

张晓曦, 周雯星, 李佳佳, 王博雅, 刘增文, 石雪. 早期分解中油松与阔叶树种凋落叶混合分解效应及其相互影响[J]. 植物科学学报, 2019, 37(3): 303–311

Zhang XX, Zhou WX, Li JJ, Wang BY, Liu ZW, Shi X. Mixed decomposition and interspecific effects during early decomposition of litter mixtures of *Pinus tabulaeformis* Carrière and broadleaved species[J]. *Plant Science Journal*, 2019, 37(3): 303–311

早期分解中油松与阔叶树种凋落叶混合分解效应及其相互影响

张晓曦^{1,2*}, 周雯星¹, 李佳佳¹, 王博雅³, 刘增文³, 石雪¹

(1. 延安大学生命科学学院, 陕西延安 716000; 2. 西北农林科技大学水土保持研究所, 陕西杨凌 712100;

3. 西北农林科技大学资源环境学院, 陕西杨凌 712100)

摘要:以油松(*Pinus tabulaeformis* Carrière)和5种阔叶树的凋落叶为对象,使用分解袋法在室内进行为期6个月的针阔混合分解实验,研究产生的混合分解效应、针阔凋落叶对彼此分解速率的影响及其可能产生机理。结果显示:(1)油松分别与红桦(*Betula albo-sinensis* Burk.)、灰楸(*Catalpa fargesii* Bur.)、太白杨(*Populus purdomii* Rehd.)凋落叶混合对分解速率均产生加性效应,但其中油松凋落叶分解受到显著促进,而阔叶凋落叶分解受到显著抑制。油松与杜仲(*Eucommia ulmoides* Oliver)凋落叶混合时两者分解速率均显著降低,油松与槭树(*Acer tsinglingense* Fang et Hsieh)凋落叶混合时两者分解速率均显著提高;(2)总体而言,在蔗糖酶、羧甲基纤维素酶和多酚氧化酶参与凋落叶分解的主要时期,红桦、灰楸、太白杨分别与油松凋落叶混合分解使土壤中这3种酶的活性较油松单独分解时显著提高,而较阔叶凋落叶单独分解时显著降低;油松与杜仲混合分解使这3种酶活性较两者单独分解时显著降低,而油松与槭树混合分解则产生相反效果。本研究结果表明,从凋落叶混合分解对物质循环影响的角度考虑,红桦、灰楸、太白杨和槭树可以用于油松纯林的混交改造,但应注意混交对阔叶树种分解的抑制;杜仲与油松凋落叶混合分解将会妨碍彼此养分循环,不宜混交改造。

关键词:凋落叶;混合分解;非加和效应;相互影响;土壤酶活性

中图分类号: S718.5

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2019)03-0303-09

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2019.30303

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Mixed decomposition and interspecific effects during early decomposition of litter mixtures of *Pinus tabulaeformis* Carrière and broadleaved species

Zhang Xiao-Xi^{1,2*}, Zhou Wen-Xing¹, Li Jia-Jia¹, Wang Bo-Ya³, Liu Zeng-Wen³, Shi Xue¹

(1. College of Life Sciences, Yan'an University, Yan'an, Shaanxi 716000, China; 2. Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 3. College of Natural Resource and Environment, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: In this study, the litter of *Pinus tabulaeformis* Carrière and five broadleaved species was mixed and placed in litterbags for six-month early-stage mixed litter decomposition. The mixed decomposition effects and interspecific impacts of broadleaved and *P. tabulaeformis* species on decomposition were determined. Results indicated that: (1) mixed decomposition of *P. tabulaeformis* and *Betula albo-sinensis* Burk., *Catalpa fargesii* Bur., and *Populus purdomii* Rehd. showed additive effects; however, the decomposition of *P. tabulaeformis* litter was

收稿日期: 2018-10-18, 退修日期: 2018-11-07。

基金项目: 国家自然科学基金项目(31800370); 陕西省自然科学基金基础研究计划(2018JQ4047); 陕西省高校科协青年人才托举计划项目(20170704); 延安大学博士科研启动项目(YDBK2017-26)。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (31800370), Natural Science Basic Research Plan in Shaanxi Province of China (2018JQ4047), Young Talent Fund of University Association for Science and Technology in Shaanxi, China (20170704), and Specialized Research Fund for the Doctoral Program of Yan'an University (YDBK2017-26)。

作者简介: 张晓曦(1990–), 男, 博士, 硕士生导师, 研究方向为森林生态与污染生态(E-mail: zhangxiaoxi712100@gmail.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: zhangxiaoxi712100@gmail.com)。

significantly accelerated, whereas the decomposition of broadleaf litter was significantly inhibited. Mixing *P. tabuliformis* and *Eucommia ulmoides* Oliver litter inhibited the decomposition of both types of litter, whereas mixing *P. tabuliformis* and *Acer tsinglingense* Fang et Hsieh litter showed contrary results. (2) Generally, the activities of sucrase, carboxymethyl cellulase, and polyphenol oxidase in the decomposition medium of mixtures of *P. tabuliformis* with *B. albo-sinensis*, *C. fargesii*, or *P. purdomii* were significantly higher than those in the decomposition medium (soil) of *P. tabuliformis*, whereas they were significantly lower than those in the decomposition medium of broadleaf litter. The mixed decomposition of *P. tabuliformis* and *E. ulmoides* resulted in significantly lower activities of the above-mentioned enzymes in the decomposition medium of the mixture compared with the activities in both types of single-specific decomposition medium, whereas the mixed decomposition of *P. tabuliformis* and *A. tsinglingense* exhibited contrasting impact. Considering the effects of mixed litter decomposition on the material cycling of the ecosystem, *B. albo-sinensis*, *C. fargesii*, *P. purdomii*, and *A. tsinglingense* could be used for transformation of pure *P. tabuliformis* forests; however, the inhibitory effects of mixing on litter decomposition of these species should be taken into consideration. As mixed plantation hindered nutrient cycling, *E. ulmoides* should not be mix-planted with *P. tabuliformis*.

Key words: Foliar litter; Mixed decomposition; Non-additive effects; Interspecific effects; Soil enzymatic activity

秦岭是我国重要的生态屏障和水源地,同时也是生态区位中的重要亚脆弱区^[1],其生态环境恢复历来受到广泛重视。近数十年来,秦岭地区除进行天然次生林保护和恢复工作外,还营造了大面积的人工纯林^[1-3],这些林地发挥了重要的水土固持、水源涵养和生态环境保护作用。然而前期研究表明,随着林龄增加,人工纯林往往会表现出严重的土壤肥力下降或养分失衡等土壤退化现象^[4]。鉴于上述现象在很大程度上归因于单一树种对土壤养分的长期选择性吸收以及凋落叶特殊的养分归还特性^[5],对纯林进行有目的的混交改造可能是解决该问题的有效途径。

选择具有和谐种间关系的树种是纯林混交改造成功的关键。除考虑树种间对光照、水分和养分等资源的竞争外,其凋落叶混合分解是否妨碍混交林的物质循环也是评价种间关系的重要因素。混合分解过程中,由于凋落叶化学性质差异、养分和次生代谢物在凋落叶间的转移以及分解者微生物的改变,往往会产生显著的非加和效应,导致混合凋落叶分解加速或减缓^[6-8]。如果混合凋落叶的分解受到抑制,则会妨碍林地养分循环,降低混交林生态系统的稳定性。

鉴于凋落叶混合分解效应对生态系统养分循环

可能产生不利影响,目前有关混合分解对凋落叶分解速率和养分释放的影响已有大量研究,并对混合分解的影响因素及其作用机制等进行了较深入的分析^[7-9]。现有研究中通常将混合凋落叶作为一个整体,检测其分解速率或养分释放的实测值和预测值之间的差异,以此评价分解过程中非加和效应的结果,即表现为协同作用或是拮抗作用。然而,采用上述方式难以区分凋落叶组分间的相互影响:如果混合物中某种凋落叶分解受到抑制而其他种类凋落叶分解受到促进,非加和效应可能无法检测,但每种凋落叶基质质量和分解特征的差异仍将导致植物向土壤归还养分的种类和数量不均衡。上述问题必将导致对混合分解效应真实结果的认识不足,使研究结果难以应用于营林实践。目前,国内外已有少数关于混合分解中不同凋落叶间互相影响的研究,但研究结果不尽相同^[10],所以凋落物互相影响的机理尚不清楚^[11]。此外,一些实验所需时间较长、凋落叶分解程度较高使残留物难以分离,也可能造成对分解速率等指标的解释出现误差^[11, 12]。

本研究以秦岭地区主要针叶人工林树种油松(*Pinus tabuliformis* Carrière)以及5种阔叶树种的凋落叶为材料,采用分解袋法,在室温恒湿条件下模拟单种/混合凋落叶的分解过程,检测凋落叶混

合分解效应，比较每种凋落叶单独分解及参与混合分解时的分解速率，分析混合条件下每种凋落叶分解受到的影响，并测定单种/混合分解过程中土壤蔗糖酶、羧甲基纤维素酶和多酚氧化酶活性的动态变化，分析凋落叶混合分解效应和不同凋落叶间相互影响的产生机理，以期为选择适宜的阔叶树种与油松营造混交林提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 凋落叶和土壤样品采集

凋落叶及土壤样品采自陕西省周至县厚畛子林场。该林场地处秦岭中段北坡，海拔 1300 ~ 2650 m，属暖温带湿润气候，多年平均气温 6.4℃，年均降水量 1001.7 mm，土壤属山地棕壤和暗棕壤。林场内分布有大面积的天然次生林以及油松、红桦(*Betula albo-sinensis* Burk.)等针阔叶人工林。

2017 年 10 月，于研究区内选择立地条件相似、生长良好的油松及红桦、灰楸(*Catalpa fargesii* Bur.)、太白杨(*Populus purdomii* Rehd.)、杜仲(*Eucommia ulmoides* Oliver)、槭树(*Acer tsinglingense* Fang et Hsieh)等人工林，在每种林地内分别随机选择 10 株树木，在树冠下放置凋落叶接收器，通过振动树枝收集凋落叶。每种凋落叶充分混匀后在庇荫通风处风干备用。此外，将部分风干凋落叶在 65℃烘干至恒重，用于后续实验中换算风干质量和烘干质量。

采集凋落叶的同时，在研究区无林荒地内随机设置若干 1 m × 1 m 的小样方，收集地面 0 ~ 10 cm 土层全部土壤，清除根系、石块等杂物，过 5 mm 筛后充分混匀，运回实验室适当风干备用。供试土壤初始基本理化性质见表 1。

1.2 凋落叶分解实验

将准备好的每种树凋落叶分别放入尼龙网分解袋内(规格为 10 cm × 20 cm，孔径 0.5 mm)，每种凋落叶 15 袋，每袋含凋落叶 12 g(换算为烘干

质量，下同)。另外，按照油松：阔叶凋落叶=1：1 的比例两两充分混合，制备成 5 种混合凋落叶，分别放入分解袋内，每种制备 15 袋，每袋含混合凋落叶 12 g。然后，取每种分解袋 5 袋埋入装有 4 kg 土壤的箱式塑料培养钵中(规格为 30 cm × 40 cm × 20 cm)，分解袋彼此间隔开，使其与土壤充分接触。每种凋落叶分别制备 3 钵，每钵 5 袋。每钵用于拟合一次分解过程。分解袋埋设完毕后，使用喷雾器在培养钵内均匀加水，调节土壤湿度至饱和田间持水量(表 1)的 50%(土样适当风干后测得的干基含水量为 10.93%，据此计算的补水量为 125.7 g。补水后土壤水分略高于自然含水量，以适当加速分解过程)，然后称量培养单元质量，在钵口覆盖带孔保鲜膜以防止水分过快蒸发并为土壤微生物提供空气。将以上各培养钵放在 20 ~ 25℃、恒湿、避光条件下进行 6 个月的分解实验。实验过程中，每隔 1 周称量培养钵质量，根据失重值补充水分。

实验过程中，分别在第 1、第 2、第 3、第 4 和第 6 个月回收凋落叶分解袋。每次回收时，在相同处理的 3 个培养钵中各随机回收 1 袋(共 3 个重复)。对于混合凋落叶的分解残留物，手工将两种凋落叶分离(因分解时间较短，分解程度不高，可以目视分辨不同凋落叶)，将挑拣分离的分解残留物置于土壤筛(网眼直径 0.25 mm)进行漂洗，然后在 65℃下烘干，准确称取其残留物质量。单种凋落叶清洗烘干后同样称重。

分别在第 1、第 3 和第 6 个月时，在每培养钵内取分解袋附近的土壤样品 50 g(每钵 1 份，共 3 个重复)。每次采集土壤或凋落叶后，根据采样引起的质量损失记录新的培养单元质量，据此作为新的补水量计算依据。

1.3 指标测定

采用重铬酸钾容量法测定未分解凋落叶或分解残留物的 C 含量。将凋落叶或其分解残留物以 H₂SO₄-H₂O₂ 消煮后，分别以凯氏定氮法和钒钼黄

表 1 供试土壤初始性质
Table 1 Initial properties of soil

| 碱解氮 (mg/kg) Available N | 有效磷 (mg/kg) Available P | 速效钾 (mg/kg) Available K | 有机质含量 (g/kg) Organic matter content | pH | 自然含水量 (%) Soil moisture content | 饱和田间持水量 (%) Saturated field water holding capacity |
|----------------------------|----------------------------|----------------------------|--|------|------------------------------------|---|
| 110.37 | 2.23 | 146.59 | 21.93 | 6.27 | 13.39 | 28.57 |

比色法测定其 N 和 P 含量。将凋落叶或分解残留物使用马弗炉灰化并以 1 mol/L HCl 溶解后, 采用原子吸收光度法测定其 Mn 含量^[13]。

依据《土壤酶及其研究法》^[14] 中的处理方式, 将土壤样品风干、磨碎、过 1 mm 筛, 分别采用二硝基水杨酸比色法测定其蔗糖酶和羧甲基纤维素酶活性, 采用焦性没食子酸比色法测定其多酚氧化酶活性, 3 种酶活性分别以每 g 土壤每 d 产生的葡萄糖(蔗糖酶和纤维素酶)和红紫脲精(多酚氧化酶)的 mg 数表示($\text{mg} \cdot \text{g DW}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$)。

1.4 数据处理

将从同一培养钵 5 次回收的凋落叶残留质量换算为质量残留率, 使用 Olson 指数衰减模型(公式 1)对分解过程进行拟合, 据此计算每种凋落叶的分解常数 k 。

$$R = W/W_0 = e^{-kt}$$
(1)

式中: R 为分解 t 时间时的质量残留率, W 为凋落叶残余质量, W_0 为凋落叶分解初始质量, k 为凋落叶分解常数, t 为分解时间(年), e 为自然常数。

混合凋落叶, 采用如下公式(2)和公式(3)计算其分解常数, 以及分解介质酶活性的理论预测值:

$$Pk_{Pt \times B} = 0.5Ok_{Pt} + 0.5Ok_B$$
(2)

$$PE_{Pt \times B} = 0.5OE_{Pt} + 0.5OE_B$$
(3)

式中: Pt 和 B 代表油松和阔叶树种; $Pk_{Pt \times B}$ 为混合凋落叶分解常数的理论预测值; Ok_{Pt} 和 Ok_B 为两种凋落叶单独分解时的分解常数实测值; $PE_{Pt \times B}$ 为混合凋落叶分解过程中每种酶活性的理论预测值;

OE_{Pt} 和 OE_B 为两种凋落叶单独分解时的酶活性实测值; 0.5 为油松或阔叶树种在混合凋落叶中所占的质量比。

使用 SPSS 21.0 软件对混合凋落叶的分解速率和土壤酶活性的实测值和预测值、每种凋落叶单独分解和参与混合分解时的分解速率和土壤酶活性进行 t 检验($\alpha = 0.05$)。使用 SPSS 21.0 软件对凋落叶初始基质质量作主成分聚类分析, 用以判断不同凋落叶间初始基质质量的总体优劣和相似程度。使用 SigmaPlot 12.5 软件绘图。

2 结果与分析

2.1 凋落叶初始基质质量

在特定的温度和湿度条件下, 凋落叶的基质质量是控制其分解速率的最主要因素, 而混合分解条件下, 两种凋落叶间的养分差异和相似程度均可显著影响凋落叶间相互影响的结果。依据凋落叶初始基质质量指标(表 2)的主成分聚类分析结果显示(图 1), 油松凋落叶在 6 种受试凋落叶中基质质量最差, 表现为 C 含量、C/N 比、C/P 比和 N/P 比均显著($P < 0.05$)高于阔叶凋落叶, 而 N 和 Mn 含量低于阔叶凋落叶。在阔叶凋落叶中, 红桦和杜仲两者、灰楸和太白杨两者具有相似的基质质量, 而槭树凋落叶基质质量与其他阔叶凋落叶相比差异较大, 主要体现在其凋落叶 Mn 含量显著($P < 0.05$)高于其他凋落叶, N/P 比低于其他凋落叶。

2.2 凋落叶混合分解效应

油松凋落叶分别与红桦、灰楸、太白杨凋落叶混合分解时均产生加性效应(图 2), 在以上混合物

表 2 凋落叶初始基质质量
Table 2 Initial substrate quality of litter

| 凋落叶 Leaf litter | 养分含量 Nutrient concentration | | | | 生态化学计量比 Ecological stoichiometry | | |
|--------------------|-----------------------------|---------------|---------------|-----------------|----------------------------------|------------------|----------------|
| | C (mg/g) | N (mg/g) | P (mg/g) | Mn (μg/g) | C/N | C/P | N/P |
| 油松 <i>P.t</i> | 464.15 ± 6.91a | 4.97 ± 0.36e | 0.60 ± 0.05c | 32.33 ± 2.18d | 94.17 ± 5.44a | 779.65 ± 57.13a | 8.26 ± 0.13c |
| 红桦 <i>B.a</i> | 407.69 ± 8.37c | 20.35 ± 0.39a | 0.86 ± 0.06a | 91.35 ± 3.67c | 20.03 ± 0.03c | 478.85 ± 41.13d | 23.90 ± 2.02a |
| 灰楸 <i>C.f</i> | 425.00 ± 3.67bc | 20.31 ± 0.79a | 0.70 ± 0.04bc | 76.46 ± 1.55c | 21.01 ± 1.00c | 608.65 ± 28.94bc | 29.24 ± 2.78a |
| 太白杨 <i>P.p</i> | 443.04 ± 9.31ab | 18.63 ± 0.34b | 0.68 ± 0.05bc | 78.75 ± 1.81c | 23.81 ± 0.94c | 656.28 ± 33.37b | 27.75 ± 2.50ab |
| 杜仲 <i>E.u</i> | 408.65 ± 4.92c | 15.52 ± 0.69c | 0.69 ± 0.05bc | 136.56 ± 4.94b | 26.46 ± 1.50bc | 596.91 ± 34.07bc | 22.85 ± 2.59ab |
| 槭树 <i>A.t</i> | 427.70 ± 3.59bc | 13.62 ± 0.92d | 0.80 ± 0.05ab | 196.00 ± 13.49a | 31.73 ± 2.42b | 536.47 ± 32.76cd | 17.26 ± 2.35b |

注: 同列不同字母表示差异显著($P < 0.05$); 数据以平均值±标准误表示。
Notes: Different lowercase letters in same column indicate significant differences ($P < 0.05$); All data are average ± SE. *P.t*–*Pinus tabuliformis*; *B.a*–*Betula albo-sinensis*; *C.f*–*Catalpa fargesii*; *P.p*–*Populus purdomii*; *E.u*–*Eucommia ulmoides*; *A.t*–*Acer tsinglingense*. Same below.

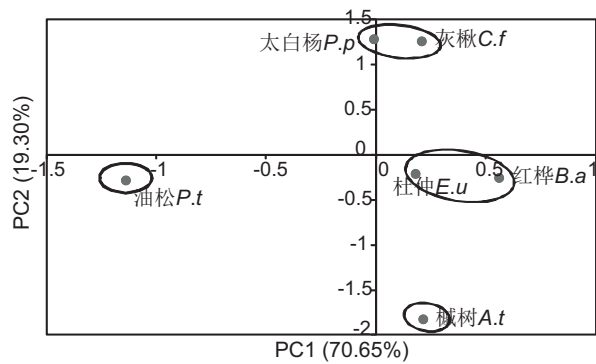
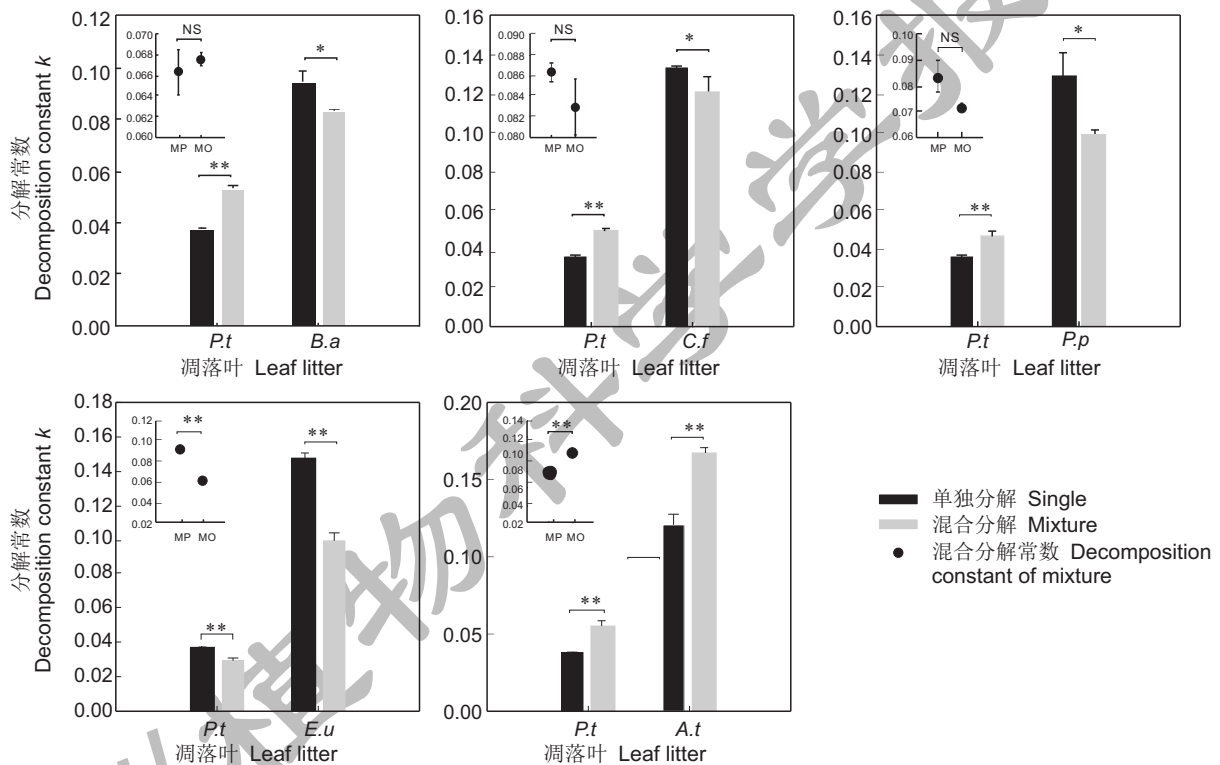


图 1 凋落叶初始基质质量主成分聚类

Fig. 1 Principal component clustering of initial litter substrate quality



散点图表示混合物分解常数，MP 为理论预测值，MO 为实测值。柱状图表示单种和混合分解时凋落叶分解常数 k ，数据以平均值 \pm 标准误表示。**, $P < 0.01$; *, $P < 0.05$; NS, $P > 0.05$ 。P.t-油松 *Pinus tabulaeformis*; B.a-红桦 *Betula albo-sinensis*; C.f-灰楸 *Catalpa fargesii*; P.p-太白杨 *Populus purdomii*; E.u-杜仲 *Eucommia ulmoides*; A.t-槭树 *Acer tsinglingense*。下同。

Scatter diagrams exhibiting decomposition constant k of litter mixtures, in which MP is the predicted k and MO is the observed k of litter mixture. Diagrams exhibiting k of litter in monospecific or mixed decomposition, all data are average \pm SE. **, $P < 0.01$; *, $P < 0.05$; NS, $P > 0.05$.

图 2 凋落叶在单独和混合分解中的分解常数

Fig. 2 Decomposition constant k of litter in monospecific and mixed decomposition

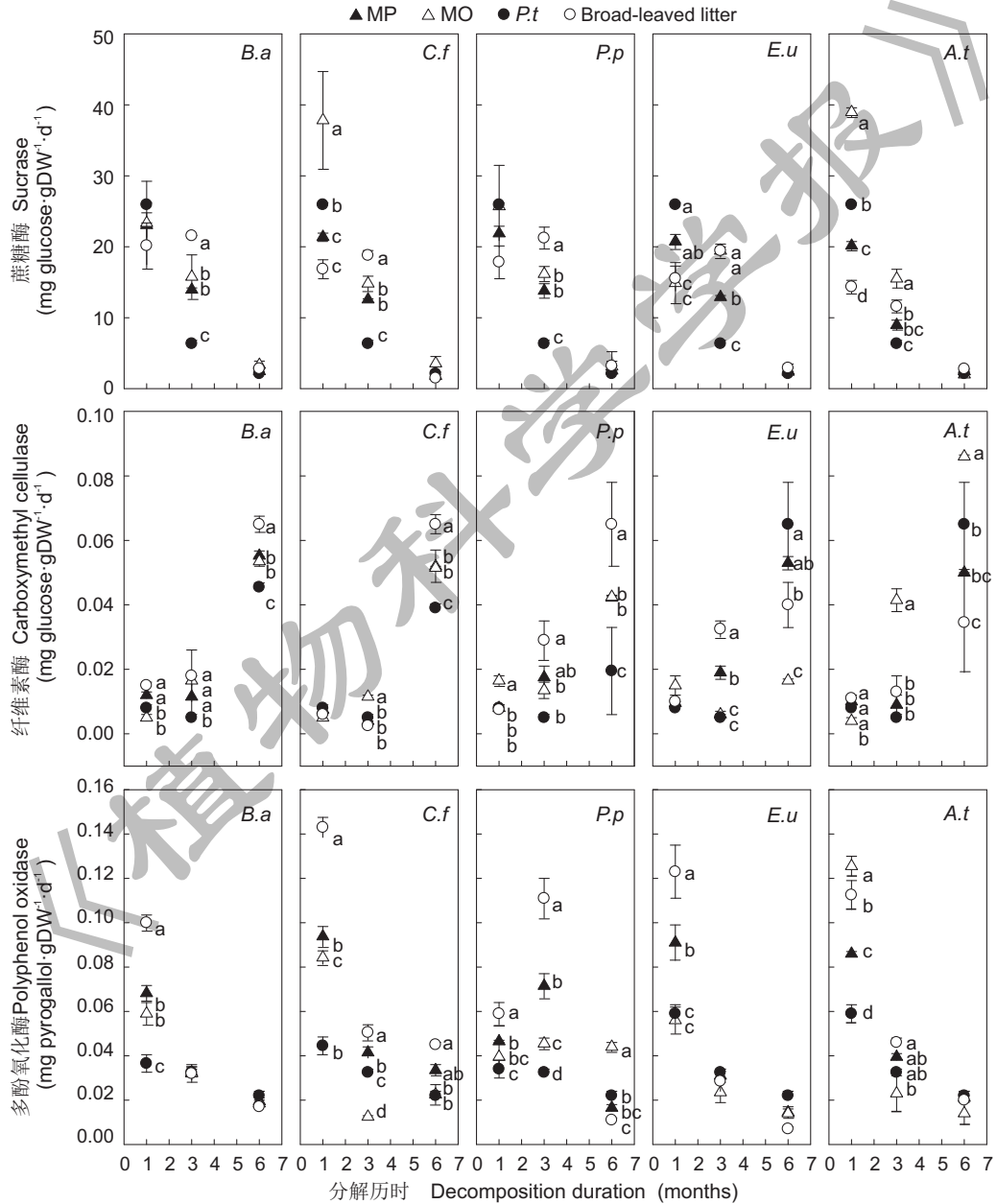
中，油松的分解均极显著提高，其分解常数(k)分别提高了 43.24%、37.84%和 29.73%($P < 0.01$)，而 3 种阔叶树的分解则均受到抑制，分解常数分别降低了 12.63%、8.89%和 23.08%($P < 0.05$)。油松与杜仲凋落叶混合分解时呈现拮抗效应，混合物分解常数的实测值较预测值降低 32.61% ($P <$

0.01)，且油松和杜仲凋落叶的分解速率比单独分解时分别降低了 18.92%和 31.97% ($P < 0.01$)。油松与槭树凋落叶混合分解时表现出协同效应，混合物分解常数的实测值较预测值提高了 27.85% ($P < 0.01$)，且油松和槭树凋落叶的分解速率比单独分解时分别提高了 48.65%和 39.17%($P < 0.01$)。

2.3 凋落叶混合分解对土壤酶活性的影响

凋落叶混合分解过程中，蔗糖酶和多酚氧化酶活性总体呈持续降低趋势，而羧甲基纤维素酶活性持续提高（图 3），表明蔗糖酶和多酚氧化酶活性主要在 1~3 个月参与分解，而羧甲基纤维素酶活性主要在 3~6 个月参与分解。其中，在少数情况下，混合分解对蔗糖酶（5/15，非加和影响出现次数/总测定次数，下同）和多酚氧化酶活性（6/15）产生

非加和影响；约半数情况下（8/15），混合分解对羧甲基纤维素酶活性产生非加和影响。混合分解能使土壤酶活性比每种凋落叶单独分解时土壤酶活性产生显著差异。总体来看，油松分别与红桦、灰楸、太白杨混合分解时，这 3 种土壤酶活性比油松单独分解时显著提高（ $P < 0.05$ ），比阔叶树种单独分解时显著降低；油松与杜仲混合分解时土壤酶活性比这两种凋落叶单独分解时普遍显著降低；油松与槭



MP 为混合分解时土壤酶活性预测值，MO 为实测值。数据以平均值 ± 标准误表示。同列不同字母表示差异显著（ $P < 0.05$ ）。MP is the predicted enzymatic activity during mixed litter decomposition, MO is the observed value, all data are average ± SE. Different lowercase letters in same column indicate significant differences（ $P < 0.05$ ）.

图 3 凋落叶混合分解过程中的土壤酶活性
Fig. 3 Soil enzymatic activities during decomposition of litter medium

树混合分解时土壤酶活性比这两种凋落叶单独分解时显著提高($P < 0.05$)。

3 讨论

前人研究表明,凋落叶混合分解在多数情况下(约67%)会产生显著的非加和效应,且协同效应更为普遍^[9]。本研究结果显示,油松与红桦、灰楸、太白杨凋落叶混合分解时均产生加性效应(占所有处理的60%),这与前人研究结果不同。但本实验油松与红桦、灰楸、太白杨3个处理中,均发现油松凋落叶分解速率显著提高,而阔叶树种凋落叶分解明显受阻,这与林开敏等^[12]和Leppert等^[10]的研究结果相似。其原因可能是凋落叶间出现养分和次生代谢物质的释放、转移以及由此产生的土壤酶活性的改变所致^[7]。

Song等^[7]研究表明,混合分解过程中,某种凋落叶所含有的养分和次生代谢物质可以通过菌丝或淋溶释放转移至另一种凋落叶中,从而促进或抑制彼此的分解过程。本实验中,混合物上附着的微生物同时参与了两种凋落叶的分解,其可能通过菌丝将养分(特别是N)由基质质量较高的阔叶凋落叶转移至油松凋落叶,以满足油松对微生物的养分需求,从而提高其活性和分解能力^[15];针阔叶混合使土壤中蔗糖酶、羧甲基纤维素酶和多酚氧化酶活性比油松单一分解时显著提高,这与林晗等^[16]和Li等^[17]的研究结果相似,上述酶活性的提高也从侧面证明了混合分解过程中油松凋落叶从其他凋落叶中获取了更多养分。对于阔叶凋落叶而言,由于N转移消耗、C/N相应提高,则必将抑制微生物的生长和分解能力。此外,已有研究表明,油松凋落叶含有的樟脑、龙脑、苧烯、月桂烯、水芹烯、蒎烯、邻苯二甲酸二丁酯和 β -谷甾醇等次生代谢物质可随淋溶释放^[18],并显著抑制土壤中动物、毛霉、黑曲霉、木霉和芽孢杆菌等分解者的生长和繁殖^[19-21],或显著降低土壤蛋白酶、葡糖苷酶、纤维素酶和几丁质酶等与凋落叶分解密切相关的酶活性^[22]。本实验结果与之相似,尽管观察到针阔叶混合使纤维素酶的活性在某些时段较之阔叶单独分解时显著提高,但多酚氧化酶活性在分解开始即受到强烈抑制。因此,阔叶凋落叶组织中木质素外壳的降解可能受到妨碍,即使羧甲基纤维素酶活性提高,但因微生物难以与其底物密切接触而减

缓其分解过程。而对于油松凋落叶而言,其次生代谢物质的浓度随淋溶释放而降低,能显著提高其对土壤中动物的适口性并降低对微生物的抑制,从而提高其分解速率^[23]。

油松与杜仲或槭树凋落叶混合对凋落叶分解速率产生了显著的非加和影响,这与Mao等^[24]、Gogo等^[25]和李英花等^[26]的研究结果相似。非加和效应的产生往往与不同凋落叶间的基质质量差异有关,有研究认为,基质质量差异越大,产生的非加和效应越明显^[27]。然而,本研究中杜仲与油松在6种受试凋落叶中基质质量最为接近(图1中数据点距离越短表明基质质量越相似),反而产生了显著的拮抗抑制作用。这可能是由于具有特定基质质量特征的凋落叶将诱导土壤微生物的种类和区系产生一定的“特化”^[28],即更适应于该凋落叶的化学特征,而杜仲和油松凋落叶相近的基质质量导致它们附着的微生物群落及对养分的需求更为类似,从而产生强烈的竞争关系,削弱了彼此分解凋落叶的能力。此外,与其他阔叶树种相比,杜仲衰老叶片中含有绿原酸和桃叶珊瑚苷等次生代谢物^[29],这些物质均对微生物具有一定的抑制作用^[30],因此,在与油松凋落叶混合后,两者淋溶释放的次生代谢物将显著降低分解者的数量和活性,从而加剧彼此分解受到的抑制作用。本研究发现混合分解时羧甲基纤维素酶的实测值显著低于预测值,且显著低于油松或杜仲单独分解时的实测值,也证实了前人研究结果。油松和槭树混合凋落叶在分解过程中产生彼此促进作用的原因,可能是混合后凋落叶的空间结构发生转变,形成了更为有利于分解者繁殖生长的水分、温度、通气和空间条件。多种凋落叶往往可为微生物提供更多样和均衡的养分^[15],从而提高分解者的数量和活性(本研究中混合分解显著提高了分解介质中的蔗糖酶、羧甲基纤维素酶和多酚氧化酶活性)。此外,在6种受试树种中,槭树凋落叶含有的Mn元素显著高于其他凋落叶,因此其可能有利于土壤中过氧化物酶活性的产生^[31],从而加速混合凋落叶的分解过程。

4 结论

(1)油松与红桦、灰楸、太白杨凋落叶分别混合后对分解速率产生加性效应,其中,油松凋落叶的分解均受到显著促进,而阔叶凋落叶的分解均受

到显著抑制。油松与杜仲、槭树凋落叶分别混合后对分解速率产生显著非加和效应,其中,油松与杜仲组合使两种凋落叶分解速率均显著降低,而油松与槭树组合则使分解速率均显著提高。

(2)油松与红桦、灰楸、太白杨凋落叶分别混合分解时,土壤中蔗糖酶、羧甲基纤维素酶和多酚氧化酶活性比油松单独分解时显著提高,而多酚氧化酶活性比阔叶凋落叶单独分解时显著降低;油松与杜仲混合分解时,3种酶活性比针、阔两者单独分解时均显著降低,而油松与槭树混合分解则产生相反效果。

(3)红桦、灰楸、太白杨和槭树可以用于油松纯林的混交改造,但应考虑混交对阔叶树种分解的影响,杜仲与油松凋落叶混合分解将妨碍彼此养分循环,两者不适宜混交。

参考文献:

- [1] 刘冰燕, 陈云明, 曹扬, 吴旭. 秦岭南坡东段油松人工林生态系统碳、氮储量及其分配格局[J]. 应用生态学报, 2015, 26(3): 643–652.
Liu BY, Chen YM, Cao Y, Wu X. Storage and allocation of carbon and nitrogen in *Pinus tabulaeformis* plantations on the south slope of the east Qinling Mountains, China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2015, 26(3): 643–652.
- [2] 牛瑞龙, 高星, 徐福利, 王渭玲, 王玲玲, 孙鹏跃, 白小芳. 秦岭中幼林龄华北落叶松针叶与土壤的碳氮磷生态化学计量特征[J]. 生态学报, 2016, 36(22): 7384–7392.
Niu RL, Gao X, Xu FL, Wang WL, Wang LL, Sun PY, Bai XF. Carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometric characteristics of soil and leaves from young and middle aged *Larix principis-rupprechtii* growing in a Qinling Mountain plantation[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(22): 7384–7392.
- [3] 孙鹏跃, 徐福利, 王渭玲, 王玲玲, 牛瑞龙, 高星, 白小芳. 华北落叶松人工林地土壤养分与土壤酶的季节变化及关系[J]. 浙江农林大学学报, 2016, 33(6): 944–952.
Sun PY, Xu FL, Wang WL, Wang LL, Niu RL, Gao X, Bai XF. Seasonal dynamics of soil nutrients and soil enzyme activities in *Larix principis-rupprechtii* plantation[J]. *Journal of Zhejiang A & F University*, 2016, 33(6): 944–952.
- [4] Luc NT, Liu Z, Bing Y, Zhang X, Nguyen TH. The control of soil polarization in *Populus simonii*, and *Quercus liaotungensis*, forests by forage litter on the Loess Plateau, P. R. China[J]. *J For Rese*, 2015, 26(3): 687–695.
- [5] Mi C, Liu Z, Li Q, Mohamad OA. Effect of litter decomposition on soil polarization in three typical planted pure coniferous forests in Loess Plateau, China[J]. *Int J Agric Biol*, 2013, 15(4): 687–693.
- [6] Santos FM, Balieiro FDC, Fontes MA, Chaer GM. Understanding the enhanced litter decomposition of mixed-species plantations of *Eucalyptus* and *Acacia mangium*[J]. *Plant Soil*, 2018, 423(1–2): 141–155.
- [7] Song F, Fan X, Song R. Review of mixed forest litter decomposition researches[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(4): 221–225.
- [8] 李宜浓, 周晓梅, 张乃莉, 马克平. 陆地生态系统混合凋落叶分解研究进展[J]. 生态学报, 2016, 36(16): 4977–4987.
Li YN, Zhou XM, Zhang NL, Ma KP. The research of mixed litter effects on litter decomposition in terrestrial ecosystems[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(16): 4977–4987.
- [9] Gartner TB, Cardon ZG. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter[J]. *Oikos*, 2004, 104(2): 230–246.
- [10] Leppert KN, Niklaus PA, Scherer-Lorenzen M. Does species richness of subtropical tree leaf litter affect decomposition, nutrient release, transfer and subsequent uptake by plants? [J]. *Soil Biol Biochem*, 2017, 115: 44–53.
- [11] 肖玲艳. 尾巨桉凋落叶与其他物种凋落叶混合分解过程研究[D]. 重庆: 西南大学, 2015.
- [12] 林开敏, 洪伟, 俞新妥, 黄宝龙. 杉木与伴生植物凋落叶混合分解的相互作用研究[J]. 应用生态学报, 2001, 12(3): 321–325.
Lin KM, Hong W, Yu XT, Huang BL. Decomposition interaction of mixed litter between Chinese fir and various accompanying plant species[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2001, 12(3): 321–325.
- [13] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [14] 关松荫. 土壤酶及其研究法[M]. 北京: 农业出版社, 1986.
- [15] Guénon R, Day TA, Velazco-Ayuso S, Gros R. Mixing of aleppo pine and holm oak litter increases biochemical diversity and alleviates N limitations of microbial activity[J]. *Soil Biol Biochem*, 2017, 105: 216–226.
- [16] 林晗, 陈辉, 吴承祯, 洪滔, 谢安强. 千年桐与毛竹凋落叶混合分解对土壤酶活性的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2012, 18(4): 539–545.
Lin H, Chen H, Wu CZ, Hong T, Xie AQ. Effects of decomposition of *Aleurites montana* and *Phyllostachys pubescences* mixed foliage litter on activity of soil enzymes[J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2012, 18(4): 539–545.
- [17] Li Q, Zhao G, Cao G, Liu Z. Soil effects of six different two-species litter mixtures that include *Ulmus pumila*[J]. *Chem Ecol*, 2016, 32(8): 707–721.
- [18] 王博雅. 针阔混交林中阔叶树种枯落物分解所受的化感影响

- [D]: 杨凌: 西北农林科技大学, 2017.
- [19] Chen W, Vermaak I, Viljoen A. Camphor-a fumigant during the black death and a coveted fragrant wood in ancient egypt and babylon: a review [J]. *Molecules* (Basel, Switzerland), 2013, 18(5): 5434–5454.
- [20] Naseby D, Pascual J, Lynch J. Effect of biocontrol strains of *Trichoderma* on plant growth, *Pythium ultimum* populations, soil microbial communities and soil enzyme activities [J]. *J Appl Microbiol*, 2000, 88(1): 161–169.
- [21] Shi B, Luan D, Wang S, Zhao L, Tao L, Yuan Q, Wang X. Borneol-grafted cellulose for antifungal adhesion and fungal growth inhibition [J]. *RSC Advances*, 2015, 5(64): 51947–51952.
- [22] Adamczyk S, Adamczyk B, Kitunen V, Smolander A. Monoterpenes and higher terpenes may inhibit enzyme activities in boreal forest soil[J]. *Soil Biol Biochem*, 2015, 87: 59–66.
- [23] Chomel M, Guittonny-Larchevêque M, Fernandez C, Gallet C, Desrochers A, Paré D, et al. Plant secondary metabolites: a key driver of litter decomposition and soil nutrient cycling[J]. *J Ecol*, 2016, 104(6): 1527–1541.
- [24] Mao B, Yu ZY, Zeng DH. Non-additive effects of species mixing on litter mass loss and chemical properties in a mongolian pine plantation of northeast China [J]. *Plant Soil*, 2015, 396(1–2): 339–351.
- [25] Gogo S, Laggoun-Défarge F, Merzouki F, Mounier S, Guirimand-Dufour A, Jozja N, et al. In situ and laboratory non-additive litter mixture effect on C dynamics of *Sphagnum rubellum* and *Molinia caerulea* litters[J]. *J Soils Sediment*, 2016, 16(1): 13–27.
- [26] 李英花, 周莉, 吴健, 周旺明, 代为民, 卢正茂, 黄利亚. 辽东落叶松人工混交林凋落叶混合分解特征[J]. *生态学杂志*, 2017, 36(11): 3049–3055.
- Li YH, Zhou L, Wu J, Zhou WM, Dai LM, Lu ZM, Huang LY. Decomposition of mixed leaf litter of *Larix kaempferi* plantation in eastern montane region of Liaoning Province [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2017, 36(11): 3049–3055.
- [27] Zhang X, Liu Z, Zhu B, Bing Y, Luc NT, Du L, Zhu Z. Impacts of mixed litter decomposition from *Robinia pseudoacacia* and other tree species on C loss and nutrient release in the Loess Plateau of China [J]. *J For Res*, 2016, 27(3): 525–532.
- [28] Prescott CE, Grayston SJ. Tree species influence on microbial communities in litter and soil: Current knowledge and research needs[J]. *Forest Ecol Manag*, 2013, 309(4): 19–27.
- [29] 孙兰萍, 马龙, 张斌, 许晖. 杜仲黄酮类化合物的研究进展[J]. *食品工业科技*, 2009, 2009(3): 359–363.
- Sun LP, Ma L, Zhang B, Xu H. Research progress of flavonoids in *Eucommia ulmoides* [J]. *Science and Technology of Food Industry*, 2009, 31(3): 359–363.
- [30] 玄红专, 胡福良. 黄酮类化合物抑制微生物活性及其作用机制[J]. *天然产物研究与开发*, 2010, 22(1): 171–175.
- Xuan HZ, Hu FL. Antimicrobial activity and mechanism of flavonoids [J]. *Natural Product Research and Development*, 2010, 22(1): 171–175.
- [31] Liu C, Liu Y, Guo K, Zhao H, Qiao X, Wang S, et al. Mixing litter from deciduous and evergreen trees enhances decomposition in a subtropical karst forest in southwestern China[J]. *Soil Biol Biochem*, 2016, 101: 44–54.

(责任编辑: 张 平)