

叶片凋落物分解的主场优势研究进展

赵小祥^{1,2} 朱彬彬^{1,2} 田秋香¹ 林巧玲^{1,2} 陈 龙^{1,2} 刘 峰^{1*}

¹中国科学院武汉植物园, 水生植物与流域生态重点实验室, 武汉 430074; ²中国科学院大学, 北京 100049

摘 要 凋落物在原生生境(“主场”)中比在非原生生境(“客场”)中分解得更快的现象被称为凋落物分解的“主场优势”。探究凋落物分解的主场优势的主要影响因素及驱动机制对预测植物养分的归还过程和生态系统碳收支有重要意义。该文主要从主场优势的计算方法、影响因素及驱动机制出发, 综述了近年来凋落物分解的主场优势的研究进展, 并对未来的研究方向进行了展望。度量凋落物分解的主场优势有4种常见的计算方法, 其中采用线性模型计算主场优势在当前最为合适。凋落物质量(化学成分等)、土壤微生物群落结构是影响凋落物分解的主场优势的主要因素, 土壤动物、气候条件、分解时间、植物生活型及生长型也能改变主场优势的强度。凋落物之间质量差异越大, 产生的主场优势越大。土壤微生物群落驱动着凋落物分解的主场优势, 但其作用时常受到动物的干扰及气候的制约。此外, 带有叶际微生物的凋落物比去除了叶际微生物的凋落物有更强的主场优势。凋落物化学性质趋同假说、分解者控制假说及凋落物质量与环境相互作用假说是解释主场优势产生的主要假说, 但它们均有不足之处。该文认为凋落物和土壤微生物的协同作用可能是产生和驱动主场优势的主要机制。当前的研究存在着各因素对主场优势的影响探究不够深入、关注的生态系统类型较为单一等问题, 在未来的研究中需要进一步深入探究各因素对主场优势效应的影响及其相对贡献, 关注更多不同的生态系统类型, 从而增强对主场优势相关机制的理解。

关键词 凋落物分解; 主场优势; 凋落物质量; 土壤微生物; 气候条件; 叶际微生物

赵小祥, 朱彬彬, 田秋香, 林巧玲, 陈龙, 刘峰 (2023). 叶片凋落物分解的主场优势研究进展. 植物生态学报, 47, 597-607. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0143

Research progress on home-field advantage of leaf litter decomposition

ZHAO Xiao-Xiang^{1,2}, ZHU Bin-Bin^{1,2}, TIAN Qiu-Xiang¹, LIN Qiao-Ling^{1,2}, CHEN Long^{1,2}, and LIU Feng^{1*}

¹Key Laboratory of Aquatic Botany and Watershed Ecology, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China; and ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract

Litter often decomposes more rapidly in its native habitat (“home”) than in non-native habitats (“away”), a phenomenon called the “home-field advantage”. To explore the driving mechanism of home-field advantage of litter decomposition is important to predict the process of plant nutrient return and ecosystem carbon budget. This study reviewed the research progress on the home-field advantage of litter decomposition in recent years by discussing the quantification of home-field advantage, the controlling factors, and related driving mechanisms. There are four common metrics to describe home-field advantage in litter decomposition, and the use of linear model analysis to calculate home-field advantage is more appropriate. Litter quality (chemical composition, etc.) and soil microbial community structure are the main factors influencing the home-field advantage of litter decomposition, and soil fauna, climatic conditions, decomposition time, plant life form and growth form can also influence the intensity of the home-field advantage. Greater differences in litter quality usually generate stronger home-field advantage. Microbial taxa in the soil drive the home-field advantage of litter decomposition, but the role of soil microbes is often mediated by animal and climatic disturbances. In addition, the existence of phyllosphere microbes makes the home-field advantage of litter decomposition stronger. The litter chemical convergence hypothesis, decomposer control hypothesis and substrate quality-matrix quality interaction hypothesis are major hypotheses explaining the home-field advantage in litter decomposition, but they are not impeccable. We believe that the association between litter and soil microbial community is the driving force behind home-field advantage. The current researches on the factors and relative contribution of home-field advantage are not deep enough and usually focusing on a single ecosystem. Future investigations should explore

收稿日期Received: 2022-04-14 接受日期Accepted: 2022-09-08

基金项目: 国家自然科学基金(32171599和31870465)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (32171599 and 31870465).

* 通信作者Corresponding author (liufeng@wbgeas.cn)

deeper on the factors and their relative contributions of home-field advantage, and focus on more ecosystem types to improve the understandings of the mechanism of home-field advantage.

Key words litter decomposition; home-field advantage; litter quality; soil microbes; climatical condition; phyllosphere microbes

Zhao XX, Zhu BB, Tian QX, Lin QL, Chen L, Liu F (2023). Research progress on home-field advantage of leaf litter decomposition. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 47, 597-607. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0143

凋落物分解是调节生态系统碳平衡和养分循环的一个基本生态过程,也是土壤有机质的重要来源。已有的研究发现在大部分生态系统中凋落物在其原生生境(“主场”)比在非原生生境(“客场”)分解得更快,这一现象被称为凋落物分解的“主场优势(home-field advantage)” (Gholz *et al.*, 2000; Prescott *et al.*, 2000; Vivanco & Austin, 2008; Ayres *et al.*, 2009b)。这一现象的产生主要归因于不同生境中凋落物质量(化学成分等)的差异和土壤生物对同生境植物凋落物的分解特化作用(Gholz *et al.*, 2000; 查同刚等, 2012)。因此,在对凋落物分解模型进行参数化的过程中,需要弄清凋落物分解数据来源于“主场”还是“客场”。探究凋落物分解的主场优势的驱动机制和影响因素,能为优化凋落物分解模型及预测陆地生态系统碳收支和植物养分的归还过程提供数据支撑和理论基础(St. John *et al.*, 2011)。

在过去20多年中,凋落物分解的主场优势备受关注,其研究对象从单一的生态系统延伸到多类型的生态系统(Fanin *et al.*, 2016),关注的物种也从单一走向多元化(Ayres *et al.*, 2009a; Milcu & Manning, 2011; Sterkenburg *et al.*, 2018; Lin *et al.*, 2019)。利用凋落物分解互置实验,大多数研究发现凋落物在“主场”比在“客场”生境下分解得更快(Perez *et al.*, 2013; Jewell *et al.*, 2015; Keiser & Bradford, 2017; Yuan *et al.*, 2019) (图1),然而还有部分研究发现凋落物分解速率在“主场”和“客场”间无显著差异(St. John *et al.*, 2011; Bachega *et al.*, 2016),也有少量研究结果为凋落物在“主场”生境下分解得更慢(Wang *et al.*, 2013; Yu *et al.*, 2015)。最新的综述研究表明在全球大多数生态系统中约70%的凋落物分解研究表现出显著的主场优势(Fanin *et al.*, 2021)。

尽管凋落物分解的主场优势在大多数生态系统中广泛存在(Ayres *et al.*, 2009b),但影响主场优势的因素较多,且这一过程较为复杂,需要对其进行系统梳理来帮助理解(Ayres *et al.*, 2009b; Keiser *et al.*, 2014; Li *et al.*, 2017)。因此,为了更好地理解主场优

势及其驱动机制,本文基于研究文献的报道内容对主场优势的度量方法、影响因素及驱动机制进行了系统的梳理和总结,并对未来的优先研究方向进行了探讨。

1 主场优势效应的计算方法

凋落物分解的主场优势效应的度量需通过凋落物分解互置实验,即各凋落物需同时在“主场”和“客场”进行分解实验。目前,计算凋落物分解的主场优势的方法主要有4种。第一种方法是直接通过对比凋落物在“主场”和“客场”的分解速率差异来计算主场优势(Austin *et al.*, 2014)。这种方法简单、快捷,但只给出单个物种在特定“主场”和“客场”组合时的优势效应,且忽略了“主客场”间气候条件和土壤性质的差异对分解的影响。因此,这种方法在实例研究中较少,计算公式为:

$$\text{HFA} = (k_{in situ} - k_{ex situ}) / k_{ex situ} \times 100 \quad (1)$$

式中, HFA为主场优势, $k_{in situ}$ 为凋落物在“主场”环境中的分解速率常数, $k_{ex situ}$ 为凋落物在“客场”环境中的分解速率常数。当HFA = 0时,表示不存在主场优势; HFA > 0时,表示正主场优势; 当HFA < 0时,表示负主场优势。

第二种方法通过计算凋落物在“主场”和“客场”的相对损失来度量主场优势(Ayres *et al.*, 2009b; Veen *et al.*, 2015b; Fanin *et al.*, 2016)。这种计算方法是将凋落物互置实验中的两个物种囊括在相同的框架下,计算这两种凋落物之间是否存在主场优势。此方法消除了“主客场”间气候条件和土壤性质差异对分解的影响,可直接量化凋落物在“主客场”间分解的快慢程度,是当前研究中应用较普遍的一种方式。

$$\text{A}_{\text{RMLa}} = A_a / (A_a + B_a) \times 100 \quad (2)$$

$$\text{HFA}_i = [(A_{\text{RMLa}} + B_{\text{RMLb}}) / (A_{\text{RMLb}} + B_{\text{RMLa}})] \times 100 - 100 \quad (3)$$

式中, HFA_i 为主场优势效应指数, A、B分别表示物种, a、b为对应的生境, A_a 表示物种A在地点a的质量损失, B_a 表示物种B在地点a的质量损失, A_{RMLa} 表示为物种A在地点a的相对质量损失, B_{RMLb} 表示为物种B

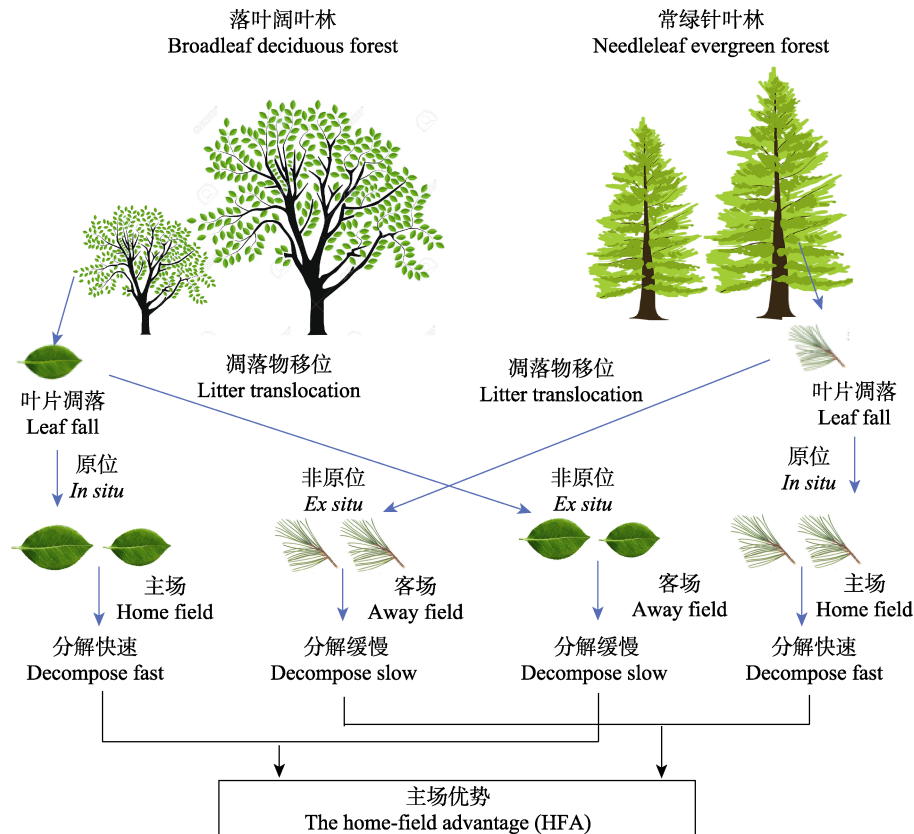


图1 落叶阔叶林和常绿针叶林叶片凋落物分解的主场优势示意图。凋落物在原生生境(“主场”)比在非原生生境(“客场”)中分解得更快, 这种现象称为凋落物分解的“主场优势”。

Fig. 1 Schematic diagram of the home-field advantage of litter decomposition of broadleaf deciduous forests and needleleaf evergreen forests. Litter decomposes more rapidly in its native habitat (“home”) than in non-native habitats (“away”), a phenomenon called the “home-field advantage”.

在地点b的相对质量损失, A_{RMLb} 表示为物种A在地点b的相对质量损失, B_{RMLa} 表示为物种B在地点a的相对质量损失。当 $HFA_i = 0$ 时, 表示不存在主场优势; $HFA_i > 0$ 时, 表示正主场优势; $HFA_i < 0$ 时, 表示负主场优势。利用这一计算方法, 文献中报道的凋落物分解的主场优势范围为-24.65%–56.28% (Fanin *et al.*, 2021)。

第三种方法是当存在3种或3种以上物种进行凋落物分解互置实验时, 计算出每种凋落物在“主场”分解时的相对增加量, 即“主场”附加分解指数 (Ayres *et al.*, 2009a; Milcu & Manning, 2011)。这种方法消除了生境和凋落物质量(化学成分等)的差异对计算主场优势的影响, 从而获得单个物种的主场附加分解指数。这一计算方法在一个区域多物种凋落物分解互置实验中应用较多。

$$ADH_i = HDD_i - ADD_i - H \quad (4)$$

$$HDD_i = (D_{il} - D_{jl}) + (D_{il} - D_{kl}) \quad (5)$$

$$ADD_i = (D_{ij} - D_{jj}) + (D_{ik} - D_{kk}) \quad (6)$$

$$H = (HDD_i + HDD_j + HDD_k) / (N - 1) \quad (7)$$

式中, ADH_i 表示*I*物种的主场优势附加分解指数; *I, J, K*分别表示不同物种; *i, j, k*为对应的生境; *D*为凋落物质量损失的百分比; HDD_i 表示在生境*i*中“主场”物种与其他2种“客场”物种的分解差异之和(当分解的物种超过3种时, HDD_i 为在生境*i*中“主场”物种与其他所有“客场”物种的分解差异之和); ADD_i 表示物种*I*凋落物在“客场”与该生境下“主场”物种分解差异之和(当分解的物种超过3种时, ADD_i 表示物种*I*凋落物在“客场”与该生境下其他所有“主场”物种分解差异之和); *H*表示所有物种的平均主场优势效应; *N*表示物种数量。将 ADH_i 与0进行*t*检验, 如果 $p < 0.05$, 表示产生主场优势, 相反则未产生主场优势。在 $p < 0.05$ 的条件下, $ADH_i = 0$, 表示物种*I*不存在主场优势; $ADH_i > 0$, 表示物种*I*存在正主场优势; $ADH_i < 0$, 表示物种*I*存在负主场优势。根据当前已有的研究结果, 文献中报道的 ADH_i 范围为-10%–10%。

第四种方法是利用线性模型分析凋落物质量、生境条件和主场优势效应对凋落物分解的影响,以评估不同物种凋落物分解的主场优势(Keiser *et al.*, 2014; Fanin *et al.*, 2016; Veen *et al.*, 2018; Lin *et al.*, 2019, 2020)。该方法假设凋落物的分解受到凋落物质量(化学成分等)、生境条件和主场优势的影响。根据凋落物、生境或主场组合的存在与否,将凋落物、生境及主场优势设置为1或0。此方法借助线性模型检验不同物种凋落物主场优势的方向和大小,近年来被广泛使用。具体公式为:

$$Y_i = \alpha + \sum_{l=1}^N \beta_l \text{Litter}_l + \sum_{s=1}^M \gamma_s \text{Soil}_s + \sum_{h=1}^K \eta_h \text{Home}_h + \varepsilon_i \quad (8)$$

式中, Y_i 为凋落物分解质量剩余百分比; α 为在控制凋落物、生境和主场优势配对之后,所有观察到的分解速率的平均值; β_l 表示凋落物 l 的影响; γ_s 表示生境 s 的影响; η_h 表示物种 h 主场优势的影响; Litter_l 和 Soil_s 和 Home_h 是等于0或者1的虚拟变量,如果对应的凋落物、生境类型在第 i 次观测中存在即为1,不存在即为0。在第 i 次观测中,凋落物和生境类型为主场组合时, Home_h 等于1;凋落物和生境类型为客场组合时, Home_h 等于0。 β_l 、 γ_s 和 η_h 是线性模型中被估计的参数; ε_i 为线性模型误差。当 $\eta_h = 0$, 表示物种 h 不存在主场优势; $\eta_h > 0$, 表示物种 h 存在正主场优势; $\eta_h < 0$, 表示物种 h 存在负主场优势。根据当前大部分已报道的研究结果,采用这种线性模型计算的主场优势的强度范围为-30%~40%。第四种计算方法考虑了凋落物质量(化学成分等)、生境及主场优势对凋落物分解的影响,相对于其他3种计算方法更为合理,可能是当前计算主场优势最为合适的方法(Keiser *et al.*, 2014)。

2 主场优势效应的影响因素

2.1 凋落物质量的影响

凋落物质量(化学成分等)控制着凋落物分解速率,同时也是影响主场优势效应最重要的因素之一(Ayres *et al.*, 2009b; Vauramo & Setälä, 2011)。多项研究发现凋落物易分解的成分含量越高,凋落物分解的主场优势越强(Veen *et al.*, 2018; Lin *et al.*, 2020)。例如,在夏威夷热带雨林中,拥有高氮、磷含量和低

木质素、可溶性多酚含量的白蜡树(*Fraxinus uhdei*)凋落物的分解速率和主场优势效应显著高于 *Metrosideros polymorpha* (Rothstein *et al.*, 2004)。然而,有研究却认为凋落物易分解的成分含量越低,其分解的主场优势越强(Milcu & Manning, 2011; Austin *et al.*, 2014)。这可能归因于凋落物中难降解的化学物质(如木质素、单宁、萜类化合物和酚醛类物质)需要专一化程度更高的微生物群落进行分解(Milcu & Manning, 2011)。如果“客场”环境中缺少这些特定类群的微生物,凋落物的分解速率就会降低。因此,低质量凋落物的分解速率在“主场”和“客场”之间就更容易出现差异,展现出更强的主场优势(Strickland *et al.*, 2009; Milcu & Manning, 2011; Austin *et al.*, 2014; 立天宇等, 2015; Yeung *et al.*, 2019)。例如,Chomel等(2015)在对 *Picea glauca* 和辽杨(*Populus maximowiczii*)的凋落物互置实验中发现只有低质量的 *Picea glauca* 凋落物表现出明显的主场优势。可见,凋落物自身质量对主场优势的影响尚无定论。

除凋落物自身质量(化学成分等)外,“主场”和“客场”凋落物质量的差异,也可影响主场优势的大小(Veen *et al.*, 2015a; Li *et al.*, 2017)。在农田、森林及草地生态系统开展的凋落物分解互置实验中均发现凋落物间的质量差异越大,凋落物分解的主场优势越高(Aponte *et al.*, 2012; 立天宇等, 2015; Fanin *et al.*, 2016; 杨红玲等, 2019)。Hobbie等(2006)对波兰14种常见树种的凋落物分解实验证明了凋落物的主场优势主要受“主客场”凋落物间木质素含量差异的调控。这些研究结果与Freschet等(2012)提出的凋落物质量与环境相互作用假说(SMI, substrate quality-matrix quality interaction)相一致。即“客场”凋落物质量与“主场”凋落物质量之间的差异越大,“客场”凋落物分解的速率越低,进而产生更大的主场优势。这一假说得到相关研究的支持(Veen *et al.*, 2015a; Li *et al.*, 2017),但也有研究并未证实这一假说(Perez *et al.*, 2013; Jewell *et al.*, 2015)。可见,“主客场”凋落物质量的差异对主场优势的影响也存在争议。因此,在将来开展凋落物分解主场优势研究时,可选择多个凋落物质量成梯度变化的物种进行凋落物分解互置实验,以进一步明确凋落物质量之间的差异对主场优势的影响。

2.2 土壤生物的影响

2.2.1 土壤微生物

土壤微生物是影响凋落物分解的主场优势的重要因素(de Toledo Castanho & de Oliveira, 2008; 查同刚等, 2012; 立天宇等, 2015; 杨红玲等, 2019; Li *et al.*, 2020)。这归因于凋落物和土壤微生物间存在长期相互作用, 凋落物与其相对应的土壤微环境之间建立了亲和效应(Vivanco & Austin, 2008)。因此, 土壤中的微生物分解凋落物具有专一性(Ayres *et al.*, 2009b; Kagata & Ohgushi, 2013)。本地土壤微生物群落可快速定植在本地凋落物上并对某些特定化学组分形成偏好利用(Lin *et al.*, 2019), 尤其是木质素(Negrete-Yankelevich *et al.*, 2008)。Veen等(2019)发现凋落物分解的主场优势效应与特定的优势真菌显著相关。另外, 温带草原凋落物分解实验也发现小尺寸的真菌和细菌黄丝孢目(Xanthomonadales)与皮丝孢酵母(*Cutaneotrichosporon*)可分解菊蒿(*Tanacetum vulgare*)和疆千里光(*Jacobaea vulgaris*)凋落物的特定成分, 从而促进主场优势(Li *et al.*, 2020)。然而, 当凋落物被放置在“客场”时, “客场”土壤微生物群落和凋落物之间缺乏亲和关系, 其分解速率会降低(Palozzi & Lindo, 2017)。

尽管土壤微生物在凋落物分解产生主场优势的过程中扮演着重要角色, 但有部分研究认为土壤微生物群落调节主场优势的作用有限(Fanin *et al.*, 2016)。这是由于微生物具有功能冗余性, 且微生物能够在数周或者数月内迅速适应新的凋落物输入, 降低其对主场优势效应的影响(Giebelmann *et al.*, 2011; St. John *et al.*, 2011; Austin *et al.*, 2014; Lin *et al.*, 2019)。例如, Li等(2020)发现土壤微生物群落对主场优势的影响只发生在分解实验的前6个月。除此之外, 林下昆虫和食草动物的活动使土壤微生物难以形成和维持特定的群落, 这削弱了土壤微生物对凋落物分解的主场优势的影响(Kagata & Ohgushi, 2013)。而且气候条件也可掩盖土壤微生物群落对凋落物分解的独立影响。如恶劣的气候能限制微生物活动来削弱主场优势效应(Keiser & Bradford, 2017)。可见, 土壤微生物对凋落物分解主场优势的影响还有待明确, 未来需进一步明确土壤微生物与环境条件的相互作用对主场优势的影响。

2.2.2 土壤动物

土壤动物通过破碎、摄食等行为影响凋落物分

解, 也是调节主场优势的重要因素(Hättenschwiler *et al.*, 2011), 尤其是在凋落物量大的生态系统中(Milcu & Manning, 2011)。相对于土壤微生物, 土壤动物尤其是土壤中的螨虫对栖息地的要求更加专一化, 当凋落物主客场发生变化时, 它可增强对凋落物分解的影响, 进而改变凋落物分解的主场优势(St. John *et al.*, 2011; 查同刚等, 2012)。针对14种常见树种凋落物分解实验发现, 土壤中的蚯蚓群落决定凋落物的分解速率及主场优势效应(Hobbie *et al.*, 2006)。然而, 土壤动物也可能对土壤微生物进行选择取食(Bardgett *et al.*, 1993), 降低土壤微生物对凋落物分解的影响(Newell, 1984; Bradford *et al.*, 2002; Crowther *et al.*, 2012), 削弱土壤微生物群落差异引起的主场优势。但Lin等(2019)在亚热带森林开展的凋落物分解实验发现, 土壤中的大型或中型动物对主场优势无显著影响。当前, 关于土壤动物对凋落物分解主场优势的影响还存在争议, 相关的机制有待进一步明确。

2.3 叶际微生物的影响

叶际微生物是生活在植物叶片表面和内部的细菌、真菌等微生物类群(Lindow & Brandl, 2003), 它在促进植物生长、防止病原菌侵害以及植物碳氮循环中起着重要的作用(Laforest-Lapointe *et al.*, 2017; Liu *et al.*, 2020)。近年来有研究发现叶际微生物在凋落物分解的早期起着重要的作用(Fanin *et al.*, 2021)。叶片在即将凋落时通常会释放大量的易降解化合物(Ibrahima *et al.*, 1995), 叶际微生物可利用这些养分并在叶片表面和内部生长繁殖(Osono, 2006; Vacher *et al.*, 2016), 成为凋落物早期分解的加速者。除此之外, 部分特定的叶际微生物可以分解凋落物中的特定成分(Wolfe & Ballhorn, 2020)。有研究表明木樨科植物的内生菌能够分解其宿主叶片中的木质素, 从而提高叶片凋落物分解速度(Osono & Takeda, 1999; Osono, 2002)。凋落物落到地表后, 其表面的叶际微生物群落会逐渐被土壤微生物群落替代, 对凋落物分解的影响减弱(图2)。

叶际微生物不仅能提高叶片凋落物的分解速率, 也能显著增强叶片凋落物分解的主场优势(Fanin *et al.*, 2021)。相对于灭菌处理的叶片凋落物, 未灭菌的凋落物主场优势更高, 其增幅达8.2% (Fanin *et al.*, 2021)。叶际微生物对凋落物早期的快速分解能在调节土壤微生物和土壤动物引起的主场优势效应中发

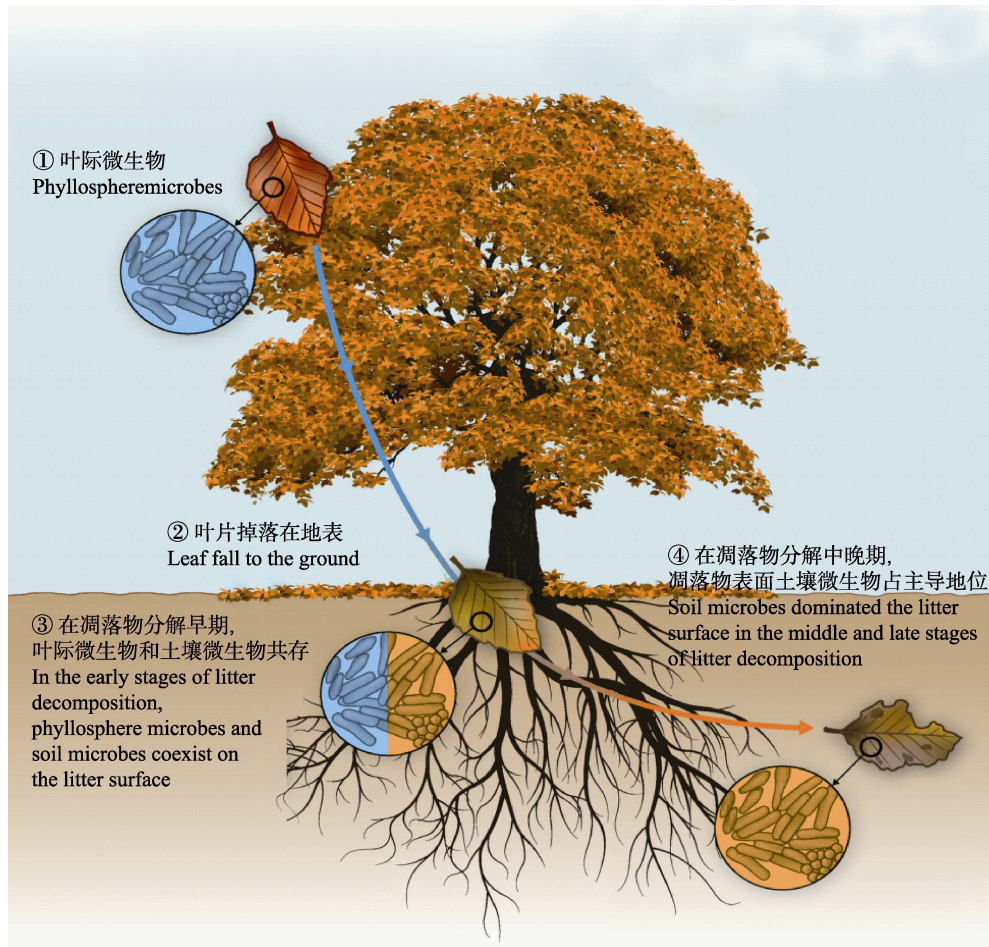


图2 凋落物分解过程中叶际微生物和土壤微生物的相对变化示意图(改编自Fanin等(2021))。在叶片掉落前夕(①)，叶际微生物快速生长，然后掉落在地表(②)；在凋落物分解早期(③)，叶际微生物和土壤微生物共存；在凋落物分解中晚期(④)，土壤微生物占主导。

Fig. 2 Schematic diagram of the relative changes of phyllosphere microbes and soil microbes during litter decomposition (adapted from Fanin *et al.* (2021)). On the eve of leaf drop (①), phyllosphere microbes grew and colonized rapidly and then leaf litter fell to the ground (②); in the early stage of litter decomposition (③), phyllosphere microbes and soil microbes coexisted; in the middle and late stages of litter decomposition (④), soil microbes dominated.

挥关键作用。一方面，叶际微生物在凋落物分解的早期可快速生长繁殖，改变微生物活动的生态位(Fanin *et al.*, 2021)，从而影响土壤微生物群落在凋落物上的定植和后续演替(Voříšková & Baldrian, 2013; Fukami, 2015)。叶际微生物可优先利用易分解的凋落物成分，与能利用这些易分解成分的土壤微生物类群形成竞争，限制它们的定植和生长。根据资源互补效应，能利用难分解成分的土壤微生物类群的生长则可得到显著的促进，从而加速叶片凋落物的分解，进而增强主场优势。另一方面，叶际微生物在凋落物中的早期分解作用也可调节土壤中大型和中型动物对凋落物的分解(Gessner *et al.*, 1999)，潜在影响主场优势的强度。此外，叶际微生物与环境条件存在长期的适应过程，在自身适应的“主场”

环境中加速凋落物的分解，而在“客场”环境中对凋落物分解的影响减弱(Strickland *et al.*, 2015)，进而引起主场优势。但是，叶际微生物在不同环境间适应性的差异可能会随着时间延长而减弱，从而降低对主场优势的影响。综上，叶际微生物可通过多种途径影响凋落物分解的主场优势，但是各途径的作用强度和相对贡献还不明晰。

2.4 气候条件的影响

气候条件是影响凋落物分解的主要因素(Parton *et al.*, 2007; Zhang *et al.*, 2008)，也可影响凋落物分解的主场优势。在瑞典北部的亚北极地区沿着海拔梯度开展的凋落物分解实验中，Veen等(2015b)发现气温影响凋落物分解的主场优势，且主场优势随着气温升高而增加。除此之外，气温和降水能显著改

变土壤微生物和动物的活动, 这将改变它们对凋落物的分解过程, 进而间接影响主场优势(Giebelmann *et al.*, 2011)。虽然现有的研究认为凋落物分解的主场优势在全球大多数生态系统中广泛存在(Veen *et al.*, 2015a), 但气候条件, 尤其是温度或降水对主场优势的影响及其作用机理还知之甚少。

2.5 其他影响因素

凋落物分解的主场优势有时也取决于凋落物分解阶段(Ayres *et al.*, 2009b; Keiser *et al.*, 2014; Fanin *et al.*, 2016; Veen *et al.*, 2018)。Lin等(2020)在亚热带森林中开展的凋落物分解实验发现毛竹(*Phyllostachys edulis*)凋落物的主场优势仅出现在分解早期(第3–7个月), 杉木(*Cunninghamia lanceolata*)凋落物在第7个月才显示显著的负主场优势, 且毛竹和杉木凋落物均是随着分解阶段先出现正主场优势再出现负主场优势, 而甜槠(*Castanopsis eyrei*)凋落物在所有的分解阶段均为正主场优势。同样, Ayres等(2009a)在室内针对 *Populus tremuloides*、*Pinus contorta*和*Picea engelmannii*凋落物的互置分解实验发现, *Pinus contorta*的主场优势随着分解时间先不断增加然后趋于稳定, *Populus tremuloides*的主场优势在分解的第4–6个月中保持高峰水平, 然后开始下降, 而*Picea engelmannii*却没表现出类似规律。随着凋落物分解时间的延长, 凋落物化学特征及微生物群落的改变可能是造成主场优势随分解阶段变化的重要原因(Ayres *et al.*, 2009a; Lin *et al.*, 2020)。

凋落物分解的主场优势的强度在不同植物生活型中也存在显著差异(Baptist *et al.*, 2010; Aponte *et al.*, 2012)。相对于木本植物, 草本植物凋落物一般具有更高的分解速率和更高的主场优势(St. John *et al.*, 2011)。落叶树种凋落物通常比常绿树种凋落物分解速率更高而且主场优势更明显(Kagata & Ohgushi, 2013)。相对于针叶树种, 阔叶树种有更高的主场优势(Lin *et al.*, 2020)。这些凋落物分解的主场优势的差异可能是由凋落物质量差异导致。

3 主场优势效应的产生机制

针对叶片凋落物分解的主场优势这一生态学现象, 有多个假说被提出来解释它的产生机制, 其中主要有以下三种假说:

凋落物化学性质趋同假说(chemical convergence hypothesis)是从凋落物分解过程中化学性质的变化

来解释主场优势的一个假说(Ayres *et al.*, 2009a; Wallenstein *et al.*, 2013)。该假说认为凋落物性质是控制分解的主要因素, 凋落物化学性质之间的差异会随着分解进程逐渐降低, 从而造成主场优势也发生同样的变化。因此, 凋落物间的化学性质差异越大, 凋落物分解的主场优势越高(Aponte *et al.*, 2012; Fanin *et al.*, 2016)。

凋落物分解的主场优势受到了土壤微生物的驱动(de Toledo Castanho & de Oliveira, 2008; 查同刚等, 2012; 立天宇等, 2015; 杨红玲等, 2019; Li *et al.*, 2020)。因此, 分解者控制假说被提出。该假说认为“主场”的土壤微生物适应了其对应的植物凋落物, 是分解者控制了主场优势的大小(Wardle *et al.*, 2004; Ayres *et al.*, 2009b)。因为“主场”的土壤微生物分解凋落物具有专一性(Ayres *et al.*, 2009b; Kagata & Ohgushi, 2013), 它能快速定植本地凋落物(Lin *et al.*, 2019), 同时也能快速分解凋落物中难以分解的成分(Negrete-Yankelevich *et al.*, 2008)。这就使得凋落物在“主客场”互置时, 凋落物在“主场”的分解速率显著高于“客场”, 造成主场优势(Palozzi & Lindo, 2017)。

凋落物质量(化学成分等)与环境相互作用假说(SMI)也被提出来解释凋落物分解的主场优势(Freschet *et al.*, 2012)。这一假说认为“主场”的凋落物质量及土壤分解者群落与“客场”的凋落物质量及土壤分解者群落之间的差异越大, 主场优势效应越高, 这一假说得到相关研究的支持(Veen *et al.*, 2015a; Li *et al.*, 2017)。

虽然凋落物化学性质趋同假说、分解者控制假说及凋落物质量与环境相互作用假说都能在某种程度上解释主场优势的产生和驱动机制, 但它们仍不完善。凋落物分解的快慢不仅取决于凋落物质量(化学成分等), 也取决于“主场”环境中特定土壤微生物类群的作用。因为凋落物中难降解的化学物质需要较为专一化的微生物类群进行分解(Milcu & Manning, 2011)。在实际研究中如果仅考虑凋落物质量, 而不考虑其与“主场”土壤微生物群落的协同作用, 得到的结果就可能存在一定的偏差。因此, 我们认为凋落物分解的主场优势可能主要是由凋落物和土壤微生物群落的协同作用所驱动。凋落物质量和土壤微生物群落两者缺一不可, 对它们两者的协同作用进行深入研究能更全面地揭示凋落物分解的主

场优势的产生和驱动机制。

4 总结和展望

除气候条件、凋落物质量(化学成分等)和分解者特征外,凋落物分解的主场优势已成为影响凋落物分解的重要因素。尽管近些年对凋落物分解的主场优势开展了大量研究,但仍然存在着一系列问题和挑战。因此,针对当前主场优势研究存在的不足,本文提出相关的解决方案,并且指出了未来需要重点关注的发展方向。

4.1 进一步深入探究相关因素对主场优势的影响

凋落物分解的主场优势受到了凋落物质量(化学成分等)、土壤生物、气候条件等因素的影响,但受实验条件、实验设计、数据量等限制因素的影响,无法准确判断各因素对主场优势的相对贡献。为了解决上述问题,需开展标准化的凋落物分解互置实验,实验设计要同时考虑凋落物质量、土壤生物群落、叶际微生物等主要因素对主场优势的影响,从而更加深入地理解各个因素对主场优势的作用机理及其相对贡献。除此,在未来也应该开展相关的野外控制实验,尤其是在全球变化背景下需要关注气温升高、氮沉降、降水变化等如何影响凋落物分解的主场优势。

4.2 进一步揭示叶际微生物对主场优势的影响

叶际微生物对凋落物分解及其主场优势的影响近年来被逐渐关注(Austin *et al.*, 2014; Fanin *et al.*, 2021),但其作用机制和强度还需进一步明确(Fanin *et al.*, 2021)。首先,以往的大部分研究都采用灭菌的方法探究叶际微生物存在与否对主场优势的影响,但灭菌过程对凋落物本身的影响往往被忽略。未来可通过对叶际微生物移植和接种等方法,进一步明确叶际微生物对主场优势的影响。其次,叶际微生物群落受微环境(St. John *et al.*, 2011)、凋落物化学性质(Freschet *et al.*, 2012)和土壤生物(Milcu & Manning, 2011)的影响。在凋落物分解实验中,需要进一步揭示叶际微生物和其他生物及非生物因子之间的关系。最后,叶际微生物在凋落物分解过程中的相对丰度、群落组成和功能会发生改变。因此,在未来的研究中应从叶际微生物群落组成和功能的角度出发,探究其在凋落物分解的主场优势中的作用机制(Voříšková & Baldrian, 2013)。

4.3 进一步拓展主场优势的研究范围

当前关于凋落物分解主场优势的大多数研究集中在热带、亚热带和温带区域,寒带区域的研究很少(Veen *et al.*, 2015a)。不同气候区的凋落物性质、土壤生物区系、气候条件存在显著差异,可能会影响凋落物分解的主场优势的强度。因此,有必要在不同气候区分别开展凋落物分解的主场优势研究,探明不同气候条件对主场优势效应的影响。此外,已有的关于主场优势的研究大部分集中在森林生态系统中(Ayres *et al.*, 2009b),而在草地、农田生态系统中关注较少(Fanin *et al.*, 2016; Schmitt & Perfecto, 2021)。因此,需要加强不同生态系统中凋落物分解的主场优势的研究,进而更为全面地揭示主场优势的产生机理。最后,当前的主场优势研究几乎都是关注于叶片凋落物,而涉及植物根系分解的研究屈指可数。在陆地生态系统中有20% (热带雨林)到70% (温带草原)的生物量分配在根中(Poorter *et al.*, 2012),根系的分解是土壤有机碳和养分的重要来源。探究根系分解的主场优势,对揭示地下生态系统的养分循环过程有重要的指导意义(Lin *et al.*, 2020)。

参考文献

- Aponte C, García LV, Marañón T (2012). Tree species effect on litter decomposition and nutrient release in mediterranean oak forests changes over time. *Ecosystems*, 15, 1204-1218.
- Austin AT, Vivanco L, González-Arzac A, Pérez LI (2014). There's no place like home? An exploration of the mechanisms behind plant litter-decomposer affinity in terrestrial ecosystems. *New Phytologist*, 204, 307-314.
- Ayres E, Steltzer H, Berg S, Wall DH (2009a). Soil biota accelerate decomposition in high-elevation forests by specializing in the breakdown of litter produced by the plant species above them. *Journal of Ecology*, 97, 901-912.
- Ayres E, Steltzer H, Simmons BL, Simpson RT, Steinweg JM, Wallenstein MD, Mellor N, Parton WJ, Moore JC, Wall DH (2009b). Home-field advantage accelerates leaf litter decomposition in forests. *Soil Biology & Biochemistry*, 41, 606-610.
- Bachega LR, Bouillet JP, de Cássia Piccolo M, Saint-André L, Bouvet JM, Nouvellon Y, de Moraes Gonçalves JL, Robin A, Laclau JP (2016). Decomposition of *Eucalyptus grandis* and *Acacia mangium* leaves and fine roots in tropical conditions did not meet the Home Field Advantage hypothesis. *Forest Ecology and Management*, 359, 33-43.
- Baptist F, Yoccoz NG, Choler P (2010). Direct and indirect

- control by snow cover over decomposition in alpine tundra along a snowmelt gradient. *Plant and Soil*, 328, 397-410.
- Bardgett RD, Whittaker JB, Frankland JC (1993). The diet and food preferences of *Onychiurus procamptus* (Collembola) from upland grassland soils. *Biology and Fertility of Soils*, 16, 296-298.
- Berg B, McClaugherty C (2005). *Plant Litter: Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration*. Springer, Berlin.
- Bradford MA, Tordoff GM, Eggers T, Jones TH, Newington JE (2002). Microbiota, fauna, and mesh size interactions in litter decomposition. *Oikos*, 99, 317-323.
- Chomel M, Guitttonny-Larchevêque M, DesRochers A, Baldy V (2015). Home field advantage of litter decomposition in pure and mixed plantations under boreal climate. *Ecosystems*, 18, 1014-1028.
- Crowther TW, Boddy L, Hefin Jones T (2012). Functional and ecological consequences of saprotrophic fungus-grazer interactions. *The ISME Journal*, 6, 1992-2001.
- de Toledo Castanho C, de Oliveira AA (2008). Relative effect of litter quality, forest type and their interaction on leaf decomposition in south-east Brazilian forests. *Journal of Tropical Ecology*, 24, 149-156.
- Fanin N, Fromin N, Bertrand I (2016). Functional breadth and home-field advantage generate functional differences among soil microbial decomposers. *Ecology*, 97, 1023-1037.
- Fanin N, Lin D, Freschet GT, Keiser AD, Augusto L, Wardle DA, Veen GFC (2021). Home-field advantage of litter decomposition: from the phyllosphere to the soil. *New Phytologist*, 231, 1353-1358.
- Freschet GT, Aerts R, Cornelissen JHC (2012). Multiple mechanisms for trait effects on litter decomposition: moving beyond home-field advantage with a new hypothesis. *Journal of Ecology*, 100, 619-630.
- Fukami T (2015). Historical contingency in community assembly: integrating niches, species pools, and priority effects. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46, 1-23.
- Gessner MO, Chauvet E, Dobson M (1999). A perspective on leaf litter breakdown in streams. *Oikos*, 85, 377-384.
- Gholz HL, Wedin DA, Smitherman SM, Harmon ME, Parton WJ (2000). Long-term dynamics of pine and hardwood litter in contrasting environments: toward a global model of decomposition. *Global Change Biology*, 6, 751-765.
- Giebelmann UC, Martins KG, Brändle M, Schädler M, Marques R, Brandl R (2011). Lack of home-field advantage in the decomposition of leaf litter in the Atlantic Rainforest of Brazil. *Applied Soil Ecology*, 49, 5-10.
- Hättenschwiler S, Coq S, Barantal S, Handa IT (2011). Leaf traits and decomposition in tropical rainforests: revisiting some commonly held views and towards a new hypothesis. *New Phytologist*, 189, 950-965.
- Hobbie SE, Reich PB, Oleksyn J, Ogdahl M, Zytkowskiak R, Hale C, Karolewski P (2006). Tree species effects on decomposition and forest floor dynamics in a common garden. *Ecology*, 87, 2288-2297.
- Ibrahima A, Joffre R, Gillon D (1995). Changes in litter during the initial leaching phase: an experiment on the leaf litter of Mediterranean species. *Soil Biology & Biochemistry*, 27, 931-939.
- Jewell MD, Shipley B, Paquette A, Messier C, Reich PB (2015). A traits-based test of the home-field advantage in mixed-species tree litter decomposition. *Annals of Botany*, 116, 781-788.
- Kagata H, Ohgushi T (2013). Home-field advantage in decomposition of leaf litter and insect frass. *Population Ecology*, 55, 69-76.
- Keiser AD, Bradford MA (2017). Climate masks decomposer influence in a cross-site litter decomposition study. *Soil Biology & Biochemistry*, 107, 180-187.
- Keiser AD, Keiser DA, Strickland MS, Bradford MA (2014). Disentangling the mechanisms underlying functional differences among decomposer communities. *Journal of Ecology*, 102, 603-609.
- Laforest-Lapointe I, Paquette A, Messier C, Kembel SW (2017). Leaf bacterial diversity mediates plant diversity and ecosystem function relationships. *Nature*, 546, 145-147.
- Li TY, Kang FF, Han HR, Gao J, Song XS, Yu S, Zhao JL, Yu XW (2015). Responses of soil microbial carbon metabolism to the leaf litter composition in Liaohe River Nature Reserve of northern Hebei Province, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 26, 715-722. [立天宇, 康峰峰, 韩海荣, 高晶, 宋小帅, 于舒, 赵金龙, 于晓文 (2015). 冀北辽河源自然保护区土壤微生物碳代谢对阔叶林叶凋落物组成的响应. 应用生态学报, 26, 715-722.]
- Li YB, Li Q, Yang JJ, Lü XT, Liang WJ, Han XG, Martijn Bezemer T (2017). Home-field advantages of litter decomposition increase with increasing N deposition rates: a litter and soil perspective. *Functional Ecology*, 31, 1792-1801.
- Li Y, Veen GFC, Gera Hol WH, Vandenbrande S, Emilia Hannula S, ten Hooven FC, Li Q, Liang W, Martijn Bezemer T (2020). "Home" and "away" litter decomposition depends on the size fractions of the soil biotic community. *Soil Biology & Biochemistry*, 144, 107783. DOI: 10.1016/j.soilbio.2020.107783.
- Lin D, Dou P, Yang G, Qian S, Wang H, Zhao L, Yang Y, Mi X, Ma K, Fanin N (2020). Home-field advantage of litter decomposition differs between leaves and fine roots. *New Phytologist*, 227, 995-1000.
- Lin D, Pang M, Fanin N, Wang H, Qian S, Zhao L, Yang Y, Mi X, Ma K (2019). Fungi participate in driving home-field advantage of litter decomposition in a subtropical forest. *Plant and Soil*, 434, 467-480.

- Lindow SE, Brandl MT (2003). Microbiology of the phyllosphere. *Applied and Environmental Microbiology*, 69, 1875-1883.
- Liu H, Brettell LE, Singh B (2020). Linking the phyllosphere microbiome to plant health. *Trends in Plant Science*, 25, 841-844.
- Milcu A, Manning P (2011). All size classes of soil fauna and litter quality control the acceleration of litter decay in its home environment. *Oikos*, 120, 1366-1370.
- Negrete-Yankelevich S, Fragoso C, Newton AC, Russell G, Heal OW (2008). Species-specific characteristics of trees can determine the litter macroinvertebrate community and decomposition process below their canopies. *Plant and Soil*, 307, 83-97.
- Newell K (1984). Interaction between two decomposer basidiomycetes and a collembolan under Sitka spruce: grazing and its potential effects on fungal distribution and litter decomposition. *Soil Biology & Biochemistry*, 16, 235-239.
- Osono T (2002). Phyllosphere fungi on leaf litter of *Fagus crenata*: occurrence, colonization, and succession. *Canadian Journal of Botany*, 80, 460-469.
- Osono T (2006). Role of phyllosphere fungi of forest trees in the development of decomposer fungal communities and decomposition processes of leaf litter. *Canadian Journal of Microbiology*, 52, 701-716.
- Osono T, Takeda H (1999). Decomposing ability of interior and surface fungal colonizers of beech leaves with reference to lignin decomposition. *European Journal of Soil Biology*, 35, 51-56.
- Palozzi JE, Lindo Z (2017). Pure and mixed litters of *Sphagnum* and *Carex* exhibit a home-field advantage in Boreal peatlands. *Soil Biology & Biochemistry*, 115, 161-168.
- Parton W, Silver WL, Burke IC, Grassens L, Harmon ME, Currie WS, King JY, Adair EC, Brandt LA, Hart SC, Fasth B (2007). Global-scale similarities in nitrogen release patterns during long-term decomposition. *Science*, 315, 361-364.
- Perez G, Aubert M, Decaëns T, Trap J, Chauvat M (2013). Home-field advantage: a matter of interaction between litter biochemistry and decomposer biota. *Soil Biology & Biochemistry*, 67, 245-254.
- Poorter H, Niklas KJ, Reich PB, Oleksyn J, Poot P, Mommer L (2012). Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, 193, 30-50.
- Prescott CE, Zabek LM, Staley CL, Kabzems R (2000). Decomposition of broadleaf and needle litter in forests of British Columbia: influences of litter type, forest type, and litter mixtures. *Canadian Journal of Forest Research*, 30, 1742-1750.
- Rothstein DE, Vitousek PM, Simmons BL (2004). An exotic tree alters decomposition and nutrient cycling in a Hawaiian montane forest. *Ecosystems*, 7, 805-814.
- Schmitt L, Perfecto I (2021). Coffee leaf litter decomposition: short term home-field advantage in shaded coffee agroecosystems. *Applied Soil Ecology*, 161, 103854. DOI: 10.1016/j.apsoil.2020.103854.
- St. John MG, Orwin KH, Dickie IA (2011). No “home” versus “away” effects of decomposition found in a grassland-forest reciprocal litter transplant study. *Soil Biology & Biochemistry*, 43, 1482-1489.
- Sterkenburg E, Clemmensen KE, Ekblad A, Finlay RD, Lindahl BD (2018). Contrasting effects of ectomycorrhizal fungi on early and late stage decomposition in a boreal forest. *The ISME Journal*, 12, 2187-2197.
- Strickland MS, Keiser AD, Bradford MA (2015). Climate history shapes contemporary leaf litter decomposition. *Biogeochemistry*, 122, 165-174.
- Strickland MS, Osburn E, Lauber C, Fierer N, Bradford MA (2009). Litter quality is in the eye of the beholder: initial decomposition rates as a function of inoculum characteristics. *Functional Ecology*, 23, 627-636.
- Vacher C, Hampe A, Porté AJ, Sauer U, Compant S, Morris CE (2016). The phyllosphere: microbial jungle at the plant-climate interface. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 47, 1-24.
- Vauramo S, Setälä H (2011). Decomposition of labile and recalcitrant litter types under different plant communities in urban soils. *Urban Ecosystems*, 14, 59-70.
- Veen GFC, Freschet GT, Ordonez A, Wardle DA (2015a). Litter quality and environmental controls of home-field advantage effects on litter decomposition. *Oikos*, 124, 187-195.
- Veen GFC, Keiser AD, van der Putten WH, Wardle DA (2018). Variation in home-field advantage and ability in leaf litter decomposition across successional gradients. *Functional Ecology*, 32, 1563-1574.
- Veen GFC, Snoek BL, Bakx-Schotman T, Wardle DA, Putten WH (2019). Relationships between fungal community composition in decomposing leaf litter and home-field advantage effects. *Functional Ecology*, 33, 1524-1535.
- Veen GFC, Sundqvist MK, Wardle DA (2015b). Environmental factors and traits that drive plant litter decomposition do not determine home-field advantage effects. *Functional Ecology*, 29, 981-991.
- Vivanco L, Austin AT (2008). Tree species identity alters forest litter decomposition through long-term plant and soil interactions in Patagonia, Argentina. *Journal of Ecology*, 96, 727-736.
- Voříšková J, Baldrian P (2013). Fungal community on decomposing leaf litter undergoes rapid successional changes. *The ISME Journal*, 7, 477-486.

- Wallenstein MD, Haddix ML, Ayres E, Steltzer H, Magrini-Bair KA, Paul EA (2013). Litter chemistry changes more rapidly when decomposed at home but converges during decomposition-transformation. *Soil Biology & Biochemistry*, 57, 311-319.
- Wang QK, Zhong MC, He TX (2013). Home-field advantage of litter decomposition and nitrogen release in forest ecosystems. *Biology and Fertility of Soils*, 49, 427-434.
- Wardle DA, Bardgett RD, Klironomos JN, Setälä H, van der Putten WH, Wall DH (2004). Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 304, 1629-1633.
- Wolfe ER, Ballhorn DJ (2020). Do foliar endophytes matter in litter decomposition? *Microorganisms*, 8, 446. DOI: 10.3390/microorganisms8030446.
- Yang HL, Li YL, Ning ZY, Zhang ZQ (2019). Home-field effects of leaf litter decomposition of dominate sand-fixing shrubs in the Horqin Sandy Land. *Journal of Desert Research*, 39(5), 62-70. [杨红玲, 李玉霖, 宁志英, 张子谦 (2019). 科尔沁沙地优势固沙灌木叶片凋落物分解的主场效应. 中国沙漠, 39(5), 62-70.]
- Yeung ACY, Kreutzweiser DP, Richardson JS (2019). Stronger effects of litter origin on the processing of conifer than broadleaf leaves: a test of home-field advantage of stream litter breakdown. *Freshwater Biology*, 64, 1755-1768.
- Yu ZP, Huang ZQ, Wang MH, Liu RQ, Zheng LJ, Wan XH, Hu ZH, Davis MR, Lin TC (2015). Nitrogen addition enhances home-field advantage during litter decomposition in subtropical forest plantations. *Soil Biology & Biochemistry*, 90, 188-196.
- Yuan X, Niu D, Wang Y, Boydston A, Guo D, Li X, Wen H, Qin Y, Fu H (2019). Litter decomposition in fenced and grazed grasslands: a test of the home-field advantage hypothesis. *Geoderma*, 354, 113876. DOI: 10.1016/j.geoderma.2019.07.034.
- Zha TG, Zhang ZQ, Sun G, Wang GM, Yun XQ, Wang YK, Liu Y (2012). Home-field advantage of litter decomposition and its soil biological driving mechanism: a review. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 7991-8000. [查同刚, 张志强, 孙阁, 王高敏, 俞小琴, 王伊琨, 刘艳 (2012). 凋落物分解主场效应及其土壤生物驱动. 生态学报, 32, 7991-8000.]
- Zhang DQ, Hui DF, Luo YQ, Zhou GY (2008). Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors. *Journal of Plant Ecology*, 1, 85-93.

责任编辑: 孙建新 责任编辑: 赵航