

气候变化下湿地生态系统碳、氮循环研究进展

宋长春, 宋艳宇*, 王宪伟, 郭跃东, 孙 丽, 张新厚

(中国科学院湿地生态与环境重点实验室, 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 吉林 长春 130102)

摘要:湿地是陆地生态系统重要的碳库和氮库, 气候变化显著影响了湿地中的植物和土壤微生物, 改变了湿地生态系统的碳、氮循环过程, 而且日趋增强的人类活动更加剧了这种变化。综述了湿地中地上和地下生物过程、地上与地下生物过程交互作用对气候变化的响应及其对土壤碳、氮循环的影响、气候变化与人类活动叠加对湿地植物和土壤营养物质可利用性的交互影响, 指出了相关研究中存在的不足, 展望了未来相关研究的趋势。

关键词:碳循环; 氮循环; 湿地; 过程; 气候变化; 人类活动

中图分类号: O613; X17 **文献标识码:** A **文章编号:** 1672-5948(2018)03-424-08

湿地是陆地生态系统重要的碳库, 虽然湿地面积仅占陆地面积的2%~6%, 但是, 其碳储量可达 15×10^{14} kg^[1-3]。同时, 湿地也是氮的重要储存库, 有机氮是湿地土壤氮元素的主要形态, 其含量约占湿地土壤全氮含量的95%以上, 而土壤中可以植物直接吸收和利用的 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 和 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 等矿质态氮含量所占比例小于土壤全氮含量的2%, 氮是湿地土壤中的主要限制性养分^[4]。湿地生态系统对气候变化响应敏感, 气温变化能够影响湿地生物群落和湿地的蒸散发速率, 降水量变化会导致湿地水文地质、水文化学和生物区系发生变化^[5,6], 进而影响湿地生态系统碳、氮循环过程^[7-9]。在全球变化背景下, 北方冻土区湿地生态系统变得更加脆弱, 气候变暖导致北方高纬度多年冻土区的冻融过程发生变化, 对该区脆弱的湿地生态系统碳、氮生物地球化学循环过程产生了更为显著的影响^[10-12]。

1 湿地中植物群落对气候变化的响应和气候变化对土壤碳库、氮库的影响

1.1 湿地中植物群落的物种组成、密度和分布

近几十年来, 气候变化引起了湿地中植物群落的物种组成、密度和分布范围的变化。在气候变暖背景下, 一些植物物种开始向高纬度地区扩

展, 一些植物物种消失^[13]。在北方冻土区的泥炭地中, 灌丛植物因气候变暖而不断扩张, 其盖度和丰富度增大^[14]; 苔藓、地衣等隐花植物的多样性降低, 引起湿地结构的稳定性和生物多样性发生显著改变^[15], 从而导致植物凋落物和根系分泌物等化学特征、土壤微生物群落结构发生变化, 土壤酶活性和植物化学计量特征也随之发生改变, 并对土壤碳、氮生物地球化学过程产生重大的潜在影响^[16]。但是, 也有学者认为, 气温持续上升15 a后, 北极地区的植物群落组成和生产力并没有明显变化^[17]。因此, 有关气候变化对湿地中植物群落结构、分布影响的认识还存在争论, 这是因为在已有的研究中, 较少综合考虑气候变化过程中降水和气温对湿地生态系统影响的协同驱动作用。

水是维系湿地群落结构和生物多样性的关键因子之一, 处在湿地边缘的植物群落的物种多样性和结构稳定性与湿地水文变化范围、频率和持续时间具有显著的响应关系; 气候变化导致北方多年冻土区萎缩、季节性冻融作用和降水量、积雪覆盖时间等的变化, 都会引起湿地水文情势和水文周期的改变, 使得植物物种的竞争与存活能力发生改变^[18-20]。例如, 水位升高会导致贫营养沼泽植物群落(bog community)中的苔藓类植物增多、灌丛类植物减少和富营养沼泽植物群落(fen

收稿日期: 2018-03-29; 修订日期: 2018-04-28

基金项目: 国家自然科学基金项目(41730643和41571089)和中国科学院前沿科学重点研究项目(QYZDJ-SSW-DQC013)资助。

作者简介: 宋长春(1968-), 男, 河南省西平人, 博士, 研究员, 主要从事湿地生物地球化学研究。E-mail: songcc@iga.ac.cn

*通讯作者: 宋艳宇, 副研究员。E-mail: songyanyu@iga.ac.cn

community)中的杂类草和禾本科(Gramineae)草本植物增多^[18]。另外,气候变化对湿地中植物群落的影响,可能存在潜在的边界条件,一旦外界影响超过此边界条件,湿地中植物群落的物种组成、群落结构和净初级生产力都可能发生快速变化,将对湿地生态系统功能的稳定性产生重大影响^[21,22]。

1.2 湿地中植物凋落物数量和质量

气候变暖能够影响植物生产力,导致有机质输入质量和数量的改变,进而影响植物的碳、氮循环。实验结果表明,增温会导致总生态系统光合作用(GEP)增加15.7%,净初级生产力(NPP)增加4.4%,地上和地下植物碳库分别增加6.8%和7.0%,并导致凋落物分解损失增加6.8%,土壤呼吸增加9.0%,溶解有机碳渗滤损失增加12.1%^[23]。同时,增温也会影响高寒草甸氮循环过程,促进植物氮吸收,增加植物氮库,并促进植物生长,提高生态系统生产力^[24]。气候变暖背景下,北方冻土区湿地中灌丛植物的物种丰度和数量不断增加,特别是促进了杜鹃花科(Ericaceae)矮小灌木的扩张和维管植物的增加,造成其凋落物数量、质量的变化,而土壤有机碳的稳定性与有机碳组成、凋落物的质量、新鲜有机碳的输入直接相关,土壤环境及其生物学特征的变化,对碳贮存能力起着决定作用;同时,泥炭地中杜鹃花科灌木的扩张会促进真菌的生长、植物凋落物和土壤孔隙水中多酚类化合物含量的增加,其将引起土壤中氮的更多释放,从而减少微生物对土壤中氮的固定和改变土壤中有有机碳的周转速率^[25]。另外,冻土区湿地中苔藓植物具有抑制微生物活性、降低有机质分解速率的属性,气候变暖后,凋落物易分解的维管束植物和苔藓植物在空间和营养方面会产生竞争,维管束植物的优势度会增大,从而将促进维管束植物的根系释放更多的易溶解的有机碳,增大与有机碳分解相关的酶活性,对湿地中碳和氮积累的稳定性产生重要影响^[26]。

1.3 湿地中植物群落的营养环境

气候变化通过对植物群落营养环境的改变间接影响植物对营养物质的吸收利用。湿地中的植物多为氮、磷营养限制,其对环境温度和氮、磷可利用性的变化具有更高的敏感性,这些响应包括生物功能群内部和功能群间的相互作用,其影响植物群落结构、丰度、多样性和生产力^[27]。已有研究表明,气温升高会导致泥炭地土壤营养环境的

变化,使其更有利于促进维管束植物的生长而抑制苔藓植物的生长,其表现出与外源氮输入和排水疏干下湿地植物群落结构的响应特征相似^[28]。其主要原因可能是,升温会引起土壤中微生物的活性和一些生物功能基因的变化,从而对土壤呼吸、硝化、反硝化过程等产生影响,改变土壤营养环境而增加植物对土壤中氮的利用,这些间接影响对碳、氮循环的作用可能会更大^[29]。在短时间尺度上,气候变化会影响生物的生理特征及其生物量;在长时间尺度上,气候变化会引起物种空间分布的变化,随着维管束植物盖度的增加,生态系统结构发生改变,随之而来的凋落物分解周期和速率的变化(如凋落物可能更易分解),引起营养物质输入特征的变化,从而对生态系统碳、氮生物地球化学过程产生重大的影响^[30]。

2 湿地地下生物过程对气候变化的响应和气候变化对土壤碳、氮循环的调控

2.1 湿地中植物根系的功能和性状

湿地具有较高的地下生物量,气候变化可能会促使植物根系的功能和性状发生改变,从而影响生态系统碳、氮循环过程。地下生物过程对气候变暖的响应特征是决定生态系统碳、氮循环的关键,气候变化通过影响湿地中植物根系的功能和性状,间接影响土壤微生物群落的特征,引起土壤微生物结构的变化。研究表明,植物根的性状,特别是根系分泌物,对土壤中营养物质的可利用性起着决定性作用,其影响土壤微生物的群落结构和活性,特别是在氮限制环境中,根系分泌物能提高相关土壤酶的活性,促进微生物对有机质的分解作用,促使有机氮转化为无机氮,提高土壤中营养物质的可利用性和氮的循环速率,并反馈于植物生长^[31]。同时,植物根系分泌物所包含的多糖和蛋白质可以增加土壤团聚体的稳定性,对土壤结构也具有重要的影响^[32]。特别是植物细根,其包含了生态系统氮的较大部分(如草地生态系统),其再循环与分解影响生态系统氮的水平和生产力,进而影响碳的累积,深入认识植物细根对气候变化的响应及其在碳、氮循环中的作用,是预测全球变化碳平衡关键之一^[33]。但是,以植物性状为基础,研究植物群落结构变化对生态系统过程和功能的影响,以前主要集中于对植物地上性状

特征(如地上凋落物)的研究,而植物地下根系分解速率及其规律可能不同于植物地上凋落物的分解过程。目前,越来越多的研究者认为,植物根系性状特征对生态系统过程起着更为重要的驱动作用^[34]。

气候变暖可能会通过影响植物群落结构组成或通过物种响应特征的变化等,改变群落水平根系的形态特征、化学特征和分解周转率等,所产生的根系分泌物化学特征的变化,对土壤微生物和动物也会产生重要的影响,进而影响土壤的碳、氮循环^[35]。各种植物凋落物的化学特征及根系的主要分泌物存在差异^[25],这种差异可能会影响其有机质分解对土壤温度变化的敏感性,而进一步影响碳、氮生物地球化学循环^[36]。根系输出物也是土壤稳定性碳、氮的主要来源,但是,目前还缺少这方面的系统研究^[37]。在植物根系生物量、形态、生态化学特征及其对土壤中微生物群落结构和土壤碳、氮循环的潜在影响研究等方面,目前尚缺少长时间尺度的野外观测实验研究^[38],这就限制了碳、氮模型对气候变化影响下土壤中碳、氮累积动态预测的精度^[39]。

2.2 湿地土壤中的微生物结构特征

湿地土壤中的微生物在土壤有机质分解、营养元素循环中发挥着重要作用,同时,土壤中的营养元素含量、营养元素平衡对微生物的生长也非常重要^[40]。湿地土壤中的微生物结构特征对土壤有机碳周转起着决定作用。土壤呼吸对温度的敏感性与土壤中细菌和真菌的比率有密切关系,因真菌对营养的需求较少,故其有利于土壤有机碳的累积,真菌和细菌相对丰度的变化将影响生态系统碳、氮通量^[41]。湿地土壤中的微生物以真菌为主,而营养物质限制(如氮和磷限制)是决定土壤微生物群落结构和活性的主要因素,真菌与细菌生物量的比值随着土壤碳氮比的增加、pH的减小而增大,湿地土壤中较高的碳氮比和碳磷比不利于碳的周转而有利于碳累积,但是,土壤中较高的真菌与细菌比会使得土壤呼吸温度敏感性升高,气候变暖可能会导致冻土区土壤中微生物结构的改变而加快土壤中碳的周转^[41,42]。气温升高会引起北方泥炭地土壤中微生物群落结构和代谢途径的变化,也会影响土壤有机碳分解(包括产甲烷过程),增加 CO₂ 和 CH₄ 排放量,进而影响全球碳循环^[43]。而且,在气候变暖背景下,较多的新鲜有机质的输入更有利于提高土壤中细菌的活性,而细

菌活性的增加更有利于碳的周转和释放,特别是湿地土壤有机质的厌氧分解对湿地碳、氮循环非常重要^[44]。

2.3 湿地中植物根系与土壤微生物间的交互作用

湿地植物根系与微生物间的交互作用对土壤中碳、氮生物地球化学过程具有重要影响。研究表明,气温升高能够使湿地深层土壤中的植物根系生物量减少,改变厌氧细菌丰度,进而影响微生物厌氧分解过程^[45]。植物根系功能性状变化对土壤中的真菌也有重要影响,而真菌的变化调控着湿地生态系统碳、氮循环过程^[46]。泥炭地中的维管束植物根系分泌物能够提高其产甲烷菌活性,促进甲烷产生^[47]。同时,植物根系分泌物会提高根际胞外酶活性,增加土壤中氮的可利用性。因此,应该关注植物根系、真菌、细菌、酶活性与碳、氮循环间的相互作用关系,特别是在厌氧环境下,地下碳通量(根系碳输入)如何影响微生物活性、胞外酶活性而作用于碳、氮循环过程,以深入揭示气候变化下湿地生态系统碳、氮循环变化的机制及其对生态系统功能稳定性的影响,而以上相关过程的耦合研究是目前国际上的热点^[48]。另外,气温升高会影响土壤中微食物网的稳定性^[49],特别是影响位于土壤微食物网顶级的生物数量和形态特征的变化,而其与苔藓和微生物(细菌、产甲烷菌)密切相关,其数量的减少造成土壤细菌、产甲烷菌生物量的增加,加速微生物量碳的周转及碳、氮再循环,引起湿地 CO₂、CH₄ 通量平衡的改变,影响湿地生态系统结构的稳定性,从而潜在改变湿地生态系统的功能^[50]。

3 湿地地上与地下生物过程交互作用关系的改变对碳、氮循环的影响

3.1 湿地地上植物与地下生物过程联动响应

气候变暖下植物群落结构和盖度的变化,将会引起湿地地下生物过程的联动,驱动碳、氮循环过程的变化。研究表明,气候变化会导致湿地植被物种组成、群落结构和生产力发生变化,特别是导致草本植物的丰度和盖度、凋落物、根系质量和根系分泌物化学特征发生变化,促进氮循环和物种间的交互作用,从而直接和间接作用于地上与地下生物过程的关联^[51],而且植物群落结构和盖度的变化将可能改变植物物种间、植物与土壤微生物间的营养竞争,引起土壤微生物群落的变化,

进而影响整个地下生态过程,并打破湿地的养分平衡^[50]。升温影响湿地生态系统地下生态过程,其常与植物群落结构的改变密切相关,植物群落结构的变化,会影响植物—土壤水化学—微生物群落间的相互作用关系和氮、磷等营养物质的生物地球化学过程,改变了微生物群落结构及其对土壤微食物网的调控作用,从而影响碳、氮生物地球化学循环过程,直接表现为土壤水中氮含量和活性碳含量的增加,增大了土壤碳库的不稳定性^[9]。气候变暖会改变冻土区苔藓、维管束植物和灌丛类木本植物的丰度,维管束植物的增加和苔藓植物的减少,改变了有机质输入物的质量和数量和多酚类有机化合物含量,对土壤微生物有重要的生态调控作用^[52],并引起土壤物理结构和基质质量等的变化。同时,增温后木本植物优势度增加,并导致表层有机土壤的碳氮比降低15%,深层矿质土壤的碳氮比增加9.8%,将提高土壤微生物活性^[15]。冻土区苔藓植物—维管束植物—微生物系统及其相互作用,对湿地生态系统关键生态过程及其反馈起着关键的控制作用,植物群落结构的改变导致植物与土壤子系统间交互作用的变化,其变化控制着湿地碳、氮生物地球化学循环^[53]。

3.2 湿地地上和地下生物过程对环境变化的敏感性差异

湿地生态系统地上和地下生物过程对环境变化的敏感性差异对碳、氮循环具重要影响。在全球变暖和高强度人类活动影响下,陆地生态系统地上和地下生物过程对环境变化的响应敏感性和时间等可能会有一定差异,从而影响植物与微生物间的交互作用,其可能会改变地上与地下生物过程的联系,从而影响碳、氮生物地球化学过程和碳平衡^[51]。已有研究表明,地下生物过程一般较地上生物过程(群落结构、物种丰富度、生物多样性等),更易受极端气候事件的影响^[54],这可能与地上、地下生物过程对气候变化的抗性和弹性不同有关,但湿地地上和地下生物过程,对极端气候事件响应的相对敏感性目前还不清楚^[55]。由于地上和地下生物过程对环境变化的抗性不同,其对气候变化的响应强度和敏感性可能不同,但内在机制的研究还很有限^[56]。因此,揭示环境发生较大变化时地上与地下生物过程的响应、变化是否同步非常重要,其是影响湿地生态系统碳、氮循环的关键之一。因此,采用模型,利用长期野外定位观

测、原位控制实验数据,研究增温和人类活动对植物群落结构、根系、土壤化学特征与微生物群落间关系的影响,揭示生物变化下的湿地碳、氮循环过程,明确湿地地上与地下生物过程的内在联系及其对环境变化的响应特征差异,有助于深入认识碳、氮循环生物地球化学过程机制及其对湿地生态系统结构和功能稳定性的影响。

总之,气候变化改变了冻土区植物物候和生长季长度、积雪覆盖时间等,从而导致植物生长、植物群落组成和土壤微生物的结构发生变化。这些变化直接影响湿地地上生物功能群、碳和氮的分配模式、植物生态化学计量学特征、有机质质量等,进而对土壤子系统产生重要影响^[57]。而土壤子系统通过改变有机质矿化过程、可利用氮元素的有效性等,进一步反馈在地上植物生产力、生理生态特征和植物群落结构的变化上^[58]。

4 气候变化和人类活动对湿地中植物和土壤营养物质可利用性的叠加影响

4.1 湿地中植物群落变化对土壤营养物质可利用性的影响

气候变化和人类活动导致的湿地中植物群落的变化,通过植物凋落物化学特征、根系分泌和沉淀物特征的改变影响微生物的结构和功能,其反馈于土壤氮的可利用性和维管束植物对土壤中氮的利用。气候变暖和人类活动导致的土壤氮输入,会增加土壤有机碳的矿化,提高土壤无机氮的可利用性,其会使维管束植物从土壤中获取氮的能力增强,苔藓植物的生产力降低;同时,灌丛植物入侵可能会改变菌根真菌特征而有利于土壤中多酚类化合物的分解,促进氮的循环^[59]。研究表明,多酚类化合物含量的增加,有利于维管束植物从土壤中获取氮的能力^[26]。另外,湿地具有特殊的水成土和水生植物群落,水文波动导致厌氧和好氧环境的交替,气候变化导致的冻土区萎缩会引起植物群落结构的变化,特别是人类活动所导致的水文条件、氮和磷营养物质、泥沙沉积物输入的变化,会进一步促进湿地植物、土壤微生物群落结构的变化,引起碳、氮生物地球化学过程的改变,从而对湿地生态系统功能稳定性产生较大的影响^[60]。例如,人类活动会引起湿地水文周期的较大波动,干湿交替会增加湿地土壤酶活性,水位

上升将会增大厌氧过程发生的速率(如反硝化、甲烷产生和硫化物减少等),而干燥的环境会促进土壤硝化作用,即水位波动会促进氮的循环与氮的损失,进而对湿地植被产生一定影响^[61]。

4.2 湿地中土壤营养物质可利用性对植物的影响

土壤营养物质的可利用性能够影响湿地植物物种间的相互作用及种间竞争关系,进而改变植物群落的结构。在气候变化和人类活动影响下,土壤中氮、磷的有效性发生了变化,而土壤中氮、磷有效性能影响植物吸收利用氮、磷的途径及其在植物不同器官中的分配和植物的光合能力,并对植物种间关系产生重要影响,从而造成植物群落结构的变化^[62,63]。研究表明,湿地中的维管束植物对土壤氮、磷营养环境变化响应显著,土壤中氮、磷有效性的增强促进了湿地中苔藓植物的生存空间被维管束植物所取代的进程,而不同植物因凋落物质量的差异,影响生态系统碳、氮的输入和输出及周转周期。气候变暖背景下,随着人类活动(如大气氮沉降、农业生产活动中氮、磷的流失等)对湿地的影响强度日趋增强,湿地中植物养分状态也会发生相应的改变,这不仅会改变碳、氮、磷等生源要素之间的耦合关系和整个湿地的净初级生产力和有机质分解过程,还将影响土壤生物群落结构组成和功能微生物的生长与代谢途径,进而改变湿地物质循环的过程和方式^[64-66]。

5 相关研究中存在的不足和未来研究展望

在最近的几十年里,气候变暖已经导致湿地植物组成、丰度和分布、生物量、蒸散发量和反射率等都发生较大变化,而且气候变化通过影响植物群落结构、生产力等改变有机物输入的质量和数量及土壤有机质的分解速率而直接影响碳、氮循环,并通过改变地上和地下生物的活性,间接影响碳、氮过程。目前,相关研究已在全球尺度(以模型模拟研究为主)和群落尺度(以控制实验研究为主)上取得了显著的成果,但区域尺度上的相关研究较少^[67],这就在一定程度上限制了对全球变化下湿地结构和功能变化趋势的精确评估。因此,未来需要从不同尺度上观测和研究湿地关键生态过程对全球变化响应的特征及作用机制。

湿地生态系统具有较高的地下生物量和较高的地下碳、氮输入量,升温和水文条件周期性波动

的协同作用、好氧与厌氧环境的交替,使其碳、氮循环过程更加复杂,目前对其的认识还很有限。湿地土壤微生物结构和功能及其对不同基质的依存关系,决定了土壤有机碳的稳定性,将微生物功能类型与碳、氮循环过程相耦合,可以深入揭示和预测湿地生态系统对全球变暖的响应^[68]。但是,根据湿地地下生物过程、生物地球化学过程与气候变量间的交互作用关系,预测湿地生态系统对全球气候变化响应的相关研究^[69]还不够深入。因此,要揭示全球变化下湿地碳、氮生物地球化学响应过程及其作用机制,需要综合研究气候、土壤化学计量学特征、土壤微生物过程之间的交互作用关系。

植物类型、物种丰富度通过对基质质量、微生物与酶活性、营养物质及氧的输入等影响湿地碳、氮循环。因此,以湿地碳、氮生物地球化学循环为主线,研究其与湿地地上、地下生物过程的相互作用机制,更有助于深入认识湿地生态系统对全球变化的响应机制。虽然,国际上已经注意到气候变化会引起湿地地上、地下生物过程的联动,但是,开展的相关研究相对还很少^[57]。气候变暖环境下,湿地生态系统地上和地下生物过程的联动作用是控制生态系统碳、氮生物地球化学循环的关键,植物物种和植物群落中各物种间的相互作用关系、群落组成会对地下生物过程、生态系统碳、氮循环产生重要影响。

深入认识湿地对气候变化和人类活动叠加影响的响应机制,对区域湿地保护与恢复、有效应对气候变化具有重要意义。环境变化对湿地关键生态过程的影响及其反馈效应,主要取决于耦合生物地球化学循环的变化程度及其弹性^[70]。未来应该重视全球变化背景下湿地各生源要素之间的耦合作用和过程研究。

参考文献

- [1]Schlesinger W H, Bernhardt E S. Biogeochemistry: an analysis of global change[J]. Academic, 1991, **54**(4): 353-423.
- [2]Whitting G J, Chanton J P. Greenhouse carbon balance of wetlands: methane emission versus carbon sequestration[J]. Tellus, 2001, **53**: 521-528.
- [3]Kayranli B, Scholz M, Mustafa A, *et al.* Carbon storage and fluxes within freshwater wetlands: a critical review[J]. Wetlands, 2010, **30**(1): 111-124.

- [4]白军红, 李晓文, 崔保山, 等. 湿地土壤氮素研究概述[J]. 土壤, 2006, **38**(2): 143-147.
- [5]Semeniuk C A, Semeniuk V. The response of basin wetlands to climate changes: a review of case studies from the Swan Coastal Plain, south-western Australia[J]. *Hydrobiologia*, 2013, **708**(1): 45-67.
- [6]Barros D, Albernaz A. Possible impacts of climate change on wetlands and its biota in the Brazilian Amazon[J]. *Brazilian Journal of Biology*, 2014, **74**: 810-820.
- [7]Gorham E. Northern Peatlands: Role in the carbon cycle and probable responses to climatic warming[J]. *Ecological Applications*, 1991, **1**(2): 182-195.
- [8]Meng L, Roulet N, Zhuang Q, *et al.* Focus on the impact of climate change on wetland ecosystems and carbon dynamics[J]. *Environmental Research Letters*, 2016, **11**(10): 100201.
- [9]Weedon J T, Kowalchuk G A, Aerts R, *et al.* Summer warming accelerates subarctic peatland nitrogen cycling without changing enzyme pools or microbial community structure[J]. *Global Change Biology*, 2012, **18**: 138-150.
- [10]IPCC. Climate Change 2013: The Physical Science Basis[M]. Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge University Press, 2013.
- [11]IPCC. Climate Change 2007: The Physical Science Basis[M]. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge University Press, 2007.
- [12]赵士洞, 赖鹏飞. 千年生态系统评估报告集[M]. 北京: 中国环境科学出版社, 2007.
- [13]Zhu K, Woodall C W, Clark J S. Failure to migrate: lack of tree range expansion in response to climate change[J]. *Global Change Biology*, 2012, **18**(3): 1042-1052.
- [14]Wookey P A, Aerts R, Bardgett R D, *et al.* Ecosystem feedbacks and cascade processes: understanding their role in the responses of Arctic and alpine ecosystems to environmental change[J]. *Global Change Biology*, 2009, **15**(5): 1153-1172.
- [15]Sistla S A, Moore J C, Simpson R T, *et al.* Long-term warming restructures Arctic tundra without changing net soil carbon storage[J]. *Nature*, 2013, **497**(7451): 615-618.
- [16]Schmidt M W, Torn M S. Persistence of soil organic matter as an ecosystem property: implications for experiments, feedbacks, and modeling[C]. AGU Fall Meeting Abstracts, AGU Fall Meeting Abstracts, 2012: 49-56.
- [17]Hudson J M G, Henry G H R. High Arctic plant community resists 15 years of experimental warming[J]. *Journal of Ecology*, 2010, **98**(5): 1035-1041.
- [18]Weltzin J F, Pastor J, Harth C, *et al.* Response of bog and fen plant communities to warming and water-table manipulations[J]. *Ecology*, 2000, **81**(12): 3464-3478.
- [19]栾军伟, 崔丽娟, 宋洪涛, 等. 国外湿地生态系统碳循环研究进展[J]. *湿地科学*, 2012, **10**(2): 235-242.
- [20]Walker T N, Garnett M H, Ward S E, *et al.* Vascular plants promote ancient peatland carbon loss with climate warming[J]. *Global Change Biology*, 2016, **22**: 1880-1889.
- [21]Brownstein G, Johns C, Fletcher A, *et al.* Ecotones as indicators: boundary properties in wetland-woodland transition zones[J]. *Community Ecology*, 2015, **16**(2): 235-243.
- [22]Keith D A, Rodoreda S, Bedward M. Decadal change in wetland-woodland boundaries during the late 20th century reflects climatic trends[J]. *Global Change Biology*, 2010, **16**(8): 2300-2306.
- [23]Lu M, Zhou X, Yang Q, *et al.* Responses of ecosystem carbon cycle to experimental warming: a meta-analysis[J]. *Ecology*, 2013, **94**(3): 726-738.
- [24]Peng F, Xue X, You Q, *et al.* Intensified plant N and C pool with more available nitrogen under experimental warming in an alpine meadow ecosystem[J]. *Ecology and Evolution*, 2016, **6**(23): 8546-8555.
- [25]Breeuwer A, Robroek B J M, Limpens J. Decreased summer water table depth affects peatland vegetation [J]. *Basic and Applied Ecology*, 2009, **10**(1): 330-339.
- [26]Bragazza L, Butter A, Habermacher J, *et al.* High nitrogen deposition alters the decomposition of bog plant litter and reduces carbon accumulation[J]. *Global Change Biology*, 2012, **18**(3): 1163-1172.
- [27]Alatalo J M, Little C J, Jägerbrand A K, *et al.* Vascular plant abundance and diversity in an alpine heath under observed and simulated global change[J]. *Scientific Reports*, 2015, **5**: 10197.
- [28]Kardol P, Wardle D A. How understanding aboveground-belowground linkages can assist restoration ecology[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2010, **25**(11): 670-679.
- [29]Finger R A, Turetsky M R, Kielland K, *et al.* Effects of permafrost thaw on nitrogen availability and plant-soil interactions in a boreal Alaskan lowland[J]. *Journal of Ecology*, 2016, **104**: 1542-1554.
- [30]Jassey V E J, Chiapusio G, Binet P, *et al.* Above- and below-ground linkages in Sphagnum peatland: climate warming affects plant-microbial interactions[J]. *Global Change Biology*, 2013, **19**(3): 811-823.
- [31]Bengtson P, Barker J, Grayston S J. Evidence of a strong coupling between root exudation, C and N availability, and stimulated SOM decomposition caused by rhizosphere priming effects [J]. *Ecology and Evolution*, 2012, **2**(8): 1843-1852.
- [32]Dijkstra F A, Carrillo Y, Pendall E, *et al.* Rhizosphere priming: a nutrient perspective[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2013, **4**(1): 65-72.
- [33]Carrillo Y, Dijkstra F A, Dan L C, *et al.* Disentangling root responses to climate change in a semiarid grassland[J]. *Oecologia*, 2014, **175**(2): 699-711.
- [34]Hobbie S E, Oleksyn J, Eissenstat D M, *et al.* Fine root decomposition rates do not mirror those of leaf litter among temperate

- tree species[J]. *Oecologia*, 2010, **162**(2): 505-513.
- [35]Anderson M J, Crist T O, Chase J M, *et al.* Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist[J]. *Ecology Letters*, 2010, **14**(1): 19-28.
- [36]Fierer N, Schimel J P. Litter quality and the temperature sensitivity of decomposition[J]. *Ecology*, 2005, **86**(2): 320-326.
- [37]Garcia-Pausas J, Casals P, Rovira P, *et al.* Decomposition of labelled roots and root-C and -N allocation between soil fractions in mountain grasslands[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, **49**(6): 61-69.
- [38]Zona D. Biogeochemistry: Long-term effects of permafrost thaw [J]. *Nature*, 2016, **537**: 625-626.
- [39]Nie M, Pendall E, Bell C, *et al.* Positive climate feedbacks of soil microbial communities in a semi-arid grassland[J]. *Ecology Letters*, 2013, **16**(2): 234-241.
- [40]郑春雨, 王光华, 湿地生态系统中主要功能微生物研究进展 [J]. *湿地科学*, 2012, **10**(2): 243-249.
- [41]Waring B G, Averill C, Hawkes C V. Differences in fungal and bacterial physiology alter soil carbon and nitrogen cycling: insights from meta-analysis and theoretical models[J]. *Ecology Letters*, 2013, **16**(7): 887-894.
- [42]Briones M J I, McNamara N P, Poskitt J, *et al.* Interactive biotic and abiotic regulators of soil carbon cycling: evidence from controlled climate experiments on peatland and boreal soils[J]. *Global Change Biology*, 2014, **20**(9): 2971-2982.
- [43]Alexander T, Sdal T, Tim U, *et al.* Metabolic and trophic interactions modulate methane production by Arctic peat microbiota in response to warming[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, **112**(19): 2507-2516.
- [44]Waldrop G L, Holden H M, Maurice M. St. The enzymes of biotin dependent CO₂ metabolism: what structures reveal about their reaction mechanisms[J]. *Protein Science*, 2012, **21**(11): 1597-1619.
- [45]Coldren G A, Barreto C R, Wyckoff D D, *et al.* Chronic warming stimulates growth of marsh grasses more than mangroves in a coastal wetland ecotone[J]. *Ecology*, 2016, **97**(11): 3167-3175.
- [46]Jackson L E, Bowles T M, Hodson A K, *et al.* Soil microbial-root and microbial-rhizosphere processes to increase nitrogen availability and retention in agroecosystems[J]. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 2012, **4**(5): 517-522.
- [47]Franchini A G, Henneberger R, Aeppli M, *et al.* Methane dynamics in an alpine fen: a field-based study on methanogenic and methanotrophic microbial communities[J]. *Fems Microbiology Ecology*, 2015, **91**(3).
- [48]Brzostek E R, Greco A, Ke J E, *et al.* Root carbon inputs to the rhizosphere stimulate extracellular enzyme activity and increase nitrogen availability in temperate forest soils[J]. *Biogeochemistry*, 2013, **115**(1-3): 65-76.
- [49]Heckmann L, Drossel B, Brose U, *et al.* Interactive effects of body-size structure and adaptive foraging on food-web stability [J]. *Ecology Letters*, 2012, **15**(3): 243-250.
- [50]Dossena M, Woodward G. Warming alters community size structure and ecosystem functioning[J]. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences*, 2012, **279**(1740): 3011-3019.
- [51]Stevnbak K, Scherber C, Gladbach D J. Interactions between above- and belowground organisms modified in climate change experiments[J]. *Nature Climate Change*, 2012, **2**(11): 805-808.
- [52]Inderjit, Wardle D A, Karban R, *et al.* The ecosystem and evolutionary contexts of allelopathy[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2011, **26**(12): 655-662.
- [53]Delarue F, Laggoun-Défarge F, Buttler A, *et al.* Effects of short-term ecosystem experimental warming on water-extractable organic matter in an ombrotrophic Sphagnum peatland (Le Forbonnet, France)[J]. *Organic Geochemistry*, 2011, **42**(9): 1016-1024.
- [54]Yergeau E, Bokhorst S, Kang S, *et al.* Shifts in soil microorganisms in response to warming are consistent across a range of Antarctic environments[J]. *Isme Journal*, 2012, **6**(3): 692-702.
- [55]Kardol P, Cregger M A, Company C E, *et al.* Soil ecosystem functioning under climate change: plant species and community effects[J]. *Ecology*, 2010, **91**: 767-781.
- [56]Farrer E C, Ashton I W, Spasojevic M J, *et al.* Indirect effects of global change accumulate to alter plant diversity but not ecosystem function in alpine tundra[J]. *Journal of Ecology*, 2015, **103**(2): 351-360.
- [57]Wardle D A, Jonsson M, Bansal S, *et al.* Linking vegetation change, carbon sequestration and biodiversity: insights from island ecosystems in a long-term natural experiment[J]. *Journal of Ecology*, 2012, **100**(1): 16-30.
- [58]Singh B K, Bardgett R D, Smith P, *et al.* Microorganisms and climate change: terrestrial feedbacks and mitigation options[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2010, **8**(11): 779-790.
- [59]Dalmonech D, Lagomarsino A, Moscatelli M C, *et al.* Microbial performance under increasing nitrogen availability in a Mediterranean forest soil[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, **42**(9): 1596-1606.
- [60]Mentzer J L, Goodman R M, Balsler T C. Microbial response over time to hydrologic and fertilization treatments in a simulated wet prairie[J]. *Plant and Soil*, 2006, **284**(1-2): 85-100.
- [61]Jessica G. Commentary on Simberloff (2006): Meltdowns, snowballs and positive feedbacks[J]. *Ecology Letters*, 2006, **9**(8): 919-921.
- [62]Bubier J L, Crill P M, Moore T R, *et al.* Seasonal patterns and controls on net ecosystem CO₂ exchange in a boreal peatland complex[J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 1998, **12**(4): 703-714.
- [63]Bret-Harte M S, García E A, Sacré V M, *et al.* Plant and soil responses to neighbour removal and fertilization in Alaskan tussock tundra[J]. *Journal of Ecology*, 2004, **92**(4): 635-647.
- [64]Britton, A J, Hewison, R L, Mitchell, R J, *et al.* Pollution and climate change drive long-term change in Scottish wetland vegetation composition[J]. *Biological Conservation*, 2017, **210**(A):

- 72-79.
- [65]Doiron M, Gauthier G, Lévesque E. Effects of experimental warming on nitrogen concentration and biomass of forage plants for an arctic herbivore[J]. *Journal of Ecology*, 2014, **102**(2): 508-517.
- [66]Osler G H R, Sommerkorn M. Toward a complete soil C and N cycle: incorporating the soil fauna[J]. *Ecology*, 2007, **88**(7): 1611-1621.
- [67]Pearson R G, Phillips S J, Loranty M M, *et al.* Shifts in Arctic vegetation and associated feedbacks under climate change[J]. *Nature Climate Change*, 2013, **3**(7): 673-677.
- [68]Schmidt M W I, Torn M S, Samuel A, *et al.* Persistence of soil organic matter as an ecosystem property[J]. *Nature*, 2011, **478**(7367): 49-56.
- [69]Long S P, Shekar R. Reviews of Global Change Biology[J]. *Global Change Biology*, 2013, **19**(1): 1-2.
- [70]Sistla S A, Schimel J P. Stoichiometric flexibility as a regulator of carbon and nutrient cycling in terrestrial ecosystems under change[J]. *New Phytologist*, 2012, **196**(1): 68-78.

Advance in Researches on Carbon and Nitrogen Cycles in Wetland Ecosystems under Climate Change

SONG Changchun, SONG Yanyu, WANG Xianwei, GUO Yuedong, SUN Li, ZHANG Xinhou

(Key Laboratory of Wetland Ecology and Environment, Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Changchun 130102, Jilin, P.R.China)

Abstract: Wetlands contain a large proportion of the carbon and nitrogen stored in terrestrial soil pool. Climate change significantly affects plant and soil microorganisms and changes carbon and nitrogen cycling process in the wetlands. These variations would be enlarged by the combined effects of climate change and human activities. In this research, the response of aboveground and underground biological processes in the wetlands to climate change and their coupling relationship, and their effects on the cycling of carbon and nitrogen in soil were summarized. Then the combined effects of climate change and human activities on the plants in the wetlands and availability of nutrient in soil were discussed. At last, several issues of the advancing researches were raised, and some suggestions were made for the future related researches.

Keywords: carbon cycle; nitrogen cycle; wetlands; processes; climate change; human activities