热带森林土壤气态氮损失及其对水分添加的响应

汤文广^{1,2} 周 璋'林明献'李意德'骆土寿'陈德祥^{1*} ('中国林业科学研究院热带林业研究所,广州 510520; ²中国科学院沈阳应用生态研究所,沈阳 110016)

> 摘要量化土壤气态氮(N)损失对于森林生态系统N循环的研究具有重要作用。然而, 关于气态N(特别是N₂)损失及其影响因子的研究相对较少。本文通过室内培养实验,研 究了海南尖峰岭热带山地雨林土壤气态N损失及其对水分添加的响应。结果显示:在自然 水分条件下,土壤气态N的损失速率相对较小,N₂O和N₂损失速率分别为-0.004~0.03和 0~0.022 nmolN·h⁻¹·g⁻¹;水分添加后,N₂O和N₂的损失速率分别剧增70倍和40倍以 上。土壤气态N的损失也受森林类型及季节变化的影响,次生林土壤气态N损失速率大于 原始林,雨季土壤气态N的损失速率大于旱季,但均不存在显著性差异。本研究结果表明, 热带森林土壤气态N损失主要受土壤水分含量影响,为了准确估算热带森林土壤气态N损 失,应该考虑由全球气候变化导致的强降水事件对土壤气态N损失的影响。

关键词 热带森林; 气态氮损失; 土壤水分; 氮循环

Nitrogen gaseous loss in tropical forest soil and its responses to water addition. TANG Wenguang^{1,2}, ZHOU Zhang¹, LIN Ming-xian¹, LI Yi-de¹, LUO Tu-shou¹, CHEN De-xiang^{1*} (¹Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Guangzhou 510520, China; ² Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang, 110016, China).

Abstract: Quantifying gaseous loss of soil nitrogen (N) is important for understanding forest ecosystem N cycling. However, relatively few studies have investigated N gas loss, especially N₂. In this study, using a soil incubation experiment in laboratory, we examined soil N gaseous loss and its responses to water addition in two tropical montane forests in Jianfengling, Hainan Island. The results showed that in ambient soil water contents, soil N gas emission rates were relatively low, and N₂O and N₂ emission rates were -0.004-0.03 and 0-0.022 nmol N \cdot h⁻¹ \cdot g⁻¹, respectively. After water addition, N₂O and N₂ emission rates increased sharply by more than 70 and 40 times, respectively. Soil N gas emissions were affected by forest types and seasons. N gas emission rates in secondary forest were higher than those in primary forest, and were higher in wet season than in dry season, but with no significant difference. Our results indicated that tropical forest soil N gaseous losses were mainly controlled by soil water content. In order to accurately estimate soil N gas losses of tropical forest ecosystems, we should consider the influence of heavy precipitation.

Key words: tropical forest; nitrogen gaseous loss; soil water content; nitrogen cycling.

氮(N)是森林生态系统中植物、微生物生长所 需的大量元素,其在森林生态系统中的循环过程已 经得到了广泛的研究。N主要通过生物固氮(N fixation)和大气沉降(N deposition)过程进入生态系 统,维持植物和微生物生长,然后通过淋溶(leaching)和气态 N 损失(N gaseous loss)过程离开生态 系统(Chapin et al.,2011)。关于森林生态系统 N 损 失的研究主要集中于 N 的淋溶过程(Aber,1992; Fang et al.,2009a,2009b;Brookshire et al.,2012),因 为溶解性 N 是生态系统 N 损失的主要形式,并且其 会带来河流下游的水体富营养化、森林土壤酸化等 一系列生态、环境问题。相比于溶解性 N 的损失, 气态 N 损失的研究则较少。准确估算土壤气态 N 的损失对森林生态系统 N 循环的研究具有重要

中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金(RITFY-WZX201401, RITFYWZX201404)和海南尖峰岭森林生态系统国家 定位观测研究站运行补助(2017-LYPT-DW-128)资助。 收稿日期:2018-01-17 接受日期:2018-08-12 * 通讯作者 E-mail: dexiangchen@ 126.com

作用。

森林土壤气态 N 的损失形式主要为氧化亚氮 (N₂O)和氮气(N₂)。N₂O 是一种重要的温室气体, 其温室效应是 CO, 的近 300 倍(IPCC, 2001),并且 其测定方法相对简单,因此,其一直是森林土壤气态 N 损失的研究重点。目前,国内外对土壤 N₂O 排放 速率的影响因子、对全球气候变化的响应及其在不 同森林类型的释放格局均有报道(韩琳等,2012)。 热带森林土壤是 N₂O 损失的重要源也备受关注 (Bai et al., 2014)。反之,由于大气中 N,含量 (78%)高,野外土壤 N,释放速率测定难度大等困 难,土壤 N,损失的研究却鲜有报道。最近,越来越 多的研究表明,N,是森林,特别是热带森林,土壤气 态 N 损失的主要形式(Bai et al., 2009; Fang et al., 2015)。Houlton 等(2006) 通过对夏威夷热带森林 生态系统各组分¹⁵N 自然丰度的研究发现气态氮损 失(不包括 NH₃)达到 9 kg N · hm⁻² · a⁻¹, 而 N₂O 释 放速率不到1 kg N·hm⁻²·a⁻¹。但是,对于森林土 壤 N2 的损失速率、微生物过程及其环境控制因子的 研究仍然较少。

 N_2O 和 N_2 主要由土壤微生物的硝化作用(nitrification)和反硝化作用(denitrification)产生。硝化 作用是硝化细菌将铵盐(NH_4^+)或含氮化合物(如 胺、酰胺等)氧化为硝酸盐(NO_3^-)的过程;反硝化作 用是指微生物在少数或微量氧存在的条件下将 NO_3^- 最终还原为 N_2 的过程, N_2O 是这两个过程的 中间产物(Parton *et al.*,1996)。硝化作用和反硝化 作用产生 N 气体的过程主要受土壤温、湿度,氧气 浓度,可利用 N 含量和 pH 等因子控制(方运霆等, 2004; Morley *et al.*,2010)。特别是土壤湿度,土壤 N_2O 损失速率会随着土壤水分含量的增加而增加 (Cheng *et al.*,2014)。同时,土壤水分含量的增加会 促进反硝化过程,进而可能会使 N_2O 进一步还原为 N_2 。但是,土壤水分含量的增加对 N_2 损失的影响 仍然未见报道。

由于高浓度的乙炔能抑制反硝化作用将 N₂O 还原为 N₂,且操作简便等特点,乙炔抑制法广泛地 用于土壤 N₂ 释放速率的测定(Groffman *et al.*, 2006)。基于以上分析,本文通过实验室培养实验 结合 C₂H₂抑制的方法,探讨了海南尖峰岭热带山 地雨林 2 种森林类型土壤气态 N(N₂O+N₂)的排放 速率及其对水分添加的响应,旨在为准确地估算森 林生态系统气态 N 损失提供依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

试验区位于海南省乐东县尖峰岭国家自然保护 区(18°23′ E—18°50′ E,108°36′ N—109°05′ N),林 区面积约 472 km²,森林覆盖率 93.18%,拥有我国现 有面积较大、保存较完整的热带原始森林。尖峰岭 山地雨林年平均气温为 24.5°C.年均降水量 2449 mm, 干湿两季明显(5-10月为雨季, 11-4月为旱 季),年降水量的80%~90%集中于雨季(曾庆波等, 1997)。成土母岩是花岗岩,土壤类型为砖黄壤。 林区内主要的森林类型为原始林和次生林。原始林 位于尖峰岭保护区的五分区,没有砍伐破坏的记录, 以壳斗科(Fagaceae)和樟科(Lauraceae)为优势科, 优势种为粗毛野桐(Mallotus hookerianus)、拖盘青冈 (Cyclobalanopsis patelliformis)、厚壳桂(Cryptocarya chinensis)和大叶白颜(Gironniera subaequalis)等。次 生林位于天池植物园,由20世纪60年代优势木择 伐后天然恢复而成,以壳斗科、野牡丹科(Melastomataceae)、茜草科(Rubiaceae)和大戟科(Euphorbiaceae)为优势科,优势种为鸭脚木(Schefflera octophylla)、越南白椎(Castanopsis tonkinensis), 拟赤杨 (Alniphyllum fortunei)、九节(Psychotria rubra)和柏 拉木(Blastus cochinchinensis)等(李意德等,2002)。 1.2 野外采样与土壤理化性质分析

北京大学生态学系于 2010 年在尖峰岭热带山 地雨林的原始林和次生林两种森林类型中建立了野 外长期模拟氮磷沉降试验平台,关于该氮磷添加试 验的方法、监测体系等内容可参考 Du 等(2013)。 为了研究土壤气态损失对全球气候变化(氮沉降的 增加和降水事件的变化)的响应,我们分别于2016 年3月8日(旱季)和2016年6月30日(雨季)对 尖峰岭热带山地雨林长期 N 添加实验的 24 块样方 (2种森林类型×4种氮添加处理×3个重复)进行采 样。由于土壤具有较大的空间异质性,并为了减少 这种系统误差,采样时将每块 20 m×20 m 的样方分 成2个10m×20m的小样方。在每个小样方内,用 内径为5 cm 的土钻钻取6个0~10 cm 深的土柱,然 后将6个土柱混合成一个土壤样品带回室内。在室 内将土壤样品过2 mm 土壤筛,并挑出明显的凋落 物、植物的根和小动物等后用自封袋包装放于冰箱 中4℃冷藏以待分析。由于本研究只考虑水分添加 对土壤气态氮的影响,因此只选择对照处理的6个 样方(2种森林类型×3个重复)土壤进行实验及数据分析。

旱季和雨季采集的土壤样品在1周内进行实验 室分析。在进行土壤培养实验前,取50~100g土壤 于烘箱,105 ℃烘干48h,待土壤干重不变时,测定 土壤样品的重力含水率(GWC);利用便携式 pH 计 测定土壤 pH(水:土为1:2.5);采用2 mol・L⁻¹ KCl(4:1)溶液浸提土壤 N 盐,并利用流动分析仪 测定浸提液 N-NH₄⁺、N-(NO₂⁻+NO₃⁻)含量;采用 TOC 分析仪测定土壤有机碳(DOC)浓度。

1.3 实验室培养

每个土壤样品各取 8 g 土置于 20 mL 的顶空瓶 中,并设置加水不加 $C_2H_2(x+0\% C_2H_2)$ 、加水加 $C_2H_2(x+20\% C_2H_2)$ 、不加水不加 $C_2H_2(无水+0\%$ C_2H_2)和不加水加 $C_2H_2(Tx+20\% C_2H_2)$ 4 种处 理。为了模拟强降水事件对土壤气态氮损失的影 响,往加水处理的培养瓶中加入 2 mL 去离子水,并 轻微震荡直至土壤表面被水膜覆盖;不加水处理的 培养瓶轻微震荡,尽量使培养瓶中的土壤达到野外 容重。培养瓶盖上橡胶盖及铝盖后,测量顶空瓶顶 空空气部分体积。然后,利用气体置换的方法向 C_2H_2 处理的培养瓶中加入适量 C_2H_2 ,为了提高 N_2O 还原的抑制效率且土壤微生物的呼吸不受抑 制,本实验设置 C_2H_2 浓度为 20%。4 种处理的瓶子 置于 20 °C 黑暗的条件下培养 24 h 后,加入 0.5 mL 7 mol·L⁻¹的 ZnCl₂终止反应。

终止反应后,在 24 h 内利用 20 mL 高纯 N₂ 将 瓶中的混合气体置换到之前抽真空的 12 mL 瓶中, 然后在 48 h 内利用气象色谱测定瓶中 N₂O 浓度。 每种处理设置 3 个空白处理。

1.4 数据计算

重力含水率=((鲜土重 - 干土重)/干土重)× 100%

顶空瓶 N₂O 浓度=气象色谱测得的 N₂O 浓度× (顶空空气体积+20 mL)/顶空空气体积 土壤 N₂O 产生速率=(反应后顶空瓶 N₂O 浓度 -反应前顶空瓶 N₂O 浓度)/(土壤干重×24 h)

土壤 N_2 产生速率 = 20% C_2H_2 处理 N_2O 产生 速率-0% C_2H_2 处理 N_2O 产生速率。

1.5 数据处理

数据整理采用 Excel 2007,差异显著性检验、作 图分别用 SPSS 19.0 和 Origin 8.5 完成。

2 结果与分析

2.1 土壤理化性质

森林土壤含水率表现出明显的季节性变化,雨季的含水率显著高于旱季(P<0.05,表1和表2)。 在两种森林类型中,旱季的土壤 DOC 含量极显著的 低于雨季的含量;与之相反,旱季的 NO₃⁻⁻N、NH₄⁺⁻ N 含量都极显著高于雨季的含量(P=0.000,表1和 表2)。尖峰岭热带山地雨林的土壤呈酸性,同时雨 季的土壤 pH 低于旱季,但不表现出显著差异。在 同一采样季节内,两种森林类型的土壤含水率没有 差异。除了旱季土壤 NO_x-N 含量外,原始林的土壤 DOC、NO_x-N 和 NH₄⁺-N 含量都要高于次生林土壤 (表1),但都没有表现出显著差异性(表2)。次生林 土壤 pH 低于原始林,特别是在雨季(P<0.05,表1)。 2.2 土壤 N₂O 的排放速率及其对水分添加的响应

在自然水分条件下,在旱季两种森林类型土壤 N₂O 损失速率都显著地低于雨季的排放速率(P=0.000,图1)。特别是在旱季,原始林土壤表现出 N₂O 汇吸收现象(-0.004 nmol N·g⁻¹·h⁻¹),而次 生林土壤表现为 N₂O 释放现象(0.0038 nmol N· g⁻¹·h⁻¹)。在雨季,两种森林类型土壤 N₂O 释放速 率相似(图1)。水分添加后,土壤 N₂O 的排放速率 极显著增加(P=0.000),并且表现为雨季的排放速 率高于旱季的排放速率,次生林排放速率高于原始 林排放速率(图1)。

2.3 土壤 N₂的排放速率及其对水分添加的响应 与土壤N₂O损失速率相似,在自然水分条件

| i abic i | 1 hysicoenenn | cal properties of to | to forest sons in two | sumpring seusons | | | | | |
|----------|---------------|---------------------------------------|-----------------------|----------------------|--------------------|-----------|--|--|--|
| 季节 | 森林类型 | DOC | $NO_{x-}-N$ | $\mathrm{NH_4}^+$ -N | pH | GWC | | | |
| | | $(\mathbf{g} \cdot \mathbf{kg}^{-1})$ | $(mg \cdot kg^{-1})$ | $(mg \cdot kg^{-1})$ | (H_2O) | (%) | | | |
| 旱季 | 原始林 | 0.36(0.11) | 8.91(1.48) | 2.79(0.71) | 4.4(0.11) | 28.2(3.0) | | | |
| | 次生林 | 0.28(0.02) | 9.87(0.96) | 2.28(0.61) | 4.1(0.08) | 26.6(1.0) | | | |
| 雨季 | 原始林 | 1.25(0.15) | 1.13(0.21) | 0.35(0.13) | 4.2(0.06)a | 32.3(1.5) | | | |
| | 次生林 | 1.15(0.07) | 0.95(0.11) | 0.33(0.11) | 3.9(0.06) b | 33.4(2.0) | | | |
| | | | | | | | | | |

表 1 两种森林土壤在不同季节的理化性质 Table 1 Physicochemical properties of two forest soils in

表中数据为平均值(标准误);DOC:土壤溶解性有机碳;GWC:土壤重力水含量;不同的小写字母表示两种森林类型间的显著差异。

表 2 采样时间(SS)、森林类型(FT)及其交互作用对土壤 理化性质的差异性分析

Table 2 P values from univariate analysis of variance of effects of soil sampling season (SS), forest types (FT) on soil physical and chemical properties of the two montane forests

| 来源 | DOC | N-NO _x ⁻ | $N-NH_4$ + | pH | GWC | | | | |
|-------|-----------|--------------------------------|---------------|-----------|---------|--|--|--|--|
| SS | 0.000 * * | * 0.000 * * | * 0.000 * * * | 0.077 | 0.020 * | | | | |
| FT | 0.362 | 0.665 | 0.580 | 0.005 * * | 0.892 | | | | |
| SS×FT | 0.913 | 0.526 | 0.610 | 0.806 | 0.541 | | | | |
| | | | | | | | | | |





图 1 不同采样季节加水(2 mL)与不加水(0 mL)两种处理 N₂O 的释放速率

Fig.1 N_2O emission rates of two forest soils with or without 2 mL water addition treatments in different sampling seasons

下,土壤 N₂的损失速率较小。甚至,由 C₂H₂抑制 法计算获得的土壤 N₂排放速率为负值,这可能由于 C₂H₂(低至 0.1%浓度)能抑制自养硝化过程产生 N₂O,并且由自养硝化作用产生的 N₂O 损失速率高 于 N₂ 损失速率(图 2)。水分添加后,土壤 N₂ 的释 放速率极显著的增加(*P*=0.000,图 2),但 N₂ 的释 放速率在两种森林类型及两个季节均小于 N₂O 的 释放速率。在旱季,次生林 N₂ 的释放速率高于原始 林损失速率;与之相反,在雨季,次生林 N₂ 的损失速 率低于原始林速率(图 2)。

3 讨 论

目前,土壤 N₂ 损失速率的测定方法主要有乙炔 抑制法和¹⁵ N 同位素标记法(Groffman *et al.*, 2006)。¹⁵ N 同位素标记法由于精度问题需要添加较 多的标记物质,因为大大改变了有效氮,导致研究结 果的可靠性需要进一步验证(Yang *et al.*,2014)。



图 2 不同采样季节加水(2 mL)与不加水(0 mL)两种处理 N₂ 释放速率

Fig.2 N_2 emission rates of two forest soils with or without 2 mL water addition in different sampling seasons

 C_2H_2 抑制法是最早应用于土壤 N₂产生速率的方法。原理上,10%浓度的 C_2H_2 能抑制反硝化作用将 N₂O 还原为 N₂。然而,由于抑制的不完全性,乙炔 抑制法也一度备受质疑,为了提高抑制效率,高浓度 的 C_2H_2 也被用于抑制 N₂O 的还原作用。例如, Yang 等(2012)发现,30%浓度的 C_2H_2 可以几乎完 全抑制 N₂O 还原。因此, C_2H_2 抑制法在高浓度的 C_2H_2 条件下仍然是测定土壤 N₂ 损失速率的可靠 方法。

实验室培养实验结果表明,在自然水分条件下, 土壤气态 N(N,O 与 N,)的损失速率低,但表现出季 节变化及林型差异。这是因为土壤气态 N 的损失 受土壤温湿度、微生物活性、反应底物含量等多方面 因素共同影响(方运霆等,2004)。在旱季,由于土 壤的温度和湿度相对较低,微生物活性受到限制,导 致在生态系统内物质循环慢,土壤 N 气体的损失量 较小(图1,图2),也促进了N无机盐含量在土壤中 的累积(表1)。在雨季,土壤温湿度较高,促进了微 生物的活性,也促进了土壤气态 N 的损失。同时, 可能由于次生林处于演替中期,土壤微生物活性较 强,导致次生林土壤气态 N 损失速率略高于原始林 损失速率。与本文实验室培养结果相似,在尖峰岭 热带山地雨林由野外静态箱法测得的 N₂O 气体损 失速率也表现出了相似的季节性及林型变化规律 (Bai et al. 2014)

水分添加后,土壤 N₂O 的损失速率急剧增加。 首先,这可能是由于水分的添加显著地促进了土壤 微生物的矿化作用,增加了土壤中 N 盐(NO, 和 NH₄⁺)的含量,为硝化细菌和反硝化细菌提供了大 量的反应底物(Cheng et al., 2014),同时水分的添加 会促进土壤养分的转移,也使更多的土壤微生物参 与反应。其次,水分的添加可能会促进硝化细菌的 活性,提高 N₂O 的损失速率。Stark 等(1995)通过 实验室培养实验发现,随着水势的增加硝化细菌的 活性急剧增加,当水势大于-0.6 MPa时,硝化细菌 的活性主要受底物的影响。最后,土壤水分的添加 会提高十壤空隙水含量并促进微生物消耗十壤氧气 (0,),使土壤微环境处于厌氧状态,促进了反硝化 过程产生 N,O。因此,土壤水分含量是土壤 N,O 损 失速率的最重要的影响因子之一。与尖峰岭热带山 地雨林研究结果相似,世界其他热带森林土壤 N₂O 损失速率对于降水量的变化或土壤水分含量的变化 也表现出了类似的响应(Keller et al., 1994; Kiese et al., 2002; Corre et al., 2014)

作为反硝化的最终产物, N_2 的产生速率随水分 的添加也急剧地增加。这可能是因为由水分添加促 进的反硝化作用不仅促进了 N_2O 的产生,也促进了 N_2O 被进一步还原为 N_2 。与 N_2O 的非放速率相比 较, N_2 损失速率相对较小,这与 Houlton 等(2006) 研究得出的热带雨林 N_2 是主要的 N 气体释放形式 结果不一致。这可能是由于 C_2H_2 抑制的不完全性 造成的,也有可能是由于加入 2 mL 的水并未造成完 全的厌氧条件, 硝化过程及反硝化过程依然产生了 大量的 N_2O 气体。土壤 N_2 损失是森林生态系统气 态 N 损失的重要组分, 但其损失速率、微生物过程 的贡献仍然不清楚, 需要更多的研究来揭示。

由于土壤水分的增加会急剧地促进气态 N 损 失(N₂O 和 N₂),因此,降水量、降水频率和降水强度 的变化都会影响土壤气态 N 的损失量的变化。由 于全球气候的变化,短期的强降水事件正在急剧增 加(Fischer *et al.*,2015;孔锋等,2017),同时由于热 带山地雨林常年高降水量和淋溶量导致土壤演变为 砂壤土,持水能力较差,因此,当发生强降水事件时, 土壤气态 N 损失速率可能会急剧的增加,这对于估 算年气态 N 损失具有重要作用。然而,之前由野外 静态箱法估测土壤 N₂O 损失量时,通常会忽视强降 水事件对土壤气态 N 损失带来的影响,这可能会低 估 N₂O 的年损失量。

4 结 论

N,O和N,是土壤气态N损失的两种重要形

式,其损失速率主要受土壤水分含量的影响。在低 土壤水分条件时,土壤气态 N 损失速率相对较小; 而当水分添加后,气态 N(N₂O 和 N₂)损失速率剧 增,因此在估算野外土壤气态 N 损失必须考虑强降 水事件带来的影响。

参考文献

- 方运霆,莫江明, Gundersen P,等. 2004. 森林土壤氮素转换 及其对氮沉降的响应. 生态学报, 24(7): 1523-1531.
- 韩 琳, 王 鸽, 王 伟, 等. 2012. 全球森林土壤 N₂O 排 放通量的影响因子. 生态学杂志, **31**: 446-452.
- 孔 锋,吕丽莉,方 建. 2017. 1991~2010年中国小时暴 雨时空格局及其与城镇化因子的空间相关分析. 气候 与环境研究, 22(3): 355-364.
- 李意德, 陈步峰, 周光益, 等. 2002. 中国海南岛热带森林及 其生物多样性保护研究. 北京: 中国林业出版社.
- 曾庆波,李意德,陈步峰,等.1997.热带森林生态系统研究 与管理.北京:中国林业出版社.
- Aber JD. 1992. Nitrogen cycling and nitrogen saturation in temperate forest ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 7: 220-224.
- Bai E, Houlton BZ. 2009. Coupled isotopic and process-based modeling of gaseous nitrogen losses from tropical rain forests. *Global Biogeochemical Cycles*, 23: 269–277.
- Bai Z, Yang G, Chen H, et al. 2014. Nitrous oxide fluxes from three forest types of the tropical mountain rainforests on Hainan Island, China. Atmospheric Environment, 92: 469– 477.
- Brookshire ENJ, Hedin LO, Newbold JD, et al. 2012. Sustained losses of bioavailable nitrogen from montane tropical forests. *Nature Geoscience*, 5: 123–126.
- Chapin FS, Matson PA, Mooney HA. 2011. Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology. New York: Springer.
- Cheng Y, Wang J, Wang SQ, et al. 2014. Effects of soil moisture on gross N transformations and N₂O emission in acid subtropical forest soils. Biology and Fertility of Soils, 50: 1099–1108.
- Corre MD, Sueta JP, Veldkamp E. 2014. Nitrogen-oxide emissions from tropical forest soils exposed to elevated nitrogen input strongly interact with rainfall quantity and seasonality. *Biogeochemistry*, **118**: 103–120.
- Du E, Zhou Z, Li P, et al. 2013. NEECF: A project of nutrient enrichment experiments in China's forests. Journal of Plant Ecology, 6: 428–435.
- Fang Y, Gundersen P, Mo J, et al. 2009a. Nitrogen leaching in response to increased nitrogen inputs in subtropical monsoon forests in southern China. Forest Ecology and Management, 257: 332-342.
- Fang Y, Koba K, Makabe A, et al. 2015. Microbial denitrification dominates nitrate losses from forest ecosystems. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 112: 1470–1474.

- Fang Y, Yoh M. 2009b. Large loss of dissolved organic nitrogen from nitrogen-saturated forests in subtropical China. *Ecosystems*, **12**: 33-45.
- Fischer EM, Knutti R. 2015. Anthropogenic contribution to global occurrence of heavy-precipitation and high-temperature extremes. *Nature Climate Change*, 5: 560–564.
- Groffman PM, Altabet MA, Böhlke JK, et al. 2006. Methods for measuring denitrification: Diverse approaches to a difficult problem. *Ecological Applications*, 16: 2091–2122.
- Houlton BZ, Sigman DM, Hedin LO. 2006. Isotopic evidence for large gaseous nitrogen losses from tropical rainforests. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 103: 8745–8750.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 2001. Climate Change 2001. The scientific basis: Contribution of working group I to third assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge: Cambridge University Press.
- Keller M, Reiners WA. 1994. Soil-atmosphere exchange of nitrous oxide, nitric oxide, and methane under secondary succession of pasture to forest in the Atlantic lowlands of Costa Rica. *Global Biogeochemical Cycles*, 8: 399-409.
- Kiese R, Butterbach-Bahl K. 2002. N₂O and CO₂ emissions from three different tropical forest sites in the wet tropics of

Queensland, Australia. Soil Biology & Biochemistry, 34: 975–987.

- Morley N, Baggs EM. 2010. Carbon and oxygen controls on N₂O and N₂ production during nitrate reduction. Soil Biology & Biochemistry, 42: 1864–1871.
- Parton WJ, Mosier AR, Ojima DS, et al. 1996. Generalized model for N₂ and N₂O production from nitrification and denitrification. Global Biogeochemical Cycles, 10: 401 – 412.
- Stark JM, Firestone MK. 1995. Mechanisms for soil moisture effects on activity of nitrifying bacteria. Applied and Environmental Microbiology, 61: 218-221.
- Yang WH, Mcdowell AC, Brooks PD, et al. 2014. New high precision approach for measuring ¹⁵N-N₂ gas fluxes from terrestrial ecosystems. Soil Biology & Biochemistry, 69: 234-241.
- Yang WH, Weber KA, Silver WL. 2012. Nitrogen loss from soil through anaerobic ammonium oxidation coupled to iron reduction. *Nature Geoscience*, 5: 538-541.

作者简介 汤文广,男,1990 年生,硕士研究生,主要从事陆 地生态系统碳氮循环的研究。E-mail: tangwglky@sina.cn 责任编辑 张 敏