

DOI: 10.11686/cyxb2025294

http://cyxb.magtech.com.cn

张晓曦, 梁倩怡, 张泽强, 等. 黄土丘陵区撂荒草地新鲜和半分解层凋落物混合对彼此早期分解的影响. 草业学报, 2026, 35(7): 58—67.

ZHANG Xiao-xi, LIANG Qian-yi, ZHANG Ze-qiang, *et al.* Mutual effects of fresh and semidecomposed litter from abandoned grasslands in the Loess Hilly Region during early mixed decomposition. Acta Prataculturae Sinica, 2026, 35(7): 58—67.

黄土丘陵区撂荒草地新鲜和半分解层凋落物混合对彼此早期分解的影响

张晓曦^{1,2*}, 梁倩怡¹, 张泽强¹, 罗媛媛¹, 李利平¹, 李若萱¹, 刘鑫¹, 胡博¹

(1. 延安大学生命科学学院, 陕西 延安 716000; 2. 黄土高原应用生态陕西省教育厅重点实验室, 陕西 延安 716000)

摘要: 草地生态系统中往往同时存在新鲜和半分解层凋落物, 由于两者化学特性和定殖微生物的差异, 其共同分解极有可能导致显著的混合分解效应, 影响彼此和凋落物层整体的分解过程和系统内的物质循环。为验证上述现象是否存在、并分析其产生的潜在酶学机制, 本研究以黄土丘陵区撂荒 27 a 左右草地内枯萎较早的硬质早熟禾和针茅的新鲜凋落物以及地表半分解层凋落物为对象, 在 20~25 °C、恒湿条件下进行 150 d 的室内模拟混合分解试验。在分解过程中分离不同凋落物组分, 测定各类型凋落物在参与混合分解时的分解速率、养分释放率和木质素酶活性, 并将其与对应凋落物单独分解时的相应指标进行比较, 据此分析两类凋落物混合分解时对彼此分解特征的影响及其机理。结果表明: 1) 总体而言, 两类新鲜凋落物与半分解层凋落物混合时, 均至少在试验后期显著促进彼此分解 ($P < 0.05$); 2) 分解 150 d 后, 硬质早熟禾与半分解层凋落物显著促进彼此的碳释放, 后者同时促进前者的氮和磷释放; 针茅与半分解层凋落物显著促进彼此的碳和磷释放, 前者同时显著促进后者的氮释放 ($P < 0.05$); 3) 总木质素酶活性与凋落物分解速率呈显著正相关 ($P < 0.05$), 半分解层凋落物在分解 30 d 时显著提高硬质早熟禾凋落物的总木质素酶活性, 但在 150 d 时产生抑制效应, 其在上述分解时期均显著提高针茅凋落物的总木质素酶活性 ($P < 0.05$)。总体而言, 新鲜和半分解层凋落物的混合有利于提高彼此的分解速率, 在生态系统物质循环中可能发挥了积极作用。

关键词: 混合分解; 新鲜凋落物; 半分解层; 协同效应

Mutual effects of fresh and semidecomposed litter from abandoned grasslands in the Loess Hilly Region during early mixed decomposition

ZHANG Xiao-xi^{1,2*}, LIANG Qian-yi¹, ZHANG Ze-qiang¹, LUO Yuan-yuan¹, LI Li-ping¹, LI Ruo-xuan¹, LIU Xin¹, HU Bo¹

1. College of Life Sciences, Yan'an University, Yan'an 716000, China; 2. Key Laboratory for Applied Ecology of Loess Plateau, Shaanxi Province, Yan'an 716000, China

Abstract: Fresh and semidecomposed litter usually coexist in grassland ecosystems. Because of the differences in chemical traits and colonizing microorganisms, their mixing might lead to significant mixed decomposition effects and therefore the two mutually affect the decomposition of the other, and possibly also nutrient cycling in the entire ecosystem. To verify whether these mutual effects indeed exist and to clarify the underlying enzymatic mechanism of

收稿日期: 2025-07-16; 改回日期: 2025-09-10

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31800370, 32360290), 陕西省创新能力支撑计划项目 (2024ZC-KJXX-006), 研究生科研创新计划项目 (YKY2025042) 和国家大学生创新创业训练计划项目 (202410719016) 资助。

作者简介: 张晓曦 (1990—), 男, 蒙古族, 内蒙古锡林郭勒盟人, 副教授, 博士。E-mail: zhangxiaoxi712100@gmail.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: zhangxiaoxi712100@gmail.com

these effects, fresh litter from *Poa sphondylodes* and from *Stipa grandis*, which are early withering species, were collected from a 27-year-old abandoned grassland for this study. In addition, semidecomposed litter from the same grassland was also collected and used as the comparison. These two types of litter were mixed to conduct a 150-day indoor simulated decomposition experiment at 20–25 °C. During each stage of decomposition, different types of litter were separated, the overall decomposition rates of the given litter in mixture were calculated, and the nutrient release rates and lignin-degrading enzyme activities were measured. These parameters were then compared with those observed when the corresponding litter decomposed individually. Via these methods, the possible mutual effects between fresh and semidecomposed litter during mixed decomposition were evaluated, and the underlying mechanism clarified. The results indicated: 1) In general, fresh and semidecomposed litter both significantly accelerated the decomposition of the other, and these effects occurred at least during the late stage of the decomposition experiment ($P < 0.05$). 2) After 150 d of decomposition, *P. sphondylodes* litter and semidecomposed litter each significantly accelerated the C release of the other, while semidecomposed litter also significantly accelerated the N and P release of *P. sphondylodes* litter. *S. grandis* litter and semidecomposed litter significantly accelerated the C and P release of each other, whereas *S. grandis* litter also significantly accelerated the N release of semidecomposed litter ($P < 0.05$). 3) The total lignin-degrading enzyme activity of the litter was significantly positively correlated with its decomposition rate ($P < 0.05$). Semidecomposed litter significantly increased the total lignin-degrading enzyme activity of *P. sphondylodes* litter at the 30th day of decomposition, but had the opposite effect at the 150th day; However, it significantly increased the enzymatic activity of *S. grandis* litter at all mentioned stages ($P < 0.05$). Generally, mixed decomposition is beneficial for the decomposition of both fresh and semidecomposed litter, which might play crucial positive roles in nutrient cycling in grassland ecosystems.

Key words: mixed decomposition; fresh litter; semidecomposed layer; synergistic effects

凋落物分解是生态系统养分循环最为活跃的通道之一^[1],相关研究认为其提供的氮磷养分甚至可达植物翌年生长所需的 90%,且在调节土壤碳贮存和释放、结构形成和维持等方面均发挥着关键作用^[2–3],因而历来是生态学研究重点关注的内容之一。在自然界中,几乎全部的凋落物均以混合形式共同分解。在此过程中,混合导致的凋落物层空间结构以及由此控制的微生境的多样化、不同凋落物间化学特质的互补以及由此控制的微生物养分平衡性的改善通常有助于微生物的生长和活性的提高^[4–5]。同时,凋落物间养分的转移、分解抑制物的扩散和稀释可能显著改变凋落物的可分解性和分解者的活性^[6–8]。上述现象往往使凋落物混合物的分解过程显著偏离预测,甚至可使其分解或养分释放速率改变一个数量级以上,深刻影响着多种生态系统的养分循环和稳定性^[9–10]。

目前,已有大量研究分析了混合分解非加和效应的产生机制,并明确了凋落物间的相互作用是上述现象的直接来源^[9–11]。然而,现有研究普遍更关注新鲜凋落物之间的混合分解,而较少关注处于不同分解阶段的凋落物间的相互作用^[9,12]。事实上,由于不同植物种物候特征之间的差异以及凋落物相对缓慢的分解速率,往往会出现新鲜凋落物与地表同种或异种植物半分解层凋落物混合分解的现象^[12]。考虑到后者已经经历过数月乃至 1 年以上的分解,其通常会大量损失氮磷等关键养分元素而保留更难分解的结构物质,从而呈现高碳(木质素)/养分为主的化学特征,新鲜凋落物则呈现相反特性^[13]。上述现象可能导致两类凋落物间存在明显的养分互补和转移^[14]。相反地,也有研究表明凋落物中的分解抑制性物质(如水溶总酚、黄酮等酚类物质)可能在短时间(30 d)内释放或降解超过 80%^[15],这可能使其在混合分解中对分解者产生抑制的可能性大幅降低。另外,就分解环境而言,新鲜凋落物的输入可能显著影响半分解层凋落物所处的光照和温湿度条件^[16–17],而地表凋落物则可能阻碍前者与土壤表层的接触,影响其水分和养分获取以及分解微生物的来源^[18]。更重要的是,由于凋落物物种和分解阶段的差异,两者可能携带群落结构和功能迥异的微生物分解者群落^[19]。上述菌群可能通过孢子迁移和菌丝生长侵入不

同凋落物层,从而显著改变该层次分解者的组成和功能。由此推测,新鲜和半分解层凋落物的混合分解极有可能显著影响彼此的分解过程,但上述假设是否成立,其具体影响程度和影响机制尚不清楚。

撂荒草地是中国黄土高原植被恢复过程中建立的最为重要的植被类型之一,在当地水土流失控制、生物多样性恢复等方面均发挥着不可替代的作用^[20]。有研究表明,自然状态下当地草地凋落物分解释放的氮磷养分几乎等同于植物年吸收量^[21],准确研究其分解过程对于深入了解草地养分循环和地力动态、采用适当管理措施以维持草地系统物质循环和长期稳定具有重要意义。因此,本研究以黄土丘陵区恢复 27 a 左右的撂荒草地中枯萎较早的硬质早熟禾(*Poa sphondylodes*)或针茅(*Stipa grandis*)的新鲜凋落物以及地表半分解层凋落物为对象,研究两者混合分解时对彼此分解速率、关键养分释放的影响,并从直观反映微生物分解能力的木质素酶活性的角度,分析两类凋落物间彼此影响的可能机理,以期在更接近自然界真实状态的条件理解凋落物混合对其分解的影响,并为当地草地管理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 采样区概况

采样区位于陕西省延安市安塞区纸坊沟流域(109°19′23″ E, 36°51′30″ N),属典型黄土丘陵沟壑区,海拔 1010~1431 m。当地属暖温带半干旱气候,年平均降水量 549.1 mm,多集中在 7—9 月,年平均蒸发量 1463 mm,年平均气温 8.8℃,≥10℃积温 322.7℃,年日照时数 2300~2400 h,无霜期 160 d。当地主要土壤类型为黄绵土,植被类型属于暖温带落叶阔叶林向典型草原过渡的森林草原带。当地天然植被在历史上破坏严重,次生植被主要包括刺槐(*Robinia pseudoacacia*)、沙棘(*Hippophae rhamnoides*)、柠条(*Caragana microphylla*)等人工乔木林和灌木林,酸枣(*Ziziphus jujuba* var. *spinosa*)、狼牙刺(*Sophora viciifolia*)和黄刺玫(*Rosa hugonis*)等为主的天然灌丛,以及以狗尾草(*Setaria viridis*)、异叶败酱(*Patrinia heterophylla*)、硬质早熟禾、针茅、野豌豆(*Vicia sepium*)、野菊(*Chrysanthemum indicum*)、铁杆蒿(*Artemisia gmelinii*)、黄蒿(*Artemisia annua*)和白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)等为主的不同演替阶段的撂荒草地。

1.2 样品采集及处理

凋落物样品采集自采样区弃耕 27 a 左右形成的撂荒草地。于 2024 年 8 月末,在选定的样地内随机设置 1 m×1 m 的样方若干,在所有样方内通过距离地表 1 cm 处收集全部硬质早熟禾和针茅的立枯物,并在距离地表 1 cm 以上收集地表半分解层凋落物。根据样地植被调查结果,半分解层凋落物主要包括异叶败酱、阿尔泰狗娃花(*Heteropappus altaicus*)、委陵菜属(*Potentilla* spp.)植物以及部分硬质早熟禾和针茅的半分解残体。

采集完成后,将获取自不同样方中的特定凋落物分别取等量混合均匀,取足量运回实验室在 65℃下烘干至恒重,并截短至 10 cm 左右。取部分直接粉碎、过 1 mm 筛测定其碳、氮、磷和木质素含量(表 1),剩余部分用于后续凋落物分解试验。

表 1 供试凋落物初始化学特性

Table 1 Initial chemical traits of the tested litters

凋落物类型 Type of litter	碳含量 Content of C (mg·g ⁻¹)	氮含量 Content of N (mg·g ⁻¹)	磷含量 Content of P (mg·g ⁻¹)	木质素含量 Content of lignin (mg·g ⁻¹)	木质素/氮 Lignin/N	碳氮比 C/N	碳磷比 C/P
硬质早熟禾 <i>P. sphondylodes</i>	444.44±9.13b	9.76±0.18b	2.75±0.10ab	305.10±3.58b	31.27±0.91a	45.56±1.50a	161.84±6.54b
针茅 <i>S. grandis</i>	395.57±7.55c	15.50±0.91a	3.00±0.05a	308.02±2.58b	19.98±0.99b	25.74±1.92b	131.92±4.51c
半分解层凋落物 Semidecomposed litter	534.15±6.86a	11.81±0.51b	2.64±0.17b	390.32±6.87a	33.19±1.74a	45.42±2.27a	202.73±6.90a

注:数据以平均值±标准误差表示;同列不同小写字母表示不同凋落物间差异显著(基于最小显著差法, $P<0.05$)。下同。
Note: Data are presented as the mean±SE, and different lowercase letters in the same column indicate significant differences among different litters based on the LSD method ($P<0.05$), the same below.

与此同时,在所述样方内清除地表残体以及厚约 0.5 cm 的表层土壤后,收集 5 cm 层内的土壤,充分混合均匀、剔除残留的植物根系和其他动植物残体并过 1 mm 筛,取足量运回实验室后调节其含水量为饱和持水量的 50%(依据前期工作结果,该含水量略高于土壤自然含水量,能够在有限试验时间内使凋落物达到更高的分解程度,以在更大程度上模拟整个分解过程^[22]),并临时储存在 4℃冰箱内,后续作为分解介质使用。

1.3 凋落物分解试验

为避免野外环境中生物和非生物因素的随机扰动,适当加速凋落物的分解以缩短试验时间,本研究采用室内模拟分解试验完成。所使用的试验装置包括规格为 17.0 cm×11.5 cm×4.5 cm 的塑料分解钵、网眼直径为 1 mm 的尼龙网隔层以及四角带有直径 0.5 cm 不透水通气孔的钵盖。共设置硬质早熟禾、针茅和半分解层凋落物 3 种单独分解以及硬质早熟禾—半分解层凋落物(混合形式 I)和针茅—半分解层凋落物(混合形式 II)2 种混合分解形式。具体方式为,在所述试验装置中均匀铺垫 3 cm 左右处理后的新鲜土壤,随后在其上覆盖尼龙网隔层并均匀置入 10.00 g(换算为烘干质量)的单种凋落物,每种凋落物制备 5 个回收批次×每批次 3 个重复,共 15 钵。对于混合凋落物而言,在试验装置中铺垫土壤和尼龙网、均匀置入 5.00 g 半分解层凋落物,继续覆盖尼龙网隔层并置入 5.00 g 硬质早熟禾或针茅凋落物,每种混合物同样制备 15 钵。对于任意一种凋落物,均将其 15 钵随机分为 3 组并使用胶带连接,用以模拟 3 个独立的分解过程。

制备完成后,使用喷壶在分解钵内缓慢、均匀喷入灭菌蒸馏水 10.00 g(使用整钵称重控制),以使凋落物充分湿润、加速其分解并保证土壤层无积水,覆盖钵盖后记录装置质量用于后续水分调控。随后,将所有培养装置随机放置于培养室内,调节室温为 25℃左右,连续培养 150 d 终止。培养过程中,每 2 周测定 1 次培养装置质量,根据失重值喷入灭菌蒸馏水以维持试验期间水分条件基本恒定(凋落物含水率维持在约 100%)。

试验过程中,分别在凋落物分解开始后每隔 30 d 回收 1 次凋落物,每次回收时,均在每种凋落物的 3 组试验装置内各随机抽取 1 钵作为重复。其中,第 2 和 4 次回收完成后,将单种凋落物或通过隔层分离的不同凋落物在 65℃下烘干至恒重,随后粉碎过 0.5 mm 筛测定其 C、N 和 P 含量。第 1、3 和 5 次回收时,对单种或分离后的不同凋落物均采用灭菌工具分离出 1 个 1.5 g 的新鲜子样品用于酶活性测定,其余子样品以前述方式烘干并记录其鲜重和干重。

1.4 指标测定

分别使用重铬酸钾外加热法以及浓 H₂SO₄—H₂O₂消煮—靛酚蓝比色法/钒钼黄比色法测定分解或未分解凋落物的 C、N 和 P 含量^[15],对应滴定分析和比色分析分别使用 Titrette 瓶口滴定器(德国普兰德)和 EPOCH 2 多功能酶标仪(美国博腾)完成。对于分离的新鲜凋落物子样品,使用比色法测定其木质素过氧化物酶和锰过氧化物酶活性^[15],比色分析使用 UV-1780 紫外分光光度计(日本岛津)完成。

1.5 数据处理及统计分析

将相同处理下每组中单种或分离自混合物的凋落物 5 次回收时对应的质量残留量换算为质量残留率(R),使用 Olson 指数衰减模型拟合(式 1),由此获取分解速率(k ,无量纲)。基于凋落物在试验结束时的养分含量和初始养分含量之比计算分解试验结束时各凋落物的养分释放率(负数表示试验结束时对应养分元素仍处于富集阶段)。

$$R = m_t / m_0 = e^{-kt} \quad (1)$$

$$m_t = m_{t,DW2} / m_{t,FW2} \times (m_{t,FW1} + m_{t,FW2}) \quad (2)$$

式中: m_0 为凋落物初始质量(g), m_t 为分解 t 时刻凋落物的残留质量(干重,g), t 为分解时间(a),角标 DW 和 FW 分别代表干重和鲜重,角标 1 和 2 分别代表用于酶活性测定的 1.5 g 鲜样和其他残留样品。其中式(2)仅适用于第 1、3 和 5 次取样的计算。

使用重复测量方差分析检测分解形式(单独或参与混合分解)、分解时间以及两者交互效应对凋落物质量残留和酶活性影响的显著性,Mauchly's 球形检验未通过时,使用 Greenhouse-Geiser 方法对检验结果进行校正;当交互效应显著时,对分解形式的简单效应进行检验。使用独立样本 t 检验检测分解试验结束时凋落物在单独或参

与混合分解时养分释放率的差异显著性。

所有统计学分析使用 SPSS 23.0 软件或 OriginPro 2021 b 软件完成,所有统计学显著性检验水平均为 $\alpha=0.05$ 。绘图使用 OriginPro 2021 b 软件完成。

2 结果与分析

基于 Olson 模型预测结果(表 2),混合形式 I 中,硬质早熟禾凋落物的分解速率显著提高,而半分解层凋落物的分解速率未受显著影响;混合形式 II 中,针茅和半分解层凋落物显著提高了彼此的分解速率($P<0.05$)。

具体至分解过程中(图 1),重复测量方差分析结果表明,两种混合形式,新鲜和半分解层凋落物的质量损失均受到分解形式(单独或参与混合分解)、分解时间以及两者交互效应的显著影响($P<0.05$)。进一步的简单效应分析表明,在混合形式

I 凋落物分解 60 d 起,硬质早熟禾和半分解层凋落物在参与混合分解时的质量残留率普遍显著低于单独分解状态(即分解受到彼此促进),而混合形式 II 凋落物分解 120 d 起,针茅和半分解层凋落物在参与混合分解时的质量残留率也均显著低于单独分解状态($P<0.05$)。

除整体分解速率外,新鲜和半分解层凋落物在混合分解时也显著影响了彼此的养分释放(表 3)。至分解试验结束时,混合形式 I 中,硬质早熟禾和半分解层凋落物显著促进了彼此的碳释放,与此同时,硬质早熟禾凋落物的氮和磷释放也受到显著促进($P<0.05$)。混合形式 II 中,针茅和半分解凋落物均显著促进了彼此的碳和磷释放,同时,半分解层凋落物的氮释放同样受到显著促进($P<0.05$)。

表 2 新鲜和半分解层凋落物混合分解对彼此分解速率的影响

Table 2 Effects of fresh and semidecomposed litter on decomposition rates of each other during mixed decomposition

混合形式 Type of litter mixing	凋落物组分 Litter component	分解形式 Type of de- composition	分解速率 Decomposition rate (k)
I	硬质早熟禾 <i>P. sphondylodes</i>	单独 Single	2.65±0.05*
		混合 Mixed	3.60±0.13
	半分解层 Semidecomposed	单独 Single	1.24±0.03
		混合 Mixed	1.51±0.03
II	针茅 <i>S. grandis</i>	单独 Single	1.80±0.12*
		混合 Mixed	2.40±0.06
	半分解层 Semidecomposed	单独 Single	1.24±0.05*
		混合 Mixed	1.66±0.17

注: 同种凋落物对应的*表示该凋落物参与混合分解时受到显著影响(基于独立样本 t 检验, $P<0.05$)。下同。

Note: The * that followed the same type of litter indicates significant differences when decomposing alone or in mixture on the basis of an independent samples t test ($P<0.05$), the same below.

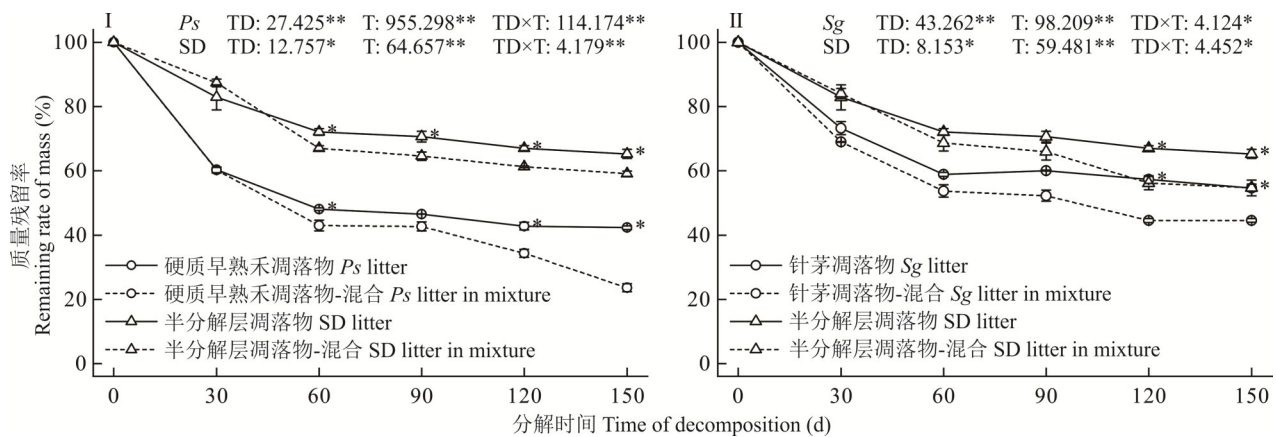


图 1 新鲜和半分解层凋落物混合分解对彼此质量残留率的影响

Fig. 1 Effects of fresh and semidecomposed litter on the mass remaining rates of each other during mixed decomposition

Ps: 硬质早熟禾 *P. sphondylodes*; Sg: 针茅 *S. grandis*; SD: 半分解层 Semidecomposed layer. 数据以平均值±标准误(误差棒)表示; *表示在特定采样时间,同一凋落物在混合分解和单独分解时的质量残留率存在显著差异(基于独立样本 t 检验, $P<0.05$);重复测量方差分析结果标注形式为,“因素: F 值及显著性检验结果”, T 代表分解时间, TD 代表分解形式, $TD \times T$ 代表两者交互效应。*: $P<0.05$; **: $P<0.01$ 。下同。Data are presented as the mean±SE (error bars), The * that followed the same type of litter indicates significant differences in the mass remaining rates in given sampling time when decomposing alone or in mixture on the basis of an independent samples t test ($P<0.05$). The results of repeated-measures ANOVA are represented as the “factor: F value and significance”, in which T indicates decomposition time, TD indicates the type of decomposition, $TD \times T$ indicates their interactions. The same below.

表 3 新鲜和半分解层凋落物混合分解对彼此养分残留率的影响

Table 3 Effects of fresh and semidecomposed litter on nutrient remaining rates of each other during mixed decomposition (%)

混合形式 Type of litter mixing	凋落物组分 Litter component	分解形式 Type of decomposition	养分残留率 Nutrient remaining rate		
			碳 C	氮 N	磷 P
I	硬质早熟禾 <i>P. sphondylodes</i>	单独 Single	52.33±0.88*	109.67±1.33*	85.67±1.67*
		混合 Mixed	29.33±1.20	75.67±1.86	43.00±2.08
	半分解层 Semidecomposed	单独 Single	56.67±2.19*	147.00±3.51	86.67±3.33
		混合 Mixed	46.67±0.67	136.00±3.51	80.00±4.16
II	针茅 <i>S. grandis</i>	单独 Single	71.33±3.53*	97.67±5.78	72.67±4.37*
		混合 Mixed	60.67±2.03	91.33±3.38	67.67±0.88
	半分解层 Semidecomposed	单独 Single	56.67±2.19*	147.00±3.51*	86.67±3.33*
		混合 Mixed	45.67±0.67	121.00±4.58	69.67±2.96

重复测量方差分析结果表明,两种混合形式中,新鲜和半分解层凋落物的 2 种木质素酶活性同样普遍受到分解时间的显著影响($P<0.05$,图 2),但 2 种混合形式中,半分解层凋落物木质素过氧化物酶活性均未受到分解形式的影响,混合形式 II 中,两类凋落物木质素酶活性也普遍未受到分解时间和分解形式交互效应的影响($P>0.05$)。进一步的简单效应分析表明,混合形式 I 中,硬质早熟禾凋落物的木质素过氧化物酶活性在分解 30 和

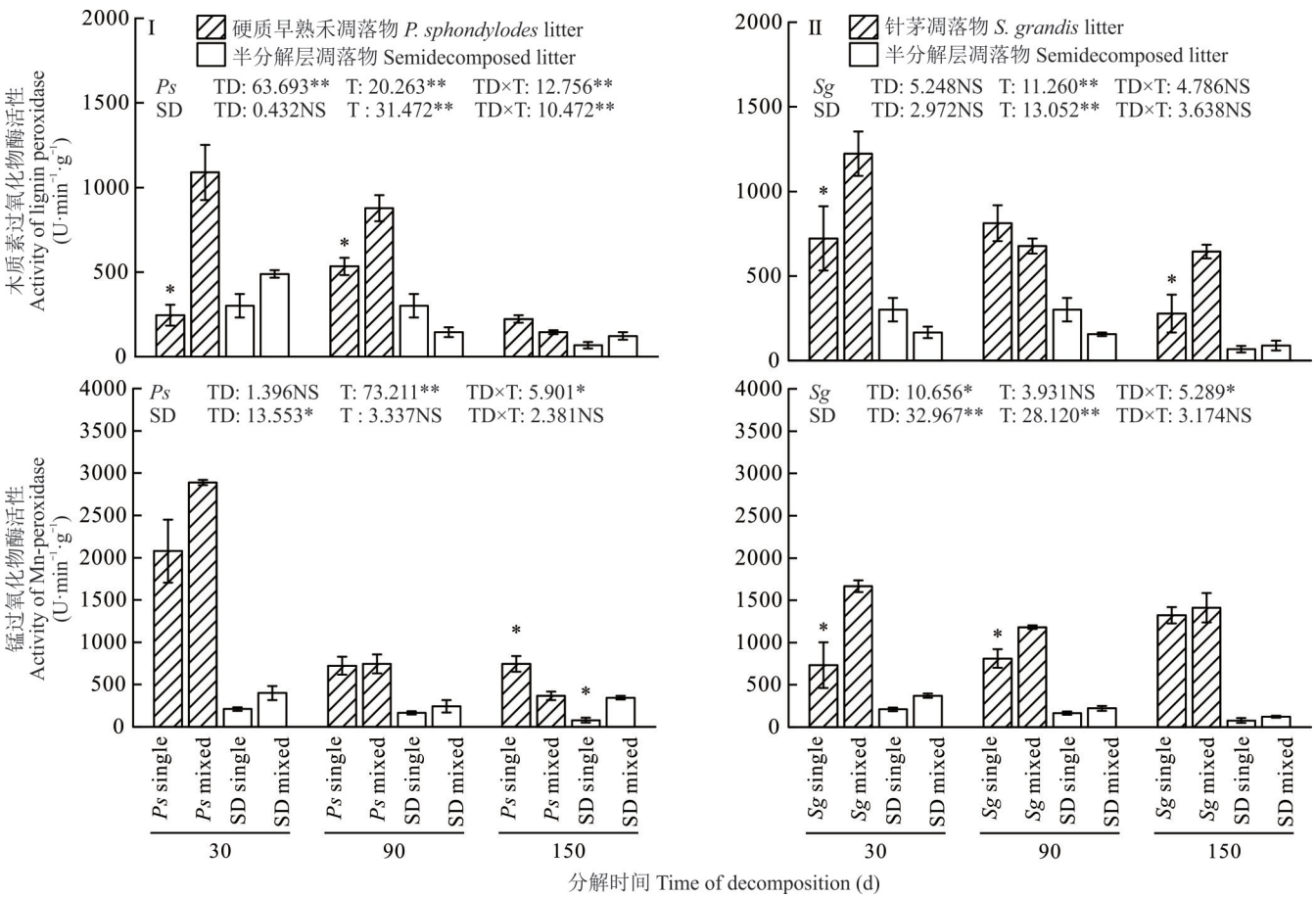


图 2 新鲜和半分解层凋落物混合分解对彼此木质素酶活性的影响

Fig. 2 Effects of fresh and semidecomposed litter on lignin-degrading enzymatic activity of each other during mixed decomposition

“single”和“mixed”分别代表单独和参与混合分解的分解形式。“single”和“mixed” indicate litter decomposed alone or in mixed decomposition. NS: $P>0.05$. 下同 The same below.

90 d时均在参与混合分解时受到显著促进;其锰过氧化物酶活性在分解150 d时受到显著抑制,半分解层凋落物的锰过氧化物酶活性则在同期受到显著促进($P<0.05$)。混合形式Ⅱ中,针茅凋落物的木质素过氧化物酶活性在分解30和150 d时均在参与混合分解时受到显著促进,其锰过氧化物酶活性则在分解30和90 d时受到显著促进($P<0.05$)。

将2种木质素酶活性通过标准化求和转换为总木质素酶活性(无量纲)后(图3),其与凋落物的分解速率呈极显著回归关系(正相关, $P<0.01$,图4)。重复测量方差分析结果表明,在混合形式Ⅰ中,新鲜和半分解层凋落物的总木质素酶活性普遍受到分解形式(单独或参与混合分解)、分解时间以及两者交互效应的显著影响($P<0.05$)。而在混合形式Ⅱ中,仅针茅凋落物的总木质素酶活性受到分解形式的显著影响,而半分解层凋落物的总木质素酶活性受到分解时间的显著影响($P<0.05$)。进一步的简单效应分析表明,混合形式Ⅰ中,硬质早熟禾凋落物的总木质素酶活性在分解30 d时参与混合分解时受到显著促进,而在分解150 d时受到显著抑制($P<0.05$)。混合形式Ⅱ中,针茅凋落物的总木质素酶活性在上述时间均在参与混合分解时受到显著促进($P<0.05$)。

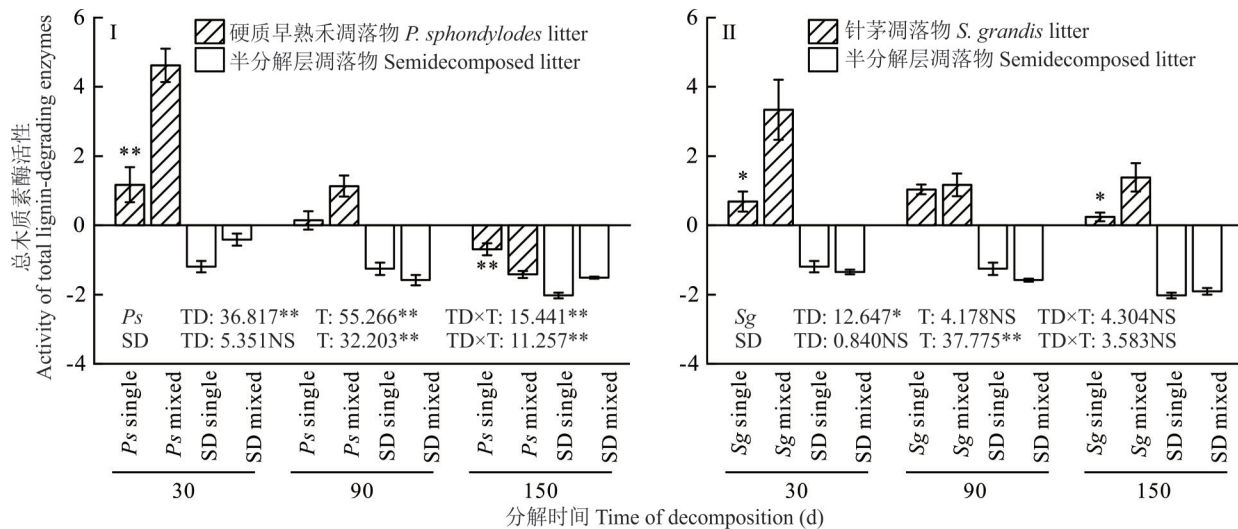


图3 新鲜和半分解层凋落物混合分解对彼此总木质素酶活性的影响

Fig. 3 Effects of fresh and semidecomposed litter on the activity of total lignin-degrading enzymes of each other during mixed decomposition

3 讨论

研究结果表明,总体而言新鲜与半分解层凋落物混合时均倾向于促进彼此的分解,或至少在分解一段时间后产生上述效应。这与其他研究在不同植物新鲜凋落物混合分解时观察到的现象类似^[8-9,23]。其原因首先应归因于凋落物混合时对彼此微环境的改善。有研究表明,不同凋落物混合时能够显著改变凋落物层整体的空间结构,从而为微生物分解者提供更适宜的通气、水分条件以及多样化的定殖位点^[4,24]。另外,不同类型的凋落物也可提供更为均衡的化学底物,有利于微生物获取生命活动所需的养分和物质来源,从而提高其多样性和生物量积累^[5,8]。在本研究中,尽管为了方便区分两类凋落物在混合分解时设置了隔网

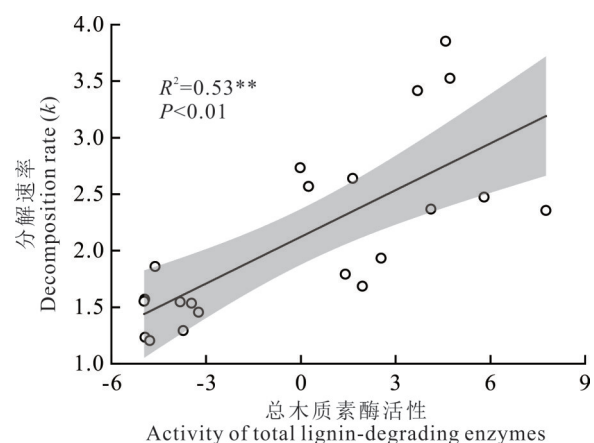


图4 凋落物总木质素酶活性与其分解速率的关系

Fig. 4 Relationships between the activity of total lignin-degrading enzymes in litter and their decomposition rates

(新鲜和半分解层凋落物中存在相同物种),但类似研究表明所使用的隔网具有较大的孔径时,对微生物,特别是真菌向不同凋落物层的侵入及其对底物的利用的限制十分有限^[8]。因此,前述混合对凋落物层总体物理微环境的改善效应依然存在。此外,新鲜凋落物的覆盖可能在一定程度上控制下方半分解层凋落物的水分蒸发^[25-26],而后者较之土壤层更强的持水能力可在更长时间内通过水分扩散维持前者的湿度。上述现象同样能为分解者提供更适宜和稳定的分解环境,从而加速两类凋落物的分解。另一方面,两类凋落物间存在显著的初始化学组成差异,这使其可以通过淋溶(主要是新鲜凋落物向半分解层凋落物)或真菌菌丝(双向)等途径向彼此转移养分、调节生态化学计量比,从而使对应分解者的养分需求得以满足、代谢能力(主要体现为胞外酶活性)提高,从而加速分解^[8]。本研究,两类凋落物在参与混合分解时的木质素酶活性总体上均较单独分解时显著提高,证实了上述推测。

现有研究表明,凋落物间的氮、磷流动通常是从相对优质(氮磷含量更高而碳氮比和碳磷比更低)的凋落物向贫养凋落物转移,且上述现象通常在使后者分解加速的同时在一定程度上限制前者的分解速率^[27]。然而,在本研究中,两类凋落物间的养分差异相对较小(表 1),凋落物间的养分转移量可能十分有限,且前述途径无法解释基质质量相对较差的半分解层凋落物对新鲜凋落物分解的促进效应。其原因一方面可能是凋落物间的养分转移并非必然顺浓度梯度,而是可能呈现相反趋势^[28],反而进一步提高了新鲜凋落物在分解初期的分解速率;当新鲜凋落物进入养分释放阶段后,其转而向半分解层凋落物提供养分,由此加速其分解。更有可能的是,处于不同分解阶段的凋落物定殖的分解者的群落组成和功能往往存在显著差异。例如 Purahong 等^[19]的研究表明随分解程度的提高,叶凋落物定殖的真菌由分解初期以利用胞壁多糖和纤维素为主的 *Gyoeffiyella* 等快速演替为小菇属(*Mycena*)、杯伞属(*Clitocybe*)和环柄菇属(*Lepiota*)等木质素降解类群;王西亚等^[29]的研究也表明在分解程度较高的植物残体中定殖的细菌群落由酸杆菌门(*Acidobacteria*)、放线菌门(*Actinobacteria*)和解糖微小寄生菌门(*Saccharibacteria*)等能够利用贫养底物的类群主导。由于适应贫养底物的微生物较之适应高质量底物的类群具有更广泛的适应能力,在获取高质量底物时仍然能够维持较强的分解能力^[30],半分解层凋落物中的分解者可能在侵入新鲜凋落物层后加速其组织中木质素外壳的降解以及后续易利用物质的淋失和生物降解,从而对其分解速率呈现出显著的促进效应。

值得注意的是,具体分析两类凋落物间相互促进效应产生的阶段时,两种新鲜凋落物和半分解层凋落物间的协同效应均出现在试验中的偏后阶段(图 1)。其原因可能是尽管新鲜凋落物能够提供养分促进半分解层凋落物的分解,但其分解抑制物如酚类(包括水溶酚类和黄酮类物质)、萜类和其他具有生物毒性的次生代谢物的释放在分解初期往往也处于快速释放阶段^[15],这可能使上述物质在分解环境中快速积累,从而达到对微生物及其胞外酶的活性产生抑制效应的临界浓度^[31],抵消养分对其生长和活性的促进效应。反之,半分解层向上侵入的木质纤维素降解菌在富养底物中必然面临土著类群的竞争排斥^[13],因此更倾向于在新鲜凋落物养分逐渐损失、基质质量降低的试验后期表现出更强的促进分解的效应。另外,研究结果表明,2 种新鲜凋落物输入对地表半分解层凋落物的影响结果存在明显差异。其中,以预测分解速率(k)评价时,硬质早熟禾凋落物自身分解总体上受到的促进效应更为明显,其对半分解层凋落物的促进效应则未达到显著水平,针茅凋落物的输入则产生显著的相互促进效应。其原因可能是前者的基质质量偏差(表 1),在混合分解时向半分解层凋落物提供的养分十分有限,但自身分解则因木质纤维素降解菌的侵入而获益;而针茅凋落物则能通过淋溶向半分解层凋落物提供更多的氮磷和其他养分,从而产生明显的相互促进效应。这可能反映出新鲜和半分解层凋落物混合分解效应的产生分别依赖前者提供的养分以及后者输出的分解能力和适应性更强的分解者,其具体机制是否符合上述假设尚需进一步研究验证。最后,尽管本研究表明半分解层凋落物的部分基质质量指标相对较差,但其养分状态并非全面劣于新鲜凋落物。其原因一方面可能来源于不同凋落物类型中物种组成的差异,另一方面可能是由于半分解凋落物中的相当部分尚处于分解的前中期,因此定殖其中的微生物可能在分解过程中从周围土壤环境中固定了大量养分^[32],以改善凋落物底物的生态化学计量比和可分解性。考虑到上述因素,以及作为混合物其在长期分解过程中可能筛选了同时适应本植物群落中多种植物凋落物分解的微生物类群^[33-34],其在生态系统凋落物分解和后续物质循环过

程中实际上可能发挥着较目前认识更为积极的作用,在后续研究中应予以重视。

4 结论

随分解进行,硬质早熟禾或针茅新鲜凋落物与半分解层凋落物逐渐倾向于显著促进彼此分解,并总体加速了两者的养分释放。由此可见,新鲜和半分解层凋落物在混合分解过程中的相互作用可能在生态系统物质循环速率的维持中发挥了积极作用。

参考文献 References:

- [1] Wu Q X, Ni X Y, Sun X Y, *et al.* Substrate and climate determine terrestrial litter decomposition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2025, 122(7): e2420664122.
- [2] Wang W C, Yan W D, Li Z W, *et al.* Effects of nitrogen addition on litter decomposition in *Pinus massoniana* plantation forest. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2019, 39(12): 55–61.
王万才, 闫文德, 李忠文, 等. 氮添加对马尾松人工林凋落物分解的影响. *中南林业科技大学学报*, 2019, 39(12): 55–61.
- [3] Jia B R. Litter decomposition and its underlying mechanisms. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2019, 43(8): 648–657.
贾丙瑞. 凋落物分解及其影响机制. *植物生态学报*, 2019, 43(8): 648–657.
- [4] Wang L F, Zhou Y, Chen Y M, *et al.* Litter diversity accelerates labile carbon but slows recalcitrant carbon decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 168: 108632.
- [5] Xiao W Y, Chen H Y H, Kumar P, *et al.* Multiple interactions between tree composition and diversity and microbial diversity underly litter decomposition. *Geoderma*, 2019, 341: 161–171.
- [6] Zhang X X, Wang B Y, Liu Z W. Impacts of plant secondary metabolites from conifer litter on the decomposition of *Populus purdomii* litter. *Journal of Forestry Research*, 2019, 30(6): 2237–2245.
- [7] Zhang X X, Liu H, Zhou W X, *et al.* The effects of plant secondary metabolites from coniferous needle litter on the litter decomposition of *Betula albo-sinensis* Burk. *Sains Malaysiana*, 2019, 48(3): 561–570.
- [8] Jin X, Wang Z L, Wu F Z, *et al.* Litter mixing alters microbial decomposer community to accelerate tomato root litter decomposition. *Microbiology Spectrum*, 2022, 10(3): DOI: 10.1128/spectrum.00186–22.
- [9] Liu J, Liu X Y, Song Q N, *et al.* Synergistic effects: a common theme in mixed-species litter decomposition. *New Phytologist*, 2020, 227(3): 757–765.
- [10] Gartner T B, Cardon Z G. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos*, 2004, 104(2): 230–246.
- [11] Handa I T, Aerts R, Berendse F, *et al.* Consequences of biodiversity loss for litter decomposition across biomes. *Nature*, 2014, 509(7499): 218–221.
- [12] Lu W J, Qi J Y, Wu C, *et al.* Effects of mixed litter with different degrees of decomposition on the decomposition characteristics of semi-arid grassland in northern Shanxi. *Acta Prataculturae Sinica*, 2023, 32(12): 47–57.
路文杰, 齐晋云, 吴聪, 等. 晋北半干旱草地不同分解程度凋落物混合对分解特征的影响. *草业学报*, 2023, 32(12): 47–57.
- [13] Xu Z X, Zhang Y Q, Tao Y, *et al.* Nutrient composition of litters and functional diversity of different microorganisms in various decomposition stages of *Casuarina equisetifolia* plantations. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Science Edition)*, 2020, 44(2): 197–205.
徐志霞, 张雅倩, 陶月, 等. 不同分解程度木麻黄凋落物的养分特征及微生物功能多样性分析. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2020, 44(2): 197–205.
- [14] Chen Y C, Ma S Q, Liu J, *et al.* Soil C and N dynamics and their non-additive responses to litter mixture under different moisture conditions from an alpine steppe soil, Northern Tibet. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 125: 231–238.
- [15] Zhang X X, Hu J W, Hu M, *et al.* Indoor simulating research of key plant metabolites release from the litters of typical arboreal, shrubby and herbaceous species in the Loess Hilly Region. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2023, 43(4): 688–697.
张晓曦, 胡嘉伟, 胡漫, 等. 黄土丘陵区代表性乔灌木凋落物关键代谢产物释放的室内模拟研究. *西北植物学报*, 2023, 43(4): 688–697.
- [16] Zhu J, Liu J F, He Z S, *et al.* Effects of physical barrier of litter on the seed germination and radicle growth of *Castanopsis kawakamii*. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(16): 5630–5637.

- 朱静, 刘金福, 何中声, 等. 凋落物物理阻隔对格氏栲种子萌发及胚根生长的影响. 生态学报, 2020, 40(16): 5630—5637.
- [17] Zhu J, Liu J F, Xing C, *et al.* Effect of seeds dispersal position on the root morphology and growth characteristics of *Castanopsis kawakamii* seedlings. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 42(10): 4065—4075.
- 朱静, 刘金福, 邢聪, 等. 种子散布位置对格氏栲幼苗根系形态及生长特征的影响. 生态学报, 2022, 42(10): 4065—4075.
- [18] Daebeler A, Petrová E, Kinz E, *et al.* Pairing litter decomposition with microbial community structures using the Tea Bag Index (TBI). *Soil*, 2022, 8(1): 163—176.
- [19] Purahong W, Wubet T, Lentendu G, *et al.* Life in leaf litter: Novel insights into community dynamics of bacteria and fungi during litter decomposition. *Molecular Ecology*, 2016, 25(16): 4059—4074.
- [20] Liu G B, Shanguan Z P, Yao W Y, *et al.* Ecological effects of soil conservation in Loess Plateau. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 2017, 32(1): 11—19.
- 刘国彬, 上官周平, 姚文艺, 等. 黄土高原生态工程的生态成效. 中国科学院院刊, 2017, 32(1): 11—19.
- [21] Zhao H B, Liu G B, Hou X L. Characteristics of nutrient cycling of different vegetation types in the Zhifanggou Watershed on the Loess Hilly Region. *Acta Prataculturae Sinica*, 2006, 15(3): 63—69.
- 赵护兵, 刘国彬, 侯喜禄. 黄土丘陵区流域主要植被类型养分循环特征. 草业学报, 2006, 15(3): 63—69.
- [22] Zhang X X, Zhou W X, Li J J, *et al.* Mixed decomposition and interspecific effects during early decomposition of litter mixtures of *Pinus tabulaeformis* Carrière and broadleaved species. *Plant Science Journal*, 2019, 37(3): 303—311.
- 张晓曦, 周雯星, 李佳佳, 等. 早期分解中油松与阔叶树种凋落叶混合分解效应及其相互影响. 植物科学学报, 2019, 37(3): 303—311.
- [23] Wang H, Liu S R, Wang J X, *et al.* Mixed-species plantation with *Pinus massoniana* and *Castanopsis hystrix* accelerates C loss in recalcitrant coniferous litter but slows C loss in labile broadleaf litter in southern China. *Forest Ecology and Management*, 2018, 422: 207—213.
- [24] Wang L F, Chen Y M, Zhou Y, *et al.* Environmental conditions and litter nutrients are key determinants of soluble C, N, and P release during litter mixture decomposition. *Soil and Tillage Research*, 2021, 209: 104928.
- [25] Zhang X Y, Ni X Y, Hedénec P, *et al.* Litter facilitates plant development but restricts seedling establishment during vegetation regeneration. *Functional Ecology*, 2022, 36(12): 3134—3147.
- [26] Zhang A, Wang D, Wan S Q. Litter addition decreases plant diversity by suppressing seeding in a semiarid grassland, Northern China. *Ecology and Evolution*, 2019, 9(17): 9907—9915.
- [27] Li Y N, Zhou X M, Zhang N L, *et al.* The research of mixed litter effects on litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(16): 4977—4987.
- 李宜浓, 周晓梅, 张乃莉, 等. 陆地生态系统混合凋落物分解研究进展. 生态学报, 2016, 36(16): 4977—4987.
- [28] Leppert K N, Niklaus P A, Scherer-Lorenzen M. Does species richness of subtropical tree leaf litter affect decomposition, nutrient release, transfer and subsequent uptake by plants? *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 115: 44—53.
- [29] Wang X Y, Lyu J L, He P, *et al.* Succession in bacterial community during maize straw decomposition. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2021, 27(1): 45—53.
- 王西亚, 吕继龙, 何萍, 等. 玉米秸秆分解过程中细菌群落组成演化特征. 植物营养与肥料学报, 2021, 27(1): 45—53.
- [30] Zhang M, Dong L G, Fei S X, *et al.* Responses of soil organic carbon mineralization and microbial communities to leaf litter addition under different soil layers. *Forests*, 2021, 12(2): 170.
- [31] Xu J Y, Lu Y P, Zhang X X, *et al.* Effects of leachates from understory medicinal plants on decomposition of *Pinus tabulaeformis* litter and soil enzyme activities. *Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition)*, 2018, 46(1): 30—38, 45.
- 许纪元, 卢玉鹏, 张晓曦, 等. 药材植物淋出物对油松枯落物分解和土壤酶活性的影响. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2018, 46(1): 30—38, 45.
- [32] Hong J T, Lu X Y, Ma X X, *et al.* Five-year study on the effects of warming and plant litter quality on litter decomposition rate in a Tibetan alpine grassland. *Science of the Total Environment*, 2021, 750: 142306.
- [33] Chen M, Zhu X P, Zhao C Y, *et al.* Rapid microbial community evolution in initial *Carex* litter decomposition stages in Bayinbuluk alpine wetland during the freeze-thaw period. *Ecological Indicators*, 2021, 121: 107180.
- [34] Chapman S K, Newman G S. Biodiversity at the plant-soil interface: Microbial abundance and community structure respond to litter mixing. *Oecologia*, 2010, 162(3): 763—769.