

森林土壤氮素转换及其对氮沉降的响应

方运霆^{1,3}, 莫江明^{1*}, Per Gundersen², 周国逸¹, 李德军^{1,3}

(1. 中国科学院华南植物研究所鼎湖山森林生态系统定位研究站, 广东 肇庆 526070;
2. Forest & Landscape Denmark, Hoersholm Kongevej 11, DK-2970; 3. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要:近几十年人类活动向大气中排放的含氮化合物激增,并引起大气氮沉降也成比例增加。目前,氮沉降的增加使一些森林生态系统结构和功能发生改变,甚至衰退。近 20 a 欧洲和北美有关氮沉降及其对森林生态系统的影响方面的研究较多,而我国少有涉及。森林土壤氮素转换是森林生态系统氮素循环的一个重要的组成部分,而矿化、硝化和反硝化作用是其核心过程,氮沉降作为驱动因子势必改变森林土壤氮素转换速度、方向和通量。根据国外近 20 a 有关研究,首先介绍了森林土壤氮素转换过程和强度,论述森林土壤氮素在生态系统氮素循环中的作用,然后在此基础上,介绍了氮沉降对森林土壤氮素循环的研究途径,探讨了氮沉降对森林土壤氮素矿化、硝化和反硝化作用的影响及其机理。

关键词:氮沉降;森林土壤;矿化;硝化;反硝化

Nitrogen transformations in forest soils and its responses to atmospheric nitrogen deposition: a review

FANG Yun-Ting^{1,3}, MO Jiang-Ming^{1*}, Per Gundersen², ZHOU Guo-Yi¹, LI De-Jun^{1,3} (1. Dinghushan Forest Ecosystem Research Station, South China Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Zhaoqing, Guangdong 526070, China; 2. Forest & Landscape Denmark, Hoersholm Kongevej 11, DK-2970; 3. The Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(7): 1523~1531.

Abstract: Atmospheric nitrogen deposition remains elevated in industrial regions of the world and is accelerating in many developing regions. Chronically elevated atmospheric N inputs to forest can lead to changes in tree growth, mortality, and species composition, and to possible declines in soil fertility and drainage water quality. A large number of experiments have been carried out in Europe and Northern America to identify the specific role of atmospheric N in changes observed in water quality and tree health. Recently, the emissions of nitrogenous compounds from industry and agriculture have also been increasing rapidly in China. However, little information about the impacts of nitrogen deposition is available for forest ecosystems in China. Elevated atmospheric nitrogen input, as a driving environmental factor, has altered the nitrogen cycle of forest ecosystems, especially soil nitrogen transformations. In this paper, based on available scientific evidence we reviewed the controlling factors for nitrogen transformations in forest soils and its responses to atmospheric nitrogen deposition. The review mainly includes the following four aspects: (1) the biological processes and magnitudes of nitrogen transformations in forest soils; (2) the roles of nitrogen transformations in nitrogen cycling of forest ecosystems; (3) the current methods for study

基金项目:国家自然科学基金项目(30270283);中国科学院知识创新工程领域前沿项目;中国科学院华南植物研究所所长基金资助项目;广东省自然科学基金资助项目(021524)

收稿日期:2003-09-13;**修订日期:**2004-04-20

作者简介:方运霆(1976~),男,博士生,助理研究员,主要从事森林生态系统 C、N 循环及其与全球变化关系研究。

*** 通讯作者** Author for correspondence, E-mail: mojm@scbg.ac.cn

Foundation item: National Natural Science Foundation of China (No. 30270283); Director Foundation of South China Institute of Botany, CAS; Field Frontation of South China Institute of Botany, CAS; Field Frontier Project of CAS Knowledge Innovation Program; and the Provincial Science Foundation of Guangdong, China (No. 021524)

Received date: 2003-09-13; **Accepted date:** 2004-04-20

Biography: FANG Yun-Ting, Ph. D. candidate, Assistant professor, mainly engaged in carbon and nitrogen cycling in forest ecoysystems and their relationships with global changes.

forest nitrogen transformations; (4) the potential effects and its mechanisms of nitrogen deposition on forest soil nitrogen mineralization, nitrification and denitrification.

Key words:nitrogen deposition; forest soil; nitrogen mineralization; nitrification; denitrification.

文章编号:1000-0933(2004)07-1523-09 中图分类号:Q945.1,Q948 文献标识码:A

近几十年来石化燃料燃烧、化肥使用及畜牧业发展等向大气中排放的含氮化合物激增并引起大气氮沉降成比例增加^[1~3]。氮沉降增加已造成了一些江湖和海口等水域富营养化和陆地生态系统氮超负荷,引起了科学家和公众的广泛关注^[1,2]。国外已开展了一些关于氮沉降对森林生态系统结构和功能影响的研究。例如,欧洲 NITREX(Nitrogen Saturation Experiments)研究项目涉及到 7 个国家 8 个研究站点的 10 个试验研究,EXMAN(Experimental Manipulation of Forest Ecosystems in Europe)项目也涉及到 4 个国家 6 个研究站点^[3,4]。在美国,马萨诸塞州的 Harvard 森林、缅因州 Bear brook 集水区和佛蒙特州 Mt. Ascutney 森林等氮沉降模拟试验至今都有 15 a 的历史^[5]。

事实上,我国一些地区也存在高氮沉降量的问题。如广东鼎湖山国家级自然保护区的降水氮沉降量达 N 35.57 和 38.4 kg/(hm²·a)^[6,7],与欧洲高氮沉降量地区相当。况且,随着我国社会经济、工农业的进一步发展,一些地区的氮沉降量还可能继续增加^[2]。同时,由于气候和水分供应极大差异会导致经济发展不平衡,氮沉降的分布状况、增加速度及其影响也存在巨大的区域性差异^[2]。目前,我国氮沉降的状况和发展趋势已引起了国际社会的高度关注^[2]。在氮沉降全球化的背景下,研究和预测氮沉降对我国森林生态系统的影响及其反馈,对于制定合理的发展战略、制订我国森林资源和环境管理计划和提高我国在全球变化研究中的地位均具有重要理论价值和实践意义。然而,尽管如此,有关该方面的研究报道十分少见^[8~11]。为增加人们关于氮沉降及其对陆地生态系统影响和有效解决氮沉降全球化问题的认识,为我国开展该方面的研究和为我国森林资源与环境管理提供参考,已有研究总结了氮沉降对森林植物和土壤动物方面的影响^[12,13],本文是森林土壤氮素转换及其对氮沉降的响应部分。

1 森林土壤氮素转换过程

1.1 土壤氮素转换过程

氮矿化是指土壤有机质碎屑中的氮,在土壤动物和微生物的作用下,由难以被植物吸收利用的有机态转化为可被植物吸收利用的无机态(主要为铵态氮)的过程^[14]。有的学者认为氮矿化包含有机质分解和氨化作用两个过程^[15,16],但更多的学者认为包含氨化和硝化作用两个微生物过程^[17]。其中氨化作用为含氮有机物如蛋白质、尿素和几丁质等被微生物分解而产生氨的过程。氨化作用可在通气或不通气的条件下进行,能直接增加土壤中对植物有用的氮素养料,给硝化作用创造必要的条件。大多数土壤细菌、真菌、放线菌都能分解有机氮形成氨,其中以细菌最活跃^[15]。

硝化作用通常定义为 NH₄⁺ 氧化为 NO₃⁻ 的生物过程,其中 NO₂⁻ 作为中间产物。这是相对狭义的定义,因为一些异养微生物不但能把 NH₄⁺ 氧化为 NO₃⁻,还能把其它还原态的氮化物转变为 NO₂⁻ 或 NO₃⁻。基于此,更为广义的定义“从还原态的有机或无机氮化物到氧化态的有机或无机氮化物的生物转换过程”被提出。硝化作用可以分为化能自养型(Chemoautotrophic nitrification)和非自养型(Heterotrophic nitrification)两种类型。一般认为,自然生态系统中自养有机体起主要的作用,尽管大部分土壤中也发现异养有机体,但还没有证据表明这些有机体在硝化作用中发挥重要作用。化能自养型细菌主要有两个类群:亚硝化细菌(*Nitrosomonas*,氧化 NH₄⁺ 到 NO₂⁻)和硝化细菌(*Nitrobacter*,氧化 NO₂⁻ 到 NO₃⁻)。其后,一系列可能也是硝化细菌的其它细菌被发现后,但亚硝化细菌和硝化细菌为最主要的种类^[18]。

反硝化作用指 NO₃⁻ 被转化为 N₂O 和 N₂ 的过程,实际上包含:NO₃⁻→NO₂⁻→NO 的生物过程和 NO→N₂O→N₂ 的物理反应过程。虽然 NO、N₂O 还会被还原成 N₂,但是在此过程中,NO、N₂O 还是按一定的比例脱离土壤。发生反硝化作用主要是一些厌氧性微生物,特别是异养性细菌,如产碱假单胞菌(*Pseudomonas alcaligenes*),这些细菌数量巨大,且广泛存在^[19]。目前已有证据表明一些硝化细菌和亚硝化细菌也能发生反硝化作用,如硝化细菌细胞能在厌氧条件下发生反硝化作用而生长,亚硝化细菌 *Nitrosomonas europaea* 可以在厌氧环境胁迫下氧化铵的同时把亚硝酸盐还原成 NO、N₂O、N₂ 等。此外,除了亚硝酸盐还原时可以生产 N₂O 外,也有研究表明,在铵氧化的同时也会有 N₂O 产生。然而 Poth 和 Focht^[20]通过同位素示踪技术和动力学分析表明,亚硝酸盐在 *Nitrosomonas europaea* 的还原下是 N₂O 生产的唯一来源。除反硝化和自养硝化作用之外,一些异养硝化者和真菌也参与酸化森林土壤 N₂O 的生成^[21]。可见,参与森林土壤气体氮化物生产的微生物群落非常复杂。

1.2 森林土壤氮素转换强度

氨化过程产生的铵态氮,一部分被植物吸收,微生物固持,或被粘土矿物质固定,剩余部分可能通过自养或异养细菌的硝化作用转变成硝酸盐。因此,土壤中无机氮的净变化(ΔN_i)可以表达为:ΔN_i=被矿化的有机氮-(N_a+N_p+N_r+N_d),其中 N_a、N_p、N_r 和 N_d 分别表示微生物固持量、植物吸收量、淋失量和反硝化排放量。目前,要想准确测定矿化过程中每一步 N 通量还很困

难,因此生态学者们经常通过提取试验期间土壤中起始和终止时的 NH_4^+ 和 NO_3^- 量,然后用两次的差值表示土壤氮素矿化过程中净速率^[16, 17, 22]。由于土壤无机氮含量的变化受植物吸收、淋失和反硝化,特别是微生物固持的强烈影响,结果尽管无机氮生产量很大,而试验中还是可能观察不到土壤铵态氮或硝态氮净增加。

反映土壤矿化速度有粗矿化和净矿化速率两种。净矿化是粗矿化中除了植物根系吸收、微生物固持和反硝化损失后的那一部分。利用¹⁵N 库稀释法的短期试验表明,土壤 N 粗矿化速度可能是净矿化的好几倍^[23],如欧洲 5 个针叶林地表凋落物两者比值为 2.0~3.7^[24],Davidson 等^[25]对加利福尼亚年轻和成熟针叶林的研究结果为 10。而且 Hart^[23]等研究还发现有机质丰富的矿质土壤在长期培养中两者比值变化很大。变化的原因可能与土壤 C 的有效性等因子有关。Tietema^[24]的研究表明 N 粗矿化和固持的速度与其呼吸速度呈正相关,这说明 C 和 N 循环是紧密联系在一起的。此外,Gundersen 等^[4]测得 NITREX 森林在实验室培养的 N 粗矿化速率和野外培养的净 N 矿化相关性较好。

一般来说,北方森林土壤因土壤 pH 值低,温度低,凋落物质量差,凋落物、腐殖质和矿质土壤氮素矿化速度较慢。如瑞典的挪威云杉林土壤年净矿化速度估计是总氮的 0.5%~5.0%,即相当于 35~105 kg N/(hm²·a)^[26],而有机层(凋落物和腐殖质层)占年矿化 32%~74%。再如欧洲英国和荷兰的 3 个针叶林地表凋落物层净矿化速度(N kg/(hm²·a))分别为 68,29 和 81,矿质土壤为 44,22 和 90^[4]。对于温带森林来说,不同类型森林,其土壤矿化速率不同。如美国没有受干扰的针叶林土壤氮矿化速度为 20~75 kg N/(hm²·a),而落叶阔叶林要高出一倍左右,为 50~150 kg N/(hm²·a)^[5, 27]。

由于森林土壤的硝化作用的 NH_4^+ 来源于氨化作用,因此硝化作用速度往往低于矿化作用速度,或者说也可以说硝化作用是矿化作用的一部分。如前面列举的欧洲英国和荷兰 3 个针叶林地表凋落物层净硝化速度对应为 7,1 和 15 kg N/(hm²·a),矿质土壤对应为 32,11 和 9 kg N/(hm²·a)^[4]。硝化作用与矿化作用的比例称为相对硝化作用(Relative nitrification)。不同样地间相对硝化作用的差异很大,变化范围一般为 0%~80%,但在氮饱和的森林,土壤氮素矿化的约有 90%都被硝化^[28]。此外,对于 C/N 比高的有机质,在其分解过程可能会吸收一部分矿化的氮供给微生物生长^[29, 30],因此部分森林土壤测得的净硝化速率为负值。实际上,森林土壤中生成硝酸盐的粗通量也非常大,尽管没有氮素净硝化或可提取的硝酸盐^[5, 31]。

另外,一个很有趣的问题是过去一直认为只有中性或略碱性的土壤才发生硝化作用^[18, 25]。但是一些研究者发现 pH 值低于 4.5 的森林土壤也存在硝化作用^[32]。后来,研究发现北美温带森林普遍存在硝化作用,即使其氮沉降量较低^[6]。酸性森林土壤的硝酸盐生产可能归因于异养硝化菌,或在局部的微环境(高 pH 值)有利于自养硝化菌的活动。

反硝化作用是唯一使含 N 产物离开了内部生物循环的过程,这是平衡生物固 N 所输入通量的主要途径。从生态学意义上来看,反硝化过程可以被看成是防止系统失稳的一个平衡机制^[33]。由于人类活动对生态系统功能过程的干扰,例如 N 肥应用的增加,可能是 N_2O 从陆地系统向大气释放量增加的原因,或者是因为硝化,或者是因为反硝化,也可能两者兼而有之。氮肥使用导致 N_2O 向大气排放量的增加这一专题已经在农业生态系统的研究领域引起了广泛关注,很多人对此做了专门论述^[34]。森林土壤由于反硝化作用而导致的 N 损失(N_2 、 N_2O 或 NO)一般都很低。在欧洲针叶林,由于反硝化造成的氮损失在氮限制生态系统低于 1 kg N/(hm²·a),在氮饱和生态系统也只有 1~2 kg N/(hm²·a)^[15]。对于热带地区,虽然也见报道过更大的值,但 N_2O 的通量在大多数生态系统中通常远远小于 2 kg N/(hm²·a)^[33]。因此,Gundersen^[15]也认为反硝化作用对于整个大气组成的稳定可能很重要,但对于大多数自然森林生态系统氮素循环而言,却并不很重要。

1.3 森林土壤氮素转换的影响因子

森林土壤氮素转换本身十分复杂,通常受气候条件(主要是温度和湿度)、凋落物化学组成、土壤 pH 值和 C/N 比、植物生成的抑制剂、土壤动物和养分、基质和能源等因子控制^[14, 15, 29, 30, 35]。李贵才等^[14]就有关森林土壤氮素矿化的影响因子做了详细的阐述。关于森林土壤反硝化作用研究最近几年较多。温度和水分等外在环境因素都会影响反硝化作用,而土壤水分可能的作用更大,至少在生长季节是这样的^[36]。与外在因素相比,森林生态系统内在因素,如物种组成、演替阶段等的影响更为强烈,不同的植被组成会形成不同的 N 气体损失格局。如美国糖槭林比橡树林和山毛榉树林土壤的 NO 通量高,而糖槭林生态系统的氮素循环也相对更活跃^[36]。

2 森林土壤氮素转换在森林生态系统氮素循环中的作用

森林生态系统的 N 循环可以简化为森林内循环和周围的几个过程的相互作用过程。森林 N 素内循环主要过程是矿化、硝化、微生物固持、植物吸收和凋落物释放。森林生态系统氮绝大部分以有机氮的形式存在,而始终可以被植物和微生物吸收利用的土壤矿质 N 含量一般低于土壤总氮的 1%^[15]。虽然,近来有研究报道表明北方针叶林,如欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)和云杉(*Picea abies*)通过菌根吸收部分有机态氮^[37],但是在自然生态系统,即没有人为源氮沉降的情况下,土壤矿质氮主要来自氮矿化过程(90%以上)。然而,土壤氮素转化,特别是氮素矿化是个基质速度限制过程,在其有机质分解时取决于物质的 C/N 比。C/N 比高,分解速率慢,凋落物从土壤吸持 N,以满足微生物分解时的 N 需求^[30, 38]。因此,土壤的矿化、硝化等氮素转换过程往往通过对植物生产力的影响,进而决定整个生态系统氮循环速度。

一个生态系统在没有大气 N 的污染或其它 N 输入时,系统内部中 N 通常被认为是守恒的,大部分氮在土壤-微生物-植物系统反复循环而极少损失^[38, 39]。森林生态系统受氮限制时,植物和微生物对土壤矿质 N 的激烈竞争会抑制硝化菌种群的数量,土壤矿质 N 以 NH_4^+ 为主。当土壤中 NH_4^+ 超出植物和微生物的需求时,就会发生硝化作用, NH_4^+ 向 NO_3^- 的转换就成为氮素通过淋失或反硝化离开生态系统的开端,因而超过植物吸收的硝酸盐就可能流失^[15]。一项 IFS(Integrated Forest Study)研究发现,所研究的 16 个森林氮损失的 64% 源于土壤氮素矿化和氮沉降,充分证明了内源和外源氮对生态系统氮损失的贡献^[5]。此外,森林土壤硝化反应的发生还可能导致土壤阴离子流动和养分阳离子流失,对森林地表凋落物层和细根动态产生影响(如菌根真菌共生体生物量减少,甚至可能消失)^[18]。

尽管 N_2 是反硝化过程的最终产物,但 NO 和 N_2O 也是常见的,而且在某种条件下(特别是酸性森林土壤), N_2O 可以成为反硝化过程的主要产物^[15]。这些气体与 NH_3 一起构成生物圈和大气圈之间交换的 13 种气体中与 N 有关的气体^[33]。由于 N_2O 与大气中臭氧层的破坏有关,使该过程又与全球气候变化联系在一起。尽管自然状态下森林生态系统通过土壤反硝化作用而损失的氮量非常少,但是欧洲氮沉降研究表明,森林土壤氮损失由于土壤 N 有效性增加而增加, N_2O 的排放速率达到 $8\sim 20\text{ kg N}/(\text{hm}^2\cdot\text{a})$ ^[40]。后来的研究还发现,周期性潮湿而氮饱和的山毛榉林,土壤的 N_2O 排放速率高达 $35\text{ kg N}/(\text{hm}^2\cdot\text{a})$ ^[41]。可见,高氮沉降输入的生态系统,氮素气体损失在其生态系统的氮素收支平衡中作用不少。

如果一个系统不断积累 N,那么除非 N 被不断吸收固持,否则将不可避免地出现 N 过量。不过,自然系统总是有其安全措施。目前普遍认为可以通过以下 5 个途径来避免出现 N 饱和,分别是不断的固持(如泥炭和沉积中)、淋溶、反硝化、火烧过程的挥发、收获或其他有机物的去除^[33]。对于一个在不受人为干扰(火烧和收获等)的森林生态系统,在经受不断的高氮沉降量,这些额外的氮将去向哪里,多大比例被固持,又有多大比例损失,无不与土壤氮素转换直接相关^[5, 42]。

可见,森林土壤氮素转换是生态系统氮素循环的一个非常重要的组成部分,其过程的速度决定着整个生态系统氮循环的速度和与外界的交换通量。

3 氮沉降对森林土壤氮素转换的影响的研究方法

目前,主要有 3 种途径可以来了解氮沉降对森林土壤氮素转换产生的影响:

第一,野外长期定位增加或减少氮输入的模拟试验,如欧洲 NITREX 研究项目^[3, 4]、美国的 Harvard 森林、Bear Brook 集水区、Mt. Ascutney 森林等等^[5]。施加氮的形式有 NH_4NO_3 、 NaNO_3 、 $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 和尿素等多种,但以 NH_4NO_3 为主^[3~5]。这种方法的优越性就在于在生态系统的水平上模拟氮沉降增加或减少的情况下,长期定位观察生态系统发生的真实变化。其中一个不足的地方就是由于氮沉降对森林的影响往往需要很多年才能表现出来,特别是对于氮限制生态系统。如哈佛森林长期定位研究站的硬木林在外加氮处理下,持续了 8 a 之久(累计吸收了 $900\text{ kg N}/\text{hm}^2$)也没有出现明显的硝化作用和 NO_3^- 流失^[5, 42]。

第二,沿着氮沉降梯度选择研究对象,分析不同氮沉降水平下森林生态系统氮素循环特征,即以空间替代时间法^[4, 5, 42, 29]。如欧洲 NITREX 和 EXMAN 研究项目就选择在氮沉降梯度下的针叶林开展(氮沉降 $2.6\sim 58.8\text{ kg}/(\text{hm}^2\cdot\text{a})$)^[3, 43]。同样, Lovett 和 Rueth^[29] 采样这种方法研究了在美国东北部的山毛榉和糖槭林土壤氮素转换。这种方法可以弥补第一种方法的不足,但是森林生态系统的物质循环受气候、地理位置、树种组成、土壤特性、历史土地利用等多种因素影响,因此在选择样地时并不能完全排除这些因素的干扰,而使分析产生偏差,研究结果缺乏说服力。

第三,对同一研究地重复的取样。该方法特点是重现性好,缺点是:①生态系统对氮沉降的响应时间需要较长时间(研究周期长,10 a 以上),而且也不能排除其它气候因子的影响;②过去研究取样数量和分布往往不能满足现在的要求。因此,除了一些研究历史长的样地外,这种方法应用较少。

研究土壤氮素转换强度既可以通过野外培养,也可以通过室内培养。野外培养一般用来研究氮矿化和硝化的年速率和季节动态,而室内培养法则可以更方便地根据研究的目的来设计,试验时间短,目的性强,可以更有效地了解矿质土壤或凋落物层有机质中氮素转换过程和微生物活动以及它们对氮沉降的响应^[4, 44]。但室内培养法有时并不能真实反映林地野外情况,和野外培养方法所得结果不是十分吻合^[4]。

4 氮沉降对森林土壤氮素转化的影响

4.1 对矿化、硝化作用的影响

目前,尽管对森林开展了许多有关该方面的研究,但是还很难就大气氮沉降对森林生态系统氮循环,尤其是土壤氮素转换产生具体的影响下结论,因为大气沉降还包含了许多其它的化学成分,而且各地区氮沉降的组成又不尽相同^[2, 10]。况且森林土壤氮素转换过程本身就十分复杂,受各种各样因子的影响,这些增加了分析的难度。

Aber 等^[45]在 1989 年根据过去的研究结果,认为长期的氮沉降将会导致温带森林土壤氮素矿化速度稳步增加,因为增加的氮被土壤有机质吸收,减少 C/N 比,从而增加分解过程中氮释放速度。在欧洲开展的氮饱和和试验研究也证实了该观点。如瑞典、丹麦和英国针叶林增加氮输入时,氮矿化马上从 $12\sim 18\text{ kg N}/(\text{hm}^2\cdot\text{a})$ 增加到 $47\sim 53\text{ kg N}/(\text{hm}^2\cdot\text{a})$,而在荷兰通过建 Roof

此外, Gundersen 和 Rasmussen^[18]根据培养过程中 NO_3^- 产生情况, 把森林划分为 4 个类型以区分对氮沉降的响应状况:

(1) 非硝化作用土壤类型 (Non-nitrifying soils), 非硝化土壤的生态系统可能抵抗明显的氮沉降输入而不出现硝化作用。这种情况的典型例子就是荷兰大范围的高氮沉降, 而土壤没有发生硝化作用。然而, 树木可能因为过剩的 NH_4^+ 而受到影响。根据 C/N 比, 土壤的硝化能力可能随时间而发展。如果不发生硝化作用是因为缺乏有效的养分, 那么生态系统就可能不受大气氮沉降的影响。

(2) 低硝化作用土壤类型 (Low-nitrifying soils), 许多酸性土壤表现出低但持续稳定的硝化作用速率。如果这种情况是因为养分供应受阻或缺乏而引起, 那氮沉降增加也可能不会影响硝化作用的速度。另一方面, 如果这种情况是因为异养硝化微生物的生长慢而引起, 那增加 N 的有效性就可能增加硝化作用的速度。

(3) 硝化作用土壤类型 (Nitrifying soils), 许多类型土壤存在高硝化作用潜力, 但是由于对土壤 N 强烈竞争, 硝化微生物种群保持在较低水平。当生态系统长期接受高氮沉降, 该种土壤类型就逐渐发展到总硝化作用土壤类型。

(4) 总硝化作用土壤类型 (Total nitrifying soils), 该种类型土壤主要出现在养分丰富的地方。氮输入增加因而会使硝化作用速度和 NO_3^- 流失的潜力直接增加。但是, 通常这类土壤的盐基饱和度较高, 因而至少在短期内还是可以缓冲因硝化作用而形成的酸化作用的影响^[18]。按此划分, 加利福尼亚森林应该属于第 4 类型。北美东部地区多数森林属于第 3 类型, 伴有较低的氮硝化作用水平, 其速度在长期的氮沉降输入下增加, 导致 NO_3^- 流失^[42]。

慢性的、低水平的氮输入可能对生态系统氮素循环产生微妙的影响,而要准确测定这些对森林生态系统的影响不是件容易的事情。过去,为了了解氮沉降对森林生态系统的影响,更多的是去研究慢性的氮沉降是否向溪流或地下水“渗漏”氮,有关反硝化作用,尤其是氮气的排放的研究报道不多。许多研究在通过质量平衡法计算生态系统氮的截留效率时往往忽略气体 N 损失^[36]。

高氮沉降输入的生态系统,氮素气态损失在其生态系统的氮素收支平衡中作用不少。过去所开展的研究集中在长期经受高氮沉降量的林地,而忽视了长期承受低、中沉降量的林地。最近一项在北美 5 个森林生态系统长期定位研究站开展的“氮沉降对温带森林生态系统气体 N 损失”的研究表明,氮气体损失在美国东北部的温带森林可能比人们预想的重要得多。从 Harvard 森林样地研究的数据来看,NO 的通量相对氮输入是很重要的,而且远远高于过去在该样地所测得的 N₂O 的通量。NO 的排放速度为 10 μg N/(cm² · h),如果按 270 d 计算,相当于 6.5 kg N/(hm² · a),也相当于低氮处理样方的氮输入的 13% 和高氮样方处理的 5%^[36]。

氮沉降会增强森林土壤 NO 和 N₂O 的释放量^[4, 53~55],因为 NO 和 N₂O 生产量取决于硝酸盐含量^[42]。气候带不同,氮沉降对其森林土壤反硝化作用的影响也不同。温带土壤往往受氮限制,而热带几乎 80% 的森林土壤是受 P 限制,而不是受 N 限制^[56, 57]。因为如此,额外的氮输入使 P 限制的热带土壤比温带受 N 限制的土壤释放高出百倍的 N₂O。除此之外,即使都是热带森林,受 P 限制的森林也比受 N 限制的森林损失更多的 NO、N₂O。看来,受 P 限制森林似乎没有受 N 限制森林那么能滞留人为源的 N^[56]。

此外,与矿化、硝化作用一样,氮施加对反硝化作用的影响同样也与施加氮的类型有关。尿素比无机肥更容易刺激反硝化作用的发生,可能是因为:(1)尿素增加硝化作用而提供了硝酸盐源;(2)尿素增加土壤 pH 值;(3)尿素水解是使含 C 化合物向可溶性方向转换,进而为反硝化菌提供能量源^[58, 59]。另一方面,矿质氮肥施加和随后的盐度增加可能引起渗透胁迫(Osmotic Stress)而抑制异养微生物的活动^[59]。

5 氮沉降对森林土壤氮转换的影响机理

5.1 直接增加土壤和凋落物有效氮

土壤氮素转换过程是基质限制过程,氮素硝化作用速度往往取决于土壤 NH₄⁺ 的含量,而反硝化作用取决于 NO₃⁻ 的含量。氮沉降输入直接增加了矿质氮含量,缓冲了硝化菌、反硝化菌与植物吸收、异养微生物的固持之间激烈竞争,从而使硝化、反硝化作用增加^[4, 5, 45, 57, 60]。

5.2 通过改变凋落物和基质的 C/N 比

叶片和凋落物的 N 浓度、森林地表凋落物特性和土壤氮素转换间密切相关。一般来说,土壤氮矿化与凋落物 C/N 比呈负相关^[4, 61]。研究发现,高 C/N 比凋落物的矿化速率较低^[60]。亚热带湿性森林的研究表明,低 C/N 比(<25)基质与高 C/N 比(>25)基质相比,氮矿化速率更高^[62]。因为氮常常是限制性养分,在低 C/N 比条件下细菌生长受碳限制,由于氮源充足,氮固化将很小;反之当高 C/N 比时,细菌生长因受氮的限制而处于缺氮状态,矿化出的氮将迅速被固持。

长期的氮沉降会使植物叶片的 N 浓度增加,使凋落物的 C/N 比减低^[12],从而增加氮素的矿化和硝化作用中的氮素释放速度。这种作用和氮沉降直接增加其矿质 N 含量的共同作用下,使森林地表凋落物现存量在逐渐减少^[4, 42, 63],而对土壤的 C/N 比的影响不大。如,在欧洲高氮沉降量的两个研究样地,然而其矿质土壤 C/N 比保持较高,暗示着在高氮沉降量下,矿质土壤库变化缓慢,而不至于很快就出现氮饱和^[4]。

不过,也有学者提出与以上不同的观点,他们认为氮丰富的森林会增加凋落物生产和减慢凋落物分解速率,从而增加森林地表的厚度。理由是,很多对凋落物分解的研究发现,虽然分解初期凋落物氮含量高可以促进其分解,但是分解后期反而受到高氮含量的抑制^[42]。而现实中也可以观察到一些森林在大气氮沉降、施肥和 N 固定的长期氮输入下,有机质不断积累的事实^[42]。

5.3 通过改变微生物组成

微生物作为有机质分解和氮矿化的“工程师”,其种类和密度对氮矿化有强烈的控制作用。真菌对地表有机质的降解作用要大于其它微生物,而细菌对埋入土壤中有机质的降解作用则更加重要^[33]。如果去除真菌和细菌,则降解速率分别降低约 36% 和 25%。在取食真菌的小型节肢动物数量较少时,腐生真菌对氮的固化起主要作用,固化量可达 86%^[64]。Tietema^[24]的研究认为,森林生态系统向氮饱和方向发展过程中土壤微生物群体由以真菌,特别是菌根真菌为优势向以细菌为优势转变。菌根真菌功能丧失也许是导致硝化作用和硝酸盐流动的重要过程^[5]。虽然越来越多的证据表明氮输入能造成菌根真菌群落的变化,但造成这些变化最接近的机制仍然不清楚。部分原因是:在高氮条件下大量的碳用于同化无机氮成氨基酸;改变寄主植物的营养并随后改变了寄主植物的碳的分配和外生菌根真菌的接受能力;氮间接的降低了土壤 pH 值、碱基阳离子和有毒金属的有效性^[65]。

5.4 改变土壤 pH 值

pH 值升高促进氮矿化,尤其是硝化作用随 pH 值增加而线性增加,这归因于 pH 值升高增加了有机质可溶性,为微生物生长提供了大量富 C、N 基质,促进了 C、N 矿化。一般认为铵态氮比硝态氮更易固持,但低 pH 值条件下则更有利于硝态氮的固持。这一机制与硝化、硝化引起的土壤氮素流失研究具有重要意义^[14]。酸化森林土壤的硝化作用主要受植物和硝化微生物之间对氮竞争的控制,因此只要土壤铵态氮供应大大地超过植物需要的时候就会出现硝化作用。随着氮饱和和生态系统氮沉降降

入继续,土壤的铵水平增加,铵过量积累会引发硝化作用的发生,从而使土壤 pH 值很低^[10, 18]。

土壤 pH 值低有利于反硝化作用的 N_2O 生成而增加 $\text{N}_2\text{O}/\text{N}_2$ 。因此土壤 pH 值提高可能不会减少反硝化总强度,但可能减少 $\text{N}_2\text{O}/\text{N}_2$,这也许能解释为什么 N_2O 通常是酸化土壤反硝化作用的主要产物^[66]。

6 结语

森林土壤氮素转换过程包括氨化作用、硝化作用、反硝化作用、有机氮化合物的合成以及固氮作用等,其中矿化、硝化和反硝化作用是其核心过程,决定着整个生态系统氮循环的速度和与外界的交换通量。森林土壤氮素转换是森林生态系统氮循环重要的组成部分,但其影响因素和作用机制非常复杂。氮沉降作为驱动因子势必改变森林生态系统氮循环,尤其是土壤氮素转换的速度、方向和通量。目前,尽管以往的研究结果表明各森林样地对氮沉降的响应格局和趋势不尽相同,但基本上表明氮沉降和土壤氮素转换间存在密切关系,还是有规律可寻。氮沉降增加不但会直接增加矿质土壤和凋落物可得性氮含量,而且还通过对凋落物和基质的 C/N 比、微生物组成和土壤 pH 值等的影响而改变土壤氮素转换过程。一般而言,氮沉降量增加会导致氮素矿化会先增加然后减少、引发或促进硝化作用发生和增加反硝化作用,而影响程度取决于森林生态系统的氮状态。

References:

- [1] Vitousek P M, Aber J D, Howarth R W, *et al.* Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences. *Ecological Applications*, 1997, **7**(3): 737~750.
- [2] Galloway J N and Cowling E B. Reactive nitrogen and the world: 200 years of change. *Ambio*, 2002, **31**: 64~71.
- [3] Wright R F and Rasmussen L. Introduction to the NITREX and EXMAN projects. *Forest Ecology and Management*, 1998, **101**: 1~7.
- [4] Gundersen P, Emmett B A, Kjonaas O J, *et al.* Impact of nitrogen deposition on nitrogen cycling in forest: a synthesis of NITREX data. *Forest Ecology and Management*, 1998, **101**: 37~55.
- [5] Aber J D, McDowell W, Nadelhoffer K J, *et al.* Nitrogen saturation in Northern forest ecosystems, hypotheses revisited. *Bioscience*, 1998, **48**: 921~934.
- [6] Huang Z L, Ding M M, Zhang Z P, *et al.* The hydrological processes and nitrogen dynamics in a monsoon evergreen broad~leafed forest of Dinghu shan. *Acta Phytocologica Sinica*, 1994, **18**(2): 194~199.
- [7] Zhou G Y and Yan J H. The influence of region atmospheric precipitation characteristics and its element inputs on the existence and development of Dinghushan forest ecosystems. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21**(12): 2002~2012.
- [8] Xiao H L, Zhuo M N, Wan H F. Effect of increased deposition of atmospheric nitrogen on forest ecosystem. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1996, **7**(sup.): 110~116.
- [9] Xiao H L. Effects of atmospheric nitrogen deposition on forest soil acidification. *Scientia Silvae Sinicae*, 2001, **37**(4): 111~115.
- [10] Xiao H L. Atmospheric nitrogen deposition and nitrogen dynamics of forest ecosystems. *Acta Ecologica Sinica*, 1996, **16**(1): 90~99.
- [11] Larssen T, Mulder J, Wang Y, *et al.* Nitrogen deposition and leaching from two forested catchments in southwest China - preliminary data and research needs. *Scientific World Journal*, 2001, **11**(Suppl 2): 520~526.
- [12] Li D J, Mo J M, Fang Y T, *et al.* Impacts of nitrogen deposition on forest plants. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, **23**(9): 1891~1900.
- [13] Xu G L, Mo J M, Zhou G Y, *et al.* Relationship of soil fauna and N Cycling and its response to N deposition. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, **23**(11): 253~264.
- [14] Li G C, Han X G, Huang J H, *et al.* A review of affecting factors of soil nitrogen mineralization in forest ecosystems. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21**(7): 1187~1195.
- [15] Gundersen P. Nitrogen deposition and the forest nitrogen cycle: role of denitrification. *Forest Ecology and Management*, 1991, **44**: 15~28.
- [16] Ross D S, Lawrence G B, Fredriksen G. Mineralization and nitrification patterns at eight northeastern USA forested research sites. *Forest Ecology and Management*, 2004, **188**: 317~335.
- [17] Raison R J. Methodology for studying fluxes of soil mineral-N *in situ*. *Soil Biology & Biochemistry*, 1987, **19**(5): 521~530.
- [18] Gundersen P and Rasmussen L. Nitrification in forest soils: effects from nitrogen deposition on soil acidification and aluminium release. *Reviews of Environmental Contamination and Toxicology*, 1990, **113**: 1~45.
- [19] Jetten M S M, Logemann S, Muyzer G, *et al.* Novel principles in the microbial conversion of nitrogen compounds. *Antonie. Van. Leeuwenhoek*, 1997, **71**, 75~93.
- [20] Poth M and Focht D D. ^{15}N kinetic analysis of N_2O production by *Nitrosomonas europaea*: an examination of nitrifier denitrification. *Applied and Environmental Microbiology*, 1985, **49**: 1134~1141.
- [21] Robertson G A, Tiedje J M. Nitrous oxide sources in aerobic soils: nitrification, denitrification and other biological processes. *Soil Biology & Biochemistry*, 1987, **19**: 187~193.

- [22] Mo J M, Sandra Brown, Peng S L, *et al.* Nitrogen availability in disturbed, rehabilitated and mature forests of tropical China. *Forest Ecology and Management*, 2003, **175**: 573~583.
- [23] Hart S C, Nason G E, Myrold D D, *et al.* Dynamics of gross nitrogen transformations in an old-growth forest: the carbon connection. *Ecology*, 1994, **75**: 880~891.
- [24] Tietema A. Microbial carbon and nitrogen dynamics in coniferous forest floor material collected along a European nitrogen deposition gradient. *Forest Ecology and Management*, 1998, **101**, 29~36
- [25] Davidson E A, Hart S C, Firestone M K. Internal cycling of nitrate in soils of a mature coniferous forest. *Ecology*, 1992, **73**: 1148~1156.
- [26] Persson T and Wirén A. Nitrogen mineralization and potential nitrification at different depths in acid forest soils. *Plant and Soil*, 1995, **168~169**: 55~65.
- [27] Reich P B, David F G, John D A, *et al.* Nitrogen mineralization and productivity in 50 hardwood and conifer stands on diverse soils. *Ecology*, 1997, **78**: 335~347.
- [28] Gilliam F S, Yurish B M, and Adams M B. Temporal and spatial variation of nitrogen transformations in nitrogen-saturated soils of a central Appalachian hardwood forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 2001, **31**: 1768~1785.
- [29] Lovett G M, Rueth H. Soil nitrogen transformations in beech and maple stands along a nitrogen deposition gradient. *Ecological Applications*, 1999, **9**(4): 1330~1344.
- [30] Mo J M, Brown S, Kong G H, *et al.* Litter decomposition and its nutrient dynamics of a pine forest in dinghushan biosphere reserve. *Acta Phytocologica Sinica*, 1996, **20**(6): 534~542.
- [31] Stark J M and Hart S C. High rates of nitrification and nitrate turnover in undisturbed coniferous forests. *Nature*, 1997, **385**: 61~64.
- [32] Martikainen P J and De Boer W. Nitrous oxide production and nitrification in acidic soil from a Dutch coniferous forest. *Soil Biology & Biochemistry*, 1993, **25**: 343~347.
- [33] Han X G, Li L H, Huang J H, eds. *Biogeochemical cycle*. Beijing: High Education Press and Springer Press, 1994. 197~22.
- [34] Zhu Z L. Loss of fertilizer N from plants-soil system and the strategies and techniques for its reduction. *Soil and Environmental Sciences*, 2000, **9**(1): 1~6.
- [35] Magill A H and Aber J D. Long-term effects of experimental nitrogen additions on foliar litter decay and humus formation in forest ecosystems. *Plant and Soil*, 1998, **203**: 301~311.
- [36] Venterea R T, Groffman P M, Verchot L V, *et al.* Nitrogen oxide gas emissions from temperate forest soils receiving long-term nitrogen inputs. *Global Change Biology*, 2003, **9**(3): 346~357.
- [37] Näsholm T, Ekblad A, Nordin A, *et al.* Boreal forest plants take up organic nitrogen. *Nature*, 1998, **392**: 914~916.
- [38] Berg M P, Verhoef H A. Ecological characteristics of a nitrogen-saturated coniferous forest in the Netherlands. *Biology and Fertility of Soil*, 1998, **26**: 258~267.
- [39] Berg M P, Verhoef H A, Bolger T, *et al.* Effects of air pollutant-temperature interactions on mineral-N dynamics and cation leaching in replicate forest soil transplantation experiments. *Biogeochemistry*, 1997, **39**: 295~326.
- [40] Tietema A, Bouten W, Wartenbergh P E. Nitrous oxide dynamics in an acid forest soil in the Netherlands. *Forest Ecology and Management*, 1991, **44**: 53~61.
- [41] Tietema A and Verstraten J M. Nitrogen cycling in an acid forest ecosystem in the Netherlands at increased atmospheric nitrogen input: the nitrogen budget and the effects of nitrogen transformations on the proton budget. *Biogeochemistry*, 1992, **15**: 21~46.
- [42] Fenn M A, Poth M A, Aber J D, *et al.* Nitrogen excess in North American ecosystems: Predisposing factors, ecosystem responses, and management strategies. *Ecological Applications*, 1998, **8**: 706~733.
- [43] Emmett B A, Boxman A W, Bredemeier M, *et al.* Predicting the effects of atmospheric nitrogen deposition in conifer stands: evidence from the NITREX ecosystem-scale experiments. *Ecosystems*, 1998, **1**: 352~360.
- [44] David B D, Davidson E A, Chorover J. Rapid abiotic transformation of nitrate in an acid forest soil. *Biogeochemistry*, 2001, **54**: 131~146.
- [45] Aber J D, Nadelhoffer K J, Steudler P, *et al.* Nitrogen saturation in northern forest ecosystems—hypotheses and implications. *Bioscience*, 1989, **39**: 378~386.
- [46] Aber J D, Magill A, McNulty S G, *et al.* Forest biogeochemistry and primary production altered by nitrogen saturation. *Water, Air, and Soil Pollution*, 1995, **85**: 1665~1670.
- [47] Magill A H, Downs M R, Nadelhoffer K J, *et al.* Forest ecosystem response to four years of chronic nitrate and sulfate additions to Bear Brook watershed, Maine, USA. *Forest Ecology and Management*, 1996, **84**: 29~37.
- [48] Aber J D, Magill A H, Boone R, *et al.* Plant and soil responses to chronic nitrogen additions at the Harvard forest, Massachusetts.

Ecological Applications, 1993, **3**: 156~166.

[49] McNulty S G and Aber J D. Effects of chronic nitrogen additions on nitrogen cycling in a high-elevation spruce-fir stand. *Canadian Journal of Forest Research*, 1993, **23**: 1252~1263.

[50] Emmett B A, Brittain S A, Hughes S, *et al.* Nitrogen additions (NaNO₃ and NH₄NO₃) at Aber forest, Wales. II. Response of trees and soil nitrogen transformations. *Forest Ecology and Management*, 1995, **71**: 61~73.

[51] Tietema A, Riemer L, Verstraten J M, *et al.* Nitrogen cycling in acid forest soils subject to increased atmospheric nitrogen input. *Forest Ecology and Management*, 1993, **57**: 29~44.

[52] Brtnerowicz A and Fenn M E. Nitrogen deposition in California forest: a review. *Environmental Pollution*, 1996, **92**(2): 127~146.

[53] Brumme R and Beese F. Effects of liming and nitrogen fertilization on emissions of CO₂ and N₂O from a temperate forest. *Journal of Geophysical Research*, 1992, **97**: 12851~12858.

[54] Sitaula B K and Bakken L R. Nitrous oxide release from spruce forest soil: relationships with nitrification, methane uptake, temperature, moisture and fertilization. *Soil Biology & Biochemistry*, 1993, **25**: 1415~1421.

[55] Klemedtsson L, Kasimir Klemedtsson A, Moldan F, *et al.* Nitrous oxide emissions from Swedish forest soils in relation to liming and simulated increased N-deposition. *Biology and Fertility of Soils*, 1997, **25**: 290~295.

[56] Hall S J and Matson P A. Nitrogen oxide emissions after nitrogen additions in tropical forests. *Nature*, 1999, **400**: 152~155.

[57] Matson P A, McDowell W H, Townsend A R, *et al.* The globalization of N deposition: ecosystem consequences in tropical environments. *Biogeochemistry*, 1999, **46**: 67~83.

[58] Foster N W. Reactions of ¹⁵N~labelled urea with jack pine forest~floor materials. *Soil Biology & Biochemistry*, 1985, **17**: 699~703.

[59] Martikainen P J. Microbial processes in boreal forest soils as affected by forest management practices and atmospheric stress. *Soil Biochemistry*, 1996, **9**: 195~232.

[60] Vitousek P M, Gosz J R, Grier C C, *et al.* Comparative analysis of potential nitrification and nitrate mobility in forest ecosystems. *Ecological Monographs*, 1982, **52**(2): 155~177.

[61] Ohrui K, Mitchell M J, Bischoff J M. Effect of landscape position on N mineralization and nitrification in a forested watershed in the Adirondack Mountains of New York. *Canadian Journal of Forest Research*, 1999, **29**: 497~508.

[62] Arunachalam A, Maithani K, Pandey H N, *et al.* Leaf litter decomposition and nutrient mineralization patterns in regrowing stands of a humid subtropical forest after tree cutting. *Forest Ecology and Management*, 1998, **109**: 151~161.

[63] Gundersen P, Callesen I, de vries W. Nitrate leaching in forest ecosystems is related to forest floor C/N ratios. *Environmental Pollution*, 1998, **102**: 403~407.

[64] Beare M H, Parmelee R W, Hendrix P F, *et al.* Microbial and faunal interactions and effects on litter nitrogen and decomposition and agroecosystems. *Ecological Monographs*, 1992, **62**: 569~591.

[65] Wallander H. A new hypothesis to explain allocation of dry matter between mycorrhizal fungi and pine seedlings in relation to nutrient supply. *Plant and Soil*, 1995, **169**: 243~248.

[66] Kester R A, Meijer M E, Libochant J A, *et al.* Contribution of nitrification and denitrification to the NO and N₂O emissions of an acid forest soil, a river sediment and a fertilized grassland soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 1997, **29**: 1655~1664.

参考文献:

[6] 黄忠良,丁明懋,张祝平,等. 鼎湖山季风常绿阔叶林的水文学过程及其氮素动态. 植物生态学报,1994,**18**(2):194~199.

[7] 周国逸,闫俊华. 鼎湖区域大气降水特征和物质元素输入对森林生态系统存在和发育的影响. 生态学报,2001,**21**(12):2002~2012.

[8] 肖辉林,卓慕宁,万洪富. 大气 N 沉降的不断增加对森林生态系统的影响. 应用生态学报,1996,**7**(增刊):110~116.

[9] 肖辉林. 大气氮沉降对森林土壤酸化的影响. 林业科学,2001,**37**(4):111~115.

[10] 肖辉林. 大气氮沉降与森林生态系统的氮动态. 生态学报,1996,**16**(1):90~99.

[12] 李德军,莫江明,方运霆,等. 氮沉降对森林植物的影响. 生态学报,2003,**23**(9):1891~1900.

[13] 徐国良,莫江明,周国逸,等. 土壤动物与 N 素循环及对 N 沉降的响应. 生态学报,2003,**23**(11):253~264.

[14] 李贵才,韩兴国,黄建辉,等. 森林生态系统土壤矿化影响因素研究进展. 生态学报,2001,**21**(7):1187~1195.

[33] 韩兴国,李凌浩,黄建辉主编. 生物地球化学概论. 北京,高等教育出版社,施普林格出版社,1999. 197~244.

[34] 朱兆良. 农田中氮肥的损失与对策. 土壤与环境,2000,**9**(1):1~6.

[30] 莫江明,Sandra Brown,孔国辉,等. 鼎湖山生物圈保护马尾松林凋落物的分解及其营养动态研究. 植物生态学报,1996,**20**(6):534~542.