

周念清,吴延浩,蔡奕,等.湿地关键带中磷与氮、碳循环联动耦合机制[J].地球科学与环境学报,2022,44(1):91-101.

ZHOU Nian-qing, WU Yan-hao, CAI Yi, et al. Coupling Mechanism of Phosphorus and Nitrogen, Carbon Cycles in Critical Zone of Wetland[J]. Journal of Earth Sciences and Environment, 2022, 44(1): 91-101.

DOI:10.19814/j.jese.2021.09015

# 湿地关键带中磷与氮、碳循环联动耦合机制

周念清<sup>1,2</sup>, 吴延浩<sup>1</sup>, 蔡奕<sup>1,2\*</sup>, 闵思贤<sup>1</sup>

(1. 同济大学 水利工程系, 上海 200092; 2. 同济大学 长江水环境教育部重点实验室, 上海 200092)

**摘要:** P是湿地生态系统中所有生物必需的一种营养元素,植物的生长和发育大多与P有关。湿地关键带是一个复杂的开放系统,是物质交换和能量传输的重要场所,且存在氮、碳、磷循环等多个子系统,彼此之间不断发生相互作用和相互影响。P在湿地关键带中具有源和汇的功能,不断进行着复杂的物理、化学和生物作用,其过程包括有机磷矿化、土壤磷吸附与解吸以及生物同化等。从湿地关键带中P的生物地球化学循环基本特征出发,分析了P在湿地关键带中的赋存形态,阐释了土壤磷的有效化过程、沉积物与水体之间P的迁移转化以及湿地关键带生物中P传输过程;在此基础上分别探讨了磷循环与氮、碳循环间的协同作用机制和量化关系,并深入解析了磷循环与氮、碳循环间的联动耦合作用模式,提出了未来的研究方向。未来关注重点应从测试手段、研究方法到理论分析,加强时间和空间尺度上对P的生物地球化学机理探讨,并将磷循环纳入到全球生态系统模型中,实现由定性描述上升到定量评价,构建磷循环与氮、碳循环的水文-生物-地球化学理论体系,以便更好地加强对湿地生态环境和水资源保护以及污染的防控。

**关键词:** 湿地关键带;地球化学;氮循环;碳循环;磷循环;微生物;联动机制;耦合模式

中图分类号: P342; X828

文献标志码: A

文章编号: 1672-6561(2022)01-0091-11

## Coupling Mechanism of Phosphorus and Nitrogen, Carbon Cycles in Critical Zone of Wetland

ZHOU Nian-qing<sup>1,2</sup>, WU Yan-hao<sup>1</sup>, CAI Yi<sup>1,2\*</sup>, MIN Si-xian<sup>1</sup>

(1. Department of Hydraulic Engineering, Tongji University, Shanghai 200092, China; 2. Key Laboratory of Yangtze River Water Environment of Ministry of Education, Tongji University, Shanghai 200092, China)

**Abstract:** Phosphorus is an essential nutrient element for all living things in the wetland ecosystem, the growth and development of plants are mostly related to phosphorus. The critical zone of wetland is a complex open system and an important place for material exchange and energy transmission. There are multiple subsystems such as nitrogen, carbon and phosphorus cycles, which constantly interact and influence each other. Phosphorus has the function of source and sink in the critical zone of wetland, and it is constantly undergoing complex physical, chemical and biological effects. The process includes organophosphorus mineralization, soil phosphorus adsorption and desorption, biological assimilation, and so on. Based on the basic characteristics of the biogeochemical cycle of phosphorus in the critical zone of wetland, the

收稿日期: 2021-09-02; 修回日期: 2021-10-31

投稿网址: <http://jese.chd.edu.cn/>

基金项目: 国家自然科学基金项目(42077176); 上海市自然科学基金项目(20ZR1459700)

作者简介: 周念清(1964-), 男, 湖南石门人, 教授, 博士研究生导师, 工学博士, E-mail: nq.zhou@tongji.edu.cn.

\* 通讯作者: 蔡奕(1979-), 女, 江苏盐城人, 副教授, 工学博士, E-mail: caiyi@tongji.edu.cn.

existence form of phosphorus in the critical zone of wetland was analyzed, the effective process of soil phosphorus, the migration and transformation of phosphorus between sediments and water bodies, and phosphorus transport process of organisms in critical zone of wetland were explained. On the basis of the microbial-mediated process, the synergistic mechanism and quantitative relationship between phosphorus and nitrogen, carbon cycles were discussed separately, and the linkage and coupling mode between phosphorus and nitrogen, carbon cycles were analyzed in depth, and future research directions were proposed. The focus of attention should be to strengthen the discussion of the biogeochemical mechanism of phosphorus on the time and space scales from testing means, research methods to theoretical analysis, and incorporate phosphorus cycle into the global ecosystem model from qualitative description to quantitative evaluation, and build a hydrological-biological-geochemical theoretical system of phosphorus, nitrogen and carbon cycles so as to better strengthen protection of wetland ecological environment and water resources, as well as pollution prevention and control.

**Key words:** critical zone of wetland; geochemistry; nitrogen cycle; carbon cycle; phosphorus cycle; microorganism; linkage mechanism; coupling model

## 0 引言

P 是所有生命的重要物质组成成分之一,在植物光合作用、呼吸作用、细胞膜形成、糖酵解和酶活性中发挥着重要作用<sup>[1]</sup>,几乎所有作物生长和发育都与 P 的有效性有关<sup>[2]</sup>。P 作为有机分子(如二磷酸腺苷和三磷酸腺苷)的一部分,有助于能量的储存和转移<sup>[3]</sup>。P 主要因为磷矿开采、商业磷肥施用而进入自然界表生环境中,并通过改变 P 的存在形态和转化途径而影响自然界的磷循环。中国是世界上最大的磷矿生产国和消费国,仅 2018 年磷矿产量就达到  $361.4 \times 10^8$  t,占全球产量的 50% 以上<sup>[4]</sup>,如果以目前的速度开采,中国现有的磷矿资源将会在几十年内枯竭<sup>[5]</sup>。同时,过量使用磷肥不仅增加了陆地生态系统 P 的输入<sup>[6-7]</sup>,也增加了从陆地到淡水和沿海地区 P 的流失<sup>[8]</sup>。在短期内,P 的流失往往会在湖泊水体中富集导致富营养化,促进藻类大量繁殖,由此会产生许多其他不利影响,如水质恶化和鱼类死亡等<sup>[9-10]</sup>。土壤和沉积物中长期累积的 P 逐渐释放而对环境产生长期不利影响<sup>[11-12]</sup>。目前中国农业地区土壤耕层 P 过度富集,使受纳水体的富营养化程度加剧,这是长期过量施用磷肥所造成的后果。根据现有趋势判断,未来几十年对无机磷肥的需求将会不断增加,由此引发了对未来 P 的安全和健康风险的担忧<sup>[13-14]</sup>。

湿地关键带是一个复杂的开放系统,存在着氮、碳、磷循环等多个子系统,P 在湿地关键带中具有源和汇的功能,不断进行着复杂的物理、化学和生物作

用<sup>[15]</sup>。湿地关键带土壤中磷酸盐的含量直接影响着湿地初级生产力,同时磷酸盐又是永久性淹水湿地发生富营养化的主要因素之一<sup>[16]</sup>。湿地关键带是 P 的储存库,它能够通过植物吸收、土壤吸附等作用截留和过滤含磷污染物,并且湿地微生物的作用和土壤的固定对改善水体质量、去除 P 等起着至关重要的作用<sup>[17]</sup>。湿地关键带氮、碳、磷循环之间存在相互作用和相互影响。湿地关键带中碳源较丰富的区域是主要的反硝化区<sup>[18]</sup>,进行固氮作用的湿地植物会使磷酸酶的活性更强<sup>[19]</sup>,P 也能促进湿地关键带生物光合作用的运转和碳水化合物的合成<sup>[20]</sup>。但当前国内外学者的研究成果大多数集中于湿地关键带氮、碳单循环体系研究,关于磷循环与氮、碳循环体系彼此间的影响研究相对较少。因此,对湿地关键带磷循环及其与氮、碳循环联动耦合机制的研究十分必要。

本文重点聚焦湿地关键带的磷循环、迁移转化及其与氮、碳循环相互作用问题,其主要目的是通过分析湿地 P 的生物地球化学循环与氮、碳循环联动耦合机制,提出湿地生态功能恢复与保护措施,对强化生态体系建设和环境可持续发展具有重要意义。

## 1 湿地关键带 P 的生物地球化学循环模式

### 1.1 湿地关键带

湿地是全球价值最高的生态系统,各种物理、化学、生物和地质作用过程相互耦合,并不断地进行物质交换和能量传输<sup>[21-22]</sup>。关键带是一个复杂的体

系,控制着土壤发育、水分迁移以及元素地球化学循环过程,调节资源的功能和属性<sup>[23-24]</sup>。关键带研究在最近几年已成为国际地质学界日趋活跃的科学前沿领域<sup>[25]</sup>,其中涉及到地球化学、水文学、生态学、土壤学、地理学、大气化学等多个学科,国内外众多学者对此高度关注。朱永官等从土壤安全的角度探讨了地球关键带生态系统的服务功能<sup>[26]</sup>;Liu 等综合各种驱动力的作用机制,给出了湿地关键带的概念模式以及湿地生态系统中水、土壤、岩石和生物耦合作用的整体框架,其空间界限范围为湿地植被冠层(上)和含水层底部(下)的竖向区域<sup>[27]</sup>。只有将地球关键带和湿地系统进行综合研究,才能更加深入地揭示湿地关键带的科学内涵。

## 1.2 湿地关键带 P 的赋存与循环

湿地关键带 P 的赋存与湿地物质沉积、生物吸收、地下水运移及沉积物和土壤中 P 的释放等有关,其中河流湿地系统既具有磷汇的功能,也具有作为磷源释放 P 的功能。湿地土壤中 P 水平是其迁移、物理化学和生物化学过程的良好指标<sup>[28-29]</sup>,P 的时空分布和季节变化特征间接反映了湿地生态系统的生产力、富营养化风险和相应的环境功能<sup>[30]</sup>。湿地还有助于控制与 P 有关的污染,特别是湿地植物的除磷效果<sup>[31]</sup>以及非点源污染控制问题<sup>[32]</sup>,它可以在进入湖泊或河流之前被植物吸收。

磷循环不同于 N、C 等其他重要元素的循环。自然环境中几乎所有的 P 都以固体或溶于水的形态存在,而挥发性化合物  $\text{PH}_3$  (磷化氢,也称为磷烷)很少,只有在强还原环境和有生物质的条件下才会有释放<sup>[33]</sup>,产生的  $\text{PH}_3$  从浅层富含有机质的沉积物或饱和湿地土壤中直接逸散到大气中<sup>[34]</sup>。关于  $\text{PH}_3$  的起源及其在生物地球化学循环中的作用,学术界争论了近半个多世纪。Mackey 等认为  $\text{PH}_3$  是通过分解土壤体系中含磷碱金属或碱土金属化合物经过一系列的反应而形成的<sup>[35]</sup>。虽然 P 可以  $\text{PH}_3$  的形式存在,但  $\text{PH}_3$  易于发生快速的氧化作用,不会在环境中持续存在,由此阻止了  $\text{PH}_3$  在大气中的大量积累<sup>[36]</sup>。尽管在环境中  $\text{PH}_3$  可以忽略不计,但 Morton 等认为全球磷通量中高达 10% 的 P 被归因于向大气中释放的  $\text{PH}_3$ ,并且未来几年  $\text{PH}_3$  的浓度可能会增加<sup>[37]</sup>。

P 在湿地主要以有机和无机两种形式存在,包括溶解无机磷(DIP)、溶解有机磷(DOP)、颗粒无机磷(PIP)和颗粒有机磷(POP)<sup>[38]</sup>,其相对比例取决于土壤、植被和流域的土地利用特征。准确测定湿

地关键带中 P 的存在形态及含量至关重要。测定方法按预处理过程主要分为过硫酸盐消解法、硝酸-高氯酸消解法、光催化消解法、微彼消解法和超声波消解法等,按分析手段主要分为钼酸铵分光光度法、钼锑分光光度法、光谱法和色谱法等。这些方法各有利弊。例如,气相色谱法具有分析速度快、灵敏度高等优点,但所用到的气相色谱仪价格昂贵;钼锑分光光度法所用到的仪器分光光度计相对便宜,但操作繁琐、测量精度较低<sup>[39-40]</sup>。

溶解无机磷可直接被生物利用,而有机磷和颗粒磷通常必须转化为无机磷才能被生物吸收和利用<sup>[41]</sup>。生物和非生物具有调节、转化水体和土壤中磷化合物库容量的作用,这些变化常发生在湿地系统物质交换过程中,其转化速率取决于系统的物理、化学和生物特征。因此,在评价湿地磷循环时,需要同时考虑生物和非生物作用,图 1 综合反映了磷循环过程中的一系列变化过程。

## 1.3 土壤磷的有效化过程

土壤磷的有效化是土壤中磷酸盐或施入的无机磷肥随土壤酸度和氧化-还原条件变化而发生转化。无机磷可转化为有机磷,而有机磷经微生物的分解作用又可以转化成无机磷或难溶性磷,具体包括无机磷溶解、吸附态磷解吸、有机磷矿化,以及在迁移过程中与其他土壤组分发生反应等。易溶性磷和难溶性磷经常处于相互转化的动态平衡过程之中。在一定条件下,土壤中有有机磷和难溶性磷酸盐转化成植物吸收利用的水溶性一价磷酸或弱酸溶性二价磷酸的过程,即 P 的有效化过程,也是土壤磷的释放过程。

### 1.3.1 无机磷溶解

磷灰石是无机磷最原始的存在形式,其在湿地生态系统中溶解是磷循环的第一步<sup>[42]</sup>。这一过程需要有酸的作用,酸可以来自土壤本身,也可来自微生物。磷酸盐的溶解度是由环境的酸碱度和其作为矿物结合的阳离子所决定的。例如,在 Ca 占主导地位的湿地土壤中,高  $\text{Ca}^{2+}$  的存在会促进磷酸盐的形成<sup>[43]</sup>,生成磷酸钙、磷酸二钙、 $\beta$ -磷酸三钙、磷酸八钙和羟基磷灰石(HAP);而在含钠土壤环境中,Gupta 等认为 P 可以通过各种形式钙磷化合物在高碱度和高酸度环境下溶解释放<sup>[44]</sup>。

### 1.3.2 土壤磷的吸附与解吸

吸附和解吸作用过程是逆向发生的, $\text{PO}_4^{3-}$  可以在固相表面发生吸附,也可以从固相表面发生解吸。吸附包括物理吸附和化学吸附,其中化学吸附

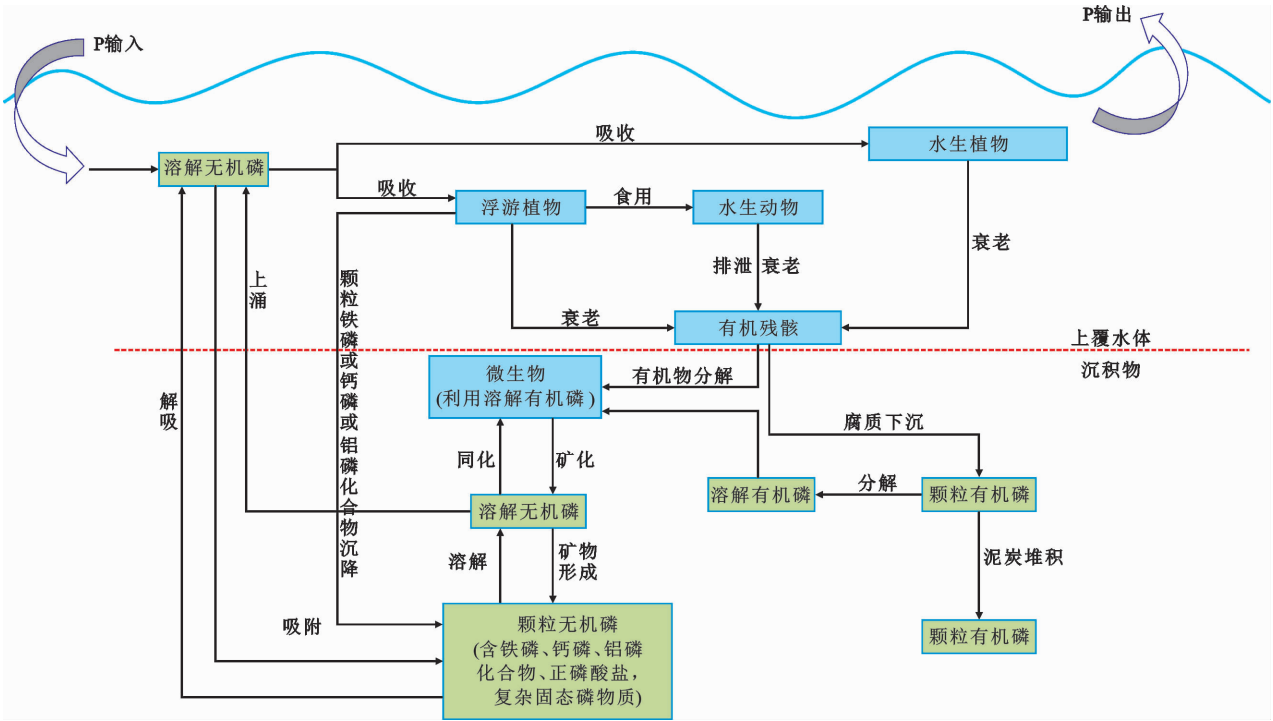


图 1 湿地中磷循环示意图

Fig. 1 View of Phosphorus Cycle in Wetland

更为重要,如离子交换、静电吸引等<sup>[45]</sup>。沉积物与上覆水体界面进行 P 的吸附与解吸作用时,能够影响 P 在上覆水体中浓度、迁移、转化和生物可利用性,因此,湿地土壤磷的吸附与解吸特性研究已成为湿地 P 的生物地球化学循环研究热点<sup>[46]</sup>。最新研究表明,天然湿地沉积物不仅能吸附更多的 P,也能将多余的 P 释放到上覆水体中,沉积物中 P 含量更高,相应地上覆水体中的 P 含量也高<sup>[47]</sup>。

1.3.3 有机磷矿化

湿地土壤尤其是泥炭湿地中的 P 大都是以有机形式存在<sup>[48-49]</sup>,它是一个相当大的储存库。Kennedy 等发现在一些湿地中有高达 80% 的总磷为有机磷<sup>[50]</sup>,特别是在亚热带泥炭地,有机磷甚至占到总磷的 90%<sup>[51]</sup>。矿化是有机磷转化为无机磷酸盐的过程,通过一系列微生物酶的活性来完成,据估计有 70%~80% 的土壤微生物能够参与磷矿化。湿地土壤中磷循环最重要的酶是磷酸单酯酶和磷酸二酯酶,即使存在大量的磷酸盐,也会发生矿化,其他有利于磷矿化的环境条件还包括土壤温度和接近中性的酸碱度(pH)等,磷矿化速率往往也反映土壤中的氨化作用和碳矿化速率<sup>[52]</sup>。

1.4 沉积物与上覆水体界面 P 的迁移与转化

沉积物是湿地生态系统的基底。在一定的物理化学和生物条件下,沉积物可以吸收上覆水体中的

P,也可以作为磷源将其释放来调节 P 浓度,并且沉积物孔隙水中 P 浓度随深度变化受有机物矿化、生物同化以及不同氧化-还原电位(Eh)和酸碱度条件下的沉淀/溶解/吸附反应等相关因素的控制(图 2)<sup>[53]</sup>。

湿地关键带底层沉积物中 P 含量远大于其上

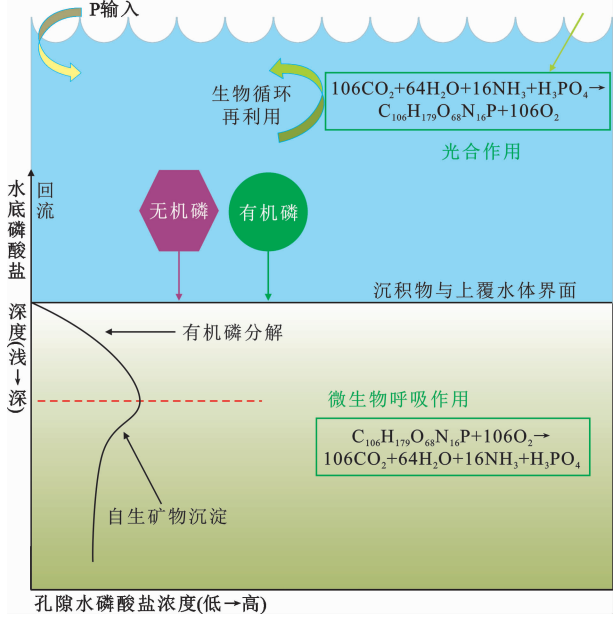


图 2 沉积物 P 的释放与深度的关系

Fig. 2 Relationship of Phosphorus Release from Sediments with Depths

覆水体,仅少量表层沉积物所含的 P 释放就很有可能大大增加上覆水体的 P 含量<sup>[54]</sup>。已有研究发现目前沉积物向水体释放 P 有两条重要途径:一个是沉积物中可溶态磷的扩散作用;另一个是非晶型铁氧化物和铁氢化物对磷酸盐的吸附与解吸<sup>[55]</sup>。有机磷一旦被输送到沉积物与上覆水体界面,就会发生矿化作用。因此,底层沉积物与上覆水体界面 P 的迁移与转化是湿地关键带磷循环的一个重要过程。此外,控制沉积物中 P 的累积和释放过程是生物地球化学循环的重要调节因素,还会影响碳循环的进行<sup>[56-57]</sup>。

## 1.5 湿地关键带生物中 P 的传输过程

### 1.5.1 微生物介导过程

土壤微生物是湿地土壤中最活跃的组分。Turner 等发现微生物中有机磷含量占总有机磷的 40%<sup>[58]</sup>。土壤和根际间的大量微生物通过溶解和矿化作用有效地从土壤总磷中释放 P。微生物在短暂的固化/同化过程中起着关键性作用。Lockaby 等发现在美国佐治亚州奥日切河沿岸的洪泛区,磷同化过程存在一定的波动周期,这与水文期、养分可利用性以及植物和微生物需求有关<sup>[59]</sup>。随着无机磷的大量输入,同化将占主导地位。Silvan 等发现芬兰中部人工湿地大约有 25% 的 P 被微生物固定<sup>[60]</sup>。微生物释放出的 P 可以通过泥炭和沉积物的堆积而被长期储存<sup>[61-62]</sup>,但固定在细胞内的 P 则被认为是暂时的,因为在细胞死亡后 P 能够通过微生物介导的矿化过程快速重新进入活性磷酸盐池。

### 1.5.2 植物吸收过程

腐植物质在湿地土壤中含有大量的有机磷,微生物通过矿化作用将有机磷转化为溶解的磷酸盐,并被湿地植物根系吸收。在植物体内 P 参与代谢过程,最终通过凋落物的腐质返回土壤中,这就是植物参与湿地关键带磷循环的方式<sup>[63]</sup>。虽然土壤中总磷可能很高,但超过 80% 的 P 由于吸附或沉淀而变得不被植物吸收,因此,施用磷肥就成为确保植物生产力所必需的措施<sup>[64]</sup>。过量的磷肥输入会导致河流中 P 浓度升高,从而造成一些湖泊和沿海地区富营养化<sup>[65-66]</sup>;当来自农业的 P 被冲入水体时,P 的限制被打破,导致浮游植物快速生长<sup>[67]</sup>,这其中一些有毒的物种(如杀鱼费氏藻)会对水生生物和人类产生负面影响<sup>[68]</sup>。

## 2 磷循环与碳、氮循环间的协同作用

### 2.1 磷循环与碳循环间的协同作用

养分循环是地球化学循环中的重要组成部分,

也是影响陆地碳循环的一个关键因子。在陆地生态系统中,土壤养分的有效性可以调节碳循环速率<sup>[69]</sup>,养分可利用性的变化会对陆地碳循环产生重要影响<sup>[70-71]</sup>。同样,P 作为一种重要的营养元素,其有效性也强烈地影响着陆地生态系统的碳循环<sup>[72]</sup>,如光合作用产生的糖类只有经过磷酸化,C 的固定才是有效的<sup>[73]</sup>。P 不仅影响着植物体内 C 的积累与分配<sup>[74]</sup>,还决定着全球陆地生态系统的碳源与碳汇功能。Penuelas 等基于植物和土壤碳库的化学计量学特征,确定了基于碳储量的额外 P 需求,以此来预测碳储量增加所需的 P<sup>[75]</sup>。受全球气候变暖的影响,大气中 CO<sub>2</sub> 的增加驱动着初级生产,从而在水生生态系统中产生更多的可溶性有机营养素<sup>[76]</sup>。可溶性营养物质增强异养微生物的产量,释放酶而将有机磷酸盐转化为可用的自由磷酸盐,以支持初级生产者和微型异养生物的进一步生长<sup>[77]</sup>。P 在时间、空间上和 C 之间的数量关系仍然没有真正建立起来,尤其是与生态环境之间的互动和反馈机制并不是很清楚,因此,将陆地磷循环纳入到全球碳循环模型中综合考虑显得至关重要<sup>[78-79]</sup>。

### 2.2 磷循环与氮循环间的协同作用

关于磷循环和氮循环之间的协同作用,有证据表明湿地系统中磷循环对稳定氮循环至关重要,实质上氮循环往往受制于磷酸盐<sup>[80]</sup>。Tomassen 等调查发现很多生物难以在 N 沉积高的低 P 湿地生存<sup>[81]</sup>。N 和 P 的共同作用在湿地植物群落中很常见。当 N 和 P 一起添加时,植物群落往往表现出协同的生长反应,Fay 等也发现了这一点<sup>[82-83]</sup>;植物生产力随着添加养分数量增加而增强,N 和 P 之间相互作用可能会促进植物营养的吸收<sup>[84]</sup>。生物可以利用 N 来合成磷酸酶,从而促进 P 的获取。当有较高的 N 输入时,土壤磷酸酶活性也较高,这可能会通过有机磷矿化来增加植物可利用的磷库<sup>[85-86]</sup>。相比之下,如果向土壤中添加无机磷,会降低磷酸酶的活性。Olander 等发现一旦无机磷满足了生物的需求,生物就会停止对磷酸酶的生产<sup>[87]</sup>。P 的供应可以通过改变固磷酶的活性来影响 N 的固定率<sup>[88]</sup>,从而使固磷微生物将更多的氨氮排放到环境中,因此,更多的 P 供应可以增加陆地生态系统 N 的输入和 N 的有效性<sup>[89]</sup>。此外,植物和微生物往往需要额外的 N 来产生更多的胞外磷酸酶,从而打断土壤有机质中的酯-磷键,增加 P 的有效性<sup>[90-91]</sup>。尽管如此,磷循环与氮循环间的协同作用关系只是从现象上进行了分析,还有待进一步建立量化模型进行评判。

### 2.3 磷循环与碳、氮循环间的联动耦合作用

湿地系统中磷循环与氮、碳循环间存在相互作用和相互影响。土壤中 C、N、P 之比直接反映土壤肥力状况,同时间接指示植物的营养状况,影响植物群落的生产力和物种组成。Yu 等选取了河岸湿地的 8 个优势植物群落,通过分析它们的 C、N、P 化学计量比,认为 C、N、P 含量之间存在很强的相关性<sup>[92]</sup>。Zhang 等通过对河口湿地土壤中 C、N、P 化学计量比进行研究,比较了 C、P 比值, N、P 比值以及 C、N 比值,得出河口生态系统化学计量比受 N 和 P 的限制,其中 P 为主要限制因子<sup>[93]</sup>。P 和 N 都参与湿地关键带碳循环过程,如光合作用和分解作用等。Evans 认为光合作用酶核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶和类囊体上蛋白的生产都需要大量的 N<sup>[94]</sup>,因此, N 的限制可能会影响羧化能力和电子传输速率<sup>[95]</sup>。富含磷分子(如三磷酸腺苷、NADP 和磷酸糖)的许多转化和核酮糖-1,5-二磷酸的再生都需要 P<sup>[96]</sup>,因此, P 的限制会降低光利用效率、电子传输速率、二磷酸核酮糖的再生等。Harrington 等通过田间试验认为,氮肥、磷肥的添加可以促进森林树干的光合作用和生物量的增加,于是更多生物体内的碳水化合物转化为 CO<sub>2</sub>,而这些正是碳循环中的关键过程<sup>[97]</sup>。

为了了解地球生物圈对未来全球变化的响应,氮、碳、磷循环耦合模型受到了越来越多的关注,因为 N、C 和 P 的相互作用在调节陆地生态系统的 C 吸收和储存,以及 N、P 的生物地球化学循环过程发挥着关键作用<sup>[98-99]</sup>。Mooshammer 等发现微生物能促使 N、C、P 耦合作用更加紧密(图 3),并证实将其整合到全球生态系统研究中的必要性<sup>[100]</sup>。Wang 等开发了一个理论模型框架,用于分析陆地生态系统中磷循环与氮、碳循环间的耦合模式<sup>[101]</sup>。通过这种框架确定了共生固氮体系改变 P 有效性的新途径,即通过固氮微生物释放富含 N 的磷酸酶,可以极大地改善土壤磷的有效性和加快磷循环速率。Thum 等提出一个新的陆地生态系统模型——QUINCY(量化陆地养分循环和气候系统),它实现了氮、碳、磷循环耦合无缝集成,描述了陆地生态系统中能量和水平衡的过程,为研究陆地生物圈的动态和探索大规模的营养循环在全球的应用奠定了基础<sup>[102]</sup>。

## 3 未来研究方向

湿地关键带生物地球化学循环是湿地研究的核

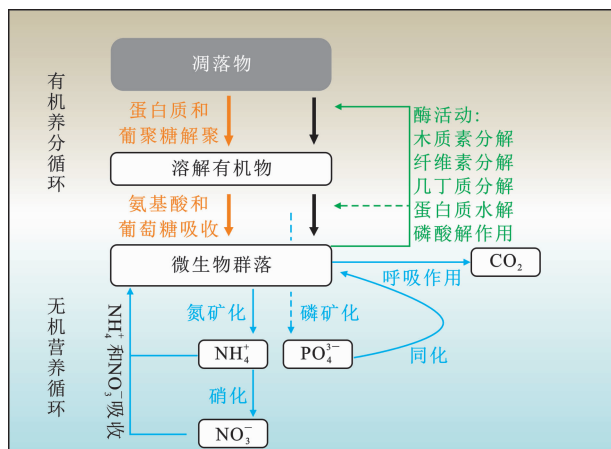


图 3 微生物和 N、C、P 耦合作用示意图

Fig. 3 View of Coupling Effect of Microorganism and Nitrogen, Carbon and Phosphorus

心。本文对湿地关键带中磷循环及其与氮、碳循环的协同耦合机制进行了比较系统的总结,认为湿地关键带在未来几年应重点关注以下几个主要研究领域,并开展深入的研究工作。

(1)加强测试手段和技术方法的研究。准确测定湿地关键带土壤、地表水、地下水和各种生物体中无机磷、有机磷存在形态及含量,以及 C、N 形态和含量等参数,是探索湿地关键带生物地球化学特征的关键,需要采用先进的仪器设备和研究方法加以解决,因此,研制出精度高、成本低且操作便捷的仪器,获取准确的数据,是当今研究的重要任务之一。

(2)湿地关键带 P 在时间和空间分布上的变化特征研究。针对不同区域、不同纬度和不同生态环境特征以及不同深度湿地关键带 P 的存在形态及含量,构建平面和三维立体空间 P 分布格局;同时,研究 P 的形态及含量随季节变化、年内变化和年际变化规律。

(3)湿地关键带 P 的生物地球化学循环影响因素、参数指标与作用机制研究。不同的湿地土壤质地、生态格局、水文条件、酸碱度、氧化-还原条件以及微生物种类等,对有机磷和无机磷的形态、吸附与解吸、迁移和转化规律具有重要影响,特别是在微生物和植物新陈代谢作用下,量化 P 的矿化速率、PH<sub>3</sub> 的存在和产生环境、水体富营养化与厌氧除磷途径等,对丰富 P 的生物地球化学循环具有重要的理论价值。

(4)湿地关键带磷循环与氮、碳循环的耦合机制研究。虽然 P 的活性不如 N、C,但磷循环与氮、碳循环间存在促进或抑制的作用。有关磷循环对湿地关键带中氮、碳循环的影响程度并不清楚,彼此之间



尚未真正建立起数量关系模型,因此,需要对磷循环进行更为全面的研究,并将 N、C、P 纳入一个完整的生态体系进行考虑,从中探索出相互作用的规律,建立起反映湿地 N、C、P 迁移转化的多场耦合模型,进而实现区域及全球尺度上营养循环的模拟研究。

(5)湿地生态功能恢复与保护措施研究。过量施肥和污水排放等人类活动使 N、P 等营养元素大量进入河流、湖泊,造成水体污染、生物多样性丧失等许多生态问题,不断地威胁着湿地生态系统的健康。因此,可根据湿地生态系统结构、功能及生态系统内在的生态学过程与相互作用机制,统筹保护和修复湿地,构建人与湿地和谐共生新格局。

## 参考文献:

## References:

- [1] DISSANAYAKA D, GHAHREMANI M, SIEBERS M, et al. Recent Insights into the Metabolic Adaptations of Phosphorus-deprived Plants[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2021, 72(2): 199-223.
- [2] WYNGAARD N, CABRERA M L, JAROSCH K A, et al. Phosphorus in the Coarse Soil Fraction Is Related to Soil Organic Phosphorus Mineralization Measured by Isotopic Dilution[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 96: 107-118.
- [3] SCHEERER U, TRUBE N, NETZER F, et al. ATP as Phosphorus and Nitrogen Source for Nutrient Uptake by *Fagus Sylvatica* and *Populus X Canescens* Roots [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 378.
- [4] ZINKE R K, WERKHEISER W H. Mineral Commodity Summaries[R]. Virginia: USGS, 2019.
- [5] YUAN Z W, JIANG S Y, SHENG H, et al. Human Perturbation of the Global Phosphorus Cycle: Changes and Consequences[J]. *Environmental Science and Technology*, 2018, 52(5): 2438-2450.
- [6] HUANG J, XU C C, RIDOUTT B G, et al. Nitrogen and Phosphorus Losses and Eutrophication Potential Associated with Fertilizer Application to Cropland in China[J]. *Journal of Cleaner Production*, 2017, 159: 171-179.
- [7] NI Z K, WANG S R, WANG Y M. Characteristics of Bioavailable Organic Phosphorus in Sediment and Its Contribution to Lake Eutrophication in China[J]. *Environmental Pollution*, 2016, 219: 537-544.
- [8] ELSER J, BENNETT E. A Broken Biogeochemical Cycle[J]. *Nature*, 2011, 478: 29-31.
- [9] ABDULKAREEM J H, SULAIMAN W N A, PRADHAN B, et al. Long-term Hydrologic Impact Assessment of Non-point Source Pollution Measured Through Land Use/Land Cover (LULC) Changes in a Tropical Complex Catchment[J]. *Earth Systems and Environment*, 2018, 2(1): 67-84.
- [10] BARCELLOS D, QUEIROZ H M, NÓBREGA G N, et al. Phosphorus Enriched Effluents Increase Eutrophication Risks for Mangrove Systems in Northeastern Brazil [J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2019, 142: 58-63.
- [11] SHARPLEY A, JARVIE H P, BUDA A, et al. Phosphorus Legacy: Overcoming the Effects of Past Management Practices to Mitigate Future Water Quality Impairment[J]. *Journal of Environmental Quality*, 2013, 42(5): 1308-1326.
- [12] MUENICH R L, KALCIC M, SCAVIA D. Evaluating the Impact of Legacy P and Agricultural Conservation Practices on Nutrient Loads from the Maumee River Watershed[J]. *Environmental Science and Technology*, 2016, 50(15): 8146-8154.
- [13] NANDA M, KANSAL A, CORDELL D. Managing Agricultural Vulnerability to Phosphorus Scarcity Through Bottom-up Assessment of Regional-scale Opportunities[J]. *Agricultural Systems*, 2020, 184: 102910.
- [14] TILMAN D, CLARK M. Global Diets Link Environmental Sustainability and Human Health[J]. *Nature*, 2014, 515: 518-522.
- [15] ZHU J, QU B, LI M. Phosphorus Mobilization in the Yeyahu Wetland: Phosphatase Enzyme Activities and Organic Phosphorus Fractions in the Rhizosphere Soils[J]. *International Biodeterioration and Biodegradation*, 2017, 124: 304-313.
- [16] 王国平. 湿地磷的生物地球化学特性[J]. *水土保持学报*, 2004, 18(4): 193-195.  
WANG Guo-ping. Character of Phosphorus Biogeochemistry on Wetlands[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2004, 18(4): 193-195.
- [17] DUNNE E J, COVENEY M F, HOGE V R, et al. Phosphorus Removal Performance of a Large-scale Constructed Treatment Wetland Receiving Eutrophic Lake Water[J]. *Ecological Engineering*, 2015, 79: 132-142.
- [18] ZHAO S, ZHOU N Q, SHEN X P. Driving Mechanisms of Nitrogen Transport and Transformation in Lacustrine Wetlands[J]. *Science China: Earth Sciences*, 2016, 59(3): 464-476.
- [19] HES E M A, VAN DAM A A. Modelling Nitrogen and Phosphorus Cycling and Retention in *Cyperus Papyrus* Dominated Natural Wetlands[J]. *Environ-*

- mental Modelling and Software, 2019, 122:104531.
- [20] SINGH S K, REDDY V R, FLEISHER D H, et al. Phosphorus Nutrition Affects Temperature Response of Soybean Growth and Canopy Photosynthesis[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9:1116.
- [21] PUJARI P R, JAIN V, SINGH V, et al. Critical Zone: An Emerging Research Area for Sustainability[J]. *Current Science*, 2020, 118(10):1487-1488.
- [22] 沈新平, 周念清, 赵 珊. 天然湿地演替带氮循环研究进展[J]. *科学通报*, 2014, 59(18):1688-1699.  
SHEN Xin-ping, ZHOU Nian-qing, ZHAO Shan. Nitrogen Cycle in the Hyporheic Zone of Natural Wetlands[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2014, 59(18):1688-1699.
- [23] CHOROVER J, KRETZSCHMAR R, GARCIA-PICHEL F, et al. Soil Biogeochemical Processes Within the Critical Zone[J]. *Elements*, 2007, 3(5):321-326.
- [24] BROOKS P D, CHOROVER J, FAN Y, et al. Hydrological Partitioning in the Critical Zone: Recent Advances and Opportunities for Developing Transferable Understanding of Water Cycle Dynamics[J]. *Water Resources Research*, 2015, 51(9):6973-6987.
- [25] PUJARI P R, JAIN V, SINGH V, et al. Critical Zone: An Emerging Research Area for Sustainability[J]. *Current Science*, 2020, 118(10):1487-1488.
- [26] 朱永官, 李 刚, 张甘霖, 等. 土壤安全:从地球关键带到生态系统服务[J]. *地理学报*, 2015, 70(12):1859-1869.  
ZHU Yong-guan, LI Gang, ZHANG Gan-lin, et al. Soil Security: From Earth's Critical Zone to Ecosystem Services[J]. *Acta Geographica Sinica*, 2015, 70(12):1859-1869.
- [27] LIU M, HOU L J, YANG Y, et al. The Case for a Critical Zone Science Approach to Research on Estuarine and Coastal Wetlands in the Anthropocene[J]. *Estuaries and Coasts*, 2021, 44(4):911-920.
- [28] BÜNEMANN E K. Assessment of Gross and Net Mineralization Rates of Soil Organic Phosphorus: A Review[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 89:82-98.
- [29] BAI J H, YU L, YE X F, et al. Dynamics of Phosphorus Fractions in Surface Soils of Different Flooding Wetlands Before and After Flow-sediment Regulation in the Yellow River Estuary, China[J]. *Journal of Hydrology*, 2020, 580:124256.
- [30] GAO Z Q, FANG H J, BAI J H, et al. Spatial and Seasonal Distributions of Soil Phosphorus in a Short-term Flooding Wetland of the Yellow River Estuary, China[J]. *Ecological Informatics*, 2016, 31:83-90.
- [31] JIA X Y, OTTE M L, LIU Y, et al. Performance of Iron Plaque of Wetland Plants for Regulating Iron, Manganese, and Phosphorus from Agricultural Drainage Water[J]. *Water*, 2018, 10(1):10042.
- [32] CAI S, SHI H, PAN X H, et al. Integrating Ecological Restoration of Agricultural Non-point Source Pollution in Poyang Lake Basin in China[J]. *Water*, 2017, 9(10):745.
- [33] GASSMANN G, GLINDEMANN D. Phosphane (PH<sub>3</sub>) in the Biosphere[J]. *Angewandte Chemie International Edition*, 1993, 32(5):761-763.
- [34] HAN C, GU X Y, GENG J J, et al. Production and Emission of Phosphine Gas from Wetland Ecosystems[J]. *Journal of Environmental Sciences*, 2010, 22(9):1309-1311.
- [35] MACKEY K R M, PAYTAN A. Phosphorus Cycle[J]. *Encyclopedia of Microbiology*, 2009, 3:322-334.
- [36] KEHLER A, HAYGARTH P, TAMBURINI F, et al. Cycling of Reduced Phosphorus Compounds in Soil and Potential Impacts of Climate Change[J]. *European Journal of Soil Science*, 2021, DOI: 10.1111/ejss.13121.
- [37] MORTON S C, EDWARDS M. Reduced Phosphorus Compounds in the Environment[J]. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, 2005, 35(4):333-364.
- [38] REDDY K R, WETZEL R G, KADLEC R H. Biogeochemistry of Phosphorus in Wetlands[J]. *Phosphorus: Agriculture and the Environment*, 2005, 46(9):263-316.
- [39] WORSFOLD P, MCKELVIE I, MONBET P. Determination of Phosphorus in Natural Waters: A Historical Review[J]. *Analytica Chimica Acta*, 2016, 918:8-20.
- [40] NAFIU A. Soil-phosphorus Extraction Methodologies: A Review[J]. *African Journal of Agricultural Research*, 2006, 1(5):159-161.
- [41] ZHAO Y, LI Y L, YANG F. Critical Review on Soil Phosphorus Migration and Transformation Under Freezing-thawing Cycles and Typical Regulatory Measurements[J]. *Science of the Total Environment*, 2020, 751:141614.
- [42] VAN DER BOM F J T, MCLAREN T I, DOOLETTE A L, et al. Influence of Long-term Phosphorus Fertilisation History on the Availability and Chemical Nature of Soil Phosphorus[J]. *Geoderma*, 2019, 355:113909.
- [43] RUGAIKA A M, VAN DEUN R, NJAU K N, et al.



- Phosphorus Recovery as Calcium Phosphate by a Pellet Reactor Pre-treating Domestic Wastewater Before Entering a Constructed Wetland [J]. *International Journal of Environmental Science and Technology*, 2019, 16(7):3851-3860.
- [44] GUPTA R K, SINGH R R, TANJI K K. Phosphorus Release in Sodium Ion Dominated Soils[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 1990, 54(5):1254-1260.
- [45] ZHANG L, DU Y, DU C, et al. The Adsorption/Desorption of Phosphorus in Freshwater Sediments from Buffer Zones: The Effects of Sediment Concentration and pH[J]. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2015, 188(1):26638155.
- [46] BARIK S K, BRAMHA S, SAMANTA S, et al. Phosphorus Sorption Behaviour of the Largest Brackish Water Lagoon, South Asia[J]. *Journal of Earth System Science*, 2021, 130(1):1-12.
- [47] YANG Z X, LIANG J, TANG L, et al. Sorption-desorption Behaviors of Heavy Metals by Biochar-compost Amendment with Different Ratios in Contaminated Wetland Soil[J]. *Journal of Soils and Sediments*, 2018, 18(4):1530-1539.
- [48] CUI Y, XIAO R, XIE Y, et al. Phosphorus Fraction and Phosphate Sorption-release Characteristics of the Wetland Sediments in the Yellow River Delta[J]. *Physics and Chemistry of the Earth, Parts A/B/C*, 2018, 103:19-27.
- [49] LUO L, YE H Y, ZHANG D H, et al. The Dynamics of Phosphorus Fractions and the Factors Driving Phosphorus Cycle in Zoige Plateau Peatland Soil[J]. *Chemosphere*, 2021, 278:130501.
- [50] KENNEDY C D, BUDA A R, BRYANT R B. Amounts, Forms and Management of Nitrogen and Phosphorus Export from Agricultural Peatlands[J]. *Hydrological Processes*, 2020, 34(8):1768-1781.
- [51] KELLOGG L E, BRIDGHAM S D. Phosphorus Retention and Movement Across an Ombrotrophic-mine-rotrophic Peatland Gradient [J]. *Biogeochemistry*, 2003, 63(3):299-315.
- [52] HEUCK C, SPOHN M. Carbon, Nitrogen and Phosphorus Net Mineralization in Organic Horizons of Temperate Forests: Stoichiometry and Relations to Organic Matter Quality[J]. *Biogeochemistry*, 2016, 131(1):229-242.
- [53] HAYNES R J. Active Ion Uptake and Maintenance of Cation-anion Balance: A Critical Examination of Their Role in Regulating Rhizosphere pH[J]. *Plant and Soil*, 1990, 126(2):247-264.
- [54] 朱广伟, 高 光, 秦伯强, 等. 浅水湖泊沉积物中磷的地球化学特征[J]. *水科学进展*, 2003, 14(6):714-719.
- ZHU Guang-wei, GAO Guang, QIN Bo-qiang, et al. Geochemical Characteristics of Phosphorus in Sediments of a Large Shallow Lake[J]. *Advances in Water Science*, 2003, 14(6):714-719.
- [55] 黄廷林, 柴蓓蓓, 邱二生, 等. 水体-沉积物多相界面磷循环转化微生物作用实验研究[J]. *应用基础与工程科学学报*, 2010, 18(1):61-70.
- HUANG Ting-lin, CHAI Bei-bei, QIU Er-sheng, et al. Microbial Effects on Phosphorus Release from Sediments on the Multi-phase Interface of Water Sediment-biofacies[J]. *Journal of Basic Science and Engineering*, 2010, 18(1):61-70.
- [56] WANG J P, WU Y H, ZHOU J, et al. Carbon Demand Drives Microbial Mineralization of Organic Phosphorus During the Early Stage of Soil Development[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2016, 52(6):825-839.
- [57] SPOHN M, KUZYAKOV Y. Phosphorus Mineralization Can Be Driven by Microbial Need for Carbon[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 61:69-75.
- [58] TURNER B L, BLACKWELL M S A. Isolating the Influence of pH on the Amounts and Forms of Soil Organic Phosphorus[J]. *European Journal of Soil Science*, 2013, 64(2):249-259.
- [59] LOCKABY B G, MURPHY A L, SOMERS G L. Hydroperiod Influences on Nutrient Dynamics in Decomposing Litter of a Floodplain Forest[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 1996, 60(4):1267-1272.
- [60] SILVAN N, VASANDER H, KARSISTO M, et al. Microbial Immobilisation of Added Nitrogen and Phosphorus in Constructed Wetland Buffer[J]. *Applied Soil Ecology*, 2003, 24(2):143-149.
- [61] JOHNSTON C A. Sediment and Nutrient Retention by Freshwater Wetlands: Effects on Surface Water Quality[J]. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, 1991, 21(5/6):491-565.
- [62] BERTRAM P E. Total Phosphorus and Dissolved Oxygen Trends in the Central Basin of Lake Erie, 1970—1991[J]. *Journal of Great Lakes Research*, 1993, 19(2):224-236.
- [63] DAMON P M, BOWDEN B, ROSE T, et al. Crop Residue Contributions to Phosphorus Pools in Agricultural Soils: A Review[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 74:127-137.
- [64] ITELIMA J U, BANG W J, ONYIMBA I A, et al.

- Bio-fertilizers as Key Player in Enhancing Soil Fertility and Crop Productivity: A Review[J]. Direct Research Journal of Agriculture and Food Science, 2018, 6(3): 73-83.
- [65] 刘毅, 陈吉宁. 中国磷循环系统的物质流分析[J]. 中国环境科学, 2006, 26(2): 238-242.  
LIU Yi, CHEN Ji-ning. Substance Flow Analysis of Phosphorus Cycle System in China[J]. China Environmental Science, 2006, 26(2): 238-242.
- [66] 刘毅, 陈吉宁. 滇池流域磷循环系统的物质流分析[J]. 环境科学, 2006, 27(8): 1549-1553.  
LIU Yi, CHEN Ji-ning. Substance Flow Analysis on Phosphorus Cycle in Dianchi Basin, China[J]. Environmental Science, 2006, 27(8): 1549-1553.
- [67] 王振强, 刘春广, 乔光建. 氮、磷循环特征对水体富营养化影响分析[J]. 南水北调与水利科技, 2010, 8(6): 82-85, 97.  
WANG Zhen-qiang, LIU Chun-guang, QIAO Guang-jian. Effect of Nitrogen and Phosphorus Cycling Characteristic on Eutrophication of Water Body [J]. South-to-North Water Transfers and Water Science and Technology, 2010, 8(6): 82-85, 97.
- [68] STOKAL M, KAHIL T, WADA Y, et al. Cost-effective Management of Coastal Eutrophication: A Case Study for the Yangtze River Basin[J]. Resources, Conservation and Recycling, 2020, 154: 104635.
- [69] WIEDER W R, CLEVELAND C C, SMITH W K, et al. Future Productivity and Carbon Storage Limited by Terrestrial Nutrient Availability[J]. Nature Geoscience, 2015, 8(6): 441-444.
- [70] ZAEHLE S, FRIEND A D, FRIEDLINGSTEIN P, et al. Carbon and Nitrogen Cycle Dynamics in the O-CN Land Surface Model; 2. Role of the Nitrogen Cycle in the Historical Terrestrial Carbon Balance [J]. Global Biogeochemical Cycles, 2010, 24(1): GB1006.
- [71] VICCA S, STOCKER B D, REED S, et al. Using Research Networks to Create the Comprehensive Datasets Needed to Assess Nutrient Availability as a Key Determinant of Terrestrial Carbon Cycling[J]. Environmental Research Letters, 2018, 13(12): 125006.
- [72] LIU J R, PENG J, XIA H Q, et al. High Soil Available Phosphorus Favors Carbon Metabolism in Cotton Leaves in Pot Trials[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2021, 40(3): 974-985.
- [73] DE GRAAFF M A, VAN GROENIGEN K J A N, SIX J, et al. Interactions Between Plant Growth and Soil Nutrient Cycling Under Elevated CO<sub>2</sub>: A Meta-analysis[J]. Global Change Biology, 2006, 12(11): 2077-2091.
- [74] ABRAR M M, XU H, AZIZ T, et al. Carbon, Nitrogen, and Phosphorus Stoichiometry Mediate Sensitivity of Carbon Stabilization Mechanisms Along with Surface Layers of a Mollisol After Long-term Fertilization in Northeast China[J]. Journal of Soils and Sediments, 2021, 21(2): 705-723.
- [75] PENUELAS J, POULTER B, SARDANS J, et al. Human-induced Nitrogen-phosphorus Imbalances Alter Natural and Managed Ecosystems Across the Globe [J]. Nature Communications, 2013, 4(1): 1-10.
- [76] ANDERSON O R, JUHL A R, BOCK N. Effects of Organic Carbon Enrichment on Respiration Rates, Phosphatase Activities, and Abundance of Heterotrophic Bacteria and Protists in Organic-rich Arctic and Mineral-rich Temperate Soil Samples[J]. Polar Biology, 2018, 41(1): 11-24.
- [77] ANDERSON O R. Evidence for Coupling of the Carbon and Phosphorus Biogeochemical Cycles in Freshwater Microbial Communities[J]. Frontiers in Marine Science, 2018, DOI: 10.3389/fmars.2018.00020.
- [78] SUN Y, PENG S S, GOLLI D S, et al. Diagnosing Phosphorus Limitations in Natural Terrestrial Ecosystems in Carbon Cycle Models[J]. Earth's Future, 2017, 5(7): 730-749.
- [79] REED S C, YANG X, THORNTON P E. Incorporating Phosphorus Cycling into Global Modeling Efforts: A Worthwhile, Tractable Endeavor [J]. New Phytologist, 2015, 208(2): 324-329.
- [80] GRUBER N, GALLOWAY J N. An Earth-system Perspective of the Global Nitrogen Cycle [J]. Nature, 2008, 451: 293-296.
- [81] TOMASSEN H B M, SMOLDERS A J P, LAMERS L P M, et al. Stimulated Growth of *Betula Pubescens* and *Molinia Caerulea* on Ombrotrophic Bogs: Role of High Levels of Atmospheric Nitrogen Deposition[J]. Journal of Ecology, 2003, 91(3): 357-370.
- [82] FAY P A, PROBER S M, HARPOLE W S, et al. Grassland Productivity Limited by Multiple Nutrients [J]. Nature Plants, 2015, 1(7): 1-5.
- [83] HARPOLE W S, SULLIVAN L L, LIND E M, et al. Addition of Multiple Limiting Resources Reduces Grassland Diversity[J]. Nature, 2016, 537: 93-96.
- [84] NIINEMETS Ü, KULL K. Co-limitation of Plant Primary Productivity by Nitrogen and Phosphorus in a Species-rich Wooded Meadow on Calcareous Soils[J]. Acta Oecologica, 2005, 28(3): 345-356.

- [85] HEUCK C, SMOLKA G, WHALEN E D, et al. Effects of Long-term Nitrogen Addition on Phosphorus Cycling in Organic Soil Horizons of Temperate Forests [J]. *Biogeochemistry*, 2018, 141(2): 167-181.
- [86] WIDDIG M, SCHLEUSS P M, WEIG A R, et al. Nitrogen and Phosphorus Additions Alter the Abundance of Phosphorus-solubilizing Bacteria and Phosphatase Activity in Grassland Soils [J]. *Frontiers in Environmental Science*, 2019, 7: 185.
- [87] OLANDER L P, VITOUSEK P M. Regulation of Soil Phosphatase and Chitinase Activity by N and P Availability [J]. *Biogeochemistry*, 2000, 49(2): 175-191.
- [88] 吴 桢, 吴思枫, 刘 永, 等. 湖泊氮磷循环的关键过程与定量识别方法 [J]. *北京大学学报(自然科学版)*, 2018, 54(1): 218-228.  
WU Zhen, WU Si-feng, LIU Yong, et al. Key Processes and Mechanisms of Nitrogen and Phosphorus Cycling in Lakes [J]. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 2018, 54(1): 218-228.
- [89] REED S C, SEASTEDT T R, MANN C M, et al. Phosphorus Fertilization Stimulates Nitrogen Fixation and Increases Inorganic Nitrogen Concentrations in a Restored Prairie [J]. *Applied Soil Ecology*, 2007, 36(2/3): 238-242.
- [90] MCGILL W B, COLE C V. Comparative Aspects of Cycling of Organic C, N, S and P Through Soil Organic Matter [J]. *Geoderma*, 1981, 26(4): 267-286.
- [91] CHEN X, JIANG N, CONDRON L M, et al. Soil Alkaline Phosphatase Activity and Bacterial Phod Gene Abundance and Diversity Under Long-term Nitrogen and Manure Input [J]. *Geoderma*, 2019, 349: 36-44.
- [92] YU M F, LIU T Y, XIA W Z, et al. C, N, and P Stoichiometry and Their Interaction with Different Plant Communities and Soils in Subtropical Riparian Wetlands [J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2020, 27(1): 1024-1034.
- [93] ZHANG Z S, SONG X L, LU X G, et al. Ecological Stoichiometry of Carbon, Nitrogen, and Phosphorus in Estuarine Wetland Soils: Influences of Vegetation Coverage, Plant Communities, Geomorphology, and Seawalls [J]. *Journal of Soils and Sediments*, 2013, 13(6): 1043-1051.
- [94] EVANS J R. Photosynthesis and Nitrogen Relationships in Leaves of  $C_3$  Plants [J]. *Oecologia*, 1989, 78(1): 9-19.
- [95] WANG J, WEN X F, ZHANG X Y, et al. Co-regulation of Photosynthetic Capacity by Nitrogen, Phosphorus and Magnesium in a Subtropical Karst Forest in China [J]. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 1-9.
- [96] FARQUHAR G D, VON CAEMMERER S, BERRY J A. A Biochemical Model of Photosynthetic  $CO_2$  Assimilation in Leaves of  $C_3$  Species [J]. *Planta*, 1980, 149(1): 78-90.
- [97] HARRINGTON R A, FOWNES J H, VITOUSEK P M. Production and Resource Use Efficiencies in N- and P-limited Tropical Forests: A Comparison of Responses to Long-term Fertilization [J]. *Ecosystems*, 2001, 4(7): 646-657.
- [98] POEPLAU C, HERRMANN A M, KÄTTERER T. Opposing Effects of Nitrogen and Phosphorus on Soil Microbial Metabolism and the Implications for Soil Carbon Storage [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 100: 83-91.
- [99] GUIGNARD M S, LEITCH A R, ACQUISTI C, et al. Impacts of Nitrogen and Phosphorus: From Genomes to Natural Ecosystems and Agriculture [J]. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2017, DOI: 10. 3389/fevo. 2017. 00070.
- [100] MOOSHAMMER M, HOFHANSL F, FRANK A H, et al. Decoupling of Microbial Carbon, Nitrogen, and Phosphorus Cycling in Response to Extreme Temperature Events [J]. *Science Advances*, 2017, 3(5): e1602781.
- [101] WANG Y P, HOULTON B Z, FIELD C B. A Model of Biogeochemical Cycles of Carbon, Nitrogen, and Phosphorus Including Symbiotic Nitrogen Fixation and Phosphatase Production [J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2007, 21(1): GB1018.
- [102] THUM T, CALDARARU S, ENGEL J, et al. A New Model of the Coupled Carbon, Nitrogen, and Phosphorus Cycles in the Terrestrial Biosphere [J]. *Geoscientific Model Development*, 2019, 12(11): 4781-4802.