

氮沉降对草地凋落物分解的影响研究进展

杨丽丽 龚吉蕊* 刘 敏 杨 波 张子荷 罗亲普 翟占伟 潘 琰

北京师范大学地表过程与资源生态国家重点实验室, 北京师范大学地理科学学部资源学院, 北京 100875

摘 要 随着人类干扰和全球变化的加剧, 大气氮沉降量迅速地增加, 对草地生态系统碳循环过程产生了显著影响。凋落物分解是陆地生态系统养分循环的关键过程, 也是土壤碳库的主要来源和维持土壤肥力的基础。凋落物分解深受非生物、生物因子及其交互作用的影响。氮沉降通过影响土壤氮有效性、凋落物产量和质量、土壤生物因子及凋落物分解环境来影响分解。该文综述了氮沉降对草地凋落物分解过程的影响及其机理, 包括对土壤氮有效性, 凋落物产量、质量, 土壤微生物和酶活性以及凋落物分解环境的影响, 在系统分析国内外研究现状的基础上, 探讨整合了目前氮沉降影响草地凋落物分解的主要研究内容、方向、方法以及存在的主要问题, 并对未来的重点研究方向进行了展望, 以期为深入研究草地生态系统碳循环过程与氮沉降之间的相互作用与反馈机制提供参考。

关键词 氮沉降; 草地生态系统; 凋落物分解; 凋落物质量; 研究方法

引用格式: 杨丽丽, 龚吉蕊, 刘敏, 杨波, 张子荷, 罗亲普, 翟占伟, 潘琰 (2017). 氮沉降对草地凋落物分解的影响研究进展. 植物生态学报, 41, 894–913. doi: 10.17521/cjpe.2017.0023

Advances in the effect of nitrogen deposition on grassland litter decomposition

YANG Li-Li, GONG Ji-Rui*, LIU Min, YANG Bo, ZHANG Zi-He, LUO Qin-Pu, ZHAI Zhan-Wei, and PAN Yan

State Key Laboratory of Earth Surface Processes and Resource Ecology, Beijing Normal University, College of Resources Science & Technology, Faculty of Geographical Science, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

Abstract

Atmospheric nitrogen deposition has increased in the last several decades due to anthropogenic activities and global changes. Increasing nitrogen deposition has become an important factor regulating carbon cycle in grassland ecosystems. Litter decomposition, a key process of carbon and nutrient cycling in terrestrial ecosystems, is the main source of soil carbon pool and the basis of soil fertility maintenance. Elevated nitrogen deposition could affect litter decomposition by raising soil nitrogen availability, increasing the quantity and quality of litter inputs, and altering soil microorganism and soil conditions. Litter decomposition are complex biological, physical and chemical processes, which were affected by abiotic, biological factors and their interactions. The effects of nitrogen deposition on litter decomposition and the underlying mechanisms were discussed in this paper, including the aspects of soil nitrogen availability, litter production, litter quality, microclimate, soil microorganism and enzyme activities. The main research contents, directions, methods and existing problems of litter decomposition in grasslands were discussed. We also discussed the prospect of future directions to study the interaction and feedback between nitrogen deposition and grassland ecosystem carbon cycling process.

Key words nitrogen deposition; grassland ecosystem; litter decomposition; litter quality; research method

Citation: Yang LL, Gong JR, Liu M, Yang B, Zhang ZH, Luo QP, Zhai ZW, Pan Y (2017). Advances in the effect of nitrogen deposition on grassland litter decomposition. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 894–913. doi: 10.17521/cjpe.2017.0023

在过去一个世纪里, 化石燃料燃烧、施肥等人类活动使全球大气氮(N)沉降量迅速增加。人类活动造成的N沉降量由1860年的 $31.6 \text{ Tg} \cdot \text{a}^{-1}$ 增加到20世纪90年代的 $103 \text{ Tg} \cdot \text{a}^{-1}$, 预计到2050年, 可能会增至 $195 \text{ Tg} \cdot \text{a}^{-1}$ (Galloway *et al.*, 2004; IPCC, 2007)。随着工农业的发展, 我国平均N沉降速率从20世纪80年

代的 $13.2 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 增加到21世纪初的 $21.1 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$, 成为继欧美之后第三大N沉降区。N是生物地球化学循环和能量流动的基础, N沉降的增加造成土壤酸化、生物多样性和植物生长状况改变, 打破了生态系统碳(C)输入和损失的平衡, 显著影响了生态系统C循环过程(Liu *et al.*, 2013; Sun *et al.*, 2015)。全世

收稿日期Received: 2017-01-22 接受日期Accepted: 2017-06-01

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: jrgong@bnu.edu.cn)

界草地约占陆地总面积的1/3, 草地C储量占陆地总C储量的25%–30%, 是人类活动和全球气候变化的直接承受者, 其功能的正常发挥对维持全球及区域性生态平衡有重要的作用(胡中民等, 2005; Piao *et al.*, 2007)。N是草地生态系统生产力的主要限制因子, 因此草地生态系统的C源、汇对N沉降的变化较其他生态系统更为敏感(陈佐忠和汪诗平, 2000; Xia *et al.*, 2009)。研究N沉降背景下草地生态系统C循环对深入理解全球C循环具有极其重要的意义。

草地凋落物是由植物地上和地下部分产生并归还到土壤的所有有机质的总称, 是土壤C库的主要来源和维持土壤肥力的基础。凋落物分解是陆地生态系统养分循环的关键过程, 陆地生态系统中约90%的净初级生产量以凋落物的形式归还给土壤, 其养分再循环供给植物的生长发育(Berg & McClaugherty, 2003)。凋落物分解过程包括淋溶、机械破碎、有机物转化和土壤动物、微生物的消化作用等, 并受许多因子, 如气候因子、凋落物质量和生物因子等的影响(Meentemeyer, 1978; Gartner & Cardon, 2004; Smith *et al.*, 2014)。N沉降增加引起草地生态系统土壤N有效性和植被群落结构发生变化, 导致凋落物产量、质量, 土壤微生物和酶活性等发生改变, 进而影响了草地凋落物分解(Gough *et al.*, 2000)。在N沉降背景下, 对草地凋落物的分解过程和驱动因素的研究是草地生态系统动态机理研究和全球变化生态学研究的重要内容。

目前, 国内外已有很多研究关注N沉降对凋落物分解过程产生的影响, 也有学者对N沉降影响森林生态系统凋落物分解的研究结果进行汇总整理(Knorr *et al.*, 2008; 卢广超等, 2014; Zhu *et al.*, 2015)。但有关N沉降对草地生态系统凋落物分解影响的系统梳理还十分缺乏。为此, 本文对国内外研究进展进行了全面梳理和系统分析, 具体目标如下: (1)综述N沉降对草地凋落物分解过程的影响及其机理; (2)探讨整合目前N沉降影响草地凋落物分解的主要研究内容、方向和方法, 为深入研究N沉降对草地生态系统C循环的影响提供一定的思路; (3)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, 以期对深入研究草地生态系统C循环过程与N沉降之间的相互作用与反馈机制提供参考。

1 影响凋落物分解的因子

凋落物分解是一个复杂的物理、化学、生物过程, 包括淋溶、机械破碎、有机物转化, 以及土壤动物、微生物的消化作用等。调控凋落物分解的关键因素有环境因子、凋落物质量和生物因子, 且各因子之间存在复杂的相互关系(图1)(Meentemeyer, 1978; Zhou *et al.*, 2008; Smith *et al.*, 2014)。

影响凋落物分解的环境因子包括温度和降水。温度是调控生态系统生化过程和物质能量周转的关键因子, 对凋落物分解起主导作用(Aerts, 2006)。短期内温度变化影响土壤微生物和分解酶活性, 改变凋落物分解过程中的生物化学反应速率; 长期气温波动影响凋落物质量、植物群落组成, 从根本上改变凋落物的可分解性和分解环境, 影响凋落物分解(Bontti *et al.*, 2009; 宋飘等, 2014)。降水是干旱半干旱地区凋落物分解的重要驱动因素, 短期降水增多可加快表层凋落物的碎裂和水溶性物质的淋溶, 加速凋落物质量损失, 促进分解(Dirks *et al.*, 2010; 王新源等, 2013)。降水的季节和年际变化通过影响凋落物产量及物种组成来改变凋落物分解速率(Weatherly *et al.*, 2003)。土壤水分增加能提高干旱半干旱草地生态系统的地上净初级生产力, 微生物分解者活动频繁, 促进分解(Liu *et al.*, 2010)。

凋落物质量, 即凋落物的相对可分解性。衡量凋落物质量的指标主要有C含量、N含量、磷(P)含量、木质素含量、纤维素含量, 以及它们之间的比值(Aerts, 1997; Cornwell *et al.*, 2008)。凋落物所含水溶性物质、蛋白质和N、P浓度越高, 木质素、纤维素含量越低, 相应的C:N和木质素:N越小, 凋落物质量越好, 分解越快(Valenzuela-Solano & Crohn, 2006)。影响凋落物分解的化学组成中, 除凋落物化学元素、木质素和纤维素外, 植物次生代谢产物也会影响凋落物分解, 近年来引起学者的广泛关注。植物次生代谢产物主要包括生物碱、酚类(如黄酮类、单宁等)和萜类物质, 它们通过淋溶、根系分泌和凋落物分解3条途径从植物体释放到土壤中, 影响土壤有机体的生命活动和凋落物分解过程(Rice, 1984; Chomel *et al.*, 2014)。大多数次生代谢产物限制微生物的生长和活性, 或对其产生毒害作用, 其中酚类物质是决定腐生真菌在凋落物定殖的首要因子(Hättenschwiler & Vitousek, 2000; Chomel *et al.*,

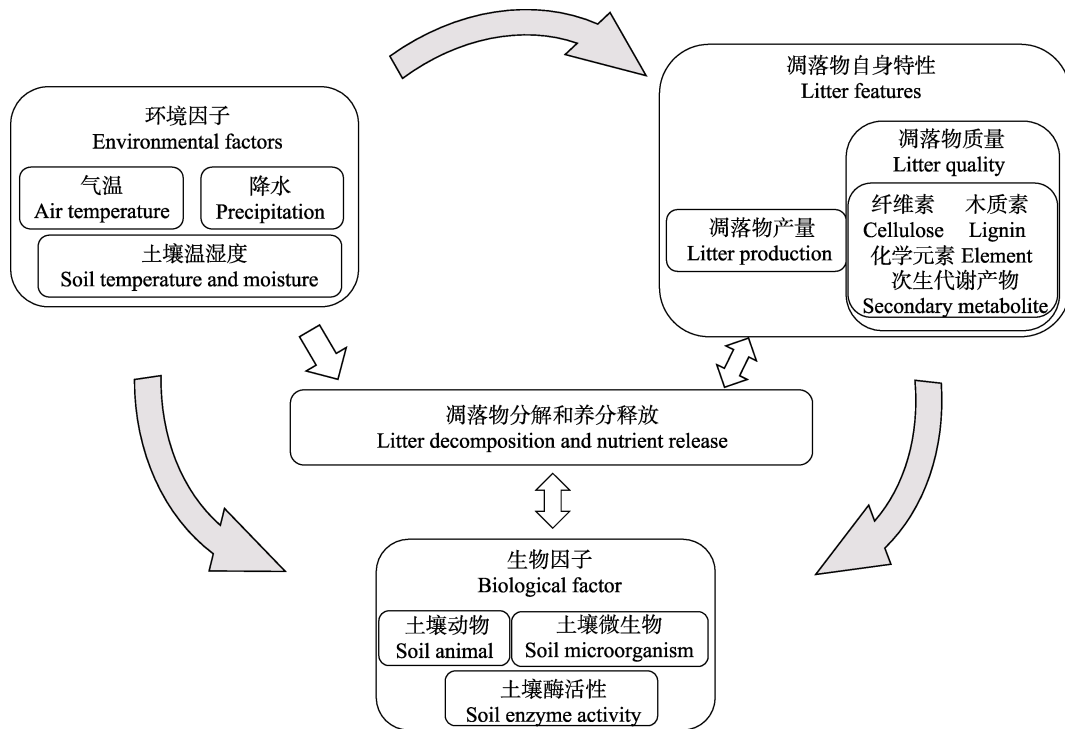


图1 影响凋落物分解的因子及其相互关系。

Fig. 1 Factors controlling litter decomposition and their interactions.

2014)。凋落物中次生代谢产物与土壤有机体的相互作用的机理尚不明确，这也将是研究凋落物分解过程和土壤有机体之间关系的关键环节(Chomel *et al.*, 2016)。

凋落物分解是一个连续的生物降解过程，影响凋落物分解的生物因子包括土壤动物、微生物及其产生的分解酶(刘强和彭少麟, 2010)。土壤动物是土壤生态系统中的重要部分，其踩踏、粉碎、摄食等过程可影响凋落物分解，加速凋落物中营养元素的循环(Carrillo *et al.*, 2011; Gergócs & Hufnagel, 2016)。土壤微生物是凋落物的主要分解者，包括细菌、放线菌、真菌、原生动物等，其种类和数量随土壤环境及土层深度的不同而变化，参与土壤中氧化、硝化、氨化、固氮等过程，促进土壤有机质的分解和养分的转化，直接参与凋落物的分解过程(Esperschütz *et al.*, 2011)。凋落物为微生物供给食物，促进微生物生长和代谢；反过来，微生物群落结构和活性的变化也会影响凋落物分解环境和分解过程(Gessner *et al.*, 2010)。凋落物的微生物分解实质是凋落物在分解酶作用下的生物化学过程。土壤酶是土壤中微生物活动和动植物残体腐解过程中产生的具有催化能力的生物活性物质(Waring, 2013)。根据凋落物底物营养成分的不同，凋落物分解酶可分为

纤维素分解酶类、木质素分解酶类、蛋白水解酶类和磷酸酶类4大类(Arai *et al.*, 2007)。分解酶系的活性也同凋落物的分解密切相关，体现出特定微生物群落对凋落物分解进程的响应(Fioretto *et al.*, 2000)。

2 氮沉降对草地凋落物分解的影响及机理

N是草地生态系统关键的养分因子，对植物的生长起十分重要的作用(Elser *et al.*, 2007)。N沉降提高了草地生态系统的土壤N有效性，影响其生产力和C循环过程，并造成影响凋落物分解的因子发生改变，进而影响草地凋落物分解(图2) (Gough *et al.*, 2000; Frey *et al.*, 2004)。

近年来，国内外学者对N添加条件下的草地凋落物分解进行了研究，但结果存在较大的不一致性，如促进效应(Henry & Moise, 2015; Schuster, 2015; 李英滨等, 2016)、抑制效应(Ågren *et al.*, 2001; Peng *et al.*, 2014; Freedman *et al.*, 2016)或没有影响(Zhang *et al.*, 2013)。不同N添加剂量对草地凋落物分解的影响不同，高N ($> 120 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)和中N ($61\text{--}120 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)水平的N添加抑制凋落物分解，而低N ($< 60 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)促进凋落物分解(Chen *et al.*, 2015b)。另外，N添加对凋落物不同分解阶段的影响

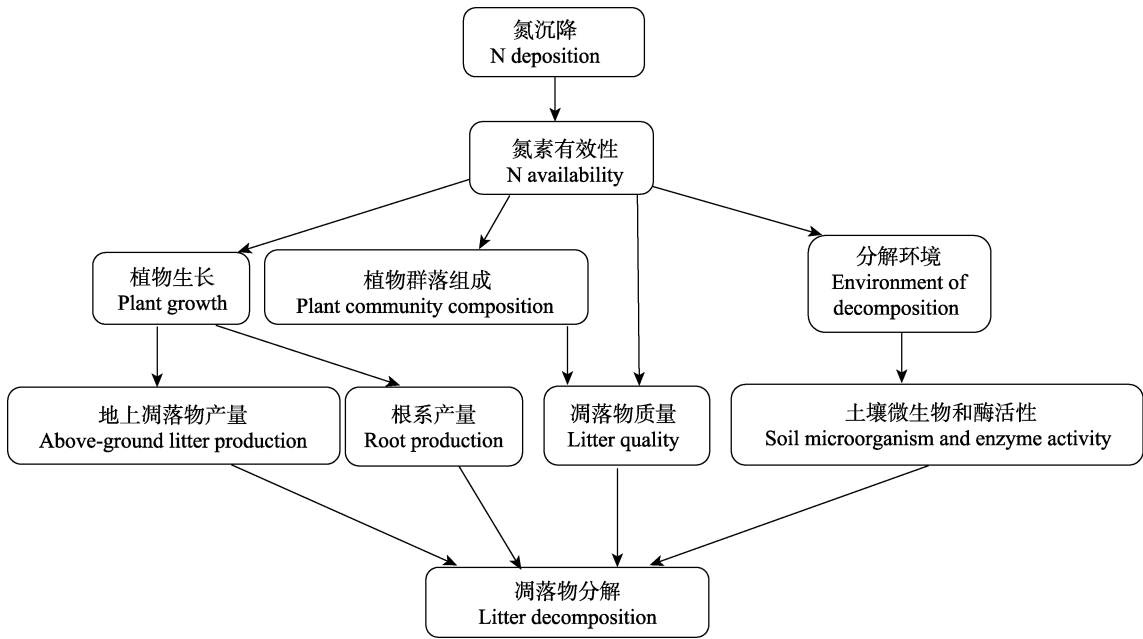


图2 氮(N)沉降对凋落物分解影响。
Fig. 2 Effects of nitrogen (N) deposition on litter decomposition.

不同, 前期表现为促进效应, 后期表现为抑制效应, 这可能与分解者活性和凋落物质量的变化有关 (Berg & Staaf, 1980; Johansson *et al.*, 2012)。总之, N 沉降对凋落物分解的影响取决于样地情况、分解时间、凋落物质量及N沉降水平等(Liu *et al.*, 2011)。表 1总结了近年来国内外学者对N添加影响草地凋落物分解的主要研究区域及研究内容, 以供研究者参考借鉴。

2.1 氮沉降对凋落物产量和质量的影响

2.1.1 氮沉降对土壤氮素有效性和凋落物产量的影响

N是草地生态系统的主要限制因子, N沉降

使植物可有效利用的N增加, 减弱草地N限制, 促进植物生长, 凋落物产量和土壤C输入随之增多 (LeBauer & Treseder, 2008; Bai *et al.*, 2010)。但有时 N沉降对地上生物量的影响并不显著, 一方面是因为在干旱、半干旱草地生态系统中, 水分和N都是植物生长的限制因子, 水分的匮乏限制了N沉降对地上生物量的促进作用; 另一方面, 施加N肥的总量可能超过本地区植物N饱和的阈值, 植物生长对N沉降的敏感性降低(Sala *et al.*, 2012; Hedwall *et al.*, 2013; Xu *et al.*, 2015)。

根系的生产和储存是生态系统生产力的重要组成部分, 其分解对草地生态系统养分循环具有重

表1 氮添加对草地凋落物分解研究的区域和研究内容
Table 1 Current researches on litter decomposition under different nitrogen (N) addition treatments in grassland ecosystems

研究区域 Study area	氮添加浓度 N addition concentration	影响分解的因子 Factors that affect decomposition	参考文献 Reference
新疆阜康荒漠生态站 Fukang Desert Ecological Station of Xinjiang	21 g·m ⁻² ·a ⁻¹	凋落物质量 Litter quality	Zhao <i>et al.</i> , 2015a
青藏高原 Qinghai-Xizang Plateau	10 g·m ⁻² ·a ⁻¹	凋落物质量 Litter quality	Zhu <i>et al.</i> , 2016a
内蒙古温带草原 Nei Mongol temperate grassland	0–15 g·m ⁻² ·a ⁻¹	凋落物质量 Litter quality	Li <i>et al.</i> , 2016
中国南方种植园 China Southern Plantation	0–10 g·m ⁻² ·a ⁻¹	凋落物化学计量、养分释放 Litter stoichiometry and nutrient release	Zhu <i>et al.</i> , 2016b
呼伦贝尔草甸草原 Hulunbeier meadow steppe	0–2 g·m ⁻² ·a ⁻¹	凋落物质量 Litter quality	Zhang <i>et al.</i> , 2013
英国Silwood公园 British Silwood Park	5.5–330 mg·L ⁻¹	凋落物质量、土壤生物 Litter quality and soil biology	Smith & Bradford, 2003
澳大利亚落基山脉 Australia Rocky Mountains	113–225 mg·L ⁻¹	微生物呼吸、土壤化学计量 Microbial respiration and soil stoichiometry	Finn <i>et al.</i> , 2015
加拿大荒废草地 Canadian wasteland	6 g·m ⁻² ·a ⁻¹	温度、凋落物质量 Temperature and litter quality	Henry & Moise, 2015

doi: 10.17521/cjpe.2017.0023

要的意义,但目前针对根系凋落物的研究很少(Solly *et al.*, 2014)。在半干旱草地生态系统中, $10\text{--}20\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ 的N添加可改变根系生长模式,导致浅层的地下凋落物产量显著增加(Zeng *et al.*, 2010)。但也有研究表明,N添加条件下草地生态系统的根系生物量与地上生物量和N添加浓度都无关,而与土壤水分可利用性有关(Ladwig *et al.*, 2012)。在受光照限制的草地生态系统中,N添加后植物根冠比降低,植物体分配更多的资源给地上部分以最大程度地利用光能,地下凋落物产量减少(Hautier *et al.*, 2009; Xu *et al.*, 2016)。与地上凋落物相比,根系凋落物的养分含量低、木质素含量高,分解速率慢,其分解主要受凋落物C:N的影响(Wang *et al.*, 2015)。对根系的不同分级而言,N添加促进一级和二级侧根的伸长和分解,而对第三级、第四级等更细的侧根无影响(Guo & Fan, 2007; Wang *et al.*, 2017)。

2.1.2 氮沉降对凋落物组成的影响

植物群落组成的改变包括物种的演替、优势种的定居和稀有物种的消失。N沉降会减弱物种丰富度,改变草地植物群落组成,使凋落物质量发生改变,从而影响分解(Cleland & Harpole, 2010; 于雯超等, 2013)。在内蒙古典型草原、高寒草甸草原等地区的研究均表明:N添加后植物物种多样性减少,主要表现为一年生物种优势度的增加和多年生物种优势度的降低(Bai *et al.*, 2010; Ren *et al.*, 2010; He *et al.*, 2016)。且在酸性草地上,N沉降每增加 $0.25\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$,在 4 m^2 的样方中就会减少一个物种(Stevens *et al.*, 2012)。另外,N添加使草地物种组成的改变通常朝着凋落物质量好的物种变化(Chapin *et al.*, 1986; Suding *et al.*, 2005)。N添加改变 C_3 植物(如羊草 *Leymus chinensis*)和 C_4 植物(禾本科植物)的生产力和竞争力,羊草的种群密度、高度、地上生物量、地下生物量和总生物量显著增加;而禾本科植物对N添加响应更敏感,在N添加条件下容易消失(Pan *et al.*, 2005; Niu *et al.*, 2008; Xia & Wan, 2008)。总之,N添加引起草地群落组成和植物功能群发生转变,从而影响凋落物质量和分解速率,并对草地生态系统的养分循环产生长期影响。

2.1.3 氮沉降对凋落物质量的影响

N沉降加快营养元素循环,促进凋落物形成过程中的营养元素再分配,使凋落物中N、P含量增加(Lü *et al.*, 2013)。但凋落物质量对不同N添加的敏感

程度不同,这与实验区N可利用性和N添加水平有关,通常在土壤N有效性低的实验中,凋落物质量的变化更为显著,N添加对凋落物分解的影响也更大(Knorr *et al.*, 2008; Valera-Burgos *et al.*, 2013)。N沉降对凋落物质量和分解过程的影响具有阶段性。分解前期,土壤N有效性增加可增加植物的N含量,凋落物N含量升高,凋落物C:N降低,促进分解。N添加也促进分解前期纤维素和可溶性物质的分解(Berg & Matzner, 1997; Smith & Bradford, 2003; 于雯超等, 2013)。分解后期,木质素对纤维素等物质产生物理保护,使微生物难以进入,阻碍后期凋落物分解(Deforest *et al.*, 2004)。另外,凋落物中的多酚、多糖等化合物与植物组织中的N进一步形成难分解物质,N添加条件下难分解物质增多,阻碍凋落物的后期分解(Knicker *et al.*, 1997; Hobbie *et al.*, 2012)。

凋落物质量是导致N添加对凋落物分解影响不一致性的主要原因(Zhang *et al.*, 2016)。近年来,有两种完全相反的假说解释N添加影响凋落物分解的过程中凋落物质量所起的作用。一种假说认为N添加影响凋落物分解主要是通过改变凋落物化学计量比,即N添加使凋落物C:N降低,达到微生物与凋落物之间的化学计量平衡,促进凋落物分解。另一种假说的依据是能量分配原理,即微生物通过分解易分解C源获得能量,进而分解木质素等难分解有机物,以此来获得N源。如果外界的N已经满足了微生物需要,微生物用来分解难分解物质的投资就会降低。因此,N添加会阻碍凋落物分解。其中,第一种假说适用于N限制的生态系统中,用来解释N添加促进质量差(高C:N)的凋落物分解;第二种假说适用于N饱和的生态系统中,用来解释N添加抑制质量好(低C:N)的凋落物分解(廖利平等, 2000; Moorhead & Sinsabaugh, 2006; Hobbie, 2008)。另外,N添加也会引起凋落物中一些微量元素(Mn、Ca、Mg)含量的变化,它们也是预测分解速率的重要指标,今后应受到关注(Güsewell & Gessner, 2009; Kai *et al.*, 2016)。

2.2 氮沉降对凋落物分解环境、土壤微生物和酶活性的影响

土壤酸度是调控陆地生态系统生物多样性和生物地球化学循环的重要因子。人类活动产生的氮氧化合物(NO_x)使草地生态系统土壤酸化现象越来越

越严重(Yang *et al.*, 2012)。N沉降使土壤中 NH_4^+ 和 NO_3^- 含量增加, 促进土壤溶液的硝化作用, 释放出大量的 H^+ , 导致土壤pH值降低(Gandois *et al.*, 2011; Chen *et al.*, 2013b)。不同土壤微生物适宜生长的pH值不同, 细菌生长的pH值范围是6.5–7.5, 放线菌为7.5–8.0, 真菌为5.0–6.0 (Abbasi & Adams, 2000)。N沉降使草地土壤pH值显著下降, 微生物群落结构和酶活性发生改变, 影响草地凋落物分解(Turner & Henry, 2009; Chen *et al.*, 2015a)。

细菌和真菌是分解者, 在凋落物分解的各阶段中作用不同: 在前期, 真菌起主要作用; 在后期, 细菌起主要作用(Wardle *et al.*, 2004)。真菌是凋落物最主要的分解者, 它利用菌丝软化凋落物, 改变凋落物的物理性质和组成成分, 方便土壤动物和其他微生物分解, 其中担子菌门的真菌对纤维素分解贡献最大, 褐腐真菌、白腐真菌主要分解木质素。N添加条件下, 不同微生物对养分的竞争能力不同。菌根真菌因其共生关系, 生长旺盛; 细菌因其表面积大, 容易移动, 也较易生存和繁衍; 而分解木质素的腐生真菌则竞争力较弱, 得不到养分, 木质素分解易受到抑制(Clemmensen *et al.*, 2013)。放线菌与凋落物中几丁质和木质素的分解密切相关, 有研究对土壤中微生物进行功能基因分析, 发现N添加减弱这类放线菌的多样性和丰富度, 阻碍凋落物分解(Eisenlord *et al.*, 2013)。真菌/细菌是评估微生物群落对环境变化响应的重要指标, 近年来被广泛使用(Strickland & Rousk, 2010)。N沉降促进土壤中真菌(尤其是子囊菌门)生长, 导致土壤真菌/细菌升高, 凋落物分解加快(Allison *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2016)。但也有研究得出相反的结果, N沉降也会使植物地下部分的生物量减少, 导致真菌与植物共生的菌根真菌减少, 凋落物分解减慢(Hogberg *et al.*, 2010; Rousk *et al.*, 2011)。N沉降不仅会改变微生物的群落组成, 还会使微生物C:N化学计量比降低, 进而减弱微生物对C源的需求, 凋落物分解减慢(Ågren *et al.*, 2001; Compton *et al.*, 2004)。

分解凋落物中木质素的酶类主要是多酚氧化酶, 在质量较差(木质素含量高)的凋落物中, N添加抑制多酚氧化酶活性, 阻碍了难分解物质的分解, 这是N添加抑制凋落物分解的重要机制(Carreiro *et al.*, 2000)。另外, 木质素分解酶只能由担子菌门和子囊菌门的白腐真菌产生, N添加条件下白腐真

菌的竞争能力下降, 木质素分解酶的合成降低, 影响凋落物中木质素的分解(Deforest *et al.*, 2004)。N沉降使纤维素分解酶的活性升高, 促进纤维素分解(Keeler *et al.*, 2009)。总之, N沉降的环境中更有利于高纤维素、低木质素含量的凋落物分解(Knorr *et al.*, 2008)。

3 氮沉降影响草地凋落物分解的研究内容及研究方向

近几十年来, 草地凋落物分解对N沉降的响应引起国内外学者的广泛关注。在研究初期, 人们大多仅仅关注不同水平N添加对凋落物产量、质量和分解速率的影响。随着人们对草地凋落物分解影响机制的深入了解, 加上同位素示踪、基因分析等各种生物化学技术的进步, 越来越多的研究开始深入探讨N添加影响草地凋落物分解过程中生物和非生物学机制, 研究内容更加全面和具体, 现对目前主要的研究内容和方向进行总结, 以期为深入研究N沉降对草地生态系统C循环的影响提供一定的思路。

3.1 影响凋落物分解的关键因子的研究

调控凋落物分解的关键因子主要有环境因子、凋落物质量和生物因子等, 它们起作用的顺序通常为: 气候>凋落物质量>土壤生物(Swift *et al.*, 1979; Aerts, 2006)。目前, 对影响凋落物分解的关键因子的确定是凋落物分解的主要研究方向。在早些阶段, 环境因子被认为是全球和区域尺度上决定凋落物分解的关键因子, 只有当环境因子影响不显著时, 凋落物质量才被认为是影响分解的主要因子。但越来越多的研究发现环境因子与凋落物质量之间存在交互作用——环境因子通过改变群落优势种的组成来改变凋落物质量, 进而影响凋落物分解。过去的实验过度夸大了环境因子对分解的影响, 而掩盖了局部小尺度上影响分解的重要因子。因此, 学者们对传统的“环境因子为中心”的凋落物分解理论进行了修改(Wall *et al.*, 2008; Zhang *et al.*, 2008)。目前比较一致的结论是, 在大尺度上, 环境因子和凋落物质量是决定凋落物分解的关键因子, 并且这些因子之间存在很强的相互作用; 分解者不直接影响分解, 它只受环境因子和凋落物质量的影响, 进而影响凋落物分解; 而在很小尺度上, 分解者才是直接影响分解的关键因子。但是各个因子在不同生态系统中和在不同分解阶段的重要程度和所起的作用还需进

一步研究(Gracia-Palacios *et al.*, 2013)。

由此可见, 土壤过程和分解者对凋落物分解的影响是今后凋落物分解研究的重点。不同生态系统类型、不同凋落物分解阶段中影响分解的主导因子不同, 也可能存在一定的阈值, 使得主导凋落物分解的因子从一个转向另一个。因此, 重视小区域尺度上调落物分解过程的研究、确定凋落物分解主导因子发生改变的原因和阈值是今后凋落物分解因子研究的关键(Prescott 2010; Bradford *et al.*, 2016)。

3.2 植物-凋落物-土壤连续体的C:N:P化学计量比及养分转移的研究

过去关于凋落物分解的研究集中在某一时间段内的静态研究, 而对凋落物分解整个过程中养分元素的转移路径、转移速率及其在植物、凋落物、土壤中的剩余情况等了解不足。生态化学计量学是生态学的一个新兴领域, 主要研究生物体与其所处环境之间的养分元素关系, 是分析生态系统养分循环过程的工具(王绍强和于贵瑞, 2008)。植物和土壤微生物之间以土壤为平台, 以凋落物分解过程为媒介, 通过动态交换维持相对平衡的C:N:P化学计量比, 形成植物-凋落物-土壤连续体(Fan *et al.*, 2016; Pan *et al.*, 2016)。

N沉降改善草地生态系统的N状况, 导致N饱和和P限制(Vitousek *et al.*, 2010)。因此, N沉降导致草地生态系统中C:N:P化学计量比发生改变, 这种变化对凋落物分解过程产生的影响也受到广泛关注(Finn *et al.*, 2015; Zhu *et al.*, 2016b)。N添加可增加土壤和凋落物中的N含量, 改变土壤和凋落物的C:N:P化学计量比并影响分解环境的pH值, 调控和影响凋落物分解过程(Hessen *et al.*, 2004; 王晶苑等, 2013)。植物和凋落物C:N:P之间的差异反映了叶片衰老时养分的再吸收效率, 这是植物在养分供应有限的环境中保持养分的策略。植物、凋落物和土壤C:N:P化学计量比的差异, 代表了微生物和生产者为维持生态系统平衡面临的养分竞争。土壤微生物在分解过程中, 既需要C作为能量, 也需要N来构成其身体。在凋落物C:N较高时, 微生物需要从外界吸收N来满足它的生长; 在C:N较低时, 超过微生物生长所需的N就会通过分解释放到土壤中。因此, 有机物C:N越高, 分解速度越慢, 微生物得不到足够的N来构成其躯体, 从而影响其繁殖速度(贺金生和韩兴国, 2010; 周正虎和王传宽, 2016)。研究表明, 当

凋落物C:N低于5–15时或C:P低于200–480时, 凋落物N、P元素出现净释放。当凋落物中N、P不足时, 微生物通常从周围环境中固定N、P以维持自身的化学计量平衡(Manzoni *et al.*, 2010)。

在N沉降背景下, 探究植物吸收的N在植物-凋落物-土壤-大气中分解、释放、转移的方式和路径对深入研究N沉降对生态系统C循环的影响具有十分重要的意义。但是, N添加条件下植物、凋落物和土壤C:N:P化学计量比对凋落物分解的影响及其微生物学和酶学机制研究不足(Zhu *et al.*, 2016b)。以往对生态化学计量比的研究大多针对植物、土壤、凋落物单独进行, 迫切需要开展生态化学计量学和土壤微生物生态学相结合的研究, 综合探究N添加条件下植物-凋落物-土壤连续体中C:N:P化学计量比的相互转化及其内在机制。因此, 结合新技术手段对凋落物分解中养分元素的动态观测是今后凋落物分解研究的新亮点。

3.3 氮沉降对混合凋落物分解的影响

草地凋落物分解的研究对象分为单种凋落物和混合凋落物。单种凋落物分解的研究集中在草地优势种。优势种是草地群落的重要组成部分, 在一定程度上决定草地生态系统的属性, 草地优势种的研究是不同尺度凋落物分解研究的基础。因此, 研究草地优势种凋落物分解对N沉降的响应是理解N沉降影响凋落物分解的关键(Makhnev & Makhneva, 2010)。但是, 草地生态系统是多种植物的复合系统, 自然界中植物凋落物主要以混合状态存在, 在分解过程中化学组成和物理结构不同的凋落物发生相互作用, 仅依据单种凋落物预测N沉降对草地凋落物分解的研究具有局限性(熊勇等, 2012)。混合凋落物可以更加准确地预测自然生态系统的凋落物分解, 对生物地球化学循环起到非常重要的作用。近年来, 越来越多的研究关注N沉降对混合凋落物分解及养分释放的影响。

混合凋落物的实际分解速率偏离于期望分解速率时则称为混合凋落物的非加和性效应, 混合凋落物复杂的化学成分和丰富的空间异质性是影响混合凋落物分解时非加性效应产生的重要原因(Barantal *et al.*, 2011)。各组分化学性质差异大的混合凋落物, 其观测分解速率高于期望分解速率(基于组分凋落物分解速率的算术平均值), 产生促进的非加性效应(Quasted *et al.*, 2002)。N沉降使混合凋

落物中组分凋落物的化学组成差异变大, 使混合凋落物产生促进的非加性效应, 促进混合凋落物分解 (Valera-Burgos *et al.*, 2013)。另外, N添加能调节混合凋落物中组分凋落物之间的相互作用, 使凋落物纤维素、半纤维素、木质素含量降低, N、P含量增加, 转变混合凋落物的中性作用为非加性效应, 促进混合凋落物分解 (Vivanco & Austin, 2011; Li *et al.*, 2016; 李英滨等, 2016)。但是也有研究认为N添加对混合凋落物的重量损失没有明显的作用 (张彩虹, 2013)。另外, 高N含量的混合凋落物与N添加相互作用促进难分解物质的产生, 产生抑制效应, 阻碍混合凋落物分解 (Ågren *et al.*, 2001; Flury & Gessner, 2011)。不同的研究结果可能是因为两个研究针对的研究区环境和初始凋落物质量不同。

总之, 全球气候变化引起陆地生态系统多样性丧失, 凋落物作为影响陆地生态系统生物多样性的一个重要因子又受到物种多样性的调控, 对全球变化背景下对混合凋落物和单一凋落物分解的对比研究, 对预测全球变化背景下生态系统物质循环和能量流动的规律有重要意义。N添加可以改变混合凋落物在分解过程中的相互作用和凋落物的分解环境, 对分解产生影响, 但其内在机制还需进一步研究。

3.4 氮沉降与其他全球变化和草地管理方式的交互作用

自然生态系统中, 各种全球变化的现象(如全球变暖, 降水变化, N、P沉降, 以及紫外辐射等)时有发生, 且它们的交互作用无处不在。因此单独研究N沉降对凋落物分解过程的影响, 无法准确、全面地评估生态系统C循环和养分循环对未来全球变化响应的真实情况, 需要将其综合分析 (Chartzoulakis & Psarras, 2005; 张乃莉等, 2007)。并且, 人们对草地生态系统的利用方式多种多样, 不同的草地管理方式与N沉降发生交互作用, 共同影响凋落物分解 (Apolinário *et al.*, 2014; Song *et al.*, 2017)。近年来, 越来越多的研究关注N沉降与其他全球变化及草地管理方式的交互作用对草地凋落物分解的影响, 并取得一定的成果, 对准确预测未来全球气候变化对凋落物分解的影响具有重要意义。

水分和N是干旱和半干旱草地生态系统的限制因子。随着地表温度的升高, 降水特征发生变化, 长期干旱和强降雨天气频繁发生 (Stocker *et al.*, 2014)。降水是影响凋落物分解的重要环境因子, 通过影响

土壤水分状况和分解者活性影响凋落物分解。水、N添加可以影响植物养分的综合状况, 使凋落物质量发生变化, 影响凋落物分解。水分有效性可以调节凋落物养分和化学计量特征对N添加的响应。水分增加条件下, N添加引起的凋落物N浓度增加会被水分添加所稀释, 导致凋落物C:P降低, 但C:N和N:P没有显著变化 (Lü *et al.*, 2012)。环境中的水分可利用性影响凋落物分解对N添加的响应。在干旱条件下, 土壤N的流动性减弱, 植物可获取的N减少, N沉降对植物和微生物的影响取决于土壤湿度, 因此N添加后凋落物质量和分解速率的变化不大。相反, 在水分充足或强降雨条件下, N添加对凋落物分解的影响才更有效 (Everard *et al.*, 2010)。水和N的交互作用除了影响凋落物质量和分解环境外, 还改变植物群落组成影响凋落物质量, 进而影响凋落物分解 (Henry *et al.*, 2005; 卢广超等, 2014)。

P是植物生长的重要限制因子, 控制着生态系统的关键过程。N添加后, 许多草地生态系统由N限制转向N饱和, 且N在生态系统中的归还速率高于P, 因此生态系统过程受到P限制。探究草地凋落物分解对N、P添加耦合效应的响应可为深入分析N、P添加对生态系统物质循环和能量流动产生的影响提供理论依据 (Jacobson *et al.*, 2010)。凋落物和土壤环境中N、P的平衡是影响凋落物分解和养分释放的关键因素。N沉降增加会降低凋落物中P的养分释放速率, 降低土壤P的有效性, 加剧生态系统P限制。N、P同时添加, 可以缓解N沉降造成的生态系统P限制, 对凋落物分解产生促进效应, 且N、P同时添加对凋落物分解的影响作用比单独添加更强烈 (Qualls & Richardson, 2000; Chen *et al.*, 2013a)。

放牧和围封是人类管理和利用草地资源最普遍的方式, 是影响草地生态系统碳库和养分循环的重要人为因素。牲畜的啃食、排泄和踩踏作用可以改变地表植被特征、土壤环境(如温度、含水量等)及其养分含量, 影响凋落物分解 (Raich & Tufekciogiu, 2000)。在一定范围内, 放牧能促进植物的补偿性生长, 改善凋落物质量(C:N降低), 加快凋落物分解; 但放牧强度的增加也导致土壤容重增加, 土壤生物多样性降低, 阻碍凋落物分解 (Giese *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2015; 杨丽丽等, 2016)。围封是退化草地恢复与重建的重要措施, 围封后排除人为和牲畜干扰, 植被盖度、生物量均有显著增加, 草地土

壤有机质输入显著提高,凋落物质量和土壤条件也得到改善,进一步促进了凋落物的分解(Tessier *et al.*, 2003; Haynes *et al.*, 2014; Wang *et al.*, 2015)。目前,随着N沉降的加剧,一些学者开始关注N沉降与草地管理方式交互作用对凋落物分解的影响。有研究表明,N添加可以促进放牧草地的凋落物分解,对退化草地的修复起到积极作用,与放牧管理相比,N添加对凋落物分解的促进作用更强(Liu *et al.*, 2011; Apolinário *et al.*, 2014)。也有研究表明,草地管理方式会促进N添加对凋落物分解的影响(Song *et al.*, 2017)。N沉降和草地管理方式的交互作用对凋落物分解影响的研究还存在不足,今后的研究应与生产实际相结合,根据未来的大气N沉降量制定适合草地生态系统能量流动和养分循环的草地管理方式。

4 氮沉降对草地凋落物分解影响的研究方法

4.1 氮添加实验的布设方法

欧美国家由于工农业较发达,N沉降研究起步早,手段和技术相对成熟,目前已经建立了系统而全面的跨地区大型监测网络。但对于N添加的研究一直只局限于森林生态系统,直到20世纪90年代才有欧洲和北美的一些国家和地区对草地生态系统的响应进行研究(Fagerli & Aas, 2008)。近几十年来,由于工农业发展迅速,中国已经成为继欧美之后的第三大N沉降区域。我国草地N添加的研究区域主要集中在内蒙古温带典型草原(齐玉春等, 2015; Long *et al.*, 2016)和青藏高原高寒草甸(Gao *et al.*, 2015)。

N添加形式包括硝酸铵、尿素和其他形式(NaNO_3 和混合肥等)。大气湿沉降主要是 NO_3^- 、 NH_4^+ 及少量可溶性有机氮经降水下降到地表,采用硝酸铵的施肥方式能最大程度地模拟大气N沉降,且硝酸铵含N量高达34%,施肥后 NH_4^+ 和 NO_3^- 都能被植物和土壤吸收,因此施用硝酸铵是模拟N沉降实验中最常见和最有效的施肥方式(Aber *et al.*, 2003)。N沉降的模拟方法有野外施肥和室内微环境培养,施肥方式包括植物表层喷洒和土壤施肥等,而且一次性施加N肥和分次少量施肥对生态系统产生的影响也不同(Ning *et al.*, 2015; Zhang *et al.*, 2015a, 2015b)。植物表层喷洒的方法操作简单,并且植物可截留或通过质流快速吸收表层喷洒的N,促进植物生长,但喷洒施肥过程会受到风或太阳辐射的影响,造成N的大量损失。特别是在干旱、半干旱草原等降水

少的地区,植物表层喷洒会加速挥发损失,影响实验结果(Wilson, 1992; 张彩虹, 2013)。土壤施肥会大大减少N的挥发损失,但忽略了植物和凋落物层对N的截留和吸收过程,可能会高估微生物群落和凋落物分解对N添加的响应(Zhu *et al.*, 2013; 刘双娥等, 2015)。

N添加的浓度范围和梯度的设置是造成诸多实验结果存在差异的主要原因,其设置的合理性也是影响实验结果的重要指标。通过总结,N添加实验的浓度范围在 $10\text{--}640\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$,很多研究只是单纯设置高、中、低3个N添加梯度,缺乏一定的理论依据(Chen *et al.*, 2015b)。有研究者按每年的N沉降速率设置N添加梯度,模拟未来几十年甚至上百年的N沉降情况对草地生态系统C循环的影响(Liu *et al.*, 2013; Luo *et al.*, 2016)。因此,今后研究中N沉降梯度的设置应该具有一定的理论依据,并在方法部分准确描述。大多数N添加实验持续时间不超过两年,但在草地生态系统中,两年的时间还不足以揭示凋落物分解后期的动态(Knorr *et al.*, 2008; Prescott, 2010)。因此,有学者进行长期N添加实验,发现N添加在凋落物分解前期和后期所起到的作用不同,并且N添加效应深受凋落物质量的影响:凋落物分解前期,N添加促进分解;在木质素分解起主导作用的分解后期,N添加会抑制凋落物分解(Hobbie *et al.*, 2012; Sun *et al.*, 2016)。

综上所述,N添加的方法、施肥浓度和施肥年限等都是影响草地凋落物分解的重要因素,也是造成实验结果不同的主要原因。研究者应结合当地的N沉降量和N沉降速率,综合分析各种方法,根据研究区特点和拟解决的问题选择合适的N添加方式。

4.2 凋落物分解的研究方法

草地凋落物分解的研究方法有凋落物网袋法、现量估算法、室内分解培养法等,随着分子生物学技术的迅速发展,同位素示踪、磷脂脂肪酸分析(PLFA)、DNA/RNA等方法为凋落物分解和土壤微生物研究提供了新手段,有利于凋落物分解的微生物学和酶学机制研究。未来生态学研究的一个发展趋势是将传统生态研究与这些新技术手段相结合(表2)(Yoccoz, 2012)。

凋落物网袋法是现在凋落物分解研究最常用的方法,其原理是在不可降解的尼龙网袋中(袋的大小为 $15\text{--}600\text{ cm}^2$,孔径为 $2\text{--}10\text{ mm}$)装入一定量的

表2 凋落物分解的研究方法及特点
Table 2 Study methods of litter decomposition and their characteristics

研究方法 Method	应用原理 Principle of application	特点 Characteristics	参考文献 Reference
凋落物网袋法 Litterbag method	将凋落物装入尼龙网袋并放置于地表土壤中, 测定质量损失 The litter was loaded into a nylon mesh bag and placed in the surface soil to measure the mass loss	最大程度模拟自然分解, 但隔离了部分土壤生物的作用 The maximum degree of simulation of natural decomposition, but with the isolation of some soil organisms	Smith & Bradford, 2003
室内培养法 Indoor culture method	人为控制各因子梯度 Controlling the factor gradient artificially	用于控制实验, 但不能真实反映分解状态 Manipulation experiments, but not reflecting real conditions	Jiang <i>et al.</i> , 2014
同位素示踪法 Isotope method	用 ¹⁵ N、 ¹³ C同位素进行标记并追踪其转移情况 Litter is labeled with ¹⁵ N, ¹³ C isotopes to trace the transfer of these elements	观察各养分元素的转移方向和转移速率 To study the direction and transfer rate of an element	Liu <i>et al.</i> , 2013
红外光谱分析 Infrared spectroscopy	利用近红外光谱吸收特征来表示凋落物元素和化合物含量 The near infrared spectroscopy absorption characteristics are used to study elements and compound in decomposed litter	同时测定凋落物中的多种元素和化合物含量 Determination of a variety of elements and compounds in the litter simultaneously	Fortunel <i>et al.</i> , 2009
代谢组学 Metabolomics	与核磁共振、气象色谱等结合, 测定代谢组分 Application of nuclear magnetic resonance and gas chromatography to study metabolic components	探讨小分子物质随着环境因子的微小变化 Exploration of the changes of small molecules with tiny changes of environmental factors	Wallenstein <i>et al.</i> , 2013

凋落物, 然后将网袋直接接触地表或埋置在深度为 5–10 cm 的土壤中(Silver & Miya, 2001)。在探究不同土壤动物类群对凋落物分解影响时, 可采用不同孔径大小的凋落物网袋控制参与分解的土壤动物(Smith & Bradford, 2003)。该方法最大程度地模拟了自然分解状态, 操作简便, 结果真实可信。但是由于网袋的隔离作用及其形成的小环境改变了土壤生物的活动, 因此具有一定的局限性。目前有研究发现双面袋(上孔径>下孔径)更能反映凋落物分解的真实情况, 可应用于今后的实验布设中(张艳博等, 2012)。

室内分解培养法是指在实验室内模拟凋落物自然分解状态, 此方法多用于控制实验, 研究光照、水分、温度等因子的变化对凋落物分解过程的影响(Jiang *et al.*, 2014)。应用室内培养法尽管能人为地控制各因子的变化范围, 但其结果不能真实地反映凋落物分解的实际情况(Sall *et al.*, 2003)。室内模拟实验和野外实验各有利弊, 因此将室内和室外实验相结合的凋落物分解研究有利于更加全面地分析各因子对凋落物分解的影响。

同位素示踪法是指在实验室或野外条件下用¹⁵N、¹³C同位素进行跟踪, 并与PLFA、PCR等生物化学技术结合, 研究凋落物分解过程中C、N元素在凋落物-微生物-土壤连续体中的转移方向、转移速率等。有研究采用同位素标记技术与PLFA相结合, 将用¹³C标记的凋落物置于土壤中分解, 测定凋落物分解产生的¹³CO₂、土壤和微生物中的¹³C以及土壤微生物群落组成, 可对不同种类凋落物分解过程中C的转移路径和微生物对不同C源的利用情况进

行动态监测(Pan *et al.*, 2016; Xu *et al.*, 2017)。采用¹³C标记植物根系, 可精确地观察可分解底物在根系和土壤中的流转和剩余情况。也可利用¹³C和¹⁵N同位素对混合凋落物中各物种进行标记, 观察各养分元素在混合凋落物各物种之间的转移情况, 有研究得出混合凋落物之间N的转移方向是由高N凋落物转向低N凋落物, 并发现N是以氨基酸的形式通过真菌菌丝转移的(Tiunov, 2009; Lummer *et al.*, 2012)。大气N沉降的形式主要有NH₄⁺和NO₃⁻, 它们在陆地生态系统中的转移路径及转移速率是否相同对于理解N沉降影响凋落物分解至关重要。近年来, 大气N沉降中NO₃⁻所占的比例逐渐上升, 到2010年, NH₄⁺与NO₃⁻的比值已经降至2 (Liu *et al.*, 2013)。利用¹⁵N同位素示踪技术, 可以探究不同N沉降形式在草地生态系统凋落物-土壤中的转移路径, 客观准确地把握N沉降对草地生态系统的影响(Liu *et al.*, 2016)。

凋落物质量(N、木质素、纤维素、单宁等)的分析测定常采用化学分析法, 测定前都需要经过复杂的研磨、提取过程, 耗费时间长且存在较大的误差。目前, 有研究利用红外光谱分析(near-infrared spectrometry, NIRS)和代谢组学等新技术测定凋落物中的化合物含量。与化学分析法相比, 红外光谱分析技术免除了研磨、提取等复杂的步骤, 且可以同时测量凋落物中的多种化合物含量, 具有很强的整合性(Fortunel *et al.*, 2009)。应用代谢组学技术, 可以监测环境变化条件下凋落物分解过程中其化学成分的微小变化(Wallenstein *et al.*, 2013)。另外, Real-Time PCR、PCR-DGGE等分子生物学技术可用来研

究N添加对土壤N素转化相关的功能基因以及微生物群落结构的影响,它们都将成为深入研究凋落物分解和土壤微生物的不可缺少的技术手段(Ning *et al.*, 2015)。

综上所述,凋落物分解是一个复杂的降解过程,很难得出确切的分解速率,我们计算得出的分解速率只是在特定条件下凋落物分解状况的反映。凋落物分解的研究方法也需要根据研究目的、尺度范围和实验精度的不同而异。选择研究方法时应综合考虑各方法的优缺点,综合运用各种技术手段,从更加微观的角度探讨凋落物分解的机制。

4.3 凋落物分解的研究尺度的变化

过去大多数的凋落物分解研究多为短期的原位观测,近年来,凋落物分解研究的时空尺度发生了变化。越来越多的研究将原位观测的凋落物分解实验进行整合,通过对比不同生态系统类型、不同气候区凋落物分解的差异,来研究大尺度上影响凋落物分解的因子(Adair *et al.*, 2008; Kang *et al.*, 2010)。也有研究借助纬度或海拔形成的气候梯度,采用时空互代法,进行跨气候带的大尺度凋落物分解研究,模拟未来凋落物分解的情况。这种方法可克服小尺度或实验室的实验结果外推至大尺度自然状态时尺度转换的困难,是十分有效的预测研究方法(刘强等, 2004)。Adair等(2008)通过整合分析凋落物分解研究,根据凋落物分解所需时间和分解的难易程度建立了凋落物三库模型,描述凋落物分解的完整过程,即易分解库、中期分解库和难分解库(Adair *et al.*, 2008)。Moorhead和Sinsabaugh (2006)的分解模型根据主导分解过程的微生物不同将分解过程分为3个阶段:第一阶段是利用凋落物中可溶性化合物的微生物起作用,此阶段分解速率最快;第二阶段,专门分解全纤维素和小分子物质的微生物分解起作用,分解速率有所降低;第三阶段,专门分解高分子化合物(木质素、单宁等)的微生物起作用,此阶段分解速率最低(Moorhead & Sinsabaugh, 2006)。

除了大时空尺度的凋落物分解研究外,也有学者关注更小的时空尺度,研究一天内主导凋落物分解的因子,结果表明主导白天和夜晚凋落物分解的因子不同——白天以非生物降解(光降解和热降解)为主,而夜晚以微生物降解为主(Gliksman *et al.*, 2016)。综上所述,为更准确地预测凋落物分解和生

态系统碳平衡,未来的研究应当更加注重地上、根系凋落物分解的整合与对比,综合各种影响分解的因子,并且在分解模型中加入更多的因子(如可溶性有机碳的淋溶过程、土壤生物因子)并赋予它们代表不同权重的系数,最终期望得出一个能对凋落物分解的长期动态做出准确预测的综合模型(Campbell *et al.*, 2016; Schilling *et al.*, 2016)。

5 研究不足与展望

凋落物分解是一个非常复杂的生物、物理、化学过程,深受非生物因子(环境因子、土壤理化性质)、凋落物基质质量和生物因子(土壤微生物和酶活性)的影响,且各因子间存在复杂的交互作用,共同影响凋落物的形成和分解。N添加可通过改变土壤养分有效性、凋落物产量和质量、土壤生物及凋落物分解环境影响凋落物分解(Gough *et al.*, 2000; Frey *et al.*, 2004; Manning *et al.*, 2008; 施瑶, 2014)。到目前为止,关于N沉降对草地凋落物分解的影响已展开了深入的研究,但还有一些问题值得进一步关注和继续完善。

5.1 氮添加研究时间过短

大多数N添加研究持续时间太短,其中85.5%的N添加研究持续时间不超过4年,加上高的空间差异性,我们无法准确地评估凋落物分解对N添加的响应(Chapin III *et al.*, 2002)。部分实验布设的凋落物网袋埋于土层内部,N添加后大量N无法立刻深入土层,大多被表层有机质固定,在分解初期对凋落物分解无显著影响(Sun *et al.*, 2015)。因此建议应尽可能延长实验时间,关注N沉降对草地N沉降的长期效应。另外,在草地生态系统凋落物分解实验中,基于单一的取样间隔实验来研究凋落物质量损失对全球气候变化的响应会忽略C周转随时间的变化以及影响分解的因素在各阶段所起的作用。因此,应该重视凋落物分解的分阶段研究,增加取样次数。在应用凋落物分解模型时,注意N沉降对凋落物分解各阶段的效应不同,各阶段影响分解的主导因素也有差异,应当选择适当的分解模型进行估算(Henry & Moise, 2015; Sun *et al.*, 2015)。

5.2 根系分解研究不足

细根是生态系统的重要组成部分,它的死亡和分解对全球C收支和土壤养分循环有着重要的意义。与森林生态系统相比,草地生态系统地下生产

力高、根系周转速率快, 其根系分解的研究更应该受到研究者的重视(Silver & Miya, 2001)。根系凋落物的C输入是地上部分的3倍以上, 但是过去仅有2%的植物凋落物研究关注于地下凋落物(Solly *et al.*, 2014; Wang *et al.*, 2015; 杨丽丽等, 2016)。另外, 根系凋落物的分解环境与地上凋落物存在很大差异, 用N添加影响地上凋落物分解的规律来分析地下凋落物分解会造成对生态系统C循环和养分循环的错误估计(Freschet *et al.*, 2013; Xia *et al.*, 2015)。因此, N添加影响根系分解的研究成为凋落物分解研究的新亮点, 需要引起研究者的关注。土壤动物、微生物、分解酶和植物根系等构成了地下生物群落, 比起地上凋落物的分解, 根系分解与土壤物理、化学和生物特性的联系更加密切, 弄清影响根系分解的关键因子是研究地下生态系统C循环和养分循环的关键。

5.3 非生长季分解研究不足

干旱和半干旱草原的非生长季漫长, 植被覆盖率低, 地表温湿度变化剧烈。大多数研究认为, 非生长季的低温使微生物休眠或者死亡, 非生长季的凋落物分解几乎停滞, 很少有研究关注非生长季的凋落物分解(夏磊等, 2012)。但是近年来, 对非生长季土壤微生物研究的结果表明, 积雪能防止土壤冻结, 一些抗低温的微生物在非生长季仍能维持较高的活性。并且雪被形成期频繁的冻融循环利于凋落物的破碎, 为土壤生物留下更多可利用的有机物。更有研究表明, 在冬季严酷的环境下凋落物分解过程中仍有明显的土壤动物和微生物活动, 并表现出密切联系, 但均受到低温和环境剧烈变化等因素的影响(王妮等, 2007; Zhao *et al.*, 2015b)。全球变暖加剧造成冬季增温和雪被覆盖的减少, 非生长季的土壤微生物活性和凋落物分解过程不容忽视, 对非生长季凋落物分解的研究是全球变化背景下全球C循环研究的重要环节。

5.4 氮添加效应的研究不全面

N沉降除提高土壤N有效性外, 还会造成土壤酸化, 土壤中 H^+ 和 Al^{3+} 的浓度上升, 矿质阳离子(Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 Na^+ 等)浓度下降, 土壤质量变差, 阻碍植被和地下微生物群落的生长(Bowman *et al.*, 2008; Rousk *et al.*, 2010)。之前的大多数研究仅仅关注N添加后土壤N有效性增多对凋落物分解带来的效应(尤其是积极效应), 而忽视了N添加引起的土

壤酸化对土壤微生物、酶活性和凋落物分解所起的作用(Chen *et al.*, 2015a)。因此在今后的N添加影响草地生态系统C碳循环的研究中, N添加引起的土壤酸化应当引起重视, 以便我们更加客观全面地预测N添加对草地生态系统C循环的影响。

基金项目 国家重点研发计划课题(2016YFC050-0502)、国家自然科学基金(41571048)和国家重点基础研究发展计划(973计划)(2014CB138803)。

参考文献

- Abbasi MK, Adams WA (2000). Gaseous N emission during simultaneous nitrification-denitrification associated with mineral N fertilization to a grassland soil under field conditions. *Soil Biology & Biochemistry*, 32, 1251–1259.
- Aber JD, Goodale CL, Ollinger SV, Smith ML, Magill AH, Martin ME, Hallett RA, Stoddard JL (2003). Is nitrogen deposition altering the nitrogen status of northern forests? *BioScience*, 53(4), 158–167.
- Adair EC, Parton WJ, Grosso SJD (2008). Simple three-pool model accurately describes patterns of long-term litter decomposition in diverse climates. *Global Change Biology*, 14, 2636–2660.
- Aerts R (1997). Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: A triangular relationship. *Oikos*, 79, 439–449.
- Aerts R (2006). The freezer defrosting: Global warming and litter decomposition rates in cold biomes. *Journal of Ecology*, 94, 713–724.
- Ågren GI, Bosatta E, Magill AH (2001). Combining theory and experiment to understand effects of inorganic nitrogen on litter decomposition. *Oecologia*, 128, 94–98.
- Allison SD, Gartner TB, Mack MC, McGuire K, Treseder K (2010). Nitrogen alters carbon dynamics during early succession in boreal forest. *Soil Biology & Biochemistry*, 42, 1157–1164.
- Apolinário VXO, Dubeux JCB, Mello ACL (2014). Litter decomposition of signalgrass grazed with different stocking rates and nitrogen fertilizer levels. *Agronomy Journal*, 106(2), 1–6.
- Arai H, Tokuchi N, Koba K (2007). Possible mechanisms leading to a delay in carbon stock recovery after land use change. *Soil Science Society of America Journal*, 71, 1636–1638.
- Bai YF, Wu JG, Christopher MC, Shahid N, Pan QM, Huang JH, Zhang LX, Han XG (2010). Tradeoffs and thresholds in the effects of nitrogen addition on biodiversity and ecosystem functioning: Evidence from Inner Mongolia grasslands. *Global Change Biology*, 16, 358–372.
- Barantal S, Roy J, Fromin N, Schimann H, Hättenschwiler S

- (2011). Long-term presence of tree species but not chemical diversity affect litter mixture effects on decomposition in a neotropical rainforest. *Oecologia*, 167, 241–252.
- Berg B, Matzner E (1997). Effect of N deposition on decomposition of plant litter and soil organic matter in forest systems. *Environmental Reviews*, 5, 1–25.
- Berg B, McLaugherty C (2003). *Plant Litter-Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration*. Springer, Berlin.
- Berg B, Staaf H (1980). Decomposition rate and chemical changes in decomposing needle litter of Scots pine: Influence of chemical composition. *Ecological Bulletin*, 32, 373–390.
- Bontti EE, Decant JP, Munson SM, Gathany MA, Przeszlowska A, Haddix ML, Owens S, Burke IC, Parton WJ, Harmon ME (2009). Litter decomposition in grasslands of Central North America (US Great Plains). *Global Change Biology*, 15, 1356–1363.
- Bowman WD, Cleveland CC, Halada L, Hresko J, Baron JS (2008). Negative impact of nitrogen deposition on soil buffering capacity. *Nature Geoscience*, 1, 767–770.
- Bradford MA, Berg B, Maynard DS, Wieder WR, Wood SA (2016). Understanding the dominant controls on litter decomposition. *Journal of Ecology*, 104, 229–238.
- Campbell EE, Parton WJ, Soong JL, Paustian K, Hobbs NT, Cotrufo MF (2016). Using litter chemistry controls on microbial processes to partition litter carbon fluxes with the Litter Decomposition and Leaching (LIDEL) Model. *Soil Biology & Biochemistry*, 100, 160–174.
- Carreiro MM, Sinsabaugh RL, Repert DA, Parkhurst DF (2000). Microbial enzyme shifts explain litter decay responses to simulated nitrogen deposition. *Ecology*, 81, 2359–2365.
- Carrillo Y, Ball BA, Bradford MA, Jordan CF, Molina M (2011). Soil fauna alter the effects of litter composition on nitrogen cycling 290 in a mineral soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 43, 1440–1449.
- Chapin FSI, Vitousek PM, van Cleve K (1986). The nature of nutrient limitation in plant communities. *The American Naturalist*, 127, 48–58.
- Chapin III FS, Matson PA, Mooney HA (2002). *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer, New York.
- Chartzoulakis K, Psarras G (2005). Global change effects on crop photosynthesis and production in Mediterranean: The case of Crete, Greece. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 106, 147–157.
- Chen D, Lan Z, Hu S, Bai Y (2015a). Effects of nitrogen enrichment on belowground communities in grassland: Relative role of soil nitrogen availability vs. soil acidification. *Soil Biology & Biochemistry*, 89, 99–108.
- Chen H, Dong S, Liu L, Ma C, Zhang T, Zhu X, Mo J (2013a). Effects of experimental nitrogen and phosphorus addition on litter decomposition in an old-growth tropical forest. *PLOS ONE*, 8, e84101. doi: 10.1371/journal.pone.0084101.
- Chen H, Li DJ, Gurmessa GA, Yu GR, Li LH, Zhang W, Fang HJ, Mo JM (2015b). Effects of nitrogen deposition on carbon cycle in terrestrial ecosystems of China: A meta-analysis. *Environmental Pollution*, 206, 352–360.
- Chen YL, Xu ZW, Hu HW, Hu YJ, Hao ZP, Jiang Y, Chen BD (2013b). Responses of ammonia-oxidizing bacteria and archaea to nitrogen fertilization and precipitation increment in a typical temperate steppe in Inner Mongolia. *Applied Soil Ecology*, 68(3), 36–45.
- Chen ZZ, Wang SP (2000). *Typical Grassland Ecosystem in China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [陈佐忠, 汪诗平 (2000). 中国典型草原生态系统. 科学出版社, 北京.]
- Chomel M, Fernandez C, Bousquet-Melou A, Gers C, Monnier Y, Santonja M, Gauquelin T, Gros R, Lecareux C, Baldy V (2014). Secondary metabolites of *Pinus halepensis* alter decomposer organisms and litter decomposition during afforestation of abandoned agricultural zones. *Journal of Ecology*, 102, 411–424.
- Chomel M, Fernandez C, Gallet C, DesRochers A, Pare D, Jackson BG, Baldy V (2016). Plant secondary metabolites: A key driver of litter decomposition and soil nutrient cycling. *Journal of Ecology*, 104, 1527–1541.
- Cleland EE, Harpole WS (2010). Nitrogen enrichment and plant communities. *Annals of the New York Academy of Science*, 1195, 46–61.
- Clemmensen KE, Bahr A, Ovaskainen O, Dahlberg A, Ekblad A, Wallander H, Stenlid J, Finlay RD, Wardle DA, Lindahl BD (2013). Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. *Science*, 339, 1615–1618.
- Compton JE, Watrud LS, Porteous LA, de Groot S (2004). Response of soil microbial biomass and community composition to chronic nitrogen additions at Harvard forest. *Forest Ecology & Management*, 196, 143–158.
- Cornwell WK, Cornelissen JHC, Amatangelo K (2008). Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*, 11, 1065–1071.
- Deforest JL, Zak DR, Pregitzer KS, Burton AJ (2004). Atmospheric nitrate deposition and the microbial degradation of cellobiose and vanillin in a northern hardwood forest. *Soil Biology & Biochemistry*, 36, 965–971.
- Dirks I, Navon Y, Kanas D (2010). Atmospheric water vapor as driver of litter decomposition in Mediterranean shrubland and grassland during rainless seasons. *Global Change Biology*, 16, 2799–2812.
- Eisenlord SD, Freedman Z, Zak DR, Xue K, He ZL, Zhou JL (2013). Microbial mechanisms mediating increased soil C storage under elevated atmospheric N deposition. *Applied and Environmental Microbiology*, 79, 1191–1199.

- Elser JJ, Bracken MES, Cleland EE, Gruner DS, Harpole WS, Hillebrand H, Ngai JT, Seabloom EW, Shurin JB, Smith JE (2007). Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 10, 1135–1142.
- Esperschütz J, Welzl G, Schreiner K (2011). Incorporation of carbon from decomposing litter of two pioneer plant species into microbial communities of the detritusphere. *FEMS Microbiology Letters*, 320, 48–55.
- Everard K, Seabloom EW, Harpole WS, de Mazancourt C (2010). Plant water use affects competition for nitrogen: Why drought favors invasive species in California. *The American Naturalist*, 175, 85–97.
- Fagerli H, Aas W (2008). Trends of nitrogen in air and precipitation: Model results and observations at EMEP sites in Europe, 1980–2003. *Environmental Pollution*, 154, 448–461.
- Fan J, Harris W, Zhong H (2016). Stoichiometry of leaf nitrogen and phosphorus of grasslands of the Inner Mongolian and Qinghai-Tibet Plateau in relation to climatic variables and vegetation organization levels. *Ecological Research*, 31, 821–829.
- Finn D, Page K, Catton K, Strounina E, Kienzle M, Robertson F, Armstrong R, Dalal R (2015). Effect of added nitrogen on plant litter decomposition depends on initial soil carbon and nitrogen stoichiometry. *Soil Biology & Biochemistry*, 91, 160–168.
- Fioretto A, Papa S, Curcio E (2000). Enzyme dynamics on decomposing leaf litter of *Cistus incanus* and *Myrtus communis* in a Mediterranean ecosystem. *Soil Biology & Biochemistry*, 2, 1847–1855.
- Flury S, Gessner MO (2011). Experimentally simulated global warming and nitrogen enrichment effects on microbial litter decomposers in a Marsh. *Applied and Environmental Microbiology*, 77, 803–809.
- Fortunel C, Garnier E, Joffre R, Kazakou E, Quested H, Grigulis K (2009). Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe. *Ecology*, 90, 598–611.
- Freedman ZB, Upchurch RA, Zak DR, Cline LC (2016). Anthropogenic N deposition slows decay by favoring bacterial metabolism: Insights from metagenomic analyses. *Frontiers in Microbiology*, 7, 259.
- Freschet GT, Cornwell WK, Wardle DA, Elumeeva TG, Jackson BG, Onipchenko VG, Soudzilovskaia NA, Tao J, Cornelissen JHC (2013). Linking litter decomposition of above- and below-ground organs to plant-soil feedbacks worldwide. *Journal of Ecology*, 101, 943–952.
- Frey SD, Knorr M, Parrent JL (2004). Chronic nitrogen enrichment affects the structure and function of the soil microbial community in temperate hardwood and pine forests. *Forest Ecology and Management*, 196, 159–171.
- Galloway JN, Dentener FJ, Capone DG, Boyer EW, Howarth RW, Seitzinger SP, Asner GP, Cleveland CC, Green PA, Holland EA, Karl DM, Michaels AF, Porter JH, Townsend AR, Vöosmarty CJ (2004). Nitrogen cycles: Past, present, and future. *Biogeochemistry*, 70, 153–226.
- Gandois L, Perrin AS, Probst A (2011). Impact of nitrogenous fertiliser-induced proton release on cultivated soils with contrasting carbonate contents: A column experiment. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 75, 1175–1198.
- Gao YH, Ma G, Zeng XY, Xu SQ, Wang DW (2015). Responses of microbial respiration to nitrogen addition in two alpine soils in the Qinghai-Tibetan Plateau. *Journal of Environmental Biology*, 36, 261–265.
- Gartner TB, Cardon ZG (2004). Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos*, 104, 230–246.
- Gergöcs V, Hufnagel L (2016). The effect of microarthropods on litter decomposition depends on litter quality. *European Journal of Soil Biology*, 75, 24–30.
- Gessner MO, Swan CM, Dang CK, McKie BG, Bardgett RD, Wall DH, Hättenschwiler S (2010). Diversity meets decomposition. *Trends in Ecology and Evolution*, 25, 372–380.
- Giese M, Gao YZ, Zhao Y, Pan QM, Lin S, Peth S, Brueck H (2009). Effects of grazing and rainfall variability on root and shoot decomposition in a semi-arid grassland. *Applied Soil Ecology*, 41, 8–18.
- Gliksman D, Rey A, Seligmann R (2016). Biotic degradation at night, abiotic degradation at day: Positive feedbacks on litter decomposition in drylands. *Global Change Biology*, 23, 1564–1574.
- Gough L, Osenberg CW, Gross KL, Collins SL (2000). Fertilization effects on species density and primary productivity in herbaceous plant communities. *Oikos*, 89, 428–439.
- Guo D, Fan P (2007). Four hypotheses about the effects of soil nitrogen availability on fine root production and turnover. *Journal of Applied Ecology*, 18, 2354–2360.
- Gracia-Palacios P, Maestre FT, Kattge J, Wall DH (2013). Climate and litter quality differently modulate the effects of soil fauna on litter decomposition across biomes. *Ecology Letters*, 16, 1045–1053.
- Güsewell S, Gessner MO (2009). N:P ratios influence litter decomposition and colonization by fungi and bacteria in microcosms. *Functional Ecology*, 23, 211–219.
- Hättenschwiler S, Vitousek PM (2000). The role of polyphenols in terrestrial ecosystem nutrient cycling. *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 238.
- Hautier Y, Niklaus PA, Hector A (2009). Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. *Science*, 324, 636–638.
- Haynes AG, Schütz M, Buchmann N, Page-Dumroese DS, Busse MD, Risch AC (2014). Linkages between grazing history and herbivore exclusion on decomposition rates in

- mineral soils of subalpine grasslands. *Plant and Soil*, 374, 579–591.
- He JS, Han XG (2010). Ecological stoichiometry: Searching for unifying principles from individuals to ecosystems. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 2–6. (in Chinese with English abstract) [贺金生, 韩兴国 (2010). 生态化学计量学: 探索从个体到生态系统的统一化理论. 植物生态学报, 34, 2–6.]
- He KJ, Qi Y, Huang YM, Chen HY, Sheng ZL, Xu Xia, Duan L (2016). Response of aboveground biomass and diversity to nitrogen addition—A five-year experiment in semi-arid grassland of Inner Mongolia, China. *Scientific Reports*, 6, 31919. doi: 10.1038/srep31919.
- Hedwall PO, Nordin A, Strengbom J, Brunet J, Olsson B (2013). Does background nitrogen deposition affect the response of boreal vegetation to fertilization? *Oecologia*, 173, 615–624.
- Henry H, Cleland EE, Field CB, Vitousek PM (2005). Interactive effects of elevated CO₂, N deposition and climate change on plant litter quality in a California annual grassland. *Oecologia*, 142, 465–473.
- Henry HAL, Moise ERD (2015). Grass litter responses to warming and N addition: Temporal variation in the contributions of litter quality and environmental effects to decomposition. *Plant and Soil*, 389, 35–43.
- Hessen DO, Agren GI, Anderson TR, Elser JJ, de Ruiter PC (2004). Carbon sequestration in ecosystems: The role of stoichiometry. *Ecology*, 85, 1179–1192.
- Hobbie SE (2008). Nitrogen effects on decomposition: A five-year experiment in eight temperate sites. *Ecology*, 89, 2633–2644.
- Hobbie SE, Eddy WC, Buyarski CR, Adair EC, Ogdahl ML, Weisenhorn P (2012). Response of decomposing litter and its microbial community to multiple forms of nitrogen enrichment. *Ecological Monographs*, 82, 389–405.
- Hogberg MN, Briones MJ, Keel SG, Metcalfe DB, Campbell C, Midwood AJ, Thornton B, Hurry V, Linder S, Näsholm T, Högborg P (2010). Quantification of effects of season and nitrogen supply on tree below-ground carbon transfer to ectomycorrhizal fungi and other soil organisms in a boreal pine forest. *New Phytologist*, 187, 485–493. doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03274.x.
- Hu ZM, Fan JW, Zhong HP, Han B (2005). Progress on grassland underground biomass researches in China. *Chinese Journal of Ecology*, 24, 1095–1101. (in Chinese with English abstract) [胡中民, 樊江文, 钟华平, 韩彬 (2005). 中国草地地下生物量研究进展. 生态学杂志, 24, 1095–1101.]
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2007). *Climate Change: The Physical Science Basis*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Jacobson TK, Bustamante MM, Kozovits AR (2010). Diversity of shrub tree layer, leaf litter decomposition and N release in a Brazilian Cerrado under N, P and N plus P additions. *Environmental Pollution*, 159, 2236–2242.
- Jiang XY, Cao LX, Zhang RD, Yan LJ, Mao Y, Yang YW (2014). Effects of nitrogen addition and litter properties on litter decomposition and enzyme activities of individual fungi. *Applied Soil Ecology*, 80, 108–115.
- Johansson O, Palmqvist K, Olofsson J (2012). Nitrogen lichen community changes through differential species responses. *Global Change Biology*, 18, 2626–2635.
- Kai Y, Yang W, Peng C, Peng Y, Zhang C, Huang C, Tan Y, Wu FZ (2016). Foliar litter decomposition in an alpine forest meta-ecosystem on the eastern Tibetan Plateau. *Science of the Total Environment*, 566–567, 279–287. doi: 10.1016/j.scitotenv.2016.05.081.
- Kang HZ, Xin ZJ, Berg B, Burgess PJ, Liu QL, Liu ZC (2010). Global pattern of leaf litter nitrogen and phosphorus in woody plants. *Annals of Forest Science*, 67, 811.
- Keeler BL, Hobbie SE, Kellogg LE (2009). Effects of long-term nitrogen addition on microbial enzyme activity in eight forested and grassland sites: Implications for litter and soil organic matter decomposition. *Ecosystems*, 12, 1–15.
- Knicker H, Ludemann HD, Haider K (1997). Incorporation studies of NH₄⁺ during incubation of organic residues by ¹⁵N-CPMAS-NMR-spectroscopy. *European Journal of Soil Science*, 48, 431–441.
- Knorr M, Frey SD, Curtis PS (2008). Nitrogen additions and litter decomposition: A meta-analysis. *Ecology*, 86, 3252–3257.
- Ladwig LM, Collins SL, Swann AL, Yang X, Allen MF, Allen EB (2012). Above- and below-ground responses to nitrogen addition in a chihuahuan desert grassland. *Oecologia*, 169, 177–185.
- LeBauer DS, Treseder KK (2008). Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. *Ecology*, 89, 371–379.
- Li WY, Yu WC, Bai L, Liu HM, Yang DL (2016). Effects of nitrogen addition on the mixed litter decomposition in *Stipa baicalensis* steppe in Inner Mongolia. *American Journal of Plant Sciences*, 7, 547–561.
- Li YB, Li Q, Yang JJ, Lü XT, Liang WJ, Han XG (2016). Effect of simulated nitrogen deposition on litter quality in a temperate grassland. *Chinese Journal of Ecology*, 35, 2732–2737. (in Chinese with English abstract) [李英滨, 李琪, 杨俊杰, 吕晓涛, 梁文举, 韩兴国 (2016). 模拟氮沉降对温带草原凋落物质量的影响. 生态学杂志, 35, 2732–2737.]
- Liao LP, Gao H, Wang SL, Ma YQ, Huang ZQ, Yu XJ (2000). The effect of nitrogen addition on soil nutrient leaching and the decomposition of Chinese fir leaf litter. *Acta Phytocologica Sinica*, 24, 34–39. (in Chinese with English abstract)

- abstract) [廖利平, 高洪, 汪思龙, 马越强, 黄志群, 于小军 (2000). 外加氮源对杉木叶凋落物分解及土壤养分淋失的影响. *植物生态学报*, 24, 34–39.]
- Liu J, Peng B, Xia ZW, Sun JF, Gao DC, Dai WW, Jiang P, Bai E (2016). Different fates of deposited NH_4^+ and NO_3^- in a temperate forest in northeast China: A ^{15}N tracer study. *Global Change Biology*, 23, 2441–2449.
- Liu P, Huang JH, Sun OJ, Han X (2010). Litter decomposition and nutrient release as affected by soil nitrogen availability and litter quality in a semiarid grassland ecosystem. *Oecologia*, 162, 771–780.
- Liu Q, Peng SL, Bi H, Zhang HY, Ma WH, Li NY (2004). The reciprocal decomposition of foliar litter in tropical and subtropical forests. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, 43(4), 86–89. (in Chinese with English abstract) [刘强, 彭少麟, 毕华, 张洪溢, 马文辉, 李妮亚 (2004). 热带亚热带森林叶凋落物交互分解的研究. *中山大学学报自然科学版*, 43(4), 86–89.]
- Liu Q, Peng SL (2010). *Plant Litter Ecology*. Science Press, Beijing. 54–95. (in Chinese) [刘强, 彭少麟 (2010). 植物凋落物生态学. 科学出版社, 北京. 54–95.]
- Liu SE, Li YY, Fang X, Huang WJ, Long FL, Liu JX (2015). Effects of the level and regime of nitrogen addition on seedling growth of four major tree species in subtropical China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 950–961. (in Chinese with English abstract) [刘双娥, 李义勇, 方熊, 黄文娟, 龙凤玲, 刘菊秀 (2015). 不同氮添加量和添加方式对南亚热带4个主要树种幼苗生长的影响. *植物生态学报*, 39, 950–961.]
- Liu XJ, Duan L, Mo JM, Du EZ, Shen JL, Lu XK, Zhang Y, Zhou XB, He C, Zhang FS (2011). Nitrogen deposition and its ecological impact in China: An overview. *Environmental Pollution*, 159, 2251–2264.
- Liu XJ, Zhang Y, Han WX, Tang AH, Shen JL, Cui ZL, Vitousek P, Erisman JW, Goulding K, Christie P, Fangmeier A, Zhang FS (2013). Enhanced nitrogen deposition over China. *Nature*, 494, 459–462.
- Long M, Wu HH, Smith MD, Pierre K, Lü XT, Zhang HY, Han XG, Yu Q (2016). Nitrogen deposition promotes phosphorus uptake of plants in a semi-arid temperate grassland. *Plant and Soil*, 408, 475–484.
- Lu GC, Shao YR, Xue L (2014). Research progress in the effect of nitrogen deposition on litter decomposition. *World Forestry Research*, 27(1), 35–42. (in Chinese with English abstract) [卢广超, 邵怡若, 薛立 (2014). 氮沉降对凋落物分解的影响研究进展. *世界林业研究*, 27(1), 35–42.]
- Lü XT, Kong DL, Pan QM, Simmons ME, Han XG (2012). Nitrogen and water availability interact to affect leaf stoichiometry in a semi-arid grassland. *Oecologia*, 168, 301–310.
- Lü XT, Reed S, Yu Q, He NP, Wang ZW, Han XG (2013). Convergent responses of nitrogen and phosphorus resorption to nitrogen inputs in a semiarid grassland. *Global Change Biology*, 19, 2775–2784.
- Lummer D, Scheu S, Butenschön O (2012). Connecting litter quality, microbial community and nitrogen transfer mechanisms in decomposing litter mixtures. *Oikos*, 121, 1649–1655.
- Luo QP, Gong JR, Zhai ZW, Pan Y, Liu M, Xu S, Wang YH, Yang LL, Baoyin TT (2016). The responses of soil respiration to nitrogen addition in a temperate grassland in northern China. *Science of the Total Environment*, 569, 1466–1477.
- Makhnev AK, Makhneva NE (2010). Landscape-ecological and population aspects of the strategy of restoration of 443 disturbed lands. *Contemporary Problems of Ecology*, 3, 318–322.
- Manning P, Saunders M, Bardgett RD, Bonkowski M, Bradford MA, Ellis RJ, Kandeler E, Marhan S, Tscherko D (2008). Direct and indirect effects of nitrogen deposition on litter decomposition. *Soil Biology & Biochemistry*, 40, 688–698.
- Manzoni S, Trofymow JA, Jackson RB, Porporato A (2010). Stoichiometric controls on carbon, nitrogen, and phosphorus dynamics in decomposing litter. *Ecological Monographs*, 80, 89–106.
- Meentemeyer V (1978). Macroclimate and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology*, 59, 465–472.
- Moorhead DL, Sinsabaugh RL (2006). A theoretical model of litter decay and microbial interaction. *Ecological Monographs*, 76, 151–174.
- Ning QS, Gu Q, Shen JP, Lü XT, Yang JJ, Zhang XM, He JZ, Huang JH, Wang H, Xu ZH, Han XG (2015). Effects of nitrogen deposition rates and frequencies on the abundance of soil nitrogen-related functional genes in temperate grassland of northern China. *Journal of Soils and Sediments*, 15, 694–704.
- Niu SL, Liu WX, Wan SQ (2008). Different growth responses of C_3 and C_4 grasses to seasonal water and nitrogen regimes and competition in a pot experiment. *Journal of Experimental Botany*, 59, 1431–1439.
- Pan F, Li Y, Chapman SJ, Khan S, Yao H (2016). Microbial utilization of rice straw and its derived biochar in a paddy soil. *Science of the Total Environment*, 559, 15–23.
- Pan QM, Bai YF, Han XG, Yang JC (2005). Effects of nitrogen additions on a *Leymus chinensis* population in a typical steppe of Inner Mongolia. *Acta Phytocologica Sinica*, 29, 311–317.
- Peng Q, Qi YC, Dong YS, He YT, Xiao SS, Liu XC, Sun LJ, Jia JQ, Guo SF, Cao CC (2014). Litter decomposition and C and N dynamics as affected by N additions in a semi-arid temperate steppe, Inner Mongolia of China. *Journal of Arid Land*, 6, 432–444.
- Piao SL, Fang JY, Zhou LM, Tan K, Tao S (2007). Changes in

- biomass carbon stocks in China's grasslands between 1982 and 1999. *Global Biogeochemical Cycles*, 21, B2002 (1–10). doi: 10.1029/2005GB002634.
- Prescott CE (2010). Litter decomposition: What controls it and how can we alter it to sequester more carbon in forest soils? *Biogeochemistry*, 101, 133–149.
- Qi YC, Peng Q, Dong YS, Xiao SS, Jia JQ, Guo SF, He YL, Yan ZQ, Wang LQ (2015). Responses of ecosystem carbon budget to increasing nitrogen deposition in differently degraded *Leymus chinensis* steppes in Inner Mongolia, China. *Environment Science*, (2), 625–635. (in Chinese with English abstract) [齐玉春, 彭琴, 董云社, 肖胜生, 贾军强, 郭树芳, 贺云龙, 闫钟清, 王丽芹 (2015). 不同退化程度羊草草原碳收支对模拟氮沉降变化的响应. 环境科学, (2), 625–635.]
- Qualls RG, Richardson CJ (2000). Phosphorus enrichment affects litter decomposition, immobilization, and soil microbial phosphorus in wetland mesocosms. *Soil Science Society of America Journal*, 64, 799–808.
- Quested HM, Press MC, Callaghan TV, Cornelissen JHC (2002). The hemiparasitic angiosperm *Bartsia alpina* has the potential to accelerate decomposition in sub-arctic communities. *Oecologia*, 130, 88–95.
- Raich JW, Tufekciogul A (2000). Vegetation and soil respiration: Correlations and controls. *Biogeochemistry*, 48, 71–90.
- Ren ZW, Li Q, Chu CJ, Zhao LQ, Zhang JQ, Ai D, Yang YB, Wang G (2010). Effects of resource additions on species richness and ANPP in an alpine meadow community. *Journal of Plant Ecology*, 3, 25–31.
- Rice EL (1984). *Allelopathy*. Academic Press, London.
- Rousk J, Bååth E, Brookes PC, Lauber CL, Lozupone C, Caporaso JG, Knight R, Fierer N (2010). Soil bacterial and fungal communities across a pH gradient in an arable soil. *The ISME Journal*, 4, 1340–1351.
- Rousk J, Brookes PC, Bååth E (2011). Fungal and bacterial growth responses to N fertilization and pH in the 150-year “park grass” UK grassland experiment. *FEMS Microbiology Ecology*, 76, 89–99.
- Sala OE, Gherardi LA, Reichmann L, Jobbagy E, Peters D (2012). Legacies of precipitation fluctuations on primary production: Theory and data synthesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367, 3135–3144.
- Sall SN, Masse D, Bernhard-Reversat F, Guisse A, Chotte JL (2003). Microbial activities during the early stage of laboratory decomposition of tropical leaf litters: The effect of interactions between litter quality and exogenous inorganic nitrogen. *Biology and Fertility of Soils*, 39, 103–111.
- Schilling EM, Waring BG, Schilling JS, Powers JS (2016). Forest composition modifies litter dynamics and decomposition in regenerating tropical dry forest. *Oecologia*, 182, 1–11.
- Schuster MJ (2015). Increased rainfall variability and N addition accelerate litter decomposition in a restored prairie. *Oecologia*, 180, 1–11.
- Shi Y (2014). *Effects of Experimental Nitrogen Addition on Soil Enzyme Activities in Temperate Grassland of Inner Mongolia*. Master degree dissertation, Northeast Normal University, Changchun. (in Chinese with English abstract) [施瑶 (2014). 氮沉降对内蒙古温带草原土壤酶活性影响的试验研究. 硕士学位论文, 东北师范大学, 长春.]
- Silver WL, Miya RK (2001). Global patterns in root decomposition: Comparisons of climate and litter quality effects. *Oecologia*, 129, 407–419.
- Smith SW, Woodin SJ, Pakeman RJ, Johnson D, van der Wal R (2014). Root traits predict decomposition across a landscape-scale grazing experiment. *New Phytologist*, 203, 851–862.
- Smith VC, Bradford MA (2003). Litter quality impacts on grassland litter decomposition are differently dependent on soil fauna across time. *Applied Soil Ecology*, 24, 197–203.
- Solly EF, Schöning I, Boch S, Kandeler E, Marhan S, Michalzik B, Müller J, Zscheischler J, Trumbore SE, Schrumpf M (2014). Factors controlling decomposition rates of fine root litter in temperate forests and grasslands. *Plant and Soil*, 382, 203–218.
- Song P, Zhang NL, Ma KP, Guo JX (2014). Impacts of global warming on litter decomposition. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 1327–1339. (in Chinese with English abstract) [宋飘, 张乃莉, 马克平, 郭继勋 (2014). 全球气候变暖对凋落物分解的影响. 生态学报, 34, 1327–1339.]
- Song X, Li Q, Gu H (2017). Effect of nitrogen deposition and management practices on fine root decomposition in Moso bamboo plantations. *Plant and Soil*, 410, 207–215.
- Stevens CJ, Smart SM, Henrys PA, Maskell LC, Cheffings CM, Whitfield C, Gowing DJG, Rowe EC, Dore AJ, Emmett BA (2012). Terricolous lichens as indicators of nitrogen deposition: Evidence from national records. *Ecological Indicators*, 20, 196–203.
- Stocker TF, Qin D, Plattner G-K, Tignor MMB, Allen SK, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley PM (2014). *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Strickland MS, Rousk J (2010). Considering fungal: bacterial dominance in soils—Methods, controls and ecosystem implications. *Soil Biology & Biochemistry*, 42, 1385–1395.
- Suding KN, Collins SL, Gough L, Clark C, Cleland EE, Gross KL, Milchunas DG, Pennings S (2005). Functional- and abundance-based mechanisms explain diversity loss due to N fertilization. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 4387–4392.
- Sun T, Dong L, Mao Z (2015). Simulated atmospheric nitrogen deposition alters decomposition of ephemeral roots. *Ecosystems*, 18(7), 1–13.

- Sun T, Dong L, Wang Z, Lü X, Mao Z (2016). Effects of long-term nitrogen deposition on fine root decomposition and its extracellular enzyme activities in temperate forests. *Soil Biology & Biochemistry*, 93, 50–59.
- Swift M, Heal O, Anderson J (1979). Decomposition in terrestrial ecosystems. *Applied Physics Letters*, 83, 2772–2774.
- Tessier M, Vivier JP, Ouin A, Gloaguen JC, Lefeuvre JC (2003). Vegetation dynamics and plant species interactions under grazed and ungrazed conditions in a western European salt marsh. *Acta Oecologica*, 24, 103–111.
- Tiunov AV (2009). Particle size alters litter diversity effects on decomposition. *Soil Biology & Biochemistry*, 41, 176–178.
- Turner MM, Henry HAL (2009). Interactive effects of warming and increased nitrogen deposition on ^{15}N tracer retention in a temperate old field: Seasonal trends. *Global Change Biology*, 15, 2885–2893.
- Valenzuela-Solano C, Crohn DM (2006). Are decomposition and N release from organic mulches determined mainly by their chemical composition? *Soil Biology & Biochemistry*, 38, 377–384.
- Valera-Burgos J, Zunzunegui M, Cruz Diaz-Barradas M (2013). Do leaf traits and nitrogen supply affect decomposability rates of three Mediterranean species growing under different competition levels? *Pedobiologia*, 56, 113–119.
- Vitousek PM, Porder S, Houlton BZ, Chadwick OA (2010). Terrestrial phosphorus limitation: Mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Application*, 20, 5–15.
- Vivanco L, Austin AT (2011). Nitrogen addition stimulates forest litter decomposition and disrupts species interactions in Patagonia, Argentina. *Global Change Biology*, 17, 1963–1974.
- Wall DH, Bradford MA, John MG, Trofymow JA, Behan-Pelletier V, Bignell DDE (2008). Global decomposition experiment shows soil animal impacts on decomposition are climate-dependent. *Global Change Biology*, 14, 2661–2677.
- Wallenstein MD, Haddix ML, Ayres E, Steltzer H, Magrini-Bair KA, Paul EA (2013). Litter chemistry changes more rapidly when decomposed at home but converges during decomposition-transformation. *Soil Biology & Biochemistry*, 57, 311–319.
- Wang GL, Xue S, Liu F, Liu GB (2017). Nitrogen addition increases the production and turnover of the lower-order roots but not of the higher-order roots of *Bothriochloa ischaemum*. *Plant and Soil*, 415, 423–434.
- Wang JY, Zhang XY, Wen XF, Wang SQ, Wang HM (2013). The effect of nitrogen deposition on forest soil organic matter and litter decomposition and the microbial mechanism. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 1337–1346. (in Chinese with English abstract) [王晶苑, 张心昱, 温学发, 王绍强, 王辉民 (2013). 氮沉降对森林土壤有机质和凋落物分解的影响及其微生物学机制. *生态学报*, 33, 1337–1346.]
- Wang SQ, Yu GR (2008). Ecological stoichiometry characteristics of ecosystem carbon, nitrogen and phosphorus elements. *Acta Ecologica Sinica*, 28, 3937–3947. (in Chinese with English abstract) [王绍强, 于贵瑞 (2008). 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征. *生态学报*, 28, 3937–3947.]
- Wang W, Wang T, Peng SS, Fang JY (2007). Review of winter CO_2 efflux from soil: A key process of CO_2 exchange between soil and atmosphere. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 31, 394–402. (in Chinese with English abstract) [王妮, 汪涛, 彭书时, 方精云 (2007). 冬季土壤呼吸: 不可忽视的地气 CO_2 交换过程. *植物生态学报*, 31, 394–402.]
- Wang XY, Zhao XY, Li YL (2013). Effects of environmental factors on litter decomposition in arid and semi-arid regions: A review. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 24, 3300–3310. (in Chinese with English abstract) [王新源, 赵学勇, 李玉霖 (2013). 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*, 24, 3300–3310.]
- Wang YH, Gong JR, Liu M, Luo QP, Xu S, Pan Y, Zhai ZW (2015). Effects of land use and precipitation on above- and below-ground litter decomposition in a semi-arid temperate steppe in Inner Mongolia, China. *Applied Soil Ecology*, 96, 183–191.
- Wardle DA, Bardgett RD, Klironomos JN, Setälä H, van der Putten WH, Wall DH (2004). Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 304, 1629–1633.
- Waring BG (2013). Exploring relationships between enzyme activities and leaf litter decomposition in a wet tropical forest. *Soil Biology & Biochemistry*, 64, 89–95.
- Weatherly HE, Zitzer SF, Coleman JS (2003). *In situ* litter decomposition and litter quality in a Mojave Desert ecosystem: Effects of elevated atmospheric CO_2 and interannual climate variability. *Global Change Biology*, 9, 1223–1233.
- Wilson EJ (1992). Foliar uptake and release of inorganic nitrogen compounds in *Pinus sylvestris* L. and *Picea abies* (L.) Karst. *New Phytologist*, 120, 407–416.
- Xia J, Wan S (2008). Global response patterns of terrestrial plant species to nitrogen addition. *New Phytologist*, 179, 428–439.
- Xia JY, Niu SL, Wan SQ (2009). Response of ecosystem carbon exchange to warming and nitrogen addition during two hydrologically contrasting growing seasons in a temperate steppe. *Global Change Biology*, 15, 1544–1556.
- Xia L, Wu FZ, Yang WQ, Tan B (2012). Contribution of soil fauna to the mass loss of *Betula albosinensis* leaf litter at early decomposition stage of subalpine forest litter in

doi: 10.17521/cjpe.2017.0023

- western Sichuan. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 23, 301–306. (in Chinese with English abstract) [夏磊, 吴福忠, 杨万勤, 谭波 (2012). 川西亚高山森林凋落物分解初期土壤动物对红桦凋落叶质量损失的贡献. 应用生态学报, 23, 301–306.]
- Xia M, Talhelm AF, Pregitzer KS (2015). Fine roots are the dominant source of recalcitrant plant litter in sugar maple-dominated northern hardwood forests. *New Phytologist*, 208, 715–726.
- Xiong Y, Xu GQ, Wu L (2012). Progress on non-additive effects of mixed litter decomposition. *Environmental Science & Technology*, 35(9), 56–60. (in Chinese with English abstract) [熊勇, 许光勤, 吴兰 (2012). 混合凋落物分解非加和性效应研究进展. 环境科学与技术, 35(9), 56–60.]
- Xu XT, Liu HY, Song ZL, Wang W, Hu GZ, Qi ZH (2015). Response of aboveground biomass and diversity to nitrogen addition along a degradation gradient in the Inner Mongolian steppe, China. *Scientific Reports*, 5, 10284. doi: 10.1038/srep10284.
- Xu Y, Fan J, Ding W, Gunina A, Chen Z, Bol R, Luo J, Bolan N (2017). Characterization of organic carbon in decomposing litter exposed to nitrogen and sulfur additions: Links to microbial community composition and activity. *Geoderma*, 116–124.
- Xu YH, Fan JL, Ding WX, Bol R, Chen ZM, Luo JF, Bolan N (2016). Stage-specific response of litter decomposition to N and S amendments in a subtropical forest soil. *Biology & Fertility of Soils*, 52, 711–724.
- Yang LL, Gong JR, Wang YH, Liu M, Luo QP, Xu S, Pan Y, Zhai ZW (2016). Effects of grazing intensity and grazing exclusion on litter decomposition in the temperate steppe of Nei Mongol, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 748–759. (in Chinese with English abstract) [杨丽丽, 龚吉蕊, 王忆慧, 刘敏, 罗亲普, 徐沙, 潘琰, 翟占伟 (2016). 内蒙古温带草原不同放牧强度和围栏封育对凋落物分解的影响. 植物生态学报, 40, 748–759.]
- Yang YH, Ji CJ, Ma WH, Wang SF, Wang SP, Han WX, Mohammad A, Robinson D, Smith P (2012). Significant soil acidification across northern China's grasslands during 1980s–2000s. *Global Change Biology*, 18, 2292–2300.
- Yoccoz NG (2012). The future of environmental DNA in ecology. *Molecular Ecology*, 21, 2031–2038.
- Yu WC, Song XL, Wang H, Zhao JN, Lai X, Yang DL (2013). Advances in the effect of nitrogen deposition on grassland litter decomposition. *Journal of Agricultural Resources and Environment*, (6), 14–19. (in Chinese with English abstract) [于雯超, 宋晓龙, 王慧, 赵建宁, 赖欣, 杨殿林 (2013). 氮沉降对草原凋落物分解的影响. 农业资源与环境学报, (6), 14–19.]
- Zeng FJ, Guo HF, Liu B, Zeng J, Xing WJ, Zhang XL (2010). Characteristics of biomass allocation and root distribution of *Tamarix ramosissima* Ledeb. and *Alhagi sparsifolia* Shap. seedlings. *Arid Land Geography*, 33, 59–64.
- Zhang CH (2013). *Shoot and Root Tissues Decomposition and Its Underlying Mechanisms of Dominant Species in a Temperate Steppe of Hulun Buir, Inner Mongolia*. PhD dissertation, The University of Chinese Academy of Sciences, Beijing. (in Chinese with English abstract) [张彩虹 (2013). 呼伦贝尔草甸草原主要优势植物地上部凋落物和根系组织分解过程及其控制机制. 博士学位论文, 中国科学院大学, 北京.]
- Zhang CH, Li SG, Zhang LM, Xin XP, Liu XR (2013). Effects of species and low dose nitrogen addition on litter decomposition of three dominant grasses in Hulun Buir Meadow Steppe. *Journal of Resources & Ecology*, 4, 20–26.
- Zhang D, Hui D, Luo Y, Zhou G (2008). Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: Global patterns and controlling factors. *Journal of Plant Ecology*, 1, 85–93.
- Zhang NL, Guo JX, Wang XY, Ma KP (2007). Soil microbial feedbacks to climate warming and atmospheric N deposition. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 31, 252–261. (in Chinese with English abstract) [张乃莉, 郭继勋, 王晓宇, 马克平 (2007). 土壤微生物对气候变暖和大气N沉降的响应. 植物生态学报, 31, 252–261.]
- Zhang W, Chao L, Yang Q (2016). Litter quality mediated nitrogen effect on plant litter decomposition regardless of soil fauna presence. *Ecology*, 97, 2834.
- Zhang YH, Feng J, Isbell F, Lü XT, Han XG (2015a). Productivity depends more on the rate than the frequency of N addition in a temperate grassland. *Scientific Reports*, 5, 12558. doi: 10.1038/srep12558.
- Zhang YB, Luo P, Sun G, Mou CX, Wang ZY, Wu N, Luo GR (2012). Effects of grazing on litter decomposition in two alpine meadow on the eastern Qinghai-Tibet Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 4605–4617. (in Chinese with English abstract) [张艳博, 罗鹏, 孙庚, 牟成香, 王志远, 吴宁, 罗光荣 (2012). 放牧对青藏高原东部两种典型高寒草地类型凋落物分解的影响. 生态学报, 32, 4605–4617.]
- Zhang YH, Stevens CJ, Lü XT, He NP, Huang JH, Han XG (2015b). Fewer new species colonize at low frequency N addition in a temperate grassland. *Functional Ecology*, 30, 1247–1256.
- Zhao H, Huang G, Li Y, Ma J, Sheng JD, Jia HT, Li CJ (2015a). Effects of increased summer precipitation and nitrogen addition on root decomposition in a temperate desert. *PLOS ONE*, 10, e0142380. doi: 10.1371/journal.pone.0142380.
- Zhao Y, Wu F, Yang W (2015b). Variations in bacterial communities during foliar litter decomposition in the winter and growing seasons in an alpine forest of the eastern Tibetan Plateau. *Canadian Journal of Microbiology*, 62, 35–48.

- Zhou GY, Guan LL, Wei XH (2008). Factors influencing leaf litter decomposition: An intersite decomposition experiment across China. *Plant and Soil*, 311, 61–72.
- Zhou ZH, Wang CK (2016). Responses and regulation mechanisms of microbial decomposers to substrate carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 620–630. (in Chinese with English abstract) [周正虎, 王传宽 (2016). 微生物对分解底物碳氮磷化学计量的响应和调节机制. *植物生态学报*, 40, 620–630.]
- Zhu FF, Yoh M, Gilliam FS, Yoh M, Lu XK, Mo JM (2013). Nutrient limitation in three lowland tropical forests in southern china receiving high nitrogen deposition: Insights from fine root responses to nutrient additions. *PLOS ONE*, 8, e82661. doi: 10.1371/journal.pone.0082661.
- Zhu W, Wang J, Zhang Z, Ren F, Chen L, He JS (2016a). Changes in litter quality induced by nutrient addition alter litter decomposition in an alpine meadow on the Qinhai-Tibet Plateau. *Scientific Reports*, 6, 34290. doi: 10.1038/srep34290.
- Zhu X, Chen H, Zhang W, Huang J, Fu SL, Liu ZF, Mo JM (2016b). Effects of nitrogen addition on litter decomposition and nutrient release in two tropical plantations with N₂-fixing vs. non-N₂-fixing tree species. *Plant and Soil*, 399, 61–74.
- Zhu X, Zhang W, Chen H, Mo J (2015). Impacts of nitrogen deposition on soil nitrogen cycle in forest ecosystems: A review. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 35–43.

责任编辑: 阎恩荣 责任编辑: 王 葳



扫码向作者提问