

西双版纳热带雨林凋落叶分解的生态过程

I. 凋落叶分解动态

张瑞清 孙振钧* 王冲 葛源 李云乐 乔玉辉 庞军柱 张录达

(中国农业大学资源与环境学院, 北京 100094)

摘要 通过野外试验和室内模拟相结合, 系统研究了西双版纳热带雨林生态系统混合凋落叶分解的生态过程。野外试验采用网袋法, 即 1 mm 和 100 μm 网眼网袋, 分别限制大型土壤动物和螨类的进入, 从而分别观测小型土壤动物(螨类)、线虫的分解作用; 室内试验则通过控制温、湿度条件, 采用灭菌-接种法分别观测微生物和线虫对凋落叶的分解。研究表明, 凋落叶的分解是一个先快后慢的过程, 在这个过程中存在分解“滞留”阶段, 分解速率变化发生波动, 且波动的程度与食物链的复杂程度有关, 食物链越复杂, 波动程度越强烈。利用单指数衰减模型 $x_t/x_0 = \exp(-kt)$ 和双指数模型 $x_t/x_0 = a \times \exp(-k_1t) + b \times \exp(-k_2t)$ 对凋落叶分解过程进行模拟, 后者将凋落叶前期的快速分解和后期的慢速分解两个过程分别拟合, 不但弥补了解析前期单指数衰减模型与观测值之间不能吻合的缺陷, 而且消除了单指数模型对长期分解进程的过高预测, 因此能更好地反映实际分解进程。利用双指数生物模型研究生物和非生物因子对凋落叶分解速率的贡献表明, 土壤动物是影响分解进程的最重要因子, 占影响因子总量的 78.1%, 非生物因素的作用为 14.1%, 微生物对分解速率的贡献只有 7.8%。在热带森林生态系统中, 土壤动物是最重要的分解者。

关键词 西双版纳 热带雨林 混合凋落叶 分解 模型

ECO-PROCESS OF LEAF LITTER DECOMPOSITION IN TROPICAL RAIN FOREST IN XISHUANGBANNA, CHINA. I. DECOMPOSITION DYNAMIC OF MIXED LEAF LITTERS

ZHANG Rui-Qing SUN Zhen-Jun* WANG Chong GE Yuan LI Yun-Le
QIAO Yu-Hui PANG Jun-Zhu and ZHANG Lu-Da

(College of Resources and Environmental Sciences, China Agricultural University, Beijing 100094, China)

Abstract Background and Aims Decomposition of mixed leaf litters in Xishuangbanna tropic rain forest was studied both in the field and laboratory. Negative exponential model $x_t/x_0 = \exp(-k_1t)$ and binomial exponential model $x_t/x_0 = a \times \exp(-k_1t) + b \times \exp(-k_2t)$ were used to simulate the observed decomposition process with. Bio-models were introduced to analysis the contribution of biotic and abiotic factors to the decay rates of leaf litters.

Methods Coarse (with mesh size of 1 mm) and fine (with mesh size of 100 μm) litterbags were used in the field to examine the effects of different components of soil fauna on litter decomposition by restricting access by most soil macrofauna and mites, respectively, i. e. feasible for most mites to coarse mesh and nematodes to fine mesh. In the laboratory, sterilization and inoculation were adopted to investigate the effects of nematodes and microbiota on leaf litters.

Key Results The decomposition process was a course fast incipiently then slowdown with stagnation periods. The decay rate of mixed leaf litters fluctuated over the decomposing period with the magnitude of fluctuation positively related to complexity of food-web. The binomial exponential model simulated the two different courses of leaf litter decomposition whereas the negative exponential model did not simulate the initial stage well and overestimated the long-term decay process. Soil fauna accounted for 78.1% of the decay rates while abiotic factors for 14.1% and microorganisms only for 7.8%.

Conclusions This study suggests that the decomposition of leaf litters was a cascade process and binomial ex-

收稿日期: 2005-06-27 接受日期: 2005-11-19

基金项目: 国家科技部“973”重大基础研究前期研究专项(2002CCA00800)

* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: sun108@cau.edu.cn

E-mail of the first author: zrqnancy@sohu.com

ponential model can describe the process better than the negative exponential model. Soil fauna played a dominating role in litter decomposition in tropic rain forest.

Key words Xishuangbanna, Tropic rain forest, Mixed leaf litter, Decomposition, Model

关于有机物质的分解过程,目前已有很多研究(Rowell *et al.*, 2001; Cobo *et al.*, 2002; Ferris & Matute 2003)。概括起来讲,有机物质的分解本身就是一个生物因素和非生物因素共同调控的复杂过程。

在森林生态系统中,落叶是有机物进入土壤的一个重要来源(柯欣等,1999)。叶落后很快进入分解过程(Takeda, 1988),这个过程是由生物和非生物因子控制的,分解过程和速率取决于落叶的理化性质、土壤特性、气候和土壤生物的影响(Anderson & Ineson, 1984; Sinsabaugh & Linkins, 1987; Taylor *et al.*, 1989; 刘文耀等, 1990; 庄铁诚和林鹏, 1992; 殷秀琴和张桂荣, 1993; Virzo de Santo *et al.*, 1993; Berg *et al.*, 1995; Dilly & Imler, 1998; Fioretto *et al.*, 1998; Highland, 2001; Jesper *et al.*, 2002; Hunter *et al.*, 2003; Attignion *et al.*, 2004)。

土壤动物在有机残体分解过程中起着重要的作用,这方面研究国外开展得较早(Hagvar & Kjondal, 1981; House & Stinner, 1987),国内也有较早的报道(陈鹏, 1984),20世纪90年代以后研究更为广泛和深入(张雪萍等, 1996, 2000)。

土壤动物是生态系统物质循环中重要的参与者,土壤有机残体通过土壤微生物和土壤动物的相互作用而分解和转化。在森林生态系统中,落叶的分解是在土壤动物形成的食物网中进行的(柯欣等, 1999),在这个网中,微生物直接分解凋落物,而中、小型土壤动物则通过取食微生物或其它土壤动物间的捕食作用等食物链关系,在促进微生物和土壤动物活动的同时,加速了分解进程。

在西双版纳热带雨林生态系统中,蜱螨类是干生土壤动物中的突出优势类,占干生土壤动物总量的50%以上,其次为等翅目和膜翅目,合计不到总量的30%(杨效东和余宇平, 1998),而在湿生小型土壤动物中,线虫是最重要的类群(邓晓保等, 2003)。在这个生态系统中,凋落叶不但是土壤有机物的最重要来源,也是系统内复杂食物链的物质基础。研究表明,西双版纳热带雨林凋落叶分解的周转率(分解95%需要的时间)只有1.5年(任泳红等, 1999),相比暖温带落叶阔叶林凋落叶分解95%需8~14年(王瑾和黄建辉, 2001)要快得多。究其原

因,一方面可能是环境(土壤、气候)的影响,另一方面则要归功于生物的作用。但环境因子和生物因子对凋落叶分解速率的贡献到底有多大?在热带雨林这样一个快速周转的生态系统中,土壤动物又扮演怎样重要的角色?

另一方面,关于凋落物分解动态的描述,Olson (1963)提出用单指数衰减模型估算凋落物的分解速率,该模型方程式为 $x_t/x_0 = e^{-kt}$,其中 x_0 为最初有机残体的干质量(g), x_t 为分解 t 时间后剩余物干质量, t 为分解时间, k 是平均分解速率。后来 Edwards (1977)使用直线模型描述凋落物分解过程。Berg (1986)认为凋落物的分解至少经历两个过程的变化,即营养控制阶段和纤维素控制阶段。第一阶段凋落物分解速率较快,第二阶段则较慢。凋落物分解速率由快到慢的这种阶段性变化可能是造成凋落物在分解过程中出现上述两种不同变化模型(指数衰减模型和直线模型)的原因(莫江明等, 1996)。

由此可见,凋落叶的分解并不是一个连续的过程,单指数衰减模型在描述凋落叶实际分解过程中存在一定的局限性,因此本研究拟采用双指数模型 $x_t/x_0 = a \times \exp(-k_1 t) + b \times \exp(-k_2 t)$ ($a > b$) 将凋落叶分解进程分为前后(快慢)两个阶段分别进行描述,试图更好地描述凋落叶分解动态。

此外,在研究不同影响因子对分解进程作用大小时,可以将分解速率 k 分解成相应的子因子系数,例如 $x_t/x_0 = e^{-(k_a + k_m + k_f)t}$ 中的 k_a 、 k_m 和 k_f 分别表示非生物因子、微生物、土壤动物对分解速率的贡献(Seastedt, 1984)。

因此,本研究以螨类和线虫这两种重要的土壤动物为研究对象,采用网袋法进行野外实地试验,并结合室内模拟,研究热带森林生态系统不同环境条件和生物组成对凋落叶分解动态的影响,并利用不同分解模型对分解动态进行模拟,探讨生物(微生物、土壤动物)和环境因子对凋落叶分解速率的贡献。

1 研究地区自然概况

研究样地设在中国科学院热带生态站(云南省西双版纳州勐腊县勐仑镇, $21^{\circ}56' N$, $101^{\circ}16' E$)附近。据中国科学院热带气象站多年观测资料,该地

区年降水量 1 600 mm 左右,年平均气温 21.4~22.6 °C,温度年变化小。因受热带季风气候影响,形成明显的干湿季,雨季(5~10月)约占年降水量的 83%,干季(11月~翌年 4月)仅占 17%左右。土壤是由白垩系砂岩发育而成的砖红壤,土层厚度一般在 80 cm 以上,地表有 2~3 cm 厚的枯枝落叶层。土层深厚、疏松多孔。土壤渗透性较好,雨季土壤含水量较高,具有良好的水分状况。土壤上层有机质含量高,具有较高的自然肥力。试验年度(2004 年 4 月~2005 年 3 月)研究地区月平均气温和降雨量以及土壤基本理化性质(14 个随机取样点)见表 1 和表 2。

样地位于自然保护区内,海拔 600 m。保护区内分布着约 1 300 种植物,番龙眼(*Pometia tomentosa*)、千果榄仁(*Terminalia myriocarpa*)、云南肉豆蔻(*Myristica yunnanensis*)、滇南风吹楠(*Horsfieldia tetrapala*)、光叶天料木(*Homalium laoticum*)、金刀木(*Barringtonia macrostachya*)等是优势树种,群落高 48 m,有较明显的结构和层次,林龄 200 年。此外还有数目繁多的灌木和草本植物,藤本及腐生植物较丰富,板根及茎花现象显著。

2 材料与方法

2.1 野外试验

野外试验采用地表自然平放凋落物网袋法。于

2004 年 3 月(最大落叶期)在样地周围收集一定数量和组成(其中番龙眼叶占总量的 45%)的新鲜凋落叶,室内自然风干,剪成 2 cm×5 cm 大小,过 5 mm 筛除杂、混匀(混合凋落叶基本理化性质见表 3)后分装入已编号的两种不同规格的网袋,网眼分别为 1 mm 和 100 μm,大小均为 20 cm×20 cm(即两个处理,分别用大网眼(Coarse mesh, C)和小网眼(Fine mesh, F)表示),每袋装风干样 20 g(折干物质 19.1 g)4 次重复。

由于线虫体宽一般在 3~100 μm 之间,而螨类多数在 100 μm~2 mm 之间(Coleman *et al.*, 1999),因此 100 μm(140 目)网眼的网袋线虫可以自由进出,但限制了螨类的进入,而 1 mm(18 目)网眼的网袋允许大多数螨类的进出(本试验不考虑蚯蚓对凋落叶的分解作用,因此在采样过程中发现有蚯蚓进入的样品被剔除)。

2004 年 4 月 27 日模拟自然状态,将分解网袋沿林地(阴面)等高线(海拔 650 m)及其上下 5 m 处摆设,平放于林地地被物层(事先用平底铲将原有的凋落物移走),使网袋与表土层充分接触,网袋之间相距 5 m 左右,整个布样线长约 100 m。分别于 5 月 27 日、7 月 17 日、9 月 12 日、11 月 6 日、2005 年 1 月 9 日和 3 月 13 日从布样小区随机取样,收集的网袋样品带回实验室,立即调查和测定。整个试验期为

表 1 试验年度(2004 年 4 月~2005 年 3 月)研究地区月平均气温和降雨量

Table 1 Average monthly temperature and amount of monthly precipitation at sampling time (from April 2004 to March 2005) in study site of Xishuangbanna

项目 Item	2004										2005		
	4月 Apr.	5月 May	6月 June	7月 July	8月 Aug.	9月 Sept.	10月 Oct.	11月 Nov.	12月 Dec.	1月 Jan.	2月 Feb.	3月 Mar.	
气温 Temperature (°C)	21.5	23.6	24.7	25.5	25.2	25.4	24.2	22.3	19.8	15.0	16.8	19.3	
降雨量 Precipitation (mm)	263.0	779.0	223.9	79.9	169.0	204.6	160.1	56.8	45.8	0.0	1.5	0.0	

表 2 研究样地土壤基本理化性质

Table 2 Physio-chemical properties of the top soil (0-2.5 cm) in experiment fields in Xishuangbanna

有机质 Organic matter (g·kg ⁻¹)	全氮 Total nitrogen (g·kg ⁻¹)	C/N	pH	容重 Density (×10 ⁹ mg·m ⁻³)
48.30±0.85	2.30±0.04	12.30±1.23	4.75±0.22	1.02±0.10
平均值±标准差 Mean±SD (n=14)				

表 3 试验用材料(混合凋落叶)基本理化性质^a

Table 3 Physio-chemical properties of materials (mixed leaf litters) used in study

全碳 Total C (%)	全氮 Total N (%)	碳氮比 C/N-ratio	灰分 Ash (%)	纤维素 Cellulose (%)	木质素 Lignin (%)
49.10±0.22	1.11±0.01	44.30±0.16	7.41±0.02	41.29±0.06	28.26±0.04

a. 测定数值为样品无灰百分含量 Values are percentage based on ash-free dry mass 平均值±标准差 Mean±SD (n=3)

310 d。

2.2 室内模拟试验

室内模拟试验采用西双版纳热带季节雨林(地点同野外试验)林地表层 0~2.5 cm 土壤,选取植被均匀的 10 块样地(1 m×1 m),将表层凋落物刮走后取表层 0~2.5 cm 新鲜土壤,挑拣出植物根系,过 1.0 mm 筛除去大的砂粒和杂物,处理后的土壤有机质为 4.26%,全氮为 0.21%,C/N 为 12.0,pH 值为 4.71。分解材料同野外试验,剪成 0.5 cm×1 cm 长度,自然风干,过 2 mm 筛除杂、混合均匀,分装于 10 cm×10 cm 的网袋(100 μm 网眼,经灭菌)中,每袋装 6 g 折干物质为 5.81 g。

试验设两个处理:1)灭菌土壤接种微生物+混合凋落叶(M);2)灭菌土壤接种微生物+线虫+混合凋落叶(MN)。分解材料和培养土灭菌及接种方法(Setälä *et al.*,1988)为:土壤和分解材料经 80 °C 烘干 48 h,-80 °C 冷冻 24 h 以杀死干、湿生土壤动物及各种休眠体和孢囊等。灭菌土壤通过喷施菌悬液(25 g 鲜土于 0.5 L 灭菌蒸馏水中搅拌、依次过 38 μm 和 10 μm 网筛,除去各类土壤动物及其卵和孢囊类)接种微生物,直到土壤含水量达到 70%,充分混匀后分装于 50 cm×50 cm×7 cm 塑料培养盆内,每盆装土 5 cm 厚,于人工气候箱内(调节相对湿度 70%,温度 24±0.5 °C,每天光照强度 1 000 Lux 12 h)预培养 30 d。

用湿漏斗法从剩余新鲜土壤中分离线虫,镜检(10×4 倍)剔除其它土壤动物(弹尾目、轮虫、线蚓、少数螨类等)用于接种。接种量为每 100 g 干土接

种线虫总量约 300 条,其中食细菌线虫 200 条、食真菌线虫 15 条、植食性线虫 80 条、捕食性线虫 5 条。

将网袋埋于培养盆中处理好的土壤中层,每盆埋放 25 袋,均匀盖土后稍稍压实,封上塑料布(上有 4 个 2 cm×2 cm 的通气网口,网口由 0.2 μm 的微孔滤膜制成,防止其它杂菌进入),于人工气候箱内(调节相对湿度 70%,温度 22±0.5 °C,每天光照强度 1 000 Lux 12 h)培养,定期取样测定,每次取样后定量补充水分。

试验设 6 次取样,取样时间间隔依次为 20、20、20、30、30 d,3 次重复(每重复 2 袋样品)。试验期为 140 d。

样品分解失重率的测定采用无灰分计量法(Ash-free dry mass,AFDM)。野外试验取样后,将网袋小心拆除,剔除样品中掺杂的植物根、茎,筛除土壤砂粒等外来物,将样品混匀并剪碎至<0.5 mm 大小,室内试验直接将分解样品混合剪碎至<0.5 mm 大小。样品经 75 °C 烘干 48 h 恒重测定水分含量,再重新称取一部分(1.0 g 左右,3 次重复)于马福炉中 550 °C 灰化 4 h 测定灰分含量。本研究所有测定项目均以此无灰分量(AFDM)为计量标准。

3 结 论

3.1 凋落叶分解进程

野外试验表明,大小网眼处理(C、F 处理)凋落叶干物质前期(0~135 d)变化缓慢,处理间没有差异,后期(135 d 以后)大网眼处理凋落叶干物质迅速

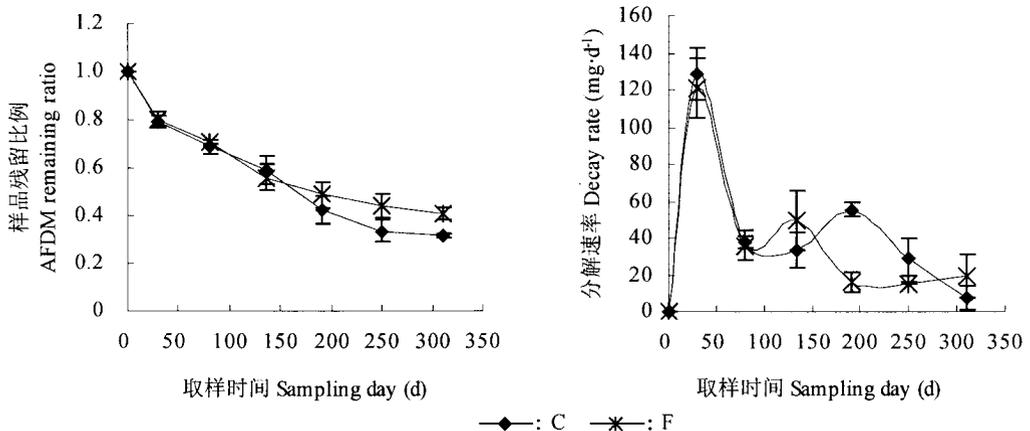


图 1 野外试验不同处理凋落叶分解动态(残留率和分解速率)

Fig.1 Dynamics of decomposition of leaf litters in field experiments (Ash-free dry mass (AFDM) remaining ratio and decay rate)

平均值±标准差 Mean±SD (n=4)

C:大网眼网袋 Coarse mesh F:小网眼网袋 Fine mesh

减少(图1),显著低于小网眼处理($p < 0.05$),至分解310 d,大、小网眼凋落叶残留比率分别为0.31和0.41;从分解速率变化(图1)看,不同处理分解速率均出现波动变化,且大网眼处理较小网眼处理凋落叶分解速率波动程度加剧。

在室内模拟试验中,凋落叶剩余干物质质量和分解速率(图2)在分解前期(0~80 d)接种线虫处理(MN)和未接种线虫处理(M)未表现出差异;分解后

期(80~140 d)接种线虫处理干物质剩余量明显减少,与未接种线虫处理间达到差异显著水平($p = 0.05$)。这可能是由于线虫对微生物进行捕食的同时存在激发作用,微生物活性增强,加速了对有机残体的分解。在分解速率变化趋势上,未接种线虫处理凋落叶分解速率20 d达到高峰以后持续下降,而接种线虫处理表现出明显的波动变化,说明线虫的参与加剧了波动的程度。

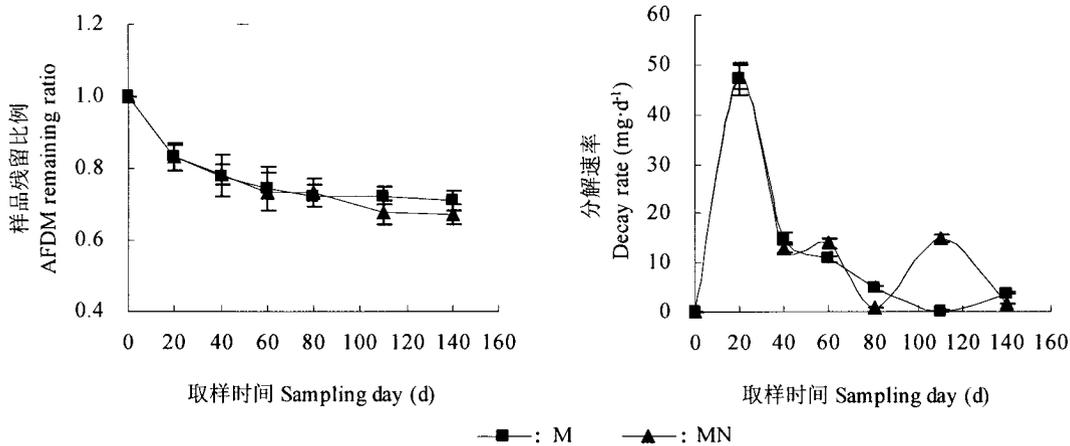


图2 室内模拟试验不同处理凋落叶分解动态(残留率和分解速率)

Fig.2 Dynamics of decomposition of leaf litters in simulated study indoors (Ash-free dry mass (AFDM) remaining ratio and decay rate) 平均值 ± 标准差 Mean ± SD (n = 3)

M: 接种微生物 Incubated microbiota only MN: 接种微生物 + 线虫 Incubated microbiota and nematodes

3.2 凋落叶分解的速率模型

3.2.1 单指数衰减模型对分解速率的预测

根据 Olson(1963)指数衰减模型 $x_t/x_0 = e^{-kt}$ (或表示为 $x_t/x_0 = \exp(-kt)$), x_0 为最初有机残体的干质量(g), x_t 为分解 t 时间后剩余物干质量(g), t 为分解时间, k 为平均分解速率), 可以计算出野外试验大、小网眼处理凋落叶分解的单指数模型分别为 $x_{t-C}/x_0 = e^{-0.003961t}$ 、 $x_{t-F}/x_0 = e^{-0.003150t}$, 即分解速率分别为 0.00396 和 0.00315 d^{-1} , 或者年分解速率分别为 1.45 和 1.15 , 由此可以推算凋落叶分解一半 ($t_{1/2} = 0.691/k$) 和分解 95% ($t_{0.95} = 3/k$) 所需要的时间分别为 0.43 、 0.54 和 2.08 、 2.61 年。

室内模拟试验未接种线虫和接种线虫处理的分解指数模型分别为 $x_{t-M}/x_0 = e^{-0.002331t}$ 和 $x_{t-MN}/x_0 = e^{-0.002790t}$, 即分解速率分别为 0.00233 和 0.00279 d^{-1} , 年分解速率分别为 0.85 和 1.02 , 分解 50% 和 95% 所需要的时间分别为 0.73 、 0.61 和 3.53 、 2.95 年。

由此可见,大网眼处理(螨类等其它中、小型土

壤动物参与分解)明显加速了分解进程,较线虫单独作用(小网眼处理)分解速率提高了 0.3 a^{-1} ,或者说分解 95% 所需要的时间缩短了 0.53 年;室内模拟试验中,微生物在凋落叶分解中的作用大小为 0.85 a^{-1} (M处理),而接种线虫以后(MN处理)凋落叶达到分解速率为 1.02 a^{-1} ,线虫的参与明显加速了分解进程。

为了明确生物对凋落叶分解作用的大小,可以将分解指数衰减模型 $x_t/x_0 = e^{-kt}$ 中的分解速率 k 因子分成3部分,即 k_a 为非生物因子、 k_m 为微生物因子和 k_f 为土壤动物对有机残体分解速率的贡献,因此分解指数模型可以表示为 $x_t/x_0 = e^{-(k_a + k_m + k_f)t}$ 。这里我们假设室内模拟试验中非生物(环境)因子的作用 $k_a = 0$,线虫的作用为 k_N ,除线虫以外的中、小型土壤动物的作用为 k_U 。由于野外试验大、小网眼处理的分解速率 $k_C =$ 中、小型土壤动物 + 微生物 + 非生物因子, $k_F =$ 线虫 + 微生物 + 非生物因子,室内模拟试验未接种和接种线虫处理的分解速率 $k_M =$ 微生物, $k_{MN} =$ 线虫 + 微生物,根据

上述计算结果 $k_M = 0.85 \text{ a}^{-1}$; $k_N = k_{MN} - k_M = 1.02 - 0.85 = 0.17 \text{ a}^{-1}$; $k_a = k_F - k_{MN} = 1.15 - 1.02 = 0.13 \text{ a}^{-1}$; $k_U = k_C - k_F = 1.45 - 1.15 = 0.30 \text{ a}^{-1}$, 即微生物、线虫、非生物因子、中、小型土壤动物(除线虫以外)对分解速率的贡献分别为 0.85、0.17、0.13 和 0.30 a^{-1} , 微生物对分解速率的贡献高达 58.6%, 因此是影响分解速率最重要的因子, 其次土壤动物(包括线虫)的作用占 32.4%, 线虫的单独作用占 11.7%, 而非生物环境对分解速率的贡献只有 9.0%。由此可以推算, 当只有环境(非生物)因素作用时, 凋落叶分解 95% 所需要的时间长达 23.1 年之久, 只有线虫参与分解(当然这种情况是不可能的)时, 分解 95% 所需要的时间长达 17.6 年, 中、小型土壤动物(包括线虫)单独作用分解 95% 也需要 6.4 年, 而微生物单独作用时只需要 3.5 年即可分解凋落叶的 95%。如图 3 所示, 可以清楚地看出各影响因素单独作用和协同作用对分解进程的影响。

3.2.2 双指数模型对分解速率的预测

由于随着分解时间的推进, 单指数衰减模型对分解进程的模拟(图 4, 虚线-----)与观测值之间发生了偏移, 尤其对于分解前期的快速分解过程和分解后期的慢速分解进程, 模拟值都低于观测值, 对于短时间观测结果(室内), 单指数衰减模型与实际分解过程之间的差距更大。因此, 本研究采用双指数模型 $x_t/x_0 = a \times \exp(-k_1 t) + b \times \exp(-k_2 t)$ ($a > b$) 对有机物质分解过程进行模拟(图 4, 实线——), 可以看出, 双指数模型与实际分解过程拟合效果非常

好, 尤其对于短时间观测结果(室内实验)的模拟, 双指数模型能够更好地反映实际情况。

双指数模型将分解过程分为两个过程进行分别拟合, 是两个单指数的加和(图 5), 其中 $a \times \exp(-k_1 t)$ 为主指数, 表征总的分解速率, k_1 即为主分解速率, 是后期(或长期)分解进程的决定变量; $b \times \exp(-k_2 t)$ 为附指数, 表征分解前期的分解进程, k_2 即为前期分解速率。两个单指数方程的系数 a, b 值之和接近 1(理论上等于 1, 拟合结果稍有偏差)表示 $t = 0$ 时分解样品的残留比例, 因此 a, b 值的大小表征由这两个指数控制的分解阶段对总分解进度(如失重量)影响的大小, 一般凋落叶前期快速分解阶段(营养控制阶段)持续的时间较短, 凋落叶失重量较小, 后期慢速分解阶段(纤维素控制阶段)持续的时间较长, 凋落叶的分解大部分都在这个阶段发生, 因此方程中 $k_1 < k_2, a > b, b$ 值越大表征由附指数控制的前期分解阶段持续的时间越长。

双指数模型对分解进程的模拟方程见表 4。分解前期(由附指数 $b \times \exp(-k_2 t)$ 决定)野外大网眼(C)处理分解速度($k_2 = 0.0498$)快于小网眼(F)处理($k_2 = 0.0174$), 而前者的 b 值(0.1083)小于后者(0.3044), 说明前者由营养控制的分解阶段分解较快、持续的时间较短。同样, 模拟试验中接种线虫 MN 处理前期分解速率($k_2 = 0.0630$)较未接种线虫 M 处理($k_2 = 0.0469$)大, 且 MN 处理较 M 处理前期分解持续的时间短($b = 0.2050 < 0.2612$)。分解后期(由主指数 $a \times \exp(-k_1 t)$ 决定)C 处理较 F 处理

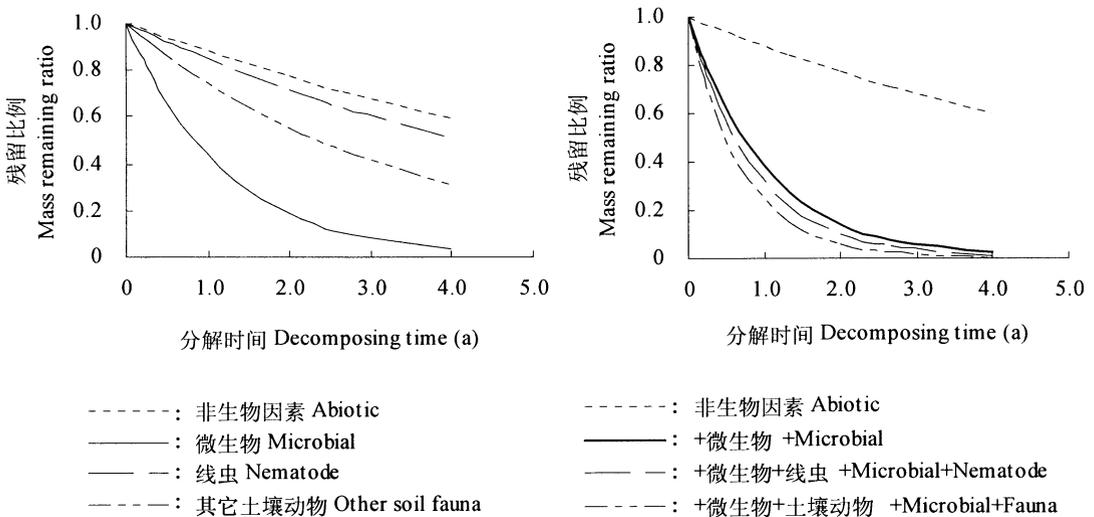
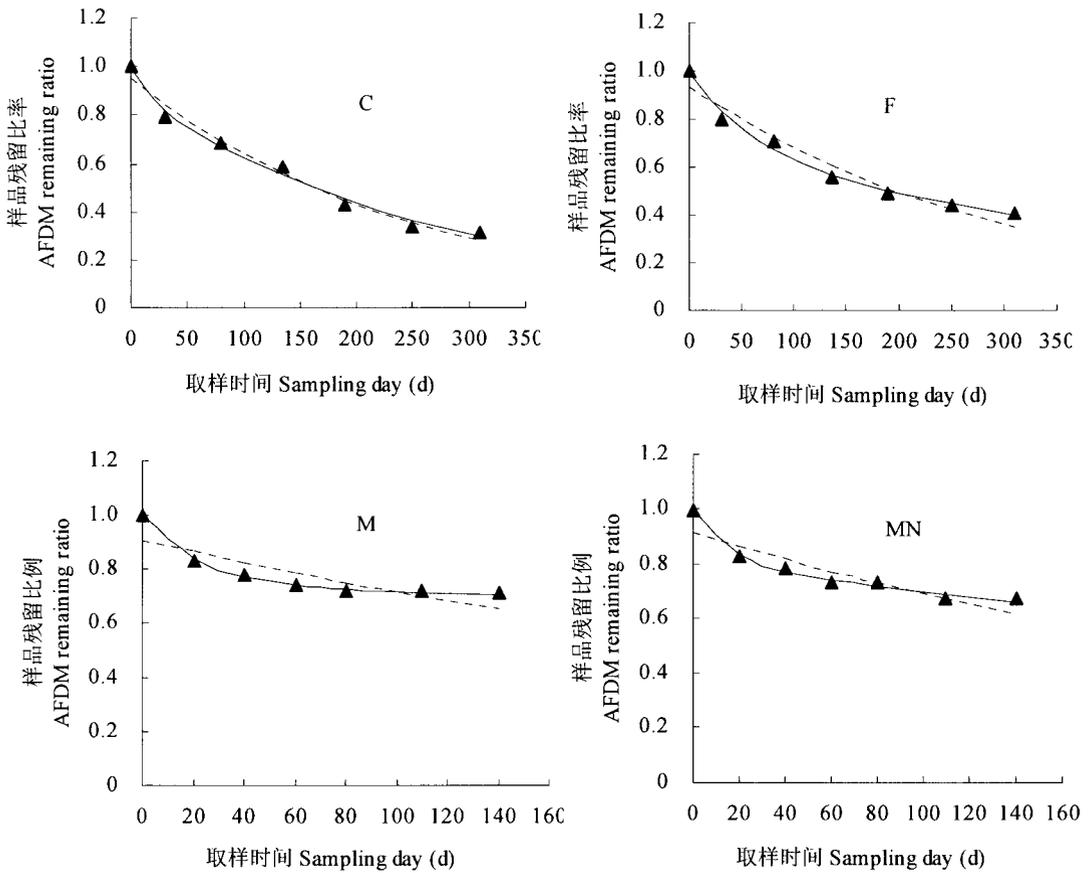


图 3 单指数衰减模型模拟各影响因素在凋落叶分解过程中的单独作用和协同作用(图示分解进程)

Fig. 3 Single exponential models for individual and collected effects of influencing factors on leaf litter decay rate (curves displayed decomposing process)



▲ 观测值 The observed — 双指数模拟曲线 Binomial exponential curve ---- 单指数模拟曲线 Single exponential curve

图4 野外试验和室内模拟试验不同处理凋落叶分解动态模拟

Fig.4 Simulation of leaf litter decomposition process for different treatment in field and simulated studies

C:野外大网眼 Coarse mesh in field F:野外小网眼 Fine mesh in field M:室内接种微生物(未接种线虫) Without nematode in simulated MN:室内接种微生物+线虫 With nematode in simulated

表4 凋落叶分解进程的双指数模拟方程
Table 4 Formula of binomial exponential model to simulate decomposition process

处理 Treatment	因子 Factor				F 值 F value
	a	k_1	b	k_2	
C	0.886 2	0.003 52	0.108 3	0.049 8	<0.000 2
F	0.685 5	0.001 75	0.304 4	0.017 4	<0.000 1
MN	0.794 7	0.001 27	0.205 0	0.063 0	<0.000 1
M	0.737 8	0.000 28	0.261 2	0.046 9	<0.000 1

C、F、MN、M:同图4 See Fig.4

分解速度快($k_1 = 0.003 52 > 0.001 75$),而C处理a值(0.886 2)大于F处理(0.685 5),说明前者较后者更早进入纤维素控制的慢速分解阶段;同样MN处理后后期分解速度快于M处理($k_1 = 0.001 27 > 0.000 28$),且较早进入纤维素控制分解阶段($a = 0.794 7 > 0.737 8$)。这些结论表明,土壤动物的参与通过加速凋落叶前期分解速率,缩短了凋落叶营养物质分解所需要的时间,促进凋落叶迅速进入纤

维素控制分解阶段,从而加速了整个分解进程。

根据表4所列的指数模拟方程可以计算凋落叶年分解速率以及分解50%和95%所需要的时间(表5)。可以看出,由双指数模型方程得到的分解速率均低于单指数模型的预测结果;野外实验C、F处理单指数模型预测分解95%所需要的时间分别为2.08和2.61年,而双指数模型预测的时间分别为2.26和4.15年;室内实验M、MN处理单指数模型

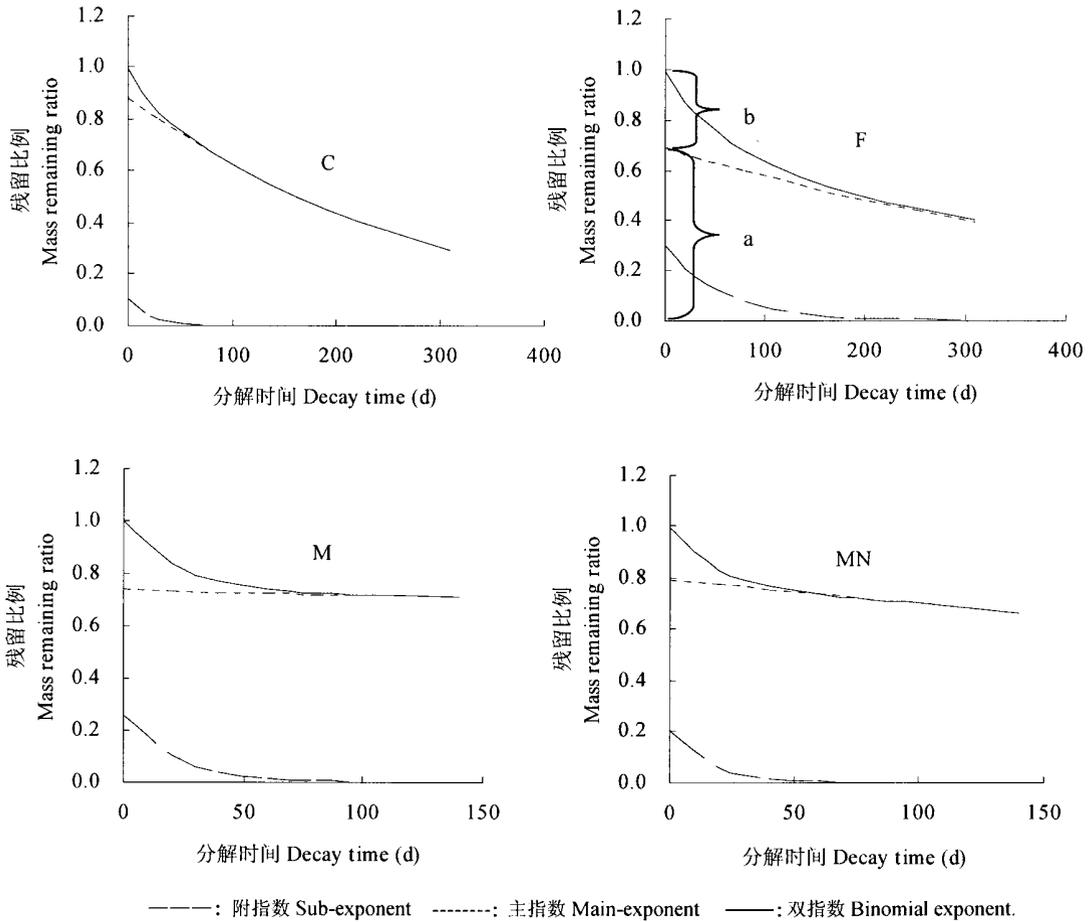


图 5 不同处理凋落叶分解双指数模拟曲线及其主、附指数曲线

Fig. 5 Binomial exponential curve and its main-exponent and sub-exponent for leaf litter decomposition process with different treatment in field and simulated studies
C, F, MN, M: 同图 4 See Fig. 4

预测分解 95% 所需要的时间分别 3.53 和 2.95 年，而双指数模型预测的时间分别为 26.5 和 6.04 年，远远高于前者。

根据表 5 双指数模型预测结果， $k_M = 0.10 \text{ a}^{-1}$ ； $k_N = k_{MN} - k_M = 0.46 - 0.10 = 0.36 \text{ a}^{-1}$ ； $k_a = k_F - k_{MN} = 0.64 - 0.46 = 0.18 \text{ a}^{-1}$ ； $k_U = k_C - k_F = 1.28 - 0.64 = 0.64 \text{ a}^{-1}$ 。与单指数模型模拟结果比较，微生物的作用大大减小，对分解速率的贡献只有 7.8%；中、小型土壤动物（包括线虫）的作用大大增强，在总分解速率中的比例高达 78.1%；非生物因子的作用也有所增加，对分解速率的贡献占 14.1%。这样看来，土壤动物是影响分解速率的最重要因子，其次是非生物环境的作用，微生物对分解速率的贡献最小。

4 讨论

关于凋落物的分解动态，一般研究仍然采用 Ol-

son(1963)提出的指数衰减模型，研究认为凋落物的分解存在营养控制和纤维素控制两个阶段(Berg, 1986)，而且第一阶段持续的时间取决于凋落物的质量(化学组成)，例如研究发现氮的起始浓度为 1.15% 以下的松针凋落物，第一阶段持续的时间少于两年，而起始氮浓度为 1.22% 的凋落物长达 5 年。也就是说，如果凋落物的分解处于第一阶段，可能出现近似直线型的速率变化，随着分解的进行，分解速率将会下降。

Howard 和 Howard(1974)曾研究发现在没有土壤动物参与分解作用时，一种渐进曲线模型(双指数模型)较单指数衰减模型更适于描述其分解过程。这种渐进曲线模型表明，经过某个时间以后将不再发生分解作用，因此，与双指数模型相比，用单指数衰减模型描述分解过程将导致对长期分解速率的过高预测，如表 6 所示，本研究用单指数衰减模型预测的

表 5 单指数和双指数模型对凋落叶年分解速率及分解 50% 和 95% 所需时间的预测
Table 5 Prediction values of decay rate and time for 50% and 95% decomposition by single and binomial exponential models

处理 Treatment	指数模型 Model	分解速率 Mass loss rate		分解 50% 和 95% 所需要的时间 Time for 50% and 95% decomposition	
		d^{-1}	a^{-1}	$a(t_{0.5})$	$a(t_{0.95})$
C	1	0.003 96	1.45	0.48	2.08
	2	0.003 52	1.28	0.52	2.26
F	1	0.003 15	1.15	0.60	2.61
	2	0.001 75	0.64	0.96	4.15
M	1	0.002 33	0.85	0.81	3.53
	2	0.000 28	0.10	6.11	26.5
MN	1	0.002 79	1.02	0.68	2.95
	2	0.001 27	0.46	1.39	6.04

C, F, MN, M: 同图 4 See Fig. 4

表 6 不同因子对有机残体分解速率的影响
Table 6 Effects of different factors on decay rates of litter

分解材料 Litter type	分解速率 Decay constants (a^{-1})			环境和微生物的作用 Effect without fauna ($k_a + k_m$)/ k_{total}	土壤动物的作用 Faunal effect k_f/k_{total}
	环境和微生物 Without fauna ($k_a + k_m$)	土壤动物 Faunal component (k_f)	总因子 Total factor (k_{total})		
混合凋落叶 Mixed leaf litter*	0.28	1.00	1.28	21.9	78.1
混合凋落叶 Mixed leaf litter**	0.98	0.47	1.45	67.6	32.4
山茱萸叶 <i>Macrocarpium officinalis</i> foliage	0.69	0.13	0.82	84.1	15.9
栗树叶 Chestnut oak foliage	0.48	0.02	0.50	96.0	4.0
混合凋落叶 Mixed deciduous foliage	0.40	0.30	0.70	57.1	42.9
白栎树叶 <i>Quercus albus</i> foliage	0.60	0.32	0.92	65.2	34.8
山毛榉树叶 <i>Fagus longipetiolata</i> foliage	0.41	0.09	0.50	82.0	18.0
板栗树叶 <i>Castanea mollissima</i> foliage	0.27	0.01	0.28	96.4	3.6
橡树叶 Shinnery oak foliage	0.22	0.21	0.43	51.2	48.8
森林冻原草 Mixed tundra grasses	0.22	0.10	0.32	68.8	31.3
莎草 <i>Cyperus</i> sp.	0.30	0.06	0.36	83.3	16.7
格兰马草 <i>Bouteloua gracilis</i>	0.14	0.31	0.45	31.1	68.9
牧草 Mixed pasture grasses	1.15	0.09	1.24	92.7	7.3
桉树叶 <i>Eucalyptus pauciflora</i> foliage*	0.45	0.28	0.73	61.6	38.4
桉树叶 <i>Eucalyptus pauciflora</i> foliage**	0.69	0.04	0.73	94.5	5.5

* : 本研究双指数预测结果 Result based on binomial exponential models in this study ** : 本研究单指数预测结果 Result based on single exponential models in this study 表中其它数据引自文献 Seastedt (1984) Other data refer from Seastedt (1984)

结果与其它研究结果(Seastedt, 1984) 一样, 都过高估计了环境和微生物的作用, 因为单指数衰减模型实质上是假设在没有土壤动物参与时分解作用持续发生, 但是这种假设在长期分解试验研究中并没有得到证明(Seastedt, 1984), 本研究在短时间研究(室内模拟) 中甚至得到同样的结论, 因此, 从另一方面来讲, 势必低估了土壤动物对分解进程的影响。

本研究进一步证实, 由于随着分解时间的推进, 单指数衰减模型模拟结果与观测值之间发生了偏移(图 4), 没有真实反映出凋落叶前期的快速分解过程和后期的慢速分解进程, 而双指数模型将分解过程的两个过程分别拟合, 这样不但拟合了分解初始阶段分解速率迅速上升的短暂过程, 从而弥补了单

指数衰减模型与分解前期观测值之间不能吻合的缺陷, 而且消除了单指数模型对后期(或长期) 分解进程的过高预测。如表 6 所示, 本研究根据单指数衰减模型, 土壤动物的作用占 32.4%, 环境和微生物的作用达 67.6%, 均在以往研究结果范围内, 而利用双指数模型预测表明, 土壤动物的作用高达 78.1%, 环境和微生物的作用只有 21.9%。

当然, 由于网袋法本身存在方法上的缺陷, 例如为了研究大、中型土壤动物的作用必须增大网眼以保证这些土壤动物自由出入, 但是网眼增大的同时, 由于土壤动物的搬运、降雨淋溶作用等, 导致部分未分解的碎屑材料从网袋中移出, 加之取样以及样品预处理(砂粒、植物根系等杂质的筛除) 过程中的人

为损失等,都会导致对分解速率的过高估算,因此多少扩大了土壤动物的作用。考虑到这一点,本研究专门设立了6个不对称网袋(即上层用1 mm网面而下层用100 μm 网面)作为对照,尽量减少未完全分解凋落叶残体的渗漏。试验结束时取对照样测定凋落叶残留比率为0.34,这可能说明本试验大网眼处理(残留率0.31)可能扩大了土壤动物的作用,但对对照网袋也同时限制了部分螨类的进出,因此这种扩大实际上是有限的。此外,本研究认为由于小网眼相对封闭,多少会减弱外界环境的作用。

参 考 文 献

- Anderson JM, Ineson P (1984). Interactions between microorganisms and soil invertebrates in nutrient flux pathways of forest ecosystems. In: Anderson JM, Rayner ADM, Walton DWH eds. *Invertebrate-Microbial Interactions*. Cambridge University Press, Cambridge, 59 – 88.
- Attignon SE, Weibel D, Lachat T, Sinsin B, Nagel P, Peveling R (2004). Leaf litter breakdown in natural and plantation forests of the Lama forest reserve in Benin. *Applied Soil Ecology*, 27, 109 – 124.
- Berg B (1986). Nutrient release from litter and humus in coniferous forest soils—a mini review. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 1, 359 – 369.
- Berg B, Calvo de Anta R, Escudero A, Gärdenäs A, Johansson MB, Laskowski R, Madeira M, Mälikänen E, McClaugherty C, Meentmeyer V, Virzo de Santo A (1995). The chemical composition of newly shed needle litter of Scots pine and some other pine species in a climatic transect: long term decomposition in a Scots pine forest. *Canadian Journal of Botany*, 73, 1423 – 1435.
- Chen P(陈鹏) (1984). Role of soil animals on mass cycling in Changbai Mountains. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 4, 172 – 179. (in Chinese with English abstract)
- Cobo JG, Barrios ED, Kass CL (2002). Thomas RJ. Decomposition and nutrient release by green manures in a tropical hillside agroecosystem. *Plant and Soil*, 240, 331 – 342.
- Coleman DC, Blair JM, Elliott ET, Wall DH (1999). Soil Invertebrates. In: Robertson GP, Coleman DC, Bledsoe CS, Sollins P eds. *Standard Soil Methods for Long-Term Ecological Research*. Oxford University Press, Oxford, 349 – 377.
- Deng XB(邓晓保), Zou SQ(邹寿青), Fu XH(付先惠), Yao TQ(姚天全), Sheng CY(盛才余), Bai ZL(白智林) (2003). The impacts of landuse practices on the communities of soil fauna in the Xishuangbanna rainforest, Yunnan, China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 23, 130 – 138. (in Chinese with English abstract)
- Dilly O, Imler U (1998). Succession in the food web during the decomposition of leaf litter in a black alder (*Alnus glutinosa* (Gaertn.) L.) forest. *Pedobiologia*, 42, 109 – 123.
- Edwards PJ (1977). Studies of mineral cycling in a montane rain-forest in New Guinea. II. The production and disappearance of litter. *Journal of Ecology*, 65, 971 – 992.
- Ferris H, Matute MM (2003). Structural and functional succession in the nematode fauna of a soil food web. *Applied Soil Ecology*, 23, 93 – 110.
- Fioretto A, Musacchio A, Andolfi A, Virzo De Santo A (1998). Decomposition dynamics of litters of various pine species in a Corsican pine forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 30, 721 – 727.
- Hagvar S, Kjondal BR (1981). Succession, diversity and feeding habits of microarthropods in decomposing leaf litter. *Ecologia*, 38, 93 – 99.
- Highland K (2001). Fungal and bacterial enzyme activities in *Alnus nepalensis* D. Don. *European Journal of Soil Biology*, 37, 175 – 180.
- House GJ, Stinner RE (1987). Decomposition of plant residues in no-tillage agroecosystem: influence of litter bag mesh size and soil arthropods. *Pedobiologia*, 30, 351 – 360.
- Howard PHA, Howard DM (1974). Microbial decomposition of tree and shrub leaf litter. *Oikos*, 25, 341 – 352.
- Hunter MD, Adl S, Pringle CM, Coleman DC (2003). Relative effects of macroinvertebrates and habitat on the chemistry of litter during decomposition. *Pedobiologia*, 47, 101 – 115.
- Jesper L, Jakob M, Dagmar T, Ellen K (2002). Dynamics of invertase, xylanase and coupled quality indices of decomposing green and brown plant residues. *Soil Biology and Biochemistry*, 34, 501 – 508.
- Ke X(柯欣), Zhao LJ(赵立军), Yin WY(尹文英) (1999). Succession in communities of soil animals during leaf litter decomposition in *Cyclobalanopsis glauca* forest. *Zoological Research* (动物学研究), 20, 207 – 213. (in Chinese with English abstract)
- Liu WY(刘文耀), Jing GF(荆桂芬), He AJ(和爱军) (1990). Nutrient dynamics in the litter-fall and forest floor of evergreen broad-leaved forest and Yunnan pines forest in central Yunnan. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 32, 637 – 646. (in Chinese with English abstract)
- Mo JM(莫江明), Brown S, Kong GH(孔国辉), Melanie L, Zhang YC(张佑昌) (1996). Litter decomposition and its nutrient dynamics of a pine forest in Dinghushan biosphere reserve. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 20, 534 – 542. (in Chinese with English abstract)
- Olson JS (1963). Energy storage and balance of producers and decomposers in ecological system. *Journal of Ecology*, 68, 1190 – 1200.
- Ren YH(任泳红), Cao M(曹敏), Tang JW(唐建维), Tang Y(唐勇), Zhang JH(张建侯) (1999). A comparative study on litter fall dynamics in a seasonal rainforest and a rubber plantation in Xishuangbanna, SW China. *Acta Phytocologica Sinica* (植物

- 生态学报), 23, 418 – 425. (in Chinese with English abstract)
- Rowell DM, Prescott CE, Preston CM (2001). Decomposition and nitrogen mineralization from biosolids and other organic materials: relationship with initial chemistry. *Journal of Environmental Quality*, 30, 1401 – 1410.
- Seastedt TR (1984). The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. *Annual Review of Entomology*, 29, 25 – 46.
- Setälä H, Haimi J, Huhta V (1988) A microcosm study on the respiration and weight loss in birch litter and raw humus as influenced by soil fauna. *Biology and Fertility of Soils*, 5, 282 – 287.
- Sinsabaugh RL, Linkins AE (1987). Inhibition of the *Trichoderma viride* cellulase complex by leaf litter extracts. *Soil Biology and Biochemistry*, 19, 719 – 725.
- Takeda H (1988). A 5 year study of pine needle litter decomposition in relation to mass loss and faunal abundances. *Pedobiologia*, 32, 221 – 226.
- Taylor BR, Parkinson D, Parsons WFJ (1989). Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay rates: a microcosm test. *Ecology*, 70, 97 – 104.
- Virzo de Santo A, Berg B, Rutigliano FA, Alfani A, Fioretto A (1993). Factors regulating early-stage decomposition of needle litter in five different coniferous forests. *Soil Biology and Biochemistry*, 25, 1423 – 1433.
- Wang J(王瑾), Huang JH(黄建辉) (2001). Comparison of major nutrient release patterns in leaf litter decomposition in warm temperate zone of China. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 25, 375 – 380. (in Chinese with English abstract)
- Yang XD(杨效东), She YP(佘宇平) (1998). The character of composition and distribution on soil fauna under tropical forests of Xishuangbanna in rainy season. *Journal of Northeast Forestry University* (东北林业大学学报), 26, 65 – 70. (in Chinese with English abstract)
- Yin XQ(殷秀琴), Zhang GR(张桂荣) (1993). Correlation between forest litter and soil macroanimals. *Chinese Journal of Applied Ecology*(应用生态学报), 4, 167 – 173. (in Chinese with English abstract)
- Zhang XP(张雪萍), Zhang Y(张毅), Hou WL(侯威岭), Yin XQ(殷秀琴) (2000). Decomposition of coniferous litter and the function of soil animals in the Xiao Hinggan Mountains. *Scientia Geographica Sinica* (地理科学), 20, 552 – 556. (in Chinese with English abstract)
- Zhang XP(张雪萍), Zhong WY(仲伟彦), Ma ZW(马志伟), Wang LM(王立明) (1996). The process of fallen leaves decomposition and the function of soil animals. *Forestry Science and Technology* (林业科技), 21(3), 1 – 4. (in Chinese with English abstract)
- Zhuang TC(庄铁诚), Lin P(林鹏) (1992). Decay leaves microbial variations in process of natural decomposition of leaves litter for mangroves (*Kandelia candel*) forest in Jiulongjiang River estuary, Fujian. *Acta Phytoecologica et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学学报), 16, 17 – 25. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 彭少麟 责任编辑 张丽赫