DOI: 10.20103/j.stxb.202503310736

周光,徐鸣,万静,谷振军,吴成秀,丁伟,龚斌,杜强,杨春霞.亚热带森林混合凋落物分解与群落功能特性、功能多样性和物种多样性的关系.生态学报,2026,46(8): - .

Zhou G, Xu M, Wan J, Gu Z J, Wu C X, Ding W, Gong B, Du Q, Yang C X.Relationships between mixed litter decomposition and functional identity, functional diversity and species diversity of plant communities in subtropical forests.Acta Ecologica Sinica,2026,46(8): - .

亚热带森林混合凋落物分解与群落功能特性、功能多样性和物种多样性的关系

周 光[1],徐 鸣[2],万 静[1],谷振军[1],吴成秀[3],丁 伟[1],龚 斌[1],杜 强[1],杨春霞[1,*]

1 江西省林业科学院,南昌 330013

2 铅山县林业产业综合服务中心,上饶 334000

3 上犹县林业局,赣州 341200

摘要:凋落物的分解在森林生态系统物质循环过程中起着重要作用,其多样性的变化直接影响了混合凋落物分解的程度和方向。为探究植物群落的功能特性、功能多样性和物种多样性对混合凋落叶总质量和不同碳组分分解的影响,本研究对亚热带森林 7 个树种凋落叶进行了为期 1 年的混合分解试验,共 624(39 个处理×4 次回收×4 次重复)个凋落物分解袋。结果表明:(1)混合凋落叶的总质量和不同碳组分分解混合效应表现为不同的多样性效应,其中,72%的组合总质量分解表现为协同效应,所有的组合易溶碳组分表现为拮抗效应,56%的组合酸溶碳组分表现出拮抗效应,97%的组合酸不溶碳组分表现为协同效应。(2)混合凋落叶总质量和碳组分的分解主要受功能特性的影响,而非功能多样性和物种多样性的影响。(3)总质量的分解主要受化学计量比的显著负向影响,易溶碳组分主要受到物理性状的显著负向影响和化学计量比的显著正向影响,而酸不溶碳组分主要受化学性状的显著负向影响。因此,区分凋落物不同碳组分来分析其多样性效应可以为探究凋落物总质量分解多样性效应的机制提供参考。

关键词:混合凋落叶;碳组分;非加和效应;功能多样性;凋落物性状

Relationships between mixed litter decomposition and functional identity, functional diversity and species diversity of plant communities in subtropical forests

ZHOU Guang[1], XU Ming[2], WAN Jing[1], GU Zhenjun[1], WU Chengxiu[3], DING Wei[1], GONG Bin[1], DU Qiang[1], YANG Chunxia[1,*]

1 *Jiangxi Academy of Forestry*, *Nanchang* 330013, *China*

2 *Comprehensive Service Center for Forestry Industry of Yanshan County*, *Shangrao* 334000, *China*

3 *Forestry Bureau of Shangyou County*, *Ganzhou* 341200, *China*

Abstract: Litter decomposition plays an important role in the material cycle of forest ecosystems, and the variation of litter diversity directly influences the degree and direction of mixed litter decomposition. This study conducted a one-year mixed decomposition experiment on the leaf litters of seven tree species in subtropical forests, with a total of 624 litter decomposition bags (39 treatments×4 recoveries×4 replicates), to investigate the effects of functional identity, functional diversity, and species diversity of plant communities on the decomposition of the total mass and different carbon fractions of

基金项目:江西省林业科学院基础研究与人才科研专项(2022512901, 2024512901, 2025522902);江西省重点研发计划项目(20212BBF63018)

收稿日期:2025-03-31; **网络出版日期**:2026-00-00

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: yangcx0812@126.com,

the mixed leaf litter. The results showed that the mixing effects of the leaf litter total mass and different carbon fractions decomposition showed different nonadditive effects. Specifically, 72% of the combinations for the total mass decomposition exhibited synergistic effects, all the combinations of the labile carbon fractions showed antagonistic effects, 56% of the combinations of acid-hydrolyzable carbon fractions showed antagonistic effects, and 97% of the combinations of acid-unhydrolyzable carbon fractions showed synergistic effects. The decomposition of total mass and carbon fractions of mixed leaf litter was predominantly impacted by functional identity, not functional diversity or species diversity. The decomposition of total mass was mainly influenced by the significant negative effect of stoichiometric ratio, while labile carbon fractions were mainly influenced by the significant negative effect of physical properties and the significant positive effect of stoichiometric ratio, and acid-unhydrolyzable carbon fractions were mainly influenced by the significant negative effect of chemical properties. Therefore, distinguishing different carbon fractions of litter to analyze their diversity effects could provide a reference for exploring the mechanism of diversity effects in the decomposition of total litter mass.

Key Words: mixed leaf litter; carbon fraction; nonadditive effect; functional diversity; litter trait

人类活动导致的生物多样性丧失日益加剧,其对生态系统功能影响引发了学者的关注[1—3]。其中,植物凋落物的分解在陆地生态系统碳(C)和养分循环中起着重要作用[4],但植物多样性对凋落物分解的影响仍然难以预测[2,5]。因此,探索多样性对凋落物分解的影响机制对于深入了解生物多样性丧失对生态系统功能的影响至关重要[6]。

凋落物的植物多样性可以改变混合分解过程中碳和养分的固持和释放[7]。早期的综述研究表明,与单一物种相比,50%的混合凋落物试验加速了分解(协同效应),20%的混合凋落物降低了质量损失(拮抗效应)[8]。另一综述也表明,植物凋落物从单一物种变为混合物种可使全球森林的分解率提高 34.7%[9]。这些积极的多样性效应主要表现在温带森林中,但在其他气候区森林中变异更大[10]。到目前为止,这些研究没有总结出凋落物分解和植物多样性之间统一的非加和效应[11]。

准确预测混合凋落物分解的非加和效应主要取决于凋落物分解和多样性的定义和测量[5]。物种多样性和功能多样性是植物多样性的主要衡量标准[12]。事实上,物种多样性对凋落物分解的混合效应的可预测性较差[2,13],这可能是因为混合凋落物的功能性状而非分类特征在调控着分解过程[14]。对于功能性状,它们的平均值(即功能特性)和变异性(即功能多样性)是代表群落功能性状的两个互补组成部分[15]。有研究表明,凋落物混合分解受到凋落物功能特性的显著影响,但不受功能多样性或物种丰富度的影响[6]。许多研究表明,凋落物分解混合效应与功能多样性之间具有显著的相关关系[16—17],而在其他研究中却不显著[18]。因此,功能多样性能否准确解释凋落物混合效应的变化仍然存在争议。

此外,探索凋落物不同碳组分的分解过程可能为理解凋落物分解的非加和效应提供新的视角[19—20]。植物凋落物通常由水溶性化合物、有机溶性化合物、半纤维素、纤维素和木质素组成[21]。凋落物中的易溶性化合物会在分解最初阶段被分解者消耗或随降雨浸出[22],半纤维素和纤维素会在早、中期被微生物分解,而难降解的碳组分(木质素)会在后期阶段被特定微生物降解[23]。由于不同的分解难度和释放顺序[24],可以预期混合凋落物的不同碳组分可能会有不同非加和效应[19]。有研究表明,在分解的早期阶段协同效应占主导地位,而在后期阶段混合效应逐渐转变为拮抗效应[25]。因此,只关注凋落物整体质量的分解,可能会忽视不同碳组分的凋落物多样性效应,从而无法准确预测凋落物整体分解的多样性效应[19—20]。

基于此,本研究以亚热带森林中 7 种常见树种的凋落叶为研究对象,在野外进行了 32 个混合凋落叶组合和 7 个单种凋落叶的 1 年分解试验,试图揭示以下 2 个科学问题:(1)混合凋落物总质量和不同碳组分分解是否具有不同的多样性效应?(2)混合凋落物的分解与物种多样性、功能性状、功能特性之间的关系?解析混合凋落物分解的多样性效应机制,为亚热带地区混交造林的树种选择提供科学依据。

1　研究地区与研究方法

1.1　研究区概况

本研究区位于江西省吉安市安福县武功山林场(27°18′34″ N,114°16′23″ E),属于丘陵低山地貌。年平均气温 17.7 ℃,年降水量 1400—1600 mm,属中亚热带季风气候。土壤以黄红壤为主,土层深厚在 80 cm 以上,pH 值 4.6。武功山林区属中亚热带常绿阔叶林带,自然条件优越,植物资源丰富,植被类型和植物群落种类繁多。主要植被类型为樟科、壳斗科、木兰科等常绿阔叶林,杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、马尾松(*Pinus massoniana*)、火炬松(*Pinus taeda*)、湿地松(*Pinus elliottii*)等针叶纯林,以及杉木、马尾松、阔叶树和毛竹(*Phyllostachys edulis*)组成的针阔竹混交林。主要灌木有檵木(*Loropetalum chinense*)、柃木(*Eurya japonica*)和白檀(*Symplocos paniculata*)等,主要草本植物有五节芒(*Miscanthus floridulus*)、铁芒箕(*Dicranopteris linearis*)和乌蕨(*Odontosoria chinensis*)等。

1.2　试验设计

本研究共设置 32 个凋落叶混合组合(表 1),树种分别为马尾松、枫香树(*Liquidambar formosana*)、木荷(*Schima superba*)、青冈(*Quercus glauca*)、北美红栎(*Quercus rubra*)、苦槠(*Castanopsis sclerophylla*)和闽楠(*Phoebe bournei*)。其中,马尾松、青冈、北美红栎、苦槠为外生菌根(ECM)树种,枫香树、木荷、闽楠为丛植菌根(AM)树种。分解试验分别设置物种多样性(SD)和功能分散度(FDis)2 个梯度,在物种多样性梯度上,设置了从 2—7 个树种的不同组合。在每个物种多样性梯度上,计算出所有的凋落物组合的功能分散度,随后在每个物种梯度上从高到低均匀选取 6 个组合。将 6 个树种的 7 种组合和 7 个树种的 1 个组合全部选入。每个凋落叶分解袋内装入 6 g 自然风干的凋落叶,每种凋落叶重量相等。

表 1　32 个混合凋落物组合的物种多样性和功能多样性指数

Table 1　Species diversity and functional diversity indices of 32 mixed litter combinations

编号 No.	凋落物组合 Litter combinations	物种丰富度 Species richness	功能分散度 Functional diversity	编号 No.	凋落物组合 Litter combinations	物种丰富度 Species richness	功能分散度 Functional diversity
M1	Qg+Cs	2	2.70	M17	Lf+Qg+Qr+Pb	4	3.97
M2	Qg+Pb	2	2.93	M18	Pm+Lf+Qg+Qr	4	4.93
M3	Ss+Cs	2	2.74	M19	Pm+Ss+Qg+Cs+Pb	5	4.38
M4	Qg+Qr	2	3.49	M20	Qr+Ss+Qg+Cs+Pb	5	3.94
M5	Lf+Pb	2	3.07	M21	Lf+Ss+Qg+Cs+Pb	5	4.09
M6	Lf+Qg	2	3.80	M22	Pm+Lf+Qg+Qr+Cs	5	4.86
M7	Qg+Cs+Pb	3	3.37	M23	Pm+Lf+Ss+Qg+Qr	5	4.79
M8	Ss+Qg+Cs	3	3.20	M24	Pm+Lf+Qg+Qr+Pb	5	4.66
M9	Ss+Qg+Pb	3	3.63	M25	Pm+Lf+Ss+Qg+Qr+Cs	6	4.72
M10	Pm+Qg+Qr	3	4.75	M26	Pm+Lf+Ss+Qg+Qr+Pb	6	4.68
M11	Pm+Lf+Qg	3	4.90	M27	Pm+Lf+Ss+Qg+Cs+Pb	6	4.61
M12	Lf+Qg+Qr	3	4.06	M28	Pm+Lf+Ss+Qr+Cs+Pb	6	4.69
M13	Ss+Qg+Cs+Pb	4	3.67	M29	Pm+Lf+Qg+Qr+Cs+Pb	6	4.67
M14	Pm+Qg+Cs+Pb	4	4.31	M30	Pm+Ss+Qg+Qr+Cs+Pb	6	4.50
M15	Pm+Ss+Qg+Cs	4	4.29	M31	Lf+Ss+Qg+Qr+Cs+Pb	6	4.19
M16	Pm+Lf+Qr+Pb	4	4.60	M32	Pm+Lf+Ss+Qg+Qr+Cs+Pb	7	4.64

Pm: 马尾松 *Pinus massoniana*; Lf: 枫香树 *Liquidambar formosana*; Ss: 木荷 *Schima superba*; Qg: 青冈 *Quercus glauca*; Qr: 北美红栎 *Quercus rubra*; Cs: 苦槠 *Castanopsis sclerophylla*; Pb: 闽楠 *Phoebe bournei*

1.3　凋落叶分解袋的布设和回收

确定好不同的凋落叶组合,采用野外分解袋法研究不同组合的自然分解,分解袋选择大小为 20 cm×25 cm、

孔径为 1 mm 的尼龙网。于 2020 年 10 月—2021 年 3 月在江西武功山林场采用收集器法收集 7 个树种新鲜凋落叶。收集的凋落叶放在室内自然风干,以确保凋落叶形态和化学组分不受破坏。先称取每种 10 g 风干凋落叶,使用烘箱进行烘干,计算每种风干凋落叶的含水率,用于换算叶片干重。然后,不同组合中每个树种分别称取相同重量的凋落叶放入分解袋中,每个分解袋中共称取 6 g 干重的凋落叶。

在 2021 年 4 月 16 日,将 624 个分解袋(39 个处理×4 次回收×4 次重复)放入马尾松林的样地中。每隔 3 个月分别在每个样地中回收每一种组合分解袋 1 袋。将回收的分解袋全部带回实验室,清理凋落叶的泥土等杂物,并按不同的树种进行分类,最后将不同树种的凋落叶置于烘箱中烘干至恒重,并称重。

1.4 凋落叶初始性状测定

为了研究马尾松、枫香树、木荷、青冈、北美红栎、苦槠和闽楠 7 个树种凋落叶分解速率与凋落叶初始性状的关系,本研究选择比叶面积(SLA)、叶片厚度(Th)、叶片韧性(TN)、抗拉强度(TS)、标准持水力(W_{std})、饱和持水力(W_{max})6 个物理性状,凋落叶初始碳(C)、氮(N)、磷(P)、钾(K)、铜(Cu)、镁(Mg)、锰(Mn)、铁(Fe)、锌(Zn)、钙(Ca)、木质素(Lignin)、纤维素(Cellulose)、易溶碳组分、酸溶碳组分、酸不溶碳组分 15 个化学性状,C/N、N/P、C/P、Lignin/N、Lignin/P 5 个化学计量比。

比叶面积通过凋落叶单面叶面积与干重的比值计算得出,叶片厚度通过游标卡尺进行测定,叶片韧性和抗拉强度通过拉力计测定,标准持水力为浸泡 1 h 后叶片重量与干重的差值与干重的比值,饱和持水力则为浸泡 24 h 后叶片重量和干重的差值与干重的比值[22]。凋落叶初始 C 和 N 含量使用总元素分析仪(FLASH 2000 CHNS/O)测定,初始 K、Cu、Mg、Mn、Fe、Zn、Ca 等元素含量使用原子吸收光谱法(AAS)测定,凋落叶初始 P 含量用钼锑抗比色法测定。凋落叶初始木质素和纤维素含量通过酸性洗涤法测定[26]。

凋落物不同碳组分包括水溶性组分(水溶性碳、氮、磷、酚类和单糖类物质)、有机溶性组分(角质、蜡质色素、软木脂和酚酸类化合物)、酸溶性组分(半纤维素和维生素)和酸不溶性组分(木质素和缩合单宁及其分解产物)。本研究将水溶性组分和有机溶性组分定义为易溶碳组分,酸溶性组分定义为酸溶碳组分,酸不溶性组分定义为酸不溶碳组分。凋落物不同碳组分含量采用近似碳组分法进行测定,采用索式提取和水浴加热法,分别利用三氯甲烷和蒸馏水提取有机溶性组分和水溶性组分,再利用 72%硫酸提取酸溶性组分,剩余残渣为酸不溶性组分[27]。

1.5 数据处理

凋落叶总质量损失率按下式计算:

$$R=(1-M_t/M_0)\times 100 \tag{1}$$

式中:R 为经过时间 t 分解后凋落叶总质量损失率(%);M_t为经过时间 t 分解后凋落叶残留量(g);M_0为凋落叶初始烘干重(g)。

凋落叶不同碳组分损失率按下式计算:

$$R_c=(1-M_tC_t/M_0C_0)\times 100 \tag{2}$$

式中:R_c为经过时间 t 的分解后凋落叶不同碳组分损失率(%);C_t为经过时间 t 的分解后凋落叶不同碳组分含量(%);C_0为凋落叶不同碳组分初始含量(%)。

根据单一树种分解的损失率计算混合组合期望损失率,公式为:

$$\mathrm{Exp}=R_1\times n_1+R_2\times n_2+\cdots+R_i\times n_i \tag{3}$$

式中:Exp 为期望损失率;R_i为第 i 个树种分解损失率;n_i为第 i 个树种在混合凋落叶的比例。

凋落叶分解的混合效应通过期望损失率和实际损失率计算,公式为:

$$ME=(\mathrm{Obe}-\mathrm{Exp})/\mathrm{Exp}\times 100\% \tag{4}$$

式中:ME 为凋落叶混合效应;Obe 为实际损失率。

采用 Excel 2016 和 SPSS 20.0 软件对数据进行统计分析。采用单因素(one-way ANOVA)和 Duncan 法进行方差分析和多重比较($\alpha=0.05$)。使用 R4.5.1 中的 FD 包计算功能多样性指数。为了分析混合凋落叶的多

样性与凋落叶总质量/不同碳组分分解之间的关系,使用群落加权平均值(CWM)来计算混合凋落叶的初始性状特征,然后对混合凋落叶的 26 个初始性状特征进行了主成分分析(PCA),以 26 个初始性状的主成分来表示混合凋落叶的功能特性。使用 Pearson 相关性分析混合凋落叶分解与功能特性、功能多样性和物种多样性的相关关系,使用 Pearson 相关性分析混合凋落叶分解与凋落叶初始性状的相关关系。使用 R4.5.1 中 plspm 包构建偏最小二乘结构方程模型(PLS-SEM),分析影响混合凋落物分解的关键因素,利用 Origin 2016 制图。

2　结果与分析

2.1　混合凋落叶的分解损失率和混合效应

由表 2 和 3 可知,不同组合凋落叶质量和碳组分的分解损失率表现出显著的差异。混合凋落叶的质量损失率为 34.2%—49.0%,平均值为 41.1%。其中,易溶碳组分分解最快,损失率在 27.0%—64.6%,平均值为 49.8%;酸溶碳组分损失率在 36.2%—56.9%,平均值为 47.4%;酸不溶碳组分分解最慢,损失率在 10.8%—40.3%,平均值为 28.3%。

表 2　混合凋落叶的总质量和碳组分分解损失率

Table 2　The losses of litter total mass and different carbon fractions of litter mixtures

编号 No.	总质量 Total mass/%		易溶碳组分 Labile carbon fraction/%		酸溶碳组分 Acid-hydrolyzable carbon fraction/%		酸不溶碳组分 Acid-unhydrolyzable carbon fraction/%	
	平均值 Mean	标准误 SE	平均值 Mean	标准误 SE	平均值 Mean	标准误 SE	平均值 Mean	标准误 SE
M1	42.89	0.99	54.83	0.78	51.20	0.84	22.78	1.34
M2	36.54	1.78	44.09	1.57	40.00	1.68	29.08	1.99
M3	43.42	0.22	47.12	0.21	49.75	0.20	30.71	0.27
M4	44.96	2.35	53.00	2.01	48.62	2.19	36.98	2.69
M5	34.38	2.75	64.57	1.49	37.66	2.62	10.75	3.74
M6	43.25	2.50	61.79	1.68	39.69	2.66	34.18	2.90
M7	35.08	2.63	47.42	2.13	36.21	2.58	26.67	2.97
M8	48.96	1.79	62.75	1.31	53.22	1.64	34.60	2.29
M9	38.42	1.18	52.19	0.91	40.32	1.14	29.17	1.35
M10	43.42	4.92	50.84	4.28	48.81	4.45	33.87	5.75
M11	43.04	2.31	59.48	1.64	52.16	1.94	22.96	3.12
M12	48.04	1.91	57.82	1.55	56.92	1.58	32.27	2.49
M13	36.08	2.75	46.62	2.30	44.38	2.39	19.18	3.48
M14	39.63	1.40	52.22	1.11	48.57	1.19	21.55	1.82
M15	42.96	2.39	32.68	2.82	51.58	2.03	37.99	2.60
M16	37.58	2.55	46.34	2.19	44.35	2.28	25.46	3.05
M17	39.78	2.26	53.03	1.76	47.84	1.95	23.45	2.87
M18	42.21	0.51	55.12	0.39	51.50	0.42	24.67	0.66
M19	39.50	1.63	44.69	1.49	49.37	1.37	24.41	2.04
M20	41.46	2.23	48.16	1.97	50.24	1.89	26.54	2.79
M21	42.92	2.87	47.24	2.65	50.51	2.49	30.61	3.49
M22	39.00	1.37	45.34	1.22	49.14	1.14	22.74	1.73
M23	46.50	2.52	48.74	2.41	50.94	2.31	40.30	2.81
M24	39.13	1.29	51.37	1.03	46.96	1.12	23.87	1.61
M25	44.50	0.94	47.70	0.89	48.78	0.87	37.30	1.06
M26	38.33	2.65	42.19	2.48	46.29	2.31	27.48	3.11
M27	42.38	1.18	44.94	1.13	50.38	1.02	31.21	1.41
M28	42.44	1.21	49.69	1.06	46.90	1.12	32.70	1.42
M29	43.83	2.66	48.00	3.50	51.27	2.31	34.34	3.11
M30	34.17	1.90	26.99	2.11	41.27	1.70	29.36	2.04
M31	38.67	1.29	52.40	1.00	46.05	1.13	21.35	1.65
M32	40.04	1.77	53.02	1.39	45.73	1.60	25.60	2.20

表 3 混合凋落叶的总质量和不同碳组分分解损失率的方差分析

Table 3 Variance analysis of the decomposition losses of the total mass and different carbon fractions of mixed leaf litter

分解类型 Decomposition type	平方和 SS	自由度 *df*	均方 MS	*F*	*P*
总质量	0.165	31	0.005	3.039	0.000
Total mass	0.156	89	0.002		
	0.322	120			
易溶碳组分	0.717	31	0.023	16.399	0.000
Labile carbon fraction	0.127	90	0.001		
	0.844	121			
酸溶碳组分	0.281	31	0.009	6.327	0.000
Acid-hydrolyzable carbon fraction	0.128	89	0.001		
	0.409	120			
酸不溶碳组分	0.477	31	0.015	6.049	0.000
Acid-unhydrolyzable carbon fraction	0.226	89	0.003		
	0.703	120			

混合凋落叶的总质量和不同碳组分的分解表现为不同的非加性效应(图 1)。其中,72%的组合总质量分解速度快于预期(协同效应),6 种组合与预期分解速度一致(加和效应),只有 3 种组合慢于预期(拮抗效

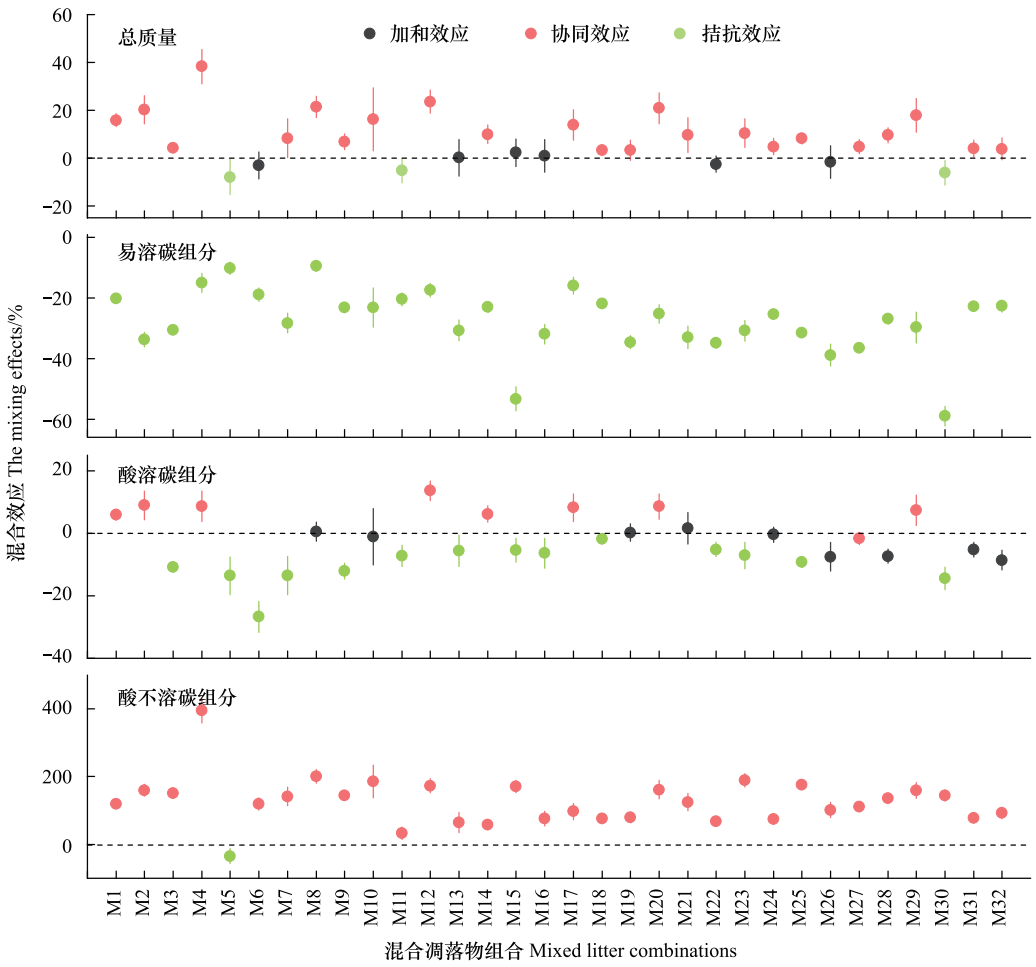

图 1 混合凋落叶的总质量和不同碳组分分解混合效应

Fig.1 The mixing effects of litter total mass and different carbon fractions of litter mixtures

应)。混合凋落叶的不同碳组分表现出不同的多样性效应,所有组合的易溶碳组分表现为拮抗效应,而 97%的组合酸不溶碳组分表现为协同效应,约 56%的组合酸溶碳组分表现为拮抗效应。不同物种丰富度的凋落物组合总质量分解均表现为协同效应,从七种混合物的 3.75%到三种混合物的 11.83%不等。不同物种丰富度的凋落物组合易溶碳组分均表现为拮抗效应,从六种混合物的-35.05%到三种混合物的-20.28%不等。不同物种丰富度的混合组合酸溶碳组分表现出拮抗作用,从七种混合物的-8.58%到五种混合物的-0.38%不等。不同物种丰富度混合物的酸不溶碳组分均表现为协同效应,从四种混合物的 99.55%到三种混合物的 146.69%不等(图 2)。

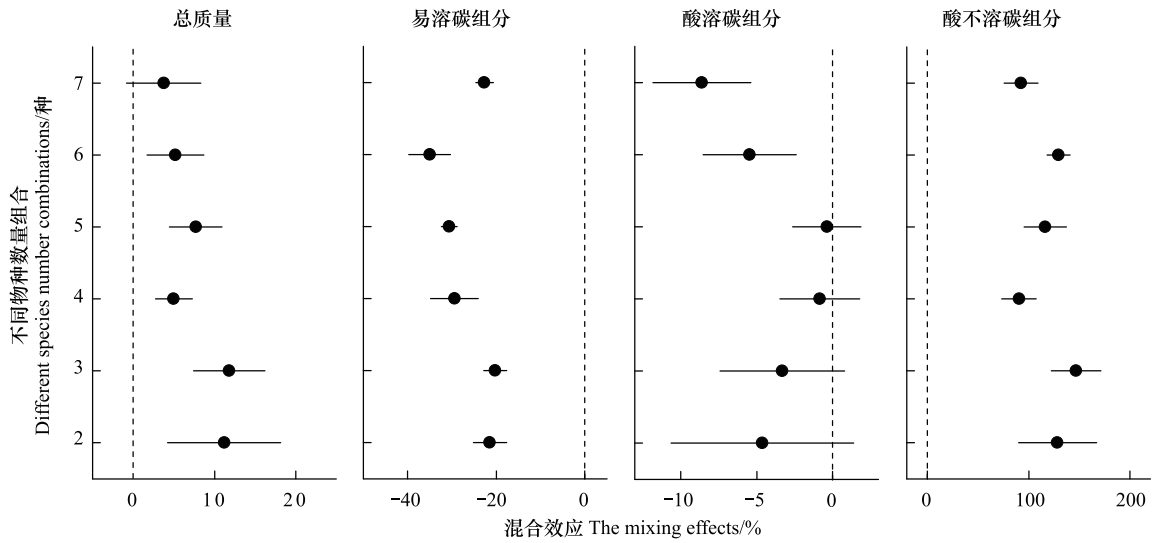

图 2　不同物种数量组合的分解混合效应

Fig.2　The relative mixing effects of litter total mass and different carbon fractions of different species number combinations

2.2　混合凋落叶分解与功能特性、功能多样性和物种多样性的关系

由混合凋落叶的 26 个初始性状指标的主成分分析(图 3)可知,前 4 个主成分解释了混合凋落叶初始性状 90.7%的总变异,说明这些主成分可代表混合凋落叶的功能特性。由相关性分析(图 4)可知,总质量的分解损失率主要与功能特性(PC3、PC5)有显著相关性(P<0.05),而与 FDis、SD 没有显著相关性(P>0.05)。不同碳组分分解损失率也主要与功能特性有显著相关性,其中,易溶碳组分与 PC3 有显著相关性(P<0.05),酸溶碳组分与 PC2、PC5 有显著相关性(P<0.05),酸不溶碳组分与 PC5 有显著相关性(P<0.05)。

由相关性分析(图 5)可知,总质量的分解混合效应主要与 PC2、PC5 有显著相关性(P<0.05),而与 SD 不存在显著相关性(P>0.05)。不同碳组分的分解混合效应也主要与功能特性有显著相关性,其中,易溶碳组分、酸溶碳组分与 PC2 有显著相关性(P<0.05),酸不溶碳组分与 PC5 有显著相关性(P<0.05)。由此可见,混合凋落叶的分解损失率和混合效应都主要受凋落叶功能特性的影响。

2.3　混合凋落叶的功能特性对分解的影响

通过进一步分析混合凋落叶 26 个初始性状与分解的相关性,有多个性状与分解损失率存在显著相关性(表 4)。其中,总质量的分解与初始 Mn、Ca 和 N/P 性状呈显著正相关,而与初始 Cu、Fe、C/N 和 Lignin/N 性状呈显著负相关。易溶碳组分的分解与初始 K、Ca 和 N/P 性状呈显著正相关,而与初始 C 和 Th 呈显著负相关。酸溶碳组分的分解与初始 W_{max} 呈显著正相关,与初始 Fe、C/N 和 Lignin/N 性状呈显著负相关。酸不溶碳组分的分解与初始 Mn 含量呈显著正相关,而与初始 Fe 含量呈显著负相关。

结构方程模型(图 6)可知,混合凋落叶总质量的分解主要受化学计量比(C/N 和 Lignin/N)的显著负向影响(P<0.05),易溶碳组分的分解主要受到物理性状(Th)的显著负向影响(P<0.05)和化学计量比(N/P)的显

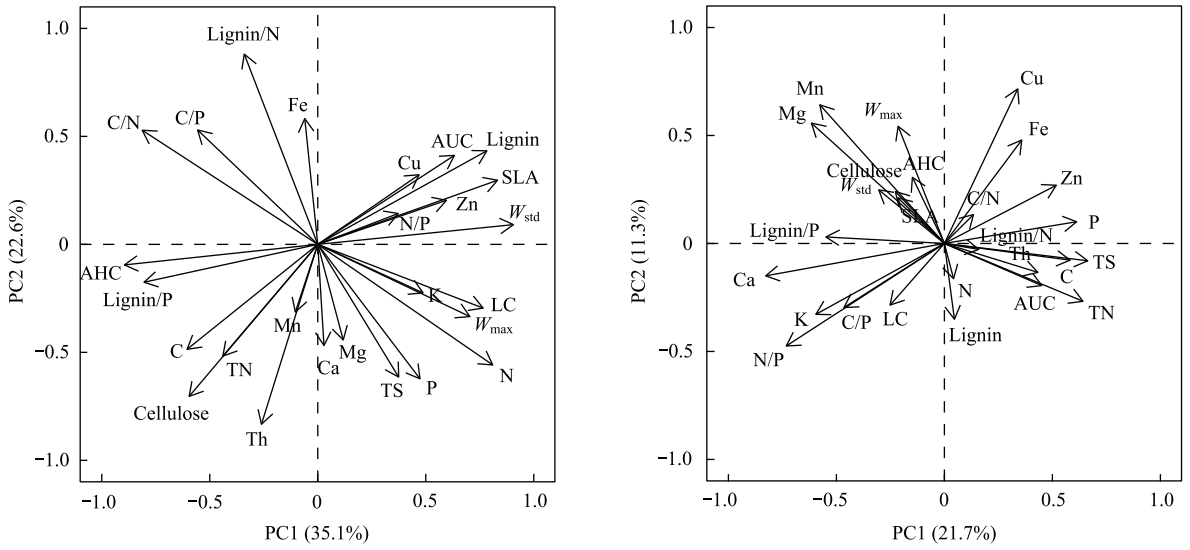

图 3 混合凋落叶的 26 个初始性状特征的主成分分析

Fig.3 Principal component analysis of 26 traits of mixed leaf litter

SLA: 比叶面积 Specific leaf area; Th: 叶片厚度 Leaf thickness; TN: 韧性 Toughness; TS: 抗拉强度 Tensile strength; W_{std}: 标准持水力 Standard water holding capacity; W_{max}: 饱和持水力 Maximum water holding capacity; C: 碳 Carbon; N: 氮 Nitrogen; P: 磷 Phosphorus; K: 钾 Potassium; Cu: 铜 Copper; Mg: 镁 Magnesium; Mn: 锰 Manganese; Fe: 铁 Iron; Zn: 锌 Zinc; Ca: 钙 Calcium; Lignin: 木质素 Lignin; Cellulose: 纤维素 Cellulose; LC: 易溶碳组分 Labile carbon fraction; AHC: 酸溶碳组分 Acid-hydrolyzable carbon fraction; AUC: 酸不溶碳组分 Acid-unhydrolyzable carbon fraction; PC-1—4: 凋落叶性状第 1—4 主成分 The 1—4 principal components of the litter traits

著正向影响($P<0.01$),酸溶碳组分的分解受到了化学性状(Fe)、化学计量比(Lignin/N)的负向影响和物理性状(W_{max})的正向影响,但都不显著($P>0.05$),而酸不溶碳组分主要受化学性状(Fe)的显著负向影响($P<0.05$)。

表 4 混合凋落叶的分解损失率与性状加权平均值的相关关系

Table 4 Correlation coefficients between the decomposition losses of mixed leaf litter and the weighted mean values of litter traits

分解损失率 Decomposition loss	C	K	Cu	Mn	Fe	Ca	Th	W_{max}	C/N	N/P	Lignin/N	LC
总质量 Total mass	−0.171	0.119	−0.366 *	0.380 *	−0.667 **	0.382 *	−0.033	0.330	−0.366 *	0.509 **	−0.503 **	0.053
易溶碳组分 Labile carbon fraction	−0.496 **	0.497 **	−0.174	−0.125	−0.159	0.361 *	−0.367 *	−0.006	−0.205	0.572 **	0.035	0.399 *
酸溶碳组分 Acid-hydrolyzable carbon fraction	−0.001	−0.056	−0.155	0.321	−0.519 **	0.201	0.142	0.397 *	−0.372 *	0.203	−0.566 **	−0.001
酸不溶碳组分 Acid-unhydrolyzable carbon fraction	0.067	−0.165	−0.260	0.400 *	−0.480 **	0.084	0.057	0.231	−0.141	0.218	−0.320	−0.210

3 讨论

3.1 混合凋落叶的分解特征和混合效应

本研究对亚热带森林 7 个树种凋落叶进行了为期 1 年的混合分解试验,探究了混合凋落物总质量和不同碳组分分解对不同多样性的响应。研究发现,72%的混合组合总质量分解表现为协同效应(图 1),这与前人

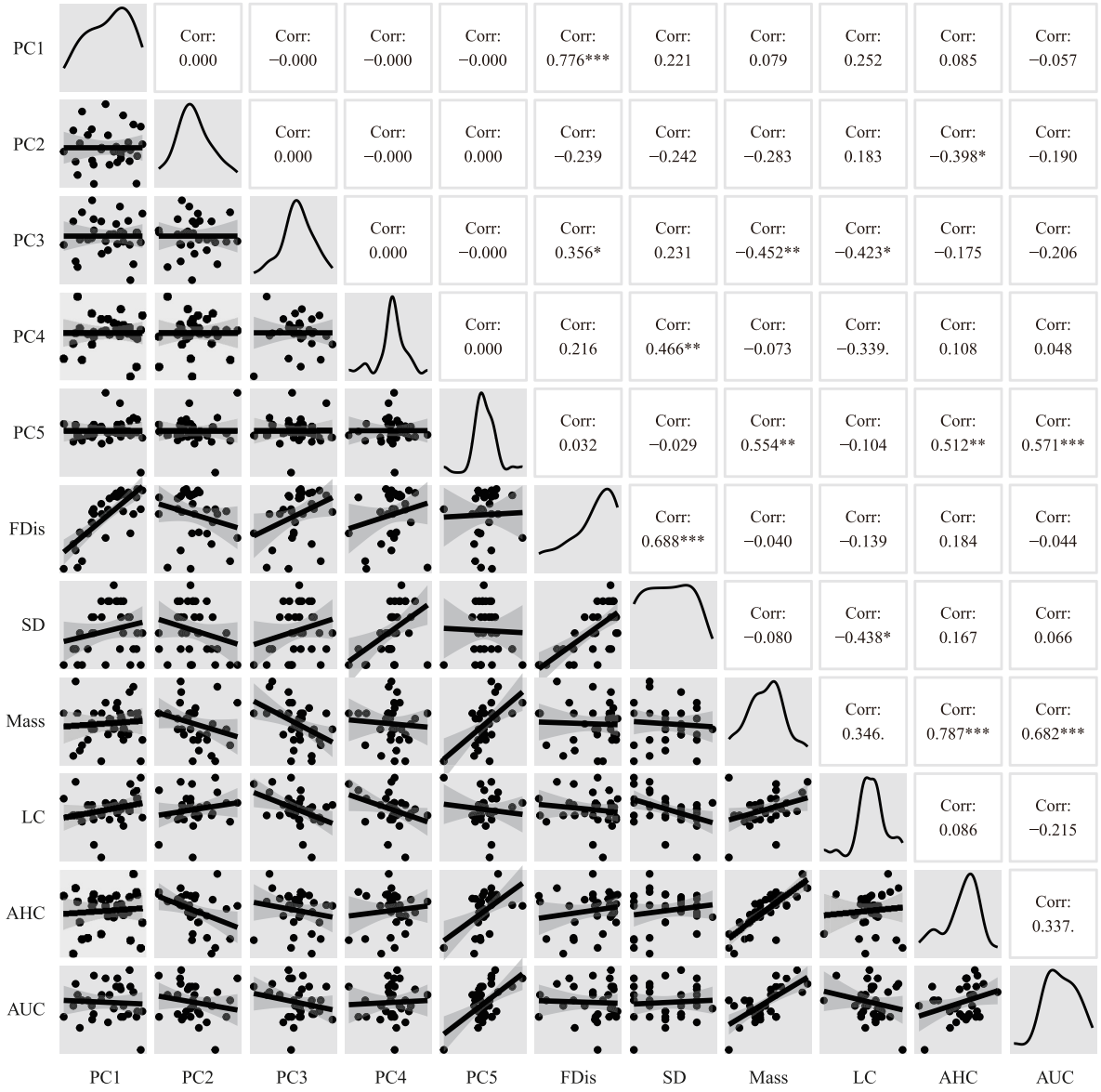

图 4　混合凋落叶分解损失率与功能特性、功能多样性和物种多样性的相关关系图

Fig.4　Correlation plots between the decomposition losses of mixed leaf litter with functional identity, functional diversity, and species diversity

FDis: 功能分散度 Functional dispersion; SD: 物种丰富度 Species richness; Mass: 总质量 Total mass; * $P<0.05$, ** $P<0.01$, *** $P<0.001$

的研究结果一致,凋落物混合分解的协同效应在全球森林中总体上占主导地位[9—10]。同时发现,凋落叶不同碳组分的分解速率有所不同,易溶碳组分分解最快,酸不溶碳组分分解最慢(表 2)。有研究表明,凋落物质量分解可分为 3 个碳库,即快速分解的不稳定碳库、中间碳库和难分解碳库[24,28]。可溶性化合物(如糖和氨基酸等)分解速度最快,其次是非木质纤维素和半纤维素,而木质纤维素和木质素分解最慢[29]。凋落叶中可溶性化合物在分解早期阶段会被分解者降解或被降雨浸出[30—31],而难降解碳组分将在多年内缓慢分解[11,32]。经典的凋落物多样性研究常侧重于凋落物整体质量的分解,而忽视了凋落物不同碳组分的分解[19],从而模糊了整体多样性效应。

本研究中,混合凋落叶的不同碳组分表现出不同的多样性效应,其中,易溶碳组分的分解表现为拮抗效应,酸不溶碳组分的分解表现为协同效应(图 1),这一结果回答了文中的第一个科学问题。前人研究也表明,

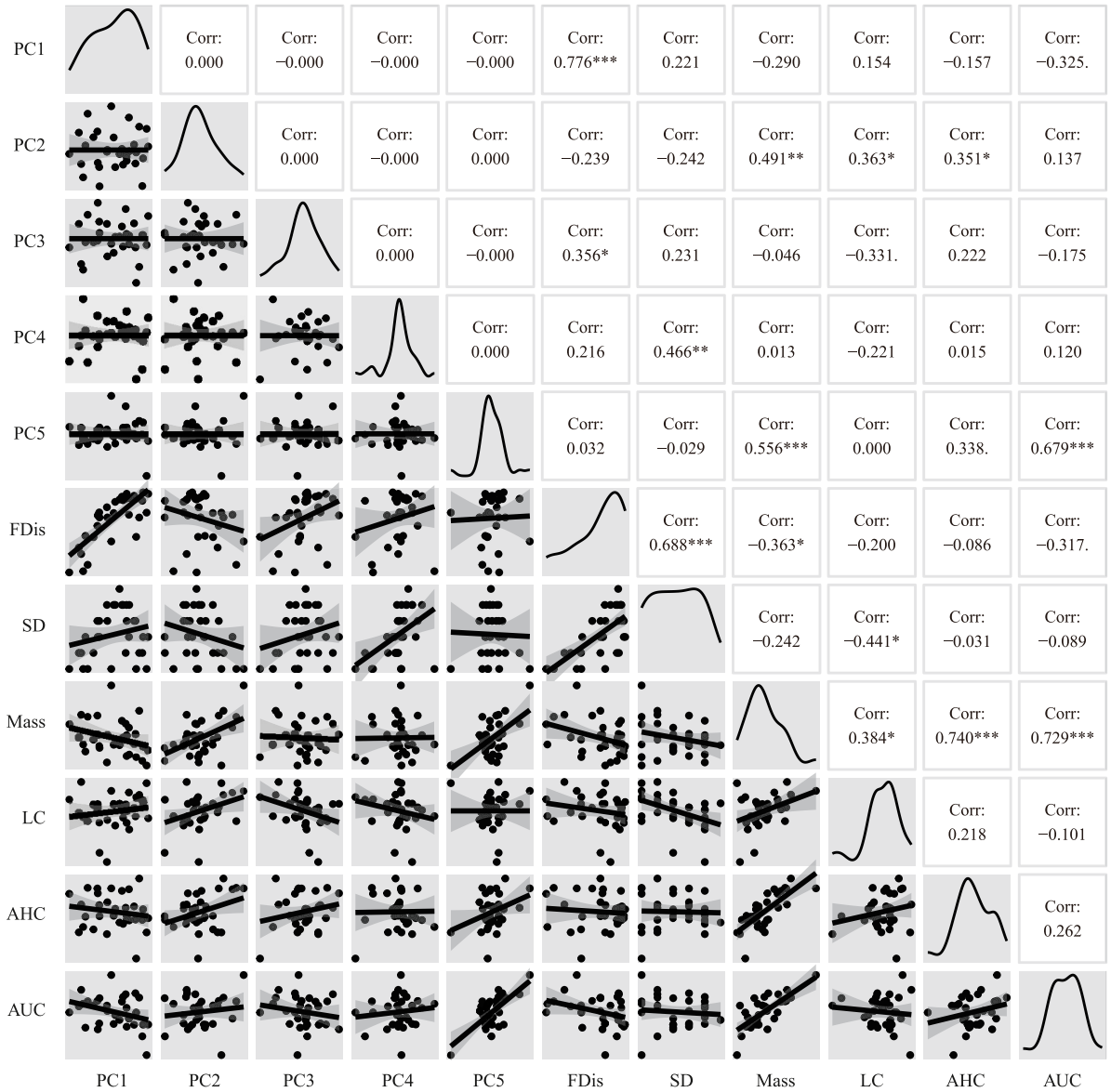

图 5 混合凋落叶分解混合效应与功能特性、功能多样性和物种多样性的相关关系图

Fig.5 Correlation plots between the mixing effects on the decomposition losses of mixed leaf litter with functional identity, functional diversity, and species diversity

混合凋落物不同碳组分的分解多样性效应与总质量的分解出现偏离[11, 19]。凋落物多样性减缓了易溶碳组分的分解,而对酸不溶碳组分没有影响[11]。另有研究发现,凋落物多样性加速了易溶碳组分的分解,同时减缓了酸不溶碳组分的分解[19]。有研究认为,酸不溶碳组分在早期阶段分解速度缓慢,其多样性效应表现出不敏感的加性效应甚至拮抗作用,这与本研究结果不同。本研究推测,酸不溶碳组分分解的协同效应可能是因为不同基质的凋落物混合后为分解者群落互补资源或者部分凋落物中次生代谢物等特殊化合物的存在,从而促进了整体的分解[19]。但可以明确的是,凋落物总质量和易溶碳组分、酸溶碳组分的分解具有相反的多样性效应,而与酸不溶碳组分的分解具有相同的多样性效应[11, 19],这可能是因为酸不溶碳组分(25.7%—40.1%)在凋落物质量中的比例大于其他碳组分,其分解混合效应会对凋落物整体分解多样性效应产生更强的影响。因此,区分不同碳组分观测其多样性效应对于深入理解混合凋落物整体分解的非加性效应具有重要意义。

3.2 混合凋落叶分解与多样性的关系

本研究发现,混合凋落叶总质量和碳组分的分解主要受功能特性的影响,而非功能多样性和物种多样性

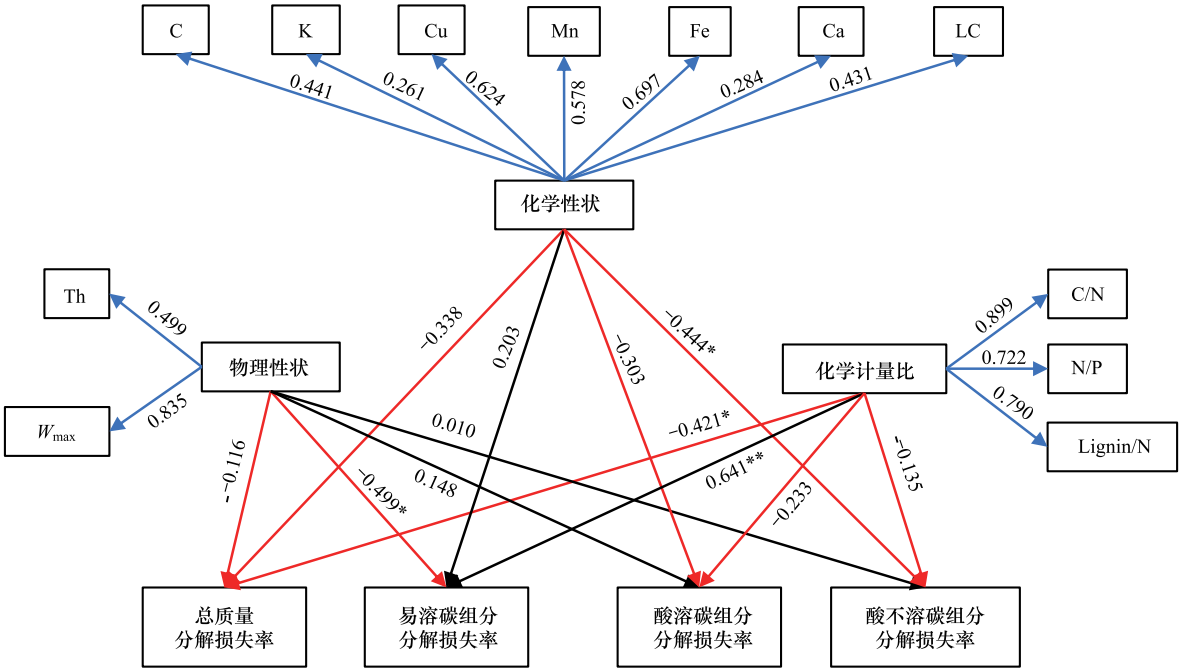

图 6　偏最小二乘结构方程模型结果

Fig.6　Results of partial least squares structural equation modeling

黑色箭头表示正相关,红色箭头表示负相关,箭头上数字表示标准化路径系数, * P<0.05, ** P<0.01, *** P<0.001. 各潜变量发出的蓝色箭头表示该潜变量的观测变量,箭头上的数值表示该变量对潜变量的载荷系数

的影响(图 4、5),这回答了文中的第二个科学问题。本研究与前人的研究结果一致[6],即物种多样性对混合凋落叶分解的影响不显著[13],这可能是因为混合凋落叶的功能性状而非分类学特征在调控着分解过程[14]。有研究表明,凋落叶分解混合效应与功能分散度之间具有显著的相关关系[16—17],而另有研究表明不显著[6,18]。这说明混合凋落叶分解和功能分散度的相关关系不具有普遍性,另外,不同研究中选用的不同凋落叶性状也会对两者的相关性造成影响。本研究选用了化学性状、物理性状和化学计量比等 26 个性状,不同性状对凋落叶分解的相反作用可能会抵消整体功能分散度的显著影响。本研究中,混合凋落叶总质量和碳组分的分解与凋落叶性状的多个主成分具有显著相关性,这说明凋落叶分解及其混合效应都主要由凋落叶的功能特性所驱动。这是因为凋落叶的分解速率基本上是由其自身的性状决定的,例如养分物质(N、P)浓度和木质素含量等。功能特性和功能多样性是代表群落功能性状的两个互补组成部分[15]。有研究也表明,功能特性在解释其他生态系统过程(如初级生产力)时比功能多样性更重要[33]。这些研究表明,功能多样性在调控凋落叶混合分解方面的影响远小于凋落叶的功能特性。

3.3　混合凋落叶的功能特性对分解的影响

凋落叶的分解与多种因素有关,主要受气候因素、分解者和凋落叶自身特征的影响[34—35]。其中,凋落叶的物理性状、化学性状及其化学计量比等初始功能特性都会对分解者的丰度和活性产生强烈影响,导致不同的分解速率[36]。本研究中,混合凋落叶的分解与多个初始性状存在显著相关性(表 4)。其中,总质量的分解主要受化学计量比(C/N 和 Lignin/N)的显著负向影响(图 6)。较高的初始 N、Ca 和 Mn 会促进凋落叶的分解,而初始 C、Fe 和 Cu 会抑制凋落叶的分解。这一发现与目前的研究共识一致,N 含量高而 C 或木质素含量低的凋落叶(低 C/N 或 Lignin/N)分解得更快,特别是在分解的早期[30,35,37]。酸溶碳组分和酸不溶碳组分的分解主要受化学性状(Fe)的显著负向影响(图 6)。有研究发现,木质素和 Fe 的相互作用会降低木质素的分解[38],氧化铁可以通过吸附和共沉淀优先与芳香族木质素成分结合,以保护木质素免受微生物攻击[39—40]。易溶碳组分的分解主要受到物理性状(Th)的显著负向影响,而酸溶碳组分的分解受到了物理性状(W_{max})的

正向影响(图 6)。物理性状中高的饱和持水力(W_{max})会改善分解者的小气候,从而显著促进了凋落叶的分解,而叶片厚度(Th)会抑制凋落叶的分解[41—42]。

4 结论

通过对亚热带森林 7 个常见树种的凋落叶进行为期 1 年的混合分解试验,研究发现,混合凋落叶的总质量和不同碳组分分解混合效应表现为不同的非加性效应,且混合凋落叶总质量和不同碳组分的分解主要受功能特性的影响。因此,未来在亚热带地区开展混交造林树种选择时应重点考虑混交树种的功能特性,在探讨混交林凋落物分解的多样性效应机制时应考虑不同碳组分分解的影响。

参考文献(References):

[1] Hooper D U, Chapin F S III, Ewel J J, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton J H, Lodge D M, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad A J, Vandermeer J, Wardle D A. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. Ecological Monographs, 2005, 75(1): 3-35.

[2] Cardinale B J, Matulich K L, Hooper D U, Byrnes J E, Duffy E, Gamfeldt L, Balvanera P, O'Connor M I, Gonzalez A. The functional role of producer diversity in ecosystems. American Journal of Botany, 2011, 98(3): 572-592.

[3] Balvanera P, Pfisterer A B, Buchmann N, He J S, Nakashizuka T, Raffaelli D, Schmid B. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. Ecology Letters, 2006, 9(10): 1146-1156.

[4] 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.

[5] Frainer A, Moretti M S, Xu W J, Gessner M O. No evidence for leaf-trait dissimilarity effects on litter decomposition, fungal decomposers, and nutrient dynamics. Ecology, 2015, 96(2): 550-561.

[6] 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.

[7] Hättenschwiler S, Tiunov A V, Scheu S. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2005, 36 (2005): 191-218.

[8] Gartner T B, Cardon Z G. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. Oikos, 2004, 104(2): 230-246.

[9] Mori A S, Cornelissen J H C, Fujii S, Okada K I, Isbell F. A meta-analysis on decomposition quantifies afterlife effects of plant diversity as a global change driver. Nature Communications, 2020, 11: 4547.

[10] Kou L, Jiang L, Hättenschwiler S, Zhang M M, Niu S L, Fu X L, Dai X Q, Yan H, Li S G, Wang H M. Diversity-decomposition relationships in forests worldwide. eLife, 2020, 9: e55813.

[11] Grossman J J, Cavender-Bares J, Hobbie S E. Functional diversity of leaf litter mixtures slows decomposition of labile but not recalcitrant carbon over two years. Ecological Monographs, 2020, 90(3): e01407.

[12] 董世魁, 汤琳, 张相锋, 刘世梁, 刘全儒, 苏旭坤, 张勇, 武晓宇, 赵珍珍, 李钰, 沙威. 高寒草地植物物种多样性与功能多样性的关系. 生态学报, 2017, 37(5): 1472-1483.

[13] Tardif A, Shipley B. The relationship between functional dispersion of mixed-species leaf litter mixtures and species′ interactions during decomposition. Oikos, 2015, 124(8): 1050-1057.

[14] Scherer-Lorenzen M. Functional diversity affects decomposition processes in experimental grasslands. Functional Ecology, 2008, 22(3): 547-555.

[15] Finerty G E, de Bello F, Bílá K, Berg M P, Dias A T C, Pezzatti G B, Moretti M. Exotic or not, leaf trait dissimilarity modulates the effect of dominant species on mixed litter decomposition. Journal of Ecology, 2016, 104(5): 1400-1409.

[16] Lecerf A, Marie G, Kominoski J S, LeRoy C J, Bernadet C, Swan C M. Incubation time, functional litter diversity, and habitat characteristics predict litter-mixing effects on decomposition. Ecology, 2011, 92(1): 160-169.

[17] 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.

[18] Barantal S, Roy J, Fromin N, Schimann H, Hättenschwiler S. Long-term presence of tree species but not chemical diversity affect litter mixture effects on decomposition in a neotropical rainforest. Oecologia, 2011, 167(1): 241-252.

[19] Wang L F, Zhou Y, Chen Y M, Xu Z F, Zhang J, Liu Y, Joly F X. Litter diversity accelerates labile carbon but slows recalcitrant carbon

decomposition. Soil Biology and Biochemistry, 2022, 168: 108632.

[20] Zhou G, Wan J, Gu Z J, Ding W, Hu S, Du Q, Meng S W, Yang C X. Functional diversity accelerates the decomposition of litter recalcitrant carbon but reduces the decomposition of labile carbon in subtropical forests. Forests, 2023, 14(11): 2258.

[21] Moorhead D L, Sinsabaugh R L. A theoretical model of litter decay and microbial interaction. Ecological Monographs, 2006, 76(2): 151-174.

[22] 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.

[23] Shipley B, Tardif A. Causal hypotheses accounting for correlations between decomposition rates of different mass fractions of leaf litter. Ecology, 2021, 102(1): e03196.

[24] Berg B. Decomposition patterns for foliar litter-A theory for influencing factors. Soil Biology and Biochemistry, 2014, 78: 222-232.

[25] 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.

[26] Terashima N, Kitano K, Kojima M, Yoshida M, Yamamoto H, Westermark U. Nanostructural assembly of cellulose, hemicellulose, and lignin in the middle layer of secondary wall of *Ginkgo* tracheid. Journal of Wood Science, 2009, 55(6): 409-416.

[27] Preston C M, Nault J R, Trofymow J A, Smyth C, Group C W. Chemical changes during 6Years of decomposition of 11 litters in some Canadian forest sites. part 1. elemental composition, tannins, phenolics, and proximate fractions. Ecosystems, 2009, 12(7): 1053-1077.

[28] Adair E C, Parton W J, DEL GROSSO S J, Silver W L, Harmon M E, Hall S A, Burke I C, Hart S C. Simple three-pool model accurately describes patterns of long-term litter decomposition in diverse climates. Global Change Biology, 2008, 14(11): 2636-2660.

[29] Aber J D, Melillo J M, McClaugherty C A. Predicting long-term patterns of mass loss, nitrogen dynamics, and soil organic matter formation from initial fine litter chemistry in temperate forest ecosystems. Canadian Journal of Botany, 1990, 68(10): 2201-2208.

[30] Djukic I, Kepfer-Rojas S, Schmidt I K, Larsen K S, Beier C, Berg B, Verheyen K. Early stage litter decomposition across biomes. Science of the Total Environment, 2018, 628/629: 1369-1394.

[31] 郭鸿蓉, 吴福忠, 倪祥银, 熊德成, 魏文涛, 吴若冰, 朱玲, 胥超. 中亚热带次生林和人工林凋落枝水溶性碳氮磷动态特征. 生态学报, 2021, 41(13): 5175-5183.

[32] 方华, 莫江明. 氮沉降对森林凋落物分解的影响. 生态学报, 2006, 26(9): 3127-3136.

[33] Tobner C M, Paquette A, Gravel D, Reich P B, Williams L J, Messier C. Functional identity is the main driver of diversity effects in young tree communities. Ecology Letters, 2016, 19(6): 638-647.

[34] Zhao X X, Tian Q X, Michelsen A, Ren B S, Feng Z Y, Chen L, Jiang Q H, Zhao R D, Liu F. Global pattern in terrestrial leaf litter decomposition: The effects of climate, litter chemistry, life form, growth form and mycorrhizal association. Agricultural and Forest Meteorology, 2025, 362: 110368.

[35] 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.

[36] 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.

[37] Zhou Y, Wang L F, Chen Y M, Zhang J, Liu Y. Litter stoichiometric traits have stronger impact on humification than environment conditions in an alpine treeline ecotone. Plant and Soil, 2020, 453(1): 545-560.

[38] Hall S J, Silver W L, Timokhin V I, Hammel K E. Iron addition to soil specifically stabilized lignin. Soil Biology and Biochemistry, 2016, 98: 95-98.

[39] Liao C J, Huang W J, Wells J, Zhao R Y, Allen K, Hou E Q, Huang X, Qiu H, Tao F, Jiang L F, Aguilos M, Lin L, Huang X M, Luo Y Q. Microbe-iron interactions control lignin decomposition in soil. Soil Biology and Biochemistry, 2022, 173: 108803.

[40] Wang Y Y, Wang H, He J S, Feng X J. Iron-mediated soil carbon response to water-table decline in an alpine wetland. Nature Communications, 2017, 8: 15972.

[41] Vaieretti M V, Harguindeguy N P, Gurvich D E, Cingolani A M, Cabido M. Decomposition dynamics and physico-chemical leaf quality of abundant species in a montane woodland in central Argentina. Plant and Soil, 2005, 278(1): 223-234.

[42] 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.