

# 氮沉降和氮添加对土壤微生物的影响

王学良, 潘钰, 窦龙涛, 于冲, 田洁萍, 叶阳\*

黑龙江省科学院微生物研究所, 黑龙江 哈尔滨

收稿日期: 2022年6月25日; 录用日期: 2022年7月22日; 发布日期: 2022年7月29日

## 摘要

微生物目前在地球上不仅数量最多, 分布最广, 而且也是出现最早的生物群。它们广泛地存在于土壤、淡水湖、海洋等多种不同的生境中, 就丰度而言, 土壤中微生物的群落最高。在生物的氮循环过程中, 土壤微生物群落起到了至关重要的作用, 与此同时, 自然氮沉降和人工增氮也对土壤微生物的分布产生影响。本文主要综述了大气氮沉降对土壤微生物的影响, 以及部分地区和种植地在不同的时间段(长期或者短期)的氮添加对土壤中微生物的影响。氮沉降也同样对土壤中的微生物生物量产生相应的影响, 首先改变微生物的多样性和群落结构, 进而影响功能和环境; 不同水平的氮素添加影响土壤pH值, 引起土壤酸化。根据土壤环境的不同, 对土壤微生物群落的影响也不同。

## 关键词

土壤微生物, 氮循环, 氮沉降, 氮添加, 群落结构

# Effects of Nitrogen Deposition and Nitrogen Addition on Soil Microorganisms

Xueliang Wang, Yu Pan, Longtao Dou, Chong Yu, Jieping Tian, Yang Ye\*

Institute of Microbiology, Heilongjiang Academy of Sciences, Harbin Heilongjiang

Received: Jun. 25<sup>th</sup>, 2022; accepted: Jul. 22<sup>nd</sup>, 2022; published: Jul. 29<sup>th</sup>, 2022

## Abstract

Microorganisms are the most abundant, widespread and earliest biota on Earth. They are found in a variety of habitats, including soil, lakes, and oceans, with soil having the highest microbial community richness. The soil microbial community is the key link driving the nitrogen cycle. At the same time, natural nitrogen deposition and anthropogenic nitrogen addition also affect soil mi-

\*通讯作者。

croorganisms. This paper mainly summarizes the impact of atmospheric nitrogen deposition on soil microorganisms, as well as the medium- and long-term and Effects of short-term nitrogen addition on soil microbes. Nitrogen deposition changes soil microbial biomass, affects soil microbial diversity and community structure, and then affects microbial community functions and soil environment; nitrogen additions to varying degrees affect soil pH and cause soil acidification. The microbial community effect size also varied.

## Keywords

Soil Microorganisms, Nitrogen Cycle, Nitrogen Deposition, Nitrogen Addition, Community Structure

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. 引言

土壤是在气候、母质、植被(生物)、地形、时间综合作用下的产物,也是营养物质的地质循环和生物循环形成的。我们常说的细菌、古菌、真菌、病毒、原生动植物和显微藻类等都属于土壤中的微生物。其中细菌含量最多,总数可达 $10^6\sim 10^9$ 个/g,在土壤中微生物中占据了七到九成。然而细菌的总量受不同土壤影响产生的变化很大,并且受到土壤养分、水分、温度和pH的直接影响。作为微生物的生境,土壤的各项因素指标影响着微生物的数量与分布,同样地,微生物的活动对土壤环境也会产生影响。土壤中有有机碳和氮素含量会因为光能营养微生物的作用而增加,也为其他微生物创造了有利的生长条件。微生物驱动着地球的大部分氮(N)循环,但我们仍然缺乏对土壤氮添加过程的微生物的丰度和组成的变化的了解。本文主要总结了氮沉降或者氮肥的添加对土壤微生物群落结构、生物量等的影响。

## 2. 大气氮沉降对土壤微生物的影响

作为草地土壤生态系统中重要的组成部分,土壤微生物参与土壤的碳、氮的循环及其他形式的有机物的矿化过程[1],氮的沉降会对土壤微生物学特性有所影响,其中最显著的改变就是土壤中微生物的生物量[2][3],通过对细菌与真菌比值的调整,从而对土壤微生物群落结构进行改变[4]。然而从另一方面,Huang等[5]的研究表明,在沙漠草原的干燥土壤环境中,氮沉降无法改变土壤细菌与真菌的比值。Zechmeister-Boltenstern等[6]的研究表明,当氮沉降不低于 $32\text{ Kg/hm}^2\text{a}$ 时,真菌类群的生长代谢会停止。Demoling等[7]氮沉降试验研究表明氮沉降对土壤碳限制有所增加,他们的实验是在挪威森林进行模拟的,到达一定量的氮沉积会导致土壤微生物生物量和土壤微生物活性下降。此外,氮添加会改变土壤微生物功能多样性和结构组成[8][9]。在自然环境中植被、土壤的类型、氮添加量和添加速度也会因为氮沉降有所影响,多数研究结果表明,氮添加会使土壤微生物多样性和微生物生物量降低[10]。

YAN等[11]研究表明硝化细菌的生物量会因为氮的添加而有所增加,进而使土壤氮素的流失加剧,导致氨化细菌增加,固氮细菌减少。在北美阔叶林进行实验时发现,氮元素的释放对共生真菌生物量会有消极作用[12]。LU等[13]发现高氮处理使细菌生物量减少,会使菌根真菌微生物量会有明显下降。在其它相关的实验中我们会发现许多细菌和放线菌的丰度会随着施氮水平的增加而增加,而真菌随着氮处理水平的增加而减少[14][15],有些实验数据表明,氮沉降会抑制细菌生长,尤其对真菌的抑制效果更加

明显[16], Janssens 等[17]通过 Meta 分析也验证了相关的结论, 施氮降低了土壤微生物生物量。综上, 氮沉降是给土壤微生物生物量带来消极影响的重要因素之一。

氮的释放会对微生物多样性产生负面影响, 正如对土壤微生物进行氮添加影响的研究中所得到的结论, 土壤细菌和真菌多样性会随着施氮量的增加而下降[18], 这可能与植物和微生物间其他限制性资源的竞争、植物引起的土壤真菌和细菌生态位的多样性减少以及土壤酸化等因素有关[19] [20]。对土壤施放过多的氮肥会对生态系统的生物多样性产生影响, 而且这些影响往往都是消极的[21], 另一方面, 一些研究表明施氮未使土壤微生物多样性出现显著变化[22] [23], Fierer 等[23]通过 16s RNA 基因测序表明, 施氮对细菌多样性无显著影响, 但却对实验所在地微生物群落组成进行了改变, 而这种变化可能是氮有效性增加所导致的。

在氮添加响应对于土壤细菌群落结构影响的的试验中, 通过对氮肥释放所产生的氮元素增加, 土壤细菌活性和群落结构和功能全都发生了变化, 这可能是由于施氮缓解了土壤原本的氮限制所致[10]。短期和长期两种施氮方式对微生物引起的响应也各有不同, YAN 与 YUAN 认为, 短期性的对土壤微生物施氮会使富营养群体受到刺激, 与此不同的, 对土壤微生物进行长期施氮会引起土壤酸化等副作用, 进而对土壤中的细菌群落产生相反的消极影响[11] [24]。

### 3. 氮元素在土壤微生物中循环

氮(N)循环是微生物进行的最重要的土壤功能之一[25] [26]。固氮细菌通过利用生物圈中大部分可用的氮将二氮( $N_2$ )还原为铵( $NH_4^+$ )。其他微生物将有机氮分解为铵, 而硝化微生物将铵氧化为亚硝酸盐( $NO_2^-$ ), 然后转化为硝酸盐( $NO_3^-$ )。这是植物首选的氮形式。硝化微生物通过将氮返回大气并完成氮循环, 将硝酸盐还原为一氧化氮(NO)、一氧化二氮( $N_2O$ )和二氮( $N_2$ ) [27]。N 循环在控制  $N_2O$  排放等方面还发挥着额外的环境作用。负责 N 循环的土壤微生物通常对外部干扰非常敏感[28]。例如, 在诸多影响土壤氮循环过程, 长期农业施肥塑造相应原核生物群落已被证明是一种有效手段[29]。

反硝化和硝化通常涉及特定的氮转化微生物, 而这两种反应也是氮循环的重要组成部分。所谓的氨氧化, 就是使用氨氮加氧酶, 进而将氨氧化成羟胺, 这种转化是通过好氧氨氧化细菌(AOB)和古细菌(AOA)进行的[30]。虽然 AOA 和 AOB 可以共存并有助于土壤中的氨氧化, 但已发现 AOB 在推动管理的草地和耕地土壤中的氨氧化方面发挥着至关重要的作用[31] [32]。相比之下, 将硝酸盐还原为二氮( $N_2$ )的完全反硝化涉及一系列酶反应和不同的微生物群落, 这些微生物群落在系统发育上比氨氧化剂更异质[33]。在反硝化细菌中, 亚硝酸盐(由  $nirK^-$  和  $nirS^-$  的细菌携带)产生还原酶以将亚硝酸盐( $NO_2^-$ )转化为一氧化氮(NO), 另一方面, 含有  $nosZ$  的细菌产生  $N_2O$  还原酶来催化( $N_2O$ )还原为氮气[34]。因此,  $nirK$ 、 $nirS$  和  $nosZ$  是决定反硝化过程中  $N_2O$  和  $N_2$  产生的重要基因。

N 转化过程包括三个主要步骤: 1) 高分子量有机物的降解; 2) 矿化; 3) 硝化。每个步骤主要由不同的微生物驱动。真菌和原核生物分别是降解和矿化的主要驱动力[35]。氨氧化细菌和古细菌在硝化的限速过程中发挥着重要作用[36] [37]。微生物分类群转化 N 的能力各不相同, 一些分类群高度加速每个 N 转化步骤。例如, 原核生物分类群的分解能力, 尤其是它们产生分解酶的能力, 因分类群而异[38] [39]。氨氧化细菌和古细菌也有不同的氧化能力, 氨氧化细菌在高铵浓度下比氨氧化古细菌更具竞争力[31] [40] [41]。

### 4. 肥料的添加对土壤微生物的影响

生物固氮和氨化、硝化、反硝化是驱动土壤微生物的四种氮数转化的主要过程。 $nifH$ 、氨氧化古菌基因( $amoA$ -AOA)、氨氧化细菌基因( $amoA$ -AOB)和反硝化相关基因( $nirK$ )是对氮有固化作用细菌的四种主

要基因。N 是限制农业生态系统中净初级生产和土壤有机质(SOM)稳定的最重要的养分。为了克服潜在的 N 限制, 合成肥料通常用于提高植物生产力, 尽管它们也会导致不利的副作用, 例如富营养化、土壤退化和温室气体排放[42]。它们的过度使用还可以通过减少真菌和细菌多样性[43]和增加病原真菌活性[44]来破坏土壤内在养分循环。与合成肥料相比, 长期施用粪肥通常会提高表层和底土的总有机质和可溶性有机质含量[45], 对脲酶、蛋白酶以及纤维素等酶的活性有所提高, 以及  $\beta$ -葡萄糖苷酶[46], 并增加土壤原核生物和真菌多样性[47]。众所周知, 添加无机肥料会显著影响农业土壤中的氮循环[48]。然而, 施肥可能会产生不成比例的更大影响。首先, 施肥可以增加土壤有机氮含量(如蛋白质、肽、氨基酸、尿素), 这将改变底物浓度和有机氮与无机氮的相对比例[49]。其次, 添加无机肥料也是微生物群落更化学计量平衡(碳氮比以及微量元素)的营养来源重要体现[42]。它不但通过促进微生物的生长以及多样性, 进而对土壤理化性质进行了有效地改善[50], 还对微生物过程中的酶介导进行刺激[51][52]。施肥增加了微生物的生物量和活性, 从而提高了蛋白质、肽和氨基酸等有机氮的加工速率; 粪肥添加会导致微生物群落转向以真菌为主的微生物群落; 施肥增加了有机和无机氮的同化, 因为它对微生物生物量和活性有积极影响; 由于微生物生物量对碳的需求增加, 肥料应用增加了底土中的氮矿化。

#### 4.1. 长期施氮对土壤微生物的影响

施肥显著增加了表层和底土中的土壤有机质、总 N、溶解的有机 C 和  $\text{NH}_4^+$  含量。此外, 肥料的长期施用增加了土壤 MBC 和 MBN 的含量, 表层土壤中的含量远高于底土中的含量。土壤呼吸速率随着施肥量的增加而增加, 表层土壤的呼吸速率高于底土。

李皓等试验证明将有机肥和生物碳合理进行合理配比(与减氮)一起能改变对土壤微生物多样性的消极影响, 减少过度施用氮肥对生物环境的破坏[53]。而薛璟花等实验表明氮沉降的会使土壤 pH 值提高进而变成碱性, 这种变化无疑会对微生物群落产生不良的影响, 使土壤中的微生物量有所减少, 抑制真菌的生长, 在土壤的属性中真菌和细菌总量的比重就有所变化, 一般会有所减少[54]。氮长期释放会导致氮沉降, 高丰度的氮环境土壤会使得微生物功能多样性有所降低, 碳源微生物活性也会有明显的降低, 在另一方便微生物对单一碳源底物的利用能力也会降低, 这一变化是由于对土壤长期施氮使土壤微生物的 AWCD 值降低造成的。对土壤施氮会提高对土壤微生物的代谢活性, 也是微生物群落的代谢活性增强。吴松芹等[55]在研究氮沉降对滨海湿地土壤微生物的影响中对生物群落的代谢活性进行了研究, 研究结果显示, 低氮和高氮的处理均都使微生物对酸类碳源利用的活性有所降低, 而高氮处理使微生物群落对胺类碳源的利用能力有所提高; 王晶晶等在外源氮磷的输入对常绿阔叶林表层土壤微生物的影响实验中也得到了相似的结论, 也就是氮输入提高了土壤微生物对酚类和氨基酸类碳源的利用能力[56]。Blagodatskaya 等在研究中发现, 土壤微生物对碳源的摄入活性变化与土壤 pH 值的变化有很大的相关性[57], 也就是土壤的酸碱度因氮浓度增加而减少。这一结论也在王杰等在研究贝加尔针茅草原土壤微生物中得以验证[28]。对土壤释放氮素的增加会改变环境的理化性质, 不仅对酸碱度和土壤环境的化合物指标有所影响, 也会造成微生物群落对碳源的利用模式发生变化, 土壤微生物的代谢活性也随之有所变化。对土壤进行氮释放也会改变土壤微生物对底物的利用模式, 正如 Deforest 等在模拟大气氮沉降对密歇根州的阔叶林的研究, 根据他们的研究结果我们可以看出, 微生物群落对底物的利用效率由于硝酸氮的添加改变了异养型[58]。而根据 Frey 等在研究氮沉降对森林土壤微生物的响应中发现, 也同样得到了微生物对底物的利用度可以通过硝酸铵量进行调整[59]。

张彦东等在对金沙江干热河谷退化草地土壤微生物研究中表明, 当对土壤施加浓度比较高的硝酸铵氮肥会引起土壤微生物的生物量提高[60]。Frey 等通过长期对土壤施氮, 进而观察对温带阔叶林和红松林的影响, 氮的添加使土壤里真菌和细菌的生物量明显降低[59]。



冯蒙蒙等试验表明, 长期对土壤增加氮元素氮使得氨氧化古菌在土壤中的丰度增加, 但与此同时对完全氨氧化菌 Clade A 和 Clade B 在土壤中的总量没有产生明显变化[61]。这种添加释放, 使完全氨氧化菌在土壤氨氧化微生物类群中的比率降低。总氮和铵态氮含量对 Clade A 和 Clade B 丰度有提高作用。施加氮肥会降低土壤 pH 值和有机碳量, 使得土壤酸化。但是, 不同方式的氮肥施放对 Clade A 和 Clade B 丰度无明显影响, 然而氨氧化微生物的比率组成有所变化, 他们的比率有所增大。所以, 施氮的沉降使完全氨氧化菌在氨氧化微生物类群中的生存能力减弱。完全氨氧化菌丰度大小的重要影响因素就是土壤总氮和铵态氮。

## 4.2. 短期氮添加对微生物

宋珂辰等进行 2 年的短期不同氮添加量的实验表明: 在 0~10 cm 深处真菌的数量与氮添加量成反比, 当增加量过大时, 土壤微生物群落会有减少, 由于氮转化生物多样性的降低, 引起了土壤微生物的群落结构变化[62]。通过他们的实验我们看到, 短期对土壤施加氮肥, 0~10 cm 的土壤微生物生物量会有明显的产生影响, 且对土壤 mbN 影响相对于 mbC 明显[62]。在 0~10 cm 土层氮增加会抑制土壤真菌和细菌, 另一方面, 10~20 cm 不同氮增量对其他细菌的数量和丰度无影响。这种短期释放氮肥会对 0~10 cm 土层土碳氮含量有所增加, 且有益于氮转化微生物, 但对群落影响不大, 而高含量施放氮肥会改变氮转化微生物群落的结构。

崔亮对马铃薯田进行了短期氮添加实验, 实验表明, 如果增加土壤中氮肥的量, 马铃薯根际土壤菌数量会先增高而后降低[63]。杨亚东等研究表明, 有机肥的施放会对水稻氨氧化古菌和氨氧化细菌的群落结构、数量等各项指标都产生影响[64]。李依韦等研究表明, 对土壤的施肥方式有所改变时, 所释放的菌肥可对高玉米根迹菌群数量和多样性有所提高[65]。

通过一些其他的研究我们可以知道, 在等氮条件下, 烤烟根际土壤微生物可以通过有机无机肥的施放而提高[66]。李延亮等在黄土旱塬垄膜沟播种条件下, 如果通过无机有机肥的配施, 可以提高小麦产量[67]。谷岩等通过同样的方法, 提高了大豆土壤微生物的各项指标[68]。甘薯土壤微生物指标也通过陈晓光等依靠铵态氮施放有所提高[69]。

土壤细菌的参数指标会由于氮肥(尿素)的施放出现先升高后降低的情况, 这个数据是通过马冬云等研究结果证明的, 这种施用方法可以有效调节根际微生物区系[70]。马铃薯根际各个细菌指标, 也根据氮肥施放产生同样先增后减的现象。马铃薯根际土壤菌群也会由于氮肥施用而有所改变。

有研究表明, 土壤中氮含量增加会有效提高土壤细菌优势菌群丰度, 也对土壤细菌群落结构有所改变[71]。通过对项目的调研与数据分析我们可以知道, 对土壤短期施氮对土壤细菌群落的影响无相关性, 但高氮处理会提高微生物群落的丰度, 富营养型细菌与贫营养型类群丰度比率明显正相关[72] [73] [74]。Zhou 等在 2015 年研究表明, 酸杆菌纲和  $\alpha$ -变形菌纲在土壤中丰度的提高与铵态氮施放正相关。很多研究表明土壤的酸碱度对菌落组成有显著影响, 而在这其中,  $\text{NH}_4^+$  是微生物的一种重要氮源[75] [76]。

## 5. 结论

随着国内人口的增加, 目前提高粮食产量, 合理持久地利用好土地资源是国家满足人民温饱的基础。早期各种肥料的使用, 对土壤微生物群落结构与生物量造成了不同程度的影响, 我们要根据土地本身的情况, 合理的使用有机肥对土地进行治理, 培养优势植物根系菌, 例如可利用的有机碳的增加氮、土壤微生物量、土壤基础呼吸、酶活性和团聚体稳定性。人为引入一些有益微生物, 不仅可以提高土壤生态肥力, 增强土壤在生态系统对有害物质的吸收净化能力, 也会使陆地生态系统实现良性循环, 改善生存环境。

## 基金项目

黑龙江省科学院人才队伍建设平台项目(RC2022SW01)。

## 参考文献

- [1] Zhao, H., Sun, J., Xu, X., *et al.* (2017) Stoichiometry of Soil Microbial Biomass Carbon and Microbial Biomass Nitrogen in China's Temperate and Alpine Grasslands. *European Journal of Soil Biology*, **83**, 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.eisobi.2017.09.007>
- [2] Chen, D., Lan, Z., Hu, S., *et al.* (2015) Effects of Nitrogen Enrichment on Belowground Communities in Grassland: Relative Role of Soil Nitrogen Availability vs. Soil Acidification. *Soil Biology and Biochemistry*, **89**, 99-108. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.06.028>
- [3] 洪丕征, 刘世荣, 于浩龙, 郝建. 模拟氮沉降对红椎人工幼龄林土壤微生物生物量和微生物群落结构的影响[J]. 山东大学学报(理学版), 2016, 51(5): 18-28.
- [4] Leff, J.W., Jones, S.E., Prober, S.M., *et al.* (2015) Consistent Responses of Soil Microbial Communities to Elevated Nutrient Inputs in Grasslands across the Globe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **112**, 10967-10972. <https://doi.org/10.1073/pnas.1508382112>
- [5] Huang, G., Li, Y. and Su, Y.G. (2015) Divergent Responses of Soil Microbial Communities to Water and Nitrogen Addition in a Temperate Desert. *Geoderma*, **251**, 55-64. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2015.03.018>
- [6] Zechmeister-Boltenstern, S., Michel, K. and Pfeffer, M. (2011) Soil Microbial Community Structure in European Forests in Relation to Forest Type and Atmospheric Nitrogen Deposition. *Plant and Soil*, **343**, 37-50. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0528-6>
- [7] Demoling, F., Nilsson, L.O. and Bååth, E. (2008) Bacterial and Fungal Response to Nitrogen Fertilization in Three Coniferous Forest Soils. *Soil Biology and Biochemistry*, **40**, 370-379. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.08.019>
- [8] 王杰, 李刚, 修伟明, 赵建宁, 王慧, 杨殿林. 贝加尔针茅草原土壤微生物功能多样性对氮素和水分添加的响应[J]. 草业学报, 2014, 23(4): 343-350.
- [9] Allison, S.D., *et al.* (2013) Microbial Abundance and Composition Influence Litter Decomposition Response to Environmental Change. *Ecology*, **94**, 714-725. <https://doi.org/10.1890/12-1243.1>
- [10] Wang, H., Liu, S., 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 and Biochemistry*, **127**, 22-30. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.08.022>
- [11] Yan, G.Y., Xing, Y.J., Han, S.J., *et al.* (2020) Long-Time Precipitation Reduction and Nitrogen Deposition Increase Alter Soil Nitrogen Dynamic by Influencing Soil Bacterial Communities and Functional Groups. *Pedosphere*, **30**, 363-378. [https://doi.org/10.1016/S1002-0160\(19\)60834-9](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(19)60834-9)
- [12] Van Diepen, L.T.A., Lilleskov, E.A. and Pregitzer, K.S. (2011) Simulated Nitrogen Deposition Affects Community Structure of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Northern Hardwood Forests. *Molecular Ecology*, **20**, 799-811. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04969.x>
- [13] Lu, X., Mo, J., Gilliam, F.S., *et al.* (2010) Effects of Experimental Nitrogen Additions on Plant Diversity in an Old-Growth Tropical Forest. *Global Change Biology*, **16**, 2688-2700. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02174.x>
- [14] Averill, C., Dietze, M.C. and Bhatnagar, J.M. (2018) Continental-Scale Nitrogen Pollution Is Shifting Forest Mycorrhizal Associations and Soil Carbon Stocks. *Global Change Biology*, **24**, 4544-4553. <https://doi.org/10.1111/gcb.14368>
- [15] Jo, I., Fei, S., Oswald, C.M., *et al.* (2019) Shifts in Dominant Tree Mycorrhizal Associations in Response to Anthropogenic Impacts. *Science Advances*, **5**, eaav6358. <https://doi.org/10.1111/gcb.14368>
- [16] Zhou, Z., Wang, C., Zheng, M., *et al.* (2017) Patterns and Mechanisms of Responses by Soil Microbial Communities to Nitrogen Addition. *Soil Biology and Biochemistry*, **115**, 433-441. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.09.015>
- [17] Janssens, I.A., Dieleman, W., Luyssaert, S., *et al.* (2010) Reduction of Forest Soil Respiration in Response to Nitrogen Deposition. *Nature Geoscience*, **3**, 315-322. <https://doi.org/10.1038/ngeo844>
- [18] Kaspari, M., Bujan, J., Weiser, M.D., *et al.* (2017) Biogeochemistry Drives Diversity in the Prokaryotes, Fungi, and Invertebrates of a Panama Forest. *Ecology*, **98**, 2019-2028. <https://doi.org/10.1002/ecy.1895>
- [19] Yan, G., Han, S., Wang, Q., *et al.* (2021) Variations of the Effects of Reduced Precipitation and N Addition on Microbial Diversity among Different Seasons in a Temperate Forest. *Applied Soil Ecology*, **166**, Article ID: 103995. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2021.103995>

- [20] Lauber, C.L., Hamady, M., Knight, R., *et al.* (2009) Pyrosequencing-Based Assessment of Soil pH as a Predictor of Soil Bacterial Community Structure at the Continental Scale. *Applied and Environmental Microbiology*, **75**, 5111-5120. <https://doi.org/10.1128/AEM.00335-09>
- [21] Carfrae, J.A., Skene, K.R., Sheppard, L.J., *et al.* (2006) Effects of Nitrogen with and without Acidified Sulphur on an Ectomycorrhizal Community in a Sitka Spruce (*Picea sitchensis* Bong. Carr) Forest. *Environmental Pollution*, **141**, 131-138. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2005.08.020>
- [22] Gilliam, F.S. (2006) Response of the Herbaceous Layer of Forest Ecosystems to Excess Nitrogen Deposition. *Journal of Ecology*, **94**, 1176-1191. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01155.x>
- [23] Bobbink, R., Hicks, K., Galloway, J., *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>
- [24] Yuan, X., Knelman, J.E., Gasarch, E., *et al.* (2016) Plant Community and Soil Chemistry Responses to Long-Term Nitrogen Inputs Drive Changes in Alpine Bacterial Communities. *Ecology*, **97**, 1543-1554. <https://doi.org/10.1890/15-1160.1>
- [25] Fitter, A.H., Gilligan, C.A., Hollingworth, K., *et al.* (2005) Biodiversity and Ecosystem Function in Soil. *Functional Ecology*, **19**, 369-377. <https://doi.org/10.1111/j.0269-8463.2005.00969.x>
- [26] Wallenstein, M.D. and Vitgalys, R.J. (2005) Quantitative Analyses of Nitrogen Cycling Genes in Soils. *Pedobiologia*, **49**, 665-672. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2005.05.005>
- [27] Galloway, J.N., Townsend, A.R., Erisman, J.W., *et al.* (2008) Transformation of the Nitrogen Cycle: Recent Trends, Questions, and Potential Solutions. *Science*, **320**, 889-892. <https://doi.org/10.1126/science.1136674>
- [28] Melero, S., Madejón, E., Ruiz, J.C., *et al.* (2007) Chemical and Biochemical Properties of a Clay Soil under Dryland Agriculture System as Affected by Organic Fertilization. *European Journal of Agronomy*, **26**, 327-334. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2006.11.004>
- [29] Sun, R., Guo, X., Wang, D., *et al.* (2015) Effects of Long-Term Application of Chemical and Organic Fertilizers on the Abundance of Microbial Communities Involved in the Nitrogen Cycle. *Applied Soil Ecology*, **95**, 171-178. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2015.06.010>
- [30] Prosser, J.I., Hink, L., Gubry-Rangin, C., *et al.* (2020) Nitrous Oxide Production by Ammonia Oxidizers: Physiological Diversity, Niche Differentiation and Potential Mitigation Strategies. *Global Change Biology*, **26**, 103-118. <https://doi.org/10.1111/gcb.14877>
- [31] Di, H.J., Cameron, K.C., Shen, J.P., *et al.* (2009) nitrification Driven by Bacteria and Not Archaea in Nitrogen-Rich Grassland Soils. *Nature Geoscience*, **2**, 621-624. <https://doi.org/10.1038/ngeo613>
- [32] Jia, Z. and Conrad, R. (2009) Bacteria Rather than Archaea Dominate Microbial Ammonia Oxidation in an Agricultural Soil. *Environmental Microbiology*, **11**, 1658-1671. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2009.01891.x>
- [33] Saggari, S., Jha, N., Deslippe, J., *et al.* (2013) Denitrification and N<sub>2</sub>O:N<sub>2</sub> Production in Temperate Grasslands: Processes, Measurements, Modelling and Mitigating Negative Impacts. *Science of the Total Environment*, **465**, 173-195. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2012.11.050>
- [34] Kuypers, M.M.M., Marchant, H.K. and Kartal, B. (2018) The Microbial Nitrogen-Cycling Network. *Nature Reviews Microbiology*, **16**, 263-276. <https://doi.org/10.1038/nrmicro.2018.9>
- [35] Moore, J.C., McCann, K., Setälä, H., *et al.* (2003) Top-Down Is Bottom-Up: Does Predation in the Rhizosphere Regulate Aboveground Dynamics? *Ecology*, **84**, 846-857. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[0846:TIBDPI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0846:TIBDPI]2.0.CO;2)
- [36] Kowalchuk, G.A. and Stephen, J.R. (2001) Ammonia-Oxidizing Bacteria: A Model for Molecular Microbial Ecology. *Annual Review of Microbiology*, **55**, 485-529. <https://doi.org/10.1146/annurev.micro.55.1.485>
- [37] Isobe, K., Ohte, N., Oda, T., *et al.* (2015) Microbial Regulation of Nitrogen Dynamics along the Hillslope of a Natural Forest. *Frontiers in Environmental Science*, **2**, Article No. 63. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2014.00063>
- [38] Fierer, N., Bradford, M.A. and Jackson, R.B. (2007) Toward an Ecological Classification of Soil Bacteria. *Ecology*, **88**, 1354-1364. <https://doi.org/10.1890/05-1839>
- [39] Zimmerman, A.E., Martiny, A.C. and Allison, S.D. (2013) Microdiversity of Extracellular Enzyme Genes among Sequenced Prokaryotic Genomes. *The ISME Journal*, **7**, 1187-1199. <https://doi.org/10.1038/ismej.2012.176>
- [40] Chen, Y., Xu, Z., Hu, H., *et al.* (2013) Responses of Ammonia-Oxidizing Bacteria and Archaea to Nitrogen Fertilization and Precipitation Increment in a Typical Temperate Steppe in Inner Mongolia. *Applied Soil Ecology*, **68**, 36-45. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2013.03.006>
- [41] Banning, N.C., Maccarone, L.D., Fisk, L.M., *et al.* (2015) Ammonia-Oxidising Bacteria Not Archaea Dominate Nitrification Activity in Semi-Arid Agricultural Soil. *Scientific Reports*, **5**, Article No. 11146. <https://doi.org/10.1038/srep11146>

- [42] Sarker, J.R., Singh, B.P., Dougherty, W.J., *et al.* (2018) Impact of Agricultural Management Practices on the Nutrient Supply Potential of Soil Organic Matter under Long-Term Farming Systems. *Soil and Tillage Research*, **175**, 71-81. <https://doi.org/10.1016/j.still.2017.08.005>
- [43] Dai, Z., Su, W., Chen, H., *et al.* (2018) Long-Term Nitrogen Fertilization Decreases Bacterial Diversity and Favors the Growth of Actinobacteria and Proteobacteria in Agro-Ecosystems across the Globe. *Global Change Biology*, **24**, 3452-3461. <https://doi.org/10.1111/gcb.14163>
- [44] Paungfoo-Lonhienne, C., Yeoh, Y.K., Kasinadhuni, N.R.P., *et al.* (2015) Nitrogen Fertilizer Dose Alters Fungal Communities in Sugarcane Soil and Rhizosphere. *Scientific Reports*, **5**, Article No. 8678. <https://doi.org/10.1038/srep08678>
- [45] Yan, Z., Chen, S., Dari, B., *et al.* (2018) Phosphorus Transformation Response to Soil Properties Changes Induced by Manure Application in a Calcareous Soil. *Geoderma*, **322**, 163-171. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.02.035>
- [46] Chang, E.H., Chung, R.S. and Tsai, Y.H. (2007) Effect of Different Application Rates of Organic Fertilizer on Soil Enzyme Activity and Microbial Population. *Soil Science and Plant Nutrition*, **53**, 132-140. <https://doi.org/10.1111/j.1747-0765.2007.00122.x>
- [47] Francioli, D., Schulz, E., Lentendu, G., *et al.* (2016) Mineral vs. Organic Amendments: Microbial Community Structure, Activity and Abundance of Agriculturally Relevant Microbes Are Driven by Long-Term Fertilization Strategies. *Frontiers in Microbiology*, **7**, Article No. 1446. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01446>
- [48] Wyngaard, N., Franklin, D.H., Habteselassie, M.Y., *et al.* (2016) Legacy Effect of Fertilization and Tillage Systems on Nitrogen Mineralization and Microbial Communities. *Soil Science Society of America Journal*, **80**, 1262-1271. <https://doi.org/10.2136/sssaj2016.03.0070>
- [49] Ma, Q., Wu, L., Wang, J., *et al.* (2018) Fertilizer Regime Changes the Competitive Uptake of Organic Nitrogen by Wheat and Soil Microorganisms: An *In-Situ* Uptake Test Using <sup>13</sup>C, <sup>15</sup>N Labelling, and <sup>13</sup>C-PLFA Analysis. *Soil Biology and Biochemistry*, **125**, 319-327. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.08.009>
- [50] Schlegel, A.J., Assefa, Y., Bond, H.D., *et al.* (2017) Changes in Soil Nutrients after 10 Years of Cattle Manure and Swine Effluent Application. *Soil and Tillage Research*, **172**, 48-58. <https://doi.org/10.1016/j.still.2017.05.004>
- [51] Farrell, M., Macdonald, L.M., Hill, P.W., *et al.* (2014) Amino Acid Dynamics across a Grassland Altitudinal Gradient. *Soil Biology and Biochemistry*, **76**, 179-182. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.05.015>
- [52] Farrell, M., Prendergast-Miller, M., Jones, D.L., *et al.* (2014) Soil Microbial Organic Nitrogen Uptake Is Regulated by Carbon Availability. *Soil Biology and Biochemistry*, **77**, 261-267. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.07.003>
- [53] 李皓, 甄怡铭, 张子旋, 等. 减氮配施有机物质对麦田土壤性质和小麦产量的影响[J]. 水土保持学报, 2022, 36(2): 166-172.
- [54] 薛璟花, 莫江明, 李炯, 等. 氮沉降增加对土壤微生物的影响[J]. 生态环境, 2005, 14(5): 777-782.
- [55] 吴松芹, 汪成忠, 李梦莎. 模拟氮沉降对滨海湿地土壤微生物功能多样性的影响[J]. 土壤, 2017, 49(6): 1153-1158.
- [56] 王晶晶, 樊伟, 崔珺, 等. 氮磷添加对亚热带常绿阔叶林土壤微生物群落特征的影响[J]. 生态学报, 2017, 37(24): 8361-8373.
- [57] Blagodatskaya, E.V. and Anderson, T.H. (1998) Interactive Effects of pH and Substrate Quality on the Fungal-to-Bacterial Ratio and qCO<sub>2</sub> of Microbial Communities in Forest Soils. *Soil Biology and Biochemistry*, **30**, 1269-1274. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(98\)00050-9](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(98)00050-9)
- [58] DeForest, J.L., Zak, D.R., Pregitzer, K.S., *et al.* (2004) Atmospheric Nitrate Deposition, Microbial Community Composition, and Enzyme Activity in Northern Hardwood Forests. *Soil Science Society of America*, **68**, 132-138. <https://doi.org/10.2136/sssaj2004.1320>
- [59] Frey, S.D., Knorr, M., Parrent, J.L., *et al.* (2004) Chronic Nitrogen Enrichment Affects the Structure and Function of the Soil Microbial Community in Temperate Hardwood and Pine Forests. *Forest Ecology and Management*, **196**, 159-171. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.03.018>
- [60] 张彦东, 孙志虎, 沈有信. 施肥对金沙江干热河谷退化草地土壤微生物的影响[J]. 水土保持学报, 2005, 19(2): 88-91.
- [61] 冯蒙蒙, 林永新, 贺子洋, 等. 亚热带米槠天然林土壤氨氧化微生物对模拟氮沉降的响应[J]. 应用生态学报, 2022, 33(6): 1622-1628.
- [62] 宋珂辰, 王星, 许冬梅, 等. 短期氮添加对荒漠草原土壤微生物特征的影响[J]. 水土保持学报, 2022, 36(3): 303-310+318.
- [63] 崔亮, Kristiina Laanemets, 刘冠求, 等. 控施氮肥对马铃薯根际土壤微生物及酶活性的影响[J]. 辽宁农业科学, 2022(1): 25-29.



- [64] 杨亚东, 张明才, 胡君蔚, 等. 施氮肥对华北平原土壤氨氧化细菌和古菌数量及群落结构的影响[J]. 生态学报, 2017, 37(11): 3636-3646.
- [65] 李依韦, 毕佳欣, 袁琴, 等. 不同施肥处理玉米根际微生物种群结构及代谢多样性[J]. 中国微生态学杂志, 2020, 32(1): 21-24.
- [66] 李栋宇, 靳辉勇, 屠乃美, 等. 等氮条件下有机无机配施对烤烟根际土壤微生物功能多样性的影响[J]. 西南农业学报, 2018, 31(11): 2361-2365.
- [67] 李延亮, 孟丽霞, 谢英荷, 等. 黄土旱塬垄膜沟播小麦产量及土壤微生物量对施肥的响应[J]. 应用与环境生物学报, 2018, 24(4): 805-812.
- [68] 谷岩, 吴春胜, 王振民, 等. 不同施肥处理对大豆根际土壤微生物和酶活性的影响[J]. 大豆科学, 2010, 29(6): 1008-1011.
- [69] 陈晓光, 李洪民, 张爱君, 等. 氮素形态对甘薯土壤微生物及酶活性的影响[J]. 西南农业学报, 2017, 30(3): 619-623.
- [70] 马冬云, 郭天财, 宋晓, 等. 尿素施用量对小麦根际土壤微生物数量及土壤酶活性的影响[J]. 生态学报, 2007, 27(12): 5222-5228.
- [71] 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.
- [72] 郝亚群, 谢麟, 陈岳民, 等. 中亚热带地区氮沉降对杉木幼林土壤细菌群落多样性及组成的影响[J]. 应用生态学报, 2018, 29(1): 53-58. <https://doi.org/10.13287/j.1001-9332.201801.034>
- [73] Lin, C.S. and Wu, J.T. (2014) Environmental Factors Affecting the Diversity and Abundance of Soil Photomicrobes in Arid Lands of Subtropical Taiwan. *Geomicrobiology Journal*, **31**, 350-359. <https://doi.org/10.1080/01490451.2013.828135>
- [74] Li, H., Xu, Z., Yang, S., *et al.* (2016) Responses of Soil Bacterial Communities to Nitrogen Deposition and Precipitation Increment Are Closely Linked with Aboveground Community Variation. *Microbial Ecology*, **71**, 974-989. <https://doi.org/10.1007/s00248-016-0730-z>
- [75] Zeng, J., Liu, X., Song, L., *et al.* (2016) Nitrogen Fertilization Directly Affects Soil Bacterial Diversity and Indirectly Affects Bacterial Community Composition. *Soil Biology and Biochemistry*, **92**, 41-49. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.09.018>
- [76] Ling, N., Chen, D., Guo, H., *et al.* (2017) Differential Responses of Soil Bacterial Communities to Long-Term N and P Inputs in a Semi-Arid Steppe. *Geoderma*, **292**, 25-33. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.01.013>