

DOI: 10.5846/stxb201507081448

陈美领, 陈浩, 毛庆功, 朱晓敏, 莫江明. 氮沉降对森林土壤磷循环的影响. 生态学报, 2016, 36(16): - .

Chen M L, Chen H, Mao Q G, Zhu X M, Mo J M. Effect of nitrogen deposition on the soil phosphorus cycle in forest ecosystems: a review. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(16): - .

氮沉降对森林土壤磷循环的影响

陈美领^{1,3}, 陈浩^{2,4,*}, 毛庆功^{1,3}, 朱晓敏^{1,3}, 莫江明¹

1. 中国科学院华南植物园, 中国科学院退化生态系统植被恢复与管理重点实验室, 广州 510650

2. 中科院亚热带农业生态研究所, 亚热带农业生态过程重点实验室, 长沙 410125

3. 中国科学院大学, 北京 100049

4. 中国科学院环江喀斯特生态系统观测研究站, 环江 547100

摘要:磷是生物体必需的大量元素之一,也是许多生态系统的主要限制因子。近年来,大气氮沉降日益加剧,已对森林生态系统磷循环产生了不可忽视的影响。关于氮沉降对生态系统磷循环的影响已开展了一系列的研究,然而尚缺少对其整体的认识。因此,本文通过收集国内外已发表的相关文章,从以下五个方面综述氮沉降对森林生态系统土壤磷循环的影响及其机理:1)阐述了森林生态系统土壤磷循环的概念;2)介绍了氮沉降对森林土壤磷循环影响的研究方法,包括长期定位模拟氮沉降法、自然氮沉降梯度法和同位素示踪法等;3)概述了氮沉降对森林生态系统土壤磷循环的影响。目前的研究结论趋向于认为长期氮沉降使森林土壤磷循环速率加快。长期氮输入易于使土壤中可溶性磷向非活性磷酸盐库迁移而难以被利用。因此,为了满足需求,土壤磷酸酶活性将增加以加速有机磷的矿化,从而加速磷素在土壤-植物-微生物之间的周转。4)探讨了氮沉降影响森林土壤磷循环的机制。氮沉降可通过改变土壤有机质的性质、微生物群落组成、磷酸酶活性以及阳离子的流动性等途径影响森林土壤磷循环;5)指出了当前研究存在的问题及未来的研究方向。

关键词:氮沉降;土壤;磷循环;森林

Effect of nitrogen deposition on the soil phosphorus cycle in forest ecosystems: a review

CHEN Meiling^{1,3}, CHEN Hao^{2,4,*}, MAO Qinggong^{1,3}, ZHU Xiaomin^{1,3}, Mo Jiangming¹

1 Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystems, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China

2 Key Laboratory of Agro-ecological Processes in Subtropical Region, Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academy of Sciences, Changsha 410125, China.

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

4 Huanjiang Observation and Research Station of Karst Ecosystem, Chinese Academy of Sciences, Huanjiang 547100, China

Abstract: Atmospheric nitrogen (N) deposition is a process during which reactive N (including NH_4^+ and NO_3^-) is deposited by the atmosphere into the soil and oceans. Over the last several decades, anthropogenic activities such as intensive agriculture and industry have caused a great increase in atmospheric N deposition. For example, the average N deposition rate in China has increased from $13.2 \text{ kg} \cdot \text{N} \cdot \text{ha}^{-1}$ in the 1980s to $21.1 \text{ kg} \cdot \text{N} \cdot \text{ha}^{-1}$ in the 2000s, and is projected to increase further in coming decades. Elevated N deposition will have many effects on forest ecosystems. Previous studies have shown that long-term N deposition will reduce plant diversity, inhibit the litter decomposition rate, change the soil microbial community structure, accelerate forest nitrogen saturation, cause soil acidification, and even alter the nutrient

基金项目:国家自然科学基金(41273143, 41473112, 31500405)

收稿日期:2015-07-08; 修订日期:2016-03-21

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: chen hao10902@163.com

cycle. In recent years, the effects of atmospheric N deposition on the soil Phosphorus (P) cycle in forest ecosystems have received much attention, because P is one of the macronutrients essential to living organisms and is also the main limiting factor in most ecosystems. Although a series of studies were conducted that investigated the effect of N deposition on the soil P cycle in forest ecosystems, a general knowledge base has not yet been established. To rectify this, we used data from existing studies to summarize how N deposition affects the soil P cycle in forest ecosystems. The following aspects were described: 1) the concept of the soil P cycle in the context of forest ecosystems and 2) common methods used to study the effects of atmospheric N deposition on the forest soil P cycle, including long-term simulated N deposition, gradient natural N deposition, and isotope tracing. In addition, 3) the results of previous studies on the effect of atmospheric N deposition on the forest soil P cycle were summarized. In general, atmospheric N deposition has a negative effect on the soil P cycle in forest ecosystems, in that it accelerates it. Three conclusions can be drawn about the effects of N deposition on three major soil P processes. I) Concerning the effect of N deposition on the P input in soil: litter production and the return of P from litter to soil generally depends on the initial soil N status. In "N-rich" soil, extra N input decreases litter production and inhibits the decomposition process, thus decreasing the rate of P return, whereas in "N-limited" soil, N input promotes these processes. II) Concerning the effect of N deposition on the internal transformation of soil P: long-term N deposition tends to weaken the mobility of P and decrease labile phosphate content. Microbial biomass phosphorus (MBP), an important source of labile soil phosphate in forests, also decreases under N deposition. III) Concerning the effect of N deposition on P output in the soil: when plant growth is limited by N, N deposition will stimulate plant uptake of P, and therefore increase the leaf P concentration while decreasing the leaf N/P ratio; however, when plant growth is not limited by N, N deposition will decrease plant uptake of P and thus the leaf P concentration, increase the leaf N/P ratio. Thus, we identified the major mechanisms driving changes in soil P cycling induced by N deposition. First, N deposition will directly alter the quality of the soil organic matter, such as the C:N:P ratio. High C/P and N/P ratios inhibit the decomposition process and the return of P to the soil. Second, N deposition alters microbial communities. Fungi, especially mycorrhizal fungi, are more sensitive to N deposition than bacteria. Third, N deposition alters soil P cycling by increasing the concentrations of base cations such as Fe^{3+} , Al^{3+} , and Mn^{2+} , which bond with HPO_4^{2-} and H_2PO_4^- . Finally, enzymes are also affected by N deposition. In N-saturated and P-limited soil, microbes and plant fine roots release phosphatase in order to accelerate the mineralization of organic phosphorus, which alleviate the soil P limitation. However, this increased phosphatase activity cannot alter the low concentration of available P in the soil, because the mineralized available P will be taken up instantly by soil microbes and plant fine roots. Finally, we point out the limitations and problems with current studies, and suggest potential future avenues of research on the effects of N deposition on the forest soil P cycle.

Key Words: nitrogen deposition; soil; phosphorus cycle; forest

氮沉降是指大气中活性氮化合物通过降雨、降尘等途径降落到地表的过程^[1]。近年来,随着化石燃料的燃烧,生物肥料在农业上的广泛使用及畜牧业的迅速发展,人类向大气中排放了大量的含氮物质(NO_x),导致大气氮沉降在全球范围内迅速增加。比如,在工业发达的欧洲和北美地区,氮沉降速率已经达到工业时代的20倍^[2]。我国氮沉降水平近几十年来也增加迅速,全国年均氮沉降通量从1980s的 13.2 kg/hm^2 增加到2000s的 21.1 kg/hm^2 ^[1],现已成为全球氮沉降的三大严重地区之一^[3]。迅速增加的氮沉降已对森林生态系统产生了巨大影响。许多研究表明,氮沉降减少植物多样性^[4]、降低凋落物的分解速率^[5-6]、改变土壤微生物群落结构^[7-8]、加速森林氮饱和并引起土壤酸化^[9],甚至改变森林营养元素循环^[10]。

森林土壤磷循环是重要的地球化学循环之一。土壤中磷素的主要来源是矿物岩石(主要是钙磷灰石和氟磷灰石)缓慢的风化作用,并且随着在地质时代尺度上不断风化耗尽,逐渐变为生物生产力的限制性养分元素^[11]。一般认为磷是森林生态系统的第二大限制因子,其重要性仅次于氮。森林土壤磷循环受到许多因素的影响。如,地形、植被覆盖状况、物候、土壤发育阶段、微生物动态、降雨等均会影响生态系统整体的磷输

人和输出^[12-14],而植物自身的遗传特性和土壤内的生物化学过程则会影响磷在植被-土壤间的迁移和转化^[15-16]。从 19 世纪中叶以来,人类活动逐渐对森林生态系统磷循环产生影响,其中包括大气氮沉降增加对磷循环的影响。研究表明,大气氮沉降量增加可能导致通过改变土壤理化性质造成土壤磷循环的改变;同时氮输入可能使得土壤供应的磷不足以平衡系统增加的氮,导致土壤中碳磷比和氮磷比的失调,或者造成磷限制的进一步加剧^[17-18]。因此,在大气氮沉降不断加剧情况下,维持有效磷供应以满足高的森林生产力所需已成为森林生态系统管理的一个难题。

关于大气氮沉降对森林生态系统磷循环的影响已开展了一系列的研究(表 1),最早可以追溯到 19 世纪 80 年代在欧洲和北美地区的研究。如, Mohren 等^[19]在 1986 年利用自然氮沉降梯度法,调查荷兰针叶林叶片磷含量。之后,随着土壤磷循环研究方法的不断突破,科学家进一步关注了氮沉降对土壤磷库及组分的影响。比如, Weand 等^[20]研究氮添加对温带森林不同树种土壤可交换态磷的影响,结果发现氮添加对该有效磷含量没有影响,土壤有效磷含量可能受到树种的影响。Block^[21]等研究美国卡莱罗纳州的阿巴拉契亚山铁杉林土壤氮有效性对磷组分的影响,发现随着氮有效性增加,可交换态磷和吸附在金属化合物表面的生物可利用磷含量减少,而铁铝绑定态磷和钙磷含量增加。至今,大气氮沉降对土壤磷循环影响的研究方法也日渐成熟,同位素技术等也被广泛的应用。如用³²P 同位素示踪方法用于测定苏格兰云杉林土壤磷素对氮添加的响应^[22]。Zhang^[23]等用³¹P-NMR(³¹P Nuclear Magnetic Resonance)波谱仪测定草地生态系统土壤有机磷的组成。这些研究为评估全球大气氮沉降对生态系统磷循环的影响提供了重要的基础。虽然已有大量关于氮沉降对土壤磷循环影响的研究,但是目前尚缺乏对其整体的认识。

我国被认为是未来氮沉降最严重的地区之一^[3]。然而,相比国外的广泛关注,国内在氮沉降与森林磷循环关系方面的研究还处于起步阶段。2003 年广东省鼎湖山建立了国内首个森林生态系统长期氮沉降研究样地,之后在我国其他亚热带地区(福建、重庆、四川等地)和温带地区(长白山等地)也相继建立了氮沉降研究样地^[36]。樊后保等^[37]最早报道了氮沉降对土壤速效磷的影响。之后也有一些报道,但研究较零散、不系统。因此,我们对森林生态系统磷循环对氮沉降的响应认识还十分有限。鉴于此,本文综述了国内外关于氮沉降对森林土壤磷循环影响研究的结果和方法,归纳总结氮沉降对森林磷循环影响的机理,旨在揭示氮沉降对磷循环的一般规律,为我国未来森林磷循环研究以及森林经营与管理提供参考。

1 森林生态系统土壤磷循环

磷循环属于沉积型循环,因为磷循环起始于岩石的风化,终止于水中的沉积。生态系统中磷素的主要来源不是生物作用,而是源于母质岩石(主要是钙磷灰石和氟磷灰石)的缓慢风化^[38]。在陆地生态系统中,岩石风化形成的水溶性磷酸盐或活性磷酸盐除被植物吸收和形成非活性磷酸盐外,还有一部分可溶性磷随径流进入湖泊或海洋沉积下来,由于磷没有挥发性,流入海洋的磷素很难回到陆地生态系统中。所以说,在生物圈内,大部分的磷素只是单向流动。由于岩石风化速率缓慢,磷在全球尺度上的周转较慢,时间长达 10^7 — 10^8 年,而陆地有机磷周转时间较快,时间约为 10^{-2} — 10^0 年^[39]。因此,在较短时间尺度上,磷循环主要是指生态系统内部的生物化学循环,系统内部的生态过程控制着磷的动态。

森林土壤磷循环包括磷素的输入、磷素在土壤内的迁移与转化以及磷素输出(图 1)。在较短时间内,森林土壤磷素的输入主要由植物凋落物分解和有机质矿化提供。土壤磷素输出主要是指植物对磷素的吸收利用和可溶性磷从土壤中流失。其中,磷素在土壤内的迁移与转化过程是磷循环的重要组成部分,并与磷素的形态紧密相关。目前,土壤磷素主要是按有机磷、无机磷状态及其被植物吸收的难易程度分类。土壤中的无机磷按其被植物吸收的难易程度可分为可溶性磷酸盐(HPO_4^{2-} 和 H_2PO_4^-)、活性磷酸盐和非活性磷酸盐。土壤中的有机磷包括化合态的磷酸肌醇、磷脂、核苷酸等,以及吸附在有机物表面和与有机物络合的磷酸盐,同时微生物代谢过程也可向土壤中释放无机磷酸盐和低分子量的有机磷^[40-41]。

表 1 国内外关于氮沉降对森林土壤磷循环的影响研究
 Table 1 Various researches of the impact of nitrogen deposition on the soil phosphorus cycle in forests ecosystem in tropical, subtropical and temperate zone

磷循环过程 Cycle process	研究地点 Study sites	森林类型 Forest types	研究方法 Study methods	氮沉降 Background N deposition/ (kg N hm ⁻² A ⁻¹)	氮处理水平 Treatment/ (kg N hm ⁻² A ⁻¹)	研究内容 Study contents	参考文献 References
磷素输入 Input of soil P	美国 Harvard 森林 美国中西部 哥斯达尼加 Golfo Dulce 森林 中国鼎湖山 中国长白山	红松林、硬叶混交林 成熟自然林 成熟自然林 马尾松林、针阔混交林、季风阔叶林 落叶松林	氮添加 自然氮沉降梯度 氮添加 氮添加 氮添加	11 5.99—7.50 — 34.2 —	0.50、150 — 150 0.50、100、150 0.10、20、40	凋落物量 凋落物分解、养分动态 有机质分解及磷素含量变化 凋落物分解及其养分动态 凋落物量	[24] [25] [26] [5] [27]
磷素迁移和转化 Internal transfer and transformation of soil P	苏格兰云杉林 西班牙南部 巴拿马 瑞典西南部 瑞典南部 印度 中国沙县官庄林场	人工林 冷杉林 低地雨林 针叶林 针叶林 自然林—稀树草原交错带 杉木人工林	酸雾喷洒, ³² P 示踪法 自然氮沉降梯度 氮添加 氮添加 自然氮沉降梯度 氮添加 氮添加	— 3.7—14.4 9 20—25 10—20 — 42—57	142—186 — 125 60 — 150 0.60、120、240	土壤磷组分、土壤有效磷 土壤有效磷、磷酸酶活性 土壤磷组分变化 微生物磷、磷酸酶 菌丝生长、微生物量 土壤微生物量、有机酸 微生物群落结构、磷酸酶	[22] [28] [29] [30] [31] [32] [33]
磷素输出 Output of soil P	瑞典西南部 中国鼎湖山 荷兰	针叶林 马尾松林、针阔混交林、季风阔叶林 红松林、硬叶混交林	氮添加 氮添加 氮添加	20—25 34.2 11	60 0.50、100、150 0.50、150	磷酸酶、叶片磷含量 幼苗养分状况、微生物磷 叶片化学性质、凋落物量、细根生物量	[34] [8, 35] [19]

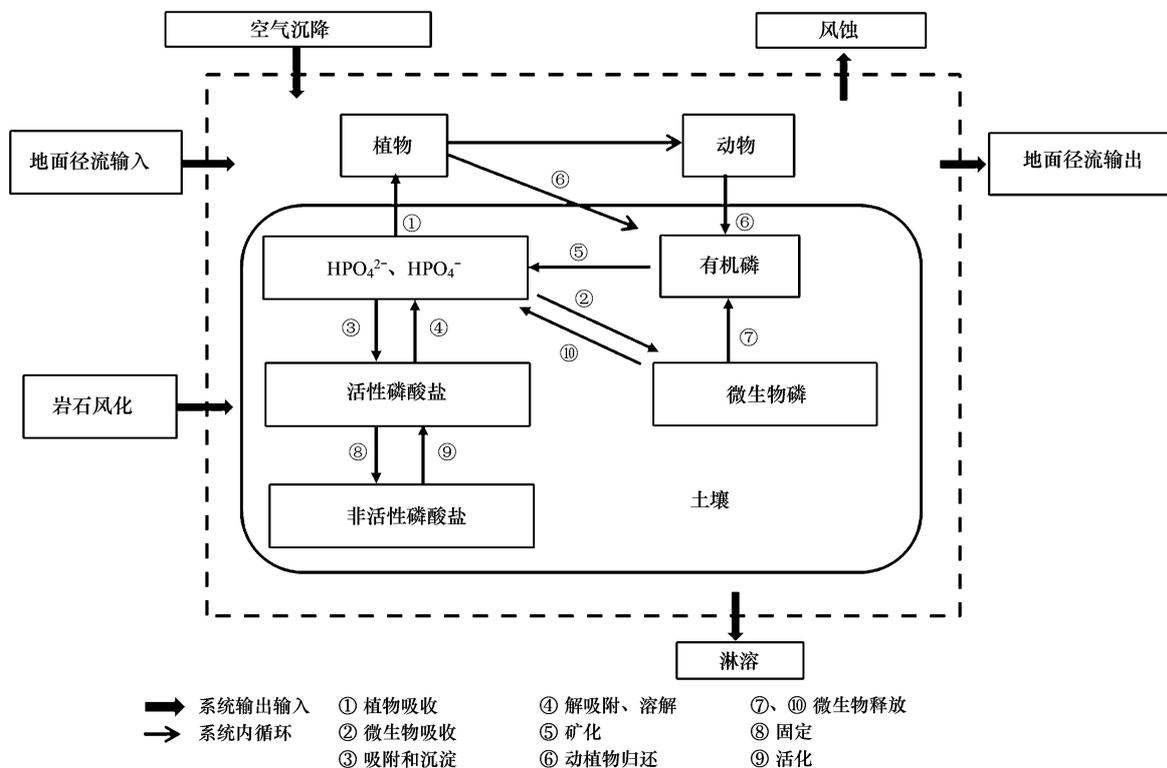


图 1 森林生态系统土壤磷循环

Fig.1 Schematic overview of phosphorus cycling in terrestrial ecosystem^[40-41]

2 氮沉降对土壤磷循环影响的研究方法

目前,氮沉降对土壤磷循环的影响存在以下 3 种主要的研究方法:

(1) 长期定位模拟氮沉降实验

野外长期定位增加或减少氮输入的模拟试验,如温带的苏格兰^[22]、美国 Harvard 森林^[20]和热带和亚热带地区的巴拿马^[29]、哥斯达黎加^[26]和中国鼎湖山^[5]等。增加氮的形式主要以 NH_4NO_3 为主。这种方法的优越性在于能人为的控制施氮肥的剂量和时间,在生态系统水平上模拟自然氮沉降,观察氮增加后生态系统发生的变化。但由于此方法施肥是间断性的集中施肥,所以很难真实的反应自然氮沉降对森林生态系统的影响。况且,土壤磷循环是长期的过程,需要长期施肥后,土壤磷素对氮沉降的响应才逐渐显现。

(2) 自然氮沉降梯度法

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磷循环特征,即以空间替代时间法。如西班牙南部^[42]、美国中西部^[24]等。Block 等^[21]以美国阿巴拉契亚山脉其氮沉降量随海拔上升而增加为基础,研究了不同海拔高度其土壤有效磷的变化。这种方法最大的优势是自然氮沉降均匀且长期持续,可以缩短磷循环对氮沉降响应的研究时间,可以弥补第一种方法的不足,但也由于不同森林生态系统在区域气候、地理位置、群落组成、土壤特性和土地利用历史等方面难以取得一致,存在难以排除的样地异质性干扰。

(3) ^{33}P 、 ^{32}P 同位素示踪法。

^{33}P 、 ^{32}P 同位素示踪技术最早被用来研究磷在植物个体不同器官的迁移转化,由于其动态监测功能,后来用于野外施用同位素标记的肥料来研究生态系统的不同组分在磷循环中的相对作用。如苏格兰云杉林用 ^{32}P 示踪土壤磷素对氮添加的响应^[22]。同位素法的优点是研究不同时间尺度生态系统碳氮过程提供了强有力的工具,其缺点是测量精度要求很高。因为研究中处理的同位素比值变化微小,人为的些许误差都可能会导致数据的错误。

3 大气氮沉降对森林土壤磷循环的影响

3.1 对森林土壤磷输入的影响

氮沉降对土壤磷输入的影响主要表现在影响凋落物产量及其养分归还。

氮沉降对凋落物产量的影响,目前的研究结果不一,表现为减少或增加。如 Magill^[25]等综述了哈佛林生态系统对长期氮添加的响应,发现长期氮高添加后,凋落物产量下降。周佳佳^[43]等在安徽祁门县查湾自然保护区,通过对天然常绿阔叶林进行模拟氮沉降试验(对照,CK,0kg N hm⁻² a⁻¹、高氮,T1,100kg N hm⁻² a⁻¹)来分析林内凋落物数量,发现氮处理抑制凋落物产量,对照和高氮处理的凋落物产量分别为 6.87 kg/hm²和 T1, 5.48kg/hm²。然而,肖银龙^[44]等的氮沉降试验研究表明:氮沉降显著增加了凋落物量。施肥时间的长短和施肥量可能是导致这些研究结果不一致的原因。认为凋落物产量增加的大部分研究,其施肥时间较短,而认为凋落物产量减少的研究,其施肥时间较长。如 Magill^[25]等的美国长期生态研究项目(Long-term Ecological Research, LTER)已进行 15 年(1988—2004 年)之久,凋落物产量对氮添加的早期响应(1988—1995 年)也表现为增加,而氮添加 7 年后,凋落物产量下降。此外,认为氮添加抑制凋落物产量的大部分研究,其施氮量也较高。

在大多数森林生态系统中,氮沉降对凋落物磷素归还的影响可总结为:低氮添加促进凋落物磷素的归还,而高氮添加抑制磷素归还,凋落物中磷固持增加。如 Block^[21]等的研究就发现氮沉降量高的森林,其森林地被物(有机质层+朽木)磷含量显著高于氮沉降量低的森林。陈翔^[27]等在大兴安岭兴安落叶松林的研究结果也表明:氮添加增加凋落物中磷素含量。磷素归还是伴随凋落物分解过程发生的,莫江明^[45]等的研究表明氮添加对凋落物分解是抑制作用大于促进作用,并认为少量土壤可用性氮增加可以提高凋落物分解速率,但过高则抑制凋落物分解。这与氮沉降对凋落物磷素归还产生的影响相似。然而,也有学者持相反的观点,如 Kuperman^[24]等的结果为磷固持只出现在低氮沉降量下的森林凋落物,而在中高氮沉降量下,凋落物磷含量下降,出现净矿化,且在高氮沉降下更加明显。又如 Cleveland^[26]等研究氮添加(150 kg N hm⁻² a⁻¹, NH₄NO₃)对哥斯达黎加西南部热带雨林有机质分解过程中磷含量变化的影响,发现分解进行 90 天后,氮处理加速了磷素在有机质分解过程中释放,有机质磷素含量占分解初期的 70—110%,极少磷素固定。导致这两种截然相反的观点存在的原因可能与分解者的氮状态有关,若分解者处于氮限制状态,外源氮输入可促进其生长并加速分解,磷素归还增加,反之亦然。

3.2 对磷在土壤内部的迁移与转化的影响

3.2.1 对土壤有效磷的影响

土壤磷素可在土壤中迁移以及在不同形态之间相互转化,但只有转化成有效磷才可被动物和微生物吸收利用,氮沉降对磷在土壤内部的迁移与转化的影响可直接表现在土壤有效磷含量的变化上。如 Yang^[46]等研究中氮添加使土壤有效无机磷减少的同时,土壤有机磷含量也减少,其认为氮添加加速了磷素矿化以弥补土壤有效无机磷的不足。

最早关于氮沉降对土壤有效磷影响的报道出现于上个世纪 80 年代,这些研究的结论趋向于认为氮沉降使磷素流动性减弱,活性磷酸盐含量下降,而非活性磷酸盐含量增加。如 Carreira^[22]等研究林冠层喷酸雾使苏格兰云杉林表层土壤溶液中可被微生物和植物利用的正磷酸盐和活性无机磷含量下降,磷吸附能力上升。Blanes^[42]等的研究发现同一海拔西班牙冷杉林其土壤活性无机磷(P_{i-bic})含量随着自然氮沉降量增加而呈下降趋势,Y-LE、SR-LE、SB-LE 三个林子的氮沉降量呈递增趋势,其 P_{i-bic}分别为 11.3、4.7、2.9 μg P/g。李银^[28]等在广东鼎湖山进行的模拟氮沉降实验,其研究结果也发现只有在低氮添加下,土壤有效磷含量最高,中高氮添加,土壤有效磷含量呈减少趋势,但不显著。氮添加引起土壤 pH 值下降可能是土壤无机磷有效性下降的主要原因,pH 值下降对磷的流动性、微生物群落都可产生影响。此外,额外氮输入是土壤处于氮饱和状态时,微生物和植物根系可释放出磷酸酶,使土壤磷素的矿化过程加速^[20,29]。如 Mirabello^[29]等认为在巴拿马高度

风化的热带森林土壤中,氮添加提高磷酸酶活性,从而加快有机磷矿化为植物可利用磷,有效缓解土壤有效磷的缺乏,因此,氮添加对土壤有效磷含量的影响不明显。土壤有效磷含量还可能因树种、林型等而有差异^[20, 47]。

3.2.2 对微生物磷固持的影响

微生物磷库是土壤磷库的一个重要组成部分。Spohn^[48]等在微生物培养实验中加入³³P 同位素,发现 8-26%的³³P 被微生物固定下来。Achat^[49]等的研究也表明,在森林土壤中 34%新加入的³³P 在一天内被微生物固持,微生物可在短期内吸收大部分的有效磷。微生物磷在土壤中的含量虽小,通常占微生物干物质重量的 1.4%—4.7%^[50],但固定在微生物细胞中的磷酸盐,当微生物细胞死亡时,可释放出来重新进入土壤,是植物有效磷的重要来源,对土壤磷循环有重要意义。目前,对微生物磷固持的研究主要通过测定微生物磷或磷脂脂肪酸(PLFAs)含量等指标来反映。

大部分研究认为氮沉降对土壤微生物磷固持的影响取决于土壤碳状态和土壤环境的 pH 值。大气氮沉降可导致土壤微生物生长处于碳限制的状态,从而使微生物量及其活性下降,其磷固持能力也随之下降。如 Clarholm^[34]等的研究结果发现在瑞典云杉森林施肥(60 kgN hm⁻² a⁻¹) 20 年后,单独施氮土壤,相比施加氮磷钾土壤,其微生物磷下降了 50%。Demoling^[30]等在挪威杉木林的研究也表明在氮肥施加样地生物量下降约 40%,微生物活性下降约 30%。这些研究都发现土壤微生物生长对氮添加十分敏感。施加氮肥后,微生物生长受到碳限制,特别是一些分解低质碳的土壤真菌生物量显著下降。然而,当微生物生长不受碳限制时,氮添加可提升微生物的磷固持能力。如 Tripathi^[51]等对印度森林-交错带-稀树草原土壤微生物量的研究发现,连续施氮 6 年后,森林土壤微生物磷有增加的趋势,MBN/MBP 和 MBC/MBP 增加。Cusack^[32]等在波多黎各实验森林的模拟氮沉降研究发现,施氮提高热带森林土壤微生物生物量(即 PLFAs 含量),即微生物磷固持增加。其研究中提到氮沉降使土壤微生物量提高的同时,土壤有机质中活性碳和低质碳都减少。此外,pH 是影响微生物生长的重要因子。因此,氮沉降下,土壤微生物生长由于 pH 值下降而受到抑制,其磷固持能力也相应下降。如 Wu^[52]等的研究发现氮添加,特别是高氮添加,减少福建官庄国家森林公园土壤微生物生物量(总 PLFAs)、丛枝菌根真菌 PLFAs 含量和细菌 PLFAs 含量。

3.3 对土壤磷素输出的影响

土壤磷的输出主要表现在植物的吸收,因为土壤磷的淋失量是很少的,可以忽略不计。目前,有关研究主要关注氮沉降对植物叶片含磷量的影响,并且较多的研究结果认为氮沉降对植物磷吸收影响取决于植物自身性质和土壤性质的变化。Mayor^[33]利用¹⁵N 同位素示踪法调查发现氮沉降使新鲜叶片和衰老叶片的¹⁵N 含量都显著上升。在大气氮沉降下,由于植物叶片氮含量的升高,导致氮磷元素的比例增大,植物体内养分失衡。对此,植物的应对策略之一可能是增加磷的吸收,以平衡植物体内高氮含量,满足植物快速生长对磷的需求。如 Crowley^[53]等对美国东部地区研究发现,植物叶片磷含量与氮沉降量呈正相关,即叶片磷含量随着氮沉降的增加而增加,这可能是因为氮沉降有利于加速土壤有机质释放磷素^[54],使植物有效磷含量较高。张丽娜^[55]等的研究也发现,9 个月的高氮添加最有利于植物对土壤有效磷的吸收。然而,Elvir^[56]等认为这种情况大多出现在低氮沉降量下,当氮含量持续增加时,会引起植物叶片磷含量下降。这也是植物应对氮沉降的第二种策略,即氮沉降使植物细根生物量减少^[57],植物对土壤有效磷的吸收减少。Qu^[35]等的研究也表明高浓度氮添加使细根生物量减少,只有在中低浓度氮添加时,细根对土壤养分的利用达到最大化。此外,土壤酸化是长期大气氮沉降引起的明显变化,pH 值减小,会对土壤磷的形态产生不可忽视的影响,从而直接影响到土壤有效磷的输出^[31]。氮沉降所引起的土壤酸化会使有机质对磷素固持抑制磷素的释放,又或者会使铁铝氧化物与磷素吸附,抑制土壤磷素的矿化,从而降低植物有效磷^[34, 58]。如 Mohren^[19]等在芬兰花旗松森林进行的 NPK 添加试验,其研究结果发现 10—15 年的花旗松森林出现严重磷限制,针叶磷含量低,而氮含量高,N/P 比在 20 到 30 之间。Casson^[59]等的研究结果发现植物叶片磷含量随着 pH 值降低而下降。

4 氮沉降对森林土壤磷循环影响的机理

4.1 通过改变凋落物和基质的 C/P 比

氮沉降最直接的效应是改变凋落物和基质的质量(C:N:P 化学计量比)和数量,从而促进或抑制凋落物的分解速率以及其中磷素的释放。一般来说,磷素释放(即磷素的矿化)与凋落物的 C/P 比呈负相关。研究发现,高 C/P 比凋落物的矿化速率较低,亚热带湿性森林的研究表明,低 C/P 比基质与高 C/P 比基质相比,前者氮矿化速率更高^[60]。因为 P 常常是限制性养分,在低 C/P 比条件下细菌生长受碳限制,由于磷源充足,磷固持将很小。反之当高 C/P 比时,细菌生长因受磷的限制而处于缺磷状态,矿化出的磷将迅速被固持。长期的氮沉降会使植物叶片的氮浓度增加,为满足其生长需求,叶片吸收的磷含量也随氮浓度增加而增加,使得凋落物的 C/P 比减低,从而增加凋落物中磷素的矿化作用及其释放。这一过程使森林地表凋落物现存量逐渐减少,而对土壤 C/P 比的影响不大,不至于很快出现磷限制。

然而,也有学者提出与上述不同的观点,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^[61]。因为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^[27]。而现实中也可以观察到一些森林在大气氮沉降、施肥和氮固定的长期氮输入下,有机质不断积累的事实^[61]。

4.2 通过改变微生物的组成

土壤微生物作为凋落物和有机质分解的“工程师”,其种类和丰度对磷素循环具有重要的调节作用,氮沉降对微生物群落组成的改变直接导致了其功能的转变。Tietema 等^[62]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为优势向以细菌为优势转变。由于真菌和细菌的生长对生境变化的适应性不同,低氮沉降量条件下,真菌具有对酸性环境的耐受性及分解顽抗物质的能力,但过高的氮输入降低真菌生物量,使微生物群落由真菌转向细菌为主。当土壤微生物以细菌为主时,有机质中更多的轻组碳可被分解利用,此后,微生物生长由于高 C/P 基质而受到磷限制,有机质中矿化的磷会被微生物迅速固持,减少磷的释放。Deforest(2010)^[63]等的研究中也认为微生物群落在酸性森林土壤中是功能性磷限制的,因为微生物群落组成和功能活性随土壤有机磷含量而发生变化,微生物群落通过改变它的组成来适应磷限制。

丛枝菌根真菌(Arbuscular mycorrhizal fungi, AM 真菌)和外生菌根真菌(ectomycorrhizal fungus, EM 真菌)是植物获取有效磷的重要手段,而越来越多的证据表明氮输入能造成菌根真菌群落的变化。如薛璟花^[64]的综述中提到氮沉降增加降低菌根量及其活力,降低 EM 真菌丰度,并改变其群落结构组成和降低其群落功能等。Wu^[52]和 Li^[7]的研究结果都表明氮输入使 AM 真菌或 EM 真菌的 PLFAs 的含量下降。由于 AM 真菌可捕获更多的有机磷,AM 真菌对有机磷的矿化潜力更高^[65],这样氮沉降对真菌的抑制作用就直接影响土壤磷素的转化以及植物可利用磷的含量。如 Liu^[8]等的研究表明氮沉降抑制了菌根真菌的 PLFAs 含量,其猜测这可能也是造成氮添加样地叶片磷含量相比对照样地下降的原因之一。Pasqualini^[66]等通过实验也发现添加丛枝菌根真菌,先锋树种细根生物量和植物组织磷含量显著增加。

4.3 通过改变磷酸酶的活性

氮沉降可通过改变土壤磷酸酶的活性来影响土壤有机磷的转化过程以及有效磷的含量。磷酸酶就是一种氮含量较高的酶,大约含 15% 的氮^[67],它可以破坏正磷酸盐单脂和矿化有机磷,是影响土壤磷素转化的重要制约因子。磷酸酶与土壤氮有效性密切相关,Weand(2010)等认为当土壤达到氮饱和时,植物和微生物才开始分泌磷酸酶获取可利用磷素^[20]。当土壤达到氮饱和时,土壤中磷酸盐的转化过程可能受到抑制,导致土壤有效磷缺乏。此时,氮输入将刺激微生物从环境中获取更多的氮并投资于富氮的土壤磷酸酶生产,加速有机磷矿化过程,从而加速磷素归还以缓解土壤有效磷缺乏。Deforest^[63]等发现酸性磷酸酶含量与土壤活性有机磷含量显著相关,磷酸酶活性随土壤有机磷含量增加而增加。Marklein^[54]等综述了热带和亚热带地区氮添加对磷酸酶影响的研究,其结论为氮添加刺激土壤磷酸酶活性增加,加速土壤磷循环,而这些热带和亚热带地

区的土壤通常被认为是氮饱和,磷缺乏的。然而,氮沉降刺激土壤磷酸酶活性增加,土壤有机磷矿化增加的情况下,土壤有效磷含量却没有提高^[29],甚至仍处于强烈磷限制状态。这可能是因为氮饱和情况下,土壤微生物或植物根系本身就处于磷限制状态,它们释放出磷酸酶促进有机磷矿化,产生的可利用磷立即通过生物固持和吸收等多种方式被利用^[68]。

4.4 通过改变铁铝等阳离子的流动性

氮沉降引起土壤中 NO_3^- 大量淋溶,pH 值下降,基础阳离子特别是 Fe^{3+} 、 Al^{3+} 、 Mn^{2+} 等阳离子的浓度增加,流动性提高,从而影响土壤磷的有效性。由于过量氮输入,土壤中发生硝化作用产生氢离子以及 NO_3^- 大量淋溶会带走大量的碱性盐基离子(如 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 等离子),导致土壤 pH 值下降,也是土壤酸化的直接表现。此时,土壤基础阳离子(Fe^{3+} 、 Al^{3+} 、 Mn^{2+} 等)加速从矿物中释放,游离在土壤溶液中,易与土壤溶液中的活性磷酸盐络合或者沉淀。如 Turner^[69] 等的研究发现在酸性(pH<4.0)土壤中无机磷与非结晶锰和铝呈显著负相关,指出土壤 pH 值对无机磷含量的减少可能是通过影响金属氧化物对无机磷吸附。Deforest^[63] 等的实验也发现:当可流动铝离子存在时,活性有机磷约占土壤总有效磷的 80%,而当流动铝离子不存在时,活性无机磷含量明显增加(约 50%),这说明当铝离子的流动性增强时,有效磷的形式主要以有机磷的形式存在,而无机磷可能大部分与铝离子结合而形成非活性磷酸盐,就如作者的研究结果指出 NaHCO_3 提取态磷与铝离子的流动性密切相关。又如 Turner^[70] 等对英格兰北部受自然氮沉降影响超过 150 年的森林土壤磷组分的分析,发现氮沉降引起土壤 pH 值降低,使得土壤中的磷酸盐双酯和磷酸酯的比例较高,更稳定。然而,磷素快速被吸收和归还也可能掩盖了磷素被固定和耗尽的事实^[71]。

5 问题与展望

5.1 森林类型的差异

前述的温带和热带地区的研究多关注的是原生林,缺乏对人工林的研究。世界森林面积占了陆地面积大约三分之一,而人工林的种植作为一种保护环境、促进绿化的手段常用于恢复退化生态系统。据 2010 年森林资源评估报告,由于自然灾害和森林砍伐导致全球原生森林在过去的 10 年间已减少了 $4 \times 10^8 \text{ hm}^2$,而人工林则以 $5 \times 10^8 \text{ hm}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$ 的速度在增加,至 2010 年为止全球人工林面积已达 $2.64 \times 10^8 \text{ hm}^2$,约占全球总森林资源的 7%。我国第七次森林资源调查表明,中国人工林面积有 5,360,000 公顷,约占全国森林面积 30%^[72]。森林土地利用方式的变化必将影响森林生态系统土壤磷素循环对氮沉降的响应。因此,进一步了解人工林生态系统土壤磷素循环对氮沉降的响应有利于未来森林恢复中树种的选择及可持续经营管理。

5.2 地理分布格局差异

目前氮沉降对森林生态系统影响的研究的结论主要来自于温带森林,然而热带、亚热带森林对氮沉降响应的研究开展得比较晚,样点分布较少,相关机理尚不明确。与温带森林生长主要受氮素限制不同,热带和亚热带地区森林的初级生产力更易受磷素限制,对氮沉降的响应可能比温带森林更加敏感。国内的森林类型分布随纬度变化差异明显,然而已有的报道主要集中在广东鼎湖山自然保护区和福建省。因此无法对比南北森林土壤磷素循环对氮沉降响应的差异及机理。进一步研究不同森林类型土壤磷循环对氮沉降的响应将有助于我们更好地了解全球森林生态系统土壤磷循环,制定更完善的森林管理策略。

5.3 碳氮磷元素耦合研究

土壤磷素循环不是一个独立的循环系统,而是与碳、氮等元素循环相互耦合的。土壤 C:N:P 化学计量比综合了生态系统功能的变异性,是反映土壤碳-氮-磷循环的主要指标,有助于理解生态过程对全球变化的响应,成为确定土壤碳-氮-磷平衡特征的重要参数。现有的研究结果指出氮沉降在一定程度上促进森林碳吸存,并且使森林生态系统由原来的氮限制状态,转向“氮饱和”状态,同时加剧 P 限制作用。氮沉降引起的生态系统各组分中 C、N、P 化学计量比的变化及生态系统各个过程对这些变化的响应成为科学家探索的重点。

参考文献 (References):

- [1] Liu X J, Zhang Y, Han W X, Tang A H, Shen J L, Cui Z L, Vitousek P, Jan Erisman W, Gouling K, Christie P, Fangmeier A, Zhang F S. Enhanced nitrogen deposition over China. *Nature*, 2013, 494(7438): 459-462.
- [2] Bartnicki J, Alcamo J. Calculating nitrogen deposition in Europe. *Water, Air, and Soil Pollution*, 1989, 47(1): 101-23.
- [3] Galloway J N, Townsend A R, Erisman J W, Bekunda M, Cai Z C, Freney J R, Martinelli L A, Seitzinger S P, Sutton M A. Transformation of the nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions. *Science*, 2008, 320(5878): 889-892.
- [4] Botez F, Postolache C. Nitrogen deposition impact on terrestrial ecosystems. *Romanian Biotechnological Letters*, 2013, 18(6): 8723-8742.
- [5] Mo J M, Fang H, Zhu W X, Zhou G Y, Lu X K, Fang Y T. Decomposition responses of pine (*Pinus massoniana*) needles with two different nutrient-status to N deposition in a tropical pine plantation in southern China. *Annals of Forest Science*, 2008, 65(4): 405-405.
- [6] Hobbie S E. Nitrogen effects on decomposition: A five-year experiment in eight temperate sites. *Ecology*, 2008, 89(9): 2633-2644.
- [7] Li J, Li Z A, Wang F M, Zou B, Chen Y, Zhao J, Mo Q F, Li Y W, Li X B, Xia H P. Effects of nitrogen and phosphorus addition on soil microbial community in a secondary tropical forest of China. *Biology and Fertility of Soils*, 2015, 51(2): 207-215.
- [8] Liu L, Zhang T, Gilliam F S, Gundersen P, Zhang W, Chen H, Mo J M. Interactive effects of nitrogen and phosphorus on soil microbial communities in a tropical forest. *PLoS One*, 2013, 8(4): e61188.
- [9] Lu X K, Mao Q G, Gilliam F S, Luo Y Q, Mo J M. Nitrogen deposition contributes to soil acidification in tropical ecosystems. *Global Change Biology*, 2014, 20(12): 3790-3801.
- [10] Menge D N L, Hedin L O, Pacala S W. Nitrogen and phosphorus limitation over long-term ecosystem development in terrestrial ecosystems. *PLoS One*, 2012, 7(8): e42045.
- [11] Ruttenger K C. The global phosphorus cycle, In: Holland H D, Turekian K K (eds) *Treatise on Geochemistry*. Elsevier Publishers, Amsterdam, 2005(8): 585-643.
- [12] Ippolito J A, Blecker S W, Freeman C L, McCulley R L, Blair J M, Kelly E F. Phosphorus biogeochemistry across a precipitation gradient in grasslands of central North America. *Journal of Arid Environments*, 2010, 74(8): 954-961.
- [13] Noe G B, Childers D L, Jones R D. Phosphorus biogeochemistry and the impact of phosphorus enrichment: Why is the everglades so unique?. *Ecosystems*, 2001, 4(7): 603-624.
- [14] Sumann M, Amelung W, Haumaier L, Zech W. Climatic effects on soil organic phosphorus in the North American great plains identified by phosphorus-31 nuclear magnetic resonance. *Soil Science Society of America Journal*, 1998, 62(6): 1580-1586.
- [15] Turner B L, Lambers H, Condon L M, Cramer M D, Leake J R, Richardson A E, Smith S E. Soil microbial biomass and the fate of phosphorus during long-term ecosystem development. *Plant and Soil*, 2013, 367(1/2): 225-234.
- [16] Wei L L, Chen C R, Xu Z H. Citric acid enhances the mobilization of organic phosphorus in subtropical and tropical forest soils. *Biology and Fertility of Soils*, 2010, 46(7): 765-769.
- [17] Vitousek P M, Porder S, Houlton B Z, Chadwick O A. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications*, 2010, 20(1): 5-15.
- [18] Walker T W, Syers J K. The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma*, 1976, 15(1): 1-19.
- [19] Mohren G M J, Van Den Burg J, Burger F W. Phosphorus deficiency induced by nitrogen input in douglas fir in the netherlands. *Plant and Soil*, 1986, 95(2): 191-200.
- [20] Weand M P, Arthur M A, Lovett G M, Sikora F, Weathers K C. The phosphorus status of northern hardwoods differs by species but is unaffected by nitrogen fertilization. *Biogeochemistry*, 2010, 97(2/3): 159-181.
- [21] Block C E, Knoepp J D, Fraterrigo J M. Interactive effects of disturbance and nitrogen availability on phosphorus dynamics of southern Appalachian forests. *Biogeochemistry*, 2013, 112(1/3): 329-342.
- [22] Carreira J A, Harrison A F, Sheppard L J, Woods C. Reduced soil P availability in a Sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr) plantation induced by applied acid-mist: significance in forest decline. *Forest Ecology and Management*, 1997, 92(1/3): 153-166.
- [23] Zhang G N, Chen Z H, Zhang A M, Chen L J, Wu Z J. Influence of climate warming and nitrogen deposition on soil phosphorus composition and phosphorus availability in a temperate grassland, China. *Journal of Arid Land*, 2014, 6(2): 156-163.
- [24] Kuperman R G. Litter decomposition and nutrient dynamics in oak-hickory forests along a historic gradient of nitrogen and sulfur deposition. *Soil Biology and Biochemistry*, 1999, 31(2): 237-244.
- [25] Magill A H, Aber J D, Currie W S, Nadelhoffer K J, Martin M E, McDowell W H, Melillo J M, Steudler P. Ecosystem response to 15 years of chronic nitrogen additions at the harvard forest LTER, Massachusetts, USA. *Forest Ecology and Management*, 2004, 196(1): 7-28.

- [26] Cleveland C C, Townsend A R. Nutrient additions to a tropical rain forest drive substantial soil carbon dioxide losses to the atmosphere. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103(27): 10316-10321.
- [27] 陈翔. 模拟氮沉降对兴安落叶松凋落物养分释放动态的影响研究 [D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2014.
- [28] 李银, 曾曙才, 黄文娟. 模拟氮沉降对鼎湖山森林土壤酸性磷酸单酯酶活性和有效磷含量的影响. *应用生态学报*, 2011, 22(3): 631-636.
- [29] Mirabello M J, Yavitt J B, Garcia M, Harms K E, Turner B L, Wright S J. Soil phosphorus responses to chronic nutrient fertilisation and seasonal drought in a humid lowland forest, Panama. *Soil Research*, 2013, 51(3): 215-221.
- [30] Demoling F, Nilsson L O, Bååth E. Bacterial and fungal response to nitrogen fertilization in three coniferous forest soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(2): 370-379.
- [31] Braun S, Thomas V F D, Quiring R, Flückiger W. Does nitrogen deposition increase forest production? The role of phosphorus. *Environmental Pollution*, 2010, 158(6): 2043-2052.
- [32] Cusack D F, Silver W L, Torn M S, Burton S D, Firestone M K. Changes in microbial community characteristics and soil organic matter with nitrogen additions in two tropical forests. *Ecology*, 2011, 92(3): 621-632.
- [33] Mayor J R, Wright S J, Schuur E A G, Brooks M E, Turner B L. Stable nitrogen isotope patterns of trees and soils altered by long-term nitrogen and phosphorus addition to a lowland tropical rainforest. *Biogeochemistry*, 2014, 119(1/3): 293-306.
- [34] Clarholm M. Microbial biomass P, labile P, and acid phosphatase activity in the humus layer of a spruce forest, after repeated additions of fertilizers. *Biology and Fertility of Soils*, 1993, 16(4): 287-292.
- [35] Qu L Y, Quoreshi A M, Koike T. Root growth characteristics, biomass and nutrient dynamics of seedlings of two larch species raised under different fertilization regimes. *Plant and Soil*, 2003, 255(1): 293-302.
- [36] Liu X J, Duan L, Mo J M, Du E Z, Shen J L, Lu X K, Zhang Y, Zhou X B, He C N, Zhang F S. Nitrogen deposition and its ecological impact in China: an overview. *Environmental Pollution*, 2011, 159(10): 2251-2264.
- [37] 樊后保, 刘文飞, 李燕燕, 廖迎春, 袁颖红, 徐雷. 亚热带杉木(*Cunninghamia lanceolata*)人工林生长与土壤养分对氮沉降的响应. *生态学报*, 2007, 27(11): 4630-4642.
- [38] Chapin III F S, Matson P A, Vitousek P. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. New York: Springer-Verlag, 2012.
- [39] 赵琼, 曾德慧. 陆地生态系统磷素循环及其影响因素. *植物生态学报*, 2005, 29(1): 153-163.
- [40] Tiessen H, Stewart J W B, Cole C V. Pathways of phosphorus transformations in soils of differing pedogenesis. *Soil Science Society of America Journal*, 1983, 48(4): 853-858.
- [41] Walbridge M R, Richardson C J, Swank W T. Vertical-distribution of biological and geochemical phosphorus subcycles in two southern appalachian forest soils. *Biogeochemistry*, 1991, 13(1): 61-85.
- [42] Blanes M C, Viñebla B, Salido M T, Carreira J A. Coupled soil-availability and tree-limitation nutritional shifts induced by N deposition: insights from N to P relationships in *Abies pinsapo* forests. *Plant and Soil*, 2013, 366(1/2): 67-81.
- [43] 周佳佳. 常绿阔叶林凋落物对模拟大气氮沉降的响应 [D]. 合肥: 安徽农业大学, 2013.
- [44] 肖银龙, 涂利华, 胡庭兴, 张健, 李贤伟, 胡红玲. 模拟氮沉降对华西雨屏区苦竹林凋落物养分输入量的早期影响. *生态学报*, 2013, 33(23): 7355-7363.
- [45] 莫江明, 薛璟花, 方运霆. 鼎湖山主要森林植物凋落物分解及其对 N 沉降的响应. *生态学报*, 2004, 24(7): 1413-1420.
- [46] Yang K, Zhu J J, Gu J C, Yu L Z, Wang Z Q. Changes in soil phosphorus fractions after 9 years of continuous nitrogen addition in a *Larix gmelinii* plantation. *Annals of Forest Science*, 2015, 72(4): 435-442.
- [47] Lu X K, Mo J M, Gilliam F S, Fang H, Zhu F F, Fang Y T, Zhang W, Huang J. Nitrogen addition shapes soil phosphorus availability in two reforested tropical forests in southern China. *Biotropica*, 2012, 44(3): 302-311.
- [48] Spohn M, Ermak A, Kuzyakov Y. Microbial gross organic phosphorus mineralization can be stimulated by root exudates-A ³³P isotopic dilution study. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 65: 254-263.
- [49] Achat D L, Bakker M R, Morel C. Process-based assessment of phosphorus availability in a low phosphorus sorbing forest soil using isotopic dilution methods. *Soil Science Society of America Journal*, 2009, 73(6): 2131-2142.
- [50] Diaz-Raviña M, Acea M J, Carballas T. Seasonal changes in microbial biomass and nutrient flush in forest soils. *Biology and Fertility of Soils*, 1995, 19(2/3): 220-226.
- [51] Tripathi S K, Kushwaha C P, Singh K P. Tropical forest and savanna ecosystems show differential impact of N and P additions on soil organic matter and aggregate structure. *Global Change Biology*, 2008, 14(11): 2572-2581.
- [52] Wu J P, Liu W F, Fan H B, Huang G M, Wan S, Yuan Y H, Ji C F. Asynchronous responses of soil microbial community and understory plant community to simulated nitrogen deposition in a subtropical forest. *Ecology and Evolution*, 2013, 3(11): 3895-3905.

- [53] Crowley K F, McNeil B E, Lovett G M, Canham C D, Driscoll C T, Rustad L E, Denny E, Hallett R A, Arthur M A, Boggs J L, Goodale C L, Kahl J S, McNulty S G, Ollinger S V, Pardo L H, Schaberg P G, Stoddard J L, Weand M P, Weathers K C. Do nutrient limitation patterns shift from nitrogen toward phosphorus with increasing nitrogen deposition across the northeastern United States?. *Ecosystems*, 2012, 15(6): 940-957.
- [54] Marklein A R, Houlton B Z. Nitrogen inputs accelerate phosphorus cycling rates across a wide variety of terrestrial ecosystems. *New Phytologist*, 2012, 193(3): 696-704.
- [55] 张丽娜, 洪伟, 吴承祯, 范海兰, 陈灿, 李键, 林晗. 氮沉降对木荷马尾松混交林土壤有效磷的影响. *东北林业大学学报*, 2009, 37(11): 71-73.
- [56] Elvir J A, Rustad L, Wiersma G B, Fernandez I, White A S, White G J. Eleven-year response of foliar chemistry to chronic nitrogen and sulfur additions at the bear brook watershed in Maine. *Canadian Journal of Forest Research*, 2005, 35(6): 1402-1410.
- [57] Zhu F, Yoh M, Gilliam F S, Lu X, Mo J. Nutrient limitation in three lowland tropical forests in southern China receiving high nitrogen deposition: insights from fine root responses to nutrient additions. *PLoS One*, 2013, 8(12): e82661
- [58] Huang W J, Zhou G Y, Liu J X. Nitrogen and phosphorus status and their influence on aboveground production under increasing nitrogen deposition in three successional forests. *Acta Oecologica*, 2012, 44: 20-27.
- [59] Casson N J, Eimers M C, Watmough S A. An assessment of the nutrient status of sugar maple in Ontario: indications of phosphorus limitation. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2012, 184(10): 5917-5927.
- [60] Mooshammer M, Wanek W, Schneckner J, Wild B, Leitner S, Hofhansl F, Blöchl A, Hämmerle I, Frank A H, Fuchslueger L, Keiblinger K M, Zechmeister-Boltenstern S, Richter A. Stoichiometric controls of nitrogen and phosphorus cycling in decomposing beech leaf litter. *Ecology*, 2012, 93(4): 770-782.
- [61] Fenn M E, Poth M A, Aber J D, Baron J S, Bormann B T, Johnson D W, Lemly A D, McNulty S G, Ryan D E, Stottlemeyer R. Nitrogen excess in North American ecosystems: Predisposing factors, ecosystem responses, and management strategies. *Ecological Applications*, 1998, 8(3): 706-733.
- [62] 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(1/3): 29-36.
- [63] DeForest J L, Scott L G. Available organic soil phosphorus has an important influence on microbial community Composition. *Soil Science Society of America Journal*, 2009, 74(6): 2059-2066.
- [64] 薛璟花, 莫江明, 李炯, 方运霆, 李德军. 氮沉降对外生菌根真菌的影响. *生态学报*, 2004, 24(8): 1785-1792.
- [65] Tibbett M, Sanders F E. Ectomycorrhizal symbiosis can enhance plant nutrition through improved access to discrete organic nutrient patches of high resource quality. *Annals of Botany*, 2002, 89(6): 783-789.
- [66] Pasqualini D, Uhlmann A, Stürmer S L. Arbuscular mycorrhizal fungal communities influence growth and phosphorus concentration of woody plants species from the Atlantic rain forest in South Brazil. *Forest Ecology and Management*, 2007, 245(1/3): 148-155.
- [67] Treseder K K, Vitousek P M. Effects of soil nutrient availability on investment in acquisition of N and P in Hawaiian rain forests. *Ecology*, 2001, 82(4): 946-954.
- [68] Chen H J. Phosphatase activity and P fractions in soils of an 18-year-old Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantation. *Forest Ecology and Management*, 2003, 178(3): 301-310.
- [69] Turner B L, Blackwell M S A. Isolating the influence of pH on the amounts and forms of soil organic phosphorus. *European Journal of Soil Science*, 2013, 64(2): 249-259.
- [70] Turner B L, Mahieu N, Condon L M. The phosphorus composition of temperate pasture soils determined by NaOH-EDTA extraction and solution ³¹P NMR spectroscopy. *Organic Geochemistry*, 2003, 34(8): 1199-1210.
- [71] Sherman J, Fernandez I J, Norton S A, Ohno T, Rustad L E. Soilaluminum, iron, and phosphorus dynamics in response to long-term experimental nitrogen and sulfur additions at the bear brook watershed in maine, USA. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2006, 121(1/3): 421-429.
- [72] Zhang W, Zhu X M, Liu L, Fu S L, Chen H, Huang J, Lu X K, Liu Z F, Mo J M. Large difference of inhibitive effect of nitrogen deposition on soil methane oxidation between plantations with N-fixing tree species and non-N-fixing tree species. *Journal of Geophysical Research*, 2012, 117 (G4), doi: 10.1029/2012JG002094.