

DOI: 10.5846/stxb201910302289

张雨鉴,王克勤,宋娅丽,郑兴蕊,潘禹,苏孟白,李晓龙.滇中亚高山地带性植被凋落物分解对模拟氮沉降的响应.生态学报,2020,40(22): 8274-8286.

Zhang Y J, Wang K Q, Song Y L, Zheng X R, Pan Y, Su M B, Li X L. Response of litter decomposition of zonal vegetation to simulated nitrogen deposition in central Yunnan, China. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(22): 8274-8286.

滇中亚高山地带性植被凋落物分解对模拟氮沉降的响应

张雨鉴,王克勤,宋娅丽*,郑兴蕊,潘禹,苏孟白,李晓龙

西南林业大学生态与环境学院,昆明 650224

摘要:模拟氮(N)沉降对凋落物分解特征的影响对研究森林生态系统物质循环响应大气N沉降的内在机理和应对N沉降全球化具有重要意义。从2018年2月至2019年1月,对滇中亚高山常绿阔叶林(Evergreen broad-leaf forest)和高山栎林(*Quercus semecarpifolia* forest)两种地带性植被进行模拟N沉降试验,利用尼龙网袋法对两种林型凋落叶和凋落枝进行原位分解试验,N沉降处理水平分别为对照CK(Control check, 0 g N m⁻² a⁻¹)、低氮LN(Low nitrogen, 5 g N m⁻² a⁻¹)、中氮MN(Medium nitrogen, 15 g N m⁻² a⁻¹)和高氮HN(High nitrogen, 30 g N m⁻² a⁻¹)。结果表明:常绿阔叶林凋落叶和凋落枝分解率分别为44.84%和21.96%,均高于高山栎林的35.97%(凋落叶)和17.51%(凋落枝);N沉降处理使得常绿阔叶林和高山栎林的凋落叶和凋落枝质量损失95%的时间在对照(CK)的基础上均有一定程度的增加,其中以HN处理下最为显著;经过1年的分解,两种林型凋落叶、枝纤维素和木质素降解均受到N沉降的抑制作用;两种林型中凋落物质量残留率、纤维素和木质素残留率三者间呈极显著正相关。针对滇中亚高山区域范围内的两种地带性植被,凋落物分解对N沉降的响应方向主要取决于凋落物基质质量,其中尤以纤维素和木质素为重要影响因素。

关键词:氮沉降;纤维素;木质素;凋落物分解;常绿阔叶林;高山栎林

Response of litter decomposition of zonal vegetation to simulated nitrogen deposition in central Yunnan, China

ZHANG Yujian, WANG Keqin, SONG Yali*, ZHENG Xingrui, PAN Yu, SU Mengbai, LI Xiaolong

College of Ecology and Environment, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

Abstract: The effects of simulated nitrogen (N) deposition on litter decomposition are of great significance for studying the inner mechanism of material cycle in forest ecosystem response to atmospheric N deposition and coping with the globalization of N deposition. From February 2018 to January 2019, a field experiment of simulated N deposition was conducted in two zonal vegetation (Evergreen broad-leaf forest and *Quercus semecarpifolia* forest) in central Yunnan province. The litterbag method was used for the litter (leaf and twig) in situ decomposition experiment in two forest types. Four treatment levels of N deposition were applied, i.e., control check (CK, 0 g N m⁻² a⁻¹), low nitrogen (LN, 5 g N m⁻² a⁻¹), medium nitrogen (MN, 15 g N m⁻² a⁻¹), and high nitrogen (HN, 30 g N m⁻² a⁻¹). The results indicated that the decomposition rates of leaf and twig in Evergreen broad-leaf forest were 44.84% and 21.96%, respectively, which were higher than 35.97% (leaf) and 17.51% (twig) of *Quercus semecarpifolia* forest. Under N deposition, the time of 95% mass loss ($T_{95\%}$) of leaf and twig in two forest types increased to a certain extent based on the control, and the most significant one was in HN treatment.

基金项目:云南省科技厅“三区”人才支持计划;云南省高校优势特色重点学科(生态学)建设项目;国家林草局林业科技创新平台运行项目(2019132161)

收稿日期:2019-10-30; 网络出版日期:2020-09-23

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: songyali19851205@sina.com

After one year's decomposition, the degradation of cellulose and lignin in leaf and twig litter were inhibited by N deposition. There was significantly positive correlation among litter mass remaining, cellulose and lignin remaining in two forest types. As for the two zonal vegetation in central Yunnan, the response direction of litter decomposition to N deposition mainly depended on the litter substrate, especially cellulose and lignin were important factors.

Key Words: nitrogen deposition; cellulose; lignin; litter decomposition; Evergreen broad-leaf forest; *Quercus semecarpifolia* forest

凋落物作为连接森林植被和土壤的重要组成部分,其分解过程是森林生态系统物质循环和能量流动的重要途径^[1-2],同时作为碳周转和养分循环的重要载体,该过程对于生态系统中碳和氮的有效性具有重要意义^[2]。森林凋落物的分解包括凋落物的破碎、水溶性化合物的淋溶及有机物和矿质化合物的转化等过程^[3],其中纤维素和木质素作为凋落物中较难分解的组分,对凋落物分解过程中的动态特征具有重要作用^[1,4]。

氮(N)沉降的持续增加作为全球气候变化的一部分,已对陆地生态系统结构的平衡稳定和生物地球化学循环等造成重大影响^[5-6],同时引发森林多样性降低、森林土壤酸化、土壤养分失衡等一系列生态问题,最终致使森林衰退^[7-8]。因此,国内外学者开始重视并相继开展了一系列模拟 N 沉降对森林凋落物分解特征影响的研究^[3,9],但由于研究地点、研究物种及实验周期等不同,导致 N 沉降对凋落物分解的研究出现了促进、抑制或无影响 3 种结果^[10-12]。凋落物的分解是一个较为复杂的生态过程,生物因素和环境因素共同决定了其分解的快慢,而 N 沉降对其影响的内在机理还有待进一步揭示^[13]。目前,国外有关 N 沉降在凋落物方面的研究多倾向于外源 N 与外源 CO₂^[14]、硫(S)^[15]及降水^[3]等对凋落物分解的交互作用及以植被细根分解为研究对象^[16-18]方面,此外探究 N 沉降下影响凋落物分解的主要因素也是目前一个重要关注点,如 Cornwell 等^[19]采用元分析对全球范围的凋落物分解研究数据整合分析表明凋落物自身特性是凋落物分解的决定性因素;Chen 等^[20]对亚热带两种森林凋落物研究也表明虽然外源 N 的添加可以影响凋落物的分解特征,但最终取决于凋落物的基质质量;而 Zhu 等^[21]研究两种热带植被凋落物分解特征则发现 N 沉降主要通过增加凋落物中难分解成分(木质素等)的比例抑制凋落物的分解,进一步说明凋落物基质质量在其分解过程中的重要性。但多数研究均以探讨凋落叶分解的影响因素作为重点,而对凋落物中其他组分(如凋落枝)分解的影响及其与凋落叶间是否存在差异则关注较少,此外,有关 N 沉降的研究区域多集中于欧洲和北美等温带区域^[22],研究对象又多以单一林分为主^[15],而国内相关研究则多集中于低中海拔区域^[3,6,23],针对亚热带滇中高海拔区域不同森林生态系统及不同器官凋落物分解特征对 N 沉降响应的研究则鲜有报道。

滇中亚高山区域位于我国云贵高原、青藏高原和横断山地三大自然地理区域相结合的部位,植被以半湿性常绿阔叶林为主^[24]。本文以该区域常绿阔叶林(Evergreen broad-leaf forest)和高山栎林(*Quercus semecarpifolia* forest)两种森林类型为研究对象,采用凋落物分解袋法,通过模拟 N 沉降和原位分解试验,研究 N 沉降如何对两种森林类型凋落物分解过程及纤维素和木质素降解特征产生影响,旨在为研究该区森林生态系统在 N 沉降持续增加和全球变化的背景下养分循环提供理论依据。

1 研究材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于云南省玉溪市新平县磨盘山森林生态系统国家定位观测研究站(23°46'18"—23°54'34"N, 101°16'06"—101°16'12"E),海拔 1260.0—2614.4 m。该区位于云南亚热带北部气候与亚热带南部气候的过渡地区,具有典型山地气候特征。该区年均气温 15℃,极端最高温为 33.0℃,极端最低温为-2.2℃,年均降水量为 1050 mm,降水主要集中在 5—10 月。土壤以第三纪古红土发育的山地红壤和玄武岩红壤为主,高海拔地区有黄棕壤。该区以中山半湿性常绿阔叶林为主,森林覆盖率达 86%,分布有高等植物梭罗树(*Reevesia*

pubescens)、楠木(*Phoebe chinensis*)、普洱茶(*Camellia assamica*)、树蕨(*Arthropteris palisotii*)等 98 科 137 属 324 种。植被类型随海拔的升高呈明显的垂直分布特征,主要分布的森林类型为亚热带常绿阔叶林、亚热带中山针阔混交林、针叶林和高山矮林等,其中常绿阔叶林树种组成主要为米槠(*Castanopsis carlesii*)、光叶柯(*Lithocarpus mairei*)、糙皮桦(*Betula utilis*)、马缨杜鹃(*Rhododendron delavayi*)、牛筋条(*Dichotomanthes tristanii*)等,其中约 60%为米槠。

1.2 研究方法

1.2.1 试验设计

2017 年 11 月分别收获常绿阔叶林和高山栎林林下新鲜凋落叶、凋落枝(根据自然条件下的凋落物枝的情况,收集样品包括不同大小和不同径级,但其中 3—5 mm 的枝占较大比例),同一林分的凋落物充分混匀,风干,分别准确称重叶和枝 10 g 后装入大小为 20 cm×20 cm 的分解袋(分解袋上下表面网孔孔径为 1 mm×1 mm)。

2018 年 1 月在磨盘山森林生态系统国家定位观测研究站区域内分别选取具有代表性的常绿阔叶林和高山栎林林分,各设置 3 个 20 m×20 m 的样地,样地间设距离大于 3 m 的缓冲带。在每个样地中随机设置 4 个 3 m×3 m 的小样方(即每种森林类型分别设置 12 个小样方,用于 4 种 N 沉降水平处理,各处理共 3 个重复样方),样方之间距离大于 10 m。将前期准备好的凋落物袋均匀的摆放在各样方中,各样方凋落叶 36 袋,凋落枝 36 袋(各林分共计凋落叶 432 袋,凋落枝 432 袋),并对各样方中的凋落物喷施 NH_4NO_3 溶液(模拟 N 沉降)。参照氮饱和项目、北美哈佛林和我国华西雨屏区等对模拟 N 沉降处理的试验设置^[25-28],结合我国西南地区,如四川盆地西缘^[29]、昆明东郊^[30]及西双版纳^[31]等地的年 N 沉降量水平及该地区未来可能的 N 沉降趋势,本试验设定 N 沉降处理分 4 个水平:对照 CK(Control check, $0 \text{ g N m}^{-2} \text{ a}^{-1}$)、低氮 LN(Low nitrogen, $5 \text{ g N m}^{-2} \text{ a}^{-1}$)、中氮 MN(Medium nitrogen, $15 \text{ g N m}^{-2} \text{ a}^{-1}$)和高氮 HN(High nitrogen, $30 \text{ g N m}^{-2} \text{ a}^{-1}$),每个水平 3 个重复,对应 3 个重复样方。将 1 年的施用量均分成 12 份,从 2018 年 1 月至 2018 年 12 月,每月初按照上述 4 个水平对各样方进行定量模拟 N 沉降处理,对照组施相同量的水。除施氮水平不同外,其他措施保持一致。

1.2.2 样品的采集与测定

自 2018 年 2 月至 2019 年 1 月,于每月中旬对各林分 4 种处理样方中的凋落叶和凋落枝进行取样,每月各样方取凋落叶 3 袋、凋落枝 3 袋,每种 N 处理 3 次重复取样(对应 3 个重复样方),取样周期为 1 个月 1 次,试验共计 12 次取样。取回分解袋后,清除侵入的根系、泥沙,烘干至恒重称量,用于计算质量残留率。

将风干的凋落物样品经 65°C 烘干至恒重、粉碎并过 100 目筛后供元素测定。凋落物中的碳含量采用重铬酸钾-外加热硫酸氧化法(LY/T 1237—1999)测定;氮含量采用半微量凯氏定氮法(LY/T 1269—1999)测定;木质素、纤维素采用酸性洗涤纤维法测定^[32];植物样品经过酸性洗涤剂消解后,剩余的酸性洗涤纤维包括纤维素、木质素和硅酸盐;再经过 72% 硫酸水解后纤维素被分解(得到纤维素含量),剩下木质素和硅酸盐;最后经过灰化分解木质素,剩下硅酸盐(得到木质素含量)。实验步骤如图 1。

1.2.3 数据处理

凋落物质量残留率测定计算公式采用^[33]:

$$R = \frac{M_t}{M_0} \times K \times 100\%$$

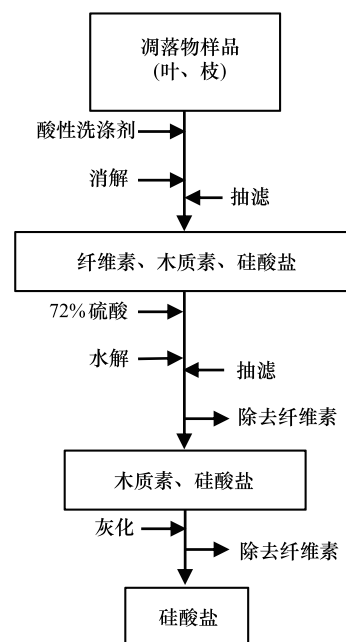


图 1 酸性洗涤法流程

Fig.1 The process of acid detergent fiber method

式中, R 为凋落物质量残留率(%); K 为 M_0 转化为干重的转换系数; M_t 为凋落物 t 时间烘干样品重量; M_0 为凋落物起始风干样品重量。

对凋落物的质量损失进行 Olson 负指数衰减模型拟合^[34]:

$$y = a e^{-kt}$$

式中, y 为质量残留率(%); a 为拟合参数; k 为年分解系数($\text{kg kg}^{-1} \text{a}^{-1}$); t 为时间。

凋落物分解 50% ($T_{50\%}$) 和 95% ($T_{95\%}$) 所需时间的计算方法为^[34]:

$$T_{50\%} = -\ln(1 - 0.50) / k$$

$$T_{95\%} = -\ln(1 - 0.95) / k$$

凋落物中的纤维素、木质素用酸性洗涤纤维法测定。各阶段凋落物纤维素残留率(lignin remain, LR)计算方法为^[33]:

$$\%LR = (C_t \times M_t) / (C_0 \times M_0) \times K \times 100$$

式中, C_t 为 t 时间纤维素含量(mg/g); M_t 为 t 时间烘干样品重量; C_0 为初始纤维素含量(mg/g); M_0 为凋落物起始风干样品重量。木质素计算方法同纤维素。

利用 Excel 2010 和 SPSS 22.0 对数据进行整理和统计分析。采用单因素方差分析法(One-way ANOVA)和最小显著差异法(LSD)进行方差分析和多重比较($\alpha = 0.05$),采用典型相关分析法进行相关性分析。利用 Excel 2010 绘图,图中数据为平均值 \pm 标准误差。本研究中两种林型凋落叶和凋落枝初始化学性质如表 1。

表 1 两种林型凋落叶、枝初始化学性质(平均值 \pm 标准误差, $n=3$)

Table 1 Initial chemical properties of leaf and twig of two forest types (mean \pm SE, $n=3$)

森林类型 Forest type	凋落物组分 Litter component	纤维素 Cellulose/ (mg/g)	木质素 Lignin/ (mg/g)	碳 C/ (mg/g)	氮 N/ (mg/g)	碳氮比 C/N
常绿阔叶林(C) Evergreen broad-leaf forest	叶	230.8 \pm 4.6	420.1 \pm 1.2	451.3 \pm 2.2	8.4 \pm 0.5	53.7 \pm 0.6
高山栎林(G) <i>Quercus semecarpifolia</i> forest	枝	321.1 \pm 2.3	411.2 \pm 3.5	483.2 \pm 8.2	4.2 \pm 0.1	115.0 \pm 2.5
	叶	220.3 \pm 5.2	451.9 \pm 4.4	472.5 \pm 3.3	7.2 \pm 1.3	65.6 \pm 1.5
	枝	310.4 \pm 6.8	463.6 \pm 6.7	481.2 \pm 2.9	3.9 \pm 0.4	123.4 \pm 2.6

2 结果与分析

2.1 N 沉降下两种林型凋落叶质量损失特征

常绿阔叶林和高山栎林凋落叶质量均随分解时间的增加呈减小趋势(图 2)。分解 1 年后质量残留率分别为(55.16 \pm 0.77)%和(64.03 \pm 1.72)%。通过 Olson 指数衰减模型模拟结果可知,常绿阔叶林凋落叶分解 50%和 95%所需时间分别为 1.291、5.579 年,高山栎林分别为 1.733、7.489 年(表 2)。

图 2 显示,常绿阔叶林凋落叶在分解 4—12 月时,多个 N 沉降处理下的质量残留率显著高于对照(CK) ($P < 0.05$)。在分解 1 年后 LN、MN 和 HN 各处理凋落叶质量残留率相对于 CK 分别提高了 0.75%、3.15% 和 6.03%。高山栎林凋落叶质量残留率在各分解阶段均表现为 LN、MN 和 HN 各处理高于 CK,其中多以 HN 显著较高(图 2) ($P < 0.05$)。在分解 1 年后,高山栎林凋落叶质量残留率在 LN、MN 和 HN 各处理下较 CK 分别提高了 3.58%、1.57% 和 6.34%。

各 N 沉降处理及对照凋落叶质量残留率均与分解时间呈极显著负指数关系(表 2) ($P < 0.01$)。根据 Olson 指数模型计算结果得常绿阔叶林凋落叶分解 95%所需时间在 5.579 年(CK)的基础上增加了 0.754 年(LN)—0.933 年(HN);而高山栎林凋落叶分解 95%所需时间则在 7.489 年(CK)的基础上增加了 0.353 年(MN)—0.997 年(HN)。

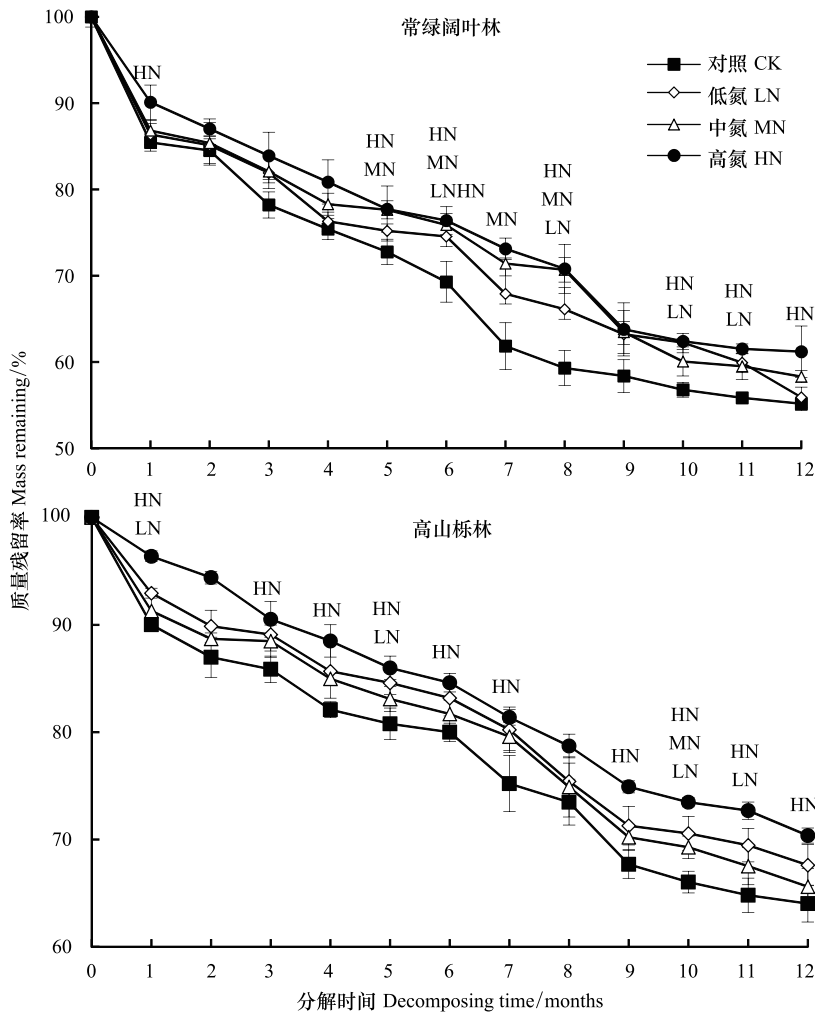


图 2 凋落叶分解过程中质量残留率变化(平均值±标准误差, n=9)

Fig.2 Variation of mass remaining during decomposition of leaf litter (mean±SE, n=9)

C: 常绿阔叶林 Evergreen broad-leaf forest; G: 高山栎林 *Quercus semecarpifolia* forest. CK: 对照 Control check; LN: 低氮 Low nitrogen; MN: 中氮 Medium nitrogen; HN: 高氮 High nitrogen. 各取样时间上的 LN、MN 和 HN 表示该处理与对照(CK)差异显著 ($P < 0.05$)

表 2 凋落叶分解质量残留率随时间的指数回归方程

Table 2 Models ($y = ae^{-kt}$) for the relationship between mass remaining (y , %) of leaf litter and time (t , a)

林分类型 Forest type	氮处理 Nitrogen treatment	回归方程 Regression equation	决定系数 Determination coefficient R^2	分解系数 Decomposition coefficient $k / (kg\ kg^{-1}\ a^{-1})$	分解 50% 时间 Time of half decomposition $T_{50\%} / a$	分解 95% 时间 Time of 95% decomposition $T_{95\%} / a$
C	CK	$y = 89.47e^{-0.537t}$	0.961 **	0.537	1.291	5.579
	LN	$y = 91.20e^{-0.473t}$	0.986 **	0.473	1.465	6.333
	MN	$y = 92.61e^{-0.470t}$	0.969 **	0.470	1.475	6.374
	HN	$y = 94.18e^{-0.460t}$	0.978 **	0.460	1.507	6.512
G	CK	$y = 94.28e^{-0.400t}$	0.976 **	0.400	1.733	7.489
	LN	$y = 97.04e^{-0.367t}$	0.975 **	0.367	1.889	8.163
	MN	$y = 96.27e^{-0.382t}$	0.974 **	0.382	1.815	7.842
	HN	$y = 99.55e^{-0.353t}$	0.993 **	0.353	1.964	8.486

C: 常绿阔叶林 Evergreen broad-leaf forest; G: 高山栎林 *Quercus semecarpifolia* forest. CK: 对照 Control check; LN: 低氮 Low nitrogen; MN: 中氮 Medium nitrogen; HN: 高氮 High nitrogen. ** $P < 0.01$

2.2 N 沉降下两种林型凋落枝质量损失特征

常绿阔叶林和高山栎林凋落枝质量同样随分解时间的增加逐渐减小(图 3),但与凋落叶相比,分解速率较缓慢(图 2)。分解 1 年后常绿阔叶林凋落枝残留率为(78.06±1.36)%,高山栎林为(82.49±0.66)%。Olson 指数衰减模型模拟结果显示常绿阔叶林凋落枝分解 50%和 95%所需时间分别约为 3.851 和 16.643 年,高山栎林分别约为 5.134、22.191 年(表 3)。

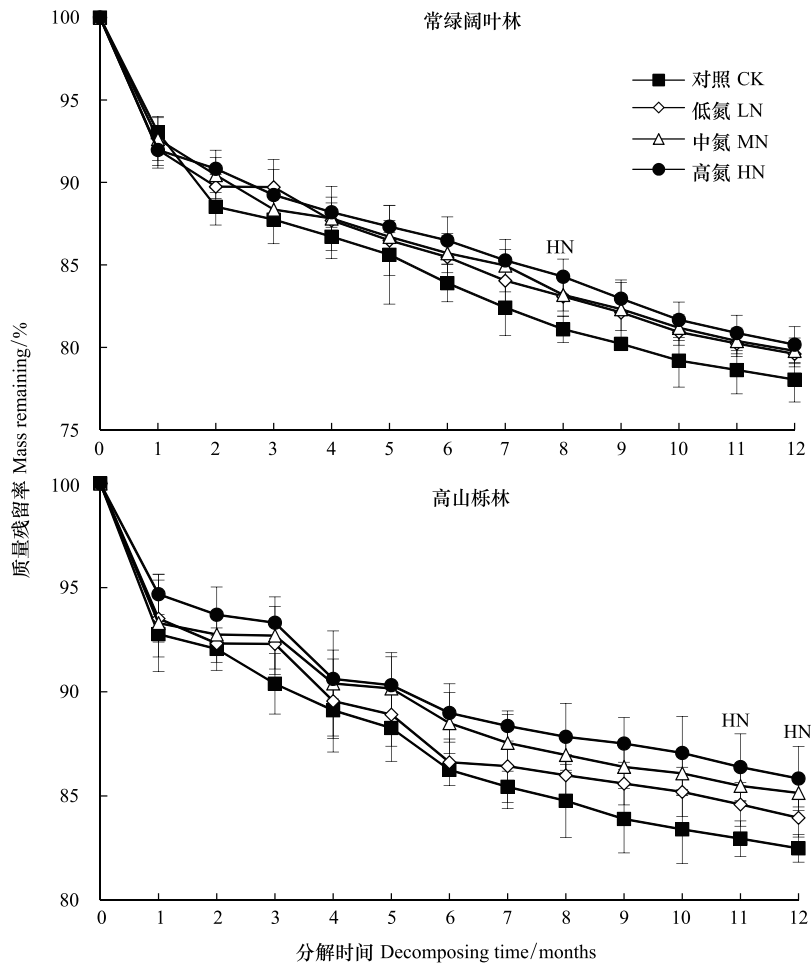


图 3 凋落枝分解过程中质量残留率变化(平均值±标准误差, n=9)

Fig.3 Variation of mass remaining during decomposition of twig litter (mean±SE, n=9)

各取样时间点上的 LN, MN 和 HN 表示该处理与对照(CK)差异显著(P<0.05)

表 3 凋落枝分解质量残留率随时间的指数回归方程

Table 3 Models (y=ae^{-kt}) for the relationship between mass remaining (y, %) of twig litter and time (t, a)

林分类型 Forest type	氮处理 Nitrogen treatment	回归方程 Regression equation	决定系数 Determination coefficient R ²	分解系数 Decomposition coefficient k/(kg kg ⁻¹ a ⁻¹)	分解 50%时间 Time of half decomposition T _{50%/a}	分解 95%时间 Time of 95% decomposition T _{95%/a}
C	CK	y=92.21e ^{-0.180t}	0.967 **	0.180	3.851	16.643
	LN	y=92.64e ^{-0.159t}	0.991 **	0.159	4.359	18.841
	MN	y=92.79e ^{-0.157t}	0.987 **	0.157	4.415	19.081
	HN	y=93.00e ^{-0.151t}	0.997 **	0.151	4.590	19.839
G	CK	y=93.34e ^{-0.135t}	0.970 **	0.135	5.134	22.191
	LN	y=93.76e ^{-0.120t}	0.933 **	0.120	5.776	24.964
	MN	y=94.15e ^{-0.109t}	0.963 **	0.109	6.359	27.484
	HN	y=94.85e ^{-0.107t}	0.944 **	0.107	6.478	27.997

** ,P<0.01

图 3 显示,常绿阔叶林和高山栎林凋落枝在各分解阶段均表现为各 N 沉降处理下的质量残留率高于对照(CK)。分解 1 年后,常绿阔叶林中 LN、MN 和 HN 各处理凋落枝质量残留率相对于 CK 分别提高了 1.57% (LN)—2.13% (HN);高山栎则分别提高了 1.47% (LN)—3.36% (HN)。

各 N 沉降处理及对照凋落枝质量残留率与分解时间均呈极显著负指数关系(表 3) ($P < 0.01$)。Olson 指数模型计算结果表明模拟 N 沉降使常绿阔叶林凋落枝分解 95% 所需时间在 CK (16.643 年)的基础上增加了 2.198 (LN)、2.438 (MN)、3.196 (HN) 年;高山栎林则在 CK (22.191 年)的基础上增加了 2.773 (LN)、5.293 (MN)、5.806 (HN) 年。

2.3 N 沉降下两种林型凋落叶、枝纤维素和木质素分解特征

常绿阔叶林和高山栎林凋落叶在分解过程中,其纤维素和木质素残留率总体趋势均表现为随分解时间增加而减少(图 4)。其中常绿阔叶林在分解 6—12 月中,凋落叶纤维素和木质素残留率在多个 N 沉降处理下显著高于对照(CK) ($P < 0.05$)。分解 1 年后,常绿阔叶林凋落叶在 CK、LN、MN 和 HN 处理下纤维素和木质素残留率均表现为 CK < LN < MN < HN。图 4 显示,高山栎林凋落叶纤维素和木质素分别在 3—12 月和 7—12 月中,残留率在多个 N 沉降处理下显著高于对照(CK) ($P < 0.05$)。分解 1 年后,高山栎林凋落叶在 CK、LN、MN 和 HN 处理下纤维素和木质素均表现为 CK < MN < LN < HN。

常绿阔叶林凋落枝在分解过程中,其纤维素和木质素残留率总体趋势表现为随分解时间的增加而减少(图 5)。其纤维素和木质素分别在 5—12 月和 4—12 月中,残留率在多个 N 沉降处理下显著高于对照(CK) ($P < 0.05$)。在分解 1 年后常绿阔叶林凋落枝在 CK、LN、MN 和 HN 处理下纤维素残留率分别为 CK < LN < MN < HN;木质素残留率分别为 CK < MN < LN < HN。高山栎林凋落枝在分解过程中,其纤维素和木质素残留率总体趋势表现为 8 月前上下波动,8 月后逐渐减少(图 5)。在分解 6—12 月中,高山栎林凋落枝纤维素和木质素残留率均在多个 N 沉降处理下显著高于对照(CK) ($P < 0.05$)。在分解 1 年后高山栎林凋落枝在 CK、LN、MN 和 HN 处理下纤维素和木质素残留率均为 CK < LN < MN < HN。

通过对凋落叶(枝)质量残留率与纤维素和木质素残留率进行典型相关分析,结果显示(表 4),在常绿阔叶林中,凋落叶质量残留率与纤维素和木质素残留率、凋落枝质量残留率与纤维素残留率间呈极显著正相关关系($P < 0.01$);除凋落叶木质素残留率与凋落枝纤维素残留率无明显相关关系外($P > 0.05$),其余各部分间均存在显著正相关关系($P < 0.05$)。

表 5 显示,在高山栎林中,凋落叶质量残留率、纤维素残留率和木质素残留率三者间及凋落叶质量残留率与凋落枝质量残留率间均呈极显著正相关关系($P < 0.01$);凋落枝质量残留率与凋落叶纤维素和木质素残留率呈显著正相关关系($P < 0.05$);凋落叶和凋落枝纤维素残留率间呈显著正相关关系($P < 0.05$);凋落枝质量残留率、纤维素和木质素残留率三者间呈显著正相关关系($P < 0.05$)。

表 4 常绿阔叶林凋落叶(枝)质量残留率与纤维素和木质素残留率的关系

Table 4 The correlation between the mass remaining of leaf or twig litter and the mass remaining of cellulose and lignin in Evergreen broad-leaved forest

项目 Project	Y	YX	YM	Z	ZX	ZM
Y	1	0.929 **	0.920 **	0.982 *	0.855 *	0.716 *
YX		1	0.810 *	0.923 *	0.782 *	0.698 *
YM			1	0.889 *	0.657	0.738 *
Z				1	0.857 **	0.764 *
ZX					1	0.801 *
ZM						1

Y:凋落叶残留率 The mass remaining of leaf litter; YX:凋落叶纤维素残留率 The cellulose remaining of leaf litter; YM:凋落叶木质素残留率 The lignin remaining of leaf litter; Z:凋落枝质量残留率 The mass remaining of twig litter; ZX:凋落枝纤维素残留率 The cellulose remaining of twig litter; ZM:凋落枝木质素残留率 The lignin remaining of twig litter; **, $P < 0.01$; *, $P < 0.05$

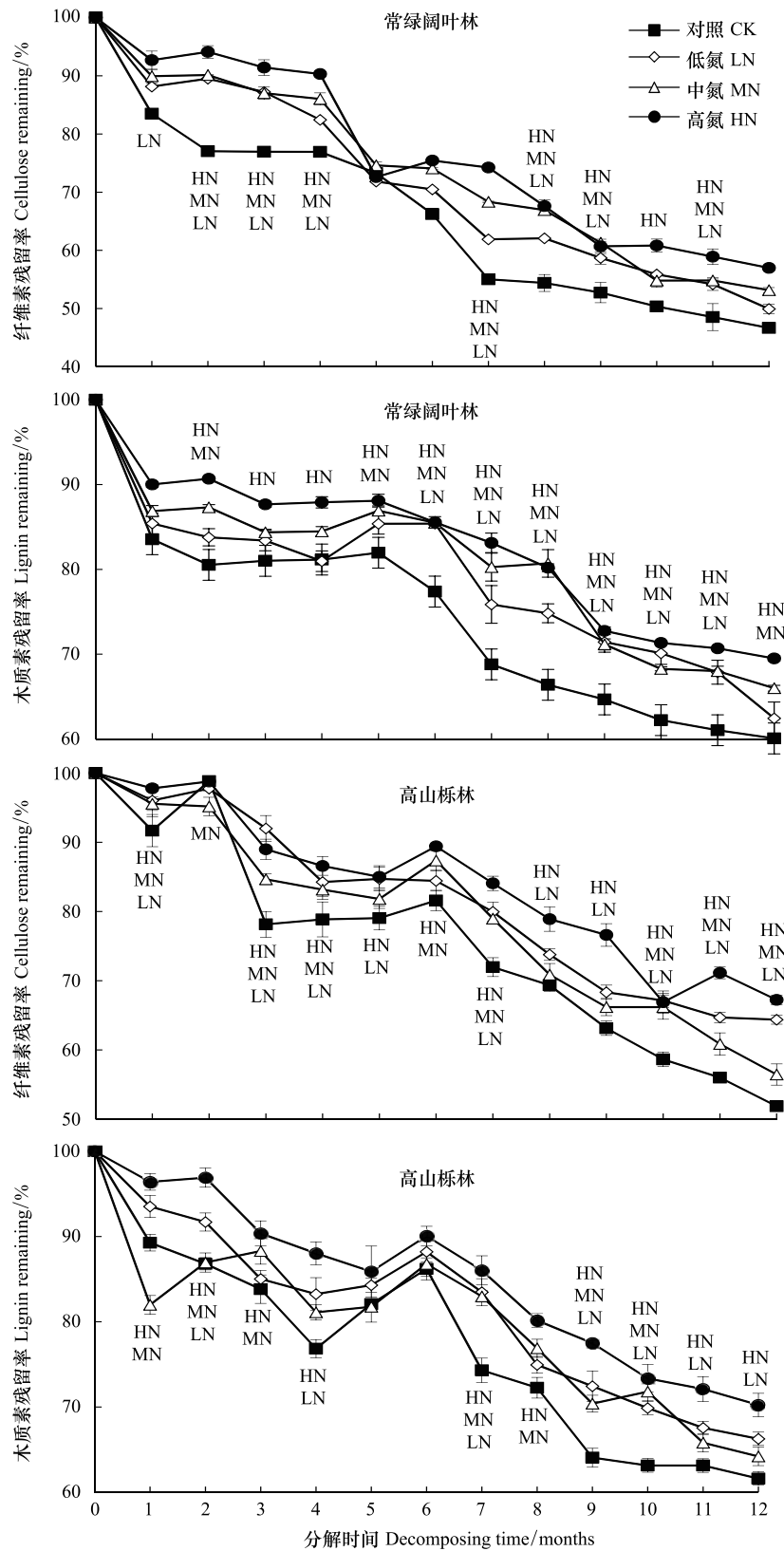


图 4 凋落叶分解过程中纤维素和木质素残留率变化(平均值±标准误差, n = 3)

Fig.4 Variations of mass remaining of cellulose and lignin of leaf litter during decomposition (mean±SE, n = 3)
各取样时间点上的 LN、MN 和 HN 表示该处理与对照(CK)差异显著(P < 0.05)

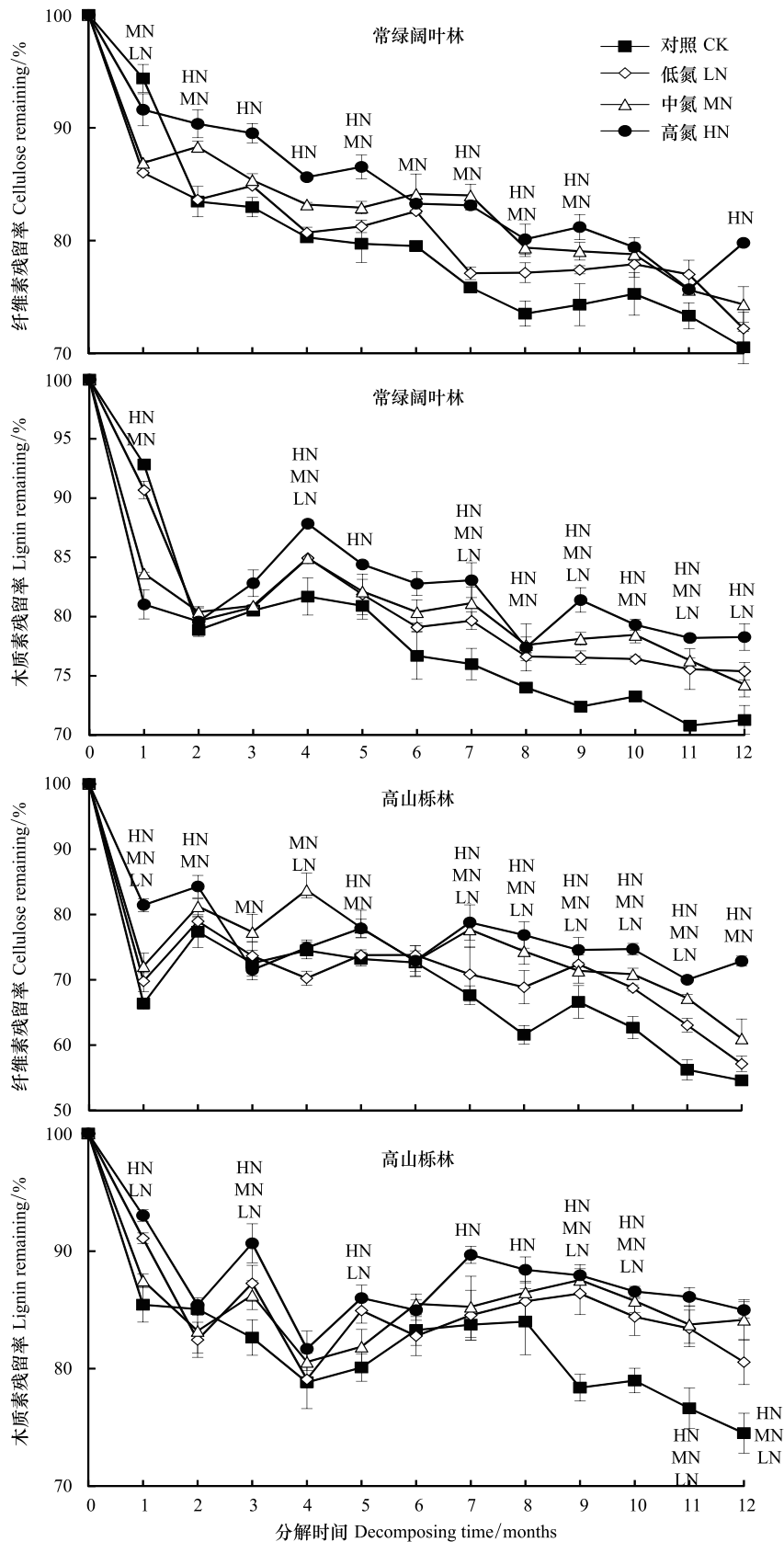


图5 凋落枝分解过程中纤维素和木质素残留率变化(平均值±标准误差, $n=3$)

Fig.5 Variations of mass remaining of cellulose and lignin of twig litter during decomposition (mean±SE, $n=3$)

各取样时间点上的LN、MN和HN表示该处理与对照(CK)差异显著($P<0.05$)

表 5 高山栎林凋落叶(枝)质量残留率与纤维素和木质素残留率的关系

Table 5 The correlation between the mass remaining of leaf or twig litter and the mass remaining of cellulose and lignin in *Quercus semecarpifolia* forest

项目 Project	Y	YX	YM	Z	ZX	ZM
Y	1	0.958 **	0.934 **	0.951 **	0.684	0.389
YX		1	0.932 **	0.909 *	0.713 *	0.449
YM			1	0.854 *	0.734	0.492
Z				1	0.682 *	0.752 *
ZX					1	0.446 *
ZM						1

** , $P<0.01$; * , $P<0.05$

3 讨论

3.1 两种林型凋落叶、枝分解特征对模拟 N 沉降的响应

凋落物分解速率受凋落物基质质量、分解阶段、气候条件、养分循环和分解者群落结构和组成的影响^[35],其中凋落物基质质量起主导作用^[19]。在全球和区域尺度上,气候条件对生态系统分布格局及凋落物的产量和质量有显著影响,并对凋落物的分解动态有间接调控的作用^[36]。本研究中,处于亚热带的常绿阔叶林和高山栎林凋落叶年分解率分别为 44.84% 和 35.97%,高于温带森林的 20%—30%^[37],低于热带的 47%—94%^[37],而与亚热带常绿阔叶林的 33.6%—45.3%^[23,33]相近,基本呈现出分解速率与气候因素相关的规律。在特定气候区域内,凋落物基质质量是影响凋落物分解的主导因素^[38],其中,凋落物 C/N 和木质素尤为重要^[39]。本研究中,高山栎林凋落叶、枝分解率均小于常绿阔叶林,其中以凋落叶较为显著,这可能是因为在本研究中常绿阔叶林凋落叶的初始 C/N(53.7)明显低于高山栎凋落叶的 C/N(65.6)。相关研究表明,凋落物 N 含量越高,C/N 则越低,耐分解化合物(木质素等)则越少,从而凋落物分解则越快^[36,40]。本研究两种林型凋落物在分解 1 年后凋落叶质量残留率(55.16%—64.03%)均明显低于凋落枝(78.04%—82.49%)。向元彬等先后对华西雨屏区巨桉(*Eucalyptus grandis*)人工林^[41]和常绿阔叶林^[3]的研究均得出类似结果;李雪峰等^[42]通过对长白山次生针阔混交林研究发现,凋落物分解速率与凋落物初始 N 含量和 C/N 呈显著相关关系。本研究中,常绿阔叶林和高山栎林凋落叶初始 N 含量分别是凋落枝的 2.0 倍和 1.8 倍,C/N 则表现为凋落叶明显低于凋落枝,高 N、低 C/N 可能是该区域两种林型凋落叶分解速率较快的原因^[8],此外,本研究中两种林型凋落枝纤维素和木质素较凋落叶高也可能是导致分解率差异较大的重要原因^[43]。

大气 N 沉降使土壤 N 含量增加,促进植物吸收,进而引起凋落物 N 含量及其他元素含量的变化,最终影响凋落物分解^[23]。本研究中常绿阔叶林和高山栎林凋落叶、枝在经过 1 年分解后,对照(CK)分解率均呈现出高于其余三种 N 沉降处理(LN、MN 和 HN),其中尤以 HN 显著较低,表明 N 沉降抑制了凋落物的分解。这与莫江明等^[44]研究鼎湖山主要森林植被(季风常绿阔叶林)凋落物分解和韩雪等^[45]模拟 N 沉降对温带森林(辽东栎林)凋落物分解影响所得结果一致。本研究中,N 沉降处理使得常绿阔叶林和高山栎林凋落叶和凋落枝质量损失 50% 和 95% 的时间均在对照(CK)的基础上有不同程度的增加。N 沉降抑制凋落物分解可能与凋落物纤维素和木质素降解受抑制有关。N 沉降的增加可能改变土壤环境,使得微生物群落结构由真菌为主体逐渐转变为细菌为主体^[46],而真菌(菌根真菌为主)被认为在凋落物分解过程中与产生木质素降解酶有关^[47],从而使得降解木质素的微生物数量减少,进而抑制木质素降解,王万才等^[48]研究也得出 N 沉降可能通过影响生态系统的营养平衡,阻碍调控凋落物分解的胞外酶活性及增加纤维素和木质素含量来抑制凋落物分解;另一方面,外源 N 的增加会使得 N 素与凋落物中木质素及其在降解过程中产生的中间产物相结合,从而使得 N 素富集并积累,导致木质素降解受阻,从而降低了凋落物的分解率^[49-50]。Knorr 等^[51]整合研究了全球尺度下模拟 N 沉降对凋落叶分解影响,结果表明 N 沉降整体上会促进 N 含量高、木质素/N 低的凋落物分解,

而抑制 N 含量低或木质素含量高的凋落物分解。本研究中两种林型凋落叶、枝木质素和纤维素含量较高,二者占凋落物质量的 50% 以上,因此,上述研究所得出的规律与本研究中两种森林凋落物分解对 N 沉降的响应规律一致。

3.2 两种林型凋落叶、枝纤维素和木质素降解对模拟 N 沉降的响应

凋落物中的纤维素结构简单,降解较快,而木质素作为凋落物中最难分解的复合物,结构复杂且稳定,降解相对较慢^[52]。本研究显示,常绿阔叶林和高山栎林凋落叶、枝在分解后期,N 沉降处理的纤维素和木质素质量残留率大多显著高于对照(CK),表明该区域凋落物纤维素和木质素的降解受到 N 沉降的抑制作用。以往的许多研究结果也表明,N 沉降处理在凋落物分解后期常会抑制木质素的降解^[23,44,51]。目前,一般认为造成该结果的原因分为以下几方面:一是外源 N 以铵盐、硝酸盐的形式与木质素及酚类等降解中间产物相结合形成高度聚合的芳香族化合物,使得 N 素富集并积累,从而抑制木质素降解^[48];二是外源 N 通过减少氧化酶的基因表达量进而抑制木质素降解酶的活性,抑制木质素降解^[33,53];三是 N 沉降可能改变土壤环境,使得微生物群落结构发生改变,从而使得降解木质素的微生物数量减少,进而抑制木质素降解,而与生物群落则无明显关系^[54]。此外,凋落物中由于木质素聚合物对纤维素的保护作用,导致木质素降解在受到抑制的同时,纤维素的降解也受到了阻碍,从而在对 N 沉降的响应时表现出与木质素大体一致的变化规律^[23]。本研究针对纤维素和木质素残留率所做的典型相关性分析结果也表明二者间存在极为密切的联系。

凋落物分解对 N 沉降的响应除了本研究所得结果外,也有相关研究表明 N 沉降中外源 N 的增加解除了微生物受 N 的限制作用,增加了微生物对 C 的需求,促进了木质素和纤维素的降解,从而使得凋落物分解加快^[55]。李仁洪等^[8]模拟 N 沉降对华西雨屏区慈竹(*Bambusa emeiensis*)凋落物分解的影响研究发现,总体上 N 沉降对慈竹叶、箨和枝的分解均具有促进作用。但也有相关研究表明,N 沉降只对凋落物分解前期起促进作用,而在分解后期依然受到抑制,如 Sarah 等^[56]对北美针栎(*Quercus ellipsoidalis*)和北美乔松(*Pinus strobus*)的研究发现在凋落物分解前期,外源有机 N 和无机 N 均加速了凋落物分解,而在分解后期则减缓了解速率。此外,N 沉降对凋落物分解也存在无影响的情况,Hobbie^[57]认为外源 N 在对凋落物易分解部分的加速作用被其对木质素降解的抑制作用所抵消时,N 沉降对凋落物分解无明显影响。目前,由于大气 N 沉降的持续性和不可控性,其对森林生态系统结构和功能的影响必然长期且复杂。因此,在全球气候变化的背景下,N 沉降持续增加对凋落分解及其纤维素和木质素的影响趋势和作用机理仍待进一步研究。

4 结论

(1) N 沉降的持续增加显著影响了常绿阔叶林和高山栎林凋落叶的分解过程,在 1 年的分解实验中,模拟 N 沉降对两种林型的凋落叶和凋落枝的分解均为抑制作用;

(2) N 沉降处理使得常绿阔叶林凋落物(叶和枝)质量损失 95% 的时间在对照(5.58、16.64 年)的基础上分别增加了 0.75(LN)、0.80(MN)、0.93(HN)和 2.20(LN)、2.44(MN)、3.20(HN)年;高山栎林凋落物(叶和枝)质量损失 95% 的时间在对照(7.49、22.19 年)的基础上分别增加了 0.67(LN)、0.35(MN)、1.00(HN)和 2.77(LN)、5.29(MN)、5.81(HN)年;

(3) N 沉降的持续增加抑制两种林型凋落物分解的原因在于外源 N 增加抑制了凋落物中纤维素和木质素的降解。

参考文献(References):

- [1] 陈立新,姜一,段文标,步凡,孙双红,李帆帆,徐一凡. 红松混交林凋落物氮储量及分解释放对土壤氮的影响. 生态学杂志, 2015, 34(1): 114-121.
- [2] 肖春旺,杨帆,柳隽瑶,周勇,苏佳琦,梁韵,裴智琴. 陆地生态系统地下碳输入与输出过程研究进展. 植物学报, 2017, 52(5): 652-668.
- [3] 向元彬,周世兴,肖永翔,胡庭兴,涂利华,黄从德,高保丹. 模拟氮沉降和降雨对华西雨屏区常绿阔叶林凋落物分解的影响. 生态学

- 报, 2017, 37(2): 455-463.
- [4] Osono T. Ecology of ligninolytic fungi associated with leaf litter decomposition. *Ecological Research*, 2007, 22(6): 955-974.
- [5] Yue K, Fornara D A, Yang W Q, Peng Y, Li Z J, Wu F Z, Peng C H. Effects of three global change drivers on terrestrial C:N:P stoichiometry: a global synthesis. *Global Change Biology*, 2017, 23(6): 2450-2463.
- [6] 沈芳芳, 吴建平, 樊后保, 郭晓敏, 雷学明, 沃奇东. 杉木人工林凋落物生态化学计量与土壤有效养分对长期模拟氮沉降的响应. *生态学报*, 2018, 38(20): 7477-7487.
- [7] 李德军, 莫江明, 方运霆, 彭少麟, Per G. 氮沉降对森林植物的影响. *生态学报*, 2003, 23(9): 1891-1900.
- [8] 李仁洪, 胡庭兴, 涂利华, 雒守华, 向元彬, 戴洪忠, 黄立华. 模拟氮沉降对华西雨屏区慈竹林凋落物分解的影响. *应用生态学报*, 2009, 20(11): 2588-2593.
- [9] Siegenthaler A, Buttler A, Bragazza L, Van Der Heijden E, Grosvernier P, Gobat J M, Mitchell E A D. Litter-and ecosystem-driven decomposition under elevated CO₂ and enhanced N deposition in a *Sphagnum* peatland. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(6): 968-977.
- [10] Xia M X, Talhelm A F, Pregitzer K S. Long-term simulated atmospheric nitrogen deposition alters leaf and fine root decomposition. *Ecosystems*, 2018, 21(1): 1-14.
- [11] 周世兴, 邹稗, 肖永翔, 向元彬, 韩博涵, 唐剑东, 罗超, 黄从德. 模拟氮沉降对华西雨屏区天然常绿阔叶林土壤微生物生物量碳和氮的影响. *应用生态学报*, 2017, 28(1): 12-18.
- [12] Yan Z Q, Qi Y C, Dong Y S, Peng Q, Guo S F, He Y L, Li Z L. Precipitation and nitrogen deposition alter litter decomposition dynamics in semiarid temperate steppe in Inner Mongolia, China. *Rangeland Ecology & Management*, 2018, 71(2): 220-227.
- [13] 宋飘, 张乃莉, 马克平, 郭继勋. 全球气候变暖对凋落物分解的影响. *生态学报*, 2014, 34(6): 1327-1339.
- [14] Zuo X A, Knops J M H. Effects of elevated CO₂, increased nitrogen deposition, and plant diversity on aboveground litter and root decomposition. *Ecosphere*, 2018, 9(2): e02111.
- [15] Wang Q, Kwak J H, Choi W J, Chang S X. Long-term N and S addition and changed litter chemistry do not affect trembling aspen leaf litter decomposition, elemental composition and enzyme activity in a boreal forest. *Environmental Pollution*, 2019, 250: 143-154.
- [16] Sun T, Hobbie S E, Berg B, Zhang H G, Wang Q K, Wang Z W, Hattenschwiler S. Contrasting dynamics and trait controls in first-order root compared with leaf litter decomposition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(41): 10392-10397.
- [17] Sun T, Dong L L, Mao Z J. Simulated atmospheric nitrogen deposition alters decomposition of ephemeral roots. *Ecosystems*, 2015, 18(7): 1240-1252.
- [18] Sun T, Dong L L, Wang Z W, Lü X T, Mao Z J. Effects of long-term nitrogen deposition on fine root decomposition and its extracellular enzyme activities in temperate forests. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 93: 50-59.
- [19] Cornwell W K, Cornelissen J H C, Amatangelo K, Dorrepaal E, Eviner V T, Godoy O, Hobbie S E, Hoorens B, Kurokawa H, Pérez-Harguindeguy N, Quested H M, Santiago L S, Wardle D A, Wright I J, Aerts R, Allison S D, Van Bodegom P, Brovkin V, Chatain A, Callaghan T V, Díaz S, Garnier E, Gurvich D E, Kazakou E, Klein J A, Read J, Reich P B, Soudzilovskaia N A, Vaieretti M V, Westoby M. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*, 2008, 11(10): 1065-1071.
- [20] Chen F S, Wang G G, Fang X M, Wan S Z, Zhang Y, Liang C. Nitrogen deposition effect on forest litter decomposition is interactively regulated by endogenous litter quality and exogenous resource supply. *Plant and Soil*, 2019, 437(1/2): 413-426.
- [21] Zhu X M, Chen H, Zhang W, Huang J, Fu S L, Liu Z F, Mo J M. Effects of nitrogen addition on litter decomposition and nutrient release in two tropical plantations with N₂-fixing vs. non-N₂-fixing tree species. *Plant and Soil*, 2016, 399(1/2): 61-74.
- [22] 董雄德, 邢亚娟, 闫国永, 王庆贵. 不同生态系统凋落物分解对氮沉降的响应综述. *中国农学通报*, 2016, 32(22): 140-150.
- [23] 周世兴, 黄从德, 向元彬, 韩博涵, 肖永翔, 唐剑东. 模拟氮沉降对华西雨屏区天然常绿阔叶林凋落物木质素和纤维素降解的影响. *应用生态学报*, 2016, 27(5): 1368-1374.
- [24] 张雨鉴, 宋娅丽, 王克勤. 滇中亚高山森林乔木层各器官生态化学计量特征. *生态学杂志*, 2019, 38(6): 1669-1678.
- [25] 钟晓兰, 李江涛, 李小嘉, 叶永昌, 刘颂颂, 徐国良, 倪杰. 模拟氮沉降增加条件下土壤团聚体对酶活性的影响. *生态学报*, 2015, 35(5): 1422-1433.
- [26] 雒守华, 胡庭兴, 张健, 戴洪忠, 涂利华, 李仁洪, 黄立华. 华西雨屏区光皮桦林土壤呼吸对模拟氮沉降的响应. *农业环境科学学报*, 2010, 29(9): 1834-1839.
- [27] Wright R F, Rasmussen L. Introduction to the NITREX and EXMAN projects. *Forest Ecology and Management*, 1998, 101(1/3): 1-7.
- [28] Gundersen P, Emmett B A, Kjonaas O J, Koopmans C J, Tietema A. Impact of nitrogen deposition on nitrogen cycling in forests: a synthesis of NITREX data. *Forest Ecology and Management*, 1998, 101(1/3): 37-55.
- [29] 梁亚宇, 李丽君, 刘平, 白光洁, 吕薇, 普锦成. 大气氮沉降监测方法及中国不同地理分区氮沉降研究进展. *山西农业科学*, 2018, 46

- (10): 1751-1755.
- [30] 黄钰洪, 胡慧蓉, 韩钊龙, 李姗姗, 王鸿泉. 林火对昆明人工林凋落物和表层土壤碳氮的影响. 四川农业大学学报, 2014, 32(1): 18-22.
- [31] 沙丽清, 郑征, 冯志立, 刘玉洪, 刘文杰, 孟盈, 李明锐. 西双版纳热带季节雨林生态系统氮的生物地球化学循环研究. 植物生态学报, 2002, 26(6): 689-694.
- [32] 张毓涛, 李吉玫, 李翔, 芦建江, 韩燕梁, 李建贵. 模拟氮沉降对天山云杉凋落叶分解及其养分释放的影响. 干旱区研究, 2016, 33(5): 966-973.
- [33] 涂利华, 胡红玲, 胡庭兴, 张健, 雒守华, 戴洪忠. 华西雨屏区亮叶桦凋落叶分解对模拟氮沉降的响应. 植物生态学报, 2012, 36(2): 99-108.
- [34] Olson J S. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, 1963, 44(2): 322-331.
- [35] Hobbie S E. Plant species effects on nutrient cycling: revisiting litter feedbacks. *Trends in Ecology & Evolution*, 2015, 30(6): 357-363.
- [36] 杨万勤, 邓仁菊, 张健. 森林凋落物分解及其对全球气候变化的响应. 应用生态学报, 2007, 18(12): 2889-2895.
- [37] 郭剑芬, 杨玉盛, 陈光水, 林鹏, 谢锦升. 森林凋落物分解研究进展. 林业科学, 2006, 42(4): 93-100.
- [38] 陈翔, 周梅, 魏江生, 赵鹏武, 李攀, 乌云毕力格, 秦可珍. 模拟氮沉降对兴安落叶松林凋落物分解的影响. 生态环境学报, 2013, 22(9): 1496-1503.
- [39] 马志良, 高顺, 杨万勤, 吴福忠. 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. 生态学杂志, 2015, 34(1): 122-129.
- [40] 谢亚军, 梁越, 肖红伟, 朱仁果, 罗笠, 郭威, 曹彦圣, 张忠义, 潘媛媛, 郑能建, 潘春蓉, 熊辉. 中国陆地生态系统叶凋落物分解的格局及控制因素. 东华理工大学学报: 自然科学版, 2018, 41(3): 271-276.
- [41] 向元彬, 胡红玲, 胡庭兴, 万见中, 普梅, 颜震, 丁云海. 华西雨屏区巨桉人工林凋落物数量及其分解特征. 四川农业大学学报, 2011, 29(4): 465-471.
- [42] 李雪峰, 韩士杰, 胡艳玲, 赵玉涛. 长白山次生针阔混交林叶凋落物中有机物分解与碳、氮和磷释放的关系. 应用生态学报, 2008, 19(2): 245-251.
- [43] 邱尔发, 陈卓梅, 郑郁善, 洪伟, 黄宝龙. 麻竹山地笋用林凋落物发生、分解及养分归还动态. 应用生态学报, 2005, 16(5): 811-814.
- [44] 莫江明, 薛璟花, 方运霆. 鼎湖山主要森林植物凋落物分解及其对 N 沉降的响应. 生态学报, 2004, 24(7): 1413-1420.
- [45] 韩雪, 王春梅, 蔺照兰. 模拟氮沉降对温带森林凋落物分解的影响. 生态环境学报, 2014, 23(9): 1503-1508.
- [46] Allison S D, Hanson C A, Treseder K K. Nitrogen fertilization reduces diversity and alters community structure of active fungi in boreal ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, 39(8): 1878-1887.
- [47] Gadgil R L, Gadgil P D. Mycorrhiza and litter decomposition. *Nature*, 1971, 233(5315): 133.
- [48] 王万才, 闫文德, 李忠文, 梁小翠. 氮添加对马尾松人工林凋落物分解的影响. 中南林业科技大学学报, 2019, 39(12): 55-61, 69-69.
- [49] 铁烈华, 张仕斌, 熊梓岑, 符饶, 周世兴, 黄从德. 华西雨屏区常绿阔叶林凋落叶分解过程中木质素降解对模拟氮、硫沉降的响应. 林业科学研究, 2019, 32(2): 25-31.
- [50] 胡红玲, 张健, 刘洋, 涂利华, 向元彬. 模拟氮沉降对华西雨屏区巨桉林凋落叶分解的影响. 林业科学, 2011, 47(8): 25-30.
- [51] Knorr M, Frey S D, Curtis P S. Nitrogen additions and litter decomposition: a meta-analysis. *Ecology*, 2005, 86(12): 3252-3257.
- [52] 邓仁菊, 杨万勤, 张健, 吴福忠. 季节性冻融期间亚高山森林凋落物的质量变化. 生态学报, 2010, 30(3): 830-835.
- [53] Hassett J E, Zak D R, Blackwood C B, Pregitzer K S. Are basidiomycete laccase gene abundance and composition related to reduced lignolytic activity under elevated atmospheric NO₃ deposition in a northern hardwood forest. *Microbial Ecology*, 2009, 57(4): 728-739.
- [54] Lauber C L, Sinsabaugh R L, Zak D R. Laccase gene composition and relative abundance in oak forest soil is not affected by short-term nitrogen fertilization. *Microbial Ecology*, 2009, 57(1): 50-57.
- [55] Mo J M, Brown S, Peng S L, Kong G H. Nitrogen availability in disturbed, rehabilitated and mature forests of tropical China. *Forest Ecology and Management*, 2003, 175(1/3): 573-583.
- [56] Hobbie S E, Eddy W C, Buyarski C R, Adair E C, Ogdahl M L, Weisenhorn P. Response of decomposing litter and its microbial community to multiple forms of nitrogen enrichment. *Ecological Monographs*, 2012, 82(3): 389-405.
- [57] Hobbie S E. Interactions between litter lignin and nitrogen litter lignin and soil nitrogen availability during leaf litter decomposition in a Hawaiian montane forest. *Ecosystems*, 2000, 3(5): 484-494.