Chinese Journal of Applied Ecology , Sep. 2024 , 35(9): 2463-2472

张娟娟,李星志,王亚楠,等.太阳辐射对陆地生态系统凋落物分解影响的研究进展.应用生态学报,2024,35(9):2463-2472

Zhang JJ , Li XZ , Wang YN , et al. Research advance in effects of solar radiation on litter decomposition in terrestrial ecosystems. Chinese Journal of Applied Ecology , 2024, 35(9): 2463-2472

太阳辐射对陆地生态系统凋落物 分解影响的研究进展

张娟娟¹² 李星志¹² 王亚楠¹² 邓娇娇¹² 周 莉¹² 周旺明³ 于大炮¹² 王庆伟^{12*} (¹中国科学院沈阳应用生态研究所,森林生态与保育重点实验室(中国科学院),沈阳 110016;²吉林长白山西坡森林生态系 统国家定位观测站,吉林白山 134506;³安庆师范大学生命科学学院,安徽安庆 246011)

摘 要 凋落物分解在很大程度上决定着陆地生态系统的碳平衡动态。太阳辐射不仅是陆地植被光合固碳 和生产力必不可少的能量来源,而且能够通过光降解作用直接或间接地促进有机质分解,促进温室气体排 放,加快生态系统碳周转。光降解近些年被证实为凋落物分解的另一关键驱动因素,对陆地生态系统碳循环 产生重要影响。为了丰富和发展凋落物分解理论,本文综述了光降解的作用机理,归纳了其主要驱动因素, 并比较了不同尺度上凋落物光降解对环境及气候变化的响应差异。光降解作用主要包括光矿化、光抑制和 光促进过程,这3种作用机制在不同环境条件下对凋落物分解的影响存在显著差异。光降解对凋落物分解 的影响程度与太阳辐射特征、凋落物性状、温度、水分、微生物和植被覆盖等因素密切相关,多因素之间的相 互作用使得光降解作用更加复杂。最后,本综述甄别了凋落物光降解研究中存在的主要问题,展望了未来的 研究方向,着重强调需要深入探究光降解作用途径及其内在机制,量化光降解与环境因子交互效应,并对传 统碳周转模型进行优化。

关键词 陆地生态系统;碳循环;凋落物分解;光降解;气候变化

Research advance in effects of solar radiation on litter decomposition in terrestrial ecosystems. ZHANG Juanjuan^{1,2}, LI Xingzhi^{1,2}, WANG Yanan^{1,2}, DENG Jiaojiao^{1,2}, ZHOU Li^{1,2}, ZHOU Wangming³, YU Dapao^{1,2}, WANG Qingwei^{1,2*} (¹CAS Key Laboratory of Forest Ecology and Silviculture, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China; ²Changbaishan Xipo National Field Observation and Research Station for Forest Ecosystem, Baishan 134506, Jilin, China; ³School of Life Sciences, Anqing Normal University, Anqing 246011, Anhui, China).

Abstract Litter decomposition significantly influences the carbon (C) dynamics of terrestrial ecosystems. Solar radiation is not only essential for photosynthetic C fixation and primary productivity , but also can directly or indirectly promote litter decomposition through photodegradation. Recently , photodegradation has been identified as a key factor driving litter decomposition and potentially impacts terrestrial C cycle. To enrich and develop the theory of litter decomposition , we summarized the mechanisms and main driving factors of photodegradation , and compared the responses of photodegradation to environment and climate changes at different scales. Photodegradation primarily includes photomineralization , photoinhibition , and photofaciliation , each affecting litter decomposition differently under various environmental conditions. Photodegradation is closely related to factors such as solar radiation , litter traits , temperature , moisture , microorganisms , and vegetation cover. The interactions among these factors complicate the patterns of photodegradation. Finally , we identified the main issues in litter photodegradation pathways and intrinsic mechanisms , quantification of its interactive effects with environmental factors , and optimization of traditional carbon turnover models.

Keywords terrestrial ecosystem; carbon cycling; litter decomposition; photodegradation; climate change

本文由国家自然科学基金优秀青年科学基金项目(32122059)和中国科学院"百人计划"项目资助。

²⁰²⁴⁻⁰⁶⁻¹⁷ 收稿, 2024-07-29 接受。

^{*} 通信作者 E-mail: wangqingwei@iae.ac.cn

陆地生态系统碳循环是自然界重要的物质循环 过程,与气候变暖之间存在着重要的反馈关系,其内 部主要机制及关键过程对气候变化的响应是当前全 球变化研究的核心问题之一,而凋落物分解在陆地 生态系统碳平衡和物质循环中起着至关重要的作 用^[1]。在机理上,凋落物分解通常被认为是一个微 生物控制的生物酶过程,由生物因素(如凋落物质 量和微生物)和非生物因素(如温度和降水)共同控 制^[2]。然而,基于传统凋落物分解理论形成的生物 地球化学模型,无法完全解释陆地生态系统凋落物 分解变化特征,尤其在水分受限的干旱和半干旱区 域存在较大争议^[3],这主要因为传统模型忽略了自 然界其他非生物驱动因素的贡献。

太阳辐射不仅是陆地植被吸收同化 CO₂的关键 驱动因子,对凋落物分解过程也起着重要作用^[4]。 Pauli^[5]首次提出,太阳辐射可能影响有机质降解, 但未引起重视。直至 2006 年 阿根廷 Austin 研究团 队明确指出,光降解是干旱、半干旱区凋落物分解的 关键驱动因素(将分解速率提升60%)表明光降解 是传统碳模型在该地区"失灵"的主要原因^[4]。此 后诸多研究表明,光降解不仅存在于其他干旱、半干 旱地区[6-7] 甚至在植被覆盖率高、凋落物层阴暗的 湿润地区,如热带^[8]、亚热带^[9-10]和温带^[11]等森林 生态系统也存在明显的光降解作用。通过整合分析 发现,光降解对全球凋落物分解贡献达15.3%[12], 在全球尺度上证实了光降解是陆地生态系统凋落物 分解的另一普适性控制因子。联合国环境署 (UNEP) 2022 年环境影响评估报告明确指出,光降 解在一定程度上解释了传统生物地球化学模型中 "失踪的碳损失"现象[13] 并认为改变地表太阳辐射 是全球变化驱动陆地生态系统碳循环的主要途径。 因此,厘清太阳辐射对凋落物碳周转的影响机制,有 助于人们更好地理解和预测陆地生态系统碳循环对 气候变化的响应。

凋落物分解过程通常处于多因素综合的环境, 因此光降解的相对贡献及影响机制较为复杂且具有 不确定性。在全球尺度上,大气臭氧层、气候及土地 利用等因素与太阳辐射发生强烈的交互作用,显著 影响凋落物的曝光程度,进而调控其光降解作 用^[14]。而在区域尺度上,光降解过程受到太阳光谱 组成、凋落物性状、降水、温度、微生物活性等因素的 显著影响^[7]。同时,因气候变化及人为干扰导致的 植被覆盖降低,也会加快土壤碳释放并形成气候正 反馈效应。为更好地理解太阳辐射对生态系统碳周 转的驱动机制,本文从光降解作用机理、主要影响因 素以及区域变化特征进行概述,分析研究中存在的 主要问题与不足,并对未来的重点研究方向进行展 望,为创新凋落物分解理论、优化全球碳循环模型提 供科学依据。

1 凋落物光降解的作用机理

光降解作用机理主要包括直接的光矿化、光抑 制作用及间接的光促进效应,太阳辐射对凋落物分 解的净效应是这3种过程综合作用的结果(图1)。

1.1 光矿化作用

光矿化作用是指凋落物有机质高分子化合物如 木质素、纤维素和半纤维素等在吸收紫外线和可见 光等光子能量后,发生化学键断裂,裂解成小分子化 合物,同时释放 CO₂等气体的过程^[15]。在极端干 旱、强辐射地区(如沙漠),这一途径的温室气体排 放量可达凋落物碳损失的 39%^[16]。基于作用对象 和内在化学过程,光矿化可分为初级光矿化和次级 光矿化两类。初级光矿化,即为当有机质分子吸收 辐射后,发生碎裂、分子内重排或分子之间的电子转 移,导致其分子结构发生永久性改变^[15]。次级光矿 化,指有机物中光敏剂吸收辐射并将能量传递给其 他分子,产生活性中间体,间接造成非吸光分子的化 学转化^[15,17]。该过程通过光敏剂与非吸光分子之 间的相互作用来实现。

传统认为,光矿化作用是一个需氧过程,只在有 氧条件下才会发生。然而,近年来的研究发现,光矿 化也可以在无氧条件下发生,只是在有氧条件下反



图 1 陆地生态系统凋落物的光降解机制示意图

Fig.1 Schematic diagram of litter photodegradation mechanism in terrestrial ecosystems.

"+"和 "-"表示对某一变化或过程的影响增加或减少"+" and "-" indicated an increase or decrease in the impact on a change or process. 下 同 The same below.

应过程会更加强烈^[15,18]。例如,太阳辐射可以直接 裂解羧基、羰基和甲氧基等化学基团,生成 CO₂、CO 和 CH₄,而无需经过氧化过程^[18],该途径可能与光 热解或光裂解等非氧化机制有关。这表明过去广泛 接受的光氧化机制可能只是光矿化的途径之一。然 而,对于凋落物光矿化的具体反应过程和产物生成 机理仍需进一步的研究和完善。

1.2 光抑制作用

光抑制作用指紫外线(UV,280~400 nm),尤其 是 UV-B(280~315 nm)辐射,可通过抑制细菌、真菌 等微生物活性,并降低其生物量来减缓凋落物分 解^[17]。如,微生物 DNA 吸收光子后,产生自由基和 活性氧,从而氧化和损伤微生物细胞,致使微生物活 性减弱^[19]。微生物种类对 UV 耐受能力差异较大, 因此强辐射会显著改变微生物群落组成^[20],进一步 影响凋落物的生物降解功能。例如,含有黑色素等 保护色素的微生物比无色素微生物更能抵抗 UV 辐 射^[19];相比细菌,真菌对 UV 辐射更加敏感,耐受能 力较弱^[21]。

相较于植被覆盖率高、低紫外线通量区域 植被 稀疏、强紫外辐射地区的光抑制作用更显著^[12]。另 外,光抑制作用也随温度、湿度和基质可利用性等因 素发生变化^[17]。然而,太阳辐射对微生物的抑制作 用与其对高分子化合物的光矿化作用往往同时发 生,这造成在野外条件很难量化光抑制作用对凋落 物分解的影响程度。

1.3 光促进效应

光矿化作用产生的小分子化合物/可溶性物质 (如有机酸、醛、醇、酚及低数酮)增加,能够提高碳 水化合物的可利用性及微生物酶活性,同时加快淋 溶损失,促进凋落物分解,即光促进效应^[22]。 Méndeza等^[21]通过异步试验最先分离了光促进效 应的贡献值,最多可使凋落物质量损失增加185%。 传统观点认为,光促进效应主要源于光矿化作用对 凋落物化学性质的"修饰"及细胞壁等屏障的破除, 增强了微生物活性及分解作用^[22-23]。近期,Day 等^[24]进一步发现,暴晒后凋落物的淋洗质量损失, 是未暴晒凋落物的2.5倍,表明光矿化作用对后续 淋溶损失等非生物过程的显著影响,同样属于光促 进效应的范畴。

综上,太阳辐射引发的间接光促进效应对凋落 物分解的正向作用可能比光矿化作用本身更为显 著。然而,目前对凋落物光促进效应的具体机理研 究较为薄弱。

2 凋落物光降解作用的主要影响因素

凋落物光降解作用的主要影响因素包括太阳辐射特征(包括辐射量、光谱组成)、凋落物性状(包括 木质素、纤维素、半纤维素、酚类、角质层、比表面积 等)、气候因素(温度、降水等)、分解者,以及由极端 气候事件、人类活动干扰、自然灾害等造成的植被覆 盖变化(图 2)。



图 2 太阳辐射和气候变化对凋落物光降解、气体排放和陆地生态系统碳循环的潜在影响(改自 Neale 等^[13])

Fig.2 Potential impacts of solar radiation and climate change on litter photodegradation, gas emissions, and terrestrial ecosystem carbon cycling (modified from Neale et $al^{[13]}$).

紫色箭头和橙色箭头分别指示了 UV-B 和 UV-A & 可见光对凋落物光降解的直接影响;两条带虚线的箭头表明 UV-B 和 UV-A & 可见光对分解 者的直接影响(光抑制) Purple and orange arrows indicated direct effects of solar UV-B and UV-A & visible radiation on litter photodegradation, respectively. The two dashed arrows indicated direct effects of UV-B and UV-A & visible radiation on the decomposer organisms (photoinhibition).

2.1 太阳辐射

太阳辐射对凋落物分解的影响程度直接与累计 辐射量和光谱组成相关,而地表太阳辐射特征受平 流层的臭氧层厚度变化,以及对流层的气候及气溶 胶等环境变化的影响^[13],从而对凋落物光降解进程 及作用程度产生显著影响。

2.1.1 累计辐射量 光降解的相对贡献与凋落物 曝光的时间及辐射通量密度呈正相关^[2]。尤其在 沙漠等干旱地区,由于地表强辐射,光降解作用较其 他区域显著^[4]。如 UV-B 辐射增强 80%时,沙漠凋 落物分解可增加 3%~4%^[25]。在中国浙江,UV-B 辐射增强使得杉木(*Cunninghamia lanceolata*)和马 尾松(*Pinus massoniana*)凋落物质量损失分别增加 69.6%和 47.7%^[10,26]。有研究表明,太阳辐射剂量 的增加可以显著增强光矿化作用,促进温室气体释 放并降低凋落物木质素含量^[2]。然而,受凋落物化 学结构组成及含量限制,太阳辐射累计量的光降解 作用可能存在一定的阈值,但目前相关研究较少,在 大多数生态系统类型中仍然缺少相关数据。

2.1.2 光谱组成 太阳辐射的紫外和可见光波段 是驱动光降解的主要光谱分区,但其相对贡献存在 明显差异。由于臭氧层衰减的历史原因,过去绝大 多数研究主要关注 UV 辐射 ,尤其是 UV-B 辐射的光 降解作用^[25,27]。例如,UV-B辐射在阿根廷干旱草 地的贡献为 30%^[4],在北美索诺兰沙漠为 14%~ 22%^[25]; 降水增加可将其作用提高至48%~ 230%^[10]。最近研究发现,UV-B辐射在一些生态系 统类型中并没有显著作用[27],而可见光,尤其是短 波的蓝光和绿光(400~600 nm)为光降解的主要驱 动光谱^[22 28-29]。Day 等^[30]的光矿化光谱加权响应 模型显示,蓝绿光的光矿化作用可直接贡献 30%的 凋落物 CO₂排放量,并通过光促进效应使得随后的生 物分解增强 30% [22] 这主要是因为木质素能够强烈 吸收蓝绿光辐射^[28]。即使在湿润的温带森林,短期 的蓝光照射同样能够加速凋落物分解进程^[31-32],这 进一步表明蓝光作为驱动凋落物光降解的关键波段。

蓝光是可见光的主要波段之一,这说明太阳光 可到达的生态系统均有光降解的存在。这一普适性 发现,暗示着过去关注 UV-B 辐射的相关研究需要 进行重新评估,同时建议未来生态系统碳周转研究 应该重点考虑光降解的贡献及其过程机制。

2.1.3 大气辐射传输 太阳辐射在大气传输过程 中受到平流层的臭氧层衰减、对流层的云层与气溶 胶变化、气候变化及其相互作用的干扰 到达地表的 辐射强度和光谱组成发生剧烈改变^[33],从而对陆地 生态系统凋落物分解及碳周转产生复杂影响。大气 臭氧能够吸收绝大多数 UV-B 辐射,给地球提供重 要紫外防护屏障^[20]。但随着人类活动的加剧,20 世纪80年代以来臭氧层出现衰减甚至漏洞,其臭氧 浓度减少1%,会直接造成地表增加2%的紫外辐射 量^[34]。随着蒙特利尔议定书的成功实施,臭氧层在 全球尺度上得到了良好的恢复;但是在区域上存在 较大波动,比如人口密集居住的亚洲地区,臭氧层仍 在持续变薄^[35]。

对流层的大气活动能够进一步改变太阳辐射的 辐射通量及光谱特征。动态变化的云层,以及由汽 车尾气、工业排放以及野火产生的气溶胶变化,通过 遮蔽、发射和光谱选择性吸收,对UV辐射及蓝光等 短波段产生较大干扰^[17]。预计2100年,热带和中 纬度地区的紫外线指数将分别增加3%~8%,具体 取决于模型中使用的温室气体情景、云量和气溶胶 浓度^[36]。另一方面,臭氧消耗也可以通过更改大气 环流模式以及改变风、降水和温度的区域模式来加 剧气候变化,进而影响地表太阳辐射分布格局及光 降解的温室气体排放^[34]。在未来剧烈的气候变化 情境下,光降解可能会增加气候正反馈效应及潜在 的气候风险。

2.2 凋落物功能性状

凋落物初始功能性状,特别是其化学性状及形态特征,直接影响其光谱吸收的特性及辐射量的累积量^[19],在很大程度上决定了光降解相对贡献及其进程。

2.2.1 化学性状 凋落物的化学组成,如木质素、 纤维素、半纤维素等作为光矿化的主要作用对象,均 会影响凋落物的光降解程度。

众多研究证实,木质素光降解损失是凋落物光 降解总损失量的关键部分;木质素含量越高,凋落物 光降解作用越强^[3,37]。同时,也有不少研究发现,光 降解作用与木质素含量无关,而是取决于凋落物碳 氮比^[15,38]。这种争议可能跟木质素类型直接相关。 在自然界中,木质素主要由不同光敏感性的愈创木 基结构(G)、紫丁香基结构(S)和对羟苯基结构(H) 组合而成。例如,双子叶木质素单体以G-S型为主, 单子叶植物为G-S-H型^[38]。Keiser等^[39]发现,相较 于H单体,双子叶植物凋落物的木质素G单体和S 单体对太阳辐射更为敏感,光降解中相对含量下降 10%~65%。相反,Lin等^[40]研究表明,单子叶植物 木质素H单体光敏感性更强,UV辐射使其含量降 面进行探索。

低 20% 但木质素总量没有变化。这表明木质素单体的光敏感性取决于其初始含量及凋落物类型 ,而以往仅关注木质素总量的研究结果可能过高或过低地评估了太阳辐射对生态系统碳周转的驱动作用。因此 ,未来的光降解研究需要从木质素分子结构层

纤维素和半纤维素对太阳辐射也具有较高的敏 感性 特别是低木质素、高纤维素含量的凋落物类 型^[38]。例如,Adair等^[41]在草地生态系统的研究发 现,光降解造成的 80%~90%凋落物质量损失来自 于纤维素库,挑战了木质素是凋落物光降解首要目 标的传统认知。然而,Austin等^[28]研究发现,单纯 的纤维素只有在添加木质素后才会发生光降解,且 光降解速率随添加的木质素浓度增加而增加。这表 明纤维素或半纤维素的光降解很可能通过光敏剂的 间接作用而发生^[15,41],且取决于纤维素(半纤维素) 与木质素含量比。目前为止,纤维素、半纤维素的光 降解相关机制仍然有待阐明。

周落物中酚类次生代谢物的积累可能会影响光 降解^[11]。植物经过长期的适应与进化 形成一套次 生代谢抗逆系统,当面对强 UV-B 辐射等胁迫环境 时 其叶片表面会合成积累类黄酮等酚类代谢物 以 滤除或减弱入射的 UV-B 辐射,降低其损伤^[37,42]。 当叶片变老后 部分酚类代谢物仍会存在于其凋落 叶中。近期在温带森林的研究发现, 酚类化合物浓 度与光降解强度在林窗处呈负相关,但在林下呈正 相关关系 因此 酚类化合物对光降解的影响具有双 向性[11]。在强辐射的林窗处,光降解以光矿化为 主 凋落物表面的酚类物质减弱 UV-B 辐射的光矿 化作用;而在辐射较弱的林下,光促进效应占主导, 这些酚类物质反而保护凋落物内微生物分解者,免 受 UV 辐射损伤 间接促进凋落物分解^[11 43]。然而, 由于以上结论缺少机理性探讨,"酚类物质双向性" 假说还有待进一步的验证和补充。

2.2.2 形态结构特征 植物凋落物的角质层、表面 蜡和毛状体等物质可以作为物理屏障,不仅可以有 效隔离水分和微生物分解者,阻碍生物分解^[23],还 能阻挡太阳辐射进入植物组织内部^[44],降低光降解 作用。通常木质素等有机高分子化合物位于植物表 皮内部,只有在角质层等外表面被破坏或移除后才 会暴露于太阳辐射^[37]。例如,Logan等^[23]发现,在 去除角质层后,光降解造成的凋落物质量损失在半 年内增加了4倍。然而,表面蜡等也可作为凋落物 光矿化的主要目标之一,可贡献光矿化气体通 量^[16];这些表面物质对光降解的多重作用,造成凋 落物分解过程复杂化,其影响机制需要深入研究。

凋落物比表面积(如比叶面积、比枝长)表征凋 落物辐射截留能力,也是影响光降解的主要因素之 一^[19]。已有研究证实,凋落物比表面积越大,光降 解作用越强^[6]。例如,Brandt等^[45]发现,以单位面 积量化凋落物光矿化作用时,不同密度的凋落物类 型间 CO₂释放量没有显著差异,而是比表面积决定 着光降解的相对重要性。植物功能性状多样性显著 影响生态系统碳循环过程。因此,植物功能性状 (尤其是比表面积)是凋落物光降解及碳周转模型 研究中一个重要领域和热点问题。

2.3 水分

在非生物因素中,降水是调控凋落物分解对太 阳辐射响应的重要因素^[46]。降水可从多个方面影 响凋落物光降解进程。一方面,降水可以促进光矿 化产生的可溶性物质淋失,促进分解。特别是在年 降水量小于 200 mm 地区^[46],光降解贡献通常与降 水量呈正相关,暴晒处理的凋落物质量损失在水分 添加下显著提高 2.6 倍^[24]。另一方面,湿润条件有 利于提高微生物的活性和数量,放大光促进效 应^[9]。同时,降水能够有效提高植物生长,一定程 度改变了凋落物质量、植物群落结构及其透光度,间 接地影响凋落物光降解^[19]。然而,当前有关降水频 率与光降解的交互作用如何影响凋落物分解过程及 其机制尚不清楚。

2.4 温度

温度是影响陆地生态系统光降解另一重要的非 生物因素^[19]。温度升高可增强太阳辐射对粗木质 残体和凋落叶的分解速度^[47]。一方面 ,温度升高会 影响凋落物光化学矿化过程。当温度升高3℃时, UV-B 辐射的光降解率提高了 29%^[48]。Lee 等^[18]研 究发现,随着环境温度的升高(15~35℃),光矿化 过程中产生 CO₂的比例和总量增加。在给定辐射剂 量下 凋落物光矿化气体排放速率甚至可随温度呈 指数增长^[16,49]。另一方面,温度作为生物活动和酶 促反应的重要驱动因素,增温会进一步放大光促进 效应^[17,44]。然而,在黑暗条件下,温度本身(低于70 ℃)的热降解是非常有限的,其造成的气体排放仅 为凋落物有机碳的 0.8% 与光降解相比几乎可以忽 略不计^[49]。这说明气候变暖主要与太阳辐射及微 生物活动发生交互作用 间接影响生态系统碳周转。 尽管如此 关于凋落物光降解和环境温度之间关系 的研究仍然非常有限,对于温度变化对光促进效应

https://www.cnki.net

中国知网

的影响及其过程机制还不清楚。

2.5 分解者

生物分解者是影响凋落物分解的重要因素,也 是决定光促进效应的关键生物因素。因此,微生物 的群落结构和代谢活性差异势必会影响凋落物光降 解作用^[24,40]。如湿润环境中微生物活性增加,显著 提升了微生物的分解能力,进而增加光促进效 应^[13]。同样在降水丰沛地区,紫外线辐射通过光促 进效应加速凋落物分解,暴露于紫外线辐射通过光促 进效应加速凋落物分解,暴露于紫外线辐射使微生 物降解增加了1倍^[9]。另外,土壤动物(如白蚁)对 光降解的影响机制主要包括消化凋落物底物、破碎 凋落物组织和摄食微生物以增加光照接触面和调控 微生物活动等,进而间接影响凋落物光降解作 用^[7,50]。微生物分解能力与凋落物总体分解量密切 相关,使得分解者对凋落物光降解作用的具体影响 研究成为挑战,有待进一步研究。

2.6 植被覆盖

土地利用、气候变化等引发的植被覆盖变化,能 够直接决定地表辐射,显著影响凋落物光降解。伴 随气候变暖,强风暴、热浪、极端干旱、极端低温及冰 雪冻害等全球极端气候事件频发,加之全球频繁的 森林火灾、病虫害(如松材线虫),能够对诸多生态 系统的植被结构造成严重破坏,造成大面积土壤表 面及枯落物遭受长期暴晒,极大促进了有机物光降 解释放大量温室气体,与气候变化形成复杂的反馈 关系^[13]。未来,极端气候事件与太阳辐射的交互作 用如何影响陆地生态系统结构和功能是研究的热点 和难点。

为应对气候变化,国内外实施了诸多重要生态 系统保护和修复重大工程,如我国的三北防护林、天 然林保护等重大生态工程,取得了显著效果,退化植 被逐渐恢复,覆盖度增加^[51],降低了地表凋落物的 曝光程度,从而减少凋落物光降解^[52]。中高纬度地 区典型的植被冠层物候变化也在一定程度上调控了 林下太阳辐射及其光降解作用^[43]。联合国环境署 2022 年环境影响评估报告认为,全球变化改变地表 太阳辐射是驱动陆地生态系统碳循环的主要途 径^[13],在全球碳收支评估方面,需要系统考虑太阳 辐射、气候变化、土地利用变化的交互效应。

3 不同环境尺度的光降解特征

太阳辐射驱动的凋落物光降解在陆地生态系统 中普遍存在 但是在不同研究尺度上光降解贡献及 其机制存在显著差异。

3.1 林分尺度

随林分冠层结构的变化 到达森林地表的太阳 辐射变化很大^[34] 可能会对凋落物光降解产生复杂 影响。最新研究表明、林窗处地表凋落物接受了大 量的太阳辐射 其累计量甚至超过林下的 30 倍 在 不同林分类型均能产生显著的光降解作用^[11]。原 位光谱滤除控制试验证实,温带落叶林林窗处太阳 辐射能够将凋落物分解速率提升 120%,其中的 90%来自蓝光贡献;随着林窗打开 20% ,生态系统碳 释放增加 13%^[11]。在亚热带吊皮锥(Castanopsis *kawakamii*) 天然林,适度大小的林窗(50~100 m²) 可以显著提高叶片和枝条凋落物的分解速率^[53]。 而 Wu 等^[54] 却发现 在高山生态系统林窗延缓了细 枝凋落物的分解进程,这可能是因为高山强紫外辐 射产生的光抑制效应超过了正向的光降解作用。这 说明光降解作用在林分尺度上的变化规律与生境辐 射特征密切相关。

在林分内部,植物的凋落模式和到达地面后的 覆盖程度也会对光降解作用产生重要影响。植物凋 落物位置(如在土壤表面、被掩埋或被尘土覆盖)通 过影响其曝光程度,决定光降解碳损失^[19]。在自然 界,植物叶片在衰老后不会立即脱落(比如草本植 物、木本栎类等),通常保留在植株上一定时间,成 为立枯凋落物^[54]。相比于地表凋落物,立枯凋落物 更容易暴露于太阳辐射,并阻碍分解者定殖^[55]。有 研究表明,立枯凋落物的分解速率相比地表凋落物 提高了 92%^[56],这主要归因于立枯凋落物长时间受 到的光矿化作用,在降水发生时大量可溶物的浸出, 造成其质量损失甚至快于具有强生物活性的地表凋 落物。

凋零后到达地表的凋落物容易被土壤或其他凋 落物覆盖 降低太阳辐射的暴晒程度,但有利于微生 物的定殖^[57]。根据 Barnes 等^[17]的综合概念模型, 地表凋落物在完全暴露、到部分被覆盖、再到完全被 覆盖过程中,其分解的主要机制从光降解主导逐渐 转变为微生物分解主导。但在分解速度上,完全暴 露与完全被覆盖凋落物相当或更快,进一步证实了 太阳辐射对碳周转的重要性^[58]。目前,缺乏立枯、 地表及被覆盖凋落物类型的对比研究,尚未明确不 同凋落模式的光降解途径及其对林分碳周转的贡献 量差异。

3.2 区域尺度

太阳辐射、降水、温度、微生物活性等环境因素的复杂变化对光降解过程有很大影响。因此,不同

35 卷

9期

干旱区研究中,光降解促使凋落物质量损失提 高 30%~100%^[59-60]。在半干旱的巴塔哥尼亚草原, Austin 等^[4]发现,光降解可使凋落物质量损失提高 60%。在湿润森林区,仅UV辐射可提高47%的周 落物质量损失^[9],全光谱太阳辐射可使凋落物分解 速率提高 120% [11]。相反 ,高山森林和寒带森林生 态系统的 UV 辐射延缓了凋落物的分解进程^[43 55] 这与所述区域存在较强的光抑制作用有关。基于跨 纬度梯度(从中国广东鹤山站、河南鸡公山站到内 蒙古大青沟站) 的研究发现 随着纬度增加 ,光降解 贡献量降低(分别为 58.4%、44.3%、42.5%),主要受 到累积辐照量、土壤温度和湿度的影响^[62]。Liu 等^[46]对不同降水区的研究结果进行整合,发现在降 水量低于 200 mm 和高于 800 mm 的地区 ,太阳辐射 导致质量损失分别显著增加 25%和 17%,而在降水 量为 200~400 和 400~800 mm 时仅增加 4.9% 和 13.1% 即光降解贡献随降水量先减后增 在干旱区 和湿润区最为显著。

光降解作用机理在不同区域明显不同(图2)。 在典型干旱地区,其具有高温少雨、强辐射、低植被 覆盖度及低微生物活动等特征,因此光降解以紫外 线辐射,特别是以UV-B驱动的光矿化反应为 主^[30,62]。而在湿润环境条件下,高植被覆盖度会阻 挡大量太阳辐射,温暖潮湿的气候下具有较高的微 生物活性,光降解机理趋向于微生物分解或淋溶损 失增强的光促进效应^[9]。此外,不同区域光降解作 用也会受到臭氧层衰减和气候变化等不同程度的影 响,进一步改变陆地生态系统温室气体排放和碳循 环过程^[35]。但因为不同研究中试验材料和方法的 差异以及环境条件的复杂性,研究结果之间的可比 性较差,光降解贡献的区域变异规律存在较大的不 确定性,而且对湿润地区的光降解作用关注仍然 较少。

3.3 全球尺度

已有的研究从过程到机理均证实了太阳辐射对 凋落物分解的重要驱动作用,但太阳辐射在全球尺 度上对陆地生态系统凋落物分解的贡献依然不清, 主要光谱分区的相对重要性仍然不确定。

由于各个时期的光降解研究侧重地区或试验方 法等差别,不同时期的统计结果存在较大差异。 King 等^[15]研究表明,全球太阳辐射可使凋落物质量 损失增加23%,其中UV-B的贡献总体较小,但所有 数据多数来自干旱地区的研究。同样 Song 等^[27]和 Wang 等^[7]的研究也表明,UV-B 辐射对凋落物质量 损失没有显著影响。这很可能是因为 UV-B 辐射对 凋落物降解性的积极影响被其对微生物活性的负面 影响所抵消。整合分析全球范围在自然条件下太阳 光谱滤除控制试验,发现暴露在全光谱太阳光下,陆 地生态系统凋落物损失增加了 15.3%,其中 13.8% 的增量来自蓝光贡献,而紫外辐射或者 UV-A、UV-B 单波段的影响仅表现在特定区域或生态系统^[12]。 这一结果在全球尺度上证实了光降解的重要性,且 蓝光是驱动光降解的关键波段,而不是传统认为的 紫外辐射。

从模型模拟角度,Adair 等^[41]和 Chen 等^[63]团 队尝试将太阳辐射整合到 DayCent 生物地球化学模 型,评估光降解对凋落物分解贡献为6%~15%。该 模型仅基于一项只有3个样点的干旱半干旱区域的 UV 辐射控制试验数据,模拟结果很难准确反映全 球光降解作用及其光谱贡献。因此,亟需开展大尺 度、标准化、长期性的网络监测与评估,以探究光降 解区域变化格局及其驱动因子,从而为优化陆地生 态系统碳循环模型提供关键数据支撑。

4 研究展望

凋落物光降解涉及复杂的化学、物理、生物过程,受到太阳辐射、其他环境因子、凋落物性状和植被覆盖等的影响,且各因子间存在复杂的交互作用。 目前,关于太阳辐射对凋落物分解的贡献及作用机制近年来已开展了许多研究,但仍存在一些问题和挑战。

4.1 拓展凋落物光降解的研究范畴

太阳辐射对凋落物分解的影响在陆地生态系统 普遍存在。目前,关于凋落物光降解的研究多集中 在干旱和半干旱区域,对于湿润和半湿润地区的研 究仍然不足。湿润环境具有较强的淋溶作用和微生 物活性,其光降解相对贡献可能比干旱地区更显 著^[11],目前相关研究仍然匮乏。此外,已有的凋落 物光降解研究大多集中在荒漠和草地生态系统,而 在森林生态系统中关注较少。最后,当前的植物光 降解效应研究大多关注于叶片凋落物,而关于植物 的茎干和枝条光降解研究较少。枯木分解是陆地生 态系统土壤有机碳和养分的重要来源,且具有更高 的木质素组成作为光降解目标。探究枯木光降解有 助于揭示更加系统完整的生态系统养分循环过程。

4.2 揭示光降解作用途径及其内在机制

光矿化过程中会产生大量包含-OH、-CHO、

-COOH等亲水性官能团的各类有机酸、醛、醇、酚和 低数酮等可溶性产物,这些可溶性物质对于后续凋 落物分解和碳循环具有重要影响,尤其是酚类物质 对分解者群落具有重要的调节作用。目前,光矿化 后生成的各类有机产物的具体化学组成及凋落物类 型间的差异还有待进一步研究。未来研究中可以通 过收集光矿化后的凋落物淋溶液结合红外光谱、核 磁共振等新技术手段,探讨光矿化过程产生的可溶 性物质分子结构及组成特征。光促进效应对凋落物 分解的影响可能比光矿化作用更重要,但其机理仍 然不明。今后应尝试区分光促进过程中凋落物淋溶 非生物损失和生物分解的贡献。光降解作用途径及 其机制的研究能够为理解生态系统养分循环过程提 供重要科学依据。

4.3 量化光降解与环境因子的交互效应

凋落物光降解的影响因素众多,不同环境区域 的太阳辐射、环境温湿度、凋落物性状、土壤群落等 存在显著差异,均会影响光降解贡献及作用机理。 但过去大多数光降解研究仅涉及单一生态系统类型 或环境条件,缺乏对多要素、多过程交互效应的综合 研究;而且研究方法和环境因素各异,以致研究结果 间缺少可比性,太阳辐射对凋落物分解的相对重要 性仍存在争议。为了解决上述问题,有必要统一试 验材料和研究方法,建立区域尺度变化的长期监测 网络,并开展多环境要素的控制试验;同时,在全球 变化背景下需关注气温升高、降水变化、氮沉降、极 端气候事件等如何影响凋落物光降解作用,以明确 气候变化、不同土地利用等情景下凋落物光降解的 区域变化格局及其驱动要素。

4.4 优化传统碳周转模型

基于微生物代谢的传统分解模型对凋落物碳排 放量存在系统性低估。目前,这些模型忽略了太阳 辐射对凋落物分解过程的重要作用。今后的研究应 尝试将光降解作为变量纳入分解模型,并进一步开 展新模型的验证试验,以准确评估和预测陆地生态 系统碳循环及其对太阳辐射和气候变化交互作用的 响应。

参考文献

- [1] 贾丙瑞. 凋落物分解及其影响机制. 植物生态学报, 2019,43(8):648-657
- [2] Mendez MS, Ballare CL, Austin AT. Dose-responses for solar radiation exposure reveal high sensitivity of microbial decomposition to changes in plant litter quality that occur during photodegradation. New Phytologist, 2022,

235: 2022-2033

- [3] Day TA, Bliss MS, Tomes AR, et al. Desert leaf litter decay: Coupling of microbial respiration, water-soluble fractions and photodegradation. Global Chang Biology, 2018, 24: 5454-5470
- [4] Austin AT, Vivanco L. Plant litter decomposition in a semi-arid ecosystem controlled by photodegradation. Nature, 2006, 442: 555–558
- [5] Pauli F. Soil fertility problem in arid and semi-arid lands. Science, 1964, 315: 361-364
- [6] Liu GF, Wang L, Jiang L, et al. Specific leaf area predicts dryland litter decomposition via two mechanisms. Journal of Ecology, 2018, 106: 218–229
- [7] Wang J , Liu LL , Wang X , et al. The interaction between abiotic photodegradation and microbial decomposition under ultraviolet radiation. Global Chang Biology , 2015 , 21: 2095-104
- [8] Marinho OA, Martinelli LA, Duarte-Neto PJ, et al. Photodegradation influences litter decomposition rate in a humid tropical ecosystem, Brazil. Science of the Total Environment, 2020, 715: 136601
- [9] Jiang H , Pan YT , Liang JW , et al. UV radiation doubles microbial degradation of standing litter in a subtropical forest. Journal of Ecology , 2022 , 110: 2156–2166
- [10] 宋新章,张慧玲,江洪,等.UV-B 辐射对亚热带森 林凋落叶分解的影响.林业科学,2012,48(1):13-17
- [11] Wang QW, Pieriste M, Liu CG, et al. The contribution of photodegradation to litter decomposition in a temperate forest gap and understorey. New Phytologist, 2021, 229: 2625-2636
- [12] Wang QW, Pieristè M, Kotilainen TK, et al. The crucial role of blue light as a driver of litter photodegradation in terrestrial ecosystems. Plant and Soil, 2022, 488: 23–38
- [13] Neale RE, Barnes PW, Robson TM, et al. Environmental effects of stratospheric ozone depletion, UV radiation, and interactions with climate change: UNEP environmental effects assessment panel, update 2020. Photochemistry and Photobiology, 2021, 20: 1–67
- [14] Wang Z , Tan B , Yang WQ , et al. Forest gaps accelerate the degradation of cellulose and lignin in decaying logs in a subalpine forest. European Journal of Forest Research , 2023 , 142: 27–36
- [15] King JY, Brandt LA, Adair EC. Shedding light on plant litter decomposition: Advances, implications and new directions in understanding the role of photodegradation. Biogeochemistry, 2012, 111: 57–81
- [16] Day TA, Bliss MS. Solar Photochemical emission of CO₂ from leaf litter: Sources and significance to C loss. Ecosystems, 2019, 23: 1344–1361
- [17] Barnes PW, Throop HL, Archer SR, et al. Sunlight and soil-litter mixing drivers of litter decomposition in drylands. Progress in Botany, 2015, 76: 273-302
- [18] Lee H, Rahn T, Throop H. An accounting of C-based trace gas release during abiotic plant litter degradation. Global Change Biology, 2011, 18: 1185–1195
- [19] 程璐, 文永莉, 程曼. UV-B 辐射增强对陆地生态温

室气体排放影响的研究进展.中国农学通报,2022,38(33):80-88

- [20] Braga GU, Rangel DE, Fernandes EK, et al. Molecular and physiological effects of environmental UV radiation on fungal conidia. Current Genetics, 2015, 61: 405–25
- [21] Méndez MS, Martinez ML, Araujo PI, et al. Solar radiation exposure accelerates decomposition and biotic activity in surface litter but not soil in a semiarid woodland ecosystem in Patagonia, Argentina. Plant and Soil, 2019, 445: 483–496
- [22] Austin AT, Méndeza MS, Ballaré CL. Photodegradation alleviates the lignin bottleneck for carbon turnover in terrestrial ecosystems. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2016, 113: 4392–4397
- [23] Logan JR, Barnes P, Evans SE. Photodegradation of plant litter cuticles enhances microbial decomposition by increasing uptake of non-rainfall moisture. Functional Ecology , 2022 , 36: 1727–1738
- [24] Day TA, Urbine JM, Bliss MS. Supplemental precipitation accelerates decay but only in photodegraded litter and implications that sunlight promotes leaching loss. Biogeochemistry, 2022, 158: 113–129
- [25] Day TA, Zhang ET, Ruhland CT, Exposure to solar UV-B radiation accelerates mass and lignin loss of *Lar-rea tridentata* litter in the Sonoran Desert. Plant Ecology, 2007, 193: 185–194
- [26] 张慧玲,宋新章,张智婷,等.UV-B 辐射对杉木凋 落叶分解的影响.应用生态学报,2011,22(4): 845-850
- [27] Song XZ, Peng CH, Jiang H, et al. Direct and indirect effects of UV-B exposure on litter decomposition: A meta-analysis. PLoS One, 2013, 8(6): e68858
- [28] Austin AT, Ballare CL. Dual role of lignin in plant litter decomposition in terrestrial ecosystems. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107: 4618–4622
- [29] Li XZ, Wang YN, Zhang JJ, et al. Autumn sunlight promotes aboveground carbon loss in a temperate mixed forest. Ecological Processes, 2024, 13: 48
- [30] Day TA , Bliss MS. A spectral weighting function for abiotic photodegradation based on photochemical emission of CO₂ from leaf litter in sunlight. Biogeochemistry , 2019 , 146: 173-190
- [31] Pieriste M , Chauvat M , Kotilainen TK , et al. Solar UV– A radiation and blue light enhance tree leaf litter decomposition in a temperate forest. Oecologia , 2019 , 191: 191–203
- [32] Wang QW, Chauvat M, Kotilainen TK, et al. Canopy structure and phenology modulate the impacts of solar radiation on C and N dynamics during litter decomposition in a temperate forest. Science of the Total Environment, 2022, 820: 153185
- [33] Deng JJ, Fang S, Fang XM, et al. Forest understory vegetation study: Current status and future trends. Forestry Research, 2023, 3: 6
- [34] Bernhard GH, Bais AF, Aucamp PJ, et al. Stratospheric

ozone , UV radiation , and climate interactions. Photochemical & Photobiological Sciences , 2023 , 22: 937-989

- [35] Barnes PW, Robson TM, Zepp RG, et al. Interactive effects of changes in UV radiation and climate on terrestrial ecosystems, biogeochemical cycles, and feedbacks to the climate system. Photochemical & Photobiological Sciences, 2023, 22: 1049–1091
- [36] Bernhard GH, Madronich S, Lucas RM, et al. Linkages between COVID-19, solar UV radiation, and the Montreal Protocol. Photochemical & Photobiological Sciences, 2023, 22: 991-1009
- [37] Wang QW, Robson TM, Pieristè M, et al. Testing trait plasticity over the range of spectral composition of sunlight in forb species differing in shade tolerance. Journal of Ecology, 2020, 108: 1923–1940
- [38] Huang G , Zhao HM , Li Y. Litter decomposition in hyper-arid deserts: Photodegradation is still important. Science of the Total Environment , 2017 , 601-602: 784-792
- [39] Keiser AD, Warren R, Filley T, et al. Signatures of an abiotic decomposition pathway in temperate forest leaf litter. Biogeochemistry, 2021, 153: 177–190
- [40] Lin Y, King JY, Karlen SD, et al. Using 2D NMR spectroscopy to assess effects of UV radiation on cell wall chemistry during litter decomposition. Biogeochemistry, 2015, 125: 427-436
- [41] Adair EC, Parton WJ, King JY, et al. Accounting for photodegradation dramatically improves prediction of carbon losses in dryland systems. Ecosphere, 2017, 8: e01892
- [42] 马靖然,王亚楠,常璐,等.冠层光谱组成对红松和 蒙古栎幼苗生长和光合荧光特性的影响.应用生态 学报,2022,33(9):2314-2320
- [43] Pieriste M, Neimane S, Solanki T, et al. Ultraviolet radiation accelerates photodegradation under controlled conditions but slows the decomposition of senescent leaves from forest stands in southern Finland. Plant Physiology and Biochemistry, 2020, 146: 42–54
- [44] Zukswert JM, Prescott CE. Relationships among leaf functional traits, litter traits, and mass loss during early phases of leaf litter decomposition in 12 woody plant species. Oecologia, 2017, 185: 305–316
- [45] Brandt LA, Bohnet C, King JY. Photochemically induced carbon dioxide production as a mechanism for carbon loss from plant litter in arid ecosystems. Journal of Geophysical Research: Biogeosciences, 2009, 114: G02004
- [46] Liu YL, Li L, Wang SQ, et al. Precipitation modulates the net effect of solar radiation on litter decomposition and CO₂ emission: A meta-analysis. Frontiers in Plant Science, 2023: 1200155
- [47] Grunzweig JM, De Boeck HJ, Rey A, et al. Dryland mechanisms could widely control ecosystem functioning in a drier and warmer world. Nature Ecology & Evolution, 2022, 6: 1064–1076
- [48] Almagro M , Maestre FT , Martínez-López Javier , et al. Climate change may reduce litter decomposition while

enhancing the contribution of photodegradation in dry perennial Mediterranean grasslands. Soil Biology and Biochemistry , 2015 , 90: 214-223

- [49] Day TA , Bliss MS , Placek SK , et al. Thermal abiotic emission of $\rm CO_2$ and $\rm CH_4$ from leaf litter and its significance in a photodegradation assessment. Ecosphere , 2019 , 10: e02745
- [50] 王新源,赵学勇,李玉霖,等.环境因素对干旱半干 旱区凋落物分解的影响研究进展.应用生态学报, 2013,24(11):3300-3310
- [51] Zhang JJ, Kang L, Cao Y, et al. Litter decomposition in pure and mixed plantations on the Loess Plateau, China: Lack of home-field advantage. Catena, 2024, 244: 108239
- [52] Predicka KI, Archera SR, Aguillona SM, et al. UV-B radiation and shrub canopy effects on surface litter decomposition in a shrub-invaded dry grassland. Journal of Arid Environments, 2018, 157: 13–21
- [53] Chen J , Zhu J , Wang ZW , et al. Canopy gaps control litter decomposition and nutrient release in subtropical forests. Forests , 2023 , 14: 673
- [54] Wu AM, You CM, Yin R, et al. Forest gaps slow lignin and cellulose degradation of fir (*Abies faxoniana*) twig litter in an alpine forest. Geoderma, 2022, 424: 116010
- [55] Gliksman D, Yael N, 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: 427–439
- [56] Wang J , Liu LL , Wang X , et al. High night-time humidity and dissolved organic carbon content support rapid decomposition of standing litter in a semi-arid landscape.

Functional Ecology , 2017 , 31: 1659-1668

- [57] Lee H, Fitzgerald J, Hewins DB, et al. Soil moisture and soil-litter mixing effects on surface litter decomposition: A controlled environment assessment. Soil Biology and Biochemistry, 2014, 72: 123–132
- [58] McBride SG, Levi EM, Nelson JA, et al. Soil-litter mixing mediates drivers of dryland decomposition along a continuum of biotic and abiotic factors. Ecosystems, 2023, 26: 1349–1366
- [59] Day TA, Guénon R, Ruhland CT. Photodegradation of plant litter in the Sonoran Desert varies by litter type and age. Soil Biology and Biochemistry , 2015, 89: 109–122
- [60] Berenstecher P , Vivanco L , Perez LI , et al. Sunlight doubles aboveground carbon loss in a seasonally dry woodland in Patagonia. Current Biology , 2020 , 30: 3243-3251
- [61] 吴金桔,苏宝玲,李星志,等.凋落物分解对太阳辐射的纬度性响应特征.应用生态学报,2024,35(9): 2511-2517
- [62] 柳淑蓉,胡荣桂,蔡高潮.UV-B 辐射增强对陆地生态系统碳循环的影响.应用生态学报,2012,23(7): 1992-1998
- [63] Chen M, Parton WJ, Adair EC, et al. Simulation of the effects of photodecay on long-term litter decay using DayCent. Ecosphere, 2016, 7: e01631

作者简介 张娟娟,女,1998年生,博士研究生,主要从事 森林生态系统研究。E-mail: zhangjuanjuan2016@163.com 责任编辑 孙 菊

35 卷