

环境因素对干旱半干旱区凋落物分解的影响研究进展*

王新源^{1,2} 赵学勇^{1**} 李玉霖¹ 连杰^{1,2} 曲浩¹ 岳祥飞^{1,2}

(¹中国科学院寒区旱区环境与工程研究所, 兰州 730000; ²中国科学院大学, 北京 100049)

摘要 凋落物分解是干旱半干旱区重要的生化过程,也是区域内物质周转与能量流动的关键生态环节,主要受气候、凋落物基质质量(简称凋落物质量)和土壤生物群落等因素的综合影响.本文综合评述了非生物因素(温度、降水、光辐射、土壤有机质等)和生物因素(凋落物质量、土壤微生物、种群组成和群落结构等)对干旱半干旱地区凋落物分解的影响的相关研究进展.在诸多影响因素中,降水与光辐射是最重要的限制因素.降水能够在短期内使凋落物分解速率迅速增加,而干旱半干旱区光照强度大、时间长,UV-B引起的光矿化效应能较好地解释区域内凋落物分解规律.凋落物质量和群落结构主要受生态系统类型的影响,属于长期效应.今后凋落物生态研究的重点主要为全球气候变化下各环境因素的交互作用,不同尺度下凋落物分解过程与格局的变化,以及多因素交互作用凋落物分解模型的构建等方面.

关键词 凋落物分解 非生物因素 生物因素 干旱半干旱区

文章编号 1001-9332(2013)11-3300-11 **中图分类号** Q948.1 **文献标识码** A

Effects of environmental factors on litter decomposition in arid and semi-arid regions: A review. WANG Xin-yuan^{1,2}, ZHAO Xue-yong¹, LI Yu-lin¹, LIAN Jie^{1,2}, QU Hao¹, YUE Xiang-fei^{1,2} (¹*Cold and Arid Regions Environmental and Engineering Research Institute, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China*; ²*University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2013, 24(11): 3300-3310.

Abstract: Litter decomposition is one of the important biochemical processes in arid and semi-arid regions, and a key component of regional nutrient turnover and carbon cycling, which is mainly affected by climate, litter quality, and decomposer community. In order to deeply understand the relationships between litter decomposition and environmental factors in arid and semi-arid regions, this paper summarized the research progress in the effects of abiotic factors (soil temperature, precipitation, and ultraviolet-B radiation) and biotic factors (litter quality, soil microbial and animal composition and community structure) on the litter decomposition in these regions. Among the factors, precipitation and ultraviolet-B radiation are considered to be the main limiting factors of litter decomposition. In arid and semi-arid regions, precipitation can significantly increase the litter decomposition rate in a short term, while the photo-degradation induced by ultraviolet-B radiation, due to the strong and long-term radiation, can increase the decomposition rate of terrestrial litter. Litter quality, soil microbial and animal composition and community structure are mainly affected by the type of ecosystems in a long term. However, the affecting mechanisms of these environmental factors on litter decomposition are still not very clear. It was suggested that the future litter ecological research should be paid more attention to the interaction of environmental factors under climate change, the variations of litter decomposition at different spatial scales, and the establishment of litter decomposition models in relation to the synergistic interactions of multiple factors.

Key words: litter decomposition; abiotic factor; biotic factor; semi-arid and arid region.

* 国家自然科学基金项目(41071185)、“十二五”国家科技支撑计划项目(2011BAC07B02)和中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZCX2-EW-QN313)资助.

** 通讯作者. E-mail: zhaoxy@lzb.ac.cn

2012-12-19 收稿, 2013-08-23 接受.

凋落物作为土壤有机质的主要来源,具有构建土壤质地、维持土壤肥力、调控微生物代谢,进而影响微生物群落结构的重要作用,是陆地生态系统物质循环的重要组成部分^[1].凋落物分解不仅是生态系统重要的生化过程,也是生态系统内部物质与能量循环的关键环节,其分解速率的微小变动即能显著影响土壤碳收支、土壤肥力及陆地-大气碳交换^[2].在干旱半干旱区,凋落物分解的生态学意义还表现在维持生态系统稳定性和改善土壤质地等方面.由于该区域内土壤有机质相对匮乏,植物通过衰老以维持和保护生理机能,叶片组织中的化学成分主要通过凋落物分解被植物再吸收利用^[3-4].

凋落物分解主要包括生化反应和物理分解两个过程,前者是由土壤有机体及其他环境要素引起的凋落物化学组分降解;后者是水溶性化学物质的浸出及各种驱动力造成的组织破碎与损失^[5-6].而不同生态系统间凋落物分解模式存在显著差异,主要归因于影响凋落物分解的诸多环境因子,其中最主要的有3类:1)气候因素,主要在中大尺度下起决定性作用;2)植被与分解者群落,主要作用于区域尺度;3)凋落物质量,在微小尺度下,凋落物质量的调控作用更加明显^[4,7-9].这些环境要素被归纳为生物因素和非生物因素两类,共同影响凋落物分解.

在以沙漠和草地为主要生态系统类型的干旱半干旱地区,凋落物分解同样受生物因素和非生物因素的影响.其中,生物因素主要包括植物生长型、群落结构和凋落物质量、土壤微生物活动,以及线虫(Nematoda)、蚂蚁(Vespoidea)等土壤动物的作用等^[10-12];非生物因素包括降水和光降解等,现已证明,紫外辐射引起的光降解是凋落物分解的重要驱动因素^[9,13-16].日前,国内关于环境要素对凋落物分解影响的综述性研究已有不少报道,涉及领域多集中于森林生态系统及全球变化等方面,而对干旱半干旱区凋落物分解规律的论述相对较少^[17-19].

干旱半干旱区的水热条件恶劣,土壤有机质缺乏,种群组成及群落结构单一,生态功能简单,各环境要素对凋落物分解的影响存在复杂性和特殊性,使得本区域的研究结果仍存在较大不确定性.同时,干旱半干旱区的土地面积占据陆地表面面积的2/5以上,是陆地生态系统的重要组成部分,研究不同环境因素下凋落物分解的变化规律,掌握特殊生境下凋落物分解转化的特征,对于准确估计该区域内的物质循环与能量转化,揭示脆弱生态系统的植被分布与群落构建机制有着重要意义.因此,本文通过总结

国内外各类环境因子对凋落物直接和间接的影响,旨在掌握干旱半干旱地区凋落物分解与环境要素间存在的普遍规律,以期对区域内凋落物分解的进一步研究有所裨益.

1 非生物因素对干旱半干旱地区凋落物分解的影响

1.1 温度对凋落物分解的影响

温度是调控生化过程与物质能量周转的关键因子,同时也是影响凋落物分解的主要因素.通常认为,温度在中大尺度上对凋落物的分解起主导作用.按作用机制划分,温度对凋落物分解的影响分为直接效应和间接效应两部分:直接效应指温度对土壤及微生物相关酶活性的影响,当其他条件趋于稳定时,温度在一定范围内与凋落物分解速率呈正相关^[20];间接效应主要指长期气温波动引起的凋落物质量、土壤生物及植被群落结构的变化.这些变化将导致凋落物化学性质及可分解性的根本转变.

日前,全球气候变暖已成为生态学研究中的热点问题.在未来一定时期内,全球气温每10年将升高0.2℃^[21],预示着凋落物的分解与养分释放过程将长期处于增温环境中.在短期内,温度升高可通过增加森林土壤微生物活性来促进凋落物分解,从而加快了森林生态系统中的物质循环;在长时间尺度方面,凋落物分解速率随着温度的升高呈指数增加^[22].温度作为高纬度半干旱区生物活动和酶促反应的重要限制因素,增温有利于该区域凋落物的加速分解^[23-24].例如,随温度的升高,科尔沁地区的马唐(*Digitaria sanguinalis*)和狗尾草(*Setaria viridis*)叶凋落物分解释放的CO₂量上升^[25].进一步研究表明,增温对干旱半干旱区植物凋落物分解的影响在不同时间尺度下存在差异.持续升温将导致半干旱草地生态系统中凋落物分解对全球变暖产生负反馈效应.这种现象源于在气候变暖影响下,干旱半干旱生态系统中种群结构的改变.长期增温使区域内凋落物质量优良、分解迅速的禾本科和草本类物种被凋落物质量较差、分解缓慢的灌木所替代,微生物矿化能力下降,植物对营养元素的吸收受到制约,最终导致植物生产力下降,凋落物产量减少^[26-27].

1.2 降水与土壤水分对凋落物分解的影响

降水及土壤水分是影响陆地生态系统物质周转的重要环境要素,对凋落物分解及相关的植被分布、微生物活性与数量等生物因素起着控制作用.在热带及温带的部分生态系统中,丰富降水引起的土壤

嫌气环境导致凋落物分解缓慢^[22]. Garcia-Pausas等^[28]研究证实,较高的土壤含水量导致凋落物分解速率降低,主要源于湿润土壤中的水分阻碍了微生物的氧气供给,抑制了分解者的生物活性.降水是干旱半干旱区凋落物分解的重要驱动因素^[29-30],主要通过3种途径影响凋落物降解:一是降水引起的物理破碎与淋溶侵蚀,加速了凋落物生物量损失.二是降水导致土壤水分产生干湿交替变化,增加了土壤生物数量和活性,有利于凋落物营养元素的快速释放.研究证实,土壤水分增加显著提高了干旱半干旱生态系统的地上净初级生产力,土壤微生物生物量碳和氮分别增加70%和80%^[31].三是降水有效促进了区域内植被的生产效率,大幅增加了地上生物量,为凋落物的形成提供足够的物质来源,间接地提高了凋落物的周转速率^[26].

在干旱半干旱区,单个降水事件多发生于夏季,呈现出降雨强度大、持续时间短、降水量分布不均和作用范围小等特征,属于典型的脉冲式降水^[32-33].在年际时间尺度下,该区域的降水多集中于雨季,具有明显的季节性特征.因此,干旱半干旱区凋落物分解与养分释放对降水的响应应从单个脉冲式降水及其季节动态两方面考虑.有研究表明,干旱半干旱区凋落物分解率在降水后迅速出现峰值,说明在短时间尺度下,脉冲式降水是该类型生态系统凋落物分解的主要驱动因子^[34-35].而且在短时间尺度上,脉冲式降水对凋落物分解的影响可分为两个阶段:第一阶段属于应激响应,与降水事件同时发生,指降水过程中凋落物中可溶性物质的淋溶,主要取决于降水强度与降水时长;第二阶段属于间接性响应,与降水事件之间存在一个很短的时间滞后效应,降水后土壤水分的变化引起土壤酶活性及凋落物质量改变,凋落物分解速率相应加快^[36].降水的季节变化主要通过影响凋落物产量及物种组成来改变凋落物分解速率,进而影响与凋落物物质周转密切相关的地表碳氮循环^[37].对于荒漠生态系统,雨季开始后,各物种凋落物生物量损失明显加快,并且同一物种不同生境间的凋落物分解速率存在明显差异,说明土壤水分不仅受降水的直接影响,还与区域内的蒸散量、微地貌及植被盖度等因素密切相关^[38-39].进一步研究发现,凋落物分解速率的峰值常出现在雨季初期,主要归因于降水引起的大量水溶性不稳定化合物流失,而太阳辐射、风化作用及干湿交替引起的物理性破碎也有一定的协同作用^[38,40-41];在雨季末期,凋落物分解速率趋于稳定,但仍维持在较高的

水平.

降水对凋落物分解的影响还表现在年降水量的变化方面:当年降水量 <100 mm时,土壤大部分时间处于极度干旱状态,凋落物的分解基本受降水的控制^[36];当降水量 >200 mm时,土壤含水量较低,但可维持土壤生物活性,脉冲式降水对凋落物分解的影响显著下降^[42-43].此外,干旱半干旱生态系统多属于雨热同期区域,有利于雨季时微生物及土壤动物繁殖与活动,从而加速了凋落物的分解.

1.3 光降解对凋落物分解的影响

研究发现,在干旱半干旱的草地生态系统,暴露在光辐射下的凋落物分解速率普遍加快^[16,30,44].如Austin等^[15]研究证实,UV-B产生的光化学矿化能够解释凋落物50%的碳损失,减弱UV-B将引起凋落物分解速率下降33%.Köchy等^[45]对白杨林和混交草地比较发现,遮阴显著降低了草地群落的凋落物分解速率,间接证实了UV-B的光降解效应;但这一现象在森林群落中并未观察到,说明草地生态系统中枯枝落叶层对UV-B更加敏感.Austin等^[15]还发现,UV-B对凋落物分解的促进效应常发生在微生物活动受抑制的条件下,表明凋落物的加速分解主要源于光降解效应,微生物的作用有限.值得注意的是,有报道发现UV-B对凋落物分解存在负面影响,可能是UV-B抑制微生物活性和数量,间接造成凋落物分解速率降低,其下降幅度超过了光降解引起的增加速率^[46-47].

与其他生态系统相比,干旱半干旱区木质素含量与物质亏损间的相关性不明显,主要源于木质素作为一种多酚类含碳化合物,难以被微生物分解,但由于酚类化合物具有高度光敏性,木质素易吸收UV-B并发生降解,因而凋落物中木质素含量越高,越易受光降解作用的影响^[48-50].也有研究认为,光降解对特定物种凋落物的影响与木质素初始含量无显著相关,可能是草本植物凋落物中的初始木质素含量比例偏低^[44].进一步分析发现,光降解不仅能直接作用于木质素,也能间接地影响半纤维素和纤维素的分解.其原理在于木质素吸收UV-B后产生自由基,这些自由基促进纤维素等组织结合位点分离,易于纤维素水解酶进行分解^[51-52].总体来看,UV-B对凋落物的作用机制不仅包括对木质素、纤维素等较难分解物质的直接作用,也包括影响植物生长、改变凋落物化学组分等间接作用^[50].例如,在UV-B照射下,干旱生态系统中的美国可食松(*Pinus edulis*)落叶的可溶性有机碳(DOC)大幅增加,从而

提高了凋落物的分解效率^[16]。

诸多分解模型和拟合结果进一步证实了光降解对干旱半干旱区凋落物分解的主导作用。研究表明,基于温度、水分及凋落物质量等要素建立的分解模型能够很好地描述半湿润草地生态系统的分解过程,但此类模型用于分析干旱半干旱区草地生态系统凋落物分解速率时,其结果普遍低于实际值^[53-54]。与半湿润草地生态系统相比,光降解为合理解释干旱半干旱草地生态系统凋落物分解速率显著高于预测值提供了依据^[55-56]。分析还发现,干旱半干旱生态系统凋落物分解模式通常表现出线性递减规律^[15,56],而不是其他生态系统常见的指数衰减模式^[57]。可能原因是指数衰减模型的建立需要一个前提条件,即微生物新陈代谢为凋落物分解的主要驱动力,其特征是凋落物分解速率与凋落物残留量呈正比。当光降解成为凋落物分解的决定性因素时,凋落物分解速率与光照表面积呈正比,而与凋落物残留量不相关,从而呈现出线性衰减模式,较好地拟合了干旱半干旱生态系统的观察结果^[56]。

综上所述,光辐射引起的光化学降解不仅造成凋落物组织的碳矿化,而且能够降解白蚁等土壤动物及微生物难以分解的顽固组分(如木质素等),是水分匮乏与分解者活动受限区域凋落物分解的重要驱动因素。但是,影响干旱半干旱区凋落物分解的关键因素除了凋落物质量外,还包括季节性降水、土壤质地、微生物群落结构及植被盖度等。对于干旱半干旱草地生态系统,当雨季来临时,脉冲式降水成为最重要控制因素,属于短时效应;当长时间干旱胁迫时,土壤和植被的生命活动减弱,凋落物分解过程主要受 UV-B 的影响^[30]。

1.4 氮沉降对凋落物分解的影响

目前国内外关于不同氮含量凋落物分解速率差异的研究早已报道,关注的范围多集中于农田生态系统和森林生态系统^[58-59]。有关氮含量对干旱半干旱区草地及荒漠等生态系统凋落物分解的影响少有报道。

氮沉降是指由于自然或人为的原因改变了氮素循环,排放到大气中的大量含氮化合物经过物理和化学变化重新进入生态系统的过程。在森林生态系统,氮沉降对凋落物分解的影响具有复杂性和不确定性:一方面,氮沉降能够增加凋落物组织中的氮浓度,通过提高凋落物质量来促进其分解^[60];另一方面,氮输入提高了土壤含氮量,导致土壤氮有效性增加、微生物活性降低,从而对凋落物分解产生抑制作

用^[61-62]。作为典型的氮限制区域,氮沉降是影响干旱半干旱区凋落物分解的关键因子,其具体作用机制类似于森林生态系统。例如,Liu 等^[63]研究发现,土壤氮有效性增加导致半干旱草地生态系统冷蒿(*Artemisia frigida*)和克氏针茅(*Stipa krylovii*)的凋落物分解速率下降 30% 左右,但土壤氮添加对凋落物分解的净效应仍表现为正值,其主要原因是氮输入有效改善了凋落物质量,凋落物质量提升对凋落物分解速率的促进效应抵消了土壤氮有效性增加引起的抑制作用。目前,关于土壤氮有效性增加引起凋落物分解速率下降的原因有多种,一是土壤氮有效性增加限制了木质素降解酶的合成,并与木质素降解的次生产物发生反应,生成难以降解的化合物;二是土壤微生物数量及活性随土壤氮含量的增加而下降^[62,64]。此外,氮素添加对凋落物分解的影响与时间尺度相关,持续氮输入将导致分解者的种群组成和群落结构向更加复杂、高效,且对氮素需求更高的方向演变^[65]。长期观测表明,干旱半干旱生态系统氮输入常伴随着降水以脉冲形式进入土壤,其原因可能在于经历长时间干旱后,水分输入能够有效激发含氮有机质的矿化速率^[66],平时被截留于植被及土壤表面的氮素成为植物及土壤微生物可以利用的营养物质,从而间接地提高凋落物分解效率^[67-68]。当雨季结束后,土壤环境质量降低,温度、水分等主导因子的限制作用加强,地上生物大量枯死后土壤碳输入量急剧增加,导致 C/N 迅速上升,凋落物分解能力降低^[69]。

2 生物因素对干旱半干旱地区凋落物分解的影响

2.1 凋落物质量对凋落物分解的影响

凋落物质量一般指凋落物的化学组分,主要包括凋落物养分浓度、可溶性碳组分、难溶性碳组分、C/N 和木质素/N 等多种指标,是影响凋落物分解速率的重要因素之一,特别是中小尺度上,凋落物质量在控制植物自身分解方面具有关键作用^[45]。凋落物质量各指标中,以 C/N 和初始氮含量最为常用,Zhang 等^[70]归纳多个凋落物分解试验后认为,C/N 和总有机质能够解释 70.2% 的凋落物分解速率变异,但部分观点与此并不一致。Loranger 等^[71-72]认为,木质素含量及木质素与氮的比值是影响凋落物分解的关键指标,其中木质素主要通过阻碍微生物酶降解来抑制凋落物分解。因此,相较 C/N 等其他凋落物质量指标,凋落物初始木质素含量能更好地预测凋落物分解速率^[40]。

诸多研究证实,凋落物质量对分解的影响与生态系统类型有关.不同生态系统间物种组成与群落结构不同,凋落物质量也存在差异^[9,73].在森林生态系统,针叶林的木质素、C/N及难分解的酚类化合物含量较高,分解速率较慢;阔叶林的初始氮含量高,C/N较低,分解速率较快^[74].在干旱半干旱区,凋落物分解与初始氮含量间无明显相关关系^[51],可能是凋落物化学组分中初始氮含量偏低,凋落物分解速率主要受其他优势组分的影响.干旱半干旱区生态环境脆弱,系统内稳性差,凋落物质量对群落结构、物种组成和CO₂浓度等环境要素的变化更加敏感^[75].这些因素通过改变凋落物质量及相关变量影响凋落物分解.研究证实,草地生态系统凋落物质量对凋落物分解的影响与物种群落结构密切相关,群落结构越简单,分解速率受凋落物质量影响越强;当群落结构趋于复杂时,凋落物质量与其周转速率间的关系减弱^[75].Bragazza等^[6]分析发现,在半干旱区温带草地生态系统,植物生活型不同,凋落物质量各指标对凋落物分解的影响程度不同,其中C/P在控制禾本科植物分解方面起主要作用,木质素含量与灌木凋落物分解速率间呈显著负相关,而苔藓类凋落物中氮释放过程主要受C/N的影响.近期,随着CO₂浓度上升,有关其对凋落物分解的影响成为研究热点.研究证实,CO₂浓度升高将导致干旱半干旱生态系统等养分限制区域内物种叶片C/N上升,但这种变化对凋落物C/N及分解并未产生明显的影响^[37,76-77].另一方面,CO₂浓度升高通过减少活体组织中含氮化合物,增加植物衰老过程中氮吸收等途径来增加凋落物C/N,从而直接抑制凋落物分解^[37].因此,CO₂浓度升高对凋落物质量乃至分解速率的影响是多方面的,正负效应并存.

2.2 微生物对凋落物分解的影响

植物凋落物质量与土壤微生物间存在相互作用.凋落物质量影响土壤微生物的种群及数量,而土壤微生物则促进了凋落物分解.凋落物中纤维素及半纤维素主要依靠细菌和真菌分解,而木质素多由好氧微生物分解.微生物首先分解非基质物质中的可溶性组分,包括纤维素和半纤维素,全纤维素及木质素等难分解物质最后受微生物作用.无论在何种生态系统,微生物及其所产生的微生物酶均是促进凋落物分解的重要生物因子^[78],但由于干旱半干旱地区的生境特殊,微生物及相关蛋白酶受多种因素影响,对凋落物分解的影响表现出一定的不确定性.研究证实,在干旱半干旱区,微生物数量及其活性对

土壤水分的变化极为敏感,少量的降水事件即能大幅促进土壤微生物活性,增加凋落物分解速率^[36].也有研究认为,干旱半干旱地区微生物对凋落物分解的影响有限.Gallo等^[16]发现,在光辐射较强的干旱草地生态系统,由于氧化酶缺乏活性,凋落物中木质素分解主要依靠光化学降解,而与微生物之间无显著联系.Keeler等^[79]在美国锡达河流域的研究也得出了类似结论.但这些研究结果并不具备普遍性,在部分干旱环境下,草地生态系统表层土壤的氧化酶活性很高,显著影响凋落物分解^[80],说明在干旱半干旱区,微生物对凋落物分解的影响存在空间异质性.

在干旱半干旱区,环境因子变化能显著影响土壤微生物种群相对数量及群落结构.如Robinson^[23]在高纬度干冷区域的研究表明,土壤温度与水分是影响土壤微生物种群组成与群落结构的关键因子.王少昆等^[81]分析了科尔沁沙地不同类型沙丘土壤微生物种群与各环境要素间的关系,结果发现,土壤微生物种群按生物量多少依次分为细菌、放线菌和真菌,所有类型微生物数量均随着沙化程度的降低而增加,对于同一生境,土壤温度和土壤水分的增加可引起放线菌相对数量增加,而细菌和真菌所占比例下降.进一步研究发现,干旱半干旱区土壤微生物生物量存在明显的季节变化特征,主要表现为细菌、真菌和放线菌的数量与降雨量的季节变化趋势一致,其中细菌和放线菌对降水的响应快速而明显,而真菌的响应则相对滞后^[82].这是由于区域内水分是微生物繁殖、活动的主要限制因子,而降水是土壤水分最重要的补充来源.综上所述,干旱半干旱地区凋落物分解速率的季节波动可能源于土壤微生物种群数量与结构变化的直接影响.

2.3 土壤动物对凋落物分解的影响

土壤动物是陆地生态系统的重要组成部分,具有加速有机质分解及养分转化等重要生态功能^[83-85].土壤动物对凋落物分解的作用机制主要包括消化凋落物底物、破碎凋落物组织以增加分解面积和刺激微生物活动等多个方面^[86-87].日前,关于土壤动物对凋落物分解的影响已有不少研究报道.例如,Swift等^[88]研究发现,土壤动物能够通过其排泄物刺激微生物活性,从而间接地影响凋落物分解速率;刘任涛等^[89]分析了科尔沁沙地掘穴蚁(*Formica cunicularia*)蚁丘的分布,发现掘穴蚁通过筑巢改变了土壤理化性质,进而间接地影响植物凋落物的分解;Xin等^[85]分析了我国东北松嫩沙地土壤动

物对凋落物分解的影响. 结果表明, 区域内土壤动物种群密度与凋落物分解速率呈正相关, 而与凋落物残留量间呈负相关关系. 白蚁 (Termitidae) 作为干旱半干旱生态系统最常见的无脊椎动物之一, 不仅利用啃食活动直接消耗草本、灌木等各类植被的凋落物, 还可以通过影响土壤有机质、土壤水分入渗、土壤含氮量、植被生产力和物种组成等多种环境因子直接或间接地改变凋落物的分解速率^[38,90-92]. 例如, 白蚁与共生菌类协同作用引起纤维素和木质素加速分解, 促进了凋落物中碳的循环^[93]. 而线虫、螨类 (Eremulidae)、跳虫 (Halteriidae) 和蚯蚓 (*Pheretima*) 等多通过分解凋落物中含氮化合物直接参与物质氮循环^[94]. 另有研究认为, 在半干旱生态系统, 土壤动物对凋落物的作用还表现在形体尺寸方面, 中型土壤动物对凋落物主要起分解作用, 而大型土壤动物主要负责凋落物的破碎与再分配^[85]. 目前的研究多集中于土壤动物对凋落物分解的影响方面, 而土壤动物与其他环境要素间的关系还需进一步探讨.

2.4 种群组成、群落结构及植物功能性状对凋落物分解的影响

研究表明, 与气候因素相比, 种群组成、群落结构及植物功能性状差异对凋落物分解的驱动作用更加显著. 主要在于不同的植被类型和物种组成造成凋落物质量及土壤微环境的变化^[4], 而凋落物中化学组分与物理性质的改变能够显著影响凋落物的分解与养分释放^[73]. 在同一气候区域, 不同种群间凋落物平均分解速率相差 10.5 倍, 而不同气候条件下同一物种凋落物分解率的变化幅度在 5.5 倍左右^[4].

李玉霖等^[95]对科尔沁沙地 20 种植物碳释放及分解率分析表明, 28 d 内不同种类植物叶凋落物的 CO₂ 释放量差异明显, 其中, 尖头叶藜 (*Chenopodium acuminatum*) 的释放量最大, 为 (8767 ± 177) μg · kg⁻¹, 为马唐释放量 [(1669 ± 47) μg · kg⁻¹] 的 5 倍以上. Cornelissen 等^[26]总结发现, 在半干旱草地生态系统, 非禾本科草本植物凋落物分解速率一般大于灌木, 其中以多年生杂草分解得最快. 这主要与草本植物中水溶性有机碳和易分解有机物含量较高有关. 这些物质易被土壤微生物吸收利用, 是决定凋落物初期分解速率的关键组分^[96]. 有研究表明, 苔藓植物、灌木、多年生及一年生禾本和草本植物等不同群落的凋落物质量存在明显差异, 除了草本科植物凋落物分解速率最快以外, 其他生长型间差异很

小, 特别是处于高纬度地区的生态系统^[97]. Cornelissen 等^[26]对高纬度半干旱地区各类植被的归纳总结发现, 不同功能群凋落物间分解速率存在明显差异, 按分解快慢依次为非禾本科草本类 > 莎草 > 落叶灌木 > 常绿灌木 > 苔藓. 但也有研究表明, 我国黄土高原地区不同种类凋落物的生物降解率从大到小依次为灌木 > 乔木 > 草本^[98]. 这一结果可能与凋落物中可溶性有机碳含量有关, 也可能源于灌木扩张引起植被表面漫反射率下降. Chapin 等^[99]研究证实, 漫反射率降低将导致表层土温下降, 减少高温造成的微生物失活, 土壤碳氮矿化速率提升, 从而促使凋落物加速分解. 由此可见, 物种种群组成和群落结构改变对凋落物分解影响的具体机制比较复杂. 不仅群落结构, 物种的空间分布同样影响凋落物物质周转. 在水分及有机质相对缺乏的干旱半干旱地区, 凋落物的生成、积累与分解也存在“肥岛效应”, 这主要与沙漠中灌丛呈斑块状分布密切相关. 一方面, 灌丛下植物枯落物聚集有助于增加土壤微生物及土壤动物数量, 促进自身分解与养分循环; 另一方面, 灌丛的遮阴能够显著减少高温胁迫, 利于存留土壤水分, 提高微生物代谢, 增加凋落物的分解速率^[100-102].

日前, 越来越多的研究开始关注不同物种凋落物混合造成的分解过程的变化, 结果发现, 多物种凋落物混合分解特征与单一种分解规律相异, 主要表现为加和式与非加和式两种效应. 加和式反应说明混合凋落物中各物种间无相互作用, 凋落物分解速率保持稳定; 或者呈现部分物种分解速率增加, 其余物种分解能力下降, 两者作用相互抵消, 混合凋落物分解速率相对一致; 非加和式反应呈现出非线性相加, 凋落物间存在协同或拮抗作用, 具体表现为混合后各单一物种分解速率出现相似趋势的波动^[103-104]. 但干旱半干旱区凋落物混合对物质分解的具体效应目前仍无定论. Martínez-Yrizar 等^[83]在索诺兰沙漠的研究证实, 凋落物混合后其分解速率并未发生显著变化, 甚至与拮抗作用最强的物种类似. 孙晓芳等^[105]对内蒙古草原优势物种羊草 (*Leymus chinensis*)、大针茅 (*Stipa grandis*)、刺穗藜 (*Chenopodium aristatum*)、细叶葱 (*Allium tenuissimum*) 进行不同组合处理后发现, 除了羊草与大针茅混合后分解速率低于期望值, 大部分凋落物混合后表现出显著的正效应, 分解速率明显增加. 同样是内蒙古草原区域, 陈瑾等^[106]对克氏针茅 (*Stipa krylovii*) 等 4 种植物凋落物混合后发现, 凋落物的混合效应并不显著, 分解速率变化不明显, 但 N 和 P 等营养元素

的释放明显加快,说明分解过程中养分变化比分解动态对凋落物混合的响应更加敏感.在相对湿润的河谷地区,物种丰富度较高,混合后凋落物间多产生协同效应,引起分解加速^[107].另外,凋落物对周围环境要素存在反馈作用,凋落物的产生、积累与分解能够缓慢影响区域微环境,对土壤营养物质进行再分配,从而改变物种种群分布,成为构建植被群落结构的重要驱动因素.

3 研究展望

综上所述,凋落物分解是受多生态因子作用的集物理、化学、生物反应为一体的生物学过程,有联结陆地生态系统物质循环和能量转换的重要功能,同时也是土壤有机质形成的客观条件之一,在维持土壤肥力、提高土壤质量等方面发挥重要作用.诸多研究确定了干旱半干旱区影响凋落物分解的关键因子及其作用规律,但研究主要集中于各生态因子的独立作用,而对各因素间协同作用、大范围时空尺度下的凋落物分解规律、全球气候变化引发的分解模式改变等问题仍存在很大不确定性,需要进一步的研究与关注.

1) 对干旱半干旱区特有环境要素的研究,如沙埋现象和风蚀作用.沙埋和风蚀现象常见于荒漠生态系统及沙质草地,其中风沙流对凋落物的生产、运移和分解的整个过程均存在明显的控制作用,但关于两者对凋落物分解的作用规律和影响过程的研究仍十分缺乏,需要进一步的分析与探索^[66,108].为了排除干扰因素,准确估计特有环境要素的运作机制,设计合理的控制试验成为今后关注的重点.

2) 对全球气候变化在干旱半干旱区引起的交互效应仍缺乏研究,全球气候变化对凋落物分解的作用是一个复杂的综合性过程.主要包括两方面:一是改变凋落物质量、种群组成和群落结构的直接影响;二是改变影响凋落物分解的外界环境要素,如对土壤酶、降水量、微生物活性、光辐射强度的作用等.目前,全球气候变化对凋落物影响的研究多集中于森林生态系统,且缺乏系统综合的分析,有关温度升高、CO₂浓度上升和N沉降增加等全球气候变化生态因子交互作用对干旱半干旱区凋落物分解影响的研究还比较匮乏.因此有必要设立长期的、多因子综合作用的模拟控制试验平台,以期准确地掌握凋落物分解对全球气候变化的响应.

3) 干旱半干旱区大尺度下凋落物分解的研究.同类气候区域间各生态因子存在差异,如同样是干

旱半干旱区,受全球气候变化及海陆分布影响,部分地区呈现出暖干化趋势^[109],部分地区则表现出暖湿化特征^[110],各区域环境要素及凋落物质量也不尽相同.因此,对比这些地区凋落物分解模式,在跨区域尺度下设置统一的长期联网试验,整合试验结果,以掌握干旱半干旱区各区域间凋落物物质周转的内在联系与差异.

4) 干旱半干旱区微尺度下凋落物分解的研究.在微尺度下,土壤微生物群落是生态系统中功能与性质最不稳定的部分,与周边环境要素间的作用机制复杂,其种群组成与群落结构时空变异性显著,属于生态学研究的瓶颈^[111].例如,存在于干旱半干旱生态系统的固定沙丘地貌单元,根据地形和形成机制可分为迎风坡、丘顶和背风坡等较小的生境区域.这些生境在空间上尺度较小,但各生境间凋落物分解规律差异明显.因此,如何精确描述该尺度下凋落物的分解规律,成为今后研究的重点与难点.

5) 多因素综合动态模型的建立.由于干旱半干旱区生境特殊,各环境因素的变化规律与其他气候区域存在显著差异,关于该区域多因子作用下的综合动态模型缺乏,可能会影响区域内凋落物分解特征的模拟与对比,限制研究尺度的外推.因此,今后应尝试数学方法的创新,建立更高精度的拟合方程与模型,并进一步整合验证模型的控制试验,以期定量分析各环境要素对凋落物分解的贡献率,准确预测凋落物物质周转速率提供理论和方法依据.

参考文献

- [1] Chen L-X (陈立新), Chen X-W (陈祥伟), Duan W-B (段文标). Larch litter and soil fertility. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 1998, **9** (6): 581-586 (in Chinese)
- [2] Currie WS, Harmon ME, Burke IC, *et al.* Cross-biome transplants of plant litter show decomposition models extend to a broader climatic range but lose predictability at the decadal time scale. *Global Change Biology*, 2010, **16**: 1744-1761
- [3] Killingbeck KT. Nutrients in senesced leaves: Keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology*, 1996, **77**: 1716-1727
- [4] Cornwell WK, Cornelissen JHC, Amatangelo K, *et al.* Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*, 2008, **11**: 1065-1071
- [5] Couteaux MM, Bottner P, Berg B. Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in Ecology & Evolution*, 1995, **10**: 63-66
- [6] Bragazza L, Siffi C, Iacumin P, *et al.* Mass loss and nutrient release during litter decay in peatland: The role

- of microbial adaptability to litter chemistry. *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, **39**: 257–267
- [7] Berg B, Berg MP, Bottnner P, *et al.* Litter mass loss rates in pine forests of Europe and eastern United States: Some relationships with climate and litter quality. *Biogeochemistry*, 1993, **20**: 127–159
- [8] Cornelissen J. An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant species and types. *Journal of Ecology*, 1996, **84**: 573–582
- [9] Aerts R. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: A triangular relationship. *Oikos*, 1997, **79**: 439–449
- [10] Whitford WG, Etershank G. Factors affecting foraging activity in Chihuahuan Desert harvester ants. *Environmental Entomology*, 1975, **4**: 689–696
- [11] Santos PF, Whitford WG. The effects of microarthropods on litter decomposition in a Chihuahuan Desert ecosystem. *Ecology*, 1981, **62**: 654–663
- [12] Tracy KN, Golden DM, Crist TO. The spatial distribution of termite activity in grazed and ungrazed Chihuahuan Desert grassland. *Journal of Arid Environments*, 1998, **40**: 77–89
- [13] Vossbrinck CR, Coleman DC, Woolley TA. Abiotic and biotic factors in litter decomposition in a semiarid grassland. *Ecology*, 1979, **60**: 265–271
- [14] Montaña C, Ezcurra E, Carrillo A, *et al.* The decomposition of litter in grasslands of northern Mexico: A comparison between arid and non-arid environments. *Journal of Arid Environments*, 1988, **14**: 55–60
- [15] Austin AT, Vivanco L. Plant litter decomposition in a semi-arid ecosystem controlled by photodegradation. *Nature*, 2006, **442**: 555–558
- [16] Gallo ME, Sinsabaugh RL, Cabaniss SE. The role of ultraviolet radiation in litter decomposition in arid ecosystems. *Applied Soil Ecology*, 2006, **34**: 82–91
- [17] Chen H (陈华), Tian H-Q (田汉勤). Effects of global change on litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2001, **21** (9): 1549–1563 (in Chinese)
- [18] Peng S-L (彭少麟), Liu Q (刘强). The dynamic of forest litter and its responses to global warming. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2002, **22** (9): 1534–1544 (in Chinese)
- [19] Yang W-Q (杨万勤), Deng R-J (邓仁菊), Zhang J (张健). Forest litter decomposition and its response to global climate change. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2007, **18** (12): 2889–2895 (in Chinese)
- [20] Xu Z-F (徐振锋), Yin H-J (尹华军), Zhao C-Z (赵春章), *et al.* A review of responses of litter decomposition in terrestrial ecosystems to global warming. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2009, **33** (6): 1208–1219 (in Chinese)
- [21] Parry ML, Canziani OF, Palutikof JP, *et al.* Climate change 2007: Impacts, adaptation and vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2007
- [22] Vitousek PM. Beyond global warming: Ecology and global change. *Ecology*, 1994, **75**: 1861–1876
- [23] Robinson CH. Controls on decomposition and soil nitrogen availability at high latitudes. *Plant and Soil*, 2002, **242**: 65–81
- [24] Luo C, Xu G, Chao Z, *et al.* Effect of warming and grazing on litter mass loss and temperature sensitivity of litter and dung mass loss on the Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, 2009, **16**: 1606–1617
- [25] Meng Q-T (孟庆涛), Li Y-L (李玉霖), Zhao X-Y (赵学勇), *et al.* Study on CO₂ release of leaf litters in different environment conditions in the Horqin Sandy Land. *Arid Zone Research* (干旱区研究), 2008, **25** (4): 519–524 (in Chinese)
- [26] Cornelissen JHC, Van Bodegom PM, Aerts R, *et al.* Global negative vegetation feedback to climate warming responses of leaf litter decomposition rates in cold biomes. *Ecology Letters*, 2007, **10**: 619–627
- [27] Shaver GR, Canadell J, Chapin III FS, *et al.* Global warming and terrestrial ecosystems: A conceptual framework for analysis. *BioScience*, 2000, **50**: 871–882
- [28] Garcia-Pausas J, Casals P, Romanyá J. Litter decomposition and faunal activity in Mediterranean forest soils: Effects of N content and the moss layer. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, **36**: 989–997
- [29] Hunt HW, Ingham ER, Coleman DC, *et al.* Nitrogen limitation of production and decomposition in prairie, mountain meadow, and pine forest. *Ecology*, 1988, **69**: 1009–1016
- [30] Brandt LA, King JY, Milchunas DG. Effects of ultraviolet radiation on litter decomposition depend on precipitation and litter chemistry in a shortgrass steppe ecosystem. *Global Change Biology*, 2007, **13**: 2193–2205
- [31] Milchunas DG, Lauenroth WK, Chapman PL, *et al.* Effects of grazing, topography, and precipitation on the structure of a semiarid grassland. *Plant Ecology*, 1989, **80**: 11–23
- [32] Ren F-M (任福民), Shi J-E (史久恩). Characteristics of annual rainfall in arid and semi-arid region of China. *Quarterly Journal of Applied Meteorology* (应用气象学报), 1995, **6** (4): 501–504 (in Chinese)
- [33] Zhao Q-Y (赵庆云), Zhang W (张武), Wang S-G (王式功), *et al.* Change of extreme precipitation events in arid and semi-arid regions in the east of Northwest China. *Journal of Desert Research* (中国沙漠), 2005, **25** (6): 904–909 (in Chinese)
- [34] Schwinning S, Sala OE. Hierarchy of responses to resource pulses in arid and semi-arid ecosystems. *Oecologia*, 2004, **141**: 211–220
- [35] Pucheta E, Llanos M, Meglioli C, *et al.* Litter decomposition in a sandy Monte desert of western Argentina: Influences of vegetation patches and summer rainfall. *Austral Ecology*, 2006, **31**: 808–816
- [36] Jacobson KM, Jacobson PJ. Rainfall regulates decomposition of buried cellulose in the Namib Desert. *Journal of Arid Environments*, 1998, **38**: 571–583

- [37] Weatherly HE, Zitzer SF, Coleman JS, *et al.* In situ litter decomposition and litter quality in a Mojave Desert ecosystem: Effects of elevated atmospheric CO₂ and interannual climate variability. *Global Change Biology*, 2003, **9**: 1223–1233
- [38] Whitford WG. Ecology of Desert Systems. San Diego: Academic Press, 2002
- [39] Sponseller RA, Fisher SG. Drainage size, stream intermittency, and ecosystem function in a Sonoran Desert landscape. *Ecosystems*, 2006, **9**: 344–356
- [40] Gallardo A, Merino J. Leaf decomposition in two mediterranean ecosystems of southwest Spain: Influence of substrate quality. *Ecology*, 1993, **74**: 152–161
- [41] Xu X, Hirata E. Decomposition patterns of leaf litter of seven common canopy species in a subtropical forest: N and P dynamics. *Plant and Soil*, 2005, **273**: 279–289
- [42] Whitford WG, Steinberger Y, MacKay W, *et al.* Rainfall and decomposition in the Chihuahuan Desert. *Oecologia*, 1986, **68**: 512–515
- [43] Kemp PR, Reynolds JF, Virginia RA, *et al.* Decomposition of leaf and root litter of Chihuahuan Desert shrubs: Effects of three years of summer drought. *Journal of Arid Environments*, 2003, **53**: 21–39
- [44] Brandt LA, King JY, Hobbie SE, *et al.* The role of photodegradation in surface litter decomposition across a grassland ecosystem precipitation gradient. *Ecosystems*, 2010, **13**: 765–781
- [45] Köchy M, Wilson SD. Litter decomposition and nitrogen dynamics in aspen forest and mixed-grass prairie. *Ecology*, 1997, **78**: 732–739
- [46] Moody SA, Paul ND, Björn LO, *et al.* The direct effects of UV-B radiation on *Betula pubescens* litter decomposing at four European field sites. *Plant Ecology*, 2001, **154**: 27–36
- [47] Pancotto VA, Sala OE, Robson TM, *et al.* Direct and indirect effects of solar ultraviolet-B radiation on long-term decomposition. *Global Change Biology*, 2005, **11**: 1982–1989
- [48] Day TA, Zhang ET, Ruhland CT. Exposure to solar UV-B radiation accelerates mass and lignin loss of *Larrea tridentata* litter in the Sonoran Desert. *Plant Ecology*, 2007, **193**: 185–194
- [49] Henry HAL, Brizgys K, Field CB. Litter decomposition in a California annual grassland: Interactions between photodegradation and litter layer thickness. *Ecosystems*, 2008, **11**: 545–554
- [50] Liu S-R (柳淑蓉), Hu R-G (胡荣桂), Cai G-C (蔡高潮). Effects of enhanced UV-B radiation on terrestrial ecosystem carbon cycle: A review. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2012, **23** (7): 1992–1998 (in Chinese)
- [51] Gallo ME, Porras-Alfaro A, Odenbach KJ, *et al.* Photoacceleration of plant litter decomposition in an arid environment. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, **41**: 1433–1441
- [52] Schade GW, Hofmann RM, Crutzen PJ. CO emissions from degrading plant matter. II. Estimate of a global source strength. *Tellus*, 1999, **51**: 889–908
- [53] Schaefer D, Steinberger Y, Whitford WG. The failure of nitrogen and lignin control of decomposition in a north American desert. *Oecologia*, 1985, **65**: 382–386
- [54] Whitford WG, Meentemeyer V, Seastedt TR, *et al.* Exceptions to the AET model: Deserts and clear-cut forest. *Ecology*, 1981, **62**: 275–277
- [55] Parton W, Silver WL, Burke IC, *et al.* Global-scale similarities in nitrogen release patterns during long-term decomposition. *Science*, 2007, **315**: 361–364
- [56] Adair EC, Parton WJ, Del Grosso SJ, *et al.* Simple three-pool model accurately describes patterns of long-term litter decomposition in diverse climates. *Global Change Biology*, 2008, **14**: 2636–2660
- [57] Olson JS. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, 1963, **44**: 322–331
- [58] Emmett BA, Boxman D, Bredemeier M, *et al.* Predicting the effects of atmospheric nitrogen deposition in conifer stands: Evidence from the NITREX ecosystem-scale experiments. *Ecosystems*, 1998, **1**: 352–360
- [59] Fog K. The effect of added nitrogen on the rate of decomposition of organic matter. *Biological Reviews*, 1988, **63**: 433–462
- [60] Knorr M, Frey SD, Curtis PS. Nitrogen additions and litter decomposition: A meta-analysis. *Ecology*, 2005, **86**: 3252–3257
- [61] Aerts R, De Caluwe H, Beltman B. Plant community mediated vs. nutritional controls on litter decomposition rates in grasslands. *Ecology*, 2003, **84**: 3198–3208
- [62] Hobbie SE. Nitrogen effects on decomposition: A five-year experiment in eight temperate sites. *Ecology*, 2008, **89**: 2633–2644
- [63] Liu P, Huang J, Sun OJ, *et al.* Litter decomposition and nutrient release as affected by soil nitrogen availability and litter quality in a semiarid grassland ecosystem. *Oecologia*, 2010, **162**: 771–780
- [64] Hobbie SE. Interactions between litter lignin and nitrogen litter lignin and soil nitrogen availability during leaf litter decomposition in a Hawaiian montane forest. *Ecosystems*, 2000, **3**: 484–494
- [65] Ågren GI, Bosatta E, Magill AH. Combining theory and experiment to understand effects of inorganic nitrogen on litter decomposition. *Oecologia*, 2001, **128**: 94–98
- [66] Austin AT, Yahdjian L, Stark JM, *et al.* Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia*, 2004, **141**: 221–235
- [67] Fenn ME, Baron JS, Allen EB, *et al.* Ecological effects of nitrogen deposition in the western United States. *BioScience*, 2003, **53**: 404–420
- [68] Stursova M, Crenshaw CL, Sinsabaugh RL. Microbial responses to long-term N deposition in a semiarid grassland. *Microbial Ecology*, 2006, **51**: 90–98
- [69] Wang W (王 妮), Guo J-X (郭继勋). Seasonal dynamics of environmental factors and decomposition rate of litter in *Puccinellia tenuiflora* community of Songnen Grassland of China. *Chinese Journal of Applied Ecology*

- (应用生态学报), 2001, **12**(6): 841–844 (in Chinese)
- [70] Zhang D, Hui D, Luo Y, *et al.* Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: Global patterns and controlling factors. *Journal of Plant Ecology*, 2008, **1**: 85–93
- [71] Loranger G, Ponge JF, Imbert D, *et al.* Leaf decomposition in two semi-evergreen tropical forests: Influence of litter quality. *Biology and Fertility of Soils*, 2002, **35**: 247–252
- [72] Isaac SR, Achuthan NM. Biodegradation of leaf litter in the warm humid tropics of Kerala, India. *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, **37**: 1656–1664
- [73] Taylor BR, Parkinson D, Parsons WFJ. Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay rates: A microcosm test. *Ecology*, 1989, **70**: 97–104
- [74] Mesquita RCG, Workman WS, Neely CL. Slow litter decomposition in a *Cecropia*-dominated secondary forest of central Amazonia. *Soil Biology and Biochemistry*, 1998, **30**: 167–175
- [75] Smith VC, Bradford MA. Litter quality impacts on grassland litter decomposition are differently dependent on soil fauna across time. *Applied Soil Ecology*, 2003, **24**: 197–203
- [76] Franck VM, Hungate BA, Chapin FS, *et al.* Decomposition of litter produced under elevated CO₂: Dependence on plant species and nutrient supply. *Biogeochemistry*, 1997, **36**: 223–237
- [77] Norby RJ, Cotrufo MF, Ineson P, *et al.* Elevated CO₂, litter chemistry, and decomposition: A synthesis. *Oecologia*, 2001, **127**: 153–165
- [78] Kwabiah AB, Voroney RP, Palm CA, *et al.* Inorganic fertilizer enrichment of soil: Effect on decomposition of plant litter under subhumid tropical conditions. *Biology and Fertility of Soils*, 1999, **30**: 224–231
- [79] Keeler BL, Hobbie SE, Kellogg LE. Effects of long-term nitrogen addition on microbial enzyme activity in eight forested and grassland sites: Implications for litter and soil organic matter decomposition. *Ecosystems*, 2009, **12**: 1–15
- [80] Zeglin LH, Stursova M, Sinsabaugh RL, *et al.* Microbial responses to nitrogen addition in three contrasting grassland ecosystems. *Oecologia*, 2007, **154**: 349–359
- [81] Wang S-K (王少昆), Zhao X-Y (赵学勇), Zuo X-A (左小安), *et al.* Characteristics of microbe flora in different dunes during plant germination period in Horqin Sand Land. *Journal of Desert Research* (中国沙漠), 2008, **28**(4): 696–700 (in Chinese)
- [82] Wang S-K (王少昆), Zhao X-Y (赵学勇), Zuo X-A (左小安), *et al.* Vertical distribution and seasonal dynamics of soil microbial number in sandy grassland of Horqin. *Arid Land Geography* (干旱区地理), 2009, **32**(4): 610–615 (in Chinese)
- [83] Martínez-Yrizar A, Núñez S, Búrquez A. Leaf litter decomposition in a southern Sonoran Desert ecosystem, northwestern Mexico: Effects of habitat and litter quality. *Acta Oecologica*, 2007, **32**: 291–300
- [84] Bardgett RD, Chan KF. Experimental evidence that soil fauna enhance nutrient mineralization and plant nutrient uptake in montane grassland ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 1999, **31**: 1007–1014
- [85] Xin WD, Yin XQ, Song B. Contribution of soil fauna to litter decomposition in Songnen sandy lands in northeastern China. *Journal of Arid Environments*, 2012, **77**: 90–95
- [86] Byzov BA, Chernjakovskaya TF, Zenova GM, *et al.* Bacterial communities associated with soil diplopods. *Pedobiologia*, 1996, **40**: 67–79
- [87] Janzen HH. The soil carbon dilemma: Shall we hoard it or use it? *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, **38**: 419–424
- [88] Swift MJ, Heal OW, Anderson JM. Decomposition in Terrestrial Ecosystems. Berkeley: University of California Press, 1979: 342–362
- [89] Liu R-T (刘任涛), Zhao H-L (赵哈林), Zhao X-Y (赵学勇). Distribution of *Formica cunicularia* mound and related affecting factors on mobile dune in Horqin Sandy Land. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2009, **20**(2): 376–380 (in Chinese)
- [90] Mando A, Brussaard L. Contribution of termites to the breakdown of straw under Sahelian conditions. *Biology and Fertility of Soils*, 1999, **29**: 332–334
- [91] Schuurman G. Termite diets in dry habitats of the Okavango delta region of northern Botswana: A stable carbon isotope analysis. *Sociobiology*, 2006, **47**: 373–389
- [92] Noble JC, Müller WJ, Whitford WG, *et al.* The significance of termites as decomposers in contrasting grassland communities of semi-arid eastern Australia. *Journal of Arid Environments*, 2009, **73**: 113–119
- [93] Liu R-T (刘任涛), Zhao H-L (赵哈林). Research progress and suggestion for study on soil animal in sandy grassland. *Journal of Desert Research* (中国沙漠), 2009, **29**(4): 656–662 (in Chinese)
- [94] Haimi J, Fritze H, Moilanen P. Responses of soil decomposer animals to wood-ash fertilization and burning in a coniferous forest stand. *Forest Ecology and Management*, 2000, **129**: 53–61
- [95] Li Y-L (李玉霖), Meng Q-T (孟庆涛), Zhao X-Y (赵学勇), *et al.* Relationships of fresh leaf traits and leaf litter decomposition in Kerqin Sandy Land. *Acta Oecologica Sinica* (生态学报), 2008, **28**(6): 2486–2494 (in Chinese)
- [96] Wu Q-B (吴庆标), Wang X-K (王效科), Ouyang Z-Y (欧阳志云). Effects of labile organic carbon on the litter decomposition process. *Ecology and Environment* (生态环境), 2006, **15**(6): 1295–1299 (in Chinese)
- [97] Dorrepaal E, Cornelissen JHC, Aerts R, *et al.* Are growth forms consistent predictors of leaf litter quality and decomposability across peatlands along a latitudinal gradient? *Journal of Ecology*, 2005, **93**: 817–828
- [98] Wang C-Y (王春阳), Zhou J-B (周建斌), Xia Z-M (夏志敏), *et al.* Soluble organic carbon in plant litters on Loess Plateau: Content and biodegradability. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报),

- 2010, **21**(12): 3001–3006 (in Chinese)
- [99] Chapin FS, Sturm M, Serreze MC, *et al.* Role of land-surface changes in arctic summer warming. *Science*, 2005, **310**: 657–660
- [100] Gutiérrez JR, Meserve PL, Contreas LC, *et al.* Spatial distribution of soil nutrients and ephemeral plants underneath and outside the canopy of *Portieria chilensis* shrubs (Zygophyllaceae) in arid coastal Chile. *Oecologia*, 1993, **95**: 347–352
- [101] Schlesinger WH, Raikes JA, Hartley AE, *et al.* On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. *Ecology*, 1996, **77**: 364–374
- [102] McLaren JR, Wilson SD, Peltzer DA. Plant feedbacks increase the temporal heterogeneity of soil moisture. *Oikos*, 2004, **107**: 199–205
- [103] Gartner TB, Cardon ZG. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos*, 2004, **104**: 230–246
- [104] Hui D, Jackson RB. Assessing interactive responses in litter decomposition in mixed species litter. *Plant and Soil*, 2009, **314**: 263–271
- [105] Sun X-F (孙晓芳), Huang J-H (黄建辉), Wang M (王 猛), *et al.* Responses of litter decomposition to biodiversity manipulation in the Inner Mongolia grassland of China. *Biodiversity Science* (生物多样性), 2009, **17**(4): 397–405 (in Chinese)
- [106] Chen J (陈 瑾), Li Y (李 扬), Huang J-H (黄建辉). Decomposition of mixed litter of four dominant species in an Inner Mongolia steppe. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2011, **35**(1): 9–16 (in Chinese)
- [107] Lecerf A, Risnoveanu G, Popescu C, *et al.* Decomposition of diverse litter mixtures in streams. *Ecology*, 2007, **88**: 219–227
- [108] Throop HL, Archer SR. Interrelationships among shrub encroachment, land management, and litter decomposition in a semidesert grassland. *Ecological Applications*, 2007, **17**: 1809–1823
- [109] Yao Y-B (姚玉璧), Wang Y-R (王毅荣), Li Y-H (李耀辉), *et al.* Climate warming and drying and its environmental effects in the Loess Plateau. *Resources Science* (资源科学), 2005, **27**(5): 146–152 (in Chinese)
- [110] Zhang Q (张 强), Zhang C-J (张存杰), Bai H-Z (白虎志), *et al.* New development of climate change in Northwest China and its impact on arid environment. *Journal of Arid Meteorology* (干旱气象), 2010, **28**(1): 1–7 (in Chinese)
- [111] Rustad L, Campbell J, Marion G, *et al.* A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia*, 2001, **126**: 543–562

作者简介 王新源,男,1984年生,博士研究生.主要从事恢复生态学和物质周转研究. E-mail: wxy0931@gmail.com

责任编辑 李凤琴
