

作者简介

孙元，女，辽宁沈阳人，理学博士，毕业于中国科学院动物研究所。黑龙江大学农业资源与环境学院教师、副教授、硕士生导师。主持国家自然科学基金资助项目（31200341）、黑龙江省博士后科研启动金（LBH-Q10017）等项目。参与国家自然科学基金资助项目（30970487）、国家公益性行业科研专项（200903021）、中美合作吉丁虫项目（1926-22000-023-07S）、黑龙江省国际科技合作项目（WJ09B03）、高等学校博士学科点专项科研基金资助项目（200802310001）、黑龙江省自然科学基金面上项目（G200812）、哈尔滨市科技创新人才研究专项基金项目（RC2009XK002024）等 20 余个课题。发表国内外相关文章 40 余篇，出版专著 1 部，参编国家级教材 1 部。

目 录

1	氮沉降对森林生态系统的影响	1
1.1	氮沉降概述	3
1.2	氮沉降对生物的影响	7
1.3	森林生态系统	16
2	弹尾虫概述	26
2.1	外部鉴别特征及特点	26
2.2	地理分布	51
2.3	特征特性	55
2.4	系统发生与起源	59
2.5	研究意义	75
2.6	国内外研究进展及现状	117
3	研究材料与方法	159
3.1	标本来源	159
3.2	样点信息	159
3.3	研究方法	162
3.4	技术路线	171
4	小兴安岭弹尾虫分类研究	172
4.1	长角蛸科 Entomobryidae Schäffer, 1896	173
4.2	球角蛸科 Hypogastruridae Börner, 1906.....	174
4.3	等节蛸科 Isotomidae Schäffer, 1896	175
4.4	疣蛸科 Neanuridae Börner, 1901	179
4.5	棘蛸科 Onychiuridae Lubbock, 1867	181

4.6 圆蚱科 Sminthuridae Lubbock, 1862..... 182

4.7 鳞蚱科 Tomoceridae Schäffer, 1896 183

5 小兴安岭弹尾虫动态特征研究 193

5.1 弹尾虫群落多样性研究 193

5.2 不同施氮浓度下弹尾虫动态特征 197

5.3 不同季节动态特征 200

5.4 不同土层深度动态特征 201

5.5 不同因素的交互作用研究 202

5.6 结论与讨论 203

参考文献..... 209

附录 中国弹尾虫种类名录及分布 239

1 氮沉降对森林生态系统的影响

弹尾虫 (Collembola) 是世界上种类最丰富的动物类群之一, 阔叶林土壤中可达 10^5 头/ m^2 。它们个体微小, 颜色各异, 俗称为跳虫 (springtail)、烟灰虫、土跳蚤、腹管虫, 简称为蛻。弹尾虫是土壤动物三大类群之一, 其多样性、群落结构和密度的变化可以显示土壤质量的变化, 在森林生态系统中对土壤的形成和凋落物的分解起着十分重要的作用 (Fitter et al, 2005)。弹尾虫在土壤中具有特殊的地位和功能, 可作为土壤质量评估的特征性指标 (Ponge et al, 2003)。目前, 世界上已知种类达 8 200 种, 我国记载种类约为 350 种 (孙元, 2012c)。弹尾虫是土壤中的优势物种之一, 分布广, 数量多, 与线虫、螨虫共称为土壤动物三大类群。其群落组成及结构对环境变化与干扰的反应极为敏感, 其数量组成、分布及多样性的动态特征, 为深入研究该类群在森林生态系统中的作用提供了参考 (孙元, 2010)。

弹尾虫群落结构与生态环境是相互适应选择的, 环境一定时, 弹尾虫的群落结构也通常保持不变。环境改变, 其群落结构也会随之变化。类群数、个体密度、多样性指数以及群落丰富度和均匀度是评价土壤弹尾虫群落结构变化的量化指标, 在一定程度上反映了群落环境质量状况 (陈建秀 等, 2007)。小兴安岭地区地处寒温带, 是我国最重要的林区之一, 但目前有关小兴安岭地区土壤动物学方面的研究报道很少。本书对采集于伊春市五营区小兴安岭森林的弹尾虫进行了种类调查、取样及鉴定, 以研究其动态变化及对氮沉降 (nitrogen deposition) 的响应。小兴安岭森林生态系统弹尾虫的区系组成、生态分布特征及季节变化等, 对于了解小兴安岭地区弹尾虫特点及其生态地理规律, 探讨土壤动物在生态系统中的作用等都具有重要意义, 同时也能为进一步开展寒温带地区土壤动物学方面的研究提供基础资料 (殷秀琴 等, 2003b; 董炜华 等, 2005; 齐艳红 等, 2006)。

大气中 CO_2 气体浓度的增加、全球氮循环的改变、土地类型以及土地利用在内等一系列因素的变化都与人类活动有关。气候变化可能会使生物群落在纬

度上向极地方向移动，在海拔上向上移动。我国黑龙江省东部小兴安岭林区地处全球气候变化较为敏感的区域，在全球气候变化等背景条件下，变化显著（许春菊等，2006；王庆贵，2009）。本研究将进一步丰富森林生态系统中弹尾虫的区系知识，也将为土壤动物学、环境生物学、生物地理学等方面研究提供相应的分类学及生态学基础。通过对氮沉降下小兴安岭森林生态系统中弹尾虫进行本底调查，揭示该地区弹尾虫数量特征及类群特征，为了解森林生态类型中弹尾虫多样性提供相关资料。

地球是一个包括许多子系统的“大地球系统”，这些子系统有着非常复杂的非线性联系，任何一个子系统发生变化都会对其他子系统产生影响。人类的各项活动（如农业、工业、社会和经济活动等）彼此相关联，其影响被散布到地球的各子系统之中，就会对地球系统产生影响。随着人类文明的进步，人类活动对地球系统的作用力也越来越强，在十年到百年的变化过程中，人类活动的作用力可以与自然界的作用力相当或过之。在人类改变地球系统的同时，发生变化的地球系统的各个子系统也开始对人类活动产生反馈作用，开始影响人类活动甚至影响人类的生存。全球变化的具体内容涵盖所有发生在地球系统内部的对地球的生命支持能力产生全球性影响的一切环境（相对于人类而言）变化，其核心是气候变化。现在世人所关注的全球环境问题，是指由以气候变化为主的全球变化所引起的直接或间接影响人类社会生产、生活、生存的各种环境问题，并且这些问题是在全球尺度上发生的，具有全球意义的影响（曲建升 等，2008；熊平生 等，2008）。

2011 年 8 月 1 日至 4 日在南京大学举行的第六届现代生态学讲座围绕“全球背景下现代生态学热点问题及其研究进展”这一主题，从现代生态学方法论、全球变化与陆地生态系统的响应与反馈、全球变化背景下的生物入侵、全球变化背景下的森林生态、全球变化背景下的植物生理生态、全球变化背景下退化生态系统的恢复与重建、全球变化背景下的生态水文、全球变化背景下的区域生态管理等八个方面进行了分类总结，从不同时空尺度、不同学科角度探讨了全球变化与生态系统的响应以及人类为实现可持续发展而采取的适应性管理对策（温腾 等，2012）。

1.1 氮沉降概述

大气氮沉降的增加作为全球变化的重要内容，反映了人类活动加剧导致的大气活性氮污染，已经并将继续对全球生态系统产生重大影响（李欠欠 等，2010）。当今，社会经济与科学技术的迅猛发展给地球环境带来巨大的挑战，同时也为地球环境的保护带来了重要机遇。一方面，人类社会以前所未有的强度对地球环境产生沉重影响：大气污染、臭氧层破坏、温室效应加剧、土地退化和沙漠化、森林锐减、酸雨危害加剧、生物多样性减少、水资源短缺与水污染、海洋环境恶化、全球生态系统退化、人口剧增等一系列全球变化问题日益凸显。另一方面，随着科学技术的发展，人类对地球的未来日益关注，对地球气候和环境的变化问题开展全面深入研究的需求和能力均明显增强（曲建升 等，2008）。氮沉降通过影响枯落物的分解速率、土壤呼吸强度等间接影响着土壤碳量的输入和输出。

人类活动导致全球环境迅速变化，陆地生态系统对全球变化做出响应，除了温室效应、CO₂ 浓度升高外，近年来，另一个引人注目而又令人担忧的问题就是氮沉降。在过去的 40 年里，陆地生态系统活性氮素大量增加，从 1961 年的 40Tg/年增加到 1995 年的 160Tg/年，随着化石燃料和农业肥料的继续使用，可溶性氮沉降将增加 2 倍至数倍。大气中含氮物质浓度迅速增加，其来源和分布正在迅速地扩展到全球范围，并不断向陆地和水生生态系统沉降。NO 作为温室效应强烈的温室气体，主要产生于土壤硝酸盐的脱氮和氨盐的硝化。施氮肥明显增加 NO 由土壤向大气的释放。NO 的消除主要是平流层中进行的光分解。近几十年来矿物燃料燃烧，含氮化肥的生产和使用及畜牧业等人类活动向大气中排放的含氮化合物激增，使大气氮沉降也成比例增加。氮沉降的增加，目前已造成了一些地区的河口、海口和江湖等水域氮富集和陆地生态系统氮饱和。我国已成为全球三大氮沉降集中区（分别为欧洲、美国和中国）之一。过去人们主要关注生态系统地上部分植物对全球变化的响应，而对地下部分植物的根系和微生物了解较少。植物根系是土壤生态系统的动力基础，根系通过资源竞争和化感作用等改变共存植物的关系，从而影响到植物群落的结构和功能。

土壤具有丰富的生物类群，多样性的土壤生物通过调节植物养分的有效性、改变土壤结构和抑制病原物的活性等而影响生态系统的功能（刘国华 等，2001）。由于化石燃料的燃烧，含氮化肥的大量生产和使用及畜牧业、工业的发展等人类活动的增加，使向大气中排放的含氮化合物激增，改变了氮素的循环，引起大气氮沉降大幅增加。大气氮沉降的大幅增加，导致陆地和水体生态系统土壤或水体的酸化、富营养化以及生物多样性降低等危害，严重威胁着水体和陆地生态系统的健康发展（李欠欠 等，2010）。

人类活动出现以前，生物主要通过闪电和生物固氮等自然途径获得活性氮，人类活动出现以后，除了自然来源之外，大气中的氮化合物还主要来源于工业、化石燃料的燃烧、农田施肥和集约畜牧业。其中大气中铵态氮主要来自土壤、肥料和家畜粪便中铵态氮的挥发，施肥等农事活动对其浓度影响较大；大气硝态氮一部分是由雷击形成，另一部分是由工业和民用燃料燃烧及汽车尾气等产生。而大气有机氮主要来源于工业、农业和畜牧业生产活动、废弃物处理、土壤腐殖质以及动物和植物直接向大气中挥发的有机氮，此外还来源于大气中活跃的氮氧化物与碳氢化合物的光化学反应。大气氮沉降主要包括氮湿沉降和氮干沉降。

目前，氮沉降已经成为一个全球性的问题。氮沉降对森林碳吸存（carbon sequestration）的影响可能对未来全球气候变化起到决定性作用。然而，氮沉降的研究从 20 世纪 80 年代欧洲和美国的 NITREX 和 EXMAN 开始，至今还不到 30 年（Magill et al, 2004）。如此短的时间内，森林对氮沉降的响应往往还没完全表现出来，所以目前众多的氮模拟实验研究还无法反映自然界的真实情况。而且未来的氮沉降将更多地发生在发展中国家居多的热带、亚热带地区。然而目前氮沉降研究主要集中于温带地区，热带地区的研究数据很少（Matson et al, 2002）。国内的氮沉降研究目前虽然已进入起步阶段，据初步统计，全国约有 22 个氮沉降研究点，但关于氮沉降对森林碳吸存影响的直接研究却几乎是空白。因此在大范围建立氮沉降监测网络以满足国内该领域研究需要的同时，氮沉降对森林碳吸存影响的研究也迫在眉睫。

氮沉降与碳汇及碳吸存的关系的研究（吴家兵 等，2012）如下所述。氮沉

降的增加对陆地生态系统碳汇服务功能的影响这一课题受到了越来越多的关注。森林是陆地上面积最大的生态系统，森林与大气间的 CO_2 交换研究对评价陆地生态系统碳收支具有重要意义。陆地生态系统碳循环与收支研究一直是国内外学者关注的热点问题之一。森林是一个多相多界面的复杂系统，氮沉降增加后，其碳汇功能的变化涉及到植被光合吸收、凋落物分解、细根周转和土壤呼吸等众多相互关联、相互影响的生物、物理和化学过程。森林生态系统碳、氮循环包含诸多复杂过程。它们不仅在土壤、植被和大气界面之间存在着错综复杂的相互作用关系，而且碳、氮和水循环之间也有着相互制约的耦合关系。无论是大气干沉降还是大气湿沉降，氮素进入土壤后，10%氮素被淋溶、12%被反硝化、30%与土壤有机质结合后被固定，其余部分被绿色植被吸收利用。在高浓度氮沉降条件下，土壤氮输入量明显大于氮淋溶输出量，大气中氮沉降数量上升将引起土壤中氮含量也随之增高，铵离子和硝酸离子数量增多，并最终导致土壤酸化。在野外进行模拟氮沉降的试验中发现：实验初期一定数量氮离子进入土壤后，会对土壤肥力提高有一定的促进作用。但是随着土壤中氮离子含量的增加，土壤的含氮量就可能达到氮饱和和临界值，进而会使土壤氮达到氮饱和状态。氮沉降过程中，初期在一定范围内，氮沉降量的增加会促进土壤中速效磷的含量也随之增加；可是当土壤中的氮素量超过一定限量时，土壤酸化加剧，土壤中速效磷的含量也随之减少。在氮素增加条件下，钾表现出的现象与磷素类似：土壤中速效钾含量初期也会随氮沉降量的增加而增加，达到一定限量之后也会随之减少（吴廷娟，2013）。

研究中也采用了新的方法。如作为一种天然的示踪物，稳定碳同位素（ ^{13}C ）较放射性同位素具有安全、无污染和易控制的优点。该技术自 20 世纪 80 年代开始应用于生态系统研究，近年来更是在土壤—植物生态系统碳循环研究中得到广泛应用。通过检测森林植被及土壤系统中稳定碳同位素的自然丰度或采用稳定碳同位素标记有机材料，能够真实地了解氮沉降增加后植物光合生理指标的变化，以及光合产物在土壤—植物体系中的分配、运转及其在土壤中的分解和转化过程的变化等。相对于其他常规调查方法和生物测量方法，稳定同位素技术在揭示氮沉降增加对树木光合产物即时分配效应的同时，通过对土壤中新

老碳的分配与周转速率的标记又可反映出土壤碳库的长期动态和稳定性，因此在该研究领域将具有广阔的应用前景。

氮沉降对森林生态系统碳吸存的影响的研究（陈浩 等，2012）如下所述。工业化带来的大气氮沉降增加是影响森林生态系统碳吸存的重要因素。森林碳库可分为地上和地下两部分：①地上部分。氮限制的温带森林，氮沉降增加了地上部分碳吸存。氮丰富的热带森林，氮沉降对地上部分碳吸存没有影响。过量的氮输入会造成森林死亡率的上升，从而降低地上部分碳吸存。②地下部分。相比地上部分研究得少，表现为增加、降低和没有影响三种效果。目前的结论趋向于认为氮沉降会促进森林生态系统碳吸存，然而氮沉降所带来的森林生态系统碳吸存能力到底有多大依然无法确定，这也将成为未来氮碳循环研究的重点问题。当前学术界普遍接受氮沉降会增加陆地生态系统，特别是森林生态系统碳吸存的观点，而把关注的焦点集中在了研究氮沉降所带来的森林生态系统碳吸存到底有多大（氮沉降驱动的碳吸存率）这个问题上。

森林生态系统吸收的大气 CO_2 主要储存于森林植被和土壤两大碳库中，其中森林植被碳库包括了地上和地下植物体碳库。森林凋落物中也储存了一小部分碳，由于其处于地表，一般不归入土壤碳库中，而是成为一个独立的碳库。森林碳库分为地上碳库和地下碳库两部分。通常，地上碳库是植被碳库，即包括了地上和地下植物体碳库，而地下碳库是指土壤碳库。

在氮沉降对森林碳吸存的影响这个问题上，任何一个森林生态系统，无论温带还是热带，地上还是地下，总能找到不同的研究结论（增加、降低或没有影响），即能够发现地上部分碳吸存有如下规律：氮限制的温带森林，氮沉降增加了地上部分碳吸存；氮丰富的热带森林，氮沉降对地上部分碳吸存没有影响；过量的氮输入会造成森林死亡率的上升，从而降低地上部分碳吸存（Filser, 2002）。

地上部分净初级生产力（aboveground net primary production, ANPP）反映了森林地上部分碳的净输入量，可用于表示地上部分碳吸存的变化。ANPP 由光合作用和呼吸作用两部分决定。氮沉降通过影响这两个过程最终决定森林地上部分碳吸存的增加或者减少。森林地下碳库的流通包括了两个输入过程和两

个输出过程。两个输入分别指凋落物和根系的碳输入，而两个输出则包括了微生物的分解作用和可溶性碳的淋失。所以，氮沉降通过影响这几个碳循环过程影响着森林地下碳库总量。

1.2 氮沉降对生物的影响

大气氮沉降是近年来被广为关注的现象，由人为排放所产生的氮沉降主要集中在北美、欧洲、东亚及南亚地区（常运华 等，2012；李欠欠 等，2010）。由于人为活动的原因，北半球大面积的陆地所接受的氮素沉降在日益增加。氮沉降已成为全球范围内继土地利用和全球气候变化之后的第三大生物多样性丧失的驱动因子（Liu et al, 2011）。因此，联合国环境规划署生物多样性委员会把氮沉降列为评估生物多样性变化的一个重要指标。

目前，由于化石燃料和农牧业含氮化肥的广泛使用，全球大气氮沉降量明显增加。作为营养源和酸源，大气氮沉降数量的急剧增加将严重影响到陆地和水生生态系统的生产力和稳定性（常运华 等，2012；李欠欠 等，2010）。这些氮以干（湿）沉降的形式返回到地球表面，作为营养源和酸源介入到陆地和水生生态系统，对生态系统的结构及功能产生深远影响，从而改变了氮素的自然循环（李欠欠 等，2010；Liu et al, 2011）。大气氮沉降的大幅增加，导致了陆地和水体生态系统土壤或水体的富营养化、酸化等方面的危害，严重威胁着水体和陆地生态系统的健康发展，甚至危害到人类健康（Liu et al, 2011；谢迎新，2010）。在我国，某些地区已达到饱和甚至超过了生态系统所能承受的临界值。除了自然来源之外，大气中的氮化合物还可来源于工业、化石燃料的燃烧、农田施肥等方面（Liu et al, 2011；谢迎新，2010；周薇 等，2010）。大气氮沉降与农田生态系统有着极其密切而复杂的关系。随着氮肥施用的增加，氮素气态损失也在增加，大气氮的沉降量也随之明显增加，大气氮沉降已成为补偿农田生态系统氮素损失的主要途径之一（Liu et al, 2010）。森林是陆地生态系统中最重要的重要组成部分，也是大面积氮沉降的直接承受者。在全球农田、森林和草场三大陆地生态系统中，森林占有特殊地位，是世界生物多样性的分

布中心。由此，过量的氮沉降会对森林生态系统产生负效应（周薇 等，2010）。《环境污染》（Environmental pollution）杂志曾于 2011 年设立专刊讨论氮沉降与生物多样性的关系（Editorial board，2011）。人为活动导致的氮沉降增加会降低生物多样性，改变植物群落的结构，进而改变生态系统的功能。氮沉降对森林生物多样性可产生多方面的影响：氮沉降可影响乔木层植物、林下层植物和隐花植物多样性，影响土壤细菌和真菌多样性，影响森林地下土壤动物多样性（鲁显楷 等，2008）。从 20 世纪 80 年代开始，欧洲和北美学者陆续开展了氮沉降增加对生态系统的影响的研究。随着监测技术的发展，此课题逐渐发展为定位研究并建立起相关的监测网络（Matson et al，2002）。欧共体委员会曾经资助氮沉降方面的两大研究项目：氮饱和试验（NITREX）和欧洲森林生态系统实验操作项目（EXMAN）（Wright et al，1997；鲁显楷 等，2008）。美国于 1988 年在马萨诸塞州中部的 Harvard 实验林中实施了氮长期改善试验，研究落基山脉、阿巴拉契亚高地和阿拉斯加苔原等对氮沉降敏感的山地和苔原生态系统（Magill et al，2004）；王巧红等（2006）研究得出大气氮对森林生态系统的影响可导致营养失调、胁迫敏感性的增强、加速森林土壤酸化、氮淋溶的增加和物种多样性的减少；吕超群等（2007）提出，氮沉降增加会影响生态系统的物种丰富度、植物群落结构和动态，促进森林扩张，改变菌根真菌的物种多样性，氮的有效性显著影响生态系统的物种丰富度、植物群落结构及群落动态等特征。大气氮沉降对森林生态系统中的植物、微生物及动物的影响是多方面的，我国的研究内容已由基础调查逐步发展为综合性大尺度观测，并逐步加强了相关机理性的研究。

氮沉降是全球环境变化中继温室效应、CO₂ 浓度升高后，近年来备受关注的现象。仅仅研究氮沉降增加所产生的生态效应是片面的，必须与其他环境变化因子结合来进行研究。2012 年，《欧洲土壤生物杂志》专刊讨论了土壤生态系统中的生物指示作用（Editorial board，2012）。生物指标克服了理化监测的局限性和连续取样的繁琐性，生物指标可以在大面积和较长距离内密集布点，甚至在边远地区也能进行监测。随着氮沉降的全球化发展，关于氮沉降对生物多样性的影响以及它们的交互作用对碳吸存的影响应是今后的研究重点之一。

此外，还要加强对氮沉降下生物区系的研究。目前地域研究方面，国外主要是在温带地区，我国主要是在热带、亚热带地区。在东北地区，小兴安岭森林生态系统的土壤动物研究较多，但主要是集中在区系调查、生态地理特征方面的研究。目前该地区生物对氮沉降的响应研究还未见报道，这也是今后研究的另一个重点内容。

总之，氮沉降对森林生物多样性会产生多方面的影响：影响森林植物多样性（包括乔木层植物、林下层植物和隐花植物）、影响土壤微生物多样性（细菌和真菌）、影响森林动物多样性（地下土壤动物和地上草食动物），过量氮沉降可降低生物多样性。

1.2.1 氮沉降对微生物的影响

氮沉降对微生物的影响是多方面的，研究模拟氮沉降增加对土壤微生物量的影响，为研究氮沉降对森林生态系统中物质循环和微生物群落的影响提供了理论基础和试验数据（薛璟花 等，2005）。薛璟花等（2005）通过研究氮沉降增加对土壤微生物的影响发现，过量氮沉降会给土壤微生物带来某些负影响，如改变微生物群落结构组成（表现为土壤真菌细菌相关丰富度发生改变、真菌生物量的减少、真菌 / 细菌生物量比率的减少、土壤微生物量的减少、微生物群落结构发生改变），改变微生物功能（表现为减少土壤呼吸率、土壤酶活性的降低、改变微生物对底物的利用模式等）；赵玉涛等（2009）选取吉林省抚松县露水河林业局中国科学院长白山森林生态系统定位站一号标准地，以天然阔叶红松林和天然次生杨桦林为试验地，研究不同氮沉降水平下微生物量的变化情况后发现：微生物量季度平均值对氮沉降的响应具有生态系统特异性。这可能是由于不同林型中凋落物的化学组成成分不同造成的，短期的氮沉降增加可以在某些月份显著影响微生物量，这种影响具有生态系统特异性；薛璟花等研究了土壤微生物数量对模拟氮沉降增加的早期响应，结果表明：施氮增加会造成对微生物数量的影响。根据类群和氮处理水平的不同，增加施氮对土壤微生物数量具有促进作用。中氮处理水平下，对放线菌数量起促进作用，超过此水平施氮则表现为抑制作用；而施氮对真菌数量则始终表现为抑制作用，尤以

中氮处理水平的抑制作用最强。有效氮与放线菌、有效氮与细菌数量变化呈显著相关关系（薛璟花 等，2007）。

与 CO₂ 浓度升高相比，氮沉降可能会降低共生固氮，因为高的土壤氮会抑制固氮。Richter 等最近调查了氮沉降和 CO₂ 浓度升高以及土壤氮浓度对 *Gliricidia sepium*（一种热带豆科木本）固氮的影响，他们发现，当加入 10 mmol NH₄NO₃，植物的根瘤数、固氮酶的特异性活性、固氮率以及植物体中的氮来自固氮的比例都会相应降低。但是 CO₂ 浓度的升高促进了氮的固定，这在一定程度上可能会弥补氮沉降引起的固氮抑制。

与 CO₂ 浓度升高对内生菌根与外生菌根的促进效应相比，氮的加入对菌根的作用有很大的不同，这可能取决于菌根的种类和土壤营养状况。氮沉降可能会降低丛枝菌根的生物量和活性，因为氮沉降而引起土壤氮的增加可能会限制植物向地下部分碳的分配和对菌根的碳提供以及菌根本身的生长，但到目前为止还没有充足的证据。实验表明，氮沉降对某些菌根有限制作用，而对另一些没有明显影响。在一个植物多样性的野外试验中，NO₃⁻丰富的土壤对某些丛枝菌根类群的孢子数量有负作用。而在 *Lolium perenne* 中发现肥沃的土壤才对丛枝菌根有负作用。但是实验中并没有发现高氮土壤中的菌丝生物量和低氮土壤中的差异。可以说，高氮会促进植物的生长，这样对菌根的总碳的提供可能会相应增加，但氮对菌根的影响仍缺乏直接的证据。最近一些研究表明，缓性氮的增加会改变外生菌根和丛枝菌根的群落结构，但是同样很少有直接的证据能证明这一点。此外，有一些研究认为氮沉降可能会提高菌丝周转率，从而抵消 CO₂ 对菌丝生物量的影响。植物氮也会对碳在植物根部、菌根和菌根功能器官中的分布产生深刻影响。宿主植物有机碳的有效性和土壤矿物质会影响丛枝菌根真菌的生长。如果在土壤中低氮会限制植物生长，氮输入就会促进植物的生长和地下部分光合产物的分配，而有利于丛枝菌根真菌的生长。但是当土壤中的氮含量构不成一个生长限制因子时，植物就会减少地下部分氮的分配从而限制菌根的生长。换句话说，充足的氮提供对菌丝体的大量生长起着很重要的作用，但是过量的氮会降低碳向植物地下根系的分配，从而会降低菌丝体的生长。

1.2.2 氮沉降对植物的影响

张维娜和廖周瑜（2009）研究发现，氮沉降增加会对植物产生一系列的影响，如减弱植物的抗逆性、可使森林营养失调、促进森林植物凋落物的分解、加速外来植物的入侵等；李德军等（2003）研究认为，氮沉降对森林植物的影响主要体现在以下方面：氮沉降于一定范围内有利于植物的光合作用，但过量则影响植物光合速率、改变植物组成、降低森林植物的多样性、导致植物体各种营养元素含量比例失衡并可改变植物的形态结构（如根/冠比减小）。此外，氮沉降还会增加植物对天然胁迫（如干旱、病虫害和风等）的敏感性，降低抵御能力；莫江明等（2004）发现氮沉降对凋落物分解的影响随着森林演替进展从正作用向负作用效应转移。土壤氮素可得性可能是决定氮沉降对鼎湖山森林植物凋落物分解影响效果（促进、无影响或抑制）的关键因素；肖辉林等（1996）发现在缺氮的立地上，氮沉降的增加可在一定程度上满足森林生长的氮需求。而在富氮的立地上，氮沉降的增加会产生负面影响，导致森林营养失调和土壤酸化等负效应。

人类工农业活动引起的氮沉降增加，可能会增加植物的生产力，也可能通过减少一些本土植物对贫瘠土壤的竞争优势，进而影响陆地生态系统植物的群落结构。研究表明，在欧洲南部岩石山脉的阿尔卑斯冻土地带，增加可利用氮可改变植物竞争，并引起植物物种组成的变化。增加氮投入通常会促进原有耕种地一年生草本和非禾本草植物生长，但不会增加多年生草本植物的生长。在美国科罗拉多州大草原的实验表明，减少土壤可利用氮会相应促进原有耕种地多年生矮小禾草的丰度，但增加氮素投入会促进非禾本植物的生长并减少本土植物的多样性。加州草原的研究结果同样表明，增加氮沉降和 CO_2 浓度会因为非禾本植物种群的改变而使生物多样性程度降低。

氮沉降对植物的生态作用有如下影响：①生产力降低。陆地植物的生长主要受氮的制约。在其他养分成为限制因子之前，氮的增加可以促进净初级生产力（net primary productivity, NPP）的提高。如果氮缓慢地长期沉降到陆地生态系统之中，将会提高氮的有效性，并会因为植物对所增加氮的吸收，使 NPP

出现短时间的增加。但是，即使是在许多因为氮而限制了生产力水平的生态系统中，长期、连续的氮输入也可能会引起 NPP 的下降，而且在某些情况下，还会引起森林生产力的下降。如在鼎湖山的研究中表明，外加氮处理促进了森林中马尾松针叶树种的生长，却抑制了阔叶树种的生长。氮是限制大多数陆地植物光合作用的主要因子，因此不少研究结果表明，叶片氮含量与光合速率之间存在很强的相关性。氮沉降引起叶片氮含量增加，其结果使植物的净光合速率增加；但是，过量的氮沉降则会降低光合速率。在南亚热带森林所做的氮沉降模拟实验表明，中氮处理能够促进幼苗生长，而高氮处理组的树木幼苗生长逐渐受到抑制，树苗的净光合速率随氮输入水平的提高先增加后减小(李德军 等，2004)。

②抗逆性减弱。植物体内的氮水平过高，直接或间接地对植物产生有害影响。对植物直接的有害影响主要是因为植物地上部分对含氮化合物过多的同化影响了植物体内酸碱平衡的调节，或使过多的有毒代谢物在体内积累，间接地降低了植物抗寒、抗病虫害的能力，从而严重阻碍了植物的生长和生理活动。一些模拟实验表明，氮沉降会改变植物的物候学特性，表现在发芽期提早及生长期延长，从而使植物遭受冷、冻害损伤的概率增加。高氮条件下植物体内的碳水化合物水平也会降低，使植物对霜冻的敏感性增加。氮沉降会导致植物尤其是叶片营养失衡，氮的含量显著提高。对动物采食而言，氮是植物组织可口性的重要决定因子，氮含量提高，将使叶片或芽的可口性增加，导致昆虫啃食也增加。另外，一些植物次生物质如苯酚对植物抗虫力非常重要，氮沉降引起一些植物叶片中的苯酚减少，进而引起植物抵抗虫害的能力下降。在一些欧石楠地区中的实验，已经观察到了氮沉降与昆虫啃食之间存在明显的关系。营养失衡也会引起植物抵抗病原体侵染的能力大大减弱，因此高氮沉降使森林遭受病害的机会增加。研究人员于 1982~1985 年枯梢病菌 (*sphaerop sissapinea*) 流行期间，在荷兰针叶林就观察到东南部氮沉降特别高的地区森林受损最严重。

③改变群落演替方向或助长生态入侵。在自然界中除了光资源外，土壤养分也是植物资源竞争的重要组成部分。不同物种对氮输入增加的反应存在差异。许多优势种的生长状况不受氮素浓度的影响，而某些亚优势种，特别是草本植物，其丰富度会随有效氮的增加而表现出增加的趋势。有效氮增加时，能迅速将氮

转化成新生物量的物种将代替那些生长缓慢的物种。欧洲和北美的氮施肥实验表明,有效氮的增加会提高速生生物种和养分含量高的物种的生长速率和优势度,减少本地植物种的丰富度,加快入侵种的生长速度。

1.2.3 氮沉降对动物的影响

随着工业化水平的提高、农业集约化发展、燃料和化肥的大量使用,氮沉降问题已经表现出严重的全球化趋势,成为人类面临的重大环境问题之一(栗方亮 等, 2007)。含氮酸性沉降物不仅可影响土壤的理化性质、土壤 pH 值、水解氮、铵态氮,还可直接引起土壤动物的生长和繁殖减退甚至死亡(Liu et al, 2011)。土壤动物个体小,但种类多、数量大。土壤动物与环境有着密切的关系,它们可作为标志环境质量的指示因子,反映环境质量状况,土壤动物的种类、数量、生物量、组成结构等均可作为指示因子反映环境的特征。在森林生态系统中,土壤动物是重要的物质分解者,在生态系统的能量流动与物质循环中起重要作用,其功能的充分发挥是物质良性循环的有力保证(王移 等, 2010; 朱新玉 等, 2011; 苏越 等, 2011)。

化学燃料和农田化肥的大量施用,使大气氮沉降显著增加。目前氮沉降已成为人类面临的一个重要的全球变化因子。氮沉降导致陆地生态系统氮可获得性发生变化,从而影响土壤理化性质、植物生长、植食者的取食速率和种群发生动态以及植物对植食者取食的响应。氮沉降带来的这些变化能够直接或间接影响土壤动物多样性。关于氮沉降对土壤动物多样性影响的研究报道较少,只有少数通过氮素添加模拟大气氮沉降来观察氮沉降对土壤动物影响的小规模控制试验。

与大气 CO₂ 浓度增加一样,氮沉降对土壤动物的影响也主要是通过植物来调节的。氮沉降能够促进植物生长、增加植物产量和氮含量、降低根系分泌物的数量和微生物数量,进而影响土壤动物的食物质量和数量。同时,氮沉降导致植物群落组成和结构发生变化,并通过食物链来改变土壤动物群落的组成和营养级结构。氮沉降对不同生态系统的土壤动物多样性产生不同影响,有积极的和消极的。著名的 NITREX 试验,利用人工模拟研究氮沉降对生物区系的影

响,发现由于氮素的大量输入,而不同动物对氮素的嗜好性不同导致种间竞争增强,从而改变了土壤动物群落组成,使群落趋向简单化,多样性降低。向草地施用氮肥后,土壤小型节肢动物的数量和物种多样性降低,群落结构发生变化。向有机农田中添加氮肥,可使总的跳虫数量增加 65%。不同动物种类对氮素添加的响应也不同。氮素添加条件下跳虫数量增加 1 倍,而马陆的密度减少 46%。有研究发现,氮素添加由于导致植物产量增加,从而引起长期施氮样地土壤线虫、跳虫、螨类和线蚓类的多样性增加。氮沉降也能通过改变地上植食性动物的取食对土壤动物多样性产生影响。如氮沉降导致植物叶片氮含量增加,从而促进地上食草动物的取食,减少植物向地下的输入。植物组织化学特性的变化也可能影响昆虫爆发的频率和程度,从而反过来影响植物群落组成。在高的氮素输入条件下,植物物种丰富性降低,进而减少植食性动物食物资源的多样性,降低寡食性昆虫的爆发机会。氮沉降促进植物生长,有利于广食性昆虫的取食和爆发。土壤动物不仅取食凋落物,还取食根系和根系分泌物。氮沉降还能通过改变根际沉淀来影响土壤动物多样性。氮沉降下根际沉淀数量和质量的变化导致捕食性线虫和小型植食性节肢动物的数量和物种丰富度降低,但取食真菌的线虫和一些螨类的数量增加,因此导致土壤动物的群落结构和多样性发生改变。氮素添加改变了碳的分配模式,降低了微生物生物量,更有利于食真菌线虫的存在,从而改变土壤动物的群落结构。氮素添加更有利于少数机会主义者的竞争和存在,从而降低土壤动物多样性,并降低土壤有机物质的降解速率。土壤动物的物种多样性和空间分布与土壤理化特性紧密相关。氮沉降过程中酸性物质不仅能直接危害土壤动物,还能改变土壤理化性质,如土壤发生酸化,从而影响土壤动物的栖息环境。土壤 pH 值是影响土壤动物分布的主要限制因素,大多数土壤动物喜欢在微酸性和中性土壤中生存。因此,氮沉降导致的土壤酸化可能影响土壤动物的空间分布和多样性。有研究表明,在一定程度上,土壤 pH 值和碳氧比能够用来解释和预测土壤动物的全球分布模式和群落结构。

在我国,有关氮沉降对土壤动物影响的研究近年来逐渐增多。2002 年 10 月,在广东鼎湖山国家级自然保护区建立了首个亚热带代表性森林永久实验

样地（徐国良 等，2003），即鼎湖山森林生态系统长期氮研究项目（简称DHSLTNR）。研究人员在林地用人工施氮（即对照、低氮、中氮、高氮及倍高氮处理）来模拟大气氮沉降增加，进行氮沉降对亚热带森林生态系统结构和功能的影响及其机理方面的研究（徐国良 等，2003，2004a，2005a）。这是我国首次通过模拟实验手段系统地探究氮沉降对森林生态系统影响的研究，通过2003年7月开始的为期一年的实验，对土壤动物群落组成、结构、多样性变化规律及氮沉降对土壤动物影响的机制进行研究。特别是徐国良等近年来陆续发表的相关文章，为大气氮沉降对动物的影响做出大量的基础工作（徐国良等，2003，2004a，2005a，2006，2007，2009）。徐国良等在研究土壤动物与氮素循环及对氮沉降的响应中指出，土壤动物不仅对凋落物的分解有重要影响，而且在氮素矿化和植物对氮的吸收过程中也起着重要作用。开展大尺度的专类研究及长期定位研究成为进一步研究的需要（徐国良 等，2004a）。从氮沉降增加对森林生态系统地表土壤动物群落的影响研究中发现，氮处理水平整体上并未造成土壤动物群落的显著差异。但是，氮沉降增加的处理效应体现在时间尺度上的动态变化中。氮处理效应的年动态变化过程表明存在氮沉降的累积效应（徐国良 等，2005d）。在中国鼎湖山地区土壤动物对模拟氮沉降的响应研究中发现，氮沉降对土壤动物的影响存在一个阈值。随着处理程度的加大，土壤动物的个体总数以及不同土层的类群丰富度都表现出先增加后减少的特征。在中等氮素输入水平下达到最高，土壤动物类群的垂直分布状况也在这一氮输入水平处，由趋向表层分布转变为趋向土壤深层分布（徐国良 等，2003）。在研究的一年间，氮沉降下土壤动物群落的响应中，选择苗圃、针叶林、混交林和季风林 4 个生态系统。在 14 个月的研究中发现土壤动物群落在时间尺度和垂直分布上都产生了明显变化：苗圃样地氮处理具有明显的阈值效应。总体上看，森林样地氮处理梯度并没有产生明显影响。氮沉降存在明显的累积效应。在大量持续氮沉降的作用下，动物向土壤深层趋避。并且，氮沉降的阈值效应和累积效应均符合中度干扰理论。在森林凋落物分解及与土壤动物的关系研究中，利用凋落物网袋法调查分析了凋落物分解过程及其中的土壤动物密度特征。氮沉降处理所产生的影响可能受环境氮饱和程度的调控。在凋落物分解进程中，土壤动物

群落具有“后期进入”特征（徐国良 等，2003）。通过模拟氮沉降增加对南亚热带主要森林土壤动物的早期影响研究发现，施氮处理明显有利于土壤动物群落的发展，这种效应具有明显的阈值。氮沉降处理与土壤动物的垂直分布之间有明显的交互作用。土壤表层为中氮处理土壤动物的最适点，而在最高强度的高氮处理，土壤动物向土壤深层趋避。对三种林型土壤动物群落生物量的影响研究表明，整体上氮处理对土壤动物类群生物量并未产生显著影响。外界的氮输入明显促进了针叶林土壤动物类群生物量的增长，正效应明显；而季风林在较高氮处理下的负效应明显。经历一年后，土壤动物类群生物量在各林分中的分布格局发生了显著变化，由实验处理前的季风林>混交林>针叶林，变为针叶林>季风林>混交林（徐国良 等，2005c）。在对模拟氮沉降对苗圃地土壤动物群落的影响研究中，发现土壤细菌和真菌的数量总体上随氮处理的加强而持续显著地增长，土壤有机氮含量也持续升高，土壤酸度则不断下降。土壤动物群落随试验处理期加长而持续增长。土壤动物群落具有显著的垂直分异特征，施氮处理明显有利于土壤动物群落的发展，具有明显的阈值效应。不同氮沉降增加梯度所产生的效应可能与土壤氮素饱和水平相关。

1.3 森林生态系统

森林是陆地生态系统中最重要的一部分，也是大面积氮沉降的直接承受者。按人类对生态系统的影响程度，生态系统可分为自然生态系统、半自然生态系统和人工生态系统三类（图 1-1）。在全球农田、森林和草场三大陆地生态系统中，森林占有特殊地位，是世界生物多样性的分布中心。由此，过量的氮沉降会对森林生态系统产生负效应。森林是陆地生态系统的主体，同时也是世界生物多样性的分布中心。在森林里，通过生产者、消费者和分解者的“工作”，使有生命的生物群体与无生命的环境之间，各种生物种群之间紧密联系起来，结成不可分割的整体，构成循环不息的能量转化和物质交换的独立系统。这就是森林生态系统。森林生态系统，在不受外界的严重干扰和破坏的情况下，能够稳定地保持着较高的生产力。人为活动导致的氮沉降增加正在影响森林生态

系统的生物多样性、群落结构乃至生态系统的功能。特别是在工业发达的欧洲和美洲，高氮沉降已经严重威胁到了森林生态系统的生物多样性（Fu et al, 2009）。

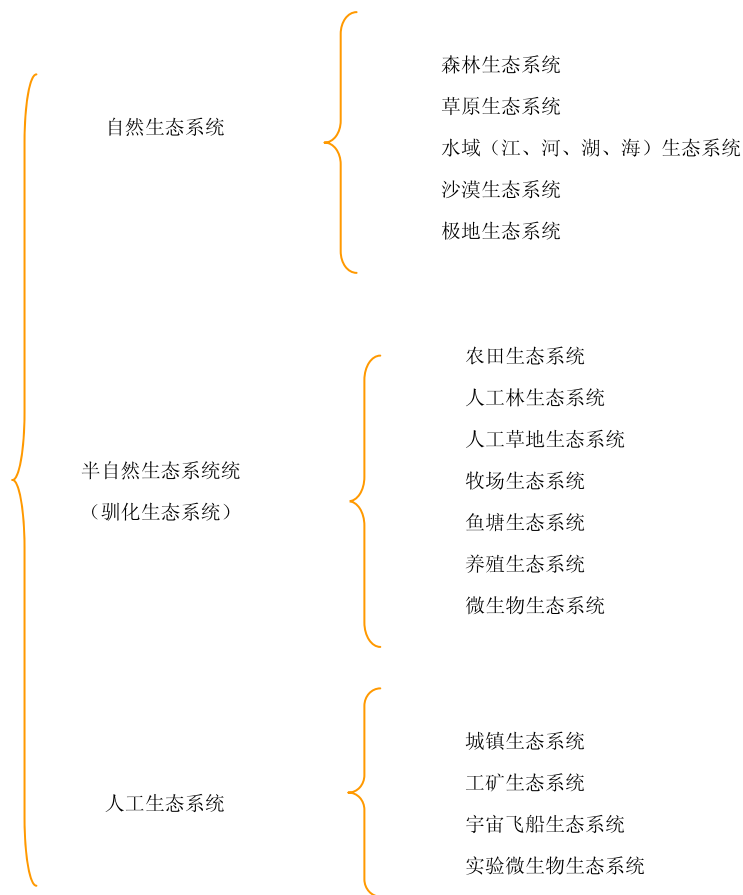


图 1-1 生物圈生态系统（曹湊贵，2009）

森林对维系整个地球的生态平衡起着至关重要的作用，其健康状况对人类社会可持续发展具有重要意义。森林生态系统是自然生态系统，组成成分复杂，开放程度小（表 1-1）。森林土壤环境状况与森林健康具有直接而密切的联系，土壤环境健康程度可直接反映森林环境质量的优劣。土壤动物是土壤生态