

DOI: 10.20103/j.stxb.202409232316

裴广廷, 张雪冰, 贺同鑫, 巢林, 胡宝清, 龙继凤, 刘晟源, 孙建飞. 北热带喀斯特 4 种典型适生树种凋落叶分解及碳、氮释放特征. 生态学报, 2025, 45(15): - .

Pei G T, Zhang X B, He T X, Chao L, Hu B Q, Long J F, Liu S Y, Sun J F. Characteristics of leaf litter decomposition and carbon and nitrogen release of four typical tree species in the north tropical karst ecosystem. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(15): - .

北热带喀斯特 4 种典型适生树种凋落叶分解及碳、氮释放特征

裴广廷^{1,2}, 张雪冰^{1,2}, 贺同鑫^{1,2}, 巢林¹, 胡宝清^{1,2}, 龙继凤^{2,3}, 刘晟源^{2,3}, 孙建飞^{1,2,*}

1 南宁师范大学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 弄岗喀斯特生态系统广西野外科学观测研究站, 崇左 532499

3 广西弄岗国家级自然保护区管理中心, 龙州 532400

摘要: 土壤养分提升对喀斯特石漠化生态恢复可持续性至关重要, 探究喀斯特凋落物分解和养分释放特征可为筛选提升土壤养分有效性的优良树种提供数据支撑。以北热带喀斯特季节性雨林广西棋子豆 (*Archidendron guangxiensis*)、东京桐 (*Deutzianthus tonkinensis*)、蚬木 (*Excentrodendron tonkinense*) 和海南椴 (*Hainania trichosperma*) 4 种岩溶适生树种为研究对象, 开展为期 365 天的凋落叶分解实验, 分析不同树种凋落叶的分解速率和碳、氮释放特征及调控因素。结果显示: 凋落叶分解速率为海南椴 ($k=0.66$) > 蚬木 ($k=0.45$) > 东京桐 ($k=0.42$) > 广西棋子豆 ($k=0.39$), 分解 95% 的时间分别为 4.51 年、6.72 年、7.17 年、7.68 年。初始碳含量、单宁含量、比叶面积和标准持水力是共同调控质量损失率的主要化学和物理性状。碳释放速率为海南椴 > 东京桐 > 蚬木 > 广西棋子豆, 碳释放常数 k 为 0.74—1.17, 高于全球平均值 0.69。氮释放速率为海南椴 > 广西棋子豆 > 东京桐 > 蚬木。碳、氮释放解耦, 碳释放受初始化学性状 (纤维素、氮/磷、氮/碳) 和物理性状 (比叶面积、标准持水力) 共同调控, 而氮释放主要受初始化学性状 (碳/氮、木质素/氮、氮/木质素、氮/磷) 调控。综上, 海南椴凋落叶分解及碳、氮释放速率最快, 固氮树种广西棋子豆凋落叶氮含量最高且具有较高的氮释放速率。海南椴和广西棋子豆是北热带喀斯特的优势适生树种, 凋落叶年输入量较大, 分解速率和氮释放速率较高, 可作为石漠化土壤养分提升的潜在优选树种。

关键词: 喀斯特季节性雨林; 凋落物分解; 养分释放; 碳氮耦合; 偏最小二乘回归

Characteristics of leaf litter decomposition and carbon and nitrogen release of four typical tree species in the north tropical karst ecosystem

PEI Guangting^{1,2}, ZHANG Xuebing^{1,2}, HE Tongxin^{1,2}, CHAO Lin¹, HU Baoqing^{1,2}, LONG Jifeng^{2,3}, LIU Shengyuan^{2,3}, SUN Jianfei^{1,2,*}

1 Key Laboratory of Environment Change and Resources Use in Beibu Gulf, Ministry of Education, Guangxi Key Laboratory of Earth Surface Processes and Intelligent Simulation, Nanning Normal University, Nanning 530001, China

2 Nonggang Karst Ecosystem Observation and Research Station of Guangxi, Chongzuo 532499, China

3 Administration Center of Guangxi Nonggang National Nature Reserve, Longzhou 532400, China

Abstract: Soil nutrient improvement in karst ecosystem is very important for the sustainability of ecological restoration. Exploring the characteristics of leaf litter decomposition rate and nutrient release in the karst ecosystem is of great significance to select excellent tree species that improve soil nutrient availability. Leaf litter from four native tree species (i. e. *Archidendron guangxiensis*, *Deutzianthus tonkinensis*, *Excentrodendron tonkinense*, and *Hainania trichosperma*) in a north

基金项目: 广西自然科学基金项目 (2021GXNSFBA220028); 国家自然科学基金项目 (42277468, 42467033)

收稿日期: 2024-09-23; 网络出版日期: 2025-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: sjf@nnu.edu.cn

tropical karst seasonal rainforest was collected to conduct a 365-day field decomposition experiment. Then, the litter decomposition rate and the release of carbon (C) and nitrogen (N) were investigated, and their relationships with initial physicochemical traits (i.e. C content, N content, phosphorus (P) content, cellulose content, lignin content, tannin content, C/N, C/P, N/P, lignin/N, specific leaf area, and standard water-holding capacity) were also examined. The results showed that the order of leaf litter decomposition rate was *H. trichosperma* ($k=0.66$) > *E. tonkinense* ($k=0.45$) > *D. tonkinensis* ($k=0.42$) > *A. guangxiensis* ($k=0.39$), and their times required to decompose 95% were 4.51, 6.72, 7.17, and 7.68 years, respectively. Initial C content, specific leaf area, standard water-holding capacity, and tannin content were the important physicochemical traits affecting leaf litter decomposition in the north tropical karst forest. The order of leaf litter C release rate was *H. trichosperma* > *D. tonkinensis* > *E. tonkinense* > *A. guangxiensis*. The constant k of C release rate ranged from 0.74 to 1.17, which was higher than the global average of 0.69. The order of leaf litter N release rate was *H. trichosperma* > *A. guangxiensis* > *D. tonkinensis* > *E. tonkinense*. The C and N release of litter were decoupled. The C release rate was controlled by both the initial chemical (cellulose, N/P, N, and C) and physical traits (specific leaf area, standard water-holding capacity) of leaf litter, while the N release rate was only controlled by the initial chemical traits (C/N, cellulose/N, N, lignin, and N/P). Taken together, *H. trichosperma* leaf litter has the fastest decomposition rate and the release rate of C and N, while the N-fixing tree species *A. guangxiensis* leaf litter has the highest N content and high N release rate. As the dominant native tree species in the karst area, *H. trichosperma* and *A. guangxiensis* have high litter fall production and high decomposition rate or N release rate, which can be used as potential tree species for improving soil nutrients in rocky desertification.

Key Words: karst seasonal rainforest; litter decomposition; nutrient release; coupling of carbon and nitrogen; partial least squares regression

凋落物分解是生态系统物质循环的关键环节^[1-2]。凋落物分解将植物光合产物碳和养分归还土壤,是土壤碳汇的主要来源,也是土壤养分的重要输入源^[3]。研究表明陆地生态系统植物 90% 以上的净初级生产量均通过凋落物分解进入土壤^[4]。可见,凋落物分解的快慢很大程度上决定着有机养分的输入和土壤养分有效性的提升。特别是喀斯特地区,由于土层浅薄、岩溶裂隙发达,土壤养分储量低且容易漏失^[5],土壤养分供应更加依赖于凋落物分解。我国西南喀斯特石漠化问题突出,石漠化治理成效巩固困难仍是当前面临的主要难题,退化土壤养分恢复滞后已成为影响生态恢复可持续性的关键因素^[6-7]。因此,加强喀斯特生态系统不同树种凋落物分解速率及养分释放特征研究,对于筛选提升石漠化土壤养分有效性的优良树种,促进植被-土壤养分协同恢复,具有十分重要的意义。

凋落物碳是土壤有机质形成和积累的主要来源,氮是陆地生态系统生产力的关键限制养分^[8],厘清两者在凋落物分解过程中的耦合关系及调控因素至关重要。以往研究表明凋落物质量损失一般呈 Olson 指数的净释放模式^[9],凋落物碳释放模式与质量损失基本相似^[10]。相比之下,凋落物氮释放模式可能要复杂得多,可能呈现净释放、释放—富集—释放、富集—释放等多种模式^[11-13]。因此,尽管碳、氮元素在凋落物中是耦合的,但是在分解过程中两者仍可能发生解耦,因凋落物类型不同而异^[14]。一定气候条件下,凋落物基质质量是影响凋落物分解和养分释放的主导因素^[15]。研究表明凋落物初始氮含量、碳/氮和木质素/氮等化学性状通常是影响凋落物分解和养分释放的重要指标^[16],但是后来的研究发现凋落物比叶面积、持水能力等物理性状也有可能是重要的调控因素^[17-18]。目前喀斯特地区开展的凋落物分解研究主要关注化学性状的影响^[19-24],较少关注物理性状的影响。北热带喀斯特地区高温多雨、干湿季节明显^[25],这种气候条件下凋落物比叶面积、持水能力等物理性状可能对其分解和养分释放发挥重要作用。因此,化学性状还是物理性状对凋落物分解和养分释放起主导调控作用,仍需进一步探究。

北热带喀斯特季节性雨林是在裸露型碳酸盐岩溶地貌上发展起来的独特森林生态系统^[26],对喀斯特生

境具有很强的适生性,是石漠化区生态重建和恢复过程中重要的生态参考系统和种源资源库^[27]。广西棋子豆(*A. guangxiensis*)、东京桐(*D. tonkinensis*)、蚬木(*E. tonkinense*)和海南椴(*H. trichosperma*)等喀斯特石灰岩典型适生树种具有抗旱耐瘠、适生性强等特点,是石灰岩地区荒山绿化的潜在优良树种^[28-30]。目前树种空间分布特征及凋落物年输入量已有研究^[27, 31],但是仍缺乏对这些树种凋落物分解和养分释放特征的相关认识,这很大程度上限制了我们如何对这些物种进行科学搭配及针对性应用。基于此,本研究以广西棋子豆、东京桐、蚬木和海南椴 4 种喀斯特典型适生树种为研究对象,采用尼龙网分解袋法开展凋落叶野外分解实验,探究不同树种凋落叶的分解速率和碳、氮释放特征,并分析它们与凋落物初始理化性状之间的关系,揭示其主要调控因素,以期从提升凋落物养分归还角度为石漠化生态恢复提质增效提供造林策略。综上,本研究提出以下假设:(1)北热带喀斯特森林凋落叶分解过程中碳、氮释放可能出现解耦;(2)凋落叶质量损失和碳、氮释放可能受初始化学性状和物理性状共同调控。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究位于广西壮族自治区龙州县弄岗国家级自然保护区内(22°13'56"—22°33'09"N, 106°42'28"—107°04'54"E)。研究区气候类型为热带季风气候,年均气温 22℃,年均降水量 1150—1550 mm,季节干湿交替明显,降水主要集中于 5—9 月^[25]。植被类型为北热带喀斯特山地季节性雨林,代表性树种有广西棋子豆(*A. guangxiensis*)、东京桐(*D. tonkinensis*)、蚬木(*E. tonkinense*)、海南椴(*H. trichosperma*)、肥牛树(*Cephalomappa sinensis*)、金丝李(*Garcinia paucineris*)、山榄叶柿(*Diospyros siderophylla*)、广西牡荊(*Vitex kwangsiensis*)等。地貌类型以喀斯特峰丛深切圆洼地(谷地)为主^[27],土壤类型主要有原始石灰土、黑色石灰土、棕色石灰土、水化棕色石灰土及淋溶红色石灰土^[31]。本研究样地 0—20 cm 表层土壤有机碳含量 34.11 g/kg,总氮含量 3.76 g/kg,有效磷含量 5.71 mg/kg,pH 值 7.22。

1.2 实验设计

1.2.1 凋落叶收集

2022 年对研究区样地进行物种调查,选取生态经济效益兼备的 4 种喀斯特山地典型适生树种,即固氮树种广西棋子豆以及非固氮树种东京桐、蚬木和海南椴为研究对象。10—11 月,采集 4 个对应树种的新鲜凋落叶。其中,一部分凋落叶样本用于测定初始物理性状:比叶面积和标准持水力。另外一部分置于 65℃ 烘箱中烘干至恒重,测定初始化学性状:碳含量、氮含量、磷含量、纤维素含量、木质素含量、单宁含量,以及碳/氮、碳/磷、氮/磷、木质素/氮。剩余凋落叶用于野外原位分解实验。

1.2.2 样方设计

2022 年 12 月,北热带喀斯特季节性雨林中选择土壤类型、海拔、坡位、坡度、坡向等相同或相近的林地作为实验样地。采用随机区组设计,布置 3 个区组大样方(即 3 个重复),每个区组中建立 4 个 1.5 m×1.5 m 小样方,每个小样方代表 1 种凋落物分解处理,共计 4 种处理(图 1)。

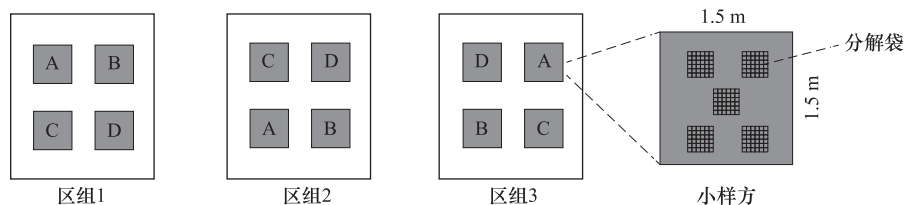


图 1 样方布设示意图

Fig.1 Schematic diagram of experimental plot design

A:广西棋子豆凋落叶分解处理;B:东京桐凋落叶分解处理;C:蚬木凋落叶分解处理;D:海南椴凋落叶分解处理

1.2.3 分解袋投放

根据北热带喀斯特季节性雨林凋落叶的平均年凋落物量 4495.7 kg/hm^2 ^[31],按照广西棋子豆、东京桐、蚬木和海南椴 4 个物种,分别将相当于 10 g 干重的凋落叶装进 1 个尺寸为 $15 \text{ cm} \times 15 \text{ cm}$ 、网孔为 1 mm 的尼龙网分解袋。1 mm 网孔既能防止凋落叶漏出又允许分解者进出参与凋落物分解^[32]。最后,将装好凋落叶的分解袋投放至清除表层凋落物后的小样方土壤表面,每个小样方投放 5 个分解袋,共计投放 60 个分解袋(4 种处理 $\times$ 3 个重复 $\times$ 5 次随机采样数)(图 1),进行野外原位分解实验。

1.3 样品采集

在凋落叶分解开始后的第 120、240 天和第 365 天回收凋落叶分解袋,每次采样从一个小样方中随机抽取一个分解袋,共回收 12 个凋落叶分解袋(4 个处理 $\times$ 3 个重复)。带回实验室后,将凋落叶从分解袋中取出,用毛刷去除凋落叶表面的附着的泥土、植物根系、土壤动物粪便等杂质,用于测定凋落叶干重和碳、氮含量。

1.4 理化性状测定

比叶面积的测定:通过扫描仪(CanoScan LIDE300)扫描叶片,接着使用 ImageJ 软件进行测量获取叶面积,叶片再置于 65°C 烘干至恒重后称取干重,叶面积与干重之比即比叶面积^[33]。标准持水力的测定:用蒸馏水将凋落叶浸泡于烧杯中,1h 后取出叶片,用吸水纸吸除叶片表面水分后称取湿重,再置于 65°C 烘干至恒重后称取干重,叶片含水量占干重的百分比即为标准持水力^[17]。碳、氮含量使用元素分析仪测定。磷含量采用钼锑抗比色法测定^[34]。纤维素、木质素含量根据美国国家可再生能源实验室方法测定^[35];单宁含量采用香草醛-盐酸分析法测定^[36]。

1.5 计算公式与统计分析

质量损失率(RM)^[37]:

$$RM = \frac{M_0 - M_t}{M_0} \times 100\% \quad (1)$$

式中, M_0 为凋落叶的初始质量(g); M_t 为凋落叶分解 t 时刻的剩余质量(g)。

碳释放率(RC)^[38]:

$$RC = \frac{M_0 \times C_0 - M_t \times C_t}{M_0 \times C_0} \times 100\% \quad (2)$$

式中, M_0 为凋落叶的初始质量(g); M_t 为凋落叶分解 t 时刻的剩余质量(g); C_0 为凋落叶的初始碳浓度(g/kg); C_t 为凋落叶分解 t 时刻的碳浓度(g/kg)。

氮释放率(RN):

$$RN = \frac{M_0 \times N_0 - M_t \times N_t}{M_0 \times N_0} \times 100\% \quad (3)$$

式中, M_0 为凋落叶的初始质量(g); M_t 为凋落叶分解 t 时刻的剩余质量(g); N_0 为凋落叶的初始氮浓度(g/kg); N_t 为凋落叶分解 t 时刻的氮浓度(g/kg)。

凋落物分解 Olson 指数模型^[9]:

$$\frac{M_0}{M_t} = e^{-k \times t} \quad (4)$$

式中, M_0 为凋落叶的初始质量(g); M_t 为凋落叶分解 t 时刻的剩余质量(g); k 为分解速率常数; t 为分解时间。

单因素方差分析及 Tukey 多重检验用于分析不同物种之间是否存在显著差异。重复测量方差分析(Repeated ANOVA)用于检验树种类型、分解时间及其交互作用对凋落物质量损失率、碳释放率和氮释放率的影响。偏最小二乘回归模型(partial least squares regression, PLS)用于检验凋落叶初始理化性状对质量损失率、碳释放率和氮释放率的影响。偏最小二乘回归分析适用于自变量较多而样本量较小的情况,而且可以有效解决普通多元回归无法解决自变量之间的多重共线性问题,保证模型的稳定^[39]。单因素方差分析和重复

测量方差分析在 R 4.2.3 中完成,偏最小二乘回归在软件 SIMCA 14.1 中完成。

2 结果与分析

2.1 凋落叶初始理化性状

广西棋子豆凋落叶的氮含量、氮/磷和纤维素含量显著高于海南椴、东京桐和蚬木($P < 0.05$)。蚬木凋落叶的木质素含量、碳/氮、木质素/氮显著高于其它 3 个树种($P < 0.05$),海南椴凋落叶的比叶面积和标准持水力显著高于其它 3 个树种($P < 0.05$)。磷含量、单宁含量在 4 个树种间无显著差异(表 1)。

表 1 凋落叶初始理化性状

Table 1 Initial physicochemical traits of leaf litter

凋落叶性状 Leaf litter traits	广西棋子豆 <i>A. guangxiensis</i>	东京桐 <i>D. tonkinensis</i>	蚬木 <i>E. tonkinense</i>	海南椴 <i>H. trichosperma</i>
碳 C/(g/kg)	462.05±0.88a	452.94±4.08a	460.6±4.44a	404.11±6.38b
氮 N/(g/kg)	17.81±0.79a	9.71±0.20c	8.24±0.28c	13.55±0.82b
磷 P/(g/kg)	0.81±0.06a	1.18±0.06a	0.98±0.16a	1.14±0.18a
碳/氮 C/N	26.04±1.15c	46.69±0.62b	56.01±1.44a	30.08±2.22c
碳/磷 C/P	579.01±42.50a	384.76±21.73a	500.82±90.65a	371.33±54.64a
氮/磷 N/P	22.2±0.94a	8.25±0.57b	8.87±1.36b	12.21±1.07b
纤维素 Cellulose/(g/kg)	406.65±33.72a	265.95±27.49b	211.82±7.36b	247.31±28.96b
木质素 Lignin/(g/kg)	307.13±18.31b	328.68±19.67b	427.24±12.32a	292.21±8.59b
单宁 Tannin/(g/kg)	13.15±1.69a	12.63±1.24a	11.94±1.08a	9.13±0.40a
木质素/氮 Lignin/N	17.39±1.71c	33.94±2.52b	51.97±2.06a	21.67±1.10c
比叶面积 Specific leaf area/(cm ² /g)	140.2±2.71bc	142.86±4.15b	111.8±6.28c	390.4±10.59a
标准持水力 Water-holding capacity/%	33.81±5.61b	26.35±6.35b	30.19±2.31b	93.41±2.89a

不同小写字母表示不同树种凋落叶间差异显著($P < 0.05$)。数据为平均值±标准误差($n=3$)

2.2 凋落叶分解特征

凋落叶分解符合 Olson 指数模型(表 2),分解速率为海南椴($k=0.66$)>蚬木($k=0.45$)>东京桐($k=0.42$)>广西棋子豆($k=0.39$),四者分解 50%分别需要 1.04 年、1.55 年、1.66 年、1.78 年,分解 95%分别需要 4.51 年、6.72 年、7.17 年、7.68 年。

树种($P < 0.05$)和时间($P < 0.001$)均显著影响凋落叶质量损失率(图 2)。分解至第 120 天,海南椴凋落叶的质量损失率为 28.73%,显著高于蚬木(20.62%)、东京桐(15.20%)和广西棋子豆(8.25%)。分解至第 240 天,海南椴凋落叶的质量损失率为 37.86%,仍显著高于其它 3 个树种(26.49%—27.71%)。分解至第 365 天,凋落叶质量损失率为 31.13%—42.23%,不同树种间无显著差异(图 2)。

表 2 凋落叶分解及碳释放的 Olson 指数模型

Table 2 Olson exponential model for decomposition and C release of leaf litter

指标 Index	树种 Tree species	模型 Model	拟合系数 R^2	分解系数 k	分解 50%所需时间 $T_{0.5}/a$	分解 95%所需时间 $T_{0.95}/a$
质量损失 Mass loss	广西棋子豆	$y = e^{-0.39t}$	0.95	0.39	1.78	7.68
	东京桐	$y = e^{-0.42t}$	0.98	0.42	1.66	7.17
	蚬木	$y = e^{-0.45t}$	0.86	0.45	1.55	6.72
	海南椴	$y = e^{-0.66t}$	0.88	0.66	1.04	4.51
碳释放 C release	广西棋子豆	$y = e^{-0.74t}$	0.92	0.74	0.94	4.05
	东京桐	$y = e^{-0.94t}$	0.98	0.94	0.74	3.19
	蚬木	$y = e^{-0.86t}$	0.99	0.86	0.81	3.48
	海南椴	$y = e^{-1.17t}$	0.99	1.17	0.59	2.56

2.3 凋落叶碳、氮释放特征

凋落叶碳释放符合 Olson 指数模型(表 2),碳释放速率为海南椴($k=1.17$)>东京桐($k=0.94$)>蚬木($k=0.86$)>广西棋子豆($k=0.74$)。树种对碳释放率的影响因时间不同而异(图 3)。分解至第 120 天,海南椴凋落叶的碳释放率为 31.20%,高于广西棋子豆(11.05%)、东京桐(21.14%)和蚬木(27.29%);但是分解至第 240 和第 365 天,碳释放率在不同树种间无显著差异(图 3)。

与碳释放不同,凋落叶氮释放呈先增加、后降低、再增加的模式(图 3),其中蚬木凋落叶在第 240 天出现氮富集,即氮释放率小于 0。分解至第 120 天,广西棋子豆、海南椴凋落叶的氮释放率为 35.45%、36.47%,显著高于东京桐(8.49%)和蚬木(0.65%)。分解至第 240 天,氮释放率在不同树种间无显著差异。分解至第 365 天,广西棋子豆、海南椴凋落叶的氮释放率为 37.40%、37.82%,显著高于东京桐(6.33%)和蚬木(1.52%)(图 3)。

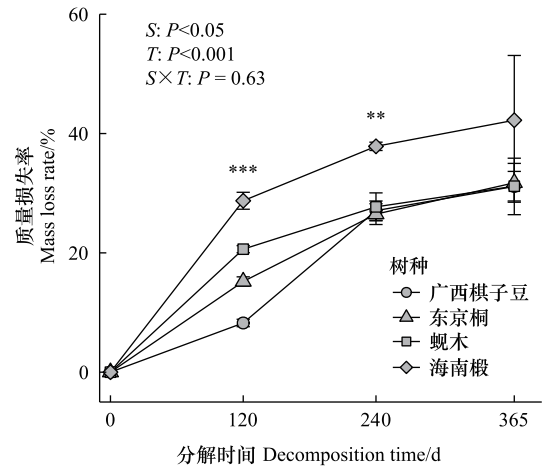


图 2 不同树种凋落叶质量损失率

Fig.2 Mass loss rate of leaf litter from different tree species

S: 树种; T: 时间; S×T: 树种与时间交互; ** 代表 $P < 0.01$; *** 代表 $P < 0.001$ 。数据为平均值±标准误差 ($n=3$)

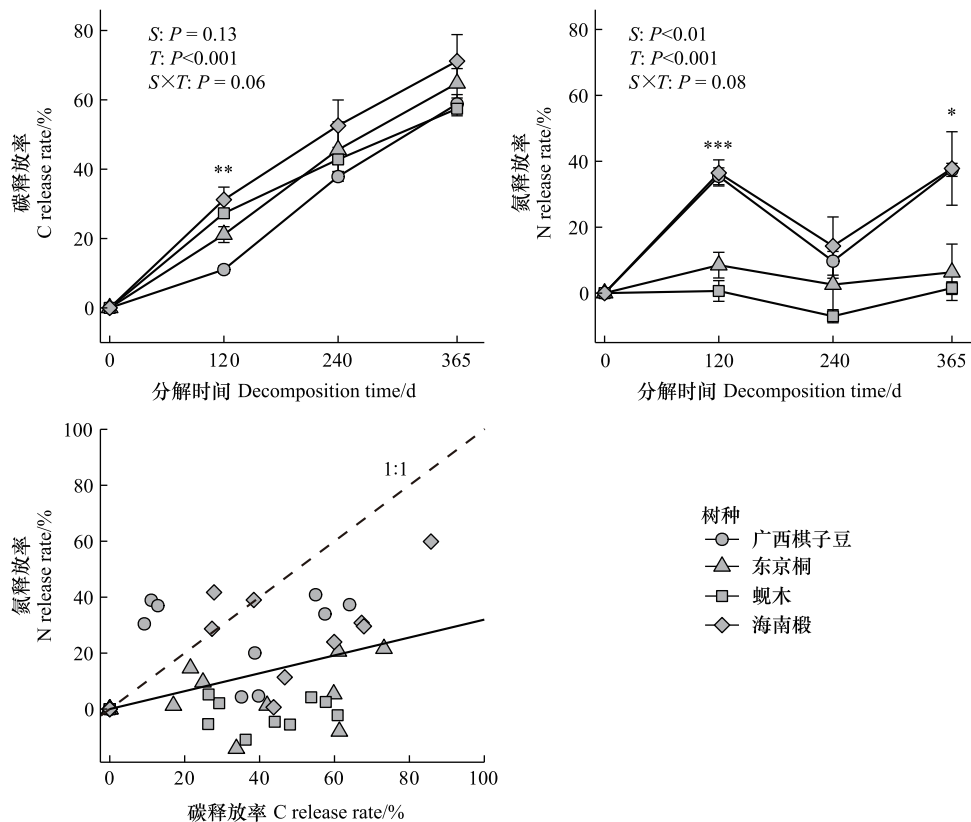


图 3 不同树种凋落叶碳、氮释放率

Fig.3 Release rates of C and N of leaf litter from different tree species

S: 树种; T: 时间; S×T: 树种与时间交互; * 代表 $P < 0.05$; ** 代表 $P < 0.01$; *** 代表 $P < 0.001$; 数据为平均值±标准误差 ($n=3$)

碳释放与氮释放不同步,出现解耦现象,即碳释放率与氮释放率的比例关系偏离 1:1,碳释放总体上快于氮释放(图 3)。另外,碳、氮浓度变化也不同步(图 4),碳/氮逐渐降低,碳/氮由第 120 天的 32—41 降低至第

365 天的 13—24(图 4)。

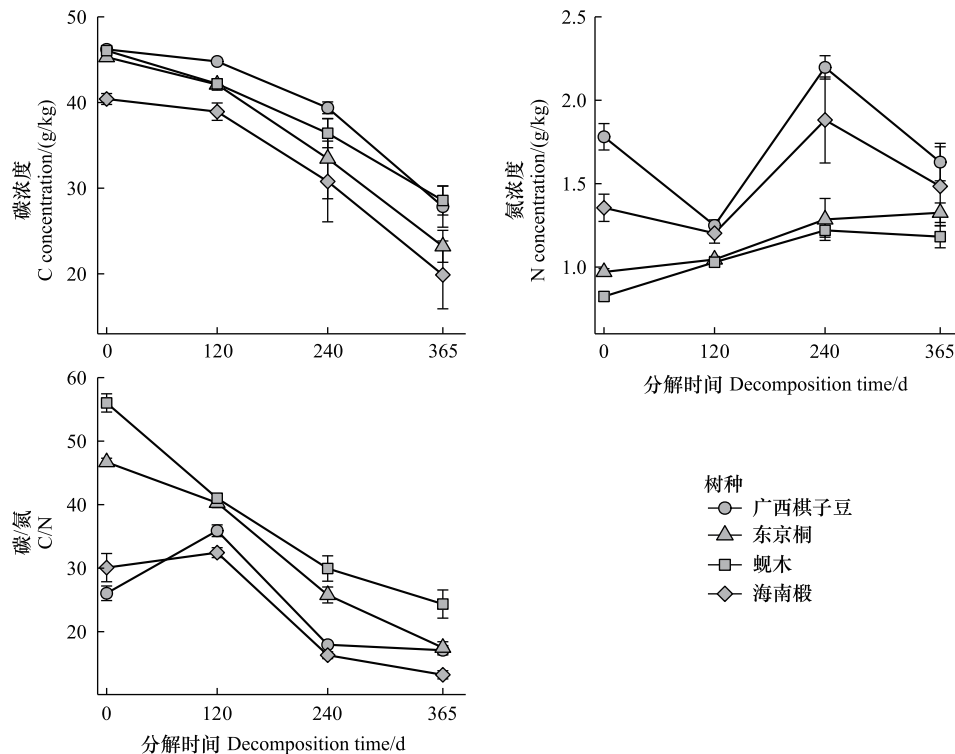


图 4 不同树种凋落叶碳、氮浓度及碳/氮动态变化

Fig.4 Dynamics of C, N concentration and C/N for leaf litter from different tree species

图中数据为平均值±标准误差($n=3$)

2.4 凋落叶初始理化性状对质量损失、碳氮释放的影响

偏最小二乘回归结果显示,凋落叶初始理化性状对第 120 天和至第 240 天的质量损失率产生显著影响($Q^2>0.5$),而对第 365 天的质量损失率无显著影响($Q^2<0.5$)(图 5)。具体而言,在第 120 天,初始理化性状碳含量、比叶面积、标准持水力、纤维素含量、单宁含量和氮/磷是显著影响质量损失率的重要指标($VIP>1$)(图 5),其中碳含量($B=-1.45$)、纤维素含量($B=-1.37$)、单宁含量($B=-1.10$)和氮/磷($B=-1.02$)与质量损失率呈负相关,而比叶面积($B=1.41$)和标准持水力($B=1.39$)与质量损失率呈正相关(表 3)。在第 240 天,初始理化性状比叶面积、标准持水力、碳含量和单宁含量是显著影响质量损失率的重要指标($VIP>1$)(图 5),其中比叶面积($B=2.96$)、标准持水力($B=1.83$)和单宁含量($B=2.49$)与质量损失率呈正相关,碳含量($B=-1.55$)与质量损失率呈负相关(表 3)。

凋落叶初始理化性状对第 120 天的碳释放率产生显著影响($Q^2>0.5$),而对第 240 天和第 365 天的碳释放率无显著影响($Q^2<0.5$)(图 5)。具体而言,初始化学性状(纤维素含量、氮/磷、氮含量、碳含量)和物理性状(比叶面积、标准持水力)是显著影响第 120 天碳释放率的重要指标($VIP>1$)(图 5),其中纤维素含量($B=-1.68$)、氮/磷($B=-1.31$)、氮含量($B=-1.18$)和碳含量($B=-1.11$)与碳释放率呈负相关,而比叶面积($B=1.06$)和标准持水力($B=1.04$)与碳释放率呈正相关(表 3)。

凋落叶初始化学性状对第 120 天和第 365 天的氮释放率产生显著影响($Q^2>0.5$),而对第 240 天的氮释放率无显著影响($Q^2<0.5$)(图 5)。具体而言,初始化学性状(碳/氮、木质素/氮、氮含量、木质素含量、氮/磷)是显著影响第 120 天和第 365 天氮释放率的重要指标($VIP>1$)(图 5),其中碳/氮、木质素/氮和木质素含量与氮释放率呈负相关,而氮含量和氮/磷与氮释放率呈正相关(表 3)。

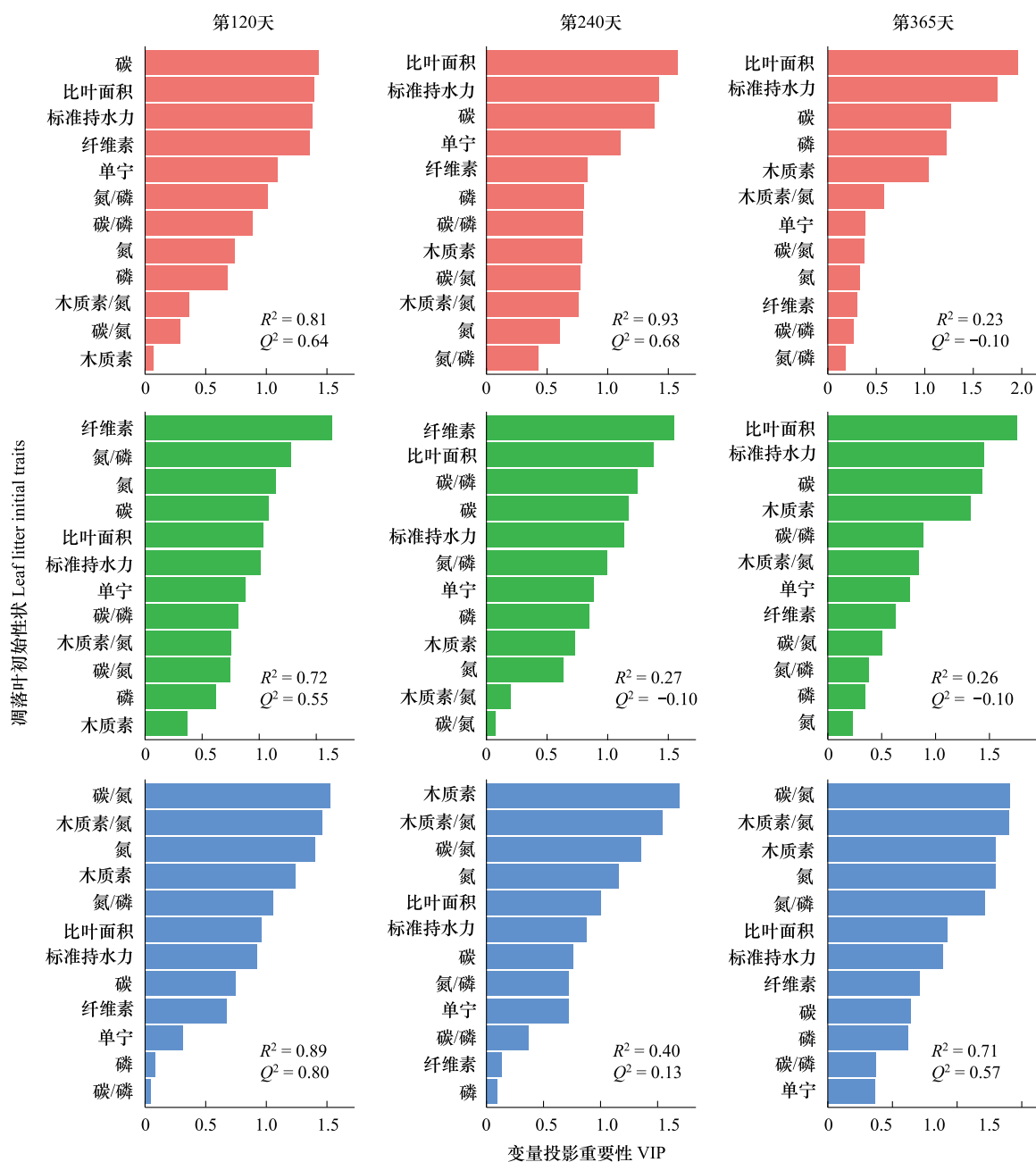


图5 基于偏最小二乘回归评估凋落叶初始性状对质量损失率(红柱)、碳释放率(绿柱)和氮释放率(蓝柱)的影响

Fig.5 Effects of leaf litter initial traits on mass loss rate (red bar), C release rate (green bar) and N release rate (blue bar) using the partial least squares regression

R^2 : 模型拟合度的度量; Q^2 : 模型交叉验证预测的变异百分比 ($Q^2 > 0.5$ 表示模型拟合良好, $Q^2 < 0.5$ 表示模型拟合不通过); VIP: 变量投影重要性 Variable Importance for the Projection (模型拟合良好前提下, $VIP > 1$ 表示自变量对因变量产生显著影响)

3 讨论

3.1 凋落叶分解及碳、氮释放的特征

本研究树种间凋落叶分解存在显著差异,主要表现为海南椴凋落叶 ($k=0.66$) 分解最快, 蚬木 ($k=0.45$) 和东京桐 ($k=0.42$) 次之, 广西棋子豆 ($k=0.39$) 最慢, 四者分解 95% 分别需要 4.51 年、6.72 年、7.17 年、7.68 年。本研究 4 种凋落叶的年分解率为 31%—42%, 略低于前人在同研究区域以植物群落凋落叶分解为研究对

象的 36%—57%^[26]。可能是因为本研究对象为单一树种凋落物,而前人研究对象为群落混合凋落物,混合凋落物分解过程中受到养分转移、资源补偿等作用往往产生协同效应^[40],致使其分解速率可能高于单一树种凋落物。

表 3 偏最小二乘回归模型的截距及各自变量的回归系数

Table 3 Intercept of partial least squares regression model and regression coefficient of each variable

自变量 Variable	系数 Coefficient	质量损失率 Mass loss rate			碳释放率 C release rate			氮释放率 N release rate		
		120 d	240 d	365 d	120 d	240 d	365 d	120 d	240 d	365 d
	B_0	18.20	29.78	34.07	22.67	44.72	63.05	20.26	4.89	20.77
碳 C	B_1	-1.45	-1.55	-1.07	-1.11	-0.88	-0.89	-1.55	-0.84	-1.42
氮 N	B_2	-0.74	-0.27	-0.28	-1.18	-0.47	-0.14	2.90	1.29	2.86
磷 P	B_3	0.68	-1.16	-1.03	0.63	0.64	0.22	-0.18	0.11	-1.36
碳/氮 C/N	B_4	0.29	-0.45	-0.31	0.77	0.06	-0.32	-3.16	-1.50	-3.11
碳/磷 C/P	B_5	-0.90	0.23	0.23	-0.84	-0.93	-0.55	-0.10	-0.41	0.81
氮/磷 N/P	B_6	-1.02	0.19	0.15	-1.31	-0.74	-0.24	2.19	0.80	2.67
纤维素 Cellulose	B_7	-1.37	-2.01	0.25	-1.68	-1.16	-0.39	1.39	0.15	1.56
木质素 Lignin	B_8	0.07	0.01	-0.88	0.38	-0.55	-0.83	-2.58	-1.88	-2.87
单宁 Tannin	B_9	-1.10	2.49	-0.33	-0.90	-0.66	-0.48	-0.64	-0.80	-0.80
木质素/氮 Lignin/N	B_{10}	0.37	-0.15	-0.49	0.78	-0.15	-0.53	-3.03	-1.71	-3.09
比叶面积 Specific leaf area	B_{11}	1.41	2.96	1.65	1.06	1.03	1.10	1.99	1.11	2.04
标准持水力 Water-holding capacity	B_{12}	1.39	1.83	1.47	1.04	0.85	0.90	1.91	0.97	1.96

偏最小二乘回归模型 $Y=B_0+B_1 \cdot X_1+B_2 \cdot X_2+\cdots+B_{12} \cdot X_{12}$, 其中 Y 为因变量(即质量损失率、碳释放率和氮释放率), X_1-X_{12} 为自变量, B_0 为截距, B_1-B_{12} 为自变量回归系数

树种间凋落叶碳、氮释放也存在显著差异,碳释放率表现为海南椴>东京桐>蚬木>广西棋子豆,而氮释放率则表现为海南椴>广西棋子豆>东京桐>蚬木。其中,碳释放符合 Olson 指数模型,碳释放速率常数为 $k=0.74-1.17$,高于全球平均值 $k=0.69$ ^[41],表明北热带喀斯特森林凋落叶碳释放相对较快。这可能与北热带地区高温多雨的环境条件密切相关,例如研究表明凋落物碳释放率与年均气温呈正相关^[41]。本研究碳释放参数的获取可为陆地生态系统碳过程模型提供数据支持,因为研究表明凋落物分解释放的碳一部分以 CO_2 形式排放到大气中,另一部分则进入土壤成为有机质的重要来源,凋落物碳释放速率很大程度上决定着陆地生态系统碳平衡及其对气候变化的反馈^[42]。

与假设(1)一致,本研究凋落叶碳、氮释放出现解耦,因为碳释放呈 Olson 指数模式,而氮释放呈先增加、后降低、再增加模式(图 3)。氮释放与碳释放模式不同,可能与以下原因有关。分解初期,凋落物可溶性化合物首先被降水淋溶而流失^[12,43],这可能是凋落叶分解至第 120 天氮释放迅速增加的主要原因。然而,当凋落叶可溶性氮素淋溶损失后,微生物受氮限制可能变得更加严重。根据化学计量学理论,凋落物平均碳/氮远高于微生物平均碳/氮^[44],导致凋落物无法满足微生物生长对氮素的需求,微生物需要从外界中获取额外的氮素^[45]。这可能是本研究凋落叶分解至第 240 天氮释放率大幅度降低甚至出现氮素富集的重要原因。但是随着分解推进,凋落叶碳/氮逐渐降低,如本研究结果显示凋落叶碳/氮从第 120 天的 32—41 降低至第 365 天的 13—24(图 4)。研究表明当碳/氮<25,微生物氮限制得到缓解^[46],微生物分解利用有机物质过程中将多余的氮释放出来,产生净氮矿化^[47]。这可能是本研究凋落叶分解至第 365 天氮释放再次出现增加的关键原因。

3.2 凋落叶分解及碳、氮释放的调控因素

与假设(2)一致,本研究凋落叶分解受初始化学性状和物理性状共同调控,主要表现为初始化学性状(碳含量、单宁含量)和物理性状(比叶面积、标准持水力)均是影响凋落叶第 120 天和第 240 天质量损失率的重

要指标(图5)。在影响凋落叶分解的重要理化性状中,初始碳含量与质量损失率呈负相关,而比叶面积和标准持水力与质量损失率呈正相关(表3)。这可能是因为微生物是凋落物的主要分解者,凋落物为微生物生长繁殖提供物质和能源^[3],其中碳是微生物能量的主要来源,养分则是维持微生物生物量增长的重要元素(如微生物合成蛋白质和酶需要氮)^[8]。通常而言,凋落物为微生物提供的碳是过剩的,因为微生物的平均碳/氮为8,远小于凋落物的平均碳/氮53^[44]。在碳过剩的情况下,纤维素、木质素等碳组分较难分解^[48],而单宁等含碳有机化合物又可能对微生物产生抑制作用^[40],因此碳含量越高反而阻碍凋落物分解。然而,植物比叶面积越大,意味着单位质量的凋落叶具有更大的面积与分解者接触,有助于分解^[49]。此外,持水力高的凋落叶具有较强的水分储存能力,能改善分解者周围的小气候,为分解者提供所必需的水分,进而促进凋落物分解^[17,49]。

与假设(2)不同,碳释放率受初始化学性状(纤维素、氮/磷、氮、碳)和物理性状(比叶面积、标准持水力)共同调控(图5),而氮释放率只受初始化学性状(碳/氮、木质素/氮、氮、木质素、氮/磷)调控(图5)。其中,初始纤维素含量是碳释放的最大影响指标,与碳释放率呈负相关(表3),Lei等(2024)研究也发现类似的结果^[50],这可能与纤维素是较难分解的碳组分密切相关。然而,初始碳/氮是氮释放的最大影响指标,与氮释放率呈负相关(表3),这可能是因为碳/氮是决定凋落物是否满足微生物氮需求的关键因素,理论上只有当微生物氮需求得到满足时才会发生净氮释放^[51]。本研究广西棋子豆凋落叶具有低的碳/氮,因而氮释放率较高。

3.3 凋落叶养分归还潜力

研究表明海南椴是北热带喀斯特季节性雨林的建群优势树种(重要值第5)^[27],其凋落叶年输入量较大,达343.4 kg/hm²,在优势种中排名第4^[31]。广西棋子豆也是北热带喀斯特季节性雨林的建群优势树种(重要值第27),其凋落叶年输入量也较大,达215.8 kg/hm²,在优势种中排名第6^[31];另外,广西棋子豆作为固氮树种,可固定大气中的氮素,对土壤氮素有效性提升具有重要作用。本研究表明,供试植物中海南椴凋落叶分解和碳、氮释放速率最快,而广西棋子豆凋落叶氮含量最高且具有较高的氮释放速率。综上,海南椴和广西棋子豆是北热带喀斯特的优势适生树种,凋落物年输入量较大,分解速率和氮释放速率较高,可作为石漠化土壤养分提升的潜在优选树种。

4 结论

本研究表明北热带喀斯特不同树种凋落叶分解及碳、氮释放存在差异,其中海南椴凋落叶分解和碳、氮释放速率最快,固氮树种广西棋子豆凋落叶氮含量最高且具有较高的氮释放速率,可作为石漠化土壤养分提升的潜在优选树种。初始碳含量、单宁含量、比叶面积和标准持水力是共同调控凋落叶分解的主要化学和物理性状。凋落叶碳、氮释放出现解耦,碳释放率受初始化学性状(纤维素、氮/磷、氮、碳)和物理性状(比叶面积、标准持水力)共同调控,而氮释放率主要受初始化学性状(碳/氮、木质素/氮、氮、木质素、氮/磷)调控。

致谢:感谢孙建飞八桂青年拔尖人才项目对本研究的支持。感谢广西弄岗国家级自然保护区工作人员对本文野外研究工作的支持。

参考文献(References):

- [1] Nielsen U N, Bristol D, Blyton M, Delroy B, Powell J R. Elevated CO₂ enhances decomposition and modifies litter-associated fungal assemblages in a natural *Eucalyptus* woodland. *Functional Ecology*, 2024, 38(8): 1751-1764.
- [2] 范琳杰, 李向义, 李成道, 林丽莎, 薛伟. 极端干旱区花花柴(*Karelinia caspia*)和胡杨(*Populus euphratica*)叶凋落物分解和养分释放特征. *干旱区研究*, 2021, 38(2): 479-486.
- [3] Berg B, McClaugherty C. *Plant Litter: Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration*. Cham: Springer International Publishing, 2020
- [4] Chapin F S III, Matson P A, Vitousek P M. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. New York, NY: Springer New York, 2011
- [5] 吴丽萍, 陈洪松, 付智勇, 王克林, 张伟, 王升. 喀斯特岩溶裂隙对地下径流和氮素垂直渗漏的影响. *水土保持学报*, 2017, 31(5):

64-71.

- [6] 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.
- [7] 白晓永, 冉晨, 陈敬安, 罗光杰, 陈飞, 肖碧琴, 龙明康, 李姿霖, 张小芸, 沈晓倩, 杨姝, 林心海, 李朝君, 张思蕊, 熊练, 王世杰. 中国喀斯特生态系统健康诊断的方法、进展与展望. 科学通报, 2023, 68(19): 2550-2568.
- [8] Cotrufo M F, Soong J L, Horton A J, Campbell E E, Haddix M, Wall D H, Parton W J. Formation of soil organic matter *via* biochemical and physical pathways of litter mass loss. *Nature Geoscience*, 2015, 8: 776-779.
- [9] Olson J S. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, 1963, 44(2): 322-331.
- [10] 张晓曦, 胡嘉伟, 王丽洁, 米皓皓, 回虹燕, 李利平. 不同林龄刺槐林地凋落物分解及养分释放对氮沉降的响应差异. 植物资源与环境学报, 2021, 30(6): 10-18.
- [11] 刘娜, 吴鹏, 周汀, 叶雨艳, 崔迎春, 赵文君, 侯贻菊, 周华. 石面及土面小生境对典型喀斯特森林凋落叶分解过程的影响. 中南林业科技大学学报, 2023, 43(3): 145-154.
- [12] Pei G T, Liu J, Peng B, Gao D C, Wang C, Dai W W, Jiang P, Bai E. Nitrogen, lignin, C/N as important regulators of gross nitrogen release and immobilization during litter decomposition in a temperate forest ecosystem. *Forest Ecology and Management*, 2019, 440: 61-69.
- [13] Parton W, Silver W L, Burke I C, Grassens L, Harmon M E, Currie W S, King J Y, Carol Adair E, 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.
- [14] Pei G T, Liu J, Peng B, Wang C, Jiang P, Bai E. Nonlinear coupling of carbon and nitrogen release during litter decomposition and its responses to nitrogen addition. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2020, 125(5): e2019JG005462.
- [15] García-Palacios P, Maestre F T, Kattge J, Wall D H. Climate and litter quality differently modulate the effects of soil fauna on litter decomposition across biomes. *Ecology Letters*, 2013, 16(8): 1045-1053.
- [16] Taylor B R, Parkinson D, Parsons W F J. Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay rates: a microcosm test. *Ecology*, 1989, 70(1): 97-104.
- [17] Makkonen M, Berg M P, van Logtestijn R S P, van Hal J R, Aerts R. Do physical plant litter traits explain non-additivity in litter mixtures? A test of the improved microenvironmental conditions theory. *Oikos*, 2013, 122(7): 987-997.
- [18] Rawat M, Arunachalam K, Arunachalam A, Alatalo J M, Pandey R. Predicting litter decomposition rate for temperate forest tree species by the relative contribution of green leaf and litter traits in the Indian Himalayas region. *Ecological Indicators*, 2020, 119: 106827.
- [19] 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.
- [20] Long J, Zhang M J, Li J, Liao H K, Wang X. Soil macro- and mesofauna-mediated litter decomposition in a subtropical karst forest. *Biotropica*, 2021, 53(6): 1465-1474.
- [21] 苏静, 马姜明, 覃扬浚, 张雅君, 莫燕华, 秦佳双, 杨栋林. 桂林岩溶石山櫟木群落不同恢复阶段凋落物层酶对凋落物分解的影响. 广西植物, 2019, 39(2): 170-177.
- [22] 赵雅洁, 张静, 宋海燕, 李周, 李素慧, 陶建平, 刘锦春. 不同土壤厚度、水分和种植方式对喀斯特两种草本凋落物分解质量损失和化学计量特征的影响. 生态学报, 2018, 38(18): 6549-6558.
- [23] 覃扬浚, 马姜明, 梅军林, 杨栋林, 庄枫红, 苏静. 漓江流域岩溶区櫟木群落不同恢复阶段凋落物分解初期动态. 生态学报, 2017, 37(20): 6792-6799.
- [24] 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.
- [25] 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.
- [26] 李雨菲, 郭屹立, 李先琨, 李冬兴, 王斌, 陈婷, 陆芳, 向悟生, 黄甫昭, 刘晟源, 李健星, 文淑均, 陆树华. 桂西南喀斯特季节性雨林凋落叶分解速率和养分含量特征分析. 地球学报, 2022, 43(4): 483-490.
- [27] 王斌, 黄俞淞, 李先琨, 向悟生, 丁涛, 黄甫昭, 陆树华, 韩文衡, 文淑均, 何兰军. 弄岗北热带喀斯特季节性雨林 15ha 监测样地的树种组成与空间分布. 生物多样性, 2014, 22(2): 141-156.
- [28] 侯远瑞, 申文辉, 黄小荣, 欧芷阳. 珍贵树种蚬木研究进展. 林业与环境科学, 2018, 34(5): 113-117.
- [29] 林建勇, 孙雪阳, 韦洁, 梁瑞龙, 李娟. 东京桐迁地保护下的天然更新特征. 广西林业科学, 2013, 42(4): 375-378.
- [30] 黄仕训, 王才明, 王燕. 海南椴生态生物学特性初步研究. 广西植物, 1994, 14(4): 376-380.
- [31] 郭屹立, 李冬兴, 王斌, 何运林, 向悟生, 蒋裕良, 李先琨. 北热带喀斯特季节性雨林凋落物组分构成及时空动态. 生物多样性, 2017, 25(3): 265-274.

- [32] Wu F Z, Peng C H, Yang W Q, Zhang J, Han Y, Mao T. Admixture of alder (*Alnus formosana*) litter can improve the decomposition of *Eucalyptus* (*Eucalyptus grandis*) litter. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 73: 115-121.
- [33] 李祖婵, 玄锦, 王秋雪, 彭书婷, 孙耿敏, 黄柳菁. 闽江江心洲不同生境植物叶功能性状差异及其对土壤特性的响应. *生态学报*, 2024, 44(14): 6301-6316.
- [34] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [35] 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: 1-15.
- [36] Hagerman A E, Butler L G. Choosing appropriate methods and standards for assaying tannin. *Journal of Chemical Ecology*, 1989, 15(6): 1795-1810.
- [37] 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.
- [38] 赖硕钿, 吴福忠, 吴秋霞, 朱晶晶, 倪祥银. 雪被去除减缓岷江冷杉凋落叶易分解碳释放. *植物生态学报*, 2023, 47(5): 672-686.
- [39] 杨瑞铭, 刘宗柳, 王复基, 郑毓岚, 何玉生. 基于偏最小二乘回归的城镇化与农业经济协调发展研究--以厦门市为例. *现代农业*, 2024, 49(4): 45-55.
- [40] Hättenschwiler S, Tiunov A V, Scheu S. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2005, 36: 191-218.
- [41] Chen Z H, Ni X Y, Patoine G, Peng C H, Yue K, Yuan J, Wu Q X, Eisenhauer N, Guerra C A, Bol R, Wu F Z, Geoff Wang G. Climate warming accelerates carbon release from foliar litter-a global synthesis. *Global Change Biology*, 2024, 30(5): e17350.
- [42] Rubino M, Dungait J A J, Evershed R P, Bertolini T, De Angelis P, D'Onofrio A, Lagomarsino A, Lubritto C, Merola A, Terrasi F, Cotrufo M F. Carbon input belowground is the major C flux contributing to leaf litter mass loss: Evidences from a ¹³C labelled-leaf litter experiment. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(7): 1009-1016.
- [43] 袁萍, 韩欢, 赵红梅, 李从娟. 裸露与沙埋对极端干旱区凋落物分解和养分释放的影响. *干旱区研究*, 2024, 41(2): 293-300.
- [44] Soong J L, Fuchslueger L, Marañón-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.
- [45] 张丽仙, 邹志广, 张马啸, 毛梦圆, 饶欢欢, 李树斌, 周丽丽. 不同发育阶段杉木人工林枝叶分解速率和碳氮磷释放特征. *应用与环境生物学报*, 2024, 30(5): 911-919.
- [46] 陶佳, 雷泽勇, 王国晨, 周凤艳, 白文强. 沙地樟子松人工林叶凋落物的分解与养分释放. *干旱区资源与环境*, 2023, 37(12): 131-139.
- [47] Schimel J P, Bennett J. Nitrogen mineralization: challenges of a changing paradigm. *Ecology*, 2004, 85(3): 591-602.
- [48] 赵继德, 杨雨春, 申方圆, 孟俊, 杨立学. 4 种落叶松人工林凋落物分解与养分释放动态特征. *中南林业科技大学学报*, 2024, 44(7): 119-129.
- [49] 秦立厚, 刘琪璟, 孙震, 徐振招. 长白山阔叶红松林主要树种凋落叶分解速率及其与叶性状的关系. *生态学报*, 2022, 42(14): 5894-5905.
- [50] Lei L Y, Zeng J, Liu Q W, Luo L J, Ma Z L, Chen Y M, Liu Y. Effects of soil fauna on the home-field advantage of litter total phenol and condensed tannin decomposition. *Forests*, 2024, 15(2): 389.
- [51] 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.