

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

张晓曦^{1,①}, 胡嘉伟¹, 王丽洁¹, 米皓皓¹, 回虹燕¹, 李利平²

(1. 延安大学生命科学学院, 陕西 延安 716000; 2. 长沙理工大学城南学院, 湖南 长沙 410076)

摘要: 以林龄 10、20、33 和 43 a 刺槐 (*Robinia pseudoacacia* Linn.) 林地的凋落物为研究对象, 分别在无氮沉降和 $12 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 氮沉降处理下进行 150 d 的室内模拟分解试验, 测定不同林龄林地凋落物的分解和 C、N、P 释放对氮沉降的响应差异。结果表明: 随林龄增加, 刺槐林地凋落物的 C、N 和 P 含量总体呈增加趋势, 而木质素、多酚和缩合单宁含量以及化学丰富度和化学分异性总体呈降低趋势, C/N 比、C/P 比和木质素/N 比在林龄 43 a 林地凋落物中最低。表明随林龄增加, 林地凋落物的基质质量总体呈优化趋势, 而其化学丰富度和分异性则呈降低趋势。氮沉降显著 ($P < 0.05$) 或极显著 ($P < 0.01$) 抑制林龄 10~33 a 林龄林地凋落物的全程分解, 对林龄 43 a 林地凋落物的分解无显著影响; 并在分解试验中后期抑制林龄 33 和 43 a 林地凋落物的 C 释放、林龄 20 a 林地凋落物的 N 释放和林龄 43 a 林地凋落物的 P 释放。三因素重复测量方差分析结果表明: 分解时间和氮沉降水平以及两者的交互作用、氮沉降水平和林龄的交互作用均对凋落物的 C、N 和 P 释放具有显著或极显著影响, 三者的交互作用仅对凋落物的 N 和 P 释放具有极显著影响。总体而言, 在 $12 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 氮沉降处理下, 较低林龄刺槐林地凋落物分解受抑制程度更高, 而较高林龄林地凋落物的 C 和 P 释放对氮沉降影响的负反馈更明显。

关键词: 刺槐林地; 林龄; 凋落物; 氮沉降; 化学特性; 凋落物分解

中图分类号: Q949.751.9; S718.5 **文献标志码:** A **文章编号:** 1674-7895(2021)06-0010-09

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2021.06.02

Response differences in decomposition and nutrient release of litter from *Robinia pseudoacacia* plantations with different stand ages to nitrogen deposition ZHANG Xiaoxi^{1,①}, HU Jiawei¹, WANG Lijie¹, MI Haohao¹, HUI Hongyan¹, LI Liping² (1. College of Life Sciences, Yan'an University, Yan'an 716000, China; 2. Chengnan College, Changsha University of Science and Technology, Changsha 410076, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2021, 30(6): 10-18

Abstract: Taking litter from *Robinia pseudoacacia* Linn. plantations with the stand ages of 10, 20, 33 and 43 a as research objects, an indoor simulated decomposition experiment was conducted under treatments without nitrogen deposition or with $12 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ nitrogen deposition for 150 d, and the response differences in decomposition and C, N and P release of litter from plantations with different stand ages to nitrogen deposition were assayed. The results show that with the increase of stand age, C, N and P contents of litter from *R. pseudoacacia* plantation show a tendency to increase in general, while contents of lignin, polyphenol and condensed tannin, and chemical richness and chemical dispersion show a tendency to decrease in general, and C/N ratio, C/P ratio and lignin/N ratio of litter from plantation with stand age of 43 a are the lowest. It is indicated that with the increase of stand age, the substrate quality of litter from plantation shows an optimization trend in general, while its chemical

收稿日期: 2021-06-04

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31800370); 延安大学科研计划资助项目(YDY2020-34); 国家大学生创新创业训练计划项目(S202010719013); 延安大学大学生创新创业训练计划项目(D2020096)

作者简介: 张晓曦(1990—), 男, 蒙古族, 内蒙古锡林郭勒人, 博士, 副教授, 主要从事森林养分循环及石油污染土壤修复等方面的研究。

①通信作者 E-mail: zhangxiaoxi712100@gmail.com

引用格式: 张晓曦, 胡嘉伟, 王丽洁, 等. 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[J]. 植物资源与环境学报, 2021, 30(6): 10-18.

richness and dispersion show a trend of decrease. Nitrogen deposition significantly ($P<0.05$) or extremely significantly ($P<0.01$) inhibits the entire decomposition process of litter from plantations with stand age of 10~33 a, but has no significant effect on the decomposition of litter from plantation with stand age of 43 a; it also inhibits C release of litter from plantations with stand age of 33 and 43 a in the middle and later stages, N release of litter from plantation with stand age of 20 a and P release of litter from plantation with stand age of 43 a. The result of three-way repeat-measured ANOVA shows that decomposition time, nitrogen deposition level and their interaction, interaction of nitrogen deposition level and stand age have significant or extremely significant effects on C, N and P release of litter, and the interaction of the three only has a extremely significant effect on N and P release of litter. Overall, under treatment with $12 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ nitrogen deposition, the inhibitory degree on decomposition of litter from *R. pseudoacacia* plantations with relatively low stand ages are higher, while the negative feedback of C and P release of litter from plantations with relatively high stand ages to nitrogen deposition influence is more evident.

Key words: *Robinia pseudoacacia* Linn. plantation; stand age; litter; nitrogen deposition; chemical characteristics; litter decomposition

凋落物作为联系植被和土壤间物质循环的关键纽带,其能否顺利分解直接影响生态系统的物质循环功能和可持续性^[1-2]。近年来,随着人类活动对自然环境的干扰程度急剧增加,各类生态系统中的凋落物分解过程受到广泛关注^[3-5]。其中,大气氮沉降可能会通过控制凋落物分解速率的多个因子(如凋落物自身的化学特性、分解者群落特性和酶活性以及土壤养分环境)影响凋落物的分解^[1,6-8]。

对现有研究的综述性回顾和荟萃分析结果表明:氮沉降对凋落物分解可能会产生抑制、无影响或促进等多种结果^[9-11]。除氮沉降水平、氮素形态和土壤环境的差异外,不同研究中凋落物自身化学特性的差异也是导致前述结果的重要因子之一。例如:C/N比以及木质素和酚类含量较高的凋落物能够与环境中氮素结合形成难降解的复合物,在同等氮沉降处理下其分解更易受到抑制^[8,12];而较之单种凋落物,多种凋落物的混合分解可能会放大氮沉降的抑制效应^[13]。然而,现有研究主要是通过简单分析氮沉降对数种凋落物分解过程的影响,从而探讨凋落物化学特性改变对氮沉降生态效应的调控作用,其采用的凋落物往往来源于同一演替阶段的植被或同一群落。而在自然界中,植被变化引起的凋落物特性改变必然与长期氮沉降过程同步发生。因此,长期尺度上植被凋落物化学特性改变是如何影响其分解对氮沉降的响应尚需进一步研究。

刺槐(*Robinia pseudoacacia* Linn.)是黄土高原人工造林时广泛采用的树种,在固持水土和改善当地受损生态环境中发挥了十分重要的作用。在林龄增加

过程中,林地土壤养分供应能力、刺槐自身养分吸收特性的改变以及林下植被的演替可能导致不同林龄刺槐林地凋落物的化学特性显著改变^[14]。同时,化石燃料和化学肥料消费的快速增加使黄土高原地区的氮沉降量显著提升^[15-16]。在此背景下,研究不同林龄刺槐林地凋落物的分解和养分释放对氮沉降响应的差异,有助于明确该生态林的物质循环功能及其稳定性和可持续性对长期环境变化的响应趋势。鉴于此,本研究以林龄 10~43 a 林地的刺槐及其林下主要草本植物的混合凋落物为研究对象,使用微生物接种法在室内模拟氮沉降条件下进行分解试验。在剥离分解环境和分解者差异以及随机干扰的条件下,研究刺槐林林龄增加过程中凋落物的化学特性变化以及该变化是否影响凋落物分解和养分释放过程对氮沉降的响应。以期进一步理解氮沉降对森林生态系统养分循环的长期影响,并为营林管理措施的制定提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料

供试凋落物采自延安市安塞区纸坊沟流域(东经 $109^{\circ}19'23''$ 、北纬 $36^{\circ}51'30''$, 海拔 1 030~1 407 m)。采样地为典型黄土高原丘陵区,属暖温带半干旱气候,年均降水量 549.1 mm,且降水多集中于 6 月至 9 月,年均气温 8.8 ℃。土壤类型以黄绵土为主,分布有大面积的刺槐和沙棘(*Hippophae rhamnoides* Linn.)等人工林以及白刺花(*Sophora davidii*

(Franch.) Skeels]、白莲蒿(*Artemisia stachmanniana* Bess.)、黄花蒿(*Artemisia annua* Linn.)和狗尾草[*Setaria viridis* (Linn.) Beauv.]等灌木和草本植物。

于2020年秋末,在研究区选择立地条件相似、林龄为10、20、33和43 a的刺槐人工林。每种林下随机设置5个面积4 m×4 m的凋落物收集网,打击树枝收集衰老即将凋落的刺槐叶片,分别混合均匀,去除树枝等杂物后在65 °C下烘干至恒质量。同时,收集

各林地主要林下草本植物枯死的地上部分,分别去除杂物后同样烘干至恒质量。随后,依据现场调查的各林龄林地地表刺槐和主要林下植物凋落物质量比的近似值,将各林龄林地的刺槐和草本植物凋落物制成混合物,置入瓶盖嵌有透气膜的塑料组培瓶(底部直径10 cm)中,各瓶混合物均单独制备,每瓶5.00 g,4种混合凋落物分别制备30瓶,共计120瓶。供试刺槐林基本信息及混合凋落物组成见表1。

表1 供试刺槐林基本信息及混合凋落物组成

Table 1 Basic information of test *Robinia pseudoacacia* Linn. plantation and the composition of mixed litter

| 林龄/a Stand age | 坡位 Slope position | 坡度/(°) Slope | 坡向 Aspect | 海拔/m Altitude | 刺槐密度/hm ⁻² Density of <i>R. pseudoacacia</i> | 混合凋落物组成 ¹⁾ Composition of mixed litters ¹⁾ |
|-------------------|----------------------|-----------------|--------------|------------------|--|---|
| 10 | 上坡 Upslope | 23 | 东北 Northeast | 1 236 | 1 200 | 80% RP+10% BP+10% SV |
| 20 | 上坡 Upslope | 28 | 西北 Northwest | 1 331 | 1 100 | 80% RP+10% AS+10% SV |
| 33 | 上坡 Upslope | 23 | 北 North | 1 117 | 1 000 | 80% RP+5% AL+5% CI+5% SV+5% AS |
| 43 | 上坡 Upslope | 26 | 西北 Northwest | 1 157 | 1 000 | 80% RP+10% AS+5% CI+5% SC |

¹⁾ RP: 刺槐 *Robinia pseudoacacia* Linn.; BP: 小花鬼针草 *Bidens parviflora* Willd.; SV: 狗尾草 *Setaria viridis* (Linn.) Beauv.; AS: 白莲蒿 *Artemisia stachmanniana* Bess.; AL: 白苞蒿 *Artemisia lactiflora* Wall. ex DC.; CI: 野菊 *Chrysanthemum indicum* Linn.; SC: 针茅 *Stipa capillata* Linn. 百分数为质量分数 The percentage is the mass fraction.

依据文献[17]中的方法,采用土壤微生物接种方式模拟分解环境,以避免在后续测定中受到附着土壤颗粒或有机质组分的干扰,并排除因微生物长期适应林地凋落物而产生的“主场效应”的干扰。接种用微生物来自安塞区无林荒地。具体方法为:在研究区选择远离采样林地的无林荒地,随机设置10个采样点,收集每个采样点的表层(0~10 cm)土壤,混合均匀,取10 g鲜样与1 kg灭菌蒸馏水混合制成悬浊液,震荡15 min后静置,将上清液作为微生物接种液。在制备的凋落物中,用灭菌喷壶统一喷入5.00 g接种液,在此过程中使用灭菌工具翻动凋落物,使其与接种液充分接触。处理完成后封盖,使用电子天平(精度0.01 g)称量每瓶质量,静置1周后凋落物达到相对湿润而瓶底无明显积水状态,再次称量每瓶质量,确定所有组培瓶内的凋落物失水率一致后,开展模拟氮沉降处理和分解试验。

1.2 方法

1.2.1 模拟氮沉降与凋落物分解试验 考虑到近年来氮沉降量的增速开始减缓、甚至基本停滞^[18],本文仅研究在持续较高水平氮沉降下,林龄增加导致的凋落物化学特性改变如何影响其分解对氮沉降的响应。因此,氮沉降水平选取当地氮沉降研究中通常采用的最大值($12 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)^[16]。依据文献[19]对当地

沉降的氮素形态及各形态氮质量比的研究结果,以硝酸铵(NH_4NO_3)作为无机氮(硝态氮和铵态氮)来源、以尿素[$\text{CO}(\text{NH}_2)_2$]和甘氨酸($\text{NH}_2\text{CH}_2\text{COOH}$)作为有机氮来源,形成混合氮化合物。折算后,三者提供的纯氮质量分数分别为70%、15%和15%。

将接种微生物后的每种凋落物随机分为2组,每组15瓶。随后,将各组中每5瓶使用胶带连接,形成3份,用于模拟3个独立的分解过程(即3个重复)。处理完成后,一组凋落物接受模拟氮沉降处理,具体方式为:在试验开始(0 d)及分解30、60、90和120 d时,向每个组培瓶中均匀喷入5 mL灭菌氮素溶液(每升含3.2 g硝酸铵、0.51 g尿素和1.28 g甘氨酸,纯氮的质量浓度为 $1.60 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$,溶液质量基本与7~10 d的蒸发量持平)。其余试验时段内,每隔7~10 d称量1次组培瓶质量,并根据质量损失喷入等质量灭菌蒸馏水。依据氮素浓度、氮素处理频率以及组培瓶底面积计算,处理后氮沉降水平为 $12 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。采用上述方法,将凋落物在室温(20 °C~25 °C)、恒湿、避光条件下分解150 d后终止试验。另一组凋落物用于模拟无氮沉降条件下的分解试验,将前述处理中所有的氮素溶液替换为等质量灭菌蒸馏水,其余处理均与前述保持一致。

1.2.2 指标测定 试验过程中,分别在分解30、60、

90、120 和 150 d 回收凋落物。每次回收时, 在每组 3 份凋落物中各随机选择 1 瓶取出凋落物。取出瓶内所有的凋落物分解残留物, 去除表面杂物(如明显的菌丝体等), 在 65 ℃下烘干至恒质量, 记录残留物质量后干燥避光封存。所有回收完成后, 将分解残留物分别粉碎后过 1 mm 筛, 使用重铬酸钾外加热法^{[20]34~35}测定 C 含量, 使用靛酚蓝比色法^{[20]264~267}测定 N 含量, 采用钒钼黄比色法测定^{[20]270}P 含量, 使用 FOSS Fibertec 纤维分析仪(丹麦 FOSS 公司)测定木质素含量, 使用福林酚比色法^[21]测定多酚含量, 使用香草醛-盐酸比色法^[22]测定缩合单宁含量。

1.3 数据处理

基于测得的不同林龄林地中主要植物凋落物的基质质量指标(含 C、N、P 和难分解物质含量, 以及据此计算的化学计量比)和每种凋落物在林地凋落物中的质量分数, 使用 FDiversity 软件计算各林龄林地凋落物基质质量指标的群落权重均值和功能多样性指标(包括功能丰富度指数和功能分散性指数), 以表征林地凋落物的总体基质质量和化学多样性。

计算每次回收时 4 种凋落物的质量残留率(R), 使用 Olson 模型拟合凋落物的分解过程, 计算公式为 $R=m_t/m_0=e^{-kt}$, 式中, m_t 为 t 时刻的凋落物残留质量, m_0 为凋落物的初始质量, e 为自然对数的底, k 为凋落物的年分解速率, t 为分解时间; 并且据此计算 k 、分解前 50% 所需时间($t_{0.5}$)、分解 95% 所需时间($t_{0.95}$, 视为完全分解所需时间)以及分解后 50% 所需时间

($tL_{0.5}$), $t_{0.5}$ 和 $tL_{0.5}$ 的计算公式分别为 $t_{0.5}=-\ln 0.5/k$ 和 $tL_{0.5}=-\ln 0.05/k+\ln 0.5/k$ ^[23]。

使用 IBM SPSS 23.0 软件对凋落物分解和养分释放过程做三因素(分解时间、氮沉降水平和林龄)重复测量方差分析, 同时对同一时间的上述指标做单因素(林龄)方差分析, 多重比较采用 LSD(最小显著差)法。对同种凋落物在无氮沉降和 12 g·m⁻²·a⁻¹ 氮沉降条件下的分解参数做独立样本 t 检验。对凋落物在不同处理条件下的分解参数做双因素(氮沉降水平和林龄)方差分析。使用 SigmaPlot 14.5 软件绘图。

2 结果和分析

2.1 林龄增加过程中凋落物化学特性的变化

不同林龄刺槐林地凋落物的基质质量和化学多样性的变化见表 2。结果显示: 总体上看, 刺槐林地凋落物的 C、N 和 P 含量随林龄增加呈升高趋势, 而木质素、多酚和缩合单宁含量则呈降低趋势。林龄 33 和 43 a 林地凋落物的 C 含量、林龄 20 和 43 a 林地凋落物的 N 含量以及林龄 20~43 a 林地凋落物的 P 含量均显著($P<0.05$)高于林龄 10 a 林地凋落物, 而林龄 43 a 林地凋落物的木质素含量、林龄 20~43 a 林地凋落物的多酚含量以及林龄 33 和 43 a 林地凋落物的缩合单宁含量均显著低于林龄 10 a 林地凋落物; 化学计量比指标中, 林地凋落物的 C/N 比、C/P

表 2 不同林龄刺槐林地凋落物的基质质量和化学多样性的变化($\bar{X}\pm SE$)¹⁾

Table 2 Changes in substrate quality and chemical diversity of litter from *Robinia pseudoacacia* Linn. plantations with different stand ages ($\bar{X}\pm SE$)¹⁾

| 林龄/a Stand age | 各成分含量/(mg·g ⁻¹) Content in each component | | | | | |
|-------------------|---|--------------------|---------------------------|--------------------------------------|--|--------------------------|
| | C | N | P | 木质素 Lignin | 多酚 Polyphenol | 缩合单宁 Condensed tannin |
| 10 | 362.22±8.60b | 18.59±1.14c | 3.38±0.01d | 0.17±0.00a | 6.69±0.08a | 11.87±1.16a |
| 20 | 382.83±15.13ab | 23.53±0.15b | 3.76±0.05b | 0.15±0.00a | 4.53±0.07b | 9.66±0.69ab |
| 33 | 396.82±5.16a | 20.94±0.40bc | 3.50±0.01c | 0.18±0.01a | 5.14±0.15b | 8.38±0.17b |
| 43 | 400.02±4.63a | 31.17±1.90a | 4.26±0.00a | 0.09±0.02b | 4.96±0.09b | 5.52±0.39c |
| 林龄/a Stand age | C/N 比 C/N ratio | C/P 比 C/P ratio | 木质素/N 比 Lignin/N ratio | 功能丰富度指数 Functional richness index | 功能分散性指数 Functional dispersion index | |
| 10 | 107.07±2.75ab | 19.67±1.57a | 9.05±0.71a | 3.64±0.64a | 2.31±0.46a | |
| 20 | 101.69±3.28b | 16.27±0.63b | 6.52±0.11b | 3.91±1.55a | 2.13±0.69a | |
| 33 | 113.26±1.22a | 18.96±0.45ab | 8.93±0.67a | 0.28±0.10b | 0.42±0.10b | |
| 43 | 93.98±1.08c | 12.92±0.70c | 2.98±0.73c | 0.25±0.09b | 0.39±0.06b | |

¹⁾ 同列不同小写字母表示不同林龄林地凋落物间差异显著($P<0.05$)。Different lowercase letters in the same column indicate the significant ($P<0.05$) difference among litters from plantations with different stand ages.

比和木质素/N比随林龄增加均呈“降低—升高—降低”趋势,但林龄43 a 林地凋落物的上述指标均显著低于林龄10~33 a 林地凋落物。就化学多样性而言,林龄33 和 43 a 林地凋落物的功能丰富度指数和功能分散性指数显著低于林龄10 和 20 a 林地凋落物。表明随林龄增加,林地凋落物的基质质量总体呈优化趋势,而其化学丰富度和分异性则呈降低趋势。

2.2 不同林龄林地凋落物分解对氮沉降的响应差异

不同林龄刺槐林地凋落物分解参数的方差分析见表3。结果显示:不同林龄林地凋落物分解对氮沉降的响应存在明显差异。其中, $12 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 氮沉

降处理下,林龄10~33 a 林地凋落物的k值显著($P<0.05$)或极显著($P<0.01$)减小、而分解前50%所需时间和分解后50%所需时间显著或极显著延长,反映出凋落物总体和前、后半程分解在氮沉降处理下均受到显著抑制,而林龄43 a 林地凋落物的分解未受氮沉降的影响。

双因素方差分析结果(表4)表明:氮沉降水平和林龄均对凋落物的年分解速率以及分解前50%所需时间和分解后50%所需时间具有显著影响,并且对后者的影响达到极显著水平,但两者间不存在显著的交互作用。

表3 不同林龄刺槐林地凋落物分解参数的方差分析($\bar{X} \pm SE$)¹⁾

Table 3 Analysis of variance on decomposition parameters of litter from *Robinia pseudoacacia* Linn. plantations with different stand ages ($\bar{X} \pm SE$)¹⁾

| 林龄/a Stand age | 无氮沉降处理 Treatment without nitrogen deposition | | | $12 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 氮沉降处理 Treatment with $12 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ nitrogen deposition | | |
|-------------------|---|------------------|------------------|---|--------------------|--------------------|
| | $k/(g \cdot g^{-1} \cdot a^{-1})$ | $t_{0.5}/a$ | $tl_{0.5}/a$ | $k/(g \cdot g^{-1} \cdot a^{-1})$ | $t_{0.5}/a$ | $tl_{0.5}/a$ |
| 10 | $1.73 \pm 0.04a$ | $0.40 \pm 0.01b$ | $1.33 \pm 0.03b$ | $1.55 \pm 0.08a*$ | $0.45 \pm 0.02b*$ | $1.49 \pm 0.08b**$ |
| 20 | $1.46 \pm 0.02b$ | $0.48 \pm 0.00a$ | $1.58 \pm 0.02a$ | $1.37 \pm 0.01b**$ | $0.51 \pm 0.00a**$ | $1.59 \pm 0.01a**$ |
| 33 | $1.75 \pm 0.05a$ | $0.40 \pm 0.01b$ | $1.31 \pm 0.04b$ | $1.59 \pm 0.07a*$ | $0.44 \pm 0.02b*$ | $1.45 \pm 0.06b*$ |
| 43 | $1.55 \pm 0.07b$ | $0.45 \pm 0.02a$ | $1.49 \pm 0.07a$ | $1.58 \pm 0.05a$ | $0.44 \pm 0.02b$ | $1.46 \pm 0.05b$ |

¹⁾ k : 年分解速率 Annual decomposition rate; $t_{0.5}$: 分解前50%所需时间 Time consuming for the first half of decomposition; $tl_{0.5}$: 分解后50%所需时间 Time consuming for the second half of decomposition. 同列中不同小写字母表示不同林龄林地凋落物间差异显著($P<0.05$) Different lowercase letters in the same column indicate the significant ($P<0.05$) difference among litters from plantations with different stand ages. * 和 ** 分别表示同一林龄林地凋落物同一指标在不同处理间差异显著($P<0.05$) 和极显著($P<0.01$) * and ** indicate significant ($P<0.05$) and extremely significant ($P<0.01$) differences in the same index of litter from plantation with the same stand age among different treatments, respectively.

表4 不同林龄刺槐林地凋落物分解参数的双因素方差分析

Table 4 Two-way ANOVA on decomposition parameters of litter from *Robinia pseudoacacia* Linn. plantations with different stand ages

| 变异来源 Source of variation | 年分解速率 Annual decomposition rate | | 分解前50%所需时间 Time consuming for the first half of decomposition | | 分解后50%所需时间 Time consuming for the second half of decomposition | |
|------------------------------|------------------------------------|-------------|--|-------------|---|-------------|
| | F 值 F value | P 值 P value | F 值 F value | P 值 P value | F 值 F value | P 值 P value |
| 氮沉降水平 N deposition level (N) | 6.704 | 0.020 | 6.364 | 0.023 | 7.478 | 0.015 |
| 林龄 Stand age (A) | 9.312 | 0.001 | 10.249 | 0.001 | 10.583 | <0.001 |
| N×A | 1.588 | 0.231 | 1.472 | 0.260 | 1.641 | 0.220 |

2.3 不同林龄林地凋落物养分释放对氮沉降的响应差异

氮沉降对不同林龄刺槐林地凋落物C、N和P释放的影响见图1,进一步的三因素重复方差分析结果见表5。由图1可见:与分解相似,不同林龄林地凋落物的养分释放对氮沉降的响应同样存在明显差异,且主要体现在分解试验后期。其中,林龄10 和 20 a 林地凋落物的C释放未受氮沉降影响,而林龄33 和 43 a 林地凋落物的C释放则在分解150 d 受到显著

($P<0.05$) 或极显著($P<0.01$) 抑制;林龄10 a 林地凋落物的N释放未在分解90 和 120 d 受到显著抑制,林龄20 a 林地凋落物的N释放则在分解60 d 受到显著促进,在分解120 和 150 d 转变为受到极显著抑制,而林龄33 和 43 a 林地凋落物的N释放则未受氮沉降影响;林龄10 和 43 a 林地凋落物的P释放分别在分解90 以及 120 和 150 d 受到显著或极显著抑制,而林龄20 和 33 a 林地凋落物的P释放则均在分解120 d 受到极显著促进。

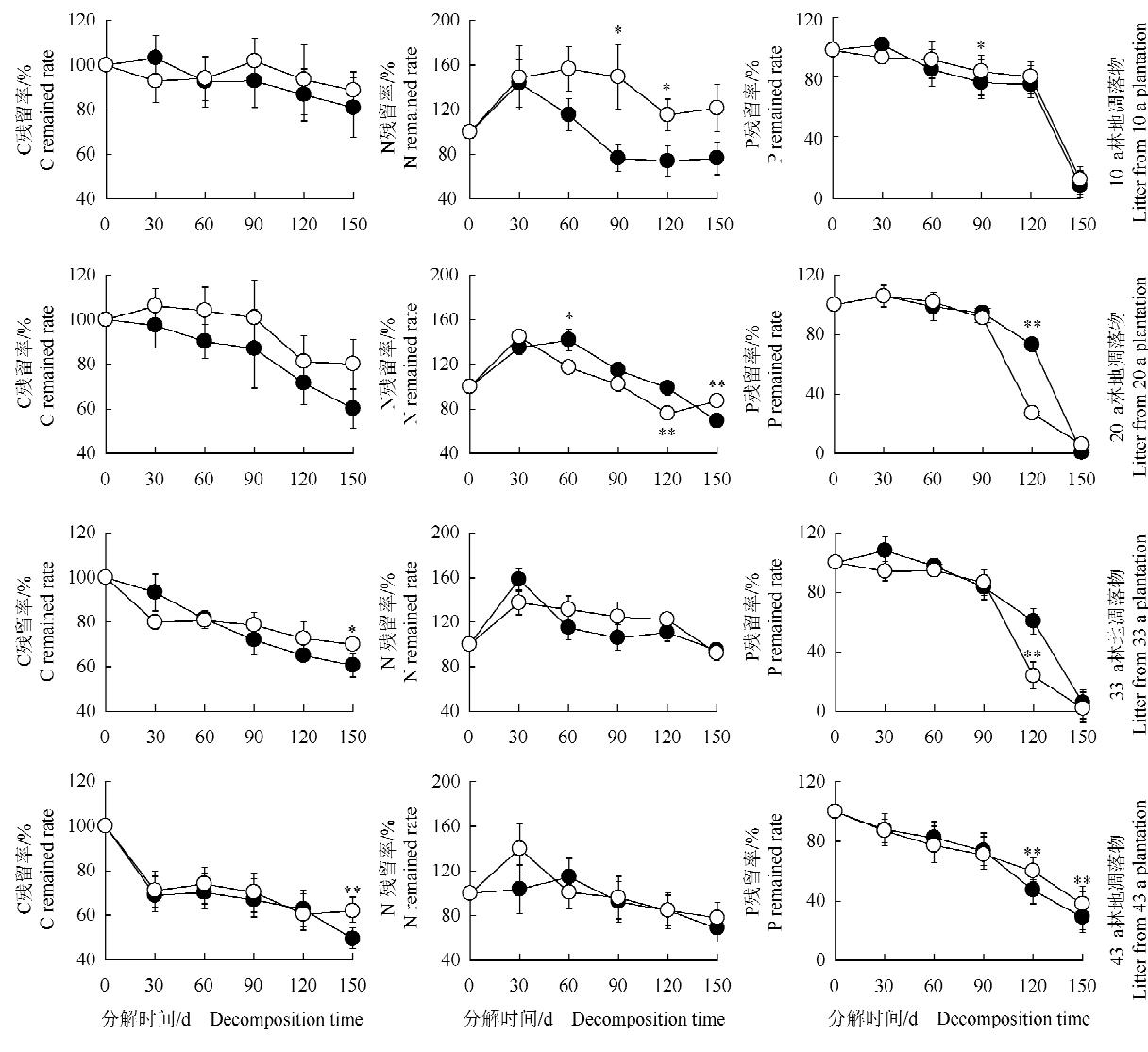


图 1 氮沉降对不同林龄刺槐林地凋落物 C、N 和 P 释放的影响

Fig. 1 Effects of N deposition on the C, N and P release of litter from *Robinia pseudoacacia* Linn. plantations with different stand ages

表 5 不同林龄刺槐林地凋落物 C、N 和 P 残留率的三因素重复测量方差分析

Table 5 Three-way repeat-measured ANOVA on C, N and P release rates of litter from *Robinia pseudoacacia* Linn. plantations with different stand ages

| 变异来源 Source of variation | C 残留率 C remained rate | | N 残留率 N remained rate | | P 残留率 P remained rate | |
|------------------------------|--------------------------|-------------|--------------------------|-------------|--------------------------|-------------|
| | F 值 F value | P 值 P value | F 值 F value | P 值 P value | F 值 F value | P 值 P value |
| 分解时间 Decomposition time (T) | 78.424 | 0.005 | 93.449 | 0.001 | 1 189.54 | <0.001 |
| 氮沉降水平 N deposition level (N) | 61.745 | 0.016 | 70.751 | 0.014 | 47.314 | 0.020 |
| 林龄 Stand age (A) | 10.933 | 0.057 | 2.756 | 0.178 | 6.569 | 0.082 |
| T×N | 14.204 | 0.029 | 8.384 | 0.045 | 61.101 | 0.002 |
| T×A | 2.271 | 0.231 | 2.814 | 0.200 | 17.653 | 0.018 |
| N×A | 30.017 | 0.004 | 51.040 | 0.011 | 77.206 | 0.001 |
| T×N×A | 2.799 | 0.179 | 26.582 | 0.005 | 23.131 | 0.007 |

由表5可见:分解时间和氮沉降水平以及两者的交互作用、氮沉降水平和林龄的交互作用均对凋落物的C、N和P释放具有显著或极显著影响,三者的交互作用仅对凋落物的N和P释放具有极显著影响,而林龄对凋落物的C、N和P释放未表现出显著影响。

3 讨 论

本研究结果表明:随林龄增加,刺槐林地凋落物的化学特性总体呈现有利于分解的变化趋势,这与马文济等^[24]和何斌等^[25]的研究结果类似,而与Pradist等^[26]和Cortez等^[27]的研究结果相反。原因可能是本研究中刺槐的快速生长使其对N和P(合成蛋白质、核酸和磷脂的关键元素)的需求持续增加,导致叶片N和P含量提高,而C/N比和C/P比有所降低(在林龄43 a刺槐凋落叶中的N和P含量较林龄10 a刺槐凋落叶分别提高66.67%和29.97%,而C/N比和C/P比分别降低31.32%和11.37%,另文发表)。同时,由于成熟林生长旺盛,且随其生长对病虫害的物理抵抗能力提高,导致其对单宁等保护性物质合成的投入逐渐减少^[28],进一步提高了凋落物的可分解性(在林龄43 a刺槐凋落叶中,木质素、多酚和缩合单宁含量较林龄10 a刺槐凋落叶分别降低57.89%、37.58%和58.17%,另文发表)。与此同时,随刺槐林的林下植物发生演替,小花鬼针草(*Bidens parviflora* Willd.)和狗尾草凋落物在林地凋落物中的比例相对降低,被N和P含量更高、难分解物质含量更低的野菊(*Chrysanthemum indicum* Linn.)或针茅(*Stipa capillata* Linn.)凋落物部分替代(野菊和针茅凋落物的N和P含量约为前2种凋落物的1.22~5.42倍,而木质素和多酚含量仅为前2种凋落物的39.90%~65.82%,另文发表)。上述变化也进一步影响了刺槐林地凋落物养分和分解抑制物的总体含量,使其向着更有利分解的方向改变。

本文中,随林龄增加,刺槐林地凋落物的基质质量总体呈优化趋势,凋落物化学特性的改善明显削弱了氮沉降对其分解的抑制,表明随植被恢复发生的凋落物化学特性改变在极大程度上控制着其分解过程对氮沉降的响应。多项研究指出,木质素含量和木质素/N比较高的凋落物的分解更易受到外源氮的抑制^[8,29]。其原因可能是此类凋落物中的木质素及其

降解产物可与NH₄⁺和NO₃⁻等形态的氮结合为抗分解芳香族聚合物^[8,30]。此外,考虑到凋落物自身对其分解者群落具有强烈的筛选作用,低质量凋落物中参与木质素及其他难降解物分解的微生物类群的相对丰度可能更高^[31]。而过量的外源氮可显著抑制担子菌门(Basidiomycota)真菌和芽单胞菌门(Gemmatimonadetes)细菌等微生物的生长^[15],并抑制微生物相关基因(如纤维二糖水解酶基因*cbh I*和漆酶基因*lcc*)的表达,从而降低木质素降解酶的活性^[32-33]。上述现象必然导致低质量凋落物分解受到氮沉降的抑制更为明显。本研究中,当林龄达到43 a时,刺槐林地凋落物的木质素和缩合单宁含量显著降低,其分解受到这2个组分的限制减弱,在氮沉降条件下反而更易因微生物生长受到促进,进而加速凋落物碳源的利用^[34-35],这可能是较低林龄林地凋落物分解受到显著抑制,而高林龄林地凋落物分解不受影响甚至略有增加的主要原因。另外,本研究中使用的凋落物均为混合状态,在此情况下凋落物的分解不仅受到总体基质质量的控制,同时也受到其化学多样性的影响^[36-38]。研究表明:在化学多样性更高、基质质量差异较大的情况下,参与混合分解的凋落物倾向于产生显著的协同效应^[37],大幅提高混合凋落物的分解速率。其原因可能是混合凋落物可为分解者提供互补且更多样化的碳源和养分,促进分解者生长,并通过菌丝实现凋落物间的物质转移改善了混合物的总体可分解性^[39]。本研究中,林龄10~20 a林地凋落物的功能丰富度(功能丰富度指数)和化学分异性(功能分散性指数)均显著高于林龄33~43 a林地凋落物,这意味着凋落物间相互作用产生的协同效应对其分解速率的贡献可能更高。而在高强度氮沉降条件下,氮素对菌丝生长的抑制和对分解环境(包括环境氮供应、酸碱性和凋落物微生物群落组成和结构)的改变^[40-41]可能会削弱上述协同效应,这可能也是氮沉降更倾向于抑制低林龄林地凋落物分解的原因之一。

本研究结果表明:与质量损失过程不同,氮沉降对凋落物养分释放的影响普遍局限于分解后期,这与前人关于氮沉降的抑制效应随分解加强的研究结果相似^[8]。原因可能是在凋落物分解前期,水溶性组分的淋失以及易利用组分的生物降解主要受物理作用影响和细菌控制,受氮沉降的影响较小,其分解速率甚至因相关酶(如脲酶、磷酸酶和N-乙酰氨基葡

糖苷酶等)活性的提高而增加^[42-43]。而随着凋落物的分解,木质素和难溶性单宁等的浓度增加,且主要参与上述物质降解的类群(如白腐真菌)以及相关酶(如漆酶、过氧化物酶和酚氧化酶等)活性在凋落物分解中的重要性大幅提高^[44-45],导致氮与上述物质的结合以及氮对分解者和酶的抑制而产生的抑制分解效应主要出现在试验中后期。值得注意的是,氮沉降对养分释放的抑制现象并非全部出现在低林龄林地凋落物中。特别是对于C和P释放而言,氮沉降显著或极显著抑制林龄33和43 a林地凋落物的C释放,极显著抑制林龄43 a林地凋落物的P释放。其原因可能是对于低林龄林地凋落物而言,C、N和P作为形成有机物碳骨架、蛋白质、磷脂、核酸和植素等的核心元素,其释放必然在一定程度上受到凋落物组织降解程度的控制,因此,在凋落物分解受到氮沉降抑制的条件下,其释放同样受到一定的抑制。而对于高林龄林地凋落物,基质质量较高意味着其易分解组分含量较高,在分解初期其可能会迅速损失C和P,从而使微生物更倾向于在试验后期固定凋落物中的上述元素以维持生长^[43],最终表现出更低的释放率。

需要说明的是,本文仅考虑了刺槐人工林林龄增加过程中,林地凋落物化学特性改变引起的凋落物分解过程对氮沉降响应的差异。因此,采用室内模拟试验方式控制环境因子(光照、湿度、土壤动物和植物根系的入侵)的随机改变,并以接种相同土壤微生物的方式排除各自林地土壤对凋落物分解产生的“主场效应”。考虑到凋落物自身化学特性是控制凋落物分解最关键的因子之一,能够在跨生态系统或气候区尺度上解释凋落物分解速率变异的主要来源^[46]。因此,排除其他因子对凋落物分解的影响具有一定的可行性,不影响本研究的科学意义。当然,建议在后续研究中进行原位模拟试验,在更接近真实分解环境下加深对本文科学问题的研究。

参考文献:

- [1] 张俊, 张华, 常畅, 等. 基于文献计量的凋落物研究现状及热点分析[J]. 生态学报, 2020, 40(6): 2166-2173.
- [2] BERG B, MCCLAGHERTY C. Plant Litter: Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration [M]. 4th ed. Berlin: Springer-Verlag, 2020: 1-12.
- [3] 同鹏飞, 展鹏飞, 肖德荣, 等. 模拟增温及分解界面对茭草凋落物分解速率及叶际微生物结构和功能的影响[J]. 植物生态学报, 2019, 43(2): 107-118.
- [4] ZHANG X, LIU Z. Responses of litter decomposition and nutrient release of *Bothriochloa ischaemum* to soil petroleum contamination and nitrogen fertilization[J]. International Journal of Environmental Science and Technology, 2019, 16: 719-728.
- [5] 宋新章, 卜涛, 张水奎, 等. UV-B辐射对青冈凋落叶化学组成和分解的影响[J]. 环境科学, 2013, 34(6): 2355-2360.
- [6] 王意锐, 方升佐, 曲宏辉, 等. 森林凋落物分解的影响因素[J]. 林业科技开发, 2012, 26(1): 5-9.
- [7] 段娜, 李清河, 多普增, 等. 植物响应大气氮沉降研究进展[J]. 世界林业研究, 2017, 32(4): 6-11.
- [8] CHEN F, WANG G G, FANG X, et al. Nitrogen deposition effect on forest litter decomposition is interactively regulated by endogenous litter quality and exogenous resource supply[J]. Plant and Soil, 2019, 437: 413-426.
- [9] 杨丽丽, 龚吉蕊, 刘敏, 等. 氮沉降对草地凋落物分解的影响研究进展[J]. 植物生态学报, 2017, 41(8): 894-913.
- [10] 李瑞瑞, 卢艺, 王益明, 等. 氮添加对墨西哥柏人工林土壤碳氮磷化学计量特征及酶活性的影响[J]. 生态学杂志, 2019, 38(2): 384-393.
- [11] WANG C, LIU D, BAI E. Decreasing soil microbial diversity is associated with decreasing microbial biomass under nitrogen addition[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2018, 120: 126-133.
- [12] 黄婷, 包和林, 吴承祯, 等. 氮-硫沉降对邓恩桉及杉木人工林凋落物C和N残留率的影响[J]. 植物资源与环境学报, 2013, 22(4): 11-19.
- [13] ZHANG C, LI S, ZHANG L, et al. Effects of species and low dose nitrogen addition on litter decomposition of three dominant grasses in Hulun Buir meadow steppe [J]. Journal of Resources and Ecology, 2013, 4(1): 20-26.
- [14] 许森平, 张欣怡, 李文杰, 等. 不同林龄刺槐叶片养分重吸收特征及其对土壤养分有效性的响应[J]. 应用生态学报, 2020, 31(10): 3357-3364.
- [15] 刘桂要, 陈莉莉, 袁志友. 氮添加对黄土丘陵区油松人工林国际土壤微生物群落结构的影响[J]. 应用生态学报, 2019, 30(1): 117-126.
- [16] JING H, WANG G. Temporal dynamics of *Pinus tabulaeformis* litter decomposition under nitrogen addition on the Loess Plateau of China[J]. Forest Ecology and Management, 2020, 476: 118465.
- [17] CHAE H M, CHOI S H, LEE S H, et al. Effect of litter quality on needle decomposition for four pine species in Korea[J]. Forests, 2019, 10: 371.
- [18] 鲁显楷, 莫江明, 张炜, 等. 模拟大气氮沉降对中国森林生态系统影响的研究进展[J]. 热带亚热带植物学报, 2019, 27(5): 500-522.
- [19] DONG L, BERG B, SUN T, et al. Response of fine root decomposition to different forms of N deposition in a temperate grassland[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2020, 147: 107845.
- [20] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [21] 岳喜良, 秦健, 淑香香, 等. 氮素水平对青钱柳叶片主要次生代谢物含量和抗氧化能力的影响[J]. 南京林业大学学报

- (自然科学版), 2020, 44(2): 35–42.
- [22] 石碧, 狄莹. 植物多酚 [M]. 北京: 科学出版社, 2000: 5–23.
- [23] 林开敏, 章志琴, 叶发茂, 等. 杉木人工林下杉木、楠木和木荷叶凋落物分解特征及营养元素含量变化的动态分析[J]. 植物资源与环境学报, 2010, 19(2): 34–39.
- [24] 马文济, 赵延涛, 张晴晴, 等. 浙江天童常绿阔叶林不同演替阶段地表凋落物的C:N:P化学计量特征[J]. 植物生态学报, 2014, 38(8): 833–842.
- [25] 何斌, 李青, 冯图, 等. 黔西北不同林龄马尾松人工林针叶-凋落物-土壤C、N、P化学计量特征[J]. 生态环境学报, 2019, 28(11): 2149–2157.
- [26] PRADISTY N A, AMIR A A, ZIMMER M. Plant species- and stage-specific differences in microbial decay of mangrove leaf litter: the older the better? [J]. Oecologia, 2021, 195: 843–858.
- [27] CORTEZ J, GARNIER E, PÉREZ-HARGUINDEGUY N, et al. Plant traits, litter quality and decomposition in a Mediterranean old-field succession [J]. Plant and Soil, 2007, 296: 19–34.
- [28] 叶功富, 张尚炬, 张立华, 等. 不同林龄短枝木麻黄小枝单宁含量及养分再吸收动态[J]. 生态学报, 2013, 33(19): 6107–6113.
- [29] KNORR M, FREY S D, CURTIS P S. Nitrogen additions and litter decomposition: a meta-analysis [J]. Ecology, 2005, 86(12): 3252–3257.
- [30] 铁烈华, 张仕斌, 熊梓岑, 等. 华西雨屏区常绿阔叶林凋落物分解过程中木质素降解对模拟氮、硫沉降的响应[J]. 林业科学, 2019, 32(2): 25–31.
- [31] VEEN G F C, KEISER A D, VAN DER PUTTEN W H, et al. Variation in home-field advantage and ability in leaf litter decomposition across successional gradients [J]. Functional Ecology, 2018, 32: 1563–1574.
- [32] ZHOU Z, WANG C, ZHENG M, et al. Patterns and mechanisms of responses by soil microbial communities to nitrogen addition [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2017, 115: 433–441.
- [33] EDWARDS I P, ZAK D R, KELLNER H, et al. Simulated atmospheric N deposition alters fungal community composition and suppresses ligninolytic gene expression in a northern hardwood forest [J]. PLOS ONE, 2011, 6(6): e20421.
- [34] XIA M, TALHELM A F, PREGITZER K S. Long-term simulated atmospheric nitrogen deposition alters leaf and fine root decomposition [J]. Ecosystems, 2018, 21: 1–14.
- [35] GROSSO F, BAATH E, DE NICOLA F. Bacterial and fungal growth on different plant litter in Mediterranean soils: effects of C/N ratio and soil pH [J]. Applied Soil Ecology, 2016, 108: 1–7.
- [36] GARTNER T B, CARDON Z G. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter [J]. Oikos, 2004, 104(2): 230–246.
- [37] KOU L, JIANG L, HÄTTENSCHWILER S, et al. Diversity-decomposition relationships in forests worldwide [J]. eLife, 2020, 9: e55813.
- [38] LIU J, LIU X, SONG Q, et al. Synergistic effects: a common theme in mixed-species litter decomposition [J]. New Phytologist, 2020, 227(3): 757–765.
- [39] LIU C, LIU Y, GUO K, et al. Mixing litter from deciduous and evergreen trees enhances decomposition in a subtropical karst forest in southwestern China [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2016, 101: 44–54.
- [40] 刘红梅, 杨殿林, 张海芳, 等. 氮添加对贝加尔针茅草原土壤细菌群落结构的影响[J]. 草业学报, 2019, 28(9): 23–32.
- [41] CLINE L C, HUGGINS J A, HOBBIE S E, et al. Organic nitrogen addition suppresses fungal richness and alters community composition in temperate forest soils [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2018, 125: 222–230.
- [42] 周嘉聪, 刘小飞, 郑永, 等. 氮沉降对中亚热带米槠天然林微生物生物量及酶活性的影响[J]. 生态学报, 2017, 37(1): 127–135.
- [43] SONG Y, SONG C, REN J, et al. Nitrogen input increases *Deyeuxia angustifolia* litter decomposition and enzyme activities in a marshland ecosystem in Sanjiang Plain, northeast China [J]. Wetlands, 2019, 39: 549–557.
- [44] PURAHONG W, WUBET T, LENTENDU G, et al. Life in leaf litter: novel insights into community dynamics of bacteria and fungi during litter decomposition [J]. Molecular Ecology, 2016, 25(16): 4059–4074.
- [45] 牛小云, 孙晓梅, 陈东升, 等. 日本落叶松人工林枯落物土壤酶活性[J]. 林业科学, 2015, 51(4): 16–25.
- [46] LIU G, CORNWELL W K, PAN X, et al. Decomposition of 51 semidesert species from wide-ranging phylogeny is faster in standing and sand-buried than in surface leaf litters: implications for carbon and nutrient dynamics [J]. Plant and Soil, 2015, 396: 175–187.

(责任编辑: 郭严冬)