

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.22150

鲁昱, 崔莎莎, 李文洋, 刘贵华, 周雯. 三种常见挺水植物凋落物的分解动态及养分释放规律[J]. 植物科学学报, 2023, 41(1): 17-25

Lu Y, Cui SS, Li WY, Liu GH, Zhou W. Dynamic characteristics of litter decomposition and nutrient release of three common emergent plants[J]. *Plant Science Journal*, 2023, 41(1): 17-25

三种常见挺水植物凋落物的分解动态及养分释放规律

鲁昱^{1,2}, 崔莎莎^{2,3,4,5}, 李文洋², 刘贵华^{2*}, 周雯^{2*}

(1. 江西农业大学林学院, 南昌 330045; 2. 中国科学院武汉植物园, 中国科学院水生植物与流域生态重点实验室, 武汉 430074; 3. 西藏大学高原生态与环境研究中心, 拉萨 850000; 4. 西藏大学理学院, 拉萨 850000; 5. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 湿地植物凋落物的分解对维持湿地生态系统结构和功能稳定具有重要作用。为探究湿地植物凋落物分解动态及养分释放规律, 以芦苇 (*Phragmites australis* Trin. ex Steud)、南荻 (*Triarrhena lutarioriparia* L. Liu ex Renvoize & S. L. Chen) 和菰 (*Zizania latifolia* Stapf) 3 种常见挺水植物为研究对象, 模拟受控实验, 研究单一物种及两两混合物种分解过程中的分解速率、碳氮磷元素的含量及其比例的变化。结果显示, 无论是单一物种还是混合物种, 均呈现出前 5 d 分解最为迅速, 随即分解速率急剧下降, 而后缓慢降低直至趋于稳定的变化规律。分解速率与凋落物的初始氮、磷含量相关, 养分归还与瞬时分解速率常数呈显著正相关。混合分解可能受到养分的迁移和分解的影响, 在分解初期和末期呈协同效应, 而在分解中期呈拮抗效应。研究结果说明混合分解并不是单一分解的简单加和, 还需进一步深化对凋落物分解机理的研究。

关键词: 凋落物分解; 单一凋落物; 混合凋落物; 养分归还

中图分类号: S153.6

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2023)01-0017-09

Dynamic characteristics of litter decomposition and nutrient release of three common emergent plants

Lu Yu^{1,2}, Cui Sha-Sha^{2,3,4,5}, Li Wen-Yang², Liu Gui-Hua^{2*}, Zhou Wen^{2*}

(1. Forestry College, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China; 2. CAS Key Laboratory of Aquatic Botany and Watershed Ecology, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China; 3. Research Center for Ecology and Environment of Qinghai-Tibetan Plateau, Tibet University, Lhasa 850000, China; 4. College of Science, Tibet University, Lhasa 850000, China; 5. University of Chinese Academy of Science, Beijing 100049, China)

Abstract: The decomposition of wetland plant litter is important for maintaining the structural and functional stability of wetland ecosystems. Here, to explore the dynamics of litter decomposition and nutrient release in wetland plants, we selected three common emergent aquatic plants, i.e., *Phragmites australis*, *Triarrhena lutarioriparia*, and *Zizania latifolia*. We investigated their decomposition rates, contents and stoichiometric ratios of carbon, nitrogen, and phosphorus, and the process of decomposition of single and mixed species. Results showed that whether single or mixed species, the most rapid litter decomposition occurred in the first 5 d. Subsequently, the decomposition rate decreased sharply, then slowly decreased until stable. The decomposition rate was correlated with initial nitrogen and phosphorus content of the litter, and nutrient return was significantly positively correlated with the instantaneous decomposition rate constant. Mixed decomposition may be influenced by nutrient migration and decomposition, showing synergistic effects in the early and end decomposi-

收稿日期: 2022-06-13, 修回日期: 2022-06-27。

基金项目: 国家自然科学基金 (32101347)。

This work was supported by a grant from the National Natural Science Foundation of China (32101347).

作者简介: 鲁昱(1997-), 女, 硕士研究生, 研究方向为湿地生态学 (E-mail: luyu970430@126.com)。

* 通讯作者 (Authors for correspondence. E-mail: liugh@wbpcas.cn; zhouwen@wbpcas.cn)。

tion stages, and antagonistic effects in the middle decomposition stages. Our research indicated that mixed litter decomposition was not the additive effect of single litter decomposition, and further study of the mechanisms of litter decomposition is needed.

Key words: Litter decomposition; Single litter; Mixed litter; Nutrient return

凋落物分解是生物地球化学循环过程的重要环节, 在维持生态系统结构和功能中起重要作用^[1]。湿地生态系统具有较高的初级生产力, 储存了全球 20% ~ 30% 的碳^[2], 湿地植物的凋落物直接影响着碳 (C)、氮 (N)、磷 (P) 等养分的归还和积累, 直接或间接地影响土壤和水体的理化性质、动物及微生物的种类和数量; 而养分的变化、生物和非生物因素的改变又反过来影响湿地植物的生长及多样性特征^[3, 4], 因此, 湿地植物的凋落物对维持湿地生态系统结构和功能的稳定具有重要作用^[5, 6]。

凋落物的分解是一个复杂过程, 通常受到生物因素 (如凋落物的性质、微生物及土壤动物丰度等) 和非生物因素 (如气候、环境因素等) 两方面的影响^[7-9]。以往的研究主要围绕温度、降水、土壤水分蒸发等气候和环境因子对凋落物分解和养分释放的影响开展研究^[10-12]。研究表明, 相较气候和环境因素, 凋落物自身的性质可能对分解速率和养分循环的影响更为明显^[13]。凋落物的种类、可利用性、多样性通过影响分解的难易程度来改变凋落物的分解速率和物质能量循环^[5, 10], 是制约凋落物分解的主要内在因素^[14]。前人关于凋落物分解的研究多集中在森林生态系统^[15-17], 而对于湿地生态系统中凋落物分解的研究较少。为此, 本研究以 3 种常见挺水植物芦苇 (*Phragmites australis* Trin. ex Steud)、南荻 (*Triarrhena lutarioriparia* L. Liu ex Renvoize & S. L. Chen) 和菰 (*Zizania latifolia* Stapf) 为研究对象, 采用分解袋法开展模拟受控实验, 研究单一物种和混合凋落物的分解动态和养分释放规律, 旨在加深对湿地生态系统中凋落物分解的理解。

1 材料与方 法

1.1 实验设置与采样分析

本研究于 2020 年 12 月开展, 以 3 种长江中下游常见的挺水植物: 芦苇、南荻和菰为研究对象, 采集其成熟叶片并用去离子水清洗, 置于 110℃

烘箱杀青 1 h 后, 60℃ 烘 72 h 至恒重。将烘干的叶片剪成约 5 cm 的小段并均匀混合放入孔径 1 mm 的白色尼龙分解袋 (10 cm × 10 cm): 单一物种分解的样品称取约 4 g 叶片; 混合分解的样品称取两个物种各约 2 g 叶片。在向内径 18 cm、高 15.5 cm 的花盆中装填湖泊底泥, 湖泥中的植物残体及石块等已被移除, 之后将分解袋分别埋于底泥表层向下约 5 cm 处。

模拟分解实验布置在中国科学院武汉植物园 3 个露天的水池中。我们通过 R 语言的 `sample()` 和 `replicate()` 函数生成 42 组 1 ~ 19 的随机数, 将装有分解袋的花盆按照随机数顺序置于水池中。水池中引入东湖湖水, 并根据天气状况及时引入或排放湖水, 保证实验过程中水位约 45 cm (湖泥表面约 30 cm 水深覆盖)。水池上方设置一张网孔 2 cm × 2 cm 的尼龙网罩住池口, 杜绝其他凋落物的影响。实验从 2021 年 1 月初持续至 6 月上旬, 分别于实验开始后第 5、15、30、60、90、120、150 和 180 d 回收分解袋, 共 7 种组合 (芦苇、南荻、菰、芦苇 + 南荻、芦苇 + 菰、南荻 + 菰、不放凋落物的空网袋对照), 每个组合设置 3 次重复, 8 次取样, 共回收 168 个分解袋。

将取回的分解袋去除湖泥等杂质, 用去离子水清洗干净后烘干至恒重, 根据取样前后凋落物的重量差值计算凋落物重量损失, 并将烘干后的凋落物碾成粉末用以测定其总碳、总氮、总磷的含量。凋落物总碳、总氮含量采用全自动有机元素分析仪 (德国 Elementar, Vario macro cube) 进行测定^[18], 采用硫酸-高氯酸消煮-钼酸铵分光光度法测定凋落物总磷的含量^[19]。

1.2 数据分析

通过瞬时衰减系数 k (Instantaneous loss rate)、干物质残余率、养分归还指数以及 C、N、P 的化学计量比评估凋落物的分解及养分变化特征。

凋落物的瞬时衰减系数 k 由 Olson 负指数衰减模型^[20] 计算得到, 公式为:

$$M_t = M_0 e^{-kt} \quad (1)$$

式中, M_t 为 t 时刻的质量, M_0 为初始质量, t 为分解时间, k 为 t 时刻的瞬时分解速率常数, k 值越大代表分解速度越快。

干物质残余率 y 用负指数衰减模型^[21] Levenberg Marquardt 算法进行计算, 公式如下:

$$y = a \times e^{-kt} \quad (2)$$

式中, y 为凋落物残留率, a 为拟合常数, e 为自然底数, k 为 t 时刻的瞬时分解速率常数。

养分的相对归还指数 (Relative return index, RRI) 的计算公式为^[22]:

$$RRI_t = (M_0 \times C_0 - M_t \times C_t) / (M_0 \times C_0) \times 100\% \quad (3)$$

式中, RRI_t 为 t 时刻此元素的相对归还指数, M_0 为初始质量, M_t 为 t 时刻的质量, C_0 为此元素的初始浓度, C_t 为 t 时刻此元素的浓度。

RRI_C 表示碳的相对归还指数, RRI_N 表示氮的相对归还指数, RRI_P 表示磷的相对归还指数。当 $RRI > 0$ 时表示凋落物分解过程中元素发生了净释放, 当 $RRI < 0$ 时则表示发生了净累积。

应用 Excel 2019 软件进行数据整理记录、统计各项指标平均值和标准误差; 在 R v4.1.0 软件中进行 ANOVA 单因素方差分析、Kruskal-Wallis 非参数检验, 使用 Excel 2019 软件进行衰减模型拟合和绘图。

2 结果与分析

2.1 凋落物的分解动力学特征

通过计算凋落物在各分解时间点的瞬时分解速率常数 k , 我们发现无论是单一物种分解还是混合分解, 分解时间对于 3 种挺水植物的 k 值均具有显著影响 (芦苇: Kruskal-Wallis chi-squared = 20.207, $P < 0.01$; 南荻: Kruskal-Wallis chi-squared = 17.881, $P < 0.05$; 菰: Kruskal-Wallis chi-squared = 14.474, $P < 0.05$; 芦苇 + 南荻: Kruskal-Wallis chi-squared = 19.596, $P < 0.01$; 芦苇 + 菰: Kruskal-Wallis chi-squared = 19.672, $P < 0.01$; 南荻 + 菰: Kruskal-Wallis chi-squared = 18.176, $P < 0.05$)。整体上, 凋落物的瞬时分解速率常数 k 变化趋势一致, 在分解的前 5 d 内迅速增大, 5~15 d 急剧减小, 随后缓慢降低直至稳定 (图 1)。具体而言, 菰在整个分解过程中始终分解最快; 在分解 0~120 d, 3 种挺水植物单一分

解的速度均呈现出菰 > 芦苇 > 南荻的趋势, 且在分解 60 d 内, 三者存在极显著的差异; 但在分解 60 d 后, 芦苇和南荻的瞬时分解速率常数 k 值不存在显著差异 (图 1: A)。相应的, 物种混合分解过程中, 3 种混合分解的分解速率间存在显著差异, 除 120 d 外, 芦苇和菰的混合凋落物分解最快, 除 15 d 外, 芦苇和南荻的混合凋落物分解最慢 (图 1: B)。当不考虑物种仅关注凋落物分解方式时, 我们发现在分解 120 d 内, 单一分解和混合分解的分解速率差异不显著, 单一分解比混合分解略快, 而在 150 d 和 180 d, 混合分解显著快于单一分解 (图 1: C)。

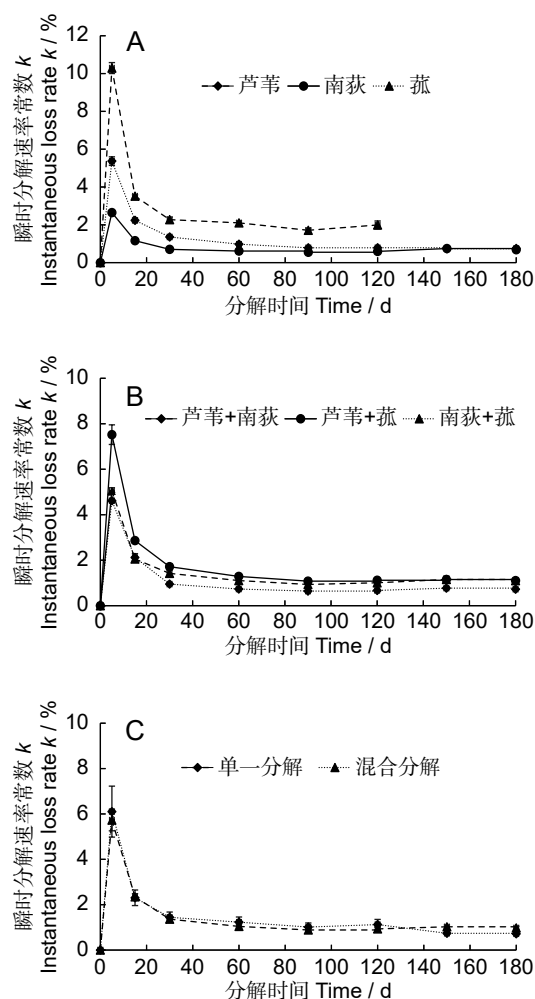


图 1 3 种挺水植物凋落物的瞬时分解速率常数
Fig. 1 Instantaneous loss rate of litter of three emergent plants

A: 单一分解; B: 混合分解; C: 单一分解与混合分解的比较。
A: Single species litter; B: Mixed species litter; C: Comparison of single and mixed litter.

进一步采用 Olson 时间衰减模型对凋落物的残留率进行拟合, 预测凋落物分解完成 50% 和

95% 的时间, 结果显示, 在单一物种分解过程中, 菰的分解速度最快, $T_{0.5}$ 和 $T_{0.95}$ 分别为 28.68 d 和 164.12 d; 而芦苇在分解过程的前半段较南荻的分解速度更快, 而当分解完成 95% 时, 南荻所用时间更短 (表 1)。整体而言, 单一物种和混合物种分解 50% 所需时间近似, 分别为 60.58 d 和 60.28 d, 但单一物种分解的 $T_{0.95}$ 略大 (表 1)。

基于单一物种组分凋落物分解速率与质量比例的加权平均, 我们分别计算了 3 种挺水植物两两混合分解的期望物质剩余率, 进一步与实际测定的物质剩余率比较, 发现除分解 15 d 和 180 d 外, 实际物质剩余率均大于期望值, 呈弱拮抗作用 ($P > 0.05$), 而在 15 d 和 180 d 呈弱协同作用 (15 d 实际物质剩余率: 70.46 ± 4.01 , 期望物质剩余率: 71.52 ± 5.41 , $P > 0.05$; 180 d 实际物质剩余率: 18.43 ± 7.08 , 期望物质剩余率: 18.52 ± 6.99 , $P > 0.05$)。但具体到不同物种的组合, 发

现趋势略有不同 (图 2): 芦苇和南荻的混合凋落物在分解初期 (5 d 和 15 d) 呈显著的协同效应 (实际物质剩余率 < 期望物质剩余率, $P < 0.05$), 随后呈拮抗效应 (30、60 d: 实际物质剩余率 > 期望物质剩余率, $P < 0.05$; 90 d: 实际物质剩余率 > 期望物质剩余率, $P > 0.05$), 在分解较后期又呈现弱协同效应 (120 ~ 180 d: 实际物质剩余率 < 期望物质剩余率, $P > 0.05$); 而在芦苇与菰的混合分解过程中, 仅分解 15 d 为弱协同作用 (实际物质剩余率: 65.09 ± 0.65 , 期望物质剩余率: 65.28 ± 0.005 , $P > 0.05$) 外, 其余分解时刻均为拮抗作用; 对于南荻与菰的组合, 发现混合分解初期 (5 d 和 15 d) 呈显著的拮抗作用, 在 30 d 呈弱协同作用 ($P > 0.05$), 此后各分解阶段均为拮抗作用, 直至分解最后 180 d 时呈弱协同作用 (实际物质剩余率: 14.05 ± 3.26 , 期望物质剩余率: 14.71 ± 0.02 , $P > 0.05$)。

表 1 凋落物分解过程的 Olson 时间衰减模型拟合分析
Table 1 Fitting parameters of Olson Decay Model for single and mixed litter decomposition

分解方式 Decomposition	Olson 时间衰减模型 Olson Decay Model	k	R^2	$T_{0.5} / d$	$T_{0.95} / d$
芦苇	$R = 0.8456e^{-0.006t}$	0.006	0.9395	87.57	471.34
南荻	$R = 0.9784e^{-0.007t}$	0.007	0.9469	95.90	424.84
菰	$R = 0.8141e^{-0.017t}$	0.017	0.9216	28.68	164.12
芦苇 + 南荻	$R = 0.9040e^{-0.006t}$	0.006	0.9419	98.70	482.47
芦苇 + 菰	$R = 0.8290e^{-0.01t}$	0.010	0.9577	50.56	280.82
南荻 + 菰	$R = 0.9182e^{-0.01t}$	0.010	0.9396	60.78	291.04
单一分解	$R = 0.7641e^{-0.007t}$	0.007	0.4876	60.58	389.53
混合分解	$R = 0.8602e^{-0.009t}$	0.009	0.8459	60.28	316.13

注: $T_{0.5}$ 、 $T_{0.95}$ 分别为凋落物分解完成 50%、95% 时所需的时间。 k 为瞬时衰减系数。

Notes: $T_{0.5}$ and $T_{0.95}$ represent time of 50% and 95% decomposition, respectively. k is the instantaneous loss rate.

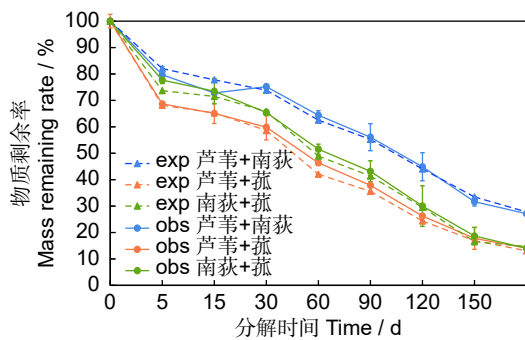


图 2 实际凋落物物质剩余率与期望物质剩余率的比较
Fig. 2 Comparison of observed and expected mass remaining rate

obs: 实际观测值, exp: 期望值。
obs: Observed values; exp: Expected values.

2.2 凋落物分解过程中碳、氮、磷的释放动态

本研究中, 3 种挺水植物单一物种及混合分解的凋落物初始碳、氮、磷含量及其化学计量比见表 2。我们发现在分解过程中, C、P 元素的相对归还指数始终表现为净释放模式 ($RRI > 0$); 而 N 元素的相对归还指数略有波动, 南荻单一凋落物分解及包含南荻的混合分解 (即: 芦苇 + 南荻、南荻 + 菰的组合) 在分解第 90 d 时表现为净积累模式 ($RRI_N < 0$), 其余处理及时间点均表现为净释放模式。与分解速率的变化趋势一致, 凋落物 C、N、P 元素的 RRI 值在分解前 5 d 增加速率最大, 之后缓慢增加 (除 RRI_N 在 90 d 存在波动外)。单

表 2 3 种挺水植物凋落物的初始碳、氮、磷含量及其化学计量比
Table 2 Contents of initial total carbon, nitrogen, phosphorus, and their ratios in litter of three emergent plants

分解方式 Decomposition	总碳含量 Total C	总氮含量 Total N	总磷含量 Total P	碳氮比 C : N	碳磷比 C : P	氮磷比 N : P
芦苇	370.23 ± 16.71A	35.83 ± 2.06A	2.73 ± 0.08A	10.34 ± 0.13A	135.70 ± 7.81	13.13 ± 0.92A
南荻	493.17 ± 95.56B	20.27 ± 3.23B	1.90 ± 0.13B	24.23 ± 0.76B	258.26 ± 33.17	10.63 ± 1.02B
菰	410.47 ± 6.96AB	35.57 ± 0.67A	3.07 ± 0.11C	11.54 ± 0.03AB	133.89 ± 5.68	11.60 ± 0.47AB
芦苇 + 南荻	422.33 ± 5.18a	26.60 ± 0.92a	2.08 ± 0.07a	15.89 ± 0.41ab	203.51 ± 8.21a	12.81 ± 0.51a
芦苇 + 菰	398.83 ± 2.67b	33.37 ± 0.32b	2.66 ± 0.12b	11.95 ± 0.04a	149.87 ± 7.12b	12.54 ± 0.61a
南荻 + 菰	425.47 ± 5.73a	22.33 ± 0.71c	2.15 ± 0.04c	19.07 ± 0.82b	198.03 ± 4.35ab	10.40 ± 0.51b

注：数据以平均值 ± 标准差展示。同列不同大写字母表示 3 种单一凋落物之间存在显著差异，不同小写字母表示 3 种混合凋落物之间存在显著差异。

Notes: Data are mean ± SD. Different capital letters indicate significant differences between single species. Different lowercase letters indicate significant differences between mixed species.

一物种凋落物在分解 120 d 内 $RRIC$ 值始终保持菰 > 南荻 > 芦苇的顺序，且在分解 5 d 和 60 d 存在显著差异，而在菰结束分解实验的第 150 ~ 180 d，南荻的 $RRIC$ 值略高于芦苇，但差异不显著（图 3：A）。氮元素的相对归还指数在分解 60 ~ 120 d 内呈先减小后增大的趋势，单一凋落物在分解 120 d 内，除第 5 d 时南荻的 $RRIN$ 值略高于芦苇外（ $P > 0.05$ ），其余分解时间点 3 个物种的 $RRIN$ 值均差异显著（90 d 时差异近似显著， $P = 0.058$ ），且均呈现出菰最高，芦苇次之，而南荻最低的趋势；当分解进行到 150 ~ 180 d 时，菰结束分解实验，芦苇的 $RRIN$ 值仍略高于南荻，但二者差异不显著（图 3：D）。与 $RRIC$ 值的变化趋势类似，单一凋落物分解过程中 $RRIP$ 值在 5 d 内增加最快，3 个物种在第 5 d 的值均达到 70% 左右，但在 5 ~ 180 d 内磷元素的释放缓慢， $RRIP$ 值变化幅度较小（图 3：G）。整个分解过程中，南荻的 $RRIP$ 值始终小于芦苇和菰（除 5 d 和 150 d 外，其余时间点均差异显著），菰在其分解的前 90 d 内，磷元素的释放介于芦苇和南荻之间，而在其分解后期（90 ~ 120 d）， $RRIP$ 值极显著高于另两个物种（图 3：G）。

混合凋落物分解过程中，3 种混合组合方式的 $RRIC$ 值在分解 5 ~ 15 d 差异不显著，而在 30 ~ 180 d 存在显著差异：除 150 d 外均呈现芦苇 + 菰 > 南荻 + 菰 > 芦苇 + 南荻的趋势，在第 150 d 时，南荻 + 菰的碳释放略高于芦苇 + 菰，但二者差异不显著（图 3：B）。我们发现氮元素的变化在分解初期（5 d 及 30 d）和后期（180 d），3 种混合方式凋落物的 $RRIN$ 值差异不显著，而在分解

中期差异显著，芦苇 + 南荻组合的 $RRIN$ 值波动最为剧烈（图 3：E）。与 $RRIC$ 值趋势类似，3 种混合组合方式的 $RRIP$ 值在第 5 ~ 30 d 差异不显著，整体呈现芦苇 + 菰 > 芦苇 + 南荻 > 南荻 + 菰，而在第 60 ~ 180 d 具有极显著差异，且呈现出芦苇 + 菰组合最高，南荻 + 菰组合次之，芦苇 + 南荻组合最低的规律（图 3：H）。

当不考虑具体物种，整体比较单一和混合分解方式之间的养分释放规律时，发现 C、N、P 元素在分解的前 120 d 内，均为混合分解的养分相对归还指数低于单一分解，而在分解后期（150 ~ 180 d），则呈相反的趋势（图 3：C、F、I）。

3 讨论

凋落物分解是一个受多种因素影响的复杂生化过程^[23]，不仅受到诸如温度、降水、土壤条件等非生物因素的影响，还受到生物因素的制约，如：凋落物的质量、土壤动物的活动、微生物的活性等^[24, 25]。研究表明，在同质环境中，凋落物的质量与其分解速率紧密相关，通常低质量的凋落物分解速度快，反之，高质量的凋落物往往更难以分解^[26]。本研究中，南荻的初始 TN、TP 含量显著低于芦苇和菰，芦苇 + 菰混合的初始 TN、TP 含量显著高于芦苇 + 南荻、南荻 + 菰混合凋落物；而菰的分解速率显著高于芦苇、南荻，南荻的分解速率始终最低，芦苇 + 菰的分解速率始终显著高于芦苇 + 南荻混合。这与前人的研究结果一致，当凋落物具有较高的 C 组分（如 TC、木质素等）或较高 C : N、C : P 时，分解时间长、分解速率慢；反之当具有较高的 N、P 含量或较高 N : P 时

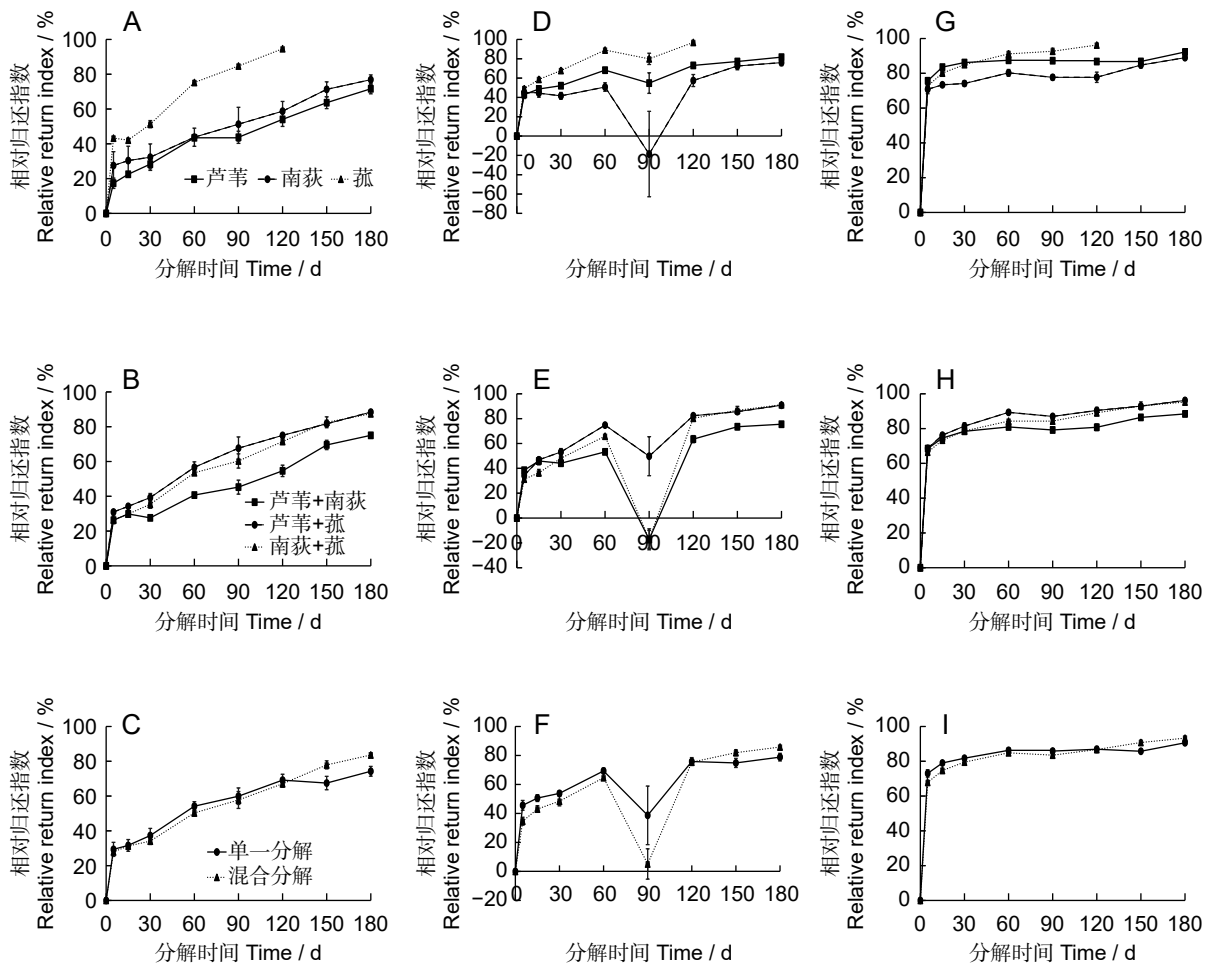


图 3 凋落物分解过程中 C、N、P 元素的相对归还指数

Fig. 3 Dynamics of RRIs of C, N, and P during litter decomposition

A、D、G 分别为单一物种分解凋落物的 C、N、P 的相对归还指数；B、E、H 分别为混合物种分解凋落物的 C、N、P 的相对归还指数；C、F、I 分别为整体比较单一分解和混合分解凋落物的 C、N、P 的相对归还指数。

A, D, and G indicate dynamics of RRIs of C, N, and P during single litter decomposition, respectively; B, E, and H indicate dynamics of RRIs of C, N, and P during mixed litter decomposition, respectively. C, F, and I indicate dynamics of RRIs of C, N, and P during single and mixed decomposition, respectively.

则易分解^[5, 25, 27]。

无论是单一分解还是混合分解，本研究中的几种挺水植物凋落物在分解前 5 d 最为迅速，且在第 5 d 时瞬时分解速率常数 k 达到最大，在 5 ~ 15 d 内分解速率迅速降低，之后缓慢降低。本研究结果与前人的报道一致。在对鄱阳湖湿地植物凋落物原位分解的研究中，发现南荻、芦苇等的 k 值在分解的前 15 d 内达到最大值，在第 10 ~ 90 d 快速下降^[28]；曹培培等^[29]通过 6 种水生植物的受控实验也发现，在分解前 4 d 内凋落物的质量损失较快。这种变化规律可能是由于凋落物中易溶性组分在分解早期被快速淋溶，且这个过程发生较快，因此在分解前期凋落物分解速率快，质量损

失率高；而随着易分解组分的流失，难分解组分的降解趋缓，这个过程持续时间较长；最后木质素等较稳定组分的积累残留趋于稳定，因此分解速率变化很小^[30]。

通过对混合分解的期望物质剩余率和实际测定的物质剩余率的比较，我们发现混合分解并不是单一分解的简单加和。一些混合分解实验的汇聚分析结果也显示，分解模式并不总是可以从单一物种动态中预测^[31, 32]。尽管不同物种组合方式的结果不同，但基本呈现出分解早期和末期为协同效应（芦苇 + 菰的组合除外，分解末期未出现协同效应），而分解中间过程为拮抗作用。养分的迁移和分解可能是主要的驱动因素^[32, 33]，分解初期，

高质量和低质量的凋落物能共享养分, 因此混合凋落物促进分解, 并且养分能从高质量凋落物向低质量凋落物转移, 从而刺激临近顽固凋落物的分解^[31, 34]; 此外, 低质量的凋落物可能会传递特定的次生化合物(如酚和丹宁类物质), 从而抑制高质量凋落物的降解^[36]。

凋落物分解过程中, 3 种挺水植物的 RRI_C 均表现为净释放, 始终保持增大的趋势直至分解结束, 且在分解前 5 d 增加速度较快, 这与前人的研究结果基本一致^[22]。前期 RRI_C 的快速增加可能是由于易溶性碳水化合物快速淋溶导致 C 元素的大量释放, 随着分解进程的推移, 气温逐渐升高, 水体 pH 值和养分含量可能出现变化, 参与分解的微生物数量增多、活性增强, 难溶物质分解变缓, 因此增大的趋势也变缓^[36]。而 RRI_N 在分解第 60 ~ 120 d 内经历了较大的波动, 其中南荻、芦苇 + 南荻混合、南荻 + 菰混合凋落物的变化尤为明显, 但在第 90 d 三者均产生了氮元素的积累, 并且 C : N、N : P 在第 90 d 时与其他时间点存在显著差异, 这一变化可能与凋落物中微生物氮的固定有关^[37, 38]。分解前期的快速淋溶导致 N 元素大量释放, 这些养分被微生物吸收利用, 从而加快了分解的进程^[39], 随着分解过程的持续, 当凋落物的养分供给不满足微生物的需求时, 微生物的活性降低, 氮的释放速率减小甚至产生积累; 分解后期微生物从环境中吸收营养物质^[40], 其活性再次增大, 使得 RRI_N 值增加, 因此出现 N 释放的较大波动。与 C 元素类似, 分解过程中 RRI_P 值始终为净释放, 分解第 5 d, 释放率达到 70% 左右, 但第 5 d 后, RRI_P 值增大减慢至趋于稳定。这种变化可能是由于 P 在植物组织中主要以磷酸根或化合物的形态存在, 极易被淋溶, 且损失速度相当迅速^[41], 当 P 释放至较低浓度时, 归还速度就会减缓并趋于稳定^[42]。

4 结论

本研究中通过模拟控制实验, 研究了 3 种常见挺水植物单一、混合凋落物分解的动态过程及养分释放规律。我们发现无论单一物种还是混合分解, 凋落物的分解速率初期达到最大值, 随后分解速率迅速下降至稳定。分解速率与凋落物的初始元素含量相关, 初始 TN、TP 含量越高, 分

解速率越快, 养分归还与瞬时分解速率常数呈显著正相关。而混合分解也并不是单一分解的简单加和, 可能受到养分的迁移和分解的影响。这些结果有助于加深对湿地生态系统中元素循环的认识, 并为湿地的科学管理提供参考依据。

参考文献:

- [1] 贾丙瑞. 凋落物分解及其影响机制[J]. 植物生态学报, 2019, 43(8): 648-657.
Jia BR. Litter decomposition and its underlying mechanisms[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2019, 43 (8): 648-657.
- [2] 张荣涛, 倪红伟, 刘赢男, 付晓宇, 王建波. 凋落物添加和去除处理对三江平原小叶章湿地生长季温室气体排放的影响[J]. 环境科学学报, 2020, 40(4): 1467-1475.
Zhang RT, Ni HW, Liu YN, Fu XY, Wang JB. Response of greenhouse gas emission in the growing season to add and remove litter in *Calamagrostis angustifolia* Wetlands of Sanjiang Plain[J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2020, 40 (4): 1467-1475.
- [3] Zhang QJ, Zhang GS, Yu XB, Liu Y, Xia SX, et al. Effect of ground water level on the release of carbon, nitrogen and phosphorus during decomposition of *Carex cinerascens* Kükenth in the typical seasonal floodplain in dry season[J]. *J Freshwater Ecol*, 2019, 34 (1): 305-322.
- [4] 孙志高, 刘景双, 于君宝, 秦胜金. 模拟湿地水分变化对小叶章枯落物分解及氮动态的影响[J]. 环境科学, 2008, 29 (8): 2081-2093.
Sun ZG, Liu JS, Yu JB, Qin SJ. Effects of simulated wetland water change on the decomposition and nitrogen dynamics of *Calamagrostis angustifolia* litter[J]. *Environmental Science*, 2008, 29 (8): 2081-2093.
- [5] 李强, 周道玮, 陈笑莹. 地上枯落物的累积、分解及其在陆地生态系统中的作用[J]. 生态学报, 2014, 34(14): 3807-3819.
Li Q, Zhou DW, Chen XY. The accumulation, decomposition and ecological effects of above-ground litter in terrestrial ecosystem[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34 (14): 3807-3819.
- [6] 张全军, 张广帅, 万松贤, 刘宇, 夏少霞, 等. 鄱阳湖植食越冬候鸟粪便对洲滩湿地藁草枯落物分解过程及碳、氮、磷释放的影响[J]. 湖泊科学, 2019, 31(3): 814-824.
Zhang QJ, Zhang GS, Wan SX, Liu Y, Xia SX, et al. Effects of herbivorous overwintering migratory birds' droppings on the decomposition of *Carex cinerascens* Kükenth and C, N, P release in Lake Poyang wetland[J]. *Journal of Lake Sciences*, 2019, 31 (3): 814-824.
- [7] 张新厚, 谭稳稳, 张加双, 宋长春. 磷添加对三江平原湿地

- 小叶章立枯质量和分解的影响[J]. 生态环境学报, 2018, 27(2): 209-215.
- Zhang XH, Tan WW, Zhang JS, Song CC. Effects of phosphorus addition on litter quality of *Deyeuxia angustifolia* and the subsequent aerial decomposition in a meadow in Sanjiang Plain[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2018, 27(2): 209-215.
- [8] 张林海, 曾从盛, 张文娟, 王天鹅, 全川. 闽江河口湿地枯落物分解及主要影响因子[J]. *应用生态学报*, 2012, 23(9): 2404-2410.
- Zhang LH, Zeng CS, Zhang WJ, Wang TE, Tong C. Litter decomposition and its main affecting factors in tidal marshes of Minjiang River Estuary, East China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2012, 23(9): 2404-2410.
- [9] Fujii S, Takeda H. Succession of soil microarthropod communities during the aboveground and belowground litter decomposition processes[J]. *Soil Biol Biochem*, 2017, 110: 95-102.
- [10] Berg B, Berg MP, Bottner P, Box E, Breymeyer A, et al. Litter mass loss rates in pine forests of Europe and Eastern United States: some relationships with climate and litter quality[J]. *Biogeochemistry*, 1993, 20(3): 127-159.
- [11] Bradford MA, Berg B, Maynard DS, Wieder WR, Wood SA. Understanding the dominant controls on litter decomposition[J]. *J Ecol*, 2016, 104(1): 229-238.
- [12] Woodward G, Gessner MO, Giller PS, Gulis V, Hladyz S, et al. Continental-scale effects of nutrient pollution on stream ecosystem functioning[J]. *Science*, 2012, 336(6087): 1438-1440.
- [13] Cornwell WK, Cornelissen JHC, Amatangelo K, Dorrepaal E, Eviner VT, et al. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide[J]. *Ecol Lett*, 2008, 11(10): 1065-1071.
- [14] Cornelissen JHC, Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Grime JP, Marzano B, et al. Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents[J]. *New Phytol*, 1999, 143(1): 191-200.
- [15] 张新平, 王襄平, 朱彪, 宗占江, 彭长辉, 方精云. 我国东北主要森林类型的凋落物产量及其影响因素[J]. *植物生态学报*, 2008, 32(5): 1031-1040.
- Zhang XP, Wang XP, Zhu B, Zong ZJ, Peng CH, Fang JY. Litter fall production in relation to environmental factors in northeast China's forests[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2008, 32(5): 1031-1040.
- [16] Monk CD, Gabrielson FC Jr. Effects of shade, litter and root competition on old-field vegetation in South Carolina[J]. *Bull Torrey Bot Club*, 1985, 112(4): 383-392.
- [17] Strickland MS, Osburn E, Lauber C, Fierer N, Bradford MA. Litter quality is in the eye of the beholder: initial decomposition rates as a function of inoculum characteristics[J]. *Funct Ecol*, 2009, 23(3): 627-636.
- [18] 魏晓军, 红梅, 于先泉, 莫日根, 杨静. 元素分析仪(Elementar Vario MACRO)测定石灰性土壤C、N时存在问题的探讨[J]. *内蒙古农业大学学报*, 2011, 32(3): 161-167.
- Wei XJ, Hong M, Yu XQ, Mo RG, Yang J. Discuss on the problem of Elementar Vario MACRO determining lime soil C, N[J]. *Journal of Inner Mongolia Agricultural University*, 2011, 32(3): 161-167.
- [19] 国家林业局. LY/T 1232-2015森林土壤磷的测定[S]. 北京: 中国标准出版社, 2016: 1232.
- [20] Olson JS. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems[J]. *Ecology*, 1963, 44(2): 322-331.
- [21] Wider RK, Lang GE. A critique of the analytical methods used in examining decomposition data obtained from litter bags[J]. *Ecology*, 1982, 63(6): 1636-1642.
- [22] Zhao QQ, Bai JH, Liu PP, Gao HF, Wang JJ. Decomposition and carbon and nitrogen dynamics of *Phragmites australis* litter as affected by flooding periods in coastal wetlands[J]. *Clean-Soil Air Water*, 2015, 43(3): 441-445.
- [23] 李学斌, 陈林, 吴秀玲, 宋乃平, 李昕. 荒漠草原4种典型植物群落枯落物分解速率及影响因素[J]. *生态学报*, 2015, 35(12): 4105-4114.
- Li XB, Chen L, Wu XL, Song NP, Li X. Litter decomposition rates and influencing factors of four typical plant communities in desert steppe[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(12): 4105-4114.
- [24] Zhou SX, Butenschoen O, Barantal S, Handa IT, Makkonen M, et al. Decomposition of leaf litter mixtures across biomes: the role of litter identity, diversity and soil fauna[J]. *J Ecol*, 2020, 108(6): 2283-2297.
- [25] Dos Santos Fonseca AL, Bianchini I, Pimenta CMM, Soares CBP, Mangiavacchi N. The flow velocity as driving force for decomposition of leaves and twigs[J]. *Hydrobiologia*, 2013, 703(1): 59-67.
- [26] Crawford ER, Day FP, Atkinson RB. Influence of environment and substrate quality on root decomposition in naturally regenerating and restored Atlantic white cedar wetlands[J]. *Wetlands*, 2007, 27(1): 1-11.
- [27] Liao CZ, Yi QL, Chang MF, Jia KC, Li B. Litter pool sizes, decomposition, and nitrogen dynamics in *Spartina alterniflora* - invaded and native coastal marshlands of the Yangtze Estuary[J]. *Oecologia*, 2008, 156(3): 589-600.
- [28] 张全军, 张广帅, 于秀波, 刘宇, 夏少霞, 等. 鄱阳湖湿地优势植物枯落物的分解速率及碳、氮、磷释放动态特征[J].

- 生态学报, 2020, 40(24): 8905–8916.
- Zhang QJ, Zhang GS, Yu XB, Liu Y, Xia SX, *et al.* Dynamic characteristics of the decomposition rate and carbon, nitrogen and phosphorus release of the dominant plants in Poyang Lake Wetland[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(24): 8905–8916.
- [29] 曹培培, 刘茂松, 唐金艳, 滕漱清, 徐驰. 几种水生植物腐解过程的比较研究[J]. 生态学报, 2014, 34(14): 3848–3858.
- Cao PP, Liu MS, Tang JY, Teng SQ, Xu C. A comparative study on the decomposition processes among some aquatic plants[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(14): 3848–3858.
- [30] Davis III SE, Coronado-Molina C, Childers DL, Day JW Jr. Temporally dependent C, N, and P dynamics associated with the decay of *Rhizophora mangle* L. leaf litter in oligotrophic mangrove wetlands of the Southern Everglades[J]. *Aquat Bot*, 2003, 75(3): 199–215.
- [31] Gartner TB, Cardon ZG. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter[J]. *Oikos*, 2004, 104(2): 230–246.
- [32] Liu J, Liu XY, Song QN, Compson ZG, LeRoy CJ, *et al.* Synergistic effects: a common theme in mixed-species litter decomposition[J]. *New Phytol*, 2020, 227(3): 757–765.
- [33] Hector A, Beale AJ, Minns A, Otway SJ, Lawton JH. Consequences of the reduction of plant diversity for litter decomposition: effects through litter quality and microenvironment[J]. *Oikos*, 2000, 90(2): 357–371.
- [34] Singhal V, Roy T, Singh C, Ghosh J. Effect of incubation time, litter diversity and species richness on decomposition dynamics of tree species from western Himalayas[J]. *Catena*, 2021, 203: 105281.
- [35] Montané F, Romanyà J, Rovira P, Casals P. Mixtures with grass litter may hasten shrub litter decomposition after shrub encroachment into mountain grasslands[J]. *Plant Soil*, 2013, 368(1–2): 459–469.
- [36] Kalbitz K, Kaiser K, Bargholz J, Dardenne P. Lignin degradation controls the production of dissolved organic matter in decomposing foliar litter[J]. *Eur J Soil Sci*, 2006, 57(4): 504–516.
- [37] 陈晓艺, 徐德福, 李映雪, 顾佳茹, 潘潜澄, 等. 三种水生植物枯落物分解特征与人工湿地渗透系数[J]. 湿地科学, 2017, 15(5): 740–746.
- Chen XY, Xu DF, Li YX, Gu JR, Pan QC, *et al.* Characteristics of litter decomposition of 3 kinds of aquatic plants and permeability coefficient of constructed wetland[J]. *Wetland Science*, 2017, 15(5): 740–746.
- [38] 史绮, 焦锋, 陈莹, 李太谦. 杭州西湖北里湖荷叶枯落物分解及其对环境的影响[J]. 生态学报, 2011, 31(18): 5171–5179.
- Shi Q, Jiao F, Chen Y, Li TQ. Decomposition of lotus leaf litter and its effect on the aquatic environment of the Beili Lake in the Hangzhou West Lake[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(18): 5171–5179.
- [39] Verhoeven JTA, Keuter A, van Logtestijn R, van Kerkhoven MB, Wassen M. Control of local nutrient dynamics in mires by regional and climatic factors: a comparison of Dutch and polish sites[J]. *J Ecol*, 1996, 84(5): 647–656.
- [40] Gessner MO. Breakdown and nutrient dynamics of submerged *Phragmites* shoots in the littoral zone of a temperate hardwater lake[J]. *Aquat Bot*, 2000, 66(1): 9–20.
- [41] 温达志, 魏平, 张佑昌, 孔国辉. 鼎湖山南亚热带森林细根分解干物质损失和元素动态[J]. 生态学杂志, 1998, 17(2): 1–6.
- Wen DZ, Wei P, Zhang YC, Kong GH. Dry mass loss and chemical changes of the decomposed fine roots in three China South subtropical forests at Dinghushan[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 1998, 17(2): 1–6.
- [42] Wrubleski DA, Murkin HR, van der Valk AG, Nelson JW. Decomposition of emergent macrophyte roots and rhizomes in a northern prairie marsh[J]. *Aquat Bot*, 1997, 58(2): 121–134.

(责任编辑: 周媛)