

DOI: 10.20103/j.stxb.202401160136

胡学鹏, 么中元, 张乃莉. 古田山亚热带常绿阔叶林凋落物分解及养分释放动态. 生态学报, 2024, 44(19): 8584-8594.

Hu X P, Yao Z Y, Zhang N L. The litter decomposition and nutrient release dynamics in the Gutianshan subtropical evergreen broadleaf forest. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(19): 8584-8594.

古田山亚热带常绿阔叶林凋落物分解及养分释放动态

胡学鹏², 么中元⁴, 张乃莉^{1,2,3,*}

1 北京林业大学林木资源高效生产全国重点实验室, 北京 100083

2 北京林业大学森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083

3 国家林业和草原局黑龙江三江平原沼泽草甸生态系统定位观测研究站, 双鸭山 518000

4 真核原液工艺开发部, 长春金赛药业有限责任公司, 长春 130012

摘要: 亚热带常绿阔叶林在我国森林生态系统碳存储方面发挥着重要作用, 研究其凋落物分解机制对理解和预测亚热带森林生态系统养分循环和碳储存具有重要意义。以古田山国家级自然保护区典型亚热带常绿阔叶林为研究区域, 以两种亚热带树种马尾松 (*Pinus massoniana*) 和石栎 (*Lithocarpus glaber*) 凋落叶作为分解基质, 通过对凋落物分解速率、凋落物养分释放速率、土壤微生物群落结构、土壤胞外酶活性以及土壤理化性质的测定, 从凋落物质量、分解者和分解环境三个层面探究亚热带常绿阔叶林凋落物分解的主场效应、养分释放模式以及土壤微生物作用机制。研究结果表明: (1) 马尾松凋落叶主场效应不明显, 而石栎凋落叶在分解过程中表现出一定主场效应, 并具有时间依赖性, 在分解后期主场效应较为强烈, 说明具有较低初始有机碳含量的凋落物可能存在相对明显的正主场效应; (2) 马尾松和石栎凋落叶的有机碳均呈净富集状态, 马尾松凋落叶氮在分解后期呈释放模式, 而石栎凋落叶氮则表现为净富集模式; (3) 亚热带常绿阔叶林内凋落物分解主要受养分残留率、土壤微生物群落结构 (真菌/细菌比和革兰氏阳性/阴性细菌比) 和土壤 pH 的影响。综上, 揭示了马尾松和石栎凋落叶分解主场效应的差异性表现和时间依赖性, 有助于亚热带常绿阔叶林优势树种的凋落物分解机制的深入理解。

关键词: 亚热带常绿阔叶林; 凋落物分解; 微生物群落结构; 主场效应; 胞外酶活性

The litter decomposition and nutrient release dynamics in the Gutianshan subtropical evergreen broadleaf forest

HU Xuepeng², YAO Zhongyuan⁴, ZHANG Naili^{1,2,3,*}

1 State Key Laboratory of Efficient Production of Forest Resources, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 The Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

3 Ecological Observation and Research Station of Heilongjiang Sanjiang Plain Wetlands, National Forestry and Grassland Administration, Shuangyashan 518000, China

4 Process Improvement Department, ChanachunGeneScience Pharmaceutical Co., Ltd., Changchun 130012, China

Abstract: Subtropical evergreen broadleaf forests play an important role in carbon storage within forest ecosystems in China. It is crucial to elucidate the underlying mechanisms of litter decomposition in order to better understand and predict the dynamics of nutrient cycling and carbon storage in subtropical forest ecosystems. This study was conducted in a typical subtropical evergreen broadleaf forest in the Gutianshan National Nature Reserve. The fallen leaves of two dominant arboreal species, *Pinus massoniana* and *Lithocarpus glaber*, were used for litter decomposition. Here, we aimed to test the home field advantage (HFA) in litter decomposition, nutrient release patterns, and the role of soil microbial communities by

基金项目: 国家重点研发计划重点专项项目 (2023YFF1304003-02); 国家自然科学基金面上项目 (32071644)

收稿日期: 2024-01-16; **网络出版日期:** 2024-07-20

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhangnaili@bjfu.edu.cn

examining the correlations among the rate of litter decomposition, litter nutrient release, soil microbial community structure, soil extracellular enzyme activity, and soil physicochemical properties. The results showed that (1) Leaf litter of *P. massoniana* had no HFA, while *L. glaber*, to some extent, exhibited HFA. The HFA of *L. glaber* was time-dependent, with a pronounced HFA apparent at the later stage of decomposition. This suggests that litters with lower initial organic carbon content may lead to a more significantly positive HFA. (2) Leaf litters of both *P. massoniana* and *L. glaber* showed a net C enrichment, with *P. massoniana* leaf litter showing a N release at the later stage of decomposition, and a net N enrichment for *L. glaber*. (3) Litter decompositions of both *P. massoniana* and *L. glabers* in the subtropical forest were mainly associated with the remained nutrient in litters, soil microbial community structure such as the ratio of fungi to bacteria, the ratio of Gram-positive to Gram-negative bacteria and soil pH. These findings provide insight into the discrepancy in HFA of *P. massoniana* and *L. glaber*, and the time-dependent HFA of *L. glaber*, thereby enhancing our understanding of the mechanisms of litter decomposition in subtropical forest ecosystems.

Key Words: subtropical forest; litter decomposition; home field advantage; microbial community structure; extracellular enzyme activity

凋落物分解是生态系统中关键的生物地球化学过程,是土壤养分周转的初始环节,对于营养物质循环、有机质降解、土壤结构优化以及土壤微生物群落构建等方面至关重要^[1-2]。通过凋落物分解植物残体中的营养元素,如碳、氮、磷和钾,转化为可被土壤微生物和植物吸收的形式重新回归到生态系统中,从而促进生态系统的营养循环和能量流动^[3]。凋落物分解涉及生物、物理和化学等诸多过程,而土壤微生物是参与这些过程、驱动凋落物分解和养分循环的重要生物组分^[4]。

已有研究发现凋落物分解过程可能具有“主场优势”效应^[5](以下简称“主场效应”),即植物的凋落物可能会在本身所处的环境中,由于与土壤微生物群落的相互适应,表现出更快的分解速率^[6]。以往关于主场效应的研究大部分集中在较大尺度的生态系统,例如生物地理区域之间。然而,分解过程往往也会在较小的尺度上,例如群落或生境内部展现出显著的异质性^[7]。因此,对局域群落的主场效应进行深入研究有助于更全面地理解凋落物分解过程的复杂性,阐明其内在生物学机制。

我国的亚热带常绿阔叶林是全球同纬度特有的森林类型,具有较高的生产力,为生态系统碳贮存发挥了重要作用^[8]。古田山国家级自然保护区在植物区系组成上,兼具南北特点,是连接华南到华北植物的典型过渡带,对于了解亚热带森林生态系统的养分循环具有重要科学价值^[9-10]。以古田山亚热带森林优势树种马尾松和常见树种石栎为研究对象,在局域群落中布设两者凋落叶分解实验,探索目标树种凋落叶在其自身树种林冠下的分解速率是否会更高,即主场优势。通过凋落物分解过程中养分释放的动态进行分析,本研究假设初始凋落物质量是目标树种凋落物养分释放模式的主要驱动因素;同时,微生物作为分解过程的主要“执行者”,无论对于凋落物分解的主场效应、亦或养分释放模式,均具有重要的调控作用。针对上述科学假设的验证和解读,能够加深对局域尺度亚热带优势树种凋落物分解、养分释放规律的内在机制的理解。

1 研究方法

1.1 研究区域概况

研究样地位于古田山国家级自然保护区,隶属于浙江省开化县,现为钱江源国家森林公园的重要组成部分^[10],总面积 8,107 hm²。古田山属中亚热带湿润季风区,年均温 15.3℃,无霜期长达约 250 d;年平均降水量 1964 mm,3 月至 6 月和 8 月中下旬至 9 月份为雨季,7 至 8 月为伏旱期,10 月至次年 2 月则为干季。该地区土壤类型多样,包括红壤、红黄壤、黄红壤及高山草甸土^[8,11]。其主要植被类型为亚热带常绿阔叶林,分布有马尾松和壳斗科阔叶树组成的天然次生林^[12]。

1.2 实验设计和采样

本研究在样地中选取 10 组由马尾松和石栎个体组成的树对,于 2012 年 10 月收集马尾松和石栎的凋落叶,初始凋落叶性质见表 1。烘干后于 2012 年 11 月将马尾松和石栎凋落叶分别放置在每组树对马尾松和石栎的林冠下,共设计 60 个凋落物分解装置(10 组树对×2 个放置位置×3 次采样)。本项研究未采用传统的凋落物袋分解方法,而是采用 PVC 管和 1 mm 孔隙的尼龙网制作分解装置^[13],一方面尽量使凋落物处于自然凋落地表的状态,另一方面防止因强风、地表径流等自然因素使凋落物偏移或流失。

表 1 马尾松和石栎凋落叶初始化学性质

Table 1 Initial chemical parameters of leaf litter for *Pinus massoniana* and *Lithocarpus glaber*

树种 Tree species	有机碳 Organic carbon (C, g/kg)	全氮 Total nitrogen (N, g/kg)	碳氮比 Ratio of C/N
马尾松(<i>P. massoniana</i>)	49.56±0.71a	6.07±0.34a	8.43±0.54a
石栎(<i>L. glaber</i>)	44.00±0.62b	6.59±0.19a	6.73±0.20b

不同小写字母代表组间差异显著(*T* 检验, $P < 0.05$),表中数据为平均值±标准误($n = 10$)

2013 年,分三次(2 月、4 月、9 月)对凋落物进行收集,并采集其下方表层土壤样品。凋落物样品在采集后用软毛刷进行清理后测定其鲜重,然后在 65℃ 条件下烘干至恒重后测定干重;使用直径 4.5 cm 的土钻采集凋落物环下方 0—15 cm 土层的土壤样品,每个凋落物环下取三钻土,充分混合后作为一个样品。土壤样品采集后除掉可见的石砾、动植物残体碎屑和根系,过 2 mm 筛后分为两部分,一部分用于测定土壤理化性质和胞外酶活性,另一部分冻干后利用磷脂脂肪酸法测定土壤微生物群落结构。

1.3 指标测定方法

1.3.1 土壤理化性质测定

土壤理化性质指标的测定参考《土壤农业化学分析方法》^[14],具体有:土壤含水量采用烘干土法;土壤有机碳的测定采用油浴重铬酸钾-外加加热法;全氮含量采用半微量凯氏定氮法;全磷含量采用酸溶-ICP 发射光谱仪法;利用氯化钾浸提-靛酚蓝比色法测定土壤硝态氮和氨态氮;土壤 pH 值采用玻璃电极法(水土比 1:2.5),用 pH 仪测定。

1.3.2 土壤胞外酶活性测定

土壤胞外酶活性采用微孔板荧光法测定^[15-16],包括 β-葡萄糖苷酶(β-1,4-glucosidase, BG)、木糖苷酶(xylosidase, XS)、纤维二糖水解酶(cellubiosidase, CB)、亮氨酸氨基肽酶(7-Amino-4-methylcoumarin, LAP) 4 种水解酶。酶活性测定方法为:称取过筛后的 1 g 鲜土添加至 91 mL(50 mmol/L)的乙酸钠缓冲液中,使用磁力搅拌器充分搅拌 1 min。然后取 200 μL 土壤悬浊液加入到 96 孔微孔板孔位中,分别添加以下底物:4-硝基苯基-β-D-葡萄糖苷(BG 实验)、4-硝基苯基-β-D-木糖苷(XS 实验)、4-硝基苯基-β-D-纤维二糖(CB 实验)以及 7-氨基-4-甲基香豆素-亮氨酸(LAP 实验),并在 25 °C 恒温培养箱培养 3 h 后在波长 450 nm 条件下测定酶活性。

1.3.3 土壤微生物群落结构测定

土壤微生物群落结构测定采用磷脂脂肪酸法^[17],包括(1)提取:称取相当于 8 g 干重的鲜土置于离心管中,加入 6 mL 三氯甲烷和 12 mL 的甲醇震荡 2 h 后 3500 rpm 离心 10 min,并将上层离心液倒入加有三氯甲烷和磷酸缓冲液各 12 mL 的分液漏斗中,摇匀后避光静置过夜。将漏斗氯仿层溶液接入试管中,32℃ 条件下用 N₂ 吹干;(2)分离:加入 200 μL 的三氯甲烷反复转移底部脂肪酸至已用 3 mL 三氯甲烷润洗过的硅胶柱内,重复 5 次。然后用 5 mL 三氯甲烷(一次)和 5 mL 丙酮(两次)脱去中性脂和甘油脂,用 5 mL 甲醇收集样品的磷脂脂肪酸,32℃ 条件下用 N₂ 吹干;(3)甲醇酯化:将磷脂脂肪酸分别加入 1 mL 1:1 甲醇:甲苯混合液和 0.2 mol/L 的 KOH 溶液,37℃ 水浴 15 min 后加入 0.3 mL 1 mol/L 的醋酸,2 mL 己烷和 2 mL 纯水萃取,振荡 10 min,收集上层萃取液至收集小瓶中,下层则用己烷再萃取一次,并在室温下使用 N₂ 吹干;(4)量化分析:脂肪酸样品以 19:0 作为内标物在气相色谱仪上结合 MIDI 系统(Microbial ID. Inc., Newark, DE)进行量化分

析。细菌的特征脂肪酸包括 i15:0, a15:0, 15:0, i16:0, 16: 1w7c, i17:0, a17:0, 17:0, cy17:0, cy19:0^[18]; 真菌的特征脂肪酸包括 18:2w6c, 18:3w6c, 18:1w9c^[19]; 革兰氏阴性菌特征脂肪酸包括 16: 1w7c, cy17:0, cy19:0^[20] 和 a15:0, i15:0, i16:0, a17:0, i17:0 表征革兰氏阳性菌^[21]。

1.4 统计分析

凋落叶分解质量损失率计算如下:

$$\text{masslossrate} = \frac{(M_0 - M_t)}{M_0} \times 100\%$$

分解速率 k 值采用 Olson 负指数衰减模型^[22] 拟合, 公式为:

$$M_t = M_0 \times e^{-kt}$$

主场效应值^[23] (Home Field Advantage, HFA) 计算如下:

$$\text{HFA} = \frac{(k_{\text{home}} - k_{\text{away}})}{k_{\text{away}}} \times 100\%$$

养分残留率^[24] 计算方式如下:

$$\text{NAI} = \frac{M_0 C_0 - M_t C_t}{M_0 C_0} \times 100\%$$

式中: M_t : 在时间 t 时, 凋落物的剩余质量; M_0 : 初始凋落物质量; k : 分解速率常数 (单位为每年, a^{-1}); t : 时间 (单位为年); k_{home} 和 k_{away} 分别是凋落叶在原始生境和其他生境下的分解常数; C_0 : 凋落物初始养分含量; C_t : 在时间 t 时凋落物的养分含量。HFA 值大于 0 时表示正主场效应, 小于 0 时表示负主场效应; NAI 值大于 100 时为养分富集状态, 小于 100 时为养分释放状态。

采用 R 4.2 软件对数据进行处理、统计分析和绘图。使用“lme4”包中的“lmer”函数拟合混合效应模型^[25], 分析研究主客场生境、凋落物类型和分解时期及其交互作用对凋落物质量损失率和养分释放的影响。使用“stats”包中的“nls”函数拟合 Olson 负指数衰减模型, 并计算分解半衰期 (凋落物质量下降到其初始质量一半所需的时间) 和周转期 (凋落物完全分解, 其养分完全回归到生态系统中所需的时间)^[26]。使用“vegan”包^[27] 中“rda”函数探究凋落物分解过程中土壤理化性质和酶活性对土壤微生物群落结构的影响。

2 结果与分析

2.1 凋落叶分解和养分释放特征

2.1.1 凋落叶质量损失与养分释放的影响因素

混合效应模型结果显示, 凋落物类型和分解时间均显著影响凋落叶的质量损失和养分释放, 尽管两种凋落叶在主客场生境下的质量损失率和有机碳残留率没有明显差异, 但生境和分解时间存在显著的交互作用 (表 2)。

表 2 生境、凋落物类型和分解时间对凋落叶质量损失率、养分释放的混合效应模型分析

Table 2 Effects of habitats, litter types, decomposition time on litter mass loss rates and nutrient residual rates

因子 Factors	df	质量损失率		有机碳残留率		全氮残留率	
		Mass loss rate/%		Organic carbon residual rate/%		Total nitrogen residual rate/%	
		F	P	F	P	F	P
生境 Habitat (H)	1	0.17	0.111	2.32	0.968	2.14	0.147
凋落物类型 Litter type (L)	1	61.90	<0.001	76.41	<0.001	264.49	<0.001
时间 Time (T)	2	103.40	<0.001	91.56	<0.001	11.08	<0.001
生境×类型 (H×L)	1	2.58	0.679	0.001	0.968	3.05	0.084
生境×时间 (H×T)	2	4.49	0.014	7.92	<0.001	1.96	0.147
类型×时间 (L×T)	2	4.11	0.019	21.56	<0.001	6.52	0.002
生境×类型×时间 (H×L×T)	2	1.63	0.200	5.73	0.004	1.75	0.1784

2.1.2 凋落叶分解动态和养分释放模式

各处理间凋落叶质量损失率动态见图 1, 经过 10 个月的分解, 马尾松凋落叶大约分解了 33%, 主场效应不明显, 在前 5 个月内分解较为迅速, 而后进入缓慢的分解期; 石栎凋落物叶在主场环境下分解了 30.69%, 客场环境下分解 23.05%, 在分解的第 10 个月表现出强烈的正主场效应。

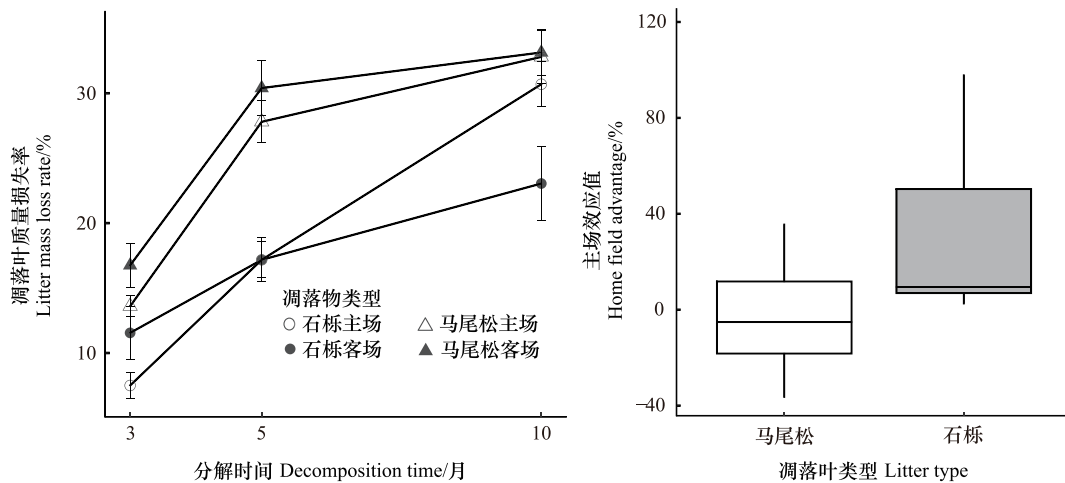


图 1 不同生境下质量损失率的时间动态变化和主场效应值

Fig.1 Variation of mass loss rate of leaf litter with time and HFA under the different habitats

采用 Olson 指数衰减模型拟合各处理间的分解速率, 模型 R^2 为 0.64—0.90, 拟合结果良好。马尾松凋落叶在主客场分解条件下, 分解半衰期和周转期差异不大; 石栎凋落叶在主场生境下分解半衰期和周转期分别为 1.54 和 6.66 年, 分解半衰期和周转期相较于客场生境下, 分别缩短了 0.56 和 2.41 年(表 3)。

表 3 不同类型凋落叶的分解系数、相关系数、半衰期和周转期分解时间

Table 3 Different types of leaf litter decomposition constants (k), half-life, and turnover time for decomposition

凋落物类型 Litter type	主场效应值 Home field advantage	生境 Habitat	回归方程 Regression equation	k 值 Decomposition constant	R^2	P	半衰期 Half-life	周转期 Turnover
马尾松 <i>P. massoniana</i>	-4	主场	$y = e^{-0.53t}$	0.53	0.82	<0.001	1.31	5.65
		客场	$y = e^{-0.55t}$	0.55	0.76	<0.001	1.26	5.44
石栎 <i>L. glaber</i>	36	主场	$y = e^{-0.45t}$	0.45	0.90	<0.001	1.54	6.66
		客场	$y = e^{-0.33t}$	0.33	0.64	<0.001	2.10	9.07

从分解时间上看, 不同生境处理下的马尾松和石栎凋落叶有机碳绝对含量均表现出明显的动态规律, 呈“先上升-后下降”的非线性变化, 并在达到 90 g/kg 峰值时下降, 表现为净富集模式(图 2)。马尾松凋落叶全氮含量在整个野外分解周期呈现波动状态, 在主场生境下呈净释放模式, 客场生境下呈富集-释放模式; 石栎凋落叶全氮含量持续升高, 呈净富集模式(图 2)。

2.2 凋落叶分解的控制因素

由图 3 可知, 整个分解周期凋落叶质量损失率受到养分残留率、土壤微生物群落结构和 pH 值的影响。其中质量损失率与有机碳残留率和全氮残留率呈负相关, 随着养分归还, 凋落物的质量损失率逐步升高; 土壤 pH 值的升高也会显著增加凋落叶的质量损失率。此外, 土壤真菌/细菌比, 以及革兰氏阳性/阴性细菌比对凋落叶质量损失率有调控作用。

2.3 土壤微生物群落特征与土壤理化性质的关系

RDA 结果表明, 细菌与土壤 pH 值、木糖苷酶(XS)活性和亮氨酸氨肽酶(LAP)活性显著正相关, 与全氮

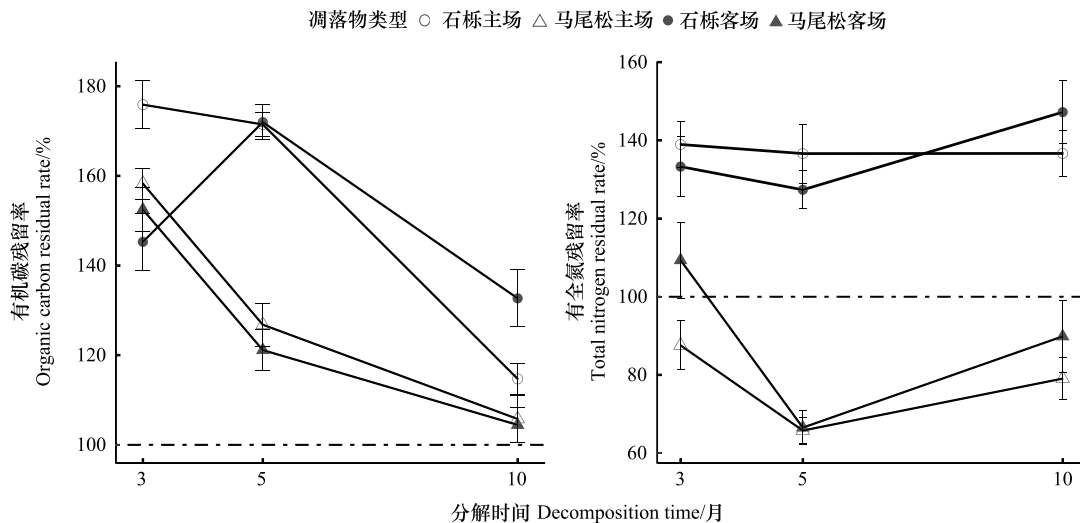


图2 不同生境下养分含量和养分残留率的时间动态变化

Fig.2 Variations in nutrient content and nutrient residual rate of leaf litter with time under different habitats

和土壤含水率显著负相关;真菌、真菌/细菌比与全氮、有机碳、土壤含水率显著正相关,与 LAP 酶活性活性负相关;革兰氏阳性菌与亮氨酸氨基肽酶(LAP)活性显著正相关,与全氮显著负相关;革兰氏阴性菌与土壤 pH 值和木糖苷酶(XS)活性显著正相关,与纤维二糖水解酶(CB)、 β -葡萄糖苷酶(BG)显著负相关;革兰氏阳性/阴性菌的比值与纤维二糖水解酶(CB)、 β -葡萄糖苷酶(BG)活性显著正相关,与全磷显著负相关。土壤有机碳(SOC)、总氮(TN)和全磷(P)的向量指向相似,表明其指标在影响微生物群落结构方面具有协同作用,并且三者之间存在显著的正相关关系。

3 讨论

3.1 凋落物分解主场效应

森林生态系统凋落物分解普遍存在主场效应,且通常归因于微生物群落与其分解的凋落物之间的协同适应^[28-29]。然而,本研究的分析结果显示,虽然凋落物类型和分解时间对凋落叶质量损失率和养分释放有显著影响,但在主客场生境下的质量损失率和养分残留率并没有显著差异。这可能由于在局域群落生境内部,微生物群落的适应性不如预期那样局限于特定的凋落物类型^[30]。此外,生境和分解时间的显著交互作用表明,环境条件的季节性变化在分解过程的初期有更重要的影响,这可能在一定程度上弱化了分解初期的主场效应^[31]。

本研究中马尾松和石栎凋落叶初始有机碳含量差异明显,本研究发现主场效应值与初始凋落物的有机碳含量有较强相关性($P=0.025$) (图5),在分解10个月后石栎凋落叶表现出正的主场效应,而马尾松主场效应不明显(表3)。由此,说明高质量的凋落物如果其初始有机碳含量相对较低可能引发较为明显的正主场效应;这与 Franciso 等研究不同^[32],可能是因为较低初始有机碳含量的凋落叶更需要特定的微生物群落,特别是某些真菌类群,来促进植物有机残体分解。凋落物初始质量是影响主场优势的关键因素,这一过程主要受区域尺度的环境条件(特别是年均温和降水量)影响^[33];而本研究开展于古田山局域群落内,不存在地理气候的巨大差异,两种凋落叶的质量损失率和主场效应值的变化更主要源于凋落物化学性质和微生物在分解过程中的作用,凸显了分解者群落及其结构的重要性。

3.3 凋落叶分解的养分释放动态

凋落物的化学组成随分解过程中可溶性和结构性化合物的降解而改变,并根据分解者群落的需求被矿化或固定,不同植物类型和凋落物组分(如凋落物碳、全氮)的动态变化可能遵循不同的模式^[30,34]。在本研究

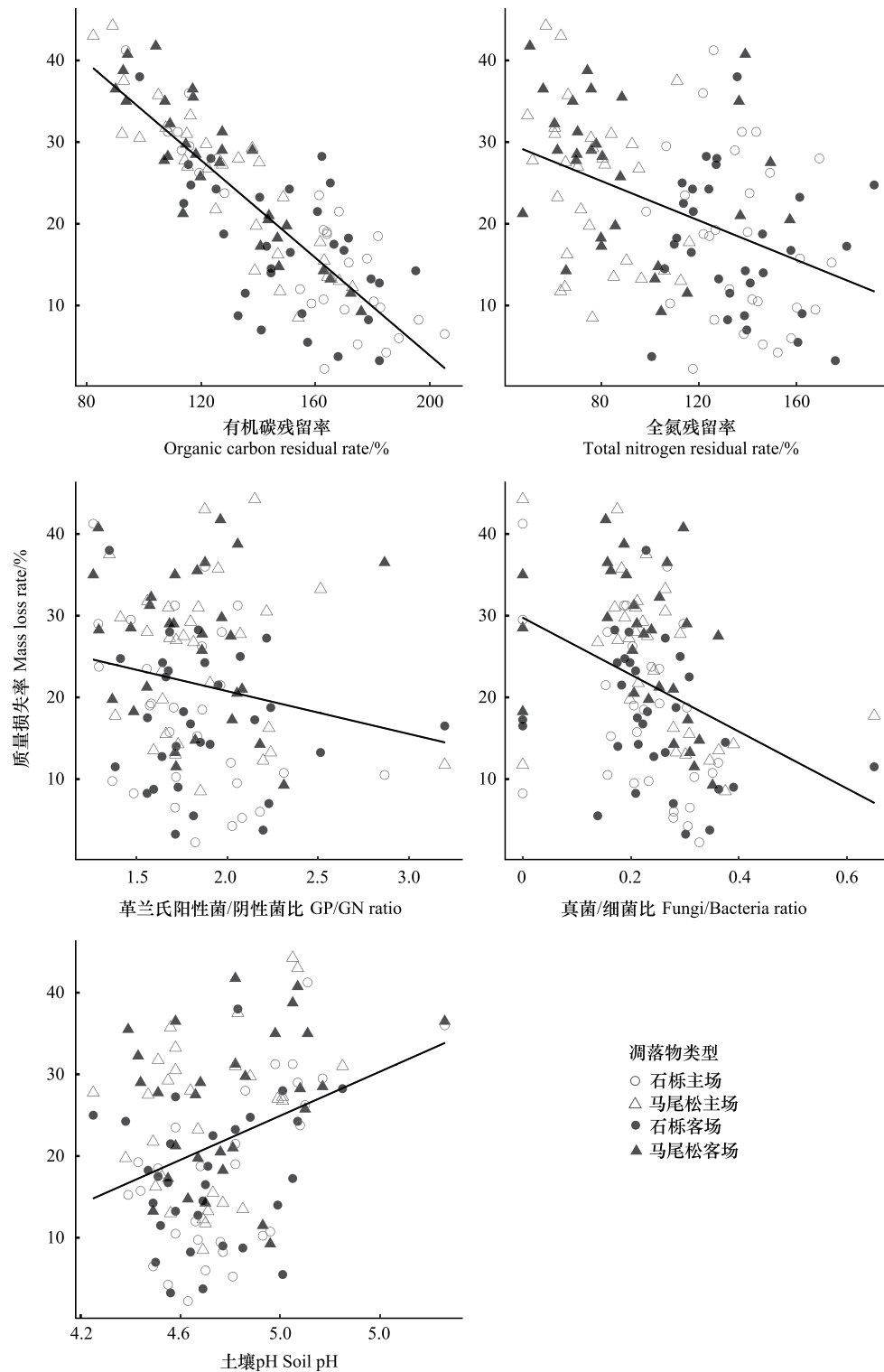


图3 凋落物质量损失率与养分残留率、土壤微生物群落结构和土壤 pH 值的回归分析

Fig.3 Regression analysis of litter mass loss rate with litter nutrient residual rate, soil microbial community structure and soil pH across all treatments

中,本研究发现两种优势树种凋落叶的有机碳含量在初期富集到 90 g/kg 的阈值后随分解进程开始下降,表现出净富集的状态。这可能与初期微生物分解活动有关。在植物残体分解初期,微生物迅速定殖并开始利用植物残体内易于分解的有机物质,如糖类和氨基酸^[35];在这个过程中,微生物快速生长积累的较高的生物量

和代谢产物积累在凋落物中导致有机碳含量在短期内快速富集^[35]。随着分解的进行,易分解的有机物质被消耗,复杂的有机化合物如木质素等相对比例增加;这类化合物分解速率较慢,导致有机碳含量在经历初期的富集后开始缓慢下降^[36]。

对于凋落叶全氮含量,本研究发现马尾松凋落叶在主场生境下表现出净释放模式,而在客场生境下呈现富集-释放的模式。相比之下,石栎凋落叶的全氮含量变化在整个分解周期持续增加,表明其凋落叶在分解过程中能更加有效地保留或吸收氮素,这可能与石栎凋落叶较高的初始氮含量或更复杂的有机结构有关^[38]。微生物的组成和活性对凋落叶氮含量的动态变化同样具有重要影响,通常新鲜的凋落物通常含有的氮比分解者需要的少,叶际微生物被迫从周围环境中固定氮,随着时间推移,氮浓度会超过分解者的需求而呈现持续累积。本研究中不同树种凋落叶可能富集特定类型的凋落叶附生微生物,而分解初期凋落物和微生物生物量的化学计量的差异,可能促使后续分解过程中呈现氮的释放或固定格局。此外,本文仅对凋落叶的有机碳和全氮养分进行了研究,而凋落物养分释放过程中不同元素之间往往存在耦合关系;同时,鉴于亚热带森林磷限制的特性,未来的研究应整合亚热带森林凋落物中磷元素的动态,以期更全面的揭示凋落物分解过程及养分循环的耦合机制。

3.4 凋落叶分解的生物与非生物影响因素

凋落物分解往往受到凋落物初始质量、分解环境和分解者三个因素的影响^[1,38],其时间动态可以归因于淋溶作用、物理方式的破碎化以及微生物分解者引起的生物化学变化三个主要过程及其相互作用。本研究发现,在凋落物分解的过程中,凋落物质量损失率主要受到养分残留率、土壤微生物群落结构和土壤 pH 值的调控。土壤 pH 值对微生物群落的结构和功能有显著影响,冗余分析的结果也证实了土壤 pH 值在整个分解周期内对土壤微生物群落变化的重要性。牛书丽等^[39]在为期五年的氮添加和土壤酸化实验中也发现,土壤酸化会显著降低凋落物的分解速率,这与本研究的结果一致。较低的 pH 值可能会通过限制特定类群微生物的活性而降低凋落物的分解。

凋落物分解主场效应被认为是源于特异性的土壤微生物的协同适应;因此,土壤微生物对主场效应强度的影响可能源于群落组成的差异程度、类群丰度的调整策略和功能性冗余上的差别^[40]。土壤微生物的活动与环境因子密切相关,其群落结构根据环境因子的变化

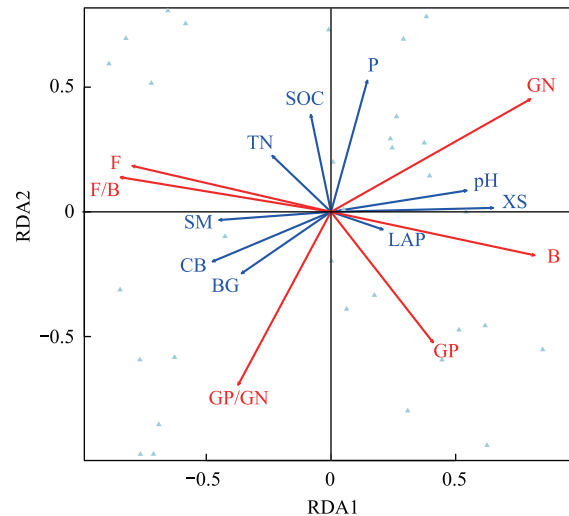


图 4 不同分解时期土壤微生物群落结构与土壤性质的冗余分析
Fig.4 Redundancy analysis of soil microbial community structure and soil physicochemical properties at the different stages

TN: 土壤全氮; SOC: 土壤有机碳; P: 土壤全磷; pH: 土壤 pH 值; SM: 土壤含水率; CB: 纤维素二糖水解酶; BG: β -葡萄糖苷酶; LAP: 亮氨酸氨基肽酶; XS: 木糖苷酶; F/B: 真菌; B: 细菌; GN: 革兰氏阴性菌; GP: 革兰氏阳性菌; F/B: 真菌细菌比; GP/GN: 革兰氏阳性菌与阴性菌比

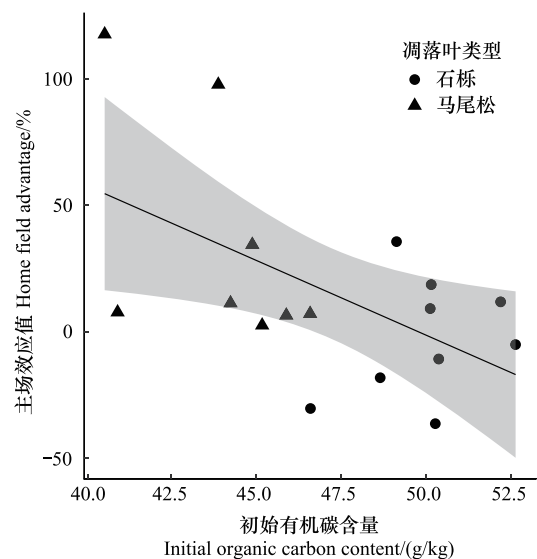


图 5 主场效应值与凋落叶初始有机碳含量的回归分析
Fig.5 Relationship of home field advantage with initial organic carbon content of litter

灰色区域表示 95% 置信区间

呈现规律性改变,从而驱动凋落物分解的主场效应^[41]。本研究以特征脂肪酸的相对丰度作为微生物群落指标,通过冗余分析探讨了土壤理化性质和酶活性如何综合影响土壤微生物群落结构。为确保模型解释变量的独立性,筛选了共线性^[42]小于 10 的变量,包括土壤 pH、土壤有机碳含量、全氮含量、土壤有效磷、土壤含水率以及包括 β -葡萄糖苷酶、亮氨酸氨肽酶等在内的四种酶的活性。研究发现,土壤微生物群落革兰氏阳性/阴性细菌的比值,以及真菌/细菌比在整个凋落物分解周期发挥着重要作用。

在主要的微生物分解者类群中,细菌通常能够更有效地分解简单、易降解的有机物质,而真菌则往往分解更复杂的有机化合物,如木质素^[36,43]。这种“分工”反映了它们在生态系统中的互补作用,维持了有机物质的循环和营养元素的平衡。一般情况下,在真菌占主导地位的环境中,凋落物分解速率较慢。这可能是因为真菌适合分解较为复杂的有机物质,如木质素,而通常这一过程发生较为缓慢^[36,44]。郑炆等^[45]关于马尾松凋落叶分解的研究发现,马尾松凋落叶的分解过程大致分为前八个月的快速分解期和之后的缓慢分解期,快速分解期的凋落物质量损失主要是纤维素的分解,慢速分解期主要是木质素的分解。本研究发现,真菌/细菌比与土壤有机碳、全氮显著正相关,表明在亚热带森林丰富的有机质和氮素环境中,真菌在碳循环和氮循环中可能发挥更大的作用^[46];同时,真菌/细菌比与土壤 pH 值的负相关也证实了亚热带常绿阔叶林偏酸性的土壤环境更有利于真菌的增长^[47]。因此,土壤中真菌与细菌比可能是亚热带凋落物分解过程中的一个关键因素,通过基质特异性、环境适应性和微生物间的相互作用等机制影响凋落物的分解过程。

革兰氏阳性/阴性细菌的比值作为有机质层土壤细菌群落相对碳可利用性的一个重要指标,一般认为革兰氏阴性菌与简单的碳化合物(例如烷基类)相关联,而革兰氏阳性菌则与羟基类等更复杂的碳形式有较弱的关联^[48]。本研究发现随着其比值的升高,凋落物质量损失率同样增加,这一趋势与革兰氏阴性菌偏好利用易分解的简单碳化合物的生态特性相吻合。凋落物中的纤维素降解过程中,革兰氏阳性菌对环境中的可用碳源具有较高的适应能力^[48],这可能是革兰氏阳性/阴性细菌比与纤维二糖水解酶(CB)、 β -葡萄糖苷酶(BG)显著正相关的原因。亚热带森林微生物活动往往受磷限制^[49],革兰氏阳性/阴性细菌的比值与土壤有效磷的负相关进一步反映了古田山林内磷限制环境不利于革兰氏阴性菌的增长,而随着凋落物内磷素的释放可能会促进革兰氏阴性菌生长与活动,而反过来进一步影响主场效应的强度。

4 结论

本研究针对亚热带森林优势树种马尾松和常见树种石栎开展原位凋落物分解实验,探讨局域空间尺度凋落叶分解的主场效应问题。结果表明,虽然相较于大尺度研究主场效应并不十分突出,但在小尺度特定情境下也会存在凋落物分解的主场效应,但这种主场效应与分解时间存在明显关联;此外,目标树种凋落叶分解的主场效应与凋落物的初始有机碳含量相关,说明主场效应强度主要被分解时间和凋落物初始有机碳含量影响。其次,目标树种凋落物质量损失率主要受到养分残留率、革兰氏阳性/阴性细菌比值和真菌/细菌比值,以及土壤 pH 值等生物和非生物因素的影响。再次,马尾松和石栎凋落叶有机碳的释放遵循明显的规律性,表现在分解初期快速富集后随分解进行被逐渐释放的模式;全氮会在不同的凋落叶类型中呈现不同的模式,在分解的十个月内,马尾松凋落叶全氮总体表现为释放模式,而石栎凋落叶全氮则为净富集模式。综上研究结果,初步解析了亚热带树种凋落物分解可能存在的机制,为深入探讨亚热带森林凋落物分解主场效应问题和养分动态提供了重要数据支持和理论参考。

参考文献(References):

- [1] Coûteaux M M, Bottner P, Berg B. Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in Ecology & Evolution*, 1995, 10(2): 63-66.
- [2] Hobbie S E, Eddy W C, Buyarski C R, Adair E C, Ogdahl M L, Weisenborn P. Response of decomposing litter and its microbial community to multiple forms of nitrogen enrichment. *Ecological Monographs*, 2012, 82(3): 389-405.
- [3] Hoorens B, Aerts R, Stroetenga M. Does initial litter chemistry explain litter mixture effects on decomposition? *Oecologia*, 2003, 137(4): 578-586.

- [4] Schroeter S A, Eveillard D, Chaffron S, Zoppi J, Kampe B, Lohmann P, Jehmlich N, von Bergen M, Sanchez-Arcos C, Pohnert G, Taubert M, Küsel K, Gleixner G. Microbial community functioning during plant litter decomposition. *Scientific Reports*, 2022, 12: 7451.
- [5] Fanin N, Fromin N, Bertrand I. Functional breadth and home-field advantage generate functional differences among soil microbial decomposers. *Ecology*, 2016, 97(4): 1023-1037.
- [6] Ayres E, Steltzer H, Simmons B L, Simpson R T, Steinweg J M, Wallenstein M D, Mellor N, Parton W J, Moore J C, Wall D H. Home-field advantage accelerates leaf litter decomposition in forests. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(3): 606-610.
- [7] Thomsen M S, Altieri A H, Angelini C, Bishop M J, Bulleri F, Farhan R, Frühling V M M, Gribben P E, Harrison S B, He Q, Klinghardt M, Langeneck J, Lanham B S, Mondardini L, Mulders Y, Oleksyn S, Ramus A P, Schiel D R, Schneider T, Siciliano A, Silliman B R, Smale D A, South P M, Wernberg T, Zhang S, Zotz G. Heterogeneity within and among co-occurring foundation species increases biodiversity. *Nature Communications*, 2022, 13: 581.
- [8] 祝燕, 赵谷风, 张俐文, 沈国春, 米湘成, 任海保, 于明坚, 陈建华, 陈声文, 方腾, 马克平. 古田山中亚热带常绿阔叶林动态监测样地——群落组成与结构. *植物生态学报*, 2008, 32(2): 262-273.
- [9] Chen L, Swenson N G, Ji N N, Mi X C, Ren H B, Guo L D, Ma K P. Differential soil fungus accumulation and density dependence of trees in a subtropical forest. *Science*, 2019, 366(6461): 124-128.
- [10] 钱海源, 任海保, 杜晴晴, 陈小南, 武克壮, 盛岩, 祝燕. 钱江源国家公园森林物种组成和群落结构. *生态学报*, 2024, 44(5): 2008-2018.
- [11] 于明坚, 胡正华, 余建平, 丁炳扬, 方腾. 浙江古田山自然保护区森林植被类型. *浙江大学学报: 农业与生命科学版*, 2001, 27(4): 375-380.
- [12] 寿佳君, 薛乾怀, 王鑫洋, 唐欣然, 陈沁, 杜彦君. 浙江古田山亚热带常绿阔叶林叶衰老物候影响因子研究. *热带亚热带植物学报*, 2023, 31(2): 181-191.
- [13] Cotrufo M F, Ngao J, Marzaioli F, Piermatteo D. Inter-comparison of methods for quantifying above-ground leaf litter decomposition rates. *Plant and Soil*, 2010, 334(1): 365-376.
- [14] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.
- [15] Saiya-Cork K R, Sinsabaugh R L, Zak D R. The effects of long term nitrogen deposition on extracellular enzyme activity in an *Acer saccharum* forest soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, 34(9): 1309-1315.
- [16] Marx M C, Wood M, Jarvis S C. A microplate fluorimetric assay for the study of enzyme diversity in soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2001, 33(12/13): 1633-1640.
- [17] Frostegård Å, Tunlid A, Bååth E. Use and misuse of PLFA measurements in soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(8): 1621-1625.
- [18] Moore-Kucera J, Dick R P. PLFA profiling of microbial community structure and seasonal shifts in soils of a douglas-fir chronosequence. *Microbial Ecology*, 2008, 55(3): 500-511.
- [19] Zhang N L, Wan S Q, Guo J X, Han G D, Gutknecht J, Schmid B, Yu L, Liu W X, Bi J, Wang Z, Ma K P. Precipitation modifies the effects of warming and nitrogen addition on soil microbial communities in northern Chinese grasslands. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 89: 12-23.
- [20] Zak D R, Kling G W. Microbial community composition and function across an Arctic tundra landscape. *Ecology*, 2006, 87(7): 1659-1670.
- [21] Ruess L, Chamberlain P M. The fat that matters: soil food web analysis using fatty acids and their carbon stable isotope signature. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(11): 1898-1910.
- [22] Olson J S. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, 1963, 44(2): 322-331.
- [23] Austin A T, Vivanco L, González-Arzac A, Pérez L I. There's no place like home? An exploration of the mechanisms behind plant litter-decomposer affinity in terrestrial ecosystems. *The New Phytologist*, 2014: 307-314.
- [24] Zhao Q Q, Bai J H, Liu P P, Gao H F, Wang J J. Decomposition and carbon and nitrogen dynamics of *Phragmites australis* litter as affected by flooding periods in coastal wetlands. *CLEAN - Soil, Air, Water*, 2015, 43(3): 441-445.
- [25] Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S. Fitting linear mixed-effects models using lme4. 2014: arXiv: 1406.5823. <http://arxiv.org/abs/1406.5823>
- [26] Cotrufo M F, Del Galdo I, Piermatteo D. Litter decomposition: concepts, methods and future perspectives. *Soil Carbon Dynamics*. Cambridge: Cambridge University Press, 2010: 76-90.
- [27] Oksanen J, Blanchet F, Kindt R, Legendre P, O'Hara R, Simpson G, Minchin P, O'Hara R. *Vegan: community Ecology Package*. R package version 1.8-5, 2007.
- [28] Pálozi J E, Lindo Z. Are leaf litter and microbes team players? Interpreting home-field advantage decomposition dynamics. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 124: 189-198.
- [29] Fanin N, Lin D M, Freschet G T, Keiser A D, Augusto L, Wardle D A, Veen G F C. Home-field advantage of litter decomposition: from the phyllosphere to the soil. *The New Phytologist*, 2021, 231(4): 1353-1358.

- [30] Giweta M. Role of litter production and its decomposition, and factors affecting the processes in a tropical forest ecosystem; a review. *Journal of Ecology and Environment*, 2020, 44(1): 11.
- [31] Joly F X, Scherer-Lorenzen M, Hättenschwiler S. Resolving the intricate role of climate in litter decomposition. *Nature Ecology & Evolution*, 2023, 7: 214-223.
- [32] Pugnaire F I, Aares K H, Alifriqui M, Bråthen K A, Kindler C, Schöb C, Manrique E. Home-field advantage effects in litter decomposition is largely linked to litter quality. *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, 184: 109069.
- [33] Zhou, S X, Butenschoten O, Barantal S, Handa I T, Makkonen M, Vos V, Aerts R, Berg M P, McKie B, Van Ruijven J, Hättenschwiler S, Scheu S. Decomposition of leaf litter mixtures across biomes: the role of litter identity, diversity and soil fauna. *Journal of Ecology*, 2020, 108(6): 2283-2297.
- [34] Cepáková S, Frouz J. Changes in chemical composition of litter during decomposition: a review of published ^{13}C nmr spectra. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2015.
- [35] Meier C L, Bowman W D. Links between plant litter chemistry, species diversity, and below-ground ecosystem function. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(50): 19780-19785.
- [36] Hall S J, Huang W J, Timokhin V I, Hammel K E. Lignin lags, leads, or limits the decomposition of litter and soil organic carbon. *Ecology*, 2020, 101(9): e03113.
- [37] 阎恩荣, 王希华, 周武. 天童常绿阔叶林不同退化群落的凋落物特征及与土壤养分动态的关系. *植物生态学报*, 2008, 32(1): 1-12.
- [38] Hättenschwiler S, Tiunov A V, Scheu S. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2005, 36: 191-218.
- [39] Shen Y, Tian D S, Hou J H, Wang J S, Zhang R Y, Li Z L, Chen X L, Wei X H, Zhang X Y, He Y C, Niu S L. Forest soil acidification consistently reduces litter decomposition irrespective of nutrient availability and litter type. *Functional Ecology*, 2021, 35(12): 2753-2762.
- [40] 查同刚, 张志强, 孙阁, 王高敏, 负小琴, 王伊琨, 刘艳. 凋落物分解主场效应及其土壤生物驱动. *生态学报*, 2012, 32(24): 7991-8000.
- [41] Ayres E, Steltzer H, Berg S, Wall D H. Soil biota accelerate decomposition in high-elevation forests by specializing in the breakdown of litter produced by the plant species above them. *Journal of Ecology*, 2009, 97(5): 901-912.
- [42] O'Brien R M. A caution regarding rules of thumb for variance inflation factors. *Quality & Quantity*, 2007, 41(5): 673-690.
- [43] Strickland M S, Rousk J. Considering fungal: bacterial dominance in soils-Methods, controls, and ecosystem implications. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(9): 1385-1395.
- [44] López-Mondéjar R, Brabcová V, Štursová M, Davidová A, Jansa J, Cajthaml T, Baldrian P. Decomposer food web in a deciduous forest shows high share of generalist microorganisms and importance of microbial biomass recycling. *The ISME Journal*, 2018, 12: 1768-1778.
- [45] 郑扬, 孙学广, 熊洋阳, 袁贵云, 丁贵杰. 叶际微生物对马尾松凋落针叶分解的影响. *植物生态学报*, 2023, 47(5): 687-698.
- [46] Baldrian P, López-Mondéjar R, Kohout P. Forest microbiome and global change. *Nature Reviews Microbiology*, 2023, 21: 487-501.
- [47] Wang J Q, Shi X Z, Zheng C Y, Suter H, Huang Z Q. Different responses of soil bacterial and fungal communities to nitrogen deposition in a subtropical forest. *The Science of the Total Environment*, 2021, 755(Pt 1): 142449
- [48] Fanin N, Kardol P, Farrell M, Nilsson M C, Gundale M J, Wardle D A. The ratio of Gram-positive to Gram-negative bacterial PLFA markers as an indicator of carbon availability in organic soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 128: 111-114.
- [49] Cui Y X, Bing H J, Moorhead D L, Delgado-Baquerizo M, Ye L P, Yu J L, Zhang S P, Wang X, Peng S S, Guo X, Zhu B, Chen J, Tan W F, Wang Y Q, Zhang X C, Fang L C. Ecoenzymatic stoichiometry reveals widespread soil phosphorus limitation to microbial metabolism across Chinese forests. *Communications Earth & Environment*, 2022, 3: 184.