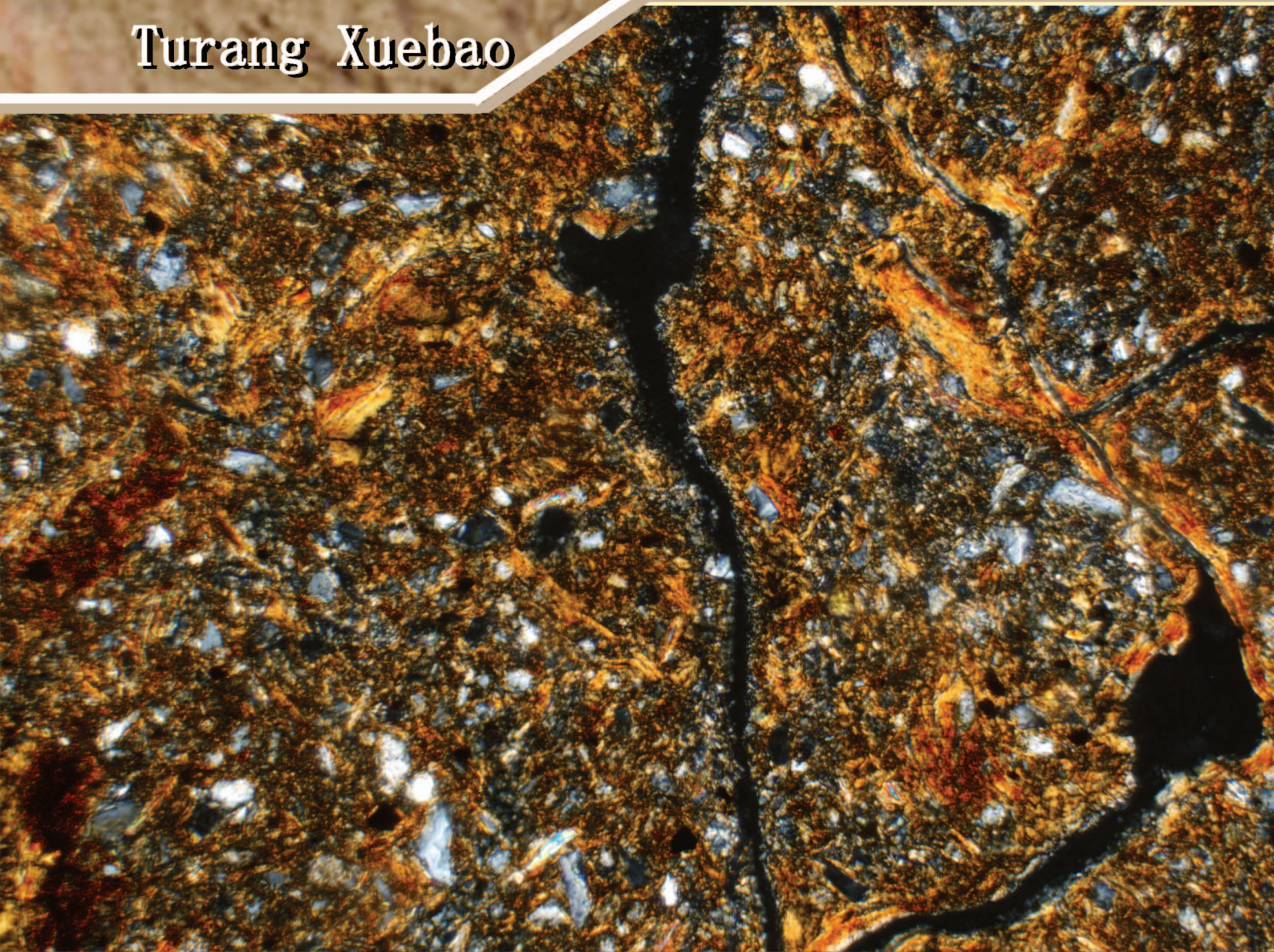


ISSN 0564-3929

Acta Pedologica Sinica 土壤学报

Turang Xuebao



中国土壤学会 主办
科学出版社 出版

2015

第 52 卷 第 2 期

Vol.52 No.2

《土壤学报》编辑委员会

主 编: 史学正

执行编委: (按姓氏笔画为序)

| | | | | | | |
|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| 丁维新 | 巨晓棠 | 王敬国 | 王朝辉 | 史 舟 | 宇万太 | 朱永官 |
| 李永涛 | 李芳柏 | 李保国 | 李 航 | 吴金水 | 沈其荣 | 张玉龙 |
| 张甘霖 | 张福锁 | 陈德明 | 邵明安 | 杨劲松 | 杨明义 | 杨林章 |
| 林先贵 | 依艳丽 | 周东美 | 周健民 | 金继运 | 逢焕成 | 胡 锋 |
| 施卫明 | 骆永明 | 赵小敏 | 贾仲君 | 徐国华 | 徐明岗 | 徐建明 |
| 崔中利 | 常志州 | 黄巧云 | 章明奎 | 蒋 新 | 彭新华 | 雷 梅 |
| 窦 森 | 廖宗文 | 蔡祖聪 | 蔡崇法 | 潘根兴 | 魏朝富 | |

编辑部主任: 陈德明

责任编辑: 汪枏生 卢 萍 檀满枝

土 壤 学 报

Turang Xuebao

(双月刊, 1948年创刊)

第52卷 第2期 2015年3月

ACTA PEDOLOGICA SINICA

(Bimonthly, Started in 1948)

Vol. 52 No. 2 Mar., 2015

编 辑 《土壤学报》编辑委员会
地址: 南京市北京东路71号 邮政编码: 210008
电话: 025 - 86881237
E-mail: actapedo@issas.ac.cn

Edited by Editorial Board of Acta Pedologica Sinica
Add: 71 East Beijing Road, Nanjing 210008, China
Tel: 025 - 86881237
E-mail: actapedo@issas.ac.cn

主 编 史学正
主 管 中国科学院
主 办 中国土壤学会
承 办 中国科学院南京土壤研究所

Editor-in-Chief Shi Xuezheng
Superintended by Chinese Academy of Sciences
Sponsored by Soil Science Society of China
Undertaken by Institute of Soil Science,
Chinese Academy of Sciences

出 版 科 学 出 版 社
地址: 北京东黄城根北街16号 邮政编码: 100717

Published by Science Press
Add: 16 Donghuangchenggen North Street,
Beijing 100717, China

印刷装订 北京中科印刷有限公司
总 发 行 科 学 出 版 社
地址: 北京东黄城根北街16号 邮政编码: 100717
电话: 010 - 64017032
E-mail: journal@mail.sciencep.com

Printed by Beijing Zhongke Printing Limited Company
Distributed by Science Press
Add: 16 Donghuangchenggen North Street,
Beijing 100717, China
Tel: 010 - 64017032
E-mail: journal@mail.sciencep.com

国外发行 中国国际图书贸易总公司
地址: 北京399信箱 邮政编码: 100044

Foreign China International Book Trading Corporation
Add: P. O. Box 399, Beijing 100044, China

国内统一刊号: CN 32-1119/P

国内邮发代号: 2-560

国外发行代号: BM45

定价: 60.00元

国 内 外 公 开 发 行



ISSN 0564-3929



9 770564 392156

DOI: 10. 11766/trxb201408280430

森林土壤氧化亚氮排放对大气氮沉降增加的 响应研究进展*

方华军¹ 程淑兰² 于贵瑞¹ 王永生¹ 徐敏杰²
党旭升¹ 李林森² 王磊¹ 李晓玉¹ 司高月²

(1 中国科学院地理科学与资源研究所, 生态系统观测与模拟重点实验室, 北京 100101)

(2 中国科学院大学资源与环境学院, 北京 100049)

摘 要 森林土壤 N_2O 来源于土壤氮素的氧化还原反应, 硝化、反硝化、硝化细菌反硝化以及化学反硝化是其产生的四个关键过程。当前, 氮素富集条件下森林土壤 N_2O 排放存在硝化和反硝化主导作用之争, 对大气氮沉降增加的响应模式以及微生物驱动物理机制尚不清楚。综述了森林土壤 N_2O 来源的稳定性同位素拆分, 森林土壤总氮转化和 N_2O 排放对增氮的响应规律, 增氮对 N_2O 产生菌群落活性和组成的影响, 并指出研究的薄弱环节与未来的研究重点。总体而言, 森林土壤 N_2O 排放对大气氮沉降增加的响应呈现非线性, 包括初期无明显响应、中期缓慢增加和后期急剧增加三个阶段, 取决于森林生态系统“氮饱和”程度。施氮会引起森林土壤有效氮由贫氮向富氮的转变, 相应地改变了土壤硝化细菌和反硝化细菌群落丰度与组成, 进而影响土壤 N_2O 排放。由于森林土壤 N_2O 排放监测、土壤总氮转化和 N_2O 产生菌群落动态研究多为独立进行的, 难以阐明微生物功能群与 N_2O 排放之间的耦合关系。未来研究应该有机结合 ^{15}N - ^{18}O 标记和分子生物学技术, 准确量化森林土壤 N_2O 的来源, 揭示森林土壤 N_2O 排放对增氮的非线性响应机理。

关键词 大气氮沉降; 氧化亚氮排放; 硝化细菌; 反硝化细菌; 同位素标记; 分子生物学

中图分类号 Q154 **文献标识码** A

氧化亚氮 (N_2O) 是地球大气中仅次于 CO_2 和 CH_4 的第三大温室气体, 百年尺度上单分子 N_2O 的增温潜势 (GWP) 分别是 CH_4 和 CO_2 的 21 倍和 298 倍, 对全球变暖的贡献约占 6%^[1]。除温室效应外, N_2O 在平流层中可被进一步氧化为 NO , 是导致臭氧层破坏的主要原因之一^[2]。长寿命 N_2O 在大气中的微小积累就会产生长期破坏性的影响, 准确预测和减少 N_2O 排放是目前面临的最严峻的挑战。现有研究表明, 过去 150 年来人类活动导致大气 N_2O 浓度升高了 18%, 目前仍以每年 0.25% 的速度攀升^[1]。同时, 大气中 N_2O 的源与汇并不平衡, 有关陆地 N_2O 来源的估算存在很大的不确定性。据估计, 全球大气 N_2O 源为 16.3 Tg a^{-1} , 自然源和人为源分别占 67.5% 和 32.5%; 其中自然植被土壤 N_2O 排放量为 6.6 Tg a^{-1} , 占总自然源的 60%^[3]。

全球大气 N_2O 的汇为 12.6 Tg a^{-1} , 主要在平流层被光解为 NO_x , 进而转化成硝酸或硝酸盐并通过干湿沉降移出大气, 土壤和水体对 N_2O 的吸收能力较弱^[3]。由于平流层光解 N_2O 的能力基本恒定, 因此大气 N_2O 浓度的持续升高在一定程度上与自然植被土壤 N_2O 排放增加有关^[4]。

人类活动不仅增加大气 N_2O 浓度, 同时还会向大气中排放大量的活性氮, 导致大气氮沉降急剧增加。过去 150 年来, 人为排放的活性氮从 15 Tg a^{-1} 增加到 187 Tg a^{-1} ^[5]。至 20 世纪 90 年代, 全球大气氮沉降量已高达 105 Tg a^{-1} , 并呈逐年增加趋势^[5]。我国是全球三大沉降集中区之一, 大气氮沉降平均为 $12.9 \sim 21.1 \text{ kg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ^[6-7]; 如果考虑 NH_3 和颗粒态氮的沉降, 局部地区 (如华北平原农业区) 氮沉降量甚至高达 $99 \sim 117 \text{ kg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ^[8]。自

* 国家自然科学基金项目 (41471212, 31470558, 31290221, 31130009, 31290222)、国家重点基础研究发展计划项目 (2012CB417103)、中国科学院地理科学与资源研究所“秉维”优秀青年人才基金项目 (2011RC202) 和中国科学院战略性先导科技专项 (XDA05050600) 资助
作者简介: 方华军 (1978—), 男, 安徽巢湖人, 博士, 副研究员, 主要从事土壤碳氮生物地球化学研究。E-mail: fanghj@igsnr.ac.cn
收稿日期: 2014-08-28; 收到修改稿日期: 2014-12-05

然状态下,森林生态系统生产力普遍受到氮素限制,尤其是高纬度的北方森林和温带森林群区(Biome)。大气氮沉降增加能够提高陆地生态系统氮素的可利用性,增加净第一性生产力,在一定程度上可以解释“失踪碳汇”(missing C sink)的分布^[9]。但是,如果考虑氮沉降对土壤 N₂O 和 CH₄ 通量的影响,由氮沉降产生的固碳潜力将被抵消 53%~76%^[10]。由此可见,阐明森林土壤 N₂O 排放对大气氮沉降增加的响应是准确评价区域尺度森林生态系统固碳效率的前提^[11]。传统观点认为,占地球陆地面积 17% 的热带森林土壤对 N₂O 排放贡献较大,而温带和北方森林土壤 N₂O 排放量较小^[12-13]。然而,近年来一些研究发现,由于气温升高和大气氮沉降增加提高了高纬度地区森林、苔原等自然生态系统氮素的可利用性,导致该区土壤也大量排放 N₂O^[14-15]。长期以来对高纬度地区自然植被土壤 N₂O 排放的忽视,可能是导致全球 N₂O 收支研究中诸多不确定性的原因之一。

研究森林土壤 N₂O 排放对大气氮沉降增加的响应具有重要的理论与实践意义。阐明森林土壤-大气界面 N₂O 净交换通量、主要产生过程和关键功能微生物群落动态对增氮的响应机理,是检验土壤 N₂O 排放对增氮响应多阶段模式的理论基础,也是完善陆地生态系统碳氮耦合过程模型的关键。深入理解森林土壤 N₂O 排放与土壤氮素总转化、硝化-反硝化细菌群落动态之间的耦合机理,在提高森林生态系统氮素利用率、控制土壤 N₂O 排放、降低区域碳源汇估算的不确定性等方面也至关重要。然而,由于森林生态系统氮循环的复杂性以及较高的空间异质性,目前国内外该领域研究进展缓慢,野外长期控制实验数据缺乏,驱动机制尚不完全清楚。因此,本文从森林土壤 N₂O 的产生路径着手,分别综述土壤氮素转化过程与 N₂O 产生之间的内在联系,土壤 N₂O 来源与稳定性同位素拆分,土壤 N₂O 对增氮的响应规律以及潜在的微生物学机理,并指出各个研究领域的薄弱环节,明确未来可能的研究重点。

1 森林土壤氮转化过程及其对增氮的响应

森林土壤 N₂O 主要来源于硝化、反硝化和硝化细菌反硝化过程(图 1),受土壤温度、水分、有效碳氮含量、C/N、pH 以及土壤微生物群落组成的影

响^[16-18]。在不同的环境条件下,支配土壤 N₂O 产生的微生物过程有很大的差异。在中度湿润、寒冷和 NH₄⁺ 富集的北方森林土壤中,硝化作用支配着土壤 N₂O 的排放^[19]。相反,对于水分饱和、严格厌氧环境且 NO₃⁻ 相对富集的亚热带-热带森林土壤,反硝化是 N₂O 的主要产生过程^[20-21]。Venterea 等^[22] 基于美国马萨诸塞州 2 种温带森林氮沉降模拟控制试验,发现总氮氧化物(N₂O 和 NO)通量与土壤净硝化速率以及 NO₃⁻ 浓度正相关,添加乙炔能够抑制硝化过程和 NO 的产生,表明自养硝化过程是 NO 增加的主要原因。Rosenkranz 等^[23] 指出地中海南欧海松林中显著的 N₂O 吸收和 NO 排放与土壤中无机氮含量极低有关;NO 释放速率与总氮矿化、硝化速率显著正相关,与土壤水分显著负相关,表明氮限制刺激了土壤 O₂ 的消耗以及 N₂O 的吸收。Ambus 等^[24] 调查了欧洲 11 种森林站点土壤氮素转化和 N₂O 排放,发现 N₂O 排放与总硝化速率正相关,落叶林的总硝化速率、N₂O 排放速率和 N₂O 通量/总硝化速率比值均显著高于针叶林。Kachenchart 等^[25] 研究得出泰国热带雨林土壤 N₂O 释放通量的变异与土壤充水孔隙(WFPS)、反硝化、微生物生物量碳密切相关,而与土壤硝化无关,表明在无机氮和有机碳丰富的土壤中 WFPS 通过反硝化过程控制着土壤 N₂O 的排放。由此可见,森林土壤无机氮含量由土壤总氮素转化速率控制^[26],土壤 N₂O 排放与土壤矿化、硝化、固持和反硝化等过程紧密耦合在一起^[27]。

氮沉降对森林土壤矿化、硝化和反硝化的影响有增加^[28]、降低^[29]和无影响^[30]等三种观点,取决于森林生态系统“氮饱和”阶段^[31]。所谓“氮饱和”是指当大气干湿沉降输入生态系统的氮超出植物和微生物等的需求时,生态系统就达到氮素饱和状态,引起植物和土壤碳氮等过程发生一系列变化^[29]。在氮饱和初期,外源性氮被土壤有机质(SOM)吸收,C/N 比下降,增加了分解过程中氮的释放速度^[32]。而在氮饱和后期,增氮降低了胞外酶的代谢效率和分解速度,而且土壤腐殖质降解酶的数量随着土壤无机氮含量的增加而减少,共同导致土壤氮的矿化速率下降^[33]。由于存在过量可利用 NH₄⁺-N,土壤硝化作用增强,NO₃⁻-N 淋溶和 N₂O 排放急剧增加^[34]。虽然一些研究发现氮沉降增加改变了氮限制森林土壤氮的矿化和硝化速率,但是其研究方法多为室内异位培养或野外原位培养,没

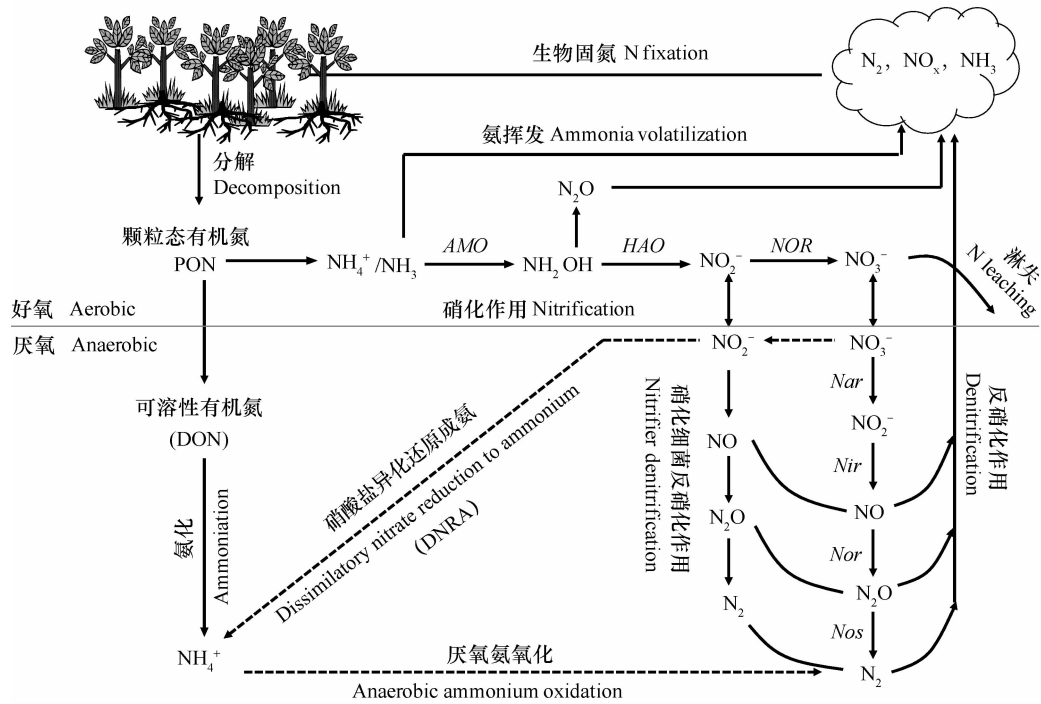


图1 森林土壤氮素循环过程及关键催化酶

注:AMO为氨单加氧酶,HAO为羟胺氧化还原酶,NOR为亚硝酸氧化还原酶,Nar为硝酸盐还原酶,Nir为亚硝酸还原酶,Nor为一氧化氮还原酶,Nos为氧化亚氮还原酶 Note:AMO, HAO, NOR, Nar, Nir, Nor and Nos stands for ammonia monooxygenase, hydroxylamine oxidoreductase, nitrite oxidoreductase, nitrate reductase, nitrite reductase, nitric oxide reductase and nitrous oxide reductase, respectively

Fig. 1 Nitrogen transformation processes and key enzymes in forest soils

有区分土壤氮总矿化量和 NH_4^+ 固持量,也没有准确区分土壤氮总硝化速率的增加量和 NO_3^- 的消耗量对增氮的响应。 ^{15}N 稀释法通过一次性标记就能够量化土壤氮素总矿化、总硝化、 NH_4^+ 固持和 NO_3^- 消耗量,但能够界定的土壤氮素转化的种类仍然十分有限^[26]。近年来, ^{15}N 成对标记 ($^{15}\text{NH}_4^+$ 和 $^{15}\text{NO}_3^-$) 与 ^{15}N 示踪模型相结合,采用马尔科夫链-蒙特卡罗 (MCMC) 中心算法优化模型参数,利用 Michaelis-Menten 动力学方程能够量化 10 种氮素转化速率 (图 2):①惰性有机氮矿化为 NH_4^+ (M_{Nrec})、②活性有机氮矿化为 NH_4^+ (M_{Nlab})、③ NH_4^+ 固持为活性有机氮 ($I_{\text{NH}_4^+\text{-Nlab}}$)、④ NH_4^+ 固持为惰性有机氮 ($I_{\text{NH}_4^+\text{-Nrec}}$)、⑤吸附态 NH_4^+ 的释放 ($R_{\text{NH}_4^+\text{ads}}$)、⑥ NH_4^+ 吸附到阳离子交换点上 ($A_{\text{NH}_4^+}$)、⑦ NH_4^+ 氧化为 NO_3^- (自养硝化, $O_{\text{NH}_4^+}$)、⑧惰性有机氮氧化为 NO_3^- (异养硝化, O_{Nrec})、⑨ NO_3^- 固持为惰性有机氮 ($I_{\text{NO}_3^-}$)、⑩ NO_3^- 异质还原为 NH_4^+ ($D_{\text{NO}_3^-}$)。该方法在一定程度上可以弥补培养法和单一 ^{15}N 示踪方法的不足,能够准确地揭示森林土壤氮素持留能力以及土壤氮素转化、排放过程之间的关联机制。

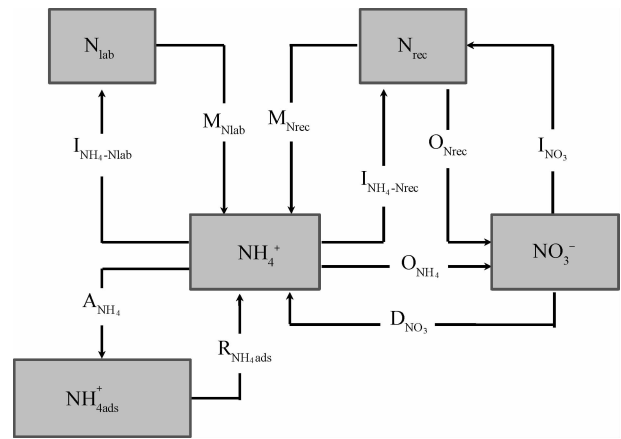


图2 ^{15}N 示踪模型中土壤氮库(方框)和氮素转化速率(箭头)^[26]

Fig. 2 Soil N pools and N transformation rates in the ^{15}N tracing model

2 土壤 N_2O 通量来源的稳定性同位素拆分

总体而言,土壤中产生的 N_2O 绝大部分来自生物途径,即硝化和反硝化作用,化学反硝化这一非

生物途径产生的 N_2O 很少^[3]。土壤是一个不均匀体,好氧区域和厌氧区域镶嵌组成一个有机整体,土壤中硝化作用和反硝化作用可在适宜的区域中同时发生,且均产生 N_2O ^[20]。在不同的水分、氧气和有效氮条件下,硝化作用和反硝化作用对 N_2O 的贡献也不相同^[35]。目前,区分硝化作用和反硝化作用对 N_2O 排放相对贡献率的方法有三种:(1)硝化和反硝化抑制剂法^[36]; (2)气压过程区分法^[37]; (3)¹⁵N 和 ¹⁸O 富集法^[38]。前两种方法存在很多缺陷,不能客观地反映田间条件下硝化作用和反硝化作用对 N_2O 通量的贡献^[3]。¹⁵N 示踪法假定硝化作用产生 N_2O 的 ¹⁵N 丰度值与 NH_4^+ 库的 ¹⁵N 丰度值相同,而反硝化产生 N_2O 的 ¹⁵N 丰度值与 NO_3^- 库的 ¹⁵N 丰度值相同;假定只有硝化作用和反硝化作用产生 N_2O ,据此可根据土壤 NH_4^+ 、 NO_3^- 和土壤排放 N_2O 的 ¹⁵N 原子百分超(α_d 、 α_n 、 α_m)计算出硝化和反硝化作用对 N_2O 通量的贡献率。Ingwersen 等^[39]报道温带酸性森林土壤 N_2O 来自硝化过程的比例仅为 0.05%。Ambus 等^[24]利用 ¹⁵N 示踪技术研究欧洲森林土壤 N_2O 的来源,发现 NO_3^- 是 N_2O 产生的主要底物,平均贡献率为 62%,而 NH_4^+ 平均贡献率为 34%。Horvath 等^[40]也报道高水分、低 C/N 比的欧洲云杉和栎林土壤以反硝化过程为主, N_2O 通量较

NO 通量高几个数量级。Zhang 等^[21]研究发现,在好氧条件下反硝化过程对中国亚热带森林土壤 N_2O 产生的贡献为 53.5%~56.1%,异养硝化过程贡献为 27.3%~41.8%,而自养硝化过程的贡献很小。由此可见,不同类型森林土壤 N_2O 通量的来源比例差异很大;目前只有少量研究利用 ¹⁵N 示踪技术来比较施氮前后硝化和反硝化过程对 N_2O 通量的贡献^[35],鲜有研究比较氮素富集条件下不同类型森林土壤 N_2O 的来源的差异。

在研究方法上,¹⁵N-¹⁸O 双同位素富集法更能准确地量化 N_2O 各种来源的比例。相对于 ¹⁵N 和 ¹⁸O 而言,土壤微生物更喜欢分馏¹⁴N 和 ¹⁶O^[41];土壤氨氧化菌利用土壤空气中的 O_2 来氧化 NH_3 ,而利用 H_2O 将产生的羟胺氧化为 NO_2^- ;因此硝化过程产生的 N_2O 能反映土壤 O_2 的 ¹⁸O 信号,而硝化细菌反硝化过程产生的 N_2O 的 ¹⁸O 丰度能同时反映土壤 O_2 和 H_2O 的同位素信号(图 3)。例如,氨氧化菌利用土壤空气中的 O_2 氧化 NH_3 ,而利用土壤 H_2O 将产生的羟胺氧化为 NO_2^- 。来自硝化反应的 N_2O 其 ¹⁶O/¹⁸O 信号反映了土壤 O_2 的特征,而来自硝化细菌的反硝化过程的 N_2O 其 ¹⁶O/¹⁸O 信号表明氧原子有 50% 来源于土壤 O_2 ,此外 50% 来源于土壤 H_2O (图 3)。除了硝化和反硝化作用,当土壤水分不利

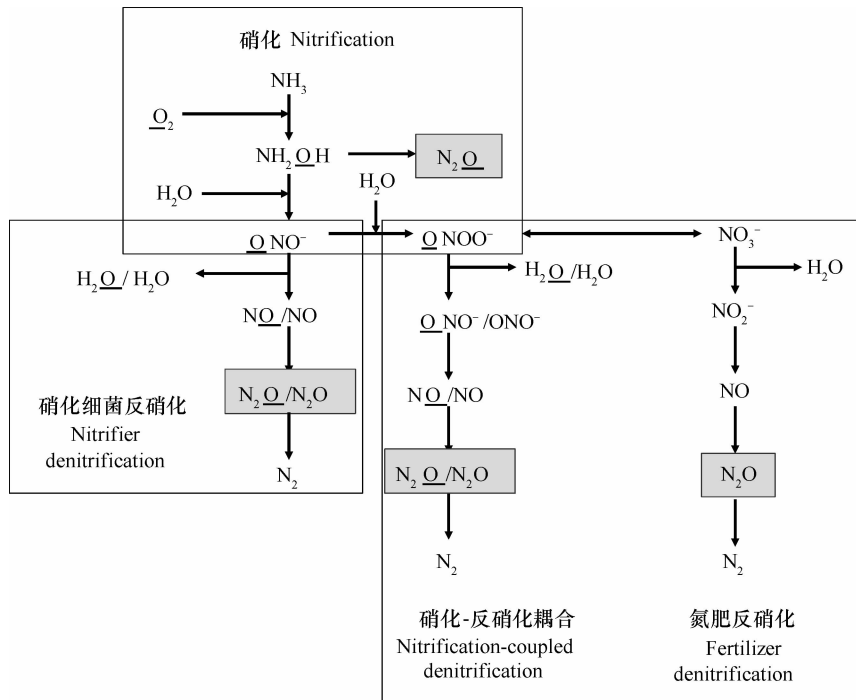


图 3 土壤硝化、硝化细菌反硝化、反硝化作用生成 N_2O 过程中氮、氧来源(ONO⁻:亚硝酸盐; ONOO⁻:硝酸盐^[44])

Fig. 3 Sources of nitrogen and oxygen in N_2O generation from nitrification, nitrifier denitrification and denitrification

(ONO⁻: nitrite; ONOO⁻: nitrate)

<http://pedologica.issas.ac.cn>

于反硝化过程发生时,土壤硝化细菌反硝化作用也产生大量的 N_2O [42]。相比而言,单一 ^{15}N 示踪法假定 ^{15}N 在 NH_4^+ 和 NO_3^- 库中的分布是均匀的,但在氮限制(以 NH_4^+ 为主)或氮饱和(以 NO_3^- 为主)的陆地生态系统中,这一假设难以成立。氮氧双同位素富集法可以有效降低单一同位素估算产生的偏差,而且比抑制剂法和气压过程区分法更为准确,能同时区分硝化、硝化细菌反硝化和反硝化作用产生的 N_2O 。由于 N_2O 产生是由微生物介导的,氨氧化微生物、硝化细菌和反硝化细菌群落丰度及组成与 N_2O 排放之间存在显著的耦合关系 [43]。为了更深入探讨土壤 N_2O 释放机理,未来研究需将 ^{15}N - ^{18}O 双标记与功能微生物群落组成测定相结合,尤其是在 RNA 水平上标记功能微生物群落,有望阐明森林土壤 N_2O 产生的来源以及各组分对增氮的响应。

3 森林土壤 N_2O 排放对大气氮沉降增加的响应

3.1 森林土壤 N_2O 排放对增氮的响应特征

大气氮沉降/施氮对森林土壤 N_2O 排放存在促进 [45]、抑制 [46] 和无显著影响 [47] 等三种结论,且以促进效应为主 [48]。森林土壤 N_2O 排放对增氮响应的差异与土壤固有的氮状态、C/N 比、 O_2 浓度、施氮类型、施氮剂量和持续时间等因素有关 [30]。理论上,土壤 N_2O 通量对氮素输入的反应取决于植物和土壤微生物对氮素的竞争利用。如果氮素不能满足植物的需求,土壤 N_2O 的产生与排放受到氮的抑制。由于植物对土壤氮的竞争和获取能力强于 N_2O 产生菌,在植物对氮的需求下降之前,土壤 N_2O 通量会很小。在受氮限制的森林土壤中,植物根系与土壤微生物会激烈竞争无机氮,大多数氮被根系吸收,硝化细菌和反硝化细菌的活性受到土壤有效氮的制约 [49]。因此,施氮初期,少量的沉降氮主要被植物吸收利用,存留在土壤中的沉降氮很少,土壤有效氮含量未发生明显的变化,不足以改变土壤氮的矿化、硝化和反硝化速率,因此对土壤 N_2O 排放无显著影响 [47]。随着外源性氮的累积,增加了硝化细菌和反硝化细菌氮的可利用性,土壤中氮的限制作用被缓解,土壤硝化和反硝化作用增强,土壤 N_2O 的排放量急剧增加 [14]。除了直接增加土壤无机氮含量外,氮沉降输入还会导致土壤酸化,增强反硝化作用并提高 N_2O/N_2 比例 [50]。土壤酸化促进 N_2O 排放的潜在机制是:土壤 NH_3 是氨氧化菌的

真正底物,土壤酸化通过降低 NH_3 的有效性来抑制自养硝化 [51];此外,低土壤 pH 可能通过 NO_2^- 的化学反硝化作用和抑制 N_2O 还原酶活性,进而来提高硝化速率和表观 N_2O 产生量 [52]。

综上所述,森林土壤 N_2O 排放对施氮剂量的响应大致分为三个阶段:①相对于土壤微生物过程而言,植物吸收是有效氮的汇,土壤中无机氮无明显积累甚至下降,土壤 N_2O 通量对施氮剂量增加的响应不明显。②当植物对有效氮的需求得到满足后,多余的无机氮会被土壤硝化细菌和反硝化细菌所利用,土壤 N_2O 释放量随着施氮剂量线性增加。③随着土壤无机氮的进一步累积,土壤微生物可利用氮素大幅度增加,更大比例的无机氮以 N_2O 的形式排出 [53],土壤 N_2O 排放随着施氮剂量非线性增加 [54]。过去有关森林土壤 N_2O 排放对大气氮沉降增加的响应研究多集中于非氮限制的热带和亚热带森林以及氮沉降较高的温带森林,短期内 (< 3 年)只能观测到土壤 N_2O 排放对增氮响应的第二阶段特征(线性增加阶段);迄今为止,不同森林类型土壤 N_2O 排放量与大气氮沉降水平之间的非线性关系尚不清楚,引起不同气候区典型森林土壤 N_2O 排放急剧转变的大气氮沉降临界水平尚未确定。

3.2 森林土壤 N_2O 排放对增氮响应的微生物学机制

介导森林土壤 N_2O 排放的微生物群落包括硝化细菌(氨氧化细菌、古菌及亚硝酸盐氧化菌)和反硝化细菌 [55] 以及部分菌根真菌 [56]。催化硝化反应的酶有 3 种:氨单加氧酶(*amo*)、羟胺氧化还原酶(*hao*)和亚硝酸氧化还原酶(*nor*) (图 1);催化反硝化过程的酶有 4 种:硝酸还原酶(*narG/napA*)、亚硝酸还原酶(*nirK/nirS*)、一氧化氮还原酶(*nor*)和氧化亚氮还原酶(*nosZ*) (图 1)。Xue 等 [57] 研究发现土壤 NO_3^- 浓度与反硝化基因、 NH_4^+ 浓度与氨化基因、 N_2O 通量与反硝化基因之间均显著相关,表明土壤氮素可利用性、土壤氮过程与相关的功能基因之间具有密切的联系。森林土壤硝化和反硝化微生物特定种群对施氮的响应包括促进 [55]、抑制 [58] 和无影响 [59] 等三种结论。例如, Schmidt 等 [59] 利用克隆测序和变性梯度凝胶电泳(DGGE)技术研究了苏格兰南部氮限制和氮饱和两种酸性云杉林土壤 β -变形菌亚纲氨氧化菌的 16S rRNA 和氨单加氧酶(*amoA*)基因,结果表明:氮沉降对氮限制森林土壤的氨氧化菌群落(欧洲亚硝化单胞菌属 *Nitrosomonas europaea* 和亚硝化螺菌属 *Nitrosospira*)没有影响;而

氮饱和的土壤以非氨氧化菌群落为主,表明高氮沉降地区自养型氨氧化菌对 N_2O 产生的贡献较小。Stopnisek 等^[60]和 Levicnik-Hofferle 等^[61]研究了添加铵态氮肥对酸性森林泥碳土细菌型和奇古菌型氨氧化微生物群落的影响,发现奇古菌氨氧化微生物群落支配着低 NH_4^+ 森林土壤的铵氧化过程,外源性 NH_4^+ -N 输入刺激了奇古菌对有机氮的矿化和铵氧化。相似地,Isobe 等^[62]在长期施氮的中国亚热带森林土壤中未检测到氨氧化细菌(AOB),而古菌型 *amoA* 基因丰度较高且与土壤总硝化速率显著相关,说明假古菌群落支配着土壤硝化过程。Szikics 等^[63]利用定量聚合酶链反应扩增(qPCR)技术和末端限制性片段长度多态性(T-RFLP)技术研究增水和施氮对欧洲两种温带森林土壤氨氧化细菌(AOB)和氨氧化古菌(AOA)群落的影响,发现水氮控制选择性地改变了两种森林土壤 AOB 和 AOA 群落数量和组成。

反硝化细菌群落对增氮也很敏感,并会产生某种适应性。Szikics 等^[64]利用 qPCR 技术和 T-RFLP 技术,分析北美贫碳和富碳两种森林土壤反硝化细菌群落的 *nirK* 活性,发现两者之间存在显著的差异,氮素(NH_4^+ 和 NO_3^-)输入迅速改变 NO 和 N_2O 的排放速率但不影响 *nirK* 基因的丰度。但是长期施氮降低了森林土壤 *nirK* 基因丰度,体现了土壤 *nirK* 对碳的有效性、水分和 pH 变化的响应^[65]。在德国中部 Solling 氮沉降移除实验(Roof 实验)中,Kandeler 等^[66]以 16S rRNA 基因、硝酸还原酶基因和反硝化细菌基因作为特异的分子标记,利用 qPCR 技术分析云杉林不同深度土壤总细菌、硝酸还原细菌和反硝化细菌的活性,发现氮沉降移除会短暂影响微生物总呼吸和硝酸还原酶呼吸,但是对总细菌、 NO_3^- 还原菌和反硝化细菌群落没有影响;*nosZ*、16S rRNA 基因和 *nosZ/nirK* 比率随着土壤深度的增加而增加,表明矿物质土壤中反硝化细菌的比例高于有机层^[66]。Barta 等^[67]研究了氮素富集条件下波希米亚云杉林土壤溶解性有机碳(DOC)、pH 与 *nirK/nirS* 反硝化基因丰度之间的关系,发现 *nirK* 与有效磷含量、DOC、pH 显著相关,说明反硝化细菌群落对有效磷响应敏感,并且 DOC 和 pH 低于一定阈值后 *nirK/nirS* 型反硝化菌群落数量会急剧下降。可见,施氮引起森林土壤由贫氮向富氮的转变,土壤硝化细菌和反硝化细菌群落也会相应地发生变化,进而影响土壤 N_2O 的产生速率与排放通量。然而,不同森林类型“氮饱和”过程中土壤硝化-反硝化细菌功

能群的演变特征尚不清楚,对土壤硝化细菌和反硝化细菌数量、组成与土壤 N_2O 排放通量之间的耦合关系也知之甚少。

4 存在问题与展望

目前关于森林土壤 N_2O 排放对氮沉降增加的响应已开展了一些探索,但总体上还不够深入,存在许多问题亟待解决。首先,以往的研究多集中于氮素有效性较高的热带和亚热带森林生态系统,普遍认为土壤 N_2O 通量与氮沉降水平线性相关,即不同氮沉降水平下 N_2O 排放损失的比例相同,近年来这种观点备受质疑^[54];其次,虽然土壤 N_2O 产生的“漏管”(Hole-in-the-pipe)模型理论很早被提出^[68],但是关于土壤氮素总转化过程与 N_2O 排放之间的耦合关系在野外尚未得到验证;再次,土壤 N_2O 的产生过程极其复杂,由于研究方法的限制至今未能准确地地区分土壤 N_2O 的来源以及不同组分的相对贡献;最后,过去关于森林土壤 N_2O 排放对大气氮沉降响应的环境控制机制研究较多,但是对森林土壤 N_2O 产生的微生物学机理缺乏系统性研究。基于上述研究的薄弱环节和存在的问题,在未来几年内,森林土壤 N_2O 排放对增氮的响应应在以下三个方面加强研究:(1) N_2O 排放对增氮的非线性响应。以典型气候区代表性森林为研究对象,构建多形态(NH_4^+ 、 NO_3^- 、有机氮)、多水平的增氮控制试验,明晰土壤 N_2O 排放对增氮的非线性响应函数,确定导致其急剧转变的大气氮沉降临界水平;(2) 氮素转化与 N_2O 排放的关联。结合 ^{15}N - ^{18}O 双同位素标记和 ^{15}N 示踪模型解析土壤氮素转化与土壤 N_2O 排放之间的联系,明确有效氮迥异的北方和南方森林土壤 N_2O 来源的差异;(3) 施氮对 N_2O 产生菌群落的影响。利用分子生物学和宏基因组学方法,深入研究增氮对土壤氨氧化菌(AOA/AOB)、硝化细菌和反硝化细菌群落丰度和组成的影响,揭示土壤功能微生物群落与 N_2O 排放的耦合机制。以期通过上述研究,能够较为全面地理解森林土壤 N_2O 排放对增氮的非线性响应机制。

5 结论

森林土壤 N_2O 产生为氨氧化菌、硝化细菌和反硝化细菌介导的微生物学过程,与植物-微生物氮素竞争利用及土壤总氮转化过程紧密耦合在一起。

森林土壤 N_2O 排放对大气氮沉降增加呈现非线性响应模式,分为初期无响应、中期线性增加和后期指数增加三个阶段,取决于森林类型、土壤初始氮状态、土壤水热条件和施氮管理(氮肥类型、剂量、持续时间)等。总体而言,过去关于氮输入对土壤 N_2O 产生路径和相关功能微生物群落的影响做了一些前沿性的探讨,但是尚未形成结论性的认识;而且产生 N_2O 的功能微生物群落与土壤总氮转化过程多为独立进行的,难以阐明功能微生物群落与 N_2O 排放之间的耦合关系。未来研究需与 ^{15}N - ^{18}O 标记实验相结合,在 RNA 水平上标记功能微生物群落,深入揭示 N_2O 的排放机理及其对增氮的响应规律。

参考文献

- [1] Solomon S. Climate change 2007-the physical science basis: Working group I contribution to the fourth assessment report of the IPCC: Cambridge University Press, 2007
- [2] Davidson E A, Kanter D. Inventories and scenarios of nitrous oxide emissions. *Environmental Research Letters*, 2014, 9 (10): 1—12
- [3] 蔡祖聪,徐华,马静. 稻田生态系统 CH_4 和 N_2O 排放. 合肥: 中国科学技术大学出版社, 2009: 1—375. Cai Z C, Xu H, Ma J. Methane and nitrous oxide from rice-based ecosystems (In Chinese). Hefei: University of Science and Technology of China Press, 2009: 1—375
- [4] Wolf K, Veldkamp E, Homeier J, et al. Nitrogen availability links forest productivity, soil nitrous oxide and nitric oxide fluxes of a tropical montane forest in southern Ecuador. *Global Biogeochemical Cycles*, 2011, 25 (4): doi: 10.1029/2010GB003876
- [5] Galloway J N, Townsend A R, Erisman J W, et al. Transformation of the nitrogen cycle: Recent trends, questions, and potential solutions. *Science*, 2008, 320 (5878): 889—892
- [6] Lü C, Tian H. Spatial and temporal patterns of nitrogen deposition in China: Synthesis of observational data. *Journal of Geophysical Research*, 2007, 112 (D22): doi: 10.1029/2006J D007990
- [7] Liu X J, Zhang Y, Han W X, et al. Enhanced nitrogen deposition over China. *Nature*, 2013, 494 (7438): 459—462
- [8] He C E, Liu X J, Fangmeier A, et al. Quantifying the total airborne nitrogen-input into agroecosystems in the North China Plain. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2007, 121 (4): 395—400
- [9] Magnani F, Mencuccini M, Borghetti M, et al. The human footprint in the carbon cycle of temperate and boreal forests. *Nature*, 2007, 447 (7146): 848—851
- [10] Liu L L, Greaver T L. A review of nitrogen enrichment effects on three biogenic GHGs: The CO_2 sink may be largely offset by stimulated N_2O and CH_4 emission. *Ecology Letters*, 2009, 12 (10): 1103—1117
- [11] Janssens I A, Luyssaert S. Carbon cycle: Nitrogen's carbon bonus. *Nature Geoscience*, 2009, 2 (5): 318—319
- [12] Werner C, Butterbach-Bahl K, Haas E, et al. A global inventory of N_2O emissions from tropical rainforest soils using a detailed biogeochemical model. *Global Biogeochemical Cycles*, 2007, 21 (3): doi: 10.1029/2006GB002909
- [13] Koehler B, Corre M D, Veldkamp E, et al. Immediate and long-term nitrogen oxide emissions from tropical forest soils exposed to elevated nitrogen input. *Global Change Biology*, 2009, 15 (8): 2049—2066
- [14] Repo M E, Susiluoto S, Lind S E, et al. Large N_2O emissions from cryoturbated peat soil in tundra. *Nature Geoscience*, 2009, 2 (3): 189—192
- [15] Elberling B, Christiansen H H, Hansen B U. High nitrous oxide production from thawing permafrost. *Nature Geoscience*, 2010, 3 (5): 332—335
- [16] Baggs E M. A review of stable isotope techniques for N_2O source partitioning in soils: Recent progress, remaining challenges and future considerations. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 2008, 22 (11): 1664—1672
- [17] Ernfors M, von Arnold K, Stendahl J, et al. Nitrous oxide emissions from drained organic forest soils—An up-scaling based on C: N ratios. *Biogeochemistry*, 2007, 84 (2): 219—231
- [18] Baral B R, Kuyper T W, van Groenigen J W. Liebig's law of the minimum applied to a greenhouse gas: Alleviation of P-limitation reduces soil N_2O emission. *Plant and Soil*, 2014, 374 (1/2): 539—548
- [19] Morishita T, Aizawa S, Yoshinaga S, et al. Seasonal change in N_2O flux from forest soils in a forest catchment in Japan. *Journal of Forest Research*, 2011, 16 (5): 386—393
- [20] Zhang J B, Cai Z C, Cheng Y, et al. Denitrification and total nitrogen gas production from forest soils of Eastern China. *Soil Biology & Biochemistry*, 2009, 41 (12): 2551—2557
- [21] Zhang J B, Cai Z C, Zhu T B. N_2O production pathways in the subtropical acid forest soils in China. *Environmental Research*, 2011, 111 (5): 643—649
- [22] 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
- [23] Rosenkranz P, Bruggemann N, Papen H, et al. N_2O , NO and CH_4 exchange, and microbial N turnover over a Mediterranean pine forest soil. *Biogeosciences*, 2006, 3 (2): 121—133
- [24] Ambus P, Zechmeister-Boltenstern S, Butterbach-Bahl K. Sources of nitrous oxide emitted from European forest soils. *Biogeosciences*, 2006, 3 (2): 135—145
- [25] Kachenchart B, Jones D L, Gajseni N, et al. Seasonal nitrous oxide emissions from different land uses and their controlling factors in a tropical riparian ecosystem. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 2012, 158 (1): 15—30
- [26] Zhang J B, Cai Z C, Zhu T B, et al. Mechanisms for the retention of inorganic N in acidic forest soils of southern China. *Scientific Reports*, 2013, 3 (2432): doi: 10.1038/srep02342
- [27] Zhu T B, Meng T Z, Zhang J B, et al. Nitrogen mineralization,

- immobilization turnover, heterotrophic nitrification, and microbial groups in acid forest soils of subtropical China. *Biology and Fertility of Soils*, 2013, 49(3): 323—331
- [28] Corre M D, Veldkamp E, Arnold J, et al. Impact of elevated N input on soil N cycling and losses in old-growth lowland and montane forests in Panama. *Ecology*, 2010, 91(6): 1715—1729
- [29] Fenn M E, Poth M A, Terry J D, et al. Nitrogen mineralization and nitrification in a mixed-conifer forest in southern California: Controlling factors, fluxes, and nitrogen fertilization response at a high and low nitrogen deposition site. *Canadian Journal of Forest Research*, 2005, 35(6): 1464—1486
- [30] Martinson G O, Corre M D, Veldkamp E. Responses of nitrous oxide fluxes and soil nitrogen cycling to nutrient additions in montane forests along an elevation gradient in southern Ecuador. *Biogeochemistry*, 2013, 112(1/3): 625—636
- [31] Robertson G, Groffman P. Nitrogen transformations//Paul E A. *Soil microbiology, ecology and biochemistry*. New York: Springer, 2007: 341—364
- [32] Vanitchung S, Conrad R, Harvey N W. Fluxes and production pathways of nitrous oxide in different types of tropical forest soils in Thailand. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2011, 57(5): 650—658
- [33] Holtgrieve G W, Jewett P K, Matson P A. Variations in soil N cycling and trace gas emissions in wet tropical forests. *Oecologia*, 2006, 146(4): 584—594
- [34] Kiese R, Hewett B, Butterbach-Bahl K. Seasonal dynamic of gross nitrification and N₂O emission at two tropical rainforest sites in Queensland, Australia. *Plant and Soil*, 2008, 309(1/2): 105—117
- [35] Uchida Y, von Rein I, Akiyama H, et al. Contribution of nitrification and denitrification to nitrous oxide emissions in Andosol and from Fluvisol after coated urea application. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2013, 59(1): 46—55
- [36] Yu K W, Seo D C, DeLaune R D. Incomplete acetylene inhibition of nitrous oxide reduction in potential denitrification assay as revealed by using ¹⁵N-nitrate tracer. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 2010, 41(18): 2201—2210
- [37] Müller C, Abbasi M K, Kammann C, et al. Soil respiratory quotient determined via barometric process separation combined with nitrogen-15 labeling. *Soil Science Society of America Journal*, 2004, 68(5): 1610—1615
- [38] Park S, Perez T, Boering K A, et al. Can N₂O stable isotopes and isotopomers be useful tools to characterize sources and microbial pathways of N₂O production and consumption in tropical soils? *Global Biogeochemical Cycles*, 2011, 25(GB1001): doi: 10.1029/2009GB003615
- [39] Ingwersen J, Butterbach-Bahl K, Gasche R, et al. Barometric process separation: New method for quantifying nitrification, denitrification, and nitrous oxide sources in soils. *Soil Science Society of America Journal*, 1999, 63(1): 117—128
- [40] Horvath L, Fuhrer E, Lajtha K. Nitric oxide and nitrous oxide emission from Hungarian forest soils: Linked with atmospheric N-deposition. *Atmospheric Environment*, 2006, 40(40): 7786—7795
- [41] Bedard-Haughn A, van Groenigen J, van Kessel C. Tracing ¹⁵N through landscapes: Potential uses and precautions. *Journal of Hydrology*, 2003, 272(1/4): 175—190
- [42] Kool D M, Wrage N, Zechmeister-Boltenstern S, et al. Nitrifier denitrification can be a source of N₂O from soil: A revised approach to the dual-isotope labelling method. *European Journal of Soil Science*, 2010, 61(5): 759—772
- [43] Akiyama H, Morimoto S, Hayatsu M, et al. Nitrification, ammonia-oxidizing communities, and N₂O and CH₄ fluxes in an imperfectly drained agricultural field fertilized with coated urea with and without dicyandiamide. *Biology and Fertility of Soils*, 2013, 49(2): 213—223
- [44] Wrage N, van Groenigen J W, Oenema O, et al. A novel dual isotope labelling method for distinguishing between soil sources of N₂O. *Rapid Communication in Mass Spectrometry*, 2005, 19(22): 3298—3306
- [45] Kim Y S, Imori M, Watanabe M, et al. Simulated nitrogen inputs influence methane and nitrous oxide fluxes from a young larch plantation in northern Japan. *Atmospheric Environment*, 2012, 46(22): 36—44
- [46] Skiba U, Sheppard L J, Pitcairn C E R, et al. The effect of N deposition on nitrous oxide and nitric oxide emissions from temperate forest soils. *Water, Air, Soil Pollution*, 1999, 116(1/2): 89—98
- [47] Borcken W, Beese F. Control of nitrous oxide emissions in European beech, Norway spruce and Scots pine forests. *Biogeochemistry*, 2005, 76(1): 141—159
- [48] Lu M, Yang Y H, Luo Y Q, et al. Responses of ecosystem nitrogen cycle to nitrogen addition: A meta-analysis. *New Phytologist*, 2011, 189(4): 1040—1050
- [49] Raat K J, Tietema A, Verstraten J M. Nitrogen turnover in fresh Douglas fir litter directly after additions of moisture and inorganic nitrogen. *Plant and Soil*, 2010, 330(1/2): 115—126
- [50] Bergaust L, Mao Y, Bakken L R, et al. Denitrification response patterns during the transition to anoxic respiration and posttranscriptional effects of suboptimal pH on nitrogen oxide reductase in *Paracoccus denitrificans*. *Applied and Environmental Microbiology*, 2010, 76(19): 6387—6396
- [51] De Boer W, Kowalchuk G. Nitrification in acid soils: Micro-organisms and mechanisms. *Soil Biology & Biochemistry*, 2001, 33(7): 853—866
- [52] Mørkved P T, Dörsch P, Bakken L R. The N₂O product ratio of nitrification and its dependence on long-term changes in soil pH. *Soil Biology & Biochemistry*, 2007, 39(8): 2048—2057
- [53] McSwiney C P, Robertson G P. Nonlinear response of N₂O flux to incremental fertilizer addition in a continuous maize (*Zea mays* L.) cropping system. *Global Change Biology*, 2005, 11(10): 1712—1719
- [54] Hoben J P, Gehl R J, Millar N, et al. Nonlinear nitrous oxide (N₂O) response to nitrogen fertilizer in on-farm corn crops of the US Midwest. *Global Change Biology*, 2011, 17(2): 1140—1152

- [55] Nemergut D R, Townsend A R, Sattin S R, et al. The effects of chronic nitrogen fertilization on alpine tundra soil microbial communities: Implications for carbon and nitrogen cycling. *Environmental Microbiology*, 2008, 10(11): 3093—3105
- [56] Erfors M, Rutting T, Klemedtsson L. Increased nitrous oxide emissions from a drained organic forest soil after exclusion of ectomycorrhizal mycelia. *Plant and Soil*, 2011, 343(1/2): 161—170
- [57] Xue K, Wu L Y, Deng Y, et al. Functional gene differences in soil microbial communities from conventional, low-Input, and organic farmlands. *Applied and Environmental Microbiology*, 2013, 79(4): 1284—1292
- [58] Nilsson L O, Bååth E, Falkengren-Grerup U, et al. Growth of ectomycorrhizal mycelia and composition of soil microbial communities in oak forest soils along a nitrogen deposition gradient. *Oecologia*, 2007, 153(2): 375—384
- [59] Schmidt C S, Hultman K A, Robinson D, et al. PCR profiling of ammonia-oxidizer communities in acidic soils subjected to nitrogen and sulphur deposition. *FEMS Microbiology Ecology*, 2007, 61(2): 305—316
- [60] Stopnisek N, Gubry-Rangin C, Hofferle S, et al. Thaumarchaeal ammonia oxidation in an acidic forest peat soil is not influenced by ammonium amendment. *Applied and Environmental Microbiology*, 2010, 76(22): 7626—7634
- [61] Levicnik-Hofferle S, Nicol G W, Ausec L, et al. Stimulation of thaumarchaeal ammonia oxidation by ammonia derived from organic nitrogen but not added inorganic nitrogen. *FEMS Microbiology Ecology*, 2012, 80(1): 114—123
- [62] Isobe K, Koba K, Suwa Y, et al. High abundance of ammonia-oxidizing archaea in acidified subtropical forest soils in southern China after long-term N deposition. *FEMS Microbiology Ecology*, 2012, 80(1): 193—203
- [63] Szukics U, Hackl E, Zechmeister-Boltenstern S, et al. Rapid and dissimilar response of ammonia oxidizing archaea and bacteria to nitrogen and water amendment in two temperate forest soils. *Microbiological Research*, 2012, 167(2): 103—109
- [64] Szukics U, Hackl E, Zechmeister-Boltenstern S, et al. Contrasting response of two forest soils to nitrogen input: Rapidly altered NO and N₂O emissions and nirK abundance. *Biology and Fertility of Soils*, 2009, 45(8): 855—863
- [65] Wallenstein M D. Effects of increased nitrogen deposition on forest soil nitrogen cycling and microbial community structure. Durham, North Carolina, USA: Duke University, 2004
- [66] Kandeler E, Brune T, Enowashu E, et al. Response of total and nitrate-dissimilating bacteria to reduced N deposition in a spruce forest soil profile. *FEMS Microbiology Ecology*, 2009, 67(3): 444—454
- [67] Barta J, Melichova T, Vanek D, et al. Effect of pH and dissolved organic matter on the abundance of nirK and nirS denitrifiers in spruce forest soil. *Biogeochemistry*, 2010, 101(1/3): 123—132
- [68] Firestone M, Davidson E. Microbiological basis of NO and N₂O production and consumption in soil// Andreae M O, Schimel D S. Exchange of trace gases between terrestrial ecosystems and the atmosphere. New York: John Wiley and Sons, 1989: 7—21

STUDY ON THE RESPONSES OF NITROUS OXIDE EMISSION TO INCREASED NITROGEN DEPOSITION IN FOREST SOILS: A REVIEW

Fang Huajun¹ Cheng Shulan² Yu Guirui¹ Wang Yongsheng¹ Xu Minjie²
Dang Xusheng¹ Li Linsen² Wang Lei¹ Li Xiaoyu¹ Si Gaoyue²

(1 Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographical Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

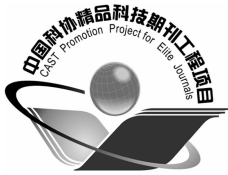
(2 College of Resources and Environment, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract Continuous accumulation of nitrous oxide (N₂O) in the atmosphere leads to global warming and ozone depletion. Forest ecosystems act as source and sink of atmospheric N₂O, posing a great uncertainty in budgeting of atmospheric N₂O. Exogenous nitrogen inputs into terrestrial ecosystems are an alternative explanation for this uncertainty. Therefore, exploring mechanisms involved in responses of N₂O emission from forest soils to increased atmospheric nitrogen deposition is of some important theoretical and practical significance. However, due to complexity of soil nitrogen cycling and high spatial heterogeneity of forest ecosystems, progress of the research on soil N₂O flux response to N addition has been quite slow. N₂O emission in forest soils is mediated by microbial communities, and nitrification, denitrification, nitrifier denitrification and chemical denitrification are the four main processes of soil N₂O production. Presently, which one of nitrification and denitrification is the leading contributor to soil N₂O emission under nitrogen enrichment is still controversial; and how N₂O emission responds to increased N deposition and what mechanism is involved in soil microbes driving the process are not well known. In this paper, a review is presented of the progresses of the study on identification of

sources of N_2O in forest soils using the stable isotope labelling technique, laws of the responses of total N transformation in and N_2O emission from forest soils to nitrogen addition, as well as effects of increased N deposition on activity and composition of soil microbial community. Also, the paper points out weak links in the present studies and possible research priorities in the future. Generally, soil N_2O flux is influenced by many environmental factors including soil temperature, soil moisture, pH, Eh, and N availability. Increased nitrogen deposition may increase, decrease or have little effect on forest soil N_2O emission, depending on forest types, initial nitrogen content in soils, and dose and duration of nitrogen application. Overall, the response of N_2O emission from forest soils to increased atmospheric N deposition exhibits a nonlinear pattern, including no significant response at the early stage, linear increase at the medium stage, and exponential increase at the late stage. The three-stage pattern depends on degree of "N saturation" of the forest ecosystems. Besides, significant relationships were observed between soil NO_3^- content and abundance of denitrobacterial genes, between soil NH_4^+ content and abundance of nitrobacterial genes, and between soil N_2O flux and abundance of denitrobacterial genes. Nitrogen application leads to change in status of soil available N from N deficiency to N sufficiency, and hence changes in abundance and composition of nitrobacteria and denitrobacteria, thus affecting soil N_2O emission. Moreover, as the monitoring of N_2O emission from forest soils and the researches on transformation of soil TN and dynamics of N_2O producing bacterium communities are often carried out independently, making it hard to elaborate on the coupling relationship between soil microbial functional groups and soil N_2O emission. It is, therefore, suggested that future researches should focus on the following three aspects 1) to lay out and conduct some multi-dosage multi-form N fertilizer application experiments to work out equations for response of soil N_2O to N addition and threshold of N deposition that may cause significant change in N_2O flux response curve; 2) to define relationships between soil N transformation and soil N_2O emission and explore relative contributions of soil nitrification and denitrification to soil N_2O generation by means of the ^{15}N - ^{18}O labeling technique in combination of molecular biology, of which the findings may explain the difference between the forests in North China and in South China in source of soil N_2O ; and 3) to quantify the coupling relationships of soil N_2O flux with major soil microbial functional groups, such as nitrifiers, denitrifiers, and ammonia-oxidizing bacteria, and use molecular biological and metagenomic methods and techniques to determine effects of N addition on abundance and composition of N_2O producing bacterial community. By so doing, it is expected that the mechanism of the non-linear response of N_2O emission to increased N deposition in forest soils could be fully understood.

Key words Atmospheric nitrogen deposition; Nitrous oxide emission; Nitrifying bacteria; Denitrifying bacteria; Stable isotope labeling; Molecular biology

(责任编辑:檀满枝)



土壤学报

(Turang Xuebao)



第 52 卷 第 2 期 2015 年 3 月

目 次

综述与评论

- 理论施氮量的改进及验证——兼论确定作物氮肥推荐量的方法 巨晓棠(249)
- 森林土壤氧化亚氮排放对大气氮沉降增加的响应研究进展 方华军 程淑兰 于贵瑞等(262)

研究论文

- 商丹盆地黄土母质发育土壤的微形态特征及其诊断意义 庞奖励 黄春长 查小春等(272)
- 基于土壤氮素平衡的氮肥推荐方法——以水稻为例 宁运旺 张永春(281)
- 三峡库区紫色土的碎石分布特征 王小燕 王天魏 蔡崇法等(293)
- 黄土区坡耕地土壤结皮对入渗的影响 吴秋菊 吴 佳 王林华等(303)
- 基于局部加权回归的土壤全氮含量可见-近红外光谱反演 陈颂超 冯来磊 李 硕等(312)
- 五价砷在中国南方两类典型土壤中的迁移特征 李璐璐 张 华 周世伟等(321)
- 柠檬酸盐对黑云母表面溶解及微结构变化的影响 李继福 张文君 鲁剑巍等(329)
- 活化过硫酸钠氧化土壤对挥发性有机污染物吸附特性的影响 丁浩然 王 磊 龙 涛等(336)
- 退化喀斯特森林植被自然恢复中土壤有机碳 $\delta^{13}\text{C}$ 值特征 黄宗胜 喻理飞 符裕红等(345)
- 缓释复合肥对茄子产量和不同采果期品质的影响 王 菲 李银科 王正银等(355)
- 氮肥和秸秆施用对稻麦轮作体系下土壤剖面 N_2O 时空分布的影响 潘晓健 刘平丽 李 露等(364)
- 应用 ^{15}N 示踪法研究咸水滴灌棉田氮肥去向 张 文 周广威 闵 伟等(372)
- 中国南方基础工程建设中土壤生态修复技术体系与实践 徐国钢 程 睿 赖庆旺等(381)
- 黑土农田施加 AM 菌剂对大豆根际菌群结构的影响 宋福强 程 蛟 常 伟等(390)
- 自生固氮菌对土壤钾的活化作用 张 亮 袁 玲 黄建国(399)
- 长期保护性耕作对纤维素降解基因 *cbh 1* 多样性的影响 陈 坤 李传海 朱安宁等(406)
- 模拟条件下土壤硝化作用及硝化微生物对不同水分梯度的响应 刘若萱 张丽梅 白 刃等(415)
- 水力侵蚀影响下土壤有机碳和微生物数量动态变化特征 喻 为 李忠武 黄金权等(423)

研究简报

- 土壤制图中土壤类型配色模型构建与应用 徐爱国 张维理 张怀志等(431)
- 土壤专题图中采样点点位标识模型的构建 张怀志 张维理 徐爱国等(440)
- 非对称混合电解质体系中恒电荷颗粒表面与 Stern 电位的测定 樊会敏 赵 艳 刘新敏等(446)
- 植被重建下露天煤矿排土场边坡土壤碳储量变化 李俊超 党廷辉 薛 江等(453)
- 滨海盐渍化土壤理化性质与小麦生产间的关系 谢文军 张衍鹏 张 森等(461)

信息

- 第 20 届国际土壤与耕作研究组织大会 (414)
- 《土壤学报》2014 年度审稿专家名录 (467)

封面图片: 陕西丹凤盆地土壤黏化层典型微形态(由庞奖励提供)

CONTENTS

Reviews and Comments

- Improvement and validation of theoretical N rate (TNR)—Discussing the methods for N fertilizer recommendation Ju Xiaotang(261)
- Study on the responses of nitrous oxide emission to increased nitrogen deposition in forest soils; A review Fang Huajun, Cheng Shulan, Yu Guirui, et al. (270)

Research Articles

- Micromorphological features of soils derived from loess in Shangdan Basin and their significance in soil diagnosis Pang Jiangli, Huang Chunchang, Zha Xiaochun, et al. (279)
- Soil nitrogen balance based recommendation of nitrogen fertilization; A case study of rice ... Ning Yunwang, Zhang Yongchun(292)
- Spatial distribution of rock fragments in purple soil in Three Gorges Reservoir Area Wang Xiaoyan, Wang Tianwei, Cai Chongfa, et al. (301)
- Effects of soil crusts on infiltration in slope land in the Loess Area Wu Qiuju, Wu Jia, Wang Linhua, et al. (311)
- Vis-NIR spectral inversion for prediction of soil total nitrogen content in laboratory based on locally weighted regression Chen Songchao, Feng Lailei, Li Shuo, et al. (319)
- Migration of pentavalent antimony in two types of soils typical to South China Li Lulu, Zhang Hua, Zhou Shiwei, et al. (327)
- Effects of citrate dissolving surface and altering microstructure of biotite Li Jifu, Zhang Wenjun, Lu Jianwei, et al. (335)
- Effect of soil oxidation with reactivated sodium persulfate on sorption of volatile organic contaminants Ding Haoran, Wang Lei, Long Tao, et al. (343)
- Characteristics of $\delta^{13}\text{C}$ value of soil organic carbon under naturally restoring degenerative karst forest Huang Zongsheng, Yu Lifei, Fu Yuhong, et al. (353)
- Effects of slow-release compound fertilizer on yield and quality of eggplant relative to timing of harvest Wang Fei, Li Yinke, Wang Zhengyin, et al. (362)
- Spatial and temporal distributions of soil profile N_2O as affected by N fertilization and straw incorporation in the rice-wheat rotation system Pan Xiaojian, Liu Pingli, Li Lu, et al. (371)
- Fate of fertilizer N in saline water drip-irrigated cotton field using ^{15}N tracing method Zhang Wen, Zhou Guangwei, Min Wei, et al. (379)
- Soil ecology remediation technical system and its practice in infrastructure construction in South China Xu Guogang, Cheng Rui, Lai Qingwang, et al. (389)
- Impact of inoculation with AM fungi on microbial community structure in soybean rhizosphere in farmland of black soil Song Fuqiang, Cheng Jiao, Chang Wei, et al. (397)
- Mobilization of potassium in soils by *Azotobacter* Zhang Liang, Yuan Ling, Huang Jianguo(404)
- Effects of long-term conservation tillage on diversity of cellulose degradating gene *cbh I* in Fluvo-aquic soil Chen Kun, Li Chuanhai, Zhu Anning, et al. (413)
- Response of nitrification and nitrifier to change in soil moisture content under simulated conditions Liu Ruoxuan, Zhang Limei, Bai Ren, et al. (421)
- Dynamics of soil microbial population and organic carbon under water erosion Yu Wei, Li Zhongwu, Huang Jinquan, et al. (430)

Research Notes

- Construction of a color matching model for soil types and its application to soil mapping Xu Aiguo, Zhang Weili, Zhang Huaizhi, et al. (439)
- Development of soil sampling point labeling model for the matic soil maps Zhang Huaizhi, Zhang Weili, Xu Aiguo, et al. (445)
- Principle for determination of surface potential and Stern plane potential of constant charged particles in asymmetric mixed electrolyte solutions Fan Huimin, Zhao Yan, Liu Xinmin, et al. (452)
- Variability of soil organic carbon storage in dump slope of opencast coal mine under revegetation Li Junchao, Dang Tinghui, Xue Jiang, et al. (460)
- Relationships between soil physicochemical properties and wheat production in coastal saline soil Xie Wenjun, Zhang Yanpeng, Zhang Miao, et al. (466)

Cover Picture: Typical micromorphological photos in Horizon Bt of the soil profile in Danfeng Basin, Shaanxi Province, China (by Pang Jiangli)