

枯落物分解研究方法和模型讨论

刘增文¹, 高文俊¹, 潘开文², 杜红霞¹, 张丽萍¹

(1. 西北农林科技大学资源环境学院, 陕西杨凌 712100; 2. 中国科学院成都生物研究所, 成都 610041)

摘要: 由于研究目的、尺度范围和要求精度的不同, 枯落物分解的研究方法各异: 野外分解袋法是最直接和最准确的方法, 但是耗时太长; 室内分解培养法与野外分解袋法相似, 但具有灵活设计试验方案的优越性; 现量估算方法方法简捷, 但是只对进入稳定发展和动态平衡阶段的生态系统可以获得较好的精度; 综合平衡法能反映整个生长历史时期的枯落物分解速率平均水平, 但其准确性取决于对历年凋落物量预测的精度。在枯落物分解模型中, 分解率概算模型只适合于林地枯落物积累达到动态平衡时的情况, 所以作者提出了另外的枯落物动态平衡模型予以修正; 时间衰减模型以 Olson 指数模型为典型代表, 但由于在应用过程中存在一些问题, 也提出了相应的修正办法; 影响因子关系模型包括基质质量因子关系模型、非生物环境因子关系模型和生物因子关系模型等类型。作者提出构建过程模型将是未来枯落物分解模型研究的方向。

关键词: 枯落物分解; 森林生态系统; 分解模型

文章编号: 1000-0933(2006)06-1993-08 中图分类号: Q141, Q948.1, S718.5 文献标识码: A

Discussion on the study methods and models of litter decomposition

LIU Zeng-Wen¹, GAO Wen-Jun¹, PAN Kai-Wen², DU Hong-Xia¹, ZHANG Li-Ping¹ (1. College of Resources Environment, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2. Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Science, Chengdu 610041, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(6): 1993~2000.

Abstract: According to the aim, scale and precision of study, research methods of litter decomposition can be classified as field litter bag decomposition method (field method), laboratory culture decomposition method (laboratory method), estimation from present litter accumulation (estimation method) and litter biomass balance method (balance method). Among them, field method, which is to leave litter samples in nylon string bags on the forestland and measure its periodically, is the most direct and exactest one, but is time-consuming and cannot guarantee its precision because of errors caused by sample quantity and measuring process. Laboratory method, which is to carry out the decomposition experiments in laboratory, is similar to field method and its experiments can be planned flexibly. But due to its condition dissimilar to the nature, the result of this method has only relative significances. Estimation method, which is to coarsely estimate the rate of litter decomposition with biomass of annual fallen litter divided by the residue accumulation of litter on forestland, is simple and convenient, but only be precise for the stable and balance ecosystems. Balance method is to calculate the average litter decay rate with the litter balance model that the present residue accumulation of litter on the forestland is result of the decomposition of annual fallen litter in the past years. This method can reflect the average rate of litter decomposition during the whole growth history of forest and remedy the defect of other methods, but its accuracy depends on the precision of biomass forecast model of annual fallen litter over the years in growth history. Meanwhile, litter decomposition models can be classified as decomposition rate estimation model (estimation model), time attenuation model

基金项目: 中国科学院成都生物研究所开放实验室基金资助项目; 国家自然科学基金资助项目 (No. 30471376); 西北农林科技大学人才计划资助项目

收稿日期: 2005-10-12; **修订日期:** 2006-02-19

作者简介: 刘增文 (1965~), 男, 陕西人, 博士, 副教授, 主要从事森林生态与水土保持研究. E-mail: zengwenliu2003@yahoo.com.cn

Foundation item: The project was supported by the Open Laboratory Foundation of Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Science, National Natural Science Foundation of China (No. 30471376) and Talent Plan Foundation of Northwest A & F University

Received date: 2005-10-12; **Accepted date:** 2006-02-19

Biography: LIU Zeng-Wen, Ph.D. Associate professor, mainly engaged in forest ecology and soil conservation. E-mail: zengwenliu2003@yahoo.com.cn

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. <http://www.cnki.net>

and influence factors relationship model (relationship model). Of them, original estimation model is only suitable to the forest that litter accumulation has arrive to stable and balance. So a new litter development model has been put forward to revise it. Time attenuation model takes the Olson index model as its represent, but due to many problems in its application, the revision of Olson model has also been put forward. In addition, the relationship model, which can be further divided as substrate quality relationship model, abiotic environmental factors relationship model and biotic factors relationship model, reveals the influence degree and regularity of different factors of litter decomposition. At final, it is suggested that construction of process model would be the direction of study of litter decomposition model.

Key words: litter decomposition; forest ecosystem; decomposition model

由于枯落物分解关系到陆地生态系统的物质循环过程、植物的养分利用和全球气候变化, 所以历来受到土壤和生态学者的广泛重视, 并展开了大量的关于枯落物分解速率及其影响因子的试验研究^[1~10]。在此过程中, 采用不同的研究方法构建枯落物分解模型既是研究的手段之一, 也是研究成果的标志之一。于是, 大量关于枯落物分解的过程模型(Process model) 和经验模型(Experience model) 被建立并得到了广泛的应用。为了使读者对于目前的枯落物分解研究有一个清晰地认识, 同时也为了促进枯落物分解研究的不断深入, 这里就国内外关于枯落物分解的研究方法和模型构建进行总结, 供参考。

1 枯落物分解的研究方法

枯落物分解是由枯落物基质质量、土壤、气候和生物等环境因子综合作用下的复杂的降解、碎化和溶解过程^[6~8, 11], 所以很难得出一个确定的枯落物分解速率指标, 而常常所谓的枯落物分解率只是某一具体时空条件下的枯落物分解状况的反映。于是, 关于枯落物分解的研究方法也根据研究目的、尺度范围和要求精度的不同而异。主要包括以下类型:

1.1 野外分解袋法^[1~5, 10]

这种方法以耐分解的尼龙网(具有不同大小的网眼) 为材料, 根据枯落物材料的尺寸而缝制成一定大小的矩形分解袋, 将已知干重的适量枯落物装入袋中并模拟自然状态随机平放在事先清除未分解枯落物层的土壤表面。以后分不同时段定期回收尼龙分解袋, 迅速测定剩余的枯落物量, 计算干重损失率或残留率。这种方法由于最大程度地模拟了自然分解状态, 所以其结果真实可信, 然而, 缺点是耗时长(往往需要 1~3a), 而且, 所得的结果只能反映试验时段的分解状况, 不能任意外推。

1.2 室内分解培养法^[17, 24, 25]

由于野外自然条件的多变和不可控制性, 于是可以将分解置于室内可控条件下进行。在实验室, 可以根据研究目的任意设计分解试验方案, 并可在较短时间内得出结果。室内分解培养法的缺点是所得数据为非自然状态的结果, 不能真实反映实际状况, 只具有相对意义。

目前, 室内分解培养法主要被用来研究不同类型枯落物和土壤的混合对分解的影响等方面。

1.3 现量估算法^[7, 8, 12, 15, 16, 26]

为了尽快估算出目前的枯落物分解速率, 可以通过调查地面上未分解的枯落物积累现存量和放置收集器获得年凋落物的现量, 以年凋落物量除以枯落物积累量所得的比值作为分解速率的估算值。对于当年落叶树木来讲, 甚至可以用树木的最大叶(果) 现存量(生物量) 估算出年凋落物的量。所以, 这种方法可以根据目前的枯落物积累状况(分解的结果) 立即推算出年分解速率。但是, 由于该方法所用的年凋落物量是调查当年的瞬时值, 而枯落物的积累量为多年累积的结果, 所以估算的结果与实际情况往往会存在较大的误差, 一般也只具有相对的意义。

1.4 综合平衡法

鉴于以上各种方法都存在一定的局限性, 为了最大程度地真实反映整个生长历史时期内枯落物分解速率的平均水平, 作者曾在 2002 年提出了利用枯落物积累平衡模型推算分解率的综合平衡法^[13]。这种方法的原理是认为现存的枯落物积累量是整个生长历史时期内每年凋落物量分解后的残留量累积的结果, 于是, 可以

根据枯落物分解模型(一般采用 Olson 模型^[26])建立枯落物积累量与历年凋落物残留量之间的物量平衡方程, 其中的每年凋落物量可以根据树木胸径生长模型和叶生物量预测模型推算得出。基于此, 根据林地现存的枯落物积累量实测值和生长历史时期内每年的凋落物量估算值, 可以采用试算法通过计算机得出反映整个生长历史时期内枯落物分解的平均速率。这种方法的缺点是事先要建立树木胸径生长模型和叶生物量预测模型, 但是这对一般常见树种来说并非难事。

2 枯落物分解模型

建立模型是定量化研究的必然途径, 也是反映自然现象本质的最好方法。枯落物分解是一个非常复杂的物理化学过程, 所以, 建立的模型也会复杂多样。概括起来, 包括分解率概算模型、时间衰减模型和影响因子关系模型三大类。

2.1 分解率概算模型

这是以上提及的枯落物分解研究方法中现量估算法的理论基础, 是一种反映大时空尺度下枯落物分解状况的模型。该模型由 Olson 于 1963 年首次提出^[26], 其形式为:

$$k = P/W \quad (1)$$

式中, k 为概算枯落物分解率, 亦称养分循环强度; P 为年凋落物量 ($\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$); W 为林地枯落物积累量 ($\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$)。

Rodin 和 Bazilevich 1967 年以此概算的林地枯落物分解率作为养分循环强度描述养分的周转状况^[7, 12], Whittaker、Swift 和 Aderson 等人^[27-29]也曾经应用此模型对热带雨林、稀树草原、温带草地、温带落叶林、北方森林和冻原等典型生态系统的分解过程进行了比较, 反映出全球分解过程的地带性规律。

2.2 时间衰减模型

枯落物分解是一个时变过程, 分解过程中的枯落物残留量必然是时间的函数。于是 Olson 在 1963 年提出枯落物分解遵循指数衰减模型^[26]:

$$x/x_0 = e^{-kt} \quad (2)$$

式中, x_0 为枯叶初始重量 (kg), x 为经时间 t 后的枯叶残留量 (kg), k 为枯叶腐解系数, t 为分解时间。由模型 (2) 可以得出经时间 t 后的枯叶残留量为:

$$x = x_0 e^{-kt} \quad (3)$$

取 $t = 1\text{a}$, 则 e^{-k} 即为年残留率, 年分解率 k' 为:

$$k' = 1 - e^{-k} \quad (4)$$

除了 Olson 提出的指数衰减模型之外, 也有学者提出利用其它时间函数模型模拟枯落物的分解过程^[5], 模型形式为:

$$(x_0 - x)/x_0 = at^b \quad (5)$$

式中, x_0 、 x 和 t 的含义同前, a 、 b 为系数。

枯落物时间衰减模型是野外分解袋法、室内分解培养法和综合平衡法的理论基础, 是一种反映生态系统尺度下枯落物分解状况的模型。在该模型中, 只是考虑了枯落物分解随着时间变化的过程, 而未注意分解过程中环境条件的变化对分解的影响, 所以其模拟的结果与真实情况仍然有一定的误差。但是, 这种模型由于形式简单, 构造方便, 被广泛地应用。

作者曾经应用 Olson 指数衰减模型构建了现存枯落物积累量与历年凋落物残留量之间的物量平衡模型^[13], 其形式为:

$$W_n = P_n e^{-k} + P_{n-1} e^{-2k} + P_{n-2} e^{-3k} + \dots + P_1 e^{-nk} = \sum_{i=0}^{n-1} P_{n-i} e^{-(i+1)k} \quad (6)$$

$$\text{或} \quad W_n = (1 - \lambda) a (D_n^b e^{-k} + D_{n-1}^b e^{-2k} + D_{n-2}^b e^{-3k} + \dots + D_1^b e^{-nk}) = \rho(1 - \lambda) a \sum_{i=0}^{n-1} D_{n-i}^b e^{-(i+1)k} \quad (7)$$

式中, W_n 为 n 龄时林地枯落物积累量 ($\text{kg}/\text{株}$); P_n, P_{n-1}, \dots, P_1 分别为 $n, n-1, \dots, 1$ 龄时林地年凋落物量 ($\text{kg}/\text{株}$); k 为枯叶腐解系数; ρ 为由凋落叶量推算凋落物量(包括凋落叶、枝、果等)的增大系数; λ 为树叶凋落时的干重损失率; D_i 为林木胸径 (cm); i 为树龄; a, b 为系数

2.3 影响因子关系模型

枯落物分解是由基质质量(Substrate quality)和环境因子(包括非生物因子和生物因子)综合作用的结果,于是有许多学者试图建立各种因子对枯落物分解影响的关系模型,以此来反映不同条件下各种因子对枯落物分解的贡献大小。这类模型所采用的形式往往包括线性、非线性和指数模型等。根据影响枯落物分解的因子类型,可将这来模型进一步划分为基质质量关系模型、非生物环境因子关系模型和生物因子关系模型,其中,基质质量关系模型和生物因子关系模型为生态系统尺度模型,非生物环境因子关系模型为大时空尺度模型。

2.3.1 基质质量关系模型 基质质量指枯落物本身的物理化学性质,它是制约枯落物分解的内在因素。这些理化性质主要包括枯落物中碳和能量的来源物、营养物和分解调节剂等成分的组成情况^[8]。在基质质量关系模型中常用的基质质量指标有木质素、纤维素、N 和 P 的浓度,以及 C/N 比、木质素/N 比和 C/P 比等^[8,30,31~37]。由于随着分解过程的进行基质质量会发生变化,所以所建立的关系模型也就有阶段性模型和连续性模型之分^[32]。

2.3.2 非生物环境因子关系模型 影响枯落物分解的非生物环境因子包括气候因子和土壤因子。其中气候因子主要表现在温度、湿度、降雨和蒸散量等方面,土壤因子主要表现在土壤的营养条件。早在 1963 年, Van der Drift 通过在荷兰 Zutphen 地区测定森林凋落物分解速率变化建立了最初的气候因子关系模型^[38]。此后, Vitousek 等人相继提出了温度因子关系模型(线性或指数模型)^[34],这类模型主要反映纬度变化和海拔变化引起的温度梯度对枯落物分解的影响,而且应用该模型提出了一个重要的指标 Q_{10} ,其含义是温度每升高 10°C 时分解速率增加的倍数。

此外,由于蒸散量(ET)是对气候温度和湿度的综合反映,Meentemeyer 构建了大陆尺度和全球尺度下的枯落物分解与蒸散量因子的关系模型^[39],而关于土壤营养条件与枯落物分解的关系模型也随着研究的广泛深入而相继被提出^[40~45]。

2.3.3 生物因子关系模型 影响枯落物分解的生物因子主要包括微生物和土壤动物。虽然这方面有大量的研究成果^[46~48],但是真正能建立枯落物分解与生物因子的关系模型却很罕见,主要原因是对生物因子的量化存在很大困难。近来,有学者就枯落物分解构建了酶活性—分解关系模型^[49~51],它的优点是易于应用、较强的真实性和具有与大尺度分解模型链接的潜力。在这些模型中,将与枯落物分解直接有关的关键酶的潜在活性作为分解者活性指标,例如, Sinsabaugh^[50] 曾经建立了纤维素酶活性与分解物质损失之间的关系模型。但是,这种模型不能用于对分解物质损失的估计,因为物质损失是一个累积变量,而酶活性是一个瞬时变量,二者存在时间上的差异。为了解决这个问题,酶活性必须是时间的集成,于是提出综合酶活性(Integrated activity)的概念,即取样时段上的酶活性乘以时间(月份),表示为活性 \times 月。累积酶活性定义为某个取样时段之前的综合酶活性的总和。模型形式为:分解物质损失($\%$) = $a + b(\text{酶活性} \times \text{月})$ 。

尽管酶活性分解模型是经验模型,但因为这些纤维素酶和其它胞外酶直接关系着枯落物的分解过程,所以非常切合实际。

3 问题讨论

3.1 关于枯落物分解的研究方法

枯落物分解的研究虽然因目的、尺度范围和要求精度不同可以采用不同的方法,而且各种方法也存在这样那样的缺点,但是野外分解袋法仍然是最直接和最准确的方法。在这种方法的布设过程中,对待分解样品的处理、分解袋及其网眼的大小、数量和放置的位置等技术性问题都会影响到测定结果的真实性和准确性,所以应予以高度的重视。

现量估算法不失为一种简捷的枯落物分解速率估测方法,尤其对于进入稳定和平衡发展阶段的森林生态

系统,它在研究大时空尺度下陆地生态系统物质循环方面具有十分重要的意义。利用现量估算法的关键是对年凋落物量的准确获得,特别是对常绿树种。一般采用的 $1 \times 1\text{m}^2$ 的枯落物收集器总是会由于数量和位置等原因使得测定结果存在较大的误差。

综合平衡法能够得到整个生长历史时期内枯落物分解速率的平均值,这对全面反映生态系统中枯落物的分解状况无疑是十分有用的,但是这种方法的精度取决于对生长历史时期内每年凋落物量能否准确预测。为此,建立精度较高的树木胸径生长模型和叶(果)生物量预测模型时问题的关键。

3.2 关于枯落物分解率概算模型

在分解模型的构建过程中,对分解率概算模型的应用要注意林地枯落物积累量 W 的取值有不同的方法。当 W 值为树叶凋落尚未分解时的调查值时,以模型 $k = P/W$ 计算 k ; 当 W 为树叶凋落前的测值时,应将模型修改成 $k = P/(P+W)$ 后计算 k 。对常绿树种,仍然采用模型 $k = P/W$ 。总之,这种方法是概算的枯落物分解率 k 来反映养分循环的速率,由于实际林地枯落物分解率并不能以此简单概算(只有当林地枯落物积累达动态平衡时这种方法才可行)。为此,所以作者提出枯落物平衡参数 R_0 ,其模型形式为:

$$R_0 = Q/P \quad (8)$$

式中, R_0 为枯落物平衡参数; Q 和 P 分别为枯落物年分解量和年凋落量 ($\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)。

$$\text{又由于: } Q = W \cdot K / (1 - K) \quad (K \text{ 为枯落物年分解率}) \quad (9)$$

$$\text{所以: } R_0 = k / (1 - k) \cdot W / P \quad (10)$$

当林地枯落物积累达到动态平衡时 $R_0 = 1$, 即 $Q = P$, 此时:

$$K = P / (P + W) \quad (11)$$

可见,枯落物平衡参数 $R_0 = Q/P$ 是对枯落物分解率 k 的一个很好补充,可以更好地说明林地枯落物动态,也能较全面地反映林地养分的循环水平,且当 $R_0 < 1$ 时说明林地枯落物积累大于分解而处于富集状态,当 $R_0 > 1$ 时说明分解大于积累,林地枯落物处于衰减状态。

3.3 关于 Olson 枯落物分解模型

在枯落物分解的时间衰减模型中常常采用的 Olson 模型,由于在分解试验初期放置的枯落物样品数量可能有所差异,所以不便于直接应用 Olson 模型,为此作者建议使用修正后的 Olson 指数衰减模型,其形式为:

$$R = x/x_0 = a e^{-kt} \quad (12)$$

式中, R 为凋落叶残留率; X_0 , X 分别为分解初始和时间 t 时的凋落叶残留量; a , k 为模型参数。

由模型可知,当 t 取 1 时,得研究阶段的平均年分解率 $k' = 1 - a e^{-k}$ 。

此外,虽然 Olson 模型目前被广泛应用于描述各种类型的枯落物分解问题,但该模型是建立在枯落物的平均周转期和枯落物平均寿命完全相等的假定基础之上的,这往往与实际同位素示踪分析测定结果存在较大的差异。例如,根据推算和 ^{14}C 同位素示踪分析表明,林地枯落物的平均周转期为 0.1~50a,温带地区平均在 20a 左右,而枯落物的平均寿命(腐殖质的平均年龄)超过 1000a。为此作者提出对 Olson 指数衰减模型的另一种修正^[14],形式为:

$$R = x/x_0 = e^{-(k/\alpha)t} \quad (13)$$

式中 α 为修正系数。

修正系数 α 和 k 可以通过求解已知枯落物的平均周转期和枯落物的平均寿命(腐殖质的平均年龄)情况下的(14)式和(15)式来确定。例如,当枯落物的平均周转期 $T_c = 22\text{a}$, 枯落物的平均寿命 $T_{\alpha} = 1450\text{a}$ 时,通过求解(14)式和(15)式可得: $k = 2.36$, $\alpha = 0.222$ 。

$$T_c = \frac{1}{k\alpha} \int_0^{\infty} x^{\alpha-1} e^{-x} dx = \frac{1}{k\alpha} \Gamma\left(\frac{1}{\alpha}\right) = \frac{1}{k} \Gamma\left(\frac{1+\alpha}{\alpha}\right) \quad (14)$$

$$T_{ca} = \frac{1}{ak} \frac{\Gamma\left(\frac{1}{\alpha}\right)}{\Gamma\left(\frac{1+\alpha}{\alpha}\right)} \quad (15)$$

式中, T_c 为枯落物的平均周转期, T_{ca} 为枯落物的平均寿命(腐殖质的平均年龄), Γ 为 Gamma 函数, 且 $\Gamma\left(\frac{1}{\alpha}\right) = \int_0^{\infty} x^{1/\alpha-1} e^{-x} dx$ 。

当 $T_c = T_{ca}$ 时, $\alpha = 1$, 修正模型变成原 Olson 模型形式。

综合以上两种 Olson 模型的修正方案, 作者认为最合理的枯落物时间衰减模型形式为:

$$R = x/x_0 = a e^{-(kt)^\alpha} \quad (15)$$

式中 a 、 α 为修正系数。对于修正的 Olson 模型, 一般情况下 α 取值为 1, 当初放待分解样品数量严格保持一致时, a 也可取值为 1。

3.4 关于影响因子关系模型

影响因子关系模型可以揭示各种因子对枯落物分解影响程度和规律的本质, 所以将是未来研究的重点。但是, 由于分解过程的复杂性和影响因子的多样性, 仅仅建立简单的线性关系模型是远远不够的。而且, 目前的影响因子关系模型大多还是经验模型, 它无法从机理上揭示各影响因子对枯落物分解过程影响的实质。所以, 构建过程模型将是未来研究应努力的方向。

在关于影响因子关系模型的研究中, 将枯落物分解过程与分解酶的活性联系起来是研究生物因子对分解过程影响的一个重要突破。尽管目前建立的酶活性—分解关系模型仍然是概念性的和经验模型, 尚未达到真正的应用, 但其对未来的枯落物分解研究具有重要的理论意义和启示作用。

References:

- [1] Hu Y H, Chen L Z, Kong F Z. litter decomposition rates of two unique tree species of China. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica*, 1986, 10(1): 35 ~ 43.
- [2] Hu Y H, Chen L Z, Chen Q L, *et al.* Studies on the litter decomposition rates of several plants. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica*, 1987, 7(2): 124 ~ 128.
- [3] Hu Y H, Chen L Z, Kong F Z. Study on the litter decomposition of Chinese pine and oriental oak. *Acta Botanica Sinica*, 1986, 28(1): 102~ 110.
- [4] Tian D L, Zhu X N, Cai B Y, *et al.* Study on the litter of forest ecosystem of Chinese Fir II. Nutrients content and decomposition rate of litter. *Journal of Zhongnan Forestry College*, 1989, 9(supplement): 45~ 55.
- [5] Scientific Office of Forestry Department of China. *Positional Study of Forest Ecosystem in China*. Haerbin: Northeast Forestry University Press, 1994, 73~ 192.
- [6] Peng S L, Liu Q. The dynamics of forest litter and its responses to global warming. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(9): 1534~ 1544.
- [7] Nie D P. Biological cycling of the nutrient elements in forest ecosystems. *Forest Research*, 1991, 4(4): 435~ 439.
- [8] Cai X M. *Ecology of Ecosystem*. Beijing: Science Press, 2002 228~ 237.
- [9] Zhang W R. Studies on structure and function of forest floors of mountain forest soils. *Acta Pedologica Sinica*, 1990, 27(2): 121~ 131.
- [10] Li S L, Cheng Y L. Decomposition and nutrient return of the leaf litter under the pure and mixed plantations of *Juglans mandshrica* and *Larix gmelinii*. *Journal of Nanjing Forestry University*, 2004, 28(5): 59~ 62.
- [11] Wang F Y. Summary of the study on litter of forest. *Advancement of Ecology*, 1989, 6(2): 82~ 89.
- [12] Jiang Y X. Community function of litter in fir forest at the subalpine of Western Sichuan. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica*, 1981, 5(2): 89~ 98.
- [13] Liu Z W. Research method of litter decay rate in forest ecosystems. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(6): 954~ 956.
- [14] Liu Z W. Problems in Olson's litter decomposition model and its revision. *Journal of Northwest Sci-Tech University of Agri. And For.*, 2005, 33(1): 69~ 70.
- [15] Liu Z W. Discussion the problems in the research of nutrient cycle in forest ecosystem. *Journal of Nanjing Forestry University*, 2002, 26(4): 27~ 30.
- [16] Liu Z W, Zhao X G. On the characteristic parameters of nutrient cycling in forest ecosystem. *Journal of Northwest Forestry College*, 2001, 16(4): 21~ 24.
- [17] Liao L P, Lindley D K, Yang Y H. Decomposition of mixed foliar litter I. A microcosm study. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1997, 8(5): 459~

- [18] Lin K M, Hun W, Yu X S. Decomposition interaction of mixed litter between Chinese fir and various accompanying plant specie. Chinese Journal of Applied Ecology, 2001, 12(3): 321~ 325.
- [19] Zhang J W, Liao L P, Li J F, *et al.* Litter dynamics of *Pinus massoniana* and *Michelia macclurei* mixed forest and its effect on soil nutrients. Chinese Journal of Applied Ecology, 1993, 4(4): 359~ 363.
- [20] Liao L P, Yang Y J, Wang S L. Distribution, decomposition and nutrient return of the fine root in pure *Cunninghamia lanceolata*, *Michelia macclurei* and the mixed plantations. Chinese Journal of Applied Ecology, 1995, 6(1): 7~ 10
- [21] Liao L P, Ma Y Q, Wang S L. Decompositions of leaf litter of Chinese Fir in mixture with major associated broad-leaved plantation species. Acta Phytocologica Sinica, 2000, 24(1): 27~ 33.
- [22] Zhang D Q, Ye W H, Yu Q F, *et al.* The litter-fall of representative forests of successional series in Dinghushan Acta Ecologica Sinica, 2000, 20(6): 938 ~ 944.
- [23] Liao L P, Gao H, Wang S L, *et al.* The Effect of Nitrogen addition on Soil Nutrient Leaching and the Decomposition of Chinese Fir Leaf Litter. Acta Phytocologica Sinica, 2000, 24(1): 34~ 39
- [24] Briones M J I and Ineson P. Decomposition of eucalyptus leaves in litter mixtures. Soil Biol. Biochem., 1996, 28: 1381~ 1388.
- [25] Ineson P and Mctieman K. Decomposition of foliar litter mixtures: a microcosm experiment. In: Teller, A. *et al.* eds. Responses of Forest Ecosystems to Environmental Changes. Elsevier Applied Science, Barking, 1992. 703~ 706.
- [26] Olson J S. Energy storage and the balance of producers and decomposition in ecological systems. Ecology, 1963, 44: 332~ 341.
- [27] Wittaker R H. Communities and Ecosystems, 2nd ed. MacMillan, N Y, 1975.
- [28] Swift M T. Decomposition in terrestrial ecosystems. Blackwell Scientific Publications, 1979.
- [29] Aderson T M. Ecology for environmental sciences: biosphere, ecosystem and man. Edward Arnold, 1981, 415~ 416.
- [30] Huang Y, Sheng Y, Zhou M. Decomposition of plant residue as influenced by its lignin and nitrogen, Acta Phytocologica Sinica, 2003, 27(2): 183~ 188.
- [31] Berg B, Ekbohm G. Litter mass loss rates and decomposition patterns in some needle and leaf litter types. Long-term decomposition in a Scots pine forest VII. Canadian Journal of Botany, 1991, 69: 1449~ 1456.
- [32] Paustian K, Agren G I, Bosatta E. Modeling litter quality effects on decomposition and soil organic matter dynamics. In: Cadisch G, Giller K E, eds. Driven by nature: plant litter quality and decomposition. CAB International, Wallingford, UK, 1997. 313~ 335.
- [33] Melillo J M, Aber J D, Steudler P A, *et al.* Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. Ecology, 1982, 63: 621~ 626.
- [34] Vitousek P M, Turner D R, Parton W J, *et al.* Litter decomposition on the Mauna Loa environmental matrix, Hawaii I: patterns, mechanisms, and models. Ecology, 1994, 75(2): 418~ 429.
- [35] Hill H H. Decomposition of organic matter in soils. Journal of Agricultural Research, 1926, 33: 77~ 79.
- [36] Taylor B R, Parkinson D, Parsons W F J. Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay rates: a microcosm test. Ecology, 1989, 70(1): 97~ 104.
- [37] Cromack K Jr. Litter production and decomposition in a mixed hardwood watershed and in a white pine watershed at Coweeta Hydrologic Station, North Carolina. Doctoral thesis. University of Georgia, Athens, Georgia, USA, 1973.
- [38] Van der Drift J. The disappearance of litter in mull and mor in connection with weather condition and the activity of the macrofauna. In: Doeksen J, Van der Drift J, eds. Soil organisms. North-Holland Publishing Company, Amsterdam, Holland, 1963. 124~ 432.
- [39] Meentemeyer V. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. Ecology, 1978, 59: 465~ 472.
- [40] Coulson J C and Butterfield J. An investigation of the biotic factors determining the rates of plant decomposition on blanket bog. Journal of Ecology, 1978, 66: 631~ 650.
- [41] Schlesinger W H and Hasey M M. Decomposition of chaparral shrub foliage: losses of organic and inorganic constituents from deciduous and evergreen leaves. Ecology, 1981, 62: 762~ 774.
- [42] Field C B, Chapin F, Matson S, *et al.* Responses of terrestrial ecosystems to the changing atmosphere: a resource-based approach. Annual Review of Ecology and Systematics, 1992, 23: 201~ 235.
- [43] Aerts R and Caluwe H D. Effects of nitrogen supply on canopy structure and leaf nitrogen distribution in *Carex* species. Ecology, 1994, 75: 1482~ 1490.
- [44] Pastor J, Stillwell M A, Tilman D. Nitrogen mineralization and nitrification in four Minnesota old fields. Oecologia, 1987, 71: 481~ 485.
- [45] Berg B and Matzner E Effect of N deposition on decomposition of plant litter and soil organic matter in forest systems. Environ Rev., 2000, 5: 1~ 25.
- [46] Crossley D A, and Hoglund M P. A litter-bag method for the study of microarthropods inhabiting leaf litter. Ecology, 1962, 43: 571~ 573.
- [47] Vossbrinck C R, Coleman D C, Woolley T A. Abiotic and biotic factors in litter decomposition in a semiarid grassland. Ecology, 1979, 60: 265~ 271.
- [48] Zlotin R I. Invertebrate animals as a factor of the biological turnover. In: IV Colloquium Pedobiologiae, Dijon. 14 19-IX-1970, Institut National de la Recherche Agronomique, Paris, France, 1971. 455~ 462.

- [49] Sinsabaugh R L and Linkins A E. Statistical modeling of litter decomposition from integrated cellulose activity. *Ecology*, 1993, 74(5): 1594~ 1597.
- [50] Sinsabaugh R L, Antibus R K, and Linkins A E. An enzymic approach to the analysis of microbial activity during plant litter decomposition. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 1991, 34: 43~ 54.
- [51] Fog K. The effect of added nitrogen on the rate of decomposition of organic matter. *Biological Reviews*, 1988, 63: 433~ 462.

参考文献:

- [1] 胡肄慧, 陈灵芝, 孔繁志. 两种中国特有树种的枯叶分解速率. *植物生态学与地植物学学报*, 1986, 10(1): 35~ 43.
- [2] 胡肄慧, 陈灵芝, 陈清朗, 等. 几种树木枯叶分解速率的试验研究. *植物生态学与地植物学学报*, 1987, 7(2): 124~ 128.
- [3] 胡肄慧, 陈灵芝, 孔繁志, 等. 油松和栓皮栎枯叶分解作用的研究. *植物学报*, 1986, 28(1): 102~ 110.
- [4] 田大伦, 朱小年, 蔡宝玉, 等. 杉木人工林生态系统凋落物的研究 II. 凋落物的养分含量及分解速率. *中南林学院学报*, 1989, 9(增): 45~ 55.
- [5] 林业部科技司编. 中国森林生态系统定位研究. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 1994. 73~ 192.
- [6] 彭少麟, 刘强. 森林凋落物动态及其对全球变暖的响应. *生态学报*, 2002, 22(9): 1534~ 1544.
- [7] 聂道平. 森林生态系统营养元素的生物循环. *林业科学研究*, 1991, 4(4): 435~ 439.
- [8] 蔡小明. 生态系统生态学. 北京: 科学出版社, 2002. 228~ 237.
- [9] 张万儒. 山地森林土壤凋落物层结构与功能的研究. *土壤学报*, 1990, 27(2): 121~ 131.
- [10] 李淑兰, 陈永亮. 不同落叶林林下凋落物的分解与养分归还. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2004, 28(5): 59~ 62.
- [11] 王凤友. 森林凋落物研究综述. *生态学进展*, 1989, 6(2): 82~ 89.
- [12] 蒋有绪. 川西亚高山冷杉林枯枝落叶层的群落学作用. *植物生态学与地植物学丛刊*, 1981, 5(2): 89~ 98.
- [13] 刘增文. 森林生态系统中枯落物分解速率研究方法. *生态学报*, 2002, 22(6): 954~ 956.
- [14] 刘增文. Olson 枯落物分解模型存在的问题与修正. *西北农林科技大学学报*, 2005, 33(1): 69~ 70.
- [15] 刘增文. 森林生态系统养分循环研究中若干问题讨论. *南京林业大学学报*, 2002, 26(4): 27~ 30.
- [16] 刘增文, 赵先贵. 森林生态系统养分循环特征参数研究. *西北林学院学报*, 2001, 16(4): 21~ 24.
- [17] 廖利平, Lindley DK, 杨永辉. 森林叶凋落物混合分解的研究 I. 缩微(Microcosm) 实验. *应用生态学报*, 1997, 8(5): 459~ 464.
- [18] 林开敏, 洪伟, 俞新妥. 杉木与伴生植物凋落物混合分解的相互作用研究. *应用生态学报*, 2001, 12(3): 321~ 325.
- [19] 张家武, 廖利平, 李锦芳, 等. 马尾松火力楠混交林下凋落物动态及其对土壤养分的影响. *应用生态学报*, 1993, 4(4): 359~ 363.
- [20] 廖利平, 杨跃军, 汪思龙. 杉木、火力楠纯林及其混交林细根分布、分解与养分归还. *应用生态学报*, 1995, 6(1): 7~ 10.
- [21] 廖利平, 马越强, 汪思龙. 杉木与主要造林阔叶树种叶凋落物的混合分解. *植物生态学报*, 2000, 24(1): 27~ 33.
- [22] 张德强, 叶万辉, 余清发. 湖山演替系列中代表性森林凋落物研究. *生态学报*, 2000, 20(6): 938~ 944.
- [23] 廖利平, 高洪, 汪思龙. 外加 N 源对杉木叶凋落物分解及土壤养分淋失的影响. *植物生态学报*, 2000, 24(1): 34~ 39.
- [30] 黄耀, 沈雨, 周密, 等. 木质素和氮含量对植物残体分解的影响. *植物生态学报*, 2003, 27(2): 183~ 188.