

多年冻土区退化湿地凋落物分解及其对鼠类入侵的响应机制

吕鑫瑶

哈尔滨师范大学地理科学学院, 黑龙江 哈尔滨

收稿日期: 2025年12月8日; 录用日期: 2026年1月8日; 发布日期: 2026年1月16日

摘要

湿地是连接陆地与水体的重要过渡带, 在维持生物多样性、水文调节及区域气候缓冲等方面发挥关键作用, 同时也是全球碳循环中的重要碳汇单元。大兴安岭多年冻土区广泛分布苔草草丘型湿地, 具有水文波动显著、有机质积累深厚和凋落物分解缓慢等特征, 是高寒地区重要的碳库。近年来, 在气候变暖和人类活动共同作用下, 该区域湿地出现不同程度退化, 伴随鼠类入侵频率和强度的增加, 原有苔草优势群落逐渐被小叶章和二歧银莲花等物种取代, 地表微地形、土壤水热与养分格局也随之改变, 从而可能重塑凋落物分解过程及湿地碳汇功能。本文系统梳理了湿地凋落物的来源与理化特征, 综述了湿地凋落物分解及碳、氮、磷等养分释放的关键过程与主控因子, 重点讨论了木质素、纤维素和半纤维素等结构性组分以及胞外酶活性在分解过程中的作用机制, 并结合湿地退化及小型哺乳动物入侵的研究进展, 分析了鼠类扰动可能通过改变植物群落组成、凋落物质量和土壤环境, 进而影响凋落物分解速率和养分循环的潜在途径。最后, 指出当前对不同鼠类入侵程度下凋落物分解与养分释放响应机制的定量研究仍然不足, 未来应加强多年冻土区典型湿地的野外凋落物袋实验和微生物-胞外酶过程的联动监测, 以期为退化湿地的生态修复与碳汇管理提供理论支撑和科学依据。

关键词

湿地, 凋落物分解, 养分释放, 鼠类入侵, 胞外酶, 多年冻土

Litter Decomposition in Degraded Permafrost Wetlands and Its Response Mechanisms to Rodent Invasion

Xinyao Lyu

School of Geographical Sciences, Harbin Normal University, Harbin Heilongjiang

Received: December 8, 2025; accepted: January 8, 2026; published: January 16, 2026

Abstract

Wetlands, as transitional ecosystems between terrestrial and aquatic environments, play crucial roles in maintaining biodiversity, regulating hydrology and buffering regional climate, and represent important carbon sinks in the global carbon cycle. In the permafrost region of the Da Xing'anling Mountains, *Carex*-dominated hummock wetlands around Arctic Village are characterized by pronounced hydrological fluctuations, substantial organic matter accumulation and slow litter decomposition, and thus constitute key carbon pools in cold regions. In recent decades, climate warming and human disturbances have led to various degrees of wetland degradation in this area, accompanied by increasing frequency and intensity of rodent invasion. Rodent activities not only disrupt hummock structures, but also alter microtopography and soil hydrothermal and nutrient conditions, thereby driving a community shift from *Carex subpediformis* to *Calamagrostis angustifolia* and *Anemone dichotoma* as dominant species, with potential impacts on litter decomposition dynamics and wetland carbon sink capacity. This review synthesizes current knowledge on the sources and biochemical characteristics of wetland plant litter, summarizes key processes and controlling factors of litter decomposition and C, N and P release in wetland ecosystems, and highlights the roles of structural compounds such as lignin, cellulose and hemicellulose, as well as extracellular enzyme activities, in regulating decomposition. By integrating studies on wetland degradation and small mammal invasion, we further discuss how rodent disturbance may affect litter mass loss and nutrient cycling through modifying plant community composition, litter quality and soil environment. Finally, we identify a lack of quantitative evidence on the responses of litter decomposition and nutrient release along gradients of rodent invasion, and propose that future work should combine field litterbag experiments with microbial and enzymatic measurements in typical permafrost wetlands, in order to support ecological restoration and carbon sink management in degraded wetlands.

Keywords

Wetland, Litter Decomposition, Nutrient Release, Rodent Invasion, Extracellular Enzymes, Permafrost

Copyright © 2026 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

1.1. 研究背景

当前,全球气候变化与人类活动正深刻影响生态系统的结构稳定性与物质循环过程[1][2]。湿地作为陆地与水域之间的重要过渡带,在维持生物多样性、水文调节与气候缓冲等方面发挥着不可替代的生态功能[3],尤其在全球碳循环中扮演着重要的“碳汇”角色[4][5]。湿地凋落物的分解不仅控制着养分的再循环效率,也是土壤有机碳积累和释放的重要调节环节[6]。

在我国多年冻土区,大兴安岭北极村一带广泛分布着以苔草(*Carex subpediformis*)为主的草丘型湿地,该类型湿地具备水文波动显著、有机质积累深厚、凋落物分解缓慢等典型特征,是高寒地区重要的碳库[7]-[9]。

在本文中,“鼠类”并非泛指所有啮齿动物,而是主要指在高寒湿地或冻土生态系统中具有显著扰动作用的小型本地啮齿动物,包括典型的挖掘型或取食型物种(如 *Myospalax*、*Microtus* 等属),其生态影

响往往通过改变土壤结构、植被组成和养分空间分布而体现。为增强不同研究之间的可比性，本文在综述中结合具体物种信息与功能群划分，对相关研究进行归纳分析。

此外，本文所使用的“入侵”一词，主要指本地鼠类在气候变暖和湿地退化背景下发生的种群扩展或爆发，而非严格意义上的外来物种入侵。在涉及外来啮齿动物的研究中，文中将予以明确说明并单独讨论。

1.2. 湿地退化与鼠类入侵

近年来，受气候变暖和人为干扰等因素影响，大兴安岭地区湿地呈现不同形式的退化[10][11]，涵养水源能力降低[12]。在此背景下，湿地塔头结构和水文条件发生改变，为小型哺乳动物活动提供了更适宜的栖息环境[13]。

鼠类在湿地中活动频繁，不仅破坏塔头结构，导致苔草草丘崩解，还通过取食与栖息改变地表微地形和土壤环境，进而影响植物群落的构成与功能[14]-[16]。在入侵影响下，原本占优势的苔草逐渐退化，小叶章(*Calamagrostis angustifolia*)和二歧银莲花(*Anemone dichotoma L.*)成为新的优势物种，伴随而来的丘间水分、温度与养分环境也发生同步变化[17]。

植物群落组成变化与微环境变化共同影响凋落物质量和分解过程，进而可能改变湿地的碳储能力与生态功能[18][19]。然而目前尚缺乏系统研究去定量揭示不同鼠类入侵程度对植物凋落物分解与养分释放的影响，限制了我们对湿地碳循环过程响应生物扰动的理解。

1.3. 研究目的

本研究拟在梳理国内外相关研究进展的基础上，聚焦多年冻土区退化湿地，结合凋落物质量、碳氮磷含量和结构性组分(如木质素等)等多指标，总结湿地植物凋落物分解及养分释放的关键过程与主控因子，评估鼠类入侵通过改变优势物种组成与微环境条件对凋落物分解过程的潜在影响机制。为进一步利用野外凋落物袋分解实验和微生物-胞外酶测定定量评估不同鼠类入侵程度下三种优势物种质量损失率、养分残留率和结构性组分变化提供理论基础和参数参考。

1.4. 研究意义

由于人类活动[20]和气候变化[11]共同作用，大兴安岭地区湿地退化日益加剧[10]，涵养水源能力及生态服务功能明显降低[12]。鼠类通过入侵不仅取食地上植物种子、果实及活体组织，还通过挖掘土壤筑巢改变土壤结构和植物生物量[16]，进一步加速植被退化和景观破碎化。

目前研究多集中于湿地退化后优势物种的分解速率及其养分释放[6][21]，而“湿地退化 + 鼠类入侵”双重扰动情景下调落物分解和养分循环的响应机制尚不清楚。系统研究湿地退化背景下鼠类入侵对凋落物分解的影响，有利于精准识别碳汇功能受损的关键环节，为制定有针对性的生态修复策略和提升湿地生态系统服务功能提供科学依据。

2. 湿地凋落物分解过程及其影响因素

2.1. 湿地凋落物的来源与基本特征

凋落物是植物在死亡与腐解过程中形成的死亡有机物质，包括碎屑、枯枝、落叶、花、果实及枯萎根系等成分[22]-[24]。在陆地生态系统中，凋落物的归还还是养分返还给土壤的关键途径，其中森林凋落物中叶片组织所占比例超过70%，其余则包括枝干、小枝和繁殖结构[25]。

湿地生态系统作为陆地与水域之间的过渡带，在全球气候变化中发挥重要作用，其中凋落物的分解

是湿地碳释放的主要来源之一[26]-[28]。前期研究表明,湿地退化后会引发土壤理化性质改变,影响养分元素的化学循环,进而影响湿地植物的生产力[29]。水位下降不仅改变凋落物分解的影响因子[30] [31],并通过植被结构变化形成更适合陆生哺乳动物活动的环境,从而促进其入侵[13],小型哺乳动物(如鼠类)入侵则可能进一步改变植物群落结构、凋落物质量损失及养分释放[32]。

尽管当前已经有大量关于森林、草地和草甸等生态系统中植物凋落物的研究,但对湿地植物凋落物分解过程的系统研究仍然相对不足[33]-[35],尤其是在多年冻土和鼠类入侵背景下。

2.2. 凋落物分解及养分释放过程

凋落物质量损失或腐解是指二氧化碳释放和所含碳化合物及养分的流失总和[36]。凋落物分解是一个有机质通过物理、生物和化学途径被大量分解为 CO_2 和养分的过程[37]。通过土壤微生物与动物的异养呼吸,碳以 CO_2 的形式重新释放到大气中[38],其中通过微生物分解释放的 CO_2 可以占据土壤表面 CO_2 通量的 20% 以上,这一过程被称为土壤呼吸。

当分解速率缓慢时,会导致土壤中有机质和养分的积累;而较快的分解速率则有助于满足植物对养分的吸收需求[39]。气候因素(如温度、降水和季节变化)可显著影响微生物和其他土壤动物的存在与活性,从而对分解速率产生重要影响。凋落物种类的多样性也会影响分解过程中土壤生物群落的活性及其生态过程[40]。

凋落物分解释放的碳、氮、磷和钙等养分能够被植物与微生物吸收利用,从而在陆地生态系统养分收支中扮演关键角色,其中植物群落最显著地受到来自凋落物的养分再循环影响[41] [42]。

2.3. 胞外酶对凋落物分解过程的作用

植物凋落物的微生物降解过程是由胞外酶介导的,酶学分析可以为凋落物分解研究提供机制层面的视角[43] [44]。在森林生态系统中,酶活性可解释约 35% 的叶片凋落物分解速率差异。值得注意的是,真菌丰度和酶活性与叶片中 N、P、K 或其他多种养分浓度并无显著相关性,提示在热带森林等生态系统中,凋落物组成差异(如结构性成分或酚类等)可能更强烈地影响微生物群落组成及其所驱动的生态过程[45]。

与森林生态系统相比,当前关于鼠类侵入湿地生态系统对酶活性和微生物过程影响的研究仍然较少,因此有必要结合野外监测和控制实验进一步揭示胞外酶在湿地凋落物分解过程中的调控机制。

2.4. 凋落物化学组成与分解速率

土壤中有机的主要来源是植被在地表形成的有机层(即凋落物),其中部分有机物还可渗入并分散进土壤内部[46] [47]。植物凋落物中包含多种类型的有机化合物,其中可溶性有机物主要包括糖类、酚类、烃类和甘油酯类,不同植物器官(叶、茎、根、树皮)及不同植物种类之间,这些有机化合物的相对比例存在显著差异[19]。

凋落物质量通常通过其化学组成来衡量,包括氮(N)、磷(P)、钾(K)等元素含量,以及主要细胞壁成分:木质素、纤维素和半纤维素,这些成分会显著影响凋落物的分解速率与养分释放[48]。

木质素约占凋落物总量的 15%~40%,极端情况下其含量可低至 4%,高至 50%。与纤维素相比,木质素是一种结构高度可变的分子,其结构在不同植物种类中存在显著差异。例如,阔叶树中的木质素含有不同比例的丁香基(guaiacyl)和紫丁香基(syringyl)结构,而针叶树通常仅含有丁香基型木质素[49] [50]。

碳水化合物(如纤维素和半纤维素)在凋落物中同样是常见且丰富的组成成分。其中纤维素约占凋落物的 10%~50%,由葡萄糖单体通过 β -1-4 糖苷键连接而成,形成具有高度结晶结构的长链纤维。半纤维素是由多种糖类单体聚合而成的杂多糖,其含量在不同植物种类的凋落物中存在差异,半纤维素/纤维素

比值一般在 0.7~1.2 之间，阔叶树凋落物(如山毛榉)通常表现出较高比值，而针叶树凋落物(如云杉)则较低[50] [51]。

在相同生态环境下，不同植物种类的凋落物具有显著不同的分解速率[52] [53]。这种差异主要来源于凋落物性状特征差异，如叶片硬度、氮含量、木质素和多酚类含量、碳氮比(C/N)及木质素/氮比等。在所有这些性状中，植物材料中的氮和木质素含量被认为是影响凋落物分解速率的关键因子之一。

2.5. 湿地环境下的淋溶与物理过程

湿地生态系统的凋落物分解是以下三种机制共同作用的结果(表 1)，并具备明显的累积性特征：(1) 可溶性物质的淋溶作用，通过降水与浸泡将可溶性组分释放。(2) 结构性成分的微生物降解，包括纤维素、木质素和半纤维素等难降解有机物的分解。(3) 非生物过程驱动的降解，如干湿交替、结冰、风化和冻融等物理过程[54] [55]。

在湿地环境中，淋溶作用是分解过程中的一个关键环节。研究表明，在短时间内，氮、磷等养分常常快速大量损失，导致凋落物干重约 30% 的损耗，但这一过程持续时间通常仅为数天至数周[6]。以马来眼子菜为例的研究表明，在分解第 6 天几乎所有无机物质已被淋溶并释放至水体[56]。

淋溶作用往往与土壤动物活动及非生物过程共同促进凋落物的碎裂化，这些碎裂的凋落物随后被真菌、细菌和放线菌等微生物所利用并降解[57]-[60]，微生物分解主要依赖其分泌的胞外酶来降解木质素、半纤维素和纤维素等难降解有机高分子物质。

Table 1. Major controlling factors and mechanisms regulating litter decomposition in wetland ecosystems

表 1. 不同因子对湿地凋落物分解过程的影响机制总结

因子类别	具体因子	对凋落物分解的主要影响机制	影响方向
气候因子	温度	提高微生物代谢速率与胞外酶活性，加快有机质矿化	正向
	水分/水位	调控淋溶强度、氧扩散条件及厌氧/好氧分解比例	非线性
非生物过程	冻融、干湿交替	促进凋落物物理破碎，增加比表面积	正向
植物性状	C/N 比	高 C/N 比限制微生物生长和分解速率	负向
	木质素含量	抑制结构性有机质的后期分解	负向
微生物过程	群落组成	决定分解途径(细菌或真菌主导)	条件依赖
胞外酶	水解酶	控制易分解组分的快速矿化	正向
	氧化酶	决定木质素等难降解组分的分解深度	正向

3. 湿地退化、鼠类入侵与凋落物分解：潜在耦合机制

湿地退化导致水位下降、土壤增温和通气性增强，不仅改变了凋落物淋溶 - 分解过程中的水文约束，还通过调节土壤氧供应和微生物活性影响结构性有机质的矿化速率。与此同时，退化湿地更易被小型哺乳动物(如鼠类)入侵，其掘洞、取食和筑巢活动会重塑微地形和土壤理化环境，并推动植物群落从苔草优势向小叶章和银莲花等物种转变。上述变化共同作用于凋落物输入量与质量、分解者群落组成以及胞外酶谱型，进而影响凋落物分解速率和碳氮磷养分释放过程。

3.1. 湿地退化对凋落物分解环境的影响

湿地退化的显著标志之一是水位持续下降和季节性积水时长缩短，导致原本长期处于饱和或还原状态的土壤逐渐向通气性更好的氧化环境转变。水位下降一方面减弱了凋落物在水层中的长期浸泡过程，

缩短高强度淋溶阶段的持续时间,使得可溶性有机碳和无机氮、磷等养分的早期大量流失受限[31] [61] [62];另一方面,持续暴露在空气中的凋落物更易受温度波动、干湿交替和紫外辐射等非生物过程的影响,从而加速物理破碎并为后续微生物降解提供更大的比表面积[63] [64]。

在多年冻土区湿地,水文条件变化还会叠加地温和活动层厚度的改变,从而影响土壤冻结-融化节律。适度排水和土壤增温有利于微生物活性提升和有氧分解过程加强,使结构性组分如纤维素和半纤维素的分解速率上升,凋落物质量损失加快,碳以 CO₂ 形式释放的比例增加[65]-[67]。但当退化程度过高、土壤过度干燥时,微生物生物量和酶活性反而受限,凋落物分解过程可能从“水分受限-氧气受限”转变为“水分严重受限”情景,呈现出非线性响应[68]-[70]。

此外,湿地退化往往伴随土壤理化性质改变,例如 pH 上升、氧化还原电位提高、可溶性盐分和无机氮含量波动等。这些变化一方面通过影响分解者群落结构(细菌/真菌比例、好氧/厌氧微生物组成)间接调节凋落物分解速率[71] [72]。另一方面直接改变养分再循环通道,例如,在长期还原环境中占优势的甲烷生成途径,可能在退化后逐步被以 CO₂ 释放为主的好氧分解途径取代,进而重塑湿地碳汇-碳源平衡[73]。

综上,湿地退化通过“水位-温度-土壤理化性质”三重通道重构凋落物分解环境,从早期淋溶阶段到后期结构性有机质矿化过程均产生深远影响,为鼠类等小型哺乳动物的入侵和扩散提供了新的生态位背景。

3.2. 鼠类入侵对植物群落与凋落物质量的调节

在湿地退化提供了更适宜的陆生栖息条件后,鼠类等小型哺乳动物容易沿着塔头-丘间微地形梯度入侵并扩散。其取食偏好、筑巢活动和挖掘行为对植物群落组成和地上生物量格局产生直接作用:一方面,鼠类通过选择性取食苔草幼苗、种子和地下营养器官,加速苔草优势度下降;另一方面,其踩踏和刨掘活动破坏塔头结构,使原本隆起的草丘崩塌、降低,丘间积水区面积扩大或出现新的裸地斑块[13] [16]。

植物群落从苔草优势向小叶章、二歧银莲花等物种转变,意味着凋落物输入的数量与质量发生同步改变。不同功能型植物在叶片厚度、组织密度、纤维素/半纤维素/木质素含量以及 C/N、C/P 和木质素/N 比方面存在显著差异,这些性状决定了凋落物的“易分解”或“难分解”程度[19]。一般而言,禾草类(如小叶章)凋落物 C/N 比相对较低、结构性碳组分比例较高,而多种多年生草本和银莲花类物种则可能富含水溶性有机碳和易降解化合物[74]-[76]。植物功能型的替代因此会改变凋落物中可溶性组分与结构性组分的比例,进而重塑分解速率和养分释放曲线。

鼠类本身也是重要的“营养工程师”。其排泄的粪便和尿液在巢穴周围形成高养分“热点”,显著提高微尺度土壤氮、磷和可溶性有机碳含量[77] [78]。这些营养热点一方面促进局部植物的快速生长和凋落物产量增加,另一方面会改变凋落物初始养分含量,加速早期分解与养分淋溶过程。同时,鼠类通过搬运种子、啃食枝叶和截断根茎等行为,增强群落空间异质性,使得同一湿地斑块内凋落物来源更加多样,混合分解释放的“非加性效应”可能进一步放大凋落物分解和养分循环的不均一性。

因此,在“湿地退化+鼠类入侵”的双重背景下,鼠类不仅作为一种消费者改变植物群落结构,还通过塑造凋落物化学性状和空间分布格局,间接调控凋落物分解过程和碳氮磷再循环通路。

3.3. 微生物与胞外酶对“退化-入侵-分解”过程的响应

凋落物分解的直接执行者是微生物群落及其分泌的多种胞外酶。湿地退化引起的水位下降、土壤增温和氧供应增强,会选择性地促进好氧分解者(如部分真菌和细菌类群)的扩张,同时抑制以厌氧代谢为主的微生物类群,使得分解体系由“还原-厌氧-甲烷生成”为主转向“氧化-好氧-CO₂ 释放”为主[79]-

[82]。在这一过程中，与碳水化合物降解相关的水解酶(如纤维素酶、半纤维素酶、 β -葡糖苷酶等)活性通常随之提高，而与木质素降解相关的氧化酶(如过氧化物酶、漆酶等)则对氧化还原条件和底物供应更为敏感，在中长期尺度上决定了结构性碳矿化的深度和速率。

鼠类入侵在这一土壤环境背景上叠加了新的生物驱动因子。一方面，鼠类通过改变凋落物质量和输入速率，改变微生物可利用碳源与养分的时间序列，使得微生物群落在不同分解阶段面临截然不同的底物组合：早期可溶性碳和无机氮、磷丰富，更有利于细菌类群和与 C、N 获取相关的水解酶；随分解推进，木质素和纤维素等难降解组分相对富集，真菌优势度及与氧化降解相关的酶活性逐渐提升[44] [45]。另一方面，鼠类活动形成的营养热点和微地形扰动会增加土壤孔隙度和氧扩散速率，促进微生物沿垂直和水平梯度迁移，增强微生物多样性和功能冗余。

在“退化 - 入侵 - 分解”耦合过程下，微生物与胞外酶系统的响应具有显著的时空异质性和非线性特征：中度排水与适度鼠类扰动可能通过提高水解酶活性和促进有氧分解，短期内增强凋落物分解和碳氮释放；但高强度退化叠加过度扰动则可能导致土壤严重干燥、植被显著退化和底物输入减少，从而抑制微生物活性与酶促分解，使部分难降解有机碳“遗留”于土壤中，改变湿地碳库形态和稳定性[67] [83]-[85]。

因此，从过程机理上看，湿地退化改变了微生物 - 胞外酶系统的环境约束条件，鼠类入侵则通过底物质量和营养空间异质性影响其底物供给，两者共同决定了凋落物分解速率、碳氮磷释放路径及其对多年冻土区湿地碳汇功能的综合影响。未来有必要在野外凋落物袋实验和酶活性测定基础上，引入高通量测序和同位素示踪等技术，定量刻画“退化 - 入侵 - 分解”三者之间的耦合关系。

3.4. 不同鼠类行为模式及其生态环境效应

现有研究表明，鼠类对湿地生态过程的影响在很大程度上取决于其主导行为模式。不同类型的行为通过不同途径作用于土壤环境、植被结构及凋落物分解条件(表 2)。

Table 2. Major rodent behavior types and their potential ecological effects on wetland environments

表 2. 不同鼠类行为模式及其对湿地生态过程的潜在影响

鼠类行为类型	主要行为特征	对植被结构的影响	对土壤环境的影响	对凋落物分解的潜在效应
挖掘行为	打洞、翻土、筑巢	破坏塔头结构，降低苔草优势度	增强通气性，改变水分分布	中度扰动促进分解，强扰动可能抑制
啃食行为	取食幼苗、种子和根茎	促进优势物种替代	间接改变凋落物来源与数量	改变分解速率与养分释放模式
贮藏与排泄行为	集中排泄、贮藏种子	形成局地高生产力斑块	形成氮、磷富集的养分热点	局地加速分解，增强空间异质性

(1) 挖掘行为(burrowing)

挖掘型鼠类通过打洞和翻土活动显著改变土壤孔隙结构和微地形格局，通常增强土壤通气性并促进表层有机质与矿质土壤的混合。在水分条件尚未严重受限的情况下，这类扰动可能为微生物活动和凋落物分解提供有利条件；然而，在高度退化或干化湿地中，过度挖掘可能加剧土壤水分流失，从而对分解过程产生抑制效应。

(2) 啃食与取食行为(herbivory/foraging)

以啃食为主的鼠类通过选择性取食改变植物群落组成，往往导致优势物种减少并促进低矮或耐扰动植物扩张。这种植物群落重组会间接改变凋落物输入量及其化学性状，如碳氮比和木质素含量，从而影

响凋落物分解速率及养分释放模式。

(3) 贮藏与排泄行为(hoarding and excretion)

部分鼠类在活动过程中形成贮藏结构或集中排泄区，导致养分在空间上高度聚集。这种斑块化养分输入可能在局地尺度上显著刺激微生物活性和胞外酶产生，使凋落物分解呈现明显的空间异质性。

4. 小结与展望

4.1. 研究进展小结

综合现有研究可以看出：(1) 凋落物分解包括两个同时进行且相互耦合的过程：一是微生物通过一系列酶促反应对木质素、纤维素及其他化合物进行矿化与腐殖化，二是可溶性化合物淋溶进入土壤和水体，其中所含碳与氮等元素逐步发生矿化[54]。(2) 凋落物分解过程受非生物因子(如温度、湿度、水位波动)以及生物因子(如凋落物化学组成和土壤生物群落结构)共同调控[55] [86] [87]。(3) 新鲜叶凋落物通常被土壤动物与微生物更易利用，随分解进行，易利用碳源逐渐耗尽，难降解化合物相对富集，导致凋落物质量下降并反馈调节微生物群落结构。(4) 湿地环境中，淋溶、微生物降解和物理破碎等过程叠加，使得凋落物分解兼具“快周转”和“慢积累”双重特征，对湿地碳汇功能具有决定性影响。

4.2. 研究争议、关键不确定性与理论假说

尽管已有研究从不同角度探讨了湿地退化或鼠类扰动对植物凋落物分解的影响，但关于鼠类扰动在退化湿地中究竟促进还是抑制凋落物分解，仍缺乏一致结论。部分研究认为，鼠类活动可通过改善土壤通气性、增加凋落物来源及其空间异质性，增强微生物活性并加快分解过程；而另一些研究则指出，在特定条件下鼠类扰动可能降低植被覆盖度、加剧土壤干化，从而抑制凋落物分解。

上述分歧并非简单反映扰动效应方向的差异，而在很大程度上与鼠类的功能类型及其主导行为模式(如挖掘、啃食和贮藏)不同密切相关。不同鼠类行为对土壤环境、植被结构和凋落物输入方式的影响存在显著差异，进而导致分解过程响应方向和强度的不一致。

此外，湿地退化阶段的差异也是造成研究结论不一致的重要原因。在轻至中度退化阶段，水位下降和土壤增温可在一定程度上缓解厌氧限制，为微生物活动和有机质分解创造有利条件；而在高度退化阶段，长期水分受限往往成为主导约束因子，即使存在鼠类扰动，其促进分解的效应也可能显著减弱。扰动强度差异及研究时间尺度不同(短期响应与长期反馈)亦会进一步放大研究结果之间的差异。

综合现有研究可认为，湿地退化通过重塑水文和热力条件改变凋落物分解的环境背景，而鼠类扰动主要通过调节植物群落结构以及凋落物数量、质量和空间分布，进一步影响微生物群落组成和胞外酶驱动的分解过程。二者的交互作用使凋落物分解在不同退化阶段和空间尺度上呈现明显的非线性响应特征。

基于上述整合，本文提出以下可供检验的科学假说：(1) 在轻至中度退化湿地中，适度鼠类扰动通过改善通气条件并提高凋落物质量和空间异质性，将促进凋落物分解和养分释放；(2) 在高度退化湿地中，过度鼠类扰动可能叠加水分限制效应，抑制微生物活性和胞外酶产生，从而减缓分解过程；(3) 鼠类活动引起的斑块化扰动将增强景观尺度上凋落物分解的空间异质性，并可能表现出一定的时间滞后效应。

4.3. 时空尺度视角下鼠类扰动对凋落物分解的影响

在多年冻土区湿地中，鼠类挖掘、取食和筑巢等行为通常以巢穴或取食斑块为中心形成明显的斑块状扰动。这类扰动斑块镶嵌于相对完整的湿地植被背景中，使生态系统由连续分布逐渐转变为由不同扰动强度单元组成的景观镶嵌体。斑块尺度上土壤通气性、植被组成和凋落物输入特征的差异，可能在景观尺度上累积并放大，进而影响湿地整体的碳循环功能。

从空间尺度看，鼠类扰动斑块通常伴随植被覆盖度降低、优势种替代和土壤结构松散化，这些变化显著改变斑块内凋落物的数量、质量及其空间分布格局。不同斑块间在水分、温度和养分条件上的差异，使凋落物分解速率在景观尺度上呈现高度不均一性。因此，仅基于单点或小尺度实验获得的分解参数，可能难以准确表征退化湿地整体的碳周转特征。

在时间尺度上，凋落物分解对鼠类扰动的响应具有明显的阶段性和滞后性。鼠类活动引起的植被变化通常先于凋落物输入特征的改变，其对分解过程的影响可能在数月甚至数年后逐渐显现；同时，微生物群落结构和胞外酶系统对底物变化的调整亦需要时间，从而导致分解速率对扰动强度的响应并非同步发生。

此外，不同湿地退化阶段和季节背景下，鼠类扰动效应的方向和强度可能存在显著差异。在轻至中度退化阶段，适度鼠类活动可能通过增强空间异质性和改善局部通气条件促进凋落物分解；而在高度退化阶段或干旱季节，水分限制往往成为主导因素，鼠类扰动的叠加效应可能转而抑制分解过程。同时，鼠类种群密度具有周期性波动特征，其高密度年份形成的强扰动效应，可能在后续多个生长季持续影响凋落物分解和养分释放。

综上，在多年冻土区退化湿地中，鼠类扰动通过斑块化过程将局地生态效应传递至景观尺度，并在不同时间尺度上表现出非线性和滞后响应。未来研究有必要在野外观测和实验设计中显式引入多尺度框架，以更准确评估鼠类扰动对湿地碳循环过程的长期影响(表 3)。

Table 3. Conceptual response patterns of litter decomposition across different wetland degradation stages and rodent disturbance intensities

表 3. 不同退化阶段和扰动强度下凋落物分解的潜在响应模式

湿地退化阶段	鼠类扰动强度	主导限制因子	凋落物分解响应	潜在碳循环效应
轻度退化	低 - 中	厌氧限制逐步缓解	分解速率提高	碳释放增强
中度退化	中	通气性与底物质量	分解速率最高	碳周转加快
高度退化	高	水分严重受限	分解过程受抑	有机碳残留增加
任意阶段	斑块化扰动	空间异质性增强	非线性与滞后响应	景观尺度不均一

4.4. 未来研究框架与方法学展望

在多年冻土区退化湿地中，鼠类扰动与凋落物分解之间的相互作用具有显著的多因子耦合特征。未来研究有必要在观测指标、过程解析与模型构建等方面进一步具体化和系统化。

首先，应建立可量化的鼠类扰动(入侵)梯度指标体系，以增强不同研究结果之间的可比性。该体系可综合植被结构变化(如优势种替代、地上生物量下降幅度)、土壤扰动特征(如洞穴密度、裸地比例、土壤容重变化)以及微地形破碎度等指标，从而表征鼠类活动对湿地生态系统的综合扰动强度。

其次，在过程机制层面，未来研究应重点关注与结构性有机质降解密切相关的微生物功能类群及其胞外酶过程。例如，参与木质素和多酚类物质降解的真菌类群(如白腐菌和部分子囊菌)及其分泌的氧化酶(如漆酶、过氧化物酶)，可能在退化湿地中决定凋落物后期分解速率和碳稳定性。将微生物群落结构、胞外酶谱型与凋落物化学组成进行联合分析，有助于深化对“退化 - 入侵 - 分解”耦合机制的理解。

最后，在模型层面，有必要在现有湿地碳循环模型或凋落物分解模型中引入生物扰动因子，将鼠类活动视为影响底物输入、土壤通气性和微环境异质性的动态过程。同时，结合野外观测与情景实验结果，发展能够反映空间异质性和非线性反馈的多尺度模型，以评估鼠类扰动对退化湿地碳汇功能的长期影响。

参考文献

- [1] Grimm, N.B., Chapin, F.S., Bierwagen, B., Gonzalez, P., Groffman, P.M., Luo, Y., *et al.* (2013) The Impacts of Climate Change on Ecosystem Structure and Function. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **11**, 474-482. <https://doi.org/10.1890/120282>
- [2] Shao, P.H., Han, H.Y., Sun, J.K., *et al.* (2023) Effects of Global Change and Human Disturbance on Soil Carbon Cycling in Boreal Forest: A Review. *Pedosphere*, **33**, 194-211. <https://doi.org/10.1016/j.pedsph.2022.06.035>
- [3] Zhang, Y., Zhang, X., Fang, W., Cai, Y., Zhang, G., Liang, J., *et al.* (2025) Carbon Sequestration Potential of Wetlands and Regulating Strategies Response to Climate Change. *Environmental Research*, **269**, Article 120890. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2025.120890>
- [4] Nahlik, A.M. and Fennessy, M.S. (2016) Carbon Storage in US Wetlands. *Nature Communications*, **7**, Article No. 13835. <https://doi.org/10.1038/ncomms13835>
- [5] Li, L., Xu, H., Zhang, Q., Zhan, Z., Liang, X. and Xing, J. (2024) Estimation Methods of Wetland Carbon Sink and Factors Influencing Wetland Carbon Cycle: A Review. *Carbon Research*, **3**, Article No. 50. <https://doi.org/10.1007/s44246-024-00135-y>
- [6] Zhou, X., Dong, K., Tang, Y., Huang, H., Peng, G. and Wang, D. (2023) Research Progress on the Decomposition Process of Plant Litter in Wetlands: A Review. *Water*, **15**, Article 3246. <https://doi.org/10.3390/w15183246>
- [7] Zhao, B. and Zhuang, Q. (2023) Peatlands and Their Carbon Dynamics in Northern High Latitudes from 1990 to 2300: A Process-Based Biogeochemistry Model Analysis. *Biogeosciences*, **20**, 251-270. <https://doi.org/10.5194/bg-20-251-2023>
- [8] Wang, D., Zang, S., Wang, L., Ma, D. and Li, M. (2022) Effects of Permafrost Degradation on Soil Carbon and Nitrogen Cycling in Permafrost Wetlands. *Frontiers in Earth Science*, **10**, Article 911314. <https://doi.org/10.3389/feart.2022.911314>
- [9] Treat, C.C., Jones, M.C., Alder, J. and Frolking, S. (2022) Hydrologic Controls on Peat Permafrost and Carbon Processes: New Insights from Past and Future Modeling. *Frontiers in Environmental Science*, **10**, Article 892925. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2022.892925>
- [10] Yu, X., Ding, S., Zou, Y., Xue, Z., Lyu, X. and Wang, G. (2018) Review of Rapid Transformation of Floodplain Wetlands in Northeast China: Roles of Human Development and Global Environmental Change. *Chinese Geographical Science*, **28**, 654-664. <https://doi.org/10.1007/s11769-018-0957-3>
- [11] 刘诗琳, 刘吉平, 于洋. 1980-2020年东北地区湿地变化驱动力分异研究[J]. 农业灾害研究, 2024, 14(10): 269-271.
- [12] 薛鹏飞, 李文龙, 朱高峰, 等. 黄河首曲玛曲县高寒湿地景观格局演变[J]. 植物生态学报, 2021, 45(5): 467-475.
- [13] Van der Merwe, J., Hellgren, E.C. and Schaubert, E.M. (2016) Variation in Metapopulation Dynamics of a Wetland Mammal: The Effect of Hydrology. *Ecosphere*, **7**, e01275. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1275>
- [14] Drake, D.R. and Hunt, T.L. (2008) Invasive Rodents on Islands: Integrating Historical and Contemporary Ecology. *Biological Invasions*, **11**, 1483-1487. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9392-1>
- [15] Witmer, G.W. and Shiels, A.B. (2017) Ecology, Impacts, and Management of Invasive Rodents in the United States. In: *Ecology and Management of Terrestrial Vertebrate Invasive Species in the United States*, CRC Press, 193-220. <https://doi.org/10.1201/9781315157078-10>
- [16] 罗华智, 刘伟, 杨楠, 等. 高原麝鼠对若尔盖高原湿地草原土壤性质和植物生物量的扰动效应[J]. 西南农业学报, 2020, 33(3): 626-630.
- [17] Zedler, J.B. and Kercher, S. (2004) Causes and Consequences of Invasive Plants in Wetlands: Opportunities, Opportunists, and Outcomes. *Critical Reviews in Plant Sciences*, **23**, 431-452. <https://doi.org/10.1080/07352680490514673>
- [18] Yan, J., Wang, L., Hu, Y., Tsang, Y.F., Zhang, Y., Wu, J., *et al.* (2018) Plant Litter Composition Selects Different Soil Microbial Structures and in Turn Drives Different Litter Decomposition Pattern and Soil Carbon Sequestration Capability. *Geoderma*, **319**, 194-203. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.01.009>
- [19] Krishna, M.P. and Mohan, M. (2017) Litter Decomposition in Forest Ecosystems: A Review. *Energy, Ecology and Environment*, **2**, 236-249. <https://doi.org/10.1007/s40974-017-0064-9>
- [20] 张学伟. 浅论湿地保护在生态建设中的作用和措施[J]. 农业灾害研究, 2025, 15(1): 247-249.
- [21] 张超凡, 燕红, 赵千慧, 等. 泥炭沼泽退化过程中枯落物的分解速率及碳、氮、磷释放动态特征[J]. 环境生态学, 2024, 6(9): 100-106.
- [22] Zhou, T., Xiao, Y., Huang, Q., *et al.* (2022) Forest Litter Decomposition: Research Progress and Prospect. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, **38**, 44-51.
- [23] Berg, B. (2014) Decomposition Patterns for Foliar Litter—A Theory for Influencing Factors. *Soil Biology and Biochemistry*, **78**, 222-232. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.08.005>
- [24] Hobbie, S.E. (2015) Plant Species Effects on Nutrient Cycling: Revisiting Litter Feedbacks. *Trends in Ecology &*

- Evolution*, **30**, 357-363. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.03.015>
- [25] Robertson, G.P. and Paul, E.A. (2000) Decomposition and Soil Organic Matter Dynamics. In: *Methods in Ecosystem Science*, Springer, 104-116. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-1224-9_8
- [26] Salimi, S., Almutkar, S.A.A.A.N. and Scholz, M. (2021) Impact of Climate Change on Wetland Ecosystems: A Critical Review of Experimental Wetlands. *Journal of Environmental Management*, **286**, Article 112160. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2021.112160>
- [27] Ding, Y., Wang, D., Zhao, G., Chen, S., Sun, T., Sun, H., *et al.* (2023) The Contribution of Wetland Plant Litter to Soil Carbon Pool: Decomposition Rates and Priming Effects. *Environmental Research*, **224**, Article 115575. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2023.115575>
- [28] Duan, H., Wang, L., Zhang, Y., Fu, X., Tsang, Y., Wu, J., *et al.* (2018) Variable Decomposition of Two Plant Litters and Their Effects on the Carbon Sequestration Ability of Wetland Soil in the Yangtze River Estuary. *Geoderma*, **319**, 230-238. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.10.050>
- [29] Jiménez-Ballesta, R., García-Navarro, F.J., Bravo Martín-Consuegra, S., *et al.* (2018) The Impact of the Storage of Nutrients and Other Trace Elements on the Degradation of a Wetland. *International Journal of Environmental Research*, **12**, 87-100. <https://doi.org/10.1007/s41742-018-0072-4>
- [30] Zhu, L.L., Deng, Z.M., Xie, Y.H., *et al.* (2022) Effects of Hydrological Environment on Litter Carbon Input into the Surface Soil Organic Carbon Pool in the Dongting Lake Floodplain. *Catena*, **208**, Article 105761. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2021.105761>
- [31] Zhu, L.L., Deng, Z.M., Xie, Y.H., *et al.* (2021) Factors Controlling *Carex brevicuspis* Leaf Litter Decomposition and Its Contribution to Surface Soil Organic Carbon Pool at Different Water Levels. *Biogeosciences*, **18**, 1-11. <https://doi.org/10.5194/bg-18-1-2021>
- [32] Moorhead, L.C., Souza, L., Habeck, C.W., Lindroth, R.L. and Classen, A.T. (2017) Small Mammal Activity Alters Plant Community Composition and Microbial Activity in an Old-Field Ecosystem. *Ecosphere*, **8**, e01777. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1777>
- [33] Hassan, N., Sher, K., Rab, A., Abdullah, I., Zeb, U., Naeem, I., *et al.* (2021) Effects and Mechanism of Plant Litter on Grassland Ecosystem: A Review. *Acta Ecologica Sinica*, **41**, 341-345. <https://doi.org/10.1016/j.chnaes.2021.02.006>
- [34] Li, F., Zi, H., Sonne, C. and Li, X. (2023) Microbiome Sustains Forest Ecosystem Functions across Hierarchical Scales. *Eco-Environment & Health*, **2**, 24-31. <https://doi.org/10.1016/j.eehl.2023.03.001>
- [35] Mishra, S., Hättenschwiler, S. and Yang, X. (2020) The Plant Microbiome: A Missing Link for the Understanding of Community Dynamics and Multifunctionality in Forest Ecosystems. *Applied Soil Ecology*, **145**, Article 103345. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.08.007>
- [36] Brady, N.C., Weil, R.R. and Weil, R.R. (2008) *The Nature and Properties of Soils*. Prentice Hall.
- [37] Aerts, R. (1997) Climate, Leaf Litter Chemistry and Leaf Litter Decomposition in Terrestrial Ecosystems: A Triangular Relationship. *Oikos*, **79**, 439-449. <https://doi.org/10.2307/3546886>
- [38] Schimel, D.S. (1995) Terrestrial Ecosystems and the Carbon Cycle. *Global Change Biology*, **1**, 77-91. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.1995.tb00008.x>
- [39] Isaac, S.R. and Achuthan Nair, M. (2005) Biodegradation of Leaf Litter in the Warm Humid Tropics of Kerala, India. *Soil Biology and Biochemistry*, **37**, 1656-1664. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.02.002>
- [40] Chapman, S.K. and Koch, G.W. (2007) What Type of Diversity Yields Synergy during Mixed Litter Decomposition in a Natural Forest Ecosystem? *Plant and Soil*, **299**, 153-162. <https://doi.org/10.1007/s11104-007-9372-8>
- [41] Vesterdal, L. (1999) Influence of Soil Type on Mass Loss and Nutrient Release from Decomposing Foliage Litter of Beech and Norway Spruce. *Canadian Journal of Forest Research*, **29**, 95-105. <https://doi.org/10.1139/x98-182>
- [42] Wedderburn, M.E. and Carter, J. (1999) Litter Decomposition by Four Functional Tree Types for Use in Silvopastoral Systems. *Soil Biology and Biochemistry*, **31**, 455-461. [https://doi.org/10.1016/s0038-0717\(98\)00151-5](https://doi.org/10.1016/s0038-0717(98)00151-5)
- [43] Sinsabaugh, R.L., Antibus, R.K. and Linkins, A.E. (1991) An Enzymic Approach to the Analysis of Microbial Activity during Plant Litter Decomposition. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **34**, 43-54. [https://doi.org/10.1016/0167-8809\(91\)90092-c](https://doi.org/10.1016/0167-8809(91)90092-c)
- [44] Sinsabaugh, R.L., Carreiro, M.M. and Alvarez, S. (2002) Enzyme and Microbial Dynamics of Litter Decomposition. In: *Enzymes in the Environment, Activity, Ecology, and Applications*, CRC Press, 249-265.
- [45] Waring, B.G. (2013) Exploring Relationships between Enzyme Activities and Leaf Litter Decomposition in a Wet Tropical Forest. *Soil Biology and Biochemistry*, **64**, 89-95. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.04.010>
- [46] Klein, C. and Dutrow, B. (2007) *Manual of Mineral Science*. Wiley.
- [47] Santa Regina, I. and Tarazona, T. (2001) Nutrient Cycling in a Natural Beech Forest and Adjacent Planted Pine in

- Northern Spain. *Forestry*, **74**, 11-28. <https://doi.org/10.1093/forestry/74.1.11>
- [48] Swift, M.J., Heal, O.W., Anderson, J.M., *et al.* (1979) Decomposition in Terrestrial Ecosystems. University of California Press.
- [49] Esperschütz, J., Zimmermann, C., Dümig, A., *et al.* (2013) Dynamics of Microbial Communities during Decomposition of Litter from Pioneering Plants in Initial Soil Ecosystems. *Biogeosciences*, **10**, 5115-5124.
- [50] Fengel, D. and Wegener, G. (2011) Wood: Chemistry, Ultrastructure, Reactions. Walter de Gruyter.
- [51] Akpor, B.O., Okoh, A.I. and Babalola, G.O. (2005) Culturable Microbial Population Dynamics during Decomposition of Cola Nitida Leaf Litters in a Tropical Soil Setting. *Akdeniz Üniversitesi Ziraat Fakültesi Dergisi*, **18**, 313-319.
- [52] Cornelissen, J. (1996) An Experimental Comparison of Leaf Decomposition Rates in a Wide Range of Temperate Plant Species and Types. *The Journal of Ecology*, **84**, 573-582. <https://doi.org/10.2307/2261479>
- [53] Wardle, D.A., Bonner, K.I. and Nicholson, K.S. (1997) Biodiversity and Plant Litter: Experimental Evidence Which Does Not Support the View That Enhanced Species Richness Improves Ecosystem Function. *Oikos*, **79**, 247-258. <https://doi.org/10.2307/3546010>
- [54] Anderson, J.M. (1988) Spatiotemporal Effects of Invertebrates on Soil Processes. *Biology and Fertility of Soils*, **6**, 216-227. <https://doi.org/10.1007/bf00260818>
- [55] Aber, J.D. and Melillo, J.M. (1982) Nitrogen Immobilization in Decaying Hardwood Leaf Litter as a Function of Initial Nitrogen and Lignin Content. *Canadian Journal of Botany*, **60**, 2263-2269. <https://doi.org/10.1139/b82-277>
- [56] Han, H.J., Zhai, S.J. and Hu, W.P. (2010) Modelling Nitrogen and Phosphorus Transfer in *Potamogeton malaiianus* Miq. Decomposition. *Environmental Science*, **31**, 1483-1488.
- [57] Zeng, Q., Liu, Y., Zhang, H. and An, S. (2019) Fast Bacterial Succession Associated with the Decomposition of Quercus Wutaishanica Litter on the Loess Plateau. *Biogeochemistry*, **144**, 119-131. <https://doi.org/10.1007/s10533-019-00575-4>
- [58] Zhan, P., Li, H., Cui, W., Wang, Y., Liu, Z., Xiao, D., *et al.* (2023) Functional Insights into Succession in a Phyllospheric Microbial Community across a Full Period of Aquatic Plant Litter Decomposition. *Freshwater Science*, **42**, 13-32. <https://doi.org/10.1086/724015>
- [59] Ma, A., Liu, H., Song, C., Tian, E. and Wang, X. (2023) Home-Field Advantage in Litter Decomposition: A Critical Review from a Microbial Perspective. *Journal of Basic Microbiology*, **63**, 709-721. <https://doi.org/10.1002/jobm.202200657>
- [60] Yan, W., Zhong, Y., Zhu, G., Liu, W., *et al.* (2020) Nutrient Limitation of Litter Decomposition with Long-Term Secondary Succession: Evidence from Controlled Laboratory Experiments. *Journal of Soils and Sediments*, **20**, 1858-1868. <https://doi.org/10.1007/s11368-019-02523-z>
- [61] Sun, Z., Mou, X. and Liu, J.S. (2012) Effects of Flooding Regimes on the Decomposition and Nutrient Dynamics of Calamagrostis Angustifolia Litter in the Sanjiang Plain of China. *Environmental Earth Sciences*, **66**, 2235-2246. <https://doi.org/10.1007/s12665-011-1444-7>
- [62] Chen, Z., Arif, M., Wang, C., Chen, X. and Li, C. (2021) Effects of Hydrological Regime on Foliar Decomposition and Nutrient Release in the Riparian Zone of the Three Gorges Reservoir, China. *Frontiers in Plant Science*, **12**, Article 661865. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.661865>
- [63] Brandt, L.A., King, J.Y., Hobbie, S.E., Milchunas, D.G. and Sinsabaugh, R.L. (2010) The Role of Photodegradation in Surface Litter Decomposition across a Grassland Ecosystem Precipitation Gradient. *Ecosystems*, **13**, 765-781. <https://doi.org/10.1007/s10021-010-9353-2>
- [64] Lin, Y. and King, J.Y. (2014) Effects of UV Exposure and Litter Position on Decomposition in a California Grassland. *Ecosystems*, **17**, 158-168. <https://doi.org/10.1007/s10021-013-9712-x>
- [65] Feng, J., Wang, C., Lei, J., Yang, Y., Yan, Q., Zhou, X., *et al.* (2020) Warming-Induced Permafrost Thaw Exacerbates Tundra Soil Carbon Decomposition Mediated by Microbial Community. *Microbiome*, **8**, Article No. 3. <https://doi.org/10.1186/s40168-019-0778-3>
- [66] Liu, L., Chen, H., Jiang, L., Zhan, W., Hu, J., He, Y., *et al.* (2019) Response of Anaerobic Mineralization of Different Depths Peat Carbon to Warming on Zoige Plateau. *Geoderma*, **337**, 1218-1226. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.10.031>
- [67] Gao, J., Feng, J., Zhang, X., Yu, F., Xu, X. and Kuzyakov, Y. (2016) Drying-Rewetting Cycles Alter Carbon and Nitrogen Mineralization in Litter-Amended Alpine Wetland Soil. *Catena*, **145**, 285-290. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2016.06.026>
- [68] Swails, E.E., Ardón, M., Krauss, K.W., Peralta, A.L., *et al.* (2022) Response of Soil Respiration to Changes in Soil Temperature and Water Table Level in Drained and Restored Peatlands of the Southeastern United States. *Carbon Balance and Management*, **17**, Article No. 18. <https://doi.org/10.1186/s13021-022-00219-5>
- [69] Antala, M., Juszczak, R., van der Tol, C. and Rastogi, A. (2022) Impact of Climate Change-Induced Alterations in

- Peatland Vegetation Phenology and Composition on Carbon Balance. *Science of the Total Environment*, **827**, Article 154294. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.154294>
- [70] Kwon, M.J., Ballantyne, A., Ciais, P., Qiu, C., Salmon, E., Raoult, N., *et al.* (2022) Lowering Water Table Reduces Carbon Sink Strength and Carbon Stocks in Northern Peatlands. *Global Change Biology*, **28**, 6752-6770. <https://doi.org/10.1111/gcb.16394>
- [71] Yang, T., Jiang, J., He, Q., Shi, F., Jiang, H., Wu, H., *et al.* (2025) Impact of Drainage on Peatland Soil Environments and Greenhouse Gas Emissions in Northeast China. *Scientific Reports*, **15**, Article No. 8320. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-92655-9>
- [72] LaCroix, R.E., Tfaily, M.M., McCreight, M., Jones, M.E., Spokas, L. and Keiluweit, M. (2019) Shifting Mineral and Redox Controls on Carbon Cycling in Seasonally Flooded Mineral Soils. *Biogeosciences*, **16**, 2573-2589. <https://doi.org/10.5194/bg-16-2573-2019>
- [73] Cui, S., Liu, P., Guo, H., Nielsen, C.K., Pullens, J.W.M., Chen, Q., *et al.* (2024) Wetland Hydrological Dynamics and Methane Emissions. *Communications Earth & Environment*, **5**, Article No. 470. <https://doi.org/10.1038/s43247-024-01635-w>
- [74] Yuan, Z. and Chen, H.Y.H. (2009) Global Trends in Senesced-Leaf Nitrogen and Phosphorus. *Global Ecology and Biogeography*, **18**, 532-542. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00474.x>
- [75] Cornwell, W.K., Cornelissen, J.H.C., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V.T., Godoy, O., *et al.* (2008) Plant Species Traits Are the Predominant Control on Litter Decomposition Rates within Biomes Worldwide. *Ecology Letters*, **11**, 1065-1071. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01219.x>
- [76] Lee, M.A. (2018) A Global Comparison of the Nutritive Values of Forage Plants Grown in Contrasting Environments. *Journal of Plant Research*, **131**, 641-654. <https://doi.org/10.1007/s10265-018-1024-y>
- [77] Sitters, J., Bakker, E.S., Veldhuis, M.P., Veen, G.F., Olde Venterink, H. and Vanni, M.J. (2017) The Stoichiometry of Nutrient Release by Terrestrial Herbivores and Its Ecosystem Consequences. *Frontiers in Earth Science*, **5**, Article 32. <https://doi.org/10.3389/feart.2017.00032>
- [78] Koltz, A.M., Gough, L. and McLaren, J.R. (2022) Herbivores in Arctic Ecosystems: Effects of Climate Change and Implications for Carbon and Nutrient Cycling. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **1516**, 28-47. <https://doi.org/10.1111/nyas.14863>
- [79] Reji, L., Duan, J., Myneni, S.C.B. and Zhang, X. (2025) Distinct Microbiomes Underlie Divergent Responses of Methane Emissions from Diverse Wetland Soils to Oxygen Shifts. *ISME Communications*, **5**, ycaf063. <https://doi.org/10.1093/ismeco/ycaf063>
- [80] Kitson, E. and Bell, N.G.A. (2020) The Response of Microbial Communities to Peatland Drainage and Rewetting. A Review. *Frontiers in Microbiology*, **11**, Article 582812. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.582812>
- [81] Romanowicz, K.J., Kane, E.S., Potvin, L.R., Daniels, A.L., Kolka, R.K. and Lilleskov, E.A. (2015) Understanding Drivers of Peatland Extracellular Enzyme Activity in the PEATcosm Experiment: Mixed Evidence for Enzymic Latch Hypothesis. *Plant and Soil*, **397**, 371-386. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2746-4>
- [82] Xu, Z., Wang, S., Wang, Z., Dong, Y., Zhang, Y., Liu, S., *et al.* (2021) Effect of Drainage on Microbial Enzyme Activities and Communities Dependent on Depth in Peatland Soil. *Biogeochemistry*, **155**, 323-341. <https://doi.org/10.1007/s10533-021-00828-1>
- [83] Liang, C., Ding, Y., Yue, Y., Zhang, X., Song, M., Gao, J., *et al.* (2021) Litter Affects CO₂ Emission from Alpine Wetland Soils Experiencing Drying-Rewetting Cycles with Different Intensities and Frequencies. *Catena*, **198**, Article 105025. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2020.105025>
- [84] Burns, R.G., DeForest, J.L., Marxsen, J., Sinsabaugh, R.L., Stromberger, M.E., Wallenstein, M.D., *et al.* (2013) Soil Enzymes in a Changing Environment: Current Knowledge and Future Directions. *Soil Biology and Biochemistry*, **58**, 216-234. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.11.009>
- [85] Huo, L., Chen, Z., Zou, Y., Lu, X., Guo, J. and Tang, X. (2013) Effect of Zoige Alpine Wetland Degradation on the Density and Fractions of Soil Organic Carbon. *Ecological Engineering*, **51**, 287-295. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2012.12.020>
- [86] Berg, B., Berg, M.P., Bottner, P., Box, E., Breymer, A., de Anta, R.C., *et al.* (1993) Litter Mass Loss Rates in Pine Forests of Europe and Eastern United States: Some Relationships with Climate and Litter Quality. *Biogeochemistry*, **20**, 127-159. <https://doi.org/10.1007/bf00000785>
- [87] Couˆteaux, M.M., Bottner, P. and Berg, B. (1995) Litter Decomposition, Climate and Litter Quality. *Trends in Ecology & Evolution*, **10**, 63-66. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(00\)88978-8](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(00)88978-8)