DOI: 10.20103/j.stxb.202409062144

赵红梅,胡桂清,胡雨彤,程军回,杨卫君.温性荒漠植物生活型和多样性对凋落物分解的影响.生态学报,2025,45(14): - . Zhao H M, Hu G Q, Hu Y T, Cheng J H, Yang W J.Effects of plant life-form and diversity on litter decomposition in a temperate desert.Acta Ecologica Sinica,2025,45(14): - .

温性荒漠植物生活型和多样性对凋落物分解的影响

赵红梅1,胡桂清1,胡雨形1,程军回1,杨卫君2,*

1 新疆农业大学资源与环境学院,新疆土壤与植物生态过程重点实验室,乌鲁木齐 830052 2 新疆农业大学农学院,乌鲁木齐 830052

摘要:在自然生态系统中,调落物通常以混合在一起分解状态存在,但以往研究多关注单种凋落物的分解过程,而凋落物多样性对分解的影响效应仍不明确。本研究利用分解网袋法,在古尔班通古特沙漠南缘,对梭梭(Ha)、小果白刺(Ni)、花花柴(Ka)和苦豆子(So)4种植物的单种及其混合凋落物的分解过程及养分动态进行研究,探讨温性荒漠植物生活型和多样性对凋落物分解的影响。结果表明:初始化学组成影响了单种及混合凋落物的分解过程,其分解速率与初始 lignin/N、C/N、木质素含量显著负相关,与初始 N 含量显著正相关。不同生活型凋落物的分解存在显著差异,表现为灌木的叶凋落物质量损失和养分释放快于多年生草本。混合凋落物的质量残留率无显著混合效应,仅在分解 1 个月时,Ka-So 和 Ha-Ni-Ka-So 组合出现了短暂的协同效应,即相比于单种凋落物分解具有更快的质量损失。然而,凋落物混合对 N、P 养分释放则具有拮抗效应,尤其是,在分解初期显著抑制了 Ha-Ni-So、Ha-Ka-So 组合的 N 释放,在分解后期显著抑制了 Ka-So、Ha-Ni-So 组合的 P 释放,但并未发现高的凋落物多样性导致养分释放拮抗效应的增强。这些结果表明,凋落物多样性对分解过程没有产生显著影响,而凋落物混合虽然对分解过程中质量损失的影响微弱,却显著抑制了分解过程中养分的释放,意味着凋落物物种组成的改变而非凋落物多样性可能对荒漠生态系统的养分循环产生较大影响。

关键词:荒漠生态系统;凋落物分解;混合效应;凋落物多样性;养分释放

Effects of plant life-form and diversity on litter decomposition in a temperate desert

ZHAO Hongmei¹, HU Guiqing¹, HU Yutong¹, CHENG Junhui¹, YANG Weijun^{2,*}

1 Xinjiang Key Laboratory of Soil and Plant Ecological Processes, College of Resources and Environment, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052, China

2 College of Agronomy, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052, China

Abstract: In natural ecosystems, the litter layer usually consists of a diverse mixture of species that decompose together. The processes of decomposition focusing on individual species have been extensively studies over the past few decades. However, the impact of litter diversity on litter decomposition remains elusive. A litterbag experiment was conducted to investigate the decomposition process and nutrient dynamics of four species (i.e., *Haloxylon ammodendron* (Ha), *Nitraria sibirica* (Ni), *Karelinia caspia* (Ka), and *Sophora alopecuroides* (So)) individually and in mixtures. We aimed to explore the potential effects of plant life forms and diversity on litter decomposition in the Gurbantunggut Desert. Initial chemical properties of the litter materials play a crucial role in regulating the litter decomposition. After a 12-month period, the decomposition rates of both individual and mixed litter exhibited a significant negative correlation with initial lignin/nitrogen (N), carbon (C)/N, and lignin values, and a significant positive correlation with initial N content. Decomposition process

收稿日期:2024-09-06; 网络出版日期:2025-00-00

基金项目:国家自然科学基金(32360300, 31700423, 32260280)

^{*} 通讯作者 Corresponding author.E-mail: 1984_ywj@163.com

was significantly dependent upon the plant life forms, with shrubs experiencing faster mass loss and nutrient release than perennial herbs. The mass remaining of most litter mixtures did not significantly diverge from the expected values for individual species. The only exceptions were the Ka-So and Ha-Ni-Ka-So plant combinations, which demonstrated a significant synergistic effect at the first sampling. This result indicates a faster decomposition rate than the expected based on the mass loss of individual species. However, the release of N and phosphorus (P) from the mixed litter exhibited antagonistic effects during the decomposition process. The N release from the Ha-Ni-So and Ha-Ni-So combinations was inhibited during the initial stages of decomposition, while the P release from the Ka-So and Ha-Ni-So combinations was inhibited during the later stages. After litter was mixed, an increase in litter diversity did not result in enhanced antagonistic effects on nutrient release. Overall, our results demonstrated that litter diversity had no significant effects on decomposition process. Litter species composition significantly decelerates nutrient release of most decomposing mixtures, although it did not change litter mass loss during the decomposition process. These findings highlight that changes in litter species composition rather than litter diversity might have profound effects on nutrient cycling in the desert ecosystems.

Key Words: desert ecosystem; litter decomposition; mixture effects; litter diversity; nutrient release

凋落物作为荒漠植被生长发育过程新陈代谢的产物,其分解是荒漠生态系统碳循环的关键环节,对荒漠 区土壤有机质形成、有机养分矿化和生态系统碳库平衡具有重要作用^[1-3]。虽然在自然生态系统中,凋落物 混合在一起分解,但以往研究多关注单种凋落物的分解过程及影响因素^[4-6],却忽略混合凋落物的分解及其 养分释放规律^[7]。当物理结构和化学组成不同的凋落物混合时,由于分解环境的改变或异质凋落物间养分 的互补,混合凋落物的分解动态和机制很可能完全不同于单种凋落物^[7-8],基于单种凋落物的研究很难反映 混合凋落物真实的分解状态,这给准确评估荒漠生态系统碳收支带来很大挑战。因此,为了全面理解凋落物 的分解动态及其机制,准确预测陆地生态系统碳平衡,有必要对荒漠生态系统混合凋落物分解进行研究。

与单种凋落物相比,凋落物混合后具有更多样的土壤微环境、更丰富的碳源和营养物质以及更加复杂的 化学组成,这些因素直接或间接的影响着凋落物的分解过程^[9-10]。从现有研究来看,混合凋落物实际的分解 速率往往偏离基于单种凋落物分解预测的结果,表现为协同^[9]或拮抗的混合效应^[11]。如,据 Gartner 和 Cardon^[7]统计,67%的凋落物混合研究中观察到质量损失的非加和效应,而 76%的混合凋落物在分解过程呈 现出非加和的养分动态。Liu 等^[9]基于全球 69 项已发表的研究开展整合分析发现,在全球范围内,两物种混 合出现了显著的协同效应(混合物分解速度比预期更快),其实际的分解量比单种凋落物分解预测的期望值 平均增加了 3%—5%。但也有学者整合了多数森林生态系统中两物种混合凋落物的分解,结果显示,鉴于引 用的研究分解时间较短(不足 1a),85%的两物种凋落物混合并没有显著影响分解,混合凋落物实际的分解量 等于单种凋落物质量损失的算数平均值^[12]。由此可见,凋落物混合对分解的影响机制复杂,可能受到凋落物 质量、分解微环境、土壤动物和微生物、物种特异性、种间相互作用、分解时间等因素的共同调控^[9,12-15],使得 不同生态系统混合效应的强度和方向未得出一致结论,混合效应的形成机制也不明确,有待进一步研究。

古尔班通古特沙漠作为中亚内陆荒漠区的重要组成部分,独特的地理位置和气候条件孕育了明显区别于 其它荒漠的优势植物区系(如, 梭梭(Haloxylon ammodendron)和小果白刺(Nitraria sibirica)等),植被覆盖度 高达 40%,是土壤碳库主要的输入者^[16]。但由于地域等条件的限制,混合凋落物分解的研究多集中在温性草 原^[13]、森林等^[17]生态系统,荒漠区凋落物混合分解研究却鲜有报道,尤其是,不同生活型的混合凋落物对分 解产生何种效应? 凋落物多样性与分解又存在怎样的关系? 诸如此类的科学问题尚未解决,这制约着对荒漠 生态系统群落水平养分周转的准确评估和预测。因此,本研究以荒漠区不同生活型的温性荒漠植物为研究对 象,利用分解网袋法进行了为期 1a 的野外控制试验,对比分析不同生活型单种及混合凋落物的分解特征及养 分动态,探讨生活型和凋落物多样性对凋落物分解的影响,以期为理清生物多样性和生态系统功能的关联,并 为阐明凋落物混合效应的作用机制提供科学依据。本项研究拟验证如下科学假设:1)混合凋落物的质量损 失呈现协同的混合效应;2) 凋落物混合促进了分解过程中 N、P 养分的释放;3) 凋落物多样性对分解的协同效 应随着凋落物数量的增加而增加。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验地位于新疆自治区古尔班通古特沙漠南缘的北沙窝地区(44°22′N, 87°55′E),该地属于典型温带大陆性气候,夏季炎热干燥,冬季寒冷,年均积温 3000—3500℃,年均降水量 70—150 mm,主要集中在 4—9 月,占全年降水量的 60%—70%,年蒸发量 2000 mm 以上,干燥度很大^[18]。土壤类型为荒漠碱土,沙丘顶部为风沙土。荒漠植被主要由耐干旱、耐盐碱的灌木、半灌木和草本层组成,其中,常见的灌丛植物主要有梭梭、白梭梭(*Haloxylon persicum*)、多枝柽柳(*Tamarix ramosissima*)、小果白刺等,而草本层则由短命、类短命植物及多年生草本组成,主要包括尖喙牻牛儿苗(*Erodium oxyrrhynchum*)、粗柄独尾草(*Eremurus inderiensis*)、角果藜(*Ceratocarpus arenarius*)、苦豆子(*Sophora alopecuroides*)、花花柴(*Karelinia caspia*)等^[16]。

1.2 凋落物分解实验

2017年9月,在植物生长季结束或临近结束时,收集不同生活型的植物,即灌木梭梭(Ha)、小果白刺(Ni)以及多年生草本花花柴(Ka)、苦豆子(So)的凋落物叶,于室内自然风干。将收集的上述单种凋落物及等量混合的梭梭-小果白刺(Ha-Ni)、小果白刺-花花柴(Ni-Ka)、花花柴-苦豆子(Ka-So)、梭梭-小果白刺-苦豆子(Ha-Ni-So)、梭梭-花花柴-苦豆子(Ha-Ka-So)及梭梭-小果白刺-花花柴-苦豆子(Ha-Ni-Ka-So)6种混合凋落物,分别装入网眼大小为正面孔径(离地面)1 mm,反面孔径(贴地面)0.1 mm的分解网袋中(15 cm×20 cm),装样量均为每袋6g。装样的同时,每种凋落物相应地称取5组样品,放入70℃烘箱中烘至恒重,计算凋落物样品的含水量,并以此计算各凋落物样品的初始干重。

在古尔班通古特沙漠南缘沙丘垄间低地,设置 5 个平行间隔 3 m 的 3 m×3 m 的样方,于 2017 年 10 月将称量并标记好的 4 种单一凋落物和 6 种混合凋落物布置于野外相应样方的地表,每个样方随机放置 40 个分解网袋,共布置 200 个凋落物样品(10 种凋落物×4 次取样×5 样方)。布样时,用铁丝将每个分解网袋固定,以免被风吹走。

1.3 凋落物取样和化学分析

分别于 2017 年 11 月及 2018 年 4、7、10 月进行取样,取样时,每个样方每种凋落物随机取回 1 袋,将取回的凋落物网袋清除表面附着的泥土和杂质后装入信封,在 70℃烘箱中烘至恒重,称重并记录样品的剩余干重。将每次取样样品及初始样品粉碎,测定样品的灰分含量、全 N、全 P 含量,初始样品还需测定全 C、全 K 含量及半纤维素、纤维素和木质素含量(表 1)。其中,灰分含量采用高温电炉灰化法测定,全 P 含量采用H₂SO₄-H₂O₂消煮钼锑抗比色法测定,全 K 含量采用火焰光度法测定,木质素、纤维素、半纤维素含量采用ANKOM A200i 型半自动纤维分析仪(ANKOM Technology, USA)测定,全 C 和全 N 含量采用元素分析仪(EA3000, Italy)测定。

1.4 数据处理

凋落物各化学组分的变化及分解过程中的质量残留率和养分残留率,均采用去除灰分后的相对比值来表示。凋落物的质量残留率(MR)及养分残留率(NR)计算方法^[18]如下:

$$MR = M_t / M_0 \times 100\% \tag{1}$$

$$NR = (N_t \times M_t) / (N_0 \times M_0) \times 100\%$$
(2)

式中, M_i 为 t 天分解后的残余干重(g); M_0 为初始凋落物干重(g); N_0 为凋落物初始养分元素浓度(%); N_i 为 t 天分解后凋落物样品养分元素浓度(%)。

用 Olson^[19]负指数方程拟合凋落物质量残留率随分解时间的变化,计算分解速率 k,通常,k 值越大,凋落 物分解越快,反之,分解越慢。计算公式如下:

$$M_t / M_0 = \mathrm{e}^{-kt} \tag{3}$$

根据各组分凋落物在混合凋落物中的重量比,计算混合凋落物的期望质量残留率(E_{MR})、期望分解速率 (E_k)和期望养分残留率(E_{NR}),计算公式如下:

$$E_{MR} = \sum_{i=1}^{n} (M_i \times MR_i) / \sum_{i=1}^{n} M_i$$
(4)

$$E_{K} = \sum_{i=1}^{n} (M_{i} \times K_{i}) / \sum_{i=1}^{n} M_{i}$$
(5)

$$E_{NR} = \sum_{i=1}^{n} (M_i \times NR_i) / \sum_{i=1}^{n} M_i$$
(6)

式中, M_i 为物种*i*在初始混合凋落物中的干重, MR_i 、 K_i 、 NR_i 分别表示混合凋落物中物种 i 单独分解时的质量 残留率、分解速率、养分残留率。

用 R 软件中的偏最小二乘回归(PLS)模型分析单种凋落物的分解速率、质量损失与初始化学组成的关 系;利用线性混合模型,分别从生活型和物种水平上,分析了分解时间和凋落物多样性主效应及其交互作用对 凋落物质量、N、P 残留率的影响。在生活型水平上,将灌木和草本植物存在与否、凋落物多样性和分解时间 作为固定因素,将物种组成作为随机因素进行分析;在物种水平上,将4个物种(梭梭、小果白刺、花花柴和苦 豆子)存在情况和分解时间作为固定因素,凋落物多样性作为随机因素进行分析,这是因为本试验同一多样 性水平下,物种存在与否存在不均衡性,其多样性不能作为固定因素。上述所有混合线性模型均在 R 软件 "lmerTest"包中通过"lmer"函数完成。如果线性混合模型中,上述固定因素存在显著的主效应或交互作用,则 进一步在"lsmeans"包中利用"lsmeans"函数,利用 Tukey 多重比较法分析其差异性。

用 SPSS18.0 软件中的单因素方差分析单种凋落物初始化学组成的差异,以及混合凋落物质量残留率、分解速率、养分残留率的实测值与期望值的差异,若实测值与期望值差异显著,则表示各组合凋落物具有显著混合效应,反之,则为加性效应;用线性回归分析混合凋落物实测分解速率、混合效应与初始化学组成的关系。以上统计分析显著水平为 P<0.05,图表中数据为平均值±标准误,用 Origin8.0 作图。

2 结果与分析

2.1 凋落物初始化学组成

由表1可知,各物种间凋落物的初始化学组成差异显著(P<0.05)。其中,梭梭K含量和C/N最高,而N、 P含量显著低于其它物种;小果白刺N含量最高,半纤维素、纤维素、木质素含量及C/N、lignin/N最低;花花 柴具有最高的P含量、木质素含量及lignin/N,而苦豆子的纤维素含量最高。

Table 1 Initial chemical composition and decomposition rate of single-species litter									
初始化学组成 Initial chemical composition	梭梭 Haloxylon ammodendron	小果白刺 Nitraria sibirica	花花柴 Karelinia caspia	苦豆子 Sophora, alopecuroides					
	51.40.0.22	50.05.0.201							
恢 Carbon/%	51.48±0.23a	50.05 ± 0.20 b	51.65±0.38a	48.64±0.05c					
氮 Nitrogen/%	$3.22 \pm 0.05 d$	$5.25 \pm 0.02a$	$3.47 \pm 0.02 \mathrm{c}$	$3.65 \pm 0.04 \mathrm{b}$					
磷 Phosphorus/%	$0.11 \pm 0.00 \mathrm{c}$	$0.23 \pm 0.00 \mathrm{b}$	$0.24 \pm 0.00a$	$0.17{\pm}0.00{\rm d}$					
钾 Potassium/%	2.96 ± 0.05 a	$1.63 \pm 0.20 \mathrm{b}$	$1.03 \pm 0.02 c$	$0.91{\pm}0.02{\rm d}$					
半纤维素 Hemicellulose/%	14.77±0.90a	$9.88{\pm}0.44~\mathrm{b}$	$10.12{\pm}1.24\mathrm{b}$	13.29±0.91a					
纤维素 Cellulose/%	11.71±1.03b	$8.09 \pm 0.37 c$	$8.93 \pm 0.52 c$	15.06±0.83a					
木质素 Lignin/%	4.82±0.21bc	$4.47 \pm 0.17 c$	6.71±0.16a	$5.30 \pm 0.04 \mathrm{b}$					
碳/氮 C/N	15.98±0.31a	$9.53{\pm}0.03{\rm d}$	$14.90{\pm}0.12\mathrm{b}$	$13.34 \pm 0.16c$					
木质素/氮 Lignin/N	$1.50 \pm 0.08 \mathrm{b}$	$0.85 \pm 0.03 c$	1.93±0.05a	$1.45 \pm 0.01 \mathrm{b}$					
分解速率 Decomposition rate	$0.56 \pm 0.02 \mathrm{c}$	0.91±0.04a	$0.47{\pm}0.03{\rm d}$	$0.71 \pm 0.03 \mathrm{b}$					

表1 单种凋落物初始化学组成和分解速率

同行不同小写字母表示物种间差异显著(P<0.05)

2.2 单种凋落物的分解特性及养分释放

在整个实验阶段,单种凋落物的质量残留率均呈下降趋势,分解 12 个月后,梭梭、小果白刺、花花柴和苦豆子质量残留率分别为 57.01%、41.23%、59.04%、49.16%(图 1)。负指数衰减方程能够很好的拟合单种凋落物的分解过程(*R*²=0.81—0.99, *P*<0.01),且不同物种间分解速率差异极显著(*P*<0.001),表现为:小果白刺>苦豆子>梭梭>花花柴(表 1)。由偏最小二乘回归(PLS)模型可知,凋落物的分解速率与初始 lignin/N、C/N、木质素含量和 C 含量极显著负相关,与初始 N 含量极显著正相关(*R*²=0.79; *P*<0.001),分解 12 月后的质量损失与初始 C/N、lignin/N、木质素含量和 C 含量显著负相关(*P*<0.05),与初始 N 含量极显著正相关(*R*²=0.53; *P*<0.001),而初始 P 含量、K 含量、半纤维素含量和纤维素含量对回归模型的贡献很小(图 2)。



图 1 单种凋落物分解过程中的质量残留率及 N、P 残留率

Fig.1 Mass remaining, N remaining and P remaining in single-species litter during decomposition process



图 2 单种凋落物初始化学组成与凋落物分解速率和质量损失的偏最小二乘回归分析

Fig.2 The Partial least square regression analysis of initial litter chemical properties, decomposition rate and mass loss

C:碳 Carbon; N:氮 Nitrogen; P:磷 Phosphorus; K:钾 Potassium; Lignin: 木质素 Lignin; Cellulose: 纤维素 Cellulose; Hemicellulose: 半纤维素 Hemicellulose; C/N:碳/氮 Carbon/nitrogen; Lignin/N: 木质素/氮 Lignin/nitrogen; 模型中每个预测器的解释能力由变量的重要性投影(VIP) 来评估, VIP>1 表示对分解速率和质量损失有显著影响(* P<0.05, ** P<0.01, *** P<0.001), 其中, 灰色柱表示初始化学组成与分解 速率和质量损失正相关, 黑色柱表示负相关

5

在分解的12个月内,单种凋落物分解过程中的N、P养分均表现为净释放,其中,梭梭和小果白刺N、P养 分释放最快,而花花柴和苦豆子释放较慢(图1)。分解12个月后,N残留率分别为:花花柴(59.89%)>苦豆 子(50.08%)>小果白刺(29.41%)≈梭梭(21.20%),P残留率分别为:苦豆子(69.08%)>小果白刺(48.03%) ≈花花柴(46.25%)>梭梭(36.47%)。

2.3 混合凋落物的分解特征及养分释放

2.3.1 混合凋落物的分解特征

在整个实验期间,将混合凋落物质量残留率的实测值与根据单种凋落物分解计算的期望值进行比较发现,各混合凋落物的实测质量残留率与期望值均无显著差异(P>0.05),呈现出加和效应。然而,不同的分解阶段各物种组合表现出不同的混合效应,在分解1个月时,Ka-So和Ha-Ni-Ka-So组合的实测质量残留率比期望值分别低7.75%、6.18%,表现为显著协同效应(混合后的分解快于单种凋落物),而其它组合在各取样时间均无显著混合效应(图3)。

在混合凋落物的分解速率方面,Ka-So和Ha-Ni-So组合的实测分解速率比期望值分别低10.17%、19.18%,表现为显著拮抗效应,而其它组合分解速率的实测值和期望值均无显著差异(P>0.05),表现为加和效应(表2)。相关分析结果也表明,混合凋落物的实测分解速率与初始C、N、K含量显著正相关,与纤维素、木质素、C/N、lignin/N显著负相关(P<0.05),而凋落物的混合效应却与初始化学组成无显著相关关系(表3)。

Table 2 Observed and expected decomposition rate of the mixed-species litter								
混合凋落物	分解速率 Dec	混合效应						
Mixed-litter	 实测值 Observed value	期望值 Expected value	Mixture effects					
Ha-Ni	0.74±0.03	0.74±0.02	ns					
Ni-Ka	0.63a±0.03	0.69 ± 0.03	ns					
Ka-So	0.53±0.01 *	0.59 ± 0.02	—					
Ha-Ni-So	0.59±0.04 **	0.73 ± 0.02	—					
Ha-Ka-So	0.57 ± 0.02	0.58 ± 0.01	ns					
Ha-Ni-Ka-So	0.69 ± 0.03	0.66 ± 0.02	ns					

表 2 混合凋落物的实测分解速率与期望分解速	逐
------------------------	---

Table 2 Observed and expected decomposition rate of the mixed-species litter

星号表示分解速率实测值和期望值差异显著(* P<0.05, ** P<0.01);一:显著拮抗效应 Significantly antagonistic effects;ns:无显著混合效应 No significant mixture effects

表 3 混合凋落物实测分解速率和混合效应与初始化学组成的关系

Table 3	The relationshi	p between initial o	chemical con	position and	observed	decomposition	rate (k)	of th	e mixed-litter	and mi	xture ef	ffects
---------	-----------------	---------------------	--------------	--------------	----------	---------------	------------	-------	----------------	--------	----------	--------

	碳/% Carbon	氮/% Nitrogen	磷/% Phosphorus	钾/% Potassium	半纤维素/% Hemicellulose	纤维素/% Cellulose	木质素/% Lignin	碳/氮 C/N	木质素/氮 Lignin/N	-
实测分解速率 Observed k	0.43*	0.49 **	-0.20	0.58 ***	0.01	-0.42*	-0.55 **	-0.42 *	-0.58 ***	
混合效应 Mixture effects	0.32	-0.06	-0.10	0.17	0.07	-0.08	-0.04	0.12	0.01	_

* P<0.05, ** P<0.01, *** P<0.001

2.3.2 混合凋落物的养分释放

在分解的12个月内,6种混合凋落物在分解过程中N、P残留率均表现为净释放。然而,凋落物的混合效 应在不同的物种组合和分解阶段表现的不尽相同(图4和图5)。

在混合凋落物 N 残留率方面,分解 1 个月时,Ha-Ni、Ha-Ni-So、Ha-Ka-So 组合实测 N 残留率比期望值分别高 40.94%、28.35%、17.64%;分解 6 个月时,Ha-Ni-So、Ha-Ka-So、Ha-Ka-So 组合实测 N 残留率比期望值分别高 30.51%、22.30%、20.03%,且这种差异均达到显著水平(P<0.05)。可见,分解 1 个月时,凋落物混合显著抑制了 Ha-Ni、Ha-Ni-So 及 Ha-Ka-So 组合的 N 释放,在分解 6 个月时显著抑制了 Ha-Ni-So、Ha-Ka-So、Ha-Ni-Ka-So 组合的 N 释放。而在分解 9 个月和 12 个月时,各混合凋落物 N 残留率的实测值和期望值均无显著差





Fig.3 Observed and expected values of mass remaining percentage in mixed-species litter during decomposition process 插图表示不同分解时间混合调落物质量残留率的实测值(实心柱)和期望值(空心柱);插图中的星号表示实测值和期望值差异显著(* *P*< 0.05, ** *P*<0.01);Ha-Ni:梭梭-小果白刺;Ni-Ka:小果白刺-花花柴;Ka-So:花花柴-苦豆子;Ha-Ni-So:梭梭-小果白刺-苦豆子;Ha-Ka-So:梭 梭-花花柴-苦豆子;Ha-Ni-Ka-So:梭梭-小果白刺-花花柴-苦豆子

异,表现为加性效应(图4)。

在混合凋落物 P 残留率方面,分解 1 个月时,6 种混合凋落物的实测 P 残留率与期望值无显著差异,表现为加性效应。而在分解 6 个月时,仅 Ha-Ni-So 组合实测 P 残留率比期望值显著高 24.68%(P<0.01);分解 9 个月时,Ka-So、Ha-Ni-So、Ha-Ka-So 实测 P 残留率比期望值显著高 15.64%、19.99%、25.31%;分解 12 个月时,Ni-Ka、Ka-So、Ha-Ni-So 实测 P 残留率比期望值分别显著高 17.85%、23.88%、28.56%(P<0.05)。可见,凋落物







混合不同程度的抑制了分解后期 P 的释放(图 5)。

2.4 植物生活型和多样性与凋落物分解的关系

线性混合模型结果显示,分解时间显著影响了凋落物质量、N、P 残留率(P<0.01),而凋落物多样性对其 影响不显著,仅多样性和分解时间的交互作用显著影响了 N 残留率(P<0.05)。在分解 1 个月时,3 物种混合 N 残留率显著高于单物种和两物种混合,而其它凋落物多样性处理间质量残留率及养分残留率均无显著差 异。在生活型水平上,灌木显著促进了 N 释放(分解 6 个月除外),而草本仅抑制了分解 6 个月时 P 释放 (图 6)。在物种水平上,Ha 对质量残留率无显著影响,却显著促进了分解 12 个月时 N 释放及各取样时间 P 释放,Ni 显著促进了质量损失及分解 1 个月时 N 释放,Ka 显著抑制了分解 6、9、12 个月的质量损失和 N 释 放,而 So 对质量残留率影响不明显(分解 6 个月除外),却极显著抑制了分解过程 N、P 养分的释放(图 7)。

8



图 5 混合凋落物分解过程中的实测 P 残留率和期望 P 残留率

3 讨论

3.1 凋落物质量对分解特征和养分释放的影响

凋落物质量是影响凋落物分解的内在因素,许多实证研究表明,在特定的区域内,初始化学组成是影响凋落物分解快慢的关键因子^[4-5,20-21]。在全球不同生物区系对 818 种植物叶片性状和质量损失进行 meta 分析 发现,初始 N 浓度和木质素含量等植物功能性状显著影响了凋落物的分解进程^[4]。在古尔班通古特沙漠,Liu 等^[5]通过研究 17 种荒漠植物凋落物叶特性与分解速率的关系表明,比叶面积、凋落物 C 含量和 P 含量能够 很好地预测凋落物分解。本研究中,具有高初始 N 含量和低木质素含量的小果白刺分解最快,而高木质素含量的花花柴分解最慢(表 1 和图 1)。究其原因,可能是因为高 N 含量和低难降解成分的物种更有利于土壤动物取食和微生物入侵,从而促进小果白刺的快速分解,而花花柴较高的木质素含量很可能抑制了微生物分解,降低了其分解速率^[21-22]。同时,本研究也发现,单种及混合凋落物分解的快慢均与 lignin/N、C/N、木质素含量显著负相关,与初始 N 含量显著正相关(图 2 和表 3),反映出凋落物质量在很大程度上对该荒漠区单种及

Fig.5 Observed and expected values of P remaining percentage in mixed-species litter during decomposition process 星号表示 P 残留率的实测值和期望值差异显著(* P<0.05, ** P<0.01, *** P<0.001)





Fig.6 Effects of life-form and litter diversity on litter mass, N and P remaining percentage

不同小写字母表示凋落物多样性间差异显著;插图表示不同生活型存在(实心柱)和缺失(空心柱)的质量残留率及养分残留率,插图中的 星号表示灌木/草本存在和缺失之间差异显著(* P<0.05, ** P<0.01)

混合凋落物分解的控制作用,支持了前人结论[18]。

凋落物的分解过程伴随着养分释放,本研究发现,在分解的 12 个月内,单种及混合凋落物均表现为 N、P 养分的净释放,这与多数干旱、半干旱区研究结果一致^[23-24]。通常情况下,凋落物分解过程养分的变化规律 取决于自身养分是否满足微生物定植和生长的需求,当基质养分满足分解者需求时,则直接释放养分^[25-26]。 Parton 等^[23]基于 7 个生物区系 21 个地点的综合分析表明,凋落物 N 释放的临界 C/N 为 31—48。也有研究 显示,凋落物养分释放的临界 C/N 为 33—68,临界 C/P 为 700—900(初始 P 浓度 0.02%—0.13%)^[27-28]。本 研究中的 4 种植物初始 C/N 均小于 30(9.53—15.95),P 浓度高于 0.11%,因此,凋落物高的初始养分含量可 能是导致 N、P 释放的直接原因。另一方面,光降解等非生物因子也可能影响凋落物的养分释放特性,在同一 研究区,已有研究发现,与去除紫外相比,光降解显著增加了梭梭和芦苇(*Phragmites australis*)的质量损失及 N 释放^[24]。可见,光辐射等非生物因素对分解的作用也可能导致单种及混合凋落物养分的净释放^[23]。尽管各 凋落物具有相似的养分释放模式,但其养分释放速率却有明显的差异,整体来看,单种灌木叶凋落物及灌灌混 合凋落物 N、P 养分的释放速率显著快于单种草本凋落物及草草混合物(图 1 和图 4 及图 5)。究其原因,凋落



图 7 初种存在/ 歐天对海洛初原重、N、F 及面平的影响 Fig.7 Effects of presence/absence of species on litter mass, N and P remaining percentage 星号表示各物种存在(实心柱)和缺失(空心柱)之间差异显著(* P<0.05, ** P<0.01, *** P<0.001)

物物种特性(如养分含量)的差异可能导致分解者对分解底物产生不同的响应^[29],相较于单种草本及其混合物,小果白刺最高的N含量和梭梭最低的木质素含量可能促进了微生物的生长和活性,进而加速其养分的快速释放。因此,本研究猜测,生活型不同的植物对荒漠生态系统功能产生的影响存在差异,在未来气候变化背景下,植被生活型或物种组成的改变,可能对荒漠生态系统的碳周转和养分循环产生深刻影响。

3.2 凋落物多样性对分解特征和养分释放的影响

在自然生态系统,当不同物种的凋落物混合时,由于底物质量、分解微环境和分解者群落的改变,凋落物 多样性对分解具有协同或拮抗的混合效应^[7-9,13]。然而,本研究却发现,凋落物多样性对质量残留无显著影 响,在整个试验期间,当综合考虑所有取样阶段时,6种混合凋落物质量残留率的实测值与期望值无显著差异 (图 3 和图 6),即凋落物混合对质量损失的影响没有产生明显的混合效应,这与假设 1 并不一致。原因可能 是荒漠区水分的缺乏可能会限制营养物质的转移及微生物活性,导致总体混合效应不显著^[30]。但值得注意 的是,经过 12 个月的分解,花花柴和苦豆子组合(Ka-So)及梭梭、小果白刺和苦豆子组合(Ha-Ni-So)的分解速 率呈现显著拮抗效应(表 2),支持了前人结论^[14,31]。混合效应产生的机制有多种解释,通常,不同物种混合 时,高养分凋落物通过淋溶或真菌菌丝扩散向低养分凋落物转移养分,缓解微生物分解者的养分限制,提高混 合凋落物整体分解速率,产生协同效应^[8,32];而拮抗效应则与难降解物质的相互作用或特异物种产生的次生 代谢产物和结构物质对分解者的有害影响有关^[11,33]。本研究中,花花柴和苦豆子木质素含量较高,花花柴的 存在会导致凋落物质量损失的降低(表1和图7)。本文推测,Ka-So组合的拮抗效应与混合凋落物中花花柴 的存在/缺失有关,花花柴高的木质素含量可能抑制了土壤微生物的生长和活性,使混合凋落物分解受到抑 制,而对于 Ha-Ni-So组合,尽管小果白刺的存在会促进分解(图7),但苦豆子高的木质素可能在分解过程与 其他物质相互作用,对分解产生抑制,使其分解速率呈现拮抗效应。

与假设2不同,本研究显示,凋落物混合对质量残留率的影响微弱,却不同程度地抑制了 N、P 养分的释 放,这与前人研究基本一致。Zheng 等^[34]发现,凋落物混合没有影响质量损失,却显著增加了分解过程中 N 的固持;陈瑾等^[35]研究表明,在内蒙古温带草原,养分释放比分解速率对凋落物混合的响应更为敏感。本研 究中,调落物混合对 N、P 养分的拮抗效应因物种组成和分解时间而不同,分解初期对 Ha-Ni-So、Ha-Ka-So 组 合的 N 释放产生抑制,而分解后期抑制了 Ka-So、Ha-Ni-So 组合 P 的释放(图 4 和图 5)。其原因可能是不同 物种混合后产生的抑制物质可能使混合凋落物的质量变差,抑制了微生物活性,进而延缓养分释放[11]。另一 方面,混合凋落物掺杂了不同物种的特异性,其分解过程养分的混合效应可能与某些物种存在/缺失有 关^[7-8]。本研究中,梭梭或小果白刺存在显著促进 N、P 养分的释放,苦豆子或花花柴存在则增加养分的累积 (图7)。可见,混合物中苦豆子存在或苦豆子与花花柴在一起会延缓 Ha-Ni-So 和 Ha-Ka-So 混合物 N 的释放, 而在分解后期,苦豆子存在则会增加 Ka-So 及 Ha-Ni-So 混合物中 P 养分的累积。此外,本研究发现,随着混 合凋落物数量的增加并没有促进养分的释放,与假设3不一致。其原因可能是物种特性或组成可能比物种数 量对养分残留率的影响更为重要^[8,36]。与单种凋落物相比,仅发现3物种组合在分解1个月时短暂抑制了N 养分的释放,而其它多样性间无显著差异(图6),这也暗示了物种特性和分解时间对凋落物分解的重要性。 相比之下,3物种混合物对N释放的抑制作用很可能与花花柴或苦豆子(高木质素)的存在有关。尽管高物 种多样性具有更加丰富的物种组成和多样的微生境,但在分解过程低质量凋落物的存在可能降低了腐生真菌 的多样性^[37],因而短暂减缓了3物种混合物N养分的释放。但鉴于本研究没有分析微生物群落,至于物种多 样性如何对微生物分解者的群落结构和组成产生影响,仍需进一步研究。

4 结论

通过对温性荒漠不同生活型单种及混合凋落物的分解效应进行研究发现,凋落物初始化学组成是该区域 单种及混合凋落物分解速率的重要影响因子,但并没有显著影响混合效应。整体来看,凋落物混合对分解过 程中质量残留率的影响相对微弱,却不同程度地抑制并延缓了 N、P 养分的释放,其影响大小和方向又因物种 组成和分解时间而异。总体而言,本研究显示,凋落物混合对分解过程中养分动态的影响比对质量损失的影 响更为普遍,凋落物多样性的变化可能通过分解过程中的养分释放影响荒漠生态系统的养分循环,但是,鉴于 凋落物的混合效应机制及影响因素复杂,今后尚需开展长期研究,并纳入物种特异性及凋落物与分解者的相 互作用,进一步解析该区域凋落物混合效应的机制。

参考文献(References):

- [1] Austin A T, Méndez M S, Ballaré C L. Photodegradation alleviates the lignin bottleneck for carbon turnover in terrestrial ecosystems. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2016, 113(16): 4392-4397.
- [2] Joly F X, Scherer-Lorenzen M, Hättenschwiler S. Resolving the intricate role of climate in litter decomposition. Nature Ecology & Evolution, 2023, 7(2): 214-223.
- [3] Yang S S, Sun J Y, Wang C, Li S Y, Li Z B, Luo W, Wei G H, Chen W M. Residue quality drives SOC sequestration by altering microbial taxonomic composition and ecophysiological function in desert ecosystem. Environmental Research, 2024, 250: 118518.
- [4] 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.

- [5] Liu G F, Wang L, Jiang L, Pan X, Huang Z Y, Dong M, Cornelissen J H C. Specific leaf area predicts dryland litter decomposition via two mechanisms. Journal of Ecology, 2018, 106(1): 218-229.
- [6] Liu Y L, Zhang A L, Li X Y, Kuang W N, Islam W. Litter decomposition rate response to multiple global change factors: a meta-analysis. Soil Biology and Biochemistry, 2024, 195: 109474.
- [7] Gartner T B, Cardon Z G. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. Oikos, 2004, 104(2): 230-246.
- [8] Handa I T, Aerts R, Berendse F, Berg M P, Bruder A, Butenschoen O, Chauvet E, Gessner M O, Jabiol J, Makkonen M, McKie B G, Malmqvist B, Peeters E T H M, Scheu S, Schmid B, van Ruijven J, Vos V C A, Hättenschwiler S. Consequences of biodiversity loss for litter decomposition across biomes. Nature, 2014, 509(7499): 218-221.
- [9] Liu J, Liu X Y, Song Q N, Compson Z G, LeRoy C J, Luan F G, Wang H, Hu Y L, Yang Q P. Synergistic effects: a common theme in mixedspecies litter decomposition. New Phytologist, 2020, 227(3): 757-765.
- [10] Njoroge D M, Chen S C, Zuo J, Dossa G G O, Cornelissen J H C. Soil fauna accelerate litter mixture decomposition globally, especially in dry environments. Journal of Ecology, 2022, 110(3): 659-672.
- [11] Butenschoen O, Krashevska V, Maraun M, Marian F, Sandmann D, Scheu S. Litter mixture effects on decomposition in tropical montane rainforests vary strongly with time and turn negative at later stages of decay. Soil Biology and Biochemistry, 2014, 77: 121-128.
- [12] Porre R J, van der Werf W, De Deyn G B, Stomph T J, Hoffland E. Is litter decomposition enhanced in species mixtures? A meta-analysis. Soil Biology and Biochemistry, 2020, 145: 107791.
- [13] Barbe L, Mony C, Jung V, Santonja M, Bartish I, Prinzing A. Functionally or phylogenetically distinct neighbours turn antagonism among decomposing litter species into synergy. Journal of Ecology, 2018, 106(4): 1401-1414.
- [14] 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.
- [15] 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.
- [16] Liu R, Cieraad E, Li Y, Ma J. Precipitation pattern determines the inter-annual variation of herbaceous layer and carbon fluxes in a phreatophytedominated desert ecosystems. 2016, 19(4): 601-614.
- [17] Gripp A R, de Assis Esteves F, Carneiro L S, Guariento R D, Figueiredo-Barros M P, Coq S, Milcu A, Caliman A. Weak to no effects of litter biomass and mixing on litter decomposition in a seasonally dry tropical forest. Pedobiologia, 2018, 68: 20-23.
- [18] 张彩云. 模拟氮添加对温带荒漠单一和混合凋落物分解特征的影响[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2021.
- [19] Olson J S. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. Ecology, 1963, 44(2): 322-331.
- [20] Hoeber S, Fransson P, Weih M, Manzoni S. Leaf litter quality coupled to Salix variety drives litter decomposition more than stand diversity or climate. Plant and Soil, 2020, 453(1): 313-328.
- [21] Bonanomi G, Motti R, De Marco A, Idbella M. Temperature sensitivity and decomposition rate of 101 leaf litter types from Mediterranean ecosystems. Science of the Total Environment, 2023, 894: 165026.
- [22] Gliksman D, Haenel S, Grünzweig J M. Biotic and abiotic modifications of leaf litter during dry periods affect litter mass loss and nitrogen loss during wet periods. Functional Ecology, 2018, 32(3): 831-839.
- [23] 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.
- [24] Huang G, Zhao H M, Li Y. Litter decomposition in hyper-arid deserts: photodegradation is still important. Science of the Total Environment, 2017, 601/602: 784-792.
- [25] Frey S D, Elliott E T, Paustian K, Peterson G A. Fungal translocation as a mechanism for soil nitrogen inputs to surface residue decomposition in a no-tillage agroecosystem. Soil Biology and Biochemistry, 2000, 32(5): 689-698.
- [26] Manzoni S, Trofymow J A, Jackson R B, Porporato A. Stoichiometric controls on carbon, nitrogen, and phosphorus dynamics in decomposing litter. Ecological Monographs, 2010, 80(1): 89-106.
- [27] 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.
- [28] Moore T R, Trofymow J A, Prescott C E, Titus B D, Group C W. Nature and nurture in the dynamics of C, N and P during litter decomposition in Canadian forests. Plant and Soil, 2011, 339(1): 163-175.
- [29] Strickland M S, Osburn E, Lauber C, Fierer N, Bradford M A. Litter quality is in the eye of the beholder: initial decomposition rates as a function of inoculum characteristics. Functional Ecology, 2009, 23(3): 627-636.
- [30] Schuster M J, Kreyling J, Berwaers S, Walter J, De Boeck H J, Dengler J, Nijs I, Jentsch A. Drought inhibits synergistic interactions of native and exotic litter mixtures during decomposition in temperate grasslands. Plant and Soil, 2017, 415(1): 257-268.
- [31] 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.
- [32] Lummer D, Scheu S, Butenschoen O. Connecting litter quality, microbial community and nitrogen transfer mechanisms in decomposing litter mixtures. Oikos, 2012, 121(10): 1649-1655.
- [33] Gessner M O, Swan C M, Dang C K, McKie B G, Bardgett R D, Wall D H, Hättenschwiler S. Diversity meets decomposition. Trends in Ecology & Evolution, 2010, 25(6): 372-380.
- [34] Zheng J Q, Guo R H, Li D S, Zhang J H, Han S J. Nitrogen addition, drought and mixture effects on litter decomposition and nitrogen immobilization in a temperate forest. Plant and Soil, 2017, 416(1): 165-179.
- [35] 陈瑾,李扬,黄建辉.内蒙古典型草原4种优势植物凋落物的混合分解研究.植物生态学报,2011,35(1):9-16.
- [36] Fan B J, Gong Z Q, Xin X J, Liu Y L, He L Y, Gao Y B, Ren A Z, Zhao N X. Both evenness and dominant species identity have effects on litter decomposition. Ecology and Evolution, 2024, 14(2): e11052.
- [37] Podzikowski L Y, Duell E B, Burrill H M, Bever J D. Home-field advantage, N-priming and precipitation independently govern litter decomposition in a plant diversity manipulation. Functional Ecology, 2024, 38(4): 820-831.