

DOI: 10.11766/trxb202105150258

郑翔, 刘琦, 曹敏敏, 纪小芳, 方万力, 姜姜. 森林土壤氧化亚氮排放对氮输入的响应研究进展[J]. 土壤学报, 2022, 59(5): 1190–1203.
ZHENG Xiang, LIU Qi, CAO Minmin, JI Xiaofang, FANG Wanli, JIANG Jiang. A Review of Responses of Soil Nitrous Oxide Emissions to Nitrogen Input in Forest Ecosystems[J]. Acta Pedologica Sinica, 2022, 59(5): 1190–1203.

森林土壤氧化亚氮排放对氮输入的响应研究进展*

郑翔¹, 刘琦¹, 曹敏敏¹, 纪小芳², 方万力³, 姜姜^{1†}

(1. 南方现代林业协同创新中心, 南京林业大学江苏省水土保持与生态修复重点实验室, 南京 210037; 2. 中国农业科学院农业资源与农业区划研究所/耕地培育技术国家工程实验室, 北京 100081; 3. 凤阳山-百山祖国家级自然保护区凤阳山管理处, 浙江龙泉 323700)

摘要: 大气中氧化亚氮 (N_2O) 浓度的上升加剧了全球变暖。森林土壤在调节大气 N_2O 浓度中发挥着至关重要的作用。近年来, 氮 (N) 输入对森林土壤 N_2O 通量的影响备受关注。然而, 森林土壤 N_2O 排放对 N 输入响应的机制, 尤其是植物和微生物对 N_2O 通量的调控作用尚缺乏系统研究。因此, 本文综述了 N 输入如何通过森林植被 (根系 N 吸收、凋落物分解和形成丛枝菌根) 和土壤微生物 (微生物生物量和群落组成) 调控 N_2O 产生途径从而影响森林土壤 N_2O 排放。结果表明, 植物的竞争性氮吸收能降低氮输入对 N_2O 排放的促进作用, 其作用大小可能主要取决于土壤“氮饱和”状态。植物凋落物主要通过分解过程中的养分归还和次生代谢产物释放来影响氮输入背景下的森林土壤 N_2O 排放, 前者具有促进作用, 而后者具有抑制作用。丛枝菌根主要通过吸收有效氮和水分、促进团聚体形成以及改变 N_2O 相关功能基因群落调控森林土壤 N_2O 通量。N 输入导致的土壤酸化或养分限制, 通常会降低微生物生物量和/或改变微生物群落组成, 从而控制 N_2O 排放。N 输入对 N_2O 不同产生途径也会造成影响, 受土壤湿度、 N_2O 底物浓度以及 N_2O 相关功能基因丰度 (AOB、AOA、*nirK*、*nirS* 和 *nosZ*) 的调控。未来在模型预测中, 需要将植物氮吸收、凋落物分解、菌根以及 N_2O 产生途径充分纳入模型, 以提高模型预测准确性, 为全球变化背景下制订森林管理政策和温室气体减排措施提供支持。

关键词: 氮输入; 氧化亚氮排放; 植物; 微生物; 森林土壤

中图分类号: S718.55 文献标志码: A

A Review of Responses of Soil Nitrous Oxide Emissions to Nitrogen Input in Forest Ecosystems

ZHENG Xiang¹, LIU Qi¹, CAO Minmin¹, JI Xiaofang², FANG Wanli³, JIANG Jiang^{1†}

(1. Co-Innovation Center of Sustainable Forestry in Southern China, Key Laboratory of Soil and Water Conservation and Ecological Restoration in Jiangsu Province, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China; 2. Institute of Agricultural Resources and Regional Planning, Chinese Academy of Agricultural Sciences/National Engineering Laboratory for Improving Quality of Arable Land, Beijing 100081, China; 3. Fengyang Mountain Administration of Zhejiang Fengyang Mountain-Baishanzu National Nature Reserve, Longquan, Zhejiang 323700, China)

* 国家重点研发计划项目 (2017YFC0505502)、国家自然科学基金项目 (41701225) 和江苏省自然科学基金项目 (BK20170920) 资助
Supported by the National Key R&D Program of China (No. 2017YFC0505502), the National Natural Science Foundation of China (No. 41701225) and the Natural Science Foundation of Jiangsu Province (No. BK20170920)

† 通讯作者 Corresponding author, E-mail: ecologyjiang@gmail.com

作者简介: 郑翔 (1992—), 男, 陕西榆林人, 博士研究生, 主要研究方向为全球变化与碳氮循环。E-mail: xiangzheng921@163.com

收稿日期: 2021-05-15; 收到修改稿日期: 2021-09-15

Abstract: Rising nitrous oxide(N_2O) concentrations in the atmosphere have exacerbated global warming. Forest soil plays a vital role in regulating atmospheric N_2O concentration. The effect of nitrogen(N) input on the N_2O fluxes of forest soil has attracted much attention. However, the response mechanism of forest soil N_2O emissions to N input, especially the regulatory effects of plants and microorganisms on N_2O flux, has not been systematically studied. Therefore, this article reviews how N input affects forest soil N_2O emissions through forest vegetation(root N absorption, litter decomposition, and formation of arbuscular mycorrhizal) and soil microorganisms(microbial biomass and community composition). The results show that the competitive N uptake of plants can reduce the promotion of N input on N_2O emissions. Importantly, the magnitude of its effect may mainly depend on the state of the soil "N saturation". Plant litter mainly affects N_2O emissions of forest soil under the background of N input through nutrient return and the release of secondary metabolites during the decomposition process. The former has a promoting effect and the latter has an inhibitory effect. The *arbuscular mycorrhiza* mainly regulates forest soil N_2O fluxes by absorbing available N and water, promoting the formation of aggregates, and changing the N_2O -related functional gene community. Nitrogen input leads to soil acidification or nutrient limitation, which can reduce microbial biomass and/or influence the composition of microbial communities, and then affects N_2O emissions. Nitrogen input also affects different production pathways of N_2O , which is regulated by soil moisture, the concentration of N_2O substrates, and the abundance of functional genes associated with soil N_2O emissions(AOB, AOA, *nirK*, *nirS* and *nosZ*). In the future model predictions, plant N absorption, litter decomposition, mycorrhiza and N_2O production pathways can be fully incorporated into the model to improve the accuracy of model predictions, and provide a scientific basis for formulating forest management policies and greenhouse gas abatement measures under the background of global change.

Key words: Nitrogen input; Nitrous oxide emissions; Plant; Microbe; Forest soil

自 1750 年以来, 大气温室气体浓度的急剧增加导致全球平均气温升高了约 1°C ^[1]。氧化亚氮(N_2O)是造成全球变暖的主要温室气体之一, 在百年尺度内, 其单分子的全球增温潜势是二氧化碳(CO_2)的 265 倍^[2], 并且参与破坏平流层中的保护性臭氧层^[3]。自 2007 年至 2016 年间, 全球 N_2O 排放量为 $17.0 \text{ Tg}\cdot\text{a}^{-1}$, 人为 N_2O 排放量达到 $7.3 \text{ Tg}\cdot\text{a}^{-1}$ ^[4]。世界气象组织全球大气监测最新数据表明, 全球平均 N_2O 含量在 2018 年创下了新高, 达到 $331.1\pm 0.1 \text{ ppb}$, 相比于工业革命前(1750 年前)增加了 23%^[5]。由于 N_2O 在大气中的滞留周期长和增温潜势强, 其浓度的持续上升对温室效应贡献将会进一步增加^[2]。因此, N_2O 排放速率和大气中 N_2O 浓度变化将在很大程度上影响未来气候变化, 减少或有效控制 N_2O 排放对缓解全球变化、改善生态环境具有重要的现实和科学意义。

氮(N)是限制植物生长、净初级生产力和其他生态过程的重要元素^[6]。氮元素可通过生物固氮、氮沉降和人工施肥向陆地生态系统输入^[7-8]。在自然环境下, 生物固氮是活性氮的主要来源^[9], 但自工业革命以来, 由于化石燃料燃烧、农林业施肥和土地利用变化, 人为导致的活性氮沉降已成为不容忽

视的 N 源^[10]。全球无机氮沉降在 1984—2016 年期间从 $86.6 \text{ Tg}\cdot\text{a}^{-1}$ 增至 $93.6 \text{ Tg}\cdot\text{a}^{-1}$, 增加了 8%, 尤其是在东亚和巴西南部地区更为明显^[11]。我国是全球氮沉降最高的三个地区之一^[12], 氮沉降在过去三十年增长了约 60%, 速率已达到 $20.4\pm 2.6 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ^[13-14]。随着人口剧增和经济发展, 东亚、欧洲、南亚和北美地区消耗了世界 80% 以上的合成氮肥, 氮肥的用量以每年 1.85 Tg 的速率增长, 目前已达到 $107.6 \text{ Tg}\cdot\text{a}^{-1}$, 且呈现持续增加的趋势^[15]。氮输入在满足植物养分需求的同时会给森林生态系统健康和功能带来一些负面影响。例如, 过量的氮输入会导致土壤酸化^[16]、化学计量比失衡、减少生物多样性^[17]和加剧氮损失(N_2O 排放和淋溶)^[18]。据估计, 高氮沉降和高氮肥施用的东亚地区人为 N_2O 排放总量最高, 达到 $1.5 \text{ Tg}\cdot\text{a}^{-1}$ ^[4]。

土壤表层作为陆地上最大的氮库, 储存了约 136 Pg 的氮^[19], 75% 的 N_2O 排放来源于陆地土壤^[20]。因此, 土壤氮库微小的变化都能对 N_2O 通量产生巨大影响, 高氮输入势必会影响土壤和生态系统的氮循环, 进而影响土壤 N_2O 排放。全球数据的 meta 分析结果表明, N 输入显著增加了土壤无机氮淋溶(461%)、铵态氮($\text{NH}_4^+\text{-N}$, 47%)和硝态氮($\text{NO}_3^-\text{-N}$,

429%) 浓度, 使 N_2O 排放增加了 134%^[18]。森林占陆地总面积的 30.7%, 约为 40 亿公顷^[21]。森林土壤作为 N_2O 的源和汇^[22], 在缓解全球变暖和调解大气中 N_2O 浓度发挥着至关重要的作用。然而, 为了满足日益增长的木材和林产品需求, 过度的开垦利用和不合理的经营管理 (过量 N 输入) 使 16% 的森林出现生产力持续下降的趋势^[23], 增加了森林 N_2O 排放, 从而加剧了对温室效应的贡献。因此, 深入理解森林土壤 N_2O 对 N 输入的响应, 对可持续发展和生态文明建设具有重要的理论与实践意义。

N_2O 底物浓度 (NH_4^+-N 和 NO_3^--N)、 N_2O 来源途径 (硝化和反硝化) 和 N_2O 相关微生物是决定土壤 N_2O 排放的三个直接因素^[24-25], 植物主要通过影响这三个因素调控 N_2O 排放。N 输入会增加微生物硝化和反硝化的底物浓度, 而植物通过根系或菌根吸收 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 降低 N 输入引起 N_2O 底物增加, 可以有效减少 N 引起的森林土壤 N_2O 排放^[26-27], 尤其是在 N 限制生态系统。N 输入可能促进或抑制植物凋落物的分解, 影响土壤养分归还, 从而改变森林土壤 N_2O 排放^[28-29]。由于森林生态系统较高的空间异质性, N 输入引起的土壤理化性质变化会不同程度的影响植物和土壤微生物。因此, N 输入对森林土壤 N_2O 排放的影响存在很大的不确定性。野外试验表明 N 输入可促进^[30]、抑制^[31]和不影响^[32]森林土壤 N_2O 排放, 但这些结果主要是基于特定环境条件下土壤 N_2O 对 N 输入的响应, 涉及到的背后机制错综复杂, 调控机理不清楚。虽然目前已有 N 输入对陆地生态系统中 N_2O 排放影响的综述和 meta 分析, 但大多侧重于 N_2O 排放对 N 输入的非线性响应^[33-34]、农业生态系统中 N 输入对 N_2O 排放的影响^[35-37]和土壤理化性质变化对 N_2O 排放的影响^[38-39], 而缺乏植物和微生物调控森林 N_2O 排放的系统性研究。氮输入对 N_2O 通量的影响取决于微生物硝化和反硝化, 而主导 N_2O 通量的微生物过程会随环境交替变化, 这使得人们理解土壤 N_2O 通量对 N 输入响应的背后机制更加困难。因此, 本文基于森林土壤 N_2O 排放的主要来源 (硝化和反硝化), 探讨 N 输入如何通过植物 (根系 N 吸收、凋落物分解和丛枝菌根) 和土壤微生物 (微生物生物量和群落组成) 调控 N_2O 产生的不同途径从而影响森林土壤 N_2O 排放, 为森林生态系统在持续 N 输入背景下,

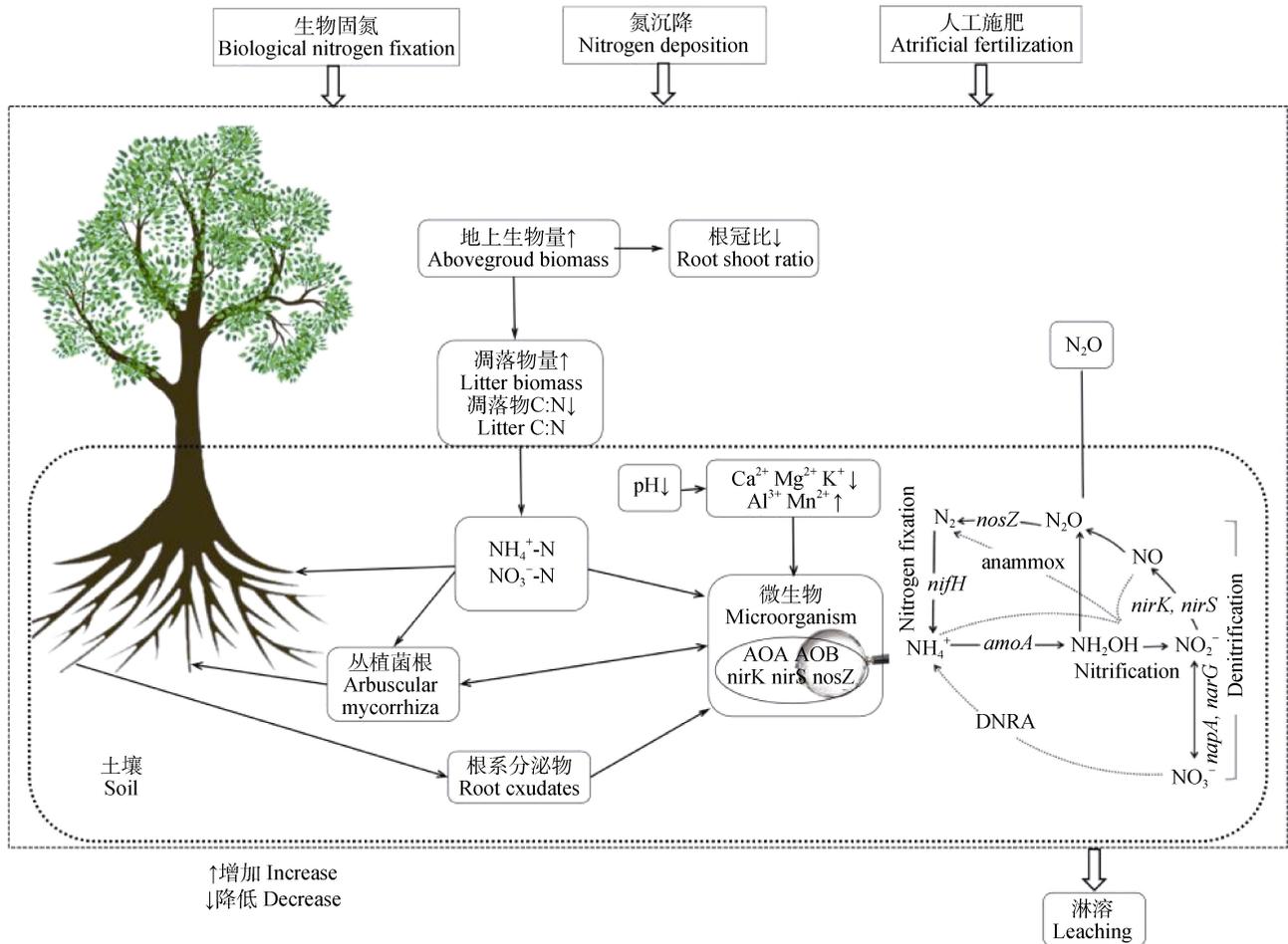
更好地发挥其生态效益和制定相应的减缓措施提供理论依据。

1 森林土壤产生 N_2O 的过程

土壤 N_2O 排放是由产生、转化和传输三个过程共同作用决定的。土壤通过硝化 (nitrification)、反硝化 (denitrification)、硝化微生物反硝化 (nitrifier denitrification)、硝态氮异化还原成铵 (dissimilatory nitrate reduction to ammonium, DNRA)、以及化学反硝化作用产生 N_2O 。尽管土壤 N_2O 的形成途径复杂多样, 但一般认为微生物作用下的硝化和反硝化通常是森林土壤中 N_2O 的主要来源 (图 1), 造成土壤 N 损失。

土壤硝化包括自养硝化和异养硝化。自养硝化是将铵 (NH_4^+) 或氨 (NH_3) 氧化成硝酸盐 (NO_3^-), 并释放 N_2O 作为副产物^[40]。自养硝化的第一步是氨氧化过程也是自养硝化的限速步骤: 氨氧化细菌 (ammonia-oxidizing bacteria, AOB) 或古菌 (ammonia-oxidizing archaea, AOA) 通过 *amoA* 基因编码的氨单加氧酶 (AMO) 将 NH_3 或 NH_4^+ 氧化成羟胺 (NH_2OH), NH_2OH 进一步在羟胺脱氢酶 (HAO) 催化下氧化为 NO_2^- , 至此氨氧化过程完成^[20]。*amoA* 基因由于其核苷酸序列高度保守以及在能量生成代谢中的重要作用, 常用于 AOA 和 AOB 群落分子研究的标记基因^[41]。自养硝化的第二步是亚硝酸氧化过程: 亚硝酸氧化菌 (NOB) 通过亚硝酸盐氧化还原酶 (NXR) 将 NO_2^- 氧化为 NO_3^- , 自养硝化过程完成。异养硝化是微生物将有机氮氧化为 NO_3^- , 释放 N_2O 的过程^[42]。虽然有研究表明异养硝化在某些特定环境中对硝化的贡献可能较自养硝化更显著^[43], 但自养硝化作用通常是土壤中普遍存在的硝化过程。因此, 本文主要讨论的是自养硝化即传统意义上的硝化, 如无特殊说明, 文中的硝化均指自养硝化。硝化作用主要是由好气性一类微生物进行的, 在好氧条件下, 森林土壤 N_2O 排放过程以硝化为主。

反硝化是 NO_3^- 通过 NO_2^- 、NO 和 N_2O 依次还原成氮气 (N_2) 的过程 ($NO_3^- \rightarrow NO_2^- \rightarrow NO \rightarrow N_2O \rightarrow N_2$)^[44]。首先, 硝酸还原酶 (NAR & NAP) 将 NO_3^- 还原为 NO_2^- ^[45], 由厌氧微生物完成。第二步, 由 *nirS* 或 *nirK* 基因编码的两种不同 NO_2^- 还原酶 (NIR) 将 NO_2^-

图 1 氮输入对森林土壤 N₂O 排放影响的过程和机制Fig.1 Processes and mechanisms influencing impacts of nitrogen input on forest soil N₂O emissions

还原为 NO^[46]。由于含铜的亚硝酸盐还原酶 (Cu-NIR; *nirK* 编码) 和含血红素 cd₁ 亚硝酸盐还原酶 (cd₁-NIR; *nirS* 编码) 之间是相互排斥的^[47], 反硝化微生物通常只含有其中一种基因, 已知分离的反硝化细菌中含 *nirS* 基因的数量占 NIR 的 3/4^[48]。第三步, NO 还原酶 (NOR) 将 NO 转化为 N₂O, 这是一定条件下的最终产物。最后一步, 由 *nosZ* 基因编码的 N₂O 还原酶 (NOS) 将 N₂O 还原为 N₂^[49]。然而, 约有 1/3 的反硝化细菌缺少 *nosZ* 基因, 无法还原 N₂O 为 N₂, 导致其最终产物为 N₂O^[50]。鉴于 N₂O 是反硝化的中间产物或最终产物, 土壤可能是 N₂O 的源或汇, 这取决于 N₂O 还原酶的相对代谢活性。与硝化作用相反, 在厌氧条件下, 反硝化是森林土壤 N₂O 的主要来源。此外, 硝化细菌也可进行反硝化, 是自养硝化细菌直接利用 NH₂OH 产生的 NO₂⁻ 作为电子受体, 进行反硝化的过程, 通常发生在低氧环境^[51-52]。

2 氮输入影响森林土壤 N₂O 排放的生物机制

森林土壤 N₂O 通量受生物(植物和土壤微生物)和非生物因子(土壤养分、土壤 pH、土壤湿度和温度)共同调控。氮输入可通过改变森林土壤理化性质不同程度的影响植物和土壤微生物, 进而影响土壤 N₂O 通量(图 1)。

2.1 植物

2.1.1 植物 N 吸收对森林土壤 N₂O 通量的影响

土壤 NH₄⁺-N 和 NO₃⁻-N 一方面作为植物可直接吸收利用的有效氮, 另一方面还分别是微生物硝化和反硝化的底物^[53]。因此, 植物和硝化、反硝化微生物间的竞争作用会影响森林 N₂O 排放。通常植物对氮的竞争吸收可能会缓解氮添加对 N₂O 排放的促进作用, 但在不同的土壤条件下有所不同。

植物氮吸收对 N_2O 通量的影响通常会取决于土壤本身的氮条件。“N 饱和”是指输入到生态系统的 N 超出微生物和植物的需求时,生态系统就会到达 N 饱和状态,从而引起植物和土壤碳氮等过程发生一系列变化^[54]。N 饱和按顺序区分了三个 N 响应阶段:第一阶段,植物在土壤 N 有效性低的条件下吸收 N;第二阶段,持续的 N 累积导致非生物和生物 N 饱和;第三阶段,增加 NO_3^- 淋溶和气体排放^[55]。

在 N 限制的森林生态系统中,植物根系与微生物间对 N 的利用存在激烈竞争,外源 N 输入改变了这种竞争关系。如果植物根系对外源 N 的竞争利用处于优势, N 输入则无法改善微生物对有效 N 的利用,外源 N 主要被植物根系所吸收,不足以改变土壤硝化和反硝化速率以及 N 矿化速率。例如, N^{15} 同位素标记表明, N 输入后,植物与微生物在竞争利用 N 素中处于优势^[56],显著促进了植物生长, N 刺激的 N_2O 排放非常有限^[26]。在非 N 限制的森林生态系统中,如果植物对外源 N 的竞争处于劣势,可被硝化细菌和反硝化细菌利用的有效 N 增加,硝化和反硝化增强,进而增加森林土壤 N_2O 排放。有研究表明 N 有效性的增加有利于促进硝化菌活性并促进森林土壤 N_2O 排放^[57]。

氮饱和理论强调在 N 淋溶和气体损失发生之前,从植物到土壤微生物达到 N 饱和的时间动态,可以有效解释 N 输入前期对土壤 N_2O 通量无显著影响^[58]。氮输入一方面因硝化和反硝化底物浓度的升高而增加 N_2O 排放;另一方面促进了植物根系对无机氮的吸收,从而减少 N_2O 排放;植物与微生物对有效氮的竞争利用受土壤“氮状态”调控,从而影响不同生态系统 N_2O 通量对 N 的响应。虽然已有大量的研究证明了 N 饱和理论,但实验和观测数据并不支持 N 损失的发生顺序,也有研究表明 N 输入初期, N_2O 通量迅速增长^[59],这可能是由于 N 输入后同时向植物吸收、土壤保持、淋溶和大气氮的排放四个途径流动,符合 Lovett 等提出的动力学 N 饱和理论^[60]。

植物对不同形态 N 的偏好性吸收对硝化和反硝化可能产生不同的影响。 NH_4^+ 和 NO_3^- 在土壤中具有不同的迁移和扩散^[61],植物吸收和同化 NH_4^+ 较 NO_3^- 需要的能量少,而吸收 NO_3^- 可以维持植物体内的电荷平衡^[62]。因此,植物会在吸收 NH_4^+ 和 NO_3^- 之间进行权衡^[63],从而偏爱不同的形态氮。植

物对不同形态氮的偏好性吸收会影响土壤中 NH_4^+ 和 NO_3^- 的浓度,从而对硝化和反硝化产生不同的影响^[64-66],进而改变森林土壤 N_2O 排放。目前,探究植物偏好性吸收对森林土壤 N_2O 排放的研究还很少,背后机理尚不清楚,未来可关注植物 N 吸收策略对土壤 N_2O 排放的影响,尤其是在植物相对单一的人工林中。

此外, N 输入可促进植物的生长,增加根系对水分的吸收和植物的蒸腾作用^[67-68],从而降低土壤水分,为硝化作用创造了有利条件,从而可能增加来自于微生物硝化产生的 N_2O 。

2.1.2 凋落物分解对森林土壤 N_2O 通量的影响

凋落物分解是森林生态系统养分循环的关键过程,在局部、区域甚至全球范围内影响土壤 C、N 动态^[69-70]。一方面,凋落物分解产生的氮素会影响土壤 N_2O 排放,另一方面,凋落物分解产生的次生代谢产物也会对土壤 N_2O 排放造成一定的影响。

凋落物分解速率决定了森林生态系统中的养分释放和土壤氮的有效性^[71]。氮是调节凋落物分解的重要因素。氮输入能显著增加地上凋落物的数量和质量(C/N 比降低)^[71],但微生物生物量的减少和相关酶活性的抑制可能很大程度上限制凋落物的分解^[72],从而影响土壤养分的释放和森林土壤 N_2O 排放。Gao 等^[28]发现在凋落物分解过程中,易分解物质分解阶段对土壤 N_2O 通量的贡献最大。然而,Zheng 等^[73]发现 N 输入显著影响凋落物移除时土壤 N_2O 排放,而不影响凋落物保留时土壤 N_2O 排放。目前有关凋落物分解对 N_2O 排放影响的研究主要是通过添加和移除凋落物探究凋落物养分归还对土壤 N_2O 排放的影响,缺乏 N 输入影响凋落物分解速率和养分归还间接影响土壤 N_2O 排放的研究,而这种间接影响是广泛存在的,迫切需要进一步的研究。

此外,凋落物分解过程中释放的次生代谢产物会抑制土壤微生物的生长和活性,降低森林土壤 N_2O 通量^[73]。有研究表明植物分泌的硝化抑制化合物,例如游离脂肪酸、可以阻断 AMO 和 HAO,从而抑制土壤 N_2O 通量^[74-75]。这表明植物凋落物也可通过分解过程中产生的次生代谢产物或者分泌物影响森林土壤 N_2O 通量,这类植物的凋落物和分泌物在未来可以开发作为自然 N_2O 抑制剂,达到节能减排的效果。

2.1.3 丛枝菌根对森林土壤 N_2O 通量的影响

丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi,

AMF) 是一类非常广泛的土壤真菌, 能与三分之二的陆地植物根系共生形成丛枝菌根 (AM) [76], 通过根外菌丝吸收土壤中的 N 和 P 供给宿主植物以改善植物营养吸收, 并进一步影响土壤 N_2O 排放 [77]。

菌根可直接影响土壤 N_2O 排放。菌根通常具有减少 NH_4^+ 和/或 NO_3^- 可用性以及增加水分吸收的潜力, 从而降低 N_2O 的排放。如 Storer 等 [27] 发现与无丛枝菌根定殖的植物相比, AM 菌丝减少了 N 输入引起的 N_2O 排放, AM 菌丝主要以 NH_4^+ 的形式吸收无机氮, 硝化作用是 N_2O 的主要来源; 而 Cavagnaro 等 [78] 试验表明在加入硝酸盐溶液后 AM 的形成显著促进植物生长和养分获取, 但对 N_2O 排放的影响较小。Lazcano 等 [79] 发现 AM 共生提高了植物适应土壤水分变化的能力, 有助于调节高土壤水分下的 N_2O 排放, Ernfors 等 [64] 也发现菌根对土壤 N 和水分的吸收, 是减少 N_2O 通量的主要因素。

菌根也可间接影响土壤 N_2O 排放。一些研究者认为菌根形成的根外菌丝网络和分泌的胶黏性球囊霉素会促进土壤团聚体形成 [80], 而土壤团聚体是控制温室气体排放的重要因素 [81]。因此, AMF 可以通过土壤团聚体影响森林土壤 N_2O 排放。事实上, Okiobe 等 [82] 已发现 AM 菌丝促进了土壤团聚体的形成并改变了潜在反硝化活性 (potential denitrification activities, PDA)。AMF 也可通过改变 N_2O 排放相关功能基因微生物群落, 进而影响土壤 N_2O 通量。例如, Bender 等 [83] 试验发现 AMF 减少了土壤 N_2O 的排放, AMF 丰度与负责 N_2O 生产的关键基因 (*nirK*) 呈负相关而与 N_2O 消耗基因 (*nosZ*) 正相关, 表明 AMF 对 N_2O 排放的调节是通过改变 N_2O 相关功能基因群落; Teutscherova 等 [84] 发现 AMF 增加了 AOB 丰度但抑制了 N 输入后的 N_2O 排放, AMF 可能改变了 AOB 活性, 而不是丰度。菌根类型是 NO_3^- 淋溶的重要预测因子, Midgley 和 Phillips [85] meta 分析结果表明, N 输入后以 AM 为主的森林 NO_3^- 淋溶高于以外生菌根 (ectomycorrhizal, ECM) 为主的森林, 这是否意味着由于缺乏微生物反硝化的底物 NO_3^- , 以 AM 为主的森林可能比 ECM 主导的森林 N_2O 排放小, 还需要进一步试验验证。可见, 菌根可通过吸收有效氮和水分、促进团聚体形成以及改变 N_2O 相关功能基因群落影响土壤 N_2O 排放。

目前, 探究菌根对 N_2O 通量影响的试验大部分是通过盆栽或短期 N 输入得到的结果, 缺乏 N 输入

对菌根 (菌根定殖率、根外菌丝长度密度和球囊霉素) 的定量分析, 具有一定的局限性。有研究表明, 土壤中的根外菌丝长度密度和菌根定殖率随 N 的增加而显著降低 [86]。这表明 N 输入可能会改变根系和菌根真菌的共生关系, 降低 AMF 减少 N_2O 排放的潜力, 增加土壤 N_2O 排放, 这需要在野外进行长期 N 输入试验, 探究 N 输入如何影响菌根, 进而改变森林土壤 N_2O 通量。

综上所述, 植物可通过多种途径影响土壤 N_2O 通量对 N 的响应, 主要有: (1) 根系对 N_2O 底物的竞争性吸收; (2) 植物凋落物分解过程的养分归还和次生代谢产物释放; (3) 根系与真菌形成丛枝菌根 (吸收有效氮和水分、促进团聚体形成以及改变 N_2O 相关功能基因群落)。基于植物在调控土壤 N_2O 通量的重要作用, 植物对 N 输入的响应可以作为预测 N_2O 通量的因子。事实上, Wolf 等 [87] 发现 N_2O 通量与总凋落物量和树木断面积增量密切相关, 森林生产力可以作为 N_2O 通量有效的预测因子。因此, 在 N 输入日益增加的生态系统中, 预测温室气体通量时应将植物作为解释变量纳入模型, 提高模型预测准确性, 尤其是在 N 限制的森林生态系统。

2.2 土壤微生物

土壤微生物在地球生物化学循环中起着至关重要的作用, 负责生态系统中土壤 C、N 和养分循环。微生物固氮是森林土壤中 N 素截留的主要机制之一。氮输入一方面会影响土壤微生物生物量, 另一方面会改变微生物群落组成, 从而影响土壤 N_2O 排放。

大量的研究表明, N 输入通常会降低微生物生物量 [88], 从而减少微生物固氮, 增加 N 损失风险 [89]。Wang 等 [90] 发现氮输入降低了杉木人工林的微生物生物量, 且与 NH_4^+-N 和 $NO_3^- -N$ 含量呈负相关, 这表明过量的 N 输入降低了微生物生物量。Hall 和 Matson [57] 结果表明由于微生物的固氮作用的下降, 显著增加了热带森林的 N_2O 排放。微生物生物量的减少可能是由多种途径导致: 首先, N-诱导的土壤酸化会消耗土壤中的碱基阳离子 (Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 K^+ 、 Na^+) 提高非碱基阳离子 (Mn^{2+} 和 Al^{3+}) 的浓度 [91], 而 Al^{3+} 的毒害作用和 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 限制不利于土壤微生物生长和繁殖 [92]; 其次, N 输入增加的土壤无机氮会与土壤有机质发生反应, 导致顽固性化合物的积累 [93], 不利于微生物生长 [94]; N 输入改变了植物

的营养分配, 植物增加对地上部分的能量和养分输入而降低地下部分的输入, 通常会降低根冠比, 减少根系分泌物^[95], 而易代谢有机化合物的根系分泌物减少会造成微生物养分限制^[96]; 最后, N 输入会限制 β -葡萄糖苷酶在矿质土壤中的活性和减少木质素分解氧化酶产生^[97], 导致微生物 C 限制^[98]。

N 输入会改变微生物群落组成, 从而影响森林土壤 N_2O 排放。细菌是 N_2O 的主要生产者^[99], 部分真菌也会产生 N_2O ^[100]。细菌和真菌的平均生物量 C/N 比分别为 5 和 15^[101], 在施 N 条件下, 由于真菌对 N 的需求量比细菌低, 真菌较细菌对 N 输入更敏感, 真菌与细菌的比值可能会降低^[102]。在白桦人工林中, 真菌与细菌的比值和 N_2O 间接相关^[103]。Aronson 和 Allison^[38]发现, 短期 N 输入会增加 N_2O 排放, 但随着时间的推移, 土壤微生物可能会改变组成或适应 N 富集, 过量的 N 导致优势微生物的生存策略发生转变, 或有利于更富营养型的微生物群落生存, 从而抑制对进一步 N 输入增加的响应, 长期 N 输入对森林土壤 N_2O 排放并不会持续增加, 可能会保持在一个相对稳定的状态。氮输入对微生物生长、群落组成的影响是极其复杂的, 对这一过程尚不清楚, 但不可否认的是过量的 N 输入会改变微生物群落组成^[104]。尽管通过技术手段可监测微生物群落组成的变化, 但无法量化因微生物群落组成变化引起的土壤 N_2O 通量。

3 氮输入影响 N_2O 产生的不同途径

氮输入对 N_2O 通量的影响是微生物硝化和反硝化共同作用的结果, 在不同森林生态系统中主导 N_2O 通量的微生物过程会随环境和 N_2O 相关功能基因丰度的变化而交替变化, 这使得人们理解土壤 N_2O 通量对 N 输入响应的背后机制更加困难。因此, 探究生态系统中氮输入引起 N_2O 不同产生途径的变化有助于明确调节土壤 N_2O 通量的主要因子以及制定相关减排措施。

3.1 土壤湿度和 N_2O 底物浓度影响 N_2O 产生的不同途径

氮输入引起 N_2O 变化的来源在不同区域有所不同。土壤水分可控制氧气有效性, 进而影响微生物硝化和反硝化。Weitz 等^[105]发现, 硝化作用随土壤含水量的增加而降低, 并预计在约 70% 土壤充水

孔隙度 (water-filled pore space, WFPS) 停止。Carter^[106]发现在 35%~45% WFPS, 硝化作用的增强是 N_2O 排放在 N 输入初期增加的主要来源。Mathieu 等^[107]结果表明在田间含水量不饱和条件下 (75%), 60% 的 N_2O 来自硝化作用, 而在田间含水量饱和条件下 (150%), 反硝化作用的贡献约为 85%~90%。通常在较为干旱的地区, 氮输入引起的 N_2O 排放来源于硝化^[108-109], 而较为湿润的地区, 反硝化是其主要来源^[110-111]。例如, Müller 等^[32]的 ^{15}N 示踪试验表明, 反硝化是不同海拔地区热带森林 N_2O 的主要来源; Eickenscheidt 等^[112]在温带红松林中用 ^{15}N 标记发现, N 短期刺激的 N_2O 来源于微生物硝化且以自养硝化为主。热带具有较高的降水量为微生物反硝化提供了厌氧条件, 反硝化作用占主导地位, 而在相对干燥的温带地区, 土壤 WFPS 较低, 硝化作用可能占主导地位。然而, 也有研究表明硝化在热带地区 N_2O 排放中占主导地位^[113], 反硝化是温带地区的主要来源^[114]。因此, 土壤湿度可以一定程度上影响 N_2O 通量的微生物过程, 产生 N_2O 的不同微生物过程同时还受 N_2O 底物浓度和 N_2O 相关功能基因调控。

不同形态 N 输入可直接影响土壤 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 的浓度, 进而影响微生物硝化和反硝化。Storer 等^[27]结果表明, 添加 $(NH_4)_2SO_4$ 显著促进了 N_2O 排放, 而添加 KNO_3 未改变 N_2O 排放, 表明 N 输入引起的 N_2O 排放主要来源于硝化。Xu 等^[115]发现添加 NH_4NO_3 、 $NaNO_3$ 和 $(NH_4)_2SO_4$ 均显著促进温带森林 N_2O 排放, 无法明确 N_2O 来源的微生物过程。这可能是由于 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 在相互转换过程中均会伴随 N_2O 的产生。 N_2O 底物浓度的变化是由 NH_4^+ 和 NO_3^- 的产生和消耗决定, NH_4^+ 通过自养硝化产生 NO_3^- , 有机氮通过异养硝化也可生成 NO_3^- , 而输入的 NO_3^- 可以通过 DNRA 转化为 NH_4^+ , 随着时间的推移, 土壤中 NH_4^+ 和 NO_3^- 的浓度会达到相对平衡的一种状态。

3.2 N_2O 相关功能基因丰度影响 N_2O 产生的不同途径

N_2O 相关功能基因 (AOB、AOA、*nirK*、*nirS* 和 *nosZ*) 的丰度通常用于探索微生物硝化和反硝化对环境变化的响应。氮有效性和 pH 是调节森林土壤 AOB 和 AOA 相对丰度的主要因素^[116]。研究表明, 硝化速率通常与土壤 pH 呈正相关^[117], 当土壤

pH<5 时可以显著抑制硝化作用,反硝化是好氧条件下 N_2O 的主要来源^[118],这可能是因为低 pH 抑制了 AOA 和 AOB 微生物群落。由此可见,反硝化主导热带地区 N_2O 排放并不单单是因为较高的降雨量形成的厌氧环境,可能还与热带地区较低的 pH 有关。氮输入通过改变 N 有效性和土壤 pH 影响 AOA 和 AOB 群落的丰度和组成^[119]。相比于 AOB, AOA 体积较小,具有更宽的表面体积比,对氨的亲合力更强, AOA 的氨单加氧酶很容易被底物饱和^[120]。因此, AOB 较 AOA 更能耐受高 NH_4^+ 浓度和高 pH 条件。由于 AOB 和 AOA 生理或代谢之间的差异可能导致在土壤中的生态位分化^[121],对 N 输入的响应可能不同。Meta 分析结果表明, N 输入显著增加 AOA (27%) 和 AOB (326%) 的丰度, AOB 在低中性土壤中对 N 输入响应最大,因为相比于高土壤 pH,在低 pH 土壤中 AOB 很难吸收 NH_4^+ ^[122]。Di 等^[123]发现 N 输入增加了 AOB 的丰度而不是 AOA,并且与硝化速率线性相关。Carey 等^[122]结果表明土壤硝化势的增加与 AOB 丰度显著正相关, N 输入主要通过增加 AOB 种群大小来增加土壤硝化势。然而,有证据表明,在一些土壤中,由于某些 AOA 的嗜酸性^[124], AOA 可能主导氨氧化。在天然柏木栎林中, AOA 丰度高于 AOB^[125],而在针叶林和落叶阔叶林土壤中 AOB 较 AOA 丰富 8 倍~18 倍^[126],表明森林生态系统负责硝化的微生物种群会因土壤环境的不同而改变。N 输入后土壤 pH 和 NH_4^+ 浓度的变化可能改变主导硝化的氨氧化微生物群落,从而影响硝化速率。反硝化基因的丰度与反硝化速率和 N_2O 通量有关。生产 N_2O (*nirS*、*nirK*) 和消耗 N_2O (*nosZ*) 基因之间的差异可以为预测 N_2O 排放提供一种有用的方法。在森林生态系统中, *nosZ* 基因的丰度明显高于 *nirS*,而在农业生态系统, *nirS* 的丰度较 *nosZ* 高出四个数量级^[127],这可能是农业生态系统中 N_2O 排放高于森林生态系统的部分原因。Szukics 等^[128]结果表明,在有机碳含量较低 (3.8%) 的土壤中施 N 后迅速改变了 N_2O 排放率,但不影响 *nirK* 基因的丰度;在高 WFPS (70%) 和高初始有机碳 (16.0%) 的土壤表现出较高的 *nirK* 基因丰度。这表明当 N 输入提高土壤有效氮浓度时,如果水分和土壤 C 水平有利于反硝化作用的发生,反硝化基因丰度增加,从而增加来源于反硝化的 N_2O 。Kandeler 等^[129]发现在 N 限制的云杉林中 N 输

入虽然增加了土壤中的 NH_4^+-N 但并不影响反硝化基因丰度和 N_2O 排放,可能是反硝化受到其它因子的限制。Raut 等^[130]发现, N 输入显著提高了酸性土壤的 N_2O 排放速率,由于在反硝化过程中,较低的土壤 pH 可能导致 N_2O 还原酶故障,从而导致较高的 N_2O/N_2 比,而在中性或者碱性土壤中, N_2 是较 N_2O 更重要的反硝化产物^[131]。目前,研究人员通常是用 N_2O 排放相关功能基因丰度的变化来反映产生 N_2O 不同的微生物途径,可 N_2O 排放相关功能基因丰度的变化与 N_2O 通量的变化,并不总是耦合的,可能会受到其它因素的影响,无法反映 N_2O 来源的微生物过程。例如, Tang 等^[132]发现 N 输入增加了温带森林的土壤潜在硝化活性 (potential denitrification activities, PDA),但是降低了土壤 PDA, PNA 和 PDA 的变化与 NH_4^+-N 和 pH 密切相关,而与硝化和反硝化功能基因丰度无关。此外,在测量 N_2O 相关功能基因丰度的过程中,只有极少量的土壤被用来提取 DNA,将极少量土壤的结果代表野外试验的结果会削弱其代表性。因此,为了提高取样的代表性,须充分混合土样,以求捕捉土壤的异质性。

4 结 论

氮输入对森林土壤 N_2O 的不同影响取决于 N 输入后植物和土壤微生物对土壤理化性质变化的响应。植物通过根系 (无机氮、水分和分泌物)、植物凋落物 (养分归还和次生代谢产物) 以及真菌形成丛枝菌根 (无机氮、水分、团聚体和 N_2O 相关功能基因群落) 多种途径影响土壤 N_2O 通量对 N 的响应。长期的 N 输入不利于微生物固氮,增加了 N_2O 排放的风险。植物与微生物对 N 的竞争利用受土壤氮有效性调控,进而影响森林土壤 N_2O 排放。N 诱导的森林土壤 N_2O 排放主要来源于微生物硝化和反硝化。土壤湿度和 N_2O 底物浓度的变化会不同程度的影响 N_2O 不同产生途径。N 输入可通过改变土壤 pH 和氮有效性影响 N_2O 相关功能基因丰度,从而影响 N_2O 不同产生途径。植物氮吸收、凋落物分解、菌根以及 N_2O 产生途径应作为预测 N_2O 通量的解释变量纳入模型,以提高模型预测准确性。本文主要是以微生物硝化和反硝化作为 N_2O 的主要来源展开讨论,而忽略了其他 N_2O 来源 (硝化反硝化和

DNRA) 以及其他与硝化和反硝化底物相关的 N 途径, 例如, 氮矿化和淋溶。未来可通过多种技术手段结合, 尽可能的剔除和量化其他 N 转换途径影响产生 N₂O 的过程, 揭示 N 输入对不同森林生态系统土壤 N₂O 排放影响背后的机理, 为全球变化背景下制订森林管理政策和制定温室气体减排措施提供科学依据。

参考文献 (References)

- [1] IPCC. Summary for policymakers//Global warming of 1.5 °C[M]. Geneva Switzerland: IPCC, 2018.
- [2] IPCC. Climate change 2014 : Synthesis report//Contribution of working groups I, II and III to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change[M]. Geneva Switzerland: IPCC, 2014.
- [3] Ravishankara A R, Daniel J S, Portmann R W. Nitrous oxide (N₂O): The dominant ozone-depleting substance emitted in the 21st century[J]. Science, 2009, 326 (5949): 123—125.
- [4] Tian H Q, Xu R T, Canadell J G, et al. A comprehensive quantification of global nitrous oxide sources and sinks[J]. Nature, 2020, 586 (7828): 248—256.
- [5] WMO. Statement on the state of the global climate in 2019. Geneva Switzerland, 2020.
- [6] Zhang L. Camellia oleifera plantation management and nitrogen cycling[M]. Beijing: Science Press, 2020. [张令. 油茶林经营与土壤氮循环[M]. 北京: 科学出版社, 2020.]
- [7] Fowler D, Pyle J A, Raven J A, et al. The global nitrogen cycle in the twenty-first century : Introduction[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences, 2013, 368(1621): 20130165.
- [8] Wang R, Balkanski Y, Boucher O, et al. Significant contribution of combustion-related emissions to the atmospheric phosphorus budget[J]. Nature Geoscience, 2015, 8 (1): 48—54.
- [9] Zhu X M, Zhang W, Chen H, et al. Impacts of nitrogen deposition on soil nitrogen cycle in forest ecosystems: A review[J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35 (3): 35—43.
- [10] Liu D N, Guo X D, Xiao B W. What causes growth of global greenhouse gas emissions? Evidence from 40 countries[J]. Science of the Total Environment, 2019, 661: 750—766.
- [11] Ackerman D, Millet D B, Chen X. Global estimates of inorganic nitrogen deposition across four decades[J]. Global Biogeochemical Cycles, 2019, 33(1): 100—107.
- [12] Galloway J N, Cowling E B. Reactive nitrogen and the world: 200 years of change[J]. AMBIO: A Journal of the Human Environment, 2002, 31 (2): 64—71.
- [13] Liu X J, Zhang Y, Han W X, et al. Enhanced nitrogen deposition over China[J]. Nature, 2013, 494 (7438): 459—462.
- [14] Yu G R, Jia Y L, He N P, et al. Stabilization of atmospheric nitrogen deposition in China over the past decade[J]. Nature Geoscience, 2019, 12(6): 424—429.
- [15] Lu C Q, Tian H Q. Global nitrogen and phosphorus fertilizer use for agriculture production in the past half century: Shifted hot spots and nutrient imbalance[J]. Earth System Science Data, 2017, 9 (1): 181—192.
- [16] Tian D S, Niu S L. A global analysis of soil acidification caused by nitrogen addition[J]. Environmental Research Letters, 2015, 10 (2): 024019.
- [17] Ochoa-Hueso R. Nonlinear disruption of ecological interactions in response to nitrogen deposition[J]. Ecology, 2016, 97 (10): 2802—2814.
- [18] Lu M, Yang Y H, Luo Y Q, et al. Responses of ecosystem nitrogen cycle to nitrogen addition: A meta-analysis[J]. New Phytologist, 2011, 189 (4): 1040—1050.
- [19] Oertel C, Matschullat J, Zurba K, et al. Greenhouse gas emissions from soils—A review[J]. Geochemistry, 2016, 76 (3): 327—352.
- [20] Kuypers M M M, Marchant H K, Kartal B. The microbial nitrogen-cycling network[J]. Nature Reviews Microbiology, 2018, 16 (5): 263—276.
- [21] FAO. The state of the world's forests 2018-forest pathways to sustainable development: Rome 2018.
- [22] Zhang K R, Zhu Q A, Liu J X, et al. Spatial and temporal variations of N₂O emissions from global forest and grassland ecosystems[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2019, 266/267: 129—139.
- [23] United Nations Department of Economic and Social Affairs. The Sustainable Development Goals Report 2018[M]. New York: United Nations, 2018.
- [24] Butterbach-Bahl K, Baggs E M, Dannenmann M, et al. Nitrous oxide emissions from soils: How well do we understand the processes and their controls?[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 2013, 368 (1621): 20130122.
- [25] Deng B L, Wang S L, Xu X T, et al. Effects of biochar and dicyandiamide combination on nitrous oxide emissions from *Camellia oleifera* field soil[J]. Environmental Science and Pollution Research, 2019, 26 (4): 4070—4077.
- [26] Davidson E A, Reis de Carvalho C J, Vieira I C G, et al. Nitrogen and phosphorus limitation of biomass growth in a tropical secondary forest[J]. Ecological Applications, 2004, 14 (sp4): 150—163.
- [27] Storer K, Coggan A, Ineson P, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi reduce nitrous oxide emissions from N₂O hotspots[J]. New Phytologist, 2018, 220 (4): 1285—1295.

- [28] Gao J B, Zhou W J, Liu Y T, et al. Effects of litter inputs on N₂O emissions from a tropical rainforest in southwest China[J]. *Ecosystems*, 2018, 21 (5): 1013—1026.
- [29] Mo J M, Brown S, Xue J H, et al. Response of litter decomposition to simulated N deposition in disturbed, rehabilitated and mature forests in subtropical China[J]. *Plant and Soil*, 2006, 282 (1/2): 135—151.
- [30] 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[J]. *Global Change Biology*, 2009, 15 (8): 2049—2066.
- [31] Steudler P A, Garcia-Montiel D C, Piccolo M C, et al. Trace gas responses of tropical forest and pasture soils to N and P fertilization[J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2002, 16 (2): 7-1-7-12.
- [32] Müller A K, Matson A L, Corre M D, et al. Soil N₂O fluxes along an elevation gradient of tropical montane forests under experimental nitrogen and phosphorus addition[J]. *Frontiers in Earth Science*, 2015, 3: 66.
- [33] Kim D G, Hernandez-Ramirez G, Giltrap D. Linear and nonlinear dependency of direct nitrous oxide emissions on fertilizer nitrogen input: A meta-analysis[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2013, 168: 53—65.
- [34] Shcherbak I, Millar N, Robertson G P. Global metaanalysis of the nonlinear response of soil nitrous oxide (N₂O) emissions to fertilizer nitrogen[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111 (25): 9199—9204.
- [35] Aliyu G, Sanz-Cobena A, Müller C, et al. A meta-analysis of soil background N₂O emissions from croplands in China shows variation among climatic zones[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2018, 267: 63—73.
- [36] Zhou M H, Zhu B, Wang S J, et al. Stimulation of N₂O emission by manure application to agricultural soils may largely offset carbon benefits: A global meta-analysis[J]. *Global Change Biology*, 2017, 23 (10): 4068—4083.
- [37] He G, Li X, Zhao R T, et al. Mechanisms underlying the regulation of soil nitrous oxide emissions by arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2021, 58 (1): 23—30. [何广, 李侠, 赵若桐, 等. 丛枝菌根真菌调控土壤氧化亚氮排放的机制[J]. *土壤学报*, 2021, 58 (1): 23—30.]
- [38] Aronson E L, Allison S D. Meta-analysis of environmental impacts on nitrous oxide release in response to N amendment[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2012, 3: 272.
- [39] Fang H J, Cheng S L, Yu G R, et al. Study on the responses of nitrous oxide emission to increased nitrogen deposition in forest soils: A review[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2015, 52 (2): 262—271. [方华军, 程淑兰, 于贵瑞, 等. 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[J]. *土壤学报*, 2015, 52 (2): 262-271.]
- [40] Wrage N, Velthof G L, van Beusichem M L, et al. Role of nitrifier denitrification in the production of nitrous oxide[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2001, 33 (12/13): 1723—1732.
- [41] Norton J M, Alzerreca J J, Suwa Y, et al. Diversity of ammonia monoxygenase operon in autotrophic ammonia-oxidizing bacteria[J]. *Archives of Microbiology*, 2002, 177 (2): 139—149.
- [42] Zhang J B, Müller C, Cai Z C. Heterotrophic nitrification of organic N and its contribution to nitrous oxide emissions in soils[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2015, 84: 199—209.
- [43] Stange C F, Spott O, Arriaga H, et al. Use of the inverse abundance approach to identify the sources of NO and N₂O release from Spanish forest soils under oxic and hypoxic conditions[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2013, 57: 451—458.
- [44] Di H J, Cameron K C, Podolyan A, et al. Effect of soil moisture status and a nitrification inhibitor, dicyandiamide, on ammonia oxidizer and denitrifier growth and nitrous oxide emissions in a grassland soil[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2014, 73: 59—68.
- [45] Tavares P, Pereira A S, Moura J J G, et al. Metalloenzymes of the denitrification pathway[J]. *Journal of Inorganic Biochemistry*, 2006, 100 (12): 2087—2100.
- [46] Murugapiran S K, Huntemann M, Wei C L, et al. *Thermus oshimai* JL-2 and *T. thermophilus* JL-18 genome analysis illuminates pathways for carbon, nitrogen, and sulfur cycling[J]. *Standards in Genomic Sciences*, 2013, 7 (3): 449—468.
- [47] Hu H W, Chen D L, He J Z. Microbial regulation of terrestrial nitrous oxide formation: Understanding the biological pathways for prediction of emission rates[J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2015, 39 (5): 729—749.
- [48] Bothe H, Jost G, Schloter M, et al. Molecular analysis of ammonia oxidation and denitrification in natural environments[J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2000, 24 (5): 673—690.
- [49] Henry S, Bru D, Stres B, et al. Quantitative detection of the *nosZ* gene, encoding nitrous oxide reductase, and comparison of the abundances of 16S rRNA, *narG*, *nirK*, and *nosZ* genes in soils[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2006, 72 (8): 5181—5189.
- [50] Philippot L, Andert J, Jones C M, et al. Importance of denitrifiers lacking the genes encoding the nitrous oxide reductase for N₂O emissions from soil[J]. *Global Change Biology*, 2011, 17 (3): 1497—1504.
- [51] Wrage N, Velthof G L, van Beusichem M L, et al. Role of nitrifier denitrification in the production of nitrous

- oxide[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2001, 33 (12/13): 1723—1732.
- [52] Wrage-Mönnig N, Horn M A, Well R, et al. The role of nitrifier denitrification in the production of nitrous oxide revisited[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2018, 123: A3—A16.
- [53] Robertson G P. Nitrification and denitrification in humid tropical ecosystems: potential controls on nitrogen retention [J]. *Mineral Nutrients in Tropical Forest & Savanna Ecosystems*, 1989, 9: 55—69.
- [54] Zhang W, Mo J M, Yu G R, et al. Emissions of nitrous oxide from three tropical forests in Southern China in response to simulated nitrogen deposition[J]. *Plant and Soil*, 2008, 306 (1/2): 221—236.
- [55] Aber J D, Nadelhoffer K J, Steudler P, et al. Nitrogen saturation in northern forest ecosystems: Excess nitrogen from fossil fuel combustion may stress the biosphere[J]. *BioScience*, 1989, 39 (6): 378—386.
- [56] Kaye J P, Hart S C. Competition for nitrogen between plants and soil microorganisms[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 1997, 12 (4): 139—143.
- [57] Hall S J, Matson P A. Nutrient status of tropical rain forests influences soil N dynamics after N additions[J]. *Ecological Monographs*, 2003, 73 (1): 107—129.
- [58] Borken W, Beese F. Control of nitrous oxide emissions in European beech, Norway spruce and Scots pine forests[J]. *Biogeochemistry*, 2005, 76 (1): 141—159.
- [59] Erickson H, Keller M, Davidson E A. Nitrogen oxide fluxes and nitrogen cycling during postagricultural succession and forest fertilization in the humid tropics[J]. *Ecosystems*, 2001, 4 (1): 67—84.
- [60] Lovett G M, Goodale C L. A new conceptual model of nitrogen saturation based on experimental nitrogen addition to an oak forest[J]. *Ecosystems*, 2011, 14 (4): 615—631.
- [61] Brady N C, Weil R R. *Elements of the nature and properties of soils*[M]. 3rd ed. New Jersey: Pearson Prentice Hall, 2010.
- [62] Boudsocq S, Niboyet A, Lata J C, et al. Plant preference for ammonium versus nitrate: A neglected determinant of ecosystem functioning?[J]. *The American Naturalist*, 2012, 180 (1): 60—69.
- [63] Maire V, Gross N, da Silveira Pontes L, et al. Trade-off between root nitrogen acquisition and shoot nitrogen utilization across 13 co-occurring pasture grass species[J]. *Functional Ecology*, 2009, 23 (4): 668—679.
- [64] Ernfors M, Rütting T, Klemmedtsson L. Increased nitrous oxide emissions from a drained organic forest soil after exclusion of ectomycorrhizal mycelia[J]. *Plant and Soil*, 2011, 343 (1/2): 161—170.
- [65] Hawkes C V, Wren I F, Herman D J, et al. Plant invasion alters nitrogen cycling by modifying the soil nitrifying community[J]. *Ecology Letters*, 2005, 8 (9): 976—985.
- [66] Lata J C, Guillaume K, Degrange V, et al. Relationships between root density of the African grass *Hyparrhenia diplandra* and nitrification at the decimetric scale: An inhibition-stimulation balance hypothesis[J]. *Proceedings Biological Sciences*, 2000, 267 (1443): 595—600.
- [67] Lu X K, Vitousek P M, Mao Q G, et al. Plant acclimation to long-term high nitrogen deposition in an N-rich tropical forest[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115 (20): 5187—5192.
- [68] Jiang J, Wang Y P, Yang Y H, et al. Interactive effects of nitrogen and phosphorus additions on plant growth vary with ecosystem type[J]. *Plant and Soil*, 2019, 440 (1/2): 523—537.
- [69] Liu J, Wu N N, Wang H, et al. Nitrogen addition affects chemical compositions of plant tissues, litter and soil organic matter[J]. *Ecology*, 2016, 97 (7): 1796—1806.
- [70] Porre R J, van der Werf W, de Deyn G B, et al. Is litter decomposition enhanced in species mixtures? A meta-analysis[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2020, 145: 107791.
- [71] Zhang T A, Luo Y Q, Chen H Y H, et al. Responses of litter decomposition and nutrient release to N addition: A meta-analysis of terrestrial ecosystems[J]. *Applied Soil Ecology*, 2018, 128: 35—42.
- [72] Xiao W, Chen X, Jing X, et al. A meta-analysis of soil extracellular enzyme activities in response to global change[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2018, 123: 21—32.
- [73] Zheng X, Liu Q, Zheng L Y, et al. Litter removal enhances soil N₂O emissions: Implications for management of leaf-harvesting *Cinnamomum camphora* plantations[J]. *Forest Ecology and Management*, 2020, 466: 118121.
- [74] Subbarao G V, Nakahara K, Ishikawa T, et al. Free fatty acids from the pasture grass *Brachiaria humidicola* and one of their methyl esters as inhibitors of nitrification[J]. *Plant and Soil*, 2008, 313 (1/2): 89—99.
- [75] Zakir H A K M, Subbarao G V, Pearse S J, et al. Detection, isolation and characterization of a root-exuded compound, methyl 3-(4-hydroxyphenyl) propionate, responsible for biological nitrification inhibition by sorghum (*Sorghum bicolor*) [J]. *New Phytologist*, 2008, 180 (2): 442—451.
- [76] Smith S E, Smith F A. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: New paradigms from cellular to ecosystem scales[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2011, 62 (1): 227—250.
- [77] Hodge A, Storer K. Arbuscular mycorrhiza and nitrogen: Implications for individual plants through to ecosystems[J]. *Plant and Soil*, 2015, 386 (1/2): 1—19.

- [78] Cavagnaro T R, Barrios-Masias F H, Jackson L E. Arbuscular mycorrhizas and their role in plant growth, nitrogen interception and soil gas efflux in an organic production system[J]. *Plant and Soil*, 2012, 353 (1/2): 181—194.
- [79] Lazcano C, Barrios-Masias F H, Jackson L E. Arbuscular mycorrhizal effects on plant water relations and soil greenhouse gas emissions under changing moisture regimes[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2014, 74: 184—192.
- [80] Zhang J, Tang X L, He X H, et al. Glomalin-related soil protein responses to elevated CO₂ and nitrogen addition in a subtropical forest: Potential consequences for soil carbon accumulation[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2015, 83: 142—149.
- [81] Chen Z J, Setälä H, Geng S C, et al. Nitrogen addition impacts on the emissions of greenhouse gases depending on the forest type: A case study in Changbai Mountain, Northeast China[J]. *Journal of Soils and Sediments*, 2017, 17 (1): 23—34.
- [82] Okiobe S T, Augustin J, Mansour I, et al. Disentangling direct and indirect effects of mycorrhiza on nitrous oxide activity and denitrification[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2019, 134: 142—151.
- [83] Bender S F, Plantenga F, Nefel A, et al. Symbiotic relationships between soil fungi and plants reduce N₂O emissions from soil[J]. *The ISME Journal*, 2014, 8 (6): 1336—1345.
- [84] Teutscheroova N, Vazquez E, Arango J, et al. Native arbuscular mycorrhizal fungi increase the abundance of ammonia-oxidizing bacteria, but suppress nitrous oxide emissions shortly after urea application[J]. *Geoderma*, 2019, 338: 493—501.
- [85] Midgley M G, Phillips R P. Mycorrhizal associations of dominant trees influence nitrate leaching responses to N deposition[J]. *Biogeochemistry*, 2014, 117 (2/3): 241—253.
- [86] Li L, McCormack M L, Chen F S, et al. Different responses of absorptive roots and arbuscular mycorrhizal fungi to fertilization provide diverse nutrient acquisition strategies in Chinese fir[J]. *Forest Ecology and Management*, 2019, 433: 64—72.
- [87] 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[J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2011, 25 (4): GB4009.
- [88] Zhang T A, Chen H Y H, Ruan H H. Global negative effects of nitrogen deposition on soil microbes[J]. *The ISME Journal*, 2018, 12 (7): 1817—1825.
- [89] Baldos A P, Corre M D, Veldkamp E. Response of N cycling to nutrient inputs in forest soils across a 1000-3000 m elevation gradient in the Ecuadorian Andes[J]. *Ecology*, 2015, 96 (3): 749—761.
- [90] Wang Q, Wang J L, Li Y Z, et al. Influence of nitrogen and phosphorus additions on N₂-fixation activity, abundance, and composition of diazotrophic communities in a Chinese fir plantation[J]. *Science of the Total Environment*, 2018, 619/620: 1530—1537.
- [91] Bowman W D, Cleveland C C, Halada L, et al. Negative impact of nitrogen deposition on soil buffering capacity[J]. *Nature Geoscience*, 2008, 1 (11): 767—770.
- [92] Treseder K K. Nitrogen additions and microbial biomass: A meta-analysis of ecosystem studies[J]. *Ecology Letters*, 2008, 11 (10): 1111—1120.
- [93] Fog K. The effect of added nitrogen on the rate of decomposition of organic matter[J]. *Biological Reviews*, 1988, 63 (3): 433—462.
- [94] Janssens I A, Dieleman W, Luyssaert S, et al. Reduction of forest soil respiration in response to nitrogen deposition[J]. *Nature Geoscience*, 2010, 3 (5): 315—322.
- [95] Lu M, Zhou X H, Luo Y Q, et al. Minor stimulation of soil carbon storage by nitrogen addition: A meta-analysis[J]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2011, 140 (1/2): 234—244.
- [96] Bardgett R D, Mommer L, de Vries F T. Going underground: Root traits as drivers of ecosystem processes[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2014, 29 (12): 692—699.
- [97] Jian S Y, Li J W, Chen J, et al. Soil extracellular enzyme activities, soil carbon and nitrogen storage under nitrogen fertilization: A meta-analysis[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2016, 101: 32—43.
- [98] DeForest J L, Zak D R, Pregitzer K S, et al. Atmospheric nitrate deposition, microbial community composition, and enzyme activity in northern hardwood forests[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 2004, 68 (1): 132—138.
- [99] Bru D, Ramette A, Saby N P A, et al. Determinants of the distribution of nitrogen-cycling microbial communities at the landscape scale[J]. *The ISME Journal*, 2011, 5 (3): 532—542.
- [100] Shoun H, Kim D H, Uchiyama H, et al. Denitrification by fungi[J]. *FEMS Microbiology Letters*, 1992, 94 (3): 277—281.
- [101] Strickland M S, Rousk J. Considering fungal: Bacterial dominance in soils - Methods, controls, and ecosystem implications[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2010, 42 (9): 1385—1395.
- [102] Zechmeister-Boltenstern S, Keiblinger K M, Mooshammer M, et al. The application of ecological stoichiometry to plant-microbial-soil organic matter transformations[J]. *Ecological Monographs*, 2015, 85 (2): 133—155.

- [103] Rütting T, Huygens D, Boeckx P, et al. Increased fungal dominance in N₂O emission hotspots along a natural pH gradient in organic forest soil[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2013, 49 (6): 715—721.
- [104] Wang C, Liu D W, Bai E. Decreasing soil microbial diversity is associated with decreasing microbial biomass under nitrogen addition[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2018, 120: 126—133.
- [105] Weitz A M, Linder E, Frolking S, et al. N₂O emissions from humid tropical agricultural soils: Effects of soil moisture, texture and nitrogen availability[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2001, 33 (7/8): 1077—1093.
- [106] Carter M S. Contribution of nitrification and denitrification to N₂O emissions from urine patches[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2007, 39(8): 2091—2102.
- [107] Mathieu O, Hénault C, Lévêque J, et al. Quantifying the contribution of nitrification and denitrification to the nitrous oxide flux using ¹⁵N tracers[J]. *Environmental Pollution*, 2006, 144 (3): 933—940.
- [108] Song L, Tian P, Zhang J B, et al. Effects of three years of simulated nitrogen deposition on soil nitrogen dynamics and greenhouse gas emissions in a Korean pine plantation of northeast China[J]. *Science of the Total Environment*, 2017, 609: 1303—1311.
- [109] Yan Y L, Ganjurjav H, Hu G Z, et al. Nitrogen deposition induced significant increase of N₂O emissions in an dry alpine meadow on the central Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2018, 265: 45—53.
- [110] Zheng X, Liu Q, Ji X F, et al. How do natural soil NH₄⁺, NO₃⁻ and N₂O interact in response to nitrogen input in different climatic zones? A global meta-analysis[J]. *European Journal of Soil Science*, 2021, 72 (5): 2231—2245.
- [111] Xie D N, Si G Y, Zhang T, et al. Nitrogen deposition increases N₂O emission from an N-saturated subtropical forest in southwest China[J]. *Environmental Pollution*, 2018, 243: 1818—1824.
- [112] Eickenscheidt N, Brumme R, Veldkamp E. Direct contribution of nitrogen deposition to nitrous oxide emissions in a temperate beech and spruce forest – A ¹⁵N tracer study[J]. *Biogeosciences*, 2011, 8 (3): 621—635.
- [113] Xu Y B, Xu Z H, Cai Z C, et al. Review of denitrification in tropical and subtropical soils of terrestrial ecosystems[J]. *Journal of Soils and Sediments*, 2013, 13 (4): 699—710.
- [114] Opdyke M R, Ostrom N E, Ostrom P H. Evidence for the predominance of denitrification as a source of N₂O in temperate agricultural soils based on isotopologue measurements[J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2009, 23 (4): GB4018.
- [115] Xu K, Wang C M, Yang X T. Five-year study of the effects of simulated nitrogen deposition levels and forms on soil nitrous oxide emissions from a temperate forest in Northern China[J]. *PLoS One*, 2017, 12(12): e0189831.
- [116] Levy-Booth D J, Prescott C E, Grayston S J. Microbial functional genes involved in nitrogen fixation, nitrification and denitrification in forest ecosystems[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2014, 75: 11—25.
- [117] 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[J]. *Scientific Reports*, 2013, 3 (1): 1—8.
- [118] Cheng Y, Zhang J B, Wang J, et al. Soil pH is a good predictor of the dominating N₂O production processes under aerobic conditions[J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2015, 178 (3): 370—373.
- [119] Hallin S, Jones C M, Schloter M, et al. Relationship between N-cycling communities and ecosystem functioning in a 50-year-old fertilization experiment[J]. *The ISME Journal*, 2009, 3 (5): 597—605.
- [120] Martens-Habbena W, Berube P M, Urakawa H, et al. Ammonia oxidation kinetics determine niche separation of nitrifying Archaea and Bacteria[J]. *Nature*, 2009, 461 (7266): 976—979.
- [121] Prosser J I, Nicol G W. Archaeal and bacterial ammonia-oxidisers in soil: The quest for niche specialisation and differentiation[J]. *Trends in Microbiology*, 2012, 20 (11): 523—531.
- [122] Carey C J, Dove N C, Beman J M, et al. Meta-analysis reveals ammonia-oxidizing bacteria respond more strongly to nitrogen addition than ammonia-oxidizing archaea[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2016, 99: 158—166.
- [123] Di H J, Cameron K C, Shen J P, et al. Ammonia-oxidizing bacteria and archaea grow under contrasting soil nitrogen conditions[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2010, 72 (3): 386—394.
- [124] Lehtovirta L E, Prosser J I, Nicol G W. Soil pH regulates the abundance and diversity of Group 1.1c Crenarchaeota[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2009, 70 (3): 367—376.
- [125] Onodera Y, Nakagawa T, Takahashi R, et al. Seasonal change in vertical distribution of ammonia-oxidizing Archaea and bacteria and their nitrification in temperate forest soil[J]. *Microbes and Environments*, 2010, 25(1): 28—35.
- [126] [126] Petersen D G, Blazewicz S J, Firestone M, et al. Abundance of microbial genes associated with nitrogen cycling as indices of biogeochemical process rates across a vegetation gradient in Alaska[J]. *Environmental Microbiology*, 2012, 14 (4): 993—1008.
- [127] Morales S E, Cosart T, Holben W E. Bacterial gene abundances as indicators of greenhouse gas emission in soils[J]. *The ISME Journal*, 2010, 4 (6): 799—808.

- [128] 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[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2009, 45 (8): 855—863.
- [129] 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[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2009, 67 (3): 444—454.
- [130] Raut N, Dörsch P, Sitaula B K, et al. Soil acidification by intensified crop production in South Asia results in higher N₂O/ (N₂ + N₂O) product ratios of denitrification[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2012, 55: 104—112.
- [131] Šimek M, Jiřová L, Hopkins D W. What is the so-called optimum pH for denitrification in soil?[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2002, 34 (9): 1227—1234.
- [132] Tang Y Q, Yu G R, Zhang X Y, et al. Environmental variables better explain changes in potential nitrification and denitrification activities than microbial properties in fertilized forest soils[J]. *Science of the Total Environment*, 2019, 647: 653—662.

(责任编辑: 卢 萍)