学家吴中伦院士主持设计,建于 1980 年,总面积 36.8 hm²,是我国目前唯一以收集保存热带亚热带岩溶石山树种为重点的树木园。该树木园所处地区属于南热带季风气候,雨热同期,年平均气温 21℃,年平均降水量 1500 mm,干湿季分明,雨季集中于 4—10 月。地貌类型为典型的喀斯特峰丛洼地,海拔 150—800 m,土壤类型以碳酸盐岩发育成的石灰土为主。经过 40 多年的生态恢复,该树木园已经从退化严重的残次生林群落转变为物种丰富的近自然森林群落,引进和保存树种 118 科 393 属 680 种,其中石山树种 334 种,经中试及推广实验,已经筛选出 50 多种适应石山生境的优良造林树种。

1.2 研究方法

1.2.1 土壤和凋落物采集

本研究采集的土壤来自广西弄岗国家级自然保护区弄岗保护站附近的农田耕作层(0—20 cm)。该农田种植 C₄甘蔗已有连续 50 年以上的历史。土壤 C 和 N 含量分别为 18.9 g/kg 和 2.2 g/kg, C:N 比为 8.6, pH 为 4.9。C₄甘蔗土的 δ¹³C 值为 -14.3‰。土壤风干、充分混匀并过 2 mm 筛,剔除可见的植物残体和细石。

2020 年 11 月,在大青山石山树木园选择东京桐(*Deutzianthus tonkinensis*)、光皮楸木(*Cornus wilsoniana wanger*)、蚬木(*Excentrodendron tonkinense*)、青冈栎(*Cyclobalanopsis glauca*)、海南椴(*Hainania trichosperma*)、任豆(*Zenia insignis*)、顶果树(*Acrocarpus fraxinifolius*)、降香黄檀(*Dalbergia odorifera*)、割舌树(*Walsura robusta*)、南酸枣(*Choerospondias axillaris*)和望天树(*Parashorea chinensis*)等 11 种典型喀斯特恢复树种,每个树种选择 3—4 棵成熟植株,收集对应树种 200 g 新鲜凋落叶。收集完成后,将凋落叶放入 60℃ 烘箱烘干至恒重。烘干后的凋落物样品分为两部分:一部分用球磨机进行研磨,用于测定相关化学指标;另一部分凋落叶剪成 1 cm² 正方形,用于开展凋落叶分解实验。

1.2.2 实验设计

本研究利用 C₃ 植物凋落叶和 C₄ 甘蔗土壤 δ¹³C 自然丰度的差异来区分凋落叶来源 CO₂ 和土壤来源 CO₂。称 150 g 干重 C₄ 土壤放入 1 L 培养瓶, 于 25℃ 条件下进行为期 10 d 的预培养, 以最大限度减少土壤扰动对实验结果的影响。预培养结束后, 将 0.5 g 凋落叶添加至土壤表层, 每种凋落叶处理设置 4 个重复, 同时设置 4 个对照处理组不添加凋落物。接下来, 开展为期 180 d 的培养实验, 并通过添加去离子水, 使土壤含水率在整个实验期间维持在田间饱和持水量的 60%。在培养第 3、7、13、20、30、45、60、90、140 d 和 180 d 进行土壤气体采集。

1.2.3 指标测定与计算

凋落叶性状: 凋落叶干物质含量 (LDMC, mg/g) 为凋落叶干重与其鲜重的比值; 采用标准方法测定凋落叶 C、N、P、水溶性 C、木质素、半纤维素、纤维素和单宁含量等。C 和 N 含量运用 CN 元素分析仪测定 (ElementarVario, 湖南, 德国)。为测定凋落物可溶性 C, 往 2 g 凋落物粉末样品中加入 60 ml 去离子水, 并放入振荡器上振荡 30 min, 将过滤后的浸提液放入总有机碳 (TOC) 分析仪中进行测定 (Vario TOC cube, Elementar Analysis system GmbH, 朗根塞尔博德, 德国)。木质素、半纤维素和纤维素 (300 mg 凋落物样品) 依据美国国家可再生能源实验室测定标准^[22], 采用两步酸水解法进行分馏, 水解的液体用于量化纤维素和半纤维素, 运用高效液相色谱仪 (HPLC) (Agilent-1260, Agilent Technologies, 圣克拉拉, 加利福尼亚州, 美国) 测定。单宁含量根据 Hagerman (2011) 所描述的酸-丁醇方法进行测定^[23]。将凋落物样品放入硫酸和高氯酸中进行酸化, 酸化后的溶液用于测定凋落物初始的 P、Ca、K、Mg 和 Mn 含量, 运用电感耦合等离子体质谱测定 (ICP-MS) (Elan DRC-e; PerkinElmer, 诺沃克, 康涅狄格州, 美国)。培养实验结束后, 挑出培养瓶土壤中未分解凋落叶残体, 小心去除黏着在凋落叶残体表面的土壤颗粒后, 将凋落叶残体置于 60℃ 条件下烘干至恒重, 并称重计算凋落叶质量损失百分比 (ML, %)。计算公式为:

$$ML(\%) = (\text{mass}_{\text{initial}} - \text{mass}_{\text{final}}) / \text{mass}_{\text{initial}} \times 100 \quad (1)$$

式中, $\text{mass}_{\text{initial}}$ 和 $\text{mass}_{\text{final}}$ 分别为凋落叶初始干重和实验结束后剩余干重。

土壤呼吸和激发效应: 土壤呼吸测定流程如图 1 所示。在既定采样时间节点, 用无 CO₂ 的空气冲洗培养瓶后, 关闭培养瓶气阀开关。在 25℃ 恒温培养箱内培养 12 h 后, 应用便携式气泵和真空气袋采集培养瓶中的气体, 运用 Picarro G2131-i 高精度 CO₂ 同位素分析仪测定 CO₂ 浓度和 δ¹³C 同位素值。



图 1 土壤呼吸测定流程

Fig.1 Procedures for soil respiration measurements

土壤呼吸计算公式如下:

$$R = \frac{C \times V \times M \times 273.15}{22.4 \times (273.15 + T) \times W \times t} \quad (2)$$

式中, R 为 CO₂-C 释放量 (μg C g⁻¹ 土壤 d⁻¹); C 为测定 CO₂ 浓度 (μmol/mol); V 为培养瓶体积 (L); M 为 C 的摩尔质量 (12 g/mol); 22.4 (L) 是理想气体在 1 个标准大气压和温度为 273.15 K 条件下的摩尔体积; W 为土壤的干重 (g); t 为 CO₂ 累积时间 (d); T 为培养温度 (25℃)。

采用质量守恒方程来区分凋落叶来源和土壤来源 CO₂:

$$C_L = C_t(\delta_t - \delta_s) / (\delta_L - \delta_s) \quad (3)$$

$$C_s = C_t - C_L \quad (4)$$

式中, C_t 为来源于土壤呼吸总的 CO_2 -C ($C_t = C_L + C_s$); C_L 为来源于 C_3 凋落叶的 C; C_s 为来源于 C_4 土壤的 C; δ_t 为来源于凋落叶处理土壤所释放 CO_2 的同位素值 $\delta^{13}\text{C}$; δ_L 和 δ_s 分别为 C_3 凋落叶和 C_4 土壤同位素值 $\delta^{13}\text{C}$ 。

土壤激发效应 ($PE, \%$) 计算公式为:

$$PE (\%) = (\text{CO}_2 - C_{\text{treatment}} - \text{CO}_2 - C_{\text{control}}) / \text{CO}_2 - C_{\text{control}} \times 100 \quad (5)$$

式中, $\text{CO}_2 - C_{\text{treatment}}$ 表示添加凋落物处理土壤总的 CO_2 释放量; $\text{CO}_2 - C_{\text{control}}$ 为来源于对照土壤 CO_2 释放量。SOC 分解的绝对变化量为 $\text{CO}_2 - C_{\text{treatment}}$ 减去 $\text{CO}_2 - C_{\text{control}}$ 。

1.3 数据处理与分析

统计分析前, 对所有数据进行正态分布和同质性检验, 根据需要将凋落叶木质素和磷含量进行 Log_{10} 转化。采用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 和多重比较 (Tukey HSD) 检验比较不同树种凋落叶质量损失和激发效应强度的差异性; 运用皮尔逊 (Pearson) 相关分析和线性回归分析对凋落叶性质与凋落物质量损失和激发效应强度之间的相关性进行分析, 并用逐步回归分析建立多元回归模型, 基于赤池信息准则 (AICc) 筛选最优模型。利用主成分分析 (PCA) 进一步探讨凋落叶性质与质量损失和激发效应之间的关系。Pearson 相关分析在 R4.2.1 软件中完成, PCA 分析在 Canoco 5.0 软件中进行, 使用 OriginPro 2018 绘图。

2 结果与分析

2.1 凋落叶性状特征及其变异系数

11 个生态恢复树种凋落叶性状表现出较大的变异性 (表 1)。11 个树种凋落叶质量损失相差 3 倍 ($CV = 30\%$), 而凋落物激发效应强度变异幅度相对较大 ($CV = 90\%$)。凋落叶 C 相关化学性质中, 单宁含量变异最

表 1 喀斯特 11 种典型生态恢复树种凋落叶性状

Table 1 Summary of the 20 leaf litter traits for 11 tree species in karst

凋落叶特征 Leaf litter traits	均值 Mean	中位数 Median	最小值 Minimum	最大值 Maximum	变异系数 Coefficient of variation/%
质量损失 ML/%	35.31	33.86	16.50	49.93	30.26
激发效应 PE/%	37.55	53.54	-22.54	81.12	89.91
叶干物质含量 LDMC/(mg/g)	399.13	381.64	219.46	664.08	28.11
碳 C/(mg/g)	431.20	428.12	390.66	473.65	5.20
非结构性碳 NSC/(mg/g)	42.23	43.91	24.08	53.34	20.33
水溶性碳 WSC/(mg/g)	231.72	229.33	134.09	375.59	35.36
木质素 Lignin/(mg/g)	124.46	114.35	93.58	182.76	23.89
纤维素 Cellulose/(mg/g)	126.44	115.61	70.92	216.42	30.57
半纤维素 Hemicellulose/(mg/g)	83.55	86.75	46.96	162.39	38.72
单宁 Tannin/(mg/g)	36.18	27.44	9.45	68.96	62.28
氮 N/(mg/g)	12.72	11.59	9.05	22.83	31.20
磷 P/(mg/g)	0.28	0.16	0.06	1.38	133.41
钾 K/(mg/g)	5.86	5.14	2.85	11.14	39.72
钙 Ca/(mg/g)	31.50	31.81	17.25	50.67	31.44
镁 Mg/(mg/g)	0.19	0.04	0.01	1.06	157.22
锰 Mn/(mg/g)	2.63	2.93	0.96	3.69	32.41
木质素/氮 Lignin/N	10.50	9.44	6.97	19.90	35.99
碳/氮 C/N	36.45	39.33	19.87	47.32	23.93
碳/磷 C/P	3525.00	2775.03	343.64	7665.19	63.13
氮/磷 N/P	113.18	76.53	8.74	281.11	77.00

ML: 质量损失 Mass loss; PE: 激发效应 Priming effect; 叶干物质含量: Leaf dry matter content; C: 碳 Carbon; NSC: 非结构性碳 Non-structure carbohydrates; WSC: 水溶性碳 Water soluble carbon; N: 氮 Nitrogen; P: 磷 Phosphorus; K: 钾 potassium; Ca: 钙 Calcium; Mg: 镁 Magnesium; Mn: 锰 Manganese

大($CV = 62\%$),而总碳含量变异最小($CV = 5\%$)。P 和 Mg 含量呈现出高度变异性($CV > 100\%$),而 K、Ca 和 Mn 等其他养分相关化学性质变异程度相近($CV = 31\% - 39\%$),属于中等程度变异。化学计量比特征中,N/P 的变异最大($CV = 77\%$,相差 32 倍),而 C/N 的变异幅度最小($CV = 24\%$,相差 2 倍)。

2.2 凋落叶分解及其诱导的激发效应

不同生态恢复树种凋落叶质量损失百分比和激发效应强度均存在极显著差异(图 2, $P < 0.001$)。11 个树种凋落叶质量损失率最大与最小值相差 3 倍,其中海南椴的凋落叶分解速度最快,质量损失达到 50%,而青冈栎凋落叶质量在整个培养期间仅损失 16.5%,其分解速度最慢(图 2)。与对照土壤 CO_2 释放量 $2.3 \text{ mg C kg}^{-1} \text{ 土壤 d}^{-1}$ 相比,凋落叶处理土壤 CO_2 释放量为 $5.1 \text{ mg C kg}^{-1} \text{ 土壤 d}^{-1}$,是对照土壤平均每天 CO_2 释放量的 2.2 倍(图 2)。除了海南椴、任豆和割舌树为负的激发效应之外,其余 8 个生态恢复树种凋落叶都促进了土壤有机碳分解,产生了正的激发效应(图 2)。总体而言,11 种生态恢复树种凋落叶输入平均促进土壤有机碳分解达 37.6%,其中望天树凋落叶分解诱导的土壤激发效应强度最大(81%),而割舌树的激发效应强度最小(-6.9%)。

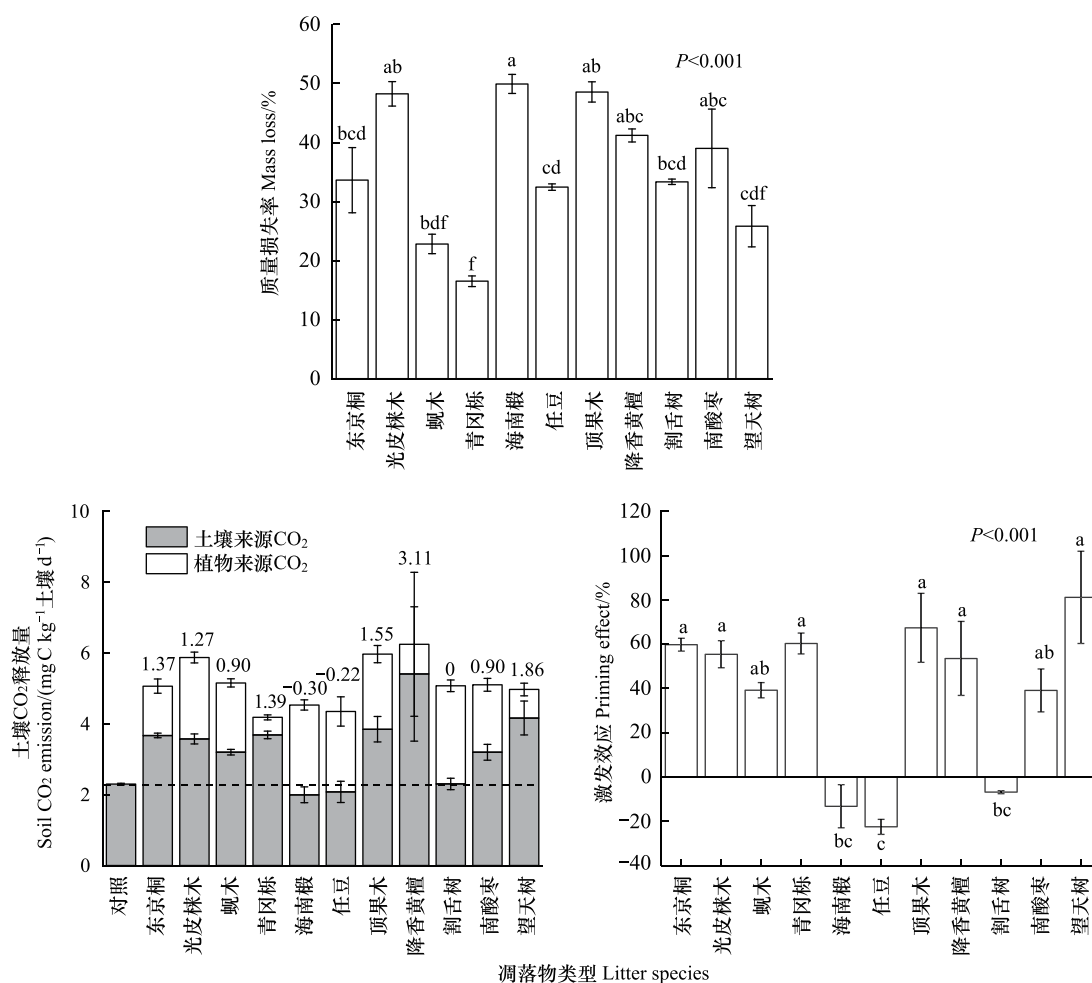


图 2 凋落叶质量损失百分比、土壤 CO_2 释放量及土壤激发效应

Fig.2 The percentage mass loss of leaf litter and its priming effect

不同字母表示各处理之间存在显著差异 ($P < 0.05$)

2.3 凋落物分解及其激发效应与凋落物性状之间的关系

相关性与线性回归分析结果显示,凋落叶分解与非结构性碳(NSC)和水溶性碳(WSC)含量(图 3 和

图 4)呈显著正相关,与 LDMC、纤维素和 Mn 含量(图 3 和图 4)呈显著负相关关系;然而,凋落叶性质与土壤激发效应之间无显著相关关系(图 3)。通过逐步回归分析不同生态恢复树种凋落叶分解与凋落物性质之间的关系,发现 WSC、K 和 Ca 相结合可以解释凋落叶分解变异的 98%(表 2)。

对 11 个树种凋落叶分解、激发效应和化学性质进行主成分分析,发现前两个排序轴可以解释 48.5%的凋落叶性状变异(图 5)。第一轴主要由 ML、C 和养分相关化学性质(WSC、NSC、纤维素和 Mn)以及 LDMC 等指标组成,解释了 25.8%的变异。第二轴主要由化学计量比特征和 N 含量等指标组成,解释了 22.7%的变异。从 PCA 分析图可以更直观的看出,凋落叶质量的损失与 WSC 和 NSC 呈正相关,但与半纤维素、Mn 和 LDMC 呈负相关,这与相关性和回归分析结果一致(图 5)。

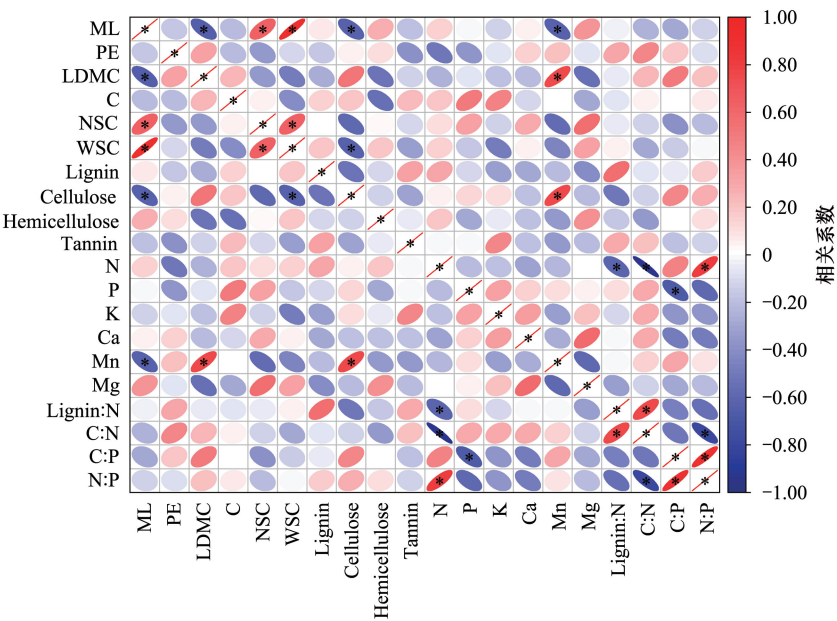


图 3 凋落叶性质与凋落物分解和激发效应之间的相关性

Fig.3 Matrix of Pearson correlation coefficients between the mass loss of leaf litter and litter properties

ML: 质量损失 Mass loss; PE: 激发效应 Priming effect; LDMC: 叶干物质含量 Leaf dry matter content; C: 碳 Carbon; NSC: 非结构性碳 Non-structure carbohydrates; WSC: 水溶性碳 Water soluble carbon; Lignin: 木质素; Cellulose: 纤维素; Hemicellulose: 半纤维素; Tannin: 单宁; N: 氮 Nitrogen; P: 磷 Phosphorus; K: 钾 potassium; Ca: 钙 Calcium; Mg: 镁 Magnesium; Mn: 锰 Manganese; * 代表差异性 ($P<0.05$)

表 2 凋落叶分解与凋落物性质之间逐步回归分析

Table 2 Outcome of determination of stepwise regression between the mass loss of leaf litter and litter properties

模型 Model	赤池信息准则指数 Akaike information criterion	凋落叶性质 Leaf litter traits	决定系数 R^2	显著性 Significance level
1	14.99332	WSC; K; Ca	0.981	$P<0.0001$
2	22.59612	WSC; K	0.954	$P<0.0001$
3	31.62306	WSC	0.876	$P<0.0001$

WSC: 水溶性碳 Water soluble carbon; K: 钾 potassium; Ca: 钙 Calcium

3 讨论

3.1 凋落叶性状

本研究发现凋落叶 C 含量变异最小 ($CV=5\%$), 表明 11 个生态恢复树种具有类似的 C 含量。尽管不同生态恢复树种凋落叶 C 含量变化不明显, 但是不同形态碳化合物, 如水溶性碳、纤维素和单宁等 C 相关化学性状变异较大 ($CV=30\%—62\%$), 这主要是由于不同化学形态碳化合物在分子量大小、结构复杂性和化学键

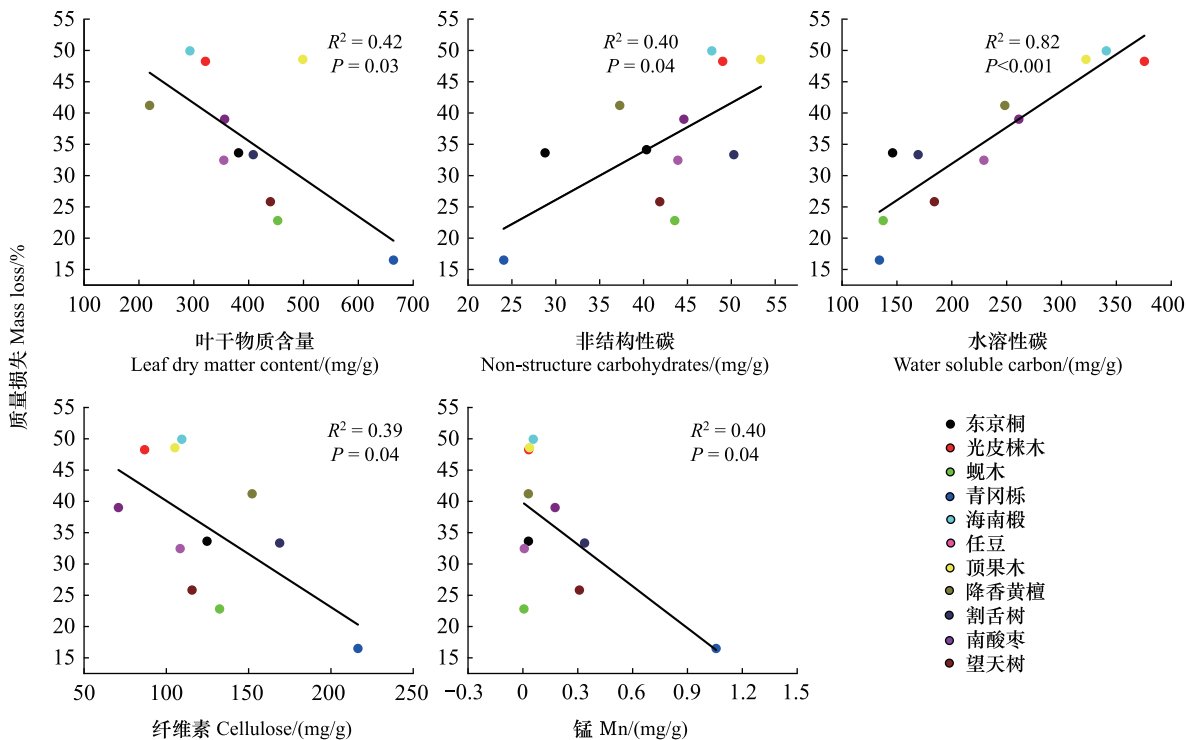


图4 11个生态恢复树种凋落叶分解与凋落物性质之间的关系
Fig.4 Relationships between the mass loss of leaf litter and key litter properties

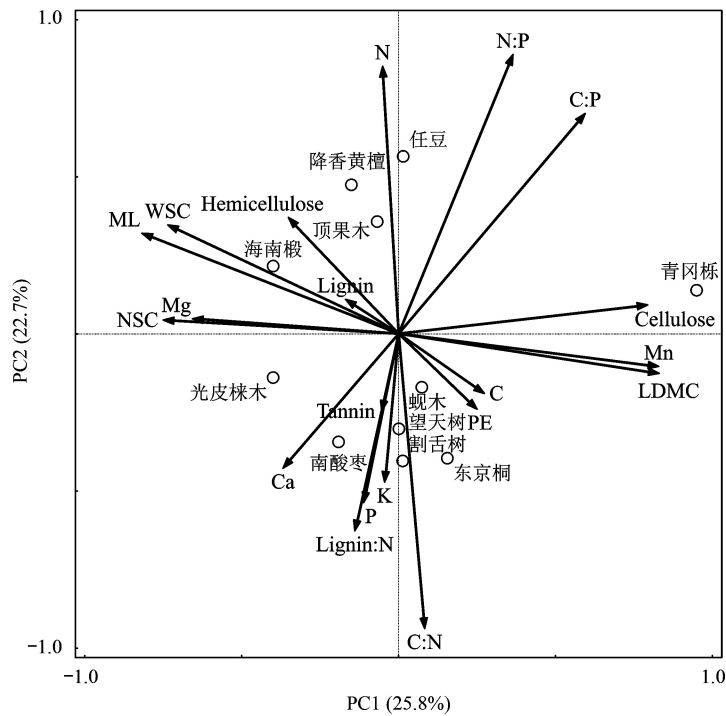


图5 喀斯特 11 个典型生态恢复树种凋落叶性质主成分分析
Fig.5 Principal component analysis (PCA) of twenty leaf litter properties from 11 ecological restoration tree species

类型等方面存在较大差异引起的。11 个生态恢复树种凋落叶平均 C 含量为 431.2 mg/g, 远低于弄岗喀斯特森林 6 个常见树种的 599.8 mg/g^[7], 但高于桂西北喀斯特原生林群落的 402.5 mg/g 和次生林群落的

389.6 mg/g^[18],与贵州普定喀斯特生态系统观测研究站 6 个典型喀斯特树种的 434.4 mg/g^[19]以及西双版纳植物园喀斯特森林群落的 442.7 mg/g 相近^[16]。

与 C 相关化学性状相比,凋落叶养分相关化学性状,尤其是 P 和 Mg 含量呈现出高度变异(CV>130%),表明不同生态恢复树种养分利用与重吸收方面可能存在较大差异。研究表明喀斯特地区土壤普遍受 P 元素限制^[1,24],因此不同树种可能采取不同的养分利用与获取策略以满足植物生长对 P 的需求,比如一些树种利用根系直接吸收土壤中的 P 元素,另一些树种则通过菌根真菌促进植物对 P 吸收^[25]。此外,为了最大程度上降低植物对外部环境养分的依赖,植物叶片在衰老凋亡前会将养分转移到其他鲜活组织,叶片养分重吸收这一过程是植物利用养分的重要策略之一^[26]。在 P 匮乏的喀斯特地区,植物叶片 P 元素的重吸收过程显得尤为重要,而不同恢复树种叶片 P 元素重吸收效率的差异性则可能是导致凋落叶 P 含量差异巨大的另一个重要原因^[27-28]。

3.2 凋落物分解及其诱导的土壤激发效应

植物凋落叶 C 相关性状、养分含量和物理性质等是调控凋落物分解的重要因素^[29]。不同生态恢复树种凋落叶性状呈现出较大变异,从而导致不同树种凋落叶分解存在极显著差异。叶干物质含量是叶片结构成分(非活性组分,木质素和纤维素等)相对于叶片总质量的度量^[30],反映了叶片密度、结构支撑和对食草动物防御能力,可以表征凋落叶质量高低,因此能够较好的预测凋落叶分解速率^[31]。本研究发现,低 LDMC 树种的凋落叶比高 LDMC 树种分解更快,与之前的研究结果相一致^[32-33]。这主要因为高叶干物质含量意味着叶片具有更高比例的维管束组织和厚壁组织,反映在化学成分方面则表现出凋落叶具有更高的纤维素、不可溶性糖和木质素等^[34-35]。本研究还发现叶干物质含量与纤维素含量呈正相关趋势,而纤维素含量与凋落叶质量损失之间呈显著负相关关系进一步解释了为何高干物质含量树种凋落叶分解更慢。

非结构性碳水化合物和水溶性碳是植物凋落物中易分解的组分。在凋落物分解初期,易分解组分可以快速释放进入土壤并被微生物利用^[8, 36]。研究发现,与非喀斯特生态系统相比,喀斯特生态系统土壤微生物更容易受到碳限制的影响^[37]。因此,在凋落物分解早期阶段,非结构性碳水化合物和水溶性碳的快速释放能够为土壤微生物提供碳源,促进微生物的生长和活性,从而加速凋落物的分解^[38-39]。前人研究表明,凋落物中的 Mn 元素在木质素分解酶的作用过程中起到辅助因子和调节剂的作用,Mn 含量越高,凋落物的分解速度越快^[40-42]。然而,本研究发现凋落叶 Mn 含量与凋落物分解呈显著负相关,这可能是由于凋落物中 Mn 含量过高则可能对土壤微生物产生抑制或毒害作用,从而减缓凋落物分解。凋落物分解通常受到 N 和木质素的控制^[11, 43],但多元回归分析表明,凋落叶分解则主要受 WSC、K 和 Ca 含量控制。在为期 200 天的室内培养实验过程中,11 种生态恢复树种凋落叶平均分解程度为 35%(范围在 16.5%—49.9%)。这个分解程度高于亚热带森林 30 个树种为期 12 周的凋落叶分解培养实验(平均分解程度为 17.8%,范围在 9.0%—35.1%)^[44],但低于温带森林 35 个树种为期 6 年凋落叶野外分解实验结果(平均分解程度为 77%)^[45],与不同海拔梯度为期 1 年的凋落叶分解实验结果类似(平均分解程度为 40%,范围在 11%—76%)^[46]。这表明本研究所观察到的凋落叶质量损失在之前相关室内培养或野外原位凋落分解实验的范围之内。因此,探讨凋落叶质量损失与其初始化学性质之间的关系是可靠的。前人研究还指出,凋落物中 Mg 和 Mn 等元素含量是影响凋落物分解速率的重要因素^[42]。因此,未来研究应关注 K、Ca、Mg 和 Mn 等重要化学组分对凋落物分解的影响,而不仅仅局限于 C、N 和 P 这 3 种元素^[47]。

土壤激发效应强度和方向受到多种生物和非生物因素的调控,包括凋落物属性(碳输入数量和质量)、土壤理化性质(SOC 含量、养分有效性、pH 等)和微生物群落(生物量、群落组成和活性)等^[1, 12, 38]。本研究重点关注生态恢复树种凋落叶性状与土壤激发效应之间的关联,发现凋落叶性状与土壤激发效应之间没有显著相关关系。然而,之前的研究发现,在亚热带森林中,凋落叶的碳相关化学性质是控制激发效应强度的主要因素^[48],这在一定程度上反映喀斯特生态系统植物凋落物诱导的激发效应及其控制因素可能与非喀斯特生态系统存在一定差异。下一步研究工作将进一步考虑喀斯特生态恢复树种凋落物分解诱导的激发效应及其控

制因素。

4 结论

本研究发现,凋落叶性状,诸如叶干物质含量、非结构性碳、水溶性碳、纤维素和锰含量能够较好地预测喀斯特生态恢复树种凋落叶的分解速度。然而,这些特征与凋落叶分解诱导的土壤激发效应之间没有相关性。从生态系统物质循环与能量流动角度出发,在植被恢复初期,可以选择光皮桫欏、海南椴、顶果木和降香黄檀等凋落叶分解速度较快的树种,以促进土壤养分的归还与利用,推动植被的恢复与发展。相反,海南椴、任豆和割舌树等生态恢复树种凋落叶输入会抑制土壤有机碳分解,即产生负激发效应,可以作为植被恢复中后期优先选择的树种,有利于退化生态系统土壤碳的固持。

参考文献 (References):

- [1] Chen L Y, Liu L, Qin S Q, Yang G B, Fang K, Zhu B, Kuzyakov Y, Chen P D, Xu Y P, Yang Y H. Regulation of priming effect by soil organic matter stability over a broad geographic scale. *Nature Communications*, 2019, 10: 5112.
- [2] Jiang Z C, Lian Y Q, Qin X Q. Rocky desertification in Southwest China: impacts, causes, and restoration. *Earth-Science Reviews*, 2014, 132: 1-12.
- [3] 王克林, 岳跃民, 陈洪松, 吴协保, 肖峻, 祁向坤, 张伟, 杜虎. 喀斯特石漠化综合治理及其区域恢复效应. *生态学报*, 2019, 39(20): 7432-7440.
- [4] 袁道先, 章程. 岩溶动力学的理论探索与实践. *地球学报*, 2008, 29(3): 355-365.
- [5] Li D J, Wen L, Yang L Q, Luo P, Xiao K C, Chen H, Zhang W, He X Y, Chen H S, Wang K L. Dynamics of soil organic carbon and nitrogen following agricultural abandonment in a karst region. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2017, 122(1): 230-242.
- [6] Ahmed A R, Pichler V, Homolák M, Gömöryová E, Nagy D, Pichlerová M, Gregor J. High organic carbon stock in a karstic soil of the Middle-European Forest Province persists after centuries-long agroforestry management. *European Journal of Forest Research*, 2012, 131(6): 1669-1680.
- [7] 郭屹立, 李冬兴, 王斌, 白坤栋, 向悟生, 李先琨. 北热带喀斯特季节性雨林土壤和 6 个常见树种凋落物的 C、N、P 化学计量学特征. *生物多样性*, 2017, 25(10): 1085-1094.
- [8] 胡仪, 吴福忠, 吴秋霞, 康自佳, 岳楷, 杨玉盛, 倪祥银. 三个亚热带森林优势种凋落物非结构性碳水化合物含量的季节动态. *生态学报*, 2022, 42(5): 1901-1910.
- [9] 窦百强, 容丽, 俞国松, 李恒. 茂兰喀斯特森林自然保护区凋落叶分解动态. *水土保持通报*, 2019, 39(2): 94-100.
- [10] Bradford M A, Veen G F, Bonis A, Bradford E M, Classen A T, Cornelissen J H C, Crowther T W, De Long J R, Freschet G T, Kardol P, Manrubia-Freixa M, Maynard D S, Newman G S, Logtestijn R S P, Viketoft M, Wardle D A, Wieder W R, Wood S A, van der Putten W H. A test of the hierarchical model of litter decomposition. *Nature Ecology & Evolution*, 2017, 1(12): 1836-1845.
- [11] Yang K, Zhu J, Zhang W, Lu D, Zhang Y, Zheng X, Xu S, Wang G G. Litter decomposition and nutrient release from monospecific and mixed litters: comparisons of litter quality, fauna and decomposition site effects. *Journal of Ecology*, 2022, 110(7): 1673-1686.
- [12] Kuzyakov Y. Priming effects: interactions between living and dead organic matter. *Soil Biology & Biochemistry*, 2010, 42(9): 1363-1371.
- [13] Perveen N, Barot S, Maire V, Cotrufo M F, Shahzad T, Blagodatkaya E, Stewart C E, Ding W X, Siddiq M R, Dimassi B, Mary B, Fontaine S. Universality of priming effect: an analysis using thirty five soils with contrasted properties sampled from five continents. *Soil Biology & Biochemistry*, 2019, 134: 162-171.
- [14] Guenet B, Camino-Serrano M, Ciais P, Tifafi M, Maignan F, Soong J L, Janssens I A. Impact of priming on global soil carbon stocks. *Global Change Biology*, 2018, 24(5): 1873-1883.
- [15] 俞国松, 王世杰, 容丽, 冉景丞. 茂兰喀斯特森林主要演替群落的凋落物动态. *植物生态学报*, 2011, 35(10): 1019-1028.
- [16] Zhu X A, Zou X, Lu E F, Deng Y, Luo Y, Chen H, Liu W J. Litterfall biomass and nutrient cycling in karst and nearby non-karst forests in tropical China: A10-year comparison. *Science of the Total Environment*, 2021, 758: 143619.
- [17] 卢晓强, 杨万霞, 丁访军, 丁晖, 吴军, 曹铭昌, 崔鹏, 徐海根. 茂兰喀斯特地区原始林凋落物量动态与养分归还. *生态与农村环境学报*, 2014, 30(5): 614-619.
- [18] 曾昭霞, 王克林, 曾馥平, 宋同清, 刘孝利, 宋希娟. 桂西北喀斯特区原生林与次生林凋落叶降解和养分释放. *生态学报*, 2012, 32(9): 2720-2728.
- [19] Liu C C, Liu Y G, Guo K, Zhao H W, Qiao X G, Wang S J, Zhang L, Cai X L. Mixing litter from deciduous and evergreen trees enhances decomposition in a subtropical karst forest in southwestern China. *Soil Biology & Biochemistry*, 2016, 101: 44-54.
- [20] 蔡道雄, 卢立华. 浅谈石漠化治理的对策及造林技术措施. *世界林业研究*, 2002, 15(2): 76-80.
- [21] 黄甫昭, 李冬兴, 王斌, 丁涛, 向悟生, 文淑均, 郭屹立, 李先琨. 喀斯特季节性雨林优势种群生态位特征及其对石漠化地区植被修复的启示. *广西科学*, 2018, 25(5): 599-610.
- [22] Sluiter A, Hames B, Ruiz R, Scarlata C, Sluiter J, Templeton D, Crocker D. Determination of structural carbohydrates and lignin in biomass.

- Laboratory Analytical Procedure, 2008, 1617: 1-16.
- [23] Hagerman A E. The Tannin Handbook. Miami University, Oxford, OH, 2011.
- [24] 巢林, 曾鑫, 欧梦菲, 黄忻婷, 张建兵, 刘艳艳. 喀斯特山区不同土地利用方式对土壤微生物生物量、酶活性及其化学计量的影响. 山地学报, 2023, 41(1): 28-40.
- [25] Shi J C, Zhao B Y, Zheng S, Zhang X W, Wang X L, Dong W T, Xie Q J, Wang G, Xiao Y P, Chen F, Yu N, Wang E T. A phosphate starvation response-centered network regulates mycorrhizal symbiosis. *Cell*, 2021, 184(22): 5527-5540.e18.
- [26] Sun X B, Li D J, Lü X T, Fang Y T, Ma Z L, Wang Z C, Chu C J, Li M M, Chen H. Widespread controls of leaf nutrient resorption by nutrient limitation and stoichiometry. *Functional Ecology*, 2023, 37(6): 1653-1662.
- [27] 陆姣云, 段兵红, 杨梅, 杨晗, 杨惠敏. 植物叶片氮磷养分重吸收规律及其调控机制研究进展. 草业学报, 2018, 27(4): 178-188.
- [28] Chen H, Reed S C, Lü X T, Xiao K C, Wang K L, Li D J. Global resorption efficiencies of trace elements in leaves of terrestrial plants. *Functional Ecology*, 2021, 35(7): 1596-1602.
- [29] Sun Z L, Tian P, Zhao X C, Wang Y P, Wang S Z, Fang X M, Wang Q K, Liu S E. Temporal shifts in the explanatory power and relative importance of litter traits in regulating litter decomposition. *Forest Ecosystems*, 2022, 9: 100072.
- [30] Chomel M, Guittonny - Larchevêque M, Fernandez C, Gallet C, DesRochers A, Pare D, Jackson B G, Baldy V. Plant secondary metabolites: a key driver of litter decomposition and soil nutrient cycling. *Journal of Ecology*, 2016, 104(5): 1527-1541.
- [31] Kazakou E, Vasseur F, Sartori K, Baron E, Rowe N, Vile D. Secondary metabolites have more influence than morphophysiological traits on litter decomposability across genotypes of *Arabidopsis thaliana*. *New Phytologist*, 2019, 224(4): 1532-1543.
- [32] Kazakou E, Violle C, Roumet C, Pintor C, Gimenez O, Garnier E. Litter quality and decomposability of species from a Mediterranean succession depend on leaf traits but not on nitrogen supply. *Annals of Botany*, 2009, 104(6): 1151-1161.
- [33] Tao J, Zuo J, He Z, Wang Y P, Liu J C, Liu W D, Cornelissen J H C. Traits including leaf dry matter content and leaf pH dominate over forest soil pH as drivers of litter decomposition among 60 species. *Functional Ecology*, 2019, 33(5): 1798-1810.
- [34] Kazakou E, Vile D, Shipley B, Gallet C, Garnier E. Co-variations in litter decomposition, leaf traits and plant growth in species from a Mediterranean old-field succession. *Functional Ecology*, 2006, 20(1): 21-30.
- [35] Poorter H, Niklas K J, Reich P B, Oleksyn J, Poot P, Mommer L. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, 2012, 193(1): 30-50.
- [36] 吴秋霞, 吴福忠, 胡仪, 康自佳, 张耀艺, 杨静, 岳楷, 倪祥银, 杨玉盛. 亚热带同质园 11 个树种新老叶非结构性碳水化合物含量比较. 植物生态学报, 2021, 45(7): 771-779.
- [37] Chen H, Li D J, Mao Q G, Xiao K C, Wang K L. Resource limitation of soil microbes in karst ecosystems. *Science of the Total Environment*, 2019, 650: 241-248.
- [38] Soong J L, Fuchslueger L, Maraňon-Jimenez S, Torn M S, Janssens I A, Penuelas J, Richter A. Microbial carbon limitation: the need for integrating microorganisms into our understanding of ecosystem carbon cycling. *Global Change Biology*, 2020, 26(4): 1953-1961.
- [39] 吴小健, 石焱, 朱嘉宁, 孙麟钧, 马祥庆. 全球变暖对森林凋落物的影响. 世界林业研究, 2023, 36(1): 26-32.
- [40] 李强, 周道玮, 陈笑莹. 地上枯落物的累积、分解及其在陆地生态系统中的作用. 生态学报, 2014, 34(14): 3807-3819.
- [41] Peng Y, Li Y J, Song S Y, Chen Y Q, Chen G T, Tu L H. Nitrogen addition slows litter decomposition accompanied by accelerated manganese release: a five-year experiment in a subtropical evergreen broadleaf forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 165: 108511.
- [42] Chen G T, Sun Y, Chen Y Q, Chen Y Q, Ma W, Zhong Q, Li Y J, Qiu L J, Zhou S X, Chen G, Xie J L, Tu L H. Manganese indicates root decomposition rates across soil layer, root order, and tree species: Evidence from a subtropical forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, 181: 109023.
- [43] Cornwell W K, Cornelissen J H C, Amatangelo K, Dorrepaal E, Eviner V T, Godoy O, Hobbie S E, Hoorens B, Kurokawa H, Pérez-Harguindeguy N, Quested H M, Santiago L S, Wardle D A, Wright I J, Aerts R, Allison S D, Van Bodegom P, Brovkin V, Chatain A, Callaghan T V, Díaz S, Garnier E, Gurvich D E, Kazakou E, Klein J A, Read J, Reich P B, Soudzilovskaia N A, Vaieretti M V, Westoby M. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*, 2008, 11(10): 1065-1071.
- [44] Jiang L, Wang H, Li S, Fu X, Dai X, Yan H, Kou L. Mycorrhizal and environmental controls over root trait-decomposition linkage of woody trees. *New Phytologist*, 2021, 229(1): 284-295.
- [45] Sun T, Hobbie S E, Berg B, Zhang H G, Wang Q K, Wang Z W, Hättenschwiler S. Contrasting dynamics and trait controls in first-order root compared with leaf litter decomposition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(41): 10392-10397.
- [46] Fujii S, Cornelissen J H C, Berg M P, Mori A S. Tree leaf and root traits mediate soil faunal contribution to litter decomposition across an elevational gradient. *Functional Ecology*, 2018, 32(3): 840-852.
- [47] 贾丙瑞. 凋落物分解及其影响机制. 植物生态学报, 2019, 43(8): 648-657.
- [48] Chao L, Liu Y Y, Freschet G T, Zhang W D, Yu X, Zheng W H, Guan X, Yang Q P, Cheng L C, Dijkstra F A, Wang S L. Litter carbon and nutrient chemistry control the magnitude of soil priming effect. *Functional Ecology*, 2019, 33: 876-888.