

森林凋落物分解重要影响因子及其研究进展*

李志安^{*} 邹 碧 丁永祯 曹裕松

(中国科学院华南植物园, 广州 510650)

摘 要 当前, 森林凋落物分解被放在陆地生态系统碳平衡背景下进行研究, 认识凋落物分解过程的影响因素和影响机理对理解地表碳平衡具有重要意义。凋落物在分解过程中, 伴随有养分含量的变化, 低品质凋落物在分解前期(可达 2~3 年)会从环境中固定养分, 特别是氮磷养分, 而在后期则会释放出养分。凋落物本身的养分含量是影响分解速率的重要因素, 高养分含量的凋落物分解快些, 阔叶凋落物比针叶凋落物分解快些。有资料显示, 在总分解率为 29.4% 的构成中, 理化因素、微生物因素与土壤动物因素对凋落物分解的贡献率分别为 7.2%、8.0% 和 14.2%。不同类型凋落物在分解过程中的土壤动物类群也不同, 它也是造成凋落物分解速率不同的关键因素, 通常阔叶树种凋落物分解过程中, 会有更多的微节肢动物出现。CO₂ 浓度升高将造成植物有机质含碳量与其它养分的比值升高, 形成低品质的凋落物, 从而间接影响凋落物分解速率, 一般认为, 全球 CO₂ 浓度升高会加强土壤作为碳汇的功能。

关键词 凋落物分解, 凋落物质量, 生物分解, CO₂ 浓度上升

中图分类号 Q148 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2004)06-0077-07

Key factors of forest litter decomposition and research progress. LI Zhi'an, ZOU Bi, DING Yongzhen, CAO Yusong (South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2004, 23(6): 77~83.

This paper reviews the research advance in litter decomposition of forest ecosystem, with special attention to nutrient processes and the factors regulating the decomposition. Traditionally, litter decomposition has been studied on the background of nutrient cycle in forest ecosystem. But modern work is associated with the carbon balance of terrestrial ecosystem on the background of global change. Lots of documents have addressed such factors regulating the decomposition as litter quality, biological contribution and physical factors. Nutrient release from the litter is related to the stage of decomposition. About 2 years or 50% of decay are often the time when litter begins to release nutrients for many litter types, while during the initial period, decomposition often results in immobilization of nutrient from the environment. This occurs mainly for N and P, but not for metal elements. Litter quality is the key factor governing the nutrient release, with which C/N ratio is highly correlated. Litter quality is also a key factor determining the decomposition rate. Litter of high nutrient content (especially of N and P) decomposes fast. This quality controlled process mainly happens in the initial stage of decomposition. Some organic components such as lignin and cellulose in litter are also important factors governing the decomposition. Lignin/N, lignin/P and other ratios of recalcitrant substance to inorganic nutrient are widely used indicators of litter decomposability. Biological and physical-chemical factors contribute to the litter decomposition. Reference data of contribution are 7.2% (only physical-chemical), 8% (only microbiological) and 14.2% (only soil animals) in a total decomposition of 29.4%. Litter quality results in the difference of soil fauna and microbes, which in return influences the decomposition rate. Abundance of soil fauna and microbes as a result of better quality of broadleaf litter accounts for the accelerated decomposition of pine needles when they are mixed together. Rise of CO₂ concentration in the atmosphere enhances the primary productivity of forest ecosystem, but the quality of litter decrease, as a result, with higher C/N. Lower quality litter decomposes more slowly. High CO₂ seems no direct impact on the decomposition. In general, high CO₂ as a consequence of global change is expected to strengthen the role of soil as a sink of carbon. However, more investigation is needed in this context.

Key words litter decomposition, litter quality, biological decomposition, rise of CO₂ concentration.

1 引 言

凋落物在森林生态系统中占有重要地位, 国内外开展了大量研究工作。传统上, 它主要被放在生态系统养分循环的背景下进行研究, 凋落物分解的

快慢及其养分释放的多少, 决定了生态系统养分过

* 国家自然科学基金项目(30170191)、广东省自然科学基金项目(20000976, 003031)、中国科学院知识创新工程领域前沿项目和华南植物研究所所长基金资助项目。

** 通讯作者

收稿日期: 2003-02-14 改回日期: 2004-07-08

程的特征,也决定了土壤中有效养分的供应状况,进而影响植物的养分吸收。前人的研究对凋落物分解的影响因素进行了全面的探讨,通常认为分解过程中养分的可利用性是主要制约因素^[50, 53],当落叶的营养质量差时,可导致长时间环境中的养分缺乏。北方极地土壤有机质可达数百年不分解,养分无法获得释放,它被认为是该地植物进化长命器官的最重要的诱导因素^[36],长命器官不需要从环境中吸收很多养分,因而,凋落物分解研究还与植物进化相联系。现代凋落物研究主要被放在全球变化的背景下进行探讨^[7, 21],地面凋落物积累被看作是一个重要的碳汇,分解快慢影响到陆地与大气间的碳分配,因而,对 CO_2 浓度倍增条件下,凋落物分解特征已开展了一定的研究,但这种直接以全球变化因素作用下的凋落物分解研究还比较有限,并且这些研究多以传统上已获得的结论为线索,将 CO_2 升高与凋落物分解相联系,特别是养分因素与地面碳平衡的关系。本文重点回顾凋落物分解研究的历史及评述凋落物分解的重要影响因素,它对我们认识和开展有关地面碳释放过程的研究具有重要意义。

2 研究历史与发展现状

凋落物分解的研究历史很长,20 世纪以来一直有大量的研究论文发表,30 年代前后起,落叶分解的探讨就已深入到机理问题,而不只是失重率的简单测定,不少这一领域的关键性问题当时就有了一定程度的认识。1929 年, Tenney^[21] 研究了不同凋落物的性状和可分解性间的关系,发现落叶分解过程中存在氮的绝对积累,这在后来被一再证实。Melin^[41] 于 1930 年发表了“北美几种森林凋落物的生物分解”一文,使用了 C/N 比来分析落叶的分解特征, C/N 后来成了评价落叶分解的经典指标。40 年代,试验证实阔叶树叶子可加速针叶树叶子的分解^[32, 37], Gustafson^[32] 认识到针叶树分解后形成的酸性环境抑制了细菌活动,而硬木叶子含较高的钙在分解过程中对酸性起了中和作用,形成较有利于细菌活动的环境,高钙含量落叶还能吸引更多其它噬土土壤动物类群,他认为这是混合叶子分解加快的原因;当时还提出落叶分解可能有一个 C/N 比临界值的设想^[37]。Jenny 等^[35] 则从更大的尺度上考虑分解问题,他们比较了温带与热带的有机物质的分解,并提出了分解常数概念。

至 20 世纪 60 年代前后是一个研究高峰,在机

理研究的深度和广度上有很大发展,注意到落叶中水溶性有机物质和营养物质与落叶分解之间的相互关系^[8]。在第 6 届国际土壤学会会议上, Burges^[16] 报告了森林落叶分解过程中的阳离子释放的研究,将研究的元素范围大大扩展, Olson^[46] 首次使用了指数腐解方程描述落叶的分解,这一方程成了最普遍接受的形式。苏联学者更是把落叶分解放在元素循环的意义上进行研究^[8, 52],提出了栎林元素循环的研究方法,北方泰加林叶子的分解与淋溶问题得到大量的研究^[8],此时,进一步强调和论证了氮含量及 C/N 比对枯死物质分解的重要意义^[42, 58]。

与此同时,各种生物类群在分解中的作用的研究也全面展开,在评价生物作用的同时,对研究方法给予了特别的重视,发展了多种物理的或化学的方法去考察生物分解作用。Crossley 等^[23] 和 Wiegert^[57] 提出了枯落叶微节肢动物的多种研究方法。为了排除动物对落叶分解的影响, Edwards^[26] 应用筛网保护落叶,机械地将动物分隔开来, Williams^[58] 和 Zlotin^[60] 等使用了杀菌剂、杀虫剂或其它微生物试剂来处理落叶,以评估在无生物作用下落叶的分解特征。当时常用的各种试剂的效果得到认真的研究和评估,甲苯(toluene)被当作常用的杀菌剂来使用,但 Claus^[55] 观察到用甲苯处理的材料上微生物的增殖, Drobnik^[25] 注意到野外条件下施于落叶上甲苯的挥发性,并被 Zlotin^[60] 所证实,因而,甲苯逐渐不再作为杀菌剂使用,被用作排除动物作用的萘(naphthalene)也被否定^[58],直到后来,确立了 HgCl_2 作为杀菌剂的效果。生物对落叶分解的作用多数是由动物方面的学者进行的,他们除了简单排除生物作用外,通常还鉴定和量化了试验中的生物类群,如 Thomas^[52] 和 Vossbrinck^[55] 细致鉴定了分解袋中微小动物的种类和数量。

20 世纪 70 年代以来,大量关于营养循环的研究成了一个显著特征,一方面,凋落物分解的专题研究继续在进行,另一方面它又被结合进营养循环这一主题中。在纯落叶分解研究方面, Berg 是一个代表,从 1980~1987 年,连续发表了多篇关于落叶分解的文章^[12~14],涉及真菌作用、土壤动物与松针分解的关系、欧洲赤松化学成份对分解的影响、森林凋落物分解过程中氮素的淋溶、积累与释放、不同 C/N 比针叶分解过程中氮的固定等内容,并系统地总结了当时这一领域的科学知识。

由于仪器分析技术的发展而带来的分析手段的

进步,及电子计算机的发展和普及带来的数据统计分析能力的跃进,使现代关于凋落物分解过程的研究进一步系统化,不少研究同时考察多因子,同时模拟模型也在这一领域得到应用。Vitousek^[54]在美国夏威夷岛开展了一个设计严密、布局甚为合理的凋落物分解试验,同时考察了高度(因而温度),坡向(因而湿度),基质质量和下垫面类型四个因素。Mauna Loa 火山(夏威夷)覆盖着自然森林,并具有一个很典型的环境梯度,不同位置的温度和湿度变化幅度很大(在很大程度上两者明显是互相独立的),温度以每升高 1 000 m 下降 5.7 °C 的幅度随海拔而变化,而山体的东侧在东南信风作用下降雨量高达 2 000~6 000 mm,西侧则只有 250~500 mm 的雨量,因而,找到降雨量对比度很大和温度梯度很典型的样地,以检验这两个因子的作用,此外,还选取了不同喷出时间的基岩以及不同质量的落叶、枝条进行对比。为了控制过大的规模和防止因子过多而模糊检验的因子,他选用了—个种(*Metrosideros polymorpha*)的落叶。进行了三个类型的试验,即不同地点收集的叶子(该种分布范围很广)在一个地点分解,同一地点收集的叶子在不同地点分解,和原叶原地分解。由于材料的典型性和系统性,这一试验对多个因子的相对作用强度提供了相当有力的证据,第一次比较令人信服地证明生境因素作用强度超过基质因素。他计算了 Q_{10} (每升高 10 度引起分解速率的变化程度),发现了很高的 Q_{10} 值,他依此提出,如果全球变化引起气温上升,将显著影响全球碳平衡,幅度要比目前的其它估计值高得多。

20 世纪 90 年代以来,凋落物分解问题被放在全球变化这一热门领域背景下来研究,已有不少报道。许多学者预期^[5,17,54],作为全球变化的后果之一,大气的高氮沉降会大大增加陆地生态系统的氮输入,进而一方面通过影响植物的吸氮量来影响凋落物的氮水平,另方面直接进入地表环境,总体上改变地面凋落物的化学成份比例,从而加速凋落物的分解,加快陆地生态系统营养循环的速率,特别是碳平衡,然而,这方面的实验报道还很少。与全球变化主题相联系的凋落物分解研究,主要还是考虑 CO_2 浓度上升这个最重要的因素,发现 CO_2 浓度上升后,植物的质量发生了变化,凋落物的 C/N 比升高了,质量下降了,因而导致分解的减慢。然而,这些结论仍只是初步的,还待进一步的检验。

3 凋落物分解过程中的养分动态、固定与释放

森林凋落物在分解过程中,并不总是释放出养分,它与凋落物的类型和分解阶段有关,也与养分本身特性有关。低品质凋落物在分解初期经常从环境中固定养分,而且,到达养分释放的时间较长,含养分量高的凋落物则可以在较短时间内释放出养分。在凋落物分解过程中,氮磷养分含量一般会逐渐升高,因而,氮(及磷)养分浓度与残留叶量一般存在负相关关系,它主要是由于落叶质量损失速度快于营养释放速度,如果凋落物品质很差,在分解过程中还从环境中固定氮磷养分^[30, 39]。但多数金属元素不表现这种特性,金属元素在枯落物内多以离子态存在,在降雨的作用下,它们经常被淋洗掉。

凋落物分解过程中,营养固定与释放的阶段特征非常明显,某些材料可在数年后才可观察到氮的释放,而前期总有氮量的净增加,氮积累阶段约为 2 年或失重率达 50 % 的时间^[13]。Aerts^[6]对氮的观察结果也与此相似,4 种苔草属植物(*Carex*),无论其叶片含氮量的高低,在 3 年分解期内,叶子的含氮浓度不断上升,上升幅度在 200 % ~ 300 %。但其绝对含量多数先期有一个上升阶段,即从环境中固定了氮,绝对量的上升有的持续到 2 年(*C. acutiformis*),有的持续几个月,当叶内含氮量很低时,3 年期间内持续上升(*C. lasiocarpa*),即分解 3 年后不但没有氮释出,反而从环境中固定了氮。磷的动态与氮不同,当分解前的叶子含磷量很低时,分解过程中磷的浓度逐渐上升,当分解前磷的含量较高时,分解初期有一个迅速的下降,而后基本不变,某些有一定的上升趋势。绝对含量上看,当分解前叶内含磷量很低时,4 个种中的 3 个绝对含量有大幅度的上升,而原来含磷量较高时,绝对含量均随时间而下降。

氮的这种阶段性的长短主要决定于落叶的氮素水平^[12],有人认为可能存在某一 C/N 比临界值,低于这一临界值则意味着很快有氮的释放^[37, 44],但目前证据不充分。Berg^[13]提出各种凋落物在含氮量大约在 0.3 % ~ 1.4 % 范围内出现氮的固定,而含氮量在 0.6 % ~ 2.8 % 范围则有氮的释放,显然两者有较大的交叉,就是说它还与其它因素有关。耿晓源^[2]列出 6 种叶子从氮素的固定与释放间的转化临界值,范围在 0.96 % ~ 2.38 %。1983 年, Berg^[12]用针叶进行试验,比较不同含氮针叶在成熟林与伐后

迹地上的分解,他们将含氮量与氮的释放进行模型拟合,并用模型计算出,成熟林内初始释氮时的含氮水平为 $4.6 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,他们并假定凋落物的含碳量为大致 50% (对应为 $500 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$),这样初始释氮的 C/N 为 109。相反,在迹地上的初始释氮时含氮水平为 $7.9 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,C/N 比为 63,因而,他们断言不存在固定的 C/N。这一结论存在一个问题,他们没有把环境中可能提供的氮计算在内。

凋落物分解过程中养分(特别是氮)的固定与释放关系,与凋落物所处的分解环境有关^[13],如 Dowding^[24]把大麦麦秆放在三类冻原(tundra)上分解,在地衣石楠荒原(lichen heath)上,没有净的氮固定,但在另两类冻原草甸上,凋落物积累了原氮量的 170%~230%。还有报道半腐解腐殖质(moder)土壤上分解的凋落物比熟化腐殖质(mull)土壤上分解的凋落物固氮量大^[31]。

在凋落物分解过程中,氮的积累被认为是微生物因素造成的,Aber^[4]认为,分解过程中叶量的下降是有机碳呼吸损失的结果,而与此同时的氮量上升是微生物原生质氮含量的升高,微生物生物量是落叶中营养绝对量上升的主要原因。He 等^[33]也支持这一观点,他用¹⁵N 示踪发现,土壤中被固定的氮很大部分是以微生物组织内不溶解的成份形式存在,如真菌菌丝体。

4 凋落物质量与分解的关系

凋落物质量通常以凋落物含养分量的高低来衡量,并以各种含碳化合物量(如木质素、纤维素、单宁等)与养分元素含量(氮、磷、钾等)的比来表示,也可以直接以养分含量表示^[40,49,54]。凋落物质量与其分解速率密切相关,其基本原理是,凋落物分解主要是真菌与微生物过程,它们自身的 C/N 比或 C/P 比通常低于它们分解的凋落物,因而,它们在分解过程中对 N、P 等养分有很高需求,当凋落物含这些养分较高时,微生物群落生长加快,分解也就加快^[28]。

由于实验材料的不同,所得结论也不尽相同,普遍接受的观点是,N、P、K、Mg 等含量与分解速率成正相关,但随分解阶段的不同而变化^[7]。N 或 C/N 与分解的关系比较肯定,大量的研究均显示,高氮含量凋落物分解快于低氮含量凋落物^[50,53,58],而且,贫瘠生境上生长的植物,其 C/N 比高,耐分解成份也高,因而,分解较慢,营养释放也慢^[11,17,47,49],但有些材料上这种关系不明显^[6]。Cotrufo^[19]认为在

分解初期 N 含量是一个主要分解控制因素,在后期则由木质素主导。

P 相关的各种质量因素(如 P 浓度、C/P 比等)也是制约分解的重要因子^[14,41],在许多生态系统中,由于人类活动造成氮沉降的显著增加,氮常不再是生态系统各种过程的制约因素,相反,P 上升为主要因素。Aerts^[6]发现,磷及与磷有关的各种质量参数(如酚/P 比,木质素/P 比,C/P 比,N/P 比)在落叶分解的初期(3 个月内)与分解速率显著相关,而较长期的分解(>1 年)主要受酚/N 比、酚/P 比、木质素/N 比和 C/N 比支配。此外,还发现分解速率与镁、钙钾镁综合指标显著正相关^[18]。

有机成分构成对分解过程也有明显的制约作用,因为这些有机成分本身的可分解性不同,在凋落物内的含量也不同,从而影响凋落物的分解速率。最引起注意的是木质素(lignin),还有是酚类(phenolics)、纤维素(cellulose)、粗脂肪(crude fat)、可溶性碳水化合物、单宁(tannins)等,Gallardo 等^[29]还特别强调角质(cutin)。其中,木质素与分解速率有关的报道最多^[1~3,14]。Berg^[14]认为,分解前期(约质量损失 30% 之前)是受养分含量控制的,后期则受木质素和全纤维素(holocellulose)/木质素比支配。Melillo 等^[40]把分解速率与木质素/氮比求相关,发现极显著的负相关,Taylor 等^[50]的试验认为,木质素含量差异幅度很大时,木质素/氮比值与失重率的相关性不强,不如使用 C/N 比或 N 浓度的相关性。

Gallardo^[29]提出角质(cutin)含量在第二阶段起支配作用,他使用了角质、角质/N 比和角质/P 比作指标,发现两个比值与分解相关性很高。此前,Maheswaran^[38]分离出角质类物质,也发现在两年试验期的后一年,角质类物质与残留量成极显著正相关。角质是叶表面的物质,它对真菌菌丝的入侵起了阻滞作用,因而,一般含角质高的叶子,分解慢些。

报道可知,一般不存在某单一养分因子对分解的控制,各种有机成份与养分比值与分解速率存在比较显著的相关性,尽管如此,经典的 N 和 C/N 比是最为确定的对分解产生影响的质量因素。

5 生物与非生物因素对分解的贡献

落叶分解来自生物的分解作用和理化因素引起的自然风化两方面的贡献,生物因素通常又划分为动物与微生物两部分,一般认为生物因素是凋落物分解的主导因子,前期的分解,土壤动物贡献最大。

具体测定三者贡献率的资料不多, Vossbrinck^[55]的结果具有参考意义, 无生物作用枯草的分解速率为 7.2%, 只有微生物和理化因素的分解速率为 15.2%, 而有三者共同作用的分解速率为 29.4%, 由此可计算得各单独因素的贡献: 理化因素分解率 7.2%, 微生物因素 8% 及土壤动物因素 14.2%。这一结果是应用一定孔径的样袋、加上杀菌处理的方法, 来区分微生物、动物和非生物作用的大小。Zlotin^[60]的三个对应值为 21%、24% 和 28%, 可能大大高估了非生物分解作用, 特别是整个分解过程中无菌条件的保证经常有困难。

在落叶分解过程中, 由于落叶类型不同, 土壤生物种类与数量也不同, 这是不同落叶分解速率不同的关键原因。如 Crossley^[23]发现山茱萸(dogwoods)叶子分解速度比火炬松(loblolly pine)针和白栎树叶(white oak)都快, 发现山茱萸叶子的分解袋内具有更多的微节肢动物, Witkamp 等^[59]认为山茱萸叶子较低的 C/N 比产生了更大的微生物群落也是其分解较快的主要原因。Thomas^[52]比较了加山茱萸叶与不加山茱萸叶的火炬松针叶的分解, 发现有山茱萸叶的分解袋内所含动物的个体数约为纯针叶分解袋的 2.3 倍, 而 4 月和 9 月各有一次高峰, 4 月份的提高主要是蚂蚁的作用, 9 月份的提高是 Collembola 种群数的上升, 同时, 一旦蚂蚁取得优势, 其它纲目的昆虫显著下降, 并且, 未成年期个体对枯叶的消费大于成年个体。可以认为, 早期发现的松针与栎叶混合凋落物分解速度比各自单独分解都快, 正是通过这种混合作用使土壤动物类群发生了巨大的变化而产生的效应。因而, 与其说是动物类群的差异使凋落物分解速度不同, 不如说是凋落物类型的不同导致了动物类群的差异^[57]。

用一定大小网孔的分解袋可以研究不同大小土壤动物的贡献, 但网孔阻隔法无法完全排除某些土壤动物的作用, 因而, 使用杀虫剂也是研究土壤动物贡献的一种有效手段, Edwards^[27]发现 12 种常用杀虫剂可导致多达 10 个目的土壤动物个体数的下降。但也有报道称某些杀虫剂刺激了微生物的活性, 如 DDT 和甲基对硫磷^[15]。Weary^[56]在红槭树林地(red maple)按林业施用量喷洒杀虫剂碳呋喃(Carbofuran), 分解速率最大下降幅度由 $2.18 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 降为 $1.26 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$, 但这一趋势并不稳定, 第一年最后一次施用后(7 月初), 到 9 月份就观察不到多大的区别了, 次年的结果也是如此。

一般认为, 凋落物的分解, 主导过程是生物分解过程, 但在低纬度低海拔的高温潮湿地区, 物理和化学过程也占有重要地位。

6 CO₂ 浓度上升对凋落物分解的影响

CO₂ 浓度上升是全球变化最重要的因素, 它对陆地生态系统的各个过程会产生不同程度的影响, 凋落物分解作为碳平衡过程的重要组成部分, 其对 CO₂ 浓度变化的响应已得到一定程度的评估。

目前的研究, 多数是探讨高 CO₂ 浓度条件下生长的植物, 其产生的凋落物分解会有什么变化, 基本结论是, 由于 CO₂ 浓度上升显著增加植物产量, 并形成含氮量较低的有机物质, 因而, C/N 比、木质素/N 比等上升, 分解会减慢^[10, 20, 22, 45], 因而, CO₂ 浓度上升对凋落物分解的影响, 主要是间接的, 它是通过影响凋落物质量而影响分解过程。但这一结论仍有待更多的检验, 已开展的研究对其它干扰因素估计不足, 同时, 分解速率下降的幅度也有限。目前, 未观察到 CO₂ 浓度上升对凋落物分解产生直接影响^[45, 48]。

Angelis 等^[7]在意大利开展了 CO₂ 浓度加倍对 3 种木本植物(*Quercus ilex* L., *Phillyrea angustifolia* L. 和 *Pistacia lentiscus* L.) 凋落叶分解的影响, 他们测得 CO₂ 浓度升高条件下, 木质素含量升高可达 18%, 木质素/N 比上升 35%, C/N 比上升 20%, 可以看出, CO₂ 上升对凋落物质量的影响是极为显著的。用这些凋落物进行分解试验, 其分解速率有较明显的减慢, 但主要表现在开始阶段, 此时, 各个叶子的质量差别较大, 特别是木质素/N 比, C/N 比等参数, 随着分解时间的推移, 各种落叶质量更趋一致, 分解速率也差别不大。因而, CO₂ 浓度上升, 一定程度上会加强土壤作为碳汇的功能。

CO₂ 浓度上升对植物有机物质量的影响也有不同的报道, 在 Alpine 天然草地上, CO₂ 对植物质量没有影响^[34], Ball^[9]则观察到, CO₂ 浓度上升对 C₃ 植物(*Scirpus olneyi*)落叶质量有影响, 但对 C₄ 植物(*Spartina patens*)没有影响。Cotrufo 等^[21]的结果显示, 长期生长于高 CO₂ 浓度的栎树, 其落叶的质量发生了变化, 主要表现在磷(3 倍低)和多酚类物质(5 倍低)显著降低, 木质素含量上升, 但氮含量没有变化。高 CO₂ 浓度下, 凋落物分解减慢, 他认为主要是磷含量较低与土壤动物较少的缘故; 如果把

取自高 CO₂ 浓度植物的落叶,放在正常 CO₂ 浓度的环境中,其分解速率与普通落叶基本一致。因而,他认为 CO₂ 上升影响了植物落叶的质量,从而导致分解的减慢这一普遍观点仍有待进一步的检验,目前的试验往往其它因素没有完全排除,如土壤动物组成与数量上的变化。

必须指出,CO₂ 上升在一定程度上减慢了凋落物分解速率,但 CO₂ 上升形成的温室效应,将导致温度上升,升温却又加速了解过程,加拿大的研究显示,它可增加分解率约 4%~7%,因而,CO₂ 浓度上升形成的总效应仍有待研究^[43]。

参考文献

- [1] 胡肄慧,陈灵芝,陈清朗,等. 1987. 几种树木叶子分解速率的试验研究[J]. 植物生态学与地植物学学报, 11(2): 124~131.
- [2] 耿晓源. 1993. 长白山某些树种叶子的分解动态研究[J]. 植物生态与地植物学学报, 17(1): 90~96.
- [3] 程励励,文启孝,吴顺令,等. 1981. 植物物料的化学组成和腐解条件对新成腐殖质的影响[J]. 土壤学报, 18(4): 360~368.
- [4] Aber JD, Melillo JM. 1980. Litter decomposition: measuring relative contributions of organic matter and nitrogen to forest soils [J]. *Can. J. Bot.*, 58: 416~421.
- [5] Aerts R, Caluwe HD. 1994. Effects of nitrogen supply on canopy structure and leaf nitrogen distribution in *Carex* species[J]. *Ecology*, 75(5): 1482~1490.
- [6] Aerts R, Caluwe HD. 1997. Nutritional and plant mediated controls on leaf litter decomposition of *Carex* species[J]. *Ecology*, 78(1): 244~260.
- [7] Angelis PD, Kesari SC, Giuseppe ESM. 2000. Litter quality and decomposition in a CO₂-enriched Mediterranean forest ecosystem [J]. *Plant Soil*, 224: 31~41.
- [8] Attiwill PM. 1968. The loss of elements from decomposing litter [J]. *Ecology*, 49(1): 142~145.
- [9] Ball AS, Drake BG. 1997. Short-term decomposition of litter produced by plants grown in ambient and elevated atmospheric CO₂ concentration[J]. *Global Change Biol.*, 3: 29~35.
- [10] Bazzaz FA. 1990. The response of natural ecosystems to the rising global CO₂ levels[J]. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 21: 167~196.
- [11] Berendse F, Bobbink R, Rouwenhorst G. 1989. A comparative study on nutrient cycling in wet heathland ecosystems II. Litter decomposition and nutrient mineralization[J]. *Oecologia*, 78: 338~348.
- [12] Berg B, Ekbohm G. 1983. Nitrogen immobilization in decomposing needle litter at variable carbon : nitrogen ratios[J]. *Ecology*, 64(1): 63~67.
- [13] Berg B, Staaf H. 1981. Leaching, accumulation and release of nitrogen in decomposing forest litter[A]. In: Clark FE ed. Terrestrial Nitrogen Cycles, processes, Ecosystem Strategies and Management Impacts[C]. *Ecol. Bull. -NFR*, 33: 163~178.
- [14] Berg B, Muller M, Wessen B. 1987. Decomposition of red clover (*Trifolium pratense*) roots[J]. *Soil Biol. Biochem.*, 19: 589~594.
- [15] Bollen WB. 1961. Interactions between pesticides and soil microorganisms[J]. *Annu. Rev. Microbiol.*, 15: 69~92.
- [16] Burges A. 1956. The release of cations during the decomposition of forest litter[D]. 6th Intern. Congr. Soil Sci. Paris, B: 741~745.
- [17] Chapin FS. 1991. Effects of multiple environmental stresses on nutrient availability and use[A]. In: Mooney HA, eds. Response of Plant to Multiple Stresses[C]. San Diego, California, USA: Academic Press, 68~88.
- [18] Cortez J, Demard JM, Bottner P, et al. 1996. Decomposition of mediterranean leaf litter: a microcosm experiment investigating relationship between decomposition rates and quality[J]. *Soil Biol. Biochem.*, 4/5: 443~452.
- [19] Cotrufo MF, Ineson P. 1995. Effects of enhanced atmosphere CO₂ and nutrient supply on the quality and subsequent decomposition of fine roots of *Betula pendula* Roth. and *Prisitchensis* (Bong.) Carr[J]. *Plant Soil*, 170: 267~277.
- [20] Cotrufo MF, Ineson P. 1996. Elevated CO₂ reduces field decomposition rates of *Betula pendula* Roth. Leaf litter[J]. *Oecologia*, 106: 525~530.
- [21] Cotrufo MF, Raschi A, Lanini M, et al. 1999. Decomposition and nutrient dynamics of *Quercus pubescens* leaf litter in a naturally enriched CO₂ Mediterranean ecosystem[J]. *Funct. Ecol.*, 13: 343~351.
- [22] Cotrufo MF, Ineson P, Rowland AP. 1994. Decomposition of tree leaf litters grown under elevated CO₂: effect of litter quality[J]. *Plant Soil*, 163: 121~130.
- [23] Crossley DA, Hoglund MP. 1962. A litter-bag method for the study of microarthropods inhabiting leaf litter[J]. *Ecology*, 43: 571~573.
- [24] Dowding P. 1974. Nutrient losses from litter on IBP tundra sites [A]. In Holding AI, eds. Soil Organisms and Decomposition in Tundra [C]. Stockholm, Sweden: Tundra Biome Steering Committee, 363~373.
- [25] Drobniak J. 1961. On the role of toluene in the measurement of the activity of soil enzymes [J]. *Plant Soil*, 14: 94~95.
- [26] Edwards CA, Heath GW. 1963. The role of soil animals in breakdown of leaf material [A]. In: Doeksen J ed. Soil Organisms [C]. Amsterdam, Netherlands: North-Holland Publishing Company, 76~84.
- [27] Edwards CA. 1964. Effects of pesticide residues on soil invertebrates and plants [A]. In: Goodman GT, eds. Ecology and the Industrial Society [C]. New York: John Wiley and Sons, 239~261.
- [28] Enriquez S, Duarte CM, Jensen K. 1993. Patterns in decomposition rates among photosynthetic organisms: the importance of detritus C: N: P content[J]. *Oecologia*, 94: 457~471.
- [29] Gallardo A, Merino J. 1993. Leaf decomposition in two Mediterranean ecosystems of Southwest Spain: influence of substrate quality[J]. *Ecology*, 74(1): 152~161.
- [30] Gallardo A, Merino J. 1992. Nitrogen immobilization in leaf litter at two Mediterranean ecosystems of SW Spain [J]. *Biogeochemistry*, 15: 213~228.
- [31] Gilbert O, Bockock KL. 1960. Changes in leaf litter when placed on the surface of soils with contrasting humus types II. Changes in the nitrogen content of oak and ash leaf litter[J]. *J. Soil Sci.*, 11: 10~19.
- [32] Gustafson FG. 1943. Decomposition of the leaves of some forest trees under field conditions[J]. *Plant Physiol.*, 18: 704~707.
- [33] He XT, Stevenson FJ, Mulvaney RL, et al. 1988. Incorporation of newly immobilized ¹⁵N into stable organic forms in Soil[J]. *Soil Biol. Biochem.*, 20: 75~81.
- [34] Hirschel G, Korner CH, Arnone III JA. 1997. Will rising atmospheric CO₂ affect leaf litter quality and in situ decomposition rates in native plant communities? [J]. *Oecologia*, 110: 387~392.
- [35] Jenny H, Gessel SP, Bingham FT. 1949. Comparative study of

- decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions[J]. *Soil Sci.*, **68**:419~432.
- [36] Jonasson S, Shaver GR. 1999. Within-stand nutrient cycling in Arctic and boreal wetlands[J]. *Ecology*, **80**(7):2139~2150.
- [37] Lutz HL, Chandler RF. 1946. Forest soils [M]. New York, USA: John Wiley and Sons, 133~156.
- [38] Maheswaran J, Attiwill PM. 1987. Loss of organic matter, elements, and organic fractions in decomposing *Eucalyptus microcarpa* leaf litter [J]. *Can. J. Bot.*, **65**:2601~2606.
- [39] McLaugherty CA, Pastor J, Aber JD, et al. 1985. Forest litter decomposition in relation to soil nitrogen dynamics and litter quality[J]. *Ecology*, **66**:266~275.
- [40] Melillo JM, Aber JD, Meratore JF. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics[J]. *Ecology*, **63**:621~626.
- [41] Melin E. 1930. Biological decomposition of some types of litter from North American forests[J]. *Ecology*, **11**:72~101.
- [42] Merrill W, Cowling EB. 1966. Role of nitrogen in wood deterioration: amounts and distribution in tree stems[J]. *Can. J. Bot.*, **44**:1555~1580.
- [43] Moore TR, Taylor B, Prescott C. 1999. Litter decomposition rates in Canadian forests[J]. *Global Change Biol.*, **5**(1): 75~82.
- [44] Mulder EG, Lie TA, Woldendorp JW. 1969. Biology and soil fertility[A]. In: Soil Biology Reviews of Research[C]. France: UNESCO Paris, 163~208.
- [45] O'Neil EG, Norby RJ. 1996. Litter quality and decomposition rates of foliar litter produced under CO₂ enrichment [A]. In: Koch GW, Mooney HA eds. Carbon Dioxide and Terrestrial Ecosystems[C]. San Diego: Academic Press, 87~103.
- [46] Olson JS. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems[J]. *Ecology*, **44**:322~331.
- [47] Pastor J, Aber JD, McLaugherty CA, et al. 1984. Aboveground production and N and P cycling along a nitrogen mineralization gradient on Blackhawk Island, Wisconsin[J]. *Ecology*, **65**:256~268.
- [48] Raiesi GF. 1998. Impacts of elevated CO₂ on litter quality, litter decomposability and nitrogen turnover rate of two oak species in a Mediterranean forest ecosystem[J]. *Global Change Biol.*, **4**: 667~677.
- [49] Schlesinger WH, Hasey MM. 1981. Decomposition of chaparral shrub foliage: losses of organic and inorganic constituents from deciduous and evergreen leaves[J]. *Ecology*, **62**:762~774.
- [50] Taylor BR, Parkinson D, Parsons WFJ. 1989. Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay rates: a microcosm test[J]. *Ecology*, **70**:97~104.
- [51] Tenney FG, Waksman SA. 1929. Composition of natural organic materials and their decomposition in the soil; IV. The nature and rapidity of decomposition of the various organic complexes in different plant materials under aerobic conditions[J]. *Soil Sci.*, **28**: 55~84.
- [52] Thomas WA. 1968. Decomposition of loblolly pine needles with and without addition of dogwood leaves[J]. *Ecology*, **49**(3):568~571.
- [53] Tian G, Kang BT, Brussaard L. 1992. Biological effects of plant residues with contrasting chemical composition under humid tropical conditions-decomposition and nutrient release[J]. *Soil Biol. Biochem.*, **24**:1051~1060.
- [54] Vitousek PM. 1994. Beyond global warming: ecology and global change[J]. *Ecology*, **75**:1861~1876.
- [55] Vossbrinck CR, Coleman DC, Woolley TA. 1979. Abiotic and biotic factors in litter decomposition in a semiarid grassland[J]. *Ecology*, **60**(2):265~271.
- [56] Weary GC, Merriam HG. 1978. Litter decomposition in a red maple woodlot under natural conditions and under insecticide treatment[J]. *Ecology*, **59**(1):180~184.
- [57] Wiegert RG. 1974. Litterbag studies on microarthropod populations in three South Carolina old fields[J]. *Ecology*, **55**:94~102.
- [58] Williams JE, Wiegert RG. 1971. Effects of naphthalene application on a coastal plain broomsedge (*Andropogon*) community [J]. *Pedobiologia*, **11**:58~65.
- [59] Witkamp M. 1966. Decomposition of leaf litter in relation to environment, microflora, and microbial respiration[J]. *Ecology*, **47**: 194~201.
- [60] Zlotin RI. 1971. Invertebrate animals as a factor of the biological turnover [A]. In: IV Colloquium Pedobiologiae [C]. Paris, France: Institut National de la Recherche Agronomique, 455~462.

作者简介 李志安,男,1962年生,博士,研究员。主要从事森林土壤、生态系统养分过程与植物营养生态研究,发表论文近50篇。

责任编辑 李凤芹