

巢林, 李忠国, 莫珍珍, 等. 南亚热带不同菌根类型树种叶凋落物化学性质[J]. 中国岩溶, 2023, 42(3): 472-481.
DOI: 10.11932/karst2023y009

南亚热带不同菌根类型树种叶凋落物化学性质

巢林^{1,4,5}, 李忠国², 莫珍珍³, 黄慧莲³, 王爱华^{1,4}, 张建兵¹, 胡宝清¹, 刘艳艳¹

(1. 南宁师范大学北部湾环境演变与资源利用教育部重点实验室, 广西地表过程与智能模拟自治区重点实验室, 广西南宁 530001; 2. 中国林业科学研究院热带林业实验中心, 广西友谊关森林生态系统国家定位观测研究站, 广西凭祥 532600; 3. 南宁师范大学地理科学与规划学院, 广西南宁 530001; 4. 中国科学院华南植物园, 中国科学院退化生态系统植被恢复与管理重点实验室, 广东广州 510650; 5. 湖南会同森林生态系统国家野外科学观测研究站, 湖南会同 418307)

摘要: 文章以南亚热带 24 种木本植物(丛枝菌根、外生菌根和固氮树种各 8 种)叶凋落物为研究对象, 探讨不同菌根类型树种叶凋落物化学性质的差异性。结果表明: 叶凋落物在碳相关化学性质、养分含量以及化学计量比特征方面均表现出较大程度变异。不同菌根类型树种碳相关化学性质没有显著差异($P > 0.05$), 而养分含量(N、P、Mg)和化学计量特征(C/P、N/P)差异显著($P < 0.01$)。固氮树种叶凋落物 N 含量($16.1 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$)显著高于丛枝菌根树种($10.1 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$)和外生菌根树种($10.7 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$), 但丛枝菌根树种叶凋落物 P 含量($0.4 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$)要显著高于固氮树种($0.1 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$)和外生菌根树种($0.08 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$), 而外生菌根树种 Mg 含量($0.51 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$)则显著高于丛枝菌根树种($0.19 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$)和固氮树种($0.03 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$); 此外, 固氮树种 C/P 和 N/P 均显著高于丛枝菌根树种。在南亚热带退化生态系统恢复过程中, 应考虑不同菌根类型树种叶凋落物化学性质的差异, 依据不同菌根类型树种养分利用策略的差异性选择适宜的恢复树种。

关键词: 凋落物; 菌根; 化学计量; 碳循环; 生态恢复

中图分类号: S714 **文献标识码:** A

文章编号: 1001-4810(2023)03-0472-10

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



0 引言

叶片衰老死亡是植物生长发育过程中必然经历的生命现象^[1], 森林生态系统超过 50% 的净初级生产力(net primary production, NPP)最终以叶凋落物的形式进入生物链, 并通过凋落物分解为动物、植物和微生物提供生长所需的碳(C)和养分^[2-3]。叶凋落物分解是土壤与大气间最大的碳通量过程之一, 在陆

地生态系统碳和养分循环过程中起着十分重要的作用^[4-5]。凋落物分解速率取决于多种生物和非生物因素, 其中气候条件、凋落物质量和分解者是控制凋落物分解速率最重要的因素^[6-7]。全球尺度上, 凋落物化学性质是控制凋落物分解的关键因素, 具有高氮(N)和磷(P)含量、低木质素含量的凋落物分解速率更快^[8-9]。因此, 了解凋落物化学性质对于研究凋落物分解过程及其对全球生物地球化学循环的影响至

基金项目: 国家自然科学基金青年项目(31800333); 中央引导地方科技发展基金项目(桂科 AD20238078, 桂科 AD19245133); 中国博士后科学基金(2022M713194); 广西自然科学基金项目(2018GXNSFBA138009, 2021GXNSFBA196021); 南宁师范大学科研启动项目(602021239257); 北部湾环境演变与资源利用教育部重点实验室(南宁师范大学)开放或系统基金项目(NNNU-KLOP-X1917)

第一作者简介: 巢林(1988—), 男, 助理研究员, 主要从事森林生态学研究。E-mail: fjchaolin@126.com。

通信作者: 刘艳艳(1986—)女, 博士, 助理研究员, 主要研究方向: 植物生理生态。E-mail: liuyanyan5000@163.com。

收稿日期: 2021-12-30

关重要。

菌根是陆地生态系统植物与土壤间物质转移交换的桥梁^[10], 其中丛枝菌根真菌 (arbuscular mycorrhizal fungi, AM)、外生菌根真菌 (ectomycorrhizal fungi, ECM) 和固氮细菌 (nitrogen-fixing bacterial, N-fixers) 与植物之间形成依赖于碳水化合物-矿质养分交换的共生体系, 且与地球 90% 以上的维管束植物形成共生关系, 在土壤有机质 (SOM) 分解与形成过程中发挥重要作用^[11]。不同菌根类型树种具有不同养分获取策略, AM 树种主要利用腐生微生物获取凋落物和 SOM 释放的无机养分, ECM 树种通过外生菌根真菌分泌氧化和水解胞外酶, 能够直接矿化 SOM 中的有机养分^[12-13], 而 N-fixers 树种则能够将大气中氮气 (N₂) 转化为植物可利用的 N, 可以克服生态系统中 N 素的不足^[11,14], 这种养分利用策略的差异性会导致不同菌根类型树种凋落物性质及其分解性能的不同, 进而对土壤生态过程产生重大影响, 诸如全球数据整合分析结果显示: AM 树种相比 ECM 树种叶凋落物质量更高、分解速率更快^[15], 且 ECM 树种占优势的生态系统中, 土壤每单位氮中含有的碳含量比以 AM 树种为主的生态系统中的土壤多 70%^[16]。然而, 以往多集中于 AM 与 ECM 树种叶凋落物的研究, 对 N-fixers 树种关注相对较少。尽管研究表明 N-fixers 树种叶凋落物 N 和 P 含量显著高于非固氮树种^[17], 但与 AM 和 ECM 树种叶凋落物相比, 其性质有何差异还有待于进一步研究。

中国南亚热带地区人口稠密、经济发展迅速、生态环境退化严重, 诸如受人类不合理社会经济活动的干扰破坏, 造成该地区甚至出现土地退化极其严重的石漠化现象^[18-19], 严重制约了当地社会经济和生态环境的可持续发展^[20-21]。退化生态系统植被恢复的关键是增加植被覆盖度、保土蓄水、提高土壤肥力^[22], 而菌根不仅能够增强植物抵御胁迫生境 (如干旱、土壤贫瘠等) 的耐受力, 还可以提高土壤肥力、增强水分和养分的固持、防止水土流失^[23-24]。此外, 凋落物在保土蓄水、维持土壤肥力和促进森林生态系统养分循环等方面也具有重要作用^[25-26], 其分解过程对于退化生态系统物质循环和能量转换、生态系统功能维持具有重要意义。而凋落物化学性质是调控其分解过程的重要因素之一^[8-9], 因此研究不同菌根类型树种凋落物化学性质的差异性对于筛选适宜恢复树种及评价退化生态系统功能恢复至关重要。

中国林业科学研究院热带林业实验中心大青山石山树木园是以引种、保存石山树种为重点的岩溶树木园, 为开展不同菌根类型树种叶凋落物化学性质研究提供了理想场所。本研究分别选择种 AM、ECM 和 N-fixers 树种各 8 种, 比较不同菌根类型树种叶凋落物 C 化学性质、养分含量以及化学计量特征, 以期为研究不同菌根类型树种叶凋落物分解过程及其对土壤 C 库和稳定性的影响提供理论基础和科学依据。

1 研究区概况

研究样地位于广西凭祥市中国林业科学研究院热带林业实验中心大青山石山树木园, 其建于 1980 年, 总面积约 37 ha, 其中石山面积有 13 ha, 平地面积有 24 ha, 属南亚热带季风气候区, 雨热同期, 干湿季节明显, 年均温 21 °C, 最冷月 (1 月) 均温 12.5 °C, 最热月 (7 月) 均温 27 °C, ≥10 °C 积温 6 000~7 600 °C, 年均日照时数 1 419 h, 年降雨量 1 200~1 500 mm, 降雨多集中于 4~9 月份, 相对湿度约 80%; 地貌类型为典型的峰丛洼地, 地形复杂而破碎, 海拔 150~800 m, 地带性土壤为碳酸盐岩风化成的红壤; 植被类型为南亚热带季雨林, 经过 30 多年的生态恢复, 树木园已经从退化严重的残次生林群落转变为物种丰富的近自然森林群落, 引进和保存树种 118 科 393 属 680 种, 其中石山树种 334 种, 珍稀濒危树种 76 种。

2 研究方法

2.1 叶凋落物采集

2020 年 11 月, 在大青山树木园分别选择 AM、ECM 和 N-fixers 树种各 8 种 (表 1), 每个树种选取 3~4 株成熟个体; 采集相应树种刚刚掉落且没有损坏的新鲜叶凋落物。每个树种各采集 200 g 叶凋落物, 收集完成后, 将叶凋落物放置于 35 °C 条件下烘干, 然后每个树种取 100 g 叶凋落物装入球磨机中进行研磨, 将研磨后的样品密封保存, 用于测定相关化学指标。

2.2 叶凋落物化学性质测定

叶凋落物的 C 和 N 含量采用 C、N 元素分析仪

表 1 不同菌根类型树种
Table 1 Tree species with different mycorrhizal types

菌根类型	编号	物种	所属科	生活型
丛枝菌根	1	割舌树 <i>Walsura robusta</i>	楝科 Meliaceae	常绿阔叶
	2	南酸枣 <i>Choerospondias axillaris</i>	漆树科 Anacardiaceae	落叶阔叶
	3	东京桐 <i>Deutzianthus tonkinensis</i>	大戟科 Euphorbiaceae	落叶阔叶
	4	望天树 <i>Parashorea chinensis</i>	龙脑香科 Dipterocarpaceae	常绿阔叶
	5	光皮楝木 <i>Cornus wilsoniana wanger</i>	山茱萸科 Cornaceae	落叶阔叶
	6	小叶红光树 <i>Knema globularia</i>	肉豆蔻科 Myristicaceae	落叶阔叶
	7	麻楝 <i>Chukrasia tabularis</i>	楝科 Meliaceae	落叶阔叶
	8	山牡荆 <i>Vitex quinata</i>	唇形科 Lamiaceae	落叶阔叶
	9	蚬木 <i>Excentrodendron tonkinense</i>	锦葵科 Malvaceae	常绿阔叶
	10	青冈栎 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	壳斗科 Fagaceae	常绿阔叶
外生菌根	11	栓皮栎 <i>Quercus variabilis</i>	壳斗科 Fagaceae	常绿阔叶
	12	美国山核桃 <i>Carya illinoensis</i>	胡桃科 Juglandaceae	落叶阔叶
	13	枫香树 <i>Liquidambar formosana</i>	金缕梅科 Hamamelidaceae	落叶阔叶
	14	湿地松 <i>Pinus elliottii</i>	松科 Pinaceae	常绿针叶
	15	红锥 <i>Castanopsis hystrix</i>	壳斗科 Fagaceae	常绿阔叶
	16	海南椴 <i>Hainania trichosperma</i>	椴树科 Tiliaceae	落叶阔叶
	17	格木 <i>Erythrophleum fordii</i>	豆科 Fabaceae	常绿阔叶
	18	仪花 <i>Lysidice rhodostegia</i>	豆科 Fabaceae	常绿阔叶
固氮树种	19	任豆 <i>Zenia insignis</i>	豆科 Fabaceae	落叶阔叶
	20	海红豆 <i>Adenanthera pavonina</i>	豆科 Fabaceae	落叶阔叶
	21	顶果树 <i>Acrocarpus fraxinifolius</i>	豆科 Fabaceae	落叶阔叶
	22	台湾相思 <i>Acacia confusa</i>	豆科 Fabaceae	常绿阔叶
	23	降香黄檀 <i>Dalbergia odorifera</i>	豆科 Fabaceae	常绿阔叶
	24	银合欢 <i>Leucaena leucocephala</i>	豆科 Fabaceae	常绿阔叶

测定 (ElementarVario, Hanau, Germany), 可溶性 C 采用 TOC 分析仪 (Vario TOC cube, Elementar Analysis system GmbH, Langensfeld, Germany) 测定。木质素、半纤维素和纤维素依据美国国家可再生能源实验室标准^[27]测定, 采用酸水解法进行分馏, 水解的液体用于量化纤维素和半纤维素, 采用高效液相色谱方法 (HPLC) (Agilent-1260, Agilent Technologies, Santa Clara, CA, USA) 测定。单宁含量参照 Hagerman 的酸-丁醇法测定^[28]。将叶凋落物样品放入硫酸和高氯酸中进行酸化, 用电感耦合等离子质谱 (ICP-MS) (Elan DRC-e; PerkinElmer, Norwalk, CT, USA) 测定凋落物中的 P、Ca、K、Mg 和 Mn 含量。

2.3 数据处理

利用 Kolmogorov-Smirnov test (K-S 检验) 对所有叶凋落物性质数据进行正态分布检验, 若不满足正态分布则进行 Log_{10} 转化。运用 Pearson 相关分析探

究叶凋落物各化学性质间的相关性, 采用单因素方差 (One-Way ANOVA) 分析 AM、ECM 和 N-fixers 树种间化学性质的差异性, 用 Turkey HSD 进行显著性检验 ($\alpha=0.05$), 通过主成分分析 (PCA) 揭示叶凋落物各化学特征与菌根类型的关系。运用 SPSS 16.0 (SPSS Inc., Chicago, Illinois, USA) 对数据进行统计分析, PCA 分析在 Canoco 5.0 软件中进行, 图表用 OriginPro 2018 绘制。

3 结果和分析

3.1 叶凋落物化学特征及各化学特征间相关性

变异系数 (CV) 的大小反映随机变量的离散程度, 即叶凋落物化学性质变异程度大小。一般来说, $\text{CV} \leq 10\%$ 表现为弱变异性, $10\% < \text{CV} \leq 100\%$ 为中等变异性, $\text{CV} > 100\%$ 为高度变异性。从变异系数

可知(表 2), 叶凋落物 C 含量变异最小(CV=6.92%), 表现为弱变异性; 非结构性碳、木质素、纤维素、单宁等 C 相关化学性质(23%~58%), N、K、Ca、Mn 养分含量(35%~46%)以及化学计量特征(55%~73%)均属于中等程度变异, 而 P(CV=138.75%)和 Mg 含量(CV=130.77%)则呈现出高度变异性。

如表 3 所示, Pearson 相关性分析表明, 叶凋落物 17 种化学性质间具有一定的相关性, 诸如 C 与 Ca 含量呈显著负相关($P<0.05$), 与 C/P 呈显著正相关($P<0.05$); N 含量与 Lignin/N、C/N 比呈极显著负相关($P<0.01$), 但与 N/P 比呈极显著正相关($P<0.01$)。

3.2 不同菌根类型树种叶凋落物化学性质

不同菌根类型树种 C 相关化学性质之间均没有显著差异($P>0.05$), 但 N、P、Mg 含量以及 C/P、N/P 比值间具有显著差异(图 1)。固氮树种 N 含量为 $16.1 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 显著高于丛枝菌根($10.1 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$)和外生菌

根树种($10.7 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$)($P<0.01$); 丛枝菌根树种 P 含量($0.4 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$)则显著高于固氮($0.1 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$)和外生菌根树种($0.08 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$)($P<0.01$), 而外生菌根树种 Mg 含量最高($0.51 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$), 显著高于丛枝菌根($0.19 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$)和固氮树种($0.03 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$)($P<0.01$); 固氮树种 C/P 为 5 710, 显著高于丛枝菌根树种(2 029)($P<0.05$), 而固氮树种 N/P 最大(200), 显著高于外生菌根(108)和丛枝菌根树种(45)($P<0.001$)。

3.3 不同菌根类型树种叶凋落物化学性质主成分分析

不同菌根类型树种叶凋落物化学特征主成分分析结果显示: 第一主成分将 24 种植物分成两组, 固氮树种(17~24)为 1 组, 丛枝菌根(1~8)和外生菌根树种(9~16)为一组; 第二主成分将固氮树种与外生菌根树种区分开(图 2)。丛枝菌根和固氮树种分别集中分布在第一主轴左侧和右侧, 分别具有较大和较小的 P 含量, 较小和较大的 N 含量、C/P 和

表 2 24 种叶凋落物化学性质
Table 2 Chemical properties of 24 types of leaf litter

叶凋落物化学性质/ $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$	均值 \pm 标准误差	最小值	最大值	变异系数(CV)/%
C 化学性质				
碳 (C)	448.19 \pm 6.46	390.66	524.45	6.92
非结构性碳 (NSC)	40.57 \pm 1.94	19.28	56.27	22.91
水溶性组分 (WSC)	224.96 \pm 14.40	134.09	375.59	30.70
木质素 (Lignin)	130.14 \pm 6.27	93.58	182.76	23.12
纤维素 (Cellulose)	134.63 \pm 7.99	70.92	229.65	28.47
半纤维素 (Hemicellulose)	88.02 \pm 7.25	29.61	170.57	39.51
单宁 (Tannin)	45.48 \pm 5.53	9.45	117.72	58.30
养分含量				
氮 (N)	12.30 \pm 0.92	3.45	22.83	35.79
磷 (P)	0.19 \pm 0.06	0.03	1.38	138.75
钾 (K)	5.09 \pm 0.48	0.95	11.14	45.64
钙 (Ca)	27.93 \pm 2.37	6.23	50.67	39.66
镁 (Mg)	0.24 \pm 0.07	0.01	1.06	130.77
锰 (Mn)	2.51 \pm 0.19	0.71	3.69	36.33
化学计量特征				
木质素/氮 (Lignin/N)	12.45 \pm 1.70	6.23	47.84	65.50
碳/氮 (C/N)	42.73 \pm 4.94	19.87	144.54	55.44
碳/磷 (C/P)	4 399.19 \pm 639.16	343.64	15 350.37	69.68
氮/磷 (N/P)	117.87 \pm 17.88	8.74	382.19	72.70

表 3 叶凋落物 17 种化学性质之间的相关性
Table 3 Pearson correlations of 17 chemical properties of leaf litter

化学性质	C	NSC	WSC	Lignin	Cellulose	Hemi-cellulose	Tannin	N	P	K	Ca	Mg	Mn	Lignin/N	C/N	C/P	N/P
C	1																
NSC	-0.07	1															
WSC	-0.34	0.42*	1														
Lignin	0.30	0.13	-0.15	1													
Cellulose	0.29	-0.49*	-0.55**	-0.13	1												
Hemicellulose	-0.04	0.31	0.11	0.17	0.04	1											
Tannin	0.06	-0.08	-0.05	0.12	-0.08	0.02	1										
N	0.04	0.00	0.02	0.18	-0.11	-0.07	-0.24	1									
P	-0.22	0.28	0.11	-0.16	-0.33	-0.18	0.03	-0.12	1								
K	0.02	0.04	-0.07	-0.27	-0.24	0.06	-0.14	0.05	0.38	1							
Ca	-0.41*	0.10	0.20	-0.32	-0.42*	-0.35	0.10	-0.18	0.34	-0.20	1						
Mg	-0.09	-0.05	-0.37	0.25	0.30	-0.10	0.06	-0.22	-0.01	-0.30	-0.08	1					
Mn	-0.14	0.27	0.12	-0.23	-0.44*	0.02	0.09	0.22	0.11	0.15	0.58*	-0.34	1				
Lignin/N	0.25	0.08	-0.14	0.46*	0.13	0.23	0.32	-0.75**	-0.12	0.28	-0.37	-0.30	-0.13	1			
C/N	0.36	0.07	-0.14	0.13	0.40	0.27	0.25	-0.74**	-0.24	0.10	-0.36	-0.30	-0.21	0.87**	1		
C/P	0.48*	-0.13	-0.24	0.23	0.56**	0.22	-0.03	-0.04	-0.83**	0.05	-0.28	-0.41*	-0.52**	0.37	0.59**	1	
N/P	0.25	-0.18	-0.13	0.20	0.17	-0.06	-0.17	0.74**	-0.66**	-0.09	0.06	-0.22	-0.37	-0.42	-0.31	0.56**	1

注:表中数据为Pearson相关系数;*P<0.05,**P<0.01。

Note: The data in the table are Pearson correlation coefficient;* P < 0.05, ** P < 0.01.

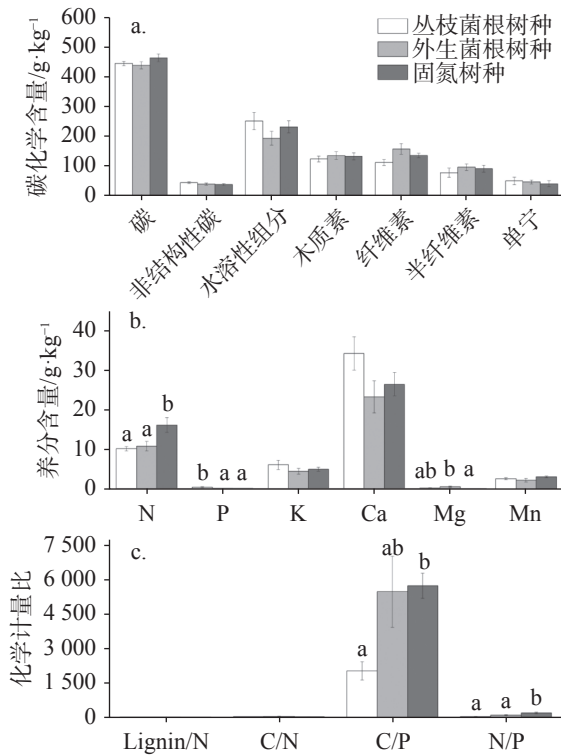


图 1 不同菌根类型树种叶凋落物化学性质

注:不同小写字母表示不同菌根树种间叶凋落物化学性质差异显著 (P<0.05)。

Fig. 1 Chemical properties of leaf litter among different mycorrhizal types

Note: Different small letters represent significant difference in chemical properties of leaf litter among different mycorrhizal types (P<0.05).

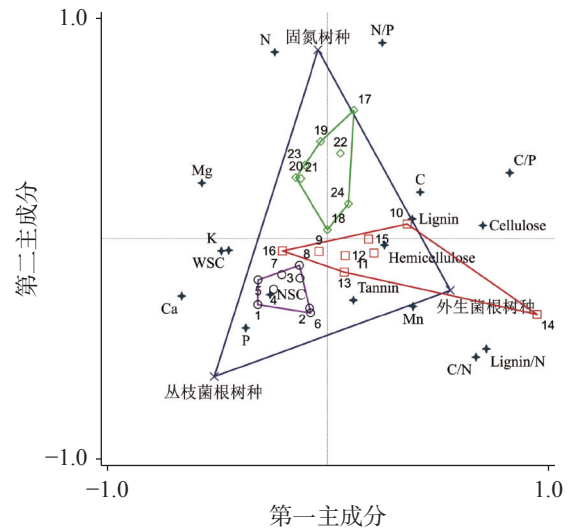


图 2 不同菌根类型树种叶凋落物化学性质主成分分析

注:图中叶凋落物化学性质缩写同表 2。

Fig. 2 Principal component analysis of chemical properties of leaf litter among tree species with different mycorrhizal types

Note: The abbreviation of chemical properties of leaf litter in figure is same as above 表 2.

N/P 等化学性质组合。此外,主成分分析得出的各化学性质之间的关系同 Pearson 相关性检验结果基本一致,诸如 C 和 Ca、N 和 lignin/N、C/N 呈较强的负相关关系,N 和 N/P、C/P 和纤维素则呈较强的正相关关系。

4 讨 论

4.1 叶凋落物化学性质

植物凋落物 C 含量约占其质量的 50%, 且具有多种不同的化学形态, 从可溶性低分子化合物(糖类、氨基酸和酚类等)到不溶性脂质、简单化合物(纤维素和蛋白质等)和更为复杂的聚合物(木质素), 这些化合物在分子量大小、结构复杂性和化学键类型等方面有所不同^[29]。尽管 24 种植物叶凋落物 C 含量变异较小(CV=6.92%), 但不同形态碳化合物, 诸如水溶性组分、半纤维素和单宁等呈现较大程度变异(CV>30%)。对比其他地区研究结果, 本研究中 24 种植物叶凋落物 C 含量(448.19 g·kg⁻¹)要远低于北热带季节性喀斯特雨林 6 个常见树种的 599.80 g·kg⁻¹^[25], 但要高于桂西北典型喀斯特峰丛洼地常绿落叶阔叶林群落的 402.30 g·kg⁻¹^[30], 与茂兰喀斯特区 25 种乔木树种生长末期或落叶期叶片的 451.90 g·kg⁻¹^[31]、桂西北喀斯特区原生林的 458.00 g·kg⁻¹^[32]基本持平。

N 和 P 作为植物生长需求量高但经常受限制的营养元素, 通常具有较低的变异系数和较高的稳定性^[33]。本研究中 24 种乔木树种叶凋落物 N、P 含量具有较高的变异系数, 尤其是 P 含量(CV>138%), 表明不同树种 N、P 养分利用与归还可能存在较大差异。此外, 本研究中叶凋落物 N 含量(12.30 g·kg⁻¹)与全国森林叶凋落物的平均水平(12.03 g·kg⁻¹)相差无几, 但要低于全球平均水平(14.30 g·kg⁻¹), 而 P 含量(0.19 g·kg⁻¹)较全国(0.74 g·kg⁻¹)^[34]和全球的平均水平(1.22 g·kg⁻¹)都要低^[5], 表明本研究区域与其他地区^[35]或全球植被相比更易受 P 元素的限制, N/P(117.87)远高于全国(21.00)和全球(11.70)叶凋落物的平均水平, 这进一步说明该区域植被受 P 限制较大。

4.2 不同菌根类型树种叶凋落物化学性质差异

本研究表明: 尽管不同菌根类型树种叶凋落物 C 相关化学性质没有显著差异, 但是养分含量(N、P、Mg)和化学计量特征(C/P、N/P)差异显著。植物叶片 C 含量的高低可以表征其比叶重的大小和防御能力强弱, 通常叶片 C 含量高的树种具有更大的比叶重和更强的防御能力^[36], 不同菌根类型树种

C 相关化学差异较小且维持在相对较高水平, 一定程度上反映了南亚热带退化生态系统恢复植被适应干旱或病虫害等胁迫生境的能力较强。诸如割舌树、蚬木、青冈、红锥等树种均为革质叶片且角质层(由富含 C 链的脂肪酸、聚酯等物质组成)较厚, 因此具有较强的抗旱性。此外, 不同菌根类型树种单宁含量(45.48 g·kg⁻¹)要比全球叶凋落物平均水平高 48%^[5], 高单宁含量能够抑制植食性昆虫对叶片的取食和病虫害的入侵^[37], 表明该区域植物具较强的防御能力。

不同菌根类型树种 N、P 和 Mg 养分含量具有显著差异, 可能是由于不同菌根类型树种具有不同的养分利用与回收效率所导致的^[38]。固氮树种叶凋落物 N 含量较丛枝菌根和外生菌根树种更高, 这与人研究发发现固氮树种叶凋落物 N 含量明显高于非固氮树种的结果相一致^[17]。固氮树种通过共生固氮菌(根瘤菌和放线菌)能够将大气中的氮气还原成植物可吸收的氮^[11], 可以弥补退化生态系统中土壤 N 素大量流失引起的 N 限制, 从而致使固氮树种叶凋落物具有更高的 N 含量。本研究中不同菌根类型树种叶凋落物具有较低的 P 含量和较高的 C/P 和 N/P, 表明该地区 P 因素十分亏缺, 植物和土壤微生物受到严重的 P 限制^[39]。植物获取 P 主要有两种方式, 一种是通过根系直接从土壤中吸收 P 元素; 另一种则是通过与菌根真菌共生来促进植物对 P 的吸收^[40]。研究表明丛枝菌根真菌可以为寄主植物提供多达 80% 的 P 素需求, 因此在 P 素匮乏的地区丛枝菌根树种较外生菌根和固氮树种具有更强的 P 获取能力, 从而致使丛枝菌根树种叶凋落物 P 含量更高。此外, 不同菌根类型树种叶片养分回收效率的不同可能是导致丛枝菌根树种叶凋落物具有相对更高 P 含量的另一个重要原因。全球尺度上不同菌根类型树种养分回收效率差异性研究表明, 丛枝菌根树种与外生菌根树种 N 回收效率基本相同, 但是外生菌根树种 P 回收效率较丛枝菌根树种高 12%^[38]。本研究中丛枝菌根树种叶凋落物 P 含量比外生菌根树种更高, 也符合外生菌根树种具有更高的 P 回收效率这一结论。然而外生菌根树种叶凋落物 Mg 含量最高, 这主要是由于外生菌根真菌能够通过分泌较多的氢离子(H⁺)和草酸, 从而有利于土壤黏粒矿物层间 Mg 的交换和含 Mg 矿物的风化, 促进植物对 Mg 元素的吸收。

5 结论与建议

菌根类型是导致南亚热带不同菌根类型树种叶凋落物养分化学性质差异的重要因素。尽管不同菌根类型树种叶凋落物碳相关化学性质差异不显著,但其养分含量和化学计量特征具有显著差异。不同菌根类型树种养分获取策略的不同是导致其叶凋落物 N、P、Mg 等养分含量以及化学计量存在显著差异主要原因。固氮树种叶凋落物 N 含量、C/P 和 N/P 均最高,丛枝菌根树种 P 含量最高,而 Mg 含量最高的是外生菌根树种。此外,叶片养分回收效率的不同也是导致不同菌根类型树种叶凋落物养分差异显著的重要原因。养分特征是控制凋落物分解的重要因子,尽管已有研究表明不同菌根类型树种叶凋落具有不同的分解速率,但是有关不同菌根类型树种凋落物对土壤有机碳矿化的影响研究较少,因此,未来应加强不同菌根类型树种凋落物对土壤碳库大小和稳定性的影响研究。

参考文献

- [1] Lim P O, Kim H J, Nam G H. Leaf Senescence[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2007, 58: 115-36.
- [2] Griffiths H M, Ashton L A, Parr C L, Eggleton P. The impact of invertebrate decomposers on plants and soil[J]. *New Phytologist*, 2021, 231(6): 2142-2149.
- [3] 张婷, 代群威, 邓远明, 李琼芳, 董发勤, LI Bowen, Bruce W Fouke, 李相邑. 九寨沟优势植物凋落物叶片淋溶的碳氮磷释放特征[J]. *中国岩溶*, 2021, 40(1): 133-139.
ZHANG Ting, DAI Qunwei, DENG Yuanming, LI Qiongfang, DONG Faqin, LI Bowen, Bruce W Fouke, LI Xiangyi. Release characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus from withered leaves of dominant plants in Jiuzhaigou valley[J]. *Carso-logica Sinica*, 2021, 40(1): 133-139.
- [4] Hobbie S E. Plant species effects on nutrient cycling: Revisiting litter feedbacks[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2015, 30(6): 357-363.
- [5] Guo L L, Deng M F, Yang S, Liu W X, Wang X, Wang J, Liu L L. The coordination between leaf and fine root litter decomposition and the difference in their controlling factors[J]. *Global Ecology & Biogeography*, 2021, 30(11):2286-2296.
- [6] Bradford M A, Veen G F, Bonis A, Bradford E M, Classen A T, Cornelissen J H C, Crowther T W, De Long J R, Freschet G T, Kardol P, Manrubia-Freixa M, Maynard D S, Newman G S, Logtestijn R S P, Viketoft M, Wardle D A, Wieder W R, Wood S A, van der Putten W H. A test of the hierarchical model of litter decomposition[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2017, 1(12): 1836-1845.
- [7] Prieto I, Almagro M, Bastida F, Querejeta J I. Altered leaf litter quality exacerbates the negative impact of climate change on decomposition[J]. *Journal of Ecology*, 2019, 107(5): 2364-2382.
- [8] 涂春艳, 黄炳惠, 杨慧, 白冰, 莫碧琴, 曹建华. 桂林毛村岩溶区与碎屑岩区櫟木和马尾松凋落叶分解研究[J]. *中国岩溶*, 2018, 37(3): 379-387.
TU Chunyan, HUANG Binghui, YANG Hui, BAI Bing, MO Biqin, CAO Jianhua. Study on leaf litter decomposition of *Loropetalum chinense* and *Pinus massoniana* in karst areas and clastic rock areas in Maocun, Guilin[J]. *Carso-logica Sinica*, 2018, 37(3): 379-387.
- [9] See C R, McCormack M L, Hobbie S E, Flores-Moreno H, Silver W L, Kennedy P G. Global patterns in fine root decomposition: Climate, chemistry, mycorrhizal association and woodiness[J]. *Ecology Letters*, 2019, 22(6): 946-953.
- [10] 金文豪, 邵帅, 陈俊辉, 秦华. 不同类型菌根对土壤碳循环的影响差异研究进展[J]. *浙江农林大学学报*, 2021, 38(5): 953-962.
JIN Wenhao, SHAO Shuai, CHEN Junhui, QIN Hua. Research progress in the impact of different mycorrhizal types on soil carbon cycling[J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2021, 38(5): 953-962.
- [11] Steidinger B S, Crowther T W, Liang J, van Nuland M E, Werner G D A, Reich P B, Nabuurs G J, de-Miguel S, Zhou M, Picard N, Herault B, Zhao X, Zhang C, Routh D, Consortium G F B I, Peay K G. Climatic controls of decomposition drive the global biogeography of forest-tree symbioses[J]. *Nature*, 2019, 569(7756): 404-408.
- [12] Tedersoo L, Bahram M. Mycorrhizal types differ in ecophysiology and alter plant nutrition and soil processes[J]. *Biological Reviews*, 2019, 94(5):1857-1880.
- [13] Craig M E, Turner B L, Liang C, Clay K, Johnson D J, Phillips R P. Tree mycorrhizal type predicts within-site variability in the storage and distribution of soil carbon and nitrogen[J]. *Global Change Biology*, 2018, 24(8): 3317-3330.
- [14] Dovrat G, Sheffer E. Symbiotic dinitrogen fixation is seasonal and strongly regulated in water-limited environments[J]. *New Phytologist*, 2019, 221(4): 1866-1877.
- [15] Keller A B, Phillips R P. Leaf litter decay rates differ between mycorrhizal groups in temperate, but not tropical forests[J]. *New Phytologist*, 2019, 222(1): 554-562.
- [16] Averill C, Turner B J, Finzi A C. Mycorrhiza-mediated competition between plants and decomposers drives soil carbon storage[J]. *Nature*, 2014, 505(7484): 543-545.
- [17] 何兴元, 赵淑清, 杨思河, 田春杰. 固氮树种在混交林中的作用研究 III. 固氮树种凋落物分解及 N 的释放[J]. *应用生态学报*, 1999, 10(4): 404-406.
HE Xingyuan, ZHAO Shuqing, YANG Sihe, TIAN Chunjie. Role of nitrogen-fixing trees in mixed forest III. leaf litter

- decomposition and its N release of nitrogen-fixing tree species[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1999, 10(4): 404-406.
- [18] 王克林, 岳跃民, 陈洪松, 吴协保, 肖峻, 祁向坤, 张伟, 杜虎. 喀斯特石漠化综合治理及其区域恢复效应[J]. *生态学报*, 2019, 39(20): 7432-7440.
- WANG Kelin, YUE Yuemin, CHEN Hongsong, WU Xiebao, XIAO Jun, QI Xiangkun, ZHANG Wei, DU Hu. The comprehensive treatment of karst rocky desertification and its regional restoration effects[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39(20): 7432-7440.
- [19] 王聪, 伍星, 傅伯杰, 韩兴国, 陈亚宁, 王克林, 周华坤, 冯晓明, 李宗善. 重点脆弱生态区生态恢复模式现状与发展方向[J]. *生态学报*, 2019, 39(20): 7333-7343.
- WANG Cong, WU Xing, FU Bojie, HAN Xingguo, CHEN Yaning, WANG Kelin, ZHOU Huakun, FENG Xiaoming, LI Zongshan. Ecological restoration in the key ecologically vulnerable regions: Current situation and development direction[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39(20): 7333-7343.
- [20] Wang K L, Zhang C H, Chen H S, Yue Y M, Zhang W, Zhang M Y, Qi X K, Fu Z Y. Karst landscapes of China: Patterns, ecosystem processes and services[J]. *Landscape Ecology*, 2019, 34(3): 2743-2763.
- [21] 蒋忠诚, 罗为群, 童立强, 程洋, 杨奇勇, 吴泽燕, 梁建宏. 21世纪西南岩溶石漠化演变特点及影响因素[J]. *中国岩溶*, 2016, 35(5): 461-468.
- JIANG Zhongcheng, LUO Weiqun, TONG Liqiang, CHENG Yang, YANG Qiyong, WU Zeyan, LIANG Jianhong. Evolution features of rocky desertification and influence factors in karst areas of Southwest China in the 21st century[J]. *Carsologica Sinica*, 2016, 35(5): 461-468.
- [22] 欧阳帅, 项文化, 陈亮, 曾叶霖, 胡彦婷, 雷丕锋, 方晰, 邓湘雯. 南方山地丘陵区森林植被恢复对水土流失调控机制[J]. *水土保持学报*, 2021, 35(5): 1-9.
- OUYANG Shuai, XIANG Wenhua, CHEN Liang, ZENG Yelin, HU Yanting, LEI Pifeng, FANG Xi, DENG Xiangwen. Regulation mechanisms of forest vegetation restoration on water and soil erosion in mountainous and hilly area of Southern China[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2021, 35(5): 1-9.
- [23] 陈保冬, 于萌, 郝志鹏, 谢伟, 张莘. 丛枝菌根真菌应用技术研究进展[J]. *应用生态学报*, 2019, 30(3): 1035-1046.
- CHEN Baodong, YU Meng, HAO Zhipeng, XIE Wei, ZHANG Xin. Research progress in arbuscular mycorrhizal technology[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, 30(3): 1035-1046.
- [24] Zak R D, Pellitteri P T, Argiroff W A, Castillo B, James T Y, Nave L E, Averill C, Beidler K V, Bhatnagar J, Blesh J, Classen A T, Craig M, Fernandez C W, Gundersen P, Johansen R, Koide R T, Lilleskov E A, Lindahl B D, Nadewlhofer K J, Phillips R P, Tunlid A. Exploring the role of ectomycorrhizal fungi in soil carbon dynamics[J]. *New Phytologist*, 2019, 223(1): 33-39.
- [25] 郭屹立, 李冬兴, 王斌, 白坤栋, 向悟生, 李先琨. 北热带喀斯特季节性雨林土壤和6个常见树种凋落物的C、N、P化学计量学特征[J]. *生物多样性*, 2015, 25(10): 1085-1094.
- GUO Yili, LI Dongxing, WANG Bin, BAI Kundong, XIANG Wusheng, LI Xiankun. C, N and P stoichiometric characteristics of soil and litter fall for six common tree species in a northern tropical karst seasonal rainforest in Nonggang, Guangxi, Southern China[J]. *Biodiversity Science*, 2015, 25(10): 1085-1094.
- [26] 胡宁, 马志敏, 蓝家程, 伍宇春, 傅瓦利, 袁红, 姜露玲. 石漠化区植被恢复过程凋落叶分解特征及其对土壤有机碳/氮的影响: 以重庆中梁山为例[J]. *中国岩溶*, 2016, 35(5): 539-549.
- HU Ning, MA Zhimin, LAN Jiacheng, WU Yuchun, FU Wali, YUAN Hong, LOU Luling. Leaf litter decomposition characters and impact on soil organic carbon/nitrogen in different vegetation restorations of karst rocky desertification: An example of the Zhongliang mountain in Chongqing[J]. *Carsologica Sinica*, 2016, 35(5): 539-549.
- [27] Sluiter A, Hames B, Ruiz R, Scarlata C, Sluiter J, Templeton D, Crocker D. Determination of structural carbohydrates and lignin in biomass[R]. Golden: National Renewable Energy Laboratory, 2008.
- [28] Hagerman A E. *The Tannin Handbook*[M]. Oxford: Miami University, 2011.
- [29] Cotrufo M, Soong J, Horton A J, Campbell E E, Haddix M L, Wall D H, Parton W J. Formation of soil organic matter via biochemical and physical pathways of litter mass loss[J]. *Nature Geoscience*, 2015, 8: 776-779.
- [30] 潘复静, 张伟, 王克林, 何寻阳, 梁士楚, 韦国富. 典型喀斯特峰丛洼地植被群落凋落物C:N:P生态化学计量特征[J]. *生态学报*, 2011, 31(2): 335-343.
- PAN Fujing, ZHANG Wei, WANG Kelin, HE Xunyang, LIANG Shichu, WEI Guofu. Litter C:N:P ecological stoichiometry character of plant communities in typical karst peak-cluster depression[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(2): 335-343.
- [31] 吴鹏, 崔迎春, 赵文君, 侯贻菊, 朱军, 丁访军, 杨文斌. 茂兰喀斯特区68种典型植物叶片化学计量特征[J]. *生态学报*, 2020, 40(14): 5063-5080.
- WU Peng, CUI Yingchun, ZHAO Wenjun, HOU Yiju, ZHU Jun, DING Fangjun, YANG Wenbin. Leaf stoichiometric characteristics of 68 typical plant species in Maolan National Nature Reserve, Guizhou, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(14): 5063-5080.
- [32] 曾昭霞, 王克林, 曾馥平, 宋同清, 刘孝利, 宋希娟. 桂西北喀斯特区原生林与次生林凋落叶降解和养分释放[J]. *生态学报*, 2012, 32(9): 2720-2728.
- ZENG Zhaoxia, WANG Kelin, ZENG Fuping, SONG Tongqing, LIU Xiaoli, SONG Xijuan. Litter decomposition and nutrients release in typical secondary and primary forests in karst region, northwest of Guangxi[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(9): 2720-2728.
- [33] 田地, 严正兵, 方精云. 植物生态化学计量特征及其主要假设

- [J]. *植物生态学报*, 2021, 45(7): 682-713.
- TIAN Di, YAN Zhengbing, FANG Jingyun. Review on characteristics and main hypotheses of plant ecological stoichiometry[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2021, 45(7): 682-713.
- [34] 唐仕姗, 杨万勤, 王海鹏, 熊莉, 聂富育, 徐振峰. 中国森林凋落叶N、P化学计量特征及控制因素[J]. *应用与环境生物学报*, 2015, 21(2): 316-322.
- TANG Shishan, YANG Wanqin, WANG Haipeng, XIONG Li, NIE Fuyu, XU Zhenfeng. Stoichiometric characteristics and controlling factors of N and P in forest leaf litter of China[J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2015, 21(2): 316-322.
- [35] Chen H, Li D J, Xiao K C, Wang K L. Soil microbial processes and resource limitation in karst and non-karst forests[J]. *Functional Ecology*, 2018, 32(5): 1400-1409.
- [36] Poorter L, Bongers F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species[J]. *Ecology*, 2006, 87(7): 1733-1743.
- [37] Chomel M, Guittonny-Larchevêque M, Fernandez C, Gallet C, DesRochers A, Pare D, Jackson B G, Baldy V, Aerts R. Plant secondary metabolites: A key driver of litter decomposition and soil nutrient cycling[J]. *Journal of Ecology*, 2016, 104(6): 1527-1541.
- [38] Zhang H Y, Lu X T, Hartmann H, Keller A, Han X G, Trumbore S, Phillips R P. Foliar nutrient resorption differs between arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal trees at local and global scales[J]. *Global Ecology & Biogeography*, 2018, 27(7): 875-885.
- [39] Chen H, Li D J, Mao Q G, Xiao K C, Wang K L. Resource limitation of soil microbes in karst ecosystems[J]. *Science of the Total Environment*, 2019, 650(1): 241-248.
- [40] Shi J C, Zhao B Y, Zheng S, Zhang X W, Wang X L, Dong W T, Xie Q J, Wang G, Xiao Y P, Chen F, Yu N, Wang E. A phosphate starvation response-centered network regulates mycorrhizal symbiosis[J]. *Cell*, 2021, 184(22): 5527-5540.

Chemical properties of leaf litter among tree species with different mycorrhizal types in southern subtropical China

CHAO Lin^{1,4,5}, LI Zhongguo², MO Zhenzhen³, HUANG Huilian³, WANG Aihua^{1,4},
ZHANG Jianbing¹, HU Baoqing¹, LIU Yanyan¹

(1. Key Laboratory of Environment Change and Resources Utilization in Beibu Gulf, Ministry of Education, Guangxi Key Laboratory of Earth Surface Processes and Intelligent Simulation, Nanning Normal University, Nanning, Guangxi 530001, China; 2. Experimental Center of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Guangxi Youyiguan Forest Ecosystem Research Station, Pingxiang, Guangxi 532600, China; 3. School of Geography and Planning, Nanning Normal University, Nanning, Guangxi 530001, China; 4. Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystems, Key Laboratory of Plant Resources Conservation and Sustainable Utilization, Guangzhou, Guangdong 510650, China; 5. Huitong National Research Station of Forest Ecosystem, Huitong, Hunan 418307, China)

Abstract The sample plot is located in the Experimental Center of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, the southwest of Guangxi, China. In a typical southern subtropical monsoon climate, the annual temperature of this area averages at 21 °C with the lowest average at 12.5 °C in January and the highest at 27 °C in July. The average annual precipitation is between 1,200 to 1,500 mm, and shows obvious seasonality with the wet season from April to September and the dry season from October to March in the following year. The area is characterized by a typical landform with peak-cluster depression at the elevation ranging from 150 to 800 m. The main soil type in this area is red soil developed from carbonatite.

Taking the leaf litter of 24 tree species with different mycorrhizal types (respective eight species for arbuscular mycorrhizal fungi, ectomycorrhizal fungi and nitrogen-fixers) as the research object, we measured the chemical properties of leaf litter (non-structure carbohydrate, water-soluble carbon, lignin, cellulose, hemicellulose and tannin) and nutrient concentration (N, P, K, Ca, Mg and Mn), analyzed the relationships of these properties, and explored the effects of different mycorrhizal types on the chemical properties. The results indicate that the chemical properties of leaf litter exhibited a fair degree of variation in carbon-related properties, nutrient contents and stoichiometric properties. There were no significant differences in carbon-related chemical properties among tree species with different mycorrhizal types ($P > 0.05$). However, the nutrient content (N, P and Mg) and stoichiometry properties of leaf litter (C/P and N/P) were significantly different among mycorrhizal types. Nitrogen-fixer trees showed a significantly

higher leaf litter N ($16.1 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$) than the trees with arbuscular mycorrhizal ($10.1 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$) and ectomycorrhizal fungi ($10.7 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$). However, tree species with arbuscular mycorrhizal fungi ($0.4 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$) exhibited a significantly higher P concentration than the trees with ectomycorrhizal fungi ($0.1 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$) and N-fixer ($0.08 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$) trees. The concentration of Mg ($0.51 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$) in the tree species with ectomycorrhizal fungi was significantly higher than the trees with arbuscular mycorrhizal fungi ($0.19 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$) and N-fixer trees ($0.03 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$). In addition, the C/P and N/P of N-fixer trees were significantly higher than the tree species with arbuscular. Hence the differences in the chemical properties of leaf litter among different mycorrhizal types should be considered during the restoration of degraded ecosystems, and appropriate tree species for restoration will be selected according to the strategies of nutrient utilization.

Key words litter decomposition, mycorrhiza, stoichiometry, carbon cycle, ecological restoration

(编辑 黄晨晖)

(上接第 435 页)

replenished directly through sinkholes, karst pipelines, karst funnels, etc. The isotope D and ^{18}O of groundwater in the study area presents obvious continental and elevation effects. It is believed that springs show more closure properties compared with wells and underground river systems. Since the study area is a karst landform in an arc-shaped mountainous area, the terrain is severely cut, and the elevation of the sampling point is not very representative of the average supply elevation of springs and underground river systems. The deuterium surplus reflects that the spring system is the one with a faster cycle and shorter retention compared with the system of underground river. However, the underground river has a longer supply source, a wider range of replenishment, a longer movement time and a longer flow of water underground, and stronger water-rock interaction.

Key words karst water, hydrochemical characteristics, hydrogen and oxygen isotopes, northwestern Hunan Province

(编辑 杨杨)