

高寒森林溪流对凋落叶分解过程中木质素降解的影响

岳楷¹ 杨万勤^{1,2} 彭艳¹ 黄春萍^{1,3} 张川¹ 吴福忠^{1,2*}

¹四川农业大学生态林业研究所, 林业生态工程省级重点实验室, 高山森林生态系统定位研究站, 成都 611130; ²长江上游生态安全协同创新中心, 成都 611130; ³四川师范大学生命科学学院 成都 610101

摘要 溪流广泛分布于高寒森林地表, 凋落于其中的林木凋落物的分解是整个森林生态系统物质循环的重要环节, 水体流动过程中的冲刷和淋洗作用及其他独特的环境条件可能显著影响凋落物中木质素的降解。该研究采用凋落袋法对比研究了岷江上游高寒森林4种典型且初始质量差异显著的凋落叶, 即康定柳(*Salix paraplesia*)、高山杜鹃(*Rhododendron lapponicum*)、方枝柏(*Sabina saltuaria*)和四川红杉(*Larix mastersiana*), 在不同生境(林下、溪流和河岸带)下分解过程中木质素残留质量和浓度(质量百分率)的动态变化特征。经过两年的分解, 发现溪流显著促进了凋落叶中木质素的降解; 同一物种凋落叶在不同生境下木质素残留质量差异显著($p < 0.05$), 整体表现为溪流<河岸带<林下; 在凋落叶分解的初期木质素有明显的降解, 其浓度表现为先降低后升高, 但不同物种之间存在显著($p < 0.05$)的差异; 在整个分解过程中, 木质素残留质量总体呈现出了降低的趋势。此外, 生境类型、分解时期和区域性环境因子(温度、pH值和营养元素的有效性)能显著影响木质素的降解率。这些结果表明, 传统上认为木质素在凋落叶分解初期相对稳定的观点可能并不准确, 其浓度很可能是先下降后升高, 这也与有关木质素动态的最新研究结果相一致。另一方面, 在不同分解时期和不同生境下, 凋落叶木质素降解率表现出了显著差异, 表明区域性环境因子在凋落叶分解和木质素降解过程中具有重要的作用。

关键词 碳循环; 林下; 溪流; 河岸带; 降解率; 物种; 环境因子

引用格式: 岳楷, 杨万勤, 彭艳, 黄春萍, 张川, 吴福忠 (2016). 高寒森林溪流对凋落叶分解过程中木质素降解的影响. 植物生态学报, 40, 893–901. doi: 10.17521/cjpe.2016.0163

Effects of streams on lignin degradation during foliar litter decomposition in an alpine forest

YUE Kai¹, YANG Wan-Qin^{1,2}, PENG Yan¹, HUANG Chun-Ping^{1,3}, ZHANG Chuan¹, and WU Fu-Zhong^{1,2*}

¹Long-term Research Station of Alpine Forest Ecosystems, Provincial Key Laboratory of Ecological Forestry Engineering, Institute of Ecology and Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China; ²Collaborative Innovation Center for Ecological Security in the Upper Reaches of the Yangtze River, Chengdu 611130, China; and ³College of Life Science, Sichuan Normal University, Chengdu 610101, China

Abstract

Aims Streams are widely distributed in alpine forests, and litter decomposition in which is an important component of material cycling across the forest landscape. The leaching and fragmenting effects as well as the unique environmental factors in streams may have significant impacts on lignin degradation during litter decomposition, but studies on this are lacking.

Methods Using litterbag methods, we investigated the dynamics of lignin mass remaining and concentration (percent litter mass, %) during the decomposition of four foliar litters, which varied significantly in the initial litter chemical traits, from the dominant species of *Salix paraplesia*, *Rhododendron lapponicum*, *Sabina saltuaria*, and *Larix mastersiana* under different habitats (forest floor, stream, and riparian zone) in the upper reaches of the Minjiang River.

Important findings After two year's incubation, litter lignin mass remaining for a specific litter species varied significantly ($p < 0.05$) among habitats, with an order of stream < riparian zone < forest floor. Lignin was degraded substantially in the early stage of litter decomposition process, and the lignin concentration first decreased and then increased with the proceeding of litter decomposition, but varied significantly ($p < 0.05$) among different litter species. Lignin mass showed a general trend of decrease across the 2-year decomposition course. In addition, habitat type, decomposition period and microenvironmental factors (e.g., temperature, pH value and nutrient

收稿日期Received: 2016-05-09 接受日期Accepted: 2016-07-23

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: wufzchina@163.com)

availability) showed substantial influences on lignin degradation rate. These results suggest that the traditional view that lignin was relatively recalcitrant with an increase of concentration in the early stage of litter decomposition is challenged, but the loss of lignin in the early phrase is in line with recent findings about the fate of lignin during litter decomposition. Moreover, the significant differences of lignin degradation rates among different decomposition period and habitat types indicated that local-scale environmental factors can play a significant role in litter decomposition and lignin degradation processes.

Key words carbon cycling; forest floor; stream; riparian zone; degradation rate; species; environmental factor

Citation: Yue K, Yang WQ, Peng Y, Huang CP, Zhang C, Wu FZ (2016). Effects of streams on lignin degradation during foliar litter decomposition in an alpine forest. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 893–901. doi: 10.17521/cjpe.2016.0163

凋落物分解不仅为植物生长提供必要的养分,同时也是陆地生态系统土壤有机物形成、营养元素矿化和碳(C)循环的一个关键环节(Prescott, 2005; Berg & McClaugherty, 2014)。木质素是凋落物的主要组成部分,其降解在凋落物的分解过程中起到至关重要的作用(Berg, 2014)。传统观点一般认为木质素在凋落物分解过程中相对稳定,仅能被特定的微生物所降解,其浓度(质量百分率,%)在凋落物分解初期表现为增加,而到凋落物分解后期缓慢下降,成为调控凋落物后期分解的主要组分(Berg & McClaugherty, 2014)。近期研究发现,木质素在凋落物分解初期表现出了明显的降解,其降解率与凋落物中可溶性有机C (dissolved organic carbon)显著正相关,且随着可溶性C的流失,木质素降解率在凋落物分解后期呈现逐渐下降的趋势(Klotzbücher *et al.*, 2011)。然而,现有研究主要集中于陆地生态系统(如森林和草原),有关水生态系统(如溪流)凋落物分解过程中木质素降解特征的研究报道较少,而有关凋落物在陆地生态系统和水生态系统分解过程中木质素动态特征异同的研究还未见报道。

溪流是森林生态系统的重要组成部分,也是森林陆地和水生态系统间C源和营养元素转运和信息交流的重要枢纽(Wallace *et al.*, 1999)。凋落物分解是森林溪流物质和能量的主要来源,而凋落叶是输入森林溪流凋落物的主要部分(Gessner *et al.*, 1999)。与陆地生态系统相比,凋落物在溪流中的分解虽然受相似因子(如气候、基质质量、环境营养元素可利用度等)的调控(Cornwell *et al.*, 2008; Boyero *et al.*, 2011),但同时也受溪流独特环境因子的影响,如相对稳定的温度、充足的水源、低氧和强烈的冲刷作用等(Graça *et al.*, 2015)。因此,在不同生境下凋落物分解过程中木质素降解可能呈现出迥异的特征。另一方面,近期研究表明区域性环境因子

(local-scale environmental factor)在凋落物分解过程中起到不可忽视的作用(Bradford *et al.*, 2016),木质素的降解同样可能受到由不同生境所代表的环境因子的调控。

岷江上游高寒森林具有典型的季节性动态,环境条件随冬季雪被的形成、覆盖、消融及土壤的冻融循环过程而显著改变,且在不同生境下差异明显(张川等, 2015)。因此,以岷江上游高寒森林为研究区域,采用凋落袋法研究该区域4种典型且初始质量差异显著的凋落叶,即康定柳(*Salix paraplesia*)、高山杜鹃(*Rhododendron lapponicum*)、方枝柏(*Sabina saltuaria*)及四川红杉(*Larix mastersiana*),在溪流分解过程中木质素的动态特征。同时,为了更好地揭示溪流对凋落叶木质素降解的影响,我们对比研究了这4种凋落叶在林下(非水体生境)和河岸带(小沼泽地,非流动水体生境)分解过程中木质素的动态特征。基于现有报道,我们假设:(1)木质素降解率受物种和生境的显著影响,且在溪流中降解最快;(2)在凋落叶分解初期木质素具有明显的降解,且降解速率受分解时期和区域性环境因子的调控。本研究以期为进一步认识凋落叶在溪流分解过程中木质素的动态特征和影响因素及不同生境下木质素降解动态的异同提供新的参考资料。

1 材料和方法

1.1 研究区域概况

实验在建于四川省阿坝藏族羌族自治州理县的高山森林生态系统定位研究站(102.53°–102.57° E, 31.14°–31.19° N, 海拔2 458–4 619 m)进行。研究站坐落于米亚罗自然保护区,地处青藏高原东缘与四川盆地的过渡带。该区年平均气温3 °C,温度波动范围为–18–23 °C,年降水量850 mm。研究区域的森林植被随海拔由低到高依次为针阔混交林、高寒针叶

林、高山灌丛和草甸。实验样地位于海拔3 580 m的典型高寒森林, 其乔木层主要为方枝柏、四川红杉、岷江冷杉(*Abies faxoniana*), 树龄约130年。林下灌丛主要为高山杜鹃、康定柳、三颗针(*Berberis sargentiana*)、扁刺蔷薇(*Rose sweginzowii*)等, 草本以高山冷蕨(*Cystopteris montana*)、莎草属(*Cyperus*)和薹草属(*Carex*)植物为主(岳楷等, 2015b)。于研究区高寒森林的典型林冠下选取3个25 m × 25 m的样方, 每个样方相距1 km左右。同时, 在邻近林下样地的区域分别选取3条典型的森林溪流和3个河岸带作为研究样地。每条溪流长约为200 m, 宽30–160 cm, 每个河岸带样地面积约为1 hm²。

1.2 实验设计

2013年10月初于研究区域内收集当年最新自然凋落的康定柳、高山杜鹃、方枝柏和四川红杉凋落叶, 及时带回实验室自然风干。样品风干后, 首先分别称取每种凋落叶10.00 g各9份, 于65 °C下烘干至恒质量, 计算烘干样和风干样含水率的转换系数, 随后将烘干样研磨过60目筛用以测定凋落叶初始化学质量指标(表1)。准确称取每个物种相当于烘干质量10.00 g的风干样, 装入20 cm × 20 cm的尼龙网袋中(孔径0.5 mm), 共1 080袋(4物种× 3样地× 3重复× 10次采样× 3生境)。2013年11月, 将准备好的凋落袋分别铺设于林下、溪流和河岸带的样地中。铺设样品时, 将凋落袋系于安全绳后放置到溪流样地中, 并将安全绳系于溪流岸边灌木的主干上, 每条溪流铺设3条, 共120袋(4物种× 3重复× 10次采样)。同时, 分别在林下和河岸带的样方中放置同样数目的凋落袋。放置样品的同时, 在每个生境的任一样方内随机选取一个凋落袋, 放置一个将读取时间设定为每次2 h的纽扣式温度计(iButton DS1923-F5, Maxim/Dallas Semiconductor, Sunnyvale, USA), 同步监测不同生境下温度的动态。

1.3 样品处理与分析

基于前期相关研究及研究区域雪被的形成、覆

盖和融化过程, 我们将一年划分为5个关键时期, 即冻结初期(pre-freezing period, PP)、冻结期(freezing period, FP)、融化期(thawing period, TP)、生长季节(growing season, GS)和生长季节后期(late growing season, LGS), 凋落袋的采集分别于每个时期末进行。每次采集不同生境样地中装有不同物种的凋落袋各9袋(3样地× 3重复), 读取不同样地凋落袋的温度数据, 并计算温度的平均值(Yue *et al.*, 2016; 表1)。将采集的凋落叶样品带回实验室自然风干后, 小心去除凋落叶表面的泥沙和根等杂物, 于65 °C下烘干至恒质量以计算凋落叶的残留质量。将称质量后的凋落叶研磨过60目筛, 用以测定木质素浓度。木质素浓度的测定采用改进的硫酸洗涤法进行。此方法测定的组分现多被称为克拉松木质素(Klason lignin)或酸不溶性组分(acid unhydrolyzable residue, AUR), 具体测定方法和步骤见He等(2016)。凋落叶初始有机C含量采用氧化外加热法测定, 全氮(N)采用半微量凯氏定氮法测定, 全磷(P)采用钼锑抗比色法测定(Zhu *et al.*, 2012)(表2)。

每次采样时, 即时测定溪流和河岸带水体的pH值(pH 320, WTW GmbH, Weilheim, Germany)和流速(Martin Marten Z30, Current-meter, Barcelona, Spain)。同时, 用聚乙烯塑料瓶采集每个溪流和河岸带样地的水样, 带回实验室后及时用0.7 μm孔径的玻璃纤维滤器(GF/F glass fibre filter; Whatman International, Florham Park, USA)过滤, 用以测定水样的营养指标。采用双指示剂中和法测定HCO₃⁻的含量, 紫外分光光度计(UV-2600, Unico Instruments, 上海)测定PO₄³⁻的含量, 离子色谱(ICS-90, Dionex Corp., Sunnyvale, USA)测定NH₄⁺和NO₃⁻的含量(岳楷等, 2015a)。同时, 每次取样采取林下样地土壤有机层的土样(5 cm × 10 cm), 测定土壤pH和C、N、P的含量, 测量方法同凋落叶样品(表1)。

1.4 计算与统计分析

凋落叶分解过程中木质素在不同时期的降解率

表1 不同生境下凋落叶分解过程中环境因子特征(平均值±标准偏差, *n* = 90)

Table 1 Characteristics of environmental conditions of different habitats during the process of foliar litter decomposition (mean ± SD, *n* = 90)

Table 1 Characteristics of environmental conditions of different habitats during the process of benthic litter decomposition (mean \pm SE; n = 5)								
生境	Habitat	AT ($^{\circ}$ C)	C (g \cdot kg $^{-1}$)	N (g \cdot kg $^{-1}$)	P (g \cdot kg $^{-1}$)	pH		
林下	Forest floor	2.0 \pm 5.2	126 \pm 26	5.8 \pm 1.1	1.2 \pm 0.2	6.6 \pm 0.02		
生境	Habitat	AT ($^{\circ}$ C)	HCO $_3^{-}$ (mg \cdot L $^{-1}$)	NH $_4^{+}$ (mg \cdot L $^{-1}$)	NO $_3^{-}$ (mg \cdot L $^{-1}$)	PO $_4^{3-}$ (μ g \cdot L $^{-1}$)	pH	FV (m \cdot s $^{-1}$)
溪流	Stream	5.1 \pm 2.6	13.9 \pm 1.96	0.10 \pm 0.05	0.29 \pm 0.07	7.85 \pm 0.38	6.6 \pm 0.4	0.53 \pm 0.15
河岸带	Riparian zone	4.8 \pm 3.4	19.7 \pm 1.33	0.04 \pm 0.02	0.34 \pm 0.08	7.84 \pm 0.41	6.9 \pm 0.3	0.05 \pm 0.01

AT, 凋落物袋的平均温度; C, 有机碳; FV, 流速; N, 全氮; P, 全磷。表中数据为两年平均值。

AT, average temperature of litter bag; C, organic carbon; FV, flow velocity; N, total nitrogen; P, total phosphorus. Values are the means across the two-year experiment.

表2 康定柳、高山杜鹃、方枝柏和四川红杉凋落叶初始质量特征(平均数±标准偏差, $n = 9$)

Table 2 Initial chemical properties of *Salix parapslesia*, *Rhododendron lapponicum*, *Sabina saltuaria*, and *Larix mastersiana* foliar litters (mean ± SD, $n = 9$)

物种 Species	C (%)	N (%)	P (%)	木质素 Lignin (%)	C:N	C:P	N:P	Lignin:N
康定柳 <i>S. parapslesia</i>	34.8 ± 0.9 ^c	2.64 ± 0.15 ^a	0.17 ± 0.01 ^a	24.7 ± 1.3 ^d	13.2 ± 0.8 ^d	207 ± 19.7 ^c	15.7 ± 1.7 ^a	9.38 ± 0.8 ^c
高山杜鹃 <i>R. lapponicum</i>	38.6 ± 1.1 ^b	0.69 ± 0.10 ^d	0.10 ± 0.02 ^d	29.8 ± 0.8 ^b	57.2 ± 10.2 ^a	375 ± 53.6 ^a	6.75 ± 1.5 ^c	44.3 ± 8.3 ^a
方枝柏 <i>S. saltuaria</i>	46.9 ± 1.8 ^a	1.05 ± 0.06 ^c	0.15 ± 0.01 ^b	28.1 ± 0.8 ^c	45.1 ± 3.9 ^b	304 ± 12.6 ^b	6.79 ± 0.7 ^c	26.9 ± 1.8 ^b
四川红杉 <i>L. mastersiana</i>	37.5 ± 0.5 ^b	1.59 ± 0.11 ^b	0.12 ± 0.01 ^c	37.8 ± 1.0 ^a	23.6 ± 1.8 ^c	320 ± 24.6 ^b	13.6 ± 0.8 ^b	30.1 ± 2.1 ^b

C, 有机碳; N, 全氮; P, 全磷。同一列不同小写字母表示不同物种同一指标差异显著 ($p < 0.05$)。

C, total organic carbon; N, total nitrogen; P, total phosphorus. Different lower case letters in the same column indicate significant ($p < 0.05$) differences among different litter species for a given index.

D_t (%) = $(L_{t-1} - L_t) / \Delta TL_0 \times 100\%$, 式中 L_{t-1} 和 L_t 分别为第 $t-1$ 次和第 t 次($t = 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10$)采样时凋落叶木质素残留质量, L_0 为凋落叶木质素的初始质量, ΔT 为每个时期的长度(月); 凋落叶木质素在整个实验时期(2年)的降解率 L (%) = $(L_0 - L_{10}) / TL_0 \times 100\%$, 式中 L_{10} 为第10次采样凋落叶的木质素残留质量, T 为2年的总月份数, 即 $T = 24$ 。

采用单因素方差分析比较不同物种凋落叶初始质量指标的差异性, 同一物种凋落叶在不同生境条件下木质素残留质量的差异性, 同一物种在相同生境下不同分解时期木质素浓度和降解率的差异性; 采用重复测量方差分析检验分解时期、物种和生境对木质素降解率的影响; 采用逐步回归分析检验凋落叶初始质量指标和木质素降解率的关系; 采用回归分析检验不同生境环境因子与木质素降解率的相关性。数据统计和分析采用SPSS 19.0 (SPSS, Chicago, USA)完成。

2 结果

2.1 木质素残留质量特征

随着凋落叶的分解, 木质素残留质量整体呈现了下降的趋势, 但不同物种、生境和分解时期之间存在显著($p < 0.05$)的差异(图1)。就生境而言, 各个物种凋落叶木质素质量在溪流中减少最快, 河岸带次之, 林下最慢。就物种而言, 康定柳凋落叶木质素质量减少较多(图1A), 高山杜鹃凋落叶木质素质量减少相对缓慢(图1B), 方枝柏木质素质量残留量与康定柳相似(图1C), 而四川红杉凋落叶木质素质量减少最多, 且主要集中在凋落叶分解的最初时期。经过两年的分解, 四川红杉凋落叶木质素质量由最初的3.78 g减少到1.64–2.26 g (图1D)。值得注意的是, 木质素质量在部分分解时期表现出了增加的趋势。

2.2 木质素浓度特征

在凋落叶分解过程中, 木质素浓度整体表现为先下降再上升, 但受物种、生境和分解时期的显著影响($p < 0.05$) (图2)。同一物种凋落叶在不同生境下木质素浓度随凋落叶分解表现出相似的动态特征, 即在分解初期下降而后逐渐升高。就不同物种而言, 康定柳、高山杜鹃和方枝柏凋落叶木质素浓度所表现出的规律较为相似(图2A、2B、2C), 而四川红杉凋落叶在分解的最初时期(冻结初期)木质素浓度显著($p < 0.05$)下降, 而后波动中表现出缓慢上升的趋势(图2D)。

2.3 木质素降解率及其影响因素

经过两年的分解, 凋落叶木质素均表现出了较高的降解率, 但不同物种之间存在差异, 表现为康定柳>方枝柏>四川红杉>高山杜鹃(图3)。重复测量方差分析表明, 物种、生境类型和分解时期及其交互作用均显著($p < 0.001$)影响了凋落叶中木质素的降解率(表3)。同一生境条件下, 不同物种凋落叶木质素降解率表现出了明显的差异(图3)。就不同分解时期而言, 凋落叶中木质素在冻结初期降解率最高, 而后出现不同程度的波动, 且在部分时期出现了负

表3 凋落叶分解过程中木质素降解率与物种、生境和分解时期的重复测量方差分析

Table 3 Repeated-measure ANOVA analysis on the effects of litter species, habitat type, and decomposition period on lignin degradation rate during litter decomposition process

影响因子 Influence factor	自由度 Degree of freedom	F	p
物种 Species	3	165.753	< 0.001
生境 Habitat	2	75.197	< 0.001
时期 Period	9	504.141	< 0.001
物种×生境 Species × habitat	6	40.353	< 0.001
物种×时期 Species × period	27	17.003	< 0.001
生境×时期 Habitat × period	18	18.317	< 0.001
物种×生境×时期 Species × habitat × period	54	12.020	< 0.001

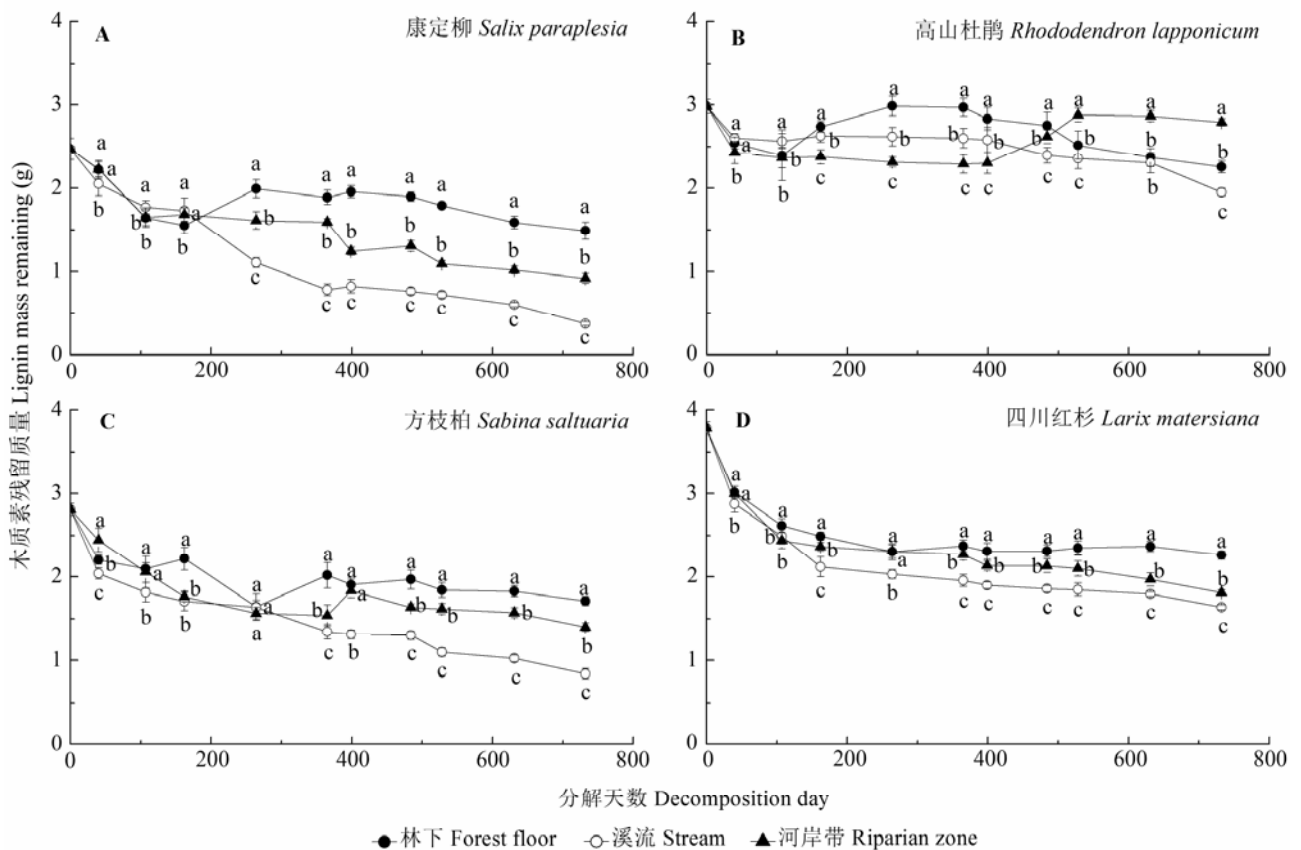


图1 不同生境下康定柳(A)、高山杜鹃(B)、方枝柏(C)、四川红杉(D)凋落叶分解过程中木质素残留质量(g)的动态特征(平均值±标准偏差, $n = 9$)。不同小写字母表示同一分解时期同一物种在不同生境下木质素残留质量差异显著($p < 0.05$)。
Fig. 1 Dynamics of lignin mass remaining (g) in the decomposing foliar litter of *Salix paraplesia* (A), *Rhododendron lapponicum* (B), *Sabina saltuaria* (C), and *Larix mastersiana* (D) under different habitat conditions (mean \pm SD, $n = 9$). Different lowercase letters indicate significant ($p < 0.05$) differences of lignin mass remaining for a given litter species in a specific decomposition period under different habitat conditions.

表4 凋落叶木质素两年总降解率(%/月)与初始质量的逐步回归分析

Table 4 Stepwise regression analysis between lignin degradation rate (%/month) of the 2 years and foliar litter initial chemical properties

生境 Habitat	回归式 Regression model				
	a_0	a_1X_1	a_2X_2	a_3X_3	a_4X_4
林下 Forest floor	$\hat{y} = 0.424$	$-0.017 \text{ C:N (0.353)}$	$+0.042 \text{ C (0.607)}$		
溪流 Stream	$\hat{y} = 1.602$	$-0.031 \text{ Lignin:N (0.785)}$	$+13.231 \text{ P (0.874)}$		
河岸带 Riparian zone	$\hat{y} = -7.311$	$+0.032 \text{ Lignin (0.783)}$	$+20.108 \text{ P (0.888)}$	$+0.164 \text{ N:P (0.932)}$	$+0.090 \text{ C (0.940)}$

C, 有机碳; N, 全氮; P, 全磷; a_0 , 截距; a_1, a_2, a_3, a_4 是回归系数; X_1, X_2, X_3, X_4 是自变量(初始质量指标)。括号数值表示决定系数(R^2); $n = 36$ 。

C, total organic carbon; N, total nitrogen; P, total phosphorus; a_0 , intercept; a_1, a_2, a_3, a_4 show regression coefficient; X_1, X_2, X_3, X_4 show independent variable (litter initial chemical traits). Data in parentheses represents coefficients of determination (R^2); $n = 36$.

降解(累积)。回归分析表明,凋落叶初始质量特征能显著影响凋落叶木质素的降解率(表4),而由不同生境所代表的区域性环境因子也不同程度地影响了木质素的降解率(表5)。

3 讨论

本研究发现木质素在凋落叶分解初期发生了明显的降解,整个降解过程受生境类型、物种和分解时期的显著影响,且在不同生境下木质素降解率整

体表现为溪流>河岸带>林下,这与我们的科学假设相一致。木质素浓度整体表现为先下降再上升,而木质素残留质量整体呈现降低的趋势,且木质素降解率在不同分解时期表现出了显著的差异。这些结果一方面表明溪流能显著加速凋落叶木质素的降解,另一方面也表明木质素在凋落叶分解初期确实进行了明显的降解,而高寒森林季节性冻融循环对不同生境下凋落叶分解过程中木质素的降解具有不同程度的影响,且由物种差异所代表的凋落叶基质

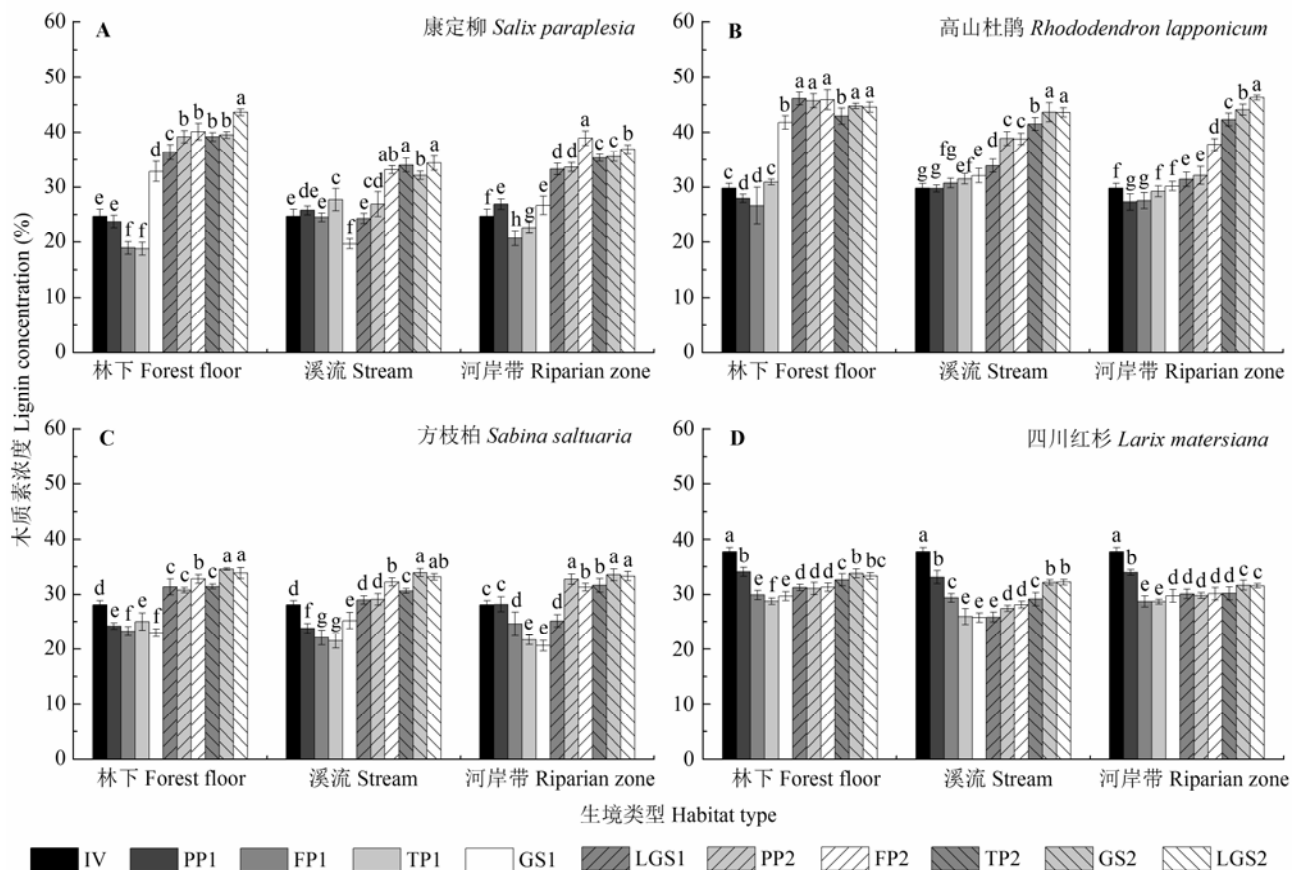


图2 不同生境下康定柳(A)、高山杜鹃(B)、方枝柏(C)、四川红杉(D)凋落叶分解过程中木质素浓度(质量百分率, %)的动态特征(平均值±标准偏差, $n = 9$)。不同小写字母表示同一物种凋落叶在同一生境的不同分解时期木质素浓度差异显著($p < 0.05$)。FP, 冻结期; GS, 生长季节; IV, 初始值; LGS, 生长季节后期; PP, 冻结初期; TP, 融化期; 1, 第一年; 2, 第二年。

Fig. 2 Dynamics of lignin concentration (percent litter mass, %) during *Salix paraplesia* (A), *Rhododendron lapponicum* (B), *Sabina saltuaria* (C), and *Larix mastersiana* (D) foliar litter decomposition ($p < 0.05$) under different habitat conditions (mean \pm SD, $n = 9$). Different lowercase letters indicate significant ($p < 0.05$) differences of lignin concentration among different decomposition periods for a given litter species incubated in a specific type of habitat. FP, freezing period; GS, growing season; IV, initial value; LGS, late growing season; PP, pre-freezing period; TP, thawing period; 1, first year; 2, second year.

质量和区域性环境因子对凋落叶中木质素的降解特征具有重要的影响。

凋落物分解的主要控制因子为气候条件、基质质量(物种)和分解者(Parson *et al.*, 2007; Cornwell *et al.*, 2008), 而越来越多的研究表明区域性环境因子对凋落物分解的影响可能比气候条件更为重要(Bradford *et al.*, 2014; 2016)。凋落叶木质素在溪流中降解最快, 这可能与溪流强烈的冲刷作用有关, 而溪流充足的水源和来自上游持续营养元素的供给同样保证了与木质素降解相关的微生物群落和结构(Ferreira *et al.*, 2016)。本研究表明物种和环境因子同样显著影响了凋落叶分解过程中木质素的降解。传统观点认为凋落叶木质素是较难降解的组分, 其浓度在凋落叶分解前期表现为积累, 而凋落叶分解前期的质量损失主要由可溶性组分的流失而致

(Berg & McClaugherty, 2014)。然而近期研究表明,

木质素在凋落叶分解前期能大量降解, 而后降解率逐渐降低, 且降解率与凋落叶中可溶性C的含量密切相关(Klotzbücher *et al.*, 2011)。本研究发现, 木质素残留质量和木质素浓度在凋落叶分解前期均明显下降, 表明木质素在凋落叶分解前期确实进行了明显的降解, 但不同物种之间存在显著的差异。这与近期有关木质素降解特征的研究结果相一致, 而不同物种初始可溶性C含量的差异可能是导致不同物种凋落叶中木质素降解率差异的主要原因。逐步回归分析也表明, 木质素降解率与凋落叶初始有机C含量显著相关, 且与凋落叶中主要元素的化学计量比表现出了显著相关关系(表4)。到凋落叶分解后期, 木质素降解率下降, 当凋落叶失重率大于木质素降解率时, 木质素浓度表现为升高。随

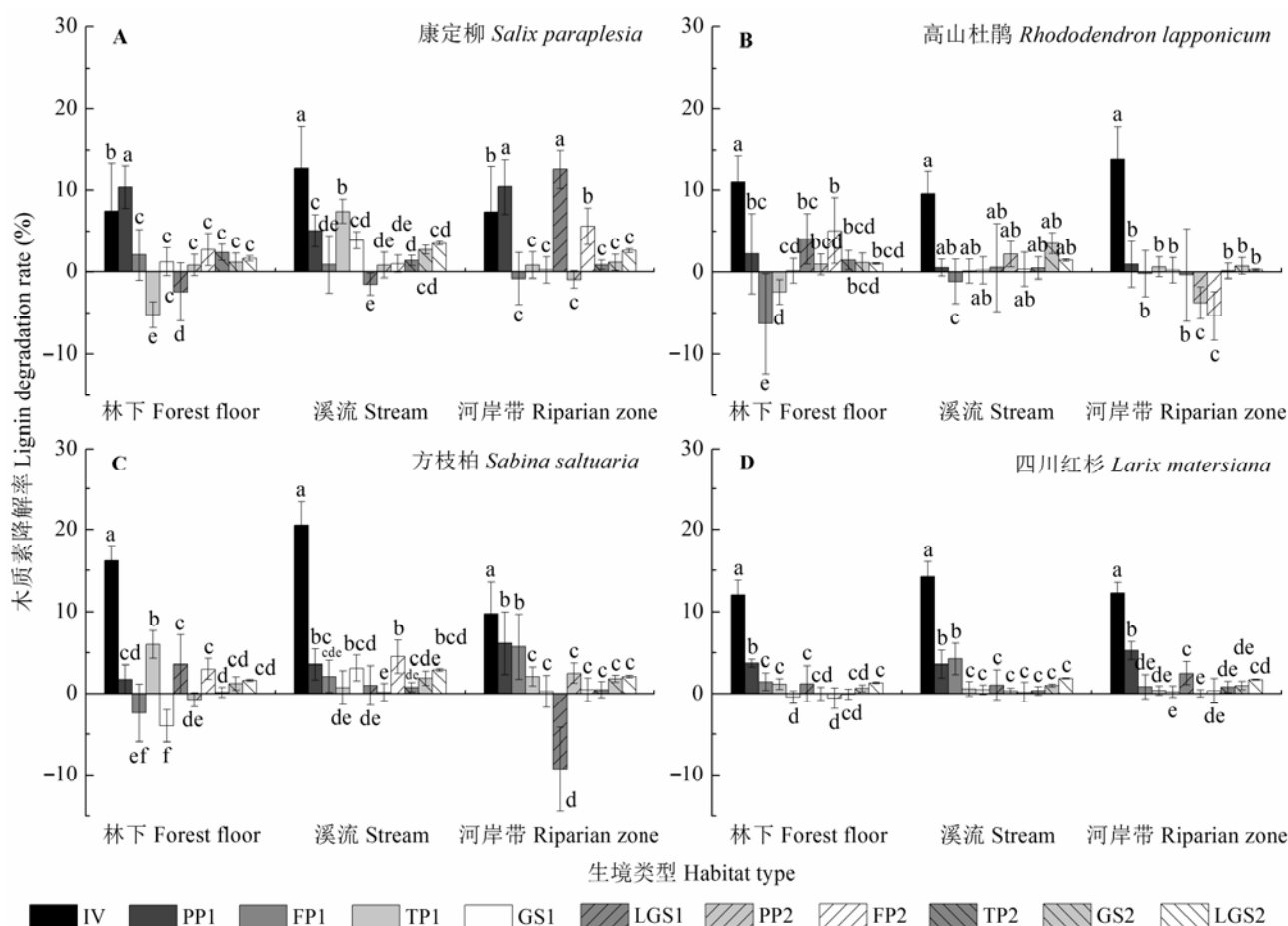


图3 不同生境下康定柳(A)、高山杜鹃(B)、方枝柏(C)、四川红杉(D)凋落叶分解过程中木质素降解率(%/月)的动态特征(平均值±标准偏差, $n = 9$)。不同小写字母表示同一物种凋落叶在同一生境下不同分解时期木质素降解率差异显著($p < 0.05$)。FP, 冻结期; IV, 初始值; GS, 生长季节; LGS, 生长季节后期; PP, 冻结初期; TP, 融化期; 1, 第一年; 2, 第二年。

Fig. 3 Dynamics of lignin degradation rate (%/month) during *Salix paraplesia* (A), *Rhododendron lapponicum* (B), *Sabina saltuaria* (C), and *Larix mastersiana* (D) foliar litter decomposition ($p < 0.05$) under different habitat conditions (mean \pm SD, $n = 9$). Different lowercase letters indicate significant ($p < 0.05$) differences of lignin degradation rate among different decomposition periods for a given litter species incubated in a specific type of habitat. FP, freezing period; GS, growing season; IV, initial value; LGS, late growing season; PP, pre-freezing period; TP, thawing period; 1, first year; 2, second year.

着凋落叶的分解, 木质素降解率下降可能是因为凋落叶中可溶性C含量随着凋落叶的分解而降低所致。值得注意的是, 木质素残留质量在个别时期大于上一个时期, 即木质素降解率为负数, 这可能与测定木质素的方法有关。酸性洗涤法测定的并非纯净的木质素, 而是被称为克拉松木质素或AUR的一类组分, 其包含了一定量的杂质, 如蜡质、木质素纤维素混合体(lignocellulose)和木质素类似物(Berg & McClaugherty, 2014)。虽然如此, AUR的浓度动态与凋落物的分解密切相关(Berg *et al.*, 2015), 而降解率表现为负数可能是因为凋落叶在分解过程中有木质素类似物的生成而导致的, 此现象前期也有报道(He *et al.*, 2016; Li *et al.*, 2016)。

前期研究发现, 高寒森林冻融循环格局能显著影响凋落叶的分解过程(何伟等, 2013; 岳楷等, 2015b)。本研究同样发现, 随不同生境和不同分解时期而变化的环境因子显著影响了凋落叶分解过程中木质素的降解率。木质素的降解率在不同分解时期差异显著, 且受所在生境环境因子的调控(表5)。不同分解时期, 环境温度的波动直接影响林下空气的湿度(García-Palacios *et al.*, 2016b)和凋落叶中微生物群落结构和活性(García-Palacios *et al.*, 2016a), 从而调控凋落叶的分解及木质素的降解。而不同生境中温度波动范围及湿度的差异同样可能是引起木质素降解率差异的原因。例如, 由于水环境的缓冲, 溪流温度在不同时期波动较小, 加之上游不断的营养的供应, 微生物群落和活性得到了保证(Martínez

表5 不同生境下调落叶分解过程中木质素降解率(%/月)与环境因子回归分析的F值
Table 5 F-value for the regression analysis between lignin degradation rate (%/month) and environmental factors under different habitats during foliar litter decomposition

林下 Forest floor	AT	C	N	P	pH		
康定柳 <i>Salix paraplesia</i>	26.925***	35.094***	1.987	0.340	6.194*		
高山杜鹃 <i>Rhododendron lapponicum</i>	16.022***	0.064	5.700*	17.816***	2.431		
方枝柏 <i>Sabina saltuaria</i>	10.134**	1.037	23.348***	23.681***	8.314**		
四川红杉 <i>Larix mastersiana</i>	30.336***	7.748**	32.560***	10.076**	13.489***		
溪流 Stream	AT	HCO ₃ ⁻	NH ₄ ⁺	NO ₃ ⁻	PO ₄ ³⁻	pH	FV
康定柳 <i>Salix paraplesia</i>	0.001	0.572	2.692	13.248***	0.522	6.208*	0.385
高山杜鹃 <i>Rhododendron lapponicum</i>	1.286	1.722	6.088*	8.832**	1.612	1.652	1.590
方枝柏 <i>Sabinasaltuaria</i>	1.245	4.809*	7.579**	8.964**	0.001	6.454*	0.103
四川红杉 <i>Larix mastersiana</i>	2.815	2.179	4.681*	11.866**	0.063	5.594*	0.053
河岸带 Riparian zone	AT	HCO ₃ ⁻	NH ₄ ⁺	NO ₃ ⁻	PO ₄ ³⁻	pH	FV
康定柳 <i>Salix paraplesia</i>	35.148***	5.748*	12.267**	0.256	1.305	16.431***	2.540
高山杜鹃 <i>Rhododendron lapponicum</i>	3.702	2.822	2.029	1.369	0.001	7.300**	5.752*
方枝柏 <i>Sabina saltuaria</i>	1.564	4.024*	6.775*	4.609*	0.115	3.545	6.232*
四川红杉 <i>Larix mastersiana</i>	36.978***	15.189***	19.985***	4.305*	0.055	0.371	11.602**

AT, 平均气温; C, 土壤有机碳; FV, 流速; N, 土壤全氮; P, 土壤全磷。n = 90; *, p < 0.05; **, p < 0.01; ***, p < 0.001。
AT, average air temperature; C, soil organic carbon; FV, flow velocity; N, soil total nitrogen; P, soil total phosphorus. n = 90; *, p < 0.05; **, p < 0.01; ***, p < 0.001.

et al., 2014), 这也是凋落叶木质素在溪流降解相对较快的可能原因。另一方面, 不同生境下调落叶分解场所营养元素的可利用性同样与木质素的降解率密切相关。不同生境中小型动物和微生物群落结构存在差异, 所需营养元素也不尽相同, 从而对凋落叶中木质素的降解也产生不同的影响(Berg & McClaugherty, 2014), 这在将来的研究中需要进一步关注。这些结果表明, 无论是生物还是非生物的直接影响或间接作用, 区域性环境因子对木质素的降解具有重要的影响, 而由不同生境和不同分解时期所代表的环境因子差异对木质素降解的影响表现更为突出。

综上所述, 高寒森林溪流显著促进了凋落叶木质素的降解。总体而言, 在不同生境下调落叶木质素浓度均呈现先下降后上升的趋势, 而木质素残留质量整体表现为下降的趋势, 木质素降解率在凋落叶分解的不同时期存在明显的差异, 且受由物种代表的凋落叶初始基质质量的显著影响。与传统观点相悖, 本研究结果表明木质素浓度在凋落叶分解初期并不是呈现增加的趋势, 而是显著的下降, 这与近期有关凋落叶木质素动态特征的研究结果(Klotzbücher et al., 2011)相一致。另一方面, 木质素在不同生境下或不同分解时期表现出差别显著的降解率表明, 由生境类型或分解时期代表的区域性环境因子对凋落叶分解过程中木质素的降解具有重要影响, 且主要通过温度和生境中营养元素的有效性进

行调控。有关小型动物和微生物群落和结构对凋落叶木质素降解的影响有待进一步研究。本研究为深入认识凋落叶在不同生境下分解过程中木质素的降解特征及其影响因素提供了一定的基础数据。

基金项目 国家自然科学基金(31270498、31570445和31500358)和高等学校博士学科点专项科研基金(20135103110002)。

参考文献

Berg B (2014). Decomposition patterns for foliar litter—A theory for influencing factors. *Soil Biology & Biochemistry*, 78, 222–232.

Berg B, Kjønås O, Johansson M-B, Erhagen B, Åkerblom S (2015). Late stage pine litter decomposition: Relationship to litter N, Mn, and acid unhydrolyzable residue (AUR) concentrations and climatic factors. *Forest Ecology and Management*, 358, 41–47.

Berg B, McClaugherty C (2014). *Plant Litter: Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration*. 3rd edn. Springer, Berlin.

Boyer L, Pearson RG, Gessner MO, Barmuta LA, Ferreira V, Graça MAS, Dudgeon D, Boulton AJ, Callisto M, Chauvet E, Helsen JE, Bruder A, Albariño RJ, Yule CM, Arunachalam M, Davies JN, Figueroa R, Flecker AS, Ramírez A, Death RG, Iwata T, Mathooko JM, Mathuriau C, Gonçalves JF, Moretti MS, Jinggut T, Lamothe S, M’Erimba C, Ratnarajah L, Schindler MH, Castela J, Buria LM, Cornejo A, Villanueva VD, West DC (2011). A global experiment suggests climate warming will not accelerate litter decomposition in streams but might reduce carbon sequestration. *Ecology Letters*, 14, 289–294.

- Bradford MA, Berg B, Maynard DS, Wieder WR, Wood SA (2016). Understanding the dominant controls on litter decomposition. *Journal of Ecology*, 104, 229–238.
- Bradford MA, Warren II RJ, Baldrian P, Crowther TW, Maynard DS, Oldfield EE, Wieder WR, Wood SA, King JR (2014). Climate fails to predict wood decomposition at regional scales. *Nature Climate Change*, 4, 625–630.
- Cornwell WK, Cornelissen JHC, Amatangelo K, Dorrepaal E, Eviner VT, Godoy O, Hobbie SE, Hoorens B, Kurokawa H, Pérez-Harguindeguy N, Quested HM, Santiago LS, Wardle DA, Wright IJ, Aerts R, Allison SD, van Bodegom P, Brovkin V, Chatain A, Callaghan TV, Díaz S, Garnier E, Gurvich DE, Kazakou E, Klein JA, Read J, Reich PB, Soudzilovskaia NA, Vaieretti MV, Westoby M (2008). Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*, 11, 1065–1071.
- Ferreira V, Raposeiro PM, Pereira A, Cruz AM, Costa AC, Graça MAS, Gonçalves V (2016). Leaf litter decomposition in remote oceanic island streams is driven by microbes and depends on litter quality and environmental conditions. *Freshwater Biology*, 61, 783–799.
- García-Palacios P, Prieto I, Ourcival J-M, Hättenschwiler S (2016a). Disentangling the litter quality and soil microbial contribution to leaf and fine root litter decomposition responses to reduced rainfall. *Ecosystems*, 19, 490–503.
- García-Palacios P, Shaw EA, Wall DH, Hättenschwiler S (2016b). Temporal dynamics of biotic and abiotic drivers of litter decomposition. *Ecology Letters*, 19, 554–563.
- Gessner MO, Chauvet E, Dobson M (1999). A perspective on leaf litter breakdown in streams. *Oikos*, 85, 377–384.
- Graça MA, Ferreira V, Canhoto C, Encalada AC, Guerrero-Bolaño F, Wantzen KM, Boyero L (2015). A conceptual model of litter breakdown in low order streams. *International Review of Hydrobiology*, 100, 1–12.
- He W, Wu FZ, Yang WQ, Tan B, Zhao YY, Wu QQ, He M (2016). Lignin degradation in foliar litter of two shrub species from the gap center to the closed canopy in an alpine fir forest. *Ecosystems*, 19, 115–128.
- He W, Wu FZ, Yang WQ, Wu QQ, He M, Zhao YY (2013). Effect of snow patches on leaf litter mass loss of two shrubs in an alpine forest. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 306–316. (in Chinese with English abstract) [何伟, 吴福忠, 杨万勤, 武启骞, 何敏, 赵野逸 (2013). 雪被斑块对高山森林两种灌木凋落叶质量损失的影响. 植物生态学报, 37, 306–316.]
- Klotzbücher T, Kaiser K, Guggenberger G, Gatzek C, Kalbitz K (2011). A new conceptual model for the fate of lignin in decomposing plant litter. *Ecology*, 92, 1052–1062.
- Li H, Wu FZ, Yang WQ, Xu LY, Ni XY, He J, Tan B, Hu Y (2016). Effects of forest gaps on litter lignin and cellulose dynamics vary seasonally in an alpine forest. *Forests*, 7, 27.
- Martínez A, Larrañaga A, Pérez J, Descals E, Pozo J (2014). Temperature affects leaf litter decomposition in low-order forest streams: Field and microcosm approaches. *FEMS Microbiology Ecology*, 87, 257–267.
- Parton W, Silver WL, Burke IC, Grassens L, Harmon ME, Currie WS, King JY, Adair EC, Brandt LA, Hart SC (2007). Global-scale similarities in nitrogen release patterns during long-term decomposition. *Science*, 315, 361–364.
- Prescott CE (2005). Do rates of litter decomposition tell us anything we really need to know? *Forest Ecology and Management*, 220, 66–74.
- Wallace JB, Eggert S, Meyer JL, Webster J (1999). Effects of resource limitation on a detrital-based ecosystem. *Ecological Monographs*, 69, 409–442.
- Yue K, Yang WQ, Peng CH, Peng Y, Zhang C, Huang CP, Tan Y, Wu FZ (2016). Foliar litter decomposition in an alpine forest meta-ecosystem on the eastern Tibetan Plateau. *Science of the Total Environment*, 566–567, 279–287.
- Yue K, Yang WQ, Peng Y, Zhang C, Huang CP, Wu FZ (2015a). Carbon, nitrogen and phosphorus dynamics during winter foliar litter decomposition in an alpine forest river in the upper reaches of the Minjiang River. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 21, 301–307. (in Chinese with English abstract) [岳楷, 杨万勤, 彭艳, 张川, 黄春萍, 吴福忠 (2015a). 岷江上游高山森林冬季河流中凋落叶碳氮和磷元素动态特征. 应用与环境生物学报, 21, 301–307.]
- Yue K, Yang WQ, Peng Y, Zhang C, Huang CP, Wu FZ (2015b). Foliar litter mass loss in winter in an alpine forest river in the upper reaches of the Minjiang River. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 24, 1177–1184. (in Chinese with English abstract) [岳楷, 杨万勤, 彭艳, 张川, 黄春萍, 吴福忠 (2015b). 岷江上游高山森林凋落叶在冬季河流中的质量损失特征. 长江流域资源与环境, 24, 1177–1184.]
- Zhang C, Yang WQ, Yue K, Huang CP, Peng Y, Wu FZ (2015). Soluble nitrogen and soluble phosphorus dynamics during foliar litter decomposition in winter in alpine forest streams. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 26, 1601–1608. (in Chinese with English abstract) [张川, 杨万勤, 岳楷, 黄春萍, 彭艳, 吴福忠 (2015). 高山森林溪流冬季不同时期凋落物分解中水溶性氮和磷的动态特征. 应用生态学报, 26, 1601–1608.]
- Zhu JX, He XH, Wu FZ, Yang WQ, Tan B (2012). Decomposition of *Abies faxoniana* litter varies with freeze-thaw stages and altitudes in subalpine/alpine forests of southwest China. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 27, 586–596.

责任编辑: 韩士杰 责任编辑: 王 薇



植物生态学报官网



微信订阅号
期刊及学科
相关信息发布



微信服务号
稿件状态查询
全文检索浏览