DOI: 10.20103/j.stxb.202310312357

罗凯,高圣杰,郝少荣,梁琨,查天山,贾昕.毛乌素沙地黑沙蒿与赖草凋落物混合分解对增温的短期响应.生态学报,2024,44(16):7301-7312. Luo K, Gao S J, Hao S R, Liang K, Zha T S, Jia X.Short-term response of the decomposition of mixed leaf litter of *Leymus secalinus* and *Artemisia ordosica* to warming in the Mu Us Desert.Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(16):7301-7312.

毛乌素沙地黑沙蒿与赖草凋落物混合分解对增温的短 期响应

罗 凯^{1,2},高圣杰^{1,2},郝少荣^{1,2},梁 琨^{1,2},查天山^{1,2},贾 昕^{1,2,*}

1 北京林业大学水土保持学院,宁夏盐池毛乌素沙地生态系统国家定位观测研究站,北京 1000832 北京林业大学林木资源高效生产全国重点实验室,北京 100083

摘要:植物凋落物分解过程受环境和生物因素共同调控,而气候变暖如何改变凋落物分解的物种混合效应仍存较大不确定性。 采用开顶式增温箱和分解袋相结合的方法,研究增温对毛乌素沙地黑沙蒿、赖草以及两者的混合凋落物分解前 150d 质量损失 和养分释放的影响。结果表明:增温导致赖草凋落物质量、C、N、P、纤维素和木质素残留率分别下降 7%,7.6%、12%、8.8%、20% 和 10%,黑沙蒿凋落物质量、P 和木质素残留率分别上升 2.2%、2.2%和 0.8%、C、N 和纤维素残留率分别下降 1.1%、2%和 2.5%。 与单独分解相比,混合凋落物质量、C、P、纤维素和木质素残留率分别上升 7.7%、8.2%、4.1%、3.9%和 5.9%、N 元素残留率下降 4.1%,增温导致混合凋落物质量、C、N、P、纤维素和木质素残留率分别上升 16.9%、18.8%、11.4%、18.5%、21.5%和 21.1%。黑沙 蒿和赖草凋落物混合在前期分解过程中产生了拮抗效应,即相比于单种凋落物分解具有更低的质量损失;此外,增温处理下拮 抗效应更强。本研究表明,在气候变化和植被恢复背景下,预测毛乌素沙地灌丛生态系统的生物地球化学循环时,应该考虑气

关键词:周落物分解;混合;拮抗;增温;养分释放

Short-term response of the decomposition of mixed leaf litter of *Leymus secalinus* and *Artemisia ordosica* to warming in the Mu Us Desert

LUO Kai^{1,2}, GAO Shengjie^{1,2}, HAO Shaorong^{1,2}, LIANG Kun^{1,2}, ZHA Tianshan^{1,2}, JIA Xin^{1,2,*}

1 Yanchi Researcher Station, College of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 National Key Laboratory for Efficient Production of Forest Resources, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Abstract: The decomposition of plant litter is jointly regulated by environmental and biological factors. However, considerable uncertainty remains on how climate change may modify the effects of species mixing on litter decomposition. Using open-top chambers to create conditions of higher temperatures and litter bags to investigate decomposition processes, we examined the effects of warming on mass loss and nutrient dynamics of the leaf litter of *Artemisia ordosica*, *Leymus secalinus*, and their 1:1 mixtures (on a mass basis) in first 150 days of decomposition in the Mu Us Desert. Warming resulted in 7%, 7.6%, 12%, 8.8%, 20% and 10% decreases in the residual rate of litter mass, C, N, P, cellulose and lignin, respectively, for *L. secalinus*. In contrast, warming led to 2.2%, 2.2% and 0.8% increase in the residual rate of litter mass, C, N and cellulose, respectively, for *A. ordosica*. Compared to separate decomposition, the residual rate of mixed litter mass, C, P, cellulose and lignin increased by 7.7%, 8.2%, 4.1%, 3.9% and 5.9%, respectively; while the residual rate of N by 4.1%.

基金项目:国家自然科学基金(32071843,32071842);中央高校基本科研业务费专项资金(PTYX202324,PTYX202325)

收稿日期:2023-10-31; 网络出版日期:2024-06-18

^{*} 通讯作者 Corresponding author.E-mail: xinjia@ bjfu.edu.cn

Warming resulted in 16.9%, 18.8%, 11.4%, 18.5%, 21.5% and 21.1% increases in the residual rate of mixed litter mass, C, N, P, cellulose and lignin, respectively. Therefore, antagonistic litter-mixing effects occurred during the early stage of decomposition, resulting in lower mass loss than that under separate decomposition. Furthermore, antagonistic litter-mixing effects were enhanced under warming conditions. Our findings suggest that the interactive effects of warming and species mixing on litter decomposition should be considered in predicting the biogeochemical cycling in shrubland-steppe ecosystems of the Mu Us Desert under the background of ongoing climate change and vegetation restoration.

Key Words: litter decomposition; mixing; antagonism; warming; nutrient release

全球变暖将对包括中国北方在内的北半球大部分地区产生影响,在干旱半干旱区尤其明显^[1]。温度升 高可以通过多种途径影响凋落物的分解,包括影响微生物的生长和繁殖、提高分解酶的活性、改变土壤湿度和 影响凋落物的化学性质等,这些因素相互作用,共同影响着凋落物的分解过程^[2]。凋落物分解释放的 CO₂是 全球碳收支的重要组成部分^[3],主导陆地生态系统的碳平衡。因此,了解植物凋落物分解动态有助于理解全 球变暖条件下陆地生态系统碳平衡。

温度长期以来被认为是控制凋落物分解的主要因素^[4]。大量的控制实验也都在研究增温如何影响凋落 物分解。例如,增温加速了北极矮灌木、亚高山草甸和北方森林的凋落物质量损失^[5-7],原因是变暖提高了高 纬度地区微生物分解者活性;而在森林生态系统中,增温通过降低土壤含水量,抑制了植物凋落物分解前期的 淋溶作用,导致凋落物分解速率减缓^[8]。然而,以往的研究大多集中在森林和草原生态系统^[9-10],在低植被 覆盖度、有限的湿度以及高辐射环境的毛乌素沙地灌丛生态系统中,气候变暖预期会显著影响植物凋落物的 分解,却鲜有报道。

此外,在自然生态系统中,植物凋落物的分解都是在多物种混合状态下进行的。与单种凋落物分解相比, 混合凋落物具有更高的养分含量和更复杂的化学组成,土壤微环境也更加多样,这些因素都直接或者间接地 对植物凋落物分解产生影响^[11]。先前的相关报道认为,混合凋落物分解过程中,微生物群存在相互作用^[12], 会导致协同或者拮抗效应(混合凋落物质量损失小于混合凋落物中各物种凋落物质量损失的算术平均值称 为拮抗,大于称为协同,统称非加性效应),也可能发生加性效应(混合凋落物质量损失等于混合凋落物中各 物种凋落物质量损失的算术平均值,加性效应与非加性效应统称混合效应),且这种效应会随着时间、温度或 者凋落物类型和数量的变化而变化^[13-14]。沙生灌木是北方风沙区重要的固沙植物类群,在其定殖并固定流 沙表面之后,一年生和多年生草本植物逐渐恢复,覆盖灌丛间地表,或生长于灌木冠层下,形成灌丛-草地镶嵌 状的植物群落类型。然而,尚不清楚优势灌木与草本植物在分解过程中是否会相互作用,以及相互作用是否 受到温度的调控。

毛乌素沙地位于生态环境脆弱且敏感的农牧交错区,是我国四大沙地之一^[15]。二十世纪以来,全球变暖和人类活动(放牧、开垦等)导致严重的植被退化和土地沙漠化。黑沙蒿(Artemisia ordosica)是毛乌素沙地重要的固沙灌木植物,赖草(Leymus secalinus)等草本植物也在其定殖并固定流沙表面之后逐渐恢复,形成优势 灌木-草本植物镶嵌状的植物群落类型,植物凋落物也以灌草混合的形式出现。植物混合凋落物的分解与养 分释放是沙漠化逆转过程中土壤和微生物养分的重要来源。之前的研究发现增温会抑制黑沙蒿和赖草凋落 物的分解^[16],但黑沙蒿和赖草凋落物混合分解对增温的响应尚不清楚,这制约着对毛乌素沙地灌丛生态系统 群落演替过程中养分周转的准确评估和预测。

因此,本研究以毛乌素沙地的两种优势物种黑沙蒿和赖草作为研究对象,利用开顶式增温箱(open top chamber,OTC)和分解袋法进行野外原位控制实验,探讨:(1)自然对照和增温处理下黑沙蒿和赖草凋落物前期分解过程中质量和养分损失动态;(2)黑沙蒿和赖草凋落物的混合在前期分解过程中会产生何种效应;(3) 黑沙蒿和赖草凋落物的混合效应如何响应增温。以期揭示毛乌素沙地灌丛生态系统凋落物分解对气候变化

的响应规律和机制,探究气候变暖和物种混合对毛乌素沙地灌丛生态系统养分回归的影响。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究地点位于宁夏盐池(37°42′31″N,107°13′37″E,海拔1550m),地处毛乌素沙地南缘,气候类型属于中温带半干旱大陆性季风气候,年平均气温8.1℃,年平均降水量287mm,年均潜在蒸发量2024mm。降水季节分布不均,主要集中于生长季,其中7—9月约占全年降水的60%以上。土壤以风沙土为主,土壤容重为(1.54±0.08)g/cm³,pH值在7.8—8.8之间^[17]。20世纪90年代以来,开展了飞播造林、退耕还林还草、禁牧封育等生态修复工程^[18],极大促进了当地植被恢复。实验期间,样地内植物物种丰富,有黑沙蒿、赖草、鹅绒藤(*Cynanchum chinense*)、刺藜(*Dysphania aristata*)、角蒿(*Incarvillea sinensis*)、阿尔泰狗娃花(*Aster altaicus*)等,其中灌木植物黑沙蒿和草本植物赖草为优势种,两者相对覆盖度达80%以上。

1.2 研究对象

黑沙蒿属于半灌木,菊科(Asteracea)蒿属,是毛乌素沙地的典型沙生植物,在抵御风蚀和促进沙地恢复 和稳定方面具有重要作用^[19]。赖草作为多年生禾草,具有根茎发达、无性繁殖能力强、耐盐碱、营养价值高等 优点,也是一种优质牧草^[20]。本实验采用的黑沙蒿叶和赖草凋落物采集于 2022 年 5 月中旬,收集样地的黑 沙蒿叶和赖草的立枯物,自然风干后去除表面土壤、土壤动物和其他杂质,赖草剪成 2 cm 左右的小段。凋落 物装入孔径 50 目、大小为 10 cm × 15 cm 的尼龙网袋中,其中黑沙蒿叶和赖草每袋均放入 5 g,混合凋落物中 黑沙蒿叶与赖草按照 1:1 的比例各自 2.5 g 混合均匀后装入袋中,并预留足量凋落物用于初始理化性质的 测定。

1.3 实验设计

本实验于 2022 年 5—11 月期间开展,采用随机区组设计,在典型黑沙蒿-赖草群落中选取 5 块地势平坦、 植被盖度均一且生长良好的样地(即 5 个区组),每个区组内设有自然对照(CK)与增温处理(W),样地之间 至少相距 2 m。采用开顶式增温箱(OTC)被动增温装置对处理进行增温。OTC 所用有机玻璃板厚度 5 mm, 透光度 95%以上。每个区组中放置 EM50 自计数据采集器(Decagon, USA))一套,土壤温度(0 cm 和 10 cm) 和体积含水量(0 cm 和 10 cm)通过布设在样地内的 5TE 土壤温湿度探头(Decagon Devices, Pullman, WA, USA)测定,每 30 min 采集一次数据。2022 年 5 月 28 日,将装有凋落物的尼龙网袋分别贴地面放置在各个样 地内,实验包括 3 种凋落物类型(黑沙蒿叶、赖草、黑沙蒿叶与赖草混合),2 种分解环境(CK 和 W),5 个区组(即 每个处理 5 次重复),共计 90 袋凋落物。设置 3 次取样时间,即布设分解袋之后分别于 30d、90d 以及 150d 将分 解袋回收。每次回收时分别从每个区组的不同处理中取 3 种类型凋落物各一袋,共计 30 袋带回实验室。

1.4 实验方法

样地回收的凋落物清除表面杂质后放入恒温箱(75 ℃)烘干(48 h)至恒重并称量记录。称量后的凋落物 用球磨仪研磨后过 100 目筛,测定凋落物全碳(C)、全氮(N)、全磷(P)、纤维素(Cellulose)和木质素(Lignin) 用于分析理化性质。在实验开始和结束时(即 2022 年 6 月与 2022 年 11 月)取各区组内不同处理的土壤测定 土壤有机碳、全氮、全磷(SOC、TN、TP)与土壤微生物碳、土壤微生物氮(MBC、MBN)分析养分周转与凋落物 质量损失原因。

凋落物 C 和 N 含量采用元素分析法(Elemental Analyzer, Germany)测定; P 含量采用硝酸-氢氟酸-双氧 水,180℃微波消解 30min,以高氯酸赶酸 5h,ICP 测定(Optima 5300DV ICP-AES, USA Perkin-Elmer); 木质素 和纤维素含量分别采用 Klason 法和硫酸-蒽酮比色法(Q6 UV-VIS, Shanghai)。土壤有机碳含量(SOC)利用 Multi N/C 3100 TOC 分析仪(Analytik Jena, Germany)测定,全氮含量(TN)用 H₂ SO₄-HClO₄ 消解后用 SmartChem200 全自动化学元素分析仪(Alliance, France)测定,全磷(TP)用钼锑抗比色法测定,氯仿熏蒸-K₂ SO₄提取法测定土壤微生物生物碳(MBC)、土壤微生物量氮(MBN)^[21]。



图 1 实验样地布设 Fig.1 Experimental site and layout

1.5 统计分析

采用 Olson 负指数衰减模型对凋落物早期分解过程进行拟合^[22],得到凋落物分解模型和分解周转期 T_{0.95} (凋落物质量分解 95%所需时间)和 T_{0.5}(凋落物质量分解 50%所需时间)。采用单因素方差分析(One-way ANOVA)对不同类型的凋落物质量、C、N、P、纤维素和木质素含量进行差异显著性(α=0.05)检验,采用重复测量方差分析(Repeated analysis of measurement variance)检验增温、凋落物类型和分解时间及其交互效应对 凋落物质量残留率、C 残留率、N 残留率和 P 残留率的影响。对实验前后土壤 SOC、TN、TP、MBC 和 MBN 含量 进行 t 检验。

对于混合凋落物,其预期剩余质量百分比计算为各组分单独分解剩余质量百分比的均值,同时用剩余质量计算分解系数,对预期分解系数和实际分解系数进行 t 检验。混合效应与凋落物各理化性质进行线性拟合。以上分析和绘图均在 R4.2.0 中完成。

植物凋落物质量残留率(M_R)计算公式:

$$M_R = \frac{M_i}{M_o} \times 100\% \tag{1}$$

Olson 负指数衰减模型:

$$y = a e^{-kt}$$
(2)

植物凋落物分解周转期计算公式:

$$T_{0.5} = -\frac{\ln(1 - 0.5)}{k} \tag{3}$$

$$T_{0.95} = -\frac{\ln(1 - 0.95)}{k} \tag{4}$$

植物调落物养分含量残留率(N_R)计算公式:

$$N_R = \frac{C_\iota \times M_\iota}{C_o \times M_o} \times 100\%$$
⁽⁵⁾

凋落物混合效应(LME)计算公式:

$$LME = \frac{(O_M - P_M)}{P_M}$$
(6)

式中, M_i 是 t 时刻剩余的的凋落物质量(g); M_a 是凋落物初始质量(g);y 为枯落物残留率(%);a 为拟合参数; k 为分解系数(g g⁻¹ a⁻¹);t 为分解时间(a); C_a 为初始养分含量; C_i 为分解 t 时刻凋落物的养分含量(mg/g)。 O_M 为混合凋落物实际剩余质量(g), P_M 为混合凋落物预期剩余质量(g)。分解系数 k 值可表示凋落物分解速 率的快慢,k 值越大分解速率越快。 N_R 小于 1 表示养分的释放,而高于 1 表示养分的固定。

2 结果

2.1 植物凋落物、土壤理化性质与微生物碳氮含量

不同类型凋落物的初始理化性质显著不同(表1)。赖草凋落物的 C、N、P、纤维素和木质素含量最低,混 合凋落物的 C、N、P、纤维素和木质素含量最高。赖草凋落物的 C/N、N/P、木质素/N 和木质素/P 最高。150d 后,增温处理和自然对照的土壤 SOC 和 TN 含量均有所下降,但是 TP 含量升高;土壤 MBC 和 MBN 含量上升 (图 2),但是增温处理和自然对照下土壤 MBC 和 MBN 含量以及 SOC、TN、TP 之间无显著差异。



图 2 增温前后土壤及其微生物理化性质

Fig.2 Soil and soil microbial physicochemical properties before and after the warming

SOC: Soil organic carbon; TN: Total nitrogen; TP: Total phosphorus; MBC: Microbial biomass carbon; MBN: Microbial biomass nitrogen

双1 小问天主向宿初初知廷心 匡烦(均值=你谁厌左, ⁿ =	表1	不同类型凋落物初始理化性质(平均值±标准误差,n=	5
---	----	---------------------------	---

Table 1	Initial	properties	of	different	litter	types	(mean±SE.	n = 5)
14010 1		properties	~			5 P 00	(mean-or,	,

凋落物化学性质	黑沙蒿(mg/g)	赖草(mg/g)	混合(mg/g)
Litter property	Artemisia ordosica	Leymus secalinus	Mixed litter
碳 C	458.95±9.14a	438.07±7.88b	463.40±8.67a
氮 N	$7.99 \pm 0.29 \mathrm{b}$	$7.28\pm0.24c$	8.82±0.20a
磷 P	$0.40 \pm 0.01 \mathrm{b}$	0.32±0.01c	0.42±0.01a
木质素 Lignin	$9.61 \pm 0.28 \mathrm{b}$	$9.28\pm0.20c$	9.95±0.21a
纤维素 Cellulose	$17.07 \pm 1.22 b$	$14.98 \pm 1.64 c$	18.71±0.80a
碳/氮 C/N	$57.50 \pm 1.69 \mathrm{b}$	60.19±1.53a	52.55±1.22c
氮/磷 N/P	20.20±0.53c	22.56±0.68a	21.25 ± 0.36 b
木质素/氮 Lignin/N	$1.20 \pm 0.04 b$	1.27±0.04a	$1.13\pm0.04c$
木质素/磷 Lignin/P	$24.29\pm0.42b$	28.76±0.93a	23.99±0.61b

不同字母表示差异显著(P<0.05)

7306

实验期间,处理与对照相比,土壤表面平均增温幅度为1.16 ℃,土壤5 cm 处平均增温幅度为1.00 ℃(土 壤表层最大增温幅度为3.38 ℃,土壤5 cm 处最大增温幅度为3.64 ℃),增温显著降低了土壤含水率(图3)。 重复测量方差分析(ANOVA of repeated measurement data)结果显示,分解时间、凋落物类型及其交互作用对凋 落物质量损失均有显著影响,增温处理对凋落物质量损失的影响并不显著,但是增温与物种混合存在交互作 用,表明增温对凋落物质量损失的影响与凋落物的类型有关(表2)。



图 3 研究区实验期间处理和对照温湿度的月变化

Fig.3 Month variations in temperature and soil moisture under treatment and control during the study period

			0.	••				0	-	
因子	Df1	Df2 -	$R_{ m M}$ /%		$R_{\rm C}$ /%		$R_{ m N}$ /%		$R_{ m P}$ /%	
Factor	DH		F	Р	F	Р	F	Р	F	Р
Т	3	12	174.00	< 0.01 **	508.00	< 0.01 **	934.05	<0.01 **	7530.00	< 0.01 **
L	2	8	14.40	< 0.01 **	94.20	< 0.01 **	135.00	< 0.01 **	1040.00	< 0.01 **
W	1	4	2.06	0.224	104.00	< 0.01 **	1.05	0.364	66.20	0.01 **
T×L	6	24	9.22	< 0.01 **	9.51	< 0.01 **	43.7	< 0.01 **	39.60	< 0.01 **
T×W	3	12	1.91	0.182	1.74	0.212	5.50	0.013	2.17	0.214
L×W	2	8	7.72	0.014 *	1.55	0.27	0.01	0.994	26.70	< 0.01 **
T×L×W	6	24	2.02	0.103	1.21	0.337	15.20	< 0.01 **	4.73	< 0.01 **

表 2 增温、凋落物类型和分解时间对凋落物分解质量损失和养分释放的影响 Table 2 Effects of warming, litter type and time on mass loss and nutrient release during litter decomposition

显著性:*P<0.05,**P<0.01;T:分解时间 Decomposition time;;L: 凋落物类型 Litter type;W: 增温处理 Warming;R_M: 质量残留率 Residual rates of mass;R_C: 碳残留率 Residual rates of carbon;R_N: 氮残留率 Residual rates of nitrogen;R_P:磷残留率 Residual rates of phosphorus;×表 示交互作用 Representing Interaction

自然对照下黑沙蒿凋落物质量损失大于赖草凋落物,增温后黑沙蒿凋落物质量损失小于赖草凋落物。增 温促进了赖草凋落物的分解,质量残留率下降 7%;抑制了黑沙蒿凋落物的分解,质量残留率上升 2.2% (图 4)。

黑沙蒿与赖草混合凋落物在分解过程中产生了拮抗作用,增温加强了拮抗作用。与单独分解相比,混合 凋落物质量残留率上升7.7%,分解系数减小0.24(表3);增温后混合凋落物质量残留率上升16.9%,分解系 数减小0.52,拮抗作用进一步加强(图5)。并且增温处理下,凋落物的混合效应随着凋落物 C/N 和木质素残 留率的升高而增强,且相关性较强(图6)。

2.3 增温和物种混合对元素释放的影响

分解时间、凋落物类型及其交互作用、增温处理和 凋落物类型的交互作用以及三者的交互作用对 C、N、P 元素残留率均有显著影响,但是增温对 N 元素残留率 影响不显著(表 2)。

自然对照下赖草和黑沙蒿凋落物养分释放都大致 表现为先富集后释放的模式,养分均在90d后开始快速 损失。增温导致赖草凋落物的 C、N、P、纤维素和木质 素残留率分别下降 7.6%、12%、8.8%、20%和 10%;黑沙 蒿凋落物的 P 和木质素含量上升 2.2%和 0.8%,C、N 和 纤维素含量分别下降 1.1%、2%和 2.5%。增温处理后 养分释放模式并未发生改变,只是减缓了黑沙蒿凋落物 养分释放趋势。

与黑沙蒿和赖草凋落物单独分解相比,混合凋落物 除木质素以外的其他养分均表现为先富集再释放的模 式。自然对照下,混合凋落物 C、P、纤维素和木质素残 留率分别上升 8.2%、4.1%、3.9%和 5.9%,N 元素残留率



图 4 增温和对照条件下单种凋落物质量残留率

Fig. 4 Residual rate of litter mass undergoing separates decomposition under different warming treatment and control

下降 4.1%。但增温后混合凋落物中 C、N、P、纤维素和木质素残留率均更高,分别上升 18.8%、11.4%、18.5%、 21.5%和 21.1%(图 7)。

表 3 不同类型凋落物质量残留率(Y)随时间(t)的负指数回归方程以及衰期半衰期

Table 3 Exponential decay equation for the residual rate of litter mass (Y) against time (t) and the half-life parameter for different litter types under warming treatment and control

处理 Treatment	凋落物类型 Litter type	负指数方程 Negative exponential equation	R^2	分解系数 Decomposition coefficient(k)	<i>T</i> _{0.5} (a)	<i>T</i> _{0.95} (a)
对照 Control	黑沙蒿	$y = 0.9529e^{-0.726t}$	0.901	0.726	0.95	4.13
	赖草	$y = 0.9825e^{-0.641t}$	0.960	0.641	1.08	4.67
	混合	$y = 0.9674e^{-0.446t}$	0.868	0.446	1.55	6.72
增温 Warming	黑沙蒿	$y = 0.9919e^{-0.699t}$	0.984	0.699	0.99	4.29
	赖草	$y = 0.979e^{-0.905t}$	0.987	0.905	0.77	3.31
	混合	$y = 0.9783e^{-0.285t}$	0.875	0.285	2.43	10.51

3 讨论

3.1 增温和物种混合对质量损失的影响

本研究中,混合凋落物初始 C、N、P、纤维素和木质素含量均高于组分凋落物(表1)。黑沙蒿和赖草凋落 物物理性状的差异可以解释这一现象,因为黑沙蒿与赖草凋落物混合研磨出粉率大于单独研磨,有研究表明, 更高的出粉率会导致更高的养分含量^[23]。华北针阔混交林和科尔沁沙地的凋落物分解实验中混合凋落物的 元素和难分解有机质组分含量均大于单种凋落物^[24—26]。但不少研究中混合凋落物养分含量是介于组分凋落 物最高养分含量和最低养分含量之间^[27—28]。通过不同研究的对比分析发现,混合凋落物养分和难分解物质 的含量大于或小于组分凋落物的现象均会出现,这可能是不同实验中植物种类、研磨方法、出粉率差异造成 的,本实验中混合凋落物各项指标均高于组分凋落物的情况可能是环境差异和人为实验两方面的原因。

在凋落物前期分解过程中,凋落物质量损失对时间具有高度依赖性,且能够通过负指数衰减模型进行较





Fig.5 Expected and realized residual rates of mixed litter under warming treatment and control





Fig.6 Fitting of litter mixing effect against C:N ratio and the residual rates of lignin



图 7 分解期间增温和对照下凋落物 C、N、P、纤维素和木质素残留率

Fig.7 The residual rate of C, N, P, cellulose and lignin during litter decomposition under warming treatment and control

好的拟合。自然对照中,黑沙蒿叶凋落物前期分解过程中分解速率快于赖草,质量残留率更低,这是因为凋落物 C/N 和木质素是影响凋落物分解的主要因素^[29],黑沙蒿叶凋落物(高质量凋落物)具有更低的初始 C/N

(表1),分解更快。但是增温减慢了黑沙蒿叶凋落物的分解,与毛乌素沙地的增温实验研究结果一致^[17],增 温处理下赖草凋落物分解速率却大于黑沙蒿,是因为增温导致土壤含水量下降,在低水分条件下赖草分解者 比黑沙蒿分解者具有更高活性,促进了赖草凋落物的分解^[30]。并且在整个分解过程中,增温处理下的赖草凋 落物具有比对照组更低的 C/N,从而增温处理下黑沙蒿叶凋落物分解速率下降,赖草凋落物分解速率加快。

与单一凋落物分解相比,黑沙蒿和赖草凋落物的混合减缓了分解速率(即发生了拮抗效应)。以往的研究也表明,凋落物的混合分解会产生非加性效应^[31]。混合凋落物中掺杂了不同物种的特异性,它们的物理和化学组分差异都可能影响甚至改变混合凋落物分解的最终结果。本研究中,灌草混合凋落物前期分解过程中,拮抗效应比协同效应更为常见,且拮抗作用大部分发生在实验早期,前人研究也发现混合凋落物分解过程中更容易出现拮抗效应^[32]。黑沙蒿和赖草前期混合分解的拮抗作用表明沙生灌丛生态系统灌草混合会抑制凋落物的前期分解。凋落物混合的拮抗作用出现在以往的很多研究中^[33-35],拮抗作用可能归因于难分解的化学物质(如木质素和单宁酸)的相互作用。本实验中,混合凋落物分解过程中木质素含量一直处于较高水平,且在前期分解过程中,凋落物混合效应与木质素含量和 C/N 有很好的相关性。因此,黑沙蒿和赖草凋落物混合分解时,具有较高含量且难分解的木质素可能在分解的早期阶段与其他物质相互作用,对凋落物分解 产生抑制作用,导致混合凋落物产生拮抗作用。

此外,增温加强了混合凋落物的拮抗作用,并且增温处理下混合凋落物 C/N 和木质素残留率与凋落物的 混合效应的拟合效果更好。法国地中海天然老橡树林的凋落物分解试验也得到类似研究结果^[36],更加干燥 的气候会导致质量损失率下降,混合凋落物相互作用变化更大,协同作用较少,拮抗作用更强。一般来说,在 凋落物分解前期,物种间不稳定营养物质的快速浸出相对更大,凋落物的混合多产生协同作用^[37]。但是在低 降水和高蒸发条件下的毛乌素沙地,灌草凋落物之间通过浸出的养分转移可能性很小,从而没有出现协同作 用。同时,增温引起的土壤含水量下降会限制养分的转移和微生物活性^[38],而且混合凋落物中抑制性化合物 木质素始终保持较高的残留率,因此在增温处理下木质素含量主导凋落物的混合效应,并增强了拮抗效应。 3.2 增温和物种混合对元素释放的影响

在凋落物前期分解过程中,养分释放对物种混合与增温的响应对于沙生灌丛生态系统养分输入和陆地生态系统碳氮循环具有重要意义。本研究中,凋落物不同元素的释放展现出了不同的模式,凋落物的混合抑制了所有养分的释放,增温促进了赖草凋落物的养分释放,但是抑制了黑沙蒿和混合凋落物的养分释放,这与凋落物质量残留率对增温和物种混合的响应基本一致。

C 元素残留率的动态模式与质量残留率相似,这可能是因为凋落物中含 C 物质占了凋落物总质量的一半 以上,从而主导了前期分解的养分释放^[39]。与自然对照中的凋落物分解相比,增温抑制了黑沙蒿和混合凋落 物 C 元素的释放,这是因为增温导致土壤水分下降,抑制了可溶性有机质与非结构性碳水化合物的淋溶和微 生物利用^[40]。但是赖草凋落物在增温处理下加速了养分释放,由于三种类型的凋落物拥有相同的处理,那么 赖草养分释放加快的原因只可能是增温后赖草分解者活性更高,而黑沙蒿分解者的活性受到了抑制,且有研 究表明,草本植物导致的表土水分限制,会抑制灌木的生长^[41]。而凋落物的混合促使 C 元素出现了富集,原 因是混合凋落物有更高的木质素含量,不利于降雨的淋溶作用,因此满足不了土壤微生物的最低养分需求,转 而消耗土壤环境中的养分,造成了凋落物的养分富集^[42]。

赖草凋落物 N、P 元素在分解前期出现了富集,黑沙蒿和混合凋落物的 P 元素表现为富集,而 N 元素则表现为释放。众多研究表明,当凋落物初始 C/N 较高时,微生物为了满足自身生长需求会固定外源 N,从而导致 N 富集^[9]。本研究中,赖草凋落物具有最高的初始 C/N(表 1),这可能是其在分解前期发生 N 元素富集的原因。赖草、黑沙蒿和混合凋落物在分解前期都出现 P 元素富集。研究表明,凋落物初始 C/P 大于 1000 开始进行养分富集,而且凋落物初始 C/P 越高越容易发生富集^[9]。本研究中凋落物的初始 C/P 均大于 1000 (表 1),这解释了为何凋落物分解前期发生了 P 元素的富集。随着分解的进行,凋落物 C/P 下降,凋落物 P 元素由固定转为释放。与单种凋落物相比,混合凋落物的 N 释放受到了抑制,这可能是因为混合凋落物复杂

的凋落物质量产生了氮释放的非加性效应^[43]。此外,混合凋落物中更高的木质素含量导致了更高的元素残 留率,这印证了前人研究发现的木质素含量与分解速率之间普遍的负相关关系^[44]。

在凋落物分解前期,微生物群落对凋落物分解的影响较小,增温对于土壤微生物碳氮含量并没有产生显 著影响,说明调控凋落物分解的不是微生物群落组成,而是一些特殊的微生物群。微生物群落对凋落物养分 损失的影响较小,从侧面反映出在凋落物前期分解过程中,凋落物自身质量是影响凋落物分解的更重要的原 因^[45]。增温影响了凋落物的质量损失但并不显著,在气候干燥,降水稀少且蒸发较强的毛乌素沙地,增温 1 ℃对于微生物群落没有太大的影响,但特定微生物可能对于温度更加敏感,所以仍然加速了赖草凋落物,抑制 了黑沙蒿和混合凋落物的分解和养分释放,并且在增温处理下,赖草和黑沙蒿混合凋落物的拮抗效应还得到 了进一步的加强。总的来说,增温会对混合凋落物的分解过程产生复杂影响,可能加快整体分解速度,同时也 可能引起拮抗作用的加强。具体效应取决于环境温度升高对微生物群落、化学物质及其相互作用的影响,需 要进一步深入研究才能得出明确结论。本研究结果表明,在养分和水分受限的干旱半干旱沙生灌丛生态系统 中,淋溶作用导致的养分转移可能并不会发生,灌草凋落物混合产生的拮抗作用在未来气候变暖的情境下还 会进一步加强。

研究混合凋落物分解对于增温的响应有助于理解未来沙漠化逆转和全球变暖情景下毛乌素沙地灌丛生态系统的碳收支和养分循环。不过本实验仅研究了两种凋落物的混合,多物种之间的混合效应及其与增温或 者其他因子的交互作用也很重要。将来的研究应该把混合凋落物分解过程中各物种分离出来,探究各物种在 混合分解中对总质量和养分含量有何贡献,才能更加清楚的认识到混合效应产生的原因。并且凋落物前期分 解只是分解的一部分,长时间尺度分解的研究才能更加完整的认识半干旱灌丛生态系统混合凋落物分解的动 态过程以及对气候的响应。

4 结论

本研究探究了增温处理和自然对照下黑沙蒿、赖草以及两者混合的凋落物前期分解的质量损失和养分释 放状况,主要发现:与自然对照相比,增温促进了赖草凋落物分解前期的质量损失和养分释放,抑制并减缓了 黑沙蒿以及混合凋落物的质量损失和养分释放。赖草和黑沙蒿凋落物的混合分解产生了拮抗效应,增温处理 会加强前期混合分解的拮抗效应。随着全球变暖的加剧和毛乌素沙地沙漠化的逆转,毛乌素沙地灌草凋落物 的混合在分解前期会抑制养分周转,但长期增温处理下黑沙蒿和赖草凋落物混合分解的拮抗效应会改变还是 进一步加强仍有待研究。

参考文献(References):

- Butenschoen O, Scheu S, Eisenhauer N. Interactive effects of warming, soil humidity and plant diversity on litter decomposition and microbial activity. Soil Biology and Biochemistry, 2011, 43(9): 1902-1907.
- [2] 徐振锋, 尹华军, 赵春章, 曹刚, 万名利, 刘庆. 陆地生态系统凋落物分解对全球气候变暖的响应. 植物生态学报, 2009, 33(6): 1208-1219.
- [3] Li C J, Fu B J, Wang S, Stringer L C, Wang Y P, Li Z D, Liu Y X, Zhou W X. Drivers and impacts of changes in China's drylands. Nature Reviews Earth & Environment, 2021, 2: 858-873.
- [4] Aerts R. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. Oikos, 1997, 79(3): 439.
- [5] Verburg P S J, Van Loon W K P, Lükewille A. The CLIMEX soil-heating experiment: soil response after 2 years of treatment. Biology and Fertility of Soils, 1999, 28(3): 271-276.
- [6] Luo C Y, Xu G P, Chao Z G, Wang S P, Lin X W, Hu Y G, Zhang Z H, Duan J C, Chang X F, Su A L, Li Y N, Zhao X Q, Du M Y, Tang Y H, Kimball B. Effect of warming and grazing on litter mass loss and temperature sensitivity of litter and dung mass loss on the Tibetan Plateau. Global Change Biology, 2010, 16(5): 1606-1617.
- [7] Rustad L E, Fernandez I J. Soil warming: consequences for foliar litter decay in a spruce-fir forest in Maine, USA. Soil Science Society of America Journal, 1998, 62(4): 1072.
- [8] Christiansen C T, Haugwitz M S, Priemé A, Nielsen C S, Elberling B, Michelsen A, Grogan P, Blok D. Enhanced summer warming reduces fungal decomposer diversity and litter mass loss more strongly in dry than in wet tundra. Global Change Biology, 2017, 23(1): 406-420.
- [9] 杨德春,胡雷,宋小艳,王长庭.降雨变化对高寒草甸不同植物功能群凋落物质量及其分解的影响.植物生态学报,2021,45(12): 1314-1328.

- [10] Yang K, Zhu J J, Zhang W W, Zhang Q, Lu D L, Zhang Y K, 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.
 [11] Wickings K, Grandy A S, Reed S C, Cleveland C C. The origin of litter chemical complexity during decomposition. Ecology Letters, 2012, 15
- (10): 1180-1188.
 [12] Trogisch S, He J S, Hector A, Scherer L M. Impact of species diversity, stand age and environmental factors on leaf litter decomposition in
- subtropical forests in China, Plant and Soil, 2016, 400: 337-350. [13] Santonja M, Fernandez C, Proffit M, Gers C, Gauquelin T, Reiter I M, Cramer W, Baldy V. Plant litter mixture partly mitigates the negative
- effects of extended drought on soil biota and litter decomposition in a Mediterranean oak forest. Journal of Ecology, 2017, 105(3): 801-815. [14] Lin G G, Zeng D H. Functional identity rather than functional diversity or species richness controls litter mixture decomposition in a subtropical
- forest. Plant and Soil, 2018, 428(1): 179-193.
- [15] 关红杰. 毛乌素沙地生物土壤结皮对油蒿水分吸收的影响模拟. 生态学报, 2023, 43(14): 5875-5889.
- [16] 牟钰, 贾昕, 郑甲佳, 黄松宇, 原媛, 白宇轩, 秦树高. 毛乌素沙地油蒿枯落物分解对增温的响应. 北京林业大学学报, 2020, 42(6): 134-141.
- [17] 韩聪,母艳梅,查天山,秦树高,刘鹏,田赟,贾昕. 2012—2016 年宁夏盐池毛乌素沙地黑沙蒿灌丛生态系统通量观测数据集. 植物生态 学报, 2023, 47(09): 1322-1332.
- [18] 洪光宇,吴建新,苏雅拉巴雅尔,王晓江,李卓凡,王云霓,高孝威,史晓燕.毛乌素沙地退耕还林工程灌木林生态系统服务功能评价. 内蒙古林业科技,2019,45(4):22-28.
- [19] 张军红,吴波.油蒿群落生物结皮对降水入渗过程的影响.中国科学院大学学报,2014,31(2):214-220.
- [20] 王凯鑫, 杜利霞. Na2CO3 胁迫对赖草叶片光合、叶绿素荧光、超微结构的影响. 山西农业科学, 2024, 52(1): 86-93.
- [21] 吴金水,肖和艾,陈桂秋,黄敏.旱地土壤微生物磷测定方法研究.土壤学报,2003,40(1):70-78.
- [22] Olson J S. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. Ecology, 1963, 44(2): 322-331.
- [23] 高森森. 不同出粉率对小麦粉营养组分及其蒸煮特性的影响[D]. 郑州: 河南工业大学, 2018.
- [24] 王淳,董雪婷,杜瑞鹏,张志东,黄选瑞.华北落叶松与阔叶树种混合凋落叶分解过程中养分释放和酶活性变化.应用生态学报,2021, 32(5):1709-1716.
- [25] 李雪, 王淳, 王静, 程瑞明, 赵金满, 韩馨悦, 张志东. 华北落叶松与阔叶树种混合凋落叶分解过程中养分和细菌群落变化. 林业与生态 科学, 2022, 37(2): 155-163.
- [26] 杨红玲,李玉霖,宁志英,张子谦. 科尔沁沙地优势固沙灌木叶片凋落物分解的主场效应. 中国沙漠, 2019, 39(5): 62-70.
- [27] 刘小丽. 巨桉人工混交林混合凋落物分解特征[D]. 雅安: 四川农业大学, 2023.
- [28] 张娟娟. 刺槐沙棘纯林与混交林凋落物分解及养分释放动态特征[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2023.
- [29] 张红,曹莹菲,徐温新,吕家珑.植物秸秆腐解特性与微生物群落变化的响应.土壤学报,2019,56(6):1482-1492.
- [30] Liu L, Bai Y X, She W W, Qiao Y G, Qin S G, Zhang Y Q. A nurse shrub species helps associated herbaceous plants by preventing shadeinduced evaporation in a desert ecosystem. Land Degradation & Development, 2021, 32(4): 1796-1808.
- [31] Hättenschwiler S, Tiunov A V, Scheu S. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2005, 36(1): 191-218.
- [32] Chen Y C, Ma S Q, Jiang H M, Yangzom D, Cheng G W, Lu X Y. Decomposition time, chemical traits and climatic factors determine littermixing effects on decomposition in an alpine steppe ecosystem in Northern Tibet. Plant and Soil, 2021, 459(1): 23-35.
- [33] Canessa R, van den Brink L, Berdugo M B, Hättenschwiler S, Rios R S, Saldaña A, Tielbörger K, Bader M Y. Trait functional diversity explains mixture effects on litter decomposition at the arid end of a climate gradient. Journal of Ecology, 2022, 110(9): 2219-2231.
- [34] Wang H, Liu S R, Wang J X, You Y M, Yang Y J, Shi Z M, Huang X M, Zheng L, Li Z Y, Ming A G, Lu L H, Cai D X. Mixed-species plantation with Pinus massoniana and Castanopsis hystrix accelerates C loss in recalcitrant coniferous litter but slows C loss in labile broadleaf litter in Southern China. Forest Ecology and Management, 2018, 422: 207-213.
- [35] Wu D D, Li T T, Wan S Q. Time and litter species composition affect litter-mixing effects on decomposition rates. Plant and Soil, 2013, 371(1): 355-366.
- [36] Santonja M, Fernandez C, Gauquelin T, Baldy V. Climate change effects on litter decomposition: intensive drought leads to a strong decrease of litter mixture interactions. Plant and Soil, 2015, 393(1): 69-82.
- [37] Schimel J P, Hättenschwiler S. Nitrogen transfer between decomposing leaves of different N status. Soil Biology and Biochemistry, 2006, 39(7): 1428-1436.
- [38] Allison S D, Lu Y, Weihe C, Goulden M L, Martiny A C, Treseder K K, Martiny J B H. Microbial abundance and composition influence litter decomposition response to environmental change. Ecology, 2013, 94(3): 714-725.
- [39] Li A G, Fan Y X, Chen S L, Song H W, Lin C F, Yang Y S. Soil warming did not enhance leaf litter decomposition in two subtropical forests. Soil Biology and Biochemistry, 2022, 170: 108716.
- [40] 谷利茶,王国梁,景航,姚旭.氮添加对油松不同径级细根分解及其养分释放的影响.应用生态学报,2017,28(9):2771-2777.
- [41] She W W, Bai Y X, Zhang Y Q, Qin S G, Jia X, Feng W, Lai Z R, Fu J, Qiao Y G. Nitrogen enrichment suppresses revegetated shrub growth under increased precipitation via herb-induced topsoil water limitation in a desert ecosystem in Northern China. Plant and Soil, 2020, 446(1): 97-110.
- [42] 王其兵,李凌浩,白永飞,邢雪荣.模拟气候变化对3种草原植物群落混合凋落物分解的影响.植物生态学报,2000,24(6):674-679.
- [43] Yang G J, Stevens C, Zhang Z J, Lü X T, Han X G. Different nitrogen saturation thresholds for above-, below-, and total net primary productivity in a temperate steppe. Global Change Biology, 2023, 29(16): 4586-4594.
- [44] Liao C, Long C Y, Zhang Q, Cheng X L. Stronger effect of litter quality than micro-organisms on leaf and root litter C and N loss at different decomposition stages following a subtropical land use change. Functional Ecology, 2022, 36(4): 896-907.
- [45] Djukic I, Kepfer-Rojas S, Schmidt I K, Larsen K S, Beier C, Berg B, Verheyen K, TeaComposition. Early stage litter decomposition across biomes. The Science of the Total Environment, 2018, 628/629; 1369-1394.