

DOI: 10.5846/stxb202108192313

郭洁芸,王雅歆,李建龙.氮添加对中国陆地生态系统植物-土壤碳动态的影响.生态学报,2022,42(12):4823-4833.

Guo J Y, Wang Y X, Li J L. Effects of nitrogen addition on plant-soil carbon dynamics in terrestrial ecosystems of China. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42 (12): 4823-4833.

氮添加对中国陆地生态系统植物-土壤碳动态的影响

郭洁芸,王雅歆,李建龙*

南京大学生命科学院生态学系,南京 210023

摘要:近年来,中国大气氮沉降水平不断增加,过量的活性氮输入深刻影响了我国陆地生态系统碳循环。虽然已有大量的研究报道了模拟氮添加实验对我国陆地生态系统碳动态的影响,但是由于复杂的地理条件和不同的施氮措施,关于植物和土壤碳库对氮添加的一般响应特征和机制仍存在广泛争议。因此,采用整合分析方法,收集整理了 172 篇已发表的中国野外氮添加试验结果,在全国尺度上探究氮添加对我国陆地生态系统植物和土壤碳动态的影响及其潜在机制。结果表明,氮添加显著促进了植物的碳储存,地上和地下生物量均显著增加,且地上生物量比地下生物量增加得多。同时,氮添加显著增加了凋落物质量,但对细根生物量没有显著影响。氮添加显著降低了植物叶片、凋落物和细根的碳氮比。总体上,氮添加显著增加了土壤有机碳含量并降低了土壤 pH 值,但对可溶性有机碳、微生物生物量碳和土壤呼吸的影响并不显著。在不同的地理条件下,土壤有机碳含量对氮添加的响应呈现增加、减少或不变的不同趋势。回归分析表明,地上生物量与土壤有机碳含量之间,以及微生物生物量碳与土壤有机碳含量之间呈负相关关系。虽然氮添加通过增加凋落物质量显著促进了植物碳输入,但同时也会通过刺激微生物降解来增加土壤碳的分解,这可能是由于增加的氮输入显著降低了凋落物和细根的碳氮比来提供高质量的分解底物。土壤有机碳积累对氮添加的响应取决于植物碳输入和土壤碳输出之间的权衡。综上所述,氮添加会促进中国陆地生态系统的植物和土壤碳储存,但其响应程度取决于不同的生态系统类型和施氮措施。在氮沉降背景下,地上碳输入与土壤有机碳含量之间的负相关关系可能会影响对陆地土壤碳收支的预测,在未来的生态系统模型中应该充分考虑植物-土壤碳动态之间的平衡。

关键词:生物量;土壤有机碳;整合分析;氮添加;陆地生态系统;碳积累

Effects of nitrogen addition on plant-soil carbon dynamics in terrestrial ecosystems of China

GUO Jieyun, WANG Yaxin, LI Jianlong*

Department of Ecology, School of Life Science, Nanjing University, Nanjing 210023, China

Abstract: In recent years, the rate of atmospheric nitrogen (N) deposition in China has been increasing. Excessive N input has a strong impact on the carbon (C) cycle of terrestrial ecosystems in China. Although a large number of studies have reported the effects of simulated N deposition experiments on the C dynamics in terrestrial ecosystems in China, due to the complex geographical conditions and different fertilization regimes, the general response and the mechanism of plant and soil C pools to N addition are still widely debated. Here, we collected and compiled the available data from 172 published field N-addition experiments in China to assess the effects of N addition on plant and soil C dynamics in terrestrial ecosystems by meta-analysis, and to explore its underlying mechanism at the national scale. The results showed that N addition stimulated plant C fixation, both aboveground and belowground biomass were significantly increased, and the response of aboveground biomass was higher than that of belowground biomass. Meanwhile, N addition significantly increased litter mass, but it did not significantly affect fine root biomass. The ratios of C:N in plant leaf, litter, and fine root were significantly decreased by N addition. Generally, N addition increased soil organic C (SOC) concentration and decreased soil pH across all the

基金项目:南京市政府重点科技专项(长江生态文明发展史与战略研究(043013005001))

收稿日期:2021-08-19; 采用日期:2022-01-13

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

selected studies, while it had minor effects on dissolved organic C (DOC), microbial biomass C (MBC), and soil respiration (SR). We found that the responses of SOC concentration to N addition were increased, decreased, or unchanged under different geographical variation. Regression analysis showed that there were negative correlations between aboveground biomass vs. SOC, and MBC vs. SOC. Despite N addition significantly increased plant C inputs into the soil via increased litter mass, it also might increase the soil C decomposition by stimulating microbial degradation, since elevated N input would provide high-quality substrates via significantly decreasing the C:N ratio in litter and fine root. The response of SOC accumulation to N addition depends on the trade-off between plant C input and soil C output. In conclusion, we suggest that N addition increases plant C sequestration and soil C storage in terrestrial ecosystems in China, and the effect magnitude was dependent on the ecosystem types and fertilization regimes. Our findings highlight that the negative correlation between aboveground C input and SOC under N deposition may affect the prediction of terrestrial soil C budget, and this relationship should be given full consideration in further ecosystem models.

Key Words: biomass; soil organic carbon; meta-analysis; nitrogen addition; terrestrial ecosystem; carbon accumulation

自 20 世纪以来,由于工业的发展和农牧业的扩张,大气氮排放量远超过自然生物固氮量^[1],导致大气氮沉降水平迅速上升。过量的氮输入深刻影响并改变了陆地生态系统的功能结构和元素循环^[2]。为了探究大气氮沉降增加对生态系统碳循环的影响,诸多田间实验^[3-5]和模型分析^[6-8]从区域和全球尺度上报道了生态系统碳动态对大气氮沉降的响应特征。然而,尽管目前的大多数研究认为氮富集明显促进了陆地生态系统的碳固存,但关于氮富集背景下,植物和土壤碳存储的潜在机制依然存在广泛争议。

氮添加通常会促进地上植物的生长。之前的研究表明,外源氮输入通过增加植物叶片氮含量并提高其光合能力,进而增加植物的碳固定^[9]。Li 等^[10]的研究结果表明氮添加显著增加了植物的叶片生物量(+15.9%)和地上生物量(+31.8%)的碳分配。此外,在氮富集背景下,植物的凋落物质量也呈显著增加的趋势^[11]。景朋慧等^[12]的研究报道,氮添加会显著降低植物的根冠比。目前,施氮对植物细根(直径 ≤ 2 mm)生物量影响的结论并不一致,一些研究报道施氮会刺激植物细根的生长,增加细根生物量^[13-14]。而更多的研究则支持细根对氮添加的响应是降低生物量这一理论^[15-16]。

由于复杂的地下碳循环过程,在不同研究中土壤碳固存对氮添加的响应并不一致。根据已有研究结果,土壤有机碳含量可能呈现增加^[17]、不变^[18]甚至减少^[19]的趋势。通常来说,土壤碳储量决定于植物碳输入和地下碳输出之间的平衡。土壤淋溶、土壤呼吸和微生物分解等都是地下碳输出的主要途径^[20-21]。外源氮输入的增加可能促进可溶性有机碳从相对稳定的土壤碳库流向不稳定的海洋碳库,从而增加土壤有机碳的损失^[22]。此外,可利用氮的增加缓解了微生物的氮限制,促进微生物对易分解有机碳的利用,增加其异养呼吸,使原有土壤有机碳含量减少^[19],即激发效应。但另一方面,氮添加诱导的土壤酸化抑制了胞外酶的活性,又会减少微生物对木质素等难分解有机质的利用,从而有助于土壤稳定有机碳的积累^[23]。因此单一的研究很难有效得出氮添加对土壤碳库的一般影响特征,需要对区域尺度内众多样地的实验结果进行整合分析。

目前,大多数陆地生态系统碳动态模型认为,氮添加通过促进植物生长,增加对土壤的碳输入^[24-25],从而提高土壤有机碳的积累,土壤的碳储量随着有机质输入量的提高线性增加^[26]。然而,实际情况可能并非如此^[27-28]。“激发效应”理论认为更多的高质量有机质输入可能会刺激微生物生长^[29],从而更快的消耗土壤有机碳,尤其是在植物生长受养分限制的生态系统中^[30]。有研究表明在养分贫瘠的生境中,植物会分配更多的营养供给根部发育,而当养分充足时则优先增加地上生物量。功能平衡假说认为^[31],植物会通过改变生物量分配策略来适应外界环境的变化^[32],这可能也是氮富集背景下植物-土壤碳动态的影响因素。

目前,尽管中国大气氮排放量已经受到控制,但由于过去几十年来大气氮沉降量的迅速增加,中国已经成为大气氮沉降最为严重的地区之一^[33]。越来越多的研究表明,大量的外源氮输入对中国陆地生态系统碳循环产生了重要的影响。Tang 等^[34]的研究报道了在 $7.5-20 \text{ g N m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 的氮添加速率范围内,我国草地生态系统的地上部净初级生产力显著增加。Chen 等^[27]的研究表明,氮添加促进了我国陆地生态系统地上植物的碳

固存,却减少了地下植物碳库,且土壤碳库无明显变化。该地上生物量的增加趋势与全球尺度上的响应一致^[35]。Deng 等^[11]发现,氮添加总体上促进了中国土壤有机碳库的积累。然而,氮添加对植物-土壤碳动态的整体影响,及其背后的潜在机制尚不十分清晰。在此,本研究通过整合来自中国的 172 处野外施氮试验数据,探究植物和土壤碳库对氮添加的响应机制,以及二者之间的相关关系。

1 材料与方法

1.1 数据筛选与收集

本研究利用 Web of Science 和中国期刊全文数据库(CNKI)等中英文数据库进行文献检索,检索时间年限为 2000 年 1 月至 2020 年 12 月。参考之前类似的整合分析研究方法^[2, 6, 11]以及本研究,检索的关键词组合确定为氮沉降(Nitrogen deposition)、氮添加(Nitrogen addition)、氮富集(Nitrogen enrichment)、生物量(Biomass)、凋落物(Litter)、根系(Root)、土壤有机碳(Soil organic carbon)、土壤微生物(Soil microbes)和土壤性质(Soil properties)。

为了避免可能的发表偏倚,只选择了同时满足以下四个标准的文献:(1)只包含野外样地的氮添加实验结果,而温室实验、开顶箱、模型模拟的结果并不纳入本研究;(2)研究要设置对照组,且对照组和实验组要处于相同的气候条件、植被类型和土壤类型下,且实验时间在 3 个月以上;(3)各变量的均值、方差或标准差、样本量能从文章中直接获取,或可通过软件 GetData Graph Digitizer(version 2.26, Moscow, Russia)从图表中提取;(4)同一研究中,不同的氮添加速率被认为是独立的观察结果^[36]。但如果同一研究包含不同采样时间的多次测量结果,则只提取最近一次的测量数据。基于以上筛选标准,我们建立的数据集最终包含来自 172 篇已发表文献的 1639 对测量值,覆盖了中国主要的陆地生态系统类型,其中来自亚热带森林的样地 54 个,温带森林的 44 个,草地的 51 个,农田的 19 个。

本数据集共包含 14 个数值型变量,可分为 4 类:(1)植物碳相关变量(地上生物量、地下生物量、凋落物质量、细根生物量、叶片碳氮比、凋落物碳氮比、细根碳氮比);(2)土壤碳相关变量(土壤有机碳、可溶性有机碳、微生物生物量碳、土壤呼吸);(3)土壤氮相关变量(可溶性有机氮、微生物生物量氮);(4)土壤 pH。同时,还详细记录了各实验样地的生态系统类型、氮添加速率和施氮时间,以及经纬度、年平均气温和年平均降水量等信息。本数据集的全部数据已经上传至公共数据库 Figshare (<https://figshare.com/s/53c50bbee4a62e89319f>)。

1.2 数据统计与整合分析

本研究采用对照组和实验组的响应比值(response rate, RR)的自然对数($\ln RR$)来评估各变量响应氮添加的效应值^[37]。计算公式如下:

$$\ln(RR) = \ln(\bar{X}_t / \bar{X}_c) = \ln(\bar{X}_t) - \ln(\bar{X}_c) \quad (1)$$

式中, $\bar{X}_t$ 和 $\bar{X}_c$ 分别为实验组和对照组的平均值。

在整合分析中,大多通过对个体观测值的加权去进行总体效应值的评估及结果推断。考虑到本数据集中部分研究结果并未给出方差,且基于方差倒数加权的结果可能会受个别极端观测值的影响,因此采用各个研究的样本量来计算权重。计算公式如下:

$$W_i = (N_t \times N_c) / (N_t + N_c) \quad (2)$$

式中, W_i 为单个观测结果的权重, N_t 和 N_c 分别为实验组和对照组的样本量。

为了评估各变量的总体效应值是否显著,以及是否受到氮添加速率(Rate)和施氮时间(Duration)的影响,参考之前的研究^[38]建立以下混合效应模型去计算总体效应值,具体模型如下:

$$\ln(RR) = \beta_0 + \beta_1 \times R + \beta_2 \times \ln(D) + \pi_{\text{study}} + \varepsilon \quad (3)$$

式中, R 和 D 分别为氮添加速率和施氮时间。 β_i 为模型中的固定系数。 π_{study} 表示各“研究”中的随机效应,用来解释各研究中观测值之间的自相关性。 ε 表示抽样误差。当 R 和 $\ln(D)$ 被作为连续性变量被标准化时(减

去均值并除以一倍标准差), β_0 表示平均氮添加速率和施氮时间的总体平均效应值。该模型分析使用 R 软件的“lme4”数据包, 采用极大似然估计法, 以 W_i 作为权重。为了使结果便于解释, 对总体效应值及其 95% 置信区间进行百分比换算。计算公式如下:

$$\text{Effectsize}(\%) = (e^{\ln RR} - 1) \times 100\% \quad (4)$$

若平均效应值的 95% 置信区间不与 0 相交, 则代表氮添加对该变量具有显著影响。

为了更好地说明不同生态系统类型和施氮措施对各变量的差异影响, 参照以往探究氮添加对生态系统功能影响的整合分析研究^[2]中常用的分类, 将生态系统类型划分为亚热带森林、温带森林、草地和农田 4 个亚分组; 氮添加速率划分为低氮 $\leq 50 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 、中氮 $51\text{—}100 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 和高氮 $> 100 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 3 个亚分组; 施氮时间划分为短期 ≤ 5 年、中期 $6\text{—}10$ 年和长期 > 10 年 3 个亚分组。

此外, 为了评估地理因素对碳相关变量的效应值是否有影响, 以年平均气温和年平均降水量作为固定因子, 建立标准随机效应模型。该分析同样采用极大似然估计法, 以 W_i 作为权重。随后, 采用加权线性回归模型分析植物生物量与土壤碳库之间的相关关系。本研究的显著水平设置为 $P < 0.05$ 。本研究的数据统计分析均使用 R 4.0.2 软件完成。

2 结果与分析

2.1 氮添加对植物生物量和碳氮比的影响

总体上, 氮添加显著增加了植物的生物量, 地上和地下生物量分别增加了 33% 和 24%。凋落物质量也增加了 22%, 而细根生物量并无明显变化。相反, 氮添加显著降低了叶片、凋落物和细根的碳氮比(图 1)。不同生态系统类型下, 相比于植物地上或地下生物量, 凋落物质量对氮添加的响应在各生态系统间存在显著差异(表 1)。草地凋落物质量显著增加, 且增长幅度远超出温带森林, 而亚热带森林的凋落物质量却无明显变化。此外, 植物凋落物质量和细根生物量对氮添加的响应因施氮速率不同而存在显著差异(表 1)。凋落物质量对氮添加的响应随施氮速率的上升而愈发强烈, 在中氮和高氮处理下, 凋落物质量分别显著增加了 22% 和 35%(图 1)。然而, 施氮时间对植物生物量的影响并不显著(表 1)。

表 1 气候条件、生态系统类型和施肥条件对植物和土壤碳相关变量的影响

Table 1 Effects of climatic conditions, ecosystem types, and fertilization conditions on plant and soil carbon-related variables

变量 Variable	年平均气温 Mean annual temperature	年平均降水量 Mean annual precipitation	生态系统类型 Ecosystem type	氮添加速率 N-addition rate	施氮时间 Experimental duration
AGB	0.545	0.768	0.336	0.567	0.253
BGB	0.249	0.158	0.860	0.688	0.963
LB	0.795	0.258	0.001 **	0.003 **	0.979
FRB	0.972	0.442	0.195	0.007 **	0.331
Leaf CN	0.254	0.789	0.233	0.042 *	0.211
Litter CN	0.539	0.180	0.139	0.016 *	0.076
FR CN	0.885	0.949	0.811	0.069	0.238
SOC	0.015 *	0.018 *	0.095	0.612	0.153
DOC	0.102	0.253	0.645	0.011 *	0.351
MBC	0.077	0.091	0.460	0.055	0.189
SR	0.686	0.369	0.267	0.001 **	0.031 *
DON	0.613	0.950	0.832	0.067	0.938
MBN	0.294	0.052	0.131	< 0.001 ***	0.594
pH	0.027 *	0.673	0.096	< 0.001 ***	0.016 *

*, **, 和 *** 分别代表 $P < 0.05$, $P < 0.01$, 和 $P < 0.001$; AGB: 地上生物量 Aboveground biomass; BGB: 地下生物量 Belowground biomass; LB: 凋落物质量 Litter biomass; FRB: 细根生物量 Fine root biomass; Leaf CN: 叶片碳氮比 Leaf C:N ratio; Litter CN: 凋落物碳氮比 Litter C:N ratio; FR CN: 细根碳氮比 Fine root C:N ratio; SOC: 土壤有机碳 Soil organic carbon; DOC: 可溶性有机碳 Dissolved organic carbon; MBC: 微生物生物量碳 Microbial biomass carbon; SR: 土壤呼吸 Soil respiration; DON: 可溶性有机氮 Dissolved organic nitrogen; MBN: 微生物生物量氮 Microbial biomass nitrogen

2.2 氮添加对土壤碳库和土壤性质的影响

氮添加显著增加了土壤有机碳(9%)和可溶性有机氮(25%)含量, 但同时显著降低了土壤 pH 值(5%)。

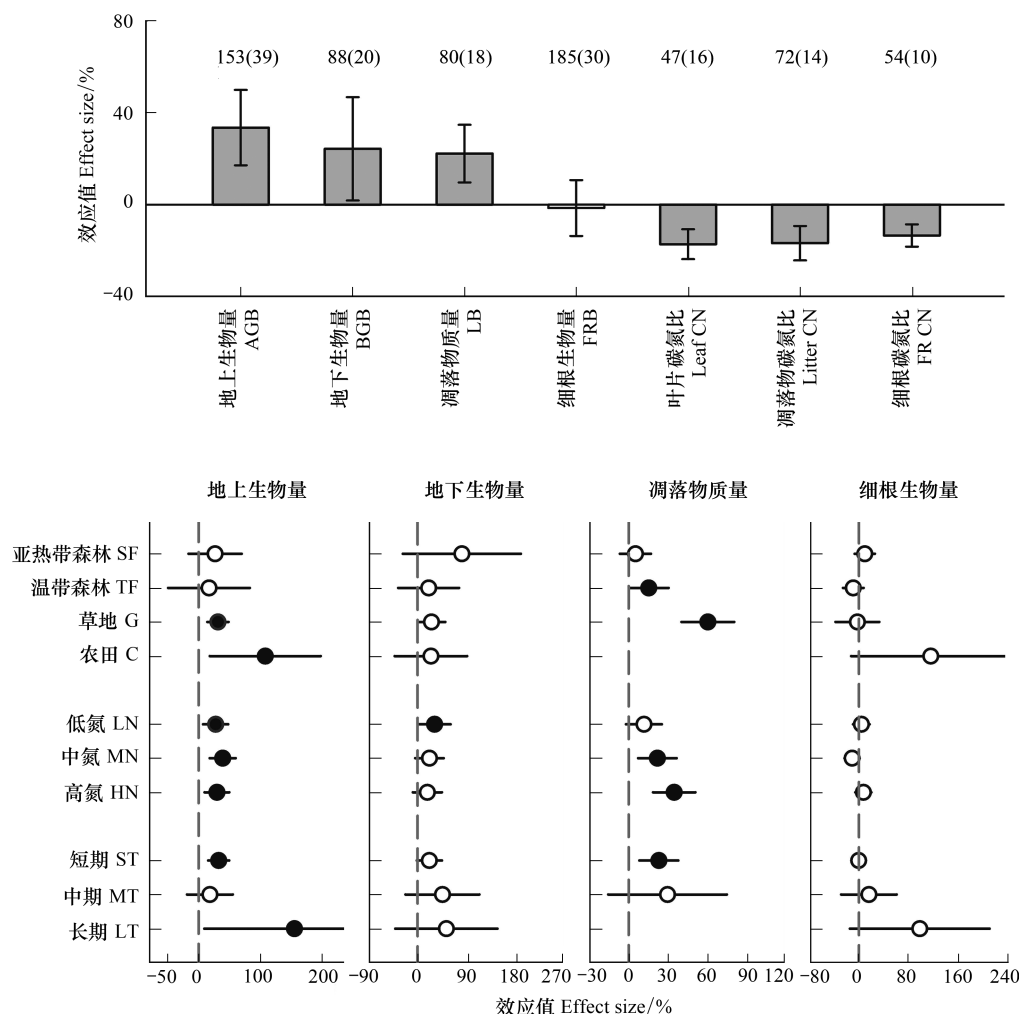


图1 不同生态系统类型和施氮条件下植物生物量和碳氮比对氮添加的响应

Fig.1 Responses of plant biomass and C:N ratio to N addition in different ecosystem types and nitrogen application conditions

AGB:地上生物量 Aboveground biomass; BGB:地下生物量 Belowground biomass; LB:凋落物质量 Litter biomass; FRB:细根生物量 Fine root biomass; Leaf CN:叶片碳氮比 Leaf C:N ratio; Litter CN:凋落物碳氮比 Litter C:N ratio; FR CN:细根碳氮比 Fine root C:N ratio; SF:亚热带森林 Subtropical forest; TF:温带森林 Temperate forest; G:草地 Grassland; C:农田 Cropland; LN:低氮 Low N-addition rate; MN:中氮 Medium N-addition rate; HN:高氮 High N-addition rate; ST:短期 Short-term; MT:中期 Medium-term; LT:长期 Long-term; 图中虚线表示平均效应值为0; 线条表示95%置信区间; 实心圆与空心圆分别表示显著响应与不显著响应; 括号外的数字表示该变量的观测值个数, 括号内的数字表示该变量的文献个数。没有效应值的表明本整合分析中没有纳入该部分数据

可溶性有机碳和微生物生物量碳以及土壤呼吸对氮添加均无明显响应(图2)。在不同生态系统类型中,土壤有机碳及其他变量对氮添加的响应呈现相似的趋势且均无显著差异。不同的氮添加速率显著影响了可溶性有机碳含量和土壤呼吸的效应值(表1)。在低氮条件下,土壤呼吸显著提高了19%(图2),但随着氮添加速率的上升,土壤呼吸则无明显变化。除土壤呼吸外,不同施氮时间下土壤碳库无明显差异(表1)。土壤呼吸在中期的施氮试验中显著提高了44%,明显高于短期和长期试验中土壤呼吸的变化。

2.3 不同气候和施肥条件对植物及土壤碳变量的影响

在氮添加作用下,年平均气温和年平均降水量均显著影响了土壤有机碳含量(表1),年平均气温还显著影响了土壤pH值($P=0.027$)。此外,不同的生态系统类型显著影响了凋落物质量,而其他变量在不同生态系统类型下对氮添加的响应并无显著差异。凋落物质量,细根生物量,叶片碳氮比,凋落物碳氮比,可溶性有

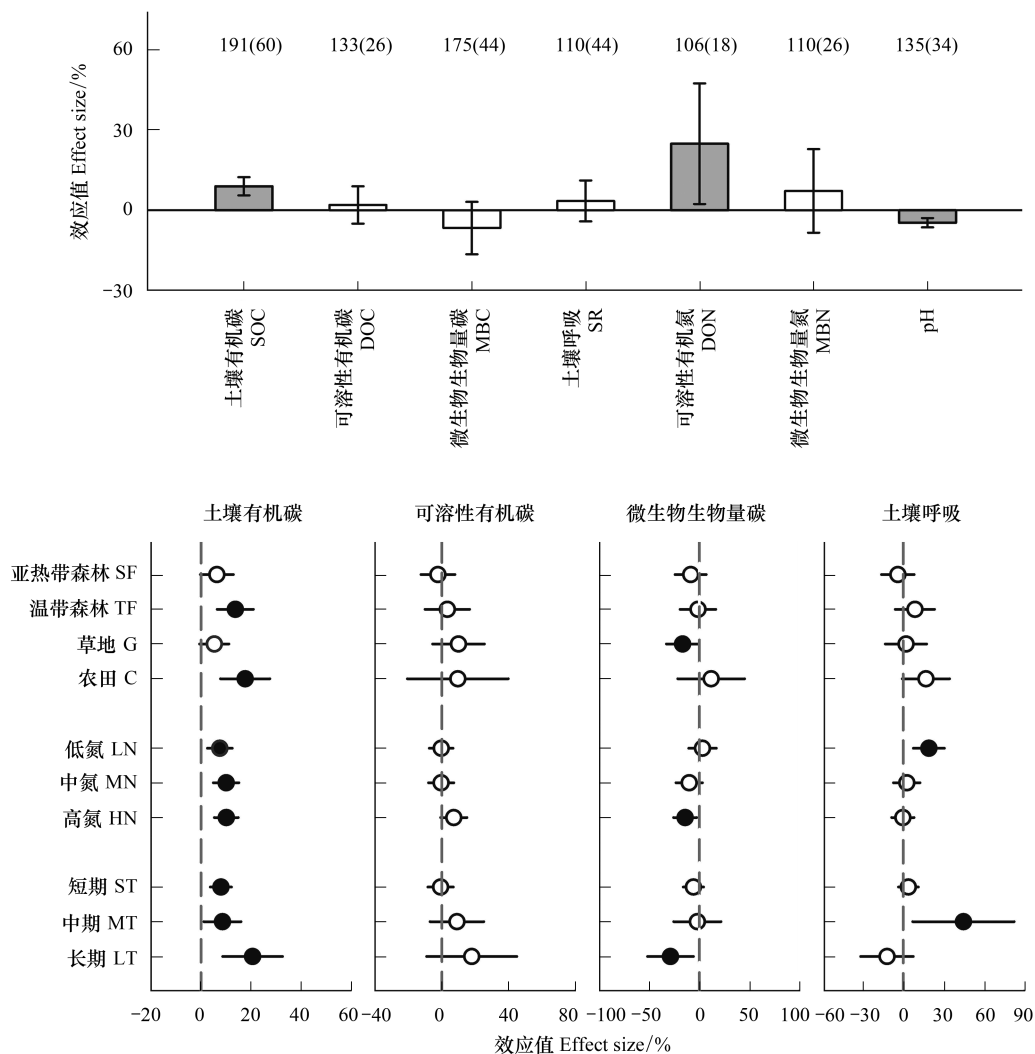


图2 不同生态系统类型和施氮条件下土壤碳库和土壤性质对氮添加的响应

Fig.2 Responses of soil carbon pools and soil properties to nitrogen addition in different ecosystem types and nitrogen application conditions

SOC:土壤有机碳 Soil organic carbon;DOC:可溶性有机碳 Dissolved organic carbon;MBC:微生物生物量碳 Microbial biomass carbon;SR:土壤呼吸 Soil respiration;DON:可溶性有机氮 Dissolved organic nitrogen;MBN:微生物生物量氮 Microbial biomass nitrogen

机碳,土壤呼吸,微生物生物量氮和土壤 pH 对氮添加的响应随施氮速率的上升而发生明显变化。此外,土壤呼吸和 pH 值在短期、中期和长期施氮试验下对氮添加的响应存在显著差异。

2.4 植物生物量与土壤碳库之间的相关关系

加权线性回归结果表明,土壤有机碳的效应值与地上生物量的效应值呈显著的负相关关系,而与地下生物量无明显的相关性。在施氮条件下,土壤有机碳的效应值随着微生物生物量碳效应值的上升而呈现显著下降的趋势(图 3)。

3 讨论

本研究以中国陆地生态系统为对象,结果显示氮添加显著刺激了植物的生长,与前人在全球尺度下的研究结果相一致^[2,6,11]。然而,植物对地上和地下部分的碳分配并不相同,地上生物量的增加量明显高于地下生物量(图 1),且发现地下的细根生物量并无明显变化。之前的研究也证实地上生物量对施氮的响应要大于地下生物量^[39]。根据最优碳分配理论,当有更多营养物质(即氮肥)可利用时,植物在构建养分获取结构(即根

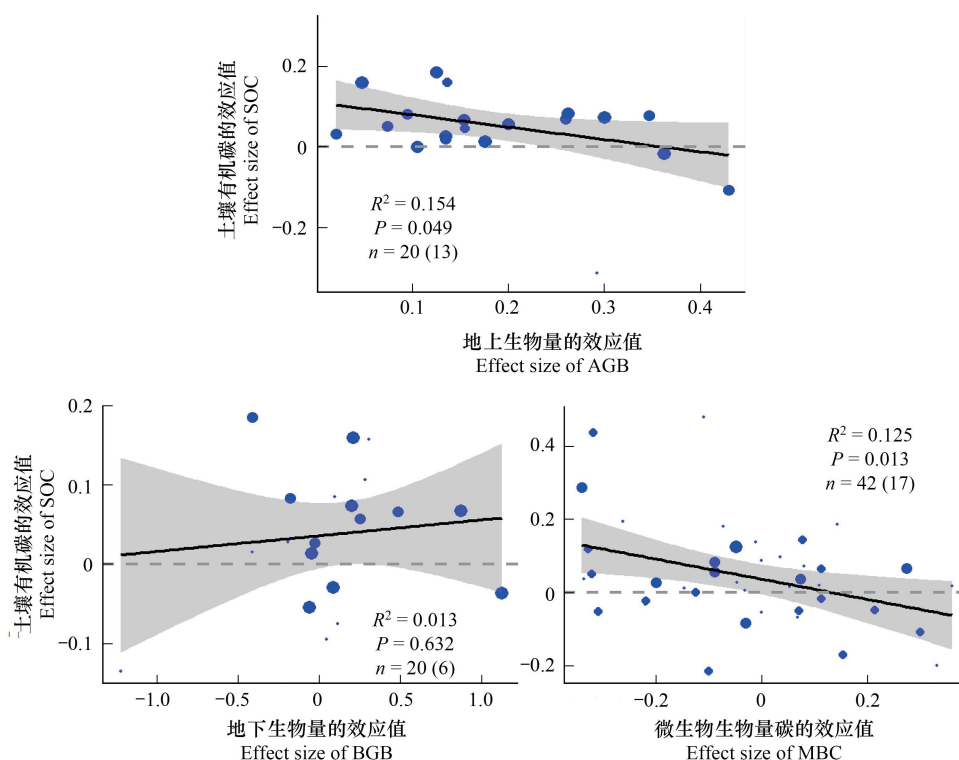


图3 地上生物量、地下生物量和微生物生物量碳与土壤有机碳之间的相关关系

Fig.3 Relationships between the effect size of aboveground biomass, belowground biomass, and microbial biomass carbon and soil organic carbon

线性回归用黑色实线表示,灰色阴影区表示95%置信区间;蓝色圆点表示单个研究的效应值,圆的大小表示权重

系)时投入的碳就会减少^[38,40]。同时,外源氮输入增加使得细根的呼吸作用增强,分配到根系的碳主要用于维持氮的吸收和同化,并非用于新根的生长^[41]。有证据表明,氮添加显著降低了全球尺度上的细根生物量,但增加了粗根和总根生物量^[42]。

氮添加总体上显著促进了土壤有机碳的积累。然而,在氮富集背景下,中国陆地生态系统的土壤呼吸并未发生明显变化,这可能是氮添加对微生物异养呼吸的影响和对根系自养呼吸的影响之间相互平衡的结果^[36]。有相关研究报道,氮添加显著抑制了我国南亚热带成熟森林的土壤呼吸^[43],但对该区域内混交林和马尾松林的土壤呼吸速率却没有影响^[44]。此外,氮添加总体上没有改变土壤微生物生物量碳的含量,但土壤pH值却显著降低。长期处于酸性环境中的微生物,可以通过调节自身代谢过程,改变对碳和氮的吸收来维持生物量的碳氮比,从而进一步影响土壤的碳氮平衡^[45]。

不同生态系统类型和施氮条件影响着各变量对氮添加的响应结果。本研究中氮添加对草地地上生物量的促进作用明显高于森林,Xia等^[46]的整合分析结果也表明氮输入对草本生物量的促进作用要显著大于木本。凋落物质量对氮添加的响应在不同生态系统中存在显著差异,草地凋落物质量对氮添加的响应量级远大于温带森林和亚热带森林(图1)。这可以用氮饱和假说来解释,一般而言,中国草地和温带森林处于氮限制状态^[33],相反,富氮的亚热带森林对氮添加的响应并不敏感。在氮富集背景下,相比于亚热带森林和草地,温带森林的土壤有机碳含量显著增加,这可能与不同生态系统类型的不同气候条件(年平均气温和年平均降水量)密切相关。农田作为人工生态系统,受人类干扰最大,且大多进行集约化管理,其耕作等措施可能会破坏植物根系,减少微生物种群,从而减少大团聚体的聚集^[47]。因此氮添加下农田地上生物量和土壤有机碳含量均显著增加。此外,凋落物质量随着氮添加速率的上升而显著增加,但并不随着施氮时间的延长而增加。可能的原因是一旦陆地生态系统达到氮饱和,进一步的外源氮输入将不会显著促进植物的生长^[48]。鲁显楷

等^[49]提出了植物适应性新假说:即“富氮”生态系统植物可以通过提升自身蒸腾能力适应高氮沉降来维持养分平衡。随着施氮速率的上升,可溶性有机碳含量发生显著变化。土壤中增加的铵态氮与胡敏酸和富里酸形成可溶性物质,提高了有机质的溶解性,进而促进土壤有机碳的流失^[50]。氮添加条件显著影响了土壤呼吸的响应程度,在适宜的氮添加速率和施氮周期下,外源氮输入使土壤呼吸显著增加。而较高浓度或长期的氮添加,反而会使土壤呼吸的响应不显著甚至降低,这可能是由于过量氮添加导致的土壤酸化抑制了微生物的活性。

尽管氮添加使得植物输入土壤的有机质显著增加,但是线性回归结果表明,地上生物量和土壤有机碳含量之间却呈负相关关系(图3)。Liu 等的研究认为,氮富集背景下陆地生态系统地上地下碳动态是不耦合的^[36],这与本研究得出的结果相一致,地上生物量的增加并不能完全反映土壤碳库的动态变化。一种可信的解释是氮添加强烈影响了土壤微生物对土壤有机质的分解。多种微生物相关假说已经被提出,用来阐明氮富集如何影响土壤微生物的碳利用。例如,激发效应导致土壤有机碳含量的减少。图1显示,氮添加显著降低了凋落物和细根的碳氮比。由于高氮凋落物分解速率更快^[51],因此微生物在初期会迅速分解土壤中的新鲜有机质,并可能进一步消耗土壤的原有有机碳以满足自身生长需求^[52]。

酸化假说却认为氮诱导的土壤酸化会抑制微生物的生长,并阻碍其对土壤有机碳的分解^[53]。随着氮添加速率的升高和施氮时间的延长,土壤 pH 值显著降低。土壤酸化会强烈地影响微生物的代谢及其碳利用,从而减少土壤有机碳的损失^[54]。这与本研究的结果一致,微生物生物量碳在低浓度氮添加下轻微增加,在高浓度或长期氮添加下却显著降低(图2)。此外,微生物生物量碳和土壤有机碳之间呈显著的负相关关系(图3)。长期高氮输入会降低土壤有机质中的活性组分,导致难以降解的芳香碳积累^[55],而微生物分解者很难获取利用这类物质,由此可以抑制激发效应引起的碳损失,并促进土壤碳的长期固存。Terrer 等^[56]提出了一种植物的养分获取策略来解释植物碳库与土壤碳库之间的负相关关系。即植物通过促进根系生长,增加根系分泌物和共生细菌、真菌等地下碳投资来从土壤中获取有限的资源。植物对土壤的碳输入加速了土壤有机质的分解,进而促进植物对土壤养分的吸收。植物这种地下碳投资方式的回报是地上生物量的增加,土壤有机碳储量反而减少。在此,根据对中国陆地生态系统氮添加下植物和土壤碳相关过程的整合分析,提出了一个概念模型来阐释植物和土壤碳动态对氮添加的响应机制,以及二者之间的相关关系(图4)。

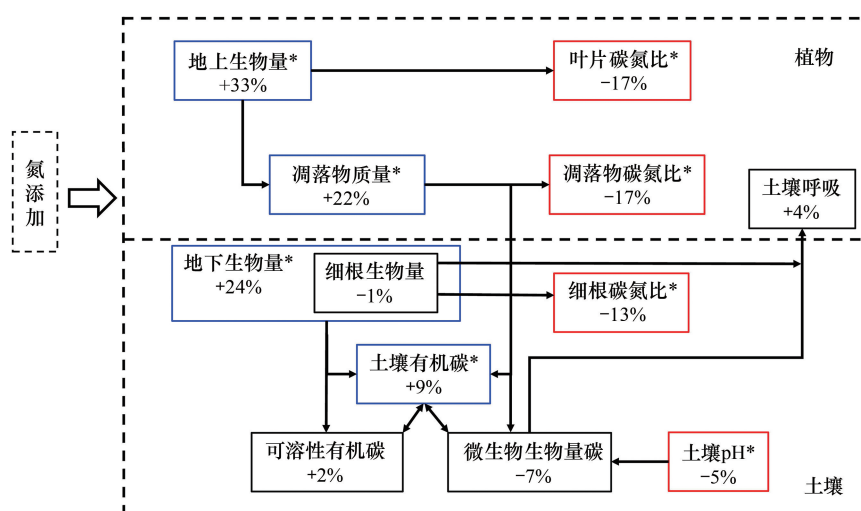


图4 植物-土壤碳动态对氮添加的响应特征及二者之间相关关系的概念模型

Fig.4 The conceptual model describes the response of plant-soil carbon dynamics to N addition and the correlation between plant and soil

蓝色和红色方框分别表示显著增加或减少; * $P < 0.05$

4 结论

氮添加显著促进了中国陆地生态系统植物的生长。植物通过改变地上-地下生物量的碳分配策略来适应外源氮的输入,地上生物量对施氮的响应大于地下生物量,从而导致植物根冠比下降。同时,植物的地上生物量与土壤有机碳之间呈显著的负相关关系。虽然凋落物的分解增加了对土壤的碳输入,但额外的氮输入也会刺激土壤微生物的碳利用,这可能会增加土壤有机碳的损失。土壤碳库对氮添加的响应取决于碳输入和输出之间的平衡。植物和土壤碳库之间的这种负相关关系,有助于理解大气氮沉降增加对陆地生态系统总体碳收支的影响。总之,氮添加改变了植物-土壤的碳动态,并总体上增加了中国陆地生态系统的碳固存。

参考文献 (References):

- [1] 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.
- [2] Song J, Wan S Q, Piao S L, Knapp A K, Classen A T, Vicca S, Ciais P, Hovenden M J, Leuzinger S, Beier C, Kardol P, Xia J Y, Liu Q, Ru J Y, Zhou Z X, Luo Y Q, Guo D L, Adam Langley J, Zscheischler J, Dukes J S, Tang J W, Chen J Q, Hofmockel K S, Kueppers L M, Rustad L, Liu L L, Smith M D, Templer P H, Quinn Thomas R, Norby R J, Phillips R P, Niu S L, Fatichi S, Wang Y P, Shao P S, Han H Y, Wang D D, Lei L J, Wang J L, Li X N, Zhang Q, Li X M, Su F L, Liu B, Yang F, Ma G G, Li G Y, Liu Y C, Liu Y Z, Yang Z L, Zhang K S, Miao Y, Hu M J, Yan C, Zhang A, Zhong M X, Hui Y, Li Y, Zheng M M. A meta-analysis of 1,119 manipulative experiments on terrestrial carbon-cycling responses to global change. *Nature Ecology & Evolution*, 2019, 3(9): 1309-1320.
- [3] Pregitzer K S, Burton A J, Zak D R, Talhelm A F. Simulated chronic nitrogen deposition increases carbon storage in Northern Temperate forests. *Global Change Biology*, 2008, 14(1): 142-153.
- [4] de Witte L C, Rosenstock N P, van der Linde S, Braun S. Nitrogen deposition changes ectomycorrhizal communities in Swiss beech forests. *Science of the Total Environment*, 2017, 605/606: 1083-1096.
- [5] Chen J G, Ji C J, Fang J Y, He H B, Zhu B. Dynamics of microbial residues control the responses of mineral-associated soil organic carbon to N addition in two temperate forests. *Science of the Total Environment*, 2020, 748: 141318.
- [6] Lu M, Zhou X H, Luo Y Q, Yang Y H, Fang C M, Chen J K, Li B. Minor stimulation of soil carbon storage by nitrogen addition: a meta-analysis. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2011, 140(1/2): 234-244.
- [7] Schulte-Uebbing L, de Vries W. Global-scale impacts of nitrogen deposition on tree carbon sequestration in tropical, temperate, and boreal forests: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 2018, 24(2): e416-e431.
- [8] Yan L M, Xu X N, Xia J Y. Different impacts of external ammonium and nitrate addition on plant growth in terrestrial ecosystems: a meta-analysis. *Science of the Total Environment*, 2019, 686: 1010-1018.
- [9] Zhang H X, Li W B, Adams H D, Wang A Z, Wu J B, Jin C J, Guan D X, Yuan F H.. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 683.
- [10] Li W B, Zhang H X, Huang G Z, Liu R X, Wu H J, Zhao C Y, McDowell N G. Effects of nitrogen enrichment on tree carbon allocation: a global synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, 2020, 29(3): 573-589.
- [11] Deng L, Peng C H, Zhu G Y, Chen L, Liu Y L, Shangguan Z P. Positive responses of belowground C dynamics to nitrogen enrichment in China. *Science of the Total Environment*, 2018, 616/617: 1035-1044.
- [12] 景明慧, 贾晓彤, 张运龙, 曹娟, 周伟, 王杰, 庾强. 长期氮添加对内蒙古典型草原植物地上、地下生物量及根冠比的影响. *生态学杂志*, 2020, 39(10): 3185-3193.
- [13] Helmsaari H S, Saarsalmi A, Kukkola M. Effects of wood ash and nitrogen fertilization on fine root biomass and soil and foliage nutrients in a Norway spruce stand in Finland. *Plant and Soil*, 2009, 314(1/2): 121-132.
- [14] 王政权, 张彦东, 王庆成. 水曲柳幼苗根系对土壤养分和水分空间异质性的反应. *植物研究*, 1999, 19(3): 329-334.
- [15] 于立忠, 丁国泉, 朱教君, 史建伟, 于水强, 王政权. 施肥对日本落叶松人工林细根生物量的影响. *应用生态学报*, 2007, 18(4): 713-720.
- [16] Burton A J, Pregitzer K S, Hendrick R L. Relationships between fine root dynamics and nitrogen availability in Michigan northern hardwood forests. *Oecologia*, 2000, 125(3): 389-399.
- [17] Zak D R, Holmes W E, Burton A J, Pregitzer K S, Talhelm A F. Simulated atmospheric NO_3^- deposition increases soil organic matter by slowing decomposition. *Ecological Applications*, 2008, 18(8): 2016-2027.
- [18] Wu N N, Filley T R, Bai E, Han S J, Jiang P. Incipient changes of lignin and substituted fatty acids under N addition in a Chinese forest soil.

- Organic Geochemistry, 2015, 79: 14-20.
- [19] Boot C M, Hall E K, Denef K, Baron J S. Long-term reactive nitrogen loading alters soil carbon and microbial community properties in a subalpine forest ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 92: 211-220.
- [20] Evans C D, Goodale C L, Caporn S J M, Dise N B, Emmett B A, Fernandez I J, Field C D, Findlay S E G, Lovett G M, Meessenburg H, Moldan F, Sheppard L J. Does elevated nitrogen deposition or ecosystem recovery from acidification drive increased dissolved organic carbon loss from upland soil? A review of evidence from field nitrogen addition experiments. *Biogeochemistry*, 2008, 91(1): 13-35.
- [21] Wang Q K, Wang S L, Liu Y X. Responses to N and P fertilization in a young *Eucalyptus dunnii* plantation: Microbial properties, enzyme activities and dissolved organic matter. *Applied Soil Ecology*, 2008, 40(3): 484-490.
- [22] Monteith D T, Stoddard J L, Evans C D, de Wit H A, Forsius M, Högåsen T, Wilander A, Skjelkvåle B L, Jeffries D S, Vuorenmaa J, Keller B, Kopáček J, Vesely J. Dissolved organic carbon trends resulting from changes in atmospheric deposition chemistry. *Nature*, 2007, 450(7169): 537-540.
- [23] Treseder K K. Nitrogen additions and microbial biomass: a meta-analysis of ecosystem studies. *Ecology Letters*, 2008, 11(10): 1111-1120.
- [24] 贺云龙, 齐玉春, 彭琴, 董云社, 闫钟清, 李兆林. 外源碳氮添加对草地碳循环关键过程的影响. *中国环境科学*, 2018, 38(3): 1133-1141.
- [25] 毛晋花, 邢亚娟, 闫国永, 王庆贵. 陆生植物生物量分配对模拟氮沉降响应的 meta 分析. *生态学报*, 2018, 38(9): 3183-3194.
- [26] Tian D S, Niu S L. A global analysis of soil acidification caused by nitrogen addition. *Environmental Research Letters*, 2015, 10(2): 24019.
- [27] Chen H, Li D J, Gurnesa G A, Yu G R, Li L H, Zhang W, Fang H J, Mo J M. Effects of nitrogen deposition on carbon cycle in terrestrial ecosystems of China: a meta-analysis. *Environmental Pollution*, 2015, 206: 352-360.
- [28] Huang X M, Terrer C, Dijkstra F A, Hungate B A, Zhang W J, Groenigen K J. New soil carbon sequestration with nitrogen enrichment: a meta-analysis. *Plant and Soil*, 2020, 454(1/2): 299-310.
- [29] Kuzyakov Y. Priming effects: Interactions between living and dead organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(9): 1363-1371.
- [30] Kuzyakov Y, Horwath W R, Dorodnikov M, Blagodatskaya E. Review and synthesis of the effects of elevated atmospheric CO₂ on soil processes: No changes in pools, but increased fluxes and accelerated cycles. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 128: 66-78.
- [31] Yang Y H, Fang J Y, Ma W H, Guo D L, Mohammad A. Large-scale pattern of biomass partitioning across China's grasslands. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, 19(2): 268-277.
- [32] 祁瑜, 黄永梅, 王艳, 赵杰, 张景慧. 施氮对几种草地植物生物量及其分配的影响. *生态学报*, 2011, 31(18): 5121-5129.
- [33] Liu X J, Zhang Y, Han W X, Tang A H, Shen J L, Cui Z L, Vitousek P, Erisman J W, Goulding K, Christie P, Fangmeier A, Zhang F S. Enhanced nitrogen deposition over China. *Nature*, 2013, 494(7438): 459-462.
- [34] Tang Z S, Deng L, An H, Yan W M, Shangguan Z P. The effect of nitrogen addition on community structure and productivity in grasslands: a meta-analysis. *Ecological Engineering*, 2017, 99: 31-38.
- [35] Yue K, Peng Y, Peng C H, Yang W Q, Peng X, Wu F Z. Stimulation of terrestrial ecosystem carbon storage by nitrogen addition: a meta-analysis. *Scientific Reports*, 2016, 6: 19895.
- [36] Liu L L, Greaver T L. A global perspective on belowground carbon dynamics under nitrogen enrichment. *Ecology Letters*, 2010, 13(7): 819-828.
- [37] Hedges L V, Gurevitch J, Curtis P S. The meta-analysis of response ratios in experimental ecology. *Ecology*, 1999, 80(4): 1150-1156.
- [38] Verlinden M S, Ven A, Verbruggen E, Janssens I A, Wallander H, Vicca S. Favorable effect of mycorrhizae on biomass production efficiency exceeds their carbon cost in a fertilization experiment. *Ecology*, 2018, 99(11): 2525-2534.
- [39] 潘庆民, 白永飞, 韩兴国, 杨景成. 氮素对内蒙古典型草原羊草种群的影响. *植物生态学报*, 2005, 29(2): 311-317.
- [40] Li W B, Hartmann H, Adams H D, Zhang H X, Jin C J, Zhao C Y, Guan D X, Wang A Z, Yuan F H, Wu J B. The sweet side of global change-dynamic responses of non-structural carbohydrates to drought, elevated CO₂ and nitrogen fertilization in tree species. *Tree Physiology*, 2018, 38(11): 1706-1723.
- [41] 王汝南, 蔺兆兰, 王春梅. 氮沉降对森林土壤碳收支机制的影响. *生态环境学报*, 2011, 20(3): 576-582.
- [42] Li W B, Jin C J, Guan D X, Wang Q K, Wang A Z, Yuan F H, Wu J B. The effects of simulated nitrogen deposition on plant root traits: a meta-analysis. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 82: 112-118.
- [43] Mo J M, Zhang W, Zhu W X, Gundersen P, Fang Y T, Li D J, Wang H. Nitrogen addition reduces soil respiration in a mature tropical forest in Southern China. *Global Change Biology*, 2008, 14(2): 403-412.
- [44] Mo J M, Zhang W, Zhu W X, Fang Y T, Li D J, Zhao P. Response of soil respiration to simulated N deposition in a disturbed and a rehabilitated tropical forest in Southern China. *Plant and Soil*, 2007, 296(1/2): 125-135.
- [45] Mehnaz K R, Keitel C, Dijkstra F A. Effects of carbon and phosphorus addition on microbial respiration, N₂O emission, and gross nitrogen mineralization in a phosphorus-limited grassland soil. *Biology and Fertility of Soils*, 2018, 54(4): 481-493.

- [46] Xia J Y, Wan S Q. Global response patterns of terrestrial plant species to nitrogen addition. *The New Phytologist*, 2008, 179(2): 428-439.
- [47] Lu X F, Hou E Q, Guo J Y, Gilliam F S, Li J L, Tang S B, Kuang Y W. Nitrogen addition stimulates soil aggregation and enhances carbon storage in terrestrial ecosystems of China: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 2021, 27(12): 2780-2792.
- [48] Aber J, McDowell W, Nadelhoffer K, Magill A, Berntson G, Kamakea M, McNulty S, Currie W, Rustad L, Fernandez I. Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems-Hypotheses revisited. *BioScience*, 1998, 48(11): 921-934.
- [49] 鲁显楷, 莫江明, 张伟, 毛庆功, 刘荣臻, 王聪, 王森浩, 郑棉海, MORI Taiki, 毛晋花, 张勇群, 王玉芳, 黄娟. 模拟大气氮沉降对中国森林生态系统影响的研究进展. *热带亚热带植物学报*, 2019, 27(5): 500-522.
- [50] Zia A, van den Berg L, Riaz M, Arif M, Zia D, Khan S J, Ahmad M N, Attaullah, Ahsmore M. Nitrogen induced DOC and heavy metals leaching: Effects of nitrogen forms, deposition loads and liming. *Environmental Pollution*, 2020, 265: 114981.
- [51] Melillo J M, Aber J D, Muratore J F. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology*, 1982, 63(3): 621-626.
- [52] 程淑兰, 方华军, 徐梦, 耿静, 何舜, 于光夏, 曹子铖. 氮沉降增加情景下植物-土壤-微生物交互对自然生态系统土壤有机碳的调控研究进展. *生态学报*, 2018, 38(23): 8285-8295.
- [53] Lu X F, Gilliam F S, Guo J Y, Hou E Q, Kuang Y W. Decrease in soil pH has greater effects than increase in above-ground carbon inputs on soil organic carbon in terrestrial ecosystems of China under nitrogen enrichment. *Journal of Applied Ecology*, 2021, 00: 1-11.
- [54] Ye C L, Chen D M, Hall S J, Pan S, Yan X B, Bai T S, Guo H, Zhang Y, Bai Y F, Hu S J. Reconciling multiple impacts of nitrogen enrichment on soil carbon: plant, microbial and geochemical controls. *Ecology Letters*, 2018, 21(8): 1162-1173.
- [55] Pisani O, Frey S D, Simpson A J, Simpson M J. Soil warming and nitrogen deposition alter soil organic matter composition at the molecular-level. *Biogeochemistry*, 2015, 123(3): 391-409.
- [56] Terrer C, Phillips R P, Hungate B A, Rosende J, Pett-Ridge J, Craig M E, van Groenigen K J, Keenan T F, Sulman B N, Stocker B D, Reich P B, Pellegrini A F A, Pendall E, Zhang H, Evans R D, Carrillo Y, Fisher J B, Van Sundert K, Vicca S, Jackson R B. A trade-off between plant and soil carbon storage under elevated CO₂. *Nature*, 2021, 591(7851): 599-603.