



张新生,高郅,卢杰.林下地被物元素循环研究进展[J].黑龙江农业科学,2021(12):130-136.

林下地被物元素循环研究进展

张新生¹,高 郅²,卢 杰¹

(1. 西藏农牧学院 高原生态研究所/西藏高原森林生态教育部重点实验室/西藏林芝高山森林生态系统国家野外科学观测研究站,西藏 林芝 860000;2. 兰州大学 生命科学学院/草地农业生态系统国家重点实验室,甘肃 兰州 730000)

摘要:为促进森林生态系统健康稳定和可持续发展,本文在收集查阅地被物元素循环相关研究成果的基础上,基于降水和凋落物分解的元素输入过程和影响因素,描述了基于径流和植物根系吸收的元素输出过程,探讨了全球气候变化背景下地被物元素变化特征。但当前短期性试验、单因素方法和单向输入角度的研究并不能从根本上阐明元素循环机制,为此,今后要从技术方法、多种学科结合、模型模拟以及长期监测等方面加强研究。

关键词:苔藓;凋落物;元素循环;水文过程;生物学机制

元素作为生命之基,在森林生态系统中的循环是其维持自身生长、发挥生态功能的前提,而作为交界面的地被物是其在森林周转过程中不可忽视的桥梁和纽带^[1]。森林生态系统地上养分输入的来源主要通过地被层淋溶下渗和凋落物分解释放将元素输入土壤,进而被植物根系吸收传输到植物上层利用,之后再通过降雨和凋落分解循环完成整个林木生长的元素循环过程^[2]。目前关于元素循环的研究主要集中在凋落物的分解过程^[3]、凋落物分解速率的影响因素以及全球气候变化下调落物分解等方面^[4-5],而对于地被物水文过程中的元素循环研究较少^[6],且没有将降雨和凋落物分解结合起来系统地研究森林地上元素输入,这可能会影响评估森林生态系统养分储量和源于凋落物分解的贡献。

系统分析森林生态系统元素循环过程,明确影响元素循环的因子,尤其是在全球气候变化背景下,将更加有利于深入理解群落构建机制、森林生产力维持机制和元素平衡调控机制。同时,在预测全球变暖和 CO₂ 浓度增加、氮沉降环境下森林的响应以及森林碳储能力等方面也具有重要意义。因此,本研究根据地被物水文、凋落物分解和

植物根系吸收等方面的研究现状,描述了地被物水文过程、凋落物分解过程和植物根系吸收的元素循环过程,探讨了其元素循环过程的影响机制,列出了目前研究中存在的一些问题,对未来研究提出展望,以期为维持森林生态系统健康稳定和可持续发展提供理论基础,为森林生态系统的经营管理提供科学指导。

1 基于降水的元素循环

降雨作为森林水源来源的主要方式,不仅为林木提供生长发育所需的水分,还通过降水将大气中漂浮的颗粒、气体以及可溶性物质输入到森林。同时,降雨与林冠层的相互作用(淋溶、吸附以及离子交换等)会改变水质,影响输入林地土壤的元素种类和含量^[7]。

1.1 地被层淋溶过程

地被层作为森林生态系统垂直结构中的重要组成部分以及土壤层和大气层交界面,在水源涵养、水土保持、幼苗萌发、水汽交换、提供土壤养分等方面有着重要作用^[8]。大气降雨穿过林冠层或雨滴重力超过冠层叶片张力下落到地被层,经地被层吸水饱和及离子交换后下渗至土壤,然后通过离子扩散和质子流动被植物根系吸收,如此循环往复,这就是林木生长的元素循环过程^[9]。除此之外,地被层还以蒸散发的形式将水分归还给大气,形成地表径流、地下径流完成整个生态系统水文循环过程^[10]。

1.2 地被层淋溶归还元素机制

降水经过地被层,与其发生相互作用,元素会出现淋溶、吸收、交换等现象,导致进入土壤中的

收稿日期:2021-09-15

基金项目:科技部国家野外科学观测站(生态系统)运行补助项目(2015-2020);西藏高原森林生态教育部重点实验室研究生创新计划项目(XZA-JYBSYS-2021-Y13)。

第一作者:张新生(1998—),男,硕士研究生,从事森林生态研究。E-mail:739584818@qq.com。

通信作者:卢杰(1973—),男,博士,教授,从事生态学研究。E-mail:tibetlj@163.com。

雨水质地发生相应变化,这主要与地被物自身的性质有关^[11]。研究表明,雨水经过苔藓后,水量不仅会减少,元素浓度也会发生巨大变化,C、N、P 元素浓度会降低^[12]。这是由于苔藓具有较大的表面积和类似海绵形状的弹性力学特征,从而具备较强的拦截蓄水能力^[13]。同时,苔藓作为非维管植物,没有真正意义上的根,但是通过其体表较强的吸水能力会大量吸收水中可溶性物质供给自身生长发育^[12]。雨水经苔藓后,将影响微生物活性,进而阻碍凋落物分解^[14]。

外界环境变化会影响苔藓分布,进而影响其水文过程中的元素循环。Whinam 等^[15]在研究澳大利亚麦加利岛泥炭藓(*Sphagnum palustre*)分布时,发现当地气温不断变高,在 9 年后泥炭藓样地由 23 个减少到 14 个,表明温度升高不利于苔藓的分布。Toet 等^[16]研究结果表明 CO₂ 增加有利于泥炭藓的生长和光合作用。Asada 等^[17]认为,与温度相比,降水对苔藓的作用更大。Bates 等^[18]研究结果表明,降水可以增加拟垂枝藓(*Rhytidiadelphus triquetrus*)和拟细湿藓(*Campyliadelphus chrysophyllus*)盖度。

枯落物是地被层的主要组成部分,具有拦沙蓄水、涵养水源、养分循环、维持生态系统结构稳定的作用。降雨经过枯落物层时与其发生淋溶、离子交换等过程影响进入土壤中的元素浓度。雷丽群等^[19]在研究中发现降水经过枯落物后 Na⁺、Ca²⁺、Mg²⁺ 浓度均有所增加。杜敏^[20]对六盘山华北落叶松枯透水中元素含量的研究结果为 Na⁺、Ca²⁺、Zn²⁺ 等阳离子通量均小于林下降水,表明枯落物对某些阳离子具有吸持固定作用。杨丽丽^[21]通过对 4 种植被地被物的枯透水进行研究,发现 NH₄⁺-N、NO₃⁻-N 浓度低于穿透水。

1.3 降水过程中的元素输出

径流作为森林生态系统元素的输出途径,主要包括地表径流和地下径流。刘士余等^[22]通过土壤水分渗漏装置,在测定枯落物覆盖下水分动态和水量平衡时,得出径流是系统中第一大支出项的结论。盛炜彤^[23]研究不同发育阶段的杉木林水土流失和养分损耗时,发现不同林龄通过径流皆损失大量养分。在自然降雨条件下,左继超等^[24]在研究不同地被物覆盖的红壤坡地磷素输出特征时,发现地下径流是主要输出方式。林超文等^[25]研究表明,随降雨强度的增加,土壤径流量增大,P、K 元素流失量会增加。

2 基于凋落物分解的元素循环

凋落物分解是森林生态系统养分循环和能量流动的关键过程,影响着全球碳平衡和养分周转,其分解快慢决定着生态系统元素流动的速度,从侧面反映出土壤有效性的高低^[26]。凋落物的分解速度不是一成不变的,而是呈动态变化,受凋落物自身性质、外界生物及非生物因素的影响,总体表现为前期快、后期慢的特点^[27]。

2.1 凋落物元素循环过程

凋落物分解过程是通过动物取食破碎、微生物和酶的作用下将有机大分子降解为无机小分子,释放出矿物离子归还土壤以及向大气释放 CO₂^[28]。进入土壤的元素通过离子扩散和质子流动被植物根系吸收完成整个凋落物元素循环过程(图 1)。

凋落物脱离母体之后,在重力、风等因素作用下,飘落至地面,自此开启凋落物分解过程(图 1)。一方面,动物直接取食、破碎、移位等行为增大凋落物比表面积,为微生物接种提供空间,然后凋落物在细菌真菌的作用下形成粗腐殖质,经土壤中的腐食性动物取食,其碎片变成更小的碎片,接种更多微生物,最终被分解^[29]。另一方面,动物在土壤中穿梭、挖掘,改变土壤通透性和土壤团粒结构而影响凋落物分解速率^[30]。同时,动物也通过取食微生物改变微生物的组成以及微生物释放化感物质改变动物取食偏好的相互作用影响凋落物分解^[31]。除此之外,为微生物提供能源物质和附着定殖场所的动物排泄物也可通过影响微生物类群和数量作用于凋落物分解过程^[32]。

当外界环境发生变化时,将作用于凋落物分解过程中的任意对象,从而影响凋落物分解过程(图 1)。如温度升高,微生物活性和酶活性均可提高,从而加速对凋落物的分解。Zhang 等^[33]分析全球 110 个凋落物质量与凋落物分解关系时,发现凋落物质量比年均温、纬度更具决定性,因为凋落物形态特征如硬度等更影响土壤动物和微生物的取食定殖。Hunter 等^[34]研究凋落物质量与土壤动物关系时,发现元素不同落叶其土壤动物群落组成亦不同。

2.2 凋落物元素归还机制

凋落物分解是一种生物物理化学过程,需要生态系统各组成部分共同完成,其主要受凋落物自身理化性质、动物微生物等生物因素和温度、湿

度等非生物因素单独或交互作用调控^[35]。因此，物理化性质与外界环境的影响。主要从两个方面阐释凋落物元素归还机制：凋落

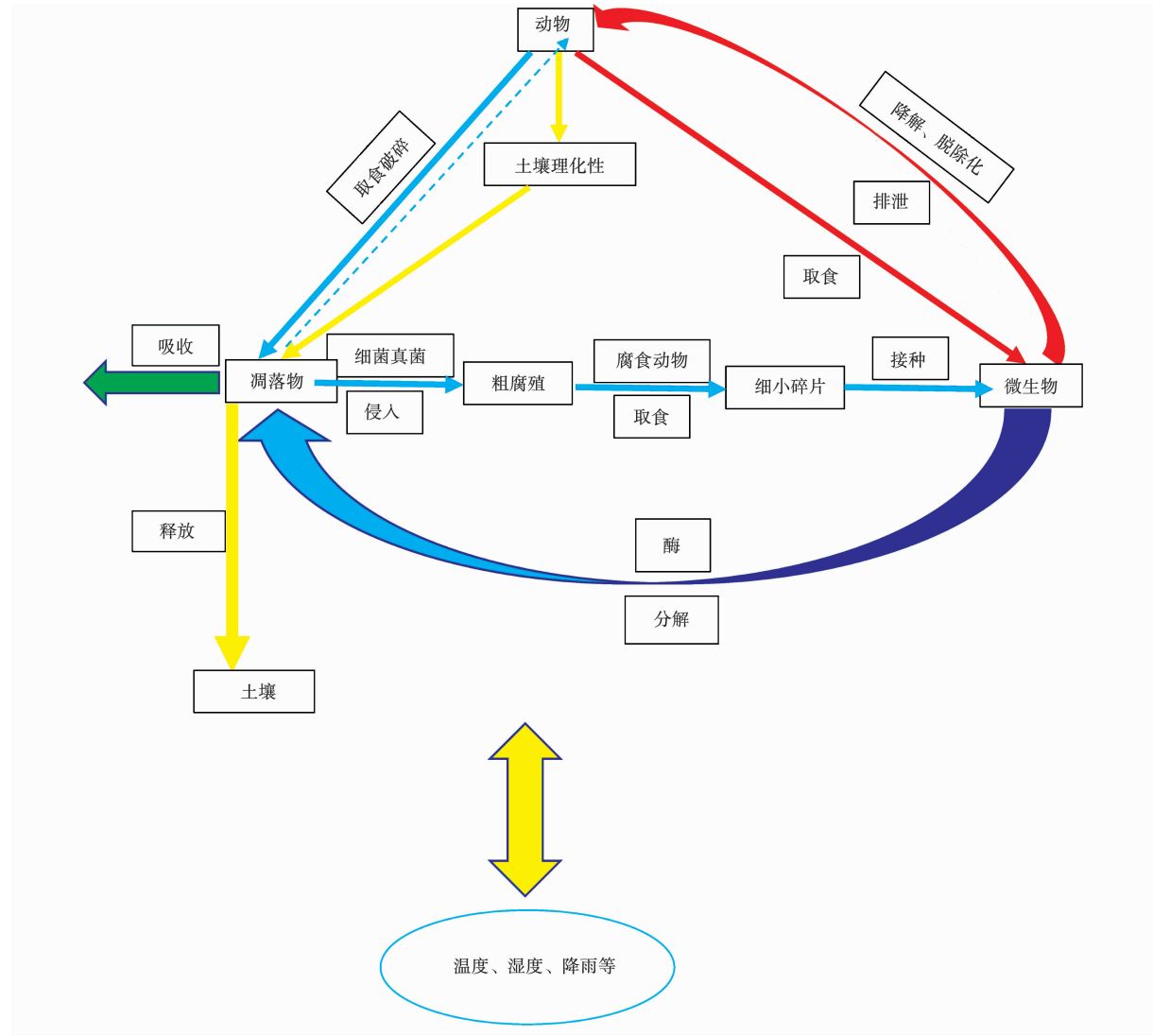


图 1 地被物元素循环过程及对环境变化响应示意图

2.2.1 凋落物理化性质对元素释放的影响 凋落物的物理性质包括形态、硬度、色泽等，主要通过影响动物的取食偏好、机械破碎和微生物定殖与繁衍等改变凋落物的分解速率。Gallardo 等^[36]在研究叶片分解时发现，叶片的韧性影响了叶凋落物的分解速度。Vitousek 等^[37]分析不同海拔叶凋落特性时，得出海拔高、叶片厚、叶质粗糙会导致叶分解较慢的特点。杨洋等^[38]通过对杉木林下凋落物去除和加倍的实验，发现凋落物加倍可增加土壤碳氮水解酶活性。戴雯笑等^[39]研究凋落物产量空间分布时，发现凋落物量的空间分布和土壤养分含量会因地形而异。

除凋落物的物理性质外，基质质量对凋落物

分解也有所影响。基质质量是凋落物固有属性，其易分解成分和难分解成分的相对比例决定凋落物分解速率。前期在物理化学的作用下凋落物分解呈现为快速淋溶失重，后期在微生物的作用下纤维素、木质素、多酚类物质逐渐分解。凋落物中 C、N、P 浓度、C/N 比值、C/P 比值、木质素/N 比值、纤维素/N 比值、酚类物质/N 比值均可反映凋落物基质质量，但是这些指标往往不是单一起作用，而是相互联系共同控制凋落物分解。Aerts 等^[40]研究荷兰苔草属植物的凋落物分解时发现，在分解前期与 P 元素有关的各质量参数(P 浓度、C/P 比值、木质素/P 比值等)显著影响了凋落物的分解，而在分解后期凋落物分解速率与难分解

物质(酚类/N 比值、酚类/P 比值、木质素/N 比值)有关。Berg 等^[41]发现,分解前期与凋落物自身元素含量有关,后期则受木质素和木质素/全纤维素比控制。

2.2.2 外界环境对凋落物分解的影响 (1)凋落物分解对生物因素的响应。动物、微生物和酶是凋落物分解生物学过程的主要参与者,三者之间相互联系,共同调控凋落物分解。动物破碎取食凋落物后为微生物的接种提供空间和食物来源,微生物增多后又促进了动物的增长,在这种相互作用、动态平衡以及酶的作用下凋落物最终完成元素释放^[42]。凋落物分解的快慢与动物有关,在动物活动强烈地区其对凋落物分解的贡献达 44%^[43]。包剑利等^[44]研究动物、微生物对长白山牛皮杜鹃凋落物分解的影响时,发现动物和微生物共同作用>微生物单独作用。凋落物质量也会影响动物对其分解的作用。Yang 等^[45]研究发现,在凋落叶分解过程中,高 C/N 比值下的土壤动物贡献达 41.5%;在低 C/N 比值下土壤动物的贡献仅为 19.5%。

(2)凋落物分解对非生物因素的响应。物种的存在与分布是环境对物种的调节以及物种对环境适应的结果。不同气候带水热条件差异显著,其分布的不同类型植被、动物、微生物影响着凋落物分解。水热条件不同将影响定殖与繁衍的生物种类、数量的差异以及活性,从而作用于凋落物分解过程,加快或延滞凋落物分解速率。宋新章等^[46]总结出全球凋落物分解速率自北回归线由北向南逐渐增大,寒温带分解速率最低,热带凋落物分解速率最高。

水是生命之源,适宜的水量能够促进生物各种生命过程。但水量过多或过少会对生命过程正常运转产生影响。国内外学者主要从降水减少上对凋落物分解进行研究。Prieto 等^[47]对地中海灌木林凋落物分解研究时,发现降水减少抑制了凋落物分解速率;García-Palacios 等^[48]为研究降水对凋落物分解的影响,进行了长达 13 年的控制实验,结果表明减少降雨降低了难分解化合物的含量,有利于凋落物分解。

土壤养分浓度会影响凋落物分解速率,有研究表明,搭配不同树种或添加 N 素可改善凋落物分解快慢^[49]。胡亚林等^[50]分析混交林与纯林的凋落物分解速率时,发现混交林可提高凋落物分解速率;Diepen 等^[51]通过 meta 分析,发现添加 N

降低了 C/N 比值,将促进凋落物分解;Kou 等^[52]以亚热带湿地松(*Pinus elliottii*)为研究对象,在研究叶和根分解时,发现外源 N 添加可抑制胞外酶活性,从而抑制凋落物分解。

(3)凋落物分解对物种组成的响应。凋落物通常是整个森林生态系统全部层次的天然混合。混合的凋落物形成较高的空间异质性会改变群落分解环境,也会使部分养分和次级代谢产物发生转移并产生混合效应,同时也通过影响微生物群落的活性来调控凋落物分解。熊勇等^[53]认为混合凋落物中的营养在凋落物间的转移能提高微生物养分利用能力,这打破了单一凋落物分解的化学性质限制。

混合凋落物也并非都产生协同效应,当混合凋落物分解速率低于期望分解速率时称为拮抗效应。Wardle 等^[54]研究表明,C 含量一定时,N 元素浓度越高,凋落物分解越快,即各凋落物初始 N 元素浓度越高,混合凋落物分解越快,反之则越慢。Nilsson 等^[55]研究 32 个物种叶凋落物混合分解时,发现在 70 种混合凋落物组合中有 13 个处理表现出负效应。高郊等^[56]研究川滇高山栎(*Quercus aquifolioides*)和高山松(*Pinus densata*)混合凋落物分解时,发现仅川滇高山栎与高山松为 1:3 时表现为混合正效应,其他表现为拮抗效应。

2.3 植物根系吸收机制

林木维持自身生长和发挥生态功能主要依赖根系的离子扩散和质体流动对土壤养分进行吸收。植物根系从土壤中获取养分的多少并不是随着年龄的增加而一直增大,而是取决于自身生物学特性,受生理控制,此外还受环境因素(降水、土壤肥力等)的控制。聂道远^[57]研究发现,当土壤养分含量较高时,植物根系在枯落物层和腐殖质层都可获取养分,而在干旱、土壤贫瘠地区,植物根系需要增大与土壤的接触面积,增加吸收根和菌根才能满足自身生长发育。

3 地被物对全球气候变化的响应

目前,人类活动造成全球气候变化已成为不争的事实。全球变暖过程中引起水热条件发生变化的同时也将引起降水格局发生变化,这些变化均会对植物的生理生长产生较大影响,对凋落物分解亦会产生影响^[58]。CO₂、O₃作为温室气体的主要成分已成为全球关注的核心领域和重点方

向,这里重点总结凋落物分解对 CO_2 、 O_3 的响应。

CO_2 浓度增加所产生的“施肥效应”是通过调控凋落物数量和质量而影响凋落物分解速率,其主要是影响林木光合等生理过程而影响植物体内化学组分^[59]。Cotrufo 等^[60]研究 CO_2 浓度升高下调落物分解特征时,发现高 CO_2 浓度降低了植物体内 N 和木质素含量,对凋落物分解速率影响较小。但是杨万勤等^[61]研究发现, CO_2 浓度增加促进植物光合作用,提高凋落物产量和 C/N 比,阻碍了凋落物分解,也通过改变微生物群落组成和活性而影响凋落物分解。

O_3 是一种强氧化剂,对植物有较强的毒性。 O_3 对凋落物分解的影响主要是通过影响凋落物质量而调控凋落物分解。目前,关注 O_3 对凋落物分解影响的研究较少,其代表性研究有 Parsons 等^[62]发现高 O_3 浓度增加了凋落物中单宁和木质素含量,降低了凋落物分解速率;Daniela 等^[63]在研究中发现高 O_3 浓度对凋落物 N 含量无明显影响,但增加了 C/N 比值,抑制了凋落物分解。

4 问题与展望

元素循环是森林生态系统万物存活之本、立石之基,是维持森林生态系统结构稳定的基石,是保证生态功能发挥的关键过程。系统了解元素循环过程,掌握元素循环内在机制,是从根本上调控森林生态系统养分分配的前提。综合当前元素循环研究成果,发现存在以下几个问题:(1)目前研究多是涉及元素循环的表观现象,仅仅是从某一变量随另一变量增加或减少变化的多少来反映是否受到了某变量的影响,并没有从根本上揭示养分循环机制,这可能误判两变量间的关系;(2)元素循环方面的研究主要通过凋落物的分解研究元素释放过程,并没有探究元素吸收情况,单方面的研究并不能反映整个系统元素平衡;(3)受多种因素限制,当前研究多是探讨某一因素对元素循环的影响,在现实中,生态系统内各组成部分相互联系、相互依存,形成纵横交错的关系网,一个因素的微小变化可能会引起一系列的生物化学反应,进而影响元素循环过程;(4)全球气候变化持续存在,生物对环境的适应需要一定的时间,短期的试验可能无法真实或稳定反映生物、环境对元素循环的作用。

为摸清森林生态系统内元素循环过程,掌握元素循环内在机制,调控森林生态系统元素配置,

营造健康森林生态系统,提高森林生态系统功能水平,今后需要加强以下 4 个方面的研究:(1)采用同位素等技术方法追踪溯源,掌握元素变化及去向,同时也可解析凋落物分解过程中的微生物学和酶学互作机制;(2)结合森林水文学、树木生理学、生态学等学科开展元素输入输出双向循环过程的元素变化研究,精确评估元素平衡状态;(3)建立多因素元素循环模型,摸清各因素间的相互作用以及如何共同调控元素循环;(4)长期野外监测,积累时间序列上的数据,尽可能排除偶然因素的影响。

参考文献:

- [1] GILLIAM F S, DICK D A. Spatial heterogeneity of soil nutrients and plant species in herb-dominated communities of contrasting land use [J]. *Plant Ecology*, 2010, 209 (1): 83-94.
- [2] 曹建华, 李小波, 赵春梅, 等. 森林生态系统养分循环研究进展 [J]. *热带农业科学*, 2007(6): 68-79.
- [3] GARCIA-PAUSAS J, CASALS P, ROMANYÀ J. Litter decomposition and faunal activity in mediterranean forest soils: Effects of N content and the moss layer [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, 36(6): 989-997.
- [4] FROUZ J. Effects of soil macro- and mesofauna on litter decomposition and soil organic matter stabilization [J]. *Geoderma*, 2018, 332: 161-172.
- [5] ZHENG J, GUO R, LI D, et al. Nitrogen addition, drought and mixture effects on litter decomposition and nitrogen immobilization in a temperate forest [J]. *Plant and Soil*, 2017, 416(1-2): 165-179.
- [6] 康希睿, 张涵丹, 王小明, 等. 北亚热带 3 种典型森林群落水文过程中盐基离子年内动态变化特征 [J]. *林业科学研究*, 2020, 33(5): 28-37.
- [7] BERG B, EKBOHM G. Litter mass-loss rates and decomposition patterns in some needle and leaf litter types. Long-term decomposition in a Scots pine forest. VII [J]. *Canadian Journal of Botany*, 1991, 69(7): 113-119.
- [8] 鲁绍伟, 陈波, 潘青华, 等. 北京山地不同海拔人工油松林枯落物及其土壤水文效应 [J]. *水土保持研究*, 2013, 20(6): 54-58, 70.
- [9] 刘世荣, 孙鹏森, 王金锡, 等. 长江上游森林植被水文功能研究 [J]. *自然资源学报*, 2001(5): 451-456.
- [10] 韩春, 陈宁, 孙杉, 等. 森林生态系统水文调节功能及机制研究进展 [J]. *生态学杂志*, 2019, 38(7): 2191-2199.
- [11] 盛后财, 蔡体久, 琚存勇. 小兴安岭白桦林降水转化过程元素特征分析 [J]. *北京林业大学学报*, 2015, 37(2): 59-66.
- [12] 田维莉, 孙守琴. 苔藓植物生态功能研究新进展 [J]. *生态学杂志*, 2011, 30(6): 1265-1269.
- [13] 赵玉涛, 余新晓, 张志强, 等. 长江上游亚高山峨眉冷杉林地被物层界面水分传输规律研究 [J]. *水土保持学报*, 2002(3): 118-121.

- [14] TURETSKY M R. The role of bryophytes in carbon and nitrogen cycling[J]. *The Bryologist*, 2003, 106(3): 39-409.
- [15] WHINAM J, COPSON G. Sphagnum moss: An indicator of climate change in the sub-Antarctic[J]. *Polar Record*, 2006, 42(220): 43-49.
- [16] TOET S, CORNELISSEN J H C, AERTS R, et al. Moss responses to elevated CO₂ and variation in hydrology in a temperate lowland peatland [J]. *Plant Ecology*, 2006, 182(1-2): 27-40.
- [17] ASADA T, WARNER B G, BANNER A. Growth of mosses in relation to climate factors in a hypermaritime coastal peatland in British Columbia, Canada[J]. *The Bryologist*, 2003, 106(4): 516-527.
- [18] BATES J W, THOMPSON K, GRIME J P. Effects of simulated long-term climatic change on the bryophytes of a limestone grassland community[J]. *Global Change Biology*, 2005, 11(5): 757-769.
- [19] 雷丽群, 韦菊玲, 农友, 等. 森林生态系统水化学效应研究综述[J]. *林业调查规划*, 2016, 41(6): 24-29.
- [20] 杜敏. 六盘山华北落叶松林水文过程与元素通量[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2013.
- [21] 杨丽丽. 六盘山四种典型森林植被的水文过程与主要元素通量[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2014.
- [22] 刘士余, 左长清, 朱金兆. 地被物对土壤水分动态和水量平衡的影响研究[J]. *自然资源学报*, 2007(3): 424-433.
- [23] 盛炜彤. 杉木人工林水土流失及养分损耗研究[J]. *林业科学研究*, 2000(6): 589-597.
- [24] 左继超, 郑海金, 奚同行, 等. 自然降雨条件下红壤坡地磷素随径流垂向分层输出特征[J]. *环境科学*, 2017, 38(10): 4178-4186.
- [25] 林超文, 庞良玉, 罗春燕, 等. 平衡施肥及雨强对紫色土养分流失的影响[J]. *生态学报*, 2009, 29(10): 5552-5560.
- [26] 王意锐, 方升佐, 唐罗忠. 营林措施及环境与森林凋落物分解的相互关系研究进展[J]. *世界林业研究*, 2011, 24(2): 47-52.
- [27] SLADE E M, RIUTTA T. Interacting effects of leaf litter species and macrofauna on decomposition in different litter environments[J]. *Basic and Applied Ecology*, 2012, 13(5): 423-431.
- [28] SMITH S W, WOODIN S J, PAKEMAN R J, et al. Root traits predict decomposition across a landscape-scale grazing experiment[J]. *New Phytologist*, 2014, 203(3): 929.
- [29] 徐璇, 王维枫, 阮宏华. 土壤动物对森林凋落物分解的影响: 机制和模拟[J]. *生态学报*, 2019, 38(9): 2858-2865.
- [30] SCHON N L, MACKAY A D, GRAY R A, et al. Influence of earthworm abundance and diversity on soil structure and the implications for soil services throughout the season [J]. *Pedobiologia*, 2017, 62: 41-47.
- [31] 黄玉梅, 杨万勤, 张健. 川西亚高山云杉叶凋落物质量损失过程及土壤生物的作用[J]. *长江流域资源与环境*, 2015, 24(4): 676-683.
- [32] COULIS M, HÄTTENSCHWILER S, COQ S, et al. Leaf litter consumption by macroarthropods and burial of their faeces enhance decomposition in a mediterranean ecosystem[J]. *Ecosystems*, 2016, 19(6): 1-12.
- [33] ZHANG D Q, HUI D F, LUO Y Q, et al. Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: Global patterns and controlling factors[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2008, 1(2): 85-93.
- [34] HUNTER M D, ADL S, PRINGLE C M, et al. Relative effects of macro invertebrates and habitat on the chemistry of litter during decomposition [J]. *Pedobiologia*, 2003, 47(2): 101-115.
- [35] AUBERT M, MARGERIE P, TRAP J, et al. Aboveground-belowground relationships in temperate forests: Plant litter composes and microbiota orchestrates[J]. *Forest Ecology and Management*, 2010, 259(3): 563-572.
- [36] GALLARDO A, MERINO J. Leaf decomposition in two mediterranean ecosystems of southwest Spain: Influence of substrate quality[J]. *Ecology*, 1993, 74(1): 152-161.
- [37] VITOUSEK P M, TURNER D R, PARTON W J, et al. Litter decomposition on the Mauna Loa environmental matrix, Hawaii 1: patterns, mechanisms, and models[J]. *Ecology*, 1994, 75(2): 418-429.
- [38] 杨洋, 王继富, 张心昱, 等. 凋落物和林下植被对杉木林土壤碳氮水解酶活性的影响机制[J]. *生态学报*, 2016, 36(24): 8102-8110.
- [39] 戴雯笑, 楼晨阳, 许大明, 等. 浙西南常绿阔叶林凋落物产量空间分布及其对土壤养分的影响[J]. *生态学报*, 2021(2): 1-9.
- [40] AERTS R, CALUWE H d. Nutritional and plant mediated controls on leaf litter decomposition of *Carex* species[J]. *Ecology*, 1997, 78(1): 244-260.
- [41] BERG B, MÜLLER M, WESSÉN B. Decomposition of red clover (*Trifolium pratense*) roots[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1987, 19(5): 589-593.
- [42] SOONG J L, NIELSEN U N. The role of microarthropods in emerging models of soil organic matter[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 102: 37-39.
- [43] HÄTTENSCHWILER S, JØRGENSEN H B. Carbon quality rather than stoichiometry controls litter decomposition in a tropical rain forest[J]. *Journal of Ecology*, 2010, 98(4): 754-763.
- [44] 包剑利, 殷秀琴, 李晓强. 长白山牛皮杜鹃凋落物分解及土壤动物的作用[J]. *生态学报*, 2015, 35(10): 3320-3328.
- [45] YANG X, CHEN J. Plant litter quality influences the contribution of soil fauna to litter decomposition in humid tropical forests, southwestern China[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 41(5): 910-918.
- [46] 宋新章, 江洪, 张慧玲, 等. 全球环境变化对森林凋落物分解的影响[J]. *生态学报*, 2008(9): 4414-4423.
- [47] PRIETO I, ALMAGRO M, BASTIDA F, et al. Altered leaf litter quality exacerbates the negative impact of climate change on decomposition[J]. *Journal of Ecology*, 2019, 107(5): 2364-2382.

- [48] GARCÍA-PALACIOS P, PRIETO I, OURCIVAL J M, et al. Disentangling the litter quality and soil microbial contribution to leaf and fine root litter decomposition responses to reduced rainfall[J]. *Ecosystems*, 2016, 19(3): 490-503.
- [49] 宋蒙亚, 李忠佩, 刘明, 等. 不同林地凋落物组合对土壤速效养分和微生物群落功能多样性的影响[J]. *生态学杂志*, 2014, 33(9): 2454-2461.
- [50] 胡亚林, 汪思龙, 黄宇, 等. 凋落物化学组成对土壤微生物学性状及土壤酶活性的影响[J]. *生态学报*, 2005 (10): 2662-2668.
- [51] DIEPEN L T A, FREY D, STHULTZ C M, et al. Changes in litter quality caused by simulated nitrogen deposition reinforce the N-induced suppression of litter decay[J]. *Ecosphere*, 2015, 6(10): 1-16.
- [52] KOU L, CHEN W, ZHANG X, et al. Differential responses of needle and branch order-based root decay to nitrogen addition: Dominant effects of acid-unhydrolyzable residue and microbial enzymes[J]. *Plant and Soil*, 2015, 394(1): 1-13.
- [53] 熊勇, 许光勤, 吴兰. 混合凋落物分解非加和性效应研究进展[J]. *环境科学与技术*, 2012, 35(9): 56-60, 120.
- [54] WARDLE D A, BONNER K I, NICHOLSON K S. Biodiversity and plant litter: Experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function [J]. *Oikos*, 1997, 79 (2): 247-258.
- [55] NILSSON M C, WARDLE D A, DAHLBERG A. Effects of plant litter species composition and diversity on the boreal forest plant-soil system [J]. *Oikos*, 1999, 86 (1): 16-26.
- [56] 高郑, 卢杰, 李江荣, 等. 色季拉山川滇高山栎高山松林凋落物分解特征研究[C]//2019 中国环境科学学会科学技术年会论文集(第四卷). 西安: 中国环境科学学会, 2019.
- [57] 聂道平. 森林生态系统营养元素的生物循环[J]. *林业科学研究*, 1991(4): 435-440.
- [58] RUDD A C, BELL V A, KAY A L. National-scale analysis of simulated hydrological droughts(1891—2015)[J]. *Journal of Hydrology*, 2017, 550: 368-385.
- [59] 徐胜, 付伟, 平琴, 等. 气候变化对树木凋落物分解的影响研究进展[J]. *生态学杂志*, 2017, 36(11): 3266-3272.
- [60] COTRUFO M F, INESON P, ROWLAND A P. Decomposition of tree leaf litters grown under elevated CO₂: Effect of litter quality[J]. *Plant and Soil*, 1994, 163(1): 121-130.
- [61] 杨万勤, 邓仁菊, 张健. 森林凋落物分解及其对全球气候变化的响应[J]. *应用生态学报*, 2007(12): 2889-2895.
- [62] Parsons W F J, Bockheim J G, Lindroth R L. Independent, interactive, and species-specific responses of leaf litter decomposition to elevated CO₂ and O₃ in a Northern Hardwood Forest[J]. *Ecosystems*, 2008, 11(4): 505-519.
- [63] DANIELA B, MASSIMO F, ANNA A. Tropospheric ozone effects on chemical composition and decomposition rate of *Quercus ilex* L. leaves[J]. *The Science of the Total Environment*, 2011, 409(5): 979-984.

Research Progress of Element Cycling of Underforest Ground Cover

ZHANG Xin-sheng¹, GAO Tan², LU Jie¹

(1. Institute of Tibet Plateau Ecology, Tibet Agriculture & Animal Husbandry University / Key Laboratory of Forest Ecology in Tibet Plateau(Tibet Agriculture & Animal Husbandry University), Ministry of Education / Linzhi National Forest Ecosystem Observation & Research Station of Tibet, Nyingchi 860000, China; 2. State Key Laboratory of Grassland Agro-Ecosystems / School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China)

Abstract: In order to promote the healthy, stable and sustainable development of forest ecosystem, on the basis of collecting and reviewing the research results related to the element cycling of ground cover, the element input process and influencing factors of precipitation and litter decomposition were described, and the element output process based on runoff and plant root absorption was described to discuss the characteristics of the element change of ground cover under the background of global climate change. However, the current studies from the perspective of short-term experiments, single factor method and unidirectional input cannot fundamentally clarify the element circulation mechanism. Therefore, the future research should be strengthened from the aspects of technical methods, multi-disciplinary combination, model simulation and long-term monitoring.

Keywords: moss; litter; element cycle; hydrological process; biological mechanism