

植物分解与生物多样性

李胜功

ChinaFLUX

第十六次通量观测理论与技术培训

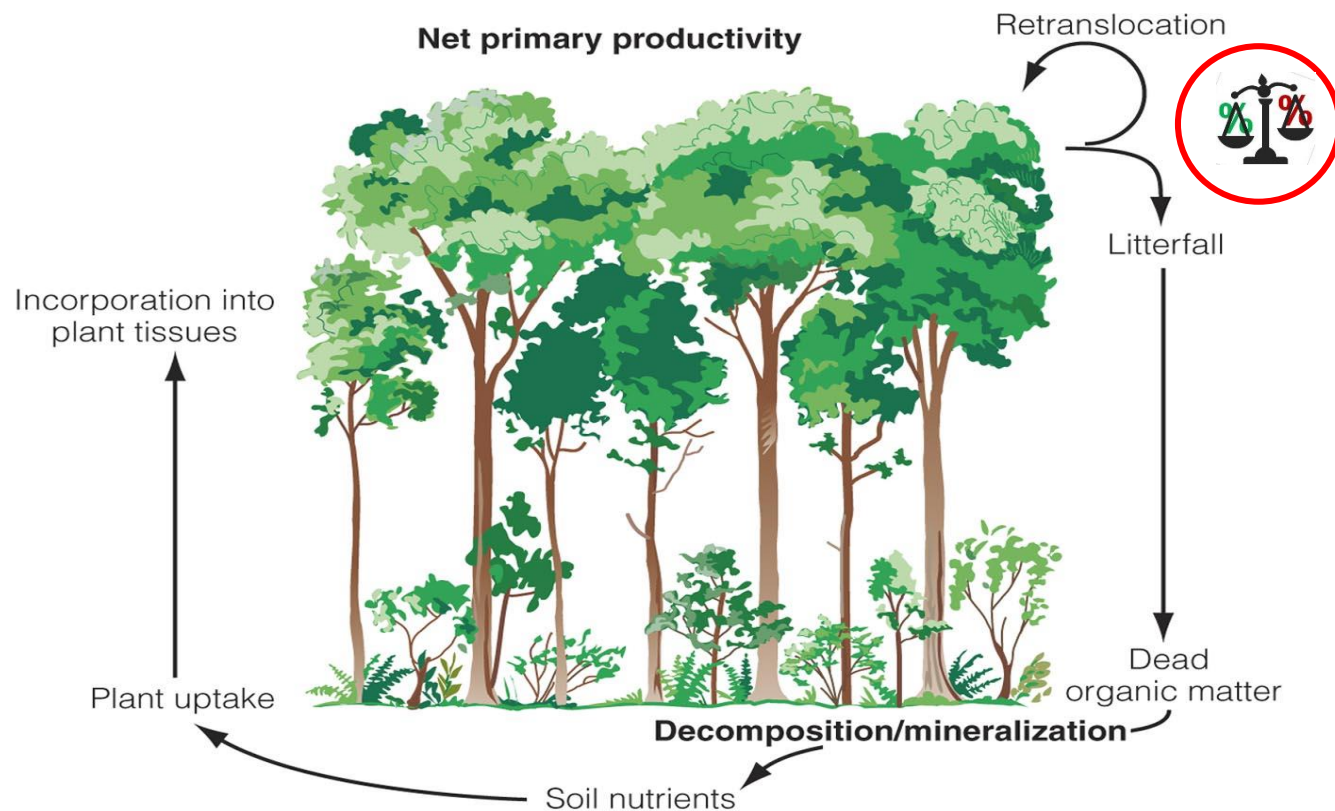
2021年8月19日

提纲

- **分解的意义及其主要影响机制**
- 分解的加和效应与多样性
- 案例：分解与养分回收的权衡：豆科植物的作用
- 案例：分解和生物多样性的格局：森林

Why: 为什么研究凋落物分解?

- 分解是生态系统物质循环的关键环节，与植物光合作用相当
 - 每年碳通量的70%来自凋落物分解(包括根凋落物的分解)
 - 全球土壤呼吸（主要包括微生物分解过程和根系呼吸）年均50-75PgC，大约相当于或多于全球陆地NPP年均值of 50-60 PgC
- 地上与地下联系的纽带
 - 微生物食物
 - 植物养分
 - 群落构建与生物多样性



Copyright © 2006 Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings

How: 如何研究凋落物分解?

- 分解袋法(litter bag)
 - 质量损失和分解底物质量的变化
- 室内培养法(incubation)
 - 土壤和分解底物一起培养, 监测分解生成的CO₂累积变化或速率
- 同位素示踪法(isotope labeling)
- 大尺度格局: 整合分析、模型模拟



定量表述(quantitative descriptions)

- 单种分解底物
- 残余重量(%) = $M_t/M_0 \times 100$
- 残余养分含量, 如C和N含量(%) :
 - C含量(%) = $C_t/C_0 \times 100$,
 - N含量(%) = $N_t/N_0 \times 100$
- 混合分解 (A+B)
 - 期望残余重量% = (组分A残余重量% + 组分B残余重量%) / 2
 - 混合效应强度 = |观测残余重量(%) - 期望残余重量(%)| = |O - E|

定量表述(quantitative descriptions)

Litter mass declines almost exponentially with time

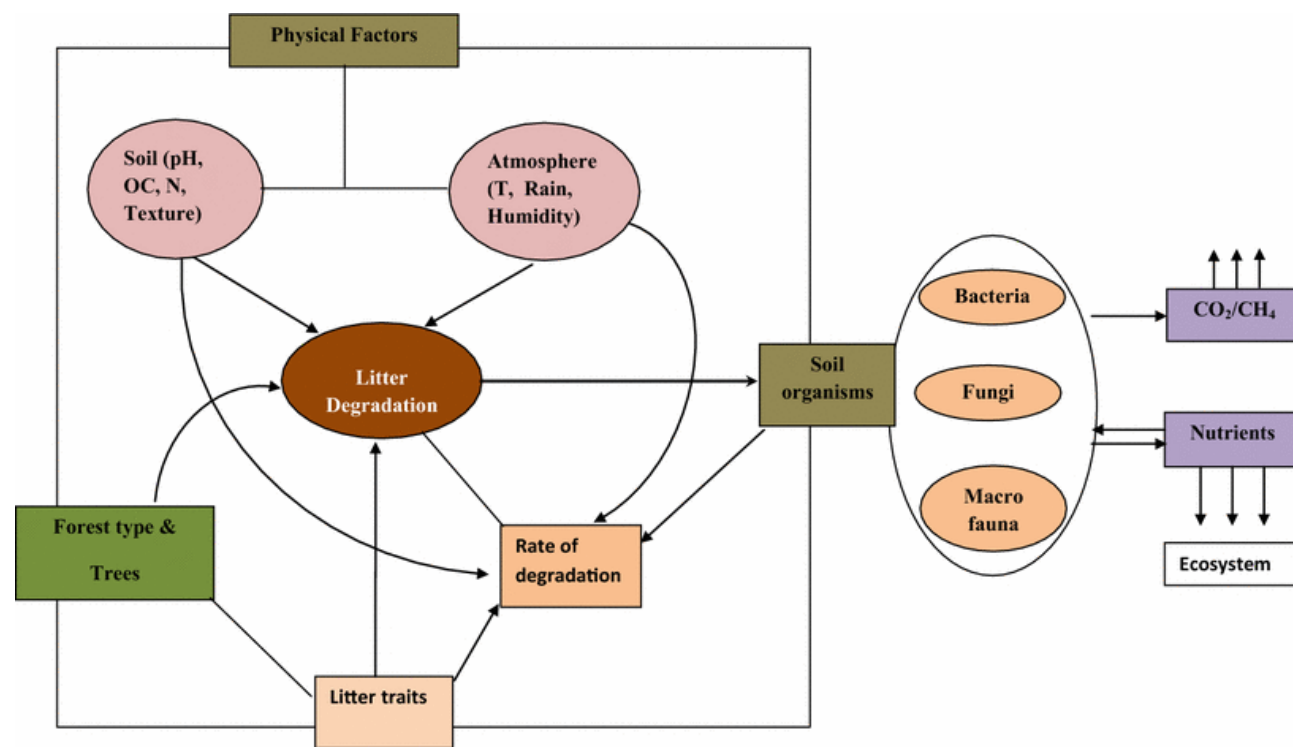
$$x_t = x_0 e^{-kt}$$

- x_0 : 初始底物质量;
- x_t : t 时的底物剩余;
- k : 分解常数(the decomposition constant, decay constant)

Berg & McClaugherty. 2007.

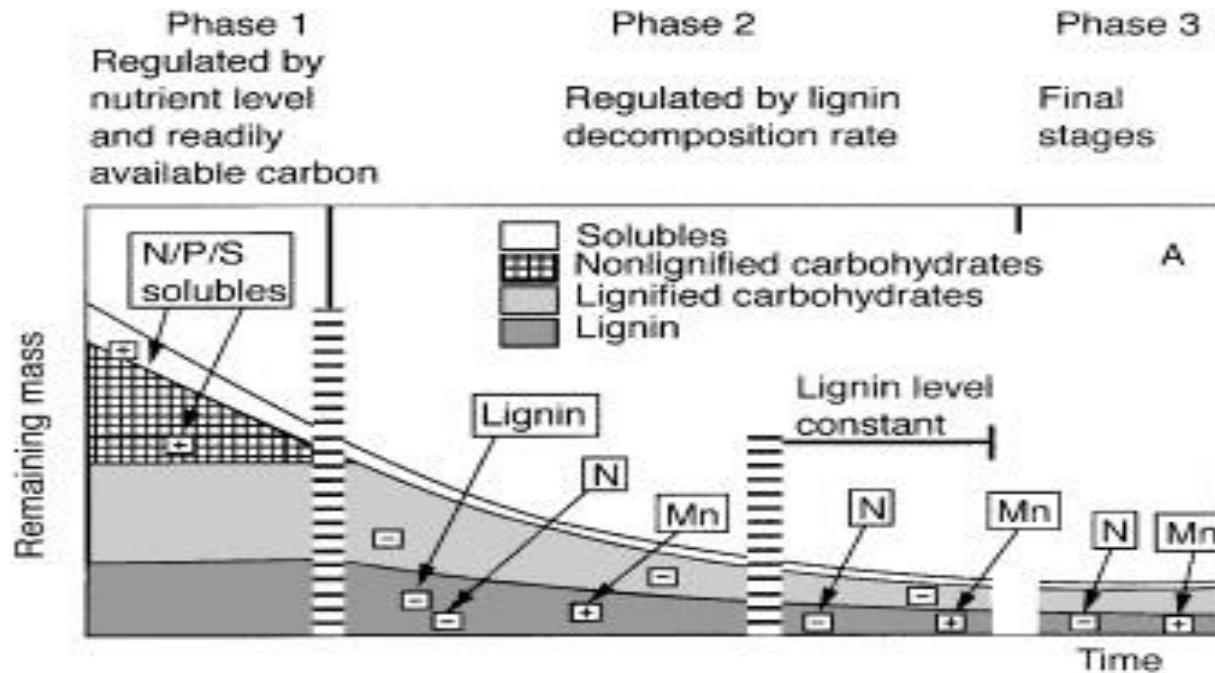
凋落物分解的影响因子

- 土壤环境 (soil context/matrix)
 - 土壤类型
 - 理化性质: 温度、含水量(湿度)、酸碱度(pH)、通透性(O₂厌氧、好养环境)
 - 土壤动物 (蚯蚓)
 - 土壤微生物: 细菌、真菌、放线菌、腐生菌
- 分解底物特征
 - 组成: 叶、根、CWD、necromass
 - 理化性状
 - 难分解性 (recalcitrance/decomposability)
- 植物-土壤反馈 (PSF)
 - 根系分泌物
 - 凋落物质量与养分回收
 - **多样性**
- 时间效应

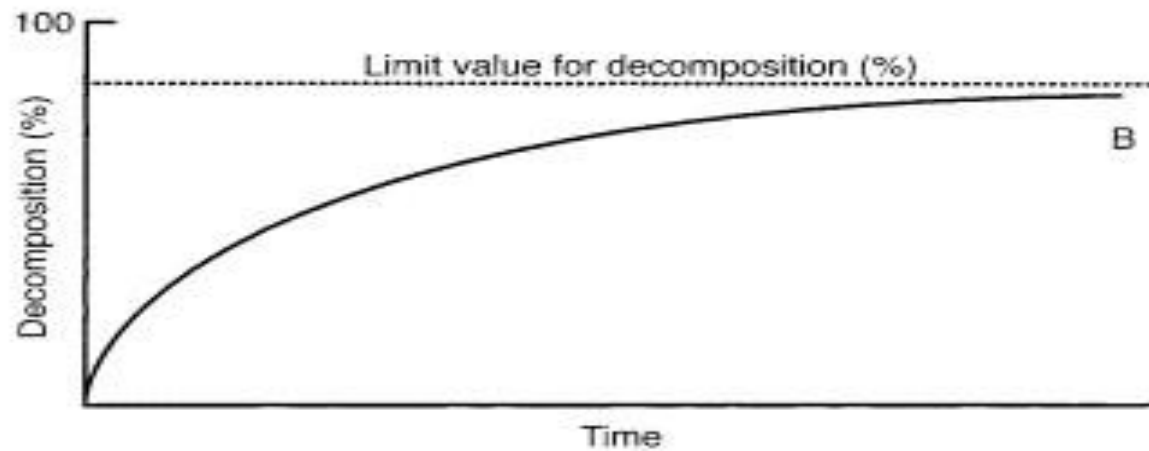


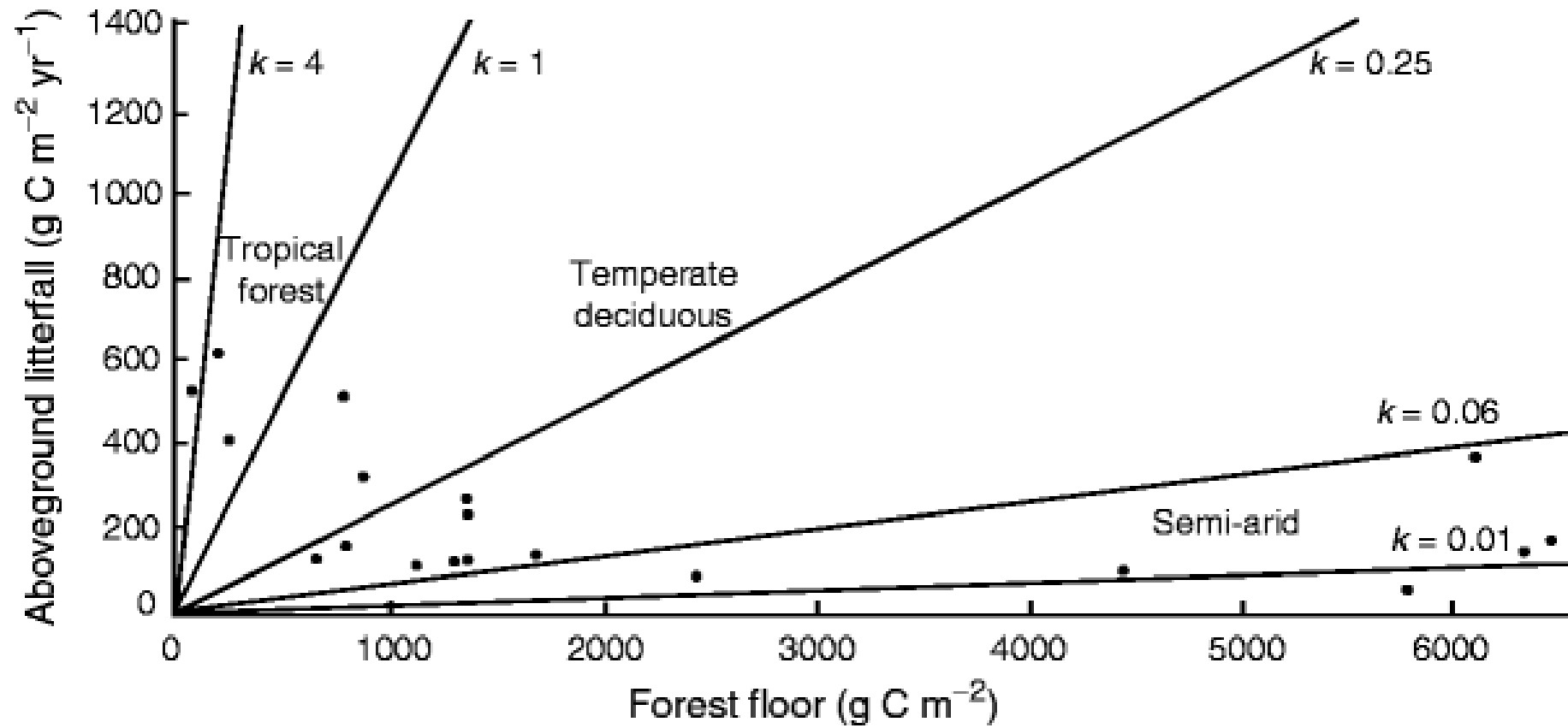
Krishna & Mohan. 2017

凋落物分解的影响机制：时间效应与概念模型



- Phase 1: Leaching dominates
- Phase 2: High value of k : labile substrates broken down
- Phase 3: Low value of k : recalcitrant substrates predominate
- Time scale depends on environment (tropics vs. arctic)





Forest-floor biomass and aboveground litter inputs for selected evergreen forests. Lines show the relationship between forest floor mass and aboveground litterfall for selected decomposition constants (k).

提纲

- 分解的意义及其主要影响机制
- **分解的加和效应与多样性**
- 案例：分解与养分回收的权衡：豆科植物的作用
- 案例：分解和生物多样性的格局：森林

分解的加和与非加和效应 (多样性关联)

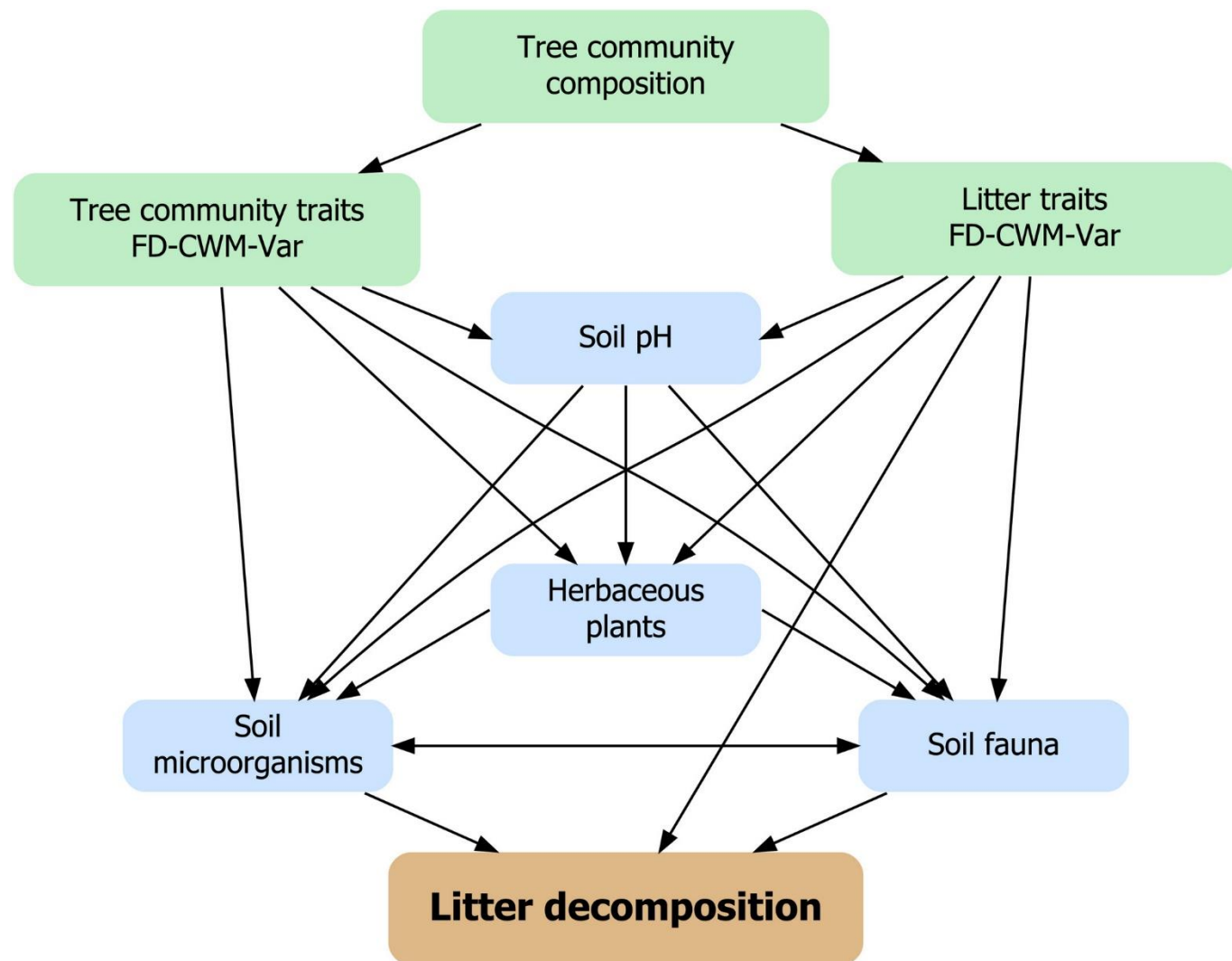
- 加和效应 (additive effects) : $1 + 1 = 2$ (much less frequent)
- 非加和效应 (non-additive effects) : $1 + 1 \neq 2$
 - 协同效应 (synergistic interactions) : $1 + 1 > 2$ (most frequent)
 - 拮抗效应 (antagonistic interactions) : $1 + 1 < 2$ (less frequent)



形成机制未明:

- 底物间养分转移
- 底物间有机物转移
- 土壤微生物行为的变化, 如优先选择高质量的底物或易分解的底物
- 分解微环境改善

分解与多样性：多要素驱动的过程



- 多样性 Multiple (bio)diversity
- 植物群落多样性
 - 物种组成：木本与草本；
 - 植物功能群 (PFT)：常绿/落叶；
 - 养分 (N) 获取策略：AM/EcM、豆科/非豆科
- 土壤群落多样性
 - 动物、微生物
 - 微生物功能群：细菌、真菌、放线菌、腐生菌
- 功能性状多样性:多功能性
 - 植物群落性状
 - 分解底物性状：凋落物难分解性

提纲

- 分解的意义及其主要影响机制
- 分解的加和效应与多样性
- **案例：分解与养分回收的权衡：豆科植物的作用**
- 案例：分解和生物多样性的格局：森林

实证研究1：草地植物分解

- **研究区：**呼伦贝尔草甸草原

我国目前保护最完整的草原之一，在中国陆地生态系统中的重要作用。

养分贫瘠，过度区域，对气候变化和人类干扰比较敏感。

- **科学问题：**不同PFG的分解机制有何不同？豆科植物的作用如何？

- **实验设计：**

- 分解袋法：独立分解与混合分解

- 2009年5-9月，贝加尔针茅(SB)、羊草(LC)、扁蓿豆(MR)、日荫菅(CP)、裂叶蒿(AT)
- 2010年5月初，裂区设计，凋落物袋25*15cm，五个重复
- 2010年6-10月，11年5、7、9月取样

国家生态系统野外观测研究站网络布局分区图



贝加尔针茅 (*Stipa baicalensis*, SB)

羊草 (*Leymus chinensis*, LC)

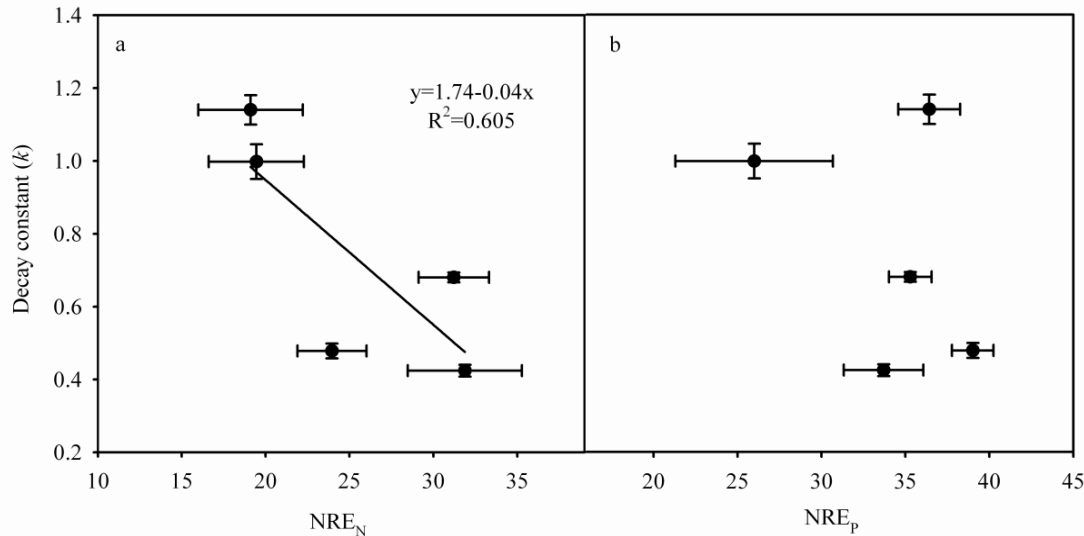
日荫菅(*Carex pediformis*, CP)

裂叶蒿 (*Artemisia tanacetifolia*, AT)

植被凋落物分解和养分回收的权衡关系

功能类型	NRE_N (%)	NRE_P (%)	NRP_N (mg/g)	NRP_P (mg/g)	Decay constant (k)
禾草与莎草类	29.0 ± 1.7^b	36.0 ± 1.1^b	11.1 ± 0.7^a	0.66 ± 0.03^a	0.53 ± 0.03^a
杂类草	19.1 ± 3.1^a	36.4 ± 1.8^b	11.6 ± 0.3^a	1.02 ± 0.05^b	1.14 ± 0.04^c
固氮植物	19.4 ± 2.8^a	26.0 ± 4.7^a	22.0 ± 1.2^b	1.26 ± 0.11^c	1.00 ± 0.05^b

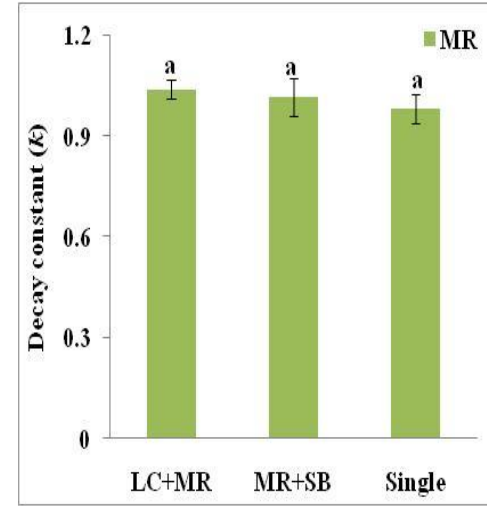
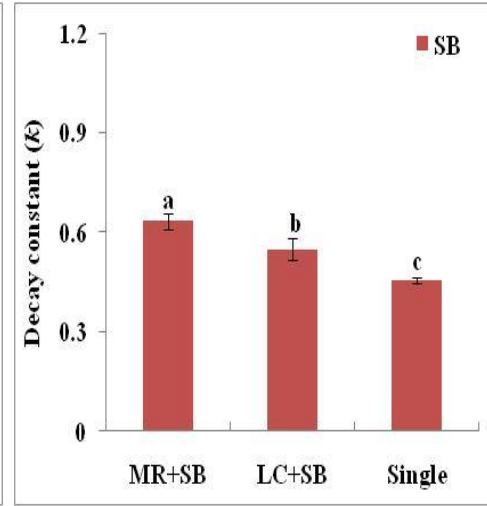
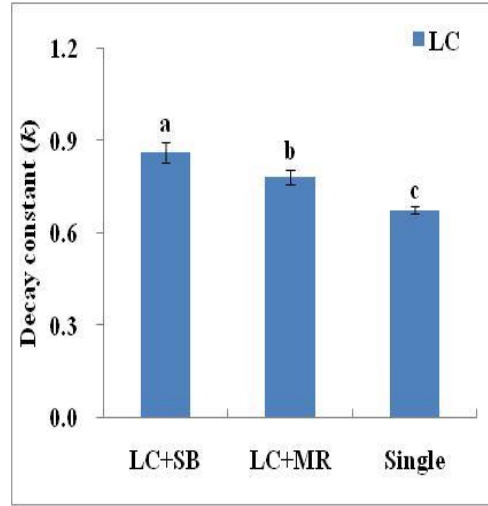
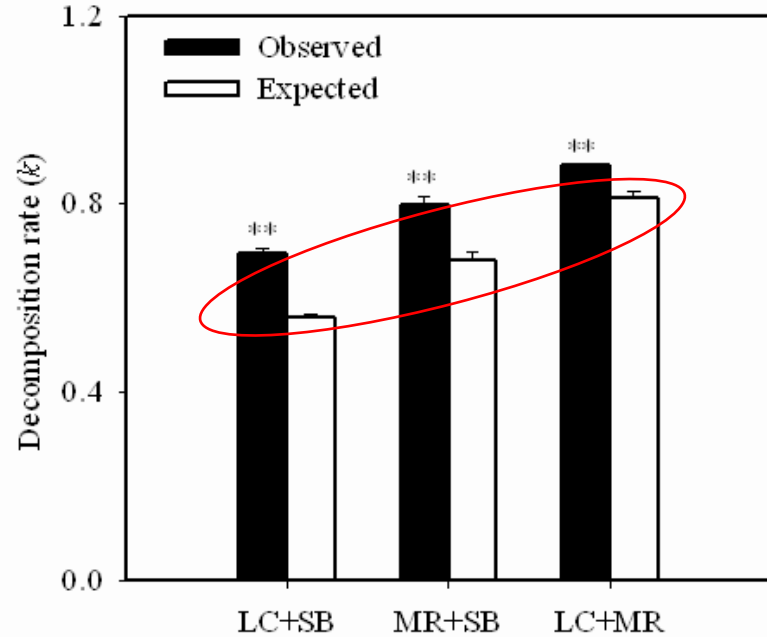
不同植物功能类型的养分回收效率(N回收效率为 NRE_N , P回收效率为 NRE_P), 养分回收能力(N回收能力为 NRP_N , P回收能力为 NRP_P)和分解常数



分解常数与N回收效率(a)及P回收效率(b)之间的线性关系



分解的混合效应与豆科植物的重要作用



同一植物在单个植物和混合处理中的分解速率

注：SB, LC和MR分别表示贝加尔针茅、羊草和扁蓿豆

凋落物混合处理的观测和预测分解常数(k)
注：SB, LC和MR分别表示贝加尔针茅、羊草和扁蓿豆

- 凋落物混合分解呈现显著的正混合效应 (协同效应)

- 混合凋落物中组分凋落物的分解速率比他们在单独分解时的分解速率快，但是扁蓿豆在不同混合物处理中与其单独分解时的分解速率没有明显的差异。所以，豆科植物能显著促进其他组分凋落物的分解。N沉降？

提纲

- 分解的意义及其主要影响机制
- 分解的加和效应与多样性
- 案例：分解与养分回收的权衡：豆科植物的作用
- **案例：分解和生物多样性的格局：森林**

实证研究2：森林植物分解

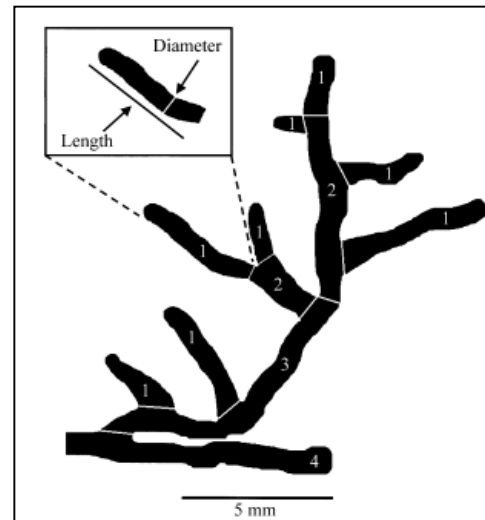
- **研究区**：亚热带湿地松人工林：

虽然氮沉降影响了森林固碳能力，但其机制尚不明确，特别是如何通过调控土壤和根系过程来影响生态系统功能。

- **科学问题**：氮添加如何影响不同功能模块根系单独分解和混合分解？

- **实验设计**：分解袋法

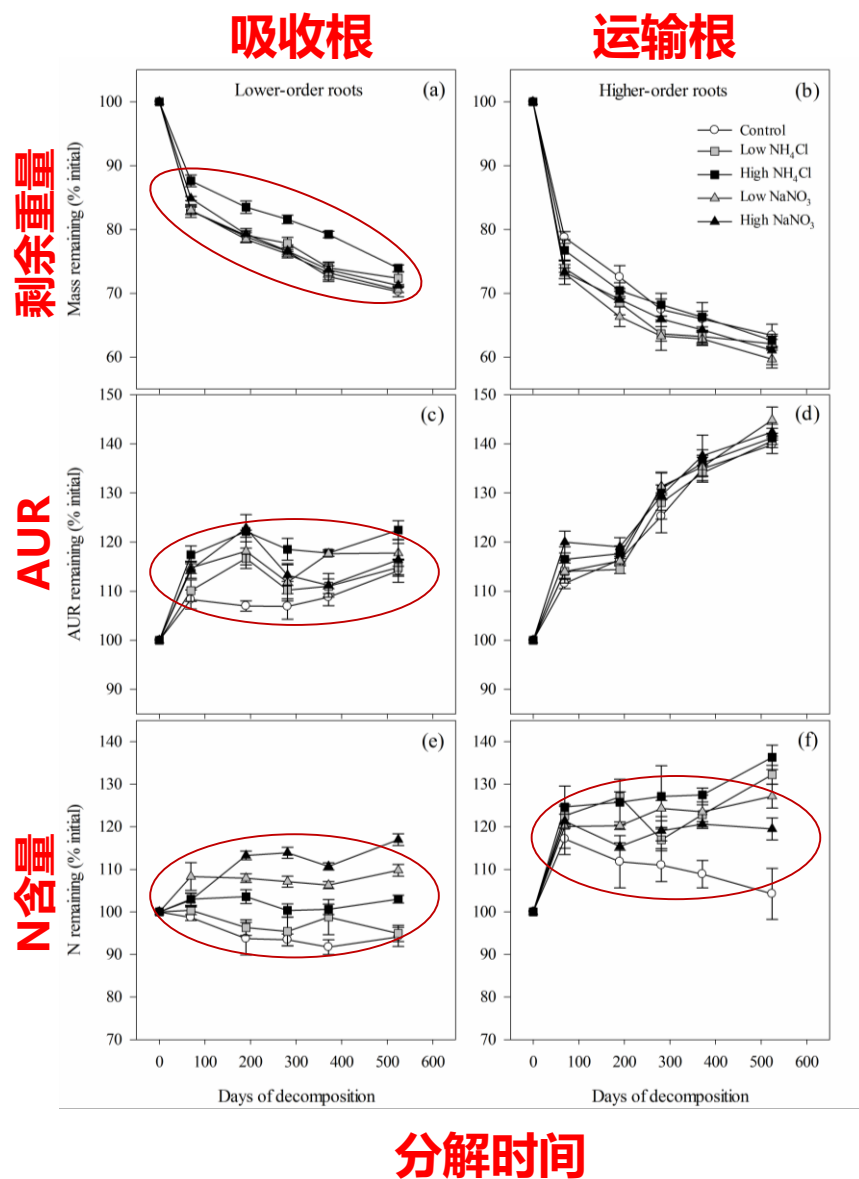
- ❑ 3个区组
- ❑ 每个区组5个小区 (20 m × 20 m)
- ❑ 4种N添加处理 + 1对照
- ❑ 两种剂量: N (40 和 120 kg·ha⁻¹·yr⁻¹)
- ❑ 两种形态: NH₄Cl 和 NaNO₃
- ❑ 2012年5月, 月初施肥 (12次/年)



- 细根 (< 2mm) 模块 (根级、根序) 理论:

Pregitzer et al. 2002, Ecological Monographs

氮添加对细根单独分解的影响



分解持续524天，分5次取样；

测定剩余重量、**酸不溶组分(AUR)**、N含量

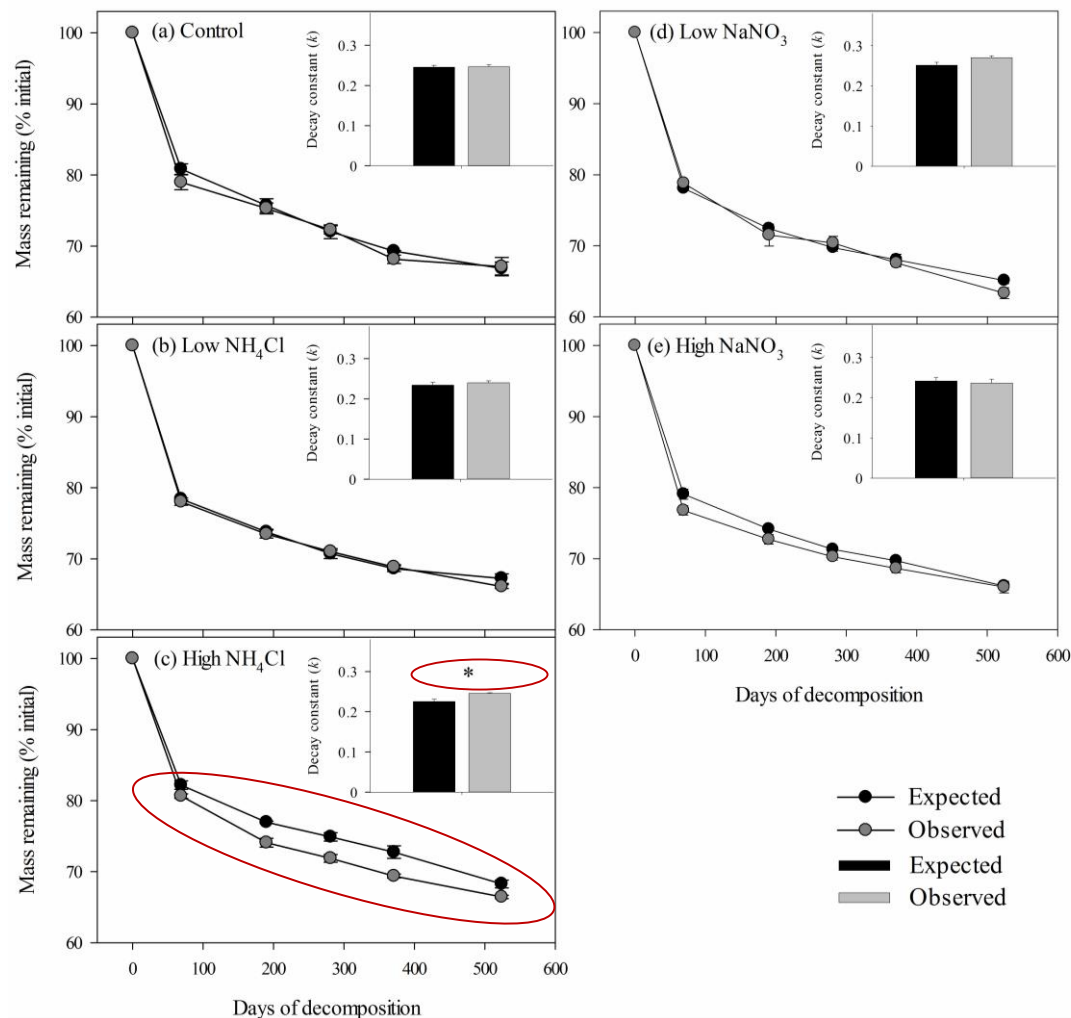
◆ 氮添加延缓吸收根分解，对运输根影响不显著；

◆ 氮添加增加了分解底物中AUR和N含量。

◆ 底物AUR与外源N离子结合抑制吸收根分解。

氮添加对细根混合分解的影响

剩余重量



分解时间

吸收根与运输根形态、化学差异较大；
加性效应与非加性效应（协同或拮抗）？

- ◆ 吸收根与运输根混合分解呈现加性效应；
- ◆ 氮添加(高剂量 NH_4Cl)：混合效应：加性效应→协同效应。

实证研究3：森林植物分解

- **研究区：**亚热带人工林：
- **科学问题：**氮沉降背景下，磷沉降对分解的调控作用？叶片与细根分解对氮和磷添加的响应有何不同（协同、映射关系）？分解前、后期的机制是否相同？
- **实验设计：**分解袋法 叶、细根单独分解和混合分解

- 2016年7月28日，布设分解袋，分解持续3年，5次取样；
- 分解袋数量：6(底物类型) × 4(处理) × 4(重复) × [5(理论取样次数) + 2(胞外酶活性) + 3(额外预留)] + 24(初始底物化学分析) = 984袋。

马尾松 (*Pinus massoniana*, Pm)

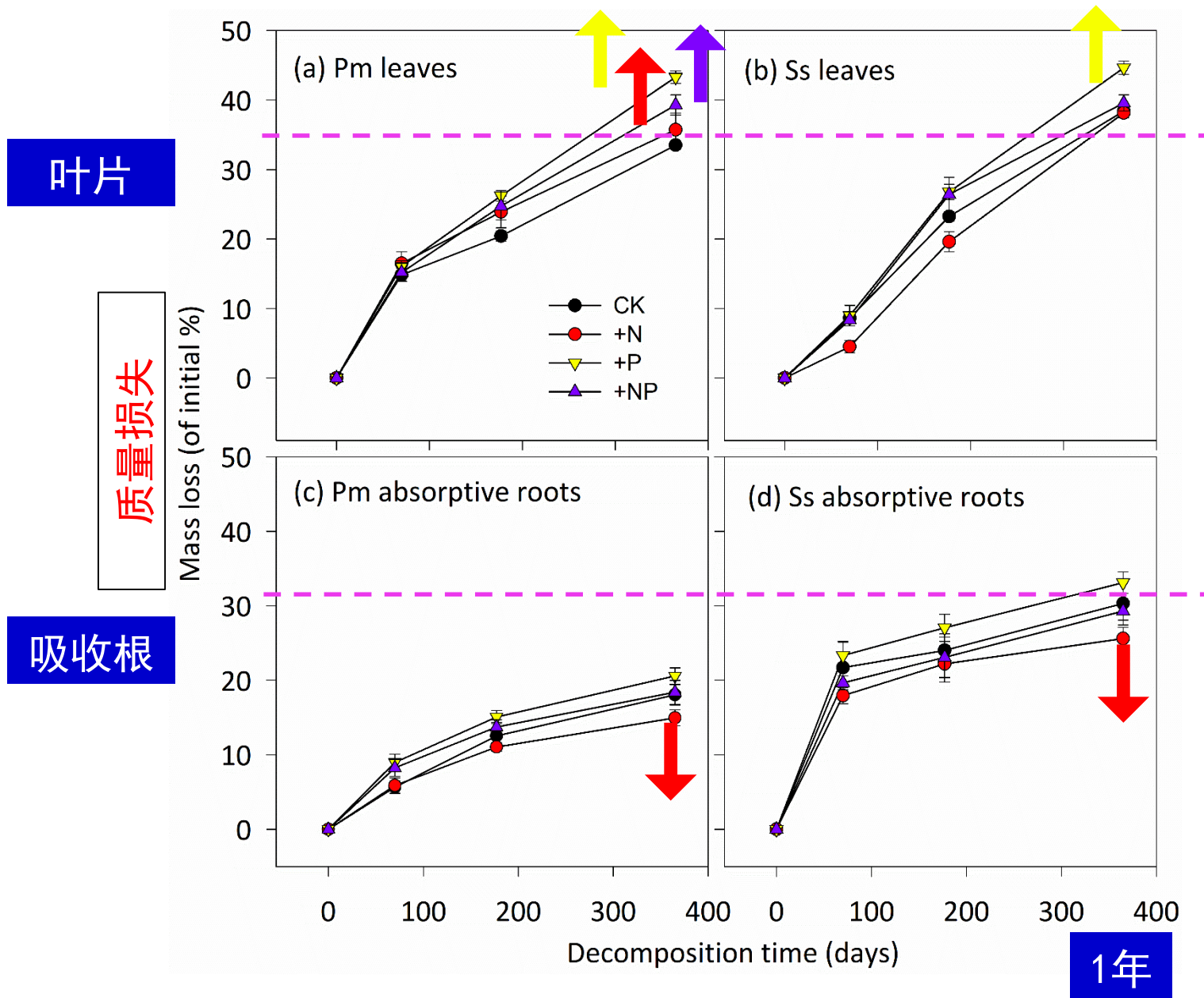


木荷 (*Schima superba*, Ss)



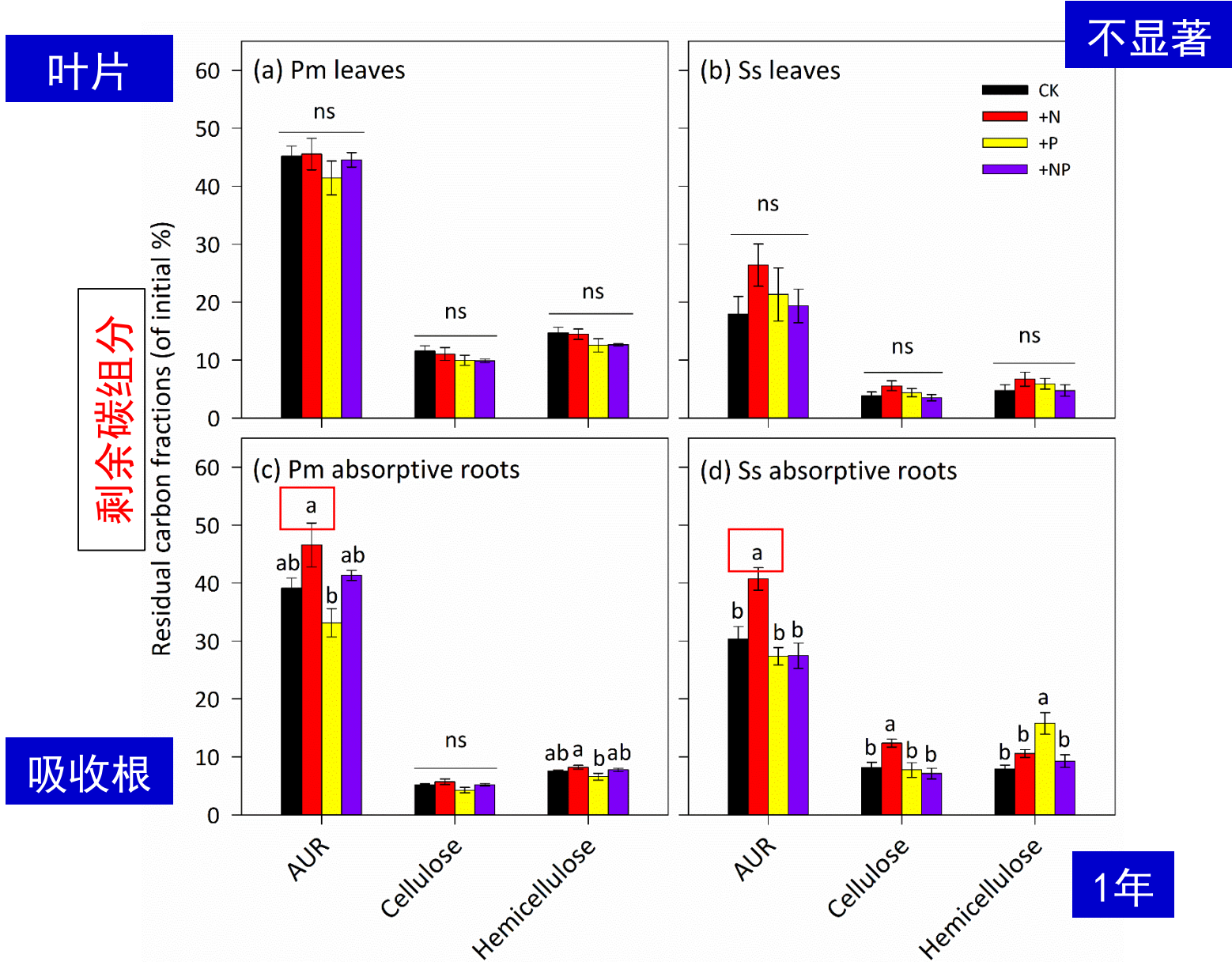
CK	NH_4NO_3	NaH_2PO_4	NH_4NO_3 + NaH_2PO_4
0	120 kg N ha ⁻¹ yr ⁻¹	40 kg P ha ⁻¹ yr ⁻¹	120 kg N ha ⁻¹ yr ⁻¹ +40 kg P ha ⁻¹ yr ⁻¹

3.1 叶片与吸收根分解对氮和磷添加的响应



- 分解1年，叶片分解快于吸收根分解；
- N、P添加显著影响分解，大小和方向因底物类型和养分处理而异。与对照相比，N添加显著促进Pm叶片分解，对Ss叶片分解影响不显著，而N添加抑制两树种吸收根分解；
- P添加促进叶片分解，但对吸收根分解无影响。
- N+P添加仅促进了Pm叶片分解。

氮、磷添加通过影响化学成分（剩余碳组分）影响吸收根分解

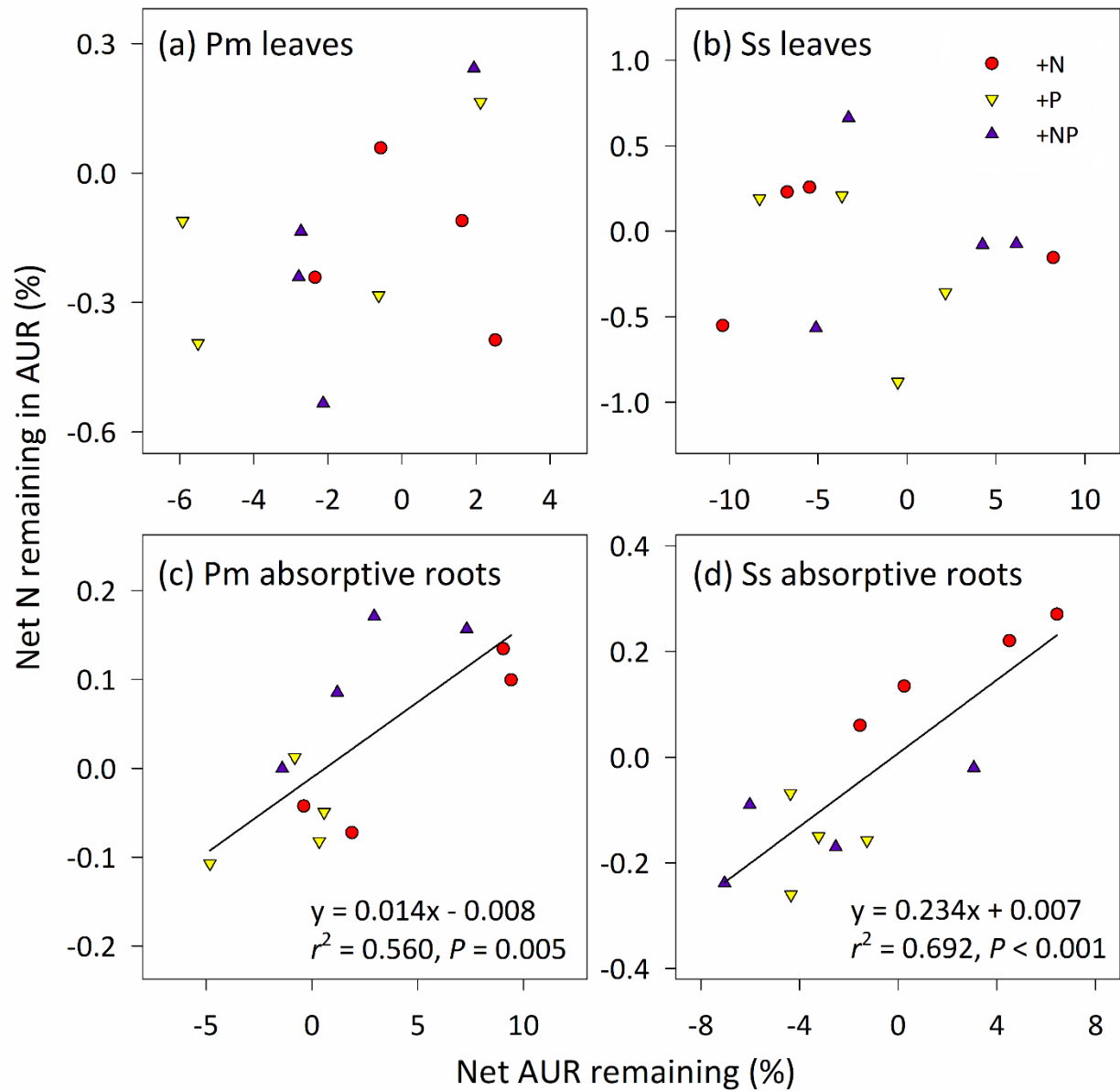


- 分解前期（1年后），在N添加下，Pm和Ss吸收根分解剩余AUR含量和Ss吸收根剩余纤维素含量均高于对照组。
- P添加和N+P添加，对Pm和Ss吸收根剩余碳组分影响不大，但显著增加Ss吸收根分解剩余半纤维素含量。
- 养分（N、P、N+P）添加并未显著影响两树种叶片分解剩余碳组分含量。

净AUR和AUR中的净氮含量仅在吸收根中存在相关关系

叶片

不相关



吸收根

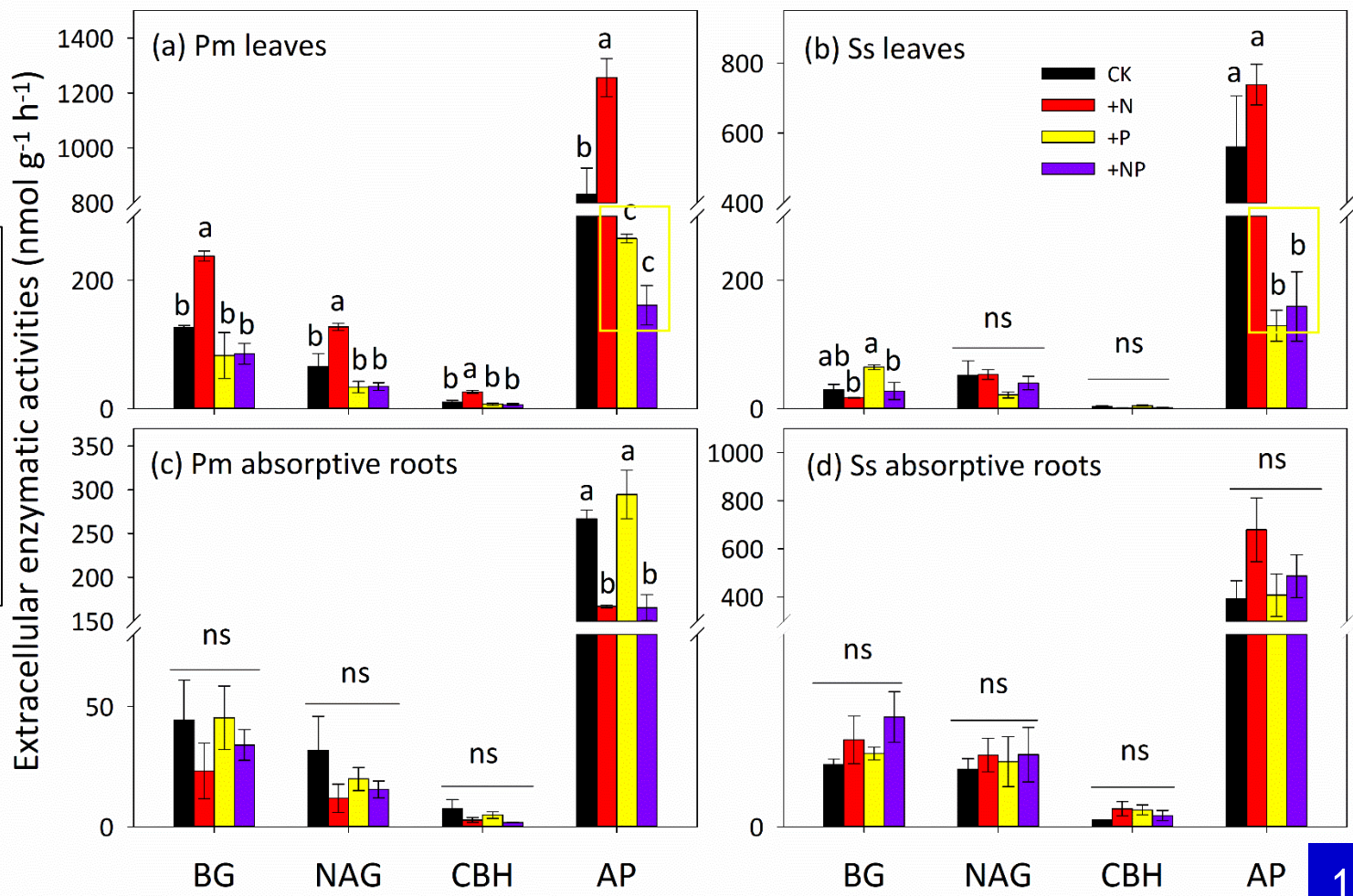
1年

氮、磷添加通过影响微生物酶活性 (EEAs) 影响叶片分解

叶片

微生物酶活性

吸收根



- 分解前期 (1年后) , , N添加处理下, Pm叶片4种水解酶活性均高于对照。
- P添加情况下, Pm和Ss的AP活性均呈现显著降低的趋势。
- 养分添加 (N、P、N+P) 对两树种根系的酶活性影响较小。

BG: β -1,4-葡萄糖苷酶
 NAG: β -1,4-乙酰基-葡萄糖胺糖苷酶
 CBH: 纤维素二糖水解酶
 AP: 酸性磷酸酶

叶片-微生物学机制 吸收根-化学机制

底物分解前期（分解1年）净质量损失值

变量	马尾松叶片		马尾松吸收根		木荷叶片		木荷吸收根	
	r^2	P	r^2	P	r^2	P	r^2	P
AUR	0.417	0.177	0.783	0.003	0.013	0.968	0.796	0.002
BG	0.709	0.010	-0.471	0.123	-0.836	0.001	0.579	0.049
NAG	0.707	0.010	-0.404	0.192	0.353	0.260	0.660	0.020
CBH	0.727	0.007	-0.405	0.191	-0.776	0.003	0.096	0.767
AP	0.713	0.009	-0.408	0.188	0.537	0.072	0.297	0.349

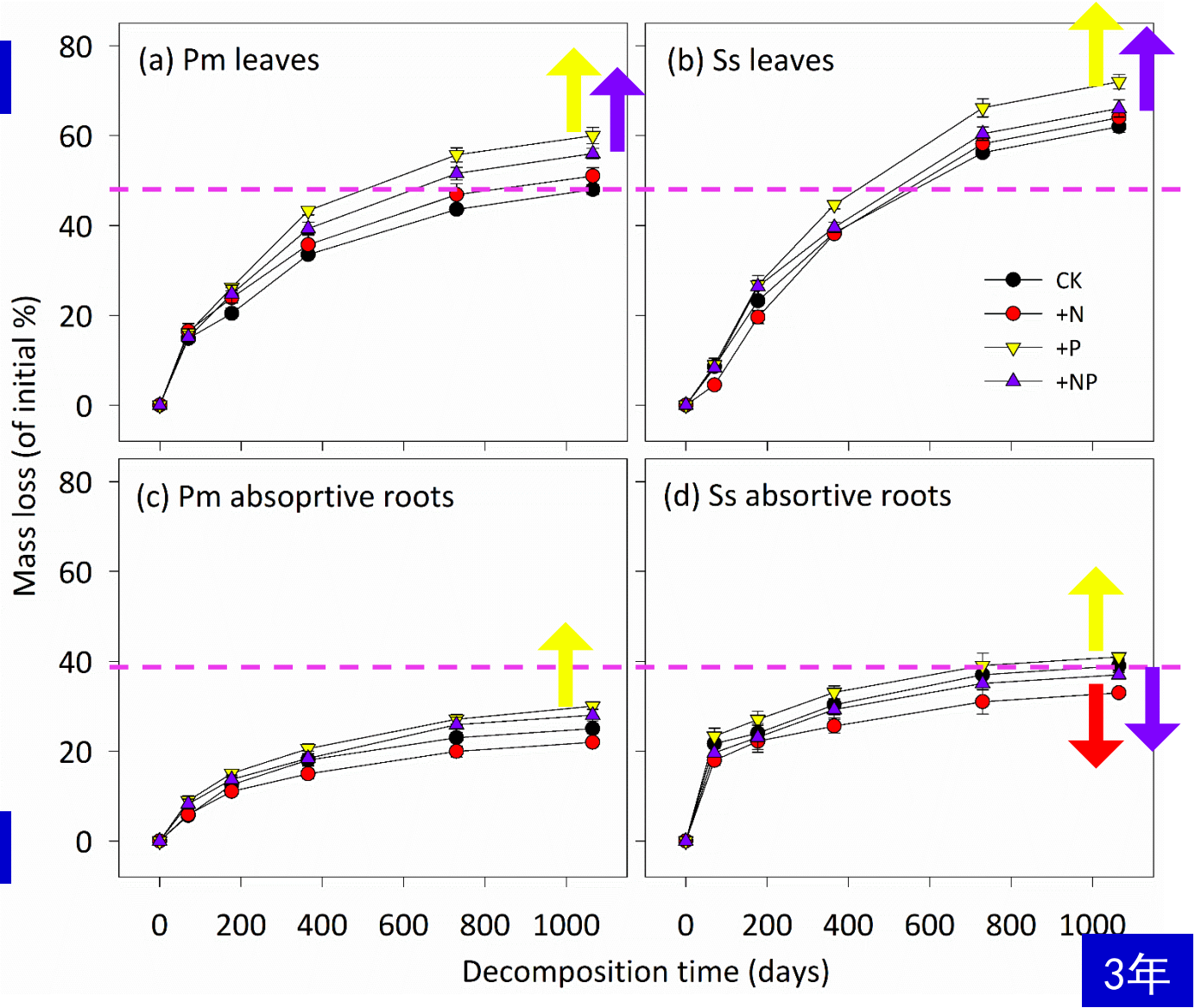
- 总体上，底物分解量与AUR含量和微生物EEAs显著相关。
- Pm和Ss叶片分解与微生物EEAs显著相关，而与AUR含量无关。
- Pm和Ss根系分解与AUR含量显著相关，而与微生物EEAs部分相关。

叶片后期分解对磷敏感，吸收根后期分解对氮敏感

叶片

质量损失

吸收根



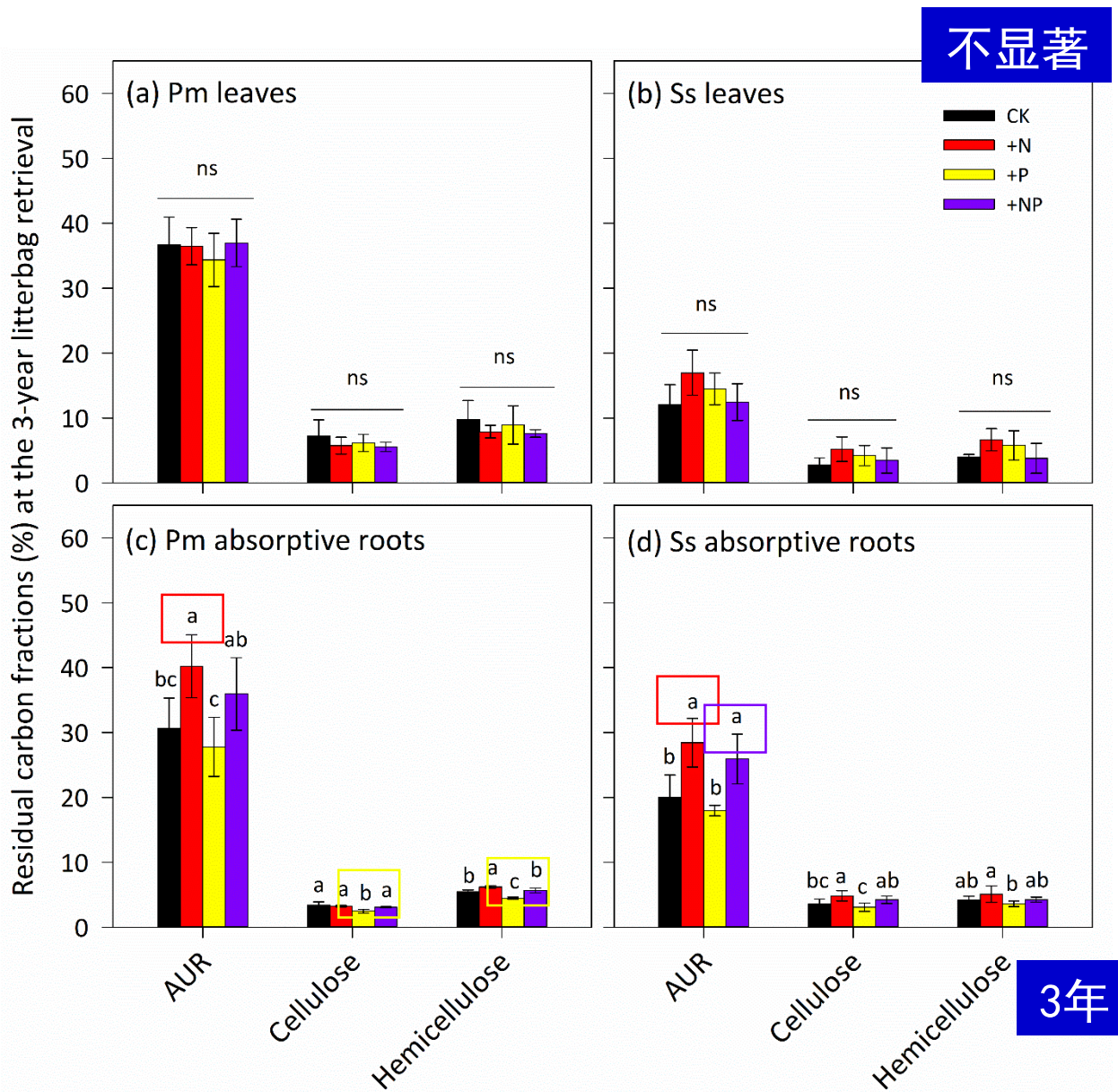
- 分解后期 (3年后), Pm 和Ss叶片分解均快于其吸收根分解;
- N、P添加显著影响分解, 大小和方向因底物类型和养分处理而异;
- 与对照相比, N添加仅抑制 Ss吸收根分解;
- P添加促进4种底物分解;
- N+P添加促进Pm和Ss叶片分解, 而抑制Ss吸收根分解。

氮、磷添加通过影响化学成分（C组分）影响吸收根后期分解

叶片

剩余碳组分

吸收根

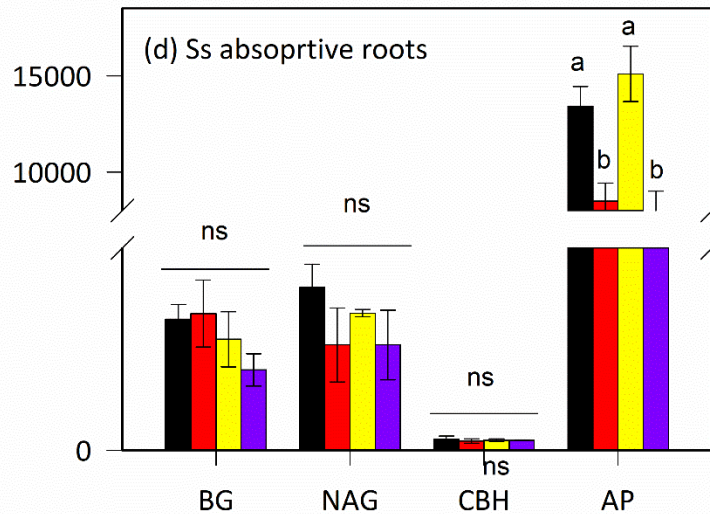
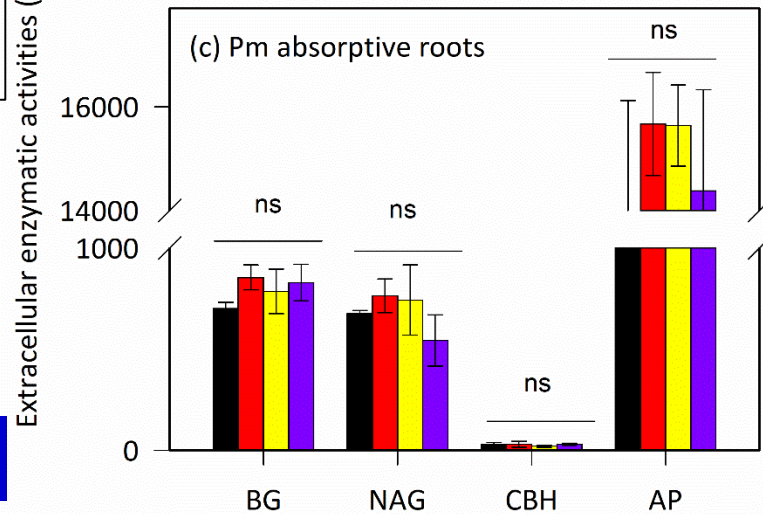
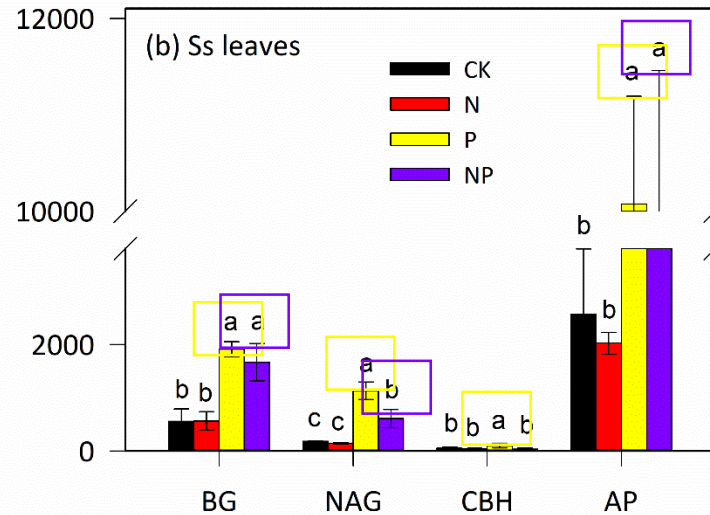
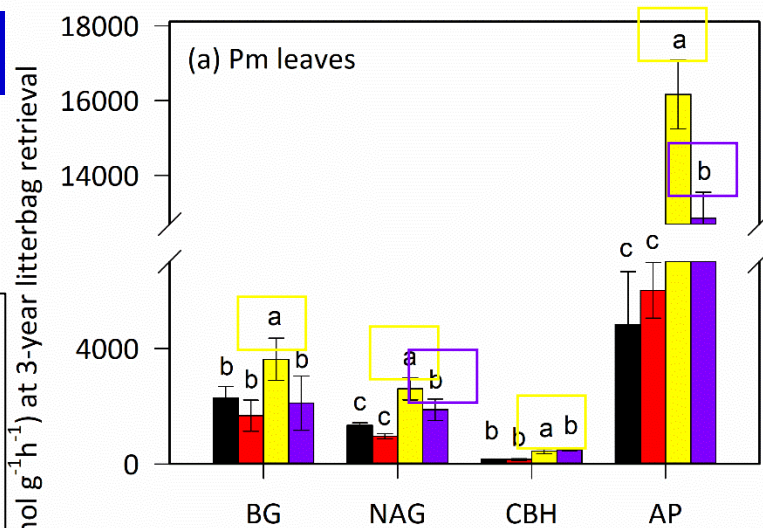


- 分解3年后，养分添加显著影响4种分解底物的C组分（AUR、纤维素、半纤维素）含量；
- N添加，Pm和Ss吸收根分解底物中AUR含量、Ss吸收根的残余纤维素含量均显著高于对照；
- P添加，Pm吸收根纤维素和半纤维素含量显著低于对照；
- N+P添加下，仅Ss吸收根的AUR含量显著高于对照。
- 养分添加对Pm和Ss叶片C组分含量无影响。

氮、磷添加通过影响微生物酶活性影响叶片后期分解

叶片

微生物酶活性



吸收根

3年

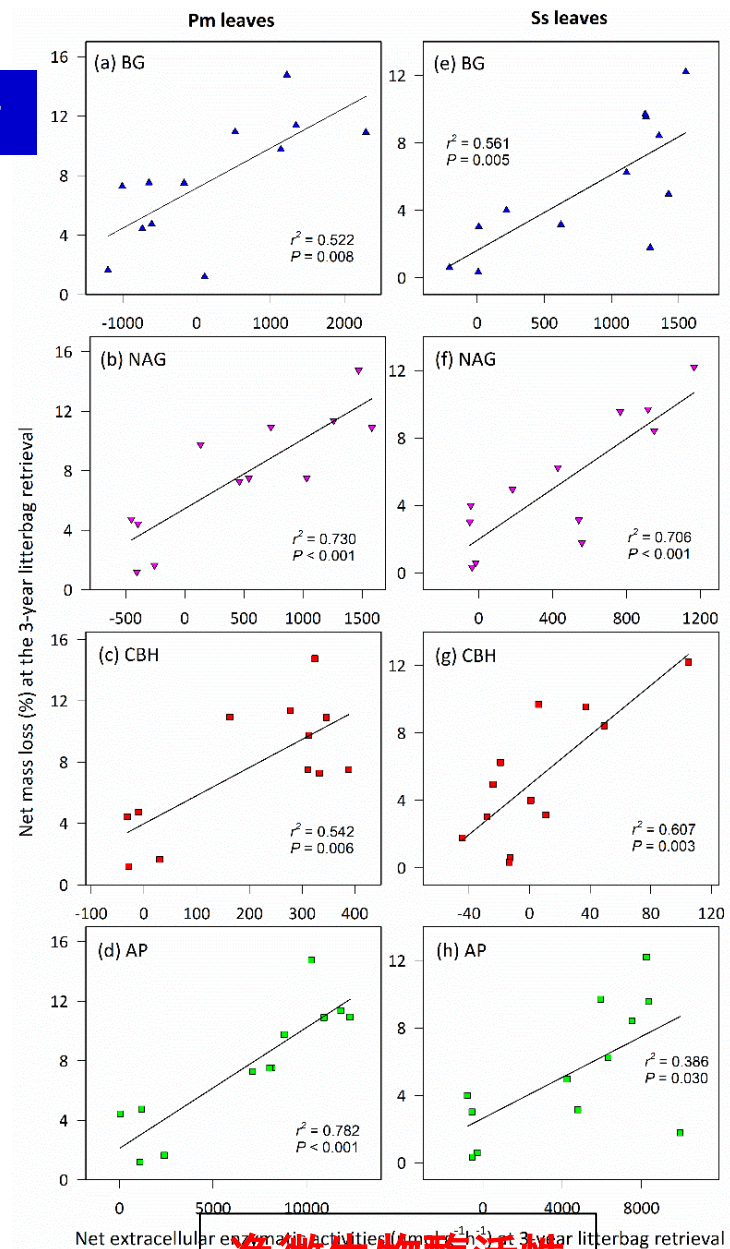
- 分解3年后，N添加未显著改变Pm和Ss叶片分解底物酶活性，P添加显著提高4种酶活性，N+P添加显著提高Pm和Ss叶片NAG和AP酶活性，及Ss叶片BG酶活性。
- 养分添加未显著影响Pm根系分解底物4种酶活性，N添加和N+P添加显著降低Ss吸收根AP酶活性，而BG、NAG、CBH酶活性不受养分处理的影响。

BG: β -1,4-葡萄糖苷酶
 NAG: β -1,4-乙酰基-葡萄糖胺糖苷酶
 CBH: 纤维素二糖水解酶
 AP: 酸性磷酸酶

叶片-微生物学机制 吸收根-化学机制

叶片

净质量损失



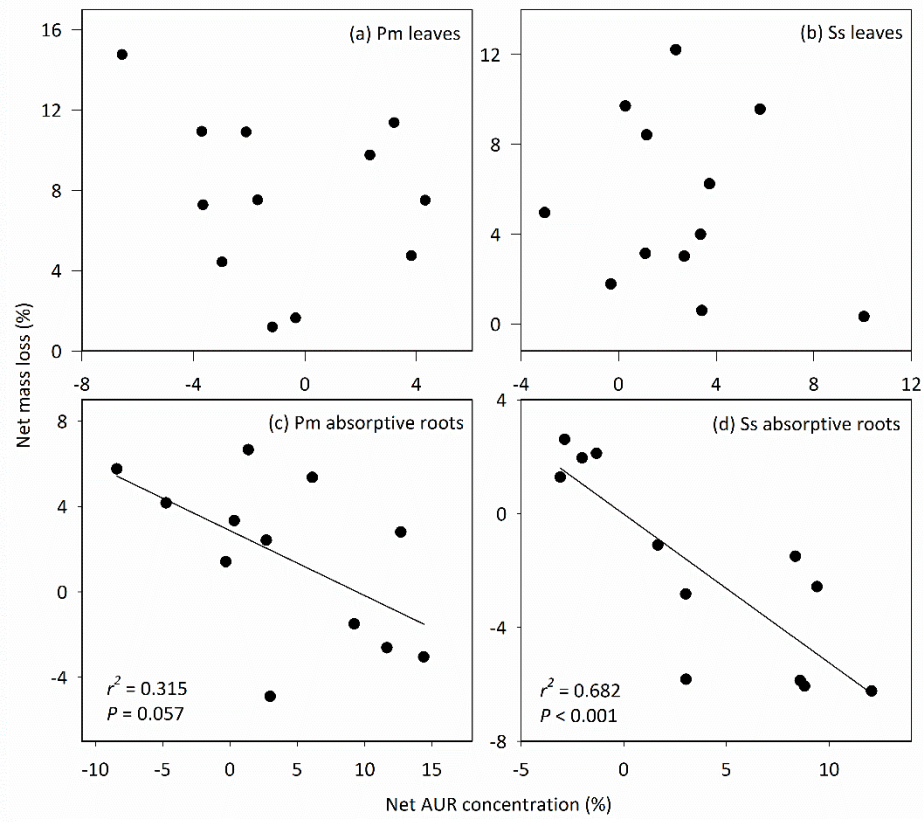
净微生物酶活性

- 分解后期，Pm和Ss叶片分解与微生物酶活性显著正相关，而与AUR含量无关；
- Pm和Ss吸收根分解与根系AUR含量显著负相关。

叶片

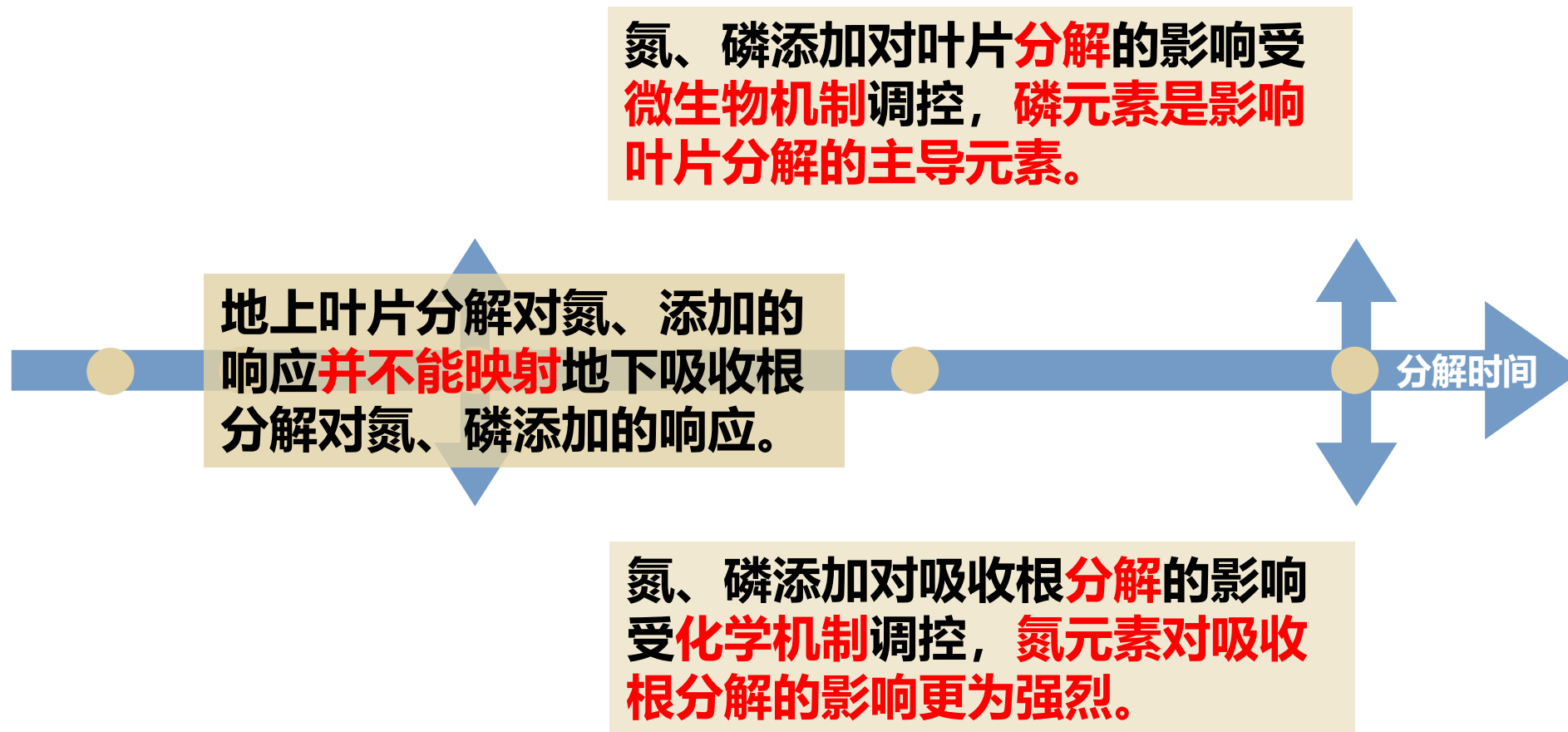
吸收根

3年



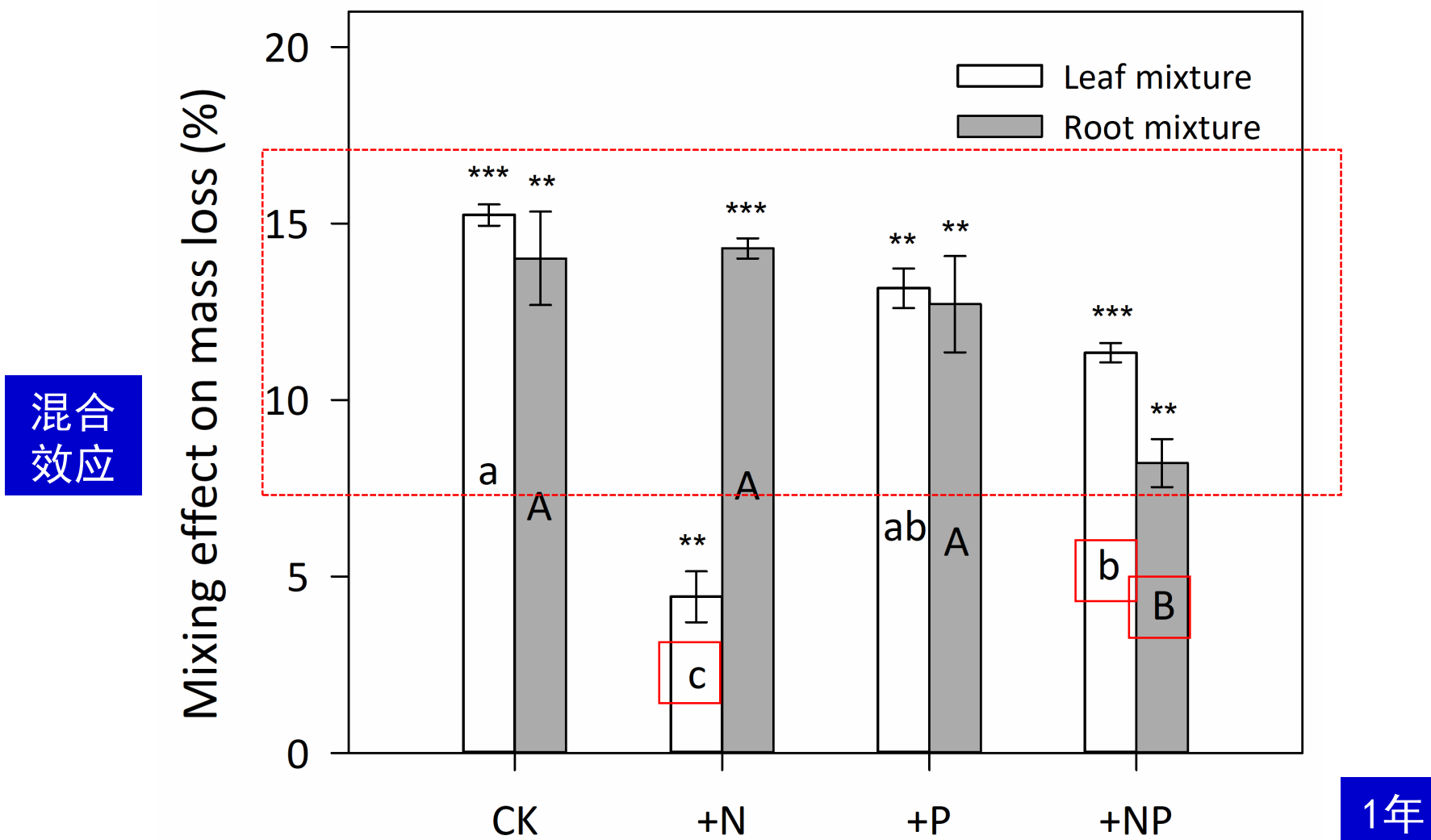
净AUR含量

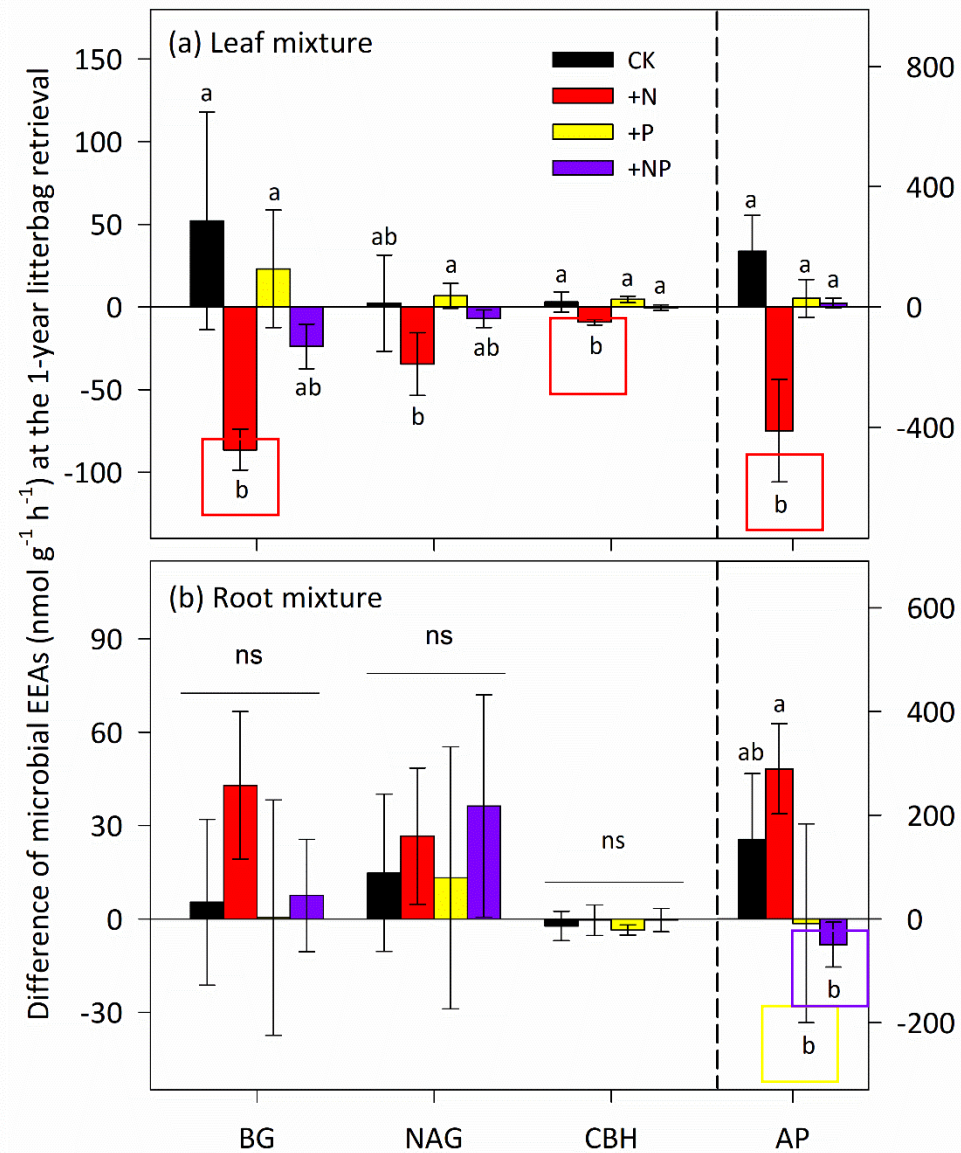
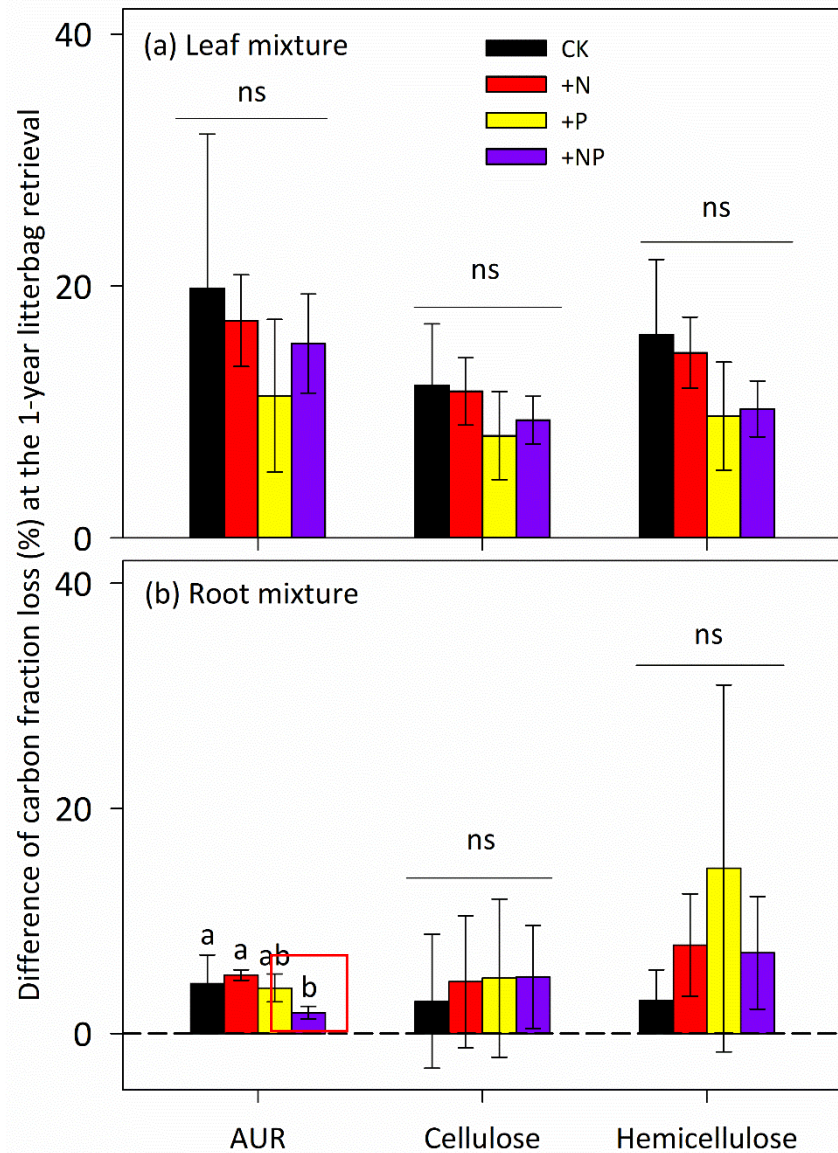
3.1 叶片与吸收根分解对氮和磷添加的响应：小结



3.2 混合分解对氮和磷添加的响应

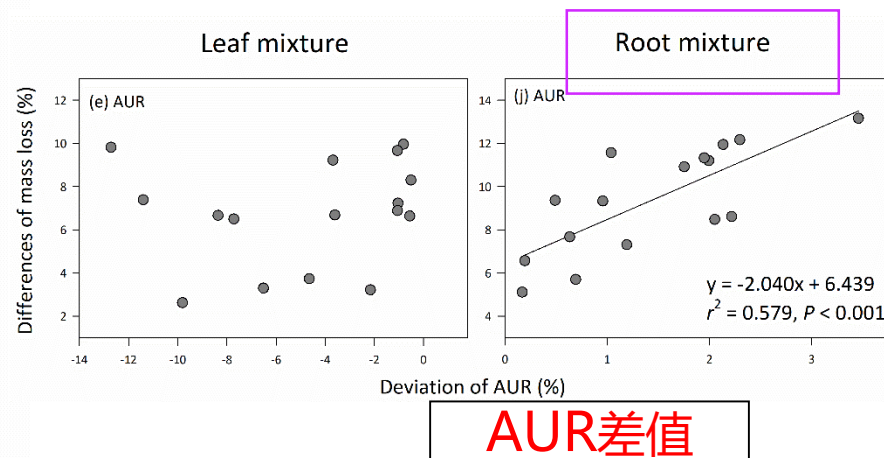
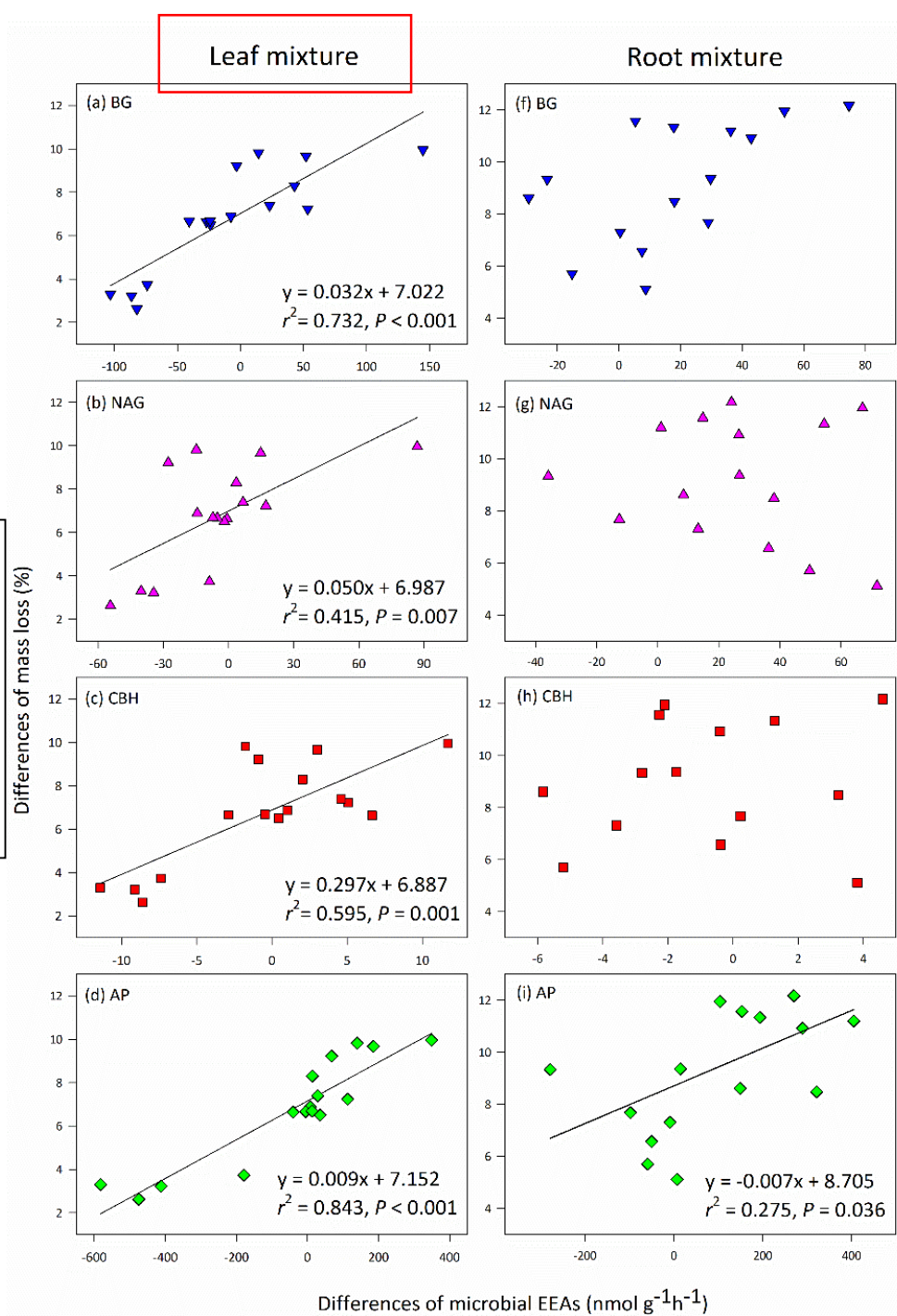
氮、磷添加不改变混合分解前期的协同效应方向





- 叶片混合底物分解前期，氮添加显著降低酶活性差值
- 吸收根混合底物分解前期，氮磷共同添加降低了AUR和AP酶活性

质量损失差值

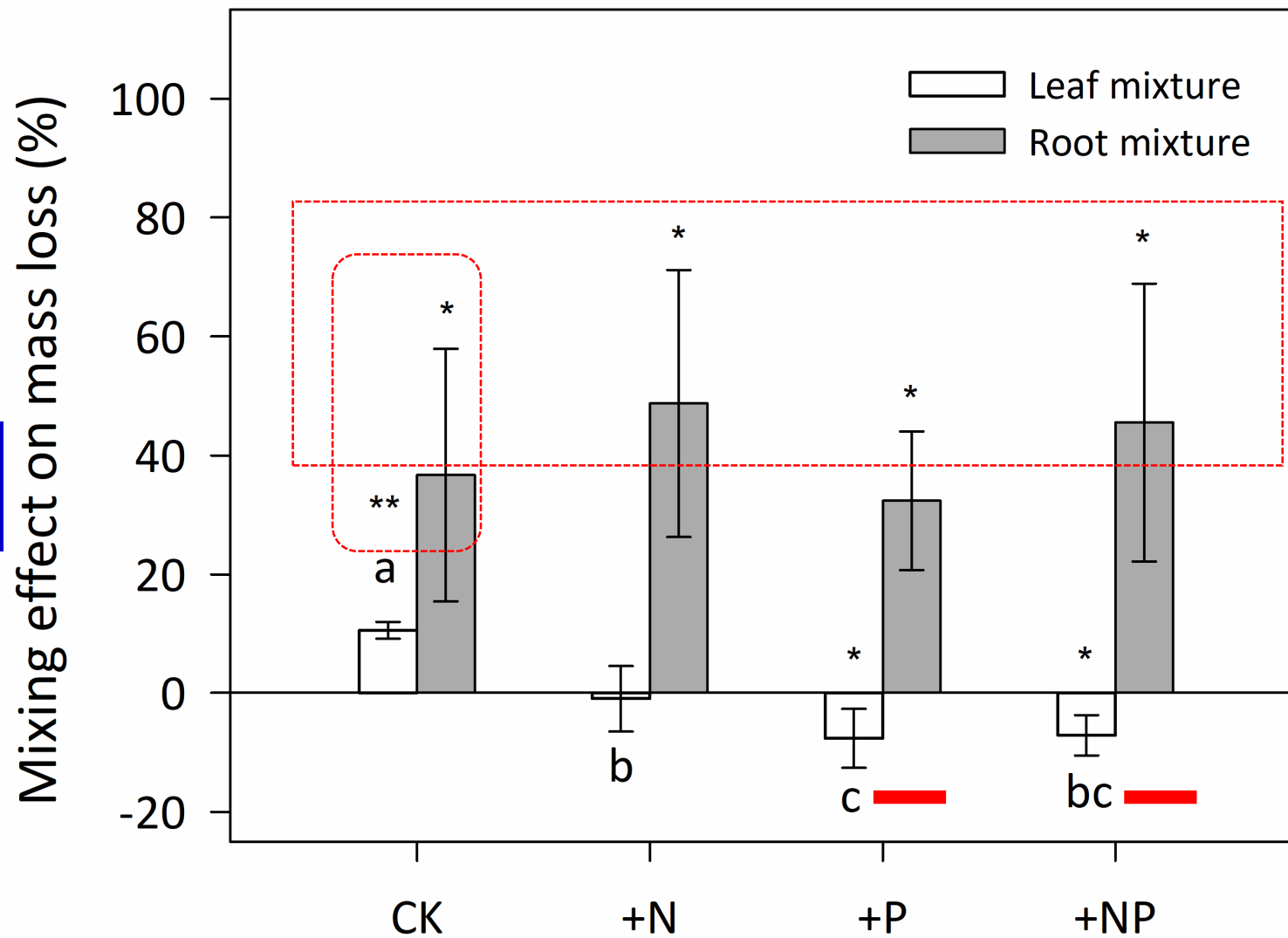


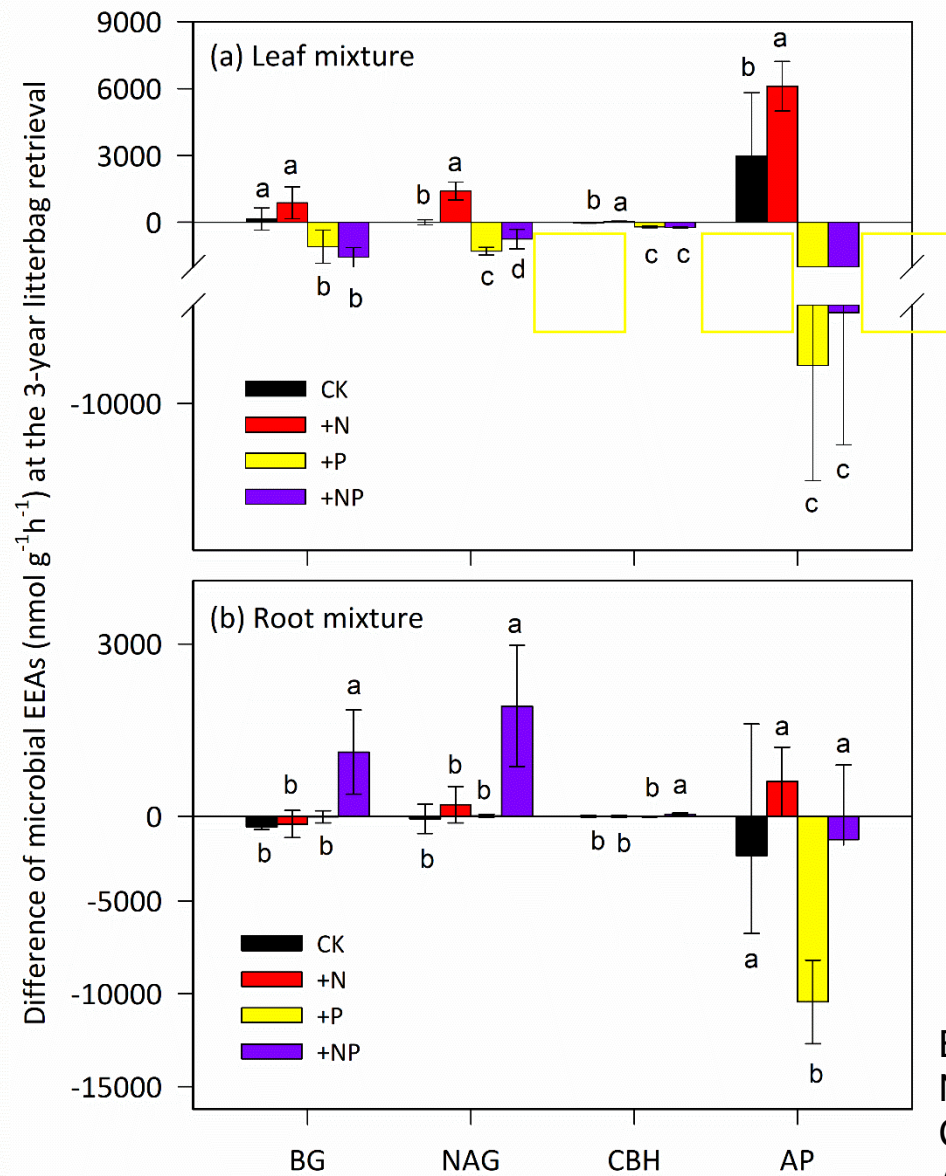
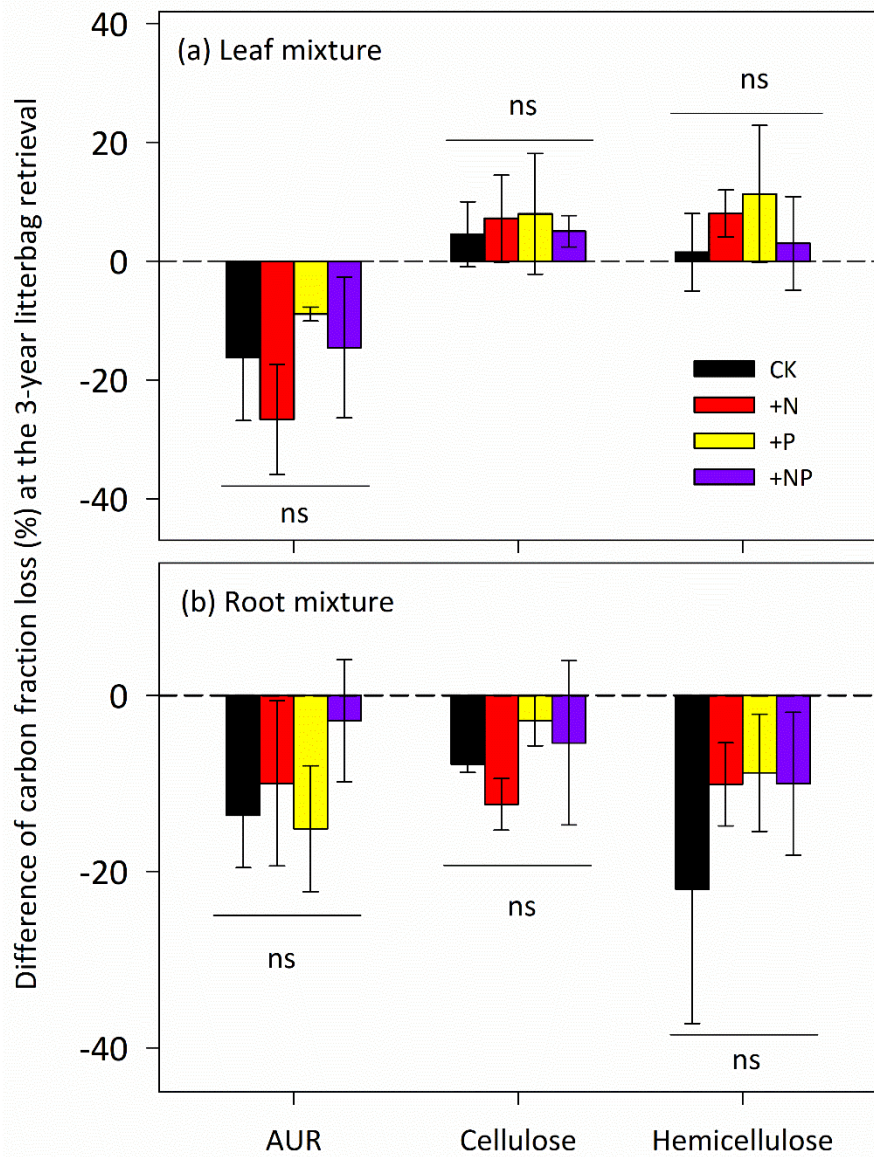
- 叶片混合分解前期，受微生物机制调控
- 吸收根混合分解前期，化学机制占主导

酶活性差值

氮磷添加显著改变叶片混合分解的后期效应

混合
效应

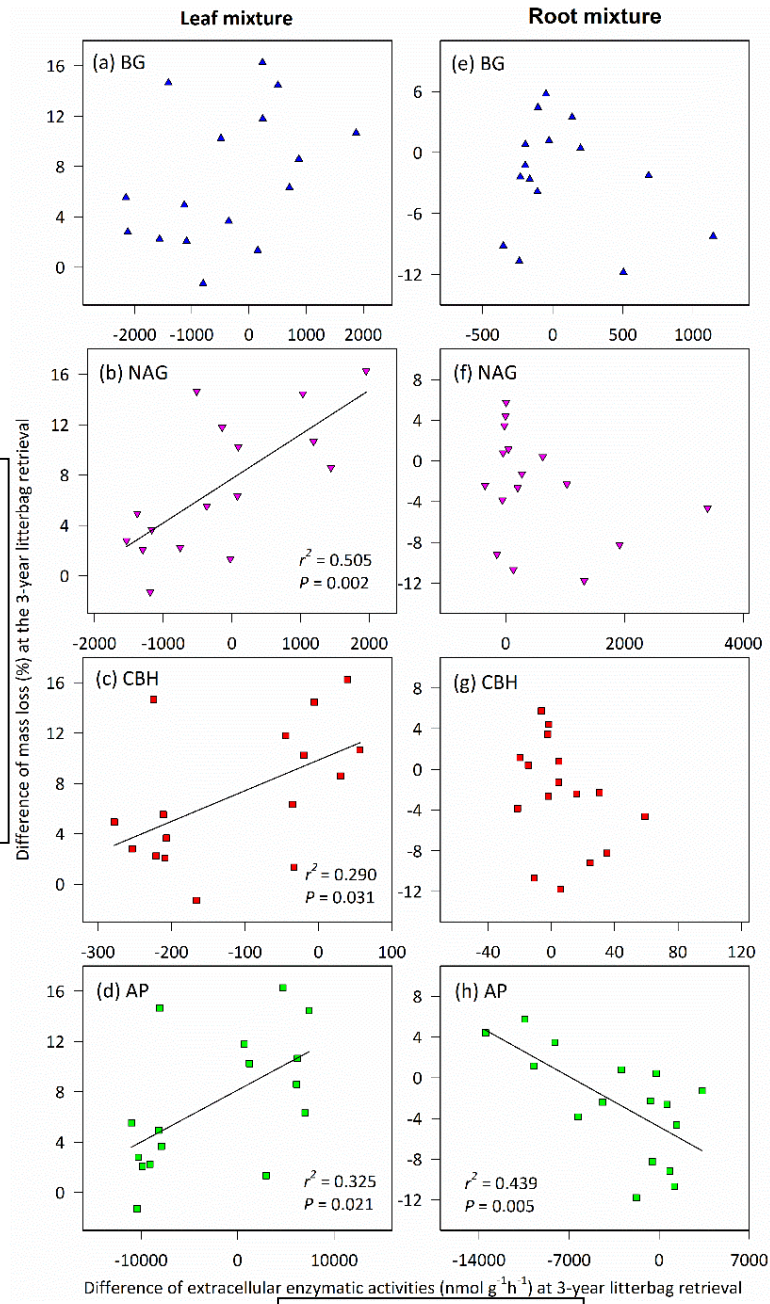




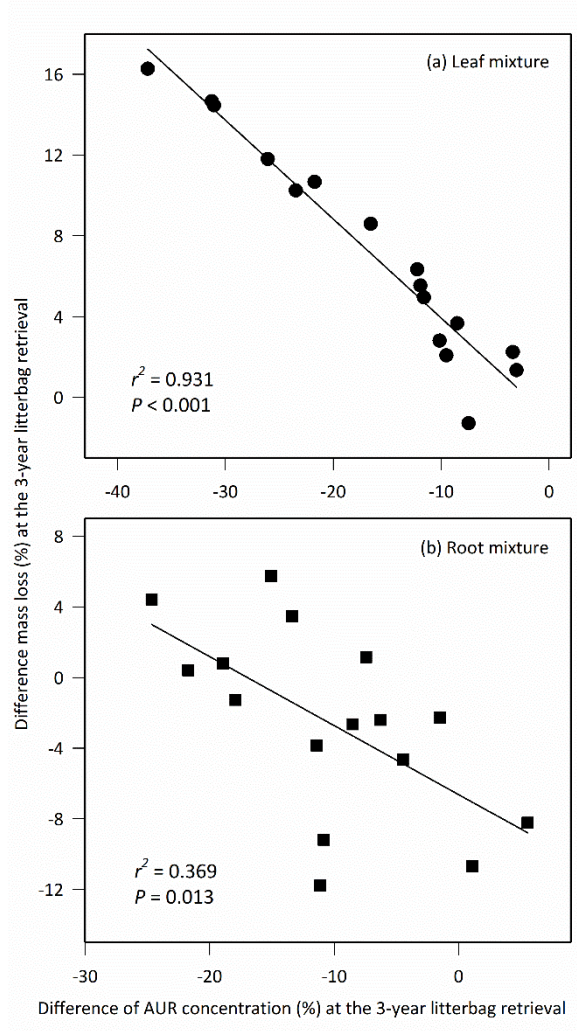
BG: β -1,4-葡萄糖苷酶
 NAG: β -1,4-乙酰基-葡萄糖胺糖苷酶
 CBH: 纤维素二糖水解酶
 AP: 酸性磷酸酶

- 叶片混合底物分解后期，磷添加和氮磷共同添加显著降低酶活性差值
- 吸收根混合底物分解后期，氮磷添加不改变混合底物碳组分差值

质量损失差值



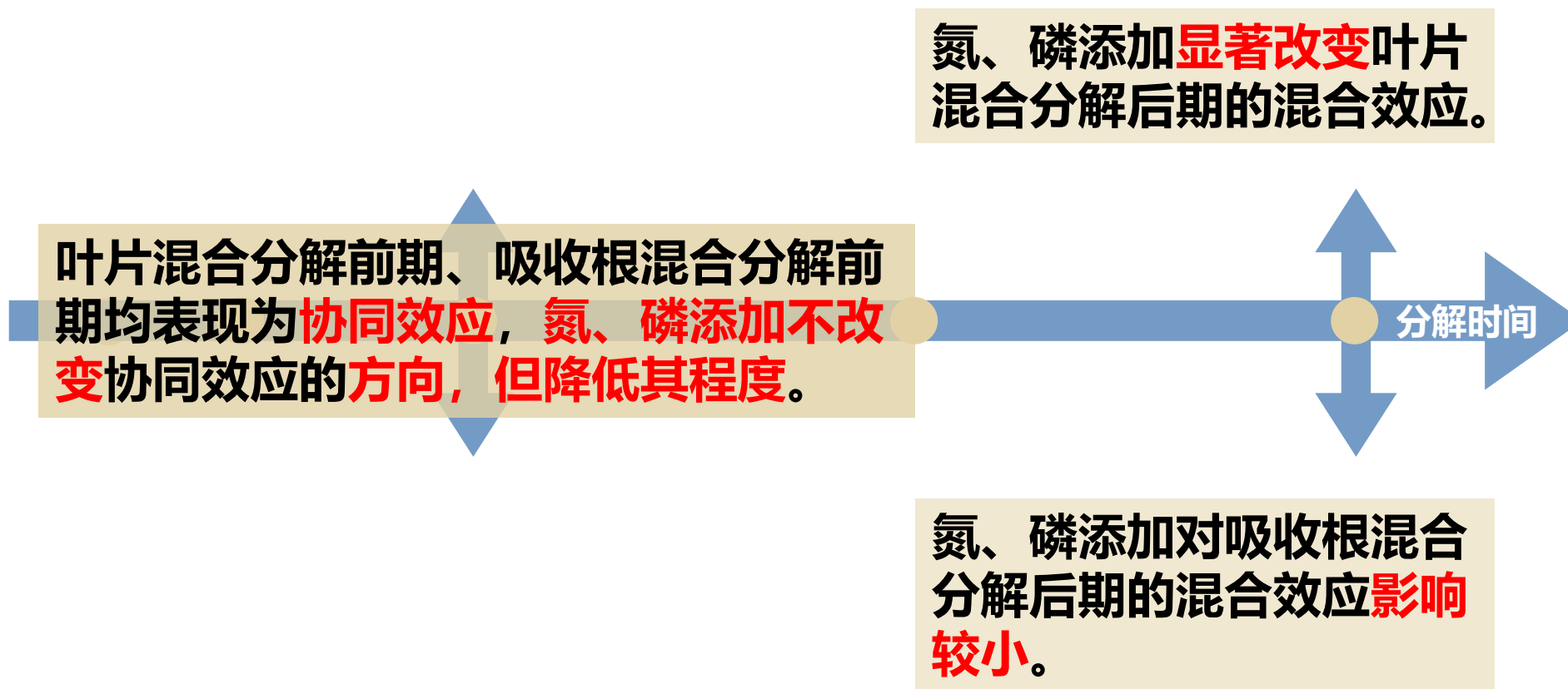
酶活性差值



AUR差值

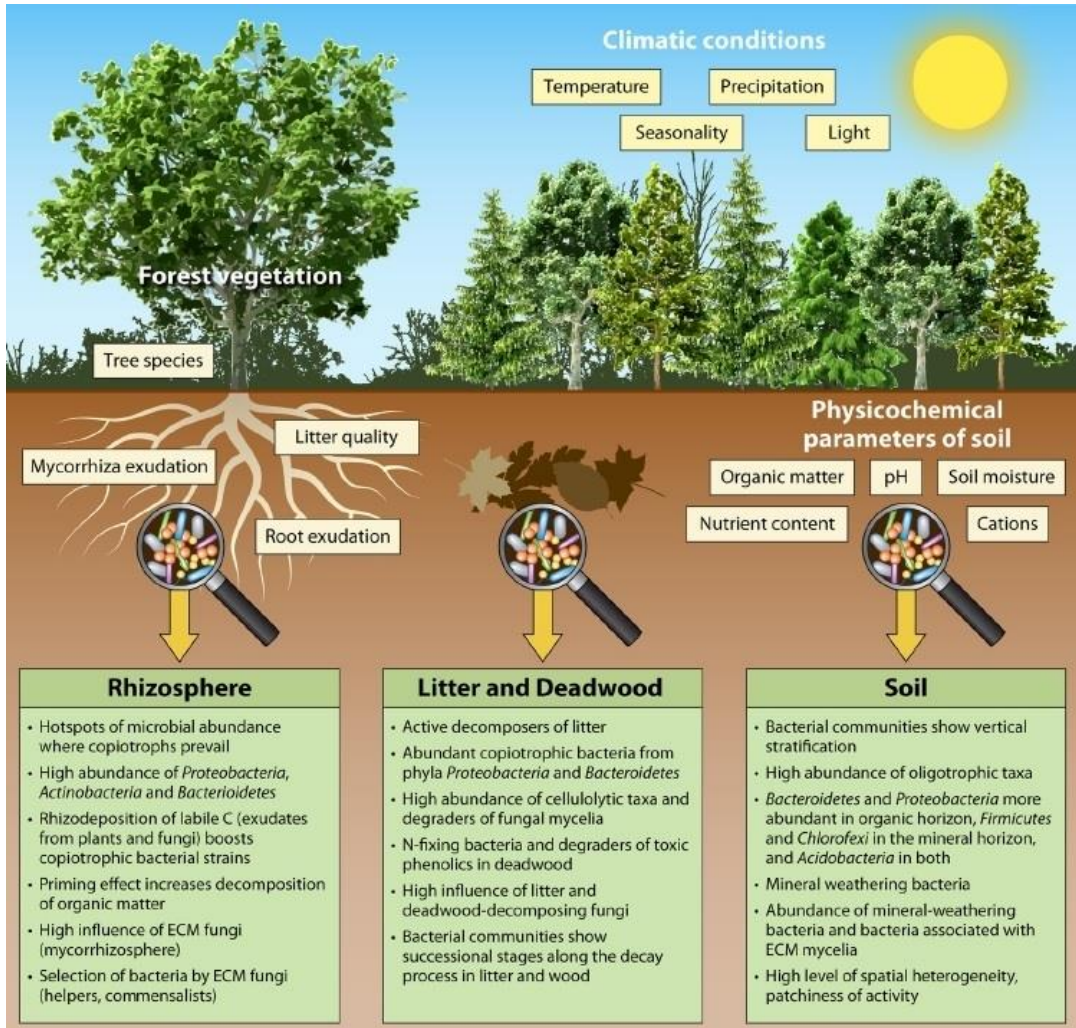
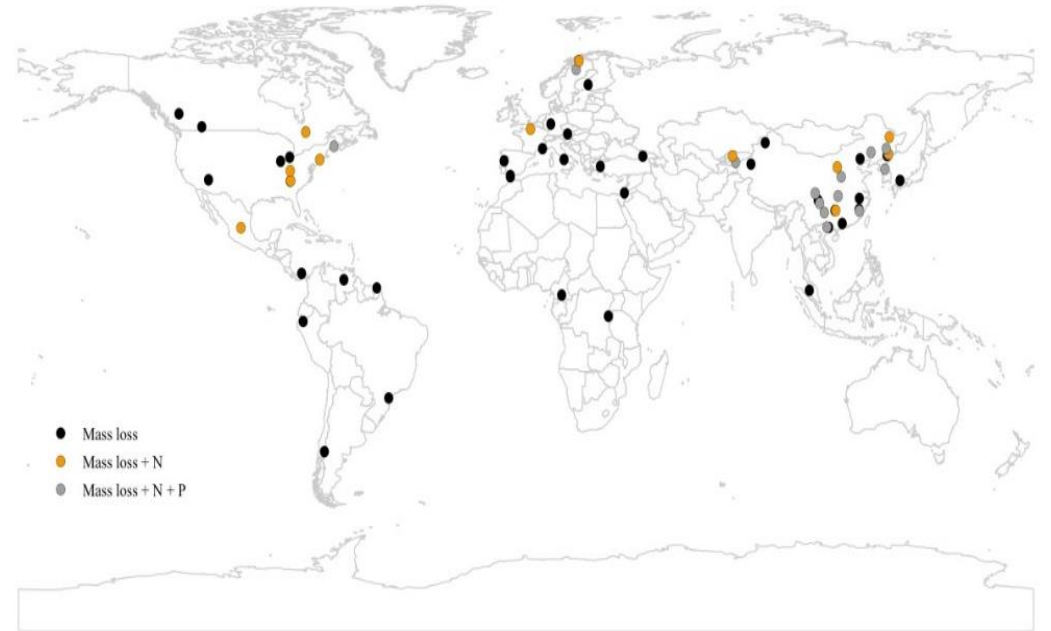
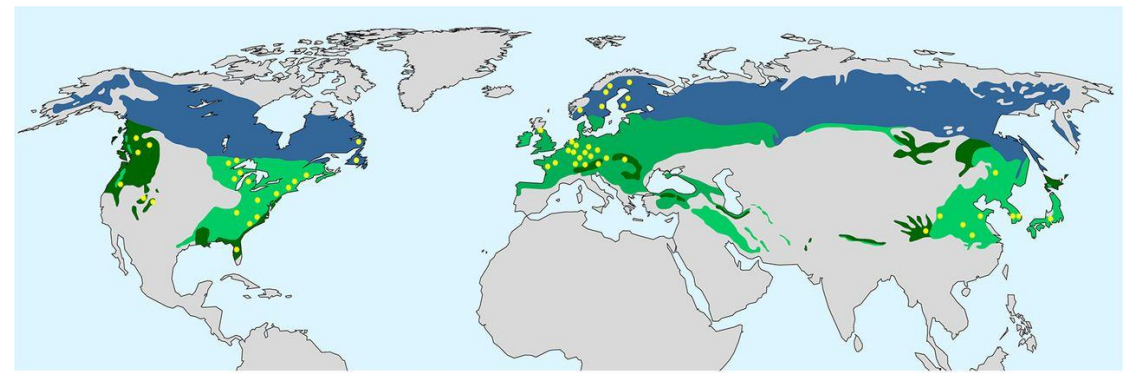
- 叶片混合分解后期，受微生物学和化学共同调控
- 吸收根混合分解后期，化学机制占主导

3.2 混合分解对氮和磷添加的响应：小结



实证研究4：森林植物分解格局

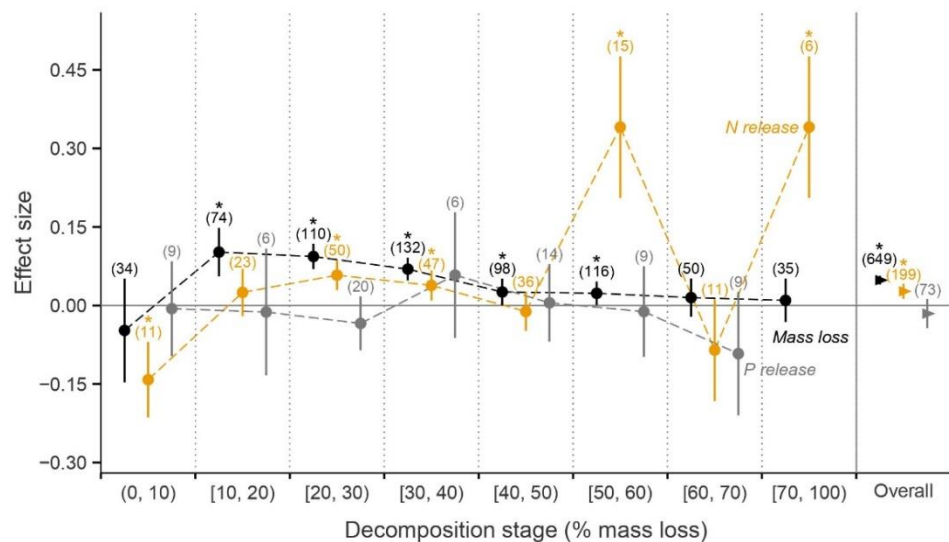
科学问题：全球森林植物多样性与凋落物分解的关系



Lladó et al. 2017

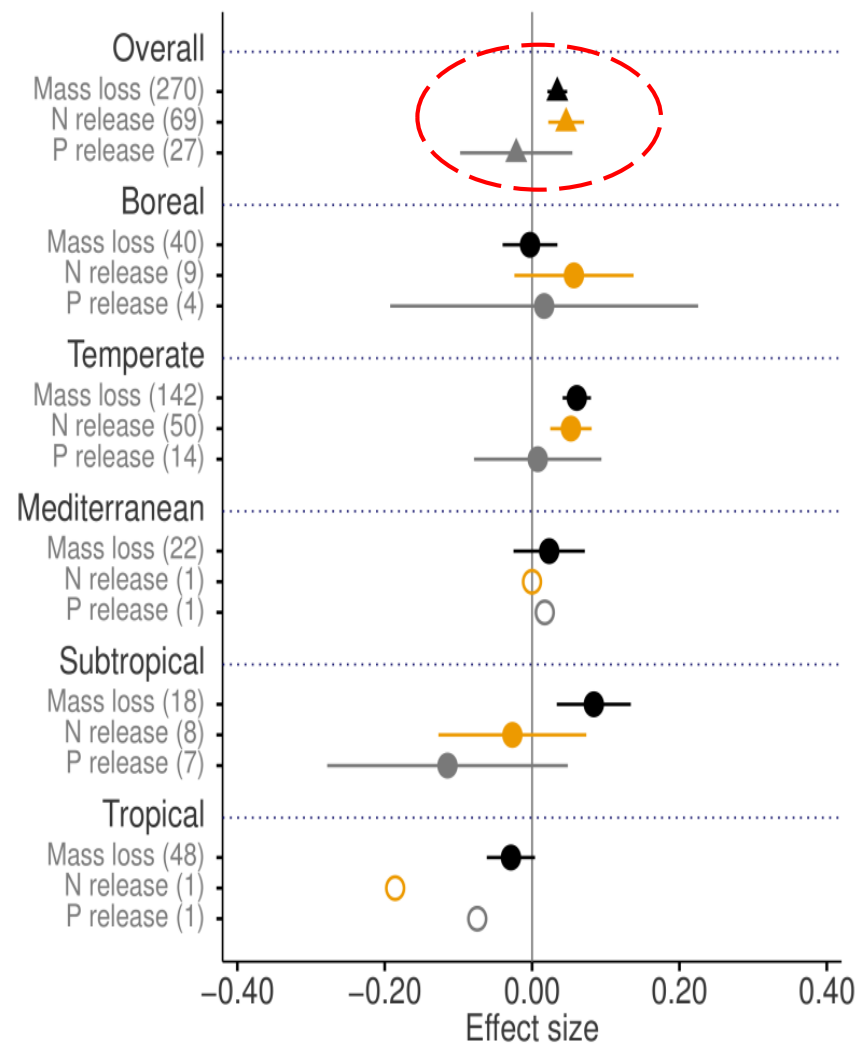
全球65项研究，184种森林植物，649条数据

揭示了全球森林植物多样性与凋落物分解的关系



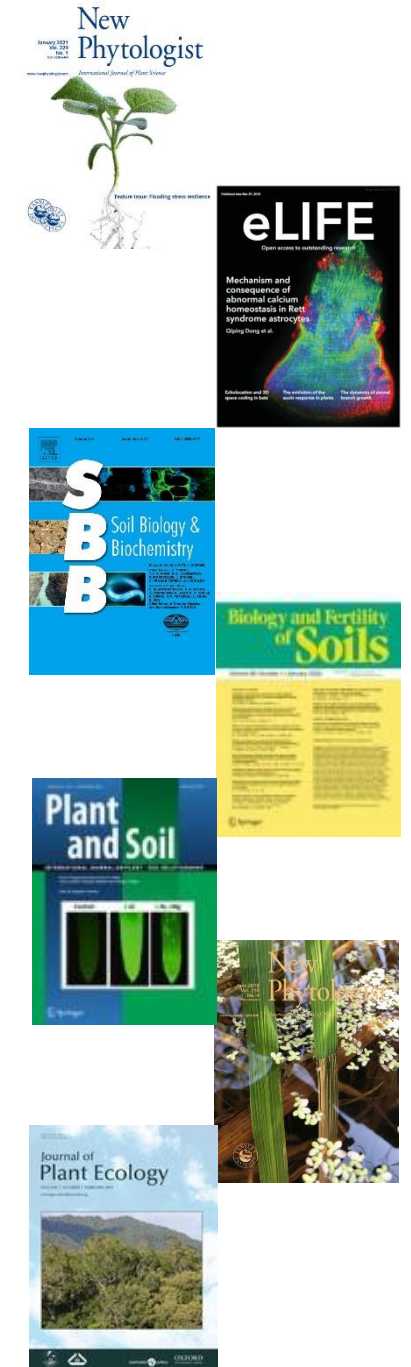
新发现：

- 分解前期协同效应占优势；
- 树种多样性增加加速叶片凋落物碳的损失和氮的释放，而不影响磷的释放。



参考文献

- Jiang L, Wang HM, Li SG, Fu XL, Dai XQ, Yan H, Kou L*. 2021. Mycorrhizal and environmental controls over root trait-decomposition linkage of woody trees. *New Phytologist*, 229(4): 284–295
- Kou L*, Jiang L, Hättenschwiler S, Zhang MM, Niu SL, Fu XL, Dai XQ, Yan H, Li SG*, Wang HM*. 2020. Diversity-decomposition relationships in forests worldwide. *eLife*, 9: e55813
- Jiang L, Kou L*, Li SG*. 2019. Decomposition of leaf mixtures and absorptive-root mixtures synchronously changes with deposition of nitrogen and phosphorus. *Soil Biology and Biochemistry*, 138: 107602
- Jiang L, Kou L*, Li SG*. 2018. Alterations of early-stage decomposition of leaves and absorptive roots by deposition of nitrogen and phosphorus have contrasting mechanisms. *Soil Biology and Biochemistry*, 127: 213-222
- Kou L, Jiang L, Fu XL, Dai XQ, Wang HM, Li SG*. 2018. Nitrogen deposition increases root production and turnover but slows root decomposition in *Pinus elliottii* plantations. *New Phytologist*, 218(4):1450-1461
- Kou L, Chen WW, Gao WL, Yang H, Wang HM, Li SG*. 2015. Effects of mixture of branch order-based roots and nitrogen addition on root decay in a subtropical pine plantation. *Biology and Fertility of Soils*, 51(8): 947-957
- Kou L, Chen WW, Zhang XY, Gao WL, Yang H, Li DL, Li SG*. 2015. Differential responses of needle and branch order-based root decay to nitrogen addition: dominant effects of acid-unhydrolyzable residue and microbial enzymes. *Plant and Soil*, 394(1): 315-327
- Zhang C-H, S-G Li*, L-M Zhang, X-P Xin, X-R Liu. 2014. Litter mixing significantly affects decomposition in the Hulun Buir meadow steppe of Inner Mongolia, China. *Journal of Plant Ecology* 7(1): 59-67
- Zhang C-H, S-G Li*, L-M Zhang, X-R Liu, X-P Xin. 2013. Effects of species and low dose nitrogen addition on litter decomposition of three dominant grasses in Hulun Buir meadow steppe. *Journal of Resources and Ecology* 4(1): 20-26
- 张彩虹, 张雷明, 刘杏认, 辛晓平, 李胜功*. 2012. 不同月份采集的贝加尔针茅地上部的分解特征及影响因素. *生态学杂志*, 31 (5): 1088-1096
- 张彩虹, 张雷明, 刘杏认, 辛晓平, 李胜功*. 2011. 呼伦贝尔草甸草原主要优势种贝加尔针茅根系组织和地上部分凋落物的分解研究. *植物生态学报*, 35 (11): 1156–1166



谢谢大家!

