

Research Progress on Response of Soil Nematodes Community to Nitrogen Deposition

Honglin Wang, Qinggui Wang*

College of Agricultural Resource and Environment, Heilongjiang University, Harbin Heilongjiang
Email: *qgwang1970@163.com

Received: Apr. 20th, 2020; accepted: May 13th, 2020; published: May 21st, 2020

Abstract

Atmosphere nitrogen deposition exerts profound effects on terrestrial ecosystems. Complex underground soil food webs in terrestrial ecosystems play an important role in maintaining the material cycle. As an important of soil food webs, soil nematodes community is sensitive to changes in the external environment. This paper summarizes the results of previous studies on the response of soil nematodes to atmospheric nitrogen deposition in different ecosystems. The results indicated that total abundance, diversity, trophic abundance and ecological indices were different in response to the nitrogen deposition in different ecosystems. Nitrogen deposition mainly affects nematodes community composition by changing soil conditions and food sources. In addition, nitrogen deposition usually couples with other factors such as CO₂ concentration, precipitation, temperature, and phosphorus to affect the composition of soil nematodes community.

Keywords

Nitrogen Deposition, Soil Nematode, Global Changes, Soil Food Web

土壤线虫类群对氮沉降响应的研究进展

王宏林, 王庆贵*

黑龙江大学农业资源与环境学院, 黑龙江 哈尔滨
Email: *qgwang1970@163.com

收稿日期: 2020年4月20日; 录用日期: 2020年5月13日; 发布日期: 2020年5月21日

摘要

大气氮沉降对陆地生态系统有着广泛的影响。陆地生态系统地下食物网复杂, 对于维持物质循环有着重要作用。作为土壤食物网中重要的组成部分, 土壤线虫类群对外界环境变化反应十分敏感。为了了解土

*通讯作者。

壤线虫类群对大气氮沉降响应的研究进展, 本文对不同生态系统的研究结果进行了总结分析。研究表明不同生态系统土壤线虫类群总丰度、类群多样性、不同营养类群以及多种线虫指数对氮沉降的响应均存在着差异。氮沉降主要是通过改变土壤条件以及土壤线虫食物资源来影响类群结构。此外, 氮沉降对通常还耦合如CO₂浓度、降水、温度以及磷等其他因子共同影响土壤线虫类群组成。

关键词

氮沉降, 土壤线虫, 气候变化, 土壤食物网

Copyright © 2020 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 研究大气氮沉降对土壤线虫的意义

工业革命以来, 化石燃料的燃烧以及人类生产方式的改变, 导致过多的含氮物质浓度迅速上升, 同时含氮化合物又向陆地以及海洋生态系统沉降[1], 大气氮沉降日趋严重[2]。大气氮沉降可以影响植物的多样性和生产力, 土壤理化性质以及微生物酶活性[3] [4] [5] [6], 进而影响陆地生态系统结构和生物多样性。陆地生态系统由地上和地下组成, 而且地上部分和地下部分联系十分紧密。地上植物通过光合产物和凋落物的形式为地下生物提供必需的食物来源以及生存的微环境, 而地下生物则可以通过分解和矿化作用为地上植物生长提供必需的物质元素[7] [8]。以往的研究氮沉降对陆地生态系统的影响往往聚焦在地上部分, 而对于地下部分的研究相对不足。地下土壤食物网结构复杂, 而且不同营养级土壤生物之间存在着多重联系。作为土壤生物中分布广泛的一类后生动物, 土壤线虫以其种类和形态多样性使其居于仅次于节肢动物的第二大类群[9]。土壤线虫类群结构简单并且处在土壤食物网多个营养级, 同时不同营养级土壤线虫在形态和取食习惯上表现出较大的差别。土壤线虫根据其类群所处土壤食物网中位置以及取食对象不同可以分为食细菌类群、食真菌类群、植物寄生类群和自由捕食这四大营养类群[10]。例如相比于其他营养类型的土壤线虫, 植物寄生类群线虫存在着明显的口针, 这也是鉴定该类线虫类群的重要依据。作为地下食物网中重要的组成部分, 土壤线虫类群对生态系统碳的装配和氮的矿化过程发挥着重要的作用。土壤线虫类群可以通过捕食作用参与到生态系统地上和地下的物质循环和能量流动过程。例如植物寄生类群线虫类群中的根结线虫(Root-knot nematode)可以通过取食作用影响植物光合作用产物的运输以及地下碳的释放; 而食细菌线虫和食真菌线虫通过捕食作用可以对土壤细菌和真菌比例进行调控, 进而影响有机物分解以及矿化过程[11] [12]。由于土壤线虫类群对外界环境不同刺激反应敏感, 因而常被用来作为评价土壤状况以及土壤食物网变化的指示生物[13] [14]。壤线虫类群结构组成受到土壤微环境以及所能获取资源来调控的, 而氮沉降影响陆地生态系统主要是通过影响土壤微环境和陆地生产力来影响土壤生物多样性。

由于土壤线虫类群以及营养类群的多样性, 目前土壤线虫类群对于氮沉降的响应机制仍然缺乏比较普遍性的规律。本文通过系统综述近年来土壤线虫类群总丰度、营养类群、分类属水平类群上对氮添加响应的主要结论以及原因, 旨在帮助我们进一步研究氮沉降对土壤生态系统结构和功能提供参考。

2. 氮沉降对土壤线虫类群的影响

2.1. 氮沉降对土壤线虫类群总丰度与多样性的影响

土壤线虫类群对氮沉降的响应, 往往表现在氮添加之后线虫数量的改变。通过对麦田、高原草甸和

亚高山森林等生态系统氮添加处理之后结果表明, 氮的添加能够显著提高土壤线虫类群总丰度[15] [16] [17]。出现这种变化的主要原因是氮添加之后增加了土壤中可利用氮的含量, 从而减轻了土壤中氮的限制。而植物可利用氮增加能够提高植物生产力, 进而提高光合作用产物, 增加植物根系分泌产量和土壤微生物量, 最终为土壤线虫类群提供充足的食物来源[15] [18]。此外, 地上植物光合能力的提高也可以增加凋落物的输入, 而凋落物在增加土壤线虫食物来源的同时也可以维持土壤线虫的生存微环境的稳定性[19]。然而也有学者通过对草原和温带森林等生态系统研究表明, 氮添加也能够显著抑制土壤线虫类群总丰度[20] [21] [22]。究其原因主要是土壤线虫类群分布偏向碱性环境, 氮的添加会导致土壤出现酸化。在土壤酸性条件下, H^+ 通过置换作用取代土壤表面的阳基离子交换位, 会导致更多的阳基离子其淋失, 会进一步累计不利于土壤线虫类群的生存的 H^+ 环境[21]。另外氮的添加提高了土壤中铵盐的浓度, 而铵对土壤线虫类群的毒害作用尤其是植物寄生线虫的显著抑制会最终降低土壤线虫类群总丰度。此外, 持续氮添加会降低可溶性有机碳含量并且降低丛枝菌根的定植能力引起土壤真菌类群的降低, 这可能导致食真菌类群线虫丰度降低, 最终影响到总线虫类群丰度[23]。

Lokupitiya 等[24]通过在高山苔原生态系统中的研究表明当氮添加水平低于 $50 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$ 时对土壤线虫丰度未产生明显的影响, 而当氮添加水平超过 $80 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$ 时能够对土壤线虫总丰度产生明显的抑制作用。不同水平氮添加对土壤线虫类群总丰度有着不同的影响, 这表明土壤线虫总丰度对氮沉降的响应存在着阈值, 氮添加水平是一个重要的影响因素。此外 Zhao 等[25]在热带次生林试验表明当氮添加水平在 $100 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$ 土壤线虫类群总丰度并没有出现明显的变化, 这表明不同生态系统对于氮的添加的响应除了和氮添加水平有直接关系之外还和生态系统所处的环境条件差异巨大如背景氮沉降水平也有关系。

氮添加通过影响土壤线虫类群的多样性来影响线虫类群的稳定性[21]。有研究表明土壤线虫类群多样性指数与类群总丰度经常呈现一致性的变化规律。具体表现为氮添加在正向促进土壤线虫类群总丰度的时候也显著提高了线虫类群多样性指数。主要原因是氮添加在促进决定土壤线虫总丰度的优势类群的同时, 充足的食物来源也更加有利于常见类群和稀有类群的分布[23]。然而也有研究发现氮添加会明显抑制土壤线虫类群多样性通过降低线虫类群总丰度[22], 主要原因是氮添加抑制了不同营养类群线虫丰度。

2.2. 氮沉降对不同分类水平下的土壤线虫类群的影响

目前在研究土壤线虫类群结构组成对氮沉降的响应, 主要是在线虫分类学的科水平或者属的水平下进行[17] [20]。科属水平下能够检验出氮添加对每一科属水平下线虫类群的影响。另外也有按照生态位而划分为不同营养水平的研究[10]。营养类群水平的划分能够充分将氮添加对线虫类群的影响因素更加进一步地探究环境条件因子和食物资源因子对其的影响。此外依据土壤线虫类群对于氮添加产生的胁迫的抵抗能力策略的不同, 又可以将土壤线虫分为 c-p 1 (完全 r 策略)、c-p 2、c-p 3、c-p 4 和 c-p 5 (完全 k 策略) 这五个类群[26]。已有研究表明按照不同分类标准划分, 不同分类水平下的土壤线虫类群对同一水平氮添加的响应往往存在着差异。Song 等[27]在草原生态系统试验表明, 氮添加能够抑制土壤自由捕食和食真菌线虫类群的丰度, 但也显著提高了食细菌捕食线虫类群的丰度。主要原因是自由捕食线虫属于 k 策略线虫, 具有较高的 c-p 值, 因而比其他营养类群的线虫对氮添加更加的敏感[28]。食细菌线虫和食真菌线虫对氮添加出现了两种相反的反应主要是因为土壤 pH 的改变会影响土壤酶活性, 对土壤细菌更加有利, 而土壤真菌类群受到抑制, 最终导致了食细菌线虫类群上升而食真菌土壤线虫类群的下降。Wei 等[22]在温带森林生态系统试验结果表明, 氮添加处理后显著增加了土壤中铵态氮的含量, 铵盐在土壤以及植物根部的积累直接导致了植食类土壤线虫丰度显著下降。这和张志委等[29]研究结果证明施加氮也对自由捕食线虫丰度以及植物寄生线虫丰度产生了显著抑制作用结果相似。Hu 等[23]在青藏高原草甸研究表明, 氮沉降对土壤线虫营养类群的影响是通过改变植物类群多样性来实现。氮添加能够提高地上植物生产量

从而增加地上碳向下输入。然而地上生产力的提高的同时会导致植物群落冠层的光穿透性降低, 低层植物接受不到阳光因而无法在氮添加的条件下生存, 因而出现了植物类群减少以及多样性降低。不同种类的植物寄生类线虫对植物寄生以及取食具有偏向性和专一性, 植物多样性的降低最终会导致植物寄生类线虫丰度降低[30]。此外, 相比于非根际土, 根际土的植物根系分泌物以及土壤微生物量要更高[31], 而土壤微生物生物量的变化又可以直接影响以细菌和真菌为食物来源的食细菌线虫和食真菌线虫的丰度。Zhao 等[25]研究发现, 氮添加对同一营养类群的土壤线虫(如食细菌土壤线虫和食真菌土壤线虫)或相同 c-p 值的土壤线虫的影响也各异。王静等[32]在青藏高原高寒草甸研究结果得出食细菌线虫中的 c-p1 和 c-p3 类群丰度随着施氮水平的提高而增加, 其他营养类群线虫的数量降低。Liang 等[33]研究结果表明氮添加处理显著降低了 c-p 值为均 4 的食细菌线虫和食真菌线虫。Sarathchandra 等[34]采用对照(不添加氮)和不同梯度氮添加($200 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$ 和 $400 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$)三种水平处理试验结果表明, $200 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$ 和 $400 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$ 在显著提高了食细菌线虫 *Cephalobus* 和植物寄生线虫 *Paratylenchus* 丰度的同时又显著降低了植物寄生线虫 *Meloidogyne* 的丰度, 这表明不同科属水平下土壤线虫类群对于氮沉降的响应不同, 而同一营养类群不同分类水平的土壤线虫类群对氮沉降响应也不同。此外, 土壤线虫不同类群的变化会直接影响土壤线虫指数, 而土壤线虫指数又可以用来评价氮沉降对土壤地下食物网的影响。结构指数(SI)主要是由自由捕食线虫类群丰度决定, 该指数对于外界干扰很敏感, 相比于用来评价微捕食线虫类群的富集指数(EI), 结构指数需要更长的时间才能恢复到未受到干扰的水平。

2.3. 氮沉降对不同时空背景下土壤线虫类群的影响

Hu 等[23]在青藏高原草甸研究结果表明氮添加水平和持续时间会明显地改变土壤线虫类群组成。Liang 等[33]在中国东北长期施氮农田, 分别在玉米播种期、拔节期、孕穗期以及成熟期采样, 结果表明施氮处理下土壤线虫类群总丰度在播种期和拔节期显著降低而在孕穗期和成熟期没有出现明显的改变。同一生态系统不同时期对氮添加产生不同的结果这和铵的吸收效应有着直接关系。不同时期温度和降水的差异是影响铵发挥效应的重要因素。降水格局的变化能够直接影响氮的淋溶作用, 而温度变化则又能够影响微生物活性。生长季早期, 由于植物数量少因而较少的铵被植物吸收, 土壤中有较高的氮因而更容易对线虫类群产生影响。在后期植物生长为土壤生物提供大量的食物资源, 这能够在一定程度上缓和由于土壤条件变化对线虫类群造成的胁迫作用。

以上研究表明尽管在大多数陆地生态系统中, 氮是限制初级生产力的最常见元素之一。不同生态系统由于降水、温度以及生产力等差别, 而造成不同生态系统土壤线虫类群对氮沉降响应存在差异的影响因素。

2.4. 氮沉降结合不同因子对土壤线虫类群的影响

作为全球变化驱动的主要因素, 大气氮沉降、降水格局改变、 CO_2 浓度升高以及气温变暖之间是相互影响的。例如大气氮沉降中的“湿沉降”过程主要是通过降水过程来实现, 同时降水又可以影响氮的淋溶过程。 CO_2 浓度升高能够提高光合作用能力从而影响植物碳的分派和氮的矿化。目前不同研究表明氮沉降对土壤线虫类群组成的影响受到其他气候变化特征驱动因子如降水格局改变、 CO_2 浓度升高、气温变暖的影响, 同时也受到其他限制性因素如磷的影响[20] [25]。

Eisenhauer 等[35]研究发现土壤线虫类群数在提高 CO_2 浓度和增加施氮量时出现了显著下降。Thakur 等[36]研究发现在全球变化的因子当中, 氮添加对土壤线虫类群的积极影响是随着 CO_2 浓度的提高来实现, 而土壤线虫类群对 CO_2 浓度变化的响应也受到氮添加的影响。 CO_2 浓度升高能够提高植物光合作用的同时也会也会损耗更多的土壤水分, 影响土壤线虫类群。 CO_2 浓度升高, 进入植物地下部分的可利用碳

的增加会影响地下食物网 C/N 比的变化, 进而影响微生物分解过程, 最终可能导致土壤线虫类群结构发生改变[37]。

Son 等[26]发现氮添加和增加降水交互处理除了改变食细菌线虫外其他营养类群丰度以及类群多样性未有改变。Sun 等[19]研究表明增氮结合增加降水比单独氮添加产生对土壤线虫类群更加强烈的影响。氮素的迁移以及转化必须借助水环境中才能进行, 增加降水提高了土壤可利用水, 而水分的可利用性可以直接影响土壤线虫类群对氮添加的敏感[38]。

Zhao 等[25]研究结果表明尽管氮和磷添加对土壤线虫类群结构组成没有产生明显作用, 然而氮磷交互效应要比氮磷单独添加对土壤线虫类群产生的效应更加的明显。Liang 等[32]通过施加无机氮以及无机氮结合有机肥的形式发现土壤线虫属 *Aphelenchoides* 的数量在有机肥结合无机氮的处理下要比单独施加无机氮要高。

总之综上所述可知氮添加结合其他全球变化因子通过多种机制对土壤线虫类群产生了广泛效应, 而且通常比单独氮添加处理对土壤线虫类群产生的效应要强。

3. 问题与展望

作为地下食物网中重要的一部分, 土壤线虫类群结构的变化深刻地反映出了土壤食物网结构和功能的改变。目前土壤线虫类群对氮沉降的响应的研究已经取得了一定的进展。氮沉降对土壤线虫类群的影响通常表现在总丰度、类群数目、类群多样性以及营养类变化这些指标上的。同时已有的研究仍然存在一些不足之处需要我们注意: 1) 目前模拟大气氮沉降主要通过添加无机肥(NH_4NO_3)的方法来实现, 不同生态系统得出相似结论时应该充分考虑不同生态系统背景氮沉降水平可能存在差异。2) 目前进行的野外实验主要是通过短期氮添加模拟大气氮沉降, 缺乏长期的试验观测。3) 研究氮沉降对土壤线虫类群的影响的同时, 也要充分考虑其他全球变化驱动因子。

未来线虫的研究可以研究某一类营养类群或者某几类数量上比较有优势的类群。目前氮沉降引起土壤条件的变化影响土壤线虫类群结构研究已经比较充足, 然而氮沉降影响取食资源进而影响线虫类群组成这一调控机制的研究比较欠缺。今后的研究可以在氮沉降条件下进一步研究食细菌和食真菌线虫类群和微生物类群变化机制, 植物寄生类群和植物地下部分如植物根系分泌物的关系。土壤线虫还受到其他土壤动物类群的调控, 今后研究氮添加对土壤线虫类群的影响还要充分考虑土壤线虫和其他土壤动物类群之间的捕食和被捕食关系。由于野外试验会受到一些不可控制因素的干扰, 未来研究可以将野外试验和实验室培养试验相结合。

参考文献

- [1] Reay, D.S., Dentener, F., Smith, P., Grace, J. and Feely, R.A. (2008) Global Nitrogen Deposition And carbon Sinks. *Nature Geoscience*, **1**, 430-437. <https://doi.org/10.1038/ngeo230>
- [2] Fowler, D., Coyle, M., Skiba, U., Sutton, M.A., Cape, J.N., Reis, S., et al. (2013) The Global Nitrogen Cycle in the Twenty-First Century. *Biological Sciences*, **368**, Article ID: 20130164. <https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0164>
- [3] Bobbink, R., Hicks, K., Galloway, J., Spranger, T., Alkemade, R., Ashmore, M., et al. (2010) Global Assessment of Nitrogen Deposition Effects on Terrestrial Plant Diversity: A Synthesis. *Ecological Applications*, **20**, 30-59. <https://doi.org/10.1890/08-1140.1>
- [4] Thomas, R.Q., Canham, C.D., Weathers, K.C. and Goodale, C.L. (2010) Increased Tree Carbon Storage in Response to Nitrogen Deposition in the US. *Nature Geoscience*, **3**, 13-17. <https://doi.org/10.1038/ngeo721>
- [5] Liu, X., Zhang, Y., Han, W., Tang, A., Shen, J., Cui, Z., et al. (2013) Enhanced Nitrogen Deposition over China. *Nature*, **494**, 459-462. <https://doi.org/10.1038/nature11917>
- [6] Carreiro, M., Sinsabaugh, R., Repert, D. and Parkhurst, D. (2000) Microbial Enzyme Shifts Explain Litter Decay Responses to Simulated Nitrogen Deposition. *Ecology*, **81**, 2359-2365.

- [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[2359:MESELD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2359:MESELD]2.0.CO;2)
- [7] Wardle, D.A., Bardgett, R.D., Klironomos, J.N., Heikki, S.L., Putten, W.H. and Van Der Wall, D.H. (2004) Ecological Linkages between Aboveground and Belowground Biota. *Science*, **304**, 1629-1633. <https://doi.org/10.1126/science.1094875>
- [8] Kardol, P. and Wardle, D.A. (2010) How Understanding Aboveground-Belowground Linkages Can Assist Restoration Ecology. *Trends in Ecology*, **25**, 670-679. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.09.001>
- [9] Bernard, E.C. (1992) Soil Nematode Biodiversity. *Biology Fertility of Soils*, **14**, 99-103. <https://doi.org/10.1007/BF00336257>
- [10] Yeates, G.W. and Bongers, T. (1999) Nematode Diversity in Agroecosystems. In: *Invertebrate Biodiversity as Bioindicators of Sustainable Landscapes*, Elsevier, Amsterdam, 113-135. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-50019-9.50010-8>
- [11] Kayani, M.Z., Mukhtar, T. and Hussain, M.A. (2017) Effects of Southern Root Knot Nematode Population Densities and Plant Age on Growth and Yield Parameters of Cucumber. *Crop Protection*, **92**, 207-212. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2016.09.007>
- [12] Zhou, J., Chen, D., Huang, R., Huang, G., Yuan, Y. and Fan, H. (2019) Effects of Bacterial-Feeding Nematodes on Soil Microbial Activity and the Microbial Community in Oil-Contaminated Soil. *Journal of Environmental Management*, **234**, 424-430. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2019.01.021>
- [13] Yeates, G.W. (2003) Nematodes as Soil Indicators: Functional and Biodiversity Aspects. *Biology and Fertility of Soils*, **37**, 199-210. <https://doi.org/10.1007/s00374-003-0586-5>
- [14] Van Den Hoogen, J., Geisen, S., Routh, D., Ferris, H., Traunspurger, W., Wardle, D.A., *et al.* (2019) Soil Nematode Abundance and Functional Group Composition at a Global Scale. *Nature*, **572**, 194-198. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1418-6>
- [15] Song, M., Jing, S., Zhou, Y., Hui, Y., Zhu, L., Wang, F., *et al.* (2015) Dynamics of Soil Nematode Communities in Wheat Fields under Different Nitrogen Management in Northern China Plain. *European Journal of Soil Biology*, **71**, 13-20. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2015.09.002>
- [16] Hu, J., Chen, G.R., Hassan, W.M., Han, C., Li, J. and Du, G. (2017) Fertilization Influences the Nematode Community through Changing the Plant Community in the Tibetan Plateau. *European Journal of Soil Biology*, **78**, 7-16. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2016.11.001>
- [17] Shaw, E.A., Boot, C.M., Moore, J.C., Wall, D.H. and Baron, J.S. (2019) Long-Term Nitrogen Addition Shifts the Soil Nematode Community to Bacterivore-Dominated and Reduces Its Ecological Maturity in a Subalpine Forest. *Soil Biology and Biochemistry*, **130**, 177-184. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.12.007>
- [18] Liu, W., Jiang, L., Hu, S., Li, L., Liu, L. and Wan, S. (2014) Decoupling of Soil Microbes and Plants with Increasing Anthropogenic Nitrogen Inputs in a Temperate Steppe. *Soil Biology Biochemistry*, **72**, 116-122. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.01.022>
- [19] Liu, J., Chen, Y., Du, C., Liu, X., Ma, Q., Zhang, X., *et al.* (2019) Interactive Effects of Nitrogen Addition and Litter on Soil Nematodes in Grassland. *European Journal of Soil Science*, **70**, 697-706. <https://doi.org/10.1111/ejss.12779>
- [20] Sun, X., Zhang, X., Zhang, S., Dai, G., Han, S. and Liang, W. (2013) Soil Nematode Responses to Increases in Nitrogen Deposition and Precipitation in a Temperate Forest. *PLoS ONE*, **8**, e82468. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082468>
- [21] Liang, S., Kou, X., Li, Y., Lü, X., Wang, J. and Li, Q. (2020) Soil Nematode Community Composition and Stability under Different Nitrogen Additions in a Semiarid Grassland. *Global Ecology and Conservation*, **22**, e00965. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e00965>
- [22] Wei, C., Zheng, H., Li, Q., Lü, X., Yu, Q., Zhang, H., *et al.* (2012) Nitrogen Addition Regulates Soil Nematode Community Composition through Ammonium Suppression. *PLoS ONE*, **7**, e43384. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0043384>
- [23] Hu, J., Chen, G.R., Hassan, W.M., Han, C., Li, J. and Du, G. (2017) Fertilization Influences the Nematode Community through Changing the Plant Community in the Tibetan Plateau. *European Journal of Soil Biology*, **78**, 7-16. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2016.11.001>
- [24] Lokupitiya, E., Stanton, N., Seville, R. and Snider, J. (2000) Effects of Increased Nitrogen Deposition on Soil Nematodes in Alpine Tundra Soils. *Pedobiologia*, **44**, 591-608. [https://doi.org/10.1078/S0031-4056\(04\)70074-8](https://doi.org/10.1078/S0031-4056(04)70074-8)
- [25] Zhao, J., Wang, F., Li, J., Zou, B., Wang, X., Li, Z., *et al.* (2014) Effects of Experimental Nitrogen and/or Phosphorus Additions on Soil Nematode Communities in a Secondary Tropical Forest. *Soil Biology and Biochemistry*, **75**, 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.03.019>
- [26] Bongers, A.M.T. (1988) De nematoden van Nederland.

- [27] Song, M., Li, X., Jing, S., Lei, L., Wang, J. and Wan, S. (2016) Responses of Soil Nematodes to Water and Nitrogen Additions in an Old-Field Grassland. *Applied Soil Ecology*, **102**, 53-60. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.02.011>
- [28] Tenuta, M. and Ferris, H. (2004) Sensitivity of Nematode Life-History Groups to Ions and Osmotic Tensions of Nitrogenous Solutions. *Journal of Nematology*, **36**, 85.
- [29] 张志委, 胡艳宇, 魏海伟, 侯双利, 殷江霞, 吕晓涛. 氮磷输入对过度放牧退化草原土壤线虫群落的影响[J]. 应用生态学报, 2019(11): 3903-3910.
- [30] Williamson, V.M. and Gleason, C.A.J.C. (2003) Plant-Nematode Interactions. *Current Opinion in Plant Biology*, **6**, 327-333. [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(03\)00059-1](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(03)00059-1)
- [31] Phillips, R.P. and Fahey, T.J. (2006) Tree Species and Mycorrhizal Associations Influence the Magnitude of Rhizosphere Effects. *Ecology*, **87**, 1302-1313. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1302:TSAMAJ\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1302:TSAMAJ]2.0.CO;2)
- [32] 王静, 胡靖, 杜国祯. 施氮磷肥对青藏高原高寒草甸土壤线虫群落组成的影响[J]. 草业学报, 2015(12): 20-28.
- [33] Liang, W., Lou, Y., Li, Q., Zhong, S., Zhang, X., Wang, J.J., *et al.* (2009) Nematode Faunal Response to Long-Term Application of Nitrogen Fertilizer and Organic Manure in Northeast China. *Soil Biology & Biochemistry*, **41**, 883-890. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.06.018>
- [34] Sarathchandra, S., Ghani, A., Yeates, G., Burch, G. and Cox, N. (2001) Effect of Nitrogen and Phosphate Fertilisers on Microbial and Nematode Diversity in Pasture Soils. *Soil Biology and Biochemistry*, **33**, 953-964. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00245-5](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00245-5)
- [35] Eisenhauer, N., Cesarz, S., Koller, R., Reich, P.B. and Worm, K. (2012) Global Change Belowground: Impacts of Elevated CO₂, Nitrogen, and Summer Drought on Soil Food Webs and Biodiversity. *Global Change Biology*, **18**, 435-447. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02555.x>
- [36] Thakur, M.P., Del Real, I.M., Cesarz, S., Steinauer, K., Reich, P.B., Hobbie, S., *et al.* (2019) Soil Microbial, Nematode, and Enzymatic Responses to Elevated CO₂, N Fertilization, Warming, and Reduced Precipitation. *Soil Biology and Biochemistry*, **135**, 184-193. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.04.020>
- [37] Butterly, C.R., Phillips, L.A., Wiltshire, J.L., Franks, A.E., Armstrong, R.D., Chen, D., *et al.* (2016) Long-Term Effects of Elevated CO₂ on Carbon and Nitrogen Functional Capacity of Microbial Communities in Three Contrasting Soils. *Soil Biology and Biochemistry*, **97**, 157-167. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.03.010>
- [38] Gaudnik, C., Corcket, E., Clément, B., Delmas, C.E., Gombert-Courvoisier, S., Muller, S., *et al.* (2011) Detecting the Footprint of Changing Atmospheric Nitrogen Deposition Loads on Acid Grasslands in the Context of Climate Change. *Global Change Biology*, **17**, 3351-3365. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02463.x>