



郭嘉龙, 张丽仙, 杨丽, 等. 不同发育阶段杉木凋落物分解过程中难分解物质的动态特征[J]. 江西农业大学学报, 2024, 46(6): 1488–1497.

GUO J L, ZHANG L X, YANG L, et al. Dynamic characteristics of refractory substances during litter decomposition of Chinese Fir at different developmental stages[J]. Acta agriculturae universitatis Jiangxiensis, 2024, 46(6): 1488–1497.

不同发育阶段杉木凋落物分解过程中 难分解物质的动态特征

郭嘉龙¹, 张丽仙², 杨丽², 陈宇龙³, 郭文娟², 李树斌², 周丽丽^{4*}

(1. 福建农林大学 菌草与生态学院(碳中和学院), 福建 福州 350002; 2. 福建农林大学 林学院, 福建 福州 350002;
3. 福建农林大学 资源与环境学院, 福建 福州 350002; 4. 闽江学院 地理与海洋学院, 福建 福州 350108)

摘要:【目的】探究不同发育阶段杉木凋落物分解过程中难分解物质(木质素、纤维素、总酚、单宁)的动态特征, 为充分理解杉木人工林养分循环障碍提供理论基础。【方法】以福建三明福建农林大学莘口教学林场中龄林(18年生)、成熟林(30年生)、过熟林(42年生)3个发育阶段杉木人工林为研究对象, 开展凋落枝与凋落枝+叶的室内分解试验, 分别于第0、15、30、72、118、172、264天对不同发育阶段凋落物进行取样。【结果】(1)不同发育阶段凋落物木质素和纤维素初始含量表现为凋落枝>凋落枝+叶, 且随林分的发育而显著增加, 单宁初始含量表现为凋落枝<凋落枝+叶, 亦表现为过熟林最高。(2)在分解0~264 d的过程中, 不同发育阶段2种类型凋落物木质素总体呈释放—富集—释放的模式, 纤维素总体呈富集—释放的模式, 总酚和单宁除分解0~30 d略有富集外, 总体呈释放模式。(3)264 d试验结束时, 凋落枝中难分解物质的释放率由大到小依次为总酚、纤维素、木质素和单宁, 分别为62.56%、32.75%、20.96%、15.33%; 凋落枝+叶中难分解物质的释放率由大到小依次为总酚、纤维素、单宁和木质素, 分别为76.25%、37.32%、22.05%、-3.52%。(4)相关性分析表明, 木质素释放率与单宁、总酚释放率显著负相关($P<0.05$), 总酚释放率与纤维素、单宁释放率呈显著正相关。【结论】不同难分解物质的释放存在相互作用关系, 木质素的释放与单宁、总酚的释放存在拮抗作用, 总酚的释放与纤维素、单宁的释放存在协同作用, 建议在杉木纯林中补植低叶片木质素含量的阔叶树, 提高凋落物的基质质量, 从而加快凋落物分解和养分循环速率, 以达到提高杉木人工林地力水平的目的。

关键词: 杉木; 发育阶段; 凋落枝叶; 难分解物质; 残留率; 相关性分析

中图分类号: S718.5

文献标志码: A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):

文章编号: 1000-2286(2024)06-1488-10



Dynamic characteristics of refractory substances during litter decomposition of Chinese fir at different developmental stages

GUO Jialong¹, ZHANG Lixian², YANG Li², CHEN Yulong³,
GOU Wenjuan², LI Shubin², ZHOU Lili^{4*}

收稿日期: 2024-05-27 修回日期: 2024-08-05

基金项目: 国家重点研发计划项目(2021YFD2201302)、国家自然科学基金面上项目(32271864)和福建省自然科学基金项目(2021J011045)

Project supported by National Key R&D Project(2021YFD2201302), National Natural Science Foundation General Project of China(32271864) and Natural Science Foundation of Fujian Province(2021J011045)

作者简介: 郭嘉龙, 硕士生, orcid.org/0009-0001-2356-2191, 18734303755@163.com; *通信作者: 周丽丽, 副研究员, 博士, 主要从事森林生态研究, orcid.org/0009-0005-0786-9889, fjzhoulili@126.com。

©《江西农业大学学报》编辑部, 开放获取 CC BY-NC-ND 协议

(1.College of Juncao Science and Ecology(College of Carbon Neutrality),Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; 2.College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; 3.College of Resources and Environment, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; 4.College of Geography and Oceanography, Minjiang University, Fuzhou 350108, China)

Abstract: [Objective] This study aims to explore the dynamic characteristics of refractory substances (lignin, cellulose, total phenols, tannins) during the decomposition of Chinese fir litter at different developmental stages, and provide a theoretical basis for a comprehensive understanding of nutrient cycling barriers in Chinese fir forests. [Method] Taking the middle-aged (18-year-old), mature (30-year-old) and over-mature (42-year-old) Chinese fir plantations at three developmental stages in Xinkou Teaching Forest Farm of Fujian Agriculture and Forestry University in Sanming, Fujian Province as the research object, indoor decomposition experiments were conducted using litter branches and litter branches with leaves, respectively. Different types of litter were sampled on days 0, 15, 30, 72, 118, 172 and 264, respectively. [Result] (1) The initial content of lignin and cellulose in different types of litter showed a higher content in litter branches compared with litter branches + leaves, and increased significantly with the development of the stand. The initial content of tannins showed a lower content in litter branches, with the lowest content observed in the young stand. (2) In the process of decomposition for 0–264 days, the overall pattern of lignin release–enrichment–release was observed for both types of litter at different developmental stages, while cellulose showed an overall enrichment–release pattern. Total phenols and tannins showed a slight enrichment in the initial 0–30 days, followed by a release pattern. (3) At the end of the 264 day experiment, the release of refractory substances from fallen branches showed the following order: total phenols>cellulose>lignin>tannins, with release rates of 62.56%, 32.75%, 20.96%, and 15.33%, respectively. The release of refractory substances from fallen branches and leaves followed the order: total phenols>cellulose>tannins>lignin, with release rates of 76.25%, 37.32%, 22.05%, and –3.52% respectively. (4) Correlation analysis showed that the release rate of lignin was significantly negatively correlated with the release rate of tannin and total phenols ($P<0.05$), and the release rate of total phenols was significantly positively correlated with the release rates of cellulose and tannins. [Conclusion] There are interaction relationships among the release of different refractory substances, and there is an antagonistic effect between lignin release and tannin, total phenol release; as well as a synergistic effect between total phenol release and cellulose, tannin release. It is suggested that broad-leaved trees with low leaf lignin content should be planted in pure Chinese fir forest to improve the substrate quality of litter, thus accelerating the rate of litter decomposition and nutrient cycling and improving the soil fertility level of Chinese fir plantations.

Keywords: Chinese fir; developmental stages; littered branches and leaves; refractory substances; residue rate; correlation analysis

【研究意义】凋落物是指在森林生态系统中,由植被产生并最终归还给土壤,为土壤微生物提供物质和能量,以此来维持森林生态系统功能的所有有机物质的总称^[1]。凋落物是森林生态系统中重要的养分和能量储存库,其分解过程对促进森林生态系统正常的物质循环、能量流动和养分平衡方面起着重要作用^[2]。凋落物的分解过程受生境条件、发育阶段、凋落物组成等因素共同影响^[3],张晓曦等^[4]发现黄土丘陵地区刺槐(*Robinia pseudoacacia*)随林龄的增加,土壤温湿度、养分有效性和pH值等微环境的改变有利于加速凋落物的分解;Bakker等^[5]发现与针叶树相比,阔叶树凋落叶有更大的比叶面积和更高的养分浓度,从而更利于凋落叶的分解。因此,开展森林生态系统凋落物分解过程的研究,有助于了解林地养分循环的规律。【前人研究进展】凋落物成分主要包括自身养分(N、P等)、水溶性碳水化合物(葡萄糖、蔗糖等)以及

结构性碳水化合物(木质素、纤维素、果胶等)^[6]。研究^[7]表明,凋落物分解前期会受到C、N、P等元素含量的强烈影响,而后期则更多受木质素、纤维素等难分解物质的支配,导致整个分解周期延长,刘莎茜等^[8]研究发现贵州山区的茶树(*Camellia sinensis*)凋落物因具有较高含量的木质素,导致其分解周期明显高于木质素含量较低的云南樟(*Cinnamomum glanduliferum*)。Fioretto等^[9]研究发现地中海地区冬青栎(*Quercus ilex*)等植物凋落物中高含量的木质素、纤维素具有降低凋落物分解速率的影响;Salamanca等^[10]认为单宁和总酚等抑制性化合物的释放明显降低了凋落叶的分解速率。因此,在凋落物分解的过程中难分解物质的分解被认为是影响凋落物分解的关键过程^[11]。杉木(*Cunninghamia lanceolata*)是我国亚热带地区种植面积最大的速生树种,具有抗性强、周期短、产量高等优良特性^[12]。据我国第九次全国森林资源清查数据,杉木林总面积达 $11.38 \times 10^6 \text{ hm}^2$,其中人工林面积为 $9.90 \times 10^6 \text{ hm}^2$,约占总栽种面积的87%^[13]。目前,由于连栽、短轮伐期及不合理经营等原因,杉木人工林地力衰退和林木生产力下降的问题日益突出^[14]。凋落物养分归还还是杉木人工林自我培肥的主要途径,广大研究者已开展了大量的杉木凋落物分解研究,费裕种等^[15]研究发现与林下植被去除的林分相比,林下植被保留的林分会更有利于杉木凋落叶的分解;沈芳芳等^[16]研究发现氮沉降增加了杉木凋落物分解过程中N和P的含量,并且低水平氮沉降会有利于促进杉木凋落物的分解;何佳豪等^[17]研究发现磷添加相较于氮添加而言对杉木凋落物的响应更为明显,有利于促进杉木人工林凋落物的分解以及土壤养分循环速率。

【本研究切入点】以往研究主要集中在凋落叶和养分释放的相关研究中,关于凋落枝和凋落枝+叶的难分解物质分解的动态特征研究相对较少。杉木凋落物具有小枝叶整体脱落、共同分解的特点,年凋落枝叶总产量为 $5.10 \sim 6.28 \text{ t/hm}^2$,占总凋落量的80%以上,其中凋落枝的占比高达30%^[18]。杉木枝叶混合分解如何影响杉木凋落物难分解物质的分解释放,以及不同发育阶段杉木人工林凋落枝叶分解是否存在差异,目前还不清楚。因此,探究不同发育阶段不同凋落物类型(凋落枝和凋落枝+叶)难分解物质的分解特征,对于进一步理解杉木凋落物分解机理,提高杉木林地力水平具有重要的理论意义。【拟解决的关键问题】本研究以不同发育阶段杉木人工林(中龄林、成熟林和过熟林)为研究对象,开展不同凋落物类型(凋落枝和凋落枝+叶)的分解试验,研究各发育阶段不同凋落物类型难分解物质的分解速率,探讨杉木凋落物分解过程中难分解物质之间的内在联系,为提高杉木人工林生产力水平提供科学依据。

1 研究地区和研究方法

1.1 研究区概况

研究区域位于福建省三明市三元区莘口林场($26^{\circ}09'N$, $117^{\circ}28'E$),属中亚热带季风气候,雨热同期,降雨主要集中在3—8月,年平均降水量1 700 mm,年平均气温 $19.7^{\circ}C$,年平均蒸发量1 585 mm,相对湿度81%,无霜期240~300 d。本研究区以低山丘陵为主,坡度 $25^{\circ} \sim 35^{\circ}$,土壤类型是由粉砂页岩发育而来的山地红壤,pH为4.40~4.62,有机质含量为 $35.34 \sim 42.40 \text{ g/kg}$ ^[19]。

1.2 样地布设与样品采集

2021年7月,在杉木人工林中选择中龄林(18年生)、成熟林(30年生)和过熟林(42年生)为研究对象,在不同发育阶段的杉木人工林中分别设置3个面积为 $20 \text{ m} \times 20 \text{ m}$ 的标准样地,并在每个样地中随机布置10个面积为 $1 \text{ m} \times 1 \text{ m}$ 的课题组自制凋落物收集框,布置高度为距离地面50 cm处^[20]。2021年10月,在不同发育阶段的样地中采用随机取样法取表层土(0~20 cm),剔除杂物并放于样品采集袋中,做好标记后放于存有冰袋的低温储存箱中,与样地中收集到的凋落物一起带回实验室。将收集到的凋落物去除新鲜叶片和多余杂物,并将针叶和小枝分离,选取一部分样品用于测定初始指标后,将剩余样品分类标记保存,用于后续室内分解试验。

分解试验选取规格为长17 cm、宽11 cm、高5 cm的定制长方形塑料盒,并称取200 g原生境表层土平铺在分解盒中。根据课题组的前期研究发现杉木凋落枝产量为 $55.29 \sim 80.48 \text{ g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$,凋落叶产量约为 $159.23 \sim 238.33 \text{ g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ ^[19],因此,将5 g小枝平铺在凋落枝分解盒中,将凋落叶3 g和凋落枝2 g混合平铺

在凋落枝+叶分解盒中。为了降低误差,凋落枝选取直径在4 mm左右进行试验,并且为方便后期收集不同分解时间的凋落物样品,在土壤与凋落物之间用孔径为1 mm的尼龙网相隔。将不同发育阶段不同类型的凋落物分解盒放在温度为25℃的植物培养箱(BPC500-2H,福建九圃生物科技有限公司)中进行分解,培养箱湿度始终保持在80%左右。在分解第0、15、30、72、118、172、264天对不同类型凋落物进行取样,每次随机选取不同类型凋落物处理的3个分解盒,共计126个分解盒(2个分解类型×3个发育阶段×7个取样时间×3个重复)。

1.3 指标测定

将每次获得的凋落物样品置于烘箱内80℃烘干至恒重,粉碎,过40目筛后,按照不同试剂盒的要求称取不同质量样品,按照对应要求进行处理,从而测定木质素、纤维素、总酚、单宁的含量(试剂盒由上海茁彩生物科技有限公司提供)。通过测定各时期的木质素、纤维素、总酚、单宁含量计算出难分解物质的残留率 E ,公式^[21]如下:

$$E = W_t \times C_t / W_0 \times C_0 \times 100\% \quad (1)$$

式(1)中: W_0 为初始凋落物的质量,g; W_t 为时间 t 取样时凋落物的质量,g; C_0 为初始凋落物元素含量,g/kg; C_t 为时间 t 取样时凋落物元素含量,g/kg。

难分解物质释放率 R ,公式如下:

$$R = 1 - E \quad (2)$$

式(2)中, E 为难分解物质残留率,%。

1.4 数据处理

同一凋落物类型不同发育阶段之间初始含量差异性采取单因素方差分析(one-way ANOVA)和Duncan's多重比较。同一发育阶段不同凋落物类型之间初始含量以及各时段不同凋落物类型元素残留率的差异性采取独立样本 t 检验(independent- t test)。发育阶段、凋落物类型、分解时间及其相互作用对难分解物质残留率的影响采用3因素重复测量方差分析法(three-way repeated measures ANOVA)。利用Excel 2013和SPSS 25.0软件对数据进行统计分析。利用Origin 2021软件进行作图。图表中数据均为平均值±标准差($n=3$)。

2 结果与分析

2.1 杉木凋落物在不同发育阶段难分解物质的初始含量特征

由表1可知,不同凋落物类型难分解物质的初始含量存在明显差异,表现为凋落枝木质素、纤维素和总酚含量均大于凋落枝+叶(成熟林的总酚除外),各发育阶段单宁含量表现为凋落枝<凋落枝+叶。在不同发育阶段中,凋落枝木质素的初始含量随着林龄发育显著增加($P<0.05$);凋落枝+叶木质素与纤维素不同类型凋落物的初始含量表现为过熟林与成熟林显著高于中龄林;单宁的初始含量总体由大到小依次为过熟林、中龄林和成熟林,不同发育阶段各凋落物类型总酚初始含量无显著差异。

2.2 不同凋落物类型各发育阶段杉木难分解物质的释放特征

通过重复测量方差分析(表2)可知,发育阶段与凋落物类型对凋落物分解过程中木质素、纤维素、单宁残留率变化有极显著影响($P<0.01$),凋落物类型对总酚残留率变化有显著影响($P<0.05$),分解时间对木质素、纤维素、总酚、单宁残留率变化有极显著影响;发育阶段×凋落物类型的交互效应对凋落物分解过程中总酚、单宁残留率均有极显著影响,凋落物类型×分解时间对木质素、总酚残留率均有极显著影响。

由图1可知,木质素总体处于释放—富集—释放的模式。不同发育阶段各凋落物类型木质素在分解前15 d均表现出释放特征;凋落枝+叶在分解72~172 d时,各发育阶段均呈现明显富集状态,并在172~264 d时,各发育阶段呈明显释放状态。在分解后期(118 d后),中龄林与成熟林的凋落枝+叶残留率均高于凋落枝;在分解264 d时,中龄林与成熟林凋落枝残留率比凋落枝+叶相比分别减少了30.47%、32.50%。

表 1 杉木凋落物难分解物质初始浓度
Tab.1 Initial concentration of refractory substances in fir litter

难分解物质 Refractory substances	发育阶段 Developmental stage	凋落枝 Twig litter	凋落枝+叶 Twig and leaf mix litter
木质素/(mg·g ⁻¹) Lignin	中龄林	122.14±1.88 ^{Ca}	94.84±8.12 ^{Bb}
	成熟林	137.80±1.97 ^{Ba}	119.44±9.15 ^{Aa}
	过熟林	148.13±5.27 ^{Aa}	129.15±4.80 ^{Ab}
纤维素/(mg·g ⁻¹) Cellulose	中龄林	117.06±2.09 ^{Ba}	107.06±0.91 ^{Ba}
	成熟林	143.89±2.36 ^{Aa}	126.95±4.77 ^{Ab}
	过熟林	143.14±5.62 ^{Aa}	131.00±6.99 ^{Aa}
总酚/(mg·g ⁻¹) Total phenols	中龄林	7.36±0.49 ^{Aa}	6.30±0.57 ^{Aa}
	成熟林	6.82±0.15 ^{Ab}	7.36±0.14 ^{Aa}
	过熟林	7.54±0.69 ^{Aa}	6.17±0.84 ^{Aa}
单宁/(mg·g ⁻¹) Tannin	中龄林	21.04±3.52 ^{Aa}	21.32±4.73 ^{Aa}
	成熟林	17.56±1.85 ^{Aa}	18.78±1.99 ^{Aa}
	过熟林	23.41±3.74 ^{Aa}	24.87±2.08 ^{Aa}

同列之间不同大写字母表示不同发育阶段之间差异显著($P<0.05$),同行之间不同小写字母表示不同凋落物类型之间差异显著($P<0.05$)。

Uppercase letter in the same column showed significant differences among different developmental stages ($P<0.05$), owercase letter in the same row showed significant differences among different litter types ($P<0.05$).

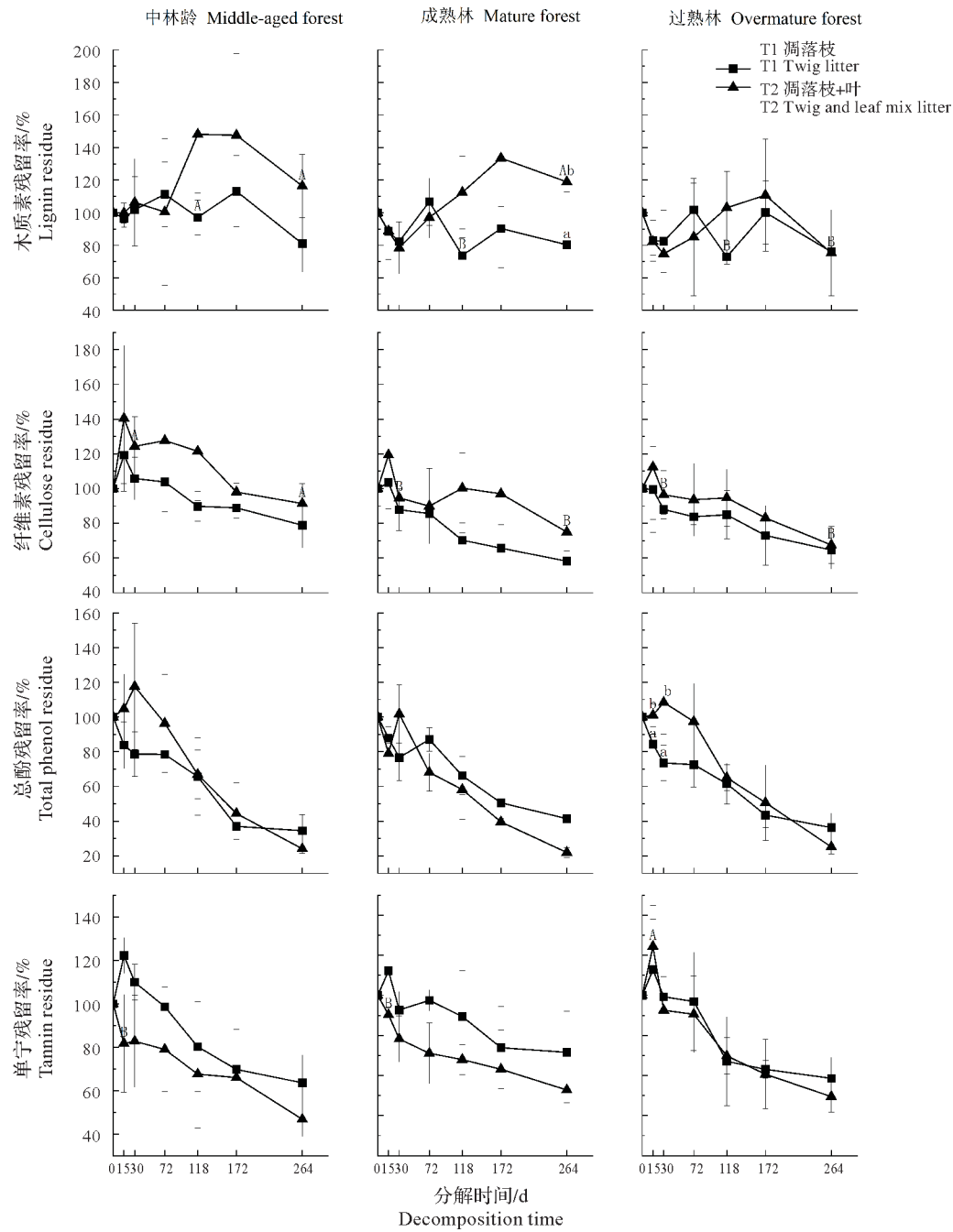
纤维素总体处于富集—释放的模式。不同发育阶段各凋落物类型在纤维素分解前 15 d 均表现出明显的富集特征;凋落枝在分解 15~264 d 时,各发育阶段均呈现持续释放的状态,而凋落枝+叶在分解 30~72 d 时,成熟林与过熟林呈现略微富集的状态,在 72~264 d 时,各发育阶段凋落枝+叶残留率均高于凋落枝;在分解 264 d 时,中龄林与成熟林凋落枝残留率比凋落枝+叶相比分别减少了 13.67%、22.36%。

表 2 发育阶段、凋落物类型、分解时间及其交互效应对杉木凋落物难分解物质残留率的影响(F 值)
Tab.2 Effects of developmental stage,litter type,decomposition time and their interaction effects
on the residual rate of refractory substances in litter of Chinese fir(F -value)

指标 Indicator	木质素 Lignin	纤维素 Cellulose	总酚 Total phenols	单宁 Tannin
D	9.935**	16.903**	0.904	5.688**
LT	10.113**	21.312**	4.700*	57.622**
T	4.197**	12.915**	54.843**	15.144**
D×LT	1.667	0.938	5.270**	5.024**
D×T	0.554	0.213	0.364	0.306
LT×T	4.064**	0.367	4.990**	0.145
D×LT×T	0.251	0.332	0.380	0.468

* $P<0.05$; ** $P<0.01$; D:发育阶段;LT:凋落物类型;T:分解时间。
* $P<0.05$; ** $P<0.01$; D:developmental stage;LT:litter type;T:decomposition time.

总酚的凋落枝+叶与单宁的凋落枝总体处于富集—释放的模式,而总酚的凋落枝与单宁的凋落枝+叶总体处于持续释放的模式。在分解前 15 d 时,中龄林与过熟林总酚的凋落枝+叶以及各发育阶段单宁的凋落枝均表现出明显的富集特征;在 30~264 d 时,各发育阶段总酚的凋落枝+叶与各发育阶段单宁的凋落枝总体呈现持续释放的特征。在分解 118~264 d 时,单宁凋落枝的残留率均高于凋落枝+叶;在分解 264 d 时,各发育阶段总酚与单宁凋落枝+叶残留率比凋落枝平均减少了 35.95%、22.75%。



不同大写字母表示同一凋落物类型在该时间点不同发育阶段之间元素残留率差异显著($P<0.05$),不同小写字母表示同一发育阶段处理下在该时间点不同凋落物类型元素残留率差异显著($P<0.05$)。

Different uppercase letters indicate significant differences in elemental residue rates among different developmental stages at same litter types at each time ($P<0.05$), different lowercase letter indicate significant differences in elemental residue rates among same developmental stages at different litter types at each time ($P<0.05$).

图1 不同发育阶段杉木凋落物难分解物质残留率变化

Fig.1 Changes in the residual rate of refractory substances in litter of Chinese fir at different developmental stages

2.3 杉木凋落物难分解物质释放率之间以及与初始浓度之间的相关性分析

从表3可知,杉木凋落物中木质素释放率与总酚释放率呈显著负相关关系($P<0.05$),与单宁释放率呈极显著负相关关系($P<0.01$);纤维素释放率与总酚释放率呈极显著正相关关系;总酚、单宁释放率分别与其初始浓度呈极显著正相关关系,但总酚还与单宁释放率呈极显著正相关关系,单宁释放率则与木质素、纤维素初始浓度呈极显著负相关关系;此外,木质素初始浓度与纤维素、总酚初始浓度呈极显著正相关关系。

表 3 不同难分解物质释放率之间以及与初始浓度之间相关性分析

Tab.3 Correlation analysis between the release rates of different refractory substances and between them and their initial concentrations

指标 Indicator	木质素 释放率 Lignin release rate	纤维素 释放率 Cellulose release rate	总酚 释放率 Total phenols release rate	单宁 释放率 Tannins release rate	木质素 初始浓度 Lignin initial concentration	纤维素 初始浓度 Cellulose initial concentration	总酚 初始浓度 Total phenols initial concentration	单宁 初始浓度 Tannins initial concentration
木质素释放率 Lignin release rate	1							
纤维素释放率 Cellulose release rate	0.145	1						
总酚释放率 Total phenols release rate	-0.229*	0.480**	1					
单宁释放率 Tannins release rate	-0.333**	0.134	0.480**	1				
木质素初始浓度 Lignin initial concentration	0.483**	0.522**	0.089	-0.409**	1			
纤维素初始浓度 Cellulose initial concentration	0.397**	0.529**	0.089	-0.356**	0.843**	1		
总酚初始浓度 Total phenols initial concentration	-0.039	0.117	0.275**	0.043	0.319**	0.303**	1	
单宁初始浓度 Tannins initial concentration	0.037	-0.064	0.001	0.394**	-0.035	-0.124	-0.075	1

*在 0.05 水平(双侧)上显著相关; **在 0.01 水平(双侧)上显著相关。
* significant correlate at the 0.05 level(bilateral); ** significant correlate at the 0.01 level(bilateral).

3 讨论与结论

在分解 264 d 时,不同类型凋落物的难分解物质释放率不同,凋落枝的释放率由大到小依次为总酚、纤维素、木质素和单宁,凋落枝+叶表现由大到小依次为总酚、纤维素、单宁和木质素,可见,总酚是 4 种难分解物质中释放最快的物质,释放率达 60%~80%,而木质素和单宁的释放率较慢。总酚是植物所产生的次生代谢产物,包括酚酸、类黄酮等多种物质,在分解期间可以通过雨水淋溶而快速流失,也容易被土壤动物、微生物等分解利用^[22]。木质素是凋落物中最抗微生物分解的复合物,其结构是由复杂、稳定、多样的三锥体大分子所构成,易形成类似于“屏障”的结构,阻碍分解者活动,从而降低分解速率^[23]。单宁分为水解类单宁和缩合类单宁,水解单宁易被淋溶分解,而缩合单宁的降解主要依靠微生物来缓慢降解^[24]。在本研究中,不同发育阶段对凋落物难分解物质中木质素、纤维素以及单宁具有极显著的影响,具体而言,在分解 264 d 时,过熟林凋落枝+叶木质素残留率显著低于中龄林与成熟林,过熟林凋落枝+叶纤维素残留率显著低于中龄林,其原因可能与土壤微生物有关。曹艺漩^[25]研究发现中亚热带杉木人工林土壤微生物的生物量与物种丰富度随林龄的增加而增加,因此过熟林土壤中微生物的组成会更加丰富,从而有助于凋落物中木质素与纤维素的分解。在分解 15 d 时,过熟林凋落枝+叶单宁残留率显著高于中龄林与成熟林,其原因可能是过熟林凋落枝+叶木质素含量较高,并在微生物分解木质素过程中与单宁发生结构重组从而发生富集导致的^[26]。

本研究中,不同难分解物质的释放模式不同,各发育阶段凋落枝叶木质素分解呈释放—富集—释放模式,分解 0~15 d 出现不同程度的释放现象,可能是微生物在分解其他易降解物质时需要碳源和能量的提供,从而导致木质素含量的短暂降低^[27],随后在分解 30~172 d 时,开始富集,172~264 d 时,又开始缓慢释放。马志良等^[28]对亚热带常绿阔叶林区杉木、马尾松(*Pinus massoniana*)等 6 个树种进行凋落叶分解试验,发现分解的中后期木质素也出现了先累积后释放特征。Song 等^[29]在亚热带林区发现杉木、马尾松木质素在分解过程中也会出现净累积的现象,这可能与微生物的新陈代谢会形成木质素类似物有关^[30]。

本研究中,各发育阶段不同类型凋落物纤维素分解呈富集—释放模式,分解0~15 d时出现了短暂富集,可能与木质素结合形成“屏障”作用阻碍分解者活动有关^[31];在分解15~264 d时,纤维素呈先快后慢的释放模式,与Doyle等^[11]发现纤维素浓度和含量在分解过程中的减少是不可逆的研究结果相似。纤维素的结构相对简单,主要由长链葡萄糖分子组成,在纤维素酶以及羧甲基纤维素酶的作用下发生降解,形成小分子碳水化合物后被微生物吸收利用^[32]。

总酚是植物体内的次生代谢产物和防御物质,随凋落物分解进入土壤是其参与森林生态系统养分循环的重要途径^[33]。在本研究中,不同凋落物类型总酚的分解模式不同,凋落枝为持续释放模式,而凋落枝+叶在0~30 d出现了短暂的富集,而后开始持续释放。凋落枝+叶分解过程中总酚的富集,可能与杉木凋落叶表面覆盖了一层较厚的革质有关,革质的存在阻碍了微生物对凋落物中总酚的分解进程^[34]。单宁是森林生态系统中重要的碳库,并在植物与植物、植物与土壤以及植物与凋落物之间的相互作用中发挥着重要作用^[1]。在本研究中,各发育阶段杉木凋落枝单宁分解呈富集—释放模式,而凋落枝+叶为持续释放模式(过熟林除外)。在分解0~15 d时,不同发育阶段杉木凋落枝的单宁发生一定的富集,这可能与凋落枝木质素含量高有关,微生物分解活动受限,并产生与单宁结构类似的物质而发生富集^[35]。在分解15~264 d时,各发育阶段不同类型凋落物的单宁均呈释放状态,但仍表现为凋落枝的单宁分解速率低于凋落枝+叶,说明凋落物的组成是影响单宁分解的重要因子。

相关分析表明杉木凋落枝叶木质素释放率与总酚、单宁释放率之间呈显著负相关关系,而总酚释放率与纤维素、单宁释放率之间呈显著正相关关系。说明不同难分解物质的分解过程并不是独立进行的,而是彼此之间相互影响,存在协同或拮抗效应^[36]。木质素的降解对总酚与单宁的释放产生抑制作用,纤维素和总酚、总酚和单宁之间在分解过程中存在相互促进的作用。木质素在凋落物中被认为是最难降解的一种物质^[37],微生物对凋落物木质素的分解起主导作用,首先,微生物在凋落物中大量繁殖生长,分泌降解木质素的胞外酶(如漆酶、锰-过氧化物酶等),在此过程中木质素被分解为小分子的芳香族化合物,随后木质素才能被进一步分解^[38]。然而,木质素分解过程中会与纤维素、蛋白质等大分子形成“屏障”作用,阻碍微生物的分解活动,导致分解初期纤维素、单宁等的富集^[39]。而总酚在分解期间可以通过淋溶而降解,对纤维素、水解单宁的释放有一定的促进作用,并且在分解后期还可以通过微生物的参与从而进一步的释放^[22]。

可见,不同难分解物质的分解模式和释放机理不同,受林分发育阶段、凋落物类型、微生物活动等多种因素共同影响,调控着森林凋落物分解的方向与进程。试验结束时,杉木凋落枝、凋落枝+叶总酚的释放率相对较高(分别为62.56%和76.25%),而纤维素、木质素和单宁的释放率较低(15.33%~37.32%)。具有较高木质素初始含量的凋落物类型分解周期长,也增加了纤维素、总酚、单宁的释放周期,不利于林地养分循环和地力的维护。建议在杉木纯林中补植低叶片木质素含量的阔叶树,如杉木—木荷、杉木—观光木等,提高凋落物的基质质量,从而加快凋落物分解和养分循环速率,以达到提高杉木人工林地力水平的目的。以上结果为更加清晰地了解杉木人工林养分循环障碍提供科学依据。

参考文献 References:

- [1] SCOTT N A, BINKLEY D. Foliage litter quality and annual net N mineralization: comparison across North American forest sites[J]. *Oecologia*, 1997, 111(2): 151-159.
- [2] 刘倩, 王书丽, 邓邦良, 等. 武功山山地草甸不同海拔凋落物-土壤碳、氮、磷含量及其生态化学计量特征[J]. *应用生态学报*, 2018, 29(5): 1535-1541.
LIU Q, WANG S L, DENG B L, et al. Carbon, nitrogen and phosphorus contents and their ecological stoichiometry in litters and soils on meadow of Wugong Mountain, Jiangxi, China at different altitudes[J]. *Chinese journal of applied ecology*, 2018, 29(5): 1535-1541.
- [3] 彭少麟, 刘强. 森林凋落物动态及其对全球变暖的响应[J]. *生态学报*, 2002, 22(9): 1534-1544.
PENG S L, LIU Q. The dynamics of forest litter and its responses to global warming[J]. *Acta ecologica Sinica*, 2002, 22(9): 1534-1544.
- [4] 张晓曦, 胡嘉伟, 刘凯旋, 等. 黄土丘陵区刺槐人工林林龄增加过程中土壤微环境变化对凋落物分解的影响[J]. *生态*

- 学报, 2024, 44(7): 2931-2945.
- ZHANG X X, HU J W, LIU K X, et al. Effects of the alterations in soil micro-environment with increasing stand age of *Robinia pseudocacia* plantation on the litter decomposition in the Loess Hilly Region[J]. *Acta ecologica Sinica*, 2024, 44(7): 2931-2945.
- [5] BAKKER M A, CARREÑO ROCABADO G, POORTER L. Leaf economics traits predict litter decomposition of tropical plants and differ among land use types[J]. *Functional ecology*, 2011, 25(3): 473-483.
- [6] 李勋, 崔宁洁, 张艳, 等. 马尾松与乡土阔叶树种凋落叶纤维素、总酚以及缩合单宁降解的混合效应[J]. *生态环境学报*, 2022, 31(9): 1813-1822.
- LI X, CUI N J, ZHANG Y, et al. Mixed effects on cellulose, total phenols and condensed tannins degradation in the litter leaves of *Pinus massoniana* and native broad-leaved tree species [J]. *Ecology and environmental sciences*, 2022, 31(9): 1813-1822.
- [7] 曾锋, 邱治军, 许秀玉. 森林凋落物分解研究进展[J]. *生态环境学报*, 2010, 19(1): 239-243.
- ZENG F, QIU Z J, XU X Y. Review on forest litter decomposition[J]. *Ecology and environmental sciences*, 2010, 19(1): 239-243.
- [8] 刘莎茜, 杨瑞, 侯春兰, 等. 贵州山区生态茶园不同凋落物木质素、纤维素分解特征[J]. *茶叶科学*, 2021, 41(5): 654-668.
- LIU S Q, YANG R, HOU C L, et al. Decomposition characteristics of lignin and cellulose in different litters of ecological tea gardens in mountainous areas of Guizhou[J]. *Journal of tea science*, 2021, 41(5): 654-668.
- [9] FIORETTO A, DI NARDO C, PAPA S, et al. Lignin and cellulose degradation and nitrogen dynamics during decomposition of three leaf litter species in a Mediterranean ecosystem[J]. *Soil biology and biochemistry*, 2005, 37(6): 1083-1091.
- [10] SALAMANCA E F, KANEKO N, KATAGIRI S. Effects of leaf litter mixtures on the decomposition of *Quercus serrata* and *Pinus densiflora* using field and laboratory microcosm methods[J]. *Ecological engineering*, 1998, 10(1): 53-73.
- [11] DOYLE J, PAVEL R, BARNES G, et al. Cellulase dynamics in a desert soil[J]. *Soil biology and biochemistry*, 2006, 38(2): 371-376.
- [12] 杨玉盛, 郭剑芬, 陈银秀, 等. 福建柏和杉木人工林凋落物分解及养分动态的比较[J]. *林业科学*, 2004, 2(3): 19-25.
- YANG Y H, GOU J F, CHEN Y X, et al. Comparatively study on litter decomposition and nutrient dynamics between plantations of *fokienia hodginsii* and *Cunninghamia lanceolata*[J]. *Forestry science*, 2004, 2(3): 19-25.
- [13] 张建龙, 李树铭. 中国森林资源报告(2014—2018)[M]. 北京: 中国林业出版社, 2019: 22-29.
- ZHANG J L, LI S M. Report on forest resources in China(2014—2018)[M]. Beijing: China Forestry Press, 2019: 22-29.
- [14] 马祥庆, 黄宝龙. 人工林地力衰退研究综述[J]. *南京林业大学学报*, 1997, 17(2): 79-84.
- MA X Q, HUANG B L. A review of research on the decline of land fertility in plantations[J]. *Journal of Nanjing forestry university*, 1997, 17(2): 79-84.
- [15] 费裕肿, 伍丽华, 陈义堂, 等. 氮添加对杉木凋落物分解过程中酶活性的影响[J]. *东北林业大学学报*, 2023, 51(5): 66-73.
- FEI Y C, WU L H, CHEN Y T, et al. Effect of exogenous nitrogen input on enzyme activity during litters decomposition of *Cunninghamia lanceolata*[J]. *Journal of northeast forestry university*, 2023, 51(5): 66-73.
- [16] 沈芳芳, 刘文飞, 吴建平, 等. 杉木人工林凋落物分解对氮沉降的响应[J]. *生态学报*, 2019, 39(21): 8078-8090.
- SHEN F F, LIU W F, WU J P, et al. Litter decomposition in a Chinese fir plantation in response to nitrogen deposition[J]. *Acta ecologica Sinica*, 2019, 39(21): 8078-8090.
- [17] 何佳豪, 王方超, 张绿水, 等. 氮磷添加对亚热带杉木林植物-凋落物-土壤化学计量特征的影响[J]. *江西农业大学学报*, 2023, 45(1): 134-145.
- HE J H, WANG F C, ZHANG L S, et al. Effects of nitrogen and phosphorus addition on plant-litter-soil stoichiometric characteristics in a subtropical fir plantation[J]. *Acta agriculturae universitatis Jiangxiensis*, 2023, 45(1): 134-145..
- [18] 郜士垒, 何宗明, 黄志群, 等. 不同年龄序列杉木人工林凋落物数量、组成及动态变化[J]. *江西农业大学学报*, 2015, 37(4): 638-644.
- GAO S L, HE Z M, HUANG Z Q, et al. Amount, composition and seasonal dynamics of litterfall in different ages of *Cunninghamia lanceolata* plantations[J]. *Acta agriculturae universitatis Jiangxiensis*, 2015, 37(4): 638-644.
- [19] ZHOU L L, SHALOM A D D, WU P F, et al. Litterfall production and nutrient return in different-aged Chinese fir(*Cunninghamia lanceolata*) plantations in South China[J]. *Journal of forestry research*, 2015, 26(1): 79-89.
- [20] 邹志广, 张马啸, 黄小艳, 等. 不同温度下杉木凋落叶分解过程中碳氮磷释放及其化学计量比变化[J]. *林业科学研究*, 2024, 37(1): 52-62.
- ZOU Z G, ZHANG M X, HUANG X Y, et al. Changes in the release of carbon, nitrogen and phosphorus during leaf litter de-

- composition and their stoichiometric ratios at different temperatures[J].Forest research,2024,37(1):52-62.
- [21] 马志良,高顺,杨万勤,等.不同季节亚热带常绿阔叶林6个树种凋落叶钙、镁、锰的释放特征[J].应用生态学报,2015,26(10):2913-2920.
- MA Z L,GAO S,YANG W Q,et al.Seasonal release characteristics of Ca,Mg and Mn of foliar litter of six tree species in subtropical evergreen broadleaved forest[J].Chinese journal of applied ecology,2015,26(10):2913-2920.
- [22] BERNHARD-REVERSAT F,MAIN G,HOLL K,et al.Fast disappearance of the water-soluble phenolic fraction in eucalypt leaf litter during laboratory and field experiments[J].Applied soil ecology,2003,23(3):273-278.
- [23] BUGG T D H,AHMAD M,HARDIMAN E M,et al.The emerging role for bacteria in lignin degradation and bio-product formation[J].Current opinion in biotechnology,2011,22(3):394-400.
- [24] USHIO M,BALSER T C,KITAYAMA K.Effects of condensed tannins in conifer leaves on the composition and activity of the soil microbial community in a tropical montane forest[J].Plant and soil,2013,365:157-170.
- [25] 曹艺漩.不同林龄杉木人工林土壤微生物群落特征研究[D].长沙:中南林业科技大学,2022.
- CAO Y X.Characterization of soil microbial communities in Chinese fir plantations of different ages[D].Changsha:Central South University of Forestry and Technology,2022.
- [26] 覃宇.马尾松与阔叶树种混合凋落叶中难降解物质的分解特征[D].成都:四川农业大学,2019.
- QIN Y.Decomposition characteristics of refractory substances in mixed litter with *Pinus massoniana* and broad-leaved tree species[D].Chengdu:Sichuan Agricultural University,2019.
- [27] MOORHEAD D L,SINSABAUGH R L.A theoretical model of litter decay and microbial interaction[J].Ecological monographs,2006,76(2):151-174.
- [28] 马志良,高顺,杨万勤,等.亚热带常绿阔叶林区凋落叶木质素和纤维素在不同雨热季节的降解特征[J].生态学杂志,2015,34(1):122-129.
- MA Z L,GAO S,YANG W Q,et al.Degradation characteristics of lignin and cellulose of foliar litter at different rainy stages in subtropical evergreen broadleaved forest[J].Chinese journal of ecology,2015,34(1):122-129.
- [29] SONG X,JIANG H,ZHANG H,et al.Elevated UV-B radiation did not affect decomposition rates of needles of two coniferous species in subtropical China[J].European journal of soil biology,2011,47(6):343-348.
- [30] BRANDT L A,KING J Y,HOBBIIE S E,et al.The role of photodegradation in surface litter decomposition across a grassland ecosystem precipitation gradient[J].Ecosystems,2010,13:765-781.
- [31] AUSTIN A T,BALLARÉ C L.Dual role of lignin in plant litter decomposition in terrestrial ecosystems[J].Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America,2010,107(10):4618-4622.
- [32] CORTEZ J,GARNIER E,PÉREZ HARGUINDEGUY N,et al.Plant traits,litter quality and decomposition in a Mediterranean old-field succession[J].Plant and soil,2007,296:19-34.
- [33] HÄTTENSCHWILER S,HAGERMAN A E,VITOUSEK P M.Polyphenols in litter from tropical montane forests across a wide range in soil fertility[J].Biogeochemistry,2003,64(1):129-148.
- [34] 郭培培,江洪,余树全,等.亚热带6种针叶和阔叶树种凋落叶分解比较[J].应用与环境生物学报,2009,15(5):655-659.
- GOU P P,JIANG H,YU S Q,et al.Comparison of litter decomposition of six species of coniferous and broad-leaved trees in subtropical China[J].Chinese journal of applied and environmental biology,2009,15(5):655-659.
- [35] PRESTON C M,TROFYMOW J A.The chemistry of some foliar litters and their sequential proximate analysis fractions[J].Biogeochemistry,2015,126:197-209.
- [36] MARTÍNEZ Á T,SPERANZA M,RUIZ-DUEÑAS F J,et al.Biodegradation of lignocellulosics:microbial,chemical,and enzymatic aspects of the fungal attack of lignin[J].International microbiology,2005,8:195-204.
- [37] 刘瑞鹏,毛子军,李兴欢,等.模拟增温和不同凋落物基质质量对凋落物分解速率的影响[J].生态学报,2013,33(18):5661-5667.
- LIU R P,MAO Z J,LI X H,et al.Effects of simulated temperature increase and vary little quality on litter decomposition[J].Acta ecologica Sinica,2013,33(18):5661-5667.
- [38] BROWN M E,CHANG M C Y.Exploring bacterial lignin degradation[J].Current opinion in chemical biology,2014,19:1-7.
- [39] HÄTTENSCHWILER S.Effects of tree species diversity on litter quality and decomposition[J].Ecological studies,2005,176:149-164.