

氮沉降对北方森林土壤微生物的影响研究进展

罗维¹,黄雅曦¹,国微²,王庆贵¹

(¹黑龙江大学农业资源与环境学院,哈尔滨 150080;²长白山科学研究院,吉林延边 133613)

摘要:大气氮沉降导致土壤有效氮含量增加,将改变作为陆地生态系统重要组成部分的土壤微生物群落结构,尤其在高纬度氮限制地区,土壤微生物对这种变化更为敏感。北方森林地处高纬度地区,氮沉降将改变其土壤微生物的结构、功能和动态。为全面了解近年来氮沉降对北方森林土壤微生物的影响,笔者综述了氮沉降对北方森林土壤微生物量、群落结构和生物多样性、功能和酶活性等方面的影响。结果表明:(1)氮沉降减少了土壤微生物量;(2)氮沉降改变土壤中真菌与细菌,革兰氏阴性细菌(G⁻)与革兰氏阳性细菌(G⁺)之间的比值,而这种改变大多数是趋向于减小;(3)氮沉降加剧,将导致土壤微生物群落中贫营养微生物处于劣势地位,富营养微生物处于优势地位,间接地影响了微生物群落结构和生物多样性;(4)氮沉降抑制了微生物呼吸,但对于土壤酶的影响尚无统一规律;(5)氮沉降改变了微生物底物利用模式,导致土壤微生物对复杂有机物质的分解能力下降;(6)氮沉降导致固氮基因等功能基因相对丰度下降。

关键词:氮沉降;北方森林;土壤微生物量;土壤微生物呼吸;土壤酶活性

中图分类号:X171.1

文献标志码:A

论文编号:casb16110047

Research Progress of Nitrogen Deposition Effect on Soil Microorganism in Boreal Forest

Luo Wei¹, Huang Yaxi¹, Guo Wei², Wang Qinggui¹

(¹College of Agricultural Resource and Environment, Heilongjiang University, Harbin 150080;

²Changbaishan Academy of Science, Yanbian Jilin 133613)

Abstract: Atmospheric nitrogen deposition leads to an increase in available nitrogen (N) content in the soil, which will change the soil microbial community structure as an important part of terrestrial ecosystem, especially in the area of high latitude N limitation, soil microorganisms are more sensitive to this change. The boreal forest is located in high latitude, and N deposition will change soil microbial community structure, function and dynamics. To fully understand the effect of N deposition on soil microbes in boreal forest, the authors summarized the effect of N deposition on boreal forest soil microbial biomass, community structure and biodiversity, function and enzyme activity and so on. The results showed that: (1) N deposition reduced soil microbial biomass; (2) nitrogen deposition altered the ratio between fungi and bacteria, Gram-negative bacteria (G⁻) and Gram-positive bacteria (G⁺) in soil, most of the change tended to decrease; (3) the increase of N deposition might lead to nutrient poor microorganisms in disadvantaged status and nutrient rich microorganisms in dominant position in soil microbial communities, which indirectly affected the microbial community structure and biodiversity; (4) N deposition inhibited microbial respiration, but the influence on soil

基金项目:国家自然科学基金项目“大兴安岭北方森林细根动态和形态特征对氮沉降的响应”(41575137),“大兴安岭北方森林生态系统对N沉降增加的响应”(31370494),“小兴安岭阔叶红松林生态系统对N沉降增加的响应”(31170421),“气候变化背景下小兴安岭阔叶红松林土壤碳汇变化机理”(31070406);黑龙江省自然科学基金重点项目“黑龙江省寒温带针叶林生态系统碳循环对模拟N沉降的响应”(ZD201406);长白山科学研究院开放基金项目“长白山阔叶红松林生态系统细根动态和形态特征对氮沉降的响应”(2016001)。

第一作者简介:罗维,男,1995年出生,江西新余人,硕士,研究方向为土壤微生物对氮沉降的响应。通信地址:150080 黑龙江省哈尔滨市南岗区学府路74号 黑龙江大学农业资源与环境学院,E-mail:646671770@qq.com。

通讯作者:王庆贵,男,1970年出生,河北邢台人,教授,博士,主要从事生态系统生态学研究。通信地址:150080 黑龙江省哈尔滨市南岗区学府路74号 黑龙江大学农业资源与环境学院,E-mail:qgwang1970@163.com。

收稿日期:2016-11-09,修回日期:2017-02-06。

enzyme had no uniform law; (5) N deposition changed microbial substrate utilization patterns, which led to the decline of soil microbial decomposition of complex organic matter; (6) N deposition resulted in a decrease in the relative abundance of N fixing genes and other functional genes.

Key words: nitrogen deposition; boreal forest; soil microbial biomass; soil microbial respiration; soil enzyme activity

0 引言

自工业革命以来,人类通过工业生产氮肥等一系列活动使得输入到地球陆地表面的活性氮含量增加了近一倍^[1]。地处高纬度地区的生态系统,例如北方森林,常常因为低速率的生物固氮和缓慢的土壤矿化作用而产生强烈的氮限制^[2]。因此,人为导致的氮输入增加,将有可能增加这些生态系统的生产力和固碳速率^[1]。然而,过量的氮沉降也会导致土壤酸化、盐基离子流失、微生物活性下降、硝酸根离子淋溶等现象,将产生一系列生态问题^[3-5]。

土壤微生物作为土壤中的活性成分,其群落组成和功能在整个森林生态系统中具有重要意义。在北方森林生态系统中,土壤微生物主要生活于低氮水平中,随着北方森林生态系统由氮限制向氮饱和状态的转变,土壤微生物的群落结构和功能也会随之改变^[6]。微生物群落结构和功能的变化可能在各种尺度上都具有重大的影响,特定的微生物种群决定关键的碳氮循环过程,例如木质素降解、固氮和硝化作用。总体来说,这些小规模化学反应可以通过影响温室气体生产和陆地生态系统保留添加氮的能力来造成大规模的影响^[7]。对此,笔者从土壤微生物量、活性、群落组成和功能等方面综述了其对大气氮沉降的响应,以期为深入研究土壤微生物对大气氮沉降的响应提供参考依据。

1 氮沉降对土壤微生物量的影响

Linda 等^[8]在对长期施氮的哈佛森林(Harvard forest)进行模拟氮沉降试验研究中发现,与对照组相比,微生物量显著减少了24%,Compton 等^[7]也得出了相似的结论。Forest 等^[9]在对美国密歇根州北方森林进行模拟氮沉降的试验中发现硝酸根离子的添加显著减少了土壤微生物量,比对照组减少了18%。Maaroufi 等^[10]在对瑞典北方森林做长期模拟氮沉降的试验中发现微生物量显著下降。Janssens 等^[11]运用 Meta 分析法综合分析了60多个模拟氮沉降试验结果后发现,氮添加显著减少了土壤微生物量。Fredrik 等^[12]在对瑞典北方森林做模拟氮沉降试验中发现,其平均微生物量下降了40%。然而,并不是所有研究都表明氮沉降会降低微生物量。Zak 等^[13]在对美国密歇根州的北方森林做模拟氮沉降的试验中发现微生物量没有明显变化。Stevend 等^[14]在阿拉斯加北方森林模

拟氮沉降的试验也发现氮添加对微生物量没有影响。许可等^[15]在对温带辽东人工栎林的3年施氮研究中发现施氮样地的微生物量比对照样地明显上升。目前,学术界还不能确定造成以上结果的具体原因,可能是各地森林植被类型、土壤环境、气候条件、外源氮添加量不同等原因造成的。

2 氮沉降对微生物群落结构和多样性的影响

2.1 氮沉降对真菌群落结构和多样性的影响

2.1.1 氮沉降对腐生真菌的影响 外源氮的输入对腐生真菌的影响是多样的,减少^[20]和不变^[21]都有报道。然而,大多数研究表明氮沉降抑制腐生真菌的活性。腐生真菌在土壤物质循环过程中扮演重要角色,腐生真菌生物量的减少会明显抑制分解效率。在美国密歇根州,腐生真菌生物量的减少会直接导致木质素分解酶活性的下降^[9],增加可溶性有机碳(DOC)的流失^[22]和土壤碳库含量^[23]。木质素分解酶活性主要与腐生真菌有关。Berg 等^[24]发现在凋落物分解后期,当分解速率更依赖于木质素浓度时,增加氮沉积和凋落物含氮量会抑制分解速率。木质素浓度的增加和木质素分解酶活性的降低导致了后期分解速率的降低,Linda 等^[8]的研究数据显示这种变化至少一部分是由于腐生真菌生物量所驱动的,而不是单纯的酶活性下降。

2.1.2 氮沉降对菌根真菌的影响 通过沉积或施肥来增加氮的有效性已被证明对外生菌根真菌(EMF)生物群落有巨大的影响,先前的研究可以得出两个一般性结论^[6]:首先,氮增加减少了EMF子实体的数量、物种丰富度和组成^[16-17]。其次,虽然EMF群落的总地下物种丰富度可能不变^[18]或下降^[19],但通常生活在根尖上的那些物种相对频率下降,而其他物种增加。Frey 等^[6]在长期施氮的哈佛森林进行模拟氮沉降的试验中发现,在对照样地中,乳杆菌占EMF群落的主导地位,但在低氮条件下却几乎消失;相反,相对丰度在氮添加样地占主导地位的多孔菌目,其相对丰富度在对照样地从33.7%下降到低于12%,证明了氮添加能显著影响EMF的生物群落。然而,Lilleskov 等^[19]在对阿拉斯加北方森林的模拟氮沉降试验发现乳杆菌的相对频率随氮有效性的增加而增加。在不同生态系统中,相同EMF种类对氮添加响应的变化可能是由于非生物因素不同造成的;或者,由于这些生态系统物种组成成分

的不同,造成了该物种和其宿主之间的竞争性作用或者对无氮添加的响应不同。

Linda等^[8]在美国密歇根州进行的长期模拟氮沉降试验中发现,氮输入会显著减少丛枝菌根真菌(AMF)生物量。Diepen等^[25]在该试验样地也得出了相似的结论。与长期试验所得到的结果相反,一些短期的田间试验发现氮沉降不会造成AMF生物量的下降。例如,Garcia和Treseder等^[26-27]分别通过1年和2年的模拟氮沉降试验后发现氮沉降增加了AMF生物量。长期氮沉降倾向于减少AMF生物量,但这并不是绝对的。例如Eom等^[28]通过9年的模拟氮沉降试验发现氮沉降增加了AMF生物量。Phillip和Fahey^[29]在对温带森林进行2年模拟氮沉降试验后发现氮沉降显著降低了AMF丰富度。造成上述研究结果出现较大差异性的原因,可能源于试验初期各试验样地的土壤营养元素的有效性差异。

2.2 氮沉降对细菌群落结构和多样性的影响

Fontaine和Fierer等^[30-31]认为在氮沉降背景下,具有快速生长速率并且依赖于不稳定碳源的微生物群体,在外源营养输入时其物种丰富度倾向于增加,而在低营养条件下繁殖并且生长缓慢的微生物群体,在外源营养输入时其物种丰富度会倾向于下降。例如,Ramirez等^[32]在模拟氮沉降研究中发现放线菌门和硬壁菌门的相对丰富度分别增加了11.8%和2%,而酸杆菌门、疣微菌门、蓝细菌、浮霉菌门和 δ -变形菌相对丰富度分别下降了13.5%、5%、1%、1%和1%。一般而言,氮沉降会增加放线菌门和硬壁菌门的相对丰富度,会减少酸杆菌门和疣微菌门的相对丰富度,该发现和以前田间试验的结果类似^[33-35]。

在根际圈,革兰氏阴性细菌(G⁻)比革兰氏阳性细菌(G⁺)更加常见^[37]。Compton等^[7]研究发现,氮添加导致G⁺(例如芽孢杆菌等)相对丰富度显著上升,大约占整个细菌总量的2/3,G⁺:G⁻显著下降。类似的试验结果也出现在了其他研究中^[8,12,36]。上述情况发生的潜在原因可能是氮沉降降低了植物对地下根系组织的碳分配,从而导致了G⁻比G⁺受到更大的影响^[38]。

2.3 氮沉降对土壤真菌:细菌的影响

真菌:细菌的主导地位是一种广泛使用的度量标准,它为土壤生态学家提供了一种有效的手段来评估环境变化和土壤微生物群落功能结构的变化。例如,如果要对比生物群落对分解作用的贡献,应该直接使用与生长相关的参数来测量。如果碳固存是生态系统中的重要过程,并且真菌细胞壁组分的量积累可能影响该过程,那么真菌残基的测量可能最重要;同时,如

果碳固存被认为与碳利用效率(CUE)相关,则用于生长的底物就与所呼吸的量相对应^[39]。然而,近些年的研究表明,随着大气氮沉降的增加,真菌:细菌趋向于减少。Mark等^[40]在密歇根州黑橡木/红橡木林中研究发现,氮沉降显著减少了真菌:细菌。Demoling等^[36]的研究也发现,尽管氮沉降同时减少了真菌和细菌的生物量,但是真菌生物量的减少程度显著大于细菌。然而,Mark等^[40]在糖枫/椴树林中发现,真菌:细菌趋向于增加,尽管该现象并不明显。同时,Maaroufi等^[10]研究表明,尽管氮沉降显著减少了真菌生物量,但由于细菌生物量减少不显著,导致真菌:细菌无明显变化。Stevend等^[14]在阿拉斯加的研究也表明氮沉降没有明显改变真菌:细菌。上述研究结果的不同,可能是由于各试验样地物理环境差别较大而导致的。

3 氮沉降对微生物活性的影响

3.1 氮沉降对土壤酶的影响

土壤酶作为森林土壤的主要活跃成分之一,在土壤物质分解过程中起重要作用,其活性可以作为土壤环境评判的指标之一。而土壤微生物作为土壤酶的主要来源,故可以用土壤酶活性来判断土壤微生物的活性。对此,笔者主要从氮沉降对脲酶、 β -葡萄糖苷酶、过氧化酶、磷酸酶、酚氧化酶等几个方面来论述氮沉降对土壤酶的影响。

脲酶主要是促进有机植物的水解生成氨和二氧化碳,其活性与土壤有机质和全氮含量等呈正相关。目前氮沉降对脲酶的影响主要变现为促进作用。例如刘星等^[41]在对山西太岳山油松人工林和天然林土壤酶活性的研究中发现施氮显著提高了土壤脲酶的活性。其他类似的试验研究也表明脲酶的活性与施氮量呈显著的正相关^[42-43]。

土壤 β -葡萄糖苷酶主要是将纤维素分解为葡萄糖的限制酶,其活性与土壤有机质含量呈正相关。目前氮沉降对 β -葡萄糖苷酶的影响还没有一个统一的答案。例如Frey和Stevend等^[6,14]研究发现氮沉降显著促进了 β -葡萄糖苷酶的活性。然而沈芳芳等^[44]在对土壤酶活性的研究中发现高氮抑制了 β -葡萄糖苷酶的活性。Forest等^[9]也得出了相似的结论。

过氧化酶是一种重要的氧化还原酶,它可以参与土壤中物质和能量的转化,是土壤有机质及微生物活性的重要指标。目前多数研究表明氮沉降会抑制过氧化酶的活性。例如Mark等^[40]在密歇根州黑橡木/红橡木林中研究发现氮沉降显著抑制了过氧化酶的活性。Forest和Ramirez等^[9,32]也得出了相似的结论。

酚氧化酶是重要的氧化酶也是土壤中主要的木质

素降解酶,其活性与土壤腐殖化程度密切相关。大多数研究表明氮沉降抑制酚氧化酶的活性。例如 Ramirez 等^[32]发现氮沉降降低了酚氧化酶的活性。Forest 等^[9]也发现外源氮的输入抑制了酚氧化酶的活性。Frey 等^[6]也得出了相似的结果。

土壤磷酸酶主要是促进有机磷化合物水解,其活性大小直接决定了土壤中有效磷的含量,对微生物活性有重要影响。钟晓兰等^[45]对土壤酶活性的研究中发现低氮水平下,磷酸酶的活性增加,而在高氮条件下,其活性受到明显抑制。而刘星等^[41]研究发现,氮处理促进了磷酸酶的活性。

3.2 氮沉降对微生物活性的影响

微生物呼吸作为土壤微生物的主要生理活动之一,是判断微生物活性的重要指标。Richard 等^[46]研究发现氮沉降抑制了微生物活性。然而 Micks 等^[47]发现氮沉降对微生物呼吸没有显著影响。Compton 等^[7]试验表明大气氮沉降减少了微生物量和生物多样性。Frey 等^[6]发现相比对照组,施氮样地真菌活性明显下降,酚氧化酶(有白腐菌产生的木质素降解酶)的活性显著下降。沿加利福尼亚沿海灌木丛中的氮沉积梯度,施氮肥降低菌根感染率和存活率^[48],同时 Ruhling 和 Tyler^[49]观察到氮添加后,菌根真菌几乎停止产生子实体。

氮添加影响微生物活性的潜在机制可能是:(1)微生物群落的改变可能会改变酶的生产 and 分解速率,从而导致呼吸速率的下降;(2)土壤 pH 值的下降减少了微生物的活性;(3)外源氮输入导致植物减少对地下根系的碳分配,抑制了根系活性,从而降低了呼吸作用^[50];(4)加入产生质子的 NH_4^+ ,以及在施氮土壤中加速硝化速率产生的酸性,可能会降低土壤微生物活性^[51]。

4 氮沉降对微生物底物利用模式和功能基因的影响

氮沉降的持续增加会刺激硬木树种腐烂叶片中的纤维素酶活性^[52],表明氮沉降在早期可能增加有机物的微生物分解。然而,只有生长是氮限制时,真菌才产生木质素降解酶^[53],这将导致微生物对木质素分解能力的下降,促使微生物分解木质素含量低且易分解的底物,从而导致微生物底物利用模式的改变。Compton 等^[7]发现,与对照组相比,氮添加使得微生物对含氮底物的利用率下降。这意味着外源氮输入会抑制微生物分解有机化合物的能力,延缓了土壤碳氮循环。Hu 等^[54]也得出了相类似的试验结果。

氮沉降对微生物种群的 DNA 有巨大的影响。例如 Compton 等^[7]发现氨单加氧酶基因在施氮样地很常见,但在对照组却基本没有;固氮基因通常在所有土壤中发现,但在氮处理的土壤中比在对照中更难以扩增,

表明氮添加改变了固氮微生物的群落结构。目前,关于氮沉降对微生物功能基因的报道还较少,其影响机制还需要进一步研究。

5 氮沉降对微生物群落的影响机制

越来越多的证据表明生态系统氮富集对土壤微生物将产生长期负面影响^[55],然而,氮输入对土壤微生物的潜在影响机制还没有统一定论。其潜在机制可能有:(1)氮沉降降低了土壤碳氮比,细菌相比于真菌更适应于较低的碳氮比,这将意味着它们能够利用较低碳氮比的有机物质;(2)土壤中氨基的硝化和硝酸根离子的淋溶导致土壤酸化,Baath 和 Anderson^[56]发现土壤 pH 值与底物诱导呼吸(SIR)呈正相关,与真菌/细菌呈负相关,所有施氮样地的 pH 值都显著降低,因此 pH 值和随着 pH 值变化而发生的相关土壤化学变化可能是控制土壤微生物群落的重要因素;(3)大多数高纬度森林在低沉降地区被认为是氮限制^[57-58],因此,减缓氮限制,植物可以通过减少根系生长和渗出,以减少它们在地下的资源分配,使得其处于碳限制的状态,延缓地下生物的生长速率;(4)外源氮的输入可能与土壤有机质相结合形成更加复杂的多酚化合物,从而降低微生物的分解效率;(5)外源氮的输入可能通过改变胞外分解酶的活性来影响微生物对有机质的分解,从而影响土壤的营养循环;(6)外源氮的输入可能通过抑制微生物呼吸来降低微生物活性。

6 结论与展望

土壤微生物作为物质循环的直接参与者,其功能结构和生物多样性的变化会对土壤碳氮循环^[59]和其他营养物质(K、Ca、P等)产生重要影响。总体来看,氮沉降对北方森林土壤微生物群落的影响是消极的,微生物量下降、抑制菌根真菌的活性、减少真菌生物量、降低生物多样性、抑制某些功能基因的表达等,这些现象都是土壤微生物对大气氮沉积速率增加的响应。然而,到目前为止,国内外学者对于上述结论仍存在较大争议,对其潜在影响机制更是缺乏深入研究。因此,未来迫切需要在以下几方面进行深入探讨和研究。

(1)开展氮沉降对森林生态系统影响的长期定位研究,以避免短期结果造成的不确定性。随着国内外对氮沉降研究的深入,全球变化仅仅依靠短期研究难以把握其内在规律,有时甚至会得出完全相反的结论,而长期研究能较好地符合当地森林生态系统的发展进程,其试验结果也相对可靠。就全球范围而言,关于北方森林生态系统对氮沉降的响应的研究主要集中在美国、加拿大和北欧,中国还缺乏系统研究长期氮沉降对北方森林影响的试验基地。因此,在中国高纬度地区

建立长期氮沉降试验样地迫切而急需。

(2)确定北方森林氮沉降阈值。阈值取决于当地生态系统的初始物理环境状态。从宏观上看,过量的氮沉降会破坏北方森林生态系统的氮平衡、改变碳氮比、影响生态系统的碳氮循环等。从微观上看,氮沉降会导致森林土壤富营养化、土壤pH值下降、改变微生物群落功能结构、降低土壤有机质的分解速率等。因此,统一明确全球范围内北方森林氮阈值的波动范围,对维持全球北方森林的巨大碳汇功能,将起到不可估量的作用。

(3)土壤微生物与植物在氮沉降背景下的互作研究。目前多数研究已表明,植物获得的有效氮含量增加,往往会减少对地下根系的能量分配,从而抑制了根系周围的微生物活性,削弱了植物与微生物之间的联系。研究氮沉降背景下微生物与植物的互作,对深入研究植物生长、养分循环、土壤碳通量、土壤微生物与酶活性等具有重要意义。

参考文献

- [1] Schlesinger W H. On the fate of anthropogenic nitrogen[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2009, 106(1): 203-208.
- [2] Lindo Z, Nilsson M C, Gundale M J. Bryophyte-cyanobacteria associations as regulators of the northern latitude carbon balance in response to global change[J]. Global Change Biology, 2013, 19(7): 2022-2035.
- [3] De Vries W, Van der Salm C, Reinds G J, et al. Element fluxes through European forest ecosystems and their relationships with stand and site characteristics[J]. Environmental Pollution, 2007, 148(2): 501-513.
- [4] Dise N B, Rothwell J J, Gauci V, et al. Predicting dissolved inorganic nitrogen leaching in European forests using two independent databases[J]. Science of the Total Environment, 2009, 407(5): 1798-1808.
- [5] Hoegberg P, Fan H, Quist M, et al. Tree growth and soil acidification in response to 30 years of experimental nitrogen loading on boreal forest[J]. Global Change Biology, 2006, 12(3): 489-499.
- [6] Frey S D, Knorr M, Parrent J L, et al. Chronic nitrogen enrichment affects the structure and function of the soil microbial community in temperate hardwood and pine forests[J]. Forest Ecology and Management, 2004, 196(1): 159-171.
- [7] Compton J E, Watrud L S, Porteous L A, et al. Response of soil microbial biomass and community composition to chronic nitrogen additions at Harvard forest[J]. Forest Ecology and Management, 2004, 196(1): 143-158.
- [8] Diepen L T A V, Lilleskov E A, Pregitzer K S, et al. Simulated Nitrogen Deposition Causes a Decline of Intra- and Extraradical Abundance of Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Changes in Microbial Community Structure in Northern Hardwood Forests[J]. Ecosystems, 2010, 13(5): 683-695.
- [9] DeForest J L, Zak D R, Pregitzer K S, et al. Atmospheric nitrate deposition, microbial community composition, and enzyme activity in northern hardwood forests[J]. Soil Science Society of America Journal, 2004, 68(1): 132-138.
- [10] Maaroufi N I, Nordin A, Hasselquist N J, et al. Anthropogenic nitrogen deposition enhances carbon sequestration in boreal soils[J]. Global change biology, 2015, 21(8): 3169-3180.
- [11] Janssens I A, Dieleman W, Luysaert S, et al. Reduction of forest soil respiration in response to nitrogen deposition[J]. Nature Geoscience, 2010, 3(5): 315-322.
- [12] Demoling F, Nilsson L O, Bååth E. Bacterial and fungal response to nitrogen fertilization in three coniferous forest soils[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2008, 40(2): 370-379.
- [13] Zak D R, Holmes W E, Tomlinson M J, et al. Microbial cycling of C and N in northern hardwood forests receiving chronic atmospheric NO_x-deposition[J]. Ecosystems, 2006, 9(2): 242-253.
- [14] Allison S D, Czimczik C I, Treseder K K. Microbial activity and soil respiration under nitrogen addition in Alaskan boreal forest[J]. Global Change Biology, 2008, 14(5): 1156-1168.
- [15] 许可,王春梅,张艺,等.模拟大气氮沉降对温带森林土壤微生物群落结构的影响[J].生态学杂志, 2016, 35(10): 2676-2683.
- [16] Wallenda T, Kottke I. Nitrogen deposition and ectomycorrhizas[J]. New Phytologist, 1998, 139(1): 169-187.
- [17] Lilleskov E A, Fahey T J, Lovett G M. Ectomycorrhizal fungal aboveground community change over an atmospheric nitrogen deposition gradient[J]. Ecological Applications, 2001, 11(2): 397-410.
- [18] Peter M, Ayer F, Egli S. Nitrogen addition in a Norway spruce stand altered macromycete sporocarp production and below-ground ectomycorrhizal species composition[J]. New Phytologist, 2001, 149(2): 311-325.
- [19] Lilleskov E A, Fahey T J, Horton T R, et al. Belowground ectomycorrhizal fungal community change over a nitrogen deposition gradient in Alaska[J]. Ecology, 2002, 83(1): 104-115.
- [20] Allison S D, Hanson C A, Treseder K K. Nitrogen fertilization reduces diversity and alters community structure of active fungi in boreal ecosystems[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2007, 39(8): 1878-1887.
- [21] Blackwood C B, Waldrop M P, Zak D R, et al. Molecular analysis of fungal communities and laccase genes in decomposing litter reveals differences among forest types but no impact of nitrogen deposition[J]. Environmental Microbiology, 2007, 9(5): 1306-1316.
- [22] Pregitzer K S, Zak D R, Burton A J, et al. Chronic nitrate additions dramatically increase the export of carbon and nitrogen from northern hardwood ecosystems[J]. Biogeochemistry, 2004, 68(2): 179-197.
- [23] Pregitzer K S, Burton A J, Zak D R, et al. Simulated chronic nitrogen deposition increases carbon storage in Northern Temperate forests[J]. Global Change Biology, 2008, 14(1): 142-153.
- [24] Berg B, Matzner E. Effect of N deposition on decomposition of plant litter and soil organic matter in forest systems[J]. Environmental Reviews, 1997, 5(1): 1-25.
- [25] Van Diepen L T A, Lilleskov E A, Pregitzer K S, et al. Decline of arbuscular mycorrhizal fungi in northern hardwood forests exposed to chronic nitrogen additions[J]. New Phytologist, 2007, 176(1): 175-183.

- [26] Garcia M O, Ovasapyan T, Greas M, et al. Mycorrhizal dynamics under elevated CO₂ and nitrogen fertilization in a warm temperate forest[J]. *Plant and Soil*, 2008, 303(1-2): 301-310.
- [27] Treseder K K, Turner K M. Glomalin in ecosystems[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 2007, 71(4): 1257-1266.
- [28] Eom A H, Hartnett D C, Wilson G W T, et al. The effect of fire, mowing and fertilizer amendment on arbuscular mycorrhizas in tallgrass prairie[J]. *The American Midland Naturalist*, 1999, 142(1): 55-70.
- [29] Phillips R P, Fahey T J. Fertilization effects on fineroot biomass, rhizosphere microbes and respiratory fluxes in hardwood forest soils [J]. *New Phytologist*, 2007, 176(3): 655-664.
- [30] Fontaine S, Mariotti A, Abbadie L. The priming effect of organic matter: a question of microbial competition?[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, 35(6): 837-843.
- [31] Fierer N, Bradford M A, Jackson R B. Toward an ecological classification of soil bacteria[J]. *Ecology*, 2007, 88(6): 1354-1364.
- [32] Ramirez K S, Craine J M, Fierer N. Consistent effects of nitrogen amendments on soil microbial communities and processes across biomes[J]. *Global Change Biology*, 2012, 18(6): 1918-1927.
- [33] Nemerut D R, Townsend A R, Sattin S R, et al. The effects of chronic nitrogen fertilization on alpine tundra soil microbial communities: implications for carbon and nitrogen cycling[J]. *Environmental Microbiology*, 2008, 10(11): 3093-3105.
- [34] Campbell B J, Polson S W, Hanson T E, et al. The effect of nutrient deposition on bacterial communities in Arctic tundra soil[J]. *Environmental Microbiology*, 2010, 12(7): 1842-1854.
- [35] Ramirez K S, Lauber C L, Knight R, et al. Consistent effects of nitrogen fertilization on soil bacterial communities in contrasting systems[J]. *Ecology*, 2010, 91(12): 3463-3470.
- [36] Blaško R, Högberg P, Bach L H, et al. Relations among soil microbial community composition, nitrogen turnover, and tree growth in N-loaded and previously N-loaded boreal spruce forest[J]. *Forest Ecology and Management*, 2013, 302: 319-328.
- [37] Elo S, Maunuksela L, Salkinoja-Salonen M, et al. Humus bacteria of Norway spruce stands: plant growth promoting properties and birch, red fescue and alder colonizing capacity[J]. *FEMS microbiology ecology*, 2000, 31(2): 143-152.
- [38] Cannell M G R, Dewar R C. Carbon allocation in trees: a review of concepts for modelling[J]. *Advances in ecological research*, 1994, 25: 59-104.
- [39] Strickland M S, Rousk J. Considering fungal: bacterial dominance in soils - methods, controls, and ecosystem implications[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(9): 1385-1395.
- [40] Waldrop M P, Zak D R, Sinsabaugh R L. Microbial community response to nitrogen deposition in northern forest ecosystems[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, 36(9): 1443-1451.
- [41] 刘星,汪金松,赵秀海.模拟氮沉降对太岳山油松林土壤酶活性的影响[J]. *生态学报*, 2015, 35(14): 4613-4624.
- [42] 春蕾,周梅,赵鹏武,等.模拟氮沉降对兴安落叶松林腐殖质层微生物数量及酶活性的影响[J]. *内蒙古农业大学学报:自然科学版*, 2015 (2): 64-68.
- [43] 王圆媛,陈书涛,刘义凡,等.外源氮添加对森林土壤二氧化碳排放及酶活性的影响[J]. *生态学杂志*, 2015, 34(5): 1205-1210.
- [44] 沈芳芳,袁颖红,樊后保,等.氮沉降对杉木人工林土壤有机碳矿化和土壤酶活性的影响[J]. *生态学报*, 2012, 32(2): 517-527.
- [45] 钟晓兰,李江涛,李小嘉,等.模拟氮沉降增加条件下土壤团聚体对酶活性的影响[J]. *生态学报*, 2015, 35(5): 1422-1433.
- [46] Bowden R D, Davidson E, Savage K, et al. Chronic nitrogen additions reduce total soil respiration and microbial respiration in temperate forest soils at the Harvard Forest[J]. *Forest Ecology and Management*, 2004, 196(1): 43-56.
- [47] Micks P, Aber J D, Boone R D, et al. Short-term soil respiration and nitrogen immobilization response to nitrogen applications in control and nitrogen-enriched temperate forests[J]. *Forest Ecology and Management*, 2004, 196(1): 57-70.
- [48] Egerton-Warburton L M, Allen E B. Shifts in arbuscular mycorrhizal communities along an anthropogenic nitrogen deposition gradient[J]. *Ecological applications*, 2000, 10(2): 484-496.
- [49] Rühling Å, Tyler G. Effects of simulated nitrogen deposition to the forest floor on the macrofungal flora of a beech forest[J]. *Ambio*, 1991: 261-263.
- [50] Uselman S M, Qualls R G, Thomas R B. Effects of increased atmospheric CO₂, temperature, and soil N availability on root exudation of dissolved organic carbon by a N-fixing tree (*Robinia pseudoacacia* L.)[J]. *Plant and Soil*, 2000, 222(1-2): 191-202.
- [51] Aerts R, de Caluwe H. Nitrogen deposition effects on carbon dioxide and methane emissions from temperate peatland soils[J]. *Oikos*, 1999: 44-54.
- [52] Carreiro M M, Sinsabaugh R L, Repert D A, et al. Microbial enzyme shifts explain litter decay responses to simulated nitrogen deposition[J]. *Ecology*, 2000, 81(9): 2359-2365.
- [53] Berg B. Nutrient release from litter and humus in coniferous forest soils—a mini review[J]. *Scandinavian journal of forest research*, 1986, 1(1-4): 359-369.
- [54] Hu Y L, Jung K, Zeng D H, et al. Nitrogen- and sulfur-deposition-altered soil microbial community functions and enzyme activities in a boreal mixedwood forest in western Canada[J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2013, 43(9): 777-784.
- [55] Wardle D A. A comparative assessment of factors which influence microbial biomass carbon and nitrogen levels in soil[J]. *Biological reviews*, 1992, 67(3): 321-358.
- [56] Bååth E, Anderson T H. Comparison of soil fungal/bacterial ratios in a pH gradient using physiological and PLFA-based techniques[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, 35(7): 955-963.
- [57] Schlesinger W H. *An Analysis of Global Change*[J]. *Biogeochemistry*, 1997, 2.
- [58] Fenn M E, Poth M A, Aber J D, et al. Nitrogen excess in North American ecosystems: predisposing factors, ecosystem responses, and management strategies[J]. *Ecological Applications*, 1998, 8(3): 706-733.
- [59] 单文俊,王庆贵,闫国永,等.基于土壤微生物的碳氮互作效应综述[J]. *中国农学通报*, 2016, 32(23): 65-71.