

不同生态系统凋落物对全球变暖的响应进展： 综述

于香君, 邢亚娟*

黑龙江大学现代农业与生态环境学院, 黑龙江 哈尔滨

收稿日期: 2021年9月4日; 录用日期: 2021年10月6日; 发布日期: 2021年10月14日

摘要

凋落物分解是影响土壤碳储量、养分有效性和植物生产力的全球生物地球化学循环的关键组成部分。气候变化的影响可以是直接或间接的,例如通过凋落物质量的变化直接影响,亦或通过微生物群落的活动等间接影响,但气候变化对于凋落物分解的影响,其相对重要性还不清楚。尤其针对森林、草原、湿地等不同生态系统也有很大不同,而且多因素的影响也会使得气候变暖对凋落物的影响更为复杂。全球变暖背景下物种多样性和凋落物分解及其对温度升高的响应是生态学研究的热点内容,是探究生态系统养分循环响应全球变暖的关键。基于国内外学者大多只针对某一陆地生态系统类型的凋落物进行评价,大多报道只关于单一生态系统的凋落物分解过程及影响因素等,相关报道比较分散,具有局限性,因此本文通过归纳综述了对于不同生态系统凋落物如何响应全球气候变暖的问题研究,为完善我国在全球气候变暖背景下不同类型凋落物的进一步研究提供参考。

关键词

生态系统, 全球变暖, 凋落物分解

Response of Litter in Different Ecosystems to Global Warming: A Review

Xiangjun Yu, Yajuan Xing*

College of Modern Agriculture and Ecological Environment, Heilongjiang University, Harbin Heilongjiang

Received: Sep. 4th, 2021; accepted: Oct. 6th, 2021; published: Oct. 14th, 2021

*通讯作者。

Abstract

Litter decomposition is a key component of the global biogeochemical cycle that affects soil carbon storage, nutrient availability, and plant productivity. The impact of climate change can be direct or indirect, for example, directly through changes in litter quality, or indirectly through the activities of microbial communities, but the relative importance of the impact of climate change on litter decomposition is still unclear. Especially for different ecosystems such as forests, grasslands, wetlands, etc., the impact of multiple factors will also make the impact of climate warming on litter more complicated. Species diversity and litter decomposition in the context of global warming and their response to temperature rise are hot topics in ecological research, are the key to exploring ecosystem nutrient cycles in response to global warming. Based on the fact that most domestic and foreign scholars only evaluate the litter of a certain type of terrestrial ecosystem, most of the reports only focus on the decomposition process and influencing factors of the litter of a single ecosystem. The related reports are scattered and have limitations. Therefore, this article summarizes the research on how the litter of different ecosystems responds to global warming provides a reference for further research on different types of litter in my country under the background of global warming.

Keywords

Ecosystem, Global Warming, Litter Decomposition

Copyright © 2021 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

近年来，全球变暖日益加重，气温不断升高。最近有研究表明，如果人类不减缓碳排放，温室气体持续增多，CO₂含量增加，预计 2020~2035 年全球平均地表温度将持续升高，可能达到 0.3℃~0.7℃。温度的改变通过影响凋落物的分解过程和土壤理化性质，改变生态系统的构成，群落结构和功能因此受到影响。同时温度升高严重影响着生态系统的碳循环、能量转化和养分物质循环[1] [2] [3]。凋落物可以衡量森林生态质量，提供动物和微生物食物，有利于生态系统的养分归还，并具有维持地表温湿度等生态功能[4]。凋落物分解可以为生态系统提供养分，维持生态系统正常的物质和能量循环[5]，是陆地生态系统物质循环和能量流动的关键环节，在维持生态系统结构和功能中占据着重要地位[6]。大量研究结果表明，温度的改变可能通过影响凋落物分解过程，改变生态系统的养分流动，进一步影响养分周转和碳库动态[7]。近年来，国内外许多学者集中在气候变化背景下开展有关森林树木凋落物分解的研究[8] [9] [10] [11] [12]。但对于草原和湿地生态系统凋落物的研究报道还较为分散。显而易见，不同生态系统的凋落物关键分解过程如何响应与适应全球气候变暖，受到越来越多专家学者的关注。基于此，文章综述了不同生态系统类型凋落物对于全球变暖的响应，以期为完善全球变暖背景下不同生态系统凋落物分解速率的变化以及丰富不同生态系统碳循环和物质能量运输的有关生态学理论提供一定的科研借鉴，为今后更加全面深入地了解全球变暖对于不同生态系统凋落物及分解的影响提供综合参考。

2. 凋落物分解研究现状

凋落物分解是全球碳循环中的一个关键过程，是影响土壤碳储量、养分有效性和植物生产力的全球

生物地球化学循环的关键组成部分。然而持续的气候变化潜在影响着凋落物分解和养分动态, 直接或间接地影响着物质循环和能量流动。许多研究围绕氮沉降展开, 往往忽略了温度改变对于凋落物分解的影响, 尤其近年来, 极端天气的出现, 更是对生态系统的一大威胁。全面深入了解不同生态系统凋落物对全球气候变化的响应机制极为重要(表 1)。

Table 1. Effects of warming on litter decomposition in different terrestrial ecosystems
表 1. 不同陆地生态系统增温对凋落物分解的影响

生态系统类型 Ecosystem types	增加温度/°C Temperature increased	增温方式 Methods	分解速率 Decomposition rate	参考文献 Reference
森林生态系统 Forest	-5~5	季节冻融	↑	[13]
草原生态系统 Grassland	1.5~3	开顶式生长箱 Open-top Chambers	↑	[14]
湿地生态系统 Wetland	2.0 ± 0.5/3.5 ± 0.5	开顶式生长室 Open-top Chambers	↑	[15]
	1.5~2.0	开顶式生长室 Open-top Chambers	↑	[16]
	2.5/5	STELLA 构建模型	↓	[17]
	-	宽尺度空间梯度 broad-scale spatial gradients	↑	[18]

3. 不同生态系统类型对全球变暖的响应

专家学者普遍认为, 随着全球气候变暖, 温度升高将对陆地生态系统凋落物的分解产生较为复杂多变的影响。虽然大量专家学者采用不同模拟增温的实验方法进行增温模拟实验, 发现可以在不同程度上加速凋落物分解, 然而随着研究越来越全面深入, 却发现对于某种生态系统模拟增温时, 温度的改变降低了凋落物的分解速率。因此, 本文结合不同生态系统的凋落物分解研究, 对国内外有关气候变化对凋落物分解影响的研究结果进行了归纳总结, 通过对比分析, 旨在揭示其中的一般规律, 以期对国内凋落物分解以及如何应对全球气候变化带来的影响研究有所裨益。

3.1. 森林生态系统凋落物分解对全球变暖的响应

森林生态系统在陆地生态系统中占地面积最大, 结构复杂但功能稳定, 是生物量最大的自然生态系统, 以乔木为主体构成, 完成物质循环和能量转换。具有保水固土、积累养分、维持地球与生态平衡等功能, 在陆地生态平衡中扮演着关键角色。Ebermayer [19]曾在 19 世纪发表其经典著作《森林凋落物产量及其化学组成》, 阐述了森林凋落物的分解在森林生态系统养分循环中的重要性。然而近年来, 随着石油、煤等化石燃料的大量燃烧, 人类肆意砍伐森林植被, 大量温室气体产生的同时, 植被的减少削弱了植物的光合作用, 减少了 CO₂ 的吸收, 导致温室气体浓度不断增加, 温度持续升高[20]。许多研究表明, 随着温度的升高森林凋落物的分解速率普遍增加(曾锋等, 2010; Liu *et al.*, 2017) [21] [22]。其中林型和冻融环境对其的影响不容忽视。冻融交替不仅使土壤温度发生变化, 而且对土壤的理化性质和微生物活动过程都会产生直接的影响, 林型与冻融不同的是, 间接加快了凋落物的分解速率。即使在频繁的冻融循环下, 凋落物的分解也一直处于动态的变化中[23]。

然而大量研究表明, 温度变暖对森林凋落物地上部分和地下部分的分解影响有所不同[24]。气温升高

短时间内加快了森林凋落物的分解，但温度升高使得地面水分蒸发，二氧化碳浓度升高，凋落物的碳氮比增大，土壤中含水量降低，微生物等分解者活动减弱，进而又抑制凋落物的分解，导致分解速率下降。

3.2. 草原生态系统凋落物对全球变暖的响应

世界草原的总面积为 45 公顷，约占陆地面积的 24%，仅次于森林生态系统。草原生态系统具有调节气候、防风防沙、涵养水源的功能，是重要的生态屏障。因此，研究草原生态系统对全球气候变化如何响应具有重要意义。杨阳等使用开顶式生长箱(OTCs)模拟增温研究，发现对川西北高寒草甸生态系统地上凋落物的分解过程影响不显著，但是对地下凋落物分解过程影响显著。高原地区平均气温低，无霜期短，雨热同期，OTCs 被动增温设备范围内较高的植物郁闭度遮蔽了光照，阻碍了地表温度的回升。地上、地下层面凋落物分解过程对模拟增温的响应存在明显差异[25]。全球气候变暖很有可能会改变青藏高原地区高寒草甸生态系统的物质循环结构和能量转换效率。气候变化因素可能会改变根系 - 微生物相互作用，影响根际碳动态 Li Zhen 等通过田间试验证明，增温和降水变化加强了半干旱草原凋落物分解的根系控制。交互式气候变化可能提供了一种独特的机制，从而加快凋落物的分解，促进干旱半干旱草原短期土壤固碳[26]。Hu An 等发现在典型草原生态区进行凋落物分解研究时需要考虑地形，土壤温度和水分、太阳辐射和植物物种多样性因地形而异，进而影响凋落物的分解速率。采用适度放牧或刈割，减少地形的凋落物积累，可以实现凋落物分解速率的增加[27]。近 50 年来，中国草原区气温普遍升高，降水变化时空差异较大[28]。王其兵等利用海拔高度改变引起的自然温度梯度，发现凋落物的分解速率与气温和降水的交互作用息息相关。气温升高，降水基本保持不变时，凋落物的分解速率明显提高；而在温度升高，降水降低时，凋落物的分解速率将降低。降水的改变一定程度上中和了温度对凋落物分解的正效应。由此发现，草原生态系统凋落物分解速率受很多因素影响，全球变暖带来的影响在不同地形、海拔以及降水等条件不同时，得到的结果也不尽相同。

3.3. 湿地生态系统凋落物对全球变暖的响应

湿地生态系统被人们称为“地球之肾”，作为全球最大的碳库，贮存着大量的有机碳，对全球碳循环具有重要的影响意义[29]。近年来，国内外已有许多学者，通过综述性研究论文探讨了全球气候变化如何影响森林和草原生态系统凋落物分解过程，通过改变凋落物分解速率如何改变养分储存量和能量循环。但对湿地生态系统凋落物分解的相关评述却寥寥无几。因此，研究增温对湿地凋落物分解的影响对于掌握气候变暖对湿地生态系统碳循环和能量流动影响过程及其作用机制具有重要价值。张晓宁等发现湿地植物凋落物的分解速率随着温度的升高而加快[30]。凋落物分解速率的加快对湿地生态系统碳循环及其生态功能具有重要意义。气候变暖可能通过改变湿地土壤温度影响凋落物的分解速率，也可能与湿地植物的物种有关，但其作用机制还不能确定[31]。陈铮等对比了盐地碱蓬生物量与枯落物生物量的年变化过程，发现温度升高会导致凋落物生物量增加和分解量降低，凋落物有机质量的增加改变了碳含量，使碳释放量减少。Cui Wanzhe 等第一个比较了 OTC 和自然梯度增温实验中湿地植物凋落物类型分解的特征，在大尺度空间梯度上进行时空替代可能会放大某些生态过程对进一步气候变暖的响应[32]。通过归纳比较可以发现，与森林及草原生态系统不同的是，湿地生态系统的凋落物随着海拔的降低分解的速度要快于人为控制的温度升高所预测的，因此湿地生态系统的凋落物动态变化很可能是驱动碳循环的重要因素。

4. 结论

不同生态系统凋落物分解速率不同，造成这些差异的原因复杂多样，通过目前的研究报道还很难发现其中的机制。但通过对比研究发现，不同生态系统凋落物分解都受到同一因素即温度的影响。温度在

一定范围内加速不同生态系统凋落物的分解速率, 同时, 与生态系统内独特的地形、海拔、降水等其他因素共同作用, 相互制约, 产生不同的影响。因此, 在全球气候变化背景下, 对比研究不同生态系统的凋落物动态变化对全球碳循环和生态保护具有重要意义。

5. 问题与展望

- 1) 中国是全球气候变化的敏感区和影响显著区, 极端气候增多, 温度变化区域差异明显。与发达国家相比, 国内研究较为分散, 长期观测的缺乏导致数据不足, 许多作用机制存在不确定性。对极端天气对凋落物分解的研究响应与适应机理、不对称气候变暖的影响机理和基于过程的生态系统模拟预测等方面的研究还有待加强。
- 2) 国内外学者研究大多集中于森林生态系统的凋落物, 对草原、湿地及其它生态系统凋落物的研究结果数据较少, 未来应多重视对不同生态系统进行大尺度凋落物交互分解实验以及对于数据的共享, 开展综合研究, 全面了解气候变暖背景下凋落物分解对各种生态类型的影响。
- 3) 注重多因素交互作用, 多角度分析凋落物的分解过程以及分解速率如何响应全球气候变化。凋落物分解过程同时受多个因子的综合作用, 比如, 受水分限制的生态系统, 温度升高加速了凋落物分解, 但是水分的限制却抵消了温度对分解作用的正效应[33]。探索温度、水分、地形等多因素共同作用的分解模型可更为清晰准确地判断凋落物分解速率的作用机制, 更好的预测凋落物分解速率及其对气候变化的反馈。

参考文献

- [1] 徐满厚, 李晓丽. 基于物种多样性与生物量关系的草地群落稳定性对全球变暖的响应研究进展[J]. 西北植物学报, 2021, 41(2): 348-358.
- [2] Li, L., Zheng, Z., Biederman Joel, A., Xu, C., Xu, Z., Che, R., Wang, Y., Cui, X. and Hao, Y. (2019) Ecological Responses to Heavy Rainfall Depend on Seasonal Timing and Multi-Year Recurrence. *New Phytologist*, **223**, 647-660. <https://doi.org/10.1111/nph.15832>
- [3] Xu, M., Liu, M., Xue, X. and Zhai, D. (2016) Warming Effects on Plant Biomass Allocation and Correlations with the Soil Environment in an Alpine Meadow, China. *Journal of Arid Land*, **8**, 773-786. <https://doi.org/10.1007/s40333-016-0013-z>
- [4] 秦倩倩, 王海燕. 森林凋落物养分空间变异及其影响因素[J]. 生态学杂志, 2020, 39(4): 1318-1329.
- [5] 马红叶, 潘学军, 张文娥. 林木凋落物分解及其化感作用研究进展[J]. 贵州农业科学, 2020, 48(10): 97-101.
- [6] 张中发, 王微. 基于 web of science 的国际凋落物分解研究进展[J]. 南方林业科学, 2021, 49(1): 48-54.
- [7] 宋飘, 张乃莉, 马克平, 郭继勋. 全球气候变暖对凋落物分解的影响[J]. 生态学报, 2014, 34(6): 1327-1339.
- [8] 徐胜, 付伟, 平琴, 何兴元, 陈玮, 吴娴, 苏丽丽, 黄彦青. 气候变化对树木凋落物分解的影响研究进展[J]. 生态学杂志, 2017, 36(11): 3266-3272.
- [9] Park, H.-J., Lim, S.-S., Yang, H.I., Lee, K.-S., Park, S.-I., Kwak, J.-H., Kim, H.-Y., Seung-Won, O. and Choi, W.-J. (2020) Co-Elevated CO₂ and Temperature and Changed Water Availability Do Not Change Litter Quantity and Quality of Pine and Oak. *Agricultural and Forest Meteorology*, **280**, Article ID: 107795. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.107795>
- [10] Yu, X., Guo, J., Lu, X., Wang, G., Jiang, M. and Zou, Y. (2019) Comparative Analyses of Wetland Plant Biomass Accumulation and Litter Decomposition Subject to *in Situ* Warming and Nitrogen Addition. *Science of the Total Environment*, **691**, 769-778. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.07.018>
- [11] Carreiro, M.M., Sinsabaugh, R.L., Repert, D.A. and Parkhurst, D.F. (2000) Microbial Enzyme Shifts Explain Litter Decay Responses to Simulated Nitrogen Deposition. *Ecology*, **81**, 2359-2365. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[2359:MESELD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2359:MESELD]2.0.CO;2)
- [12] Austin, A.T. and Vivanco, L. (2006) Plant Litter Decomposition in a Semiarid Ecosystem Controlled by Photo Degradation. *Nature*, **442**, 555-558. <https://doi.org/10.1038/nature05038>
- [13] 高嘉, 卫芯宇, 谌亚, 董玉梁, 杨玉莲, 张丹桔. 模拟冻融环境下亚高山森林凋落物分解速率及有机碳动态[J].

- 生态学报, 2021, 41(9): 3734-3743.
- [14] 杨阳, 田莉华, 田浩琦, 孙怀恩, 赵景学, 周青平. 增温对川西北高寒草甸草场植物凋落物分解的影响[J]. 草业学报, 2020, 29(10): 35-46.
- [15] 张晓宁, 刘振亚, 李丽萍, 王行, 张贊, 孙梅, 肖德荣. 大气增温对滇西北高原典型湿地湖滨带优势植物凋落物质量衰减的影响[J]. 生态学报, 2017, 37(23): 7811-7820.
- [16] 闫鹏飞, 展鹏飞, 肖德荣, 王燚, 余瑞, 刘振亚, 王行. 模拟增温及分解界面对茭草凋落物分解速率及叶际微生物结构和功能的影响[J]. 植物生态学报, 2019, 43(2): 107-118.
- [17] 陈琤, 张贵文, 陆滢, 徐振, 刘玉虹. 模拟升温对滨海湿地盐地碱蓬生物量及其枯落物分解影响的研究[J]. 海洋科学, 2020, 44(2): 66-75.
- [18] Cui, W., Mao, Y., Tian, K. and Wang, H. (2021) A Comparative Study of Manipulative and Natural Temperature Increases in Controlling Wetland Plant Litter Decomposition. *Wetlands*, **41**, Article No. 48. <https://doi.org/10.1007/s13157-021-01445-2>
- [19] Ebermayer, E. (1876) *Die gesamte Lehre der Waldstreu mit Rücksicht auf die chemische Statik des Waldbaus*. Julius Springer, Berlin, 116.
- [20] 彭少麟, 刘强. 森林凋落物动态及其对全球变暖的响应[J]. 生态学报, 2002, 22(9): 1534-1544.
- [21] 曾锋, 邱治军, 许秀玉. 森林凋落物分解研究进展[J]. 生态环境学报, 2010, 19(1): 239-243.
- [22] Liu, Y., Liu, S., Wan, S., Wang, J., Wang, H. and Liu, K. (2017) Effects of Experimental Throughfall Reduction and Soil Warming on Fine Root Biomass and Its Decomposition in a Warm Temperate Oak Forest. *Science of the Total Environment*, **574**, 1448-1455. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.08.116>
- [23] 向绣立, 韦秋莉. 全球变化背景下森林凋落物分解研究进展[J]. 绿色科技, 2014(11): 24-25, 26.
- [24] 徐振锋, 尹华军, 赵春章, 曹刚, 万名利, 刘庆. 陆地生态系统凋落物分解对全球气候变暖的响应[J]. 植物生态学报, 2009, 33(6): 1208-1219.
- [25] Prieto, I., Almagro, M., Bastida, F., Querejeta, J.I. (2019) Altered Leaf Litter Quality Exacerbates the Negative Impact of Climate Change on Decomposition. *Journal of Ecology*, **107**, 2364-2382. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13168>
- [26] Li, Z., Wang, F., Su, F., Wang, P., Li, S., Bai, T., Wei, Y., Liu, M., Chen, D., Zhu, W., Eviner, V., Wang, Y., Hu, S. (2021) Climate Change Drivers Alter Root Controls over Litter Decomposition in a Semi-Arid Grassland. *Authorea*. (Prepublish) <https://doi.org/10.22541/au.158953872.22674202>
- [27] Hu, A., Duan, Y., Xu, L., Chang, S., Chen, X., Hou, F. (2021) Litter Decomposes Slowly on Shaded Steep Slope and Sunny Gentle Slope in a Typical Steppe Ecoregion. *Ecology and evolution*, **11**, 2461-2470. <https://doi.org/10.1002/ece3.6933>
- [28] 梁艳, 干珠扎布, 张伟娜, 高清竹, 旦久罗布, 西饶卓玛, 白马玉珍. 气候变化对中国草原生态系统影响研究综述[J]. 中国农业科技导报, 2014, 16(2): 1-8.
- [29] 张荣涛, 隋心, 付晓宇, 刘羸男. CO₂浓度升高对湿地生态系统凋落物分解的影响[J]. 国土与自然资源研究, 2019(2): 75-78.
- [30] Ramos, S.M., Graça, M.A.S. and Ferreira, V. (2021) A Comparison of Decomposition Rates and Biological Colonization of Leaf Litter from Tropical and Temperate Origins. *Aquatic Ecology*, **55**, 925-940. <https://doi.org/10.1007/s10452-021-09872-3>
- [31] Tao, B., Zhang, B., Dong, J., Liu, C. and Cui, Q. (2019) Antagonistic Effect of Nitrogen Additions and Warming on Litter Decomposition in the Coastal Wetland of the Yellow River Delta, China. *Ecological Engineering*, **131**, 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2019.02.024>
- [32] Meng, Y., Hui, D. and Huangfu, C. (2020) Site Conditions Interact with Litter Quality to Affect Home-Field Advantage and Rhizosphere Effect of Litter Decomposition in a Subtropical Wetland Ecosystem. *Science of the Total Environment*, **749**, Article ID: 141442. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141442>
- [33] Yang, Z., Song, W., Zhao, Y., Zhou, J., Wang, Z., Luo, Y., Li, Y. and Lin, G. (2018) Differential Responses of Litter Decomposition to Regional Excessive Nitrogen Input and Global Warming between Two Mangrove Species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **214**, 141-148. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.09.018>