

湿地枯落物分解及其对全球变化的响应

孙志高^{1,2}, 刘景双^{1,*}

(1. 中国科学院 东北地理与农业生态研究所, 长春 130012; 2. 中国科学院 烟台海岸带可持续发展研究所, 烟台 264003)

摘要 综述了当前湿地枯落物分解及其对全球变化响应的研究动态。湿地枯落物分解研究已随研究方法的改进而不断深化;当前湿地枯落物分解过程研究主要集中在有机质组分和元素含量变化特征的探讨上;湿地枯落物分解同时受生物因素(即枯落物性质以及参与分解的异养微生物和土壤动物的种类、数量和活性等)和非生物因素(即枯落物分解过程的外部环境条件,包括气候条件、水分条件、酸碱度与盐分条件以及湿地沉积的行为与特征等)的制约;模型已成为湿地枯落物分解研究的重要手段,对其研究也在不断深化。还讨论了湿地枯落物分解对于全球变化的响应,指出全球变暖、大气 CO₂ 浓度上升、干湿沉降及其化学组成改变可能对枯落物分解产生的直接、间接和综合影响。最后,指出了当前该领域研究尚存在的问题以及今后亟需加强的几个研究方面。

关键词 枯落物;分解;全球变化;湿地

文章编号:1000-0933(2007)04-1606-13 中图分类号:X171 文献标识码:A

Development in study of wetland litter decomposition and its responses to global change

SUN Zhi-Gao^{1,2}, LIU Jing-Shuang^{1,*}

1 Northeast Institute of Geography and Agricultural Ecology, CAS, Changchun 130012, China

2 Yantai Institute of Coastal Zone Research for Sustainable Development, CAS, Yantai 264003, China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (4) 1606 ~ 1618.

Abstract : Material cycle and energy flow is one of the important contents of ecosystem research. Litter decomposition is the important link of nutrition cyclic process, and connects the synthesis (photosynthesis) and decomposition (the decomposition of organic matter and the release of nutrient elements) of biological organism. Wetlands are the most active interfaces for energy and material movement on the earth since they are the ecotones between waters and lands. The decomposition rates of litters in wetland ecosystem, to a great extent, affect the accumulation rates of litters and the return of nitrogen (N), phosphorus (P) and other elements to soil pool. This process even affects the germination, growth, species abundance and aboveground biomass of wetland plant, and further influences the construction of plant community and the competition among populations in habitat. In this paper, we aim to provide a critical review on the recent development in study of wetland litter decomposition.

The study of wetland litter decomposition is constantly deepened along with the improvement of study methods. Models have been become important study means, so the researches about them are also constantly deepened. The current studies

基金项目:中国科学院知识创新工程重要方向资助项目(KZCX3-SW-332);国家自然科学基金资助项目(90211003)。

收稿日期:2006-03-07;修订日期:2006-11-28

作者简介:孙志高(1979~),男,山东烟台人,博士生,主要从事湿地环境生态与生物地球化学过程研究。E-mail:zhigaosun@yahoo.com.cn

*通讯作者 Corresponding author. E-mail:liujingshuang@neigae.ac.cn

Foundation item The project was financially supported by the Knowledge Innovation Program of Chinese Academy of Sciences (No. KZCX3-SW-332); National Natural Science Foundation of China (No. 90211003)

Received date 2006-03-07; **Accepted date** 2006-11-28

Biography SUN Zhi-Gao, Ph. D. candidate, mainly engaged in wetland environmental ecology and biogeochemistry. E-mail:zhigaosun@yahoo.com.cn

mainly focus on two aspects ,that is ,the change characteristics of organic matter components and element contents. Litter decomposition is mainly controlled by both biotic factors (such as the physical and chemical properties of litter and the species ,abundance and activity of heterotrophic microbe and soil fauna) and abiotic factors (such as climate , soil moisture , acidity , alkalinity , salinity and wetland sediment etc). With respect to the biotic factors ,the chemical properties of litter (mainly include the contents of nitrogen , phosphor , lignin and cellulose , the ratios of C/N , lignin/N and C/P) are the control factors of decomposition. Among them ,the ratios of C/N and lignin/N are the best predication indexes of decomposition rates as they reflect the ratio of carbohydrate and lignin to protein in litter. However , the predication indexes of decomposition in different stages are different as the changes of litter substrate quality. The activities of microbe and soil fauna are more important to the decomposition of recalcitrant component in litter at later stage. With respect to the abiotic factors ,temperature rising can increase the decomposition rates ,and precipitation affects the activity of decomposer and the leaching of chemical substances in litter. Water condition affects the ventilative status of litters ,and wetland nutrient status affects litter substrate quality ,hence indirectly influences decomposition rates. Temperature ,precipitation and other abiotic factors also indirectly influence decomposition through their effects on biotic factors.

Understanding the responses of litter decomposition to global warming , CO₂ doubling , the changes of dry or wet deposition and its chemical components are of crucial importance in understanding soil organic matter formation and carbon sequestration in wetland ecosystem. In this paper ,we also discussed the likely changes of wetland litter decomposition due to global change. Global warming might lead to the moving of wetland zones and the changes of the factors that control litter decomposition ,thus affects the function of nutrient cycling of wetland ecosystem. The effects of global warming on wetland litter decomposition rate can be divided into direct effects and indirect ones. With respect to the direct effects ,the effects of abiotic factors on litter decomposition are not consistent. On one hand ,temperature rising strengthens soil N mineralization and promotes the availability of soil nutrients ,which is in favor of litter decomposition. On the other hand ,it causes the increase of soil evaporation and the decrease of soil humidity ,which is unfavorable of litter decomposition. Temperature rising also can enhance the activities of microbes and promote decomposition rate. In addition ,global warming might indirectly affect decomposition by changing wetland distributed zones ,wetland community composition and structure ,litter substrate quality ,soil nutrient availability ,and thaw depth in high latitude wetland ecosystem. The CO₂ doubling usually does not have direct effect on litter decomposition of wetland ecosystem. However ,it can influence litter decomposition indirectly by changing litter substrate quality ,soil moisture regimes ,and the potential shift of decomposer community of wetland ecosystems. In current academia ,there are two different opinions about the effects of CO₂ doubling on litter substrate quality and decomposition rate. One opinion indicated that it could decrease litter substrate quality and decomposition rate. The other one indicated that it could increase decomposition rate ,but had no effect on litter substrate quality. The degree that global precipitation change will influence litter decomposition depends on the potential magnitude of this change as well as the current moisture condition. If the current moisture condition in a wetland ecosystem is optimal for litter decomposition ,then the significant change in precipitation may result in a decrease in litter decomposition. However ,if water is a limited factor ,then the increased precipitation will enhance litter decomposition. In addition ,the changes of chemical composition of dry or wet deposition (precipitation) can directly or indirectly affect decomposition mainly through influencing litter chemical composition and altering the ratios of C/N and C/P of decomposition environment.

In order to obtain enough information to understand the responses of wetland litter decomposition to global change ,thorough and comprehensive studies on decomposition are needed through long term ground network monitoring and observation ,simulating climatic change experiments *in situ* ,cross-site decomposition experiments ,and application of reciprocal transplant technique across different climate zones ,etc.

Key Words : litter ;decomposition ;global change ;wetland

物质循环与能量流动是生态系统研究的重要内容之一,而枯落物分解则是生态系统物质循环过程的重要环节,它连接着生物有机体的合成(光合作用)和分解(有机物的分解和营养元素的释放)^[1]。湿地是地球上具有多功能的独特生态系统,它介于水陆之间由水陆相互作用而形成的特殊自然综合体。湿地生态系统中枯落物分解速率的高低在很大程度上影响着枯落物的地表积累速度以及氮、磷等营养元素和其它物质向土壤库的归还,并进而通过影响湿地植物的萌发、生长、物种丰度和地上生物量等来影响湿地植物群落的构建和种群间在生境中的竞争^[2]。由于枯落物分解在湿地元素生物地球化学循环中发挥着重要作用,所以在全球变化的今天,关于湿地枯落物分解过程中土壤微生物活动释放的 CO_2 对于温室效应的贡献以及枯落物分解对大气 CO_2 浓度升高、气候变暖和干湿沉降的响应等科学问题已引起人们的关注^[1]。而对这些问题的探讨对于深入揭示湿地生态系统元素生物地球化学循环的过程与机理以及其对于全球变化的响应将有着非常重要的理论与现实意义。本文对当前湿地枯落物分解及其对全球变化响应的研究动态进行了综述,并在分析当前研究存在问题的基础上展望了其研究前景。

1 湿地枯落物分解及其对全球变化响应的研究方法

湿地枯落物分解的研究方法可分为野外试验和室内模拟试验两种,前者主要是在湿地环境条件下,通过估测样方法、尼龙袋法和砂滤管法等常规方法进行分解试验^[3]。由于湿地环境条件的特殊性和复杂性,使得枯落物难以收集,因而也就无法直接测定其损失量,所以估测样方法在湿地中不宜采用,后两种方法则是研究其分解的有效方法,但以尼龙袋法最为常用。室内模拟试验主要是在实验室内通过控制一定的环境条件来进行分解试验。由于模拟试验的环境条件不同于实际环境条件,所以试验结果与实际差别较大,它仅能回答特定环境条件下枯落物的分解状况,因而常用于枯落物分解对全球变化响应的模拟。目前,湿地枯落物分解对全球变化响应的研究方法常因研究内容、目的及时空尺度的不同而各异。

1.1 枯落物分解对大气 CO_2 浓度升高的响应

研究大多是采用开放或密闭同化箱内暴露于高 CO_2 浓度生长条件下植物的枯落物来开展相应的室内或野外试验。由于开顶或密闭同化箱法对于箱内的一些环境因子(如风速、光照及土壤环境等)较难控制,所以该环境条件下产生的枯落物与自然 CO_2 浓度升高条件下所产生的枯落物差别较大^[4]。基于此,当前该领域的研究大多是采用自由 CO_2 气体施肥技术(FACE)条件下植物的枯落物来开展研究。因FACE试验过程中的一些环境条件如温度、湿度、风速、光照等更接近于实际情况且植物的生长空间不受明显限制,所以该试验也可作为开展自然条件下高 CO_2 浓度对湿地枯落物基质质量的长期影响研究提供了可能^[4,5]。

1.2 枯落物对气候变暖的响应

研究采用的技术主要有实验室培养法和原地增温法,其中原地增温法又包括埋缆加热法、开顶或密闭同化箱空气增温法和红外线加热法等^[5,6]。需要说明的是,原地增温试验通常只能在小范围短时间内进行,其外推到大时空尺度上的有效性还有待于进一步研究^[1]。此外,枯落物对气候变暖的响应研究又可据时空尺度的不同分为历史法和时空互代法。历史法以史为鉴,它主要是从地球古气候的变化对枯落物分解的影响来推测现代全球变暖对枯落物分解的影响^[1]。由于受人类大范围强干预的现代自然环境与地球古环境大不相同,所以在作相应类推时应慎重。时空互代法主要是利用热量在空间上(经纬度和海拔高度)客观存在的梯度变化来代替时间上的变化,从而达到模拟枯落物分解对气候变化响应的研究目的。该法虽然给出的不是真正时间序列的图景,但却可以提供极有价值的直接信息,因而仍是十分有效的预测研究^[1,5]。

1.3 枯落物对干湿沉降及其化学组成变化的响应

研究方法主要有实验室培养法、模拟控制法和时空互代法^[5,6]。前两种方法是通过控制不同的湿度(或降水量)及水化学条件、干湿沉降量及化学组成来研究其对于湿地枯落物分解的影响。尽管枯落物在这种环境条件下的分解不同于自然条件,但对于揭示枯落物分解对这些控制变量的响应却非常有效,时空互代法是利用干湿沉降在空间上客观存在的梯度变化来开展枯落物分解对其的响应研究。

2 湿地枯落物分解研究动态

2.1 湿地枯落物分解过程

湿地枯落物的分解过程非常复杂,通常由3个子过程组成,即可溶成分的淋溶过程、难溶成分(如纤维素和木质素)的微生物降解过程以及生物作用(主要指动物生命活动)与非生物作用(如风化、结冰、解冻和干湿作用等)的碎化过程,分解过程可表示为三者的乘积^[7],而微生物和土壤动物在分解过程中起决定作用。已有研究表明,淋溶过程主要表现为可溶有机组分(如糖类、有机酸、蛋白质、苯酚等)和无机成分(K, Ca, Mg, Mn等)的快速损失,该阶段一般经历几天到几周,常发生碳、氮和磷的大量损失^[8]。降解和碎化过程主要表现为微生物大量分解枯落物中的不稳定有机物质和难溶化合物,且这些过程均随枯落物物理和生物破碎化程度的提高而加强^[9]。由于枯落物是由大量难溶化合物组成,所以这两个阶段持续的时间要比淋溶过程长的多,最终结果是导致C随时间的推移而逐渐减少,而一些养分如N、P等的释放一般会经历累积、固定和释放几个阶段。N、P等养分的累积与固定除了与枯落物中非氮物质的损失有关外,更重要的是微生物的固持作用和分解有机物的交换吸附作用使N从其它方面(如小动物、土壤和水体等)得到补充^[10]。

由于湿地是由水陆相互作用而形成的特殊自然综合体,所以其枯落物分解既不同于陆地生态系统也不同于水生生态系统,而更多的是受水陆环境交互作用(如干湿交替、积水条件、沉积行为与特征等)的影响,它对于湿地形成与演化的意义重大。如湿地积水形成的厌氧环境常会使枯落物分解缓慢,并可在气候、水文和酸碱等条件的交互作用下促进泥炭的发育。同时,枯落物基质质量和环境条件的差异使其分解过程表现出阶段性和连续性特征。Michael^[11]根据枯落物分解过程中有机成分的生物可利用性,将其划分为3个阶段:(1)分解初期,表现为枯落物中可溶成分的大量淋失以及水溶化合物和非木质素碳水化合物的优先分解,而木质素几乎不分解,其含量和木质素/(木质素+纤维素)因纤维素的优先分解而相对增大,该阶段物质损失较大,分解速率受营养水平和C可利用性制约;(2)第二阶段,表现为已木质化的未分解碳水化合物与原有木质素一起降解,枯落物化学成分趋于稳定,木质素/(木质素+纤维素)开始下降,物质损失趋于缓慢,分解速率受木质素制约;(3)分解末期,枯落物的木质素含量趋于稳定,分解变得极为缓慢,残余物质逐渐腐殖化。

目前,关于湿地枯落物分解过程研究主要集中在两方面:(1)有机质组分变化特征,Berg^[12]对红三叶草根系分解的研究发现,分解初期物质损失较大,30d后达71%,此时基质中的水溶物很快被分解,其中葡萄糖的降解与物质损失呈线性关系,其余多糖的降解则相对较慢。陈淑云等^[13]对东北山地贫营养沼泽的研究发现,泥炭有机质组成中,沥青含量一般随分解度增加而增多,水可溶物和半纤维素的变幅介于0~34.5%之间,且含量随分解度的增加而减少。(2)元素含量变化特征,Stephen^[14]等对红树林*Rhizophora mangle* L. 叶子分解的研究发现,21d后淋溶液中的TOC和TP浓度分别在2d和21d后达到最大值,此时叶中C:N由105上升到115,N:P由74上升到95,说明N、P的淋溶损失较大。1a后,残留物的C含量显著下降,N、P含量加倍,C:N由90下降到34,N:P由最大值222降为144。Dala^[15]对北方湿地植物分解的研究则发现,112d后,N、P损失率分别为22.9%~90.0%和46.3%~92.7%,之后趋于稳定。Ribeiro^[16]也指出,N、P释放主要发生在早期分解阶段(133d),而在后期阶段的变化较小。元素初始含量对其释放速率也有重要影响,初始含量高的元素从最初就开始释放。当微生物固持作用使碳与其它元素的比值升高至某一阈值时,元素也会释放。木质素对元素净释放还存在抑制作用,但这种抑制作用在分解初期影响不大^[17]。

2.2 湿地枯落物分解的影响因素

湿地枯落物分解同时要受生物因素和非生物因素的制约,前者是指作用于分解过程的外部环境条件,后者则是指枯落物理化性质以及参与分解的异养微生物和土壤动物的影响。

2.2.1 非生物因素

(1) 湿地气候条件

气候是影响枯落物分解的重要因素,其年际变化对分解速率有着重要影响^[18]。在众多气候因素中,以气温和降水对分解过程的影响较为深刻^[1,19]。一般而言,分解速率随气温的升高而增加。Vitousek等^[9]在热带

岛屿 Mauna Loa 的研究表明 随海拔升高 枯落物分解速率呈指数递减。王其兵等^[20]的研究也发现 在气温升高 2.7℃ 降水保持不变的条件下 枯落物分解速率将升高 在温度升高 2.2℃ 或更高 降水降低 20% 或更高的条件下 枯落物分解速率将降低。降水主要是通过影响淋溶过程和分解者活性而作用于分解过程。一般而言 降水对枯落物分解存在正效应 降水越多 枯落物分解就越迅速^[21]。Raija 等^[8]的研究也发现 枯落物损失与湿沉降量呈正相关。但也有的研究表明 丰沛降水形成的厌氧条件反而会使一些温带生态系统的枯落物分解变慢^[9]。总之 枯落物分解状况主要取决于气温和降水(湿度)的对比关系(湿热比)^[22] 当温度相对于湿度很高时 分解迅速 反之 分解缓慢。实际蒸散(AET)是表征气候对枯落物分解影响的综合指标 它因综合了温湿效应 所以与年均分解速率存在较好的正相关 可用于分解速率预测^[23]。此外 其它气候条件也对分解过程产生重要影响。Maryann 等^[24]对 *Lythrum salicaria* L. 和 *Typha latifolia* L. 分解的研究发现 冬季大雪和大风的环境条件可导致其组织结构的变化和物质的大量损失。

(2) 湿地水分条件

水分条件也是影响枯落物分解的重要因素 它是通过影响通气状况而间接影响有机物质的转化方向和速度^[7]。目前 关于其对分解的影响尚存在不确定性。Edward 等^[25]的研究表明 根部在淹水最长的条件下分解最慢 且分解速率随水深的增加而变慢。Lin 等^[26]的研究则发现 淹水条件下 DO 的消耗和有机物质的分解均加快。Dala 等^[15]的研究却发现 根部分解的干重损失在淹水和不淹水条件下差别不大 且淹水深度对分解速率也影响不大。干湿交替对分解过程也有重要影响。James 等^[27]的研究发现 自然干湿交替能够提高 *Polygonum pensylvanicum* 枯落物的分解作用。Raija 等^[8]的研究则表明 未排干条件下枯落物的重量损失要比排干条件下快。Timo 等^[28]的研究还发现 湿地排干对分解的影响与枯落物类型和湿地环境有关。排干增加了 *Carex* 泥炭地枯落物的重量损失 但未增加 *Sphagnum* 泥炭地枯落物的重量损失 而细根的重量损失在两泥炭地受到的排干影响并不明显。水位波动也会引起分解速率的差异。Akira 等^[29]研究表明 纤维素分解速率与水位波动范围存在较好的正相关。James 等^[27]对不同水位波动条件下枯落物分解速率的研究发现 4 种水位条件下(F1 321d 中有 30% 时间淹水 ;F2 41% ;F3 58% ;F4 100%) 各器官(茎、叶和种子)的分解速率以 F3 和 F4 最低 而 F1 和 F2 最高。

(3) 湿地养分条件

养分条件对枯落物分解过程的作用机制较为复杂。一般认为 生长在贫营养环境中的植物 其枯落物分解比较缓慢。原因在于养分条件越差 枯落物的 C/N 比越高 耐分解化合物的含量相对就较多 分解越缓慢 反之越快^[30]。Verhoeven 等^[31]的研究表明 富养分沼泽中生长的 *Carex diandra* 的枯落物要比贫养分沼泽中生长的 *Sphagnum fallax* 的枯落物分解快。枯落物分解时的养分状况对分解进程也有重要影响。Steven 等^[32]的研究发现 *Cladium jamaicense* 和 *Typha domingensis* 枯落物在贫养分条件下分解最慢 而在适度养分条件下分解最快。Verhoeven 等^[31]也发现富养分沼泽中的枯落物分解要比贫养分沼泽中快。Verhoeven 等^[33]还发现 *Carex diandra* 湿地水体的富养分环境要比 *Carex acutiformis* 湿地的贫养分环境更有利于纤维素分解。Akira 等^[29]对日本 Sasakami 泥炭地有机物质分解的研究还表明 有机物质的失重率与泥炭中的 N、P 浓度成正相关。但 Villar 等^[34]的研究却发现 湿地水中的养分状况对枯落物分解速率并无显著影响。N、P 供给增加对枯落物分解也有重要影响。一般而言 增加 N、P 供给可提高枯落物的 N、P 含量 改变分解环境的 C/N 比和 C/P 比。目前 N、P 供给增加对枯落物分解的影响尚存在不确定性。Aerts 等^[35]的研究表明 大气 N 沉降是湿地系统的一个重要 N 源 在 N 沉降较多的地区 增加 N 沉降可促进枯落物分解和养分释放。Berg 等^[36]的研究则表明 N 沉降对枯落物分解起减缓作用。但 James 等^[27]的模拟研究却表明 增加 N、P 供给对枯落物的重量损失并无影响。Holmboe 等^[38]对 Bangrong 红树林沉积有机物和 Denmark 盐沼沉积有机物分解过程的研究也发现 二者的厌氧分解过程并不受试验添加铵态氮或磷酸盐浓度水平的限制。Xie 等^[39]对 3 种水生植物(*E. crassipes* , *V. natans* , *P. maackianus*) 叶片分解对 N、P 供给响应的研究还发现 分解过程对养分可利用性的响应依赖于植物种类和养分类型。增加 N 的可利用性对三者分解的影响均不大 而增加 P 的可利用性

除对 *E. crassipes* 的分解有影响外 (分解速率提高 68% ~ 87%) ,其对 *V. natans* 和 *P. maackianus* 的分解速率均无明显影响。廖利平^[40]的研究也发现 ,分解过程对添加氮的响应取决于养分类型 ,添加 NO_3^- -N 可促进分解的进行 ,而 NH_4^+ -N 则无该效应。此外 ,Verhoeven 等^[31]还研究了添加不同枯落物对分解的影响。结果发现 *C. diandra* (生长于富养分沼泽)和 *S. fallax* (生长于贫养分沼泽)的枯落物在添加 *S. fallax* 枯落物后 ,失重率均显著降低 ,而添加 *C. diandra* 对其分解速率并无任何影响。

(4) 湿地酸碱与盐分条件

酸碱状况对枯落物分解的影响主要是通过影响微生物的活性而发生作用。由于各种微生物都有最适宜活动的 pH 和可能适应的范围 ,所以 pH 过高或过低均会对微生物活性产生抑制作用^[7]。Rob 等^[41]的研究发现 ,水体 pH、重碳酸盐浓度和 Al 含量显著影响着 *Juncus bulbosus* L. 的枯落物分解。在 pH 为 3.5 和 5.6 的条件下 ,微生物对有机物质重量损失的贡献率分别为 23% 和 31%。在较低 pH 情况下 ,以真菌的分解占主导 ;在 pH 为 5.6 的条件下 ,真菌和细菌在分解过程中均发挥了重要作用 ,但大型无脊椎动物的作用似乎并不大。James 等^[37]的研究也表明 ,增加酸度可抑制 *Sparganium eurycarpum* 枯落物的分解。分解 200d 后 ,pH 为 4.6 和 8 情况下的枯落物剩余干重分别为原来的 47.5%、27.9% 和 7.3%。同时 ,N、P 分解释放也受 pH 的显著影响 ,低 pH 可抑制 N、P 释放 ,而高 pH 则可延缓 N、P 的释放。Neher 等^[42]的研究还表明 ,土壤 pH 与底物剩余量呈负相关 ,且其影响程度要高于土壤有机质含量和可利用性 N 等。此外 ,盐分条件也影响着枯落物的分解。目前关于该方面的研究相对较少。Christine^① 的研究发现 ,根系分解与土壤水的盐度存在一定的相关性。Irving 等^[43]在日德兰半岛北部自然盐分梯度带上对纤维素分解程度的研究表明 ,随盐分的增加 ,每日 CTSL (cotton tensile strength loss) 逐渐减少 (介于 1.8% ~ 5.5% 之间) ,但在最高盐分处 ,每日 CTSL 显著增加。

(5) 湿地沉积的特征与行为

枯落物分解还依赖于湿地沉积行为 ,沉积物的沉积作用可通过抑制 O_2 浓度和无脊椎动物的活动等而明显抑制分解的进行^[44]。Sharon 等^[44]研究了沉积物性质和沉积行为对密歇根湖湿地挺水植物分解的影响。结果表明 ,进行一次砂质土沉积可明显抑制 *T. latifolia* 的分解 ,470d 分解降低 10% ;进行贫磷和富磷粘土沉积同样也抑制了 *S. eurycarpum* 的分解 ,117d 降低 6% ~ 8% ,而 *T. angustifolia* 仅降低 2% ,但二者枯落物的 N、P 含量均不受沉积的影响。不同的是 ,*T. latifolia* 枯落物的 N 浓度在无沉积条件下要比沉积条件下高的多。Thomas 等^[45]的研究则发现 ,沉积物对枯落物的 P 释放存在重要影响。分解一段时间后 ,砂质沉积物和红树林沉积物中的 P 含量分别是最初的 174% 和 220% ,原因可能与枯落物分解产生的腐殖酸与金属离子键特别是 Fe 离子的络合作用有关。正是如此 ,P 化物在枯落物中可达到相当数量的累积 (为最初浓度的 5 ~ 10 倍) ,但被络合的 P 又会在沉积物-水界面形成难溶有机物 ,从而仅使小量 DRP 从沉积物中得到释放。因此 ,可依据沉积物中的 P 浓度来确定分解进程。Lee^[46]的研究也指出 ,湿地水体和沉积物中的 P 浓度可用来预测不同类型枯落物的分解速率。

(6) 湿地枯落物中 O_2 与 CO_2 状况

枯落物中的 O_2 和 CO_2 状况对其分解过程影响深刻 ,它通常受温度和含水量的影响较大^[7]。一般而言 ,随温度的升高和水分增加 ,枯落物中的 O_2 浓度下降 , CO_2 浓度上升。但水分过多又会限制气体交换 ,使 O_2 很快被消耗 ,进而又会抑制生物的新陈代谢^[48]。Akira 等^[47]对日本 Masukata 贫营养沼泽有机物质分解的研究发现 ,3 种枯落物 (*S. palustre* , *P. australis* 和 *A. japonica*) 的失重率与 CO_2 释放速率呈正相关 ,纤维素的分解速率虽在不同植物类型间存在显著差异 ,但均与耗氧速率呈正相关。Freeman 等^[48]的研究还发现 ,泥炭地 (即使是表层) 通常缺乏 O_2 ,而 O_2 的缺乏又会限制酚氧化酶的活性 ,进而对泥炭地的分解产生抑制。而不需要 O_2 的水解酶活性也因 O_2 对酚氧化酶的抑制而降低。原因在于 O_2 对酚氧化酶的抑制会产生大量酚类物质 ,而酚

① Christine E C. The role of nitrogen availability , hydroperiod and litter quality in root decomposition along a barrier island chronosequence. Ph. D. Dissertation , Old Dominion University , 1994

类物质对水解酶的活性又有抑制作用。

2.2.2 生物因素

(1) 湿地枯落物性质

枯落物性质直接决定了其相对可分解性,而相对可分解性又依赖于构成组织的易分解成分(N、P等)和难分解成分(木质素、纤维素、半纤维素、酚类物质等)的含量和结构^[29,48]。许多研究表明,枯落物分解速率与其初始氮含量和木质素含量存在较好的相关性^[49],木质素含量、C/N比和木质素/N比是反映和预测分解速率的较好指标^[50]。原因在于木质素是枯落物中最难分解的成分,它控制着分解速率。当其含量较低时,C/N比就反映了碳水化合物/蛋白质比;当其含量较高时,C/N比就反映了(碳水化合物+木质素)/蛋白质比。一般而言,当C/N比和木质素含量均较高时,枯落物分解较慢,反之较快^[51]。其它基质质量指标如N浓度、P浓度、C/P比、酚类物质/N比、酚类物质/P比等也影响着分解进程。Björn的研究表明,N在初期可促进分解的进行,而在后期高浓度N对分解可产生抑制作用。王其兵等^[20]的研究则发现,只有在降水较少时,分解速率才与C/N比密切相关,而在降水相对丰沛时,该规律并不明显,原因可能是因降水带来的N素改变了分解环境的C/N比所致。Alerts等^[52]的研究则表明,枯落物在分解初期(3个月)强烈受P浓度和C/P比的限制,但长期(1年)分解又与酚类物质/N比、酚类物质/P比等密切相关,原因与该区大气N沉降量较高导致P相对缺乏进而形成不利于细菌和真菌的基质有关。Freeman^[48]等的研究还发现,枯落物分解产生的酚类物质对水解酶存在很强的抑制作用,而该抑制作用又阻碍了分解的进行,只有当其含量较低时,水解酶才有较高活性。此外,枯落物质量还与各组分结构的复杂性(如分子大小和化学键多样化等)和物理性质(如物理结构和韧性等)有关^[19]。

(2) 湿地生物区系

影响枯落物分解的最主要因素可能是分解者本身,其它因素多是通过分解者的影响而发生作用。参与分解过程的分解者主要有微生物(如细菌和真菌等)和无脊椎动物。微生物体内具有各种完成多种特殊化学反应所需的酶系统,这些酶被分泌到枯落物内进行分解活动,其结果使一些分解产物作为食物被微生物吸收利用,另一些则被保留在环境中。无脊椎动物在分解过程中主要表现在破碎和摄食消化等方面^[7]。一般而言,微生物的分解作用常因环境条件的差异而表现出不同的分布和活性。郭继勋等^[53]的研究发现,羊草草原土壤微生物中的细菌、放线菌和真菌数量峰值交替出现在7~9月份,最大微生物量出现在8月份,与枯落物最大损失量相吻合。土壤动物的数量和生物量季节变化基本上也与枯落物失重变化相一致。吕桂芬^[54]的研究也发现,夏、秋季是微生物数量最多的时期,油蒿群落地下枯落物中的微生物数量普遍高于地上,枯叶中的数量要高于枯枝。生物在分解中的作用也会因种类和环境条件的不同而差异很大。郭继勋等^[53]的研究表明,羊草枯落物的分解主要由微生物完成(分解强度占年损失率的97%),放线菌的分解能力最强,真菌次之,土壤动物仅占3%。Sandhya等^[55]的研究则发现,细菌对水葫芦的分解占主导,而真菌的作用并不大。Rob等^[41]的研究还发现,pH较低时,真菌的分解占主导,pH=5.6时,真菌和细菌共同起作用,但大型无脊椎动物的作用并不大。Anesio等^[56]对大型植物*Scirpus maritimus*分解的研究还发现,分解过程中自由微生物的呼吸占总呼吸量的65%,说明其作用非常重要。但因附生细菌要比自由细菌有着更高的呼吸速率(3~4倍),所以其作用也不可忽视。

2.3 湿地枯落物分解模型研究

Olson的单项指数衰减模型是描述分解过程的常用模型。Minderman^[57]采用二项指数模型将枯落物分为易分解和难分解两部分,并具有不同的 k 值。Harmon等^[58]还将二项指数模型扩展为多项指数模型以更深入反映不同组分对分解的整体影响。比较而言,单项与多项指数模型预测结果的一致性与不同组分所占比例及其 k 值差异有关。 k 值差异越大、比例越接近,预测结果的差异就越显著。由于这些模型均假设枯落物不会转化为更易或更难分解的形式且主要考虑了通过呼吸和淋溶的损失,忽略了破碎作用,所以预测结果与实际差别较大^[59]。鉴于此,Lambert等^[60]将分解速率 k 分为两部分,即 $k = k_m$ (呼吸和淋溶损失分解常数)+ k_f (破

碎作用分解常数)。由于破碎开始的时间稍微滞后,故 k_f 可假定为0,而对该滞后效应的反映常采用模型 $Y_t = 1 - [1 - \exp(-k_f t)]N$ 来表征(Y_t : t 时的剩余常数; N :与时滞相关的常数)^[59]。近年来,这些模型化方法已为我国学者广泛应用到分解研究中,有的学者还在该基础上修正或建立了一些分解模型。尹承军等^[2]建立了解速率与气候因子的关系模型,但实际上是对Olson模型的修改。刘增文^[61]为解决Olson模型与同位素示踪分析在平均周转期和平均寿命问题上的差异还对模型进行了修正。马树才^[62]还报道了枯落物分解与土壤动物的作用,并建立了土壤动物作用下的枯落物分解模型。

3 全球变化与湿地枯落物分解研究动态

全球变化对枯落物分解有直接影响的是气候变化和大气组成变化。气候变暖是较明显的气候变化,而大气组成变化主要包括大气CO₂浓度升高、干湿沉降及其化学组成变化等。

3.1 气候变暖与枯落物分解

据研究,过去40a中全球平均气温升高了0.2~0.3℃,随着CO₂、CH₄和N₂O等温室气体浓度的继续增加,21世纪全球平均气温还会升高1.5~4.5℃^[63]。如前所述,湿地枯落物分解要受生物因素和非生物因素的制约,气候变暖可通过对这些因素的影响而作用于分解过程。气候变暖对枯落物分解的影响一般可分为直接和间接两方面。就直接作用而言,气候变暖可影响湿地系统的微环境,进而对分解过程产生重要影响。如气候变暖可改变湿地水热条件,导致其蒸散作用增强,土壤含水量降低,而干燥环境条件又不利于分解的进行^[1]。但气温升高可促进土壤养分的矿化和提高养分的可利用性,进而又有利于分解的进行。气温升高还直接影响湿地土壤微生物的生境。如气温升高可提高微生物活性,加快有机质和枯落物分解以及元素循环的进行。前述气温升高形成的干燥环境条件还可能使土壤动物和微生物的种群发生变化,它将更有利于细菌类的活动^[64]。总之,气候变暖对枯落物分解非生物过程的影响同时具有正效应和负效应,但其对生物过程的影响是积极的,进而对分解过程是有利的。就间接作用而言,气候变暖可通过影响湿地群落的组成、结构及物候变化、基质质量、土壤养分可利用性和高纬度湿地融层深度等作用于分解过程^[5]。由于气候变暖形成的湿地生物群落结构与种类组成不同于原有生态系统,所以由其引起的枯落物组成和质量变化又会对分解速率生重要影响。从物候学上来说,气候变暖可促进湿地植物生长,进而间接延长植物生长期,但这种生长期延长对枯落物分解的影响目前尚不确定。气候变暖还可扩大寒温带和热带面积,该趋势在总体上又可加快枯落物的分解,但温带内陆区的干旱化将不利于分解的进行^[1]。同时,目前关于气候变暖引起的湿地生物环境间接改变(如原有种能否适应分解新枯落物、土壤动物和微生物的迁入与迁出、群落演替等)对枯落分解的影响尚缺乏相应的研究。此外,目前用于模拟枯落物分解对气候变暖响应的指标 Q_{10} 值常因纬度和湿地系统的类型而各异,且现有的 Q_{10} 值多来自实验室研究,而关于其野外研究还很缺乏^[5]。

3.2 大气CO₂浓度升高与枯落物分解

CO₂是最主要的温室气体,其对全球变暖的贡献达60%。目前,大气CO₂浓度已由1958年的 315×10^{-6} 上升至1998年的 367×10^{-6} 。按照当前增加速率,其浓度在21世纪中叶将倍增,达到 720×10^{-6} ^[4]。大气CO₂浓度升高对枯落物生产和分解的影响已成为当前湿地生物地球化学过程研究的热点。一般而言,CO₂浓度升高通常对分解过程并无直接影响,但它可通过影响枯落物基质质量、土壤水汽含量和动物、微生物群落的变化而作用于分解过程^[5]。目前学术界关于CO₂浓度升高对枯落物质量和分解速率的影响尚存在两种认识(图1)^[65]。一种观点认为,CO₂浓度升高产生的施肥效应会促进植物生产力的增加和养分利用率(NUE)的提高,而NUE的升高又会导致土壤矿化速率的相对降低和可供给养分的限制,进而引起枯落物养分含量下降和C的增加,最终导致C/N比升高^[66]和质量下降(如酚类、丹宁和木质素等含量增多)^[67],分解速率降低。另一种观点认为,CO₂浓度升高增加了C向地下的分配^[68],而这种分配变化又促进了细根的增多、根部养分吸收能力的增强、真菌数量的增加以及根围易分解C沉积、胞外酶和有机C的增多,最终导致土壤微生物活性增强、有机物质分解增加、植物对土壤养分可利用性的增强^[69],从而抵消了因施肥效应产生的养分限制,分解速率增加。此外,在相对较干的湿地环境中,CO₂浓度升高还可通过降低植物的气孔导率和蒸腾作用来增加土

壤水汽含量^[70]。据研究,土壤水汽含量增加可促进分解的进行,但有的研究却并未发现该促进作用^[5]。总之,在上述环境条件下,土壤水分可利用性的增加可通过提高分解者的活性而对分解产生促进作用,但关于其它条件下土壤水汽含量变化对分解的影响仍需开展进一步研究。

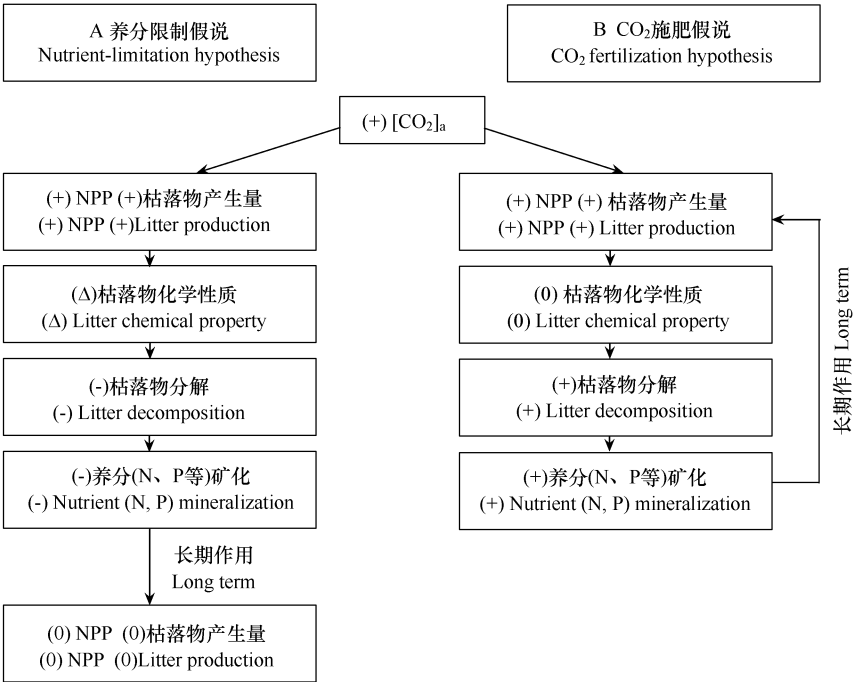


图 1 CO₂ 施肥效应对净初级生产力 (NPP) 和养分循环的影响^[65]

Fig. 1 The effects of CO₂-fertilization on net primary production (NPP) and nutrition cycling.
+ : 正影响 Positive effect ; Δ : 变化 Change ; 0 : 未变化 No change ; - : 负影响 Negative effect ; [CO₂]a : 大气 CO₂ 浓度 Atmospheric concentration of CO₂

3.3 干湿沉降及其化学组成变化与枯落物分解

大气成分变化对全球降水格局有着深刻影响,表现在中纬度地区的降水增多,北半球亚热带地区的降水减少,而南半球的降水增加^[4]。降水格局的这种改变会使一些地区趋于干旱,另一些地区则较为湿润,结果可通过影响水分状况而对分解者活性和分解过程产生重要影响。同时,温室效应引起的气候温暖还会提高陆地和海洋表面的蒸发,进而可提高大气的水汽含量^[4]。有研究表明,枯落物分解强烈受其水分含量的影响,而其水分含量一般又与降水量和土壤水分含量呈正相关^①,但过高或过低的水分含量均会对参与分解的微生物活性产生抑制作用^[71]。温度和湿度还对枯落物呼吸产生较强的交互作用。Flanagan 等^[71]的研究发现,较低温度条件下(<5℃),湿度变化对枯落物呼吸仅有较弱影响,而在较高温度条件下(10~15℃),其对湿度的变化较为敏感。全球降水变化对枯落物分解的影响主要取决于当前湿度条件及其潜在变化幅度^①。若当前湿度条件最有利于分解,则降水的显著变化可能会导致分解速率的降低。当然,即使在同一区域,湿地枯落物分解对降水改变的响应也不尽相同,表现为增加、降低或相对不变^[5]。可见,在评价降水改变对分解的影响时,正确揭示各地点枯落物分解对其的相应响应尤为重要。大气干湿沉降化学组成变化对分解过程的影响主要是通过影响枯落物的化学组成而间接改变分解环境的 C/N 比和 C/P 比等,进而影响着分解的进行。如大气 N 沉降是湿地系统的一个重要 N 源,其沉降量增加可明显提高分解环境的 N 含量,进而改变 C/N 比。如前所述,目前氮沉降增加对枯落物分解的影响尚存在不确定性。同时,其它化学成分改变对枯落物的分解也

① Chen H. Root Decomposition in Three Coniferous Forests :Effects of Substrate Quality , Temperature and Moisture. Ph. D. Dissertation , Oregon State University. 1999

有重要影响。Berg^[72]的研究发现,Mn 浓度是制约枯落物分解速率的关键因素,并与分解速率呈线性相关。Alerts 等^[52]还报道 P + Ca、木质素 + 单宁、碳水化合物等均与枯落物分解速率有关,而由干湿沉降直接或间接引起的这些化学组分变化均会对分解速率产生重要影响。

4 问题与展望

4.1 存在问题

综上所述,目前国外学者已在湿地枯落物分解过程、模型表征和影响因素等领域开展了大量研究,研究对象已涉及盐沼、红树林沼泽和泥炭沼泽等生态系统,其研究内容除了加强影响因素、有机质组分和元素释放规律的探讨外,还开展了许多枯落物分解对全球变化的响应研究。与国外相比,国内也开展了大量工作,并也在分解过程、模型表征和影响因素研究方面取得了许多成果,但这些研究大多集中在森林和草地生态系统方面,而对湿地生态系统的研究相对较少。目前国内关于湿地枯落物分解的研究仅限于白光润等^[22]对东北和华北泥炭沼泽,田应兵等^[73]对若尔盖高原湿地,刘景双^[10]、孙雪利^①、郑玉琪^[74]、王世岩^[75]和高俊琴^②等对三江平原沼泽湿地的研究,并分别在泥炭形成的生物环境机制,有机碳、N、P、微量元素(Fe、Cu、Mn 等)和有机质组分分解规律等方面开展了许多有意义的研究。但这些研究大多停留在一般规律与影响因素的探讨上,对诸如 O₂ 与 CO₂ 浓度、湿地沉积特征与行为、N 和 P 可利用性、水位波动与干湿交替以及生物区系等均缺乏或尚未开展相应的研究,而关于分解过程对全球变化的响应仍未开展相应的工作。尽管全球变化对湿地系统的影响是综合的,但目前对单因子如气候变暖、CO₂ 浓度升高和干湿沉降等对分解的影响仍缺乏相应的作用机理研究,而对多因子的综合作用机理研究更是亟待加强。

4.2 研究前景

- 鉴于当前该领域研究中存在的问题,建议今后可围绕以下几方面开展相应工作:
- (1)研究内容上,继续加强湿地枯落物分解过程、影响因素和模型表征等方面的研究,探讨分解的动力学机制及驱动因素,特别是要明确水位波动与干湿交替、N、P 可利用性、湿地沉积特征与行为和生物区系等对分解的影响。
 - (2)研究广度上,积极开展全球变化对湿地枯落物分解影响的野外与室内模拟试验研究。加强自然条件下大尺度、纬向热量梯度带和不同气候带的时空交互以及分解的长期定位观测,在积累长期时间序列数据和对所获取信息进行交互比较和综合的基础上,从生态系统乃至全球尺度揭示枯落物分解对气候变暖、CO₂ 浓度升高和干湿沉降及化学组成变化的响应。
 - (3)研究深度上,深入开展全球变化对湿地枯落物分解的直接、间接和交互影响研究。开展 FACE 和自然 CO₂ 浓度条件下枯落物分解的长期试验,揭示 CO₂ 浓度升高对枯落物基质质量及其分解的影响;开展气候变暖及其引起的湿地植被带与群落结构变化研究,揭示枯落物分解对气候变暖及其引起的相应变化的响应;开展干湿沉降及其化学组成变化对枯落物分解影响的长期试验,揭示分解过程对湿度平衡和干湿沉降化学组成的响应;开展全球变化对枯落物分解的综合影响研究,揭示一些环境因素如温度和湿度的交互作用。

References :

[1] Peng S L , Liu Q. The dynamics of forest litter and its responses to global warming. *Acta Ecologica Sinica* , 2002 , 22 (9) : 1534 – 1544.

[2] Yin C J , Hang D H , Chen Z Z. Quantitative relationships between the litter decomposition of four species in inner Mongolia grassland and climatic factors. *Acta Ecologica Sinica* , 1994 , 14 (2) : 149 – 154.

[3] Department of Wildlife Protection of Chinese Forest Enterprise. Beijing : Chinese Forestry Press , 2001.

[4] Fang J Y , Tang Y H , Jiang G M , *et al.* Global ecology-climate change and ecological responses. Beijing : Higher Education Press & Springer Press , 2002. 1 – 42.

[5] Chen H , Mark E H , Tian H Q. Effects of global change on litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Acta Ecologica Sinica* , 2001 , 21 (9) :

① 孙雪利. 三江平原典型沼泽湿地氮循环研究. 中国科学院长春地理研究所硕士学位论文. 1998

② 高俊琴. 三江平原湿地枯落物分解及有机质组分动态. 中国科学院研究生院硕士学位论文. 2003

1549 – 1560.

[6] Chen H , Harmon M E , Griffiths R P , *et al.* Effects of temperature and moisture on C respired from decomposing woody roots. *Forest Ecology and Management* ,2000 ,138 51 – 64.

[7] Cai X M. *Ecosystem ecology*. Beijing :Science Press ,2000.223 – 234.

[8] France R , Culbert H , Freeborough C , *et al.* Leaching and early mass loss of boreal leaves and wood in oligotrophic water. *Hydrobiologia* ,1997 , 345 209 – 214.

[9] Harrison P G , Mann K H. Detritus formation from eelgrass (*Zostera marina* L.) : the relative effects of fragmentation , leaching and decay. *Limnol. Oceanogr.* , 1975 ,20 924 – 934.

[10] Liu J S , Sun X L , Yu J B. Nitrogen content variation in litters of *Deyeuxia angustifolia* and *Carex lasiocarpa* in Sanjiang Plain. *Chinese Journal of Applied Ecology* ,2000 ,11 (6) 898 – 902.

[11] Michael N W , Joshua P S. Interactions between carbon and nitrogen mineralization and soil organic matter chemistry in Arctic Tundra soils. *Ecosystems* ,2003 ,6 :129 – 143.

[12] Berg B , Michael M , Bengt W. Decomposition of red clover (*Trifolium pratense*) roots. *Soil Biology and Biochemistry* ,1987 ,19 (5) 589 – 593.

[13] Chen S Y , Lang H Q , Wang S Z , *et al.* The formation process and properties of oligotrophic peat in the mountainous region of Northeast China. *Journal of Northeast Normal University* ,1994 ,4 100 – 104.

[14] Stephen E D , Carlos C M , Daniel L C , *et al.* Temporally dependent C , N and P dynamics associated with the decay of *Rhizophora mangle* L. leaf litter in Oligotrophic Mangrove wetlands of the Southern Everglades. *Aquatic Botany* ,2003 ,75 199 – 215.

[15] Dala A W , Henry R M , Arnold G V , *et al.* Decomposition of emergent macrophyte roots and rhizomes in a northern prairie marsh. *Aquatic Botany* , 1997 ,58 (2) 121 – 134.

[16] Ribeiro C , Madeira M , Araújo M C. Decomposition and nutrient release from leaf litter of *Eucalyptus globulus* grown under different water and nutrient regimes. *Forest Ecology and Management* ,2002 ,171 :31 – 41.

[17] Wang J , Huang J H. Comparison of major nutrient release patterns in leaf litter decomposition in warm temperate zone of China. *Acta Phytocologica Sinica* ,2001 ,25 (3) :375 – 380.

[18] Raija L , Jukka L , Carl C T , *et al.* Scots pine litter decomposition along drainage succession and soil nutrient gradients in peatland forests , and the effects of inter-annual weather variation. *Soil Biology & Biochemistry* ,2004 ,36 1095 – 1109.

[19] Vitousek P M , Turnet D R , Parton W J , *et al.* Litter decomposition on the Mauna Loa environmental matrix , Hawaii : patterns , mechanisms and models. *Ecology* ,1994 ,75 (2) 418 – 429.

[20] Wang Q B , Li L H , Bai Y F. Effects of simulated climate change on the decomposition of mixed litter in three stepper communities. *Acta Phytocologica Sinica* ,2000 ,24 (6) 674 – 679.

[21] Smith J L , Norton J M , Paul E A , *et al.* Decomposition of ¹⁴C-and ¹⁵N-labled organisms in soil under anaerobic conditions. *Plant and Soil* ,1989 , 116 115 – 118.

[22] Bai G Y , Wang S Z , Leng X T , *et al.* Bio-environmental mechanism of herbaceous peat forming. *Acta Geographica Sinica* ,1999 ,54 (3) 247 – 254.

[23] Meentemeyer V. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology* ,1978 ,59 465 – 472.

[24] Maryann W , Joseph B Y. Early stages of decay of *Lythrum salicaria* L. and *Typha latifolia* L. in a standing-dead position. *Aquatic Botany* ,2003 , 75 45 – 57.

[25] Edward G T , Frank P D. Decomposition of roots in a seasonally flooded swamp ecosystem. *Aquatic Botany* ,1990 ,37 (3) 199 – 214.

[26] Lin C , Wood M , Haskins P , *et al.* Controls on water acidification and de-oxygenation in an estuarine waterway , eastern Australia. *Estuarine , Coastal and Shelf Science* ,2004 ,61 55 – 63.

[27] James T A , Loren M S. The effects of flooding regimes on decomposition of *Polygonum pensylvanicum* in playa wetlands (Southern Great Plains , USA). *Aquatic botany* ,2002 ,74 97 – 108.

[28] Timo D , Leena F , Raija L , *et al.* Decomposition of Scots pine litter and the fate of released carbon in pristine and drained pine mires. *Soil Biology & Biochemistry* ,2000 ,32 1571 – 1580.

[29] Akira H , Chiaki H , Akiko H , *et al.* Decomposition activity of peat soils in geogenous mires in Sasakami , Central Japan. *European Journal of Soil Biology* ,2003 ,39 191 – 196.

[30] Schlesinger W H , Hasey M M. Decomposition of chaparral shrub foliage : losses of organic and inorganic constituents from deciduous and evergreen leave. *Ecology* ,1981 62 762 – 774.

[31] Verhoeven J T A , Toth E. Decomposition of and litter in fens : Effects of litter quality and inhibition by living tissue homogenates. *Soil Biology and Biochemistry* ,1995 ,27 (3) 271 – 275.

[32] Steven M D. Growth , decomposition , and nutrient retention of *Cladium jamaicense* Crantz and *Typha domingensis* Pers. in the Florida Everglades. *Aquatic Botany* ,1991 ,40 (3) 203 – 224.

[33] Verhoeven J T A , Arts H H M. *Carex* litter decomposition and nutrient release in mires with different water chemistry. *Aquatic Botany* ,1992 ,43 :

365 – 377.

[34] Villar C A , Cabo L , Vaithianathan P , *et al.* Litter decomposition of emergent macrophytes in a floodplain marsh of the Lower Paran River . Aquatic Botany , 2001 , 70 :105 – 116.

[35] Aerts R , Caluwe H D. Effects of nitrogen supply on canopy structure and leaf nitrogen distribution in *Carex* Species. Ecology , 1994 , 75 :1482 – 1490.

[36] Berg B , Matzner E. Effects of N deposition on decomposition of plant litter and soil organic matter in forest systems. Environ. Rev. , 2000 , 5 :1 – 25.

[37] James H , Robert K N. Decomposition of *Spartanium eurycarpum* under controlled pH and nitrogen regimes. Aquatic Botany , 1993 , 46 (1) :17 – 33.

[38] Holmboe N , Kristensen E , Andersen F. Anoxic decomposition in sediments from a tropical mangrove forest and the temperate Wanden sea : implications of N and P addition experiments. Estuarine , Coastal and Shelf Science , 2001 (53) :125 – 140.

[39] Xie Y H , Yu D , Ren B. Effects of nitrogen and phosphorus availability on the decomposition of aquatic plants. Aquatic Botany , 2004 , 80 :29 – 37.

[40] 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.

[41] Rob S E W L , Willy J W. Effects of water acidification on the decomposition of *Juncus bulbosus* L. . Aquatic Botany , 1988 , 31 (1-2) :57 – 81.

[42] Neher D A , Barbercheck M E , El-Allaf S M , *et al.* Effects of disturbance and ecosystem on decomposition . Applied Soil Ecology , 2003 , 23 :165 – 179.

[43] Irving A M , Brian K S , Hans B , *et al.* Controls on soil cellulose decomposition along a salinity gradient in a *Phragmites australis* wetland in Denmark. Aquatic Botany , 1999 , 64 :381 – 398.

[44] Sharon M V , Robert K N , Stephen M Kirkwood. Emergent plant decomposition and sedimentation : response to sediments varying in texture , phosphorus content and frequency of deposition. Environmental and Experimental Botany , 1998 , 40 :43 – 58.

[45] Thomas N , Frede A. Phosphorus dynamics during decomposition of mangrove (*Rhizophora apiculata*) leaves in sediments. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology , 2003 , 293 :73 – 88.

[46] Lee A A , Bukaveckas P A . Surface water nutrient concentrations and litter decomposition rates in wetlands impacted by agriculture and mining activities . Aquatic botany , 2002 , 74 :273 – 285.

[47] Akira H , Hisaya K , Chiaki H , *et al.* Decomposition of organic matter in peat soil in a minerotrophic mire. European Journal of Soil Biology , 2002 , 38 :89 – 95

[48] Freeman C , Ostle N J , Fenner N , *et al.* A regulatory role for phenol oxidase during decomposition in peatlands. Soil Biology & Biochemistry , 2004 , 36 :1663 – 1667.

[49] Huang Y , Shen Y , Zhou M , *et al.* Decomposition of plant residue as influenced by its lignin and nitrogen. Acta Phytocologica Sinica , 2003 , 27 (2) :183 – 188.

[50] 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.

[51] Alicia S M , Roberto A D. Decomposition of and nutrient dynamics in leaf litter and roots of *Poa ligularis* and *Stipa gyneriodes*. Journal of Arid Environments , 2003 , 55 :503 – 514.

[52] Alerts R , Caluwe H D. Nutritional and plant mediated controls on leaf litter decomposition of *Carex* species. Ecology , 1997 , 78 :244 – 260.

[53] Guo J X , Zhu T C. The studies on decomposers and litter decomposition in *Aneurolepidium Chinense* grassland ecosystem. Acta Prataculturae Sinica , 1994 , 3 (1) :13 – 17.

[54] Lü G F. Study on seasonal changes for the number of microorganism in the process of litter decomposition of *Artemisia Ordosica* communities. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis NeiMongol , 2000 , 31 (1) :84 – 87.

[55] Sandhya G , Pradeep K S , Hasija S K. Relative contributions of bacteria and fungi to water hyacinth decomposition. Aquatic Botany , 1992 , 43 (1) :1 – 15.

[56] Anesio A M , Abreu P C , Biddanda B A. The role of free and attached microorganisms in the decomposition of estuarine macrophyte detritus. Estuarine , Coastal and Shelf Science , 2003 , 56 :197 – 201.

[57] Minderman G. Addition , decomposition and accumulation of organic matter in forests. Ecology , 1968 , 56 :355 – 362.

[58] Harmon M E , Franklin J F , Swanson F J , *et al.* Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. Advances in Ecological Research , 1986 , 15 :133 – 302.

[59] Han X G , Li L H , Hang J H. An introduction to biogeochemistry. Beijing : Higher Education Press & Springer Press , 1999. 211 – 215.

[60] Lambert R C , Lang G E , Reiners W A. Loss of mass and chemical change in decaying boles of a subalpine balsam fir forest. Ecology , 1980 , 61 :1460 – 1473.

[61] Liu Z W , Pang K W. Problems in Olson (s litter decomposition model and its revision. Jour. of Northwest Sci-Tech Univ. of Agri. And For. (Nat.

Sci. Ed.), 2005 33 (1) 69 – 70.

[62] Ma S C , Yang M X , Zhang R Z. Litter decomposition model and the function of soil fauna. Journal of Liaoning University (Natural Sciences Edition) , 1994 , 21 (4) 80 – 84.

[63] Intergovernmental Panel on Climate Change. Climate Change 1995 :The science of climate change. In :Houghton J T , Meira-Filho L G , Callander B A , *et al.* eds. USA : New York : Cambridge University Press , 1996.

[64] Peterjohn W T , Melillo J M , Steudler P A , *et al.* Responses of trace gas fluxes and N availability to experimental elevated soil temperatures. Ecological Applications , 1994 , 4 617 – 625.

[65] Adrien C F , Andrew S A , Evan H D , *et al.* Forest litter production , chemistry , and decomposition following two years of free-air CO₂ enrichment. Ecology , 2001 , 82 (2) : 470 – 484.

[66] Owensby C E. Nitrogen and phosphorus dynamics of a tallgrass prairie ecosystem exposed to elevated carbon dioxide plant. Cell and Environment , 1993 , 16 843 – 850.

[67] Melillo J M. Will increases in atmospheric CO₂ affect decay processes. Ecosys. Center Ann. Rpt. Marine Biological Laboratory , Woods Hole , MA , USA , 1983. 10 – 11.

[68] Norby R J. Issues and perspectives for investigation root responses to elevated atmospheric carbon dioxide. Plant and Soil , 1994 , 165 345 – 349.

[69] Alwyn S , Herbert B , Andrew S B. Elevated atmospheric CO₂ affects the turnover of nitrogen in a European grassland. Applied Soil Ecology , 2005 , 28 37 – 46.

[70] Field C B , Lund C P , Chiariello N R , *et al.* CO₂ effects on the water budget of grassland microcosm communities. Global Change Biology , 1997 , 3 197 – 206.

[71] Flangan P W , Veum A K. Relationship between respiration , weight loss , temperature and moisture in organic residues on tundra. In :Holding A J , Heal O W , Mechean J S F , *et al.* eds. Soil Organisms and Decomposition in Tundra. Tundra Biome Steering Committee (Stockholm) , 1974. 249 – 277.

[72] Berg B , Johnsson M B , Meentemeyer V. Litter decomposition in a transect of Norway spruce forests : substrate quality and climate control. Canadian Journal of Forest Research , 2000 30 1136 – 1147.

[73] Tian Y B , Xiong M B , Xiong X S , *et al.* The organic carbon distribution and flow in wetland soil-plant system in Ruogergai Plateau. Acta Phytocologica Sinica , 2003 27 (4) : 490 – 495.

[74] Zheng Y Q , Liu J S , Wang J D , *et al.* Variation of chemical elements of *Carex lasiocarpa* litter in Sanjiang Plain. Grassland of China , 2000 3 12 – 16.

[75] Wang S Y , Yang Y X. Study on dynamics of litter decomposition and seasonal dynamics of phosphorus in decomposed residue of *Deyeuxia angustifolia* in Sanjiang Plain. Grassland of China , 2000 6 6 – 10.

参考文献：

[1] 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.

[2] 尹承军,黄德华,陈佐忠. 内蒙古典型草原 4 种植物凋落物分解速率与气候因子之间的定量关系. 生态学报, 1994, 14 (2) 149 ~ 154.

[3] 国家林业局野生动物保护司主编. 湿地管理与研究方法. 北京:中国林业出版社, 2001.

[4] 方精云,唐艳鸿,蒋高明,等. 全球生态学:气候变化与生态响应. 北京:高等教育出版社,施普林格出版社, 2002 1 ~ 42.

[5] 陈华,Mark E H,田汉勤. 全球变化对陆地生态系统枯落物分解的影响. 生态学报, 2001 21 (9) 1549 ~ 1560.

[7] 蔡晓明. 生态系统生态学. 北京:科学出版社, 2000. 223 ~ 234.

[10] 刘景双,孙雪利,于君宝. 三江平原小时章、毛果苔草枯落物中氮素变化分析. 应用生态学报, 2000, 11 (6) 898 ~ 902.

[13] 陈淑云,郎惠卿,王升忠,等. 东北山地贫营养泥炭的性质与泥炭的发育过程. 东北师范大学学报(自然科学版), 1994, 4 100 ~ 104.

[17] 王瑾,黄建辉. 暖温带地区主要树种叶片凋落物分解过程中主要元素释放的比较. 植物生态学报, 2001, 25 (3) 375 ~ 380.

[20] 王其兵,李凌浩,白永飞. 模拟气候变化对三种草原植物群落混合凋落物分解的影响. 植物生态学报, 2000 24 (6) 674 ~ 679.

[22] 白光润,王升忠,冷雪天,等. 草本泥炭形成的生物环境机制. 地理学报, 1999 54 (3) 247 ~ 254.

[40] 廖利平,高洪,汪思龙,等. 外加氮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.

[49] 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.

[53] 郭继勋,祝廷成. 羊草草原生态系统的分解者与枯枝落叶分解的研究. 草业学报, 1994 3 (1) 13 ~ 17.

[54] 吕桂芬. 油蒿群落枯枝落叶分解过程中微生物数量的季节动态变化研究. 内蒙古大学学报(自然科学版), 2000 31 (1) 84 ~ 87.

[59] 韩兴国,李凌浩,黄建辉. 生物地球化学概论. 北京:高等教育出版社,施普林格出版社, 1999. 211 ~ 215.

[61] 刘增文,潘开文. Olson 枯落物分解模型存在的问题与修正. 西北农林科技大学(自然科学版), 2005 33 (1) 69 ~ 70.

[62] 马树才 杨明宪,张荣祖. 凋落物分解模型与土壤动物的作用. 辽宁大学学报(自然科学版). 1994 21 (4) 80 ~ 84.

[73] 田应兵,熊明彪,熊晓山,等. 若尔盖高原湿地土壤——植物系统有机碳的分布与流动. 植物生态学报, 2003 27 (4) : 490 ~ 495.

[74] 郑玉琪,刘景双,王金达,等. 三江平原典型沼泽生态系统毛果苔草枯落物中化学元素变化分析. 中国草地, 2000 3 12 ~ 16.

[75] 王世岩,杨永兴. 三江平原小叶章枯落物分解动态及其分解残留物中磷素季节动态. 中国草地, 2000 6 6 ~ 10.