

文章编号: 1008 - 2786 - (2018)5 - 693 - 06

DOI: 10. 16089/j. cnki. 1008 - 2786. 000365

苔藓植物在亚高山生态系统碳循环过程中的 生态功能分析

——以贡嘎山为例

李安迪^{1,2}, 孙守琴^{1*}, 郭璐璐^{1,3}

(1. 中国科学院、水利部 成都山地灾害与环境研究所, 成都 610041;
2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 四川师范大学 生命科学学院, 成都 610101)

摘 要: 苔藓植物是高山 - 亚高山生态系统最主要的地被组分之一, 在生态系统结构和功能中起着重要作用。本文以位于青藏高原东缘的贡嘎山亚高山生态系统为例, 从生态系统生产力、凋落物分解和土壤呼吸过程等方面阐述了苔藓植物影响亚高山生态系统碳循环过程方面的研究工作和取得的成果, 以期促进对亚高山生态系统苔藓植物生态功能的认识, 同时为下一步研究提供方向。

关键词: 亚高山生态系统; 贡嘎山; 苔藓植物; 碳循环

中图分类号: Q948

文献标志码: A

随着大气 CO₂ 浓度升高、全球变暖、氮沉降等环境问题的出现, 生态系统碳循环成为世人关注的热点问题^[1]。森林生态系统由于在全球碳平衡、减缓大气 CO₂ 浓度上升和维护全球气候等方面具有不可替代的作用^[2], 因此成为碳氮循环研究的热点方向。

在森林生态系统中, 苔藓植物作为最常见的地被植物之一在生态系统结构和功能中起着重要作用^[3]。苔藓植物一方面通过自身新陈代谢过程和生长率的变化直接影响生态系统的碳通量^[4,5], 另一方面通过对土壤理化性质和微生物环境的调节, 以及对凋落物分解的影响, 间接作用于生态系统碳过程^[6]。然而, 由于苔藓植物自身形体微小、结构简单、以及物种鉴定困难等原因, 其在生态系统结构和功能中的作用往往被忽视。近年来, 随着对苔藓

的认识的增加, 苔藓植物在生态系统碳循环等方面的生态功能逐步引起重视; 国内外相关研究也逐渐从早期对苔藓种类、多样性特点、分布格局及区系组成的关注^[7-9], 以及利用苔藓作为生物指示植物对重金属污染和大气氮沉降的监测, 逐渐转向苔藓对气候变化的生物指示、以及苔藓在水源涵养以及生态系统碳氮循环过程中的功能等方面^[4,10-13]。虽然如此, 相较于其他高等植物, 人们对苔藓植物的生态功能仍存在误解或者认识不足。

贡嘎山 (29°00' ~ 30°20' N, 101°30' ~ 102°15' E) 位于青藏高原东南缘, 海拔 7556 m, 是横断山系大雪山脉的主峰, 也是四川境内的最高峰和川西极具代表性的高山生态系统。该区苔藓植物资源十分丰富, 不同垂直带上都有苔藓植物分布; 而且在一些植被带, 如针阔混交林、暗针叶林和亚高山灌丛等,

收稿日期 (Received date): 2017 - 06 - 26; 改回日期 (Accepted date): 2018 - 04 - 08

基金项目 (Foundation item): 国家自然科学基金项目 (41473078)。[National Natural Science Funds of China (41473078)]

作者简介 (Biography): 李安迪 (1993 -), 女, 湖北潜江人, 硕士研究生, 主要研究方向: 森林生态学。[LI Andi (1993 -), female, born in Qiangjiang, Hubei province, M. Sc. candidate, research on forest ecology] E-mail: liandi@imde. ac. cn

* 通讯作者 (Corresponding author): 孙守琴 (1980 -), 女, 博士, 副研究员, 主要研究方向: 森林土壤和苔藓生态功能。[SUN Shouqin (1980 -), female, born in Hejiang, Sichuan province, Ph. D., associate professor, specialized in forest soil and the ecological functions of bryophytes in subalpine forest] E-mail: shouqinsun@imde. ac. cn

苔藓植物完全成片密集分布,成为该地区最主要的地被物。贡嘎山高山生态系统观测试验站对苔藓植物的关注始于2009年,近10年来围绕贡嘎山高山生态系统苔藓植物的物种组成、分布、对气候变化的响应特征,以及苔藓植物对碳循环过程的影响等方面开展了大量工作。

基于苔藓植物在陆地生态系统碳循环过程中的作用,本文着重阐述了位于青藏高原东缘的贡嘎山高山生态系统观测试验站在这方面的研究工作和取得的研究成果,以期促进对亚高山生态系统苔藓植物在碳循环过程中的生态功能的认识,同时为下一步的研究提供方向。

1 苔藓植物及在森林生态系统碳循环中的作用

苔藓植物是世界上最早的陆生植物之一,并且分布很广,从热带雨林到亚高山针叶林、从荒漠到积雪覆盖的南极都有苔藓的存在。森林生态系统中,即使养分限制和生态系统总体生产力下降,苔藓植物依然照常生长,甚至能形成厚达10~20 cm的垫层^[14]。苔藓植物通过生长及新陈代谢直接影响生态系统生产力^[5]和碳通量^[4],且由于苔藓体内含有较多的多酚和非极性化合物^[15],并能够产生具有抗菌性的渗滤液,使得凋落物分解速率低^[4,16,17],进而影响微生物群落结构和活性^[4,18]、抑制跌落至苔藓丛中的其他凋落物的分解,致使C、N能够较长时间地存在于凋落物库中^[19]。同时,作为覆盖在地表的植物垫层,苔藓能够避免土壤与空气直接接触,从而缓和了土壤对气候变化的反应,使得土壤温度降低、土壤湿度改变^[18]。由此,可以推测大量苔藓植物的存在会对土壤有机碳循环过程造成巨大影响^[4,20,21]。

事实上,近年来许多研究者意识到了苔藓植物在生态系统碳循环中的重要作用。尤其在北方森林生态系统,有研究者甚至认为,对地被层植物(主要是苔藓)的贡献了解不清是不能准确模拟生态系统碳预算的主要原因之一^[22]。由此,有研究者指出,如果要准确模拟和估测生态系统的NPP、光合利用效率和生态系统碳预算,必须将苔藓植物的作用纳入调查和测定^[23,24]。因此,近年的一些模型和土壤呼吸试验研究中,逐渐开始将苔藓植物作为一个重要因素进行了考虑^[25,26]。但由于苔藓植物在碳循

环中的作用直到近几年才得到关注,研究还很不成熟。目前的工作主要集中在苔藓植物对土壤CO₂通量的贡献,对于苔藓覆被对土壤有机碳组成、稳定性、矿化特征的影响程度和机制的研究还比较缺乏;而且研究区域多集中于北方森林和北极苔原,对高山亚高山生态系统,除祁连山^[27]地区有少量研究外,主要集中在位于川西地区的贡嘎山。

2 贡嘎山亚高山生态系统及苔藓植物状况

贡嘎山作为横断山系的最高峰,在高山生态系统中具有很好的代表性。根据早期调查,贡嘎山藓类植物中温带分布的种类比较多,其区系成分具有从温带向热带过渡性的特点^[28,29],而且海拔对地面苔藓的分布具有明显影响。与我国祁连山^[30]、天目山^[31]以及其他地区的报道不同,随海拔的升高,贡嘎山亚高山生态系统地面苔藓物种数呈波浪形变化^[3,19]。在海拔小于3650 m范围内,苔藓物种数随海拔呈单峰分布,苔藓物种数随海拔变化的第一个峰终止于海拔3650 m左右的林线位置。不同地区苔藓物种数随海拔的变化趋势产生差异的原因,一方面可能是不同区域植被类型及气候特征等差异导致的,另一方面可能也与不同研究涉及的海拔范围的差异有关。

随着海拔的增加,贡嘎山地面苔藓盖度逐渐增加,苔藓厚度和生物量呈单峰分布,均在海拔3750 m左右的高山灌丛植被带达到最大值^[3,19]。在海拔2001~2784 m范围的常绿-落叶阔叶林和针阔混交林内,地面苔藓植物生物量低于50 g m⁻²,而海拔3000 m左右的暗针叶林林内温度低、湿度大、光照弱,林下生境趋于阴冷,其地面相对于其他植被类型具有较高的苔藓覆盖度^[46,32];海拔大于3650 m时,由于降雨量大、空气湿度高,地面苔藓种数随海拔递增,以砂藓(*Racomitrium spp.*)、赤茎藓(*Pleurozium schreberi*)和三洋藓(*Sanionia spp.*)属的苔藓植物长势良好,苔藓总盖度达63%,平均生物量达到700 g m⁻²^[3,33],其原因可能是在恶劣的环境下,出现了一些适应性强的先锋种类。随着海拔进一步升高,苔藓生物量由于温度等因素的限制不再增高,而呈降低趋势。这一结果与车宗玺^[34]对祁连山苔藓植物的报道不同,但与甘肃兴隆山苔藓层厚度和生物量随森林海拔的变化趋势相一致^[35]。说明在森

林类型、坡度、林分密度、林龄基本相似的情况下,海拔差异导致的林内生境的变化对苔藓的生长和分布具有重要影响。

3 苔藓植物对贡嘎山高山生态系统生产力和植物凋落物分解的影响

对贡嘎山亚高山生态系统的研究发现,除亚高山灌丛植被带苔藓生物量的贡献率达到12.8%外,其他各植被类型苔藓植物对生态系统生物量的贡献均比较低;即使是苔藓生物量较大的暗针叶林,苔藓的贡献也才仅0.21%。生长季亚高山针叶林苔藓植物光合速率为 $0.20 \sim 0.43 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,生产力为 $1.80 \text{ t hm}^{-2} \text{a}^{-1}$,为生态系统总生产力的13.88%,略低于北方针叶林^[22,36,37]。高山灌丛苔藓植物光合速率为 $1.71 \sim 3.02 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,呼吸速率 $0.05 \sim 0.08 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,生产力为 $5.82 \text{ t hm}^{-2} \text{a}^{-1}$,净初级生产力约 $5.39 \text{ t hm}^{-2} \text{a}^{-1}$,证明了苔藓植物在亚高山灌丛生态系统结构和功能中的重要性。

贡嘎山亚高山生态系统苔藓的分解速率与早期关于苔藓及维管植物凋落物分解速率的推测并不完全一致^[38,39]。贡嘎山亚高山生态系统苔藓、峨眉冷杉和杜鹃叶几种凋落物的对比分析表明,苔藓凋落物与阔叶类植物杜鹃凋落物相比其分解速率较低,但与针叶类植物峨眉冷杉凋落物分解速率相近^[40]。有研究认为,初始N浓度越大,凋落物分解速率也越大,而凋落物C:N比值越大,其分解速率越小^[41,42];不同的是,对贡嘎山不同类型凋落物分解速率的研究发现,杜鹃凋落物的初始N浓度低于峨眉冷杉凋落物的初始N浓度,但前者却比后者凋落物分解速率快。C:N比值也与通常所认为的相反^[40]。其中峨眉冷杉则可能是由于其表面蜡质层的保护,使得其降解速率较低,而苔藓凋落物则可能是其本身有机物质因含量较高且以网状的结构存在而难以降解,以及其有抗菌性的渗滤液^[43]对微生物群落结构和活性造成抑制^[4,18]。特别是相对于C:N比,C:P比与苔藓凋落物分解速率可能有更强的相关性^[44,45]。

4 苔藓植物对贡嘎山高山生态系统土壤呼吸的影响

研究表明,贡嘎山暗针叶林和亚高山灌丛地表

CO₂ 排放速率为 $2.14 \sim 4.32 \mu\text{mol C m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 和 $0.83 \sim 1.67 \mu\text{mol C m}^{-2} \text{s}^{-1}$,两个植被带地面苔藓植物对地表CO₂ 排放的贡献率是分别为5.8%和14.9%^[46];其中暗针叶林苔藓植物的存在使得土壤呼吸速率提高了83.6%。去除地面苔藓植物后,贡嘎山暗针叶林和高山灌丛地表CO₂ 排放速率均下降,其下降幅度分别为44.4%和34.2%,消除苔藓植物本身的呼吸贡献后,两个植被带苔藓覆盖土壤净CO₂ 排放速率与裸土相比仍然高出41%和22.9%^[46]。这一结果与Sedia和Ehrenfeld^[20]以及解欢欢等^[48]关于苔藓覆盖土壤较裸土有较高的呼吸速率的报道相一致。

关于苔藓植物影响森林土壤呼吸的途径,O'Neill^[47]认为苔藓主要通过抑制土壤温度和有机质分解速率来降低土壤呼吸速率。Swanson和Flanagan^[36]通过对加拿大黑云杉林土壤呼吸的研究,得出土壤无论是裸露还是覆有苔藓植物,其呼吸速率和土壤含水量之间均呈弱的负相关关系。相反,解欢欢等^[48]发现,苔藓覆被下土壤温度增加了8.13%,裸土和苔藓覆盖土壤的呼吸速率与土壤温度的变化趋势基本一致,同时苔藓覆盖土壤的呼吸速率与土壤含水量具有线性负相关关系,由此认为,土壤呼吸速率变化的原因主要基于苔藓对土壤温湿度的变化的作用。此外,Laganière等^[49]也表明,在森林生态系统中,不同类型植被对土壤温湿度的影响能够直接或间接调控土壤呼吸速率。然而,与这些报道^[36,47-49]不同,去除地面苔藓后,贡嘎山暗针叶林和高山灌丛土壤温度与相应条件下CO₂ 排放的变化特征不一致甚至相反,土壤温湿度并不能解释苔藓植物对贡嘎山亚高山生态系统土壤呼吸的影响^[46]。相反,对比去除苔藓植物前后贡嘎山亚高山暗针叶林和亚高山灌丛表层土壤微生物量碳含量、土壤磷脂脂肪酸总量以及细菌真菌磷脂脂肪酸标志物含量的变化,发现这些指标的数值均显著降低,暗示了土壤有机碳以及其引起的土壤微生物结构和活性的改变可能是苔藓植物影响地表和土壤CO₂ 排放速率的途径。此外,去除苔藓植物后苔藓渗滤液等对土壤有机碳的输入减少,同时苔藓层对雨水和径流的截持和缓冲作用减少^[50],土壤颗粒和溶解性有机碳流失的可能性增加,这些过程均是去除苔藓后亚高山生态系统表层土壤总有机碳、溶解性有机碳以及土壤呼吸速率下降的潜在原因^[51]。

5 展望

除了通过生物量累积的方式对生态系统碳储量产生贡献,苔藓植物在生态系统碳循环中的更大作用在于,它能通过对土壤过程和地表环境的调节从而对包括凋落物分解、土壤呼吸和有机碳转化等在内的碳循环过程造成间接影响^[4,50]。虽然少量研究报告苔藓植物的存在能够促进维管植物凋落物的降解和土壤 CO₂ 的排放,总体来说目前关于苔藓植物在高山生态系统碳循环中的生态功能的认识还非常有限,关于“苔藓呼吸对高山森林生态系统呼吸的贡献率有多少?”,“苔藓植物究竟是通过何种途径对凋落物分解和土壤碳过程造成影响的?”等系列问题还需要进一步探究。尤其是近年来随着气候变化的加剧,不同苔藓物种对气候变化的适应能力的差异可能导致苔藓植物群落盖度和结构等发生变化^[52-54]，“不同物种苔藓作用下土壤碳过程具有怎样的差异?”，“苔藓植物群落结构变化对生态系统碳转化过程将产生怎样的影响”等问题还有待深入研究。

参考文献 (References)

- [1] 林慧龙,王军,徐震,等. 草地农业生态系统中的碳循环研究动态[J]. 草业科学,2005,22(4):59-62. [LIN Huilong, WANG Jun, XU Zhen, et al. Research progress and trend of the Carbon cycle in grassland agroecosystem[J]. Pratacultural Science, 2005, 22(4): 59-62]
- [2] 罗云建,张小全,王效科,等. 森林生物量的估算方法及其研究进展[J]. 林业科学,2009,45(8):129-134. [LUO Yunjian, ZHANG Xiaoquan, WANG Xiaoke, et al. Forest biomass estimation methods and their prospects[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2009, 45(8):129-134]
- [3] SUN Shouqin, WU Yanhong, WANG Genxu, et al. Bryophyte species richness and composition along an altitudinal gradient in gongga mountain, China[J]. PLOS One, 2013, 8(3):e58131.
- [4] TURETSKY M R. The role of bryophytes in Carbon and Nitrogen cycling[J]. The Bryologist, 2003, 106(3):395-409
- [5] GOULDEN M L, CRILL P M. Automated measurements of CO₂ exchange at the moss surface of a black spruce forest[J]. Tree Physiology, 1997, 17:537-542
- [6] 林波,刘庆,吴彦,等. 森林凋落物研究进展[J]. 生态学杂志, 2004, 23(1):60-64 [LIN Bo, LIU Qing, WU Yan, et al. Advances in the studies of forest litter[J]. Chinese Journal of Ecology, 2004, 23(1):60-64]
- [7] 白学良,赵连梅,孙维,等. 贺兰山苔藓植物物种多样性、生物量及生态学作用的研究[J]. 内蒙古大学学报(自然科学版), 1998, 29(1):118-124 [BAI Xueliang, ZHAO Lianmei, SUN Wei, et al. A preliminary study on the species diversity, phytomass and ecological effect of bryophytes in Helan Mountain, China[J]. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Neimongol, 1998, 29(1): 118-124]
- [8] 曹同,郭水良. 长白山主要生态系统苔藓植物的多样性研究[J]. 生物多样性, 2000, 8(1):50-59 [CAO Tong, GUO Shuilian. A study on bryophytes diversity in the main ecosystems in Changbai Mountain[J]. Chinese Biodiversity, 2000, 8(1):50-59]
- [9] 郭水良,曹同. 长白山主要生态系统地面藓类植物分布格局研究[J]. 应用生态学报, 1999, 10(3):270-274 [GUO Shuilian, CAO Tong. Distribution patterns of moss species on ground in main ecosystems in Changbai Mountains[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 1999, 10(3):270-274]
- [10] 郝占庆,叶吉,姜萍,等. 长白山暗针叶林苔藓植物在养分循环中的作用[J]. 应用生态学报, 2005, 16(12):2263-2266 [HAO Zhanqing, YE Ji, JIANG Ping, et al. Roles of bryophyte in nutrient cycling in dark coniferous forest of Changbai Mountains [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2005, 16(12):2263-2266]
- [11] 李澜菲,郝占庆,李步杭,等. 长白山暗针叶林苔藓植物群落特征与林木更新的关系[J]. 生态学报, 2007, 27(4):1308-1314 [LI Lanfei, HAO Zhanqing, LI Buhang, et al. The relationship between the moss community characteristics and the regeneration in the dark coniferous forest of Changbai Mountain [J]. Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(4):1308-1314]
- [12] GORDON C, WYNN J M, WOODIN S J. Impacts of increased Nitrogen supply on high Arctic heath; the importance of bryophytes and Phosphorus availability[J]. New Phytologist, 2001, 149(3): 461-471
- [13] BOWDEN W B, FINLAY J C, MALONEY P E. Long-term effects of PO₄ fertilization on the distribution of bryophytes in an Arctic river[J]. Freshwater Biology, 1994, 32:445-454
- [14] CHAPIN F S, BLOOM A J, FIELD C B, et al. Plant responses to multiple environmental Factors [J]. Bioscience, 1987, 37(1): 49-57
- [15] WILLIAMS C J, YAVITT J B, WIEDER R K, et al. Cupric oxide oxidation products of northern peat and peat-forming plan [J]. Canadian Journal of Botany, 1998, 76:51-62
- [16] WEETMAN G F. Feather moss growth and nutrient content under upland black spruce [J]. Pulp and Paper Canada, Technical Report, 1967, 503:1-38
- [17] NAKATSUBO T, UCHIDA M, HORIKOSHI T, et al. Comparative study of the mass loss rate of moss litter in boreal and subalpine forests in relation to temperature[J]. Ecological Research, 1997, 12(1):47-54
- [18] GORNALL J L, JÓNSDÓTTIR I S, WOODIN S J, et al. Arctic mosses govern below-ground environment and ecosystem processes [J]. Oecologia, 2007, 153(4):931-941
- [19] 田维莉. 高山生态系统苔藓植物对全球气候变化的响应研究[D]. 成都:四川师范大学, 2011:18-35 [TIAN Weili. The research that the response of mountain ecosystem bryophytes affect on global climate [D]. Chengdu: Sichuan Normal University,

- 2011;18-35
- [20] SEDIA E G, EHRENFELD J G. Differential effects of lichens and mosses on soil enzyme activity and litter decomposition [J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2006, **43**(2):177-189
- [21] NILSSON M C, WARDLE D A. Understorey vegetation as a forest ecosystem driver; evidence from the northern Swedish boreal forest [J]. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2005, **3**(8):421-428
- [22] BISBEE K E, GOWER S T, NORMAN J M, et al. Environmental controls on ground cover species composition and productivity in a boreal black spruce forest [J]. *Oecologia*, 2001, **129**(2):261-270
- [23] O'CONNELL K E B, GOWER S T, NORMAN J M. Comparison of net primary production and light-use dynamics of two boreal black spruce forest communities [J]. *Ecosystems*, 2003, **6**:236-247
- [24] PECKHAM S D, AHL D E, GOWER S T. Bryophyte cover estimation in a boreal black spruce forest using airborne lidar and multispectral sensors [J]. *Remote Sensing of Environment*, 2009, **113**(6):1127-1132
- [25] HERMLE S, LAVIGNE M B, BERNIER P Y, et al. Component respiration, ecosystem respiration and net primary production of a mature black spruce forest in northern Quebec [J]. *Tree Physiology*, 2010, **30**(4):527-540
- [26] BONA K A, FYLES J W, SHAW C, et al. Are mosses required to accurately predict upland black spruce forest Soil Carbon in National-Scale forest C accounting models? [J]. *Ecosystems*, 2013, **16**(6):1071-1086
- [27] ZHENG Xianglin, ZHAO Chuanyan, PENG Shouzhong, et al. Soil CO₂ efflux along an elevation gradient in Qinghai spruce forests in the upper reaches of the Heihe River, northwest China [J]. *Environmental Earth Sciences*, 2014, **71**(5):2065-2076
- [28] 李祖胤. 四川省贡嘎山藓类植物区系地理与群落研究 [D]. 上海:上海师范大学, 2012:27-68 [LI Zuhuang. Studies on moss flora, geographic distribution and communities in Mt. Gongga, Sichuan Province, China [D]. Shanghai: Shanghai Normal University, 2012:27-68]
- [29] 李祖胤, 曹同, 于晶, 等. 四川省藓类植物新记录 [J]. *广西植物*, 2011, **31**(6):714-717 [LI Zuhuang, CAO Tong, YU Jing, et al. New records of mosses to Sichuan Province, China [J]. *Guihaia*, 2011, **31**(6):714-717]
- [30] 王挺杨, 官飞荣, 王强, 等. 祁连山不同景观类型中苔藓植物物种多样性研究 [J]. *植物科学学报*, 2015, **33**(4):466-471 [WANG Tingyang, GUAN Feirong, WANG Qiang, et al. Study on bryophyte species diversity in different landscapes in Qilian Mountain [J]. *Plant Science Journal*, 2015, **33**(4):466-471]
- [31] 李粉霞, 王幼芳, 刘丽, 等. 浙江西天目山苔藓植物物种多样性的研究 [J]. *应用生态学报*, 2006, **17**(2):192-196 [LI Fenxia, WANG Youfang, LIU Li, et al. Species diversity of bryophytes in West Tianmu Mountain of Zhejiang Province [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, **17**(2):192-196]
- [32] 张远东, 赵常明, 刘世荣. 川西亚高山人工云杉林和自然恢复演替系列的林地水文效应 [J]. *自然资源学报*, 2004, **19**(6):761-768 [ZHANG Yuandong, ZHAO Changming, LIU Shirong. Woodland hydrological effects of spruce plantations and natural secondary series in sub-alpine region of western Sichuan [J]. *Journal of Natural Resources*, 2004, **19**(6):761-768]
- [33] 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 [TIAN Weili, SUN Shouqin. Ecological functions of bryophyte; recent research progress [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2011, **30**(6):1265-1269]
- [34] 车宗玺. 祁连山北坡不同海拔梯度苔藓分布规律研究 [J]. *甘肃林业科技*, 2004, **29**(3):22-25 [CHE Zongxi. Study on moss distribution law in different altitude on North slope of qilian mountains [J]. *Journal of Gansu Forestry Science and Technology*, 2004, **29**(3):22-25]
- [35] 凌雷, 魏强, 柴春山, 等. 甘肃兴隆山主要森林类型苔藓生物量及其影响因子 [J]. *中国水土保持*, 2016(10):60-64, 77 [LING Lei, WEI Qiang, CHAI Chunshan, et al. The moss biomass and its influencing factors of the main forest type of Xinglong mountain in Gansu province [J]. *Soil and Water Conservation in China*, 2016(10):60-64, 77]
- [36] SWANSON R V, FLANAGAN L B. Environmental regulation of Carbon dioxide exchange at the forest floor in a boreal black spruce ecosystem [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2001, **108**(3):165-181
- [37] TURETSKY M R, MACK M C, HOLLINGSWORTH T N, et al. The role of mosses in ecosystem succession and function in Alaska's boreal forest [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2010, **40**(7):1237-1264
- [38] LIU W, FOX J E D, XU Z. Leaf litter decomposition of canopy trees, bamboo and moss in a montane moist evergreen broad-leaved forest on Ailao Mountain, Yunnan, south-west China [J]. *Ecological Research*, 2000, **15**(4):435-447
- [39] THORMANN M N, BAYLEY S E, CURRAH R S. Comparison of decomposition of belowground and aboveground plant litters in peatlands of boreal Alberta, Canada [J]. *Canadian Journal of Botany*, 2001, **79**(1):9-22
- [40] 刘涛, 孙守琴, 邱阳. 川西亚高山生态系统三种典型植物凋落物分解动态特征 [J]. *山地学报*, 2017, **35**(5):663-668 [LIU Tao, SUN Shouqin, QIU Yang. Dynamics and differences in the decomposition of litters from three dominating plants in subalpine ecosystems in Western Sichuan, China [J]. *Mountain Research*, 2017, **35**(5):663-668]
- [41] 赵谷风, 蔡延, 罗媛媛, 等. 青冈常绿阔叶林凋落物分解过程中营养元素动态 [J]. *生态学报*, 2006, **26**(10):3286-3295 [ZHAO Gufeng, CAI Yan, LUO Yuanyuan, et al. Nutrient dynamics in litter decomposition in an evergreen broad-leaved forest in East China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, **26**(10):3286-3295]
- [42] 杨林, 邓长春, 陈亚梅, 等. 川西高山林线交错带凋落叶分解速率与初始质量的关系 [J]. *应用生态学报*, 2015, **26**(12):3602-3610 [YANG Lin, DENG Changchun, CHEN Yamei, et al. Relationships between decomposition rate of leaf litter and initial quality across the alpine timberline ecotone in Western Sichuan,

- China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2015, **26**(12): 3602–3610]
- [43] BASILE A, GIORDANO S, LÓPEZ-SÁEZ J A, et al. Antibacterial activity of pure flavonoids isolated from mosses [J]. Phytochemistry, 1999, **52**(8): 1479–1482
- [44] BRAGAZZA L, SIFFI C, IACUMIN P, et al. Mass loss and nutrient release during litter decay in peatland: The role of microbial adaptability to litter chemistry[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2007, **39**(1): 257–267
- [45] FENTON N J, BERGERON Y, PARÉ D. Decomposition rates of bryophytes in managed boreal forests: influence of bryophyte species and forest harvesting[J]. Plant and Soil, 2010, **336**(1/2): 499–508
- [46] SUN Shouqin, LIU Tao, WU Yanhong, et al. Ground bryophytes regulate net soil Carbon efflux; evidence from two subalpine ecosystems on the East edge of the Tibet Plateau[J]. Plant and Soil, 2017, **417**(1/2): 363–375
- [47] O'NEILL K P. Role of bryophyte-dominated ecosystems in the global carbon budget [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2000: 344–368
- [48] 解欢欢, 马文瑛, 赵传燕, 等. 苔藓和凋落物对祁连山青海云杉林土壤呼吸的影响[J]. 生态学报, 2017, **37**(5): 1379–1390 [XIE Huanhuan, MA Wenying, ZHAO Chuanyan, et al. Effects of litter and moss on soil respiration in a spruce forest in the Qilian Mountains, Qinghai [J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, **37**(5): 1379–1390]
- [49] LAGANIÈRE J, PARÉD, BERGERON Y, et al. The effect of boreal forest composition on soil respiration is mediated through variations in soil temperature and C quality [J]. Soil Biology & Biochemistry, 2012, **53**: 18–27
- [50] BELYEA L R. Separating the effects of litter quality and microenvironment on decomposition rates in a patterned peatland [J]. Oikos, 1996, **77**: 529–539
- [51] 王彬, 于澎涛, 王顺利, 等. 祁连山北坡青海云杉林下苔藓层对土壤水分空间差异的影响[J]. 生态学报, 2017, **37**(8): 2753–2762 [WANG Bin, YU Pengtao, WANG Shunli, et al. Effects of moss layers on the spatial variation in soil moisture in a Picea crassifolia forest on the north-facing slope of the Qilian Mountains [J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, **37**(8): 2753–2762]
- [52] SUN Shouqin, WANG Genxu, CHANG SCOTT X, et al. Warming and nitrogen addition effects on bryophytes are species and plant community specific on the eastern slope of the Tibetan Plateau [J]. Journal of Vegetation Science, 2017, **28**(1): 128–138
- [53] LANG S I, CORNELISSEN J H, SHAVER G R, et al. Arctic warming on two continents has consistent negative effects on lichen diversity and mixed effects on bryophyte diversity [J]. Global Change Biology, 2011, **18**(3): 1096–1107
- [54] WALKER M D, WAHREN C H, HOLLISTER R D, et al. Plant community responses to experimental warming across the tundra biome [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2006, **103**(5): 1342–1346

Ecological Roles of Bryophytes in Carbon Cycling in Subalpine Ecosystems — A Case Study in Gongga Mountain, China

LI Andi^{1,2}, SUN Shouqin^{1*}, GUO Lulu^{1,3}

(1. Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610014, China;

2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. College of Life Science, Sichuan Normal University, Chengdu 610101, China)

Abstract: Bryophytes are one of the vegetative communities that dominate the surfaces of alpine and subalpine ecosystems, and play important roles in both the structure and the functions of these ecosystems. This paper summarized the research progresses on the functions of bryophytes in carbon cycling in terrestrial ecosystems, and especially the recent achievements, including vegetation productivity, litterfall decomposition and soil respiration in subalpine ecosystems in Gongga mountain in the east slope of Qinghai-Tibetan plateau.

Key words: subalpine ecosystem; Mt. Gongga; bryophyte; carbon cycling