叶凋落物碳、氮和磷元素对模拟淋溶的响应

豆鹏鹏^{1†}, 王芳^{1†}, 马瑜¹, 庞梅¹, 米湘成², 马克平², 林敦梅^{1*}

1. 重庆大学三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆 400045;

2. 中国科学院植物研究所, 植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093

† 同等贡献

* 联系人, E-mail: lindunmei@cqu.edu.cn

2018-05-29 收稿, 2018-07-06 修回, 2018-07-09 接受, 2018-09-10 网络版发表

国家自然科学基金(31500356)和重庆市基础科学与前沿技术研究专项(cstc2016jcyjA0004)资助

摘要 叶凋落物是陆地和水生生态系统有机质和营养元素的重要来源。虽然淋溶是凋落物碳和养分释放的重要途径, 但不同物种对淋溶响应的差异性很少被量化。此外, 不同元素的可溶性是否存在显著差异, 凋落物的性状能否用于预测凋落物对淋溶的响应还不清楚。本研究选择15个亚热带森林常见树种的凋落物进行6 h的模拟淋溶实验, 测定了淋溶后凋落物的质量损失、碳、氮和磷元素的溶出量。同时测定了11个凋落物性状, 分析了这些性状与淋溶结果的关联性。结果发现, 不同物种淋溶后的质量损失、碳、氮和磷溶出量均存在显著差异($P<0.001$)。碳、氮和磷的可溶性也存在显著差异($P<0.001$), 磷的平均溶出量为12.99%, 显著高于碳(2.53%)和氮(2.97%), 这表明淋溶是磷元素释放的重要途径。同时, 这也导致淋溶后凋落物C:P和N:P值显著升高($P<0.001$)。凋落物性状与淋溶结果有显著关联性, 最大持水力是影响碳溶出的最重要因子, 而比叶面积是影响氮和磷溶出的最重要因子。本研究表明, 短期的淋溶过程就可以导致较大比例的元素释放, 这改变了凋落物的化学组成, 进而可能会影响后续生物驱动的分解。但淋溶对不同元素的影响程度不同, 因此不同元素不能同等对待。凋落物性状可以预测凋落物对淋溶的响应。

关键词 凋落物分解, 碳与养分循环, 淋溶, 可溶性, 凋落物性状

植物经过光合作用合成的有机物最终大部分以凋落物的形式输入到土壤或水生生态系统中^[1,2]。凋落物的分解过程将固定在凋落物中的碳及营养元素重新释放出来, 因此, 凋落物分解对陆地和水生生态系统的碳和营养循环有重要的影响^[2~4]。淋溶通过水将储存在凋落物中的可溶性有机物和营养元素溶解出来, 是凋落物分解的重要过程之一^[5~8]。在降水量较高的热带、亚热带湿润森林及湿地、河流等水分充足的生态系统中(图1), 淋溶对凋落物重量及一些化学元素的溶出均有较大的贡献。例如, 对泥炭地植物的淋溶实验发现淋溶对凋落物重量减少的贡献可达

到12%^[9]; 对41个热带森林物种的淋溶实验发现钾元素可以全部溶出, 磷元素的溶出量也可达到35%^[5]。然而, 在野外分解实验中很难区分淋溶和生物驱动的分解过程, 虽然很多研究强调淋溶过程的重要性, 但很少对凋落物的淋溶进行量化分析。凋落物对淋溶的响应是否与凋落物的初始性状有关也鲜有报道。

凋落物分解早期重量的快速减少很大程度上是淋溶的结果^[6~8]。淋溶快速地向土壤或水中输入可利用性高的低分子有机物和营养盐, 同时也可能改变剩余凋落物的化学组成特征^[9~12]。不同物种凋落物中各元素的含量及其可溶性可能存在一定的差

引用格式: 豆鹏鹏, 王芳, 马瑜, 等. 叶凋落物碳、氮和磷元素对模拟淋溶的响应. 科学通报, 2018, 63: 3114–3123

Dou P P, Wang F, Ma Y, et al. Response of litter carbon, nitrogen and phosphorus to simulated leaching (in Chinese). Chin Sci Bull, 2018, 63: 3114–3123, doi: 10.1360/N972018-00526

图 1 (网络版彩色)古田山国家级自然保护区林下(a)及溪流(b)中凋落物的分解. 淋溶是分解的重要过程. 照片由林敦梅拍摄
Figure 1 (Color online) Litter decomposing on forest floor (a) and in stream (b) within Gutianshan National Nature Reserve. Leaching is an important of litter decomposition in both environments. Photo credit: Dunmei Lin

异^[5,7,10,11,13,14], 这将导致不同物种的凋落物对淋溶过程的响应存在差异; 同时, 如果不同元素对淋溶的响应不同, 这将引起凋落物化学计量比在淋溶前后发生改变^[5]. 而凋落物的元素含量和元素的化学计量比通常是影响生物分解者活动的重要因子^[15-17]. 因此, 淋溶对凋落物化学成分及其计量比的潜在影响有可能对后续由微生物驱动的分解过程产生重要影响^[10,12].

凋落物的性状可以很好地预测其分解速率. 例如, 通常氮、磷含量、比叶面积等常与凋落物分解速率呈正相关, 而叶片韧性、木质素含量、干物质含量常与凋落物分解速率呈负相关^[15,18-20]. 凋落物对淋溶的响应是否与其初始性状有关还不清楚. 淋溶是通过水将可溶性物质溶解出来的物理过程, 那么影响凋落物与水接触及凋落物中与可溶性物质相关的性状可能会对淋溶结果产生影响. 从溶剂——水这个角度来讲, 如凋落物的吸水能力特性是与凋落物叶片组织的孔隙度直接相关的一个性状, 直接影响水进出凋落物的量和速度^[21], 最终可能影响淋溶的速率; 凋落物的比叶面积反映了单位质量叶片面积的大小^[22], 该指标直接影响单位质量凋落物与水接触面积的大小, 因此也可能影响淋溶的速率^[12]. 而从溶质(可溶性有机质和无机盐)的角度来讲, 这些物质的含量大小可能会直接影响它们的溶出量, 但其可溶性大小也可能是影响其淋溶结果的重要因子^[5,7,11,13]. 总体来讲, 凋落物初始性状对淋溶的潜在影响还缺乏实验证据的支持.

本研究以浙江古田山亚热带常绿阔叶林15个常见物种的叶凋落物为实验材料, 通过室内模拟淋溶

实验, 比较不同物种凋落物对淋溶的响应格局, 包括质量损失, 碳、氮和磷元素的释放以及淋溶后凋落物化学计量比的变化; 分析碳、氮和磷元素的溶出量与凋落物初始性状的关联性. 预测, (i) 碳、氮和磷元素的可溶性存在差异; 如果该预测成立, 那么(ii) 淋溶前后凋落物碳、氮、磷的化学计量比将发生改变; 由于凋落物初始性状存在较大的变异性, 预测(iii) 凋落物的初始性状可以用于预测凋落物对淋溶的响应.

1 材料与方法

(i) 研究区域概况. 本实验的凋落物样品采集自钱江源国家公园中的古田山国家级自然保护区. 该保护区位于浙江省开化县苏庄镇境内(29°10'19.4"~29°17'41.4"N, 118°03'49.7"~118°11'12.2"E). 该区地处亚热带季风气候区, 四季分明, 雨量充沛, 年平均气温15.3℃, 年平均降水量1964 mm^[23]. 土壤类型主要包括红壤、黄红壤、红黄壤和沼泽土, 土壤pH在5.5~6.5^[23]. 常绿阔叶林是该地区的典型地带性植被, 植物种类组成丰富, 主要优势树种包括甜槠(*Castanopsis eyrei*)、木荷(*Schima superba*)、青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)等^[23].

(ii) 凋落物样品采集. 本研究选择古田山亚热带常绿阔叶林中15个常见树种的叶片凋落物用于实验, 包括壳斗科(Fagaceae)的甜槠(*C. eyrei*)、栲树(*Castanopsis fargesii*)、青冈(*C. glauca*)和青栲(*Cyclobalanopsis gracilis*), 樟科(Lauraceae)的红楠(*Machilus thunbergii*)、浙江新木姜子(*Neolitsea aurata* var. *chekizngensis*)和香桂(*Cinnamomum subavenium*), 山茶科(Theaceae)的木荷(*S. superba*)、格药铃(*Eurya*

muricata) 和黄瑞木 (*Adinandra millettii*), 杜英科 (*Elaeocarpaceae*) 的杜英 (*Elaeocarpus decipiens*) 和薯豆 (*Elaeocarpus japonicus*), 金缕梅科 (*Hamamelidaceae*) 的枫香 (*Liquidambar formosana*), 杜鹃花科 (*Ericaceae*) 的美丽马醉木 (*Pieris formosa*) 以及桃金娘科 (*Myrtaceae*) 的赤楠 (*Syzygium buxifolium*). 凋落物在2014年10月~2015年6月期间收集, 收集的方法为从相应物种的树下挑捡近期自然凋落、位于最表层的新鲜叶片, 每个物种的凋落物至少来自10个树木个体. 从收集到的凋落物中挑出没有破损和病虫害的叶片, 在60℃烘箱中烘干备用.

(iii) 淋溶实验. 用剪刀将凋落物剪切成边长为1~2 cm的方块, 每个物种准确称取1.00 g凋落物置于50 mL塑料离心管中, 往每个离心管中加入30 mL超纯水, 每个物种重复3个样本. 将所有离心管置于气浴恒温摇床上振荡6 h, 摇床振荡频率设置为200 r/min, 温度设置为20℃. 振荡实验结束后取出离心管中的凋落物放入信封, 置于60℃烘箱中干燥48 h, 然后测定其重量变化; 将淋溶液用0.45 μm滤膜过滤, 用岛津TOC-TN分析仪(日本)测定溶液中的碳含量; 取适量淋溶液, 加入5%的过硫酸钾溶液, 置于高压蒸汽灭菌锅中消解30 min, 用岛津TOC-TN分析仪测定溶液中的氮含量, 用钼锑抗分光光度法测定溶液中的磷含量.

(iv) 凋落物初始性状测定. 本研究使用上述收集到的凋落物样品测定凋落物的初始性状, 包括叶片厚度、叶片韧性、标准持水力、最大持水力、碳含量、氮含量、磷含量、纤维素含量、木质素含量(表S1). 此外, 从古田山地区已发表的文献中获得比叶面积和叶片干物质含量数据^[24]. 叶片厚度用厚度计进行测定; 叶片韧性用撕裂单位宽度的叶片所需要的拉力作为代表^[25], 拉力使用拉力计进行测定; 标准持水力是将凋落物置于蒸馏水中浸泡1 h的吸水量占其干重的百分比, 最大持水力则是凋落物吸水饱和时的吸水量占其干重的百分比^[21]; 测定凋落物碳、氮和磷含量时, 首先将凋落物用球磨机研磨成粉末, 然后取适量粉末用于碳、氮、磷含量的测定; 纤维素和木质素的含量使用范氏洗涤法进行测定^[25]. 最后求出各性状的平均值用于本研究分析.

(v) 数据分析. 淋溶结果用单位质量凋落物的质量损失和相应元素的溶出量来表示; 碳、氮和磷元素的可溶性大小用溶出的量占相应元素初始含量的百分比来表示. 为满足数据正态性分布, 将标准持水

力、凋落物磷含量、碳溶出量数据进行了平方根转化, 比叶面积、质量损失数据进行了对数转化. 用单因素方差分析(one-way ANOVA)检验淋溶后物种间的质量损失, 碳、氮和磷的溶出量是否存在显著差异; 计算淋溶前后的凋落物C:N, C:P及N:P值, 并用配对样本 t 检验比较淋溶前后它们是否发生了显著的改变. 用一元线性回归分析碳、氮和磷溶出量与凋落物初始性状间的相关性, 对这些淋溶变量和凋落物初始性状间进行多元回归分析, 由于标准持水力、最大持水力、叶片韧性、比叶面积、干物质含量间存在强烈的相关性(Pearson相关系数 $r>0.7$, $P<0.05$; 表S2), 为了避免多重共线性问题, 标准持水力、叶片韧性和干物质含量数据不放入多元回归模型. 回归模型运算时对所有数据变量进行了标准化(均值为0, 方差为1), 最优模型根据AICc值进行选择, 与最简约模型相比AICc值相差小于2的模型均视为等价模型^[26]. 所有分析均在R.3.4.2^[27]软件中进行, 用“MuMIn”包进行模型选择运算^[28].

2 结果

2.1 淋溶实验结果

15个物种淋溶后的质量损失, 碳、氮和磷的溶出量均存在显著差异(one-way ANOVA, 所有 $P<0.001$; 图2). 黄瑞木在淋溶后的质量损失最大(140.30 ± 2.55 mg/g; 图2(a)), 香桂的质量损失最小(26.90 ± 1.95 mg/g; 图2(a)); 同时, 香桂的碳和氮的溶出量也是所有物种中最小(分别为 1.98 ± 0.76 和 0.08 ± 0.0027 mg/g; 图2(b), (c)), 碳和氮溶出量最大的物种分别是薯豆(30.52 ± 3.55 mg/g; 图2(b))和青栲(0.65 ± 0.0058 mg/g; 图2(c)), 青栲也是磷溶出量最大的物种(0.13 ± 0.0063 mg/g; 图2(d)), 而格药枰是磷溶出量最小的物种(0.0096 ± 0.0006 mg/g; 图2(d)).

碳、氮和磷元素的可溶性存在显著差异(one-way ANOVA, $F_{(2,42)}=23.8$, $P<0.001$; 图3, 表S3). 磷元素的可溶性显著大于碳和氮元素($P<0.001$; 图3, 表S3), 同时, 磷元素的可溶性大小在不同物种间的变异性也是3个元素中最大(图3; 表S3), 磷可溶性最大物种青栲的磷溶出量(25.14%)是磷溶出量最小物种格药枰(2.39%)的10.5倍(图3). 碳和氮的可溶性没有显著差异($P>0.05$; 表S3), 15个物种碳和氮的平均溶出比例分别为2.53%和2.97% (表S3).

因子(表1), 将纤维素含量添加到回归模型中, 解释的变异量增加3%(表1).

最大持水力、标准持水力及比叶面积与氮的溶出量呈显著的正相关关系(图5(f)~(h)), 其中比叶面积解释了氮溶出量最大的变异($R^2=0.36$). 多元回归分析也表明比叶面积是影响氮溶出量最重要的因子(表1), 多元回归模型中增加木质素含量作为解释因子可以增加10%的解释量, 而添加最大持水力或纤维素含量作为解释因素可以增加9%的解释量(表1).

磷元素的溶出量与所有单个性状间均无显著关系($P>0.05$; 表S4), 多元回归分析表明, 比叶面积是影响磷溶出量的最重要因子, 比叶面积和氮含量的组合模型可以解释磷溶出量44%的变异(表1).

3 讨论

3117

图3 碳、氮和磷的溶出量占凋落物初始碳、氮和磷含量的比例. 数据为平均值 $\pm$ SE ($n=3$). 物种从左到右按磷的百分比从小到大排列, 物种拉丁名详见表S1

Figure 3 Percentage of carbon, nitrogen and phosphorus elements released after leaching. Points and error bars show the data as mean $\pm$ SE ($n=3$). Species from left to right are arranged in order of percentage of phosphorus. Species Latin names can be found in Table S1

分解的早期阶段^[5-8]. 淋溶向周围环境释放营养物质, 同时改变凋落物的化学组成, 进而对后续的分解过程产生影响^[10,12]. 长期以来, 淋溶对凋落物分解的作用很少有量化研究, 凋落物对淋溶的响应特性是否与其性状有关也不清楚. 本研究表明, 6 h的模拟淋溶实验最多可导致14%的质量损失(图2(a)); 不同元素对淋溶的响应特性存在差异, 磷比碳和氮更易被溶出(图3和4, 表S3); 凋落物的初始性状影响凋落物对

淋溶的响应(图5, 表S4).

与预测一致, 碳、氮和磷元素的可溶性存在显著差异(图3, 表S3). 磷的可溶性显著高于碳和氮, 15个物种的平均磷溶出比例达到12.99%, 最大的溶出比例可达到25.14%, 而碳和氮的平均溶出比例仅为2.53%和2.97% (表S3). 对41个热带雨林树种的淋溶实验也发现了类似的格局^[5]. 元素可溶性与元素在植物内存在的形态有关, 以无机离子形态存在的元素就容易被水溶出. 大部分碳元素在植物体中以纤维素、木质素等不溶性大分子有机物形态存在, 因此其水溶性很弱. 同样, 叶片中的氮元素大部分是以蛋白质的形式存在. 例如, 叶肉细胞中的氮约有75%存在于叶绿体中, 主要是构成光合作用的酶^[29]. 因此, 氮的溶解性也比较弱. 而磷元素除了构成DNA和细胞膜等结构外, 很大一部分以无机态存在于植物体内, 如磷参与细胞代谢过程中三磷酸腺苷(ATP)的合成与分解, 磷元素一部分以磷酸根形式存在于液泡中以维持细胞质中磷元素的平衡^[30,31], 这些以无机态存在的磷容易被溶出. 此外, 在叶片凋落前细胞内一些重要元素会被降解然后转移重吸收, 这个过程中细胞膜、DNA等处的有机态磷将被降解成无机态的磷再转移吸收^[32], 未被转移的无机态的磷也将更易被溶出. 虽然氮也存在类似的重吸收过程, 但是氮以低分子有机态存在就可以被转移重吸收^[33]. 本结果表明, 在水生生态系统或降雨量高的热带和亚热带森林生态系统, 淋溶可能是磷元素释放的重要途径. 降水格局的改变将可能会直接影响磷元素的释放速率, 因此, 降水格局改变除了可以通过直接影响微生物的活性改变凋落物的分解速率外, 也可能直接通过

图4 (网络版彩色)淋溶前后叶片凋落物中碳、氮和磷元素的化学计量比

Figure 4 (Color online) Stoichiometric ratio of carbon, nitrogen and phosphorus before and after leaching

图5 (网络版彩色)凋落物初始性状与碳溶出量(a)~(e)和氮溶出量(f)~(g)的关系。仅绘出关系显著($P<0.05$)的图。碳溶出量、标准持水力数据进行了平方根转化,比叶面积数据进行了对数转化

Figure 5 (Color online) Relationships between litter traits and leached carbon (a)~(e) and nitrogen (f)~(g). Only the significant relationships ($P<0.05$) were presented. Leached carbon, standard water holding capacity data were square root transformed and specific leaf area data was log-transformed

影响磷元素的溶出来影响分解过程。

由于磷元素的可溶性显著高于碳和氮的可溶性(图3,表S3),因此淋溶前后元素的化学计量比发生了显著改变,C:P和N:P值在淋溶后显著上升(图4(b),(c)).在一些研究中发现凋落物初始化学计量比是影响落叶分解的重要因素^[16],在未来的研究中考虑淋溶过程对凋落物化学计量比的改变是必要的^[17]。

与预测一致,凋落物的初始性状对元素的溶出

有显著影响(图5,表S4)。最大持水力是影响碳溶出的最重要因子(表1),与碳溶出量显著正相关(图5(c)),这表明水是否容易进入凋落物中是影响碳溶出的最重要因素。纤维素是凋落物中主要的非水溶性含碳有机物,纤维素含量的上升可能就意味着可溶性含碳有机物含量的下降^[10],因此,碳溶出量与纤维素的含量存在显著负相关关系(图5(d))。叶片韧性和干物质含量也与碳的溶出量呈显著负相关(图5(a),(e)),

表 1 碳、氮、磷溶出量与凋落物初始性状间的多元回归分析最优模型^{a)}

Table 1 Best-fitting multiple regression models of leached carbon, nitrogen and phosphorus^{a)}

响应变量	预测变量					AICc	Δ AICc	w_i	R^2
	比叶面积	最大持水力	纤维素含量	木质素含量	氮含量				
碳溶出量		0.89				29.08	0	0.68	0.80
		0.77	-0.21			30.61	1.53	0.32	0.83
氮溶出量	0.60					-9.76	0	0.34	0.36
	0.75			-0.35		-8.49	1.27	0.18	0.46
		0.55				-8.31	1.45	0.17	0.30
	0.44	0.34				-8.21	1.55	0.16	0.45
	0.64		-0.30			-8.17	1.59	0.15	0.45
磷溶出量	0.55				0.49	-57.73	0	0.52	0.44
	0.45					-56.35	1.39	0.26	0.20

a) 最优模型根据AICc值进行选择, 与最简约模型相比, AICc值相差小于2的模型均视为等价模型. 回归系数为标准化的回归系数, 值越大代表该变量越重要. 碳溶出量数据进行了平方根转化, 比叶面积数据进行了对数转化

可能与这两个性状同凋落物的吸水能力存在关系有关. 相关分析表明, 叶片韧性和干物质含量均与凋落物的持水能力(最大持水力和/或标准持水力)呈显著负相关($r>0.7$, $P<0.05$; 表S2), 即韧性越大、干物质含量越高的叶片其吸水能力就越弱, 而吸水能力越弱其溶出碳的量就越少(图5(b), (c)). 与碳溶出特性类似, 吸水能力越强的物种氮溶出量也越多(图5(f), (g)), 但是磷元素的溶出量与凋落物的吸水能力无显著关系(表S4), 这可能与磷的可溶性显著高于碳和氮有关(图3, 表S3). 对磷来讲, 可能只需要少量的水进入凋落物中即可将其溶出, 因此凋落物吸水能力的强弱对其溶出没有显著影响. 研究发现,

比叶面积是影响氮和磷溶出的最重要因子(表1), 这可以从两个方面来解释: 一方面, 比叶面积反映了单位质量叶片面积的大小^[22], 比叶面积越大, 单位质量凋落物与水的接触面积也就越大, 这会促进氮和磷的溶出; 另一方面, 比叶面积也反映了植物的生长策略, 比叶面积越大的物种通常生长速度快, 其叶片中的氮磷含量也相应越高^[34], 为满足快速生理活动的需要, 以活性强的低分子可溶性状态存在的氮和磷含量也会越高, 这部分氮、磷将容易被溶出. 无论是哪个元素, 其初始含量并不影响其溶出量(表S4), 这说明与含量相比, 元素的可溶性对淋溶结果的影响更大.

致谢

感谢古田山森林生物多样性与气候变化研究站赖祯熙在野外凋落物收集过程中提供的帮助, 重庆大学吴小琪在室内实验中提供的帮助, 重庆大学李伟和钱深华博士为本研究的化学分析和数据分析提供的帮助, 北京师范大学外国语言文学学院林敦来副教授对英文摘要提供的修改建议.

参考文献

- 1 Cebrian J. Patterns in the fate of production in plant communities. *Am Nat*, 1999, 154: 449–468
- 2 Gessner M O, Swan C M, Dang C K, et al. Diversity meets decomposition. *Trends Ecol Evol*, 2010, 25: 372–380
- 3 Handa I T, Aerts R, Berendse F, et al. Consequences of biodiversity loss for litter decomposition across biomes. *Nature*, 2014, 509: 218–221
- 4 Parton W, Silver W L, Burke I C, et al. Global-scale similarities in nitrogen release patterns during long-term decomposition. *Science*, 2007, 315: 361–364
- 5 Schreeg L A, Mack M C, Turner B L. Nutrient-specific solubility patterns of leaf litter across 41 lowland tropical woody species. *Ecology*,

- 2013, 94: 94–105
- 6 Webster J R, Benfield E F. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 1986, 17: 567–594
- 7 Tietema A, Wessel W W. Microbial activity and leaching during initial oak leaf-litter decomposition. *Biol Fertil Soils*, 1994, 18: 49–54
- 8 Davis S E, Childers D L, Noe G B. The contribution of leaching to the rapid release of nutrients and carbon in the early decay of wetland vegetation. *Hydrobiologia*, 2006, 569: 87–97
- 9 Del Giudice R, Lindo Z. Short-term leaching dynamics of three peatland plant species reveals how shifts in plant communities may affect decomposition processes. *Geoderma*, 2017, 285: 110–116
- 10 Wieder W R, Cleveland C C, Townsend A R. Controls over leaf litter decomposition in wet tropical forests. *Ecology*, 2009, 90: 3333–3341
- 11 Ong C S P, Joon C J, Yule C M. The contribution of leaching to nutrient release from leaf litter of two emergent tree species in a Malaysian tropical peat swamp forest. *Hydrobiologia*, 2017, 794: 125–137
- 12 Zuskewitz J M, Prescott C E. Relationships among leaf functional traits, litter traits, and mass loss during early phases of leaf litter decomposition in 12 woody plant species. *Oecologia*, 2017, 185: 305–316
- 13 Gosz J R, Likens G E, Bormann F H. Nutrient release from decomposing leaf and branch litter in Hubbard Brook forest, New-Hampshire. *Ecol Monogr*, 1973, 43: 173–191
- 14 Hattenschwiler S, Aeschlimann B, Couteaux M M, et al. High variation in foliage and leaf litter chemistry among 45 tree species of a neotropical rainforest community. *New Phytol*, 2008, 179: 165–175
- 15 Melillo J M, Aber J D, Muratore J F. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology*, 1982, 63: 621–626
- 16 Hladysz S, Gessner M O, Giller P S, et al. Resource quality and stoichiometric constraints on stream ecosystem functioning. *Freshwater Biol*, 2009, 54: 957–970
- 17 Manzoni S, Trofymow J A, Jackson R B, et al. Stoichiometric controls on carbon, nitrogen, and phosphorus dynamics in decomposing litter. *Ecol Monogr*, 2010, 80: 89–106
- 18 Makkonen M, Berg M P, Handa I T, et al. Highly consistent effects of plant litter identity and functional traits on decomposition across a latitudinal gradient. *Ecol Lett*, 2012, 15: 1033–1041
- 19 Garnier E, Cortez J, Billes G, et al. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 2004, 85: 2630–2637
- 20 Cornelissen J H C. An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant species and types. *J Ecol*, 1996, 84: 573–582
- 21 Makkonen M, Berg M P, van Logtestijn R S P, et al. Do physical plant litter traits explain non-additivity in litter mixtures? A test of the improved microenvironmental conditions theory. *Oikos*, 2013, 122: 987–997
- 22 Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot*, 2003, 51: 335–380
- 23 Lin D M, Lai J S, Yang B, et al. Forest biomass recovery after different anthropogenic disturbances: Relative importance of changes in stand structure and wood density. *Eur J Forest Res*, 2015, 134: 769–780
- 24 Krober W, Bohnke M, Welk E, et al. Leaf trait-environment relationships in a subtropical broadleaved forest in south-east China. *PLoS One*, 2012, 7: e35742
- 25 Graça M A S, Bärlocher F, Gessner M O. *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide*. New York: Springer, 2005
- 26 Burnham K P, Anderson D R, Burnham K P. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. 2nd ed. New York: Springer, 2002
- 27 R Core Team. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, 2017
- 28 Bartoň K. *MuMIn: Multi-Model Inference*. R package version 1.40.0. 2017
- 29 Peoples M, Dalling M. The interplay between proteolysis and amino acid metabolism during senescence and nitrogen reallocation. In: Noodén L, Leopold A, eds. *Senescence and Aging in Plants*. San Diego: Academic Press, 1988. 181–217
- 30 Lauer M J, Blevins D G, Sierzputowskagracz H. P-31-nuclear magnetic-resonance determination of phosphate compartmentation in leaves of reproductive soybeans (*Glycine-Max L*) as affected by phosphate nutrition. *Plant Physiol*, 1989, 89: 1331–1336
- 31 Sinclair T R, Vadez V. Physiological traits for crop yield improvement in low N and P environments. *Plant Soil*, 2002, 245: 1–15
- 32 Chapin F S, Kedrowski R A. Seasonal-changes in nitrogen and phosphorus fractions and autumn retranslocation in evergreen and deciduous Taiga trees. *Ecology*, 1983, 64: 376–391
- 33 Hortensteiner S, Feller U. Nitrogen metabolism and remobilization during senescence. *J Exp Bot*, 2002, 53: 927–937
- 34 Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428: 821–827

补充材料

表 S1 本研究中 15 个树种叶凋落物的初始性状值

表 S2 凋落物初始性状间的 *Pearson* 相关系数 r

表 S3 淋溶后碳、氮和磷的溶出量占凋落物各元素初始含量的比例

表 S4 碳、氮和磷溶出量与凋落物初始性状间的相关性

本文以上补充材料见网络版 csb.scichina.com. 补充材料为作者提供的原始数据, 作者对其学术质量和内容负责.

Summary for “叶凋落物碳、氮和磷元素对模拟淋溶的响应”

Response of litter carbon, nitrogen and phosphorus to simulated leaching

Pengpeng Dou^{1†}, Fang Wang^{1†}, Yu Ma¹, Mei Pang¹, Xiangcheng Mi², Keping Ma² & Dunmei Lin^{1*}

¹ Key Laboratory of the Three Gorges Reservoir Region's Eco-Environment, Ministry of Education, Chongqing University, Chongqing 400045, China;

² State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

† Equally contributed to this work

* Corresponding author, E-mail: lindunmei@cqu.edu.cn

Leaf litter is the main input of organic carbon and nutrients to terrestrial and freshwater ecosystems. The decomposition of leaf litter is crucial to the regulation of ecosystem carbon and nutrient dynamics. Abiotic leaching, i.e., water extraction of soluble elements from litter, is an important mechanism for release of carbon and nutrients from litter, providing easily accessible energy and nutrient source for microbes. However, relatively few studies have quantified the response of different litter species to leaching. In addition, it remains largely unclear that whether different elements in litter differ in solubility and whether the response of elements to leaching can be predicted by initial litter traits. In order to fill these knowledge gaps, recently senesced leaf litter of 15 subtropical broad-leaved tree species were leached in de-ionized water over 6 h in lab. Litter mass loss, carbon, nitrogen and phosphorus release after leaching were quantified. In addition, for each litter species, we measured 11 litter traits, including leaf thickness and toughness, maximum and standardized water holding capacity, contents of carbon, nitrogen, phosphorus, lignin and cellulose, specific leaf area and leaf dry matter content, and tested the influence of these litter traits on elements release patterns. After leaching, there were significant variation in litter mass loss, carbon, nitrogen and phosphorus release among different litter species ($P < 0.001$). Litter carbon, nitrogen and phosphorus elements showed significantly differential solubility ($P < 0.001$). The average soluble fraction of phosphorus was 12.99%, significantly greater than that of carbon (2.53%) and nitrogen (2.97%), suggesting that leaching is an important avenue for phosphorus release. The greater solubility of phosphorus also gave rise to significantly increased C:P and N:P ratios in leached litter ($P < 0.001$). The response of elements to leaching could be predicted by initial litter traits. The maximum water holding capacity of litter was the best predictor of carbon release, while the specific leaf area was the best predictor for both nitrogen and phosphorus release after leaching. We concluded that, despite the short duration of leaching, a considerable amount of nutrient release can occur, which influence litter chemistry and then probably affect subsequent microbial decomposition process. However, elements in litter have differential solubility so that different elements cannot be treated equally. Like microbe-mediated decomposition, trait-based approach can be used to predict the response of litter to leaching.

litter decomposition, carbon and nutrient cycling, leaching, solubility, litter traits

doi: 10.1360/N972018-00526