

森林土壤微生物对氮添加的响应研究进展

王 硕¹, 王庆贵^{1,2*}

¹黑龙江大学现代农业与生态环境学院, 黑龙江 哈尔滨

²曲阜师范大学生命科学学院, 山东 曲阜

收稿日期: 2022年11月15日; 录用日期: 2022年12月14日; 发布日期: 2022年12月27日

摘 要

土壤生态系统的稳定对维持森林生态平衡具有重要意义, 而森林土壤微生物是影响森林生态系统的重要因素。由于人类行为造成的土壤氮素增加会对森林土壤微生物产生巨大影响, 氮添加可使森林土壤碳氮含量显著增加, 并通过氮素对土壤环境和土壤微生物的影响, 改变土壤微生物群落结构、多样性和功能。因此, 阅读和整理国内外关于氮添加影响土壤性质以及土壤微生物变化的大量文献, 探究氮添加对土壤碳氮转化、微生物群落结构和多样性、功能群的响应机理等方面的影响具有重要意义。

关键词

氮添加, 森林土壤, 微生物生物量, 微生物群落, 微生物多样性, 功能群

Research Progress on the Response of Forest Soil Microorganisms to Nitrogen Addition

Shuo Wang¹, Qinggui Wang^{1,2*}

¹College of Advanced Agriculture and Ecological Environment, Heilongjiang University, Harbin Heilongjiang

²School of Life Sciences, Qufu Normal University, Qufu Shandong

Received: Nov. 15th, 2022; accepted: Dec. 14th, 2022; published: Dec. 27th, 2022

Abstract

The stability of soil ecosystem is of great significance for maintaining forest ecological balance, and forest soil microorganisms are important factors affecting forest ecosystem. The increase in

*通讯作者。

soil nitrogen caused by human behavior will have a great impact on forest soil microorganisms. Nitrogen addition can significantly increase the carbon and nitrogen content of forest soil, and change the structure, diversity and function of soil microbial community through the influence of nitrogen on soil environment and soil microorganisms. Therefore, it is of great significance to read and sort out a large number of domestic and foreign literature on the effects of nitrogen addition on soil properties and soil microbial changes, and to explore the effects of nitrogen addition on soil carbon and nitrogen transformation, microbial community structure and diversity, and response mechanism of functional groups.

Keywords

Nitrogen Addition, Forest Soil, Microbial Biomass, Microbial Community, Microbial Diversity, Functional Groups

Copyright © 2022 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. 研究背景

氮是植物所必需的营养元素, 但过量的氮素进入到陆地生态系统会引发诸如土壤酸化、植物多样性减少、氮素流失等生态环境问题。我国中东部地区当氮沉降超过 $20 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, 就会严重威胁森林生态系统的健康[1]。人类活动引起的全球变化对整个生态系统过程, 特别是 C、N 循环有着深远影响, 直接影响土壤微生物相关过程的变化。作为陆地生态系统主要分解者, 土壤微生物构建自身生物量的同时调控 C、N 的循环, 驱动生态系统物质和能量的流通, 进而影响生态系统的结构与功能。相对于宏观生物群落, 目前对土壤微生物的研究相对滞后, 过去主要关注于微生物生物量和群落结构与土壤肥力、温室气体排放、地上植被组成之间的相关性, 以及对土地利用变化、氮沉降等的响应。随着微生物群落鉴定技术的突破和完善、分子生物学和同位素示踪在土壤微生物研究中的应用, 以土壤微生物为核心的生态系统变化过程及机理研究迅速发展。微生物生态学研究最终是要建立微生物群落结构及其代谢和生理活动与生态系统过程与机理之间的联系。

1.1. 土壤微生物的研究进展

土壤微生物生态学研究推动了生物多样性研究的进展, 成为目前最富有活力的生态学前沿领域之一[2]。土壤微生物极其复杂和多样, 在单一生态系统中发现了数以百万计的物种和数十亿个生物体, 从显微镜下可以观测到的微小细菌和真菌, 到大型生物比如蚯蚓和蚂蚁。与我们所知的地上多样性相比, 人类对这种隐蔽难以观测到且难以培养的地下土壤生物多样性的研究是受多方面限制的[3]。长期以来, 大量土壤微生物的不可培养性成为传统微生物生态学在揭示草地土壤微生物的群落结构、生态功能及其作用机制研究中的最大障碍。土壤微生物是土壤中重要的组成部分, 对于土壤营养元素的周转和腐殖质形成的过程都有着直接的影响, 甚至在整个生态系统的物质循环和能量流动中都扮演了重要的角色, 故而微生物的生命活动对生态系统的结构和功能有着重要的意义[4]。因为土壤微生物对环境变化的响应非常敏感, 所以, 一直被作为评价土壤环境质量变化的重要参数[5]。

现如今微生物研究方面的一些新技术、新方法也不断涌现。如变性梯度凝胶电泳法(DGGE)、Biolog 微平板法、磷脂脂肪酸分析(phospholipid fattyacid, PLFA)等得到广泛应用[6]。2005年, 推出高通量测序

技术开启了第二代测序技术的革命, 随后 Pacific Bioscience SMRT 和 Nanopore 等的相继研发, 带来了测序技术的第三次改革, 为微生物研究提供了强有力的工具。现代生物学技术掀起一场微生物学研究的革命, 其巨大的潜力促进了科学家对微生物群落和生态系统的深入了解[7]。随着分子生物学和生物信息学的发展, 稳定性同位素探针技术与现代分子生物学的相结合也得到广泛关注, 稳定性同位素技术是现代生态学研究中的一门应用技术, 它几乎在生态学研究的各个领域得到广泛应用。利用稳定性同位素 ^{13}C 或者 ^{15}N 标记的底物示踪鉴别功能微生物核酸(DNA/RNA)或 PLFA, 从而将活性的种群与总微生物群落区分开来, 为功能微生物研究提供了重要手段[8]。利用过野外控制试验和稳定性同位素 ^{15}N 原位控制试验, 应用较为先进的稳定性同位素核酸探针(RNA-SIP)、磷脂脂肪酸法(PLFAs)和高通量测序(NGS)等技术, 研究氮沉降增加对草地氮转化过程的影响及其与土壤微生物群落演替耦合关系, 为准确地评估和预测草地生态系统对全球变化的响应、保护生物多样性以及科学合理利用草地提供科学依据。

1.2. 氮添加对森林土壤微生物影响的研究进展

森林生态系统不仅是陆地生态系统的重要组成部分, 更是大面积氮沉降的直接承受者, 受氮沉降影响显著[9]。研究表明, 中欧及北美地区森林生态系统氮沉降量已超过 $25\sim 60\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$, 超过了森林生态系统对氮素的年需求[10]。我国作为世界第三大氮沉降集中分布区, 中东部森林生态系统氮沉降量也已超过 $20\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$, 严重影响了森林生态系统的生态效应[11]。土壤微生物、土壤酶及细根是森林地下生态系统的重要组成部分, 显著促进了地下生态过程的物质循环与能量流动。土壤微生物作为土壤中变化最明显活动最频繁的分解者, 是森林生态系统中 C、N、P 等生源要素迁移转化的重要驱动, 其功能多样性能表现出生境胁迫下森林土壤微生物群落的生态特征[12]。

早期氮沉降研究主要集中于北美和欧洲, 20 世纪 80 年代瑞士的欧洲赤松林(*Pinus sylvestris*)和挪威云杉林(*Picea abies*)以及美国哈佛森林先后建立了一些长期定位监测森林的氮沉降跨区域研究网络, 初步阐述了氮沉降对森林生态系统的影响机制[13]。后来随着全球气候变化的日益严峻性, 我国于 20 世纪 70 年代相应展开了对氮沉降的系统研究与模拟实验[14]。尤其是 Lu 等[15]近年来通过在广东鼎湖山森林建立的长期氮沉降研究样地, 对我国南方森林生态系统氮沉降的来源及其氮沉降对土壤酸化以及植物多样性和适应性的影响等方面进行了一系列研究, 进一步完善了森林生态系统对氮沉降的响应机制。但目前有关氮沉降对森林生态系统的研究仍存在一些不足, 其类型主要集中在温带针叶林和亚热带森林, 树种主要包括杨树(*Populus*)、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、竹林以及马尾松林(*Pinus massoniana*)等, 且对天然林和经济林的相关研究较少[16]。再者, 森林生态系统土壤微生物、土壤酶及细根对氮沉降增加的响应程度和方向还存在很大的不确定性, 作用机制也缺乏系统的总结, 这不利于理解地上与地下生态过程之间的作用与反馈[17]。

1.3. 氮添加对土壤碳氮转化影响的研究进展

目前, 在森林生态系统碳氮循环方面已开展了大量研究, 但这些研究多集中在热带森林地区, 对温带和北方森林生态系统研究还较少, 尤其是东北部生态环境脆弱地区。已有的研究表明 N 沉降会改变土壤有效氮含量, 引起植物光合作用和根系分泌物, 进而影响土壤理化性质、酶活性和微生物群落结构变化, 氮沉降可以通过生物和非生物途径促进[18]、无影响[19]或抑制[20] [21]土壤碳氮转化过程。虽然人们对土壤有效氮增加对土壤碳氮转化过程的影响已经取得了不少成果, 但受理论和研究方法的限制, 目前关于氮输入对土壤碳氮转化过程的影响还有争议, 并且其中的微生物调控机制还没有较为全面的详细研究。土壤微生物是陆地生态系统重要的组成部分, 同时也是土壤养分循环、物质转化的重要驱动力[22]。土壤微生物不仅自身是土壤碳氮储量的重要载体, 还可以通过代谢活性间接影响土壤碳氮的转化。在过

去的几十年中, 已经广泛研究了氮添加对土壤氮素转化和有效性的影响。人们较为一致地认为, 由于全球陆地生态系统中多为氮限制生态系统, N 沉降可通过增加土壤养分、土壤易矿化的有机氮水平以及土壤微生物活性、生物量等, 进而直接影响土壤氮矿化过程。如增加的氮底物利用率可能会刺激氮的矿化和硝化作用。在一项 Meta 分析中发现, 氮的添加使土壤总氮和矿质氮的含量增加了 6.2% 和 114%, 土壤氮矿化、硝化和 N_2O 释放增加了 24.9%、153.9% 和 134% [23], 这反映了森林生态系统中土壤养分随着氮的添加而有所改善。

很多研究发现氮素添加促进土壤有机碳的积累[24], 但是也有研究认为氮沉降加剧了土壤有机碳的流失[25] [26]。研究结果的不同可能取决于不同的生态系统、不同的氮素添加梯度和氮素添加实验时间的长短。氮素添加促进了森林生态系统表层土壤有机碳的积累[27] [28] [29]。也有研究发现氮素添加提高有机碳的积累存在阈值, 在氮素添加在 $8\sim 10\text{ g N}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{year}^{-1}$ 之间的有机碳最高[30]。但是, 也有研究发现在针叶林[31]和高山草甸[32]中均发现氮素添加降低了土壤有机碳积累, 且这种氮素添加降低有机碳的现象在 $10\sim 20\text{ cm}$ 的土层中更为明显[33]。氮素添加促进土壤有机碳的矿化[34]。通过土壤有机碳动力学模型对氮素添加影响有机碳进行模拟, 研究发现在氮素添加 $15\text{ g N}\cdot\text{m}^{-2}$ 时有机碳含量最低[35]。也有研究发现氮素后, 土壤有机碳依然保持稳定, 研究推测可能是因为土壤微生物从中起到的调节作用[36]。同时, Liu 等 [37] 研究结果表明低氮素添加不仅不会对土壤有机碳造成消极影响, 还会通过调节微生物降解保持土壤有机碳的稳定。Zhong 等 [38] 在中国东南部的木荷人工林的氮素添加试验中发现随着氮素添加量的增加, 土壤总氮有所增加, pH 和 C/N 降低, 未显著影响土壤中的有机碳, 并认为土壤的物理保护导致微生物的活性降低, 从而阻碍了有机碳的分解。

土壤有机碳与土壤物理化学因素, 微生物群落组成和微生物多样性有关[39]。首先, 氮素添加通过改变土壤温度[40]、土壤磷含量和土壤酸碱度[41]影响土壤有机碳积累。其次, 氮沉降显著影响土壤微生物的丰度、群落结构以及功能微生物活性[42], 而土壤微生物又与土壤碳循环有直接或间接相互关系, 从而导致土壤有机碳的积累发生改变。最后, 有机碳矿化作用受细菌多样性的间接影响[41]。

研究外源氮输入增加对森林土壤理化特性的影响, 可为全面评估和预测森林生态系统对全球变化的响应、保护生物多样性以及科学合理利用森林资源提供科学依据。目前, 对森林生态系统碳-氮耦合过程及其调控机制认识不清是制约评估森林增汇和减排效果, 预测分析全球变化对森林生态系统服务功能影响的瓶颈。土壤微环境的差异导致土壤中养分含量也存在差异, 而在不同环境的土壤中物理化学性质上的不同导致了其中土壤微生物活性和养分周转特征也不一样, 从而引起土壤碳、氮有效养分的分布及特征的差异[43]。在陆地施氮处理研究中发现施氮处理明显改变了土壤的碳氮循环[44] [45], 并对土壤理化性质产生了影响, 提高了土壤 pH 以及有机碳、全氮、铵态氮、全磷、速效磷等土壤养分, 显著降低了土壤 C/N, 改善了土壤养分状况[46]。大气氮沉降对生物多样性有着严重的威胁, 氮沉降可以通过氮素的直接输入或间接的硝化作用导致生态系统严重的碳氮转化失衡, 进而对森林生态系统的物种多样性和丰富度造成影响。

2. 森林土壤微生物多样性及群落结构对氮添加的响应

2.1. 氮添加对森林土壤微生物多样性的影响

微生物是土壤生物地球化学过程的核心并且对气候变化敏感[47] [48]。从分子生物学角度, 理解氮添加对微生物群落功能特征的影响对预测氮添加背景下生态系统功能反馈至关重要。过去几十年土壤微生物对氮沉降响应的研究主要集中在微生物分类学和系统发育方面。研究表明氮添加对细菌和真菌物种多样性和群落组成均产生了影响[49] [50], 且由于生态系统的特异性, 这种影响包括正面、负面和无影响[51]。然而, 目前基于分类学的研究主要反映微生物的整体类群分布情况, 在功能预测和功能反馈方面仍

有差距, 这些信息对我们理解养分循环、气体排放、有机质矿化等土壤功能过程尚且不够。已有研究表明, 微生物的功能潜力可以被微生物功能特征更好的预测, 其动态变化与地下生态过程密切相关[52], 如氨氧化细菌(amoA-AOB)丰度与 N_2O 排放之间存在密切的对应关系[53]; 碳循环基因与裸露土壤中 CO_2 排放量有很强的相关性[54] [55]; 功能基因结构和丰度与相应的土壤酶活性密切相关等。目前, 随着人们对全球气候变化越来越关注, 关于微生物功能基因对氮添加的响应及它们与土壤有机质分解、温室气体(CO_2 、 CH_4)排放、碳固定等过程之间关系的研究逐渐成为热点。

高通量宏基因组学技术的快速发展使科学家们能够对不同生态系统微生物功能基因群落进行详细调查并取得了一定的进展。最近, 一些研究提供了微生物功能基因应对氮添加的潜在变化信息, 然而, 这些影响出现了增加、减小或无变化等不一致的结果。在氮沉降对微生物分类学研究中我们发现, 不同氮添加水平对微生物有不同的影响, 较低水平的氮沉降由于缓解了土壤氮素限制状态, 增加了地下生物量和根系分泌物从而促进微生物量和多样性, 而较高的氮沉降水平则由于毒化作用, 同时由于氮限制的解除, 减小了植物向地下养分的输入从而显著的抑制微生物活性和多样性, 存在明显的阈值[56] [57]。那么, 氮沉降对功能基因的影响是否也遵循这样的规律, 需要进一步验证。此外, 氮沉降也可能通过提高土壤氮有效性, 降低 C:N 比例并改善垫料输入的化学品质对功能过程中碳、氮关键基因产生不同的影响。如研究发现氮沉降可能会刺激碳降解基因, 并且对不稳定碳降解基因的影响更大一些[58]。在氮循环基因中由于增加了硝化和反硝化底物, 氮添加更利于刺激硝化和反硝化过程基因丰度, 而对固氮基因无显著影响。然而, 有研究中得出了相反结论, 氮沉降刺激了顽固 C 降解基因丰度, 对不稳定碳降解无影响, 并且对氮循环各过程基因也无显著影响。因此, 基于目前关于氮沉降对微生物功能基因多样性、群落组成及碳、氮关键过程基因丰度影响的不确定性。我们有必要开展进一步研究, 补充和完善氮沉降背景下微生物功能群落组成的变化趋势及影响机制, 以更好的了解它们在陆地生态环境中的作用。

2.2. 氮添加对森林土壤微生物群落结构的影响

土壤微生物群落与其生活的土壤微环境密切相关, 如土壤理化性质、土壤结构、养分状况等土壤微环境的改变都会对土壤微生物的数量及群落结构造成影响[59]。Zhang 等对全球氮沉降研究进行总结也发现大气氮沉降不管是地上植被和地下微生物的生长组成和功能都是负影响的, 且施氮周期越长这种负影响越明显。Treseder 等[60]通过对全球 28 个研究地区的综合分析发现, 氮沉降处理下微生物生物量总体降低 15%, 说明在多数情况下大气氮沉降会抑制土壤微生物的生长繁殖。不同氮沉降水平对不同种类酶的活性影响有差异, 长期氮增加会造成土壤酶活性降低, 特别是木质素溶解酶和纤维素降解酶[61]。Deforest 研究也发现大气氮沉降能够抑制土壤微生物合成纤维素降解酶—多酚氧化酶[62]。氮沉降显著降低了凋落物后期的分解速率[63], 分析其主要原因是白腐真菌代谢产生的木质素降解酶减少, 而白腐真菌通常仅在氮受限的条件下才具有较高活性。土壤微生物群落及其介导的土壤氮循环特征的变化会直接影响生态系统服务功能和稳定性[64]。但国内外对土壤微生物中参与氮循环的关键功能基因丰度动态变化和微生物组成和多样性指标的关注程度仍需加强[65]。当今的生态学家已经越来越强烈地认识到, 在全球变化对生态系统结构、功能与过程影响研究中, 土壤微生物群落及其与大气变化有关的微生物是比较难确定但急需系统的探讨的方向[66]。

氮素作为陆地生态系统植物生长的重要限制因子, 与生态系统的健康发展息息相关, 施加氮素会对地上植被的生物量和群落丰富度产生显著影响, 但与之相比, 地下生物群落和生态环境对于氮素输入响应却更加复杂, 也更加重要, 氮素添加通过改变土壤底物成分, 从而进一步影响土壤微生物的群落结构[67]。夏雪等[68]通过大田定位试验发现施用氮肥使微生物功能多样性和群落丰富度增加, 同时使土壤微生物群落对于碳源的利用效率更高, 其中中度氮肥添加的土壤微生物群落丰富度和多样性指数最高。

洪丕征等[69]研究发现施加中高度的氮素都会导致红椎幼龄林土壤微生物总生物量降低,而格木幼龄林土壤微生物总生物量仅在施加高氮处理时显著降低,中高氮处理均升高了2种林分土壤真菌与细菌生物量比。长期施氮会导致随施氮量的增加放线菌、细菌和真菌数量呈先升高后降低的趋势,且细菌数量对氮素添加的响应幅度高于放线菌和真菌。通过对东北黑土长期施肥试验研究结果显示施肥会导致土壤pH值下降,以及16S r-RNA总基因丰度和细菌多样性显著下降,长期施用无机肥料会减少细菌的多样性和数量,且高浓度处理的影响大于低浓度处理,并认为土壤pH和NCV浓度是形成细菌群落的重要因素。尽管不同生态系统之间影响可能不同,但总体来说,氮素添加降低了土壤微生物多样性和放线菌的相对丰度,随着氮沉降的增加微生物多样性的丧失将改变生态系统的功能,并可能对全球气候变化产生深远的影响[70]。

王长庭等[71]研究氮肥添加对高寒草地土壤微生物群落的影响发现氮素输入增加了0~10 cm土壤微生物类群PLFAs丰富度,其中以革兰氏阳性菌和细菌PLFAs最为明显,但导致10~20 cm土壤微生物丰富度降低,并认为土壤微生物PLFAs含量和丰富度对于氮素添加的响应与土壤表层的初始养分含量有关。多数研究认为土壤pH作为土壤重要的环境指标,是影响土壤微生物群落组成的关键因子,由于土壤细菌对pH适应范围较窄,因而土壤细菌对pH通常较为敏感[72]。张海芳、刘红梅等[73][74]认为添加氮素导致土壤真菌群落结构发生变化的主要影响因素是施氮导致植物群落组成和物种丰富度发生了变化,土壤无机态氮和pH对真菌群落直接的影响并不大,而是通过影响植物群落间接的影响土壤真菌群落。

3. 森林土壤微生物功能群对氮添加的响应

氮沉降增加使森林植物多样性降低,土壤微生物量碳氮含量增加[75],土壤细菌/真菌升高[76],土壤微生物群落结构组成及多样性发生改变[77],导致土壤肥力和有效性发生变化[78],进而引起森林生态系统结构组成与功能改变。目前,国内外有关氮添加对森林生态系统影响的研究,主要关注森林植物群落、生产力、土壤养分以及土壤微生物群落结构等的单一指标变化。对森林土壤氮转化及其与森林土壤功能微生物耦合机制等研究方面的开展可以较为完整地认识氮添加对森林生态系统结构和功能影响及其作用机制,这也是亟待解决的科学问题。

在森林生态系统中,土壤微生物是重要组成部分,也是土壤物质循环和能量流动的主要参与者。作为土壤生态系统中最活跃的部分,土壤微生物推动着土壤有机质的矿化分解和土壤养分C、N、P、S等的循环与转化,对维持森林生态系统功能和过程具有重要作用。研究发现土壤微生物对无机氮、有机氮的转化、吸收和利用等机制是复杂多样的,这使得土壤微生物可以帮助植物吸收土壤中各种形式的氮。铵态氮被认为是细菌和真菌氮素的首选来源,此外谷氨酸盐和谷氨酰胺是在几乎所有细胞中生物合成反应关键氮素的主要来源,也是很多土壤微生物的主要来源。在土壤中,土壤环境细微的变化都有可能引起土壤微生物的强烈响应,使其快速适应新的环境或对新的环境做出应对策略。因此,在生态系统研究中,土壤微生物多样性、丰度及其微生物群落组成等作为重要的变化指标,可以较为准确且明显的反映森林生态环境和生态系统功能的变化。环境改变土壤微生物,土壤微生物群落结构和多样性的适应性变化反过来对生态系统进程产生影响,从而加强或减弱气候变化的影响[79]。因此掌握氮添加背景下土壤微生物群落及其介导氮循环的关键微生物功能群结构和多样性的内在联系与作用机制,有助于揭示森林氮转化规律和调节机制,为森林生态系统调控提供科学依据,在森林生态系统保护、恢复及重建中具有重要理论和实践意义。

4. 总结与展望

目前因为农业生产等人类活动造成的土壤氮素增加对整个农田生态甚至于地球生态系统造成了重大

的影响。虽然施用氮肥会增加农业经济效益, 但氮素添加同时会对土壤造成一些负面的影响, 氮添加引起森林土壤微生物变化的内在机制还存在很大争议, 对氮添加如何影响森林中土壤微生物群落相关功能的报道很少。因此, 通过新技术和新方法, 揭示氮添加引起的土壤微生物变化的内在机理, 阐明氮添加对土壤微生物群落结构、多样性和生态系统功能造成的具体影响, 应该成为森林生态领域探究的重点内容。此外, 利用科学试验构建氮添加对森林土壤微生物影响的模型, 对建立森林生态风险评价体系以及预测森林生态系统功能的转变也具有十分重要的意义。但当前关于模拟氮添加和氮沉降的试验还不能保证其监测的长期性和广泛性, 也不能保证研究范围的多尺度和多元性, 会降低试验结果的代表性。因此, 开展国家领域乃至国际领域的长期的、广泛的、具有代表性的探究氮素对森林土壤生态系统影响的试验, 并为其成立综合服务平台具有十分重要的意义。

基金项目

国家自然科学基金资助(42230703)。

参考文献

- [1] Liu, Y., Zhang, G.H., Luo, X.Z., *et al.* (2021) Mycorrhizal Fungi and Phosphatase Involvement in Rhizosphere Phosphorus Transformations Improves Plant Nutrition during Subtropical Forest Succession. *Soil Biology and Biochemistry*, **153**, Article ID: 108099. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.108099>
- [2] Jing, X., Sanders, N.J., Shi, Y., *et al.* (2015) The Links between Ecosystem Multifunctionality and above and below-ground Biodiversity Are Mediated by Climate. *Nature Communications*, **6**, Article No. 8159. <https://doi.org/10.1038/ncomms9159>
- [3] Bardgett, R.D. and van der Putten, W.H. (2011) Belowground Biodiversity and Ecosystem Functioning. *Nature*, **515**, 505-511. <https://doi.org/10.1038/nature13855>
- [4] 朱永官, 沈仁芳, 贺纪正, 等. 中国土壤微生物组: 进展与展望[J]. 中国科学院院刊, 2017, 32(6): 554-565+542.
- [5] 陈保冬, 赵方杰, 张莘, 等. 土壤生物与土壤污染研究前沿与展望[J]. 生态学报, 2015, 35(20): 6604-6613.
- [6] Widmer, F.A., Fliessbach, E. and Laczko, J. (2001) Assessing Soil Biological Characteristics: A Comparison of Bulk Soil Community DNA-, PLFA-, and Biolog (TM)-Analyses. *Soil Biology & Biochemistry*, **33**, 1029-1036. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(01\)00006-2](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(01)00006-2)
- [7] Snider, D.K., Thompson, C., Wagner-Riddle, J., *et al.* (2015) Molecular Techniques and Stable Isotope Ratios at Natural Abundance Give Complementary Inferences about N₂O Production Pathways in an Agricultural Soil Following a Rainfall Event. *Soil Biology & Biochemistry*, **88**, 197-213. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.05.021>
- [8] Geisseler, D. and Horwath, W.R. (2014) Investigating Amino Acid Utilization by Soil Microorganisms Using Compound Specific Stable Isotope Analysis. *Soil Biology & Biochemistry*, **74**, 100-105. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.02.024>
- [9] 郑裕雄, 曹际玲, 杨智杰, 等. 氮沉降对亚热带常绿阔叶天然林不同季节土壤微生物群落结构的影响[J]. 土壤学报, 2018, 55(6): 1534-1544.
- [10] Bobbink, R., Hicks, K. and Galloway, J. (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>
- [11] 姚继周. 水杉人工林细根生产和周转及对氮沉降的响应[D]: [硕士学位论文]. 南京: 南京林业大学, 2016.
- [12] Su, Y.G., Huang, G., Lin, Y.J., *et al.* (2016) No Synergistic Effects of Water and Nitrogen Addition on Soil Microbial Communities and Soil Respiration in a Temperate Desert. *Catena*, **142**, 126-133. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2016.03.002>
- [13] Bowden, R.D., Davidson, E. and Savage, K. (2004) Chronic Nitrogen Additions Reduce Total Soil Respiration and Microbial Respiration in Temperate Forest Soils at the Harvard Forest. *Forest Ecology and Management*, **196**, 43-56. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.03.011>
- [14] 周国逸, 闫俊华. 鼎湖山区域大气降水特征和物质元素输入对森林生态系统存在和发育的影响[J]. 生态学报, 2001, 21(12): 2002-2012.
- [15] Lu, X.K., Vitousek, P.M., Mao, Q.G., *et al.* (2018) Plant Acclimation to Long-Term High Nitrogen Deposition in an N-Rich Tropical Forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **115**,

- 5187-5192. <https://doi.org/10.1073/pnas.1720777115>
- [16] 田艳琴, 曾清苹, 何丙辉, 等. 氮沉降对缙云山柑橘林不同季节土壤微生物群落结构的影响[J]. 环境科学学报, 2017, 37(10): 3977-3983.
- [17] 涂利华, 戴洪忠, 胡庭兴, 等. 模拟氮沉降对华西雨屏区撑绿杂交竹林土壤呼吸的影响[J]. 应用生态学报, 2011, 22(4): 829-836.
- [18] Zhao, Z.N., Wei, X.R., Wang, X., *et al.* (2019) Concentration and Mineralization of Organic Carbon in Forest Soils along a Climatic Gradient. *Forest Ecology & Management*, **432**, 246-255. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.09.026>
- [19] Jiang, C.M., Yu, G.R., Fang, H.J., Cao, G.M. and Li, Y.N. (2010) Short-Term Effect of Increasing Nitrogen Deposition on CO₂, CH₄ and N₂O Fluxes in an Alpine Meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Atmospheric Environment*, **44**, 2920-2926. <https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2010.03.030>
- [20] Burton, A.J., Pregitzer, K.S., Crawford, J.N., *et al.* (2010) Simulated Chronic NO₃⁻ Deposition Reduces Soil Respiration in Northern Hardwood Forests. *Global Change Biology*, **10**, 1080-1091. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00737.x>
- [21] Mo, J.M., Zhang, W., Zhu, W.X., *et al.* (2007) Nitrogen Addition Reduces Soil Respiration in a Mature Tropical Forest in Southern China. *Global Change Biology*, **14**, 403-412. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01503.x>
- [22] Garcia-Pausas, J. and Paterson, E. (2011) Microbial Community Abundance and Structure Are Determinants of Soil Organic Matter Mineralisation in the Presence of Labile Carbon. *Soil Biology & Biochemistry*, **43**, 1705-1713. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.04.016>
- [23] Cheng, Y., Wang, J., Chang, S.X., *et al.* (2019) Nitrogen Deposition Affects both Net and Gross Soil Nitrogen Transformations in Forest Ecosystems: A Review. *Environmental Pollution*, **244**, 608-616. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2018.10.054>
- [24] Riggs, C.E., Hobbie, E.M., Bach, K.S., *et al.* (2015) Nitrogen Addition Changes Grassland Soil Organic Matter Decomposition. *Biogeochemistry*, **125**, 203-219. <https://doi.org/10.1007/s10533-015-0123-2>
- [25] Fang, H.J.S., Cheng, S.L., Yu, G.R., *et al.* (2014) Nitrogen Deposition Impacts on the Amount and Stability of Soil Organic in an Alpine Meadow Ecosystem Depend on the Form and Rate of Applied Nitrogen. *European Journal of Soil Science*, **65**, 510-519. <https://doi.org/10.1111/ejss.12154>
- [26] Lu, M., Zhou, X.H., Luo, Y.Q., *et al.* (2011) Minor Stimulation of Soil Carbon Storage by Nitrogen Addition: A Meta-Analysis. *Agriculture Ecosystems & Environment*, **140**, 234-244. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2010.12.010>
- [27] Tian, J.J., Dungait, A.J., Lu, X., *et al.* (2019) Long-Term Nitrogen Addition Modifies Microbial Composition and Functions for Slow Carbon Cycling and Increased Sequestration in Tropical Forest Soil. *Global Change Biology*, **25**, 3267-3281. <https://doi.org/10.1111/gcb.14750>
- [28] Wang, J.J., Bowden, R.D., Lajtha, K., *et al.* (2019) Long-Term Nitrogen Addition Suppresses Microbial Degradation, Enhances Soil Carbon Storage, and Alters the Molecular Composition of Soil Organic Matter. *Biogeochemistry*, **142**, 299-313. <https://doi.org/10.1007/s10533-018-00535-4>
- [29] Forstner, S.J., Wechselberger, V., Muller, S., *et al.* (2019) Vertical Redistribution of Soil Organic Carbon Pools after Twenty Years of Nitrogen Addition in Two Temperate Coniferous Forests. *Ecosystems*, **22**, 379-400. <https://doi.org/10.1007/s10021-018-0275-8>
- [30] Cheng, S.H., Fang, J. and Yu, G.R. (2018) Threshold Responses of Soil Organic Carbon Concentration and Composition to Multi-Level Nitrogen Addition in a Temperate Needle-Broad Leaved Forest. *Biogeochemistry*, **137**, 219-233. <https://doi.org/10.1007/s10533-017-0412-z>
- [31] Zhang, H., Liu, Y.H., Zhou, Z.Y., *et al.* (2019) Inorganic Nitrogen Addition Affects Soil Respiration and Belowground Organic Carbon Fraction for a *Pinus tabulaeformis* Forest. *Forests*, **10**, 369. <https://doi.org/10.3390/f10050369>
- [32] Li, J.H., Li, F., Li, W.J., *et al.* (2018) Nitrogen Additions Promote Decomposition of Soil Organic Carbon in Tibetan Alpine Meadow. *Soil Science Society of America Journal*, **82**, 614-621. <https://doi.org/10.2136/sssaj2017.12.0417>
- [33] Wang, Q.K., Wang, Y.P., Wang, S.L., *et al.* (2014) Fresh Carbon and Nitrogen Inputs Alter Organic Carbon Mineralization and Microbial Community in Forest Deep Soil Layers. *Soil Biology & Biochemistry*, **72**, 145-151. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.01.020>
- [34] Li, Y.C., Song, C.C., Houa, C.C., *et al.* (2014) Effects of Nitrogen Addition on Carbon Mineralization in Boreal Peatlands Soil in Northeast China: A Laboratory Study. *Fresenius Environmental Bulletin*, **23**, 970-975.
- [35] Tonitto, C., Goodale, C.L., Weiss, M.S., *et al.* (2014) The Effect of Nitrogen Addition on Soil Organic Matter Dynamics: A Model Analysis of the Harvard Forest Chronic Nitrogen Amendment Study and Soil Carbon Response to Anthropogenic N Deposition. *Biogeochemistry*, **117**, 431-454. <https://doi.org/10.1007/s10533-013-9887-4>
- [36] Schleuss, P.M., Widdig, M., Heintz-Buschart, A., *et al.* (2019) Stoichiometric Controls of Soil Carbon and Nitrogen Cycling after Long Term Nitrogen and Phosphorus Addition in a Mesic Grassland in South Africa. *Soil Biology & Bi*

- ochemistry*, **135**, 294-303. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.05.018>
- [37] Liu, H.F., Xue, S., Wang, G.L., *et al.* (2018) Effects of Nitrogen Addition on Soil Oxidisable Organic Carbon Fractions in the Rhizospheric and Bulk Soils of Chinese Pines in North-Western China. *Soil Research*, **56**, 192-203. <https://doi.org/10.1071/SR16358>
- [38] Zhong, X.L.S., Li, J.T., Li, X.J., *et al.* (2017) Physical Protection by Soil Aggregates Stabilizes Soil Organic Carbon under Simulated N Deposition in a Subtropical Forest of China. *Geoderma*, **285**, 323-332. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2016.09.026>
- [39] 刘红梅, 张海芳, 赵建宁, 等. 氮添加对贝加尔针茅草原土壤活性有机碳和碳库管理指数的影响[J]. 草业学报, 2020, 29(8): 18-26.
- [40] Li, Q.R., Tian, Y.Q., Zhan, X.Y., *et al.* (2017) Labile Carbon and Nitrogen Additions Affect Soil Organic Matter Decomposition More Strongly than Temperature. *Applied Soil Ecology*, **114**, 152-160. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.01.009>
- [41] Xiao, D.Y., Huang, S.Z., Feng, Y.H., *et al.* (2018) Soil Organic Carbon Mineralization with Fresh Organic Substrate and Inorganic Carbon Additions in a Red Soil Is Controlled by Fungal Diversity along a pH Gradient. *Geoderma*, **321**, 79-89. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.02.003>
- [42] Zhang, T.A., Chen, H.Y.H., Chen, H.H., *et al.* (2018) Global Negative Effective Effects of Nitrogen Deposition on Soil Microbes. *ISME Journal*, **12**, 1817-1825. <https://doi.org/10.1038/s41396-018-0096-y>
- [43] Fang, X., Zhou, G.Y., Li, Y.L., *et al.* (2016) Warming Effects on Biomass and Enzyme Activities within Soil Aggregates in Subtropical Forest. *Biology and Fertility of Soils*, **52**, 353-365. <https://doi.org/10.1007/s00374-015-1081-5>
- [44] 杨馨逸, 刘小虎, 韩晓日. 施氮量对不同肥力土壤氮素转化及其利用率的影响[J]. 中国科学院院刊, 2016, 49(13): 2561-2571.
- [45] 刘红梅, 张海芳, 秦洁, 等. 贝加尔针茅草原土壤原位矿化过程中碳氮转化耦合特征[J]. 干旱地区农业研究, 2020, 38(2): 232-242.
- [46] 刘金山, 戴健, 刘洋, 等. 过量施氮对旱地土壤碳、氮及供氮能力的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2015, 21(1): 112-120.
- [47] Falkowski, P.G., Fenchel, T. and Delong, E.F. (2008) The Microbial Engines That Drive Earth's Biogeochemical Cycles. *Science*, **320**, 1034-1039. <https://doi.org/10.1126/science.1153213>
- [48] Freedman, Z., Eisenlord, S.D., Zak, D.R., *et al.* (2013) Towards a Molecular Understanding of N Cycling in Northern Hardwood Forests under Future Rates of N Deposition. *Soil Biology & Biochemistry*, **66**, 130-138. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.07.010>
- [49] Eisenlord, S.D. and Zak, D.R. (2010) Simulated Atmospheric Nitrogen Deposition Alters Actinobacterial Community Composition in Forest Soils. *Soil Science Society of America Journal*, **74**, 1157-1166. <https://doi.org/10.2136/sssaj2009.0240>
- [50] Fierer, N., Lauber, C.L., Ramirez, K.S., *et al.* (2012) Comparative Metagenomic, Phylogenetic and Physiological Analyses of Soil Microbial Communities across Nitrogen Gradients. *ISME Journal*, **6**, 1007-1017. <https://doi.org/10.1038/ismej.2011.159>
- [51] Wang, H., Liu, S.R., Zhang, X., *et al.* (2018) Nitrogen Addition Reduces Soil Bacterial Richness, While Phosphorus Addition Alters Community Composition in an Old-Growth N-Rich Tropical Forest in Southern China. *Soil Biology & Biochemistry*, **127**, 22-30. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.08.022>
- [52] Morales, S.E., Cosart, T. and Holben, W.E. (2010) Bacterial Gene Abundances as Indicators of Greenhouse Gas Emission in Soils. *ISME Journal*, **4**, 799-808. <https://doi.org/10.1038/ismej.2010.8>
- [53] Tao, J.J., Bai, T.S., Xiao, R., *et al.* (2018) Vertical Distribution of Ammonia-Oxidizing Microorganisms across a Soil Profile of the Chinese Loess Plateau and Their Responses to Nitrogen Inputs. *Science of the Total Environment*, **635**, 240-248. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.04.104>
- [54] Ding, L.J., Su, J.Q., Sun, G.X., *et al.* (2018) Increased Microbial Functional Diversity under Long-Term Organic and Integrated Fertilization in a Paddy Soil. *Applied Microbiology and Biotechnology*, **102**, 1969-1982. <https://doi.org/10.1007/s00253-017-8704-8>
- [55] Ouyang, Y., Reeve, J.R. and Norton, J.M. (2018) Soil Enzyme Activities and Abundance of Microbial Functional Genes Involved in Nitrogen Transformations in an Organic Farming System. *Biology and Fertility of Soils*, **54**, 437-450. <https://doi.org/10.1007/s00374-018-1272-y>
- [56] Wang, R.Z., Fiuey, T.R., Xu, Z.W., *et al.* (2014) Coupled Response of Soil Carbon and Nitrogen Pools and Enzyme Activities to Nitrogen and Water Addition in a Semi-Arid Grassland of Inner Mongolia. *Plant and Soil*, **381**, 323-336. <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2129-2>

- [57] Zhang, J.Y., Ai, Z.M., Liang, C.T., *et al.* (2017) Response of Soil Microbial Communities and Nitrogen Thresholds of *Bothriochloa ischaemum* to Short-Term Nitrogen Addition on the Loess Plateau. *Geoderma*, **308**, 112-119. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.08.034>
- [58] Zhou, J., Jiang, X., Wei, D., *et al.* (2017) Consistent Effects of Nitrogen Fertilization on Soil Bacterial Communities in Black Soils for Two Crop Seasons in China. *Scientific Reports*, **7**, Article No. 3267. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-03539-6>
- [59] 梁文举, 董元华, 李英滨, 等. 土壤健康的生物学表征与调控[J]. 应用生态学报, 2021, 32(2): 719-728.
- [60] Treseder, K.K. (2008) Nitrogen Additions and Microbial Biomass: A Meta-Analysis of Ecosystem Studies. *Ecology Letters*, **11**, 1111-1120. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01230.x>
- [61] Waldrop, M.P., Zak, D.R. and Sinsabaugh, R.L. (2004) Microbial Community Response to Nitrogen Deposition in North Forest Ecosystems. *Soil Biology & Biochemistry*, **36**, 1443-1456. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.04.023>
- [62] Deforest, J.L., Zak, D.R. and Pregitzer, K.S. (2004) Atmospheric Nitrate Deposition and the Microbial Degradation of Cellobiose and Vanillin in a Northern Hardwood Forest. *Soil Biology & Biochemistry*, **36**, 965-971. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.02.011>
- [63] Berg, B., Johansson, M.B., Meentemeyer, V., *et al.* (2000) Litter Decomposition in a Transect of Norway Spruce Forests: Substrate Quality and Climate Control. *Canadian Journal of Forest Research*, **30**, 1136-1147. <https://doi.org/10.1139/x00-044>
- [64] Delgado-Baquerizo, M., Maestre, F.T. and Reich, P.B. (2016) Microbial Diversity Drivers Multifunctionality in Terrestrial Ecosystems. *Nature Communications*, **7**, Article No. 10541. <https://doi.org/10.1038/ncomms10541>
- [65] Wang, C., Liu, D.W. and Bai, E. (2018) Decreasing Soil Microbial Diversity Is Associated with Decreasing Microbial Biomass under Nitrogen Addition. *Soil Biology & Biochemistry*, **120**, 126-133. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.02.003>
- [66] Bradford, M.A., Wood, S.A., Bardgett, R.D., *et al.* (2014) Discontinuity in the Responses of Ecosystem Processes and Multifunctionality to Altered Soil Community Composition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **111**, 14478-14483. <https://doi.org/10.1073/pnas.1413707111>
- [67] 侯海军, 秦红灵, 陈春兰, 等. 土壤氮循环微生物过程的分子生态学研究进展[J]. 农业现代化研究, 2014, 35(5): 588-594.
- [68] 夏雪, 谷洁, 车升国, 等. 施氮水平对壤土微生物群落和酶活性的影响[J]. 中国农业科学, 2011, 44(8): 1618-1627.
- [69] 洪丕征, 刘世荣, 王晖, 等. 正常和环割条件下不同形态氮素添加对红椎幼苗光合特性的影响[J]. 生态学报, 2016, 36(14): 4485-4495.
- [70] 刘红梅, 张海芳, 皇甫超河, 等. 长期氮添加对贝加尔针茅草原土壤微生物群落多样性的影响[J]. 农业环境科学学报, 2017, 36(4): 709-717.
- [71] 王长庭, 王根绪, 李香真, 等. 氮肥添加对高寒藏嵩草(*Kobresiatibetica*)沼泽化草甸和土壤微生物群落的影响[J]. 生态学报, 2017, 37(2): 405-415.
- [72] 张海芳, 刘红梅, 赵建宁, 等. 模拟氮沉降和降雨变化对贝加尔针茅草原土壤细菌群落结构的影响[J]. 生态学报, 2018, 38(1): 244-253.
- [73] 张海芳, 刘红梅, 赵建宁, 等. 贝加尔针茅草原土壤真菌群落结构对氮素和水分添加的响应[J]. 生态学报, 2018, 38(1): 195-205.
- [74] 刘红梅, 张海芳, 秦洁, 等. 氮沉降对贝加尔针茅草原土壤真菌群落结构的影响[J]. 草地学报, 2019, 27(1): 63-70.
- [75] Ning, Q.S., Gu, Q., Shen, J.P., *et al.* (2015) Effects of Nitrogen Deposition Rates and Frequencies on the Abundances of Soil Nitrogen-Related Functional Genes in Temperate Grassland of Northern China. *Journal of Soils and Sediments*, **15**, 694-704. <https://doi.org/10.1007/s11368-015-1061-2>
- [76] Sun, S.F., Xing, H., Zhao, Y., *et al.* (2014) Response of Bacterial Community to Simulated Nitrogen Deposition in Soils and a Unique Relationship between Plant Species and Soil Bacteria in the Songnen Grassland in Northeast China. *Journal of Soils Science and Plant Nutrition*, **14**, 565-580. <https://doi.org/10.4067/S0718-95162014005000045>
- [77] Esch, E.H., Hernandez, D.L., Pasari, J.R., *et al.* (2013) Response of Soil Microbial Activity to Grazing, Nitrogen Deposition, and Exotic Cover in a Serpentine Grassland. *Plant and Soil*, **366**, 671-682. <https://doi.org/10.1007/s11104-012-1463-5>
- [78] Luo, W.T., Li, M.H., Sardans, J., *et al.* (2017) Carbon and Nitrogen Allocation Shifts in Plants and Soils along Aridity and Fertility Gradients in Grasslands of China. *Ecology and Evolution*, **7**, 6927-6934. <https://doi.org/10.1002/ece3.3245>

- [79] Geisseler, D., Horwath, W.R. and Joergensen, R.G. (2010) Pathways of Nitrogen Utilization by Soil Microorganisms—A Review. *Soil Biology & Biochemistry*, **42**, 2058-2067. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.08.021>