J. Lake Sci.(湖泊科学),2025,**37**(6):2036-2049
DOI 10.18307/2025.0624

芦苇与水烛分解过程中氮磷释放特征及影响因素*

李子威[1,2],黄　蔚[2**],施文卿[1],陈开宁[2],刘　成[2]
(1:南京信息工程大学环境科学与工程学院,南京 210044)
(2:中国科学院南京地理与湖泊研究所,湖泊与流域水安全全国重点实验室,南京 211135)

摘　要: 挺水植物在生长期不仅可以作为"汇"从水体及底泥中吸收养分,在衰亡期还可以作为"源"不断向水环境中释放氮、磷等营养物质,如果生物量过高则可能引起水体"二次污染"。为探究衡水湖典型挺水植物养分释放规律及影响植物分解的微生物学机制,以优势种芦苇(*Phragmites australis*)和水烛(*Typha angustifolia*)为研究对象,于2023年2月底在河北衡水湖采用分解袋法开展原位分解实验,以水面上未接触水体的实验组模拟植物的"立枯分解",水面下淹水实验组模拟挺水植物在水体中的腐烂分解。结果表明:①芦苇与水烛在淹水与非淹水条件下分解速率具有极显著差异,淹水分解更有助于芦苇与水烛腐烂分解,但长时间淹水可能会导致元素积累。②水烛比芦苇分解快,是由于分解速率与初始氮、磷含量及氮、磷循环总基因相对丰度呈正相关,与初始纤维素、木质素、可溶性糖含量呈负相关。③固氮基因丰度随分解程度的增加而逐渐增加,芦苇(分解中后期)与水烛凋落物氮含量的增加与固氮微生物的固氮基因呈正相关关系。
关键词: 芦苇;水烛;腐解;挺水植物;影响因素;衡水湖

The release characteristics and influencing factors of nitrogen and phosphorus during the decomposition of *Phragmites australis* and *Typha angustifolia**

Li Ziwei[1,2], Huang Wei[2**], Shi Wenqing[1], Chen Kaining[2] & Liu Cheng[2]
(1: *School of Environmental Science and Engineering, Nanjing University of Information Science and Technology, Nanjing* 210044, *P. R. China*)
(2: *State Key Laboratory of Lake and Watershed Science for Water Security, Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing* 211135, *P. R. China*)

Abstract: Emergent plants can not only absorb nutrients from water and sediment as a sink during the growth period, but also release nutrients such as nitrogen and phosphorus into the water environment as a source during the decline period. When the biomass is high, this release may lead to secondary pollution of the water body. To explore the nutrient release rule of typical emergent plants in Lake Hengshui and the microbial mechanism affecting plant decomposition, two dominant species *Phragmites australis* and *Typha angustifolia*, were selected as research subjects. In-situ decomposition experiments were conducted using the decomposition-bag method in Lake Hengshui at the end of February 2023. The "vertical decomposition" of plants was simulated in the experimental group which was not in contact with the water surface, and the decomposition of emergent plants was simulated in the experimental group which was flooded under the water surface. The results showed that: (1) The decomposition rates of *P. australis* and *T. angustifolia* were significantly different under flooded and non-flooded conditions. Flooded conditions enhanced the decomposition of *P. australis* and *T. angustifolia*, but long-term flooding might lead to the accumulation of elements. (2) The decomposition rate of *T. angustifolia* was faster than that of *P. australis*, because the decomposition rate was positively correlated with the initial N and P contents and the relative abundance of nitrogen and phosphorus cycling genes, and negatively correlated with the initial cellulose, lignin and soluble sugar contents. (3) The abundance of nitrogen-fixing genes increased gradually with the degree of decomposition, and the increase of N content in the litter of both species was positively correlated with the nitrogen-fixing genes of ni-

* 2024-10-29 收稿;2025-01-13 收修改稿。
中国科学院南京地理与湖泊研究所自主部署科研项目(NIGLAS2022GS03)和国家自然科学基金项目(42077310)联合资助。
** 通信作者;E-mail: whuang@niglas.ac.cn。

trogen-fixing microorganisms.

Keywords: *Phragmites australis*; *Typha angustifolia*; decomposition; emergent plants; influencing factors; Lake Hengshui

水生植物作为水生态系统的初级生产者,具有提高水体透明度、增加溶解氧、净化水质等功能。水生植物在河流和湖泊物质循环与能量流动中充当着重要角色,在其生长发育过程中,可不断从水体及底泥中吸收氮、磷等营养物质,担任着“汇”的角色[1]。但水生植物进入衰亡期后,其凋落物[2]所包含的有机质和营养物质会通过分解作用释放到水体中,水环境中营养盐浓度持续增加,担任着“源”的角色,如若水生植物生物量庞大则会导致水体“二次污染”[3]。有研究表明[4],当菹草残体生物量< 2 kg/m^2 时,其残体腐烂分解对水质影响较小,但当生物量> 3 kg/m^2 时,菹草残体的腐烂分解将会严重污染水质。水生植物的腐烂分解是一个包含生物、物理和化学的复杂过程,也是水生植物从萌发、生长到衰亡的必经阶段。另外,凋落物残体的沉降会增加碳储量及沉积物层厚度,从而加速湖泊陆地化进程[5]。

凋落物的自然分解主要包括机械破碎、可溶性有机物的浸出以及在分解者作用下植物组织的分解等。而影响凋落物分解的因素有很多,通常受到生物因素(如微生物群落、底栖动物丰度、凋落物质量等)和非生物因素(如环境温度、气候、pH 等)两方面的影响[6-7]。相较于非生物因素,微生物群落及凋落物质量(C/N、N/P、木质纤维素等)可能对分解速率的影响更为明显[8]。挺水植物作为水生植物的一类,其衰亡后并不会立即沉入水中,而是在空气中先进行“立枯阶段”的腐烂分解,待挺水植物倒伏沉入水中后会因微生物的介入而加速腐烂分解的进程。但由于立枯分解速率极低,大多数学者忽略了立枯阶段的研究,导致估算植物腐烂,氮磷释放强度出现较大偏差。

前人关于凋落物分解的研究多集中在室内分解的模拟研究,且分解周期普遍较短,不能很好地还原自然环境中凋落物分解的实际过程,而对于水面上立枯阶段的分解、水面下长时间的淹水分解过程中凋落物质量、微生物群落共同影响的研究较少[9-10]。因此,本研究以全国普遍存在的、同时也是河北衡水湖中的两种常见的挺水植物芦苇(*Phragmites australis*)与水烛(*Typha angustifolia*)为研究对象,通过对凋落物进行原位淹水和原位非淹水处理,来模拟自然腐烂分解过程中两种挺水植物的全过程分解,旨在确定芦苇与水烛两种挺水植物的分解机制,并为衡水湖的运行管理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

衡水湖是华北平原第二大淡水湖,位于河北省衡水市境内(图 1),总面积为 163.65 km^2,水域面积为 75 km^2,地处暖温带大陆性、半湿润半干旱季风气候,年平均气温为 12.7 ℃。中湖大道将整个衡水湖分为东湖和西湖两部分,其中东湖又被一条人工堤坝分为大湖和小湖。保护区内湿地植物群落主要以挺水植物芦苇、水烛及莲为代表,其中挺水植物芦苇和水烛为优势种[11-12]。2019 年衡水湖芦苇湿地面积约为 12.83 km^2,占水域面积的 17.11%[13];2021 年调查表明湿地面积有所萎缩,但芦苇群落面积仍然高达 4.8 km^2,水烛面积约为 1.6 km^2。有研究表明[14],衡水湖沉积物中出现中度氮污染,很大程度上是由于湖区内丰富的芦苇等挺水植物以及大量植物残体在沉积和分解过程中释放了氮元素所致。此外,该过程中沉积层厚度的增加以及湖泊的陆地化也是包括衡水湖在内的国内大多数城市湖泊所面临的共同问题。

1.2 实验设计

本研究以 2023 年 1 月在衡水湖采集的芦苇茎秆与水烛(不含根和繁殖器官)为研究对象,先截成 10 cm 的小段混匀,并于 25 ℃低温烘干至恒重,准确称取 30 g 植物样本装入 150 目(106 μm)尼龙分解袋(尺寸 20 cm×15 cm)中并绑扎在塑料筐上。实验地点选择衡水湖的大湖和小湖,两湖水面下均设置有芦苇和水烛分解袋的实验装置(淹水分解),并在水面上设置有暴露于空气中的对照分解袋(非淹水分解),以模拟植物“立枯阶段”的分解。腐烂分解实验于 2023 年 2 月底开始持续至 2024 年 3 月底,因 2023 年 12 月—次年 1 月湖水进入冰封期无法进行采样工作,分别从实验开始后的第 30、60、90、120、150、180、210、240、270、360 和 390 天进行分解袋的回收工作并从实验区采集水样,每次从大湖、小湖及空气实验区随机取回芦苇与水烛分解袋各 3 袋平行样(共 18 袋),带至实验室后首先对湖区分解袋内富含微生物的渗透液挤压至离心管内,离

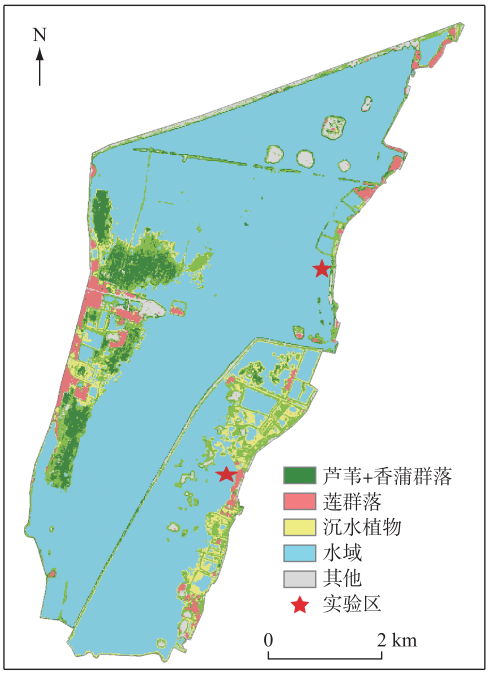

图 1 2022 年衡水湖水生植物群落分布及植物腐烂分解实验点位示意

Fig. 1 Schematic diagram of the distribution of aquatic plant communities in 2022 and experimental sites for plant decay and decomposition in Lake Hengshui

心倒去上清液后将富含微生物离心物的平行样混合并超低温保存,以便后续结合宏基因组测序分析微生物功能多样性与植物腐烂分解的微生物学机制。随后对分解袋内的植物残渣用自来水清洗并于 25 ℃烘干至恒重,粉碎过筛后低温保存用于植物组分测定。

1.3 分析方法

植物 N、P 含量采用 H_2SO_4-H_2O_2 消煮法消化后再结合碱性过硫酸钾消解法,将植物有机氮、磷转化为无机氮、磷[15-16];植物纤维素、半纤维素与木质素采用 Williams and Olmsted 法[17]进行测定;植物可溶性糖及淀粉采用蒽酮比色法进行测定[18]。对大湖富含微生物的离心物通过 MagAttract PowerSoil Pro DNA Kit 试剂盒说明书进行总 DNA 抽提。使用 NanoDrop2000 检测 DNA 纯度、TBS-380 检测 DNA 浓度,利用 1% 琼脂糖凝胶(Agarose75510019(invitrogen 原装))电泳检测 DNA 完整性。通过 Covaris M220(基因公司,中国)将 DNA 片段化,筛选约 400 bp 的片段,用于构建 PE 文库。宏基因组测序则委托上海美吉生物医药科技有限公司使用 Illumina NovaSeq 测序平台协助完成。

1.4 数据处理

用 Olson 指数衰减模型[19]描述植物材料干重变化:

$$\frac{W_t}{W_0} = e^{-kt} \tag{1}$$

式中,W_t 是 t 时刻植物体的分解残留量;W_0 是植物体初始质量;t 是分解时间;k 是分解速率常数,k 值越大代表分解速度越快。

运用单因素方差分析法进行植物初始化学特征的分析;因芦苇和水烛为较难分解的挺水植物,其完全分解可达 1~3 年[20-22],且本分解实验持续 13 个月,因此,对分解第 360 天时植物残体的剩余质量、氮(N)、磷(P)及木质纤维素含量进行双因素方差分析,以探究种类和处理两个因素的效应。可溶性物质主要在前期发生快速淋溶,在分解的第 30 天时对植物可溶性物质进行种间和处理间的双因素方差分析。采用 Origin

软件进行图形绘制及数据分析,采用 Pearson 相关分析和双尾检验进行凋落物初始化学特征及周围水质的相关性分析。通过 Chao 指数表征微生物的丰度,Shannon 指数和 Simpson 指数反映微生物的多样性[23]。通过 Wilcox 秩和检验分析 β 多样性指数和基于 Bray-Curtis 距离进行细菌群落相似性分析(ANOSIM)来判断种间菌群结构差异的显著性。

2 实验结果

2.1 芦苇与水烛分解动态

芦苇与水烛在不同湖区剩余干物质量随时间的变化可以看出,淹水条件下植物变化趋势基本相似,具有明显的阶段性,均呈现出前期快速分解后期缓慢分解的趋势(图 2)。根据 Olson 指数衰减模型拟合出分解方程并计算出凋落物分解 50% 所需时间及分解两年后干物质剩余率。同一湖区的芦苇与水烛腐烂分解差异较大,分解速率具有显著性差异($P<0.05$),大湖芦苇和大湖水烛的分解速率分别为 1.339×10^{-3} 和 1.685×10^{-3} d^{-1},而小湖芦苇和小湖水烛的分解速率分别为 1.301×10^{-3} 和 1.584×10^{-3} d^{-1}(表 1)。拟合方程的 R^2 分别为 0.9528、0.9253、0.9461 和 0.9530,表明可以用指数方程很好地拟合分解动态。通过拟合方程计算出凋落物分解 50% 所需时间分别为 481、374、497 和 399 d,分解两年后所对应的干物质剩余率分别为 35.81%、27.40%、36.88% 和 29.56%,分解速率整体表现为大湖水烛>小湖水烛>大湖芦苇>小湖芦苇。在分解的第 360 天,植物种间(芦苇与水烛)与处理(淹水与非淹水)之间的剩余干物质量均具有极显著差异($P<0.01$)(表 2),分解速率具体表现为淹水分解大于非淹水分解。

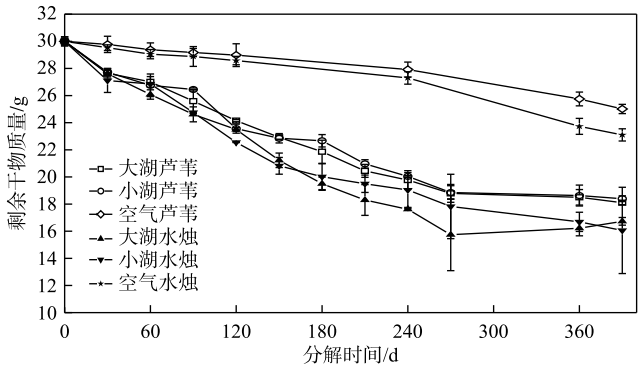

图 2 两种挺水植物的剩余干物质量变化

Fig. 2 Changes in residual dry matter of two aquatic plants

表 1 不同处理的分解回归方程和分解参数*

Tab. 1 Decomposition regression equations and decomposition parameters for different processes

处理组	拟合方程	k	R^2	$T_{1/2}$/d	DMR_{730}/%
大湖芦苇	$y = 28.551128\ e^{-0.001339x}$	0.001339	0.9528	481	35.81
小湖芦苇	$y = 28.601750\ e^{-0.001301x}$	0.001301	0.9461	497	36.88
大湖水烛	$y = 28.126179\ e^{-0.001685x}$	0.001685	0.9253	374	27.40
小湖水烛	$y = 28.179755\ e^{-0.001584x}$	0.001584	0.9530	399	29.56

* k 为瞬时衰减系数;$T_{1/2}$ 为分解 50% 所需时间;DMR_{730}/% 指分解 2 年后干物质剩余率。

2.2 芦苇与水烛凋落物分解过程中植物组分的变化

2.2.1 芦苇与水烛凋落物分解过程中 N、P 含量的变化 芦苇样品中 N、P 初始含量分别为(5.13±0.26)、(0.30±0.02) mg/g,水烛样品中 N、P 初始含量分别为(6.53±0.42)、(0.39±0.01) mg/g,单因素方差分析显示,初始 N、P 含量在不同种间均具有极显著差异($P<0.01$)。如图 3 所示,同种植物在不同湖区的 N、P 含量

变化趋势大致相同,但不同植物在同种湖区的 N、P 含量变化差异较大。淹水处理(大湖、小湖)的芦苇 N 含量在 0~240 d 内基本维持于初始值,在 240~390 d 内呈现缓慢上升的趋势(最高点分别较初始值增加 57.11%、46.59%)。水烛 N 含量在两湖区均表现为波动性增加,大湖水烛、小湖水烛 N 含量最高值分别为 18.39、18.57 mg/g(分别较初始值增加 181.62%、184.38%)(图 3A),芦苇与水烛 N 含量均表现出不同程度的累积现象。两种植物 P 含量的差异与 N 含量的差异类似,水烛比芦苇的波动性更大。大、小湖水烛 P 含量最高点分别为 1.06、1.26 mg/g(分别较初始值增加 171.79%、223.08%)(图 3B)。在分解的第 360 天,植物 N 含量和 P 含量在种间和处理间均具有显著性差异($P<0.01$)(表 2)。

表 2 植物种间和处理间的双因素方差分析

Tab. 2 The two-way AVOVA analysis between plant species and treatments

因素	剩余质量	N	P	纤维素	半纤维素	木质素	可溶性糖	淀粉
种间	0.000 **	0.000 **	0.000 **	0.000 **	0.000 **	0.113	0.039 *	0.000 **
处理	0.000 **	0.000 **	0.000 **	0.000 **	0.000 **	0.959	0.000 **	0.000 **
种间 * 处理	0.000 **	0.000 **	0.000 **	0.000 **	0.000 **	0.046 *	0.000 **	0.025 *

种间 * 处理表示种间与处理之间的交互作用,剩余质量、N、P、木质素、纤维素、半纤维素方差分析时间点为 360 d,可溶性糖、淀粉分析时间点为 30 d。

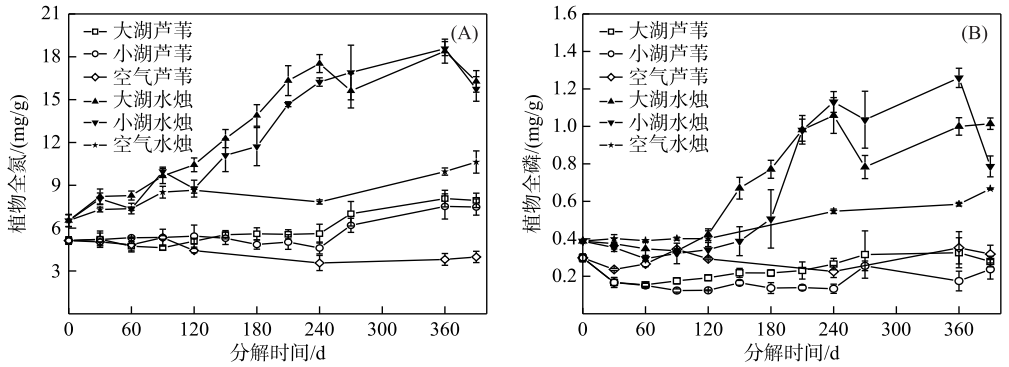

图 3 芦苇与水烛分解过程中 N、P 含量变化

Fig. 3 Content changes of N and P during the decomposition process of *P. australis* and *T. angustifolia*

2.2.2 芦苇与水烛凋落物分解过程中木质纤维素的变化 经测定,芦苇样品中纤维素、半纤维素和木质素的初始含量分别为 38.71%、30.30%、12.59%,水烛样品中纤维素、半纤维素和木质素的初始含量分别为 29.43%、29.67%、11.42%(图 4)。单因素方差分析显示,初始纤维素、木质素含量在不同种间均具有显著性差异($P<0.01$、$P<0.05$)。如图 4 所示,不同湖区的同种植物木质纤维素含量变化趋势基本一致,但不同植物的木质纤维素含量变化趋势存在差异。淹水植物的纤维素、半纤维素、木质素含量在前 60 d 内均呈上升趋势,可能是由于实验初期可溶性物质的快速淋溶导致难分解物质在凋落物组分中百分比含量增加引起。

淹水芦苇(大湖、小湖)纤维素含量在第 60~150 天持续缓慢下降,随后一个月内纤维素含量迅速上升至初始值附近,后期无明显变化;淹水水烛(大湖、小湖)的纤维素含量整体呈现出波动性下降趋势,实验结束时大、小湖水烛纤维素含量分别为 20.60%、24.56%,有明显的下降趋势(图 4A)。淹水芦苇半纤维素含量变化极为稳定且不明显,整体呈极缓慢下降的趋势,实验结束时大、小湖半纤维素含量分别为 28.67%、28.93%;淹水水烛半纤维素含量在经过前期升高之后呈波动性下降,最后趋于稳定,实验结束时大、小湖水烛半纤维素含量较初始值分别下降了 26.56%、18.60%(图 4B)。双因素方差分析表明,两种植物的纤维素、半纤维素含量在种间和处理间均具有显著差异性($P<0.01$)(表 2)。芦苇与水烛在不同湖区及不同淹水条件下木质素含量均呈现先上升后下降的变化趋势,最高值显著高于初始木质素含量,且两种植物存在时间

上的滞后效应(图 4C)。

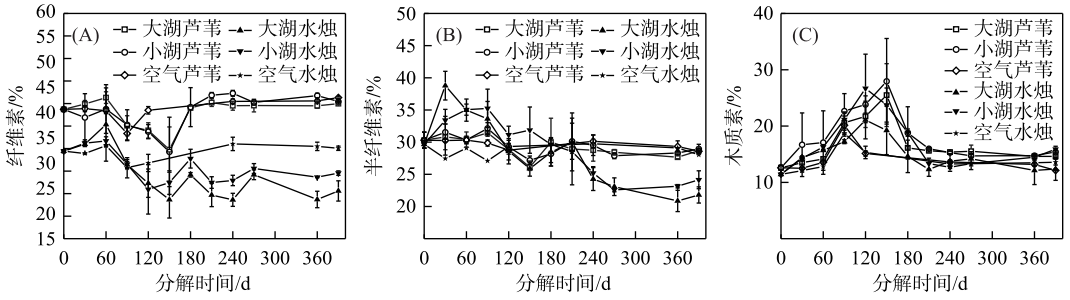

图 4 芦苇与水烛分解过程中木质纤维素含量变化

Fig. 4 Changes in lignocellulose content during the decomposition process of *P. australis* and *T. angustifolia*

2.2.3 *芦苇与水烛凋落物分解过程中可溶性糖、淀粉的变化* 芦苇样品中可溶性糖和淀粉的初始含量分别为 17.99 和 81.79 mg/g,水烛样品中可溶性糖和淀粉的初始含量分别为 14.07 和 78.90 mg/g,单因素方差分析显示,初始可溶性糖、淀粉含量在不同种间具有显著性差异($P<0.01$、$P<0.05$)。如图 5 所示,不同湖区的同种植物可溶性糖和淀粉含量变化趋势基本一致,淹水条件下的两种植物可溶性糖、淀粉含量在第 0~30 天急剧下降。双因素方差分析表明,第 30 天时可溶性糖和淀粉含量在种间和处理间均具有显著性差异($P<0.01$)(表 2),说明淹水分解更有利于可溶性糖和淀粉的释放。30 d 后芦苇与水烛的可溶性糖含量变化较为稳定,大湖芦苇、小湖芦苇、大湖水烛、小湖水烛可溶性糖含量最低值分别为 3.32、4.11、4.32、5.01 mg/g,较初始值分别下降了 81.52%、77.12%、69.30%、64.39%(图 5A)。淹水芦苇淀粉含量最终在 180 d 后与初始含量接近并趋于稳定,淹水水烛淀粉含量虽有上升但未超过其初始含量。

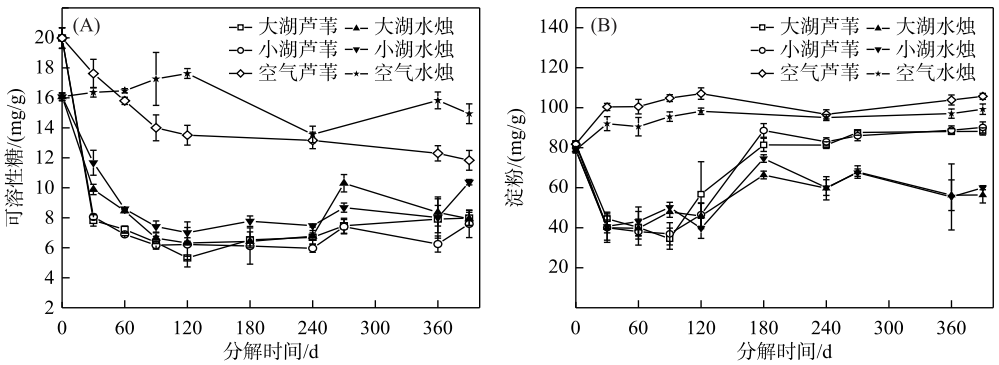

图 5 芦苇与水烛分解过程中可溶性糖(A)和淀粉(B)含量的变化

Fig. 5 Changes of soluble sugars (A) and starch (B) content during the decomposition process of *P. australis* and *T. angustifolia*

2.3 芦苇与水烛凋落物分解过程中周围水质差异

实验期间对大、小湖区水体理化因子进行分析(表 3),整体而言,大湖水体营养盐浓度略高于小湖。两湖区水体总氮浓度均处于《地表水环境质量标准》(GB 3838－2002)Ⅴ类水标准限值(≤ 2.0 mg/L),具体表现为大湖水体总氮浓度略高于小湖,且两湖区总氮浓度具有显著性差异($P<0.05$)。而大湖水体亚硝态氮浓度是小湖水体的两倍之多,具有显著性差异($P<0.05$),两湖区氨氮、硝态氮浓度无显著性差异($P>0.05$)。两湖区水体总磷浓度均处于《地表水环境质量标准》(GB 3838－2002)Ⅳ类水标准限值(≤0.1 mg/L),且两个湖区水体总磷、高锰酸盐指数、溶解氧浓度无明显差异($P>0.05$)。

表 3 各取样点水质指标单因素方差分析

Tab. 3 One-way ANOVA of water quality indicators at each sampling point

理化指标	大湖	小湖	*F*	*P*
总氮/(mg/L)	1.925±0.212	1.723±0.186	4.584	0.046*
氨氮/(mg/L)	0.434±0.154	0.414±0.109	0.121	0.732
硝态氮/(mg/L)	0.519±0.096	0.516±0.090	0.006	0.941
亚硝态氮/(mg/L)	0.025±0.015	0.011±0.008	7.183	0.015*
总磷/(mg/L)	0.061±0.024	0.061±0.025	0.000	0.990
高锰酸盐指数/(mg/L)	7.031±1.605	7.627±1.591	0.623	0.440
溶解氧/(mg/L)	7.525±1.149	8.209±0.976	2.059	0.168

* 代表 0.01<*P*<0.05。

2.4 大湖芦苇与水烛凋落物分解过程中微生物群落变化

2.4.1 *大湖芦苇与水烛凋落物分解过程中微生物群落丰度变化* 多数研究认为微生物群落丰度和多样性会随着分解时间而变高[24-25],本研究中通过对分解袋内微生物群落 α 多样性指数进行分析(表 4),随着芦苇凋落物的分解,Chao 指数、Shannon 指数先减小后增加,Simpson 指数先增加后减小,表明芦苇微生物群落丰度及多样性先减小后增加。随着水烛凋落物的分解,Chao 指数、Shannon 指数逐渐减小,Simpson 指数逐渐增加,即水烛微生物群落丰度及多样性逐渐降低,这与以往的研究不符。种水平下 Venn 分析结果显示(图 6),芦苇在分解 3、6、12 个月时,独有物种分别为 700、465、903 种;水烛在分解 3、6、12 个月时,独有物种分别为 414、349、213 种,即芦苇与水烛微生物群落丰度和多样性的变化与独有物种的变化有关。

表 4 微生物群落 α 多样性指数*

Tab. 4 Microbial community alpha diversity index

指数	芦苇			水烛		
	3MOS	6MOS	12MOS	3MOS	6MOS	12MOS
Chao	32516	31474	32139	32718	31285	30418
Shannon	7.34115	7.150959	7.446443	7.346248	7.26438	7.1718
Simpson	0.003523	0.005186	0.002952	0.003556	0.00443	0.004495

* 3 MOS、6 MOS、12 MOS 分别代表分解时长 3、6、12 个月。

2.4.2 *大湖芦苇与水烛凋落物分解过程中微生物群落结构差异性* 芦苇与水烛样本种间差异性分析如图 7A、B 所示。基于 β 多样性对不同类群微生物群落组成的比较分析,通过 Wilcox 秩和检验分析的 β 多样性指数显示两组间存在显著性差异(*P*<0.05)。基于 Bray-Curtis 距离的微生物群落相似性分析(ANOSIM)结果显示,芦苇与水烛微生物群落种间差异大于组间差异(*P*<0.05)。应力函数 Stress = 0.030(<0.2),说明 NMDS 二维空间拟合结果具有一定的代表性,且芦苇与水烛微生物群落结构差异明显(图 7C)。

2.4.3 *大湖芦苇与水烛凋落物分解过程中微生物群落基因丰度变化* 大湖分解袋各阶段与氮、磷循环相关的基因相对丰度如图 8 所示。从整体上看,参与氮、磷循环的相关基因相对丰度在植物种间差异较大(*P*≤0.01),具体表现为水烛氮、磷循环相关基因丰度高于芦苇。芦苇分解袋中与氮循环相关的基因丰度变化不大,呈现先上升后下降的趋势,水烛分解袋在分解的第 12 个月与氮循环相关的基因丰度增加较为明显(图 8A)。两种植物与磷循环相关的基因丰度均呈先减小后增加的趋势,芦苇中后期磷循环基因丰度缓慢增加,但水烛分解袋中与磷循环相关的基因丰度变化更为明显(图 8B)。

参与氮循环相关的功能基因包括固氮、硝化、反硝化、有机氮代谢等基因。在腐烂分解的 3 个时期中,芦苇和水烛的有机氮代谢相关的功能基因占比均高达 50% 以上。对分解 3、6 个月的样品进行宏基因组检测分析,未发现参与厌氧氨氧化作用的功能基因,而在分解的第 12 个月时,参与厌氧氨氧化作用的功能基因较少,且不足 0.1%。随着分解的进行,芦苇和水烛样品中参与固氮作用相关的功能基因占比逐渐增加。

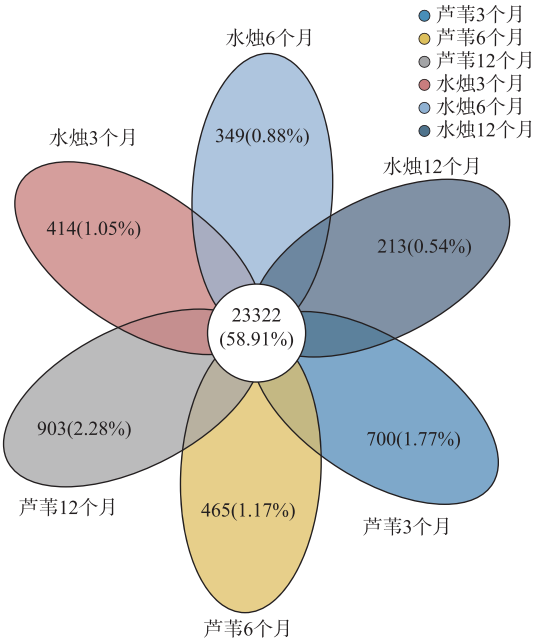

图 6 种水平下 Venn 分析图

Fig. 6 Venn analysis chart at the species level

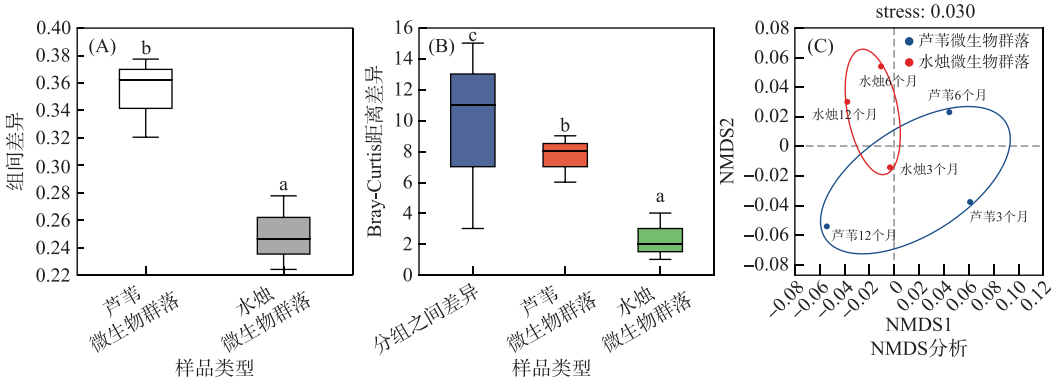

图 7 样品种间差异性分析:β 多样性组间差异箱式图(A)、ANOSIM 分析箱式图(B)、NMDS 分析散点图(C)(不同小写字母代表种间具有差异性)

Fig. 7 Analysis of inter species differences in samples: Box plot of inter group differences in β diversity(A), ANOSIM analysis box plot(B), NMDS analysis scatter plot(C)
(Different lowercase letters represent significant differences between treatments)

参与磷循环相关的功能基因包括有机磷矿化、无机磷增溶、聚磷酸盐合成、聚磷酸盐降解等基因,其中参与磷转运的功能基因占比最多,高达 32.5% 左右(图 9)。

2.5 凋落物分解速率与凋落物初始化学特征、周围水质的相关性分析

通过对植物腐烂分解速率与植物初始化学特征、水体水质进行 Pearson 相关性分析可知(表 5),芦苇和水烛的分解速率与植物初始 N、P 含量均呈显著正相关($P=0.01$、$P<0.01$),与初始纤维素、木质素、可溶性糖含量均呈显著负相关($P<0.01$)。大湖水体营养盐虽略高于小湖(表 3),但其水质差异对分解速率的影响

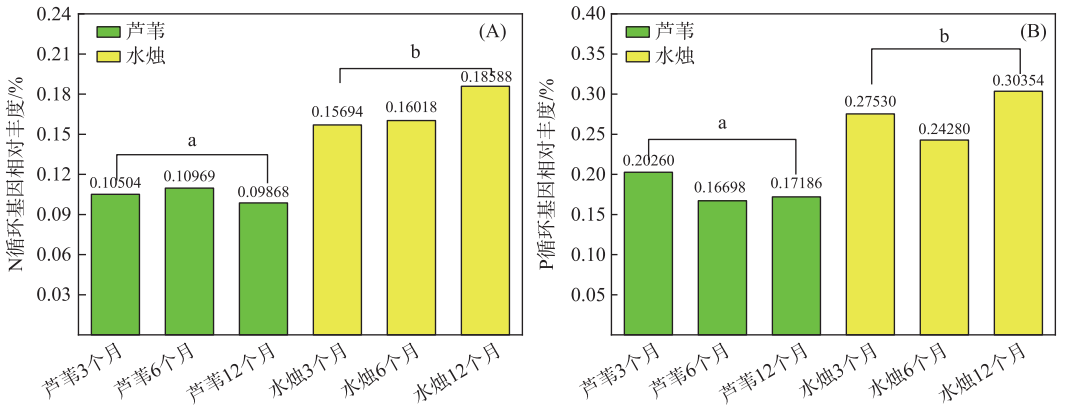

图 8 N、P 循环总基因相对丰度变化(不同小写字母代表种间具有差异性)

Fig. 8 Relative abundance changes of N and P cycling genes

(Different lowercase letters represent significant differences between treatments)

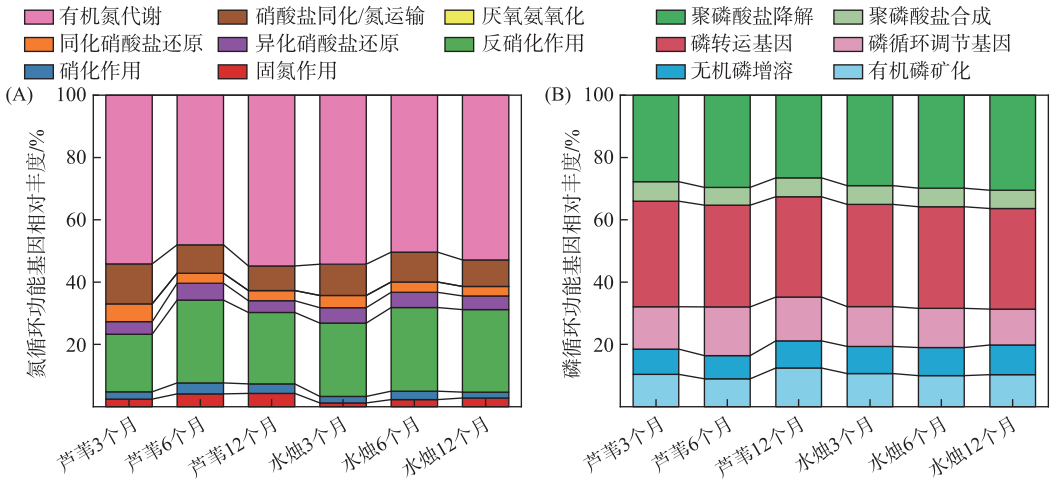

图 9 N、P 循环功能基因相对丰度变化

Fig. 9 Relative abundance changes of N and P cycling functional genes

较小(P>0.05)。

3 讨论

3.1 淹水与非淹水对凋落物分解的影响

环境因素是影响植物腐烂分解速率的外在因素,小到水温、pH、微生物群落与淹水条件等,大到气候条件、人类活动与全球变化等[26]。植物凋落物分解受环境因素的影响较大,相关研究发现,淹水条件可能会影响凋落物的分解速率。例如 Grašič 等[27]发现凋落叶分解速率受采样点、淹水程度和叶龄的显著影响(P≤0.01),非淹水芦苇与淹水芦苇相比,前者分解速率显著降低。Bedford 等[28]探讨了芦苇床中季节性淹水以及长期暴露区的叶和茎凋落物分解动态,研究发现在长期暴露区域,芦苇叶和茎干重在 18 个月后损失了 42%,在 30 个月后损失了 47%;在季节性淹水的地区,在相同的时间段内,芦苇叶损失了 74%~79%,芦苇茎损失了 60%~79%,在整个夏季暴露期间,保持湿润条件有助于提高分解速率。Xie 等[29]的研究发现,尽管茎凋落物难以分解,但淹水并未进一步改变其分解速率,较浅的淹水条件可以促进叶凋落物的降解。仝川

等[30]针对盐沼湿地生态系统中淹水条件对凋落物分解的影响研究发现,芦苇、互花米草等凋落物在近潮沟地段与远潮沟地段的两块样地中的分解速率没有明显差异。本研究中,两种植物在淹水与非淹水条件下分解速率均有极显著性差异($P<0.01$),且淹水分解速率显著高于非淹水分解速率。实验结束时,大湖芦苇、小湖芦苇和空气芦苇干物质剩余率分别为 60.33%、61.33%、81.17%,而大湖水烛、小湖水烛和空气水烛干物质剩余率分别为 55.77%、53.53%、77.00%,这与前人的研究结果一致[27,31-32]。淹水分解不仅可以加快凋落物中可溶性物质的快速淋溶,还为部分微生物的定殖及活动提供了适当的水分条件[31]。淹水条件下两种植物的凋落物分解速率表现为大湖水烛>小湖水烛>大湖芦苇>小湖芦苇(表 1),即大湖凋落物分解速率略高于小湖,但并无显著性差异($P>0.05$),表明大湖水体对凋落物分解虽然有一定的影响,但并不显著,可能是由于大、小湖处于同一气候条件并且水质类似所致(表 3)。

表 5 凋落物分解速率与其初始化学特征及水质的相关性分析

Tab. 5 Correlation analysis between decomposition rate of litter and its initial chemical characteristics and water quality

	影响因素	相关系数	P
植物初始含量	总氮	0.833*	0.010
	总磷	0.942**	0.000
	纤维素	−0.956**	0.000
	半纤维素	−0.227	0.588
	木质素	−0.939**	0.001
	可溶性糖	−0.949**	0.000
	淀粉	−0.393	0.336
水体水质	总氮	0.231	0.583
	亚硝态氮	0.419	0.301
	氨氮	0.426	0.292
	总磷	0.431	0.287
	高锰酸盐指数	−0.395	0.333

一般而言,植物在淹水条件下元素由于矿化而释放,但本研究结果显示,淹水植物凋落物的 N 含量显著高于非淹水条件($P<0.01$)(表 2)。Kuehn 等[33]研究发现,与非淹水条件相比,淹水条件下凋落物 N 含量更高是由于周围拥有更多的水分及养分,微生物活性更高使得微生物固氮作用更强。仝川等[30]发现凋落物分解过程中 P 元素含量及释放率波动较大,整体上表现为元素的淋溶作用和累积作用交替进行,这与本研究结果存在相似性。

木质纤维素是植物的主要组成成分,主要由纤维素、半纤维素和木质素构成。双因素方差分析结果表明,在分解的第 360 天,凋落物中纤维素、半纤维素含量在不同处理条件下(淹水与非淹水)具有显著性差异($P<0.01$)(表 2)。与淹水相比,非淹水条件下两种挺水植物的木质纤维素含量变化更为稳定(图 2),这是由于非淹水条件下水分含量较少,很少涉及淹水环境中的淋溶作用。有研究表明[34],挺水植物死亡后进入立枯阶段时,即有特定的微生物群落开始定殖并启动分解过程。在非淹水条件下,植物表面含水率低不利于微生物繁殖,因为立枯阶段使其更容易暴露于太阳辐射而阻碍分解者定殖[35]。

植物凋落物可溶性糖、淀粉含量在淹水与非淹水条件下具有极显著性差异($P<0.01$)(图 5),在淹水条件下更有利于可溶性糖及淀粉的释放,这与 Ferreira 等[36]的研究结果一致。两种植物在不同处理下的化学组分差异与其是否有充足的水分条件有必然联系,淹水除了影响凋落物的含水率外,还可能改变周围环境的 pH、温湿度、微生物群落等[31],使得凋落物在淹水与非淹水条件下表现出不同的分解速率,从而导致凋落物元素、木质纤维素、可溶性物质的差异。

3.2 凋落物质量对腐烂分解的影响

根据 Aerts[37]的研究,全球范围内,分解速率最好由气候来解释,然而在特定的气候区域内,凋落物质量则起着重要的作用。凋落物质量主要由 C/N、N/P、纤维素、半纤维素、木质素等指标表征[26]。以往的研究表明,凋落物腐烂分解速率与 N、P 等呈正相关关系,与纤维素、木质素、C/N 比呈负相关关系[38-39]。本研究发现,在整个实验周期内芦苇与水烛凋落物 N、P 含量与其腐烂分解速率并无显著相关性($P>0.05$),但分解速率 k 与凋落物的初始元素含量有关(表 5),即分解速率 k 与凋落物初始 N、P 元素呈显著正相关关系($P<0.01$),与初始纤维素、木质素、可溶性糖含量呈显著负相关关系($P<0.01$),这与前人研究结果一致[40-42]。凋落物质量的差异在很大程度上影响植物的腐烂分解速率[43],比如凋落物中难降解的木质素,通过限制微生物胞外酶对细胞壁多糖的可及性进而限制凋落物分解。环境微生物在很大程度上影响分解速率,李志安等[44]认为微生物本身的 C/N 比或 C/P 比通常低于它们分解的凋落物,因而在分解过程中微生物对 N、P 养

分的需求很高,当凋落物 N、P 养分较高时也会促进微生物群落的生长,分解速率进而加快。

吴艳芹[45]提到凋落物元素释放规律一般分为 3 种模式:淋溶—释放模式、淋溶—富集—释放模式和富集—释放模式,因凋落物所处的分解阶段和元素自身性质的不同而不同。本研究中,水烛 N、P 含量整体呈上升趋势,表明水烛在分解期间进行了元素累积作用,水烛分解后期凋落物 N、P 的固定作用已有大量报道[31,46],但在实验结束时有所下降,即本研究中水烛的分解处于富集—释放模式。张林海等[39]研究发现,枯落物分解初期(≤3 个月)易受到与 P 相关的各种化学物质的显著影响,分解过程受到 P 的限制程度较大。还有相关研究报道,N、P 元素出现累积现象是由于微生物在植物组织中的定殖和微生物对营养物质的固存,即微生物会对周围环境元素起固定作用,使得凋落物中 N、P 含量增加[47-50]。

3.3 大湖凋落物分解与微生物的交互作用

在腐烂分解过程中,各种类型的微生物会定殖于凋落物表面以及内部,并利用残体富含的养分作为自身生长发育的养分来源,而微生物群落的变化也会受到凋落物分解的影响[51]。多数研究认为,微生物群落丰度和多样性会随着分解时间而变高,本研究中通过对分解袋内微生物群落 α 多样性指数进行分析,发现芦苇微生物群落丰度及多样性先减小后增加,水烛微生物群落丰度及多样性均随分解时间而降低,这与以往的研究不符[24-25]。通过对种水平下进行 Venn 分析(图 6),表明芦苇与水烛微生物群落丰度及多样性变化与独有物种的变化有关。通过种间 β 多样性差异性分析可知(图 7A),芦苇与水烛微生物群落组成具有显著性差异($P<0.05$),而 ANOSIM 分析显示,芦苇与水烛微生物群落种间差异显著大于组内差异($P<0.05$),这是导致芦苇与水烛种间分解速率差异性的重要因素。应力函数 Stress = 0.030(<0.2),说明 NMDS 二维空间拟合结果具有代表性,且芦苇与水烛微生物群落结构差异明显(图 7C)。凋落物中参与 N、P 循环相关的基因相对丰度在植物种间差异较大($P\leq0.01$),水烛显著高于芦苇(图 8),相关性分析结果表明,分解速率 k 与 N、P 循环基因丰度呈正相关关系。

微生物通过固氮、硝化、反硝化、有机氮代谢等氮循环过程对自然界中的 N_2、有机氮化合物、无机氮化合物进行相互转化[52]。固氮作用基因(*nifD*、*nifK*、*vnfK* 等)是 N 循环过程中的重要基因[53],且固氮微生物在植物腐烂分解过程中扮演着重要角色。Hoppe 等[54]研究认为,不同分解阶段下的微生物群落丰富度并没有太大差异,但特定的微生物丰度可能随分解的进行而有明显差异,例如,固氮微生物 *Rhizobiales* 的丰度随着腐烂程度的增加而富集。在本研究中,两种植物的固氮基因丰度随分解的进行而逐渐增加,这与 Hoppe 等的研究结果类似。Pearson 相关性分析结果表明,芦苇(分解中后期)、水烛凋落物 N 含量与固氮基因丰度存在显著正相关关系($P<0.05$),即凋落物 N 含量的增加是固氮微生物在植物组织中定殖和对营养物质固存的结果,这与前人研究结果类似[31,46]。在本研究中,有机氮代谢和厌氧氨氧化相关的功能基因占氮循环基因的比例差异较大,前者占比高达 50% 以上,而后者不足 0.1%(图 9A)。

微生物参与磷循环的过程包含有机磷矿化、无机磷增溶、聚磷酸盐合成、聚磷酸盐降解等基因。两种植物凋落物 P 含量在分解前期均处于释放状态,是由于植物组织中磷主要以磷酸根离子和化合物的形态存在,极容易被淋溶而损失[55]。但分解后期两种植物的 P 含量均有不同程度的累积,可能与其 P 循环相关的微生物基因丰度有关,即前期的淋溶导致植物组织内的 P 元素不足以满足后续微生物的需求,从而需要从环境中吸收 P 元素[56-58]。通过对芦苇与水烛 3 个分解时间点进行的宏基因组分析发现,虽然参与 3 次磷循环相关的功能基因相对丰度差异不大,但由于水烛磷循环基因相对丰度显著高于芦苇(图 8 B),因此水烛凋落物中参与具体磷循环过程的功能基因相对丰度也均大于芦苇。分解过程具体表现为中后期芦苇磷循环基因丰度增加缓慢,但水烛分解袋中与磷循环相关的基因丰度增加更为明显,故微生物对 P 元素的吸收程度有所不同。

4 结论

1)衡水湖芦苇与水烛在不同淹水条件下分解速率具有极显著差异($P<0.01$),淹水更有助于芦苇与水烛的腐烂分解,但长时间的淹水可能会导致元素积累。

2)水烛比芦苇分解快,是由于分解速率与初始 N、P 含量及氮、磷循环总基因相对丰度呈正相关,与初始纤维素、木质素、可溶性糖含量呈负相关。

3)固氮基因丰度随分解程度的增加而逐渐增加,芦苇(分解中后期)、水烛凋落物 N 含量的增加与固氮微生物的固氮基因丰度呈正相关。

综上,两种挺水植物在不同水淹条件下腐烂分解差异较大,芦苇与水烛的分解速率均表现为淹水条件大于非淹水条件,这表明应在挺水植物倒伏前进行人工收割,倒伏后的植物不利于打捞且可能会因淋溶作用及微生物的活动导致植物组织加速分解。相较于芦苇而言,水烛分解得更快且死亡后秸秆更易坍塌,在大面积收割时应对水烛优先进行收割。后续可深入探究不同水生植物在非淹水条件下的影响因素以及不同水生植物在差异较大的水环境因子的分解特征,进一步深入研究非淹水条件下植物腐烂分解种间差异的影响机制及淹水条件下植物分解对水环境和沉积物的影响机制。

5 参考文献

[1] Qi MX, Wang HP, Chen J. Decomposition of *Phragmites australis* and *Typha angustifolia* and their effects on the water quality in winter and spring. *J Lake Sci*, 2017, **29**(2): 420-429. DOI: 10.18307/2017.0218. [戚美侠, 王红萍, 陈杰. 冬、春季芦苇(*Phragmites australis*)和狭叶香蒲(*Typha angustifolia*)的腐解过程及其对水质的影响. 湖泊科学, 2017, **29**(2): 420-429.]

[2] 董志强. 深圳市三种恢复模式林地凋落物碳氮磷计量比及土壤细菌群落研究[学位论文]. 西宁: 青海师范大学, 2023.

[3] Zhang GZ, Zhao M, Li Y *et al*. Release characteristics of dissolved organic matter during decomposition of aquatic plants. *China Water & Wastewater*, 2022, **38**(19): 93-101. DOI: 10.19853/j.zgjsps.1000-4602.2022.19.015. [张国正, 赵敏, 李勇等. 水生植物腐解过程中溶解性有机质的释放特征. 中国给水排水, 2022, **38**(19): 93-101.]

[4] Yang WB, Wang GX, Wang G. Experimental study over the continuous effects of decaying *Potamogeton crispus* on water quality. *Journal of Safety and Environment*, 2010, **10**(2): 90-92. [杨文斌, 王国祥, 王刚. 菹草衰亡腐烂对水质持续性影响试验研究. 安全与环境学报, 2010, **10**(2): 90-92.]

[5] Song N, Jiang HL, Cai HY *et al*. Beyond enhancement of macrophyte litter decomposition in sediments from a terrestrialized shallow lake through bioanode employment. *Chemical Engineering Journal*, 2015, **279**: 433-441. DOI: 10.1016/j.cej.2015.05.041.

[6] Xu C, Zhao W, Yu XB. Decomposition of wetland plant residue and its influencing factors: A review. *Chinese Journal of Ecology*, 2020, **39**(11): 3865-3872. DOI: 10.13292/j.1000-4890.202011.008. [许策, 赵玮, 于秀波. 湿地植物残体分解及其影响因素研究进展. 生态学杂志, 2020, **39**(11): 3865-3872]

[7] Fujii S, Takeda H. Succession of soil microarthropod communities during the aboveground and belowground litter decomposition processes. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, **110**: 95-102. DOI: 10.1016/j.soilbio.2017.03.003.

[8] Stagg CL, Baustian MM, Perry CL *et al*. Direct and indirect controls on organic matter decomposition in four coastal wetland communities along a landscape salinity gradient. *Journal of Ecology*, 2018, **106**(2): 655-670. DOI: 10.1111/1365-2745.12901.

[9] Hättenschwiler S, Tiunov AV, Scheu S. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 2005, **36**: 191-218. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.36.112904.151932.

[10] Harmon ME, Silver WL, Fasth B *et al*. Long-term patterns of mass loss during the decomposition of leaf and fine root litter: An intersite comparison. *Global Change Biology*, 2009, **15**(5): 1320-1338. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2008.01837.x.

[11] Zhang BY, Xie P, Sun MD *et al*. Impact of aquatic plant growth process on water quality in Hengshui Lake wetland. *China Environmental Science*, 2024, **44**(4): 2247-2255. [张冰烨, 谢培, 孙明东等. 衡水湖湿地水生植物生长对水质的影响. 中国环境科学, 2024, **44**(4): 2247-2255.]

[12] Gao YH, Li HH, Zheng YX *et al*. Study of water quality analysis and evaluation of Hengshui Lake. *E3S Web of Conferences*, 2021, **272**: 01023. DOI: 10.1051/e3sconf/202127201023.

[13] Liu XS. Analysis on the evolution process of Hengshui Lake landscape area. *Water Sciences and Engineering Technology*, 2023, (5): 34-37. [刘修水. 衡水湖景观面积演变过程分析. 水科学与工程技术, 2023, (5): 34-37.]

[14] 曹洋. 衡水湖沉积物营养盐赋存形态及微生物群落结构特征研究[学位论文]. 沈阳: 辽宁大学, 2022.

[15] Li ZY, Zheng L, Lu LH *et al*. Improvement in the H_2SO_4-H_2O_2 digestion method for determining plant total nitrogen. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2014, **30**(6): 159-162. [李朝英, 郑路, 卢立华等. 测定植物全氮的 H_2SO_4-H_2O_2 消煮法改进. 中国农学通报, 2014, **30**(6): 159-162.]

[16] Zhang SQ, Chen C, Xu S *et al*. Improvement in sulfuric acid-hydrogen peroxide assimilating method for determination of NPK in plant. *Soils*, 2003, (2): 174-175. [张山泉, 陈川, 徐沭等. 硫酸-过氧化氢消化法测定植株氮磷钾方法的改进. 土壤, 2003, (2): 174-175.]

[17] Williams RD, Olmsted W. A biochemical method for determining indigestible residue (crude fiber) in feces: lignin, cellulose, and non-water-soluble hemicelluloses. *Journal of Biological Chemistry*, 1935, **108**(3): 653-666.

[18] 刘梦霖. 硫添加对草甸草原植物凋落物分解的影响[学位论文]. 沈阳: 沈阳大学, 2022.

[19] Olson JS. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, 1963, **44**(2): 322-331. DOI: 10.2307/1932179.

[20] Zhang QJ, Yu XB, Zhang GS. Variation characteristics of the decomposition process $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ of three dominant plant litter in Lake Poyang wetland. *J Lake Sci*, 2023, **35**(5): 1694-1704. DOI: 10.18307/2023.0529. [张全军, 于秀波, 张广帅. 鄱阳湖湿地3种优势植物枯落物分解过程及碳氮同位素分异特征. 湖泊科学, 2023, **35**(5): 1694-1704.]

[21] Ágoston-Szabó E, Dinka M. Decomposition of *Typha angustifolia* and *Phragmites australis* in the littoral zone of a shallow lake. *Biologia*, 2008, **63**(6): 1104-1110. DOI: 10.2478/s11756-008-0154-4.

[22] Dinka M, Ágoston-Szabó E, Tóth I. Changes in nutrient and fibre content of Decomposing *Phragmites australis* Litter. *International Review of Hydrobiology*, 2004, **89**(5/6): 519-535. DOI: 10.1002/iroh.200410772.

[23] Kernan MR, Helliwell RC. Partitioning the variation within the acid neutralizing capacity of surface waters in Scotland in relation to land cover, soil and atmospheric depositional factors. *Science of the Total Environment*, 2001, **265**(1/2/3): 39-49. DOI: 10.1016/S0048-9697(00)00648-3.

[24] Zheng FC, Mou XM, Zhang JH *et al*. Gradual enhancement of the assemblage stability of the reed rhizosphere microbiome with recovery time. *Microorganisms*, 2022, **10**(5): 937. DOI: 10.3390/microorganisms10050937.

[25] Ma YT, Cai RF, Zhong H *et al*. The home-field advantage of litter decomposition in lake wetlands and the community characteristics of bacterial and eukaryotic decomposers. *Plant and Soil*, 2023, **483**(1): 109-130. DOI: 10.1007/s11104-022-05727-4.

[26] Wu HT, Lv XG, Yang Q. Factors affecting litter decomposition of wetland herbaceous macrophytes. *Chinese Journal of Ecology*, 2006, **25**(11): 1405-1411. [武海涛, 吕宪国, 杨青. 湿地草本植物枯落物分解的影响因素. 生态学杂志, 2006, **25**(11): 1405-1411.]

[27] Grašič M, Likar M, Vogel-Mikuš K *et al*. Decomposition rate of common reed leaves depends on litter origin and exposure location characteristics. *Aquatic Botany*, 2022, **179**: 103513. DOI: 10.1016/j.aquabot.2022.103513.

[28] Bedford AP. Decomposition of *Phragmites australis* litter in seasonally flooded and exposed areas of a managed reedbed. *Wetlands*, 2005, **25**(3): 713-720. DOI: 10.1672/0277-5212(2005)025[0713:DOPALI]2.0.CO;2.

[29] Xie YJ, Xie YH, Hu C *et al*. Interaction between litter quality and simulated water depth on decomposition of two emergent macrophytes. *Journal of Limnology*, 2015: **75**(1): 36-43. DOI: 10.4081/jlimnol.2015.1119.

[30] Tong C, Liu BG. Litter decomposition and nutrient dynamics in different tidal water submergence environments of estuarine tidal wetland. *Geographical Research*, 2009, **28**(1): 118-128. [仝川, 刘白贵. 不同水淹环境下河口感潮湿地枯落物分解及营养动态. 地理研究, 2009, **28**(1): 118-128.]

[31] 黄思程. 草本沼泽常见挺水植物凋落物的分解特征及其影响因子[学位论文]. 上海: 华东师范大学, 2022.

[32] Lu J, Zhang YL, Xu MX. Litter decomposition and nutrient dynamics of *Phragmites australis* in different flooding levels. *China Forestry Science and Technology*, 2011, **25**(4): 42-45. [陆珺, 张银龙, 徐明喜. 不同水淹条件下芦苇立枯体的分解及营养动态. 林业科技开发, 2011, **25**(4): 42-45.]

[33] Kuehn KA, Steiner D, Gessner MO. Diel mineralization patterns of standing-dead plant litter: Implications for CO_2 flux from wetlands. *Ecology*, 2004, **85**(9): 2504-2518. DOI: 10.1890/03-4082.

[34] Kuehn KA, Suberkropp K. Decomposition of standing litter of the freshwater emergent macrophyte. *Juncus effusus*. *Freshwater Biology*, 1998, **40**(4): 717-727. DOI: 10.1046/j.1365-2427.1998.00374.x.

[35] Gliksman D, Navon Y, Dumbur R *et al*. Higher rates of decomposition in standing *vs*. surface litter in a Mediterranean ecosystem during the dry and the wet seasons. *Plant and Soil*, 2018, **428**(1): 427-439. DOI: 10.1007/s11104-018-3696-4.

[36] Ferreira V, Chauvet E. Synergistic effects of water temperature and dissolved nutrients on litter decomposition and associated fungi. *Global Change Biology*, 2011, **17**(1): 551-564. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2010.02185.x.

[37] Aerts R. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: A triangular relationship. *Oikos*, 1997, **79**(3): 439. DOI: 10.2307/3546886.

[38] Lee AA, Bukaveckas PA. Surface water nutrient concentrations and litter decomposition rates in wetlands impacted by agriculture and mining activities. *Aquatic Botany*, 2002, **74**(4): 273-285. DOI: 10.1016/S0304-3770(02)00128-6.

[39] Zhang LH, Zeng CS, Zhang WJ *et al*. Litter decomposition and its main affecting factors in tidal marshes of Minjiang River estuary, East China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2012, **23**(9): 2404-2410. DOI: 10.13287/j.1001-9332.2012.0333. [张林海, 曾从盛, 张文娟等. 闽江河口湿地枯落物分解及主要影响因子. 应用生态学报, 2012, **23**(9): 2404-2410.]

[40] Rouifed S, Handa IT, David JF *et al*. The importance of biotic factors in predicting global change effects on decomposition of temperate forest leaf litter. *Oecologia*, 2010, **163**(1): 247-256. DOI: 10.1007/s00442-009-1528-1.

[41] Chen FL, Jiang B, Zhang K *et al*. Relationships between initial chemical composition of forest leaf litters and their decomposition rates in degraded red soil hilly region of Southern China. *The Journal of Applied Ecology*, 2011, **22**(3): 565-570.

[42] Lu Y, Cui SS, Li WY *et al*. Dynamic characteristics of litter decomposition and nutrient release of three common emergent plants. *Plant Science Journal*, 2023, **41**(1): 17-25. DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.22150. [鲁昱, 崔莎莎, 李文洋等. 三种常见挺水植物凋落

物的分解动态及养分释放规律. 植物科学学报, 2023, **41**(1): 17-25.]

[43] Li ST, Lyu MK, Deng C *et al*. Input of high-quality litter reduces soil carbon losses due to priming in a subtropical pine forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 2024, **194**: 109444. DOI: 10.1016/j.soilbio.2024.109444.

[44] Li ZA, Zou B, Ding YZ *et al*. Key factors of forest litter decomposition and research progress. *Chinese Journal of Ecology*, 2004, **23**(6): 77-83. [李志安, 邹碧, 丁永祯等. 森林凋落物分解重要影响因子及其研究进展. 生态学杂志, 2004, **23**(6): 77-83.]

[45] 吴艳芹. 云雾山典型草原枯落物分解特性及影响因子研究[学位论文]. 咸阳: 西北农林科技大学, 2013.

[46] Neckles HA, Neill C. Hydrologic control of litter decomposition in seasonally flooded prairie marshes. *Hydrobiologia*, 1994, **286**(3): 155-165. DOI: 10.1007/BF00006247.

[47] Romero LM, Smith III TJ, Fourqurean JW. Changes in mass and nutrient content of wood during decomposition in a south Florida mangrove forest. *Journal of Ecology*, 2005, **93**(3): 618-631. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2005.00970.x.

[48] Parton W, Silver WL, Burke IC *et al*. Global-scale similarities in nitrogen release patterns during long-term decomposition. *Science*, 2007, **315**(5810): 361-364. DOI: 10.1126/science.1134853.

[49] Seer FK, Putze G, Pennings SC *et al*. Drivers of litter mass loss and faunal composition of detritus patches change over time. *Ecology and Evolution*, 2021, **11**(14): 9642-9651. DOI: 10.1002/ece3.7787.

[50] Emery SL, Perry JA. Decomposition rates and phosphorus concentrations of purple Loosestrife (*Lythrum salicaria*) and Cattail (*Typha* spp.) in fourteen Minnesota wetlands. *Hydrobiologia*, 1996, **323**(2): 129-138. DOI: 10.1007/BF00017590.

[51] 鲁昱. 9种湿地植物凋落物分解动态及其对土壤脱氮过程的影响[学位论文]. 南昌: 江西农业大学, 2022.

[52] Kuypers MMM, Marchant HK, Kartal B. The microbial nitrogen-cycling network. *Nature Reviews Microbiology*, 2018, **16**(5): 263-276. DOI: 10.1038/nrmicro.2018.9.

[53] Papazachariou V, Fernández-Juárez V, Parfrey LW *et al*. Nitrogen fixation and microbial communities associated with decomposing seagrass leaves in temperate coastal waters. *Microbial Ecology*, 2024, **87**(1): 106. DOI: 10.1007/s00248-024-02424-w.

[54] Hoppe B, Krüger D, Kahl T *et al*. A pyrosequencing insight into sprawling bacterial diversity and community dynamics in decaying deadwood logs of *Fagus sylvatica* and *Picea abies*. *Scientific Reports*, 2015, **5**: 9456. DOI: 10.1038/srep09456.

[55] Gessner MO. Mass loss, fungal colonisation and nutrient dynamics of *Phragmites australis* leaves during senescence and early aerial decay. *Aquatic Botany*, 2001, **69**(2/3/4): 325-339. DOI: 10.1016/S0304-3770(01)00146-2.

[56] Mooshammer M, Wanek W, Zechmeister-Boltenstern S *et al*. Stoichiometric imbalances between terrestrial decomposer communities and their resources: Mechanisms and implications of microbial adaptations to their resources. *Frontiers in Microbiology*, 2014, **5**: 22. DOI: 10.3389/fmicb.2014.00022.

[57] Manzoni S, Trofymow JA, Jackson RB *et al*. Stoichiometric controls on carbon, nitrogen, and phosphorus dynamics in decomposing litter. *Ecological Monographs*, 2010, **80**(1): 89-106. DOI: 10.1890/09-0179.1.

[58] Yang SF, Dou PP, Wang HJ *et al*. Patterns of carbon, nitrogen and phosphorus dynamics during decomposition of fern leaf and fine root in a subtropical forest. *Chinese Science Bulletin*, 2019, **64**(23): 2430-2440. DOI: 10.1360/TB-2019-0002. [杨术芳, 豆鹏鹏, 王红娟等. 缙云山亚热带森林林下常见蕨类叶与细根分解碳氮磷释放动态. 科学通报, 2019, **64**(23): 2430-2440.]