

氮沉降对细根分解影响的研究进展

王光燚¹, 上官周平², 方 燕²

(1.西北农林科技大学 林学院, 陕西 杨凌 712100;

2.西北农林科技大学 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西 杨凌 712100)

摘 要:随着人类干扰的加剧,大气中氮沉降量迅速增加,并显著影响生态系统碳循环过程。细根分解不但是陆地生态系统重要的碳汇和矿质养分库,也是土壤碳及养分的主要来源,对陆地生态系统物质和能量循环具有重要意义。细根分解是植物、土壤动物、微生物及土壤微生态系统间复杂的互作过程,氮沉降对细根分解速率的影响较为复杂,系统深入地研究氮沉降下植物、土壤动物、微生物与土壤微生态系统的相互作用方式与机理,对探索定向调控细根分解过程、预测生态系统对全球变化的响应具有重要的指导意义。对细根分解对大气氮沉降的响应进行了全面总结,系统分析和详细描述了氮沉降对细根分解关键因素的影响,及氮沉降对细根分解影响的机理;总结了目前细根分解研究中存在的问题,并对未来重点研究方向进行了展望,以期为深入研究氮沉降与陆地生态系统碳循环间的交互作用及反馈机制提供参考。

关键词:氮沉降; 细根分解; 交互作用; 陆地生态系统

中图分类号:S181.1

文献标识码:A

文章编号:1005-3409(2020)02-0383-09

Advances in the Effect of Nitrogen Deposition on Fine Root Decomposition

WANG Guangyi¹, SHANGGUAN Zhouping², FANG Yan²

(1.College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2.State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: Atmospheric nitrogen deposition has increased in the last several decades due to anthropogenic activities. Increasing nitrogen deposition has become an important factor regulating carbon cycle in global ecosystems. Fine root decomposition acts as an important carbon pool and a nutrient pool as well as the main sources of soil carbon and mineral nutrient in terrestrial ecosystems. Fine root decomposition also serves roles in interactions among plant, soil animal, microorganism and rhizospheric microecology. The effect of nitrogen deposition on fine root decomposition is complicated. Research on fine root decomposition mediated by nitrogen deposition has the important implications for elucidating the functions of rhizospheric microecology and predicting the response of ecosystems to global change. In this paper, the response of fine root decomposition to atmospheric nitrogen deposition is comprehensively summarized. The effects of nitrogen deposition on key factors affecting fine root decomposition are systematically analyzed. The underlying mechanisms of nitrogen deposition on fine root decomposition were discussed. The problems and shortcomings in the current research are analyzed, and the future research directions are prospected in order to provide the reference for further research on the feedback mechanism and interaction between nitrogen deposition and the carbon cycle of terrestrial ecosystems.

Keywords: nitrogen deposition; fine root decomposition; interaction; terrestrial ecosystems

氮是植物生长发育必不可少的重要营养元素之一^[1]。近百年来,由于化石燃烧、粮食种植、化肥生产等

人类活动的加剧,全球大气氮沉降明显加重^[2]。1860—1990年,大气氮沉降已经从 1.5×10^{13} g/a 升高到 $1.56 \times$

收稿日期:2019-04-17

修回日期:2019-04-30

资助项目:国家自然科学基金(41807516);中国博士后面上项目(2018M631199);陕西省博士后科研项目(2018BSHEDZZ142);西北农林科技大学基本科研业务专项基金(2452016109)

第一作者:王光燚(1996—),女,贵州剑河人,硕士研究生,研究方向为农业生态。E-mail:18392452782@163.com

通信作者:上官周平(1964—),男,陕西扶风人,研究员,博士生导师,主要从事旱地农业、植物生态研究。E-mail:shangguan@ms.iswc.ac.cn

方燕(1983—),女,陕西西安人,助理研究员,主要从事生态学研究。E-mail:fangyan@nwfau.edu.cn

10^{14} g/a, 预计到 2050 年, 还将在 1990 年的基础上增加 2 倍左右^[3]。我国在 21 世纪初, 人为产生的额外氮量已经超过了自然生物固氮量, 成为继欧洲、北美之后的第三大氮沉降集中区^[4-5]。氮沉降对陆地生态系统的结构与功能构成了严重的威胁, 大气氮沉降会改变陆地生态系统土壤碳素分配过程, 降低群落的物种多样性, 导致土壤酸化和养分失调, 改变土壤水、气状况和降低植物对环境胁迫的抗逆性^[6-9]。根系凋落是增加土壤碳素输入的重要途径, 通过根系凋落输入到土壤中的碳远远超过地上枯落物的碳输入量^[10-12]。其中, 细根(直径小于 2 mm 的根)的贡献巨大, 每年由细根周转的碳素输入量占土壤碳库的 25%~80%^[13-14]。

氮沉降增加对植物细根分解、养分释放、土壤物质循环有重要影响, 进而改变陆地生态系统碳分配格局和全球生态系统碳循环^[15-17]。深入探索氮沉降对细根分解的影响, 对调控生态系统功能与服务, 提高陆地生态系统生产力与养分资源利用效率, 实现农业生产可持续发展与利用, 具有重要的实践指导意义。

1 氮沉降对细根分解过程的影响

细根分解是细根经过物理破碎、微生物分解、土壤动物取食等由复杂有机化合物转化成简单有机化合物和无机化合物, 并与土壤环境进行物质交换的过程^[18]。氮沉降通过影响细根化学特性、土壤呼吸、土壤微生物等因素影响细根分解的过程。氮沉降使土壤中的有效性氮含量增加, 土壤中的氮素有效性会对植物根系生物量造成影响, 进而直接影响细根的分解^[15]。短期的氮沉降会促进植物的生产力, 通过改变植物群落的组成和结构进而改变细根的化学组成, 最终影响细根的分解^[18]。在氮充足的地区, 氮添加后, 大量的 NH_4^+ 被用于消化过程, NO_3^- 易从土壤中淋出, 且 NO_3^- 的淋溶会随着氮沉降的增加而增加, 致使土壤酸化, 导致微生物衰减, 从而间接影响细根分解^[17]。氮沉降下的细根与全球变暖、降水间的交互作用对细根分解和养分释放有着极其重要的作用。

细根分解具有明显的阶段性, 一般细根分解过程大致包括两个阶段, 细根分解速率呈现“快—慢”的特征^[19]。分解前期细根干物质残留率曲线陡峭、分解速率较快, 而分解后期由于木质素、多糖等难分解物质的含量增多, 外源氮与木质素发生聚合反应, 生成更难分解的腐殖质, 干物质残留率曲线趋于平缓、分解速率缓慢^[20-24]。氮沉降能够提高细根分解前期土壤酶活性, 导致细根中水溶性物质、非结构性碳水化合物及易分解物质的比例增大, 促进细根的分解及养分释放^[21, 23-24]。

2 氮沉降对细根分解关键因素的影响

细根分解是各因子间相互作用的过程, 影响细根分解的关键因素主要为生物因素, 主要包括细根产量、细根化学性质和土壤生物(土壤动物与微生物)。

2.1 氮沉降对细根产量的影响

氮沉降的增加会导致土壤氮素有效性的提高, 土壤有效氮通过影响细根产量和土壤氮含量来改变生态系统地上地下的 C、N 分配格局^[25]。关于氮沉降对细根产量动态变化的影响, 有研究认为, 氮沉降可增加土壤氮素有效性, 细根产量会随着土壤氮素有效性的提高而增加^[26-27]。这一观点与生态系统的 C 分配有关。在氮受限制的生态系统中, 植物为维持地上部分的生长需求, 根系会从土壤中吸收大量的氮素, 土壤氮素有效性的提高会使地上部分获得更多的有效性氮, 从而增加地上部分的叶面积, 较大的叶面积可增加光合产物对植物根系的投入, 最终导致植物细根产量提高^[28-29]。细根中增加的氮含量会导致细根呼吸强度增大, 为减少细根呼吸消耗, 植物往往会缩短细根寿命以维持细根成本^[30]。在北美天然次生硬阔林中, Pregitzer 等^[26]在进行细根对氮和水交互作用的响应研究中发现, 随着施氮试验从 20 d 延长到 40 d, 细根产量显著提高, 细根寿命明显增加了 30~45 d。在美洲黑杨幼龄林中, Coleman 等^[27]在研究碳分配和氮获取时发现, 当氮含量从每年 5 g/m^2 增加到每年 20 g/m^2 时, 细根产量增加了 35%, 细根寿命由 480 d 增加到 503 d。

然而, Burton 等^[30]认为, 土壤有效性氮的增加会延长细根的寿命, 提高细根的吸收效率, 使细根对碳的吸收量大于细根对碳的消耗量, 最终导致细根成为一个较强的碳汇, 促使地上部分向地下部分投入更多的碳。但增加的碳主要用于维持细根对氮的吸收、同化和运输, 并不会用于细根生长, 所以细根产量不会增加。但也有研究表明氮添加会减少细根产量, Burton 等^[31]采用微根管法研究了美国密歇根北部阔叶林, 研究结果表明, 与土壤氮素有效性低的样地相比, 土壤氮素有效性高的样地, 其细根产量明显减少。在夏威夷山地森林的施肥试验中, Ostertag^[32]发现, 当土壤有效性氮含量增加 4.3% 时, 细根产量下降 57%。因而, 氮沉降下, 随着土壤氮素有效性增加, 细根产量也有可能下降。

2.2 氮沉降对细根化学性质的影响

在小尺度区域上, 细根化学性质是决定细根分解速率的主要限定因素^[33-34]。氮沉降下, 添加氮会增加

细根 N 浓度,并降低细根组织中的 C 浓度^[32]。原因是氮沉降提高了土壤氮素有效性,进而增加了细根对土壤 N 的吸收量,而细根 N 浓度与细根呼吸强度呈显著正相关,细根中 75% 的 C 主要用于细根呼吸^[35]。因此,随着细根 N 浓度的提高,细根呼吸作用加强,消耗了细根中大量的非结构性碳水化合物,进而降低了细根中的 C 浓度^[36]。但郭润泉等^[37]却认为长期氮沉降会提高细根组织中的 C 浓度。这是因为氮沉降会导致土壤酸化,细根通过外皮层细胞分泌大量的酚类物质以增强细根外层组织的木质化或栓质化程度^[38]。因此,氮添加有可能会增大细根组织中的 C 浓度。

细根的 C/N 比对细根分解速率起决定作用。大多数研究认为,氮沉降有利于提高细根凋落物中的氮浓度,降低细根 C/N 比,促进细根分解^[2,39]。在 17 a 生水曲柳人工林内,张秀娟等^[13]发现,水曲柳细根中 N 含量升高时,细根组织中 C/N 比下降,细根分解加快。然而,魏琳等^[40]对黄土高原草地 3 种优势物种细根分解的研究表明,氮沉降下,在分解后期,白莲蒿细根组织中 N 浓度增加不明显,细根 C/N 比增大,细根分解缓慢。其原因是细根分解后期,细根组织中的 N 浓度达到饱和,而细根中 C 的存在形式主要为木质素、纤维素、半纤维素等难溶性物质,在氮沉降增加的条件下,木质素等难溶性物质的分解受限制,进而制约细根分解过程。

除细根 C/N 含量比外,在氮沉降条件下的细根 N 含量也会影响植物的细根分解速率。一些研究者认为细根分解速率与初始细根 N 浓度呈显著正相关关系。在细根分解前期,细根分解速率与初始细根 N 含量呈正比^[41-46]。但是过高的细根 N 含量却对细根分解产生抑制作用^[40,47]。这是由于细根中过高的细根 N 浓度易形成难分解的 N—木质素络合物,从而降低细根分解速率^[48-50]。另外,郭润泉等^[37]关于杉木幼苗对氮沉降响应的研究结果表明,氮沉降会降低细根组织中的 N 浓度。这可能是因为杉木属于速生材树种,细根吸收的 N 大多用于地上部分生长。因此,细根组织中 N 浓度下降。也有研究发现土壤 N 和 P 存在复杂的相互作用过程,氮沉降促使植物生长而产生的稀释作用会降低细根组织中的 P 浓度^[51]。此外,氮沉降会减弱植物对丛枝菌根真菌的依赖性,并减少对其的养分输入,从而降低丛枝菌根真菌的侵染率。而丛枝菌根真菌与植物根系是互利互惠的共生关系,丛枝菌根真菌能帮助植物吸收土壤的养分,特别是 P 元素。因此,氮沉降可通过降低丛枝菌根真菌的侵染率进而减少细根对 P 元素的吸收量^[52]。另外,有研究表明,

添加 N、P 可使土壤微生物活动剧烈且分解有机质的酶活性增强,从而促进细根分解^[14,53]。

2.3 氮沉降对土壤生物的影响

土壤微生物和土壤动物在细根分解过程中发挥着重要的作用,而氮的增加往往会影响土壤动物的活动和微生物活性。对于氮限制的生态系统,虽然氮添加会提高植物的生产力,增加细根产量,并增大地上部分对地下部分的碳投入,但是短期的氮沉降试验可能会使细根凋落物来不及进入土壤中,最终导致土壤微生物缺乏生长所需要的碳源^[54]。此外,添加的氮素会和土壤中的芳香族化合物形成难分解的有机质,氮的积累也减少了植物细根生物量,致使土壤微生物缺少可利用的碳源,从而减少土壤微生物生物量,使细根分解速率受影响^[55-56]。

土壤 pH 值是影响土壤微生物群落结构组成的重要因素。在亚热带降雨量较大的地区,氮沉降的增加会导致土壤酸化加剧,增加土壤中 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 等金属阳离子的溶解和流失,土壤中 Al^{3+} 浓度增加,金属离子的键合会增加土壤有机质中碳的稳定性。同时,土壤酸化抑制了土壤微生物的胞外酶活性,导致微生物获取碳的能力减弱,从而降低微生物生物量和细根分解速率^[56]。土壤微生物主要以真菌与细菌为主,占总分解者生物量和呼吸量的 80%~90%^[57],是陆地生态系统的主要分解者,其分泌产生的酶能够分解细根中复杂的大分子物质。在土壤中,氮沉降通过使土壤酸化以降低土壤真菌与细菌比值,导致微生物群落结构从以真菌为主转向以细菌为主,进而降低细根分解速率^[58-59]。土壤动物在取食细根的代谢过程中,所产生的排泄物可以改善土壤水、气和养分状况,进而促进微生物活动和细根分解^[60-62]。在林下蚯蚓养殖的橡胶园内,李艺坚等^[63]对蚯蚓处理下橡胶树细根动态变化的研究发现,农肥(全氮:20.5 g/kg)处理下,蚯蚓可增加土壤速效氮含量,并可提高土壤过氧化氢酶活性,从而促进橡胶树细根生长。但是,过多的氮含量有可能导致土壤动物直接死亡,从而抑制植物细根的凋落^[64]。另外,氮沉降会改变土壤微生物群落内竞争关系。氮沉降下,与氮需求量高的富营养型菌群相比,氮利用效率高的贫营养菌落在竞争中处于劣势。原因是贫营养菌落在短时间内难以适应富营养化的土壤环境,致使贫营养菌落物种丰富度下降,从而降低细根分解速率^[65]。

3 氮沉降与土壤环境的交互作用

在细根分解过程中,各种土壤环境变化的现象时

有发生,它们与氮沉降的交互作用无处不在。其中土壤水分和温度是土壤环境中最重要的限制因子,且是影响细根分解的主要非生物因素。综合分析土壤水分、温度与氮沉降间的交互作用,对了解和预测全球变化对细根分解的影响具有重要意义。

3.1 氮沉降与土壤水分的交互作用

水分是细根分解过程中的主要影响因子^[66-67]。一定水分范围内,氮矿化速率会随着土壤水分的增加而加快,当超过该范围时,氮矿化速率将随土壤水分的增加而迅速下降。特别是在干旱半干旱地区,水分和氮有明显的交互作用,显著影响植物的营养状况和养分比例^[68]。不同的土壤水分和氮含量,对干旱半干旱生态系统结构和功能的影响不同^[69]。水分含量较高时,氮沉降引起的细根氮浓度增加的效果会被水分所稀释,导致氮沉降对细根组织的 C/N 和 N/P 含量比没有影响,所以在较高的水分范围内,氮和水的交互作用对细根分解没有影响。水分含量较低时,氮沉降会提高或延迟植物的季节性生长,植物生长的变化会影响细根质量进而影响细根分解^[70]。

在湿润的热带地区,水分虽然不是主要的限制因子,但是过多的土壤水分造成土壤含氧量减少,透气性降低,氮的矿化速率迅速下降,限制了对细根分解有益的需氧型异养微生物的正常生长,因此降低了细根分解速率^[71]。氮增加可提高细根组织中磷酸酶和多聚糖酶活性,而水增加会抑制其活性,但可提高细根中木质素降解酶的活性^[72],因此水和氮的交互作用能决定植物的代谢活性,植物代谢活性的变化将影响细根质量进而影响细根分解。也有研究指出,水分增加可促进氮的淋溶损失,进而降低土壤微生物的碳需求,氮和水供应的改变将影响微生物的生长繁殖进而影响细根分解^[72]。水分可以促进酶扩散,氮的增加可以提高微生物活性,从而促进细根分解。Li 等^[73]的研究结果表明在森林演替前期,季风常绿阔叶林土壤中氮的增加,有利于补充根区氮的缺失,促进植物对有效氮的吸收,提高土壤微生物活性。而随着降水增强,土壤水分的增加加速了酶的扩散,进而促进了细根分解。但 García-Palacios 等^[74]通过对地中海圣栎林细根分解的研究发现,减少降水会使土壤水分含量降低,水分短缺导致土壤微生物生物量下降,却促进了细根分解。其原因是经过适度的干旱处理后,微生物可能对缺水条件产生了较强的耐旱性,因此降水减少没有对微生物活性造成较大影响,从而对细根分解产生促进作用。除此之外,有研究表明,

氮沉降和水的共同作用会促进植物生产力,使植物群落组成和结构发生变化,改变细根化学组成,从而间接影响细根分解^[72]。

3.2 氮沉降与土壤温度的交互作用

温度可直接影响土壤中的微生物活动,并通过影响植物蒸腾与地表蒸散来改变土壤中的水分状况,从而作用于土壤中的细根分解^[75]。温度可以调节土壤微生物对氮沉降的响应,在适宜的温度范围内,温度上升可促进土壤微生物对外源氮的矿化速率,加快土壤无机氮的释放,增加植物生长所需的有效性氮含量,促使植物改变自身的细根质量,同时影响细根周围的土壤微环境^[76]。细根质量的改变和土壤微环境的改善,对土壤中细根分解具有一定的促进作用。同时,温度造成的土壤反复冻融可缓解氮沉降造成的土壤氮浓度增加。土壤冰冻导致土壤氮流动性减弱,微生物死亡,植物获取的有效性氮含量减少,外源氮增加后,细根分解速率变化不大。随着温度的上升土壤解冻,土壤氮流动性增强,降低细根的 C/N 比,促进细根分解^[64]。温度和氮沉降的交互作用除了影响土壤生物活动和土壤环境外,还改变了细根生物量,进而影响细根分解^[77]。

4 氮沉降对细根影响的机理

通常各气候带中细根分解速率的顺序为:热带>亚热带>暖温带>温带>寒温带>寒带。然而,即使是在水热条件适宜和优越的地区,细根分解也会由于较高的施氮量和长期的氮处理而受到抑制。由于每一个研究者研究的地点、物种、细根质量、研究方法和时间、氮沉降的种类及数量不同,使各气候带中细根分解速率不同于一般规律。造成了氮沉降对细根分解的影响较为复杂,出现了促进、抑制和无影响 3 种情况^[20,78-80]。

4.1 促进机理

与长期接受氮沉降或施氮肥的生态系统相比,未受扰动或受氮限制的陆地生态系统植物细根对氮沉降的响应更加敏感。生化分解是细根分解的一个重要环节^[81]。土壤微生物和动物通过新陈代谢将存储在死根中的难溶或难分解型物质进行分解破碎,从而驱动生态系统的物质和能量循环。因此,有利的微生物活动环境,可以提高细根分解的速率^[72]。氮沉降促进细根分解的原因可能有:(1) 氮沉降可提高细根和土壤微生物的纤维素酶活性。在大多数温带森林中,氮是林木生长的主要限制因子。在常温、常压及适宜的土壤 pH 值条件下,氮沉降可减轻温带森林生

态系统中的氮素限制,增加土壤生物和植物生长所需的氮素,提高土壤肥力和微生物活性。而纤维素酶的主要来源是植物、动物和微生物。因此,氮沉降提高了纤维素酶活性,并促进了细根分解^[21]; (2) 氮沉降可提高微生物活性和可获性氮含量。在黄土高原干旱半干旱地区,施氮量为每年 10 g/m²时,细根中较低的初始氮含量或土壤有效性氮含量,难以满足微生物分解活动的需求,氮的增加可以解除氮对微生物的限制,有利于微生物生长和活动,进而促进细根分解^[40]; (3) 温带针叶林生态系统和亚热带针阔混交林生态系统中,降雨充沛,空气湿度和土壤湿度较大时,细根分解前期,氮沉降增加了细根中谷氨酸的积累,谷氨酸是构成异柠檬酸脱氢酶的结构蛋白,异柠檬酸脱氢酶是呼吸作用三羧酸循环中的重要限速酶。随着谷氨酸积累,异柠檬酸脱氢酶活性增强,细根呼吸加快,促进细根生长,致使细根生物量增加,细根周转速率加快,最终导致土壤中凋亡细根的输入量增加^[20,82-83]。

4.2 抑制机理

氮沉降量的增加并不必然导致细根分解速率加快。正如 Song 等^[22]观察到的那样,当氮沉降量增加后,生长在每年 6 g/m²氮含量下的毛竹细根分解速率降低。李吉玫等^[79]在模拟氮沉降下天山云杉细根分解试验中发现,高氮会抑制细根分解。综合分析不同生态系统,得出以下原因: (1) 干旱区温带针叶林生态系统中,木质素含量高的细根难以被分解,而分解木质素的微生物主要为白腐菌和褐腐菌,白腐菌生活所需的最适土壤 pH 值为 4.0~5.0,褐腐菌生长的最适土壤 pH 值为 6.0~7.5^[78]。在高氮条件下,添加氮会降低真菌正常生长所需要的土壤 pH 值,进而抑制两种真菌生长及其所产生的相关酶活性(木质素酚氧化酶、过氧化物酶和纤维素分解酶)^[17,20,78,84-86]。同时,较高的氮含量会减少土壤微生物数量和微生物群落多样性,最终导致土壤微生物群落结构发生变化,使土壤中聚居的微生物变为以细菌为主,从而抑制了细根分解^[87-90]; (2) 北方针叶林生态系统中,在施氮处理下,外加氮与木质素分解过程中产生的次生化合物(多为多酚化合物)发生反应,并被固定到细根凋落物中,导致细根凋落物中抗分解物质增加,细根中 C、N 含量不断积累,进一步减慢了细根的分解速率^[79,91]。另外,增加的氮也可和木质素直接进行聚合反应,生成更难降解的腐殖质,抑制细根分解^[92]; (3) 温带森林生态系统中,细根中有部分纤维素被木质素包裹呈结合状态,长时间的氮沉降会降低土壤 pH 值,致使这部分纤维素分解受抑制。并且,抑制了木质素降解酶的结合,

从而导致木质素含量高的细根分解缓慢^[17]; (4) 在南亚热带季风常绿阔叶林中,氮沉降的增加会导致土壤酸化加剧,使土壤中硝态氮大量淋溶, Ca²⁺, Mg²⁺ 和 Na⁺ 大量流失,土壤中可交换阳离子 Al³⁺ 浓度大大增加,高浓度的 Al³⁺ 可致使土壤微生物和植物发生铝毒效应,使土壤微生物量和植物细根生物量减少。同时,随着氮沉降的加剧,土壤中可溶性酚类物质增加,促使土壤有机碳积累,从而提高了土壤中有机碳的固持能力。导致土壤碳供应不足,致使土壤微生物代谢所需要利用的碳源减少,进一步抑制了土壤微生物生长,使细根分解活动受抑制^[55-56]; (5) Liang 等^[16]在中国亚热带湿地松人工林中发现,高氮条件下,酸不溶性残留物与氮离子的结合会导致细根分解受抑制; (6) 在细根分解过程中,土壤动物的破碎作用增大了细根的接触表面积,促进了细根分解。但是,氮沉降可限制土壤动物活动和抑制土壤动物活性,过多的氮含量可直接引起土壤动物的死亡,进而抑制细根分解^[93]; (7) 亚热带湿森林中,在氮饱和和情况下,氮沉降对土壤磷酸酶的转化过程有阻碍作用,使土壤微生物处于强烈磷限制状态,且减少了凋亡细根中磷的释放,最终导致凋亡细根现存量增加,细根分解速率减慢^[94-95]。

4.3 无影响机理

通常低氮会促进细根分解,高氮则会抑制细根分解,这可能与细根质量、研究环境和植物种类有关,但也有研究指出氮沉降对细根分解没有影响^[95]。原因有三: (1) 生态系统长期受人为干扰,使凋亡细根和其所处环境本身不缺氮或凋亡细根碳源质量太差,以至于外加氮不能影响分解者正常的生长和活动^[16,95]; (2) 森林生态系统具有较强的自我调节能力,且其土壤氮可得性强,导致氮沉降对凋亡细根影响开始的显效时间较长,所以短期的氮沉降处理对凋亡细根分解速率无影响^[96]; (3) 森林生态系统中,在氮饱和的情况下,氮对易分解的结构性纤维素成分、可溶性物质及非结构性碳水化合物降解的促进作用,与氮对难分解的含碳化合物降解的抑制作用相抵消^[59]。

5 展望

细根分解是一个复杂的物理、化学、生物过程,是由生物因素和非生物因素共同作用的结果。以往的研究对细根的形成、分解和生态作用已经展开了深入的探讨,在细根分解过程及其制约因素方面有较多研究。由于细根分解与土壤环境、土壤生物及细根质量

紧密联系,而氮沉降可能影响这些因子,如氮沉降影响土壤水分、温度、养分、影响细根生长和质量、影响土壤生物的活性水平和物种多样性,这些因素的变化将造成细根凋落物与生物、环境的作用关系发生改变并进而影响它的生态作用。研究氮沉降对细根分解的影响及作用机理已成为当前国内外研究的热点^[33-34,66-67]。要揭示大气氮沉降量增加下细根分解与生态系统生产力、物质循环等的相互关系,还有一些问题需要进一步关注和完善。

目前,氮沉降对木本植物细根分解影响的研究较多,而对草本植物细根分解影响的研究较少。尤其是在干旱半干旱地区,天然草地是干旱半干旱区的植被主体。并且,草地生态系统有巨大的根系生物量,且细根在整个根系系统中所占的比例较大^[40]。与木本植物相比,草本植物地下生产力高,细根周转快^[97]。由此可见,草本植物细根的死亡与分解对全球氮循环和养分循环有着重要的意义。因此,增加氮沉降对草本植物细根分解影响的研究,可全面了解氮沉降对不同植物类型的影响。

氮沉降研究的时间太短,大多数氮沉降研究持续的时间为 1~4 a,加上不同的研究者研究的地点、初始时间、方法等的不同,造成了无法准确评估氮沉降对细根分解的影响。大多数研究采取的试验方法为凋落物网袋法,将凋落物网袋埋于土层 0—5 cm 中。但是凋落物网袋的隔离作用会将施加的大量氮固定在表层有机质中而无法深入地下,使氮沉降在分解初期对细根分解没有显著影响^[98]。采用同位素标记法研究细根分解,不受时间限制,同时可减少由客观因素所带来的误差。一般来说,短期氮沉降试验不会改变植物和土壤的化学形式。但是,氮沉降对陆地生态系统的影响是一个长期的过程,所以延长研究时间对研究氮沉降对细根分解的影响是十分必要的。

近年来,温室效应和极端气候等变化正在加剧,影响整个生态系统生产力及其群落组成,改变了细根分解的主控因素及其作用强度,从而影响细根分解速率。氮沉降与全球变暖、降水、磷沉降等全球变化存在交互作用,并共同作用于细根分解。但是,现在关于氮沉降与全球变化之间交互作用对细根分解影响的研究较少,其作用机理还尚不清楚。因此,探究氮沉降和全球变化间的交互作用影响细根分解的效果和机理十分重要。

氮沉降可以降低细根凋落物的 C/N 含量比,增大土壤中的铝离子和氢离子浓度,降低土壤中的钙离

子、铁离子、钠离子等浓度^[99-100]。目前,关于氮沉降对细根分解的机理,大多关注的是氮沉降对土壤和植物化学性质的改变,而忽视了氮沉降对土壤结构的影响。土壤结构可改变土壤水热条件,进而对土壤生物及其酶活性产生间接影响,最终引起细根分解速率的改变。因此,在今后的研究中,氮沉降对土壤结构的影响应引起重视,以便更全面深入地了解氮沉降对细根分解的作用机理。

参考文献:

- [1] 谢腾芳,薛立,王相娥.土壤—植物—大气连续体系中氮的研究进展[J].生态学杂志,2009,28(10):2107-2116.
- [2] 卢广超,邵怡若,薛立.氮沉降对凋落物分解的影响研究进展[J].世界林业研究,2014,27(1):35-42.
- [3] Galloway J N, Dentener F J, Capone D G, et al. Nitrogen cycles: Past, present, and future[J]. Biogeochemistry, 2004,70(2):153-226.
- [4] 杨丽丽,龚吉蕊,刘敏,等.氮沉降对草地凋落物分解的影响研究进展[J].植物生态学报,2017,41(8):894-913.
- [5] Dentener F, Drevet J, Lamarque J F, et al. Nitrogen and sulfur deposition on regional and global scales: a multimodel evaluation [J]. Global Biogeochemical Cycles, 2006,20(4):1-21.
- [6] Andreas R, Burrows J P, Hendrik N, et al. Increase in tropospheric nitrogen dioxide over China observed from space[J]. Nature, 2005,437(7055):129-132.
- [7] Högberg P. Nitrogen impacts on forest carbon[J]. Nature, 2007,447(7146):781-782.
- [8] Clark C M, David T. Loss of plant species after chronic low-level nitrogen deposition to prairie grasslands[J]. Nature, 2008,451(7179):712-715.
- [9] Liu X, Zhang Y, Han W, et al. Enhanced nitrogen deposition over China[J]. Nature, 2013,494(7438):459-462.
- [10] Prescott C E. Litter decomposition: what controls it and how can we alter it to sequester more carbon in forest soils[J]. Biogeochemistry, 2010,101(1/3):133-149.
- [11] Clemmensen K E, Bahr A, Ovaskainen O, et al. Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest[J]. Science, 2013,339(6127):1615-1618.
- [12] Bardgett R D, Mommer L, De Vries F T. Going underground: Root traits as drivers of ecosystem processes[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2014,29(12):692-699.
- [13] 张秀娟,吴楚,梅莉,等.水曲柳和落叶松人工林根系分解与养分释放[J].应用生态学报,2006,17(8):1370-1376.
- [14] Lin C, Yang Y, Guo J, et al. Fine root decomposition of evergreen broadleaved and coniferous tree species in mid-subtropical China: dynamics of dry mass, nutrient and organic fractions[J]. Plant and Soil, 2011,338(1/2):

- 311-327.
- [15] Valverde-Barrantes O J, Raich J W, Russell A E. Fine-root mass, growth and nitrogen content for six tropical tree species[J]. *Plant and Soil*, 2009,290(1/2):357-370.
- [16] Liang K, Chen W, Zhang X, et al. Differential responses of needle and branch order-based root decay to nitrogen addition: dominant effects of acid-unhydrolyzable residue and microbial enzymes[J]. *Plant and Soil*, 2015,394(1/2):315-327.
- [17] 李媛媛,王正文,孙涛.氮添加对温带森林细根长期分解的影响[J].*植物研究*,2017,37(6):848-854.
- [18] Vivanco L, Austin A. Intrinsic effects of species on leaf litter and root decomposition: a comparison of temperate grasses from north and south america[J]. *Oecologia*, 2006,150(1):97-107.
- [19] Huangfu C H, Wei Z S. Nitrogen addition drives convergence of leaf litter decomposition rates between *Flaveria bidentis* and native plant[J]. *Plant Ecology*, 2018,219(11):1355-1368.
- [20] 涂利华,陈刚,彭勇,等.华西雨屏区苦竹细根分解对模拟氮沉降的响应[J].*应用生态学报*,2014,25(8):2176-2182.
- [21] Wang W, Zhang X, Tao N, et al. Effects of litter types, microsite and root diameters on litter decomposition in *Pinus sylvestris* plantations of northern China [J]. *Plant and Soil*, 2014,374(1/2):677-688.
- [22] Song X, Quan L, Gu H. Effect of nitrogen deposition and management practices on fine root decomposition in Moso bamboo plantations[J]. *Plant and Soil*, 2017, 410(1/2):207-215.
- [23] Xia M X, Talhelm A F, Pregitzer K S. Long-term simulated atmospheric nitrogen deposition alters leaf and fine root decomposition[J]. *Ecosystems*, 2018,21(1):1-14.
- [24] Zhou G X, Zhang J B, Qiu X W, et al. Decomposing litter and associated microbial activity responses to nitrogen deposition in two subtropical forests containing nitrogen-fixing or non-nitrogen-fixing tree species [J]. *Scientific Reports*, 2018,8(1):12934-12945.
- [25] Epelde L, Lanzén A, Mijangos I, et al. Short-term effects of non-grazing on plants, soil biota and aboveground-belowground links in Atlantic mountain grasslands[J]. *Scientific Reports*, 2017,7(1):15097-15108.
- [26] Pregitzer K S, Hendrick R L, Fogel R. The demography of fine roots in response to patches of water and nitrogen[J]. *New Phytologist*, 1993,125(3):575-580.
- [27] Coleman M D, Friend A L, Kern C C. Carbon allocation and nitrogen acquisition in a developing *Populus deltoides* plantation [J]. *Tree Physiology*, 2005, 24(12):1347-1357.
- [28] Hendricks J J, Aber J D, Nadelhoffer K J, et al. Nitrogen controls on fine root substrate quality in temperate forest ecosystems[J]. *Ecosystems*, 2000,3(1):57-69.
- [29] Pregitzer K S, Zak D R, Curtis P S, et al. Atmospheric CO₂, soil nitrogen and turnover of fine roots[J]. *New Phytologist*, 1995,129(4):579-585.
- [30] Burton A, Pregitzer K, Ruess R, et al. Root respiration in North American forests: Effects of nitrogen concentration and temperature across biomes [J]. *Oecologia*, 2002,131(4):559-568.
- [31] Burton A J, Pregitzer K S, Hendrick R L. Relationships between fine root dynamics and nitrogen availability in Michigan northern hardwood forests[J]. *Oecologia*, 2000,125(3):389-399.
- [32] Ostertag R. Effects of nitrogen and phosphorus availability on fine-root dynamics in Hawaiian montane forests [J]. *Ecology*, 2001,82(2):485-499.
- [33] 杨玉盛,陈光水,林鹏,等.格氏栲天然林与人工林细根生物量、季节动态及净生产力[J].*生态学报*,2003,23(9):1719-1730.
- [34] Zhang X, Wang W. The decomposition of fine and coarse roots: their global patterns and controlling factors[J]. *Scientific Reports*, 2015,5(1):9940-9950.
- [35] Nadelhoffer K J, Johnson L, Laundre J, et al. Fine root production and nutrient content in wet and moist arctic tundra as influenced by chronic fertilization[J]. *Plant and Soil*, 2002,242(1):107-113.
- [36] 熊德成,黄锦学,杨智杰,等.亚热带6种天然林树种细根养分异质性[J].*生态学报*,2012,32(14):4343-4351.
- [37] 郭润泉,熊德成,宋涛涛,等.模拟氮沉降对杉木幼苗细根化学计量学特征的影响[J].*生态学报*,2018,38(17):6101-6110.
- [38] Kraus T E C, Zasoski R J, Dahlgren R A. Fertility and pH effects on polyphenol and condensed tannin concentrations in foliage and roots[J]. *Plant and Soil*, 2004, 262(1):95-109.
- [39] Chen H, Harmon M E, Griffiths R P, et al. Effects of temperature and moisture on carbon respired from decomposing woody roots [J]. *Forest Ecology and Management*, 2000,138(1/3):51-64.
- [40] 魏琳,程积民,井光花,等.黄土高原天然草地3种优势物种细根分解及养分释放对模拟氮沉降的响应[J].*水土保持学报*,2018,32(1):252-258.
- [41] William P, Silver W L, Burke I C, et al. Global-scale similarities in nitrogen release patterns during long-term decomposition [J]. *Science*, 2007, 315(5810):361-364.
- [42] Raich J W, Russell A E, Valverde-Barrantes O. Fine root decay rates vary widely among lowland tropical

- tree species[J]. *Oecologia*, 2009, 161(2): 325-330.
- [43] Birouste M, Kazakou E, Blanchard A, et al. Plant traits and decomposition: Are the relationships for roots comparable to those for leaves[J]. *Annals of Botany*, 2011, 109(1): 463-472.
- [44] Roumet C, Birouste M, Picon-Cochard C, et al. Root structure-function relationships in 74 species: evidence of a root economics spectrum related to carbon economy[J]. *New Phytologist*, 2016, 210(3): 815-826.
- [45] 王卫霞, 史作民, 罗达, 等. 南亚热带格木和红椎凋落叶及细根分解特征[J]. *生态学报*, 2016, 36(12): 3479-3487.
- [46] Lai Z, Zhang Y, Liu J, et al. Fine-root distribution, production, decomposition, and effect on soil organic carbon of three revegetation shrub species in northwest China[J]. *Forest Ecology & Management*, 2016, 359(14): 381-388.
- [47] Fan P, Guo D. Slow decomposition of lower order roots: a key mechanism of root carbon and nutrient retention in the soil[J]. *Oecologia*, 2010, 163(2): 509-515.
- [48] Dijkstra F, Hobbie S M H, Knops J, et al. Nitrogen deposition and plant species interact to influence soil carbon stabilization[J]. *Ecology Letters*, 2004, 7(1): 1192-1198.
- [49] Moorhead D, Sinsabaugh R. A theoretical model of litter decay and microbial interaction[J]. *Ecological Monographs*, 2006, 76(2): 151-174.
- [50] 任立宁, 刘世荣, 蔡春菊, 等. 川南地区毛竹和林下植被芒箕细根分解特征[J]. *生态学报*, 2018, 38(21): 7638-7646.
- [51] Yuan Z Y, Chen H Y H. Decoupling of nitrogen and phosphorus in terrestrial plants associated with global changes[J]. *Nature Climate Change*, 2015, 5(5): 465-469.
- [52] 黄园园, Luise O, 杨晓霞, 等. 养分添加对青藏高原高寒草甸丛枝菌根真菌的影响[J]. *北京大学学报: 自然科学版*, 2014, 50(5): 911-918.
- [53] 谢雨彤, 简保磊, 李贤伟, 等. 低效柏木林窗改造模式下香椿细根分解及其养分释放[J]. *应用与环境生物学报*, 2018, 24(3): 525-532.
- [54] 赵超, 王文娟, 阮宏华, 等. 氮添加对杨树人工林表层土壤微生物群落结构的影响[J]. *东北林业大学学报*, 2015, 43(6): 83-88.
- [55] 王晖, 莫江明, 鲁显楷, 等. 南亚热带森林土壤微生物量碳对氮沉降的响应[J]. *生态学报*, 2008, 28(2): 470-478.
- [56] 程淑兰, 方华军, 徐梦, 等. 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[J]. *生态学报*, 2018, 38(23): 8285-8295.
- [57] 多伟帆. 亚热带3种森林类型土壤微生物生物量及其多样性研究[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2012.
- [58] Fog K. The effect of added nitrogen on the rate of decomposition of organic matter[J]. *Biological Reviews*, 2008, 63(3): 433-462.
- [59] Prescott C E. Does nitrogen availability control rates of litter decomposition in forests[J]. *Plant and Soil*, 1995, 169(1): 83-88.
- [60] Xu W, Shi L, Chan O, et al. Assessing the effect of litter species on the dynamic of bacterial and fungal communities during leaf decomposition in microcosm by molecular techniques[J]. *Plos One*, 2013, 8(12). DOI: 10.1371/journal.pone.0084613.
- [61] 王卫霞. 南亚热带不同树种人工林生态系统碳氮特征研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2013.
- [62] 蔡飞. 杉木和木荷细根在江西大岗山天然常绿阔叶林中的分解动态研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2014.
- [63] 李艺坚, 谢学方, 孔令泽, 等. 林下蚯蚓养殖对胶园土壤速效养分、酶活性和橡胶树细根根密度的影响[J]. *热带农业科学*, 2019, 39(2): 61-65.
- [64] 张秀娟, 梅莉, 王政权, 等. 细根分解研究及其存在的问题[J]. *植物学通报*, 2005, 22(2): 246-254.
- [65] Van Diepen L T A, Lilleskov E A, Pregitzer K S, et al. Simulated nitrogen deposition causes a decline of intra and extraradical abundance of arbuscular mycorrhizal fungi and changes in microbial community structure in northern hardwood forests[J]. *Ecosystems*, 2010, 13(5): 683-695.
- [66] 冀卫萍, 王健健, 赵学春, 等. 干旱区骆驼刺群落细根生产与周转[J]. *生态学杂志*, 2013, 32(10): 2635-2640.
- [67] 赵学春, 来利明, 朱林海, 等. 三工河流域两种琵琶柴群落细根生物量、分解与周转[J]. *生态学报*, 2014, 34(15): 4295-4303.
- [68] Xiao T L, De Liang K, Qing M P, et al. Nitrogen and water availability interact to affect leaf stoichiometry in a semi-arid grassland[J]. *Oecologia*, 2012, 168(2): 301-310.
- [69] Suttle K B, Thomsen M A, Power M E. Species interactions reverse grassland responses to changing climate[J]. *Science*, 2007, 315(5812): 640-642.
- [70] Cleland E E, Chiariello N R, Loarie S R, et al. Diverse responses of phenology to global changes in a grassland ecosystem[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103(37): 13740-13744.
- [71] 罗永清, 赵学勇, 王涛, 等. 植物根系分解及其对生物和非生物因素的响应机理研究进展[J]. *草业学报*, 2017, 26(2): 197-207.
- [72] Henry H A L, Cleland E E, Field C B, et al. Interactive effects of elevated CO₂, N deposition and climate change on plant litter quality in a California annual grassland[J]. *Oecologia*, 2005, 142(3): 465-473.
- [73] Li Y L, Yang F F, Ou Y X, et al. Changes in forest

- soil properties in different successional stages in lower tropical China[J]. Plos One, 2013, 8(11). DOI: 10.1371/journal.pone.0081359.
- [74] Garcia-Palacios P, Prieto I, Ourcival J M, et al. Disentangling the litter quality and soil microbial contribution to leaf and fine root litter decomposition responses to reduced rainfall[J]. Ecosystems, 2016, 19(3):490-503.
- [75] 王瑞丽.三峡库区马尾松人工林细根生长动态研究[D].北京:中国林业科学研究院,2012.
- [76] Xu X, Lian Y, Duan C, et al. Effect of N addition, moisture, and temperature on soil microbial respiration and microbial biomass in forest soil at different stages of litter decomposition[J]. Journal of Soils and Sediments, 2016, 16(5):1421-1439.
- [77] 蔡瑛莹,熊德成,李茵茵,等.土壤增温和氮沉降对杉木幼树细根生物量的影响[J].亚热带资源与环境学报, 2018, 13(1):36-44.
- [78] Robert L S. Phenol oxidase, peroxidase and organic matter dynamics of soil[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2010, 42(3):391-404.
- [79] 李吉玫,张毓涛,李建贵,等.模拟氮沉降对天山云杉细根分解及其养分释放的影响[J].西北植物学报, 2015, 35(1):182-188.
- [80] 谷利茶,王国梁,景航,等.氮添加对油松不同径级细根分解及其养分释放的影响[J].应用生态学报, 2017, 28(9):2771-2777.
- [81] 武志超,吴福忠,杨万勤,等.高山森林3种细根分解初期微生物生物量动态[J].生态学报, 2012, 32(13):4094-4102.
- [82] 胡晓辉,李娟,郭世荣,等.钙对根际低氧胁迫下黄瓜幼苗根系呼吸代谢的影响[J].园艺学报, 2006, 33(5):1113-1116.
- [83] Yang Y S, Chen G S, Guo J F, et al. Decomposition dynamic of fine roots in a mixed forest of *Cunninghamia lanceolata* and *Tsoongiodendron odorum* in mid-subtropics[J]. Annals of Forest Science, 2004, 61(1):65-72.
- [84] Frey S D, Knorr M, Parrent J L, et al. Chronic nitrogen enrichment affects the structure and function of the soil microbial community in temperate hardwood and pine forests [J]. Forest Ecology & Management, 2004, 196(1):159-171.
- [85] Luo L, Meng H, Wu R N, et al. Impact of nitrogen pollution deposition on extracellular enzyme activity, microbial abundance and carbon storage in coastal mangrove sediment[J]. Chemosphere, 2017, 177(1):275-283.
- [86] Deforest J L, Scott L G. Available organic soil phosphorus has an important influence on microbial community composition[J]. Soil Science Society of America Journal, 2010, 74(6):2059-2066.
- [87] 常雅军.秦岭西部针叶林凋落叶分解及其对模拟氮沉降的响应[D].兰州:兰州大学,2009.
- [88] Shao Y H, Liu T, Eisenhauer N, et al. Plants mitigate detrimental nitrogen deposition effects on soil biodiversity[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2018, 127(1):178-186.
- [89] Whalen E, Smith R, Grandy S, et al. Manganese limitation as a mechanism for reduced decomposition in soils under atmospheric nitrogen deposition[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2018, 127(1):252-263.
- [90] Tietema A. Microbial carbon and nitrogen dynamics in coniferous forest floor material collected along a European nitrogen deposition gradient[J]. Forest Ecology and Management, 1998, 101(1/3):29-36.
- [91] Hansen K, Vesterdal L, Schmidt I K, et al. Litterfall and nutrient return in five tree species in a common garden experiment[J]. Forest Ecology & Management, 2009, 257(10):2133-2144.
- [92] 邓小文,韩士杰.氮沉降对森林生态系统土壤碳库的影响[J].生态学杂志, 2007, 26(10):1622-1627.
- [93] Xu G L, Mo J M, Zhou G Y, et al. Preliminary response of soil fauna to simulated N deposition in three typical subtropical forests[J]. Pedosphere, 2006, 16(5):596-601.
- [94] Elser J J, Bracken M E S, Cleland E E, et al. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems [J]. Ecology Letters, 2007, 10(12):1135-1142.
- [95] Hobbie S E, Vitousek P M. Nutrient limitation of decomposition in Hawaiian forests[J]. Ecology, 2000, 81(7):1867-1877.
- [96] 郑俊强,郭瑞红,李东升,等.氮沉降和干旱对阔叶红松林凋落物分解的影响[J].北京林业大学学报, 2016, 38(4):21-28.
- [97] Silver W L, Miya R K. Global patterns in root decomposition: comparisons of climate and litter quality effects[J]. Oecologia, 2001, 129(3):407-419.
- [98] Sun T, Dong L, Mao Z. Simulated atmospheric nitrogen deposition alters decomposition of ephemeral roots [J]. Ecosystems, 2015, 18(7):1240-1252.
- [99] Rousk J, Bååth E, Brookes P C, et al. Soil bacterial and fungal communities across a pH gradient in an arable soil[J]. the Isme Journal, 2010, 4(10):1340-1351.
- [100] 王巧红,宫渊波,张君.森林生态系统对大气氮沉降的响应[J].四川林业科技, 2006, 27(1):19-24.